



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



COMPOSICIÓN, ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN  
DE SIFONÓFOROS (CNIDARIA:HYDROZOA)  
EN EL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias**

(Biología Marina)

p r e s e n t a

**CLAUDIA ALEJANDRA ALBA HURTADO**

Directora de Tesis: Dra. LAURA SANVICENTE AÑORVE

Comité Tutorial: Dr. CÉSAR FLORES COTO

Dra. MARÍA ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO

México D.F., 2006

Seguimos montados en la balsa de los días;



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

seguimos con la mirada puesta en los atardeceres y amaneceres,  
buscando en ellos los argumentos de la vida,  
mirando hacia atrás y adelante cobramos conciencia  
de los ciclos que se cierran y las puertas que se abren;  
seguimos aferrados al delgadísimo hilo de la esperanza,  
ese hilo del que penden estrellas y caracolas;  
seguimos comiendo del mismo sol que nos alimento la infancia,  
eso nos confirma a diario que no sólo de pan vive el hombre;  
aún profesamos un amor desmesurado por las alas;  
seguimos aquí luchando y muriendo;  
seguimos aquí muriendo y venciendo en el silencio de los días

*En memoria de*

**Ricardo, Marichuy y Ollín Alexis**

¿A quién se le ocurre ser rebelde con causa,  
en lugar de limitar su rebeldía a un trozo de su calendario generacional?

¿A quién se le ocurre estudiar y analizar,  
y poner esos análisis y estudios al servicio de los que son peatones en la autopista  
de la modernidad, en lugar de contratarse en una gran empresa y engordar la  
billetera y la conciencia?

¿A quién se le ocurre enorgullecerse y defender su diferencia  
cuando esta es vista como anormalidad criminal?

¿A quién se le ocurre ir a contrapelo de las modas y buenas conciencias  
y decir “no” donde muchos dicen “sí”?

¿A quién se le ocurre convertirse en pingüino si nació pollo?

**Dedicada a**

*Mi madre, mi padre y mis herman@s,*

*A mis sobrín@s*

*A mis amig@s*

## **Agradecimientos**

A la vida por permitirme cerrar este círculo.

A la Dra. Laura Sanvicente Añorve por dirigir esta tesis.

Al Dr. César Flores Coto por permitirme trabajar en el Laboratorio de Zooplancton.

A la Dra. María Ana Fernández Álamo por sus siempre atinadas sugerencias.

Al Dr. Luis Soto González y la Dra. Lourdes Segura Puertas por sus comentarios y sugerencias las cuales me permitieron enriquecer este trabajo.

Al Dr. Miguel Alatorre por su valiosa colaboración en la oceanografía física.

Al M.en C. Faustino Zavala por ayudarme siempre.

A mis compañeros de laboratorio Toño, Balbi y Leo por su amistad y su apoyo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme una beca a través del Programa de Becas para Estudios de Posgrado.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por aceptarme como becaria.

Al proyecto “Procesos Oceanográficos y Mecanismos de Producción Biológica, PROMEBIO” Campañas IV y V (G27777-B), a partir de las cuales se obtuvieron los organismos y datos para esta tesis.

A los que no están en esta lista pero que son indispensables.

## ÍNDICE

Resumen.....	1
Introducción .....	2
Objetivos .....	4
Antecedentes .....	5
Área de estudio .....	6
Materiales y Métodos.....	8
Resultados .....	13
Discusión .....	54
Conclusiones .....	64
Referencias .....	66

## RESUMEN

Se analizó la composición, la distribución y las principales asociaciones de sifonóforos en aguas neríticas del sur del Golfo de México frente al sistema Grijalva-Usumacinta a partir de muestras obtenidas durante dos campañas oceanográficas (PROMEBIO IV y V) realizadas a bordo del B/O Justo Sierra de la UNAM, durante abril y octubre de 2001. Se recolectaron 149 muestras de zooplancton usando redes de apertura-cierre de 505  $\mu\text{m}$  de luz de malla, en seis niveles de la columna de agua (0-100 m), de acuerdo con la profundidad de la estación. Se obtuvieron datos de temperatura y salinidad con ayuda de una sonda CTD. Se evaluaron las biomásas zooplanctónica y de sifonóforos utilizando los métodos de peso húmedo y volumen desplazado, respectivamente. Las biomásas zooplanctónica y de sifonóforos no mostraron diferencias significativas ( $t$ -test,  $p > 0.05$ ) entre los mismos niveles de muestreo de ambas épocas. Verticalmente, la mayor concentración de sifonóforos se observó en los 30 m más superficiales por lo que, con el fin de definir las variables medioambientales que afectan los cambios en la abundancia del grupo, se aplicó el método estadístico Árbol de Regresión en los datos integrados de esta capa. Así, la variable de respuesta fue la biomasa de sifonóforos y las variables de predicción fueron: temperatura, salinidad, distancia a la costa y biomasa zooplanctónica. La distancia a la costa, la disponibilidad de alimento y la temperatura fueron los principales factores que influyen en la distribución de los sifonóforos. Se identificaron 23 especies de sifonóforos, de las cuales *Diphyes dispar*, *Agalma okeni* y *Abylopsis eschscholtzi* fueron las más abundantes y constituyeron el 51% del total. *Enneagonum hyalinum* y *D. dispar* se distribuyeron en toda la zona de estudio y en un amplio intervalo de salinidades.

La definición de grupos de localidades de muestreo basados en la composición y abundancia de las especies de sifonóforos se hizo mediante el índice de Disimilitud Bray – Curtis, a partir del cual se identificaron dos asociaciones denominadas ‘interna’ y ‘externa’ localizadas en aguas sobre las plataformas interna y externa, respectivamente. Los factores más importantes en la distribución y composición de estas asociaciones fueron la salinidad y la disponibilidad de alimento. Todas las especies se registraron en la ‘asociación externa’, y sólo la mitad de ellas, incluyendo las más abundantes, se encontraron en la ‘interna’. La asociación ‘interna’ registró los menores valores de abundancia promedio y riqueza de especies, lo que indica que sólo pocas especies son capaces de sobrevivir en condiciones extremas de salinidad ( $> 37$  o  $< 35.5$  ups).

## INTRODUCCIÓN

Los sifonóforos son organismos marinos coloniales que se distribuyen en todos los mares del mundo y a distintos niveles batimétricos. Al pasar todo su ciclo de vida dentro del plancton, estos animales forman parte del holoplancton y por su tamaño constituyen parte del macro y megaplancton. Debido a la cantidad de agua corporal que contienen, estos animales forman parte de los llamados organismos gelatinosos (Hyman, 1940). Existen cerca de 160 especies registradas, la mayoría de ellas son de hábitos tropicales (Alvariño, 1970, 1981; Pugh, 1999).

En la comunidad planctónica los sifonóforos se encuentran entre los grandes depredadores. Estos animales son estrictamente carnívoros (Biggs, 1976; Pugh, 1986), consumen copépodos, eufáusidos, decápodos, pterópodos, ctenóforos, hidromedusas, huevos y larvas de peces, siendo importantes depredadores de estos últimos (Alvariño, 1981). A su vez, los sifonóforos constituyen el alimento de otros organismos como la tortuga caguama (*Caretta caretta*) que ingiere los tentáculos de *Physalia physalis*, y las tortugas blanca (*Dermochelys coriacea*) y carey (*Eretmochelys imbricata*), en cuyos estómagos se han encontrado nematocistos de *Apolemia uvaria* (Hartog, 1980). Otros depredadores importantes de sifonóforos son los peces *Oxyporhamphus micropterus* y *Trachurus symmetricus*, así como otros sifonóforos, medusas, ctenóforos y estrellas de mar (Wangersky y Lane, 1960; Fraser, 1969; Biggs, 1976; Lauerman, 1998).

Debido a la limitada movilidad de los sifonóforos, varios autores (Moore, 1949; Vasiliev, 1974; Alvariño, 1971, 1981; Margulis, 1972) señalan que estos animales pueden ser denominados ‘indicadores’ de corrientes, de masas de agua, o de ciertas condiciones oceanográficas. Margulis (1972), en un estudio zoogeográfico realizado en el Atlántico, clasifica a los sifonóforos en especies boreales, tropicales y ecuatoriales, dependiendo de su afinidad con las masas de agua. En una investigación referente a las aguas de California, Alvariño (1977) consideró que la distribución de estos organismos más bien está vinculada con ciertas isotermas oceánicas. A escalas espaciales menores, o bien, en condiciones hidrológicas muy homogéneas, se ha establecido que los factores biológicos, como la productividad o las preferencias alimentarias, tienen un efecto más inmediato en la distribución de los sifonóforos (Margulis, 1972; Mackie *et al.*, 1987).

A pesar de ser muy escasas, las investigaciones sobre la distribución vertical de los sifonóforos, y de las asociaciones de estos animales, han dado a la luz nuevos conocimientos acerca de los factores que influyen en su distribución. Así, Pugh (1977, 1999) señala que la distribución de los sifonóforos en la columna de agua puede estar relacionada con las migraciones día-noche, pero no con cambios en la intensidad de luz, sino más bien como una respuesta secundaria iniciada, por ejemplo, por las migraciones de otros grupos que forman parte de su dieta, entre ellos los copépodos y ostrácodos, los cuales presentan patrones migracionales semejantes a los de los sifonóforos. Silguero y Robison (2000) sugirieron que, en la Bahía Monterey, la distribución vertical de los sifonóforos varía estacionalmente dependiendo de los procesos de surgencia. Refiriendo a las asociaciones, Gasca (1999) y Thibault-Botha *et al.* (2004) encontraron que la distancia a la costa, las grandes corrientes oceánicas y los procesos de surgencia, son factores determinantes en la distribución de los sifonóforos.

A pesar de la alta productividad primaria y secundaria que caracteriza al sur del Golfo de México (Flores-Coto *et al.*, 1988; Okolodkov, 2003), las investigaciones concernientes a los aspectos ecológicos de los organismos planctónicos, en especial de los sifonóforos, son escasas. La mayor parte de ellas se cieren sobre el análisis de su distribución y abundancia. Así, Gasca (1993) y Alba-Hurtado (2001), analizando aguas neríticas y oceánicas de la región, encontraron que la mayor biomasa de sifonóforos se localiza sobre aguas de la plataforma, aunque con una menor diversidad; Gasca (1998) analizó la distribución de 33 especies en la región y Gasca (1999) identificó los principales fenómenos físicos que influyen en la definición y distribución de las asociaciones de sifonóforos. Para continuar con esta importante línea de investigación, el presente trabajo analiza a la comunidad de sifonóforos recolectada en seis distintos estratos con redes apertura-cierre en el sur del Golfo de México, planteando los objetivos siguientes:

## **OBJETIVO GENERAL**

Analizar la composición, la distribución y las principales asociaciones de sifonóforos en la zona nerítica del sur del Golfo de México (sistema Grijalva-Usumacinta) en relación con ciertas características ambientales, en dos épocas del año (abril y octubre, 2001).

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Cuantificar la biomasa zooplanctónica y analizar su distribución en el área de estudio.
- Estimar la abundancia de sifonóforos mediante el método de volumen desplazado y analizar su distribución horizontal y vertical.
- Determinar la composición específica de los sifonóforos recolectados durante dos temporadas del año.
- Analizar la distribución vertical y horizontal de las especies de sifonóforos en la zona de estudio.
- Analizar la distribución de sifonóforos con relación a ciertas características ambientales (temperatura, salinidad, distancia a la costa y biomasa zooplanctónica).
- Determinar las asociaciones de sifonóforos en la zona de estudio.
- Comparar en términos de composición, diversidad y abundancia, las asociaciones de sifonóforos identificadas.

## ANTECEDENTES

Entre los estudios pioneros acerca de los sifonóforos destacan aquél de Bigelow (1931), quien identificó 33 especies de sifonóforos recolectados durante la expedición oceanográfica “Arcturus” en aguas del Atlántico, el de Sears (1954) quien presentó una revisión de la familia Abylidae, incluyendo en ella 20 especies recolectadas en la expedición oceanográfica “Dana” alrededor del mundo y el de Totton y Bargmann (1965), quienes realizaron un listado descriptivo de 132 especies a partir de diversas colecciones.

Debido a los problemas inherentes al propio muestreo, la región del océano más explorada es la epipelágica. No obstante, las investigaciones realizadas no son suficientes para comprender la dinámica de este diverso grupo. El número de especies registradas en México es de 89; sin embargo, varias de ellas tienen problemas taxonómicos por lo que ese número no es exacto (Gasca, 2002). En el Pacífico mexicano y en el Golfo de México el número de especies registradas es similar (73 y 72, respectivamente), en tanto que en el Caribe mexicano, el número (42) es considerablemente menor (Gasca, 2002).

En el Golfo de México, las investigaciones sobre sifonóforos comenzaron hace más de medio siglo. Moore (1953) describió la distribución vertical, variaciones estacionales, migraciones diarias y ciclos de alternancia de generaciones de varias especies recolectadas durante 18 meses en la Corriente de Florida. En la década de los setenta, Alvariño (1972) estudió la distribución y abundancia de varias especies de sifonóforos recolectadas en el Golfo de México, Caribe y Pacífico, y Vasiliev (1974) analizó la distribución horizontal y vertical de 22 especies de sifonóforos recolectadas durante dos estaciones del año en el Golfo de México. Posteriormente, Gasca (1993, 1999) y Alba-Hurtado (2001), analizaron la distribución horizontal de estos animales en aguas neríticas y oceánicas del sur del Golfo. Recientemente, el estudio de las relaciones entre las condiciones ambientales y los sifonóforos, se ha hecho a nivel de grupos de especies, esto es, de sus asociaciones. En el Golfo de México, Gasca (1999) encontró que la distribución a mesoescala de las comunidades de sifonóforos está influida por las surgencias, los giros oceánicos, las corrientes y la distancia a la costa.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se sitúa entre los paralelos 18° 29' y 19° 40' N, y los meridianos 92° 10' y 93° W, e incluye la zona de influencia del sistema Grijalva-Usumacinta, en aguas neríticas del sur del Golfo de México frente al estado de Tabasco (Fig. 1).

### **Clima y meteorología**

El clima es tropical con temperaturas superficiales que varían desde 29°C (verano) hasta 23°C (invierno) (Aldeco-Ramírez y Hernández, 1988). Una estación meteorológica situada en Veracruz indica que de abril a agosto los vientos provienen del este y tienen promedios mensuales de 11.16 a 18.71 km/h, mientras que de septiembre a marzo, los vientos provienen del norte y su promedio mensual fluctúa entre 23.04 y 29.16 km/h. En este periodo, es común la aparición de fuertes vientos (> 50 km/h) denominados “nortes” (Anónimo, 1999).

Se reconocen dos condiciones pluviométricas: la ‘época de lluvias’, de junio a octubre, caracterizada por valores promedio mensuales de 151.2 a 377.7 mm de precipitación pluvial, y la ‘época de sequía’, de noviembre a abril, con promedios mensuales de 12.5 a 66.0 mm (Anónimo, 1999).

### **Circulación y características hidrológicas**

Las aguas que penetran al Golfo provienen principalmente de las corrientes Surecuatorial y Norecuatorial del Océano Atlántico, las cuales pasan a través del Mar Caribe y luego por el Canal de Yucatán, y se dividen en tres vertientes. La mayor parte de esta corriente va al Estrecho de Florida, otra parte menor va hacia la desembocadura del Mississippi, y una tercera parte baja hacia la Bahía de Campeche (Leipper, 1970; Cooper *et al.*, 1990). La circulación en el área de estudio es predominantemente ciclónica, sin embargo durante otoño-invierno, en el sur de la Bahía de Campeche, el choque entre corrientes contrarias cercanas a la costa cambia la dinámica habitual, promoviendo una mezcla vertical en las capas superiores lo que genera un gran transporte hacia la plataforma externa (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Las descargas fluviales, así como la presencia de vientos provenientes de distintas direcciones provocan que en el Golfo de México existan zonas de ascenso y descenso de aguas. En la zona nerítica influida por la descarga de aguas continentales, la temperatura y la salinidad son muy variables y el contenido de nutrientes es muy alto (Gordon, 1967; Okolodkov, 2003), lo que hacen de la región un área muy productiva.

El Grijalva-Usumacinta es el sistema fluvial más importante del sur del Golfo de México. El aporte de agua continental hacia la zona nerítica adyacente corresponde a  $7 - 10 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$  de julio a noviembre, y  $1.6 - 4 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{mes}$  de diciembre a junio (Czitrom *et al.*, 1986). Estas descargas inducen a la formación de un frente oceánico restringido a la capa superficial del océano, pero persistente todo el año, aun después del paso de los fuertes “Nortes” (Czitrom *et al.*, 1986; Monreal-Gómez *et al.*, 1992).

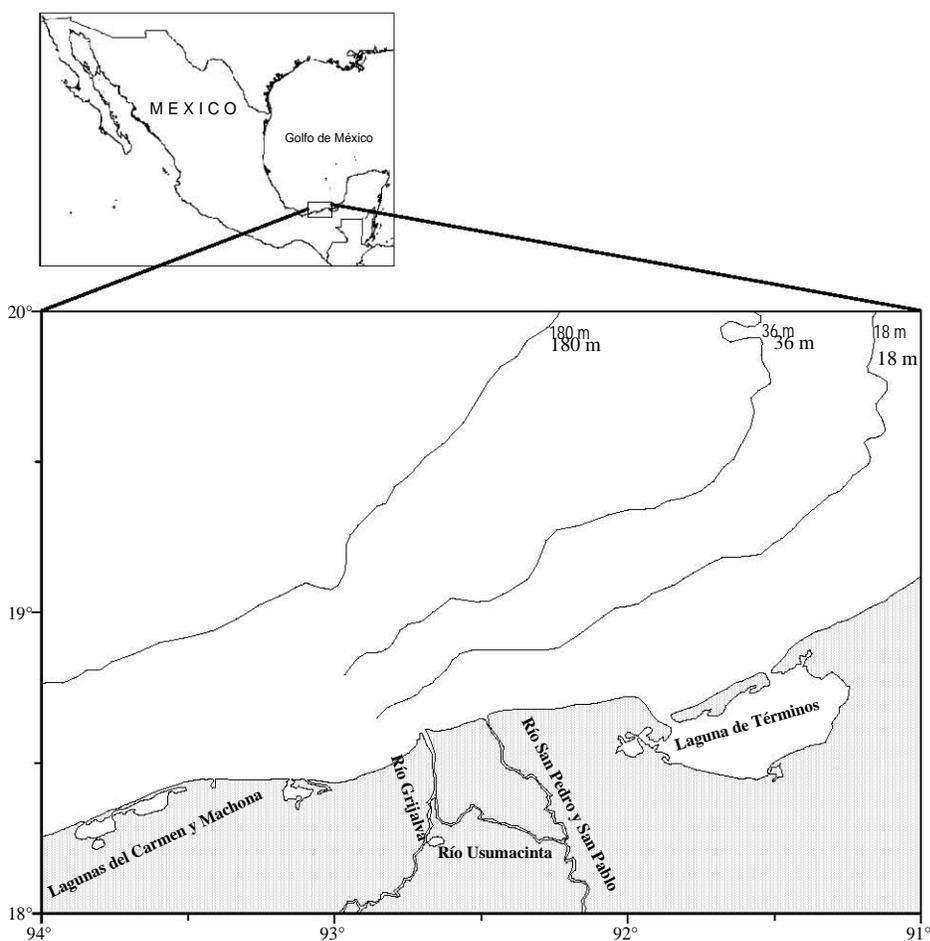


Figura 1. Localización del área de estudio

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Fase de campo**

Las muestras de plancton analizadas en este estudio se recolectaron a bordo del B/O Justo Sierra, durante dos campañas oceanográficas (PROMEBIO IV y PROMEBIO V) efectuadas dentro del proyecto de investigación “Procesos Oceánicos y Mecanismos de Producción Biológica en el Sur del Golfo de México”. Estas campañas se realizaron frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta del 19 al 29 de abril, y del 10 al 20 de octubre del 2001, respectivamente.

En cada campaña se tomaron 76 y 73 muestras respectivamente distribuidas en 45 estaciones de muestreo (Fig. 2), utilizando redes de apertura-cierre de 75 cm de diámetro de boca y 500  $\mu\text{m}$  de apertura de malla. En cada estación oceanográfica, las recolectas se hicieron en cinco transectos perpendiculares a diferentes niveles en la columna de agua, dependiendo de la batimetría. Los niveles muestreados fueron 0-10, 10-20, 20-30, 40-60, 60-80 y 80-100 m. Los arrastres fueron circulares y tuvieron una duración de 10-15 minutos. A cada red se le colocó un flujómetro previamente calibrado, a fin de estimar el volumen de agua filtrado. Las muestras obtenidas fueron fijadas en formol al 4% y neutralizadas con borato de sodio. Posteriormente las muestras se conservaron en alcohol al 70%.

En cada estación de muestreo se tomaron datos de salinidad y temperatura de la columna de agua con ayuda de una sonda CTD.

### **Fase de laboratorio y gabinete**

Previo a la determinación de la biomasa zooplanctónica, de cada muestra se separó la totalidad de sifonóforos presentes para su posterior identificación. La biomasa zooplanctónica se cuantificó por el método de peso húmedo. Para eso se sometió cada muestra a un sistema de vacío a fin de extraer el líquido intersticial. Dicho sistema está compuesto por una bomba de vacío, un matraz Kitasato, un embudo Buchner y papel filtro de poro mediano (Zavala-García y Flores-Coto, 1989). El proceso terminó cuando el goteo del líquido extraído alcanzó un intervalo de 15 segundos (Houde y Chitty, 1976). Los datos de biomasa zooplanctónica fueron expresados en  $\text{g}/100 \text{ m}^3$ .

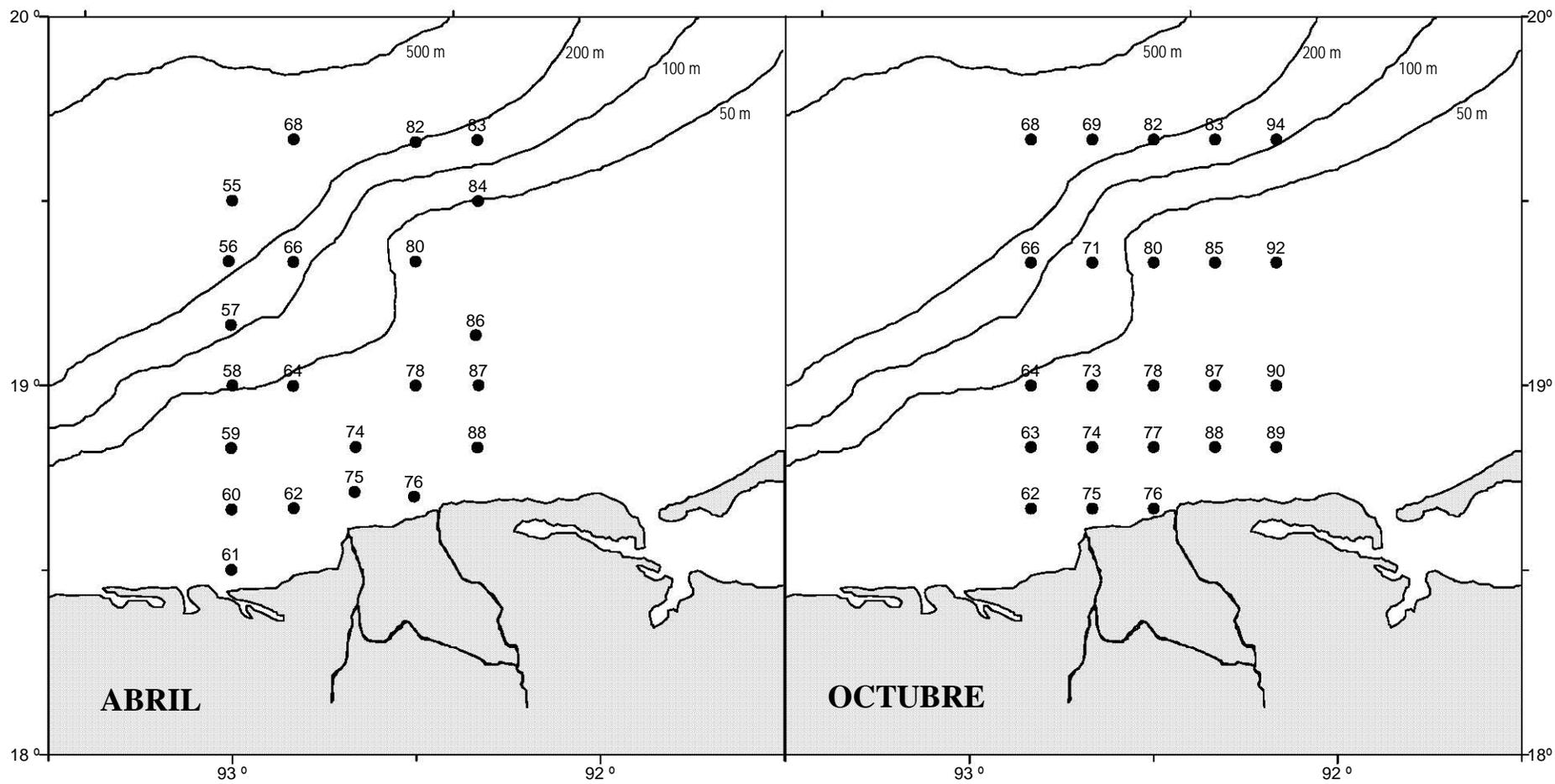


Figura 2. Estaciones de muestreo efectuadas durante las campañas oceanográficas en abril (PROMEBIO IV) y octubre (PROMEBIO V) del 2001.

Para la identificación específica de los sifonóforos se utilizó literatura especializada (Sears, 1954; Totton, 1954; Totton y Bargmann, 1965; Trègouboff y Rose, 1957; Alvariño, 1971; Daniel, 1974; Carré, 1979). Debido a la dificultad inherente que existe para estimar la abundancia de organismos coloniales, la evaluación cuantitativa de sifonóforos se hizo mediante el método de volumen desplazado. Para esto se utilizó una probeta de 10 ml llena de agua hasta un volumen conocido. Los sifonóforos se filtraron utilizando una malla de 333  $\mu\text{m}$  y se colocaron dentro de la probeta para evaluar el volumen desplazado y obtener así los valores de biomasa expresados como mL/100 m<sup>3</sup>. La información generada de este estudio fue almacenada en una base de datos a fin de facilitar su manipulación.

Las comparaciones entre medias de algún parámetro (biomasa zoopláctónica, biomasa de sifonóforos, abundancia de las especies) se hicieron mediante pruebas de hipótesis. Si el parámetro en cuestión cumplía con los dos principios básicos para el uso de estadística paramétrica (normalidad y homocedasticidad), se utilizó la prueba de *t* para comparar las medias. La normalidad de los parámetros se probó mediante la prueba de Kolmogorov, y la homocedaticidad, mediante la prueba de Levene. Si alguna variable no cumplía con alguno de los supuestos, los datos se transformaron (logaritmos, raíces cuadradas o cuartas), con el fin de acercar su distribución a una normal y homogeneizar sus varianzas (Zar, 1996). En el caso en que los datos siguieran sin cumplir con los supuestos establecidos, se aplicó una prueba de estadística no paramétrica, esto es, la prueba de Mann-Whitney, para la comparación de medias.

