



El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad y grupos tróficos de la malacofauna en la laguna

Mecoacán, Tabasco, México

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Rosa María de Jesús Carrillo

2019



El Colegio de la Frontera Sur

Villahermosa, Tabasco, 12 de abril de 2019.

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado examinador de:

Rosa María De Jesús Carrillo

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

“Diversidad y grupos tróficos de la malacofauna en la laguna de Mecoacán, Tabasco, México.”

para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.**

	Nombre	Firma
Director	Dr. Everardo Barba Macías	<hr/>
Asesor	Dr. Manuel Mendoza Carranza	<hr/>
Asesor	Dr. Alberto de Jesús Sánchez Martínez	<hr/>
Sinodal adicional	M. en B. Juan Juárez Flores	<hr/>
Sinodal adicional	M. en C. Rosa Amanda Florido Araujo	<hr/>
Sinodal suplente	Dra. Gabriela Castellanos Morales	<hr/>

DEDICATORIA

A mi pareja e hijo:

Como un sencillo homenaje al esfuerzo, lucha, sacrificio y tolerancia que me brindaron en este último proceso , sobre todo el amor, cariño y aliento en todo momento para no rendirme, para afrontar las dificultades y sobresaliera de forma exitosa.

A toda mi familia:

A quienes agradezco su cariño y comprensión, y apoyarme a seguir adelante en esta etapa de mi vida.

*La vida es una preparación para el futuro;
y la mejor preparación para el futuro
es vivir como si no hubiera ninguno.*

A. Einstein

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) de México por haberme otorgado la beca que me permitió realizar esta maestría.

A mi director de tesis:

Dr. Everardo Barba; agradezco la confianza que siempre depositó en mi, y por el apoyo extra que me brindó en todo momento en las dificultades personales durante este trabajo.

A los miembros de mi comité:

Mi asesor, Dr. Alberto Sánchez Martínez por ayudarme en compartir su amplio conocimiento del tema y corregirme de forma acertada para mejorar mi formación. Al Dr. Manuel Carranza, quién además de su asesoría en la escritura del documento de tesis, mostró gran sensibilidad para el trato humano y agradezco las atenciones y consejos que me ayudaron a concluir satisfactoriamente.

También agradezco a los síndicos del proceso de titulación: M. en B. Juan Juárez Flores, M. en C. Rosa Amada Florido Araujo y la Dra. Gabriela Castellanos Morales, por su revisión, observaciones y aportes para mejorar el documento de tesis, muchas gracias.

A mis Colegas, compañeros y amigos de cada Unidad de ECOSUR:

Al Dr. Daniel Pech que me brindó en todo momento su apoyo, conocimiento, y aliento, por sus sugerencias para enriquecer mi conocimiento durante la tesis; a cada uno de mis compañeros y amigos de la maestría; principalmente a Jony Torres y Nadia Rivero que me hicieron un lazo de amistad y de experiencia científica en ese laboratorio, gracias por aportarme grandes ideas, conocimiento y sobre todo días de gran compañerismo.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN

I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Justificación del estudio	11
Preguntas de investigación	12
Hipótesis	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN DE LOS MOLUSCOS EN CUATRO HÁBITATS EN EL GRADIENTE ESTUARINO DE LA LAGUNA MECOACÁN	13
CAPÍTULO III. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS GREMIOS TRÓFICOS DE MOLUSCOS EN LA LAGUNA MECOACÁN, TABASCO	35
CAPÍTULO IV. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	54
REFERENCIAS	59

RESUMEN

Las investigaciones sobre la diversidad y asociación de moluscos en lagunas costeras, con sus diferentes hábitats son escasas. En el presente estudio se aborda un enfoque multivariado para evaluar los cambios espacio-temporales de la estructura y función de la comunidad de moluscos a lo largo de un gradiente estuarino y en diferentes hábitats en la laguna Mecoacán.

Durante un año se muestrearon los moluscos en seis sitios a lo largo de la laguna abarcando cuatro hábitats: (i) sustrato suave asociado al manglar (MAN), (ii) raíces de mangle (RAI), (iii) sustrato areno-lodoso (ARE) y (iv) vegetación acuática sumergida (VAS). La mayor contribución a la variación temporal de las variables ambientales se atribuyó a la temperatura que fue significativamente menor en la época de nortes. A lo largo de la laguna se encontró un gradiente espacial del oxígeno disuelto, la salinidad y la turbidez. Se encontraron 29 especies de moluscos que fueron agrupadas en siete gremios tróficos. Los gasterópodos *Neritina virginea* y *N. reclinata* fueron dominantes. Estas especies junto con los bivalvos *Rangia flexuosa*, *Ischadium recurvum* y *Crassostrea virginica*, se registraron en las tres temporadas en todos los sitios y ocupando todos los hábitats. Los gremios tróficos micrófagos raspadores y filtradores son dominantes en cuanto a abundancia y a biomasa. La estructura y composición, así como la función de la comunidad de moluscos varió significativamente entre las temporadas climáticas, entre los hábitats y entre sitios dentro de hábitats. Las variables que mejor explicaron la variabilidad temporal de la comunidad de moluscos fueron la temperatura y la turbidez, mientras que a lo largo de la laguna las variaciones fueron explicadas por la salinidad y el oxígeno disuelto. Estos resultados evidencian que la conservación de los moluscos está relacionada a la conservación de sus hábitats y del gradiente estuarino en la laguna Mecoacán.

Palabras clave: Moluscos, Ecología, Hábitat estuarino, Análisis multivariado

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Capítulo 1. Introducción

Las lagunas costeras y sus hábitats

Los ecosistemas costeros, que se encuentran a lo largo de la línea continental, son regiones de alta productividad biológica y de relativamente fácil acceso para el ser humano. Esto los ha convertido en áreas de alto crecimiento de las actividades humanas, ya que, proporcionan una amplia gama de bienes y servicios (Burke et al. 2001). Abarcando una diversidad de hábitats y albergando una gran cantidad de especies y diversidad genética, los ecosistemas costeros tienen una dinámica alta como zonas de almacenamiento y reciclaje de nutrientes, como filtración de contaminantes de los sistemas de agua dulce del interior y ayudan a proteger las costas de la erosión y las tormentas. La interface que representan entre las costas del continente y los océanos, desempeñan un papel vital en la regulación de la hidrología y el clima a nivel mundial. La zona costera ha sido definida para incluir áreas intermareales y submareales de la plataforma continental e inmediatamente tierra adyacente. De acuerdo a sus características físicas (proximidad a la costa) y el conjunto de características biológicas se pueden encontrar ecosistemas como lagunas costeras, estuarios, esteros, marismas, bahías, caletas, ensenadas, aguadas, pastizales o bosques, arrecifes de coral, manglares, humedales de marea, lechos de algas marinas, islas de barrera, entre otros (Anthony et al. 2009).

Dentro de estos, los sistemas estuarinos están influenciados por sus características fisiográficas y promueven una elevada heterogeneidad espacial y temporal. Sin embargo, dentro de los sistemas estuarinos su definición es orientada a las zonas de transición de descarga de los ríos y el océano (Cameron y Pritchard 1963). Uno de los sistemas estuarinos más comunes son las lagunas costeras, definidas como cuerpos formados por aguas continentales, orientadas paralelas a la costa, separadas por una barrera del océano, con una o varias entradas limitadas, que permanecen abiertas al menos intermitentemente con algún nivel de intercambio con el agua oceánica (Alvarez-Arellano y Gaitán-Móran 1994; Kjerfve 1994; Kennish 2015). Las lagunas costeras pueden estar sujetas o no a mezclas de salinidad y mareas, lo que puede influir en su variabilidad y clasificación, por ejemplo: ser una laguna de agua dulce o

una laguna hipersalina, esto dependiendo de su balance hidrológico (Alvarez-Arellano y Gaitán-Móran 1994; Kjerfve 1994; Lara-Lara et al. 2008). Las aguas interiores de las lagunas costeras son poco profundas, la entrada del océano puede ser cerrado por deposición de sedimentos como resultado de la acción de las olas y la deriva litoral (Kjerfve 1994).

Las lagunas costeras ocupan el 13% de las áreas costeras en todo el mundo. Dependiendo de las condiciones climáticas, las lagunas costeras pueden presentar un régimen hidrológico cambiante lo que es uno de los principales factores que controla el funcionamiento del ecosistema e interviene en la estructuración de sus comunidades (Kjerfve 1994; Contreras et al. 1997; Medina y Barboza 2006). A menudo las lagunas costeras en escalas de tiempo pueden presentar características del paisaje de corta duración, con una existencia intrínsecamente relacionada con la eficiencia de filtrado (Cameron y Pritchard 1963; Kjerfve 1994). En general las lagunas costeras atrapan sedimentos inorgánicos, materia orgánica, entre otros materiales, y sirven, así como sumideros. Por lo que la productividad, descomposición y el ciclo de nutrientes se rige por los efectos de inundación o intercambio hídrico; exhibiendo tasas de producción muy altas y son importantes para la acuicultura, pesca y en algunos casos extracción de sal (Kjerfve 1994). Por tanto, su caracterización constituye una herramienta importante en la comprensión para responder a las condiciones ambientales que tiene dicho ecosistema (Contreras y Castañeda 2004).

En los sistemas lagunares tropicales se pueden encontrar numerosos tipos de hábitats acuáticos, que ayudan y favorecen a la dinámica natural de la fauna, considerándose como zonas importantes de criaderos, suministro de alimento y crianza para peces, crustáceos y moluscos, proveyéndoles refugio. Entre estos hábitats se encuentran los arrecifes de ostión y mejillones, playas rocosas, vegetación acuática, marismas y manglares (Arruda et al. 2003; Barba 2012; Díaz-Martínez 2015; Torres 2017). De acuerdo con las propiedades intrínsecas del hábitat estos se pueden agrupar en dos clases: sustratos duros (SD) y sustratos suaves (SS), en los primeros se encuentra: a) la conformada por marismas (MAR) y vegetación circundante (VC) como manglares (MAN), b) Raíces de Manglar (RM), c) vegetación acuática sumergida (VAS), constituida por macroalgas y pastos marinos, d) sustratos rocosos (SR): orgánicos

(arrecifes de coral, y de ostiones y mejillones) e inorgánicos (rocosos); y e) Sustratos suaves sin vegetación (SSSV) principalmente conformados por sustratos arenosos, limosos y arcillosos (Rodríguez y Vázquez-Lule 2007; Barba 2012; Díaz-Martínez 2015).

Valor de los hábitats dentro de las lagunas costeras

Bosques de Manglar (MAN)

La vegetación de manglar está compuesta por árboles que viven alrededor de la línea costera de bahías, lagunas costeras, estuarios y playas. Son ecosistemas costeros que están directamente en contacto con el mar y el ambiente terrestre, su distribución por lo general es en los trópicos y zonas subtropicales de todo el mundo, y llegan a medir más de 30 m de altura y abarcan miles de hectáreas de extensión (Ramírez-García 1994; Barrionuevo y Marcial 2006; Torres 2017), se caracterizan por ser una vegetación de tipo leñosa que está asociada con flora y fauna adaptados a condiciones de salinidad variable, sustratos no consolidados, y a un hábitat de inundación por ciclos de marea (Schaeffer-Novelli 1995).

Las zonas de transición que existe en la distribución de los manglares entre el mar y la tierra, presenta procesos ecológicos acelerados y dinámicos; sin embargo, son muy sensibles a cualquier perturbación (CONABIO 2009). En este ecosistema converge un gran número de organismos marinos y terrestres, proporcionando un hábitat de mayor diversidad (Mitsch y Gosselink 1986), presentando interacciones abiótica-ecológicas, demostradas por la diversidad de especies y su importancia en las funciones de descomposición y aporte de nutrientes en el sistema (Díaz-Gaxiola 2011); así como su relevancia en brindar recursos ecológicos de valor económico.

Los ecosistemas de manglar proporcionan diversos servicios ambientales tales como: sumideros de carbono, barreras contra huracanes, estabilización de la línea de costa, filtros biológicos, fuente de nutrientes para los hábitats marinos, hábitat de fauna, tienen valor económico directo tales como producción de madera, leña, atractivo turístico y cultural (Rodríguez y Vázquez-Lule 2007; Díaz-Gaxiola 2011; Torres 2017).

La distribución estructural y zonificación de los manglares depende de la topografía del lugar, precipitación, periodo de inundación, entradas de agua dulce, salinidad, nivel

del agua, pH, temperatura, aporte de sedimentos, estrés hidrodinámico, competencia interespecífica entre otros (Robertson y Alongi 1992; Schaeffer-Novelli 1995; Torres et al. 2017), haciendo que la complejidad y riquezas de especie esté asociado a estos gradientes. Debido a que estos ecosistemas funcionan como subsidios de materia y energía, permite la producción de materia orgánica (producción primaria) para el suelo y el sistema marino. La caída de las hojas de manglar proporciona energía a las zonas adyacentes y alimento a los organismos (Steinkey y Charles 1984; Mitsch y Gosselink 1986; Rico-Gray y Lot-Helgueras 1993; Torres et al. 2017).

Las raíces de manglar (RAI): conocidas como estructuras de sostén del manglar; en los manglares de la especie *R. mangle*, desarrollan sancos o raíces aéreas de sostén y neumatóforos, que proporcionan un hábitat idóneo para vertebrados como invertebrados de diversas especies, ya sea juveniles y adultos, (Yáñez-Arancibia 1977; Odum et al. 1982; Robertson y Alongi 1992; Domínguez et al. 2003; Rodríguez-Barrios et al. 2011; Torres 2017). Son áreas propicias para la crianza, reproducción, alimentación para muchas especies de peces e invertebrados (Vide Pifarré y Briansó Martínez 2003; Díaz-Gaxiola 2011). De tal manera que las raíces proporcionan un hábitat adecuado para especies sésiles en las ramificaciones, o dar conectividad de suelo-agua (Barba et al. 2005); favoreciendo la fijación de un sinnúmero de organismos sésiles (incluyendo a los moluscos). (Macnae 1968; Guerra- Castro et al. 2011).

Vegetación Acuática sumergida (VAS)

La vegetación acuática sumergida (VAS) está constituida por macroalgas y pastos marinos que tienen adaptaciones para estar en ambientes inundados, ya sea marinos, o de baja salinidad y poco profundos. Su adaptación les permite sobrevivir sumergidas teniendo resistencia al movimiento del agua, desarrollando sistemas de anclajes de mayor resistencia (raíces bien desarrolladas). Los pastos marinos son plantas con un sistema radicular bien desarrollado, a diferencia de las algas que son menos complejas, donde no poseen un sistema radicular; sin embargo, ambas son clave en la estructura y funcionamiento de los litorales después de los manglares.

Las funciones ecológicas que proporcionan las praderas marinas es amplia como sumideros de carbono, retención de sedimentos, hábitat para especies, zonas de

criadero, indicadores de impacto en ecosistemas acuáticos costeros (ya que los pastos marinos son dependientes de las condiciones ambientales), filtración de nutrientes y/o contaminantes del agua, atenuador de corrientes (olas) y proveer protección en la erosión de costas arenosas (Díaz- Merlano et al. 2003; Díaz-Martínez 2015).

Estos hábitats tienen características fisiológicas y estructurales adecuadas para las redes tróficas, basadas en el reciclaje de nutrientes, aprovechamiento de la materia orgánica, producción de detritos, entre otros. Debido a que la vegetación acuática sumergida no es estática, durante eventos como nortes o huracanes algunos ejemplares son removidos del sustrato y enterrados, propiciando la dispersión o colonización en nuevos sitios más favorables para su desarrollo (Rivera-Guzman et al. 2014). Sucesos como el desarrollo urbano o fertilización del agua marino-costera por la industria y agricultura propicia que las concentraciones de nitrógeno y fósforo favorezcan que se propaguen las algas oportunistas (algas verdes filamentosas), cambiando la estructura de la comunidad (Ordóñez-lópez y García-hernández 2005; Díaz-Martínez 2015; Motta-Díaz et al. 2016).

Sustratos duros (SD)

Los sustratos duros están constituidos por sustratos duros inorgánicos o sustratos duros orgánicos. Los sustratos duros inorgánicos constituidos por rocas son colonizados por organismos con fijación específica o sésil, haciendo colonias propicias para albergar otros organismos con movimiento para resguardo o aprovechamiento de alimento. Estas colonias pueden ser conformadas por bivalvos como el ostión o mejillón generando sustratos duros orgánicos. Dentro de los sustratos duros orgánicos, también están los sistemas arrécifales en zonas costeras, dentro de estos sustratos propician la colonización de un ambiente único con alta riqueza de especies (Garduño-Solórzano et al. 2005).

Sustratos suaves sin vegetación SSSV (ARE)

Los sustratos suaves sin vegetación, están constituidos por fondos arenosos, fangosos y limosos, donde se puede albergar un tipo de hábitat específico (Castillo-Rivera et al. 2005). En estos sustratos se encuentran especies bentónicas que presentan ligera movilidad o asociados a enterrarse dentro de estos, se pueden encontrar peces,

crustáceos y moluscos especializados en relación a tipo de alimentación y mecanismos fisiológicos asociados a este tipo de hábitat (Raz-Guzman y Sánchez 1996)

Relaciones entre los hábitats y la fauna

Los hábitats mencionados albergan integrantes de diversa taxonomía, morfología, movilidad y función ecológica, que puede ser separada por macrofauna o microfauna (Duplisea y Hargrave 1996). Dentro de la macrofauna se pueden encontrar las siguientes taxa como poliquetos, crustáceos, equinodermos y moluscos. La diversidad de especies que lo componen, proveen un amplio rango de importantes servicios como de almacenamiento, reciclaje de nutrientes, regulación, filtración de agua y sedimento (Pérez et al. 2004; Baqueiro-Cárdenas et al. 2007; Cozatl-Manzano y Naranjo-García 2007; Fuentealba et al. 2010) y recursos (pesquero, alimento, entre otros); y su distribución depende de factores ambientales tales como salinidad, temperatura, profundidad, textura y composición (Heck y Thoman 1981; Da Silva et al. 2005).

