

## Spatial, diel, and seasonal changes in the fish community structure of a Mexican tropical estuary

### Cambios espaciales, nictímeros y estacionales en la estructura de la comunidad de peces en un estuario tropical mexicano

R Zárate-Hernández<sup>1,3</sup>, M Castillo-Rivera<sup>1\*</sup>, L Sanvicente-Añorve<sup>2</sup>, S Ortiz-Burgos<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, 09340 México, DF.

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. postal 70-305, 04510 México DF.

<sup>3</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana

\* Corresponding author. E-mail: crma@xanum.uam.mx

**ABSTRACT.** To extend our knowledge about spatial and temporal variations in the structure of estuarine fish communities, diel samplings (collections every 2 h) were carried out every two months over a one-year period in two different habitats (vegetated and nonvegetated). We collected a total of 34,766 individuals, corresponding to 72 species, most of them with marine and tropical affinities. Species richness was significantly higher in the vegetated habitat, whereas abundance (number of fish) was higher in the nonvegetated habitat. The diel pattern of abundance showed peaks at dusk and dawn, whereas richness was higher at night. Seasonally, fish abundance and species richness showed peaks during January, March, and July–September, and these peaks were related to the entry of temperate species, production processes in the system, and rainfall pattern. Fish assemblages showed significant differences among habitats, day/night, and months. In the vegetated habitat, *Lagodon rhomboides*, *Menidia beryllina*, and *Orthopristis chrysoptera* were the predominant species. Microphagus species such as *Brevoortia gunteri*, *Brevoortia patronus*, and *Mugil curema* were predominant during the warm, dry season (March–May) and they were more abundant during the day. In contrast, predatory species such as *Citharichthys spilopterus* and *Opsanus beta* were more abundant during the rainy season and their capture was higher at night. The two most numerically abundant species, *Anchoa mitchilli* and *Membras martinica*, showed a twilight pattern, with abundance peaks at dusk and dawn, respectively. Hence, in Pueblo Viejo Lagoon (Mexico), the spatiotemporal changes in species composition are in part related to predator avoidance and feeding strategies, through a coupling of life histories with the diel and seasonal variation in the availability of resources, the presence of submerged vegetation playing an important role in this dynamic.

**Key words:** *Ruppia maritima*, mean trophic level, predator avoidance, diversity, fish assemblages.

**RESUMEN.** Con el objetivo de contribuir al conocimiento de las variaciones espaciotemporales en la estructura de las comunidades de peces estuarinos, cada dos meses se realizaron muestreos nictímeros (colectas cada dos horas) en dos ambientes diferentes (con vegetación y sin vegetación) durante un año. En total se capturaron 34,766 individuos, correspondientes a 72 especies, de origen principalmente marino y tropical. La riqueza de especies fue significativamente mayor en el hábitat con vegetación sumergida, mientras que la abundancia lo fue en el hábitat sin vegetación. El patrón nictímero de la abundancia mostró pulsos al anochecer y al amanecer, mientras que la riqueza fue mayor durante la noche. Estacionalmente, la abundancia y la riqueza presentaron pulsos en enero, marzo y julio–septiembre, los cuales se relacionan con el ingreso de especies templadas, procesos de producción dentro del sistema y el régimen de lluvias. El conjunto de especies mostró diferencias significativas entre hábitat, día/noche y meses. En el hábitat con vegetación predominaron *Lagodon rhomboides*, *Menidia beryllina* y *Orthopristis chrysoptera*. Las especies micrófagas *Brevoortia gunteri*, *Brevoortia patronus* y *Mugil curema* predominaron en la época cálida-seca (marzo–mayo), y también fueron más abundantes durante el día. Por el contrario, las especies depredadoras *Citharichthys spilopterus* y *Opsanus beta* fueron más abundantes durante la época lluviosa, y su captura fue mayor durante la noche. Las especies numéricamente más importantes, *Anchoa mitchilli* y *Membras martinica*, presentaron un patrón crepuscular con pulsos de abundancia alrededor del anochecer y el amanecer, respectivamente. Así, en la laguna de Pueblo Viejo, los cambios espaciotemporales en la composición de especies se relacionan en parte con las estrategias de alimentación y evasión de depredadores, a través de un acoplamiento de las historias de vida con la variación nictímera y estacional en la disponibilidad de los recursos, jugando un papel importante en esta dinámica la presencia de vegetación sumergida.

**Palabras clave:** *Ruppia maritima*, nivel trófico promedio, evasión a la depredación, diversidad, ensambles de peces.

## INTRODUCTION

Ichthyofauna comprises a significant portion of estuarine communities and its ecological and fisheries relevance is therefore considerable. Despite the numerous studies carried

## INTRODUCCIÓN

La ictiofauna representa una porción significativa de las comunidades estuarinas, por lo que su relevancia ecológica y pesquera es considerable. Aunque para las aguas mexicanas,

out on estuarine fish communities in Mexican waters, particularly the Gulf of Mexico, information on the spatial and temporal variability of the structure of these communities is still relatively scant (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2003). Spatially, many studies have addressed the variability of fish communities in structurally complex environments, such as habitats with submerged vegetation (Lubbers *et al.* 1990, Kanouse *et al.* 2006, Ribeiro *et al.* 2006). In general, submerged vegetation provides diverse fish species better protection against predation and also a greater amount of food due to the large number of small invertebrates that it shelters (Lubbers *et al.* 1990, Heithaus 2004, Kopp *et al.* 2007).

Diel changes in fish abundance and species composition have been primarily attributed to variations in foraging activity and predator avoidance (Layman 2000, Nagelkerken *et al.* 2000, Pessanha and Araújo 2003, Pessanha *et al.* 2003, Hagan and Able 2008), and are generally modulated by the tide and photoperiod (Layman 2000, Ribeiro *et al.* 2006). Previous studies have observed a considerable increase in the number of species during the night and for this reason nocturnal surveys are considered to provide better knowledge of the fish community structure (Griffiths 2001, Castillo-Rivera *et al.* 2005, Hagan and Able 2008). The seasonal variation of fish communities in estuaries can be regulated, synergistically or individually, by fluctuations in environmental conditions (Methven *et al.* 2001, Castillo-Rivera *et al.* 2002, Pessanha and Araújo 2003, Meynecke *et al.* 2006), and by biotic factors such as recruitment and spawning patterns, trophic response, and resource partitioning (Pessanha *et al.* 2003, Madurell *et al.* 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Castillo-Rivera *et al.* 2010).

Pueblo Viejo Lagoon, in the northern part of the Mexican state of Veracruz, is an important area in terms of regional biogeographic variability and fish diversity since it is located near the boundary between two major zoogeographic regions, and has been designated a priority marine conservation area because of its high biodiversity (Arriaga *et al.* 1998). Though some information is available on the fish communities of this system (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2003, 2005, 2010), the spatial, diel, and seasonal changes in the abundance and composition of fish species have not been analyzed simultaneously. This study thus aims to contribute to the knowledge of the spatiotemporal variations in the fish community structure of a tropical lagoon in Mexico.

## MATERIAL AND METHODS

### Study area

Pueblo Viejo Lagoon is located in northern Veracruz, Mexico (22°05'–22°13' N, 97°50'–98°00' W), at the boundary between the Caribbean (tropical region) and Carolinian (warm temperate region) provinces. The system is relatively small, covering an area of 88.7 km<sup>2</sup>. In its northern part,

particularmente el golfo de México, existen numerosos estudios sobre comunidades de peces estuarinos, la información que analiza la variabilidad espaciotemporal en la estructura de estas comunidades es aún relativamente escasa (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2003). Espacialmente, muchos estudios se han enfocado en la variabilidad de las comunidades de peces en ambientes estructuralmente complejos, como los hábitats con vegetación sumergida (Lubbers *et al.* 1990, Kanouse *et al.* 2006, Ribeiro *et al.* 2006). En general, se ha demostrado que la vegetación sumergida proporciona mayor protección contra la depredación y también mayor cantidad de alimento para las diferentes especies de peces debido al gran número de invertebrados pequeños que alberga (Lubbers *et al.* 1990, Heithaus 2004, Kopp *et al.* 2007).

