

Temporal shifts in the abundance and feeding of a marine fish community in a coastal lagoon in southeastern Mexico

Cambios temporales en la abundancia y la alimentación de una comunidad de peces marinos en una laguna costera del sureste mexicano

Daniel Arceo-Carranza^{1*}, Emanuel A Dorantes Acereto², Lesli C Hernández-Mendoza³, Xavier Chiappa Carrara^{1,4}

¹ Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de abrigo s/n, CP 97355, Sisal, Hunucmá, Yucatán, Mexico.

² Universidad Autónoma de Yucatán, Carretera Mérida-Xmatkuil, km 15.5, Mérida, Yucatán, Mexico.

³ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de abrigo s/n, CP 97355, Sisal, Hunucmá, Yucatán, Mexico.

⁴ Escuela Nacional de Estudios Superiores Mérida, Universidad Nacional Autónoma de México, Tablaje catastral, no. 6998, Carretera Mérida-Tetiz, km. 4.5, CP 97357, Ucu, Yucatán, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: darceo@ciencias.unam.mx

ABSTRACT. Coastal lagoons are systems that are dominated by the environmental variability caused by seasonal or diel cycles, with a direct effect on fish community composition. The aim of this study was to evaluate the species composition of the fish communities on 2 seasonal scales and analyze the diet composition of marine fish species that use the lagoon at some stage of their life cycles. The study took place in the Carbonera lagoon on the northern coast of Yucatán. Fishes were collected bimonthly (from December 2010 to October 2011) every 2 h using a beach seine net over 24-h cycles. Hydrologic variables and fish community composition were evaluated at nycthemeral and seasonal scales, and significant changes in temperature and salinity were observed. Species richness and diversity of fishes were higher during the night time, with marine species like pigfish (*Orthopristis chrysoptera*), silver perch (*Bairdiella chrysoura*), striped mojarra (*Eugerres plumieri*), and grunts (*Haemulon plumieri*). Abundance was highest during the daytime because of the presence of schools of juvenile herrings (*Harengula clupeiola*) and residents species (*Floridichthys polyommus* and *Fundulus persimilis*). The diet composition of 10 juvenile marine species were analyzed, and four main trophic guilds (piscivores, detritivores, mollusk feeders, and zoobenthivores) were found. The juvenile marine species of commercial value that use the Carbonera lagoon for feeding purposes are mullets, herrings, and grunts. Thus, this system provides resources for juvenile species that are important in artisanal fisheries, and it is therefore very important to make management plans for its protection and conservation.

Key words: nycthemeral cycles, zoobenthivores, juvenile ichthyofauna, marine fishes.

RESUMEN. Las lagunas costeras son sistemas dominados por la variabilidad ambiental ocasionada por ciclos estacionales o nictémeros, lo cual influye directamente en la composición de especies como la de los peces. El objetivo de este estudio fue evaluar la variación en la composición de la comunidad de peces a 2 escalas temporales y analizar la dieta de especies marinas que utilizan la laguna en alguna etapa de su ciclo de vida. El estudio se realizó en la laguna Carbonera en la costa norte de Yucatán, México. Se recolectaron peces cada 2 h con un chinchorro playero durante un ciclo de 24 h, en campañas bimestrales de diciembre de 2010 a octubre de 2011. Las variables hidrológicas registradas y la comunidad de peces se evaluaron a escala nictémera y estacional, y se observaron cambios significativos en la temperatura y la salinidad. La riqueza específica y la diversidad de peces fueron mayores durante la noche, cuando se registraron especies marinas como los armados (*Orthopristis chrysoptera*), las corvinas (*Bairdiella chrysoura*), las mojarras (*Eugerres plumieri*) y los roncós (*Haemulon plumieri*). La mayor abundancia se obtuvo durante las horas de luz debido a la presencia de cardúmenes de juveniles de sardina (*Harengula clupeiola*) y especies residentes (*Floridichthys polyommus* y *Fundulus persimilis*). Se analizó la alimentación de 10 especies de peces marinos en estadio juvenil, y se identificaron 4 principales gremios tróficos (piscívoros, detritívoros, malacófagos y zoobentófagos). Las especies marinas en estadio juvenil de importancia comercial que utilizan la laguna Carbonera para alimentación son las lisas, las sardinas y los roncós. Por lo tanto, este sistema brinda recursos a juveniles de especies de gran importancia para la pesca artesanal, por lo que es de suma importancia elaborar estrategias de manejo para su protección y conservación.

Palabras clave: ciclos nictémeros, zoobentívoros, ictiofauna juvenil, peces marinos.

INTRODUCTION

A variety of habitats exist in coastal ecosystems that provide shelter and food to many aquatic species, and these habitats function as exchange sites between the fauna of the marine environment and that of the continental environment at different stages of their life cycle (Faunce and Serafy 2008, Kwak et al. 2015). The fish that live permanently in these habitats or that are occasional visitors have behaviors or physiological adaptations that allow them to tolerate the environmental dynamics that occur at different timescales. The distribution and abundance of these fish is determined by environmental gradients, such as salinity, temperature, and dissolved oxygen (Vega-Cendejas and Hernández-de-Santillana 2004). The marine species that use coastal lagoons as foraging, protection, and spawning areas depend on conditions imposed by temporal cycles, such as nychthemeral or seasonal cycles, where drought and precipitation patterns play a key role. Additionally, the predatory activity of solitary individuals (e.g., red snapper or common snook), the presence of species that form schools in the daytime (e.g., sardine or anchovy), and the presence of juvenile marine fish determine short-term variations in the composition of fish assemblages (Faunce and Serafy 2008, Gross et al. 2019).

The diversity of fish in coastal waters of the Gulf of Mexico has been extensively described (Arceo-Carranza and Vega-Cendejas 2009, Castillo-Rivera et al. 2011, Peralta-Meixueiro and Vega-Cendejas 2011, Bonilla-Gómez et al. 2013), but little is known regarding the variations in assemblages of juvenile marine fish and their feeding at the nychthemeral and seasonal timescales (Arceo-Carranza et al. 2010, Arceo-Carranza et al. 2013, Ayala-Pérez et al. 2014). In the Carbonera lagoon, Yucatán (Mexico), no studies on the habitat use of the fish community have been conducted on a nychthemeral scale. Thus, the objectives of the present study were to analyze the variation in fish assemblages at 2 timescales (nychthemeral and seasonal) in this coastal lagoon in southeastern Mexico and to evaluate the feeding habits of 10 species of juvenile marine fishes that inhabit this lagoon.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The northern coast of Yucatán was declared a protected natural area in 2010 under the name of “Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán” [Swamps and Mangroves of the Northern Coast of Yucatán]. This area has only 3 mouths of permanent communication with the sea. One of them is the Carbonera lagoon (Fig. 1), which is a semi-closed body of water with an average depth of 30 cm (~180 cm in some water channels). The Carbonera lagoon is bordered by mangroves, primarily *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans*, whereas muddy plains and submerged grasses prevail at the bottom. Hydrology is influenced by

INTRODUCCIÓN

La variedad de hábitats que existen en los ecosistemas costeros presenta condiciones de refugio y alimento para muchas especies acuáticas, y estos hábitats funcionan como sitios de intercambio entre la fauna del ambiente marino y la del ambiente continental en distintas etapas de su ciclo de vida (Faunce y Serafy 2008, Kwak et al. 2015). Los peces que viven permanentemente en estos hábitats o que son visitantes ocasionales poseen comportamientos o adaptaciones fisiológicas que les permiten tolerar la dinámica ambiental que se presenta a diferentes escalas temporales. La distribución y la abundancia de estos peces se encuentra determinada por gradientes ambientales, como salinidad, temperatura y oxígeno disuelto (Vega-Cendejas y Hernández-de-Santillana 2004). Las especies marinas que utilizan las lagunas costeras como zonas de forrajeo, protección y desove dependen de condiciones impuestas por los ciclos temporales, como los nictémeros o los estacionales, en donde los patrones de sequía y precipitación juegan un papel importante. Además, la actividad depredadora de individuos solitarios (e.g., pargos o robalos), la presencia de especies que forman agregaciones durante el día (e.g., sardinas o anchoas) y la presencia de estadios juveniles de peces marinos determinan las variaciones a corto plazo en la composición de las asociaciones de peces (Faunce y Serafy 2008, Gross et al. 2019).

