



Influencia del hábitat en las asociaciones nictimerales de peces en una laguna costera tropical

Influence of habitat type on diel fish associations in a tropical coastal lagoon

Daniel Arceo-Carranza*, María Eugenia Vega-Cendejas, Jorge Luis Montero-Muñoz y Mirella Jovita Hernández de Santillana

CINVESTAV-Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, Km. 6 Antigua Carretera a Progreso, Apartado postal. 73, Cordemex 97310 Mérida, Yucatán, México.

*Correspondencia: darceo@mda.cinvestav.mx

Resumen. Se evaluó la abundancia y recambio de las especies ícticas que habitan en la laguna de Celestún en función de los ciclos de luz y oscuridad y del tipo de hábitats. Para ello se realizaron 6 muestreos bimestrales en una red de 4 estaciones; 2 localizadas en la boca y 2 en la zona interna de la laguna. Los sitios de cada zona comprenden un fondo con vegetación acuática y otro sin ésta (VAS, FSV). En cada sitio se registraron parámetros hidrológicos para determinar su relación con la estructura de la comunidad. Los peces se recolectaron con un chinchorro (15 × 1.5 m, 2.5cm luz de malla) en un periodo diurno (10:00-3:00), crepuscular (18:00-21:00) y nocturno (02:00-05:00). Para su análisis se utilizaron diferentes estadísticos multivariados no paramétricos (NPMANOVA, NMDS, *betadisper*). Se encontraron diferencias en composición de especies de peces entre hábitats con VAS y FSV ($F=2.6108$, $p=0.0114$). La tasa de recambio de especies es baja entre hábitats y entre ciclos de luz-oscuridad. Los ensamblajes de peces entre hábitats son más dinámicos que nictimeralmente, debido a que las praderas de vegetación sumergida soportan un mayor número de especies por su función en la alimentación y/o como protección.

Palabras clave: ciclos circadianos, pastos sumergidos, ictiofauna, lagunas costeras, diversidad beta, Celestún.

Abstract. The abundance and turnover of fish species inhabiting Celestún lagoon were evaluated according to day-night cycles, as well as habitat type. Bimonthly sampling was done at 4 sites of the lagoon, 2 at the mouth and 2 at the inner zone. The sites for each zone include bottoms with and without submerged aquatic vegetation (VAS, FSV). At each site hydrologic parameters were registered to determine their relationship with fish community structure. Fish specimens were collected using a beach seine (15 × 1.5 m, 2.5cm mesh) at day (10:00-13:00), twilight (18:00-21:00) and night (02:00-05:00). Multivariate non-parametric (NPMANOVA, NMDS, *betadisper*) statistics were used for the analysis. Difference in fish species were found between habitats with VAS and FSV ($F=2.6108$, $p=0.0114$). The *betadisper* test indicated that species rate of replacement is low between habitats and during day-night cycles. Fish assemblages between habitats are more dynamic than day-night cycles, due to seagrass meadows that host great numbers of species providing protection and food availability.

Key words: diel cycles, seagrass, ichthyofauna, coastal lagoons, beta diversity, Celestún.

Introducción

Las zonas costeras presentan hábitats (manglares, estuarios, lagunas costeras, etc.) que se caracterizan por la alta diversidad de especies que registran, y donde los peces son de los más representativos por su riqueza y abundancia. Entre los factores que explican esta alta abundancia se encuentran la disponibilidad de alimento, el tipo de hábitat que ofrece protección de los predadores, los gradientes ambientales y los ciclos de intensidad de luz.

Recientemente, han tomado fuerza los estudios sobre variaciones de peces en ciclos día-noche (Gibson et al., 1996; Lin y Shao, 1999; Hindell et al., 2000; Griffiths, 2001; Methven et al., 2001; Morrison et al., 2002; Machado y Araujo, 2003; Carpentieri et al., 2005; Pelicice et al., 2005; Hoeksema y Potter, 2006; Miller y Skilleter, 2006; Unsworth et al., 2007; Kopp et al., 2007), los relacionados con hábitats de vegetación acuática sumergida y fondos sin vegetación (Jenkins et al., 1997; Jenkins y Wheatley, 1998; Guidetti, 2000; Franco et al., 2005; Tuya et al., 2005; Kanouse et al., 2006) y los que conjuntan ambos aspectos (Gray et al., 1998; Mattila et al., 1999; Ribeiro et al., 2006; Tse et al., 2008).

Recibido: 17 agosto 2009; aceptado: 12 marzo 2010

La variación diurna-nocturna de la composición de especies ícticas está determinada por los periodos de actividad y conducta de los peces, ya que generalmente las especies son activas por periodos limitados dentro de un ciclo diario, encontrándose especies diurnas, crepusculares y nocturnas (Wootton, 1998). Además de estos ciclos diarios, los cambios en abundancia y composición de especies en los ambientes costeros dependen de factores diversos, como el tipo de hábitat.

En varios estudios se mencionan las praderas de pastos sumergidos como áreas de alimentación y refugio de muchas especies de peces, ofreciendo grandes ventajas para la sobrevivencia de estadios juveniles. También se ha observado en los fondos sin vegetación una alta riqueza de especies que se alimentan o descansan sobre ese tipo de hábitat (Tse et al., 2008). La abundancia en los diversos hábitats puede estar influenciada por las condiciones ambientales, como la salinidad, turbidez, niveles de oxígeno disuelto, etc., con amplias variaciones temporales causadas en gran medida por la descarga estacional de agua dulce (Cyrus y Blaber, 1987) y en función de la producción primaria (Kopp et al., 2007). Esto puede resultar en el uso diferencial de hábitats en diferentes épocas y periodos del día, lo que se refleja en una variación espacial y temporal en las densidades y reclutamiento de los peces, así como también en la estructura de la comunidad y en los ensamblajes de los peces (Lugendo et al., 2007).

La mayoría de los estudios sobre este tópico se han realizado en sistemas costeros templados y poco se conoce sobre la influencia de las variables ambientales en los ensamblajes de peces y el uso diferencial de los hábitats en sistemas tropicales. El presente estudio investiga la dinámica de la estructura de los ensamblajes de peces en un sistema lagunar tropical que incluye hábitats de vegetación acuática sumergida (VAS) y fondos sin vegetación (FSV) en relación con la variación nictimeral (ciclos de luz oscuridad) y temporal en las variables ambientales para responder a las siguientes preguntas: 1) ¿existe una variación espacial (hábitats) y temporal (nictimeral, temporal) en las variables hidrológicas y en la estructura de los ensamblajes entre sitios?, y 2) ¿existe un recambio en la composición de especies entre sitios (diversidad beta), lo que determina su uso potencial para las especies ícticas que lo habitan?

