

HIDROBIOLÓGICA

VOLUMEN 30
Número 1, 2020



UAM
Casa abierta al tiempo
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA
Unidad Iztapalapa



Enero-Abril de 2020



HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 30

Número 1

2020

Hidrobiológica es una publicación científica cuatrimestral del Departamento de Hidrobiología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa creada desde 1991. **Hidrobiológica** está dirigida a publicar investigaciones originales e inéditas sobre la hidrología, biología, pesquerías, acuicultura, contaminación y ecología de los recursos y sistemas acuáticos, realizados en México y en todo el mundo.

Hidrobiológica (ISSN 0188-8897) pertenece al Catálogo de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT desde 1994. Indizada en:

PERIÓDICA. Índice de Revistas Latinoamericanas en Ciencias.

Latindex. Catálogo-Sistema Regional de Información en Línea para Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

Redalyc. Red de Revistas Científicas de América Latina, El Caribe, España y Portugal.

SciELO - Scientific Electronic Library Online.

Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA).

ISI-Thomson: Biological Abstracts y Biosis Previews.

E&M Biology (Elsevier)

Journal Citation Reports - Thomson Reuters (JCR)

Página electrónica: <http://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/login>

HIDROBIOLÓGICA. Vol. 30 Año 2020, Número 1, enero-abril de 2020, es una publicación cuatrimestral editada por la Universidad Autónoma Metropolitana, a través de la Unidad Iztapalapa, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Hidrobiología. Prolongación Canal de Miramontes 3855, Colonia Ex Hacienda San Juan de Dios, Alcaldía Tlalpan, C.P. 14387, México, Ciudad de México y Av. San Rafael Atlixco, No. 186, Colonia Vicentina, Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09340, México, Ciudad de México, teléfono: 5804-6475.

Página electrónica de la revista: <http://hidrobiologica.izt.uam.mx> y dirección electrónica: rehb@xanum.uam.mx. Editora Responsable: Dra. Ma. del Rocío Torres Alvarado. Certificado de Reserva de Derechos al Uso Exclusivo de Título No. 04-2010-072711181500-203.

ISSN para revista electrónica: 2448-7333, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización del número: Dra. Ma. del Rocío Torres Alvarado, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco, No. 186, Colonia Vicentina, Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09340, México, Ciudad de México.

Fecha de última modificación: 30 de abril de 2020. Tamaño de archivo: 2.4 MB.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad Autónoma Metropolitana.

COMITÉ EDITORIAL

Responsable de la edición del número

Editor en Jefe: Dra. María del Rocío Torres Alvarado

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología.

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

EDITORES ASOCIADOS

ÁREA SISTEMÁTICA, FILOGENIA Y MORFOLOGÍA

Dr. Francisco F. Pedroche

Área de Ciencias Ambientales

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma (UAML)

Estado de México, México

Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero

Área de Zoología. Depto. de Biología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dr. Abel Sentíes Granados

Área de Ficología comparada. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA DE MANEJO DE RECURSOS ACUÁTICOS

Dra. Ana Laura Ibañez Aguirre

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dra. Alma Socorro Sobrino Figueroa

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA AMBIENTAL

Dra. Laura Georgina Calva Benítez

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dra. Flor de María Cuervo López

Área de Microbiología. Depto. de Biotecnología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

ÁREA DE ECOLOGÍA

M. en B. E. Sergio Humberto Álvarez Hernández

Área de Producción Acuática. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Área de Ecosistemas Costeros. Depto. de Hidrobiología

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)

CDMX, México

Dr. Carlos Alfonso Álvarez González

Área de Biología, Ecología y Manejo de Organismos
y Sistemas Acuáticos

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT)

Villahermosa, Tabasco, México

CONSEJO EDITORIAL

Dr. Saúl Álvarez Borrego
Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dr. Luis S. Álvarez-Lajonchère
Grupo Picimar,
La Habana, Cuba.

Dra. Guadalupe Judith De la Lanza Espino
Instituto de Biología, UNAM
CDMX, México.

Dr. Alfonso Vázquez Botello
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
CDMX, México.

Dr. Gerald J. Bakus
Allan Hancock Foundation
University of Southern California
California, USA.

Dr. Luis Fernando Bückle Ramírez
Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dr. Carlos Cáceres Martínez
Universidad Autónoma de Baja California Sur
La Paz, México.

Dr. Roberto Civera Cerecedo
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
La Paz, México.

Dra. Laura Dávalos Lind
Baylor University, Texas
Texas, USA.

Dr. Enrique Reyes
East Carolina University
North Carolina, USA.

Dr. Fernando Díaz Herrera
Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada (CICESE)
Ensenada, México.

Dra. Martha E. Ferrario
Facultad de Ciencias Naturales y Museo La Plata
La Plata, Argentina.

Dr. Francisco J. García de León
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
La Paz, México.

Dr. Efraín Abraham Gutiérrez Galindo
Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, México.

Dr. Jordi Leonart Aliberas
Institut de Ciències del Mar
Barcelona, España.

Dr. Fabio Massa
Experto FAO
Roma, Italia.

Dr. Alejandro Toledo Ocampo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. José Vinicio Macías Zamora
Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, México.

Dra. Marisa Mazari Hiriart
Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dr. Federico Páez Osuna
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
Mazatlán, México.

Dra. Gabriela Parra Olea
Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
CDMX, México.

Dra. Dolores Planas
Département des Sciences Biologiques
Université du Québec à Montréal
Québec, Canadá.

Dr. Víctor H. Rivera Monroy
Department of Oceanography and Coastal Sciences
Louisiana State University
Louisiana, USA.

Dr. Gilbert T. Rowe
Texas A&M University
Texas, USA.

Dr. Michael J. Smith
Simon Fraser University
Vancouver, Canadá.

Dra. Mutue Toyota Fujii
Instituto de Botânica São Paulo
São Paulo, Brasil.

Dr. Martin F. Wojciechowski
Arizona State University
Arizona, USA.

Dr. Giuseppe C. Zuccarello
Victoria University of Wellington
Wellington, Nueva Zelanda.

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología de la
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

ÍNDICE AL VOLUMEN 30, NÚMERO 1 • 2020

**Ocampo-Alvarez H., R. García-Pacheco, A. E. Romo-Curiel, A. Becerril-Espinosa
y M. E. Gallegos-Martínez**

Macrofauna bentónica, a nivel de Clase, en una pradera marina tropical expuesta al mar abierto:
relación con las variables ambientales 1-12

Monsalvo-Spencer P., T. Reynoso-Granados, G. Robles-Villegas y M. Monteforte-Sánchez

Descripción de la primera zoea del cangrejo araña *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea).....13-19

Whitehead D. A., U. Jakes-Cota, F. Galván-Magaña, F. Pancaldi y R. González-Armas

Composición y abundancia de macro zooplancton en aguas costeras de El Mogote21-27

Reyes-Aldana H. E., A. Muñoz-Hernández y J. L. Bortolini-Rosales

Histología gonadal de *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae).....29-36

**González-González L. V., V. H. Cruz-Escalona, N. R. Ehemann, G. De La Cruz-Agüero,
L. A. Abitia-Cárdenas, P. A. Mejía-Falla y A. F. Navia**

Riqueza y abundancia relativa de los batoideos de la pesquería artesanal en el archipiélago
Espíritu Santo, BCS, México37-47

Jurado-Molina J., C. H. Hernández-López, R. Villaseñor-Talavera y J. J. García-Meléndez

Propuesta de manejo para reducir la abundancia de organismos pequeños en la captura de la pesquería
de pelágicos menores del Golfo de California49-60

Minaya D., D. M. Leon-Luna, N. P. Miranda-Melo, L. Alvariño-Flores y J. Iannacone

Comunidades parasitarias del mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897)
(Perciformes: Serranidae) de la costa marina del Perú.....61-71

Jiménez-Ramos E. y V. Acosta-Balbás

Macroinvertebrados bentónicos asociados a *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE),
en el nororiente de Venezuela73-92

Pérez-Chabela M. de L., Y. M. Alvarez-Cisneros, J. Soriano-Santos y M. A. Pérez-Hernández

Los probióticos y sus metabolitos en la acuicultura. Una Revisión93-105

HIDROBIOLÓGICA

A Journal from Departamento de Hidrobiología de la
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa

VOLUME INDEX 30, NUMBER 1 • 2020

**Ocampo-Alvarez H., R. García-Pacheco, A. E. Romo-Curiel, A. Becerril-Espinosa
and M. E. Gallegos-Martínez**

Benthic macrofauna, at Class level, in a tropical seagrass meadow exposed to open-sea:
relation with environmental variables.....1-12

Monsalvo-Spencer P., T. Reynoso-Granados, G. Robles-Villegas and M. Monteforte-Sánchez

First zoea description of spider crab *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea).....12-19

Whitehead D. A., U. Jakes-Cota, F. Galván-Magaña, F. Pancaldi and R. González-Armas

Composition and abundance of macro zooplankton in the coastal waters off the El Mogote Sandbar.....13-27

Reyes-Aldana H. E., A. Muñoz-Hernández and J. L. Bortolini-Rosales

Gonadal histology of *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae).....29-36

**González-González L. V., V. H. Cruz-Escalona, N. R. Ehemann, G. De La Cruz-Agüero,
L. A. Abitia-Cárdenas, P. A. Mejía-Falla and A. F. Navia**

Richness and relative abundance of batoids from the artisanal fishery in the Espiritu Santo archipelago,
BCS, Mexico37-47

Jurado-Molina J., C. H. Hernández-López, R. Villaseñor-Talavera and J. J. García-Meléndez

Management strategies proposal for reducing the abundance of small organisms in the small pelagic fishery
catch from the Gulf of California.....49-60

Minaya D., D. M. Leon-Luna, N. P. Miranda-Melo, L. Alvaríño-Flores and J. Iannacone

Parasite communities of snowy grouper *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897)
(Perciformes: Serranidae) from the marine coast of Peru61-71

Jiménez-Ramos E. and V. Acosta-Balbás

Benthic macroinvertebrates associated with *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE),
in northeastern Venezuela.....73-92

Pérez-Chabela M. de L., Y. M. Alvarez-Cisneros, J. Soriano-Santos and M. A. Pérez-Hernández

The probiotics and their metabolites in aquaculture. A review93-105

Benthic macrofauna, at Class level, in a tropical seagrass meadow exposed to open-sea: relation with environmental variables

Macrofauna bentónica, a nivel de Clase, en una pradera marina tropical expuesta al mar abierto: relación con las variables ambientales

Héctor Ocampo-Alvarez^{1,2}, Romeo García-Pacheco¹, Alfonsina Eugenia Romo-Curiel^{1,3}, Amayaly Becerril-Espinosa⁴ & Margarita Elizabeth Gallegos-Martínez^{1*}

Recibido: 14 de junio de 2018.

Aceptado: 23 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

ABSTRACT

¹ Laboratorio de Ecosistemas Costeros y Organismos Bentónicos, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixo No.186, col. Vicentina, CDMX, 09340. México

² Laboratorio de Ecología Molecular, Microbiología y Taxonomía, Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Camino Ramón Padilla Sánchez No. 2100, col Nextipac, Zapopan, Jalisco, 45110. México

³ Laboratorio de Ecología Pesquera, Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Carretera Tijuana-Ensenada No. 3918, Zona Playitas, Ensenada, Baja California, 22860. México

⁴ CONACYT- Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Camino Ramón Padilla Sánchez No. 2100, Col Nextipac, Zapopan, Jalisco, 45110. México

*Corresponding author:

Margarita Elizabeth Gallegos-Martínez:
e-mail: gmm@xanum.uam.mx

To quote as:

Ocampo-Alvarez H., R. García-Pacheco, A. E. Romo-Curiel, A. Becerril-Espinosa & M. E. Gallegos-Martínez. 2020. Benthic macrofauna, at Class level, in a tropical seagrass meadow exposed to open-sea: relation with environmental variables. *Hidrobiológica* 30 (1): 1-12.

Background: Seagrass meadows are highly productive marine ecosystems that harbor dense and diverse benthic macrofauna communities. These, seagrass ecosystems are being drastically decimated worldwide, which, in turn, affects the density and diversity of the associated macrofauna. **Goals:** We investigated if the benthic macrofaunal community structure in a tropical seagrass meadow exposed to the open sea is related to the gradient of environmental and biological factors generated by the distance from the coast. **Methods:** The study was conducted in the seagrass meadow from Los Petenes Biosphere Reserve. Biological samples and environmental variables were obtained by triplicate at twelve sampling sites divided into three transects located at 0.5, 9.0, and 17.0 km from the coast. **Results:** Benthic macrofaunal density varied from 933 to 2550 indiv. m⁻². The collected specimens belonged to ten taxonomic classes: Asteroidea, Bivalvia, Echinoidea, Gastropoda, Holothuroidea, Malacostraca, Ophiuroidea, Polychaeta, Polyplacophora, and Sipunculidea. Taxonomic composition from far from the coast transects was homogeneous within transects but different between transects. Taxonomic composition of near to the coast transect was heterogeneous, mainly influenced by the low diversity of classes from the site closest to the Campeche city. **Conclusions:** In this tropical seagrass meadow, the composition of the benthic macrofauna is mainly modulated by a set of environmental variables that gradually change from the coast to the open sea: *Thalassia testudinum* biomass, algae biomass, depth, and phosphate levels in sediment. In contrast, the maximum density of the benthic macrofauna is limited to an optimal biomass of the dominant seagrass species *T. testudinum*. This relationship is not lineal, but it follows a Log-Normal distribution pattern.

Keywords: Benthic macrofauna, Los Petenes Biosphere Reserve, *Thalassia testudinum*, seagrass biomass

RESUMEN

Antecedentes: Las praderas de pastos marinos son ecosistemas altamente productivos que albergan comunidades densas y diversas de macrofauna bentónica. Estos ecosistemas están siendo diezmados drásticamente a nivel mundial, afectando la densidad y diversidad de su macrofauna bentónica. **Objetivo:** Se investigó si la estructura de la comunidad de macrofauna bentónica, de una pradera marina tropical expuesta a mar abierto, está relacionada con el gradiente de variables ambientales y biológicas generado por la distancia de la costa. **Métodos:** El estudio se realizó en la pradera de pastos marinos de la Reserva de la Biosfera Los Petenes. Las muestras biológicas y las variables ambientales fueron obtenidas por triplicado en 12 sitios, en tres transectos localizados a 0.5, 9.0 y 17.0 km desde la costa. **Resultados:** La densidad de la macrofauna bentónica varió de 933 a 2550 ind. m⁻². Los ejemplares recolectados pertenecieron a 10 clases taxonómicas: Asteroidea, Bivalvia, Echinoidea, Gastropoda, Holothuroidea, Malacostraca, Ophiuroidea, Polychaeta, Polyplacophora y Sipunculidea. La composición taxonómica en los transectos alejados de la costa fue homogénea dentro de transectos, pero diferente entre transectos. La composición del transecto cercano a la costa fue heterogénea, principalmente influenciada por la baja diversidad del sitio cercano a la ciudad de Campeche. **Conclusiones:** En esta pradera marina tropical, la composición de la macrofauna bentónica está modulada principalmente por un set de

variables ambientales que cambian gradualmente desde la costa hacia mar abierto: biomasa del pasto marino *Thalassia testudinum*, biomasa de algas, profundidad y concentración de fosfato en el sedimento. En contraste, la densidad máxima de la macrofauna bentónica está limitada a una biomasa óptima del pasto marino dominante *T. testudinum*. Esta relación no es lineal, sino que se ajusta a una distribución Log Normal.

Palabras clave: Macrofauna bentónica, Reserva de la Biosfera Los Petenes, *Thalassia testudinum*, biomasa de pasto marino

INTRODUCTION

Seagrass meadows are highly productive marine ecosystems with high benthic macrofaunal density and diversity (Duffy, 2006; Fredriksen *et al.*, 2010; Heck *et al.*, 2003). Benthic faunal assemblages in seagrass beds are not uniform but are influenced by many environmental and biological factors that change across space and time (Ávila *et al.*, 2015; Barnes & Ellwood, 2012; Perez *et al.*, 2009; Pillay *et al.*, 2010). Among the factors that have been suggested to exert a significant influence on seagrass macrofauna are chemical factors, such as salinity (Yamada *et al.*, 2007), physical factors, such as wind disturbance, current velocity or exposure to waves (Ávila *et al.*, 2015; Turner *et al.*, 1999), and biological factors, such as habitat complexity, predation, and species composition (De Troch *et al.*, 2001; Heck *et al.*, 2006; Leopoldas *et al.*, 2014). Despite their important ecological role, seagrass meadows are among the most vulnerable habitats of coastal and estuarine ecosystems. Conservation efforts are insufficient to stop their rapid decline resulting from natural and anthropogenic activities (Duarte, 2002; Lotze *et al.*, 2006; Short *et al.*, 2011; Waycott *et al.*, 2009), which, in turn, affects the density and diversity of the associated biota (Pillay *et al.*, 2010).

There are many tropical seagrass meadows in the Gulf of Mexico (Espinoza-Avalos, 1996; Short *et al.*, 2007; Van Tussenbroek *et al.*, 2014). Los Petenes Biosphere Reserve (LPBR) is located along the coast of Campeche, México which harbors a seagrass meadow that extends up to 25 km offshore and more than 80 km through the coast. This seagrass meadow has not natural protection barriers, except the shallow marine floor. Three seagrass species comprise the submerged aquatic vegetation (SAV) of the LPBR, *Halodule wrightii* Ascherson, *Syringodium filiforme* Kützinger and *Thalassia testudinum* Koenig, as well as many macroalgae species such as *Caulerpa* sp. and *Halimeda* sp. *Penicillus* sp. and *Udotea* sp. (Espinoza-Avalos, 1996; Fuentes *et al.*, 2014). It is one of the largest and best-conserved seagrass habitats. However, the benthic macrofauna of this important tropical seagrass meadow is poorly known. There are some studies on the enclosed water body Laguna de Terminos (LT), located 150 km south of the LPBR. In LT, Ávila *et al.*, (2015) found a benthic macrofauna community with high abundance and species richness, dominated by gastropods and bivalves. The benthic macrofaunal community structure of LT is highly influenced by the degree of protection against the wind-driven waves (Ávila *et al.*, 2015). In the same lagoon, Solis-Weiss & Carreño (1985) and Cruz-Ábrego *et al.*, (1994) found a high diversity of benthic macrofauna dominated by crustaceans and polychaetes, related to the distance of the sampling site to the connection of the lagoon with the open sea. Although the dominant macrofaunal groups differ among the mentioned studies, the assemblages seem to be related to similar factors associated with the distance to the open sea.

Considering that the seagrass meadow of the LPBR is located in a shallow open sea (from <0.5 to 11 m of depth) with a more considerable extension than the LT, we hypothesized that the distribution pattern of the benthic macrofaunal assemblages is related to the offshore gradient of environmental and biological variables. The aims of this study were: (1) to describe the macrobenthic community structure at the taxonomic level of classes into the seagrass meadow of the LPBR, and (2) to assess the relationship of the macrobenthic community structure (composition and density) with the environmental and biological variables that change from nearshore to offshore.

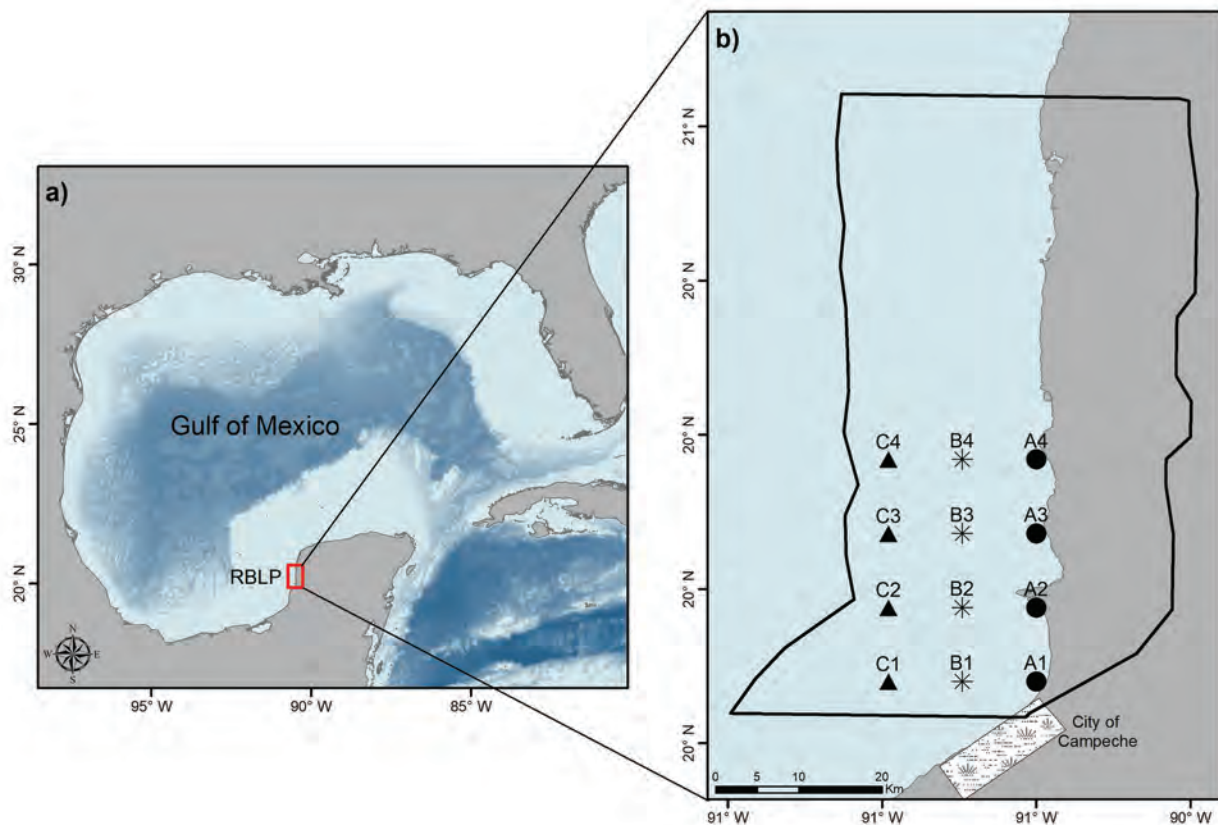
MATERIALS AND METHODS

Study area. The study area was the seagrass meadow of LPBR, located on the coast of Campeche, in the southern Gulf of Mexico (Fig. 1a). The sampling was carried out in December 2013 by SCUBA-diving along three transects parallel to the coastline (TA, TB, and TC; Fig. 1b). TA was traced along the longitudinal axis of 90.50°W with a distance of 0.2 to 1.4 km from the coast, TB was traced along 90.58°W at 8.4 km distance from TA, and TC along 90.66°W at 8.4 km distance from TB. Along each transect, four equidistant sampling stations were established, resulting in a total of twelve sampling stations. The resulting polygon covered approximately half of the LPBR marine area (Fig. 1b).

Biological and environmental data collection. Benthic macrofauna was sampled using a stainless-steel core of 21 cm diameter x 42 cm depth (surface area of 0.03 m²). At each sampling station, three replicate sediment samples were taken. Sediments of the upper 20 cm were sieved through a sieve of 1mm mesh size, and macrofauna was immediately sorted and preserved in 70% ethanol for posterior identification and counting. SAV was sampled with the same core; samples were washed with seawater to clean the surface from sediment and epiphytic organisms. After that, SAV was stored in labeled plastic bags and conserved on ice until the analysis. Additionally, sediment samples were collected with transparent acrylic cores (3.6 cm inner diameter, 20 cm depth) and keep it in a freezer (-18 °C) until organic carbon and granulometry analysis were performed. Another sediment core sample was used for interstitial water extraction by centrifugation, and nitrate and phosphate concentration were measured.

Measurements of water salinity, temperature, pH and dissolved oxygen were made 50 cm above the SAV at each sampling site using a multiparameter probe (YSI 555MPS; YSI Inc., Yellow Springs, OH, USA). Water samples were collected 50 cm above the seagrass using a Van Dorn-type bottle. Nitrate, as well as phosphate concentrations (measured as reactive soluble phosphate), were quantified in water column samples reported as µmol L⁻¹ (Strickland & Parson, 1972).

At laboratory, benthic organisms were washed and identified to Class level according to specialized literature: Polychaeta (De León-González *et al.*, 2009), Bivalvia and Gastropoda (Ekdale, 1974; García-Cubas, 1981; Pérez-Rodríguez, 1980), Malacostraca (Abele & Kim, 1986; Winfield *et al.*, 2007), Asterozoa, Echinozoa, Holothurozoa and Ophiurozoa (Bravo-Tzompantzi *et al.*, 2000). Identified organisms were counted and reported as average density ± standard deviation, i.e., the total number of individuals per square meter (indv. m⁻²) for each taxonomic category.



Figures 1a-b. a) Location of Los Petenes Biosphere Reserve (LPBR) at the southeastern coast of the Gulf of Mexico; b) Transects (A, B and C) with four sampling stations each. Rectangle represents the San Francisco de Campeche city, Campeche, México. The Polygon in 1b), corresponds to the limits of LPBR.

The organic content analysis in sediments was measured by titration (Gaudette *et al.*, 1974). The granulometric analysis was achieved by dry sieving with different mesh sizes, and the average particle diameter was calculated (McManus, 1988). Vegetation was identified and separated by species (Hartog & Kuo, 2006). The aerial and subterranean sections of each species were separated to be dried at 60 °C during 72 h and weighed on an analytical balance (Radwag, USA \pm 0.001 g). The biomass \pm standard deviation of each seagrass species was calculated (g of dry weight m^{-2}).

Data analysis. To examine the spatial distribution of benthic density, it was plotted the average density of total organisms per site, using the Ocean Data View software (Schlitzer, 2016). The contribution of each taxonomic Class to the total density was calculated and plotted using the software SIGMA PLOT (Jandel Scientific Software, San Rafael, CA, USA). To evaluate the community structure of macrobenthic assemblages, macrofaunal density data were statistically analyzed using the PRIMER 6 software (Clarke & Gorley, 2006; Field *et al.*, 1982). A non-metric multidimensional scaling (NMDS) plot was constructed to represent data similarities as distances between points in a low dimensional space. The NMDS plot was based on the Bray-Curtis similarity resemblance matrices. Macrofaunal density data were square root transformed to down-weight the contribution from quantitatively dominant macrofauna Classes (Clarke, 1993). Analysis of similarities (ANOSIM) was applied to

test spatial differences among macrobenthic assemblages. Two factors were tested, spatial variation between inshore to offshore transects (TA, TB, and TC) and between latitudinal stations (1, 2, 3 and 4). The contribution of each taxonomic Class to similarities within groups and dissimilarities between groups were explored using the similarity percentages routine (SIMPER).

Principal component analysis (PCA) was performed to determine the importance of the environmental variables characterizing the habitat: *T. testudinum* biomass, *S. filiforme* biomass, algae biomass, percentage of organic carbon in sediment, sediment particle diameter, water temperature, salinity, depth, and nitrate and phosphate in the water column and in the sediment (interstitial water). The PCA was made using Euclidean distance matrices on normalized data, which was performed using the PRIMER v6 software package. The ANOSIM was used to analyze the spatial differences as in biological data.

The relationship between biological and environmental variables with the community composition of benthic macrofauna was determined by (1) a BIOENV analysis, which selects the best combination of variables that explain the biological variability, and by (2) a RELATE Analysis, which evaluates the Pearson correlation between the environmental similarity matrix of the most important variables and the biological matrix of all specimens.

Moreover, to visualize which environmental variable showed the relation with macrofaunal density, a one-to-one graphical relation and correlation were run for each biological and environmental variable against the total density of benthic macrofauna. The plotted data were then fitted to different mathematical models using the Marquardt-Levenberg algorithm included in the SIGMAPLOT software (Jandel Scientific Software, San Rafael, CA, USA).

RESULTS

Benthic macrofaunal density and community structure. The total density values of benthic macrofauna in the seagrass meadow of LPBR were heterogeneous. As shown in figure 2a, the highest average densities were concentrated along TB in the middle of the study area (1991.6 ± 378.3 indiv. m^{-2}), followed by TC (1741.7 ± 391.9 indiv. m^{-2}) and TA (1544.4 ± 582.9 indiv. m^{-2}). As indicated by the high standard deviations of the average macrofaunal density of each transect, there was high variability among sites. Site A1 had the lowest average total density of all sites (966 ± 100 indiv. m^{-2}) and C4 the highest average total density (2222.2 ± 252.4 indiv. m^{-2}) (Fig. 2a).

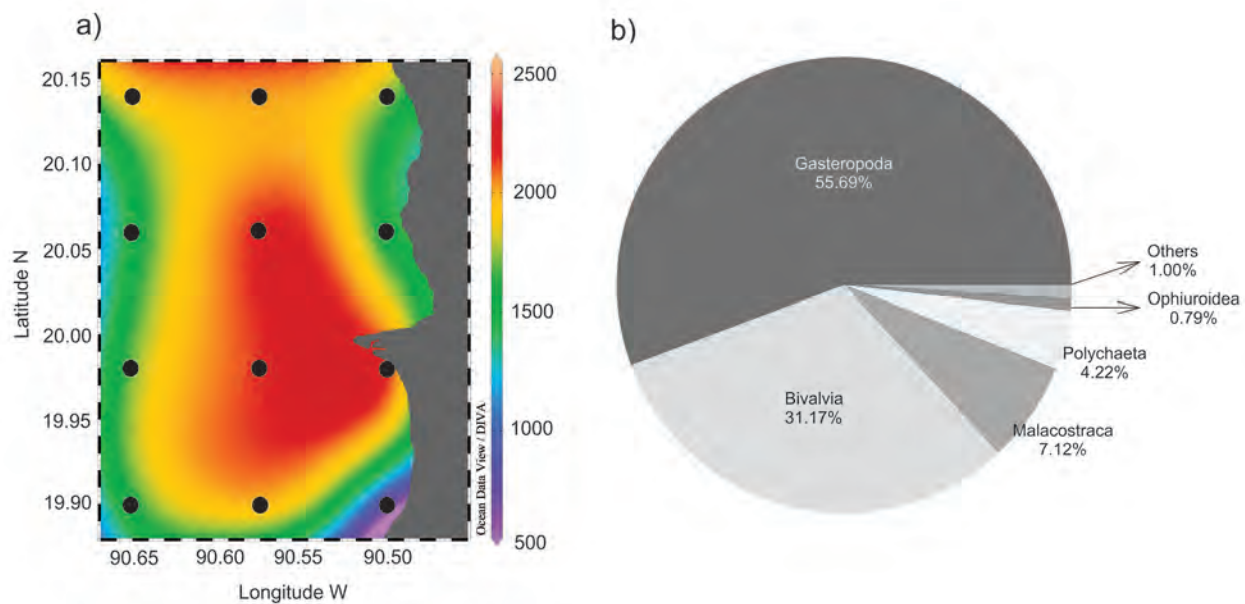
Benthic macrofauna was composed by 10 taxonomic Classes, ~99% was represented by five Classes with different percent of contribution to the total density: 55.69% Gastropoda (977.77 ± 448.13 indiv. m^{-2}), 31.17% Bivalvia (547.22 ± 326.63 indiv. m^{-2}), 7.12% Malacostraca (125.00 ± 120.15 indiv. m^{-2}), 4.22% Polychaeta (74.07 ± 124.50 indiv. m^{-2}), and 0.79% Ophiuroidea (13.88 ± 25.66 indiv. m^{-2}). The remaining ~1.01% was composed of 0.47% Sipunculidea (8.33 ± 21.64 indiv. m^{-2}), 0.21% Holothuroidea (3.73 ± 13.28 indiv. m^{-2}), 0.21% Asteroidea

(3.70 ± 13.28 indiv. m^{-2}), 0.05% Echinoidea (0.92 ± 5.55 indiv. m^{-2}) and 0.05% Polyplacophora (0.92 ± 5.55 indiv. m^{-2}) (Fig. 2b).

NMDS analysis revealed a community structure commensurate with the spatial distribution of inshore to offshore transect (Fig. 3). All sites of TC were separated from TA and TB stations, whereas the sites belonging to TA and TB showed a discrete spatial separation, except A1 site. The faunal differences among transects were significant, as confirmed by the ANOSIM test ($r=0.617$, $p=0.001$; Table 1). The macrofaunal composition was significantly different, even latitudinally, ANOSIM test ($r=0.466$, $p=0.001$). However, variation was given mainly by stations near to the Campeche city, since these were different from the rest of stations (Table 1).

The heterogeneity of the community structure was reflected in the spatial distribution of the five most abundant Classes. Gastropoda were numerically dominant along TB (Fig. 4a), Bivalvia were numerically dominant in deepest stations (TC) (Fig. 4b), Malacostraca were more abundant near the coast (TA) (Fig. 4c), Polychaeta densities were highest at deep stations (Fig. 4d), and Ophiuroidea were distributed in TB and TC stations (Fig. 4e). Holothuroidea was found only along the most distant to the coast transect (TC), and only adult individuals were found.

Gastropoda and Bivalvia were the most important invertebrates defining the community structure. The SIMPER analysis revealed that Gastropoda and Bivalvia contributed most to the similarity within TA (56.67% and 23.15%, respectively) and also within TB (Gastropoda 51.83%, Bivalvia 28.06%) (Table 2). TC was also characterized mainly by Bivalvia (40.08%) and Gastropoda (36.11%) (Table 2).



Figures 2a-b. a) Average density of benthic macrofauna (indiv. m^{-2}); b) Average percentage contribution of taxonomic Classes to the total macrofauna density collected in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México).

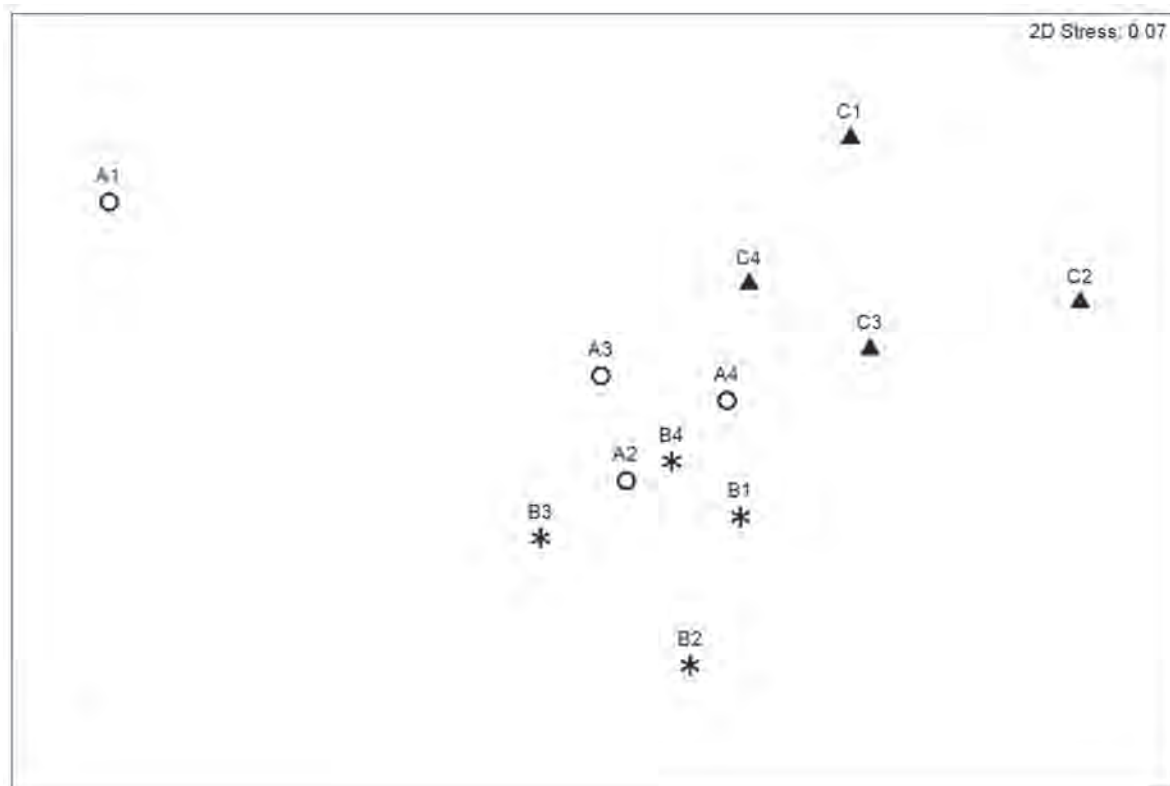


Figure 3. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on benthic macrofaunal abundance in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México).

Table 1. ANOSIM based on the Bray-Curtis similarity matrix of benthic macroinvertebrate abundances among inshore to offshore transects.

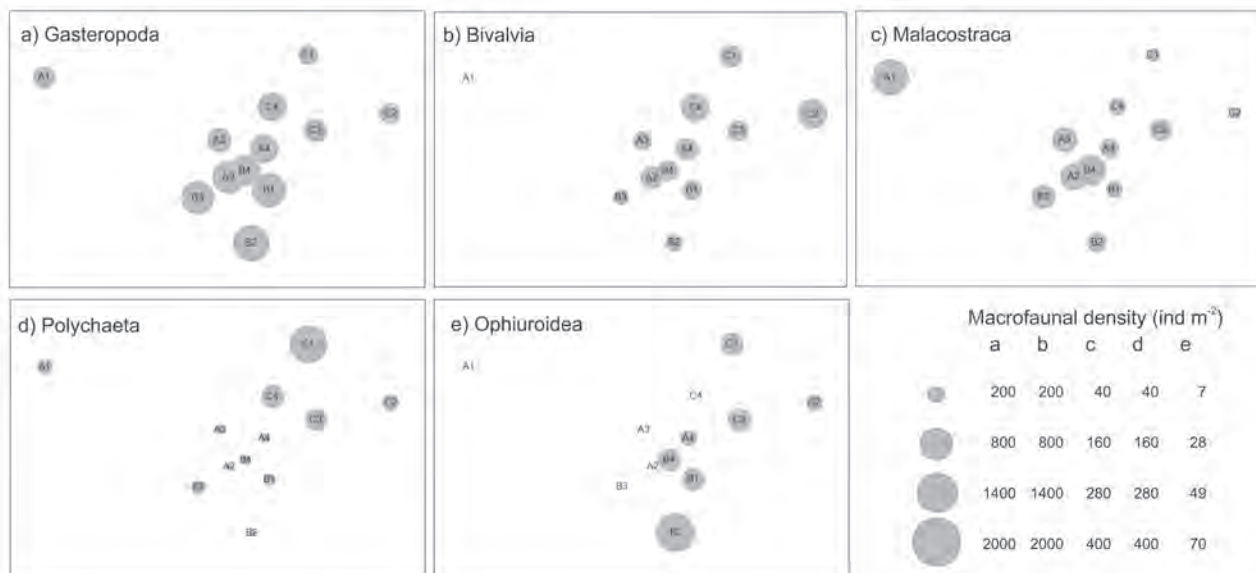
	P	P
Global Inshore-offshore transects	0.617	0.001
TA vs TB	0.546	0.003
TA vs TC	0.5	0.008
TB vs TC	0.843	0.001
Global Latitudinal Stations	0.466	0.001
S1, S2	0.506	0.01
S1, S3	0.568	0.006
S1, S4	0.543	0.005
S2, S3	0.358	0.04
S2, S4	0.272	0.08
S3, S4	0.235	0.08

(TA = transect A; TB = transect B, TC = transect C) and latitudinal stations in the seagrass meadow of LPBR (S1 = stations 1; S2= stations 2, S3= stations 3, S4= stations 4). p = sample statistic; p = Significance level of sample statistic.

Table 2. Similarity results of the SIMPER test based on benthic macrofaunal abundances of different transects.

	Av. Sim	Sim/SD	Cont. %	Cum%
TA (Av. Sim = 72.26)				
Gastropoda	40.95	9.77	56.67	56.67
Bivalvia	16.73	1.05	23.15	79.82
Malacostraca	10.10	0.88	13.98	93.80
TB (Av. Sim = 83.27)				
Gastropoda	43.16	10.31	51.83	51.83
Bivalvia	23.36	9.23	28.06	79.89
Malacostraca	11.06	3.27	13.28	93.18
TC (Av. Sim = 77.28)				
Bivalvia	30.97	5.74	40.08	40.08
Gastropoda	27.90	7.26	36.11	76.19
Polychaeta	11.97	3.35	15.49	91.68

(TA = transect A; TB = transect B, TC = transect C). Av. Sim = average of the similarity, Sim/SD = ratio of average contribution divided by SD, Cont.% =percentage of contribution, Cum% = culminated % contributions.



Figures 4a-e. Densities of the five dominant Classes of benthic macrofauna superimposed on the NMDS. a) Gasteropoda; b) Bivalvia; c) Malacostraca; d) Polychaeta; e) Ophiuroidea in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México).

The presence of Gastropoda and Bivalvia varied among transects, and the variations in density contributed to the distinction of the faunal assemblages. The dissimilarity between TA and TB (25.64%) was due to Bivalvia (25.05%), Gastropoda (24.50%), and Malacostraca (20.64%). The difference between TA and TC (30.63%) was due to Bivalvia (28.31%), Malacostraca (19.80%), and Polychaeta (18.06%). Finally, Gastropoda (26.98%), Bivalvia (18.46%), and Polychaeta (17.96%) determined the difference between TB and TC (28.32%), (Table 3).

Environmental variables. The PCA analysis grouped the sampling sites according to an environmental conditions gradient. Three groups

were clearly defined, representing all transects TA, TB, and TC (Fig. 5). The first two principal components (PC) explained 59.4% of the total variance; PC1 (38.1% variation) and PC2 (21.3% variation) (Table 4). The most important variables defining PC1 were the organic carbon load ($r = 0.437$), *T. testudinum* biomass ($r = 0.390$), salinity ($r = 0.388$), depth ($r = 0.386$), and water temperature ($r = 0.362$) (Table 4). The most important variables defining PC2 were related to nutrient concentrations, i.e., phosphate ($r = 0.563$) and nitrate ($r = 0.528$) in the interstitial water of sediments, as well as phosphate concentration in the water column ($r = 0.413$) (Table 4).

Table 3. Dissimilarity results of the SIMPER test based on benthic macrofaunal abundances of different transects in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, Mexico)

	TA vs TB Av. Diss = 25.64			TA vs TC Av. Diss = 30.63			TB vs TC Av. Diss = 28.32		
	Av. Diss	Diss/SD	Cont. %	Av. Diss	Diss/SD	Cont. %	Av. Diss	Diss/SD	Cont. %
Bivalvia	6.42	1.10	25.05	8.67	1.06	28.31	5.23	1.55	18.46
Gastropoda	6.28	1.58	24.50	4.70	1.28	15.34	7.64	1.77	26.98
Malacostraca	5.29	1.69	20.64	6.06	1.61	19.80	3.58	1.35	12.65
Ophiuroidea	2.72	1.10	10.60	1.55	0.74	5.07	2.38	1.12	8.41
Polychaeta	2.29	1.06	8.94	5.53	1.51	18.06	5.09	1.48	17.96

(TA = transect A; TB = transect B, TC = transect C). Av. Diss = average of dissimilarities, Diss/SD = ratio of average contributions, Cont. % = percentage contribution, Cum % = culminated % contributions.

The spatial pattern of the environmental variables was confirmed by the ANOSIM analysis ($p = 0.41$, $p = 0.002$), which showed that the abiotic conditions changed from nearshore to offshore. Whereas TA was significantly different from TB ($p = 0.51$, $p = 0.029$) and TC ($p = 0.84$, $p = 0.02$), TB was not different from TC ($p = 0.15$, $p = 0.14$).

The *T. testudinum* biomass was high in inshore stations (2163.3 ± 1407.3 g m⁻² in TA), but low or zero in offshore stations (183 ± 175 g m⁻² in TB and 417.5 ± 431.6 g m⁻² in TC) (Fig. 6a). By contrast, *S. filiforme* biomass was high in the middle and offshore stations (TB: 594.6 ± 467.2 g m⁻² and TC: 500.3 ± 691.9 g m⁻²), but absent in all stations near the coast (TA: 0 g m⁻²). The algae biomass ranged from 0 g m⁻² to 155 g m⁻² and represented less than 7% of the total SAV biomass (Fig. 6b).

Average sediment particle diameter ranged from 0.54 ± 0.40 mm in TA to 0.97 ± 0.42 mm in TC. The organic carbon content in the sediment ranged from $6.72 \pm 2.11\%$ in TA to $2.69 \pm 1.12\%$ in TB, and $1.65 \pm 1.04\%$ in TC (Fig. 6c). TA was the shallowest transect with an average depth of 1.9 ± 0.3 m, while the average depth of TB was 2.9 ± 0.8 m, and the deepest transect was TC with 4.9 ± 0.3 m of average depth. Accordingly, the temperature changed gradually offshore, with the highest average temperature in TA (28.0 ± 0.66 °C), and lower temperatures in TB (27.1 ± 0.36 °C) and TC (26.4 ± 0.4 °C). Average salinity values increased from the coast to offshore with values of 28.0 ± 1.9 in TA, 33.0 ± 1.2 in TB, and 35.0 ± 1.1 in TC.

Nutrient concentrations in the water column as well as in the interstitial water of the sediment were homogeneous. Nitrate measured in the water column showed values from 7.66 ± 6.76 μmol L⁻¹ in TA, 10.48 ± 2.08 μmol L⁻¹ in TB, and 11.55 ± 4.77 μmol L⁻¹ in TC. The phosphate concentrations in the water column were 2.08 ± 1.51 μmol L⁻¹ in TA, 1.34 ± 4.77 μmol L⁻¹ in TB, and 2.66 ± 1.92 μmol L⁻¹ in TC. Phosphate concentrations in the interstitial water ranged from 1.42 ± 1.63 μmol L⁻¹ in TA and 1.40 ± 1.31 μmol L⁻¹ in TB to 2.00 ± 1.34 μmol L⁻¹ in TC (Fig. 6d). Nitrate measured in the interstitial water varied from 22.98 ± 5.16 μmol L⁻¹ in TA to 19.35 ± 6.58 μmol L⁻¹ in TB and 20.56 ± 6.23 μmol L⁻¹ in TC (Fig. 6e).

Relation between the benthic macrofauna with the environmental variables. The BIOENV analysis showed a strong correlation between the community structure of the LPBR and the group of environmental variables: *T. testudinum* biomass, algae biomass, depth, and phosphate concentration in the water column ($p = 0.69$, $p = 0.023\%$). However, *T. testudinum* biomass alone had a Pearson correlation of 0.57, the highest of any individual variable, and also was present in the five best combinations of environmental variables (Table 5). The highest correlation of the four environmental variables was confirmed by the RELATE analysis, which significantly matched the similarity matrix of these variables with the biological matrix ($p = 0.697$, $p = 0.0008$).

Moreover, when we probe the correlation of environmental variables with benthic macrofaunal density, instead of macrofauna community composition, the highest correlation was given by *T. testudinum* biomass ($r^2 = 0.7$) (Fig. 7). Interestingly, the relation between benthic macrofauna density and *T. testudinum* biomass was not linear but follow a Log normal distribution with a peak of maximal benthic macrofaunal density at 2200 ± 73.34 ind m⁻² in a *T. testudinum* biomass of $800 - 1200$ g m⁻² (Fig. 7).

Table 4. Eigenvalues and correlation matrix loadings of the significant principal components (PC) of environmental variables in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, Mexico).

Variables	PC1	PC2
<i>Thalassia testudinum</i>		
Biomass	0.39	0.171
<i>Syringodium filiforme</i> biomass	-0.255	0.007
Algae biomass	0.136	-0.049
Organic carbon percentage in sediment	0.437	0.039
φ Sediment average particle diameter	-0.263	-0.271
Water temperature	0.362	0.109
Salinity	-0.388	0.173
Depth	-0.386	0.161
NO ₃ in water column	-0.251	0.245
PO ₄ in water column	-0.001	0.413
NO ₃ in sediment	0.077	0.528
PO ₄ in sediment	-0.064	0.563
Eigenvalue	4.57	2.56
Variance (%)	38.1	21.3
Cumulative (%)	38.1	59.4

DISCUSSION

The benthic macrofauna from the tropical seagrass meadow of the LPBR was composed by 10 taxonomic Classes. Their community structure responds to the heterogeneity of environmental and biological variables that change according to the environmental gradient identified from inshore to offshore. The four most important variables influencing the community structure were *T. testudinum* biomass, algae biomass, depth, and phosphate levels in the water column.

Table 5. BIOENV results for the higher Pearson correlation for each number of environmental and biological variables with the macrobenthic community.

Number of variables	Environmental variables	Pearson correlation
1	Tt	0.570
2	Tt, Al	0.609
3	Tt, Al, PO ₄ aq	0.681
4	Tt, Al, De, PO ₄ aq,	0.697
5	Tt, Al, De, PO ₄ aq, NO ₃ se	0.693

Abbreviations of environmental variables are as such: Tt: *Thalassia testudinum* biomass, Al: Algae biomass, PO₄ aq: PO₄ concentration in interstitial water of sediment column, NO₃ se: NO₃ in interstitial water of sediments. The Global test for the 999 permutations to find the highest Pearson correlation give a $p = 0.697$ and Significance level $p = 0.038$.

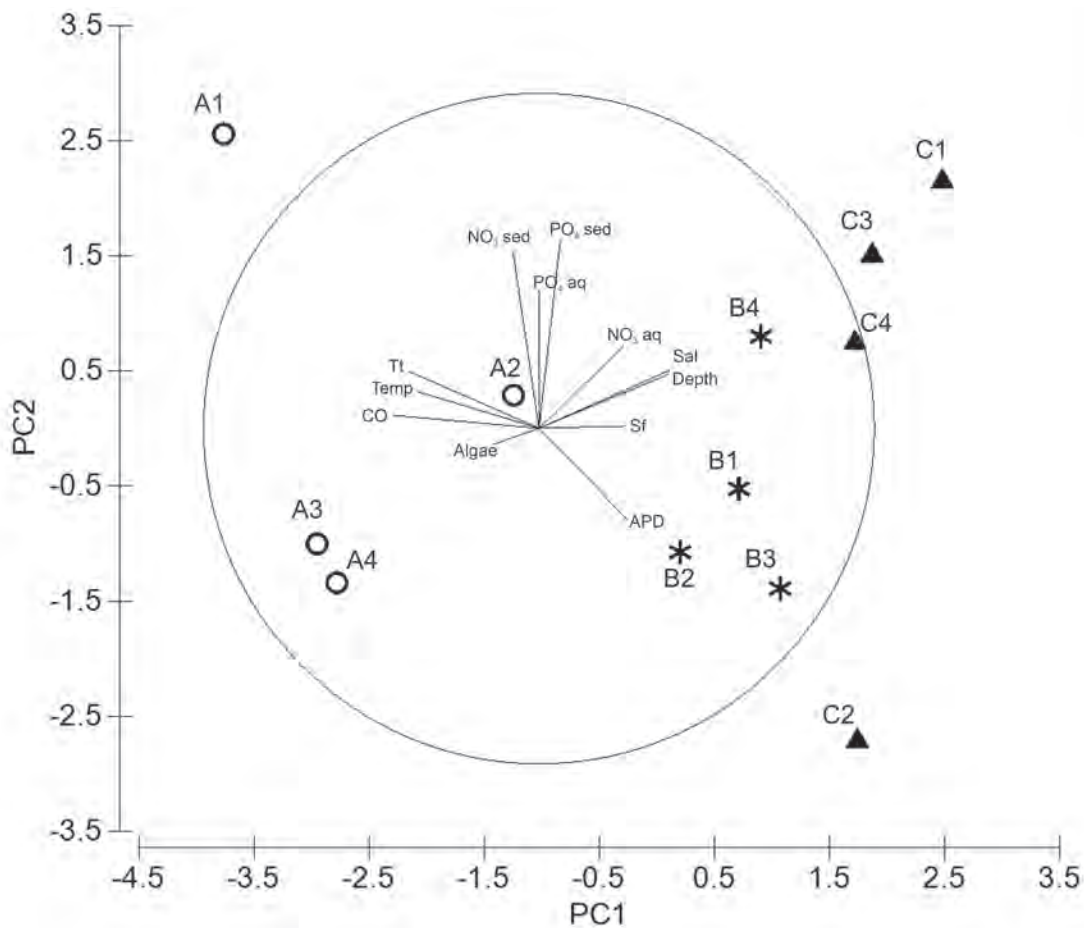
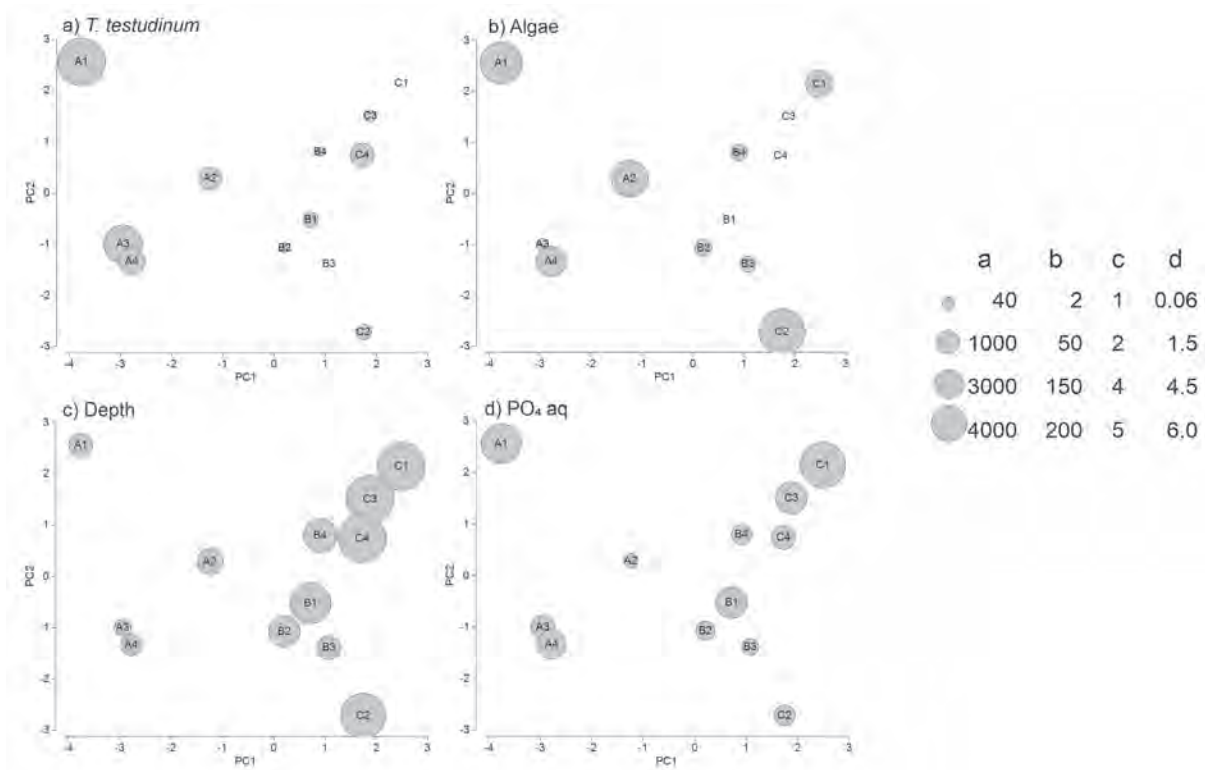


Figure 5. Principal component analysis performed with environmental variables in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México). Transect A (○), Transect B (*), and Transect C (▲). APD: average particle diameter; Sf: *Syringodium filiforme* biomass; Sal: salinity; NO₃ aq: nitrate in water column; PO₄ aq: phosphate in water column; PO₄ sed: phosphate in interstitial water of sediment; NO₃ sed: nitrate in interstitial water of sediment; Tt: *Thalassia testudinum* biomass; Temp: water temperature; CO: organic carbon percentage in dry sediment; Algae: algae biomass.

It is known that seagrasses increase the availability of habitat structures for the associated fauna (Orth *et al.*, 1984). In LPBR, *T. testudinum* biomass resulted to be the most important regulator of the macrobenthic community structure and density. The importance of algae, which in LPBR account for less than 7% of the total SAV, is probably related to food availability for many gastropod species, since seagrass is less palatable and less nutritive than algae (Hemminga & Duarte, 2000). Changes in macrofaunal composition and biomass with depth may be due to changes in light availability that affect the productivity of seagrasses directly, thus indirectly altering the community structure of the benthic macrofauna in LPBR. Phosphate concentration in the water column and sediments is not a common variable known to influence benthic macrofauna but that influence the SAV, which in turn affects benthic macrofauna. The high values of phosphate found in LPBR are most probably due to continental discharges, as a higher phosphate load was found in stations nearest to the Campeche City.

In LPBR, more taxonomic Classes were identified and a different community structure of benthic macrofauna was found compared to

other tropical seagrass meadows, as an example: the Morrocoy National Park of Venezuela (Bitter-Soto, 1999) the Card sound and Apalachee Bay in Florida (Brook, 1977; Dugan & Livingston, 1982) and even in Laguna de Terminos, Mexico (Ávila *et al.*, 2015). We suggest that this difference is due to the high degree of exposure to the open sea since LPBR is a large seagrass bed that extends around 20 to 25 km from the coast to the open sea and, except for the seagrass structures, lacks mechanical protection from waves. This study is particularly contrasting to the enclosed lagoons or estuaries of the previous mentioned studies. Given that the LPBR is an extensive seagrass bed, it presents gradual variability in the environmental conditions, which could be reflected in a highly variable community structure. The highest environmental variability was found along TA that is near to the coastline, where an important mangrove swamp occurs. TA receives an important and continuous input of underground water (Bauer-Gottwein *et al.*, 2011; Perry *et al.*, 2009), and the mangrove forest contributes to an increase on the environmental heterogeneity and the faunal migration.



Figures 6a-e. Most correlated environmental variables superimposed on the NMDS configuration of the sampling stations in Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México). a) *Thalassia testudinum* biomass; b) Algae biomass; c) Depth; d) PO_4 concentration in the interstitial water in sediment.

In this study, the maximal benthic macrofauna density was found at an optimal amount of seagrass biomass. Lower or higher densities of vegetation were associated with lower benthic macrofaunal density and diversity. Lower *T. testudinum* biomass provides a less complex spatial structure and less available food (Duffy, 2006). By contrast, high vegetation biomass produces a high accumulation of organic matter in the sediment with subsequent anoxia and high sulfide concentrations, which is toxic for seagrasses and many benthic species (Calleja *et al.*, 2007; Koch *et al.*, 2007). Particularly at the site with the highest seagrass biomass (A1), Bivalvia were absent, and only three macrobenthic taxonomic Classes were present (Gastropoda, Malacostraca, and Polychaeta). This finding is remarkable, as bivalves, especially Lucinid clams, are essential for the biogeochemistry and health of seagrasses (Reynolds *et al.*, 2007; Van der Heide *et al.*, 2012). Three stages of symbiosis between seagrasses, bivalves, and sulfide-oxidizing endosymbiont bacteria have been reported, increasing seagrass production (Van der Heide *et al.*, 2012). However, an excessive seagrass below-ground biomass obstructs the burrowing activity of Lucinids, causing an increase of their mortality rate (Rattanachot & Prathep, 2015). Therefore, the absence of bivalves at sampling site A1 could thus be a result of the high seagrass biomass and especially the below-ground seagrass biomass. The lack of the Lucinids symbiont bivalves at site A1 could be causing an instability of the seagrass ecosystem since no consumption of the H_2S by sulfide oxidant endosymbiotic bacteria could increase toxicity in sediments and, as a consequence, the decrease of the macrofauna density and diversity. We found that only a small range of

seagrass biomass is related to the maximal benthic macrofaunal density, which suggests that seagrass biomass has a strong influence on the benthic macrofaunal density in the tropical seagrass meadow of LPBR.

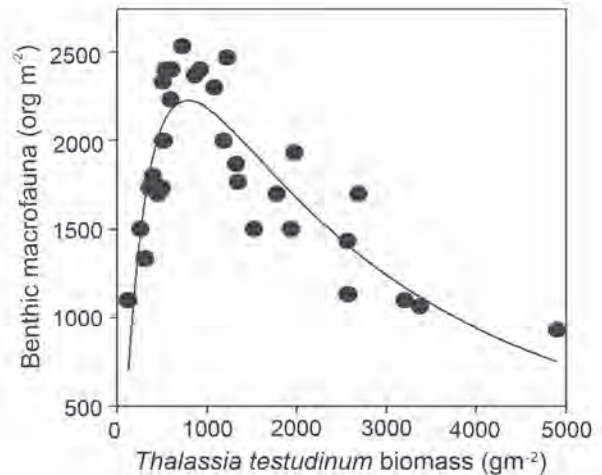


Figure 7. Relationship between benthic macrofaunal density and *Thalassia testudinum* biomass at Los Petenes Biosphere Reserve (Campeche, México). The continuous line represents the fit of the data to the mathematical model $y = a \exp[-0.5 * (\ln(x/x_0)/w)^2]$, where a is the peak of maximum benthic macrofaunal density, w is the width peak and x_0 is the *T. testudinum* biomass content at maximum benthic macrofaunal density.

The community structure and particular environmental characteristics observed at the sampling site A1 could be reflecting the human impact in LPBR. This sampling site is located at 3 km from a wastewater discharge of Campeche City. It is known that waste-water discharges of urban settlements lead to high inputs of organic carbon and nutrients, eventually changing biodiversity and disturbing marine ecosystems, such as seagrass ecosystems (Duarte, 2000; Laurila-Pant *et al.*, 2015; Pillay *et al.*, 2010). Site A1 showed the lowest benthic macrofaunal density and diversity, and the highest SAV biomass, phosphate concentration in the water column and the highest percentage of organic carbon in the sediment. Moreover, the phosphate concentrations measured in the water column at sites A1, were almost one order of magnitude higher compared to the rest of the sampling sites of the LPBR and also compared to other nearby sites in the Yucatan peninsula (Herrera-Silveira *et al.*, 2004). Bivalves are highly susceptible to contaminants and disappear from highly eutrophic seagrass meadows, such as those close to seaweed farms (Lyimo *et al.*, 2009). Similar results had already been reported in a UNESCO biosphere reserve seagrass meadow (Bologna *et al.*, 2008), they found that the most anthropogenically impacted site presented the highest seagrass biomass but the less dense and diverse macrofauna community. However, to assess the potential pollution source, its impact on the seagrass ecosystem, and the capacity for resilience of the LPBR tropical seagrass bed, it is necessary to evaluate the health status of the seagrass meadow from the LPBR by conducting a long-term monitoring program. In that way, our study provides the baseline to begin this kind of monitoring programs.

The community structure of VAS and benthic macrofauna of the LPBR turned out to be complex. In the present study, we showed the presence of the seagrass species *T. testudinum* and *S. filiforme*, several macroalgae genera, and macrobenthic specimens belonging to 10 taxonomic Classes, which help us to identify different biodiversity interactions between them. Yet, more features of this important ecosystem should be studied to have a better understanding of the ecological regulation mechanisms of this natural reserve, which is still considered as one of the most extensive and best-conserved seagrass meadows in México (CONANP, 2006). The better understanding of seagrass ecosystems is necessary to establish their good reputation and contribute to sound management strategies of seagrass ecosystems around the world.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by INECC-SEMARNAT, CONABIO Project.14712537. Fortalecimiento de la línea base del Golfo de México. Indicadores del Estado de salud de las Comunidades de pasto marino en la RBLP, Campeche. H.O.A. received a postdoctoral scholarship from PROMEP-SEP, Oficio No. PROMEP/103-5/13/3382.

