



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

**VARIACIÓN ESTACIONAL Y NICTÍMERA DE LA ABUNDANCIA DE LAS
ANCHOAS (ENGRAULIDAE) DE LA LAGUNA LA MANCHA, VERACRUZ,
MÉXICO**

Tesis

Que para obtener el grado de Maestra en Biología

Presenta:

Biól. Guadalupe Morgado Dueñas

Director:

Dr. Manuel Castillo Rivera

Noviembre 2019

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT.

El presente proyecto de tesis se desarrolló en el laboratorio de peces del Departamento de Biología, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, dentro del Proyecto de Investigación “Ecología de poblaciones y comunidades de peces”, con el financiamiento de la UAM-I.

El Jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Guadalupe Morgado Dueñas

El día 27 de noviembre del año 2019

Comité Tutorial y Jurado

Tutor: Dr. Manuel Castillo Rivera

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'M. Castillo', written over a horizontal line.

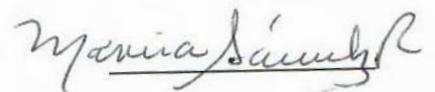
Asesor: Dra. María del Rocío Zárate Hernández

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'M. Zárate', written over a horizontal line.

Asesor: Héctor Marcos Montes Domínguez

A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'H. Montes', written over a horizontal line.

Sinodal: Dra. Marina Sánchez Ramírez

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'Marina Sánchez', written over a horizontal line.

Sinodal: Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'J. Schmitter', written over a horizontal line.

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a mi familia, Enrique Morgado Sánchez, Teresa Dueñas Gómez, Mariana Morgado Dueñas y Brenda Iris Gutiérrez Cruz por haberme apoyado incondicionalmente y alentado siempre a seguir en este camino, independientemente de si creían que era lo más adecuado o no.

Agradezco a los profesores que me acompañaron a lo largo del proceso y me ayudaron a concluirlo, pero principalmente a mi director Manuel Castillo Rivera por todo su apoyo, entusiasmo y por la confianza de depositó en mí.

También agradezco a mis amigos, incluidos mis compañeros del laboratorio con quienes en poco tiempo entable una gran amistad, enfatizando a Guillermo Constante, Monserrat Martínez y Omar Beltrán, por haber hecho todo más fácil y divertido cada día, además de darme ánimos cada vez que los necesitaba.

Finalmente agradezco a la UAM-I por haberme dado la oportunidad y el espacio para desarrollarme y crecer profesionalmente, y a CONACyT por el financiamiento otorgado, lo que me permitió dedicarme a este proyecto de tiempo completo.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	7
Justificación	11
Pregunta de investigación	11
Hipótesis	11
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
Metodología	12
Área de estudio	12
Trabajo de campo	13
Análisis de datos	15
Resultados	17
Discusión	38
Conclusiones	51
Literatura citada	52
Anexo	65



Resumen

Las anchoas son peces con importancia biológica y económica, de igual manera que los sistemas estuarino-lagunares, los cuales se caracterizan por tener una gran variabilidad ambiental. El objetivo de esta tesis fue conocer los factores responsables de las fluctuaciones temporales en la abundancia de las anchoas en la laguna costera La Mancha, Veracruz, teniendo como hipótesis que las variaciones estacionales de los factores ambientales serían las más importantes. En un solo punto cercano a la boca del sistema durante luna nueva, se realizaron ciclos de muestreo de 24 horas cada mes de mayo 2012 a octubre 2013. Los peces se recolectaron cada dos horas (con réplica) durante cada ciclo de 24 horas, usando un chinchorro playero con 1 cm de luz de malla. Simultáneamente se registraron las variables abióticas salinidad, temperatura del agua y oxígeno disuelto, y las variables bióticas clorofila *a* y densidades de zooplancton y fitoplancton. Además, se consideraron promedios mensuales de variables histórico-regionales como precipitación, temperatura atmosférica, horas luz y mareas. Se identificaron siete especies correspondientes a cuatro géneros: *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lamprotaenia*, *A. lyolepis*, *Cetengraulis edentulus*, *Anchoviella perfasciata* y *Engraulis eurystole*. Todas las especies mostraron diferencias significativas en su abundancia en número a nivel estacional (*A. mitchilli*: $PseudoF= 12.258$, $p=0.0001$; *A. hepsetus*: $PseudoF= 7.3802$, $p=0.0001$; *A. lamprotaenia*: $PseudoF= 7.332$, $p=0.0001$; *A. lyolepis*: $PseudoF= 1.8474$, $p= 0.0379$; *C. edentulus*: $PseudoF= 4.1521$, $p=0.0001$) mientras a nivel nictímero solamente *A. mitchilli* ($PseudoF= 42.053$, $p=0.0001$; *A. lamprotaenia* ($PseudoF= 39.628$, $p=0.0001$) y *C. edentulus* ($PseudoF=25.525$, $p=0.0001$) mostraron diferencias, siendo más abundantes en la noche. De acuerdo con un análisis canónico de correspondencia, las variables ambientales (principalmente la salinidad y la precipitación), resultaron ser significativamente más importantes que las variables bióticas. Además, la fluctuación estacional de estas variables tuvo una influencia mayor que la variación nictímera en la determinación de la abundancia de las especies.



Abstract

Anchovies are fish with biological and economic importance, in the same way as estuarine-lagoon systems, which are characterized by great environmental variability. The aim of this thesis was to know the factors responsible for temporal fluctuations in the abundance of anchovies, in the La Mancha coastal lagoon, Veracruz, with the hypothesis that seasonal variations of environmental factors would be the most important. At a single point near the mouth of the system during new moon, 24-h sampling cycles were carried out each month from May 2012 to October 2013. Fish were collected every two hours (with replication) during each 24-h cycle, using a seine net with 1 cm mesh. Simultaneously, the abiotic variables salinity, water temperature and dissolved oxygen, and the biotic variables chlorophyll *a*, zooplankton and phytoplankton densities were recorded. Also, monthly averages of historical-regional variables such precipitation, atmospheric temperature, daylight hours and tides were considered. Seven species corresponding to four genera were identified: *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lamprotaenia*, *A. lyolepis*, *Cetengraulis edentulus*, *Anchoviella perfasciata*, and *Engraulis eurystole*. All species showed significant differences in their abundance in number at the seasonal level (*A. mitchilli*: $PseudoF= 12.258$, $p=0.0001$; *A. hepsetus*: $PseudoF= 7.3802$, $p=0.0001$; *A. lamprotaenia*: $PseudoF= 7.332$, $p=0.0001$; *A. lyolepis*: $PseudoF= 1.8474$, $p= 0.0379$; *C. edentulus* $PseudoF= 4.1521$, $p=0.0001$), while at diel level only *A. mitchilli* ($PseudoF= 42.053$, $p=0.0001$), *A. lamprotaenia* ($PseudoF= 39.628$, $p=0.0001$) and *C. edentulus* ($PseudoF= 25.525$, $p=0.0001$) show differences, being more abundant at night. According to a canonical correspondence analysis, environmental variables (mainly salinity and precipitation) turned out to be significantly more important than biotic variables. Moreover, the seasonal fluctuation of these variables had a greater influence than the diel variation in the determination of species abundance.



Introducción

Los peces presentan una gran cantidad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas lo que les ha permitido dominar prácticamente cualquier hábitat acuático, como océanos, mares, ríos, lagunas, estuarios y pequeños cuerpos de agua intermitentes (Moyle & Cech, 1996). Tal es su nivel de éxito, que son el grupo más diverso dentro de los vertebrados, abarcando aproximadamente la mitad de todo el grupo, con 85 órdenes y 536 familias (Nelson *et al.*, 2016).

La familia Engraulidae (orden Clupeiformes) contiene 17 géneros (Froese & Pauly, 2018) y aproximadamente 152 especies a nivel mundial (Eschmeyer & Fong, 2017), de los cuales, según Nizinski & Munroe (2002), dos géneros y nueve especies están presentes en el Atlántico mexicano. De éstas, cuatro se encuentran en el Caribe mexicano, dos en el Golfo de México y tres en ambas zonas.

Las anchoas son peces de cuerpo fusiforme, cuyo tamaño va de los 10 a los 50 cm de longitud. Se caracterizan por tener un hocico prominente que sobrepasa el ápice de la mandíbula inferior (Whitehead *et al.*, 1988; Nizinski & Munroe, 2002). La mayoría de las especies son marinas, aunque algunas son salobres y dulceacuícolas. Se distribuyen en las costas de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, principalmente en aguas tropicales y templadas. La mayoría de las especies se alimentan de zooplancton y materia orgánica en suspensión (filtradoras), mientras que otras son de hábitos carnívoros (Nizinski & Munroe, 2002; Froese & Pauly, 2018).



Los engráulidos son un grupo muy importante desde el punto de vista biológico y económico, ya que muchas de las especies son explotadas comercialmente para alimento o para la fabricación de otros productos consumidos por el hombre, por ejemplo, filetes de anchoa o harina de pescado, inclusive en algunos países como Uruguay y Argentina son una de las principales fuentes de ingresos económicos en el sector pesquero, ya que se exportan grandes cantidades (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; Madureira *et al.*, 2009). Además, por el hecho de ser consumidores de plancton, son el enlace entre la producción primaria y los peces depredadores de nivel trófico superior, lo que permite el flujo de la red trófica; de esta manera, pueden controlar la productividad en estuarios y su nivel de biomasa puede limitar la producción íctica (Wang & Houde, 1995; Díaz-Avalos *et al.*, 2003). Diversas especies pertenecientes a esta familia frecuentemente se encuentran dentro de los grupos de peces más abundantes de las zonas costeras, tanto en estadios juveniles como adultos, ocupando diferentes áreas de la zona dependiendo de sus requerimientos en la etapa del ciclo vital en la que se encuentren (Araújo *et al.*, 2008).

Los sistemas estuarino-lagunares son sitios muy importantes económicamente debido a que suelen ser la principal fuente de alimento e ingreso económico de los pobladores locales; también tienen una gran importancia ecológica ya que, gracias a su alto nivel de producción primaria, fungen como sitios de crianza, reproducción, alimentación y resguardo de muchas formas de vida, además de que son zonas de transición entre el ambiente terrestre y acuático, por lo que contienen una gran variedad de hábitats (McLusky & Elliott, 1981). Por lo anterior, estas áreas normalmente se caracterizan por



tener un amplio espectro de biodiversidad (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009; Lara-Domínguez *et al.*, 2011a); sin embargo, ésta es menor que la del agua dulce o la del mar, debido a que sus comunidades se ven afectadas principalmente por el ambiente físico, el cual es muy cambiante en estos sitios, y por lo tanto, pocas son las especies capaces de tolerar tales cambios (Costanza *et al.*, 1993; Trush *et al.*, 2013). El estado de Veracruz cuenta con una gran cantidad de cuerpos de agua estuarino-lagunares, los cuales ocupan aproximadamente 116,600 ha. Entre ellos destacan las lagunas de Pueblo Viejo, Tamiahua, Tampamachoco, La Mancha, Alvarado, Sontecomapan y El Ostión, por mencionar algunas (Contreras-Espinosa, 2006).

La Mancha es un sistema estuarino-lagunar cuyas características morfológicas, profundidad, clima y aportes temporales y permanentes de agua dulce, salada y de sedimentos generan patrones que determinan el nivel de producción primaria y secundaria (Juárez *et al.*, 2006). Debido a diversas características físicas y a que alberga una gran diversidad de biota, incluyendo varias especies en alguna categoría de riesgo, fue decretada, junto con la laguna El Llano, como sitio Ramsar el 02 de febrero del 2004 (Ramsar, 2019).

Numerosos estudios han demostrado que la estructura, diversidad y distribución de las comunidades y poblaciones se ven afectadas por cambios en los ciclos estacionales y nictímeros de variables ambientales (Castillo-Rivera *et al.*, 2010), modificando su conducta y sus actividades (David & Closs, 2003; Castillo-Rivera *et al.*, 2005). Estos cambios conductuales dependen de factores bióticos tales como disponibilidad de hábitat, presencia de competidores, depredación, disponibilidad de alimento, entre



otros (Hughes, 1998; David & Closs, 2003), y de factores abióticos, de los cuales la salinidad, temperatura y oxígeno disuelto son los que producen mayor efecto sobre la composición y distribución de las poblaciones (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009). La variabilidad en dichos factores está en función de los cambios en los ciclos estacionales, que a su vez modifican los ciclos circadianos provocando el desplazamiento de ciertas especies de peces (Ribeiro *et al.*, 2006).

Los conjuntos de peces estuarinos también muestran variaciones en composición y abundancia de especies a causa de fenómenos como migración, sedentarismo o presencia de diversas fases del ciclo vital de las especies, como resultado de la variabilidad en las condiciones ambientales (Araújo *et al.*, 2004; Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009).

Es importante conocer las fluctuaciones que presentan las poblaciones y comunidades en respuesta a las variaciones ambientales cíclicas a corto y mediano plazo, además de identificar las principales variables responsables de tales fluctuaciones, para tener un conocimiento sobre el comportamiento de las especies y sus interacciones, y con base en ello, poder implementar estrategias de manejo, explotación y conservación de los recursos bióticos (Castillo-Rivera *et al.*, 2010; Díaz-Ruiz *et al.*, 2018).

Diversas investigaciones han manifestado que las anchoas presentan diferencias en su comportamiento en escalas espaciales y temporales, tanto estacionales como en ciclos de 24 horas, a causa de la influencia de factores ambientales, ya que éstos regulan diversos procesos como desove, alimentación, reproducción y reclutamiento,



por lo tanto, sus poblaciones están sujetas a grandes fluctuaciones causadas por la variabilidad ambiental (Araújo *et al.*, 2008; Bacha & Amara, 2009).

Antecedentes

Entre los trabajos realizados sobre engráulidos a nivel mundial generalmente destacan los que involucran a las especies *Anchoa mitchilli* y *Engraulis encrasicolus*. Se han desarrollado diferentes tópicos como reproducción, alimentación, crecimiento, etc. Sin embargo, pocos son los estudios que han analizado algún aspecto de la biología y ecología de las anchoas considerando las variaciones ambientales.

Uno de los temas que ha sido estudiado con base en las condiciones ambientales es la alimentación. Plounevez y Champalbert (1999) encontraron que el ciclo luz/oscuridad es determinante para la alimentación de *E. encrasicolus* en época de desove, en el Golfo de Vizcaya, ya que se alimenta principalmente en el día, además de que la eficiencia de alimentación depende principalmente de una composición específica de zooplancton y no de la abundancia del mismo. Los resultados obtenidos por Bacha y Amara (2009) demuestran que la dieta de *E. encrasicolus*, en Argelia, varía entre las estaciones del año y esa variación está asociada a la fluctuación temporal de la concentración de clorofila *a*. En el caso de Zhang *et al.* (2013), encontraron que la variación en la dieta de la especie *Coilia brachygnathus*, en el lago Poyang (China), y su tamaño corporal están en función de los cambios hidrológicos estacionales (temporada de secas y temporada de lluvias). Finalmente, Suzuki *et al.* (2014), demostraron que la distribución de las larvas de la especie *Coilia nasus*, en un estuario en Japón, está dada principalmente por el grado de turbidez ya que, a mayor



turbidez, mayor probabilidad de sobrevivencia, y a la abundancia de grupos tróficos los cuales estaban sujetos principalmente a la concentración de salinidad.

Otros aspectos que también se han analizados son tamaño corporal y la tasa de crecimiento asociados a variaciones ambientales y alimenticias. Jordan *et al.* (2000) estudiaron la tasa de crecimiento espacial y temporal de *A. mitchilli* durante dos años, en el Río Hudson, considerando la temperatura y salinidad como posibles variables predictoras, sin embargo, en este caso concluyen que ninguna de estas dos variables explican las diferencias en la tasa de crecimiento, sino los pulsos temporales de zooplancton; en cambio, los resultados de Takasuka y Aoki (2006) mostraron que los cambios en las tasas de crecimiento entre sitios se deben, en primer lugar, a la temperatura regional. No encontraron evidencia de que la densidad de plancton jugara un papel importante.

Las variaciones espaciales, estacionales y nictímeras en la abundancia de huevos y larvas de diversas especies de engráulidos, por ejemplo *A. mitchilli*, *A. januaria*, *A. lyolepis* y *C. edentulus*, con base en variables ambientales como salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y transparencia, además de incluir también la variable día/noche y estacionalidad también han sido abordadas por diversos como Araújo *et al.* (2004) y North & Houde (2004), quienes indican que la variación en la salinidad y la temperatura son determinantes para la abundancia de estas especies, además de que también existen fluctuaciones entre el día y la noche.



