

Cambios a Largo Plazo de la Estructura y la Función de las Comunidades de Peces en la Laguna de Términos, Campeche, México

Long-term Changes in Fish Assemblage Structure and Function of Terminos Lagoon, Campeche, Mexico

Changements à Long Terme dans la Structure et Fonction des Groupements de Poissons dans la Lagune de Términos, Campeche, Mexique

JULIA RAMOS MIRANDA*, DOMINGO FLORES HERNÁNDEZ,
ATAHUALPA SOSA-LÓPEZ y EDSON F. FLORES RAMOS

Instituto EPOMEX, Universidad Autónoma de Campeche, Av. Héroe de Nacozari No. 480.

CP: 24029, Campeche, México. *ramosmiran@gmail.com.

RESUMEN

La laguna de Términos ha sido impactada desde la década los 50's. El efecto sinérgico del desarrollo urbano, extracción de petróleo, tala de manglar, desarrollo agrícola y actividad pesquera incluyendo impactos naturales extremos y el cambio climático, han modificado las características hidrológicas y la composición y estructura de los ensambles de peces. En este trabajo, la riqueza de esta comunidad, fue estudiada en un periodo discontinuo de 30 años (1980, 1998 y 2011). En cada período, se analizaron los cambios hidrológicos (temperatura, salinidad, profundidad y transparencia), por medio de ANOVAS y se utilizaron rasgos funcionales (biomasa, nivel trófico, hábitat y biometría) de las especies más abundantes en los tres periodos, para observar patrones de ensamblaje de la comunidad por ACP. Se observaron incrementos en salinidad y transparencia desde 1980 a 2011 (25 y 28 UPS; 35 a 37% respectivamente) y disminución de la biomasa de 2.3 veces la observada en 80's. El ACP muestra que en 2011 en la estructura lagunar predominan especies con niveles tróficos ≥ 3.5 y con preferencia de hábitat marino y tolerancia estuarina. Así mismo, durante 1980 y 2011 el bagre *Ariopsis felis* y pez globo *Sphoeroides testudineus*, fueron especies muy abundantes en la comunidad, contrariamente al bagre *Cathorops melanopus* cuya biomasa disminuyó en 97 %. Se concluye que la laguna de Términos tiende a la homogenización ambiental tornándose principalmente marino, provocando que las especies estuarinas y de agua dulce probablemente migren hacia áreas más favorables, manifestándose cada vez más en una disminución de la biomasa.

PALABRAS CLAVE: Laguna de Términos, Golfo de México, cambios hidrológicos, cambios de agrupamientos de especies, homogenización del hábitat

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas lagunares estuarinos son áreas que aportan muchos bienes y servicios al bienestar humano (Constanza et al. 1997), su importancia ha permitido el desarrollo de varias actividades como la pesca, la industria, la agricultura y ganadería y el desarrollo urbano, lo que ha repercutido negativamente en los ecosistemas, y por consiguiente en los servicios que ellos proveen. Aunado a esto el cambio climático global, y los eventos climáticos inesperados, pueden afectar a las comunidades que los habitan, modificando sus patrones de reproducción, crecimiento y o alimentación (Lotze et al. 2006). La laguna de Términos al sur del Golfo de México, es considerada como el de mayor volumen del país, y junto con los ecosistemas lagunares adyacentes, conforman uno de los más importantes ecosistemas, después de los pantanos del Mississippi y en 1994 fue declarada como Área de Protección de Flora y Fauna (APFFLT). En esta laguna 43 especies consideradas de importancia comercial la utilizan como área de refugio, reproducción, alimentación o crecimiento (Ramos Miranda et al. 2005). Sin embargo desde los años 1950s esta laguna y sus alrededores ha sido fuertemente impactada por actividades como extracción forestal, pesca, desarrollo agropecuario, crecimiento urbano, desarrollo industrial por extracción de petróleo, e incluso introducción de especies invasoras (plecos y tilapia) en los ríos asociados. Esta región fue considerada entre en los 50s y 60s como zona privilegiada por la extracción de camarón en la Sonda de Campeche y la laguna de Términos era considerada como la principal área de refugio de juveniles de camarón. El sistema lagunar Pom-Atasta, asociado a esta región era la principal área de explotación de almeja a nivel nacional (Leriche Guzmán 1995). Una recopilación reciente sobre la fauna registrada en esta laguna señala 117 especies de peces, 69 de macro crustáceos (estomatópodos y decápodos) y 172 de moluscos entre otros (Ramos Miranda et al. 2010). Diversos estudios han sido realizados sobre la comunidad de peces así como de las características ambientales donde habitan desde los 80s y han permitido tener un referente de la composición y estructura de las comunidades de peces (Yáñez-Arancibia y Day, 1988, Ramos Miranda 2000, Ramos Miranda et al. 2008). Así mismo se han observado modificaciones en estas comunidades de peces a nivel espacial y temporal (Ramos Miranda et al. 2005a, Villéger et al. 2008), se ha analizado la relación de la salinidad con la abundancia (Sosa López et al. 2007); y del comportamiento de la abundancia a través de sus niveles tróficos (Sosa López et al. 2005). También se ha analizado las facetas de la diversidad funcional (Ramos Miranda et al. 2005; Villéger et al. 2009) e incluso se ha discutido la estabilidad del ecosistema a través de las comunidades ícticas (Villéger et al. 2010). Sin embargo hasta el momento no se ha evaluado el comportamiento de estas comunidades con una visión que incluya sus rasgos y atributos funcionales en la laguna y determinar si las modificaciones pueden atribuirse a una homogenización del hábitat o a una biótica. Si esta condición es aceptada, los impactos a futuro en la actividad pesquera podrían ser importantes y permitiría a los manejadores del APFFLT tomar decisiones sobre su manejo y administración. De acuerdo a McKinney y Lockwood (1999), la homogeneización biótica es el reemplazo de biotas locales por especies no nativas y que pueden expandirse localmente, es decir especies tolerantes, lo que puede reducir la diversidad espacial en escala regional,