Materiales y métodos

Área de estudio. La laguna de Celestún se localiza en el NO del estado de Yucatán, se comunica con el golfo de México por medio de una boca de 450 m de ancho (Herrera-Silveira

et al., 1995) (Fig. 1), y su longitud y anchura máximas son de 20.7 y 2.1 km, respectivamente. Es un sistema somero (0.7-1 m) con 28 km² de superficie. La salinidad varía espacialmente entre 10 y 32, con comportamiento estuario durante todo el año. Presenta grandes extensiones de macroalgas y macrófitas (*Chara fibrosa*, *Ruppia* sp., *Halodule wrightii* y *Thalassia testudinum*) y está bordeada por una comunidad de manglar (Herrera-Silveira et al., 1995). **Variables hidrológicas y material biológico.** Se realizaron 6 muestreos bimestrales (enero a noviembre de 2006) en una red de 4 estaciones de colecta (2 en la zona externa y 2 en la interna). Los sitios de muestreo en cada zona comprenden un fondo de VAS y una planicie con FSV y fueron codificados en la zona externa como: E1-FSV, E2-VAS y en la interna, E3-VAS, E4-FSV (Fig. 1). Para determinar la variabilidad ictiofaunística nictimeral, se realizaron recolecciones diurnas (10:00-13:00), crepusculares (18:00-1:00) y nocturnas (02:00-05:00). Previo a la recolección se registraron salinidad, temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg.l⁻¹) utilizando un multianalizador YSI (Yellow Spring Instrument) modelo 85, y con una palanca de madera se midió la profundidad (cm). Para la



Figura 1. Mapa de ubicación de la laguna de Celestún y las estaciones de colecta.

recolección se utilizó un chinchorro playero (15 × 1.5 m; 2.5cm de abertura de malla) por duplicado para cada sitio. Los arrastres se realizaron a 20 m de la costa, cubriendo un área promedio de 180.36 m² por arrastre. Este valor se obtuvo de 50 simulaciones realizadas con un chinchorro playero a escala, utilizando el programa Image-Pro, ver. 6. Los peces recolectados se fijaron (formaldehído 30%) y posteriormente se conservaron (alcohol 70%). La densidad y biomasa se determinaron como el número de organismos por unidad de área (ind/m²) y asimismo el peso total (g/m²), ambos valores se estandarizaron en 100 m².

Análisis estadístico. Las variaciones en la tasa de recambio de especies se determinaron mediante la función *betadisper* del programa estadístico Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan (Oksanen, 2008). Esta función examina las diferencias en la homogeneidad entre grupos y es análoga a la prueba de igualdad de varianzas de Levene, definiendo la diversidad beta como la pendiente en una curva de especies-área, o como el exponente “z” del modelo de Arrhenius, donde el número de especies (S) es dependiente del tamaño (X) del área de estudio. Para comparaciones pareadas entre sitios, la pendiente “z” puede encontrarse como el número de especies compartidas entre 2 sitios (a) y el número de especies únicas para cada sitio (b y c) (Oksanen, 2008). Se realizó una prueba estadística de Tukey para comparar entre las medias y determinar las diferencias entre grupos.

La asociación o interdependencia entre la presencia de las especies de peces dominantes y las variables ambientales se evaluó utilizando la medida de correlación de Spearman. El patrón espacial de las asociaciones de peces basado en su composición y densidad se exploró mediante un análisis de escalamiento no métrico-multidimensional (NMDS) con aquellas especies que representaron más del 80% de la captura total. Para esto se utilizó el índice de disimilitud de Bray Curtis como medida de distancia para realizar la matriz triangular. La bondad de ajuste se verificó teniendo en cuenta el valor del *stress*. Este valor se refiere a la calidad de la representación: bajos valores (<0,1) sugieren una muy buena ordenación; valores mayores (>0,2) indican que los resultados obtenidos deben interpretarse con cautela (Clarke, 1993; Clarke y Warwick, 2001).

Para evaluar las diferencias en composición de las especies dominantes, tomando como factores los horarios (diurno, crepuscular y nocturno), hábitats (FSV y VAS) y meses, se utilizó la prueba NPMA NOVA, que se basa en el índice de Bray-Curtis (Anderson, 2001) del programa estadístico P-Cord (McCune y Grace 2002).

Resultados

Variables hidrológicas. Los valores promedio más altos para salinidad y profundidad, se registraron durante el horario crepuscular, que pueden deberse a la entrada de agua marina con el incremento de la marea (Fig. 2 b, k). El oxígeno disuelto presentó los mayores valores durante el día y los más bajos durante la noche, cuando el consumo de oxígeno es mayor que la producción (Fig. 2 h). La temperatura del agua es prácticamente constante, desciende por las noches, y de manera significativa en el mes de enero, con los valores máximos registrados temporalmente en septiembre (Fig. 2 e, f). Espacialmente, existe un comportamiento muy homogéneo de todas las variables (Fig. 2 a, d, g, j). Anualmente, los menores valores de salinidad (Fig. 2c) y de oxígeno disuelto (Fig. 2 i) se registraron en noviembre (época de nortes), mientras que los valores máximos para salinidad se obtuvieron en mayo (durante la temporada de sequía) y los de oxígeno en el mes de enero. **Composición y variación espacio-temporal.** Se registró un total de 56 especies (Apéndice 1), que correspondieron a 27 familias con una densidad y biomasa totales de 1049.09 ind/100 m² y 32424.46 g/100m². Las especies dominantes por su abundancia total (> 80%) fueron, *Lagodon rhomboides*, *Ariopsis felis*, *Eucinostomus argenteus*, *Eucinostomus gula*, *Micropogonias undulatus*, *Bairdiella chrysoura*, *Archosargus rhomboidalis* y *Spherooides testudineus* (Fig. 3).

El mayor número de ejemplares se recolectó en el periodo crepuscular con 1 648 peces, seguido por el ensamble diurno con 1 181 y con sólo 1 068 individuos el nocturno. La densidad y la biomasa tuvieron un comportamiento similar (Cuadro 1), ya que durante la fase crepuscular se obtuvo el mayor número de organismos y peso. La mayor riqueza se registró durante el horario nocturno con 44 especies, seguido por el horario crepuscular con 38 y el diurno con 37 especies. En cuanto a la variación anual, en el mes de mayo se registró el mayor número de individuos, la densidad más alta y la mayor biomasa de peces, mientras que la mayor riqueza de especies se registró en septiembre y mayo (Cuadro 1). En cuanto a los hábitats, las zonas de VAS se caracterizaron por una mayor riqueza de especies, mayor densidad y biomasa que los sitios con FSV (Cuadro 1); aunado a lo cual, en estos sitios de VAS se encontró mayor número de organismos juveniles.

De acuerdo con el análisis de correlación de Spearman, la salinidad es la variable que más afecta la distribución de los peces, presentando una relación significativa con la densidad, la biomasa y algunas de las especies abundantes, como *L. rhomboides*, *A. rhomboidalis*, *B. chrysoura* y *E.*

Cuadro 1. Número total de especies (*S*), individuos (*N*), densidad (ind/100m²) y biomasa (g/100m²), en una base espacial (FSV: sin vegetación; VAS; con vegetación acuática) y temporal

	<i>S</i>	<i>N</i>	Densidad	Biomasa	<i>n</i>
FSV					
Diurno	24	443	109.22	3832.35	12
Crepuscular	27	836	231.75	6351.10	12
Nocturno	31	531	145.81	5334.11	12
VAS					
Diurno	35	738	198.02	5443.26	12
Crepuscular	33	812	223.25	6422.17	12
Nocturno	32	537	141.01	5041.44	12
Meses					
Enero	31	499	138.33	2768.53	12
Marzo	25	647	171.69	5186.48	12
Mayo	32	1286	348.46	9481.61	12
Julio	27	817	222.33	5602.47	12
Septiembre	33	418	113.10	5746.76	12
Noviembre	28	230	55.16	3638.58	12

argenteus, la temperatura se correlacionó con la biomasa y con *L. rhomboides*, la profundidad negativamente con la densidad, y el oxígeno disuelto se correlacionó positivamente con *B. chrysoura* (Cuadro 2).

Homogeneidad de grupos y diversidad beta. La prueba *betadisper* muestra que no hay diferencias significativas en la diversidad beta entre horas y hábitat (Fig. 4). Sin embargo, sí se encontraron diferencias en el recambio de especies entre meses (Fig. 5). La prueba de Tukey indica que los grupos que difieren entre sí son enero vs mayo ($p=0.0169$).