Se ha descrito ampliamente la diversidad de peces en aguas costeras del golfo de México (Arceo-Carranza y Vega-Cendejas 2009, Castillo-Rivera et al. 2011, Peralta-Meixueiro y Vega-Cendejas 2011, Bonilla-Gómez et al. 2013), pero las variaciones de las asociaciones de peces marinos juveniles y su alimentación a escala nictémera y estacional son poco conocidas (Arceo-Carranza et al. 2010, Arceo-Carranza et al. 2013, Ayala-Pérez et al. 2014). En la laguna Carbonera, Yucatán (México), no se han realizado estudios sobre el uso de la comunidad íctica a escala temporal nictémera. El objetivo del presente estudio fue analizar la variación en las asociaciones de peces a 2 escalas temporales (nictémera y estacional) en esta laguna costera del sureste de México, así como evaluar la alimentación de 10 especies de peces marinos en estadio juvenil que habitan esta laguna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La costa norte de Yucatán fue decretada como área natural protegida en 2010 con el nombre de “Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán”. Dentro de esta área, solamente existen 3 bocas de comunicación permanente con el mar. Una de ellas es la laguna Carbonera (Fig. 1), que es un cuerpo de agua semicerrado con profundidad promedio de 30 cm (~180 cm en algunos canales). Está bordeada por manglares, principalmente *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*, mientras que planicies lodosas y pastos sumergidos dominan

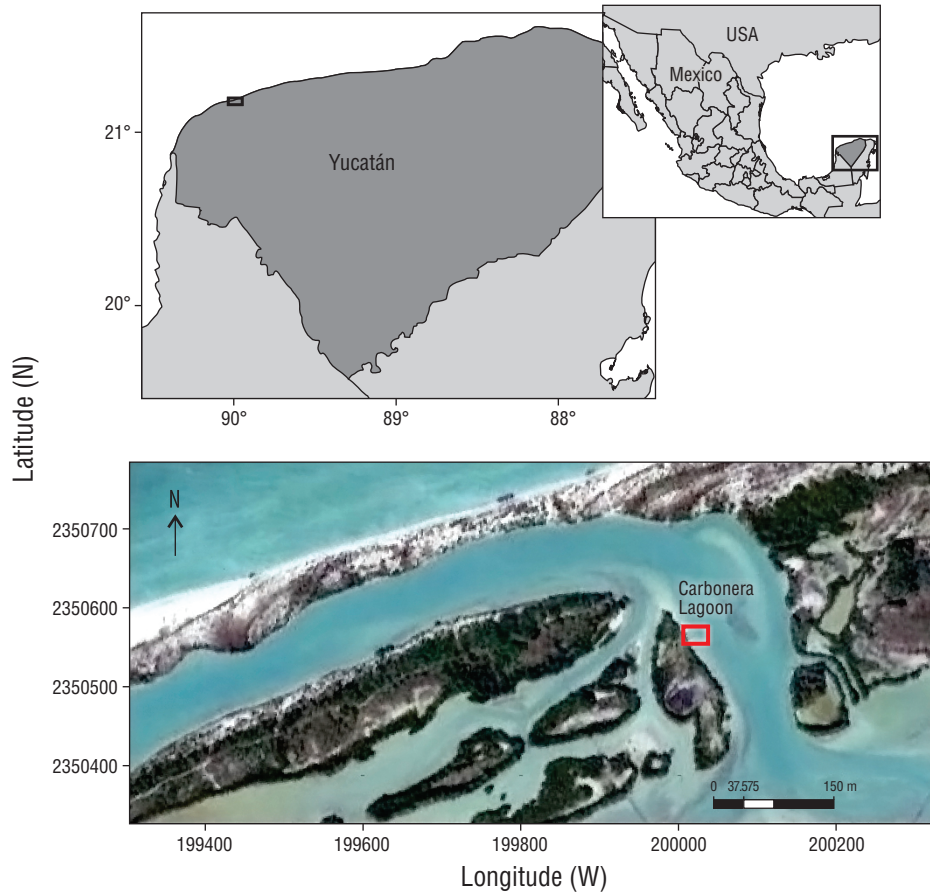


Figure 1. Location of the Carbonera lagoon and the sampling site (red square) at the “Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán” reservation.

Figura 1. Localización de la laguna Carbonera y el sitio de muestreo (cuadro rojo) en la reserva Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán.

semi-diurnal tidal currents and freshwater discharge through springs and seeps (Sánchez-Santillán et al. 2012).

Sampling activities

The samples were collected bimonthly from December 2010 to October 2011, which covered the 3 characteristic seasons of the region, namely dry, rainy, and “northerlies” (*nortes*, season characterized by cold winds) seasons. The sampling design included collection of samples every 2 h from 08:00 AM until a 24-h cycle was completed. In each collection period, the hydrological variables salinity, temperature (°C), dissolved oxygen (mg/L), total dissolved solids (mg/L), and pH were recorded using the YSI 556 multiparameter instrument, and depth (cm) was recorded with a graduated probe. These variables were measured at 50 cm from the surface. Seine fishing was performed every 2 h in the mouth area (at a maximum depth of 1 m in the lagoon) with a 40 m-long beach seine with a half-inch mesh size, covering an area of 800 m² (fishing permit No. DOPA/04031/310510.1940). After capture, the fish

el fondo. La hidrología está influenciada por corrientes de marea semidiurnas y la descarga de agua dulce a través de ojos de agua y filtraciones (Sánchez-Santillán et al. 2012).

Actividades de muestreo

Las muestras fueron recolectadas bimensualmente de diciembre de 2010 a octubre de 2011, lo que abarcó las 3 épocas climáticas características de la región: secas, lluvias y “nortes” (época caracterizada por vientos fríos). El diseño de muestreo consistió en realizar recolectas cada 2 h comenzando a las 08:00 AM hasta cumplir con un ciclo de 24 h. En cada periodo de recolecta, se registraron las variables hidrológicas de salinidad, temperatura (°C), oxígeno disuelto (mg/L), sólidos disueltos totales (mg/L) y pH con un medidor multiparamétrico YSI 556, así como la profundidad (cm) con una sondaleza graduada. Estas variables fueron medidas a 50 cm de la superficie. Se realizó un arrastre cada 2 h en la zona de la boca (a 1 m de profundidad máxima dentro de la laguna) con un chinchorro playero de 40 m de longitud y media pulgada de luz de malla, cubriendo un área de 800 m² (permiso de

were placed on crushed ice and subsequently fixed in 10% formalin.

Laboratory procedures

At the Ecology Laboratory of the Sisal Multidisciplinary Teaching and Research Unit, National Autonomous University of Mexico (*Universidad Nacional Autónoma de México*), the fish were identified to the species level using specialized keys (Hoese and Moore 1998, Castro-Aguirre et al. 1999, Miller 2009). They were then counted, measured (standard length, SL; cm \pm 0.1), and weighed (g \pm 0.01) individually. Following identification, the specimens were deposited in the Regional Ichthyological Reference Collection of the National Autonomous University of Mexico and registered as SEMARNAT YUC-PEC-239-01-11.

For the trophic analysis, the following 10 species of marine fish that use the lagoon at the juvenile stage (Froese and Pauly 2019) and had a statistically representative sample number were selected: *Archosargus rhomboidalis*, *Mugil cephalus*, *Mugil trichodon*, *Synodus foetens*, *Elops saurus*, *Orthopristis chrysoptera*, *Harengula jaguana*, *Harengula clupeiola*, *Opisthonema oglinum*, and *Sphoeroides testudineus*. The trophic analysis was based on the identification of the prey found in the stomach contents. The area (mm) and weight (g) of each prey was recorded on graph paper. Prey were grouped into the following 10 main categories: (1) microcrustaceans (Amphipoda, Isopoda, and Tanaidacea), (2) crustaceans (Penaeidae and Brachyura), (3) mollusks (Gastropoda and Bivalvia), (4) fish, (5) Polychaeta, (6) insects, (7) algae (mainly benthic algae), (8) detritus, (9) plant matter (seeds and grasses), and (10) "others".

Quantitative analysis was performed using the relative importance index (RII) described by Cortés (1997), which combines the frequency method, the gravimetric method, and the numerical method (using area for numerical analysis).

Statistical analysis

To identify differences between fish assemblages, two-way analysis of similarity (ANOSIM) was performed using time of day (grouped into 2 categories, namely daytime and nighttime) and season as factors. The data did not show a normal distribution or to comply with the homogeneity of variances. Therefore, the nonparametric Kruskal–Wallis test (KW–H) was used to identify temporal differences between seasons and light and dark cycles in community parameters (abundance, diversity, equity, and richness), by plotting the median and quartiles for each case using the software STATISTICA 10.

To analyze diet composition and prey abundance, two-way ANOSIM was performed using the fish species and their sampling times (grouped into 2 categories, namely daytime and nighttime) as factors. RII data on each

recolecta No. DOPA/04031/310510.1940). Después de la captura, los peces fueron puestos en hielo triturado y, posteriormente, fijados en formol al 10%.

Procedimiento en laboratorio

En el Laboratorio de Ecología de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal de la Universidad Nacional Autónoma de México, los peces fueron identificados hasta nivel de especie por medio de claves especializadas (Hoese y Moore 1998, Castro-Aguirre et al. 1999, Miller 2009). Luego fueron contados, medidos individualmente (longitud estándar, LE; cm \pm 0.1) y pesados (g \pm 0.01). Después de la identificación, los especímenes fueron depositados en la Colección Ictiológica Regional de Referencia de la Universidad Nacional Autónoma de México, con registro SEMARNAT YUC-PEC-239-01-11.

Para el análisis trófico, se seleccionaron 10 especies de peces marinos que utilizan la laguna en estadio juvenil (Froese y Pauly 2019) con un número de muestra estadísticamente representativo: *Archosargus rhomboidalis*, *Mugil cephalus*, *Mugil trichodon*, *Synodus foetens*, *Elops saurus*, *Orthopristis chrysoptera*, *Harengula jaguana*, *Harengula clupeiola*, *Opisthonema oglinum* y *Sphoeroides testudineus*. El análisis trófico se basó en la identificación de las presas encontradas en los contenidos estomacales. Se registró el área sobre una superficie de papel milimétrico (mm) y el peso (g) para cada una de las presas. Las presas fueron agrupadas en 10 categorías principales: (1) microcrustáceos (anfípodos, isópodos y tanaidáceos), (2) crustáceos (peneidos y braquiuros), (3) moluscos (gasterópodos y bivalvos), (4) peces, (5) poliquetos, (6) insectos, (7) algas (algas bénticas, principalmente), (8) detritus, (9) materia vegetal (semillas y pastos) y (10) "otros".

