

ARTÍCULO

Variaciones espaciales y temporales de la abundancia de peces juveniles en la laguna costera Barra de Navidad, Jalisco, México: Efectos del huracán Jova

Spatial and temporal variations of juvenile fish abundance in Barra de Navidad coastal lagoon, Jalisco, México: Effects of hurricane Jova

Gaspar González-Sansón^{1,2}, Consuelo Aguilar-Betancourt^{1,2}, Daniel Kosonoy-Aceves¹, Gabriela Lucano-Ramírez¹, Salvador Ruiz-Ramírez¹ y Juan Ramón Flores-Ortega^{1,3}

¹Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de la Zona Costera, Universidad de Guadalajara, Gómez Farías 82, San Patricio-Melaque, Cihuatlán, Jalisco, CP 48980, México. coquiaguilar06@yahoo.es

²Canadian Rivers Institute, 100 Tucker Park Rd, Saint John, NB E2L 4A6, Canada

³Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera, Universidad Autónoma de Nayarit. Apartado postal No 10, Bahía de Matanchén Km 12, San Blas, Nayarit, México. C.P. 63740

Abstract.- Seasonal and spatial variations of nearshore juvenile fish assemblages were assessed inside the coastal lagoon of Barra de Navidad, Jalisco, Mexico. Sampling was carried out during 2 different periods: March 2011 to February 2012 in site 1 and October 2012 to November 2013 in sites 1 and 2. During the first sampling period, the hurricane Jova (October 2011) hits the study area and introduced an unpredicted environmental impact. Samples of fish assemblages were taken using a beach purse seine. Water salinity, temperature and sediment granulometry were measured. A total of 36,897 individuals of 61 species were collected and their total lengths were measured. 90% of the species and 96% of the individuals were classified as juvenile. Four taxa (*Anchoa* spp., *Eucinostomus currani*, *Diapterus peruvianus* and *Mugil* spp.) made more than 80 percent of catches in number. Significant differences were found in fish assemblage composition between sampling periods and between seasons for site 1, while significant differences were found between sites and between seasons for the second sampling period. A significant difference was found in the composition of fish assemblages before and after the hurricane Jova at site 1 during the first sampling period. Strong seasonal changes in salinity are most probably the cause of changes found in fish assemblages along the year, while differences in sediment granulometry and organic matter percentages could explain differences between sampling sites.

Key words: Fish assemblages, coastal lagoon, hurricane, Mexican Tropical Pacific

Resumen.- Se evaluó la variación espacio-temporal de la ictiofauna juvenil en la laguna costera Barra de Navidad, Jalisco, México. Las muestras se tomaron en dos periodos: Marzo 2011 a febrero 2012 en el sitio 1 y octubre 2012 a noviembre 2013 en los sitios 1 y 2. Durante el primer periodo de muestreo, ocurrió el paso del huracán Jova (octubre 2011) y este fenómeno, introdujo un nuevo factor en el análisis. Las capturas se realizaron utilizando un chinchorro playero. Se registraron la salinidad, temperatura y granulometría del sedimento. Un total de 36.897 individuos de 61 especies fueron colectados y su longitud total fue medida. El 90% de las especies y el 96% de los individuos aparecieron como juveniles. Cuatro taxones (*Anchoa* spp., *Eucinostomus currani*, *Diapterus peruvianus* y *Mugil* spp.) conformaron más del 80% de las capturas en número. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la ictiofauna entre periodos de muestreo y entre estaciones del año para el sitio 1, mientras que se encontraron diferencias significativas entre sitios y entre épocas del año durante el segundo periodo. Se encontró una diferencia significativa en la composición de las asociaciones de peces antes y después del paso del huracán Jova en el sitio 1. Se concluye que los fuertes cambios de salinidad son la causa más probable de los cambios en las asociaciones de peces a lo largo del año, mientras que las diferencias en la granulometría del sedimento y el porcentaje de materia orgánica explicaron las diferencias entre sitios.

Palabras clave: Asociaciones de peces, laguna costera, huracán, Pacífico tropical mexicano

INTRODUCCIÓN

Los sistemas estuarinos son importantes hábitats para juveniles de numerosas especies de organismos marinos y en particular los peces (Cowan *et al.* 2013). La definición de tales

ecosistemas como áreas de crianza esenciales depende, en gran medida, de la contribución que hacen a las poblaciones de adultos que viven en la plataforma adyacente (Beck *et al.* 2001;

Dahlgren *et al.* 2006). El conocimiento de las características de cada cuerpo de agua estuarino con respecto a este importante aspecto del ciclo de vida de los peces, requiere de una investigación específica de las especies que aparecen en tales ecosistemas como juveniles y de las variaciones espaciales y temporales de su abundancia en relación con variables físicas y químicas del agua.

La variabilidad estacional y temporal de la composición de la ictiofauna ha sido documentada en investigaciones realizadas en distintos sistemas estuarinos del mundo (Akin *et al.* 2003, Barletta *et al.* 2003, Rueda & Defeo 2003, Chaudhuri *et al.* 2013) y también ha sido una característica encontrada en trabajos realizados en México (Castillo-Rivera *et al.* 2003, Ramos-Miranda *et al.* 2005, Velázquez *et al.* 2008). Los cambios de salinidad han sido invocados reiteradamente como un factor principal en la variación de la ictiofauna (Araujo *et al.* 2002, Barletta *et al.* 2005). Otro factor que se ha considerado también como responsable de la variabilidad observada en los conjuntos de especies de peces estuarinos es el tipo de sustrato (Vinagre *et al.* 2006, Reis-Filho & Santos 2014).

En una revisión de la literatura concerniente a todo el Pacífico mexicano, solo se encontraron menciones de carácter general sobre la presencia de formas juveniles en los sistemas estuarinos. En la mayoría de los casos, sin embargo, los autores no midieron los peces, por lo que la presencia de juveniles tiene un carácter especulativo (Yañez-Arancibia 1978, Tapia-García *et al.* 1998, Raz-Guzmán & Huidobro 2002, Díaz *et al.* 2004, 2006; Amezcua-Linares *et al.* 2006, Benítez *et al.* 2007, Rodríguez-Romero *et al.* 2011). Se localizaron sólo 2 trabajos que incluyen datos limitados sobre la composición por tallas de los peces en sistemas lagunares costeros (Amezcua-Linares 1977, Mendoza *et al.* 2009), pero en ningún caso se pudo documentar una investigación dirigida específicamente a los juveniles de peces en dichos sistemas. Esto indica que existe un gran vacío de información cuantitativa sobre la existencia de juveniles en los sistemas estuarinos de la región.

La laguna Barra de Navidad es el principal cuerpo de agua litoral de la Bahía de Navidad y en general, de la costa sur de Jalisco en el Pacífico mexicano. La laguna fue declarada sitio RAMSAR el 2 de febrero 2008 y está incluida entre los sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad de México (Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013). La ictiofauna de la laguna está compuesta en una gran proporción (>70%) por especies que se encuentran en estadio juvenil (González-Sansón *et al.* 2014) y es muy posible que la misma constituya un hábitat de crianza esencial (Beck *et al.* 2001, Dahlgren *et al.* 2006), para especies con relevancia ecológica y comercial.

La investigación se realizó siguiendo un programa de muestreo en 2 periodos, que fue definido previamente al comienzo de los trabajos. Durante el primer periodo de muestreo, ocurrió un impacto ambiental no pronosticado, que fue el paso por la zona de estudio del huracán Jova, de gran intensidad (octubre 2011). Debido a esto, fue posible tener datos de la ictiofauna juvenil antes y después del paso del huracán, lo cual constituyó un factor no esperado, pero de gran interés en la investigación. El efecto de los huracanes sobre las comunidades de peces ha sido poco documentado, en parte debido a la falta de información previa al paso del huracán, lo que impide hacer comparaciones antes-después del paso de la tormenta (Houde *et al.* 2005). Según Tabb & Jones (1962), los efectos de un huracán pueden ser muy destructivos, mientras que Tilmant *et al.* (1994) reportaron cambios poco drásticos tras el paso de un huracán. Varios autores han señalado que los cambios producidos por el paso de huracanes sobre la ictiofauna son a corto plazo (Bortone 1976, Ritchie 1977, Bell & Hall 1994).

La hipótesis que se sometió a verificación con este trabajo, es que la gran variabilidad temporal típica de los sistemas estuarinos, debe provocar cambios estacionales notables en la composición y abundancia de la ictiofauna juvenil en zonas de poca profundidad de la laguna, mientras que las diferencias en variables abióticas (*e.g.*, salinidad, temperatura, tipo de sedimento) entre zonas, deben provocar cambios espaciales significativos. De acuerdo con la hipótesis planteada, el objetivo del presente trabajo fue evaluar la variación espacial y temporal de la composición de la ictiofauna juvenil que existe en 2 zonas someras de la laguna con diferentes condiciones ambientales. Como se obtuvo información antes y después del huracán Jova, el trabajo aborda también un análisis de los cambios observados debidos a este fenómeno.