entonces puede ser el proceso que describe esta reorganización no aleatoria del *pool* de especies (McKinney y Lockwood 1999) y puede referirse también a un aumento en la similitud taxonómica de dos o más “pools” de especies a través del tiempo como resultado de las invasiones de especies y las extintas (Olden y Rooney 2006) o disminuir y permanecer sin cambio pues depende de la identidad de las especies (Olden y Poff 2003, Rooney et al. 2007). Por otra parte está la homogenización ambiental entendida como una característica del ambiente que al modificarse (positiva o negativamente) y permanecer en un periodo importante (años) por ejemplo la salinidad, puede ampliar la tolerancia de hábitat de algunas especies y reducir el espacio de otras, desplazándolas hacia ambientes más favorables. En este estudio se pretende analizar a través de la variación ambiental del ecosistema y las comunidades de peces en un periodo discontinuo de 30 años (1980, 1998 y 2011), como el ecosistema lagunar al cambiar ambientalmente ha modificado su estructura a través de los rasgos funcionales: niveles tróficos, atributos morfológicos, hábitat y biomasa y definir si estos cambios son considerables para argumentar si este ecosistema tiene a la homogenización del hábitat y/o a la homogenización biótica.

MÉTODOS

Área de Estudio

La laguna de Términos está localizada entre los 90° 00' W y 18° 25' N al sur del Golfo de México (Figura 1). Tiene una superficie de 1661.5 km² y una profundidad promedio de 3.5 m. La laguna se conecta con la Sonda de

Campeche por dos bocas separadas por una isla de barrera (Isla del Carmen) que mide 30 km de longitud y 2.5 km de ancho; en donde se ubica la ciudad *El Carmen*. Las bocas de conexión son: La Boca del Carmen ubicada al oeste cuya abertura mide 4 km y la de Puerto Real ubicada al este y cuya abertura mide 3.3 km. La laguna presenta aporte de agua dulce por tres ríos: el de Palizada al suroeste, el de Candelaria al sur y el Chumpán al sureste, siendo el Palizada el más importante en aporte de agua dulce al sistema. El clima de la región es tropical y presenta tres épocas climáticas: la época de secas que incluye los meses de febrero a mayo, la de lluvias de junio a septiembre y la de nortes de octubre a enero (Yáñez-Arancibia y Day 1988, Ramos Miranda 2000).

Obtención de Datos

Las colectas de peces y variables ambientales fueron realizadas en tres periodos distintos; 1980 - 1981, 1998 y 2010 - 2011 (Yáñez-Arancibia y Day 1988, Flores Hernández et al. 2001, y Mouillot y Ramos Miranda 2012) y en cada uno se visitaron 18, 23 y 17 sitios o estaciones de muestreo respectivamente. Las colectas de peces fueron realizadas con el mismo protocolo, utilizando una red de arrastre de 5 m de largo x 5 m de ancho con una abertura de trabajo de 2.5 m. El tiempo de arrastre fue de 12 min a una velocidad promedio de 2.5 nudos (Loesch et al. 1976). Las variables ambientales de temperatura y salinidad de fondo, fueron obtenidas con una sonda multiparamétrica Hydrolab DS5, la penetración luminosa con disco de Secchi y la profundidad con un profundímetro acústico. En este estudio se consideraron para el análisis y las comparaciones entre periodos solo las 17 estaciones coincidentes

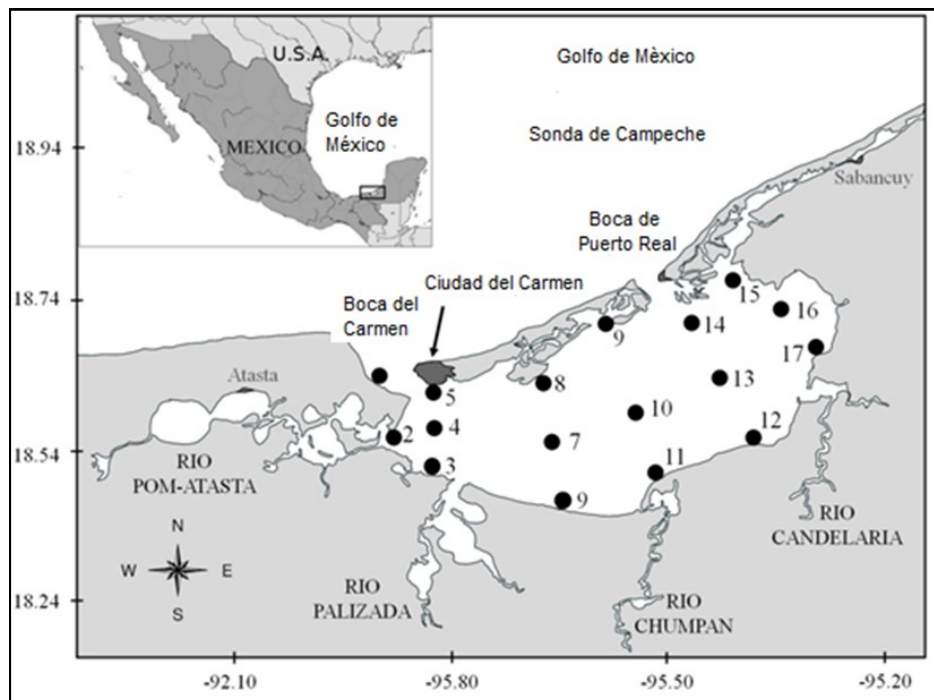


Figura 1. Área de Estudio, se muestran las estaciones de colecta realizadas en los tres periodos, así como los ríos asociados al ecosistema y las bocas de conexión con el Sonda de Campeche.

especialmente con el muestro realizado en 2010 - 2011 por Ramos Miranda y Mouillot (2014).