Los cambios nictímeros en la abundancia de peces y en la composición de especies se han atribuido principalmente a las variaciones en las actividades de forrajeo y a la evasión de depredadores (Layman 2000, Nagelkerken *et al.* 2000, Pessanha y Araújo 2003, Pessanha *et al.* 2003, Hagan y Able 2008), siendo estos cambios regularmente modulados por la marea y el fotoperiodo (Layman 2000, Ribeiro *et al.* 2006). En este sentido, se ha observado un incremento significativo en el número de especies durante la noche, por lo que se ha considerado que los muestreos nocturnos permiten una mejor aproximación al conocimiento de la estructura de las comunidades de peces (Griffiths 2001, Castillo-Rivera *et al.* 2005, Hagan y Able 2008). La variación estacional de las comunidades de peces en los estuarios puede estar regulada, en sinergia o individualmente, por la variabilidad de condiciones ambientales (Methven *et al.* 2001, Castillo-Rivera *et al.* 2002, Pessanha y Araújo 2003, Meynecke *et al.* 2006), y por factores bióticos como los patrones de reclutamiento, desove, respuestas tróficas y reparto de recursos (Pessanha *et al.* 2003, Madurell *et al.* 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Castillo-Rivera *et al.* 2010).

Un área importante, en términos de variabilidad biogeográfica regional y diversidad de peces, se ve representada en la laguna de Pueblo Viejo, al norte del estado de Veracruz, debido a que se ubica cerca del límite entre dos grandes regiones zoogeográficas, además de que está catalogada como un área marina prioritaria para su conservación por su alta biodiversidad (Arriaga *et al.* 1998). Aunque para este sistema se dispone de alguna información sobre comunidades de peces (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2003, 2005, 2010), no se cuenta con información que incluya simultáneamente el análisis de la variación espacial, nictímera y estacional de la abundancia y composición de especies de peces. Tomando en cuenta lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue contribuir al conocimiento de las variaciones espaciotemporales en la estructura de las comunidades de peces en el trópico mexicano, en particular en la laguna de Pueblo Viejo.

Pueblo Viejo Lagoon connects to the Pánuco River, approximately 10 km from where the river empties into the Gulf of Mexico, and can thus be considered an estuary with restricted communication (Castillo-Rivera *et al.* 2005). There are two estuarine subsystems: to the south, a habitat with greater freshwater influence, where *Ruppia maritima* (L) beds occur, and to the north, a marine-influenced habitat, with soft substrate and scant presence of submerged vegetation (Castillo-Rivera and Kobelkowsky 2000). The local rainfall regime is characterized by a wet season from June to October, with annual averages greater than 120 mm, and a dry season from November to May, with annual averages of less than 50 mm (Castillo-Rivera *et al.* 2002). Phytoplankton, chlorophyll, and primary production levels show two peaks, one during March–April and the other during July–September (De la Lanza and Cantú 1986, Contreras 1995).

### Sampling method

The biological samples were taken by a beach seine net (30 m long, 1 m deep, and 1 cm mesh size), covering an area of approximately 1500 m<sup>2</sup> per trawl. The material was collected at two different sites, one representative of the vegetated (*R. maritima*) habitat (henceforth referred to as VH) and the other of the soft-bottom, nonvegetated habitat (henceforth NVH). At each site, every two months during a one-year period (September 1989 to July 1990), samples were collected at intervals of 2 h over 24 h (12 hauls per 24-h sampling period), except in November at NVH, when due to adverse weather conditions (occurrence of a northerly wind [Nortes] event) only six hauls were made (three during the day and three during the night). A total of 138 hauls were thus carried out (72 at VH and 66 at NVH).

### Community parameters

To characterize the community structure, total abundance (number of fish), species richness, and diversity were evaluated for each haul. Diversity was assessed using the unbiased Simpson index (1-D). Moreover, given the importance of trophic responses in fish community structure and dynamics, mean trophic level was estimated for each haul using the following equation (Pauly *et al.* 1998):

$$MTL = \frac{\sum(TL_i Y_i)}{\sum(Y_i)} \quad (1)$$

where MTL is the mean trophic level of each haul,  $TL_i$  is the trophic level of the  $i$ th species reported in FishBase (Froese and Pauly 2012), and  $Y_i$  is the weight of all the individuals of the  $i$ th species in each sample.

### Statistical analysis

Factorial analysis of variance (ANOVA) was applied to total abundance, species richness, diversity, and mean trophic

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La laguna de Pueblo Viejo se ubica al norte del estado de Veracruz (22°05'–22°13' N, 97°50'–98°00' O), en el límite entre las provincias Caribeña (región tropical) y Carolina (región templado-cálida). El sistema es relativamente pequeño con una superficie de 88.7 km<sup>2</sup>. En su parte norte, la laguna de Pueblo Viejo se conecta con el río Pánuco, aproximadamente a 10 km de donde el río desemboca en el golfo de México, por lo que se le puede considerar como un estuario de comunicación restringida (Castillo-Rivera *et al.* 2005). Asimismo, se presentan dos subsistemas estuarinos: hacia el sur, el hábitat de mayor influencia dulceacuícola, el cual presenta lechos de *Ruppia maritima* (L), y hacia el norte, el hábitat de influencia marina, de sustrato blando y con presencia poco conspicua de vegetación sumergida (Castillo-Rivera y Kobelkowsky 2000). El régimen de precipitación local presenta una estación de lluvias de junio a octubre, con promedios anuales mayores que 120 mm, y una estación seca de noviembre a mayo, con promedios anuales menores que 50 mm (Castillo-Rivera *et al.* 2002). Los niveles de fitoplancton, clorofilas y producción primaria del sistema muestran dos pulsos máximos, uno durante marzo–abril y el otro durante julio–septiembre (De la Lanza y Cantú 1986, Contreras 1995).

### Métodos de muestreo

Las muestras biológicas fueron tomadas mediante un chinchorro playero (30 m de largo, 1 m de profundidad y 1 cm de luz de malla), cubriendo un área de aproximadamente 1500 m<sup>2</sup> por arrastre. El material fue recolectado en dos diferentes localidades, una que tipifica el hábitat con vegetación (*R. maritima*) sumergida (en adelante referido como CV) y otra que tipifica el hábitat de sustrato blando sin vegetación sumergida (en adelante SV). En ambas localidades, cada dos meses durante un año (septiembre de 1989 a julio de 1990), se realizaron ciclos de 24 h. En cada ciclo, se tomaron muestras a intervalos de 2 h (12 arrastres por cada ciclo), excepto en noviembre en SV, cuando por condiciones climáticas adversas (temporada de nortes) sólo se realizaron seis arrastres (tres durante el día y tres durante la noche). En total se efectuaron 138 recolectas (72 en CV y 66 en SV).

### Parámetros de la comunidad

Para caracterizar la estructura de la comunidad, en cada arrastre se evaluó la abundancia total en número de peces, la riqueza de especies y la diversidad. La diversidad fue evaluada por medio del índice no sesgado de Simpson (1-D). Asimismo, debido a la importancia que pueden tener las respuestas tróficas de los peces sobre la dinámica de la estructura de la comunidad, también se estimó el nivel trófico

level to compare their spatial, diel, and seasonal response, as well as the interaction among these factors. Factorial multiple analysis of variance (MANOVA) was used to assess the effects of habitat type, months, and day/night (independent variables or factors), and the interaction among them, on the centroids of abundance of all the species combined (dependent variables). To assess the multivariate differences between the centroids and their corresponding statistical significance, Pillai's criterion was used because the sample sizes for day/night and months differed (Tabachnick and Fidell 2007). Prior to statistical analysis, the underlying assumptions for each of them were assessed and the necessary mathematical transformations were performed.

## RESULTS

### Community parameters

In the 138 hauls made, a total of 34,766 individuals were caught, and 31 families, 55 genera, and 72 species were recorded. The best represented families were Sciaenidae, Gobiidae, Clupeidae, Engraulidae, Ariidae, and Gerreidae.