MATERIALES Y MÉTODOS

La laguna costera Barra de Navidad se ubica en el litoral centro occidental mexicano del océano Pacífico (19°11'25"N-104°39'53"W), en el extremo de la costa sur del Estado de Jalisco, municipio Cihuatlán, al sureste de la localidad denominada Barra de Navidad (Fig. 1). Por su extensión (376 hectáreas), es el tercer cuerpo de agua natural más grande de la costa del Estado de Jalisco. Recibe entradas de agua de los ríos Arroyo Seco y Marabasco durante la época de lluvias, etapa en la que adquiere un carácter mixohalino (González-Sansón *et al.* 2014). Fue clasificada por Lankford (1976), como tipo III-A (III-B), lo que indica un dominio de las olas y corrientes costeras en su formación. La mayor parte del tiempo la laguna es euhalina (salinidad > 30) aunque en determinados periodos cortos puede tener características mixohalinas

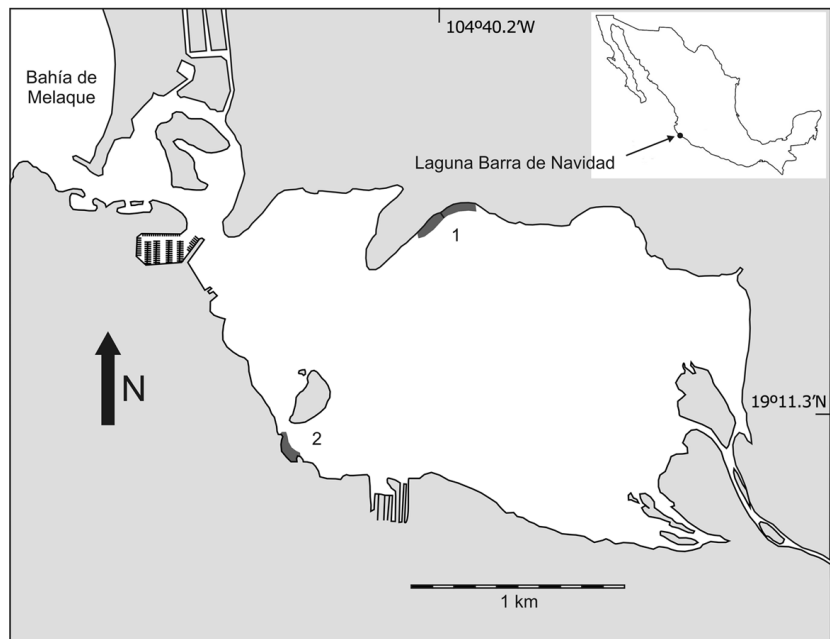


Figura 1. Laguna Barra de Navidad. Los números indican los sitios de muestreo / Barra de Navidad lagoon. Numbers indicate sampling sites

(González-Sansón *et al.* 2014); tiene comunicación permanente con el mar mediante una boca de 98 m de ancho, la cual no se modifica estacionalmente debido a que sus orillas están cubiertas con material rocoso. En la mayor parte de la laguna las profundidades no exceden los 2 m. El régimen de precipitaciones es fuertemente estacional, con una época de muy pocas precipitaciones que oscila de noviembre a mayo y una época de muchas precipitaciones que se extiende de junio a octubre (González-Sansón *et al.* 2014). Este régimen se vio alterado con el paso del huracán Jova, cuyo centro penetró a tierra muy cerca de la laguna ($19^{\circ}30'00''\text{N}$ - $105^{\circ}06'00''\text{W}$) en octubre 2011, con categoría II de la escala Saffir-Simpson, provocando precipitaciones muy abundantes en ese mes (534,4 mm), que estuvieron muy por encima de la media histórica de octubre (120,7 mm) para el periodo 1946-2010 (González-Sansón *et al.* 2014) y constituyen el registro mensual máximo para la localidad.

Se seleccionaron 2 sitios de muestreo (Fig. 1). El sitio 1, es una playa con una extensión de 300 m, fondo lodoso y una profundidad máxima en el área de muestreo de 1 m, ubicada en el margen norte de la laguna, en una ensenada al Este de una península, lo que aminora el efecto de las corrientes de marea. El sitio 2, es una playa de 200 m, aproximadamente, con fondo arenoso-lodoso y que recibe el efecto directo de las corrientes. Se encuentra en la orilla sur de la laguna, frente a un pequeño islote y separado de este por un canal de 50 m de ancho, aproximadamente.

Para determinar la composición por especies y longitudes totales de los peces, se realizaron 92 recolectas de peces espaciadas regularmente, cada 7-9 días, entre marzo 2011 y febrero 2012 (periodo 1) en el sitio 1 y entre octubre 2012 y noviembre 2013 (periodo 2) en los sitios 1 y 2. Este diseño de muestreo fue apropiado para contrastar la hipótesis planteada, ya que permitió determinar la variación temporal en 2 escalas diferentes (intra-anual, entre meses dentro de cada periodo e inter-anual, entre periodos) y, durante el segundo periodo, en una escala espacial (entre sitios de la laguna).

Durante cada muestreo se realizaron entre 3 y 6 lances de pesca con un chinchorro playero experimental de 10 m de largo y 1 cm de luz de malla en el copo. Los lances se realizaron comenzando en una profundidad de 1 m, a 50 m de la orilla y moviéndose hacia la misma en una operación de barrido. Los datos de los lances en cada muestreo se combinaron y se estandarizaron como número de individuos por lance por mes, que fue la medida de abundancia utilizada. Los peces capturados fueron identificados hasta el taxón más bajo posible y su longitud total (LT) fue medida hasta el milímetro más cercano. La identificación de las especies se basó en Fischer *et al.* (1995) y Amezcua-Linares (2008). Los nombres válidos de las especies se presentan según Eschmeyer (2013) y los taxones superiores según Nelson (2006). Con base en la longitud total media, los valores mínimos y máximos, y la longitud de maduración de cada una de las especies, se estimó el porcentaje de individuos que se encontraban en estadio juvenil (por debajo de la longitud de maduración). La información sobre la longitud total de primera maduración y el alimento principal de las especies incluidas en este estudio se obtuvo de la base de datos en línea FishBase (Froese & Pauly 2014).

En cada muestreo, se midió la salinidad y la temperatura del agua con un multianalizador YSI-30. Las diferencias en los valores medios de salinidad y temperatura, entre sitios y entre épocas del año, fueron examinadas mediante análisis de varianza de efectos fijos. Se realizaron análisis de granulometría del sedimento en cada sitio de muestreo y del contenido de materia orgánica en el sustrato. Los sedimentos se recolectaron con una draga Van Veen y se obtuvieron submuestras de 200 a 250 g las cuales fueron congeladas. En el laboratorio, una vez descongeladas las muestras, se estimó en cada una la proporción respectiva de 3 fracciones definidas con base en el tamaño de partícula según Folk (1974). Las fracciones del sedimento fueron: lodo ($\leq 0,0625$ mm), arena ($> 0,0625$ y $\leq 2,00$ mm) y grava ($> 2,00$ mm). El contenido de materia orgánica fue estimado a partir de la pérdida de peso de una submuestra después de la combustión a 550°C durante una hora (Dean 1974), y fue expresado en porcentaje del peso seco total del sedimento. Por tratarse de datos composicionales, no se aplicó un análisis estadístico y los resultados se utilizaron solamente como un indicador cualitativo en la interpretación de los cambios en la ictiofauna.

La existencia de diferencias significativas en la composición por especies de las muestras, según factores establecidos *a priori* (periodos de muestreo, épocas del año, sitios), fue examinada mediante el análisis de varianza multidimensional basado en permutaciones, con el programa PERMANOVA+ (Anderson *et al.* 2008). Como medida de distancia se utilizó el índice de Bray-Curtis calculado sobre los datos de densidad transformados según raíz cuarta. Los factores de efectos fijos definidos para el análisis fueron las épocas del año (secas, transición y lluvias), los sitios de muestreo (1 y 2) y los periodos de muestreo (marzo 2011-febrero 2012 y octubre 2012-noviembre 2013). Se realizaron 2 análisis bifactoriales; el primero, considerando épocas del año y periodo de muestreo solamente en el sitio 1 y el segundo, considerando épocas del año y sitio de muestreo en el segundo periodo.

Para explorar la existencia de grupos sugeridos por los datos (grupos no formados *a priori*) se utilizaron 2 métodos complementarios. El análisis de clasificación numérica jerárquica aglomerativa, fue realizado utilizando como medida de afinidad el índice de Bray-Curtis calculado sobre los datos de abundancia transformados según raíz cuarta y como método de agrupamiento el promedio de grupos (UPGMA). La prueba de permutaciones SIMPROF (Clarke *et al.* 2008) fue utilizada para identificar los grupos significativos en el dendrograma resultante. El escalamiento multidimensional no métrico (EMDNM) fue empleado para ordenar las muestras de ictiofauna, utilizando la misma matriz de similitudes que se usó para el análisis de clasificación numérica. La combinación de

los resultados de la clasificación numérica y el EMDNM ha sido considerada por Clarke & Gorley (2006) como la forma más efectiva de verificar la pertinencia y consistencia mutua de ambas representaciones.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Los cálculos se realizaron utilizando los programas PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006) y STATISTICA v7.1 (Statsoft 2006)¹.