A fin de definir las variables que influyen en la distribución y abundancia de los sifonóforos, se utilizó el método estadístico Árbol de Regresión, también llamado Tree, que de acuerdo con Breiman *et al.* (1984) y Clark y Pregibon (1992), es útil para analizar datos ecológicos que no se comportan linealmente. Este método se basa en la división de los datos de la variable dependiente buscando homogeneidad y exclusión a la vez que usa combinaciones de las variables independientes. De esta forma, el árbol separa los datos en “mayor que” y “menor que” utilizando un algoritmo. Finalmente, el árbol presenta nodos lo más homogéneos posible, los cuales buscan definir las variables o los factores medioambientales que afectan los cambios en la abundancia de sifonóforos. El software utilizado en este proceso fue S-PLUS 2000. Las matrices de datos incluyeron distintas variables de las cuales sus valores representan el promedio integrado de 0 a 30 m de profundidad, esto es:

$$\bar{P}_{30} = \frac{1}{30} \int_0^{30} p(z) dz$$

donde,

$\bar{P}_{30}$  = promedio integrado a 30 metros de profundidad del parámetro en cuestión

$p(z)$  = parámetro (variable con la profundidad  $z$ )

La biomasa de sifonóforos se transformó como raíz cuarta y la biomasa zooplanctónica se transformó en logaritmo natural y raíz cuarta (abril y octubre, respectivamente) para aproximar a una distribución normal. Las variables de predicción, fueron: temperatura, salinidad, distancia a la costa y biomasa zooplanctónica. La variable de respuesta fue la biomasa de los sifonóforos.

La definición de grupos de localidades de muestreo basados en la composición y abundancia de las especies se hizo mediante un análisis cluster. Para ello se construyó, en cada época de muestreo, una matriz de datos que contenía la biomasa de las especies (mL/100m<sup>3</sup>) y las localidades de muestreo. La matriz correspondiente al mes de abril estuvo constituida por 18 especies y 76 localidades, mientras que en el mes de octubre, había 20 especies y 73 localidades. A fin de estandarizar sus varianzas, estos datos se transformaron como  $^4\sqrt{x}$  (abril) y  $^2\sqrt{x}$  (octubre). Posteriormente, se aplicó el Índice de Disimilitud Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957) a fin de generar matrices simétricas a partir de las cuales se elaboraron dendrogramas de afinidad entre localidades de muestreo. Este índice aplica mayor peso a las especies abundantes y está definido por:

$$D_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{j=1}^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde,

$D_{jk}$  = valor de similitud entre las muestras  $j$  y  $k$

$X_{ij}$  = valor de la especie  $i$  en la muestra  $j$

$X_{ik}$  = valor de la especie  $i$  en la muestra  $k$

$n$  = número de especies en las muestras  $j$  y  $k$

Después de identificar las principales asociaciones de sifonóforos, se analizaron en términos de diversidad mediante la estimación de la riqueza por especie e Índice de Shannon-Wiener, el cual constituye una medida de las diferentes interacciones que pueden darse entre los organismos (Krebs, 1978) e indica que tan diversa es una comunidad con respecto a otra, y esta definido por:

$$H' = - \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

donde,

$H'$  = Índice de diversidad expresado en bits/individuo

$n_i$  = número de individuos de la  $i$ -ésima especie en una colección

$N$  = número total de individuos en la colección

$s$  = número total de especies

## RESULTADOS

### Hidrología

En general, las temperaturas más bajas y salinidades más altas se observaron durante la época de secas (abril). Así, analizando los valores y planos horizontales a 10 y 70 m (Figs. 3 y 4), se observó que durante abril la temperatura osciló entre 20 y 26°C, en tanto que en octubre, fluctuó entre 23 y 28.5°C. Con respecto a la salinidad, los valores durante abril variaron de 36.3 a 36.75 ups (Fig. 3), mientras que en octubre, ésta fluctuó entre 33 y 36.3 ups (Fig. 4). Estas diferencias fueron más evidentes en la capa superior a 30 m, ya que el promedio integrado mostró que, durante abril, la temperatura varió entre 23.3 °C, cerca de la costa, hasta 26.1°C, sobre la plataforma externa. En octubre, aguas muy cálidas (27.5 a 28.6°C) se observaron sobre toda la plataforma (Fig. 5). En esta capa de 30 m, la salinidad durante abril varió entre 36.3 y 36.9 ups; en octubre, fue considerablemente menor, aumentando desde la costa (33.2 ups) hacia la plataforma externa (35.8 ups) (Fig. 5).

La capa de mezcla, definida en este estudio como la profundidad del inicio de la termoclina, mostró en general un mayor espesor durante octubre. Durante abril esta capa varió desde los 15 m cerca de la línea de costa hasta los 40 m sobre la plataforma externa (Fig. 6). En octubre, la capa de mezcla tuvo un espesor aproximado de 45 m sobre la plataforma media (Fig. 6).

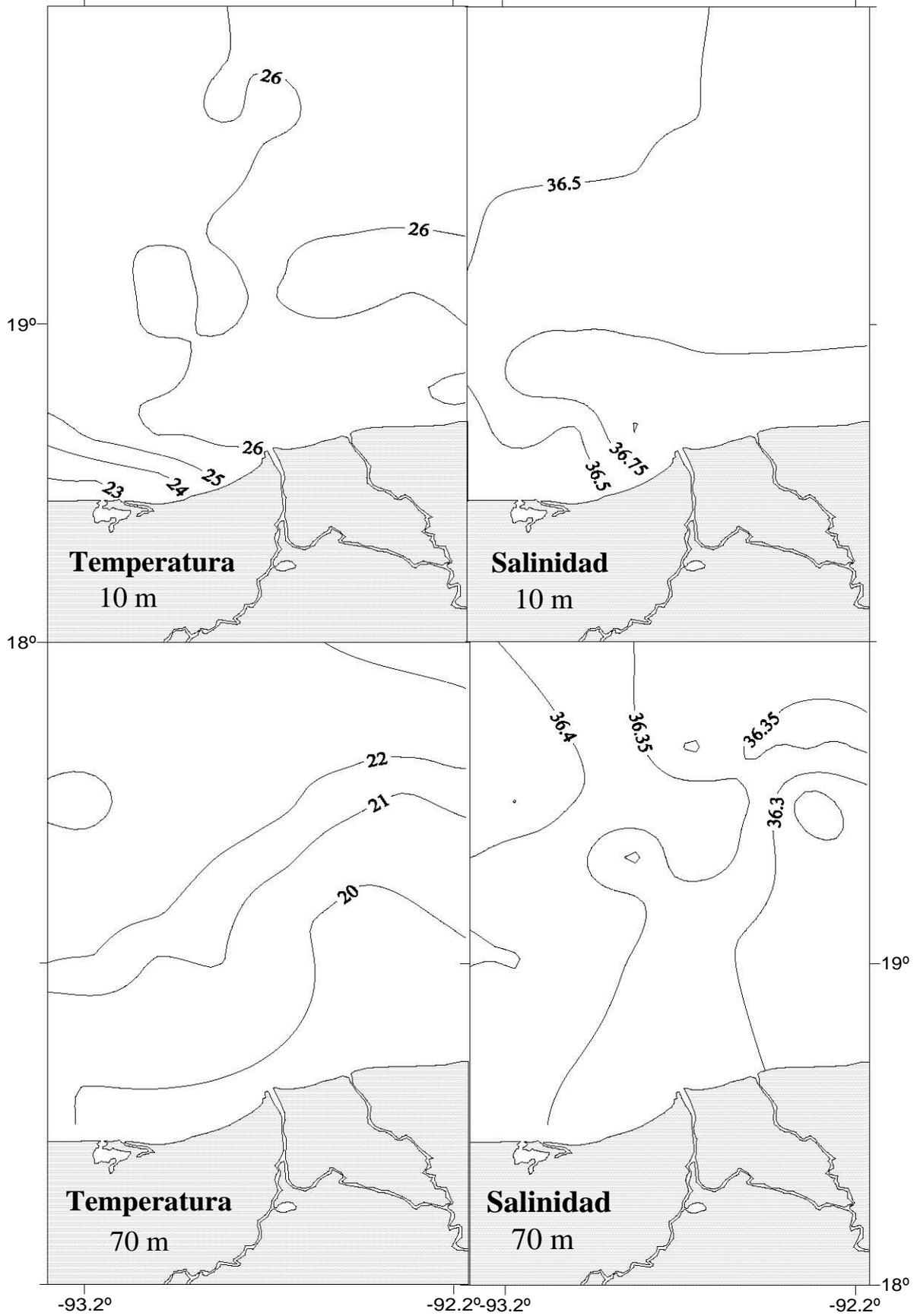


Figura 3. Registros de temperatura y salinidad en planos horizontales a 10 y 70 m de profundidad, en el mes de abril del 2001.

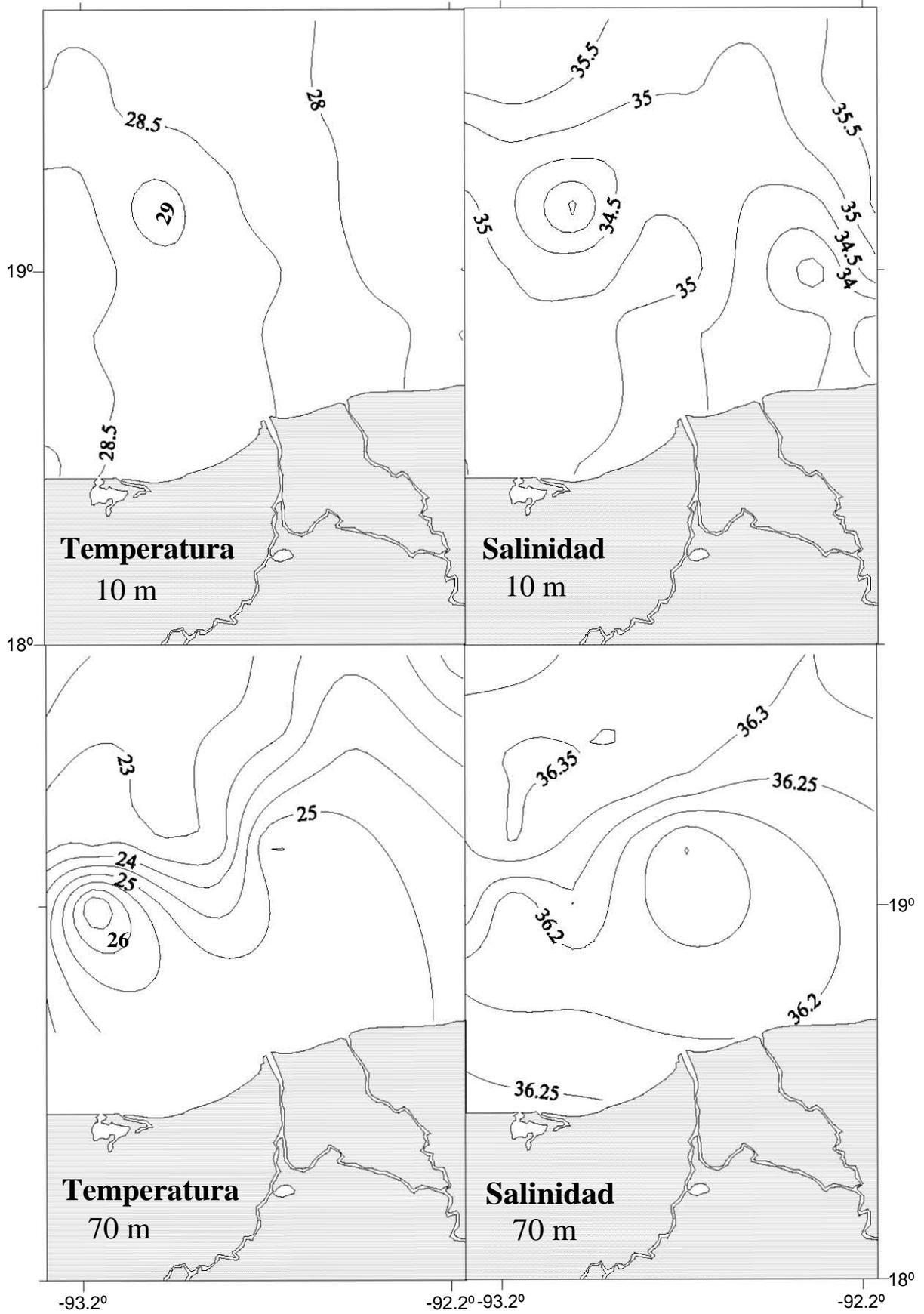


Figura 4. Registros de temperatura y salinidad en planos horizontales a 10 y 70 m de profundidad, en el mes de octubre del 2001.

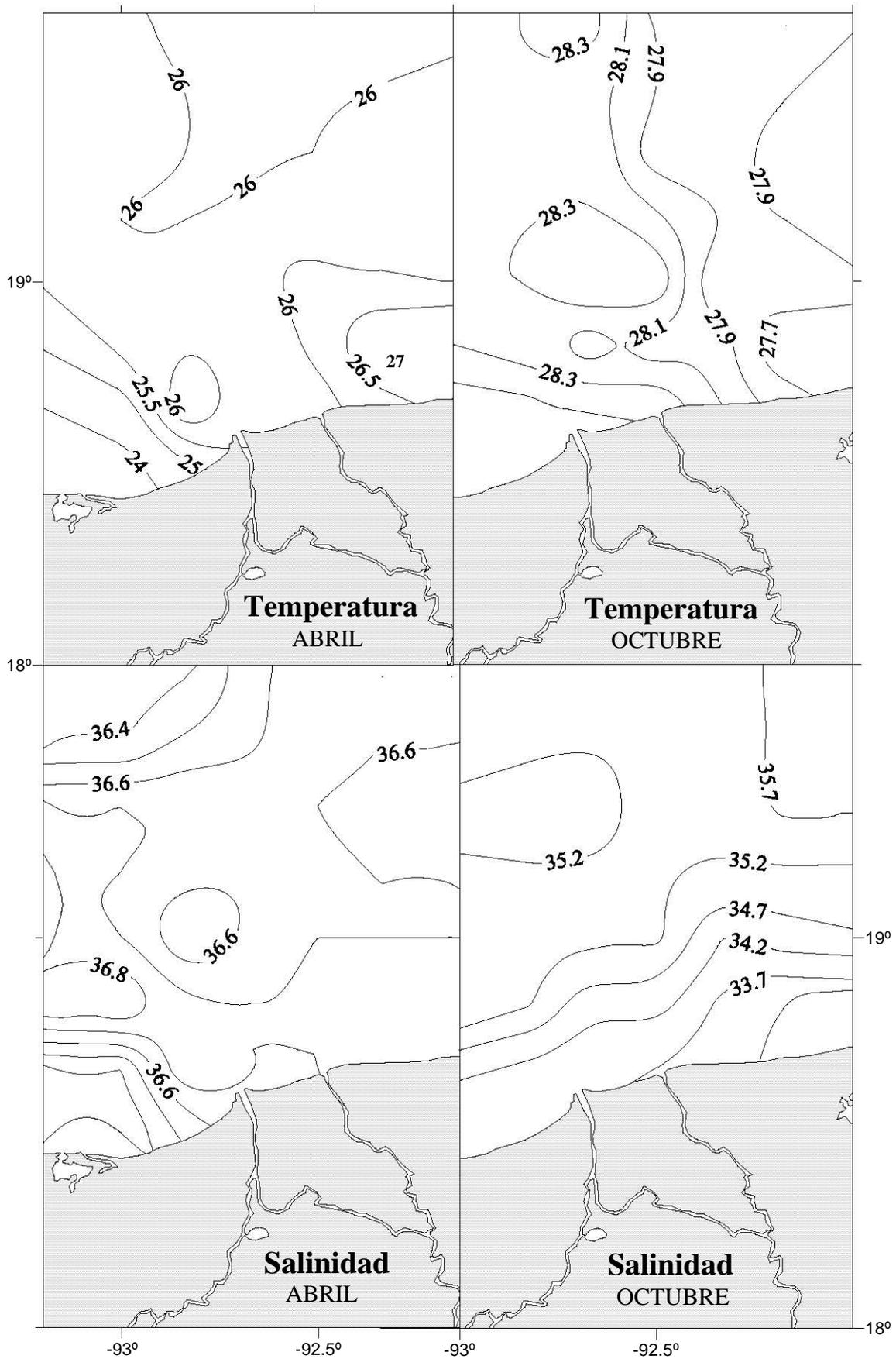


Figura 5. Promedios integrados de temperatura y salinidad en abril (PROMEBIO IV) y octubre (PROMEBIO V), en los primeros 30 m de profundidad.

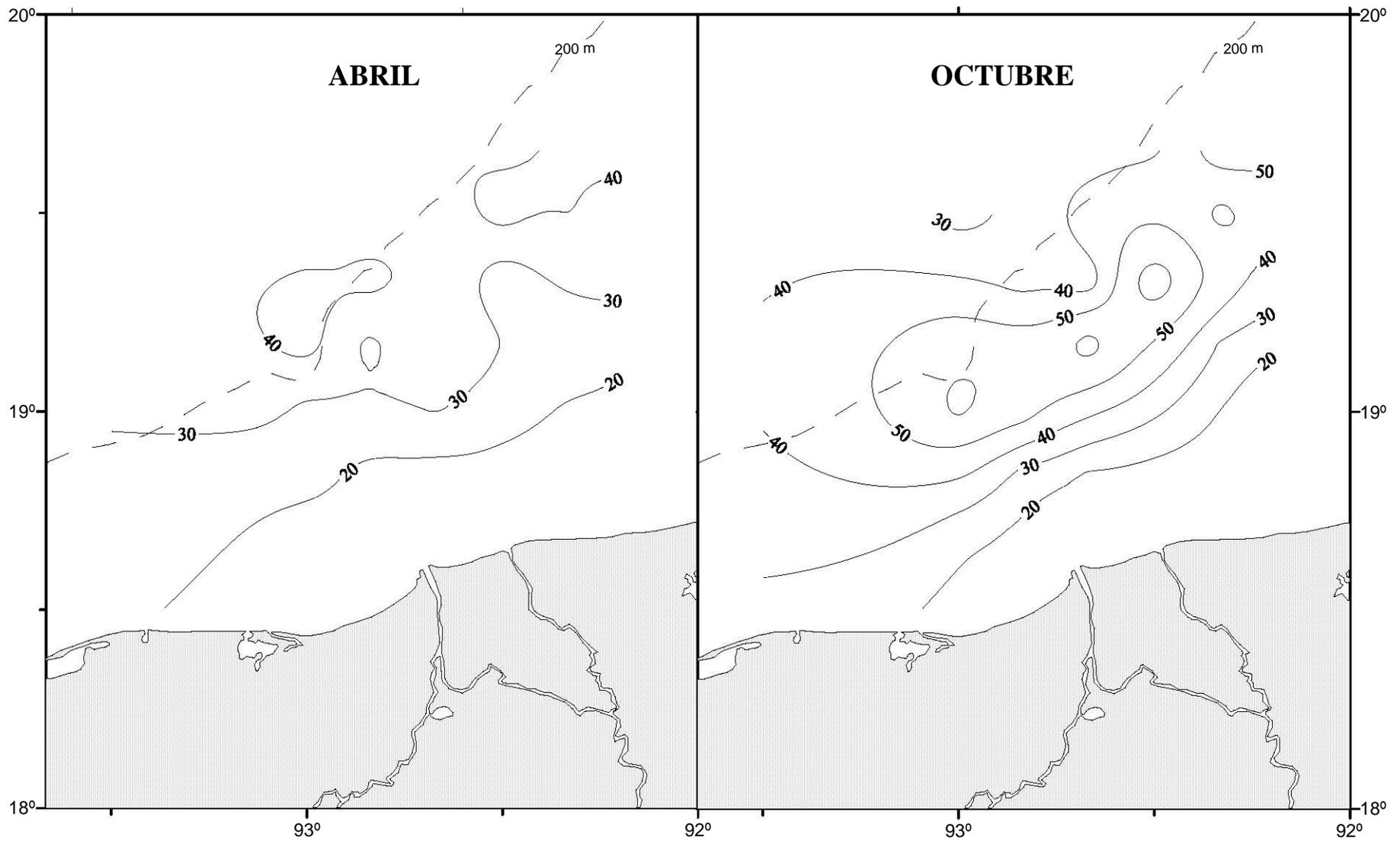


Figura 6. Representación de la profundidad de la termoclina en el sur del Golfo de México en abril y octubre del 2001.

### Biomasa zooplanctónica

En abril, los valores de biomasa zooplanctónica fluctuaron entre 0.47 y 17.44 g/100 m<sup>3</sup> (Fig. 7), mientras que en octubre éstos variaron entre 0.09 y 20.01 g/100 m<sup>3</sup>, en la sección de la columna de agua analizada (0-100 m) (Fig. 7). Un análisis comparativo entre los mismos niveles de muestreo de las dos épocas analizadas (Tabla 1), mostró que no hubo diferencias significativas (*t*-test, *p* > 0.05) entre ellos. Cabe señalar que los valores de biomasa zooplanctónica no son totales puesto que no incluye a la biomasa de sifonóforos.

Verticalmente, los valores mayores (> 6 g/100 m<sup>3</sup>) se localizaron, en general, en los tres niveles superficiales (0-30 m) (Fig. 7). Considerando los valores promedio por nivel, se observó que durante la época de secas (abril) el nivel uno (0-10 m) mostró el valor más alto, mientras que en la época de lluvias (octubre), éste se observó en el nivel dos (10-20 m) (Tabla 1).

Horizontalmente, a partir de promedios integrados en los primeros 30 m de profundidad, los valores más altos en abril se localizaron hacia la línea de costa un tanto orientados al occidente, mientras que en octubre, los valores mayores estuvieron dispersos sobre toda la plataforma, especialmente hacia el oriente (Fig. 8). Considerando valores promedio, no hubo diferencias significativas (*t*-test, *p* > 0.05) entre ambas épocas.

Tabla 1. Valores promedio  $\pm$  desviación estándar (n) de biomasa zooplanctónica (g/100m<sup>3</sup>) y de sifonóforos (mL/100 m<sup>3</sup>) durante dos épocas del año en el sur del Golfo de México.

Nivel	Estrato (m)	Abril 2001	Octubre 2001
<b>Biomasa zooplanctónica</b>			
1	0-10	5.54 $\pm$ 4.5 (22)	5.54 $\pm$ 4.8 (23)
2	10-20	3.78 $\pm$ 2.7 (16)	6.05 $\pm$ 4.0 (17)
3	20-30	3.74 $\pm$ 2.5 (12)	3.41 $\pm$ 3.5 (11)
4	40-60	3.20 $\pm$ 1.7 (10)	2.05 $\pm$ 1.5 (10)
5	60-80	3.47 $\pm$ 2.4 (9)	1.61 $\pm$ 1.6 (7)
6	80-100	2.24 $\pm$ 1.5 (7)	0.98 $\pm$ 0.6 (5)
<b>Biomasa de sifonóforos</b>			
1	0-10	0.66 $\pm$ 0.8 (22)	1.17 $\pm$ 1.4 (23)
2	10-20	1.17 $\pm$ 1.5 (16)	2.13 $\pm$ 2.3 (17)
3	20-30	1.26 $\pm$ 1.2 (12)	1.16 $\pm$ 1.3 (11)
4	40-60	0.50 $\pm$ 0.5 (10)	0.56 $\pm$ 0.4 (10)
5	60-80	0.52 $\pm$ 0.4 (9)	0.51 $\pm$ 0.4 (7)
6	80-100	0.23 $\pm$ 0.2 (7)	0.27 $\pm$ 0.3 (5)

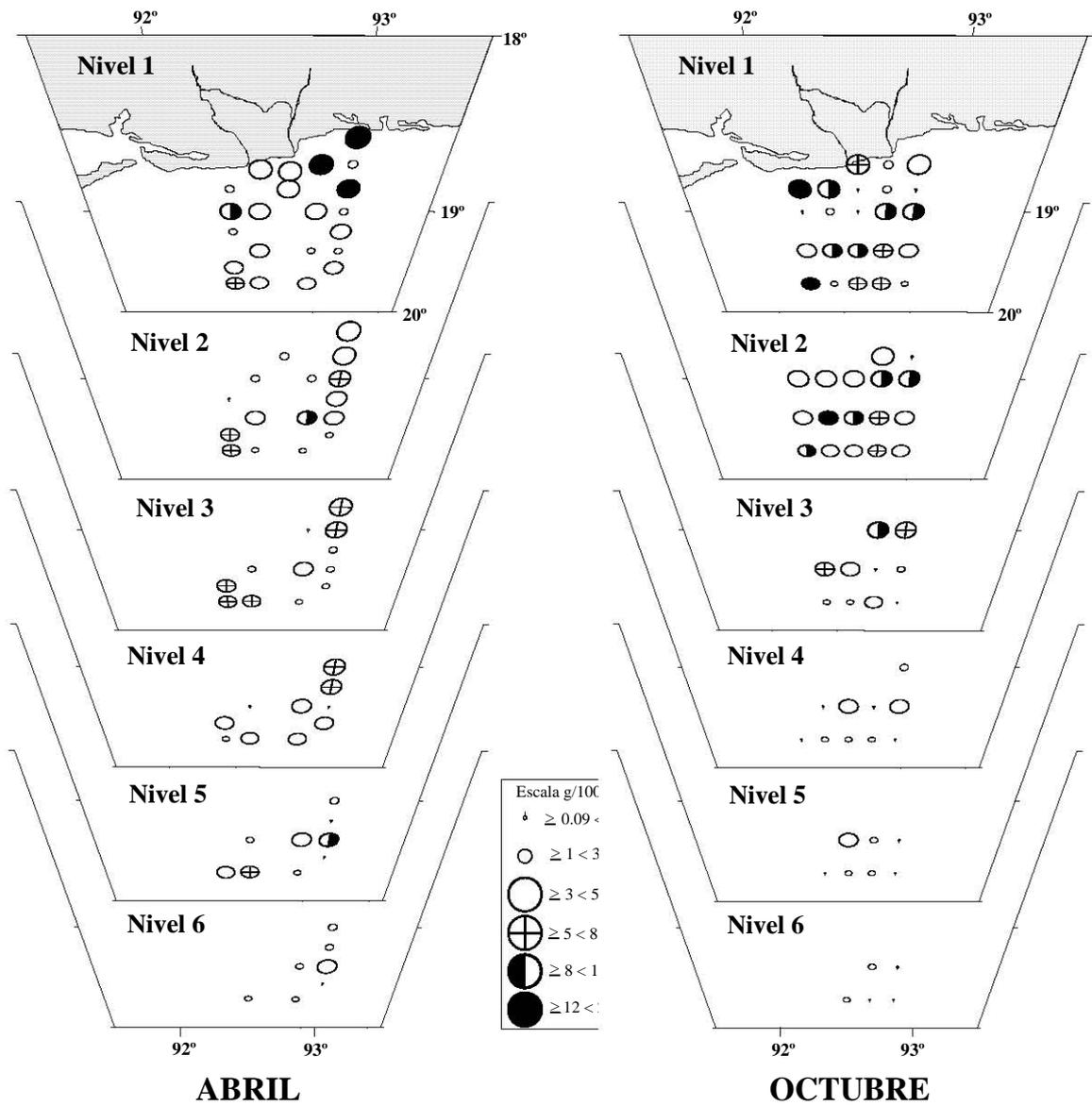


Figura 7. Distribución de biomasa zooplanctónica en abril y octubre del 2001.