La distribución que muestra el NMDS, considerando la composición y abundancia de las especies para cada uno de los hábitats en los 2 sitios del sistema y a lo largo del ciclo nicticimeral, indica buena ordenación (stress: 0.09), sin que exista riesgo real de presentar una inferencia falsa (Clarke, 1993). Cada uno de los sitios se agrupan o son disimiles entre sí en función de la composición y abundancia de las especies dominantes. En este sentido, el sitio ubicado en la zona externa de la laguna y que carece de vegetación (E1), se caracteriza por la presencia de ejemplares de la familia Sciaenidae (*M. undulatus* y *B. chrysoura*), mientras que los sitios que presentan fondos con VAS (E2 y E3), se agrupan debido a la gran abundancia de *L. rhomboides* y *A. rhomboidalis*. De manera significativa, el sitio de la zona interna que carece de vegetación (E4), se caracteriza por una baja abundancia de especies (Fig. 6).

En la figura 7 se indica la distribución de cada especie para cada factor de hábitat y horario. La magnitud de la esfera corresponde a la abundancia de la especie en cada sitio. *Lagodon rhomboides* presentó la mayor abundancia

sobre pastos sumergidos con actividad durante todo el día. Para *A. felis* se observó la mayor abundancia durante la tarde.

sobre hábitats de FSV, *E. gula* se distribuyó principalmente sobre VAS y con mayor abundancia durante la tarde. El sciánido *M. undulatus* se distribuyó principalmente sobre FSV y durante el periodo de transición entre luz y oscuridad, mientras que *B. chrysoura* se registró las 24 horas con abundancias mayores sobre FSV. La mojarra *E. argenteus* y *A. rhomboidalis* presentaron mayor abundancia sobre pastos sumergidos, con mayores registros durante la mañana y al atardecer. El pez sapo *S. testudineus*, presentó abundancias muy similares entre hábitats y horarios, excepto por la mañana durante la que se registró su mayor abundancia sobre hábitats con VAS.

El NPMANOVA muestra que existen diferencias significativas en la composición de las especies dominantes entre los hábitats de FSV y VAS ($F=2.6108$, $p=0.0114$), y entre meses ($F=4.0726$, $p=0.0002$). Sin embargo, en el transcurso del día cada tipo de hábitat presentó una composición ictica similar. Las pruebas *a posteriori* indican los meses que presentaron diferencias en la composición de especies dominantes (Cuadro 3). Se presenta una alta variabilidad de presencia anual, con diferencias significativas en lo que respecta a las especies dominantes para cada uno de los meses. Esto es debido a que existen muchas especies que se encuentran en tránsito y otras que dependiendo de su ciclo reproductivo presentan grandes densidades durante pocos meses (*A. felis*) o que por su comportamiento habitual forman grandes cardúmenes.

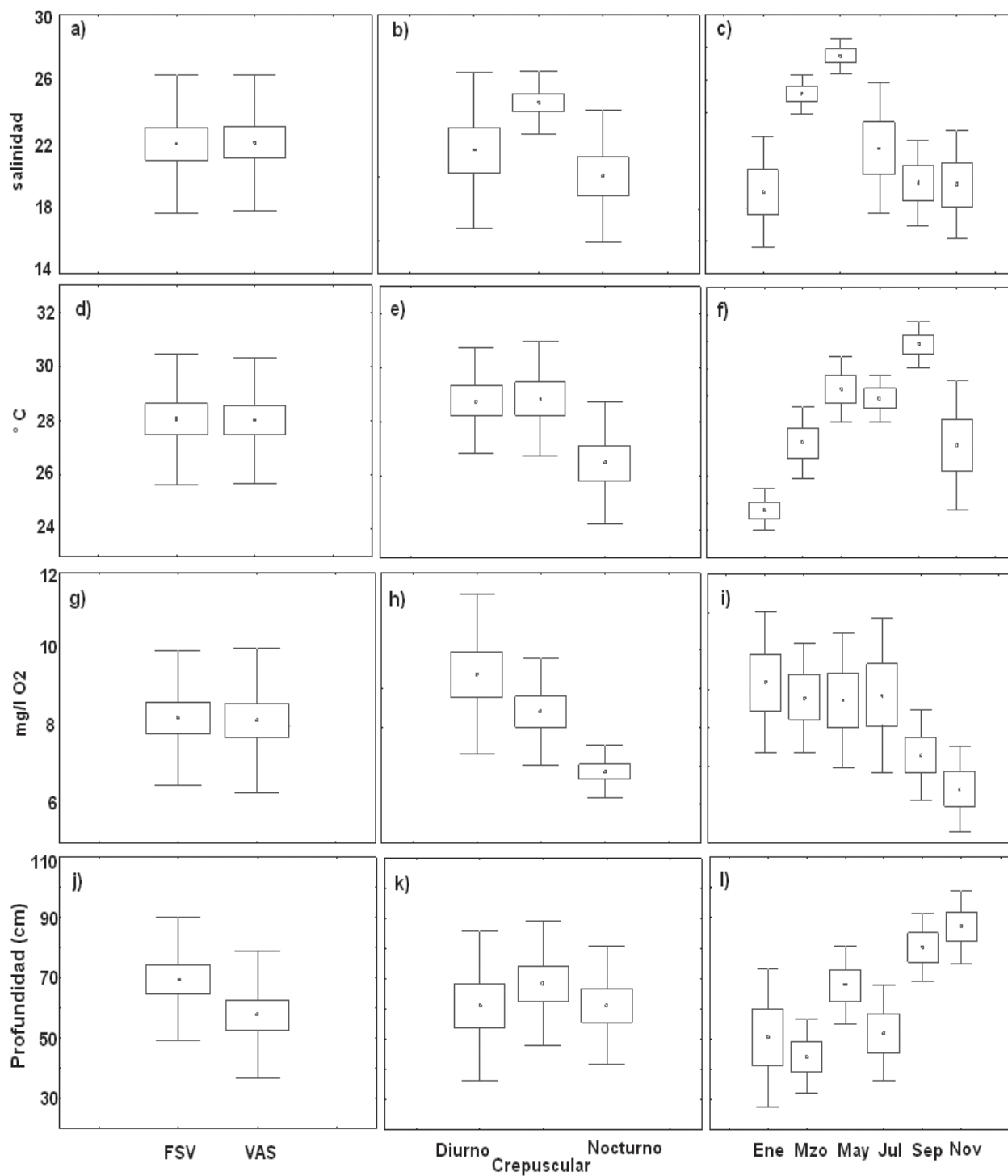


Figura 2. Gráficos que representan los valores promedio de las variables hidrológicas (salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y profundidad) para hábitats (VAS y FSV), horarios (diurno, crepuscular y nocturno) y meses. Las cajas representan el error estándar y los bigotes la desviación estándar.