RESULTADOS

VARIABLES ABIÓTICAS

La salinidad en los sitios de muestreo sufrió cambios notables a lo largo de los 2 periodos de muestreos (Fig. 2). Se identificaron 3 etapas principales que pudieran tener relevancia ecológica. La primera etapa correspondió a los meses de seca (diciembre-junio, en los cuales la salinidad promedio se mantuvo alta ($34,3 \pm 0,14$). Una excepción a este patrón ocurrió en los meses de diciembre 2011 a febrero 2012, que presentaron salinidades ligeramente más bajas ($33,2-34,0$). En una segunda etapa (julio-agosto), la salinidad comenzó a bajar, pero la media todavía se mantuvo relativamente alta ($31,8 \pm 0,55$). A esta etapa se le denominó transición, por no estar aún bien establecidas las condiciones típicas de la época de lluvias. En la tercera etapa (septiembre a noviembre), el valor medio de la salinidad disminuyó ($25,4 \pm 1,75$), llegando a alcanzar valores ligeramente por debajo de 15 en el sitio 1 (Fig. 2), mientras que en el sitio 2, que está más expuesto a la influencia del mar, el valor mínimo observado de la salinidad fue de 20,6. Esta etapa se denominó lluvia. Las diferencias entre los valores medios de salinidad en las 3 etapas descritas anteriormente resultaron significativas ($F_{2,34} = 20,57$; $P < 0,001$). Los valores medios de salinidad fueron de $30,6 \pm 1,18$ para el sitio 1 y de $31,9 \pm 1,04$ para el sitio 2. Estos valores no presentaron diferencia significativa ($F_{1,34} = 2,08$; $P = 0,158$). En el caso de los periodos de muestreo, los valores medios de salinidad fueron de $30,4 \pm 1,84$ para el periodo 1 (marzo 2011 a febrero 2012) y de $31,3 \pm 0,94$ para el periodo 2 (octubre 2012 a noviembre 2013). No se encontró diferencia significativa entre estos valores medios ($F_{1,38} = 0,23$; $P = 0,628$).

La temperatura del agua se comportó siguiendo una variación estacional (Fig. 3). Los valores mínimos se presentaron en marzo de 2011 ($24,3^{\circ}\text{C}$) y abril 2013 ($28,0^{\circ}\text{C}$ en sitio 1, $25,1^{\circ}\text{C}$ en sitio 2), mientras que los valores máximos correspondieron a septiembre de 2011 ($32,0^{\circ}\text{C}$) y octubre de 2013 ($33,8^{\circ}\text{C}$ en sitio 1, $32,3^{\circ}\text{C}$ en sitio 2). Al agrupar los datos según las etapas

¹StatSoft. 2006. STATISTICA (data analysis software system) version 7.1. <www.statsoft.com>

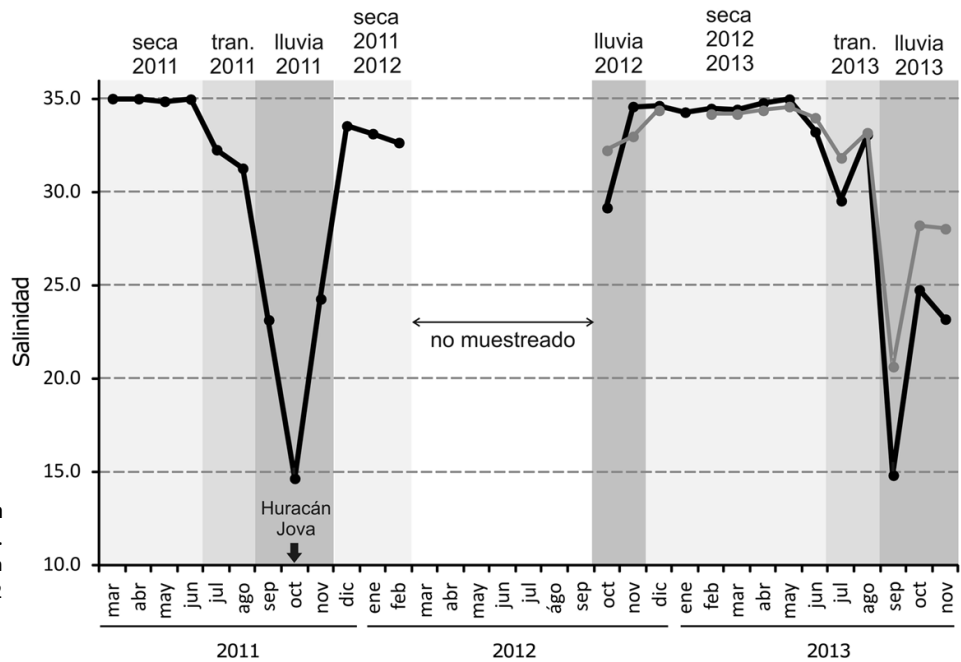


Figura 2. Salinidad media mensual en los sitios 1 (línea negra) y 2 (línea gris). Tran= transición / Monthly mean salinity in sites 1 (black line) and 2 (gray line). Tran= transition

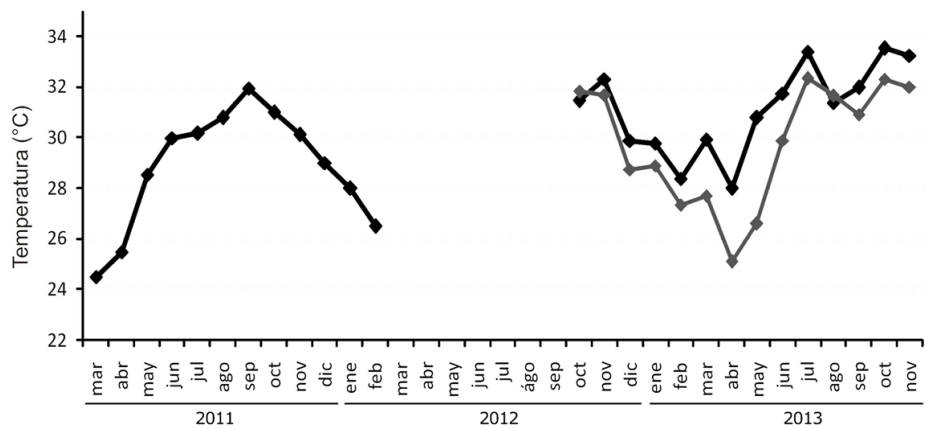


Figura 3. Temperatura media mensual del agua en los sitios 1 (línea negra) y 2 (línea gris) / Monthly mean water temperature in sites 1 (black line) and 2 (gray line)

definidas anteriormente con base en la salinidad, se encontró una diferencia significativa en la temperatura media por etapas ($F_{2,34} = 23,95; P < 0,001$). Las diferencias observadas entre sitios, no resultaron significativas ($F_{1,34} = 0,07; P = 0,793$). Un resultado semejante se obtuvo entre periodos de muestreo ($F_{1,38} = 3,37; P = 0,074$).

El análisis granulométrico de los sedimentos reveló diferencias entre ambos sitios. En el sitio 1, dominó la fracción lodosa (66,5%) seguida de la arena (31,2%) y una representación muy baja de grava (2,3%). En este sitio la materia orgánica representó un 9,7% del peso seco del sedimento. En el sitio 2, la fracción mayor fue la grava (46,9%), seguida por el lodo, que representó una fracción mucho menor que en el

sitio 1 (33,0%) y la arena (20,1%). En este sitio el contenido de materia orgánica fue de 4,1%.