Para el análisis cuantitativo, se utilizó el índice de importancia relativa (IRI) descrito por Cortés (1997), el cuál incorpora el método de frecuencia, el método gravimétrico y el método numérico (el área fue utilizada para el numérico).

Análisis estadísticos

Para identificar las diferencias en las asociaciones de peces, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) de 2 vías, con la hora del día (agrupada en 2 categorías: diurno y nocturno) y la época climática como factores. Como los datos no presentaron una distribución normal ni cumplieron con la homogeneidad de varianzas, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis (KW–H) para identificar diferencias temporales entre épocas climáticas y ciclos de luz y oscuridad en los parámetros comunitarios (abundancia, diversidad, equidad, riqueza), y se graficaron la mediana y los cuartiles para cada caso con el *software* STATISTICA 10.

Para analizar la composición de dietas y la abundancia de presas, se realizó un ANOSIM de 2 vías utilizando como

prey were used to generate a similarity matrix based on the Bray–Curtis index. The similarity percentages (SIMPER) routine was used to identify the preys that accounted for more than 50% of the dissimilarity between significant groups. Cluster analysis was performed using the Bray–Curtis similarity index, wherein the clustering method was the average cluster algorithm, and the similarity profile (SIMPROF) analysis was used to statistically determine the real clusters generated by the data. Nonparametric analyses were performed using the PRIMER 6 program (Clarke and Gorley 2006). Spearman's rank correlation coefficient was calculated to determine the effect of hydrological variables on the fish species. The level of significance was set at 5% in all analyses (Zar 1996).

RESULTS

Temporal variation

In total, 10,779 fish were caught, which corresponded to 70 species. The highest species richness and diversity was recorded at night, and the highest abundance was recorded during the day. Seasonally, more species were recorded in the rainy season, and the highest abundance occurred during the northerlies season. The range of observations was expressed as the median and quartiles for each ecological parameter (Fig. 2). However, the differences in species richness, abundance, diversity, and equity were not significant (KW-H: $P > 0.05$) in any time scale. The results of species composition shown by ANOSIM indicated significant differences between all seasons, albeit with no differences in species composition at the nycthemeral scale. The species that reflected these differences are outlined in Table 1. The most abundant species was *H. clupeola*, with 3,491 organisms at a juvenile stage, and their abundance was greater in the daytime and in the dry season. The variation between seasons revealed peak abundance of *H. clupeola*, *S. testudineus*, *Eucinostomus harengulus*, and *Eucinostomus argenteus* in the dry season. In the rainy season, the most abundant species were *M. trichodon*, *Eucinostomus gula*, *E. harengulus*, *S. testudineus*, *Mugil curema*, and *Sphoeroides spengleri*, whereas schools of juvenile (1.0–8.0 cm SL) sardines (*H. jaguana*, *H. clupeola*, and *O. oglinum*) were recorded in the northerlies season, as well as other fish at a juvenile stage (*E. saurus* and *M. trichodon*) (Fig. 3a).

The most active marine fish species in the nighttime were *H. clupeola*, *E. saurus*, *E. gula*, *E. harengulus*, *H. jaguana*, *O. chrysoptera*, *S. testudineus*, *S. foetens*, *M. cephalus*, and *Symphurus plagiusa*. Figure 3b shows the percentage of total catch per species. These organisms were mostly juveniles with maximum sizes that did not reach the reported first sexual maturity (Froese and Pauly 2019). The resident species *Floridichthys polyommus* and *Fundulus persimilis* were also recorded at higher numbers in nighttime than in daytime (Fig. 3b).

factores las especies de peces y las horas de muestreo (agrupadas en 2 categorías: diurno y nocturno). Los datos del IRI para cada presa se utilizaron para generar una matriz de similitud basada en el índice de Bray-Curtis. Se utilizó la rutina porcentajes de similitud (SIMPER) para identificar las presas que contribuyeron en más del 50% a la disimilitud entre los grupos significativos. Se realizó un análisis de clasificación (*cluster*) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis, donde el método de agrupación fue el algoritmo de grupo promedio, y se aplicó un análisis de perfiles de similitud (SIMPROF) para determinar estadísticamente los grupos reales generados por los datos analizados. Los análisis no paramétricos se realizaron con el programa PRIMER 6 (Clarke y Gorley 2006). Se utilizó un análisis de correlación de rangos de Spearman para determinar el efecto de las variables hidrológicas sobre las especies de peces analizadas. Se consideró un nivel de significancia del 5% en todos los análisis (Zar 1996).

RESULTADOS

Variación temporal

Se recolectaron un total de 10,779 peces correspondientes a 70 especies. La mayor riqueza de especies y diversidad se registró en la noche, y la mayor abundancia se registró en el día. Estacionalmente, en la época de lluvias se registraron más especies y la mayor abundancia ocurrió durante la época de nortes. El rango en las observaciones se observó de acuerdo con la mediana y los cuartiles mostrados para cada parámetro ecológico (Fig. 2). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas entre número de especies, abundancia, diversidad y equidad en ninguna escala temporal (KW-H: $P > 0.05$). Los resultados de la composición de especies mostradas por el ANOSIM indicaron diferencias significativas entre todas las épocas climáticas, pero no hubo diferencias en la composición de especies a escala nictémera. Las especies que reflejaron estas diferencias se muestran en la Tabla 1. La especie mejor representada fue *H. clupeola* con 3,491 organismos en estadio juvenil, y su abundancia fue mayor durante el día y en época de secas. La variación entre épocas climáticas reveló un pico de abundancia de *H. clupeola*, *S. testudineus*, *Eucinostomus harengulus* y *Eucinostomus argenteus* en época de secas. Durante la época de lluvias, las especies más abundantes fueron *M. trichodon*, *Eucinostomus gula*, *E. harengulus*, *S. testudineus*, *Mugil curema* y *Sphoeroides spengleri*, mientras que en la época de nortes se registraron cardúmenes juveniles (1.0–8.0 cm LE) de sardinas (*H. jaguana*, *H. clupeola* y *O. oglinum*), así como otros peces en estadio juvenil (*E. saurus* y *M. trichodon*) (Fig. 3a).

Las especies de peces marinos con mayor actividad durante la noche fueron *H. clupeola*, *E. saurus*, *E. gula*, *E. harengulus*, *H. jaguana*, *O. chrysoptera*, *S. testudineus*, *S. foetens*, *M. cephalus* y *Symphurus plagiusa*. La Figura 3b

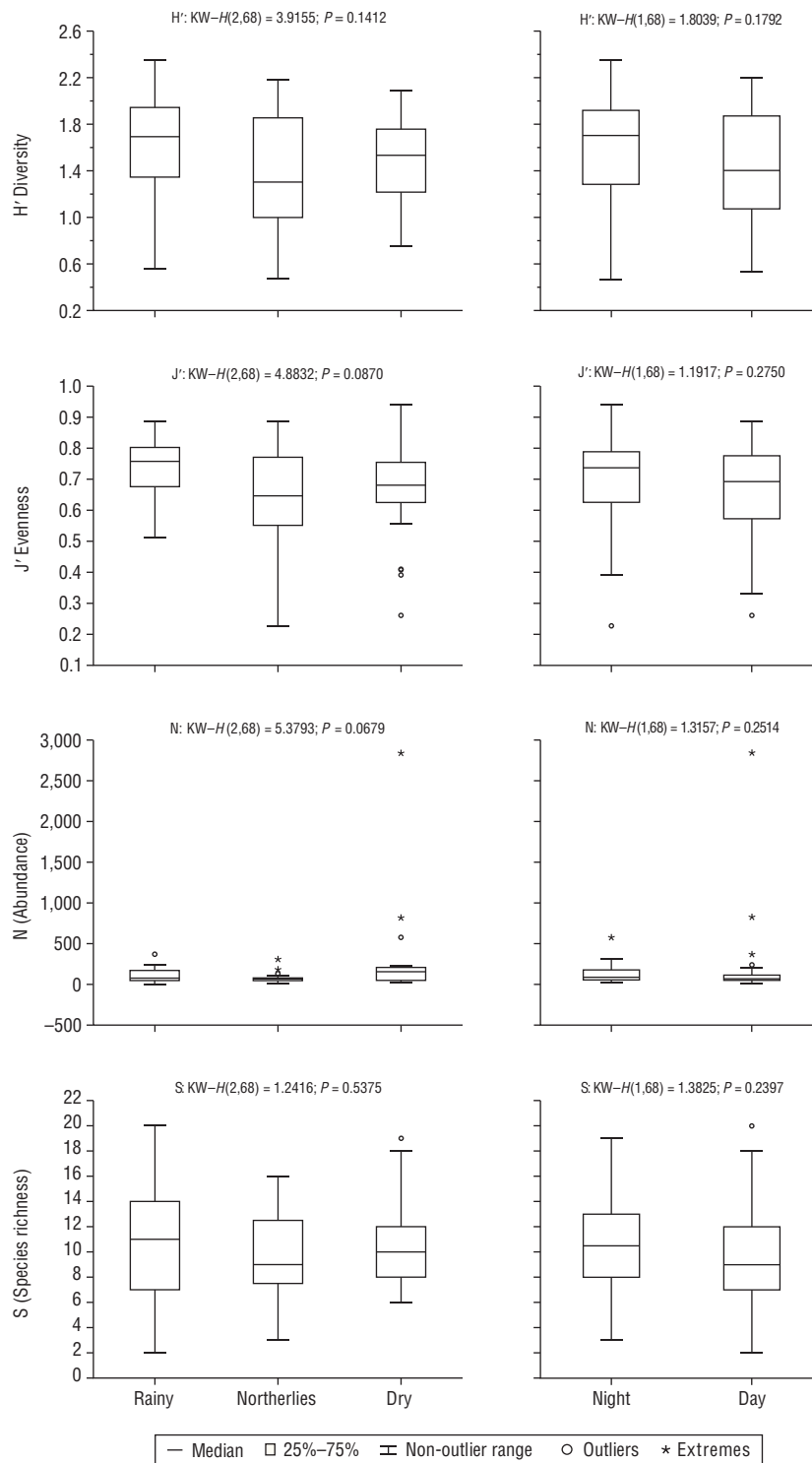


Figure 2. Nychthemeral and seasonal variations in community parameters for fish in the Carbonera lagoon. The values obtained in the Kurskal–Wallis analysis and the *P* values are shown.