Spatially, the mean number of individuals in NVH ( $\bar{x} = 267.59$ ) was higher than in VH ( $\bar{x} = 237.57$ ); however, the differences were not significant between habitats. Conversely, mean species richness in VH ( $\bar{x} = 14.86$ ) was significantly higher than in NVH ( $\bar{x} = 9.74$ ). Diversity was also significantly higher in VH ( $\bar{x} = 0.631$ ) than in NVH ( $\bar{x} = 0.519$ ), but there was a significant spatial-diel interaction because these differences were very marked in NVH and inconspicuous in VH (fig. 1c). Only in September was diversity higher in NVH, causing a significant spatial-seasonal interaction (fig. 2c). Mean trophic level was significantly higher in NVH ( $\bar{x} = 3.457$ ) than in VH ( $\bar{x} = 3.171$ ) and this pattern was constant during both the day and night (non-significant spatial-diel interaction); however, there was a significant spatial-seasonal interaction (table 1).

Regarding diel variability, both habitats showed important peaks in total fish abundance around dusk (18:00–20:00) and dawn (06:00–08:00); the dusk peak was more conspicuous in NVH and continued with relatively high values until nocturnal hours (fig. 1a). In addition to observing significant differences in fish abundance between day and night, the interaction between habitat type and hour of day also produced a significant effect (table 1); that is, mean abundance in VH was higher during the day ( $\bar{x} = 257.55$ ) than at night ( $\bar{x} = 209.60$ ), whereas in NVH mean abundance was statistically higher at night ( $\bar{x} = 392.32$ ) than during the day ( $\bar{x} = 175.68$ ). The diel behavior of species richness in VH showed important peaks at dawn (04:00–06:00) and dusk (18:00), and tended to present high values during the night, whereas in NVH species richness showed a more conspicuous shift towards nocturnal hours, with the highest values from 20:00 to 04:00 (fig. 1b). Hence, the mean values of species richness

promedio de cada arrastre por medio de la siguiente ecuación (Pauly *et al.* 1998):

$$NTP = \Sigma(NT_i Y_i) / \Sigma(Y_i) \quad (1)$$

donde NTP es el nivel trófico promedio de cada arrastre,  $NT_i$  es el nivel trófico de la  $i$ ésima especie reportado en FishBase (Froese y Pauly 2012) y  $Y_i$  es el peso de todos los individuos de la  $i$ ésima especie en cada muestra.

### Análisis estadístico

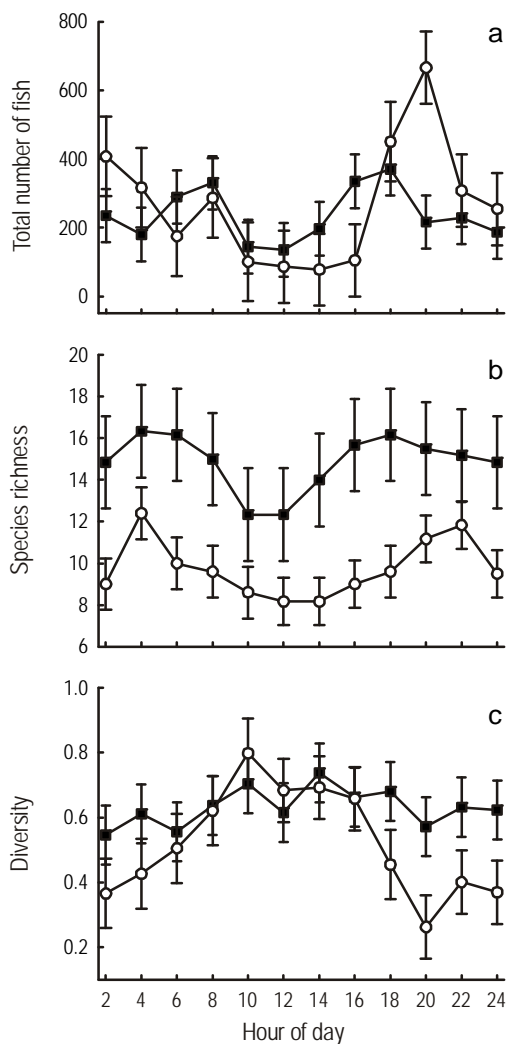
Se aplicaron análisis de varianza (ANOVA) factoriales a la abundancia total, riqueza de especies, diversidad y nivel trófico promedio para comparar su respuesta espacial, nictímera y estacional, así como las interacciones entre estos factores. Para evaluar los efectos del tipo de hábitat, meses y día/noche (variables independientes o factores), así como la interacción entre estos, sobre los centroides de la abundancia de todas las especies en conjunto (variables dependientes), se utilizaron análisis de varianza múltiple (MANOVA) factoriales. Para evaluar las diferencias multivariadas entre los centroides y su correspondiente significación estadística, se utilizó el criterio de Pillai, debido a que los tamaños de muestra entre el día y la noche y entre meses no fueron iguales (Tabachnick y Fidell 2007). Previo a los análisis estadísticos, se evaluaron los supuestos subyacentes en cada uno de ellos y se realizaron las transformaciones matemáticas necesarias.

## RESULTADOS

### Parámetros de la comunidad

En los 138 arrastres realizados se capturaron un total 34,766 individuos, registrándose 31 familias, 55 géneros y 72 especies. Las familias mejor representadas fueron Sciaenidae, Gobiidae, Clupeidae, Engraulidae, Ariidae y Gerreidae.

Espacialmente, el promedio de individuos en SV ( $\bar{x} = 267.59$ ) fue mayor que en CV ( $\bar{x} = 237.57$ ); sin embargo, las diferencias no fueron significativas entre los hábitats. Contrariamente la riqueza de especies promedio en CV ( $\bar{x} = 14.86$ ) fue significativamente mayor que en SV ( $\bar{x} = 9.74$ ). También la diversidad fue significativamente mayor en CV ( $\bar{x} = 0.631$ ) que en SV ( $\bar{x} = 0.519$ ), pero existió una interacción espacial-nictímera significativa debido a que estas diferencias fueron muy marcadas en SV e inconspicuas en CV (fig. 1c). Asimismo, sólo en septiembre la diversidad fue mayor en SV, causando una interacción significativa espacial-estacional (fig. 2c). El nivel trófico promedio fue significativamente mayor en SV ( $\bar{x} = 3.457$ ) que en CV ( $\bar{x} = 3.171$ ) y este patrón fue constante tanto en el día como en la noche (interacción espacial-nictímera no significativa); sin embargo, existió una interacción espacial-estacional significativa (tabla 1).

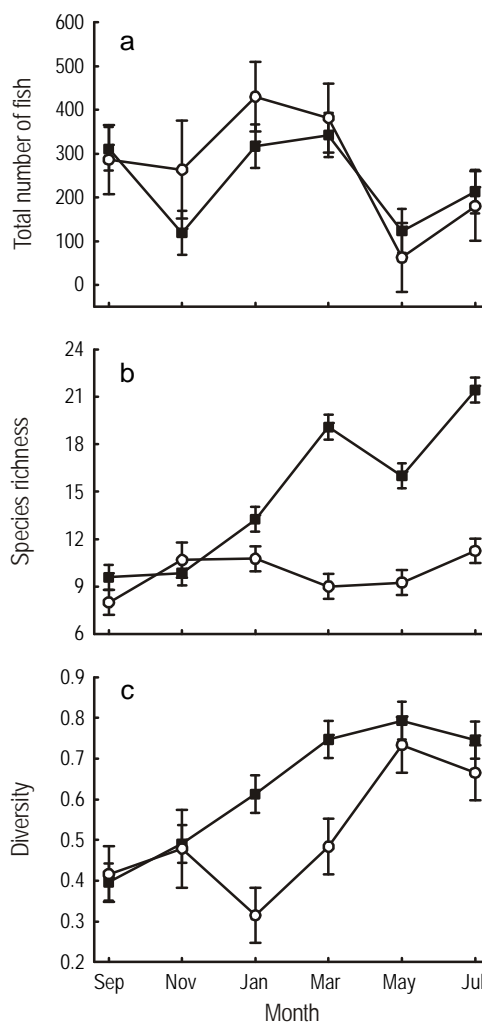


**Figure 1.** Mean values and standard error by hour of: (a) total number of fish, (b) species richness, and (c) diversity, in the vegetated (■) and nonvegetated (○) habitats.