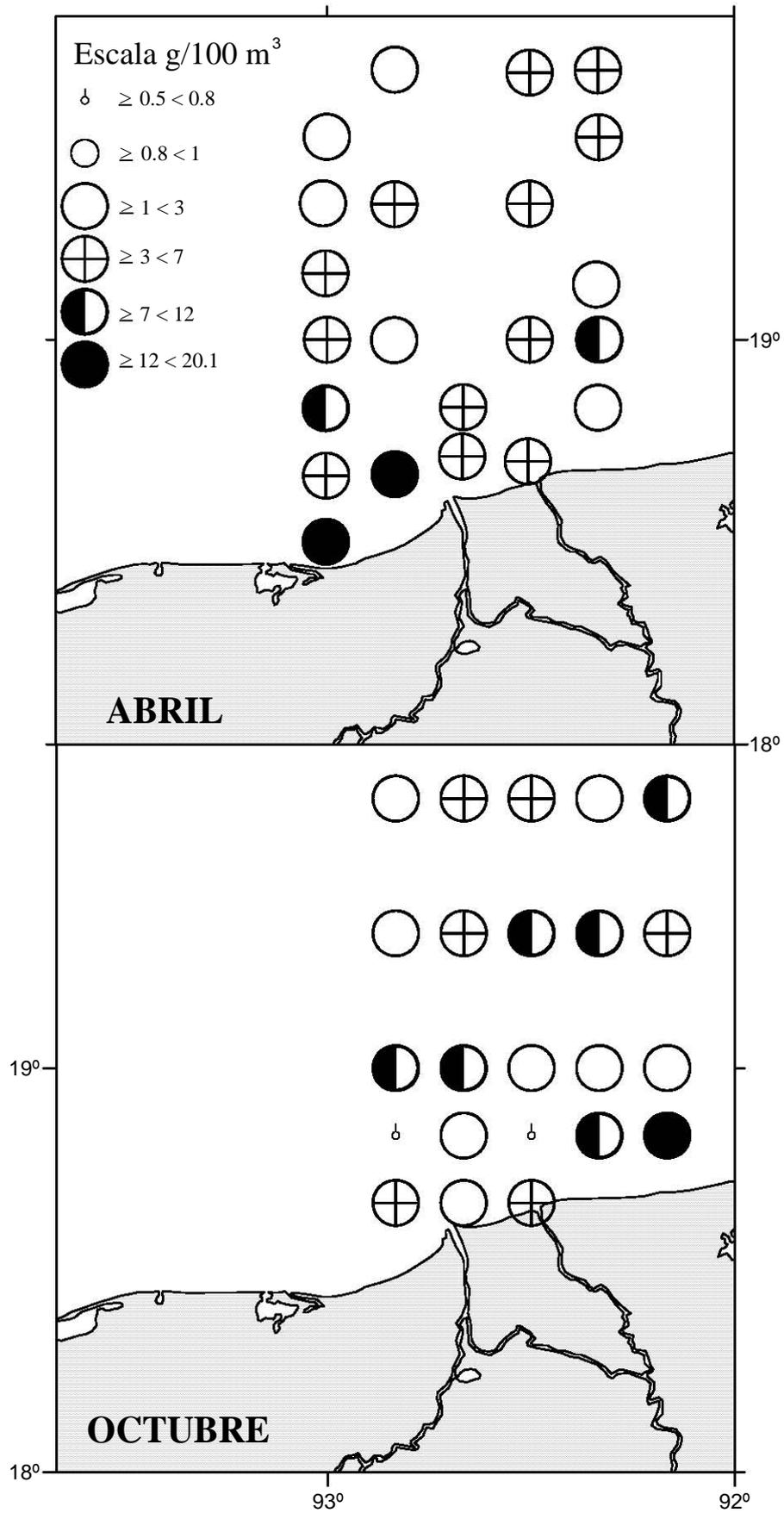


Figura 8. Distribución de biomasa zooplanctónica utilizando promedios integrados en los primeros 30 m de la columna de agua.

### **Biomasa de sifonóforos y su relación con las condiciones ambientales**

En abril, los valores de biomasa de sifonóforos fluctuaron entre 0 y 5.22 mL/100 m<sup>3</sup> (Fig. 9), mientras que en octubre, los valores variaron de 0 a 7.39 mL/100 m<sup>3</sup>, en la capa de los 100 m (Fig. 9). Al comparar los estratos equivalentes de las dos épocas (Tabla 1), se observó que ningún nivel mostró diferencias significativas (*t*-test, *p* > 0.05).

Verticalmente, los valores mayores a 1 mL/100 m<sup>3</sup> se localizaron esencialmente en los primeros 30 m de profundidad (Fig. 9). Los promedios más altos por estrato se observaron en los niveles dos y tres (10 a 30 m) durante abril, en tanto que en octubre, se localizaron en los tres primeros niveles (0 a 30 m) (Tabla 1).

Horizontalmente, a partir de promedios integrados en los primeros 30 m de la columna de agua, los valores más altos (> 0.9 mL/100 m<sup>3</sup>) en abril se localizaron sobre la plataforma media, especialmente al occidente de la zona de estudio. En octubre, las biomásas más altas se distribuyeron principalmente sobre aguas de las plataformas media y externa (Fig. 10). Los valores promedio no mostraron diferencias significativas (*t*-test, *p* > 0.05) entre las épocas.

Debido a que las mayores biomásas de sifonóforos se observaron en los primeros 30 m de profundidad, los Árboles de Regresión se aplicaron a los promedios integrados en esta capa, utilizando como variable de respuesta a la propia biomasa de sifonóforos (transformada en log), y como variables de predicción a la temperatura, la salinidad, la distancia a la costa y la biomasa zooplanctónica (transformada en log). En abril, este análisis señaló a la distancia a la costa como el factor primordial que afecta la distribución de los sifonóforos, seguida de la biomasa zooplanctónica (Fig. 11A). El análisis separó a estaciones muy costeras (< 22.4 km de distancia a la costa), caracterizadas por baja abundancia de sifonóforos, del resto de las estaciones. A su vez, el grupo de estaciones lejano a la costa (> 22.4 km) fue subdividido, señalando a la biomasa zooplanctónica como la variable de predicción más importante (Fig. 11B).

En octubre, la distancia a la costa fue asimismo el factor determinante en la separación de altos (a más de 41.4 km) y bajos valores de biomasa de sifonóforos. La temperatura resultó ser también un factor importante en niveles inferiores de la jerarquía de este análisis (Fig. 12A). El resultado de ello fue la división de la zona de estudio en grupos esencialmente paralelos a la línea de costa, en donde los valores más altos de sifonóforos se registraron en el grupo comprendido entre los 41.4 y 78.5 km de distancia a la costa (Fig. 12B).

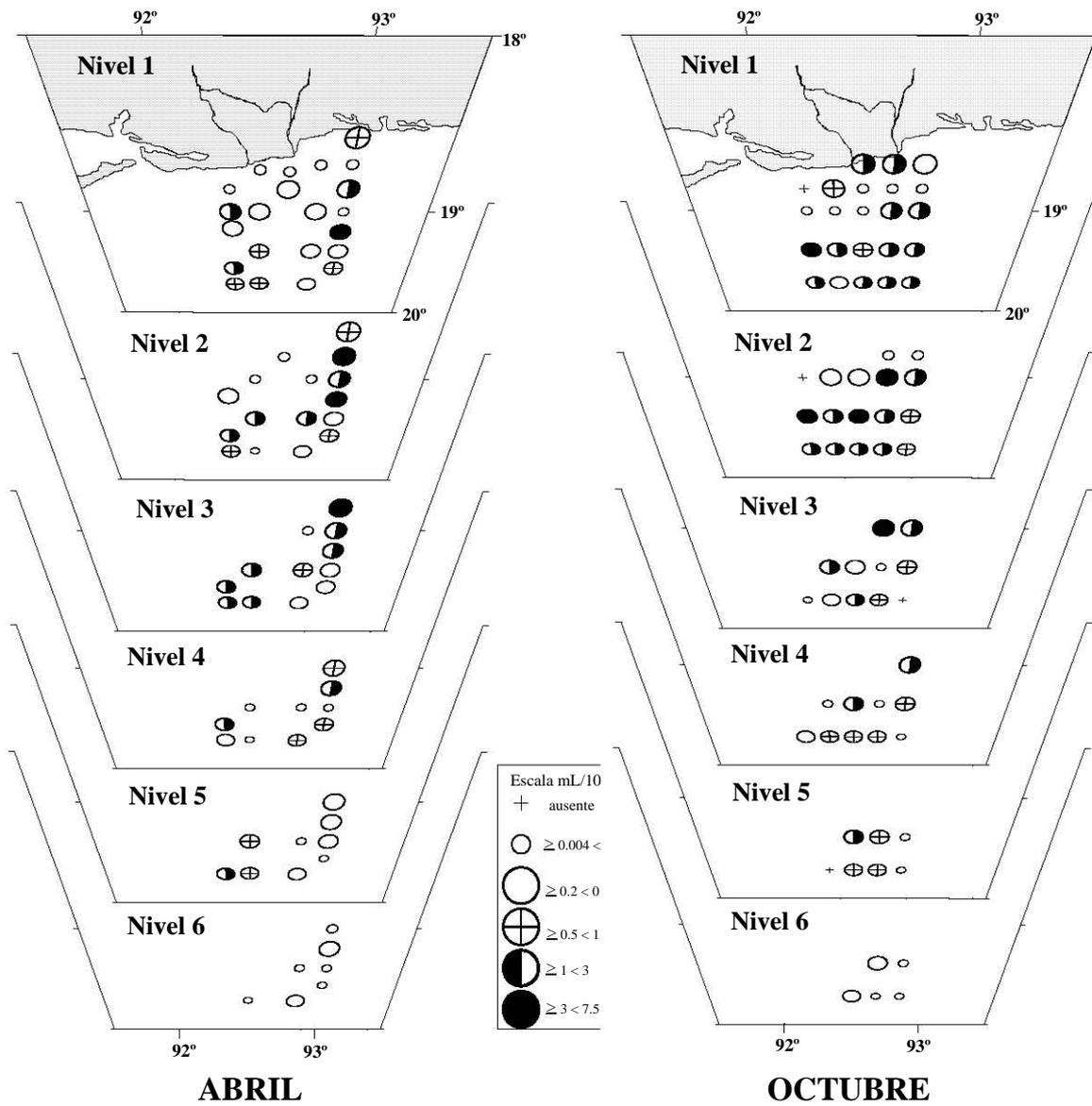


Figura 9. Distribución de biomasa de sifonóforos en abril y octubre del 2001.

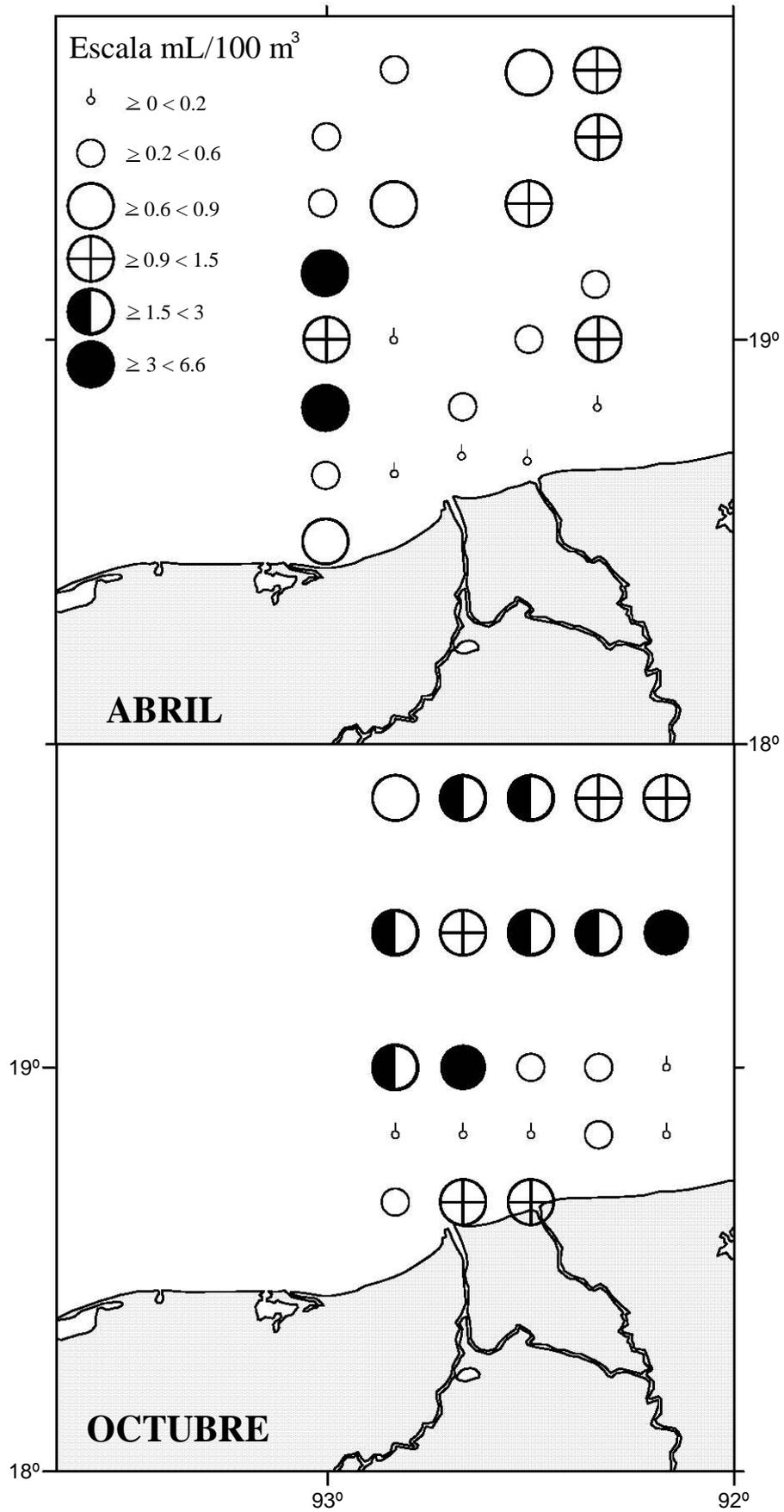


Figura 10. Distribución de biomasa se sifonóforos utilizando promedios integrados en los primeros 30 m de la columna de agua.

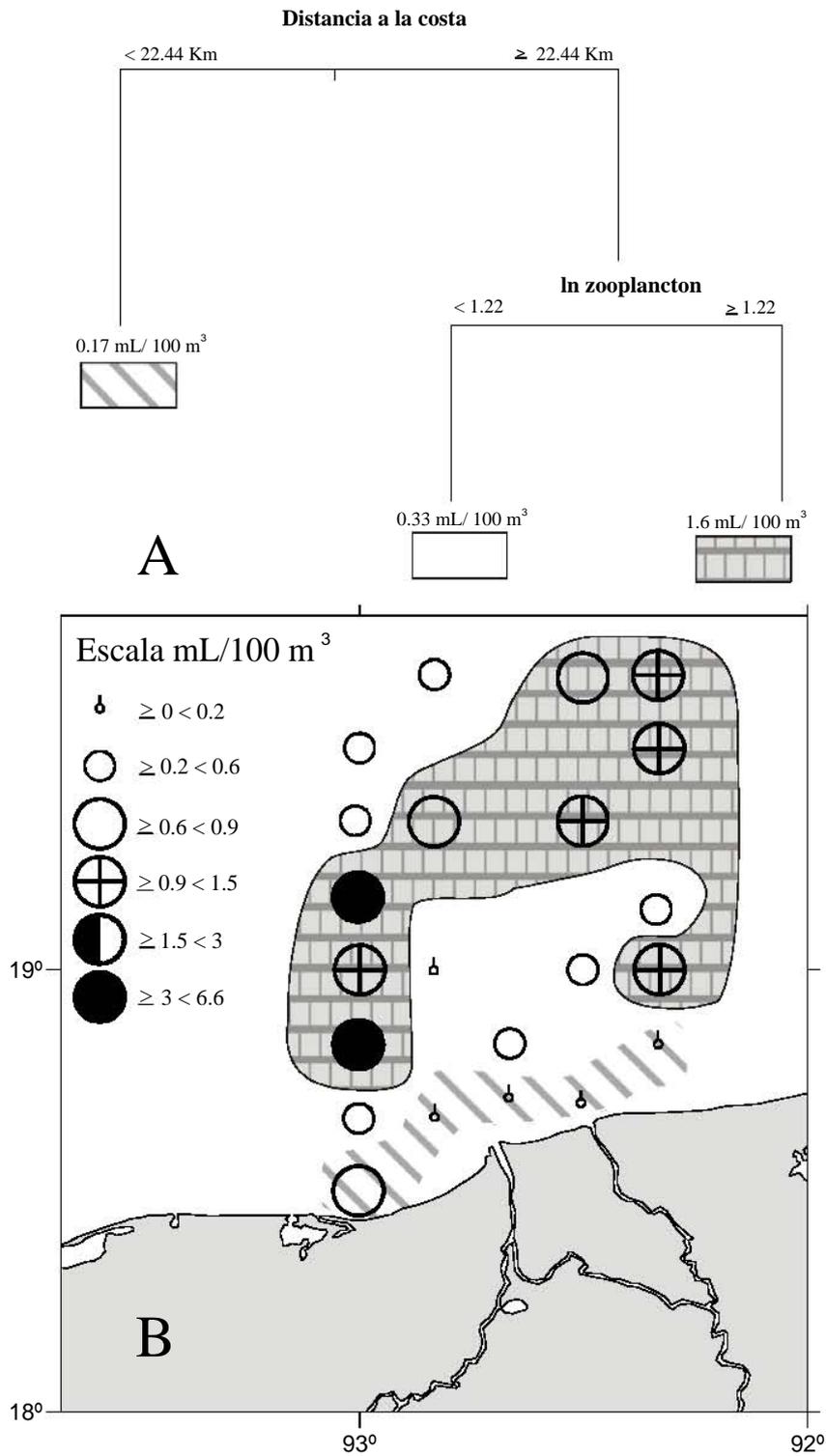


Figura 11. **A.** Análisis de Árbol de Regresión aplicado a la biomasa de sifonóforos como variable de respuesta, y temperatura, salinidad, distancia a la costa y biomasa zooplanctónica como variables de predicción, en abril del 2001. Los valores en el último nivel de la rama representan la biomasa promedio de sifonóforos en el grupo. **B.** Localización de los grupos.

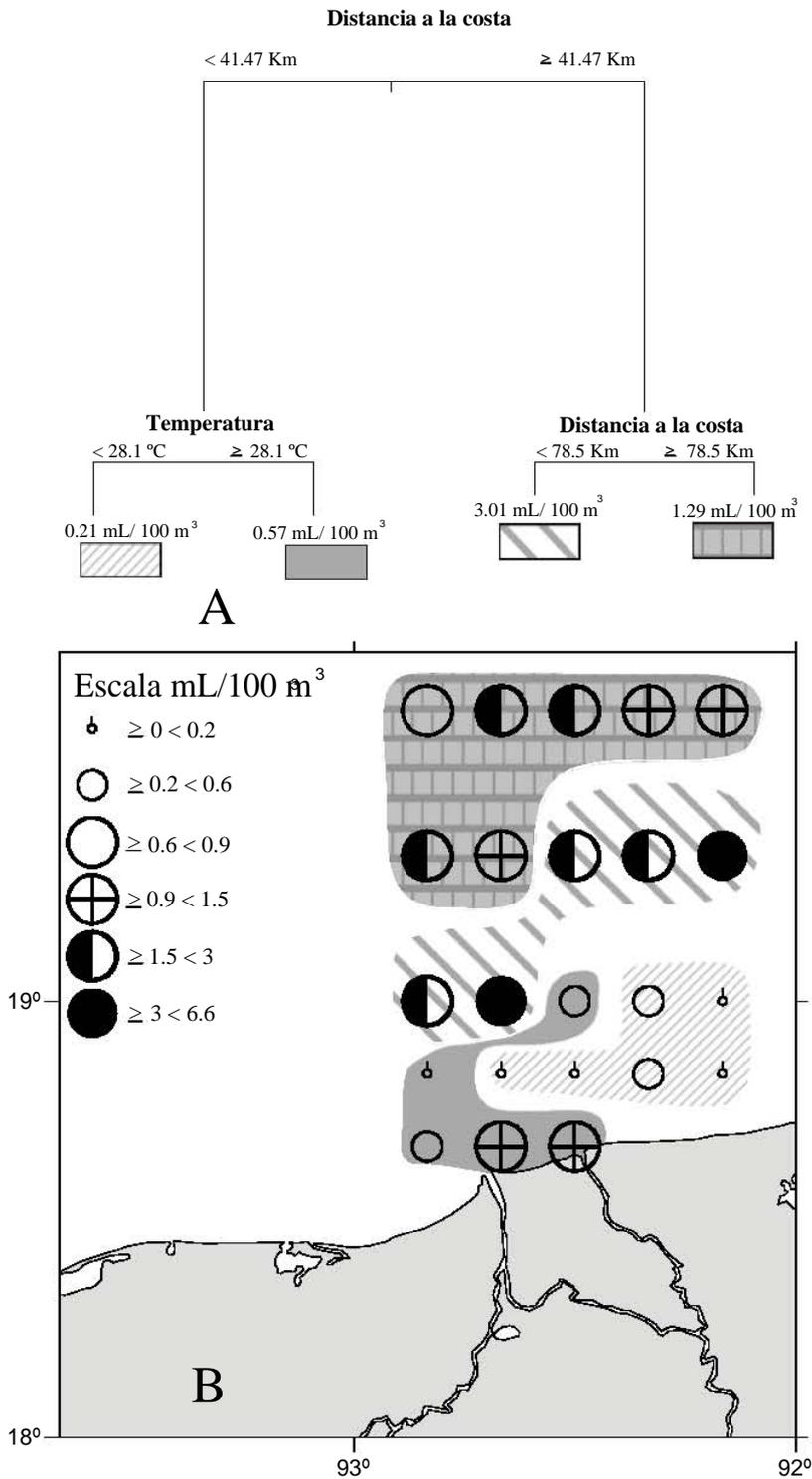


Figura 12. **A.** Análisis de Árbol de Regresión aplicado a la biomasa de sifonóforos como variable de respuesta, y temperatura, salinidad, distancia a la costa y biomasa zooplanctónica como variables de predicción, en octubre del 2001. Los valores en el último nivel de la rama representan la biomasa promedio de sifonóforos en el grupo. **B.** Localización de los grupos.

## Composición específica y distribución

Se identificaron un total de 23 especies de sifonóforos pertenecientes a seis familias (Tabla 2). Las familias mejor representadas fueron Diphidae con diez especies y Abylidae con siete.

En orden decreciente de abundancia, las familias determinadas fueron Diphyidae (55% de la abundancia total), Abylidae (32.3%), Agalmidae (11%), Hippopodidae, Prayidae y Physophoridae (< 1%). Destaca la diferencia de la familia Agalmidae entre los dos periodos (Tabla 3).

Las especies más abundantes en ambas épocas fueron *Diphyes dispar* (30% de la abundancia total), *Agalma okeni* (11%), *Abylopsis eschscholtzi* (10%), *Abylopsis tetragona* (9.6%), *Enneagonum hyalinum* (8.6%), *Chelophyes appendiculata* (8%), *Eudoxoides spiralis* (7%) y *Diphyes bojani* (7%). Otras especies de menor abundancia fueron *Bassia bassensis* y *Eudoxoides mitra* que juntas sumaron el 6.3% de la abundancia total. Las trece especies restantes apenas registraron el 2.5% del total (Tabla 4).

En abril, las especies más abundantes (con más de 3 mL/100 m<sup>3</sup> en las 76 estaciones) fueron: *D. dispar*, *E. spiralis*, *A. tetragona* y *D. bojani* (Tabla 4). En octubre, las especies más abundantes (> 5 mL/100 m<sup>3</sup>) fueron: *D. dispar*, *A. okeni*, *A. eschscholtzi*, *Ch. appendiculata* y *E. hyalinum* (Tabla 4).

De las especies registradas, *A. eschscholtzi*, *D. dispar*, *Ch. appendiculata*, *A. okeni*, *Amphycarion ernesti* y *E. hyalinum* fueron significativamente más abundantes en octubre (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ), y sólo *B. bassensis*, *Lensia cossack* y *E. spiralis* lo fueron en abril.

La mayor parte de las especies tuvieron una amplia distribución tanto horizontal (Figs. 13 a 35) como vertical (Tabla 5) en la zona de estudio, como mostraremos a continuación siguiendo el orden de la Tabla 2.

### Familia Agalmidae Brandt, 1835

*Agalma okeni* Eschscholtz, 1825, en abril se localizó en pocas estaciones sobre la plataforma externa, en octubre fue más frecuente y abundante (Tabla 4), pero en ninguna de las épocas, la especie se localizó en estaciones cercanas a la línea de costa (Fig. 13). En abril se le encontró en los cinco niveles superiores, ligeramente más abundante en el estrato de los 20 a los 30 m de profundidad. En octubre se encontró más abundantemente entre los 10 y los 60 m en la columna de agua (Tabla 5).

Tabla 2. Listado de especies de sifonóforos recolectados frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta durante abril y octubre de 2001. Clasificación taxonómica de acuerdo a Totton y Bargmann (1965).

---

Phylum: Cnidaria Verril, 1865

Clase: Hydrozoa Owen, 1843

Orden: Siphonophora Eschscholtz, 1829

Suborden Physonectae Haeckel, 1888

Familia Agalmidae Brandt, 1835

*Agalma okeni* Eschscholtz, 1825

Familia Physophoridae Eschscholtz, 1829

*Physophora hydrostatica* Förskal, 1775

Suborden Calyophorae Leuckart, 1854

Familia Prayidae Kölliker, 1853

*Amphycarion ernesti* Totton, 1954

*Amphycarion acaule* Chun, 1888

Familia Hippopodiidae Kölliker, 1853

*Hippopodius hippopus* (Förskal, 1776)

*Vogtia spinosa* Kefferstein & Ehlers, 1861

Familia Diphyidae Quoy & Gaimard, 1827

*Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt, 1821

*Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1829)

*Lensia campanella* (Moser, 1925)

*Lensia cossack* Totton, 1941

*Lensia fowleri* (Bigelow, 1911)

*Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz, 1829)

*Eudoxoides mitra* (Huxley, 1859)

*Eudoxoides spiralis* (Bigelow, 1911)

*Muggiaea kochi* (Will, 1844)

*Sulculeolaria chuni* (Lens y van Riemsdijk, 1908)

Familia Abylidae L. Agassiz, 1862

*Ceratocymba dentata* (Bigelow, 1918)

*Abyla haeckeli* Lens y van Riemsdijk, 1908

*Abyla trigona* Quoy & Gaimard, 1827

*Abylopsis eschscholtzi* (Huxley, 1859)

*Abylopsis tetragona* (Otto, 1823)

*Bassia bassensis* (Quoy & Gaimard, (1833) 1834)

*Enneagonum hyalinum* Quoy & Gaimard, 1827

---

Tabla 3. Abundancia relativa (%) de las familias de sifonóforos recolectadas en el sur del Golfo de México en abril y octubre de 2001.

	Abril	Octubre	Total
Suborden Physonectae			
Agalmidae	1.34	16.30	10.86
Physophoridae	–	0.03	0.02
Suborden Calycophorae			
Prayidae	0.16	0.51	0.38
Hippopodiidae	1.98	0.06	0.76
Diphyidae	61.46	50.76	54.67
Abylidae	35.07	32.33	33.32

Tabla 4. Abundancia relativa y frecuencia de aparición de las especies de sifonóforos recolectadas en el sur del Golfo de México en abril y octubre de 2001. A = abundancia total (mL/100m<sup>3</sup>), AR = abundancia relativa (%), N = número de estaciones en que estuvo presente.

