

Variaciones Ambientales y Cambios Poblacionales a Escala Local: Peces de la Familia Gerreidae en Laguna de Términos, Campeche, México

Environmental Variations and Population Changes at Local Scale: Fishes of the Gerreidae Family in Laguna de Términos, Campeche, México

Variations Environnementales et Changements dans les Populations à Échelle Locale: Poissons de la Famille Gerreidae dans la Laguna de Términos, Campeche, Mexique

DOMINGO FLORES HERNÁNDEZ*, JULIA RAMOS MIRANDA y ATAHUALPA SOSA-LÓPEZ
Instituto EPOMEX, Universidad Autónoma de Campeche, Av. Héroe de Nacozari No. 480. CP: 24029, Campeche, México.
**doflores@uacam.mx.*

RESUMEN

La laguna de Términos es conocida por gran biodiversidad ictiofaunística, la cual es explicada por una gran variedad de hábitats. Actualmente, esta biodiversidad se ha visto afectada tanto por cambios antropogénicos como desarrollo de la industria petrolera en mar abierto, desarrollo urbano en ciudad del Carmen, destrucción de hábitats por la tala de manglar, destrucción de bancos de pastos marinos, modificación de la sedimentación, pesca, así como modificaciones de la hidrología del sistema mar-laguna-sistemas fluvio-lagunares. En este trabajo se comparan la evolución de peces de la familia Gerreidae en relación a cambios en las variables físico-químicas de la laguna que influenciaron variaciones poblacionales en dichas especies. Se determinó que globalmente los gerreidos tuvieron 1,046 individuos en 1980, 4,458 en 1998 y 2,019 en 2010; asimismo, *Diapterus rhombeus*, *Eucinostomus gula* y *E. argenteus* fueron especies ganadoras; mientras que *D. auratus* y *Eugerres plumieri* fueron especies perdedoras. Se calcularon los traslapes de nichos entre *D. rhombeus* y *E. argenteus*, coincidieron en 64.7 y 82.4% en los años 1998 y 2010 aunque tienen el mismo espectro trófico, en el 2010, *E. argenteus* se registró en todos los puntos de muestreo en 2010, mientras que *D. rhombeus* sólo estuvo en 82.4 % de los sitios. Esto permite concluir que los cambios ambientales en la Laguna de Términos afectan diferencialmente la abundancia de los peces gerreidos, de los cuales *E. argenteus* ha mostrado recientemente mayor capacidad de adaptación.

PALABRAS CLAVE: Cambio ambiental, poblaciones, adaptación, Laguna de Términos, México

INTRODUCCIÓN

Los estuarios y lagunas costeras han sido considerados como las regiones más productivas del planeta (Constanza et al. 1997). En el sur del Golfo de México, la productividad de la zona costera permite la permanencia y persistencia de muchas especies capturadas comercialmente y que sostienen económicamente a las comunidades costeras. La laguna de Términos ha sido catalogada como área de alta productividad y diversidad, además de zona de crianza de numerosas especies del necton marino, incluyendo especies de importancia ecológica y/o comercial (Mouillot y Ramos Miranda 2012). Con el fin de proteger su calidad ecológica y los servicios que brinda a la sociedad, la Laguna de Términos fue declarada Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) (DOF 1994). Diversos estudios han señalado cambios en la comunidad ictiológica, asociados a alteraciones en el hábitat como tala de manglar y reducción de la vegetación sumergida; específicamente se han observado incrementos en la salinidad y temperatura (Flores Hernández et al. 2001). Sosa-López et al. 2005, reportan una disminución de la diversidad asociado al incremento de la salinidad. Cambios en el ecosistema pueden ocasionar modificaciones en las abundancias de la comunidad ictiológica. Las especies de peces de la familia Gerreidae han sido reportadas como dominantes en algunos hábitats de la Laguna de Términos o al menos han sido reportadas para alguna época entre 1980 y 2011 (Yáñez-Arancibia et al. 1988, Mouillot y Ramos Miranda 2014, Ramos Miranda 2000, Villèger et al. 2008). Es sabido que el estrés sobre los ecosistemas puede ocasionar diferentes respuestas en la parte biótica; entre esas respuestas están los cambios en las relaciones intra e interespecíficas que tienen como resultado cambios en la abundancia de las especies a través de la competencia y o compartición del nicho ecológico. En este contexto, en este trabajo se analizan las variaciones de la abundancia de las mojaras de la familia Gerreidae en 1980, 1998 y 2011; así como las relaciones interespecíficas resultantes.

Área de Estudio

Laguna de Términos se encuentra en el extremo sur del Golfo de México entre las coordenadas N 18 "27 '37" N y 18 "47" 36 "y longitudes W 91" 14 "44" y W 91 "53" 55"(Figura 1). La laguna constituye el límite oriental del complejo del delta Usumacinta-Grijalva, situado a 90° al este del Grijalva, principal tributario del Usumacinta. La Laguna de Términos es una de las más grandes del Golfo de México, y a ella están asociados un conjunto de pantanos fluvio-deltáicos que son considerados como los más importantes después de los del Mississippi (EU). La superficie total de este conjunto es de 7 209 km², de los cuales 1 661.5 km², corresponden al cuerpo lagunar (Yáñez-Arancibia y Day 1988) (Figura 1). Factores climáticos y meteorológicos tienen gran influencia sobre la dinámica espacio-temporal de los hábitats de la laguna y de las especies que los habitan; otros factores importantes son las actividades antropogénicas, la pesca, el desarrollo urbano, la agricultura y ganadería en las zonas adyacentes e incluso la deforestación en las zonas altas. Esta dinámica se ve intensificada por la sinergia con factores climáticos asociados al calentamiento global. Estos factores influyen sobre la hidrología de la laguna; esta tiene un flujo neto de circulación de agua de Este a Oeste, debido principalmente a los vientos del Oeste, provocando que el agua marina penetre por la Boca de Puerto Real y salga por la Boca del Carmen. Este movimiento, también es