**Figura 1.** Valores promedio y error estándar por hora de (a) número total de peces, (b) riqueza de especies y (c) diversidad, en los hábitats con vegetación (■) y sin vegetación (○).

were significantly higher during the night (VH:  $\bar{x} = 15.33$ ; NVH:  $\bar{x} = 10.79$ ) than during the day (VH:  $\bar{x} = 14.52$ ; NVH:  $\bar{x} = 8.97$ ). This diel pattern was constant in both habitats and in all the months analyzed (nonsignificant spatial-diel and diel-seasonal interactions, table 1).

The diel pattern of diversity differed from that of species richness (fig. 1c) as it was significantly higher during the day ( $\bar{x} = 0.645$ ) than during the night ( $\bar{x} = 0.484$ ); this was observed in most months, except in May and July, generating a significant diel-seasonal interaction. Mean trophic level was significantly higher during the night ( $\bar{x} = 3.442$ ) than during the day ( $\bar{x} = 3.210$ ), and this pattern remained constant in all months (nonsignificant diel-seasonal interaction; table 1).



**Figure 2.** Mean values and standard error by month of: (a) total number of fish, (b) species richness, and (c) diversity, in the vegetated (■) and nonvegetated (○) habitats.

**Figura 2.** Valores promedio y error estándar por mes de (a) número total de peces, (b) riqueza de especies y (c) diversidad, en los hábitats con vegetación (■) y sin vegetación (○).

En relación con la variabilidad nictémera, en ambos ambientes, se observaron pulsos importantes en la abundancia total de peces alrededor del anochecer (18:00–20:00) y el amanecer (06:00–08:00); el pulso del anochecer fue más conspicuo en SV y se prolongó con valores relativamente altos hasta las horas nocturnas (fig. 1a). Además de observar diferencias significativas en la abundancia de los peces entre el día y la noche, también se observó que la interacción entre el tipo de hábitat y la hora del día producen un efecto significativo (tabla 1); esto es, la abundancia promedio en CV fue mayor durante el día ( $\bar{x} = 257.55$ ) que durante la noche ( $\bar{x} = 209.60$ ), mientras que en SV la abundancia promedio fue estadísticamente mayor durante la noche ( $\bar{x} = 392.32$ ) que durante el día ( $\bar{x} = 175.68$ ). El comportamiento nictémico de

**Table 1.** Results of three-factor analysis of variance to test spatial (vegetated and nonvegetated habitats), diel period (day/night), and seasonal (month) effects on the total number of fish, species richness, diversity, and mean trophic level.

**Tabla 1.** Resultados del análisis de varianza de tres factores para evaluar el efecto espacial (hábitats con y sin vegetación), nictímero (día/noche) y estacional (mes) sobre la abundancia total de peces, la riqueza de especies, la diversidad y el nivel trófico promedio.

Source of variance	Degrees of freedom	Mean squares	F	P
<b>Total number of fish</b>				
Spatial	1	73874.00	1.606	0.208
Diel	1	265501.42	5.770	0.018
Seasonal	5	295450.34	6.421	<0.001
Spatial * diel	1	621552.62	13.509	<0.001
Spatial * seasonal	5	38738.53	0.842	0.523
Diel * seasonal	5	41057.27	0.892	0.489
Error	114	46011.43		
<b>Species richness</b>				
Spatial	1	805.25	116.010	<0.001
Diel	1	53.17	7.661	0.007
Seasonal	5	159.53	22.984	<0.001
Spatial * diel	1	7.19	1.035	0.311
Spatial * seasonal	5	107.38	15.470	<0.001
Diel * seasonal	5	3.79	0.546	0.741
Error	114	6.94		
<b>Diversity</b>				
Spatial	1	0.532	24.731	<0.001
Diel	1	0.984	45.804	<0.001
Seasonal	5	0.537	24.979	<0.001
Spatial * diel	1	0.430	20.001	<0.001
Spatial * seasonal	5	0.130	6.050	<0.001
Diel * seasonal	5	0.170	7.891	<0.001
Error	114	0.021		
<b>Mean trophic level</b>				
Spatial	1	2.870	23.423	<0.001
Diel	1	1.673	13.656	<0.001
Seasonal	5	0.804	6.564	<0.001
Spatial * diel	1	0.107	.873	0.352
Spatial * seasonal	5	0.404	3.299	0.008
Diel * seasonal	5	0.232	1.892	0.101
Error	114	0.123		

Total fish abundance showed two important peaks during the sampling year (fig. 2a), one from January to March and another in September, and there were significant differences among months. This pattern was the same for both habitats and for both day and night (nonsignificant spatial-seasonal and diel-seasonal interactions; table 1). Species richness also varied significantly between months; the highest values were recorded from March to July and the lowest in September, though the seasonal behavior depended on the habitat analyzed (significant spatial-seasonal interaction; table 1, fig. 2b). Similarly, diversity was high from March to July and low from September to January (fig. 2c), and there were significant differences among months. Mean trophic level had significantly higher values in July and September (table 1) and low values from March to May.

la riqueza de especies en CV mostró pulsos importantes alrededor del amanecer (04:00–06:00) y al anochecer (18:00), con una tendencia a presentar valores altos durante la noche, mientras que en SV la riqueza mostró un desplazamiento más conspicuo hacia las horas de oscuridad, presentándose los valores más altos de las 20:00 a las 04:00 (fig. 1b). Así, los promedios de la riqueza de especies fueron significativamente mayores durante la noche (CV:  $\bar{x}$  = 15.33; SV:  $\bar{x}$  = 10.79) que durante el día (CV:  $\bar{x}$  = 14.52; SV:  $\bar{x}$  = 8.97). Este patrón nictímero fue constante en los dos hábitats y en todos los meses analizados (interacciones espacial-nictímera y nictímero-estacional no significativas, tabla 1).

El patrón nictímero de la diversidad fue opuesto al de la riqueza (fig. 1c), siendo significativamente mayor durante el día ( $\bar{x}$  = 0.645) que durante la noche ( $\bar{x}$  = 0.484); esto se

## Changes in community structure

In VH we collected 17,105 individuals belonging to 65 species, 19 of which were exclusive to this habitat (including all the representatives of the families Eleotridae and Haemulidae). In NVH we collected 17,661 individuals belonging to 53 species, six of which were exclusive to this habitat. Species composition varied considerably between habitats (table 2). This variation was due to the presence of *Orthopristis chrysoptera*, *Lagodon rhomboides*, *Archosargus probatocephalus*, and *Menidia beryllina* in VH, where more than 98% of the total number of individuals of these species were captured throughout the year, and to the presence of *Citharichthys spilopterus* and *Cathorops aguadulce* in NVH, where more than 77% of the total number of individuals of these species were captured.

Variability in species composition was also observed at diel level (table 2). *Mugil curema*, *Brevoortia gunteri*, and *Brevoortia patronus* were primarily captured during daylight hours, whereas species such as *C. aguadulce*, *C. spilopterus*, and *Opsanus beta* were usually caught at night. Regarding the most abundant species, *Anchoa mitchilli* and *Membras martinica* showed twilight activity, with abundance peaks at dusk and dawn, respectively. Moreover, there was significant interaction between the spatial and diel factors (table 2), since some species inverted their pattern and were more abundant during the day in one habitat but more abundant at night in the other.

Seasonally, there were significant differences in the fish community structure (table 2). In both habitats, the warm, dry period (March–May) was characterized by the presence of *M. curema*, *Anchoa hepsetus*, *B. gunteri*, and *B. patronus*, whereas the rainy season (July–September) was characterized by a greater abundance of *M. martinica*, *C. aguadulce*, *Bairdiella chrysoura*, *C. spilopterus*, and *O. beta*. Some species inverted their seasonal pattern according to habitat (significant spatial-seasonal interaction; table 2) and were more abundant in VH during the rainy season but in NVH during the dry season.