Especie	Abril (n = 76)			Octubre (n = 73)			Total (n = 149)		
	A	AR	N	A	AR	N	A	AR	N
<i>Abyla haeckeli</i>	0.07	0.20	2	0.09	0.15	4	0.16	0.17	6
<i>Abyla trigona</i>	0.09	0.26	2	0.03	0.05	1	0.12	0.13	3
<i>Abylopsis eschscholtzi</i>	1.99	5.84	51	7.66	12.84	57	9.65	10.3	108
<i>Abylopsis tetragona</i>	4.51	13.23	55	4.49	7.52	54	9.00	9.60	109
<i>Agalma okeni</i>	0.46	1.34	7	9.73	16.30	47	10.1	10.86	54
<i>Amphicaryon acaule</i>	0.05	0.16	1	–	–	–	0.05	0.05	1
<i>Amphicaryon ernesti</i>	–	–	–	0.30	0.51	12	0.30	0.32	12
<i>Bassia bassensis</i>	2.78	8.16	52	0.92	1.53	30	3.70	3.94	82
<i>Ceratocymba dentata</i>	–	–	–	0.59	1.00	2	0.59	0.63	2
<i>Chelophyes appendiculata</i>	1.09	3.21	30	6.31	10.58	55	7.40	7.90	85
<i>Diphyes bojani</i>	3.97	11.65	51	2.29	3.84	50	6.26	6.68	101
<i>Diphyes dispar</i>	7.92	23.22	53	20.54	34.41	63	28.5	30.35	116
<i>Enneagonum hyalinum</i>	2.52	7.38	18	5.52	9.25	47	8.03	8.57	65
<i>Eudoxoides mitra</i>	1.46	4.27	33	0.73	1.22	26	2.19	2.34	59
<i>Eudoxoides spiralis</i>	6.39	18.74	62	0.36	0.61	42	6.75	7.20	104
<i>Hippopodius hippopus</i>	0.66	1.92	2	0.03	0.06	1	0.69	0.74	3
<i>Lensia campanella</i>	0.02	0.05	3	–	–	–	0.02	0.02	3
<i>Lensia cossack</i>	0.10	0.30	18	0.02	0.04	6	0.12	0.13	24
<i>Lensia fowleri</i>	0.01	0.02	3	<0.0	<0.0	1	0.01	0.01	4
<i>Muggiaea kochi</i>	–	–	–	0.01	0.01	2	0.01	0.01	2
<i>Physophora hydrostatica</i>	–	–	–	0.02	0.03	1	0.02	0.02	1
<i>Sulculeolaria chuni</i>	–	–	–	0.03	0.05	2	0.03	0.03	2
<i>Vogtia spinosa</i>	0.02	0.06	1	–	–	–	0.02	0.02	1

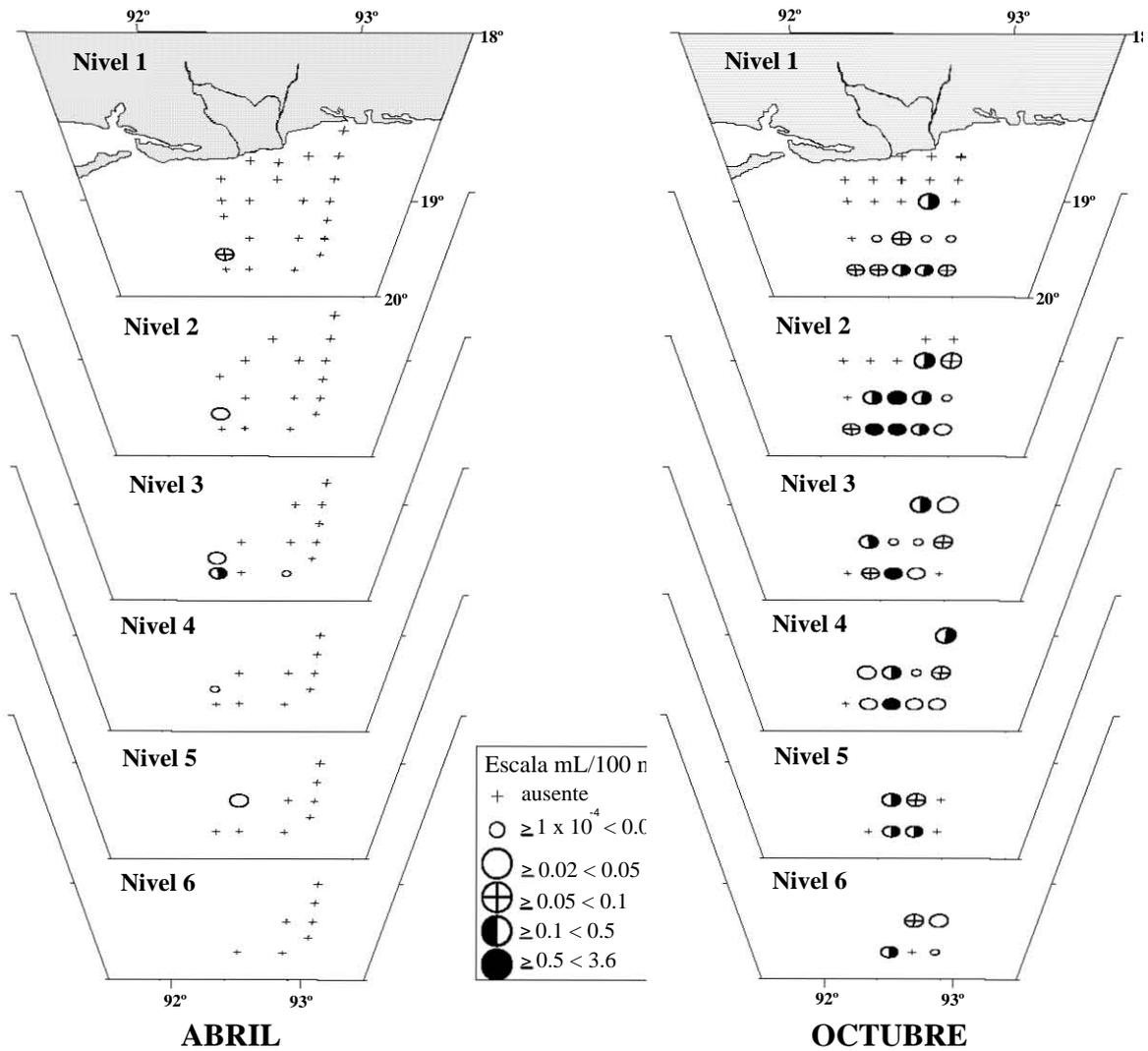


Figura 13. Distribución de biomasa de *Agalma okeni* en abril y octubre del 2001.

Familia Physophoridae Eschscholtz, 1829

*Physophora hydrostatica* Forskal, 1775, únicamente se recolectó en octubre en una estación localizada sobre la plataforma media y en el estrato de 20 a 30 metros (Fig.14).

Familia Prayidae Kölliker, 1853

*Amphycarion ernesti* Totton, 1954, se registró sólo en octubre en aguas de la plataforma media y externa (Fig. 15). Verticalmente fue más abundante en el estrato de los 40 a los 60 m (Tabla 5).

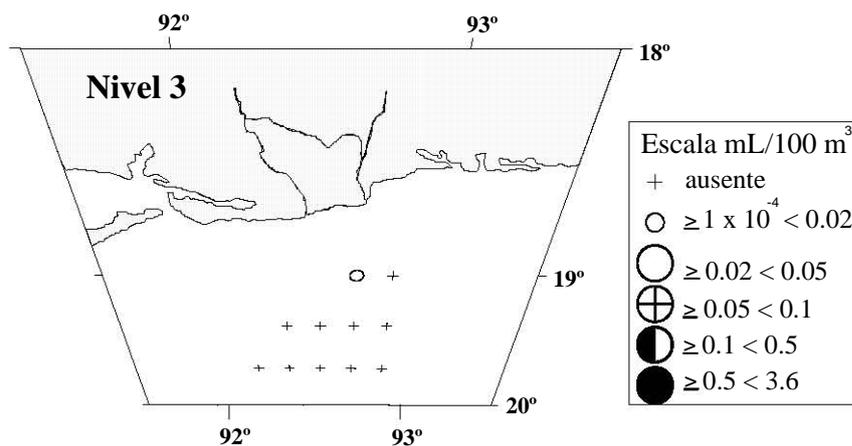


Figura 14. Distribución de biomasa de *Physophora hydrostatica* en octubre del 2001.

*Amphycarion acaule* Chun, 1888, se recolectó durante abril entre los 80 y 100 m en una estación localizada sobre la plataforma externa (Fig. 16).

#### Familia Hippopodiidae K lliker, 1853

*Hippopodius hippopus* (F rskal, 1776) en ambas  pocas fue una especie muy poco frecuente y se localiz  en estaciones lejanas a la l nea de costa (Fig. 17). En la vertical, se observ  en el estrato de los 60 a los 80 m de profundidad durante abril, mientras que en octubre se distribuy  principalmente entre los 40 y 60 m (Tabla 5).

*Vogtia spinosa* Kefferstein & Ehlers, 1861, se recolect  solamente en abril sobre la plataforma externa, entre los 60 y 80 m de la columna de agua (Fig. 18).

#### Familia Diphyidae Quoy & Gaimard, 1827

*Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt, 1821, se recolect  en pr cticamente toda el  rea de estudio tanto en abril como en octubre, sin embargo, en abril estuvo ausente en algunas estaciones cercanas a la l nea de costa y desembocaduras del sistema (Fig. 19). Durante octubre fue la especie m s frecuente. En la mayor a de las estaciones se observaron fases eudoxias. Verticalmente se localiz  en todos los niveles muestreados, m s abundante dentro de los primeros 30 m de profundidad (Tabla 5).

*Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1829) tuvo una distribuci n similar en las dos  pocas, localiz ndose en estaciones sobre la plataforma media y externa (Fig. 20). En la

columna de agua, los mayores valores de abundancia total estuvieron en los primeros 30 m de la columna de agua (Tabla 5).

*Lensia campanella* (Moser, 1925), con muy baja frecuencia, sólo se registró durante abril en estaciones sobre la plataforma media (Fig. 21), entre los 10 y 30 m de la columna de agua (Tabla 5).

*Lensia cossack* Totton, 1941, en abril fue más abundante que en octubre (Tabla 4) y en ambos casos se localizó en estaciones lejanas a la línea de costa, con baja frecuencia (Fig. 22). En la vertical, fue más abundante entre los 60 y 100 m en abril, mientras que en octubre, de 20 a 30 m (Tabla 5).

*Lensia fowleri* (Bigelow, 1911) su aparición en ambas épocas fue mínima (Tabla 4), localizándose en estaciones de la plataforma externa (Fig. 23). En el estrato de agua muestreado, esta especie sólo se registró entre los 80 y 100 m de profundidad (Tabla 5).

*Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz, 1829) en ambos meses se encontró en todos los niveles, principalmente sobre las plataformas media y externa (Fig. 24), más abundante y frecuente en octubre (Tabla 4). Verticalmente, en abril esta especie se encontró más abundante entre los 20 y 60 m, mientras que en octubre los valores más altos de abundancia se localizaron en los primeros 30 m de la columna de agua (Tabla 5).

*Eudoxoides mitra* (Huxley, 1859) en ambas épocas se localizó principalmente sobre las plataformas media y externa, más abundante durante abril (Fig. 25). En la columna de agua, fue más abundante en los tres niveles más profundos (Tabla 5).

*Eudoxoides spiralis* (Bigelow, 1911) se encontró en ambas épocas pero fue más abundante en abril (Tabla 4), principalmente sobre las plataformas media y externa (Fig. 26). En la columna de agua, su abundancia fue mayor en el nivel tres durante abril, mientras que en octubre su distribución fue más homogénea en todos los niveles muestreados (Tabla 5).

*Muggiaea kochi* (Will, 1844) solamente se observó en octubre en el estrato más superficial de dos estaciones sobre la plataforma media (Fig. 27, Tabla 5).

*Sulculeolaria chuni* (Lens y van Riemsdijk, 1908) se observó en octubre, en dos estaciones lejanas a la costa (Fig. 39), en los niveles dos y seis (Fig. 28, Tabla 5).

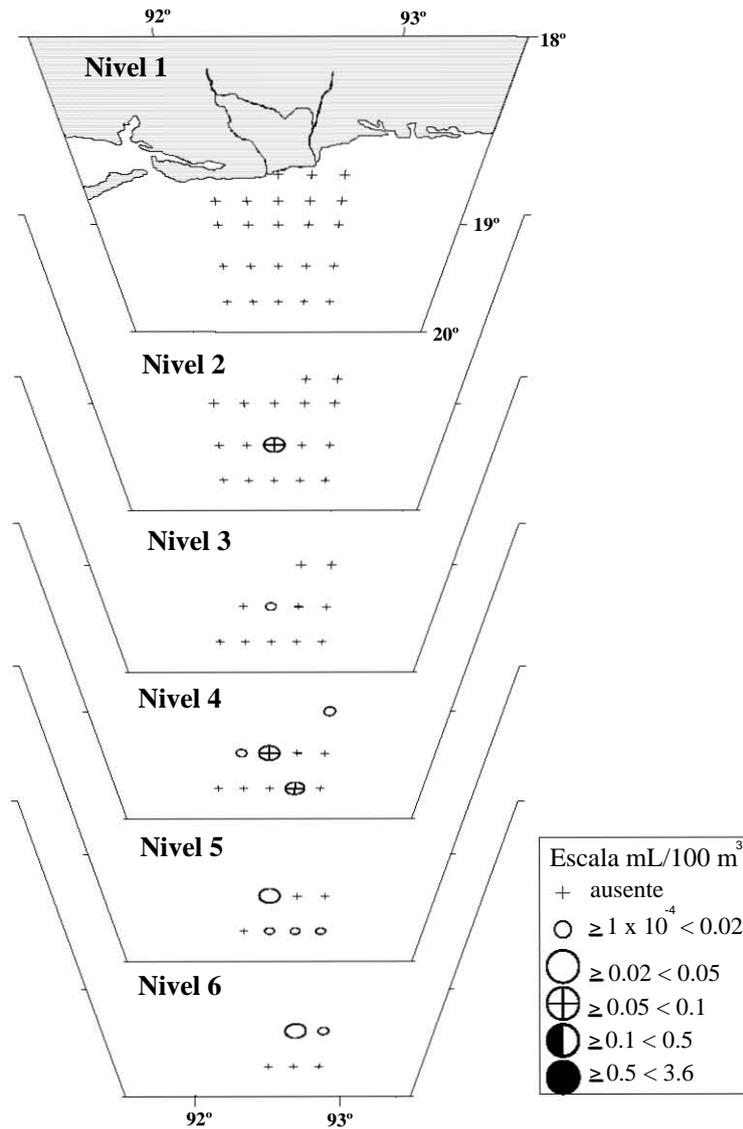


Figura 15. Distribución de biomasa de *Amphycarion ernesti* en octubre del 2001.

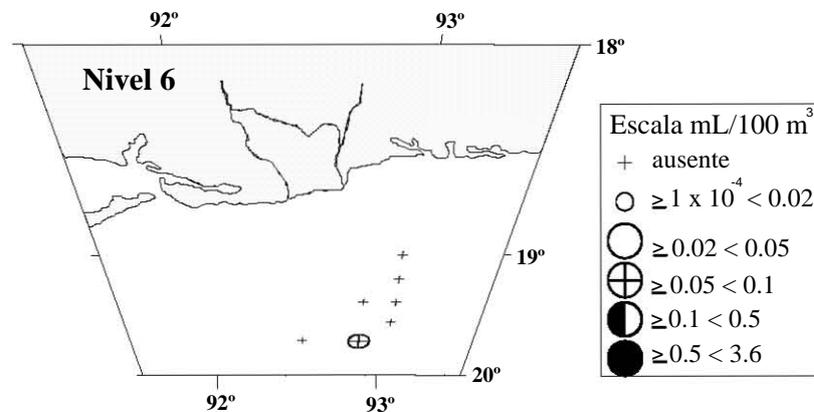


Figura 16. Distribución de biomasa de *Amphycarion acaule* en abril del 2001.

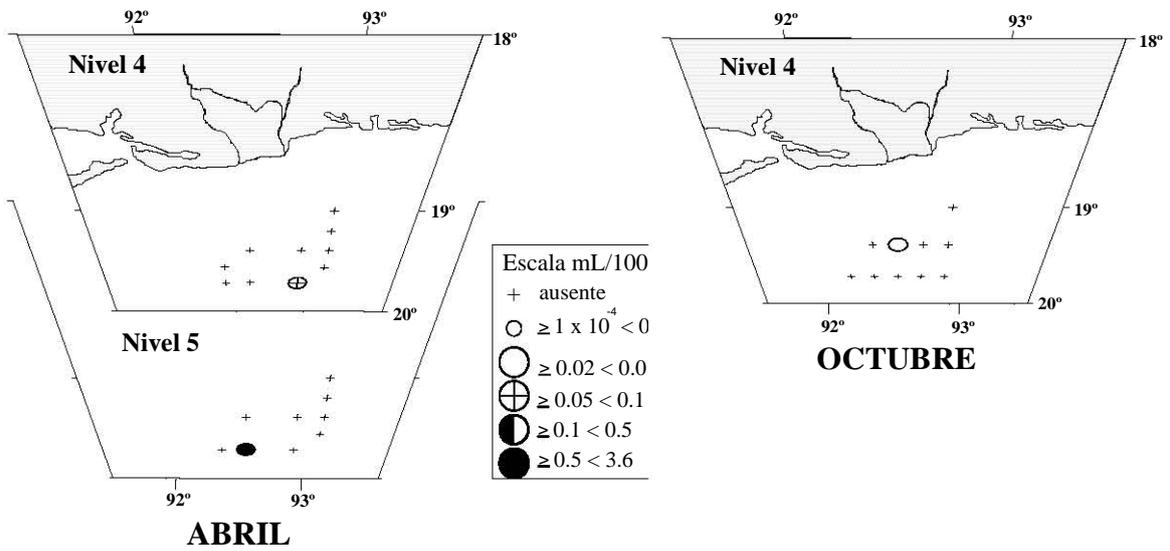


Figura 17. Distribución de biomasa de *Hippopodius hippopus* en abril y octubre del 2001.

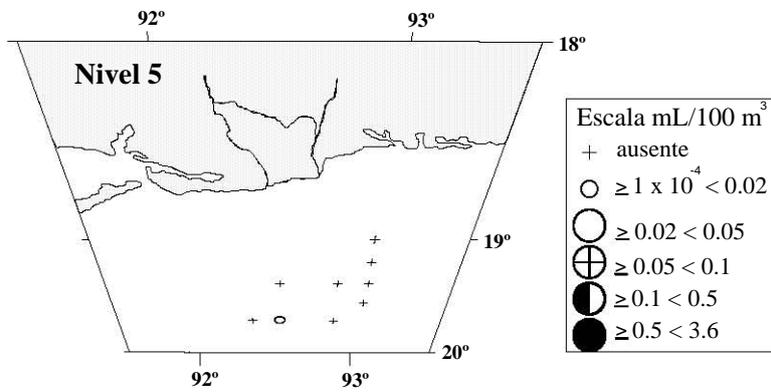


Figura 18. Distribución de biomasa de *Vogtia spinosa* en abril del 2001.

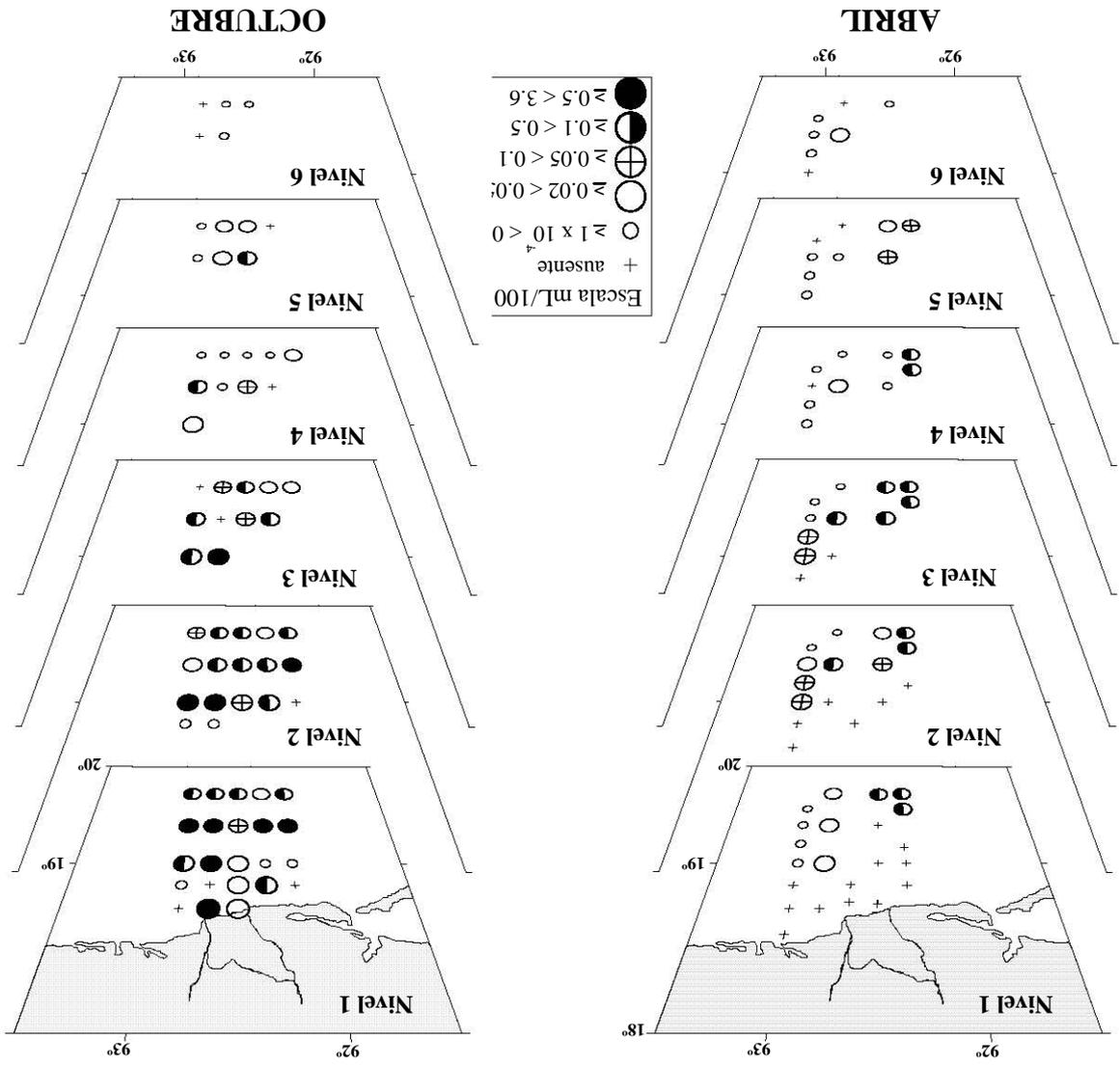


Figura 19. Distribución de biomasa de *Diphyes dispar* en abril y octubre del 2001.

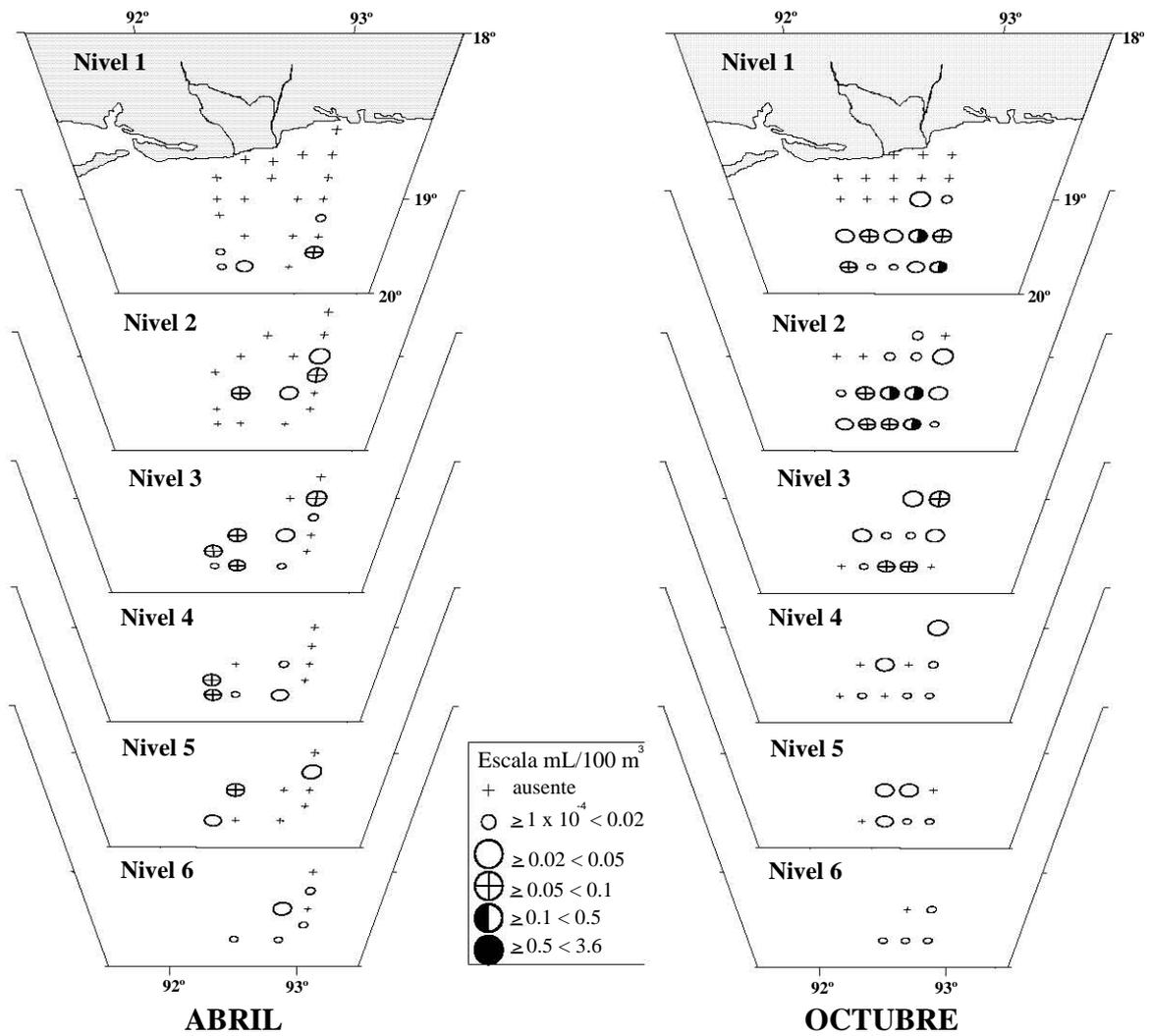


Figura 20. Distribución de biomasa de *Diphyes bojani* en abril y octubre del 2001.

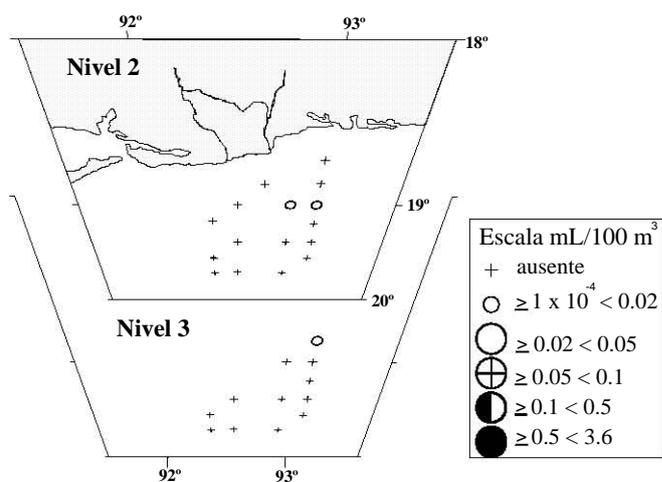


Figura 21. Distribución de biomasa de *Lensia campanella* en abril del 2001.