influenciado por los vientos del Sur-Este y por las descargas de agua dulce de los Ríos Palizada, Candelaria y Chumpán. Para 2011 la CONAGUA registró la menor descarga promedio en abril con 2,015.1 m³/s y la máxima en noviembre con 22,262.0 m³/s sólo de los ríos Candelaria y Palizada. Esto muestra que durante todo el año el aporte de agua dulce, juega un papel importante en la circulación y en la mezcla de agua marina y dulce (Gierloff-Emden 1977, Mancilla y Vargas 1980, Graham et al. 1981 y Kjerfve et al. 1988, Kjerfve 1986). La corriente neta en la laguna es en dirección Este a Oeste (1,350 m³/s), con un flujo máximo de 6,000 m³/s (Mancilla y Vargas 1980, Graham et al. 1981). Durante la estación de “nortes” (octubre a febrero) el agua puede penetrar por las dos bocas de conexión con un flujo más importante por la Boca del Carmen, aunque el patrón puede invertirse penetrando el agua por la Boca de Puerto Real (Kjerfve, 1986). David y Kjerfve (1998) mostraron que el 50% por ciento del volumen de agua de la laguna se renueva cada 9 días, principalmente por el intercambio de marea. La cual es mixta con un rango de 0.3 a 0.7 m.

Debido a este patrón de corrientes y a sus aportes fluviales, la principal fuente de sedimentos en la laguna son los terrígenos y calcáreos. De esta manera, en los años 1970s, Phleger y Ayala-Castañares (1971) señalaron que hay un gradiente de sedimentos al interior de la laguna: arenas, en la boca de Puerto Real, Interior de la Isla del Carmen y Boca del Carmen con 50 - 60% de CaCO₃, arcillas y sedimentos limosos en la parte central de la laguna con 50% de CaCO₃, limos y arenas en la región

Este, Sur y Centro de la cuenca y sedimentos con cantidades importantes de materia orgánica, asociados a las descargas del río Candelaria al Sur-Este de la laguna. Posadas y Rendón von Osten (2012) entre 2010 - 2011, señalan un incremento en la deposición de sedimentos en la Laguna de Términos, principalmente en el litoral interno de la Isla del Carmen, hacia la entrada de la Boca de Puerto Real, y también al sureste y suroeste de la laguna, frente a la Boca de Palizada y entre los ríos Candelaria y Chumpán. Estos sedimentos tienen una talla de grano de entre 0.48 a 0.58 mm, observándose una reducción de la profundidad en estas zonas.

La laguna de Términos es somera y presenta un gradiente de profundidad de 1.5m de la costa hacia la parte central de la cuenca con un promedio de 4.0 m (Ramos Miranda et al. 2006). Las bocas de conexión tienen una mayor profundidad, la Boca de Puerto Real tiene una profundidad baja en sus orillas (2 - 4 m), aunque el canal central alcanza los 18 m; la Boca del Carmen tiene una profundidad de 10 a 12 m (Amezcuca Linares y Yáñez-Arancibia 1980). Cabe señalar que en un estudio realizado en 1959 por Suárez-Caabro y Gómez-Aguirre (1965), se registró una profundidad entre 1.8 y 3.7 m en la cuenca lagunar y 11 m en las bocas de conexión.

MÉTODOS

La información proviene de muestreos mensuales de una red de 17 estaciones en laguna de Términos (Figura 1). Se cubrieron 3 periodos: el primero en 1980, el segundo en

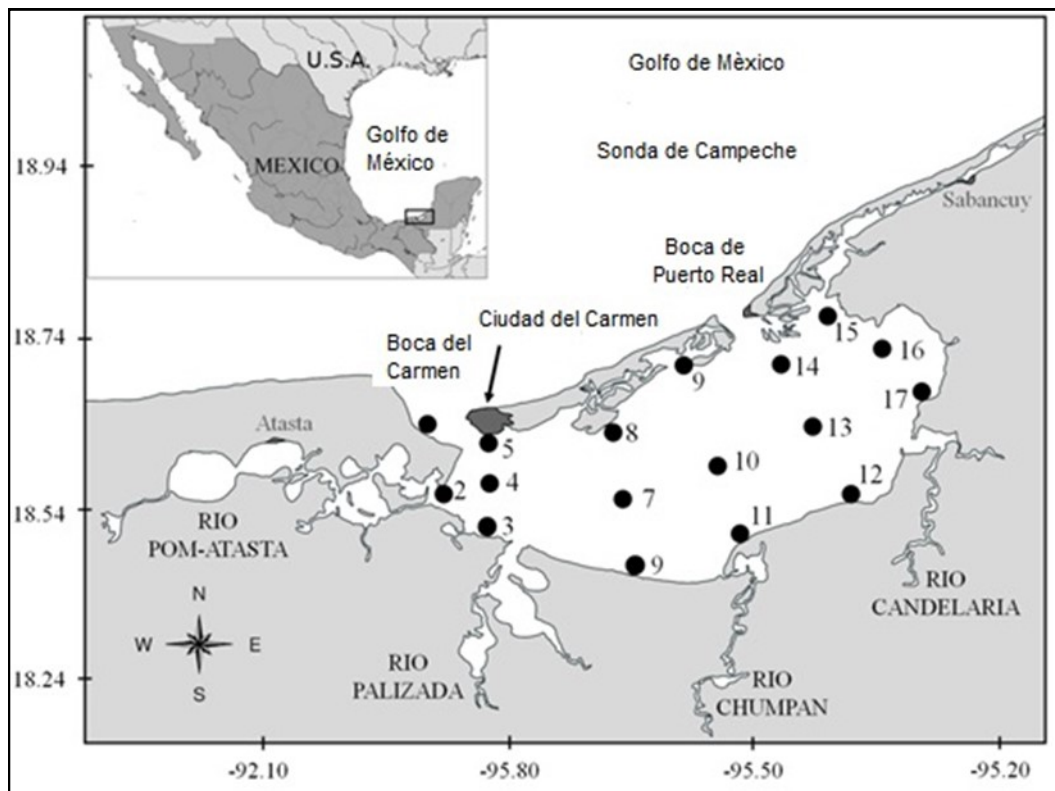


Figura 1. Localización de área de estudio y las estaciones de muestreo.