REFERENCES

- ABELE, L. & W. KIM. 1986. *An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida*. Tallahassee, State Florida: Depto of Environmental Regulation. 8: 172 p.
- ÁVILA, E., B. YAÑEZ & L. E. VAZQUEZ-MALDONADO. 2015. Influence of habitat structure and environmental regime on spatial distribution patterns of macroinvertebrate assemblages associated with seagrass beds in a southern Gulf of Mexico coastal lagoon. *Marine Biology Research* 11: 755-764. DOI:10.1080/17451000.2015.1007875
- BARNES, R. S. K. & M. D. F. ELLWOOD. 2012. Spatial variation in the macrobenthic assemblages of intertidal seagrass along the long axis of an estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 173-182. DOI: 10.1016/j.ecss.2012.07.013
- BAUER-GOTTWEIN, P., B. N. GONDWE, G. CHARVET, L. E. MARIN, M. REBOLLEDO-VIEYRA & G. MEREDIZ-ALONSO. 2011. Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal* 19: 507-524. DOI:10.1007/s10040-010-0699-5
- BITTER-SOTO, R. 1999. Benthic communities associated to *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) at three localities of Morrocoy National Park, Venezuela. *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation* 47:443-452.
- BOLOGNA, A. X., R. PAPAGIAN, S. REGETZ, C. DALE. 2008. Assessment of turtle grass (*Thalassia testudinum* ex Banks koning) community structure in an UNESCO Biosphere reserve. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 365: 148-155.
- BRAVO-TZOMPANTZI, D. M., E. CASO-MUÑOZ, A. LAGUARDA-FIGUERAS, F. A. SOLÍS-MARÍN, B. E. BUITRON-SÁNCHEZ & M. ABREU-PÉREZ. 2000. *Equinodermos (Echinodermata: Echinoidea) fósiles y recientes del Golfoy Caribe Mexicano*. Gobierno de Campeche. 101 p.
- BROOK, I. M. 1977. Trophic relationships in a seagrass community (*Thalassia testudinum*), in Card Sound, Florida. Fish diets in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. *Transactions of the American Fisheries Society* 106: 219-229. DOI:10.1577/1548-8659(1977)106<219:TRIASC>2.0.CO;2
- CALLEJA, M. L., N. MARBA & C. M. DUARTE. 2007. The relationship between seagrass (*Posidonia oceanica*) decline and sulfide porewater concentration in carbonate sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 583-588. DOI:10.1016/j.ecss.2007.02.016
- CLARKE, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143. DOI:10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x
- CLARKE, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. Primer v6: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E.
- CONANP. 2006. Programa de conservación y manejo, Reserva de la Biosfera Los Petenes. CONANP. México 203 p.
- CRUZ-ÁBREGO, F., A. P. HERNÁNDEZ & V. S. WEISS. 1994. Estudios de la fauna de poliquetos (Annelida) y moluscos (Gastropoda y Bivalvia) asociada con ambientes de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y manglares (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Términos, Campeche, México. *Annales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 21: 1-13.
- DE LEÓN-GONZÁLEZ, J. A., J. R. BASTIDA-ZAVALA, L. F. CARRERA-PARRA, M. E. GARCÍA-GARZA, A. PEÑA-RIVERA, S. I. SALAZAR-VALLEJO & V. SOLÍS-WEISS. 2009. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México. 737 p.
- DE TROCH, M., S. GURDEBEKE, F. FIERS & M. VINCX. 2001. Zonation and structuring factors of meiofauna communities in a tropical seagrass bed (Gazi Bay, Kenya). *Journal of Sea Research* 45: 45-61. DOI:10.1016/S1385-1101(00)00055-1

- DUARTE, C. M. 2000. Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 117-131. DOI:10.1016/S0022-0981(00)00194-5
- DUARTE, C. M. 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation* 29: 192-206. DOI:10.1017/S0376892902000127
- DUFFY, J. E. 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 311: 233-250. DOI:10.3354/meps311233
- DUGAN, P. J. & R. J. LIVINGSTON. 1982. Long-term variation of macroinvertebrate assemblages in Apalachee Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 14: 391-403. DOI: 10.1016/S0272-7714(82)80010-3
- EKDALE, A. A. 1974. Marine molluscs from shallow-water environments (0 to 60 meters) of the northeast Yucatan coast. *Bulletin Marine Sciences* 24: 638-668.
- ESPIÑOZA-AVALOS, J. 1996. Distribution of seagrasses in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 59: 449-454.
- FIELD, J. G., K. R. CLARKE & R. M. WARWICK. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-524.
- FREDRIKSEN, S., A. DE BACKER, C. BOSTRÖM & H. CHRISTIE. 2010. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Marine Biology Research* 6: 189-200. DOI:10.1080/17451000903042461
- FUENTES, A. S., M. E. GALLEGOS & M. C. MANDUJANO. 2014. Demography of *Caulerpa paspaloides* var. *wudermanni* (Bryopsidales: Caulerpaceae) in the coastal zone of Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 62: 729-741.
- GARCÍA-CUBAS, A. 1981. *Moluscos de un sistema lagunar tropical del sur del Golfo de México (laguna de Términos Campeche)*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México. 182 p.
- GAUDETTE, H. E., W. R. FLIGHT, L. TONER & D. W. FOLGER. 1974. An inexpensive titration method for the determination of organic carbon in recent sediments. *Journal of Sedimentary Research* 44: 249-253. DOI:10.1306/74d729d7-2b21-11d7-8648000102c1865d
- HARTOG, C. & J. KUO. 2006. Taxonomy and biogeography of seagrasses. In: Larkum, A., R. J. Orth & C. M. Duarte (eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Netherlands, pp. 1-23. DOI:10.1007/978-1-4020-2983-7_1
- HECK, JR. K. L., G. HAYS & R. J. ORTH. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 253: 123-136. DOI:10.3354/meps253123
- HECK, JR., L. KENNETH & R. J. ORTH. 2006. Predation in seagrass beds. In: Larkum, R. K., J. Orth & M. C. Duarte (eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Netherlands, pp. 537-550. DOI:10.1007/978-1-4020-2983-7_22
- HEMMINGA, M. A. & C. M. DUARTE. 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press. 298 p.
- HERRERA-SILVERA, J. A., F. A. COMIN, N. ARANDA-CIREROL, L. TROCCHI & L. CAPURRO. 2004. Coastal water quality assessment in the Yucatan Peninsula: management implications. *Ocean & Coastal Management* 47: 625-639. DOI:10.1016/j.ocecoaman.2004.12.005
- KÖCH, M. S., S. A. SCHOPMEYER, O. I. NIELSEN, C. KYHN-HANSEN & C. J. MADDEN. 2007. Conceptual model of seagrass die-off in Florida Bay: Links to biogeochemical processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 73-88. DOI:10.1016/j.jembe.2007.05.031
- LAURILA-PANT, M., A. LEHIKONEN, L. UUSITALO & R. VENESJÄRVI. 2015. How to value biodiversity in environmental management?. *Ecological Indicators* 55: 1-11. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.02.034
- LEOPARDAS, V., W. UY & M. NAKAOKA. 2014. Benthic macrofaunal assemblages in multispecific seagrass meadows of the southern Philippines: Variation among vegetation dominated by different seagrass species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 457: 71-80. DOI:10.1016/j.jembe.2014.04.006
- LOTZE, H. K., H. S. LENIHAN, B. J. BOURQUE, R. H. BRADBURY, R. G. COOKE, M. C. KAY, S. M. KIRBY, M. X. KIRBY, C. H. PETERSON & J. B. C. JACKSON. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312: 1806-1809. DOI:10.1126/science.1128035
- LYIMO, T. J., E. F. MVUNGI & Y. D. MGAYA. 2009. Abundance and diversity of seagrass and macrofauna in the intertidal areas with and without seaweed farming activities in the east coast of Zanzibar. *Tanzania Journal of Science* 34: 41-52.
- McMANUS, J. 1988. Grain size determination and interpretation. *Techniques in sedimentology* 408: 112-116.
- ORTH, R. J., L. K. HECK & J. VAN MONTFRANS. 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7: 339-350. DOI:10.2307/1351618
- PÉREZ-RODRÍGUEZ, R. 1980. *Moluscos de la plataforma continental del Golfo de México y Caribe Mexicano*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX, México. 339 p.
- PEREZ, K. O., R. L. CARLSON, M. J. SHULMAN & J. C. ELLIS. 2009. Why are intertidal animals rare in the subtidal? Predation, growth and the vertical distribution of *Littorina littorea* (L.) in the Gulf of Maine. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 79-86. DOI:10.1016/j.jembe.2008.09.019
- PERRY, E., A. PAYTAN, B. PEDERSEN & G. VELAZQUEZ-OLIMAN. 2009. Groundwater geochemistry of the Yucatan Peninsula, Mexico: Constraints on stratigraphy and hydrogeology. *Journal of Hydrology* 367: 27-40. DOI:10.1016/j.jhydrol.2008.12.026
- PILLAY, D., G. M. BRANCH, C. L. GRIFFITHS, C. WILLIAMS & A. PRINSLOO. 2010. Ecosystem change in a South African marine reserve (1960-2009): role of seagrass loss and anthropogenic disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 415: 35-48. DOI: 10.3354/meps08733
- RATTANACHOT, E. & A. PRATHEP. 2015. Species-specific effects of seagrass on belowground biomass, redox potential and *Pillucina vietnamica* (Lucinidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* FirstView 95:1693-1704. DOI:10.1017/S0025315415000934

- REYNOLDS, L. K., P. BERG & J. ZIEMAN. 2007. Lucinid clam influence on the biogeochemistry of the seagrass *Thalassia testudinum* sediments. *Estuaries and Coasts* 30: 482-490. DOI:10.1007/BF02819394
- SCHLITZER, R. 2016. Ocean Data View, Available online at: <http://odv.awi.de>. (downloaded 2016).
- SHORT, F., T. CARRUTHERS, W. DENNISON & M. WAYCOTT. 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 3-20. DOI:10.1016/j.jembe.2007.06.012
- SHORT, F. T., B. POLIDORO, S. R. LIVINGSTONE, K. E. CARPENTER, S. BANDEIRA, J. S. BUJANG, H. P. CALUMPONG, T. J. B. CARRUTHERS, R. G. COLES, W. C. DENNISON, P. L. A. ERFTEMEIJER, M. D. FORTES, A. S. FREEMAN, T. G. JAGTAP, A. H. M. KAMAL, G. A. KENDRICK, W. J. KENWORTHY, Y. A. LA NAFIE, I. M. NASUTION, R. J. ORTH, A. PRATHEP, J. C. SANCIANGCO, B. VAN TUSSENBROEK, S. G. VERGARA, M. WAYCOTT & J. C. ZIEMAN. 2011. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation* 144: 1961-1971. DOI:10.1016/j.biocon.2011.04.010
- SOLIS-WEISS, V. & S. CARREÑO. 1985. Estudio prospectivo de macrofauna béntica asociada a las praderas de *Thalassia testudinum* en Laguna de Términos, Campeche, México. *Annales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 13: 201-216.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSON. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. 293 p.
- TURNER, S. J., J. E. HEWITT, M. R. WILKINSON, D. J. MORRISSEY, S. F. THRUSH, V. J. CUMMINGS & G. FUNNELL. 1999. Seagrass patches and landscapes: The influence of wind-wave dynamics and hierarchical arrangements of spatial structure on macrofaunal seagrass communities. *Estuaries* 22: 1016-1032. DOI: 10.2307/1353080
- VAN DER HEIDE, T., L. L. GOVERS, J. DE FOUW, H. OLFF, M. VAN DER GEEST, M. M. VAN KATWIJK, T. PIERSMA, J. VAN DE KOPPEL, B. R. SILLIMAN, A. J. P. SMOLDERS & J. A. VAN GILS. 2012. A Three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems. *Science* 336: 1432-1434. DOI:10.1126/science.1219973
- VAN TUSSENBROEK, B. I., J. CORTÉS, R. COLLIN, A. C. FONSECA, P. M. H. GAYLE, H. M. GUZMÁN, G. E. JÁCOME, R. JUMAN, K. H. KOLTES, H. A. OXFENFORD, A. RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, J. SAMPER-VILLARREAL, S. R. SMITH, J. J. TSCHIRKY & E. WEIL. 2014. Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PLoS ONE* 9: e98377. DOI:10.1371/journal.pone.0090600
- WAYCOTT, M., C. M. DUARTE, T. J. B. CARRUTHERS, R. J. ORTH, W. C. DENNISON, S. OLYARNIK, A. CALLADINE, J. W. FOURQUREAN, K. L. HECK, A. R. HUGHES, G. A. KENDRICK, W. J. KENWORTHY, F. T. SHORT & S. L. WILLIAMS. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12377-12381. DOI:10.1073/pnas.0905620106
- WINFIELD, I., E. ESCOBAR-BRIONES & F. ÁLVAREZ. 2007. *Clave para la identificación de los anfípodos bentónicos del golfo de México y el sector norte del mar Caribe*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 197 p.
- YAMADA, K., M. HORI, Y. TANAKA, N. HASEGAWA & M. NAKAOKA. 2007. Temporal and spatial macrofaunal community changes along a salinity gradient in seagrass meadows of Akkeshi-ko estuary and Akkeshi Bay, northern Japan. *Hydrobiologia* 592: 345-358. DOI:10.1007/s10750-007-0767-6

Descripción de la primera zoea del cangrejo araña *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea)

First zoea description of spider crab *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea)

Pablo Monsalvo-Spencer, Teodoro Reynoso-Granados, Gabriel Robles-Villegas y Mario Monteforte-Sánchez

Recibido: 14 de junio de 2018.

Aceptado: 30 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

RESUMEN

Antecedentes: El estudio de los cambios morfológicos del desarrollo embrionario hasta los estadios de zoeas y megalopa es fundamental para el cultivo de crustáceos y para diferenciar una especie de otra en la clasificación de los decápodos. **Objetivos:** Identificar las características morfológicas de la primera zoea de *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871), para diferenciarla de las primeras zoeas de las especies del mismo género. **Métodos:** Se recolectaron hembras ovígeras de *S. debilis* y se mantuvieron en cautiverio. De los huevos desovados se identificaron estadios del desarrollo embrionario y se estudió la morfología de la primera zoea con un microscopio compuesto de campo claro, provisto de una cámara digital y el software Image Pro®. **Resultados:** Los huevos tienen un diámetro de 380-450 µm, son color naranja. Los estadios embrionarios identificados fueron: divisiones múltiples, blástula, gástrula y el de pre-zoea. En las primeras zoeas recién eclosionadas se identificaron las siguientes características morfológicas: la espina dorsal recta es 10% más grande que la longitud del caparazón; una espina triangular en la región frontal del caparazón, un par de cromatóforos en las inmediaciones de cada somita y ramas furcales del telson con espinas terminales grandes y curvadas. **Conclusiones:** Estas características morfológicas de la primera zoea de *S. debilis* permiten diferenciarla de las primeras zoeas del mismo género como son *S. seticornis* y *S. lanceolatus*.

Palabras clave: morfología, primera zoea, *Stenorhynchus debilis*

Programa de Acuacultura, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Instituto Politécnico Nacional 195, col. Playa Palo de Santa Rita Sur, La Paz, Baja California Sur, 23090. México.

***Corresponding author:**

Teodoro Reynoso-Granados: e-mail: treynoso04@cibnor.mx

To quote as:

Monsalvo-Spencer P., T. Reynoso-Granados, G. Robles-Villegas & M. Monteforte-Sánchez. 2020. Descripción de la primera zoea del cangrejo araña *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Hidrobiológica* 30 (1): 13-19.

ABSTRACT

Background: The study of the morphological changes in embryonic development up to the stages of zoea and megalopa, is essential for the culture of crustacean and to distinguish one species from another in the classification of the decapods. **Goals:** Identify the morphological characteristics of the first zoea of *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871), to differentiate from the first zoeas of species of the same genus. **Methods:** *S. debilis* ovigerous females were collected and kept in captivity. From spawned eggs the stage of embryonic development was identified and the morphology of the first zoea was studied, using a bright field microscope equipped with a digital camera and Image Pro® software. **Results:** The orange eggs are 380-450 µm of diameter. The embryonic identified stages were: multiple divisions, blastula, gastrula and pre-zoea. The following morphological characteristics of the first zoea were identified: the straight spine 10% larger than the length of the carapace; a triangular spine in the frontal region of the carapace, a pair of chromatophores in the vicinity of each somite and fur branches of the telson with large and curved terminal spines. **Conclusions:** These morphological characteristics of the first zoea of *S. debilis* make it possible differentiate from the first zoeas of the same genus, such as *S. seticornis* and *S. lanceolatus*.

Keywords: morphology, first zoea, *Stenorhynchus debilis*

INTRODUCCIÓN

El desarrollo del cultivo de especies de ornato obedece al interés que originan por las altas cotizaciones que alcanzan en los mercados del mundo; en los países en vías de desarrollo, esta industria es importante por la adquisición de divisas a través de su exportación (Lango-Reynoso *et al.*, 2012). No obstante, las etapas iniciales en los cultivos fueron las experiencias logradas en el desarrollo larval y en la metamorfosis, que han permitido incorporarlas a cultivos a mayor escala y en ambientes naturales o seminaturales (Scelzo, 1974; Fotedar & Phillips, 2011). Por consiguiente, uno de los aspectos principales para realizar un cultivo es el estudio del desarrollo embrionario hasta juvenil que involucra cambios morfológicos, de hábitos, de conducta y fisiológicos. Esta información ayuda a determinar si la especie es adecuada para el cultivo, en términos económicos y biológicos.

En los crustáceos decápodos, es fundamental realizar descripciones detalladas de la morfología de embriones y larvas para la clasificación (Rice & Ingle, 1975; Rice, 1980), comprender su ciclo de vida (Jalihal *et al.*, 1993; Anger, 1995), las relaciones stock-reclutamiento (Lindley, 1987; Wehrmann, 1989; Lindley *et al.*, 1993; Palma, 1994; Palma & Arana, 1997) y la ecología planctónica (Morgan, 1992). Desafortunadamente, esta información no existe en muchas especies de crustáceos en la acuariofilia marina, como es el caso del cangrejo *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871). Este cangrejo perteneciente a la Superfamilia Majoidea, son conocidos comúnmente como “cangrejos araña” (Hendrickx, 1995; 1999). *S. debilis* tiene una morfología y coloración vistosa convirtiéndolo en una especie comercial, además se considera una especie potencial para cultivo (Martínez-Pecero *et al.*, 2009; Olivotto *et al.*, 2011). Sin embargo, se continúa recolectando en las poblaciones silvestres localizadas desde Bahía Magdalena, Baja California y el Golfo de California, México hasta Chile y las Islas Galápagos (Rathbun, 1925; Crane, 1937; Garth, 1991).

El objetivo del presente trabajo fue determinar las principales características de la primera zoea de *S. debilis*, que es descrita por primera vez, como resultado de la primera etapa del cultivo, se indica las diferencias morfológicas entre las zoeas de *S. seticornis* (Herbst, 1788) y *S. lanceolatus* (Brullé, 1837). Además se hace mención de la técnica empleada en el cultivo de larvas obtenidas en cautiverio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta y mantenimiento de hembras ovígeras. Hembras ovígeras de *S. debilis* de 19 a 32,5 mm de longitud total del caparazón fueron capturadas con canastas Nestier®, que actuaron como refugios, sumergidas entre 10 y 15 m de profundidad, en el canal principal de la Isla Gaviota (24°17'21" N, 110°20'26" O), bahía de La Paz, B.C.S., México. Las capturas se efectuaron entre mayo y agosto de 2015. Las hembras capturadas se transportaron en cajas térmicas con agua de mar (22 °C y 37 ups), al laboratorio húmedo del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), La Paz, B.C.S.

En las hembras ovígeras capturadas se determinó el estadio del desarrollo de los embriones en muestras de huevos (n= 20), separándolos del abdomen con agujas finas y pinzas de disección. Las hembras ovígeras con huevos (n= 10) en divisiones múltiples a blástula, se mantuvieron individualmente en contenedores rectangulares de fibra de vidrio (45 x 30 x 35 cm), con 35 L de agua marina filtrada a 1 µm tratada con

luz UV, a una salinidad de 36-37 ups y a una temperatura de 24-25 °C, correspondientes a la media anual del agua marina del área de recolección (Cáceres-Puig, 2012). Se alimentaron *ad libitum* con pellets de camarón con 35% de proteína (PIASA®, La Paz, B.C.S., México) y músculo de almeja catarina (*Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842) en proporción 1:1 p/p. El alimento no consumido y las heces fueron extraídas mediante sifón cada 24 h.

Para determinar el avance del desarrollo de los embriones se muestrearon huevos (n= 20) cada 48 h. La morfometría de los huevos se efectuó con un microscopio estereoscópico y un microscopio compuesto de campo claro. La identificación de los estadios se realizó como describe González-Pisani & López-Greco (2014).

Cultivo y registro morfológico de la primera zoea. Las primeras zoeas eclosionadas se recuperaron por medio de un tamiz de 300 µm y fueron colocadas en un contenedor circular de fibra de vidrio de 80 L, con flujo cerrado de agua marina filtrada a 1 µm, tratada con luz UV y aireación constante, a 24-25 °C y 37 ups. Las larvas de cada hembra se cultivaron por separado utilizando la tecnología descrita para *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879), la cual dio buenos resultados en *S. seticornis* (Mendes & Valença, 2008), además se aplicó la dieta descrita por Yamasaki-Granados *et al.* (2013) para larvas de *M. americanum* (Bate, 1868), que consiste en micro-particulado SELCO INVE® (60x10³ partículas ml⁻¹), y una mezcla de rotíferos, 1 ml⁻¹ (*Brachionus plicatilis* (Müller, 1786)) y nauplios de *Artemia* (Leach, 1819) en proporción 1:1. Las primeras zoeas se muestrearon cada 24 h (n=20) y se fijaron en formol al 4%. Las observaciones de la morfología se efectuaron con un microscopio compuesto de campo claro, provisto de una cámara digital y el software Image Pro® que permitió la captura de imágenes y medición de larvas. Para el análisis comparativo de las estructuras de la primera zoea con las de otras especies del mismo género, se consideraron los caracteres externos de la espina dorsal, caparazón, antenas, anténulas, estructuras mandibulares (mandíbula, maxilula y maxila), abdomen, telson, maxilípedos y la longitud total (longitud del extremo anterior del caparazón al extremo distal del telson). Los esquemas se realizaron a partir de las imágenes con el programa Corel Draw X3®.

RESULTADOS

Mantenimiento de hembras. En las hembras ovígeras se observó un comportamiento agonístico, relacionado con el territorio (área circundante al refugio) y predominio de tamaño. Este comportamiento ocurrió en todas las tallas, las hembras de menor talla fueron las más sojuzgadas. Este comportamiento se controló separando las hembras individualmente. Algunas hembras ovígeras (n= 4) comieron sus huevos hasta terminar con ellos. Sin embargo, la mayoría de las hembras tienen una conducta parental durante el desarrollo de los embriones hasta la liberación de las primeras zoeas y la mayor parte del tiempo agitan los apéndices del abdomen para airear y limpiar los huevos.

Desarrollo de embriones. Los huevos tienen forma esférica con diámetro de 380 a 450 µm. Están constituidos por el pedúnculo coriónico, el corion y el embrión (Fig. 1A). En los embriones se identificó el estadio de divisiones múltiples de forma esférica de 396 ± 27 µm de diámetro de color naranja (Fig. 1B). Después del desarrollo de blástula-gástrula, se originó el estadio de pre-zoea, de forma ovoide de 550 ± 20 µm en el diámetro mayor. En las pre-zoeas liberadas del corion en forma manual, se observó la porción cefálica o cefalón, de un diámetro de 525

$\pm 25 \mu\text{m}$, destacan los lóbulos ópticos de $250 \mu\text{m}$ de diámetro, de color negro (Fig. 1C). A partir de este estadio se desarrollan cromatóforos de color naranja. En la parte posterior de cada lóbulo óptico está un cromatóforo de $15 \mu\text{m}$. La porción cefálica tiene un canal ventral donde se pliega el abdomen hasta la eclosión. Entre la porción cefálica y el abdomen hay un cromatóforo de $20 \mu\text{m}$. El abdomen es de una longitud de $810 \pm 10 \mu\text{m}$, dividido en cinco somitas.

Descripción de la primera zoea. En las primeras zoeas recién eclosionadas se distingue la espina dorsal, la estructura mandibular (mandíbula, maxilula y maxila), antenas, anténulas y telson (Fig. 1D). Después de diez horas de la eclosión, las primeras zoeas miden $0.60\text{-}0.64 \text{ mm}$ de longitud de caparazón y $1.60\text{-}1.88 \text{ mm}$ de longitud total y se identificaron las siguientes estructuras:

En el caparazón (Fig. 2A): Ojos sésiles, ausencia de espina rostral y laterales. Espina dorsal recta es 10% más larga que el caparazón. Se observan espínulas en la porción posterior del caparazón, la cantidad disminuye hacia la parte intermedia, y están ausentes en porción fron-

tal. Una protuberancia en el centro de la porción frontal del caparazón, (Fig. 2B), y arriba de la protuberancia y a cada lado de ella con orientación lateral se encuentra una espina triangular ($60\text{-}65 \mu\text{m}$ de altura, $40\text{-}42 \mu\text{m}$ de base). Arriba de cada espina triangular lateral se localiza una pequeña seta de $30 \mu\text{m}$ de largo. En la base de la espina dorsal hay un par de setas laterales y otras dos setas anteriores. Una gran seta se encuentra posterior al ojo y por arriba de él. La parte posterior del caparazón se alarga hacia el abdomen, por encima de los somitas 1, 2 y parte del somita 3. Tres cromatóforos se localizan arriba de la estructura mandibular y dos cromatóforos en las inmediaciones con el abdomen. El abdomen (Fig. 2C) es de $950 \pm 50 \mu\text{m}$ de longitud, formado por cinco somitas más el telson. El somita 1 es el más largo ($285 \pm 15 \mu\text{m}$); somitas 2, 4 y 5 son medianos ($212 \pm 18 \mu\text{m}$), y el somita 3 es el más pequeño ($163 \pm 12 \mu\text{m}$). Procesos laterales intermedios en somita 2 (direccionados anteriormente) y somita 3 (direccionados posteriormente). Procesos laterales en posición posterior en somitas 1, 4 y 5. Cromatóforos de $15 \pm 4 \mu\text{m}$, entre las inmediaciones de cada somita.

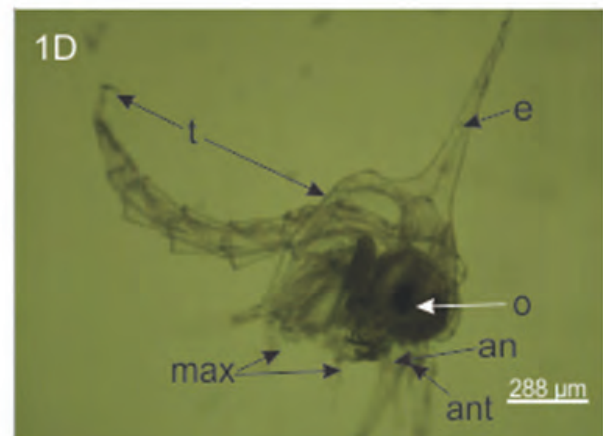
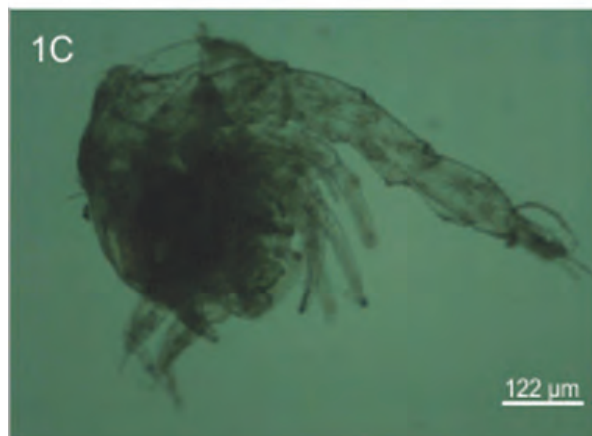
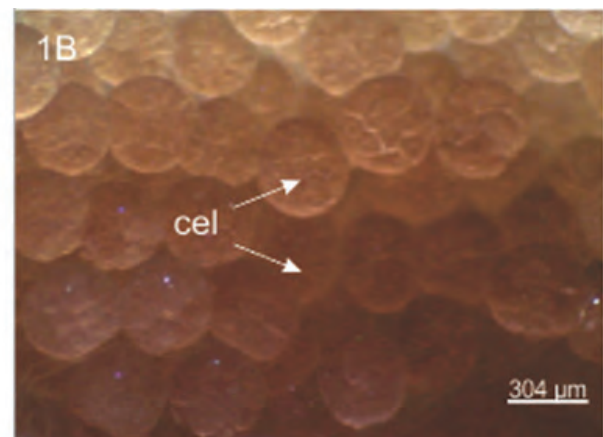
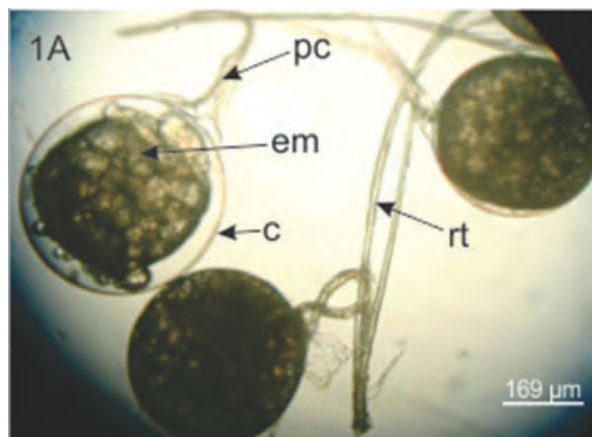
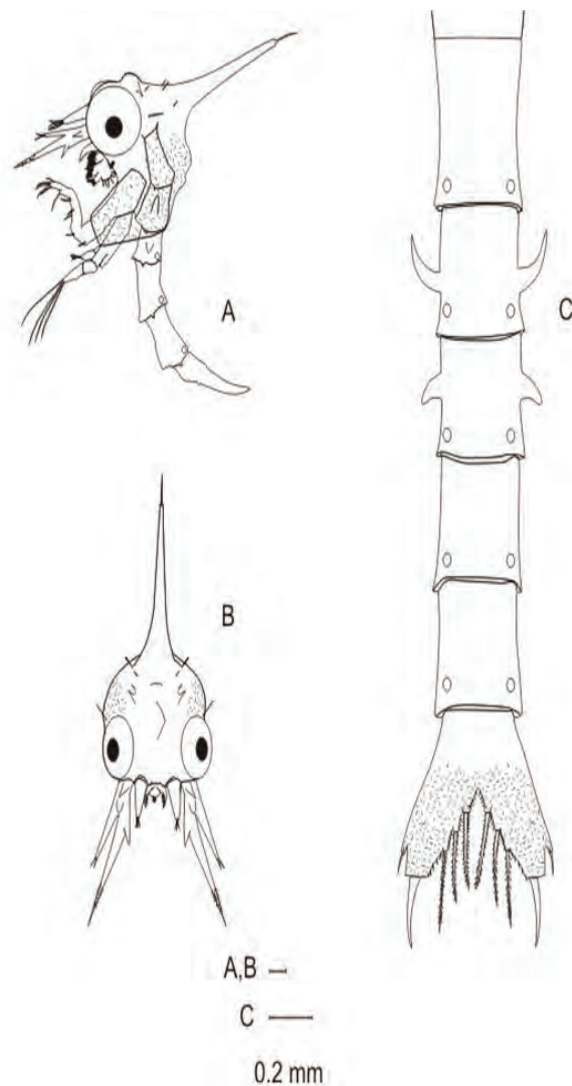


Figura 1A-D. Características morfológicas del embrión y primera zoea de cangrejo araña *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871). 1A) Huevo, c: corion, em: embrión, pc: pedúnculo coriónico, rt: rama terciaria del eje principal del racimo; 1B) Divisiones múltiples del embrión, cel: célula embrionaria; 1C) Larva pre-zoea; 1D) Larva primera zoea, a: abdomen, an: antena, ant: anténula, ed: espina dorsal, max: maxilípedos, o: ojo.



Figuras 2A-C. Primera zoea de *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871) . A) Vista lateral; B) Vista frontal; C) Abdomen, vista dorsal. Las barras de escala representan 0.2 mm

El telson: Es bifurcado, cada rama furcal con una espina lateral externa y una espina terminal gruesa ligeramente curva de apariencia prominente, de igual longitud a las setas de las ramas furcales. Los márgenes internos de las furcas con sétulas. Entre los márgenes internos de las ramas furcales seis setas dispuestas simétricamente, tres a cada lado de la escotadura media. Las setas son de tipo plumosas natatorias.

Las anténulas (Fig. 3A): en posición antero ventral, son triangulares y unirramias, tiene exopodito no segmentado con cuatro setas terminales de diferentes longitudes. El endopodito está ausente. Las anténulas son 40% más cortas que el exopodito de las antenas.

Las antenas (Fig. 3B): el propodito es ligeramente más grande que el exopodito y tiene un proceso espinoso no denso intermedio. La base de la antena tiene una espina grande central y otra espina de igual tamaño en posición lateral media de la porción no espinosa del

propodito. El endopodito es reducido y semeja a un pequeño brote; el exopodito tiene dos espinas subterminales. Las antenas son de menor longitud que la espina dorsal.

Mandíbula (Fig. 3C): tiene tres líneas de dientes. En el margen anterior presenta una línea de dientes pequeños en relación al tamaño de los demás dientes. Tiene una línea ventral intermedia con un diente prominente en el extremo posterior de la mandíbula, los demás dientes son del mismo tamaño. En el margen posterior, existe un diente prominente en el extremo anterior de la mandíbula, los demás dientes son de igual tamaño a los de la línea ventral.

Maxilula (Fig. 3D): coxopodito con seis setas terminales anchas de diferente longitud: dos setas largas centrales, dos setas medianas una a cada lado de las centrales, dos setas chicas, una a cada lado de las medianas. Basipodito con seis procesos setales de diferente tamaño,

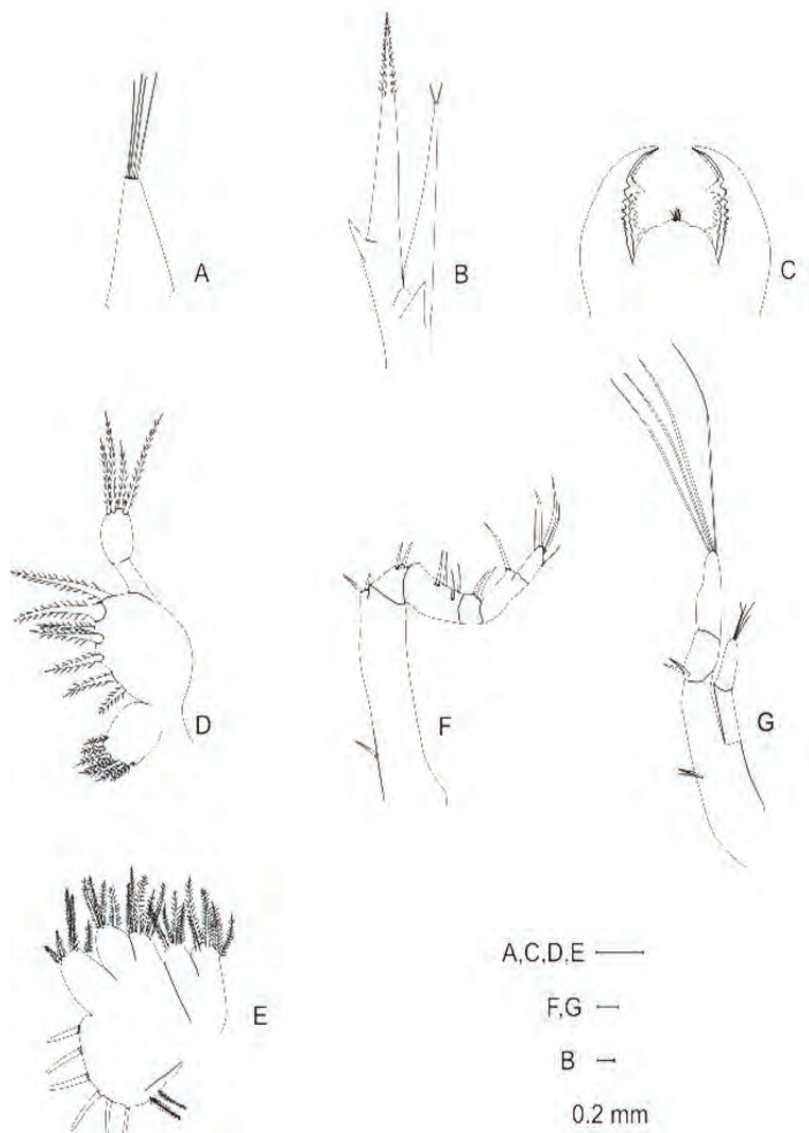
las setas tres y cuatro están al mismo nivel y una espina pequeña cerca de la seta de menor tamaño. Endopodito dividido en 2 segmentos, el segmento proximal liso; el segmento distal con cuatro setas terminales de diferente tamaño.

Maxila (Fig. 3E): coxopodito bilobulado con 6+4 setas. Basipodito bilobulado con 5+6 setas. Endopodio con cinco setas terminales. Escafognatito (exopodito ensanchado) con seis setas marginales muy poco densas de igual tamaño, y un proceso apical con dos setas de igual tamaño.

Primer maxilipedo (Fig. 3F): con setas de diferente tamaño en el margen posterior del basipodito y del exopodito. Basipodito con una seta en la base y dos setas subapicales. El exopodito está compuesto por cuatro segmentos de diferentes longitudes: el primer segmento proximal con dos setas intermedias y dos setas subapicales; el se-

gundo segmento (unido al proximal) con dos setas apicales; el tercer segmento con una seta subapical; el cuarto segmento distal con una seta subapical, y cuatro setas terminales de diferente tamaño.

Segundo maxilipedo (Fig. 3G): setas en el margen posterior del basipodito y exopodito. El basipodito con una seta. El exopodito está compuesto por dos segmentos de diferente tamaño: el segmento proximal con dos setas; el segmento distal con cuatro setas terminales. El endopodito está compuesto por dos segmentos de igual tamaño: el segmento proximal liso, y el segmento distal con cuatro setas terminales de diferente tamaño. Las larvas agotaron el vitelo a los 3-4 días de su eclosión. Se observó que las larvas cultivadas no comieron, por lo que ocurrió mortalidad gradual hasta 100% entre los días 6-7 después de la eclosión.



Figuras 3A-G. Primera zoea de *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871) A) Anténula; B) Antena; C) Mandíbula, vista posterior; D) Maxílula; E) maxila; F) Primer maxilipedo; G) Segundo maxilipedo. Las barras de escala representan 0.2 mm

DISCUSIÓN

En este estudio se considera que la conducta agonística de *S. debilis* se atribuye a la dinámica natural de la especie, ya que es una especie difícil de mantener en grupos de congéneres, al no ser una especie gregaria como *Lysmata wurdemanni* (Gibbes, 1850) o *L. californica* (Stimpson, 1886) (Simoes, 2004). Por lo que se considera que la capacidad de adaptación de *S. debilis* en cautiverio, está relacionada en facilitar la jerarquía social y proveer condiciones similares al del medio natural.

Las investigaciones sobre el desarrollo embrionario hasta juvenil de los cangrejos marinos ornamentales son escasas, en el caso de *S. debilis* no hay registro de las características morfológicas y de la metamorfosis del embrión hasta juvenil. De los estadios embrionarios hasta la primera zoea de *S. debilis* se identificaron los estadios de divisiones múltiples, blástula, gástrula y de prezoa. Estos estadios han sido identificados en diversos trabajos de cangrejos araña como en *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne-Edwards & Lucas, 1842) and *Libinia spinosa* (H. Milne-Edwards, 1834) (González-Pisani *et al.*, 2013). Las características morfológicas del caparazón y abdomen de la primera zoea de *S. debilis* son posible distinguirlas de las primeras zoeas de las otras especies del mismo género. En el caso de *S. seticornis* (Yang, 1976) y *S. lanceolatus* (Paula, 1987; Paula & Cartaxana, 1991), se ha descrito el desarrollo larvario completo. La primera zoea de *S. debilis* tiene la morfología de las larvas de primera zoea de los Brachyuros, caracterizadas por un caparazón redondeado en forma de casco, ojos sésiles; anténula entera con estetascos en la parte apical, abdomen suspendido bajo el caparazón; dos pares de maxilípedos birrámeos (Fagetti, 1960; Pohle *et al.*, 1999). La antena, la espina dorsal y el telson son similares a los descritos para la familia Inachidae (Sandifer, 1972; Rice, 1980). Las diferencias entre la primera zoea de *S. debilis* con las primeras zoeas de *S. seticornis*, y de *S. lanceolatus*, son evidentes en la espina dorsal, el caparazón y el telson. En *S. debilis* la espina dorsal es recta y aproximadamente un 10% más grande que la longitud del caparazón, mientras la espina dorsal de *S. seticornis*, y de *S. lanceolatus* son casi iguales a la longitud del caparazón y ligeramente curvadas.

El caparazón de *S. debilis* solo presenta una pequeña protuberancia frontal, y arriba de ella, tres pequeñas espinas triangulares (dos laterales y una al frente del caparazón), en contraste con el caparazón de *S. seticornis* que presenta una inflación en la parte postero-lateral, en forma triangular, y una gran protuberancia frontal (Yang, 1976). El caparazón de *S. lanceolatus* es diferente ya que tiene tres espinas prominentes y desiguales, en la superficie lateral del caparazón, y la gran protuberancia frontal. En las tres especies, el caparazón tiene espinulas posteriores que se desvanecen frontalmente, presencia de setas, que varían en la posición, aunque la mayoría son frontales y algunas laterales. En estas especies el abdomen está formado por cinco somitas, y las similitudes ocurren entre los somitas 2-4 por la presencia de procesos laterales intermedios. Con respecto al telson de *S. seticornis* y *S. lanceolatus* son casi similares, y se diferencian del telson de *S. debilis* por la presencia en las ramas furcales de una espina grande terminal, del mismo tamaño al de las setas del telson. Por otra parte, entre *S. seticornis*, *S. lanceolatus* y *S. debilis* hay similitudes en la constitución de las antenas, coinciden con las características de los majidos, el endopodito está en forma de un brote en el primer estadio larval (Rice, 1980), también existen coincidencias en la forma cónica de las anténulas, y en la conformación de las mandíbulas, maxilulas y maxilas, la diferencia solo

radica en el número de estetascos, y de setas, ya que las setas son de tipo plumosas natatorias.

En términos generales, los primeros maxilípedos de las zoeas de la familia Inachidae son birramios debido a la cercanía de las estructuras mandibulares, tienen un mayor número de segmentos y setas que los segundos maxilípedos. En *S. seticornis* los dos pares de maxilípedos son birrámeos, mientras en *S. lanceolatus* y *S. debilis* el primer maxilípedo es unirramio y el segundo maxilípedo es birrámeo, existe desigualdad en el número de segmentos en el exopodito, en *S. debilis* está formado por dos segmentos.

El patrón típico del desarrollo larval en cangrejos majoideos consiste de dos estadios de zoeas (I, II) y una megalopa, desafortunadamente, en este trabajo no se logró describir la zoea II y la megalopa por inanición de la primera zoea. Con el fin de obtener juveniles de *S. debilis* en el laboratorio, en próximos cultivos se probarán otros alimentos con base a las dietas probadas en larvas de *S. seticornis* que permitieron obtener una sobrevivencia de 30% con la tecnología descrita para *M. rosenbergii* (Mendes & Valença, 2008).

AGRADECIMIENTOS

A la empresa Perlas del Cortés, S. de R.L.M.I. por el acceso a instalaciones acuícolas para la captura de los cangrejos. A Dayla Alhelí Gutiérrez Mendoza por la colaboración en la captura de los ejemplares. A Gerardo Hernández García por la edición de las fotografías.

REFERENCIAS

- ANGER, K. 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval energetics. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 119-145.
- CÁCERES-PUIG, J. I. 2012. Dinámica del reclutamiento de juveniles de concha nácar *Pteria sterna* en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado en Ciencias (Uso, Manejo y Preservación de Recursos Naturales), CIBNOR. La Paz, B.C.S., México. 145 p.
- CRANE, J. 1937. The Templeton Crocker Expedition. III. Brachygnathous Crabs from the Gulf of California and the West Coast of Lower California. *Zoologica. New York Zoological Society* 22 (Part1): 47-78.
- FAGETTI, E. 1960. Primer estadio larval de cuatro crustáceos braquiuros de la bahía del Valparaíso. *Revista de Biología Marina* 10: 143-154.
- FOTEDAR, R. K. & B. F. PHILLIPS. 2011. *Recent Advances and New Species in Aquaculture*. Wiley-Blackwell, USA. 416 p.
- GARTH, J. S. 1991. Taxonomy, distribution, and ecology of Galapagos Brachyura. In: James, J. (ed.). *Topics in Geobiology*. Plenum Publishing Corporation, pp.123-145. DOI: 10.1007/978-1-4899-0646-5_6.
- GONZÁLEZ-PISANI, X., G. GASPAR-DELLATORRE & L. LOPEZ-GRECO. 2013. Embryology of the spider crabs *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne-Edwards & Lucas 1842) and *Libinia spinosa* (H. Milne-Edwards 1834) (Brachyura, Majoidea). *Zootaxa* 3718 (4): 301-316. DOI: 10.11646/zootaxa.3718.4.1
- GONZALEZ-PISANI, X. & L. LOPEZ-GRECO. 2014. Comparative reproductive effort and fecundity in the spider crabs, *Leurocyclus tuberculo-*

- sus and *Libinia spinosa* (Majoidea, Brachyura). *Zoological Science* 31(4): 244-250.
- HENDRICKX, M. E. 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 65: 125-150.
- HENDRICKX, M. E. 1999. *Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México. 274 p.
- JALIHAL, D. R., K. N. SANKOLLI & S. SHENOY. 1993. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 65: 365-376.
- LINDLEY, J. A. 1987. Continuous plankton records: the geographical distribution and seasonal cycles of decapod crustacean larvae and pelagic post-larvae in the North-eastern Atlantic Ocean and the North Sea, 1981-3. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 67: 145-167.
- LINDLEY, J. A., R. WILLIAMS & H. G. HUNT. 1993. Anomalous seasonal cycles of decapod crustacean larvae in the North Sea plankton in an abnormally warm year. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172: 47-67.
- LANGO-REYNOSO, F., M. CASTAÑEDA-CHÁVEZ, J. E. ZAMORA-CASTRO, G. HERNÁNDEZ-ZÁRATE, M. RAMÍREZ-BARRAGÁN & E. SOLÍS-MORÁN. 2012. La acuariofilia de especies ornamentales marinas: un mercado de retos y oportunidades. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40 (1): 12-21.
- MARTÍNEZ-PECERO, R.E., B. ANGUAS-VÉLEZ, J. ARVIZU-MARTÍNEZ, M. CONTRERAS-OLGUÍN, L. FLORES-MONTIJO, P. G. GONZÁLEZ-RAMÍREZ, D. GUTIÉRREZ-MENDOZA, D. E. HERNÁNDEZ-CEBALLOS, E. MATUS-NIVÓN & R. RAMÍREZ-SEVILLA. 2009. Inducing spawning by temperature and photoperiod to ornamental fish and crustaceans from the Gulf of California, Mexico. *World Aquaculture Society* September 25-29: 548
- MENDES, N.G. & R. VALENÇA. 2008. Observações preliminares sobre o desenvolvimento larval do caranguejo aranha *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788) (Decapoda: Brachyura: Majidae) en laboratorio. *Bolletim do Instituto de Pesca, São Paulo* 34 (2): 325-329.
- MORGAN, S. G. 1992. Predation by planktonic and benthic invertebrates on larvae of estuarine crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 163: 91-110.
- OLIVOTTO, I., M. PLANAS, N. SIMÕES, G.J. HOLT, M.A. AVELLA & R. CALADO. 2011. Advances in Breeding and Rearing Marine Ornamentals. *Journal of the World Aquaculture Society* 42 (2): 135-166. DOI:10.1111/j.1749-7345.2011.00453.x
- PALMA, S. 1994. Distribución y abundancia de larvas de langostino colorado *Pleuroncodes monodon* frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 22: 13-29. DOI: 10.4067/S0717-71781994002200002
- PALMA, S. & P. ARANA. 1997. Aspectos reproductivos del langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837), frente a la costa de Concepción, Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 25: 203-221. DOI:10.4067/S0717-71781997002500015
- PAULA, J. 1987. The first zoeal stage of *Stenorhynchus lanceolatus* (Brullé, 1837) (Decapoda, Brachyura, Majidae). *Crustaceana* 53 (3): 276-280.
- PAULA, J. & A. CARTAXANA. 1991. Complete Larval Development of the Spider Crab *Stenorhynchus lanceolatus* (Brullé, 1837) (Decapoda, Brachyura, Majidae), Reared in the Laboratory. *Crustaceana* 60 (2): 113-122. DOI: 10.1163/156854091X00335.
- POHLE, G., F. L. MANTELATTO, M. L. NEGREIROS-FRANZOZO & A. FRANZOZO. 1999. Larval Decapoda (Brachyura). In: Boltovskoy, D. (ed.). *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Leiden, pp. 1281-1351.
- RATHBUN, M. J. 1925. The spider crabs of America. *Bulletin of the U. S. National Museum* 129: 1613.
- RICE, A. L. & R. W. INGLE. 1975. A comparative study of the larval morphology of the British portunid crabs *Macropipus puber* (L.) and *M. holsatus* (Fabricius), with a discussion of generic and sub-familial larval characters within the Portunidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 28 (4): 123-151.
- RICE, A. L. 1980. Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Transactions of the Zoological Society of London* 35: 271-424. DOI: 10.1111/j.1096-3642.1980.tb00060.x.
- SANDIFER, P. 1972. Morphology and ecology the Chesapeake bay decapods crustacean larvae. Ph. D. Thesis. University of Virginia, Charlottesville. 38 p.
- SCELZO, M. A. 1974. *Técnicas para la producción y obtención de larvas, postlarvas y juveniles en el cultivo de crustáceos en América Latina*. Simposio FAO/CARPAS sobre acuicultura en América Latina, Montevideo, Uruguay. 17 p.
- SIMÕES, N. 2004. *Revisión de la biología, alimentación y reproducción de camarones ornamentales de la Península de Yucatán, México (Crustacea: Decapoda: Caridae)*. Universidade do Algarve, Centro de Ciencias do Mar Portugal, Algarve, Portugal. 48 p.
- WEHRTMANN, I. S. 1989. Seasonal occurrence and abundance of caridean shrimp larvae at Helgoland, German Bight. *Helgoländer Meeresunters* 43: 87-112. DOI: 10.1007/BF02365553.
- YAMASAKI-GRANADOS, S., M. GARCÍA-GUERRERO, F. VEGA-VILLASANTE, F. CASTELLANOS-LEÓN, R. O. CAVALLI & E. CORTÉS-JACINTO. 2013. Experimental culture of the river prawn *Macrobrachium americanum* larvae (Bate, 1868), with emphasis on feeding and stocking density effect on survival. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41 (4): 793-800. DOI: 10.3856/vol41-issue4-fulltext-16.
- YANG, T. W. 1976. Studies on the Western Atlantic arrow crab Genus *Stenorhynchus* (Decapoda, Brachyura, Majidae) I. Larval Characters of two species and comparison with other larvae of Inachinae. *Crustaceana* 31 (2): 157-177. DOI: 10.1163/156854076X00198.

Composition and abundance of macro zooplankton in the coastal waters off the El Mogote Sandbar

Composición y abundancia de macro zooplancton en aguas costeras de El Mogote

Darren Andrew Whitehead¹, Ulianov Jakes-Cota¹, Felipe Galván-Magaña¹, Francesca Pancaldi¹ and Rogelio González-Armas²

Recibido: 08 de noviembre de 2018.

Aceptado: 18 de febrero de 2020.

Publicado: abril de 2020.

ABSTRACT

Background. Bahía de la Paz, Mexico have seasonal blooms of planktonic prey that support a range of marine species including whale sharks (*Rhincodon typus*). **Goals.** This study includes the first sampling cycle that covers all climatic seasons, to know changes in the abundance and composition of zooplankton in the coastal waters off the El Mogote Sandbar, in Bahía de La Paz, BCS, Mexico. **Methods.** A total of 96 plankton samples were collected at predetermined field stations, spanning the entire length of the El Mogote from June 2016 to May 2017. **Results.** Total biomass was significantly different between seasons (Kruskal-Wallis chi-squared = 29.993, $p = 0.000001385$), with the lowest biomass recorded in spring (176.28 ml 100 m⁻³, 10.1%); and highest observed for winter (703.04 ml 100 m⁻³, 40.4%). Zooplankton composition was largely comprised of two main taxonomic groups: Copepoda (396,234 organisms100 m⁻³, 43.1%) and Chaetognatha (196,986 organisms100 m⁻³, 21.4%). The total number of individuals (sum of all taxonomic groups) per season showed significant differences (Kruskal-Wallis chi-squared = 29.78, $p = 0.000001533$) with the highest concentrations recorded in winter (292,429 organisms100 m⁻³, 31.8%) and lowest in spring (162,995 organisms100 m⁻³; 17.7%). **Conclusions.** This information provides the first work focused solely in the El Mogote area as a main foraging site for whale sharks, with clear changes in plankton communities with respect to shifting climatic seasons, and the importance of certain taxonomic groups to the diet of whale sharks.

Keywords: Bahía de La Paz, copepods, El Mogote, whalesharks, zooplankton

RESUMEN

Antecedentes. En la Bahía de la Paz, México se presentan proliferaciones de plancton estacionales que son presas potenciales de varias especies marinas incluyendo tiburón ballena (*Rhincodon typus*). **Objetivos.** En este estudio se presenta el primer ciclo de muestreo que cubre todas las temporadas climáticas, para conocer cambios en la abundancia y composición de zooplancton en aguas costeras de la barra de arena El Mogote en Bahía de La Paz, BCS, Mexico. **Metodología.** De junio 2016 a mayo 2017 se recolectaron 96 muestras de plancton en estaciones predeterminadas que cubren todo el largo de El Mogote. **Resultados.** La biomasa de zooplancton fue significativamente diferente entre temporadas (Kruskal-Wallis chi-cuadrada = 29.993, $p = 0.000001385$), la biomasa más baja se registró en primavera (176.28 ml 100 m⁻³, 10.1%) y la más alta en invierno (703.04 ml 100 m⁻³, 40.4%). El zooplancton estuvo compuesto principalmente por dos grupos taxonómicos: Copépodos (396,234 organismos100 m⁻³, 43.1%) y Quetognatos (196,986 organismos100 m⁻³, 21.4%). El número total de individuos (suma de todos los grupos taxonómicos) entre temporadas fue significativamente diferente (Kruskal-Wallis chi-cuadrada = 29.78, $p = 0.000001533$), las concentraciones más altas se registraron en invierno (292,429 organismos100 m⁻³, 31.8%) y las más bajas en primavera (162,995 organismos100 m⁻³; 17.7%). **Conclusiones.** Este es el primer trabajo enfocado exclusivamente al área de El Mogote como principal sitio de alimentación del tiburón ballena, con cambios estacionales claros en las comunidades de plancton y la importancia de ciertos grupos taxonómicos en la dieta del tiburón ballena.

Palabras clave: Bahía de la Paz, copépodos, El Mogote, tiburón ballena, zooplancton

¹ Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, BCS, 23096. México

² Departamento de Plancton y Ecología Marina, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, BCS, 23096. México.

***Corresponding author:**

Rogelio González-Armas: e-mail: rogelio.glez.armas59@gmail.com

To quote as:

Whitehead D. A., U. Jakes-Cota, F. Galván-Magaña, F. Pancaldi & R. González-Armas. 2020. Composition and abundance of macro zooplankton in the coastal waters off the El Mogote Sandbar. *Hidrobiológica* 30 (1): 21-27.

INTRODUCTION

The Gulf of California is a highly productive area, characterized by having some of the highest surface nutrient concentrations of any ocean of the world (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). Additionally, it experiences great changes in productivity both seasonally and spatially. During winter months, high biological productivity occurs, while in the summer months, there is very low productivity (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). These peaks in productivity are highly influenced by a number of hydrodynamic changes, caused in part by changes in local wind speed and its direction, and solar radiation, which is representative of a semi-arid desert region with elevated rates of evaporation of its surface waters (Obeso-Nieblas *et al.*, 2007; Coria-Monter *et al.*, 2017). Furthermore, the Gulf of California is considered one of the most diverse seas of the world, inhabiting endemic and endangered or protected species, such as the whale shark (*Rhincodon typus* Smith, 1982).

In the Gulf of California, whale shark aggregations are known to occur in both Bahía de Los Ángeles and Bahía de la Paz (Eckert & Stewart, 2001; Ketchum *et al.*, 2013; Whitehead *et al.*, 2018, 2019) and seem to be related to high zooplankton abundance (Hacohen-Domené *et al.*, 2006; Nelson & Eckert, 2007). Initial work on prey preferences for the species have been investigated for Bahía de Los Ángeles (Nelson & Eckert, 2007; Lavaniegos *et al.*, 2012; Hernández-Nava & Álvarez-Borrego, 2013) and Bahía de La Paz (Clark & Nelson, 1997; Hacohen-Domené *et al.*, 2006; Ketchum *et al.*, 2013). Known prey items on which *R. typus* have been observed to forage on in the Gulf of California, include a number of copepod species, mainly *Acartia clausi*, *Acartia* spp. and members the Euphausiidae family, such as *Nictiphanex simplex* (Clark & Nelson, 1997; Hacohen-Domené *et al.*, 2006; Hernández-Nava & Álvarez-Borrego, 2013; Ketchum *et al.*, 2013).

Bahía de La Paz is the largest coastal water body in the Gulf of California with an approximate area of 2,635 km² and boasting both shallow and deep-water basins (Cruz-Orozco *et al.*, 1996; Sánchez-Velasco *et al.*, 2006). Connectivity of the bay and its circulation is driven primarily by water exchange with the Gulf of California, which occurs by two passages, a northeasterly channel named Boca Grande and towards the southern part of the bay connectivity through the San Lorenzo Channel (Hernández-Trujillo *et al.*, 1987; Monreal-Gómez *et al.*, 2001).

Ketchum *et al.* (2013), examined the foraging ecology of whale sharks in Bahía de La Paz and observed that plankton biomass varies seasonally, with the lowest in May and June and peaks of biomass occurring in November and February and all samples comprised of a mix of holoplankton and meroplankton taxonomic groups (Ketchum *et al.*, 2013). Earlier examinations of the composition of zooplankton present in Bahía de La Paz have shown that a number of species have a higher level of abundance during certain times of the year (Clark & Nelson, 1997; Hacohen-Domené *et al.*, 2006). Clark and Nelson (1997) witnessed a high density of copepods in the southern parts of the bay and reported that in this area composition seems to comprise mainly of *Acartia clausi* and *Acartia* sp. during the fall (Clark & Nelson, 1997; Hacohen-Domené *et al.*, 2006).

The area to the southern part of Bahía de La Paz, BCS, Mexico, encompasses a protruding sandbar attached at one end to the mainland and stretching out approximately 12 km parallel to the mouth of the bay, known as the El Mogote sandbar. The natural formation of this sandbar has created almost two separated bodies of water: the main

bay itself and the inlet or lagoon known as the Ensenada de la Paz (León-de la Luz *et al.*, 2006). El Mogote covers an approximately 16 km² of surface vegetation comprised mainly of a sandy coastal environment with periodic patches of mangroves on its inlet side (León-de la Luz *et al.*, 2006). This region of Bahía de La Paz is thought to be influenced by its orientation to the mouth of the bay and changing environmental factors which occur throughout the year, such as seasonal changes in wind direction and magnitude and the circulation a central mesoscale cyclonic eddy, which is suspected to influence the horizontal distribution of all trophic groups of zooplankton in the bay (Durán-Campos *et al.*, 2015). This highly productive coastal zone experiences both primary and secondary productivity of planktonic species and is known as the principle area for seasonally aggregating whale sharks (Ketchum *et al.*, 2013; Ramírez-Macias *et al.*, 2012; Whitehead *et al.*, 2019). Our study aimed to generate the first sampling annual cycle that covers all four climatic seasons, to investigate changes in the overall abundance and composition of zooplankton members in the coastal waters off the El Mogote Sandbar, a foraging ground for juvenile whale sharks.

MATERIALS AND METHODS

Plankton tows. A total of 96 zooplankton tows were routinely collected every two consecutive weeks from June 2016 through to May 2017 completing a full 12-month cycle of sampling in the coastal waters of the El Mogote sandbar. Plankton tows were conducted at four predetermined sample stations, registered by GPS coordinates and encompassing the entire length of the El Mogote sandbar (Fig. 1). All tows were performed in the surface waters using a 505 µm mesh plankton net with a 60 cm diameter mouth with a flowmeter and towed for five minutes behind the boat in a circular motion at approximately 1-1.5 knots h⁻¹ for the capture of macro zooplankton. Upon the net being removed from the water, records of the flowmeter rotations were reported and collected prey items were washed down into the collecting container at the end, fixed with a 4 % formaldehyde solution buffered with borax, labeled for identification and stored in plastic screw top containers. The total volume of wet zooplankton was determined by using the displacement method (Beers, 1976) and the wet biomass was standardized using the standard biomass formula and the records collected from the flowmeter instrument to 100 m³ (Smith & Richards, 1979). Total biomass was divided into four climatic seasons: 1) summer (June, July and August), 2) autumn (September, October, November), 3) winter (December, January, February) and 4) spring (March, April, May).

Counting of prey items. Enumeration of organisms was done by extracting a subsample using a Stempel pipette, then calculating the total faunal count for the whole sample. Zooplankton was grouped into eight taxonomic groups: Cladocera, Copepoda, Chaetognatha, Euphausiidae, Hydrozoa, Decapoda, Fish larvae and "Other". After zooplankton was assembled into groups, individuals were counted and standardized to obtain the total number of individuals (No. 100 m⁻³) for each sample and ultimately an overall total number of individuals of planktonic groups for each climatic season.

Statistical Analysis. Following the collection and organization, data was analyzed in the statistical program R (R-Core Team, 2018) using non-parametric statistics with a Kruskal-Wallis one-way analysis of variance test as a means to investigate any significant differences in the total biomass of zooplankton and the total number of individuals

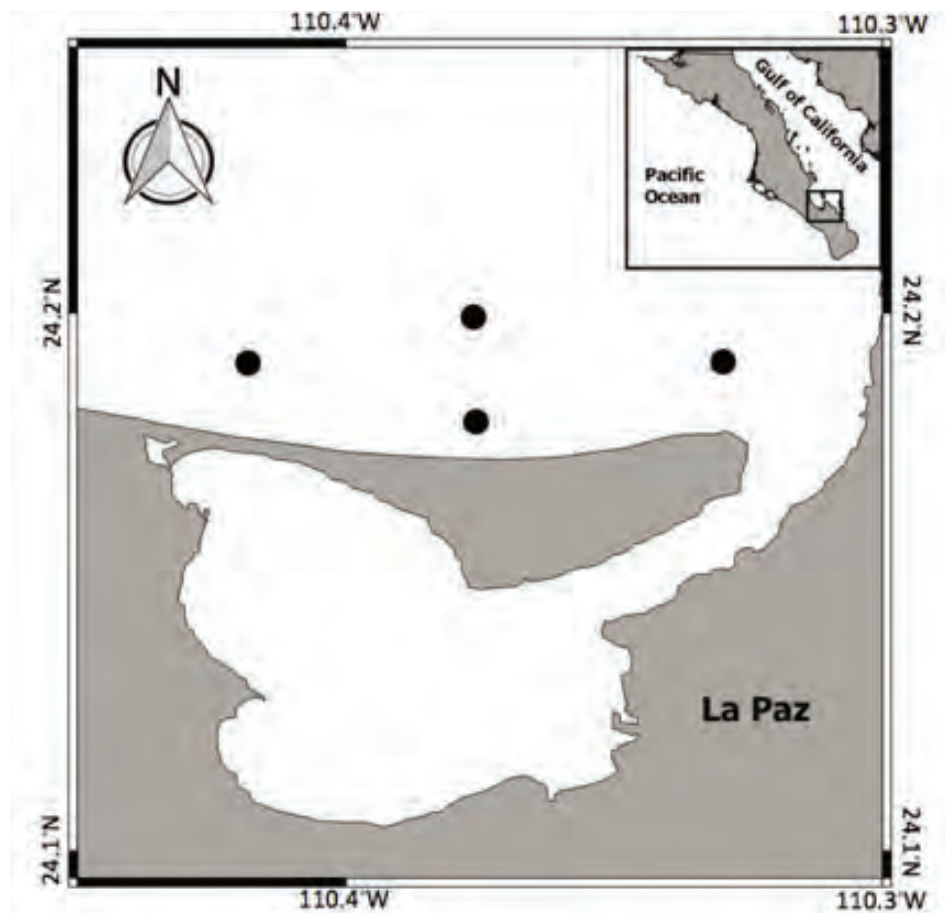


Figure 1. Study area showing sample stations (black circles) along the El Mogote sandbar in Bahía de la Paz, BCS, Mexico.

between climatic seasons and between taxonomic groups. Following this, a post-hoc Dunn test was applied to further explore where the variance exists within the total biomass and composition of zooplankton in collected samples.

RESULTS

Zooplankton Biomass. A seasonal shift in the overall biomass of zooplankton was observed during the study period with the lowest zooplankton biomass recorded in spring ($176.28 \text{ ml } 100 \text{ m}^{-3}$, 10.1%), while the highest values were observed for winter ($703.04 \text{ ml } 100 \text{ m}^{-3}$, 40.4%), followed by summer ($493.92 \text{ ml } 100 \text{ m}^{-3}$, 28.4%) and autumn ($366.57 \text{ ml } 100 \text{ m}^{-3}$, 21.1%) (Fig. 2a). A Kruskal-Wallis one-way analysis of variance test did show a statistically significant difference in total biomass between seasons (Kruskal-Wallis chi-squared = 29.993, $p = 0.000001385$). A Post Hoc Dunn-Test revealed significant differences between almost all seasons, except for summer compared to autumn and winter (Table 1).

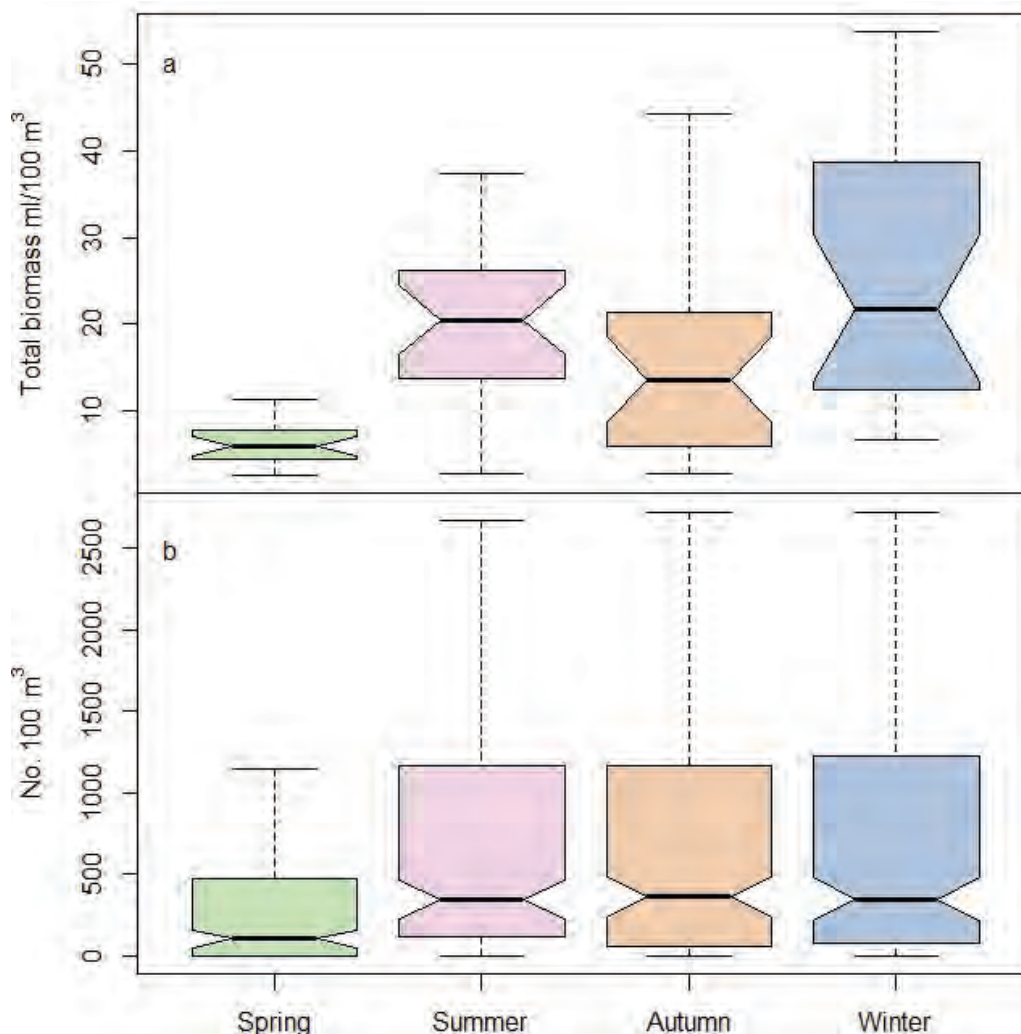
Zooplanktonic groups. Overall composition was largely comprised of three main taxonomic groups: Copepoda presented the highest con-

centrations of individuals ($396,234 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) accounting for 43.1% of the overall composition, followed by Chaetognatha ($196,986 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 21.4% of the composition and Decapoda ($116,513 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 12.6% of the composition, with the remaining five groups showing the lowest concentrations of individuals: Hydrozoa ($50,475 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 5.4%, Cladocera ($47,986 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 5.2%, Fish Larvae ($40,906 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 4.4%, Other ($36,625 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 3.9% and Euphausiida ($33,967 \text{ No. } 100\text{m}^{-3}$) 3.7%. The total number of individuals (sum of the eight taxonomic groups) per season also showed significant differences (Kruskal-Wallis chi-squared = 29.78, $p = 0.000001533$). The highest concentration of individuals was recorded in winter ($292,429 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$) accounting for 31.8% of the total amount of all individuals, followed by summer ($243,489 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$) 26.4% of individuals, autumn ($220,779 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$) 24% of individuals and spring ($162,995 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$) 17.7% of individuals (Fig. 2b). Results from the Post Hoc Dunn-Test explained that the difference in the number of individuals between seasons occurred in spring when compared to the other seasons (Table 2). In spring, the total number of individuals between taxonomic groups was significantly different (Kruskal-Wallis chi-squared = 84.615, $p = 1.571 \times 10^{-15}$), with dominant taxonomic group being Copepoda ($106,059 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$, 65%), followed by Chaetognatha ($25,282 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$, 15.5%) and Fish Larvae ($12,617 \text{ No. } 100 \text{ m}^{-3}$, 7.7%) (Fig. 3).

Table 1. Post Hoc Dunn-Test results of the comparison of total zooplankton biomass between seasons presenting z-values in the lower section & p-values in upper section in the El Mogote in Bahía de La Paz, BCS, Mexico.

	Spring	Summer	Autumn	Winter
Spring		0.0000	0.0186	0.0000
Summer	-4.300605		0.0892	0.2309
Autumn	-2.601088	1.699516		0.0223
Winter	-5.036371	-0.735766	-2.435282	

In summer, the total number of individuals between taxonomic groups was also significantly different (Kruskal-Wallis chi-squared = 53.603, $p = 2.818e^{-09}$). Copepoda (73,307 No. 100 m⁻³, 30.1%) remained as the dominant taxonomic group followed by Decapoda (49,347 No. 100 m⁻³, 20.2%), Chaetognatha (42,475 No. 100 m⁻³, 17.4%) and Cladocera (37,940 No. 100 m⁻³, 15.6%) (Fig. 3). In autumn, the total number of individuals between taxonomic groups was also significantly different (Kruskal-Wallis chi-squared = 72.406, $p = 3.02e^{-13}$) revealing Chaetognatha (75,420 No. 100 m⁻³, 34.1%) to be the dominant taxonomic group followed by Copepoda (60,745 No. 100 m⁻³, 27.5%) and Decapoda (27,605 No. 100 m⁻³, 12.5%) (Fig. 3). Finally in winter, the total number of individuals between taxonomic groups was again significantly different (Kruskal-Wallis chi-squared = 84.615, $p = 1.571e^{-15}$) with the dominant taxonomic group being Copepoda (156,122 No. 100 m⁻³, 53.3%) followed by Chaetognatha (53,807 No. 100 m⁻³, 18.4%) and Decapoda (30,335 No. 100 m⁻³, 10.3%) (Fig. 3).