Análisis de Datos

La estadística descriptiva fue calculada para ver el comportamiento de las variables ambientales y la biomasa de las especies. Así mismo para observar las posibles diferencias de estas variables entre los tres periodos se realizaron ANOVAS y comparación por pares (Tukey, HSD). Por otra parte se utilizó el índice de importancia relativa (IV) de Harrison y Whitfield (2006) para determinar las especies que aportaban mayor importancia a la biomasa considerándose aquellas especies cuyo valor fuera mayor a uno; este índice considera el porcentaje de frecuencia de ocurrencia, más el de abundancia, más el de biomasa, ponderado por tres $IV = (\%f + \%n + \%g)/3$. Estas especies fueron consideradas para realizar el Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando sus rasgos funcionales, los cuales fueron clasificados como sigue: el promedio de la biomasa de cada especie por cada período, el nivel trófico de cada especie obtenido de Fishbase (tomando en cuenta la talla similar); el hábitat considerado con los valores 1 marino, 2 marino-lagunar, 3 marino-estuarino-agua dulce, 4 estuarino, de acuerdo a los reportado en Fishbase para cada especie y finalmente el promedio del valor de los rasgos para la alimentación y locomoción, basado en biometrías obtenidos para cada especie de acuerdo a lo propuesto por Villegér (2008) que incluye los rasgos para la alimentación y locomoción; finalmente una comparación de la frecuencia de los niveles tróficos de las especies fue comparada entre los tres periodos con un Kruskal Wallis no Paramétrico todo ello utilizando el software XLStat, 2014 (Copyright © 2015 Addinsoft).

RESULTADOS

El comportamiento de las variables ambientales para cada periodo se observan en la Figura 2 y en la Tabla 1 se muestran los resultados del Tukey de la comparación por pares de cada variable entre periodos. La profundidad es menor durante 1988 (1.8 m), el sechii es más variable durante 2011, la temperatura y la salinidad, muestran menos variación en 1998 (Figura 2). Al realizar la comparación por pares entre los periodos, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$; $p < 0.0001$) en todas las variables entre 1980 con 1998 y solo se observaron diferencias significativas en la salinidad ($p < 0.0001$) entre 1980 y 2011 y en profundidad y transparencia ($p < 0.0001$) entre 1998 y 2011. Entonces desde 1980 al 2011 se ha presentado un incremento en la salinidad, permaneciendo

en promedio casi en 28 ups y con poca variación durante 2011; La profundidad promedio se encuentra en los 2.8 m para los años 1980 y 2011, aunque el registro fue menor en 1998 (1.8 m). En cuanto a la transparencia se observa un incremento en su valor promedio de 1980 a 2011 de 35 a 37%. En 1998 la transparencia promedio fue mayor (44%).

Por otra parte, la riqueza se incrementó con los años (77, 94 y 97 especies para 1980 - 1981, 1998 y 2010 - 2011 respectivamente), y el número de organismos totales capturados y su biomasa disminuyeron al transcurrir los años (10,637 org. y 429.14 kg; 16,038 org. y 355.60 kg y 6,185 org. y 179.12 kg para cada año respectivamente). En la Figura 3 se muestran los valores promedio de riqueza, biomasa y organismos capturados por lance realizado en cada periodo. Se observa que la riqueza promedio es más alta en 1998 (9.3 especies.) y la menor en 2011 (6.8 especies). La biomasa promedio por lance para cada año, muestra el mismo patrón que la biomasa total observada en cada año, es decir hay una disminución de la biomasa promedio por lance desde 1980 hasta el 2011 de casi 42 %. El número de organismos en promedio observados por lance en cada periodo, se aprecia fuertemente disminuido de 1998 a 2011 (81.4 a 31.6 org./lance).

En cuanto a los rasgos funcionales, de las especies analizadas, en la Figura 4, se observa la frecuencia acumulada de las especies observadas por cada periodo, con su correspondiente nivel trófico. Se muestra una disminución significativa de especies con niveles tróficos > 3.2 y < 4.5 de las especies presentes en 1980 ($H_c > X^2_{0.05,2}$). También se aprecia que en 1998, los niveles tróficos más bajos (> 2.4 y < 2.8) estaban mejor representados en 1998. Los cambios en la biomasa aportada por cada especie entre periodos se observa bien diferenciada en el ACP (Figura 5). El Factor 1 y 2 aportaron el 63% de la varianza acumulada. El año 1998 fue claramente diferenciado de 1980 y 2011. Durante 1980 y 2011 el bagre *Ariopsis felis* y pez globo *Sphoeroides testudineus*, fueron especies muy abundantes en la comunidad, contrariamente al bagre *Cathorops melanopus* cuya biomasa fue más importante en 1998. También se observa que predominan especies con niveles tróficos ≥ 3.5 y con preferencia de hábitat marino y tolerancia estuarina. Los rasgos morfológicos de las especies no parece ser un factor muy influyente en la composición de la comunidad, pero las especies de orden Perciformes son las de mayor presencia en 1998. Para 2011 se incrementaron los Scorpaeniformes, Tetraodontiformes y Pleuronectiformes, cuyas especies son preferentemente de hábitos marinos (*Prionotus carolinus*, *Etropus crossotus*, *Chilomycterus schoepfii* y *Trichiurus lepturus*).