Figura 2. Variación nictémera y estacional en los parámetros comunitarios de los peces de la laguna Carbonera. Se muestran los valores del análisis Kurskal-Wallis y el valor de significancia *P*.

Feeding

In general, based on the RII (Table 2), the prey most consumed by marine fish were microcrustaceans (amphipods), fish, and microalgae. This trend of the most important preys was consistently observed between the different components (area, weight, and frequency) of the RII (Fig. 4). Dietary differences in prey composition and abundance were significant between nycthemeral cycles (R global = 0.17; $P < 0.01$), between species (R global = 0.308; $P < 0.01$), and even between species of the same genus (*Mugil*) and species of the same trophic guild. The feeding activity of piscivorous (*E. saurus* and *S. foetens*) and zoobenthivorous (*O. chrysoptera*) species primarily occurred at night.

The results from the classification analysis confirmed the formation of 4 trophic guilds, clustering species with dietary similarities greater than 20% (Fig. 5). *Synodus foetens* and *E. saurus* consumed fish. *Mugil cephalus*, *M. trichodon*, and *A. rhomboidalis* fed on detritus and benthic algae. *Sphoeroides testudineus* fed almost exclusively on mollusks. Sardines (*H. jaguana*, *H. clupeola*, and *O. oglinum*) and pig-fish (*O. chrysoptera*) mainly fed on amphipods.

muestra el porcentaje de la captura total por especie. En su mayoría, estos organismos fueron juveniles con tallas máximas que no alcanzaban aún la primera madurez sexual reportada (Froese y Pauly 2019). Las especies residentes *Floridichthys polyommus* y *Fundulus persimilis* también tuvieron mayor registro durante la noche (Fig. 3b).

Alimentación

En general, de acuerdo con el IRI (Tabla 2), las presas más consumidas por los peces marinos fueron microcrustáceos (anfípodos), peces y microalgas. Esta tendencia de las presas más importantes coincidió entre los diferentes métodos (área, peso y frecuencia) que componen el IRI (Fig. 4). Las diferencias en la dieta de las especies, en cuanto a composición y abundancia de presas, fueron significativas entre ciclos nictémeros (R global = 0.17; $P < 0.01$) y entre especies (R global = 0.308; $P < 0.01$), e incluso entre especies del mismo género (*Mugil*) y especies del mismo gremio trófico. La actividad de alimentación de las especies piscívoras (*E. saurus* y *S. foetens*) y zoobentívoras (*O. chrysoptera*) ocurrió principalmente durante la noche.

Table 1. Results for the analysis of similarities showing the R statistical value, significance level (P), average similarity between samples, and the species accounting for the highest differences.

Tabla 1. Resultados del análisis de similitud que muestran el estadístico R , el nivel de significancia (P), la similitud promedio entre muestras y las especies que contribuyeron con el mayor porcentaje a la diferencia.

	R	P	Dissimilarity	Fish species (50%)	Cummulative %
Rainy–northerlies	0.274	0.001	79.90	<i>Fundulus persimilis</i>	20.22
				<i>Floridichthys polyommus</i>	38.24
				<i>Mugil trichodon</i>	48.65
				<i>Eucinostomus gula</i>	56.83
Rainy–dry season	0.167	0.001	80.13	<i>F. polyommus</i>	17.36
				<i>Harengula clupeola</i>	28.69
				<i>F. persimilis</i>	38.81
				<i>Sphoeroides testudineus</i>	48.78
				<i>Eucinostomus harengulus</i>	57.19
Northerlies–dry season	0.241	0.001	83.77	<i>F. persimilis</i>	19.24
				<i>F. polyommus</i>	32.06
				<i>H. clupeola</i>	43.77
				<i>S. testudineus</i>	53.47
Day–night	0.019	0.090		No significant differences	

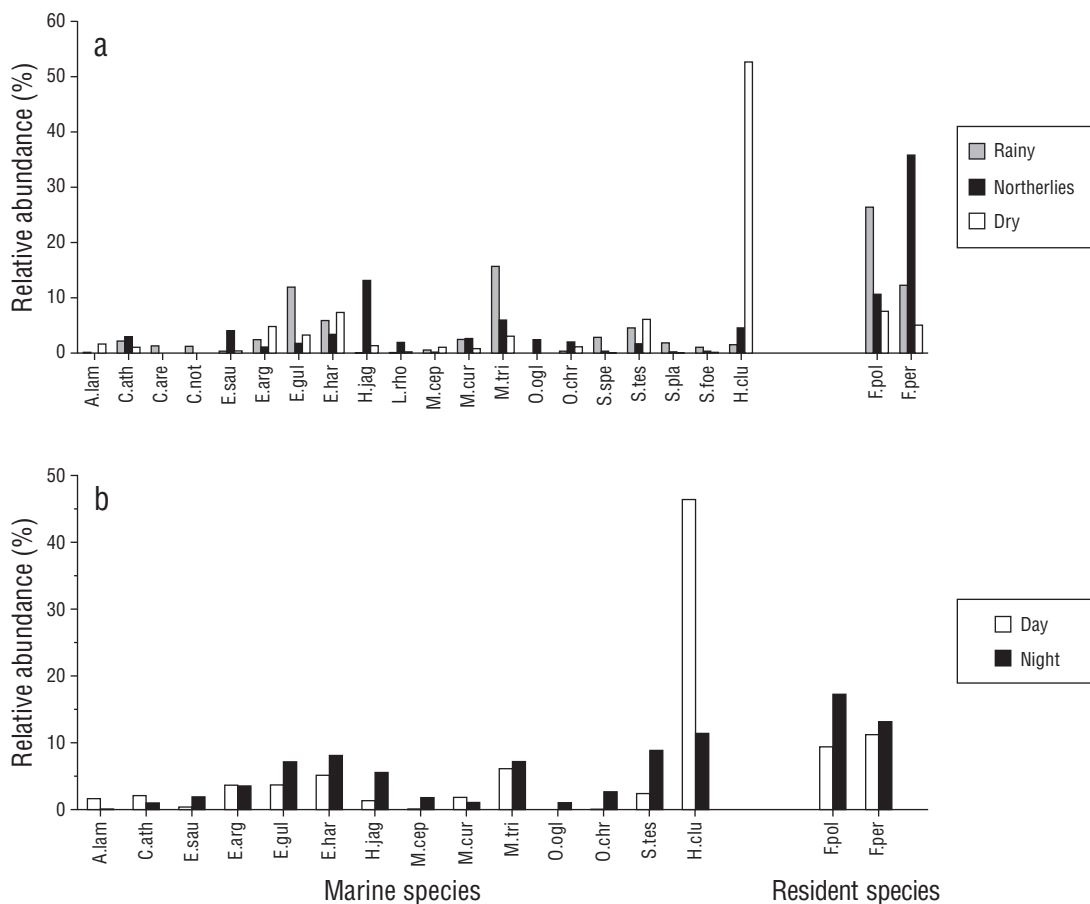


Figure 3. Seasonal (a) and nychthemeral (b) variations in resident marine fish species in the Carbonera lagoon. Total abundance is shown for every category, and only those species with more than 1% of total abundance were considered. Abbreviations show the first letter of the genus name and the first 3 letters of the species name: A.lam = *Anchoa lamprotaenia*, C.ath = *Chriodorus atherinoides*, C.are = *Cynoscion arenarius*, C.not = *Cynoscion nothus*, E.sau = *Elops saurus*, E.arg = *Eucinostomus argenteus*, E.gul = *Eucinostomus gula*, E.har = *Eucinostomus harengulus*, H.jag = *Harengula jaguana*, L.rho = *Lagodon rhomboides*, M.cep = *Mugil cephalus*, M.cur = *Mugil curema*, M.tri = *Mugil trichodon*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, S.spe = *Sphoeroides spengleri*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*, S.pla = *Symphurus plagiusa*, S.foe = *Synodus foetens*, H.clu = *Harengula clupeiola*, F.pol = *Floridichthys polyommus*, F.per = *Fundulus persimilis*.