Figures 2a-b. a) Seasonal averages of total zooplankton biomass in the waters off the El Mogote in Bahía de la Paz, BCS, Mexico; b) Seasonal average of the total number of individuals (sum of the eight taxonomic groups) in the waters off the El Mogote in Bahía de la Paz, BCS, Mexico.

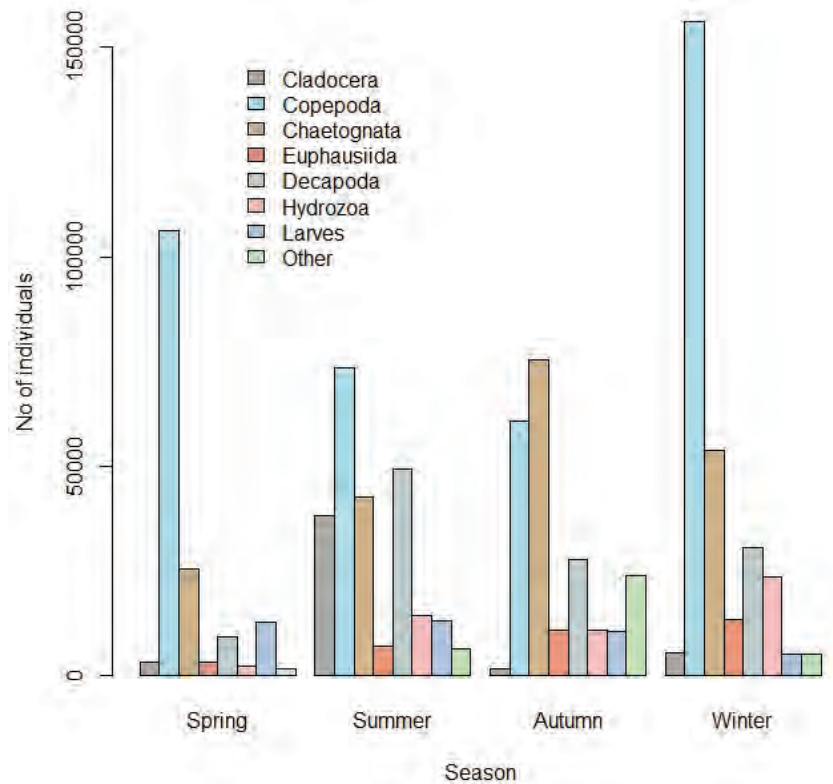


Figure 3. Number of individuals per taxonomic group per season in the waters off the El Mogote sandbar in Bahía de La Paz, BCS, Mexico.

DISCUSSION

Understanding the productivity of a specific habitat, mainly at the base of the food web, may help to provide important information on the foraging behaviors of marine organisms that depend on it. A seasonal shift in the total biomass of zooplankton prey items was observed in our data, revealing that the largest accumulation of zooplankton biomass in the coastal waters of the El Mogote occurs in the winter months and lowest concentrations in the months around spring. An early study by Jiménez-Pérez & Lara-Lara (1988) examined zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California and in their observations showed that this region seems to present two unique community assemblages that may be related to different environmental factors caused by the shifting of climatic seasons that drive productivity in the entire region. Aggregations of whale sharks within the El Mogote area seem to be seasonal and have been documented to occur with a maximum peak during the winter months (Ramírez-Macias *et al.*, 2012; Whitehead *et al.*, 2019). Ketchum *et al.* (2013) mentioned the segregation and foraging of whale shark in the southern Gulf of California, also reported seasonal correlation of juvenile whale sharks with zooplankton biomass in the coastal waters off the El Mogote. Whale shark aggregations and its correlation with changes in the abundance of available food sources has also been observed in other regions of the Gulf of California, such as Bahía de Los Angeles in the autumn months (Nelson & Eckert, 2007) and in the Gulf of Mexico in the summer (Hoffmayer *et al.*, 2007; Motta *et al.*, 2010). The size of the annual aggregation

Table 2. Post Hoc Dunn-Test results of the comparison of the total number of individuals between seasons presenting z-values in the lower section & p-values in upper section in the El Mogote in Bahía de La Paz, BCS, Mexico.

	Spring	Summer	Autumn	Winter
Spring		0.0000	0.0001	0.0000
Summer	-4.7535		0.6417	0.4019
Autumn	-3.9606	0.7929		0.5861
Winter	-4.5050	0.2484	-0.5444	

of juvenile whale sharks in Bahía de La Paz is suspected to be around 70 individuals (Whitehead *et al.*, 2019), but this number seems to vary among seasons and may be influenced by the presence of importance sources of macro zooplankton. An earlier study by Ketchum (2003), proposed that the populations of whale sharks in Bahía de La Paz may be highly influenced by seasonal and inter-annual changes and anomalies of oceanographic patterns in the Gulf of California, such as El Niño years and annual hurricanes in the region. Seasonal changes in this region such as wind direction and magnitude may alter the natural circulation of the mesoscale cyclonic eddy in coastal waters, which is suspected to influence the entire horizontal distribution of macro groups of zooplankton as previously reported (Durán-Campos *et al.*, 2015).

Zooplankton composition in our study showed an overall dominance to the Copepoda. Absolute values of these individuals did show a significant difference throughout climatic seasons with a peak in the number of individuals recorded in the winter months and the peak of the seasonal aggregation of whale sharks (Whitehead *et al.*, 2019). Similar work on zooplankton and the foraging ecology of whale sharks in Bahía de La Paz have documented high concentrations of copepods during the autumn and winter months (Palomares-García, 1996; Hacoheh-Domené *et al.*, 2006; Ketchum *et al.*, 2013). Observations of juvenile whale sharks foraging on dense patches of zooplankton comprising of more than 90% Copepoda species in the southern regions of the bay near San Juan de la Costa (Clark & Nelson, 1997), and concentrations of up to 80% Copepoda species in the waters in front of the El Mogote (Hacoheh-Domené *et al.*, 2006) similar to our results. Likewise, in Bahía de Los Angeles a study focused on analyzing the composition of zooplankton, also reported a dominance of copepods, mainly in areas where whale sharks were sighted (Hernández-Nava & Álvarez-Borrego, 2013). Daily or monthly changes in prey items within Bahía de La Paz and around the coastal waters of the El Mogote is highly influenced by its connectivity with water from the Gulf itself, which has been shown to be the main driving factor motivating water exchange (Monreal-Gómez *et al.*, 2001).

Historical reports from aggregations in the upper gulf (Hernández-Nava & Álvarez-Borrego, 2013; Nelson & Eckert, 2007) and Bahía de La Paz (Hacoheh-Domené *et al.*, 2006; Ketchum *et al.*, 2013) together with our current report strongly support the perception that the presence of whale sharks is highly related to the number of Copepoda species available and that these planktonic organisms play an important role in the dietary preference of whale sharks in the entire Gulf of California. The presence of juvenile whale sharks coupled with the occurrence of an abundant food supply off the coastal waters of the El Mogote sandbar provides a much needed refuge for the development and fast growth of juvenile sharks (Wintner, 2000; Ketchum *et al.*, 2013; Whitehead *et al.*, 2019). Now as whale shark related tourism is on the increase in this specific area, it is vital that continued work to monitor and provide good management of this ever growing industry alongside scientific research may help to understand the influences seasonal climatic changes have on the availability of food and its visiting sharks. In conclusion, this paper provides the first complete annual zooplankton sampling focused exclusively in the coastal water of the El Mogote area, and exposing that there is a clear fluctuation in zooplankton biomass and communities with respect to shifting environmental conditions and a solid baseline of information for this important aggregation area.

ACKNOWLEDGEMENTS

Fieldwork was supported by Instituto Politecnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), project's SIP-20161235 and SIP-20170585 under the national permit for investigation by Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Thanks to CONACYT for study fellowships. FGM, RGA and UJC thanks to Instituto Politecnico Nacional for fellowships (COFAA, EDI). We also thank Dr. Hacoheh for her comments and suggestions and all the volunteer participants during sampling trips for their help and effort with collections.

REFERENCES

- BEERS, J. R. 1976. Volumetric methods. In: Steedman, H. F. (ed.). Zooplankton Fixation and Preservation. *Monographs on Oceanographic Methods, Paris, Unesco 4: 54-60.*
- CLARK, E. & D. R. NELSON. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, México. *Environmental Biology of Fishes* 50: 63-73. DOI:10.1023/A:1007312310127
- CORIA-MONTER, E., M. A. MONREAL-GÓMEZ, D. A. SALAS DE LEÓN, E. DURÁN-CAMPOS & M. MERINO-IBARRA. 2017. Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll-*a* enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 196: 290-300. DOI:10.1016/j.ecss.2017.07.010
- CRUZ-OROZCO, R. C., C. MARTÍNEZ-NORIEGA & A. MENDOZA-MARAVILLAS. 1996. Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S. *Océanides* 11 (1): 21-27.
- DURÁN-CAMPOS, L., D. A. SALAS-DE-LEÓN, M. A. MONREAL-GÓMEZ, J. ALDECO-RAMÍREZ & E. CORIA-MONTER. 2015. Differential zooplankton aggregation due to relative vorticity in a semi-enclosed bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 164: 10-18. DOI:10.1016/j.ecss.2015.06.030
- ECKERT, S. A. & B. S. STEWARD. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale shark *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez and the North Pacific Ocean. *Environmental Biology of fishes* 60: 299-308. DOI: 10.1023/A:1007674716437
- HACOHEH-DOMENÉ A., F. GALVÁN-MAGAÑA & J. KETCHUM. 2006. Abundance of whale shark (*Rhincodon typus*) preferred prey species in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybio* 30 (4): 99-102.
- HERNÁNDEZ-NAVA M. F. & S. ÁLVAREZ-BORREGO. 2013. Zooplankton in a whale shark (*Rhincodon typus*) feeding area of Bahía de los Ángeles (Gulf of California). *Hidrobiológica* 23 (2): 198-208 Available on line at: <http://www.scielo.org.mx/pdf/hbio/v23n2/v23n2a8.pdf>
- HERNÁNDEZ-TRUJILLO, S., A. ESQUIVEL-HERRERA & R. SALDIERNA-MARTÍNEZ. 1987. Biomasa zooplanctónica en la costa oeste de Baja California Sur (1982-1985). In: Ramirez- Rodriguez, E. M. (ed.). *Memorias del Simposio en Investigaciones Biológicas, Oceanográficas y Pesqueras en México*, CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S, México, pp. 161-170.
- HOFFMAYER E. R., J. S. FRANKS, W.B. DRIGGERS, K.J. OSWALD & J. M. QUATRO. 2007. Observations of a feeding aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the north central Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 19: 69-74. DOI:10.18785/gcr.1902.08
- JIMÉNEZ-PÉREZ, L. C. & J. R. LARA-LARA. 1988. Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño event. *California Current and fisheries Report* 12: 122-128.
- KETCHUM, J. T. 2003. Distribución espacio-temporal y ecología alimentaria del Tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en la Bahía de la Paz y zonas adyacentes en el Suroeste del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, La Paz, BCS, México. 91p
- KETCHUM, J. T., F. GALVÁN-MAGAÑA & P. KLIMLEY. 2013. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environmental Biology of Fishes* 96 (3): 779-755. DOI: 10.1007/s10641-012-0071-9

- LAVANIEGOS, B. E., G. HECKEL & P. LADRÓN DE GUEVARA. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de Los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks. *Ciencias Marinas* 38 (1A): 11-30. DOI:10.7773/cm.v38i1A.1880
- LEÓN-DE LA LUZ, J., B. E. LÓPEZ-ROMERO & G. DE LA CRUZ. 2006. Estructura y composición de la barra arenosa El Mogote, Baja California Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 21-32. DOI:10.17129/botsoci.1730
- MONREAL-GÓMEZ M. A., A. MOLINA-CRUZ & D. SALAS-DE-LEÓN. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of Marine Systems* 30: 305-315. DOI:10.1016/S0924-7963(02)00075-1
- MOTTA, P. J., M. MASLANKA, R. E. HUETER, R. L. DAVIS, R. DE LA PARRA, S. L. MULVANY, M. L. HABEGGER, J. A. STROTHER, K. R. MARA, J. M. GARDINER, J. P. TYMINSKI & J. D. ZEIGLER. 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatán Península, Mexico. *Zoology* 113: 199-212. DOI:10.1016/j.zool.2009.12.001
- NELSON, J. D. & S. A. ECKERT. 2007. Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahía de Los Ángeles, Baja California Norte, Mexico. *Fisheries Research* 84: 47-64. DOI:10.1016/j.fishres.2006.11.013
- OBESO-NIEBLAS, M., B. SHIRASAGO-GERMAN, J. H. GAVINO-RODRÍGUEZ, H. OBESO-HUERTA, E. L. PÉREZ-LEZAMA & A. R. JIMÉNEZ-ILLESCAS. 2007. Hydrography at the North Mouth of La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas* 33(3): 81-291. DOI:10.7773/cm.v33i3.1170
- PALOMARES-GARCÍA, J. R. 1996. Estructura espacial y variación estacional de los copépodos en la Ensenada de La Paz. *Oceánides* 11: 29-43.
- RAMÍREZ-MACÍAS, D., A. VÁZQUEZ-HAKIN & R. VÁZQUEZ-JUÁREZ. 2012. Whale shark *Rhincodon typus* populations along the west coast of the Gulf of California and implications for management. *Endangered Species Research* 18: 115-128. DOI:10.3354/esr00437
- R-CORE TEAM. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at: <http://www.r-project.org/>
- SÁNCHEZ-VELASCO, L., E. BEIER, C. AVALOS-GARCÍA & M. F. LAVIN. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *Journal of Plankton Research* 28 (11): 1-18. DOI:10.1093/plankt/fbl040
- SANTAMARÍA-DEL-ÁNGEL, E., S. ÁLVAREZ-BORREGO & F. E. MULLER-KARGER. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research* 99 (C4): 7411-7421. DOI:10.1029/93JC02154
- SMITH, P. E. & S. L. RICHARDS. 1979. *Standard techniques for pelagic fish eggs and larval surveys*. FAO, Rome. 100 p.
- WHITEHEAD, D. A., E. BECERRIL-GARCÍA, D. PETATÁN-RAMÍREZ, A. VÁZQUEZ-HAIKAN, R. GONZÁLEZ-ARMAS & F. GALVÁN-MAGAÑA. 2018. Whale shark *Rhincodon typus* strandings in the Gulf of California, Mexico. *Journal of fish biology* 94(1): 65-167. DOI:10.1111/jfb.13845
- WHITEHEAD, D. A., D. PETATÁN-RAMÍREZ, D. OLIVIER, R. GONZÁLEZ-ARMAS, F. PANCALDI & F. GALVÁN-MAGAÑA. 2019. Seasonal trends in whale shark *Rhincodon typus* sightings in an established tourism site in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Fish Biology* 95 (3): 982-984. DOI:10.1111/jfb.14106
- WINTNER, S. P. 2000. Preliminary study of vertebral growth rings in the whale shark, *Rhincodon typus*, from the east coast of South Africa. *Environmental Biology of Fishes* 59: 441-451. DOI:10.1023/A:1026564707027

Gonadal histology of *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae)

Histología gonadal de *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae)

Hugo Enrique Reyes-Aldana^{1,2} , Adriana Muñoz-Hernández³ y José Luis Bortolini-Rosales⁴

Recibido: 28 de noviembre de 2018.

Aceptado: 31 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

ABSTRACT

Background: Isopods are highly diverse organisms, however, despite of their abundance and importance in ecological dynamics have been neglected in many of the aspects of their biology. **Objectives:** This paper analyses *E. attenuata* male and female histological characteristics, especially the reproductive structures, to increase the information of the reproductive biology and help to understand the sexual characteristics of other free-living isopods to favour comparative studies with other groups and environmental conditions. **Methods:** Organisms sampled between July 2010 and August 2011 were fixed and processed for histological preparations; Haematoxylin-Eosin and Lendrum staining techniques were applied to differentiate structures. Microphotographies were taken and analysed. **Results:** The internal organography was found to be similar on both sexes. The ovaries are modified during the maturation of the oocytes, after spawning, embryos are born in the marsupium. In some cases, a cohort in initial stages of maturation is observed in the dorsal region of the body in addition of the ones seen in the marsupium. A couple of testicles, comprising three cysts and in which different cell stages of spermatogenesis can be found, are observed in males. **Conclusions:** Since maturation of gametes occurs during the whole year, it is concluded that *E. attenuata* has a continuous reproductive cycle. We describe for the first time the reproductive characteristics of this isopod, which is important as reproductive aspects of these crustaceans have been neglected, thus, it is necessary to update and extend the morphological and histological information.

Keywords: Isopod, ovaries, reproduction, testicles

RESUMEN

Antecedentes: Los isópodos son organismos altamente diversos, sin embargo, a pesar de su diversidad e importancia en la dinámica ecológica, han sido desatendidos en muchos aspectos de su biología. **Objetivos:** Se analizan las características histológicas de machos y hembras de *E. attenuata*, especialmente las estructuras reproductivas para incrementar la información de la biología reproductiva y ayudar a entender las características sexuales de otros isópodos de vida libre para favorecer estudios comparativos con otros grupos y condiciones ambientales. **Métodos:** Organismos muestreados entre julio del 2010 y agosto del 2011 fueron fijados y procesados para preparaciones histológicas; se utilizaron técnicas de Hematoxilina-Eosina y Lendrum para diferenciar estructuras. Se tomaron y analizaron microfotografías. **Resultados:** La organografía interna es similar en ambos sexos. Los ovarios se modifican durante la maduración de los oocitos, después de la puesta, los embriones nacen en el marsupio. En algunos casos, una cohorte en estados iniciales de maduración se observa en la región dorsal del cuerpo, además de los que se presentan en el marsupio. Los machos presentan un par de testículos, con tres cistos, en los cuales se encuentran diferentes estadios de la espermatogénesis. **Conclusiones:** Como la maduración de los gametos ocurre durante todo el año, se concluye que *E. attenuata* presenta una reproducción continua. Se describe por primera vez las características reproductivas de este isópodo, lo que es importante porque los aspectos reproductivos de estos crustáceos han sido descuidados, por ello, es necesario actualizar y extender la información histológica y citológica.

Palabras clave: isópodo, ovarios, reproducción, testículos

¹ Faculty of Biology, Ludwig-Maximilians-Universität München. Großhaderner Str. 2, Planegg-Martinsreid, 82152. Germany.

² Rachel Carson Center, Ludwig-Maximilians-Universität München. Leopoldstraße 11A, Munich, 80802. Germany.

³ Cellular Biology Department, Faculty of Sciences, National Autonomous University of Mexico. University Avenue 3000, Exterior Circuit, Coyoacán Delegation, University City, CDMX, 04510. Mexico.

⁴ Comparative Biology Department, Faculty of Sciences, National Autonomous University of Mexico. University Avenue 3000, Exterior Circuit, Coyoacán Delegation, University City, CDMX, 04510. Mexico.

*Corresponding author:

Hugo Enrique Reyes-Aldana: e-mail: hugoraldana@ciencias.unam.mx

To quote as:

Reyes-Aldana H. E., A. Muñoz-Hernández & J. L. Bortolini-Rosales. 2020. Gonadal histology of *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae). *Hidrobiológica* 30 (1): 29-36.

INTRODUCTION

Crustaceans represent the second most diverse group within the arthropods encompassing approximately 70,000 described species and even a greater number is expected to be described (Brusca *et al.*, 2016).

Erichsonella attenuata (Harger, 1873) is a free-living marine organism, dominant in some regions of the western of the Atlantic Ocean, in the Gulf of Mexico and commonly associated to several species of sea grasses (Kensley *et al.*, 1995; Poore & Schotte, 2014) (Fig. 1). *E. attenuata* inhabits shallow waters of tropical and temperate regions, preferring sites with algae, muddy plains, seagrass and substrate with remains of shells. This species can be readily distinguished because its maximum body length is 2.92 cm, its head is on average two times wider than its body length, the non-pedunculated eyes are positioned laterally, on average adult males are larger than females, its colour varies from amber to brown, and both sexes may have dark spots in the dorsal and ventral surfaces (Pirés, 1984; Bortolini-Rosales *et al.* 2016). The species of seagrass beds to which *E. attenuata* is associated are mainly *Ruppia maritima* (Linnaeus, 1753), *Zostera marina* (Linnaeus, 1753), *Halodule wrightii* (Ascherson, 1868) and *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) (Ryer & Orth, 1987; Fredette *et al.*, 1990; Kensley *et al.*, 1995; Boström & Mattila, 2005).

From a biological and ecological perspective, reproduction is a costly process involving the investment of a large percentage of energy resources. The understanding of the gonadic cycle of a species could be a reference of the participation of that species in the trophic chain (Kautsky, 1982; Encina & Granado-Lorencio, 1997; Johnson *et al.*, 2001).

In the case of economically important species, the reproductive cycle can be used to calculate the production during the different seasons of the year. However, for non-commercial species this can serve to monitor the health condition of the populations and associated ecosystems (Kautsky, 1982), which is the case for *E. attenuata*. This organism is important within the trophic chain, because it serves as food for larvae and juvenile stages of fish and other crustacean species of economic and ecological relevance, such as *Sygnathus fuscus* (Ryer & Orth, 1987).

Studies about growth of crustaceans related to change in external morphology, histological, biochemical and histochemical changes associated with moult have been conducted, but little attention has been given to changes in the physiology, internal structure, and histochemistry occurring throughout their life-cycle (Holdich, 1971). Although the literature offers information about the effects of parasitic castration, damage in development of the gonads of the host in epicaridean and free-living isopods such as *E. attenuata*, information about its reproductive biology is rare (Romero-Rodríguez & Román-Contreras, 2008). In general, within the isopods there are two sorts of reproductive strategies, the first one is known as discrete or seasonal, and the second one as continuous or non-seasonal (Warburg, 2013). Since there is a reduced scientific production on the histological traits of different groups of crustaceans, particularly Isopoda, the present study provides information about the histologic characteristics of the reproductive system of *E. attenuata* for both sexes. The further development this information could make possible to gain new insights of the evolutionary develop-

ment of sexual structures in different groups of crustaceans through the comparison with other species to understand if ecological and reproductive conditions favoured certain kind of adaptations or they are product of other evolutionary processes.

MATERIAL AND METHODS

Seven bimonthly collections were conducted between July 2010 and August 2011 in Tamiahua Lagoon, Veracruz (Bortolini-Rosales *et al.*, 2016) (Fig. 1). Benthos samples associated with marine vegetation and substrate were obtained and processed with sieves of 1.6 and 2.0 mm of mesh size. Samples were placed in plastic bags and then placed into a cooler with ice, according to Johnson (1980), when samples reached on average 5-6 °C, a subsample was fixed with Davidson's solution and the remaining was conserved on EtOH 70%, finally, biological material was transported to the laboratory. The samples were washed with running water for 6 hours as recommended by Bell & Lightner (1988), and subsequently the organisms were manually separated from the rest of the organic matter and both subsamples were preserved in EtOH 70% for histological studies.

The organisms were sexed; those bearing hemi-penis and stylet were considered males, whereas organisms lacking these structures were considered females (Fig. 2).

For the histological studies, 92 isopods (46 ♂♂ and 46 ♀♀) of all sizes, of each collection event were selected. The organisms were placed in cassettes for biopsy, dehydrated sequentially and cleared in xylene before paraplast embedding (56-58 °C melting point) (Bell & Lightner, 1988; Alvarez *et al.*, 2010).

Longitudinal and transversal sections with 5-7 µm of thickness were done with a rotatory microtome (Leica RM2125RT). Two staining techniques were applied: Hematoxylin-Eosin (H-E), which allowed observing in overview the structures and the Lendrum technique, which allows differentiating genetic material (Sheehan & Hrapchak, 1980; Austin & Austin, 1989).

Once dried, the histological slides, were observed in an optical microscope Zeiss Axiostar at different magnifications (10X, 40X and 100X), photomicrographies were produced with an Olympus EVOLUTION-MP camera of 6 megapixels.

RESULTS

Three hundred and eighty-eight histological slides were obtained corresponding to 144 ♀♀ and 194 ♂♂, from which 196 microphotographies were captured (102 from ♂♂ and 94 from ♀♀). Differences between genitalia of males and females of *E. attenuata* are evident, in females, paired gonopores are located in the sixth thoracic segment (Fig. 2A), while males show hemipenis between the end of the last segment and the most anterior part of the pleon (Fig. 2B-C), at the end of the hemipenis and the dorsal part, small furrow can be observed, those furrows are the structures that allow the ejection of the sperm (Fig. 2C). An important part of the male reproductive system are the stylets, paired longitudinal structures with ornamentation located next to the second pair of pleopods (Fig. 2D), those structures penetrate the gonopores and conduct the sperm to the female cavity.

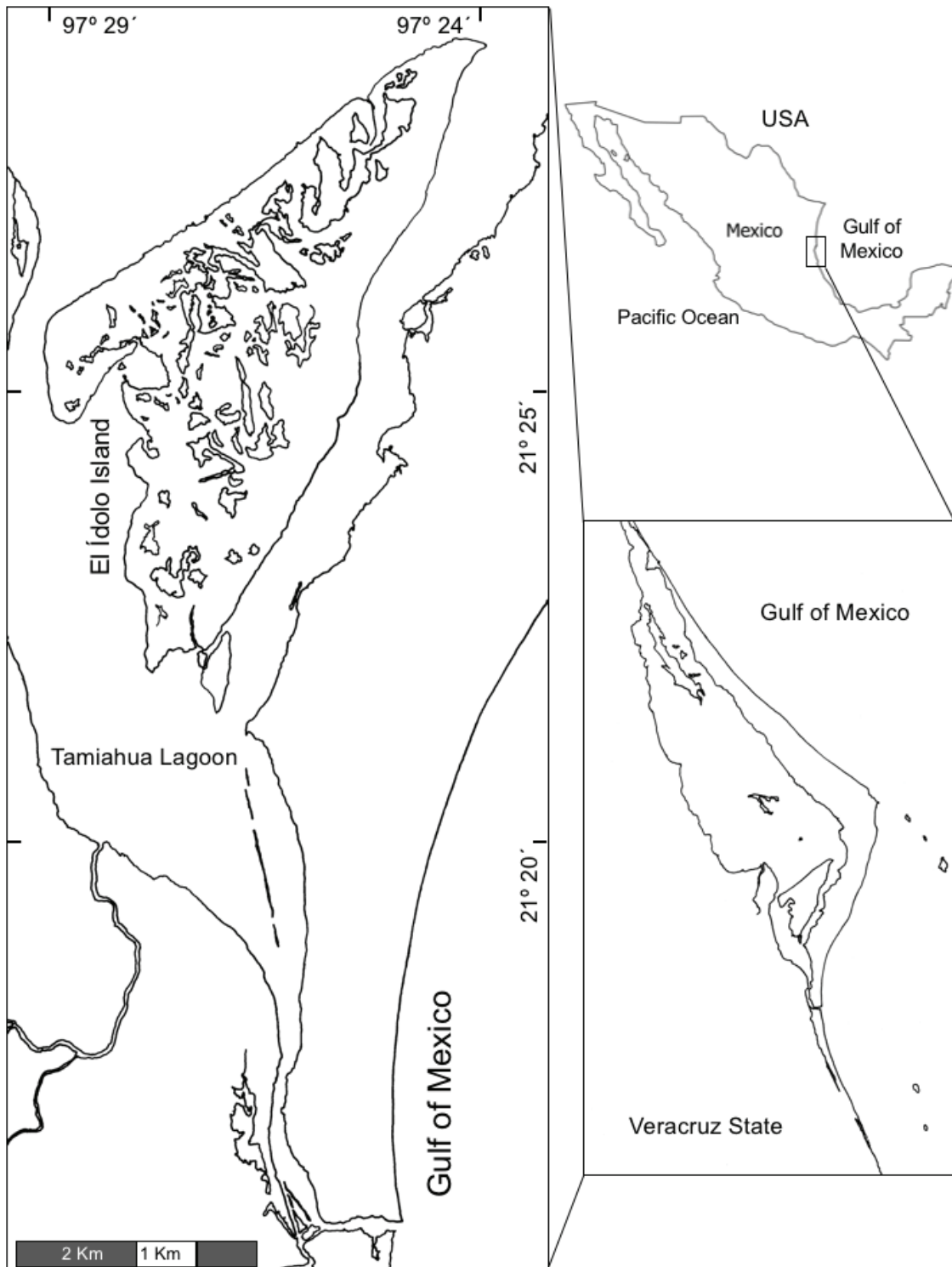


Figure 1. Map of Idolo Island and Tamiahua Lagoon in the State of Veracruz, Mexico.

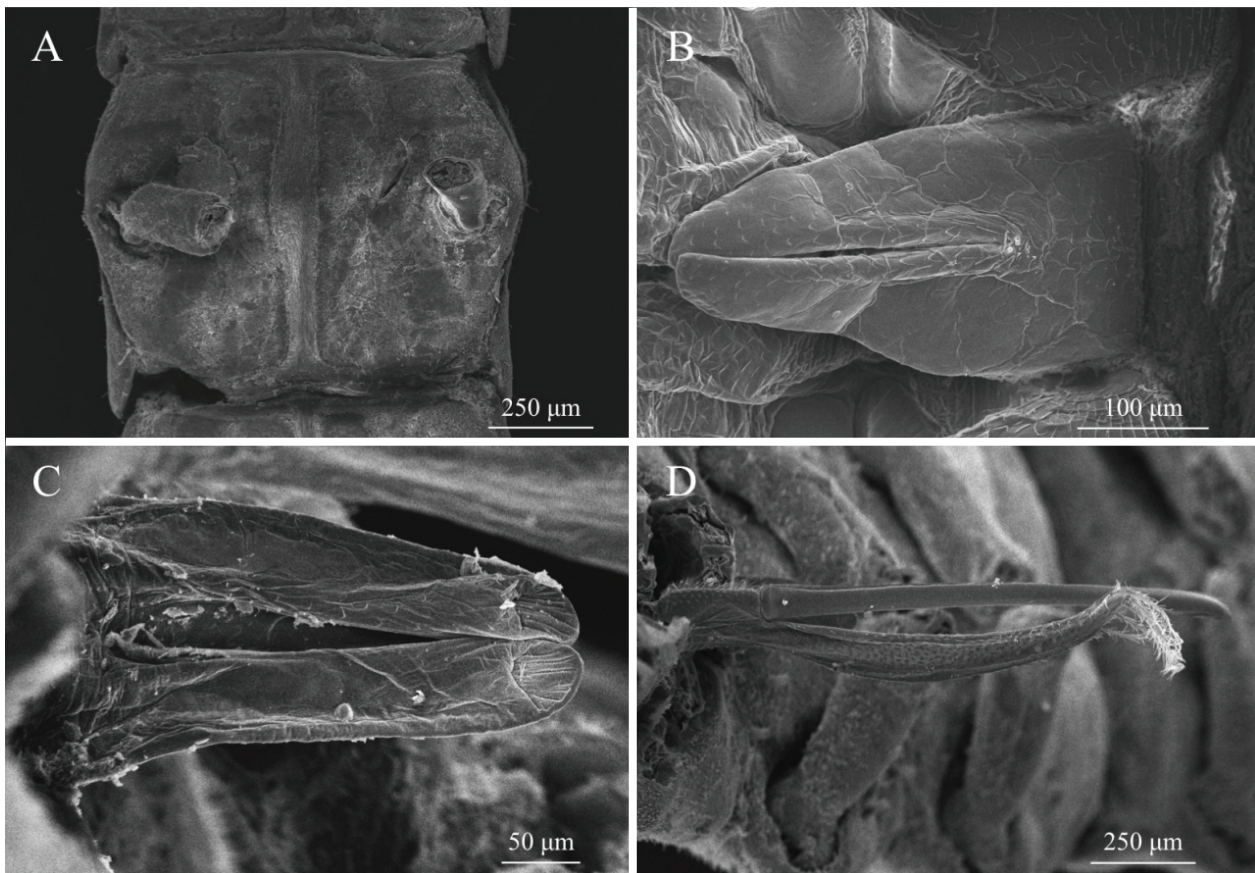


Figure 2. - Masculine and feminine genitalia of *E. attenuata*. A, Female gonopore located in the sixth thoracic segment; B, Anterior region of the hemipenis; C, Posterior region of the hemipenis; D, Left stylet on the second pleopod.

The gonads are paired structures in the dorsal region of the body in both sexes. The digestive tract is surrounded by six hepatopancreatic tubules and in the ventral zone one can find the longitudinal cords of the nervous system, all these organs are surrounded by conjunctive tissue and muscle in different dispositions; the most external layer correspond to the cuticle (Fig. 3A). Females exhibit, in intermediate and advanced stages, the development of oostegites, these structures are the precursors of the marsupium that will accommodate the embryos in advanced stages (Fig. 3E-F). The most notable change in the gonads was the increase in size of oocytes at maturation, which lead to a compression of the hepatopancreas, the hemal and digestive systems. Cohorts of oocytes in maturation and follicles in latency were observed along the ovaries in all organisms from all sizes and collecting dates, the follicles were adjacent to the cohorts of maturing oocytes. In the case of females in post-spawning stage, while a generation is allocated in the marsupium, another cohort of oocyte is maturing inside the body of the female.

The testes are organized as a pair of testicles located dorsally (Fig. 4A). This pair of testicles is compartmentalized in regions or cysts, in which different phases of the germline develop (Fig. 4B). This compartmentalization shows a maturation of the germline in a longitudinal form, which begins with the most basal stages in the posterior region of the organism and a progression to the anterior region, in which one can

find the hemipenis from which the mature spermatozooids will be ejaculated. By recognizing different phases of the spermatogenesis along the testes we identified three regions: incipient testicle (T^1), intermediate (T^2) and advanced (T^3) per.

In larger magnifications, the presence of specific cell populations in the testes can be observed: spermatogonia, primary and secondary spermatocytes, spermatids and spermatozooids. Accessory cells (Cac) make up the perimeter of the different sectors of the testicles, unlike the females in where the follicles (F) change in size and shape, the Cac do not change in size or shape regarding to the testicular region.

DISCUSSION

We confirm Wilson (1991) and Schuldt (1993) observations of marine isopod organography patterns in *E. attenuata*, having a pair of testicles positioned longitudinally, opening at the gonopores that are located towards the back of the body. Furthermore, the female ovaries are located dorsally with the gonopore located in the sixth segment (thorax), which are oval and paired. An epithelial membrane resembling a pearl necklace forms the ovaries and on which follicular cells, developing follicles and developing oocytes are anchored, (Shyamasundari *et al.*, 1987; Wilson, 1991; Jaglarz *et al.*, 2014).

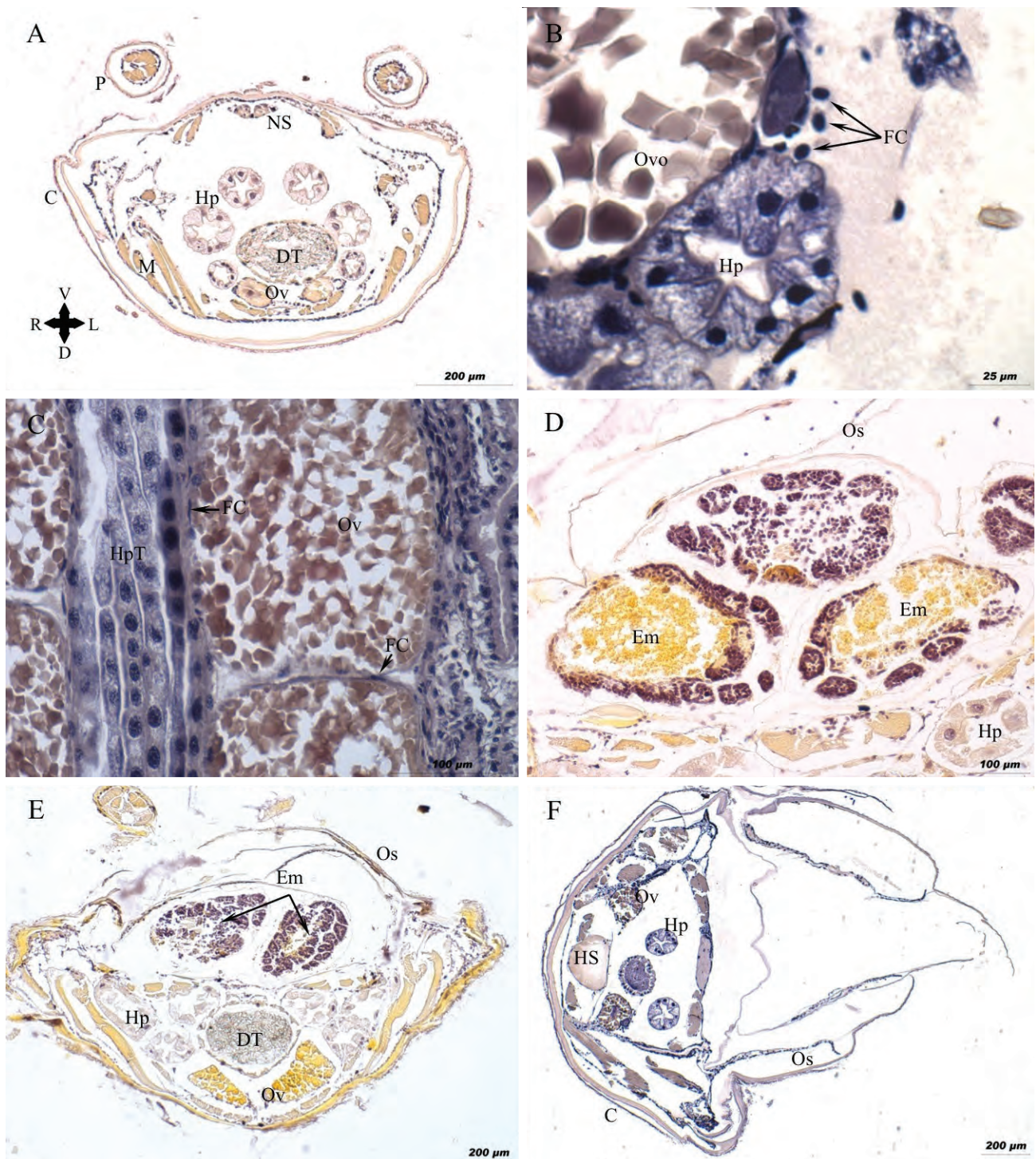


Figure 3.- Cross arrow shows the position of the organism in the cut. R, right-side; L, left-side; D, dorsal and V, ventral region. Female histology of *E. attenuata*. A, transversal cut of ovaries in medial development showing six well-developed hepatopancreatic tubes with a central lumen without displacement due to the development of oocytes. B, detail of oocytes in advanced stage and in initial stage aside of a hepatopancreatic tubule. Notice that the follicular cells are still spherical. C, hepatopancreas compressed by near-terminal stage oocyte. D, embryos housed in the marsupium. E, embryos located between the ostegites with oocytes of the next generation in the dorsal region of the body. F, embryos within egg, and ostegites available for the following generation. Abbreviations: AC, Accessory cells; C, Cuticle; DT, Digestive tract; Em, Embryo; FC, Follicular cell; HS, Hemal sinus; Hp, Hepatopancreas; HpT, Hepatopancreatic tubule; M, Muscle; NS, Nervous system; Os, Ostegite; Ov, Ovary; Ovo, Ovocyte; P, Pereiopod. A, D and E, Lendrum technique; B, C and F, H-E technique.

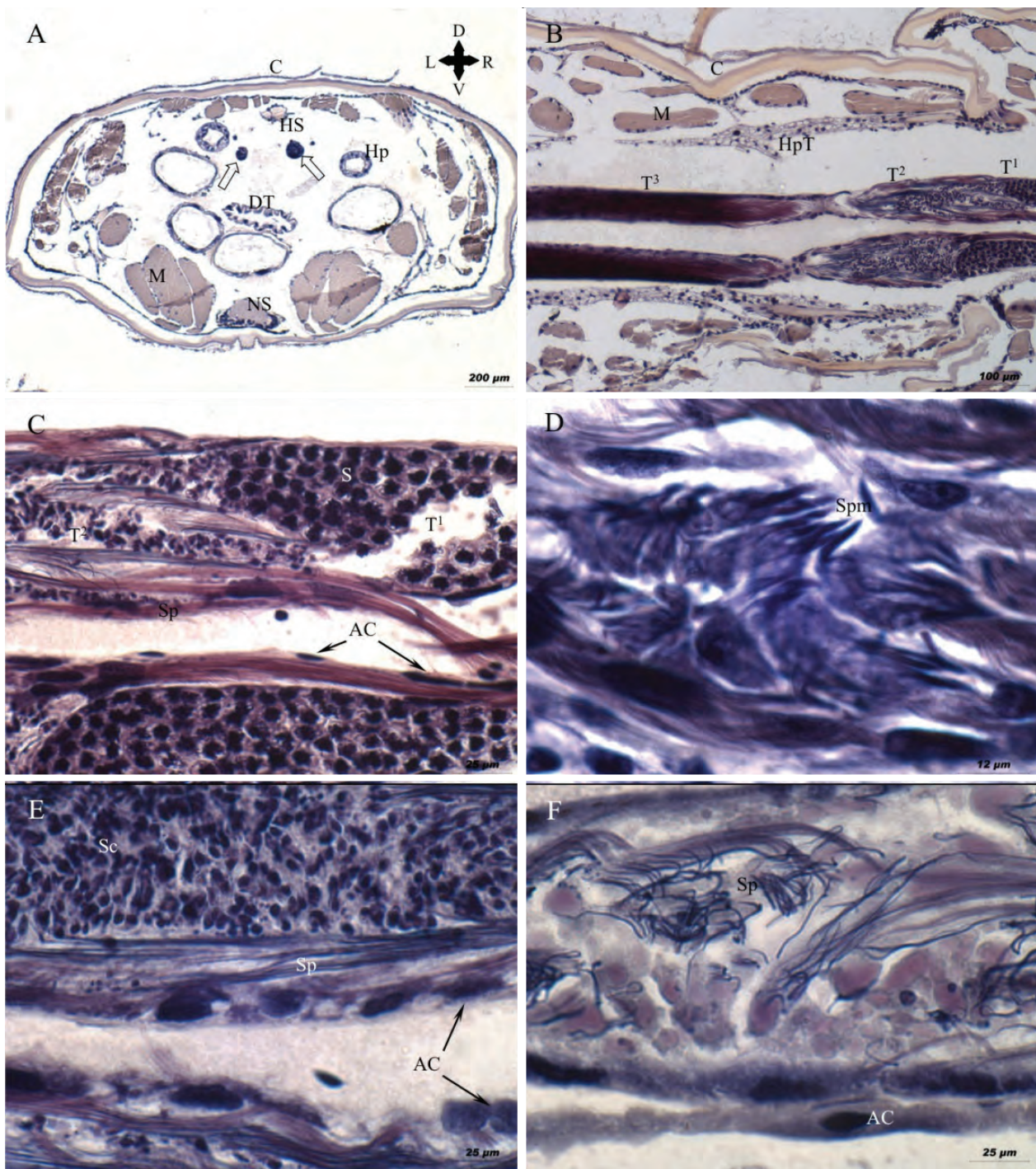


Figure 4.- Cross arrow shows the position of the organism in the cut. R, right-side; L, left-side; D, dorsal and V, ventral region. Male histology of *E. attenuata*. A, panoramic view showing the location of the main internal organs; the circulatory system in the dorsal region, the nervous system in the ventral region, three pairs of hepatopancreas tubes and digestive tract in the middle region, testicles in the dorsal region of the organisms (Empty arrows). B, compartmentalization of the testicles according sperm development: T¹, Initial Testicle; T², Intermediate Testicle and T³, Terminal Testicle; the hepatopancreas tubes and muscle packages associated with the cuticle can be observed. C, detail of the testis in their initial or incipient portion, populations of spermatogonia and primary spermatocytes. D, region of transition from intermediate to advanced where spermatids are in the process of spermiogenesis; E, spermatocytes and spermatids with some spermatozoa. F, terminal region where there are mostly well-defined spermatozoa and on the verge of being expelled. Abbreviations: AC, Accessory cells; C, Cuticle; DT, Digestive tract; Empty arrows, Testicles; HS, Hemal sinus; Hp, Hepatopancreas; HpT, Hepatopancreatic tubule; M, Muscle; NS, Nervous system; S, Spermatogonia; Sc, Spermatocytes (First and second); Sp, Spermatozoa; Spm, Spermatids; T¹; T²; T³. A-F, H-E technique.

Ovigerous females, carried at least two generations of oocytes at different stages, i.e. embryos in the marsupium (Csonka *et al.*, 2015) and oocytes inside of the ovaries which suggest the continuity in the reproduction of the species throughout an annual cycle, and the coexistence of at least two generations or potential three generations in a single female at a time.

The literature indicates that most free-living isopods possess three pairs of testicles, however we identified two testicles, which are divided in three segments each one, separated by a thin epithelial membrane (Wägele, 1992; Schlatt & Ehmcke, 2014).

This difference in *E. attenuata* may be determined by, the reduced and elongated body, which led to the merge of three testicles in one compartmentalized, a process that would not be rare in the evolutionary record (Roosen-Runge 1969, 1997; White-Cooper & Bausek, 2010; Schlatt & Ehmcke, 2014).

The rest of the internal anatomy agrees with other groups of isopods. The presence of a pair of nerve cords in the ventral region and a digestive tube in its middle portion that travels throughout the body, six hepatopancreas tubules that run in a parallel manner to the digestive tract (Holdich, 1971).

Regarding the external reproductive structures, *E. attenuata* does not seem to be very different from the other isopods; it possesses a pair of hemipenes between the end of the last body segment and at the base of the pleon, and a pair of ornamented stylets behind the second pair of pleopods, structures that allow fertilization (Wilson, 1991).

The existence of all phases of spermatogenesis, from spermatogonia to spermatozooids, which were observed at different times of the year and in different sizes of males, confirms the existence of a continuous reproductive cycle. We also confirmed that the spermatozooids of *E. attenuata* lack flagella, as the rest of isopods, yet the spermatozooids of this species are very elongated, and this is confirmed by positive reaction to H-E staining, as the acrosome can be seen fully dyed by haematoxylin with purple colouring (Wilson, 1991; Wägele 1992). After observing the maturation of gametes occurs during the whole year, we conclude that *E. attenuata* has a continuous reproductive cycle; which is important due to the ecological role that it comprehends. Additionally, the description for the first time of the reproductive characteristics of this isopod is important, because the biological characteristics of these crustaceans have been neglected, thus, it is necessary to update and extend the morphological and histological information of these organisms, conforming a parameter for new studies of other isopod species and establishing a basis for further comparatives on the evolutionary on ecological relationships of isopod and other groups of crustaceans and arthropods.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Ana Isabel Bieler, of the Microcine laboratory, Faculty of Sciences at UNAM, for obtaining photomicrographies; Berenit Mendoza, Biology Institute, UNAM, for assistance with SEM images; Ricardo Gaspar and Alan González, and the enthusiasts fishermen Luis and Jorge Luis Díaz, from Tamiahua lagoon for assistance with field-work.

To the CONACYT-DAAD joint program for granting the Scholarship number 471064 to H.E. Reyes-Aldana for the studies in the master program Evolution, Ecology and Systematics at the LMU Munich.

REFERENCES

- ÁLVAREZ, F., J. L. BORTOLINI & J. T. HEÖG. 2010. Anatomy of virgin and mature externae of *Loxothylacus texanus*, parasitic on the dark blue crab *Callinectes rathbunae* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae). *Journal of Morphology* 271: 190-199. DOI: 10.1002/jmor.10790.
- AUSTIN, B. & D. A. AUSTIN. 1989. *Methods for the microbiological examination of fish and shellfish*. Ellis Horwood Limited, England. 317 p.
- BELL, T. A. & D. V. LIGHTNER. 1988. *A handbook of normal Penaeid shrimp histology*. Lawrence, KS: World Aquaculture Society Press, USA. 114 p.
- BORTOLINI-ROSALES, J. L., H. REYES-ALDANA & M. A. GÓMEZ-PONCE. 2016. New records of *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae) in the Gulf of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 523-526. DOI: 10.1016/j.rmb.2016.03.004
- BOSTRÖM, C. & J. MATTILA. 2005. Effects of Isopod Grazing: An Experimental Comparison in Temperate (*Idotea balthica*, Baltic Sea, Finland) and Subtropical (*Erichsonella attenuata*, Gulf of Mexico, U.S.A.) Ecosystems. *Crustaceana* 78(2): 185-200. DOI: 10.1163/1568540054020541
- BRUSCA, R. C., W. MOORE & S. M. SHUSTER. 2016. *Invertebrates*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA. 1104 p.
- CSONKA, D., K. HALASY & E. HORNING. 2015. Histological studies of the marsupium of two terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys* 51:81-92. DOI: 10.3897/zookeys.515.9401
- ENCINA, L. & C. GRANADO-LORENCIO. 1997. Seasonal changes in condition, nutrition, gonad maturation and energy content in barbel, *Barbus sclateri*, inhabiting a fluctuating river. *Environmental Biology of Fishes* 50(1): 75-84. DOI: 10.1023/A:1007381414397
- FREDETTE, J. T., R. DIAZ, J. MONTFRANQS & R. ORTH. 1990. Secondary Production within a seagrass bed (*Zostera marina* and *Ruppia maritima*) in lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 13(4): 431-440. DOI: 10.2307/1351787
- HOLDICH, D. M. 1971. Changes in physiology, structure and histochemistry occurring during the life history of the sexually dimorphic isopod *Dynamene bidentata* (Crustacea: Peracarida). *Marine Biology* 8: 35-47. DOI: 10.1007/BF00349343
- JAGLARZ, M. K., J. KUBRAKIEWICZ & S. BILINSKI. 2014. The ovary structure and oogenesis in the basal crustaceans and hexapods. Possible phylogenetic significance. *Arthropod structure & development* 43(4): 349-360. DOI: 10.1016/j.asd.2014.05.003
- JOHNSON, P. T. 1980. *Histology of the blue crab: Callinectes sapidus: a model for the Decapoda*. Praeger, New York. 440 p.
- JOHNSON, W. S., M. STEVENS & L. WATLING. 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. *Advances in Marine Biology* 39: 105-260. DOI: 10.1016/S0065-2881(01)39009-0

- KAUTSKY, N. 1982. Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology* 68(2): 143-160. DOI: 10.1007/BF00397601
- KENSLEY, B., W. G. NELSON & M. SCHOTTE. 1995. Marine isopod biodiversity of the Indian River lagoon, Florida. *Bulletin of Marine Science* 57(1): 136-142.
- POORE, G. & M. SCHOTTE. 2014. *Erichsonella* Benedict in Richardson, 1901. In: Schotte, M., C.B. Boyko, N.L. Bruce, G.C.B. Poore, S. Taiti & G.D.F. Wilson (eds.). 2014. *World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database*. National Museum of Natural History Smithsonian Institution, Washington D.C, USA. Also available at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=157886> (downloaded May 22, 2015)
- PIRÉS, A. N. S. 1984. Taxonomic revision and phylogeny of the genus *Erichsonella* with a discussion on *Ronalea* (Isopoda, Valvifera). *Journal of Natural History* 18(5): 665 -683. DOI: 10.1080/00222938400770571
- ROMERO-RODRÍGUEZ J. & R. ROMÁN-CONTREARAS. 2008. Aspects of reproduction of *Bopyrinellathorii* (Richardson, 1904) (Isopoda, Bopyridae), a branchial parasite of *Thor floridanus* Kinsley, 1878 (Decapoda, Hippolytidae) in Bahía de la Ascención, mexican caribbean. *Crustaceana* 81(10): 1201-1210. DOI: 10.1163/156854008X374522
- ROOSEN-RUNGE, E. C. 1969. Comparative aspects of spermatogenesis. *Biology of reproduction* 1(Supplement 1): 24-39. DOI:10.1095/biol-reprod1.Supplement_1.24
- ROOSEN-RUNGE, E. C. 1997. *The process of spermatogenesis in animals*. Cambridge University Press, London, England. 214p.
- RYER, C. H. & R. J. ORTH. 1987. Feeding Ecology of the Northern Pipefish, *Syngnathus fuscus*, in a Seagrass Community of the Lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 10(4): 330-336. DOI: 10.2307/1351891
- SCHLATT, S. & J. EHMCKE. 2014. Regulation of spermatogenesis: an evolutionary biologist's perspective. *Seminars in cell & developmental biology* 29: 2-16. DOI: 10.1016/j.semcdb.2014.03.007
- SCHULDT, M. 1993. Ovarian cycle of *Probopyrus ringueleti* (Verdi y Schuldt, 1998) (Isopoda: Epicaridea: Bopyridae). *Gayana zool* 57(1): 89-104.
- SHEEHAN, D. C. & B. B. HRAPCHAK. 1980. *Theory and practice of histotechnology*. The C. V. Mosby Company, USA. 481 p.
- SHYAMASUNDARI, K., HANUMANATHA, C. JALAJA & A. MARY. 1987. First studies on the anatomy, histology and histochemistry of the female reproductive system of a parasitic isopod *Nerocilaserra* Schioedte and Meinert, 1881 from fishes of Waltair coast. *Revista Ibérica de Parasitología* 47: 301-307.
- WÄGELE, J. W. 1992. Isopoda. In: Humes, G.H. (ed.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Crustacea*, Vol. 9. University of Michigan-Wiley, USA. 672 p.
- WARBURG, M. R. 2013. *Evolutionary biology of land isopods*. Springer Science & Business Media, Berlin, Germany. 161 p.
- WHITE-COOPER, H. & N. BAUSEK. 2010. Evolution and spermatogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365 (1546): 1465-1480. DOI: 10.1098/rstb.2009.0323
- WILSON, G. 1991. Functional morphology and evolution of isopod genitalia. In: Bauer R. & J. Martin (ed.). *Crustacean sexual biology*. Columbia University Press, New York. 355p.

Riqueza y abundancia relativa de los batoideos de la pesquería artesanal en el archipiélago Espíritu Santo, BCS, México

Richness and relative abundance of batoids from the artisanal fishery in the Espiritu Santo archipelago, BCS, Mexico

Lozano del Valle González-González¹, Víctor Hugo Cruz-Escalona¹, Nicolás Roberto Ehemann¹, Gustavo De la Cruz-Agüero¹, Leonardo Andrés Abitia-Cárdenas¹, Paola Andrea Mejía-Falla^{2,3} y Andrés Felipe Navia²

Recibido: 20 de diciembre de 2019.

Aceptado: 20 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

RESUMEN

Antecedentes: El Golfo de California presenta una alta diversidad de organismos marinos y es una de las principales áreas de pesca en México. La pesquería de tiburones y rayas constituye una importante actividad económica con relevancia social. **Objetivo:** En el presente estudio se estima la riqueza y abundancia relativa (expresada como CPUE), de 15 especies de batoideos capturados por la pesca artesanal en la zona sur de la Isla Espíritu Santo, B.C.S. desde octubre del 2013 a diciembre de 2015. **Métodos:** Los ejemplares capturados fueron determinados taxonómicamente al nivel de especie, medidos, sexados y pesados. La riqueza específica correspondió al número total de especies capturadas durante el periodo de estudio. Los datos de CPUE fueron estandarizados a 100 metros de red por hora (x100 como factor de escalamiento) y evaluados entre especies y a diferentes escalas temporales (época, año, época por año y meses). **Resultados:** Se capturó un total de 2198 individuos, agrupados en cuatro órdenes, 10 familias, 10 géneros y 15 especies. El esfuerzo nominal empleado fue de 27560 metros de red y 1763 horas de remojo. Las especies *Rostroraja velezi*, *Pseudobatos glaucostigma*, *Urobatis maculatus* y *Mobula mobular* fueron adicionadas a los listados ictiofaunísticos existentes para la Isla Espíritu Santo. *Mobula munkiana* e *Hypanus dipterurus*, fueron las especies de batoideos con la mayor contribución en abundancia y peso durante el tiempo de la investigación. La primera está protegida por leyes nacionales e internacionales y la segunda es una especie aprovechada comercialmente. **Conclusiones:** La superposición parcial de los valores de CPUE más altos registrados en la época cálida, con la veda y la actividad reproductiva de algunas especies en verano, podría contribuir como un efecto de recuperación poblacional si se regula el esfuerzo pesquero posterior a la veda.

Palabras claves: CPUE, Elasmobranchios, Golfo de California, Rayas.

ABSTRACT

Background: The Gulf of California possesses a high diversity of marine ichthyofauna while representing one of the main fishing areas in Mexico. The shark and ray fishery constitute an important economic and social importance. **Goals:** In the present study, the richness and relative abundance was estimated (expressed as CPUE), for 15 batoids species taken by the artisanal fisheries in the southern zone of the Espiritu Santo Island, State of B.C.S. from October 2013 to December 2015. **Methods:** Batoids were taxonomically identified to species level, measured, sexed and weighed and species richness calculated. Catch as CPUE was standardized to 100 m of gillnet per hour (x100 as a scaling factor) and evaluated among species and at different spatial scales (season, year, season per year and month). **Results:** A total of 2198 individuals were captured and comprised of four orders, 10 families, 10 genera, and 15 species. The nominal capture effort used was 27560 m of bottom-set gillnet and 1763 h submerged time. Four species, *Rostroraja velezi*, *Pseudobatos glaucostigma*, *Urobatis maculatus* and *Mobula mobular*, were added to the existing ichthyofauna listing for the Espiritu Santo Island. Additionally, *Mobula munkiana* and *Hypanus dipterurus* represented the highest contribution in abundance and weight during the time of this study. The first species is currently protected by national and international laws, whereas the latter is a commercially exploited species. **Conclusions:** The partial overlap of the highest CPUE values recorded in the warm season, with the fishing ban and the reproductive activity of some species in summer, could contribute as a population recovery effect if the fishing effort after the ban is regulated.

Keywords: CPUE, Elasmobranchs, Gulf of California, Skates and rays.

¹ Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096. México

² Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas, SQUALUS. Calle 10A No. 72-35, Cali, 760033. Colombia

³ Wildlife Conservation Society, WCS Colombia. Av. 5N No. 22N-11, Cali, 760046. Colombia

***Corresponding author:**

Víctor Hugo Cruz-Escalona: e-mail: vescalon@ipn.mx

To quote as:

González-González L. V., V. H. Cruz-Escalona, N. R. Ehemann, G. De La Cruz-Agüero, L. A. Abitia-Cárdenas, P. A. Mejía-Falla & A. F. Navia. 2020. Riqueza y abundancia relativa de los batoideos de la pesquería artesanal en el archipiélago Espíritu Santo, BCS, México. *Hidrobiológica* 30 (1):37-47.

INTRODUCCIÓN

En México, la pesca dirigida o incidental de tiburones y rayas constituye una actividad importante desde el punto de vista económico y social (Castillo-Geniz *et al.*, 1998; Bizzarro *et al.*, 2009a; Ramírez-Amaro *et al.*, 2013), debido a la generación de empleos en las diferentes fases de la cadena productiva, iniciando con la captura hasta la comercialización de productos y subproductos pesqueros; así como a los efectos económicos indirectos en empleos por fabricación, reparación, venta y distribución de embarcaciones, motores, de materiales para la pesca y transformación, entre otros (DOF, 2007).

La pesquería comercial de batoideos en el Golfo de California es relativamente reciente, ya que fue hasta finales de los años 80's cuando comenzó esta actividad (Márquez-Farías & Blanco-Parra, 2006; Ramírez-Amaro *et al.*, 2013). A principio de los años 90's, debido a una disminución en la captura del tiburón *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882) y el aumento en la demanda del recurso en el mercado, los pescadores artesanales iniciaron la captura de diferentes especies de batoideos como especies objetivo, para su posterior comercialización (Cudney-Bueno & Turk-Boyer, 1998; Márquez-Farías & Blanco-Parra, 2006; Ramírez-Amaro *et al.*, 2013).

La pesquería artesanal de batoideos en el Golfo de California se encuentra en desarrollo desde hace varias décadas (Márquez-Farías & Blanco-Parra, 2006), y su captura sigue en incremento hasta la fecha (CONAPESCA, 2016). La pesquería ribereña artesanal de batoideos del estado de Baja California Sur (BCS), se ubica en el tercer lugar a nivel nacional con un 16.8% de las 9483 toneladas registradas para México (CONAPESCA, 2016).

El Golfo de California alberga una diversidad y abundancia relevante de fauna marina, gracias a sus particularidades hidrológicas, geológicas y biológicas, que lo convierten, además, en una de las principales áreas de pesca de México (Castro-Aguirre *et al.*, 1995; Lluch-Cota *et al.*, 2007). Las zonas de fondos rocosos a profundidades menores a los 50 m, ubicadas en la costa occidental del Golfo, incluyendo sus islas aledañas, han sido reseñadas con una alta diversidad íctica, en comparación con la zona oriental del mismo (Barjau *et al.*, 2012; Del Moral-Flores *et al.*, 2013).

La Isla Espíritu Santo (IES) se destaca por su elevada riqueza biológica dentro del conjunto de islas presentes en BCS, y alberga una de las mayores diversidades de peces reportadas para la región, explicada por diferentes factores, entre los que pueden resaltarse: la ubicación geográfica de la isla, alta heterogeneidad de hábitats, entre otros (Del Moral-Flores *et al.*, 2013). En el presente trabajo se determina y actualiza la riqueza específica de batoideos en la zona de estudio. De igual manera, se estudia por primera vez la abundancia relativa de los batoideos capturados regularmente en la IES por la flota de pesca artesanal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El complejo Insular Espíritu Santo está ubicado en la porción suroccidental del Golfo de California, frente a las costas del Estado de Baja California Sur (CONANP, 2000). Este complejo, desde hace más de una década, ha sido declarado Área Federal Protegida con la modalidad de Parque Nacional Archipiélago Espíritu Santo (PNAES), incluyéndola den-

tro de las Áreas Naturales Protegidas del Golfo de California que forman parte del Patrimonio Natural Mundial de la Humanidad de la UNESCO, siendo el primer Parque Nacional Mexicano en obtener el Certificado Lista Verde de UICN (CONANP, 2000; Olmos-Martínez *et al.*, 2015; Ortega-Rubio *et al.*, 2019), restringiendo la práctica de la pesca artesanal principalmente a la zona sur del PNAES (Figura 1).

La IES es la de mayor extensión de las seis islas que conforman el complejo, y está separada de la península por el canal de San Lorenzo. El litoral oriental de la IES es de bordes escarpados y presenta una sola playa extensa en la zona sur llamada "La Bonanza". En contraste, el litoral occidental del complejo insular está entrecortado por una docena de pequeñas bahías, ensenadas y caletas que presentan playas arenosas (Arizpe, 1997). El área de muestreo del presente estudio estuvo localizada hacia la zona sur y sureste de la IES, las cuales son áreas frecuentadas por pescadores ribereños para la pesca de tiburones y rayas (Figura 1).

Trabajo de campo

Se realizó un muestreo sistemático con base en campañas mensuales realizadas a bordo de una embarcación de la flota de pesca artesanal, entre octubre de 2013 y diciembre de 2015 (excepto septiembre y noviembre de 2014 y enero de 2015). Las faenas de pesca, con una duración promedio de tres días, fueron independientes de las jornadas de trabajo del pescador. Se utilizaron redes de enmalle de fondo (agalleras) con dos a cuatro lienzos, cada una de 100 m de longitud, 1.5 m de alto y con luz de malla de 25 cm (8"). Las redes fueron colocadas a profundidades entre los 5 y 65 m al atardecer y recuperadas a la mañana del siguiente día. Los ejemplares pertenecientes al género *Mobula* son especies protegidas por leyes nacionales e internacionales (DOF, 2007; IUCN, 2019), por lo tanto, fueron identificados, contados, y cuando fue posible medidos y pesados en la embarcación, para ser liberados vivos inmediatamente.

Los ejemplares del resto de las especies fueron llevados a la zona de desembarco conocida como campamento "El Morrito" para ser identificados empleando guías generales y específicas para este grupo de peces (Fischer *et al.*, 1995; McEachran & Notarbartolo-di-Sciara, 1995; Castro-Aguirre & Espinosa-Pérez, 1996; Corro-Espinosa & Ramos-Carillo, 2004; Mejía-Falla *et al.*, 2011). Los ejemplares fueron medidos con una cinta métrica (± 0.1 cm de precisión) y pesados con una báscula digital marca Rapala modelo Mini Digital Fish Scale (50 libras) (± 0.1 kg).

El arreglo sistemático de las especies identificadas y la validación de la nomenclatura científica se realizó de acuerdo con Last *et al.* (2016) y Fricke *et al.* (2020). Ejemplares de referencia fueron depositados en la Colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CI-CICIMAR-IPN), para su respectivo proceso de preservación y asignación de código de registro (<http://coleccion.cicimar.ipn.mx/>).

Organización de los datos

El tratamiento de datos se realizó tomando en consideración la variación temporal del muestreo. Esto permitió realizar un análisis a diferentes resoluciones temporales mediante el agrupamiento de los datos, así: por mes, por año, por época climática, y por época climática por año.

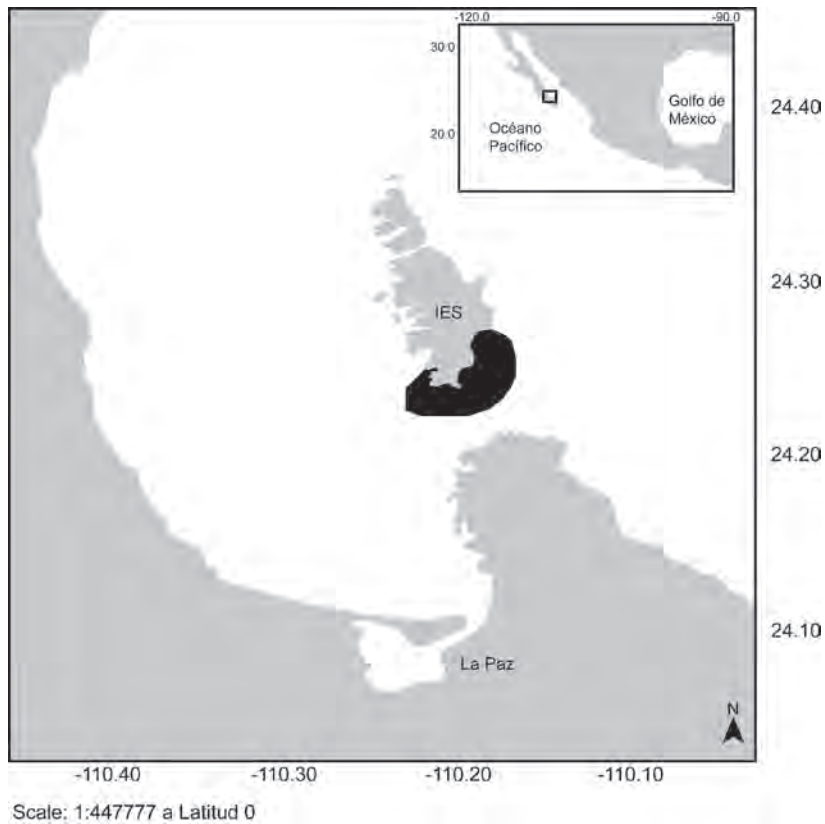


Figura 1. Área de captura de los batoideos (zona sombreada) en la Isla Espíritu Santo, BCS.