Tabla 1. Valores de la diferencia entre periodos y su nivel de probabilidad de la variables físico-químicas observadas en la laguna de términos comparadas entre los tres periodos (Tukey HSD). no significativo (ns).

Variable	1980 vs 1998	1980 vs 2011	2011 vs 1998
	Dif (Pr > dif)	Dif (Pr > dif)	Dif (Pr > dif)
Profundidad (m)	0.813 (<0.001)	0.026 (0.961) _{ns}	0.787 (<0.0001)
Sechii (m)	0.133 (0.014)	0.036 (0.732) _{ns}	0.168 (0.001)
Temp-Fond (°C)	0.830 (0.005)	0.298 (0.500) _{ns}	0.532 (0.110) _{ns}
Sal-Fond(ups)	3.283 (<0.0001)	3.375 (<0.0001)	0.092 (0.992) _{ns}

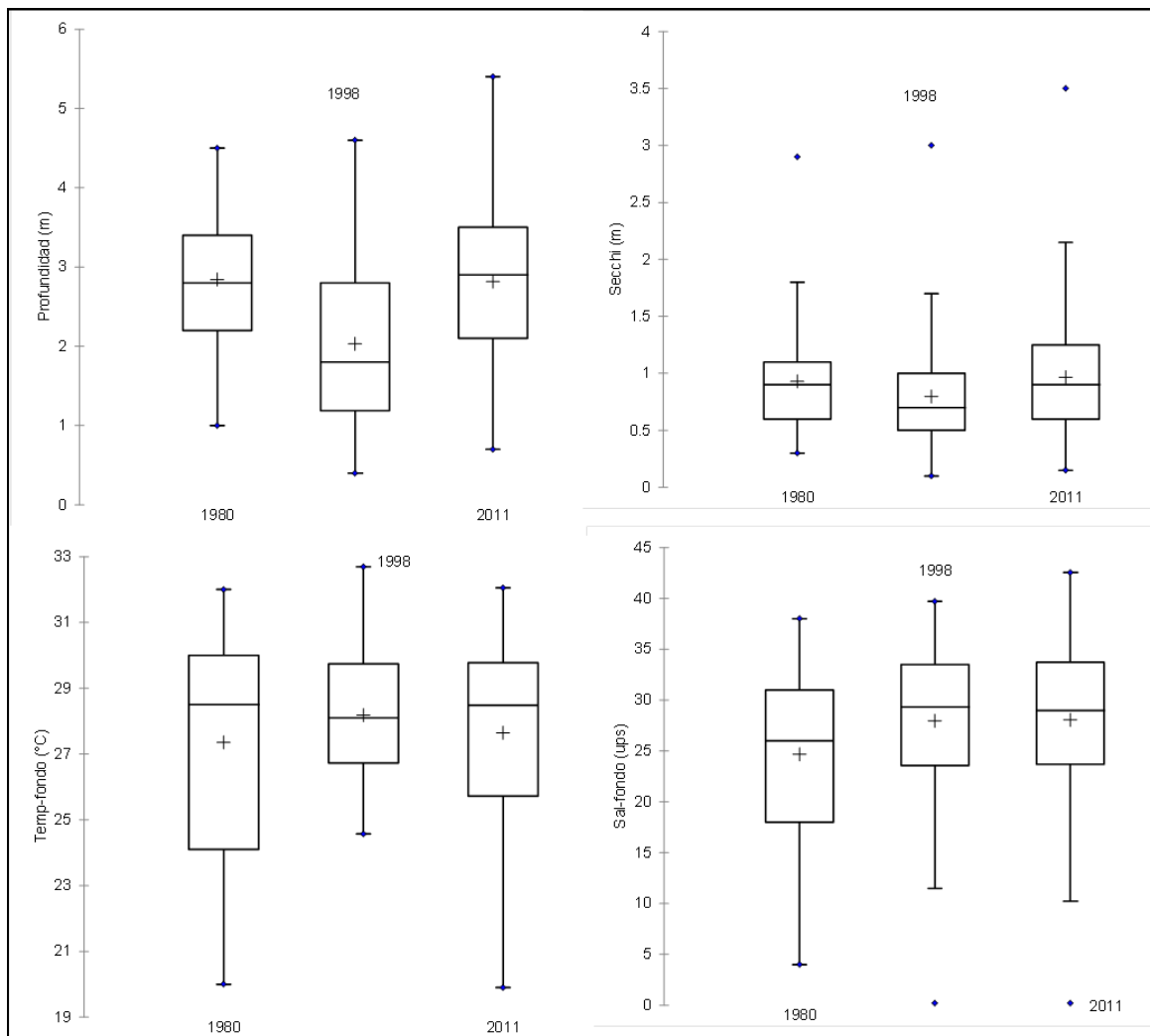


Figura 2. Valores promedio (+), de las variables ambientales obtenidas en cada período anual. Se muestran los valores máximo y mínimo (-). El primero y tercer cuartil se observan en los extremos de las cajas y la línea central corresponde a la mediana.

