



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

“Historia de vida y ecología trófica de juveniles de especies de pargos (Perciformes: Lutjanidae) de la laguna La Mancha, Veracruz”

TESIS

Que presenta

M. en B. Luis Guillermo Constante Pérez

Matrícula 2183801963

Para obtener el grado de

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

Director: Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Asesor: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Asesor: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

Jurado:

Presidente: Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Secretario: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

Vocal: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Vocal: Dr. Raúl Enrique Lara Mendoza

Vocal: Dr. Yassir Edén Torres Rojas

Iztapalapa, Ciudad de México, 15 de marzo de 2024

El presente trabajo fue realizado en el **Laboratorio de Peces**, del **Departamento de Biología** de la **División de Ciencias Biológicas y de la Salud**, bajo la dirección del **Dr. Manuel A. Castillo Rivera** del Departamento de Biología. El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo del **Dr. Abraham Kobelkoswky Díaz** y del **Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte**.

El autor agradece al **Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología (CONAHCyT)** por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro **637206**, que comprendió del periodo del 01 de octubre de 2018 al 30 de septiembre de 2022. El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al **Sistema Nacional de Posgrados del CONAHCyT**, con número de referencia **001480**.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, aprobó la tesis que presentó:

Luis Guillermo Constante Pérez

15 de marzo de 2024

JURADO:

Dr. Manuel Castillo Rivera

Presidente

Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

Secretario

Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Vocal

Dra. Raúl Enrique Lara Mendoza

Vocal

Dr. Yassir Edén Torres Rojas

Vocal

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Declaración de originalidad

El que suscribe Luis Guillermo Constante Pérez, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autor de la tesis o titulada: “ Historia de vida y ecología trófica de juveniles de especies de pargos (Perciformes: Lutjanidae) de la laguna La Mancha, Veracruz ”,

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para lo obtención del grado de Doctor es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de esta, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 15 de marzo del 2024.

Atentamente

Luis Guillermo Constante

Luis Guillermo Constante Pérez

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.



UNIDAD CUAJIMALPA

Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe,
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5814 6500 ext. 6534

doctoradocbs@correo.uam.mx

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD IZTAPALAPA

Av. Ferrocarril San Rafael Atlixco
186, Col. Leyes de Reforma 1a
Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA

Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

<http://posgradocbs.uam.mx>

UNIDAD XOCHIMILCO

Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 15 de marzo del año 2024, quien suscribe Luis Guillermo Constante Pérez, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autor intelectual de la tesis titulada “Historia de vida y ecología trófica de juveniles de especies de pargos (Perciformes: Lutjanidae) de la laguna La Mancha, Veracruz”, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por Dr. Manuel A. Castillo Rivera, Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz y de Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso del autor o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico consper_luisg@xanum.uam.mx; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente de este.

Luis Guillermo Constante

Luis Guillermo Constante Pérez

Matrícula: 2183801963



UNIDAD CUAJIMALPA

Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe,
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5814 6500 ext. 6534

doctoradocbs@correo.uam.mx

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD IZTAPALAPA

Av. Ferrocarril San Rafael Atlixco
186, Col. Leyes de Reforma 1a
Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA

Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

<http://posgradocbs.uam.mx>

UNIDAD XOCHIMILCO

Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

ÍNDICE GENERAL

ABREVIATURAS	13
RESUMEN.....	14
ABSTRACT	16
Capítulo I. INTRODUCCIÓN	18
Capítulo II. MARCO TEÓRICO	20
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	23
HIPÓTESIS	23
OBJETIVO GENERAL	23
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
Capítulo III. MATERIALES Y MÉTODOS	24
Área de estudio	24
Análisis de crecimiento (por tallas)	25
Aspectos reproductivos	27
Descripción del sistema digestivo	28
Análisis del espectro trófico.....	29
Capítulo IV. RESULTADOS.....	31
Patrones generales de abundancia.....	31
Análisis de crecimiento por tallas.....	32
Aspectos reproductivos	52
Biología trófica	58
Descripción del sistema digestivo	58
Espectro trófico	62
Capítulo V. DISCUSIÓN	88
Abundancia estacional	88
Análisis de crecimiento.....	88
Aspectos reproductivos	91
Biología trófica: sistema digestivo	93
Biología trófica: espectro trófico	94
Capítulo VI. CONCLUSIONES	98
Capítulo VII. PERSPECTIVAS.....	99

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	100
ANEXO.....	112

Índice de Figuras

Figura 1. Localización geográfica de La Mancha, Veracruz, con los puntos de muestreo (círculos negros)	25
Figura 2. Abundancia promedio del número de especímenes de <i>L. griseus</i> a nivel mensual (a) y nictímero	32
Figura 3. Abundancia promedio del número de especímenes de <i>L. synagris</i> (a), <i>L. analis</i> (rosa) y <i>L. jocu</i> (azul) (b), a nivel mensual	32
Figura 4. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para <i>L. griseus</i>	35
Figura 5. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y Longitud Patrón (LP) (b) de <i>L. griseus</i>	35
Figura 6. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y Longitud Total (LP) (b) de <i>L. griseus</i>	36
Figura 7. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para <i>L. griseus</i> . Cada curva corresponde a un mes de muestreo. Los meses de marzo, septiembre y diciembre 2012, así como enero a marzo, mayo, agosto y septiembre de 2013 no pudieron ser generados dada su baja representatividad ($n < 10$). AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.	38
Figura 8. Curva de crecimiento estimada por la rutina ELEFAN I, según la ecuación de von Bertalanffy, de <i>L. griseus</i> . La edad se representa por meses en un año de muestreo. La línea punteada representa la longitud asintótica estimada (L_{∞}).	40
Figura 9. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso-Total Longitud Total (b), estimadas para <i>L. synagris</i>	41
Figura 10. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de <i>L. synagris</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC1.	42
Figura 11. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de <i>L. synagris</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC2.	42
Figura 12. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para <i>L. synagris</i> . Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los meses de julio y agosto 2013 fueron generados ya que dichos meses poseen suficientes individuos para usar EDK. AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.	43
Figura 13. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para <i>L. analis</i> . Se muestran sus respectivas ecuaciones.	45
Figura 14. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de <i>L. analis</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC1. Los valores de abril y mayo corresponden a valores individuales, dado que en tales meses solo se encontró un ejemplar de <i>L. analis</i>	46

Figura 15. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de <i>L. analis</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC2.	46
Figura 16. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para <i>L. analis</i> . Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los EDK de septiembre y octubre 2013 fueron generados ya que tuvieron suficientes individuos. AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.	47
Figura 17. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total - Longitud Total (b), estimadas para <i>L. jocu</i>	49
Figura 18. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de <i>L. jocu</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC1.	50
Figura 19. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de <i>L. jocu</i> . Barras del error estándar para los promedios del FC2.	50
Figura 20. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para <i>L. jocu</i> . Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los EDK de septiembre y octubre 2013 fueron generados ya que poseen suficientes individuos. Los encabezados indican: AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.....	51
Figura 21. Pendientes calculadas para las cuatro especies de pargos.....	52
Figura 22. Variación mensual de los valores promedio de los índices: a) gonadosomático y b) hepatosomático de <i>L. griseus</i> . Círculos blancos y barras grises para hembras, círculos y barras negros para machos. Las barras representan el error estándar	55
Figura 23. Variación nictímera de los valores promedio del índice gonadosomático de <i>L. griseus</i> . Círculos blancos y barras grises para hembras, círculos y barras negros para machos. Las barras representan el error estándar.....	55
Figura 24. a) Variación mensual y b) nictímera de los valores promedio del índice hepatosomático de los machos de <i>L. synagris</i> . Las barras representan el error estándar (la línea es discontinua, ya que algunas horas de muestreo no se encontraron especímenes de <i>L. synagris</i>).	56
Figura 25. Gónadas inmaduras de varios ejemplares de pargos. Par gonadal: a) completo, de hembra, b) gónadas de un macho, una de las cuales completamente abierta, c) y d) gónadas de hembras expuestas, se aprecian los ovocitos inmaduros	57
Figura 26. Estructuras orales de <i>Lutjanus griseus</i> , vista lateral	60
Figura 27. Vista interna del aparato branquial de <i>L. griseus</i>	60
Figura 28. Vista interna, ampliada, de los dientes viliformes asociados a las branquiespinas (dientes branquiales) de <i>L. griseus</i>	61
Figura 29. Tubo digestivo de <i>L. griseus</i>	61
Figura 30. Comportamiento mensual observado (círculos negros) y promedio (rombos grises) del Índice de Repleción de: a) <i>Lutjanus griseus</i> , b) <i>L. synagris</i> , c. <i>L. analis</i> y d) <i>L. jocu</i> . (líneas punteadas representan al año 2013).....	63

Figura 31. Comportamiento nictímero observado (círculos negros) y promedio (rombos grises) del Índice de Repleción: a) <i>Lutjanus griseus</i> , b) <i>L. synagris</i> , c) <i>L. analis</i> y d) <i>L. jocu</i> .	64
Figura 32. Curvas de acumulación de grupos tróficos para los pargos: a) <i>L. griseus</i> , b) <i>L. synagris</i> , c) <i>L. analis</i> y d) <i>L. jocu</i>	67
Figura 33. Ítems tróficos de mayor Índice de Importancia Relativa, en función del consumo por especie: Lgr – <i>Lutjanus griseus</i> , Lsyn – <i>L. synagris</i> , Lana – <i>L. analis</i> , Ljoc – <i>L. jocu</i>	68
Figura 34. Funciones discriminantes canónicas por especie de pargo analizada y centroides de grupo	72
Figura 35. Contenido estomacal encontrado en pargos: a – restos de las mandíbulas quitinosas de un cefalópodo; b – gastrópodos.	79
Figura 36. Familias de Brachyura (cangrejos) encontrados en los estómagos de pargos de La Mancha.....	79
Figura 37. Especies de Portunidae (género Callinectes) identificadas en los estómagos de pargos de La Mancha	80
Figura 38. Órdenes de Peracarida encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.	80
Figura 39. Familias, más comunes de peces, encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.....	81
Figura 40. Familias de peces osteíctios encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.....	81
Figura 41. Familias de peces encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha. 1 – Scombridae, 2- Gerreidae, 3 – Engraulidae, 4 – peces no identificados.....	82
Figura 42. Contenidos estomacales no identificados.....	83
Figura 43. Estómago lleno de escamas enteras.....	83

ABREVIATURAS

ANDEVA	Análisis de Varianza
bw	Ancho de banda (por sus siglas en inglés)
cm	Centímetros
CT	Clase de Talla
EDK/EDK's	Estimadores de Densidad por Kernel(es)
et al	"y otros"
FC	Factor de Condición
Fn	Función
g.l./gl	Grados de libertad
IC	Intervalo de confianza
IGS	Índice Gonadosomático
IHS	Índice Hepatosomático
IIR	Índice de Importancia Relativa
IR	Índice de Repleción
K	Coefficiente de crecimiento
ker	Tipo de Kernel
km	Kilómetros
km ²	Kilómetros cuadrados
L	Longitud
L.	<i>Lutjanus</i>
LP	Longitud Patrón
LT	Longitud Total
m	Metros
mm	Milímetros
N	Norte
n	Número de objetos
No.	Número
O	Oeste
p	Valor de significancia
PE	Peso Eviscerado
PT	Peso Total
R ²	Coefficiente de determinación
S _b	Error estándar
SCM	Suma de Cuadrados Medios
Spp	Especie
$\bar{X}$	Media/promedio

RESUMEN

Los pargos son un grupo de peces con hábitos carnívoros y nocturnos principalmente, que habitan aguas tropicales y subtropicales. Sus preferencias de hábitat han sido reportadas para el mar abierto, estuarios de manglar y cauces bajos de ríos. Su naturaleza depredadora los coloca como reguladores de poblaciones y el interés comercial del que son objeto hacen importante conocer sobre sus rasgos funcionales (historia de vida y ecología trófica) para protegerlos. Dentro de los estuarios más importantes de México, La Mancha, Veracruz, posee un gran número de especies de pargo registradas, donde el estudio de dichas especies aportará amplio conocimiento de estos rasgos funcionales.

Con el fin de conocer las diferencias existentes en los rasgos funcionales de las especies más abundantes de pargos en La Mancha se propuso el objetivo de describir su historia de vida y su ecología trófica. Para lo cual diversos análisis fueron realizados.

En relación con la historia de vida, *Lutjanus griseus* y *L. synagris* presentaron un crecimiento relativo de tipo hiperalométrico, mientras que *L. analis* y *L. jocu* tuvieron un crecimiento relativo isométrico. Además, *L. synagris* y *L. jocu* presentaron una proporción sexual significativamente diferente a 1.0 :1.0; mientras que *L. griseus* y *L. analis* exhibieron una proporción sexual no significativamente distinta de lo esperado. Se estimaron también las frecuencias de las tallas por medio de los Estimadores de Densidad por Kernel, en los que *L. griseus* tuvo una tendencia bimodal de tallas por mes, *L. synagris* alcanzó hasta tres y cuatro modas, *L. analis* tuvo dos y tres modas, *L. jocu* una sola moda; esta información puede ayudar a inferir sobre eventos de reclutamiento. Los aspectos reproductivos también forman parte de la historia de vida; al respecto, todos los especímenes analizados fueron sexualmente inmaduros. Por lo tanto, esta laguna costera podría ser utilizada por los pargos solo como sitio de refugio, alimentación y crecimiento.

Respecto a la ecología trófica, se describió e ilustró el sistema digestivo de *L. griseus*. Además, se calcularon índices como el de Repleción y el Importancia Relativa para evaluar la importancia y la existencia de diferencias significativas entre los grupos tróficos encontrados en cada especie de pargo. Se realizó un Análisis de Discriminantes y un Análisis de Similitud, con los cuales se identificaron diferencias significativas entre las dietas de los pargos a nivel nictímero, entre clases de talla, época climática y también entre especies.

El ítem con mayor presencia en las cuatro especies de pargos fue el detritus, seguido por los restos de peces y de decápodos. Las especies con un marcado consumo preferencial de ítems fueron *L. synagris* (Peracarida y larvas megalopa) y *L. jocu* (peces no determinados y restos de decápodos). La dieta entre clases de talla de *L. griseus* presentó diferencias significativas en el consumo de cefalópodos, restos de peces y detritus. La dieta de *L. analis*, comparada entre épocas climáticas, mostró que existen diferencias entre los ítems Portunidae, Mollusca y Brachyura. La amplitud de nicho trófico demostró que las especies de pargos estudiados son consumidores generalistas. Además, en función de las diferentes tallas de pargos registradas, se correlacionó esta información con los ítems, encontrando que los ejemplares de *L. griseus* de tallas más pequeñas, consumen crustáceos y peces, mientras que los de tallas más grandes comen más moluscos. En *L. synagris*, las larvas megalopa y los peneidos se correlacionan con las tallas menores, mientras que el ítem detritus está mayormente correlacionado con los especímenes de tallas mayores. La especie *L. analis* solo evidenció correlación de las tallas mayores con restos vegetales, Brachyura y Portunidae.

Palabras clave: rasgos funcionales, historia de vida, ecología trófica, crecimiento, aspectos reproductivos, sistema digestivo, alimentación, variación temporal

ABSTRACT

Snappers are a group of fish with mainly carnivorous and nocturnal habits, which inhabit tropical and subtropical waters. Its habitat preferences have been reported for the open ocean, mangrove estuaries and lower riverbeds. Their predatory nature places them as population regulators and the commercial interest of which they are the subject makes it important to know about their functional traits (life history and trophic ecology) to protect them. Within the most important estuaries of Mexico, La Mancha, Veracruz, has a great number of registered snapper species, where the study of these species will provide extensive knowledge of these functional traits.

In order to know the differences in the functional traits of the most abundant species of snappers in La Mancha, the objective of describing their life history and trophic ecology was proposed. For which various analyzes were carried out.

In relation to life history, *Lutjanus griseus* and *L. synagris* presented hyperallometric relative growth, while *L. analis* and *L. jocu* had isometric relative growth. Furthermore, *L. synagris* and *L. jocu* presented a significantly different sex ratio at 1.0:1.0; while *L. griseus* and *L. analis* exhibited a sex ratio not significantly different than expected. The size frequencies were also estimated by means of the Kernel Density Estimators, in which *L. griseus* had a bimodal monthly trend of sizes, *L. synagris* reached up to three and four modes, *L. analis* had two and three fashions, *L. jocu* a single fashion; This information can help make inferences about recruiting events. Reproductive aspects are also part of life history; In this regard, all the specimens analyzed were sexually immature. Therefore, this coastal lagoon could be used by snappers only as a place for shelter, feeding and growth.

Regarding trophic ecology, the digestive system of *L. griseus* was described and illustrated. In addition, indices such as Repletion and Relative Importance were calculated to evaluate the importance and the existence of significant differences between the trophic groups found in each species of snapper. A Discriminant Analysis and a Similarity Analysis were carried out, with which significant differences were identified between the diets of snappers at the diel level, between size classes, climatic season and between species.

The item with the greatest presence in the four species of snappers was detritus, followed by the fish and decapods remains. The species with a marked preferential consumption of items were *L. synagris* (Peracarida and megalopa larvae) and *L. jocu* (undetermined fish and decapod remains). The diet between size classes of *L. griseus* presented significant differences

in the consumption of cephalopods, fish remains and detritus. The diet of *L. analis*, compared between climatic periods, showed that there are differences between the items Portunidae, Mollusca and Brachyura. The breadth of the trophic niche demonstrated that the snapper species studied are generalist consumers. Furthermore, based on the different sizes of snappers recorded, this information was correlated with the items, finding that *L. griseus* specimens of smaller sizes consume crustaceans and fish, while those of larger sizes eat more mollusks. In *L. synagris*, megalopa larvae and penaeids are correlated with smaller sizes, while the detritus item is mostly correlated with specimens of larger sizes. The species *L. analis* only showed a correlation of the largest sizes with plant remains, Brachyura and Portunidae.

Keywords: functional traits, life history, trophic ecology, growth, reproductive aspects, digestive system, feeding, temporal variation

Capítulo I. INTRODUCCIÓN

La presencia de cualquier especie en sus ecosistemas es un reflejo directo de su ecología, toda vez que sus individuos presentan rasgos biológicos que determinan cuándo y en dónde sobreviven, como interactúan con otras especies (McGill, et al., 2006), como se relacionan con la estabilidad ecosistémica y con los procesos ecosistémicos (Villéger, et al., 2010). En el mundo existen numerosos cuerpos acuáticos que fungen como sitios de: reclutamiento de especímenes juveniles (de peces, crustáceos, aves, etc.), protección, alimentación, crecimiento, entre otros (Rojas, et al., 2004). Ejemplos de estos cuerpos acuáticos son las lagunas costeras, que resultan atractivas debido a la alta productividad primaria que poseen y a que contribuyen aportando biomasa a las cadenas tróficas costeras (Vega, et al., 2015). Este tipo de sistemas pueden ser objeto de denominación Ramsar, sitios en los cuales se busca la conservación y el uso racional de los humedales, así como la protección de su biota (Astrálega, 2006).

Los pargos son un grupo de peces que existen tanto en los mares tropicales como en los subtropicales del mundo y se agrupan en la familia Lutjanidae (Acero & Garzón, 1985), la cual comprende 17 géneros y 113 especies (Nelson, et al., 2016). Son peces carnívoros de hábitos nocturnos, cuyas preferencias alimenticias están enfocadas hacia crustáceos, peces y cefalópodos (Parrish, 1987; Allen, 1985; Anderson, 2002); por lo tanto, poseen un papel fundamental en la regulación de las cadenas tróficas (Rocha-Olivares, 1998; Kamukuru, et al., 2005).

Dicha familia se encuentra confinada principalmente en aguas tropicales y subtropicales, siendo los ejemplares juveniles del género *Lutjanus* más afines a estuarios de manglar y a los caudales bajos de flujos de agua dulce. En general, no presentan dimorfismo sexual y alcanzan la madurez sexual entre 40 y 51% de su máxima longitud total, los machos alcanzan la madurez con tallas ligeramente menores a las hembras; las poblaciones de aguas continentales desovan a lo largo del verano en múltiples ocasiones, lo cual aparentemente ocurre durante la noche (Allen, 1985; Anderson, 2002). Poseen una esperanza de vida larga y presentan lento crecimiento, con tasas de mortalidad natural bajas (Anderson, 2002).

Dentro de las aguas del Golfo de México, este grupo de peces se considera como sobreexplotado debido a la pesca comercial (Arreguín-Sánchez & Arcos-Huitrón, 2011) y a la deportiva; siendo especies como *Lutjanus campechanus*, las mayormente amenazadas (Gillig, et al., 2000; Shipp & Bortone, 2009), situación ya reportada desde 1988 (Goodyear, 1988).

Esta sobreexplotación podría ser un punto de referencia para las demás especies de la familia, que permita evitar la misma situación o un potencial colapso.

La laguna La Mancha pertenece al sitio Ramsar No. 1336, denominado “La Mancha – El Llano”, donde los pargos constituyen uno de los grupos ícticos más importantes, debido a que, actualmente, es una de las lagunas costeras de México con la mayor diversidad de especies de este grupo. Diversidad que, potencialmente, solo es superada por la Laguna de Términos, Campeche (Amador-del Ángel & Rodríguez-Cabrear, 1997). Las especies que componen dicha diversidad son *Lutjanus griseus*, *L. synagris*, *L. analis*, *L. jocu*, *L. cyanopterus*, *Ocyurus chrysurus* (Constante-Pérez, et al., 2022) y *L. apodus* (Lara Domínguez, et al., 2011), siendo algunas de ellas de interés comercial (Juárez, et al., 2006), pero que a la fecha requieren de estudios que permitan conocer más sobre sus rasgos funcionales, ya que características como las morfológicas, anatómicas, de alimentación, de reproducción, entre otras, podrían ser rasgos que indiquen la forma en la que estas especies aprovechan los recursos (Ricklefs & Travis, 1980).

Por su parte, el estudio de la historia de vida de cualquier especie ofrece información como: tamaño al nacer, patrones de crecimiento, edad y talla de madurez, proporciones sexuales, fecundidad, condiciones, épocas reproductivas y otras relacionadas con descendencia y esperanza de vida (Stearns, 1992). Información que sirve de complemento a los rasgos funcionales antes mencionados.

La información biológica, como relaciones peso-longitud, sexos, estadios de madurez, además de proveer un mayor entendimiento de la historia de vida de los pargos, permitirán tener un mayor conocimiento de la actividad pesquera; la cual puede ejercer una presión considerable en las poblaciones de lutjánidos (Torrescano-Castro, et al., 2016). Además, como sucede con otros animales acuáticos depredadores, la dieta de los pargos permite identificar varios aspectos vitales, como la cantidad y tipo de organismos de los cuales se alimentan, los lugares y temporadas importantes de alimentación (hábitat y épocas), las horas de mayor actividad o la profundidad en que puede encontrarse (Wetherbee & Cortes, 2004), la forma en que consiguen su alimento (hábitos alimenticios) (Wootton, 1990; Gerking, 1994); permitiendo así un mayor entendimiento de su papel trófico en los ecosistemas (Caillinet, et al., 1986). Además, esta ecología trófica también se relaciona con aspectos de la morfometría del sistema digestivo (Goldstein & Cosseau, 1987).

El reconocimiento y estudio detallado de estas características en las especies con un papel regulador de la abundancia de otras y de aquellas que están sujetas a explotación pesquera sentará las bases para definir épocas de veda en temporadas de reproducción, permitiendo el reclutamiento de juveniles y se asegure la sobrevivencia de las especies (Castello, et al., 2009).

Capítulo II. MARCO TEÓRICO

Para describir rasgos funcionales como la historia de vida de los pargos (así como para otros grupos de peces óseos), son necesarios estudios acerca de la edad, el crecimiento y aspectos reproductivos como la madurez sexual. Por ejemplo, en términos de la edad y el crecimiento, Aschenbrenner & Ferreira (2014) analizaron los otolitos sagitales de poblaciones de *Lutjanus alexandrei*, en zonas costeras del suroeste del Atlántico, con el fin de determinar su edad y parámetros de crecimiento, para aplicarlos a una curva de crecimiento de von Bertalanffy. Identificaron un rápido crecimiento temprano y la edad en que dicho crecimiento se vuelve más lento. Además, detallaron los intervalos de tallas capturadas de acuerdo con el área de colecta, (estuario o área costera) y estimaron la relación peso-longitud, la cual indicaron que es más adecuada si se aplica, por separado, para cada etapa de crecimiento.

En otros estudios se han identificado características morfométricas externas relacionadas con la edad y la condición reproductiva en algunos peces. En el trabajo de Soto et al. (2009) realizado en el Golfo de Nicoya con la especie *L. guttatus* se calculó la relación hembra-macho y se usaron los anillos de crecimiento de otolitos sagitales para definir la edad y relacionarla con su talla; además, identificaron los meses de mayor actividad reproductiva, gracias a la evaluación de la variabilidad temporal del periodo reproductivo por medio del Índice Gonadosomático (IGS). Encontraron que la relación hembra-macho fue 1:1, también generaron una clave de edad-talla (útil hasta los seis años de edad para esta población) e identificaron que la reproducción de esta especie ocurre todo el año con dos picos importantes en los periodos seco y lluvioso. En este sentido, ellos recomendaron que se establezca al menos una época de veda en el Golfo de Nicoya, para proteger al menos uno de los eventos de desove que ocurren en todo el año (Rocha-Olivares & Gómez-Muñoz, 1993).

Con relación a los periodos reproductivos de la familia Lutjanidae, se ha encontrado, tanto por evaluaciones directas e indirectas, que las especies de zonas tropicales y subtropicales

presentan sucesos prolongados de actividad reproductiva, sin claras tendencias aún entre sexos. Lo anterior, se sugiere que, probablemente se deba a que la mayoría de estas especies se reproducen durante todo el año, ocasionando que en los diferentes periodos del año se puedan presentar más de un estadio de maduración sexual (Thompson & Munro, 1974; Arellano-Martínez, et al., 2001).

Los estudios ya mencionados abren un amplio intervalo de posibilidades en cuanto a análisis de la información con fines de aprovechamiento de recursos pesqueros. En este aspecto, Santamaría & Chávez (1999) evaluaron la pesquería de *L. peru*, en el estado de Guerrero, además de haber calculado la relación peso-longitud, la tasa de crecimiento, la estructura por edades y la mortalidad. Para la evaluación de la pesca de dicha especie recurrieron a modelos diseñados para tal fin (como el modelo de Beverton y Holt y mortalidad por pesca) y que requirieron parte de la información de la historia de vida de *L. peru*. Encontraron que la población objetivo se encuentra sobreexplotada principalmente en los reclutas, por lo que propusieron limitar la captura de peces con tallas que equivalgan, como mínimo, a los dos años de edad que es cuando se vuelve sexualmente madura esta especie.

Lo anterior pone de manifiesto la importancia que tiene el estudio de la historia de vida como base fundamental para evaluar el impacto que tienen las pesquerías, tanto en aquellas especies que son objeto de explotación como en aquellas que lo son incidentalmente.

La presencia de algunas especies de peces en acuíferos implica ciertas interacciones con su medio, una de ellas es la alimentación. Para conocer el espectro trófico del cual se alimentan, conviene no solo analizar la dieta de estos organismos, sino también es necesario conocer si existen relaciones con estructuras dentarias, del estómago, intestino, etc. Se han realizado estudios con el fin de describir el sistema digestivo de varias especies ícticas, aunque relativamente pocos de estos estudios se han enfocado en la familia Lutjanidae y, sobre todo, en las especies que habitan el Golfo de México. Algunos ejemplos que citar son, las descripciones hechas por Rojas *et al.* (2004) acerca de los hábitos alimentarios de *L. guttatus* en aguas de El Salvador. Estos investigadores encontraron que cuando este pargo (carnívoro oportunista bentónico) posee tallas pequeñas (< 16 cm de LT) prefiere alimentarse de crustáceos y cuando alcanza tallas de aproximadamente 24 cm de LT, amplía su selectividad de presas incluyendo peces y moluscos; además estos autores brevemente discuten la ausencia de medidas de manejo para el control pesquero sobre esta especie. Otros tantos estudios han descrito la dieta de especies como *L. analis*, *L. jocu* y *L. synagris*, pero se han realizado en aguas caribeñas y sudamericanas (Duarte & García, 1999; Duarte & García,

1999b; Pantoja, et al., 2009), lo cual solo sirve de punto de partida para inferir acerca de los hábitos alimentarios de los pargos que se encuentran en otras zonas.

Sobre la morfología del sistema digestivo de otros peces de hábitos carnívoros se han descrito características muy particulares. Kobelkowsky & Pantoja-Escobar (2007) describieron el sistema digestivo de *Menticirrhus saxatilis*, el cual presentó un estómago largo y ancho y un intestino relativamente corto; además, estos autores mencionan que los peces carnívoros suelen mostrar un ciego estomacal muy desarrollado, pues contiene los restos animales ingeridos evitando su tránsito directo al intestino.

La información disponible acerca del sistema digestivo de los pargos es bastante escasa. De hecho, los pocos estudios que se han realizado se enfocan en descripciones poco profundas acerca de su desarrollo ontogénico (Peña, et al., 2012) y la capacidad digestiva de las larvas (Moguel-Hernández, et al., 2014). Por tanto, resulta importante conocer este aspecto de la anatomía interna de los pargos y su relación con su historia de vida y alimentación, ya que existen variaciones de la composición dietética que pueden reflejarse en esta anatomía, como en el intestino de los peces carnívoros (Buddington, et al., 1997).

En general, el estudio de los hábitos alimenticios de los peces en relación con su morfología trófica permite entender rasgos funcionales como los patrones de reparto de recursos, tanto a nivel interespecífico (Castillo-Rivera, et al., 1996; Kobelkowsky & Castillo-Rivera, 1995) como a nivel intraespecífico (Castillo-Rivera, et al., 2000; Castillo-Rivera, et al., 2007). En el presente estudio la descripción del sistema digestivo de los pargos constituye uno de los antecedentes pioneros acerca de su morfología, debido a la falta de información que existe en este ámbito para la familia Lutjanidae, y se espera que el tamaño de su tracto digestivo corresponda al de un pez carnívoro, (estómago grande, intestino corto, ciego estomacal muy desarrollado). A la vez, su espectro trófico muestra preferencias hacia ciertos tipos de presa en un gradiente de edad.

En el estudio de Constante-Pérez et al. (2022), se reportó que las especies *Lutjanus griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu*, en laguna La Mancha, Veracruz, son las más abundantes en términos de cantidad de individuos. También, indicaron que tales especies presentan patrones de distribución temporales a nivel estacional y nocturno, que además obedecen a factores como la duración del día, gradientes de salinidad y el régimen de lluvias.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cuáles serán las diferencias existentes en los rasgos funcionales entre los juveniles de las especies *Lutjanus griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu* encontradas en laguna La Mancha de Veracruz, México?

¿Existirá relación entre estos rasgos con la variabilidad temporal y con las variables sexo, talla, época climática, luminosidad y especie?

HIPÓTESIS

La historia de vida y la ecología trófica, como rasgos funcionales, de los pargos juveniles en laguna La Mancha, mostrarán variaciones en función de las diferencias de cada especie, de su sexo, de la talla, de la época climática y de la luminosidad.

OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento de la historia de vida y de la ecología trófica de los juveniles de las especies *Lutjanus griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu* en laguna La Mancha, Veracruz, México.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- > Describir la historia de vida de las especies de pargos en La Mancha, analizando los patrones de crecimiento por medio de relaciones Peso-Longitud, tipo de crecimiento relativo y frecuencia de tallas.
- > Describir la historia de vida de las especies de pargos en La Mancha, analizando aspectos reproductivos por medio de la variación temporal (mensual y nictímera) de los índices somáticos y de las proporciones sexuales de cada especie.
- > Identificar el espectro trófico que consumen los pargos de La Mancha y describir la ecología trófica de cada especie en función del índice de repleción, de la acumulación de presas consumidas, de un análisis de discriminantes y de la amplitud de nicho trófico; lo anterior, considerando diferencias entre especies, sexos, tallas y temporalidad.

- > Describir los aspectos morfológicos relevantes, con énfasis en el sistema digestivo, de estas especies.

Capítulo III. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna La Mancha, se ubica en el estado de Veracruz (19°33'55" – 19°35'44"N y 96°22'41" – 96°23'39"O), al suroeste del Golfo de México (Figura 1). Posee una extensión superficial de 1.58 km², se encuentra bordeada por manglar, en el que domina *Avicennia germinans* (Rico-Gray & Lot-Helgueras, 1983). Hacia su extremo noreste el sistema tiene conexión con el mar, la cual presenta un patrón estacional de apertura y cierre producto de las mareas y de las descargas de agua dulce, además de la existencia de una barrera de arena (Lara-Domínguez, et al., 2006). De acuerdo con Contreras-Espinosa et al. (2006) la profundidad media de la laguna es de 0.7 m, con medias de temperatura (28.65°C), salinidad (19.65), oxígeno disuelto (3.41 ml/L); el fondo es principalmente arenoso y con praderas de pastos marinos, en el que predominan las especies *Ruppia marítima* y *Halodule beaudettei*. En esta región predomina el clima templado sub-húmedo (clasificación de Köppen: Aw2), se reconocen dos temporadas, la cálida-lluviosa (>100 mm de junio a octubre) y la seca (<60 mm de noviembre a mayo) (Lara-Domínguez, et al., 2006). Este estudio forma parte del proyecto "Ecología de poblaciones y comunidades de peces", realizado en el Laboratorio de Peces de la UAM Iztapalapa. Se realizaron muestreos mensuales de enero de 2012 a octubre de 2013, recolectando especímenes cada dos horas en ciclos mensuales de 24 horas (con una réplica), dando un total de 468 colectas (de enero a marzo de 2012 los muestreos se hicieron con una menor frecuencia ya que fueron los muestreos prospectivos para estandarizar la intensidad y frecuencia final a seguir en los meses restantes). Dichas colectas se realizaron manualmente con un chinchorro playero (1 cm de luz de malla), elaborado con hilo cáñamo, cuya relinga superior mide 37 m (con flotadores de corcho) y una relinga inferior de 37 m (armada con plomos); los sitios de colecta se ubicaron a 325 y 225 de la entrada o boca de la laguna (Constante-Pérez, et al., 2022). Inmediatamente a su captura, los peces fueron anestesiados y, posteriormente, fijados con formol al 10%; adicionalmente, se les inyectó la misma solución de formol en la cavidad visceral y dentro de los estómagos. Finalmente, fueron preservados en etanol al 70%. En laboratorio cada individuo fue identificado a nivel de especie, con ayuda de las claves de Allen (1985) y Anderson (2002). Finalmente, cada ejemplar se etiquetó

debidamente con la siguiente información: fecha, hora y lugar de captura; familia, género y especie del ejemplar.

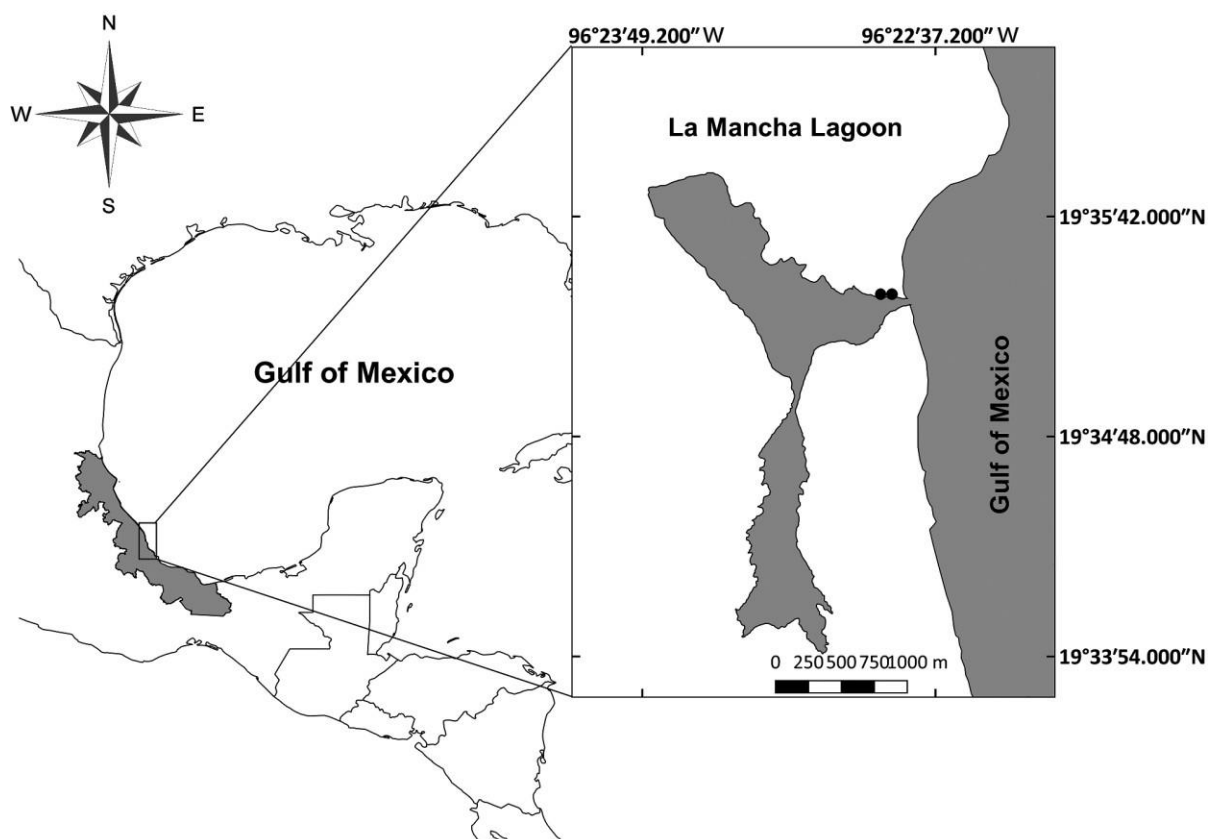


Figura 1. Localización geográfica de La Mancha, Veracruz, con los puntos de muestreo (círculos negros).

Análisis de crecimiento (por tallas)

Con el fin de obtener la relación Peso-Longitud que mejor describa el tipo de crecimiento relativo de cada una de las especies de pargos más abundantes en La Mancha, Veracruz, (*Lutjanus griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu*), a cada espécimen se le midió las Longitudes: Total (LT) y Patrón (LP), usando un ictiómetro con precisión de 1mm; así como el Peso Total (PT), usando una balanza de precisión OHAUS Adventurer, con precisión de 0.01 gr. Las diferentes relaciones Peso-Longitud evaluadas se expresaron por medio de la siguiente ecuación linealizada:

$$\log(P) = \log(a) + b \log(L)$$

Que se deriva de la ecuación de Sparre & Venema (1997):

$$P = aL^b$$

Donde: P representa al peso total, L la longitud total o patrón. Los valores a y b se estimaron por un análisis de regresión lineal simple (Spiegel, et al., 1995) con el programa estadístico NCSS 12. A partir de esta información, por medio de una t -Student (Zar, 2010) se determinó el tipo de crecimiento relativo: isométrico ($b = 3$) o alométrico ($b \neq 3$), de acuerdo con la ecuación:

$$t = \frac{b - 3}{S_b}$$

Donde b es la pendiente del modelo regresivo y S_b es el error estándar de b .