Para el año 2013 se muestreó solamente en el periodo octubre-diciembre, para el 2014 fueron 10 meses de muestreo (con excepción de septiembre y noviembre) y para el 2015, fueron muestreados todos los meses del año, exceptuando enero. Con base en esto, los meses de muestreo fueron agrupados en épocas climáticas siguiendo el criterio de Guevara-Guillén *et al.* (2015): época fría 2013-2014 (diciembre 2013 a mayo 2014), época cálida 2014 (junio, julio, agosto y octubre), época fría 2014-2015 (desde diciembre de 2014 a mayo del 2015), época cálida 2015 (junio a noviembre), y para el arreglo mensual, los meses iguales correspondientes de cada año fueron considerados réplicas y agrupados como uno solo. Una vez agrupados los datos, acorde a las diferentes escalas temporales, se realizaron comparaciones entre ellas, promediando los valores de cada muestreo para cada especie capturada en cada una de las épocas o meses, ponderadas por el número total de observaciones correspondientes.

Descripción de la comunidad

La riqueza específica se calculó como el número total de especies capturadas en los muestreos y el peso total se tabuló en aquellas especies para las cuales fue posible realizar el registro completo de la información, con el peso mínimo y máximo por especie junto con su promedio y desviación estándar. De igual forma, se reportó el intervalo de tallas de los individuos por especie y el promedio de tallas capturadas con su desviación estándar. Para los ejemplares cuya única información registrada fue la talla, el peso fue estimado mediante la ecuación de la relación longitud-peso y las constantes *a* y *b* para cada especie de

acuerdo con lo publicado por Blanco-Parra *et al.* (2009), Froese *et al.*, (2014) y Ehemann *et al.* (2017a).

Estandarización del esfuerzo

Dado que el tamaño de la red y el tiempo efectivo de pesca fue relativamente heterogéneo entre los muestreos, la abundancia relativa de la CPUE fue estandarizada a una red de 100m de longitud por hora (x100 como factor de escalamiento) de la siguiente manera:

donde:

$$CPUE = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{C_i * 100 * tst}{t_i * r_i} \right)}{n} * 100$$

CPUE: Captura por Unidad de Esfuerzo empleando la abundancia relativa de los individuos capturados en 100m de red por hora para especie, épocas, años, época por año y meses.

C_i: número individuos capturados en la faena *i*.

t_i: número total de horas de la faena *i* (horas efectivas de pesca).

r_i: metros de la red de pesca en la faena *i*.

tst: tiempo estándar (1 hora).

n: número total de observaciones (lances) correspondiente a la variable calculada.

Posteriormente se generó una matriz de abundancia relativa de las especies como captura por unidad de esfuerzo (CPUE), considerando el número ejemplares de cada especie capturados para 100 m de red por hora (CPUE= ind*h⁻¹*100m red⁻¹).

La normalidad de los datos fue verificada empleando la prueba de Shapiro-Wilk. De ser el caso, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias en la CPUE entre las escalas temporales (años, meses, y épocas por años) y entre especies. En los casos en donde hubo diferencias significativas, se realizó una prueba de comparaciones múltiples no paramétrica. Para la escala temporal entre épocas (cálida y fría) se utilizó la prueba de Mann-Whitney.

RESULTADOS

Riqueza específica y peso: durante los 24 meses de estudio, se capturó un total de 2198 batoideos pertenecientes a cuatro órdenes, 10 familias, 10 géneros y 15 especies (Tabla 1). El esfuerzo total aplicado fue de 27560 metros de red y 1763 horas efectivas de pesca o remojo. La biomasa total registrada fue de 8283.8 kg, correspondiente a 1983 individuos capturados, medidos y pesados (Tabla 1). La diferencia del 9.7% en el número de ejemplares cuantificados y los empleados para la estimación del peso, se debe a que 190 ejemplares del género *Mobula* fueron devueltos al mar inmediatamente, sumado a 26 individuos de otras especies que se encontraron depredados por otros animales mientras permanecieron en la red.

El orden mejor representado fue Myliobatiformes (seis familias, seis géneros y 11 especies), cuya mayor riqueza específica (tres especies) fue registrada para el género *Urobatis* spp; mientras que *Gymnura* sp. y *Rhinoptera* sp. presentaron sólo una especie. El orden Rhinoprístiformes estuvo representado por dos familias (Rhinobatidae y Trygonorrhinidae), dos géneros y dos especies. Los órdenes Torpediniformes y Rajiformes estuvieron representados por una sola especie (Tabla 1).

Las especies con mayor contribución en peso total fueron: *H. dipterurus* (3604.4 kg), *M. munkiana* (2264.8 kg), *R. steindachneri* (879.6 kg) y *N. entemedor* (748.4 kg); sin embargo, el peso promedio por individuo fue mayor en *H. longus* (8.7 kg ±3.5), seguida de *H. dipterurus* (5.7 kg ±4.1), *R. steindachneri* (5.2 kg ±3.2) y *M. longirostris* (5.1 kg ±3.0). Caso contrario fue el registrado para las especies *U. concentricus* (1.6 kg ±0.6), *P. glaucostigma* (1.2 kg ±0.6), *U. halleri* (0.9 kg ±3.2) y *U. maculatus* (0.5 kg ±0.2), las cuales contribuyeron con los menores valores de biomasa (Tabla 1).

Abundancia relativa (CPUE): La CPUE difirió significativamente en todas las escalas temporales excepto para meses, esto es: épocas (U_(1, n= 112)= 1074; p= 0.007), años (H_(2, n= 112)= 27.933; p= 0.0001), épocas por años (H_(3, n= 99)= 30.755; p= 0.0001). La CPUE fue mayor durante la época cálida (Me= 54.4 ind*h⁻¹*100m red⁻¹) que durante la época fría (Me= 22.5 ind*h⁻¹*100m red⁻¹; Tabla 2; Figura 2a). El año 2015 registró la CPUE más alta (Me= 66.8 ind*h⁻¹*100m red⁻¹), estadísticamente diferente (p= 0.0001) de los otros dos años de estudio (Figura 2b).

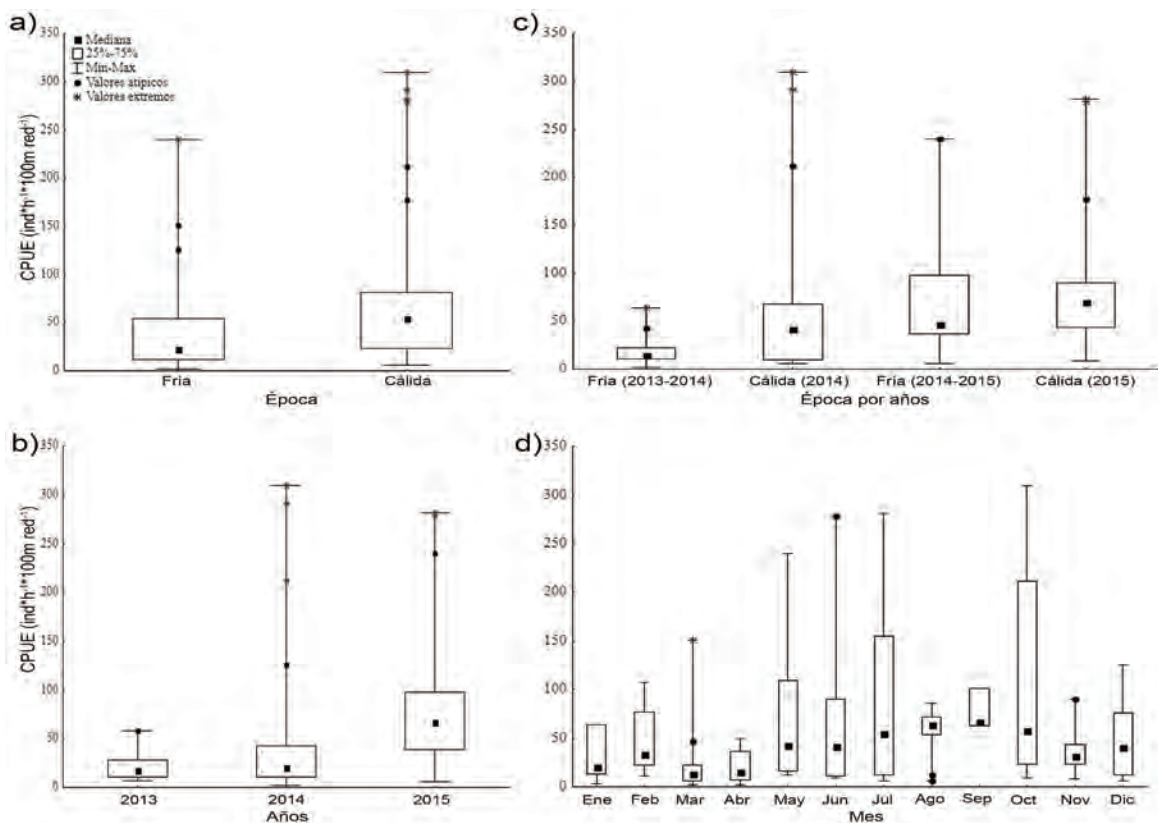


Figura 2. Variación de la CPUE de batoideos en la Isla Espíritu Santo: a) estacional-global, b) interanual, c) estacional-año, d) intermensual.

Tabla 1. Número total de individuos de batoideos capturados y pesados por especie (*n*). AD: ancho de disco; LT: longitud total; Min: mínimo; Max: máximo; \bar{X} : promedio y DE: desviación estándar.

ORDEN/Familia/Especie	n	Peso (kg)			Talla (cm)	
		Total	Min-Max	$\bar{X} \pm DE$	Min-Max	$\bar{X} \pm DE$
MYLIOBATIFORMES						
Dasyatidae						
<i>Hypanus dipterurus</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	636	3604.4	0.9-35.3	5.7 \pm 4.1	28.1-89 AD	48.0 \pm 16.1
<i>Hypanus longus</i> (Garman, 1880)	54	469.1	1.1-36.6	8.7 \pm 3.5	30.3-110 AD	63.5 \pm 16.3
Gymnuridae						
<i>Gymnura marmorata</i> (Cooper, 1864)	12	34.4	0.5-8.2	2.9 \pm 2.5	38-93 AD	59.9 \pm 18.3
Mobulidae						
<i>Mobula munkiana</i> Notarbartolo-di-Sciara, 1987	723	2264.8	0.6-17.0	3.1 \pm 2.0	41.1-112 AD	64.0 \pm 10.2
<i>Mobula mobular</i> (Bonnaterre, 1788)	1	9.9	-	-	107.6 AD	-
Myliobatidae						
<i>Myliobatis longirostris</i> Applegate & Fitch, 1964	16	81.4	1.0-11.8	5.1 \pm 3.0	42-97 AD	70.1 \pm 15.6
<i>Myliobatis californica</i> Gill, 1865	5	10.1	0.8-3.1	2.0 \pm 1.0	39.2-60.5 AD	52.1 \pm 18.3
Rhinopteridae						
<i>Rhinoptera steindachneri</i> Evermann & Jenkins, 1891	169	879.6	2.2-14.9	5.2 \pm 3.2	54-91.6 AD	69.1 \pm 16.6
Urotrygonidae						
<i>Urobatis halleri</i> (Cooper, 1863)	12	11.2	0.4-1.7	0.9 \pm 3.2	20-29 AD	23.5 \pm 2.8
<i>Urobatis concentricus</i> Osburn & Nichols, 1916	8	12.8	0.7-2.7	1.6 \pm 0.6	26.5-37.6 AD	31.5 \pm 3.9
<i>Urobatis maculatus</i> Garman, 1913	6	3.5	0.2-0.9	0.5 \pm 0.2	18.7-24.3 AD	21.7 \pm 2.4
RAJIFORMES						
Rajidae						
<i>Rostroraja velezi</i> (Chirichigno F., 1973)	5	17.0	2.2-5.2	3.4 \pm 1.2	56.5-68.0 AD	61.7 \pm 5.4
RHINOPRISTIFORMES						
Rhinobatidae						
<i>Pseudobatos glaucostigma</i> (Jordan & Gilbert, 1883)	26	30.2	0.7-1.8	1.2 \pm 0.6	59.5-75 LT	68.8 \pm 3.6
Trygonorrhinidae						
<i>Zapteryx exasperata</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	59	107	1.3-3.2	1.8 \pm 0.3	64.5-80.4 LT	73.2 \pm 3.4
TORPEDINIFORMES						
Narcinidae						
<i>Narcine entemedor</i> Jordan & Starks, 1895	251	748.4	0.8-6.4	3.0 \pm 1.2	41.5-84 LT	64.5 \pm 8.7

La CPUE estimada para la temporada fría 2013-2014 registró las capturas más bajas ($Me = 14.5 \text{ ind} \cdot \text{h}^{-1} \cdot 100\text{m red}^{-1}$), difiriendo significativamente con la época fría 2014-2015 ($Z = 3.921$; $p = 0.0001$) y cálida 2015 ($Z = 5.131$; $p = 0.0001$); sin embargo, no presentó diferencia con respecto a la época cálida 2014 (Tabla 2; Figura 2c). La mayoría de los meses fríos (enero, marzo y abril) presentaron las CPUEs más bajas (Tabla 2; Figura 2d).

Mobula munkiana ($Me = 10.9 \text{ ind} \cdot \text{h}^{-1} \cdot 100\text{m red}^{-1}$) e *H. dipterurus* ($Me = 8.8 \text{ ind} \cdot \text{h}^{-1} \cdot 100\text{m red}^{-1}$) presentaron los mayores valores de CPUE, seguidas por *N. entemedor* ($Me = 6.1 \text{ ind} \cdot \text{h}^{-1} \cdot 100\text{m red}^{-1}$) y *R. steindachneri* ($Me = 5.3 \text{ ind} \cdot \text{h}^{-1} \cdot 100\text{m red}^{-1}$).

Únicamente la CPUE de *M. munkiana* y *H. dipterurus* presentaron diferencias significativas con respecto a las demás especies.

Para *M. munkiana* con *R. steindachneri* ($Z= 3.516$; $p<0.05$), *N. entemedor* ($Z= 3.8$; $p<0.05$), *Z. exasperata* ($Z=5.087$; $p<0.001$), *H. longus* ($Z= 6.119$; $p<0.001$), *Myliobatis longirostris* ($Z= 4.674$; $p<0.001$), *U. halleri* ($Z= 4.4$; $p<0.01$), *G. marmorata* ($Z= 3.577$; $p<0.05$) y *U. maculatus* ($Z= 3.823$; $p<0.05$). Por otro lado, *H. dipterurus* con *Z. exasperata* ($Z= 4.315$; $p<0.01$), *H. longus* ($Z= 5.370$; $p<0.001$), *M. longirostris* ($Z= 4.061$; $p<0.01$) y *U. halleri* ($Z= 3.820$; $p<0.05$).

Los valores de la mediana de CPUE de cada especie para cada factor temporal estudiado se detallan en la Tabla 3.

Tabla 2. Valores del tamaño de muestra válido (n), mediana (Me), media, mínimos (Mín) y máximos (Máx) de la CPUE (# ind*h⁻¹*100m red⁻¹) para las distintas temporalidades calculadas.

Temporalidad		n	Me	Media	Mín	Máx
Épocas	Cálida	48	54.4	74.5	5.9	309.2
	Fría	64	22.5	40.6	2.2	240.0
Años	2013	14	17.7	20.9	6.4	58.0
	2014	48	20.3	41.6	2.2	309.2
	2015	50	66.8	77.7	5.8	281.3
Épocas por años	Fría (2013-2014)	37	14.5	19.2	2.2	64.2
	Cálida (2014)	15	41.4	77.8	5.9	309.2
	Fría (2014-2015)	21	46.1	67.8	5.8	240.0
	Cálida (2015)	26	69.4	84.8	8.6	281.3
Meses	Enero	7	20.7	32.5	3.0	64.2
	Febrero	10	33.5	49.8	11.1	107.4
	Marzo	14	13.7	26.0	2.3	151.1
	Abril	10	15.3	21.4	2.2	49.4
	Mayo	7	42.8	76.5	12.6	240.0
	Junio	7	41.4	76.2	9.3	278.8
	Julio	8	54.8	91.4	6.4	281.3
	Agosto	9	63.6	54.7	5.9	86.4
	Septiembre	3	67.0	76.9	62.5	101.3
	Octubre	11	58.0	111.4	8.9	309.2
	Noviembre	10	31.5	36.4	8.4	90.5
	Diciembre	16	40.6	47.4	6.4	125.5

DISCUSIÓN

Riqueza específica

A la fecha se han descrito 646 especies de batoideos a nivel mundial (Last et al., 2016; Weigmann, 2017), con reportes actuales de 98 especies (15.2%) para la Zona Económica Exclusiva de México, de los cuales el 8.5% (55 especies) se distribuyen en el Pacífico mexicano y Golfo de California (Ehemann et al., 2018). Para el Golfo de California han sido reportadas 36 especies de batoideos, 31 de las cuales ocurren en la Bahía de La Paz (Abitia-Cárdenas et al., 1994; Balart et al., 1995; Castro-Aguirre & Balart, 1997; Del Moral-Flores et al., 2013; Lara-Mendoza et al., 2016; Last et al., 2016; González-Acosta et al., 2018; Burgos-Vázquez et al., 2019a).

Investigaciones relacionadas con batoideos en la IES han aumentado en años recientes (Burgos-Vázquez et al., 2017, 2018, 2019a; 2019b; Ehemann et al., 2017a; 2017b; 2019;). Del Moral-Flores et al. (2013) reportó ocho especies de batoideos para la IES [i.e. *Diplobatis ommata* (Jordan & Gilbert, 1890), *Narcine entemedor*, *Z. exasperata*, *Urobatis concentricus*, *U. halleri*, *Dasyatis dipterura* (*Hypanus dipterurus*), *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) actualmente *Aetobatus laticeps* (Gill 1865) y *M. munkiana*]. Recientemente, Ehemann et al. (2017a) incluyeron a las especies, *Myliobatis longirostris* Applegate & Fitch 1964, *M. californica*, *Gymnura marmorata*, *H. longus* y *Rhinoptera steindachneri* a la lista de batoideos para la IES. La presente investigación adiciona las especies *M. mobular*, *P. glaucostigma*, *R. velezi* y *U. maculatus*, incrementando la riqueza conocida de batoideos de la IES a 17 especies (47.2% de las reportadas para el Golfo de California). Esto la convierte en la isla de mayor riqueza específica de batoideos en todo el Golfo de California, seguida de la Isla Cerralvo con 13 especies (36.11%; Del Moral-Flores et al., 2013).

La riqueza específica de batoideos reportada para la IES así como para Isla Cerralvo, puede estar relacionada con la presencia de “bajos” o montañas submarinas y de arrecifes rocosos en las Islas. Esto se asocia con hábitats que favorecen una alta diversidad y abundancia de alimento, así como procesos de enriquecimiento, producto del corte y transporte vertical de las corrientes, remolinos del Golfo de California, entre otros, que incrementan los recursos tróficos potenciales para la comunidad de batoideos (Del Moral-Flores, 2010; Restrepo-Gómez, 2017; Cabrera-Meléndez, 2018; González-Rodríguez et al., 2018; Ehemann et al., 2019).

El orden Rajiformes contribuye con la mayor riqueza específica global entre los batoideos y los condriictos (Nelson et al., 2016; Weigmann, 2016; Weigmann, 2017); sin embargo, en el presente estudio este taxón estuvo representado únicamente por la especie *R. velezi*. Una posible explicación a dicho resultado es que los rájidos se distribuyen generalmente en profundidades promedio de 300m (Robertson & Allen, 2015), en comparación a la máxima profundidad (63 metros) a la que fueron caladas las redes de pesca en este estudio.

Peso y abundancia relativa (CPUE)

Los valores reseñados como atípicos y extremos por los estadísticos (Figura 2) pueden ser asociados a procesos etológicos y migratorios característicos de *M. munkiana*, como ha sido descrito para la IES y para diversas zonas del Pacífico Occidental (Notarbartolo-di-Sciara, 1988; Francis & Jones, 2016; Díaz-Palacios, 2018).

Las diferencias interespecificas en peso son el resultado de la biomasa individual. Aunque *H. dipterurus* con un ancho de disco menor comparado con *M. munkiana*, su peso promedio fue mayor. Caso similar ocurrió con *H. longus*, cuyo peso promedio individual fue mayor que el de ejemplares de tallas más grandes de otras especies.

Valadez-González (2007) reportó para la costa de Jalisco siete especies de batoideos en común con esta investigación, pero con tallas y biomazas menores a este estudio. Estas diferencias posiblemente se deben a los diferentes artes de pesca empleados para la captura de los organismos en ambos estudios (redes de arrastre camaroneros vs. red de enmalle).

La mayor abundancia relativa de batoideos registrados en el presente estudio ocurrió durante la época cálida (Tabla 3), lo cual contrasta con lo previamente documentado para la costa oriental de BCS (Bizzarro *et al.*, 2009a). Estos autores señalan las mayores capturas durante marzo-mayo (119 individuos) y enero-febrero (95 individuos), lo cual corresponde con nuestra época fría. Estas diferencias podrían ser atribuidas, al arte de pesca empleado y al diseño del muestreo utilizados en cada estudio. En el presente estudio el diseño de muestreo fue sistemático (tres años continuos de muestreo, dirigido exclusivamente a especies de batoideos), mientras en el estudio de Bizzarro *et al.* (2009) los muestreos fueron de oportunidad, dado que el mayor esfuerzo de pesca estuvo dirigido a la captura de tiburones durante el verano y otoño, limitando la captura de batoideos.

Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio son congruentes con otras localidades del Golfo de California, específicamente para las costas de Sonora, donde la mayor captura de batoideos se presentó durante los meses de junio-agosto (60.7 individuos/barco/viaje), coincidiendo con la época cálida (Tabla 3; Bizzarro *et al.*, 2009b).

Los cambios en la temperatura superficial del mar del Golfo de California, la cual se expresa diferencialmente entre periodos (Bizzarro *et al.*, 2009a; 2009b; Barjau *et al.*, 2012) también constituyen una explicación fundamental en las diferencias o similitudes encontradas con la presente investigación. En la Bahía de La Paz, la variabilidad térmica puede presentar intervalos de hasta 10°C entre los meses de menor y mayor temperatura (Guevara-Guillén *et al.*, 2015), siguiendo un patrón relacionado con el ciclo estacional de la radiación solar sobre la Bahía (Reyes-Salinas *et al.*, 2003). Particularmente, en el año 2014, las condiciones oceanográficas en la Bahía de La Paz estuvieron afectadas por varios eventos naturales (*e.g.* año Niño, huracán Odile), fenómenos que pudieron tener un efecto reflejado en las bajas capturas obtenidas durante ese año, en comparación con el 2015 (Tabla 3).

Los resultados obtenidos referentes a las diferencias temporales en la CPUE permiten soportar la explicación originada por la dominancia de las principales especies capturadas en aguas locales (Tabla 3). Por ejemplo, *M. munkiana* está presente con mayor abundancia durante los meses cálidos (74.2%) aunque se presenta durante todo el año. Variaciones en la abundancia de esta especie han sido relacionadas con procesos migratorios, alimenticios o reproductivos (Serrano-López, 2009). Lo mismo se presenta para otras especies de batoideos en el Pacífico mexicano, entre ellas *P. productus* (Villavicencio-Garayzar, 1993a), *N. entemedor* (Villavicencio-Garayzar, 1993b) y *R. steindachneri* (Bizzarro *et al.*, 2007).

Por otro lado, las mayores capturas de *M. munkiana* (24.7% del total) e *H. dipterurus* (20.3%), concuerdan con lo reportado por Bizzarro

et al. (2009a) para otras zonas del Golfo de California (*M. munkiana*=30.8% e *H. dipterurus*=12.1%). Estos autores observaron que en varios campos pesqueros existía una pesca dirigida hacia algunas especies de mobúlidos (especialmente *M. munkiana*) en primavera e invierno. Por otra parte, en las costas de Sonora, las mayores CPUE correspondieron principalmente a *P. productus* (46.3%), seguido de *H. dipterurus* (15.7%), *Gymnura* spp. (12.9%) y *R. steindachneri* (11%) (Bizzarro *et al.*, 2009b), lo cual difiere de lo encontrado en este estudio. Las diferencias entre las capturas de las costas de Sonora y BCS, podrían ser explicadas o influenciadas por las características del hábitat, artes de pesca empleados, tipo de muestreo, entre otras. Además, la plataforma continental del lado oriental del Golfo de California es de mayor amplitud con respecto a la que se encuentra en las costas occidentales del Golfo, lo cual podría favorecer una mayor concentración de batoideos de hábitos bentónicos y someros, como el caso de *P. productus*, en comparación con *M. munkiana*, especie de hábitos pelágicos.

Las especies dominantes con base en la abundancia relativa durante el periodo de estudio fueron *M. munkiana* e *H. dipterurus*. En el caso de *M. munkiana*, su alta abundancia puede ser explicada por su comportamiento gregario, el cual está ampliamente documentado en la literatura (Notarbartolo-di-Sciara, 1988; Díaz-Palacios, 2018), donde se han reportado agregaciones masivas en el sur del Golfo de California con fines reproductivos. Con respecto a *H. dipterurus*, su alta abundancia podría estar influenciada por el tipo de arte de pesca utilizado y la ubicación del mismo en la columna del agua. Es de resaltar que esta es una de las pocas especies de batoideos con captura dirigida en el área de estudio.

A pesar que no se encontraron diferencias estadísticas en la CPUE entre meses, las medianas fueron más altas en el trimestre agosto-octubre, periodo posterior a la veda de este recurso pesquero para la zona de estudio (mayo-julio). Por lo tanto, la implementación de la veda nacional podría tener una implicación favorable en la pesca sustentable de este recurso pesquero, otorgando un “descanso” al constante esfuerzo de captura que se mantiene sobre estas especies por parte de la pesca artesanal en la zona estudiada. Durante este tiempo de veda, el esfuerzo pesquero artesanal es canalizado y dirigido a otros recursos marinos locales, principalmente al conocido como pescado de escama (*e.g.* *Lutjanus* spp., *Centropomus* spp., *Mugil* spp., entre otros). Este tiempo también es aprovechado para la reparación/adquisición de aparejos de pesca (*e.g.* agalleros) o de sus embarcaciones. Este tipo de rotación de recursos marinos ha sido previamente documentado para otras pesquerías artesanales de batoideos costeros-demersales (Tagliafico *et al.*, 2013; Tagliafico *et al.*, 2016).

Finalmente, las mayores abundancias relativas de batoideos en los meses de verano (mayo a septiembre) se sobreponen parcialmente con la veda nacional (mayo a julio), sugiriendo un efecto de protección para estas especies al reducir la presión pesquera durante estos meses. A este efecto de menor presión se suma que algunas especies en la zona desarrollan parte de su ciclo reproductivo durante los meses de verano, otorgando esta veda tiempo para el desarrollo de procesos de apareamiento, ovulación y nacimiento de *Rhinoptera steindachneri* (Burgos-Vázquez *et al.*, 2018) y de ovulación y crecimiento embrionario en *Narcine entemedor* (Burgos-Vázquez *et al.*, 2017). Sin embargo, para evitar un efecto de rebote en la CPUE al finalizar la veda, y así permitir que el efecto positivo de ésta se refleje en el reclutamiento y el tamaño poblacional de las especies, es importante mantener un control o límite del esfuerzo pesquero que se ejerce en los meses posteriores a la veda.

Tabla 3. Valores de la mediana (Me) de la CPUE ($\text{ind}^* \text{h}^{-1} * 100 \text{m} \text{red}^{-1}$) para las distintas temporalidades calculadas por especie. Los valores más altos están resaltados en negrita. Especie (Sp.); Cálida (C); Fria (F); 2013 (13); 2014 (14); 2015 (15); Enero (E); Febrero (F); Marzo (Mz) Abril (Ab); Mayo (My); Junio (Jn); Julio (Jl); Agosto (Ag); Septiembre (S); Octubre (O); Noviembre (N); Diciembre (D); *Pseudobatos glaucostigma* (Pg); *Zapteryx exasperata* (Z.e); *Narcine entemedor* (N.e); *Rostroraja velezi* (R.v); *Gymnura marmorata* (G.m); *Hypanus dipterus* (H.d); *Hypanus longus* (H.l); *Urobatis concentricus* (U.c); *Urobatis halleri* (U.h); *Urobatis maculatus* (U.m); *Myliobatis californica* (M.c) *Myliobatis longirostris* (M.l); *Rhinoptera steindachneri* (R.s); *Mobula mobular* (M.mo) y *Mobula munkiana* (M.mu).

Sp.	Época												Meses																																					
	C			F			F 13-14			F 14-15			C 15			E			Fe			Mz			Ab			My			Jn			Jl			Ag			S			O			N			D	
P.g	5.1	6.5	0.0	0.0	5.4	0.0	0.0	5.2	5.1	0.0	0.0	5.1	0.0	0.0	5.2	5.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	3.9	0.0	2.6	2.6	7.7	4.0	4.0	5.4	4.8	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.8									
Z.e	3.3	3.8	2.1	3.8	4.9	3.7	2.9	3.9	4.9	3.9	3.9	4.9	3.9	2.5	2.6	2.6	0.0	0.0	0.0	6.2	6.2	13.8	3.8	2.7	7.2	7.2	7.2	0.0	0.0	1.7	3.0	2.7	7.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	3.0								
N.e	6.4	6.7	2.6	5.8	12.9	6.7	6.0	3.9	9.8	7.8	10.1	2.3	4.9	7.4	7.4	7.5	14.0	10.6	12.1	7.4	7.4	14.0	14.0	10.6	12.1	12.1	12.1	4.3	2.2	6.6	10.6	10.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	2.2	6.6								
R.v	4.7	3.0	0.0	1.9	5.3	0.0	1.9	3.0	7.5	0.0	0.0	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0								
G.m	2.4	3.6	0.0	11.8	3.5	0.0	0.0	7.7	2.4	0.0	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	3.5						
H.d	15.7	18.0	8.6	9.2	20.6	6.3	5.8	34.4	18.1	4.7	21.4	4.5	11.2	15.1	15.1	15.0	3.8	27.6	4.8	15.1	15.1	15.0	3.8	27.6	4.8	4.8	4.8	13.6	21.6	10.5	27.6	27.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.6	21.6	10.5								
H.l	4.4	3.1	3.1	3.1	4.8	3.1	4.9	3.0	6.1	1.5	2.4	2.2	3.1	3.6	4.1	4.1	8.0	4.1	4.8	3.6	4.1	4.1	8.0	4.1	4.8	4.8	4.8	6.4	2.8	4.1	4.1	4.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.4	2.8	4.1									
U.c	4.0	1.7	0.0	1.8	5.4	1.7	1.9	0.0	5.4	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.6	1.9	5.4	9.6	9.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0								
U.h	3.0	2.8	2.1	0.0	3.4	2.1	0.0	0.0	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	3.5	0.0	2.4	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1							
U.m	2.2	3.3	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	3.3	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.6	2.6	2.6	0.0	0.0	0.0	2.6	2.6	0.0	2.0	0.0	2.4	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0								
M.c	2.4	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.6	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0							
M.l	2.6	3.7	1.6	4.3	2.6	3.7	5.0	2.8	2.6	0.0	3.7	2.9	2.8	3.7	3.7	2.6	0.0	0.0	0.0	3.7	3.7	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0							
R.s	6.0	5.0	0.0	5.0	11.7	3.7	7.2	38.1	4.8	20.0	8.5	2.9	2.5	7.3	7.3	2.9	21.2	3.3	0.0	7.3	7.3	2.9	21.2	3.3	0.0	0.0	0.0	7.4	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.4	2.9	0.0								
M.mo	0.0	1.9	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0									
M.mu	30.5	10.6	20.4	9.2	30.5	4.5	28.4	28.5	30.4	0.0	5.6	11.1	6.1	16.2	16.2	43.6	42.1	36.8	31.2	16.2	16.2	43.6	42.1	36.8	31.2	31.2	54.6	25.8	9.5	36.8	36.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	54.6	25.8	9.5										

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Juan Higuera (pescador) y a su esposa por toda la ayuda en el trabajo de campo. Al CONACyT y al CICIMAR-IPN por el apoyo en la parte logística. La presente contribución forma parte de los proyectos de investigación SEP-CONACyT 180894 y SIP-IPN 20195579. VCH, GCA y LAAC agradecen los apoyos otorgados por los Programas COFAA y EDI del Instituto Politécnico Nacional, así como SNI-CONACyT. LVGG y NRE agradecen a las becas de estudio de posgrado CONACyT y BEIFI del Instituto Politécnico Nacional. PAMF y AFN agradecen a las becas de posdoctorado del proyecto SEP-CONACyT (SEP-CONACyT/CB-2012/180894).

REFERENCIAS

- ABITIA-CÁRDENAS, L. A., J. RODRÍGUEZ-ROMERO, F. GALVÁN-MAGAÑA, J. DE LA CRUZ-AGÜERO & H. CHÁVEZ-RAMOS. 1994. Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 20 (2): 159-181. DOI:10.7773/cm.v20i2.963
- ARIZPE, O. 1997. La isla Espíritu Santo, B.C.S. *In: Urbán, R. & M. Ramírez (eds.). La Bahía de La Paz, investigaciones y conservación.* UABCS-CICIMAR-SCRIPPS, pp. 305-314.
- BALART, E. F., J. L. CASTRO-AGUIRRE, D. AURIOLAS-GAMBOA, F. GARCÍA-RODRÍGUEZ & C. VILLAVICENCIO-GARAYZAR. 1995. Adiciones a la ictiofauna de Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica* 5 (1,2): 79-85.
- BARJAU, E., J. RODRÍGUEZ-ROMERO, F. GALVÁN, F. GUTIÉRREZ & J. LÓPEZ. 2012. Estructura temporal y espacial de la comunidad de peces arrecifales de la Isla San José, Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical* 60 (2): 649-667. DOI: 10.15517/RBT.V60I2.3957
- BIZZARRO, J. J., W. D. SMITH, J. F. MÁRQUEZ-FARIAS & R. E. HUETER. 2007. Artisanal fisheries and reproductive biology of the Golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fisheries Research* 84: 137-146. DOI: 10.1016/j.fishres.2006.10.016
- BIZZARRO, J. J., W. D. SMITH, R. E. HUETER & C. J. VILLAVICENCIO-GARAYZAR. 2009a. Activities and catch composition of artisanal elasmobranch fishing sites on the Eastern coast of Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 108 (3): 137-151. DOI: 10.3160/0038-3872-108.3.137
- BIZZARRO, J. J., W. D. SMITH, J. F. MÁRQUEZ-FARIAS, J. TYMINSKI & R. E. HUETER. 2009b. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. *Fisheries Research* 97(1): 103-117. DOI: 10.1016/j.fishres.2009.01.009.
- BLANCO-PARRA, M. P., F. MÁRQUEZ-FARÍA & F. GALVÁN-MAGAÑA. 2009. Fishery and morphometric relationships of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata* (Elasmobranchii, Rhinobatidae), from the Gulf of California, Mexico. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4 (4): 456-465.
- BURGOS-VÁZQUEZ M. I., P. A. MEJÍA-FALLA, V. H. CRUZ-ESCALONA & N. J. BROWN-PEETERSON. 2017. Reproductive Strategy of the Giant Electric Ray in the Southern Gulf of California. *Marine and Coastal Fisheries* 9 (1): 577-596. DOI: 10.1080/19425120.2017.1370042
- BURGOS-VÁZQUEZ, M. I., V. E. CHÁVEZ-GARCÍA, V. H. CRUZ-ESCALONA, A. F. NAVIA & P. A. MEJÍA-FALLA. 2018. Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* in the southern Gulf of California. *Marine and Freshwater Research* 70 (1): 93-106. DOI: 10.1071/MF18096
- BURGOS-VÁZQUEZ, M. I., V. H. CRUZ-ESCALONA & A. F. GONZÁLEZ-ACOSTA. 2019a. Biological Notes and Distribution of *Tetronarce californica* (Ayres 1855) (Elasmobranchii: Torpediniformes: Torpedinidae) from the Gulf of California, Mexico. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences* 35: 369-374. DOI: 10.1007/s41208-019-00136-4
- BURGOS-VÁZQUEZ, M. I., L. V. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, P. A. MEJÍA-FALLA & V. H. CRUZ-ESCALONA. 2019b. First record of monoclasper in the Banded guitarfish, *Zapteryx exasperata* in the Gulf of California, Mexico. *CICIMAR Oceanides* 34 (1): 41-44.
- CABRERA MELÉNDEZ P. 2018. Hábitos alimentarios de *Narcine entemedor*, en la Bahía de La Paz, México. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 79 p.
- CASTILLO-GENIZ, J. L., J. F. MÁRQUEZ-FARIAS, M. C. RODRÍGUEZ DE LA CRUZ, E. CORTES & A. CID DEL RADO. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research* 49 (7): 611-620. DOI:10.1071/MF97120
- CASTRO-AGUIRRE, J. L., E. F. BALART & J. ARVIZU-MARTÍNEZ. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 5 (1-2): 57-78.
- CASTRO-AGUIRRE, J. L. & H. ESPINOSA-PÉREZ. 1996. *Listados faunísticos de México. VII. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideomorpha)*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 75 p.
- CASTRO-AGUIRRE, J. L. & E. F. BALART. 1997. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de fondos blandos y someros de la ensenada y bahía de La Paz, B.C.S. *In: Urbán, R.J. & M. Ramírez (eds.). La Bahía de La Paz investigación y conservación.* UABCS – CICIMAR- SCRIPPS, pp. 139-150.
- CONAPESCA (COMISIÓN NACIONAL DE ACUACULTURA Y PESCA). 2016. Estadística Pesquera y Acuícola de México: Información estadística por especies y entidad. Disponible en línea en: http://www.conapesca.gob.mx/wb/cona/informacion_estadistica_por_especie_y_entidad (consultado el 06 octubre 2019).
- CONANP (COMISIÓN NACIONAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS). 2000. *Programa de manejo Complejo Insular del Espíritu Santo*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. La Paz, B.C.S, México. 164 p.
- CORRO-ESPINOSA, D. & S. RAMOS-CARRILLO. 2004. *Guía para la identificación de las principales especies de rayas de México en el Océano Pacífico (para fines pesqueros)*. SAGARPA-CONAPESCA, México. 3 p.
- CUDNEY-BUENO, R. & P. TURK-BOYER. 1998. *Pescando entre mareas del alto Golfo de California; una guía sobre la pesca artesanal, su gente y sus propuestas de manejo*. CEDO intercultural, Serie técnica No. 1. Sonora, México. 166 p.

- DEL MORAL-FLORES, L. F. 2010. Diversidad y patrones biogeográficos de la ictiofauna asociada a los complejos insulares del Golfo de California. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 269 p.
- DEL MORAL-FLORES, L. F., A. F. GONZÁLEZ-ACOSTA, H. ESPINOZA-PÉREZ, G. RUIZ-CAMPOS & J. L. CASTRO-AGUIRRE. 2013. Lista anotada de la ictiofauna de las islas del golfo de California, con comentarios sobre sus afinidades zoogeográficas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84 (1): 184-214. DOI: 10.22201/ib.20078706e.2013.1.864
- DOF (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN). 2007. *Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento*. SAGARPA, México. D.F.19 p.
- DÍAZ-PALACIO M. L. 2018. The Nursery Area of the Devil Ray (*Mobula munkiana*) at a marine protected area in the Espíritu Santo Archipelago, Gulf of California, Mexico. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 55 p.
- EHEMANN, N. R., X. A. PÉREZ-PALAFIX, P. MORA-ZAMACONA, M. I. BURGOS-VÁZQUEZ, A. F. NAVIA, P. A. MEJÍA-FALLA & V. H. CRUZ-ESCALONA. 2017a. Size-weight relationships of batoids captured by artisanal fishery in the southern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 33 (5): 1051-1054. DOI: 10.1111/jai.13421
- EHEMANN, N. R., X. A. PÉREZ-PALAFIX, K. A. PABÓN-ALDANA, P. A. MEJÍA-FALLA, A. F. NAVIA & V. H. CRUZ-ESCALONA. 2017b. Biological notes on the reef stingray, *Urobatis concentricus*, an endemic species of Mexico. *Journal of Fish Biology* 91 (4): 1228-1235. DOI: 10.1111/jfb.13398
- EHEMANN, N. R., L. V. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, J. G. CHOLLET-VILLALPANDO & J. DE LA CRUZ-AGÜERO. 2018. Updated checklist of the extant Chondrichthyes within the Exclusive Economic Zone of Mexico. *ZooKeys* 774: 17-39. DOI: 10.3897/zookeys.774.25028
- EHEMANN, N. R., L. A. ABITIA-CÁRDENAS, A. F. NAVIA, P. A. MEJÍA-FALLA & V. H. CRUZ-ESCALONA. 2019. Zeros as a result in diet studies, is this really bad? *Rhinoptera steindachneri* as a case study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(7):1661-1666. DOI:10.1017/S0025315419000511
- FISCHER, W., F. KRUPP, W. SCHNEIDER, C. SOMMER, K. E. CARPENTER & V. H. NIEM. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental*. FAO, Roma. 1813 pp.
- FRANCIS, M. P. & E. G. JONES. 2016. Movement, depth distribution and survival of spinytail devilrays (*Mobula japonica*) tagged and released from purse-seine catches in New Zealand. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27(1): 219-236. DOI: 10.1002/aqc.2641
- FRICKE R., W. N. ESCHMEYER & R. VAN DER LAAN. 2020. *Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references*. California Academy of Sciences. Available online at: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (downloaded June 12, 2020).
- FROESE, R., J. T. THORSON & JR. R. B. REYES. 2014. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 30(1): 78-85.
- GONZÁLEZ-ACOSTA, A. F., E. F. BALART, G. RUIZ-CAMPOS, H. ESPINOZA-PÉREZ, V. H. CRUZ-ESCALONA & A. HERNÁNDEZ-LÓPEZ. 2018. Diversidad y conservación de los peces de la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89 (3): 705-740. DOI: 10.22201/ib.20078706e.2018.3.2145
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ E., A. TRASVIÑA-CASTRO & A. RAMOS-RODRÍGUEZ. 2018. El Bajo de Espíritu Santo; punto caliente de abundancia biológica afuera de Bahía de La Paz. *CICIMAR Océanides* 33 (1): 13-22.
- GUEVARA-GUILLÉN, C., B. SHIRASAGO-GERMÁN & E. L. PÉREZ-LEZAMA. 2015. The influence of large-scale phenomena on La Paz Bay hydrographic variability. *Open Journal of Marine Science* 5 (1): 146-157. DOI: 10.4236/ojms.2015.51012
- IUCN. 2019. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2019-3. Available online at: <http://www.iucnredlist.org>. (downloaded December 10, 2019).
- LARA-MENDOZA, R. E., O. G. ZAMORA-GARCÍA & J. F. MÁRQUEZ-FARIAS. 2016. Elasmobranchios capturados en la pesquería escamero de arrastre del centro-oriente del Golfo de California, México. *Ciencias Pesqueras*. 24: 145-151.
- LAST, P., W. WHITE, B. SÉRET, G. NAYLOR, M. DE CARVALHO & M. STEHMANN. 2016. *Rays of the World*. CSIRO PUBLISHING, Australia. 800 p.
- LLUCH-COTA, S. E., E. A. ARAGÓN-NORIEGA, F. ARREGUÍN-SÁNCHEZ, D. AURIOLAS-GAMBOA, J. JESÚS BAUTISTA-ROMERO, R. C. BRUSCA, R. CERVANTES-DUARTE, R. CORTÉS-ALTAMIRANO, P. DEL-MONTE-LUNA, A. ESQUIVEL-HERRERA, G. FERNÁNDEZ, M. E. HENDRICKX, S. HERNÁNDEZ-VÁZQUEZ, H. HERRERA-CERVANTES, M. KAHRU, M. LAVÍN, D. LLUCH-BELDA, D. B. LLUCH-COTA, J. LÓPEZ-MARTÍNEZ, S. G. MARINONE, M. O. NEVÁREZ-MARTÍNEZ, S. ORTEGA-GARCÍA, E. PALACIOS-CASTRO, A. PARÉS-SIERRA, G. PONCE-DÍAZ, M. RAMÍREZ-RODRÍGUEZ, C. A. SALINAS-ZAVALA, R. A. SCHWARTZLOSE & A. P. SIERRA-BELTRÁN. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography* 73: 1-26.
- MÁRQUEZ-FARIAS J. F. & BLANCO-PARRA, M. P. 2006. *Las rayas del Golfo de California. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México, Evaluación y Manejo*. INAPESCA, SAGARPA, México 20 p.
- McEACHRAN, J. D. & G. NOTARBARTOLO-DI-SCIARA. 1995. Mobulidae. Mantas, diablos. In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V. Niem (eds.). *Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental*. FAO, Rome, pp. 759-764.
- MEJÍA-FALLA, P. A., A. F. NAVIA & V. PUENTES. 2011. *Guía para la identificación de especies de tiburones, rayas y quimeras de Colombia*. Fundación Squalus, Bogotá. 325 pp.
- NELSON, J. S., T. C. GRANDE & M. V. WILSON. 2016. *Fishes of the World*. Fifth edition. Inc. Hoboken, New Jersey, USA. 707 p.
- NOTARBARTOLO-DI-SCIARA, G. 1988. Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fishery Bulletin* 86 (1): 45-66.
- OLMOS-MARTÍNEZ, E., O. A. ARIZPE-COVARRUBIAS, R. M. IBAÑEZ-PÉREZ & A. ORTEGA-RUBIO. 2015. Servicios ecosistémicos con potencial turístico del parque nacional Archipiélago Espíritu Santo, México. *Teoría y Praxis* Número especial: 158-173.

- ORTEGA-RUBIO A., I. GONZÁLEZ-LÓPEZ, I. MARCH-MIFSUT, E. I. BUSTAMANTE-MORENO, M. A. PALMEROS-RODRÍGUEZ, N. BOJÓRQUEZ-GALEANA, A. SUÁREZ & B. BERMÚDEZ-ALMADA. 2019. Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo: Primer Área Natural Protegida de México con el Certificado Lista Verde de UICN. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*. 5 (1): 43-68
- RAMÍREZ-AMARO, S. R., D. CARTAMIL, F. GALVÁN-MAGAÑA, G. GONZÁLEZ-BARBA, J. B. GRAHAM, M. CARRERA-FERNÁNDEZ, O. ESCOBAR-SÁNCHEZ, O. SOSA-NISHIZAKI & A. ROCHIN-ALAMILLO. 2013. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico, management implications. *Scientia Marina* 77 (3): 473-487. DOI: 10.3989/scimar.03817.05A
- RESTREPO-GÓMEZ, D. C. 2017. Aspectos tróficos de la raya látigo *Dasyatis dipterura* en la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, Baja California Sur, México. 74 P.
- REYES-SALINAS, A., R. CERVANTES-DUARTE, R. A. MORALES-PÉREZ & J. E. VALDEZ-HOLGUÍN. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica* 13 (2): 103-110.
- ROBERTSON, D. R. & G. R. ALLEN. 2015. *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system. Versión 2.0*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. Also available at: <http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/en/pages>
- SERRANO-LÓPEZ, J. N. 2009. Estudio comparativo de la reproducción de tres especies del género *Mobula* (Chondrichthyes: Mobulidae) en el suroeste del Golfo de California, México. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S., México. 73 p.
- TAGLIAFICO, A., N. RAGO & M. S. RANGEL. 2013. Pesquería y biología de *Rhinobatos percellens* (Rajiformes: Rhinobatidae) capturados por la pesquería artesanal de playa La Pared, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 61(1): 149-160.
- TAGLIAFICO, A., N. EHEMANN, M. S. RANGEL & N. RAGO. 2016. Exploitation and reproduction of the bullnose ray (*Myliobatis freminvillei*) caught in an artisanal fishery in La Pared, Margarita Island, Venezuela. *Fishery Bulletin* 114(2):144-152.
- VALADEZ-GONZÁLEZ, C. 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 119 p.
- VILLAVICENCIO-GARAYZAR, C. 1993a. Biología reproductiva de *Rhinobatus productus* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 41(3): 777-782.
- VILLAVICENCIO-GARAYZAR, C. 1993b. Observaciones sobre la biología reproductiva de *Narcine brasiliensis* (Olfers) (PICIES: NARCINIDAE), en Bahía Almejas, B.C.S., México. *Revista de Investigación Científica*. 4(1): 95-98.
- WEIGMANN, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology* 88: 837-1037. DOI: 10.1111/jfb.12874
- WEIGMANN, S. 2017. Reply to Borsa (2017): Comment on 'Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity by Weigmann (2016)'. *Journal of Fish Biology* 90(4): 1176-1181. DOI: 10.1111/jfb.13234.

Management strategies proposal for reducing the abundance of small organisms in the small pelagic fishery catch from the Gulf of California

Propuesta de manejo para reducir la abundancia de organismos pequeños en la captura de la pesquería de pelágicos menores del Golfo de California

Jesús Jurado-Molina¹*, Carlos Humberto Hernández-López¹, Raúl Villaseñor-Talavera², Jessica Johana García-Meléndez¹

Recibido: 26 de enero de 2020.

Aceptado: 07 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

ABSTRACT

Background: Results indicate the fishery might be catching small California sardine in some fishing areas that could produce growth overfishing. **Objectives:** To estimate the percentage of organisms caught below the minimum size and determining the potential variables affecting the organisms size caught by the fishery. **Methods:** we did data exploratory analysis, correlation analysis and explored the size's seasonal and inter-annual variability. We used ANCOVA and ANOVA to find out the main driver determining sardine's size. The response variable was the standard length, the ANCOVA model included six covariates, six factors and the first level interactions. **Results:** the standard length ranged from 64 mm to 230 mm, the mean was 158.6 ± 19.8 mm. Results suggest 32.9% of the organisms caught are below the minimum size, 12.9% above the tolerance limit (20%). Regarding the seasonal variation, results suggest the lower standard length value occurred during June and July, while the highest occurred in March. The ANCOVA model included 60 significant predictors; it explained 82.2% of the observed variability. ANOVA results suggested that the predictor variable explaining the majority of the variability was the factor Month (31.5%); the second was the factor year (9.5%) and the third was Boat (7.2%). **Conclusions:** Compliance with regulations would require reducing operations during June and July in zones IV-G and VI-G; this would help to avoid growth overfishing. However, it could face fishermen opposition that already face a close season. Regulations compliance would require that CONAPESCA and fishermen reach a consensus. Our results contribute to provide information to avoid growth overfishing and yield overfishing. They support the efforts that managers and fishermen are making to assure the sustainable exploitation of this fishing resource.

Key words: ANCOVA, ANOVA, California Sardine, Gulf of California, standard length

RESUMEN

Antecedentes: Los resultados indican que la pesquería captura organismos pequeños de sardina Monterrey en algunas áreas de pesca, lo cual produciría sobrepesca de crecimiento. **Objetivos:** Estimar el porcentaje de organismos debajo de la talla mínima y determinar las variables que afectan la talla de los organismos capturados. **Métodos:** Se usó análisis exploratorio de datos, correlación y la variabilidad estacional e interanual de la talla. Se usó ANCOVA y ANOVA para encontrar la variable responsable en la determinación de la talla de las sardinillas. La longitud estándar fue la variable de respuesta, se incluyeron seis factores, seis covariables y las interacciones de primer nivel. **Resultados:** la longitud estándar varió de 64 mm a 230 mm, el promedio fue de 158.6 ± 19.8 mm. Los resultados sugieren que 32.9% de los organismos están por debajo de la talla mínima, 12.9% arriba del límite. La menor talla se alcanzó en junio y julio, mientras que la más grande se alcanzó en marzo. El modelo ANCOVA incluyó 60 predictores significativos; explicó 82.2% de la variabilidad observada. ANOVA sugiere que la variable que explica la mayor variabilidad fue el factor Mes, la segunda fue el factor Año y el tercero el factor Embarcación. **Conclusiones:** El cumplimiento de la norma requeriría reducir operaciones durante junio y julio en las zonas IV-G y VI-G; esta medida ayudaría a evitar la sobrepesca de crecimiento. Sin embargo, esto implicaría ampliar la veda y podría haber resistencia a dicha disposición. El cumplimiento de las regulaciones requiere que la CONAPESCA y los armadores alcancen un consenso. Los resultados del trabajo contribuyen a proveer información para evitar la sobrepesca. Apoyan los esfuerzos que las autoridades y los armadores hacen para asegurar la explotación sustentable de este recurso pesquero.

Palabras clave: ANCOVA, ANOVA, Golfo de California, longitud patrón, sardina Monterrey

¹ Global Grupo de Gestión e Investigación en Ciencias y Tecnologías Marinas, Ambiente, Desarrollo Social y Alimentación A.C. Flamingos 510 Int. 8, entre Río Pánuco y Ferrocarrilera, Col. Ferrocarrilera, Mazatlán, Sinaloa, 82128. México.

² Colegio Nacional de Profesionales de la Pesca, A. C. Calle Pitágoras 748, Col. Narvarte Poniente, CDMX, 03020. México.

*Corresponding author:

Jesús Jurado Molina: e-mail: jjurado@uw.edu

To quote as:

Jurado-Molina J., C. H. Hernández-López, R. Villaseñor-Talavera & J. J. García-Meléndez. 2020. Management strategies proposal for reducing the abundance of small organisms in the small pelagic fishery catch from the Gulf of California. *Hidrobiológica* 30 (1):49-60.

INTRODUCTION

The California sardine (*Sardinops sagax*, Jenyns 1842), locally known as sardina Monterrey, is a temperate species distributed from the Gulf of California to Kamchatka, Alaska (Miller & Lea, 1972) and is part of the small pelagic fish. It is generally considered to be isolated in the Gulf of California from other subpopulations (Lluch-Belda & Magallon, 1986), and it is found principally in the Gulf central region (Hamman *et al.*, 1988). In the Gulf of California, estimates of California sardine abundance, as well as biomass, have shown great variability. Recruits number increased from the early seventies to a peak in the mid-eighties, falling to very low levels between 1990 and 1992, and again an upward trend with high variability until reaching a historical maximum in 2007 (INAPESCA, 2012).

Small pelagic is one of the main fishing resources around the world. In Mexico, it is the main fishing resource in terms of volume, sometimes representing up to 30% of the total annual catch in the country (INAPESCA, 2012; INAPESCA, 2018). Catch species composition varies, being the California sardine the most representative with 38% of catch (SADER, 2019). The sardine fishery moves south and north as these fish populations migrate south in the winter and spring, and north in the later spring and summer. The Mexican small pelagic fishery operates in the central gulf and, to a much smaller extent, along the west coast of southern Baja California (Lluch-Belda & Magallon, 1986).

This fishing resource is an important source of quality protein for human consumption. The industry uses it as raw material for the production of balanced feed for poultry, swine, and aquaculture. The commercial (industrial and artisanal) and sport fishing use it as bait. Besides, this fishery is an important source of employment (Gómez-Muñoz *et al.*, 1991; Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Lluch-Belda *et al.*, 1996); it generates around 5,000 direct jobs and a similar amount of indirect jobs (INAPESCA, 2012).

Currently, the fleet consists of boats from 23 to 35 meters in length and 101 to 285 metric tons of hold capacity (SADER, 2019). Presently, 48 vessels operate in the Gulf of California. The fishery uses a purse seine net with an average mesh size of 25 mm. Seine length varies between 366 and 640 m, and seine height varies between 40 and 100 m. All boats have hydroacoustic equipment for the location of fish schools. For fleet operations, a 40 NM radius of action has been established from the base port (Rodríguez *et al.* 1996). The fleet operates from two main ports (Mazatlán and Guaymas) and within several fishing zones in the Gulf of California (Figure 1).

The NOM-003-SAG/PESC-2018 regulates the small pelagic fishery with a minimum size for the California sardine of 150 mm of standard length (SADER, 2019). The standard also establishes the maximum volume of fishes caught below the minimum size being 20% of the total catch. Besides, the standard also defines boat characteristics, gear characteristics, and three fishing regions. It also suggests admitting onboard observers in 20-30% of trips for gathering information on fishing operations, species composition, bycatch, and ETP species catch.

According to the National fisheries chart (INAPESCA, 2018), the fishery is exploited at the maximum sustainable yield. In July 2011, the Marine Stewardship Council (MSC) certified as sustainable and well managed the 36 vessels fleet of the small pelagic fishery in the Gulf of California with the California sardine as target species and the purse seine as fishing gear. Keeping the MSC certification is of great

importance for managers and the industry; therefore, during the 2016-2018 period, an onboard Observer Program collected important data during fishing operations, including biological and fishery information. However, preliminary results indicate that the fishery might be catching small organisms that could produce growth overfishing. In this paper, we used the onboard Observer Program data for the estimation of the percentage of organisms below the minimum size and for determining the potential variables affecting the sardine's size caught by the fishery, in an attempt to establish management measures that contribute to avoid growth overfishing and assure the sustainable exploitation of this fishing resource.

MATERIAL AND METHODS

Observer Programs are an important tool for gathering information for fisheries management. In particular, the small pelagic fishery in the Gulf of California had an Observer Program between 2016 and 2018 observers following a monitoring protocol (Jacob *et al.* 2018; Hernández & Jurado, 2018).

Onboard observers took biological samples within the fishing operation zones in the Gulf of California (Fig. 1) during the 2017 and 2018 seasons using random stratified sampling. In 2017, biological samples came from 20 boats, the following year, samples came from 29 boats. Observers registered biological, physical, and technological variables. With those data, we carried out a data exploratory analysis. We analyzed seasonal size variation and the interannual size variation using the Kruskal-Wallis and the Wilcoxon's signed-rank test respectively. For the post hoc test we used the function *posthoc.kruskal.nemenyi.test* implemented in the R package. We also explored the size variation by mesh size (Kruskal-Wallis test), by Boat, and by Zone. Later, we investigated the potential predictor variables affecting the sardine's size caught by the purse seine fishery through analysis of correlation and covariance ANCOVA. For the maximal ANCOVA model, we defined the continuous response variable as the standard length. Continuous covariates included mesh size (MS), depth (D), latitude (Lat), longitude (Lon), seine length (SL), and the sein height (SH). On the other hand, factors included year (Y), month (M), maturity (MA), Sex (Sex), fishing zone (Z), and boat (B). We included in the model first-level interactions and a normally distributed error (ϵ):

$$L = \beta_0 + \beta_1 M + \beta_2 Y + \beta_3 MS + \beta_4 D + \beta_5 Lat + \beta_6 Long + \beta_7 Sex + \beta_8 MA + \beta_9 Z + \beta_{10} B + \beta_{11} SL + \beta_{12} SH + \text{first level interactions} + \epsilon \quad (1)$$

We set up the model using the function *lm* from the statistical package R (R core team 2018). The factor levels are shown below (Table 1). The model simplification process was done initially using the *step* function from the same statistical package. Later, we applied a manual stepwise process; in each step, we deleted a no significant term and applied ANOVA for the current model and the updated model (Crawley, 2007). The model simplification was justified if it caused a negligible reduction in the explanatory power of the model ($p > 0.05$). We repeated this procedure until all terms included in the model were significant; the resulting model was considered as the minimal and adequate model. Finally, we applied ANOVA to the minimum model to find out the amount of variability explained by each predictor variable.

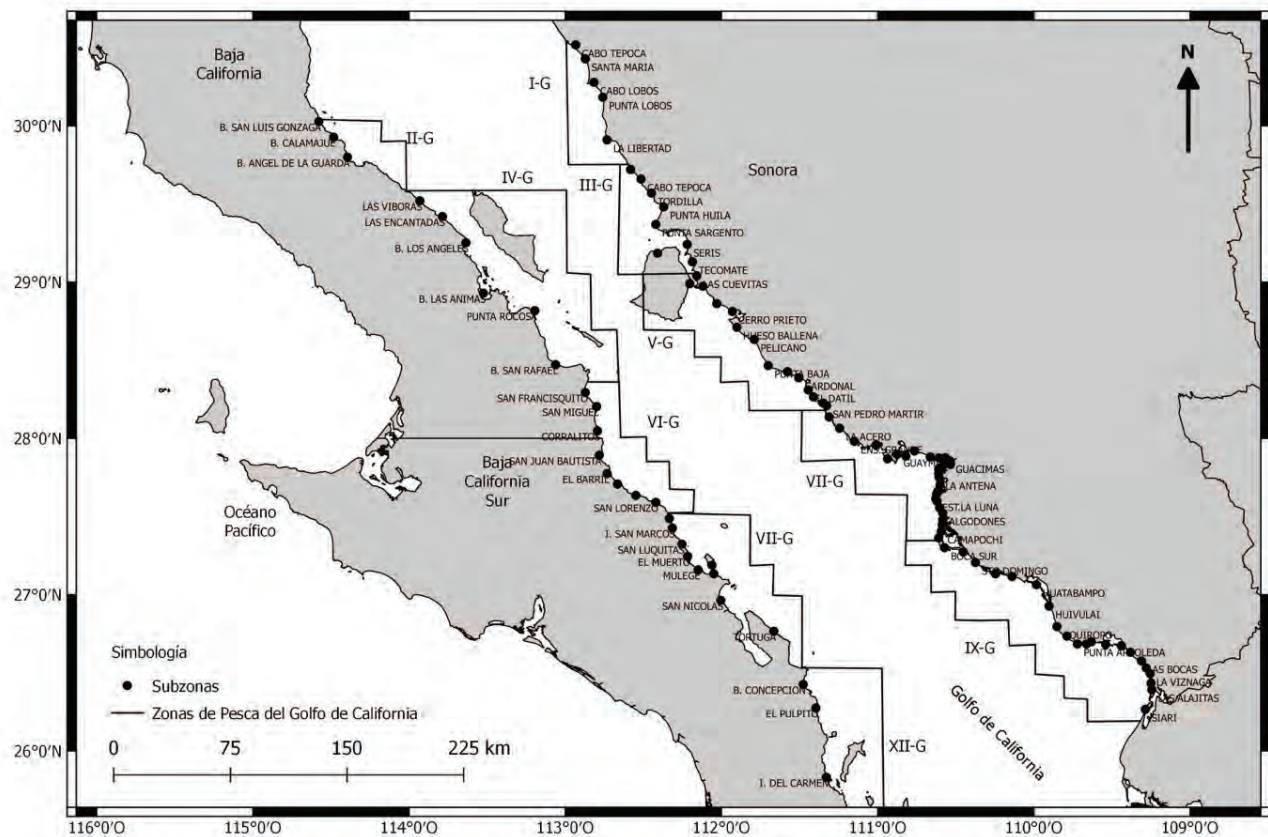


Figure 1. Fishing zones where the small pelagic fishery operates in the Gulf of California (modified from Jacob *et al.*, 2018).

RESULTS

The number of samples collected by the Onboard Observers Program distributed in each operating zone were: Zone I-G (615), Zone II-G (79), Zone III-G (1244), Zone IV-G (1219), Zone V-G (2379), Zone VI-G (514), Zone VII-G (504), Zone VIII-G (299), Zone IX-G (1730).

Regarding the size structure, the Observer Program’s data suggest that the California sardine standard length in the Gulf of California ranged from 64 mm to 230 mm, the average length was 158.6 ± 19.8 mm, with a median of 160 mm. The standard length distribution is shown below (Figs. 2a and 2b); there are some outliers mainly in the lower end of the distribution (Fig. 2b). The distribution of the sardine’s length is not normal (p -value = 2.2×10^{-16}). Although the estimated mean is greater than the minimum size (150 mm) established in the regulation (SADER, 2019), results suggest that 32.9% of the organisms caught are below the minimum size (Fig. 3), 12.9% above the established tolerance limit (20%).

On regard to the seasonal variation (Fig. 4), results suggest the lower standard length values occurred during June (142.8 ± 18.9 mm) and July (135.9 ± 19.0 mm), while the highest values occur in March (170.6 ± 16.1 mm) and April (170.8 ± 9.4). The Kruskal-Wallis rank sum test suggested that means are not all equal (p -value < 2.2×10^{-16}). Results from the post hoc test also suggested that the monthly means for March and April are statistically the same ($Pr(>I) = 1.0$). Likewise,

Table 1. Factor levels used in the ANCOVA model (1) to assess the potential drivers of the caught sardine’s length in the Gulf of California.

Year	Maturity	Fishing zone	Boat	Month
2017	1	I-G	1	1
2018	2	II-G	2	2
	3	III-G	3	3
	4	IV-G	4	4
	5	V-G	5	5
		VI-G	6	6
		VII-G	7	7
		VIII-G	8	8
		IX-G	9	9
			10	10
			11	11
			12	12
			13	

the mean for February is statistically equal to the means from March and April (Table 2), and the mean of January is statistically equal to the means from November ($\text{Pr}(>|l) = 0.34$) and December ($\text{Pr}(>|l) = 0.24$). The remaining mean comparisons are statistically different (Table 2).

Regarding the interannual variation, results from the Wilcoxon rank sum test suggest that the mean standard length from 2017 (148.3 ± 13.1 mm) is significantly smaller than the mean (162.9 ± 20.1 mm) from 2018 ($p\text{-value} < 2.2 \times 10^{-16}$).

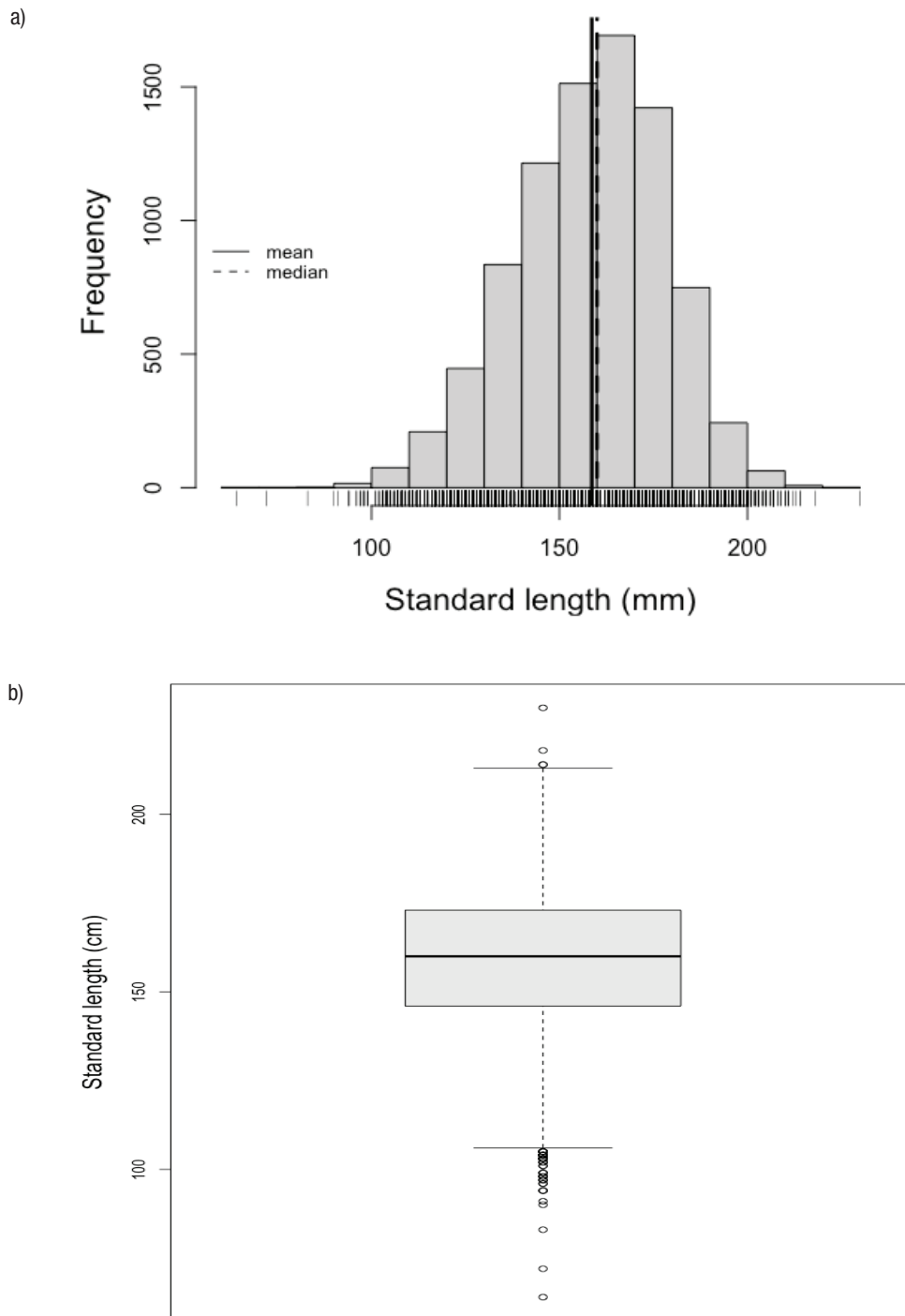


Figure 2. a) California sardine standard length distribution for 2017-2018 in the Gulf of California, b) Boxplot for the sardine standard length.