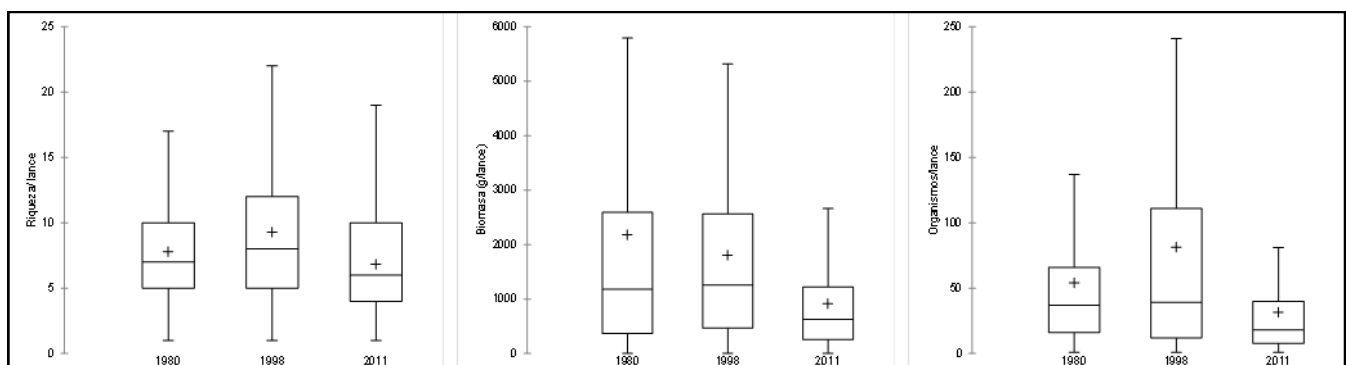


Figura 3. Riqueza promedio, biomasa promedio por lance y número de organismos promedio capturados por lance en cada período de estudio (+). Se muestran también los valores mínimo y máximo de cada variable (-) y el primero y tercer cuartil líneas externas del rectángulo, así como el valor de la mediana en línea central.

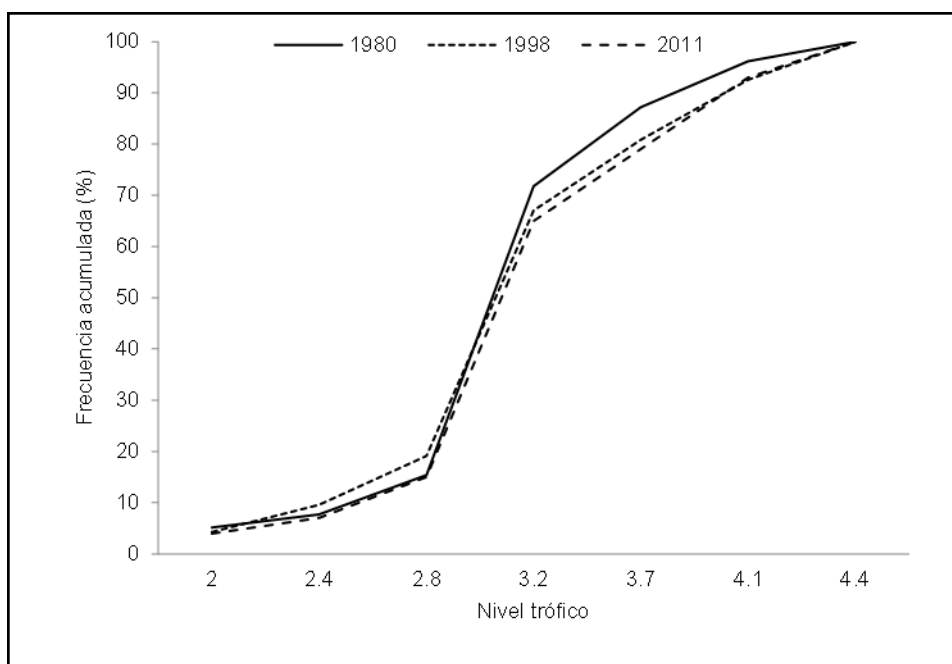


Figura 4. Porcentaje de frecuencia acumulada de las especies observadas por cada periodo por su correspondiente nivel trófico.

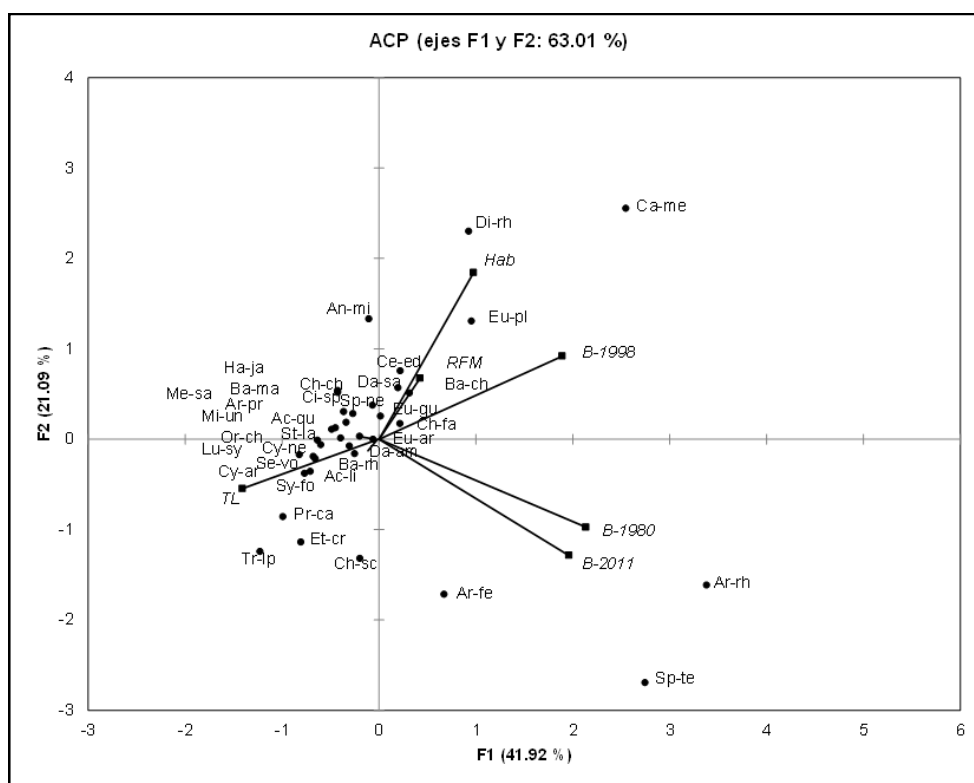


Figura 5. Análisis de componentes principales construido con la comunidad de especies para los tres periodos de estudio, en vector se muestran los rasgos funcionales utilizados: nivel trófico (TL), hábitat (Hab), promedio de rasgos para la alimentación y locomoción (RFM) y biomasa (B).