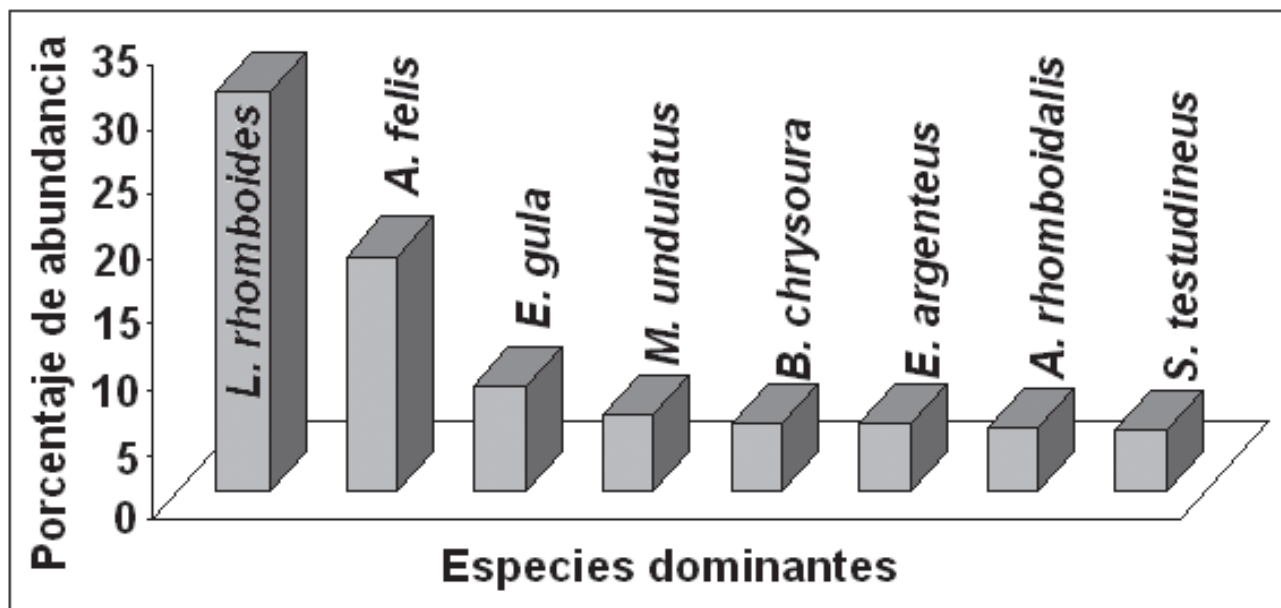


Figura 3. Especies dominantes de acuerdo con su abundancia en la laguna de Celestún, Yucatán.

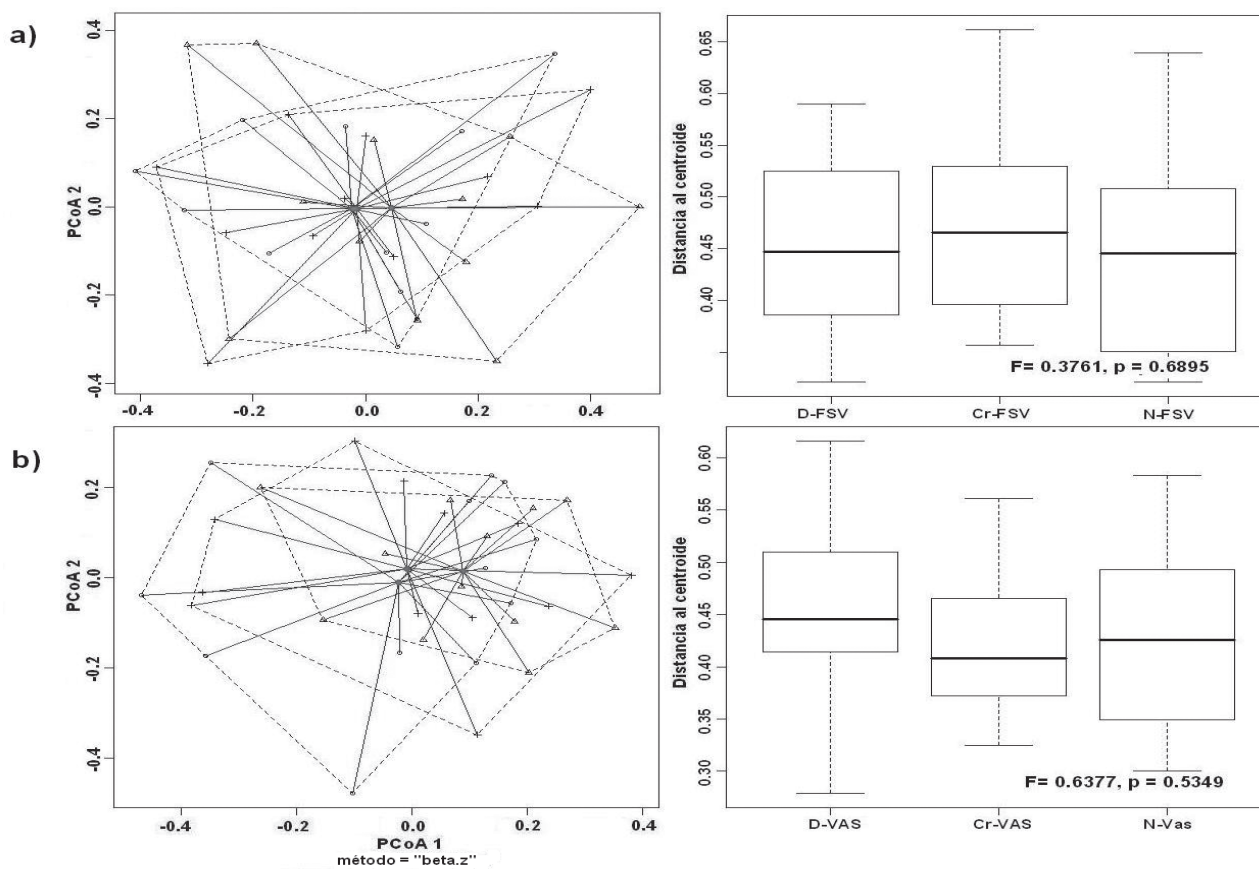


Figura 4. Análisis de coordenadas principales y *boxplot* de distancia entre centroides para cada grupo de hábitat por horario en la laguna de Celestún. a, fondo sin vegetación (FSV); b, vegetación acuática sumergida (VAS). D, diurno; Cr, crepuscular; N, nocturno.

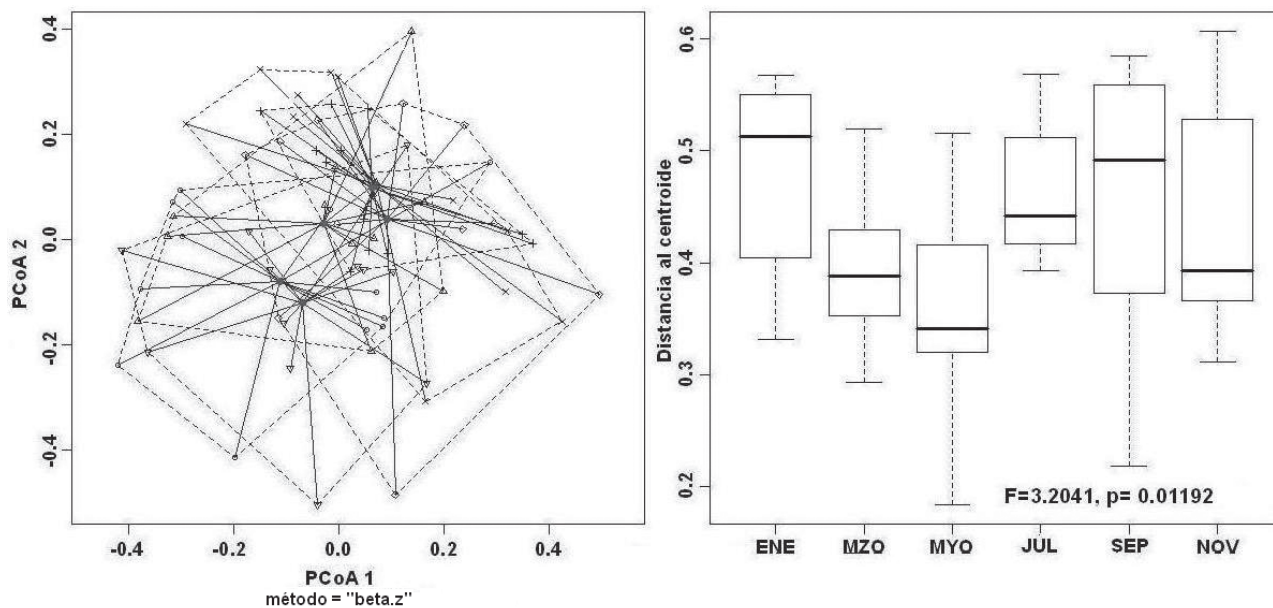


Figura 5. Análisis de coordenadas principales y *boxplot* de distancia entre centroides por meses para la laguna de Celestún, Yucatán..