1998 y el tercero en 2010. Las colectas de necton se realizaron con una red de prueba camaronera de 5m de largo y 2.5 m de abertura de trabajo y una luz de malla de 3/4", equipados con puertas de madera de 60 x 40 cm y con una duración de arrastre de 12 minutos. Complementariamente, se registraron valores de diversos factores físico-químicos del agua de fondo y superficie: salinidad, temperatura, pH, oxígeno disuelto; además de penetración de la luz. En ecosistemas acuáticos estuarinos, es conocido que uno de los factores de mayor influencia sobre la abundancia y distribución de la comunidad ictiológica es la salinidad; en este sentido se formaron arbitrariamente diferentes clases de salinidad (de 4 ppm) o hábitats para hacer el análisis de las posibles usos del hábitat por las especies de Gerreidae del ecosistema: *Diapterus auratus*, *D. rhombeus*, *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. melanopterus* y *Eugerres plumieri*; se asignó la correspondiente abundancia (número de individuos) por hábitat o clase de salinidad por especie. Esta información es la base para determinar si existe algún patrón no aleatorio en este grupo de especies y su evolución durante el periodo de 1980 a 2010. Con este objetivo se utilizó el índice "C-score" (Stone y Roberts 1990), para cuantificar la co-ocurrencia entre especies de gerreidos.

$$CU = (r_i - S)(r_j - S)$$

Donde *CU* es el número de unidades para las cuales se calculó la co-ocurrencia para cada par de especies como: donde *S* es el número de sitios que contienen ambas especies, *r_i* y *r_j* son las sumas totales para las especies *i* and *j*. El C-score es el promedio de todos los posibles pares de sitios calculados para las especies que ocurren al menos una vez en la matriz. Este índice en una comunidad estructurada competitivamente debería ser más alto que el esperado por el azar. Los resultados se compararon con simulaciones de Monte Carlo.

Otro índice utilizado para determinar los posibles cambios de la comunidad de Gerreidae durante el periodo es el traslape de nicho observado, para el cual han sido propuestas diferentes medidas. Según Schoener (1974) el micro-hábitat, la dieta y la actividad temporal son los tres ejes del nicho más importantes. Entre estos tres, la diferenciación se da preferentemente entre el micro-hábitat y la dieta. En este estudio se analizó el índice de traslape de nicho de Pianka (1973): el cual señala que para las especies 1 y 2 con utilización de recursos *p_{1i}* y *p_{2i}*, el índice de traslape de la especie 1 sobre la 2 (*O₁₂*) es calculado por la expresión:

$$O_{12} = O_{21} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{2i} p_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{2i}^2 p_{1i}^2}}$$

Igualmente se calculó el traslape promedio y sus diferencias con un traslape aleatorio fue probado mediante un modelo nulo de acuerdo a Winemiller y Pianka (1990).

RESULTADOS

La Figura 2 muestra el patrón de variación de la salinidad durante el periodo de estudio. Durante 1980, el primer cuartil de salinidad se encontró entre cero y 16 ups (25%); el segundo y tercer cuartiles (50%) se distribuyeron entre 16 < y 29 ups, el último cuartil se situó entre 29 y 41 ups. En 1998, el primer cuartil se observó entre 0 y 23 ups; el segundo y tercer cuartiles se registraron entre 23 y 32 ups, el cuarto cuartil se localizó entre salinidades de 32 y 41 ups. Para 2011, el primer cuartil se presentó entre 0 y 21 ups, el segundo y tercer cuartiles se ubicaron entre 21 y 32 ups, el último cuartil se situó entre 32 y 43.5ups.

Globalmente la abundancia de las especies de la familia siguieron una oscilación en "domo" y registraron un total de 986 individuos en 1980, pasando por un máximo en 1998 (5,395 efectivos), para reducir su número a 2,013 ejemplares en 2011. Es notorio que la familia es

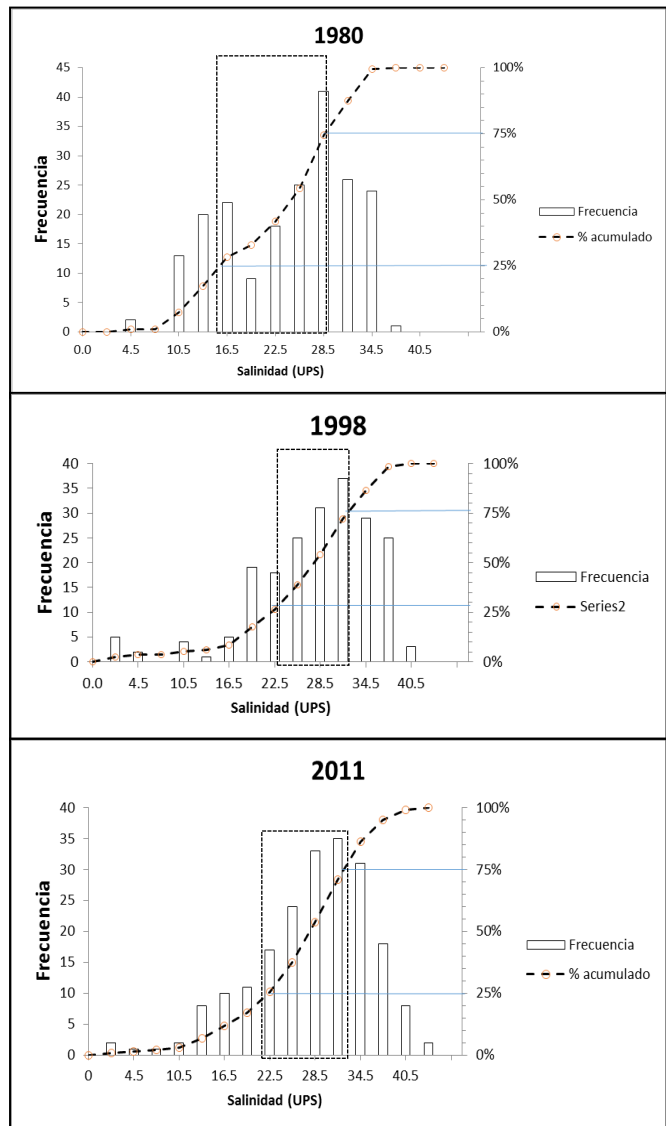


Figura 2. Ojivas de variación de salinidad (ups) en la laguna de Términos, México, en tres periodos.