Se realizó una comparación de pendientes vía ANCOVA, seguida de comparaciones múltiples de Tukey, para conocer si existen diferencias significativas entre las relaciones Peso – Longitud de las cuatro especies de estudio.

Dada la limitación de tiempo por la emergencia sanitaria de 2020-2021, se decidió priorizar los análisis de frecuencias de tallas ya que no consideran un sesgo importante para la evaluación de los parámetros de crecimiento y suelen ser más fáciles de analizar que las partes duras, como los otolitos (Pauly & David, 1981).

Se describió la frecuencia de las tallas utilizando Estimadores de Densidad por Kernel (EDKs) con función Gaussiana (que compensa la discontinuidad en la densidad al ser una función ponderal de variación gradual (Rosenblatt, 1956; Salgado-Ugarte, et al., 2005)), con ayuda del paquete estadístico Stata 11.0, mediante los programas escritos por Salgado-Ugarte *et al.* (1996; 2005; 2020). Para la descripción se consideró, como punto de partida, el ancho de banda de *Silverman* que está diseñado para datos con distribución Gaussiana (Silverman, 1986).

Con el fin de encontrar la relación más adecuada que permita estimar el crecimiento de estas especies, se aplicó la ecuación de von Bertalanffy (Gulland, 1983) a los datos de LP:

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Donde L_{∞} representa la longitud asintótica, t_0 representa la edad (o tiempo) teórica en que la longitud es igual a cero y k se refiere a la constante de crecimiento o parámetro de curvatura. Los parámetros de la ecuación anterior se estimaron por el método de Ford-Walford, para tamaños separados por intervalos uniformes de tiempo. La derivación de este método se basa en una curva de crecimiento con t_0 igual a cero, tal que:

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t)})$$

$$L_{\infty} - L_t = L_{\infty}(e^{-k(t)})$$

Dado que la longitud a cierta edad $t(L_t)$ puede graficarse contra la longitud a un año después (L_{t+1}), se resta L_t a L_{t+1} :

$$L_{t+1} - L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t+1)}) - L_{\infty}(1 - e^{-k(t)})$$

La cual, una vez desarrollada, queda de la siguiente forma:

$$L_{t+1} = L_{\infty}(1 - e^{-k}) + (e^{-k})L_t$$

La línea recta que se ajusta a estos datos tendrá una pendiente de $b=e^{-k}$ y un intercepto de $a=L_{\infty}(1-e^{-k})$, pudiendo estimar así k y L_{∞} como (Salgado-Ugarte & Saito-Quezada, 2020):

$$k = -\log_e b$$

$$L_{\infty} = a/(1 - b)$$

Finalmente, t_0 se obtuvo con la ecuación:

$$t_0 = t + 1/k(\log_e(L_{\infty} - L_t/L_{\infty}))$$

Estos parámetros de crecimiento fueron validados utilizando ELEFAN I, el cual se incluye en el software FISAT II (Gayalino, et al., 2005).

Aspectos reproductivos

La proporción sexual, que se define como el número de hembras entre el número de machos de la muestra total, se analizó (por especie) por medio de una bondad de ajuste χ^2 (ji cuadrada) para todo el muestreo (Zar, 2010). Así se identifica si la proporción entre sexos difiere de 1:1.

En función de los índices somáticos estimados en este estudio, se incluyó la estimación del Factor de Condición (Hile, 1936), que proporciona información del estado fisiológico de los peces. Dicho factor se calculó de la siguiente manera:

$$FC = P_{obs}/P_{est}$$

Donde: FC es el Factor de Condición P_{obs} es el peso observado y P_{est} es el peso estimado mediante la ecuación de Sparre & Venema (1997) descrita anteriormente.

Una forma de estimar la actividad reproductiva, así como la época y periodo de reproducción de los organismos es por medio del Índice Gonadosomático (IGS). Así pudo identificarse el comportamiento reproductivo de los pargos. El IGS se calcula con la ecuación dada por Nikolsky (1978):

$$IGS = (\text{peso gónadas}/\text{peso total}) \times 100$$

Dicho índice se calculó separando a las hembras de los machos. Los individuos que no se pudieron identificar sexualmente no se tomaron en cuenta para este análisis.

Dado que pueden existir diferencias considerables en los valores del IGS entre meses (y posiblemente entre horas), se aplicó un análisis de Kruskal-Wallis, para determinar la existencia de diferencias significativas.

El IGS se calculó discriminando por sexos y, para entenderlo mejor, se calculó el índice Hepatosomático (IHS), (Maddock & Burton, 1999).

$$IHS = (\text{peso hígado}/\text{peso total}) \times 100$$

Además, para examinar las posibles asociaciones entre ambos índices se estimó el coeficiente de correlación de Spearman.

Descripción del sistema digestivo

Dado que el sistema digestivo comprende el paso del alimento por la cavidad bucofaríngea y su procesamiento, se incluyó la descripción de dicho sistema. Dicha descripción comprendió los huesos de la cavidad bucofaríngea (arcos mandibulares, serie palatina, suspensión mandibular, aparato hioideo y arcos branquiales del techo bucal), así como los dientes. Para exponer la cavidad visceral se retiró la pared del cuerpo, y se registraron la longitud del tubo

digestivo y el número de ciegos pilóricos. Se utilizó un ejemplar de *Lutjanus griseus* y se realizaron ilustraciones de las estructuras descritas, de acuerdo con lo descrito por Kobelkowsky & Pérez-García (2007). Adicionalmente, se calculó el índice intestinal propuesto por Wootton (1990) el cual indica la relación entre la longitud del aparato digestivo y la longitud del cuerpo (Longitud Patrón) que puede ser descrita mediante la siguiente relación alométrica:

$$li = Li/LP$$

Donde: li es el índice intestinal, Li es la longitud del intestino y LP la longitud patrón.

Análisis del espectro trófico

Se realizó la extracción del contenido estomacal de los individuos y se examinaron con ayuda de un microscopio estereoscópico, clasificando dicho contenido por grupos tróficos o *ítems* (Hyslop, 1980), los cuales fueron identificados taxonómicamente al nivel más bajo corroborable de acuerdo con las claves de Gosner (1971), Gasca & Suárez (1996) y Richards (2006). Los pesos fueron medidos usando una balanza analítica OHAUS Explorer, con 0.0001 mg de precisión.

Un parámetro de importancia en la cuantificación dietética es la Frecuencia de Ocurrencia (FO) que se expresa como la frecuencia (en porcentaje) con que aparece un grupo trófico, con relación a todos los estómagos analizados. De acuerdo con Hyslop (1980), la fórmula con que se calcula la FO es:

$$FO = (n/N) \times 100$$

Donde, n es el número de veces en que se presenta un grupo trófico dado y N es el número total de estómagos analizados.

Se evaluó la intensidad de alimentación calculando el Índice de Repleción (IR) (Hyslop, 1980).

$$IR = (Peso\ contenido\ estomacal / Peso\ Total)(100)$$

Ya que este índice puede ser analizado estacionalmente (López, et al., 2003), para identificar diferencias significativas entre meses y horas del día se usó la prueba estadística Kruskal-Wallis.

Estimar la curva de acumulación de especies (presas) contenidas en los estómagos es permite apreciar si la dieta de las especies predadoras está adecuadamente representada, en función del máximo número de grupos tróficos que, potencialmente, podrían encontrarse. Para ello se graficó el número acumulado de grupos tróficos, o presas, consumidos respecto al número de contenidos estomacales analizados en forma cronológica (Brower, et al., 1998; Castillo-Rivera, et al., 2007).

Para clasificar la contribución o importancia de cada grupo trófico encontrado, se calculó el Índice de Importancia Relativa (IIR) que se expresa como (Pinkas, et al., 1971):

$$IIR = (N + P)(FO)$$

Donde N es el porcentaje del número de ejemplares de un grupo trófico dado, respecto al número total de grupos tróficos. P es el porcentaje del peso de cada grupo trófico respecto al peso total de presas. FO es la frecuencia de ocurrencia de un grupo trófico determinado respecto al total de presas.

Para reconocer las diferencias del IIR en las dietas de las cuatro especies de pargos estudiadas se definieron: tres tipos sexuales (sexos), cuatro clases de tallas, dos épocas climáticas y tres momentos de luminosidad natural, que son detalladas más adelante. Tales categorías se determinaron en función de los resultados obtenidos.

Se aplicó un Análisis de Discriminantes a los porcentajes numéricos individuales de cada grupo trófico (*ítem*) con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre las dietas de grupos definidos de peces (por sexo, tamaño y temporalidad, separadamente) y para identificar los *ítems* alimenticios más importantes en la diferenciación de dietas. La diferenciación entre los grupos de peces se estimó directamente con el criterio de lambda (λ) de Wilks (si $\lambda \sim 1$ los grupos fueron más similares, si $\lambda \sim 0$ los grupos fueron más distintos) (Castillo-Rivera, et al., 2000).

Asimismo, se utilizó la prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM) para identificar las diferencias significativas en la composición de las dietas de cada especie, comparando por: sexo, clase de talla, estación, nictímero y entre las especies mismas. ANOSIM se basa en la medida de similitud de Bray-Curtis que evalúa la importancia relativa de los grupos tróficos entre y dentro de las muestras, utilizando múltiples permutaciones aleatorias de los datos, obteniendo un parámetro llamado grado de similitud (R). Este parámetro varía de -1 a 1, donde valores

cercano a cero son más similares que los cercanos a uno (Chapman & Underwood, 1999; Clarke, 1993).

También se calculó la amplitud de nicho trófico con el índice Shannon-Wiener (Krebs, 1999) en porcentajes de importancia. Con el propósito de comparar las diferencias de estos valores entre sexo, tamaño, períodos (meses y día/noche) y especies, se realizaron pruebas de inferencia estadística para la comparación de grupos.

Y para describir la preferencia de los ítems encontrados en cada especie de pargo, en función de sus tamaños, se evaluó la posible asociación entre los ítems por medio una correlación simple de Spearman (Zar, 1984). Los ítems fueron representados por sus Índices de Importancia Relativa (IIR) y el tamaño por la Longitud Patrón de los peces.

Capítulo IV. RESULTADOS

Patrones generales de abundancia

Debido a que las historias de vida y respuestas tróficas de las especies pueden estar relacionadas con los patrones de abundancia, se procedió a describirlos mensual y nictímeramente. Así, se encontró que los mayores pulsos de abundancia de *L. griseus* (n= 327) y *L. synagris* (n= 108) ocurrieron en julio de 2012 y de 2013, respectivamente (Figura 2a y Figura 3a), lo cual coincide con el inicio de la época lluviosa registrada para el lugar. Adicionalmente, la abundancia nictímera de la especie más abundante mostró que su mayor presencia ocurre a las 16:00 y la menor a las 04:00 (Figura 2b). Por su parte, *L. analis* (n= 71) presentó sus máximos pulsos de abundancia en abril/2012 y septiembre/2013; mientras que *L. jocu* (n= 43), tuvo un pulso identificado en septiembre/2013 (Figura 3b), que son los últimos meses de lluvias. Los muestreos de enero a marzo/2012 se hicieron con una frecuencia de muestreo distinta, por lo que las abundancias, en estos meses, son menos fehacientes.

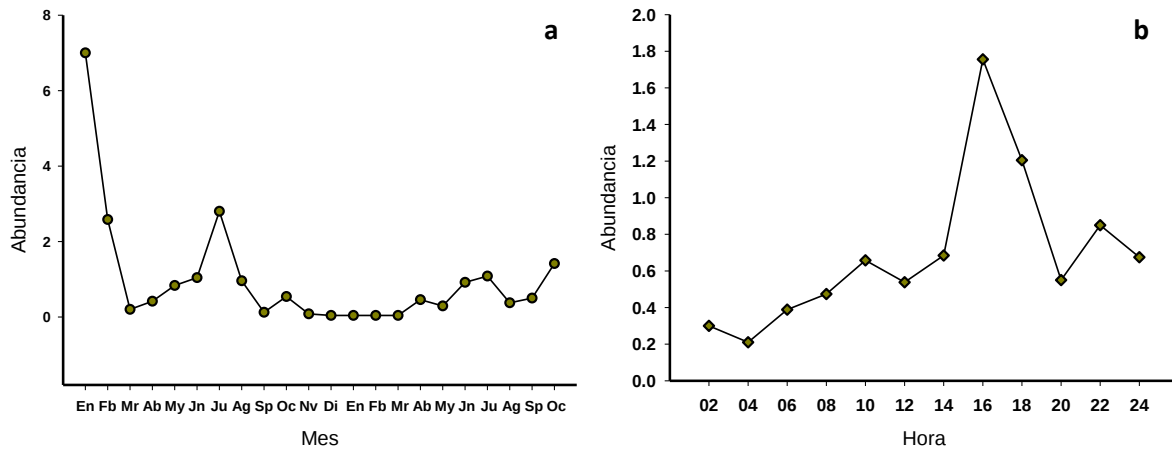


Figura 2. Abundancia promedio del número de especímenes de *L. griseus* a nivel mensual (a) y nictímero.

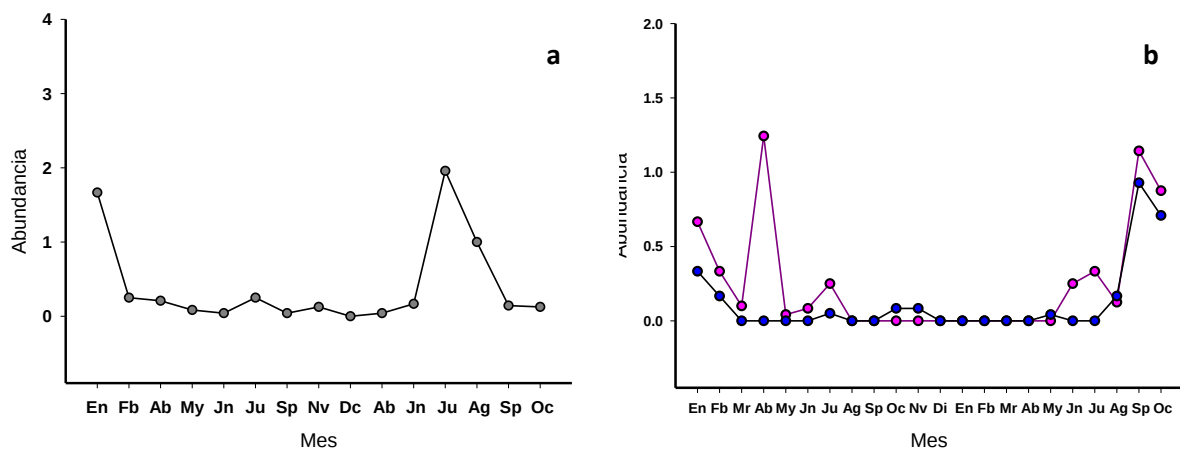


Figura 3. Abundancia promedio del número de especímenes de *L. synagris* (a), *L. analis* (rosa) y *L. jocu* (azul) (b), a nivel mensual.

Análisis de crecimiento por tallas

La biometría básica obtenida de las cuatro especies (*L. griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu*) se detalla en las siguientes tablas. En la Tabla 1 se presenta el intervalo de tallas que presentaron las cuatro especies.

Tabla 1. Tallas (en milímetros): mínimas (Min), máximas (Max) y valores promedio ($\bar{x}$) de las tallas de cada especie de pargo estudiada. Los subíndices indican: Longitud Total (LT) y Patrón (LP).

	Min _{LT} (mm)	Max _{LT} (mm)	$\bar{x}_{LT}$ (mm)	Min _{LP} (mm)	Max _{LP} (mm)	$\bar{x}_{LP}$ (mm)
<i>L. griseus</i>	19	254	128.95	15	216	103.44
<i>L. synagris</i>	21	160	60.37	17	135	49.56
<i>L. analis</i>	21	172	71.19	12	132	58.31
<i>L. jocu</i>	68	135	98.58	60	122	80.07

La Tabla 2 muestra el intervalo de pesos registrados para las cuatro especies:

Tabla 2. Pesos (en gramos): mínimos (Min), máximos (Max) y valores promedio (Prom) de cada especie de pargo estudiada. Los subíndices indican: Peso Total (PT) y Eviscerado (PE).

	Min _{PT} (gr)	Max _{PT}	$\bar{x}_{PT}$ (gr)	Min _{PE} (gr)	Max _{PE} (gr)	$\bar{x}_{PE}$ (gr)
<i>L. griseus</i>	0.06	212.58	40.40	0.08	170.10	34.24
<i>L. synagris</i>	0.10	54.11	7.07	0.07	44.84	6.12
<i>L. analis</i>	0.08	63.57	11.65	0.07	44.74	8.90
<i>L. jocu</i>	5.62	46.20	15.92	4.72	40.46	13.53

Lutjanus griseus

En cuanto a las relaciones Peso – Longitud de *L. griseus*, en la Tabla 3 se muestran los valores de la regresión lineal. Se puede observar que los modelos son estadísticamente significativos y siendo la relación Peso y la Longitud Totales (PT – LT), el modelo con mejor ajuste.

Tabla 3. a, b = valores de los coeficientes de la regresión lineal, R^2 = coeficiente de determinación, SCM = suma de cuadrados medios, T_b = valor estadístico de la regresión, con un α del 5%, para la pendiente, p = valor de significancia de la regresión, de cada relación estimada para *L. griseus*. IC – intervalo de confianza, superior e inferior.

Relación:	PT – LP	IC	PT – LT	IC	Pev – LP	IC	Pev – LT	IC
Parámetro								
a	2.07x10 ⁻⁵		1.38x10 ⁻⁵		3.36x10 ⁻⁵		1.93x10 ⁻⁵	
b	3.0409	3.0690 3.0128	3.0292	3.0564 3.0020	2.8993	2.9768 2.8217	2.8844	2.9682 2.8006
R²	0.9929		0.9935		0.9510		0.9447	
SCM	0.1394		0.1263		0.2826		0.0808	
T_b	212.83		219.15		73.61		67.77	
p	< 0.001		< 0.001		<0.001		<0.001	

La tabla anterior indica que el tipo de crecimiento relativo de *L. griseus*, dadas las relaciones Peso Total – Longitud Patrón y Peso Total – Longitud Total, es hiperalométrico ($b > 3$), Los modelos respectivos se muestran en la Figura 4. Mientras que las relaciones con peso eviscerado (PE) exhiben un crecimiento relativo de tipo hipoalométrico (Tabla 4).

Tabla 4. b = valor de la pendiente, t = valor t-Student, gl = grados de libertad, p = valor de significancia de la t-Student y S_b = error estándar de la pendiente, para cada tipo de relación estimada en *L. griseus*.

Relación:	PT – LP	PT – LT	PE – LP	PE – LT
Parámetro				
b	3.0409	3.0292	2.8993	2.8844
t	-2.8601	-2.1159	2.5558	2.7136
gl	326	313	280	270
p	0.0045	0.0351	0.0110	0.0070
S_b	0.0143	0.0138	0.0394	0.0426

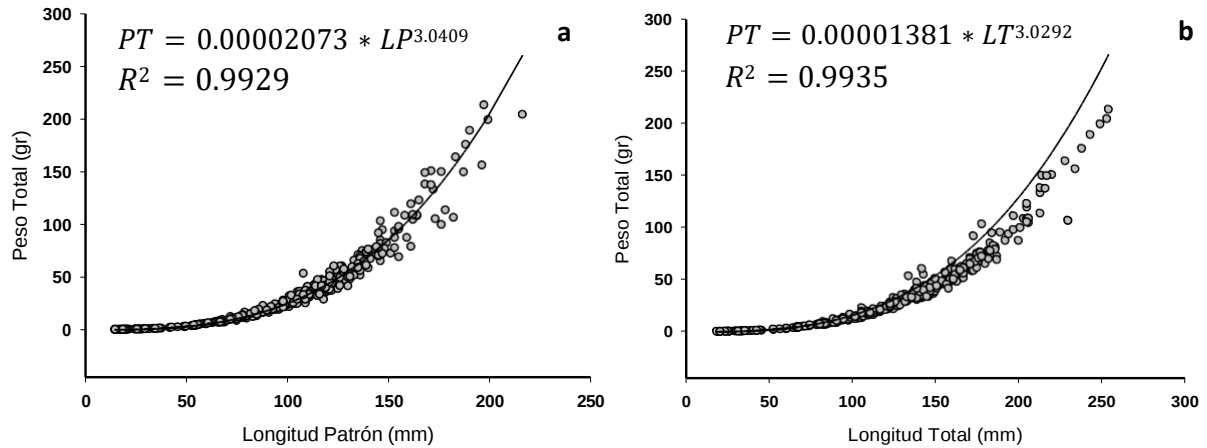


Figura 4. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para *L. griseus*.

La Figura 5 y la Figura 6 muestran el comportamiento promedio del Factor de Condición (FC1 y FC2) y de las Longitud medidas a lo largo de los 22 meses de estudio. Valores bajos se consideran menores que 1.0 y valores altos mayores que 1.0.

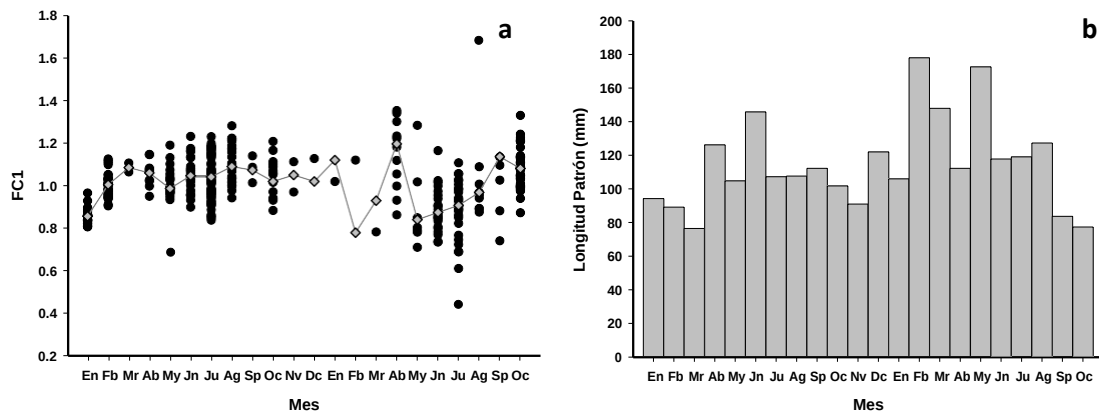


Figura 5. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y Longitud Patrón (LP) (b) de *L. griseus*.

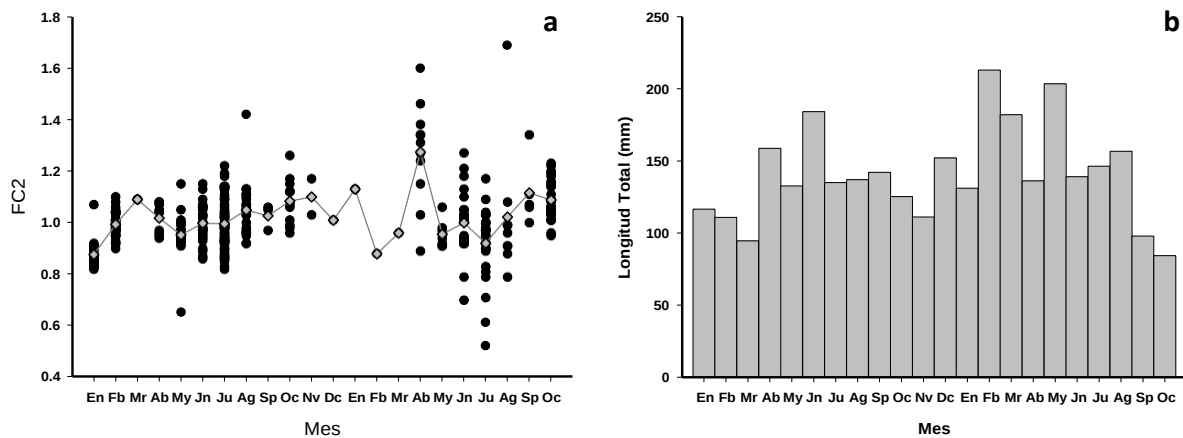


Figura 6. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y Longitud Total (LP) (b) de *L. griseus*.

El análisis mensual indicó que se encontraron diferencias significativas entre la Longitud Patrón ($F= 2.03$, g.l: 21, $p= 0.006$), entre la Longitud Total ($F= 2.83$, g.l: 21, $p< 0.001$) y entre Factores de Condición: FC_1 ($F= 10.09$, g.l: 21, $p< 0.001$), FC_2 ($F= 7.88$, g.l: 21, $p< 0.001$). Mientras que por día/noche no existen diferencias significativas entre Longitud Patrón ($F= 1.02$, g.l: 1, $p= 0.314$), entre Longitud Total ($F= 2.35$, g.l: 1, $p= 0.126$) ni entre Factores de Condición FC_1 ($F= 0.51$, g.l: 1, $p= 0.47$), FC_2 ($F= 2.11$, g.l: 1, $p= 0.147$).

Para describir la estructura de tallas de *L. griseus* (Figura 7) se usó la Longitud Patrón y se consideró el ancho de banda de Silverman o Scott, con lo que se generaron los Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) (aquellos con menos de 10 individuos no fueron posibles de generar). Para 2012, se puede distinguir que los organismos de tallas menores se presentaron principalmente en el mes de **julio**, mientras que las tallas mayores predominaron durante los meses de **mayo** y **junio**. Específicamente, se obtuvo lo siguiente: enero presentó una distribución unimodal, o un grupo modal en 77.74 mm, con un ancho de banda de 14.95. Febrero presentó distribución bimodal, los grupos modales se identificaron en 58.17 y 137.79 mm, con un ancho de banda de 13.22. Marzo no presentó distribución dado que el número de especímenes recolectados fue de dos. Abril tuvo dos grupos modales, en 61.57 y 138.53 mm, con ancho de banda de 19.24. Mayo con dos grupos modales, en 83.22 y 160.89 mm, con ancho de banda de 13.87. Junio con dos grupos modales, en 123 y 164 mm, con ancho de banda de 10.25. Julio hasta con cuatro grupos modales, en 18.51, 105.76, 134.84 y 195.66

mm, con ancho de banda de 6.61. Agosto con tres grupos modales, en 46.64, 114.27 y 153.91 mm, con ancho de banda de 5.83. En septiembre se registraron tres especímenes. Octubre con un grupo modal, en 61.94 mm, con ancho de banda de 25.81. Noviembre y diciembre, presentaron dos y un espécimen, respectivamente.

En el año 2013, los organismos de menor talla se presentaron en **junio y julio**, por su parte los de mayor talla tuvieron mayor frecuencia en **abril y octubre**, coincidiendo, en parte, con lo observado para 2012. En específico, los meses de enero a marzo tuvieron un solo espécimen. En abril se encontraron dos grupos modales, en 85.82 y 136.30 mm, con ancho de banda de 12.62. En mayo se registraron siete especímenes. Junio con dos grupos modales, en 17.20 y 119.84 mm, con ancho de banda de 21.35. Julio con dos grupos modales, en 26.17 y 122.14 mm, con ancho de banda de 21.81. En agosto y septiembre se encontraron nueve y siete organismos, respectivamente. Finalmente, octubre con dos grupos modales, en 67.67 y 135.34 mm, con ancho de banda de 15.38.

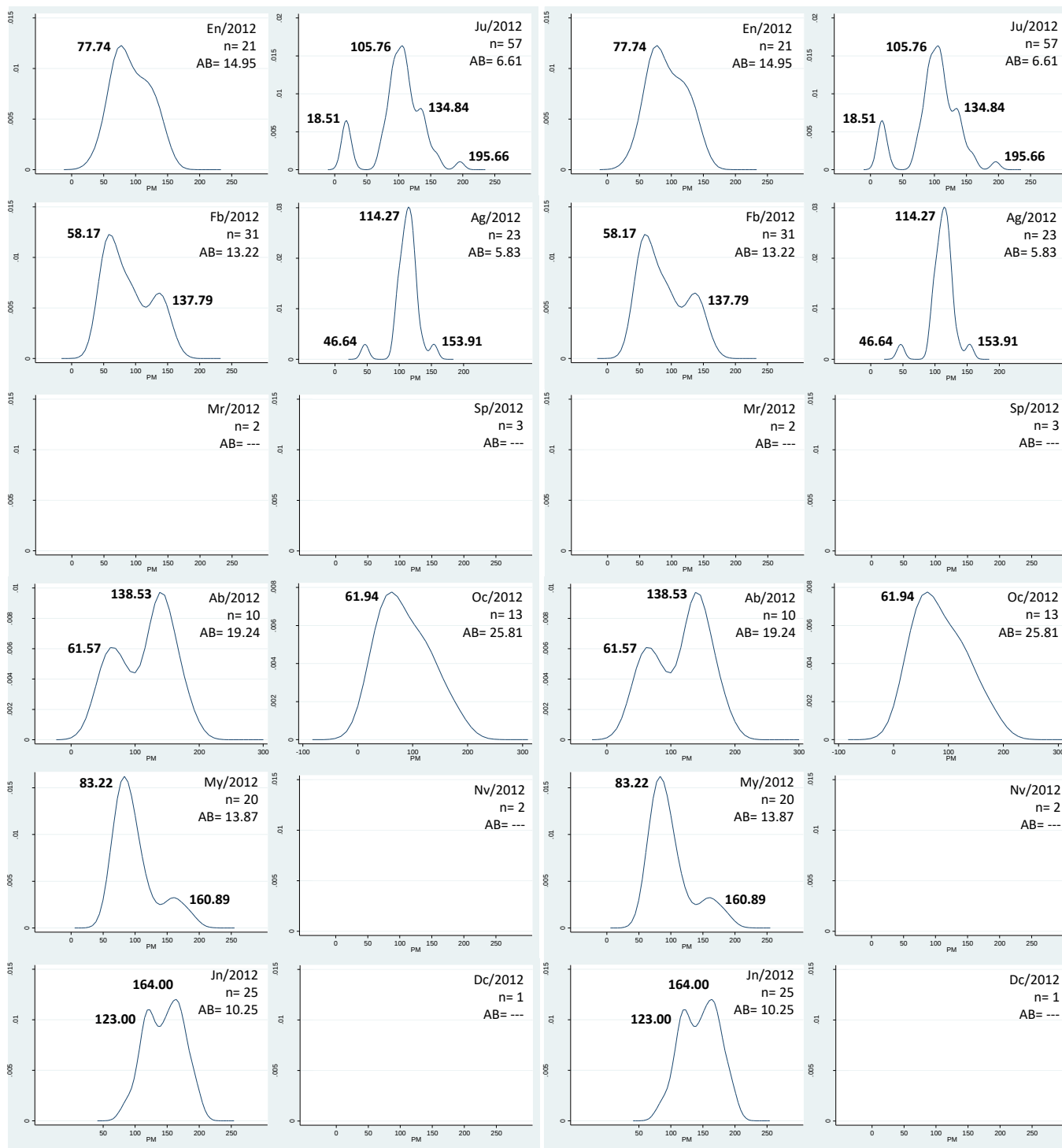


Figura 7. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para *L. griseus*. Cada curva corresponde a un mes de muestreo. Los meses de marzo, septiembre y diciembre 2012, así como enero a marzo, mayo, agosto y septiembre de 2013 no pudieron ser generados dada su baja representatividad ($n < 10$). AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.

La amplitud óptima de intervalos para construir los EDK varió entre 5.83 y 25.81 mm de acuerdo con la prueba de Silverman. Como ejemplo, en la Tabla 5 se presentan los resultados de la prueba de Silverman para las tallas de febrero/2012, donde el segundo valor p (0.76) es mayor a 0.4, por lo que se puede afirmar que dos modas tienen el respaldo estadísticamente significativo. La misma prueba se aplicó a los meses de enero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre/2012; y abril, junio, julio, octubre/2013, cuyas modas son estadísticamente significativas.

Tabla 5. Amplitudes de banda críticas y niveles de significancia estimados para la longitud patrón de *L. griseus*, febrero/2012 (estimación realizada para cada uno de los meses muestreados). Si p valores > 0.4 entonces el número de modas es significativo

Número de modas	Amplitud de banda crítica	p valores
1	18.76	0.19
2	7.69	0.76

La curva de crecimiento en longitud, ajustada a la ecuación de von Bertalanffy se hizo para un año completo (2012); en el que la máxima longitud registrada es de 199 mm. Se estimaron por medio de la rutina ELEFAN I los parámetros de crecimiento: $t_0 = 0.84$, $k = 0.15$ y $L_{\infty} = 214.48$ (Figura 8).

$$L_t = (214.48)(1 - e^{(0.15)(t-0.84)})$$

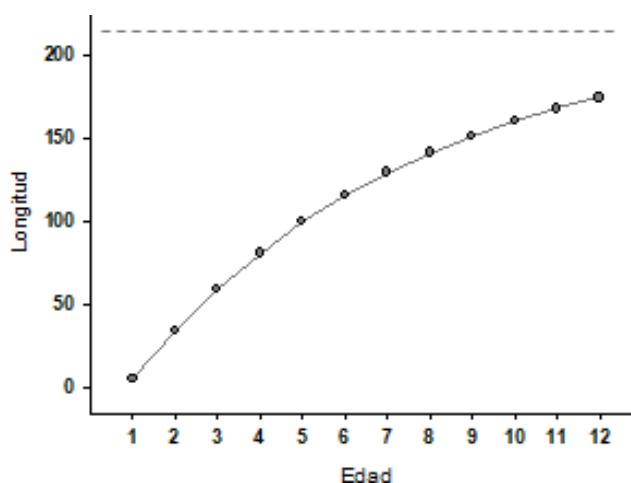


Figura 8. Curva de crecimiento estimada por la rutina ELEFAN I, según la ecuación de von Bertalanffy, de *L. griseus*. La edad se representa por meses en un año de muestreo. La línea punteada representa la longitud asintótica estimada (L_{∞}).

Dada la baja abundancia de *L. griseus* en algunos meses es posible sugerir que se trata de una especie transitoria estuarina en La Mancha.

Lutjanus synagris

En la Tabla 6 están los valores de la regresión estimada para el peso y la longitud de *L. synagris*. De dichos resultados, se deduce que, el mejor ajuste resulta de la relación Peso total – Longitud total.

Tabla 6. a, b = valores de los coeficientes de la regresión lineal, R^2 = coeficiente de determinación, SCM = suma de cuadrados medios, T_b = valor estadístico de la regresión para la pendiente, p = valor de significancia de la regresión, con un α del 5%, de cada relación estimada para *L. synagris*. IC – intervalo de confianza, superior e inferior.

Relación:	PT – LP	IC	PT – LT	IC	Pev – LP	IC	Pev – LT	IC
Parámetro								
a	1.4x10 ⁻⁵		9.32x10 ⁻⁶		9.3x10 ⁻⁶		6.09x10 ⁻⁶	
b	3.1274	3.1813 3.0735	3.0774	3.1265 3.0284	3.1805	3.3353 3.0256	3.1303	3.2829 2.9778
R²	0.9931		0.9943		0.9471		0.9492	
SCM	0.1501		0.1376		0.4315		0.4281	
T_b	115.30		124.66		40.79		40.77	
p	< 0.001		< 0.001		< 0.001		< 0.001	

De acuerdo con la tabla anterior y con la Tabla 7, se observa que el tipo de crecimiento relativo de *L. synagris*, es predominantemente hiperalométrico ($b > 3$). En la Figura 9 se observa que los modelos obtenidos son congruentes con este tipo de crecimiento, ya que hay mayor ganancia en peso que en longitud. No se muestran los modelos estimados con el peso

eviscerado, debido a que tienen el ajuste más bajo y la significancia estadística de la t-Student es menor en comparación con las relaciones del PT (tabla 6).

Tabla 7. b = valor de la pendiente, t = valor t-Student, gl= grados de libertad, p = valor de significancia de la t-Student y S_b = error estándar de la pendiente, para cada tipo de relación estimada para *L. synagris*.

Relación:	PT – LP	PT – LT	PE – LP	PE – LT
Parámetro				
b	3.1274	3.0774	3.1805	3.1303
t	4.7011	3.1336	2.3141	1.6966
gl	94	90	94	90
p	< 0.001	0.0019	0.0070	0.0907
S_b	0.0271	0.0247	0.0780	0.0768

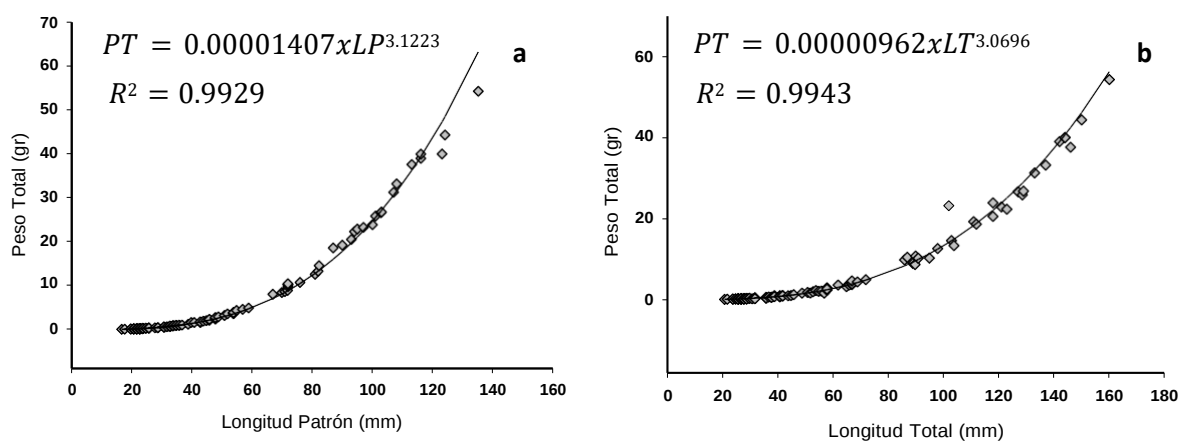


Figura 9. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para *L. synagris*.

En la Figura 10 y la Figura 11 se refleja el comportamiento mensual del factor de condición y de las tallas medidas para *L. synagris*.

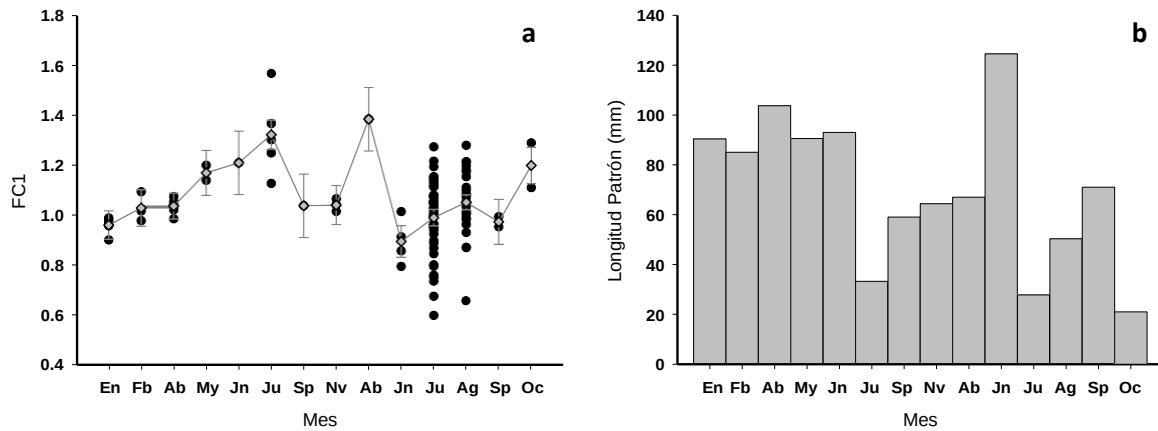


Figura 10. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de *L. synagris*. Barras del error estándar para los promedios del FC1.