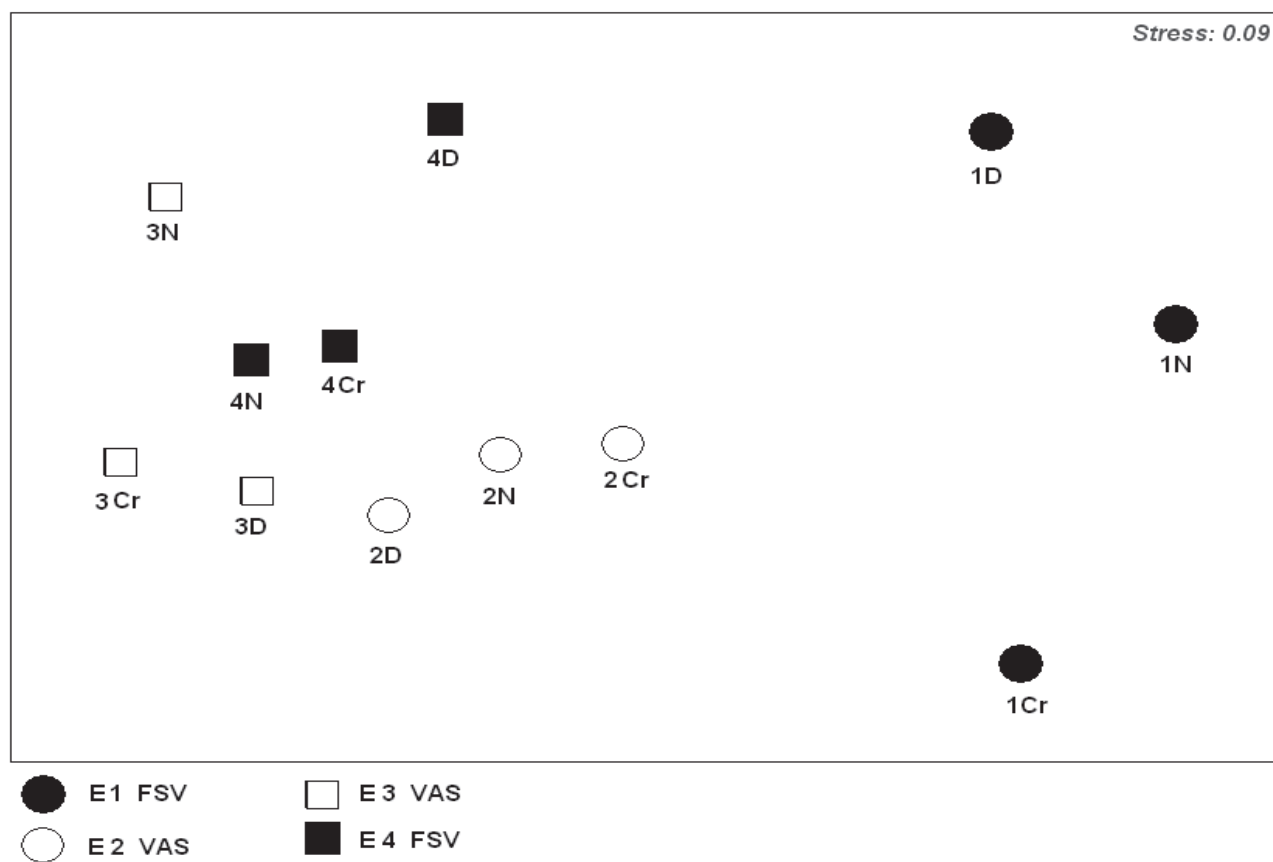


Figura 6. Gráfico de ordenación NMDS (escalamiento no métrico-multidimensional) mostrando la interrelación entre los diferentes sitios y horas de colecta en la laguna de Celestún. Los números representan el sitio y las letras el horario de la colecta. D, diurno; Cr, crepuscular, N, nocturno.

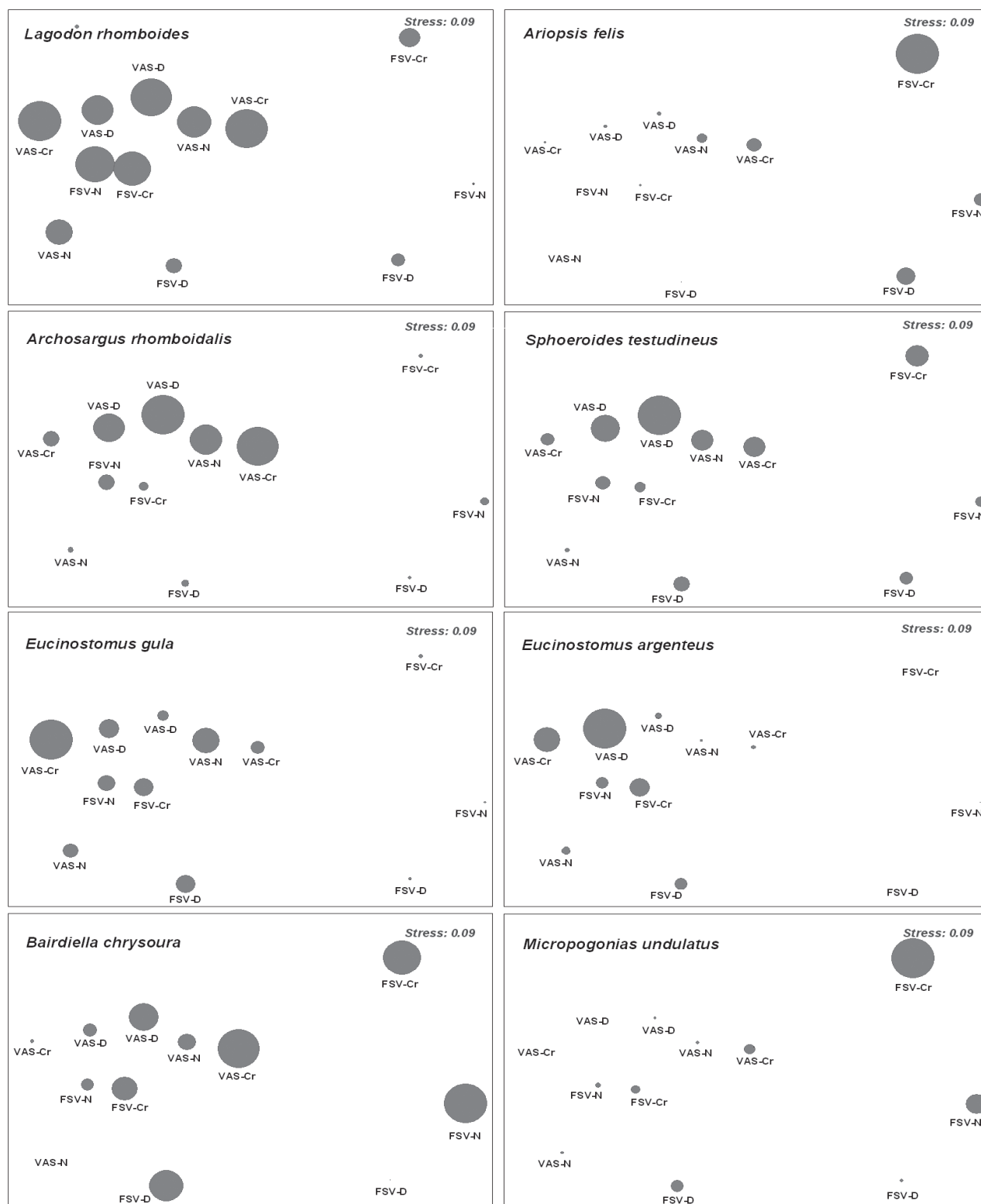


Figura 7. NMDS (escalamiento no métrico-multidimensional) de las especies dominantes en fondos sin vegetación (FSV) y sobre vegetación acuática sumergida (VAS) y por horario. D, diurno; Cr, crepuscular; N, nocturno. El tamaño de cada círculo corresponde con la abundancia.