## DISCUSSION

### Community parameters

Though most of the species recorded in the present study are typically tropical, some temperate species occur due to the geographical location of Pueblo Viejo Lagoon. Moreover, most species are of marine origin despite the fact that the system exhibits a typically mesohaline condition and has restricted communication with the sea (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2005); this means that there is a continuous, not strongly limited, exchange of organisms with the ocean.

Spatially, at Pueblo Viejo Lagoon species richness and diversity were significantly higher in VH (table 1, fig. 1). Numerous studies on tropical and temperate estuaries have

observó en la mayoría de los meses, excepto en mayo y julio, generando una interacción nictímero-estacional significativa. Por su parte, el nivel trófico promedio fue significativamente mayor durante la noche ( $\bar{x} = 3.442$ ) que durante el día ( $\bar{x} = 3.210$ ), patrón que se mantuvo constante en todos los meses (interacción nictímero-estacional no significativa, tabla 1).

La abundancia total mostró dos pulsos importantes a lo largo del año (fig. 2a), uno de enero a marzo y otro en septiembre, existiendo diferencias significativas entre meses. Este patrón fue el mismo para ambos tipos de hábitats y tanto para el día como para la noche (interacciones espacial-estacional y nictímero-estacional no significativas, tabla 1). La riqueza de especies también varió significativamente entre meses, observándose los valores más altos de marzo a julio y los más bajos en septiembre, aunque el comportamiento estacional dependió del hábitat analizado (interacción espacial-estacional significativa; tabla 1, fig. 2b). Similarmente, la diversidad fue alta de marzo a julio y baja de septiembre a enero (fig. 2c), y existieron diferencias significativas entre meses. El nivel trófico promedio mostró valores significativamente más altos en julio y septiembre (tabla 1) y valores bajos de marzo a mayo.

### Cambios en la estructura de la comunidad

En CV se recolectaron 17,105 individuos correspondientes a 65 especies, de las cuales 19 fueron exclusivas para este hábitat (incluidos todos los representantes de las familias Eleotridae y Haemulidae). En SV se recolectaron 17,661 individuos correspondientes a 53 especies, de las cuales seis fueron exclusivas para este hábitat. En este sentido, la composición de especies varió significativamente entre hábitats (tabla 2). Esta variación estuvo principalmente determinada por el predominio de *Orthopristis chrysoptera*, *Lagodon rhomboides*, *Archosargus probatocephalus* y *Menidia beryllina* en CV, donde más del 98% del número total de individuos de estas especies fue capturado durante todo el año, y por el predominio de *Citharichthys spilopterus* y *Cathorops aguadulce* en SV, donde más del 77% del total de individuos fue capturado.

A nivel nictímero, también existió una variabilidad significativa en la composición de especies (tabla 2). *Mugil curema*, *Brevoortia gunteri* y *Brevoortia patronus* fueron capturadas principalmente durante las horas del día, mientras que otras especies como *C. aguadulce*, *C. spilopterus* y *Opsanus beta* tendieron a presentar un patrón de captura nocturno. En relación con las especies más abundantes, *Anchoa mitchilli* y *Membras martinica* presentaron un patrón crepuscular con pulsos de abundancia alrededor del anochecer y el amanecer, respectivamente. Asimismo, existió una interacción significativa entre el factor espacial y el factor nictímero (tabla 2), ya que algunas especies invirtieron su patrón y fueron más abundantes durante el día en un hábitat pero más abundantes durante la noche en el otro.

A nivel estacional, existieron diferencias significativas en la estructura de la comunidad de peces (tabla 2). En ambos

**Table 2.** Results of three-factor multivariate analysis of variance to test spatial (vegetated and nonvegetated habitats), diel period (day/night), and seasonal (month) effects on fish community structure.**Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza múltiple de tres factores para evaluar el efecto espacial (con y sin vegetación), nictímero (día/noche) y estacional (mes) sobre la estructura de la comunidad.

Source of variance	Pillai's trace	Degrees of freedom 1	Degrees of freedom 2	F	P
Spatial	0.883	74	41	4.167	<0.001
Diel	0.823	74	41	2.568	0.001
Seasonal	4.299	370	225	3.728	<0.001
Spatial * diel	0.793	74	41	2.127	0.005
Spatial * seasonal	4.084	370	225	2.710	<0.001
Diel * seasonal	3.638	370	225	1.624	<0.001

reported that areas with submerged vegetation sustain a greater number of species than adjoining areas (Jenkins and Wheatley 1998, Heithaus 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Acosta *et al.* 2007, Arceo-Carranza *et al.* 2010). This is because these environments are structurally more complex (Wyda *et al.* 2002, Gratwicke and Speight 2005, Kanouse *et al.* 2006) and thus generate a greater diversity of habitat types and potential ecological niches. The vegetation also provides fish with protection from predators and a greater number and diversity of invertebrates on which juveniles and adults feed (Lubbers *et al.* 1990, Hindell *et al.* 2000, Guest *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2006).

While plant cover is positively related to the number of individuals (Jenkins and Wheatley 1998, Wyda *et al.* 2002, Heithaus 2004, Acosta *et al.* 2007, Kanouse *et al.* 2006), we observed that total fish abundance was higher in NVH (though not significantly). This is mainly related to the fact that in this habitat fish captures increased considerably during the night (fig. 1a). The relevance of muddy, unvegetated environments lies in that they are a dominant feature in many estuaries and, therefore, an important component of all the estuarine habitat available for fishes (Morrison *et al.* 2002), potentially able to support relatively diverse communities (Heithaus 2004).

At diel level, the total number of fish tended to present a twilight pattern, with peaks around dusk and dawn, mainly determined by the capture of the dominant species *A. mitchilli* and *M. martinica*. In NVH, the twilight abundance peaks extended into nocturnal hours (fig. 1a) and there was significant spatial-diel interaction (table 1). Thus, in NVH, mean abundance was higher at night; however, in VH, mean abundance was higher during the day, the *R. maritima* beds playing an important role as they allow species with nocturnal preferences to extend their activities into daylight hours. The diel pattern of species richness (fig. 1b) was constant in both environments (nonsignificant spatial-diel interaction), with significantly higher values during the night (table 1). Greater fish activity in hours of twilight or darkness, reflected by greater species richness and abundance during this period, is a common pattern in many fish communities (Lubbers *et al.* 1990, Griffiths 2001, Methven *et al.* 2001, Guest *et al.* 2003, Pessanha *et al.* 2003, Hoeksema and Potter

hábitats se observó que el periodo cálido-seco (marzo–mayo) se caracterizó por la presencia de *M. curema*, *Anchoa hepsetus*, *B. gunteri* y *B. patronus*, mientras que la época lluviosa (julio–septiembre) se distinguió por la mayor abundancia de *M. martinica*, *C. aguadulce*, *Bairdiella chrysoura*, *C. spilopterus* y *O. beta*. También se observó que algunas especies invirtieron su patrón estacional de acuerdo con el hábitat (interacción espacial-estacional significativa, tabla 2), siendo más abundantes durante la época de lluvias en CV pero más abundantes durante la época seca en SV.

## DISCUSIÓN

### Parámetros de la comunidad

Aunque la mayoría de las especies registradas durante el presente estudio son típicamente tropicales, también existen especies templado-cálidas, debido a la posición geográfica de la laguna. Asimismo, la mayoría de las especies son de origen marino, a pesar de que el sistema exhibe una condición típicamente mesohalina y una comunicación restringida con el mar (Castillo-Rivera *et al.* 2002, 2005); esto implica que existe un intercambio continuo de organismos, no fuertemente limitado, con el ambiente oceánico.