Los invertebrados generalmente son considerados uno de los grupos de interés en cuanto a su valoración ecológica, ya que presentan ciertas características intrínsecas como alta diversidad alimenticia, ciclos de vida complejos, potencial como bioindicadores, entre otros. Dentro de los sistemas estuarinos los invertebrados son claves en los niveles tróficos perteneciendo en su mayoría a los consumidores primarios y otros niveles tróficos superiores (Olabarria et al. 2001; Alcorlo 2004; Llansó et al. 2004). Los organismos como los crustáceos y los moluscos que viven asociados a diferentes hábitats dentro de los sistemas estuarinos, ayudan a controlar la flora y fauna excesiva (Cedeño et al. 2010). Así mismo, pueden tener una relación estrecha con las propiedades físico-químicas del estuario; por lo que su abundancia puede depender de cambios de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto (Hernández-Alcántara y Solis-Weiss 1995).

La diversidad de hábitats es importante para las comunidades de organismos debido a que dentro de las funciones e interacciones biológicas representan ciertas particularidades ecológicas. Por ejemplo, los hábitats de VAS proporcionan dentro de

los estuarios fuentes de producción primaria, así como refugio y una importante estabilización del sedimento fino, este tipo de hábitats generan funciones críticas debido a que su distribución es controlada por la turbidez y profundidad del estuario (Barrios y Gómez 2000; Díaz- Merlano et al. 2003; Barba 2012; Quintas et al. 2013). De igual manera el hábitat de Raíces de manglar puede ofrecer sustrato a diversas macroalgas por lo que su productividad primaria es alta y es un hábitat ideal de refugio y protección para peces juveniles, crustáceos y moluscos (Vide Pifarré y Briansó Martínez 2003; Barrionuevo y Marcial 2006; Guerra-Castro et al. 2011; Torres V. et al. 2017). Además, ambos hábitats tienen interacciones importantes en los sistemas estuarinos como las lagunas costeras y para asentamiento de otros organismos como los moluscos.

Las costas del Golfo de México, ofrecen una amplia gama de recursos naturales, por lo que numerosos estudios han abordado su diversidad y distribución con especial interés en los pastos marinos y algas. Sin embargo, los hábitats de VAS pueden ser afectados por la degradación de las aguas costeras, así como la eliminación de las praderas marinas por interés turístico (Short et al. 2001; Valiela y Cole 2002), de igual manera estas praderas sufren y dependen de la calidad del agua para sobrevivir y distribuirse adecuadamente (Short et al. 2001; Rivera-Guzman et al. 2014). Debido a que los pastos marinos requieren luz para realizar su fotosíntesis, la claridad del agua es un factor importante para su supervivencia, de igual manera el tipo de sustrato ayuda a resistir las fuertes corrientes, para el anclaje de sus raíces. Estos hábitats ayudan a formar complejas redes alimentarias que enlazan una variedad de especies, debido a que puede haber especies que se alimenten directamente de las praderas marinas o que otras especies se alimenten capturando especies menores (incluyendo a moluscos), atraídas por este ecosistema (Reyes-Barragán y Salazar-Vallejo 1990; Cruz-Ábrego et al. 1994).

Los moluscos como componente relevante de la fauna

Los moluscos de zona costera o marina son atractivos para estudios científicos, debido a la vasta complejidad de tipos y características que contribuyen al éxito a la colonización de zonas arrecifales, lagunas costeras, manglares, estableciendo nichos

ecológicos, desde zonas intermareales a profundidades oceánicas. Sin embargo, la diversidad representativa del grupo se da en las zonas costeras siendo una variable descriptiva de la biodiversidad de un país (Jader et al. 2013).

Los moluscos se caracterizan por presentar una flexibilidad adaptativa a diferentes ambientes (Cruz-Ábrego et al. 1994); sin embargo, poco se conoce sobre su funcionamiento en el ecosistema lagunar, que presenta una complejidad y heterogeneidad de hábitat, y la interrelación de las funciones e intercambio de energía de los organismos (Stuardo y Villarroel 1974; Herrera-Silveira 2006). Los mayores estudios destacados para los moluscos tanto para diversidad, abundancia y relación con los factores ecológicos como salinidad, oxígeno disuelto, profundidad, turbidez, tipo de sustrato y sedimento han sido en el bentos; y estas variables ambientales son una limitante en la distribución y asentamiento de los moluscos (Stuardo y Villarroel 1974; Bogan 2001; Caviedes y Carrasco 2015).

En lagunas costeras, los moluscos muestran una relación de la riqueza de especies con las variables físico-químicas de agua (Zamorano et al. 2010). Los trabajos que abarcan la diversidad y asociación de moluscos en lagunas costeras, con sus diferentes hábitats (manglar, pastos, lodos o arenas), son escasos. En áreas de Vegetación acuática sumergida (VAS), la abundancia y diversidad de moluscos llega a ser superior en las áreas donde su cobertura vegetal es más amplia y extensa predominando los gasterópodos (Stoner 1980; Castillo-Rodríguez 2014). Sin embargo, para los hábitats de manglar (MAN), los moluscos que están asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) son fundamentalmente bivalvos, seguido de algunos gasterópodos. En las lagunas costeras, la variabilidad de la comunidad de moluscos suele presentarse más en escalas espaciales que en escalas temporales. Estas variaciones pueden estar dadas por la disponibilidad de microhábitats, oferta nutritiva, hábitos alimenticios o aspectos biológicos (relaciones inter-específicas) (Márquez y Jiménez 2002; Cedeño et al. 2010).

Dentro de los sistemas estuarinos se puede encontrar una diversidad de moluscos con diferentes adaptaciones a los ambientes dulceacuícolas, marinos y salobres. Y cada uno tendrá una distribución limitada a los factores de la interacción de las corrientes y

descargas de agua dulce dentro del estuario lagunar, debido a la tolerancia que puedan tener a la salinidad en la columna del agua (McLusky y Elliot 1981). Los moluscos dulceacuícolas dentro de los hábitos alimentarios son clásicamente considerados especies de régimen vegetariano, detritívoro u omnívoro, aunque esta división es teórica ya que pueden tener un régimen de tipo mixto, como algunos moluscos pulmonados (Brown y Quinn 1988) o alternado según la temporada, como sucede con numerosos prosobranquios. Algunos moluscos se alimentan principalmente de algas durante una temporada del año y posteriormente se entierran en el limo cambiando su alimentación a detrito (Mouthon 1982). Como puede observarse, la dieta está asociada al modo de vida, se han descrito diferentes características morfológicas para las especies, y los tipos de alimentos que ingieren, así como las condiciones del medio que habitan (Brusca y Brusca 2005).

Los moluscos destacan por ser altos productores secundarios (biomasa de consumidores) y esta escala se encuentra directamente relacionada con el recurso basal alimenticio (Brown 1982, Benke y Wallace 1997). De esta manera la energía en los ecosistemas fluye a través de las cadenas alimenticias (Jader et al. 2013), haciendo agrupaciones de los organismos por gremios dietarios. Barrionuevo y Marcial (2006) realizaron un estudio de ecología trófica de la fauna acuática en el manglar en Sechura, Perú estableciendo cuatro niveles tróficos: productores, consumidores primarios, consumidores secundarios y consumidores terciarios; en términos de números de especies, el grupo más diverso fue el de los consumidores terciarios (carnívoros) y el grupo menos variado fue el de los herbívoros.

Estudios ecológicos sobre moluscos en lagunas costeras del Golfo de México

Diversos estudios se han llevado a cabo en los sistemas lagunares del Golfo de México. Galavíz-Solís (1987) realizó un trabajo sobre la morfología, sedimentos e hidrodinámica de las lagunas Dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México obteniendo procesos de sedimentación terrígena del delta río Mezcalapa, describiendo sedimentos lagunares areno-limosos, con cantidades menores de arcilla; su distribución litológica se relaciona con la dinámica del agua y con la existencia de bancos ostrícolas.

Reguero y García-Cubas (1991) realizaron un trabajo en una laguna en el estado de Veracruz donde se estudió la malacofauna béntica registrando una comunidad de 15,564 ejemplares de 35 especies de las Clases Gasterópoda y Bivalvia, con una diversidad promedio de 1.85 bits/individuos, mencionando igual actividades tróficas de cada clase. Estrada (2000) en la laguna de Mecoacán identificó y registró 4,326 organismos que correspondieron sistemáticamente a 2 clases, 29 familias, 29 géneros y 48 especies, de un total de 31 especies de la clase bivalva representó una abundancia el 36.73% y de 17 especies de gasterópodos alcanzaron un 63.27%. Contreras y Castañeda (2004), consideran a Mecoacán como una laguna costera que mantiene una vida particular en su interior y generalmente, son sitios donde la biodiversidad asociada es un atributo muy importante. Tepetlán y Aranda (2008), realizaron muestreos en ocho bancos ostrícolas de las lagunas de Mecoacán; Carmen y Machona, logrando identificar un total de 13 especies de gasterópodos distribuidas en 10 familias, así como siete especies de bivalvos distribuidas en seis familias.

García-Cubas et al. (1990) realizaron un estudio sobre, distribución y tipos de nutrición de los moluscos en la laguna de Mecoacán mencionando a su vez aspectos hidrológicos de la región. Además, describieron el hábitat de 42 especies, 20 de ellas correspondientes a la Clase Gastropoda y 22 a la Clase Bivalvia, dicho análisis de la distribución y abundancia mostró que en las comunidades de moluscos predominan gasterópodos tipo salobres, epifaunales, carnívoros y detritívoros; y bivalvos, infaunales y filtradores.

Justificación del estudio

En las últimas décadas, el hombre ha ejercido una fuerte presión sobre las lagunas costeras ya sea a través de la contaminación y el desarrollo urbano como en actividades como la pesca, la acuicultura y el turismo, que inducen a que el funcionamiento de los sistemas acuáticos continentales esté amenazado, provocando el decline de las poblaciones o comunidades de moluscos y otras especies (Ferrú y Fierro 2015). Los moluscos de sistemas estuarinos son considerados como buenas herramientas de investigación para evaluar cambios ambientales inducidos por las actividades humanas o por el cambio climático (Fortunato 2015). Por otra parte, los

trabajos sobre hábitos alimentarios y relaciones tróficas de los moluscos suministran información práctica e inmediata para el manejo de un recurso. La estructura trófica indica un aspecto del flujo de energía, muestra las relaciones entre productor-consumidor y depredador-presa, e indica las relaciones ecológicas de los organismos (Fernández y Jiménez 2006).

La laguna Mecoacán, ubicada en el sur del Golfo de México, es un sistema estuarino de relevancia para actividades pesqueras y de acuicultura, particularmente de ostión. Este sistema, ha estado sometido a una presión constante por actividades que se realizan en su cuenca. Los estudios sobre la malacofauna de laguna Mecoacán se han enfocado en describir las especies presentes, así como sus características funcionales (e.g. Garcías-Cubas et al. 1991). Sin embargo, hasta el momento no se ha abordado la contribución relativa de las variables ambientales y de la diversidad de hábitats en los cambios espaciales y temporales de la comunidad de moluscos. Esta investigación propone llenar el vacío de información sobre la contribución importante no solo de la variabilidad en la estructura taxonómica de la comunidad, sino también de su funcionalidad a través del estudio de los gremios tróficos en escalas espacio-temporales. Este enfoque también permitiría sentar las pautas para la implementación de un programa de monitoreo en el que se use a la comunidad de moluscos como un hito relevante para la conservación de la laguna Mecoacán.

Preguntas de investigación

¿Qué variables ambientales determinan la diversidad de los moluscos en la escala espacio-temporal?

¿Existen diferencias en el arreglo trófico de los moluscos en función de las variaciones del hábitat?

Hipótesis

Hipótesis general

La complejidad del hábitat y el gradiente de salinidad son los principales controladores del ensamble de moluscos, y se espera que la diversidad varíe entre los hábitat con

diferente complejidad estructural siendo mayor en substratos de VAS, MAN, RAI y menor en SSSV, así como la diversidad descienda desde la boca hacia las localidades más internas de la laguna

Hipótesis particulares

La variación espacio-temporal de la complejidad del hábitat y su gradiente salino determinará la composición y estructura (diversidad) del ensamble de moluscos en la laguna.

Los hábitats con una mayor complejidad estructural permitirán el establecimiento de mayores recursos, lo cual se reflejará en una mayor diversidad funcional de grupos tróficos de moluscos.

Objetivo General

Evaluar las variaciones ecológicas de la comunidad de moluscos y funciones tróficas en la laguna Mecoacán.

Objetivos específicos

Describir la variación ecológica de los moluscos de manera espacial y temporal en la laguna Mecoacán

Determinar el arreglo de los grupos tróficos en función de las variaciones espacial-temporal del hábitat

CAPÍTULO II

MOLLUSCAN ASSEMBLAGES IN FOUR HABITATS ALONG A SALINITY GRADIENT IN A COASTAL LAGOON FROM THE GULF OF MEXICO

*Este capítulo fue enviado como artículo a la revista *Journal of Natural History*

de Jesús-Carrillo R.M., Ocaña F.A, Hernández-Avila, I and Barba-Macías, E,. Molluscan assemblages in four habitats along a salinity gradient in a coastal lagoon from the Gulf of Mexico

Molluscan assemblages in four habitats along a salinity gradient in a coastal lagoon from the Gulf of Mexico

Molluscs are an important component of the macrofauna at coastal lagoons and, a relevant invertebrate group used as an ecological indicator of environmental impacts at these ecosystems. In this study we used a multivariate approach to assess spatial distribution changes of molluscan assemblages along a salinity gradient in four habitats from a tropical coastal lagoon. Along a year we took samples at six sites in four identified habitats: i) muddy bottom near a fringing mangrove (MAN), ii) mangrove (*Avicennia germinans*) roots (RAI), iii) sandy-muddy bottom (ARE) and iv) submerged aquatic vegetation (VAS). Salinity showed a clear pattern along the lagoon decreasing from the inlet to the innermost part. We found 29 molluscs species. The gastropods *Neritina virginea* and *N. reclinata* were the dominant species in the lagoon. The bivalves *Rangia flexuosa*, *Ischadium recurvum* and *Crassostrea virginica* were registered in all habitats and sites. Greater species richness occurred during the rainy season and in the VAS habitat. Molluscan assemblages varied among seasons, habitats and sites nested within habitats. Environmental variables that best explained seasonal molluscan assemblages were temperature and turbidity, meanwhile along the lagoon best variables explaining assemblages were salinity and dissolved oxygen. This study supports the argument that preventing habitat lost or habitat conversion is an important issue to be considered for molluscan conservation at estuarine ecosystems.

Keywords: molluscan assemblages, estuaries, gastropods, bivalves, ecology

Introduction

Coastal lagoons contain many habitat types such as the submerged aquatic vegetation, soft and rocky bottoms, among others, that are constituted by different faunal assemblages. Some of these habitats (e.g. seagrasses meadows and mangroves) are nursery and reproduction sites for many invertebrate and fish that constitutes fishing resources (Kennish and Paerl 2010). In these environments, molluscs are a conspicuous group that are characterized by their adaptive flexibility to different habitats and environmental conditions (Cruz-Ábrego et al. 1994).

Spatial distribution of molluscs in estuarine environments have been related with water characteristics (Montagna and Kalke 1995; Montagna et al. 2008) and to the presence of particular habitats (Montagna and Kalke 1995; Davis et al. 2017). Molluscs play an important role in shaping sediment features (Rhoads and Young 1970), water filtering (Kiørboe and Møhlenberg 1981), controlling growth and distribution of the aquatic vegetation (Hutchens and Walters 2006) and as ecosystems engineers (Donnarumma et al. 2018). Moreover, molluscs are relevant bioindicators used in baseline studies and environmental assessments (Fortunato 2015).

About 174 coastal lagoons occur along the Mexican waters of the Gulf of Mexico (GoM) that are important in terms of biodiversity conservation and for the development of human activities such as fishing (Contreras and Castañeda 2004). Classical studies of molluscs from the coastal lagoons of the GoM were focused on taxonomic inventories, the distribution of particular species in relation with the salinity gradient and their feeding habits (e.g. García-Cubas et al. 1990; García-Cubas and Reguero 1995). Moreover, some investigations (e.g. George-Zamora

and Aldana-Aranda 2000) were conducted in order to evaluate populations of oyster species that are important fishing resources.

Recently, González-Solis et al. (2018) found that molluscs form different assemblages in a wide arrange of habitats in the wetlands systems of Los Petenes in the southern GoM. Besides, they compiled different studies of molluscs in coastal lagoons and wetlands of the GoM and showed that 189 species of gastropods and 118 bivalves occur in these ecosystems. However, a study considering the effects of different habitats and the environmental drivers in shaping the spatio-temporal shifts of molluscan assemblages is lacking in coastal lagoons from the GoM.

Taking into consideration the relevance of molluscs as biological indicators of environmental change and, that the use of them for that purpose needs an understanding of the relationships of molluscan communities with environmental gradients (Davis et al. 2017), this study is aimed to analyze changes in the molluscan assemblages from the Mecoacan lagoon by using a multivariate approach. Following the hypothesis that habitat complexity and salinity gradient are the main drivers controlling molluscan assemblages, it is expected that mollusk's diversity varies amongst habitats with different structural complexity and decreases from the inlet to the innermost part of the lagoon.

Material and methods

Study area

Mecoacan lagoon is located in the deltaic plain of the Mezcalapa river and has a permanent water exchange with the Southern Gulf of Mexico throughout an inlet called "Barra Dos Bocas" (Figure 1). Mecoacan is a shallow coastal lagoon with a

mean depth of 1.2 m and an aquatic surface covering 96 454.39 ha (García-Cubas et al. 1990). Mean annual temperature is 26°C and mean annual rainfall is about 240 mm (Galaviz-Solís et al. 1987), and three climatic seasons are described for the region: rainy (July-October), norths or cold fronts (November-February) and drought (March-June) (Torres et al. 2017).