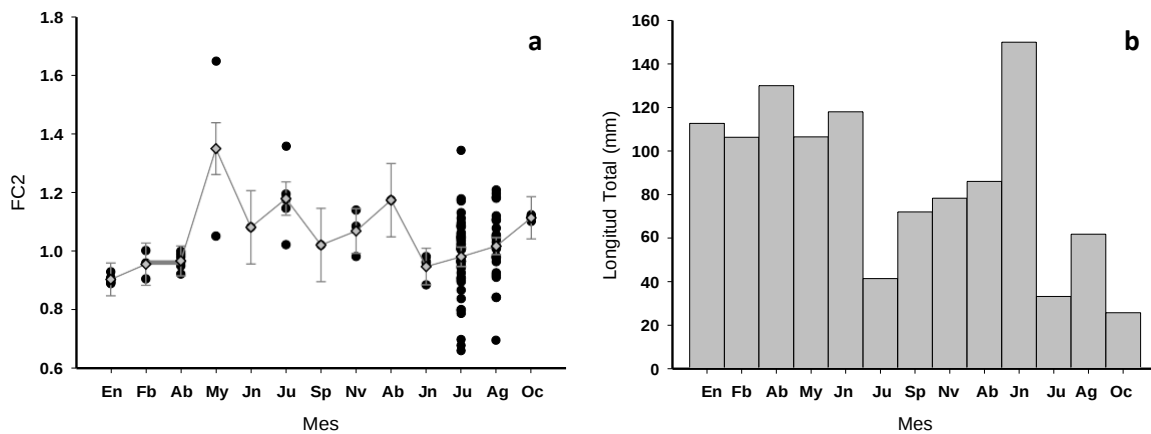


Figura 11. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de *L. synagris*. Barras del error estándar para los promedios del FC2.

El ANDEVA, por mes, indicó la existencia de diferencias significativas entre longitudes patrón ($F = 18.92$, g.l: 13, $p < 0.001$), totales ($F = 20.44$, g.l: 12, $p < 0.001$), entre FC_1 ($F = 4.24$, g.l: 13, $p < 0.001$) y FC_2 ($F = 3.09$, g.l: 12, $p = 0.001$). Por día/noche, sí existen diferencias significativas entre longitudes patrón ($F = 6.07$, g.l: 1, $p = 0.016$) y totales ($F = 7.07$, g.l: 1, $p = 0.009$), pero no existieron entre los FC_1 ($F = 0.61$, g.l: 1, $p = 0.439$) ni FC_2 ($F = 0.10$, g.l: 1, $p = 0.758$).

La estructura de tallas de *L. synagris* (Figura 12) quedó de la siguiente manera: en los meses de enero de 2012 a junio de 2013 no se registró el número mínimo de individuos necesarios para este análisis. En julio de 2013 se registraron cuatro grupos modales, en 22.00, 33.44, 44.00 y 54.56 mm, con ancho de banda de 2.20. Agosto con tres grupos modales en 22.01, 48.73 y 70.74 mm, con ancho de banda de 3.93. Septiembre y octubre registraron dos y tres especímenes, respectivamente, debido a esto los EDK no pudieron ser generados dada su baja representatividad.

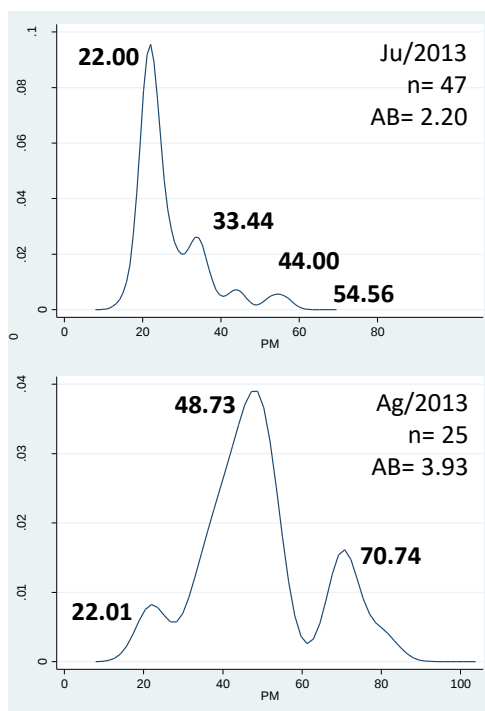


Figura 12. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para *L. synagris*. Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los meses de julio y agosto 2013 fueron generados ya que dichos meses poseen suficientes individuos para usar EDK. AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.

La amplitud óptima de intervalos para construir los EDK varió entre 2.20 y 3.93 mm de acuerdo con la prueba de Silverman. La amplitud crítica de banda para diferente número de modas con sus niveles de significancia para las tallas de *L. synagris* en julio/2013 se presentan en la Tabla 8, en esta se muestra una distribución de los datos con cuatro modas que se consideran como grupos de especie con edades diferentes, con una amplitud de banda adecuadamente representada $(2.94+1.46)/2 = 2.20$. La misma prueba se aplicó al mes de agosto/2013 que tuvo tres modas estadísticamente significativas.

Tabla 8. Amplitudes de banda críticas y niveles de significancia estimados para la longitud patrón de *L. synagris*, julio/2013 (estimación realizada para cada uno de los meses muestreados).

Número de modas	Amplitud de banda crítica	p valores
1	4.56	0.37
2	3.06	0.22
3	2.95	0.02
4	1.46	0.46

Lutjanus analis

En la Tabla se encuentran los valores de la regresión calculada para las relaciones Peso – Longitud de *L. analis*. El modelo con mejor ajuste fue el de Peso Total – Longitud Total.

Tabla 9. a, b = valores de los coeficientes de la regresión lineal, R^2 = coeficiente de determinación, SCM = suma de cuadrados medios, T_b = valor estadístico de la regresión para la pendiente, p = valor de significancia de la regresión, con un α del 5%, de cada relación estimada para *L. analis*. IC – intervalo de confianza, superior e inferior.

Relación:	PT – LP	IC	PT – LT	IC	Pev - LP	IC	Pev - LT	IC
Parámetro								
a	1.82x10 ⁻⁵		1.02x10 ⁻⁵		1.62x10 ⁻⁵		8.43x10 ⁻⁶	
b	3.0744	3.1340 3.0148	3.0520	3.1092 2.9947	3.0663	3.1457 2.9868	3.0624	3.1449 2.9800
R²	0.9934		<u>0.9949</u>		0.9895		0.9909	
SCM	0.1842		0.1612		0.2282		0.2142	
T_b	102.87		106.65		77.10		74.5839	
p	< 0.001		< 0.001		< 0.001		< 0.001	

De acuerdo con la tabla anterior y la Tabla 10, la relación Peso Total – Longitud Total resulta ser la más adecuada y tiende a la hiperalometría. Sin embargo, los IC indican que no se puede rechazar la hipótesis nula de crecimiento relativo isométrico. De acuerdo con la Figura 13; donde se observa un crecimiento exponencial, ganando peso más rápidamente que longitud. El crecimiento estimado con peso eviscerado también indicó que el crecimiento relativo podría ser isométrico (Tabla 10).

Tabla 10. b = valor de la pendiente, t = valor t-Student, gl = grados de libertad, p = valor de significancia de la t-Student y S_b = error estándar de la pendiente, para cada tipo de relación estimada para *L. analis*.

Relación:	PT – LP	PT – LT	PE – LP	PE – LT
Parámetro				
b	3.0744	3.0520	3.0663	3.0624
t	2.4883	1.8182	1.6658	1.5182
gl	71	59	64	52
p	0.0133	0.0700	0.0967	0.1300
S_b	0.0299	0.0286	0.0398	0.0411

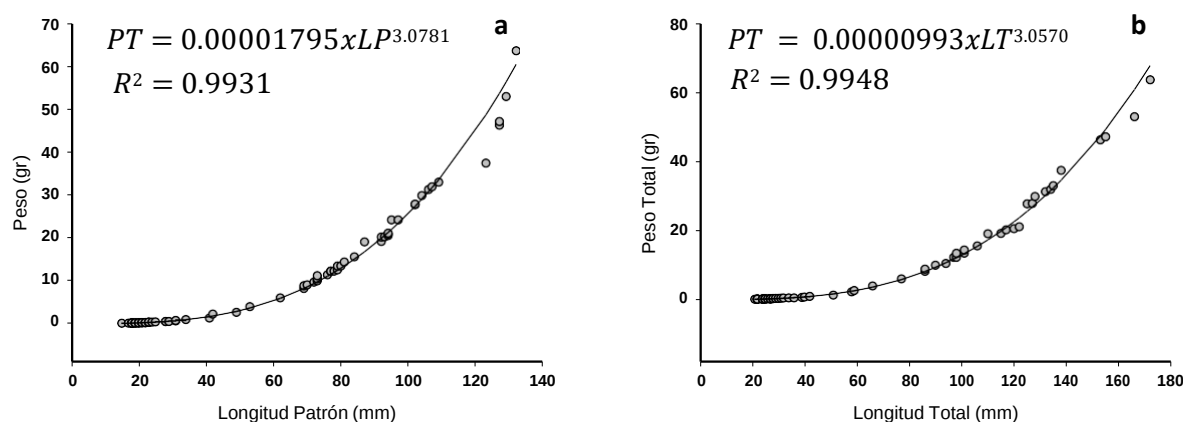


Figura 13. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para *L. analis*. Se muestran sus respectivas ecuaciones.

En la Figura 14 y la Figura 15 se indica el comportamiento mensual del Factor de Condición y de las tallas medidas para *L. analis*.

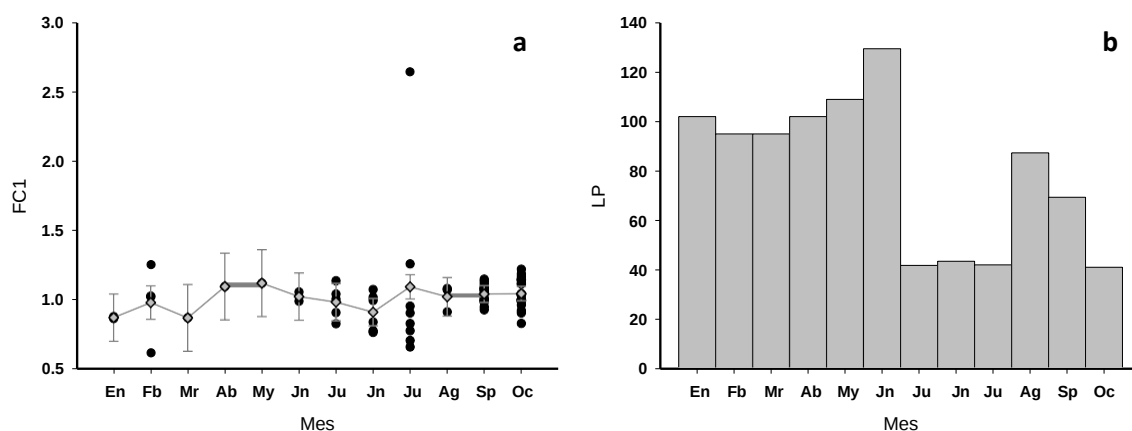


Figura 14. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de *L. analis*. Barras del error estándar para los promedios del FC1. Los valores de abril y mayo corresponden a valores individuales, dado que en tales meses solo se encontró un ejemplar de *L. analis*.

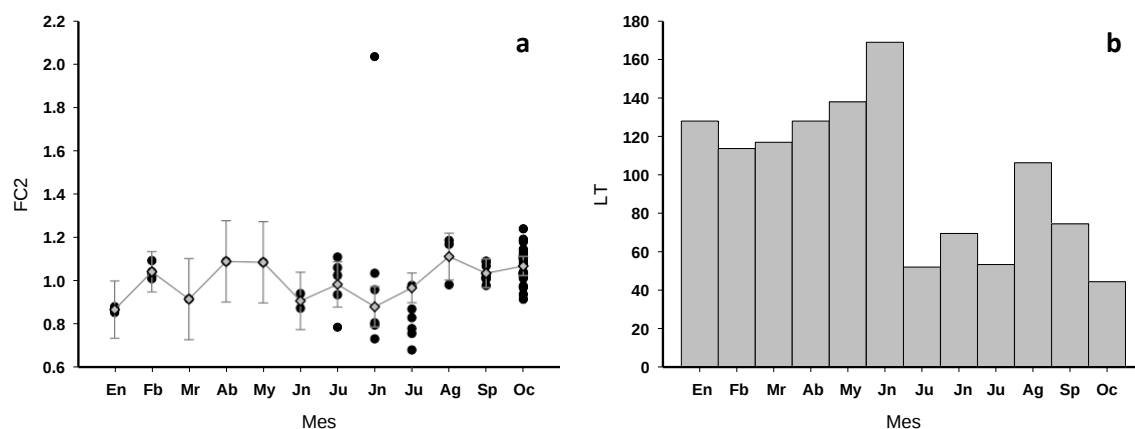


Figura 15. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de *L. analis*. Barras del error estándar para los promedios del FC2.

El ANDEVA, por mes, mostró que existen diferencias significativas entre los valores promedio de las longitudes patrón ($F = 4.37$, g.l: 11, $p < 0.001$) y totales ($F = 3.83$, g.l: 11, $p = 0.001$). Mientras que los valores promedio de los factores de condición FC_1 ($F = 0.46$, g.l: 11, $p = 0.919$) y FC_2 ($F = 0.90$, g.l: 11, $p = 0.547$) no mostraron diferencias.

Para el caso de día/noche, ninguna de las comparaciones resultó tener diferencias significativas: longitudes patrón ($F = 0.001$, g.l: 1, $p = 0.975$), totales ($F = 0.74$, g.l: 1, $p = 0.394$), FC_1 ($F = 2.52$, g.l: 1, $p = 0.118$) y FC_2 ($F = 1.80$, g.l: 1, $p = 0.187$).

Las frecuencias de tallas por EDK's, mensuales, para *L. analis* (Figura 16) mostraron lo siguiente: los meses de enero de 2012 a agosto de 2013 no registraron el número mínimo de especímenes necesarios para el análisis. En septiembre de 2013 se registraron dos grupos modales en 25.73 y 73.52 mm, con ancho de banda de 9.19. Octubre con cuatro grupos modales en 19.40, 48.89, 85.36 y 93.12 mm, con ancho de banda de 1.94.

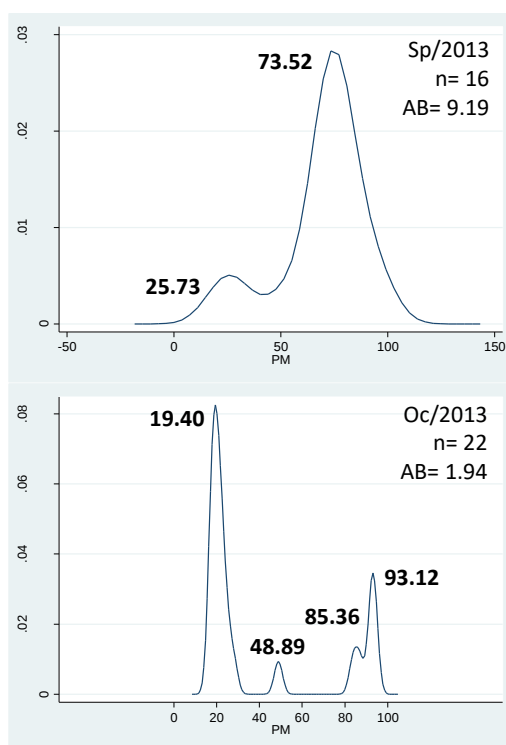


Figura 16. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para *L. analis*. Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los EDK de septiembre y octubre 2013 fueron generados ya que tuvieron suficientes individuos. AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.

La amplitud óptima de intervalos para construir los EDK varió entre 1.94 y 9.19 mm de acuerdo con la prueba de Silverman. La amplitud crítica de banda para diferente número de modas con sus niveles de significancia para las tallas de *L. analis* en septiembre/2013 se presentan en la Tabla, en esta se muestra una distribución de los datos con dos modas que se consideran como grupos de especie con edades diferentes, con una amplitud de banda adecuadamente representada $(12.89+5.49)/2 = 9.19$. La misma prueba se aplicó al mes de octubre/2013 que tuvo cuatro modas estadísticamente significativas.

Tabla 11. Amplitudes de banda críticas y niveles de significancia estimados para la longitud patrón de *L. analis*, septiembre/2013 (estimación realizada para cada uno de los meses muestreados).

Número de modas	Amplitud de banda crítica	p valores
1	12.9	0.14
2	5.49	0.46

Lutjanus jocu

Las relaciones Peso – Longitud para esta especie estimadas por regresión lineal se muestran en la Tabla. Se infiere que el modelo con el mejor ajuste es aquel donde se relacionan Peso Total – Longitud Total.

Tabla 12. a, b = valores de los coeficientes de la regresión lineal, R^2 = coeficiente de determinación, SCM = suma de cuadrados medios, T_b = valor del estadístico de la regresión para la pendiente, p = valor de significancia de la regresión, con un α del 5%, de cada relación estimada para *L. jocu*. IC – intervalo de confianza, superior e inferior

Relación:	PT – LP	IC	PT – LT	IC	PE – LP	IC	PE – LT	IC
Parámetro								
a	3.36x10 ⁻⁵		1.33x10 ⁻⁵		2.94x10 ⁻⁵		1.24x10 ⁻⁵	
b	2.9646	3.1616 2.7821	3.0255	3.1753 2.8757	2.9640	3.1860 2.7421	3.0114	3.2043 2.8185
R²	0.9575		<u>0.9790</u>		0.9493		0.9673	
SCM	0.0981		0.0674		0.1066		0.8031	
T_b	30.3961		40.9657		27.0127		31.7271	
p	< 0.001		< 0.001		< 0.001		< 0.001	

De acuerdo con las relaciones estimadas (Tabla 12 y 13), el tipo de crecimiento relativo de *L. jocu* es isométrico, siendo la relación PT – LT la más adecuada. Los modelos respectivos pueden observarse en la Figura 17.

Tabla 13. b = valor de la pendiente, t = valor t-Student, p = valor de significancia de la t-Student y S_b = error estándar de la pendiente, para cada tipo de relación estimada para *L. jocu*.

Relación:	PT – LP	PT – LT	PE – LP	PE – LT
Parámetro				
b	2.9646	3.0255	2.9640	3.0114
t	0.3631	0.2774	0.3282	0.1201
gl	42	37	40	35
p	0.7168	0.7816	0.7430	0.9045
S_b	0.0975	0.0739	0.1097	0.0949

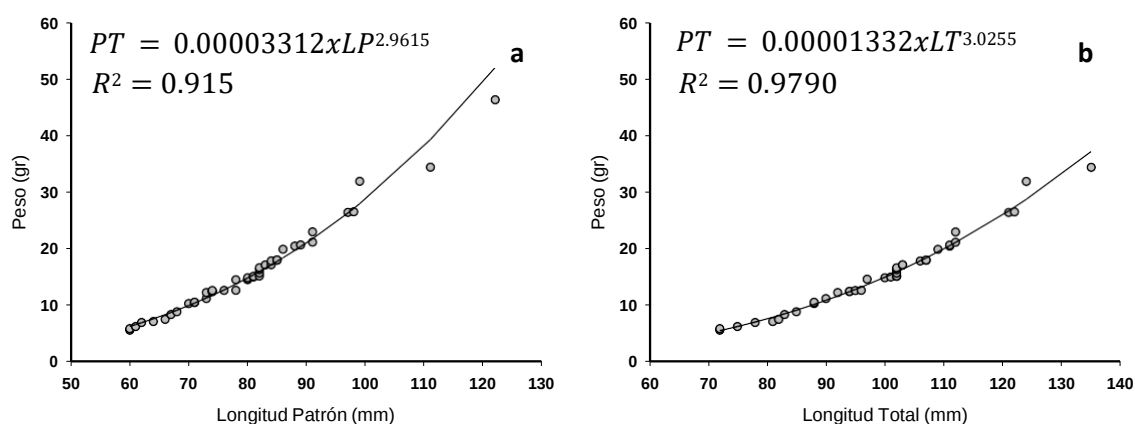


Figura 17. Gráficos de las relaciones: Peso Total – Longitud Patrón (a) y Peso Total – Longitud Total (b), estimadas para *L. jocu*.

En la Figura 18 y la Figura 19 se muestra el comportamiento mensual del Factor de Condición y de las tallas medidas de *L. jocu*.

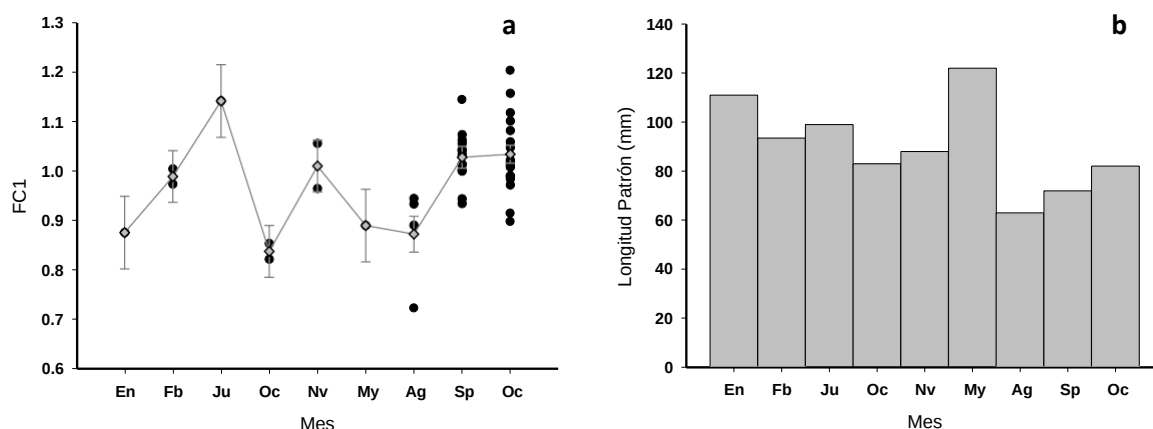


Figura 18. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC1) (a) y de la Longitud Patrón (LP) (b) de *L. jocu*. Barras del error estándar para los promedios del FC1.

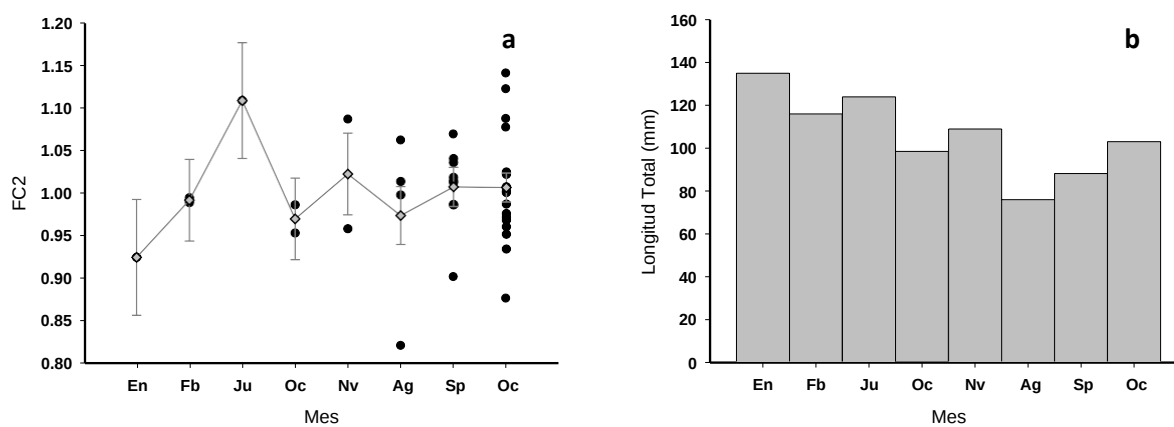


Figura 19. Valores mensuales individuales (círculos negros) y promedios mensuales (rombos grises) del Factor de Condición (FC2) (a) y de la Longitud Total (LT) (b) de *L. jocu*. Barras del error estándar para los promedios del FC2.

Se encontraron diferencias significativas, por mes, entre longitudes patrón ($F = 14.60$, g.l: 8, $p < 0.001$), totales ($F = 14.34$, g.l: 7, $p < 0.001$) y FC_1 ($F = 4.26$, g.l: 8, $p < 0.001$); el FC_2 no presentó diferencias a este nivel ($F = 0.77$, g.l: 7, $p = 0.613$). Por día/noche, no fueron encontradas diferencias significativas entre longitudes patrón ($F = 2.07$, g.l: 1, $p = 0.159$), totales ($F = 0.11$, g.l: 1, $p = 0.739$), FC_1 ($F = 0.01$, g.l: 1, $p = 0.946$) ni FC_2 ($F = 0.03$, g.l: 1, $p = 0.860$).

Las frecuencias de tallas por EDK's, mensuales, para *L. jocu* (Figura 20) indicaron lo siguiente: los meses de enero de 2012 a agosto de 2013 no registraron el número mínimo de individuos

requeridos para el análisis. Septiembre tuvo un grupo modal en 67.97, con ancho de banda de 3.54. Y octubre con un grupo modal en 80.88, con ancho de banda de 3.57.

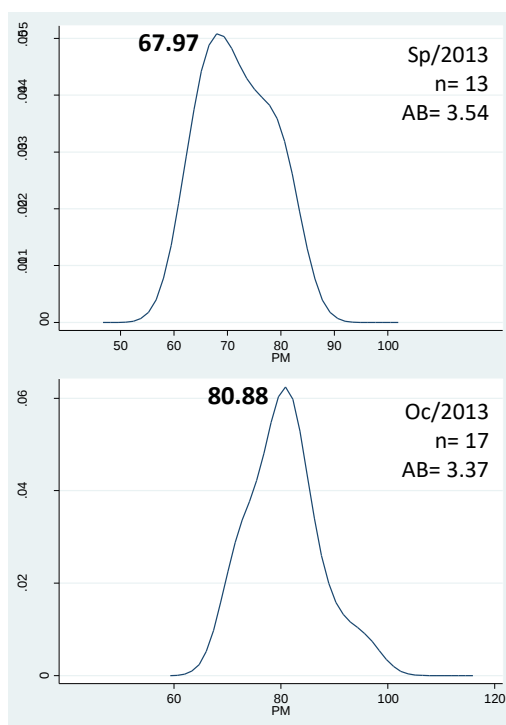


Figura 20. Estimadores de densidad por kernel (gaussiano) para *L. jocu*. Cada gráfico corresponde a cada mes de muestreo, ordenados en orden consecutivo. Solamente los EDK de septiembre y octubre 2013 fueron generados ya que poseen suficientes individuos. Los encabezados indican: AB – ancho de banda calculado, n - número de especímenes en cada mes analizado.

La amplitud óptima de intervalos para construir los EDK fue de 3.37 a 3.54 mm de acuerdo con la prueba de Silverman. La amplitud crítica de banda para las tallas de *L. jocu* en septiembre/2013 fue de 3.54 con una moda que se consideran como un grupo de especie de la misma edad, con una amplitud de banda adecuadamente representada $(4.54 + 2.64)/2 = 3.54$. La misma prueba se aplicó al mes de octubre/2013 que tuvo una moda estadísticamente significativa.

La comparación de pendientes mostró que existen diferencias significativas entre las pendientes de las especies ($F= 3.113$, g.l.= 3, $p= 0.026$) y, de acuerdo con una prueba de comparaciones, estas diferencias se debieron a que la pendiente de *L. jocu* fue mayor al de las otras especies. En la Figura 21 se muestra una comparación de dichas pendientes.

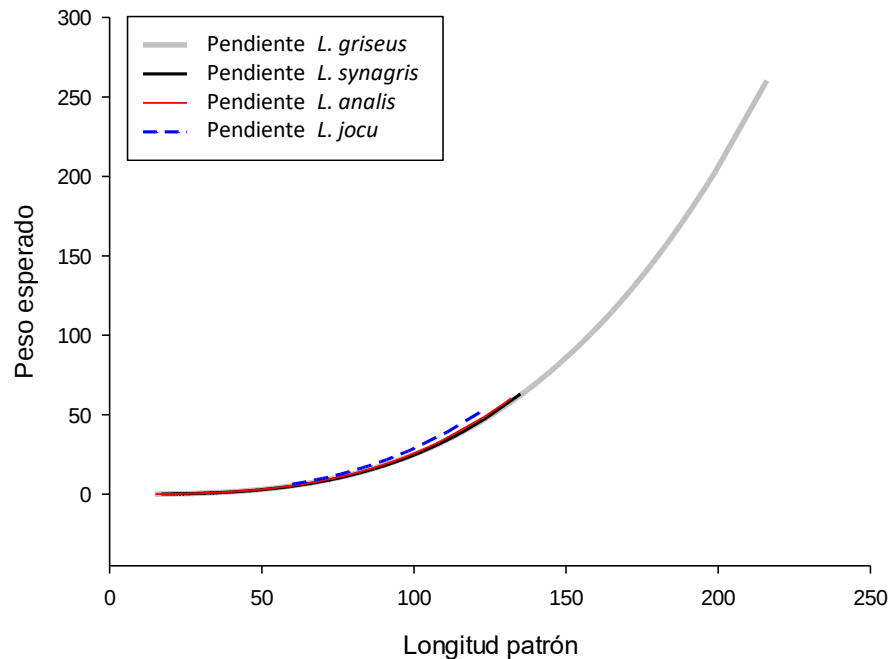


Figura 21. Pendientes calculadas para las cuatro especies de pargos.

Aspectos reproductivos

En las siguientes tablas se presentan los valores mínimos, máximos y promedio de los pesos (en gramos) de gónadas e hígados, por cada especie de pargo. En términos generales, se observó que las hembras tuvieron gónadas más grandes que los machos, excepto *L. jocu*, cuyos valores máximo y promedio fueron mayores a los de las hembras. Además, en ambos sexos, la especie con mayor peso promedio de gónadas fue *L. griseus*, seguido por el peso promedio de las hembras de *L. synagris* y de *L. analis* (Tabla 14).

Tabla 14. Valores (en gramos): mínimos (Mín), máximos (Max) y promedio ($\bar{x}$) de los pesos de gónadas de las cuatro especies de pargos, discriminando por sexo.

	♀			♂		
	Mín (gr)	Máx (gr)	$\bar{x}$ (gr)	Mín (gr)	Máx (gr)	$\bar{x}$ (gr)
<i>L. griseus</i>	0.0002	0.6476	0.0434	0.0003	0.2671	0.0182
<i>L. synagris</i>	0.0002	0.0560	0.0148	0.0001	0.0039	0.0008
<i>L. analis</i>	0.0009	0.0160	0.0047	0.0010	0.0085	0.0033
<i>L. jocu</i>	0.0017	0.0093	0.0038	0.0002	0.0298	0.0040

Las hembras de las especies *L. griseus* y *L. analis*, presentaron los mayores valores máximo y promedio de pesos de hígados. Mientras que en las especies *L. synagris* y *L. jocu* se observó una tendencia en la que los machos presentan mayores pesos de hígados (Tabla 15).

Tabla 15. Valores (en gramos): mínimos (Mín), máximos (Max) y promedio ($\bar{x}$) de los pesos de hígados de las cuatro especies de pargos, discriminando por sexo.

	♀			♂		
	Mín (gr)	Máx (gr)	$\bar{x}$ (gr)	Mín (gr)	Máx (gr)	$\bar{x}$ (gr)
<i>L. griseus</i>	0.0009	7.1094	0.3421	0.0080	1.0520	0.2462
<i>L. synagris</i>	0.0138	0.2170	0.0984	0.0064	0.9998	0.0768
<i>L. analis</i>	0.0405	0.7720	0.1748	0.0490	0.2310	0.1231
<i>L. jocu</i>	0.0459	0.2773	0.1320	0.0631	0.4030	0.1341

Una prueba de Kruskal-Wallis (Tabla) indicó que el IGS de hembras de *L. griseus* (Figura 22a) mostró diferencias significativas entre meses, siendo en los meses de junio/2012 y abril-mayo/2013 cuando se presentaron los valores más altos (0.09, 0.14 y 0.18, respectivamente). Solo el IHS de las hembras de la misma especie mostró diferencias significativas entre meses; siendo junio/2012 y octubre 2013 los meses de mayor valor (~1.2 y 1.0, respectivamente), mientras que mayo/2013 fue el mes de menor valor (~ 0.4) (Figura 22b). En los machos de *L. griseus*, la prueba de Kruskal-Wallis (Tabla) indicó la existencia de diferencias significativas; los IGS más altos se observaron en junio/2012 (0.05) y mayo/2013 (0.14) (Figura 22a). Los IHS, por mes, también evidenciaron diferencias significativas; enero, noviembre/2012 (~1.6 y 1.0, respectivamente) y mayo/2013 (1.0) son los meses de pulsos con mayor magnitud (Figura 22b). Los IGS (de ambos sexos) entre horas no reportaron diferencias significativas, aunque puede apreciarse cierta similitud en el comportamiento de este índice entre sexos (Figura 23).

Mediante una prueba Kruskal-Wallis (Tabla) se encontró que el IHS de los machos de *L. synagris* presentó diferencias significativas entre meses, enero/2012 tuvo un pulso muy alto (2.5) (Figura 24a); entre horas también se encontraron diferencias significativas para los IHS, las 16:00 y 04:00 son las horas de mayor valor (~1.6 y 1.2, respectivamente) (Figura 24b).

Las hembras de *L. jocu* solo tuvieron diferencias significativas en su IGS a nivel de mes (Tabla), siendo febrero/2012 y septiembre/2013 los meses con mayores magnitudes de IGS. *L. analis* no presentó algún tipo de diferenciación en sus índices somáticos. Debido a su limitada representatividad, no se graficaron los índices para estas especies.

Tabla 16. Resultados del análisis del Kruskal-Wallis de los índices somáticos (IGS, IHS) de las cuatro especies de pargos, discriminando por sexo, por meses y hora del día.

		IGS		IHS	
		Mes	Hora	Mes	Hora
<i>L. griseus</i>	♀	H= 45.38, g.l. 18 p< 0.01	H= 7.73, g.l. 11 p= 0.74	H= 45.48, g.l. 19 p< 0.01	H= 17.35, g.l. 11 p= 0.10
	♂	H= 39.42, g.l. 17 p< 0.01	H= 10.47, g.l. 11, p= 0.48	H= 53.52, g.l. 18 p< 0.01	H= 16.57, g.l. 11, p= 0.12
<i>L. synagris</i>	♀	H= 7.57, g.l. 4 p= 0.11	F= 0.29, g.l. 6 p= 0.92	H= 8.73, g.l. 4 p= 0.07	H= 9.37, g.l. 7 p= 0.23
	♂	H= 10.16, g.l. 8 p= 0.25	H= 12.01, g.l. 9 p= 0.21	H= 19.05, g.l. 10 p= 0.04	H= 19.52, g.l. 9 p= 0.02
<i>L. analis</i>	♀	F= 0.37, g.l. 4 p= 0.82	F= 5.63, g.l. 4 p= 0.06	H= 7.25, g.l. 4 p= 0.12	H= 7.15, g.l. 4 p= 0.13
	♂	H= 2.39, g.l. 5 p= 0.79	F= 0.68, g.l. 4 p= 0.62	F= 1.41, g.l. 5 p= 0.32	F= 1.78, g.l. 4 p= 0.22
<i>L. jocu</i>	♀	F= 12.88, g.l. 3 p= 0.02	F= 8.36, g.l. 5 p= 0.11	F= 0.44, g.l. 5 p= 0.80	F= 2.02, g.l. 6 p= 0.26
	♂	H= 5.72, g.l. 4 p= 0.22	H= 8.14, g.l. 8 p= 0.42	F= 1.24, g.l. 4 p= 0.33	F= 1.18, g.l. 8 p= 0.37

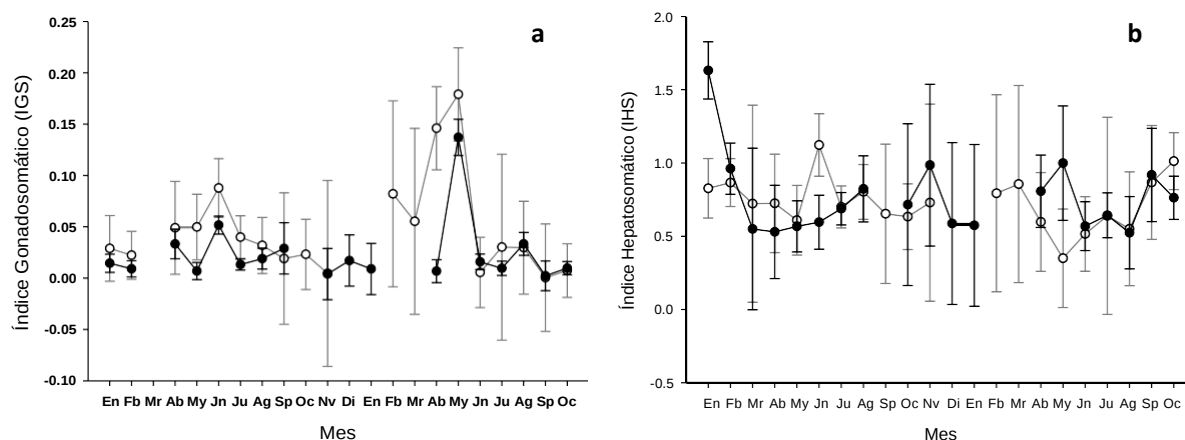


Figura 22. Variación mensual de los valores promedio de los índices: **a)** gonadosomático y **b)** hepatosomático de *L. griseus*. Círculos blancos y barras grises para hembras, círculos y barras negros para machos. Las barras representan el error estándar.

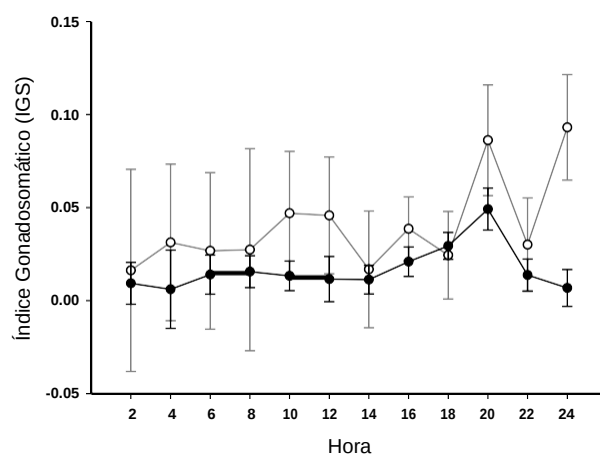


Figura 23. Variación nictímera de los valores promedio del índice gonadosomático de *L. griseus*. Círculos blancos y barras grises para hembras, círculos y barras negros para machos. Las barras representan el error estándar.