poco abundante en ambientes de baja salinidad (≤ 10 ups), con sólo 5.5% del total en los tres periodos. La especie más afin a este ambiente es *D. rhombeus* con 3.9%, el resto de especies fueron observadas ocasionalmente. En el extremo opuesto (mayor salinidad) hay una mayor incidencia de gerreidos 18,0% coexistieron en ambientes entre 36 y 42 ppm. De este valor, *D. rhombeus* contribuyó con 7.7% y *E. gula* con 7.2%. El 79.3% de gerreidos cohabitan en salinidades > 10 e < 36 ups. La Figura 3 muestra los registros de abundancia por especie y por hábitat (rango de salinidad) por periodo. Además de los cambios de abundancia entre los periodos es de señalarse las modificaciones de la dinámica de las interrelaciones entre especies. Mientras que en 1980 predominó *E. gula*; en 1998 predominaron *D. rhombeus*, *E. gula* (esta sólo en alta salinidad) y en 2011 se suma también *E. argenteus*.

Los valores de co-ocurrencia oscilaron entre 0.91 en 1998 hasta 1.74 en 2011. En ningún caso se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) con respecto al azar (Figura 4).

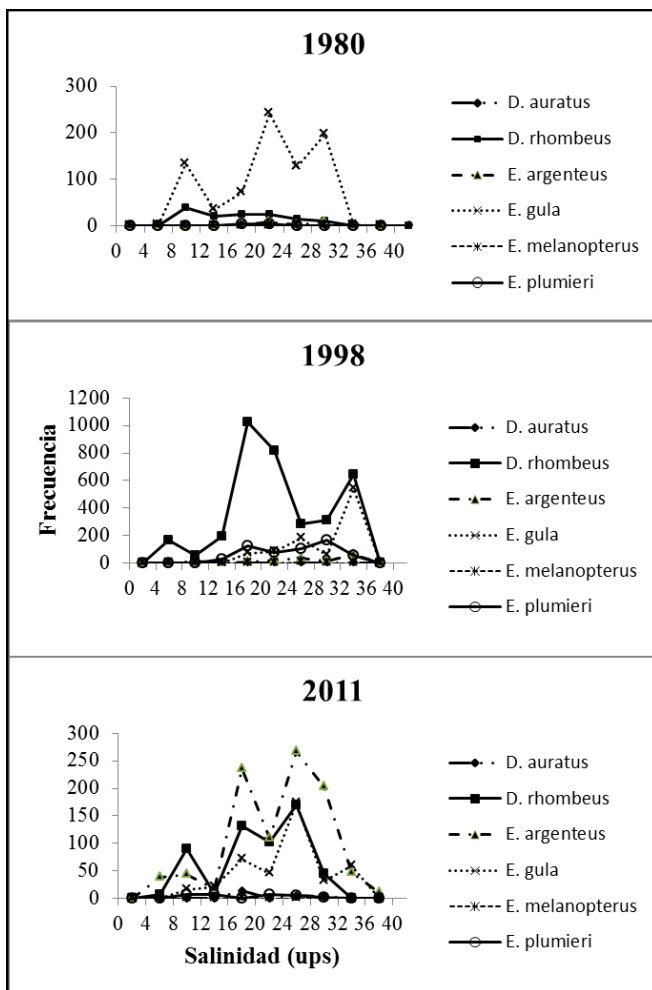


Figura 3. Abundancia de especies de gerreidos (número de individuos) por hábitat (clases de salinidad, ups), durante tres periodos en la Laguna de Términos.

La Tabla 1, presenta los valores del índice de traslape de nicho de Pianka, se registraron fuertes diferencias entre especies y entre periodos. Para 1980, el mayor traslape se observó entre *E. gula* y *E. argenteus* (0.912); valores intermedios se produjeron entre *E. plumieri* y *E. gula*, *E. argenteus* y *D. rhombeus* (0.715 a 0.611). *D. rhombeus* y *E. melanopterus* tuvieron un traslape alto (0.722).

Para 1998, el mayor traslape fue también entre *E. gula* y *E. argenteus* (0.963); *D. rhombeus* mostró mayor traslape con todas las especies, desde 0.485 con *E. melanopterus* hasta 0.805 con *E. plumieri*. *E. gula* incrementó el traslape con *D. aurata* y *D. rhombeus*; pero lo disminuyó con *E. melanopterus* y con *E. plumieri*. Esta última especie incrementó su interacción con todas las especies, excepto con *E. gula*.

Para 2011, globalmente todas las especies aumentaron el traslape, particularmente las especies más importantes como *E. gula* y *D. rhombeus*; contrariamente, *E. plumieri* redujo su traslape con todas las especies, a excepción con *E. gula*, con la cual prácticamente se mantuvo a un nivel cercano a 0.500.

El índice de traslape promedio, en 1980 fue de 0.56, en 1998 de 0.53, para ambos $p > 0.05$; en 2011 el valor promedio fue de 0.65 ($p < 0.007$) indicando una diferencia altamente significativa con el modelo nulo (Figura 5).

Respecto a la varianza del índice de traslape, el valor para 1980 fue menor a los de 1998 y 2011 (0.41 y 0.45, respectivamente), Figura 6. En ningún caso hubo diferencias significativas con respecto a la variación al azar ($p > 0.05$).

