

Caracterización isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) de la carcinofauna del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México

Andrea Raz-Guzman¹, Guadalupe de la Lanza², Luis A. Soto¹

¹ Laboratorio de Ecología del Bentos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Ap. Postal 70-305. UNAM. CP 04510. México, DF.

² Laboratorio de Química y Productividad Acuáticas. Instituto de Biología. Ap. Postal 70-153. UNAM. CP 04510. México, DF.

(Rec. 29-XI-1990. Acep. 14-VIII-1992)

Abstract: Isotopic ($\delta^{13}\text{C}$) analyses of estuarine fauna give an indication of the diet of organisms and the flow of carbon throughout trophic chains, and allow the establishment of relationships between community components. Values of -17.4 to -26.2 ‰ were obtained for penaeid and caridean shrimps and for swimming crabs collected in the lagoon system of Alvarado, Mexico. These values establish an isotopic gradient from the southeast of the system (-25.0 to -26.9 ‰) to Laguna Camaronera in the northwest (-18.3 to -19.4 ‰) which, in the case of *Penaeus setiferus*, *P. aztecus* and *Callinectes sapidus*, points to a migration of organisms within the system. These three species also represent the highest trophic level in the macrocrustacean communities throughout the system.

Key words: isotopic carbon ($\delta^{13}\text{C}$), carcinofauna, Alvarado Lagoon.

Los estudios de la flora y fauna estuarinas son relativamente abundantes y se han llevado a cabo a nivel específico, poblacional y comunitario. En particular, el seguimiento de las tramas tróficas de las comunidades estuarinas se viene efectuando desde hace aproximadamente dos décadas, encontrándose entre los estudios los de Brook (1977), Zieman *et al.* (1984), Stoner y Zimmerman (1988) y varias recopilaciones buenas como la de Knox (1986). Entre los métodos cualitativos que se han utilizado en menor medida para dichos estudios se encuentra el análisis isotópico basado en el delta de carbono trece ($\delta^{13}\text{C}$).

El $\delta^{13}\text{C}$ ha sido utilizado para determinar las fuentes del carbono orgánico sedimentario (Rashid y Reinson 1979, Tan y Strain 1979), los mecanismos fotosintéticos utilizados por la vegetación (Smith y Epstein 1971, McMillan *et al.* 1980), la dieta de los consumidores, la estructura trófica de las comunidades y la migración de las especies acuáticas (Fry y Parker

1979, Haines y Montague 1979, Fry 1984, Kitting *et al.* 1984).

El sistema lagunar de Alvarado es importante como área de crianza (fases larvarias y juveniles) para una variedad de especies comercialmente importantes. Ello incluye los camarones peneidos que sostienen la pesquería del camarón, con elevadas capturas por unidad de esfuerzo, en la plataforma continental adyacente (Sánchez y Soto 1987). En función de lo anterior, y tomando en cuenta las actividades pesqueras que se llevan a cabo dentro del sistema, se planteó como objetivo caracterizar la carcinofauna en función de su composición isotópica, así como relacionarla con las fuentes de carbono que se encuentran disponibles para los consumidores dominantes de las comunidades bentónicas.

MATERIAL Y METODOS

El sistema lagunar de Alvarado es uno de los cinco sistemas estuarinos importantes del

Golfo de México. Sus características morfológicas, climáticas, florísticas y faunísticas se detallan en Raz-Guzman *et al.* (1992a) (Fig. 1), junto con algunas referencias sobre el área.

Los muestreos se llevaron a cabo en las fechas y localidades detalladas en Raz-Guzman *et al.* (1992a), para determinar la variación estacional y espacial de la composición isotópica de las especies.