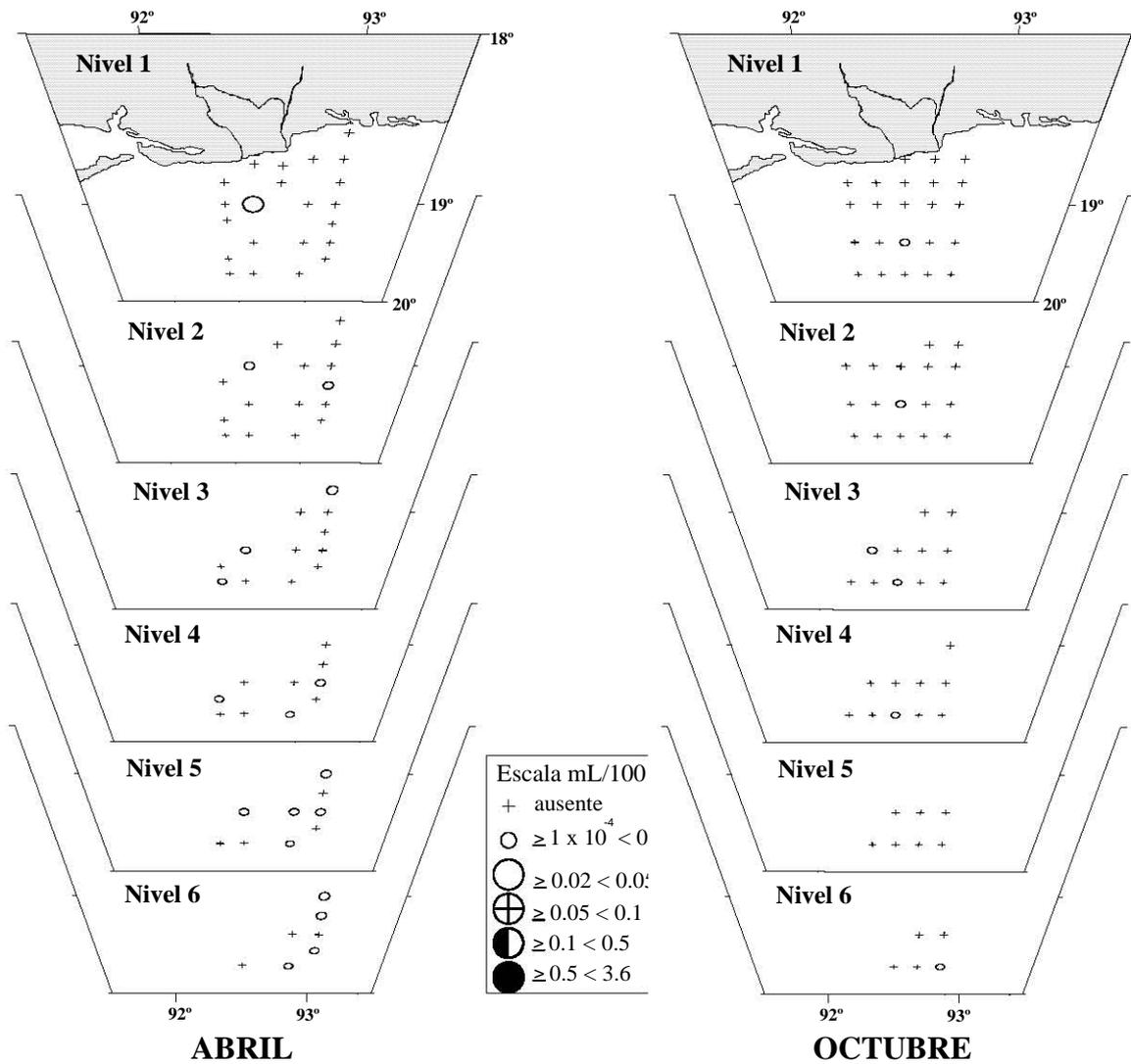


Figura 22. Distribución de biomasa de *Lensia cossack* en abril y octubre del 2001.

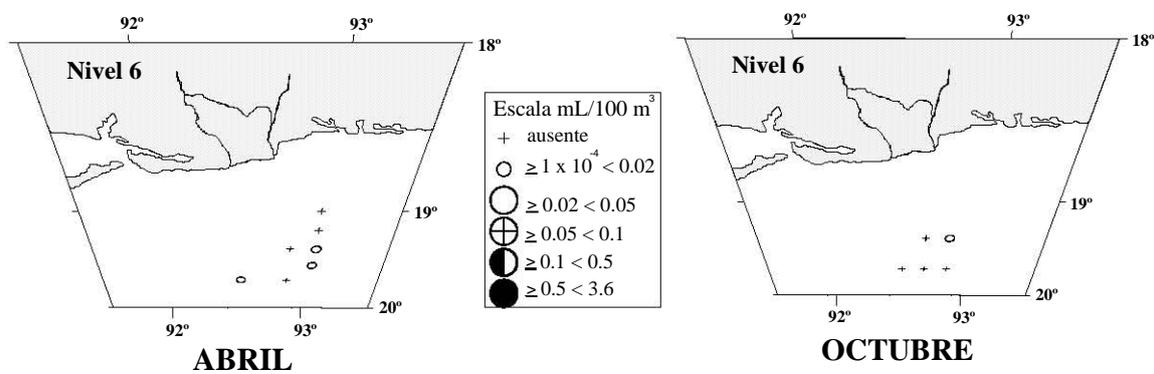


Figura 23. Distribución de biomasa de *Lensia fowleri* en abril y octubre del 2001.

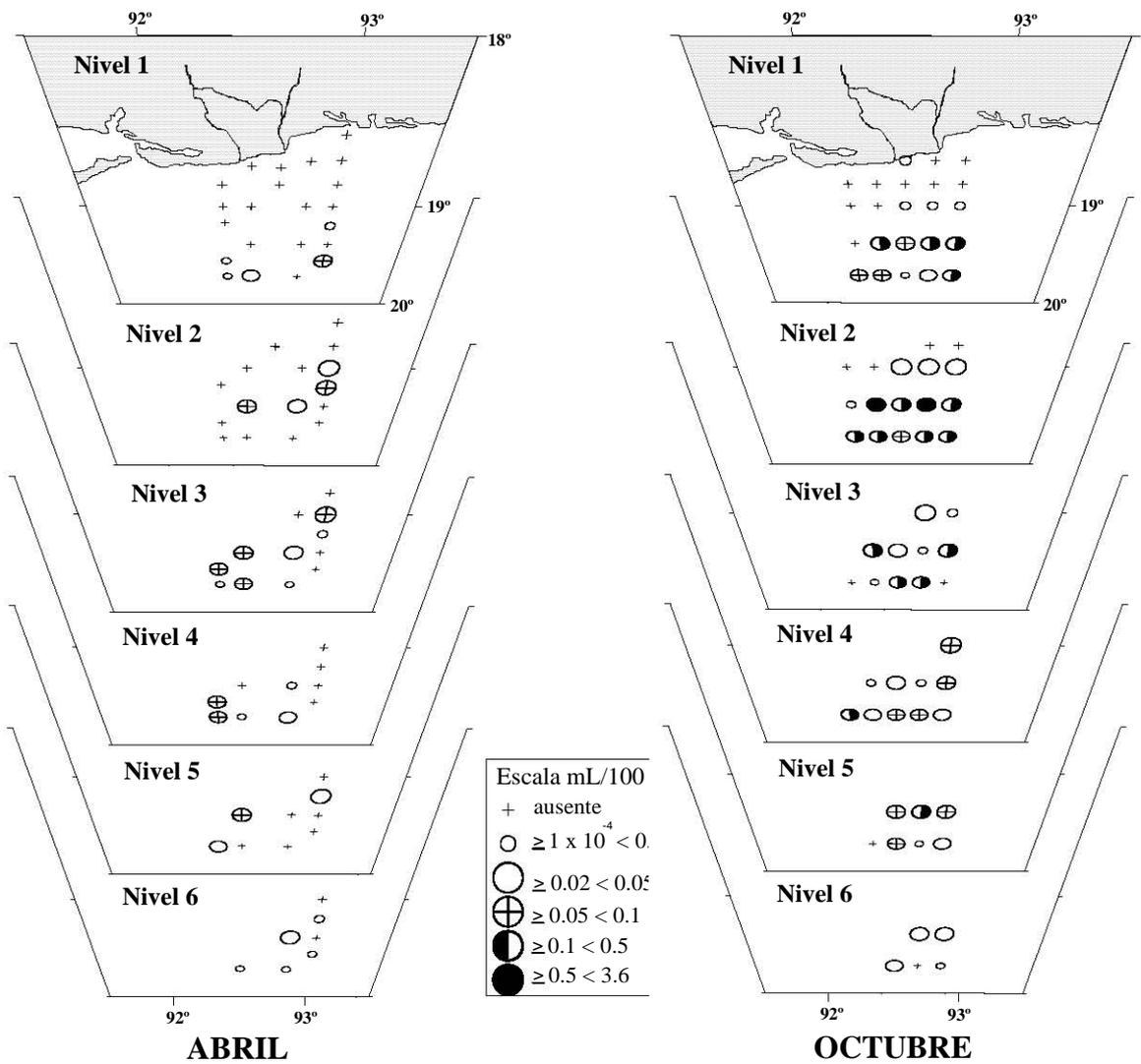


Figura 24. Distribución de biomasa de *Chelophyes appendiculata* en abril y octubre del 2001.

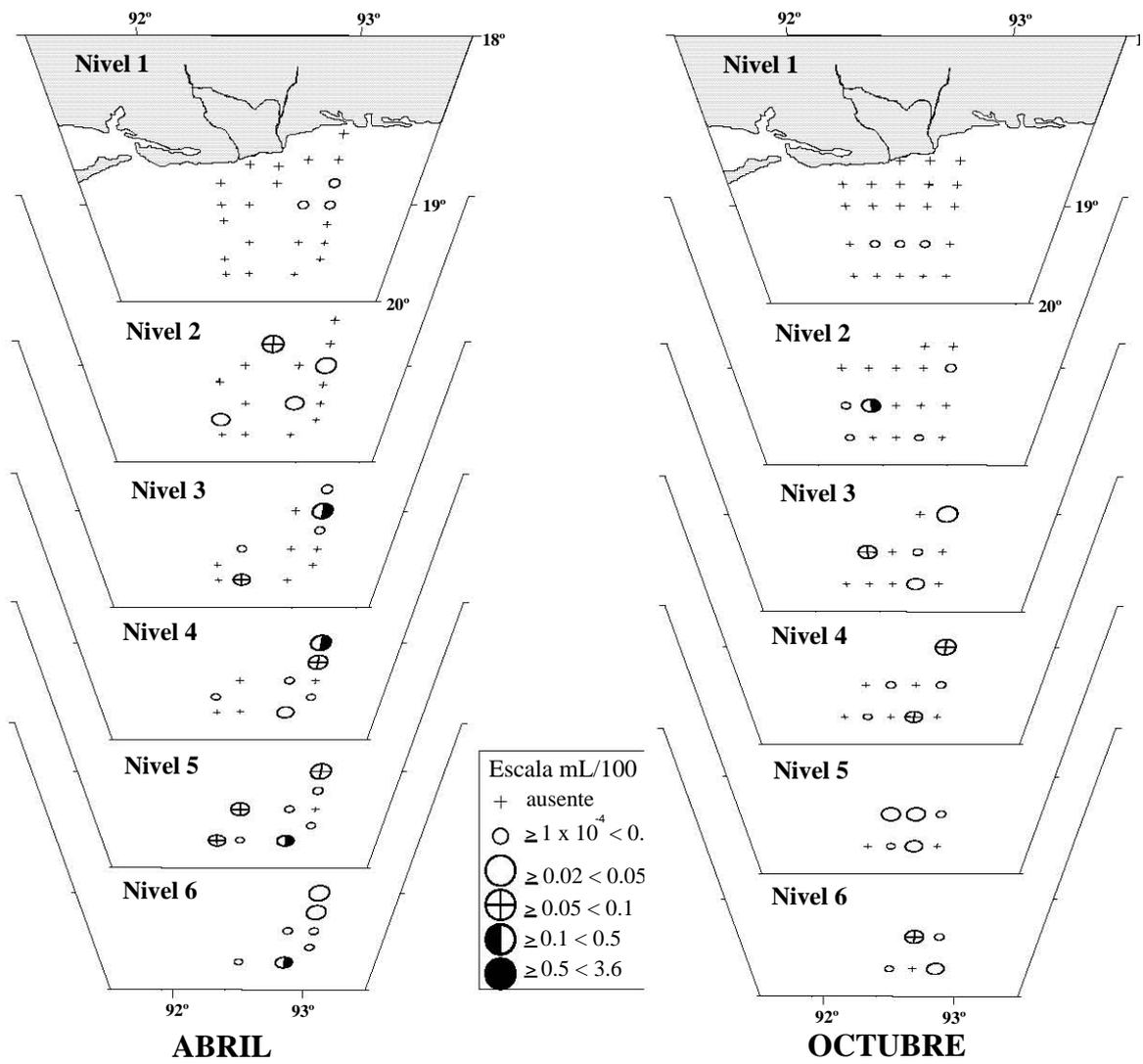


Figura 25. Distribución de biomasa de *Eudoxoides mitra* en abril y octubre del 2001.

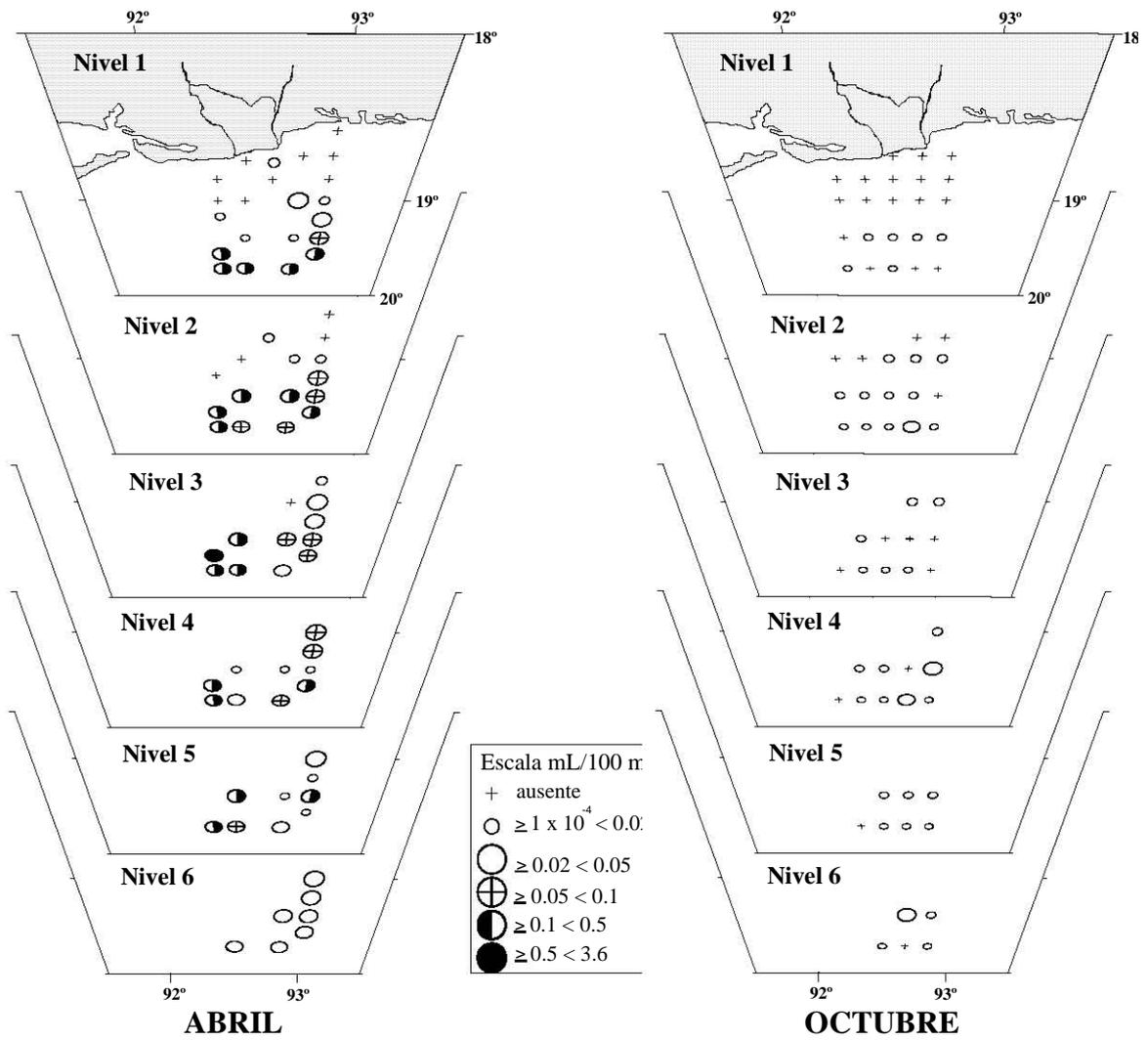


Figura 26. Distribución de biomasa de *Eudoxoides spiralis* en abril y octubre del 2001.

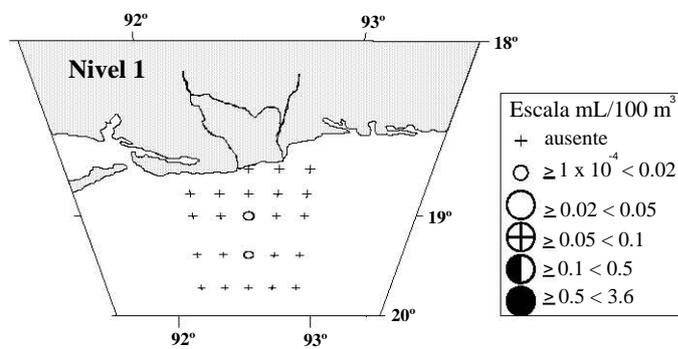


Figura 27. Distribución de biomasa de *Muggiaea kochi* en octubre del 2001.

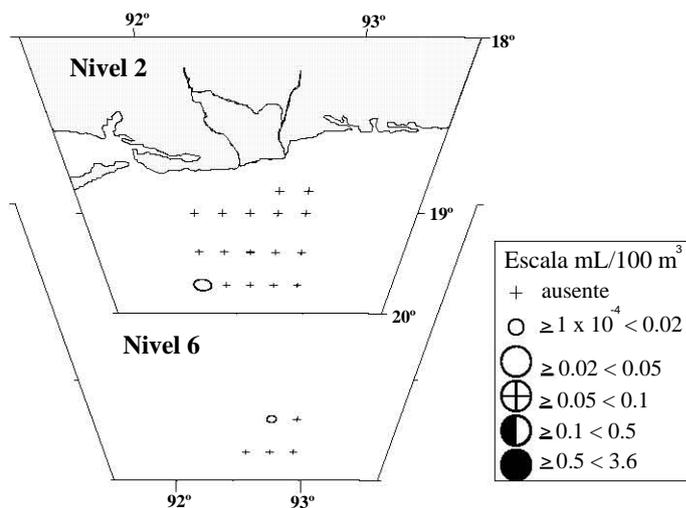


Figura 28. Distribución de biomasa de *Sulculeolaria chuni* en octubre del 2001.

#### Familia Abylidae L. Agassiz, 1862

*Ceratocymba dentata* (Bigelow, 1918) sólo se registró en octubre en los niveles cuatro y cinco de una estación localizada sobre la plataforma externa (Fig. 29, Tabla 5).

*Abyla haeckeli* Lens y van Riemsdijk, 1908, fue poco abundante y frecuente en ambas épocas y se localizó en estaciones lejanas a la línea de costa (Fig. 30). En la vertical, su abundancia tuvo una distribución bimodal (Tabla 5).

*Abyla trigona* Quoy & Gaimard, 1827, en ambas épocas fue poco abundante y frecuente y sólo se encontró en estaciones sobre la plataforma media y externa (Fig. 31). Verticalmente, se observó únicamente entre los 60 y 80 m en las dos épocas (Tabla 5).

*Abylopsis eschscholtzi* (Huxley, 1859) se recolectó en abril y octubre sobre las plataformas media y externa (Fig. 32). Fue más abundante y frecuente en octubre (Tabla 4). En la columna de agua, aunque se localizó en todos los niveles muestreados, fue más abundante en los niveles 3 y 4 en abril, y en octubre en los tres niveles superficiales (Tabla 5).

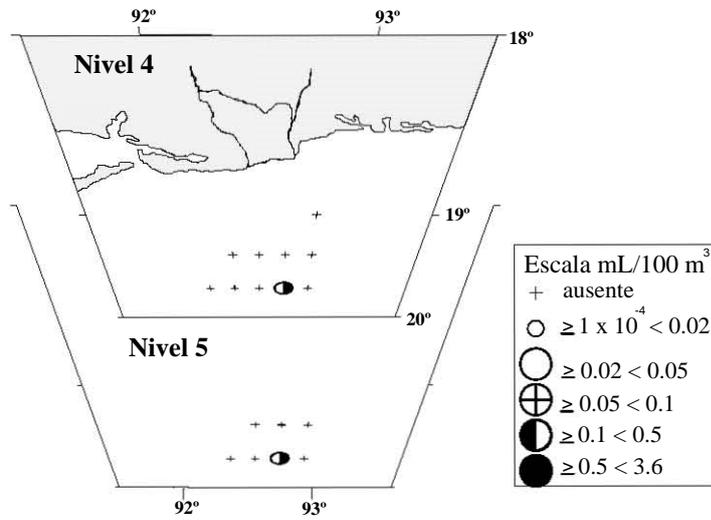


Figura 29. Distribución de biomasa de *Ceratocymba dentata* en octubre del 2001.

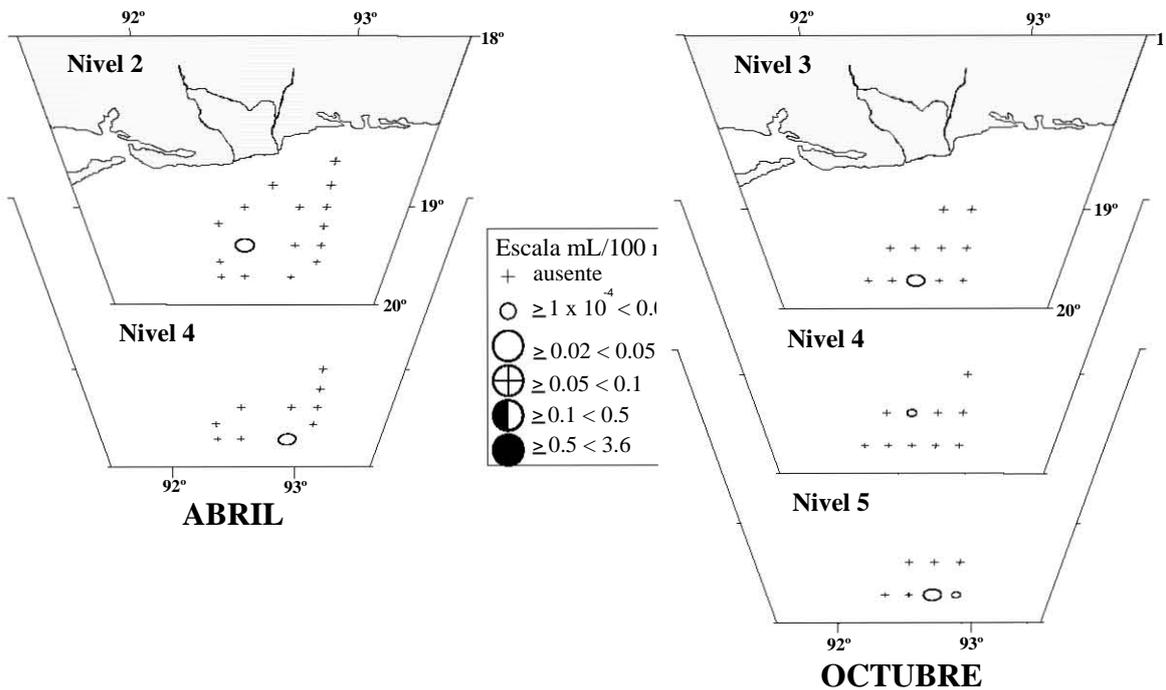


Figura 30. Distribución de biomasa de *Abyla haeckeli* en abril y octubre del 2001.

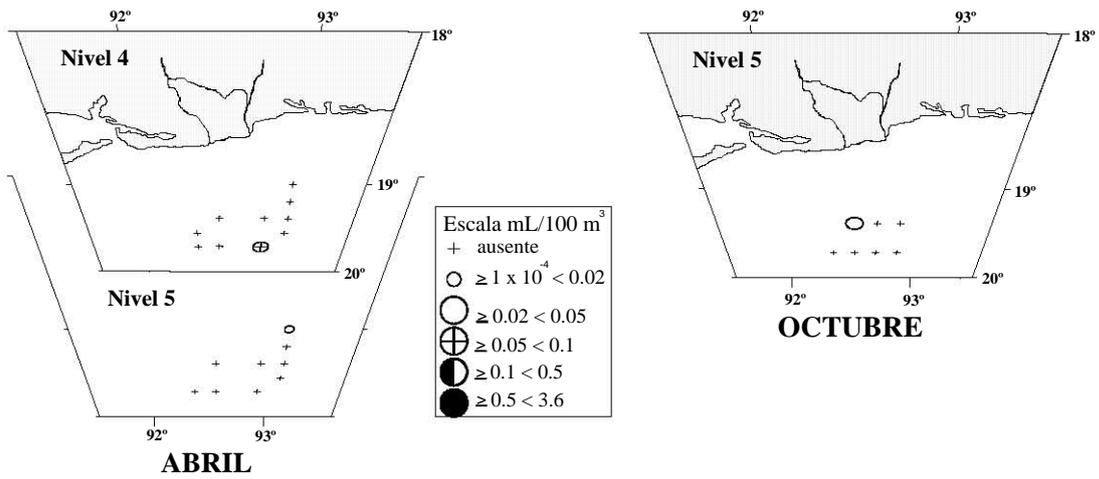


Figura 31. Distribución de biomasa de *Abyla trigona* en abril y octubre del 2001.