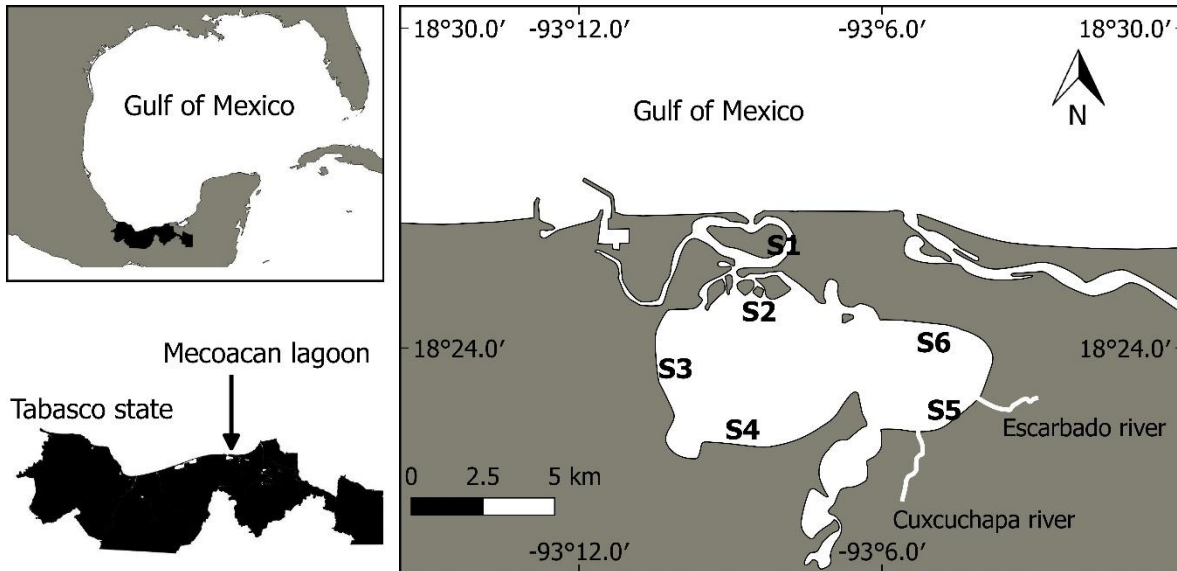


Figure 1. Location of Mecoacan lagoon and study sites (S1—S6).

Salinity ranges from 0.5-29 PSU from the inlet to the landward of the lagoon (Galaviz-Solís et al. 1987) and three main zones occur according to the water characteristics (Domínguez et al. 2003): I) a oligohaline to mesohaline zone located near the mouth of the rivers Cuxcuchapa and Escarbado, II) a mesohaline to polyhaline zone located in the middle of the lagoon, and III) a polyhaline zone located towards the channel of the lagoon. This third zone is influenced by seawater circulating during tides that contributes to water exchange and lowering water temperatures (Medellín et al. 2013). The edge of the lagoon is mainly surrounded by mangrove forests (Torres et al. 2017), and the bottom aquatic

vegetation is located in the northwestern part where the dominant species is *Halodule wrightii* (Aschers) (Domínguez et al. 2003).

Sampling

Four habitat types were selected in the lagoon to represent the possible substrates where molluscs occur: i) soft bottom near the mangrove forest (MAN), ii) sandy-muddy bottom (ARE), iii) mangrove (*Rhizophora mangle*) roots (RAI) and submerged aquatic vegetation (VAS). The habitats MAN, ARE and RAI were surveyed in six sites along the lagoon (S1-S6, Figure 1) in the shallower areas and the habitat VAS was restricted to the sites S1 and S2. The central part of the lagoon was excluded because the presence of culture banks of the commercial oyster *Crassostrea virginica*. Samplings were conducted monthly during a year (November 2015 — October 2016) at day hours.

Molluscs were collected at each habitat using different sampling devices: Colman-Segrove net with 0.5 mm mesh size and covering a sampling area of 13.5 m²; a Renfro beam net with 1 mm mesh size and covering 50 m²; a trawling net with 13 mm mesh size and covering 62 m². All these nets were used for epifaunal molluscs, and a core (0.0033m²) used for infaunal molluscs from the habitats MAN, ARE and VAS. Epifaunal molluscs from the RAI habitat were sampled using a spoon-like net covering 5 m². Each sampling consisted in three random replicates with each sampling device within a particular habitat at each site. During all surveys, environmental variables (temperature, salinity, turbidity, dissolved oxygen

and pH) were measured using a multi-parameter device (HANNA model HI 9828) at each site.

Biological samples were fixed in formaldehyde in plastic bags and then sieved in the laboratory using a 0.5 mm mesh. Empty shells were separated and not included in the analysis. Molluscs were identified to the lowest taxonomic level and counted. Species identification were conducted using different sources (García-Cubas 1981; Antolí and García-Cubas 1985; Tunnell et al. 2014) and scientific names followed the World Register of Marine Species (WoRMS).

Data analysis

Environmental variables (temperature, salinity, turbidity, dissolved oxygen and pH) were normalized and a similarity matrix based on Euclidian distances was constructed. Water environmental variables were visualized using Principal Coordinates Analysis (PCO) and their spatial and temporal patterns were analysed using Pearson correlation.

With the aim to detect any spatial and temporal variation of the molluscan assemblages, a multivariate approach was used. Because different sampling devices were used, raw data were standardized by the maximum abundance for each sample with the aim of keeping the data structure according to the sampled area covered by each sampling device, and a “dummy” taxa were included because of many samples did not present organisms (Clarke and Gorley 2015). A similarity matrix using the Bray-Curtis index was constructed and the hypothesis of non-differences in the molluscan assemblages was tested considering four factors: climatic season, sampling time nested in climatic season, habitat, and site nested within habitat, and their interactions, using Permutational Multivariate Analysis of

Variance (PERMANOVA) (Anderson 2001). The relative contribution of each factor and their interactions were explained by means of the Variance Components (VC%). Metric Multi-dimensional Scaling plots (MDS) were used to display assemblages' central tendencies, and their corresponding 95% bootstrap intervals, between climatic seasons, habitat and sites (Clarke and Gorley 2015).

The relationship between molluscan diversity patterns and mean environmental variables was analysed using Canonical Analysis of Principal Coordinates (CPA) (Anderson and Willis 2003). To this aim, environmental data were standardized to construct a matrix using Euclidian distances among sites and climatic seasons. All multivariate statistical analyses were performed using Primer-e v7/ PERMANOVA + with a 95% confidence level (Clarke and Gorley 2015).

Results

Environmental variables

Basic statistics (mean \pm SD) for water variables are shown in table 1. Salinity ranged between 1.2—33.6 PSU, a salinity gradient was detected along the lagoon with higher salinity at S1 (27.0 ± 6.0 ups), almost similar among sites S2, S3 and S4 (12.0—13.7 ups) and, the lowest values in sites S5 and S6 (6.5 and 5.9 UPS, respectively). Total dissolved solids (turbidity) were lower during the rainy season and increased from S1 to S6. Dissolved oxygen (DO) was lower during the norths season (4.3 ± 1.8 mg. l⁻¹) compared with drought and rainy seasons. Spatially, DO showed values higher than 6.0 mg. l⁻¹ at sites S1—S4 with decreasing at S5 and S6 (4.3 ± 1.8 and 4.7 ± 1.7 mg. l⁻¹, respectively). Temperature ranged between 21-29°C with the lowest value during the norths season (24.8 ± 2.1 °C), and spatially

Table 1. Water environmental variables (Mean±SD) by season and sampling site from Mecoacan lagoon.

Variable	Season			Sites					
	Norths	Drought	Rainy	S1	S2	S3	S4	S5	S6
Temp (°C)	24.8±2.1	29.3±2.8	30.4±1.9	26.1±2.2	28.3±3.0	29.4±4.1	29.0±4.0	28.7±3.2	27.6±2.4
TDS (g/l)	3.6±3.3	3.0±3.1	1.9±3.2	1.1±2.5	1.3±2.1	2.2±3.1	3.4±4.3	3.7±2.8	5.2±2.9
DO (mg/l)	4.3±1.8	6.6±1.8	6.2±1.5	6.4±1.6	6.6±1.7	6.1±1.8	6.0±2.3	4.3±1.8	4.7±1.6
Sal (ups)	13.5±6.5	12.6±9.4	12.7±8.8	27.0±6.0	13.7±4.1	12.6±4.2	12.0±4.0	6.5±4.5	5.9±3.5
pH	7.9±0.8	8.4±0.3	7.9±0.2	8.3±0.6	8.2±0.6	7.9±0.3	8.0±0.5	8.0±0.7	7.9±0.4

the mean lowest temperature was recorded for S1. Finally, the pH was higher during the drought season with no spatial trend along the lagoon.

The PCO axis 1 and 2 explained 87% of the variation of water environmental variables (Figure 2). PCO1 shows a gradient along the lagoon from S1 to S6 where dissolved oxygen makes the greater contribution ($r=0.85$), followed by salinity ($r=0.78$), turbidity ($r=-0.74$) and pH ($r=0.59$). PCO2 clearly separates the north from the two other seasons with a greater contribution of temperature ($r=0.95$), salinity ($r=-0.58$) and dissolved oxygen ($r=0.42$).

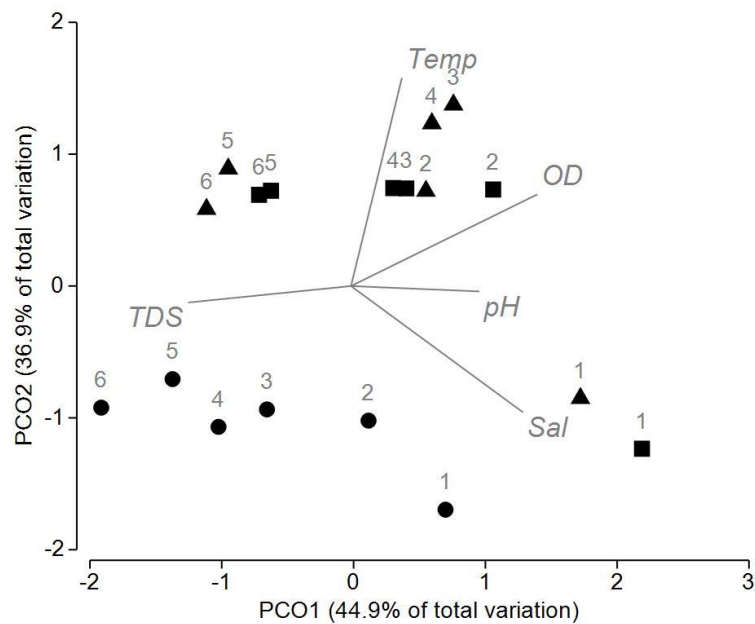


Figure 2. PCO showing the ordination of water environmental variables from Mecoacan lagoon. Numbers represent sites, black dots = norths season, black squares = drought season, and black triangles = rainy season.

Species composition

In total 109 093 individuals belonging to 29 species were collected during the field work, with 98.9% of individuals grouped in the class Gastropoda

representing 12 species and the rest belong to 17 species of the class Bivalvia.

The higher species richness occurred during the rainy season (25), and at the habitat VAS (24). Sites S1 and S2, where the four habitats occur, showed the highest species richness (21 and 22 species, respectively) meanwhile, in the inner sites (S3—S6) species richness ranged from 11 to 15 (Table 2).

Table 2. Species composition by season (N: norths; R: rainy, and D: drought), sites and habitat.

Species	Season			Site						Habitat			
	N	R	D	1	2	3	4	5	6	VAS	MAN	RAI	ARE
Bivalvia													
<i>Amygdalum papyrium</i> (Conrad, 1846)	x	x		x	x						x		
<i>Anadara transversa</i> (Say, 1822)		x		x									x
<i>Brachidontes exustus</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin, 1791)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Eupera cubensis</i> (Prime, 1865)	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Ischadium recurvum</i> (Rafinesque, 1820)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Isognomon alatus</i> (Gmelin, 1791)	x	x	x	x	x					x	x	x	x
<i>Lucina pectinata</i> (Gmelin, 1791)	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x		x
<i>Macoma constricta</i> (Bruguère, 1792)	x	x	x	x	x					x	x		x
<i>Martesia striata</i> (Linnaeus, 1758)	x			x								x	
<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Rangia cuneata</i> (GB Sowerby I, 1832)	x	x	x	x			x	x	x	x	x		x
<i>Rangia flexuosa</i> (Conrad, 1839)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Tagelus divisus</i> (Spengler, 1794)			x	x						x			
<i>Tagelus plebeius</i> (Lightfoot, 1786)	x	x		x	x		x			x	x		x
<i>Tellina angulosa</i> Gmelin, 1791		x	x	x	x					x			
<i>Tivela floridana</i> (Rehder, 1939)		x			x					x			

Table 2. Continued.

Species	Season			Site						Habitat				
	N	R	D	1	2	3	4	5	6	VAS	MAN	RAI	ARE	
Gastropoda														
<i>Alaba incerta</i> (d'Orbigny, 1841)		x	x	x	x						x	x		x
<i>Bulla striata</i> (Bruguère, 1792)		x		x	x						x			
<i>Cerithidea pliculosa</i> (Menke, 1829)	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Crepidula plana</i> (A. Adams & Reeve, 1850)	x	x			x	x	x		x	x				
<i>Hydrobia totteni</i> (Morrison, 1954)	x		x		x	x					x			x
<i>Littoraria nebulosa</i> (Lamarck, 1822)		x				x							x	
<i>Nassarius vibex</i> (Say, 1822)			x						x			x		
<i>Neritina reclivata</i> (Say, 1822)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Neritina virginea</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pomacea flagellata</i> (Perry, 1811)	x	x	x	x		x	x	x	x			x	x	x
<i>Pyrgophorus coronatus</i> (Pfeiffer, 1840)	x	x		x	x				x	x	x	x	x	
<i>Texadina sphinctostoma</i> (Abbott & Ladd, 1951)	x	x			x					x	x	x	x	
Species richness	21	25	18	21	22	13	12	13	15	24	19	14	18	

The gastropods *Neritina virginea* and *N. reclivata* dominated in the lagoon with 63% and 15% of individuals, respectively, followed by the bivalves *Rangia flexuosa*, *Ischadium recurvum* and *Crassostrea virginica* that accounted together for 8.9% of the mollusk's abundance. These species were found in the three climatic seasons and in all sites and habitats sampled.

Some species such as *Anadara transversa*, *Tivela floridana*, *Bulla striata*, *Littoraria nebulosa*, *Tagelus divisus* y *Nassarius vibex* and *Martesia striata* were only present during one climatic season. Some others showed affinity for only one habitat type such as *Amigdalum papyrium*, *T. divisus*, *T. angulosa*, *T. floridana*, *B. striata* and *Crepidula plana* (VAS); *M. striata* and *L. nebulosa* (RAI); *A. transversa* (ARE) and *N. vibex* (MAN), whilst ten species were restricted to sites S1 and S2

(Table 2). Three species (*Eupera cubensis*, *A. papyrium* and *M. striata*) were reported for first time for Mecoacan lagoon.

Variations in molluscan assemblages

Molluscan assemblages varied significantly among climatic seasons, habitats and sites nested within habitats (Table 3). Factors with the greatest contribution to molluscan variability were sites (CV=14.2%) and habitat (CV=12.3%) and the temporal factors explained less than 8% of assemblage's variability.

Table 3. PERMANOVA results with the spatial and temporal variations in assemblage's composition at Mecoacan lagoon. CV(%): percentage of the variance explained by each factor.

Source	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	CV(%)
Season = S	2	37516	3.686	0.001	7.3
Habitat = H	3	1.01E+05	3.562	0.001	12.3
Time(S) = T(S)	9	7159.7	2.217	0.006	5.3
Site(H) = Si(H)	16	23878	7.486	0.001	14.2
S x H	6	4350.3	1.087	0.355	2.0
S x Si(H)	32	3827.4	1.200	0.151	4.3
T(S) x H	27	3017.6	0.926	0.586	0.0
T(S) x Si(H)	144	3189.7	1.355	0.002	9.9
Residual	1560	2354.3			44.8

Multivariate pairwise comparison showed significant differences ($P < 0.05$) between the north season and the other two climatic seasons (Figure 3). The habitats ARE and MAN showed high similarities between them, meanwhile the other two were different (Figure 4). Besides, some sites were different in the

mollusk's composition, with a clear separation of assemblages occurring in S1 and S2 at all habitats (Figure 5), whereas S5 and S6 showed different assemblages for ARE and MAN but for RAI. Molluscs' composition was no different between S3 and S4 and these sites showed similarities with S1 and S2 at habitats ARE and MAN, and with S5 and S6 at RAI.