Table 2. Results from the post hoc Kruskal-Wallis test for the sardine’s standard length monthly average in the Gulf of California

Month	1	2	3	4	5	6	7	10	11
2	9.2x10 ⁻¹⁴								
3	0	0.18							
4	0	0.31	1						
5	5.1x10 ⁻⁰⁶	6.1x10 ⁻¹⁰	1.2x10 ⁻¹³	1.1x10 ⁻¹³					
6	0	0	0	0	0				
7	0	0	0	0	0	3.2x10 ⁻⁰⁷			
10	2.3x10 ⁻⁰⁹	0	0	0	1.3x10 ⁻¹⁴	3.1x10 ⁻⁰⁴	9.7x10 ⁻¹⁴		
11	0.34	0	0	0	4.4x10 ⁻⁰⁴	0	0	9.2x10 ⁻¹⁴	
12	0.24	6.2x10 ⁻¹⁴	0	0	9.4x10 ⁻¹⁰	1.4x10 ⁻¹³	0	0.04	1.9x10 ⁻⁰⁴

We estimated the mean standard length by zone (Table 3), the largest mean corresponded to the zone VIII-G (174.9 ± 20.1 mm) while the smaller mean corresponded to the zone IV-G (142.5 ± 19.4 mm). It is important to mention that the mean standard length in all zones was larger than the minimum size established, except for the zone IV-G.

Table 3. Mean standard length and percentage of organisms below the minimum size for the sardine caught in the Gulf of California during 2017-2018.

Zone	Standard length	%
I-G	155.4±23.2	37.6%
II-G	159.5±12.9	27.8%
III-G	163.2± 22.9	19.8%
IV-G	143.2± 19.0	72.1%
V-G	158.9 ± 16.0	34.1%
VI-G	155.2± 21.8	45.3%
VII-G	163.3± 17.0	26.2%
VIII-G	165.8± 20.4	23.4%
IX-G	165.3± 14.4	11.4%

On the other hand, the largest average standard length by mesh size corresponded to the mesh size of 1.2 inches, while the smallest coincided with the 0.5 inches and the 1.9 inches of mesh size (Table 4). The Kruskal-Wallis test suggested there was at least one mean that is different from the rest (p-value < 2.2x10⁻¹⁶). The post hoc analysis suggested that the means from the 1.9 and .5 inches are the statistically equal (Table 5). Likewise, the comparisons 1.0-1.27 inches, 1.27-1.4 inches, 1.27-2 inches, and the 1.4-1.9 had mean standard lengths statistically equal (Table 5). The remaining comparisons presented different means (Table 5).

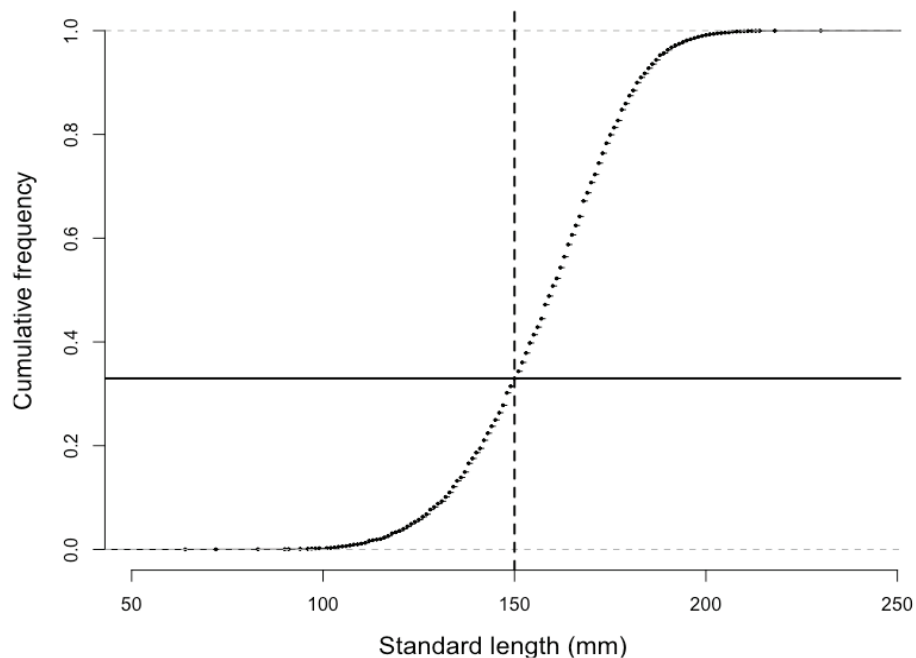


Figure 3. Cumulative distribution of the sardine’s standard length caught by the small pelagic fishery in the Gulf of California.

Table 4. Average standard ha length (mm) by mesh size (inches) for the California sardine in the small pelagic fishery.

Mesh size	0.5	1	1.2	1.27	1.3	1.4	1.9	2
Average standard length	150.2	159.6	169.4	156.7	163.5	154.5	150.2	156.6
Sample size	385	3236	467	204	1575	1088	206	1153

We also estimated the percentage of California sardine below the minimum size by Zone-Month combination (Table 6). The Observer program did not cover all Zone-Month combinations. In general, the highest percentages corresponded to June and July, although some high values showed up for May and December (Table 6). The overall highest percentages corresponded to May-June in the Zone IX-G and December in zone IX-G. However, the Zone IV-G presented consistently higher percentages throughout the year (Fig. 1, Table 6) and the highest percentage by Zone (Table 3). Zone VI-G also presented high percentages during some months of the year (Table 6).

Table 5. Results for the posthoc Kruskal-Wallis test for the California sardine standard length regarding mesh size.

Comparison	Value	Pr(> I)
1 - 0.5 = 0	14.001	7.1942x10 ⁻¹⁴
1.2 - 0.5 = 0	21.813	< 2.22x10 ⁻¹⁶
1.27 - 0.5 = 0	6.277	0.00024276
1.3 - 0.5 = 0	16.931	< 2.22x10 ⁻¹⁶
1.4 - 0.5 = 0	5.630	0.00176400
1.9 - 0.5 = 0	0.003	1.0
2 - 0.5 = 0	8.771	1.5606x10 ⁻⁰⁸
1.2 - 1 = 0	15.084	7.2053x10 ⁻¹⁴
1.27 - 1 = 0	2.917	0.43945205
1.3 - 1 = 0	6.762	4.7617x10 ⁻⁰⁵
1.4 - 1 = 0	12.027	7.6161x10 ⁻¹⁴
1.9 - 1 = 0	8.600	3.3417x10 ⁻⁰⁸
2 - 1 = 0	6.963	2.3371x10 ⁻⁰⁵
1.27 - 1.2 = 0	11.394	1.2401x10 ⁻¹³
1.3 - 1.2 = 0	10.219	1.3972x10 ⁻¹¹
1.4 - 1.2 = 0	21.121	< 2.22x10 ⁻¹⁶
1.9 - 1.2 = 0	15.374	7.6161x10 ⁻¹⁴
2 - 1.2 = 0	17.970	< 2.22x10 ⁻¹⁶
1.3 - 1.27 = 0	5.620	0.00181195
1.4 - 1.27 = 0	2.754	0.51786870
1.9 - 1.27 = 0	4.902	0.01236371
2 - 1.27 = 0	0.367	0.99999614
1.4 - 1.3 = 0	15.963	1.2434x10 ⁻¹⁴
1.9 - 1.3 = 0	10.743	9.0106x10 ⁻¹³
2 - 1.3 = 0	11.524	1.0658x10 ⁻¹³
1.9 - 1.4 = 0	3.658	0.16059034
2 - 1.4 = 0	4.321	0.04652954
2 - 1.9 = 0	5.677	0.00153530

Additionally, we calculated the mean standard length by boat (Table 7). Six boats had an average standard length below the minimum size established. Those boats presented percentages greater than the tolerance limit established by the regulation (20%); for example, the boat 27 caught 100.0% of organisms below the 150 mm (Table 7). They did 24 sets in the zone VI during the month of July. Likewise, the Boat 6 caught 98.5% of sardines below the size limit, while operating in the zone IV during June and used a 0.5 inches mesh size. We found out that boats catching more of 40% of organisms below the established minimum size mostly operated in the fishing zones IV-G and VI during June and July (Table 7); in zones IV-G and VI-G, the sardines caught had an average standard length of 143.2 ± 19.0 mm and 155.2 ± 21.8 respectively. Their percentages below the size limit are 72.1% and 45.3% (Table 3). Data from the observer Program suggest these zones are characterized by small organisms in the maturity stages 2, 3, and 4 (gonads in development, in the maturity process, and pre-spawning).

Concerning correlations between covariates, none of the correlations between the standard length and the other covariates were high (Table 8); the biggest correlation for the standard length corresponded to month ($\rho = 0.22$, p -value = 2.2×10^{-16}). The overall highest correlation corresponded to latitude-longitude ($\rho = 0.90$, p -value = 2.2×10^{-16}). Other higher correlations were seine length-seine height, month-latitude, and month-longitude; the remaining correlations were low (Table 8).

Results from the ANCOVA model (Eq. 1) fitted to the Gulf of California data are shown below (Table 9). Out of the 78 original variables and interactions, the model selection process dropped 18 predictors from the model. The minimal model included 60 significant predictors. Six covariates were significant: mesh size, latitude, longitude, depth, seine length and seine height. All six factors were significant (Table 9). The model explained 82.2% of the observed variability in the standard length. According to the ANOVA results, the predictor variable explaining most of the observed variability was the factor Month (31.5%). The second most important predictor was the factor year (9.5%). The factors boat (7.2%) and maturity (5.1%) explained also important amount of the variability. Fishing gear covariates (mesh size, seine length and seine height) explained a small amount of variability observed; in particular, Mesh size explained 1.5%. The remaining covariates explained less than 1% (Table 7). In general, first-level interactions explained less than 4% of the observed variability; the interaction explaining most variability was Month:Boat (3.4%). The Month:Year interaction explained 3.1% and Month:Longitude explained 2.1%. As shown, most of the interactions explaining an important amount of variability were related to the factor Month. The factors month, boat and their interaction explained 42.2% of the variability observed. Likewise, the factor Month and its interactions explained 24.6% of the observed variability.

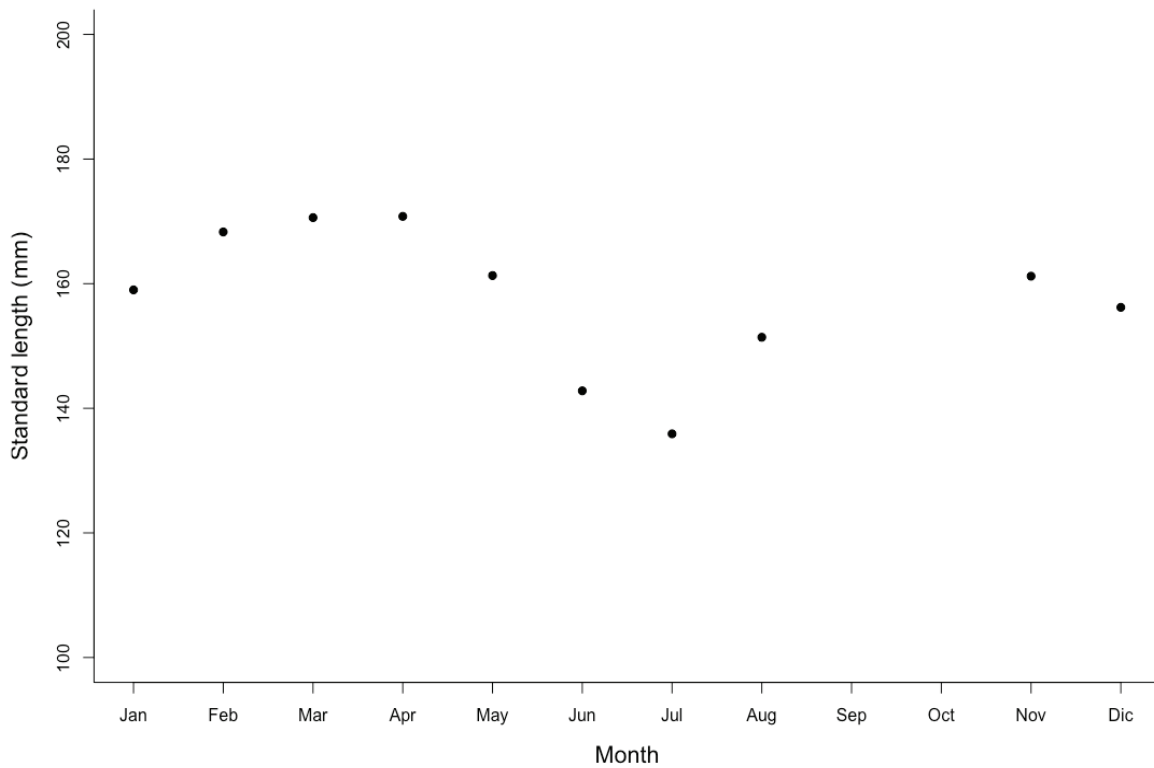


Figure 4. Monthly variation of sardine’s standard length caught by the small pelagic fishery in the Gulf of California.

Table 6. Percentage of Monterrey sardines below the minimum size by Zone and Month in the Gulf of California; FC – fishing closure, Avg – average of percentage of sardine below the minimum size.

	I-G	II-G	III-G	IV-G	V-G	VI-G	VII-G	VIII-G	IX-G	Avg
Jan	-	-	-	-	43.4	-	29.5	0.0		24.3
Feb	-	-	-	-	-	-	0.0	36.0		18.0
Mar	8.1	27.9	0.0	50.0	0.0	0.0	-	-	0.3	12.3
Apr	-	-	0.6	0.0	0.0	-	-	-	0.0	0.2
May	98.4	-	10.2	50.0	-	0.0	-	0.0	100.0	43.1
Jun	-	-	74.0	-	-	79.5	-	71.4	100.0	81.2
Jul	-	-	-	91.8	-	91.7	-	0.0		61.2
Aug	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC
Sep	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC	FC
Oct	-	-	-	-	42.6	-	-	-		42.6
Nov	6.2	-	18.5	65.8	50.0	45.5	-	13.7	14.7	30.6
Dec	0.0	-	-	-	-	100.0	-	-	10.5	36.8

Table 7. California sardine mean standard length by boat for the Gulf of California; * - mean standard length below the minimum size established by regulations, % percentage of organisms with standard length below the minimum size.

Boat	Mean (mm)	%	Zone and sample size	Months and sample size	Mesh size
Boat 1	153.0 ± 19.5	46.0%	I (77), III (19), IV (44), V(32), VI (19), VI (28), IX (209)	Jan (53), May (77), June (77), Jul (19), Nov (133), Dec (69)	1.0
Boat 2	150.2 ± 16.2	58.5%	III (42), IV (81), V (64), IX (19)	Feb (71), Mar (67), Jun (35), Jul (20), Dec (13)	1.9
Boat 3	131.2 ± 12.3	94.8%	III (27), IV (96), VI (71)	Jun (81), Jul (113)	1.4
Boat 4	157.4 ± 16.4	43.4%	IV (21), V (289), VII (37), IX (19)	Oct (38), Nov (328)	1.4
Boat 5	164.6 ± 13.8	17.3%	II (59), III (120), IV (28), V (68), VI (41), VII (95)	Mar (59), Apr (70), May (91), Oct (28), Nov (163)	2.0
Boat 6	130.5 ± 11.2	98.5%	IV-G (65)	Jun (65)	0.5
Boat 7	147.8 ± 24.0	45.2%	I (46), III (23), IV (20), VI (15), IX (156)	Jan (56), Feb (30), Apr (22), May (56), Jun (43), Jul (15), Dec (35)	1.27
Boat 8	169.4 ± 20.5	12.0%	I-G (119), III-G (30), IV-G (20), V-G (49), IX-G (249)	Jan (19), Feb(79), Mar (188), May (30), Jun (20), Nov (131)	1.2
Boat 9	166.7 ± 21.9	22.6%	III (80), V (216), VI (25), VII (42), VIII (64)	Feb (21), Apr (56), Jun (49), Oct (55), Nov (246)	1.3
Boat 10	159.5 ± 21.1	37.8%	II (20), III (47), IV (61), V (162), VI 46), VII (44), IX (20)	Jan (20), Mar (42), May (84) Jul (70), Nov (11)	1.3
Boat 11	159.1 ± 9.6	19.4%	III-G (29), V-G (21), IX-G (22)	Jan (21), Feb (51)	1.4
Boat 12	162.9 ± 16.3	20.9	I (96), IV (96), V (61), VIII (20), IX (145)	Feb (167), Mar (74), Jun (71), Jul (45), Nov (61)	1.0
Boat 13	162.4 ± 6.8	3.7%	I (64), IV (14), V (60), VIII (25), IX (298)	Jan (160), Mar (114), Jun (14), Oct (45), Nov (49), Dec (79)	1.0
Boat 14	164.6 ± 14.6	23.2%	III (118), IV (22), V (48), VI (58), VIII (30)	Apr (87), May (112), Nov (65), Dec (12)	1.4
Boat 15	167.5 ± 14.1	12.7%	III (20), V (103), VI (21), IX (147)	Jan (35), Feb (15), Mar (30), Apr (37), May (21), Nov (153)	1.0
Boat 16	144.9 ± 17.9	57.9%	I (26), III (15), IV (45), VI (22), IX (128)	Jan (34), May (66), Jun (56), Jul (15), Nov (43), Dec (22)	1.0
Boat 17	165.1 ± 20.9	27.5%	III (110), IV (201), V (129), VI (46), VII (36), VIII (89), IX (20)	Mar (3), Apr (53), May (110), Jun (122), Jul (92), Oct (42), Nov (192)	1.3
Boat 18	156.5 ± 21.9	32.5%	III-G (127), IV-G (56), V-G (115), VI-G (78), VII-G (23), VIII-G (19)	Jan (19), Feb (23), Mar (31), Apr (36), May (87), Jun (33), Jul (47), Oct (24), Nov (118)	1.0
Boat 19	161.2 ± 20.8	35.6%	III (109), IV (80), V (162), VI (26), VII (1), VIII (27), IX (35)	Jan (25), Feb (61), Mar (16), Apr (38), May (41), Jun (136), Jul (26), Oct (1), Nov (69), Dec (27)	1.0
Boat 20	156.5 ± 14.2	37.1%	IV (34), V (22), VII (61)	Jan (61), Nov (56)	1.3
Boat 21	136.5 ± 23.4	65.9%	III-G (21), IV-G (91), V-G (26), `	Jan (26), Jun (21), Jul (91)	2
Boat 22	154.2 ± 18.0	49.8%	III (55), V (265)	Feb (80), May (24), Oct (51), Nov (165)	0.5
Boat 23	156.7 ± 11.1	29.4%	III (63), V (92), VIII (25)	Jan (76), Feb (25), Apr (31), May (48)	1.4
Boat 24	155.7 ± 15.8	23.6%	III (44), IV (34), V (86), VII (31)	Feb (44), Jun (78), Nov (53), Dec (20)	2.0
Boat 25	151.6 ± 19.2	34.4%	III-G (54), IV-G (25), V-G (110)	Feb (26), Jun (79), Nov (84)	—
Boat 26	155.8 ± 12.4	36.4%	III-G (91), IV-G (37), V-G (199), VI-G (22), VII-G (60)	Jan (18), Apr (46), May (113), Oct (41), Nov (191)	2
Boat 27	125.3 ± 17.2	100%	VI-G (24)	Jul (24)	—
Boat 28	162.7 ± 17.6	32.9%	I-G (187), IV (48), IX-G (263)	Feb (170), Mar (161), May (99), Jun (43), Jul (25)	1.0
Boat 29	168.9 ± 22.0	28.9%	VII (46)	Nov (11)	1.0

DISCUSSION

Yield overfishing prevents a population from producing as much sustainable yield as it could if less intensively fished. Growth overfishing is a component of yield overfishing, and it happens when a fishery catches fish still growing (Hilborn & Hilborn, 2012). The ideal time to catch fish is when they stop growing; otherwise, the fishery is wasting the poten-

tial growth of each small fish caught too young. How much a fishery overfishes the yield depends on a mixture of recruitment overfishing and growth overfishing (Hilborn & Hilborn, 2012). In Mexico, the official technical regulation NOM-003-SAG/PESC-2018 (SADER, 2019) includes measures to avoid growth overfishing, such as the minimum size (150 mm for California Sardine) and the 20% limit for fish below the minimum size in the total annual catch. Results from our analysis sug-

gest that 32.9% of the fish caught in the Gulf of California are below the minimum size, 12.9% above the tolerance limit. Failure to comply with this regulation could be considered as implementation error. According to Charles (2001), the very existence of this form of uncertainty is due in large part to the limited nature of communication between fishermen and managers, and in particular, uncertainties which management faces in understanding and predicting: a) the objectives being pursued by fishers; b) the factors driving fishermen decision making; c) the response of fishermen to specific regulations and d) the effectiveness of enforcement measures.

In the particular case of the Mexican small pelagic fishery, fishermen could ask: what can we do to fully meet the regulations to avoid growth overfishing? There is not an easy answer to this question. Currently, the mesh size allowed in the small pelagic fishery ranges from 13 to 25 mm (SADER, 2019). Data from the Observer Program suggest that the fishery complies with this regulation. A simple and controversial answer could be the use of a greater mesh size. Although this answer could make sense, some precisions are needed. One objective of mesh size regulations is to influence the sustainable yield in the long-term. Another objective is the protection of juvenile fish from capture and trying to ensure that sufficient fish survive to maturity (FAO, 1984). There are several difficulties with mesh regulations, one of which is that it is not usually possible to demonstrate that an actual change in mesh size has had the expected effect on catches. This is because stock size (and catch) natural fluctuations tend to be much larger than the expected effects of the implemented mesh size changes. Managers should also consider that the effects of regulations, like this one, are hardly measurable without an observer program and adequate monitoring at dock ports. This does not necessarily mean that mesh regulations do not affect. It does mean that the effects of mesh regulations are difficult to demonstrate in practice. Our results, based on the Observer Program's data, did not find a clear relationship between the average standard length and the mesh size, suggesting other predictor variables are responsible for the length variation. Due to these facts, and because the short-term effect of a mesh increase is likely a catch reduction, it may be difficult convincing the industry that such restrictive measures are really necessary (FAO, 1984).

We mainly based our approach on ANCOVA models (Eq. 1). We included several predictor variables; our results suggest that the standard length variability does not depend on one but several predictor variables. In particular, results from the ANCOVA and the ANOVA models suggested that although mesh size was significant, it did not explain an

important amount of the standard length variability (1.3%). Therefore, results suggest that the mesh size might not be the main predictor variable responsible for the variability observed in the California sardine standard length and the capture of small fish; thus, its use in the fishery was adequate for the period analyzed. Results also suggested that the remaining significant covariates explained small amounts of observed variability. Contrarily, factors (Month, Year, Sex, Maturity, Zone, and Boat) explained larger amounts of the observed variability; in general, interactions explained smaller amounts of observed variability. In particular, the factor Year explained an important amount of observed variability, and the means for 2017 and 2018 were significantly different. This could be the effect of incomplete data. In 2017 the Observer Program started sampling in May, so they did not collect data from January to April, months characterized by the presence of larger organisms. This could be the cause of the difference between the means and the importance of the year factor in explaining the fish size variability.

The factors Month, Boat and their interaction explained 42.2% of the variability observed. The main driver for the sardine length was Month. Results suggested that for June and July, the mean standard length was smaller than the minimum size. Consequently, during those months the percentage of sardine below the size limit was greater than 60%. This effect was more intense in zones IV and VI, where just a few ships operated during those months.

Regarding the factor Boat, six boats had a mean standard length smaller than the minimum size. They also have larger percentages of fish below the size limit. Our analysis also suggests that these six ships caught a large number of small sardines while operating mostly in Zone IV-G and VI-G during June and July. Data from the observer Program suggest that immature juveniles characterize these zones during June and July. In this regard, sardine catches are related to permanent and highly dynamic migratory processes (Sokolov, 1973; Hammann *et al.*, 1988; Cisneros-Mata *et al.*, 1988) and environmental variability (De Anda-Montañez *et al.*, 1994, Lluch-Belda *et al.*, 1996, Nevárez-Martínez *et al.*, 2008). Because the reproductive processes are related to this variability, the presence of small organisms in zones IV and VI is likely to depend on these processes. Sokolov & Wong-Rios (1973) and Sokolov (1974) postulated that sardine juveniles are found mainly on the Gulf west coast due to transportation from the east coast. Two aspects: reproduction in nearby upwelling areas and the supply of eggs and larvae from other areas, would explain the greater presence of juveniles in such zones. Thus, age-dependent availability to the fishery likely depends upon the location of the fishery operations.

Table 8. Covariate correlations. L-standard length, SL-seine length, MS-mesh size, Lat-latitude, Lon-longitude, SH-seine height.

	L	Month	SL	MS	Depth	Lat	Lon	SH
L	1.00	0.22	-0.12	-0.06	-0.05	-0.14	-0.22	0.09
Month		1.00	-0.22	0.10	0.10	0.39	0.37	0.09
SL			1.00	0.09	-0.09	-0.04	-0.02	0.40
MS				1.00	0.16	-0.09	-0.08	0.23
Depth					1.00	0.06	0.09	-0.12
Lat						1.00	0.90	0.10
Lon							1.00	0.07
SH								1.00

Table 9. ANOVA for the minimal model determined for the standard length as response variable; Df-degrees of freedom, Sum Sq-Sum of squares, Mean Sq-Mean squares, % percentage of standard length variability explained by the predictor variable, SL-seine length, SH-seine height, MS-mesh size

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	%
Month	9	787457.828	87495.3143	1230.78819	0	31.45
Year	1	238122.916	238122.916	3349.65222	0	9.51
Mesh size	1	38510.3609	38510.3609	541.721553	5.43x10 ⁻¹¹⁵	1.54
Depth	1	695.380075	695.380075	9.78184482	0.00177052	0.03
SL	1	477.85041	477.85041	6.72187588	0.0095459	0.02
SH	1	620.181939	620.181939	8.72403985	0.0031521	0.02
Latitude	1	3473.47994	3473.47994	48.8611091	3.03x10 ⁻¹²	0.14
Longitude	1	868.133387	868.133387	12.2119491	0.00047813	0.03
Sex	4	48812.7183	12203.1796	171.660957	1.04x10 ⁻¹³⁹	1.95
Maturity	6	127819.986	21303.331	299.671914	0	5.10
Zone	8	15925.9951	1990.74939	28.0036807	3.46x10 ⁻⁴³	0.64
Boat	23	180493.701	7847.55223	110.390764	0	7.21
Month:Year	4	77868.4138	19467.1035	273.841877	3.04x10 ⁻²¹⁷	3.11
Month:MS	9	12625.9074	1402.8786	19.7341587	5.01x10 ⁻³³	0.50
Month:Depth	9	23466.4003	2607.37781	36.6777336	5.95x10 ⁻⁶⁴	0.94
Month:SL	9	29171.8373	3241.31525	45.5952707	4.28x10 ⁻⁸⁰	1.17
Month:SH	9	15801.0308	1755.67009	24.6968428	4.25x10 ⁻⁴²	0.63
Month:Latitude	9	12691.4965	1410.16627	19.8366737	3.26x10 ⁻³³	0.51
Month:Longitude	9	51564.1653	5729.3517	80.5942409	5.06x10 ⁻¹⁴²	2.06
Month:Sex	17	7362.83499	433.10794	6.09248786	2.63x10 ⁻¹⁴	0.29
Month:Maturity	37	25849.5802	698.637303	9.82766393	1.79x10 ⁻⁵³	1.03
Month:Zone	25	24137.63	965.505198	13.581669	3.05x10 ⁻⁵⁵	0.96
Month:Boat	50	86199.1787	1723.98357	24.2511116	3.41x10 ⁻²⁰⁰	3.44
Year:MS	1	5874.82185	5874.82185	82.6405554	1.30x10 ⁻¹⁹	0.23
Year:SH	1	937.75404	937.75404	13.1912961	0.0002835	0.04
Year:Longitude	1	4203.77199	4203.77199	59.1340574	1.70x10 ⁻¹⁴	0.17
Year:Sex	2	1223.45571	611.727857	8.60511709	0.00018534	0.05
Year:Maturity	5	2639.03598	527.807195	7.42461319	5.93x10 ⁻⁰⁷	0.11
Year:Zone	2	729.696868	364.848434	5.13228792	0.00592791	0.03
Year:Boat	3	3299.05005	1099.68335	15.4691402	5.04x10 ⁻¹⁰	0.13
MS:Depth	1	14524.5862	14524.5862	204.31596	1.24x10 ⁻⁴⁵	0.58
MS:SL	1	7005.12354	7005.12354	98.5404009	4.71x10 ⁻²³	0.28
MS:SH	1	715.132912	715.132912	10.0597061	0.0015228	0.03
MS:Sex	2	1149.62007	574.810033	8.08579761	0.00031111	0.05
MS:Maturity	5	1264.72725	252.94545	3.55815938	0.00324917	0.05
Mesh size:Zone	6	5938.39206	989.73201	13.9224653	8.53x10 ⁻¹⁶	0.24
Depth:SL	1	9936.35575	9936.35575	139.773763	6.51x10 ⁻³²	0.40
Depth:SH	1	1634.73764	1634.73764	22.9956976	1.66x10 ⁻⁰⁶	0.07

Table 9. (Continúa)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	%
Depth:Latitude	1	7312.64175	7312.64175	102.86623	5.49x10 ⁻²⁴	0.29
Depth:Sex	3	1186.82097	395.60699	5.56496558	0.00082466	0.05
Depth:Maturity	5	1683.62248	336.724497	4.7366712	0.00025408	0.07
Depth:Zone	8	15511.0325	1938.87907	27.2740259	5.38x10 ⁻⁴²	0.62
Depth:Boat	21	37060.5143	1764.78639	24.8250809	7.18x10 ⁻⁹³	1.48
SL:Latitude	1	960.529054	960.529054	13.5116701	0.00023907	0.04
SL:Longitude	1	1517.35543	1517.35543	21.3444933	3.91x10 ⁻⁰⁶	0.06
SL:Sex	2	575.820113	287.910057	4.05000315	0.01746801	0.02
SL:Maturity	5	3184.18078	636.836155	8.95831311	1.71x10 ⁻⁰⁸	0.13
SH:Latitude	1	990.503763	990.503763	13.9333214	0.00019109	0.04
SH:Longitude	1	3683.26169	3683.26169	51.8120889	6.82x10 ⁻¹³	0.15
SH:Maturity	5	3968.5722	793.71444	11.1651049	9.86x10 ⁻¹¹	0.16
SH:Zone	6	12344.4839	2057.41399	28.9414453	2.34x10 ⁻³⁴	0.49
Latitude:Zone	6	12209.1067	2034.85112	28.6240555	5.79x10 ⁻³⁴	0.49
Latitude:Boat	20	33208.0071	1660.40036	23.3566925	4.67x10 ⁻⁸³	1.33
Longitude:Zone	6	6578.67495	1096.44583	15.4235983	1.22x10 ⁻¹⁷	0.26
Longitude:Boat	18	17129.6628	951.647934	13.3867402	4.01x10 ⁻⁴⁰	0.68
Sex:Maturity	12	1649.0179	137.418159	1.93304806	0.02629927	0.07
Sex:Zone	13	3349.70113	257.669318	3.62460958	9.72x10 ⁻⁰⁶	0.13
Sex:Boat	34	6159.63641	181.165777	2.54844161	1.98x10 ⁻⁰⁶	0.25
Maturity:Zone	29	3671.9928	126.620441	1.7811576	0.00611249	0.15
Maturity:Boat	65	14120.2244	217.234222	3.05581297	3.85x10 ⁻¹⁵	0.56
Residuals	6257	444802.919	71.0888476	NA	NA	17.76

Our results suggest that compliance with the official technical regulation requires that fishery boats avoid or reduce their operations during June and July. This measure would help to avoid growth overfishing, contributing to better management. However, this measure could face the fishermen's opposition because they already face a closed season (September and October). A better approach, it would be a partial closure during June and July, restricting fishing operations on Zones IV-G and VI-G. This measure would face less opposition since only a few boats carried out an important number of sets in those zones during those months. Full compliance with this regulation would require that the Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca CONAPESCA (National Aquaculture and Fisheries Commission) and fishermen reach a consensus on this regard. This measure would be less restrictive and could be adopted and enforced with less opposition by fishermen.

Enforcing this proposal is relatively easy. Currently, the fishery is making important efforts to achieve sustainability, including keeping the MSC certification, the Observer Program, regulation development, and the setting of a Vessel Monitoring System VMS. The information collected by VMS is of great importance in the knowledge of the fishing fleet's behavior because it locates precisely any boat and provides the opportu-

nity of collecting and processing information that could contribute to the comprehension of the fishing effort application and the fishing season development. With the VMS, CONAPESCA could enforce the reduction of fishing operations during the proposed months and zones relatively easily with no extra cost because the VMS is fully implemented and operating.

The onboard observer program is a useful tool able to provide information for scientific research and management; it also provides information useful to maintain the MSC certification and contributes to the overall sustainability. This program must continue (under an independent scheme from ship owners and government research centers) gathering data that could improve the understanding of the fishery dynamics and characterize with precision the temporal trend of the standard length to help to set up and improve management measures. Results from our work, based on the observer program data, contribute to provide additional information to avoid growth overfishing and consequently yield overfishing. They also support the important efforts (MSC certification, observer program, development and updating of fishing regulations, VMS, etc.) that managers and fishermen are making to assure the sustainable exploitation of this fishing resource, the reduction of the fishing impacts, and the economic benefits.

REFERENCES

- CHARLES, A. 2001. *Sustainable Fishery Systems*. Blackwell Science Ltd. Oxford, UK. 370 p.
- CISNEROS-MATA, M. A., J. A. DE ANDA, J. J. ESTRADA, F. PAEZ Y A. QUIROZ. 1988. *Pesquerías de sardina del Golfo de California y costa de Sinaloa (informe 1986/87 y diagnóstico)*. Secretaría de Pesca, Instituto Nacional de Pesca, Guaymas. 66 p.
- CISNEROS-MATA M. A., M. O. NEVÁREZ-MARTÍNEZ & M. G. HAMMANN. 1995. The rise and fall of the Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus* Girard, in the Gulf of California, Mexico. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 36: 136-143.
- CRAWLEY, M. J. 2007. *The R Book*. John Wiley and Sons, Ltd. West Sussex, England. 942 p.
- DE ANDA-MONTAÑEZ, J. A., J. C. SEIJO, S. MARTÍNEZ. 1994. Reclutamiento y variabilidad ambiental en la pesquería de sardina monterrey (*Sardinops sagax*) del Golfo de California, México. *Investigación Pesquera* 38: 23-36.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 1984. Papers presented at the Expert Consultation on the regulation of fishing effort (fishing mortality). *Fisheries Report*, 289(3):214. Available online at: <http://www.fao.org/3/AC750E/AC750E00.htm> (downloaded March 26, 2020).
- GÓMEZ-MUÑOZ V. M., C. QUIÑÓNEZ-VELÁZQUEZ & R. FÉLIX-URAGA. 1991. Distribución de las especies de carnada de la flota varera mexicana, durante 1988 a 1990. Resúmenes del II Congreso Nacional de Ictiología. SIMAC. San Nicolás de los Garza, Nuevo León.
- HAMMANN, M. G., T. R. BAUMGARTNER & A. BADAN-DANGON. 1988. Coupling of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 29: 102-109.
- HERNÁNDEZ, C. H. & JURADO J. 2018. *Informe técnico del Programa de observadores técnicos a bordo de la flota mayor de sardina, en el Océano Pacífico y arrastreros de la costa Occidental de Baja California. Temporada de pesca 2017-2018*. CONAPESCA, Mazatlán, Sinaloa. 161 p.
- HILBORN R. & U. HILBORN. 2012. *Overfishing what everyone needs to know*. Oxford University Press, Inc. Oxford, New York. 131p.
- INAPESCA (INSTITUTO NACIONAL DE PESCA). 2012. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero para la pesquería de Pelágicos menores (sardininas, anchovetas, macarelas y afines) del Noroeste de México. Diario Oficial de la Federación. México, D.F. Octubre 10: 51. Disponible en línea en: <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/Planes-de-Manejo-Pesquero/Pacifico/Plan-de-Manejo-Pesquero-para-la-Pesqueria-de-Pelagicos-Menores.pdf> (consultado el 3 febrero 2020).
- INAPESCA (INSTITUTO NACIONAL DE PESCA). 2018. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación. México, D.F. Junio 11:106. Disponible en línea en: http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5525712&fecha=11/06/2018 (consultado el 14 marzo 2020).
- JACOB C. M., J. R. VALLARTA, J. PAYÁN, D. BECERRA, J. R. RENDÓN, R. VILLASEÑOR, C. H. HERNÁNDEZ & J. JURADO-MOLINA. 2018. *Manual de operaciones del Programa de observadores técnicos a bordo de la flota mayor de sardina, en el Océano Pacífico incluyendo el Golfo de California*. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, Instituto Nacional de Pesca y Global Grupo, Mazatlán, México. 77 p.
- LLUCH-BELDA, D. & F. J. MAGALLÓN. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 27: 136-140.
- LLUCH-BELDA, D., J. ARVIZU, S. HERNÁNDEZ-VÁZQUEZ, D. B. LLUCH-COTA, C. A. SALINAS-ZAVALA, T. BAUMGARTNER, G. HAMMANN, A. COTA-VILLAVICENCIO, C. E. COTERO, W. GARCÍA-FRANCO, O. PEDRÍN-OSUNA, Y. GREEN-RUIZ, S. LIZÁRRAGA-SAUCEDO, M. Á. MARTÍNEZ-ZAVALA, R. MORALES-ÁZPETA, M. O. NEVÁREZ-MARTÍNEZ, J. P. SANTOS-MOLINA, R. I. OCHOA-BÁEZ, R. RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, J. R. TORRES-VILLEGAS, F. PAEZ-BARRERA. 1996. La pesquería de sardina y anchoveta. In: Sánchez-Palafox, A., D. F. Fuentes-Castellanos & S. García-Real (eds.). *Pesquerías Relevantes de México. Tomo I. Instituto Nacional de la Pesca*. Secretaría de Pesca. México, pp. 419-535.
- MILLER, D. J. & R. N. LEA. 1972. *Guide to the coastal marine fishes of California*. University of California Dept. of Fish and Game, Sacramento. 249 p.
- NEVÁREZ-MARTÍNEZ, M. O., M. Á. CISNEROS-MATA, D. LLUCH-BELDA. 2008. Las capturas de sardina monterrey *Sardinops sagax* (Jenyns 1842) y su relación con el medio ambiente y el esfuerzo pesquero. In: López-Martínez, J. (ed.). *Variabilidad ambiental y pesquerías de México*. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. México, pp. 183-200.
- R. CORE TEAM. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at: <https://www.R-project.org/> (downloaded January 15, 2020).
- RODRÍGUEZ, R., S. HERNÁNDEZ, D. LLUCH-BELDA, R. FÉLIX, S. ORTEGA, A. VILLA, G. PONCE & D. LLUCH-COTA. 1996. Pesquería de pelágicos menores (sardina y anchovetas). In: Casas, M. & G. Ponce (eds.). *Estudio Potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. Vol. 1. Pesquerías Peces y Algas. SEMARNAP*, pp. 317-350.
- SADER (SECRETARÍA DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL). 2019. Norma Oficial Mexicana NOM-003-SAG/PESC-2018, para regular el aprovechamiento de las especies de peces pelágicos menores con embarcaciones de cerco, en aguas de jurisdicción federal del Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Diario Oficial de la Federación. México, D.F. Diciembre 03: 15. Disponible en línea en: https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5552552&fecha=12/03/2019 marzo (consultado el 7 marzo 2020).
- SOKOLOV, V. A. & M. WONG-RIOS. 1973. *Informe científico de las investigaciones sobre los peces pelágicos del Golfo de California (sardina, crinuda y anchoveta) en 1971. Contribuciones al estudio de las pesquerías de México*. Secretaria de Pesca, Instituto Nacional de Pesca, México. 41p.
- SOKOLOV, V. A. 1974. *Investigaciones biológico-pesqueras de los peces pelágicos de California (sardina monterrey). Contribuciones al estudio de las pesquerías de México*. Secretaria de Pesca, Instituto Nacional de Pesca, México. 11p.

Comunidades parasitarias del mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae) de la costa marina del Perú

Parasite communities of snowy grouper *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae) from the marine coast of Peru

David Minaya¹, Diana Mercedes Leon-Luna¹, Noemi Paola Miranda-Melo¹, Lorena Alvaríño-Flores¹ y José Iannacone^{1,2,3}

Recibido: 31 de enero de 2020.

Aceptado: 10 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

RESUMEN

Antecedentes: El mero manchado, *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae), es una especie íctica marina demersal, distribuida en el Pacífico oriental y la cual no reporta estudios asociados a su comunidad parasitaria. **Objetivos:** Evaluar las comunidades parasitarias del mero manchado *H. niphobles* de la costa marina del Perú. **Métodos:** Fueron adquiridos 126 especímenes de *H. niphobles* provenientes de la localidad de Pucusana, Lima, Perú. Se registraron los datos de longitud total (LT), peso (W) y el sexo (S) de los peces. Para el análisis de la comunidad parasitaria, fueron calculados los índices ecológicos parasitológicos, índices de agregación, índices de diversidad alfa y asociación entre los parámetros biométricos de los peces y los índices parasitológicos. **Resultados:** La fauna parasitaria en *H. niphobles* estuvo compuesta por monogéneos, trematodos, cestodos, acantocéfalos y crustáceos distribuidos en ocho especies entre endoparásitos y ectoparásitos. El monogéneo *Microcotyle* sp. fue el parásito con el mayor porcentaje de prevalencia (65.87%), abundancia media (3.68), intensidad media de infección (5.59). El tipo de distribución encontrado fue agregada o contagiosa para las especies con prevalencia mayor al 10%. Solo la intensidad media de *Microcotyle* sp. se encontró relacionada de manera positiva con el peso de *H. niphobles*. Se observó una baja heterogeneidad entre la comunidad de parásitos y el sexo del hospedero (Pseudo-F=0.5, p=0.73). El análisis de componentes principales evidencia una baja asociación entre la mayoría de las variables con cada uno de los dos componentes principales (KMO= 0.52; Prueba de Bartlett, $\chi^2= 52.75$, p= 0.20). **Conclusiones:** Se considera a *H. niphobles* como nuevo hospedero para los ocho parásitos registrados en este estudio.

Palabras clave: Helmintos, *Hyporthodus*, Ictioparasitología, *Microcotyle*, Pacífico

ABSTRACT

Background: Snowy grouper *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae) is a demersal marine fish species, distributed in the eastern Pacific and which does not report studies associated with its parasitic community. **Goals:** Evaluate the parasitic communities of the snowy grouper *H. niphobles* of the marine coast of Peru. **Methods:** Were acquired 126 specimens of *H. niphobles* from Pucusana, Lima, Perú. The data on total length (LT), weight (W), and sex (S) of the fish were recorded. For the analysis of the parasitic community, parasitological indices, aggregation indices, alpha diversity indices and association between fish biometric parameters and parasitological indices were calculated. **Results:** The parasitic fauna in *H. niphobles* was composed of monogeneans, trematodes, cestodes, acanthocephalans and crustaceans distributed in eight species among endoparasites and ectoparasites. The monogenetic *Microcotyle* sp. was the parasite with the highest percentage of prevalence (65.87%), mean abundance (3.68), mean intensity of infection (5.59). The distribution type found was aggregated or contagious for species with prevalence greater than 10%. Only the mean intensity of *Microcotyle* sp. was found to be positively related to the weight of snowy grouper. A low heterogeneity was observed between the parasite community and the sex of the host (F=0.5, p=0.73). Main component analysis shows a low association between most variables with each of the two main components (KMO = 0.52; Bartlett's test, $\chi^2 = 52.75$, p=0.20). **Conclusions:** *H. niphobles* is considered a new host for eight parasites recorded in this study.

Key words: Helminth, *Hyporthodus*, Ichthioparasitology, *Microcotyle*, Pacific

¹ Laboratorio de Ecología y Biodiversidad Animal, Museo de Historia Natural. Facultad de Ciencias Naturales y Matemática, Grupo de Investigación en Sostenibilidad Ambiental (GISA), Escuela Universitaria de Posgrado. Universidad Nacional Federico Villarreal. Jirón Río Chepén s/n, El Agustino, Lima, 15007. Perú.

² Laboratorio de Ingeniería Ambiental, Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad Científica del Sur. Carretera Panamericana Sur 19, Villa El Salvador, Lima, 15067. Perú.

³ Laboratorio de Parasitología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma, Avenida Benavides 5440, Santiago de Surco, Lima, 15023. Perú.

*Corresponding author:

José Iannacone-Oliver: e-mail: joseiannaconeoliver@gmail.com

To quote as:

Minaya D., D. M. Leon-Luna, N. P. Miranda-Melo, L. Alvaríño-Flores & J. Iannacone. 2020. Comunidades parasitarias del mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae) de la costa marina del Perú. *Hidrobiológica* 30 (1):61-71.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversidad parasitaria en vida silvestre ha sido abordado desde la distinción taxonómica de una comunidad de parásitos, la estimación de la biodiversidad relativa de parásitos, hasta la búsqueda de relaciones estrechas entre el parásito y su hospedero (Hechinger *et al.*, 2007; Poulin, 2011). Esto ha generado un incremento en el reconocimiento e importancia que tienen los organismos parásitos en los estudios de la biodiversidad global, pues son relevantes en los ecosistemas en los cuales pueden regular la densidad y abundancia de sus hospederos, estabilizar cadenas tróficas, estructurar comunidades animales, por mencionar algunas (Luque & Poulin, 2007; Poulin *et al.*, 2016). Por lo anterior, al estudiar la ocurrencia de los parásitos en una muestra o población de hospederos, que exhiben un complejo patrón, no puede ser adecuado usar una sola medición, se deben aplicar diferentes índices que capturen diferentes aspectos de la infección (Bego & Von-Zuben, 2010; Reiczigel *et al.*, 2019).

En Perú los estudios parasitológicos en peces de la familia Serranidae han sido llevados a cabo a seis especies de las aproximadamente veintiocho especies registradas en el mar peruano (Froese & Pauly, 2018): *Acanthistius pictus* (Tschudi, 1846), *Alphestes afer* (Bloch, 1793), *Hemanthias peruanus* (Steindachner, 1875), *Hemilutjanus macrophthalmos* (Tschudi, 1846), *Paralabrax humeralis* (Valenciennes, 1828) y *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846) (Luque *et al.*, 2016). De estas especies solo tres (*A. pictus*, *H. peruanus* y *P. humeralis*) han sido evaluadas a nivel de toda la comunidad de metazoos parásitos asociados a ellos (Iannacone & Alvariano, 2009; Luna *et al.*, 2015; Gómez del Prado *et al.*, 2017; Ferré-Alcántara *et al.*, 2019).

Es conocido que los meros (Serranidae: Epinephelinae) albergan una amplia fauna parasitaria (Cribb *et al.*, 2002; Justine *et al.*, 2010), que incluye un número alto de especies monogénicas pertenecientes al género *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958 (Kritsky *et al.*, 2015) y a otros géneros de monogeneos (Justine, 2007; Justine & Henry, 2010; Justine *et al.*, 2010).

El mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897), es una especie marina demersal, con un rango distribución geográfica que se extiende en el Pacífico oriental desde el Sur de California hasta Perú (Justine *et al.*, 2010). Es una especie marina asociada a arrecifes rocosos y fondos blandos (Craig *et al.*, 2011). A menudo se captura en redes de arrastre de camarón en la parte central del Golfo de California, aun así, no es considerada una especie de interés comercial (Froese & Pauly, 2018).

Probablemente por esto último, no existen estudios de aspecto ecológico parasitario, ni registros de especies de parásitos en el mero manchado, por lo que el objetivo de este trabajo fue evaluar la fauna de metazoarios parásitos acompañantes de *H. niphobles*, así como de su dinámica poblacional y grado de asociación entre los parámetros morfométricos del pez y sus parásitos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre enero y febrero del 2018, fueron adquiridos 126 especímenes del mero manchado *H. niphobles*, distribuidos entre 83 machos y 43 hembras. Los especímenes fueron adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana (12°28'47"S; 76°47'58"O), distrito de Pucusana, Lima, Perú. Para la identificación de los peces se usaron las claves taxonómicas

de Chirichigno & Vélez (1998) y el catálogo de peces de Chirichigno & Cornejo (2001).

Antes de la necropsia de los peces se tomaron los datos de longitud total (LT), peso (W) y el sexo (S). Para la colecta de los parásitos fue revisada la cavidad bucal, branquias, cavidad celómica, estómago, intestino delgado, intestino grueso, ciegos pilóricos, gónadas, corazón, vejiga natatoria, riñones, hígado y bazo de los peces. Los parásitos fueron recolectados y conservados en alcohol etílico al 70% (Eiras *et al.*, 2006).

Para el estudio taxonómico, los platelmintos fueron coloreados en ácido carmín acético y alternativamente en tricrómica de gomori, deshidratados en concentraciones de 50%, 70%, 90% y 100 % de alcohol etílico, diafanizados en eugenol y montados en bálsamo de Canadá (Eiras *et al.*, 2006; Almeida & Almeida, 2014). Los crustáceos parásitos fueron macerados en ácido láctico o lactofenol por un tiempo de 24-48 h, colocados en láminas y observados directamente en microscopio (Boxshall *et al.*, 2015).

La clasificación taxonómica de los monogeneos se realizó de acuerdo a Bychowsky (1957); Yamaguti (1963a); Cohen *et al.* (2013); para trematodos a Manter (1940), Kohn *et al.* (2007), Bray *et al.* (2008), para cestodos Khalil *et al.* (1994), para acantocéfalos Yamaguti (1963b) y finalmente para copépodos Yamaguti (1963c). La nomenclatura del hospedero y los parásitos fueron corroborados en World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2019).

Para el análisis del componente de población parasitaria fueron calculados los índices ecológicos parasitológicos de prevalencia (P), abundancia media (AM) e intensidad media (IM) de infección siguiendo lo indicado por Bush *et al.* (1997) y Bautista-Hernández *et al.* (2015). El tipo de estrategia de cada especie parásita fue evaluada según el porcentaje de prevalencia, para lo cual las especies fueron catalogadas como especies "núcleo o central" para las especies con prevalencias mayores a 45%, especies "secundarias" para prevalencias entre 10% – 45% y especies "satélites" para prevalencias menores de 10% (Bush & Holmes, 1986).

Para el caso de las especies parásitas con prevalencias mayores al 10% (Esch *et al.*, 1990), se emplearon los índices de dispersión (ID) para determinar el tipo de distribución espacial de las poblaciones parasitarias, discrepancia de Poulin (DP) y K de la ecuación binomial negativa con su respectivo valor de Chi cuadrado (χ^2) para determinar el grado de agregación (Bego & Von-Zuben, 2010). Los cálculos fueron realizados usando el paquete estadístico Quantitative Parasitology 3,0 (Rózsa *et al.*, 2000).

El componente de comunidad parasitaria fue el siguiente nivel evaluado, para lo cual se determinó la diversidad parasitaria mediante el índice de Shannon (H), la equitatividad fue determinada por el índice de uniformidad de Pielou (J) y se calculó la estimación del número especies esperadas con el índice de Chao-1 (Iannacone & Alvariano, 2013).

La LT y el peso de los hospederos fueron separados en rangos usando como criterio la regla de Sturges para determinar el número de intervalos, de los cuales se calcularon sus propios valores de P, AM e IM para evaluar la asociación entre estos parámetros y la LT y el peso. Para ellos fue empleado el coeficiente de correlación de Spearman, transformando previamente los valores de P% a raíz cuadrada de arcoseno. De manera similar, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para determinar la relación de la LT y el peso del hospedero con la AM e IM

de cada especie parásita. En todos los casos anteriores se verificaron la normalidad de los datos empleando la prueba de Kolmogorov-Smirnov con la modificación de Lilliefors y la homocedasticidad de varianzas con base en la prueba de Levene (Zar, 2014).

Para calcular el grado de asociación entre el sexo del hospedero y P% de cada parásito se utilizaron tablas de contingencia 2x2, mediante χ^2 y la prueba de Razón de Verosimilitud. La prueba de t de Student fue utilizada para comparar la AM de cada parásito y el sexo del hospedero. El análisis de los parásitos en relación con la talla, peso y el sexo del hospedero se realizó únicamente para las especies con una prevalencia mayor al 10% (Esch *et al.*, 1990). El nivel de significancia fue evaluado a un nivel de alfa = 0.05.

Se usó la técnica de escalamiento multi-dimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) para evaluar el patrón en la estructura de la comunidad parásita en función de la abundancia de especies de parásitos. La matriz de similitud fue construida mediante el índice de Bray-Curtis. La abundancia de infección de cada especie de parásito en cada hospedero y su relación con el sexo del hospedero se analizaron mediante un análisis de varianza unidireccional con una prueba de ANOVA (PERMANOVA) permutacional no paramétrico, con diez mil permutaciones (Anderson, 2001; Míguez-Lozano *et al.*, 2012; Minaya *et al.*, 2018).

Se empleó el procedimiento de análisis de componentes principales (ACP) como una técnica para la reducción, ordenamiento y resumen de variables para determinar la asociación del patrón en la estructura de la comunidad parásita en función de la abundancia de especies de parásitos en cada hospedero y su relación con la longitud total y peso del hospedero (Yengle, 2012). Para la selección de los dos componentes más importantes se empleó el gráfico de sedimentación (screenplot), que se obtuvo al representar en las ordenadas las raíces características y en las abscisas el número de la componente en orden decreciente (Yengle, 2012). Se aplicó la rotación de factores Normalización VARIMAX con Kaiser-Meyer-Okin (KMO) con posterior prueba de Bartlett con base al χ^2 para lograr una mayor contribución de cada uno de los factores y para una mejor interpretación.

Para la determinación de los estadísticos descriptivos e inferenciales se empleó el paquete estadístico IBM SPSS Statistics 24.

Los especímenes de parásitos colectados en este estudio fueron depositados en la colección de Helmintos Parásitos e Invertebrados Afines – HPIA, de la colección zoológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Federico Villarreal - MUFV, Lima, Perú; los códigos se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Descriptores ecológicos de ocho metazoos parásitos evaluados en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú.

Especies parasitas	Machos (n=83)				Hembras (n=43)				Total (n=126)				SI	Tipo de estrategia	Código de deposito	
	HP	P%	AM	IM	HP	P%	AM	IM	HP	P%	AM	IM				
MONOGENEA																
<i>Microcotyle</i> sp.	54	65.06	3.78	5.81	29	67.44	3.49	5.17	83	65.87	3.68	5.59	B	núcleo	HPIA:143	
<i>Benedenia</i> sp.	1	1.20	0.01	1	-	-	-	-	1	0.79	0.01	1	B	satélite	HPIA:144	
TREMATODA																
<i>Helicometrina nimia</i> Linton, 1910	17	20.48	0.51	2.47	13	30.23	0.53	1.77	30	23.81	0.52	2.17	C	secundaria	HPIA:145	
Digeneo no id.	1	1.20	0.01	1	-	-	-	-	1	0.79	0.01	1	I	satélite	HPIA:146	
CESTODA																
<i>Neobothriocephalus aspinosus</i> Mateo & Bullock, 1966	1	1.20	0.01	1	1	2.33	0.02	1.00	2	1.59	0.02	1	I	satélite	HPIA:147	
ACANTOCEPHALA																
<i>Corynosoma australe</i> Johnston, 1937	2	2.41	0.02	1	1	2.33	0.02	1.00	3	2.38	0.02	1	M	satélite	HPIA:148	
CRUSTACEA																
<i>Lepeophtheirus edwardsi</i> Wilson C.B., 1905	3	3.61	0.04	1	-	-	-	-	3	2.38	0.02	1	B	satélite	HPIA:149	
<i>Caligus</i> sp.	4	4.82	0.23	4.75	6	13.95	0.28	2.00	10	7.94	0.25	3.10	B	satélite	HPIA:150	

AM= Abundancia media, HP= Hospederos parasitados, IM= Intensidad media, P%= Porcentaje de prevalencia de infección, SI= sitio de infección: B=branquias, C=ciego intestinal, I=intestino, M=mesenterio.

RESULTADOS

La población de *H. niphobles* recolectada para este estudio estuvo compuesta por 126 individuos, de los cuales el 66% fueron machos ($n=83$) y el 34% fueron hembras ($n=43$). La longitud total de los hospederos presentó rangos de 17.5 cm – 27.5 cm (22.69 ± 1.25 cm). Los machos estuvieron en el rango de 17.5 cm – 28.38 cm (22.63 ± 1.36 cm) y las hembras 18.4 cm – 26.4 cm (27.74 ± 1.39 cm). El peso de los peces osciló en el rango de 125 g – 318.2 g (200.62 ± 47.88 g). Los machos estuvieron en el rango de 125 g – 318.2 g (201.1 ± 48.29 g) y las hembras 125 g – 231.7 g (178.63 ± 48.13 g) (Fig. 1).

La comunidad de parásitos en el mero manchado estuvo compuesta en su totalidad por monogeneos, trematodos, cestodos, acantocéfalos (Fig. 2) y crustáceos distribuidos en ocho especies entre endoparásitos y ectoparásitos. El monogeneo *Microcotyle* sp. fue el parásito con el mayor porcentaje de prevalencia ($P=65.87\%$), la mayor abundancia media ($AM=3.68$) y la mayor intensidad media de infección ($IM=5.59$) en toda la comunidad parasitaria, seguido por el trematodo *Helicometrina nimia* Linton, 1910 ($P=24\%$, $n=30$). Solo *Microcotyle* sp. fue la única especie considerada núcleo debido a la alta prevalencia, por encima del 45%. Las seis especies restantes presentaron prevalencias por debajo del 10% y se consideraron como especies raras o satélites (Tabla 1).

La mayor P%, AM e IM de los parásitos estuvo presente en el grupo de los peces machos excepto para *Caligus* sp. que mostró mayores valores en el grupo de las hembras. La población de parásitos en los machos estuvo compuesta por ocho especies, mientras que en las hembras, solo cinco especies (Tabla 1).

El índice ID muestra que las especies *Microcotyle* sp. y *H. nimia* no se distribuyen homogéneamente en la población del mero, por el contrario, presentaron una distribución del tipo agregada o contagiosa ($ID > 1$), que es lo esperado en las especies parasitas en general, mientras que el índice DP señala que *H. nimia* presentó mayor grado de agregación ($DP=0.85$) que *Microcotyle* sp. ($DP=0.72$) lo indica que *H. nimia* tuvo mayor concentración en pocos hospederos y que la mayoría de los hospederos no estuvo infectada por esta especie (Tabla 2).

La diversidad, riqueza, abundancia, equidad y estimación de la riqueza muestran valores más bajos en la población de peces hembras que en los machos, mientras que en el componente comunitario total (machos y hembras) se observó una diversidad moderada según Shannon ($H=0.66$). El estimador Chao-1 muestra que el nivel de esfuerzo fue el esperado en la población de machos y en la población total, pero no en las hembras (Tabla 3).

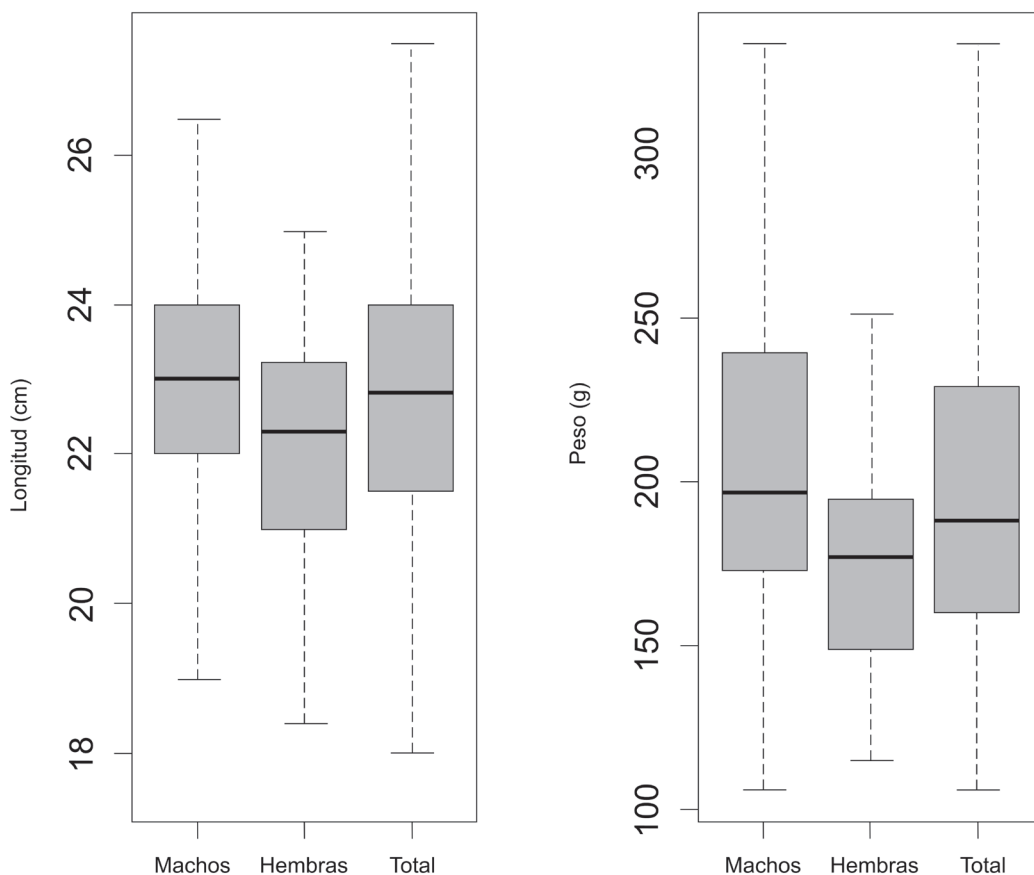


Figura 1. Diagrama de cajas para la longitud (cm) y el peso (g) de machos, hembras y total en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú.

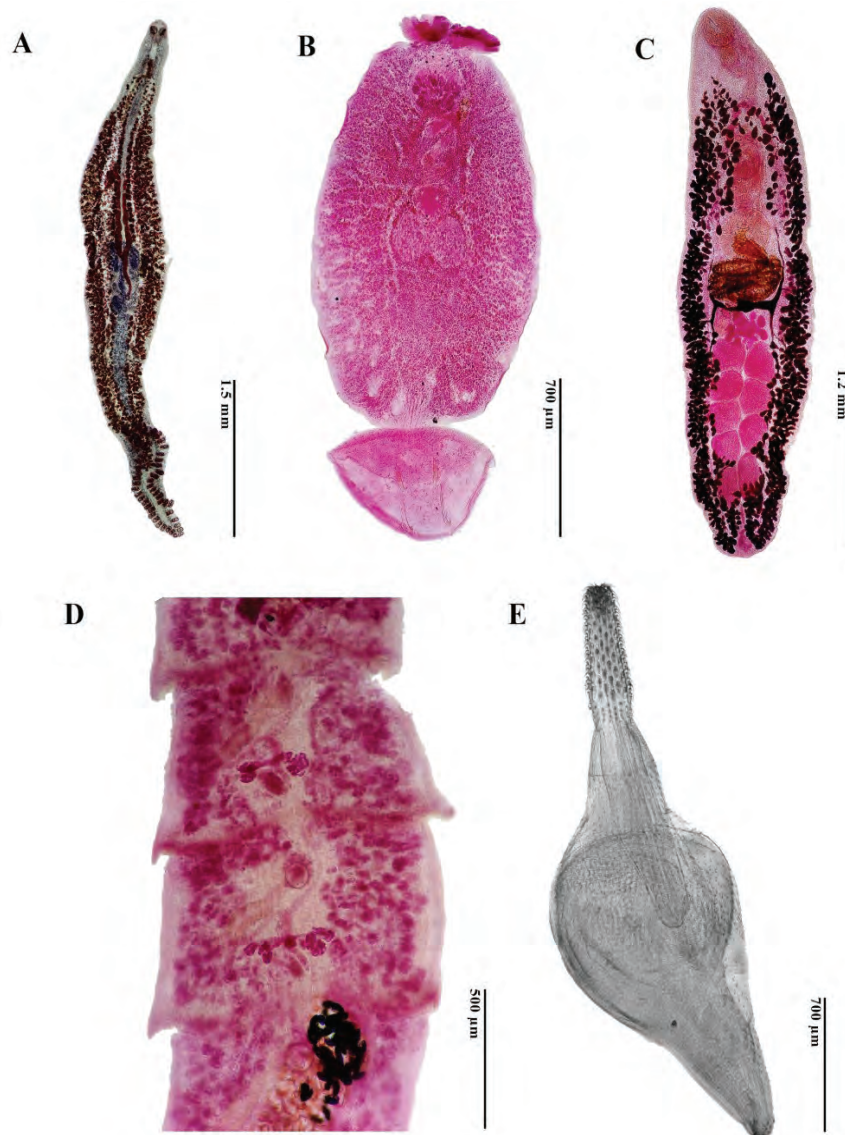


Figura 2. Especies representativas de helmintos parásitos en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú. A. *Microcotyle* sp., B. *Benedenia* sp., C. *Helicometrina nimia* Linton, 1910, D. *Neobothriocephalus aspinosus* Mateo & Bullock, 1966, E. *Corynosoma australe* Johnston, 1937.

Tabla 2. Índices de agregación para evaluar la dispersión de los parásitos más prevalentes el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú.

Índice	<i>Microcotyle</i> sp.	<i>Helicometrina nimia</i>
Índice de Dispersión (ID)	15.14	3.34
p/interpretación	Agregación	Agregación
Índice de discrepancia de Poulin (DP)	0.72	0.85
interpretación	Agregación	Agregación
Exponente K binomial negativo (K)	0.44	0.23
p/interpretación	0.03/*	0.97/agregación

* Es difícil interpretar el K para estos datos, ya que la distribución K no se ajusta a ellos.

Tabla 3. Índices de diversidad alfa para los parásitos según el sexo y la población en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú.

Índices de Diversidad Alfa	Machos (n=83)	Hembras (n=43)	Total (n=126)
Riqueza	8	5	8
Abundancia	382	187	569
Shannon H	0.65	0.67	0.66
Equitabilidad J	0.33	0.41	0.34
Chao-1	8.5	6	8

La longitud total de *H. niphobles* examinados en este estudio no se evidenció relación con la P, AM e IM de *Microcotyle* sp. y *H. nimia*. Así mismo, no se observó algún grado de dependencia entre el sexo del hospedero y los parámetros parasitológicos. Solo la IM de *Microcotyle* sp. se encontró fuertemente relacionada de manera positiva ($p = 0.01$) con el peso de *H. niphobles* (Tabla 4).

La ordenación NMDS, que evalúa el patrón en la estructura de la comunidad parásita en función de la abundancia de especies de parásitos con respecto al sexo, sugiere un alto grado de homogeneidad entre las comunidades (Fig. 3). El análisis de PERMANOVA confirma la baja heterogeneidad entre la comunidad de parásitos y el sexo del hospedero (Pseudo-F=0.5, $p=0.73$).