COMPOSICIÓN GENERAL DE LA ICTIOFAUNA

En los muestreos se colectaron 36.897 individuos, que pertenecieron a 61 especies de 33 familias, agrupadas en 13 órdenes y 2 clases (Tabla 1). La familia con mayor número de especies fue Carangidae, con 9 especies, seguida de Engraulidae con 5 especies, las familias Lutjanidae, Gerreidae y Gobiidae con 4 especies cada una y las familias Mugilidae y Centropomidae con 3 especies cada una. El resto de las familias (27), presentaron 1 u ocasionalmente 2 especies. Las especies del género *Anchoa* fueron identificadas con certeza taxonómica

Tabla 1. Listado sistemático de los peces colectados. N= Número total de individuos; F= Número de operaciones de pesca donde fue capturada la especie / Systematic list of collected fishes. N= Total number of individuals; F= Number of fishing operations where the species was caught

	N	F		N	F
CLASE CHONDRICHTHYES			Familia CARANGIDAE		
Orden RAJIFORMES			<i>Caranx caballus</i> Günther, 1868	7	2
Familia RHINOBATIDAE			<i>Caranx caninus</i> Günther, 1867	353	23
<i>Rhinobatos productus</i> Ayres, 1854	17	7	<i>Caranx sexfasciatus</i> Quoy & Gaimard, 1825	198	23
<i>Rhinobatos glaucostigma</i> Jordan & Gilbert, 1883	6	6	<i>Chloroscombrus orqueta</i> Jordan & Gilbert, 1883	26	3
Familia UROTRYGONIDAE			<i>Oligoplites altus</i> (Günther, 1868)	5	3
<i>Urobatis halleri</i> Cooper, 1863	1	1	<i>Oligoplites refulgens</i> Gilbert & Starks, 1904	41	9
Familia MYLIOBATIDAE			<i>Oligoplites saurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	39	8
<i>Rhinoptera steindachneri</i> Evermann & Jenkins, 1891	2	2	<i>Selene brevoortii</i> (Gill, 1863)	3	2
CLASE ACTINOPTERYGII			<i>Trachinotus kennedyi</i> Steindachner, 1876	1	1
Orden ELOPIFORMES			Familia LUTJANIDAE		
Familia ELOPIDAE			<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)	358	31
<i>Elops affinis</i> Regan, 1909	30	2	<i>Lutjanus colorado</i> Jordan & Gilbert, 1882	77	7
Orden ANGUILLIFORMES			<i>Lutjanus guttatus</i> (Steindachner, 1869)	1	1
Familia OPHICHTHIDAE			<i>Lutjanus novemfasciatus</i> Gill, 1862	136	15
<i>Myrichthys tigrinus</i> Girard, 1859	1	1	Familia GERREIDAE		
Familia ENGRAULIDAE			<i>Diapterus peruvianus</i> (Cuvier, 1830)	4290	33
<i>Anchoa curta</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	17961	37	<i>Eucinostomus dowii</i> (Gill, 1863)	615	13
<i>Anchoa ischana</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	(<i>Anchoa</i>)		<i>Eucinostomus currani</i> Zahuranec, 1980	4433	38
<i>Anchoa lucida</i> (Jordan & Gilbert, 1882)			<i>Geres similimus</i> Regan, 1907	35	12
<i>Anchovia macrolepidota</i> (Kner, 1863)	799	26	Familia HAEMULIDAE		
<i>Cetengraulis mysticetus</i> (Günther, 1867)	50	4	<i>Haemulopsis elongatus</i> (Steindachner, 1879)	114	19
Familia CLUPEIDAE			<i>Pomadasyus bayanus</i> Jordan & Evermann, 1898	28	9
<i>Opisthonema libertate</i> (Günther, 1867)	98	7	Familia POLYNEMIDAE		
Orden GONORHYNCHIFORMES			<i>Polydactylus approximans</i> (Lay & Bennett, 1839)	21	5
Familia CHANIDAE			Familia MULLIDAE		
<i>Chanos chanos</i> (Forsskål, 1775)	99	2	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i> (Gill, 1863)	31	7
Orden SILURIFORMES			Familia CHAETODONTIDAE		
Familia ARIIDAE			<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860	4	2
<i>Sciades guatemalensis</i> (Günther, 1864)	19	6	Familia ELEOTRIDAE		
Orden AULOPIFORMES			<i>Erotelis armiger</i> (Jordan & Richardson, 1895)	157	18
Familia SYNODONTIDAE			<i>Gobiomorus maculatus</i> (Günther, 1859)	14	4
<i>Synodus scituliceps</i> Jordan & Gilbert, 1882	2	2	Familia GOBIIDAE		
Orden MUGILIFORMES			<i>Bathygobius ramosus</i> Ginsburg, 1947	3	3
Familia MUGILIDAE			<i>Ctenogobius sagittula</i> (Günther, 1862)	536	30
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	3719	38	<i>Gobionellus microdon</i> (Gilbert, 1892)	387	14
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	(<i>Mugil</i>)		<i>Microgobius tabogensis</i> Meek & Hildebrand, 1928	2	2
<i>Mugil hospes</i> Jordan & Culver, 1895			Familia SPHYRAENIDAE		
Orden BELONIFORMES			<i>Sphyraena ensis</i> Jordan & Gilbert, 1882	158	6
Familia HEMIRHAMPHIDAE			Familia SCOMBRIDAE		
<i>Hyporhamphus naos</i> Banford & Collette, 2001	9	4	<i>Scomberomorus sierra</i> Jordan & Starks, 1895	1	1
Orden CYPRINODONTIFORMES			Orden PLEURONECTIFORMES		
Familia POECILIIDAE			Familia PARALICHTHYIDAE		
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i> (Meek, 1912)	706	14	<i>Syacium ovale</i> (Günther, 1864)	163	20
Orden GASTEROSTEIFORMES			Familia BOTHIDAE		
Familia SYNGNATHIDAE			<i>Bothus leopardinus</i> (Günther, 1862)	12	3
<i>Hippocampus ingens</i> Girard, 1858	7	4	Familia ACHIRIDAE		
Orden PERCIFORMES			<i>Achirus mazatlanus</i> (Steindachner, 1869)	229	30
Familia CENTROPOMIDAE			Familia CYNAGLOSSIDAE		
<i>Centropomus medius</i> Günther, 1864	67	6	<i>Symphurus chabanaudi</i> Mahadeva & Munroe, 1990	7	6
<i>Centropomus nigrescens</i> Günther, 1864	4	4	Orden TETRAODONTIFORMES		
<i>Centropomus robalito</i> Jordan & Gilbert, 1882	664	13	Familia TETRAODONTIDAE		
Familia NEMATISTIIDAE			<i>Sphoeroides annulatus</i> (Jenyns, 1842)	145	23
<i>Nematistius pectoralis</i> Gill, 1862	5	3	Familia DIODONTIDAE		
			<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	21	14

en un número reducido de ejemplares, dado que una identificación masiva resultó imposible debido el gran número de ejemplares del género capturados. Por este motivo, para los análisis cuantitativos se considera un complejo de especies muy similares identificado como *Anchoa* spp. Una situación similar ocurrió con las especies del género *Mugil*, que en su mayoría fueron individuos de tallas muy pequeñas y se identificaron en conjunto como *Mugil* spp.

Cuatro taxones (*Anchoa* spp, *Eucinostomus currani*, *Diapterus peruvianus* y *Mugil* spp.) conformaron más del 80% de la abundancia y fueron dominantes en las capturas del chinchorro. El 98% de la abundancia total estuvo conformado

por 25 taxones (Tabla 2). En 14 especies, los ejemplares capturados fueron juveniles en todos los casos. En otras 6 especies, la mayor parte de los peces capturados eran juveniles. De las 5 especies restantes, 3 presentaron un porcentaje importante de adultos y 2 aparecieron como adultos en su casi totalidad o fueron siempre adultos (Tabla 2). El resto de las especies, que conformaron casi el 1,5% de los individuos capturados (526), se presentaron en números muy bajos y aparecieron sólo en unos pocos meses (Tabla 1). Todos los ejemplares capturados de esas especies, presentaron una longitud por debajo de la longitud de maduración y se consideraron juveniles.

Tabla 2. Taxones que contribuyen a 98% de los individuos capturados, ordenadas según el número medio de individuos por lance (N). LTm: Longitud total media; ee: error estándar de LTm; min, max: valores mínimos y máximos de LT; LM: Longitud de maduración; %<LM: Porcentaje de individuos con LT por debajo de LM. A: Alimento principal (D= Detrito; FPB= Fitoplancton, fitobentos e invertebrados pequeños; ZP= Zooplancton; IB= Invertebrados bénticos; PIB= Peces e invertebrados bénticos; P= Peces / Taxa contributing 98% of caught individuals, ordered after the mean number of individuals per fishing operation (N). LTm: Mean total length; ee: standard error of LTm; min, max: minimum and maximum values of LT; LM: Maturation length; %<LM: Percentage of individuals with LT less than LM. A: Main food (D= Detritus; FPB= Phytoplankton, Phytobenthos & small invertebrates; ZP= Zooplankton; IB= Benthic invertebrates; PIB= Fishes & benthic invertebrates; P= Fishes