La correlación de Spearman estimada entre el IGS y el IHS de las cuatro especies no evidenciaron alguna asociación significativa (*L. griseus*: $r_s = -0.08$, $p = 0.22$; *L. synagris*: $r_s = 0.05$, $p = 0.74$; *L. analis*: $r_s = -0.14$, $p = 0.52$; *L. jocu*: $r_s = 0.26$, $p = 0.16$).

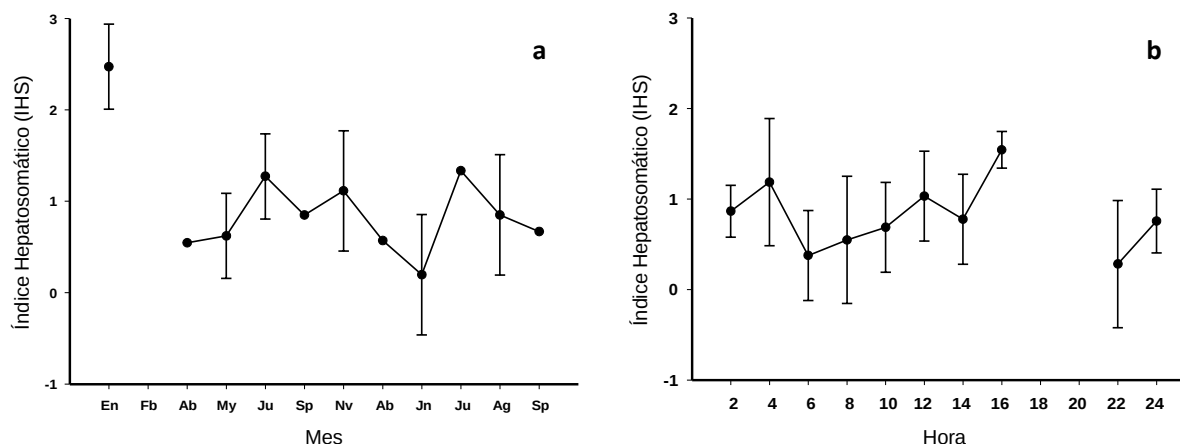


Figura 24. a) Variación mensual y **b)** nictérmica de los valores promedio del índice hepatosomático de los machos de *L. synagris*. Las barras representan el error estándar (la línea es discontinua, ya que algunas horas de muestreo no se encontraron especímenes de *L. synagris*).

Todos los especímenes de pargo procesados, sin importar la especie, no fueron maduros sexualmente (Figura 25), por lo que no se pueden proporcionar datos precisos de las épocas reproductivas o de la fecundidad.

Las proporciones sexuales significativamente diferentes a la esperada 1.0 : 1.0 (H:M) se presentaron en las especies *L. synagris* (0.47 : 1.00; $\chi^2=6.46$, $p=0.01$) y *L. jocu* (0.29 : 1.00; $\chi^2=9.29$, $p< 0.01$). Siendo las proporciones no significativamente distintas las de *L. griseus* (1.00 : 0.96; $\chi^2=0.09$, $p=0.76$) y de *L. analis* (0.87 : 1.00; $\chi^2=0.11$, $p=0.74$).

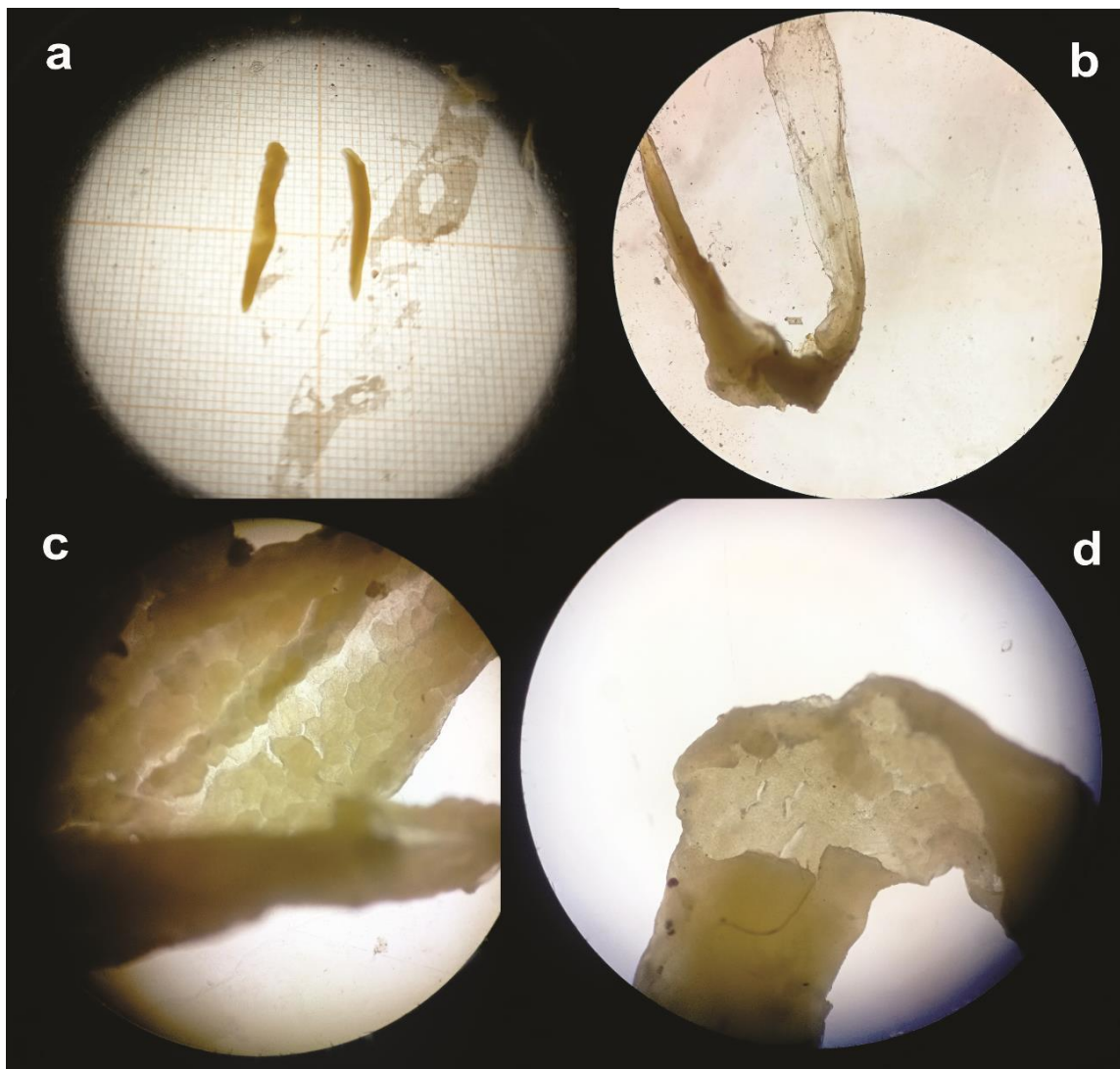


Figura 25. Gónadas inmaduras de varios ejemplares de pargos. Par gonadal: **a)** completo, de hembra, **b)** gónadas de un macho, una de las cuales completamente abierta, **c)** y **d)** gónadas de hembras expuestas, se aprecian los ovocitos inmaduros.

Biología trófica

Descripción del sistema digestivo

Morfología externa

En general, el patrón morfológico del sistema digestivo fue similar en todas las especies, por lo que se describe, con cierto detalle, el correspondiente a *L. griseus*:

El tracto digestivo se inicia con la abertura de la boca y termina con el ano, cerca de los orificios urogenitales, y está conformado por la cavidad bucofaríngea u orobranquial, y el tubo digestivo.

La **boca** es relativamente terminal y muestra moderada retractilidad. La **cavidad bucofaríngea** es relativamente amplia y está estructurada por el esqueleto visceral, el cual, a su vez es movido por la musculatura visceral. El esqueleto visceral está constituido por las series mandibular, hioidea y branquiales. La musculatura visceral está formada por los músculos mandibulares, hioideos, branquiales, además de los que relacionan los componentes esqueléticos con las primeras vértebras y la cintura escapular. La cavidad bucofaríngea se inicia con la válvula oral cuyos componentes superior e inferior son relativamente angostos; en la parte más anterior del techo se localizan los conjuntos de dientes palatinos y vomerianos, mientras que, en el piso, sobre el basihial se ubican los dientes linguales. Los arcos branquiales delimitan las paredes de la porción faríngea, mediante los conjuntos de branquiespinas y placas dentarias. En el techo y el piso de la última parte de esta porción, sobresalen los conjuntos de dientes faríngeos superiores e inferiores.

Los **dientes** mandibulares (Figura 26) se encuentran en los huesos premaxilar y dentario de cada lado; son cónicos y varían en tamaño, siendo los más grandes los caniniformes superiores e inferiores. Los dientes palatinos son pequeños y están implantados en la superficie ventral del vómer y de los palatinos. Los correspondientes al vómer conforman una figura de ancla, mientras que en los palatinos forman placas ovaladas. Los dientes linguales constituyen un óvalo en la superficie dorsal del hueso basihial y tienen el mismo tamaño y densidad que los del paladar. Los dientes faríngeos son pequeños y se implantan tanto en las branquiespinas (Figura 27 y Figura 28) de los arcos branquiales 1 a 4, como en placas pequeñas localizadas sobre la unión del basibranquial 3 y los hipobranquiales 3. Los dientes de la hilera externa de

branquiespinas del primer arco branquial se concentran en el borde interno de las mismas y son pequeños, delgados y numerosos. Los dientes de los huesos faríngeos superiores e inferiores son de mediano tamaño, cónicos y orientados hacia atrás.

La **cavidad visceral** o peritoneal se encuentra delimitada por las vértebras precaudales, las costillas, el primer interhemal (primer pterigióforo anal), los músculos, las cinturas: pélvica y escapular y su musculatura. La parte dorsal de la cavidad visceral está ocupada por el riñón mesonéfrico. Ventral a este órgano se localiza la vejiga gaseosa, la cual es larga y rebasa hacia atrás, ligeramente el nivel del ano y de las aberturas urogenitales. Las gónadas se ubican en la porción posterior de la cavidad visceral, entre la vejiga gaseosa y el intestino. El resto de la cavidad visceral lo ocupa el tubo digestivo, el hígado y el bazo.

El **tubo digestivo** de *L. griseus* (Figura 29) está constituido por el esófago, estómago y el intestino; anexo a dicho tubo, se encuentra el hígado, mientras que el páncreas es un tejido difuso, sin conformar el órgano definido. El esófago es relativamente corto y aplanado dorso-ventralmente. El estómago es relativamente grande, con sus porciones cardiaca y pilórica, de las cuales se desarrolla hacia atrás el largo ciego estomacal. Los ciegos pilóricos son relativamente largos y son usualmente de 5 a 6. El intestino forma dos asas y termina con el ano. En su último tercio se forma la válvula intestinal, la cual separa al intestino anterior del posterior. El hígado encuentra ventro-lateralmente al esófago, desarrollando tres lóbulos hepáticos, de los cuales el izquierdo es el más amplio, mientras que el medio es el más corto. La vesícula biliar es alargada y se localiza en la parte interna del lóbulo hepático izquierdo.

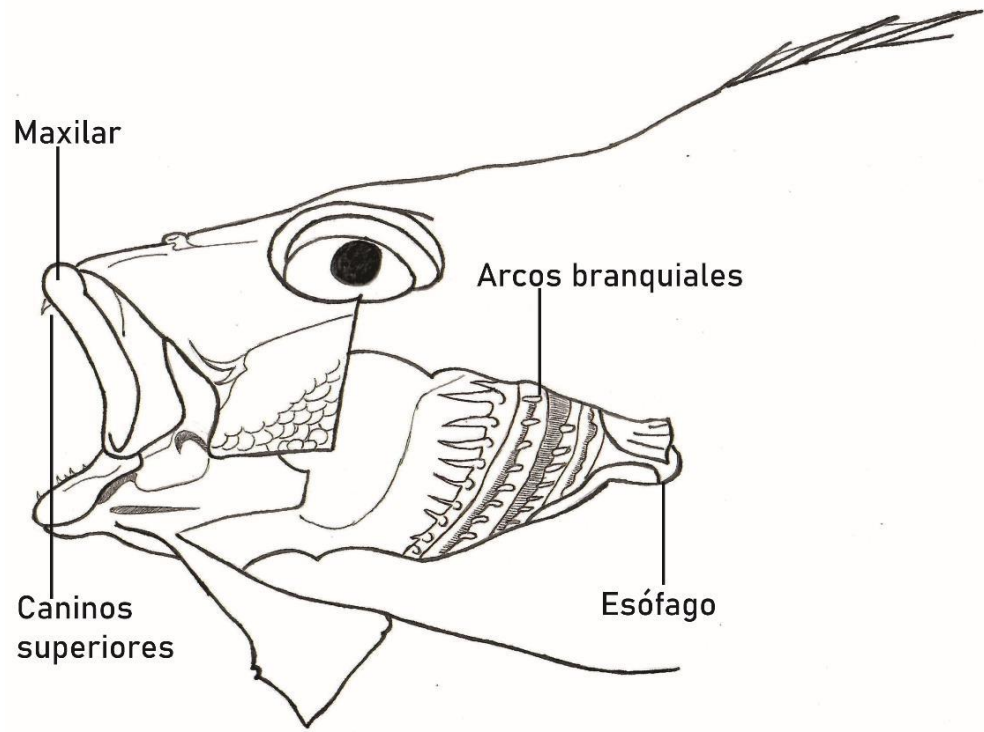


Figura 26. Estructuras orales de *Lutjanus griseus*, vista lateral.

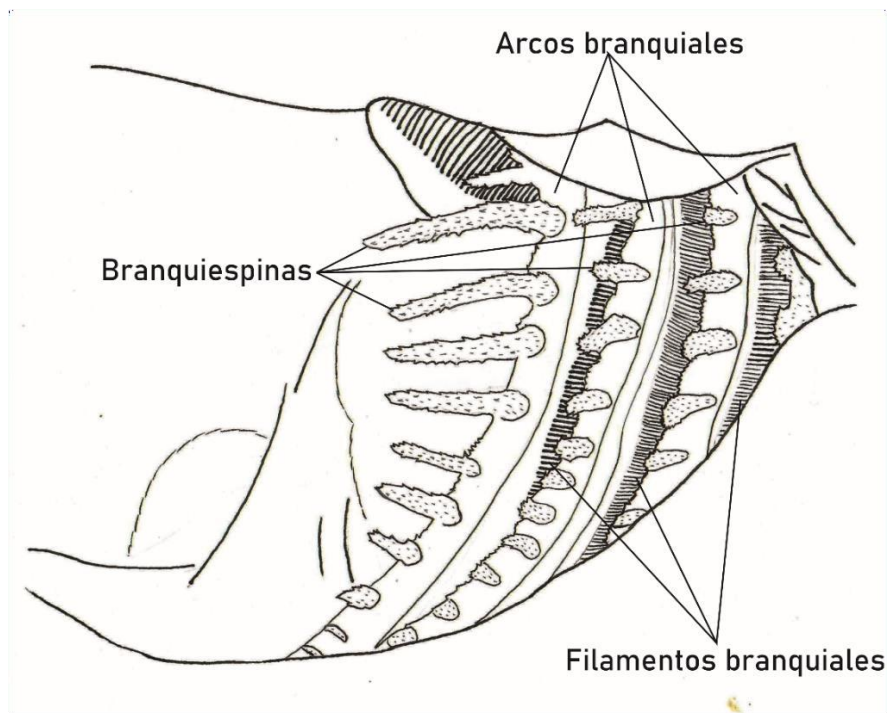


Figura 27. Vista interna del aparato branquial de *L. griseus*.

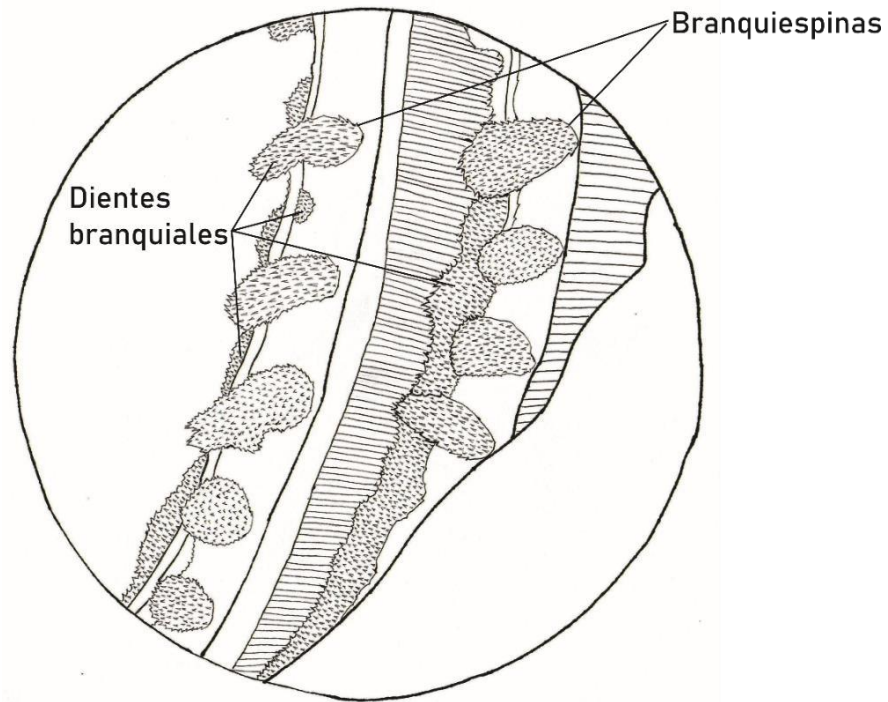


Figura 28. Vista interna, ampliada, de los dientes viliformes asociados a las branquiespinas (dientes branquiales) de *L. griseus*.

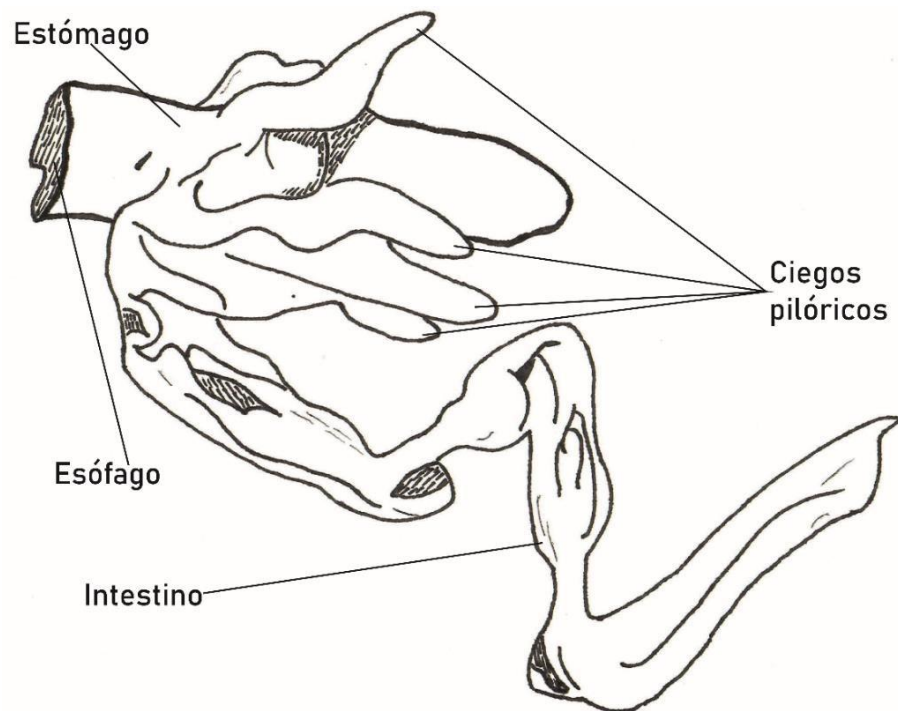


Figura 29. Tubo digestivo de *L. griseus*.

Respecto al tamaño del intestino, se observó que *L. griseus* y *L. jocu*, tienen intestinos más largos que *L. analis* y *L. jocu*. Mientras que los mayores valores del Índice intestinal correspondieron a *L. griseus* y *L. synagris* (Tabla).

Tabla 17. Evaluación del Índice intestinal de las cuatro especies de pargos. Valor promedio de la longitud del intestino en milímetros, índice intestinal y número de individuos analizados por especie (n).

	Valor promedio (mm)	Índice intestinal	n
<i>L. griseus</i>	45.76	0.42	197
<i>L. synagris</i>	22.16	0.42	94
<i>L. analis</i>	22.32	0.40	56
<i>L. jocu</i>	30.86	0.37	31

Espectro trófico

Fueron procesados 225 estómagos de *Lutjanus griseus*, 95 de *L. synagris*, 62 de *L. analis* y 36 de *L. jocu*; la selección de especímenes fue al azar y procurando tener representados ambos sexos, todas las clases de talla y la temporalidad del estudio.

El ANDEVA realizado al Índice de Repleción (IR) en *L. synagris* y *L. jocu* indicó que existen diferencias estadísticamente significativas entre meses ($H= 26.65$, g.l. 12, $p< 0.01$ y $H= 14.18$, g.l. 7, $p< 0.05$, respectivamente) y entre horas ($H= 43.16$, g.l. 11, $p< 0.01$ y $H=21.84$, g.l. 8, $p< 0.01$, respectivamente). El índice para *L. griseus*, por meses indicó que existen diferencias significativas ($H= 34.51$, g.l. 21, $p= 0.03$), por horas no existen diferencias significativas ($H= 12.33$, g.l. 11, $p= 0.34$). El IR de *L. analis* entre meses no presentó diferencias significativas ($H= 13.43$, g.l. 11, $p= 0.27$), pero sí entre horas ($H= 22.44$, g.l. 9, $p< 0.01$).

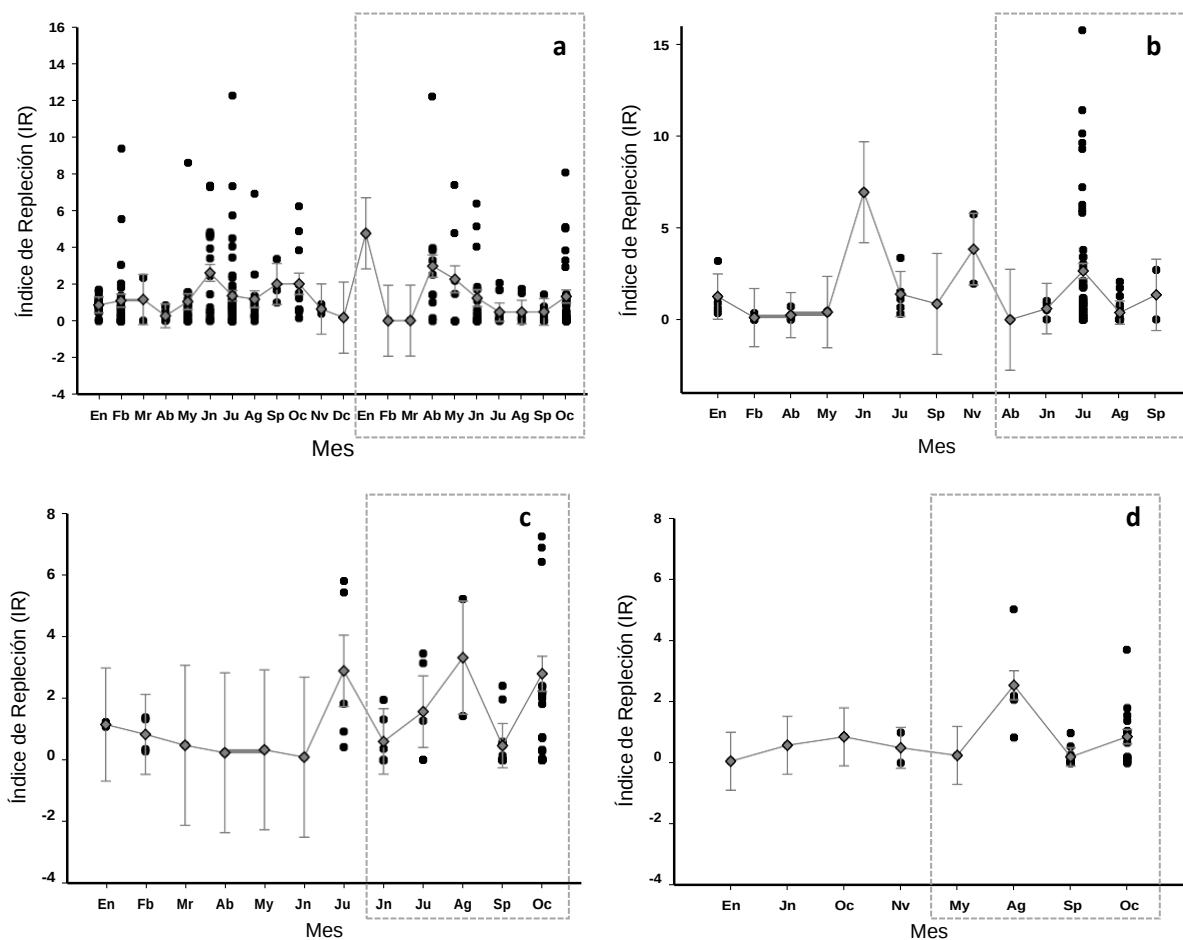


Figura 30. Comportamiento mensual observado (círculos negros) y promedio (rombos grises) del Índice de Repleción de: **a)** *Lutjanus griseus*, **b)** *L. synagris*, **c.** *L. analis* y **d)** *L. jocu*. (líneas punteadas representan al año 2013)

De la Figura 30 se observa que la temporada de mayor intensidad alimenticia para *L. griseus* fue enero de 2013 (Figura 30a), seguido de abril del mismo año y junio de 2012. *L. synagris* presentó su mayor IR en junio de 2012 (Figura 30b) y sobrepasa al de la especie más abundante. Con relación a *L. analis* y *L. jocu*, sus IR fueron considerablemente bajos en ambos años; sin embargo, la primera presentó su mayor IR en agosto de 2013, en julio de 2012 y en octubre de 2013 (Figura 30c). Mientras que *L. jocu* tuvo un IR conspicuo en agosto de 2013 (Figura 30d).

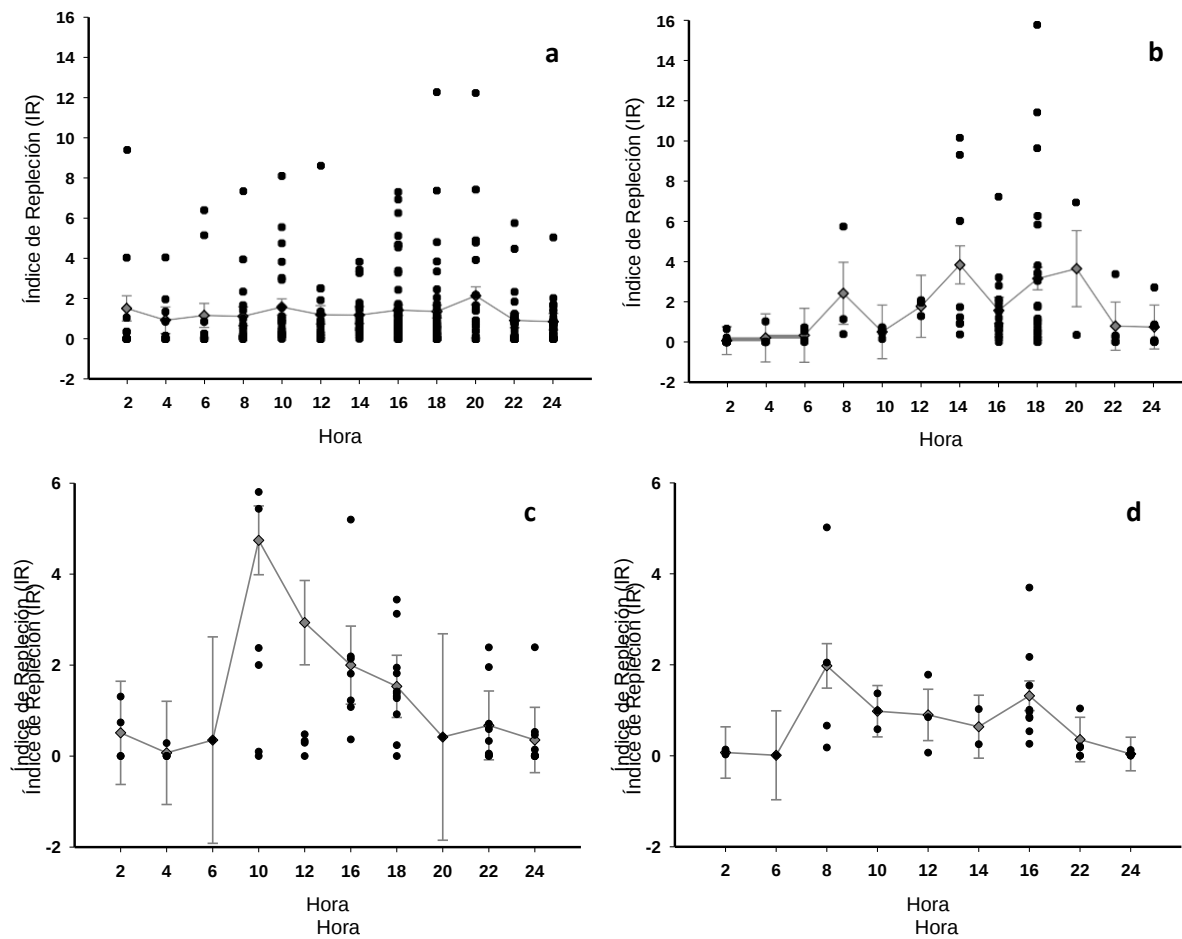


Figura 31. Comportamiento nictímero observado (círculos negros) y promedio (rombos grises) del Índice de Repleción: **a)** *Lutjanus griseus*, **b)** *L. synagris*, **c)** *L. analis* y **d)** *L. jocu*.

En la Figura 31 se observa la variación nictímera (por horas) del IR de las cuatro especies en estudio. La única que no presentó diferencias estadísticamente significativas en dicha variación fue *L. griseus*, de la cual, su máximo momento de actividad alimenticia fue a las 20:00 horas y otro sutil a las 10:00 (Figura 31a). Los máximos momentos de alimentación para *L. synagris* fueron las 14:00, 18:00 y 20:00 horas (Figura 31b); los de *L. analis* las 10:00 y 12:00 horas (Figura 31c); y para *L. jocu* las 08:00 y 16:00 horas (Figura 31d). En la mayoría de estos casos no se superpusieron las horas de alimentación, aunque las 10:00 y 20:00 horas fueron comunes en algunas especies.

Se encontraron varios grupos tróficos que fueron sintetizados dentro de 19 grupos principales, tales grupos se muestran en la Tabla . Los más frecuentemente encontrados en todas las especies de pargos fue el detritus (todo residuo no identificable) (~ 71%), peces no determinados (~ 16%) y restos de decápodos (~ 15%); mientras que los grupos de menor frecuencia fueron insectos (~ 0.4%), larvas zoea (~ 2%), moluscos y carideos (~ 3%).

Tabla 18. Composición alimenticia de los pargos de La Mancha, Veracruz, expresada como frecuencia de ocurrencia (FO). Spp-NC: especie o nombre común. Prefijos: INF – Infra, SB – Sub, SP – Super.

Grupos tróficos					
Phyllum	Clase	Orden	Familia	Spp-NC	FO (%)
				Restos vegetales	8.25
Mollusca				Caracoles y restos de cefalópodos	3.07
Arthropoda	Insecta				0.47
^{SB} Crustacea		^{SP} Peracarida			5.66
		Decapoda			
				Larvas zoea	1.89
				Larvas megalopa	12.50
		^{INF} Brachyura			4.01
			^{SP} Portunidae	Jaibas	9.67
		^{SB} Caridea			3.07
			Penaeidae		5.66
				Camarones sin identificar	13.44
				<i>Callinectes sapidus</i>	3.07

			Restos de decapoda	15.57
			Restos de crustacea	8.02
^{SP} Osteichthyes	Clupeiformes	Engraulidae	Boquerones	2.36
	Perciformes	Lutjanidae	Pargos	1.18
			Peces no determinados	16.04
			Restos de peces	18.87
			Detritus	71.23

Las curvas de acumulación de grupos tróficos se presentan en la Figura 32. La especie en la que se observa una mejor representación es *L. griseus* (Figura 32a), seguida de las especies *L. synagris* y *L. analis* (Figura 32b y c, respectivamente), las cuales presentan un aplanamiento inicial de la curva. Por último, la curva de *L. jocu* (Figura 32d) no muestra un aplanamiento.

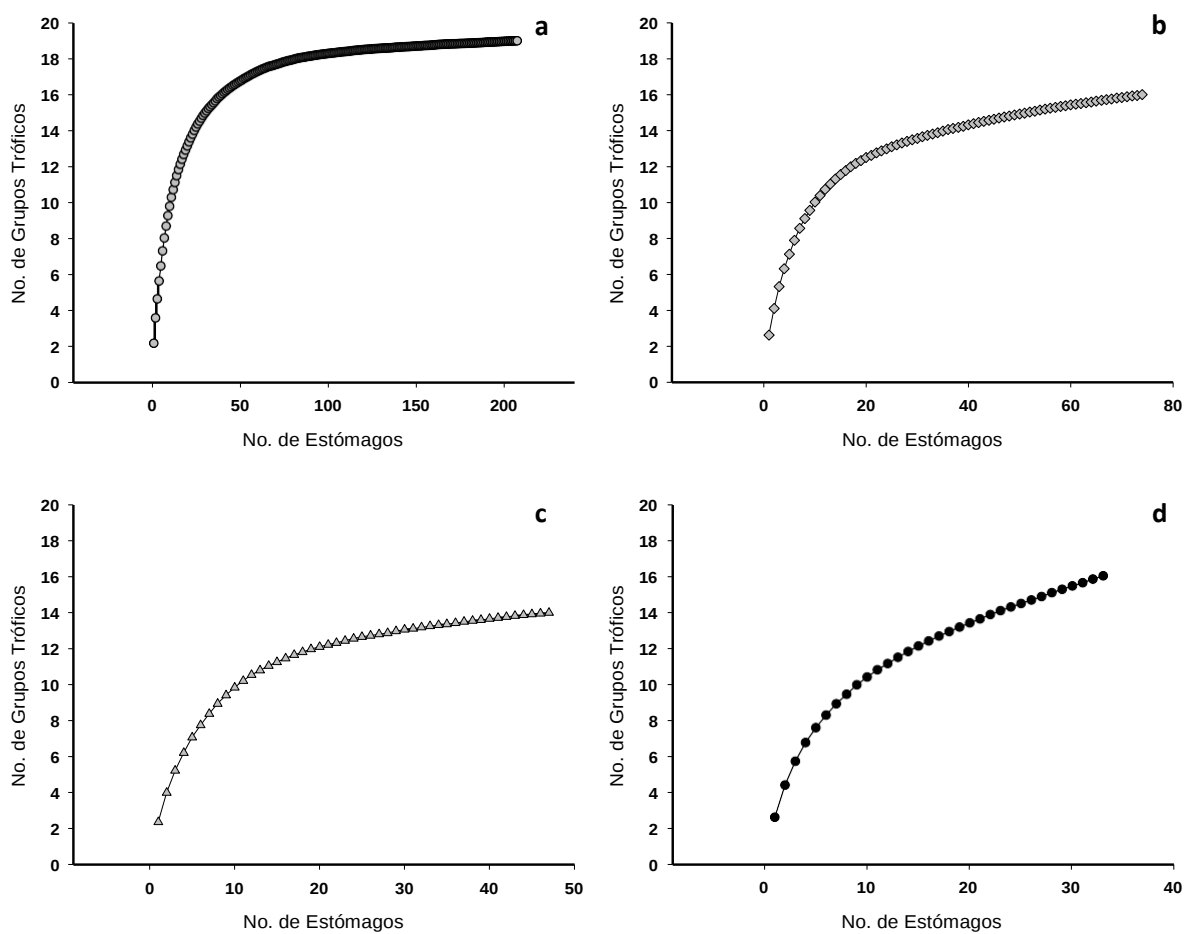


Figura 32. Curvas de acumulación de grupos tróficos para los pargos: **a)** *L. griseus*, **b)** *L. synagris*, **c)** *L. analis* y **d)** *L. jocu*.

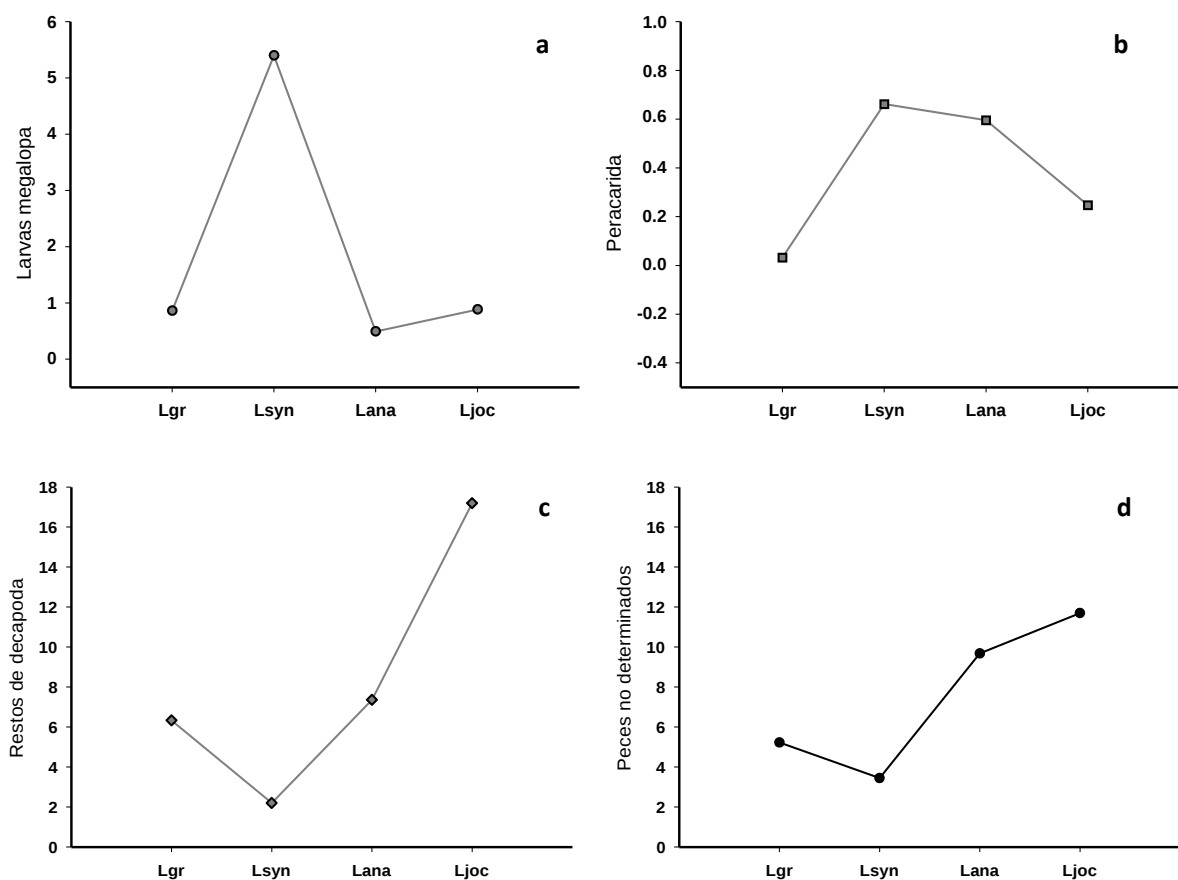


Figura 33. Ítems tróficos de mayor Índice de Importancia Relativa, en función del consumo por especie: Lgr – *Lutjanus griseus*, Lsyn – *L. synagris*, Lana – *L. analis*, Ljoc – *L. jocu*.