DISCUSIÓN

Los resultados de dispersión de salinidad, mostraron que la salinidad ha cambiado en los tres periodos, siendo mayor en 1998, un poco menor en 2011 y más variable en 1980, con una mayor proporción de valores con salinidades menores. Diversos autores como Ramos Miranda et al. (2005), Sosa et al. (2005) han reportado este fenómeno en Laguna de Términos.

Los resultados muestran que *D. rhombeus* tiene una mayor capacidad de adaptación a un más amplio rango de variación de la salinidad; aunque en los dos extremos (baja y alta salinidad) su abundancia sea mucho menor, esta capacidad le permitiría adaptarse mejor a modificaciones del hábitat. Otra especie muy abundante pero con un espectro de hábitat salino menos amplio fue *E. gula* y aún menos abundante y con un rango de adaptación menos amplio fue *E. argenteus*. En conjunto, estas son las tres especies que predominan en esta comunidad.

Los resultados de co-ocurrencia no mostraron diferencias significativas para ningún periodo con respecto al modelo nulo. Indicando que no existe ningún patrón o cambio en la comunidad; sin embargo, es de resaltar que la coexistencia es menor en 1998 (0.94), esto probablemente porque el rango de salinidad en donde interaccionan mayor número de especies es más reducido (Figura 3).

El índice de traslape de Pianka señala que las interacciones entre especies se modificaron entre los tres periodos. Las variaciones se fundamentaron en especies como *E. gula*, *D. rhombeus* y en menor proporción *E. argenteus*. El

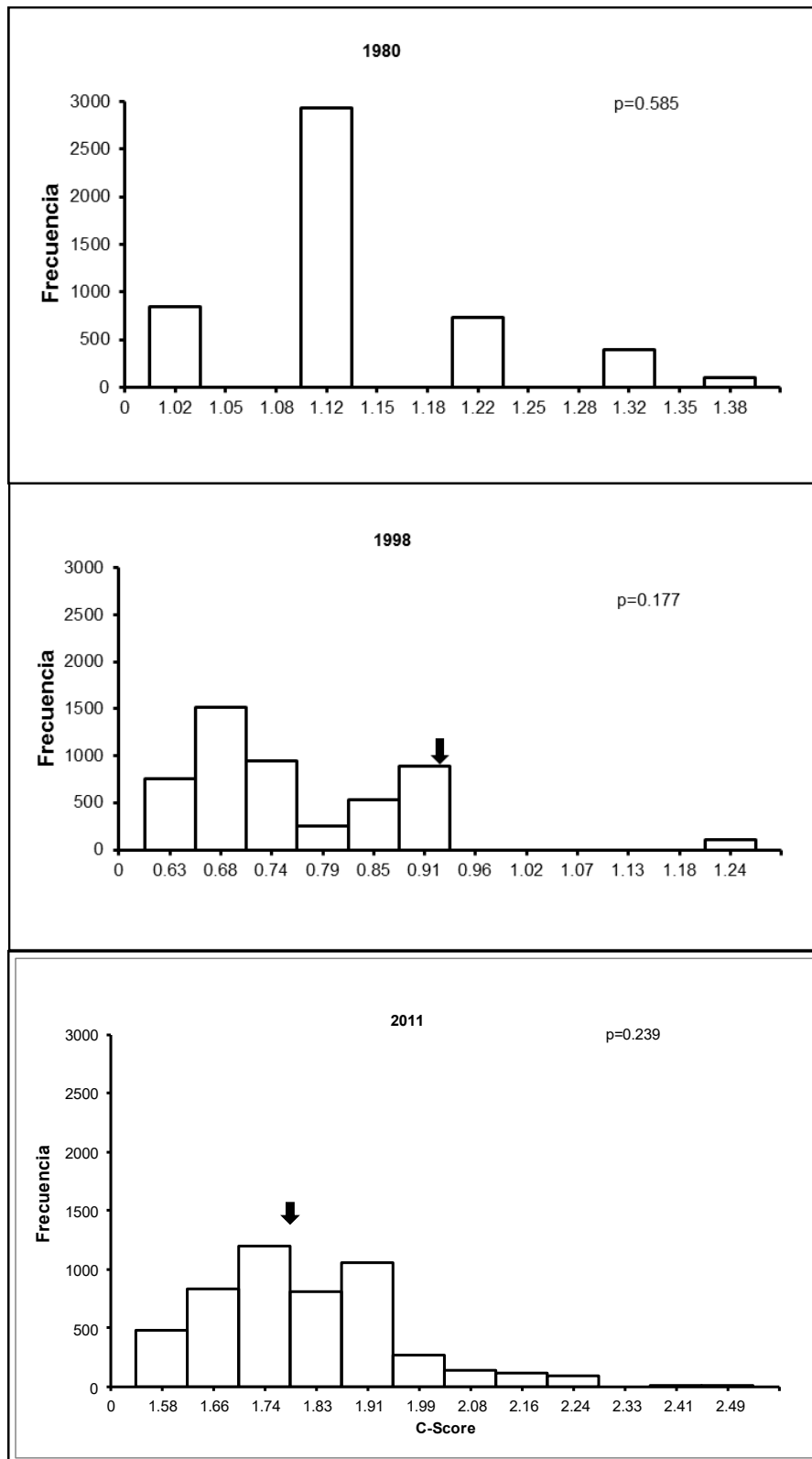


Figura 4. Co-ocurrencia promedio (C-score) de las especies de gerreidos de la Laguna de Términos, durante tres periodos