La fauna fue recolectada con una red de barra tipo Renfro (Renfro 1962) y una red de arrastre camaronesa de 5 m de boca, 10 m de longitud y 13 mm de abertura de malla. Las especies se identificaron utilizando las claves taxonómicas de Chace y Hobbs (1969), Pérez-Farfante (1969) y Williams (1974). Los testigos están en la colección del Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

El procesamiento de las muestras se detalla en Raz-Guzman *et al.* (1992a). Los análisis isotópicos se efectuaron siguiendo el método de combustión en tubos sellados de Boutton *et al.* (1983) con un patrón de trabajo (gas CO₂) de -41.55 ‰ con respecto al patrón calcáreo PDB de la Universidad de Chicago. La variación isotópica promedio de cada análisis fue de ± 0.2 ‰. Los registros isotópicos de cada especie resultaron significativamente similares para los cuatro meses (prueba de Kruskal-Wallis), por lo que fueron analizados a través de valores promedio.

RESULTADOS

Los macroinvertebrados dominantes que se analizaron en cuanto a su composición isotópica fueron *Penaeus setiferus*, *P. aztecus*, *Callinectes similis*, *C. sapidus*, *C. rathbunae*, *Hippolyte* spp, *Palaemonetes* spp. y *Macrobrachium acanthurus* (Cuadro 1). La distribución de los registros isotópicos en el sistema se incluye en la Fig. 2 y la distribución del δ¹³C de la fauna en la Fig. 3.

Se observó un gradiente isotópico del sureste del sistema ($\bar{x}=-26$ ‰) hacia Laguna Camaronera ($\bar{x}=-18.8$ ‰), el cual se relaciona directamente con el gradiente de salinidad que se extiende de los ríos ($\bar{x}=2.6$ ‰) a Laguna Camaronera ($\bar{x}=13.8$ ‰).

DISCUSION

El estudio experimental de DeNiro y Epstein (1978) estableció que existe un enriquecimiento en δ¹³C de 1 ‰ para cada nivel trófico sucesivo. Si se supone que los camarones peneidos en sus estadios adultos ocupan niveles altos en la estructura trófica de sus comunidades, se esperaría encontrar una relación directa entre la talla de los organismos y el δ¹³C, como se registró en Laguna de Términos (Raz-Guzman 1987). En el sistema lagunar de Alvarado dicha relación se determinó para los

CUADRO 1

Promedio del δ¹³C (‰) de la fauna del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México

loc	δPset	δPazt	δCsim	δCsap	δCrath	δHipol	δPalem	δMacan
2	-25.5							
4		-19.4					-25.5	
5	-26.2	-25.8						
7	-21.8	-22.5		-23.0				
8	-25.2	-21.8		-21.5			-19.1	-22.0
9	-18.3							
11	-17.4	-17.7	-18.4		-24.1	-19.5		
P						-25.2	-22.3	

Símbolos: δ Pset = δ¹³C de *Penaeus setiferus*, δ Pazt = δ¹³C de *Penaeus aztecus*, δCsim = δ¹³C de *Callinectes similis*, δCsap = δ¹³C de *Callinectes sapidus*, δ Crath = δ¹³C de *Callinectes rathbunae*, δ Hipol = δ¹³C de *Hippolyte* spp, δPalem = δ¹³C de *Palaemonetes* spp, δ Macan = δ¹³C de *Macrobrachium acanthurus*.