Para los consecuentes análisis se determinaron: I. tres tipos sexuales (machos, hembras e indeterminados); II. Cuatro clases de talla: de 18 a 80 mm (CT₁), de 81 a 142 mm (CT₂), de 143 a 204 mm (CT₃) y de 205 a 266 mm (CT₄) de LT; III. Dos épocas climáticas: seca (noviembre a mayo) y húmeda (junio a octubre); y IV. Tres momentos de luminosidad natural: noche (de las 20:00 a las 04:00 horas), penumbra (a las 06:00 y a las 18:00 horas) y día (de las 08:00 a las 16:00 horas).

Lutjanus griseus

En esta especie se registraron los 19 ítems, con una diversidad trófica de 0.406. El ítem con mayor Índice de Importancia Relativa (IIR= 51.163) en su dieta fue el detritus, seguido de restos de decápodos (IIR= 6.960) y camarones sin identificar (IIR= 6.931) (Tabla 19); esta especie difiere de las demás en el consumo de Mollusca y camarones no determinados. Los contenidos estomacales alcanzan la asíntota con 89 estómagos (41.39%) analizados (Figura 32a). Con el análisis de discriminantes se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la dieta por clase de talla de *L. griseus* ($\lambda_1= 0.548$, $p < 0.001$) (Tabla).

Lutjanus synagris

Presentó 14 grupos tróficos y una diversidad trófica de 0.586. La mayor Importancia Relativa (IIR= 62.150) correspondió a detritus, le siguen larvas Megalopa (IIR= 6.928) y restos de peces (IIR= 6.923) (Tabla 19); esta especie difiere de las demás en el consumo de larvas Megalopa y Penaeidae. Se alcanza la asíntota con 95 estómagos analizados (Figura 32b). El análisis de discriminantes no arrojó evidencia de diferencias significativas entre sexos, clases de talla y épocas (Tabla).

Lutjanus analis

La dieta de *L. analis* se representó por 14 ítems y su diversidad trófica fue de 0.459. El ítem principal fue el detritus (IIR= 48.620), otros ítems importantes fueron peces sin identificar (IIR= 13.648) y restos de peces (IIR= 13.574) (Tabla 19). Esta especie no difiere mucho de las demás en el consumo de ítems, aunque, junto con *L. jocu*, consume más peces no determinados que las dos especies más abundantes. La asíntota se identificó con 46 estómagos procesados (77.97%) (Figura 32c). Entre sexos y clases de talla no existieron diferencias. Por el contrario, la época climática mostró diferencias en su alimentación ($\lambda_1= 0.471$, $p= 0.008$) (Tabla).

Lutjanus jocu

El espectro trófico de esta especie constó de 16 ítems, con una diversidad trófica de 0.487, el ítem más importante también fue el detritus (IIR= 51.073), restos de decápodos (IIR= 18.761) y peces sin identificar (IIR= 12.763) (Tabla 19). La asíntota para *L. jocu* no parece haber sido alcanzada con 36 estómagos analizados (Figura 32d). De acuerdo con el análisis de discriminantes, no hay diferencias en los hábitos tróficos de esta especie entre sexos, clases de talla y épocas (Tabla).

En el análisis de discriminantes por especies se consideró toda la variabilidad de grupos tróficos (Tabla 21) encontrados en las cuatro especies de pargos. En general, considerando los valores de λ , las dietas son muy similares, aunque se encontraron diferencias con estas altas similitudes ($\lambda = 0.823$, $p < 0.002$; $\lambda = 0.933$, $p < 0.002$), lo cual podría deberse a diferencias (solo en el consumo) de ciertos ítems, los cuales, según la matriz de estructuras (Tabla y Tabla), fueron los que presentaron valores más altos en sus respectivas funciones significativas y en las diferencias significativas entre especies de cada grupo trófico. Tales diferencias radicarón en que *L. synagris* consumió más larvas megalopa y Peracarida en comparación con las otras especies (Figura 33a y b). Por su parte, *L. jocu* se alimentó más de peces no determinados y restos de decápodos (Figura 33c y d). *Lutjanus griseus* y *L. analis* no mostraron hábitos alimenticios sobresalientes; aunque *L. griseus* fue la única que consumió individuos de su mismo género.

Tabla 19. Índice de Importancia Relativa (IIR %) de cada grupo trófico encontrado, n – cantidad de estómagos analizados.

Grupos tróficos		<i>L. griseus</i> IIR (n= 215)	<i>L. synagris</i> IIR (n= 95)	<i>L. analis</i> IIR (n= 59)	<i>L. jocu</i> IIR (n= 36)
Restos vegetales		0.630	1.601	1.188	0.119
Mollusca	Caracoles y restos de cefalópodos	2.135	0	0.071	0.463
Insecta		0.036	0	0	0.636
Crustacea	Peracarida	0.036	0.849	0.838	0.269
	Larvas zoea	0.169	0.007	0	0.031
	Larvas megalopa	0.989	6.928	0.691	0.962
	Brachyura	1.891	0.646	3.462	0.271
	Portunidae	3.876	3.177	1.860	2.795
	Caridea	1.914	0.082	1.763	0.039
	Penaeidae	1.591	4.500	2.992	1.743
	Camarones no determinados	6.931	3.157	0.784	5.496
	<i>Callinectes sapidus</i>	2.232	1.029	0.137	0
	Restos de decapoda	6.960	2.834	10.370	18.761
Osteichthyes	Restos de crustacea	4.828	1.101	0	0
	Engraulidae	2.109	0.586	0	1.031
	Lutjanidae	0.628	0	0	0
	Peces no determinados	5.258	4.430	13.648	12.763
	Restos de peces	6.624	6.923	13.574	3.548
	Detritus	51.163	62.150	48.620	51.073

Complementando esta información, en función del IIR se calcularon las funciones significativas de los centroides (Tabla) y se graficaron los centroides de las funciones discriminantes por especies (Figura 34). En términos generales, los centroides se encuentran muy cercanos entre sí, y las especies con mayor diferenciación entre sus grupos tróficos son *L. synagris* y *L. analis*.

Tabla 20. Funciones en centroides de la variable especie

Especie	Función		
	1	2	3
<i>L. griseus</i>	-0.143	-0.195	-0.002
<i>L. synagris</i>	0.676	0.082	0.026
<i>L. analis</i>	-0.198	0.396	-0.198
<i>L. jocu</i>	0.424	0.440	0.220

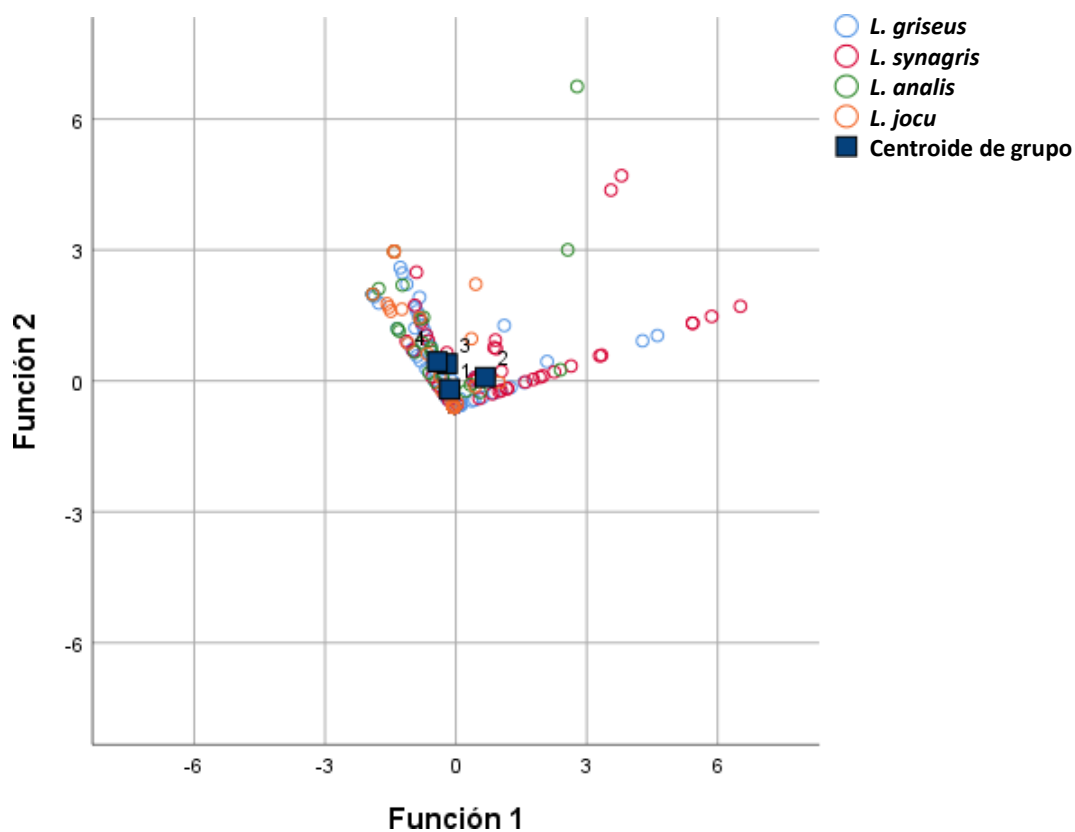


Figura 34. Funciones discriminantes canónicas por especie de pargo analizada y centroides de grupo.

Tabla 21. Resultados del análisis de discriminantes por especie, sexo, clases de talla, época y luminosidad. χ^2 – chi cuadrada, g.l. – grados de libertad, P – probabilidad. Se resaltan los p valores de las funciones significativas

Funciones por:	Varianza acumulada (%)	Lambda de Wilks (λ)	χ^2	g.l.	p
Especies					
Función 1	65.1	0.823	66.835	12	≤ 0.002
Función 2	95.2	0.933	23.889	6	≤ 0.002
Función 3	100	0.990	3.349	2	0.187
<i>L. griseus</i>					
Sexos					
Función 1	66.9	0.787	44.252	362	0.163
Función 2	100	0.922	15.045	17	0.592
Clase de talla					
Función 1	61.7	0.548	110.808	54	≤ 0.001
Función 2	85.7	0.781	45.521	34	0.090
Función 3	100	0.910	17.314	16	0.366
Época					
Función 1	100	0.885	22.480	18	0.211
Luminosidad					
Función 1	67.0	0.762		38	0.023
Función 2	100	0.911		18	0.360
<i>L. synagris</i>					
Sexos					
Función 1	71.6	0.631	29.694	32	0.584
Función 2	100	0.870	9.013	15	0.877

Clase de talla					
Función 1	84.7	0.684	24.519	32	0.825
Función 2	100	0.937	4.180	15	0.997
Época					
Función 1	100	0.692	23.895	16	0.092
Luminosidad					
Función 1	63.0	0.388		32	<u>≤ 0.001</u>
Función 2	100	0.688		15	<u>0.007</u>
<i>L. analis</i>					
Sexos					
Función 1	76.7	0.462	24.702	26	0.536
Función 2	100	0.812	6.647	12	0.880
Clase de talla					
Función 1	89.8	0.575	21.207	26	0.741
Función 2	100	0.934	2.605	12	0.998
Época					
Función 1	100	0.471	28.240	13	<u>0.008</u>
Luminosidad					
Función 1	77.2	0.342		28	<u>0.002</u>
Función 2	100	0.743		13	0.294
<i>L. jocu</i>					
Sexos					
Función 1	59.3	0.493	16.968	26	0.910
Función 2	100	0.742	7.149	12	0.848
Clase de talla					

Función 1	93.8	0.539	13.906	28	0.988
Función 2	100	0.951	1.119	13	1.000
Época					
Función 1	100	0.527	15.367	14	0.354
Luminosidad					
Función 1	70.1	0.189		32	0.135
Función 2	100	0.551		15	0.467

Producto del análisis de discriminantes, fue obtenida la matriz de estructuras para *L. griseus* (Tabla) y para *L. synagris* y *L. analis* (Tabla). Dicha matriz contiene las correlaciones entre las variables discriminantes y la función discriminante estandarizada. La función de las correlaciones es mostrar la relación bruta entre cada variable y función discriminante.

Tabla 22. Matriz de estructuras de las dietas de pargos por especie (Spp); clase de talla (CT) y luminosidad (Lu) para *L. griseus*. Fn₁, Fn₂, Fn₃ – funciones generadas, se resaltan los valores más altos de las funciones significativas.

Grupo trófico		Spp	Spp	CT	CT	CT	Lu	Lu
		Fn₁	Fn₂	Fn₁	Fn₂	Fn₃	Fn₁	Fn₂
Restos		0.056	0.025	0.050	0.195	0.072	0.016	0.023
vegetales								
Mollusca	Caracoles y restos de cefalópodos	0.004	0.038	<u>0.724</u>	0.165	0.084	0.045	0.002
Insecta		0.019	0.058	0.022	0.110	0.221	<u>0.519</u>	0.093
Crustacea	Peracarida	<u>0.329</u>	0.522	0.025	0.123	0.246	<u>0.270</u>	0.117
	Larvas zoea	0.071	0.014	0.049	0.091	0.286	<u>0.221</u>	0.162

	Larvas megalopa	<u>0.803</u>	0.176	0.076	0.086	0.339	0.090	0.010
	Brachyura	0.003	0.049	0.091	0.270	0.039	0.004	0.013
	Portunidae	0.002	0.006	0.101	0.005	0.209	0.011	0.005
	Caridea	0.006	0.048	0.075	0.055	0.185	0.029	0.030
	Penaeidae	0.057	0.040	0.055	0.115	0.031	0.007	0.022
	Camarones no determinados	0.014	0.060	0.049	0.376	0.533	0.025	0.001
	<i>Callinectes sapidus</i>	0.016	0.043	0.090	0.220	0.021	0.019	0.005
	Restos de decapoda	<u>0.410</u>	<u>0.455</u>	0.038	0.370	0.464	0.041	0.010
	Restos de crustacea	0.023	0.066	0.126	0.320	0.001	0.028	0.042
Osteichthyes	Engraulidae	0.009	0.050	0.090	0.191	0.059	0.005	0.019
	Lutjanidae	0.004	0.005	0.048	0.009	0.193	0.069	0.059
	Peces no determinados	0.256	<u>0.615</u>	0.094	0.518	0.247	0.025	0.002
	Restos de peces	0.004	0.176	<u>0.483</u>	0.047	0.078	0.018	0.010
Detritus		0.155	<u>0.388</u>	<u>0.202</u>	0.077	0.204	0.017	0.007

La Tabla, muestra que las mayores relaciones entre especies están en larvas Megalopa (0.803), en restos de Decapoda (0.410) y en Peracarida (0.329). Las mayores relaciones entre clases de talla para *L. griseus* se encontraron en Mollusca (0.724), restos de peces (0.483) y

detritus (0.202); mientras que, entre momentos de luminosidad natural, las relaciones más altas ocurrieron en Insecta (0.519), en Peracarida (0.270) y en larvas Zoea (0.221).

Tabla 23. Matriz de estructuras de las dietas de pargos: luminosidad (Lu) para *L. synagris* (Lsy), época (Ep) y luminosidad para *L. analis* (Lan). Fn₁, Fn₂ – funciones generadas, se resaltan los valores más altos solo de las funciones significativas.

Grupo trófico		<u>Lsy</u>		Ep (Fn ₁)	<u>Lan</u>	
		Lu (Fn ₁)	Lu (Fn ₂)		Lu (Fn ₁)	Lu (Fn ₂)
Restos vegetales		<u>0.273</u>	<u>0.287</u>	0.130	0.223	0.008
Mollusca	Caracoles y restos de cefalópodos	/	/	<u>0.343</u>	0.029	0.191
Insecta		/	/	/	/	/
Crustacea	Peracarida	0.111	<u>0.312</u>	0.047	0.063	0.174
	Larvas zoea	0.153	0.054	/	/	/
	Larvas megalopa	0.153	0.262	0.077	0.030	0.183
	Brachyura	0.126	0.013	0.330	<u>0.366</u>	0.198
	Portunidae	0.227	0.215	<u>0.558</u>	<u>0.369</u>	0.119
	Caridea	0.125	0.160	0.063	0.073	0.189
	Penaeidae	<u>0.269</u>	0.149	0.069	<u>0.278</u>	0.082
	Camarones no determinados	0.202	0.010	0.125	0.115	0.230
	<i>Callinectes sapidus</i>	0.132	0.221	<u>0.343</u>	0.235	0.044
	Restos de decapoda	<u>0.249</u>	0.110	0.067	0.012	0.087
	Restos de crustacea	0.174	0.070	/	/	/
Osteichthyes	Engraulidae	0.048	0.213	/	/	/
	Lutjanidae	/	/	/	/	/

Peces no determinados	0.050	0.005	0.032	0.121	0.757
Restos de peces	0.050	0.174	0.225	0.024	0.164
Detritus	0.196	<u>0.274</u>	0.292	0.117	0.143

Para *L. synagris*, las mayores correlaciones entre momentos de luminosidad natural se presentaron en restos vegetales (0.273), en Penaeidae (0.269) y en restos de Decapoda (0.249). Entre épocas climáticas para *L. analis*, las relaciones más altas se presentaron en Portunidae (0.558), en Mollusca (0.343) y en *C. sapidus* (0.343); entre momentos de luminosidad las relaciones de mayor valor están en Portunidae (0.369), en Brachyura (0.366) y en Penaeidae (0.278) (Tabla).

Existen grupos no especificados, pero incluidos dentro de los ya mencionados, los cuales resultan relevantes de mencionar. Dentro del Filo Mollusca se encontraron gasterópodos (caracoles) y restos de cefalópodos (Figura 35); el Infraorden Brachyura está constituido, básicamente, por cangrejos de las familias Cancridae, Gecarcinidae, Ocypodidae y Xanthidae (Figura 36); dentro de la familia Portunidae se identificaron (además de *Callinectes sapidus*) las especies, *C. rathbunae* y *C. similis* (Figura 37); en el superorden Peracarida se reconocieron los órdenes Tanaidacea, Isopoda, Mysidacea y Amphipoda (Figura 38); los peces teleósteos, además de Lutjanidae y Engraulidae (Figura 39), están representados por las familias Bothidae, Inermidae, Gerreidae, Gobiidae, Polynemidae, Carangidae, Centropomidae, Syngnathidae (Figura 40) y algunas familias no identificadas (Figura 41).

Los grupos tróficos “sin identificar” se deben, principalmente, a que se encontraron partes completas de animales, pero sin hallar organismos completos: porciones cefálicas, quelas, pleópodos, torsos y otros apéndices decápodos; aletas, torsos, arcos branquiales, escamas y huesos de peces; regiones orales de moluscos; entre otros (Figura 42 y Figura 43). Los tejidos restantes que no pudieron identificarse son atribuidos a su poca integridad anatómica, presumiblemente debido al proceso de digestión.

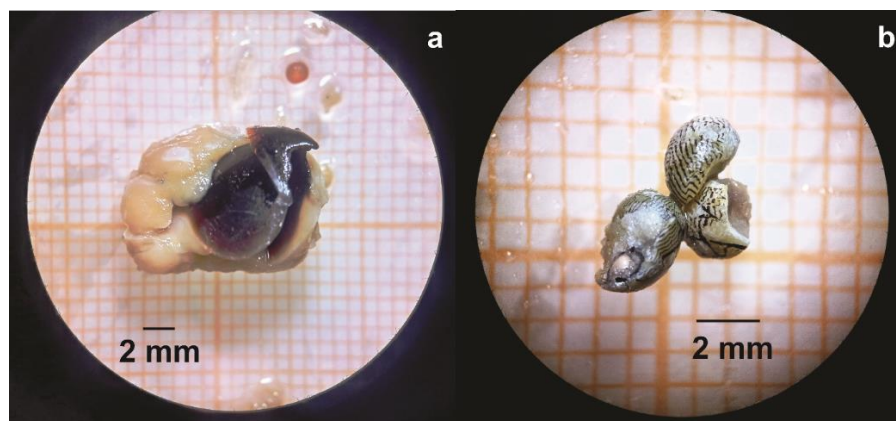


Figura 35. Contenido estomacal encontrado en pargos: a – restos de las mandíbulas quitinosas de un cefalópodo; b – gastrópodos.

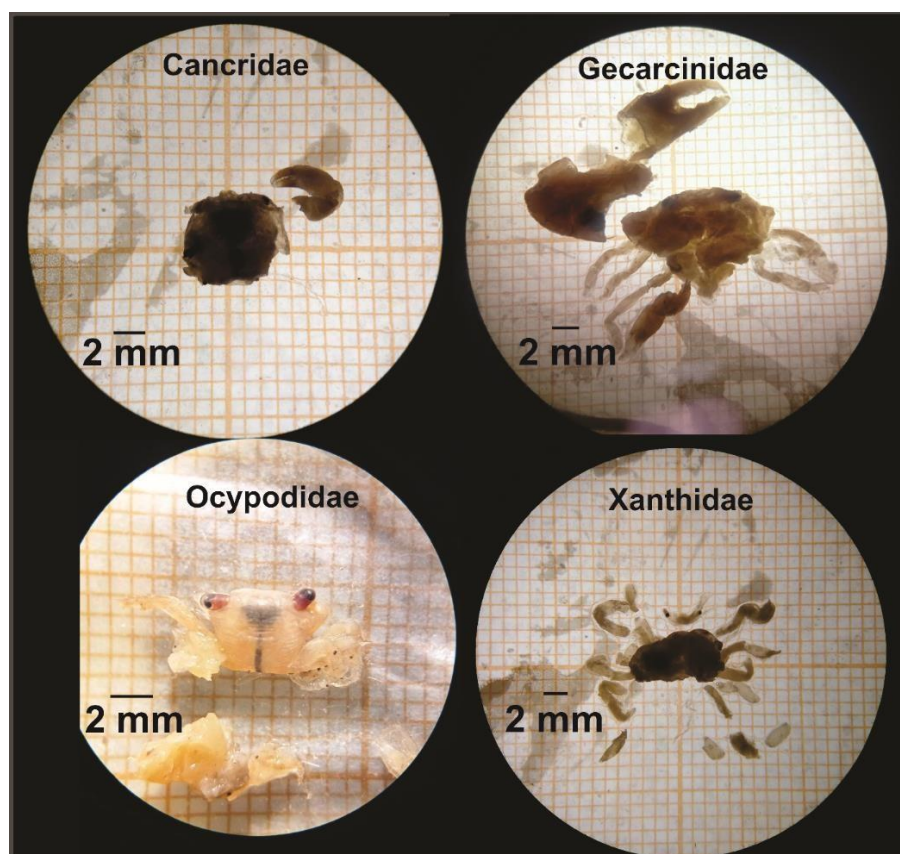


Figura 36. Familias de Brachyura (cangrejos) encontrados en los estómagos de pargos de La Mancha.

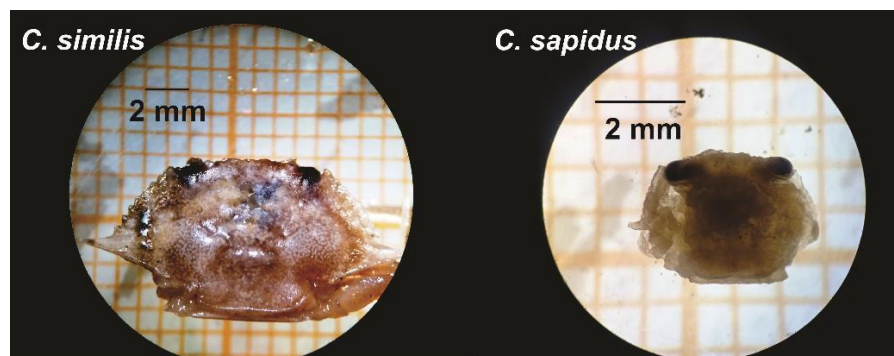


Figura 37. Especies de Portunidae (género *Callinectes*) identificadas en los estómagos de pargos de La Mancha.

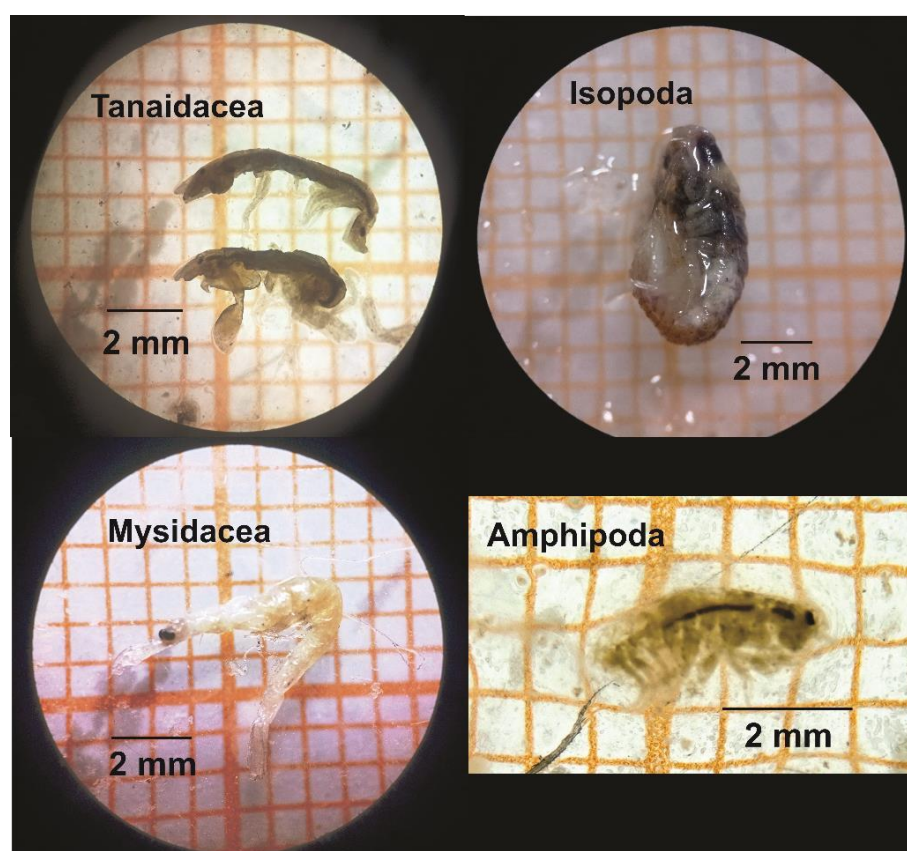


Figura 38. Órdenes de Peracarida encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.

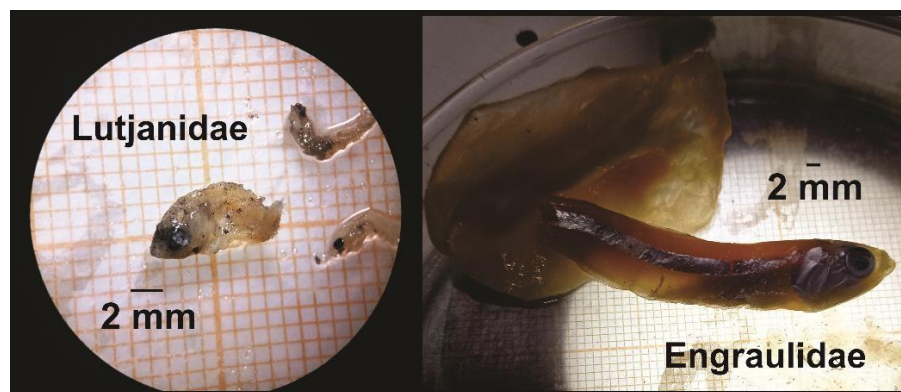


Figura 39. Familias, más comunes de peces, encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.

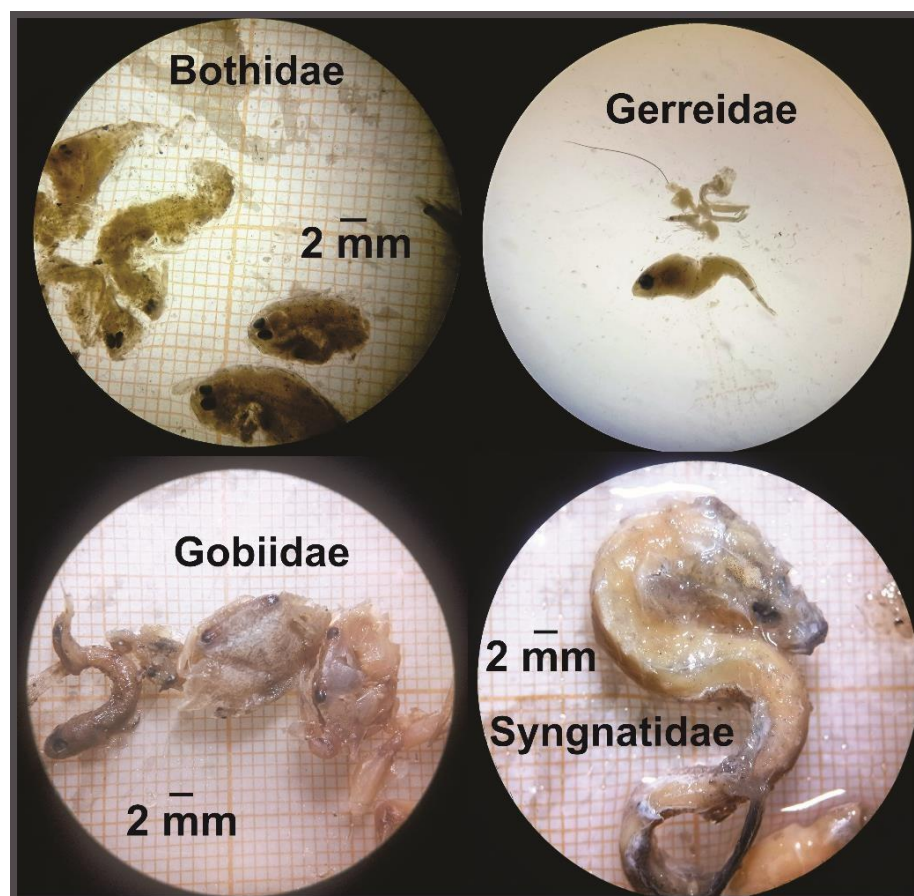


Figura 40. Familias de peces osteíctios encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha.

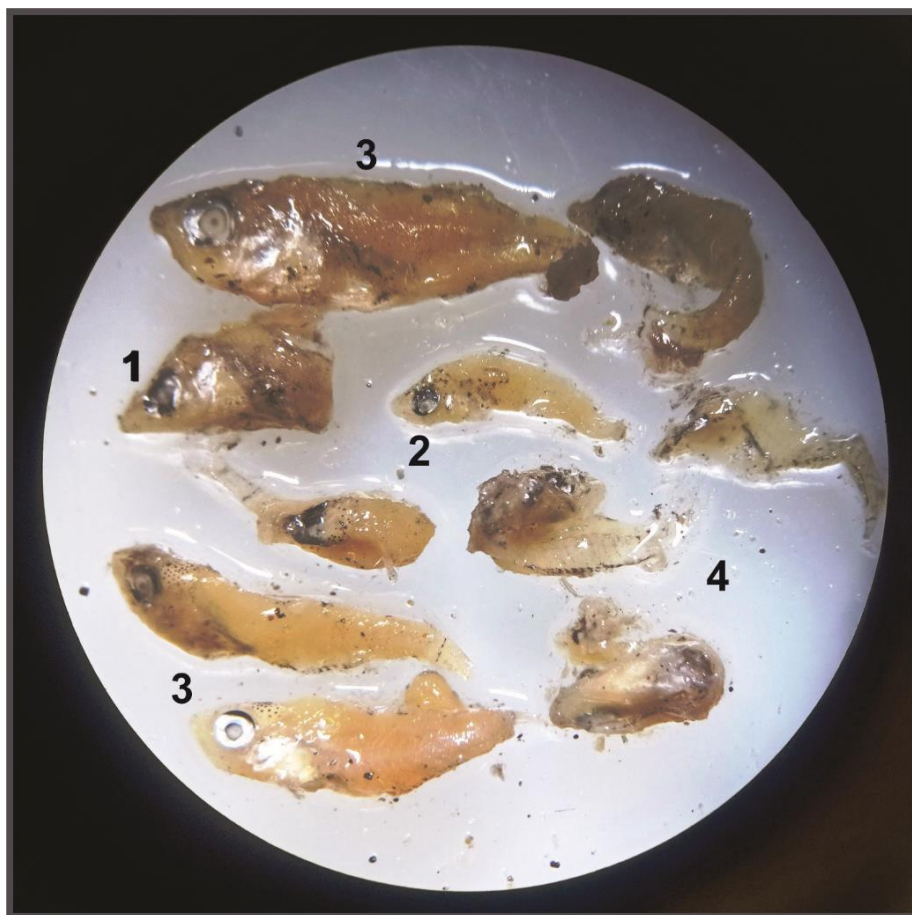


Figura 41. Familias de peces encontradas en los estómagos de pargos de La Mancha. 1 – Scombridae, 2- Gerreidae, 3 – Engraulidae, 4 – peces no identificados.

La diversidad trófica promedio de las especies *L. griseus* ($H' = 0.406$), *L. synagris* ($H' = 0.586$), *L. analis* ($H' = 0.459$) y *L. jocu* ($H' = 0.487$), indicó que las cuatro tienden a una dieta muy concreta o estenófaga; es decir, sus dietas son considerablemente poco variadas.



Figura 42. Contenidos estomacales no identificados.

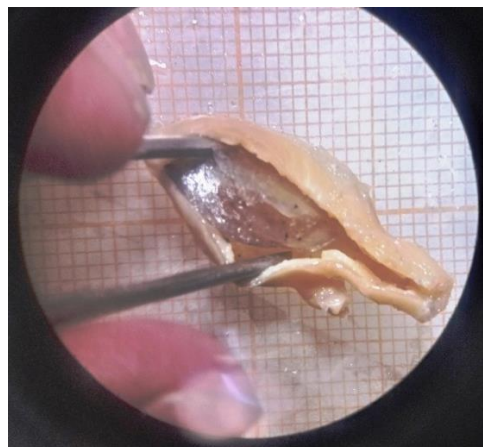


Figura 43. Estómago lleno de escamas enteras.

La prueba de ANOSIM indicó que la dieta de *L. griseus* entre sexos no mostró diferencias significativas ($R= 0.026$, $p= 0.086$); entre clases de talla se encontraron diferencias significativas ($R_{global}= 0.076$, $p= 0.024$), debidas a diferencias entre las clases de talla (CT) CT₁ y CT₄ ($R= 0.124$, $p= 0.024$), CT₂ y CT₄ ($R= 0.283$, $p= 0.003$), CT₃ y CT₄ ($R= 0.225$, $p= 0.01$). Las dietas de las clases CT₁ y CT₂, CT₁ y CT₃, y CT₂ y CT₃ (no mostraron diferencias, $P's > 0.052$). Entre épocas climáticas existieron diferencias ($R_{global}= 0.078$, $p= 0.007$). Entre los momentos de luminosidad natural hubo diferencias entre noche y día ($R= 0.057$, $p= 0.012$), penumbra y día ($R= 0.084$, $p= 0.009$). Las dietas entre noche y penumbra no mostraron diferencias ($R= 0.015$, $p= 0.179$).

La dieta de *L. synagris* entre sexos no tuvo diferencias significativas ($R= 0.028$, $p= 0.189$), ni entre CT ($R_{global}= -0.088$, $p= 0.925$) o entre épocas climáticas ($R_{global}= 0.01$, $p= 0.407$). La luminosidad natural exhibió diferencias significativas ($R_{global}= 0.083$, $p= 0.002$), debidas a diferencias entre noche y penumbra ($R=0.129$, $p= 0.001$), noche y día ($R= 0.09$, $p= 0.008$). Las dietas entre penumbra y día no mostraron diferencias, ($R= 0.001$, $p= 0.210$).

Lutjanus analis no presentó diferencias significativas entre sexos ($R= -0.047$, $p= 0.848$), tampoco entre CT ($R_{global}= -0.040$, $p= 0.901$), entre épocas climáticas ($R= -0.029$, $p= 0.560$) o entre luminosidad natural ($R_{global}= -0.014$, $p= 0.595$).

En la dieta de *L. jocu* no se encontraron diferencias significativas entre sexos ($R= 0.084$, $p= 0.143$), entre CT ($R_{global}= 0.016$, $p= 0.395$) o entre épocas climáticas ($R= 0.183$, $p= 0.081$). solo en la luminosidad natural se encontraron diferencias significativas ($R_{global}= 0.148$, $p= 0.007$), debidas a diferencias entre noche y día ($R= 0.15$, $p= 0.008$). Las dietas entre noche y penumbra , así como entre penumbra y día no mostraron diferencias ($P's > 0.118$).

La prueba de Kruskal-Wallis aplicada a los ítems, entre especies, mostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre: Brachyura, Peracarida, larvas Megalopa, peces, restos de crustacea y de decapoda (Tabla).

Tabla 24. Tabla de Kruskal-Wallis para los ítems tróficos comparados por especie; gl – grados de libertad

Grupo trófico		Especies (gl= 3)	
		H	p
Restos vegetales		1.23	0.74
Mollusca	Caracoles y restos de cefalópodos	3.88	0.27
Insecta		4.77	0.19
Crustacea	Peracarida	17.90	< 0.01
	Larvas zoea	2.42	0.49
	Larvas megalopa	21.06	< 0.01
	Brachyura	9.75	0.02
	Portunidae	0.61	0.89
	Caridea	3.16	0.37
	Penaeidae	3.80	0.28
	Camarones no determinados	7.34	0.06
	<i>Callinectes sapidus</i>	2.25	0.52
	Restos de decapoda	13.82	< 0.01
	Restos de crustacea	13.47	< 0.01
Osteichthyes	Engraulidae	2.96	0.40
	Lutjanidae	4.33	0.23
	Peces no determinados	9.87	0.02
	Restos de peces	0.54	0.91
Detritus		4.19	0.24

La amplitud de nicho trófico para *L. griseus*, en general, fue de 0.41, para *L. synagris* de 0.59, la de *L. analis* tuvo un valor de 0.46 y en *L. jocu* se obtuvo 0.49. Las respectivas pruebas de ANDEVA y Kruskal-Wallis aplicadas indicaron que, entre especies, existen diferencias significativas de nicho trófico (Tabla). En *L. griseus*, que no existen diferencias significativas

entre las variables sexo, talla, mes o luminosidad. Para *L. synagris* y *L. jocu* solamente se encontraron diferencias significativas entre luminosidad. Para *L. analis* se encontraron diferencias entre los nichos tróficos por sexo y talla.