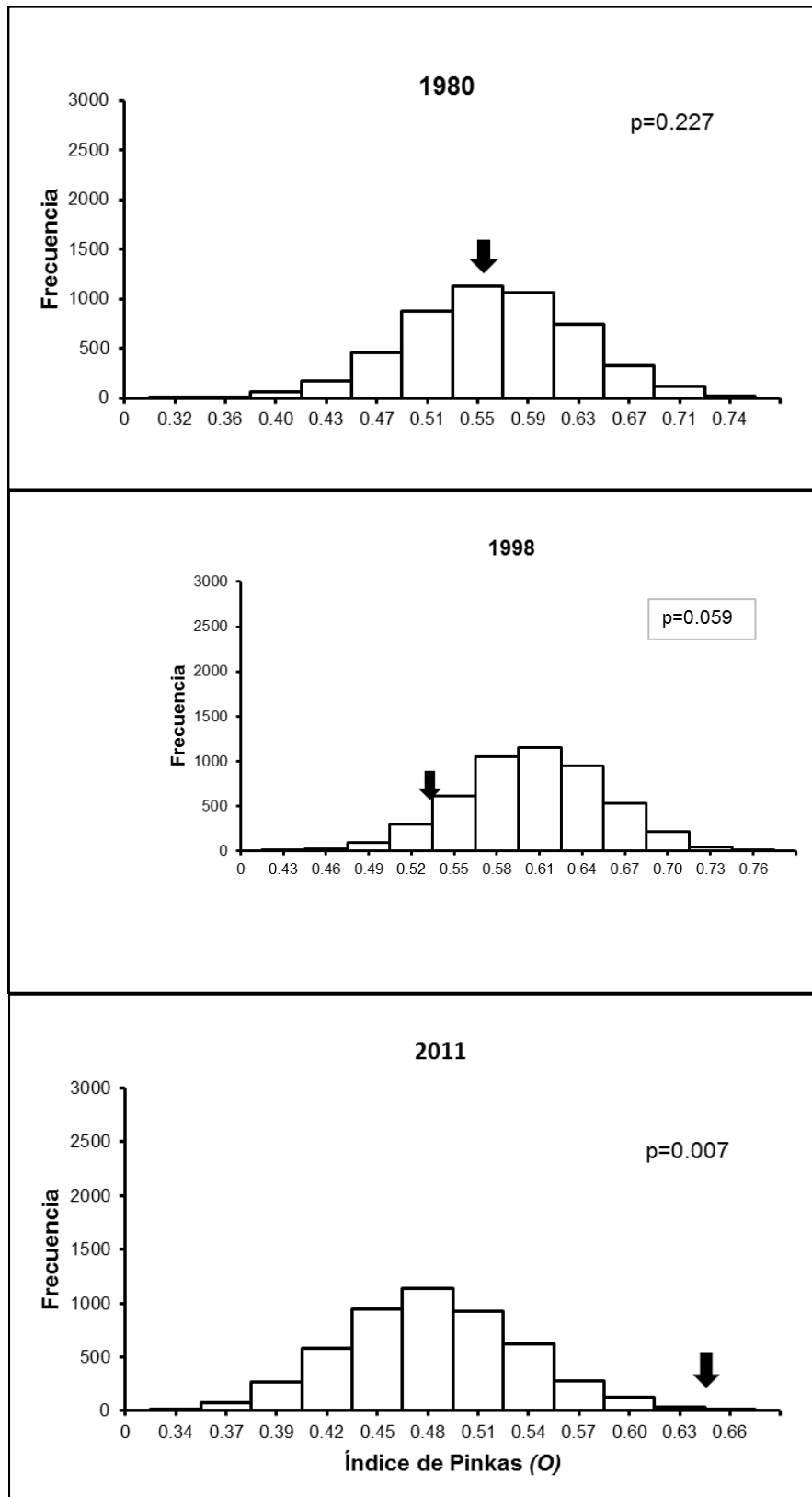


Figura 5. Valores promedio de traslape de nicho de Pianka (1973), de especies de gerreidos en la Laguna de Términos, durante tres periodos.