Figura 3. Variación estacional (a) y nictémera (b) de las especies de peces marinos y residentes en la laguna Carbonera. Se presenta la abundancia total por cada categoría y se consideraron solamente aquellas especies con más del 1% de abundancia total. Se muestra la primera letra del género y las 3 primeras letras de la especie: A.lam = *Anchoa lamprotaenia*, C.ath = *Chriodorus atherinoides*, C.are = *Cynoscion arenarius*, C.not = *Cynoscion nothus*, E.sau = *Elops saurus*, E.arg = *Eucinostomus argenteus*, E.gul = *Eucinostomus gula*, E.har = *Eucinostomus harengulus*, H.jag = *Harengula jaguana*, L.rho = *Lagodon rhomboides*, M.cep = *Mugil cephalus*, M.cur = *Mugil curema*, M.tri = *Mugil trichodon*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, S.spe = *Sphoeroides spengleri*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*, S.pla = *Symphurus plagiusa*, S.foe = *Synodus foetens*, H.clu = *Harengula clupeiola*, F.pol = *Floridichthys polyommus*, F.per = *Fundulus persimilis*.

Hydrological variables

No significant differences (KW-H, $P > 0.05$) in hydrological variables were found throughout the day-night cycles, except for dissolved oxygen (KW-H, $P < 0.05$), which reached the highest level during the day (between 2:00 PM and 4:00 PM) and the lowest at dawn (4:00 AM). The mean and standard deviation values of the time of day (day and night) and season clusters are outlined in Table 3.

Los resultados del análisis de clasificación confirmaron la formación de 4 gremios tróficos que agruparon especies con similitudes de dieta superiores al 20% (Fig. 5). *Synodus foetens* y *E. saurus* consumieron peces. *Mugil cephalus*, *M. trichodon* y *A. rhomboidalis* se alimentaron de detritus y algas bentónicas. *Sphoeroides testudineus* se alimentó casi exclusivamente de moluscos. Las sardinas (*H. jaguana*, *H. clupeiola* y *O. oglinum*) y el armado (*O. chrysoptera*) se alimentaron principalmente de anfipodos.

Significant differences in temperature ($KW-H = 44.10$, $P < 0.01$), total dissolved solids ($KW-H = 38.90$, $P < 0.01$), salinity ($KW-H = 34.57$, $P < 0.01$), pH ($KW-H = 15.30$, $P < 0.01$), and depth ($KW-H = 6.19$, $P < 0.05$) were identified between seasons. Average temperatures reached maximum values in the dry and rainy months, particularly in June (29.9 °C) and August (30.5 °C), and minimum values during the northerlies season (21.6 °C). The mean salinity was 36.0 (25.0–46.5). The results showed significant temporal variations in total dissolved solids (from 25.2 to 44.52 mg/L) and in pH (from 7.41 to 10.73). Seasonal differences in depth were related to precipitation (112 cm in the rainy season and 76 cm in the dry season). The mean and standard deviation values at the nycthemeral and seasonal scales are outlined in Table 3.

Fish and hydrology analysis mainly showed negative relationships (Table 4), with the relationships between salinity and suspended solids and marine species such as Sciaenidae (*C. nebulosus* and *Cynoscion arenarius*) showing prominent results.

DISCUSSION

Temporal variation

The studied fish species showed a differential use of the lagoon because the species composition, abundance, and feeding behavior differed during nycthemeral and annual cycles. The abundance of marine species peaked in the nighttime, when the juvenile stages were dominant (Ayala-Pérez et al. 2014, Gross et al. 2019). This pattern in size composition is common in tropical coastal lagoons that function as nursery areas (Patrick and Strydom 2014, Enchelmaier et al. 2020).

The presence and abundance of marine fish species in the lagoon changed at the nycthemeral scale. Variations in fish assemblages at the nycthemeral scale are markedly affected by a subset of marine species that form schools and enter lagoon and estuarine systems for short periods for feeding and avoidance of predators (Castillo-Rivera et al. 2011, Zárate-Hernández et al. 2012, Kruse et al. 2016). Nycthemeral variations in mullet (*M. trichodon*) and sardine (Clupeidae) abundance account for changes in the dominant species of the lagoon. Accordingly, variations in *H. jaguana*, *O. oglinum*, and *M. trichodon* abundance at an annual scale could be related to their reproductive cycles and to the use of the lagoon for juvenile fish growth (García-Abad et al. 1999, Ibáñez and Gutiérrez-Benítez 2004).

Feeding

The fish present at this site fed on different resources and occupied various trophic levels. According to the classification reported by Elliott et al. (2007), zoobenthivorous fish form one of the most abundant groups in coastal

Variables hidrológicas

No se encontraron diferencias significativas ($KW-H$, $P > 0.05$) en las variables hidrológicas a lo largo de los ciclos día-noche, excepto en el oxígeno disuelto ($KW-H$, $P < 0.05$), que alcanzó su punto máximo durante el día (entre 2:00 PM y 4:00 PM) y el más bajo al amanecer (4:00 AM). Los valores promedio y la desviación estándar para el grupo hora del día (diurno y nocturno) y el grupo épocas climáticas se muestran en la Tabla 3.

Con respecto a la variación estacional, se identificaron diferencias significativas entre la temperatura ($KW-H = 44.10$, $P < 0.01$), los sólidos disueltos totales ($KW-H = 38.90$, $P < 0.01$), la salinidad ($KW-H = 34.57$, $P < 0.01$), el pH ($KW-H = 15.30$, $P < 0.01$) y la profundidad ($KW-H = 6.19$, $P < 0.05$). Las temperaturas medias alcanzaron valores máximos en los meses secos y lluviosos, particularmente en junio (29.9 °C) y agosto (30.5 °C), y valores mínimos durante la época de nortes (21.6 °C). La salinidad media fue de 36.0 (25.0–46.5). Hubo variaciones temporales significativas en los sólidos disueltos totales (25.2 a 44.52 mg/L) y el pH (7.41 a 10.73). Las diferencias estacionales en la profundidad se relacionaron con la precipitación (112 cm en la época lluviosa y 76 cm en la época seca). Los valores promedio y la desviación estándar a escala nictémica y estacional se muestran en la Tabla 3.

En la relación de los peces y la hidrología, se identificaron principalmente relaciones negativas con las especies analizadas (Tabla 4). Se destaca la relación significativa de especies marinas como los sciánidos (*Cynoscion nebulosus* y *Cynoscion arenarius*) con la salinidad y los sólidos suspendidos.

DISCUSIÓN

Variación temporal

Las especies de peces analizadas mostraron un uso diferencial de la laguna, ya que la composición, la abundancia y la alimentación de especies difiere a lo largo de ciclos nictémicos y anuales. Picos de abundancia de especies marinas fueron registrados en horas de oscuridad, donde los estadios juveniles fueron dominantes (Ayala-Pérez et al. 2014, Gross et al. 2019). Este patrón en la composición de tallas es común en lagunas costeras tropicales que funcionan como áreas de crianza (Patrick y Strydom 2014, Enchelmaier et al. 2020).

La presencia y la abundancia de especies de peces marinos dentro de la laguna cambió a escala nictémica. Las variaciones en las asociaciones de peces a escala nictémica están altamente influenciadas por un subconjunto de especies marinas que forman cardúmenes que ingresan a los sistemas lagunares y estuarinos durante periodos cortos de tiempo para alimentarse y evitar a los depredadores (Castillo-Rivera et al. 2011, Zárate-Hernández et al. 2012, Kruse et al. 2016). Las variaciones nictémicas en la abundancia de

Table 2. Percent weight (%W), area (%A), and frequency (%FO) and relative importance index (%RII) for the prey groups consumed by the fish species in the Cabonera lagoon, Yucatán.

Tabla 2. Porcentaje de peso (%W), área (%A) y frecuencia (%FO) e índice de importancia relativa (%RII) para los grupos presa de las especies de peces de la laguna la Carbonera, Yucatán.

	<i>Archosargus rhomboidalis</i>				<i>Mugil cephalus</i>				<i>Mugil trichodon</i>			
	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII
Microcrustaceans	41.96	41.52	33.33	58.90								
Crustaceans	3.62	3.62	7.69	1.18								
Mollusk	3.49	3.56	12.82	1.91								
Algae	18.01	18.38	20.51	15.79	30.32	31.25	27.27	22.66	100	100	100	100
Detritus	27.92	27.92	17.95	21.21	44.68	43.75	54.55	65.08				
Plants	4.23	4.23	5.13	0.92	25.00	25.00	18.18	12.27				
Fishes												
Polychaeta												
Insects												
Other	0.77	0.77	2.56	0.08								

	<i>Synodus foetens</i>				<i>Elops saurus</i>				<i>Orthopristis chrysoptera</i>			
	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII
Microcrustaceans												
Crustaceans	10.00	7.00	4.50	0.44	5.56	6.98	7.89	0.74	39.21	43.51	34.60	62.30
Mollusk					5.56	5.40	5.26	0.43	1.41	2.90	8.21	0.77
Algae									19.49	17.53	21.41	17.25
Detritus									0.03	0.18	3.23	0.01
Plants									8.09	8.84	2.35	0.85
Fishes	89.00	92.00	95.00	99.55	84.21	83.71	78.95	98.52	0.04	0.19	0.88	0.01
Polychaeta									28.95	22.53	15.25	17.07
Insects					0.48	0.66	2.63	0.02	0.02	0.07	0.88	0.01
Other	1.00	1.00	0.50	0.01	4.20	3.25	5.26	0.29	0.03	0.10	1.76	0.01

Table 2 (Cont.)