	N	%	%acu	LTm	ee	min	max	LM	%<LM	A
<i>Anchoa</i> spp.	37,16	0,486	0,486	4,9	0,03	1,5	12,2	4,7-8,9	54-99	ZP
<i>Eucinostomus currani</i>	9,18	0,120	0,606	3,4	0,03	0,4	12,8	13,4	100	IB
<i>Diapterus peruvianus</i>	8,88	0,116	0,722	5,6	0,05	1,6	17,7	18,5	100	IB
<i>Mugil</i> spp.	7,46	0,098	0,820	5,9	0,03	2,3	9,9	25,8-28,5	100	D
<i>Anchovia macrolepidota</i>	1,56	0,020	0,840	10,5	0,15	3,1	17,2	15,4	90	ZP
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i>	1,46	0,019	0,859	3,6	0,04	2,1	5,6	3,1	21	ZP
<i>Centropomus robalito</i>	1,37	0,018	0,877	6,9	0,09	2,5	21,9	20,9	100	PIB
<i>Eucinostomus dowii</i>	1,27	0,017	0,894	3,6	0,27	1,8	13,9	12,9	97	IB
<i>Ctenogobius sagittula</i>	1,11	0,015	0,909	6,3	0,12	2,0	15,5	12,9	98	D
<i>Gobionellus microdon</i>	0,80	0,010	0,919	5,8	0,16	1,8	15,6	8,8	88	IB
<i>Caranx caninus</i>	0,68	0,009	0,928	10,0	0,16	2,0	19,7	54,0	100	PIB
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0,67	0,009	0,937	7,5	0,18	2,1	18,1	37,2	100	PIB
<i>Achirus mazatlanus</i>	0,48	0,006	0,943	10,3	0,38	1,4	22,8	12,8	54	PIB
<i>Caranx sexfasciatus</i>	0,38	0,005	0,948	9,6	0,18	4,3	18,5	48,4	100	PIB
<i>Syacium ovale</i>	0,33	0,004	0,952	6,6	0,62	1,5	22,5	9,5	90	PIB
<i>Erotelis armiger</i>	0,32	0,004	0,957	8,7	0,25	2,2	14,5	9,7	60	PIB
<i>Sphyaena ensis</i>	0,32	0,004	0,961	8,6	0,24	3,5	25,0	66,1	100	P
<i>Spherooides annulatus</i>	0,30	0,004	0,965	6,1	0,34	0,9	19,6	25,9	100	IB
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0,26	0,003	0,968	7,8	0,32	2,0	18,3	85,6	100	PIB
<i>Chanos chanos</i>	0,20	0,003	0,971	12,4	0,20	10,0	20,3	91,8	100	FPB
<i>Opisthonema libertate</i>	0,20	0,003	0,973	18,9	0,31	5,9	22,4	15,8	5	ZP
<i>Lutjanus colorado</i>	0,14	0,002	0,975	6,7	0,65	2,1	23,5	49,3	100	PIB
<i>Centropomus medius</i>	0,14	0,002	0,977	10,4	3,47	4,8	24,0	36,6	100	PIB
<i>Haemulopsis elongatus</i>	0,13	0,002	0,979	8,9	0,26	5,3	15,4	18,5	100	IB
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0,10	0,001	0,985	17,4	0,27	15,1	18,7	11,0	0	ZP

El 75% de las especies más abundantes (que responden por el 98% de los individuos capturados), presentan hábitos alimentarios que incluyen en mayor o menor medida el consumo de invertebrados bénticos o peces pequeños, los cuales a su vez dependen de los invertebrados bénticos para su sustento (Tabla 2). Las especies restantes fueron zooplancatófagas (5) o ictiófagas (1).

VARIACIONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA ICTIOFAUNA

Al analizar los datos del sitio 1, clasificados *a priori* según la época del año y el periodo de muestreo, se encontró que la interacción entre los factores no fue significativa, pero cada factor por separado presentó diferencias significativas entre sus niveles (Tabla 3). La prueba de comparaciones múltiples permitió comprobar que todas las épocas fueron diferentes entre sí. El análisis de los datos del segundo periodo de muestreo (octubre 2012 a noviembre 2013), clasificados según la época del año y el sitio de muestreo, también encontró que la interacción entre los factores no fue significativa, pero cada factor por separado presentó diferencias significativas entre sus niveles. En este caso la prueba de comparaciones múltiples permitió comprobar que la época de seca fue diferente de las épocas de transición y de lluvias, pero en el caso de la comparación transición-lluvias la probabilidad fue superior al nivel de significación de la prueba (Tabla 4).

El análisis de clasificación numérica formó 5 grupos bien definidos que resultaron significativos según la prueba SIMPROF (Fig. 4A). Siguiendo la estructura de formación de los grupos, se verificó que una primera división da lugar al grupo *a* (BC= 38%), formado por los meses posteriores al huracán en el primer periodo de muestreo. A continuación se separa el grupo *b* (BC= 46%), que incluye los meses anteriores al huracán, del resto de los datos que pertenecen al segundo periodo de muestreo. Este resultado corrobora la diferencia significativa entre periodos de muestreo que se encontró en la clasificación *a priori*, pero hace una discriminación más fina y muy importante, al separar de forma significativa, los valores del sitio 1 antes y después del huracán. Los datos del segundo periodo de muestreo se dividen a su vez en 3 grupos principales. Los grupos *c* y *d* (BC= 58%) están formados principalmente por muestras de los sitios 2 y 1, respectivamente, mientras que el grupo *e* (BC= 49%) presentó una mezcla de ambos sitios en épocas de transición y seca en el segundo periodo. Este resultado corrobora la existencia de diferencias en la composición de la ictiofauna entre sitios de muestreo encontrada con el análisis *a priori*.

Tabla 3. Resultados del procedimiento PERMANOVA aplicado a los datos de densidad (individuos/lance) transformados según raíz cuarta, de las especies capturadas en el sitio 1, clasificados por épocas del año y periodos de muestreo / Results of PERMANOVA procedure applied to fourth-root transformed density data (individuals/fishing operation) of the species caught at site 1 classified by year seasons and sampling periods

Factor	GL	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Pseudo-F	P (perm)
Época (ep)	2	5678	2839	2,737	0,003
Periodo (pe)	1	4593	4593	4,428	0,001
ep x pe	2	2836	1418	1,367	0,123
Residual	20	20745	1037		
Total	25	34474			
Comparaciones por pares de niveles del factor Época					
Grupos	t	P (perm)	perm	P(MC)	
seca, transición	1,509	0,013	997	0,036	
seca, lluvia	1,497	0,030	998	0,042	
transición, lluvia	2,251	0,001	994	0,003	

Tabla 4. Resultados del procedimiento PERMANOVA aplicado a los datos de densidad (individuos/lance) transformados según raíz cuarta, de las especies capturadas en ambos sitios de muestreo, clasificados por épocas del año / Results of PERMANOVA procedure applied to fourth-root transformed density data (individuals/fishing operation) of the species caught at both sampling sites classified by year seasons

Factor	GL	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Pseudo-F	P(perm)
Época (ep)	2	5227	2614	3,136	0,001
Sitio (sí)	1	2666	2666	3,199	0,002
ep x sí	2	1432	716	0,859	0,643
Residual	20	16668	833		
Total	25	27672			
Comparaciones por pares de niveles del factor Época					
Grupos	t	P(perm)	perm	P(MC)	
seca, transición	1,857	0,003	999	0,005	
seca, lluvia	2,116	0,001	992	0,003	
transición, lluvia	1,458	0,026	998	0,051	

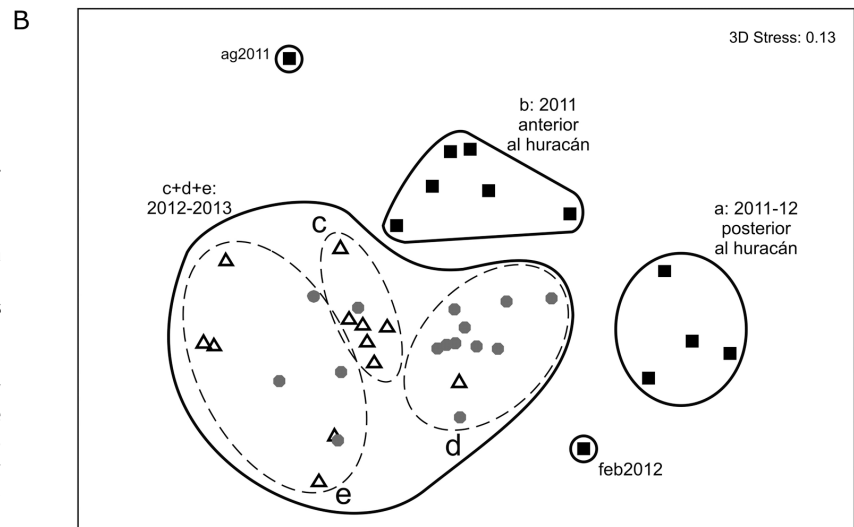
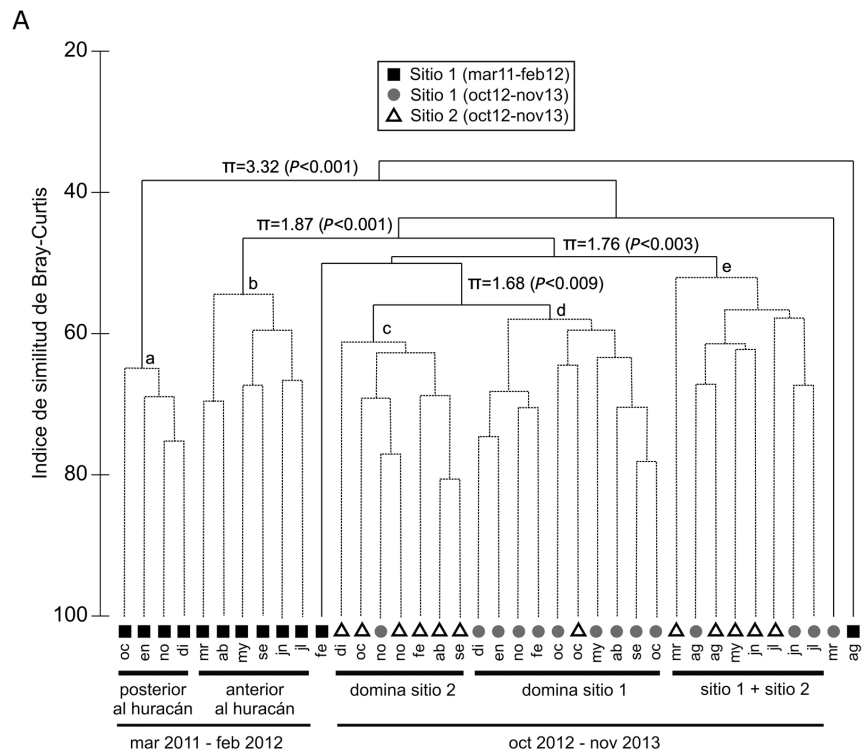