DISCUSIÓN

Se ha señalado que los impactos antrópicos, los cambios ambientales naturales y los efectos climáticos adversos modifican sustancialmente la hidrología de los sistemas acuáticos. Para la laguna de Términos Flores Hernández et al. (2001) reportaron que el gradiente de la salinidad y transparencia en la región, se incrementaron en el periodo 1998 - 1999, como una manifestación de una mayor entrada y permanencia de masas de agua marina que penetra a la laguna. Sobre este mismo aspecto, Villegér et al. (2010), señaló que de los años 1980s a 1990s disminuyó la profundidad al interior de la laguna, principalmente en las zonas en donde descargan los ríos y en el interior de la Isla del Carmen. Así mismo estos autores señalan que la salinidad se incrementó por arriba de 3 ups durante los años 1990s de la reportada en los 1980s, sobre todo en las zonas de influencia de descarga de los ríos. Por otra parte un estudio reciente sobre la hidrodinámica de la laguna de Términos (Kuc-Castilla et al. 2015), en donde se realizaron diferentes escenarios sobre la circulación, revelaron que existe un incremento de 0.34 veces la velocidad de la corriente bajo condiciones de marea astronómica, vientos y descarga de los ríos. Estos autores concluyeron que de manera general el patrón de corrientes muestra que la entrada del agua marina a la laguna se realiza por las dos bocas, pero existe un mayor ingreso por la Boca del Carmen, lo que genera una circulación con dirección al lado Este de la laguna hasta llegar a la parte central. Estos resultados son contrarios a lo reportado por Graham et al. (1981) quienes definieron que la circulación del agua de la laguna de Términos es principalmente de Oeste a Este, es decir el agua penetra por la Boca de Puerto Real y sale por la Boca del Carmen. Estas observaciones sobre la laguna de Términos permiten explicar el incremento de la salinidad observado en nuestro estudio desde 1980 al 2011, esto pudiera mostrar una homogenización ambiental por efecto de la salinidad. Grenz et al. (2010), realizaron un estudio ambiental de la laguna de Términos durante 2008 y 2009, en dos épocas climáticas (secas y lluvias), señalan la diferencia en la salinidad observada para la misma época de lluvias entre un año y otro 3 a 23 y 17 a 37 ups para ambos años respectivamente e indican que este cambio ambiental podría tener consecuencias en el funcionamiento del ecosistema incluyendo los procesos físicos y biogeoquímicos.

Blaber (1997) señala que las descargas de los ríos, influyen directamente las condiciones de las bocas estuarinas, permitiendo una variación en la temperatura, salinidad, turbidez y concentraciones de oxígeno disuelto; y que también influyen indirectamente la diversidad del hábitat, la productividad, el reclutamiento de los peces, la disponibilidad de alimento y la competencia. Este autor demostró que la complejidad de la matriz de interacciones de factores físicos determina directa o indirectamente la ocurrencia, distribución y patrones de movimiento de los peces en estuarios tropicales. Entonces como las condiciones de la laguna de Términos se han modificado mostrando un patrón homogéneo sobre la salinidad, de manera global la riqueza se ha incrementado desde los 80s y la abundancia de las especies tiende a disminuir (77, 94 y 97 especies y 429.14 kg; 355.60 kg y 179.12 kg para 1980, 1998 y 2011 respectivamente. Esto ha condicionado que especies

de hábitos marinos permanezcan en este ecosistema como son las especies de trígidos (género *Prionotus*), aunque sería adecuado estudiar que sucede en escala local, es decir a nivel de algunas zonas particulares de la laguna ya que Sosa López et al. (2007), observó una relación negativa entre la riqueza y la salinidad en escala espacial entre los años 80s y 90s señalando que esto se debió principalmente a la penetración de especies de agua dulce a la zona estuarina, asociado a las descargas de agua dulce y parcialmente a la dominancia del número de taxas estuarinos disponible para tolerar bajos o altos valores de salinidad. Aunque esto es posible sobre todo en la zona de descarga del río Palizada (Figura 1), hay una evidente tendencia a la disminución de la biomasa de especies dominantes reportadas desde 1980 a la fecha como *Bairdiella chrysoura*, *Cathorops melanopus* y *Eugerres plumieri* (Yáñez-Arancibia et al. 1988, Ramos Miranda et al. 2005 y Ramos Miranda et al. 2012) (Tabla 2). Esto muestra que hay un cambio importante en el ambiente que ha inducido el desplazamiento de estas especies de la cuenca lagunar hacia sitios que les favorecen.