En México se han llevado a cabo relativamente pocos estudios sobre este grupo de peces en particular. De manera multi-específica se encuentran los trabajos de Ocaña-Luna *et al.* (1987) y Flores-Coto *et al.* (1988) quienes analizaron la abundancia huevos y etapas posteriores de desarrollo respectivamente, de tres especies de anchoas (*A. mitchilli*, *A. hepsetus* y *C. edentulus*) en la laguna de Términos, Campeche, además de otros parámetros reproductivos como fecundidad y proporción sexual en el caso del segundo trabajo citado. Los autores indican que la abundancia y distribución de los huevos, juveniles y adultos de estas especies a nivel espacial y temporal dependen principalmente de la salinidad y la temperatura.

Entre los trabajos que analizan una sola especie, destacan los que se centran en *A. mitchilli*; por ejemplo, Sánchez-Ramírez y Ocaña-Luna (2002) y Díaz-Avalos *et al.* (2003) muestran que la temperatura y la salinidad son los principales factores que determinan el periodo de desove y la abundancia de huevos, respectivamente; Zavala-García *et al.* (1988) descubrieron que el tamaño de los huevos de esta especie va disminuyendo conforme la concentración de salinidad va en aumento. Posteriormente Castillo-Rivera *et al.* (1994) encontraron que la especie no muestra correlación significativa con algún parámetro ambiental, sin embargo, sí muestra un efecto de retraso significativo (un mes) en su abundancia, ejercido por la precipitación, lo cual es explicado por el aumento en la disponibilidad de alimento, consecuencia del arrastre de nutrientes ocurrido previamente durante la temporada de lluvias. Otros trabajos hechos en Yucatán, Veracruz y Oaxaca sobre diferentes temáticas como restauración de áreas de manglares (Arceo-Carranza *et al.*, 2016), migración (Rosales-Casián,



2004), variación temporal, patrones de abundancia (Castillo-Rivera & Zárate-Hernández, 2001; Castillo-Rivera *et al.*, 2002; 2003; 2005; 2010), diversidad (Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2003) y estructura de comunidades de peces (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009), varias especies de engráulidos resultan ser de las más abundantes o inclusive las dominantes en toda la comunidad, por lo que estos estudios han permitido tener mayor información sobre este grupo de peces, particularmente sobre distribución y picos de abundancia entre meses y entre horas, permitiendo reconocer tendencias y posibles asociaciones con diversos factores tanto bióticos como abióticos.

Para el caso de la laguna La Mancha, Veracruz, sólo existía información sobre la presencia de estas especies en el sistema (elenco sistemático), pero sin algún análisis ecológico (Juárez *et al.*, 2006; Lara-Domínguez *et al.*, 2011b), excepto el de Díaz-Ruiz *et al.* (2018), donde habla sobre cómo afectan los factores ambientales a la ictiofauna de La Mancha a nivel espacial y estacional, donde los engráulidos resultan ser la segunda familia más abundante en el sistema aportando cinco especies (*A. mitchilli*, *A. lamprotaenia*, *A. hepsetus*, *Anchovia clupeioides* y *Cetengraulis edentulus*). Los autores examinan parámetros como abundancia, dominancia, riqueza y preferencias de hábitat a escala espacial y temporal de toda la comunidad de peces; *A. mitchilli* destaca por ser la segunda especie dominante. En cuanto a las especies restantes, mencionan que la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y profundidad son las variables con las que mostraron mayor correlación.



Justificación

Los engráulidos son un eslabón primordial en la cadena trófica y también son muy importantes a nivel económico, por lo que aportar información biológica y ecológica de este grupo sería de utilidad para conocer la dinámica general de la comunidad, hacer predicciones y extrapolaciones sobre las posibles respuestas de la misma ante sucesos ambientales trascendentes y estimar el nivel de productividad de otros grupos de peces importantes económicamente, lo cual resultaría benéfico para los asentamientos humanos aledaños y para otros sectores dedicados a la investigación, explotación o conservación de estos recursos.

Debido a que existen pocos estudios referidos específicamente a este grupo, y a que el trabajo se está llevando a cabo en un sitio Ramsar, la información derivada será relevante y contribuirá al mejor aprovechamiento y uso racional de los recursos bióticos del sistema.

Pregunta de investigación

¿Cuáles son los principales factores ambientales que determinan las fluctuaciones, a nivel temporal, en los patrones de abundancia de los engráulidos de la laguna La Mancha?

Hipótesis

Se observarán cambios definidos en la abundancia de engráulidos principalmente a nivel estacional en función de las variaciones de temperatura, salinidad y precipitación.



Los cambios serán observados en menor grado a nivel nictímero, los cuales estarán asociados primordialmente al periodo luz/oscuridad y al efecto de las mareas.

Objetivo general

Analizar el comportamiento estacional y nictímero de la abundancia de las especies de engráulidos de la laguna La Mancha, Veracruz, así como la influencia que ejercen los factores ambientales sobre dicho comportamiento.

Objetivos específicos

1. Conocer la diversidad de especies de engráulidos presentes en la laguna La Mancha.
2. Analizar las variaciones estacionales y nictímeras en la abundancia de las especies de engráulidos.
3. Determinar cuáles son las variables ambientales con mayor efecto sobre la abundancia de las especies.

Metodología

Área de estudio

La laguna La Mancha forma parte de uno de los nueve sitios Ramsar del estado de Veracruz ($19^{\circ} 33' - 19^{\circ} 35'N$ y $96^{\circ} 22' - 96^{\circ} 23'W$); mide aproximadamente 3 km de longitud y tiene una barra que la separa del mar, la cual se abre durante la época de lluvias (Figura 1). Esta laguna se encuentra rodeada por manglar y recibe descargas del río Caño Grande y el arroyo El Caño, los cuales son los únicos aportes permanentes de agua dulce a la laguna de La Mancha (Moreno-Casasola, 2006).



Trabajo de campo

En total se analizaron 18 ciclos, uno cada mes, de mayo 2012 a octubre 2013. En cada ciclo se tomó una muestra con su respectiva réplica cada dos horas durante 24 horas (428 muestras en total). Las colectas se realizaron con un chinchorro playero de 37.1m de largo con una profundidad de 1.2m y 1cm de luz de malla, en un sitio cercano a la boca para tener una estimación adecuada de los patrones de migración hacia la laguna. Cada ciclo de 24 horas se realizó durante luna nueva, para maximizar los efectos de luz/oscuridad y de las mareas.

Simultáneamente en cada muestreo se registraron variables bióticas y abióticas. La temperatura del agua y el oxígeno disuelto se midieron con un Oxímetro YSI 550A y la salinidad, con un refractómetro de campo ATAGI S-10E. Las muestras de zooplancton se obtuvieron con ayuda de una red estándar de 150 μm de luz de malla, 30cm de diámetro y 1m de longitud mediante arrastres circulares con duración de 10 minutos, a una profundidad mínima de 1.5m, mientras las muestras de fitoplancton se obtuvieron a través de una submuestra de 400mL de agua tomada con una botella tipo Van Dorn a 1m de profundidad. Cada submuestra fue filtrada a través de filtros Whatman GF/D de 47mm de diámetro y 0.7 μm de apertura de poro; los filtros se conservaron en sílica gel en la oscuridad y mantenidos a 4°C hasta su análisis en el laboratorio.



Trabajo de laboratorio

Se realizó la determinación taxonómica de las especies de engráulidos con las claves de Whitehead (1978) y Nizinski y Munroe (2002), las cuales son específicas para la familia Engraulidae.

La densidad de zooplancton expresada como número de individuos por metro cúbico se estimó dividiendo el número de organismos estimados en cada muestra por el volumen de agua filtrada en cada arrastre, definido por el área de apertura neta y longitud de arrastre. La concentración de clorofila *a* se determinó con un espectrofotómetro Beckman Du-65, después de haber sido extraída en acetona al 90% en la oscuridad a 4°C por 24h (el procesamiento de las muestras de zooplancton y fitoplancton fue realizado por la Dra. Angeles Mecalco Hernández, en este trabajo se emplearon los datos ya procesados).

Además, se consideraron los promedios mensuales de variables ambientales histórico-regionales correspondientes a datos de 60 años como: temperatura atmosférica máxima mensual, precipitación, cantidad de horas luz y mareas. Los datos de temperatura atmosférica, precipitación y horas luz se obtuvieron a través del Sistema Meteorológico Nacional, de las lecturas de la estación meteorológica del puerto de Veracruz, mientras que el nivel del agua se obtuvo de las tablas de marea del Instituto de Geofísica de la UNAM.



El material biológico colectado que se analizó forma parte de la Colección del Laboratorio de Peces del Departamento de Biología (DCBS) de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

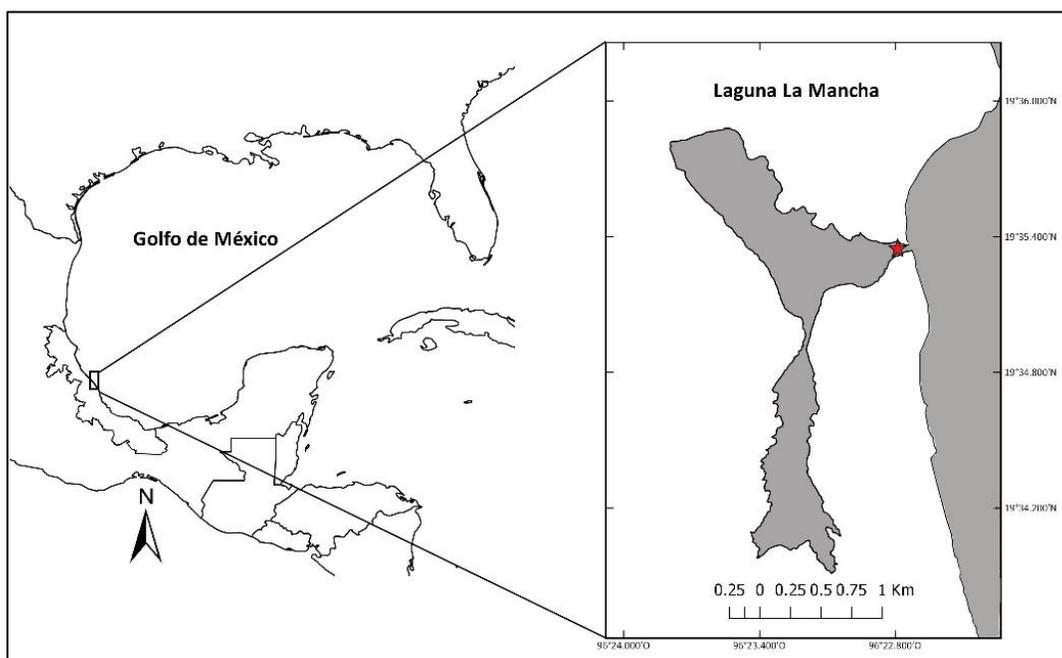


Figura 1. Localización geográfica de la laguna “La Mancha”, Veracruz. Sitio de muestreo (★).

Análisis de datos

Una vez elaboradas las bases de datos de abundancia de las especies, se evaluaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos; sin embargo, en ningún caso se cumplieron, inclusive recurriendo a transformaciones logarítmicas, por lo tanto, se aplicó un Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) factorial a la abundancia relativa de cada especie (excepto para dos de ellas, *Anchoviella perfasciata* y *Engraulis eurystole*, cuyas abundancias fueron muy bajas) para comparar su respuesta nictímera y estacional, así como la interacción entre estos factores. Se incluyó el factor de hora, anidado en el factor día/noche, para saber si existen



diferencias entre las horas incluidas en cada nivel del factor día/noche. Para tal efecto se utilizó distancia Euclidiana, con los datos transformados con raíz cuadrada y 9999 permutaciones como lo propone Anderson (2001).

PERMANOVA es una prueba estadística que permite comparar la respuesta simultánea de una o más variables a uno o más factores, con base en medidas de disimilitud, usando permutaciones múltiples de los datos analizados para generar una distribución propia (Pseudo-F), lo que le permite liberarse del cumplimiento de los supuestos de normalidad y homoscedasticidad (Anderson, 2001; 2014).

Adicionalmente se aplicó un PERMANOVA de un solo factor para corroborar la existencia de diferencias significativas en las abundancias de las especies entre años. Se empleó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) con el objetivo de conocer la influencia que ejercen los factores ambientales sobre la composición de las especies. Se utilizó la rutina de disminuir el efecto a las especies raras (“downweight”) y así, darles un menor peso para que no influyeran de la misma manera que las especies más abundantes como lo proponen ter Braak (1988); McGarigal *et al.* (2000); Castillo-Rivera *et al.* (2002) y ter Braak & Smilauer (2002). Se utilizó un análisis de correlación cruzada cuando se observaron patrones similares entre dos variables de series temporales, para determinar si una influía en el comportamiento de la otra pero con un efecto de retraso (Castillo-Rivera *et al.*, 2005; Castillo-Rivera, 2013). Finalmente se aplicaron correlaciones de Spearman simples entre la abundancia de las especies con las variables estacionales y circadianas con las que se identificaron posibles patrones.



Resultados

Se identificaron en total 9660 individuos, desde el mes de mayo del 2012 a octubre del 2013, los cuales corresponden a cuatro géneros y siete especies. El género mejor representado es *Anchoa*, con cuatro especies que en orden decreciente de abundancia son *A. mitchilli* (7489), *A. lamprotaenia* (1003), *A. hepsetus* (678) y *A. lyolepis* (150). El siguiente género identificado fue *Cetengraulis* representado solo por *C. edentulus* (335). Los géneros *Anchoviella* y *Engraulis* igualmente fueron representados solamente por una especie cada uno, *A. perfasciata* (4) y *E. eurystole* (1), respectivamente.

A nivel estacional la abundancia de cada especie es muy heterogénea mostrando principalmente dos máximos a lo largo del periodo de estudio. Asimismo, se observa una ligera segregación de las especies ya que, si bien se traslapan los pulsos de algunas de ellas, el pico más importante de cada una se encuentra en meses donde no hay otro pulso máximo de otra especie, siendo el mes de febrero donde se observa el mayor solapamiento (Figura 2). Existieron diferencias significativas entre meses para todas las especies (Tabla 1).

Algunas especies presentan cambios drásticos en su abundancia inter-anual, los casos más evidentes son *A. mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. lyolepis*; la primera es muy abundante en el 2012, pero sus números disminuyen considerablemente en el 2013 (Figura 2c), en cambio, en las otras dos ocurre lo contrario, sus abundancias incrementan en gran medida durante el 2013 (Figura 2b y 2e). En el caso de *A. hepsetus* y *C. edentulus* también se observan diferencias en su abundancia entre



años; sin embargo, no son tan conspicuas como en las otras especies. A pesar de lo anterior, solo *A. mitchilli* y *A. lamprotaenia* presentan diferencias significativas en su abundancia inter-anualmente (Tabla 2).