Cuadro 2. Correlación de Spearman de las variables hidrológicas sobre densidad, biomasa y las especies abundantes (se muestran las que tuvieron al menos una correlación significativa)

Especies	Salinidad	Temperatura	Profundidad	O ₂
Densidad	0.586274*	0.084706	-0.367323*	0.319434
Biomasa	0.466006*	0.383110*	-0.060641	0.054054
<i>L. rhomboides</i>	0.549359*	0.506144*	-0.199842	0.238338
<i>A. rhomboidalis</i>	0.338046*	0.265095	0.178653	0.110077
<i>B. chrysooura</i>	0.363077*	0.202907	-0.324077	0.413336*
<i>E. argenteus</i>	0.357252*	-0.037579	-0.090592	0.072002

Cuadro 3. Comparaciones *post hoc* entre meses, en lo que respecta a la abundancia. Se especifica el valor de significancia (p<0.05)

Grupo 1	Grupo 2	t	P
Enero	Marzo	1.4133	0.0700
Enero	Mayo	2.3915	0.0002*
Enero	Julio	3.1147	0.0002*
Enero	Septiembre	1.6451	0.0080*
Enero	Noviembre	2.2108	0.0002*
Marzo	Mayo	1.0619	0.3470
Marzo	Julio	1.6437	0.0176*
Marzo	Septiembre	1.1786	0.2018
Marzo	Noviembre	2.2183	0.0002*
Mayo	Julio	1.0143	0.3880
Mayo	Septiembre	1.7479	0.0082*
Mayo	Noviembre	2.8391	0.0002*
Julio	Septiembre	1.9717	0.0054*
Julio	Noviembre	3.0486	0.0002*
Septiembre	Noviembre	1.4951	0.0224*

Discusión

Variables hidrológicas. Las variables ambientales de los sistemas estuarinos influyen de distinta manera en cada una de las formas de vida de las especies. En la laguna de Celestún, la salinidad es la variable que más afecta la composición íctica. Se encontró una correlación significativa de la densidad y biomasa promedio con este parámetro hidrológico y con las especies dominantes. De tal manera que la mayor abundancia íctica se registró en la zona externa del sistema (influencia marina) y temporalmente en el mes de mayo (época de secas). En sistemas estuarinos, Vega-Cendejas y Hernández (2004), Barletta et al. (2005) y Maci y Basset (2009) han registrado resultados similares, principalmente en especies marinas eurialinas con dependencia estuarina, como *L. rhomboides*, la cual durante el mes de mayo registró la densidad mayor, coin-

ciendo con los valores más altos de salinidad, debido a que es una especie estuarino dependiente que utiliza estos ambientes para alimentarse y crecer, regresando al mar en estado adulto (Reese et al., 2008).

Se ha dicho que el oxígeno disuelto puede actuar como una barrera física en la distribución de peces si se combina con altas temperaturas (Marshall y Elliott, 1998). En el presente trabajo el O₂ disuelto se correlacionó positivamente con *B. chrysooura* y la temperatura con *L. rhomboides*.

Composición y variación espacio-temporal. Las lagunas costeras y estuarios se caracterizan por una alta riqueza de especies, cuya abundancia varía en función de las etapas de desarrollo y de las adaptaciones para incursionar en nuevos hábitats. En la laguna de Celestún, la ictiofauna dominante son especies eurialinas del componente marino (ubicación ecótica 2A, Castro-Aguirre et al. 1999). No obstante que estas especies son principalmente marinas, pasan gran parte de su ciclo de vida en aguas estuarinas. Dentro de

éstas, *L. rhomboides* en su etapa juvenil, utiliza las zonas de pastos sumergidos para alimentarse, crecer y refugiarse de posibles predadores (Vega et al., 1997; Castro-Aguirre et al. 1999). *Eucinostomus gula* se ha registrado como abundante en las lagunas del golfo de México y del Caribe mexicano (Vega-Cendejas y Hernández, 2004; Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009). *Eucinostomus argenteus* y *S. testudineus* son especies con registros abundantes en Celestún (Vega-Cendejas et al., 1994) y en las Bocas de Dzilam (Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009). Lo anterior confirma que algunas de las especies dominantes registradas en el presente estudio son abundantes a lo largo de la costa yucateca.

En cuanto a la variación temporal, no se determinaron diferencias significativas en la tasa de recambio de especies en un ciclo luz-oscuridad, aunque la densidad de peces más alta se registró para el ensamblaje crepuscular y el mayor número de especies fue en el nocturno. Estos resultados son similares a los de Machado y Araujo (2003) y Ribeiro et al. (2006), quienes no observaron recambio de especies en un patrón día-noche. Castillo et al. (2005) mencionan que un mayor número de especies con hábitos nocturnos puede explicarse por el ingreso a los estuarios de peces predadores o agregaciones ícticas durante los periodos de oscuridad, lo cual les proporcionaría la ventaja de acceder a un ambiente con elevada disponibilidad de alimento. Esta es una de las razones por las cuales existe baja abundancia de ciertas especies clasificadas como “visitantes ocasionales” y que ingresan a estos sistemas cuando lo permiten las condiciones ambientales (*i.e.* marea, salinidad) para poder explotar recursos no habituales para ellos.

Las especies que únicamente se capturaron durante el día fueron principalmente peces filtradores de talla pequeña, como *Opisthonema oglinum* y *Lucania parva*, o detritívoros, como *Mugil trichodon*. Las especies crepusculares representativas fueron *Sphoeroides nephelus*, *Chriodorus atherinoides* y *Mugil curema*, mientras que *Menticirrhus saxatilis*, *Bagre marinus*, *Lutjanus synagris*, *Strongylura marina*, *Gobionellus oceanicus* y *Paralichthys albigutta* se registraron como nocturnas. Estas especies son carnívoras que despliegan gran actividad durante la noche. Un grupo aparte, son peces que se colectaron durante el crepúsculo vespertino y la noche, esto corresponde a especies que presentan su mayor actividad en ausencia de la luz solar, principalmente scíanidos (*Bairdiella ronchus*, *Menticirrhus americanus* y *Cynoscion arenarius*) y otros organismos carnívoros de origen marino como *Gerres cinereus*, *Symphurus plagiatus*, *Centropomus undecimalis* y *Strongylura timucu*. Un gran número de estas especies son de origen marino con gran capacidad para tolerar variaciones en la salinidad y penetrar a los sistemas lagunares para alimentarse. Otras especies, como *E. argenteus*, *E. gula*,

Lutjanus griseus y *Orthopristis chrysoptera* utilizan estos ambientes como hábitat en algún momento de su ciclo de vida (Vega-Cendejas y Hernández, 2004; Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009).