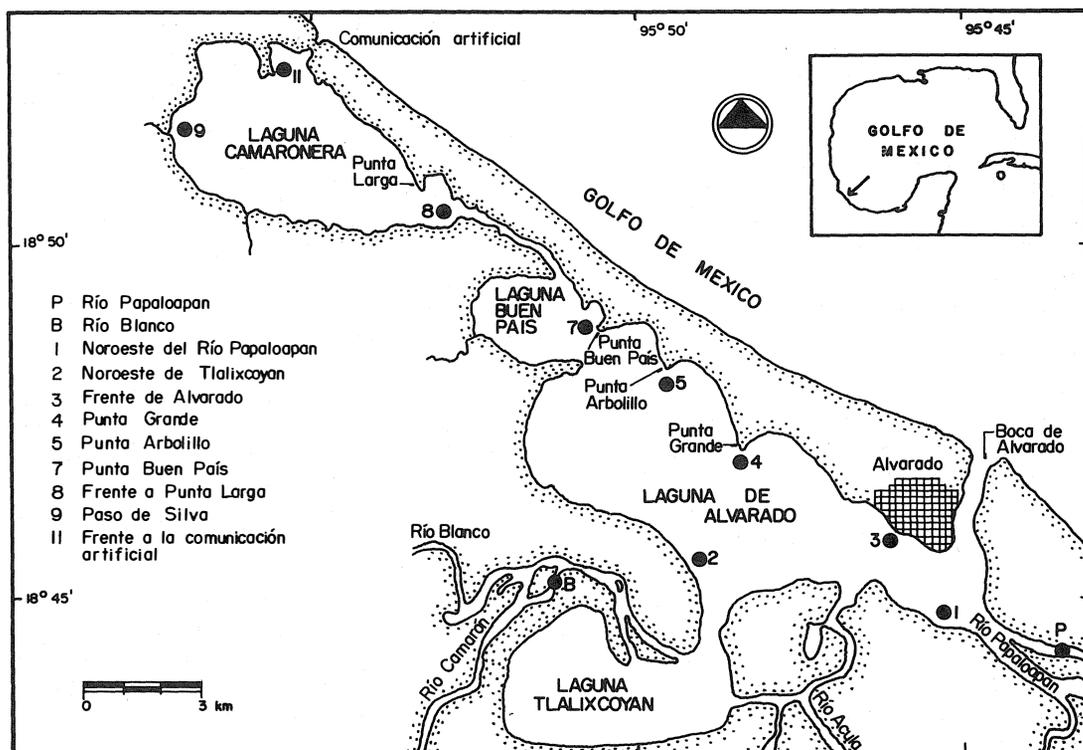


Fig. 1. Toponimia y localidades de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México.

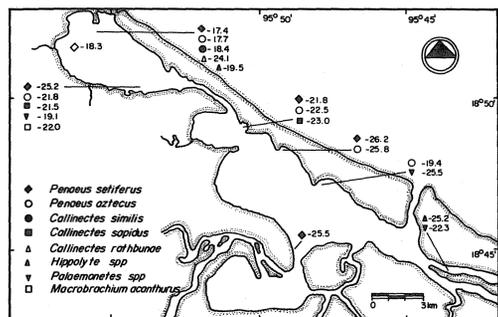


Fig. 2. Distribución del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la carcinofauna en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México.

juveniles del camarón café *P. aztecus*, ya que sus tallas aumentaron de 1.05 cm de longitud cefalotorácica (LCT) al sureste de Lagoana de Alvarado a 1.95 cm frente a la comunicación artificial en Lagoana Camaronera (Sánchez y Soto 1992, V. Aguilar, com. pers.), al mismo tiempo que los registros isotópicos aumentaron de Punta Arbolillo hacia la comunicación artificial.

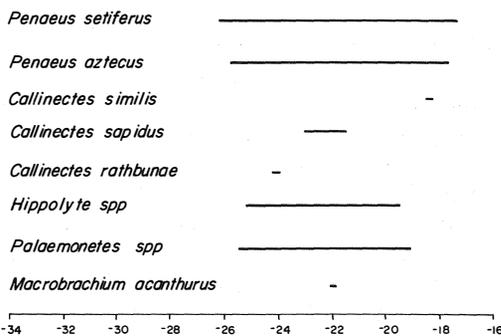


Fig. 3. Distribución del $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la fauna del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México.

La relación entre la talla y la localidad indica un patrón de migración de sureste a noroeste a lo largo del sistema. Así mismo, Villalobos *et al.* (1969) registraron tallas menores y uniformes de 2.5 a 2.6 mm LCT para postlarvas inmigrantes de *P. aztecus* en la Boca de Alvarado, y tallas mayores de 2.6 a 3.5 mm LCT para postlarvas reclutadas al oeste de Lagoana de Alvarado y en Lagoana

Buen País, lo cual igualmente indica un patrón de migración de sureste a noroeste.

La relación entre la talla, el $\delta^{13}\text{C}$ y la localidad para *P. aztecus* concuerda con los resultados obtenidos para diversas especies de camarones peneidos por DeNiro y Epstein (1978), Fry (1981, 1983, 1984), Tieszen *et al.* (1983) y Raz-Guzman (1987), al tiempo que proporciona un parámetro de comparación para las otras especies.