Figura 4. Análisis de clasificación numérica (A) y ordenamiento por escalamiento multidimensional no métrico (B) de la composición de las capturas combinadas por meses. Las letras dentro del dendrograma indican los grupos significativos según la prueba SIMPROF (los valores de π y la probabilidad asociada, se dan solamente junto a los nodos en que se separan los grupos significativos) / Numerical classification analysis (A) and non-metric multidimensional scaling (B) of catch composition pooled by months. Letters inside the dendrogram indicate significant clusters after SIMPROF test (values of π and their probabilities are given only near the nodes where significant groups are formed)

El EMDNM permitió clarificar aún más las relaciones entre meses de muestreo encontradas en la clasificación numérica. Combinando los resultados de ambos métodos se pueden apreciar con claridad 3 grandes grupos de muestras (Fig. 4B). En el primer periodo de muestreo, las muestras antes del huracán y después del mismo, se separan claramente. Las muestras del segundo periodo presentan mucha más similitud entre ellas, aunque se aprecia una diferencia importante entre sitios de

muestreo. Por otra parte, las muestras del segundo periodo se separan bien de las del primer periodo. Estos resultados indican que el periodo de muestreo fue el factor más importante para explicar los cambios en la ictiofauna, seguido por el sitio de muestreo. La época del año es el factor que discrimina menos y actúa de forma compleja. Por ejemplo, en el primer periodo hay una clara diferencia en la composición de la ictiofauna antes del huracán (correspondientes a las épocas de seca y transición de

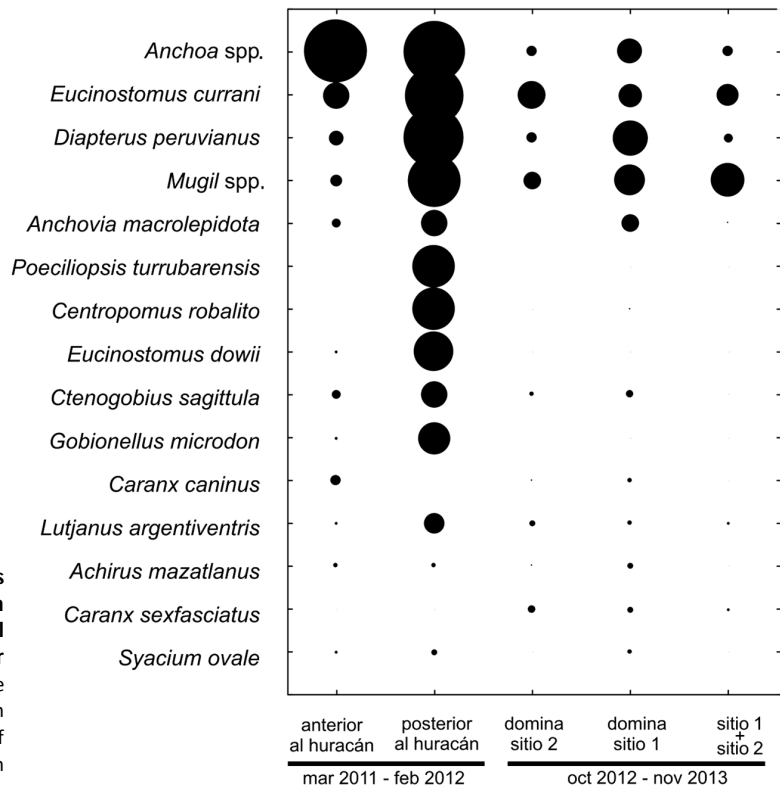


Figura 5. Representación de los 15 taxones más abundantes en los grupos definidos por el análisis de clasificación numérica (ver Figura 4). Los círculos son proporcionales al logaritmo de la abundancia, expresada como individuos por lance / Representation of the 15 most abundant taxa in the groups defined by the analysis of numerical classification (see Figure 4). Circles are proportional to the logarithm of abundance, expressed as individuals per fishing operation

2011, las cuales formaron un grupo homogéneo) y los datos de lluvia de 2011 y seca de 2011-2012, los cuales formaron otro grupo homogéneo y bien separado del primero. En el segundo periodo es difícil distinguir los efectos de la época del año y la separación de los grupos está dominada por la procedencia de las muestras (sitios de muestreo).

La representación cuantitativa de los 15 taxones más abundantes (95% del número acumulado de individuos por lance) varió de forma notable entre los grupos identificados por la clasificación numérica (Fig. 5). Las capturas anteriores al huracán, estuvieron ampliamente dominadas por las especies del género *Anchoa*, mientras que las muestras posteriores a ese fenómeno meteorológico, durante el primer periodo de muestreo, se caracterizaron por una situación completamente diferente, con 12 taxones bien representados por su abundancia. La diferencia entre estos grupos de muestras, estuvo dada principalmente por un incremento en la abundancia general de los peces después del huracán. Los 3 grupos restantes, pertenecientes al segundo periodo de muestreo, estuvieron dominados por los 4 taxones más abundantes en los muestreos en general (*Anchoa* spp, *Eucinostomus currani*, *Diapterus peruvianus* y *Mugil* spp.). En estos casos las diferencias se deben a una representación numérica variable de esos taxones en cada grupo.

DISCUSIÓN

La dominancia numérica de pocas especies en la ictiofauna lagunar somera encontrada en este trabajo (familias Engraulidae, Gerreidae y Mugilidae), ha sido reportada también por varios autores en otras zonas estuarinas de México (Castillo-Rivera *et al.* 2010, Mendoza *et al.* 2009) y en sistemas estuarinos tropicales y subtropicales de otras regiones de América (Ley *et al.* 1999, Barletta *et al.* 2003, Greenwood *et al.* 2006, Lewis *et al.* 2011). Esta estructura general de la ictiofauna estuarina ha sido considerada una regularidad (Whitfield 1999) que se puede explicar porque no son muchas las especies capaces de tolerar los amplios cambios ambientales que ocurren estacionalmente en los sistemas estuarinos, pero aquellas que son eurióticas, encuentran condiciones excelentes de alimento y refugio, lo que les permite existir con gran abundancia.

Las diferencias en la composición de las capturas, encontradas entre los factores definidos al diseñar el muestreo (sitios, épocas del año y periodos de muestreo), indican que existen variaciones temporales y espaciales significativas en la composición de las asociaciones de especies de peces en la zona somera del submareal de la laguna. Para explicar las variaciones entre épocas del año, es preciso tener en cuenta que el cambio temporal más notable en las condiciones hidrológicas de la laguna, es la variación de la salinidad entre

las estaciones de seca y lluvias, por lo que se puede considerar que este factor es el responsable de las diferencias temporales significativas observadas en la composición de la ictiofauna. Los cambios en la composición de la ictiofauna, asociados a las variaciones en la salinidad han sido documentados también por otros autores (Kupschus & Tremain 2001, Araujo *et al.* 2002, Barletta *et al.* 2005, Costa de Azevedo *et al.* 2007, Chaudhuri *et al.* 2013) y se pueden considerar característicos de los sistemas estuarinos.

Los cambios de salinidad entre sitios, en nuestro trabajo, no son muy notables, por lo que es lógico suponer que este factor no juega un rol decisivo en la variación encontrada entre sitios, mientras que el tipo de sedimentos y el contenido de materia orgánica en ambos sitios son muy diferentes. Estos últimos, pueden estar influyendo de forma notable en la composición por especies, un hecho que ha sido documentado por varios autores (Selleslagh *et al.* 2009, Franco *et al.* 2011). El fundamento para una relación positiva entre las características del sedimento y los peces que se asocian al mismo, radica en la relación que existe entre los invertebrados bentónicos, que son un componente esencial de la dieta de numerosas especies de peces, y las características granulométricas y el contenido de materia orgánica de los sedimentos. En nuestros muestreos dominaron ampliamente las especies que incluyen en su dieta invertebrados benthicos o peces pequeños, los cuales se alimentan de invertebrados pequeños. La relación entre el tamaño de partícula del sedimento y la abundancia del bentos está bien aceptada en la comunidad científica y ha sido documentada por numerosos trabajos (Anderson 2008, Van der Wal *et al.* 2008, Alves *et al.* 2012, Van Colen *et al.* 2014), los cuales plantean que, en general, mientras más pequeño es el tamaño de medio de partícula, más abundante es el bentos. Por otra parte, la mayor cantidad de materia orgánica en los sedimentos, constituye una oportunidad de alimento mayor y debe implicar mayor abundancia del bentos. La relación entre el tamaño de partícula del sedimento, el contenido de materia orgánica del mismo y la composición de la ictiofauna es un aspecto de gran relevancia, que debe ser estudiado con más detalle en futuras investigaciones en la laguna Barra de Navidad.