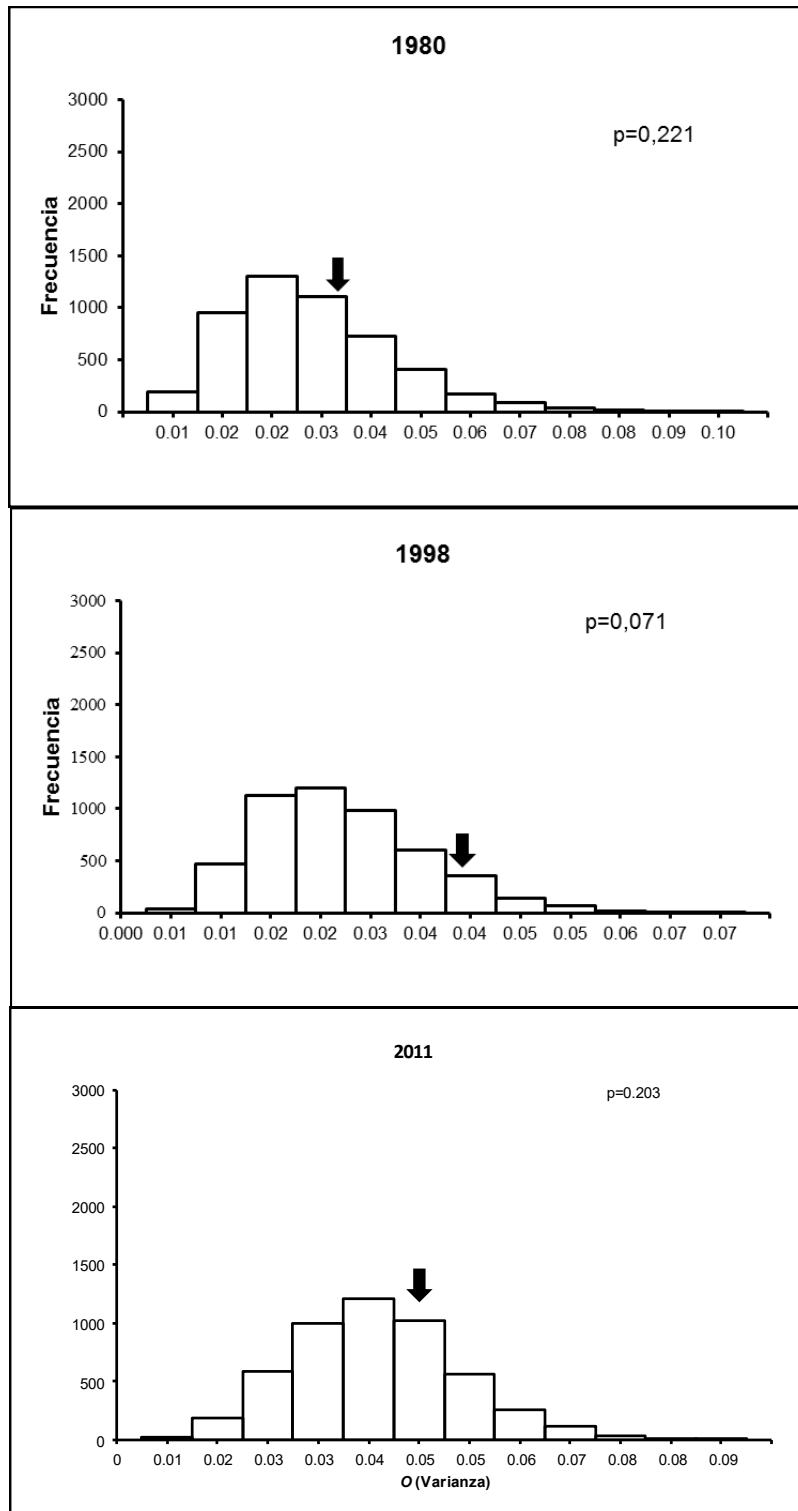


Figura 6. Valores de varianza del promedio de traslape de nicho de Pianka (1973), de especies de gerreidos en la Laguna de Términos, durante tres periodos.

Tabla 1. Valores del índice de Pianka (1973) para la comunidad de gerreidos de la Laguna de Términos, México.

1980					
Especie	<i>D. rhombeus</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. gula</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. plumieri</i>
<i>D. auratus</i>					
<i>D. rhombeus</i>		0.270	0.467	0.722	0.611
<i>E. argenteus</i>			0.912	0.400	0.638
<i>E. gula</i>				0.404	0.715
<i>E. melanopterus</i>					0.399
1998					
Especie	<i>D. rhombeus</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. gula</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. plumieri</i>
<i>D. auratus</i>	0.310	0.363	0.273	0.625	0.295
<i>D. rhombeus</i>		0.704	0.624	0.485	0.805
<i>E. argenteus</i>			0.963	0.483	0.639
<i>E. gula</i>				0.318	0.504
<i>E. melanopterus</i>					0.571
2011					
Especie	<i>D. rhombeus</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. gula</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. plumieri</i>
<i>D. auratus</i>	0.753	0.834	0.657	0.357	0.222
<i>D. rhombeus</i>		0.905	0.873	0.657	0.661
<i>E. argenteus</i>			0.880	0.618	0.494
<i>E. gula</i>				0.84	0.525
<i>E. melanopterus</i>					0.346

incremento en salinidad en 1998 y 2011, propició la colonización de *D. auratus*, cambiando el valor del índice de Pianka; no obstante, las principales especies conservaron los valores más altos de *O* entre sí. Señalando la existencia de compartición de nicho, más que competencia. Un patrón presente de competencia puede distinguirse entre *D. auratus* inexistente en 1980 por una relativa menor salinidad en la Laguna; pero en 1998 con el incremento de la salinidad y abundancia global, mostró valores relativamente bajos ($O < 0.400$) excepto con *E. melanopterus* ($O > 0.400$), especie con la que comparte el nicho. En el 2011 en un patrón de salinidad semejante al de 1998, pero con menor abundancia global, *D. auratus* incrementa el uso del hábitat ($O \geq 0.400$), excepto con *E. plumieri* ($O < 0.40$) especie con la que compite. Gotelli y Graves (1996) señalan que en este caso un mayor traslape puede indicar competencia y compartición de recursos. Este patrón de uso de los recursos puede ser determinado por el hábitat físico-químico, y biológico como es la interacción con otras especies y por la disponibilidad de alimento.

El índice de traslape promedio fueron similares para 1980 (0.56) y 1998 (0.53), para ambos $p > 0.05$; aunque en condiciones de hábitat y abundancia diferentes, estas diferencias pudieron influenciar de forma opuesta y balancear el índice. En 2011 el valor promedio incrementó a 0.65 ($p < 0.007$). Esto indica que en condiciones de menor abundancia, la competencia disminuyó, probablemente porque la competencia por alimento disminuyó. Sale (1974) y Connell (1980) señalan que diferentes escenarios son posibles y que información adicional sobre la disponibilidad de alimento así como las interacciones de las especies son necesarias para tener una respuesta concluyente.

Respecto a la varianza del índice de traslape, el valor para 1980 (0.039) fue ligeramente menor a los de 1998 y 2011 (0.041 y 0.045, respectivamente). ($p > 0.05$). El menor valor en 1980 podría indicar una mayor competencia por el hábitat que en los otros periodos. Variaciones en

la disponibilidad de alimento y las interacciones a través de la talla de los individuos podrían confirmar este supuesto. En general coincide con lo propuesto por Clavel et al. (2010) que propone que en un gradiente ambiental, los especialistas tienden a la disminución o desaparición ante la homogeneización del ecosistema. Especies generalistas como *D. rhombeus*, *E. gula* y *E. argenteus* mejor adaptadas a la homogeneización a la salinidad tienen un nicho más amplio que especies como *D. auratus* y *E. melanopterus*, menos adaptadas a variaciones de salinidad amplias. Asimismo, Arenas-Granados y Acero (1992) reportan un incremento en la competencia interespecífica de los gerreidos cuando aumenta la salinidad.

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento de para el desarrollo del proyecto: BIODIVNEK, C004, 2009-01, 111465, lo realizaron por una parte el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) y por otra l'Agence National de Recherche (ANR, France).

Por su labor en diferentes aspectos del desarrollo del presente trabajo a: Francisco Gómez Criollo, Edson Francisco Flores Ramos, Maurilia Irene Pérez Sánchez, Maricarmen Can González, Pedro Borges, Julio Mijangos y José Alejandro Sauri Hernández.