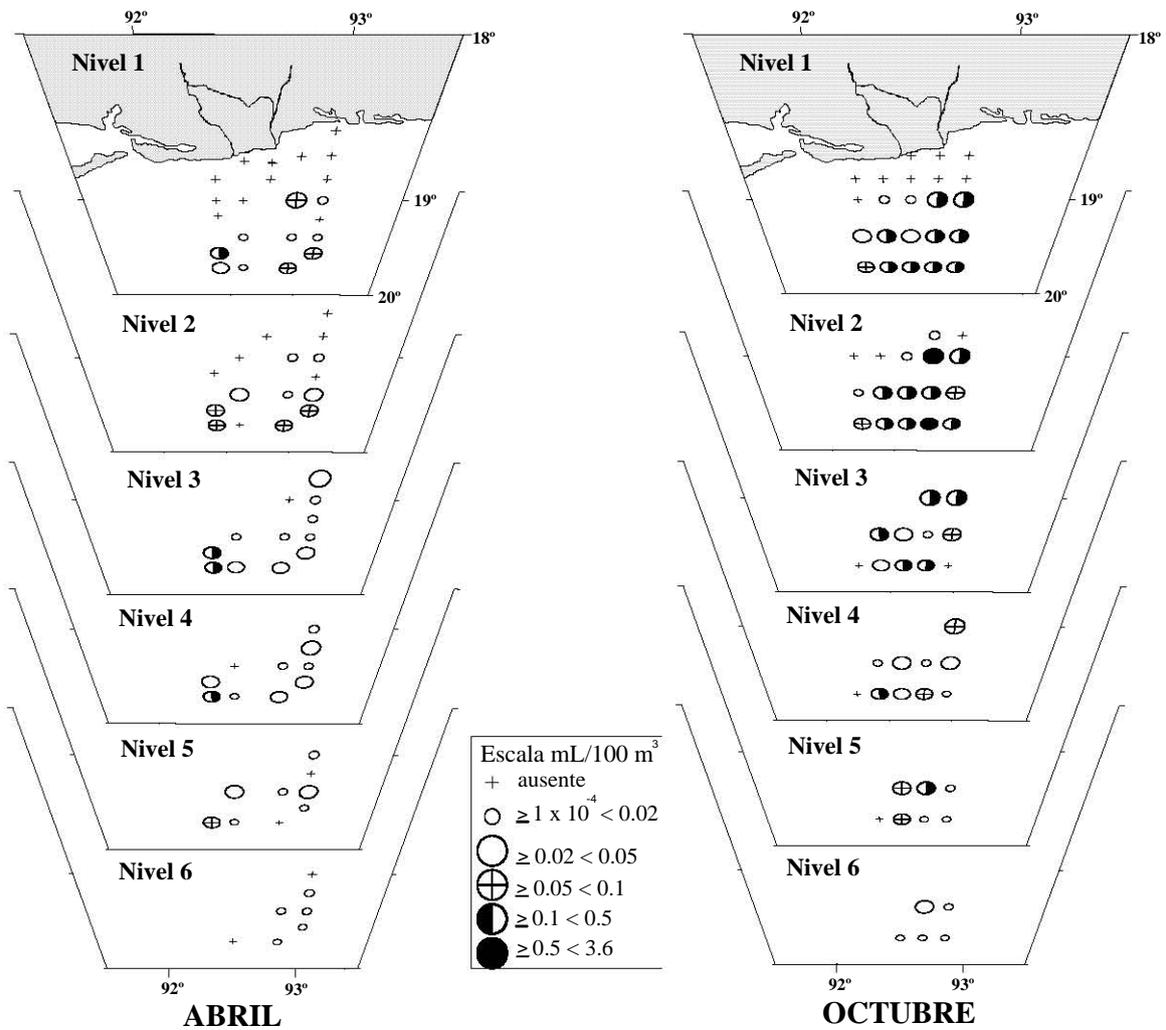


Figura 32. Distribución de biomasa de *Abylopsis escholtzi* en abril y octubre del 2001.

*Abylopsis tetragona* (Otto, 1823), se recolectó en abril y octubre sobre las plataformas media y externa (Fig. 33); su abundancia y frecuencia fueron muy homogéneas en ambas épocas (Tabla 4). En la vertical, en abril fue más abundante en los niveles tres y cuatro, mientras que en octubre fue más abundante en los niveles dos a cinco (Tabla 5).

*Bassia bassensis* (Quoy & Gaimard, (1833) 1834) en abril fue más frecuente y abundante que en octubre. Se localizó prácticamente en toda la zona (Fig. 34). La abundancia de esta especie fue mayor en el estrato de 20 a 80 m durante abril, mientras que en octubre en el estrato de 10 a 60 m (Tabla 5).

*Enneagonum hyalinum* Quoy & Gaimard, 1827, en abril fue menos frecuente y abundante que en octubre y en ambos meses estuvo distribuida sobre toda la plataforma, con sus mayores abundancias cerca de la costa (Fig. 35). Se le encontró principalmente dentro de los primeros 30 m de la columna de agua (Tabla 5).

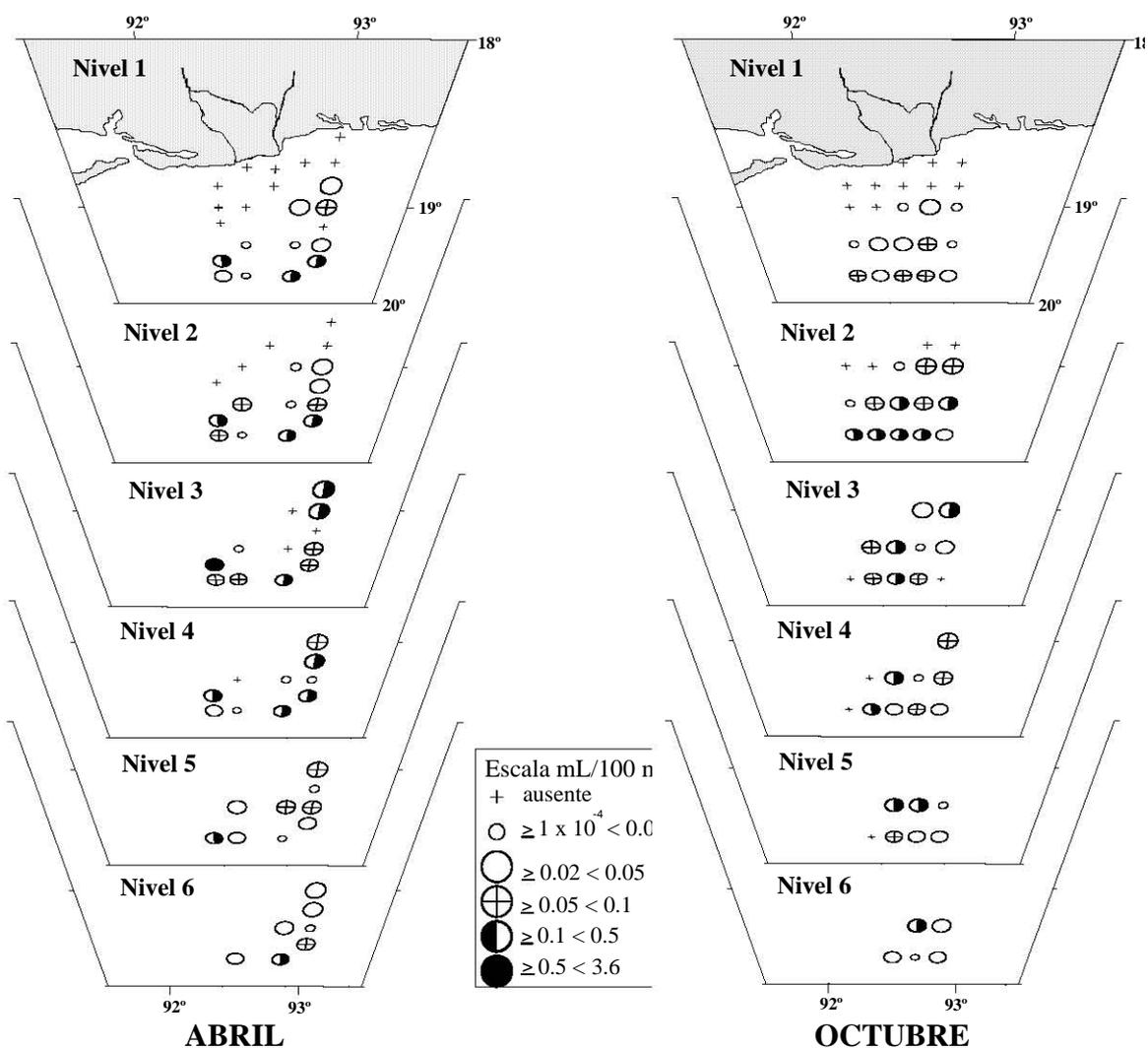


Figura 33. Distribución de biomasa de *Abylopsis tetragona* en abril y octubre del 2001.

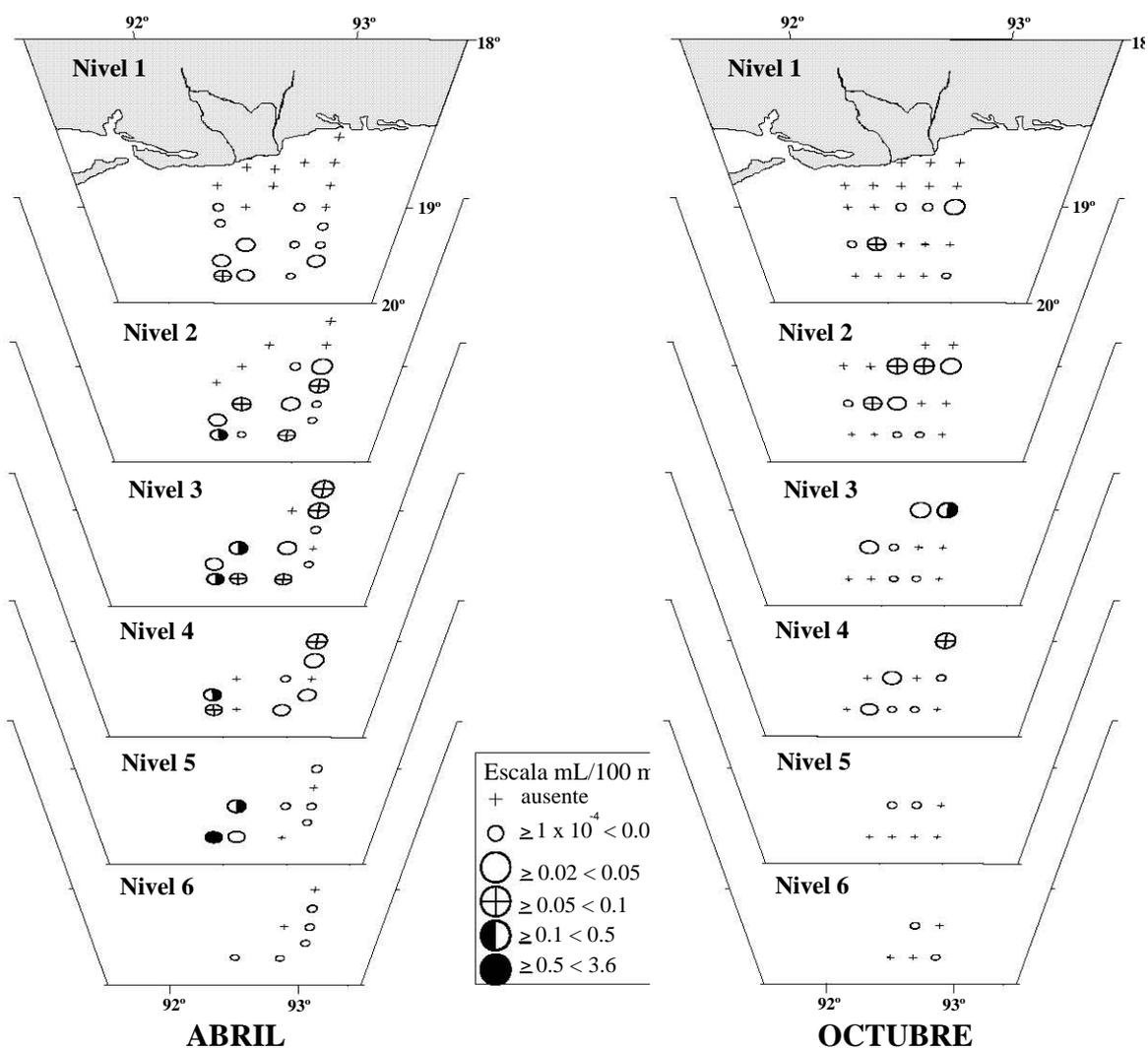


Figura 34. Distribución de biomasa de *Bassia bassensis* en abril y octubre del 2001.

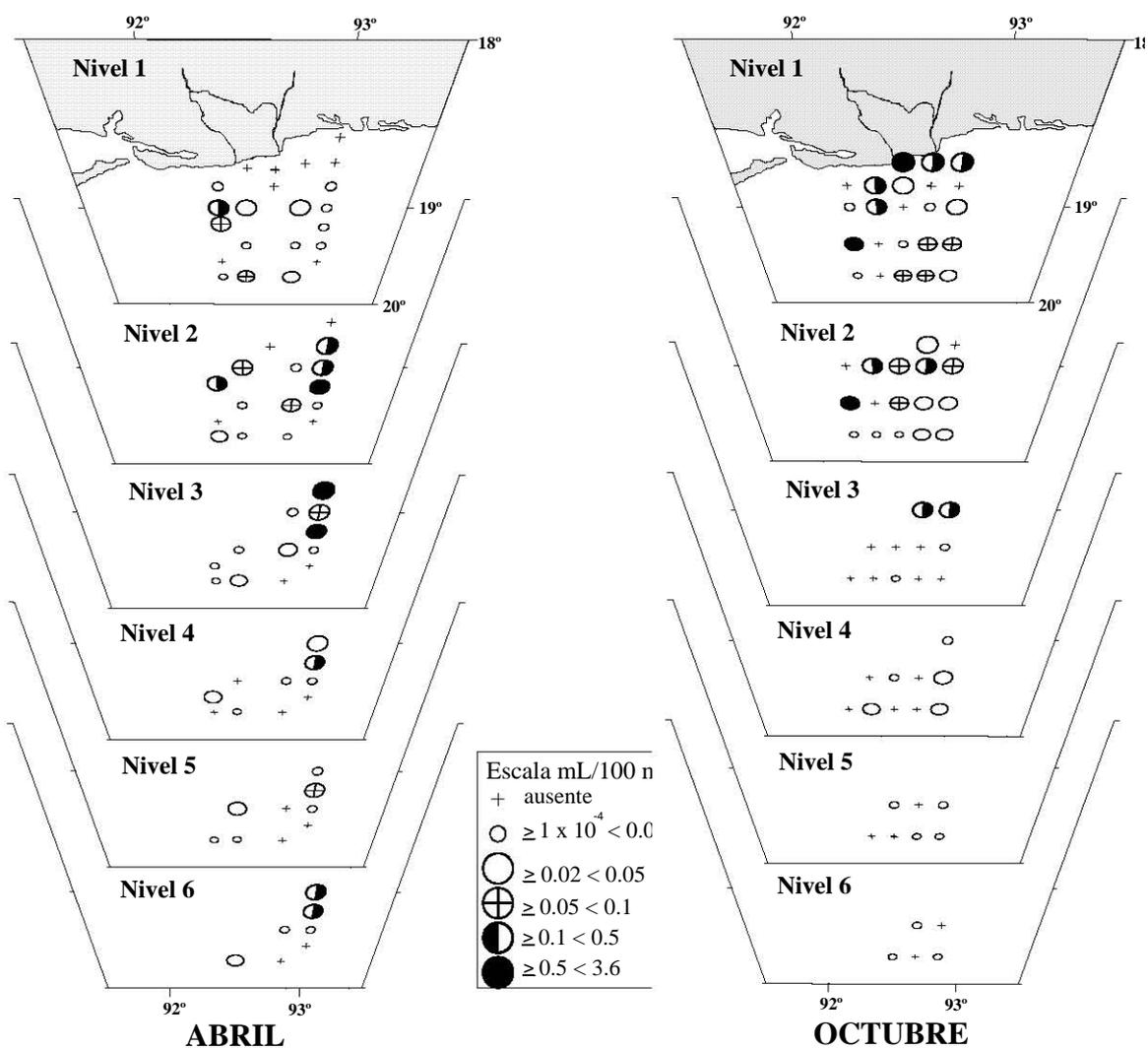


Figura 35. Distribución de biomasa de *Enneagonum hyalinum* en abril y octubre del 2001.

Tabla 5. Abundancia promedio (mL/100m<sup>3</sup>) por nivel de las especies de sifonóforos recolectadas en el sur del Golfo de México en abril y octubre del 2001. Los valores están multiplicados por 100.

Especie	Abril						Octubre					
	Nivel 1	Nivel 2	Nivel 3	Nivel 4	Nivel 5	Nivel 6	Nivel 1	Nivel 2	Nivel 3	Nivel 4	Nivel 5	Nivel 6
<i>Abyla haeckeli</i>	—	0.26	—	0.26	—	—	—	—	0.32	0.19	0.49	—
<i>Abyla trigona</i>	—	—	—	0.80	0.08	—	—	—	—	—	0.43	—
<i>Abylopsis eschscholtzi</i>	1.90	2.34	4.87	4.00	2.06	0.41	9.97	19.02	12.18	4.45	3.97	1.36
<i>Abylopsis tetragona</i>	2.87	4.93	11.72	8.52	5.58	4.69	2.19	8.54	8.53	8.08	8.01	4.44
<i>Agalma okeni</i>	0.25	0.18	2.76	0.09	0.38	—	4.13	25.88	16.88	14.83	9.60	7.36
<i>Amphicaryon acaule</i>	—	—	—	—	—	0.76	—	—	—	—	—	—
<i>Amphicaryon ernesti</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.43	0.11	1.28	0.73	0.74
<i>Bassia bassensis</i>	1.11	3.05	6.55	4.69	8.27	0.70	0.54	1.85	2.59	1.64	0.29	0.14
<i>Ceratocymba dentata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.10	6.91	—
<i>Chelophyes appendiculata</i>	0.52	1.12	3.13	2.16	1.68	0.80	6.57	16.06	9.29	5.90	4.91	2.35
<i>Diphyes bojani</i>	3.20	5.90	12.70	5.03	2.42	1.11	3.13	5.89	3.33	0.90	1.44	0.25
<i>Diphyes dispar</i>	3.20	24.91	17.71	5.37	1.73	5.84	37.04	52.18	23.03	3.05	3.72	0.94
<i>Enneagonum hyalinum</i>	3.88	4.77	7.03	0.30	0.19	0.13	13.37	10.63	4.53	0.80	0.66	0.18
<i>Eudoxoides mitra</i>	0.13	0.96	1.77	3.92	4.74	3.44	0.11	1.02	1.21	1.64	1.86	2.08
<i>Eudoxoides spiralis</i>	5.50	7.33	16.63	10.32	7.83	3.90	0.15	0.55	0.34	0.98	0.70	1.03
<i>Hippopodius hippopus</i>	—	—	—	0.80	6.40	—	—	—	—	0.34	—	—
<i>Lensia campanella</i>	—	0.08	0.04	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lensia cossack</i>	0.11	0.07	0.12	0.09	0.31	0.23	0.02	0.03	0.07	0.04	—	0.05
<i>Lensia fowleri</i>	—	—	—	—	—	0.11	—	—	—	—	—	0.06
<i>Muggiaea kochi</i>	—	—	—	—	—	—	0.04	—	—	—	—	—
<i>Physophora hydrostatica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.17	—	—	—
<i>Sulculeolaria chuni</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.16	—	—	—	0.09
<i>Vogtia spinosa</i>	—	—	—	—	0.21	—	—	—	—	—	—	—

### Asociaciones de sifonóforos

Mediante la utilización del índice de disimilitud de Bray-Curtis fue posible distinguir dos grupos de estaciones, denominados ‘interno’ y ‘externo’ (Figs. 36 y 38). La localización espacial de estos grupos alude a su denominación. El ‘grupo interno’ se localizó sobre la plataforma interna en niveles superficiales (0-30 m), y su extensión geográfica fue muy similar en ambas épocas (Figs. 37 y 39) El ‘grupo externo’ se extendió sobre las plataformas media y externa en todos los niveles.

En general, el ‘grupo externo’ registró una mayor riqueza de especies en ambas épocas. Espacialmente, la riqueza de especies ( $S$ ) y el índice de Shannon ( $H'$ ) fueron menores en el ‘grupo interno’ en las dos épocas. Estacionalmente, octubre registró los valores más altos de diversidad (Tabla 6).

La abundancia promedio de la mayor parte de las especies fue mayor en el grupo externo (Tabla 7). Todas las especies registradas en este estudio se encontraron en el ‘grupo externo’, aunque sólo algunas de ellas se observaron en el ‘interno’. Las especies *Bassia bassensis* y *Diphyes dispar* se registraron en ambas asociaciones, pero su abundancia promedio no fue significativamente diferente (Mann-Whitney test,  $p > 0.05$ ) entre las dos asociaciones, excepto por *B. bassensis* durante abril, cuando la especie alcanzó su mayor abundancia promedio y frecuencia de aparición en el ‘grupo externo’ (Tabla 7). Si bien *Enneagonum hyalinum* se presentó en ambas asociaciones, fue la única especie que mostró una mayor abundancia y frecuencia en el ‘grupo interno’ (Mann-Whitney test,  $p < 0.05$ ) en los dos meses. Las especies de *Abyla* y *Amphycarion*, así como *Agalma okeni*, *Ceratocymba dentata*, *Hippopodius hippopopus*, *Lensia campanella* y *L. fowleri* figuraron entre las especies registradas únicamente en el ‘grupo externo’ (Tabla 7).

Tabla 6. Riqueza de especies ( $S$ ) e índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) estimados en las dos asociaciones de sifonóforos identificadas en el sur del Golfo de México durante dos épocas. X = promedio.

	Interno			Externo		
	Abril					
	Min	Max	X	Min	Max	X
$S$	1	3	1.5	1	12	6.8
$H'$	0	1.29	0.26	0	3.03	2.01
	Octubre					
$S$	1	9	3.9	4	13	8.7
$H'$	0	1.05	0.77	1.16	3.06	2.32

Tabla 7. Lista de especies presentes en las asociaciones de sifonóforos definidas mediante el índice de Bray-Curtis durante dos épocas del año en el sur del Golfo de México.  $X$  = abundancia promedio (mL 100 m<sup>-3</sup>);  $F$  = frecuencia de aparición (%).

Especies	Abril				Octubre			
	Interno ( $n = 12$ )		Externo ( $n = 63$ )		Interno ( $n = 10$ )		Externo ( $n = 54$ )	
	$X$	$F$	$X$	$F$	$X$	$F$	$X$	$F$
<i>Abyla haeckeli</i>	—	—	0.001	3.2	—	—	0.002	7.4
<i>Abyla trigona</i>	—	—	0.001	3.2	—	—	0.001	1.9
<i>Abylopsis eschscholtzi</i>	—	—	0.030	81.0	0.005	40.0	0.141	98.1
<i>Abylopsis tetragona</i>	—	—	0.074	87.3	0.001	20.0	0.083	96.3
<i>Agalma okeni</i>	—	—	0.007	11.1	—	—	0.180	87.0
<i>Amphicaryon acaule</i>	—	—	0.001	1.6	—	—	—	—
<i>Amphicaryon ernesti</i>	—	—	—	—	—	—	0.006	22.2
<i>Bassia bassensis</i>	<0.001	8.3	0.044	81.0	0.001	20.0	0.017	51.9
<i>Ceratocymba dentata</i>	—	—	—	—	—	—	0.011	3.7
<i>Chelophyes appendiculata</i>	—	—	0.017	47.6	0.002	20.0	0.117	98.1
<i>Diphyes bojani</i>	—	—	0.063	81.0	0.005	30.0	0.042	87.0
<i>Diphyes dispar</i>	0.081	58.3	0.110	73.0	0.758	90.0	0.239	92.6
<i>Enneagonum hyalinum</i>	0.134	66.7	0.014	15.9	0.402	100.0	0.028	66.7
<i>Eudoxoides mitra</i>	—	—	0.023	52.4	<0.001	10.0	0.013	46.3
<i>Eudoxoides spiralis</i>	—	—	0.101	98.4	<0.001	10.0	0.007	75.9
<i>Hippopodius hippopus</i>	—	—	0.010	3.2	—	—	0.001	1.9
<i>Lensia campanella</i>	—	—	<0.001	4.8	—	—	—	—
<i>Lensia cossack</i>	0.002	16.7	0.001	25.4	—	—	<0.001	11.1
<i>Lensia fowleri</i>	—	—	<0.001	4.8	—	—	<0.001	1.9
<i>Muggiaea kochi</i>	—	—	—	—	—	—	<0.001	3.7
<i>Physophora hydrostatica</i>	—	—	—	—	—	—	<0.001	1.9
<i>Sulculeolaria chuni</i>	—	—	—	—	—	—	0.001	3.7
<i>Vogtia spinosa</i>	—	—	<0.001	1.6	—	—	—	—

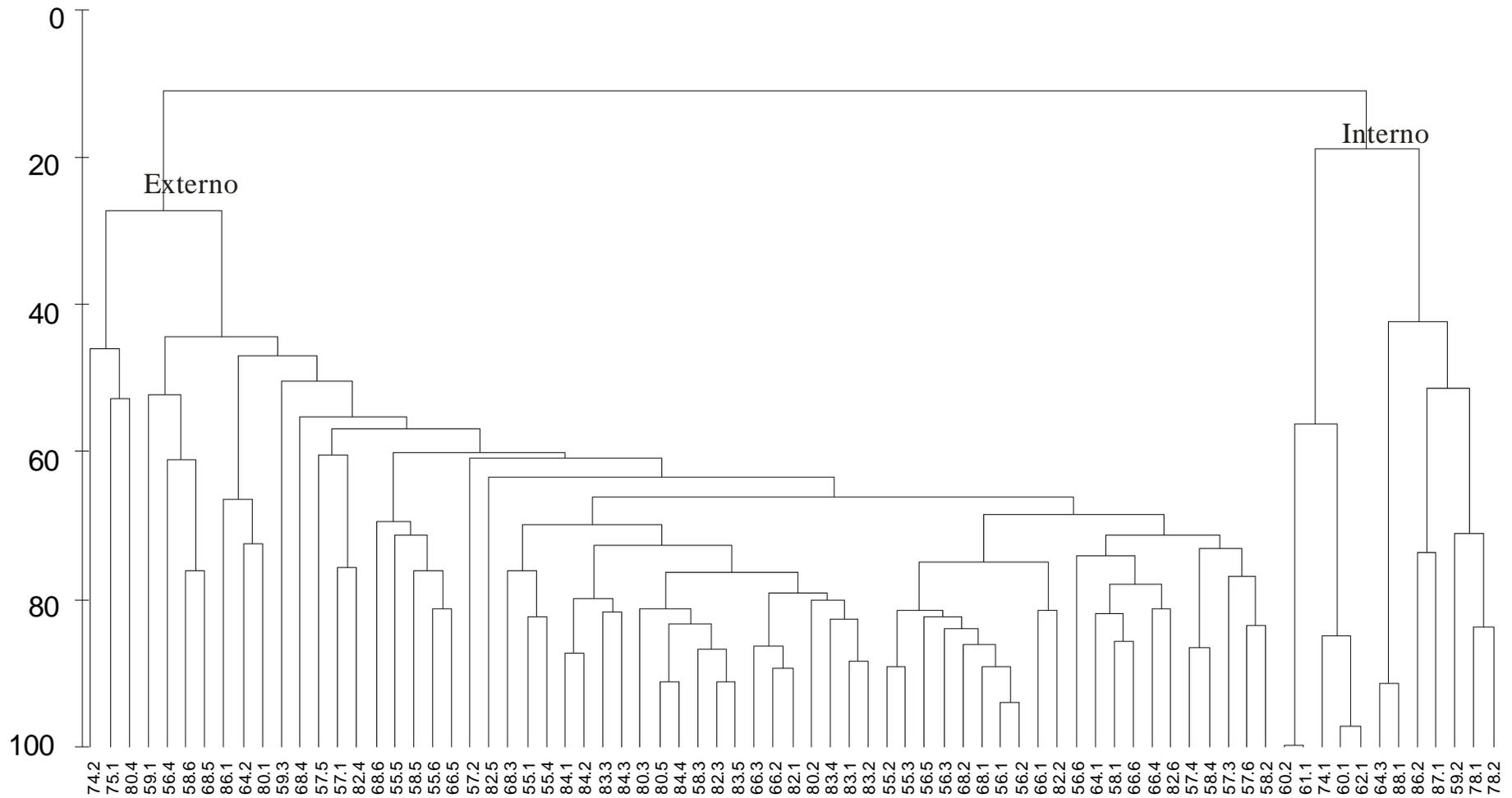


Figura 36. Dendrograma de disimilaridad en donde se representan los grupos de estaciones de acuerdo a la composición de sifonóforos, en abril del 2001. Los números enteros representan la estación de muestreo, y los decimales el nivel de muestreo.