En la laguna de Celestún, los ensamblajes de peces presentaron variaciones en función del tipo de hábitat: zonas de pastos sumergidos o sobre fondos sin vegetación. El hábitat con VAS presentó el mayor número de especies (18) con respecto a los hábitat de FSV (7 especies). Lo cual sugiere que las praderas de pastos se utilizan como zonas de resguardo contra predadores, además son ricas en organismos epífitos, microcrustáceos y pequeños peces asociados. Travers y Potter (2002) y Ribeiro et al. (2006) registran resultados similares; consideran los pastos como zonas que sustentan un mayor número de especies que las zonas adyacentes. Diversos autores debaten sobre la función ecológica de los hábitats de pastos sumergidos (Beck et al., 2001, Heck Jr. et al., 2003) Los resultados obtenidos enfatizan que en la laguna de Celestún, los sitios con VAS funcionan como zonas de reclutamiento de muchas especies marinas, como los lutjánidos (*Lutjanus synagris*, *L. anales*) y róbalo (*C. undecimalis*) que penetran las zonas de pastos de este sistema para alimentarse. Nagelkerken et al. (2000) mencionan que la abundancia de algunas especies de lutjánidos durante la noche en las zonas de pastos sumergidos se debe a la preferencia por cierto tipo de presas que se encuentran en dichos hábitats, *i.e.* misidáceos, copépodos y tanaidáceos. Entre las especies que se registraron como dominantes en VAS, *L. rhomboides* y *A. rhomboidalis*, son reconocidas por su consumo preferencial de materia vegetal junto con microinvertebrados bénticos (Vega-Cendejas, 1993; Vega et al., 1997). Algunas especies se registraron en ambos hábitats, pero presentaron su mayor densidad sobre FSV. Entre éstas, *A. felis*, *M. undulatus* y *M. furnieri* son especies bentófagas que se alimentan preferentemente de organismos que se encuentran en fondos sin vegetación (microcrustáceos principalmente). Estas especies marinas que están categorizadas como visitantes ocasionales se registraron con mayor abundancia cerca de la boca, favorecidas por las condiciones mareales.

Espacialmente se encontró gran interacción de especies entre los hábitats de FSV y VAS, ya que comparten 31 especies de las 56 recolectadas en el estudio, esto se debe a que las especies utilizan diferentes hábitats en periodos día-noche o ciclos anuales en función de sus necesidades biológicas o ecológicas (Wootton, 1998).

Diversidad beta. Se determinó una mayor diversidad beta en ambientes con VAS y en el ensamblaje nocturno, sin embargo, las diferencias respecto al recambio de especies entre horas y hábitats no fueron significativas. La prueba *betadisper* identificó recambio de especies sólo entre los

meses de enero y mayo, lo cual indica que las varianzas (en cuanto a especies) de estos 2 meses son diferentes, probablemente por la abundancia altamente variable de las especies dominantes.

En conclusión, es posible mencionar que la laguna de Celestún presenta ensamblajes de peces más dinámicos entre hábitats que nictimeralmente, debido al importante papel que las praderas de vegetación sumergida desempeñan como áreas de crianza, al registrar un alto número de juveniles de especies con dependencia estuarina que ingresan a estos sistemas donde la salinidad es la variable hidrológica que mejor estructura los ensamblajes de peces. La riqueza específica no fue significativa entre horas, aunque se registró una composición diferente durante la noche, lo cual se debe al recambio de especies, ya que se ha comprobado que existen peces que presentan mayor actividad en los periodos de oscuridad (Helfman, 1993; Wootton, 1998).

Agradecimientos

Al CINVESTAV-Mérida y al Laboratorio de Taxonomía y Ecología de Peces, por el apoyo logístico al presente trabajo que forma parte de la tesis de doctorado de Daniel Arceo Carranza a CONACYT, por la beca que otorgó para el doctorado; a Ducks Unlimited de México, A.C., por el apoyo brindado en el Centro de Investigación y Capacitación en Recursos Naturales "John E. Walker", Celestún, Yucatán; de manera especial a todas las personas que colaboraron en el trabajo de campo, y en particular a Alex Acosta, Walter Canto, Jorge Sandoval y Adán Caballero.

Literatura citada

- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Arceo-Carranza, D. y M. E. Vega-Cendejas. 2009. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Revista de Biología Tropical* 57:89-103.
- Barletta, M., A. Barletta-Bergan, U. Saint-Paul y G. Hubolds. 2005. The role of salinity in structuring the fish assemblages in tropical estuary. *Journal of Fish Biology* 66:45-72.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, D. L. Childers, D. B. Eggleston, B. M. Gillanders, B. Halpern, C. G. Hays, K. Hoshino, T. J. Minello, R. J. Orth, P. F. Sheridan y M. P. Weinstein. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633-641.
- Carpintieri, P, F. Colloca y G. D. Ardizzone. 2005. Day-night variations in the demersal nekton assemblage on the Mediterranean shelf break. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:577-588.
- Castillo, R. M., R. Zárate y S. Ortiz. 2005. Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* 15 (2 especial):227-238.
- Castro-Aguirre, J. L., H. S. Espinoza-Pérez y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Colección Textos Politécnicos. Serie Biotecnologías. Limusa, México, D.F. 711 p.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, segunda edición, Natural Environment Research Council, Plymouth Marine Laboratory. Plymouth. 172 p.
- Cyrus, D. P. y S. J. M. Blaber. 1987. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuarios, Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109:71-91.
- Franco, A, P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, P. Torricelli y D. Mainardi. 2005. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66:67-83.
- Gibson, R. N., L. Robb, M. T. Burrows y A. D. Ansell. 1996. *Marine Ecology Progress Series* 130:1-17.
- Gray, C. A., R. C. Chick y D. J. McElligott. 1998. Diel changes in assemblages of fishes associated with shallow seagrass and bare sand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46:849-859.
- Griffiths, S. P. 2001. Factors influencing fish composition in an Australian intermittently open estuary. Is stability salinity-dependent? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:739-751.
- Guidetti, P. 2000. Differences among fish assemblages associated with nearshore *Posidonia oceanica* seagrass beds, rocky-algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50:515-529.
- Heck Jr. K.L., G. Hays y R.J. Orth. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 253:123-136.
- Herrera-Silveira, J. A.; R. J. Ramírez y A. R. D. Sánchez. 1995. *Lagunas costeras de Yucatán. Avance y Perspectiva* 14:219-230.
- Helfman, G. S. 1993. Fish behaviour by day, night, and twilight. *In Behaviour of teleost fishes*, segunda edición, T. J. Pitcher (ed.). Chapman and Hall, London. p. 479-512.
- Hindell, J. S., G. P. Jenkins y M. J. Keough. 2000. Variability in abundances of fishes associated with seagrass habitats in relation to diets of predatory fishes. *Marine Biology* 136:725-737.