En contraste, el camarón blanco *P. setiferus* presentó una relación inversa entre la talla y el $\delta^{13}\text{C}$. El $\delta^{13}\text{C}$ aumentó de Punta Arbolillo al sureste hacia la comunicación artificial al noroeste, mientras que la talla disminuyó de 1.93 cm de LCT en Punta Grande a 1.48 cm frente a Punta Larga (V. Aguilar, com. pers.).

Para la jaiba *C. sapidus* también se determinó una relación inversa con un aumento en el $\delta^{13}\text{C}$ de Punta Buen País hacia la localidad frente a Punta Larga, y una disminución de tallas de 7.54 cm de longitud total (LT) y 18.75 cm de ancho total (AT) en Punta Buen País, a 3.2 cm de LT y 6.85 cm de AT frente a la comunicación. Una explicación de esto se basa en un patrón de migración en el que las larvas o juveniles de estas dos especies penetran al sistema por la comunicación durante la marea alta y migran hacia el sureste a lo largo de la barra de Alvarado en contra del gradiente de salinidad, presentando al mismo tiempo un aumento en la talla y una disminución en el $\delta^{13}\text{C}$. Esto último se relaciona directamente con el $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento y vegetación de las localidades por las que migran los organismos, el cual en general disminuye.

Por su parte, *C. similis* y *C. rathbunae* no mostraron dicha relación, así como *Hippolyte* spp., *Palaemonetes* spp. y *M. acanthurus*, dada su abundancia reducida. En consecuencia, los componentes faunísticos analizados en este estudio resultan poco importantes tanto a nivel poblacional como comunitario, a excepción de *P. aztecus*, para el cual se registran niveles altos de densidad y biomasa la mayor parte del año (Sánchez y Soto 1992).

El $\delta^{13}\text{C}$ de la fauna, vegetación, detrito y sedimento en la mayoría de los casos no permite determinar relaciones claras de interacción y utilización de carbono orgánico. Sin embargo, se detectan algunos casos sobresalientes.

La composición isotópica de *P. setiferus* al noroeste de Tlalixcoyan es muy cercana a la

del detrito y sedimento (Cuadro 2) lo que sugiere que esta especie asimiló el carbono orgánico proveniente del manglar, de la vegetación circundante o de alguna fuente río arriba enriquecida en ^{12}C .

La información obtenida en Punta Grande permite establecer dos situaciones:

1) los carideos *Palaemonetes* spp. se encuentran enriquecidos en ^{12}C , por lo que es necesario evaluar isotópicamente diversas fuentes de carbono orgánico como el detrito y *Rhizophora mangle* L. Se tiene como referencia el $\delta^{13}\text{C}$ de *R. mangle* de Punta Buen País (Cuadro 2) dada la constancia en su composición isotópica y la alta probabilidad de que proporcione parte del carbono orgánico para el consumo de estos organismos.

2) los registros de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos de *P. aztecus* pueden reflejar el consumo de *Ruppia maritima* L. (Cuadro 2).

Los registros isotópicos de *P. aztecus* y *P. setiferus* en Punta Arbolillo se relacionan pobremente con los del sedimento y rodofitas (Cuadro 2) si se consideran los argumentos de DeNiro y Epstein (1978) anteriormente citados, e indican un enriquecimiento en ^{12}C similar al caso anterior de *Palaemonetes* spp.

En Punta Buen País el $\delta^{13}\text{C}$ de *R. mangle* y del sedimento (Cuadro 2) caracterizan al carbono orgánico de los niveles inferiores de la red trófica, es decir, el carbono de un productor primario y el de la materia orgánica sedimentaria, respectivamente. Las especies *P. setiferus*, *P. aztecus* y *C. sapidus*, a juzgar por sus tallas de 1.54 cm de LCT la primera, 1.55 cm de LCT la segunda (V. Aguilar, com. pers.), y 7.54 cm de LT y 18.75 cm de AT la tercera, ocupan un nivel trófico alto.