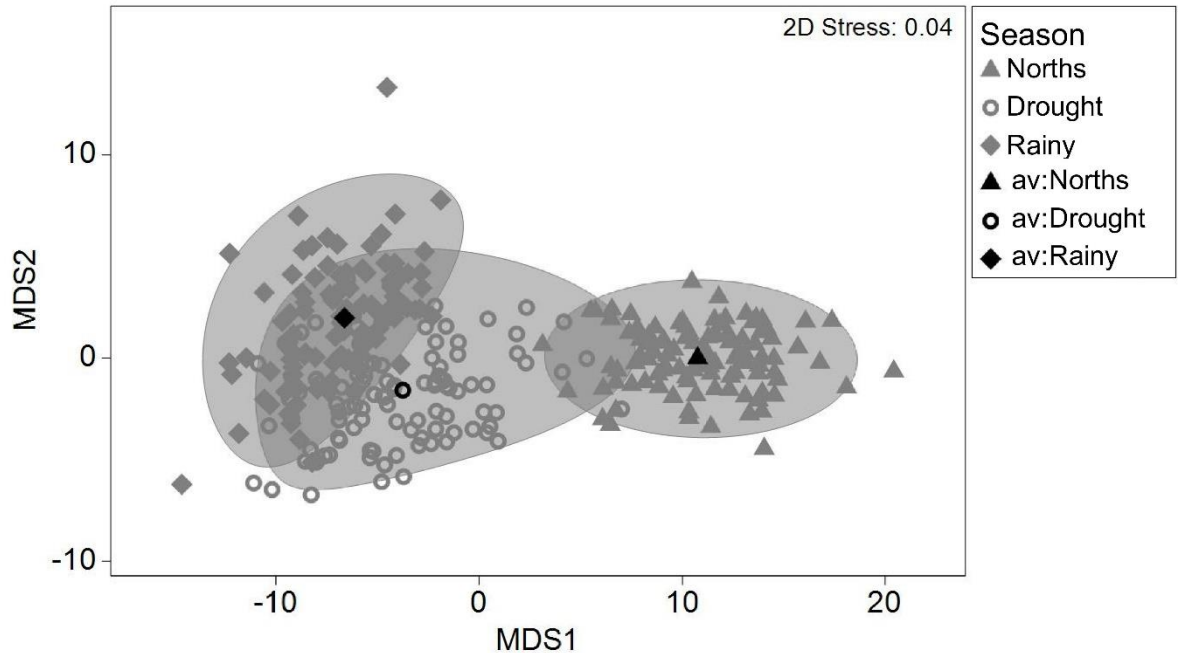


Figure 3. MDS plot of bootstrap averages showing variations of molluscan assemblages by climatic season. Ellipses denote approximate 95% confidence intervals and black symbols represent averages (av).

CAP analysis (Figure 6) explained 95% of the spatial and temporal distribution of molluscan assemblages. CAP1 shows a separation of the mollusk assemblages occurring in the norths season where temperature and turbidity had the highest contribution with 68% and 57%, respectively. CAP2 shows a spatial separation of three general assemblages constituted by sites S1, S2—S4 and

S5—S6. In CAP2 the two environmental variables explaining molluscan assemblages are salinity (72%) and dissolved oxygen (64%).

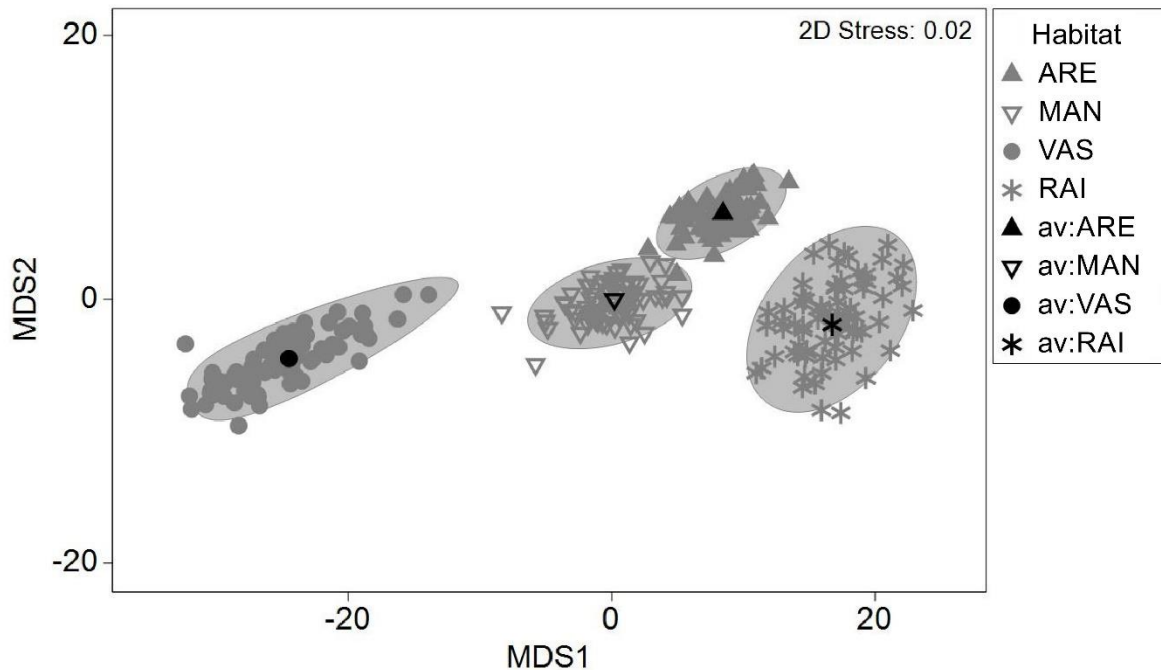


Figure 4. MDS plot of bootstrap averages showing variations of molluscan assemblages by habitat. Ellipses denote approximate 95% confidence intervals and black symbols represent averages (av).

Discussion

Environmental variables

Salinity and turbidity were the two environmental variables that showed a clear spatial pattern along the Mecoacan lagoon. Spatial variability of salinity is related to the seawater incoming throughout the inlet near site S1 and flowing along the channel during tides as reported by Medellín et al. (2013), meanwhile the influence of the rivers located near S5 and S6 contributed to the lowest salinities in the lagoon with a transitional zone in the middle of the lagoon. This clear separation in three zones according to salinity was previously described by

Domínguez et al. (2008) who found that the extend of the three zones changed according to the climatic season.

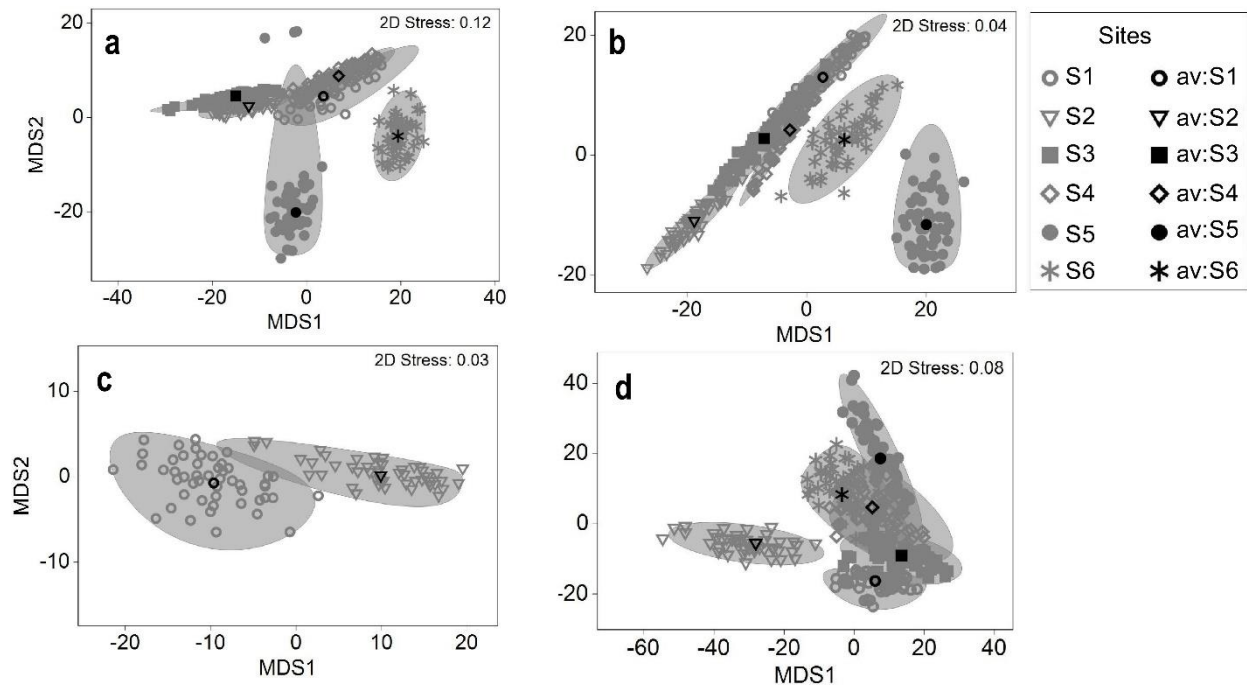


Figure 5. MDS plot of bootstrap averages showing variations of molluscan assemblages by sites nested within a) ARE, b) MAN, c) VAS, and d) RAI. Ellipses denote approximate 95% confidence intervals and black symbols represent averages (av).

Higher turbidity in the inner lagoon could be associated with the riverine contributions of organic matter and sediments and, to a greater extent, to wind driven sediment resuspension what have been reported as a major factor affecting turbidity in shallow coastal lagoons (Lawson et al. 2007). These factors are probably causing a decreased in dissolved oxygen towards S5 and S6. Besides, at the site S1 a greater marine water exchange may occurs influenced by tides

that, together with the surrounding relief, mangrove roots and seagrasses beds, could be influencing the bottom stability.

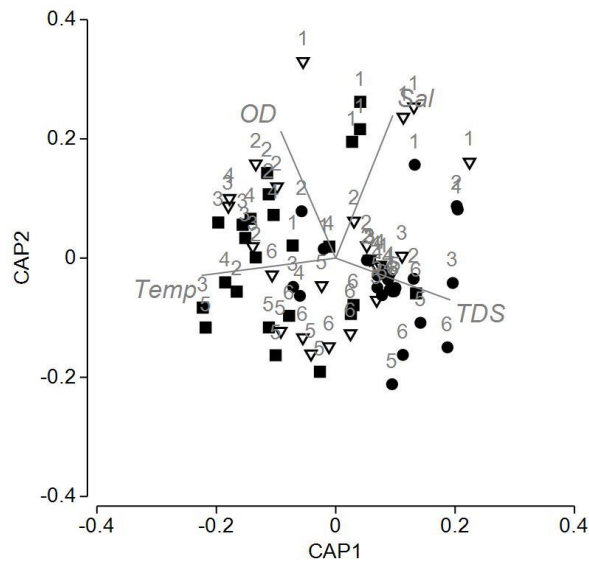


Figure 6. PCA plot showing relationships between environmental variables and molluscan assemblages from the Mecoacan lagoon. Numbers represent sites, black dots = norths season, open triangles = drought season, and black squares = rainy season. Sal: salinity; OD: dissolved oxygen; TDS: turbidity; Temp: temperature.

Species composition

Species richness found in the present study is higher than previous reports in the Mecoacan lagoon (e.g. García-Cubas et al. 1990), lower than recent reports for Laguna Madre (Reguero and Raz-Guzmán 2018) and Los Petenes (González-Solis et al. 2018) and similar to other estuarine systems from the northern Gulf of Mexico (e.g. Montagna and Kalke 1995; Montagna et al. 2008). *Neritina virginea* and *N. reclivata* have been previously reported as dominant species in other

lagoons from the Gulf of Mexico (García-Cubas and Reguero 1995; González-Solis et al. 2018), however, these two species presented very low relative abundance at Mecoacan 35 years ago (García-Cubas et al. 1990). *N. virginea* have been reported to inhabit in different habitats and salinity conditions in estuaries (Blanco and Scatena 2006). This adaptation together with a continuous reproduction pattern (Absalão et al. 2009) and the possibility of low predation pressure, may have contributed to the dominance of this snail species in Mecoacan. Another plausible explanation of this long term shift in *N. virginea* dominance is that neritid snails have a wide adaptive radiation and high success in colonizing different environments (Kano et al. 2002).

Ten other species that showed affinity for one particular habitat constituted less than 1% of mollusks' relative abundance and eight of them were restricted to sites S1 and S2, indicating a possible influence of salinity in their distribution. Some species such as the bivalve *I. alatus* that was presented in all habitats at sites S1 and S2 are restricted to salinities higher than 11 ups (Siung 1980). Two bivalve species (*C. virginica* and *I. recurvum*) that are characteristics of hard bottoms, were found in soft bottoms too. *C. virginica* is normally recognized to construct biogenic habitats in soft bottoms (Barnes et al. 2007) and giving support for the establishment of other species such as *I. recurvum* (George-Zamora and Aldana-Aranda 2000).

On the contrary, the ampullariid snail *Pomacea flagellata*, that is recognized as a freshwater species with a tolerance to brackish waters up to 6 ups (Ocaña et al. 2015), showed a wide distribution range within the lagoon. This species was even found in site S1 where salinity was higher than 20 ups, indicating that the

native *P. flagellata* is increasing its salinity tolerance. This information is relevant in the context of species management since some ampullariid snails (e.g. *P. canaliculata*) are considered among the most invasive species in the world which distribution range is determined by salinity among other factors (Hayes et al. 2015).

Factors affecting molluscan assemblages

This study supports the hypothesis that mollusk's diversity decreases from the inlet to the innermost part of the Mecoacan lagoon following an environmental gradient of this estuarine system and, habitat complexity is also an important factor controlling molluscan assemblages. Spatial variability of some environmental variables played an important role in shaping molluscan assemblages along the Mecoacan lagoon, mainly salinity which have been found the main factor affecting molluscs in other estuarine systems elsewhere (Montagna and Kalke 1995; Montagna et al. 2008; McKeon et al. 2015). For instance, sites S1 and S2 presented the same habitat types but a clear difference in salinity existed in all samplings, supporting the idea that salinity is a major factor affecting molluscan assemblages in Mecoacan. Decreases in mollusc diversity towards the inner part of the lagoon was also controlled by dissolved oxygen, which is in accordance with reports for an estuary from south Brazil (Neves et al. 2013).

Temporal shifts in molluscan assemblages also occurred in Mecoacan lagoon during the norths season coinciding with lower temperatures. This result agrees with other study that reported lower diversity during the colder season (Davis et al. 2017). Lower temperatures produced by cold fronts during the north

season has been previously reported to affect abundance, growth and reproduction of some tropical snails populations (Ocaña et al. 2015; Oliva-Rivera et al. 2016).

Habitat features were also an important factor responsible for differences in molluscan assemblages in Mecoacan lagoon. In this study, we found no variations between bare soft bottom habitats (i.e. ARE and MAN) despite sand percentage have previously been reported as a factor affecting soft bottom molluscs communities (Guerra-García and García-Gómez 2004). These two habitats were separated and classified taking into consideration the proportion of sand, but in the Mecoacan lagoon this variation seems no to be relevant in shaping molluscs at the study site. Nevertheless, clear structural differences exist among the habitats: mangrove roots (RAI), bare soft bottoms (ARE+MAN) and seagrasses beds (VAS). VAS presented the higher species richness but this habitat was restricted solely to the northern part, near the lagoon inlet, where salinity and dissolved oxygen are higher, and turbidity is lower; and these environmental conditions could be favouring the presence of most mollusc's species.

On the other hand, RAI presented the lower species richness and this could be related with a less structural complexity of this habitat which can only support epifaunal organisms such as snails and sessile bivalves attached by means of byssal threads such as *E. cubensis*, *B. exustus*, *M. leucophaeta* and *C. virginica*. Moreover, sampling effort in this habitat was lower covering smaller area because of the sampling gear used, and this issue might render collecting a few species.

Our results agree with other studies which reported that salinity and habitat diversity (Montagna and Kalke 1995; Li et al. 2012), as well as structural complexity of habitats (Davis et al. 2017) are factors controlling spatial variations in

mollusks' communities in tropical and temperate estuaries. Understanding the relationships of molluscan assemblages with the estuarine gradient is important to assess management actions focused in the control of freshwater inflow with the aim of protecting natural resources in coastal lagoons (Montagna et al. 2008). Besides, this results support the argument that preventing the lost or conversion of habitats in estuarine systems is a key element in the conservation of mollusks' diversity (Quintas et al. 2013; Davis et al. 2017).

Acknowledgments

We thank the assistance of many students that supports us during field samplings and the support of the National Natural Protected Areas Network (RENANP) no. 269540, and the Network for the Knowledge of Coastal Resources in South-eastern Mexico (RECORECOS) CONACYT. This work is part of the Master thesis of R. M. De Jesús-Carrillo who was supported by a scholarship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT).

References

- Absalão RS, Cardoso RS, Alencar AS. 2009. Population Dynamics and Secondary Production of the Snail *Neritina Virginea* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae) in an Estuary in Southern Brazil. *Anim Biol J*. Volume 1:1–15.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*. 26:32–46.
- Anderson MJ, Willis TJ. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*. 84:511–525.
- Antolí V, García-Cubas A. 1985. Sistemática y ecología de los moluscos en las lagunas costeras Carmen y Machona, Tabasco, México. *An del Inst Ciencias del Mar y Limnol*. 12:145–198.
- Barnes TK, Volety AK, Chartier K, Mazzotti FJ, Pearlstine L, Blvd NC, Coast FG,

South FB, Myers F, Ave C. 2007. (*Crassostrea Virginica*), a Tool for Restoration of the Caloosahatchee Estuary , Florida. *J Shellfish Res.* 26:949–959.

Blanco JF, Scatena FN. 2006. Hierarchical contribution of river–ocean connectivity, water chemistry, hydraulics, and substrate to the distribution of diadromous snails in Puerto Rican streams. *J North Am Benthol Soc.* 25:82–98.

Clarke K, Gorley R. 2015. *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.

Contreras F, Castañeda O. 2004. Coastal Lagoons and Estuaries of the Gulf of Mexico: Toward the Establishment of Ecological Indicators. In: Caso M, Pisanty I, Ezcurra E, editors. *Environ Anal Gulf Mex.* Corpus Christi: Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies; p. 230–261.

Cruz-Ábrego F, Hernández-Alcántara P, Solís-Weiss V. 1994. Estudio de fauna de poliquetos (Annelida) y Moluscos (Gastropoda y Bivalvia Asociada con ambientes de pastos marinoas (*Thalassia testudium*) y manglares (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Términos Campeche México. *An del Inst Ciencias del Mar y Limnol.* 53.

Davis TR, Harasti D, Kelaher B, Smith SDA. 2017. Spatial and temporal variation in subtidal molluscan diversity amongst temperate estuarine habitats. *Mar Ecol.* 38:1–11.

Domínguez JC, Sánchez AJ, Florido R, Barba E. 2003. Distribución de macrocrustáceos en Laguna Mecoacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica.* 13:127–136.