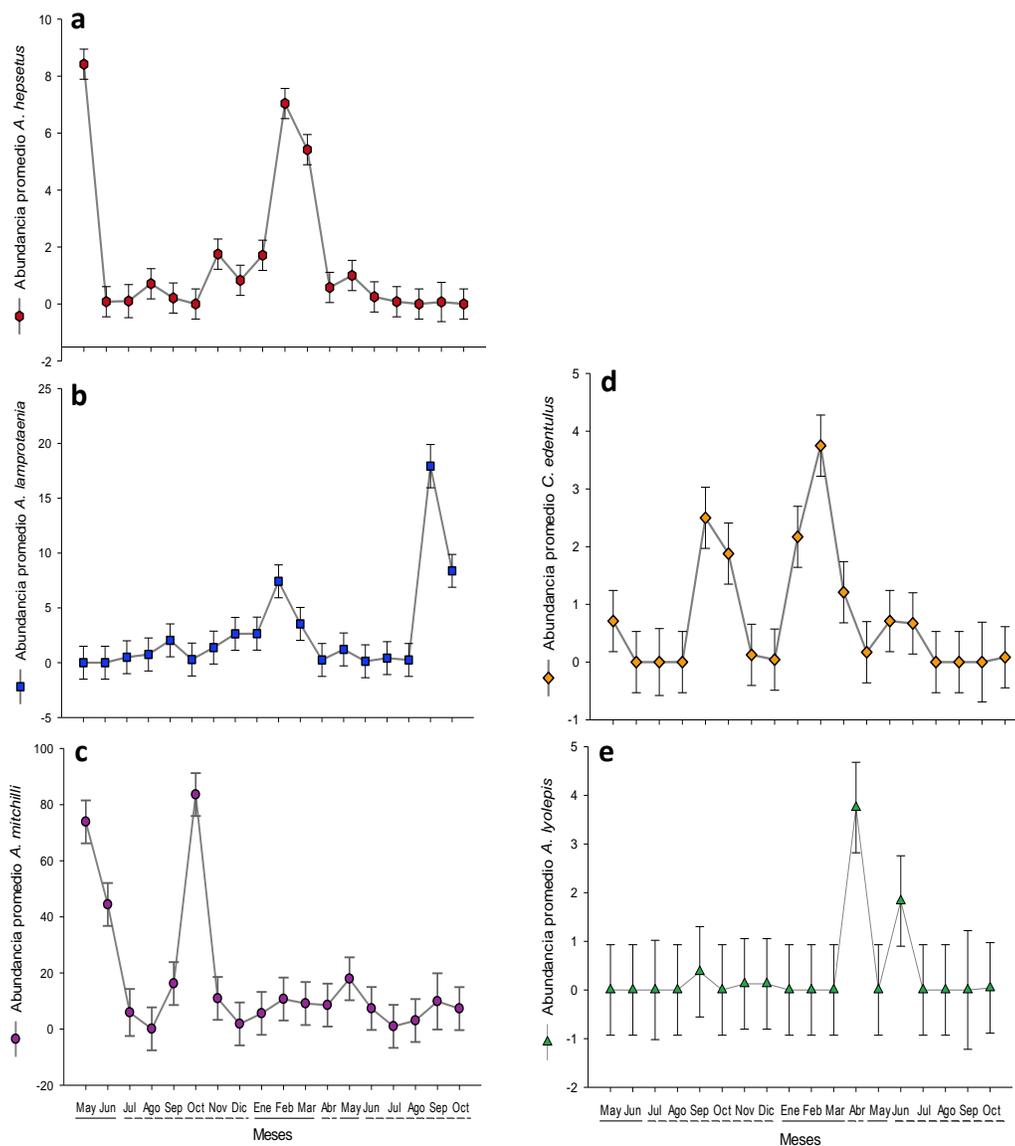


Figura 2. Valores promedio de abundancia y error estándar por mes de: a) *Anchoa hepsetus*, b) *A. lamprotaenia*, c) *A. mitchilli*, d) *Cetengraulis edentulus* y e) *A. lyolepis* en La Mancha, Veracruz. 2012-2013. Meses donde la boca del sistema permaneció cerrada (—), meses donde permaneció abierta (----).



En cuanto a la abundancia a lo largo del día, *A. mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *C. edentulus* muestran una marcada preferencia por las horas de la noche, ya que los pulsos de abundancia más importantes se presentan entre las 20:00 y las 4:00 horas, siendo las horas crepusculares como las 6:00 y las 18:00 donde comienza a disminuir o incrementar, respectivamente. En el caso de *A. lyolepis* y *A. hepsetus* no se observan patrones definidos, puesto que ambas tienen un pico importante en el día y otro en el crepúsculo y la noche respectivamente (Figura 3). Para las primeras tres especies antes mencionadas existieron diferencias significativas en su abundancia a nivel circadiano, pero no así en las dos restantes. Presentaron diferencias significativas entre horas, entre día y noche, y entre horas anidadas en día/noche, lo que quiere decir que, además de que hay diferencias entre las horas diurnas con respecto a las nocturnas, también las hay dentro de horas que pertenecen al día y dentro de horas que pertenecen a la noche. Asimismo, la interacción entre ambos factores (estacional y día/noche) también resultó significativa para *A. mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, lo que significa que en algunos meses su abundancia fue mayor en la noche y en otros, en el día (Tabla 1).

Tabla 1. PERMANOVA univariado multifactorial (mes, día/noche y hora) sobre la abundancia de cada una de las cinco especies de engraulidos en la laguna La Mancha, Veracruz, México, 2012-2013.

Especie	Variable	g. l.	Cuadrados medios	Pseudo F	P
<i>A. mitchilli</i>	Mes	17	91.132	16.558	0.0001
	Día/noche	1	382.9	26.332	0.0011
	Hora(Día/noche)	12	23.16	6.6337	0.0001



	Mes*Día/noche	17	41.045	7.4574	0.0004
	Mes*Hora(D/n)	165	5.5158	1.5799	0.0058
<i>A. hepsetus</i>	Mes	17	11.584	14.376	0.0001
	Día/noche	1	0.4488	0.4551	0.5166
	Hora(Día/noche)	12	1.171	1.5625	0.1184
	Mes*Día/noche	17	1.2833	1.5926	0.0781
	Mes*Hora(D/n)	165	0.8061	1.0756	0.3
		Mes	17	8.63	7.654
<i>A. lamprotaenia</i>	Día/noche	1	61.124	34.237	0.0003
	Hora(Día/noche)	12	2.7538	3.3234	0.0007
	Mes*Día/noche	17	6.366	5.6463	0.0001
	Mes*Hora(D/n)	165	1.1296	1.4586	0.0074
		Mes	17	0.5956	1.8474
<i>A. lyolepis</i>	Día/noche	1	0.0065	0.1696	0.7374
	Hora(Día/noche)	12	0.4094	1.1563	0.2695
	Mes*Día/noche	17	0.3525	1.093	0.3484
	Mes*Hora(D/n)	165	0.3222	0.910	0.776
		Mes	17	3.5231	7.103
<i>C. edentulus</i>	Día/noche	1	10.22	17.031	0.0055
	Hora(Día/noche)	12	0.8548	3.1271	0.0008
	Mes*Día/noche	17	2.4027	4.8441	0.0001
	Mes*Hora(D/n)	165	0.4973	1.8191	0.0002



Tabla 2. PERMANOVA univariado de una vía sobre la abundancia de cada una de las especies de engraulidos de la laguna La Mancha, Veracruz, México, entre los meses del 2012 y 2013.

Especie	Variable	g. l.	Pseudo F	p
<i>A. mitchilli</i>	Año (2012-2013)	1	28.09	0.0001
<i>A. lamprotaenia</i>	Año (2012-2013)	1	11.73	0.0003
<i>A. hepsetus</i>	Año (2012-2013)	1	0.0728	0.7973
<i>A. lyolepis</i>	Año (2012-2013)	1	1.269	0.4451
<i>C. edentulus</i>	Año (2012-2013)	1	0.7975	0.378

Los resultados del ACC manifiestan que los dos primeros ejes de ordenación explican el 88.3% de la variabilidad de la abundancia de los engraulidos en La Mancha. Las correlaciones *inter set* indican que las cuatro variables ambientales que ejercen mayor efecto sobre la abundancia de las especies, considerando ambos ejes, son la precipitación máxima mensual (MaxMen), la salinidad, la precipitación promedio (PP) y la temperatura ambiental máxima mensual (TAMaM). Por otro lado, las que tienen menor incidencia sobre la misma son la marea, el zooplancton (Zoo) y el fitoplancton (Fito) (Figura 4). Confirmando lo que muestran las correlaciones *inter set* sobre la importancia de las variables, de todo el conjunto de variables incluidas, solo ambas precipitaciones y la salinidad resultaron ser significativas (Tabla 6).

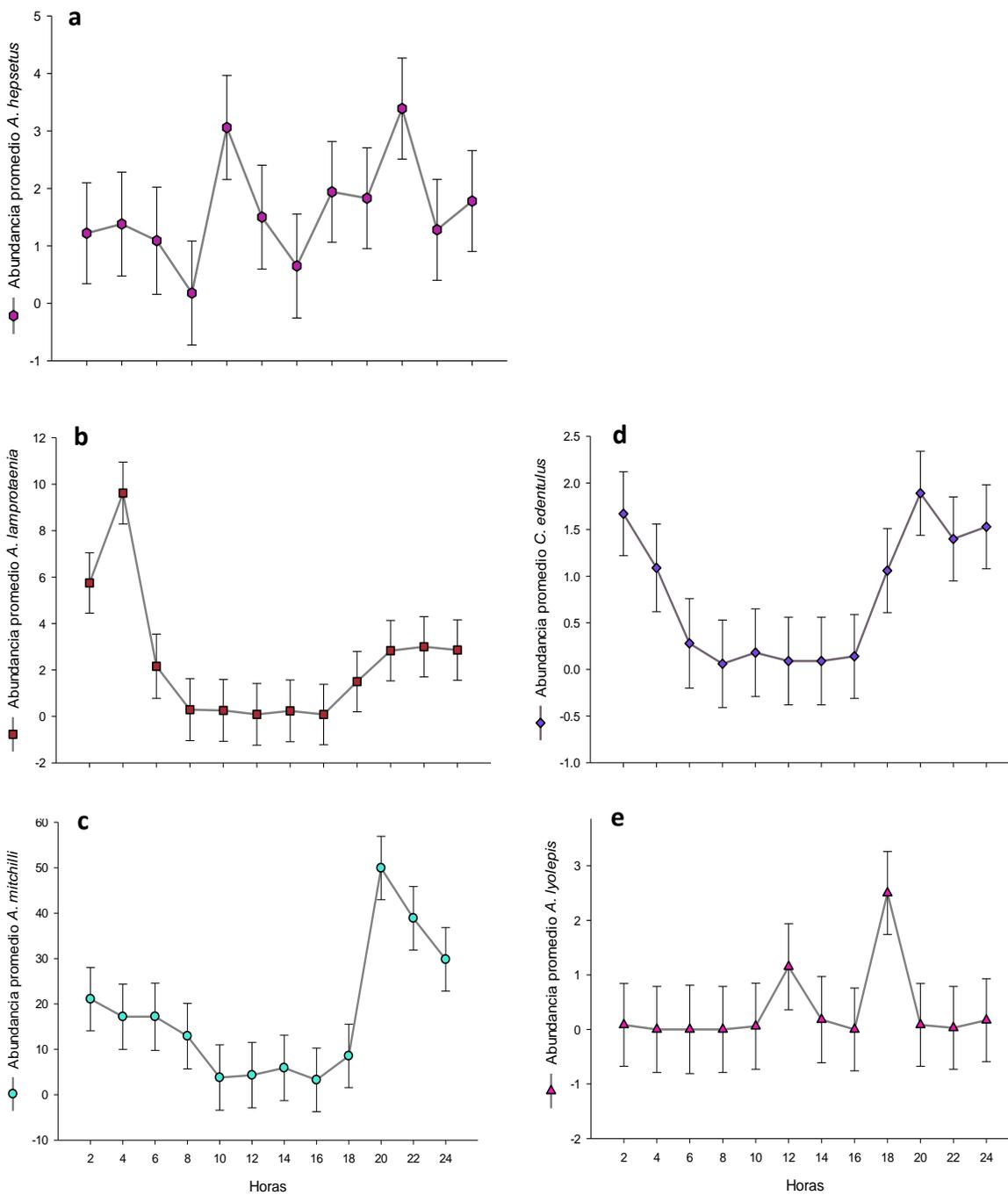


Figura 3. Valores promedio de abundancia y error estándar por hora de: a) *Anchoa hepsetus*, b) *A. lamprotaenia*, c) *A. mitchilli*, d) *Cetengraulis edentulus* y e) *A. lyolepis* en La Mancha, Veracruz. 2012-2013.



Tabla 6. Correlaciones de las variables ambientales con los ejes de ordenación y su significancia de acuerdo al ACC.

	Eje 1	Eje 2	
Porcentaje constreñido acumulado	49.0	88.3	
Correlación especies-variables	0.663	0.553	
Correlaciones <i>inter-set</i>			p
Horas luz	0.125	-0.347	0.098
Temperatura <i>in situ</i>	-0.096	.0122	0.346
Salinidad	0.037	0.436	0.002
Oxígeno	0.152	-0.176	0.998
Precipitación máxima mensual (MaxMen)	-0.504	-0.267	0.002
Precipitación promedio (PP)	-0.447	-0.110	0.02
Temperatura máxima mensual (TAMaM)	-0.125	-0.416	0.162
Marea	0.002	0.236	0.642
Clorofila	-0.034	-0.164	0.328
Fitoplancton (Fito)	-0.025	-0.064	0.386
Zooplancton (Zoo)	-0.067	-0.068	0.538
	F	p	
Significancia de los ejes canónicos	4.567	0.004	

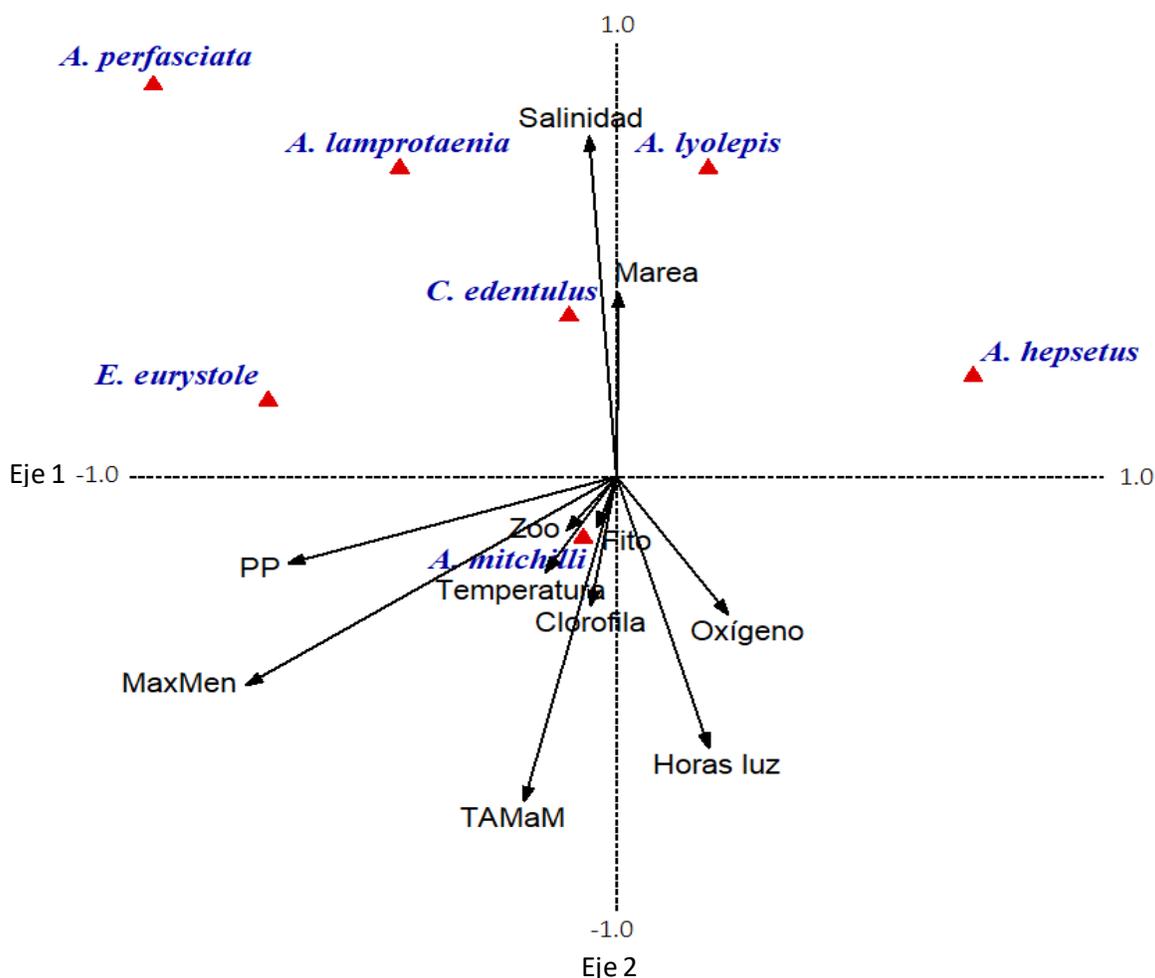


Figura 4. Diagrama de ordenación que muestra las preferencias ambientales de las especies de engraulidos de La Mancha (triángulos) con base en las variables ambientales (flechas). La longitud de las flechas hace alusión a su importancia relativa.

De acuerdo al diagrama de ordenación, *A. mitchilli* se asocia positivamente con la mayoría de las variables, salvo por la marea y la salinidad en el eje dos, y con la cantidad de horas luz y el oxígeno disuelto, en el eje uno, sin embargo, al estar colocada tan cerca del origen, la abundancia de esta especie, aparentemente, no está fuertemente determinada por ninguna de estas variables en particular. En el caso de



las especies restantes, contrario a lo que ocurre con *A. mitchilli*, tienen una asociación positiva solamente con la salinidad y la marea en el eje dos, mientras para el eje uno, el oxígeno y las horas luz se asocian negativamente con cuatro de las siete especies, ya que *A. hepsetus* y *A. lyolepis* muestran una ligera respuesta positiva hacia estas variables.

Contrastando de manera estacional las gráficas de cada una de las variables más importantes, según el ACC, con las gráficas de abundancia de cada especie (excepto por *A. perfasciata* y *E. eurystole*), es posible interpretar mejor los resultados obtenidos.