Espacialmente, en la laguna de Pueblo Viejo la riqueza y diversidad de especies fueron significativamente mayores en CV (tabla 1, fig. 1). En este sentido, múltiples trabajos en estuarios tropicales y templados han señalado que las zonas con vegetación sumergida sustentan un mayor número de especies que zonas adyacentes (Jenkins y Wheatley 1998, Heithaus 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Acosta *et al.* 2007, Arceo-Carranza *et al.* 2010). Lo anterior se relaciona con el hecho de que estos ambientes son estructuralmente más complejos (Wyda *et al.* 2002, Gratwicke y Speight 2005, Kanouse *et al.* 2006) y generan una mayor diversidad de tipos de hábitat y potenciales nichos ecológicos. La vegetación también provee a los peces de protección contra los depredadores, así como de mayor número y diversidad de invertebrados que sirven de alimento para juveniles y adultos (Lubbers *et al.* 1990, Hindell *et al.* 2000, Guest *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2006).



2006). This behavior can be linked mainly to the periodicity in foraging activity and predator avoidance or the interaction between both (Helfman 1993, Hindell *et al.* 2000, Nagelkerken *et al.* 2000, Pessanha *et al.* 2003). In contrast to the diel pattern of species richness, diversity was significantly higher during the day, indicating a greater dominance of species at night and greater homogeneity in their abundance during the day (i.e., the greater the evenness, the greater the diversity, but the greater the dominance, the lower the diversity).

Total abundance showed two significant peaks throughout the year, one during January–March (dry season) and the other in September (rainy season); this behavior was independent of spatial and diel variability (nonsignificant interactions; table 1). Species richness and diversity had high values from March to July, and maximum values in May or July, though with significant spatial-seasonal interactions because the mean monthly values were not always the highest in VH (these values were higher in NVH, in November for richness and in September for diversity; fig. 2).

The high abundance values during the cold period (November–January) are related to the entry into the system of temperate species from the Carolinian Province (mainly juvenile *Leistomus xanthurus*, *M. curema*, *B. patronus*, and *L. rhomboides*) when temperatures are coldest (Castillo-Rivera *et al.* 2010). The abundance, richness, and diversity peaks in the warm, dry season (March) and rainy season (July–September) appear to be related to the entry of fishes during the periods of high productivity in the system (Castillo-Rivera *et al.* 2002). During March–April and July–September, important peaks in chlorophyll, phytoplankton, and primary productivity levels have been observed in Pueblo Viejo Lagoon (De la Lanza and Cantú 1986, Contreras 1995), strengthening the grazing pathway in the system. Also, the input of allochthonous organic matter into the lagoon increases during the rainy season (via rivers and terrestrial runoff), strengthening the detritivorous pathway. In this respect, the production processes (mainly via the grazing pathway) in synergy with the rainfall (mainly via the detritivorous pathway) generate an increase in prey, favoring the entry of fish populations (Castillo-Rivera *et al.* 2002, Kopp *et al.* 2007, Arceo-Carranza *et al.* 2010). Moreover, detritus on its own can be an important source of food, its importance in the overall diet of the dominant fish species in Pueblo Viejo Lagoon ranging from 11.58% to 69.81%, with a mean total of 32.10% (Castillo-Rivera 2011). The influence of production processes and rainfall on fish abundance has been observed in several estuarine communities (Flores-Verdugo *et al.* 1990, Lubbers *et al.* 1990, Yáñez-Arancibia *et al.* 1993, Layman 2000, Castillo-Rivera *et al.* 2002, Meynecke *et al.* 2006).

### Changes in community structure

Studies that have simultaneously analyzed spatial, diel, and seasonal variability in fish community structure have

A pesar de que la cobertura vegetal se relaciona positivamente con el número de individuos (Jenkins y Wheatley 1998, Wyda *et al.* 2002, Heithaus 2004, Acosta *et al.* 2007, Kanouse *et al.* 2006), en el presente estudio se observó que la abundancia total de peces fue mayor en SV (aunque de manera no significativa). Esto principalmente se relaciona con el hecho de que en este hábitat la captura de peces se incrementó de manera importante durante la noche (fig. 1a). La relevancia de los ambientes fangosos sin vegetación radica en que representan una característica dominante en muchos estuarios, por lo que comprenden un componente significativo de todo el hábitat estuarino disponible para los peces (Morrison *et al.* 2002), pudiendo llegar a soportar comunidades relativamente diversas (Heithaus 2004).

A nivel nictímero, el número total de peces tendió a presentar un patrón crepuscular, con pulsos alrededor del anochecer y el amanecer principalmente determinados por la captura crepuscular de las especies dominantes *A. mitchilli* y *M. martinica*. En SV los pulsos de abundancia durante las horas de penumbra se prolongaron hacia horas nocturnas (fig. 1a), existiendo una interacción significativa entre el factor espacial y el nictímero (tabla 1). Así, en SV la abundancia promedio fue mayor durante la noche, mientras que en CV la abundancia promedio fue mayor durante el día, jugando un papel importante los densos lechos de *R. maritima*, al permitir que los peces con preferencias nocturnas extiendan su actividad a horas diurnas. El patrón nictímero de la riqueza de especies (fig. 1b) fue constante en ambos ambientes (interacción espacial-nictímera no significativa), con valores significativamente más altos durante la noche (tabla 1). La mayor actividad de peces durante las horas de penumbra u oscuridad, reflejado en una mayor abundancia y riqueza de especies durante este periodo, es un patrón común que ha sido observado en muchas comunidades de peces (Lubbers *et al.* 1990, Griffiths 2001, Methven *et al.* 2001, Guest *et al.* 2003, Pessanha *et al.* 2003, Hoeksema y Potter 2006). Esta conducta puede estar vinculada principalmente a la periodicidad en las actividades de forrajeo y evasión de depredadores o de la interacción entre ambas (Helfman 1993, Hindell *et al.* 2000, Nagelkerken *et al.* 2000, Pessanha *et al.* 2003). Contrario al patrón nictímero presentado por la riqueza, la diversidad fue significativamente mayor durante el día, lo que implica una mayor dominancia de especies durante la noche y una mayor homogeneidad en su abundancia durante el día (i.e., a mayor equidad, mayor diversidad, y a mayor dominancia, menor diversidad).

La abundancia total mostró dos pulsos significativos a lo largo del año, uno durante enero–marzo (época seca) y otro en septiembre (época lluviosa); este comportamiento fue independiente de la variabilidad espacial y nictímera (interacciones no significativas; tabla 1). La riqueza y diversidad de especies mostraron los valores altos de marzo a julio, con valores máximos durante mayo o julio, aunque con interacciones espacial-estacionales significativas debido a que en CV los valores promedio mensuales no siempre fueron los

reported important spatial and temporal changes in species composition (Layman 2000, Griffiths 2001, Pessanha and Araújo 2003, Hoeksema and Potter 2006, Ribeiro *et al.* 2006), and the strong interaction between the presence of vegetation and seasonal variability is also relatively common (Heithaus 2004, Kanouse *et al.* 2006), as observed in the present study. In Pueblo Viejo Lagoon, these changes could be strongly related to the life history type of species and in particular their trophic responses. Hence, the greater abundance of *O. chrysoptera*, *M. beryllina*, *L. rhomboides*, and *A. probatocephalus* in VH can be attributed to the fact that these species feed on small crustaceans, whose populations develop in environments with vegetation. Moreover, plant resources (*R. maritima* and epiphytic macroalgae) represent an important component of the diet of adult *L. rhomboides* and *A. probatocephalus* (Castillo-Rivera *et al.* 2007, Castillo-Rivera 2011). Owing to the dominance of these species (consumers of plants and small crustaceans, with corresponding low trophic levels), the mean trophic level in VH was significantly lower than in NVH (table 1).