El incremento súbito del $\delta^{13}\text{C}$ de *R. mangle* y sedimento al $\delta^{13}\text{C}$ de estas tres especies, junto con el hecho de que los peneidos y portunidos son de hábitos omnívoros y carnívoros, indica que entre los productores primarios y estos consumidores existen varios niveles tróficos intermedios que no fueron analizados isotópicamente. En dichos niveles es probable que se encuentren los demás componentes de la comunidad (Cuadro 3) los cuales, si se agruparan en tres niveles tróficos con los portunidos *C. similis* y *C. rathbunae* y el grápsido *Goniopsis cruentata* en el último nivel, completarían la secuencia de registros isotópicos para la comunidad. Los componentes comunitarios han sido

CUADRO 2

Promedio del $\delta^{13}C$ (‰) de la vegetación, detrito y sedimento del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México

localidad	δ filam	δ lirio	δ Rup	δ rodof	δ Rhiz	δ detr.	δ sed
1	-19.5		-15.8			[^] -25.8	-23.8
2			-21.4			[^] -25.7	-24.0
3							-23.0
4			-22.1	-24.6			-24.3
5				-24.6			-24.6
7			-17.9		-29.4		-25.6
8			-16.7				-20.5
9						-27.9	-22.4
11					-28.4	-26.3	-23.3
P						*-28.3	-24.4
B		-27.9				-28.0	-24.7

Símbolos: δ filam = $\delta^{13}C$ de algas filamentosas, δ lirio = $\delta^{13}C$ de *Eichhornia crassipes*, Rup = $\delta^{13}C$ de *Ruppia maritima*, δ rodof = $\delta^{13}C$ de algas rodofitas, δ Rhiz = $\delta^{13}C$ de *Rhizophora mangle*, δ detr = $\delta^{13}C$ del detrito, δ sed = $\delta^{13}C$ del sedimento. [^] detrito de *E. crassipes*, * detrito de *Valisneria* spp. (Tomado de Raz-Guzman et al. 1992a).

manejados anteriormente de esta manera con el objeto de determinar la estructura de las comunidades en función de la composición isotópica de cada especie (McConnaughey y McRoy 1979, Fry 1984, Fry et al. 1984).

La composición isotópica de *P. setiferus* en Paso de Silva difiere mucho de la del detrito y sedimento (Cuadro 2) como para establecer alguna relación. El análisis isotópico de los componentes comunitarios (Cuadro 3) permitirá completar el intervalo de -22.4 ‰ a -18.3 ‰ como en los estudios de McConnaughey y McRoy (1979), Fry (1984) y Fry et al. (1984). Por otra parte, el $\delta^{13}C$ y la talla de *P. setiferus* son similares en Paso de Silva (-18.3 ‰ y 2.26 cm de LCT) y frente a la comunicación artificial (-17.4 ‰ y 2.1 cm de LCT), lo cual indica que una misma población de camarón blanco se distribuye en la zona noroeste de Laguna Camaronera.

Dos grupos se definen frente a la comunicación artificial en función del $\delta^{13}C$: 1) uno donde *C. rathbunae* se relaciona con el detrito y *R. mangle* (Cuadro 2), y 2) otro con valores menos negativos en el que se agrupan *P. setiferus*, *P. aztecus*, *C. similis* e *Hippolyte* spp. Entre *Hippolyte* spp. y el sedimento (Cuadro 2) se podrían colocar los demás componentes comunitarios (Cuadro 3) una vez analizados y es-

tructurados en función del $\delta^{13}C$, como en el caso de Punta Buen País.

Frente a Punta Larga no se establecieron relaciones isotópicas, a excepción de *P. setiferus* cuya composición isotópica refleja el carbono orgánico enriquecido en ^{12}C , característico tanto de la vegetación terrestre circundante como de *R. mangle*, lo cual es similar al caso de Punta Arbolillo.

En el Río Papaloapan los $\delta^{13}C$ de *Hippolyte* spp. y *Palaemonetes* spp. se aproximan al del sedimento (Cuadro 2). Sin embargo, no es posible establecer una relación, por lo que se recomienda -al igual que para el Río Blanco- analizar el detrito, la vegetación circundante y los componentes faunísticos de la comunidad para determinar la ubicación de estos registros isotópicos.