Al evaluar los factores principales que pueden producir las variaciones demostradas por los resultados, se debe considerar que numerosos autores coinciden en señalar que las comunidades estuarinas están influidas principalmente por el ambiente físico (Menge & Sutherland 1987, Marshall & Elliot 1998, Whitfield 1999, Kupschus & Tremain 2001, Rodríguez-Climent *et al.* 2013) y ese enfoque domina nuestra interpretación de los resultados obtenidos. Sin embargo, otros autores han hecho énfasis en que la variación en la abundancia de las especies de peces estuarinos depende tanto de la

variación estacional de los factores ambientales (*e.g.*, precipitaciones, salinidad), como de un conjunto de variables biológicas (*e.g.*, reproducción y reclutamiento) que pueden presentar una alta variabilidad entre especies (Craig & Crowder 2000, Barletta *et al.* 2008, Sheaves & Johnston 2009, Selleslagh *et al.* 2009). Con respecto a esta consideración, es preciso resaltar que los ciclos de vida de las especies involucradas en nuestro estudio son prácticamente desconocidos, por lo que la incorporación de aspectos biológicos al análisis de las variaciones observadas resulta muy restringida.

La formación de grupos sugeridos por los datos, permitió determinar un cambio muy notable dentro del primer periodo de muestreo, entre las muestras anteriores al huracán (marzo-septiembre 2011) y las posteriores a este fenómeno (octubre 2011-enero 2012). No se observó un cambio similar en igual etapa del segundo periodo de muestreo, por lo que se puede descartar que este sea un cambio regular en la ictiofauna de la laguna. Por otra parte, los regímenes de cambio mensual de la salinidad no fueron muy diferentes, en general, entre ambos periodos, por lo que no es posible atribuir los cambios a las variaciones en ese factor. En este caso, el impacto de un huracán de gran intensidad, puede ser considerado como un elemento esencial para explicar los cambios observados.

Una explicación para los cambios producidos por el huracán, es que la fuerza inusual del escurrimiento provocado por los grandes volúmenes de precipitación en un lapso de tiempo muy breve (2-3 días), arrastraron hacia el interior de la laguna gran cantidad de peces juveniles que normalmente se desarrollan en las zonas de manglar anegadas que se encuentran en el margen oriental del cuerpo de agua, por donde ingresa normalmente gran parte del agua dulce a la laguna, pero con una fuerza de corriente mucho menor. Esas áreas son muy someras y generalmente no están al acceso de muestreo. Efectos similares provocados por huracanes fueron encontrados por otros autores en sistemas estuarinos de los Estados Unidos (Paerl *et al.* 2001, Greenwood *et al.* 2006, Lewis *et al.* 2011, O'Connell *et al.* 2014). Durante este breve periodo el escurrimiento debió ser muy intenso y la salinidad de la laguna pudo bajar hasta valores de cero, pero el efecto de las mareas, dominante en este cuerpo de agua (González-Sansón *et al.* 2014), restableció los valores habituales en poco tiempo, por lo que en el muestreo correspondiente (varios días después de pasar el huracán) las salinidades fueron superiores a 20.

En conclusión, los resultados indicaron claramente la existencia de variaciones estacionales en la composición de la ictiofauna de las zonas someras de la laguna, que pueden ser atribuidas a las variaciones estacionales en los valores de las

variables hidrológicas (principalmente la salinidad). Por otra parte, la diferencia en la composición de la ictiofauna entre sitios se puede explicar con base en la composición de los sedimentos y su contenido de materia orgánica.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada parcialmente, mediante el proyecto 05-2010-1-746 del fondo COECYTJAL-UDG 2010 y el apoyo a Nuevos Profesores de Tiempo Completo del PROMEP (Oficio: 103.5/12/3418). Los comentarios de tres evaluadores anónimos contribuyeron al mejoramiento del manuscrito original. Agradecemos la participación voluntaria en los muestreos y el procesamiento primario de datos, de estudiantes de la carrera de Biología Marina de la Universidad de Guadalajara, sin los cuales no se hubiera podido realizar este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Akin S, KO Winemiller & FP Gelwick. 2003.** Seasonal and spatial variations in fish and macrocrustacean assemblage structure in Mad Island Marsh estuary, Texas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57(1): 269-282.
- Alves JA, WJ Sutherland & JA Gill. 2012.** Will improving wastewater treatment impact shorebirds? Effects of sewage discharges on estuarine invertebrates and birds. *Animal Conservation* 15: 44-52.
- Amezcu-Linares F. 1977.** Generalidades ictiológicas del sistema lagunar costero de Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 4: 1-26.
- Amezcu-Linares F. 2008.** Peces demersales del Pacífico de México, 281 pp. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Amezcu-Linares F, J Madrid & H Aguirre. 2006.** Efecto de la pesca artesanal de camarón sobre la ictiofauna en el sistema lagunar de Santa María la Reforma, suroeste del Golfo de California. *Ciencias Marinas* 32(1B): 97-109.
- Anderson MJ. 2008.** Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 16-27.
- Anderson MJ, RN Gorley & KR Clarke. 2008.** PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods, 214 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Araujo FG, MCC Azevedo, MA Silva, ALM Pessanha, ID Gomes & AG Cruz-Filho. 2002.** Environmental influences on the demersal fish assemblages in the Sepetiba Bay, Brazil. *Estuaries* 25: 441-450.
- Barletta M, A Barletta-Bergan, U Saint-Paul & G Hubold. 2003.** Seasonal changes in density, biomass, and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of the lower Caeté Estuary (northern Brazilian coast, east Amazon). *Marine Ecology Progress Series* 256: 217-228.
- Barletta M, A Barletta-Bergan, U Saint-Paul & G Hubold. 2005.** The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. *Journal of Fish Biology* 66: 45-72.
- Barletta M, CS Amaral, MFM Correa, F Guebert, DV Dantas & L Lorenzi & U Saint-Paul. 2008.** Factors affecting seasonal variations in demersal fish assemblages at an ecocline in a tropical-subtropical estuary. *Journal of Fish Biology* 73: 1314-1336.
- Beck MW, KL Heck Jr, KW Able, DL Childers, DB Eggleston, BM Gillanders, B Halpern, CG Hays, K Hoshino, TJ Minello, RJ Orth, PF Sheridan & MP Weinstein. 2001.** The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633-641.
- Bell M & JW Hall. 1994.** Effects of Hurricane Hugo on South Carolina's marine artificial reefs. *Bulletin of Marine Science* 55: 836-847.
- Bortone SA. 1976.** Effects of a hurricane on the fish fauna at Destin, Florida. *Florida Science* 39: 245-248.
- Castillo-Rivera M, R Zárate & L Sanvicente-Añorve. 2003.** Patrones de la diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Hidrobiológica* 13: 289-298.
- CastilloRivera M, R ZárateHernández, S OrtizBurgos & J ZavalaHurtado. 2010.** Diel and seasonal variability in the fish community structure of a mudbottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology* 31(4): 633-642.
- Chaudhuri A, S Mukherjee & S Homechaudhuri. 2013.** Seasonal dynamics of fish assemblages in an intertidal mudflat of Indian Sundarbans. *Scientia Marina* 77: 301-311.
- Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User manual/Tutorial, 190 pp. PRIMER-E: Plymouth.
- Clarke KR, PJ Somerfield & RN Gorley. 2008.** Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366(1): 56-69.
- Costa de Azevedo MC, FG Araujo, AG da Cruz-Filho, AL Machado-Pessanha, M de Araujo-Silva & AP Penha-Guedes. 2007.** Demersal fishes in a tropical bay in southeastern Brazil: Partitioning the spatial, temporal and environmental components of ecological variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 468-480.
- Cowan JH, A Yañez-Arancibia, P Sánchez-Gil & LA Deegan. 2013.** Estuarine nekton. In: Day JW, BC Crump, M Kemp & A Yañez-Arancibia (eds). *Estuarine ecology*, pp. 327-355. Wiley & Sons, Hoboken.
- Craig JK & LB Crowder. 2000.** Factors influencing habitat selection in fishes with a review of marsh ecosystems. In: Weinstein MP & DA Kreeger (eds). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*, pp. 241-266. Springer Netherlands.