El ACP indica que en el componente 1 se encontró una mayor asociación principalmente entre la LT, P, *H. nimia* y *C. australe*, mientras que en el componente 2 ocurrió una mayor asociación principalmente entre *N. aspinosus* y *Caligus* sp. (Fig. 4). Los resultados del ACP evidencian una baja asociación entre la mayoría de las variables con cada uno de los dos componentes principales (KMO = 0.52; Prueba de Bartlett, $X^2 = 52.75$, $p=0.20$).

DISCUSIÓN

El mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) fue nombrada anteriormente como *Epinephelus niphobles* Gilbert & Starks, 1897 y *Epinephelus peruanus* Chirichigno, 1963 (Chirichigno, 1978; Thomson *et al.*, 1979). En la actualidad estas tres especies fueron sinonimizadas a *H. niphobles*, la cual es la única especie aceptada (Froese & Pauly, 2018; WoRMS Editorial Board, 2019).

Actualmente existen 18 especies de peces del género *Hyporthodus* Gill, 1861 (Parenti & Randall, 2020), distribuidas entre el Océano Pacífico, Atlántico e Indico (Froese & Pauly, 2018; Parenti & Randall, 2020). De estas especies, solo tres: *Hyporthodus nigritus* (Holbrook, 1855), *H. niveatus* (Valenciennes, 1828) y *H. flavolimbatus* (Poey, 1865), tienen algún registro de parásitos, los cuales han sido enfocados al grupo taxonómico de los monogeneos, específicamente en los Diplectanidos del género *Pseudorhabdosynochus* Yamaguti, 1958 (Santos *et al.*, 2000; Kritsky *et al.*, 2015).

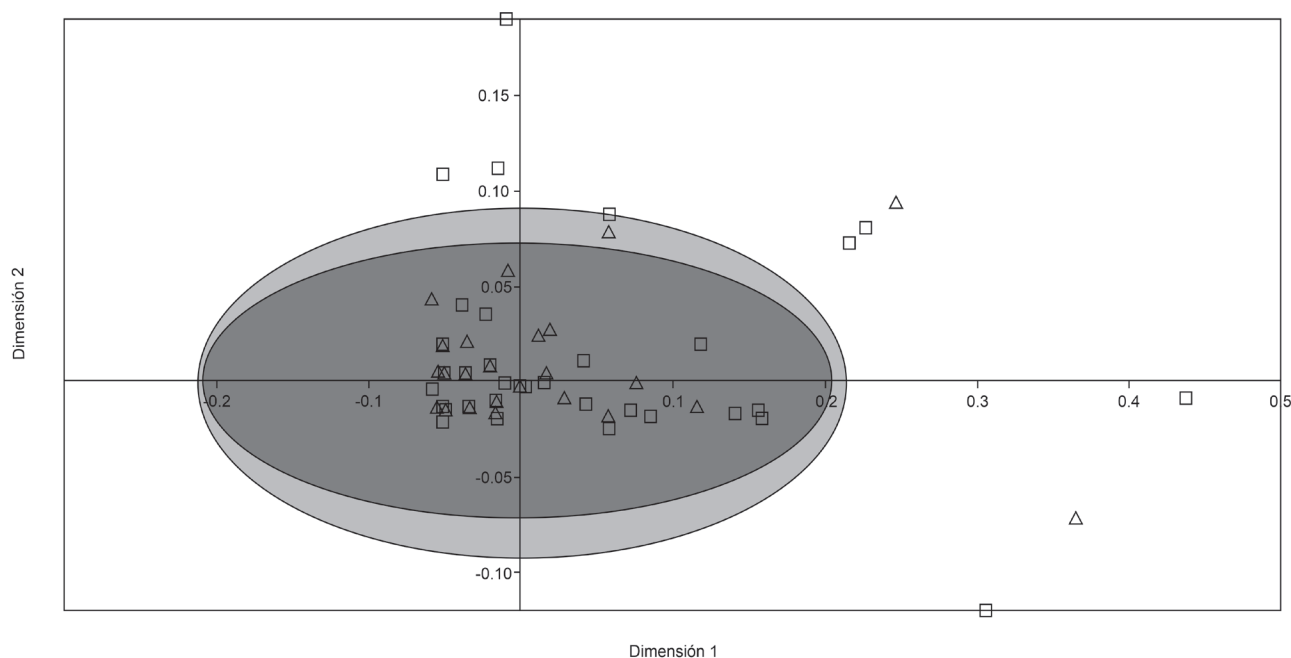


Figura 3. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) trazando los resultados del sexo en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú. (Δ = hembras, \square = machos) en términos de su abundancia parasitaria. Similitud de Bray Curtis.

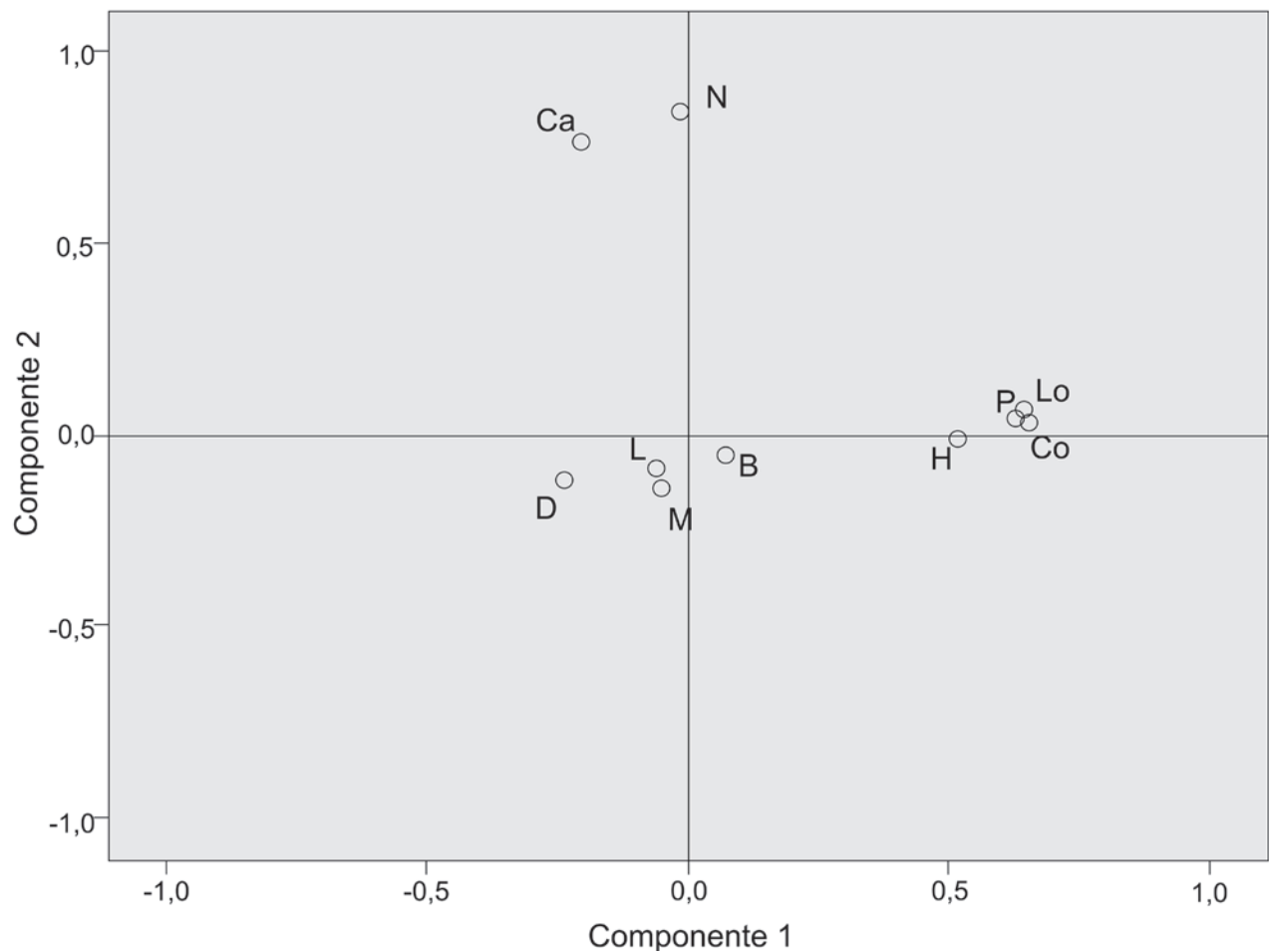


Figura 4. Análisis de Componentes principales (ACP) que relaciona los resultados de la longitud total y el peso en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú con las abundancias de ocho metazoos evaluados. Lo = longitud total, P = peso. M = *Microcotyle* sp., B = *Benedenia* sp., H = *Helicometrina nimia* Linton, 1910, D = Digeneo no id., N = *Neobothriocephalus aspinosus* Mateo & Bullock, 1966, Co = *Corynosoma australe* Johnston, 1937, L = *Lepeophtheirus edwardsi* Wilson C.B., 1905, Ca = *Caligus* sp.

Todos los registros parasitarios en las tres especies de peces fueron realizados en el Golfo de México y las costas de Brasil, es decir, solo hay registros de parásitos en los peces del género *Hyporthodus* en el Océano Atlántico y no para el Pacífico, por lo que este sería el primer estudio en abordar la comunidad de parásitos en el género *Hyporthodus* para el Pacífico.

A pesar de que los monogéneos Dactylogyridea son frecuentes y específicos de peces de la familia Serranidae del Atlántico (Kritsky *et al.*, 2015) y del Pacífico (Justine *et al.*, 2010), en este estudio no se ha observado presencia de estos monogéneos, solo se encontraron miembros de las familias Microcotylidae Taschenberg, 1879 y Capsalidae Baird, 1853. En estudios similares a éste, donde también fueron evaluados peces pertenecientes a la familia Serranidae en Perú, e.g. *Acanthistius pictus* (Tschudi, 1846), *Alphestes afer* (Bloch, 1793), *Hemilutjanus macrophthalmos* (Tschudi, 1846), *Paralabrax humeralis* (Valenciennes, 1828) tampoco fueron encontrados monogéneos del grupo

Dactylogyridea (Tantaleán & Lefevre, 2004; Iannacone & Alvaríño, 2009; Luque *et al.*, 2016; Ferré-Alcántara *et al.*, 2019).

En relación a los índices parasitológicos en *H. niphobles*, la especie más importante fue *Microcotyle* sp. debido a los valores más altos de P, AM e IM de infección observados en este pez. En las costas del Pacífico Occidental han sido reportadas cuatro especies del género *Microcotyle*: *M. nemadactylus* Dillon & Hargis, 1965, *M. neozealanica* Dillon & Hargis, 1965, *M. oceanica* Caballero, Bravo & Grocott, 1953 y *M. sebastis* Goto, 1894, parasitando las branquias de peces perciformes, scorpaeniformes y beloniformes (Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997; Eiras *et al.*, 2016). En Perú solo ha sido registrado *M. nemadactylus* en *Cheilodactylus variegatus* Valenciennes, 1833 en la localidad de Lima (Luque *et al.*, 2016). Iannacone *et al.* (2003) evalúan la fauna parasitaria de *C. variegatus* en el cual también encuentran a una especie del género *Microcotyle* (*M. nemadactylus*) la cual, al igual que lo observado en este estudio, fue la especie núcleo o central en la comunidad parasitaria de *C. variegatus*.

Tabla 4. Correlación de la longitud total (LT), el peso (P) y el sexo en el mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) vs la prevalencia (P), Abundancia media (AM) e Intensidad media (IM) parasitaria adquiridos en la terminal pesquera de Pucusana, distrito de Pucusana, Lima, Perú.

Parámetros morfométricos vs parámetros parasitológicos		<i>Microcotyle</i> sp.	<i>Helicometrina nimia</i> Linton, 1910
LT vs. P	r (Spearman)	0.13	0.49
	p	0.76	0.22
LT vs AM	r (Pearson)	0.13	0.49
	p	0.75	0.22
LT vs IM	r (Pearson)	0.22	0.63
	p	0.60	0.09
Peso vs P	r (Spearman)	0.27	0.22
	P	0.52	0.61
Peso vs AM	r (Pearson)	0.71	0.30
	P	0.05	0.47
Peso vs IM	r (Pearson)	0.85	0.24
	P	0.01	0.56
Sexo vs P	X ²	0.07	0.78
	p	0.79	0.54
Sexo vs AM	t student	0.22	-0.12
	p	0.84	0.90
	F (Levene)	0.15	0.08
Sexo vs IM	p	0.70	0.77
	t student	0.32	0.99
	p	0.75	0.33
	F (Levene)	0.13	3.66
	p	0.72	0.07

F= Prueba de Levene, p= nivel de significancia, r=correlación, t= Prueba de t de Student, X²= Prueba de Chi cuadrado.

Por otro lado, el tipo de distribución de *Microcotyle* sp. y *H. nimia* fue clasificada como agregada por los índices ID y DP, lo cual era lo esperado para estas especies con P mayor a 10% debido a que la agregación es el patrón predominante en todos los sistemas naturales de parásitos huésped (Anderson, 1982; Shaw & Dobson, 1995; Poulin, 2011; Bego & Von-Zuben, 2010).

También fue observada la falta de asociación entre la longitud de *H. niphobles*, y su carga parasitaria, la cual sugiere que otros factores ecológicos locales pueden ser más influyentes en la regulación de la comunidad de parásitos en este hospedero, lo cual fue confirmado mediante ACP. Este resultado es una excepción a lo mencionado por Poulin (2011), quien indica que los hospederos de mayor tamaño pueden proporcionar un mayor suministro de nutrientes a los parásitos y, por consecuencia, los más susceptibles a una mayor abundancia y diversidad parasitaria.

Asimismo, se observó una alta homogeneidad entre las comunidades de metazoos parásitos de *H. niphobles*. Las comunidades de pará-

sitos generalmente no exhibieron diferencias claras en la abundancia con relación al sexo de *H. niphobles*, lo cual es corroborado con la ordenación NMDS y el PERMANOVA. Míguez-Lozano *et al.* (2012) sugiere que las diferencias en las características ambientales locales durante el período de evaluación, la dispersión espacial de sus huéspedes intermedios y las etapas de vida de los parásitos en el área son factores que podrían explicar la baja o alta heterogeneidad en las comunidades de parásitos de los huéspedes.

En esta evaluación hubo una mayor dominancia por parte del monogéneo *Microcotyle* sp., considerado como especie principal o nuclear. El mismo patrón de dominancia fue observado por Iannaccone *et al.* (2003) en *C. variegatus*. El valor de Chao-1 señala que el componente comunitario total no requiere incrementar el tamaño de la muestra, debido a que se encontró el 100% de las especies esperadas. Este índice está influenciado y es sensible a las especies raras y posiblemente la presencia de seis especies raras encontradas en este estudio, expliquen que el tamaño de la muestra estudiada haya sido el óptimo (Escalante, 2003).

Otra especie con los mayores índices parasitológicos fue el trematodo *H. nimia*, el cual tiene una amplia distribución geográfica y de hospederos (Roumbekakis *et al.*, 2014). Las familias de peces que usualmente usa como hospedero son las familias Serranidae, Pomodasyidae, Scorpaenidae y Clinidae (Inzunza *et al.*, 1989). A pesar de la amplia gama de hospederos, esta especie no ha sido reportada en este hospedero, haciendo que este sea el primer estudio en el que se reporta a la especie *H. nimia* parasitando al género *Hyporthodus* y por ende a la especie *H. niphobles*.

Por otro lado, la presencia de formas inmaduras del acantocéfalos *Corynosoma australe* Johnston, 1937 y las formas adultas del trematodo *H. nimia* y el cestodo *Neobothriocephalus aspinosus* Mateo & Bullock, 1966, puede considerarse como una marca de un nivel intermedio en la red alimenticia de *H. niphobles*, como lo mencionan Robertson y Allen (2015), quienes informan que la dieta de *H. niphobles* incluye peces óseos, crustáceos móviles bentónicos (camarones/cangrejos), pulpos, calamares, sepias.

En conclusión, la comunidad de parásitos en *H. niphobles* se diversificó entre especies raras, secundarias y centrales; de las cuales *Microcotyle* sp. y *H. nimia* fueron las más prevalentes y exhibiendo una distribución tipo agregada. No se ha encontrado asociación entre sus índices parasitológicos y los parámetros morfométricos de su hospedero, excepto entre la IM de *Microcotyle* sp. y el peso, probablemente debido a la influencia de otros actores no evaluados en este estudio. Por otra parte, al no encontrar en la literatura registro alguno de especies de parásitos en *H. niphobles* ni en sus sinónimos (*Epinephelus niphobles*, *E. peruanus* y *E. niveatus*), se le atribuye a este pez como nuevo hospedero para todas las especies de helmintos y crustáceos parásitos colectados y reportados en este estudio. Finalmente, los autores incentivan a continuar con este tipo de estudios, los cuales permitirán tener una mejor comprensión de la interacción de organismos parásitos y los meros.

REFERENCIAS

- ALMEIDA, A. S. & K. S. S. ALMEIDA. 2014. Sobre variações na técnica de tricrômico de gomori para estudo de helmintos da classe monogeneoidea e familia dactylogryidae. *Biológicas & Saúde* 4(12): 1-7. DOI: 10.25242/8868412201415
- ANDERSON, R. M. 1982. Parasite dispersion patterns: generative mechanisms and dynamic consequences. In: Meerovitch, E. (ed.). *Aspects of Parasitology*. McGill University Press, pp. 1-40.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method for nonparametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26 (1): 32-46.
- BAUTISTA-HERNÁNDEZ, C. E., S. MONKS, G. PULIDO-FLORES & A. E. RODRÍGUEZ-IBARRA. 2015. Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología y su aplicación en estudios de caso. *Estudios en Biodiversidad* 1 (1): 11-19.
- BEGO, N. M. & C. J. VON-ZUBEN. 2010. *Métodos quantitativos em parasitologia*. Jaboticabal, Brasil: FUNEP. 72 p.
- BOXSHALL, G.A., M. O'REILLY, A. SIKORSKI & R. SUMMERFIELD. 2015. A new genus and family of copepods parasitic on polychaetes of the genus *Jasmineira* Langerhans, 1880 (family Sabellidae) in the northeastern Atlantic. *Zootaxa* 4018(3): 426-436. DOI: 10.11646/zootaxa.4018.3.6
- BRAY, R. A., D. I. GIBSON & A. JONES. 2008. *Keys to the Trematoda*. CABI Publishing, Natural History Museum, Wallingford. 824 p.
- BUSH, A. O. & J. C. HOLMES. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *The Canadian Journal of Zoology* 64:132-141. DOI: 10.1139/z86-022
- BUSH, A. O., K. D. LAFFERTY, J. L. LOTZ & A. W. SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology* 83: 575-583. DOI: 10.2307/3284227
- BYCHOWSKY, B. E. 1957. *Monogenetic Trematodes, their Systematics and Phylogeny*. Washington: American Institute of Biological Sciences. DOI: 10.5962/bhl.title.7475
- CHIRICHIGNO, N. F. 1978. *Nuevas adiciones a la ictiofauna marina del Perú*. Inf. Instituto del Mar del Perú, Callao. 109 p.
- CHIRICHIGNO, N. F. & M. VELEZ. 1998. *Clave para identificar los peces marinos del Perú*. Instituto del Mar del Perú, Callao. 496 p.
- CHIRICHIGNO, N. F. & R. M. CORNEJO. 2001. *Catálogo comentado de los peces marinos del Perú*. Instituto del Mar del Perú, Callao. 314 p.
- COHEN, S. C., M. C. JUSTO & A. KOHN. 2013. *South American Monogeneoidea parasites of fishes, amphibians and reptiles*. Oficina de Livros, Rio de Janeiro. 662 p.
- CRAIG, M. T., Y. J. SADOVY DE MITCHESON & P. C. HEEMSTRA. 2011. *Groupers of the world: a field and market guide*. CRC Press/Taylor and Francis Group, North America. 356 p.
- CRIBB, T. H., R. A. BRAY, T. WRIGHT & S. PICHELIN. 2002. The trematodes of groupers (Serranidae: Epinephelinae): knowledge, nature and evolution. *Parasitology* 124 (7): 23-42. DOI: 10.1017/s0031182002001671
- EIRAS, J., R. TAKEMOTO & G. PAVANELLI. 2006. *Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. Eduen, Maringá. 199 p.
- EIRAS, J., A. L. VELLOSO & P. JOABER (eds.). 2016. *Parasitos de peixes marinhos da América do Sul*. Editora da FURG. Rio Grande. 162 p.
- ESCALANTE, T. 2003. ¿Cuántas especies hay?: los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos* 52: 53-56.
- ESCH, W. G., A. W. SHOSTAK, D. J. MARCOGLIESE & T. M. GOATER. 1990. Patterns and process in helminth parasite communities: an overview. In: Esch, G., A. C. Bush & J. Aho (eds.). *Parasite communities: Patterns and processes*. Springer, Dordrecht, pp 1-19.
- FERRÉ-ALCÁNTARA, K., A. ROJAS-ZAMORA, D. MINAYA-ANGOMA & J. IANNAONE. 2019. Ecología parasitaria en el cherlo *Acanthistius pictus* (Tschudi, 1845) (Osteichthyes: Serranidae), procedente del norte del Perú. *Neotropical Helminthology* 13(2): 359-372. DOI: 10.24039/nrh2019132656
- FROESE, R. & D. PAULY. 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. disponible en línea en: <http://www.fishbase.org> (consultado el 10 de agosto 2018).
- GÓMEZ DEL PRADO, R. M., C. H. LOZANO, L. ALVARIÑO & J. IANNAONE. 2017. Comparison of biodiversity parasitic of *Paralabrax clathratus* (Girard,

- 1854) and *P. humeralis* (Valenciennes, 1828) (Pisces: Serranidae) from the eastern Pacific. *Neotropical Helminthology* 11(1): 167-186.
- HECHINGER, R. F., K. D. LAFFERTY, T. C. HUSPENI, A. J. BROOKS & A. M. KURIS. 2007. Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. *Oecologia* 151(1): 82-92.
- IANNACONE, J., L. ALVARIÑO, L. A. GUABLOCHE, M. ALAYO, J. SANCHEZ, A. ARRASCUE & M. ABANTO. 2003. Comunidades ectoparasitarias branquiales de la pintadilla *Cheilodactylus variegatus* Valenciennes 1833 (Pisces: Cheilodactylidae). *Parasitología Latinoamericana* 58: 59-67. DOI: 10.4067/S0717-77122003000100010
- IANNACONE, J. & L. ALVARIÑO. 2009. Population dynamic of parasite diversity of the Peruvian rock seabass, *Paralabrax humeralis* (Teleostei: Serranidae) on Chorrillos, Lima, Peru. *Neotropical Helminthology* 3 (2): 73-88.
- IANNACONE, J. & L. ALVARIÑO. 2013. Parasitological indices of Pacific pomfret *Brama japonica* Hilgendorf, 1878 (Osteichthyes, Bramidae) acquired at fishing terminal of Chorrillos Lima, Peru. *Neotropical Helminthology* 7 (1): 117-132.
- INZUNZA, A., P. TORRES & R. FRANJOLA. 1989. Nuevos hospedadores para *Helicometrina nimia* Linton, 1910 (Digenea: Opecoelidae) en la costa centro sur de Chile. *Boletín Chileno de Parasitología* 44(1-2): 41-43.
- JUSTINE, J. L. 2007. Parasite biodiversity in a coral reef fish: twelve species of monogeneans on the gills of the grouper *Epinephelus maculatus* (Perciformes: Serranidae) of New Caledonia, with a description of eight new species of *Pseudorhabdosynochus* (Monogenea: Diplectanidae). *Systematic Parasitology* 66 (2):81-129. DOI: 10.1007/s11230-006-9057-3
- JUSTINE, J. L., I. BEVERIDGE, G. A. BOXSHALL, R.A. BRAY, F. MORAVEC, J. P. TRILLES & I. D. WHITTINGTON. 2010. An annotated list of parasites (Isopoda, Copepoda, Monogenea, Digenea, Cestoda and Nematoda) collected in groupers (Serranidae, Epinephelinae) in New Caledonia emphasizes parasite biodiversity in coral reef fish. *Folia Parasitologica* 57:237-262. DOI: 10.14411/fp.2010.032
- JUSTINE, J. L. & É. HENRY. 2010. Monogeneans from *Epinephelus chlorostigma* (Val.) (Perciformes: Serranidae) off New Caledonia, with the description of three new species of diplectanids. *Systematic Parasitology* 77 (2):81-105. DOI: 10.1007/s11230-010-9263-x
- KHALIL, L. F., A. JONES & R. A. BRAY. 1994. *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. CAB International, Wallingford.
- KOHN, A., B. M. M. FERNANDES & S. C. COHEN. 2007. *South American trematodes of fishes*. Imprinta Express, Río de Janeiro. 318 p.
- KRITSKY, D. C., M. BAKENHASTER & D. ADAMS. 2015. *Pseudorhabdosynochus* species (Monogenea: Diplectanidae) parasitizing groupers (Serranidae, Epinephelinae, Epinephelini) in the western Atlantic Ocean and adjacent waters, with descriptions of 13 new species. *Parasite* 22: 1-44. DOI: 10.1051/parasite/2015024
- LAMOTHE-ARGUMEDO, R., L. GARCÍA-PIRIETO, D. OSORIO-SARABIA & G. PÉREZ-POINCE DE LEÓN. 1997. *Catálogo De La Colección Nacional De Helmintos*. UNAM, México. 211 p.
- LUNA, K. M., R. R. MARTÍNEZ & M. V. TANTALEÁN. 2015. Primeros registros de los digeneos *Lecithochirium magnaporum* Manter, 1940 (Hemiuridae), *Gonocerca crassa* Manter, 1934 (Derogenidae) y *Tentacularia coryphaenae* Bosc, 1797 (Tentaculariidae) en *Hemanthias signifer* y *H. peruanus* (Serranidae) de Tumbes, Perú. *Peruvian Journal of Parasitology* 23: 27-37.
- LUQUE, J. L. & R. POULIN. 2007. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology* 134: 865-878. DOI: 10.24039/rnh2016102751
- LUQUE, J. L., C. CRUCES, J. CHERO, F. PASCHOAL, P. V. ALVES, A. C. DA SILVA, L. SANCHEZ & J. IANNACONE. 2016. Checklist of metazoan parasites of fishes from Peru. *Neotropical Helminthology* 10 (2): 301-375. DOI: 10.24039/rnh2016102751
- MANTER, H. W. 1940. Digenetic trematodes of fishes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific. *Allan Hancock Pacific expeditions* 2 (14): 325-497.
- MÍGUEZ-LOZANO, R., T. V. PARDO-CARRANZA, I. BLASCO-COSTA & J. A. BALBUENA. 2012. Spatial structure of helminth communities in the Golden Grey Mullet, *Liza aurata* (Actinopterygii: Mugilidae), from the Western Mediterranean. *The Journal of Parasitology* 98: 904-912. DOI: 10.1645/GE-2897.1
- MINAYA, D., C. MENDOZA, J. CHERO, G. SAEZ, J. SILVA & J. IANNACONE. 2018. Component community of the parasitic metazoans of the afro-american house gecko *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnés, 1818) (Squamata: Gekkonidae) from the jungle of Peru. *Neotropical Helminthology* 12(2): 243-259. DOI: 10.24039/rnh2018122683
- PARENTI, P. & J. E. RANDALL. 2020. An annotated checklist of the fishes of the family Serranidae of the world with description of two new related families of fishes. *Fish Taxa* 15: 1-170.
- POULIN, R. 2011. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton university press. 342 p.
- POULIN, R., I. BLASCO-COSTA & H. S. RANDHAWA. 2016. Integrating parasitology and marine ecology: seven challenges towards greater synergy. *Journal of Sea Research* 113: 3-10.
- REICZIGEL, J., M. MAROZZI, I. FABIÁN & L. RÓZSA. 2019. Biostatistics for parasitologists—a primer to quantitative parasitology. *Trends in parasitology* 35(4): 277-281.
- ROBERTSON, D. R. & G. R. ALLEN. 2015. *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea*. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- ROUMBEDAKIS, K., N. C. MARCHIORI, P. GARCIA, J. PEREIRA-JUNIOR, L. A. S. CASTRO & M. L. MARTINS. 2014. *Helicometrina nimia* Linton, 1910 (Digenea: Opecoelidae) in dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Teleostei: Serranidae) from southeastern Brazil. *The Brazilian Journal of Biology* 74 (2): 472-479. DOI: 10.1590/1519-6984.12612
- RÓZSA, L., J. REICZIGEL & G. MAJOROS. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86: 228-232.
- SANTOS, C. P., K. BUCHMANN & D. I. GIBSON. 2000. *Pseudorhabdosynochus* spp. (Monogenea: Diplectanidae) from the gills of *Epinephelus* spp. in Brazilian waters. *Systematic Parasitology* 45(2):145-53. DOI: 10.1023/A:1006232029426

- SHAW, D. J. & A. P. DOBSON. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology* 111(S1): 111-133. DOI:10.1017/S0031182000075855
- TANTALEÁN, M. & M. LEFEVRE. 2004. Registro de *Copiatestes filiferus* (Leuckart, in Sars, 1885) Gibson y Bray 1977 (Digenea) y *Gorgorhynchus* sp. (Acanthocephala) en pez marino de la costa peruana. *Revista Peruana de Biología* 11: 223-224.
- THOMSON, D. A., L. T. FINDLEY & A. N. KERSTITCH. 1979. *Peces de arrecife del Mar de Cortés. Los peces de costa rocosa del Golfo de California*. John Wiley and Sons, Nueva York. 302 p.
- WoRMS EDITORIAL BOARD. 2019. WORLD REGISTER OF MARINE SPECIES. Disponible en línea en: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. (consultado el 16 junio 2019).
- YAMAGUTI, S. 1963a. *Systema Helminthum. Monogenea & Aspidocotyle*. Interscience Publishers, New York. 669 p.
- YAMAGUTI, S. 1963b. *Systema Helminthum. Vol. V. Acanthocephala*. Interscience Publishers. New York. 423 p.
- YAMAGUTI, S. 1963c. *Parasitic Copepoda and Branchiura of Fishes*. Wiley InterScience, Oxford. 1104 p.
- YENGLE, R. C. 2012. Aplicación del análisis de componentes principales como técnica para obtener índices sintéticos de calidad ambiental. *UCV – Scientia* 4(2): 145-153.
- ZAR, J. H. 2014. *Biostatistical Analysis*. 5th ed. Pearson New International Ed. London. 760 p.

Macroinvertebrados bentónicos asociados a *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE), en el nororiente de Venezuela

Benthic macroinvertebrates associated with *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE), in northeastern Venezuela

Erickxander Jiménez-Ramos^{1,2} y Vanessa Acosta-Balbás^{1,3}

Recibido: 12 de enero de 2020.

Aceptado: 04 de febrero de 2020.

Publicado: abril de 2020.

RESUMEN

Antecedentes. Las praderas de *Thalassia testudinum* constituyen un ecosistema productivo y biodiverso, especialmente en la región del Caribe, donde los estudios se han enfocado principalmente en evaluar organismos de interés comercial. **Objetivo.** Identificar la fauna macrobentónica asociada a praderas de *T. testudinum* y describir sus cambios espacio-temporales en relación a los parámetros físico-biológicos y características granulométricas del sedimento. **Materiales y métodos.** Los muestreos se efectuaron bimestralmente (enero-noviembre de 2017), en el eje costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo. Se tomaron registros de temperatura, salinidad, clorofila *a* y seston total, así como las características granulométricas y niveles de materia orgánica del sedimento. Los organismos recolectados fueron identificados, cuantificados y pesados. **Resultados.** Los parámetros ambientales no mostraron variaciones espacio-temporales. En el sedimento predominaron arenas finas, muy finas y limosas, sin variabilidad espacial y con cambios temporales a partir de mayo hasta noviembre. La materia orgánica fue mayor al 7%, con tendencia al aumento en el tiempo e igual comportamiento en todas las estaciones. Se recolectaron 2 412 organismos, distribuidos en seis Phyla, 56 familias y 105 especies. Los moluscos fueron el grupo dominante, siendo los gasterópodos *Engoniophus uncinatus* y *Bulla striata*, los más constantes. La estructura comunitaria de la pradera evaluada mostró diferencias temporales, sin cambios entre las estaciones de muestreo. **Discusión.** Las diferencias en la estructura comunitaria, estuvieron relacionadas con cambios en los porcentajes de arenas finas, muy finas y limosas, niveles de clorofila *a* y materia orgánica. **Conclusiones.** Los procesos hidrodinámicos y el flujo de nutrientes producidos en el complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, estarían modulando las variaciones espacio-temporales de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum*, influyendo directamente en las características físico-biológicas y granulométricas de la zona estudiada.

Palabras Claves: abundancia, diversidad, gasterópodos, lagunas costeras, sedimento, Venezuela.

ABSTRACT

Background. The *Thalassia testudinum* grasslands constitute a productive and biodiverse ecosystem, especially in the Caribbean region, where studies are focused on evaluating organisms of commercial interest. **Objective.** Identify the macrobenthic fauna associated with *T. testudinum* grasslands and describe the spatio-temporal changes in relation to the physical-biological parameters and granulometric characteristics of the sediment. **Materials and methods.** The samplings were carried out bimonthly (January-November 2017), on the Chacopata-Bocaripo lagoon coastal axis. Records of temperature, salinity, chlorophyll *a* and total seston were taken, as well as the granulometric characteristics and levels of organic matter in the sediment. The collected organisms were identified, quantified and weighed. **Results.** The environmental parameters did not show spatio-temporal variations. In the sediment, fine, very fine and silty sands predominated, without spatial variability and with temporal changes from May to November. Organic matter was greater than 7%, with a tendency to increase over time and the same behavior in all seasons. 2 412 organisms were collected: distributed in six Phyla, 56 families and 105 species. Mollusks were the dominant group, with the gastropods *Engoniophus uncinatus* and *Bulla striata* being the most constant. The community structure of the evaluated prairie showed temporal differences, without changes between the sampling stations. **Discussion.** The differences in the community structure were related to changes in the percentages of fine, very fine and silty sand, chlorophyll *a* levels and organic matter. **Conclusions.** The hydrodynamic processes and the flow of nutrients produced in the Chacopata-Bocaripo lagoon complex would be modulating the spatio-temporal variations of the macrobenthic fauna associated with *T. testudinum*, directly influencing the physical-biological and granulometric characteristics of the studied area.

Keywords: abundance, coastal lagoon, diversity, gastropods, sediment, Venezuela.

¹ Laboratorio de Ecología, Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente (UDO). Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, 6101. Venezuela.

² Coordinación de Proyectos de Investigación, Universidad Politécnica Territorial del Oeste de Sucre Clodosbaldo Rusian, Sede Araya. Estado Sucre, 6101. Venezuela.

³ Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas Acuáticos (BIOECOSISTEMA). Departamento de Acuicultura y Pesca, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Técnica de Manabí (UTM). Troncal del Pacífico, Bahía de Caráquez, EC 131450. Ecuador.

***Corresponding author:**

Vanessa Acosta-Balbás: e-mail: vanessaacosta@yahoo.com

To quote as:

Jiménez-Ramos E. & V. Acosta-Balbás. 2020. Macroinvertebrados bentónicos asociados a *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE), en el nororiente de Venezuela. *Hidrobiológica* 30 (1): 73-92.

INTRODUCCIÓN

Thalassia testudinum (K.D.Köenig, 1805) presenta una amplia distribución en el Atlántico occidental, desde el sur de La Florida y norte del Golfo de México hasta el norte de Sudamérica (Phillips & Meñez, 1988). Esta fanerógama conforma uno de los ecosistemas más prolíferos y diversos en el ambiente marino. Su elevada complejidad estructural contribuye a mantener la heterogeneidad de estos ambientes, conformando microhábitats importantes para el establecimiento y desarrollo de diversas comunidades bentónicas (Bitter *et al.*, 2009; Novak & Short, 2010), representando áreas de alimentación, cría, reproducción y refugio para moluscos, equinodermos, poliquetos, crustáceos y otros grupos de organismos. Estos ecosistemas son fundamentales en la estabilización del sedimento, reducción de la energía de las olas y la velocidad del flujo de agua (Kuo & Den Hartog, 2006), aportan elevados niveles de nutrientes y oxígeno al medio, permitiendo la subsistencia de una diversa fauna residente, y en conjunto con los manglares, corales y las marismas intermareales, ayudan a mitigar los efectos del cambio climático al actuar como sumideros de carbono orgánico (Duffy, 2006; Denninson, 2009).

La complejidad de las praderas de *T. testudinum* radica, en que éstas no funcionan aisladamente; por el contrario, están interconectadas con otros ecosistemas (arrecifes de coral, bosques de manglar, litorales rocosos y lagunas costeras), que interfieren de manera directa e indirectas sobre las características ecológicas de éstas (Pittman *et*

al., 2007), influyendo en la riqueza y abundancia de las comunidades residentes, mediante el intercambio de especies entre los diferentes ambientes circundantes y a través del reclutamiento de larvas (Paris *et al.*, 2007; Nagelkerken *et al.*, 2008).

En las costas de Venezuela, existen varios tipos de formaciones geológicas tales como: zonas de arrecifes, playas rocosas, arenosas, acantilados y complejos lagunares que colindan con los sistemas de manglares y praderas de *T. testudinum*, y en conjunto con la productividad primaria de la zona, conforman una importante dinámica ambiental que genera cambios en las comunidades bentónicas (Prieto *et al.*, 2000; Rueda-Roa & Muller-Karger, 2013; Jiménez-Ramos *et al.*, 2019). Por lo antes señalado, en este estudio se evaluó si existen cambios espacio-temporales en la macrofauna bentónica; asociada a una pradera de *T. testudinum*, que circunda el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, en el nororiente de Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de muestreo

La estructura comunitaria se analizó en una pradera monoespecífica de *T. testudinum*, en el eje costero situado entre las desembocaduras de las lagunas de Bocaripo-Chacopata, ubicadas en la costa norte de la península de Araya, nororiente de Venezuela (Fig. 1).

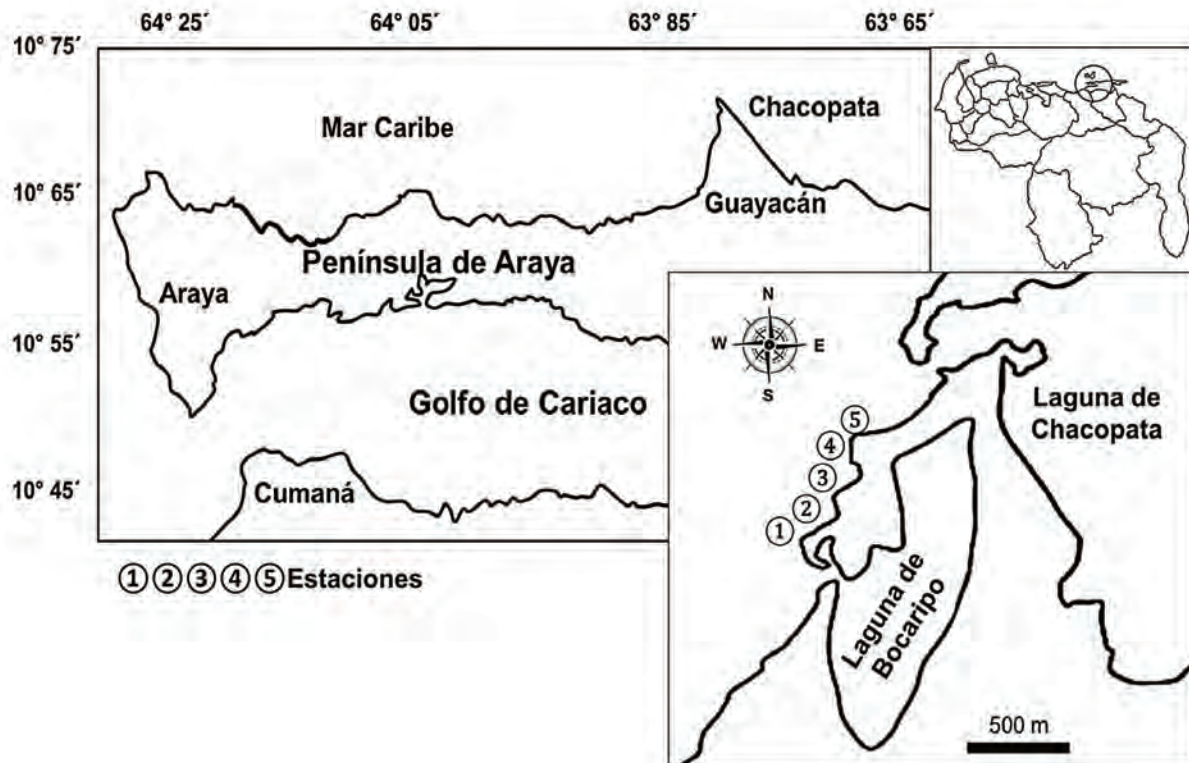


Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de estudio, en donde se muestran las estaciones de muestreo (1,2,3,4,5), situadas en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

METODOLOGÍA DE CAMPO

Se realizaron muestreos bimestrales entre enero y noviembre de 2017, siguiendo un transecto paralelo a la costa de 500 metros aproximadamente, a través del cual se fijaron cinco estaciones equidistantes (100 m de separación). La estación uno se situó en la desembocadura de la laguna de Bocaripo y la estación cinco, en las cercanías de la laguna de Chacopata, ambas con presencia de *Rhizophora mangle* L. 1753. Las estaciones dos, tres y cuatro, se ubicaron en la zona intermedia del litoral costero, frente a una playa de características arenosas.

Parámetros físico-biológicos

Los registros de temperatura y salinidad, se obtuvieron por triplicado con una sonda multiparamétrica modelo YSI6600. Para cuantificar los niveles de clorofila *a* y seston total, se recolectaron 2 L de agua y sus valores bimestrales se determinaron mediante métodos espectrofotométricos y gravimétricos respectivamente, según los establecido por Strickland & Parsons (1972).

Granulometría y materia orgánica

Se recolectó por triplicado 1 kg de sedimento en cada mes y estación de muestreo, hasta una profundidad de 30 cm, empleando un nucleador de PVC con un área de 0.018 m². Para los análisis granulométricos del sedimento, se utilizó un granulómetro Ro-Tap (Wentworth, 1936; Krumbein, 1964; Tanner, 1964), siguiendo el método de separación por agitación continua en una columna de tamices (Caraballo, 1968), separando cada fracción de sedimento de acuerdo al tamaño de la partícula, según la clasificación de Sheppard (1954). La variación espacio-temporal del contenido de materia orgánica se determinó por método de calcinado o ignición en una mufla Thermolyne 1400 Furnace a 550°C (Gray, 1981). Los análisis se expresaron en porcentajes (%) de sedimento seco.

Estructura comunitaria

Para evaluar la composición de organismos asociados a *T. testudinum*, se recolectaron por triplicado muestras bimestrales, con la ayuda de un nucleador de PVC de 0.018 m² de área, a una profundidad de 30-40 cm aproximadamente. Los organismos fueron separados mediante tamices de 1 mm de apertura de malla, fijados *in situ* en solución de formalina entre el 5 y 10% y teñidos con rosa de bengala. Posteriormente fueron limpiados de epifitos e identificados mediante observación en un microscopio estereoscópico y con el uso de claves taxonómicas para moluscos: Warmke & Abbott (1961), Abbott (1974), Abbott & Morris (1995), Macsotay & Campos-Villarroel (2001) y Lodeiros *et al.* (1999); crustáceos: Rodríguez (1980) y Muñoz (1998); equinodermos: Belmonte (1985) y Martínez (1987), y para poliquetos: Liñero-Arana & Díaz-Díaz (2009). La actualización de los nombres científicos se efectuó por consulta online de la página del Registro Mundial de Invertebrados Marinos (WORMS) (<http://www.marinespecies.org/>).

Biomasa

Una vez agrupados los ejemplares por grupos taxonómicos, se pesaron en una balanza analítica de 0.001 g de precisión (PW 254-aeADAM-Max 250 g) para estimar la biomasa húmeda por estación y por mes.

Índices ecológicos y análisis estadísticos

La estructura comunitaria se determinó mediante la abundancia, riqueza específica, diversidad de Shannon-Wiener y frecuencia (Krebs, 1985). Los índices ecológicos fueron calculados mediante el programa estadístico PAST 3.17.

La variación espacio-temporal en los parámetros comunitarios (abundancia, riqueza, diversidad) y materia orgánica, se determinaron mediante un ANOVA doble, tomando como factores el tiempo y las estaciones, previo análisis de los supuestos de homogeneidad y normalidad, igual tratamiento se aplicó a los grupos de mayor abundancia. Las diferencias bimestrales en los factores ambientales se determinaron con una ANOVA simple tomando como factor el tiempo, mediante el programa Stargraphic Centurium XV. En caso de diferencias significativas tanto para la ANOVA I como para la ANOVA II, se aplicó la prueba a posteriori de Duncan (Steel & Torres, 1981).

Las similitudes entre meses y entre estaciones se establecieron mediante el índice de Similitud de Jaccard (Margalef, 1985). Se realizó un Análisis de Correlación Canónica con el paquete estadístico CANOCO 4.5, para evaluar la asociación entre la materia orgánica, granulometría y factores ambientales sobre la diversidad, abundancia y biomasa de organismos en la pradera de *T. testudinum*.

RESULTADOS

Factores físico-biológicos

Los registros de temperatura, salinidad, clorofila *a* y seston orgánico total, no mostraron diferencias significativas entre los meses de muestreo. Sin embargo, la temperatura ($F_s=10.13$; $P=0.071$), presentó su máximo valor entre septiembre y noviembre (28-29°C) (Fig. 2a), mientras que los valores mínimos se registraron en marzo y julio. La salinidad ($F_s=9.43$; $P=0.093$) fluctuó entre 34.8 a 37.65 UPS, con máximos valores en marzo-mayo (36.6 y 37.65 UPS, respectivamente) y valores mínimos en septiembre (Fig. 2b).

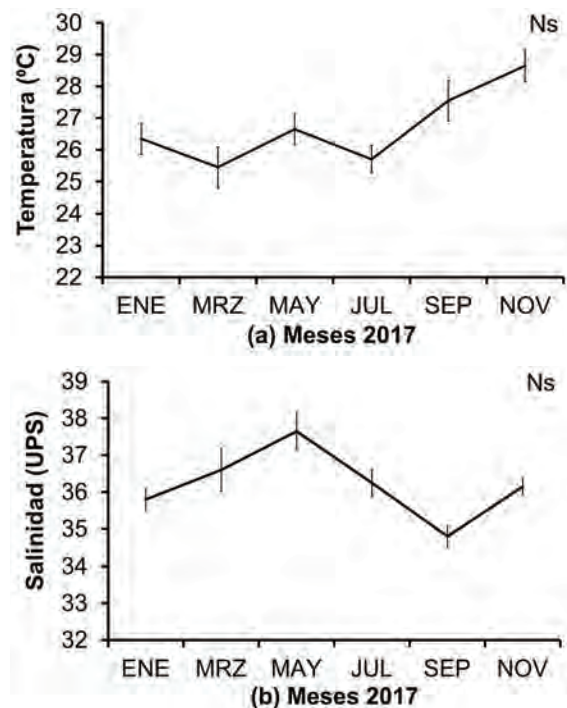


Figura 2a-b. Variación temporal de la temperatura (a) y salinidad (b) en praderas de *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Ns: diferencias no significativas.

La cuantificación de la biomasa fitoplanctónica estimada mediante clorofila *a* ($F_s=10.53$; $P=0.061$), varió entre 1.7 y 3.25 $\mu\text{g/l}$, con dos picos máximos, en marzo (3.25 ± 0.49 $\mu\text{g/l}$) y septiembre (2.9 ± 0.42 $\mu\text{g/l}$), para luego descender a 1.7 $\mu\text{g/l}$ en mayo y 1.85 $\mu\text{g/l}$ en noviembre (Fig. 3a). El seston orgánico total ($F_s=12.73$; $P=0.071$), registró sus mayores valores entre mayo (22.15 ± 2.19 mg/l) y julio (18.05 ± 0.91 mg/l), mientras que entre enero y marzo, los promedios estuvieron por debajo de los 10 mg/l (Fig. 3b).

Granulometría

Los sedimentos de la pradera evaluada están constituidos por una mezcla entre arenas finas ($48\%\pm 3.03$), muy finas ($14.16\%\pm 2.22$) y limos ($12.83\%\pm 6.55$), cuyos mayores porcentajes se cuantificaron entre septiembre y noviembre (Fig. 4a). Temporalmente se observó cambios, predominando las arenas medias y partículas finas, muy finas y limos, cuyos porcentajes aumentaron progresivamente a partir de mayo y se mantuvieron hasta noviembre, en contraparte los porcentajes de grava gruesa, grava, arena gruesa y media, mostraron una disminución continua.

Estacionalmente, los porcentajes de las diferentes fracciones no mostraron diferencias apreciables, predominando las arenas finas a lo largo de la pradera. En las estaciones uno y cinco, las arenas finas, muy

finas y limos superaron el 75% de forma conjunta. Las estaciones dos, tres y cuatro, presentaron sedimentos similares entre sí, con porcentajes de arenas finas, muy finas y limos por debajo del 70%, mientras que las gravas gruesas, gravas, arenas gruesas y medias aportaron porcentajes ligeramente superiores a los encontrados en las estaciones uno y cinco (Fig. 4b).

Materia orgánica

Los niveles de materia orgánica oscilaron entre 6 y 11% (Fig. 5a), con diferencias temporales ($F_s=19.83$; $P=0.031$). Entre enero y marzo, se reportaron valores menores a 9%, y en mayo-noviembre los valores superaron el 10%. Especialmente, la materia orgánica no mostró diferencias significativas ($F_s=11.73$; $P=0.081$); sin embargo, los mayores niveles de materia orgánica, se presentaron en las estaciones uno, dos y cinco (Fig. 5b).

Fauna asociada

Se contabilizaron 2 412 organismos pertenecientes a 105 especies y 56 familias representadas en seis Phyla. Los moluscos dominaron el inventario con 85 especies y 40 familias, distribuidas en tres clases (Bivalvia, Gasterópoda y Polyplacophora), seguidos por Arthropoda con doce especies de la clase Malacostraca. Los Chordata (Ascidiacea) y Echinodermata (Asteroidea/Echinoidea), estuvieron representados por tres especies y tres familias, mientras que Anellida y Porifera, solo cuentan con un representante dentro del listado general (Tabla 1).

Parámetros comunitarios

Abundancia

El número de organismos contabilizados mostró diferencias temporales ($F=2.96$; $P=0.031$). En enero, julio y septiembre (grupo a) se cuantificaron las mayores abundancias (>430 ind), entre marzo y mayo (grupo b) se contabilizaron 376 y 357 ejemplares respectivamente, mientras que en noviembre (grupo c) se recolectaron 229 individuos (Fig. 6a). Entre las estaciones no se encontraron diferencias significativas ($F=0.18$; $P=0.94$); sin embargo, en la estación uno (530) y cuatro (511) se registraron los mayores valores, mientras que en la estación cinco (448 ind) se obtuvo la menor abundancia (Fig. 6b).

De los 2 412 individuos colectados, el Phyla Mollusca aportó el 88.85% del total (2 143 ind), seguido por Echinodermata (152 ind), Arthropoda (93 ind) y en menor número Anellida, Chordata y Porifera con 13, 7 y 4 individuos, respectivamente (Tabla 2). Los moluscos ($F=0.20$; $P=0.93$), equinodermos ($F=0.57$; $P=0.68$) y artrópodos ($F=1.17$; $P=0.34$), se distribuyeron equitativamente entre las estaciones, mientras que temporalmente los moluscos ($F=4.75$; $P=0.006$) y los artrópodos ($F=2.83$; $P=0.037$) mostraron diferencias significativas, en cambio los equinodermos no presentaron cambios de abundancia en el tiempo ($F=1.83$; $P=0.14$); por su parte los cordados, poríferos y anélidos fueron contabilizados solo en mayo y julio.

El Phyla Mollusca, estuvo representado principalmente por los gasterópodos *Engoniophus uncinatus* Say, 1826 (398 ind), *Bulla striata* Bruguière, 1792 (341), *Cerithium eburneum* Bruguière, 1792 (298) y *Prunum apicinum* Menke, 1828 (122); mientras que los bivalvos más abundantes fueron: *Chione cancellata* Linnaeus, 1767 (63), *Modiolus squamosus* Beaufort, 1967 (45) y *Donax denticulatus* Linnaeus, 1758 (33). Las especies *Lytechinus variegatus* Lamarck, 1816 (53) y *Panopeus herbstii* Milne 1834 (32), también registraron altas abundancias (Tabla 3).

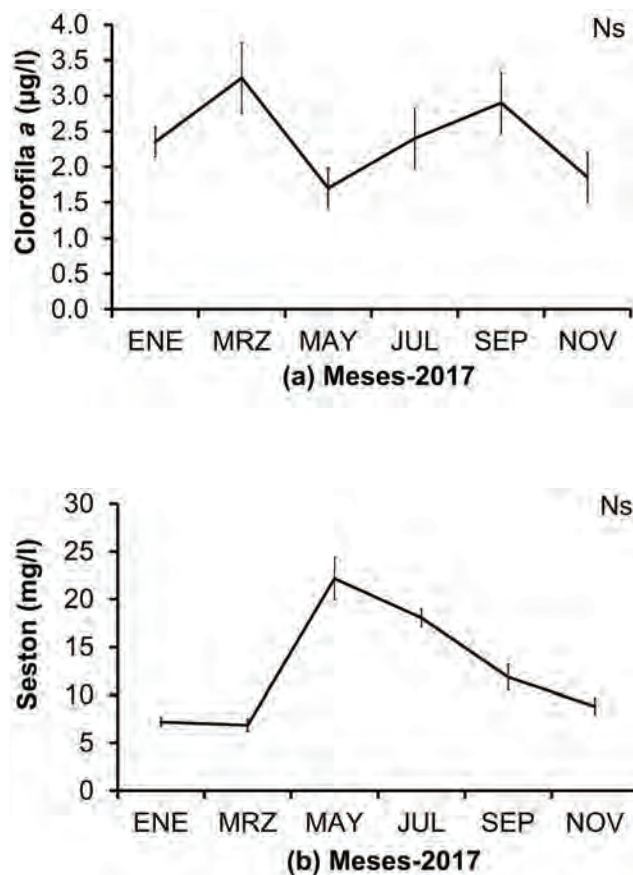


Figura 3a-b. Variación temporal de la clorofila *a* (a) y seston orgánico total (b) en praderas de *T. testudinum* del litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Ns: diferencias no significativas.

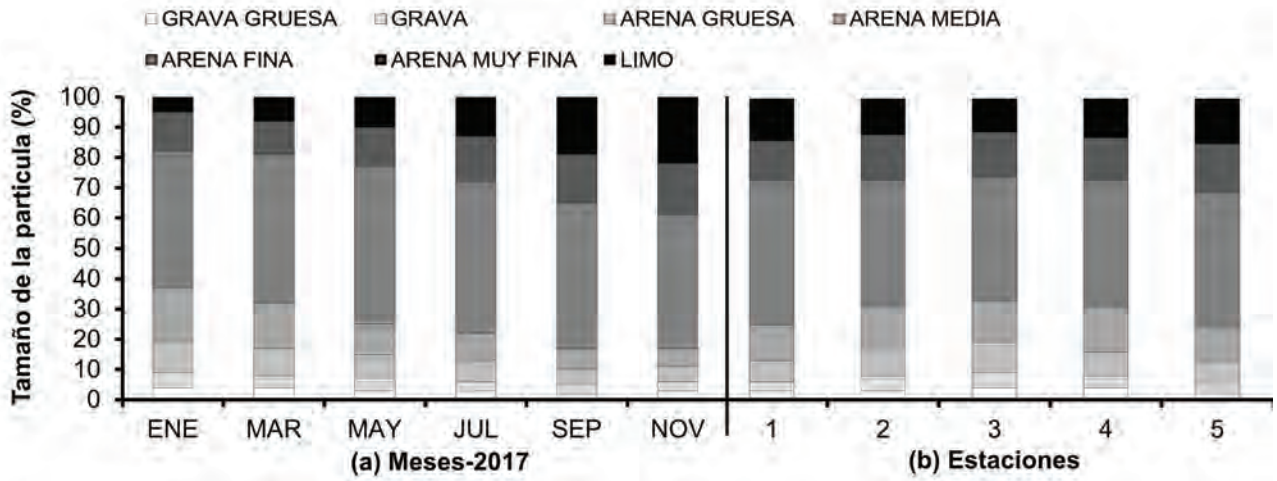


Figura 4a-b. Variación temporal (a) y espacial (b) de la granulometría de los sedimentos de praderas de *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. GR. G: Grava Gruesa, GR: Grava, A. G: Arena Gruesa, A.M: Arena Media, A.F: Arena Fina, A.M.F: Arena Media Fina, L: Limo.

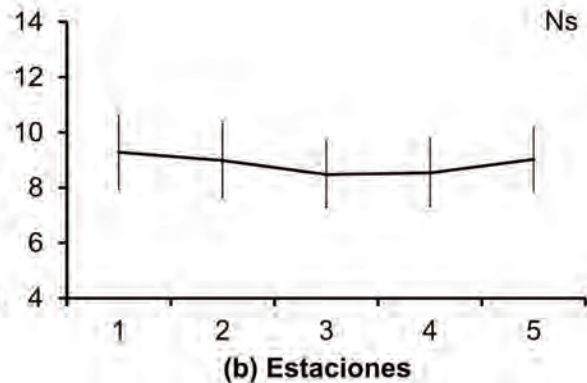
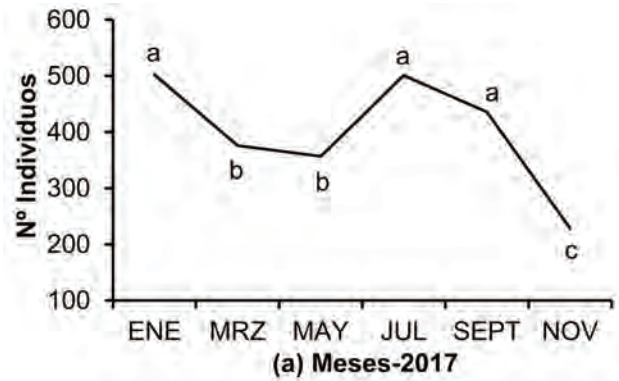
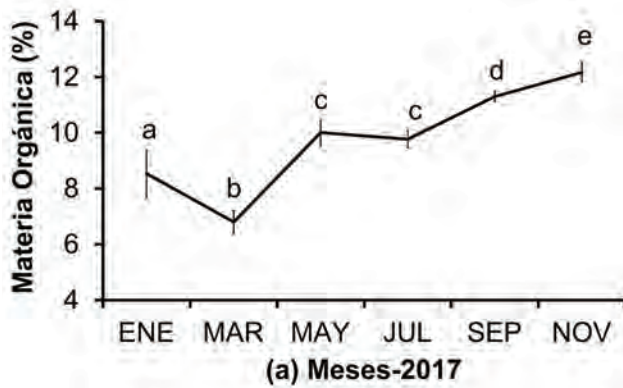


Figura 5a-b. Variación temporal (a) y espacial (b) del porcentaje de materia orgánica en sedimentos de las praderas de *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Ns: diferencias no significativas.

Figura 6a-b. Abundancia temporal (a) y espacial (b) de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Letras iguales indican promedios estadísticamente similares (LSD; $P > 0.05$), Ns: diferencias no significativas. Grupos= a, b, c.

Tabla 1. Ubicación taxonómica de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Los nombres científicos ubicados entre paréntesis (), corresponden a la descripción original de la especie actualizada a través de WORMS.

PHYLLUM	CLASE	FAMILIA	ESPECIE	
Anellida	Polichaeta	Eunicidae	<i>Leodice rubra</i> (Grube, 1856)	
Arthropoda	Malacostraca	Gecarcinidae	<i>Gecarcinus lateralis</i> (Guérin, 1832)	
		Menippidae	<i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859	
		Mithracidae	<i>Mithraculus forceps</i> A. Milne-Edwards, 1875 (<i>Mytrax forceps</i>)	
			<i>Mithraculus verrucosus</i> (Edwards, 1832) (<i>Mytrax verrucosus</i>)	
			<i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825) (<i>Microphrys bicornutus</i>)	
			<i>Pitho laevigata</i> (A. Milne-Edwards, 1875)	
		Panopeidae	<i>Eurypanopeus abbreviatus</i> (Stimpson, 1860)	
			<i>Panopeus herbstii</i> H. Milne Edwards, 1834	
		Penaeidae	<i>Penaeus vannamei</i> Boone, 1931	
			<i>Penaeus schmitti</i> Burkenroad, 1936	
Portunidae	<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896			
	<i>Heteractaea ceratopus</i> (Stimpson, 1860)			
	<i>Xanthidae</i>			
Chordata	Asciidiacea	Asciidiidae	<i>Phallusia nigra</i> Savigny, 1816 (<i>Ascidia nigra</i>)	
		Didemnidae	<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot F., 1983	
		Pyuridae	<i>Pyura vittata</i> (Stimpson, 1852)	
Echinodermata	Asteroidea	Echinasteridae	<i>Echinaster (Othilia) echinophorus</i> (Lamarck, 1816)	
	Echinoidea	Echinometridae	<i>Echinometra lucunter</i> (Linnaeus, 1758)	
		Toxopneustidae	<i>Lytechinus variegatus</i> (Lamarck, 1816)	
Mollusca	Bivalvia	Arcidae	<i>Anadara brasiliana</i> (Lamarck, 1819)	
			<i>Anadara secticostata</i> (Reeve, 1844)	
			<i>Arca zebra</i> (Swainson, 1833)	
			<i>Lunarca ovalis</i> (Bruguière, 1789) (<i>Anadara ovalis</i>)	
			<i>Americardia media</i> (Linnaeus, 1758)	
			<i>Cardium reticulatum</i> Fischer von Waldheim, 1807	
			<i>Dallocardia muricata</i> (Linnaeus, 1758) (<i>Trachicardium muricatum</i>)	
			<i>Trachycardium isocardia</i> (Linnaeus, 1758)	
			<i>Trigoniocardia antillarum</i> (d'Orbigny, 1853)	
			<i>Chama congregata</i> Conrad, 1833	
		Chamidae	<i>Donax denticulatus</i> Linnaeus, 1758	
			Limidae	<i>Limaria pellucida</i> (C. B. Adams, 1848) (<i>Lima pellucida</i>)
				<i>Ctena orbiculata</i> (Montagu, 1808) (<i>Codakia orbiculata</i>)
		Mactridae	<i>Mactrotoma fragilis</i> (Gmelin, 1791) (<i>Mactra fragilis</i>)	
			<i>Mulinia cleryana</i> (d'Orbigny, 1846) (<i>Mactra cleryana</i>)	

Tabla 1. Continúa.

PHYLLUM	CLASE	FAMILIA	ESPECIE
			<i>Trinitasia iheringi</i> (Dall, 1897) (<i>Maetra iheringi</i>)
		Mytilidae	<i>Botula fusca</i> (Gmelin, 1791) <i>Modiolus squamosus</i> Beuperthuy, 1967 <i>Musculus lateralis</i> (Say, 1822) <i>Perna perna</i> (Linnaeus, 1758)
		Pectinidae	<i>Argopecten nucleus</i> (Born, 1778)
		Pinnidae	<i>Atrina seminuda</i> (Lamarck, 1819)
		Pteriidae	<i>Pinctada imbricata</i> Röding, 1798 <i>Pteria colymbus</i> (Röding, 1798)
		Solecurtidae	<i>Tagelus divisus</i> (Spengler, 1794)
		Tellinidae	<i>Ameritella consobrina</i> (d'Orbigny, 1853) (<i>Tellina consobrina</i>) <i>Arcopagia fausta</i> (Pulteney, 1799) (<i>Tellina fausta</i>) <i>Eurytellina lineata</i> (W. Turton, 1819) (<i>Tellina lineata</i>) <i>Leporimetis ephippium</i> (Spengler, 1798) (<i>Psammotreta intastriata</i>) <i>Psammotreta brevifrons</i> (Say, 1834) (<i>Macona cleryana</i>)
		Veneridae	<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1767) <i>Chione intapurpurea</i> (Conrad, 1849) <i>Chione subrostrata</i> Lamarck, 1818 <i>Pitar arestus</i> (Dall & Simpson, 1901) <i>Tivela mactroides</i> (Born, 1778)
	Gasterópoda	Ancillariidae	<i>Ancilla</i> sp.
		Architectonicidae	<i>Architectonica nobilis</i> Röding, 1798
		Bullidae	<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792
		Calyptraeidae	<i>Crepidula convexa</i> Say, 1822
		Cerithiidae	<i>Cerithium algicola</i> Bruguière, 1792 <i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792 <i>Cerithium litteratum</i> (Born, 1778) <i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828 <i>Cerithium muscarum</i> Say, 1832
		Columbellidae	<i>Costoanachis sparsa</i> (Reeve, 1859) <i>Cotonopsis lafresnayi</i> (P. Fischer & Bernardi, 1856) (<i>Anachis lafresnayi</i>)
		Costellariidae	<i>Pusia pulchella</i> (Reeve, 1844)
		Cypraeidae	<i>Luria cinerea</i> (Gmelin, 1791) (<i>Cypraea cinerea</i>)
		Cystiscidae	<i>Persicula muralis</i> (Hinds, 1844) <i>Persicula interruptolineata</i> (Megerle von Mühlfeld, 1816) <i>Persicula pulcherrima</i> (Linnaeus, 1758)

Tabla 1. Continúa.

PHYLLUM	CLASE	FAMILIA	ESPECIE
		Epithonidae	<i>Janthina janthina</i> (Linnaeus, 1758)
		Fascioliariidae	<i>Fasciolaria tulipa</i> (Linnaeus, 1758)
		Marginellidae	<i>Austroginella muscaria</i> (Lamarck, 1822) (<i>Marginella muscaria</i>) <i>Bullata</i> sp1. <i>Bullata</i> sp2. <i>Prunum apicinum</i> (Menke, 1828) <i>Prunum marginatum</i> (Born, 1778) <i>Prunum prunum</i> (Gmelin, 1791) <i>Prunum roscidum</i> (Redfield, 1860) (<i>Marginella roscida</i>) <i>Volvarina avena</i> (Kiener, 1834)
		Melongenidae	<i>Melongena melongena</i> (Linnaeus, 1758)
		Mitridae	<i>Neotiara nodulosa</i> (Gmelin, 1791) (<i>Mitra nodulosa</i>)
		Modulidae	<i>Modulus modulus</i> (Linnaeus, 1758)
		Muricidae	<i>Chicoreus brevifrons</i> (Lamarck, 1822) (<i>Murex brevifrons</i>) <i>Phyllonotus pomum</i> (Gmelin, 1791) (<i>Murex pomum</i>) <i>Vokesimurex rubidus</i> (F. C. Baker, 1897) (<i>Murex recurvirostris rubidus</i>) <i>Urosalpinx cinerea</i> (Say, 1822)
		Nassariidae	<i>Antillophos candeanus</i> (d'Orbigny, 1842) <i>Antillophos oxyglyptus</i> (Dall & Simpson, 1901) <i>Engoniophos uncinatus</i> (Say, 1826) <i>Nassarius</i> sp1. <i>Nassarius</i> sp2. <i>Phrontis vibex</i> (Say, 1822) (<i>Nazzarius vivex</i>)
		Neritidae	<i>Smaragdia viridis</i> (Linnaeus, 1758)
		Olividae	<i>Oliva reticulata</i> (Röding, 1798) <i>Olivella minuta</i> (Link, 1807)
		Pyramidellidae	<i>Longchaeus candidus</i> (Mörch, 1875) (<i>Pyramidella candida</i>)
		Ranellidae	<i>Charonia variegata</i> (Lamarck, 1816) <i>Cymatium</i> sp. Röding, 1798
		Tegulidae	<i>Tegula fasciata</i> (Born, 1778)
		Terebridae	<i>Terebra dislocata</i> (Say, 1822)
		Turbinellidae	<i>Vasum muricatum</i> (Born, 1778)
		Turritellidae	<i>Turritella variegata</i> (Linnaeus, 1758)
	Polyplacophora	Chitonidae	<i>Acanthopleura granulata</i> (Gmelin, 1791)
Porifera	Demospongiae	Niphatidae	<i>Niphates erecta</i> Duchassaing & Michelotti, 1864

Tabla 2. Variación espacio-temporal de la abundancia por grupos taxonómicos asociados a praderas de *T. testudinum*, en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

PHYLLUM	Estaciones					Meses (2017)						Total	%
	1	2	3	4	5	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov		
Mollusca	472	406	404	462	399	427	364	287	444	392	229	2 143	88.85
Artropoda	15	18	15	7	38	37	0	24	12	20	0	93	3.19
Echinodermata	34	30	35	42	11	48	12	35	33	24	0	152	6.96
Chordata	7	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	7	0.29
Porifera	2	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0.18
Anellida	0	10	3	0	0	0	0	0	13	0	0	13	0.53
Total	530	464	459	511	448	512	376	357	502	436	229	2 412	100%

Biomasa

Los moluscos fueron el grupo con mayor aporte de biomasa (3 048.85 g), seguidos por los equinodermos (2 343.25 g). Entre los grupos restantes, los artrópodos aportaron 445.47 g de biomasa, mientras que en su conjunto los poríferos, cordados y anélidos apenas superaron los 100 g, representando el 1.81% de la biomasa total (Fig. 7).