Domínguez JC, Sánchez AJ, Florido R, Barba E. 2008. Distribución de macrocrustáceos en Laguna Mecoacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica.* 18:127–135.

Donnarumma L, Sandulli R, Appolloni L, Sánchez-Lizaso JL, Russo GF. 2018. Assessment of structural and functional diversity of mollusc assemblages within vermetid bioconstructions. *Diversity.* 10.

Fortunato H. 2015. Mollusks: Tools in Environmental and Climate Research. *Am Malacol Bull.* 33:1–15.

- Galaviz-Solís A, Gutiérrez-Estrada M, Castro Del Río A. 1987. Morfología, sedimentos e hidrodinámica de las lagunas Dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México. *An del Inst Ciencias del Mar y Limnol.* 14:1–23.
- García-Cubas A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *An del Inst Ciencias del Mar y Limnol.* 5:1–182.
- García-Cubas A, Escobar F, Gonzalez Ania LV, Reguero M. 1990. Moluscos de la Laguna Mecoacán, Tabasco, México: Sistemática y Ecología. *An del Inst Ciencias del Mar y Limnol.* 671.
- García-Cubas A, Reguero M. 1995. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: sistemática y ecología. *Hidrobiológica.* 5:1–24.
- George-Zamora A, Aldana-Aranda D. 2000. Producción somática de dos especies de *Crassostrea virginica* e *Ischadium recurvum* (Bivalvia) en Mecoacán, Tabasco, México. *Rev Biol Trop.* 48:65–75.
- González-Solis A, Torruco D, Torruco-González AD. 2018. Análisis comparativo de los moluscos en la reserva de la biosfera Los Petenes y lagunas costeras del sureste de México. *Boletín Investig Mar y Costeras.* 47:25–44.
- Guerra-García JM, García-Gómez JC. 2004. Soft bottom mollusc assemblages and pollution in a harbour with two opposing entrances. *Estuar Coast Shelf Sci.* 60:273–283.
- Hayes KA, Burks RL, Castro-Vazquez A, Darby PC, Heras H, Martín PR, Qiu J-W, Thiengo SC, Vega IA, Wada T, et al. 2015. Insights from an Integrated View of the Biology of Apple Snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia.* 58:245–302.
- Hutchens JJ, Walters K. 2006. Gastropod abundance and biomass relationships with salt marsh vegetation withing ocean-dominated South-Carolina, USA estuaries. *J Shellfish Res.* 25:947–953.
- Kano Y, Chiba S, Kase T. 2002. Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. *Proc R Soc B Biol Sci.*

269:2457–2465.

Kennish MJ, Paerl HW. 2010. Coastal Lagoons Critical Habitats of Environmental Change. In: Kennish MJ, Paerl HW, editors. *Coast Lagoons Crit Habitats Environ Chang*. Boca Raton: CRC Press; p. 1–15.

Kjørboe T, Møhlenberg F. 1981. Particle Selection in Suspension-Feeding Bivalves. *Mar Ecol Prog Ser*. 5:291–296.

Lawson SE, Wiberg PL, McGlathery KJ, Fugate DC. 2007. Wind-driven sediment suspension controls light availability in a shallow coastal lagoon. *Estuaries and Coasts*. 30:102–112.

Li YF, Xu RL, Wang CF. 2012. The community structure of molluscs in three different wetland types in the Qi'ao-Dan'gan Island Mangrove Nature Reserve at Qi'ao Island, Pearl River Estuary, China. *Zool Stud*. 51:745–754.

McKeon CS, Tunberg BG, Johnston CA, Barshis DJ. 2015. Ecological drivers and habitat associations of estuarine bivalves. *PeerJ*. 3:e1348.

Medellín G, Mariño I, Pedrozo-Acuña A, Enríquez C, González-Villarreal F. 2013. Influencia de la marea en la hidrodinámica del sistema Mecoacán-río González, México. *Tecnol y Ciencias del Agua*. IV:71–90.

Montagna PA, Estevez ED, Palmer TA, Flannery MS. 2008. Meta-analysis of the relationship between salinity and molluscs in tidal river estuaries of southwest Florida, U.S.A. *Am Malacol Bull*. 24:101–115.

Montagna PA, Kalke RD. 1995. Ecology of infaunal Mollusca in south Texas estuaries. *Am Malacol Bull*. 11:163–175.

Neves RAF, Echeverria CA, Pessoa LA, Paiva PC, Paranhos R, Valentin JL. 2013. Factors influencing spatial patterns of molluscs in a eutrophic tropical bay. *J Mar Biol Assoc United Kingdom*. 93:577–589.

Ocaña FA, De Jesús-Navarrete A, Oliva-Rivera JJ, De Jesús-Carrillo RM, Vargas-Espósitos AA. 2015. Population dynamics of the native apple snail *Pomacea flagellata* (Ampullariidae) in a coastal lagoon of the Mexican Caribbean. *Limnetica*.

34:69–78.

Oliva-Rivera JJ, Ocaña FA, De Jesús-Navarrete A, De Jesús-Carrillo RM, Vargas-Espósitos AA, Oliva-Rivera JJ, Ocaña FA, Jesús-Navarrete A de, Jesús-Carrillo RM de, Vargas-Espósitos AA. 2016. Eventos reproductivos del caracol *Pomacea flagellata* (Mollusca: Ampullaridae) en la laguna de Bacalar, Quintana Roo, México. *Rev Biol Trop.* 64:1643–1650.

Quintas P, Moreira J, Troncoso JS. 2013. Distribution patterns of molluscan fauna in seagrass beds in the Ensenada de O Grove (Galicia, north-western Spain). *J Mar Biol Assoc United Kingdom.* 93:619–630.

Reguero M, Raz-Guzmán A. 2018. Molluscs (Mollusca : Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora) of Laguna Madre, Tamaulipas, Mexico: Spatial and Temporal Distribution. *Gulf Mex Sci.* 34:32–55.

Rhoads DC, Young DK. 1970. Influence Of Deposit-Feeding Organisms On Sediment Stability And Community Trophic Structure. *J Mar Res.* 28:150–178.

Siung AM. 1980. Studies on the Biology of *Isognomon Alatus* Gmelin (Bivalvia : Isognomonidae) With Notes on Its Potential As a Commercial Species. *Bull Mar Sci.* 30:90–101.

Torres JR, Infante-Mata D, Sánchez AJ, Espinoza-Tenorio A, Barba E. 2017. Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo de México. *Rev Biol Trop.* 65:1592–1608.

Tunnell JW, Barrera NC, Moretzsohn F. 2014. *Texas seashells: a field guide.* Texas: Texas A&M University Press.

CAPÍTULO III

VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS GREMIOS TRÓFICOS DE MOLUSCOS EN LA LAGUNA MECOACÁN, TABASCO

Variación espacio-temporal de los gremios tróficos de moluscos en la Laguna Mecoacán, Tabasco

Resumen

Teniendo en cuenta los efectos de la variación en los tipos de hábitats y el gradiente estuarino sobre la composición de especies, este estudio se diseñó con el propósito de determinar si estos factores también influyen sobre la composición de los gremios tróficos de la comunidad de moluscos de la laguna de Mecoacán. Las 29 especies de moluscos corresponden a siete gremios tróficos. El gremio que mayor cantidad de especies agrupó fue el de filtradores por suspensión (SU, 14 especies), seguido de filtradores de sustrato (DS, 4 especies). Los otros gremios tróficos estuvieron compuestos entre dos y tres especies, excepto el gremio trófico mixto (HP+HR) que se conformó solo con la especie *Neritina virginea* debido a que este gasterópodo no es un micrófago selectivo. Los gremios tróficos HP+HR, HP y SU, son dominantes en cuanto a abundancia y a biomasa en la laguna apareciendo en todos los sitios y en todos los hábitats. Las variaciones en la estructura de los ensambles de gremios tróficos de moluscos usando como variables respuesta a la abundancia y biomasa mostró resultados similares con diferencias entre temporadas, hábitats y sitios dentro de hábitats, siendo estos dos últimos factores los que mayor contribución presentaron a la variabilidad. La prueba de comparación por pares permitió determinar que tanto la abundancia como la biomasa presentan diferencias significativas en temporada de nortes mientras que, los gremios tróficos en el hábitat RAI fueron diferentes a los de ARE, MAN y VAS. Las características físico químicas del agua que mayor explicaron esta contribución a la variabilidad fueron la salinidad (69.1%) y el OD (61.9%). Estos resultados ponen de manifiesto que la diversidad de hábitats y el gradiente ambiental en las lagunas costeras no sólo afectan estructuralmente a los ensambles de moluscos sino también a su función y productividad. Además, la dominancia de las especies que se caracterizan por ser consumidores primarios, refuerza la relevancia que tienen los moluscos como un eslabón intermedio en la cadena trófica de los estuarios.

Palabras clave: Moluscos, gremios tróficos, hábitat estuarino, gradiente estuarino

Introducción

Los atributos funcionales de los ensambles de invertebrados están considerados como indicadores de la integridad ecológica de los hábitats bentónicos (de Juan et al. 2015), siendo de utilidad para identificar los efectos de las actividades humanas sobre la función de los ecosistemas marinos (Bremner 2008). Este enfoque es muy útil para aplicarlo en y comprender el funcionamiento de ecosistemas complejos como los estuarios (Gaston et al. 1998).

Root (1967) definió a los gremios como ensambles de especies que explotan los mismos recursos naturales y es una de las formas en que los ensambles logran la estructura de un sistema (Ross, 1986). Con este enfoque se puede agrupar a las especies sin tomar en cuenta su taxonomía en un nicho específico o funcionalidad. Una de las estrategias para comprender la estructura de las comunidades es estudiar sus gremios tróficos (Putman & Wratten 1984). La partición de los recursos tróficos desempeña un papel importante en la diversificación de las especies (Todd Streelman y Danley 2003) lo que influye en la capacidad de coexistir entre las especies (Schoener 1974; Schmitt y Coyer 1982).

Fauchald & Jumars (1979) definen un gremio de alimentación como un conjunto de especies con similitudes en el tamaño y la composición de partículas de alimento, el mecanismo de ingestión y los patrones de movilidad asociados a la alimentación. El conocer los tipos de grupos tróficos de las especies nos permite visualizar la vía de energía dominante en el medio ambiente, donde se puede inferir el grado de estructura y optimización de la comunidad animal presente (Arruda et al. 2003). Las comunidades de especies pueden tener selectividad por un hábitat debido a su factor de alimentación, haciendo esta selección como una mejora de su aptitud en sus funciones biológicas (Li et al. 2012; Ferrú y Fierro 2015).

Los moluscos son un grupo de organismos ampliamente distribuidos en el medio marino encontrándose asociados a una gran variedad de sustratos como fondos rocosos, formaciones coralinas, praderas de fanerógamas marinas y como

epibiontes de otros organismos donde establecen relaciones, principalmente tróficas, entre sus poblaciones (Lodeiros et al. 1999, Prieto et al. 2001).

Se ha evidenciado que la diversidad de la comunidad de moluscos en los estuarios está correlacionada con un gradiente ambiental, acentuándose en las zonas de complejidad estructural como es la oferta de hábitats y microhábitats presentes (Davis et al. 2017). De este modo, la detección de los patrones de diversidad de los ensamblajes malacológicos a nivel longitudinal podría contribuir a la identificación de áreas prioritarias de protección o restauración en los estuarios (Montagna et al. 2008).

Los estudios de patrones tróficos en comunidades de invertebrados se han desarrollado principalmente para poliquetos, crustáceos o para la macrofauna total, teniendo a los moluscos como uno de sus componentes (e. g. Sanders 1958; Lastra et al. 1991; Paiva 1993; Gaston et al. 1995; Roth y Wilson 1998). Los grupos de alimentación funcional de los moluscos han sido analizados por Taylor y Reid (1984) y Raffaelli (1985). Sin embargo, pocos estudios han abordado los cambios funcionales de los invertebrados en estuarios tropicales (Van der Linden et al. 2017). Por tanto, el presente estudio se realizó con el objetivo de evaluar los cambios de los grupos tróficos de moluscos en relación con el gradiente ambiental y la diversidad de hábitats de la laguna Mecoacán. La hipótesis que se plantea en este trabajo es que a mayor complejidad estructural del hábitat permitirá el establecimiento de mayores recursos, lo cual se reflejará en una mayor diversidad de grupos tróficos de moluscos. Teniendo en cuenta los efectos potenciales de la variación en los tipos de hábitats y el gradiente estuarino, se espera encontrar diferencias en la composición de los gremios tróficos de la comunidad de moluscos de la laguna Mecoacán.

Materiales y métodos

Área de estudio. La laguna Mecoacán se localiza en el Estado de Tabasco hacia el sur-occidente del Golfo de México, cerca del municipio Paraíso; situado al noreste de la llanura deltaica del Río Mezcalapa y se comunica permanentemente con el

Golfo de México a través del canal “Barra dos bocas”, entre las coordenadas 18° 16' y 18° 20' de latitud norte y 93° 04' y 93° 14' latitud oeste (García-Cubas et al. 1990, Estrada 2000) (Fig. 1). Es una laguna somera con un máximo de profundidad de 1.2 m, con una extensión de 96 454.39 ha (García-Cubas et al 1990, Domínguez et al. 2003, Díaz-Martínez 2015).

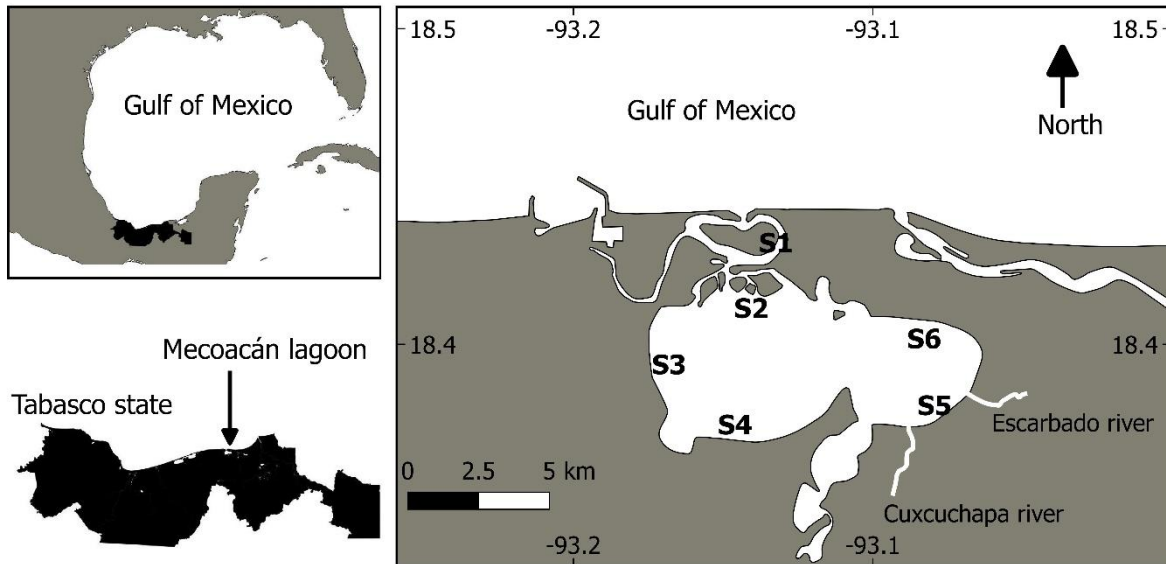


Figura 1. Ubicación del área de estudio y de los sitios de muestreo (S1-S6).

Corresponde a una laguna con interacción de aguas irregulares o aguas de mezcla, a través del paso Boca Grande que mide aproximadamente 300 m de comunicación constante (Galavíz-Solis et al. 1986; García-Cubas et al. 1990). Los aportes de agua dulce provienen del noroeste del río Seco, y del sureste por el río Cuxcuchapa y del río Escarbado por la parte Este (Gómez, 1977; Estrada, 2000). La salinidad del agua en la laguna fluctúa entre 0.5 y 29 ups, registrando valores mínimos al sureste del sistema en temporadas de precipitaciones y máximas al norte- oeste en secas (Galavíz-Solis et al. 1987; Domínguez et al. 2003; Díaz-Martínez 2015). La temperatura media anual oscila de 26°C, con un máximo de 28°C y 10° la mínima. Las precipitaciones van de julio a octubre con un promedio de 240 mm a máximo de 350 mm (Galavíz-Solis et al. 1987; Torres et al. 2017). La vegetación dominante en la línea de costa de la Laguna está dada por manglar con las especies de

Rhizophora mangle (mangle rojo), y *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) (Torres et al. 2017).

Muestreo: se seleccionaron seis sitios de muestreo: La Boca (S1), Cerros (S2), Mojarrero (S3), Aspoquero (S4), Arrastradero (S5) y Pajalar (S6); que fueron muestreados mensualmente de noviembre 2014 a octubre 2015, la distribución de los sitios de muestreo abarcó zonas con influencia marina y de agua dulce (Fig. 1). Para cada sitio de muestreo se empleó un enfoque multi-habitat, separando tipos de hábitats tales como fondos no consolidados asociados al manglar de borde (MAN), Raíces de *R. mangle* (RAI), sustrato suave sin vegetación (ARE) y vegetación acuática sumergida (*Halodule wrightii* y *Ruppia maritima*) (VAS). En estos hábitats se emplearon diversas técnicas de muestreo: una red tipo chinchorro (60 m²), red de patín (13.5 m²) empleada sólo en el hábitat de VAS, una red de barra tipo Renfro (50 m²) y un nucleador (0.0033 m²), así como red de cuchara (0.087 m²) solo para el hábitat RAI. Todas las técnicas se realizaron por triplicado en cada hábitat presente en cada sitio de muestreo (Barba et al. 2010; Díaz-Martínez 2015), excluyendo las zonas con presencia de bancos ostrícolas o sitios de cultivo de los mismos para evitar sesgos relacionados con la presencia de la especie *Crassostrea virginica*.