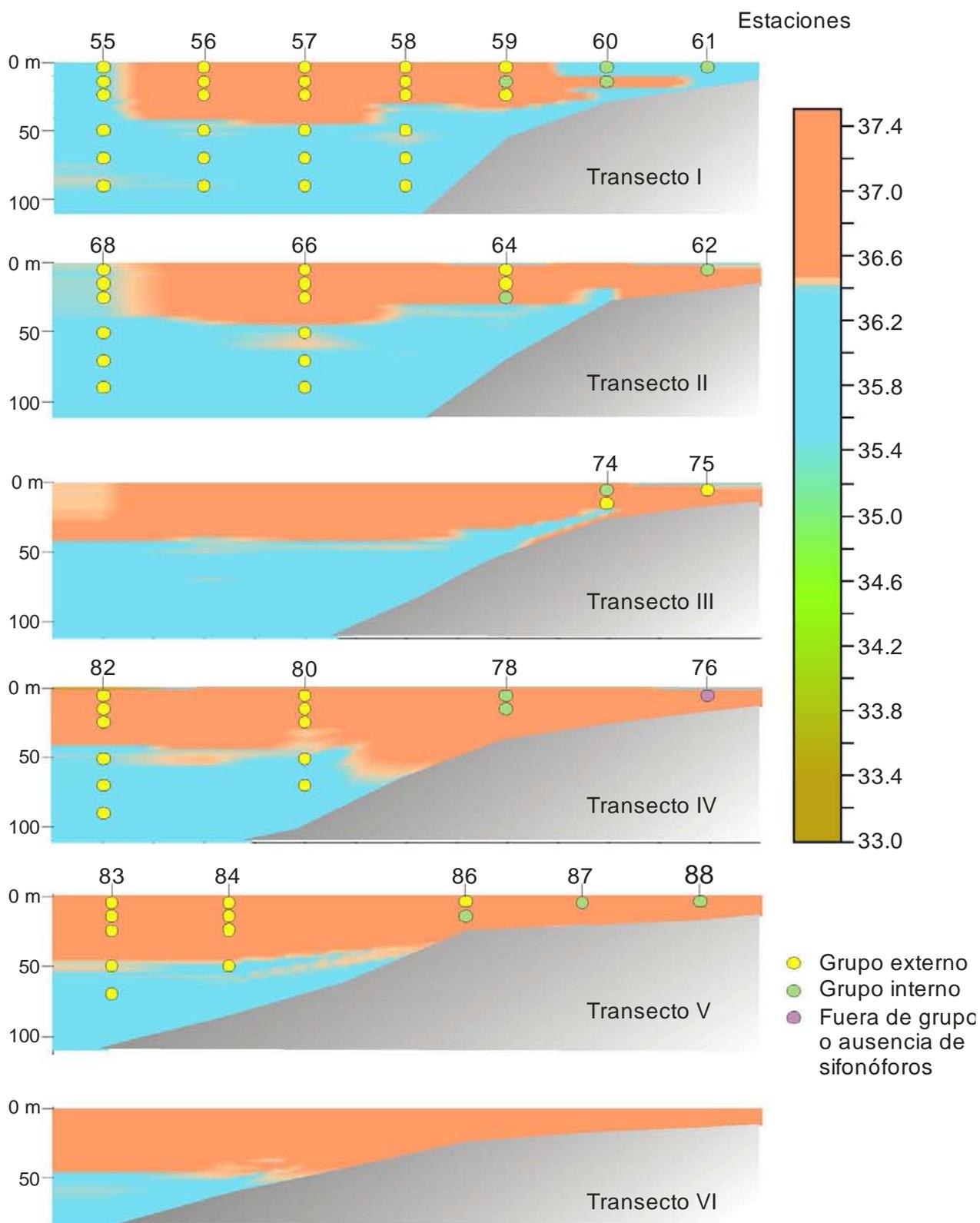


Figura 37. Localización espacial de los grupos de estaciones sobre perfiles verticales de salinidad (ups) en abril del 2001.

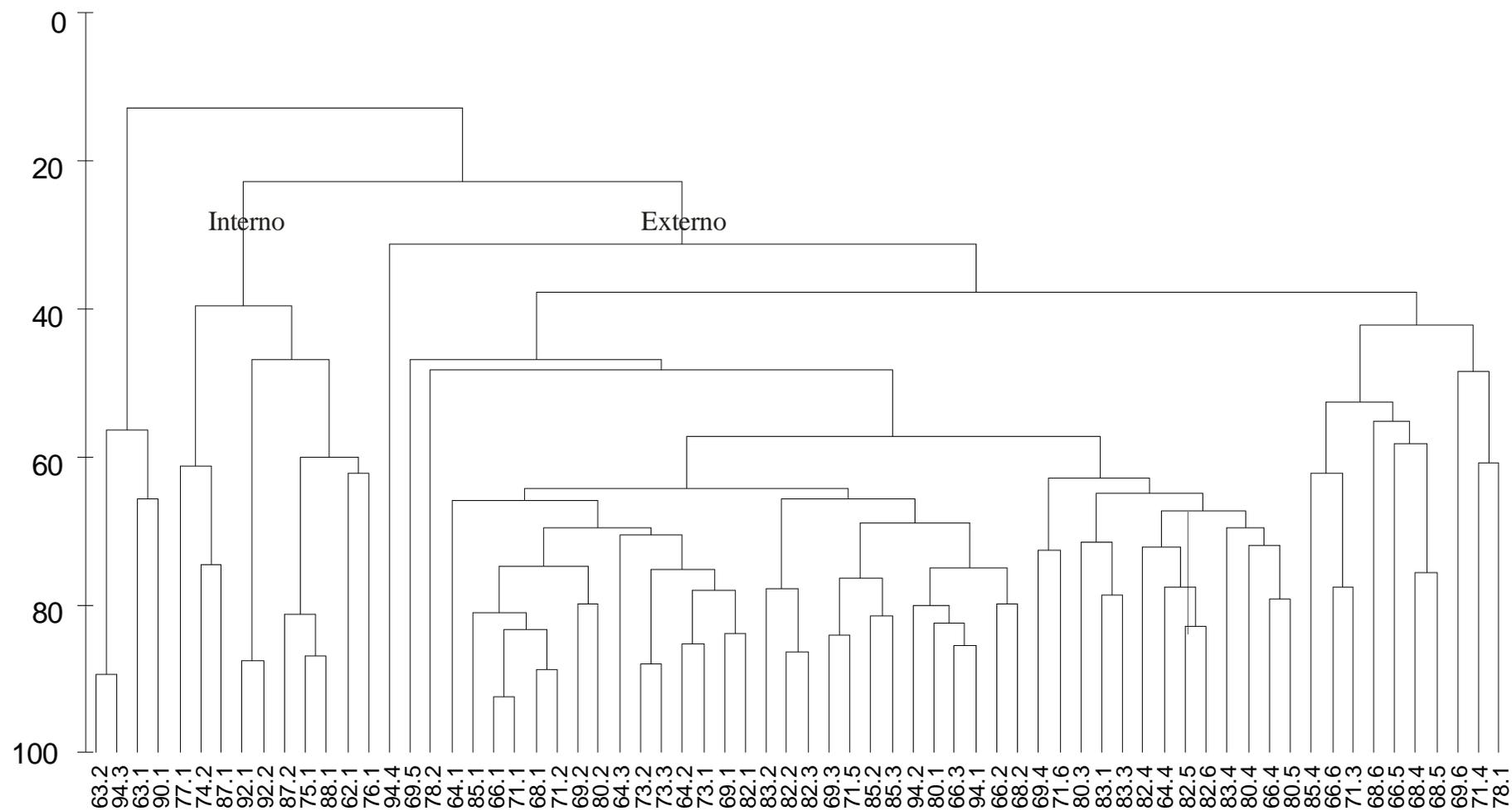


Figura 38. Dendrograma de disimilaridad en donde se representan los grupos de estaciones de acuerdo a la composición de sifonóforos, en octubre del 2001. Los números enteros representan la estación de muestreo, y los decimales el nivel de muestreo.

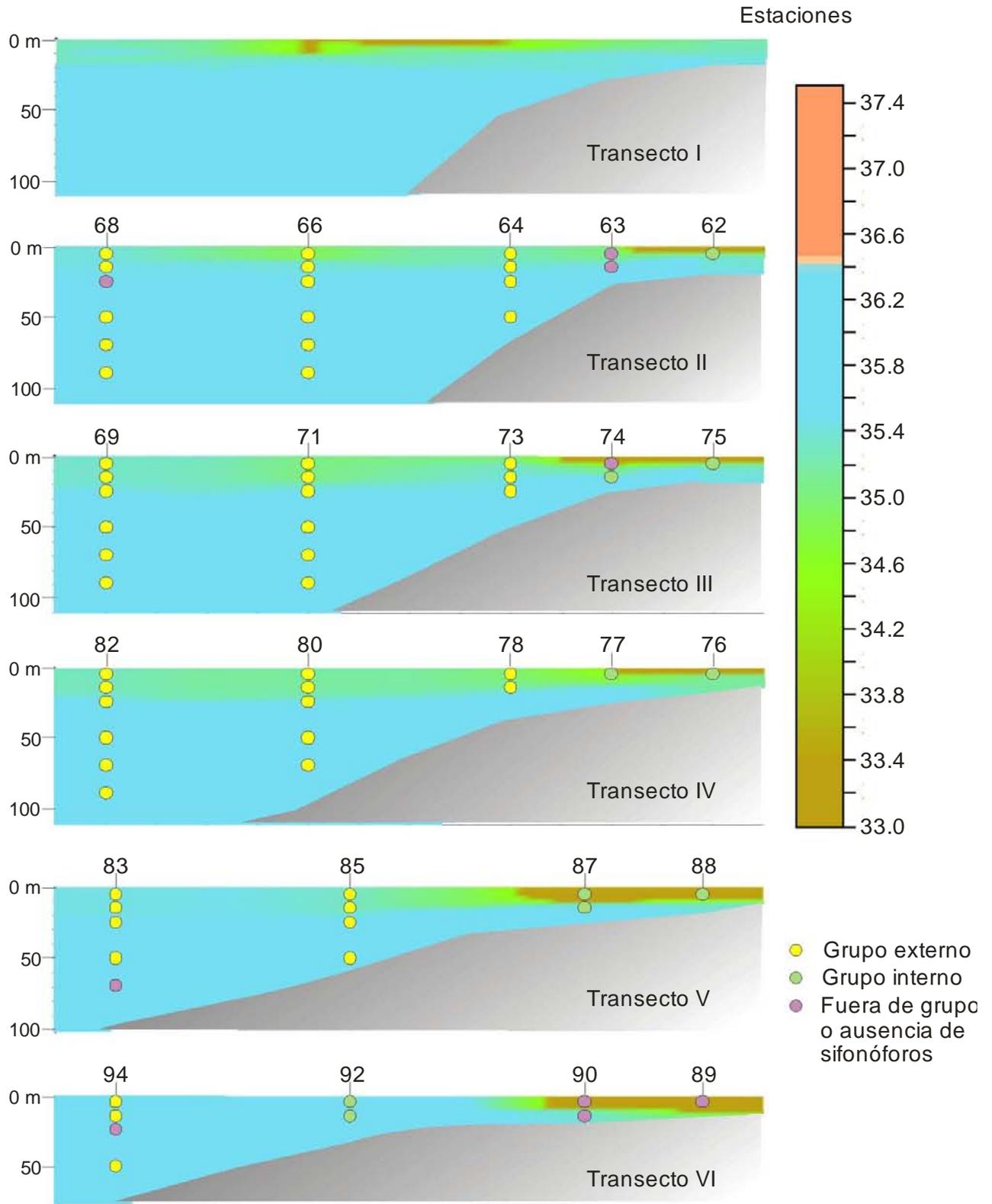


Figura 39. Localización espacial de los grupos de estaciones sobre perfiles verticales de salinidad (ups) en octubre del 2001.

## DISCUSIÓN

### **Biomasa zooplanctónica**

El sur del Golfo de México ha sido referido por varios autores (Bessonov *et al.*, 1971; de la Cruz, 1971; Gómez-Aguirre, 1987; Flores-Coto *et al.*, 1988; Sanvicente-Añorve, 1990; Gasca *et al.*, 1995; Alba-Hurtado, 2001; Okolodkov, 2003), como una zona de alta concentración de biomasa zooplanctónica. El aporte de aguas continentales sobre la zona nerítica, y junto con ello, de elementos nutritivos, así como la ancha plataforma continental hacen del sur del golfo un área de alta productividad primaria y secundaria (Flores-Coto *et al.*, 1988; Okolodkov, 2003). Las variaciones en la descarga de los ríos y de los patrones de la circulación costera tienen una gran influencia sobre la localización espacial de los núcleos de alta biomasa en la región (Salas de León *et al.*, 1998).

En la mayor parte de los estudios referentes a la distribución del zooplancton en el sur del golfo se han utilizado redes tipo bongo (Flores-Coto *et al.*, 1988; Sanvicente-Añorve, 1990), pero son muy escasos aquellos que han utilizado redes distribuidas en estratos diversos (Espinosa-Fuentes, 2004), de ahí que sólo este último estudio sea cuantitativamente comparable al presente.

Analizando aguas neríticas y oceánicas del sur del golfo (hacia el sur del paralelo 21°), Flores-Coto *et al.* (1988) y Sanvicente-Añorve (1990) señalaron a la zona frente al sistema Grijalva-Usumacinta como la más productiva. Estacionalmente, durante el verano (julio-agosto), cuando la descarga de los ríos es mayor (Czitrom *et al.*, 1986), los valores de biomasa zooplanctónica frente al sistema fluctuaron entre 40 y 110 g/100 m<sup>3</sup>, en tanto que en invierno (febrero) y primavera (abril) los valores fueron menores (10-60 g/100 m<sup>3</sup>) (Sanvicente-Añorve, 1990).

En este estudio no se encontraron diferencias significativas (t-test,  $p > 0.05$ ) en los valores de zooplancton entre las dos épocas analizadas. En la columna de agua, los valores promedio más altos se observaron en los tres primeros niveles (Tabla 1). Es evidente que la penetración de la luz y su inmediata influencia sobre la actividad fotosintética (Raymont, 1983a), hacen de estos primeros niveles los más productivos. De igual manera, Espinosa-Fuentes (2004) analizó un ciclo anual y señaló a la capa superficial de los 20 m como la de

mayor concentración de biomasa (pero no se proporcionan datos para el estrato de 20 a 45 m). Los valores que esta autora señala son similares a los obtenidos en este estudio, y tampoco encuentra diferencias significativas entre las estaciones del año analizadas.

Es de especial interés el hecho que durante abril sea el nivel uno el de mayor biomasa, en tanto que en octubre, sea el nivel dos (Tabla 1). Esta diferencia podría deberse a la acción del viento en la capa superficial del océano, esto es, a mayor velocidad del viento, mayor será la turbulencia en la capa superficial. Así, octubre (velocidad del viento = 23.4 km/h) tendrá un ambiente más turbulento que abril (18.9 km/h), lo cual indirectamente puede constatarse con el espesor de la capa de mezcla (Hanawa y Suga, 2003), que fue mayor durante octubre (Fig. 6). Franks (2001) indica que los organismos zooplanctónicos evitan las altas turbulencias migrando hacia las capas subsuperficiales, lo que podría ser el caso de octubre. De acuerdo con Lewis y Padley (2001), mayores turbulencias incrementan la velocidad relativa entre los organismos haciendo más difícil la captura de las presas, razón que podría explicar que sea el segundo nivel el de mayor abundancia zooplanctónica en octubre.

### **Biomasa de sifonóforos**

Los estudios efectuados en el Golfo de México (Vasiliev, 1974; Gasca, 1999; Alba-Hurtado, 2001) sobre la distribución y abundancia de los sifonóforos refieren a la zona nerítica como una región de alta biomasa, pero de diversidad más baja. Estos estudios, realizados con redes no estratificadas, dificultan las comparaciones cuantitativas con el presente trabajo

Si bien no hubo diferencias significativas ( $t$ -test,  $p > 0.05$ ) entre las dos épocas de muestreo (ni entre los mismos niveles, ni entre los promedios integrados de 0 a 30 m de profundidad), puntualmente los valores más altos ( $> 4.2 \text{ mL}/100 \text{ m}^3$ ) se observaron en la época de lluvias. Esta heterogeneidad espacial podría deberse a una mayor descarga fluvial y de elementos nutritivos durante esa época (Carranza-Edwards *et al.*, 1993). En regiones subtropicales, algunos autores (Thibault-Botha *et al.*, 2004) han encontrado diferencias estacionales más marcadas en la abundancia de estos animales.

Verticalmente, y al igual que la biomasa zooplanctónica, la mayor abundancia de sifonóforos se observó en la capa superficial de los 30 m (Tabla 1). Esto puede deberse a los propios hábitos de los sifonóforos y a su papel como depredadores en el ecosistema planctónico. Así, varios estudios (Alvariño, 1971; Pugh, 1974) indican que la mayor parte de las especies son epiplanctónicas, llegando a constituir una fracción importante del zooplancton en aguas superficiales (Lo y Biggs, 1996). Aunado a ello, se ha observado que la distribución de los sifonóforos depende en gran parte de la de sus presas (Purcell, 1981).

En el plano horizontal (considerando los promedios integrados en la capa de los 30 m), aunque no se encontraron diferencias estacionales significativas (t-test,  $p > 0.05$ ), en octubre se observó que los altos valores en biomasa de sifonóforos están más homogéneamente distribuidos en la zona (Fig.10). El análisis de Árboles de Regresión aplicado a cada época señaló que la distancia a la costa es un factor primordial en la distribución de los sifonóforos (Figs. 11A y 12B). Durante abril, la primera separación entre bajos y altos valores de abundancia lo delimitan los 22.4 km de distancia a la costa (Fig. 11B). Más allá de esta distancia, la biomasa de zooplancton determina una segunda separación. Varios autores (Alvariño, 1981; Pugh, 1999; Gibbons y Thibault-Botha, 2002) hacen énfasis en el carácter exclusivamente marino de estos organismos, indicando que sólo pocas especies pueden soportar las complejas y altamente variables condiciones hidrológicas de la zona costera. Asimismo, y como se indicó anteriormente, la distribución de las presas es otro factor determinante en la distribución de los sifonóforos (Purcell, 1981), especialmente de copépodos, principal componente del zooplancton y presas potenciales de sifonóforos (Raymont, 1983b; Purcell, 1997). De hecho, Pagès *et al.* (2001) encontraron que sólo *Bassia bassensis* es capaz de remover entre el 2.9 y 69.3% de la biomasa de copépodos pequeños.

Durante octubre, los factores determinantes en la distribución de los sifonóforos fueron la distancia a la costa y la temperatura (Fig. 12A). En este análisis las variables mencionadas delimitaron cuatro grupos (Fig. 12B). Por arriba de los 41.4 km de distancia a la costa se delimitaron dos grupos separados por la isolinéa de los 78.5 km a la costa. Por debajo de los 41.4 km la temperatura determinó otra separación en la isoterma de los 28.1 °C. Diversos autores (Margulis, 1972; Alvariño, 1980; Raymont, 1983b) han señalado la importancia de la temperatura en la distribución de los sifonóforos. A la escala del Océano

Atlántico, Margulis (1972) clasifica a los fisonectes y los calicóforos en especies boreales, tropicales y ecuatoriales tomando en cuenta la temperatura y el estado trófico de las aguas. A una escala espacial menor, Alvariño (1980) documenta la distribución de varias especies de dífidos frente a California y Baja California y señala que las mayores concentraciones de *Chelophyes appendiculata* están entre los 9.1 y 20.7 °C, y las de *Eudoxoides spiralis* entre los 13.1 y 20.7 °C. Los resultados de este estudio muestran que los efectos de la temperatura también podrían ser importantes a escalas espaciales menores (Fig. 12B). Temporalmente, algunos autores (Palma, 1994; Thibault-Botha *et al.*, 2004) indican que la temperatura tiene efectos muy importantes en la abundancia del macroplankton gelatinoso, señalando que los ciclos reproductivos de algunas especies están ligados a fluctuaciones estacionales de la temperatura.

### **Composición específica y distribución**

El grupo de sifonóforos más abundante en este estudio fue Calycophorae (Tabla 3), lo cual puede ser debido a dos razones: la propia complejidad de estos organismos y el tipo de muestreo utilizado. De acuerdo con Alvariño (1981), la complejidad de los Calycophorae se basa prácticamente en su tipo de reproducción. Así, Raymond (1983b) explica que estos animales tienen dos fases de desarrollo, la colonia poligástrica (fase asexual) y la eudoxia (fase sexual) que al soltarse de la colonia nada libremente para después reproducirse. En la mayoría de las especies de Physonectae y Cystonectae, las estructuras reproductoras no son librenadoras (Totton y Bargmann, 1965), lo que marca la diferencia con los Calycophorae. El método de recolecta también está relacionado con la abundancia de los calicóforos, ya que las colonias de fisonectes y cistonectes tienen un mayor tamaño y pueden evadir las redes más fácilmente que los calicóforos, los cuales son más pequeños (Pugh, 1999).

En general, todas las especies aquí registradas han sido observadas anteriormente en el Golfo de México (Alvariño, 1972; Vasiliev, 1974; Gasca, 1993, 1999; Alba-Hurtado, 2001). Todas ellas han sido caracterizadas como típicas de aguas trópico-ecuatoriales de los tres océanos, excepto *Lensia fowleri* quien según Alvariño (1970) está restringida al

Atlántico. Sin embargo, Daniel (1974) afirma que esta especie se encuentra distribuida en el Atlántico, Índico y Pacífico.

Las especies significativamente más abundantes en octubre (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ) fueron *Abylopsis eschscholtzi*, *Chelophyes appendiculata*, *Diphyes dispar*, *Agalma okeni*, *Amphycarion ernesti* y *Enneagonum hyalinum*. De acuerdo con esto, Moore (1953) estudiando los sifonóforos de la Florida y las Bermudas, encontró a las tres primeras especies muy abundantes en octubre; específicamente, *Ch. appendiculata* podría denominarse una especie otoñal. Alvariño (1991) en aguas de California y Baja California, encontró que *D. dispar* se reproduce mayormente durante el otoño, mientras que Vasiliev (1974), en el Golfo de México, la registró como la más abundante pero sin una estacionalidad marcada. Si bien en este estudio *A. ernesti* se registró significativamente más abundante en octubre, Alvariño (1991) en aguas de California y Baja California, la observó poco abundante durante el otoño.

En abril, *Bassia bassensis*, *Eudoxoides spiralis* y *Lensia cossack* fueron las especies significativamente más abundantes (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ). Estudiando las aguas de las Bermudas, Moore (1953) refiere a las dos primeras especies, junto con *Diphyes bojani*, como especies ‘invernales – primaverales’. Más hacia el sur, en aguas del Golfo de México y Mar Caribe, *E. spiralis* se ha encontrado también muy abundante en ese periodo (Gasca y Suárez, 1991; Gasca, 1993). Refiriendo a *B. bassensis*, esta última autora, encontró a esta especie más abundante durante el verano en aguas oceánicas del Golfo de México.

Las especies más abundantes en ambas épocas fueron *D. dispar*, *D. bojani*, *E. spiralis*, *Ch. appendiculata*, *A. eschscholtzi*, *A. tetragona*, *A. okeni* y *E. hyalinum*. Estas ocho especies representaron el 90% de la abundancia total de sifonóforos (Tabla 4). Vasiliev (1974), registró a las seis primeras especies como más abundantes en el Golfo de México. En la misma zona, Gasca (1993) escribió que, las siete primeras especies son las más abundantes. Ambos autores no identificaron a *A. okeni* en sus estudios. Gasca (1999) estudió aguas oceánicas y neríticas del Golfo de México, y encontró que las mayores densidades ocurren sobre la plataforma en donde, *D. dispar*, *E. spiralis* y otras dos especies, constituyen más del 89% del total de sifonóforos. Alba-Hurtado (2001) concluye que las especies más frecuentes, en el Golfo de México, fueron *D. dispar*, *D. bojani* y *E.*

*spiralis* además del género *Abylopsis* spp. Alvariño (1981) refiere a *A. okeni*, como la más abundante de la familia Agalmidae, habitante de las regiones templadas y cálidas de los tres océanos.

En general, las ocho especies mencionadas en el párrafo anterior fueron abundantes en la columna de agua muestreada, confirmando así lo señalado por Pugh (1999), quien menciona que estas especies se distribuyen en la región epipelágica del océano. En general, todas estas especies se observaron en las plataformas media y externa, a excepción de *D. dispar* y *E. hyalinum* quienes se encontraron también en las estaciones más cercanas a la línea de costa (Figs. 19 y 35). *Diphyes dispar* ha sido catalogada como una especie epipelágica que se distribuye tanto en la zona oceánica como en la nerítica (Pugh, 1974; Vasiliev, 1974; Gasca, 1993). En este estudio *D. dispar* no sólo se encontró sobre la plataforma interna, sino que además se registró en un amplio intervalo de salinidad. En diversas aguas del mundo y específicamente en el Golfo de México, *E. hyalinum* había sido registrada como una especie típicamente oceánica, hasta que Thibault-Botha *et al.* (2004) la encontraron muy cerca de la línea de costa en África del Sur, considerándola inclusive como indicadora de aguas costeras. De acuerdo con Pugh (1999), esta especie se distribuye principalmente entre los 300 y 1000 m, no obstante en el presente estudio la especie resultó ser muy abundante en los primeros 30 m de la columna de agua.

Otras especies de menor abundancia fueron *B. bassensis* y *Eudoxoides mitra* que juntas sumaron el 6.3% de abundancia total. En el Golfo de México, Vasiliev (1974) y Gasca (1993) señalaron que *B. bassensis* es muy abundante; Gasca (1999) mencionó que esta especie y otros tres calicóforos constituyen el 89% del total de sifonóforos. La misma autora encontró que *E. mitra* es una de las especies más frecuentes; Vasiliev (1974) y Gasca (1993) señalaron que esta especie es medianamente abundante. En este estudio, *E. mitra* se distribuyó en aguas de las plataformas media y externa (Fig. 25) lo que indica que no es estrictamente oceánica como señala Vasiliev (1974).