LITERATURA CITADA

- Amezcuca-Linares, F. y A. Yáñez-Arancibia, 1980. Ecología de los sistemas fluviolagunares asociados a la Laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, 7(1):68-118.
- Arenas-Granados, P.I. y A. Acero. 1992. Organización trófica de las mojaras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). *Revista de Biología Tropical* 40(3):287-302.
- Clavel, J., R. Julliard y V. Devictor. 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology Environment* 9(4):222-228.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. Oneill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton y M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.

- David, L.T. y B. Kjerfve. 1998. Tides and currents in a two-inlet coastal lagoon: Laguna de Términos, Mexico. *Continental Shelf Research* **18**:1057-1079.
- DOF, 1994. Decreto por el que se declara como área natural protegida con el carácter de área de protección de flora y fauna, la región conocida como Laguna de Términos, ubicada en los municipios de Carmen, Palizada y Champotón, Camp. (Segunda publicación). Diario Oficial de la Federación. República Mexicana. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4745237&fecha=27/09/199.
- Flores Hernández, D., J. Ramos Miranda, J. Rendón von Osten, L.A. Ayala Pérez, A. Sosa López, L. Alpuche Gual, R. Rosas Vega, F. Arreguín Sánchez, M. González y de la Rosa y J. Santos Valencia. 2001. Evaluación del camarón blanco (*Litopenaeus setiferus*) y de las comunidades nectónicas de la Laguna de Términos, Campeche, México: estimación de los impactos ambientales y pesqueros. ALIM -11-96. *Informe financiado por SISIERRA-UAC-ANPLT*. 19 pp.
- Gierloff-Emden H.G. 1977. *Orbital Remote Sensing of Coastal and Offshore Environments: A Manual of Interpretation. Laguna de Términos and Campeche Bay, Gulf of Mexico*.
- Gotelli, N.J. y G.L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Graham, D.S., J.P. Daniels, J.M. Hill y J.W. Day, Jr. 1981. A preliminary model of the circulation of laguna de Términos, Campeche, Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* **8**(1):51-62.
- Kjerfve, B. 1986. Comparative oceanography of coastal lagoons, Páginas 69-81 en: V.S. Kennedy (ed.) *Estuarine Variability*. Academic Press, New York, New York USA.
- Kjerfve, B., K.E. Magill y J.E. Sneed. 1988. Modelling of circulation and dispersion in Términos Lagoon. Chap. 6: 111-138. En: Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day Jr. (Eds.). *Ecology of Coastal Ecosystems in Southern Gulf of Mexico: The Términos Lagoon*. Chap. 6: 111-138. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México, Coastal Ecology Institute, Louisiana State University. Editorial Universitaria, Mexico D. F.
- MacArthur, R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* **101**: 377-385.
- Mancilla, P.M. y M. Vargas Flores. 1980. Los Primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* **7**(2):1-12 (1980).
- Mouillot, D. y J. Ramos Miranda. 2012. Long-term effects of environmental changes on the nekton biodiversity and the functioning of tropical estuaries (2010-2013), C004, 2009-01, 111465. Report III. Convocatoria Conjunta de Proyectos de Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación Bilaterales México-Francia o México-España, Proyectos conjuntos entre Mexico-Francia (ANR). 42 pp.
- Phleger, F.B. y A. Ayala-Castañares. 1971. Processes and history of Términos Lagoon, Mexico. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* **55**(2):2130-2140.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**:53-74.
- Posadas, G. y J. Rendon von Osten. 2012. Long-term effects of environmental changes on the nekton biodiversity and the functioning of tropical estuaries (2010-2013), C004, 2009-01, 111465. Report III WP2. Task 2.2 Environmental: Depth and Hydrocarbures and PCB'S. Convocatoria Conjunta de Proyectos de Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación Bilaterales México-Francia o México-España, Proyectos conjuntos entre Mexico-Francia (ANR). 42 pp.
- Ramos-Miranda, J. 2000. *Biologie, Ecologie, Exploitation de la crevette blanche Litopenaeus setiferus en Campeche, Mexique*. Tesis de doctorado. Universidad de Bretaña occidental, Brest. Francia. 300 p.
- Ramos Miranda, J., D. Flores Hernández, L.A. Ayala Pérez, J. Rendón von Osten, G. Villalobos Zapata y A. Sosa López. 2006. *Atlas Ictiológico e Hidrológico de la Laguna de Términos*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, México. 173 pp.
- Ramos Miranda, J., L. Quiniou, D. Flores Hernández, T. Do Chi, L. A. Ayala Pérez, y A. Sosa López. 2005. Spatial and temporal changes in the nekton communities of Términos Lagoon Campeche, México. *Journal of Fish Biology* **66**:513-530.
- Sale, P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* **17**:245-256.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**:27-39.
- Winemiller, K.O. y E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* **60**:27-55.
- Sosa-López, A., D. Mouillot, T.D. Chi, y J. Ramos-Miranda. 2005. Ecological indicators based on fish biomass distribution along trophic levels: an application to the Términos coastal lagoon, Mexico. International Council for the Exploration of Seas. *Journal Marine Science* **62**:453-458.
- Stone, L. y A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**:74-79.
- Suárez-Caabro J. y S. Gómez-Aguirre. 1965. Observaciones sobre el plancton de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Bulletin of Marine Science* **15**(4):1072-1120.
- Villéger, S., J. Ramos-Miranda, D. Flores-Hernández, A. Sosa-López y D. Mouillot. 2008. Stable trophic structure across coastal nekton assemblages despite high species turnover. *Marine Ecology Progress Series* **364**:135-146.
- Winemiller, K.O. y E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* **60**:27-55.
- Yáñez-Arancibia, A. y J.W. Day, Jr. (eds.). 1988. *Ecología de los Ecosistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coastal Ecology Institute, Louisiana State University. Editorial Universitaria, México. D.F. 518 pp.