Anchoa mitchilli, durante los meses del 2012, presenta un comportamiento inverso al de la salinidad, ya que cuando esta última aumenta, la abundancia de la especie disminuye. Este comportamiento, aunque no es tan evidente en el 2013, también es posible observarlo puesto que en ese año se registraron los mayores valores de salinidad, al igual que los menores en abundancia de la especie (Figura 5a). En el caso de las gráficas de precipitación (Figuras 5b y 5c), es posible observar que poco después del mayor pico de precipitación, también se presenta el mayor pulso de *A. mitchilli* en el 2012, sin embargo no así en el 2013, por lo que el análisis de correlación cruzada muestra que la precipitación no tiene un efecto desfasado sobre la abundancia de *A. mitchilli* ($r=0.190$, g.l.=16, $p>0.4$, para precipitación máxima mensual; $r=0.265$, g.l.=16, $p>0.3$, para la precipitación promedio). Aparentemente la temperatura ambiental no tiene un efecto muy importante sobre esta especie (Figura 5d).

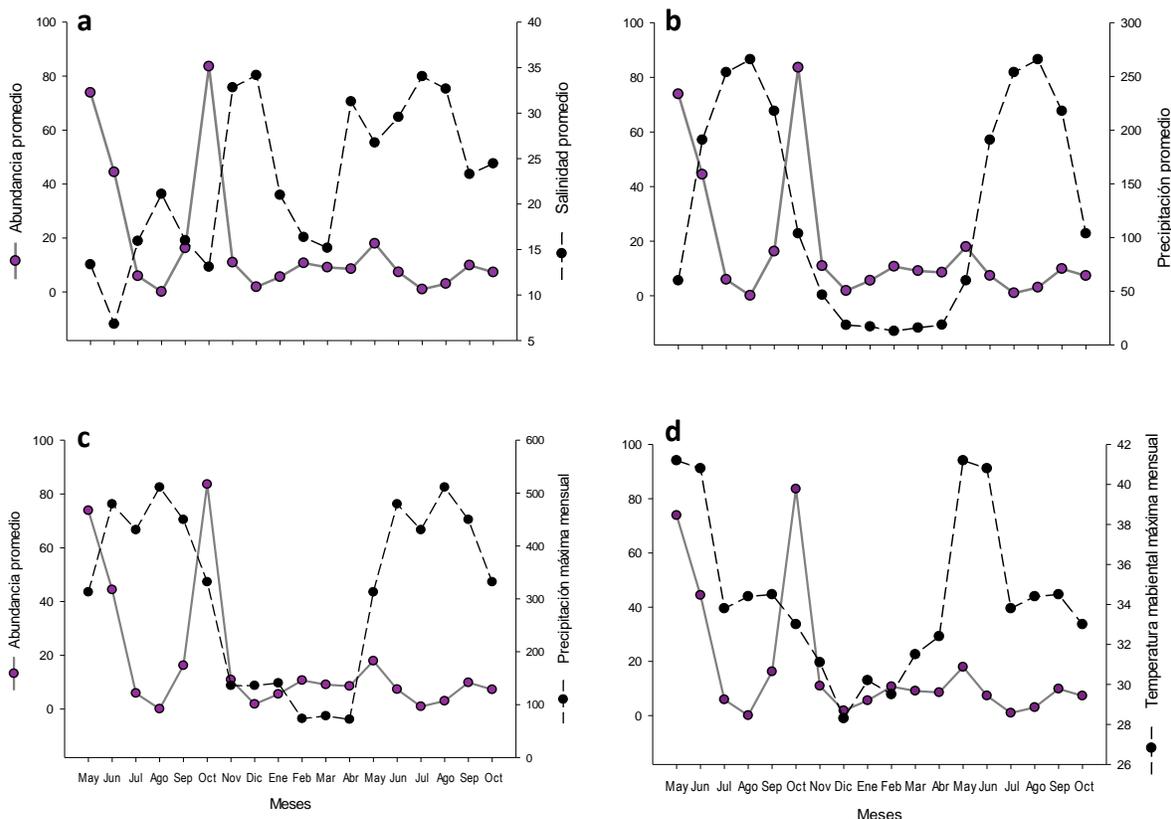


Figura 5. Abundancia mensual promedio de *Anchoa mitchilli* contrastada con los valores mensuales de: a) salinidad, b-c) precipitación y d) temperatura en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

Para la especie *A. hepsetus* solamente se logra observar un patrón definido inverso con las gráficas de precipitación (Figura 6a y 6b), lo cual indica que esta especie es más abundante en los meses de sequía, independientemente de la temperatura y de la salinidad (Figura 6c y 6d).

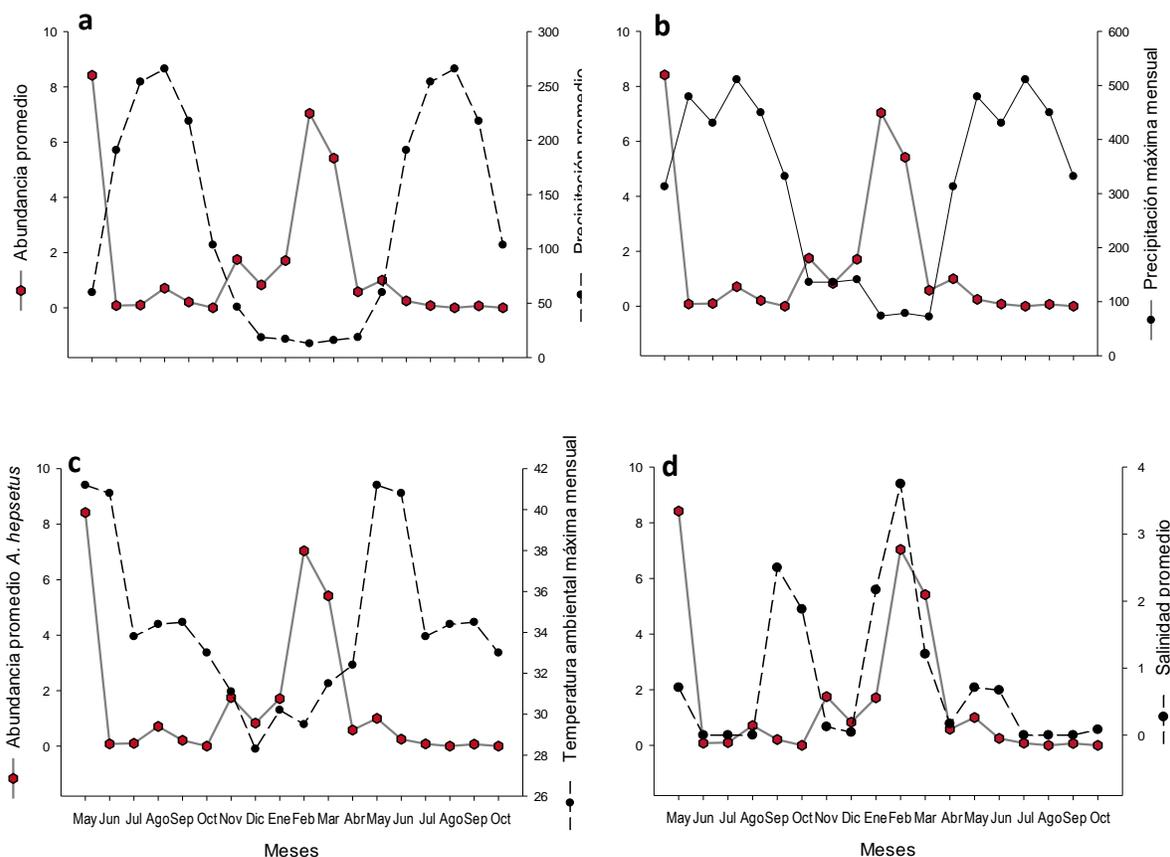


Figura 6. Abundancia mensual promedio de *Anchoa hepsetus* contrastada con los valores mensuales de: a-b) precipitación, c) temperatura y d) salinidad en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

Anchoa lamprotaenia también es más abundante durante época de sequía (Figura 7a y 7b), sin embargo, en la gráfica de temperatura ambiental máxima mensual también se distingue un patrón, donde la mayor abundancia se presenta durante los meses más fríos (Figura 7c y 7d). Contrastando los patrones observados, es posible inferir que en este caso, *A. lamprotaenia* está más ligada a la variable de temperatura que a las de precipitación, puesto que se observa en la mayoría de los casos, que su



abundancia aumenta cuando la temperatura disminuye, en cambio, en algunos meses, aun cuando la precipitación es baja, la abundancia también desciende.

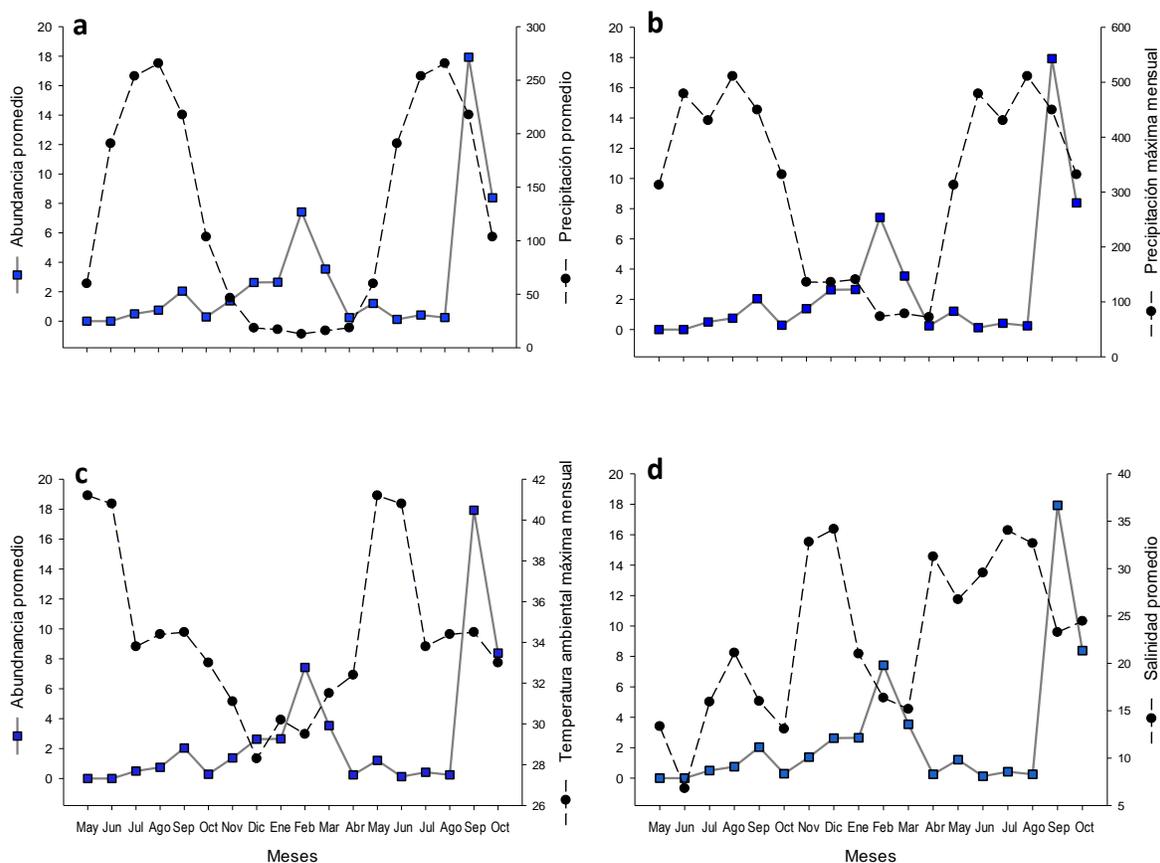


Figura 7. Abundancia mensual promedio de *Anchoa lamprotaenia* contrastada con los valores mensuales de: a-b) precipitación, c) temperatura y d) salinidad en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

La salinidad y la precipitación son las variables a las que mejor se ajusta la abundancia de *C. edentulus*, mostrando un comportamiento inverso a éstas. De igual manera que *A. hepsetus*, es evidente que su mayor abundancia ocurre durante los meses más secos, a pesar de que el segundo pico más importante se presenta en un punto donde



la precipitación aún es elevada (Figura 8a y 8b). Con respecto a la salinidad, los meses con menor abundancia de la especie coinciden en su mayoría, con los meses donde la salinidad es más elevada. Su abundancia se ve reducida considerablemente en los últimos meses del 2013, justo cuando se registran, en promedio, los valores más altos de salinidad, respecto a los del 2012 (Figura 8c). La temperatura ambiental no parece jugar un papel muy importante en la abundancia de *C. edentulus*.

A pesar de que no es una variable de gran importancia para el conjunto de especies de acuerdo al ACC, en el caso de esta especie también se muestra la gráfica de fitoplancton contrastada con su abundancia (Figura 8e), ya que se observa una asociación positiva entre ambas. Por lo tanto, aunque el ACC es un análisis bastante robusto en cuanto a la asociación de las especies con las variables ambientales, se corrió un análisis de correlación simple entre estas dos variables, ya que el ACC considera todo el conjunto de especies y todo el conjunto de variables ambientales y no la asociación directa entre un par de ellas.

La correlación resultó ser baja pero significativa ($r_s=0.24$ $p=0.004$), demostrando que la abundancia de *C. edentulus* también es influenciada por la cantidad de fitoplancton disponible, aunque en menor medida que por las variables abióticas.

Finalmente *A. lyolepis* no evidencia patrones con ninguna de las cuatro variables ambientales, lo cual podría deberse a que su abundancia, comparada con la de las otras especies, es muy baja y nada equitativa (Figura 9).

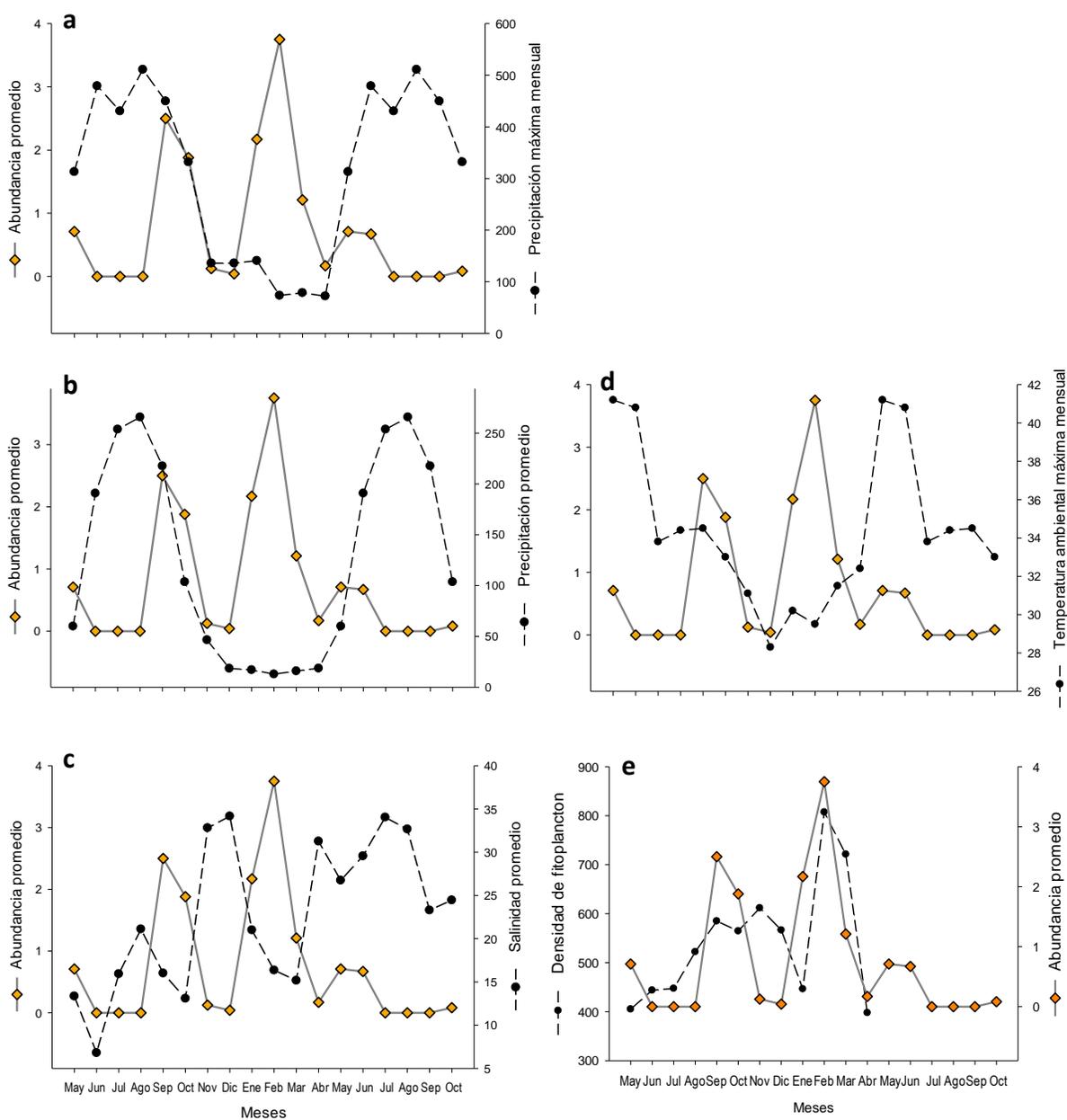


Figura 8. Abundancia mensual promedio de *Cetengraulis edentulus* contrastada con los valores mensuales de: a-b) precipitación, c) salinidad, d) temperatura y e) densidad mensual de fitoplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