	<i>Harengula jaguana</i>				<i>Harengula clupeiola</i>				<i>Opisthonema oglinum</i>			
	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII	%W	%A	%FO	%RII
Microcrustaceans	85.74	87.12	74.28	98.58	92.81	91.10	68.39	99.08	90.88	88.74	83.34	98.24
Crustaceans	6.18	4.34	11.45	0.92	0.50	0.51	3.97	0.03	0.02	2.56	1.85	0.03
Mollusk									9.10	8.70	14.81	1.73
Algae												
Detritus												
Plants												
Fishes	6.66	7.90	2.85	0.32	4.00	4.30	9.21	0.60				
Polychaeta					2.45	3.10	5.70	0.25				
Insects	1.42	0.64	11.42	0.18	0.08	0.34	10.53	0.03				
Other					0.09	0.12	1.32	0.01				
<i>Sphoeroides testudineus</i>												
	%W	%A	%FO	%RII								
Microcrustaceans	9.17	10.70	8.04	1.20								
Crustaceans	10.59	13.25	8.62	1.54								
Mollusk	80.14	75.95	83.14	97.25								
Algae												
Detritus												
Plants												
Fishes												
Polychaeta												
Insects												
Other	0.10	0.10	0.20	0.01								

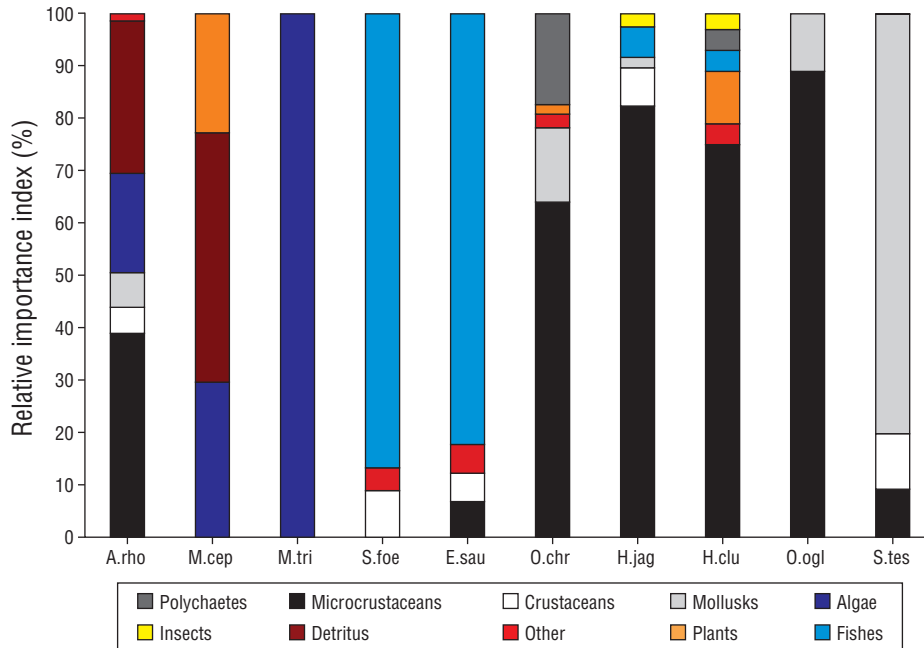


Figure 4. Relative importance index for prey species making up the diets of juvenile marine fish collected in the Carbonera lagoon (A.rho = *Archosargus rhomboidalis*, M.cep = *Mugil cephalus*, M.tri = *Mugil trichodon*, S.foe = *Synodus foetens*, E.sau = *Elops saurus*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, H.jag = *Harengula jaguana*, H.clu = *Harengula clupeola*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*).

Figura 4. Índice de importancia relativa de las presas que compusieron la dieta de los peces marinos juveniles recolectados en la laguna Carbonera (A.rho = *Archosargus rhomboidalis*, M.cep = *Mugil cephalus*, M.tri = *Mugil trichodon*, S.foe = *Synodus foetens*, E.sau = *Elops saurus*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, H.jag = *Harengula jaguana*, H.clu = *Harengula clupeola*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*).

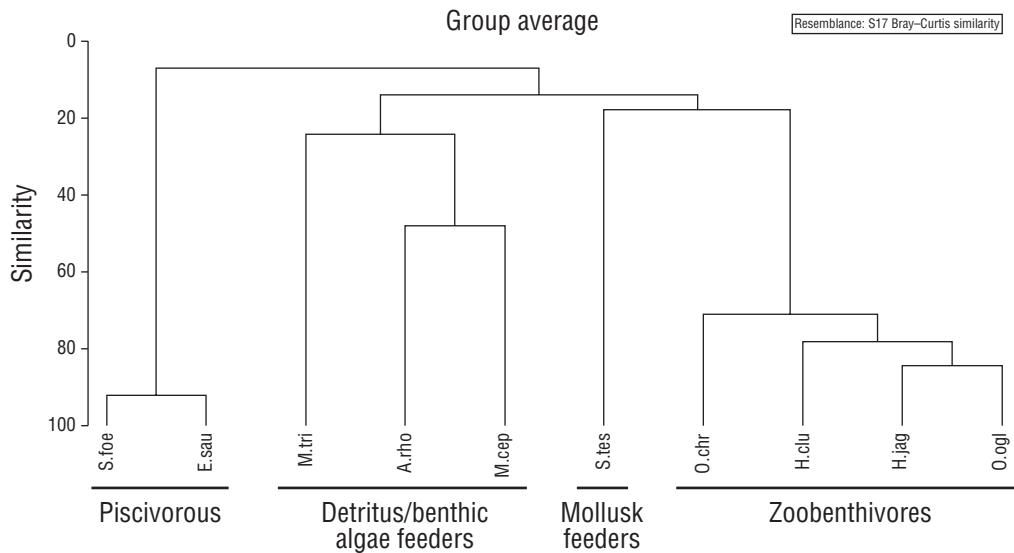


Figure 5. Dietary similarities in juvenile marine fish from the Carbonera lagoon, Yucatán (S.foe = *Synodus foetens*, E.sau = *Elops saurus*, M.tri = *Mugil trichodon*, A.rho = *Archosargus rhomboidalis*, M.cep = *Mugil cephalus*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, H.clu = *Harengula clupeola*, H.jag = *Harengula jaguana*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*). Trophic guilds were clustered at 20% similarity (Bray–Curtis).

Figura 5. Similitud de la dieta de los peces marinos de la laguna Carbonera, Yucatán, en estadio juvenil (S.foe = *Synodus foetens*, E.sau = *Elops saurus*, M.tri = *Mugil trichodon*, A.rho = *Archosargus rhomboidalis*, M.cep = *Mugil cephalus*, S.tes = *Sphoeroides testudineus*, O.chr = *Orthopristis chrysoptera*, H.clu = *Harengula clupeola*, H.jag = *Harengula jaguana*, O.ogl = *Opisthonema oglinum*). Los gremios tróficos se agruparon a una similitud (Bray-Curtis) del 20%.

Table 3. Mean and standard deviation values of the hydrological variables at the nycthemeral (day and night) and seasonal scales (rainy, northerlies and dry).**Tabla 3.** Valores promedio y desviación estándar de las variables hidrológicas para los grupos nictémeros (día y noche) y los de escala estacional (lluvias, nortes y secas).

	Day	Night	Rainy	Nortes	Dry
Temperature (°C)	27.88 ± 3.89	26.30 ± 3.64	31.66 ± 2.45	23.25 ± 2.09	31.11 ± 2.43
Total dissolved solids (ppm)	34.48 ± 3.75	36.14 ± 3.63	36.33 ± 3.25	34.04 ± 1.55	41.92 ± 3.04
Salinity	34.97 ± 4.14	37.04 ± 4.29	37.10 ± 4.15	34.51 ± 1.74	42.92 ± 3.55
Dissolved oxygen (mg/L)	6.99 ± 1.47	4.97 ± 1.41	6.47 ± 1.96	5.57 ± 1.86	6.61 ± 1.72
Depth (cm)	78.30 ± 16.45	69.38 ± 17.74	85.41 ± 20.83	65.58 ± 19.97	81.95 ± 12.85

ecosystems, as in the Carbonera lagoon (Arceo-Carranza et al. 2013, Enchelmaier et al. 2020). The substantial presence of marine juvenile species, such as the piscivorous *S. foetens*, indicates that the lagoon is used as a feeding ground (Arceo-Carranza and Chiappa-Carrara 2015). The species *Elops saurus* and *H. jaguana* depend on the lagoon; they spawn on the coast, and their larvae and juveniles seek estuarine waters for growth and feeding (Santos-Martínez and Arboleda 1993, McBride et al. 2001). *Spherooides testudineus* is a species with high trophic plasticity with a diet that changes according to the availability of prey in other coastal lagoons of the Gulf of Mexico (Arceo-Carranza et al. 2013, Chi-Espinola and Vega-Cendejas 2013). This fish feeds on amphipods, macrophytes, and detritus; however, mollusks are its most important prey in the Carbonera lagoon (Palacios-Sánchez and Vega Cendejas 2010). The pigfish (*O. chrysoptera*) is a commercially important species found in the lagoon throughout the year; this species, which was only caught at the juvenile stage, feeds on benthic prey, which suggests that the lagoon is a suitable habitat for its development, as reported by other authors (Elliott et al. 2007). Other commercially important marine species are the mullets *M. cephalus* and *M. trichodon*; these fish feed mainly on detritus and benthic algae and have been recognized as key elements in energy transfer within the system (Franco and Bashirullah 1992), as a link between the base of the trophic web and the predators of the lagoon.