Los organismos colectados se fijaron en formol al 4% en bolsas de polietileno y se transportaron al laboratorio para su posterior procesamiento. En laboratorio se realizó la separación de los organismos por medio de un tamiz de 500 micras de luz de malla con agua corriente mediante agitación. Para cada unidad de muestreo se separaron los ejemplares vivos y muertos (conchas vacías) por clase y especie, utilizando para ello microscopios de disección y pinzas. Una vez separados los organismos por especie se contaron y pesaron por técnica de colecta, por sitio y hábitat. Los organismos separados se conservaron en frascos con alcohol al 96%. En cada muestra obtenida se determinó la biomasa húmeda total (g) y la composición de especies. La identificación se realizó con las guías de identificación de los trabajos de García-Cubas (1981); Antolí y García-Cubas (1985); García-

Cubas y Reguero (1990); García-Cubas y Reguero (1995), Estrada (2000); Castillo-Rodríguez (2014); Turnnell et al. (2014), con nomenclatura actualizada de acuerdo al consejo editorial de WoRMS (2016) hasta el nivel taxonómico más bajo posible de acuerdo con cada grupo de moluscos. Las especies se agruparon en gremios de alimentación según Fauchald y Jumars (1979). Para identificar los grupos funcionales de gremios tróficos se empleó la nomenclatura adaptada para moluscos en Neogene Marine Biota of Tropical America (NMITA, <http://nmita.geology.uiowa.edu>).

Análisis Físico- Químicos. En cada sitio de muestreo se midieron las variables físico-químicas del agua, temperatura (°C), salinidad (ups), oxígeno disuelto (mg/l), pH y sólidos totales disueltos (ppm) (TDS) usando una sonda multiparamétrica (HANNA modelo HI 9828).

Análisis estadísticos. La matriz de biomasa y de abundancia se estandarizó por el valor máximo con la finalidad de mantener la estructura de los datos y el área de tipo de arte de pesca (Clarke & Gorley, 2006). Se construyó una matriz de similitud de Bray-Curtis para agrupar a los gremios tróficos teniendo en cuenta dos umbrales de similitud (20% y 40%). También se construyó una matriz de similitud que incluyó tres factores: temporada (lluvias, secas y nortes), hábitat (MAN, ARE, RAI y VAS) y sitio (S1-S6). Con la finalidad de identificar cambios espacio-temporales de los grupos funcionales se empleó un Análisis Multivariado Permutacional de Varianza (PERMANOVA) con datos desbalanceados, teniendo en cuenta los factores temporada, hábitat y sitio anidado dentro de hábitat, así como la interacción entre los factores temporales y espaciales (Anderson 2001). La variabilidad explicada por cada factor independiente y por la interacción entre los mismos fue determinada mediante los Componentes de Variación. El agrupamiento de los gremios tróficos se representó para cada temporada, hábitat y sitio mediante el uso de la técnica de “bootstrap average” en un gráfico de escalamiento multidimensional métrico (MDS) con sus correspondientes intervalos de confianza del 95 % (Clarke y Gorley 2015).

El nivel de asociación entre la distribución espacial de los gremios tróficos a lo largo de la laguna con las variables físico-químicas se determinó con un análisis de redundancia basado en las distancias (dbRDA) (Legendre y Anderson 1999). Todos los análisis multivariados se realizaron utilizando el software Primer-e v7/ PERMANOVA + con un nivel de significancia del 5 % (Clarke y Gorley 2015).

Resultados

Las 29 especies colectadas se agruparon en siete gremios tróficos (Tabla 1). El gremio que mayor cantidad de especies agrupó fue el de filtradores por suspensión (SU, 14 especies), seguido de filtradores de sustrato (DS, 4 especies). Los otros gremios tróficos estuvieron compuestos entre dos y tres especies, excepto el gremio trófico mixto (HP+HR) que se conformó solo con la especie *Neritina virginea* debido a que este gasterópodo no es un micrófago selectivo.

Tabla 1. Gremios tróficos de moluscos identificados en la laguna Mecoacán.

Código	Descripción del gremio	Especies
SU	Filtrador de suspensión	<i>Amygdalum papyrium</i> , <i>Anadara transversa</i> , <i>Brachidontes exustus</i> , <i>Crassostrea virginica</i> , <i>Eupera cubensis</i> , <i>Ischadium recurvum</i> , <i>Isognomon alatus</i> , <i>Lucina pectinata</i> , <i>Martesia striata</i> , <i>Mytilopsis leucophaeata</i> , <i>Rangia cuneata</i> , <i>Rangia flexuosa</i> , <i>Tellina angulosa</i> , <i>Crepidula plana</i>
DS	Filtrador de sustrato	<i>Macoma constricta</i> , <i>Tagelus divisus</i> , <i>Tagelus plebeius</i> , <i>Tivela floridana</i>
HP	Hervívoro en sustratos de plantas o algas	<i>Alaba incerta</i> , <i>Hidrobia totteni</i> , <i>Neritina reclivata</i>
CP	Carnívoro- carroñero	<i>Bulla striata</i> , <i>Nassarius vibex</i>
HM	Hervívoro sobre sustrato de grano fino	<i>Cerithidea pliculosa</i> , <i>Littoraria nebulosa</i> , <i>Texadina sphinctostoma</i>
HO	Hervívoro- omnívoro (Macro-herbívoros)	<i>Pomacea flagellata</i> , <i>Pyrgophorus coronatus</i>

HP+ HR	Micrófago raspador rocas, microfago de algas	<i>Neritina virginea</i>
--------	---	--------------------------

Los gremios tróficos HP+HR, HP y SU, son dominantes en cuanto su abundancia y biomasa en la laguna apareciendo en todos los sitios y en todos los hábitats (Figura 2). El gremio HP+HR presentó mayor abundancia y biomasa hacia los sitios 1, 2 y 3 y hacia el hábitat VAS. El gremio HP presentó mayor abundancia y biomasa hacia los sitios 4, 5 y 6 y mostró un decremento en el hábitat VAS. El gremio SU no mostró un patrón de abundancia y/o biomasa a lo largo de la laguna, pero sí una mayor abundancia en ARE y mayor biomasa en ARE y VAS. Es notable que SU presentó mayor biomasa que HP. Los otros cuatro gremios mostraron valores relativos bajos de abundancia y biomasa y se presentaron en al menos un sitio y un hábitat de la laguna.

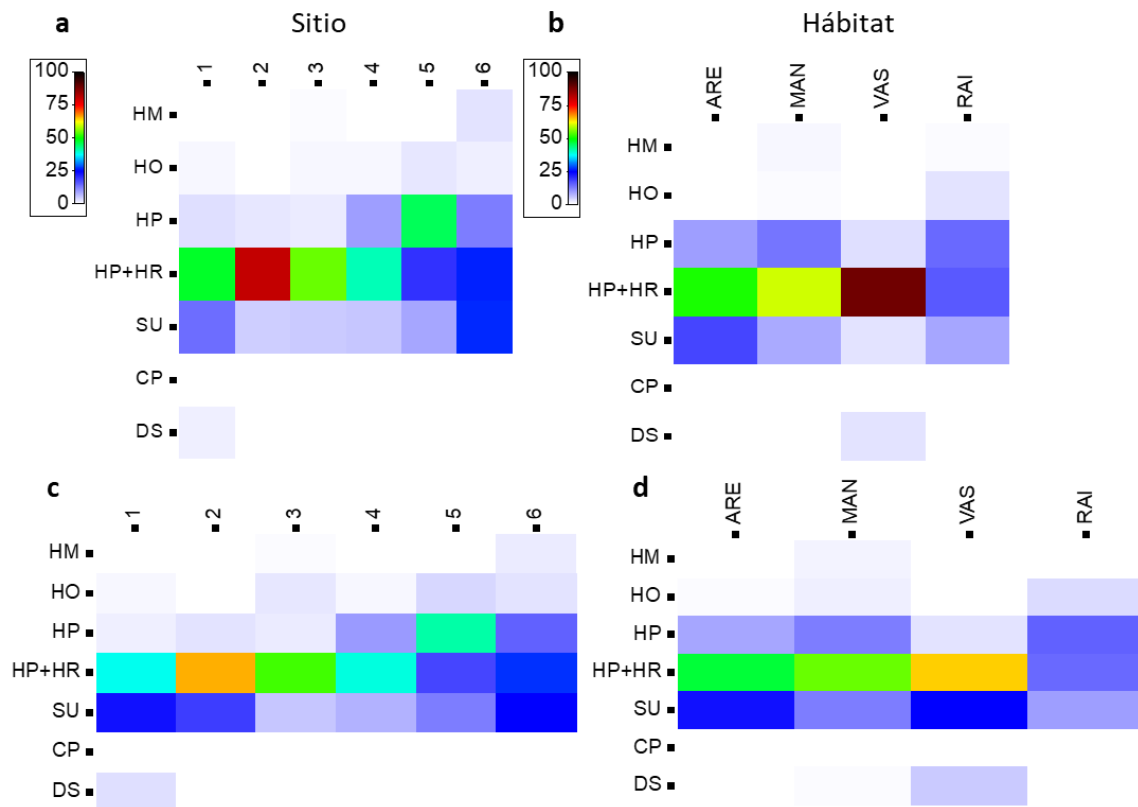


Figura 2. Gráficos de sombras representando la abundancia relativa (a y b) y la biomasa relativa (c y d) por sitios y hábitats.

El análisis de agrupamiento basado en la abundancia, permitió determinar cinco grupos de gremios tróficos a un 20% de similitud. Un grupo está compuesto por HP, HP+HR y SU que son los gremios dominantes y los demás gremios tróficos se presentaron por separado sin tener similitud entre ellos (Figura 3a). Resultados similares se mostraron con respecto al agrupamiento considerando la biomasa, pero con la diferencia de que el gremio SU no mostró similitud con HP y con HP+HR (Figura 3b).

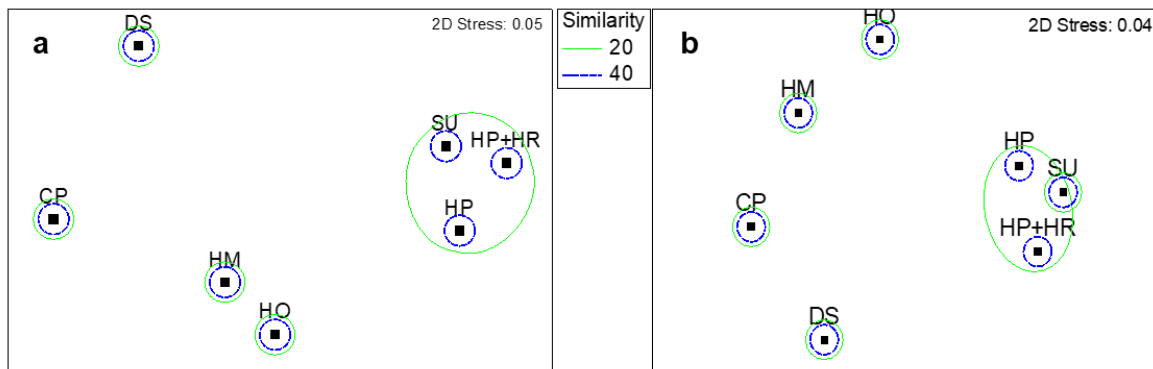


Figura 3. Agrupamiento de los gremios tróficos de moluscos en laguna Mecocacán, basados en abundancia (a) y biomasa (b).

De acuerdo a la prueba PERMANOVA, las variaciones en la estructura de los ensambles de gremios tróficos de moluscos usando como variables respuesta a la abundancia y biomasa mostró resultados similares con diferencias entre temporadas, hábitats y sitios dentro de hábitats, siendo estos dos últimos factores los que mayor contribución presentaron a la variabilidad (Tabla 2). La única diferencia entre ambos análisis radica en que, al emplear la biomasa como variable respuesta, no se observa una interacción significativa entre el factor temporal y los factores espaciales.

Tabla 2. Análisis permutacional de varianza (Permanova) de la comunidad de moluscos basado en la abundancia (a) y en la biomasa (b).

	Factor	gl	Pseudo-F	P(perm)	CV (%)
a	Temporada	2	4.59	0.004	6.9

	Hábitat	3	6.89	0.001	23.6
	Sitio(Hábitat)	16	9.65	0.001	20.1
	TemporadaxHábitat	6	0.92	0.564	0.0
	TemporadaxSitio(Hábitat)	32	1.49	0.007	8.3
	Residual	660			41.1
b	Temporada	2	4.82	0.004	7.0
	Hábitat	3	6.87	0.002	23.2
	Sitio(Hábitat)	16	8.32	0.001	19.6
	TemporadaxHábitat	6	0.71	0.744	0
	TemporadaxSitio(Hábitat)	32	1.28	0.056	6.7
	Residual	660			43.5

La prueba de comparación por pares permitió determinar que tanto la abundancia como la biomasa presentan diferencias significativas en temporada de nortes (Figura 4). Los gremios tróficos en el hábitat RAI fueron diferentes a los de ARE, MAN y VAS. Aunque en la figura 5 se muestra una separación de los gremios en el hábitat VAS, esta no presentó diferencias significativas. Los resultados del agrupamiento basado en la biomasa resultaron similares a los del comportamiento de la abundancia razón por lo cual no se presentan gráficamente.

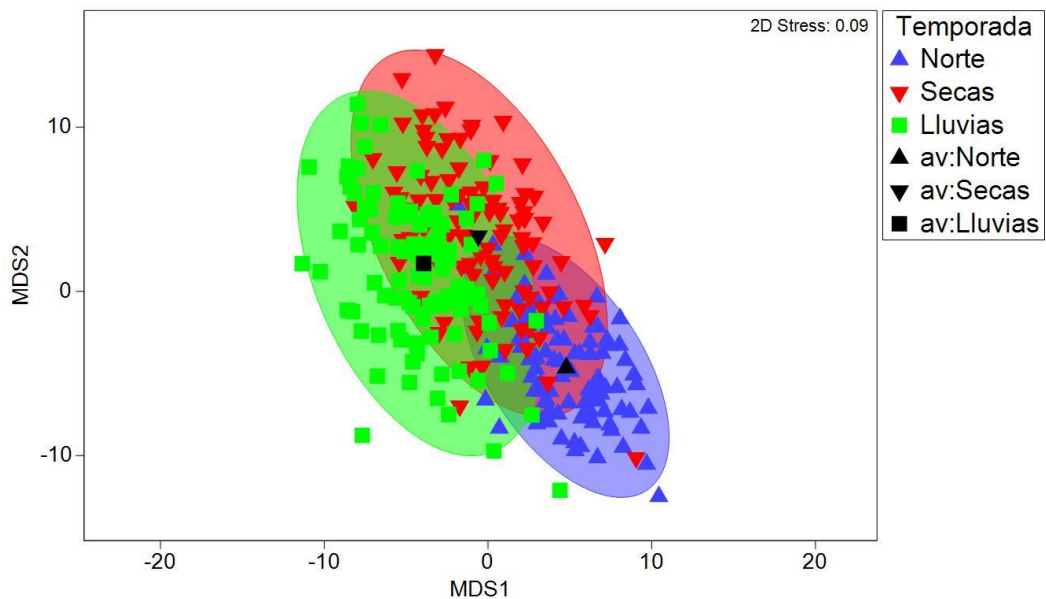


Figura 4. Agrupamiento de los gremios tróficos, basado en la abundancia, de acuerdo a las temporadas climáticas. Los símbolos negros representan el punto medio del centroide (av) y la parte sombreada representa su intervalo de confianza (95%).

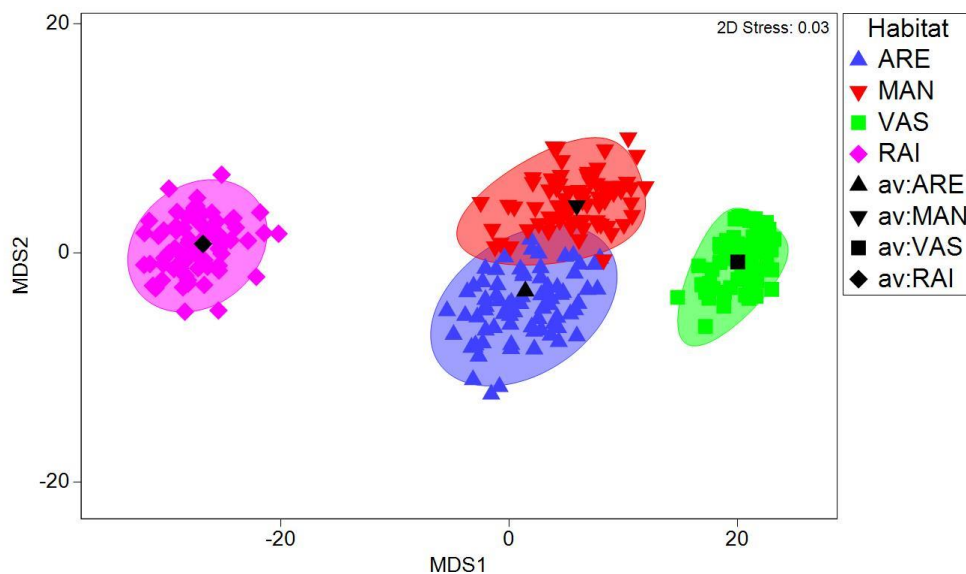


Figura 5. Agrupamiento de los gremios tróficos, basado en la abundancia, de acuerdo a los hábitats. Los símbolos negros representan el punto medio del centroide (av) y la parte sombreada representa su intervalo de confianza (95%).

El análisis de redundancia (dbRDA) explicó el 90.4% de la relación entre las variables físico-químicas de agua y la estructura de gremios tróficos de moluscos a lo largo de la laguna (eje 1). Las características físico químicas del agua que mayor explicaron esta contribución a la variabilidad fueron la salinidad (69.1%) y el OD (61.9%), mientras que cada una de las otras variables tuvo una contribución menor al 25% (Figura 6).