Riqueza

La riqueza temporal presentó diferencias significativas en el tiempo (F=10.75; P=0.0000) (Fig. 8a), siendo mayor en julio, septiembre y enero (grupo a) con 50, 36 y 35 especies respectivamente. El número de especies por estación, no mostró diferencias significativas entre las estaciones 1, 2 y 3. La riqueza espacial osciló entre 57 y 60 especies, mientras que en las estaciones 4 y 5, se identificaron 47 especies (Fig. 8b).

Diversidad

La diversidad expresó cambios mensuales (F=9.42; P=0.0000), con un registro general de 2.04 bits/ind (Fig. 9a). En septiembre se obtuvo la mayor diversidad (2.63 bits/ind) y en noviembre el menor valor (1.63 bits/ind). Entre las estaciones no se observó variabilidad significativa, con valores superiores a 1.70 bits/ind, en todas las estaciones (Fig. 9b).

Frecuencia

La frecuencia de aparición mostró que 30 especies son constantes en el tiempo y en el espacio (más del 50% de los muestreos). Veintidós especies estuvieron presentes entre el 25 y el 50% de los meses muestreados, considerándose especies accesorias; sin embargo, estas mismas especies se presentaron en más de la mitad de las estaciones de muestreo. Las 55 especies restantes, mostraron comportamientos variables con relación al tiempo y a las estaciones, presentándose como accesorias o accidentales (Tabla 4). Los gasterópodos, *B. striata* y *E. uncinatus*, fueron las únicas especies presentes en todos los meses y estaciones de muestreo

Comparación espacial de la comunidad

El dendrograma mostró que las estaciones dos y tres, situadas en la zona intermedia de la pradera, comparten 39 especies. La estación uno (boca de la laguna de Bocaripo) presentó la mayor disimilitud respecto al resto de las estaciones, registrando la mayor variación mensual en las especies, con un alto predominio de especies accidentales (53). Entre tanto, las estaciones cuatro y cinco (cercanas a la boca de la laguna de Chacopata), mostraron mayor similitud con las estaciones dos y tres y baja similitud con la estación uno (Fig. 11).

Comparación temporal de la comunidad

El dendrograma mostró que julio, septiembre y enero (grupo a), constituyen un grupo con 16 especies comunes. El mes de noviembre (grupo b) presentó una mayor disimilitud con respecto al resto de los meses, registrándose los valores más bajos en todos los parámetros comunitarios determinados; no obstante, el inventario de especies identificadas en mayo fue similar al registrado en marzo, conformando un grupo aparte (grupo c) (Fig. 12).

Análisis de Correspondencia Canónica

La diversidad de la comunidad evaluada (Fig. 13), está asociada con altas concentraciones de materia orgánica (r=0.81), porcentajes de limo (r=0.61) y con el aumento de la temperatura (con un promedio de 26.72 ± 1.20). La riqueza y la abundancia, se asociaron con incrementos en las concentraciones de clorofila a, altos porcentajes de arenas medias y gravas gruesas, mientras que la biomasa estuvo relacionada positiva y significativamente con los porcentajes de arenas gruesas (r=0.89), gravas medias (r=0.77) y seston total (r= 0.51).

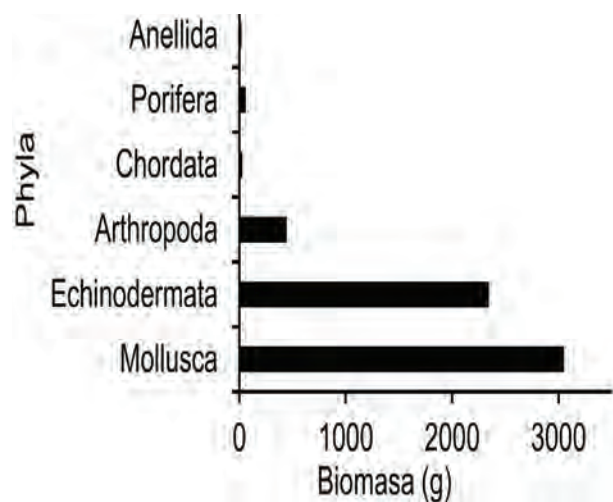


Figura 7. Biomasa total por grupo de organismos asociados a praderas de *T. testudinum*, en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Tabla 3. Abundancia espacio-temporal de las especies identificadas en la pradera de *T. testudinum*, ubicada en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Especies	Estaciones						Meses (2017)						
	1	2	3	4	5	Total	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov	Total
<i>Engoniophos uncinatus</i>	122	75	74	91	36	398	138	71	2	81	83	23	398
<i>Bulla striata</i>	63	63	75	106	34	341	24	86	70	75	52	34	341
<i>Cerithium eburneum</i>	92	23	26	25	132	298	72	68	112	26	20		298
<i>Prunum apicinum</i>	27	22	19	27	27	122	5	58	54	5			122
<i>Phrontis vibex</i>	23	7	12	30	25	97		4	6	11	19	57	97
<i>P. interruptolineata</i>	3	18	18	38	7	84				55	9	20	84
<i>Chione cancellata</i>	9	18	11	5	20	63	18		2	15	28		63
<i>Lytechinus variegatus</i>	9	15	9	4	16	53	30		7	5	11		53
<i>Modiolus squamosus</i>	4	16	7	10	8	45	5	9	11	1	19		45
<i>Austroginella muscaria</i>		7	6	17	12	42	4			24	14		42
<i>Volvarina avena</i>	2	9	15	6	6	38	2	11	8			17	38
<i>Callinectes sapidus</i>	5	3	7	11	9	35	13	5	6	4	7		35
<i>Donax denticulatus</i>		21	7		5	33				33			33
<i>Panopeus herbstii</i>	16	1	6	6	3	32	16	7		9			32
<i>Smaragdia viridis</i>	3	2	5	14	7	31	6		1	3	21		31
<i>Bullata</i> sp1.	11	10	8			29	29						29
<i>Antillophos candei</i>	6		5		15	26	11	15					26
<i>Omalacantha bicornuta</i>	6	2	3	14	1	26	9		2	10	5		26
<i>Trachycardium isocardia</i>	2	6	8		9	25				2	23		25
<i>Nassarius</i> sp.	14		8	2		24						24	24
<i>Lunarca ovalis</i>	2	4	5	6	6	23	3	3	1	4	12		23
<i>Penaeus schmitti</i>		15	3		5	23			23				23
<i>Prunum prunum</i>	2	6	3	10	1	22	9			2		11	22
<i>Arca zebra</i>	8	5	3	3	2	21		2		2	17		21
<i>Pitar arestus</i>	1	5	1	13	1	21	4			14	3		21
<i>Antillophos oxyglyptus</i>	4		15			19	15	3	1				19
<i>Cerithium lutosum</i>		13	4		1	18					4	14	18
<i>Echinaster echinophorus</i>	5	3	4	2	4	18	7			2	9		18
<i>Fasciolaria tulipa</i>	3	4	1	3	7	18	4		5	3	5	1	18
<i>Bullata</i> sp2.		17				17	17						17
<i>Heteroctea ceratopus</i>	7	2	4		4	17			17				17
<i>Leporimetis ephippium</i>		3	1	12		16				16			16
<i>Trinitasia iheringi</i>	5	5	3		3	16	3	5	2	3	3		16
<i>Melongena melongena</i>	6	4	4	1		15	2	9		4			15
<i>Leodice rubra</i>		10	3			13				13			13
<i>Atrina seminuda</i>	5	4	1	2		12					12		12
<i>Penaeus vannamei</i>		4	7		1	12	8			4			12
<i>Persicula muralis</i>	12					12						12	12

Tabla 3. Continúa.

Especies	Estaciones						Meses (2017)						
	1	2	3	4	5	Total	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov	Total
<i>Persicula pulcherrima</i>		2	2	6	2	12	4	2	6				12
<i>Crepidula convexa</i>	4		1		4	10	6	1		3			10
<i>Architectonica nobilis</i>	3	2	3			8	1		1	2	4		8
<i>Cerithium algicola</i>	3	1		1	3	8		2			5	1	8
<i>Chione subrostrata</i>	2	4	2			8	1	3		1	3		8
<i>Janthiana janthina</i>		1	2	1	4	8					8		8
<i>Luria cinerea</i>			8			8				7		1	8
<i>Tivela mactroides</i>	1		7			8				7	1		8
<i>Turritella variegata</i>	3	1		4		8	1			1	4	2	8
<i>Vokesimurex rubidus</i>	3		3	2		8	4	1		3			8
<i>Ameritella consobrina</i>	3		1		3	7				3	4		7
<i>Argopecten nucleus</i>				7		7				7			7
<i>Costoanachis sparsa</i>				6	1	7	1			6			7
<i>Anadara brasiliana</i>	1			2	3	6				2	4		6
<i>Echinometra lucunter</i>	1		2	1	2	6			1	5			6
<i>Pusia pulchella</i>			6			6	6						6
<i>E. abbreviatus</i>			3	2		5					5		5
<i>Gecarcinus lateralis</i>		1	2	2		5					5		5
<i>Pyura vittata</i>	5					5			5				5
<i>Tegula fasciata</i>			1	4		5	5						5
<i>Ancilla</i> sp.		4				4	4						4
<i>Botula fusca</i>					4	4				4			4
<i>Cerithium muscarum</i>		2	2			4				4			4
<i>Chama congregata</i>		1		2	1	4					4		4
<i>Chicoreus brevifrons</i>	1			3		4					4		4
<i>Didemnum perlucidum</i>	4					4			4				4
<i>Modulus modiolus</i>	1	2		1		4		4					4
<i>Mulinia cleryana</i>		2	1	1		4	1			3			4
<i>Oliva reticulata</i>	1				3	4					4		4
<i>Terebra dislocata</i>		4				4				4			4
<i>Americardia media</i>			3			3				3			3
<i>Cerithium literatum</i>				2	1	3		1				2	3
<i>Menippe nodifrons</i>					3	3			3				3
<i>Olivella minuta</i>					3	3						3	3
<i>Pitho laevigata</i>	1		2			3			3				3
<i>Pteria colymbus</i>	1		1		1	3						3	3
<i>Vasum muricatum</i>	1		1		1	3				3			3
<i>Acanthopleura granulata</i>				2		2	2						2

Tabla 3. Continúa.

Especies	Estaciones						Meses (2017)						
	1	2	3	4	5	Total	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov	Total
<i>Charonia variegata</i>		2				2	2						2
<i>Chione intapurpurea</i>	1		1			2	1	1					2
<i>Cotonopsis lafresnayi</i>		1			1	2				1		1	2
<i>Cymatium</i> sp.		2				2	2						2
<i>Eurytellina lineata</i>			2			2	2						2
<i>Mactrotoma fragilis</i>		2				2	2						2
<i>Mithrax aculeatus</i>		1		1		2					2		2
<i>Nassarius</i> sp2.	2					2						2	2
<i>Phallusia nigra</i>	2					2			2				2
<i>Tagelus divisus</i>	1	1				2					2		2
<i>Urosalpinx cinerea</i>		2				2				2			2
<i>Anadara secticostata</i>		1				1		1					1
<i>Arcopagia fausta</i>				1		1				1			1
<i>Cardium reticulatum</i>	1					1					1		1
<i>Ctena orbiculata</i>		1				1				1			1
<i>Dallocardia muricata</i>		1				1		1					1
<i>Limaria pellucida</i>				1		1			1				1
<i>Longchaeus candidus</i>			1			1	1						1
<i>Macona cleryana</i>	1					1		1					1
<i>Musculus lateralis</i>	1					1		1					1
<i>Mytrax forceps</i>		1				1	1						1
<i>Neotiarra nodulosa</i>					1	1				1			1
<i>Niphates erecta</i>	1					1			1				1
<i>Perna perna</i>	1					1		1					1
<i>Phyllonotus pomum</i>	1					1	1						1
<i>Prunum marginatum</i>	1					1						1	1
<i>Prunum roscidum</i>			1			1				1			1
<i>Trigoniocardia antillarum</i>				1		1				1			1
Total	529	464	459	511	448	2 412	512	376	357	502	436	229	2 412

T= total; Ene= Enero; Mar= Marzo; May= Mayo; Jul= Julio Sep= Septiembre; Nov= Noviembre.

DISCUSIÓN

Las características hidrobiológicas del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, reflejan el resultado de procesos oceanográficos y de la dinámica estacional del litoral adyacente (Oliveros, 1984; Ramírez, 1996). Los registros de temperatura y salinidad obtenidos en la pradera evaluada coinciden con otros estudios realizados en la zona, los cuales señalan que la poca variabilidad en ambos parámetros está relacionada a la ausencia de afluentes de agua dulce y la baja pluviosidad de la zona (Prieto *et al.*, 1999; Cedeño *et al.*, 2010; Pérez *et al.*, 2012; López-Monroy & Trocoli-Ghinaglia, 2014), además de la baja profundidad de la pradera, (1 metro aproximadamente).

Las fluctuaciones en los niveles de clorofila *a* y seston orgánico total, aunque no fueron significativas, estuvieron influenciadas por la inestabilidad ambiental producida por el fenómeno de surgencia costera característico del nororiente de Venezuela, que genera un aumento en la productividad primaria del área y favorece el crecimiento y reproducción de diversas especies, permitiendo la formación de extensos bancos naturales de moluscos bivalvos de importancia socioeconómica para la región nororiental de Venezuela (Gómez, 1996; Rueda-Roa & Muller-Karger, 2013; Díaz-Fermín & Acosta-Balbás, 2018), que a su vez constituyen el sustrato para la fijación de otros organismos y desde donde se da un flujo casi continuo de larvas y juveniles hacia ambientes cercanos como los pastos marinos y manglares.

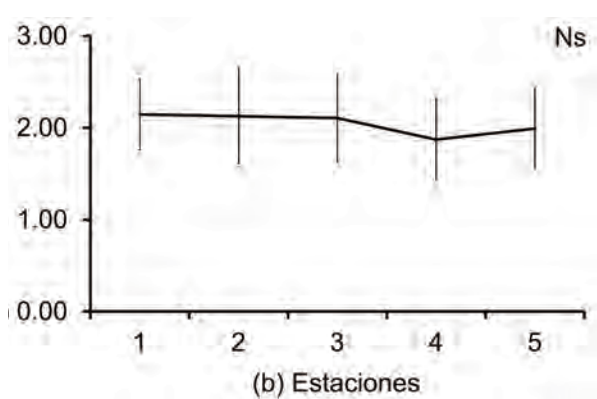
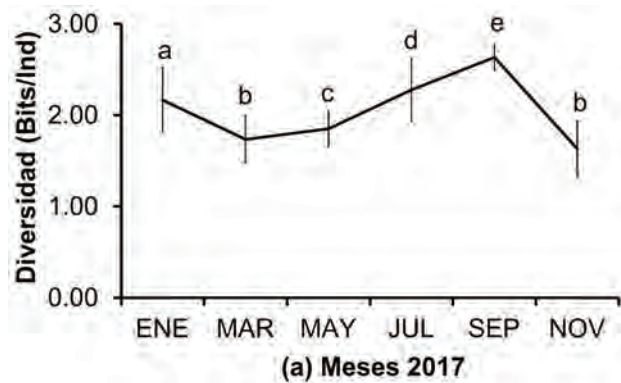
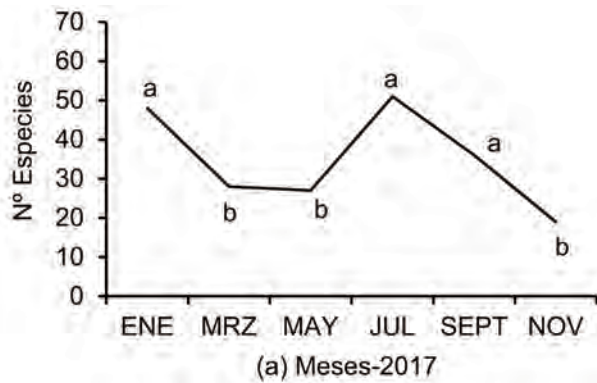


Figura 8a-b. Riqueza temporal (a) y espacial (b) de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, Venezuela. Letras iguales indican promedios estadísticamente similares (LSD; $P > 0.05$). Ns: diferencias o significativas. Grupos= a y b.

Figura 9a-b. Diversidad temporal (a) y espacial (b) de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela. Letras iguales indican promedios estadísticamente similares (LSD; $P > 0.05$). Ns: diferencias o significativas. Grupos= a, b, c, d y e.

La ubicación y baja profundidad de la pradera analizada, la expone a la acción constante del oleaje. En este sentido, la surgencia continua estimulada por los fuertes vientos provenientes del noreste (Gómez, 2007), generan la remoción del fondo marino y produce cambios en la conformación y textura del sedimento, ocasionando que las partículas finas se mantengan resuspendidas en la columna de agua durante la época más intensa de la surgencia (enero-mayo), para luego asentarse en el sedimento, quedando atrapados por la pradera de *T. testudinum*. Esta dinámica explicaría el aumento en los porcentajes de arenas finas, limos y materia orgánica posterior a los meses de enero-mayo, donde los vientos del noreste son más fuertes.

La predominancia de partículas finas, muy finas y limosas, en sus diferentes fracciones han sido descritas para las lagunas de Chacopata y Bocaripo, caracterizadas por presentar sedimentos superficiales de tipo areno-limosos (Laguna de Chacopata) y diferentes fracciones de arena: muy gruesa, gruesa, media y fina (Laguna de Bocaripo) (Fuentes, 1999; Prieto *et al.*, 1999; Pérez-Loreto *et al.*, 2015). Las características sedimentológicas antes descritas, son similares a las señaladas en otras praderas del Caribe Venezolano (Prieto *et al.*, 1999; Jiménez *et al.*, 2000; Rodríguez & Villamizar, 2000; Bitter *et al.*, 2009; Rodríguez, 2017), con niveles de materia orgánica menores a los reportados en este estudio.

En general, la composición granulométrica y la materia orgánica en la pradera estudiada podrían estar influenciadas por el flujo continuo de material sedimentario que es aportado desde el interior de las lagunas hacia el litoral adyacente. En este sentido, las lagunas de Chacopata y Bocaripo, actúan como áreas de gran provisión de materia orgánica autóctona, provenientes particularmente de la descomposición de la hojarasca del manglar, que es exportada a la zona externa del litoral costero adyacente, durante el proceso de llenado y vaciado de las mismas.

Lo anterior explicaría los altos niveles de materia orgánica registrados en la pradera evaluada, lo que a su vez indicaría que la pradera estaría almacenando detritus, producto de la fragmentación y degradación de sus hojas y materia orgánica procedente de la descomposición del manto residual de hojarasca de los parches de *R. mangle* cercanos a la boca de las lagunas Bocaripo y Chacopata y de los manglares en el interior de ambas lagunas. Un hecho que soporta esta hipótesis, es que las estaciones uno y cinco, ubicadas en la desembocadura de ambas lagunas, presentaron los mayores porcentajes de partículas finas y materia orgánica.

Los procesos de resuspensión y posterior asentamiento de las partículas sedimentarias, en conjunto con los niveles de materia orgánica del sedimento, son factores responsables de los cambios estructurales de la fauna asociada (Jiménez & Liñero, 1993; Bitter *et al.*, 2009). De

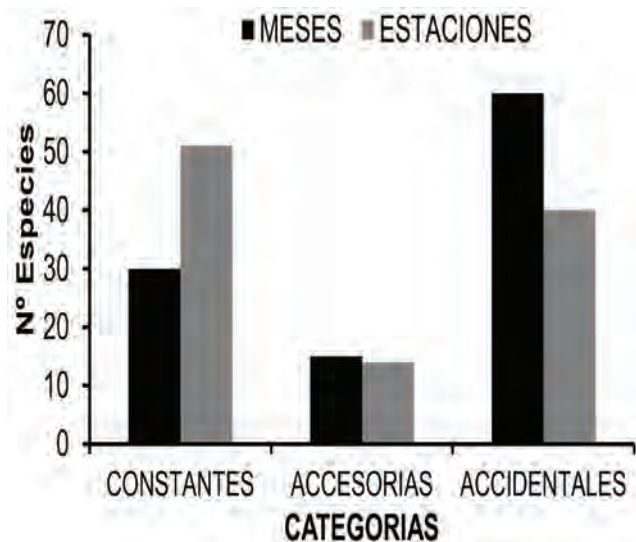


Figura 10. Constancia espacio-temporal total de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum* en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

esta forma, la poca variabilidad espacial en las características granulométricas y factores ambientales, permiten explicar la distribución homogénea de la comunidad de invertebrados a lo largo de la pradera, mientras que las variaciones temporales en el sedimento, pudieron modular los cambios significativos en la estructura comunitaria.

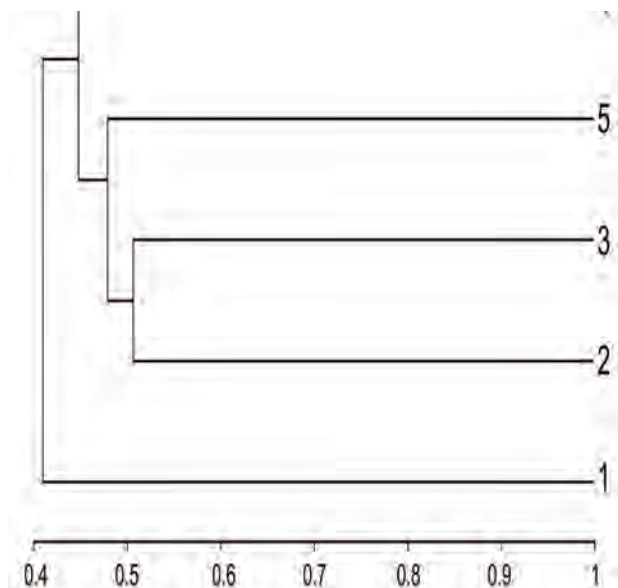


Figura 11. Dendrograma de similaridad, según el Índice de Similitud de Jaccard entre estaciones establecidas en praderas de *T. testudinum*, en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Los valores generales de abundancia y riqueza superan los reportes de Prieto *et al.* (1999) y Cedeño *et al.* (2010) para sustratos someros y raíces de mangle rojo (*R. mangle*) dentro la laguna de Bocaripo, respectivamente, siendo superiores a los registrados por Villafranca & Jiménez (2004) y Acosta *et al.* (2007) en bancos naturales de moluscos de importancia comercial en la costa nororiental de Venezuela.

La estructura comunitaria descrita es similar a la reportada para otros ecosistemas del Caribe Venezolano, coincidiendo con los estudios de Jiménez *et al.* (2000), Rodríguez & Villamizar (2000); Bitter *et al.* (2009), Sánchez (2013), Rodríguez (2017) y Díaz-Fermín & Acosta-Balbás (2018) en praderas de la bahía de Mochima, Parque Nacional Morrocoy y en agregaciones de *A. zebra* en las costas de Guayacán, respectivamente. Sin embargo, fue superior a lo descrito para el Caribe Colombiano (Garzón-Urbina, 2006; Aguirre-Aguirre *et al.*, 2007; Albis, 2007; Otero & Romani, 2009; Ospina *et al.*, 2010), Centroamérica (Fonseca *et al.*, 2007; Nielsen-Muñoz & Cortez, 2008) e islas caribeñas (Corlett & Jones, 2007). Esta diferencia entre ambientes similares de la región Neotropical, se debe principalmente a que esta porción caribeña de Venezuela, presenta una mayor productividad marina y elevada complejidad en sus ecosistemas, dando como resultado una estructura comunitaria más diversa, favorecida por los procesos de surgencia costera.

La conectividad existente entre la pradera estudiada y el sistema de manglar, principalmente con *R. mangle*, que bordea ambas lagunas, asociado a la dinámica oceanográfica de los cuerpos lagunares de Chacopata y Bocaripo, así como la presencia de bancos de *A. zebra*, *P. perna* y *P. viridis* en la región del nororiental de Venezuela, conforman una compleja red trófica que genera un intercambio de organismo entre dichos ambientes; esta dinámica explicaría los cambios temporales de la macrofauna bentónica identificada, siendo la heterogeneidad de ambientes lo que permite la coexistencia e intercambio de organismos, generando un aumento de la biodiversidad (Casares & Creed, 2008; Downes *et al.*, 1998).

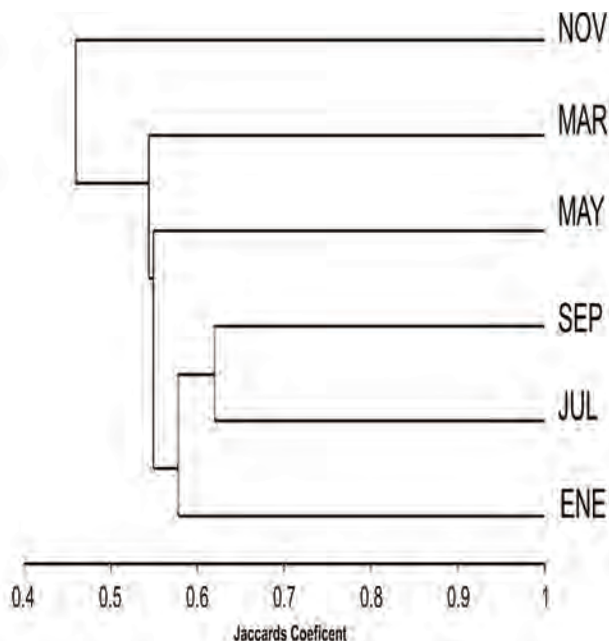


Figura 12. Dendrograma de similaridad, según el Índice de Similitud de Jaccard, entre meses muestreados en praderas de *T. testudinum*, en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Tabla 4. Constancia espacio-temporal de la fauna macrobentónica asociada a *T. testudinum*, ubicada en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Especies	Meses (2017)						Cat.	Estaciones					Cat.	
	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov		1	2	3	4	5		
<i>Leodice rubra</i>				X			Acd		X	X				Acs
<i>Callinectes sapidus</i>	X	X	X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Omalacantha bicornuta</i>	X		X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Eurypanopeus abbreviatus</i>	X			X			Acs				X	X		Acd
<i>Panopeus herbstii</i>	X	X		X			Acs	X	X	X	X	X	X	C
<i>Penaeus vannamei</i>	X			X			Acs		X	X			X	C
<i>Gecarcinus lateralis</i>					X		Acd				X			Acd
<i>Heteroetea ceratopus</i>			X				Acd	X	X	X		X		C
<i>Menippe nodifrons</i>			X				Acd					X		Acd
<i>Mithraculus forceps</i>	X						Acd		X					Acd
<i>Mithraculus verrucosus</i>					X		Acd		X	X	X			C
<i>Penaeus schmitti</i>			X				Acd		X	X		X		C
<i>Pitho laevigata</i>					X		Acd		X		X			Acs
<i>Echinometra lucunter</i>			X	X			Acs	X		X	X	X	X	C
<i>Lytechinus variegatus</i>	X		X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Echinaster echinophorus</i>	X			X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Phallusia nigra</i>			X				Acd	X						Acd
<i>Didemnum perlucidum</i>			X				Acd	X		X				Acs
<i>Pyura vittata</i>			X				Acd	X						Acd
<i>Lunarca ovalis</i>	X	X	X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Modiolus squamosus</i>	X	X	X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Trinitasia iheringi</i>	X	X	X	X	X		C	X	X	X		X		C
<i>Chione cancellata</i>	X		X	X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Chione subrostrata</i>	X	X		X	X		C	X	X	X				C
<i>Arca zebra</i>		X		X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Pinctada imbricata</i>	X	X	X				C		X	X	X	X	X	C
<i>Pitar arestus</i>	X			X	X		C	X	X	X	X	X	X	C
<i>Ameritella consobrina</i>				X	X		Acs	X		X		X		C
<i>Anadara brasiliana</i>				X	X		Acs	X			X	X		C
<i>Chione intapurpurea</i>	X	X					Acs	X		X				Acs
<i>Mulinia cleryana</i>	X			X			Acs		X	X	X			C
<i>Tivela mactroides</i>				X	X		Acs	X		X				Acs
<i>Trachycardium isocardia</i>				X	X		Acs	X	X	X				C
<i>Americardia media</i>				X			Acd			X				Acd
<i>Anadara secticostata</i>		X					Acd		X					Acd
<i>Arcopagia fausta</i>				X			Acd				X			Acd
<i>Argopecten nucleus</i>				X			Acd				X			Acd
<i>Atrina seminuda</i>					X		Acd	X	X	X	X			C

Tabla 4. Continúa.

Especies	Meses (2017)						Cat.	Estaciones					
	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov		1	2	3	4	5	Cat.
<i>Botula fusca</i>				X			Acd					X	Acd
<i>Cardium reticulatum</i>					X		Acd	X					Acd
<i>Chama congregata</i>					X		Acd		X		X	X	C
<i>Ctena orbiculata</i>				X			Acd		X				Acd
<i>Dalocardia muricata</i>		X					Acd		X				Acd
<i>Donax denticulatus</i>				X			Acd		X	X		X	C
<i>Eurytellina lineata</i>	X						Acd			X			Acd
<i>Leporimetis ephippium</i>				X			Acd		X	X	X		C
<i>Limaria pellucida</i>			X				Acd				X		Acd
<i>Mactrotoma fragilis</i>	X						Acd		X				Acd
<i>Musculus lateralis</i>		X					Acd	X					Acd
<i>Perna perna</i>		X					Acd	X					Acd
<i>Psammotreta brevifrons</i>		X					Acd	X					Acd
<i>Pteria colymbus</i>						X	Acd	X		X		X	C
<i>Tagelus divisus</i>					X		Acd	X	X				Acs
<i>Trigoniocardia antillarum</i>				X			Acd				X		Acd
<i>Engoniophos uncinatus</i>	X	X	X	X	X	X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Bulla striata</i>	X	X	X	X	X	X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Cerithium eburneum</i>		X	X	X	X		C	X	X	X	X	X	C
<i>Fasciolaria tulipa</i>	X		X	X	X	X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Phrontis vibex</i>		X	X	X	X	X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Architectonica nobilis</i>	X		X	X	X		C	X	X	X			C
<i>Cerithium algicola</i>		X			X	X	C	X	X		X	X	C
<i>Prunum apicinum</i>	X	X	X	X		X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Smaragdia viridis</i>	X		X	X	X		C	X	X	X	X	X	C
<i>Turritella variegata</i>	X			X	X	X	C	X	X		X		C
<i>Volvarina avena</i>	X	X	X			X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Crepidula convexa</i>	X	X		X			C	X		X		X	C
<i>Austroginella muscaria</i>	X			X	X		C		X	X	X	X	C
<i>Melongena melongena</i>	X	X		X			C	X	X	X	X		C
<i>Persicula interruptolineata</i>				X	X	X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Prunum prunum</i>	X			X		X	C	X	X	X	X	X	C
<i>Vasum muricatum</i>	X	X	X			X	C	X		X			Acs
<i>Vokesimurex rubidus</i>	X	X		X			C	X		X	X		C
<i>Antillophos candei</i>	X	X					Acs	X		X		X	C
<i>Neotiarra nodulosa</i>	X			X			Acs	X				X	Acs
<i>Cerithium literatum</i>		X				X	Acs				X	X	Acs
<i>Cerithium lutosum</i>					X	X	Acs		X	X		X	C
<i>Cotonopsis lafresnayi</i>				X		X	Acs		X			X	Acs

Tabla 4. Continúa.

Especies	Meses (2017)							Estaciones					
	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov	Cat.	1	2	3	4	5	Cat.
<i>Luria cinerea</i>				X		X	Acs			X			Acd
<i>Ancilla</i> sp.	X						Acd		X				Acd
<i>Antillophos oxyglyptus</i>	X		X				Acd	X					Acd
<i>Bullata</i> sp1.	X						Acd	X	X	X			C
<i>Bullata</i> sp2.	X						Acd		X				Acd
<i>Pusia pulchella</i>	X						Acd			X			Acd
<i>Cerithium muscarum</i>				X			Acd		X	X			Acs
<i>Charonia variegata</i>	X						Acd		X				Acd
<i>Chicoreus brevifrons</i>					X		Acd	X			X		Acs
<i>Costoanachis sparsa</i>				X			Acd	X		X		X	C
<i>Cymatium</i> sp.	X						Acd		X				Acd
<i>Janthiana janthina</i>					X		Acd		X	X	X	X	C
<i>Longchaeus candidus</i>	X						Acd			X			Acd
<i>Modulus modolus</i>		X					Acd	X	X		X		C
<i>Nassarius</i> sp.						X	Acd	X					Acd
<i>Nassarius</i> sp1.						X	Acd	X		X	X		C
<i>Oliva reticulata</i>					X		Acd					X	Acs
<i>Olivella minuta</i>						X	Acd					X	Acd
<i>Persicula pulcherrima</i>	X						Acd			X			Acd
<i>Persicula muralis</i>						X	Acd	X					Acd
<i>Phyllonotus pomum</i>	X						Acd	X					Acd
<i>Prunum marginatum</i>						X	Acd	X					Acd
<i>Prunum roscidum</i>				X			Acd			X			Acd
<i>Tegula fasciata</i>	X						Acd			X	X		Acs
<i>Terebra dislocata</i>				X			Acd		X				Acd
<i>Urosalpinx cinérea</i>				X			Acd		X				Acd
<i>Acanthopleura granulata</i>	X						Acd				X		Acd
<i>Niphates erecta</i>			X				Acd	X					Acd

E= enero, M= marzo, My= mayo, J= julio, S= septiembre, N= noviembre, CAT= categoría, C= constante, Acs= accesoria, Acd= accidentales.

El inventario estuvo dominado ampliamente por los moluscos (86 especies y 2143 ind), cuyos registros de riqueza y abundancia son superiores a los mencionados para otras praderas del nororiente de Venezuela (Jiménez, 1994; Prieto *et al.*, 1999; Jiménez *et al.*, 2000; Rodríguez & Villamizar, 2000; Prieto *et al.*, 2003; Díaz-Díaz & Liñero-Arana, 2004; Jiménez *et al.*, 2005), estando asociados a bajos porcentajes de arenas finas, muy finas y limos, viéndose afectada por altos niveles de materia orgánica y temperaturas superiores a los 27 °C.

Los moluscos, conjuntamente con los equinodermos y crustáceos, fueron los grupos más frecuentes, considerados como los más representativos de la fauna asociada a praderas de *T. testudinum*, ya que

utilizan estos ambientes de manera ocasional, como áreas de alimentación o refugio. En el caso de los crustáceos y los equinodermos, el 60% de las especies, se presentaron como accidentales o accesorias, lo que coincide con Kikuchi & Peres (1977), Bitter (1993), Bitter *et al.* (2009) y Ortiz (2007), quienes describen intercambios diarios de hasta el 50% de crustáceos desde las praderas de *T. testudinum*, a ambientes cercanos como corales y manglares; mientras que Hernández-Ávila *et al.* (2007), destaca que la presencia de equinodermos en parches de *T. testudinum*, se debe a que éstos son principalmente herbívoros.

Las comunidades asociadas a *T. testudinum*, están integradas principalmente por especies accidentales (Kikuchi & Peres, 1977; Bitter, 1999;

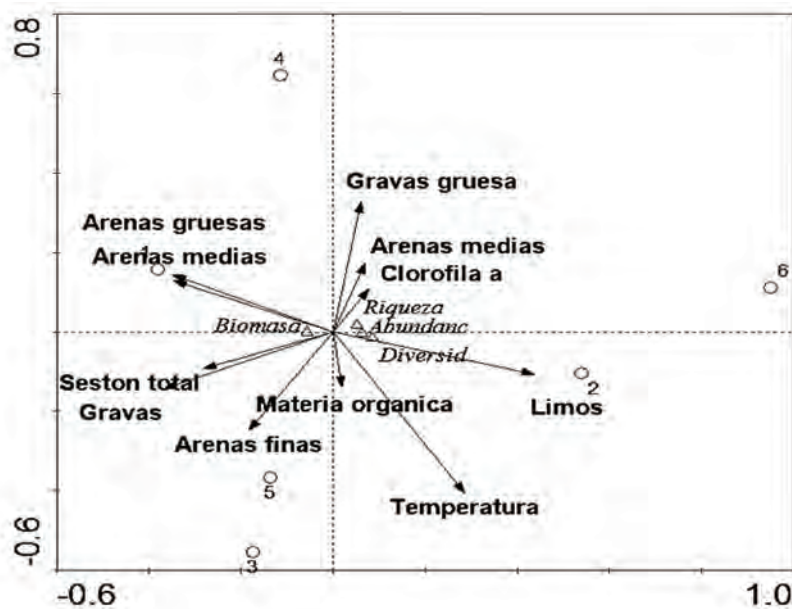


Figura 13. Correlación Canónica de las variables ambientales, granulometría e índices de diversidad en la pradera de *T. testudinum*, en el litoral costero del complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, nororiente de Venezuela.

Ortiz, 2007); resaltando que aunque las asociaciones planta-animal son fuertes, no son necesariamente estáticas, por lo que la migración espacio-temporal a ambientes circundantes es común, esto explicaría que el 55% de las especies se presentaron de forma accidental en todas las estaciones. Es por ello que la predominancia de especies accesorias y accidentales explica la poca similitud en la estructura comunitaria entre las estaciones y meses, hecho relacionado a la convergencia de ambientes con distintos grados de heterogeneidad, asociados a la pradera evaluada, los cuales se establecen principalmente en las estaciones situadas en las desembocaduras de Bocaripo y Chacopata, lo que promueve cambios en la composición de especies y favorece la diversidad.

Los resultados encontrados demuestran la importancia de la conectividad y heterogeneidad entre los ecosistemas, considerando que algunas de las especies identificadas abundan en otros ambientes, como el caso de *D. denticulatus*, bivalvo característico de playas arenosas y que fue identificado en los márgenes de la pradera evaluada, mientras que algunas especies como *M. melongena*, *P. prunum*, *P. apicicum* y *P. herbstii*, han sido reportadas como parte de la fauna asociada al manglar de las lagunas de Bocaripo y Chacopata.

Los cambios en la composición de especies y la granulometría del sedimento estuvieron influenciados por la dinámica interna del complejo lagunar Bocaripo-Chacopata, los procesos oceanográficos del área producto de la surgencia costera, así como por la interconectividad que presenta la pradera evaluada con otros ambientes cercanos, como los manglares; es por ello que *T. testudinum* constituye un ambiente de gran importancia en el mantenimiento de la diversidad, abundancia y biomasa de organismos en las zonas adyacentes a las lagunas costeras en el nororiente de Venezuela.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento parcial de este estudio al proyecto financiado por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente-Venezuela: Análisis de la cobertura y estructura espacial del ecosistema de manglar de las lagunas costeras de la península de Araya, Estado Sucre, Venezuela", N° CI-02-030603-1970-17.

REFERENCIAS

- ABBOTT, R. 1974. *American Seashells*. Van Nostrand Reinhold Company. New York, USA. 663 p.
- ABBOTT, R. & P. MORRIS. 1995. *A field Guide to shells Atlantic and Gulf coasts and the West Indies*. 4th ed. Houghton Mifflin Company, Boston. 350 p.
- ACOSTA, V., A. PRIETO, L. RUIZ & H. GIL. 2007. Moluscos asociados a la pepitona *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) en Chacopata, Estado Sucre, Venezuela. *Saber* 19: 21-26. También disponible en la página web: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=427739431004>
- AGUIRRE-AGUIRRE, A., G. DUQUE & D. GÓMEZ-LÓPEZ. 2007. Caracterización de la fauna de macroinvertebrados epibentónicos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Banks ex Köenig, 1805) en La Guajira, Caribe Colombiano. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 58: 56-61.
- ALBIS, S. 2007. Estructura y producción primaria de las praderas de *Thalassia testudinum* (Banks ex Köenig, 1805) en La Guajira, Caribe Colombiano. Tesis de grado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D. C., Colombia. 64 p.

- BELMONTE, J. 1985. Contribución al estudio de los equinodermos de la plataforma Margarita-Coche-Tierra Firme. Tesis de Técnico Superior en Oceanografía y Acuicultura, Escuela de Ciencias del Mar, Universidad de Oriente, Isla de Margarita. Venezuela. 89 p.
- BITTER, R. 1993. Estructura y función del campo de *Thalassia testudinum* como ecosistema. *Ecotrópicos* 6: 30-42.
- BITTER, R. 1999. Benthic communities associated to *Thalassia testudinum* at three localities of Morrocoy National Park, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 47: 443-452.
- BITTER, R., G. DIDONNA & J. VEITEZ. 2009. Caracterización de la comunidad de moluscos asociada a *Thalassia testudinum* en localidades del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Ciencia* 17: 151-168.
- CARABALLO, L. 1968. Sedimentos recientes de la bahía de Mochima. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 7: 45-64.
- CASARES, F. & J. CREED. 2008. Do small seagrasses enhance density, richness, and diversity of macrofauna. *Journal of Coastal Research* 24 (3): 790-797.
- CEDENO, J., M. JIMÉNEZ, L. PEREDA & T. ALLEN. 2010. Abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Bocaripo, Sucre, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 58: 213-226. DOI: 10.15517/RBT.V58I0.20079
- CORLETT, H. & B. JONES. 2007. Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoon sediment. *Sedimentary Geology* 194: 245-262.
- DENNINSON, W. 2009. Coastal & Estuarine research federation Portland, OR. Disponible en línea en <http://ian.umces.edu/> (consultado el 13 de diciembre 2016).
- DÍAZ-DÍAZ, O. & I. LIÑERO-ARANA. 2004. Comunidad de moluscos asociados a *Thalassia testudinum* (Bank et Köening 1805), en la Bahía de Mochima, Venezuela. *Acta Científica Venezuela* 55: 44-55.
- DÍAZ-FERMIN, R. & V. ACOSTA-BALBÁS. 2018. Fauna asociada a la pesquería de *Arca zebra* (Mollusca Bivalvia: Arcidae) en Venezuela. *Boletín Centro de Investigaciones Biológicas* 50: 124-138. DOI: 10.25268/bimc.invemar.2018.47.1.737
- DOWNES, B., P. LAKE, E. SCHREIBER & GLAISTER, A. 1998. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs* 68: 237- 257.
- DUFFY, J. 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 311: 233-250.
- FONSECA, A., A. NIELSEN & A. CORTES. 2007. Monitoreo de pastos marinos en Perezoso, Cahuita, Costa Rica (Sitio Caricomp). *Revista Biología Tropical* 55: 55-66. DOI 10.15517/RBT.V55I1.6057
- FUENTES, M. 1999. Estudio sedimentológico de la laguna de Chacopata, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 38(2): 3-15.
- GARZÓN-URBINA, P. 2006. Caracterización estructural de las praderas monoespecíficas de *Thalassia testudinum* (Banks ex Köning, 1805) en el departamento de La Guajira, Caribe Colombiano. Trabajo de grado en Biología Marina, Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta. Colombia 102 pp.
- GÓMEZ, A. 1996. Causas de la fertilidad marina en el nororiente de Venezuela. *Interciencia* 21: 140-146
- GÓMEZ, A. 2007. Producción primaria al sureste de la isla de Margarita, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46 (2): 97-105.
- GRAY, J. 1981. *The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge University Press, UK. DOI: 10.1002/jobm.19820220613
- HERNÁNDEZ-ÁVILA, I., A. GÓMEZ, C. LIRA & L. GALINDO. 2007. Benthic decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) from Cubagua Island, Venezuela. *Zootaxa* 1557: 33-45. DOI: 10.11646/zootaxa.1557.1.2
- JIMÉNEZ, M. 1994. Comunidad de moluscos asociadas a *Thalassia testudinum* en la Ensenada de Reyes, Bahía de Mochima, Edo. Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 33: 67-76.
- JIMÉNEZ, M. & J. LIÑERO. 1993. Estructura del macrozoobentos del área de Jose; Estado Anzoátegui, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 32(1): 57-168.
- JIMÉNEZ, M., I. LIÑERO, J. BLANCO & J. FERMIN. 2000. Macrofauna béntica asociada con *Thalassia testudinum* en Bahía de Mochima, Sucre, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 48: 233-242.
- JIMÉNEZ, M., D. BONE, G. PEREIRA & I. LIÑERO. 2005. Comunidad de moluscos bivalvos en una pradera de *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 44(1):41-50.
- JIMÉNEZ-RAMOS, E., V. ACOSTA-BALBAS, L. HERNANDEZ-OTERO & J. FRONTADO. 2019. Registro malacológico del sistema lagunar Bocaripo, costa nororiental de Venezuela. *Boletín del Centro de Investigación Biológicas* 53(3): 250-271.
- KIKUCHI, T. & J. PERES. 1977. Consumer ecology of seagrass Beds. In: McRoy, C. P. & C. Helffrich (eds.). *Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective*. Marcel Dekker, pp. 147-193.
- KREBS, C. 1985. *The experimental analysis of distribution and abundance*. 3th ed. Harper and Row, Nueva York. 800 p.
- KRUMBEIN, W. 1964. Some remarks on the phi notation. *Journal of Sedimentary Petrology* 34: 195-197.
- KUO, J. & C. DEN-HARTOG. 2006. Seagrass morphology, anatomy and ultrastructure. In: Larkum, A., R. Orth & C. Duarte (eds.). *Seagrass, biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht, Holanda, pp. 51-87.
- LIÑERO-ARANA, L. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2009. *Poliquetos de Venezuela. Aspectos Biológicos y Ecológicos*. Fondo Editorial de la Universidad de Oriente, Cumana, Venezuela. 145 p.
- LODEIROS, C., B. MARÍN & A. PRIETO. 1999. *Catálogo de moluscos marinos de las costas nororientales de Venezuela: Clase Bivalvia*. Edición APUDONS, Cumaná, Venezuela. 109 p.

- LÓPEZ-MONROY, F. & L. TRÓCCOLI-GHINAGLIA. 2014. Aproximación sobre la climatología de la Isla de Margarita y su importancia en los procesos oceánicos. *Saber* 26(4): 465-471.
- MACSOTAY, O. & R. CAMPOS-VILLARROEL. 2001. *Moluscos representativos de la plataforma de Margarita, Venezuela. Descripción de 24 especies nuevas*. Rivolta, Valencia, Venezuela. 230 p.
- MARGALEF, R. 1985. *Ecología*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 1010 p.
- MARTÍNEZ, A. 1987. Equinodermos y Asteroideos de Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 26 (1): 105-112.
- MUÑOZ, S. 1998. Crustáceos decápodos de la Laguna Grande El Obispo, estado Sucre. Tesis de Grado en Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente. Venezuela. 110 p.
- NAGELKERKEN, I., J. BOTHWELL, R. NEMETH, J. PITT & G. VAN DER VELDE. 2008. Interlinkage between Caribbean coral reefs and seagrass beds through feeding migrations by grunts (Haemulidae) depends on habitat accessibility. *Marine Ecology Progress Series* 368: 155-164. DOI: 10.3354/meps07528
- NIELSEN-MUÑOZ, V. & J. CORTES. 2008. Abundancia, biomasa y floración de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 56: 175-189. También disponible en la página web: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44919934015>
- NOVAK, A. & F. SHORT. 2010. Leaf reddening in seagrasses. *Botanica Marina* 53: 93-98.
- OLIVEROS, L. 1984. Evaluación de la ictiofauna presente en la Laguna de Bocaripo, Estado Sucre, Venezuela. Trabajo de grado en Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente. Cumaná. Venezuela. 86 p.
- ORTIZ, M. 2007. Macrofauna epibentónica asociada a praderas de *Thalassia testudinum*, durante el período seco mayor de 2006, en La Guajira, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado en Biología Marina, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Jorge Tadeo Lozano. Colombia. 109 p.
- OSPINA, J., J. PALACIO & A. VARGAS. 2010. Estructura y distribución de una pradera de *Thalassia testudinum* en la Bahía Triganá, Golfo de Urabá, Colombia. *Gestión Ambiental* 13: 41-50.
- OTERO, A. & J. ROMANI. 2009. Macroinvertebrados asociados a pastos marinos (*Thalassia testudinum*) en el Golfo de Morrosquillo (zona de Berrugas), departamento de Sucre. Tesis de Grado en Biología, Facultad de Educación y Ciencias, Universidad de Sucre-Sincelejo. Colombia. 114 p.
- PARIS, C., L. CHÉRUBIN & R. COWEN. 2007. Surfing, spinning, or diving from reef to reef: effects on population connectivity. *Marine Ecology Progress Series* 347: 285-300.
- PÉREZ, M., L. RUIZ, A. APONTE & J. BELLO. 2012. Ictiofauna de la laguna Bocaripo, península de Araya, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 51 (2): 111-121
- PÉREZ-LORETO, M., I. FERMÍN, G. MARTÍNEZ, G. RODRÍGUEZ & R. DE LA CRUZ. 2015. Evaluación de las concentraciones de aceites y grasas e hidrocarburos totales en núcleos de sedimentos procedentes del islote Caribe y el complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 54(1): 3-12.
- PHILLIPS, R. & E. MEÑEZ. 1988. Seagrasses. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 34: 1-116.
- PITTMAN, S., S. CALDOW, D. HILE & M. MONACO. 2007. Using seascape types to explain the spatial patterns of fish in the mangroves of SW Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* 348: 273-284. DOI: 10.3354/MEPS07052
- PRIETO, A., A. GRATEROL & I. CAMPOS. 1999. Diversidad de moluscos en dos localidades del golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. *Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 151: 117-131.
- PRIETO, A., C. TINEO, L. RUIZ & N. GARCÍA. 2000. Moluscos asociados a sustratos someros en la Laguna de Bocaripo, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín Centro de Investigaciones Biológicas* 40: 15-30.
- PRIETO, A., S. SANT, E. MÉNDEZ & C. LODEIROS. 2003. Diversidad y abundancia de moluscos en las praderas de *Thalassia testudinum* de la Bahía de Mochima, Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 51: 413-426.
- RAMÍREZ, V. 1996. *Lagunas costeras venezolanas*. Editorial Bema, Universidad de Oriente, Nueva Esparta, Venezuela. 275 pp.
- RODRÍGUEZ, A. 2017. Macrofauna asociada a la pradera de fanerógamas marinas de la laguna de Yapascua, Parque Nacional San Esteban, Venezuela. Trabajo de Grado en Biología, Facultad Experimental de Ciencia y Tecnología, Universidad de Carabobo. Venezuela. 129 p.
- RODRÍGUEZ, C. & E. VILLAMIZAR. 2000. Fauna bentónica asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Revista Biología Tropical* 48: 243-249.
- RODRÍGUEZ, G. 1980. *Los crustáceos decápodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. 444 p.
- RUEDA-ROA, D. T. & F. E. MULLER-KARGER. 2013. The southern Caribbean upwelling System: sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Research* 1 78:102-114.
- SÁNCHEZ, R. 2013. Análisis espacial y temporal de comunidades de megabentos asociadas a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. Trabajo de Grado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Venezuela. 98 p.
- SHEPPARD, F. 1954. Nomenclature based on the sand-silt-clay ratios. *Journal of Sedimentary Petrology* 24:151-158.
- STEEL, R. & J. TORRIE. 1981. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Prentice-Hall. Hispanoamérica, México. 186 p.
- STRICKLAND, J. & T. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Journal Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-310.
- TANNER, W. 1964. Modification of sediments distribution. *Journal of Sedimentary Petrology* 34: 156-164.
- VILLAFRANCA, S. & M. JIMÉNEZ. 2004. Abundancia y diversidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) en Guayacán, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 43 (1): 65-76.
- WARMKE, G. & R. ABBOTT. 1961. *Caribbean Seashells*. Livingston Publishing Company, Narberth, Pennsylvania, USA. 348 p.

Los probióticos y sus metabolitos en la acuicultura. Una Revisión

The probiotics and their metabolites in aquaculture. A review

María de Lourdes Pérez-Chabela*¹, Yenizey, M. Alvarez-Cisneros¹, Jorge Soriano-Santos¹ y Marco Aurelio Pérez-Hernández².

Recibido: 07 de noviembre de 2018.

Aceptado: 23 de marzo de 2020.

Publicado: abril de 2020.

RESUMEN

Antecedentes: Actualmente la acuicultura produce la mitad del pescado que se consume en el mundo. En México esta actividad debe tender a la sustentabilidad, propiciando que los medios de producción y los productos obtenidos incrementen su calidad y cantidad, se diversifiquen y disminuyan su impacto ambiental. **Objetivos:** Analizar la información referente al uso de probióticos en la acuicultura y su perspectiva actual de desarrollo en México. **Métodos:** Se compiló la literatura disponible sobre probióticos en procesos acuiculturales, con énfasis en la evaluación de los efectos positivos en la producción, inocuidad, seguridad alimentaria y sustentabilidad. **Resultados:** La información analizada permite establecer que, la resistencia de los microorganismos patógenos a antibióticos se ha vuelto un problema en esta actividad cuando se desea prevenir o tratar enfermedades en las especies cultivadas. En la acuicultura, los probióticos han demostrado tener grandes beneficios, como estimular la respuesta inmune, incrementar la sobrevivencia de las larvas, el apetito y la resistencia a enfermedades, mejorar el crecimiento, rendimiento y producción y reducir significativamente la producción de residuos contaminantes. Los probióticos más utilizados son las bacterias ácido lácticas y sus metabolitos como las bacteriocinas, sin embargo, también se utilizan otros géneros de bacterias como: *Bacillus* y *Streptomyces*, además de microalgas y levaduras. **Conclusiones.** En México, la investigación y uso de probióticos en procesos de producción acuícola debe reforzarse, ya que representan un gran potencial social, económico y ecológico-ambiental y los sectores involucrados deben poner especial atención al respecto, dados los resultados exitosos obtenidos en otras regiones del mundo.

Palabras clave: acuicultura, metabolitos, probióticos

ABSTRACT

Background: Currently, aquaculture produces half of the fish consumed in the world. In Mexico, this activity must tend towards sustainability, favoring that the means of production and the products obtained increase their quality and quantity, diversify and reduce their environmental impact. **Objective:** Analyze the information regarding the use of probiotics in aquaculture and its current development perspective in Mexico. **Methods:** The available literature on probiotics in aquacultural processes was compiled, with emphasis on the evaluation of positive effects in production, safety, food safety and sustainability. **Results:** The information analyzed allows establishing that the resistance of pathogenic microorganisms to antibiotics has become a problem in this activity when it is desired to prevent or treat diseases in cultivated species. In aquaculture, probiotics have shown great benefits, such as stimulating the immune response, increasing the survival of larvae, appetite and disease resistance, improving growth, yield and production and significantly reducing the production of polluting waste. The most commonly used probiotics are lactic acid bacteria and their metabolites such as bacteriocins, however, other genera of bacteria are also used, such as *Bacillus* and *Streptomyces*, as well as microalgae and yeasts. **Conclusions:** In Mexico the research and use of probiotics in aquaculture production processes must be reinforced, since they represent a great social, economic and ecological-environmental potential and the sectors involved must pay special attention to this, given the successful results obtained in other regions of the world.

Keywords: aquaculture, metabolites, probiotics

¹ Departamento de Biotecnología. Universidad Autónoma Metropolitana. Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 196, Colonia Vicentina. Alcaldía Iztapalapa. 09340. Ciudad de México

² Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 196, Colonia Vicentina. Alcaldía Iztapalapa. 09340. Ciudad de México

***Corresponding author:**

María de Lourdes Pérez-Chabela: e-mail: lpch@xanum.uam.mx

To quote as:

Pérez-Chabela M. de L., Y. M. Alvarez-Cisneros, J. Soriano-Santos & M. A. Pérez-Hernández. 2020. Los probióticos y sus metabolitos en la acuicultura. Una Revisión. *Hidrobiológica* 30 (1):93-105.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad el acceso humano al consumo de proteína animal consta básicamente de tres fuentes: cárnicos (bovinos y porcinos), aves y pescados y mariscos. A diferencia de las dos primeras, la proteína de pescado (derivada de peces, crustáceos y moluscos, en general), procede de la pesca de captura (extracción del medio natural) y de algún tipo de manejo o cultivo definido como acuicultura. A diferencia de la agricultura y ganadería, la acuicultura se ha desarrollado y expandido por todo el mundo de manera significativa a partir de la mitad del siglo pasado. En términos per cápita, el consumo de pescado comestible aumentó de 9.0 kg en 1961 a 20.2 kg en 2015, a una tasa media de aproximadamente un 1.5% al año (FAO, 2018).

La producción de proteína de especies acuáticas, derivada de la pesca de captura y de la acuicultura (a pesar de su impresionante incremento productivo en los últimos 40 años), muestra grandes contrastes entre países desarrollados y en desarrollo en cuanto avance tecnológico, eficiencia productiva y reducción de niveles de impacto ambiental. En México (y gran parte de Latinoamérica), la pesca de captura de las especies de escama marinas más importantes, se encuentran sobreexplotadas. Mientras la producción acuícultural se ha incrementado y mantenido en las últimas dos décadas en nuestro país, su desarrollo también presenta grandes niveles de desigualdad productiva y económica a nivel regional o estatal (Inzunza-Montoya, 2014).

Los sistemas de producción acuícola (desarrollados en ambientes marinos, salobres o continentales-dulceacuícolas), poseen elementos de control que no poseen las pesquerías de captura y suelen diferenciarse en intensivos semintensivos y extensivos. Éstos, por ser más rudimentarios, suelen manejarse con bajos insumos y aporte tecnológico, a diferencia de los intensivos, que pueden involucrar selección de especies, mejora genética, aprovisionamiento de alimento mejorado, control de enfermedades etc. En México, los sistemas de repoblamiento y de subsistencia (rural), característicamente extensivos de baja intervención, son los más practicados, mientras que los sistemas comerciales o industriales de tipo intensivo representan el menor porcentaje (FAO, 2005). En 2016 la producción nacional pesquera fue de 1 millón 752 mil toneladas, de las cuales 388 mil toneladas aportó la acuicultura, la cual en los últimos años, registró una tasa media de crecimiento anual de 15%, y a nivel mundial es del 6%. Este incremento tiene impacto en la mejora de la dieta de la población, se cuenta con mayor disponibilidad de alimentos con alta calidad nutricional y ayuda a la reactivación de las economías regionales (CONAPESCA, 2017).

La investigación y análisis de probióticos como elementos de impulso de la acuicultura, es un campo reciente, que en el contexto de la sustentabilidad y de la producción sostenida, pretende reducir el impacto ecológico de la producción acuícultural (SAGARPA, 2013). Como probióticos los microorganismos actúan beneficiando al hospedero: a) por exclusión competitiva de microorganismos patógenos en el tracto digestivo; b) induciendo una respuesta inmune que puede ser efectiva contra organismos patógenos y c) aportando enzimas exógenas que coadyuvan a la digestión de los alimentos ingeridos por el hospedero (Balcazar *et al.*, 2006), además de mejorar la calidad del agua al producir oxígeno y consumir CO₂ y materia orgánica residual.

Los probióticos que favorecen el crecimiento, sobrevivencia e inmunoresistencia de organismos acuáticos (bacterias lácticas, bifidobacterias y levaduras) han sido analizados y obtenidos, principalmente

a partir de cultivos de la especie humana y de otros mamíferos (Monroy-Dosta *et al.*, 2012), aunque cada vez hay más evidencia de que estos microorganismos deben ser aislados, evaluados y aplicados de la manera más específica posible a los hospederos a los que están destinados (Sorroza-Ochoa, 2012).

Considerando que esta línea de investigación y desarrollo biotecnológico es potencialmente de gran interés dada la situación de la acuicultura en el país, el objetivo de este trabajo fue analizar la información referente al uso de probióticos en esta actividad y su perspectiva actual de desarrollo en México.

PROBIÓTICOS

La primera definición de probiótico fue acuñada por Parker en 1974, en la cual, estableció que son organismos y sustancias que contribuyen al balance microbiano intestinal. Posteriormente se han propuesto otras definiciones, como la de la FAO/WHO (2001), la cual conceptualiza a los probióticos como aquellos microorganismos vivos que, cuando son administrados en cantidades adecuadas, proporcionan un beneficio a la salud del huésped.

Finalmente, y de manera general, se consideran como probióticos a los suplementos alimenticios que contienen microorganismos vivos o muertos - o ambos -. Asimismo, se refiere a los aditivos acuosos en forma de cepas individuales o múltiples o combinadas con prebióticos u otros inmuoestimulantes, los cuales se administran para mejorar la calidad del agua, para reforzar la respuesta inmune y fisiológica de animales acuáticos y, en última instancia, para reducir el uso de compuestos químicos sintéticos, así como antibióticos en la acuicultura (Hai, 2015).

Los microorganismos probióticos se pueden aislar de varias fuentes, aunque la principal es el tracto digestivo (TD) de los animales acuáticos y el mucus de los peces. En particular, los probióticos pueden ser cultivos aislados o también hallarse en sedimentos de ambientes acuáticos o aislados de consorcios microbianos (Ferreira *et al.*, 2015).

CARACTERÍSTICAS DE LOS PROBIÓTICOS

Las características que debe tener un microorganismo para ser considerado como probiótico son las siguientes: (i) no dañar al huésped; (ii) ser aceptado por el huésped a través de la ingestión, colonización y posterior reproducción dentro del mismo; (iii) capacidad de llegar a los órganos meta donde deben ejercer su beneficio; y (iv) no ofrecer resistencia a los virus o genes de resistencia antibacteriana. Los probióticos deben seleccionarse con base en su actividad inhibidora contra los patógenos *in vitro*. De igual manera, deben evaluarse para determinar su seguridad o la patogenicidad en los huéspedes (Kesarcodi-Watson *et al.*, 2008).

Una de las características que deben tener las bacterias probióticas utilizadas en acuicultura es la actividad antimicrobiana, para así poder excluir o inhibir de forma competitiva a las bacterias patógenas presentes en diferentes especies acuáticas, entre los patógenos más importantes se encuentran: *Lactococcus garvieae*, *Listonella anguillarum* (Bergeman, 1909, McDonnell & Colwell, 1985), *Aeromonas hydrophila* (Chester, 1901), *Photobacterium damsela* (McDonnell & Colwell, 1986), *Vibrio anguillarum* (Bergeman, 1909), *Vibrio vulnificus* (Reichelt, Baumann & Baumann, 1979; Farmer, 1980) *Vibrio alginolitycus* (Miya-

moto, Nakamura & Takizawa, 1961; Sakazaki, 1968) *Streptococcus iniae*, *Carnobacterium piscicola*, y *Yersinia ruckeri* (Desriac *et al.*, 2010; Muñoz-Atienza *et al.*, 2013; Watts *et al.*, 2017).

Los probióticos son bacterias productoras de ácido láctico que se usan mucho en animales terrestres (Lauzon *et al.*, 2008), mientras que una amplia gama de microorganismos se emplea en la acuicultura, según la última Carta Nacional Acuícola publicada en 2012, se mencionan 46 especies acuícolas, 5 de especies de peces marinos (nativos), 34 dulceacuícolas (6 nativas y 28 introducidas), 3 de moluscos marinos y salobres (2 nativas y 1 introducida), 2 de crustáceos dulceacuícolas (introducidas), 1 crustáceo marino (nativo) y una especie de anfibio (introducida). De acuerdo con el Anuario Estadístico de Pesca (2011), las principales especies cultivadas en ese orden son: camarón, mojarra, ostión, carpa, trucha, atún, bagre, charal, lobina y langostino (Carta Nacional Acuícola, 2012). Tabla 1.

No sólo las bacterias pueden considerarse como probióticos porque se ha descubierto que los bacteriófagos, las microalgas y las levaduras también se utilizan comúnmente como tales en la acuicultura. De igual manera, una amplia gama de bacterias Gram-positivas se usa como probióticos en todo el mundo. Las principales aplicaciones pertenecen a los miembros del género *Bacillus*, formadores de endosporas (Hong & Cuttings, 2005), de los cuales, el más utilizado en la acuicultura es *Bacillus subtilis*. Por otro lado, se ha observado que los bacteriófagos de dos familias, *Myoviridae* y *Podoviridae*, protegieron a los peces Ayu (*Plecoglossus altivelis* Temmick & Schlegel, 1846) contra *Pseudomonas plecoglossicida*, y simultáneamente mejoraron la calidad del agua debido a que redujeron los patógenos bacterianos presentes (Park *et al.*, 2000).

De igual manera que con los probióticos, la salud de los animales acuáticos se apoya, por ejemplo, en la terapia de fagos, la cual se ha considerado como una alternativa al uso de los antibióticos en la acuicultura puesto que los fagos lisogénicos tienen la capacidad de transformar las cepas bacterianas no virulentas en virulentas (Rao & Lalitha, 2015). Asimismo, varias microalgas como la *Dunaliella salina* (Teodoresco, 1905), *Dunaliella tertiolecta* (Butcher, 1959) *Isochrysis galbana* (Parke, 1949) y *Tetraselmis suecica* (Butcher, 1959) han mejorado el crecimiento, la salud y la supervivencia de estos animales (Nass *et al.*, 1992; Marques, *et al.*, 2006). Por lo que respecta a las levaduras, se ha demostrado que varias tienen efectos benéficos en los animales acuáticos; por ejemplo, se sabe que *Saccharomyces cerevisiae* (Hansen, 1883) tiene potencial como sustituto del alimento vivo en la producción de peces payaso, entre otros.

METABOLITOS PRODUCIDOS POR BACTERIAS PROBIÓTICAS

Algunos de los compuestos antimicrobianos sintetizados y excretados por las bacterias probióticas son: antibióticos, ácidos grasos de cadena corta (fórmico, acético, propiónico, butírico y láctico), peróxido de hidrógeno, sideróforos (compuestos quelantes) de hierro, enzimas bacteriolíticas (lisozima), proteasas, amilasas, compuestos antimicrobianos tipo bacteriocina (BLIS), y bacteriocinas (Gillor *et al.*, 2008; Muñoz-Atienza *et al.*, 2013; Ibrahem, 2015; Tan *et al.*, 2016; Watts *et al.*, 2017). Aunque también existen otros metabolitos poco estudiados con alta actividad antimicrobiana, algunos de ellos son los terpenoides, alcaloides y policétidos (polímeros de subunidades acetilo y propionilo) producidos por bacterias marinas como las *Pseudomonas alteromonas* no pigmentadas, las cuales se encuentran asociadas con microorganismos (Offret *et al.*, 2016).

Los metabolitos antimicrobianos con mayor potencial para ser utilizados como biocontroladores de patógenos en la acuicultura son las bacteriocinas, y algunos metabolitos producidos por el género *Streptomyces* como los antibióticos. Aponte-Ubillus *et al.* (2015) reportaron a *Streptomyces eythrogriseus* cepa M10-77 como un productor de metabolitos antibacterianos de alta potencia y con actividad sinérgica con antibióticos de referencia médica. Evangelista-Martínez *et al.* (2017) encontraron que actinobacterias aisladas de suelos en México poseen una alta actividad antimicrobiana contra bacterias y hongos fitopatógenos. Otros antibióticos reportados producidos por el género *Streptomyces* son: terpenos, terpenoides, policétidos, péptidos, caprolactonas, butenolidas, xantonas policíclicas, piericidinas, quinonas, macrólidos, alcaloides, ésteres, estreptocordina, lactamas e inhibidores enzimáticos (Solanki *et al.*, 2008; León *et al.*, 2016).