Los componentes que se registran en el Cuadro 3 muestran la complejidad faunística con respecto a los componentes epibentónicos de la comunidad de cada localidad. En términos generales se estima que las comunidades más sencillas presentan cuatro niveles tróficos al noroeste de Tlalixcoyan y del Papaloapan y en Paso de Silva, las intermedias tienen cinco niveles en Punta Arbolillo, Punta Buen País, frente a la comunicación artificial y frente a Punta Larga, y la más compleja -con seis niveles- es la de Punta Grande.

CUADRO 3

Componentes comunitarios registrados para cada localidad del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México por Raz-Guzman et al. (1992b). y Sánchez y Soto (1992)

loc	Is	An	Pq	Ta	Mi	Al	Se	At	Hi	Pa	Pe	Mo	Di	Po	Xa	Ge	Gr	Oc	Pc
1					X					X	X	X		X	X		X		X
2					X					X	X	X		X	X		X	X	X
3													X	X	X	X	X	X	
4		X		X	X	X	X	X	X		X	X		X	X				X
5		X		X	X	X	X	X	X	X		X		X	X				X
7		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
8		X	X	X	X				X	X	X	X		X	X		X	X	X
9	X	X			X				X	X	X	X		X					X
11	X	X			X							X		X	X		X		X
P																	X	X	
B															X		X	X	

Is = isópodos
An = anfípodos
Pq = poliquetos
Ta = tanaidáceos
Mi = misidáceos
Al = alfeidos
Pc = peces

Se = sergestidos
At = atydos
Hi = hipolítidos
Pa = palemónidos
Pe = peneidos
Mo = moluscos

Di = diogénidos
Po = portúnidos
Xa = xantidos
Ge = gecarcínidos
Gr = grápsidos
Oc = ocypodidos

Comparativamente con Laguna de Términos, los registros isotópicos de la fauna de Laguna de Alvarado tendieron a ser más negativos. Esto se debe a que el $\delta^{13}\text{C}$ más alto de los productores primarios de la primera laguna fue de -11.6‰ , el del detrito de -16.9‰ y el del sedimento de -14.6‰ (Raz-Guzman 1987), mientras que los más altos de la segunda laguna fueron de -15.8‰ , -25.7‰ y -20.5‰ respectivamente. Esto da como resultado un mayor enriquecimiento de ^{13}C en las comunidades animales de Laguna de Términos y por lo tanto registros menos negativos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del proyecto Ecología Poblacional de los Camarones Peneidos de los Principales Sistemas Lagunares del Golfo de México, financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) clave PCEBNA-021436. Agradecemos el apoyo brindado tanto por el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología e Instituto de Física, Universidad Nacional Autónoma de México, como por el Centro Regional de Investigación Pesquera de Alvarado, Veracruz, Secretaría de Pesca.

RESUMEN

Los análisis isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$) de la fauna estuarina proporcionan una indicación de la dieta de los organismos y del flujo del carbono a través de las cadenas tróficas, y permiten determinar las relaciones existentes entre los componentes de una comunidad. Valores de -17.4 a -26.2‰ se obtuvieron para los camarones peneidos y carideos y para las jaiibas del sistema lagunar de Alvarado, México. Estos valores reflejan un gradiente isotópico del sureste del sistema (-25.0 a -26.9‰) a Laguna Camaronera al noroeste (-18.3 a -19.4‰) y, en el caso de *Penaeus setiferus*, *P. aztecus* y *Callinectes sapidus* indican una migración de los organismos dentro del sistema. Estas tres especies también representan el nivel trófico más alto de las comunidades de macrocrustáceos a lo largo del sistema.

REFERENCIAS

- Boutton, T.W., W.W. Wong, D.L. Hachey, L.S. Lee, M.P. Cabrera & P.D. Mein. 1983. Comparison of quartz and pyrex tubes for combustion of organic samples for stable carbon isotope analysis. Anal. Chem. 55: 1832-1833.