Las especies *Abyla haeckeli*, *A. trigona*, *Amphycarion acaule*, *A. ernesti*, *Ceratocymba dentata*, *Hippopodius hippopus*, *Lensia campanella*, *L. fowleri*, *Muggiaea kochi*, *Physophora hydrostatica*, *Sulculeolaria chuni* y *Vogtia spinosa* fueron poco abundantes (Tabla 4). Gibbons y Thibault-Botha (2002) mencionaron que estas especies, excepto *M. kochi*, son más frecuentes en ambientes oceánicos, lo que podría explicar su

restringida distribución y baja abundancia en este estudio. En el Golfo de México, *A. ernesti*, *A. acaule* y varias especies de *Lensia*, han sido registradas con baja abundancia y con una marcada migración dial (Pugh, 1974, 1977), lo que puede afectar el número de organismos recolectados en este estudio. Las especies, *C. dentata* y *V. spinosa*, se localizaron más allá de la isobata de los 200 m; de hecho, Gibbons y Thibault-Botha (2002) mencionaron que estas dos especies se distribuyen lejos de la línea de costa. Especialmente, *V. spinosa* es considerada una especie oceánica y normalmente se le ha capturado en el Golfo de México más allá de los 300 m de profundidad (Vasiliev, 1974; Pugh, 1974), lo que explica su rara presencia. En el Atlántico suroeste, *C. dentata* es la especie menos abundante de su género (Alvariño, 1981). *Lensia fowleri* ha sido registrada como poco abundante por diversos autores (Moore, 1953; Pugh, 1974; Gasca y Suárez, 1991; Gasca, 1993, 1999) en el Océano Atlántico, Mar Caribe y Golfo de México. *L. campanella*, *M. kochi* y *P. hydrostatica* fueron poco abundantes y se distribuyeron dentro de los primeros 30 m de la columna de agua (Tabla 5). La abundancia de *M. kochi* en este estudio fue mínima (Fig. 27), no obstante ha sido señalada como una de las especies más abundantes en el Golfo de México (Gasca, 1999), y ha sido clasificada como nerítica (Alvariño, 1970; Pugh, 1974). Pugh (1974) señala que *P. hydrostatica*, como muchos fisonectes y cistonectes, tiene facilidad para evadir las redes, de hecho él captura sólo fragmentos de estos organismos en profundidades de los 200 hasta los 900 m. Alvariño (1991) señala que esta especie es más abundante entre 0 y 100 m durante la noche, sin embargo, Pugh (1999) menciona que *P. hydrostatica* prefiere el estrato de 200 a 500 m de profundidad. Estas razones determinan su rara aparición en este estudio.

## **Asociaciones de sifonóforos**

### *Localización espacial*

La localización espacial de las asociaciones de sifonóforos indica que la variabilidad a través de la plataforma es más fuerte que los cambio en la vertical. Las condiciones físicas imperantes durante octubre en la zona de estudio apuntarían a una mayor extensión del ‘grupo interno’. Así, el empuje de aguas hacia fuera de la plataforma ocasionado por el encuentro entre dos corrientes marinas provenientes de direcciones opuestas (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003), así como una mayor descarga de los ríos (Czitrom *et al.*, 1986)

teóricamente inducirían a una mayor variabilidad estacional en la extensión de los grupos. Sin embargo, la extensión del grupo interno fue muy similar en las dos épocas (Figs. 37 y 39), indicando que, además de los cambios estacionales en las condiciones hidrológicas, otros fenómenos podrían explicar la localización de estas asociaciones. Debido al carácter estrictamente marino de los sifonóforos (Margulis, 1972; Pugh, 1977; Raymont, 1983b), podría esperarse una distribución más restringida del 'grupo externo' durante octubre debido a la descarga de los ríos (Czitrom *et al.*, 1986; Fig. 39). Sin embargo, a pesar de las bajas salinidades (Fig. 5), el 'grupo externo' ocupó aguas sobre las plataformas media y externa, y más especies alcanzaron el 'grupo interno' (Tabla 6). En abril, con salinidades más altas (Fig. 5), la localización de los grupos fue prácticamente la misma y sólo pocas especies alcanzaron el 'grupo interno'. Un análisis más detallado de los transectos durante abril muestra que algunas estaciones (59, 64, 74 y 86) tienen niveles pertenecientes a ambos grupos, lo que bien podría considerarse como una zona de transición (Fig. 37), en donde confluyen especies como *Enneagonum hyalinum* y *Diphyes dispar*, muy abundantes en el grupo interno, y *Eudoxoides spiralis*, *E. mitra*, *Abylopsis eschscholtzi* y *A. tetragona*, presentes sólo en el grupo externo. Durante octubre, varias estaciones muy costeras y con baja salinidad estuvieron fuera de grupo debido a la escasa abundancia de sifonóforos, o bien, a su ausencia (Fig. 39). Debido al carácter estrictamente carnívoro de los sifonóforos, cuyas principales presas son los copépodos (Raymont, 1983b; Purcell, 1997), se cree que la distribución de la biomasa zooplanctónica también tenga un papel preponderante en la distribución de los grupos. Estos resultados indican que, aun cuando las altas descargas de los ríos puedan limitar la distribución de la mayoría de las poblaciones de sifonóforos, la disponibilidad de alimento mitiga el efecto negativo de las bajas salinidades. Los registros de este estudio indican que *Bassia bassensis*, *D. dispar* y *E. hyalinum* son capaces de sobrevivir en un amplio espectro de salinidades, siguiendo quizás, a sus presas. En estudios realizados a una escala geográfica mayor, se ha observado que las corrientes, las surgencias, los giros oceánicos, y los procesos costeros tienen una gran influencia en la distribución de las asociaciones de sifonóforos (Gasca, 1999; Gibbons y Thibault Botha, 2002; Thibault-Botha *et al.*, 2004). A escalas más pequeñas, o bajo condiciones hidrológicas relativamente homogéneas, se ha establecido que los procesos biológicos, tales que la productividad o la selección de presas, pueden tener un efecto más directo en su

distribución (Margulis, 1972; Mackie *et al.*, 1987). Este parece ser el caso del presente estudio.

### *Diversidad*

Estacionalmente, el número de especies registradas fue mayor durante octubre (Tabla 6), debido probablemente, a una mayor disponibilidad de alimento en toda la zona de estudio (Fig. 7). Varios estudios de campo y teóricos (Rozenzweig y Abramski, 1993; Kassen *et al.*, 2000) indican una cierta relación en la productividad y la diversidad. A su vez, las variaciones estacionales en la abundancia del zooplancton podrían controlar la abundancia de los organismos gelatinosos, grandes depredadores del ecosistema planctónico. Mackie *et al.* (1987) señalaron que las variaciones estacionales en la abundancia de sifonóforos están más relacionadas con cambios en las condiciones hidrológicas, pero las observaciones de Silguero y Robison (2000) sustentan la idea propuesta, ya que ellos observaron un lapso de seis semanas entre el pico de productividad primaria y el de sifonóforos en la bahía Monterey. Las investigaciones concernientes a la estacionalidad de los sifonóforos son muy escasas, especialmente en áreas tropicales, donde se encuentra la mayor parte de las especies. En Bermuda, Moore (1949) observó una marcada estacionalidad para *Diphyes bojani*, *Abylopsis eschscholtzi*, *Bassia bassensis* y *Eudoxoides spiralis*. En este estudio, las tres últimas especies, así como *Diphyes dispar*, *Agalma okeni*, *Amphycarion ernesti*, *Chelophyes appendiculata*, *Enneagonum hyalinum* y *Lensia cossack* mostraron diferencias significativas entre los dos meses (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ). Sin embargo, se necesitan más estudios para documentar los ciclos de vida de los sifonóforos y su relación con los parámetros ambientales.

Espacialmente, el 'grupo interno' registró los valores más bajos de diversidad, especialmente durante abril (Tabla 6). Estos resultados indican que las aguas costeras, caracterizadas por altas o bajas salinidades, influyen en el número de especies registradas. De acuerdo con ello, Pugh (1999) encontró que en regiones de alta salinidad, como el Mar Rojo, la diversidad de especies se reduce, Thibault-Botha *et al.* (2004) también observaron que los valores más bajos de diversidad y equidad están en aguas muy costeras de Sudáfrica, y Gasca (1999), quien estudió las provincias oceánica y nerítica del sur del Golfo de México, encontró los valores más altos de diversidad en el ambiente oceánico ( $\sim 3.26$

bits ind<sup>-1</sup>), y los más bajos, en el nerítico (1.0 – 3.01 bits/ind). Estos resultados indican la existencia de un gradiente océano-costa en la diversidad de sifonóforos, gradiente que se acentúa bajo la influencia de sistemas de agua continental.

### *Composición*

Las especies poco frecuentes y abundantes *Abyla haeckeli*, *A. trigona*, *Cerotocymba dentata*, *Amphycarion ernesti*, *A. acaule*, *Hippopodius hippopus*, *Lensia fowleri*, *L. campanella*, *Muggiaea kochi*, *Sulculeolaria chuni* y *Vogtia spinosa* no se registraron en el ‘grupo interno’ en ninguna de las épocas (Tabla 7). Con excepción de *L. campanella* (registrada en la capa superficial de los 30 metros sobre la plataforma externa), estas especies se encontraron principalmente en los estratos inferiores (40-100 m), en salinidades de 34.9 a 36.5 ups. Analizando las asociaciones de sifonóforos en África del Sur, Gibbons y Thibault-Botha (2002) observaron a las últimas ocho especies más frecuentes y abundantes en la provincia oceánica que en la nerítica, hecho que podría explicar su ausencia en el ‘grupo interno’. También, Alba-Hurtado (2001), quien estudió la capa de los 200 m en aguas neríticas y oceánicas del sur del Golfo de México, encontró a *A. ernesti*, *H. hippopus*, *V. spinosa* y *Lensia* spp más frecuentes en la zona oceánica.

Todas las especies registradas en el ‘grupo interno’ se encontraron también en el externo (Tabla 7). Gibbons y Thibault-Botha (2002) señalaron a *Abylopsis tetragona*, *Bassia bassensis*, *Chelophyes appendiculata*, *Diphyes dispar*, *Enneagonum hyalinum*, y *Eudoxoides spiralis* como ampliamente distribuidas en el ambiente oceánico, pero también en aguas costeras de África del Sur. En este estudio, todas estas especies también se registraron en el ‘grupo interno’ (Tabla 7), en donde se registraron valores extremos de salinidad. De acuerdo con Gasca (1993) y Alba-Hurtado (2001) estas especies figuran entre las más abundantes y de amplia distribución en el sur del golfo. En este estudio, *B. bassensis*, *D. dispar* y *E. hyalinum* se encontraron en ambas asociaciones en las dos épocas, pero sólo *E. hyalinum* fue significativamente (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ) más abundante en el ‘grupo interno’ en las dos épocas. En África del Sur, Thibault-Botha *et al.* (2004) también observaron a esta especie en aguas muy costeras, indicando inclusive la posibilidad de considerarla como indicadora de aguas costeras. Los resultados de este estudio apoyan esta idea.

## CONCLUSIONES

- En abril, los valores de biomasa zooplanctónica variaron de 0.47 a 17.44 g/100 m<sup>3</sup>, mientras que en octubre fluctuaron entre 0.09 y 20.01 g/100 m<sup>3</sup>. Comparativamente, no hubo diferencias significativas ( $t$ -test,  $p < 0.05$ ) entre ellos. Verticalmente, los valores mayores se localizaron en los 30 m más superficiales. La mayor penetración de la luz en esta capa, aunada a la turbulencia inducida por el viento, hacen de estos niveles los más productivos.
- Los valores de biomasa de sifonóforos en abril fluctuaron entre 0 y 5.22 mL/100 m<sup>3</sup>, mientras que en octubre fueron de 0 a 7.39 mL/100 m<sup>3</sup>. No hubo diferencias entre los valores de las dos épocas ( $t$ -test,  $p > 0.05$ ). En la columna de agua, los valores mayores se localizaron en la capa superficial de los 30 m. Los hábitos epiplanctónicos de estos animales, así como su alimentación, pues consumen principalmente copépodos, pueden ser las razones principales de ello.
- A partir de Árboles de Regresión se observó que, la distancia a la costa, la disponibilidad de alimento y la temperatura son los principales factores que influyen en la distribución de los sifonóforos. Los resultados muestran que sólo pocas especies pueden soportar la alta variabilidad en condiciones ambientales en la zona costera, y que probablemente la alta disponibilidad de alimento mitigue esos efectos.
- El grupo de sifonóforos más abundante fue Calycophorae, debido probablemente a la propia complejidad de estos organismos (tipo de reproducción) y el arte de muestreo utilizado.
- Se identificaron en total 23 especies de sifonóforos pertenecientes a seis familias. Todas estas especies han sido observadas anteriormente en el Golfo de México y han sido caracterizadas como típicas de aguas trópico-ecuatoriales de los tres océanos.
- Las especies más abundantes en ambas épocas fueron *Diphyes dispar*, *Agalma okeni*, *Abylopsis eschscholtzi*, *A. tetragona*, *Eudoxoides spiralis*, *Diphyes bojani*, *Chelophyes appendiculata* y *Enneagonum hyalinum*, sumando el 90% de la abundancia total de sifonóforos. Todas ellas son consideradas abundantes en el

Golfo de México. Algunos autores indican que la última especie se encuentra en el estrato de 300 a 1000 m de profundidad, mientras que otros la refieren muy abundante cerca de la costa. En este estudio, también se encontró muy abundante en aguas costeras.

- Las especies *Abylopsis eschscholtzi*, *Diphyes dispar*, *Chelophyes appendiculata*, *Agalma okeni*, *Amphycarion ernesti* y *Enneagonum hyalinum* fueron significativamente más abundantes en octubre (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ), y sólo *Bassia bassensis*, *Lensia cossack* y *Eudoxoides spiralis* lo fueron en abril.
- Se identificaron dos asociaciones de sifonóforos denominadas grupos ‘interno’ y ‘externo’. Geográficamente, los dos grupos fueron muy similares en ambas épocas. El ‘grupo interno’ se localizó sobre la plataforma interna en niveles superficiales (0-30 m). El ‘grupo externo’ se extendió sobre las plataformas media y externa en todos los niveles. Estos resultados indican que existe una mayor variabilidad en el sentido costa-océano que en el sentido vertical.
- *Bassia bassensis*, *Diphyes dispar* y *Enneagonum hyalinum* son especies capaces de sobrevivir en un amplio espectro de salinidades, esto es, podrían considerarse especies eurihalinas.
- Estacionalmente, se registraron más especies durante octubre probablemente debido, a una mayor disponibilidad de alimento lo que podría indicar una cierta relación en la productividad y la diversidad.
- Espacialmente, el ‘grupo externo’ fue más diverso, lo que indica que sólo pocas especies son capaces de sobrevivir en las condiciones variables de la zona costera.

## REFERENCIAS

- Alba-Hurtado, C. A., 2001. *Composición, abundancia y distribución de sifonóforos (Cnidaria:Hydrozoa), en la Bahía de Campeche, México*. Tesis de Licenciatura, FES Zaragoza, UNAM, 51 p.
- Aldeco, M. y J. Hernández, 1988. Características térmicas superficiales en el Golfo de México durante 1988. *Estudios de Investigación Oceanográfica. Veracruz. Secretaría de Marina*, México, 32 p.
- Alvariño, A., 1970. El zooplancton de las regiones trópico-ecuatoriales oceánicas. *Acta del IV Congreso Latinoamericano de Zoología 2*: 395-426.
- Alvariño, A., 1971. Siphonophores of the Pacific, with a review of the world distribution. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, University of California 16: 1-432.
- Alvariño, A., 1972. Zooplancton del Caribe, Golfo de México y regiones adyacentes del Pacífico. Pp. 223-247. *In: J. Carranza (Ed.), Memorias IV Congreso Nacional de Oceanografía*, D. F., México.
- Alvariño, A., 1977. Indicadores planctónicos y la oceanografía de la región de California. Pp. 52-78. *In: Memorias del V Congreso Nacional de Oceanografía*, México.
- Alvariño, A., 1980. Reproduction seasons and day/night bathymetric distribution of three species of Diphyinae (Siphonophorae), off California and Baja California. Pp. 33-38. *In: P. Tardent y R. Tardent (Eds), Developmental and Cellular Biology of Coelenterates*. Elsevier, Holanda, 499 p.
- Alvariño, A., 1981. Siphonophora. Pp. 383-442. *In: D. Boltovskoy (Ed.), Atlas de zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP, Mar de Plata, Argentina, 936 p.
- Alvariño, A., 1991. Abundancia y distribución batimétrica diurna y nocturna de los sifonóforos durante las cuatro estaciones del año 1969, en aguas de California y Baja California. *Investigaciones Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas* 6(2): 1-42.
- Anónimo, 1999. Datos climáticos en Veracruz, Ver., México 1917-1998. Comisión Nacional del Agua, Gerencia Estatal en Veracruz, Centro de Previsión del Golfo de México. 29 p.

- Bessonov, N., O. González y A. Elizarov, 1971. Resultados de las investigaciones cubano-soviéticas en el Banco de Campeche. Pp. 317-323. *In: UNESCO (Ed.), Coloquio sobre investigaciones y recursos del Mar Caribe y regiones adyacentes*, París, 545 p.
- Bigelow, H. B., 1931. Siphonophorae from the "Arcturus" Oceanographic Expedition. *Zoologica: New York Zoological Society* 8(11): 527-590.
- Biggs, D. C., 1976. Nutritional ecology of *Agalma okeni* (Siphonophora: Physonectae). Pp. 201-210. *In: G. O. Mackie (Ed.), Coelenterata Ecology and Behavior*. Plenum Press, Nueva York, 744 p.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 235-249.
- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen y C. G. Stone, 1984. *Classification and regression trees*. Wadsworth international group, Belmont, California, 358 p.
- Carranza-Edwards, A., L. Rosales-Hoz y A. Monreal-Gómez, 1993. Suspended sediments in the southern Gulf of Mexico. *Marine Geology* 112: 257-269.
- Carré, C., 1979. Sur le genre *Sulculeolaria* Blainville, 1834 (Siphonophora, Calycophorae, Diphyidae). *Annales de l'Institut océanographique*, París 55(1): 27-48.
- Clark, L. A. y D. Pregibon, 1992. Tree-based models. Pp. 377-420. *In: J. M. Chambers y T. J. Hastie. (Eds), Statistical models, S. Wadsworth and Brooks, Pacific Grove, California*, 608 p.
- Cooper, C., G. Z. Forristall y T. M. Joyce, 1990. Velocity and hydrographic structure of two Gulf of Mexico warm-core rings. *Journal of Geophysical Research* 95(C2): 1663-1679.
- Czitrom, S. F., M. A. Ruiz y A. R. Padilla, 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México. Pp. 301-311. *In: J. C. J. Nihoul. (Ed.), Marine interfaces ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanographic Series, Lieja, 670 p.
- Daniel, R., 1974. Siphonophora from the Indian Ocean. *Memoirs of the Zoological Survey of India* 15(4): 1- 242.
- de la Cruz, A., 1971. Estudios de plancton en el Banco de Campeche. Pp. 375-383. *In: UNESCO (Ed.), Coloquio sobre investigaciones y recursos del Mar Caribe y regiones adyacentes*, París, 545 p.

- Elliot, A. B., 1982. Anticyclonic Rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* 12: 1292-1309.
- Espinosa-Fuentes, M. L., 2004. *Comunidades ictioplanctónicas del sur del Golfo de México*. Tesis de Doctorado, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 112 p.
- Flores-Coto, C., L. Sanvicente-Añorve, R. Pineda-López y M. A. Rodríguez-van Lier, 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del Sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia* 5(9): 65-84.
- Franks, P. J. S., 2001. Turbulence avoidance: a alternate explanation of turbulence-enhanced ingestion rates in the field. *Limnology and Oceanography* 46(4): 959-963.
- Fraser, J. H., 1969. Experimental feeding of some Medusae and Chaetognatha. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26(7): 1743-1762.
- Gasca, R., 1993. Especies y abundancia de sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) en la Región sur del Golfo de México. *Caribbean Journal of Science* 29(3-4): 220-225.
- Gasca, R., 1998. Siphonophore communities in the southern Gulf of Mexico during April-May, 1986. *Intergovernmental Oceanographic Commission, UNESCO, Workshop Report* 142: 120-126.
- Gasca, R., 1999. Siphonophores (Cnidaria) and summer mesoscale features in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 65(1): 75-89.
- Gasca, R., 2002. Lista faunística y bibliografía comentadas de los sifonóforos (Cnidaria:Hydrozoa) de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 73(2): 123-143.
- Gasca, R. y E. Suárez, 1991. Siphonophores of upwelling areas of the Campeche Bank and the Mexican Caribbean Sea. *Hydrobiologia* 216/217: 497-502.
- Gasca, R., E. Suárez e I. Castellanos, 1995. Biomazas zoopláncticas en aguas superficiales del Golfo de México durante verano e invierno de 1991. *Caribbean Journal of Science* 31(1-2): 128-140.
- Gibbons, J. M. y D. Thibault-Botha, 2002. The match between ocean circulation and zoogeography of epipelagic siphonophores around southern Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 801-810.

- Gómez-Aguirre, S., 1987. Biomasa de plancton de la zona económica exclusiva del sureste del Golfo de México y Caribe Mexicano (may-jul, 1982). *Universidad y Ciencia* 4(8): 47-54.
- Gordon, A. L., 1967. Circulation of the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research* 72(24): 6207-6223.
- Hanawa, K. y T. Suga, 2003. Surface mixed layer in the ocean and water mass analysis. Pp. 63-109. In: Y. Toba (Ed.). *Ocean-atmosphere interactions*. TERRAPUB/Kluwer, Londres, 303p.
- Hartog, J. C., 1980. Notes on the food of sea turtles: *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus) and *Dermochelys coriacea* (Linnaeus). *Netherlands Journal of Zoology* 30(4): 595-610.
- Houde, E. D. y N. Chitty, 1976. Seasonal abundance and distribution of zooplankton, fish eggs and fish larvae in the Eastern Gulf of Mexico. *NOAA, Technical Report NMFS SSRF-701*, EUA, 18 p.
- Hyman, L. H., 1940. *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. Vol. 1. Mc Graw-Hill, Nueva York, 726 p.
- Kassen, R., A. Bucling, G. Bell y P. B. Rianey, 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in laboratory microcosms. *Nature* 406: 508-512.
- Krebs, J. C., 1978. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper International, Nueva York, 678 p.
- Lauerman, L. M. L., 1998. Diet and feeding behaviour of the deep-water sea star *Rathbunaster californicus* (Fisher) in the Monterey Submarine Canyon. *Bulletin of Marine Science* 63(3): 523-530.
- Leipper, F. D., 1970. A sequence of current patterns in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 75(3): 637-657.
- Lewis, D. M. y T. J. Padley, 2001. The influence of turbulence on plankton predation strategies. *Journal of Theoretical Biology* 210: 347-356.
- Loo, W. y D. C. Biggs, 1996. Temporal variability in the night-time distribution of epipelagic siphonophores in the North Atlantic Ocean at Bermuda. *Journal of Plankton Research* 18(6): 923-939.

- Mackie, G. O., P. R. Pugh y J. E. Purcell, 1987. Siphonophore Biology. *Advances in Marine Biology* 24: 97-262.
- Margulis, R. Ya., 1972. Factors determining the large-scale distribution of siphonophores of the suborders Physophorae and Calyphorae in the Atlantic ocean. *Oceanology* 12: 420-425.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas de León, A. R. Padilla-Pilotze y M. A. Alatorre-Mendieta, 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la Bahía de Campeche, México. *Ciencias Marinas* 18(4): 115-133.
- Moore, H. B., 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic. *Bulletin of the Bingham Oceanography Collection* 12(2): 1-97.
- Moore, H. B., 1953. Plankton of the Florida current. II. Siphonophora. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 2(4): 559-573.
- Okolodkov, Y. B., 2003. A review of Russian research in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea in the 1960-1980s. *Hidrobiológica* 13(3): 207-221.
- Pagès, F., H. E. González, M. Ramón, M. Sobarzo y J. M. Gili, 2001. Gelatinous zooplankton assemblages associated with water masses in the Humboldt Current System, and potential predatory impact by *Bassia bassensis* (Siphonophora: Calyphorae). *Marine Ecology Progress Series* 210: 13-24.
- Palma, S., 1994. Distribución del macroplankton gelatinoso en un área de desove de peces frente a la costa central de Chile (32°-33° S). *Revista de Biología Marina* 29(1): 23-45.
- Pugh, P. R., 1974. The vertical distribution of the siphonophores collected during the Sond Cruise, 1965. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 25-90.
- Pugh, P. R., 1977. Some observations on the vertical migration and geographical distribution of siphonophores in the warm waters of the North Atlantic Ocean. Pp. 372-378. In: S. Z. Qasim (Ed.), *Proceedings of the symposium on warm water zooplankton*. UNESCO/NIO, Goa, India, 722 p.

- Pugh, P. R., 1986. Trophic factors affecting the distribution of siphonophores in the North Atlantic Ocean. Pp. 230-234. *In*: B. A. C. Pierrot, S. van der Spoel, B. Zahuaranec y R. K. Johnson (Eds), *Pelagic Biogeography*. UNESCO Technical Paper of Marine Science, París, 295 p.
- Pugh, P. R., 1999. Siphonophorae. Pp. 467-511. *In*: D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*, Vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, Holanda, 868 p.
- Purcell, J. E., 1981. Dietary composition and diel feeding patterns of epipelagic siphonophores. *Marine Biology* 65: 83-90.
- Purcell, J. E., 1997. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates, and effects on prey populations. *Annales de l'Institut océanographique*, París 73(2): 125-137.
- Raymont, J. E. G., 1983a. *Plankton and productivity in the oceans*. Vol. 1. *Phytoplankton*. Pergamon Press, Oxford, 800 p.
- Raymont, J. E. G., 1983b. *Plankton and productivity in the oceans*. Vol. 2. *Zooplankton*. Pergamon Press, Oxford, 820 p.
- Rosenzweig, M. L. y Z. Abramsky, 1993. How are diversity and productivity related? Pp. 52-65. *In*: R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, 416 p.
- Salas de León, D. A., M. A. Gómez-Monreal, L. Sanvicente-Añorve y C. Flores-Coto. 1998. Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica Acta* 21(1): 87-93.
- Sanvicente-Añorve, L. E., 1990. *Comunidades ictioplanctónicas en el suroeste del Golfo de México*. Tesis de Maestría. ICMYL, UNAM, 58 p.
- Sears, M., 1954. Siphonophores in the Gulf of Mexico. *Fisheries Bulletin (Fish and Wildlife Service)* 55(89):275-276.
- Silguero, J. M. B. y B. H. Robison, 2000. Seasonal abundance and vertical distribution of mesopelagic calycophoran siphonophores in Monterey Bay, CA. *Journal of Plankton Research* 22(6): 1139-1153.

- Thibault-Botha, D., J. R. E. Lutjeharms y M. J. Gibbons, 2004. Siphonophore assemblages along the east coast of South Africa; mesoscale distribution and temporal variations. *Journal of Plankton Research* 26(9): 1115-1128.
- Totton, A. K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Discovery Reports* 27: 1-162.
- Totton, A. K. y H. E. Bargmann, 1965. *A synopsis of the Siphonophora*. Trustees of the *British Museum (Natural History)*, Londres, 230 p.
- Trégouboff, G. y M. Rose, 1957. *Manuel de planktonologie méditerranéenne II*. Centre National de la Recherche Scientifique, París, 587 p.
- Vasiliev, V., 1974. Distribución de los sifonóforos en el Golfo de México durante el periodo de primavera- verano en el año de 1969. *Investigaciones Marinas* 8(12): 1-51.
- Wangersky, E. D. y C. E. Lane, 1960. Interaction between the plasma of the loggerhead turtle and the toxin of the Portuguese man-of-war. *Nature* 185: 330-331.
- Zar, J. H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey, 662 p.
- Zavala- García, F. y C. Flores-Coto, 1989. Medición de biomasa zooplanctónica. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 16(2): 273-278.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey y J. J. O'Brien. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108(C12) 3389, doi:10.1029/2003JC001879, 2003.