Bacteriocinas. Las bacteriocinas son definidas por algunos autores (Desriac *et al.*, 2010; Cheng *et al.*, 2014; Ibrahem, 2015) como péptidos antimicrobianos sintetizados en los ribosomas de bacterias y algunas arqueas (organismos unicelulares carentes de núcleo), los cuales presentan actividad antimicrobiana contra cepas estrechamente relacionadas con el microorganismo productor, en su mayoría son compuestos estables a temperaturas menores a 10 °C y a pHs ácidos y neutros.

Las bacteriocinas se han considerado como un arma eficiente para proteger y defender nichos ecológicos en los criaderos utilizados en acuicultura, además la capacidad de producir bacteriocinas con alta actividad contra patógenos acuáticos y un espectro específico son consideradas como criterios de selección de probióticos, ya que no es rentable utilizar las bacteriocinas puras en este tipo de ecosistemas. Además, son una alternativa para el uso de antibióticos en acuicultura, para lo cual se recomienda seleccionar cepas bacteriogénicas de origen marino con alta actividad antimicrobiana contra patógenos acuáticos (Desriac *et al.*, 2010), y evaluar que las cepas seleccionadas no presenten genes de resistencia a antibióticos, ya que se puede presentar un problema de seguridad en los criaderos (Cheng *et al.*, 2014).

Las bacteriocinas se clasifican en dos grandes grupos: las que son producidas por bacterias Gram positivas y las producidas por Gram negativas (Álvarez-Cisneros *et al.*, 2017). Existen pocas publicaciones dedicadas a la producción de bacteriocinas por bacterias marinas. Algunas de las bacteriocinas identificadas y aisladas de bacterias presentes en nichos marinos son principalmente aisladas de corales blandos (*Sarcophyton glaucum* Quoy & Gaiward, 1833) (Elahwany *et al.*, 2015), trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) (Lobos *et al.*, 2017), pez negro japonés (*Sparus macrocephalus* Basilewsky, 1855) (Zhang *et al.*, 2013) e invertebrados marinos (ostras, briozoos, moluscos, tunicados, erizos de mar, algas y esponjas de mar) (Christensen & Martin, 2017; Desriac *et al.*, 2010). Entre las bacterias aisladas de fuentes marinas y con capacidad de producir compuestos antimicrobianos se encuentran: *Bacillus subtilis*, *Aeromonas hydrophila*, *Clostridium butyricum*, *Vibrio fluvialis*, *Vibrio mediterranei* (Pujalte & Garay, 1986), Actinobacterias (Gillor *et al.*, 2008; Desriac *et al.*, 2010) y bacterias del ácido láctico (BAL) presentes en la microbiota gastrointestinal de los peces como son: *Lactobacillus acidophilus*, *Streptococcus*, *Carnobacterium maltaromaticum*, *Carnobacterium divergens*, *Leuconostoc lactis*, *Lactococcus lactis* y *Enterococcus faecium* (Zhang *et al.*, 2013; Gómez-Sala *et al.*, 2015; Lobos *et al.*, 2017), teniendo este grupo de bacterias una mayor capacidad de ser utilizadas como parte de un método de bioconservación por su categoría GRAS (Generally Recognize As Safe, por sus siglas en inglés).

Tabla 1. Especies acuaculturales en México, señalando el nombre científico y el nombre común, según la Carta Nacional Acuícola (2012).

Espece	Nombre Científico
Abulón colorado	<i>Haliotis rufescens</i> (Swainson, 1822)
Atún rojo del Atlántico	<i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus, 1758)
Bagre de canal	<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)
Camarón patiblanco	<i>Penaeus vannamei</i> (Boone, 1931)
Carpa	<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)
Carpa china	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> (Valenciennes, 1844)
Carpa plateada	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)
Carpa cabezona	<i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)
Carpa negra	<i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846)
Catán	<i>Atractosteus spatula</i> (Lacepède, 1803)
Cobia	<i>Rachycentron canadum</i> (Linnaeus, 1766)
Corvinón ocelado	<i>Sciaenops ocellatus</i> (Linnaeus, 1766)
Medregal rabo amarillo	<i>Seriola lalandi</i> (Valenciennes, 1833)
Lenguado de California	<i>Paralichthys californicus</i> (Ayes, 1859)
Langosta de agua dulce	<i>Cherax quadricarinatus</i> (Von Martens, 1868)
Langostino de río	<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (De Man, 1879)
Ostión japonés	<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)
Ostra de Cortez	<i>Crassostrea corteziensis</i> (Hertlein, 1951)
Gaspar	<i>Atractosteus tropicus</i> (Gill, 1863)
Pescado blanco	<i>Chirostoma estor</i> (Jordan, 1880)
	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1859)
	<i>Poecilia latipinna</i> (Lesueur, 1821)
	<i>Poecilia velifera</i> (Regan, 1914)
	<i>Pterophyllum scalare</i> (Schultze, 1823)
	<i>Trichogaster trichopterus</i> (Pallas, 1770)
	<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)
	<i>Brachydanio rerio</i> (Hamilton, 1822)
	<i>Xiphophorus helleri</i> (Heckel, 1848)
Peces de Ornato	<i>Gymnocorymbus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)
	<i>Melanochromis johanni</i> (Eccles, 1973)
	<i>Hemigrammus caudovittatus</i> (Eigenmann, 1907)
	<i>Haplochromis fenestratus</i> (Trewavas, 1935)
	<i>Astronotus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)
	<i>Capoeta titteya</i> Deraniyagala, 1929
	<i>Colisa lalia</i> (Hamilton, 1822)
	<i>Neolamprologus leleupi</i> (Poll, 1956)
	<i>Hypostomus plecostomus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Betta splendens</i> (Regan, 1910)
Rana toro	<i>Rana catesbeiana</i> (Shaw, 1802)
Mojarra herbívora	<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)
Tilapia azul	<i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864)
Tilapia del Nilo	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)
Tilapia del Mozambique	<i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852)
Tilapia adolfi	<i>Oreochromis urolepis</i> (Norman, 1922)
Trucha arco iris	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)

Gómez-Sala *et al.* (2015) realizaron un estudio en el cual aislaron bacterias de peces, mariscos y productos de origen marino, encontrando que el género *Enterococcus* tiene una presencia del 72% entre las diferentes fuentes de aislamiento, los genes estructurales de bacteriocinas identificados entre las cepas aisladas son entL50A–entL50B y entP, son pocos los estudios de bacteriocinas obtenidas de bacterias acuáticas que son caracterizadas de forma bioquímica y molecular. Otros estudios, se han enfocado a la aplicación de bacteriocinas producidas por BAL previamente caracterizadas, en productos de importancia económica en la acuicultura como parte de un método de bioconservación para así sustituir los antibióticos sintéticos. Lyapparaj *et al.* (2013) realizaron estudios para optimizar la producción de una bacteriocina producida por *Lactobacillus sp.* MSU3IR con un alto efecto inhibidor contra patógenos de camarón (*S. aureus*, *P. aeruginosa*, *A. hydrophila*, *V. harveyi* Johnson & Shunk, 1936, y *V. parahaemolyticus* Sakazaki, Iwanawi & Fukumi, 1963) y bajo las condiciones utilizadas para el crecimiento de camarones, pero aún faltan estudios de aplicación, principalmente de bacteriocinas producidas por bacterias acuáticas. En la tabla 2 se resumen los principales metabolitos producidos por bacterias probióticas.

BACILLUS COMO PROBIÓTICO EN ACUICULTURA

El género *Bacillus* se ha convertido en los últimos años en un probiótico usado en humanos, productos de origen animal y acuicultura, ya que es reconocido como un microorganismo con potencial antimicrobiano por la diversidad de metabolitos que produce, como son: glucopéptidos, lipopéptidos, péptidos cíclicos, policétidos, enzimas líticas, péptidos no ribosomales y bacteriocinas (Phelan *et al.*, 2012; Álvarez-Cisneros *et al.*, 2017; Kuebutornye *et al.*, 2019). Además, también es utilizado como probiótico para mejorar el crecimiento y captación de nutrientes por su capacidad de sintetizar enzimas digestivas, puede tener efectos inmunorreguladores y de estimulación de la microflora intestinal beneficiosa mejorando así la inmunidad innata y adaptativa del huésped (Van Hai, 2015; Kuebutornye *et al.*, 2019). Algunos mecanismos de inhibición de patógenos reportados por *Bacillus sp.* utilizados como probióticos en acuicultura son: a) despolarización celular por formación de poros en la membrana celular, b) inhibición del crecimiento por competencia en sitios de adhesión, c) inhibición de la expresión de genes de virulencia (quorum sensing), d) producción de enzimas líticas (proteasas, quitinasas, celulasas, β -1,3-glucanasas), e) inducción de antioxidantes como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT) y glutatión peroxidasa (GPx) y f) activando los genes de los moduladores de la inmunidad humoral que pueden actuar a nivel de suero como antibacterianos, por ejemplo la lisozima, peroxidasa, SOD, CAT, pro-

teasas y mieloperoxidasas (MPO), que al aumentar su actividad en el huésped, incrementan la respuesta inmune; o a nivel de la mucosa donde juegan un rol vital en la defensa contra bacterias infecciosas induciendo moléculas que participan en el sistema inmunológico como son: almodulina, interferon, lectina, inmunoglobulinas, agglutinina C, péptidos antimicrobianos, enzimas proteolíticas, y vitelogenina (Kuebutornye *et al.*, 2019; Figura 1).

Las principales especies de *Bacillus* utilizadas como probióticos en acuicultura son: *B. subtilis*, *B. licheniformis*, *B. pumilus* y *B. amylo-liquefacien* aisladas principalmente de suelo, agua de estanque, tracto intestinal de peces, algas marinas, esponjas de mar (Prieto *et al.*, 2012; Yi *et al.*, 2018).

Prieto *et al.* (2012) aislaron cepas de *Bacillus sp.* a partir de algas marinas, arena de mar y agua de mar en Irlanda; identificando a las bacterias marinas como una importante fuente de compuestos antimicrobianos, en particular se identificó la bacteriocina lichenicidina producida por *Bacillus licheniformis* WIT 562, 564 and 566, aisladas de algas (*Polysiphonia lanosa* Tandy, 1931, *Ulva sp.* y *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753, respectivamente).

Las aplicaciones de *Bacillus pumilus* AQAHBS01 aislada de granjas de tilapia del Nilo como probióticos se han estudiado tanto en laboratorio como en granja. La alimentación de peces (aproximadamente 50 g) con pienso que contenía *B. pumilus* viable a concentraciones de 1×10^7 – 10^9 UFC/k de dieta elevó la respuesta inmune de los peces, de acuerdo a la evaluación de su actividad fagocítica y sus niveles de anión superóxido. La tilapia del Nilo también mostró resistencia contra *Streptococcus agalactiae*. Lo cual demostró la aplicación efectiva de *B. pumilus* como probiótico para la resistencia a estreptococosis en condiciones de laboratorio y cultivo en campo (Srisapoom & Areechon, 2017). Cuando se utilizó una mezcla probiótica comercial constituida por *Bacillus subtilis* y *Bacillus licheniformis* con el fin de mejorar el crecimiento, la respuesta inmune y la resistencia a las enfermedades en tilapia *Oreochromis niloticus*, se encontró que con concentraciones en el rango de 3 a 10 g/k de la mezcla probiótica y durante 4 semanas, el aumento de peso, la tasa de crecimiento específico y la proporción de conversión alimenticia se mejoraron. La lisozima, proteasa, antiproteasa, las actividades de superóxido dismutasa y el nivel de inmunoglobulina M fueron significativamente ($P < 0.05$) altos sobre todo a la mayor concentración, tanto en suero como en moco cutáneo. Se mejoró la actividad catalasa y se observaron actividad sérica y mieloperoxidasa tanto en el suero como en el moco de la piel. Se encontró expresión de C-lisozima, proteína de choque térmico 70 y β -defensina. En conclusión, Abarike *et al.*, 2018; consideraron que la aplicación de la mezcla probiótica a 10 g/k puede utilizarse para mejorar el crecimiento y estado inmunológico

Tabla 2.- Principales metabolitos producidos por bacterias probióticas

Metabolito	Microorganismo	Referencia
Bacteriocinas	<i>Lactobacillus sp.</i> <i>Streptococcus sp.</i> <i>Enterococcus sp.</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2013, Gomez-Sala <i>et al.</i> , 2015; Lobos <i>et al.</i> , 2017; Lyapparaj <i>et al.</i> , 2013.
Terpenoides. Alcaloides y policétidos	<i>Pseudomonas alteromonas</i>	Offret <i>et al.</i> , 2016
Antibióticos	<i>Streptomyces</i>	Aponte-Ubillus <i>et al.</i> , 2015; Evangelista-Martínez <i>et al.</i> , 2017

en el cultivo de tilapia. La administración del probiótico de *G. candidum* encapsulado se ha propuesto como una estrategia nutricional, como suplemento alimenticio, para mejorar el rendimiento del crecimiento y estado inmune de alevines de *Labeo rohita* (Amir et al., 2019). Los alevines se alimentaron con una dieta basal suplementada con 10^9 UFC/g de *G. candidum* encapsulado durante once semanas. Los resultados indicaron una mejora significativa en la velocidad de crecimiento y un incremento en las actividades intestinales enzimáticas (proteasa, amilasa y celulasa) e índices hematoinmunológicos. Debido al efecto pronunciado de *G. candidum* encapsulado sobre el crecimiento, estado de salud e inmunidad de *L. rohita* los autores sugieren su aplicación como aditivo en piensos para la alimentación de peces. En la literatura se ha publicado el efecto probiótico de *Bacillus subtilis*, aislado del intestino sano de peces, sobre el esturión de Dabry (*Acipenser dabryanus*). Las cepas aisladas de *B. subtilis* BStH-5 y BStH-19 exhibieron efecto antimicrobiano in vitro contra cuatro bacterias patógenas para el esturión, en las que se incluyen: *Aeromonas hydrophila*, *A. veronii*, *A. media* y *Streptococcus iniae*. Un grupo de esturiones de Dabry se alimentaron con una dieta control y dos grupos se alimentaron con dietas que contenían 2.0×10^8 UFC / g BStH-5 (grupo T1) o BStH-19 (grupo T2) durante 8 semanas. Después de ese lapso se observó una mejora en la tasa de supervivencia después de la infección por *Aeromonas hydrophila*. La capacidad antioxidante en suero aumentó debido a un incremento en la actividad de la superóxido dismutasa y los niveles de IgM se incrementaron con respecto al grupo control. Los niveles séricos de malondialdehído disminuyeron desde la cuarta semana. La suplementación dietética con las cepas probióticas BStH-5 y BStH-19 propiciaron una mayor resistencia a las enfermedades en *A. dabryanus* (Di et al., 2019). Yang et al. (2019) evaluaron los efectos de la suplementación dietética de *Bacillus cereus* como probióticos en el crecimiento, calidad de filete, parámetros bioquímicos séricos e histología intestinal de la carpa de Pengze (*Carassius auratus var. Pengze*). Las carpas se alimentaron con dieta básica (grupo control) y tres dietas suplementadas

con *B. cereus* en dosis de 10^7 , 10^9 y 10^{11} UFC / kg durante 70 días. Durante el experimento se observó que la suplementación de *B. cereus* 10^9 UFC/kg mejoró significativamente el crecimiento comparado con el del grupo control. Se mejoró la textura del músculo, así como la dureza y la sensación de masticabilidad. También se observó un incremento en la inmunidad y la capacidad antioxidante, esto debido a que en suero se aumentó la presencia de la fosfatasa alcalina, glutatión peroxidasa, glutatión reducido y catalasa. A su vez también se observó una reducción significativa en malondialdehído. Una suplementación dietética de *B. cereus* podría promover el crecimiento, elevar la inmunidad y el estado antioxidante de la carpa, y mejorar significativamente la textura del filete de pescado.

Otra área importante de la acuicultura en la que se emplean *B. subtilis* y *B. licheniformis* como probióticos es para la crianza de camarón (*Litopenaeus vannamei* y *Penaeus monodo*). Laranja et al. (2017) demostró con técnicas de Q-PCR, la capacidad probiótica de *Bacillus sp.* JL47 productor de un biopolímero poli-beta-hidroxibutirato (PBH) para sobreinducir los genes (*proPO* y *TGase*) relacionados con el sistema inmune del camarón tigre en su estado post-larvario (*Penaeus monodo*) después de ser infectados con *Vibrio campbellii*. Algunos otros estudios relacionados con el sistema inmune en camarones, se ha realizado con mezclas de cepas de *Bacillus licheniformis* MAT32, *B. subtilis* MAT43 y *B. subtilis subsp. subtilis* GATB1, aisladas de moluscos bivaldos (*Anadara tuberculosa*) y suministrados como probióticos inmunoestimuladores en camarones jóvenes (*Litopenaeus vannamei*) en concentraciones de 1×10^6 a 6×10^6 UFC/ g de alimento, y se obtuvieron mayores tasas de crecimiento a comparación del control conforme aumentaba la concentración de la mezcla de probióticos, además se observó una sobreinducción de los genes *proPO* (propenoloxidas) y *LvToll* (receptor Toll) responsables del sistema inmune en camarón (Sánchez-Ortiz et al., 2015). Por otra parte Madani et al. (2018) evaluaron el efecto de una mezcla de probióticos comerciales (*Bacillus subtilis* y *Bacillus*

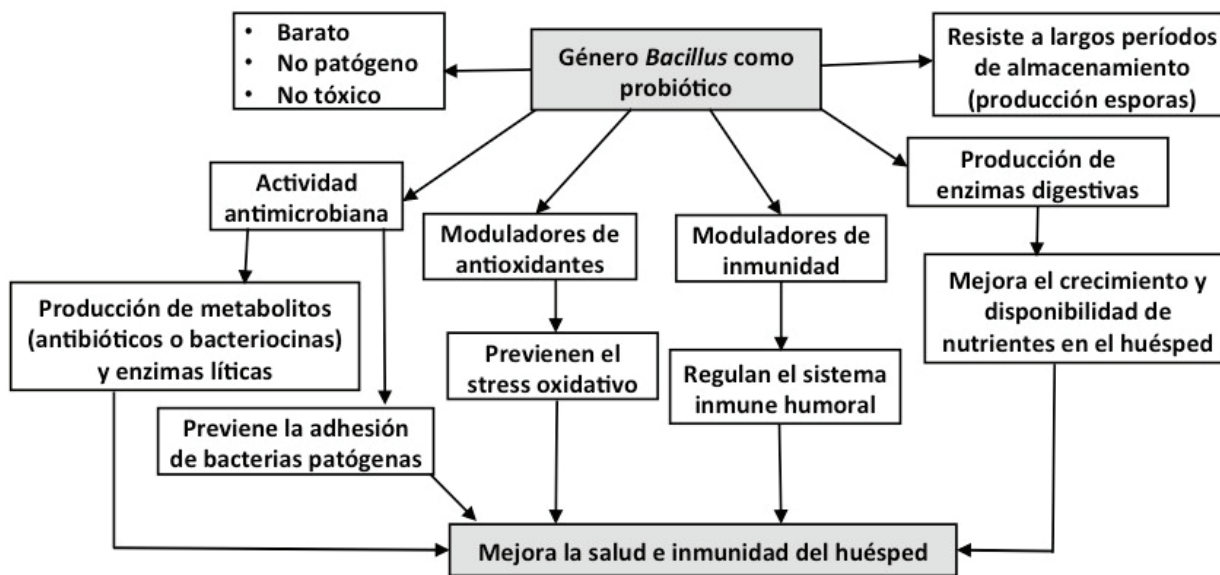


Figura 1. Características que presenta el género *Bacillus* para ser utilizado como probiótico en acuicultura (modificada de Kuebutornye et al., 2019).

licheniformis) en larvas de camarón (*Litopenaeus vannamei*) en concentraciones de 1×10^4 a 1×10^8 UFC/ g de alimento y los resultados obtenidos demostraron que la administración oral de la mezcla comercial tuvo efecto en el crecimiento (peso, tamaño y velocidad específica de crecimiento), composición química con respecto a la concentración de proteína (5.7 g/dL) e inmunoglobulinas (156 mg/dL), y parámetros inmunológicos (hematocitos); obteniendo los mejores resultados en la concentración más alta de la mezcla de *Bacillus*. En la tabla 3 se resumen algunos de los estudios más recientes usando al género *Bacillus* como probióticos.

ADMINISTRACION DE PROBIÓTICOS

La administración de los probióticos se realiza de manera oral o diluidos en el agua o como aditivos alimenticios, por ejemplo, a los camarones se les administra oralmente (Huang *et al.*, 2006). Sin embargo, el método más comúnmente utilizado en la acuicultura es diluís en agua (Hai *et al.*, 2009) ya que la mayoría de los probióticos están diseñados para mezclarse con el alimento (Gomes *et al.*, 2009). Los probióticos como aditivo alimenticio, por ejemplo (*Lactobacillus rhamnosus*), mejoraron la fecundidad del pez cebra (*Danio rerio*) (Gioacchini *et al.*, 2010). Por lo regular los probióticos se pueden agregar directamente al agua (Gram *et al.*, 1999; Hai *et al.*, 2009) como aditivos para ésta (Cha *et al.*, 2013), o en suspensión bacteriana (Gram *et al.*, 1999). Finalmente, el método de inmersión también es útil (Itami *et al.*, 1998).

Los probióticos pueden aplicarse de manera individual o combinados. Se ha observado que los probióticos basados en una sola cepa son menos efectivos que aquellos basados en variedades mixtas (Verschuere *et al.*, 2000; Hai *et al.*, 2009). Por otra parte, los probióticos de múltiples cepas mejoran la protección contra la infección de patógenos. Asimismo, se ha utilizado una combinación de probióticos con prebióticos, inmunoestimulantes o productos vegetales naturales (Hai & Fotedar, 2009). La aplicación combinada de probióticos y prebióticos es conocida como producto simbiótico, puesto que se basa en el principio de proporcionar un probionte con ventaja competitiva sobre poblaciones endógenas competitivas, además de mejorar la supervivencia y la implantación de un suplemento dietético con microorganismos vivos en el tracto digestivo del huésped (Gibson & Roberfroid, 1995). La alimentación simbiótica de *Enterococcus faecalis* y oligosacáridos de manano mostró una mejor relación de conversión alimenticia que la probiótica individual o la aplicación prebiótica sola. Toda vez que las aplicaciones de probióticos, prebióticos y simbióticos han elevado el índice de su-

pervivencia de los animales acuáticos, la salud de estos animales fue mejor en el tratamiento con probióticos, seguido de los que se alimentaron solo con prebióticos o simbióticos.

La encapsulación de los probióticos vivos para la alimentación de los animales acuáticos es una propuesta interesante porque los probióticos pueden permanecer viables o incluso proliferar en la alimentación en vivo (Gatesoupe, 1994). Por lo tanto, el huésped puede adquirir los probióticos de manera directa y efectiva. La concentración de probióticos, por ejemplo, en *Artemia* (Gatesoupe 1994; Hai *et al.*, 2010; Daniels *et al.*, 2013), rotíferos (Gatesoupe, 1997) y copépodos (Sun *et al.*, 2013) podría ser un excelente vehículo para su administración en animales acuáticos (Sun *et al.*, 2013; Daniels *et al.*, 2013). Por ejemplo, se ha encapsulado en *Artemia nauplii* una combinación de *Pseudomonas syrxantha* y *Pseudomona aureoginosa* para langostinos gigantes, *Panesus latisulcatus* (Hai *et al.*, 2010). Copépodos (*Pseudodiaptomus annandale*) es un vector adecuado para probióticos *Bacillus spp.* en larvas de mero *Epinephelus coioides* (Sun *et al.*, 2013).

FUNCIONES DE LOS PROBIÓTICOS

La utilización de probióticos en la acuicultura se ha realizado desde hace varios años, algunas funciones que han sido reportadas son: estimular la respuesta inmune (Nayak, 2010), establecer un ambiente sano en el tracto gastrointestinal (Pandiyani *et al.*, 2013); aumentar significativamente la sobrevivencia de larvas (Luis-Villaseñor *et al.*, 2013); aumentar la resistencia a enfermedades mediante competencia e inmunomodulación, aumentar el apetito y mejorar la conversión alimenticia (Newaj-Fyzul *et al.*, 2014) en reproducción, aumentando la síntesis vitelogenina e induciendo la maduración de los folículos (Banerjee & Kumar, 2017).

Los mecanismos de acción que se le atribuyen a los probióticos son dos fundamentales: 1) la síntesis de moléculas antibacterianas como las bacteriocinas y 2) la exclusión competitiva, bien mediante la inhibición de la adhesión a las células epiteliales intestinales (CEIs) de bacterias potencialmente patógenas o bien bloqueando la unión de toxinas (Romero y Menchan, 2013). Los probióticos también influyen en el ecosistema intestinal al afectar los mecanismos inmunológicos de la mucosa, interactuando con microorganismos comensales o potencialmente patógenos, generando productos metabólicos finales, como ácidos grasos de cadena corta, y comunicándose con las células del huésped utilizando señales químicas. Estos mecanismos pueden conducir al antagonismo de patógenos potenciales (Guarner *et al.*, 2017).

Tabla 3. Principales estudios realizados con el género *Bacillus* como probiótico

Uso	Referencia
Potencial antimicrobiano	Phelan <i>et al.</i> , 2012
Producción de bacteriocinas por <i>Bacillus licheniformes</i>	Prieto <i>et al.</i> , 2012
<i>Bacillus pumilus</i> como probiótico en el cultivo de peces tanto en laboratorio como en campo.	Srisapoom & Areechon, 2017
Mezcla de <i>Bacillus subtilis</i> y <i>B. licheniformis</i> utilizados como probióticos en la crianza de camarón.	Laranja <i>et al.</i> , 2017; Madani <i>et al.</i> , 2018
Mezcla de <i>Bacillus subtilis</i> y <i>Bacillus licheniformis</i> para mejorar el crecimiento y el estado inmunológico en tilapia.	Abarike <i>et al.</i> , 2018
<i>Bacillus subtilis</i> para mejorar la resistencia a 4 bacterias patógenas en esturión.	Di <i>et al.</i> , 2019
<i>Bacillus cereus</i> para aumentar el crecimiento y la inmunidad de carpas.	Yang <i>et al.</i> , 2019

Los probióticos participan en la prevención y tratamiento de enfermedades infecciosas agudas digestivas, enfermedades crónicas intestinales y hepáticas, actúan sobre la función inmune del huésped y la homeostasis intestinal, y pueden modular la microbiota intestinal (Castañeda Guillot, 2018).

Vendrell *et al.* (2008) analizaron el efecto de la suplementación con probióticos sobre el control de la lactococosis en trucha arcoíris, los probióticos se administraron en forma oral por 30 días en una concentración de 10^7 CFU g de alimento. Los resultados mostraron que la suplementación con probióticos redujo la mortalidad de los peces de 78% en el control a 46-54% en los grupos suplementados con probióticos.

La técnica de hibridización fluorescente *in situ* (FISH por sus siglas en inglés) ha sido empleada para enumerar bacterias probióticas y patógenas en el intestino de tilapia (*Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758) cultivadas en un sistema de acuicultura. Del'Duca *et al.* (2013) aislaron 2 bacterias que identificaron como *Bacillus* sp. y *Enterococcus* sp. las cuales inhibieron un gran número de bacterias patógenas (*Aeromonas hydrophila*, *Enterococcus faecalis*, *Edwardsiella tarda*, *Pseudomonas fluorescens* y *Pseudomonas putida* aisladas también del sistema de acuicultura). Al final de 30 días *Bacillus* sp. y *Enterococcus* sp. estuvieron presentes en gran número en el estómago de los peces, sus resultados mostraron que esta técnica demostró un gran potencial para caracterizar bacterias probióticas y mostrar su eficiencia contra bacterias patógenas.

Vieira *et al.* (2013) aislaron cepas del tracto digestivo de camarones marinos que tuvieran características de un probiótico ideal, como son presentar una máxima velocidad de crecimiento, inhibición de patógenos marinos, resistencia de las cepas a NaCl (1.5 y 3%) y resistencia a pH y sales biliares (6-9 y 5% respectivamente). 10 cepas fueron aisladas e identificadas bioquímicamente como *Lactobacillus plantarum* (3), *L. brevis* (3), *Weissella confusa* (2), *Lactococcus lactis* (1), y *L. delbrueckii* (1). Las 3 cepas de *Lactobacillus plantarum* mostraron un gran potencial para ser usadas como probióticos en camarones marinos debido a su amplio espectro de inhibición de patógenos tanto Gram positivos como Gram negativos.

Luis-Villaseñor *et al.* (2013) aislaron 44 colonias diferentes de bacterias del estómago de camarones y ostras, de las cuales solo 2 demostraron tener una actividad citotóxica y una alta tolerancia a la sal, las cepas fueron identificadas como *Burkholderia ceparia* (estómago de camarones) y *Pseudomonas aeruginosa* (estómago de ostras). Cuando se adicionó la mezcla de las 2 cepas en un cultivo de larvas de camarones *L. vannamei* (Boone, 1931) la sobrevivencia de las larvas aumentó en un 50.15% comparado al 20% del control.

Pannu *et al.* (2014) estudiaron el efecto de probióticos y extractos de plantas sobre 11 bacterias patógenas de peces, las cuales eran resistentes a antibióticos, todo esto se realizó *in vitro* utilizando el método de difusión. Aunque sí se observaron halos de inhibición del rango de 1.1 a 2.433 cm, los autores concluyeron que se necesitan más estudios tanto *in vivo* como *in vitro* para poder conocer el efecto y dosis para ser usados en las granjas de peces.

Sánchez-Ortiz *et al.* (2015) aislaron e identificaron bacterias del tracto gastrointestinal de adultos de almejas "pata de mula" con potencial probiótico para el cultivo de camarón *Litopenaeus vannamei*, se seleccionaron siete bacterias, tres con alto grado de hidrofobicidad

(>60% de adherencia a p-xileno) y cuatro con hidrofobicidad media, concluyendo que las cepas aisladas de *A. tuberculosa* tuvieron un efecto benéfico sobre el crecimiento y respuesta inmune de *L. vannamei*, por lo que tienen potencial como probióticos en la acuicultura de organismos marinos.

Kaktcham *et al.* (2017) aislaron e identificaron bacterias lácticas del intestino de la carpa común y la tilapia del Nilo en Camerún, encontrando que las bacterias lácticas poseen una potente actividad antimicrobiana extracelular, esto por la producción de ácidos orgánicos y bacteriocinas. La especie predominante encontrada fue *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* 42.85%. Posteriormente, estos mismos autores evaluaron las características probióticas de estas bacterias encontrando que las cepas son tolerantes a pH bajo, sobreviven en la presencia de bilis y en jugo gástrico simulado, no tienen actividad hemolítica, no producen aminos biogénicos y no muestran resistencia a antibióticos lo que confirma su aplicación como probióticos en la acuicultura (Kaktcham *et al.*, 2018).

En los últimos años se ha utilizado a los probióticos en una nueva área que es la de reproducción, ha sido reportado que los probióticos aumentan la reproducción de los peces debido a que aumentan la síntesis vitelogenina, inducen la maduración de los folículos e incrementan el índice GSI, sin embargo, los mecanismos no son claros. Es necesario seguir investigando en este campo (Banerjee & Kumar, 2017).

Una de las tecnologías que se está utilizando actualmente es la del biofloc, la cual junto con los probióticos tiene el objetivo de aumentar la sobrevivencia de animales acuáticos debido a que se evita la contaminación del agua siendo amigable con el medio ambiente, aunque su acción no es conocida todavía, se cree que evita la reducción de microorganismos patógenos (Daniel & Nageswari, 2017).

GÉNERO STREPTOMYCES. PHYLLUM ACTINOBACTERIA

Los actinomicetos son bacterias filamentosas prolíficas Gram positivas que se encuentran ampliamente dispersas en el ambiente, como puede ser suelo, agua estancada y estiércol, aunque recientemente es muy frecuente su aislamiento en ecosistemas marinos (Quiñones-Aguilar *et al.*, 2016); tienen similitud con los hongos, por su morfología, tipo de reproducción y crecimiento en cultivos sólidos y líquidos ya que presenta crecimiento micelar filamentosos formado por hifas enramadas no septadas en medios sólidos y líquidos (Martínez *et al.*, 2017; León *et al.*, 2016). Principalmente el género *Streptomyces* sp. es de interés en biotecnología por su potencial de producir diversos metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana (antibióticos), antitumoral, inmunoestimulante, antiparasitaria, sideróforos, y exoenzimas, entre otros, los cuales en un medio acuático contribuyen en la reducción de patógenos como: *Vibrio* sp., *Aeromonas hydrophila*, *Edwardsiella tarda* y *Aeromonas sobria*; y de la materia orgánica (León *et al.*, 2016; Tan *et al.*, 2016). La principal fuente de aislamiento de *Streptomyces* es el sedimento marino, pero recientemente León *et al.* (2016) aislaron 3 cepas potenciales como probióticos en acuicultura a partir de *Argopecten purpuratus* Lamarck, 1819 (pectínidos o vieiras).

Dharmaraj & Dhevendaran (2010) realizaron el primer estudio utilizando el género *Streptomyces* aislado de esponjas marinas como probiótico para aumentar el crecimiento del pez ornamental *Xiphophorus helleri* (Heckel, 1848). Después de 50 días del experimento, los pa-

rámetros de crecimiento, tasa de crecimiento, crecimiento relativo y eficiencia de conversión del alimento fue significativamente más alta en los animales alimentados con probióticos teniendo unos animales más grandes que el control. Ellos concluyeron que las aplicaciones de *Streptomyces* como probiótico deberían jugar un papel importante en la nutrición en la acuicultura. Se ha determinado también el potencial antimicrobiano de actinomicetos marinos frente a cepas *S. aureus* meticilino-resistentes (MRSA) y *E. faecalis* vancomicina-resistentes (VRE) encontrando que los porcentajes inhibitorios fueron superiores a 85% para ambos patógenos con halos de inhibición mayores a 69 y 78 mm de diámetro para MRSA y VRE respectivamente (León *et al.*, 2011).

García-Bernal *et al.* (2015) aislaron 3 actinomicetos de sedimentos marinos que mostraron buenas características probióticas utilizando técnicas *in vitro* que pueden ser fácilmente implementadas en diferentes instituciones alrededor del mundo.

El género *Streptomyces* ha demostrado tener efectos probióticos entre los cuales se encuentra la producción de compuestos antagonistas, actividad antivirulencia, actividad antiviral, secreción de exoenzimas, aumenta el crecimiento de los peces, tienen una tolerancia a pH bajos y resisten enzimas intestinales, protección contra patógenos, etc. Sin embargo, se menciona que también tienen 2 grandes limitaciones: la primera es que producen 2 compuestos terpenoides los cuales producen olores y sabores desagradables que tienen un efecto negativo en la acuicultura, pero se ha demostrado que un tratamiento con ozono es un buen removedor de olores, por lo que podría ser una alternativa. La segunda es que existe un riesgo de transferencia de genes resistentes a antibióticos, el cual es un argumento contra el uso de *Streptomyces* en la acuicultura. Sin embargo, ha sido reportada la resistencia a antibióticos de cepas de *Lactobacillus*, *Bifidobacterium* y *Bacillus* comúnmente usadas como probióticos (Tan *et al.*, 2016).

Yang & Sun (2016) desarrollaron el primer agente anti-Vibrio debido a que éste es el patógeno más serio en la acuicultura marina. El extracto crudo de seis *Streptomyces sp.* NHF165 inhibe drásticamente el crecimiento celular de 2 especies de *Vibrio*, la actinonina fue identificada como el componente funcional y que su efecto es dependiente de la dosis empleada. Los autores concluyeron que los *Streptomyces sp.* de origen marino pueden producir actinonina con actividad anti *Vibrio*.

La actividad antimicrobiana contra cepas de *Vibrio sp.* se debe principalmente a la presencia de sideróforos, los cuales son agentes quelantes que pueden competir en ambientes acuáticos por hierro, provocando así una reducción en la tasa de crecimiento de las cepas patógenas que necesitan hierro como parte de sus requerimientos nutricionales (Ahmed & Holmstrom, 2014). Prakashwadekar & Dharmadhikari (2015), reportaron el potencial de 5 actinomicetos productores de bacteriocinas que mostraron un amplio espectro de actividad antibacteriana contra patógenos. En la última década se han resaltado otros posibles usos de actinomicetos marinos, como es la producción de antibióticos para ser incorporados en alimentos de camarones para controlar al virus causante de la mancha blanca (WSSV, por sus siglas en inglés), control de biopelículas causantes de vibriosis, incorporación en alimento para aumentar la sobrevivencia de *Artemia nauplii* y *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 (langostino jumbo) (Tan *et al.*, 2016).

CONCLUSIONES

El recambio de las unidades de producción hacia una mayor tecnificación y control tendientes a la sustentabilidad y pesca responsable, incluye la investigación y aplicación de líneas biotecnológicas que promuevan la calidad y cantidad de la producción acuícola. Una alternativa probada para incrementar la sanidad y la producción acuícola de alimentos inocuos, es el desarrollo, investigación y aplicación de probióticos.

La investigación y utilización de especies nativas, no sólo debe considerarse en el ámbito de producción alimentaria y económica, sino también como procesos integrados a la conservación de la biodiversidad.

Para el caso de México, el potencial acuacultural con base en la aplicación de probióticos debe considerarse como crucial en función de que:

- promueve el manejo y la utilización racional de los recursos acuáticos, la rehabilitación ambiental y la conservación ecológica y b) disminuye y amortigua el impacto ambiental que generan los procesos de producción y fomenta la producción de alimentos en calidad y disponibilidad en el contexto de la seguridad alimentaria. Sin embargo, es necesario realizar más investigaciones sobre este tema.

REFERENCIAS

- ABARIKE, E. D., J. CAIA, Y. LUA, H. YUA, L. CHEND, J. JIANA, J. TANGA, L. JUND, K.A. KJEBUTORNYE. 2018. Effects of a commercial probiotic BS containing *Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis* on growth, immune response and disease resistance in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Fish and Shellfish Immunology* 82: 229-238. DOI:10.1016/j.fsi.2018.08.037
- AHMED, E. & S. J. HOLMSTROM. 2014. Siderophores in environmental research: roles and applications. *Microbial Biotechnology* 7:196-208. DOI: 10.1111/1751-7915.12117
- ÁLVAREZ-CISNEROS, Y. M., F. J. FERNÁNDEZ & E. P. ALQUICIRA. 2017. Characteristics of antibacterial peptides produced by bacteria. In: Méndez-Vilas, A. (ed.). *Antimicrobial research: Novel bioknowledge and educational programs*. Formatex research center, pp. 35-45.
- AMIR, I., A. ZUBERI, M. KAMRAN, M. IMRAN, M.U.H. MURTAZA. 2019. Evaluation of commercial application of dietary encapsulated probiotic (*Geotrichum candidum* QAUGC01): Effect on growth and immunological indices of rohu (*Labeo rohita*, Hamilton 1822) in semi-intensive culture system. *Fish and Shellfish Immunology* 95: 464-472. DOI:10/1016/j.fsi.2019.11.011
- ANUARIO ESTADÍSTICO DE PESCA. 2011 *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 201*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 305 p.
- APONTE-UBILLUS, J., J. L. LEÓN QUISPE, R. ROJAS DURÁN, S. MONTERO TRUJILLO & L. LOAYZA SALAZAR. 2015. Actividad antimicrobiana y sinérgica de metabolitos producidos por *Streptomyces erythrogriseus* cepa M10-77 de origen marino. *Revista de la Sociedad Venezolana de Microbiología* 35: 13-19.

- BALCAZAR, J. L., I. DE BLAS, I. RUIZ-ZARZUELA, D. CUNNINGHAM, D. VENDRELL Y J. L. MUZQUIZ. 2006. The role of probiotics in aquaculture. *Veterinary Microbiology* 114:173-186. DOI: 10.1016/j.vetmic.2006.01.009
- BANERJEE, G. & R. A. KUMAR. 2017. The advancement of probiotics research and its application in fish farming industries. *Research in Veterinary Sciences* 115: 66-77. DOI: 10.1016/j.rvsc.2017.01.016
- CARTA NACIONAL ACUICOLA. 2012. *Actualización de la Carta Nacional Acuicola (segunda sección)*. Diario Oficial de la Federación. México. Septiembre 9: 33-112.
- CASTAÑEDA GUILLOT, C. 2018. Probióticos, puesta al día. *Revista Cubana de Pediatría* 90: 286-298.
- COMISIÓN NACIONAL DE ACUACULTURA Y PESCA. 2017. *Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2017*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Pesca. México. 234 p. También disponible en la página web: <https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>
- CHA, J. H., S. RAHIMNEJAD, S. Y. YANG, K. W. KIM & K. J. LEE. 2013. Evaluations of *Bacillus spp.* as dietary additives on growth performance, innate immunity and disease resistance of olive flounder (*Paralichthys olivaceus*) against *Streptococcus iniae* and as water additives. *Aquaculture* 402-403: 50-57. DOI:10.1016/j.aquaculture.2013.03.030
- CHENG, G., H. HAO, S. XIE, X. WANG, M. DAI, L. HUANG & Z. YUAN. 2014. Antibiotic alternatives: the substitution of antibiotics in animal husbandry. *Frontiers in microbiology* 106:606-622. DOI:10.3389/fmicb.2014.00217
- CHRISTENSEN, A. & G. D. MARTIN. 2017. Identification and bioactive potential of marine microorganisms from selected Florida coastal areas. *Microbiology Open* 6 (4): e00448. DOI: 10.1002/mb03.448.
- DANIEL, N. & P. NAGESWARI. 2017. Exogenous probiotics on biofloc based Aquaculture: A Review. *Current Agriculture Research Journal* 5 (1): 88-107.
- DANIELS, C. L., D. L. MERRIFIELD, E. RINGØ & S. J. DAVIES. 2013. Probiotic, prebiotic and synbiotic applications for the improvement of larval European lobster (*Homarus gammarus*) culture. *Aquaculture* 416-417: 396-406. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2013.08.001
- DEL'DUCA, A., C. D. EVANGELISTA, D. C. GALUPPO & P. C. ABREU. 2013. Evaluation of the presence and efficiency of potential probiotic bacteria in the gut of tilapia (*Oreochromis niloticus*) using the fluorescent in situ hybridization technique. *Aquaculture* 388-391: 115-121. DOI:10.1016/j.aquaculture.2013.01.019
- DESRIAC, F., D. DEFER, N. BOURGOUGNON, B. BRILLET, P. LE CHEVALIER & Y. FLEURY. 2010. Bacteriocin as weapons in the marine animal-associated bacteria warfare: inventory and potential applications as an aquaculture probiotic. *Marine drugs* 8 (4): 1153-1177. DOI:10.3390/md8041153.
- DHARMARAJ, S., & K. DHEVENDARAN, 2010. Evaluation of *Streptomyces* as a probiotic feed for the growth of ornamental fish *Xiphophorus helleri*. *Food Technology and Biotechnology* 48 (4): 497-504. DOI:10.3856/vol43-issue1-fulltext-11
- DI, J., Z. CHUB, S. ZHANG, J. HUANG, H. DUB & Q. WEI. 2019. Evaluation of the potential probiotic *Bacillus subtilis* isolated from two ancient sturgeons on growth performance, serum immunity and disease resistance of *Acipenser dabryanus*. *Fish and Shellfish Immunology* 93: 711-719. DOI:10.1016/j.fsi.2019.08.020
- ELAHWANY, A., H. A. GHOZLAN, H. A. ELSHARIF & S. A. SABRY. 2015. Phylogenetic diversity and antimicrobial activity of marine bacteria associated with the soft coral *Sarcophyton glaucum*. *Journal of basic microbiology* 55 (1): 2-10. DOI:10.1002/jobm.201300195.
- EVANGELISTA-MARTÍNEZ, Z., E. QUINONES-AGUILAR & G. RINCÓN-MARTÍNEZ. 2017. Potencial biotecnológico de las actinobacterias aisladas de suelos de México como fuente natural de moléculas bioactivas: compuestos antimicrobianos y enzimas hidrolíticas. *Temas de Ciencia y Tecnología* 21: 39-51.
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS). 2018. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Cumplir los objetivos de desarrollo sostenible*. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. Roma, Italia. 250 p. También disponible en la página web: <http://www.fao.org/3/i9540es/i9540ES.pdf>
- FAO/WHO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS- WORLD HEALTH ORGANIZATION). 2001. *Health and nutritional properties of probiotics in food including powder milk with live lactic acid bacteria*. Food and Agriculture Organization and World Health Organization Joint report. Disponible en línea en: <http://www.fao.org/3/a-a0512e.pdf> (consultado el 7 febrero 2018).
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS). 2005. *Visión general del sector acuícola nacional*. México. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. Roma, Italia. 21 p. También disponible en la página: http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_mexico/es#tcN700C5
- FERREIRA, G. S., N. C. BOLÍVAR, S. A. PEREIRA, C. GUERTLER, F. D. N. VIEIRA, J. L. P. MOURIÑO & W. Q. SEIFFERT. 2015. Microbial biofloc as source of probiotic bacteria for the culture of *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 448: 273-279. DOI:10.1016/j.aquaculture.2015.06.006
- GARCÍA-BERNAL, M., A. I. CAMPA-CÓRDOVA, P. E. SAUCEDO, M. CASANOVA-GONZÁLEZ, R. MEDINA-MARRERO & J. M. MAZÓN-SUÁSTEGUI. 2015. Isolation and in vitro selection of actinomycetes strain as potential probiotics for aquaculture. *Veterinary World* 8 (2): 170-176. DOI:10.14202/vetworld.2015.170-176.
- GATESOUE, F. J. 1994. Lactic acid bacteria increase the resistance of turbot larvae, *Scophthalmus maximus*, against pathogenic *Vibrio*. *Aquatic Living Resource* 7:277-282.
- GATESOUE, F. J. 1997. Siderophore production and probiotic effect of *Vibrio sp.* Associated with turbot larvae, *Scophthalmus maximus*. *Aquatic Living Resource* 10: 239-246.
- GIBSON, G. R. & M. B. ROBERFROID. 1995. Dietary modulation of the human colonic microbiota: introducing the concept of prebiotics. *Journal of Nutrition* 125: 1401-1412. DOI:10.12691/jfnr-1-3-1
- GILLOR, O., A. ETZION & M. A RILEY. 2008. The dual role of bacteriocins as anti-and probiotics. *Applied microbiology and biotechnology* 81 (4): 591-606. DOI:10.1007/s00253-008-1726-5.

- GIOACCHINI, G., F. MARADONNA, F. LOMBARDO, D. BIZZARO, I. OLIVOTTO & O. CARNEVALI. 2010. Increase of fecundity by probiotic administration in zebra fish (*Danio rerio*). *Reproduction* 140: 953-959. DOI:10.1530/REP-10-0145
- GOMES, L. C., R. P. BRINN, J. L. MARCON, L. A. DANTAS, F. R. BRAND, J. S. DE ABREU, P. E. M. LEMOS & D. M. MCCOMB. 2009. Benefits of using the probiotic EfinoL during transportation of cardinal tetra, *Paracheirodon axelrodi* (Schultz), in the Amazon. *Aquatic Research* 40: 157-165.
- GÓMEZ-SALA, B., E. MUÑOZ-ATIENZA, J. SÁNCHEZ, A. BASANTA, C. HERRANZ, P. E. HERNÁNDEZ & L. M. CINTAS. 2015. Bacteriocin production by lactic acid bacteria isolated from fish, seafood and fish products. *European Food Research and Technology* 241 (3): 341-356. DOI:10.1007/s00217-015-2465-3
- GRAM, L., J. MELCHIOSEN, B. SPANGGAARD, I. HUBER & T. NIELSEN. 1999. Inhibition of *Vibrio anguillarum* by *Pseudomonas fluorescens* strain AH2-a possible probiotic treatment of fish. *Applied Environmental Microbiology* 65: 969-973.
- GUARNER, F., M. E. SANDERS, R. ELIAKIM, R. FEDORAK, A. GANGL, J. GARISCH, P. KAUFMANN, T. KARAKAN, A. G. KHAN, N. KIM, J. A. DE-PAULA, B. RAMAKRISHNA, F. SHANAHAN, H. SZAJEWSKA, A. THOMPSON & A. LE-MAIR. 2017. *Probióticos y Prebióticos*. Guías Mundiales de la Organización Mundial de Gastroenterología. 35 p. También disponible en la página web <https://www.worldgastroenterology.org/UserFiles/file/guidelines/probiotics-and-prebiotics-spanish-2017.pdf>
- HAI, N. V. 2015. The use of probiotics in aquaculture. *Journal of Applied Microbiology* 119: 917-935. DOI:10.1111/jam.12886
- HAI, N.V. & R. FOTEDAR. 2009. Comparison of the effects of the prebiotics (Bio-Mos and [beta]-1,3-D-glucan) and the customised probiotics (*Pseudomonas synxantha* and *P. aeruginosa*) on the culture of juvenile western king prawns (*Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1896). *Aquaculture* 289: 310-316. DOI:10.1016/j.aquaculture.2009.02.001
- HAI, N. V., N. BULLER & R. FOTEDAR. 2009. Effects of probiotics (*Pseudomonas synxantha* and *P. aeruginosa*) on the growth, survival and immune parameters of juvenile western king prawns (*Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1896). *Aquatic Research* 40: 590-602.
- HAI, N. V., N. BULLER & R. FOTEDAR. 2010. Encapsulation capacity of *Artemia* nauplii with customised probiotics for use in the cultivation of western king prawns (*Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1896). *Aquatic Research* 41: 893-903.
- HONG, H. A. & S. M. CUTTINGS. 2005. The use of bacterial spore formers as probiotics. *FEMS Microbiology Reviews* 29 (4): 813-835. DOI:10.1016/j.femsre.2004.12.001
- HUANG, X., H. ZHOU & H. ZHANG. 2006. The effect of *Sargassum fusiforme* polysaccharide extracts on vibriosis resistance and immune activity of the shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*. *Fish Shellfish Immunology* 20: 750-757. DOI:10.1016/j.fsi.2005/09.008
- IBRAHEM, M. D. 2015. Evolution of probiotics in aquatic world: potential effects, the current status in Egypt and recent perspectives. *Journal of advanced Research* 6 (6): 765-791. DOI:10.1016/j.jare.2013.12.004.
- INZUNZA-MONTOYA, A. 2014. La maricultura es la industria del futuro. In: Cámara de Diputados & Poder Legislativo Federal (eds.). *Acuicultura. Alternativa para la Seguridad Alimentaria*. LXII Legislatura. México, 37: 13-19.
- ITAMI, T., M. ASANO, K. TOKUSHIGE, K. KUBONO, A. NAKAGAWA, A. N. TAKENO, H. NISHIMURA & M. MAEDA. 1998. Enhancement of disease resistance of kuruma shrimp, *Penaeus japonicus*, after oral administration of peptidoglycan derived from *Bifidobacterium thermophilum*. *Aquaculture* 164: 277-288.
- KAKTCHAM, P. M., J. B. TEMGOUA, F. N. ZAMBOU, G. DIAZ-RUIZ, C. WACHER & M. L. PÉREZ-CHABELA. 2018. In vitro evaluation of the probiotic and safety properties of bacteriocinogenic and non-bacteriocinogenic lactic acid bacteria from the intestines of Nile tilapia and common carp for their use as probiotics in aquaculture. *Probiotics and Antimicrobials Proteins* 10 (1): 98-109. DOI:10.1007/s12602-017-9312-8
- KAKTCHAM, P. M., J. B. TEMGOUA, F. N. ZAMBOU, G. DIAZ-RUIZ, C. WACHER & M. L. PÉREZ-CHABELA. 2017. Qualitative analyses of the bacterial microbiota of rearing environment, tilapia and common carp cultures in earthen ponds and inhibitory activity of its lactic acid bacteria on fish spoilage and pathogenic bacteria. *World Journal of Microbiology & Biotechnology* 33-32:1-12. DOI:10.1007/s11274-016-2197-y
- KESARCODI-WATSON, A., H. KASPAR, M. J. LATEGAN & L. GIBSON. 2008. Probiotics in aquaculture: the need, principles and mechanisms of action and screening processes. *Aquaculture* 274: 1-14.
- KUEBUTORNYE, F. K., E. D. ABARIKE & Y. LU. 2019. A review on the application of *Bacillus* as probiotics in aquaculture. *Fish & shellfish immunology* 87: 820-828. DOI:10.1016/j.fsi.2019.02.010
- LARANJA, J. L. Q., E. C. AMAR, G. L. LUDEVESE-PASCUAL, Y. NIU, M. J. GEAGA, P. DE SCHRUYVER & P. BOSSIER. 2017. A probiotic *Bacillus* strain containing amorphous poly-beta-hydroxybutyrate (PHB) stimulates the innate immune response of *Penaeus monodon* postlarvae. *Fish & shellfish immunology* 68: 202-210. DOI:10.1016/j.fsi.2017.07.023
- LAUZON, H. L., S. GUDMUNSDOTTIR, M. H. PEDERSEN, B. B. BUDDE, B. K. GUDMUNSDOTTIR. 2008. Isolation of putative probiotics from cod rearing environment. *Veterinary Microbiology* 32: 328-339.
- LEÓN, J., J. J. APONTE, R. ROJAS, D. L. CUADRA, N. AYALA, G. TOMAS, M. GUERRERO. 2011. Estudio de actinomicetos marinos aislados de la costa central del Perú y su actividad antibacteriana frente a *Staphylococcus aureus* meticilina resistentes y *Enterococcus faecalis* vancomicina resistentes. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública* 28 (2): 237-246.
- LEÓN, J., J. J. D. APONTE, N. CUADRA, L. GALINDO, M. JARAMILLO, M. VALLEJO & E. MARGUET. 2016. Actinomicetos aislados de *Argopecten purpuratus* productores de enzimas extracelulares y con actividad inhibitoria de patógenos marinos. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51 (1): 69-80. DOI:10.4067/S0718-19572016000100007.
- LOBOS, O., A. BARRERA & C. PADILLA. 2017. Microorganisms of the intestinal microbiota of *Oncorhynchus mykiss* produce antagonistic substances against bacteria contaminating food and causing disease in humans. *Italian Journal of Food Safety* 6 (2). DOI:10.4081/ijfs.2017.6240.

- LUIS-VILLASEÑOR, I. E., A. I. CAMPA-CÓRDOVA, N. HUERTA-ALDAZ, A. LUNA-GONZÁLEZ, J. M. MAZÓN-SUASTEGUI & F. FLORES-HIGUERA. 2013. Effect of beneficial bacteria on larval culture of Pacific whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *African Journal of Microbiology Research* 7 (27): 3741-3748. DOI:10.5897/AJMR12.1360
- LYAPPARAJ, P., T. MARUTHIAH, R. RAMASUBBURAYAN, S. PRAKASH, C. KUMAR, G. IMMANUEL & A. PALAVESAM. 2013. Optimization of bacteriocin production by *Lactobacillus* sp. MSU3IR against shrimp bacterial pathogens. *Aquatic biosystems* 9 (1): 12. DOI:10.1186/2046-9063-9-12.
- MADANI, N. S. H., T. J. ADORIAN, H. GHAFARI-FARSANI & S. H. HOSEINIFAR. 2018. The effects of dietary probiotic Bacilli (*Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis*) on growth performance, feed efficiency, body composition and immune parameters of whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) postlarvae. *Aquaculture Research* 49: 1926-1933. DOI:10.1111/are.13648.
- MARQUES, A., T. H. THANH, P. SORGELOOS, P. BOSSIER. 2006. Use of microalgae and bacteria to enhance protection of gnotobiotic *Artemia* against different pathogens. *Aquaculture* 258: 116-126. DOI:10.1016/j.aquaculture.2006.004.021
- MARTÍNEZ, Z. E., E. E. Q. AGUILAR, G. R. ENRÍQUEZ. 2017. Potencial biotecnológico de las actinobacterias aisladas de suelos de México como fuente natural de moléculas bioactivas: compuestos antimicrobianos y enzimas hidrolíticas. *Temas de Ciencia y Tecnología* 21(63): 39-51.
- MONROY-DOSTA, M. C., T. CASTRO-BARRERA, J. CASTRO-MEJÍA, G. CASTRO-MEJÍA & R. DE LARA-ANDRADE. 2012. Beneficios del uso de la flora bacteriana intestinal de los organismos acuáticos. *Contactos* 85:11-18.
- MUÑOZ-ATIENZA, E., B. GÓMEZ-SALA, C. ARAÚJO, C. CAMPANERO, R. DEL CAMPO, P. E. HERNÁNDEZ & L. M. CINTAS. 2013. Antimicrobial activity, antibiotic susceptibility and virulence factors of lactic acid bacteria of aquatic origin intended for use as probiotics in aquaculture. *BMC microbiology* 13 (1): 15. DOI:10.1186/1471-2180-13-15.
- NASS, K., T. NAESS & T. HARBOE. 1992. Enhanced first feeding of halibut larvae *Hippoglossus hippoglossus* L. in green water. *Aquaculture* 105: 143-156.
- NAVAK, S. K. 2010. Probiotics and immunity: A fish perspective. *Fish Shellfish Immunology* 29: 2-14. DOI:10.1016/j.fsi.2010.02.017
- NEWAJ-FYZUL, A., A. H. AL-HARBI & B. AUSTIN. 2014. Review: Developments in the use of probiotics for disease control in aquaculture. *Aquaculture* 431: 1-11. DOI:10.1016/j.aquaculture.2013.08.026
- OFFRET, C., F. DESRIAC, P. LE CHEVALIER, J. MOUNIER, C. JÉGOU & Y. FLEURY. 2016. Spotlight on antimicrobial metabolites from the marine bacteria *Pseudoalteromonas*: chemodiversity and ecological significance. *Marine drugs* 14 (7): 129.
- PANDIYAN, P., D. BALARAMAN, R. THIRUNAVUKKARASU, E. J. G. GNANA, K. SUBARAMANIAN, S. MANIKKAM, B. SADAYAPPANA. 2013. Probiotics in aquaculture. *Drug Invention Today* 5: 55-59. DOI:10.1016/j.dit.2013.03.003
- PANNU, R., S. DAHIYA, V. P. SABHLOK, D. KUMAR, V. SARSAR, S. K. GAHLAWAT. 2014. Effect of probiotics, antibiotics, and herbal extracts against fish bacterial pathogens. *Ecotoxicology and Environmental Contamination* 9 (1): 13-20. DOI:10.5132/eec.2014.01.002
- PARK, S. C., I. SHIMAMURA, M. FUKUNAGA, K. MORI & T. NAKAI. 2000. Isolation of bacteriophages specific to a fish pathogen, *Pseudomonas pleco-glossida*, as a candidate for disease control. *Applied Environmental Microbiology* 66: 1416-1422.
- PARKER, R. B. 1974. Probiotics: the other half of the antibiotic story. *Animal Nutrition Health* 29: 4-8.
- PHELAN, R. W., J. A. O'HALLORAN, J. KENNEDY, J. P. MORRISSEY, A. D. W. DOBSON, F. O'GARA & T. M. BARBOSA. 2012. Diversity and bioactive potential of endospore-forming bacteria cultured from the marine sponge *Haliclona simulans*. *Journal of applied microbiology* 112 (1): 65-78. DOI:10.1111/j.1365-2672.2011.05173.
- PRAKASHWADEKAR, B. & S. M. DHARMADHIKARI. 2015. Screening of marine actinomycetes as probiotics for production of bacteriocin. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 4 (11): 414-421.
- PRIETO, M. L., L. O'SULLIVAN, S. P. TAN, P. MC-LOUGHLIN, H. HUGHES, P. M. O'CONNOR & G. E. GARDINER. 2012. Assessment of the bacteriocinogenic potential of marine bacteria reveals lichenicidin production by seaweed-derived *Bacillus* spp. *Marine drugs* 10 (10): 2280-2299. DOI:10.3390/md10102280.
- QUIÑONES-AGUILAR, E. E., Z. EVANGELISTA-MARTÍNEZ & G. RINCÓN-ENRÍQUEZ. 2016. Los actinomicetos y su aplicación biotecnológica. *Elementos* 101: 59-64.
- RAO, B. M. & K. V. LALITHA. 2015. Bacteriophages for aquaculture: are they beneficial or inimical. *Aquaculture* 437: 146-154.
- ROMERO, M. & L. MENCHAN. 2013. Probióticos: nuevas líneas de investigación y aplicaciones terapéuticas en patología digestiva. *Nutrición Hospitalaria* 28: 46-48.
- SAGARPA. 2013. *Carta Nacional Acuícola 2013*. Diario Oficial de la Federación. México. Septiembre 9: 1-68.
- SÁNCHEZ-ORTIZ, A. C., A. LUNA-GONZÁLEZ, A. I. CAMPA-CÓRDOVA, R. ESCAMILA-MONTES, M. C. FLORES-MIRANDA & J. M. MAZÓN-SUASTEGUI. 2015. Isolation and characterisation of potential probiotic bacteria from pustulose ark (*Anadara tuberculosa*) suitable for shrimp farming. *Latin American Journal of Aquatic Research* 43 (1): 123-136.
- SOLANKI, R., M. KHANNA & R. LAL. 2008. Bioactive compounds from marine actinomycetes. *Indian Journal of microbiology* 48(4): 410-431.
- SRISAPOOME, P. & N. AREECHON. 2017. Efficacy of viable *Bacillus pumilus* isolated from farmed fish on immune responses and increased disease resistance in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): Laboratory and on-farm trials. *Fish & Shellfish Immunology* 67:199-210. DOI:10.1016/j.fsi.2017.06.018
- SORROZA-OCHOA, L. 2012. Propuesta de nuevas cepas probióticas para uso en acuicultura. Tesis Doctoral, Instituto Universitario de Sanidad Animal y Seguridad Alimentaria, Universidad de las Palmas. Gran Canaria, España. 97 p.
- SUN, Y. Z., H. L. YANG, K. P. HUANG, J. D. YE, C. X. ZHANG. 2013. Application of autochthonous *Bacillus* bioencapsulated in copepod to group *Epinephelus coioides* larvae. *Aquaculture* 392-395: 44-50. DOI:10.1016/j.aquaculture.2013.01.037

- TAN, L. T. H., K. G. CHAN, L. H. LEE & B. H. GOH. 2016. Streptomyces bacteria as potential probiotics in aquaculture. *Frontiers in microbiology* 7: 1-8. DOI:10.3389/fmicb.2016.00079.
- VAN HAI, N. 2015. Research findings from the use of probiotics in tilapia aquaculture: a review. *Fish Shellfish Immunology* 45: 592-597. DOI: 10.1016/j.fsi. 2015.05.026.
- VENDRELL, D., J. L. BALCÁZAR, I. DE BLAS, I. RUIZ-ZARZUELA, O. GIRONÉS, J. L. MÚZQUIZ. 2008. Protection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from lactococcosis by probiotic bacteria. *Comparative, Immunology, Microbiology & Infectious Diseases* 31: 337-345. DOI:10.1016/j.cimid.2007.04.002
- VERSCHUERE, L., G. ROMBAUT, P. SORGELOOS, W. VERSTRAETE. 2000. Probiotic bacteria as biological control agents in aquaculture. *Microbial Molecular Biology Reviews* 64: 655-671.
- VIEIRA, F. N., V. F. A. JATOBÁ, M. J. L. PEDREIRA, V. E. ALANO, M. SOAREZ, B. CORREA DA SILVA, S. W. QUADROS, M. M. LATERCA & L. J. VINATEA. 2013. *In vitro* selection of bacteria with potential for use a probiotic in marine shrimp culture. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 48 (8): 998-1004. DOI:10.1590/S0100-204X2013000800027
- WATTS, J. E., H. J. SCHREIER, L. LANSKA & M. S. HALE. 2017. The Rising Tide of Antimicrobial Resistance in Aquaculture: Sources, Sinks and Solutions. *Marine Drugs* 15 (6): 158. DOI.10.3390/md15060158.
- YANG, N. & C. SUN. 2016. The inhibition and resistance mechanism of actinonin, isolated from marine *Streptomyces* sp. NHF 165, against *Vibrio anguillarum*. *Frontiers in Microbiology* 7: 1467-1478. DOI:10.3389/fmicb.2016.01467
- YANG, G., H. CAO, W. JIANG, B. HU, S. JIAN, C. WEN, K. KAJBAF, V. KUMAR, Z. TAO, M. PENG. 2019. Dietary supplementation of Bacillus cereus as probiotics in Pengze crucian carp (*Carassius auratus* var. Pengze): Effects on growth performance, fillet quality, serum biochemical parameters and intestinal histology. *Aquaculture Research* 50 (8): 2207-2217. DOI: 10.1111/are.14102
- YI, Y., Z. ZHANG, F. ZHAO, H. LIU, L. YU, J. ZHA & G. WANG. 2018. Probiotic potential of *Bacillus velezensis* JW: antimicrobial activity against fish pathogenic bacteria and immune enhancement effects on *Carassius auratus*. *Fish Shellfish Immunology* 78: 322-330. DOI:10.1016/j.fsi.2018.04.055.
- ZHANG, W., M. LIU & X. DAI. 2013. Biological characteristics and probiotic effect of *Leuconostoc lactis* strain isolated from the intestine of black porgy fish. *Brazilian Journal of Microbiology* 44 (3): 685-691. DOI:10.1590/S1517-83822013005000053.

HIDROBIOLÓGICA

Revista del Departamento de Hidrobiología

VOLUMEN 30

Número 1

2020

**Ocampo-Alvarez H., R. García-Pacheco, A. E. Romo-Curiel, A. Becerril-Espinosa
and M. E. Gallegos-Martínez**

Benthic macrofauna, at Class level, in a tropical seagrass meadow exposed to open-sea: relation with environmental variables 1-12

Monsalvo-Spencer P., T. Reynoso-Granados, G. Robles-Villegas y M. Monteforte-Sánchez

Descripción de la primera zoea del cangrejo araña *Stenorhynchus debilis* (Decapoda: Brachyura: Majoidea) 13-19

Whitehead D. A., U. Jakes-Cota, F. Galván-Magaña, F. Pancaldi and R. González-Armas

Composition and abundance of macro zooplankton in the coastal waters off the El Mogote Sandbar 21-27

Reyes-Aldana H. E., A. Muñoz-Hernández and J. L. Bortolini-Rosales

Gonadal histology of *Erichsonella attenuata* (Isopoda: Valvifera: Idoteidae) 29-36

**González-González L. V., V. H. Cruz-Escalona, N. R. Ehemann, G. De La Cruz-Agüero,
L. A. Abitia-Cárdenas, P. A. Mejía-Falla y A. F. Navia**

Riqueza y abundancia relativa de los batoideos de la pesquería artesanal en el archipiélago Espíritu Santo, BCS, México 37-47

Jurado-Molina J., C. H. Hernández-López, R. Villaseñor-Talavera and J. J. García-Meléndez

Management strategies proposal for reducing the abundance of small organisms in the small pelagic fishery catch from the Gulf of California 49-60

Minaya D., D. M. Leon-Luna, N. P. Miranda-Melo, L. Alvariño-Flores y J. Iannacone

Comunidades parasitarias del mero manchado *Hyporthodus niphobles* (Gilbert & Starks, 1897) (Perciformes: Serranidae) de la costa marina del Perú 61-71

Jiménez-Ramos E. y V. Acosta-Balbás

Macroinvertebrados bentónicos asociados a *Thalassia testudinum* (HYDROCHARITACEAE), en el nororiente de Venezuela 73-92

Pérez-Chabela M. de L., Y. M. Alvarez-Cisneros, J. Soriano-Santos y M. A. Pérez-Hernández

Los probióticos y sus metabolitos en la acuicultura. Una Revisión 93-105