- Dahlgren CP, GT Kellison, AJ Adams, BM Gillanders, MS Kendall, CA Layman, JA Ley, I Nagelkerken & JE Serafy. 2006.** Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Marine Ecology Progress Series* 312: 291-295.
- Dean WE Jr. 1974.** Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss of ignition: comparison with other methods. *Journal of Sediment and Petrology* 44: 242-248.
- Diaz S, E Cano-Quiroga, A Aguirre-León & R Ortega-Bernal. 2004.** Diversidad, abundancia y conjuntos ictiofaunísticos del sistema lagunar-estuarino Chantuto-Panzacola, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 52(1): 187-199.
- Diaz S, A Aguirre & E Cano. 2006.** Evaluación de las comunidades de peces en dos sistemas lagunares estuarinos del sur de Chiapas, México. *Hidrobiológica* 16(2): 197-210.
- Eschmeyer WN. 2013.** Catalog of fishes. Versión electrónica de California Academy of Sciences <<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>
- Fischer W, F Krupp, W Schneider, C Sommer, KE Carpenter & V Niem. 1995.** Pacífico centro-oriental. Volumen III. Vertebrados, Parte 2. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca: 1201-1813. FAO, Roma.
- Folk RL. 1974.** Petrology of sedimentary rocks, 182 pp. Hemphill, Austin.
- Franco A, A Pérez-Ruzafa, H Drouineau, P Franzoi, ET Koutrakis, M Lepage, D Verdiell-Cubedo, M Bouchoucha, A López-Capel, F Riccato, A Sapounidis, C Marcos, FJ Oliva-Paterna, M Torralva-Forero & P Torricelli. 2011.** Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 115-125.
- Froese R & D Pauly. 2014.** FishBase. <www.fishbase.org>
- González-Sansón G, C Aguilar-Betancourt, D Kosonoy-Aceves, G Lucano-Ramírez, S Ruiz-Ramírez, JR Flores-Ortega, A Hinojosa-Larios & F Silva-Bátiz. 2014.** Composición por especies y tallas de los peces en la laguna Barra de Navidad, Pacífico central mexicano. *Revista de Biología Tropical* 61(1): 129-144
- Greenwood MFD, PW Stevens & RE Matheson Jr. 2006.** Effects of the 2004 hurricanes on the fish assemblages in two proximate southwest Florida estuaries: change in the context of interannual variability. *Estuaries and Coasts* 29: 985-996.
- Houde ED, J Bichy & S Jung. 2005.** Effects of hurricane Isabel on fish populations and communities in Chesapeake Bay. In: Sellner KG (ed) Hurricane Isabel in perspective. Chesapeake Research Consortium, CRC Publication 05-160: 193-199, Edgewater.
- Kupschus S & D Tremain. 2001.** Associations between fish assemblages and environmental factors in nearshore habitats of a subtropical estuary. *Journal of Fish Biology* 58: 1383-1403.
- Lankford RR. 1976.** Coastal lagoons of Mexico: their origin and classification. In: Wiley M (ed). *Estuarine processes* 2: 182-215. Academic Press, New York.
- Lewis MA, LR Goodman, CA Chancy & SJ Jordan. 2011.** Fish assemblages in three Northwest Florida Urbanized Bayous before and after Two Hurricanes. *Journal of Coastal Research* 27: 35-45.
- Ley JA, CC McIvor & CL Montague. 1999.** Fishes in mangrove prop-root habitats of northeastern Florida bay: distinct assemblages across an estuarine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48: 701-723.
- Marshall S & M Elliot. 1998.** Environmental influences on the fish assemblage of the Humber Estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 175-184.
- Mendoza E, M Castillo-Rivera, R Zárate-Hernández & S Ortiz-Burgos. 2009.** Seasonal variations in the diversity, abundance, and composition of species in an estuarine fish community in the Tropical Eastern Pacific, Mexico. *Ichthyological Research* 6: 330-339.
- Menge B & JP Sutherland. 1987.** Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130: 730-757.
- Nelson JS. 2006.** Fishes of the world, 601 pp. John Wiley and Sons, New York.
- O'Connell MT, AMU O'Connell & CS Schieble. 2014.** Response of Lake Pontchartrain fish assemblages to hurricanes Katrina and Rita. *Estuaries and Coasts* 37: 461-475.
- Paerl HW, JD Bales, LW Ausley, CP Buzzelli, LB Crowder, LA Eby, JM Fear, M Go, BL Peierls, TM Richardson & JS Ramus. 2001.** Ecosystem impacts of three sequential hurricanes (Dennis, Floyd, and Irene) on the United States' largest lagoon estuary, Pamlico Sound, NC. *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 5655-5660.
- Ramos-Miranda JR, D Mouillot, DF Hernández, AS López, TD Chi & LA 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.
- Raz-Guzmán A & L Huidobro. 2002.** Fish communities in two environmentally different estuarine systems of Mexico. *Journal of Fish Biology* 61(Suppl. A): 182-195.
- ReisFilho JA & ACA Santos. 2014.** Effects of substratum type on fish assemblages in shallow areas of a tropical estuary. *Marine Ecology* 35(4): 456-470.
- Ritchie DE Jr. 1977.** Short-term response of fish to Tropical Storm Agnes in mid-Chesapeake Bay. In: The effects of tropical storm Agnes on the Chesapeake Bay Estuarine System. Chesapeake Research Consortium Publication 54: 460-462. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Rodríguez-Climent S, N Caiola & C Ibañez. 2013.** Salinity as the main factor structuring small-bodied fish assemblages in hydrologically altered Mediterranean coastal lagoons. *Scientia Marina* 77(1): 37-45.
- Rodríguez-Romero J, L del C López-González, F Galván-Magaña, F J Sánchez-Gutiérrez, RB Inohuye-Rivera & JC Pérez-Urbiola. 2011.** Seasonal changes in a fish assemblage associated with mangroves in a coastal lagoon of Baja California Sur, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research* 39(2): 250-260.
- Rodríguez-Zúñiga MT, C Troche-Souza, AD Vázquez-Lule, JD Márquez-Mendoza, B Vázquez-Balderas, L Valderrama-Landeros, S Velázquez-Salazar, MI Cruz-López, R Ressler, A Uribe-Martínez, S Ceideira-Estrada, J Acosta-Velázquez, J Díaz-Gallegos, R Jiménez-Rosenberg, L Fueyo-Mac Donald & C Galindo-Leal. 2013.** Manglares de México/Extensión, distribución y monitoreo, 128 pp. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Rueda M & O Defeo. 2003.** Spatial structure of fish assemblages in a tropical estuarine lagoon: combining multivariate and geostatistical techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296(1): 93-112.
- Selleslagh J, R Amara, P Laffargue, S Lesourd, M Lepage & M Girardin. 2009.** Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: a comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81(2): 149-159.
- Sheaves M & R Johnston. 2009.** Ecological drivers of spatial variability among fish fauna of 21 tropical Australian estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 385: 245-260
- Tabb DC & AC Jones. 1962.** Effect of Hurricane Donna on the aquatic fauna of north Florida Bay. *Transactions of the American Fisheries Society* 91: 375- 378.
- Tilmant JT, RW Curry, R Jones, A Sznant, JC Zieman, M Flora, MB Roblee, D Smith, RW Snow & H Wanless. 1994.** Hurricane Andrew's effects on marine resources. *BioScience* 44(4): 230-237.
- Tapia-García M, C Suárez-Núñez, G Cerdaneres, MC Macuñ-Montes & MC García-Abad. 1998.** Composición y distribución de la ictiofauna en la Laguna del Mar Muerto, Pacífico mexicano. *Revista de Biología Tropical* 46(2): 277-284.
- Van Colen C, D Verbelen, K Devos, L Agten, J Van Tomme, M Vincx & S Degraer. 2014.** Sediment-benthos relationships as a tool to assist in conservation practices in a coastal lagoon subjected to sediment change. *Biodiversity Conservation* 23: 877-889.
- Van der Wal D, PMJ Herman, RM Forster, T Ysebaert, F Rossi, E Knaeps, YMG Plancke & SJ Ides. 2008.** Distribution and dynamics of intertidal macrobenthos predicted from remote sensing: response to microphytobenthos and environment. *Marine Ecology Progress Series* 367: 57-72.
- Velázquez E, ME Vega-Cendejas & J Navarro-Alberto. 2008.** Spatial and temporal variation of fish assemblages in a coastal lagoon of the Biosphere Reserve La Encrucijada, Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 56(2): 557-574.
- Vinagre C, S França & HN Cabral. 2006.** Diel and semi-lunar patterns in the use of an intertidal mudflat by juveniles of Senegal sole, *Solea senegalensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 246-254.
- Whitfield AK. 1999.** Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 151-186.
- Yañez-Arancibia A. 1978.** Taxonomía, ecología, y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. *Publicaciones Especiales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 2: 1-306.

Recibido el 20 de marzo de 2015 y aceptado el 21 de enero de 2016

Editor: Claudia Bustos D.