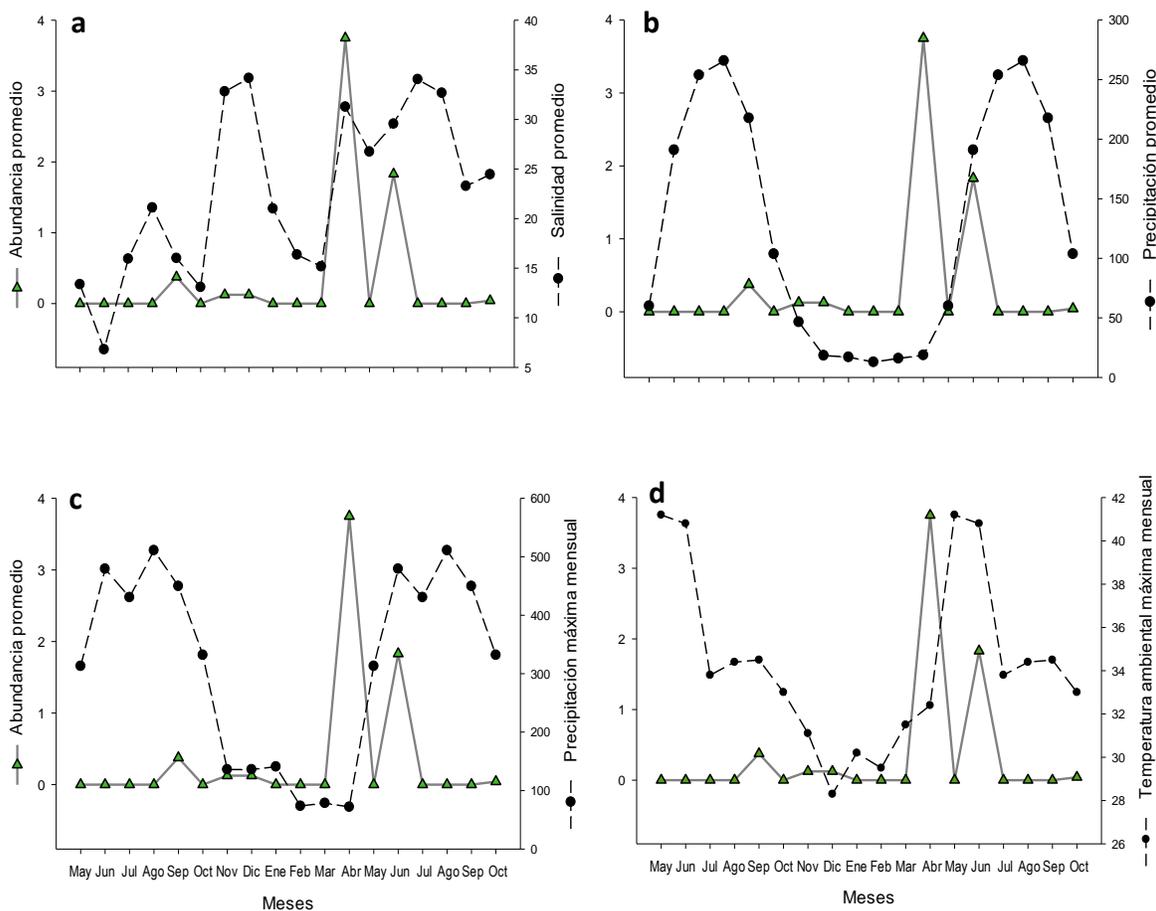


Figura 9. Abundancia mensual promedio de *Anchoa lyolepis* contrastada con los valores mensuales de: a) salinidad, b-c) precipitación y e) temperatura en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

De igual manera que con las variables estacionales, se decidió contrastar los promedios de las variables con las abundancias de las especies a nivel nictímero para tratar de identificar si sus hábitos nocturnos obedecen a la variación circadiana de alguna de estas variables.



En este caso se observa más fácilmente que *A. mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *C. edentulus* presentan, de manera general, el mismo patrón de comportamiento ante las variaciones de oxígeno disuelto, temperatura del agua y densidad de zooplancton. Las tres especies parecen tener una asociación inversa con las dos primeras ya que sus abundancias más bajas se presentaron cuando se registraron los mayores valores de temperatura y oxígeno. Además, a partir de las 18 horas, cuando los valores de estas variables comienzan a descender, las abundancias de las especies comienzan a incrementar; sin embargo, dicho comportamiento cambia entre las 2 y 6 horas, donde los números de *A. mitchilli* y *C. edentulus* disminuyen junto con los valores de las variables ambientales (Figuras 10, 11 y 12); sin embargo, solo la temperatura mostró una correlación inversa significativa con las tres especies (*A. mitchilli*: $r_s = -0.114$, $p = 0.021$; *A. lamprotaenia*: $r_s = -0.268$, $p < 0.001$; *C. edentulus*: $r_s = -0.198$, $p < 0.001$).

Con respecto a la densidad de zooplancton, las especies muestran una asociación positiva puesto que, en la mayoría de los casos, su abundancia es baja cuando el zooplancton es escaso, pero va incrementando a la vez que van aumentando los números del mismo; sin embargo, de igual forma que en el caso de las variables abióticas, el comportamiento se invierte entre las 2 y 6 horas. El pulso máximo de estas especies no coincide con el pico de densidad del zooplancton, el cual está asociado con bajas abundancias en los tres casos (Figuras 10, 11 y 12). Solo *A. lamprotaenia* tiene una correlación positiva con esta variable ($r_s = 0.302$, $p < 0.001$).

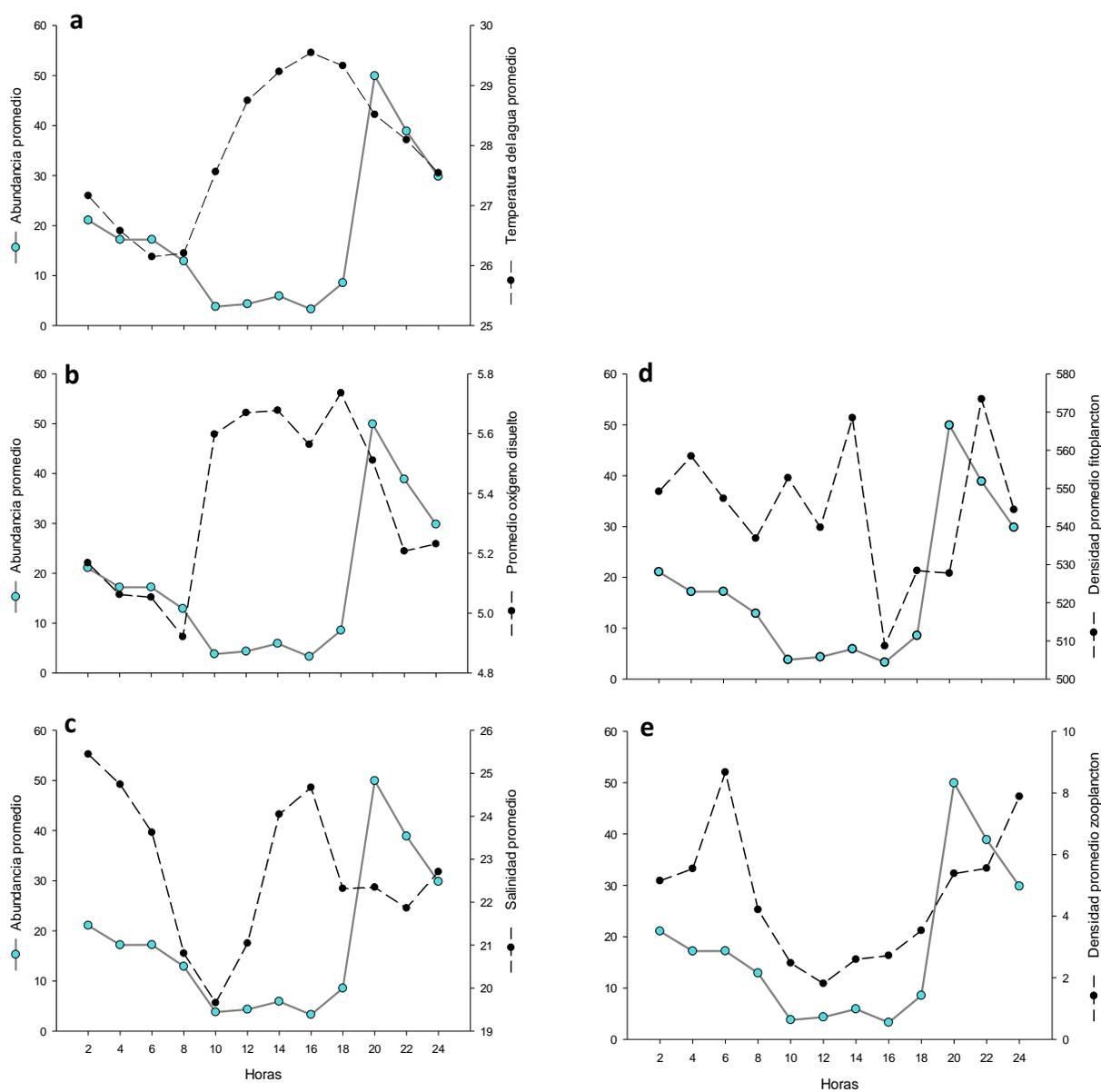


Figura 10. Abundancia promedio entre horas de *Anchoa mitchilli* contrastada con los valores entre horas de: a) temperatura, b) oxígeno, c) salinidad, d) densidad de fitoplancton y e) densidad de zooplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

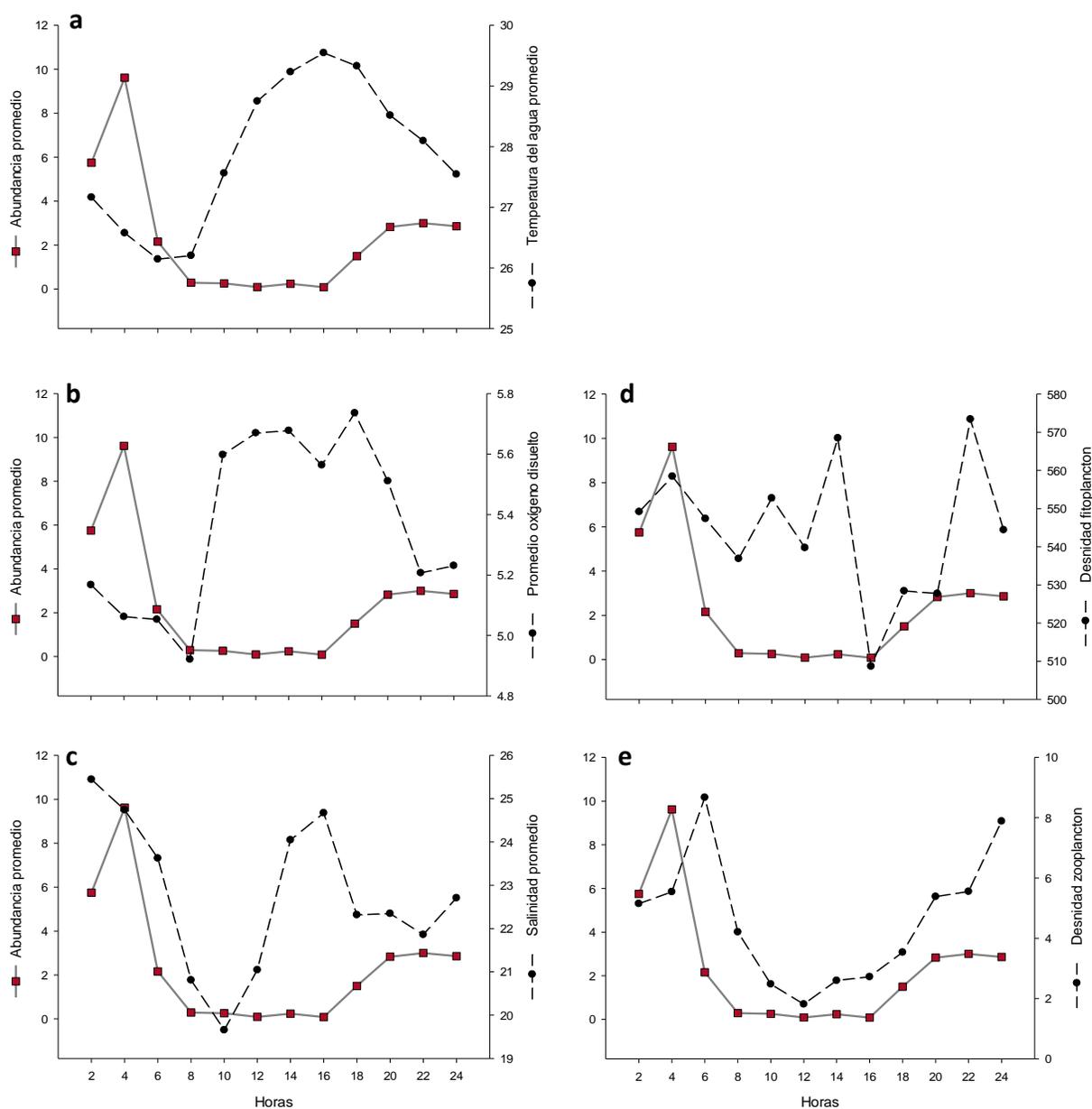


Figura 11. Abundancia promedio entre horas de *Anchoa lamprotaenia* contrastada con los valores entre horas de: a) temperatura, b) oxígeno, c) salinidad, d) densidad de fitoplancton y e) densidad de zooplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.

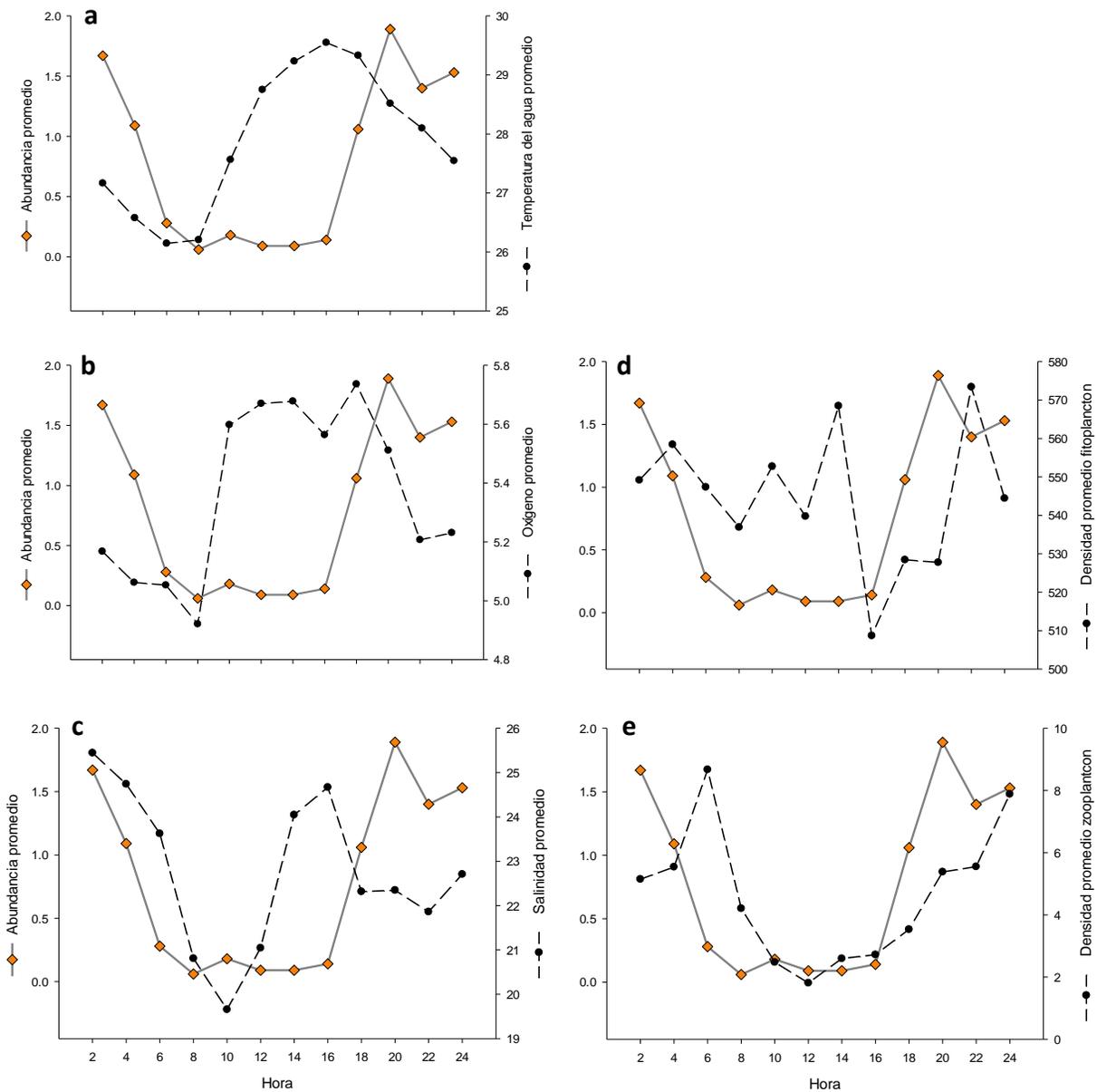


Figura 12. Abundancia promedio entre horas de *Cetengraulis edentulus* contrastada con los valores entre horas de: a) temperatura, b) oxígeno, c) salinidad, d) densidad de fitoplancton y e) densidad de zooplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.