Por otra parte, la disminución de especies con niveles tróficos de 3.2 a 4.5 de las especies presentes en 1980 y la mejor representación los niveles tróficos más bajos (> 2.4 y < 2.8) en 1998, muestra el reacomodo en la estructura de la comunidad de peces, con especies herbívoras y detritívoras menos representadas permaneciendo en mayor proporción las carnívoras (Figura 4). Sosa López et al. (2005), realizaron un estudio entre los años 80s y 90s de los niveles tróficos de los que se componía la comunidad de peces y su biomasa en esta misma laguna y encontró cambios notables en la estructura trófica caracterizados por niveles tróficos intermedios a las especies carnívoras y herbívoras-detritívoras y sugiere una disminución de las especies de estuario de nivel trófico intermedio. Así mismo el ACP reveló la importancia de los niveles tróficos ≥ 3.5 y con preferencia a hábitat marino y tolerancia estuarina. La biomasa analizada entre los periodos permitió identificar las especies más importantes en cada periodo. Por ejemplo para 1998, el bagre *C. melanopus* fue el más abundante, incluso en 1980 también lo era, sin embargo en 2011 su biomasa disminuyó en 95% y el bagre *A. felis*, fue más importante, ambas especies tienen un nivel trófico similar, sin embargo *A. felis* es una especie de hábitos marinos, mientras que *C. melanopus* de hábitos estuarinos. En cuanto al aporte de los rasgos funcionales morfológicos en el ACP realizado estos parecen no influir de manera importante, al respecto solo incluimos el promedio de los rasgos morfométricos para la alimentación y la locomoción de las especies, sin embargo es claro que el efecto de la biomasa de las especies y su nivel trófico fueron más influyentes. Basándose en los resultados presentados y la historia de la laguna de Términos, el estado de la comunidad de peces parece reflejar dos consecuencias producto del ambiente actual del ecosistema: la mejora en la biomasa de los depredadores marinos y especies detritívoros por la homogenización del hábitat (aumento de las condiciones marinas); la disminución de la biomasa de las especies de estuario generalistas (Macpherson et al. 2002, Salomon et al. 2002). Entonces si retomamos la definición de McKinney y Lockwood, (1999), de la homogeneización biótica como el

reemplazo de biotas locales por especies no nativas y que pueden expandirse localmente, es decir especies tolerantes, podríamos suponer que la laguna de Términos se encuentra en tránsito hacia la homogenización biótica como consecuencia de la homogenización ambiental, sin embargo una aproximación local por zonas permitiría observar cuales zonas particularmente en la laguna estas siendo las más afectadas. Esta información aporta conocimiento sobre el estado del ambiente lagunar y ayudará al Comité del Plan de Manejo de la laguna de Términos, a tomar medidas precautorias en torno al uso de la región de la laguna de Términos para su conservación biológica (Rooney et al. 2007), más aún porque muchos pobladores dependen de la actividad pesquera en la Sonda de Campeche.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) México y a Agence National de la Recherche (ANR) Francia a través de la convocatoria conjunta de Proyectos de Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación Bilaterales México-Francia. Por el apoyo al proyecto BIODIVNEK, C004, 2009-01, 111465. Así mismo agradecemos a Francisco Gómez Criollo, Maurilia Irene Pérez Sánchez, Mari Carmen Can González, Pedro Borges, Julio Mijangos y José A. Sauri Hernández por todo el apoyo brindado durante las colectas de datos de estos proyectos.

LITERATURA CITADA

- Blaber, S. J. M. 1997. Fish and fisheries of tropical estuaries. *Fish and Fisheries Series* 22. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. deGroot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. Oneill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton y M. vandenBelt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Flores Hernández, D., J. Ramos Miranda, J. Rendón von Osten, L. A. Ayala Pérez, A. Sosa López, L. Alpuche Gual, R. Rosa Vega, F. Arreguín Sánchez, M. Gonzalez y de la Rosa y J. Santos Valencia. 2001. Evaluación del camarón blanco (*Litopenaeus setiferus*) y de las comunidades neotónicas 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.
- 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.
- Grenz C., C. Alvarez Silva, S. Chifflet, P. Conan, L. Denis, P. Douillet, R. Fichez, F. Gutierrez, P.J. Lefebvre, M. Origel, C. Pinazo, V. Solis y M. Del R. Torres Alvarado. 2010. Joint Environmental study of Terminos Lagoon. JEST. 16 pp. <http://cbs.izt.uam.mx/hidrobiologia/jest>.
- Harrison, T.D. y A.K., Whitfield. 2006. Estuarine typology and structuring of fish communities in South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 75:269-293.
- Kuc Castilla A.G., G. Posada Vanegas y B.E. Vega Serratos. 2015. Evaluación hidrodinámica de la Laguna de Términos. Páginas 145-164 en: J. Ramos Miranda y G.J. Villalobos Zapata (eds.) *Aspectos Socioambientales de la Región de la Laguna de Términos, Campeche*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, México. 210 pp.

Tabla 2. Especies dominantes reportadas para la Laguna de Términos, en 1976-81, 1997-99 y 2010-2011 (Yáñez-Arancibia et al. 1988, Ramos Miranda et al. 2005 y Mouillot y Ramos Miranda et al. 2014).