- Hoeksema, S. D. y I. C. Potter. 2006. Diel, seasonal, regional and annual variations in the characteristics of the ictiofauna of the upper reaches of a large Australian microtidal estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67:503-520.
- Jenkins, G. P., H. M. A. May, M. J. Wheatley y M. G. Holloway. 1997. Comparison of fish assemblages associated with seagrass and adjacent unvegetated habitats of Port Phillip and corner inlet, Victoria, Australia, with emphasis on commercial species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:569-588.
- Jenkins, G. P. y M. J. Wheatley. 1998. The influence of habitat structure on nearshore fish assemblages in a southern Australian embayment: Comparison of shallow seagrass, reef-algal and unvegetated sand habitats, with emphasis on their importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 221:147-172.
- Kanouse, S., M. K. La Peyre y J. A. Nyman. 2006. Nekton use of *Ruppia maritima* and non-vegetated bottom habitat types within brackish marsh ponds. *Marine Ecology Progress Series* 327:61-69.
- Kopp, D., Y. Bouchon-Navaro, M. Louis y C. Bouchon. 2007. Diel differences in the seagrass fish assemblages of a Caribbean island in relation to adjacent habitat types. *Aquatic Botany* 87:31-37.
- Lin, H. J. y K. T. Shao. 1999. Seasonal and diel changes in a subtropical mangrove fish assemblage. *Bulletin of Marine Science* 65:775-794.
- Lugendo, B. R., A. de Groene, I. Cornelissen, A. Pronker, I. Nagelkerken, G. van der Velde y Y. D. Mgaya. 2007. Spatial and temporal variation in fish community structure of a marine embayment in Zanzibar, Tanzania. *Hidrobiologia* 58:1-16
- Maci, S. y Basset, A. 2009. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83:602-612.
- Machado, P. A. L. y F. G. Araujo. 2003. Spatial, temporal and diel variations of fish assemblages at two Sandy beaches in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:817-828.
- Marshall, S. y Elliott, M. 1998. Environmental influences on the fish assemblages of the Humber Estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46:175-184.
- Mattila, J., G. Chaplin, M. R. Eilers, K. L. Heck Jr., J. P. O'Neal y J. F. Valentine. 1999. Spatial and diurnal distribution of invertebrate and fish fauna of a *Zostera marina* bed and nearby unvegetated sediments in Damariscotta River, Maine (USA). *Journal of Sea Research* 41:321-332.
- McCune, B. y B. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. MjM software design, Glenden Beach, Oregon. 300 p.
- Methven, D. A., R. L. Haedrich y G. A. Rose. 2001. The fish assemblage of a Newfoundland estuary: diel, monthly and annual variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:669-687.
- Miller, S. J. y G. A. Skilleter. 2006. Temporal variation in habitat use by nekton in a subtropical estuarine system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337:82-95.
- Morrison, M. A., M. P. Francis, B. W. Hartill y D. M. Parkinson. 2002. Diurnal and tidal variation in the abundance of the fish fauna of a temperate tidal mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54:793-807.
- Nagelkerken, I., M. Dorenbosch, W. C. E. P. Verberk, E. Cocheret de la Moriniere y G. van der Velde. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series* 194:55-64.
- Oksanen, J. 2008. Multivariate analysis of ecological communities in R: Vegan tutorial. <http://www.r-project.org/>; 13-VII-09
- Pelicice, F. M., Agostinho, A. A. y Thomaz, S. M. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27:9-16.
- Reese, M.M., G.W. Stunz y A. M. Bushon. 2008. Recruitment of estuarine-dependant nekton through a new tidal inlet: The opening of packery channel in Corpus Christi, TX. USA. *Estuaries and Coasts* 31:1143-1157.
- Ribeiro, J., L. Bentes, R. Coelho, J. M. S. Gonçalves, P. G. Lino, P. Monteiro y K. Erzini, K. 2006. Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa lagoon (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67:461-471.
- Travers, M. J. y I. C. Potter. 2002. Factors influencing the characteristics of fish assemblages in a large subtropical marine embayment. *Journal of Fish Biology* 61:764-784.
- Tse P., T.H.M. Nip y C.K. Wong. 2008. Nursery function of mangrove: A comparison with mudflat in terms of fish species composition and fish diet. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80:235-242.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sanchez-Jerez y R. J. Haroun. 2005. Multivariate analysis of the benthic-demersal ichthyofauna along soft bottoms of the Eastern Atlantic: comparison between unvegetated substrates, seagrass meadows and sandy bottoms beneath sea-cage fish farms. *Marine Biology* 147:1229-1237.
- Unsworth, R. K. F., E. Wylie, D. J. Smith y J. J. Bell. 2007. Diel trophic structuring of seagrass bed fish assemblages in the Wakatobi Marine National Park, Indonesia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:81-88.
- Vega-Cendejas M. E. 1993. Estudio ecotrófico del sargo, *Archosargus rhomboidalis*, especie omnívora o herbívora? *Revista de Investigaciones Marinas de la Universidad de la Habana* 14:70-85.
- Vega-Cendejas, M. E., U. Ordoñez y M. Hernández. 1994. Day-Night variation of fish population in the mangrove of Celestún Lagoon, Mexico. *International Journal of Ecology*

and Environmental Sciences 20:99-108.
 Vega-Cendejas, M. E., M. J. Hernández de Santillana y A. G. De La Cruz. 1997. Los peces de la Reserva de Celestun. CINVESTAV- Unidad Mérida / Pronatura, Mérida, Yucatán. 171 p.
 Vega-Cendejas, M. E. y M. Hernández de Santillana. 2004. Fish

community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Río Lagartos, Yucatan, Mexico. Estuarine, Coastal and shelf Science 60:285-299.
 Wootton, R. J. 1998. Ecology of Teleost Fishes, segunda edición. Kluwer Academics, Dordrecht, The Netherlands. 386 p.

Apéndice 1. Listado taxonómico de los peces habitantes de la laguna de Celestún, Yucatán, por hábitat y periodo del día.

Familia	Especies	FSV			VAS		
		Día	Tarde	Noche	Día	Tarde	Noche
Sparidae	<i>Lagodon rhomboides</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Archosargus probatocephalus</i>	X	X	X	X	X	X
Achiridae	<i>Achirus lineatus</i>	X	X	X	X	X	X
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides testudineus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Sphoeroides nephelus</i>				X		
	<i>Sphoeroides spengleri</i>		X	X			
Gymnuridae	<i>Gymnura micrura</i>	X	X	X	X	X	X
Dasyatidae	<i>Himantura schmardae</i>		X				
Sciaenidae	<i>Micropogonias undulatus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Micropogonias furnieri</i>	X	X	X		X	
	<i>Bairdiella ronchus</i>			X	X	X	
	<i>Bairdiella chrysoura</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Menticirrhus americanus</i>			X		X	
	<i>Menticirrhus saxatilis</i>					X	
	<i>Cynoscion arenarius</i>			X		X	
	<i>Cynoscion nebulosus</i>	X	X	X	X	X	X

Apéndice 1. Continúa.

Familia	Especies	FSV			VAS		
		Día	Tarde	Noche	Día	Tarde	Noche
Gerreidae	<i>Eucinostomus gula</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Eucinostomus argenteus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Eucinostomus harengulus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Diapterus auratus</i>		X		X		X
	<i>Diapterus rhombeus</i>	X			X		X
	<i>Eugerres plumieri</i>	X	X	X	X		X
	<i>Gerres cinereus</i>			X	X		X
Cyprinodontidae	<i>Floridichthys polyommus</i>		X				
	<i>Cyprinodon artifrons</i>		X		X		X
Fundulidae	<i>Lucania parva</i>		X				
Triglidae	<i>Prionotus tribulus</i>	X	X			X	X
Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>		X		X		X
Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i>		X		X		
Ariidae	<i>Ariopsis felis</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Bagre marinus</i>					X	
Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i>			X	X	X	
Clupeidae	<i>Harengula jaguana</i>	X		X	X	X	
	<i>Opsithonema oglinum</i>		X				
Elopiidae	<i>Elops saurus</i>	X	X	X	X	X	X
Haemulidae	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	X	X	X	X	X	X
Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i>	X	X		X	X	X
	<i>Lutjanus synagris</i>						X
	<i>Lutjanus analis</i>		X				

Apéndice 1. Continúa.

Familia	Especies	FSV			VAS		
		Día	Tarde	Noche	Día	Tarde	Noche
Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i>				X		X
Belonidae	<i>Strongylura notata</i>		X	X	X	X	X
	<i>Strongylura marina</i>					X	
	<i>Strongylura timucu</i>				X	X	X
Synodontidae	<i>Synodus foetens</i>	X	X	X	X		
Engraulidae	<i>Anchoa lamprotaenia</i>		X				X
	<i>Anchoa mitchilli</i>	X	X		X	X	
Echeneidae	<i>Echeneis naucrates</i>						X
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>					X	
	<i>Hyporhamphus meeki</i>					X	
	<i>Hyporhamphus robertii</i>	X	X				X
	<i>Chriodorus atherinoides</i>				X		
Gobiidae	<i>Gobionellus oceanicus</i>						X
Paralichthyidae	<i>Paralichthys albigutta</i>						X
Mugilidae	<i>Mugil trichodon</i>		X				
	<i>Mugil curema</i>					X	