La abundancia de *A. hepsetus* a lo largo del día solo se asocia de manera negativa con la salinidad promedio ($r_s = -0.117$, $p = 0.017$) (Figura 13c). Con el resto de las variables no hay un patrón evidente.

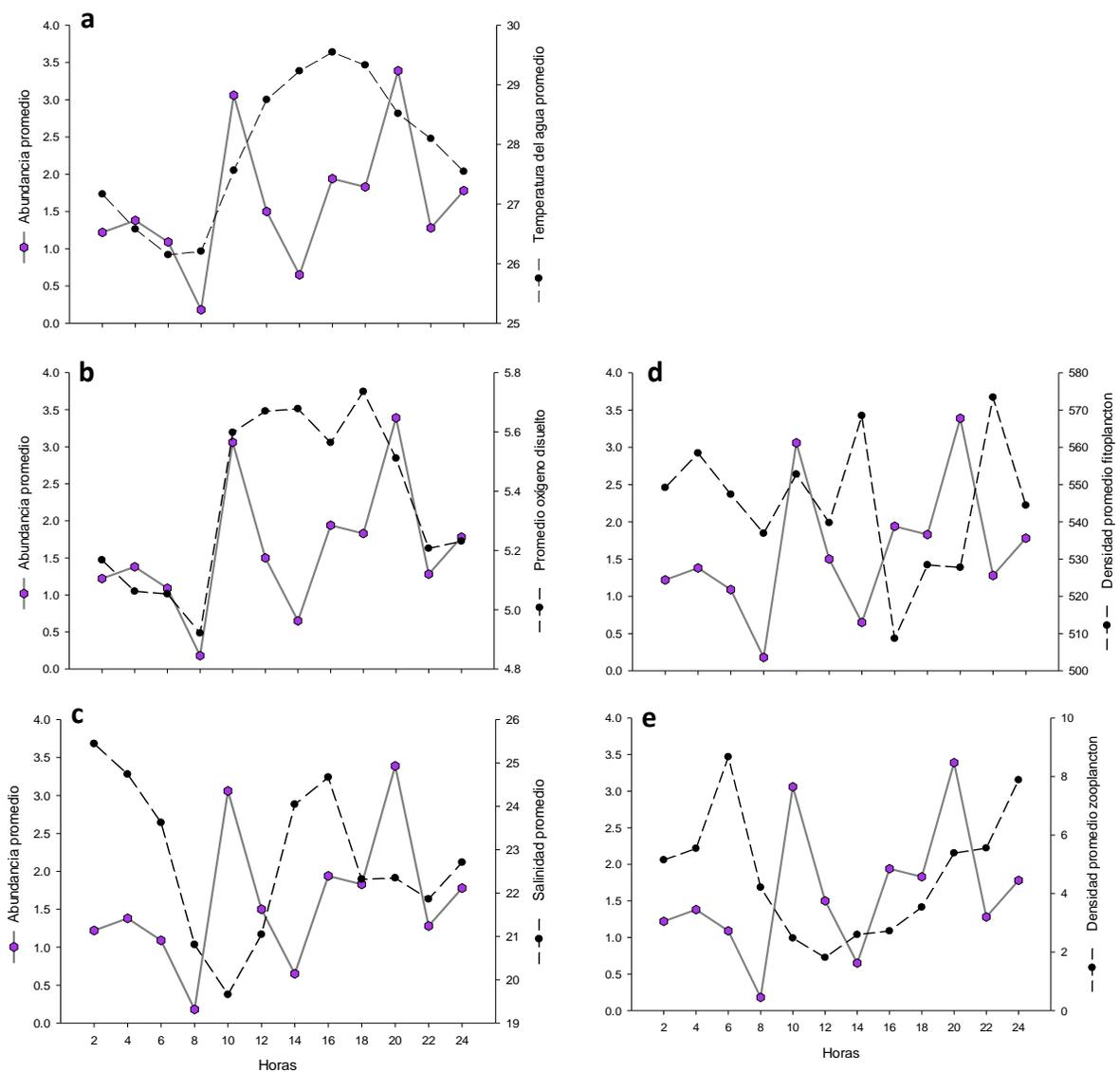


Figura 13. Abundancia promedio entre horas de *Anchoa hepsetus* contrastada con los valores entre horas de: a) temperatura, b) oxígeno, c) salinidad, d) densidad de fitoplancton y e) densidad de zooplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.



La especie *A. lyolepis*, de igual manera que con las variables estacionales, no muestra patrones que puedan ser asociados con alguna de las variables nictémeras (Figura 14).

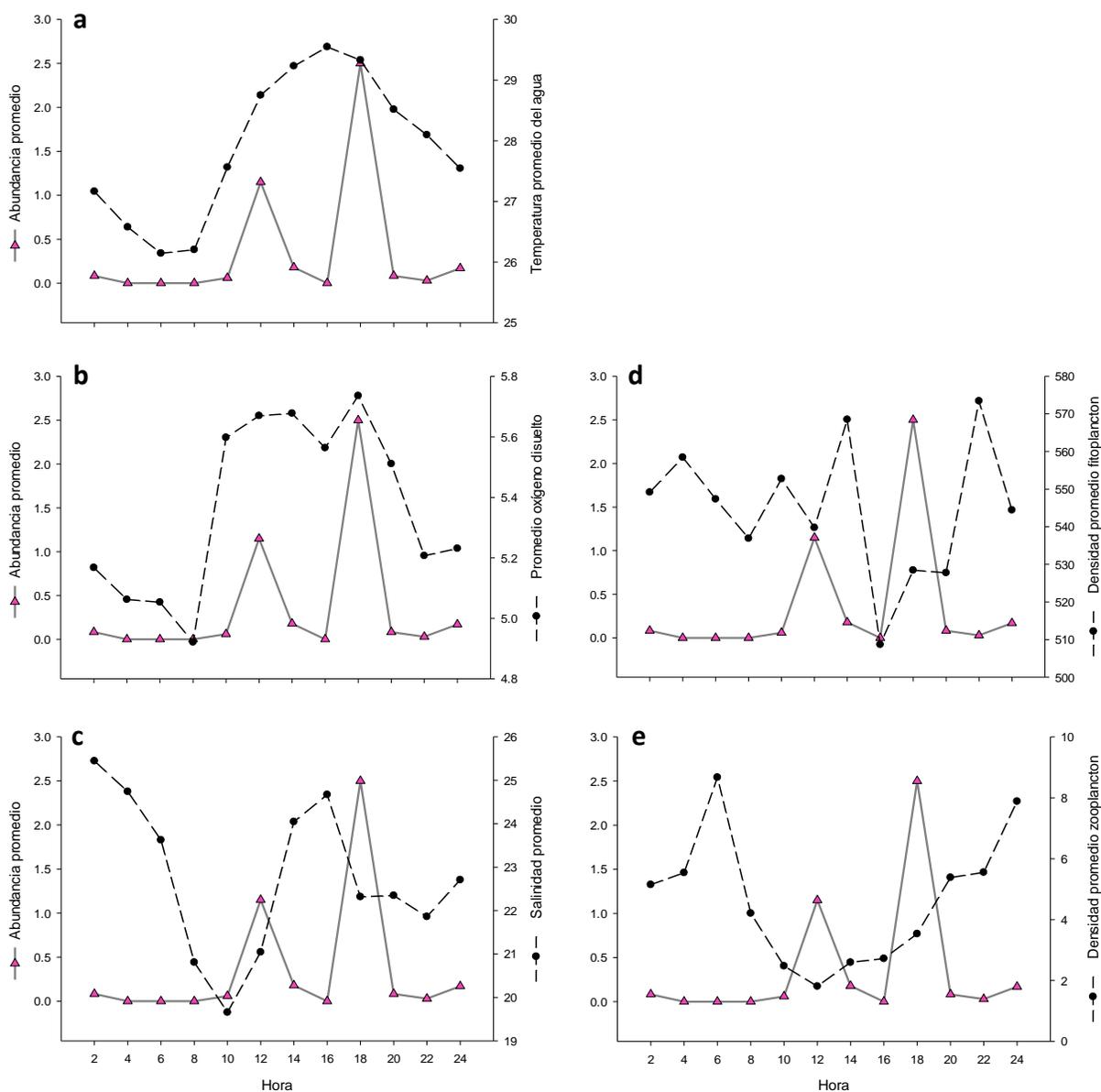


Figura 14. Abundancia promedio entre horas de *Anchoa hepsetus* contrastada con los valores entre horas de: a) temperatura, b) oxígeno, c) salinidad, d) densidad de fitoplancton y e) densidad de zooplancton en la laguna La Mancha, Veracruz, México. 2012-2013.



Discusión

De acuerdo con el número de especies encontradas, La Mancha es la laguna en la que actualmente se reporta la mayor riqueza de engráulidos en el Atlántico mexicano; por ejemplo, de Tampamachoco se reportan *A. mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lamprotaenia* y *C. edentulus* (Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2003; Hernández *et al.*, 2006) de igual manera que para las lagunas Alvarado (Flores-Coto & Méndez-Vargas, 1982; Chávez-López *et al.*, 2005a; 2005b) y Términos (Ocaña-Luna *et al.*, 1987; Flores-Coto *et al.*, 1988). En Pueblo Viejo (Castillo-Rivera *et al.*, 2005) y Sontecomapan (Rodríguez-Varela *et al.*, 2010; Lara-Domínguez *et al.*, 2011b), solamente *A. mitchilli*, *A. hepsetus* y *C. edentulus* y en el caso de la laguna de Tamiahua, se indica la presencia de *A. mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lyolepis* y *C. edentulus* (Díaz-Ruiz *et al.*, 2003; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2016).

Incluso las especies registradas para La Mancha en trabajos anteriores no coinciden por completo con las especies encontradas en este proyecto, siendo el trabajo de Díaz-Ruiz *et al.* (2018) el que despliega la lista más completa con cinco especies, *A. mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lamprotaenia*, *C. edentulus* y *Anchovia clupeioides*.

Tales diferencias en las especies encontradas en cada uno de los sistemas analizados, incluidos los trabajos previos en La Mancha, se atribuyen principalmente al esfuerzo de muestreo y tipo de arte de pesca utilizado, ya que en la mayoría de los casos, se realizaron muestreos bimestrales o trimestrales, en horarios no específicos (pero principalmente diurnos), con chinchorros y atarrayas con luces de maya entre 1 y 2 cm y redes de zooplancton. Por lo tanto, se especula que la frecuencia, regularidad e



intensidad del muestreo diseñado para este estudio hicieron la diferencia en el número de especies capturadas.

Cabe destacar que un punto a favor que tienen los trabajos anteriores con respecto a éste es el análisis espacial, puesto que en todos los casos se tienen varios puntos de muestreo, lo que permite tener una mejor representación de la comunidad de peces en todo el sistema; sin embargo, en este proyecto se optó por tener información más detallada de la abundancia temporal, así como un mejor control sobre las especies que entran y salen de la laguna, sacrificando la escala espacial.

En este trabajo, se encontraron la mayoría de especies reportadas por Díaz-Ruiz *et al.* (2018) exceptuando *A. clupeoides*, incluyendo además a *A. lyolepis*, *A. perfasciata* y *E. eurystole*. De acuerdo a Whitehead (1988) y Nisinski y Munroe (2002), estas dos últimas especies no se distribuyen en aguas del territorio mexicano; sin embargo, existe un registro de *E. eurystole* en el Caribe (Quintana Roo) (Schmitter-Soto *et al.*, 2000) y registros de *A. perfasciata* en la plataforma continental de Tamaulipas (Froese Pauly, 2018) por lo tanto, se puede considerar que ambas especies son nuevos registros, si bien no para el país, sí para la laguna, junto con *A. lyolepis*, y también para el estado.

Las diferencias observadas en la abundancia de los engráulidos de La Mancha a nivel estacional son atribuidas principalmente a las fluctuaciones estacionales de variables físicas, como la temperatura, precipitación y salinidad, ya que éstas son las que regulan los principales procesos biológicos, como época reproductiva, reclutamiento,



migración y disponibilidad de alimento como lo señalan Hernández *et al.* (2006), Araújo *et al.* (2008) y Guraslan *et al.* (2017). Las diferencias a lo largo del ciclo de 24 horas aparentemente son reguladas por la temperatura del agua ya que fue la única variable circadiana con la que tres especies tuvieron correlaciones significativas (aunque bajas). Sin embargo, diversos trabajos que evalúan el comportamiento de la abundancia a lo largo de un ciclo de 24 horas, considerando variables ambientales como temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, coinciden en que estas diferencias obedecen principalmente al ciclo de luz/oscuridad, al que se asocian conductas como evasión de depredadores y forrajeo, ya que ninguna de las variables evaluadas suelen presentar correlaciones significativas con la abundancia, o en su defecto, son muy bajas (Reis & Dean, 1981; Luo, 1993; North & Houde, 2004; Hagan & Able, 2008; Castillo-Rivera *et al.*, 2010). La existencia de diferencias significativas en la abundancia de estas y otras especies de engráulidos en ambas escalas temporales ha sido reconocida anteriormente por varios autores (Hagan & Able, 2003; North & Houde, 2004; Araújo *et al.*, 2008; Giarrizzo & Krumme, 2009; Arceo-Carranza *et al.*, 2013).

Según diversas investigaciones, las principales variables reguladoras de la abundancia de los engráulidos y de otras especies de peces son la salinidad, la temperatura (Sánchez-Ramírez & Ocaña-Luna, 2002; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2016) y la transparencia (Araújo *et al.*, 2004; Díaz-Ruiz *et al.*, 2018), lo cual coincide parcialmente con lo encontrado en este estudio, sin embargo, en este caso se incorpora la precipitación como una de las variables más importantes, tal vez de



manera indirecta por modificar la salinidad, la turbidez y la disponibilidad de nutrientes y materia orgánica por arrastre (Castillo-Rivera *et al.*, 1994).

Varias especies de engráulidos tienen una gran tolerancia a variaciones en las condiciones ambientales como en la salinidad, temperatura u oxígeno, y aunado a esto, sus estrategias reproductivas, es lo que les ha permitido ser tan abundantes y estar presentes en la mayoría de los océanos del mundo, en zonas tropicales y templadas y ocupar diferentes hábitats dentro sus áreas de distribución (Whitehead *et al.*, 1988; Nizinski & Munroe, 2002; Froese & Pauly, 2018). No obstante, al igual que en el resto de las especies, existen intervalos de las condiciones ambientales que les favorecen porque les permiten llevar a cabo todas sus actividades de manera óptima, por lo tanto, cuando las condiciones ambientales se encuentran dentro de los parámetros óptimos de las especies, éstas son más exitosas, lo que se ve reflejado en su abundancia (Pepe-Victoriano *et al.*, 2012).