Especies	1976-1980		1997-1999		2010-2011	
	Número	Peso (g)	Número	Peso (g)	Número	Peso (g)
<i>Acanthostracion quadricornis</i>					50	3096.0
<i>Achirus lineatus</i>					39	1073.0
<i>Anchoa mitchilli</i>	5026	1635.8	567	266.5		
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	6754	373551.6	1052	65215.3	620	35283
<i>Ariopsis felis</i>	2172	122327.5	841	19811.9	444	10613
<i>Bagre marinus</i>			850	8102.0	232	1757.0
<i>Bairdiella chrysoura</i>	4038	71313.9	1113	18854.6	79	2015.0
<i>Bairdiella ronchus</i>			387	17504.6	97	3737.0
<i>Cathorops melanopus</i>	5355	229092.5	6454	111985.8	207	3369.0
<i>Cetengraulis edentulus</i>			943	13231.9		
<i>Chaetodipterus faber</i>	298	66226.2	325	33563.9	133	5171
<i>Citarichtis spilopterus</i>					102	967
<i>Cynoscion arenarius</i>			434	5684.3	64	607
<i>Cynoscion nebulosus</i>	324	16298.7				
<i>Chilomycterus schoepfii</i>	432	53627.5			50	7032
<i>Dasyatis americana</i>					20	7235
<i>Diapterus rhombeus</i>	949	5669.8	4532	32146.6	559	6380
<i>Etropus crossotus</i>					115	873
<i>Eucinostomus gula</i>	7509	39559.5	1390	12632.7	425	3411
<i>Eucinostomus agrenteus</i>					972	7332
<i>Eugerres plumieri</i>			797	70050.4	35	3530
<i>Harengula jaguana</i>					116	1249
<i>Lutjanus synagris</i>					23	796
<i>Micropogonias undulatus</i>	697	7477.8				
<i>Micropogonias furnieri</i>					147	2057
<i>Opsanus beta</i>	502	64161.6			98	2080
<i>Orthopristis chrysoptera</i>	6860	77428.4			195	6283
<i>Prionothus scitulus</i>					296	33531
<i>Sphoeroides testudineus</i>	3025	225122.3	664	41304.9	68	549
<i>Stellifer lanceolatus</i>			807	6002.1	70	3707
<i>Synodus foetens</i>					51	760
<i>Syacium gunteri</i>						

- Leriché Guzmán L. F. 1995. Isla del Carmen: la Historia indecisa de un Puerto exportador. El caso de la industria camaronesa (1942-1982). Gobierno del Estado de Campeche, Instituto de Cultura y Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, México. 226 pp.
- Loesch, H., J. Bishop, A. Crowe, R. Kuchy y P. Wagner. 1976. Technique for estimation trawl efficiency in catching brown shrimp (*Penaeus aztecus*), atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*) and spot (*Leiostomus xanthurus*). *Gulf Research Report*. 5(2):29-33.
- Lotze, H.K., H.S. Lenihan, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R.G. Cooke, M. C. Kay, S.M. Kidwell, M.X. Kirby, C.H. Peterson y J.B.C. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312:1806-1809.
- McKinney, M.L. and J.L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecology Evolution* 14:450-453.
- Macpherson, E., A. Gordo y A. Garcia-Rubies. 2002. Biomass size spectra in littoral fishes in protected and unprotected areas in the NW Mediterranean. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 55:777-788.
- Mouillot, D. and J. Ramos Miranda. 2014. Long-term effects of environmental changes on the nekton biodiversity and the functioning of tropical estuaries (2010-2013). *Report IV (FINAL)*. C004, 2009-01, 111465. Mayo 2014. 10 pp.
- Olden J.D. y T.P. Rooney. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology Biogeography* 15:113-120.
- Olden, J.D. y N.L. Poff. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162:442-460.
- 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. Mouillot, D. Flores Hernández, A. Sosa López, T. Do Chi y L.A. Ayala Pérez. 2005. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 304:1-13.
- Ramos Miranda, J., L. Quiniou, D. Flores Hernández, T. Do Chi, L.A. Ayala Pérez y A. Sosa López. 2005a. Spatial and temporal changes in the nekton communities of Terminos Lagoon Campeche, México. *Journal of Fish Biology* 66:513-530.
- Ramos Miranda, J., T. Do Chi, J. M. Culioli, D. Flores Hernández, J.A. Tomasini y D. Mouillot. 2008. How much variation can be explained by seasonal, spatial, environmental and fisherman effects in nekton coastal assemblages? A multivariate approach based on two contrasted data sets. *Aquatic Conservation* 18:508-517.
- Ramos Miranda, J., D. Flores Hernández, L.A. Ayala Pérez, H. Álvarez Guillén y M.E. Vega Cendejas, 2010. Peces Marinos. 308-315. In: Villalobos Zapata, G. J., Mendoza Vega (Coord.). La biodiversidad en Campeche, Estudio de Estado. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche. El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 pp.
- Rooney, T.P., J.D. Odeln, M.K. Leach y D.A. Rogers. 2007. Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134: 447-450.
- Salomon A.K.N., C. Waller, R. McIlhagga, R. Yung y C. Walters. 2002. Modelling trophic effects of marine protected area zoning policies: a case study. *Aquatic Ecology* 36:85-95.
- Sosa López A., D. Mouillot, T. Do Chi y J. Ramos Miranda. 2005. Ecological indicators based on fish biomass distribution along trophic levels: an application to the Terminos coastal lagoon, Mexico. *Ices Journal of Marine Science* 62:453-458.
- Sosa López, A., D. Mouillot, J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández y T. Do Chi. 2007. Fish richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons *Journal of Biogeography* 34: 52-61.
- Villéger, S., J. Ramos-Miranda, D. Flores-Hernández, A. Sosa-López, and D. Mouillot. 2008. Stable trophic structure across coastal nekton assemblages despite high species turnover. *Marine Ecology Progress Series* 364: 135-146.
- Villéger, S., J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández y D. Mouillot. 2009. Contrasted changes in taxonomic versus functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6): 1512-1522.
- Villéger, S., J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández y D. Mouillot. 2010. Contrasted changes in taxonomic versus functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6): 1512-1522.
- Yáñez-Arancibia, A. y J.W. Day Jr. 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 UNAM, Coastal Ecology Institute, Louisiana State University, Editorial. Universitaria, México. D. F. 518 pp.