The species *B. gunteri*, *B. patronus*, and *M. curema*, whose diet is based on planktonic organisms (Castillo-Rivera *et al.* 1996, Castillo-Rivera 2011), predominated in the warm, dry season (March–May) when phytoplankton blooms occur in the system (De la Lanza and Cantú 1986). These species were also more abundant during the day, so light intensity seems to be an important factor in their diel behavior due to their visual dependence to capture prey (Castillo-Rivera and Kobelkowsky 2000). In fact, the greater abundance of these phytoplanktonophagous species during the warm, dry season and during daylight hours is related to the significantly lower mean trophic level values from March to May and during the day. Conversely, the predatory species *C. spilopterus* and *O. beta* and the benthic omnivore *C. aguadulce* were more abundant at night. The entry or greater activity of predatory species during the night has been observed in other ecosystems (Hindell *et al.* 2000, Layman 2000, Nagelkerken *et al.* 2000). Also, these species were more abundant during the rainy season when a greater number of prey are available due to the strengthening of the detritivorous pathway (Castillo-Rivera *et al.* 2002). In view of the dominance of predatory species during the rainy season and at night, the mean trophic level was significantly higher from July to September and during the night.

Finally, the most numerically important species *A. mitchilli* and *M. martinica* showed a twilight pattern with abundance peaks at dusk and dawn, respectively. These species, because of their abundance and size, are a key component of the food webs of these systems, acting as predators of small crustaceans before becoming prey to other fish (Bassista and Hartman 2005). In this respect, increased activity during twilight hours has been related to strategies that try to resolve the compromise between feeding and predator avoidance (Clark and Levy 1988, Wootton 1990). Twilight conditions may mitigate visual detection by predators but provide sufficient light to detect prey.

más altos (estos valores fueron más altos en SV, en noviembre para la riqueza y en septiembre para la diversidad; fig. 2).

Los valores altos de la abundancia durante la época fría (noviembre–enero) se relacionan con el ingreso al sistema de especies templadas de la provincia Carolina (principalmente juveniles de *Leiostomus xanthurus*, *M. curema*, *B. patronus* y *L. rhomboides*) cuando se presentan las temperaturas más bajas (Castillo-Rivera *et al.* 2010). Los pulsos de abundancia, riqueza y diversidad durante las épocas cálido-seca (marzo) y lluviosa (julio–septiembre) parecen relacionarse con el ingreso de peces durante los periodos de alta producción dentro del sistema (Castillo-Rivera *et al.* 2002). Durante marzo–abril y julio–septiembre, en la laguna de Pueblo Viejo, se presentan pulsos importantes en la concentración de clorofila, fitoplancton y producción primaria (De la Lanza y Cantú 1986, Contreras 1995), lo que fortalece la ruta de pastoreo dentro del sistema. Asimismo, durante la época de lluvias se incrementa el aporte de materia orgánica alóctona hacia la laguna (vía ríos y escurrimiento terrestre), fortaleciéndose la ruta detritívora. En este sentido, los procesos de producción (vía principalmente cadena de pastoreo) en sinergia con las lluvias (vía principalmente cadena detritívora), generan un incremento en la abundancia de presas, favoreciéndose el ingreso de poblaciones de peces (Castillo-Rivera *et al.* 2002, Kopp *et al.* 2007, Arceo-Carranza *et al.* 2010). Además, el detritus por sí mismo puede ser una fuente de alimento significativa, variando su importancia en la dieta global de las especies de peces dominantes de la laguna de Pueblo Viejo entre el 11.58% y el 69.81%, con un promedio total de 32.10% (Castillo-Rivera 2011). La influencia de los procesos de producción y las lluvias sobre la abundancia de peces ha sido observada en varias comunidades estuarinas (Flores-Verdugo *et al.* 1990, Lubbers *et al.* 1990, Yáñez-Arancibia *et al.* 1993, Layman 2000, Castillo-Rivera *et al.* 2002, Meynecke *et al.* 2006).

### Cambios en la estructura de la comunidad

Estudios que han analizado simultáneamente la variabilidad espacial, nictímera y estacional en la estructura de comunidades de peces han observado cambios espaciotemporales importantes en la composición de especies (Layman 2000, Griffiths 2001, Pessanha y Araújo 2003, Hoeksema y Potter 2006, Ribeiro *et al.* 2006), y también ha sido relativamente común la interacción significativa entre la presencia de vegetación y la variabilidad estacional (Heithaus 2004, Kanouse *et al.* 2006), como se observó en el presente estudio. En la laguna de Pueblo Viejo, estos cambios podrían tener una fuerte relación con el tipo de historia de vida de las especies y en particular con sus respuestas tróficas. Así, la mayor abundancia de *O. chrysoptera*, *M. beryllina*, *L. rhomboides* y *A. probatocephalus* en CV puede obedecer a que estas especies se alimentan sobre pequeños crustáceos, cuyas poblaciones se desarrollan en ambientes con vegetación. Además, los recursos vegetales (*R. maritima* y macroalgas epífitas)

At Pueblo Viejo Lagoon, the spatiotemporal variation in fish structure appears to be related, in part, to feeding strategies and predator avoidance. These strategies tend to be linked to temporal variability (diel and seasonal) in the availability of resources, allowing their optimal use, a dynamics in which the presence of submerged vegetation plays an important role. The importance of trophic responses in diel and seasonal changes in community structure has been widely recognized (Pessanha *et al.* 2003, Madurell *et al.* 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Kopp *et al.* 2007).

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the Universidad Autónoma Metropolitana at Iztapalapa (Mexico). We thank J Velázquez-Moctezuma for his support and the reviewers for their valuable comments that helped to greatly improve the presentation of the results.

English translation by Christine Harris.

## REFERENCES

- Acosta A, Bartels C, Colvocoresses J, Greenwood MFD. 2007. Fish assemblages in seagrass habitats of the Florida keys, Florida: Spatial and temporal characteristics. *Bull. Mar. Sci.* 81: 1–19.
- Arceo-Carranza D, Vega-Cendejas ME, Montero-Muñoz JL, Hernández de Santillana MJ. 2010. Influencia del hábitat en las asociaciones nictimerales de peces en una laguna tropical. *Rev. Mex. Biodivers.* 81: 823–837.
- Arriaga CL, Vázquez-Domínguez E, González CJ, Jiménez RR, Muñoz LE, Aguilar SV (eds.). 1998. Regiones Marinas Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 198 pp.
- Bassista TP, Hartman KJ. 2005. Reproductive biology and egg mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, in the Hudson River estuary. *Environ. Biol. Fish.* 73: 49–59.
- Castillo-Rivera M. 2011. Biología Trófica de Peces Costeros. Estuarios del Golfo de México Occidental. Editorial Académica Española, LAP LAMBERT Academic Publishing GMBH & Co. KG. Saarbrücken, Germany, 228 pp.
- Castillo-Rivera M, Kobelkowsky A. 2000. Distribution and segregation of two sympatric *Brevoortia* species (Teleostei: Clupeidae). *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 50: 593–598.
- Castillo-Rivera M, Kobelkowsky A, Zamayoa V. 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *J. Fish Biol.* 49: 1102–1111.
- Castillo-Rivera M, Zavala-Hurtado JA, Zárate R. 2002. Exploration of spatial and temporal patterns of fish diversity and composition in a tropical estuarine system of Mexico. *Rev. Fish Biol. Fish.* 12: 167–177.
- Castillo-Rivera M, Zárate R, Sanvicente-Añorve L. 2003. Patrones de la diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Hidrobiológica* 13: 289–298.
- Castillo-Rivera M, Zárate R, Ortiz S. 2005. Variación nictimera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* 15: 227–258.
- Castillo-Rivera M, Zárate-Hernández R, Salgado-Ugarte IH. 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica* 17: 119–126.
- representan un componente importante en la dieta de los adultos de *L. rhomboides* y *A. probatocephalus* (Castillo-Rivera *et al.* 2007, Castillo-Rivera 2011). Debido a la dominancia de estas especies (consumidores de plantas y pequeños crustáceos, con correspondientes niveles trófico bajos), el nivel trófico promedio en CV fue significativamente menor que en SV (tabla1).
- Las especies *B. gunteri*, *B. patronus* y *M. curema*, cuya dieta se basa en organismos planctónicos (Castillo-Rivera *et al.* 1996, Castillo-Rivera 2011), predominaron en la época cálido-seca (marzo–mayo) cuando en el sistema existen florecimientos fitoplanctónicos (De la Lanza y Cantú 1986). Estas especies también fueron más abundantes durante el día, por lo que la intensidad de la luz parece ser un factor importante en su comportamiento nictimero, debido a la dependencia de la capacidad visual para la captura de presas (Castillo-Rivera y Kobelkowsky 2000). De hecho, la mayor abundancia de estas especies fitoplanctófagas durante la época cálido-seca y durante las horas luz se relaciona con los valores significativamente más bajos del nivel trófico promedio durante marzo-mayo y durante el día. Por el contrario, las especies depredadoras *C. spilopterus* y *O. beta* y el omnívoro bentónico *C. aguadulce* fueron más abundantes durante la noche. El ingreso o la mayor actividad de especies depredadoras durante la noche se ha observado en otros ecosistemas costeros (Hindell *et al.* 2000, Layman 2000, Nagelkerken *et al.* 2000). Asimismo, estas especies fueron más abundantes durante la época de lluvias, cuando existe un mayor número de presas debido al fortalecimiento de la ruta detritívora (Castillo-Rivera *et al.* 2002). En consecuencia, la dominancia de especies depredadoras durante el periodo de lluvias y en la noche determinó que el nivel trófico promedio fuera significativamente mayor en julio–septiembre y durante la noche.
- Por último, las especies numéricamente importantes *A. mitchilli* y *M. martinica* presentaron un patrón crepuscular con pulsos de abundancia alrededor del anochecer y el amanecer, respectivamente. Estas especies, por su abundancia y talla, representan un componente clave para las redes tróficas de estos sistemas, actuando como depredadores de pequeños crustáceos para convertirse posteriormente en presas de otros peces (Bassista y Hartman 2005). En este sentido, la mayor actividad de peces durante las horas de penumbra se ha relacionado con estrategias que tratan de resolver el compromiso entre la alimentación y la evasión de la depredación (Clark y Levy 1988, Wootton 1990). Las condiciones de penumbra podrían atenuar la detección visual por parte de los depredadores, pero permitirían una cantidad de luz suficiente para detectar a las presas.
- Así, en la laguna de Pueblo Viejo, la variación espacio-temporal en la estructura de peces parece estar relacionada en parte con las estrategias de alimentación y evasión de depredadores. Estas estrategias tenderían a acoplarse en sincronía con la variabilidad temporal (nictimera y estacional) en la disponibilidad de los recursos, permitiendo su óptimo aprovechamiento, dinámica en la cual juega un papel importante