La gran plasticidad que tiene *A. mitchilli* para tolerar amplios intervalos de concentraciones de salinidad, de oxígeno disuelto y cambios de temperatura, así como ser un desovador serial y tener la capacidad de llevar a cabo todo su ciclo vital dentro de un estuario es lo que le permite ser tan prolífica (Bassista & Hartman, 2005; Peebles *et al.*, 2007), al grado de ser la especie dominante a lo largo de su zona de distribución, siendo las lagunas de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; 2005; 2010; 2017; Sánchez-Ramírez & Ocaña-Luna, 2002), Tampamachoco (Hernández *et al.*, 2006), Tamiahua (Díaz-Avalos *et al.*, 2003; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2016), el estuario “Gran Bahía” (Hagan & Able, 2003) y la bahía de Chesapeake (Olney, 1983)



algunos ejemplos de su dominancia, igual que la laguna La Mancha (Díaz-Ruiz *et al.*, 2018).

En esta laguna *A. mitchilli* fue muy abundante durante mayo y octubre, lo cual es congruente con lo reportado por Olney (1983), Castillo-Rivera *et al.* (1994), Wang & Houde (1995) y Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez (2016) ya que ellos encontraron que las mayores abundancias fueron en agosto-octubre, mientras que las menores fueron en febrero. Tal incremento en el número de individuos es atribuido a los procesos de reproducción y desove. La mayoría de estos autores afirman que la temperatura es el principal parámetro ambiental que determina la distribución y abundancia de esta especie en sus zonas de estudio, y es por eso por lo que sus mayores abundancias se dan más tarde en el año, comparándolas con La Mancha, ya que en mayores latitudes existe un desfase y gradiente de temperatura, lo que provoca también un desfase en la época reproductiva y de desove (Sánchez-Ramírez & Ocaña-Luna, 2002; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2016).

Castillo-Rivera *et al.* (1994) asocian su máxima abundancia de octubre a un efecto retardado de la precipitación, puesto que en la época de lluvias viene la entrada de nutrientes al sistema por arrastre e incrementa la disponibilidad de plancton, el principal alimento de los engráulidos (Araújo *et al.*, 2008), sin embargo, el análisis de correlación cruzada llevado a cabo en este proyecto no refleja relación alguna entre los meses de mayor precipitación y la abundancia de *A. mitchilli*, además, en el diagrama de ordenación del ACC no se observa que esta especie tenga una fuerte



asociación con alguna de las variables, como también lo indican Castillo-Rivera *et al.* (1994).

No obstante, la abundancia de esta especie disminuye drásticamente los meses posteriores a octubre del 2012, justo cuando los valores de salinidad incrementaron respecto a los valores de los meses anteriores, por lo tanto, se juzga que la abundancia de *A. mitchilli* en este estudio estuvo regulada principalmente por la salinidad, aunque probablemente de manera indirecta.

En el caso de *A. hepsetus*, los dos pulsos de abundancia que presenta corresponden con su temporada reproductiva y de reclutamiento, la cual, a pesar de extenderse todo el año, es más conspicua en época de sequía, de abril a junio en zonas tropicales y de septiembre a febrero conforme va incrementando la latitud de acuerdo con Santos-Valencia *et al.* (1998), Hernández *et al.* (2006) y Giarrizzo & Krumme (2009). Es la única especie que comparte uno de sus dos principales pulsos de abundancia con *A. mitchilli*; sin embargo, se observó que *A. mitchilli*, como la mayoría de las otras especies, es principalmente nocturna, en cambio, *A. hepsetus* no presentó diferencias significativas por hora del día.

Se ha observado que lo que permite la coexistencia de especies similares es su separación a nivel temporal, a lo largo del año o del día, y a nivel espacial, con diferenciación del hábitat; también se ha identificado que cuando una especie se vuelve más abundante en determinado momento, existe un reajuste en la distribución de especies semejantes para lograr la coexistencia (Araújo *et al.*, 2004; 2008). Por lo



tanto, se plantea la hipótesis que estas especies pueden coexistir, al menos en esa época del año, gracias a la segregación temporal a nivel nictímero, aprovechando *A. hepsetus* los recursos que *A. mitchilli* no explota durante el día; y posteriormente por segregación estacional, ya que como se especificó antes, *A. hepsetus* es más abundante en temporada de sequía, mientras que *A. mitchilli* es más abundante al final de la época lluviosa.

Las mayores capturas de *C. edentulus* en varios sitios de Brasil y en Tamiahua, Veracruz, son en abril y mayo, en época de sequía, cuando las temperaturas son elevadas y hay disponibilidad de fitoplancton, ya que esta especie es fitoplanctófaga; además se encuentra principalmente en sitios donde la salinidad es menor. Tales abundancias están asociadas a la temporada de desove (Araújo *et al.*, 2008; Giarrizzo & Krumme, 2009; Sampaio *et al.*, 2014; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 2016). Sin embargo, en la laguna de Términos, la mayor abundancia de esta especie fue en febrero (Flores-Coto *et al.*, 1988), lo cual coincide con los resultados obtenidos para La Mancha, ya que el mayor pulso también se obtuvo en febrero (invierno), por lo tanto, en esta ocasión no se cumple la generalidad de más abundancia en mayores temperaturas, sino al contrario. Lo que sí es evidente, y concuerda con lo anterior, es su presencia en temporada de sequía y su relación con bajas salinidades, donde de igual manera, son los principales pulsos de fitoplancton; sin embargo, a pesar de que existe una correlación positiva con la disponibilidad del mismo, se tiene la hipótesis de que las variables ambientales ejercen un mayor efecto sobre la especie, por lo que su abundancia estará en principio limitada por la salinidad y precipitación, y si éstas



presentan las condiciones adecuadas para que la especie entre, entonces el fitoplancton será la variable reguladora.

La abundancia de *C. edentulus* en este trabajo estuvo representada principalmente por juveniles, y considerando la explicación de los autores citados anteriormente sobre su asociación con la temporada de desove, se sospecha que esta especie además de entrar a alimentarse, entra a estos sistemas, incluida La Mancha, para desovar y que sean utilizados por sus crías como sitios de crianza y protección.

Las dos especies restantes, *A. lamprotaenia* y *A. lyolepis*, comparten la característica de que sus mayores abundancias se registraron en el 2013, cuando los valores de salinidad sobrepasaron los del año anterior de manera significativa, como se observó anteriormente. Ambas especies están registradas como marinas estenohalinas (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009; Froese & Pauly, 2018), por lo que el aumento en su abundancia indica que las concentraciones de salinidad, al menos en el sitio donde fueron colectadas, fueron similares a las de su ambiente habitual y por lo tanto, apropiadas para su ingreso a la laguna, característica que no se cumplió en el 2012.

En la Bahía de Sepetiba (Brasil) y Tamiahua, Araújo *et al.* (2008) y Díaz-Ruiz *et al.* (2003) indican que *A. lyolepis* presenta diferencias significativas en su abundancia a nivel estacional, las cuales se rigen por las fluctuaciones en la temperatura, mientras Kopp *et al.* (2010) indican que no existen diferencias a nivel nictímero puesto que son igual de abundantes en el día como en la noche, lo cual es totalmente congruente con



los resultados obtenidos para este sistema. La mayoría de los individuos capturados fueron juveniles y tuvieron mayor presencia en los meses de marzo-junio, cuando la precipitación es baja, lo cual respalda la hipótesis de que, igual que *C. edentulus*, entra a la laguna a desovar y sus crías aprovechan la protección que les brinda hasta que están lo suficientemente maduras para migrar al océano.

En cuanto a *A. lamprotaenia*, no se encontró suficiente información que permitiera contrastar los resultados aquí obtenidos más que los mencionados anteriormente sobre sus preferencias a alta salinidad, poca tolerancia a las fluctuaciones de la misma y que se asocia positivamente con las temperaturas elevadas (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009). No obstante, en este estudio, el análisis indica que tiene una ligera asociación con las menores temperaturas y con altas salinidades, como *A. lyolepis*.

A pesar de que la variable más importante para el conjunto de especies fue la precipitación (ya que la mayoría de ellas tienen una asociación negativa con la misma al presentar al menos uno de sus máximos pulsos durante la época de sequía), analizando los cambios en las abundancias y las características de las especies, se asume que la estructura del gremio de engráulidos en este periodo para la laguna La Mancha, estuvo regulada también, en gran medida, por la segunda variable más importante en el análisis, la salinidad, ya que en los meses correspondientes al 2012 las especies que tuvieron mayor presencia fueron las que tienen un amplio intervalo de tolerancia a la misma o que frecuentemente se asocian con bajas concentraciones y son comunes en sistemas estuarino-lagunares, como *A. mitchilli*, *A. hepsetus* y *C.*



edentulus, mientras que las especies estenohalinas (*A. lamprotaenia* y *A. lyolepis*) fueron poco frecuentes, lo cual cambió en el 2013, donde la abundancia de las estenohalinas se incrementó considerablemente y las eurihalinas disminuyeron de igual manera. Además, que se encontraron dos nuevas especies de origen marino (*A. perfasciata* y *E. eurystole*) las cuales, de acuerdo a Whitehead (1988) y Nisinski & Munroe (2002), no entran en aguas salobres.

Se parte de la hipótesis que tal suceso es el resultado de un reacomodo, principalmente espacial, de las especies. Con el aumento de la salinidad en la laguna, las dos especies estenohalinas se vieron favorecidas por lo que incrementó su entrada y en consecuencia también sus números, lo que orilló a las otras especies a adentrarse más en la laguna, donde las especies menos tolerantes no pueden entrar, para así evitar, o al menos, disminuir la competencia, ya que la salinidad en la laguna va disminuyendo hacia el sur por los aportes permanentes de agua dulce que ahí descargan (Díaz-Ruiz *et al.*, 2018).

Este comportamiento es corroborado por Flaherty *et al.* (2013), quienes notificaron mayor presencia de *A. mitchilli* y *A. hepsetus* en zonas cercanas a la descarga de agua dulce, mientras que de *A. lamprotaenia* y *A. lyolepis* solo encontraron un individuo. Otra posible explicación a tal fenómeno es que el incremento en la salinidad no solo favoreciera a las especies estenohalinas de engráulidos, sino que también permitiera la entrada de otros depredadores, lo que de igual manera las obligó a migrar a otro sitio donde los depredadores marinos no tuvieran acceso a ellas (Wang & Houde, 1995). Sin embargo, como en este proyecto sólo se muestreó en un punto, cercano a



la boca del sistema, y no en diferentes zonas a lo largo del mismo, no es posible confirmar tal hipótesis.

A pesar de que todas estas especies de engráulidos analizadas son planctófagas, las variables como clorofila, fitoplancton y zooplancton no resultaron ser un factor determinante en su abundancia (salvo para *C. edentulus*) probablemente porque ésta es restringida, en principio, por los óptimos fisiológicos de las especies y no tanto por la disponibilidad de alimento, o porque el plancton no es un recurso limitante en este sistema. Algunos trabajos advierten que la alta densidad de plancton tiene una correlación positiva con la abundancia de huevos y larvas de estas especies, pero no con la abundancia de organismos adultos (North & Houde, 2004; Bassista & Hartman, 2005).

De acuerdo con todo lo anterior, es evidente que las especies de engráulidos presentes en La Mancha tienen una segregación a lo largo del año, principalmente en función de la precipitación y la salinidad, ya que si bien, en los meses de febrero y septiembre se traslapan algunos picos de abundancia, el pulso máximo de cada especie se da en diferente momento del año; por ejemplo, la mayor abundancia de *C. edentulus* se presenta en febrero, mientras que la de *A. lyolepis* en abril, la de *A. hepsetus* en mayo, la de *A. lamprotaenia* en septiembre y finalmente la de *A. mitchilli* en octubre. De esta manera, la distribución de las especies por época climática, de acuerdo a Díaz-Ruiz *et al.* (2018) es la siguiente: *C. edentulus* en época de nortes, *A. lyolepis* y *A. hepsetus* en temporada de secas y *A. lamprotaenia* y *A. mitchilli* en época de lluvias. Ocupando así temporadas específicas probablemente para desovar y



posteriormente, migrar al océano, disminuyendo sus abundancias y así dejar lugar a que otra especie aproveche los recursos que la anterior dejó disponibles, lo que favorece su coexistencia en el área.

Cabe destacar que tres de las cuatro variables ambientales más importantes (precipitación máxima mensual, precipitación promedio y temperatura ambiental máxima mensual) son de tipo histórico-regional, lo que podría reflejar que los patrones de la abundancia de las especies están dados principalmente por un proceso adaptativo de largo plazo y no tanto por condiciones puntuales en el sistema.

En cuanto al comportamiento nictímero, las especies aquí reportadas son principalmente nocturnas, como lo confirman Castillo-Rivera *et al.* (1994), North & Houde (2004), Castillo-Rivera *et al.* (2005), Hagan & Able (2008) y Arceo-Carranza *et al.* (2013).

La razón de tal conducta es que durante el día, los peces permanecen en el fondo tratando de evitar a los depredadores diurnos como aves y algunos peces, y en la noche suben a aguas más superficiales siguiendo la migración vertical del plancton (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; 2005; Hagan & Able, 2008). Tal observación no se cumple por completo en este caso, ya que *A. hepsetus* y *A. lyolepis* no presentaron diferencias en su abundancia entre el día y la noche, aunque sí se observa una ligera tendencia a las horas de obscuridad.

Algunos estudios también demuestran que estas y otras especies de peces modifican su comportamiento circadiano dependiendo del sitio de estudio, de la época del año y



de la abundancia de otras especies (Hagan & Able, 2003; Arceo-Carranza *et al.*, 2013; Hopman & Gilbert, 2014), lo cual concuerda con lo aquí encontrado ya que en la mayoría de las especies a las que se les aplicó el PERMANOVA, la interacción entre ambos factores resultó significativa, lo que significa que efectivamente en algunos meses fueron más abundantes en la noche y en otros, en el día.

El hecho de que en este estudio, las variables ambientales resultaran ser más importantes para la abundancia de los engráulidos que las variables bióticas podría explicarse porque son, a su vez, las responsables del comportamiento de otros organismos de la comunidad, quienes van a determinar las relaciones bióticas (David & Closs, 2003; da Silva *et al.*, 2012; Bellino *et al.*, 2019). Sin embargo, hay que tener claro que el comportamiento de estas especies puede estar explicado también por otras variables que no fueron consideradas; por ejemplo, la presencia de depredadores en ambos niveles temporales, la cual seguramente habría resultado muy importante puesto que en este estudio se registró la presencia de varias especies depredadoras de engráulidos, como pargos (Lutjanidae), jureles (Carangidae), peces sapo (Batrachoididae), jaibas (Portunidae), entre otras. Por lo tanto, es posible que los resultados cambien si se integran otras variables al análisis, ya que tanto factores bióticos como abióticos y las relaciones que se establecen entre ellos, influyen en el comportamiento de las especies.



Conclusiones

La Mancha es la laguna costera que cuenta con la mayor riqueza de especies de engraulidos registrada actualmente en el Atlántico mexicano con siete especies, dos de las cuales son nuevos registros para la laguna y para el estado.

Las fluctuaciones estacionales de las variables ambientales son las principales reguladoras del comportamiento y abundancia de los engraulidos encontrados en La Mancha, principalmente la salinidad y la precipitación.

Las variaciones a lo largo del ciclo de 24 horas de los factores ambientales, en este caso no son determinantes para la abundancia de las especies excepto por la temperatura, con la que muestran un comportamiento inverso; sin embargo, la mayoría de ellas tienen una predilección por las horas de noche.

Finalmente, las variables bióticas consideradas por sí solas, resultaron ser menos importantes, lo que podría indicar que, en principio, su abundancia está en función de sus preferencias y tolerancias ambientales y en segundo plano, en función de la disponibilidad de alimento.



Literatura citada

- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson, M. J. 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, Massey University, New Zealand, 15 pp.
- Araújo, M., F. G. Araújo, M. C. Costa & J. Santos. 2004. The nursery function of sandy beaches in a Brazilian tropical bay for 0-group anchovies (Teleostei, Engraulidae): diel, seasonal and spatial patterns. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 1229–1232.
- Araújo, F. G., M. A. Silva, J. N. S. Santos & R. M. Vasconcellos. 2008. Habitat selection by anchovies (Clupeiformes: Engraulidae) in a tropical bay at Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 583-590.
- Arceo-Carranza, D., E. Gamboa, C. Teutli-Hernández, M. Badillo-Alemán & J. A. Herrera-Silveira. 2016. Los peces como indicador de restauración en áreas de manglar de la costa norte de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 489-496.
- Arceo-Carranza, D. & M. E. Vega-Cendejas. 2009. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Revista de Biología Tropical* 57(1-2): 89-103.