Tabla 25. Comparación de la amplitud de nicho trófico de las cuatro especies estudiadas, por sexo, talla, mes y luminosidad (Lum); Est – estadístico (F->ANDEVA y H->Kruskal-Wallis), gl – grados de libertad, p – significancia.

	<i>L. griseus</i>			<i>L. synagris</i>			<i>L. analis</i>			<i>L. jocu</i>		
	Est	gl	p	Est	gl	p	Est	gl	p	Est	gl	p
Sexo	0.46 ^H	2	0.98	0.47 ^F	2	0.63	6.82^H	2	0.03	0.03 ^F	2	0.97
Talla	6.44 ^H	3	0.09	2.71 ^F	2	0.07	4.28^F	2	0.02	0.13 ^F	2	0.88
Mes	20.69 ^H	21	0.48	1.21 ^F	12	0.29	1.44 ^F	11	0.20	0.41 ^F	6	0.87
Lum	15.28 ^H	2	<0.01	4.79^F	2	0.01	1.68 ^F	2	0.19	9.83^F	2	<0.01
Especies	9.34^H	4	0.02									

Dada la tendencia de los peces a modificar sus hábitos alimenticios conforme crecen, se evaluó la asociación entre grupos tróficos y las tallas de los pargos por medio de la prueba de Spearman (Tabla). Para *L. griseus*, se encontró una correlación positiva con Mollusca ($r_s = 0.19$, $p < 0.01$) y correlación negativa con camarones sin identificar ($r_s = -0.21$, $p < 0.01$) y peces ($r_s = -0.14$, $p = 0.03$).

Para *L. synagris*, se identificó correlación positiva con detritus ($r_s = 0.22$, $p = 0.03$) y restos de peces ($r_s = 0.20$, $p = 0.05$), además de correlación negativa con Penaeidae ($r_s = -0.20$, $p = 0.05$) y larvas megalopa ($r_s = -0.31$, $p < 0.01$). La talla de *L. analis* mostró correlación positiva con restos vegetales ($r_s = 0.40$, $p < 0.01$), Brachyura, ($r_s = 0.38$, $p < 0.01$) y Portunidae ($r_s = 0.25$, $p = 0.05$); ninguna correlación negativa fue identificada. En *L. jocu* ningún ítem mostró correlaciones significativas (Tabla).

Tabla 26. Correlación de Spearman, de acuerdo con la clase de talla de *L. griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu*. Se resaltan en negritas los valores estadísticamente significativos; r – coeficiente de Spearman.

	r Lg	r Ls	r La	r Lj
Restos vegetales	0.06	0.10	0.40	0.11
Mollusca	0.19	---	0.17	0.06
Insecta	-0.04	---	---	0.06
Camarones sin identificar	-0.21	0.04	-0.12	-0.06
Penaeidae	-0.11	-0.20	-0.01	0.09
Brachyura	0.03	0.06	0.38	0.06
Portunidae	-0.03	0.10	0.25	-0.26
<i>Callinectes sapidus</i>	0.03	0.01	0.12	---
Peracarida	-0.08	0.04	-0.01	-0.11
Caridea	0.05	-0.06	0.12	---
Larvas zoea	-0.03	0.15	---	0.06
Larvas megalopa	-0.03	-0.31	-0.07	-0.15
Engraulidae	0.07	-0.06	---	0.06
Lutjanidae	0.03	---	---	---
Peces sin identificar	-0.14	0.00	-0.14	-0.13
Residuos sin identificar	-0.03	0.22	-0.08	0.00
Restos de crustáceos	0.09	0.19	---	---
Restos de otros decápodos	-0.12	-0.03	0.24	0.023
Restos de peces	0.10	0.20	0.17	-0.17

Capítulo V. DISCUSIÓN

Abundancia estacional

Los resultados obtenidos, en función de las especies y tallas encontradas, responden al tipo de diseño de muestreo. Un estudio realizado sobre la ictiofauna de laguna Barra de Navidad, Jalisco (González-Sansón, et al., 2014), demostró que, durante un año, el uso del arte de pesca como el chinchorro, en combinación con otros artes pesca y la operación de estos durante tres horas y media permitía obtener un elenco sistemático y una composición por tallas que refleja de forma más adecuada el espectro de tallas de cada especie. Tal que, en el presente estudio al haber muestreado durante 22 meses, con una periodicidad mensual y duración de 24 horas, puede proponerse que se obtuvo una representación bastante adecuada del intervalo de tallas para la familia Lutjanidae en La Mancha. Además, la baja selectividad, de especies objetivo y tallas, del chinchorro permite aumentar el espectro de especies y tallas capturadas (Romero Peral, et al., 2022).

La mayor abundancia de las especies de pargos coincidió con el periodo de lluvias, lo cual coincide con la liberación de nutrientes previamente reportada en la laguna (Mecalco-Hernández, et al., 2018). A pesar de coincidir en la época lluviosa, las especies más abundantes (*L. griseus* y *L. synagris*) y las menos abundantes (*L. analis* y *L. jocu*), no se sobreponen en los meses de mayor presencia dentro del sistema. Esto podría deberse a que las especies tienen diferentes preferencias fisiológicas a pequeña escala (como salinidad) y preferencias de alimentación, tal como lo describen Chagas et al. (2006) y Pimentel & Joyeux (2010). Los patrones estacionales de reclutamiento también influyen en la abundancia estacional de las especies y serán abordados más adelante.

Análisis de crecimiento

El crecimiento relativo en las tallas de las poblaciones de *Lutjanus griseus* y *L. synagris* en La Mancha, Veracruz, demostró un crecimiento volumétrico relativo de tipo hiperalométrico, aunque la tendencia de crecimiento en el género es hacia la hipoalometría, ya que especies como *L. guttatus* y *L. peru* han mostrado un crecimiento relativo hipoalométrico en aguas del Océano Pacífico (Gómez, et al., 2021; Soto, et al., 2009; Soto-Rojas, et al., 2018), así como las hembras de *L. synagris* en aguas del Atlántico, las cuales, cuando son adultas su crecimiento se vuelve isométrico (Renán, et al., 2015). *Lutjanus analis* y *L. jocu* mostraron un crecimiento relativo de tipo isométrico, que es similar al crecimiento relativo de *L. peru* (usando PT) en el Océano Pacífico colombiano (Caicedo, et al., 2006). Los resultados de este trabajo

constituyen una ampliación en el conocimiento de los crecimientos relativos de la familia Lutjanidae para el Océano Atlántico.

La proporción de los sexos en *L. synagris* y *L. jocu* resultó diferente a la proporción 1.0 : 1.0, con prevalencia de los machos (0.47 : 1.00; $X^2=6.46$, $p=0.01$ y 0.29 : 1.00; $X^2=9.29$, $p< 0.01$, respectivamente), mientras que en *L. griseus* y *L. analis* la proporción sexual no es significativamente diferente a la esperada (1.00 : 0.96; $X^2=0.09$, $p=0.76$ y 0.87 : 1.00; $X^2=0.11$, $p=0.74$, respectivamente), con prevalencia de hembras y de machos respectivamente. Al respecto, las proporciones sexuales estudiadas en diversas especies de lutjanidos han mostrado una gran variación; desde prevalencia de hembras de: *L. peru*, con proporciones significativamente diferentes (Santamaría-Miranda, et al., 2003); *L. inermis* y *L. argentiventris*, con proporciones no significativamente distintas (Lucano-Ramírez, et al., 2012; Lucano-Ramírez, et al., 2014). Hasta, prevalencia de machos de *L. guttatus* con proporciones no significativamente diferentes (Rojas, 1997). Tales diferencias de proporciones entre sexos podrían atribuirse a preferencias del hábitat, profundidad, tallas, aspectos alimenticios y reproductivos, entre otros (Rojas, et al., 2004; Piñón, et al., 2009; Correa-Herrera & Jiménez-Segura, 2013). Se infiere, entonces, que ambos sexos de *L. griseus* y *L. analis* pueden tener preferencias de alimentación y reproducción similares, mientras que en *L. synagris* y *L. jocu* estos aspectos son diferentes según su sexo.

El Factor de Condición (FC) se usa para evaluar el bienestar de una población (Froese, 2006). Bajos valores del FC obedecen a eventos como el desove y altos valores evidencian la presencia de especímenes maduros (Cifuentes, et al., 2012; Montoya, et al., 2012). Cuando este factor presenta alta variación estacional, indica que se debe a distintas estrategias, ya sean alimenticias o reproductivas presentes en la población (Cifuentes, et al., 2012). Se ha documentado que algunas especies de peces predadores (como *Lepomis gibbosus* y *Notemigonus crysoleucas*) presentan variaciones en su FC respecto a la cantidad de alimento disponible, ya que el primero varía en función del segundo; además, al no haber limitación en el alimento disponible, la relación entre el FC y los predadores se puede volver débil o ausente (Liao, et al., 1995). Otro factor importante es el tiempo de estudio, los especímenes fueron analizados tras varios años después de su captura y tras haber estado preservados en etanol, lo que deriva en variaciones importantes de la biomasa; esto debido al efecto del etanol en los tejidos, ya que su principal afectación radica en la deshidratación de las membranas biológicas (Elvir, 1993). El FC, en las especies analizadas, no evidenció un patrón claro ya que presenta mucha variación estacional, con aumentos y decrementos muy marcados (*L. synagris* y *L.*

analís) y en algunos casos una variación poco marcada (*L. jocu*); solamente *L. griseus* parece mostrar la tendencia de aumentar su FC de marzo a abril y reducirse posteriormente.

Respecto a los Estimadores de Densidad por Kernel (EDK), se observó una tendencia bimodal mensual en las tallas de *L. griseus*, con excepción de los meses de enero, julio, agosto y octubre de 2012; esta tendencia bimodal podría ser un indicador de pulsos de reclutamiento. Además, en el periodo abril a julio de 2012 y de junio a julio de 2013 se observa un incremento de las capturas de esta especie, lo cual, según Rivera-Velázquez et al. (2010), también es un indicador de reclutamiento. Por su parte, *L. synagris* presentó cuatro y tres pulsos en julio y agosto de 2013, respectivamente. *Lutjanus analis* tuvo dos y cuatro pulsos, respectivamente, en septiembre y octubre de 2013; mientras que *L. jocu* tuvo pulsos unimodales en septiembre y octubre de 2013. De estas especies, *L. analis* es la que incluye un mayor intervalo de tallas, superando así a la segunda especie más abundante (*L. synagris*), y *L. jocu* la que incluye el menor intervalo.

Los EDK, a menudo, se complementan con métodos de estimación directos, como análisis de partes otolitos y escamas (Gallardo-Cabello, et al., 2010) para validar los resultados de estimación de edad, ya que es el análisis de formación de anillos el que determina la edad de los especímenes (Gallardo-Cabello, et al., 2010) y las modas dominantes de los EDK indican los grupos de organismos con edad similar (Rivera-Velázquez, et al., 2010); ya que el procedimiento utilizado para la estimación de los anchos de banda y de las modas se hizo con base en su significancia estadística, se evita la selección subjetiva de estos valores estimados (Salgado-Ugarte, 2002). Por lo que, las clases de talla calculadas para cada especie de pargo podrían complementarse con una estimación de la edad usando otolitos sagitales (Alejo-Plata, et al., 2011; Longart, et al., 2015).

A partir de los resultados observados del Modelo de Crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) podemos inferir que la población de *L. griseus* de La Mancha, Veracruz tiene un crecimiento relativamente lento ($k=0.15$), por lo tanto, su pronóstico de longevidad será considerablemente alto; coincidiendo con lo encontrado por Soto (2009), que las diferencias en los parámetros de la curva de crecimiento se deben las variaciones en el tiempo y el espacio que cada especie puede tener. El MCVB, por medio del coeficiente de crecimiento (k) explica la tasa de crecimiento de una especie dada; así, un k alto indicará que la especie alcanza rápidamente la longitud asintótica y tendrá una vida corta (mortalidad elevada), mientras que un k bajo indicará longevidad (baja mortalidad) (Gulland, 1983; Bellido, et al., 2000). Además, considerando que no se encontraron individuos sexualmente maduros, el modelo podría

presentar un comportamiento sesgado debido a la disponibilidad de tallas, ya que contar con un amplio espectro de tallas ayuda a evitar sesgo en la estimación de los parámetros de crecimiento (Chávez Arellano, 2018); sin embargo, la población encontrada en la zona de estudio contempla todas las tallas disponibles en dicho lugar, por lo que es posible suponer que, por concepto, no existe riesgo de sesgo en el análisis realizado.

La estimación del modelo con las demás especies de pargo no arrojó valores a los parámetros de crecimiento. Esta situación no es ampliamente explicada en la bibliografía disponible, pero se ha descrito que algunos métodos para la estimación del crecimiento (ELEFAN I, NSLCA, etc.) pueden subestimar la estimación del parámetro de crecimiento k cuando predominan las tallas pequeñas (Galindo, 2005). Además, se ha identificado que los modelos tradicionales de estimación del crecimiento (Logístico, Gompertz y von Bertalanffy) suelen presentar restricciones al comparar los parámetros de crecimiento resultantes, incluyendo el modelo de von Bertalanffy que es el más común e históricamente utilizado (Ansah & Frimpog, 2015). Considerando lo anterior, recientemente, algunas investigaciones apoyan el uso de múltiples modelos para elegir aquel más adecuado (Burnham & Anderson, 2002; Aragón-Noriega, et al., 2015; Ansah & Frimpog, 2015). También conocido como Inferencia Multimodelo (IMM), este se ha propuesto como un método más robusto en el análisis del crecimiento de peces, ya que utiliza los valores de cada parámetro para obtener uno promedio (Katsanevakis & Maravelias, 2008). También se considera como opción alterna (y tal vez mejor) el modelo Unificado de U-Richards, el cual estima parámetros que pueden interpretarse y compararse coherentemente (Tjørve & Tjørve, 2017). Ello permite suponer que algún otro modelo aplicado podría dar una mejor estimación del crecimiento de las especies de pargo faltantes.

Aspectos reproductivos

Ninguno de los pares ováricos de las especies de pargos analizadas, pueden considerarse como maduros. De acuerdo con las observaciones de Snyder (1983), las gónadas maduras presentan paredes gruesas, coloración opaca y ocupan toda la cavidad corporal; mientras que Brown-Peterson et al. (2011) determinó que, en fases de maduración sexual de hembras de teleósteos, los ovarios deben ser grandes, con vasos sanguíneos visibles y prominentes, así como presentar empaquetamientos musculares. Ninguna de las gónadas revisadas presentó tales características, razón por la que la estimación de la fecundidad no pudo realizarse. No existe precedente alguno que demuestre que los análisis de fecundidad con gónadas inmaduras revelen información relevante.

Trabajos como el de Martínez-Andrade (2003) han reportado que los ejemplares juveniles de especies como *L. argentiventris*, *L. novemfasciatus* y *L. colorado* son dependientes de los estuarios y que los adultos se movilizan hacia zonas profundas lejos de la costa. Por lo anterior y por los resultados observados en este trabajo, se puede inferir que las especies *L. griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu* abandonan la zona del estuario antes de alcanzar la etapa adulta o subadulta.

El IGS observado de *L. griseus* mostró que los machos no tienen un patrón definido, mientras que las hembras, potencialmente, podrían reproducirse en abril y mayo. Estos resultados coinciden con los EDK ya que las tallas más grandes se registraron entre abril y junio, mientras que en julio estaría ocurriendo el reclutamiento. Lo anterior se deduce porque en junio y julio se observa la presencia de organismos de tallas relativamente pequeñas.

Esta época corresponde al final del periodo seco de la zona de estudio (Mecalco-Hernández, et al., 2018). Algunos autores que han estudiado especies de esta familia encontraron una época de desove común que va de mayo a septiembre, con pulsos importantes en agosto (*L. argentiventris* – Muhlia-Melo et al. (2003); *L. peru* – Santamaría-Miranda et al. (2003); *L. guttatus* – Correa-Herrera & Jiménez-Segura (2013); *L. griseus* – Macal-López et al. (2022)).

Son pocas las especies de pargos estudiadas en ambientes similares a estuarios, y este tipo de sitios suele asociarse a organismos sexualmente inmaduros (Vega, et al., 2015). Los IGS suelen mostrar evidencia clara de las épocas reproductivas en organismos maduros (Arslan & Yildirim, 2007; Freire, et al., 2022). Aun así, es importante destacar que la variación de este índice suele estar asociado a la presencia de diferentes estadios de madurez y a una actividad reproductiva continua (Arellano-Martínez, et al., 2001); a pesar de no haber encontrado especímenes sexualmente maduros, es probable que los estadios gonádicos sí sean diferentes entre sí. El IHS explica el comportamiento de las reservas energéticas almacenadas en el hígado y puede permitir estimar el comportamiento de los eventos reproductivos (Maddock & Burton, 1999). Es usual que al comparar este índice con el IGS exista una clara relación inversa indicando que la condición fisiológica se comporta inversamente a la actividad reproductiva (Arellano-Martínez, et al., 2001; Sarabia-Méndez, et al., 2010), en este caso no se observó dicha tendencia entre ambos.

Considerando lo anterior, la estimación del IGS puede dar una aproximación poco adecuada del comportamiento reproductivo de cada especie encontrada. Por lo que, probablemente La

Mancha no sea utilizada como sitio para la reproducción de pargos, pero sí lo sea para el crecimiento y la sobrevivencia de sus juveniles (Miller, et al., 1988; Vega, et al., 2015).

En general, los estudios sobre reproducción de pargos han sido enfocados en distintas especies del género *Lutjanus*, en los que se ha reportado la existencia de uno a dos periodos reproductivos importantes (Rojas, 1997; Arellano-Martínez, et al., 2001; Piñón, et al., 2009; Lucano-Ramírez, et al., 2012), coincidiendo la mayoría en el período de marzo a mayo; también algunos estudios han detectado la presencia de una relación clara entre índices somáticos (IGS e IHS) (Piñón, et al., 2009; Sarabia-Méndez, et al., 2010). Por consiguiente, este estudio puede considerarse como uno de los primeros en confirmar que las especies de pargos en La Mancha, Veracruz, no alcanzan la maduración sexual al interior de este cuerpo acuático.

Biología trófica: sistema digestivo

Los escasos trabajos que abordan el tema de la morfología interna de la familia Lutjanidae son el realizado por Kobelkowsky (2013), que describe la morfología del riñón en *Lutjanus griseus* y el de Kobelkowsky & Pantoja-Escobar (2007). Por lo que, este trabajo es pionero en la descripción de las características del sistema digestivo completo de *L. griseus*. El cual, se describe como un tracto que comienza en la boca, la cual es relativamente terminal con moderada retractilidad; continúa con la cavidad bucofaríngea, que está estructurada por el esqueleto y las musculaturas viscerales. En dicha cavidad, sobre el techo se encuentran los dientes palatinos y vomerianos, sobre el piso están los linguales; y, en ambas superficies, sobresalen conjuntos de dientes faríngeos. La cavidad visceral contiene, en su porción dorsal, al riñón y bajo este a la vejiga gaseosa, a las gónadas (en su porción posterior) y al esófago, estómago, intestino e hígado, que conforman al tubo digestivo. El estómago es relativamente grande, con pliegues en posición de reposo. Se reconocen de 5 a 6 ciegos pilóricos y el intestino forma dos asas, terminando en el ano. El hígado se conforma de tres lóbulos, siendo el izquierdo más amplio y el medio el más corto. En general, esta organización del tubo digestivo obedece a la de la mayoría de teleósteos (Wilson & Castro, 2011; Kobelkowsky & Rojas-Ruiz, 2017).

El índice intestinal en todas las especies de pargos de La Mancha fue menor a 1, lo cual indica que se trata de especies con hábitos alimenticios carnívoros (Feria Alvarado, et al., 2021).

Biología trófica: espectro trófico

El índice de repleción (IR) en *L. griseus* indicó que la mayor actividad alimentaria (junio a octubre) ocurre en los meses lluviosos, coincidiendo con el final de la primavera hasta el inicio del otoño. Para *L. synagris*, no se observó un patrón definido, los meses de mayor alimentación fueron mayo (final de la época seca), agosto (lluvia) y noviembre (seco). *L. analis* se alimentó más activamente en julio (lluvia), octubre (lluvia) y diciembre (seco). Finalmente, *L. jocu* tuvo un máximo pulso de alimentación en junio (lluvia). Gallardo-Cabello et al. (2010) encontraron un comportamiento similar en la especie *L. peru* en el Pacífico mexicano, con periodos de mayor alimentación en la primavera y el verano. Por lo que, se observó una tendencia hacia los máximos eventos alimenticios en la época lluviosa (en todas las especies la época climática en común fue el verano), siendo congruente con la época en que el fotoperiodo y la temperatura ambiental propician una mayor disponibilidad de nutrientes. Dichos nutrientes son aportados, continuamente, a la laguna por los ríos Caño Grande y Gallegos, ubicados al norte y suroeste del sistema (Moreno-Casasola, 2006).

De acuerdo con el IIR, los grupos tróficos con mayor contribución relativa a la dieta (en peso) de *L. griseus* fueron Mollusca y camarones no identificados, ya que presentaron un IIR considerablemente mayor (2.135% y 6.931 %, respectivamente) respecto a las otras especies de pargos. Estos grupos tróficos son característicos de los especímenes juveniles de especies como *L. colorado* en el Golfo de Nicoya, Costa Rica (Rojas, 1997b), aunque, a diferencia de este trabajo, la ingesta no parece ser accidental sino enfocada en ciertas estructuras, como son las mandíbulas quitinosas y el tejido circundante a éstas. Estudios como el de Rojas (1997b), Duarte & García (1999b) y Fernandes y col. (2020) han identificado a los moluscos como un “tercer” grupo trófico de preferencia para *L. colorado*, *L. analis* y *L. synagris* (respectivamente) debido a su abundancia y diversidad encontradas, además de que, al ser cefalópodos carecen de corazas duras que romper, la sencilla dentición de los pargos les facilitaría la tarea de digerirlos. Mientras que los camarones, a pesar de pertenecer al principal grupo trófico preferido por estas especies (Crustacea), se ubican como el subgrupo menos encontrado en sus estómagos. De lo anterior se infiere que la dieta en *L. griseus* para La Mancha, Veracruz, muestra preferencias distintas a lo reconocido para el género *Lutjanus*.

Los restos de peces son un ítem poco reportado en estudios de dieta de pargos, ha sido documentado en *L. synagris* y *L. griseus* (Franks & VenderKooy, 2000) con un IIR bajo (< 14%) y sin mayor mención. En este estudio, sin embargo, los restos de peces a pesar de tener un IIR bajo (6.9%), dicho índice es más alto que otros grupos tróficos encontrados en *L. synagris*.

Con relación a las larvas megalopa, algunos estudios han reportado la presencia de crustáceos en esta fase larvaria (Godfriaux, 1969; Rojas-Herrera, et al., 2004) y sus hallazgos han demostrado que este grupo generalmente tiene una baja abundancia relativa ($< 16\%$) en la dieta *L. peru* y *L. guttatus*, aunque ha llegado a alcanzar valores numéricos elevados (77%). Además, mencionan que la captura de presas tan pequeñas como las megalopas consume demasiada energía conforme los depredadores crecen. Por lo que, a pesar de que el análisis diferencial por clases de talla no evidenció diferencias significativas, podemos suponer que *L. synagris*, tiene especial preferencia por este grupo trófico; además, cabría esperar que la mayoría de los individuos de esta especie de pargo sean de talla pequeña.

En función del nivel de identificación taxonómica de los grupos tróficos, la diversidad trófica de las cuatro especies de pargos fue muy baja (o similar) y se podría considerar estenófaga (Hernández, et al., 2008).

Sin embargo, de acuerdo con la información de la tabla 24 y de la figura 33 se encontró que existieron diferencias significativas en algunos grupos tróficos entre especies de pargos. Así, aun considerando la tendencia estenófaga de los pargos estudiados, *L. synagris* exhibió un consumo preferente de Peracarida y larvas megalopa; mientras que *L. jocu* se alimentó más de peces indeterminados y restos de Decapoda. En *L. griseus*, se puede resaltar el consumo diferencial (en función de su talla) de Mollusca, restos de peces y de detritus; así como en *L. analis* hubo un consumo diferencial (en función de la época de lluvias y secas) de portunidae, Mollusca y Brachyura. Se ha documentado que especies como *L. synagris* depredan sobre todo al grupo Peracarida (Fernandes, et al., 2020) y *L. jocu* a varios peces óseos (Acero & Garzón, 1985). Además, *L. analis* consume estacionalmente (en el otoño) peces óseos (Pimentel & Joyeux, 2010). De manera contrastante, *L. synagris* ha mostrado tener una alta preferencia por Decapoda y peces (Fernandes, et al., 2020), pero en la laguna La Mancha su preferencia por estos ítems es muy baja. Para *L. griseus*, el grupo Decapoda también se ha reportado como relevante en su dieta (Nagelkerken, et al., 2000). De manera general, para las especies predadoras en estuarios, el grupo de los crustáceos suele ser de los principales grupos representativos de su dieta, como sucede para *Opsanus phobetron* en la laguna Chelem, Yucatán, donde algunos de los ítems más importante son Brachyura, Decapoda, Amphipoda, Isopoda, entre otros (Canto-Maza & Vega-Cendejas, 2007); similarmente para *L. griseus* y *L. synagris* en laguna de Celestún, Yucatán, se encontraron entre los grupos tróficos más importantes Amphipoda, Penaeidae, Brachyura, etc. (Sámano-Zapata, et al., 1998). Por lo anterior, se sugiere que la mayoría de los hábitos alimenticios de los pargos en La Mancha

son similares con sus conespecíficos y que las diferencias puntuales encontradas pueden deberse a la disponibilidad de cada grupo trófico.

A pesar de que los ítems antes mencionados fueron los de mayor influencia en los análisis realizados, es interesante resaltar la marcada ingesta de detritus, así como de restos de varios grupos animales. Esto indica un comportamiento oportunista al momento de alimentarse; las potenciales presas vivas son más difíciles de atrapar que aquellas que se encuentran muertas o moribundas. Probablemente los pargos en La Mancha aprovechen más un recurso fácil de conseguir, lo cual reduce el tiempo de búsqueda y el coste energético (Vázquez, et al., 2008). De hecho, algunas especies como *Sparus auratus* son depredadores que pueden adaptar su dieta a los recursos alimenticios disponibles en el ambiente (Pita, et al., 2002); o *L. argentiventris*, que fue descrita como una especie carnívora oportunista y generalista, con una dieta basada en invertebrados bentónicos (Parrish, 1987). Así, las especies de lutjanidos de La Mancha podrían describirse, principalmente, como oportunistas (o detritívoros) con tendencia a la depredación.

Se ha reportado por medio del ANOSIM que la composición en la dieta de peces de lagunas costeras como “Carbonera”, en Yucatán (Arceo-Carranza, et al., 2021), presenta diferencias significativas a nivel nictímero, donde especies como *Elops saurus*, *Synodus foetens* y *Orthopristis chrysoptera*, se alimentan principalmente en la noche. En el estudio de Castillo-Rivera et al. (2011) se reportó que la presencia de algunas especies ícticas varía a escala nictímera debido a los cardúmenes que ingresan a lagunas y estuarios en ciertos periodos para alimentarse y evitar la depredación. Previamente, no han sido reportadas diferencias significativas, a nivel nictímero, para las dietas de *L. griseus*, *L. synagris* y *L. jocu*, por lo que es posible sugerir que pueden existir importantes diferencias en los hábitos alimenticios de dichas especies entre la noche y el día. Esto podría estar relacionado con la información reportada en el trabajo de Constante-Pérez, et al (2022), en el que se encontró que la abundancia de *L. griseus* es mayor durante el día (y la penumbra) respecto a la noche.

En cuanto a la amplitud de nicho se puede considerar que los valores bajos indican una estrategia alimenticia especialista y que los valores altos son propios de especies con hábitos alimenticios generalistas (Gibson & Ezzi, 1987); Bejarano-Zambrano & Torres (2019) consideran que valores < 0.6 son propios de los especialistas y valores > 0.6 corresponden a generalistas. También se puede interpretar la amplitud de nicho como baja si < 0.5, y media si tiene valores cercanos a 0.6 (Doncel & Paramo, 2010; Santamaría-Miranda, et al., 2005). En los pargos de La Mancha se registró una amplitud de nicho desde 0.41 hasta 0.59, indicando

media-baja amplitud, sugiriendo que *L. griseus*, *L. synagris*, *L. analis* y *L. jocu* son especies principalmente generalistas.

La amplitud de nicho trófico presentó diferencias significativas entre algunas de las categorías analizadas. Las diferencias encontradas entre sexos y CT en *L. analis*, no ha sido documentada o evaluada aún, pero es posible que estas diferencias obedezcan a los cambios en la preferencia entre pargos adultos y juveniles (Claro, 1981); que, si bien no se encontraron ejemplares adultos en este estudio, tales preferencias podrían ser diferenciales entre las clases de tallas (y sexos) existentes de *L. analis* en La Mancha. La luminosidad también presentó diferencias significativas en *L. jocu*, pero con relación a esta especie y la presencia o ausencia de luz solar no se tiene registro alguno que permita explicar dichas diferencias. Se ha descrito que ciertas especies de pargos como *L. argentiventris* y *L. colorado* en el Pacífico mexicano, presentan una dieta especializada en el caso de organismos adultos, mientras que los juveniles son más generalistas, con tendencia a la sobreposición del nicho trófico (Santamaría-Miranda, et al., 2005). En este sentido, la variación en la composición de la dieta de otros pargos ya ha sido reportada en diferentes regiones geográficas (Starck, 1971; Rooker, 1995; Rojas, 1997b). Por lo que la composición específica de esta dieta para las especies de lutjanidos en una laguna costera del estado de Veracruz, constituye un aporte muy importante al conocimiento científico.

Existe un patrón en la selección del alimento en función de la talla de cada especie de pargo, el cual se identificó gracias a la asociación estimada entre los grupos tróficos y el tamaño de los pargos indicó que *L. griseus*, consume más moluscos conforme más grande es, mientras que crustáceos y peces los consume más conforme menor talla posee. *Lutjanus synagris*, es la especie que mostró asociación importante con el detritus, conforme mayor es su talla más consume este ítem. Las larvas megalopa y los camarones peneidos son el ítem preferido para esta especie cuando es más pequeña. La especie *L. analis* mostró tendencia a alimentarse más de Portunidae y Brachyura cuando posee talla grande, sin evidenciar cuál es su preferencia alimenticia con tallas pequeñas. En general, los peces y, especialmente, las especies de la familia Lutjanidae tienden a presentar una alimentación generalista cuando tienen tallas pequeñas, en las cuales resalta el consumo de crustáceos y peces; cuando poseen tallas mayores el consumo de alimento se vuelve más especializado (Díaz-Urbe, 1994; Rojas-Herrera & Chiappa-Carrara, 2002).

Capítulo VI. CONCLUSIONES

En La Mancha, Veracruz, *Lutjanus griseus* y *L. synagris* presentaron un crecimiento relativo de tipo hiperalométrico mientras que *L. analis* y *L. jocu* tuvieron un crecimiento relativo isométrico.

Las proporciones sexuales significativamente distintas de 1 : 1 (Hembras : Machos) fueron:

- *L. synagris*: 0.47 : 1.00
- *L. jocu*: 0.29 : 1:00

Las proporciones sexuales no significativamente distintas de 1 : 1 (Hembras : Machos) fueron:

- *L. griseus*: 1.00 : 0.96
- *L. analis*: 0.87 : 1.00

El Factor de Condición de las cuatro especies de pargos no mostró un patrón claro debido a su marcada variación temporal.

Los EDK mostraron que la población de *L. griseus* se compone de dos grupos de edad mensuales en la mayor parte del año. *Lutjanus synagris* se compone de cuatro y tres pulsos de reclutamiento en julio y agosto de 2013; *L. analis*, dos y cuatro pulsos, respectivamente, en septiembre y octubre de 2013; *L. jocu* tuvo pulsos unimodales en septiembre y octubre de 2013.

Los parámetros de crecimiento, según el Modelo de von Bertalanffy ($t_0 = 0.84$, $k = 0.15$ y $L_{\infty} = 214.48$), indican que *L. griseus* tiene un lento crecimiento.

En laguna La Mancha, Veracruz la comunidad de pargos encontrada no se compone por organismos sexualmente maduros. El Índice Gonadosomático y el Hepatosomático no mostraron un patrón identificable, pero sí muestran que probablemente existan diferentes estadios de maduración.

Se describió a morfología interna del sistema digestivo de *L. griseus*. En todas las especies de pargos se confirmó, por medio del índice intestinal, que son organismos carnívoros. En general, las cuatro especies de pargos estudiadas tienden a alimentarse con mayor intensidad en la época lluviosa; además de tener una variedad alimentaria que tiende a la estenofagia.

Se identificaron 19 grupos tróficos, de los cuales el detritus fue el más frecuentemente encontrado, seguido de peces sin identificar y restos de decápodos. Además, las larvas

megalo y Peracarida fueron los grupos mayormente consumidos por *L. synagris*, mientras que los restos de Decapoda y los peces no identificados fueron preferidos por *L. jocu*.

La mayoría de los hábitos alimenticios de los pargos en La Mancha son similares con sus conespecíficos y las diferencias puntuales encontradas se deben a la disponibilidad de cada grupo trófico.

Existen potenciales diferencias en la dieta entre las clases de tallas y sexos de *L. analis*; además de las diferencias en luminosidad en *L. jocu*. En las cuatro especies de pargos de La Mancha se observó que su alimentación tiende a ser generalista cuando poseen tallas pequeñas y se vuelve más específica conforme aumentan su talla.

En *L. griseus*, las tallas menores se relacionan con el consumo de crustáceos principalmente (Brachyura, Caridea y camarones no identificados), las tallas mayores se relacionan con moluscos.

En *L. synagris*, también hay un consumo preferente, con tallas pequeñas, por artrópodos (Brachyura, Peracarida, megalopas y camarones no identificados), mientras que en las tallas mayores se encontró relación con el consumo de restos de peces y otros no identificados.

En *L. analis* el consumo preferido, tanto con tallas pequeñas y grandes, es hacia artrópodos (Caridea en las primeras; Brachyura y restos de decápodos en las últimas); con una sobresaliente ingesta de restos vegetales.

En *L. jocu*, las tallas menores tienen una ingesta más variada que comprende: moluscos, insectos, artrópodos (Penaeidae, Brachyura, zoeas) y peces (Engraulidae). Mientras que tallas mayores no mostraron alguna relación clara con determinados grupos tróficos.

Capítulo VII. PERSPECTIVAS

La información en este trabajo tiene potencial para realizar otros análisis que permitan evaluar a mayor detalle la ecología trófica de los pargos que habitan en lagunas costeras.

El presente trabajo es clave para entender cuestiones importantes en el ecosistema de laguna La Mancha que directamente afectan a los pargos, como la presión pesquera a la que están sometidos. Las especies estudiadas se encuentran en diferentes categorías de riesgo según la Lista Roja de la IUCN (International Union for Conservation of Nature). Solo una de ellas, *L. synagris*, ha sido clasificada como Casi Amenazada (NT, por sus siglas en inglés) (Lindeman,

et al., 2016), mientras que el resto no se encuentra en riesgo o falta información para asignarle categoría. Esta falta de información puede ser complementada con estudios futuros que partan del trabajo aquí presentado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acero, A. & Garzón, J., 1985. Los peces (Pisces: Perciformes: Lutjanidae) del Caribe colombiano. *Actualidades Biológicas*, 14(53), pp. 89 - 99.

Alejo-Plata, C., Gómez-Márquez, J. & Salgado-Ugarte, I. H., 2011. Edad y crecimiento del dorado *Coryphaena hippurus*, en el Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 46(2), pp. 125-134.

Allen, G., 1985. FAO Species Catalogue. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. *FAO Fisheries Synopsis*, 6(125), p. 208.

Amador-del Ángel, L. & Rodríguez-Cabrear, P., 1997. Aspectos biológicos de los lutjanidos (pargos y huachinangos) de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche con potencial en acuicultura. *Gaceta Universitaria*, Enero, V(29).

Anderson, W., 2002. Lutjanidae. En: *The living marine resources of the Western Central Atlantic, Volume 3: Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae, sea turtles and marine mammals)*. Italia: FAO, p. 758.

Ansah, Y. & Frimpog, E., 2015. Using Model-Based Inference to Select a Predictive Growth Curve for Farmed Tilapia. *North American Journal of Aquaculture*, Issue 77, pp. 281-288.

Aragón-Noriega, E., Alcántara-Razo, E., Valenzuela-Quíñonez, W. & Rodríguez-Quiroz, G., 2015. Multi-model inference for growth parameter estimation of the Bigeye croaker *Micropogonias megalops* in the Upper Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(1), pp. 25-38.

Arceo-Carranza, D., Dorantes Acereto, E. A., Hernández-Mendoza, L. C. & Chiappa Carrara, X., 2021. Cambios temporales en la abundancia y la alimentación de una comunidad de peces marinos en una laguna costera del sureste mexicano. *Ciencias Marinas*, 47(1), pp. 17-32.

Arellano-Martínez, M. y otros, 2001. Ciclo reproductivo del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) en las costas de Guerrero, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 36(1), pp. 1-8.

Arreguín-Sánchez, F. & Arcos-Huitrón, E., 2011. La pesca en México: estado de la explotación y uso de los ecosistemas. *Hidrobiológica*, 21(3), pp. 431-462.

Arslan, M. & Yildirim, A., 2007. Seasonal changes in condition and gonadal maturation of brown trout (*Salmo trutta*) in a Turkish stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 22(3), pp. 529-531.

Aschenbrenner, A. & Ferreira, B., 2014. Age, growth and mortality of *Lutjanus alexandrei* in estuarine and coastal waters of the tropical south-western Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(1), pp. 57 - 64.

Astráraga, M., 2006. *La Convención Ramsar y los ecosistemas de manglar*. [En línea] Available at: https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/pdf/speech/speech_campeche_manglares2006.pdf [Último acceso: 25 Abril 2018].

Bejarano-Zambrano, D. & Torres, A., 2019. Contenido estomacal del bagre lisa (*Ariopsis guatemalensis* Günther, 1864) en el Estero Salado de Guayaquil, Ecuador. *Revista Científica Ciencias Naturales y Ambientales*, 13(2), pp. 84-91.

Bellido, J., Pierce, G., Romero, J. & Millán, M., 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Fisheries Research*, Volumen 48, pp. 107-115.

Brower, J., Zar, J. & von Ende, C., 1998. *Field and laboratory methods for general ecology*. s.l.:McGraw-Hill.

Brown-Peterson, N. y otros, 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, Volumen 3, pp. 52-70.

Buchanan-Wollaston, H. & Hodgson, W., 1929. A new method of treating frequency curves in fishery statistics, with some results. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 4(2), pp. 207-225.

Buddington, R. K., Krogdahl, A. & Bakke-Mckellep, A. M., 1997. The intestines of carnivorous fish: structure and functions and the relations with diet. *Acta Physiologica Scandinavica*, 161(Suplemento 638), pp. 67-80.

Burnham, K. & Anderson, D., 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. 2° ed. Nueva York: Springer.