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

Clark CW, Levy DA. 1988. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon and the antipredator window. *Am. Nat.* 131: 271–290.

Contreras F. 1995. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Rev. Invest. Mar.* 16: 11–21.

De la Lanza EG, Cantú MC. 1986. Cuantificación de clorofilas y aplicación del índice de diversidad de pigmentos (D430/D665) para estimar el estado biótico de la laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Univ. Cienc.* 3: 31–42.

Flores-Verdugo FJ, González-Farías F, Amezcua F, Yáñez A, Ramírez O, Álvarez M, Day Jr JW. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity and fish community dynamics in the Teacapan-Agua Brava lagoon estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* 13: 219–230.

Froese R, Pauly D. 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication, <http://www.fishbase.org>.

Gratwicke B, Speight MR. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J. Fish Biol.* 66: 650–667.

Griffiths SP. 2001. Diel variation in the seagrass ichthyofaunas of three intermittently open estuaries in southeastern Australia: Implications for improving fish diversity assessments. *Fish. Manage. Ecol.* 8: 123–140.

Guest MA, Connolly RM, Loneragan NR. 2003. Seine nets and beam trawls compared by day and night for sampling fish and crustaceans in shallow seagrass habitat. *Fish. Res.* 64: 185–196.

Hagan SM, Able KW. 2008. Diel variation in the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuaries and Coasts: J CERF* 31: 33–42.

Heithaus MR. 2004. Fish communities of subtropical seagrass meadows and associated habitats in Shark Bay, western Australia. *Bull. Mar. Sci.* 75: 79–99.

Helfman GS. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. In: Pitcher TJ (ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*. 2nd ed. Chapman and Hall. London, pp. 479–512.

Hindell JS, Jenkins GP, Keough MJ. 2000. Variability in abundances of fishes associated with seagrass habitats in relation to diets of predatory fishes. *Mar. Biol.* 136: 725–737.

Hoeksema SD, Potter IC. 2006. Diel, seasonal, regional and annual variations in the characteristics of the ichthyofauna of the upper reaches of a large Australian microtidal estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67: 503–520.

Jenkins GP, Wheatley MJ. 1998. The influence of habitat structure on nearshore fish assemblages in a southern Australian embayment: Comparison of shallow seagrass, reef-algal and unvegetated sand habitats, with emphasis on their importance to recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 221: 147–172.

Kanouse S, La Peyre MK, Nyman JA. 2006. Nekton use of *Ruppia maritima* and non-vegetated bottom habitat types within brackish marsh ponds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 327: 61–69.

Kopp D, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Bouchon C. 2007. Diel differences in the seagrass fish assemblages of a Caribbean island in relation to adjacent habitat types. *Aquat. Bot.* 87: 31–37.

Layman CA. 2000. Fish assemblage structure of the shallow ocean surf-zone on the eastern shore of Virginia barrier islands. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51: 201–213.

Lubbers L, Boynton WR, Kemp WM. 1990. Variations in structure of estuarine fish communities in relation to abundance of submersed vascular plants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65: 1–14.

la presencia de vegetación sumergida. La importancia de las respuestas tróficas como determinantes en los cambios nicotímeros y estacionales en la estructura de la comunidad ha sido ampliamente reconocida (Pessanha *et al.* 2003, Madurell *et al.* 2004, Ribeiro *et al.* 2006, Kopp *et al.* 2007).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa por el financiamiento. En particular, agradecemos a J Velázquez-Moctezuma por su apoyo y a los revisores por las valiosas observaciones que permitieron mejorar de manera importante la presentación de los resultados.

Madurell T, Cartes JE, Labropoulou M. 2004. Changes in the structure of fish assemblages in a bathyal site of the Ionian Sea (eastern Mediterranean). *Fish. Res.* 66: 245–260.

Methven DA, Haedrich RL, Rose GA. 2001. The fish assemblage of a Newfoundland estuary: Diel, monthly, and annual variation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52: 669–687.

Meynecke JO, Lee SY, Duke NC, Warnken J. 2006. Effect of rainfall as a component of climate change on estuarine fish production in Queensland, Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 69: 491–504.

Morrison MA, Francis MP, Hartill BW, Parkinson DM. 2002. Diurnal and tidal variation in the abundance of the fish fauna of a temperate tidal mudflat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 54: 793–807.

Nagelkerken I, Dorenbosch M, Verbek WCE, Cocheret de la Morinière E, van der Velde G. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194: 55–64.

Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860–863.

Pessanha AM, Araújo FG. 2003. Spatial, temporal and diel variations of fish assemblages at two sandy beaches in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 817–828.

Pessanha AL, Araújo FG, Costa de Azevedo MC, Dias Gomes I. 2003. Diel and seasonal changes in the distribution of fish on a southeast Brazil sandy beach. *Mar. Biol.* 143: 1047–1055.

Ribeiro J, Bentes L, Coelho R, Gonçalves JMS, Lino PG, Monteiro P, Erzini K. 2006. Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa lagoon (Portugal). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67: 461–474.

Tabachnick BG, Fidell LS. 2007. *Using Multivariate Statistics*. 5th ed. Pearson, USA, 980 pp.

Wootton RJ. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, London, 404 pp.

Wyda JC, Deegan LA, Hughes JE, Weaver MJ. 2002. The response of fishes to submerged aquatic vegetation complexity in two ecoregions of the mid-Atlantic bight: Buzzards Bay and Chesapeake Bay. *Estuaries* 25: 86–100.

Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez A, Day JW. 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: Coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264: 1–12.

Received June 2012,  
received in revised form September 2012,  
accepted September 2012.