-
- Arceo-Carranza, D., M. E. Vega-Cendejas & M. Hernández-De Santillana. 2013. Day and night trophic variations of dominant fish species in a lagoon influenced by freshwater seeps. *Journal of Fish Biology* 82: 54-68.
- Bacha, M. & R. Amara. 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85: 257-264.
- Bassista, T. P. & K. J. Hartman. 2005. Reproductive biology and egg mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, in the Hudson River estuary. *Environmental Biology of Fishes* 73: 49-59.
- Bellino, A., M. C. Mangano, D. Baldantoni, B. D. Russell, A. M. Mannino, A. Mazzola, S. Vizzini & G. Sara. 2019. Seasonal patterns of biodiversity in Mediterranean coastal lagoons. *Diversity and Distributions* 25: 1512-1526.
- Castillo-Rivera, M. 2013. Influence of rainfall pattern in the seasonal variation of fish abundance in a tropical estuary with restricted marine communication. *Journal of Water Resource and Protection* 5: 311-319.
- Castillo-Rivera, M., G. Moreno & R. Iniestra. 1994. Spatial, seasonal and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon on Mexico. *The Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- Castillo-Rivera, M., J. A. Zavala-Hurtado & R. Zárate-Hernández. 2002. Exploration of spatial and temporal patterns of fish diversity and composition in a tropical



estuarine system of Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 167–177.

Castillo-Rivera, M., S. Ortiz-Burgos & R. Zárate-Hernández. 2017. Temporal changes in species richness and fish composition in a submerged vegetation habitat in Veracruz, Mexico.

Castillo-Rivera, M. & R. Zárate-Hernández. 2001. Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica* 11(1):75-84.

Castillo-Rivera, M., R. Zárate-Hernández & L. Sanvicente-Añorve. 2003. Patrones de diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Hidrobiológica* 13(4):289-298.

Castillo-Rivera, M., R. Zárate-Hernández & S. Ortiz-Burgos. 2005. Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* 15(2 Especial): 227-238.

Castillo-Rivera, M., R. Zárate-Hernández, S. Ortiz-Burgos & J. Zavala-Hurtado. 2010. Diel and seasonal variability in the fish community of a mud-bottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology* 31: 633-642.

Chávez-López, R., J. Franco-López, A. Morán-Silva & M. T. O'Connell. 2005a. Long-term fish assemblage dynamics of the Alvarado Lagoon estuary, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 17: 145-156.



-
- Chávez-López, R., A. Rocha-Ramírez & A. Ramírez-Rojas. 2005b. Cambios en los ensamblajes de peces del sistema lagunar de Alvarado (SLA), Veracruz, México. *Revista Digital Universitaria UNAM* 6(8): 1-19.
- Contreras-Espinosa, F. 2006. Las lagunas costeras de Veracruz. En: Moreno-Casasola, P., E. Peresbarbosa & A. C. Travieso (Eds.). *Estrategia para el Manejo Costero Integral*, Instituto de Ecología, Veracruz, Vol. I, pp. 205-227.
- Costanza, R., W. M. Kemp & W. R. Boynton. 1993. Predictability, scale, and biodiversity in coastal and estuarine ecosystems: Implications for management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 22(2-3): 88-96.
- da Silva, J. C., R. L. Delariva & K. O. Bonato. 2012. Food-resource partitioning among fish species from a first-order stream in northwestern Paraná, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10(2): 389-399.
- David, B. O. & G. P. Closs. 2003. Seasonal variation in diel activity and microhabitat use of an endemic New Zealand stream-dwelling galaxiid fish. *Freshwater Biology* 48: 1765-1781.
- Del Moral-Flores, L. F., J. A. Martínez-Pérez, J. Franco-López, A. J. Ramírez-Villalobos & J. L. Tello-Musi (Eds). 2012. Investigación ictiológica en México: temas selectos en honor al Dr. José Luis Castro Aguirre, UNAM, México, 304 pp.
- Díaz-Avalos, C., J. F. Barba-Torres & M. T. Gaspar-Dillanes. 2003. Variables ambientales y abundancia de huevos de *Anchoa mitchilli* (Pisces: Engraulidae) en la laguna de Tamiahua, México. *Revista de Biología Tropical* 51(2): 471-478.



-
- Díaz-Ruiz, S., A. Aguirre-León & E. Mendoza-Sánchez. 2018. Factores ambientales que influyen en la ictiofauna de la laguna La Mancha, sitio Ramsar, Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 246-265.
- Díaz-Ruiz, S., M. A. Pérez-Hernández & A. Aguirre-León. 2003. Caracterización de los conjuntos de peces en una laguna tropical del noroeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas* 29(4B): 631-644.
- Eschmeyer, W. & D. Fong. 2017. Catalog of Fishes. *California Academy of Sciences*. Recuperado el 01 de febrero de 2017, a las 16:38 horas, de: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp#Table2>
- Flaherty, K. E., R. E. Matheson, R. H. McMichael & W. B. Perry. 2013. The influence of freshwater on nekton community structure in hydrologically distinct basins in northeastern Florida Bay, FL, USA. *Estuaries and Coasts* 36(5): 918-939.
- Flores-Coto, C. & L. Méndez-Vargas. 1982. Contribución al conocimiento del ictioplancton de la laguna Alvarado, Veracruz. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 9(1): 41-160
- Flores-Coto, C., A. Ocaña-Luna, A. Luna-Calvo & F. Zavala-García. 1988. Abundancia de algunas especies de anchoas en la laguna de Términos (México), estimada a través de la captura de huevos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15(1): 125-134.



Froese, R. & D. Pauly. Editors. 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication.

Recuperado el 17 de febrero del 2018, a las 16:28 horas, de:
www.fishbase.org

Giarrizzo T. & U. Krumme. 2009. Temporal patterns in the occurrence of selected tropical fishes in mangrove creeks: implications for the fisheries management in north Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52(3): 679-688.

Guraslan, C., B. A. Fach & T. Oguz. 2017. Understanding the impact of environmental variability on anchovy overwintering migration in the Black Sea and its implications for the fishing industry. *Frontiers in Marine Science* 4: 1-24.

Hagan, S. M. & K. W. Able. 2003. Seasonal changes of the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 15-29.

Hagan, S. M. & K. W. Able. 2008. Diel variation in the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuaries and Coasts* 31(1): 33-42.

Hernández, U., J. Valdez-Zenil & F. Zavala-García. 2006. Composición y abundancia del ictioplancton durante la temporada de estiaje en la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Revista Científica UDO Agrícola* 6(1): 138-149.

Hollander. 2007. Causes of interestuarine variability in Bay Anchovy (*Anchoa mitchilli*) salinity at capture. *Estuaries and Coasts* 30(6): 1060-1074.

Hopman, L. J. & C. R. Gilbert. 2014. Engraulidae: Anchovies. In: Warren, M. L. & B. M. Burr (Eds). *Freshwater fishes of North America Vol. I: Petromyzontidae to Catostomidae*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 332-353.



-
- Hughes, N. F. 1998. A model of habitat selection by drift feeding stream salmonids at different scales. *Ecology* 79(1): 281–294.
- Jordan, R. C., A. M. Gospodarek, E. T. Schultz, R. K. Cowen & K. Lwiza. 2000. Spatial and Temporal Growth Rate Variation of Bay Anchovy (*Anchoa mitchilli*) Larvae in the mid Hudson River Estuary. *Estuaries* 23(5): 683–689.
- Juárez-Eusebio, A., J.L. Rojas-Galaviz, C. Mora-Pérez & D. Zárate-Lomelí. 2006. Los peces, *En: Moreno-Casasola, P. (Ed.) Entornos veracruzanos: La costa de La Mancha*, Instituto de Ecología A.C., pp. 327-340.
- Kopp, D., Y. Bouchon-Navarro, M. Louis, D. Mouillot & C. Bouchon. 2010. Juvenile fish assemblages in caribbean seagrass beds: Does nearby hábitat matter?. *Journal of Coastal Research* 26(6): 1133-1141.
- Lara-Domínguez, A. L., F. Contreras-Espinosa, O. Castañeda-López, E. Barba-Macias & M. A. Pérez. 2011a. Lagunas costeras y estuarios. Vol. I. *En: La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., pp. 301-313.
- Lara-Domínguez, A. L., J. Franco-López, C. Bedia-Sánchez, L. G. Abarca-Arenas, S. Díaz-Ruiz, A. Aguirre-León, C. González-Gándara & M. Castillo-Rivera. 2011b. Diversidad de peces en los ambientes costeros y plataforma continental. Vol. II. *En: La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., pp. 505-516.



-
- Luo, J. 1993. Tidal transport of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, in darkness. *Journal of Fish Biology* 42: 531-539.
- Madureira, L., J. Castello, C. Prentice-Hernández, M. Queiroz, M. Espírito Santo, W. Ruiz, P. Raggi-Abdallah, J. Hansen, M. Bertolotti, E. Manca, M. Yeannes, N. Avdalov & S. Fernández-Amorín. 2009. Current and potential alternative food uses of the Argentine anchoíta (*Engraulis anchoita*) in Argentina, Uruguay and Brazil. In: Hasan, M. R. & M. Halwart. (Eds.). *Fishes Feed Inputs for Aquaculture: Practices, Sustainability and Implications*, FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, pp. 269–287.
- McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York, NY. 283 pp.
- McLusky, D. & M. Elliott. 1981. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, threats and management*. Oxford University Press Inc., New York, 223 pp.
- Moreno-Casasola, P. (Ed.). 2006. *Entornos veracruzanos: La costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México, 576 pp.
- Moyle P. B. & J. J. Cech. 1996. *Fishes, an introduction to ichthyology* 3th edition. Ed. Prentice-Hall, New Jersey, 590 pp.
- Mualeque, D. & J. Santos. 2011. Biology, fisheries and distribution of *Thryssa vitirostris* (Gilchrist & Thompson 1908) and other Engraulidae along the coast of the Sofala Bank, western Indian Ocean. *African Journal of Marine Science* 33(1): 127-137.



Nelson, J. S, T. C. Grande & M. V. H. Wilson. 2016. Fishes of the World, 5th edition. Ed. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, 707 pp.

Nizinski, M. & T. Munroe. 2002. Order Clupeiformes: Engraulidae. *In: The Living Marine Resources Of The Western Central Atlantic Volume 2 Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae) 2 (1): 764-769.*

North, E. W. & E. D. Houde. 2004. Distribution and transport of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs and larvae in Chesapeake Bay. *Estuarine Coastal and Shelf Science 60: 409-429.*

Ocaña-Luna, A., A. Luna-Calvo, F. Zavala-García & C. Flores-Coto. 1987. Distribución y abundancia de huevos de algunas especies de engráulidos (Pisces) en la laguna de Términos. *Biótica 12(4): 275-290.*

Ocaña-Luna, A. & M. Sánchez-Ramírez. 2003. Diversity of ichthyoplankton in Tampamachoco Lagoon, Veracruz, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74(2): 179-193.*

Ocaña-Luna, A. & M. Sánchez-Ramírez. 2016. Estructura de la comunidad ictioplanctónica en la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad 87: 123-132.*

Olney, J. E. 1983. Eggs and early larvae of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, and the weakfish, *Cynoscion regalis*, in lower Chesapeake Bay with notes on associated ichthyoplankton. *Estuaries 6(1): 20-35.* Peebles, E. B., S. E. Burghart & D. J.

Pepe-Victoriano, R., A. Silva, A. Vega, M. Araya & L. Cornejo. 2012. Efecto del aumento de la temperature, frecuencia de alimentación y ración de alimento en



-
- el crecimiento de juveniles de Turbot *Psetta maxima*. *International Journal of Morphology* 30(3): 902-907.
- Plounevez, S. & G. Champalbert. 1999. Feeding behavior and Trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 49: 177-191.
- Ramsar. 2019. The list of wetlands of international importance. Recuperado el 15 de noviembre del 2019, a las 12:40 horas, de: <https://www.ramsar.org/es/acerca-de/humedales-de-importancia-internacional-los-sitios-ramsar>
- Reis, R. R. & J. M. Dean. 1981. Temporal Variation in the Utilization of an Intertidal Creek by the Bay Anchovy (*Anchoa mitchilli*). *Estuaries* 4(1): 16-23.
- Ribeiro, J., L. Bentes, R. Coelho, J. M. S. Goncalves, P. G. Lino, P. Monteiro & K. Erzini. 2006. Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa lagoon (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67(3): 461-474.
- Rodríguez-Varela, A. C., A. Cruz-Gómez & H. Vázquez-López. 2010. List of the ichthyofauna in the Sontecomapan Lagoon, Veracruz, Mexico. *Biocyt* 3(9): 107-121.
- Rosales-Casián J. A. 2004. Composición, importancia y movimiento de los peces de Bahía de San Quintín, Baja California, México. *Ciencias Marinas* 30(1A): 119-127.



-
- Sampaio, A. C., D. Shimada, D. M. Wai & L. Neves. 2014. Reproductive biology of *Cetengraulis edentulus* (Cuvier, 1829), the major fishery resource in Guanabara Bay, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 12(4): 819-826.
- Sánchez-Ramírez, M. & A. Ocaña-Luna. 2002. Temporal variability in the abundance in the bay anchovy *Anchoa mitchilli* (Valenciennes, 1848) eggs and spawning biomass in Pueblo Viejo Lagoon, Veracruz, Mexico. *Hidrobiológica* 12(2): 157-162.
- Santos-Valencia, J., M. C. Ré-Regis, M. E. González & M. Seca-Escalant. 1998. Características de la reproducción de *Anchoa hepsetus* (Linnaeus, 1758, Pisces: Engraulidae) en Seybaplaya, Campeche, México. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 50: 969-990.
- Schmitter-Soto, J. J., L. Vásquez-Yeomans, A. Aguilar-Perera, C. Curiel-Mondragón & J. A. Caballero-Vázquez. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 71(2): 143-177.
- Suzuki, K. W., Y. Kanematsu, K. Nakayama & M. Tanaka. 2014. Microdistribution and feeding dynamics of *Coilia nasus* (Engraulidae) larvae and juveniles in relation to the estuarine turbidity maximum of the macrotidal Chikugo River estuary, Ariake Sea, Japan. *Fisheries Oceanography* 23(2): 157-171.
- Takasuka, A. & I. Aoki. 2006. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography* 15(2): 139-149.



-
- ter Braak, C. J. F. 1988. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Report LWA-88-02., Agricultural Mathematics Group. Wageningen, The Netherlands. 95 pp.
- ter Braak, C. J. F. & P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, U. S. A., 500 pp.
- Thrush, S. F., M. Townsend, J. E. Hewitt, K. Davies, A. M. Lohrer, C. Lundquist & K. Cartner. 2013. The many uses and values of estuarine ecosystems. *In*: J. R. Dymond (Ed.) Ecosystem services in New Zealand – conditions and trends. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand, pp 226-237.
- Wang, S. & E. D. Houde. 1995. Distribution, relative abundance, biomass and production of bay anchovy *Anchoa mitchilli* in the Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 121: 27-38.
- Whitehead, P. J. P. 1978. Engraulidae. *In*: *FAO Species Identification Sheets For Fishery Purposes. Western Central Atlantic (Fishery Area 31), Vol. 2 Bony Fishes Carangidae (in part) to Hemiramphidae. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.*
- Whitehead, P. J. P., G. Nelson & T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeioidi). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. *Part 2. Engraulididae. FAOFish. Synop. (125) 7(2): 305-579.*



Zavala-García, F., C. Flores-Coto & A. Ocaña-Luna. 1988. Variación del tamaño de los huevos de *Anchoa mitchilli* (Pisces Engraulidae), en relación a la salinidad. Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15(2): 279-282.

Zhang, H., G. Wu, P. Xie, J. Xu & Q. Zhou. 2013. Role of body size and temporal hydrology in the dietary shifts of shortjaw tapertail anchovy *Coilia brachygnathus* (Actinopterygii, Engraulidae) in a large floodplain lake. *Hydrobiology* 703: 247-256.



Anexo

- *Anchoa mitchilli*



- *Anchoa hepsetus*



- *Anchoa lamprotaenia*





- *Anchoa lyolepis*



- *Cetengraulis edentulus*



- *Anchoviella perfasciata*





- *Engraulis eurystole*





Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00185

Matrícula: 2173801406

Variación estacional y nictémica de la abundancia de las anchoas (Engraulidae) de la laguna La Mancha, Veracruz, México.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 13:00 horas del día 27 del mes de noviembre del año 2019 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DRA. MARIA DEL ROCIO ZARATE HERNANDEZ
DRA. MARINA SANCHEZ RAMIREZ
DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO
M. EN C. HÉCTOR MARCOS MONTES DOMÍNGUEZ



GUADALUPE MORGADO DUEÑAS
ALUMNA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA
DE: GUADALUPE MORGADO DUEÑAS

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

Aprobar

REVISÓ
MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA

DRA. MARIA DEL ROCIO ZARATE HERNANDEZ

VOCAL

DRA. MARINA SANCHEZ RAMIREZ

VOCAL

DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO

SECRETARIO

M. EN C. HÉCTOR MARCOS MONTES DOMÍNGUEZ