These species support local fishing (Salas et al. 2006). Therefore, this lagoon is a breeding habitat that helps maintain the artisanal fisheries of the region. Selectivity and differential resource use result in diets specific to each species. Fish size, the time of day, and season can contribute to dietary differences. These changes in diet can be interpreted as a strategy to reduce competition when prey abundance decreases (Dias et al. 2017). In this case, the difference in predation intensity is one of the mechanisms that reduce dietary overlap between species (Ramírez-Luna et al. 2008).

lisas (*M. trichodon*) y sardinas (Clupeidae) son responsables de los cambios en las especies dominantes de la laguna. En este sentido, las variaciones en la abundancia de *H. jaguana*, *O. oglinum* y *M. trichodon* a escala anual podrían estar relacionadas con sus ciclos reproductivos y con el uso de la laguna para el crecimiento de peces juveniles (García-Abad et al. 1999, Ibáñez y Gutiérrez-Benítez 2004).

Alimentación

Los peces presentes en este sitio se alimentaron de diferentes recursos y ocuparon varios niveles tróficos. De acuerdo con la clasificación de Elliott et al. (2007), los peces zoobentívoros forman uno de los grupos más abundantes en los ecosistemas costeros, así como se observó en la laguna Carbonera (Arceo-Carranza et al. 2013, Enchelmaier et al. 2020). La presencia en grandes cantidades de especies marinas juveniles como *S. foetens*, que se alimenta principalmente de peces, indica que la laguna se está utilizando como área de alimentación (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara 2015). *Elops saurus* y *H. jaguana* son especies dependientes de la laguna; desovan en la costa y sus larvas y juveniles buscan las aguas estuarinas para crecer y alimentarse (Santos-Martínez y Arboleda 1993, McBride et al. 2001). *Spherooides testudineus* es una especie con gran plasticidad trófica que tiene una dieta que cambia de acuerdo con la disponibilidad de presas en otras lagunas costeras del golfo de México (Arceo-Carranza et al. 2013, Chi-Espinola y Vega-Cendejas 2013). Este pez se alimenta de anfipodos, macrófitos y detritos, pero en la laguna Carbonera, los moluscos son la presa más importante (Palacios-Sánchez y Vega Cendejas 2010). El armado (*O. chrysoptera*) es una especie de importancia comercial que tiene presencia durante todo el año; esta especie, que solamente se capturó en estadio juvenil, se alimenta de presas bentónicas, lo que sugiere que la laguna es un hábitat adecuado para su desarrollo, como ha sido reportado por otros autores (Elliott et al. 2007). Otras especies

Fish and hydrological variables

Variations in salinity, temperature, dissolved oxygen concentrations, and turbidity regulate the distribution and abundance of fish in coastal systems during temporal cycles. (Carpentieri et al. 2005). These changes are mainly due to the dry and rainy seasons, which determine the extent to which the habitat is available to fish along the shallow and karst wetlands of the Yucatan coast (Bonilla-Gómez et al. 2013); similarly, the presence of cold fronts gradually decreases the temperature during the northerlies season, which increases the vertical mixing of the water column through turbulence. These changes in hydrology affect the distribution of fish, as in other coastal systems on the northeast coast of the Yucatán Peninsula (Arceo-Carranza and Vega-Cendejas 2009, Peralta-Meixueiro and Vega-Cendejas 2011).

The Carbonera lagoon is an environmentally dynamic site, which is geographically important for marine species due to its distance from other coastal lagoons in the region. The early life stages in many species are replaced at different timescales (nycthemeral and seasonal) because the habitat can be used as a nursery, feeding site, or shelter from predators. The lagoon is important for interactions with neighboring systems such as the sea, the *petenes*, and the swamp, allowing for considerable richness in freshwater and marine fish, which exploit food resources occupying various guilds

marinas de importancia comercial son las lisas *M. cephalus* y *M. trichodon*; estos peces se alimentan, principalmente, de detritos y algas bentónicas y han sido reconocidos como elementos clave en la conducción de energía dentro del sistema (Franco y Bashirullah 1992), al participar como eslabón entre la base de la red trófica y los depredadores de la laguna.

Estas especies apoyan la pesca local (Salas et al. 2006). Por lo tanto, se puede decir que esta laguna constituye un hábitat de crianza que ayuda a mantener las pesquerías artesanales de la región. La selectividad y el uso diferencial de los recursos dan como resultado dietas particulares para cada especie. El tamaño del pez, la hora del día o la época climática pueden contribuir a las diferencias en la dieta. Estos cambios en la dieta pueden interpretarse como una estrategia para reducir la competencia cuando disminuye la abundancia de presas (Dias et al. 2017). En este caso, una diferencia en la intensidad de la depredación es uno de los mecanismos que reducen la superposición de la dieta entre especies (Ramírez-Luna et al. 2008).

Peces y variables hidrológicas

Las variaciones en la salinidad, la temperatura, las concentraciones de oxígeno disuelto y la turbidez regulan la distribución y la abundancia de peces en los sistemas costeros

Table 4. Spearman correlation index values for the correlations between fish species and hydrological variables. Only the species that showed at least one significant correlation ($P < 0.05$, bold font) are shown.

Tabla 4. Valores del índice de correlación de Spearman para las relaciones entre las especies de peces y las variables hidrológicas. Solamente se muestran aquellas especies que presentaron al menos una correlación significativa ($P < 0.05$, valores en negritas).

	Temperature	Total dissolved solids	Salinity	Dissolved oxygen	Depth
<i>Chriodorus atherinoides</i>	-0.13	0.01	-0.007	-0.06	-0.25
<i>Cynoscion arenarius</i>	0.04	-0.32	-0.34	-0.14	0.07
<i>Cynoscion nothus</i>	0.02	-0.39	-0.41	-0.005	0.05
<i>Elops saurus</i>	-0.36	0.10	0.09	-0.26	-0.24
<i>Lagodon rhomboides</i>	-0.14	0.16	0.14	-0.12	-0.27
<i>Opisthonema oglinum</i>	-0.27	-0.14	-0.14	-0.09	-0.006
<i>Orthopristis chrysoptera</i>	-0.16	0.26	0.23	-0.36	0.02
<i>Sphoeroides spengleri</i>	-0.07	-0.47	-0.42	-0.03	0.05
<i>Sphoeroides testudineus</i>	0.22	0.24	0.20	0.006	-0.06
<i>Symphurus plagiusa</i>	0.05	-0.45	-0.40	0.01	0.19
<i>Synodus foetens</i>	0.007	-0.35	-0.29	-0.03	0.14
<i>Fundulus persimilis</i>	-0.36	-0.30	-0.32	-0.18	-0.02

and levels in the trophic web of the system. This study is the first analysis of habitat use by juvenile marine species. Further studies on this subject should be conducted (Beck et al. 2001, Able 2005) to determine whether in fact this lagoon can function as a nursery habitat.

ACKNOWLEDGMENTS

We extend our special gratitude to Maribel Badillo-Alemán and Alfredo Gallardo-Torres for their help with laboratory logistics and with the curation of specimens in the collection. Johnny Valdéz-Iuit provided logistical support in the field work and in mapping of the study area. On behalf of all authors, the corresponding author declares that there is no conflict of interest.

REFERENCES

- Able KW. 2005. A re-examination of fish estuarine dependence: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Est Coast Shelf Sci.* 64(1):5–17.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.002>
- Arceo-Carranza D, Chiappa-Carrara X. 2015. Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Lat Am J Aquat Res.* 43(4):621–631.
- Arceo-Carranza D, Vega-Cendejas ME. 2009. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Rev Biol Trop.* 57(1–2):89–103.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v57i1-2.11293>
- Arceo-Carranza D, Vega-Cendejas ME, Hernández-de-Santillana M. 2013. Day and night trophic variations of dominant fish species in a lagoon influenced by freshwater seeps. *J Fish Biol.* 82(1):54–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03463.x>
- 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 costera tropical = Influence of habitat type on diel fish associations in a tropical coastal lagoon. *Rev Mex Biod.* 81(003):823–837.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.003.652>
- Ayala-Pérez LA, Vasco-Villa O, Sosa-López A. 2014. Evaluación de las asociaciones de peces dominantes influenciadas por el ciclo nictemeral y la variación temporal en la reserva de la biósfera Los Petenes, Campeche México = Evaluation of the associations of dominant fish influenced by the nycthemeral cycle and temporal variations in Los Petenes Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Cienc UAT.* 9(1):33–43.
<https://doi.org/10.29059/cienciauat.v9i1.618>
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, et al. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience.* 51(8):633–641.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:ticamo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:ticamo]2.0.co;2)
- Bonilla-Gómez JL, Badillo M, López K, Gallardo A, Galindo C, Arceo D, Chiappa-Carrara X. 2013. Environmental influences on the abundance of dominant fishes in a very shallow tropical coastal lagoon in northwestern Yucatan peninsula, Mexico. *J Mar Sci Res Dev.* 3:118.
<https://doi.org/10.4172/2155-9910.1000118>
- durante los ciclos temporales (Carpentieri et al. 2005). Estos cambios se deben principalmente a la época seca y la de lluvias, las cuales determinan la extensión del hábitat disponible para los peces a lo largo de los humedales kársticos y poco profundos de la costa de Yucatán (Bonilla-Gómez et al. 2013); así mismo, la presencia de los frentes fríos provoca una disminución gradual de la temperatura durante la época de nortes, lo que aumenta la mezcla vertical de la columna de agua a través de la turbulencia. Estos cambios en la hidrología influyen en la distribución de los peces, como sucede en otros sistemas costeros en la costa noreste de la península de Yucatán (Arceo-Carranza y Vega-Cendejas 2009, Peralta-Meixueiro y Vega-Cendejas 2011).
- La laguna Carbonera es un sitio ambientalmente dinámico, geográficamente importante para especies marinas por la distancia que hay con otras lagunas costeras en la región. Las primeras etapas de vida en muchas especies se reemplazan a diferentes escalas temporales (nictémeras y estacionales), ya que el hábitat puede usarse como vivero, sitio de alimentación o refugio contra los depredadores. La laguna es importante para la interacción con sistemas vecinos como el mar, los petenes y la ciénega, razón por la cual cuenta con una riqueza importante de peces dulceacuícolas y marinos, los cuales explotan los recursos alimentarios ocupando diversos gremios y niveles en la red trófica del sistema. Este estudio es un primer acercamiento a la utilización de hábitat de juveniles de especies marinas. Se recomienda realizar otros análisis (Beck et al. 2001, Able 2005) para determinar si en realidad esta laguna podría funcionar como un hábitat de crianza.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a Maribel Badillo-Alemán y Alfredo Gallardo-Torres su apoyo en la logística de laboratorio y con la curatoria de los ejemplares en la colección. Johnny Valdéz-Iuit brindó apoyo logístico para el trabajo de campo y la realización del mapa del área de estudio. En nombre de todos los autores, el autor de correspondencia declara que no hay conflicto de intereses.