Discusión

Los moluscos filtradores son, de forma general, los que tipifican a los sistemas estuarinos y cuando presentan mayor abundancia son un indicador de disturbio por la contaminación (Gaston et al. 1998). A pesar que este gremio trófico está compuesto por la mayor cantidad de especies, el gremio mixto HP+HR es el dominante, donde solo es representado por la especie *N. virginea*, lo que hace inferir que el sistema aún no presenta un disturbio significativo. Los bivalvos filtradores son más abundantes en los sustratos blandos más consolidados (Rhoads y Young 1970) lo que explica la mayor abundancia de este grupo en el hábitat ARE. Sin embargo, su biomasa fue considerable en el hábitat VAS, lo que podría implicar un mecanismo de retroalimentación positivo entre los bivalvos filtradores y los pastos marinos, como se ha reportado en sistemas someros del Golfo de México (Peterson y Heck 2001).

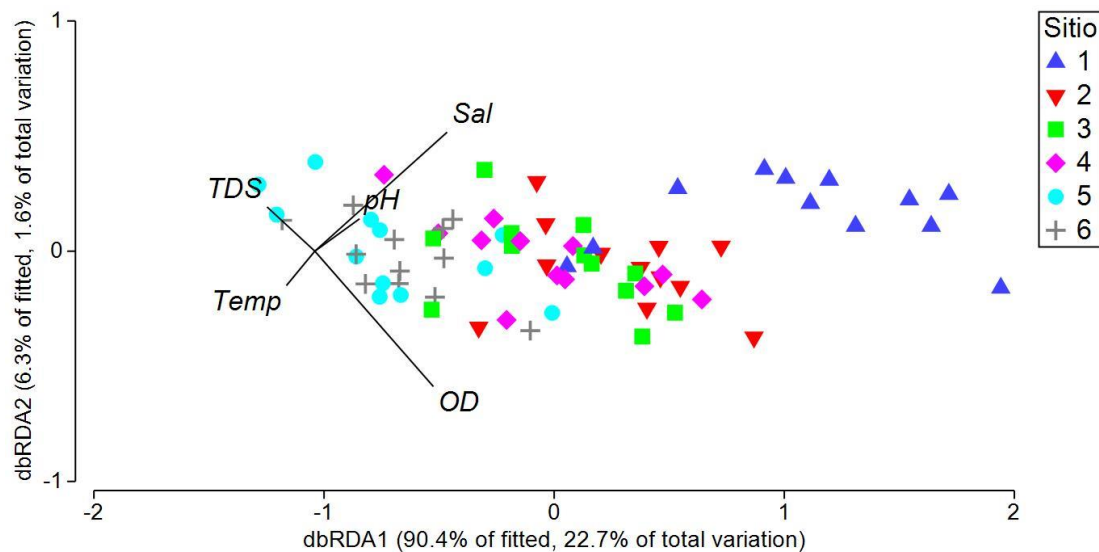


Figura 6. Relación entre la variación de los gremios tróficos de moluscos y las características físico-químicas del agua.

En la naturaleza algunos bivalvos tienen conductas o mecanismos de entierro dentro del sustrato. Por ejemplo, las especies *Tagelus plebeius*, *T. divisus* y *Macoma constricta* realizan galerías o entradas en posición vertical en el sustrato a profundidades de hasta 50 cm aproximadamente. El nucleador usado durante el muestreo no sobrepasó los 20 cm de profundidad en el sedimento, lo que pudiera haber influido en coleccionar pocos organismos de estas especies. Se considera que *M. striata* es un molusco destructivo de perforación, y que presenta gran tolerancia a compuestos tóxicos e incluso a metales como el plomo (Wenner et al. 2003), esta especie a comparación de otros organismos perforadores, horada en diferentes superficies incluyendo a otras especies de bivalvos, sin embargo, es un filtrador de suspensión que se alimenta del plancton.

El gremio HP+HR presentó la mayor abundancia en el hábitat VAS, lo cual puede estar asociado a una mayor disponibilidad de alimento (Absalão et al. 2009) ya que las hojas de la vegetación acuática incrementan el área para el desarrollo del epifiton (van Montfrans et al. 1984). Es importante mencionar que la especie *N. virginea* fue un organismo separado con un gremio trófico mixto del resto de los micrófagos, debido a su conducta no selectiva del alimento, en el tipo de sustrato, ya que puede raspar el epifiton de las rocas, algas, o sustratos más finos, por lo que se decidió darle una agrupación individual (HP+HR), y así tener una contribución específica de gremio trófico y no alterar a las demás especies por las altas abundancias de *Neritina*. Resulta interesante la relación inversamente proporcional de la abundancia y biomasa entre los gremios HP y HP+HR a lo largo de la laguna. Esto refleja que las especies simpátricas *N. virginea* y *N. reclinata* explotan diferentes recursos del ambiente evitando así la competencia por recursos y podría explicar, en parte, el incremento de la abundancia de *N. virginea* en zonas de mayor salinidad.

Entre las especies carroñeras tales como *B. striata*, *N. vibex* y en algunas ocasiones *P. flagellata* ayudan a la descomposición de animales, realizando reciclado del material

orgánico en partículas más finas, lo que mejora su disponibilidad para otros organismos como los poliquetos. Los moluscos depredadores fueron escasos en la laguna, solo se encontró a *Nassarius vibex* en el sitio S5 lo que resulta un reporte raro debido a que esta especie presenta mayor relación con hábitats marinos (Castillo-Rodríguez 2014).

La variación de los ensamblajes basados en los gremios tróficos siguió un patrón similar al encontrado con los ensamblajes basados en las especies. Este resultado es similar a lo reportado por Aneiros et al. (2014) y Donnarumma et al. (2018). La excepción fue para hábitats donde los gremios tróficos en RAI fueron diferentes en comparación con los otros tres hábitats ya que este sustrato permite que se desarrollen bivalvos que presentan mecanismos de fijación por biso. Por otra parte, la composición de los sedimentos puede afectar la ecología trófica de algunos moluscos filtradores, provocando la inhabilidad de los organismos de separar las partículas (McKeon et al. 2015) lo que podría influir en la similitud de los ensamblajes de moluscos que se presentan en el fondo (hábitats ARE, MAN y VAS).

Temporalmente se observó un cambio en la composición trófica de los moluscos, esto puede estar relacionado a la influencia que tienen las bajas temperaturas en la dinámica de algunas poblaciones de moluscos en sistemas estuarinos (Ocaña et al. 2015). Sin embargo, la influencia de las temporadas aportó menor variabilidad a los gremios tróficos, similar a lo observado por Van der Linden et al. (2017). Estos autores encontraron que los moluscos mantuvieron poca variabilidad funcional a lo largo de dos estuarios en Brasil, sin embargo, en el presente estudio se encontró variabilidad de los gremios tróficos a lo largo de la laguna, siendo la salinidad y el oxígeno disuelto los factores principales que determinan estos cambios, que pueden estar asociados a temporadas de nortes.

Estos resultados ponen de manifiesto que la diversidad de hábitats y el gradiente ambiental en las lagunas costeras no sólo afectan estructuralmente a los ensamblajes de moluscos sino también a su función y productividad. Además, la dominancia de las especies que se caracterizan por ser consumidores primarios, refuerza la relevancia que tienen los moluscos como un eslabón intermedio en la cadena trófica de los estuarios. Por otra parte, las especies raras a menudo presentan funciones diferentes lo cual puede

ser un reflejo de la variabilidad ambiental y de hábitats y es importante en el mantenimiento de la función del ecosistema (Ellingsen et al. 2007).

Referencias

- Absalão RS, Cardoso RS, Alencar AS. 2009. Population Dynamics and Secondary Production of the Snail *Neritina Virginea* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae) in an Estuary in Southern Brazil. *Anim. Biol. J.* Volume 1:1-15.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26:32-46.
- Aneiros F, Moreira J, Troncoso JS. 2014. A functional approach to the seasonal variation of benthic mollusc assemblages in an estuarine-like system. *J. Sea Res.* 85:73-84.
- Arruda EP, Domaneschi O, Zacagnini Amaral AC, Amaral ACZ. 2003. Mollusc feeding guilds on sandy beaches in São Paulo State, Brazil. *Mar. Biol.* 143:691-1103.
- Barba E, Juárez- Flores J, Estrada-Loreto F. 2010. Distribución y abundancia de crustáceos en humedales de Tabasco , México. *Rev. Mex. Biodivers.* 81:153-163.
- Bremner J. 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 366:37-47.
- Castillo-Rodríguez ZG. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85:419-430.
- Clarke K, Gorley R. 2015. *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.
- Davis TR, Harasti D, Kelaher B, Smith SDA. 2017. Spatial and temporal variation in subtidal molluscan diversity amongst temperate estuarine habitats. *Mar. Ecol.* 38:1-11.
- Díaz-Martínez LY. 2015. Valor de hábitat en tres tipos de sustrato en un estuario tropical de Tabasco. *EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR* unidad Villahermosa.

- Domínguez JC, Sánchez AJ, Florido R, Barba E. 2003. Distribución de macrocrustáceos en Laguna Mecoacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica* 13:127–136.
- Donnarumma L, Sandulli R, Appolloni L, Russo GF. 2018. Assessing molluscs functional diversity within different coastal habitats of Mediterranean marine protected areas. *Ecol. Quest.* 29:35-51.
- Ellingsen KE, Hewitt JE, Thrush SF. 2007. Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *J. Sea Res.* 58:291-301.
- Fauchald K, Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 17:193–284
- Ferrú M, Fierro P. 2015. Estructura de macroinvertebrados acuáticos y grupos funcionales tróficos en la cuenca del río Lluta , desierto de Atacama , Arica y Parinacota . *IDESIA* 33, No 4:47-54.
- Galavíz-Solis A, Guitiérrez-Estrada M, Castro A. 1986. Morfología, sedimentos e Hidrodinámica de las lagunas dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México. *Inst. Ciencias Del Mar y Limnol.*:1-23.
- Galavíz-Solis A, Guitiérrez-Estrada M, Castro del Río A. 1987. Morfología, sedimentos e Hidrodinámica de las lagunas dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México. *Inst. Ciencias Del Mar y Limnol.*:1-23.
- García-Cubas A, Escobar F, Gonzalez Ania LV, Reguero M. 1990. Moluscos de la Laguna Mecoacán, Tabasco, México: Sistemática y Ecología. *An. del Inst. Ciencias del Mar y Limnol.* 671.
- Gaston GR, Brown SS, Rakocinski CF, Heard RW, Summers JK .1995. Trophic structure of macrobenthic communities in northern Gulf of Mexico estuaries. *Gulf Res Rep* 9(2):111–116
- Gaston GR, Rakocinski CF, Brown SS, Cleveland CM. 1998. Trophic functions in estuaries: response of macrobenthos to natural and contaminant gradients. *Mar. Freshw. Res.* 49:833-846.
- de Juan S, Hewitt J, Thrush S, Freeman D. 2015. Standardising the assessment of Functional Integrity in benthic ecosystems. *J. Sea Res.* 98:33-41.

- Lastra M., Palacio J., Sanchez A. y Mora J. 1991. Estructura trófica infralitoral de la bahía de Santander. *Cahiers de Biologie Marine*. 32: 333-351.
- Legendre P, Anderson MJ. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69:1-24.
- Li YF, Xu RL, Wang CF. 2012. The community structure of molluscs in three different wetland types in the Qi'ao-Dan'gan Island Mangrove Nature Reserve at Qi'ao Island, Pearl River Estuary, China. *Zool. Stud.* 51:745-754.
- Lodeiros C., B. Marín y A. Prieto. 1999. Catálogo de moluscos marinos de la Costa Nororiental de Venezuela. Apudons, Cumaná, Venezuela. 109 pp.
- Manly B., L. McDonald, D. Thomas, T. McDonald & W. Erickson. 2003. Resource selection by animals - Statistical design and Analysis for field studies. Second edition London: Kluwer academic publishers.
- McKeon CS, Tunberg BG, Johnston CA, Barshis DJ. 2015. Ecological drivers and habitat associations of estuarine bivalves. *PeerJ* 3:e1348.
- Montagna PA, Estevez ED, Palmer TA, Flannery MS. 2008. Meta-analysis of the relationship between salinity and molluscs in tidal river estuaries of southwest Florida, U.S.A. *Am. Malacol. Bull.* 24:101-115.
- van Montfrans J, Wetzel RL, Orth RJ. 1984. Epiphyte-Grazer Relationships in Seagrass Meadows: Consequences for Seagrass Growth and Production. *Estuaries* 7:289-309.
- Ocaña FA, De Jesús-Navarrete A, Oliva-Rivera JJ, De Jesús-Carrillo RM, Vargas-Espósitos AA. 2015. Population dynamics of the native apple snail *Pomacea flagellata* (Ampullariidae) in a coastal lagoon of the Mexican Caribbean. *Limnetica* 34:69-78.
- Paiva PC. 1993 Trophic structure of a shell polychaete taxocoenosis in southern Brazil. *Cah Biol Mar* 35:39-55
- Peterson BJ, Heck KL. 2001. Positive interactions between suspension-feeding bivalves and seagrass - A facultative mutualism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213:143-155.

- Prieto A., L. Ruíz, N. García y M. Álvarez. 2001. Diversidad malacológica en una comunidad de Arca zebra (Mollusca: Bilvavia) en Chacopata, Edo. Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 49 (2): 591-598.
- Putman R., Wratten SD. 1984. Principles of ecology. University of California Press, Berkeley, p 388.
- Raffaelli D. 1985. Functional feeding groups of some intertidal molluscs defined by gut content analysis. *J Moll Stud* 51:233– 239
- Rhoads DC, Young DK. 1970. Influence Of Deposit-Feeding Organisms On Sediment Stability And Community Trophic Structure. *J. Mar. Res.* 28:150-178.
- Ross ST. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia* 2: 352-388
- Roth S., Wilson J.G. 1998. Functional analysis by trophic guilds of macrobenthic community structure in Dublin Bay, Ireland. *J Exp Mar Biol Ecol* 222:195–217
- Taylor JD, Reid DG. 1984. The abundance and trophic classification of molluscs upon coral reefs in the Sudanese Red Sea. *J Nat Hist* 18(2):175–209
- Todd Streebman J, Danley PD. 2003. The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends Ecol. Evol.* 18:126-131. [accedido 2018 nov 12]. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534702000368>
- Sanders HL. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay I. Animal-sediments relationships. *Limnol Oceanogr.* 3: 245-258.
- Schmitt, R. J., & Coyer, J. A. 1982. The foraging ecology of sympatric marine fish in the genus *Embiotoca* (Embiotocidae): importance of foraging behavior in prey size selection. *Oecologia*, 55(3), 369-378. <http://doi.org/10.1007/BF00376925>
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39. doi: 10.1126/SCIENCE.185.4145.27
- Torres V. JR, Infante-Mata D, Sánchez AJ, Espinoza-Tenorio A, Barba E. 2017. Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 65 (4):1592-1608.
- Van der Linden P, Marchini A, Smith CJ, Dolbeth M, Simone L, Marques J, Molozzi J, Medeiros CR, Patrício J. 2017. Functional changes in polychaete and mollusc communities in two tropical estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 187:62-73.

CAPÍTULO IV

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Conclusiones y recomendaciones

La laguna Mecoacán es un sistema estuarino que presenta variaciones en las características físico-químicas del agua tanto temporal como espacialmente. En una escala temporal, durante Nortes se observó una disminución significativa de la temperatura del agua, como era de esperar, y un incremento de la turbidez, así como una disminución del oxígeno disuelto. Los menores valores de pH ocurrieron durante la temporada de secas. La salinidad no varió entre temporadas; se esperaba que durante la época de lluvias la salinidad disminuyera significativamente sin embargo esto no ocurrió, lo que sugiere una anomalía en el patrón de precipitaciones durante el período en que se realizó este estudio.

En una escala espacial, tres variables mostraron un patrón consistente típico de estuarios: la salinidad, el oxígeno disuelto y la turbidez. La salinidad y el oxígeno disuelto disminuyeron desde la boca de la laguna hacia su interior, mientras la turbidez mostró un patrón inverso. La salinidad es la única variable que permite diferenciar a la lagunas en tres zonas: i) la entrada de la laguna con mayor salinidad (S1), una zona intermedia compuesta por los sitios S2, S3 y S4 y una zona interior de menor salinidad compuesta por los sitios S5 y S6. Este resultado apoya el planteamiento de que el ciclo hidrológico en las lagunas costeras, a través de la conexión con el mar y el aporte de los ríos, es vital para mantener su zonación longitudinal.

En este estudio se encontraron 29 especies de moluscos (vivos) de las cuales tres bivalvos se reportan por primera vez para laguna Mecoacán: *Eupera cubensis*, *Amigdalun papyrium* y *Martesia striata*. Entre las tres temporadas, durante Lluvias se encontró la mayor riqueza con 25 especies. El hábitat con la mayor riqueza fue el de la vegetación acuática sumergida (VAS) con 24 especies, mientras que los sitios S1 y S2 fueron los que mayor número de especies presentaron. Diez especies mostraron afinidad por un solo hábitat, mientras que diez especies se distribuyeron de forma restringida a los sitios S1 y S2. Este resultado corrobora el planteamiento que, hacia la parte más cercana a la comunicación al mar, existe mayor riqueza de especies de moluscos. Por otra parte, pone de manifiesto la relevancia que tiene la VAS como hábitat importante para los moluscos.

Los gasterópodos *Neritina virginea* y *N. reclinata* fueron dominantes. Estas dos especies junto a los bivalvos *Rangia flexuosa*, *Ischadium recurvum* y *Crassostrea virginica*, se registraron en las tres temporadas con un amplio rango de distribución en toda la laguna y ocupando todos los hábitats, lo que indica que estas son especies que pueden desarrollarse en una amplia gama de condiciones ambientales. Estas especies podrían ser consideradas como potenciales indicadores en programas de monitoreo de la laguna.