Caicedo, J. A., Rubio, E. A., Zapara, L. A. & Giraldo, A., 2006. Estimación del crecimiento de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) basado en capturas artesanales experimentales realizadas en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia, océano Pacífico colombiano. *Investigaciones Marianas*, 34(2), pp. 163-168.

Cailliet, G., Love, M. & Ebeling, A., 1986. *Fishes, a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history*. 1° ed. Belmont(California): Wadsworth.

Canto-Maza, W. G. & Vega-Cendejas, M. E., 2007. Distribución, abundancia y preferencias alimenticias del pez sapo *Opsanus phobetron* (Batrachoididae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 55(3-4), pp. 979-988.

- Castello, J., Sunyé, P., Haimovici, M. & Hellebrandt, D., 2009. Fisheries in southern Brazil: a comparison of their management and sustainability. *Journal of Applied Ichthyology*, Volumen 25, pp. 287 - 293.
- Castillo-Rivera, M., Kobelkowsky, A. & Chávez, A., 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 16(2), pp. 73-78.
- Castillo-Rivera, M., Kobelkowsky, A. & Zamayoa, V., 1996. Food resource and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology*, 49(6), pp. 1102-1111.
- Castillo-Rivera, M., Ortiz-Burgos, S. & Zárate-Hernández, R., 2011. Estructura de la comunidad de peces estuarinos en un hábitat con vegetación sumergida: variación estacional y nictémera. *Hidrobiológica*, 21(3), pp. 311-321.
- Castillo-Rivera, M., Zárate-Hernández, R. & Salgado-Ugarte, I., 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica*, 17(2), pp. 119-126.
- Chagas, L., Joyeux, J. & Fomseca, F., 2006. Small-scale spatial changes in estuarine fish: sub-tidal assemblages in tropical Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, Volumen 86, pp. 861-875.
- Chapman, M. & Underwood, A., 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series*, Volumen 180, pp. 257-265.
- Chávez Arellano, R., 2018. *Edad y crecimiento del pez gallo (Nematistius pectoralis) en Baja California Sur*. [Arte] (Instituto Politécnico Nacional).
- Cifuentes, R. y otros, 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*, 75(2), pp. 101-110.
- Clarke, K., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, Volumen 18, pp. 117-143.
- Claro, R., 1981. *Ecología y ciclo de vida del pargo criollo, Lutjanus analis (cuvier), en la plataforma cubana*. s.l.:ACC.
- Constante-Pérez, L. G., Castillo-Rivera, M. & Serrato-Díaz, A., 2022. Diversity, seasonal and diel distribution of snappers (Lutjanidae: Perciformes) in a tropical coastal inlet in the southwestern Gulf of Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 20(2), p. e220009.
- Contreras-Espinosa, F., Castañeda, O. & Rivera-Guzmán, C., 2006. La Laguna. En: *Entornos Veracruzanos*. Xalapa(Veracruz): Instituto de Ecología, pp. 151-167.

Correa-Herrera, T. & Jiménez-Segura, L., 2013. Biología reproductiva de *Lutjanus guttatus* (Perciformes: Lutjanidae) en el Parque Nacional Natural Utría, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), pp. 829-840.

Díaz-Urbe, J., 1994. *Análisis trofodinámico del huachinango Lutjanus peru, en las bahías de La Paz y La Ventana, B.C.S. México*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (Baja California): s.n.

Doncel, O. & Paramo, J., 2010. Hábitos alimenticios del pargo rayado, *Lutjanus synagris* (Perciformes: Lutjanidae), en la zona norte del Caribe Colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(3), pp. 413-426.

Duarte, L. & García, C., 1999b. Diet of the mutton snapper *Lutjanus analis* (Cuvier) from the Gulf of Salamanca, Colombia, Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science*, 65(2), pp. 453-465.

Duarte, L. & García, C., 1999. Diet of the lane snapper, *Lutjanus synagris* (Lutjanidae) in the Gulf of Salamanca, Colombia. *Caribbean Journal of Science*, 35(1-2), pp. 54-563.

Elvir, J. R., 1993. Efecto del Etanol sobre las Membranas Biológicas. *Revista Médica Hondureña*, 61(1), pp. 20-24.

Feria Alvarado, K., Chávez González, R., Torres Rojas, Y. & del Río Rodríguez, R., 2021. Aspectos morfológicos y su influencia en el rol trófico de dos especies simpátricas (*Lagodon rhomboides* y *Archosargus rhomboidalis*) en laguna de Términos, México. *JAINA Costas y Mares ante el Cambio Climático*, 3(1), pp. 41-54.

Fernandes, J. y otros, 2020. Feeding habits of *Lutjanus synagris* (Teleostei: Lutjanidae) in the amazon coast of the northeast region of Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 46(4), p. e592.

Franks, J. S. & VenderKooy, K. E., 2000. Feeding habits of juvenile lane snapper *Lutjanus synagris* from Mississippi coastal waters, with comments on the diet of gray snapper *Lutjanus griseus*. *Gulf and Caribbean Research*, Volumen 12, pp. 11-17.

Freire, J. y otros, 2022. New insight into the reproductive biology and catch of juveniles of the *Lutjanus purpureus* in a portion of the great Amazon reef system off the northern Brazilian coast. *Frontiers in Marine Science*, 9(2022).

Froese, R., 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), pp. 241-253.

Galindo, G., 2005. *Evaluación de tres métodos para estimación del crecimiento basados en el análisis de distribuciones de frecuencias de longitudes*. [Arte] (IPN-CICIMAR).

Gallardo-Cabello, M., Sarabia-Méndez, M., Espino-Barr, E. & Anislado-Tolentino, V., 2010. Biological aspects of *Lutjanus peru* in Bufadero Bay, Michoacán, México: growth, reproduction and condition factors. 45(2), pp. 205-215.

- Gasca, R. & Suárez, E., 1996. *Introducción al estudio del zooplancton marino*. Ciudad de México: Editorial y Litografía Regina de los Ángeles.
- Gayalino, F., Sparte, P. & Pauly, D., 2005. *FiSAT user's manual*. Roma: FAO.
- Gerking, S., 1994. *Feeding Ecology of Fish*. San Diego(California): Academic Press.
- Gibson, R. & Ezzi, I., 1987. Feeding relationships of a demersal fish ass. *Journal of Fish Biology*, Volumen 31, pp. 55-69.
- Gillig, D., Ozuna, T. & Griffin, W., 2000. The value of the Gulf of Mexico recreational red snapper fishery. *Marine Resource Economics*, Volumen 15, pp. 127-139.
- Godfriaux, C. L., 1969. Food of predatory demersal fish in Hauraki Gulf. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 3(4), pp. 518-544.
- Goldstein, H. & Cosseau, M., 1987. Estudios sobre el régimen alimentario del mero (*Acanthistius brasilianus*) y su relación con las caracterpisticas morfométricas del sistema digestivo (Pisces, Fam. Serranidae). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, Volumen 7, pp. 85 - 106.
- Gómez, V., Sánchez, B. & Gómez, J., 2021. Biometría de *Lutjanus peru* (pargo seda) y *Lutjanus guttatus* (pargo de la mancha) (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Montijo, Pacífico de Panamá. *Tecnociencia*, 23(1), pp. 125-142.
- González-Sansón, G. y otros, 2014. Composición por especies y tallas de los peces en la laguna Barra de Navidad, Pacífico central mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), pp. 129-144.
- Goodyear, C., 1988. *Recent trends in the red snapper fishery of the Gulf of Mexico*, Miami: National Marine Fisheries Service.
- Gosner, K., 1971. *Guide to Identification of Marine and Estuarine Invertebrates*. Nueva York: Wiley-Interscience.
- Gulland, J., 1983. *Fish stock assessment. A manual of basic methods*. 1° ed. Chichester: Wiley-Sons.
- Gulland, J., 1983. *Fish stock assessment. A manual of basic methods*. 1° ed. Chichester: Wiley-Interscience.
- Hernández, I., Aguilar, C. & González, G., 2008. Tramas tróficas de peces de arrecifes en la región noroccidental de Cuba. I. Contenido estomacal. *Revista de Biología Tropical*, Volumen 562, pp. 541-555.
- Hile, R., 1936. *Age and growrh of the cisco, Leucichthys artedi (Le sueur), in the lakes of the northeastern highlands, Wisconsin*, Washington: Boletín del Buró de Pesquerías.
- Hyslop, E., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, Volumen 17, pp. 411-429.

Juárez, A., Rojas, J., Mora, C. & Zárate, D., 2006. Los peces. En: *Entornos Veracruzanos: La costa de La Mancha*. 1 ed. Xalapa(Veracruz): Instituto de Ecología, pp. 327 - 340.

Kamukuru, A., Hech, T. & Mgaya, Y., 2005. Effects of exploitation on age, growth and mortality of the blackspot snapper, *Lutjanus fulvivflamma*, at Mafia Island, Tanzania. *Fisheries Management and Ecology*, Volumen 12, pp. 45 - 55.

Katsanevakis, S. & Maravelias, D., 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9(2), pp. 178-187.

Kobelkowsky, A., 2013. Morphology and dissection technique of the kidney of the grey snapper *Lutjanus griseus* (Teleostei: Lutjanidae). *International Journal of Morphology*, 31(2), pp. 553-561.

Kobelkowsky, A. & Castillo-Rivera, M., 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae). *Hidrobiológica*, 5(1-2), pp. 95-103.

Kobelkowsky, A. & Pantoja-Escobar, 2007. Morfología del sistema digestivo de la berrugata *Menticirrhus saxatilis* (Teleostei: Sciaenidae). *Hidrobiológica*, 17(2), pp. 159-168.

Kobelkowsky, A. & Pérez-García, M., 2007. El sistema digestivo de *Elops saurus* (Teleostei: Elopidae). *Vertebrata Mexicana*, Volumen 20, pp. 1-7.

Kobelkowsky, A. & Rojas-Ruiz, M., 2017. Anatomía comparada del sistema digestivo de los lenguados *Syacium papillosum* y *Syacium gunteri* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Revista De Biología Marina y Oceanografía*, 52(2), pp. 255-273.

Krebs, C., 1999. *Ecological methodology*. 2° ed. s.l.:Addison-Wesley.

Lara Domínguez, A. y otros, 2011. Diversidad de peces en los ambientes costeros y plataforma continental. En: *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Veracruz: CONABIO, pp. 505-516.

Lara-Domínguez, A., Day, J., Yáñez-Arancibia, A. & Sáinz-Hernández, E., 2006. A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha lagoon, Gulf of Mexico. En: *Coastal Hydrology and Processes*. Chelsea: Water Resources Publications, pp. 413-422.

Liao, H., Pierce, C. L. & Wahl, D. H., 1995. Relative Weight (Wt) as a Field Assesment Tool: Relationships with Growth, Prey Biomass, and Environmental Conditions. *Transactions of the American Fisheries Society*, Volumen 124, pp. 387-400.

Lindeman, K. y otros, 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species*. [En línea] Available at: <https://www.iucnredlist.org/species/194344/84808558> [Último acceso: 07 Julio 2013].

Longart, Y. y otros, 2015. Estimación de la edad mediante análisis de otolitos en una población de *Dactylopterus volitans*. *Zootecnia*, 33(1), pp. 47-59.

López, A., Durán, W. & Tejera, L., 2003. Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología Acuática*, Issue 20, pp. 73-79.

Lucano-Ramírez, G., Ruíz-Ramírez, S., González-Sansón, G. & Ceballos-Vázquez, B., 2012. Biología reproductiva del pargo *Lutjanus inermis* (Perciformes: Lutjanidae), en el Pacífico central mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 60(1), pp. 393-403.

Lucano-Ramírez, G., Ruíz-Ramírez, S., González-Sansón, G. & Ceballos-Vázquez, B., 2014. Reproductive biology of the yellow snapper, *Lutjanus argentiventris* (Pisces: Lutjanidae), from the Mexican central Pacific. *Ciencias Marinas*, 40(1), pp. 33-44.

Macal-López, K. y otros, 2022. Reproduction of grey snapper (Teleostei: Lutjanidae) in the southern Gulf of Mexico. *Scientia Marina*, 86(4), p. e047.

Maddock, D. & Burton, M., 1999. Gross and histological observations of ovarian development and related condition changes in american plaice. *Journal of Fish Biology*, Volumen 53, pp. 928-944.

Martínez-Andrade, F., 2003. *A comparison of life histories and ecological aspects among snappers (Pisces: Lutjanidae)*. [Arte] (Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College).

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS on Ecology and Evolution*, Abril, 21(4), pp. 178-185.

Mecalco-Hernández, A. y otros, 2018. Variación estacional y nictímera en la distribución del zooplankton dominante en una laguna costera tropical. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 53(1), pp. 39-49.

Miller, T., Crowder, L., Rice, J. & Marshall, E., 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences*, Volumen 45, pp. 1657-1670.

Moguel-Hernández, I. y otros, 2014. Development of digestive enzyme activity in spotted rose snapper, *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) larvae. *Fish Physiology and Biochemistry*, 40(3), pp. 839-848.

Montoya, G. y otros, 2012. Primeros estadios del ciclo de vida de peces nativos del río San Pedro (Cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*, 76(Número especial), pp. 86-100.

Moreno-Casasola, P., 2006. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Primera ed. Xalapa(Veracruz): Instituto de Ecología.

Muhlia-Melo, A., Guerrero-Tortolero, D., Pérez-Urbiola, J. & Campos-Ramos, R., 2003. Results of spontaneous spawning of yellow snapper (*Lutjanus argentiventris*, Peters 1869) reared in inland ponds in La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Fish Physiology and Biochemistry*, Volumen 28, p. 511.

- Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. & van der Velde, G., 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series*, Volumen 194, pp. 55-64.
- Nelson, J., Grande, T. & Wilson, M., 2016. *Fishes of the World*. 5° ed. Chicago: Wiley.
- Nikolsky, G., 1978. *The ecology of fishes*. Decatur(Illinois): Novel Ideas Books & Gifts.
- Pantoja, D., Giarizzo, T. & Isaac, V., 2009. Feeding ecology of juvenile dog snapper *Lutjanus jocu* (Bloch and Shneider, 1801) (Lutjanidae) in intertidal mangrove creeks in Curucá estuary (Northern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 25(6), pp. 1421-1430.
- Parrish, J., 1987. The trophic biology of snappers and groupers. En: *Tropical snappers and groupers: Biology and fisheries management (Ocean resources and marine policy series)*. E.U.A.: Westview Press, pp. 405 - 464.
- Pauly, D. & David, N., 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung*, 28(4), pp. 205-211.
- Peña, R., Dumas, S., Zavala-Leal, I. & Contreras-Olguín, M., 2012. Effect of incubation temperature on the embryonic development and yolk-sac larvae of the Pacific red snapper *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1992). *Aquaculture Research*, 45(3), pp. 519-527.
- Pimentel, C. & Joyeux, J., 2010. Diet and food partitioning between juveniles of mutton *Lutjanus analis*, dog *Lutjanus jocu* and lane *Lutjanus synagris* snappers (Perciformes: Lutjanidae) in a mangrove-fringed estuarine environment. *Journal of Fish Biology*, Volumen 76, pp. 2299-2317.
- Pinkas, L., Oliphant, M. S. & Iverson, I. L., 1971. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna and Bonito in California Waters. *Fish Bulletin*, Issue 152, p. 105.
- Piñón, A., Amezcua, F. & Duncan, N., 2009. Reproductive cycle of female yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Pisces, Actinopterygii) in the SW Gulf of California: gonadic stages, spawning seasonality and length at sexual maturity. *Journal of Applied Ichthyology*, Volumen 25, pp. 18-25.
- Pita, C., Gamito, S. & Erzini, K., 2002. Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ría Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondylusoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *Journal of Applied Ichthyology*, 18(2002), pp. 81-86.
- Renán, X., Trejo-Martínez, J., Caballero-Arango, D. & Brulé, T., 2015. Growth stanzas in an Epinephelidae-Lutjanidae complex: considerations to length-weight relationships. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), pp. 175-187.
- Richards, W. J., 2006. *Early Stages of Atlantic Fishes*. Primera ed. s.l.:Taylor & Francis.

Ricklefs, R. E. & Travis, J., 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, Abril, Volumen 97, pp. 321-338.

Rico-Gray, V. & Lot-Helgueras, A., 1983. Producción de hojarasca del manglar de la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biótica*, 8(3), pp. 295-301.

Rivera-Velázquez, G., Salgado-Ugarte, I., Soto, L. & Naranjo, E., 2010. Un estudio de caso en el análisis de la distribución de frecuencias de tallas de *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) mediante el uso de estimadores de densidad por kernel. *Latin American Journal of Aquatic Research*, Volumen 2, pp. 201-209.

Rocha-Olivares, A., 1998. Age, growth, mortality and population characteristics of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, off the southeast coast of Baja California, Mexico. *Fisheries Bulletin*, Volumen 96, pp. 562 - 574.

Rocha-Olivares, A. & Gómez-Muñoz, V., 1993. Validación del uso de otolitos para determinar la edad del Huachinango del Pacífico *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae), en la Bahía de La Paz y aguas adyacentes. *Ciencias Marinas*, 19(3), pp. 321 - 331.

Rojas-Herrera, A. A., Mascaró, M. & Chiappa-Carrara, X., 2004. Hábitos alimentarios de los peces *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 52(4), pp. 959-971.

Rojas-Herrera, A. & Chiappa-Carrara, X., 2002. Hábitos alimenticios del flamenco *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México. *Ciencias Marinas*, 28(2), pp. 133-147.

Rojas, J., 1997b. Dieta del "pargo colorado" *Lutjanus colorado* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 45(3), pp. 1173-1183.

Rojas, J., 1997. Fecundidad y épocas de reproducción del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44/45(3/1), pp. 477-187.

Rojas, R., Maravilla, E. & Chicas, F., 2004. Hábitos alimentarios del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Los Cóbamos y Puerto La Libertad, El Salvador. *Revista de Biología Tropical*, 52(1), pp. 163 - 170.

Romero Peral, F. y otros, 2022. *Cuadernillo artes de pesca para recaptura de peces escapados*. San Vicente del Raspeig: Universidad de Alicante. Departamento de Ciencias del Mar y Biología Aplicada.

Rooker, J., 1995. Feeding ecology of the schoolmaster snapper *Lutjanus apodus* (Walbaum), from southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 56(3), pp. 881-894.

Rosenblatt, M., 1956. Remarks on some nonparametric estimates of a density function. *The Annals of Mathematical Statistics*, 27(3), pp. 832-837.

Salgado-Ugarte, I., 2002. *Suavización no paramétrica para análisis de datos*. Ciudad de México: FES ZARAGOZA-DGAPA.

Salgado-Ugarte, I., Gómez-Márquez, J. & Peña-Mendoza, B., 2005. *Métodos actualizados para análisis de datos biológico-pesqueros*. Iztapalapa(Ciudad de México): FES Zaragoza.

Salgado-Ugarte, I. & Saito-Quezada, V., 2020. *Métodos cuantitativos computarizados para biología pesquera*. Iztapalapa(Ciudad de México): FES Zaragoza.

Salgado-Ugarte, I., Shimizu, M. & Taniuchi, T., 1996. ASH, warping and kernel density estimation for univariate data. *Stata Technical Bulletin*, 5(26), pp. 23-31.

Sámano-Zapata, J., Vega-Cendeja, M. & Hernández de Santillana, M., 1998. *Ecología Alimenticia e Interacción Trófica del Pargo Mulato Lutjanus griseus (Linnaeus, 1758) y de la Rubia Lutjanus synagris (L., 1758) de la Costa Noroccidental de la Península de Yucatán, México*, Fort Pierce: Gulf and Caribbean Fisheries Institute.

Santamaría, A. & Chávez, E., 1999. Evaluación de la pesquería de Lutjanus peru (Pisces: Lutjanidae) de Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 47(3), pp. 571-580.

Santamaría-Miranda, A., Elorduy-Garay, J., Villalejo-Fuerte, M. & Rojas-Herrera, A., 2003. Desarrollo gonadal y ciclo reproductivo de Lutjanus peru (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 51(2), pp. 489-502.

Santamaría-Miranda, A., Saucedo-Lozano, M., Herrera-Moreno, M. & Apún-Molina, J., 2005. Hábitos alimenticios del pargo amarillo Lutjanus argentiventris y del pargo rojo Lutjanus colorado (Pisces: Lutjanidae) en el norte de Sinaloa, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40(1), pp. 33-44.

Sarabia-Méndez, M., Gallardo-Cabello, M., Espino-Barr, E. & Anislado-Tolentino, V., 2010. Characteristics of population dynamics of Lutjanus guttatus (Pisces: Lutjanidae) in Bufadero Bay, Michoacán, Mexico. *Hidrobiológica*, 20(2), pp. 147-157.

Shipp, R. L. & Bortone, S. A., 2009. A Perspective of the Importance of Artificial Habitat on the Management of Red Snapper in the Gulf of Mexico. *Reviews in Fisheries Scienc*, 17(1), pp. 41-47.

Silverman, B., 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Londres: Chapman & Hall.

Snyder, D., 1983. Fish eggs and larvae. En: *Fisheries Techniques*. Bethesda(Maryland): American Fisheries Society, p. 468.

Soto, R., Mejía-Arana, F., Palacios, J. & Kazuhito, H., 2009. Reproducción y crecimiento del pargo mancha Lutjanus guttatus (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), pp. 125-131.

- Soto-Rojas, R. L., Hernández-Noguera, L. A. & Vega-Alpizar, J. L., 2018. Parámetros poblacionales y hábitos alimenticios del pargo mancha (*Lutjanus guttatus*) en el Área Marina de Pesca Responsable Paquera-Tambor, golfo de Nicoya, Costa Rica. *Uniciencia*, 32(2), pp. 96-110.
- Sparre, P. & Venema, S., 1997. *Introducción a la evaluación de los recursos pesqueros tropicales, parte 1: Manual*. Roma: FAO.
- Spiegel, M., Schiller, J. & Srinivasan, R., 1995. *Probabilidad y estadística*. s.l.:McGraw-Hill.
- Starck, W., 1971. Biology of gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) in the Florida Keys. En: *Investigations on the gray snapper, Lutjanus griseus. Studies in Tropical Oceanography*. Miami(Florida): University of Miami Press, pp. 11-150.
- Stearns, S., 1992. *The evolution of life histories*. s.l.:Oxford University Press.
- Thompson, R. & Munro, J., 1974. The biology, ecology and bionomics of the snapper, Lutjanidae. En: *Caribbean coral reef fishery resources*. Filipinas: ICLARM, pp. 94-100.
- Tjørve, K. & Tjørve, E., 2017. The use of Gompertz models in growth analyses and new Gompertz model approach: An addition to the Unified-Richards. *PLoS ONE*, 12(6), p. e0178691.
- Torrescano-Castro, C., Lara-Mendoza, R., Torres-Covarrubias, L. & Cortés-Hernández, M., 2016. Composición de la ictiofauna capturada en la pesquería artesanal de la Isla Isabel (sureste del Golfo de California), México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(4), pp. 792-799.
- Vázquez, R., Rodríguez, J., Abitia, L. & Galván, F., 2008. Food habits of the yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) (Percoidei: Lutjanidae) in La Paz Bay, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(2), pp. 295-302.
- Vega, A., Robles, Y. & Gody, K., 2015. El papel de los manglares como criaderos de pargo (Lutjanidae) en el Golfo de Chiriquí. *Tecnociencia*, 17(2), pp. 109 - 123.
- Villéger, S., Ramos, J., Flores, D. & Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), pp. 1512-1522.
- Wetherbee, B. & Cortes, E., 2004. Food consumption and feeding habits. En: *Biology of sharks and their relatives*. Boca Raton: CRC Press, pp. 223-244.
- Wilson, J. & Castro, L., 2011. Morphological diversity of the gastrointestinal tract in fishes. En: *The multifunctional gut of fish*. 1° ed. Londres: Elsevier, pp. 1-55.
- Wootton, R. J., 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Londres: Springer.
- Zar, J., 1984. *Biostatistical Analysis*. Segunda ed. Nueva York: Prentice-Hall.
- Zar, J., 2010. *Bioestatistical analysis*. 5° ed. s.l.:Prentice Hall.

La humanidad tiene tres características fundamentales para realizar sus sueños: energía, recursos y tiempo.

En la juventud, se tiene energía y tiempo, pero no se tienen los recursos propios para llevar a cabo los sueños; en fin, eres joven, aún queda tiempo.

En la madurez, se conserva la energía, ya se tiene recursos propios, pero a costa del tiempo; no debería haber problema, se está trabajando para cumplir los sueños.

En la vejez, se han conseguido recursos, el tiempo aún sobra, pero la energía se nos ha ido... ¿cómo es que llegamos aquí?

Cuando pienses que no tienes recursos, recuerda que no todos los sueños requieren de ellos o necesitan muy pocos. Cuando sientas que el tiempo no te alcanza, aprovecha cada segundo, cada uno de ellos es valioso, incluso para descansar. Cuando la energía te falle, recuerda que en algún momento verás hacia atrás y dirás “¿por qué no di tan solo un poco más en aquel entonces?”

Luis Guillermo Constante Pérez

ANEXO

Artículo publicado, ver en la página siguiente.

Diversity, seasonal and diel distribution of snappers (Lutjanidae: Perciformes) in a tropical coastal inlet in the southwestern Gulf of Mexico

Correspondence:
Manuel Castillo-Rivera
crma@xanum.uam.mx

 Luis Guillermo Constante-Pérez^{1,2},  Manuel Castillo-Rivera¹ and  Alejandra Serrato-Díaz³

Submitted July 24, 2021

Accepted May 19, 2022

by Fernando Gibran

Epub June 24, 2022

Snappers are marine fishes, but juveniles of many species migrate to estuaries, using these systems as nursery areas. The purpose of this study was to know the environmental factors mainly related to the migration patterns of lutjanids in La Mancha lagoon inlet. During 19 months, 24-hour cycles were performed monthly, taking samples every two hours (442 samples). Environmental variables recorded *in situ* and with regional records such as rainfall, atmospheric temperature and day length were considered. Genetic barcoding (COI) was used to validate species identity. Significant differences were evaluated by PERMANOVA and a Canonical Correspondence Analysis was used to determine the importance of environmental variables. Six species were recorded and the most abundant showed significant differences among months, with migration patterns during the warm-rainy season. Day length, salinity and rainfall (two of them with regional incidence) were the variables significantly associated with the distribution of the species. The abundance of *Lutjanus analis*, *L. jocu*, and *L. cyanopterus* was inversely associated with the length of daylight and directly related to rainfall, while *L. synagris* and *L. griseus* showed segregation along a salinity gradient. Thus, migration patterns were mainly correlated with factors of regional coverage and greater seasonal influence.

Keywords: Atmospheric Temperature, Competition, Photoperiod, Water Level, Zooplankton.

Online version ISSN 1982-0224

Print version ISSN 1679-6225

Neotrop. Ichthyol.

vol. 20, no. 2, Maringá 2022

¹ Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida San Rafael Atlixco, 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, Mexico. (LGCP) consper_luisg@xanum.uam.mx, (MCR) crma@xanum.uam.mx (corresponding author).

² PhD Program, Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana, Avenida San Rafael Atlixco, 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, Mexico.

³ Laboratorio Divisional de Biología Molecular, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida San Rafael Atlixco, 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, Mexico. alej@xanum.uam.mx.

Los pargos son peces marinos, pero los juveniles de muchas especies migran a los estuarios, utilizándolos como áreas de crianza. El propósito del estudio fue conocer los factores ambientales principalmente relacionados con los patrones de migración de lutjánidos en la boca de la laguna La Mancha. Durante 19 meses se realizaron ciclos de 24 horas, tomando muestras cada dos horas (442 muestras). Se consideraron variables ambientales registradas *in situ* y con registros regionales tales como lluvias, temperatura atmosférica y duración del día. Se utilizó código de barras genético (COI) para validar la identidad de las especies. Diferencias significativas fueron evaluadas por PERMANOVA y un Análisis de Correspondencia Canónica permitió determinar la importancia de las variables ambientales. Se registraron seis especies y las más abundantes mostraron diferencias significativas entre meses, con patrones de migración durante la época cálida-lluviosa. La duración del día, la salinidad y la precipitación (dos con incidencia regional) fueron las variables asociadas significativamente a la distribución de las especies. La abundancia de *Lutjanus analis*, *L. jocu* y *L. cyanopterus* estuvo inversamente asociada con la duración del día y directamente con las lluvias, mientras que *L. synagris* y *L. griseus* mostraron segregación a lo largo de un gradiente de salinidad. Así, los patrones de migración se correlacionaron principalmente con factores de cobertura regional y de mayor influencia estacional.

Palabras clave: Competencia, Efecto de Marea, Fotoperiodo, Temperatura Atmosférica, Zooplancton.

INTRODUCTION

Snappers (Lutjanidae) are marine fishes that occur in tropical and subtropical oceans, mostly bottom-associated, occurring from shallow inshore areas to depths of about 550 m, mainly over reefs or rocky outcrops. However, juvenile stages of some species enter estuaries and the lower reaches of rivers. They are mostly carnivores with nocturnal activity and spawning is also apparently at night (Anderson, 2002; McEachran, Fechhelm, 2005; Castillo-Rivera *et al.*, 2020).

The Lutjanidae family includes about 110 species (Nelson *et al.*, 2016), of which 16 species in six genera occur in the Gulf of Mexico (Anderson, 2002; McEachran, Fechhelm, 2005). Twelve of these species have been recorded on the continental shelf of Veracruz State in Mexico, although only seven of them have been recorded in estuarine systems (Lara-Domínguez *et al.*, 2011).

In this sense, for a better evaluation of the diversity and temporal distribution patterns of fishes in an area, a greater sampling effort is necessary, increasing the number of months sampled, as well as sampling throughout the 24-h cycle. Indeed, in many studies of estuarine communities it has been observed that during the twilight or at night, a greater number of fish species is caught due to their foraging activity (Ley, Halliday, 2007; Castillo-Rivera *et al.*, 2017). For this reason, surveys that also considered night and twilight samples can provide a better understanding of fish richness and abundance

(Hagan, Able, 2008; Castillo-Rivera *et al.*, 2017).

Seasonal and diel changes in the relative abundance of fish species may be influenced by constant fluctuations in environmental factors. Traditionally, environmental variables that are recorded *in situ*, such as water temperature and salinity, and dissolved oxygen levels, have been considered. However, environmental variables with regional rather than local coverage can also play an important role, as has been observed for currents (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2011; Castillo-Rivera *et al.*, 2020), wind effects (Bruno *et al.*, 2013, 2015; Souza *et al.*, 2018), photoperiod (Capossela *et al.*, 2013; Garcia, Pessanha, 2018), and rainfall (Bruno *et al.*, 2013; Castillo-Rivera *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2018). Indeed, species abundance patterns at the local scale are likely to be influenced by environmental processes that operate at both the local and regional scales (Alonso Aller *et al.*, 2014; Valesini *et al.*, 2014; Hayduk *et al.*, 2019).

Although snapper adults inhabit the marine environment, larvae and juveniles of many species migrate to estuaries, where they may spend their first life stages, using these systems as nursery areas (Anderson, 2002; Serrano *et al.*, 2011; Lustosa-Costa *et al.*, 2020). In this sense, the contribution of the current study is to know what are the main environmental factors related to the migration patterns of lutjanids in an estuary.

In this way, it was hypothesized that snapper migration patterns to estuarine systems may be more related to seasonal variations in environmental factors than to diel variations in these factors. Our main objective was, through a high-frequency temporal sampling, to determine the diversity of lutjanids, and to evaluate the relationship of environmental factors with the seasonal and diel distribution patterns of these species at the inlet of La Mancha lagoon.

MATERIAL AND METHODS

Study area. La Mancha lagoon is located in Veracruz State, Mexico (19°33'55" – 19°35'44"N and 96°22'41" – 96°23'39"W), in the southwestern Gulf of Mexico. It is a small system, with an area of ~1.6 km² and bordered by mangrove forest. At its northeastern end, the system opens to the ocean via an inlet that discharges through a sand barrier, showing a seasonal pattern of open/close, which is regulated by the tides and freshwater discharge (Lara-Domínguez *et al.*, 2006).

The region has a warm sub-humid climate (Köppen climate classification: Aw2), with mean monthly rainfall between 12.8 mm in February and 265.8 mm in August, including a warm-rainy season (mean values > 100 mm from June to October) and a dry season (mean values < 60 mm from November to May). In La Mancha lagoon, the abundance of zooplankton and chlorophyll *a* show two peaks: one during August–October and another in February–March (Contreras-Espinosa *et al.*, 2005; Mecalco-Hernández *et al.*, 2018).

Data collection. In a sandy habitat within the lagoon, for 19 months, 24-hour cycles of collection activities were carried out, taking samples every two hours, simultaneously, and monthly, at two sites, one at 325 m and the other at 225 m from the inlet system (a total of 442 samples) (Fig. 1). The samples were taken with a beach seine net (37 m long, 1.2 m deep and 1 cm mesh size). The net was pulled 50 m parallel to the shore

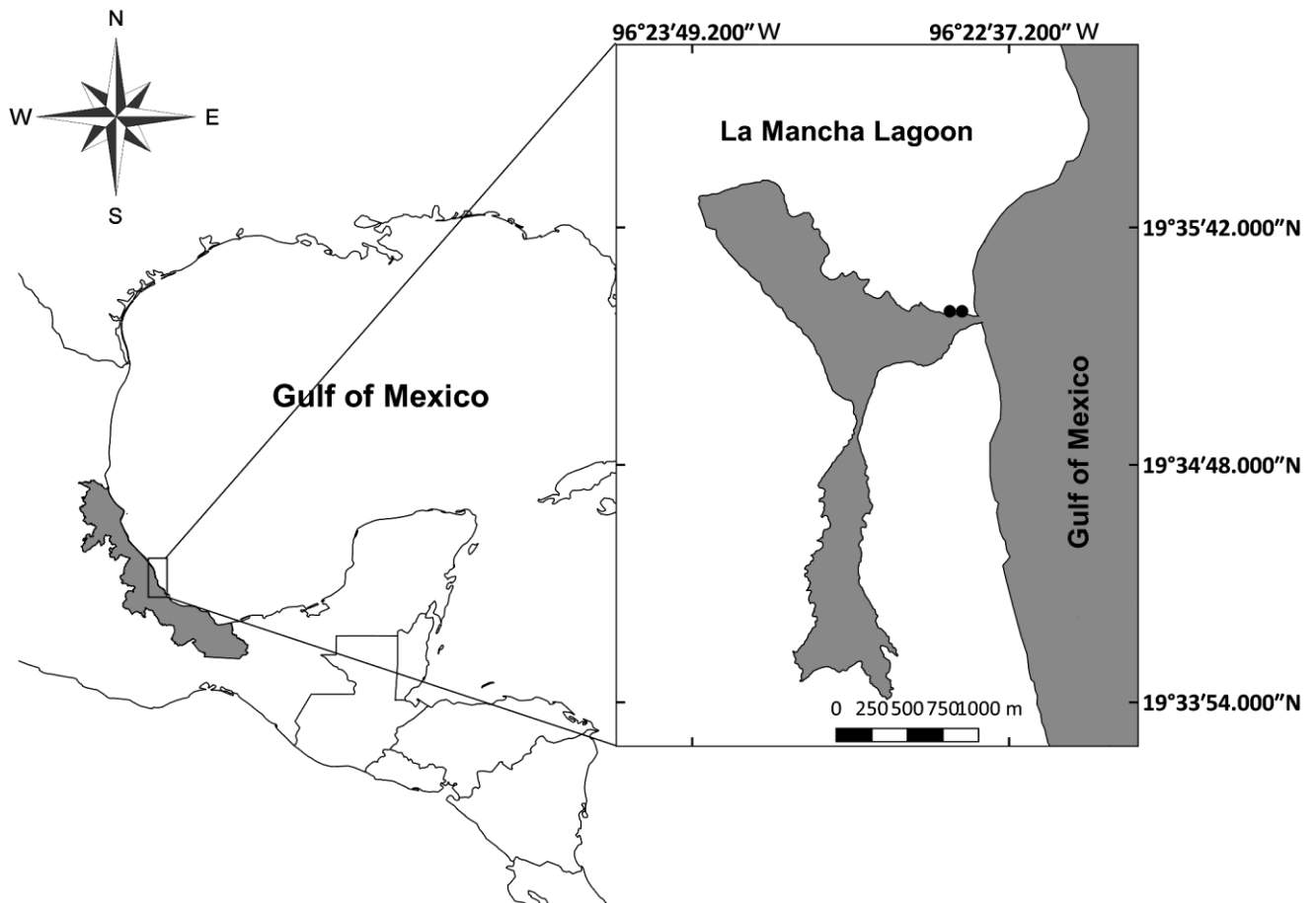


FIGURE 1 | Geographical location of La Mancha lagoon and sampling points (black circles).

and covered an approximate sampling area of 1,500 m² (gear length x haul distance). Immediately after their capture, some fish individuals were processed and frozen for DNA analysis and the others were anesthetized (clove oil solution) and posteriorly fixed with 10% formalin and preserved with 70% ethanol. The individuals were identified according to Anderson (2002), counted, and measured (Total length – TL and Standard length – SL) in the laboratory. One specimen of each species was cataloged and deposited in the fish collection of the Department of Biology, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI-CI).

In each sampling, the time of day, water salinity (ATAGO S-10E Refractometer), water temperature, dissolved oxygen (YSI 550A DO Instrument), chlorophyll *a* (spectrophotometric method, SCOR, 1966), and zooplankton biomass (circular trawl with 150 µm mesh net and volumetric method) were recorded *in situ*. Additionally, the monthly averages of rainfall were considered, as well as the duration of daylight hours for each sampling day and the water level (tidal stage effect) for each sampling time, all recorded for the study period (regional data for the state from Veracruz). The monthly averages (corresponding to 60 years: 1951–2010) of the atmospheric temperature were also considered (SMN, 2020).

DNA analyses. Particularly for snappers, it should be noted that juveniles and young adults could be difficult to identify taxonomically, since most species share meristic and overlap in morphometrics. Therefore, the use of DNA barcodes has been suggested, especially when rare and common species coexist and share a similar appearance (Victor *et al.*, 2009). Therefore, 47 specimens (including at least one specimen per species) were used for DNA analysis to validate species identity using genetic barcoding (mtDNA, partial sequence of cytochrome oxidase subunit I – COI). For each of these individuals, tissue samples collected from caudal fins were preserved in molecular grade 95% ethanol. The extraction, amplification, and sequencing protocols were in accordance with Castillo-Rivera *et al.* (2020). The sequence electropherogram was edited in MEGA-X and was compared with the database of BOLD Systems. A sequence of each registered snapper species was submitted to GenBank database.

Statistical analyses. For the most abundant species (> 10% of relative abundance), two-way univariate PERMANOVA was used to assess significant differences in the number and size of fish, with months and diel periods (day, twilight, and night) as fixed factors, followed by *posteriori* pair-wise comparisons among factor levels. In the same way, the environmental variables recorded *in situ* were analyzed. PERMANOVA is a routine based on a resemblance measure, generally highly appropriate, because most ecological data (being counts of abundances of species) tend to be overdispersed, with a substantial proportion of zeros. This method is also robust because uses multiple random permutations to obtain P-values, thus normality and homogeneity of variances are directly implied by the permutation procedure (Anderson, 2001; Anderson *et al.*, 2008). These analyses were performed using Euclidean distance (on square root transformed data), and permuted residuals under a reduced model, Type III (maximum permutations = 999). The square-root transformation is used most frequently with count data, which often follows a Poisson distribution (Gotelli, Ellison, 2004), as in the present case. These analyses were performed using PRIMER v7 (Clarke, Gorley, 2015).