- Brook, I.M. 1977. Trophic relationships in a seagrass community (*Thalassia testudinum*), in Card Sound, Florida. Fish diets in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106(3): 219-229.
- Chace, F.A., Jr. & H.H. Hobbs, Jr. 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. Bredin-Archbold-Smithsonian Biological Survey of Dominica. U.S. Nat. Mus. Bull. 292: 1-258.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42: 495-506.
- Fry, B. 1981. Natural stable carbon isotope tag traces Texas shrimp migrations. *Fish. Bull.* 79: 337-345.
- Fry, B. 1983. Fish and shrimp migrations in the northern Gulf of Mexico analyzed using stable C, N, and S isotope ratios. *Fish. Bull.* 81: 789-801.
- Fry, B. 1984. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. *Mar. Biol.* 79: 11-19.
- Fry, B. & P.L. Parker. 1979. Animal diet in Texas seagrass meadows: $\delta^{13}\text{C}$ evidence for the importance of benthic plants. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 499-509.
- Fry, B., R.K. Anderson, L. Entzeroth, J.L. Bird & P.L. Parker. 1984. ^{13}C enrichment and oceanic food web structure in the northwestern Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 49-63.
- Haines, E.B. & C.L. Montague. 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology* 60: 48-56.
- Kitting, C.L., B. Fry & M.D. Morgan. 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia* 62: 145-149.
- Knox, G.A. 1986. Estuarine Ecosystems: a systems approach. Vol. II. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. 230 p.
- McConnaughey, T. & C.P. McRoy. 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar. Biol.* 53: 257-262.
- McMillan, C., P.L. Parker & B. Fry. 1980. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in seagrasses. *Aquat. Bot.* 9: 237-249.
- Pérez-Farfante, I. 1969. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. *Fish. Bull.* 67(3): 461-591.
- Rashid, M.A. & G.E. Reinson. 1979. Organic matter in surficial sediments of the Miramichi Estuary. New Brunswick, Canada. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 23-38.
- Raz-Guzman, A. 1987. Proporción isotópica del carbono orgánico en camarones, sedimento y vegetación de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría. UACPY P-CCH. Univ. Nal. Autón. México. 45 p.
- Raz-Guzman, A., G. de la Lanza & L.A. Soto. 1992a. Caracterización ambiental y $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento, detrito y vegetación del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 40(2): 215-225.
- Raz-Guzmán, A., A.J. Sánchez & L.A. Soto. 1992b. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros (Crustacea) de Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Cuadernos* 14: 1-51.
- Reguero, M. & A. García-Cubas. 1989. Moluscos de la Laguna de Alvarado, Veracruz: Sistemática y Ecología. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 16(2): 279-306.
- Renfro, W.C. 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ.* 161: 86-87.
- Reséndez, A. 1973. Estudio de los peces de la laguna de Alvarado, Ver., México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 34: 183-281.
- Sánchez, A.J. & L.A. Soto. 1987. Camarones de la Superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 14(2): 157-179.
- Sánchez, A.J. & L.A. Soto. 1993. Distribución de camarones inmaduros (Decapoda: Penaeidae) en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 41(1): 81-88.
- Smith, B.N. & S. Epstein. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47: 380-384.
- Stoner, A.W. & R.J. Zimmerman. 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fish. Bull.* 86(3): 543-551.
- Tan, F.C. & P.M. Strain. 1979. Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the St. Lawrence Estuary and the Gulf of St. Lawrence. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 213-225.
- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl & N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57: 32-37.
- Villalobos, A., J. Cabrera, F. Manrique, S. Gómez, V. Arenas & G. de la Lanza. 1969. Relación entre poslarvas planctónicas de *Penaeus* sp. y caracteres ambientales en la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Lagunas costeras, un Simposio. Memorias del Simposio Internacional sobre Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO, Nov. 28-30, México, DF: 601-620.*
- Williams, A.B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). *Fish. Bull.* 702(3): 685-798.
- Zieman, J.C., S.A. Macko & A.L. Mills. 1984. Role of seagrasses and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bull. Mar. Sci.* 35(3): 380-392.