Las 29 especies colectadas se agruparon en siete gremios tróficos. El gremio de filtradores por suspensión está compuesto por casi la mitad de las especies (14) lo que denota una redundancia funcional. Este gremio, junto con los herbívoros de sustrato de plantas o algas y los micrófagos raspadores (compuesto sólo por la especie *N. virginea*) fueron dominantes en la laguna en todos los hábitats tanto en abundancia como en biomasa. Este resultado indica que los moluscos son un componente importante para la producción secundaria de esta laguna costera.

Desde el punto de vista taxonómico y funcional (gremios tróficos), los ensamblajes de moluscos en la laguna Mecocacán mostraron variaciones espaciales y temporales. La mayor contribución a esta variabilidad estuvo explicada por el arreglo de hábitats existentes y en mayor proporción por la variabilidad longitudinal de las condiciones ambientales en la laguna. La variabilidad temporal explicó los cambios de los ensamblajes en menor medida, siendo en la época de Nortes donde la comunidad fue diferente tanto estructural como funcionalmente.

Desde el punto de vista estructural los ensamblajes mostraron ser diferentes en los hábitats de la vegetación acuática sumergida (VAS) y en las raíces de mangle rojo (RAI). Sin embargo, desde el punto de vista funcional sólo las raíces (RAI) mostraron diferencias con los otros sustratos. Este resultado demuestra que la diversidad de hábitats debido a su complejidad estructural, así como a la gama de recursos alimenticios que ofrecen, son importantes para la estructura y funcionamiento de la comunidad de moluscos en Mecocacán. Por otra parte, podría servir como referencia para impulsar medidas de manejo que favorezcan la conservación de los hábitats como un elemento para conservar a la malacofauna.

La variabilidad longitudinal de los ensamblajes estructurales y funcionales de moluscos está regulada principalmente por tres variables ambientales: la salinidad, la turbidez y el oxígeno disuelto. Esto demuestra que el régimen hidrológico es importante en determinar la estructura y funcionamiento de la malacofauna en laguna Mecoacán, por lo que entre las opciones de manejo de la laguna se debe considerar el mantenimiento del flujo hidrológico para conservar la estructura y función de sus comunidades biológicas. Por tanto, la medición de estas variables debe estar incluida en todo programa de monitoreo de la laguna.

Una de las limitaciones que encontramos durante este trabajo estuvo relacionada con el muestreo en hábitats estructuralmente diferentes, dado por el acceso y por la forma de la estructura, como el caso de las raíces de manglar, así también se encuentran los hábitos de los organismos, están aquellos que son sésiles, aquellos con distinto grado de vagilidad y aquellos con hábitos infaunales o enterradores. Lo cual resultó en el uso de diferentes artes de pesca y dispositivos de colecta de la malacofauna, el esfuerzo de muestreo fuera diferente. Esto provocó que no se realizaran análisis univariados de los descriptores de la comunidad como es el caso de la abundancia, pues se podría correr el riesgo de incrementar el sesgo en los resultados. La estrategia de estandarización de los datos adoptada, así como el enfoque multivariado de los datos permitió un análisis robusto de los mismos, sin embargo, se recomienda mejorar el diseño de muestreo para homogenizar la variabilidad de los datos.

Es importante realizar un monitoreo de estos sistemas acuáticos, y un seguimiento en la distribución de la vegetación acuática sumergida (VAS), debido a que la laguna costera es un sumidero final de diferentes descargas que ocurren en cuenca arriba que pudieran acarrear contaminantes generados por las zonas urbanas y rurales, lo que pudiera influir en el crecimiento acelerado del macrofitobentos. Por otra parte, también se debe dar un seguimiento a una amenaza potencial sobre la laguna resultado de derrames petroleros en sitios de PEMEX cercanos a la laguna pertenecientes al poblado de Paraíso.

Es necesario realizar a futuro un trabajo más completo sobre los flujos de las relaciones tróficas, así como complementar con otros atributos funcionales como el tipo de

movilidad de los organismos y el análisis de contenidos estomacales de los organismos, para abarcar modelos cuantitativos de redes alimentarias y análisis de flujos de energía, con la finalidad de describir la complejidad y conexión a la estructura y funcionamiento de la laguna. Por lo que este trabajo pudiera tomarse como base para evaluar la importancia de la comunidad de los moluscos en la complejidad de las redes tróficas dentro de la laguna Mecoacán.

Finalmente, este trabajo, en conjunto con estudios precedentes, brinda una base para el análisis de la comunidad de moluscos en escalas temporales mayores en vistas a evaluar los efectos del cambio climático sobre la malacofauna, debido a que se ha demostrado que estos organismos son altamente sensibles a cambios en la temperatura del agua y a la acidificación marina.

REFERENCIAS

- Alcorlo P. 2004. Las redes tróficas en las lagunas salinas temporales de Los Monegros (Zaragoza , España). *Ecosistemas* 13:37-51.
- Alvarez-Arellano AD, Gaitán-Móran J. 1994. Lagunas costeras y el Litoral Mexicano. En: Cáceres-Martínez G de la L-E y C, editor. *Geología*. UNAM-UABCS. p. 13-74.
- Anthony A, Atwood J, August P, Byron C, Cobb S, Foster C. 2009. Coastal Lagoons and Climate Change : Ecological and Social Ramifications in U . S . Atlantic and Gulf Coast Ecosystems. *Ecol. Soc.* 14:8.
- Arruda EP, Domaneschi O, Zacagnini Amaral AC, Amaral ACZ. 2003. Mollusc feeding guilds on sandy beaches in São Paulo State, Brazil. *Mar. Biol.* 143:691-1103.
- Baqueiro-Cárdenas ER, Borabe L, Goldaracena-Islas CG, Rodríguez-Navarro J. 2007. Los moluscos y la Contaminación. Una revisión. *Rev. Mex. Biodivers.* 78:1-7.
- Barba E. 2012. Faunistic analysis of the caridean shrimps inhabiting seagrasses along the NW coast of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Biol. Trop.* 60:1161-1175.
- Barba E, Raz-Guzman, Sanchez A. 2005. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 78:709-726.
- Barrionuevo R, Marcial R. 2006. Ecología Trófica de la fauna acuática en el Manglar de San Pedro - Sechura. *Universalía* 11:44-56.
- Barrios LM, Gómez D. 2000. Estado de las praderas de pastos marinos. Colombia.
- Bogan AE. 2001. The ecology of freshwater mollusks. *Chicago J.* 20:325-328.
- Brown MK, Quinn J. 1988. The effect of wave action on growth in three species of intertidal gastropods. *Oecologia* 75:420-425.
- Brusca RC, Brusca GJ. 2005. *Invertebrados 2da edición*. Interamericana España: McGraw Hill.
- Burke L, Kura Y, Kassem K, Revenga C, Spalding M, McAllister D. 2001. *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Coastal Ecosystems*.
- Cameron WM, Pritchard D. 1963. Estuaries. En: Hill M., editor. *The sea*. Vol. 2. John Wiley. New York. p. 306.324.
- Castillo- Rivera M, Zárate-Hernández R, Ortiz-Burgos S. 2005. Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un

- ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* 15:227-238.
- Castillo-Rodríguez ZG. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Rev. Mex. Biodivers. Supl.* 85:419-430.
- Caviedes V, Carrasco J. 2015. Diversidad de moluscos (gasterópodos y bivalvos) en la laguna de Chachaguala , Parque Nacional Cuyamel- omoa, Honduras.
- Cedeño J, Jiménez Prieto M, Pereda L, Allen T. 2010. Abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Bocaripo, Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 58 (suppl.):213-226.
- CONABIO. 2009. Manglares de México: Extensión y distribución. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 99pp.
- Contreras F, Castañeda O. 2004. La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*:46-56.
- Contreras F, Castañeda O, Torres R. 1997. Hidrología, Nutrientes y Productividad Primaria en las Lagunas Costeras del Estado de Oaxaca, México..pdf. *Hidrobiológica* 7:9-17.
- Cozatl-Manzano R, Naranjo-García E. 2007. First records of freshwater molluscs from the ecological reserve El Eden, Quintana Roo, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 78:303-310.
- Cruz-Ábrego F, Hernández-Alcántara P, Weiss VS-. 1994. Estudio de fauna de poliquetos (Annelida) y Moluscos (Gastropoda y Bivalvia Asociada con ambientes de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y manglares (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Términos Campeche México. *Ciencias del Mar y Limnol.* 53.
- Díaz- Merlano J, Barrios-Suares L, Gómez-lópez DI. 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia. INVERMAR. Santa Marta, Colombia.
- Díaz-Gaxiola JM. 2011. Una revisión sobre los manglares: Características, problemáticas y su marco jurídico. Importancia de los manglares, el daño de los efectos antropogénicos. *Rev. Soc. Cult. y Desarro. Sustentable* 7 (3):355-369.
- Díaz-Martínez L. 2015. Valor de hábitat en tres tipos de sustrato en un estuario tropical de tabasco. *El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)*.
- Díaz-Martínez LY. 2015. Valor de hábitat en tres tipos de sustrato en un estuario

tropical de Tabasco. EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR unidad Villahermosa.

- Domínguez JC, Sánchez AJ, Florido R, Barba E. 2003. Distribución de macrocrustáceos en Laguna Mecoacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica* 13:127–136.
- Duplisea DE, Hargrave BT. 1996. Response of meiobenthic size-structure , biomass and respiration to sediment organic enrichment. *Hydrobiologia* 339:161-170.
- Fernández J, Jiménez P. M. 2006. Estructura de la comunidad de moluscos y relaciones tróficas en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 54:121-130.
- Ferrú M, Fierro P. 2015. Estructura de macroinvertebrados acuáticos y grupos funcionales tróficos en la cuenca del río Lluta , desierto de Atacama , Arica y Parinacota . *IDESIA* 33, No 4:47-54.
- Fortunato H. 2015. Mollusks: Tools in Environmental and Climate Research. *Am. Malacol. Bull.* 33:1-15.
- Fuentealba C, Figueroa R, Morrone JJ. 2010. Análisis de endemismo de moluscos dulceacuícolas de Chile Endemism analysis of Chilean freshwater mollusks. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 83:289-298.
- Garduño-Solórzano G, Godínez-Ortega J, Ortega M. 2005. Distribución geográfica y afinidad por el sustrato de las algas verdes de las costas del Golfo de México y Mar Caribe. *Boletín la Soc. Botánica México* 76:61-78.
- Guerra- Castro E, Cruz-Mota JJ, Conde JE. 2011. Cuantificación de la Diversidad de especies incrustantes asociadas a las Raíces de *Rhizophora mangle* L. en el Parque Nacional Laguna de la Restinga. *Interciencia* 36 N° 12:923-930.
- Heck KL, Thoman TA. 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 53:125-134.
- Hernández-Alcántara P, Solís-Weiss V. 1995. Algunas comunidades macrobénticas asociadas al manglar en laguna de Términos, Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 43:117-129.
- Herrera-Silveira JA. 2006. Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotropicos* 19:94-108.

- Jader J, Usme R, Agudelo GP, Lucía D, Pinzón C. 2013. Macroinvertebrate Trophic Groups in an Andean Wetland of Colombia. *Acta Biológica Colomb.* 18:279-292.
- Kennish MJ. 2015. Coastal Lagoons. p. 140-143.
- Kjerfve B. 1994. Coastal Lagoons. En: Kjerfve B, editor. *Coastal Lagoon Processes*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B.V. p. 1-8.
- Lara-Lara JR, Arreola Lizárraga, José Calderón Aguilera, Luis -Espejel Carbajal Martha Guzmán Arroyo M, Ladah L, López M, Enrique H, Meling A, Patricia L, Casasola M, Reyes H, Eduardo B, et al. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. En: *Capital natural de México . conocimiento actual de la Biodiversidad*. Vol. I. p. 109-134.
- Llansó R., Kelley FS, Scott L. 2004. Chesapeake Bay water quality monitoring program.
- Macnae W. 1968. A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forests in the Indo West Pacific region. *Advances in Botany*, editor. London.
- Márquez B, Jiménez M. 2002. Moluscos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle*, en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 50 (3/4):1101-1112.
- McLusky DS, Elliot M. 1981. The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. In: Jones NV, Wolff WJ, editors. *Feeding and Survivor Strategies of Estuarine Organisms*. Boston: Springer; p. 109-110.
- Medina E, Barboza F. 2006. Lagunas costeras del Lago de Maracaibo: Distribución, estatus y perspectivas de conservación. *Ecotropicos* 19:128-139.
- Mitsch WJ, Gosselink J. 1986. *Wetlands*. New York.
- Motta Díaz A, Ortega Corredor L, Niño Fernández Y, Aranguren Riaño N. 2016. Functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates in a tropical stream (Colombia). *Rev. U.D.C.A Act. y Div, Cient.* 19(2):425-433.
- Mouthon J. 1982. Les mollusques douloles. Dones biologiques et écologiques-Clés de détermination des principaux genres de bivalves et de gasteropodes de France. *Bull.Franc. Pisc. n° especia*.
- Odum W., McIvory CC, Smith III TJ. 1982. The ecology of the mangrove of South Florida: a Community profile. Washinton D.C.
- Olabarria C, Carballo JL, Vega C. 2001. Cambios espaciotemporales en la estructura

- trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencias Mar.* 27:235-254.
- Ordóñez-lópez U, García-hernández VD. 2005. Ictiofauna juvenil asociada a *Thalassia testudinum* en Laguna Yalahau , Quintana Roo Juvenile fish associated *Thalassia testudinum* in Yalahau lagoon , Quintana Roo. 15:195-204.
- Pérez JBC, Mendoza CL, Gómez A, Sociedad C, Tecnológico I, Domingo DS, Xxix V, Número I, Se Y, Del D, et al. 2004. Redalyc.Determinación de metales pesados en aguas y sedimentos del Río Haina. *Cienc. Soc.* 29:38-71.
- Quintas P, Moreira J, Troncoso JS. 2013. Distribution patterns of molluscan fauna in seagrass beds in the Ensenada de O Grove (Galicia, north-western Spain). *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 93:619-630.
- Ramírez-García P. 1994. La Distribución del manglar y de los pastos marinos en el Golfo de California, México. *Inst. Biol. Univ. NAc. AuTón. México, Ser. Bot.* 65 (1):63-72.
- Raz-Guzman A, Sánchez AJ. 1996. Thropic structure related to seagrass habitat complexity. En: Kuo J, Phillips RC, Walker DI, Kirkman H, editores. *Seagrass biology: proeeding of an international seagrass workshop. Rottnest Island, Western Australia.* Pp.Australia. p. 241-248.
- Reguero M, García- Cubas A. 1993. Moluscos de la laguna Pueblo Viejo, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Inst. Ciencias Del Mar y Limnol. UNAM.*
- Reyes-barragán MP, Salazar-vallejo S. 1990. Bentos asociado al pastizal de *Halodule* (*Potamogetonaceae*) en Laguna de La Mancha , Veracruz , México. *Biologia (Bratisl).* 38:167-173.
- Rico-Gray V, Lot-Helgueras A. 1993. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de la Mancha. *Biótica* 8:295-301.
- Rivera-Guzman N, Moreno-Casasola P, Cedujo E, LAzos A. 2014. The Biological Flora of Coastal Dune and Wetlands: *Halodule wrightii* ascherson. Instituto Tecnológico de Veracruz.
- Robertson AI, Alongi DM. 1992. *Tropical Mangrove Ecosystems.* Robertson AI, Alongi DM, editores. Washington, DC: American Geophysical Union.
- Rodríguez-Barrios J, Ospina-Tórres R, Turizo-Correa R. 2011. Grupos funcionales

- alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59:1537-1552.
- Rodríguez MT, Vázquez-Lule A. 2007. Los manglares : Conocimiento e importancia. CONABIO.
- Schaeffer-Novelli Y. 1995. Manguezal ecosistema entre la tierra y el mar. *Caribb. Ecol. Res.*:64.
- Short F., Coles R., Pergent-Martini C. 2001. Ch 1 Global seagrass distribution. *Glob. seagrass Res. methods*:5-36.
- Da Silva E, Soares-Gomes A, Fernandes F, de Abreu CM. 2005. Sandy beach macrobenthos assemblages at an hypersaline coastal Lagoon, Lagoa de Araruama, RJ, Brazil. *J. Coast. Res.*:265-270.
- Steinkey TD, Charles LM. 1984. Productivity and phenology of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. And *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Lam. In Mgeni Estuary, South Africa. En: *Physiology and Management of Mangroves*. Teas. Dr. W. Junk. p. 22-31.
- Stuardo J, Villarroel M. 1974. aspectos ecológicos y distribución de los moluscos en las lagunas costeras de Guerrero, México. *Univ. Autónoma México, Cent. Ciencias del Mar y Limnol. Congr. Latinoam. Zool.*
- Torres V. JR. 2017. Estructura y funcionamiento del manglar y su relación con la producción secundaria de camarones (Decapoda : Penaeidae) en Laguna Mecoacán , Tabasco . El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Torres V. JR, Infante-Mata D, Sánchez AJ, Espinoza-Tenorio A, Barba E. 2017. Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenilología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 65 (4):1592-1608.
- Valiela I, Cole ML. 2002. Comparative Evidence that S Marshes and Mangroves Ma Protect Seagrass Meadows. *Ecosystems* 5:92-102.
- Vide Pifarré D, Briansó Martínez M. 2003. Análisis de los servicios ecosistémicos producidos por los manglares a partir de la percepción de la comunidad Curral Velho.
- Yáñez-Arancibia A. 1977. Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades nectónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. *An. del Inst. Ciencias del Mar y Limnol.* 3.

Zamorano P, Barrientos-Luján NA, Ahumada-sempoal MÁ. 2010. Moluscos bentónicos de dos sistemas lagunares de la costa chica de Oaxaca , México y su relación con parámetros fisicoquímicos. An. del Inst. Ciencias del Mar y Limnol. XIV (42):13-28.