- Carpentieri P, Colloca F, Ardizzone GD. 2005. Day–night variations in the demersal nekton assemblage on the Mediterranean shelf-break. *Estuarine Coast Shelf Sci.* 63(4):577–588.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.005>
- Castillo-Rivera M, Ortiz-Burgos S, Zárate-Hernández R. 2011. Estructura de la comunidad de peces estuarinos en un hábitat con vegetación sumergida: variación estacional y nictémica = Estuarine fish community structure in a submerged aquatic vegetation habitat: seasonal and diel variations. *Hidrobiológica.* 21(3):311–321.
- Castro-Aguirre JL, Espinoza-Pérez HS, Schmitter-Soto JJ. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México [Estuarine–lagoon and vicar ichthyofauna of Mexico]. Colección Textos Politécnicos, Serie Biotecnologías. Mexico: Editorial Limusa. 711 p.

- Chi-Espinola AA, Vega-Cendejas ME. 2013. Hábitos alimenticios de *Spherooides testudineus* (Perciformes: Tetraodontidae) en el sistema lagunar de Ría Lagartos, Yucatán, México = Feeding habits of *Spherooides testudineus* (Perciformes: Tetraodontidae) in the lagoon system of Ría Lagartos, Yucatán Mexico. *Rev Biol Trop*. 61(2):849–858.
<https://doi.org/10.15517/RBT.V61I2.11229>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER V6 User Manual/Tutorial. Plymouth (UK): PRIMER-E. 192 p.
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci*. 54(3):726–738.
<https://doi.org/10.1139/f96-316>
- Dias TS, Stein RJ, Fialho CB. 2017. Ontogenetic variations and feeding habits of a Neotropical annual fish from Southern Brazil. *Iheringia Sér Zool*. 107:e2017020.
<https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017020>
- Elliott M, Whitfield AK, Potter IC, Blaber SJM, Cyrus DP, Nordlie FG, Harrison TD. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries*. 8(3):241–268.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2007.00253.x>
- Enchelmaier AC, Babcock EA, Hammerschlag N. 2020. Survey of fishes within a restored mangrove habitat of a subtropical bay. *Estuar Coast Shelf Sci*. 244:106021.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.009>
- Faunce CH, Serafy JE. 2008. Growth and secondary production of an eventual reef fish during mangrove residency. *Estuar Coast Shelf Sci*. 79(1):93–100.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.03.006>
- Franco L, Bashirullah KMB. 1992. Alimentación de la lisa (*Mugil curema*) del Golfo de Cariaco estado de Sucre, Venezuela [The feeding of *Mugil curema* in the Cariaco Gulf, Sucre state, Venezuela]. *Zoo Trop*. 10(2):219–238.
- Froese R, Pauly D (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. [Place unknown]: FishBase; accessed 2019 Dec 6. www.fishbase.org, version (08/2019).
- García-Abad MC, Tapia-García M, Yáñez-Arancibia A, Sánchez-Gil P. 1999. Distribución, abundancia y reproducción de *Harengula jaguana* Goode y Bean, 1879, en la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Clupeidae) [Distribution, abundance, and reproduction of *Harengula jaguana* Goode and Bean, 1879, on the continental shelf of the southern Gulf of Mexico (Pisces: Clupeidae)]. *Biotropica*. 31(3):494–501.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00392.x>
- Gross C, Ruesink JL, Pruitt C, Trimble AC, Donoghue C. 2019. Temporal variation in intertidal habitat use by nekton at seasonal and diel scales. *J Exp Mar Biol Ecol*. 516:25–34.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.04.009>
- Hoese HD, Moore RH. 1998. Fishes of the Gulf of México: Texas, Louisiana and Adjacent Waters (Keys). 2nd ed. Texas: Texas University Press. 416 p.
- Ibáñez AL, Gutiérrez-Benítez O. 2004. Climate variables and spawning migrations of the striped mullet and white mullet in the north-western area of the Gulf of Mexico. *J Fish Biol*. 65(3):822–831.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00488.x>
- Kruse M, Taylor M, Muhando CA, Reuter H. 2016. Lunar, diel, and tidal changes in fish assemblages in an East African marine reserve. *Reg Stud Mar Sci*. 3:49–57.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2015.05.001>
- Kwak SN, Klumpp DW, Park JM. 2015. Feeding relationships among juveniles of abundant fish species inhabiting tropical seagrass beds in Cockle Bay, North Queensland, Australia. *NZJ Mar Freshw Res*. 49(2):205–223.
<https://doi.org/10.1080/00288330.2014.990467>
- McBride RS, MacDonald TC, Matheson Jr. RE, Rydene DA, Hood PB. 2001. Nursery habitats for ladyfish, *Elops saurus*, along salinity gradients in two Florida estuaries. *Fish Bull*. 99(3):443–458.
- Miller RR. 2009. Peces Dulceacuicolas de México = Freshwater Fishes of México. Mexico City (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A C, El colegio de la Frontera Sur, Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos.
- Palacios-Sánchez SE, Vega-Cendejas ME. 2010. Cambios alimenticios en tres especies de *Spherooides* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México = Feeding changes for three *Spherooides* species (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) after Isidoro hurricane impact in Carbonera Inlet, Southeastern Gulf of Mexico. *Rev Biol Trop*. 58(4):1223–1235.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5407>
- Patrick P, Strydom N. 2014. Recruitment of fish larvae and juveniles into two estuarine nursery areas with evidence of ebb tide use. *Estuar Coast Shelf Sci*. 149:120–132.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.08.003>
- Peralta-Meixueiro MA, Vega-Cendejas ME. 2011. Spatial and temporal structure of fish assemblages in a hyperhaline coastal system: Ría Lagartos, Mexico. *Neotrop Ichthyol*. 9(3):673–682.
<https://doi.org/10.1590/s1679-62252011005000033>
- Ramírez-Luna V, Navia AF, Rubio EA. 2008. Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 3(3):361–372.
- Salas S, Mexicano-Cintora G, Cabrera MA. 2006. ¿Hacia dónde van las pesquerías en Yucatán? Tendencias, retos y perspectivas [Where are fisheries heading in Yucatán? Trends, challenges, and perspectives]. Mexico: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida.
- Sánchez-Santillán N, de la Lanza-Espino G, Sánchez-Trejo R. 2012. Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México [Analysis of the dynamic climatology in the NE of the Yucatan Peninsula, Mexico]. In: Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito-Pérez R (eds.), Recursos Acuáticos Costeros del Sureste [Southeast aquatic coastal resources]. Mérida (Mexico): Consejo de Ciencia, Innovación y Tecnología del Estado de Yucatán. p. 29–55.
- Santos-Martínez A, Arboleda S. 1993. Aspectos biológicos y ecológicos del macabí *Elops saurus* Linnaeus (Pisces: Elopidae) en la ciénaga grande de Santa Marta y costa adyacente, Caribe colombiano [Biological and ecological aspects of the macabí *Elops saurus* Linnaeus (Pisces: Elopidae) in the large swamp of Santa Marta and adjacent coast, Colombian Caribbean]. *Bol Invest Mar Cost*. 22(1):77–96.
- Vega-Cendejas ME, Hernández-de-Santillana M. 2004. Fish community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Río Lagartos, Yucatan, Mexico. *Estuar Coast Shelf Sci*. 60(2):285–299.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.01.005>
- Zar JH. 1996. Biostatistical Analysis. Upper Saddle River (NJ): Prentice Hall. 662 p.
- Zárate-Hernández R, Castillo-Rivera M, Sanvicente-Añorve L, Ortiz-Burgos S. 2012. Spatial, diel, and seasonal changes in the fish community structure of a Mexican tropical estuary = Cambios espaciales, nictimeros y estacionales en la estructura de la comunidad de peces en un estuario tropical mexicano. *Cienc Mar*. 38(4):665–676.
<https://doi.org/10.7773/cm.v38i4.2018>

Received 13 February 2020,
 accepted 13 August 2020.