For ordination purposes, according to Lepš, Šmilauer (2003), a Detrended Correspondence Analysis (DCA) was first calculated, which showed that the gradient lengths for the first two axes were 3.121 and 3.340 respectively. These values suggested that the use of unimodal ordination methods is appropriate. Thus, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was applied to the abundance matrix of all species (dependent set) and to the environmental data matrix (independent set). Rare species were downweighted according to ter Braak, Šmilauer (2002). CCA is an appropriate ordination technique designed to describe and visualize differential habitat preferences of species via an ordination diagram. Thus, this method explores the correspondence between species distribution and environmental factors. The significance of these factors was determined using 499 unrestricted Monte Carlo permutations. Correlations between environmental variables and species-derived sample scores (inter-set correlations) were used to determine correspondence between these data sets (ter Braak, Šmilauer, 2002). These analyses were performed using the package CANOCO ver. 4.5.

RESULTS

Environmental variables that characterized the system are shown in Tab. 1. All of them showed differences between months and between diel periods (Tab. 2). Pair-wise comparisons showed that the significantly higher monthly values were for temperature during June–October, for salinity in November–December and July–August of the second year, and for dissolved oxygen during June–May and January–March of the second year. A significant pulse was reached for chlorophyll *a* in June–July and for zooplankton biomass in January (dominated by copepods) and August (dominated by decapod larvae). Diel variation shown that temperature, dissolved oxygen, and chlorophyll *a* presented significantly higher values during daylight hours, while salinity and zooplankton biomass shown the highest values at night and twilight. The inlet of the lagoon was closed during January–March and the tidal cycle was mainly diurnal with high tides at 04:00 h from March to August and at 16:00 h from September to February.

A total of 272 individuals of *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758), 95 of *L. synagris* (Linnaeus, 1758), 64 of *L. analis* (Cuvier, 1828), 41 of *L. jocu* (Bloch & Schneider, 1801), seven of *L. cyanopterus* (Cuvier, 1828) and one of *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791) were caught. The catalog numbers of each specimen deposited in the fish collection were: *L. griseus* (UAMI-CI 356), *L. synagris* (UAMI-CI 359), *L. analis* (UAMI-CI 352), *L. jocu* (UAMI-CI 357), *L. cyanopterus* (UAMI-CI 354) and *O. chrysurus* (UAMI-CI 361). The COI sequences of the 47 specimens selected for DNA analysis, which included at least one specimen per species (24 *L. griseus*, four *L. synagris*, 14 *L. analis*, three *L. jocu*, one *L. cyanopterus*, and one *O. chrysurus*), confirmed the identity of species. For these specimens, the overall genetic identities ranged from 99% to 100%. In addition, a DNA sequence of each species was submitted to the GenBank database under the following accession numbers: KU314762 for *L. griseus*, KU314765 for *L. synagris*, KU314763 for *L. analis*, KX119130 for *L. jocu*, KX119131 for *L. cyanopterus* and KU314764 for *O. chrysurus*.

TABLE 1 | Mean values, standard deviations (SD), and range of environmental parameters of La Mancha lagoon, recorded throughout the 19 months of sampling.

	Mean±SD	Range
Salinity	22.53±9.36	5–40
Water temperature (°C)	28.01±2.92	20.9–34.7
Dissolved oxygen (mg/L)	5.38±1.12	2.1–8.8
Chlorophyll <i>a</i> (mg/m ³)	12.88±29.30	0.05–299.4
Zooplankton (mL/m ³)	7.38±10.11	0.0–49.0
Water level (tidal effect, cm)	6.62±18.17	-23.06–61.42

TABLE 2 | Univariate two-way PERMANOVA to test the effects of months and diel period (daytime, twilight, and nighttime) on the *in situ* environmental variables studied. Significant P values are shown in bold.

Source of variance	df	MS	Pseudo-F	P (permuted)
Salinity				
Months	18	1392.00	88.03	0.001
Diel	2	69.18	4.375	0.023
Months x Diel	36	60.27	3.811	0.001
Residual	385	15.81		
Water temperature				
Months	18	126.49	56.30	0.001
Diel	2	18.66	8.306	0.001
Months x Diel	36	1.812	0.806	0.761
Residual	385	2.247		
Dissolved oxygen				
Months	18	14.301	29.455	0.001
Diel	2	2.184	4.498	0.013
Months x Diel	36	0.855	1.761	0.007
Residual	385	0.486		
Chlorophyll <i>a</i>				
Months	18	1765.6	3.171	0.018
Diel	2	4075.4	7.320	0.006
Months x Diel	36	1243.0	2.232	0.022
Residual	385	556.77		
Zooplankton				
Months	18	1055.4	30.798	0.001
Diel	2	151.38	4.417	0.014
Months x Diel	36	101.04	2.949	0.001
Residual	385	34.268		

The monthly variation of the relative abundances showed that the three most abundant snapper species enter the system during the warm-rainy season, which presents the longest periods of daylight (June–October) (Fig. 2). This variation showed differences among the monthly mean values (Tab. 3). According to a posteriori pair-wise comparisons, the significantly highest monthly mean values of abundance throughout the 19 months were in July of the first year and October of the second year for *L. griseus*, while for *L. synagris* these were during July and August of the second year. For *L. analis* the significantly higher monthly mean values were in September and October of the second year. In this way, a segregation pattern was observed, in which *L. griseus* occurs

mainly in June–August Of the first year (when the mean salinity is less than 27) and *L. synagris* in June–August Of the second year (when salinity mean is greater than 32). The main entry Of *L. analis* was in September–October Of the second year (mean salinity around 25) (Fig. 2A). For the three species, there was no interaction between the month and diel period factors, indicating independence of each factor. Day length was longer in June–July and rainfall peaked in August–September in both years, while during these periods mean salinity was higher in the second year (Fig. 2B).

At the diel level, Only *L. griseus* showed differences in abundance among diel periods with a pulse from 16:00 to 18:00 h (Fig. 3). Pair-wise comparisons showed that the mean values during the day and twilight hours were higher than those at night. By contrast, *L. synagris* and *L. analis* did not show differences among diel periods (Tab. 3). Individuals Of *L. cyanopterus* and *O. chrysurus* were captured Only during twilight and night hours.

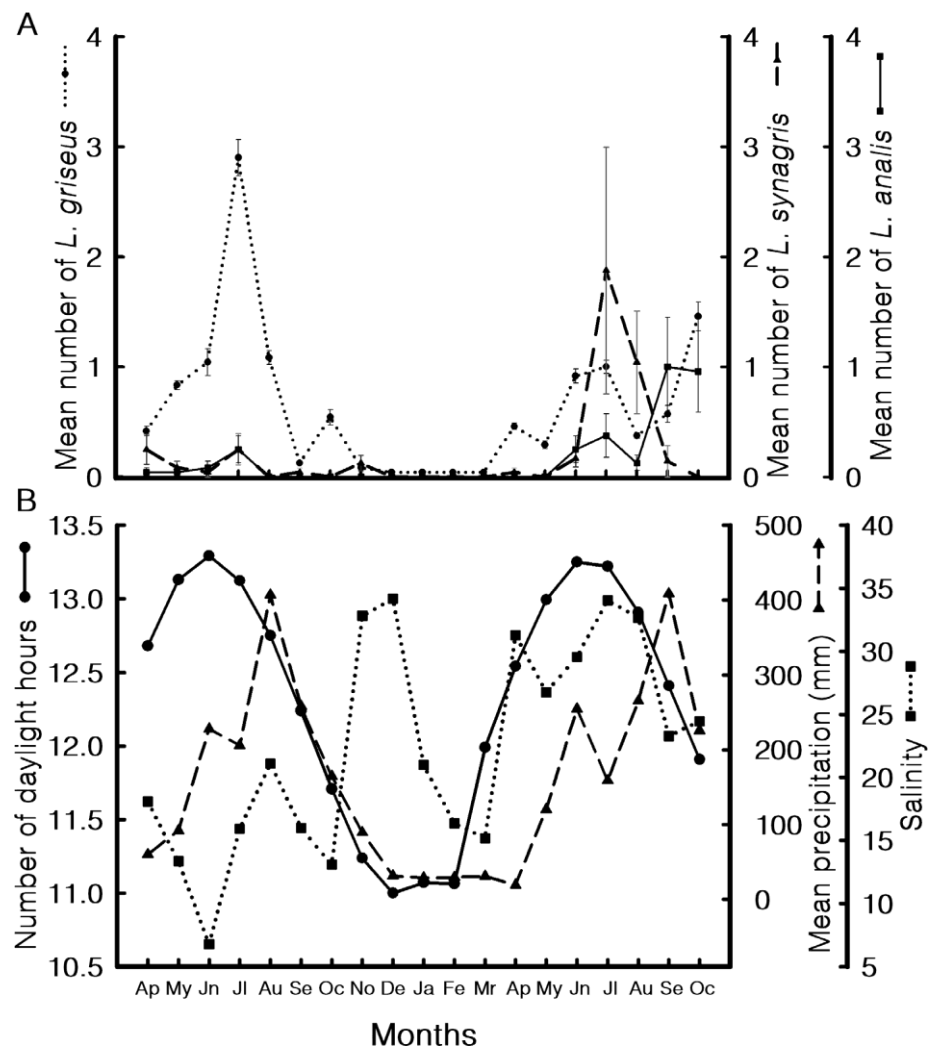


FIGURE 2 | Monthly variation of: **A.** Mean and standard error values of the three most abundant lutjanid species, and **B.** Values of the main environmental conditions studied in the study area.

TABLE 3 | Univariate two-way PERMANOVA to test the effects of months and diel period (daytime, twilight, and nighttime) on species abundance. Significant P values are shown in bold.

Source of variance	df	MS	Pseudo-F	P (permuted)
<i>Lutjanus griseus</i>				
Months	18	2.287	6.039	0.001
Diel	2	1.621	4.280	0.017
Months x Diel	36	0.512	1.352	0.132
Residual	385	0.379		
<i>Lutjanus synagris</i>				
Months	18	0.686	3.898	0.002
Diel	2	0.036	0.205	0.820
Months x Diel	36	0.221	1.255	0.210
Residual	385	0.176		
<i>Lutjanus analis</i>				
Months	18	0.376	3.159	0.004
Diel	2	0.013	0.109	0.919
Months x Diel	36	0.145	1.218	0.183
Residual	385	0.119		

The range and mean values of TL (mm) were: *L. griseus* (19–254, $\bar{x}$ = 131.89), *L. synagris* (21–160, $\bar{x}$ = 56.21), *L. analis* (21–172, $\bar{x}$ = 64.85), *L. jocu* (19–254, $\bar{x}$ = 131.89), *L. cyanopterus* (161–391, $\bar{x}$ = 181.71), *O. chrysurus* (76.08). The three most abundant species showed significant differences in size among months (P 's = 0.001) and according to multiple comparison tests, the smaller individuals of *L. griseus* were recorded during October, while the smallest of *L. synagris* and *L. analis* were recorded in July and October. Regarding diel variation, only the length of *L. synagris* showed differences between diel periods (P = 0.001), with the larger individuals collected during the night and twilight hours.

The first two canonical axes were significant (P = 0.002 and P = 0.018) and jointly explained 88.3% in "species-environment relation" of the total cumulative variance (Fig. 4). The species-environment correlation coefficients of these two axes were 0.567 and 0.454, respectively. In the tri-plot of this analysis, the length and direction of arrows indicate the relative importance and direction that each factor has on the species ordination. As inlet state and diel period (daytime, twilight, and nighttime) are

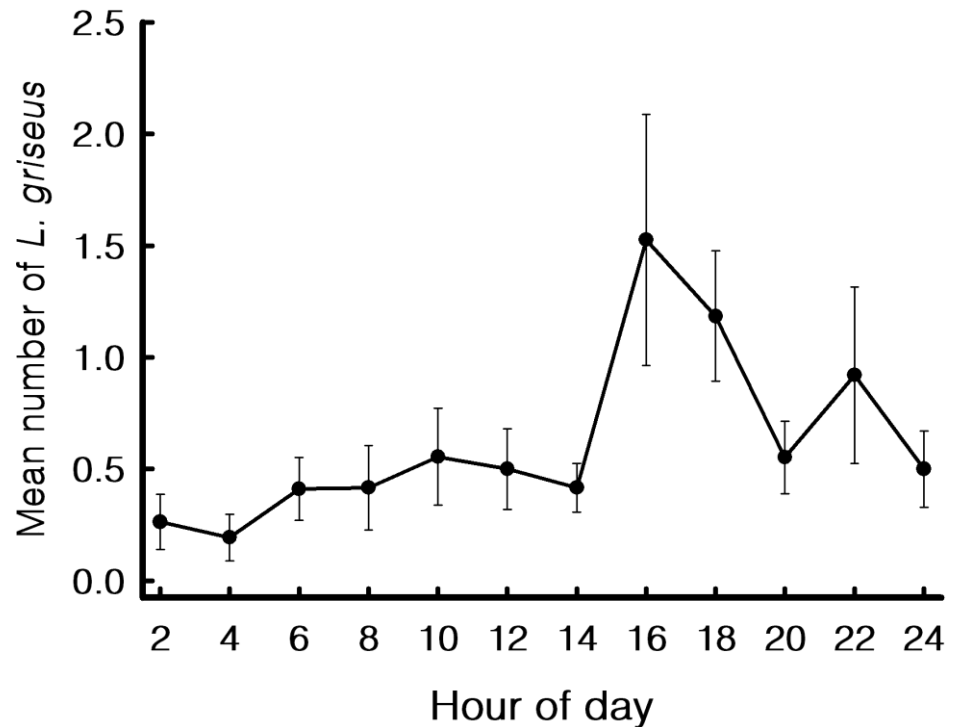


FIGURE 3 | Mean number and standard error of *Lutjanus griseus* abundance by hour of day at the inlet of La Mancha lagoon.

Ordinal variables, the corresponding vector indicates, in the direction of the arrows, a preference for Open inlet and day period, respectively. According to significance tests derived from CCA, only daylight hours of each diel cycle, water salinity and mean monthly rainfall were the environmental variables related to the species distribution (Tab. 4). These environmental factors also showed high values of inter-set correlations. According to ter Braak, Šmilauer (2002), the variance inflation factors (VIF) showed that the measurements are not strongly correlated.

Although zooplankton biomass, mean atmospheric temperature and water level show relatively high correlations with the first or second axis, these variables did not have a significant effect on species distribution. Furthermore, chlorophyll *a*, diel effect, water temperature and dissolved oxygen had a negligible importance on the species distribution (P 's > 0.50).

These results reveal a main ordination gradient related to daylight hours, and in the opposite direction to rainfall (Fig. 4). In this sense, the abundance of *L. analis*, *L. jocu* and *L. cyanopterus* was inversely associated with the duration of daylight and directly related to rainfall. High water levels also seem to be positively linked to the abundance of these species. Another major trend, nearly perpendicular to the first, was related to a salinity gradient, in which *L. synagris* was mainly related to higher salinities, while in the opposite way, *L. griseus* was mainly associated with relatively lower salinities (Fig. 5).

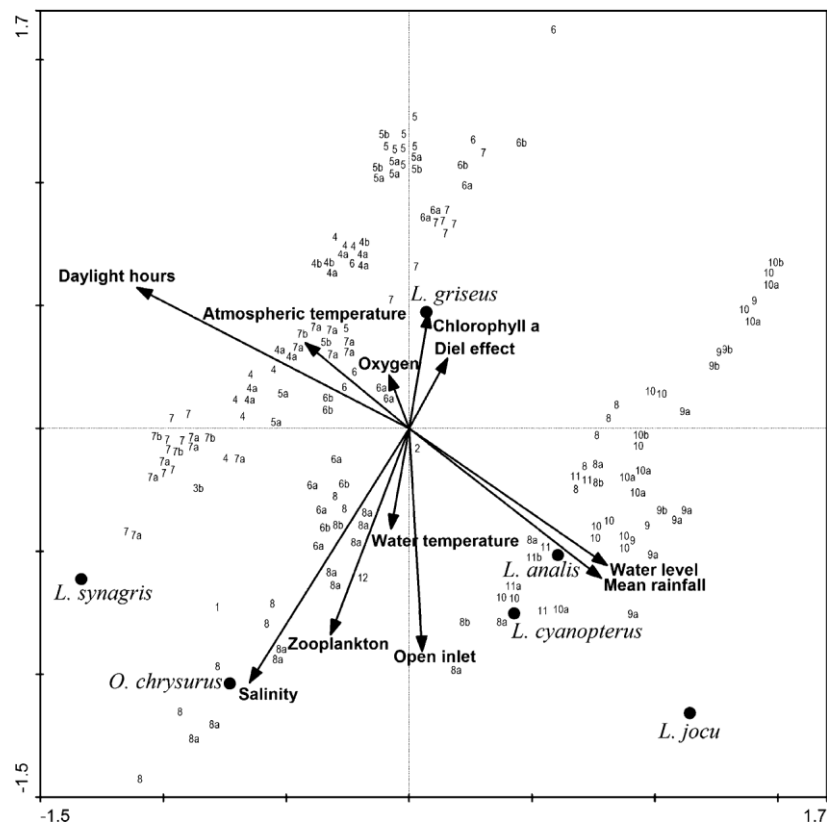


FIGURE 4 | Canonical Correspondence Analysis tri-plot of species, samples (months represented by numbers; letters “a” and “b” represent night and twilight samples, respectively, and the absence of letter represents daytime samples) and environmental variables (arrows). Diel periods were considered to be in a light-dark gradient in an ordinal scale with values of 2 (day), 1 (twilight), and 0 (night).

TABLE 4 | Inter-set correlations between environmental factors and species scores, significance of these factors (unrestricted Monte Carlo permutations), and variance inflation factors (VIF), from Canonical Correspondence Analysis. Significant P values are shown in bold.

Environmental factors	Inter-set correlations			
	Axis 1	Axis 2	P(permuted)	VIF
Daylight hours	-0.386	0.184	0.002	8.416
Salinity	-0.227	-0.332	0.002	3.294
Mean rainfall	0.273	-0.196	0.002	3.570
Zooplankton	-0.111	-0.270	0.078	1.327
Atmospheric temperature	-0.148	0.112	0.112	7.682
Day/twilight/night effect	0.054	0.091	0.530	1.185
Dissolved oxygen	-0.029	0.070	0.612	3.486
Open inlet	0.019	-0.291	0.654	2.858
Water level	0.281	-0.179	0.718	2.431
Chlorophyll a	0.027	0.151	0.78	1.271
Water temperature	-0.026	-0.132	0.828	4.734

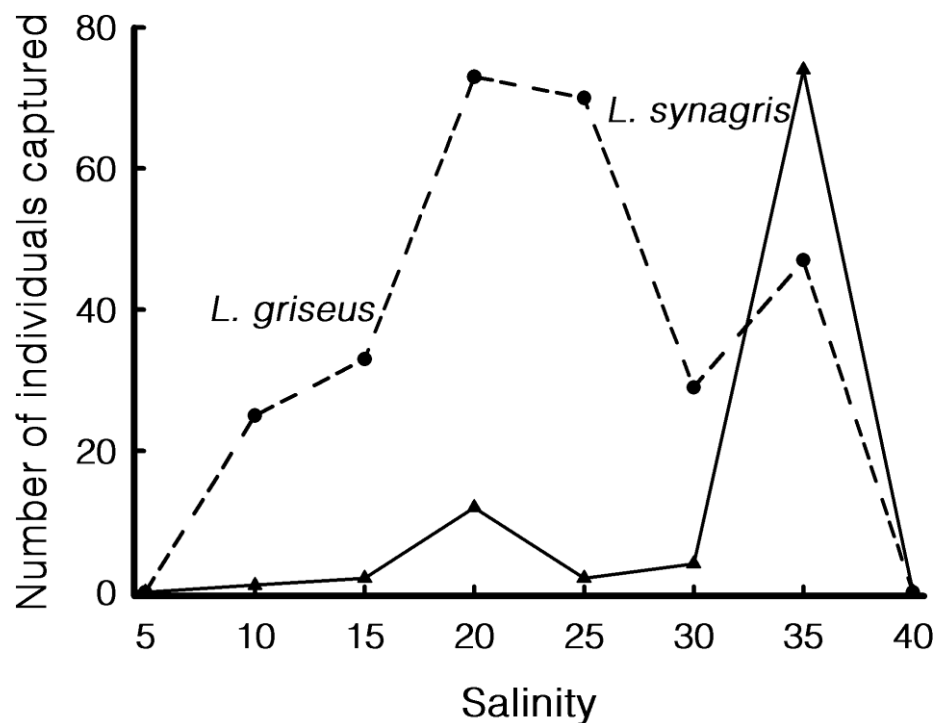


FIGURE 5 | Number of individuals captured of the two most abundant species, *Lutjanus griseus* and *L. synagris*, according to a salinity gradient.

DISCUSSION

Considering that the length at first maturity of these species varies from 225 to 520 mm (García-Cagide *et al.*, 1994), the individuals captured by us were mostly juveniles. Thus, although adults of most snapper species are associated with reefs, juvenile of several species of lutjanids are known to enter brackish waters (Anderson, 2002; Chen, 2017), as observed herein. In this way, six species of snapper were recorded, all confirmed by DNA barcoding (COI). In particular, the capture of *O. chrysurus* represents one of the few records of this species for estuarine systems in the southwestern Gulf of Mexico (Castillo-Rivera *et al.*, 2020). Thus, La Mancha lagoon is the system with the highest number of snapper species recorded in all estuarine environments of the southern Gulf of Mexico (Lara-Domínguez *et al.*, 2011), mainly due to intensive sampling used by us, both seasonal and diel.

Seasonal migration of snapper species to the lagoon occurred mainly during the summer and early autumn, when the smallest individuals of *L. griseus*, *L. synagris*, and *L. analis* were recorded (July and October). During this period, longer daytime, higher atmospheric temperature, and heavy rainfall characterized the study area. In this sense, CCA results showed that the variables with a higher seasonal incidence (daytime length, salinity, and rainfall) had a significant correlation with the abundance of the lutjanid species.

Seasonal ecological effects caused by photoperiod and temperature are often considered minimal in tropical regions (Castillo-Rivera, 2013; Souza *et al.*, 2018; Whitfield, 2021). However, although the difference in daylight length throughout the year was only 2:18 h (13:18 h in June and 11:00 h in December), this seasonal variation of the photoperiod (*i.e.*, day length) in the study area was the factor with the highest correlation value with the abundance of lutjanid species. The importance of the length of day is that it can act as a stimulus (along with changes in water temperature), for migration, reproduction and feeding. For estuarine fish, photoperiod and temperature have been shown to affect larval growth and survival (Sirois, Dodson, 2000), sexual maturity (Wang *et al.*, 2001; Guèye *et al.*, 2013), migration and residence within the estuary (Capossela *et al.*, 2013; Garcia, Pessanha, 2018). Thus, as in many species, the photoperiod can act as a cue for seasonal migration. In this sense, the migration within the lagoon of *L. analis*, *L. jocu* and *L. cyanopterus* was linked to shorter days, and the migration of *L. griseus* and *L. synagris* was associated with longer periods of daylight.

Regarding salinity, a segregation of the two most abundant species was observed along a gradient, in which *L. griseus* was more abundant at lower salinities (< 27), while this species was slightly displaced by *L. synagris* at higher salinities (> 32). Salinity has important direct effects on the distribution of fish in estuarine areas (Barletta *et al.*, 2005; Whitfield, 2021), as well as indirectly through the modification of the result of biotic interactions, such as competition between species (Pessanha, Araújo, 2003; Castillo-Rivera, Kobelkowsky, 2000; Whitfield, 2021). In relation to interspecific competition for resources, it is relatively common for eurytopic species to be weaker competitors, while stenotopic species are stronger competitors. In general, *L. griseus* has been found to possess similar or higher osmoregulatory capabilities compared to many euryhaline species (especially compared with *Lutjanus* species), and thus should be considered an euryhaline species (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Serrano *et al.*, 2011). In contrast, in the current study, *L. synagris* was found more regularly under euhaline conditions. In this context, the observed segregation between these species may also be related to osmoregulatory capabilities and metabolic costs. Thus, in a low salinity range, metabolic costs are significantly lower for *L. griseus* (Wuenschel *et al.*, 2005), whereas *L. synagris* will require more energy simply to maintain itself, putting it at a serious competitive disadvantage with *L. griseus*. In a high salinity range, *L. griseus* requires more energy for daily maintenance and less is available for other biological functions (Wuenschel *et al.*, 2005), whereas metabolic costs may be lower for *L. synagris* and its abundance in number may be greater than that of *L. griseus*.

Rainfall and associated runoff constitute an important environmental drive of fish abundance in tropical estuarine communities (Castillo-Rivera, 2013; Andrade *et al.*, 2015; Castillo-Rivera *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2018). In general, higher rainfall in tropical latitudes increases river discharge and riverine freshwater runoff, and brings an increased amount of allochthonous organic matter and dissolved nutrients to systems, leading to higher primary productivity and food availability. Thus, an increase in food resources would favor juvenile individuals entering the estuarine system for food (Castillo-Rivera *et al.*, 2010; Garcia, Pessanha, 2018).

Although zooplankton biomass and water level did not have a significant effect, these variables tended to have some importance on migration patterns. Zooplankton biomass showed a significant pulse in August and the migration of *L. synagris* and *O. chrysurus*

may be favored when this resource is abundant. Indeed, planktonic crustaceans are dominant in the diet of juveniles of these species (e.g., Sierra, 1997; Lustosa-Costa *et al.*, 2020). Similarly, flood and high tide, when the inlet is open, can be primarily used by *L. analis*, *L. cyanopterus*, and *L. jocu* to enter the estuarine system.

CCA also revealed negligible importance of environmental variables recorded *in situ*, such as water temperature, dissolved oxygen, and chlorophyll *a*, even though these variables showed differences between months and between diel periods. In the same way, the diel variability also seems to be of little importance. Thus, although the less abundant species were recorded exclusively at twilight and night hours, only *L. griseus* showed differences among diel periods (with greater abundance in the late afternoon and dusk). This may be related to migrations at dusk from their daytime shelter sites to the lagoon at night to feed, as has been observed for lutjanid species in other coastal environments (Nagelkerken *et al.*, 2000; Ley, Halliday, 2007).

Thus, the migration patterns of lutjanid species into La Mancha lagoon were mainly correlated with variables of greater seasonal influence (i.e., day length, salinity and rainfall), present during the warm-rainy period (summer and early autumn). Two of these environmental variables (day length and rainfall) have regional rather than local coverage. In this sense, the variables with regional records had the same or more importance than the variables recorded *in situ*, so the environmental processes operating at local and regional scales may act synergistically on the distribution patterns at the local scale.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Luis Guillermo Constante-Pérez had the support of the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), through the scholarship: CVU-637206. Constructive comments on the manuscript from two anonymous reviewers were very valuable.

REFERENCES

- **Alonso Aller E, Gullström M, Eveleens Maarse FKJ, Gren M, Nordlund LM, Jiddawi N, Eklöf JS.** Single and joint effects of regional- and local-scale variables on tropical seagrass fish assemblages. *Mar Biol.* 2014; 161:2395–405. <http://doi.org/10.1007/s00227-014-2514-7>
- **Anderson MJ.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 2001; 26(1):32–46. <http://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- **Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR.** PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-e: Plymouth, UK; 2008.
- **Anderson WD.** Lutjanidae. In: Carpenter KE, editor. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 3: Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication; 2002. p.1479–504.

- **Andrade H, Santos J, Ixquiac MJ.** Ecological linkages in a Caribbean estuary bay. *Mar Ecol Prog Ser.* 2015; 533:29–46. <https://doi.org/10.3354/meps11342>
- **Barletta M, Barletta-Bergan A, Saint-Paul U, Hubold G.** The role of salinity in structuring the fish assemblages in tropical estuaries. *J Fish Biol.* 2005; 66(1):45–72. <http://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00582.x>
- **ter Braak CJF, Šmilauer P.** CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows. User's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, New York; 2002.
- **Bruno DO, Barbini SA, Díaz Astarloa JM, Martos P.** Fish abundance and distribution patterns related to environmental factors in a choked temperate coastal lagoon (Argentina). *Braz J Oceanogr.* 2013; 61(1):43–53. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592013000100005>
- **Bruno DO, Cousseau MB, Díaz Astarloa JM, Acha EM.** Recruitment of juvenile fishes into a small temperate choked lagoon (Argentina) and the influence of environmental factors during the process. *Sci Mar.* 2015; 79(1):43–55. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04085.02A>
- **Capossela KM, Fabrizio MC, Brill RW.** Migratory and within-estuary behaviors of adult Summer Flounder (*Paralichthys dentatus*) in a lagoon system of the southern mid-Atlantic Bight. *Fish B-NOAA.* 2013; 111(2):189–201. <http://doi.org/10.7755/FB.111.2.6>
- **Castillo-Rivera M.** Influence of rainfall pattern in the seasonal variation of fish abundance in a tropical estuary with restricted marine communication. *J Water Resource Prot.* 2013; 5(3):311–19. <http://doi.org/10.4236/jwarp.2013.53A032>
- **Castillo-Rivera M, Kobelkowsky A.** Distribution and segregation of two sympatric *Brevoortia* species (Teleostei: Clupeidae). *Estuar Coast Shelf Sci.* 2000; 50(1):593–98. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0588>
- **Castillo-Rivera M, Zárate-Hernández R, Ortiz-Burgos S, Zavala-Hurtado J.** Diel and seasonal variability in the fish community structure of a mud-bottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. *Mar Ecol-Evol Persp.* 2010; 31(4):633–42. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00394.x>
- **Castillo-Rivera M, Ortiz-Burgos S, Zárate-Hernández R.** Temporal changes in species richness and fish composition in a submerged vegetation habitat in Veracruz, Mexico. *Acta Ichthyol Piscat.* 2017; 47(1):23–32. <http://doi.org/10.3750/AIEP/01997>
- **Castillo-Rivera M, Constante-Pérez LG, Serrato-Díaz A.** First record and DNA barcode for *Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae) from a coastal lagoon in the southwestern Gulf of Mexico. *Lat Am J Aquat Res.* 2020; 48(3):492–96. <http://doi.org/10.3856/vol48-issue3-fulltext-2404>
- **Castro-Aguirre JL, Espinosa-Pérez H, Schmitter-Soto JJ.** Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. México: Limusa; 1999.
- **Chen Y.** Fish resources of the Gulf of Mexico. In: Ward CH, editor. Habitats and biota of the Gulf of Mexico: Before the deepwater horizon oil spill, Vol. II. New York: Springer; 2017. p.869–1038. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3456-0_1
- **Clarke KR, Gorley RN.** PRIMER v7: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E; 2015.
- **Contreras-Espinosa F, Rivera-Guzmán NE, Segura-Aguilar R.** Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. *Hidrobiológica.* 2005; 15(3):299–310. Available from: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972005000300006
- **Garcia AFS, Pessanha ALM.** Temporal dynamics of tidal mudflat fish assemblages in north-eastern Brazil: short and medium-term variations. *J Mar Biol Assoc UK.* 2018; 98(7):1745–55. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001199>
- **García-Cagide A, Claro R, Koshelev BV.** Reproducción. In: Claro R, editor. Ecología de los peces marinos de Cuba. México: Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba, Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO); 1994. p.187–262.
- **Gotelli NJ, Ellison AM.** A primer of ecological statistics. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates; 2004.
- **Guèye M, Kantoussan J, Tine M.** The impact of environmental degradation on reproduction of the black-chinned tilapia

- Sarotherodon melanotheron* from various coastal marine, estuarine and freshwater habitats. *CR Biol.* 2013; 336(7):342–53. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crv.2013.05.004>
- **Hagan SM, Able KW.** Diel variation in the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuaries Coasts.* 2008; 31:33–42. <http://dx.doi.org/10.1007/s12237-007-9018-3>
 - **Hayduk JL, Hacker SD, Henderson JS, Tomas F.** Evidence for regional-scale controls on eelgrass (*Zostera marina*) and mesograzers community structure in upwelling-influenced estuaries. *Limnol Oceanogr.* 2019; 64(3):1120–34. <http://doi.org/10.1002/lno.11102>
 - **Lara-Domínguez AL, Day JW, Yáñez-Arancibia A, Sáinz-Hernández E.** A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha lagoon, Gulf of Mexico. In: Singh VP, Xu YJ, editors. *Coastal Hydrology and Processes.* Chelsea: Water Resources Publications; 2006. p.413–22.
 - **Lara-Domínguez AL, Franco-López J, Bedia-Sánchez C, Abarca-Arenas LG, Díaz-Ruiz S, Aguirre-León A, González-Gándara C, Castillo-Rivera M.** Diversidad de peces en los ambientes costeros y plataforma continental. In: Cruz Aragón C, editor. *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado.* Xalapa: CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, AC; 2011. p.505–16.
 - **Lepš J, Šmilauer P.** Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. New York: Cambridge University Press; 2003.
 - **Ley JA, Halliday IA.** Diel variation in mangrove fish abundances and trophic guilds of northeastern Australian estuaries with a proposed trophodynamic model. *B Mar Sci.* 2007; 80(3):681–720. Available from: <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2007/00000080/00000003/art00016#>
 - **Lustosa-Costa SY, Duarte MRN, Araújo PRV, Pessanha ALM.** Resource partitioning among juvenile snappers in a semi-arid estuary in north-eastern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK.* 2020; 100(5):807–16. <https://doi.org/10.1017/S0025315420000375>
 - **McEachran JD, Fechhelm JD.** Fishes of the Gulf of Mexico. Volume 2: Scorpaeniformes to Tetraodontiformes. Austin, Texas: University of Texas Press; 2005.
 - **Mecalco-Hernández Á, Castillo-Rivera MA, Sanvicente-Añorve L, Flores-Coto C, Álvarez-Silva, C.** Variación estacional y nocturna en la distribución del zooplancton dominante en una laguna costera tropical. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 2018; 53(1):39–49. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572018000100039>
 - **Nagelkerken I, Dorenbosch M, Verberk WCEP, Cocheret de la Morinière E, van der Velde G.** Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Mar Ecol Prog Ser.* 2000; 194:55–64. <https://doi.org/10.3354/meps194055>
 - **Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH.** Fishes of the world. 5th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons; 2016.
 - **Pessanha ALM, Araújo FG.** Spatial, temporal and diel variations of fish assemblages at two sandy beaches in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Estuar Coast Shelf Sci.* 2003; 57(5–6):817–28. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00411-0](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00411-0)
 - **Sanvicente-Añorve L, Sánchez-Ramírez M, Ocaña-Luna A, Flores-Coto C, Ordóñez-López U.** Metacommunity structure of estuarine fish larvae: the role of regional and local processes. *J Plankton Res.* 2011; 33(1):179–94. <http://doi.org/10.1093/plankt/fbq098>
 - **Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR).** Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Monographs on Oceanographic Methodology. France, UNESCO; 1966.
 - **Serrano X, Serafy J, Grosell M.** Osmoregulatory capabilities of the gray snapper, *Lutjanus griseus*: salinity challenges and field observations. *Mar Freshw Behav Phy.* 2011; 44(3):185–96. <http://dx.doi.org/10.1080/10236244.2011.585745>
 - **Servicio Meteorológico Nacional (SMN).** Normales climatológicas por estado [Internet]. México; 2020. Available from: <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=ver>
 - **Sierra LM.** Relaciones tróficas de los juveniles de cinco especies de pargo (Pisces: Lutjanidae) en Cuba. *Rev Biol Trop.* 1997; 45(1):499–506. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/30659>

- **Sirois P, Dodson JJ.** Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. Mar Ecol Prog Ser. 2000; 203:233–45. <https://doi.org/10.3354/meps203233>
- **Souza CD, Batista VS, Fabr   NN.** What are the main local drivers determining richness and fishery yields in tropical coastal fish assemblages? Zoologia. 2018; 35:e12898. <https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e12898>
- **Valesini FJ, Tweedley JR, Clarke KR, Potter IC.** The importance of regional, system-wide and local spatial scales in structuring temperate estuarine fish communities. Estuaries Coasts. 2014; 37:525–47. <http://doi.org/10.1007/s12237-013-9720-2>
- **Victor BC, Hanner R, Shivji M, Hyde J, Caldwell C.** Identification of the larval and juvenile stages of the Cubera Snapper, *Lutjanus cyanopterus*, using DNA barcoding. Zootaxa. 2009; 2215:24–36. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2215.1.2>
- **Wang HY, Weng CF, Tu MC, Lee SC.** Synchronization of plasma sexual steroid concentrations and gonadal cycles in the sleeper, *Eleotris acanthopoma*. Zool Stud. 2001; 40:14–20. Available from: zoolstud.sinica.edu.tw/Journals/40.1/14.pdf
- **Whitfield AK.** Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? Environ Biol Fish. 2021; 104:517–28. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01085-9>
- **Wuenschel MJ, Jugovich AR, Hare JA.** Metabolic response of juvenile gray snapper (*Lutjanus griseus*) to temperature and salinity: Physiological cost of different environments. J Exp Mar Biol Ecol. 2005; 321(2):145–54. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.01.009>

AUTHORS' CONTRIBUTION

Luis Guillermo Constante-P  rez: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Software, Validation, Writing-Original draft, Writing-review and editing.

Manuel Castillo-Rivera: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Resources, Software, Supervision, Validation, Writing-Original draft, Writing-review and editing.

Alejandra Serrato-D  az: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Supervision, Validation, Writing-Original draft, Writing-review and editing.

ETHICAL STATEMENT

All biological collections were authorized and approved by the Cooperativa Pesquera La Mancha (fishermen's cooperative).

COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

HOW TO CITE THIS ARTICLE

- **Constante-P  rez LG, Castillo-Rivera M, Serrato-D  az A.** Diversity, seasonal and diel distribution of snappers (Lutjanidae: Perciformes) in a tropical coastal inlet in the southwestern Gulf of Mexico. Neotrop Ichthyol. 2022; 20(2):e220009. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0009>

Neotropical Ichthyology

OPEN ACCESS



This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Distributed under Creative Commons CC-BY 4.0

   2022 The Authors.
Diversity and Distributions Published by SBI



Official Journal of the
Sociedade Brasileira de Ictiologia



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00145

Matrícula: 2183801963

Historia de vida y ecología trófica de juveniles de especies de pargos (Perciformes: Lutjanidae) de la laguna La Mancha, Veracruz.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 14:00 horas del día 15 del mes de marzo del año 2024 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA
DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DIAZ
DR. RAUL ENRIQUE LARA MENDOZA
DR. YASSIR EDEN TORRES ROJAS
DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: LUIS GUILLERMO CONSTANTE PEREZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



Luis Guillermo Constante

LUIS GUILLERMO CONSTANTE PEREZ
ALUMNO

REVISÓ

MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA

VOCAL

DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DIAZ

VOCAL

DR. RAUL ENRIQUE LARA MENDOZA

VOCAL

DR. YASSIR EDEN TORRES ROJAS

SECRETARIO

DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE