



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

VARIACIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD DE
CNIDARIOS PLANCTÓNICOS (MEDUSOZOA)
EN EL SURESTE DEL GOLFO DE MÉXICO
(OTOÑO 1998)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(**BIOLOGÍA AMBIENTAL**)

P R E S E N T A

LUIS FELIPE MARTELL HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMÍREZ

COMITÉ TUTOR: DRA. MA. ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO
DRA. ROSAURA MAYÉN ESTRADA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2010



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

VARIACIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD DE
CNIDARIOS PLANCTÓNICOS (MEDUSOZOA)
EN EL SURESTE DEL GOLFO DE MÉXICO
(OTOÑO 1998)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

LUIS FELIPE MARTELL HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMÍREZ

COMITÉ TUTOR: DRA. MA. ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO
DRA. ROSAURA MAYÉN ESTRADA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2010



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/525/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de septiembre de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) del (la) alumno (a) MARTELL HERNÁNDEZ LUIS FELIPE con número de cuenta 509014089 con la tesis titulada "Variación espacial de la comunidad de cnidarios planctónicos (Medusozoa), en el Sureste del Golfo de México (otoño 1998)", realizada bajo la dirección del (la) DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMÍREZ:

Presidente: DRA. MA. ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO
Vocal: DR. CÉSAR FLORES COTO
Secretario: DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMÍREZ
Suplente: DR. JOSÉ ALBERTO OCAÑA LUNA
Suplente: DRA. ROSAURA MAYÉN ESTRADA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de octubre de 2010.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme continuar con mi formación académica en el área de la investigación en ciencias de la vida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado para realizar mis estudios de maestría. Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo otorgado al proyecto “Evaluación prospectiva para el programa de monitoreo continuo del efecto ambiental de la actividad petrolera en el Golfo de México, monitoreo ambiental para el proyecto de modernización y optimización del campo Cantarell” a través del Dr. Felipe Vázquez Gutiérrez, de donde provienen las muestras utilizadas en este estudio.

A la Dra. Marina Sánchez Ramírez, tutora principal de esta tesis, y a los miembros del Comité Tutor, Dra. Ma. Ana Fernández Álamo y Dra. Rosaura Mayén Estrada, por sus valiosas enseñanzas y acertadas sugerencias manifestadas durante el desarrollo del presente trabajo. El conocimiento que compartieron conmigo me acompañará el resto de mi vida profesional.

Al Dr. César Flores Coto y el Dr. José Alberto Ocaña Luna, miembros del jurado de grado, por el tiempo y esfuerzo dedicados a la revisión y discusión de este escrito. Sus comentarios y críticas fueron fundamentales para la mejora del mismo.

Al Instituto Politécnico Nacional, particularmente al Laboratorio de Ecología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, en donde se llevó a cabo la fase de laboratorio del presente proyecto y cuyo personal de apoyo y docente contribuyó de manera sustancial y constante a la realización del mismo.

A mi hermano, mis padres y el resto de mi familia, por el apoyo incondicional que me han brindado todos estos años. A mis amigos, quienes con su compañía y consejos me han ayudado a crecer personal y profesionalmente. Sin su intervención oportuna esta tesis no hubiera sido posible.

A mis maestros, compañeros de laboratorio en la ENCB y al equipo de TRADUCE, por la ayuda y compañerismo que me han demostrado.

A Marcos y la familia Gómez Cervantes. No tengo palabras para expresar la importancia de su contribución en mis estudios de maestría.

dedicado a mi familia y amigos

« Le seul véritable voyage, le seul bain de Jouvence, ce ne serait pas d'aller vers de nouveaux paysages, mais d'avoir d'autres yeux, de voir l'univers avec les yeux d'un autre, de cent autres, de voir les cent univers que chacun d'eux voit, que chacun d'eux est »

Marcel Proust

ÍNDICE GENERAL

	<i>Página</i>
ÍNDICE GENERAL	I
ÍNDICE DE FIGURAS	II
ÍNDICE DE TABLAS	III
RESUMEN	IV
ABSTRACT	V
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
HIPÓTESIS	5
OBJETIVOS	5
ÁREA DE ESTUDIO	6
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Trabajo de campo	10
Trabajo de laboratorio	11
Análisis de datos	12
RESULTADOS	18
Condiciones ambientales y biovolumen zooplanctónico	18
Comunidad de cnidarios planctónicos	27
DISCUSIÓN	42
CONCLUSIONES	53
LITERATURA CITADA	55

ÍNDICE DE FIGURAS

	<i>Página</i>
1. Batimetría del área de estudio y posición de las estaciones de muestreo. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998 (modificado de Lugo-Hubp <i>et al.</i> , 1990).	9
2. Variación espacial de los promedios de (a) temperatura (°C) y (b) salinidad (ups) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	19
3. Variación espacial de (a) el biovolumen zooplanctónico (ml/1000 m ³) y (b) el promedio de pH en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	20
4. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) nitratos y (b) nitritos (µmoles/L en ambos casos) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	22
5. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) fosfatos (µmoles/L) y (b) silicatos (mg/L) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	23
6. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) oxígeno disuelto (ml/L) y (b) turbidez (unidades nefelométricas) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	24
7. 7. Ordenación bidimensional por componentes principales (matriz de correlaciones) de las estaciones de muestreo (números) en función de las variables ambientales.	26
8. Variación espacial del biovolumen de cnidarios planctónicos (log ml/1000 m ³) en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	30
9. Variación espacial de la riqueza específica (número de especies) por estación de muestreo en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	31
10. Variación espacial del índice de diversidad de Shannon en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	33

11. Variación espacial de (a) índice de equidad de Pielou y (b) índice de dominancia de Simpson en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	34
12. Dendrograma de similitud de estaciones de muestreo (números) de acuerdo con la composición específica y el biovolumen por especie (ml/1000 m ³), a partir del índice de similitud de Bray-Curtis. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	35
13. Ordenación bidimensional (EMNM) de las estaciones de muestreo (números) de acuerdo con la composición específica y el biovolumen por especie (ml/1000 m ³). Sureste del Golfo de México. Otoño 1998. Los cuatro grupos indicados en el análisis de agrupamiento (letras A-D) se sobrepusieron con fines de comparación.	36
14. Variación espacial de los valores de biovolumen (círculos continuos cuyo diámetro es proporcional a la magnitud del biovolumen en cada estación de muestreo) de ocho especies de cnidarios planctónicos en el sureste del Golfo de México, otoño 1998.	40

ÍNDICE DE TABLAS

	<i>Página</i>
1. Listado de los taxones de cnidarios planctónicos recolectados en el sureste del Golfo de México (otoño 1998). Arreglo taxonómico siguiendo a Daly <i>et al.</i> (2007) y Bouillon <i>et al.</i> (2006).	28
2. Clasificación de los taxones de cnidarios planctónicos recolectados en el sureste del Golfo de México (otoño 1998) de acuerdo con el análisis de Olmstead-Tukey e Índice de Valor de Importancia (IVI) para cada taxón.	32
3. Valores promedio (\pm DE) de biovolumen, diversidad, equidad y dominancia y número total de especies observados en los grupos de estaciones identificados en los análisis de agrupamiento y ordenación. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	37
4. Principales taxones discriminantes entre los grupos de estaciones identificados en los análisis de agrupamiento y ordenación. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.	38

RESUMEN

A pesar de su importancia ecológica, económica y médica, los cnidarios planctónicos son un grupo de organismos del que se tiene escasa información, particularmente en algunas regiones del océano como el Golfo de México. Debido a esto, el presente trabajo tuvo como objetivo analizar la variación espacial de la comunidad de cnidarios planctónicos de la región sureste del Golfo de México durante el otoño de 1998. La comunidad se describió en términos de composición, abundancia (biovolumen), diversidad, dominancia y equidad. Posteriormente se realizaron análisis de agrupamiento (a partir del índice de Bray-Curtis) y ordenación (EMNM) así como la vinculación con los parámetros ambientales de la región. La comunidad de cnidarios planctónicos se encontró compuesta por 68 taxones, de los cuales *Koellikerina fasciculata* y *Muggiaea atlantica* constituyen nuevos registros en la región. *Diphyes dispar*, *Abylopsis spp*, *Liriope tetraphylla*, *Diphyes bojani*, *Aglaura hemistoma*, *Muggiaea kochi*, *Chelophyes appendiculata*, *Eudoxoides mitra*, *Bassia bassensis* y *Nanomia bijuga* fueron las especies dominantes en función de su abundancia y distribución, además de ser los taxones responsables de las diferencias entre los grupos de estaciones. El biovolumen zooplanctónico, el biovolumen de la comunidad y la dominancia mostraron una tendencia al incremento hacia las zonas costeras y el Banco de Campeche, mientras que la riqueza específica, la diversidad de Shannon y la equidad variaron en sentido contrario. Se identificaron cuatro asociaciones de estaciones de muestreo: A) Desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, B) Banco de Campeche, C) Zona de plataformas petroleras y D) Plataforma continental de Tabasco y zona oceánica. El biovolumen zooplanctónico, la profundidad de la estación de muestreo, la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto son las principales variables ambientales que explican los grupos de estaciones. El patrón de zonación observado refleja los patrones de circulación superficial existentes durante el otoño (transporte hacia afuera de la costa) y la presencia de condiciones ambientales particulares localizadas en ciertas porciones del área de estudio, tales como la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta y las condiciones asociadas con la zona de plataformas petroleras.

Palabras clave: cnidarios planctónicos, sureste del Golfo de México, medusas, sifonóforos, variación espacial.

ABSTRACT

Despite its ecological, economic and medical relevance, very little information is available on planktonic cnidarians, this being particularly true for some regions of the ocean such as the Gulf of Mexico. Because of this, the present study aimed to analyze the spatial variation of the community of planktonic cnidarians in the southeastern Gulf of Mexico during the fall of 1998. The community was described in terms of its composition, abundance (biovolume), diversity, dominance and equitability. Cluster (Bray-Curtis index) and ordination (multi-dimensional scaling or MDS) analysis were performed in order to link the observed distribution of species with the environmental parameters. The community was found consisting of 68 taxa, including *Muggiaea atlantica* and *Koellikerina fasciculata*, which are new records for the region. *Diphyes dispar*, *Abylopsis* spp, *Liriope tetraphylla*, *Diphyes bojani*, *Aglaura hemistoma*, *Muggiaea kochi*, *Chelophyes appendiculata*, *Eudoxoides mitra*, *Bassia bassensis* and *Nanomia bijuga* were the dominant species according to their abundance and distribution, besides being the taxa responsible for the observed differences between groups of stations. Dominance and biovolume (both zooplankton and community) showed an increasing trend towards coastal areas and the Campeche Bank, while species richness, Shannon diversity and equitability varied in the opposite direction. Four assemblages of stations are recognized: A) mouth of the Grijalva-Usumacinta system, B) Campeche Bank, C) surroundings of the oil fields and D) continental shelf of Tabasco and oceanic area. Zooplanktonic biovolume, depth of the sampling station, salinity and dissolved oxygen concentration are the main environmental variables that explain the above assemblages. The observed zonation reflects the existing surface circulation patterns during the fall (offshore transport) and the presence of localized environmental conditions in certain portions of the study area, such as the mouth of the Grijalva-Usumacinta system and the oil fields.

Keywords: planktonic cnidarians, southeastern Gulf of Mexico, jellyfish, siphonophores, spatial variation.

INTRODUCCIÓN

Los cnidarios pertenecientes al subphylum Medusozoa se encuentran representados en el plancton marino por dos grupos estructuralmente diferentes: medusas y sifonóforos. Las medusas constituyen un estadio solitario y de libre nado (Bouillon, 1999), en contraste con los sifonóforos que son organismos altamente polimórficos cuyas “colonias” están formadas por muchos “individuos” que actúan como una sola unidad (Pugh, 1999). A pesar de dichas diferencias en organización, ambos grupos desempeñan un papel similar en la dinámica de los ambientes en los que viven.

La importancia ecológica de estos organismos radica en su papel como depredadores de otros invertebrados planctónicos (Pagès *et al.*, 1996; 2001; Hansson *et al.*, 2005) así como de huevos y larvas de peces (Purcell, 1981a; Purcell y Grover, 1990). Medusas y sifonóforos son, a su vez, presas de peces y otros animales marinos (Ates, 1988; 1991; Arai, 2005), actúan como hospederos intermediarios de parásitos (Marcogliese, 1995; Martorelli, 2001) y compiten por el alimento con otros organismos zooplanctívoros (Arai, 1988, Purcell y Arai, 2001). Otros aspectos de la fisiología, ecología e interacciones tróficas de estos organismos pueden encontrarse en Mackie *et al.* (1987) para los sifonóforos y en Arai (1997) en el caso de las escifomedusas.

Algunas especies de medusas se extraen directamente para consumo humano (Hsieh *et al.*, 2001; Omori y Nakano, 2001); sin embargo, la importancia económica de estos animales consiste principalmente en el impacto negativo que pueden representar para diversas pesquerías (Brodeur *et al.*, 2002; Lynam *et al.*, 2006). Además, varias especies de cnidarios planctónicos son relevantes desde los puntos de vista médico y toxicológico debido a que

las toxinas que poseen sus nematocistos representan un peligro para la salud humana (Burnett, 2001).

A pesar del interés creciente por documentar los aspectos ecológicos de estos organismos, el conocimiento de los patrones de variación espacial y temporal de sus poblaciones es todavía escaso (Boero y Mills, 1997; Boero *et al.*, 2008). La información acerca de la ecología de comunidades de cnidarios planctónicos en México está dispersa y es de difícil acceso (Gasca, 2002; Segura-Puertas *et al.*, 2003), lo cual es cierto en el caso de la zona sur del Golfo de México y la Bahía de Campeche. Dicha región es particularmente interesante en función de los fenómenos oceanográficos que la caracterizan (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006b), su importancia para la conservación biológica (Arriaga-Cabrera *et al.*, 1998) y las actividades pesqueras y de extracción de petróleo que se desarrollan en sus aguas, así como los problemas ambientales asociados a ellas (Arenas-Fuentes y Jiménez-Badillo, 2004; Gold-Bouchot, 2004).

Debido a las consideraciones expuestas anteriormente es posible comprender la necesidad de realizar análisis de la variación espacial de la comunidad de cnidarios planctónicos en las distintas regiones que conforman el Golfo de México mediante la aplicación de análisis ecológicos de clasificación y ordenación.

ANTECEDENTES

El estudio formal de los cnidarios planctónicos en el Golfo de México comenzó con los trabajos taxonómicos de Mayer (1900, 1910), en los que se describen las especies de medusas conocidas hasta esa fecha en la región. Posteriormente, los registros de estos organismos continuaron incrementándose en el caso de los sifonóforos gracias a los trabajos de Moore (1953), Moore *et al.* (1953), Sears (1954b) y Moore y Corwin (1956), y en el caso de las medusas gracias a los estudios de Hedgpeth (1954), Sears (1954a) y Guest (1959); todos ellos realizados en la porción norte del Golfo de México. Una de las contribuciones más importantes hechas en este periodo es la monografía de Kramp (1959), en la que se incluyen las características diagnósticas de varias especies de hidromedusas presentes en el Golfo de México; sin embargo, este mismo autor señaló que el conocimiento de la medusofauna de esta región era tan escaso en esa época que no fue posible considerar dicha información en su discusión biogeográfica del Océano Atlántico.

Los trabajos posteriores se concentraron en documentar la presencia estacional de algunas especies de medusas en las costas estadounidenses del Golfo de México (Moore, 1962; Hopkins, 1966; Phillips y Burke, 1970), de tal manera que no fue sino hasta los estudios de Alvaríño (1972) y Phillips (1972) que la diversidad de cnidarios planctónicos comenzó a registrarse en el litoral mexicano. Debido a lo anterior, la porción norte del Golfo de México constituye la zona mejor estudiada de esta cuenca en lo que se refiere a dichos organismos. Hasta la fecha, se han llevado a cabo varios trabajos sobre ecología de

medusas, particularmente en la región que se encuentra frente a la desembocadura del Río Mississippi (Burke, 1975a,b; Graham 2001; Graham *et al.*, 2003).

En el sur del Golfo de México, el número de estudios concernientes a este grupo de organismos comenzó a incrementarse a partir de las últimas décadas, gracias a los trabajos de Gasca y Suárez-Morales (1991, 1993), Suárez-Morales (1992) y Gasca (1993, 1997, 1998, 1999) sobre ecología y taxonomía de sifonóforos, así como los estudios de Correia-Valenca (1992) y Segura-Puertas y Ordoñez-López (1994) acerca de ecología de medusas.

En los últimos años se ha profundizado en el conocimiento de las relaciones entre los parámetros ambientales de la región y las asociaciones de sifonóforos (Alba-Hurtado, 2001, 2006; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007a; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007b; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2009), medusas (Loman-Ramos *et al.*, 2007) o cnidarios planctónicos (Suárez-Morales *et al.*, 2002). Además, los trabajos de Suárez-Morales y Gasca (1991), Gasca (2002), Segura-Puertas *et al.* (2003), Segura-Puertas *et al.* (2009) y Pugh y Gasca (2009) requieren mención especial; ya que en ellos se resume el conocimiento de los cnidarios planctónicos en aguas mexicanas y se reconoce la necesidad de contar con un mayor número de investigaciones referentes a este tema en México.

HIPÓTESIS

Se espera que la variación en abundancia y composición específica de la comunidad de cnidarios planctónicos del sureste del Golfo de México durante el otoño de 1998 muestre patrones identificables de heterogeneidad espacial determinados por las relaciones entre las especies presentes y los parámetros ambientales a nivel local.

OBJETIVOS

- **General**

Determinar los patrones de variación espacial de la comunidad de cnidarios planctónicos en el sureste del Golfo de México durante el otoño de 1998.

- **Particulares**

1. Describir la comunidad en términos de composición específica, riqueza de especies, diversidad, dominancia y equidad, así como abundancia e índice de valor de importancia de cada especie.
2. Identificar patrones de variación espacial en la composición específica de la comunidad.
3. Evaluar las relaciones entre la composición de especies de las localidades muestreadas con respecto a diferentes condiciones de temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, concentración de nutrientes y productividad secundaria.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra localizada dentro de la Bahía de Campeche, en la porción sureste del Golfo de México, entre los 18° 17' - 20° 59' de latitud Norte y los 91° 15' - 94° 50' de longitud Oeste. Esta región incluye estaciones de muestreo ubicadas tanto en la plataforma continental como en el talud continental (zonas nerítica y oceánica), frente a las costas de los estados mexicanos de Tabasco, Campeche y el extremo sur de Veracruz (Fig. 1).

El Golfo de México es una cuenca semicerrada que se comunica con el Océano Atlántico Norte y el Mar Caribe a través del estrecho de Florida y el Canal de Yucatán, (respectivamente) y cuyas características fisiográficas, geológicas y batimétricas varían entre las diferentes zonas que lo conforman (Lynch, 1954). En este cuerpo de agua es posible identificar tres épocas distintas (secas, lluvias y “nortes”) a lo largo del año (Yáñez-Arancibia y Day, 1982; De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004). Los “nortes” o frentes fríos, presentes en la región de octubre a abril, se originan debido al enfrentamiento entre masas de aire frío y seco provenientes del continente y masas de aire marino con características tropicales (Tápanes y González-Coya, 1980).

Los patrones de circulación en el Golfo de México están dominados por la Corriente del Lazo, la cual fluye en sentido anticiclónico penetrando por el Canal de Yucatán para posteriormente extenderse hacia el norte y formar un asa antes de salir por el Estrecho de Florida (Leipper, 1954; Schmitz *et al.*, 2005). A pesar de ser un fenómeno casi permanente, la Corriente del Lazo exhibe variaciones tanto estacionales como interanuales en sus límites y en la periodicidad y frecuencia de separación de giros anticiclónicos (Behringer *et al.*, 1977; Sturges y Leben, 2000; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006a) de tal forma que hasta el

momento no es posible predecir con certeza el grado de intrusión de esta corriente o el momento de separación de los anticiclones asociados con ella (Leben, 2005).

En la actualidad se acepta que la Corriente del Lazo y su campo de giros anticiclónicos derivados son los mecanismos más importantes de distribución de energía, temperatura y sales dentro del Golfo de México (Elliot, 1982; Schmitz *et al.*, 2005); sin embargo, la dinámica de este cuerpo de agua se ve afectada también por otros fenómenos oceanográficos de menor escala, tales como los aportes de agua continental, los cuales provocan frentes de magnitud importante (por ejemplo el asociado con la descarga del sistema Grijalva-Usumacinta en la Bahía de Campeche) (Czitrom *et al.*, 1986).

Los patrones generales de circulación superficial dentro de la Bahía de Campeche constituyen un caso especial y una excepción a las características predominantes en el Golfo de México ya que la circulación media en esta zona no se encuentra dominada por la influencia de la Corriente del Lazo y su campo de anticiclones, sino que puede dividirse en dos patrones relativamente independientes uno del otro: uno costero y otro en aguas fuera de la plataforma continental (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005). En las regiones apartadas de la costa se ha sugerido la presencia de un giro ciclónico de variación estacional (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005) cuya corriente de frontera en el oeste se intensifica en la época otoño-invierno y cuyo forzamiento es debido al rotacional del viento.

Por otra parte, el rasgo más importante de circulación en las aguas de la plataforma frente a las costas de Veracruz, Tabasco y Campeche es el cambio de dirección en la corriente que va a lo largo de la plataforma, lo cual genera convergencia y transporte hacia fuera de la

costa en el sur de la Bahía de Campeche (durante el otoño-invierno) y cuyo forzamiento está dado por el componente paralelo a la costa del esfuerzo del viento (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Otro fenómeno de importancia biológica observado con regularidad en la región sur del Golfo de México es la presencia de altos valores de clorofila en zonas cercanas a la costa. En algunas ocasiones estos valores sugieren la existencia de fenómenos de surgencia, como sucede frente a la plataforma continental de Tamaulipas y Veracruz durante el verano y en la porción oriental del Banco de Campeche (Merino, 1997; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006b). En otros casos los altos niveles de clorofila están relacionados con procesos de advección, como se ha observado en las costas de Tamaulipas y Texas durante el invierno o en las regiones de convección en el sur de la bahía de Campeche y frente a la plataforma de Louisiana-Texas (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009).

La profundidad de la capa de mezcla, definida como la profundidad a la que inicia la termoclina, varía de un día a otro y entre épocas del año en función de los flujos de calor y la turbulencia, presentando valores máximos en verano y mínimos en invierno en latitudes subtropicales y templadas (Stewart, 2008). En particular en el Golfo de México se han registrado valores de profundidad de la capa de mezcla de aproximadamente 50 m en el Golfo de México oriental (Morrison y Nowlin, 1977) y 40-60 m en el Banco de Campeche (Signoret *et al.*, 1998). En la región sur de la Bahía de Campeche, varios autores han registrado valores de profundidad de la capa de mezcla de 40-70 m durante el verano-otoño (por ejemplo Alba-Hurtado, 2006; Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004).

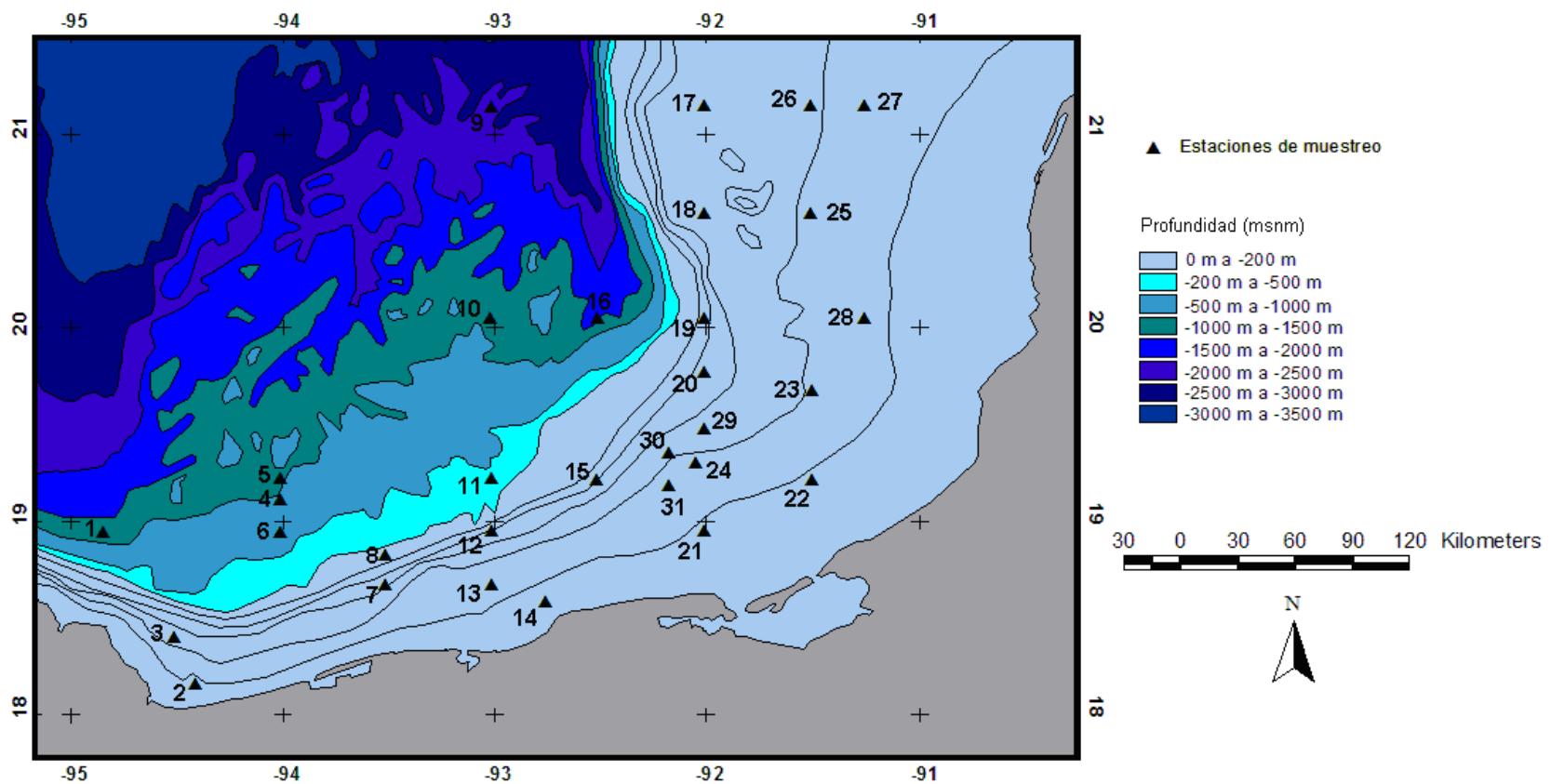


Figura 1. Batimetría del área de estudio y posición de las estaciones de muestreo. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998 (modificado de Lugo-Hubp *et al.*, 1990).

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Las muestras de zooplancton provienen de la campaña SGM-4, la cual forma parte del proyecto “Evaluación prospectiva para el programa de monitoreo continuo del efecto ambiental de la actividad petrolera en el Golfo de México, monitoreo ambiental para el proyecto de modernización y optimización del campo Cantarell”. El muestreo se realizó a bordo del Buque Oceanográfico “Justo Sierra” de la Universidad Nacional Autónoma de México en el periodo comprendido entre el 27 de noviembre y el 6 de diciembre de 1998, utilizando una red tipo Bongo de aperturas de malla de 333 y 505 μm . La red de muestreo incluyó en total 31 estaciones ubicadas en la plataforma y el talud continentales del sureste del Golfo de México (Figura 1).

Los arrastres fueron de tipo doble oblicuo, con trayectoria circular y velocidad del buque de dos nudos girando a 10° a estribor. El volumen de agua filtrada en cada arrastre se determinó a partir de la lectura de un flujómetro incorporado a la red de muestreo. La red bajó a una velocidad de 1 m/s y se recuperó a 0.5 m/s. La profundidad máxima de los arrastres varió entre 13 y 141 m dependiendo de la profundidad máxima de cada estación de muestreo, la cual varió desde los 15.60 m hasta los 2,550 m. Los tiempos de arrastre efectivo y total de arrastre (descenso de la red + arrastre efectivo + ascenso de la red) fueron variables en función de la profundidad de la estación de muestreo, con valores promedio ($\pm\text{DE}$) de 2.93 ± 0.25 minutos y 8.26 ± 4.10 minutos, respectivamente. Inmediatamente después de la colecta, las muestras de zooplancton fueron fijadas con formalina al 4% en agua de mar neutralizada con borato de sodio.

A la par de las muestras biológicas, en cada estación se determinaron los valores de temperatura y salinidad mediante el empleo de una sonda CTD, así como los valores de pH, turbidez y concentración de oxígeno disuelto, nitritos, nitratos, silicatos y fosfatos a partir de muestras de agua obtenidas con botellas Niskin incorporadas a una roseta acoplada al instrumento CTD.

Trabajo de laboratorio

Los cnidarios planctónicos fueron separados e identificados hasta el menor nivel taxonómico posible para cada estación de muestreo a partir de las muestras de 333 μm . La determinación de los organismos se realizó con ayuda de literatura especializada; utilizando los trabajos de Mayer (1910), Kramp (1959, 1961), Totton (1965), Bouillon (1999), Mianzan y Cornelius (1999), Pugh (1999) y Bouillon *et al.* (2006), entre otros.

El volumen total del zooplancton en cada muestra (biovolumen zooplanctónico), así como el volumen total de cnidarios planctónicos (biovolumen de la comunidad) y el volumen de cada especie en cada sitio de muestreo (biovolumen por especie) se estimaron para cada estación mediante el método de volumen desplazado (malla de 333 μm). La matriz de datos generada de esta forma fue utilizada en todos los análisis biológicos posteriores de manera que la abundancia de las especies de medusas y sifonóforos, expresada en términos de biovolumen, fuera comparable entre sí. Lo anterior fue necesario debido a que la naturaleza modular de las especies de cnidarios planctónicos imposibilita el establecimiento de un “número de individuos” para cada taxón. En todos los casos el biovolumen se expresó en $\text{ml}/1000 \text{ m}^3$.

En aquellos casos (4% de las entradas de la matriz de biovolumen) en que una especie determinada estuviera presente en una estación de muestreo con un valor de biovolumen menor que el mínimo cuantificable (es decir menor de 0.1 ml), se le asignó un valor estándar de 0.05 ml con el fin de conservar la proporción de abundancia que dicha especie guardaba con respecto a las especies más abundantes y de esta manera llevar a cabo los análisis cuantitativos de la comunidad.

Análisis de datos

El software utilizado para llevar a cabo todos los procedimientos de análisis multivariados fue Primer v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Parámetros ambientales

Se construyeron modelos gráficos de las variables ambientales con el fin de identificar patrones de variación entre estaciones de muestreo con base en la similitud de los valores de dichos parámetros en el área de estudio. Para cada variable ambiental (con excepción del biovolumen zooplanctónico y la profundidad de la estación de muestreo) se calculó el valor promedio en la capa de mezcla, definida para este estudio como la capa superficial de agua en la que los valores de temperatura se mantienen casi constantes, es decir, aquella en la que la diferencia de temperatura de la superficie y fondo de la capa no es mayor de 0.1 °C. Posteriormente, los promedios de cada variable en la capa de mezcla fueron interpolados para toda el área de estudio. El método de interpolación elegido fue *kriging* y éste se llevó a cabo con el programa Surfer versión 8 (Golden Software, 2002).

Adicionalmente, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) a los valores de biovolumen zooplanctónico, profundidad de la estación de muestreo y los promedios de temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, concentración de nitritos, nitratos, fosfatos y silicatos en la capa de mezcla con el fin de identificar patrones espaciales de variación en las variables ambientales medidas en el área de estudio. Los datos fueron previamente transformados de la forma $\log(x)$ siendo x el valor promedio de cada variable en un sitio de muestreo dado. La estandarización de las variables ambientales fue necesaria debido a las diferencias en las escalas de medición asociadas con cada parámetro evaluado.

Descripción de la comunidad

Los datos de biovolumen de cada especie por estación de muestreo fueron transformados mediante la expresión $\log(x+1)$, donde x representa cada medición individual. Posteriormente, estos datos fueron sometidos a un análisis de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1995) para clasificar los taxones dentro de una de cuatro categorías: dominantes (valores de frecuencia y biovolumen mayores a la mediana muestral), ocasionales (valores de frecuencia menores a la mediana y valores de biovolumen mayores a ésta), constantes (valores de frecuencia mayores a la mediana y valores de biovolumen menores a ésta) y raros (valores de frecuencia y biovolumen menores a la mediana muestral). En todos los casos la frecuencia corresponde al número de estaciones de muestreo en las que estuvo presente el taxón analizado. De igual manera, para cada taxón se calculó el índice de valor de importancia (IVI) modificado por Krebs (1985), el cual presenta un valor máximo teórico de 200 dentro de la comunidad:

$$IVI = (A_{ri} + f_{ri})(100)$$

donde:

IVI = Índice de Valor de Importancia

A_{ri} = Biovolumen relativo de la especie i en el total de las muestras

f_{ri} = Frecuencia relativa de la especie i en el total de las muestras

Adicionalmente, se calcularon los índices de riqueza específica, diversidad, equidad y dominancia para cada estación de muestreo mediante la rutina DIVERSE de PRIMER. El valor de la riqueza específica fue estimado como el número de especies que se encuentran en cada sitio de muestreo. El índice de diversidad de Shannon (Shannon y Weaver, 1963) se determinó de acuerdo con la expresión

$$H = -\sum_{i=1}^S (p_i)(\ln p_i)$$

donde:

H = Diversidad de Shannon

S = Número de especies en la estación de muestreo

n_i = Biovolumen de la especie i en la estación de muestreo

p_i = Proporción de biovolumen de la especie i en la estación de muestreo ($p_i = n_i / N$)

N = Biovolumen total de cnidarios planctónicos en la estación de muestreo

La dominancia en la comunidad fue estimada mediante el índice de Simpson (Simpson, 1949), a través de la ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^s (p_i)^2$$

donde:

D = Índice de dominancia de Simpson

p_i = Proporción de biovolumen de la especie i en la comunidad ($p_i = n_i / N$)

S = Número de especies en la comunidad

n_i = Biovolumen de la especie i en la comunidad

N = Biovolumen total de cnidarios planctónicos en la comunidad

El valor de la equidad (uniformidad o equitatividad) se calculó de acuerdo con Pielou (1975):

$$J = \frac{H}{H_{\max}}$$

donde:

J = Índice de equidad

H = Diversidad de Shannon

$H_{\max} = \ln_e (S)$

S = Número de especies en la comunidad

Agrupamiento y ordenación de los datos biológicos

Se empleó un análisis de clasificación y otro de ordenación para identificar patrones espaciales de variación en la composición de especies en el área de estudio. Los datos de biovolumen (como medida de la abundancia de cada especie) fueron transformados previamente a la ejecución de dichos análisis mediante la expresión $\log(x+1)$, donde x representa cada medición individual, con el objeto de reducir la disparidad extrema en la abundancia de los taxones numéricamente dominantes. El índice de similitud elegido fue el de Bray-Curtis (derivado de Bray y Curtis, 1957), el cual se estimó de acuerdo con la expresión:

$$BC = \frac{\sum_1^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_1^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde:

BC = Coeficiente de similitud de Bray-Curtis

X_{ij}, X_{ik} = Biovolumen de la especie i en las muestras j y k , respectivamente.

Posteriormente la matriz de similitud de Bray-Curtis fue utilizada para obtener un dendrograma a través del método de agrupamiento jerárquico y para realizar un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMNM), con el objeto de identificar las relaciones existentes entre las estaciones de muestreo con base en la información biológica.

La rutina de Similitud Porcentual (SIMPER) implementada en PRIMER fue utilizada para determinar los taxones que contribuyeron de manera más importante a la separación de los grupos identificados; los taxones responsables de la discriminación entre grupos fueron identificados como aquellos que presentaron los valores más altos de la relación

$$C = \bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$$

donde C implica el cálculo de un coeficiente, $\bar{\delta}_i$ es el promedio de contribución de cada i -ésimo taxón a la disimilitud total entre un par de grupos y $SD(\delta_i)$ es la desviación estándar de los valores $\delta_{jk}(i)$, de acuerdo con Clarke y Warwick (2001).

Relación entre patrones: variables ambientales – datos biológicos

Se utilizó la rutina BIO-ENV implementada en PRIMER para evaluar la concordancia entre los patrones espaciales sugeridos por los datos biológicos y las variables ambientales. BIO-ENV permite identificar el conjunto de variables ambientales que “explican de la mejor manera” los grupos reconocidos a través de los análisis de clasificación y ordenación, ya que mediante este análisis es posible seleccionar el conjunto de variables que maximizan la correlación (en este caso la correlación de rangos de Spearman, ρ) entre las matrices de disimilitud de datos bióticos y abióticos (Clarke y Warwick, 2001).

RESULTADOS

Condiciones ambientales y biovolumen zooplanctónico

En general, la variación de los parámetros fisicoquímicos del agua reflejó la heterogeneidad ambiental presente en el área de estudio. De acuerdo con los valores de temperatura y salinidad, la capa de mezcla tuvo un espesor aproximado variable en el intervalo de 15-50 m, dependiendo de la profundidad total de la estación de muestreo y con los valores más altos en las estaciones oceánicas. Horizontalmente, el promedio de temperatura en esta capa varió entre 26.66 y 27.30 °C mientras que el promedio correspondiente de salinidad fluctuó entre 33.56 y 36.38 ups, con los valores más altos de ambos parámetros localizados sobre la extensa plataforma continental del Banco de Campeche, en la porción este del área de estudio, y descendiendo en magnitud hacia la zona oceánica y la plataforma continental de Tabasco y Veracruz (Fig. 2).

Adicionalmente, se observó una tendencia similar en la variación del biovolumen zooplanctónico, cuyos valores oscilaron entre 32.32 y 1135.47 ml/1000 m³ mostrando un incremento en dirección oeste-este dentro del área de estudio (Fig. 3a). En cambio, el promedio de los valores de pH (Fig. 3b) varió en un intervalo muy pequeño, entre 8.18 y 8.37, con los valores más altos asociados a la zona oceánica frente a las costas de Tabasco y los más bajos localizados en el Banco de Campeche.

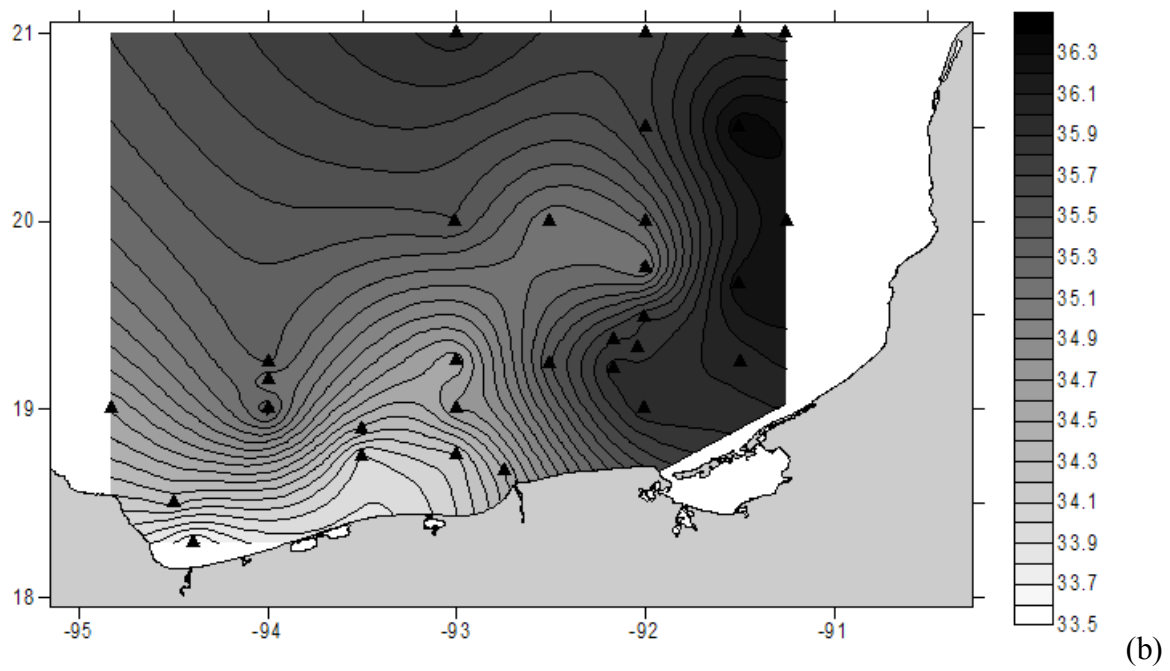
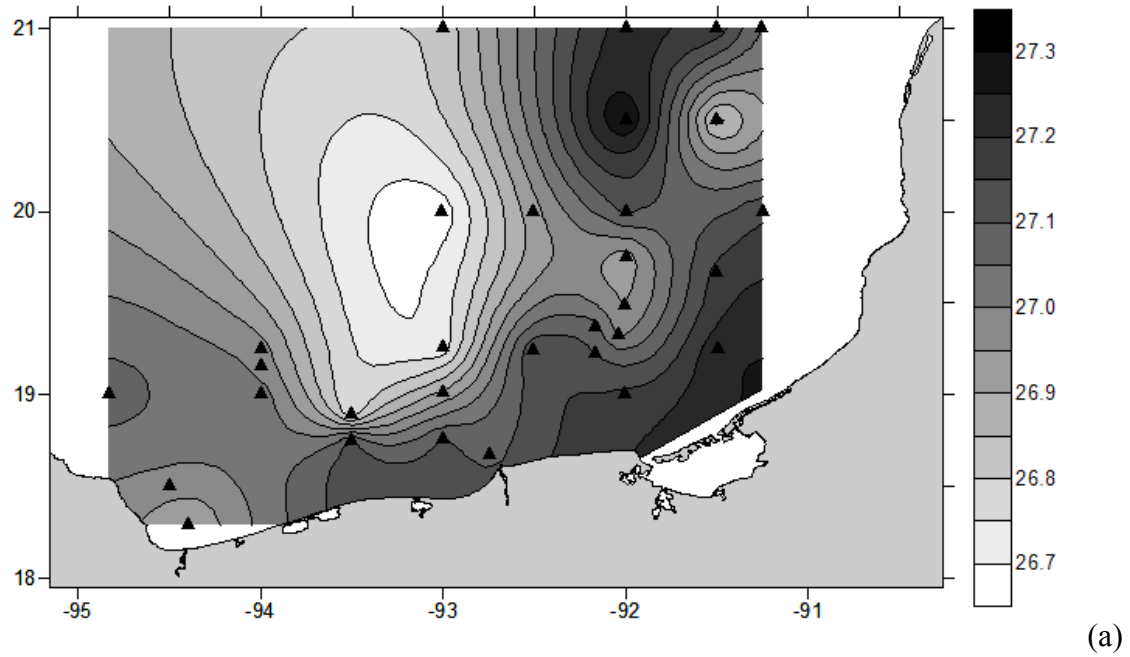
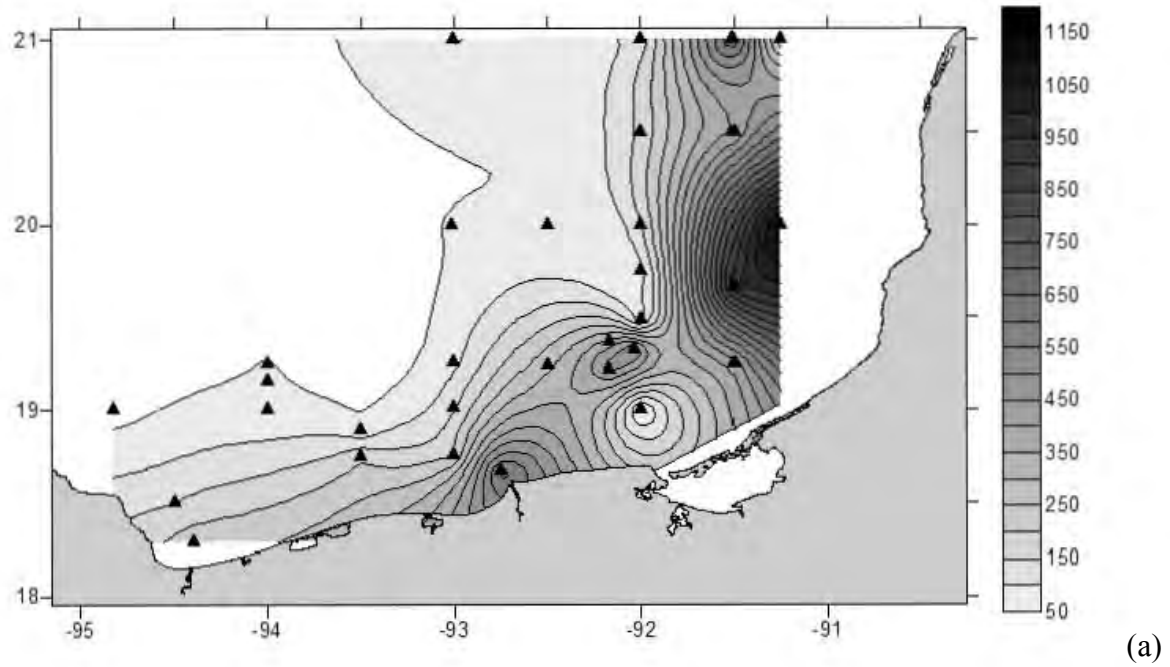
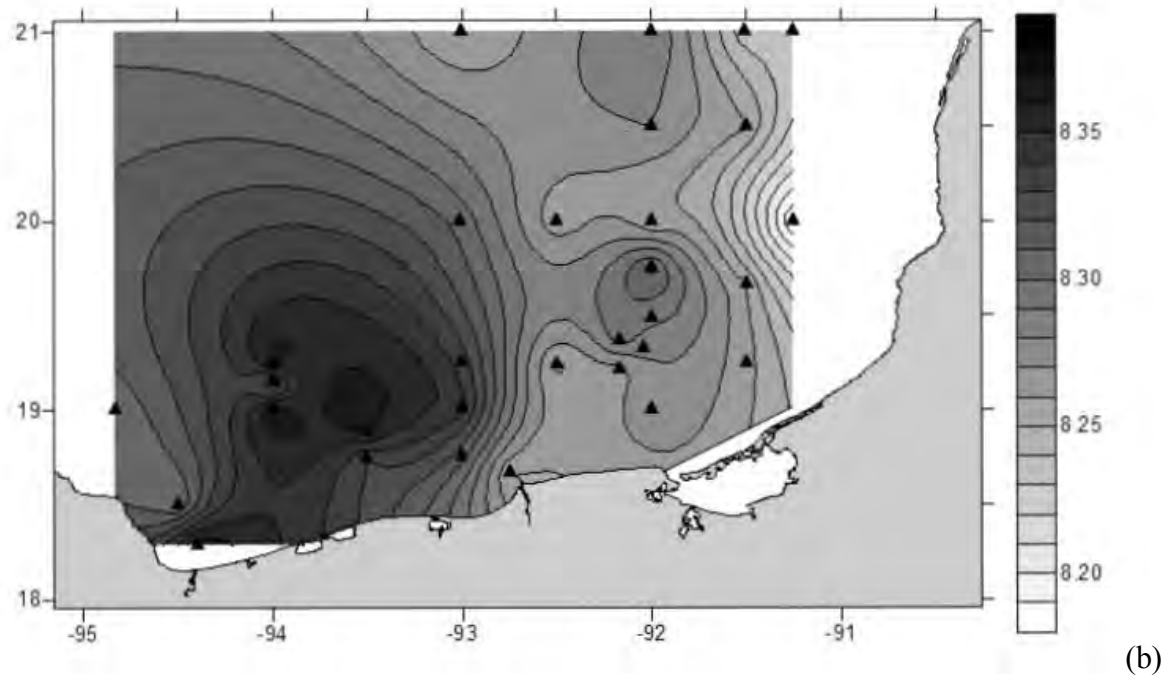


Figura 2. Variación espacial de los promedios de (a) temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y (b) salinidad (ups) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. \blacktriangle estaciones de muestreo.



(a)



(b)

Figura 3. Variación espacial de (a) biovolumen zooplanctónico ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$) y (b) promedio de pH en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. ▲ estaciones de muestreo.

La distribución espacial de los promedios de concentración de nutrientes en la capa de mezcla también fue heterogénea. En el caso de los nitratos los valores oscilaron entre 0.70 y 2.83 $\mu\text{moles/L}$, con las mayores concentraciones localizadas frente a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta (Fig. 4a) y los menores valores ubicados en la zona oceánica y el extremo oriental del área de estudio. Los promedios de concentración de nitritos variaron en un intervalo de 0.03-0.51 $\mu\text{moles/L}$ y mostraron una tendencia aún más marcada de valores mayores asociados a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta y la plataforma interna frente a Tabasco (Fig. 4b).

Por su parte, los promedios de fosfatos y silicatos en la capa de mezcla fluctuaron espacialmente en intervalos de 0.94-5.22 $\mu\text{moles/L}$ y 0.35-3.47 mg/L respectivamente. De manera coincidente se observó que, en ambos casos, los valores más altos de concentración se ubicaron en el sur del Banco de Campeche, en una zona de la plataforma media localizada frente a la Laguna de Términos (Fig. 5). El patrón anterior es aún más evidente en la variación de los promedios de concentración de oxígeno disuelto. En cambio, el promedio de turbidez en la capa de mezcla presentó los valores más altos frente a la desembocadura del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. El oxígeno disuelto varió en el área de estudio entre 4.45 y 4.97 ml/L mientras que los valores de turbidez promedio oscilaron en el intervalo de 0.21-1.20 unidades nefelométricas (Fig. 6).

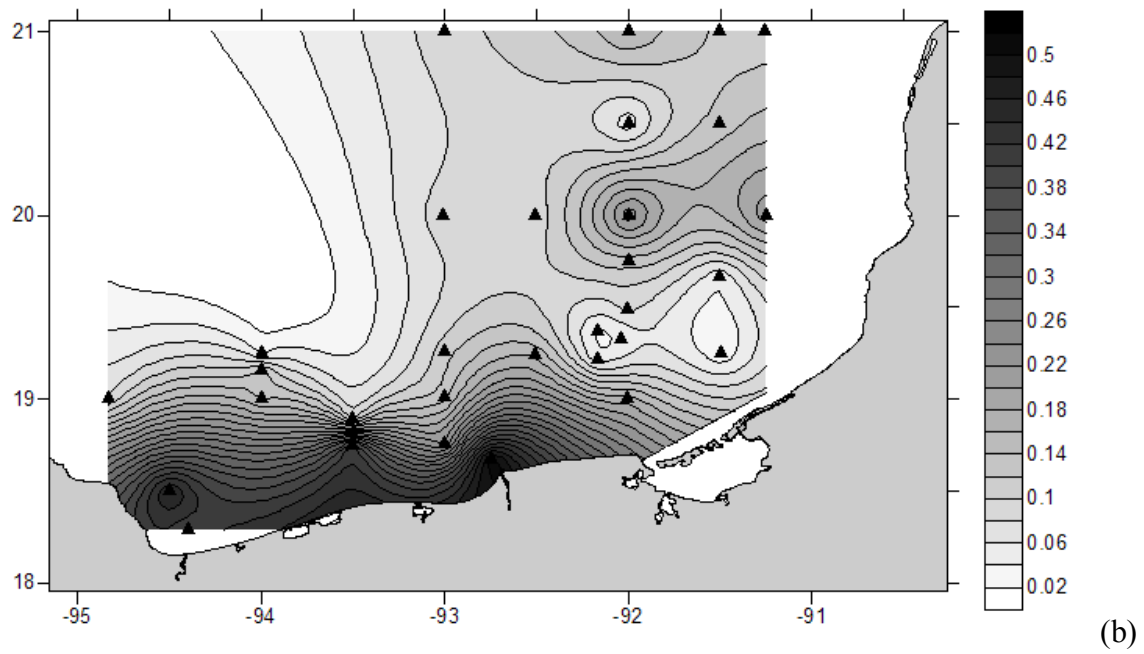
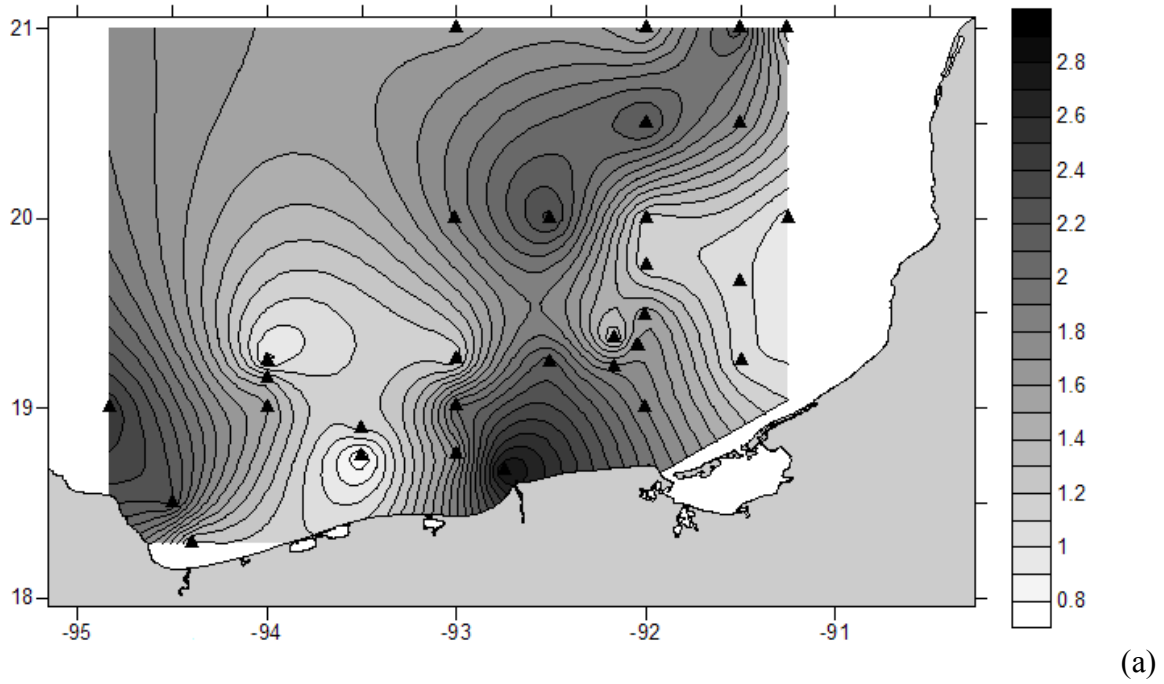
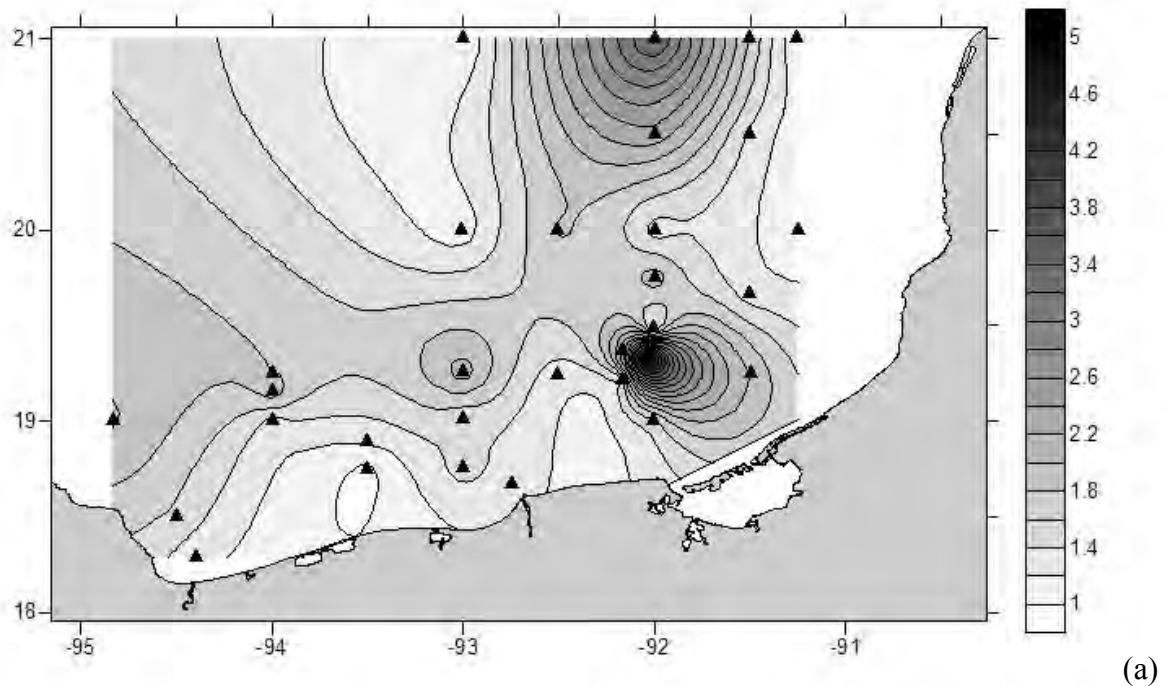
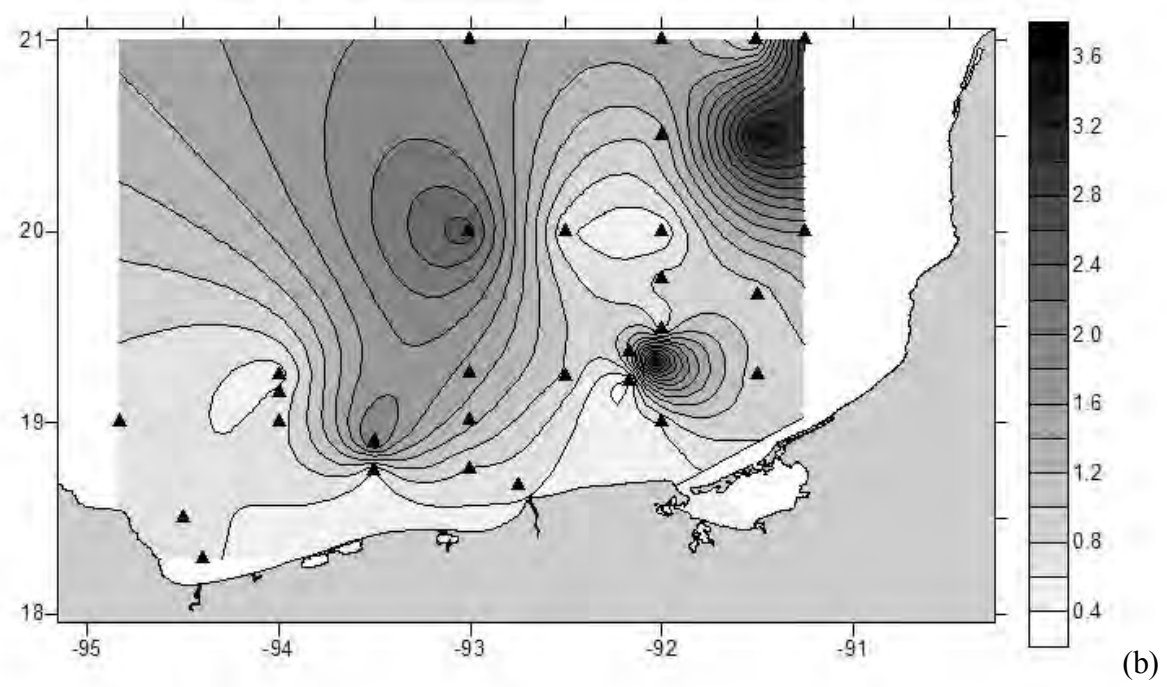


Figura 4. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) nitratos y (b) nitritos ($\mu\text{moles/L}$ en ambos casos) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. \blacktriangle estaciones de muestreo.



(a)



(b)

Figura 5. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) fosfatos ($\mu\text{moles/L}$) y (b) silicatos (mg/L) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. \blacktriangle estaciones de muestreo.

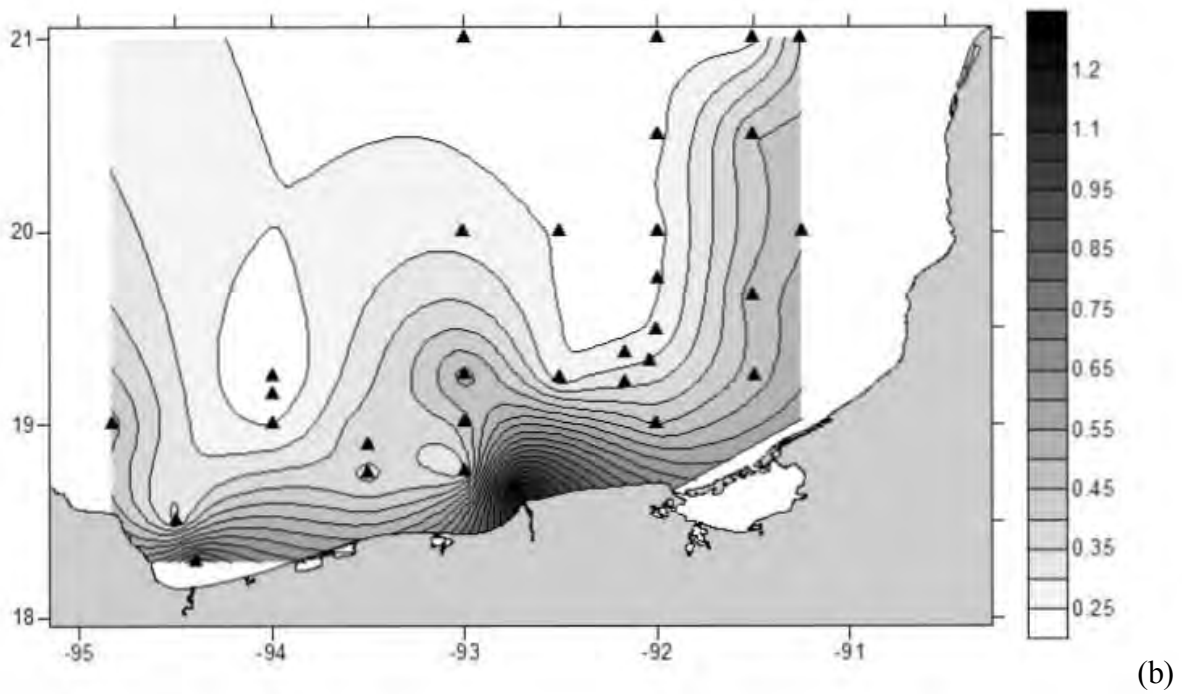
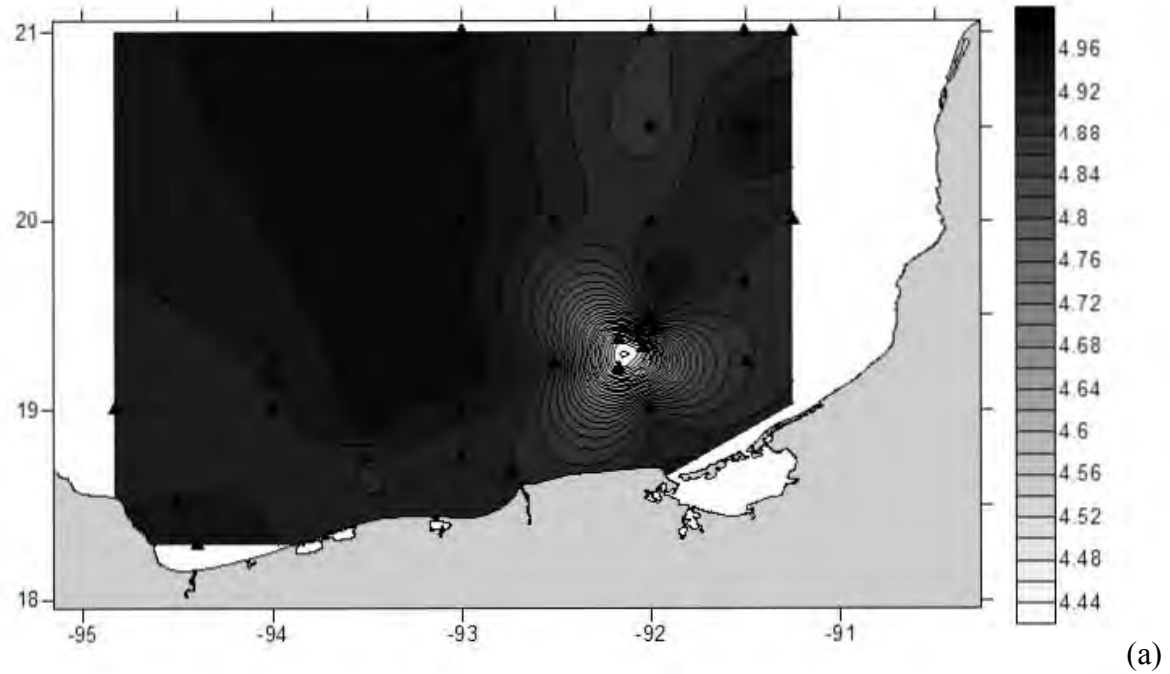


Figura 6. Variación espacial de los promedios de concentración de (a) oxígeno disuelto (ml/L) y (b) turbidez (unidades nefelométricas) en la capa de mezcla en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. ▲ estaciones de muestreo.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) confirmó la existencia de gradientes ambientales importantes tanto en la dirección norte-sur como en la dirección este-oeste dentro del área de estudio, a la vez que permitió identificar la existencia de grupos de estaciones en función de su posición con respecto a dichos gradientes (Fig. 7). En conjunto, los ejes PC1 y PC2 explican el 73.4% de la variación observada, con el eje PC1 explicando por sí sólo el 50.7% de dicha variación.

De manera general el eje PC1 representa un incremento en el biovolumen zooplanctónico a la vez que un decremento en la profundidad y en la concentración de oxígeno disuelto, por lo que las estaciones oceánicas se concentraron en el extremo izquierdo del gráfico bidimensional, mientras que aquellas con mayores valores de biovolumen zooplanctónico se localizaron preferentemente hacia la mitad derecha de éste.

Por su parte, el eje PC2 representa (en términos generales) un incremento en la concentración de nutrientes y en la turbidez a la par que un decremento en la salinidad, por lo que las estaciones cercanas a la zona sur del área de estudio (en las que se observaron los valores más altos de nitritos, nitratos y turbidez; e. g. frente al sistema Grijalva-Usumacinta) se localizaron en la mitad superior del diagrama, mientras que aquellas alejadas de la costa, con valores de nutrientes y turbidez relativamente bajos y valores de salinidad más elevados, se ubicaron en el extremo inferior izquierdo del esquema de ordenación.

Finalmente, mientras que algunas agrupaciones son evidentes en el diagrama ACP, los límites de otros grupos son menos conspicuos. Por ejemplo, en el centro del diagrama se ubican estaciones localizadas en la plataforma externa del Banco de Campeche, una zona posiblemente transicional. Sin embargo, como se verá posteriormente, la información contenida en el diagrama del ACP es en general congruente con la ordenación de las estaciones de muestreo en función de los datos biológicos. De hecho, es importante notar que la estación 14 (frente al sistema Grijalva-Usumacinta) aparece relativamente aislada del resto, que las estaciones 24, 30 y 31 forman un grupo bien definido, lo mismo que aquellas ubicadas en el Banco de Campeche y que las estaciones oceánicas constituyen un subgrupo más o menos compacto.

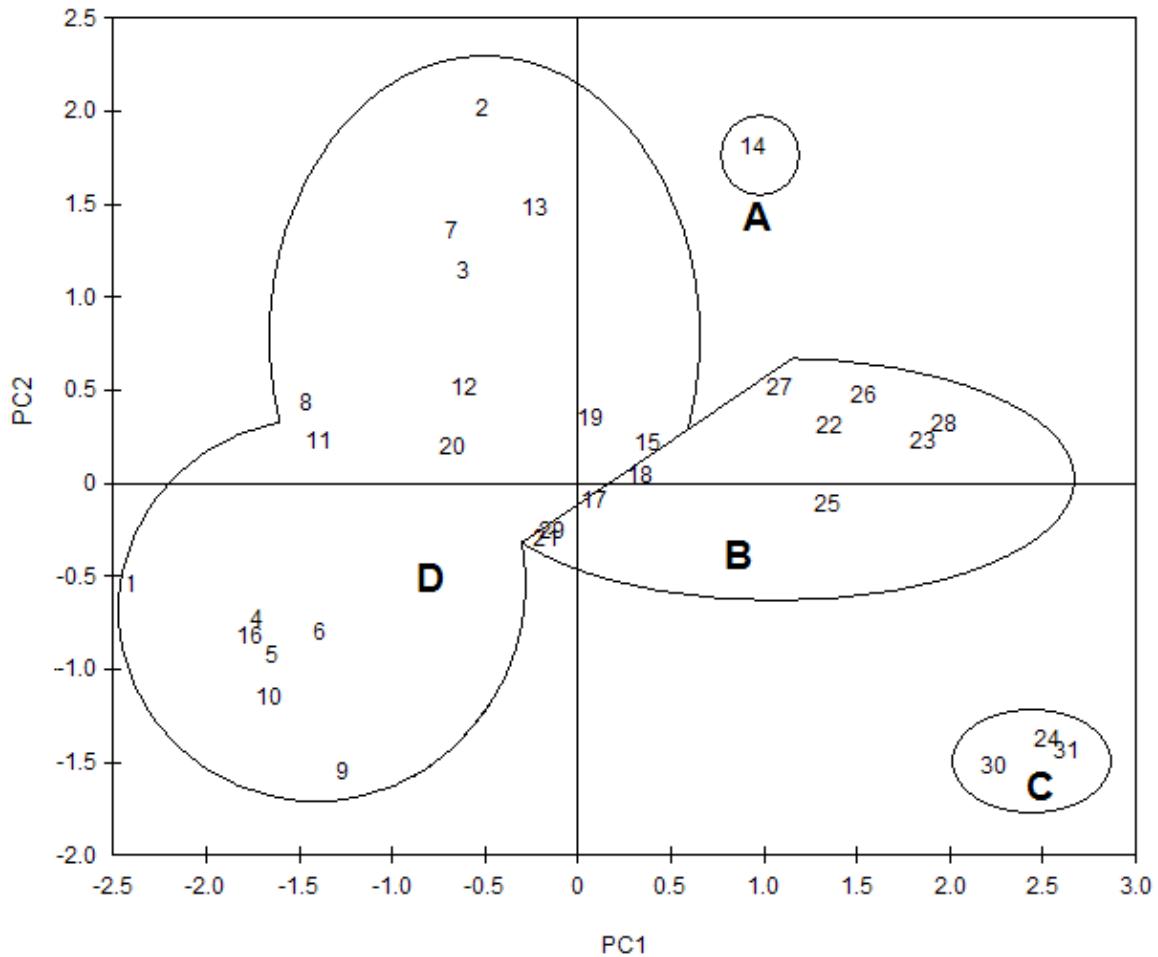


Figura 7. Ordenación bidimensional por componentes principales (matriz de correlaciones) de las estaciones de muestreo (números) en función de las variables ambientales. Los cuatro grupos indicados en el análisis de agrupamiento (letras A-D, ver más adelante) se superpusieron con fines de comparación.

Comunidad de cnidarios planctónicos

Composición específica

En total, se identificaron 68 taxones de cnidarios planctónicos pertenecientes a 25 familias en seis órdenes dentro de dos clases (Scyphozoa e Hydrozoa) del subphylum Medusozoa (Tabla 1). En el 82.4% de los casos dichos taxones corresponden al nivel taxonómico de especie, 8.8% se encuentran a nivel de género y el 8.8% restante comprenden niveles taxonómicos superiores. La familia mejor representada fue Diphyidae con 18 especies, mientras que 11 familias fueron registradas solamente con una especie cada una. El género mejor representado fue *Lensia* (Diphyidae) con siete especies presentes en el área de estudio. De los taxones identificados, 44.1% corresponden a organismos meroplanctónicos y 55.9% holoplanctónicos. Por otra parte, 41.2% corresponden al Orden Siphonophorae y 58.8% son medusas.

No fue posible identificar hasta el nivel de especie a los organismos incluidos en los géneros *Obelia* y *Zanlea* debido a que las características necesarias para su determinación se encuentran en la fase de pólipo, no en la medusa. La identificación de *Abylopsis* y *Amphicaryon* también se realizó a nivel de género, debido a que en estos casos algunas de las partes de la colonia no pudieron ser asignadas con seguridad a una de las especies de dichos taxones: los nectóforos anteriores en los que se ha perdido el nectosaco y los gonóforos de *Abylopsis* no pudieron ser identificados a nivel específico y lo mismo sucedió con las eudoxias de *Amphicaryon*; sin embargo tanto *Abylopsis tetragona* como *Abylopsis eschscholtzi* estuvieron presentes en la comunidad, así como *Amphicaryon peltifera* y *Amphicaryon ernesti*.

Tabla 1. Listado de los taxones de cnidarios planctónicos recolectados en el sureste del Golfo de México (otoño 1998). Arreglo taxonómico siguiendo a Daly *et al.* (2007) y Bouillon *et al.* (2006).

- Phylum Cnidaria Hatschek, 1888
 - Subphylum Medusozoa Petersen, 1979
 - Clase Hydrozoa Owen, 1843
 - Subclase Hydroidolina Collins, 2000
 - Orden Anthoathecata Cornelius, 1992
 - Suborden Capitata Kühn, 1913
 - Familia Cladonematidae Gegenbaur, 1856
 - Cladonematidae sp
 - Familia Corymorphidae Allman, 1872
 - Corymorpha gracilis* (Brooks, 1822)
 - Familia Corynidae Johnston, 1836
 - Dipurena strangulata* McCrady, 1859
 - Familia Tubulariidae Fleming, 1828
 - Ectopleura dumortierii* (Van Beneden, 1844)
 - Familia Zancleidae Russell, 1953
 - Zanclaea* spp
 - Suborden Filifera Kühn, 1913
 - Familia Bougainvilliidae Lütken, 1850
 - Bougainvillia muscus* (Allman, 1863)
 - Bougainvillia platygaster* (Haeckel, 1879)
 - Koellikerina fasciculata* (Péron & Lesueur, 1810)
 - Familia Oceaniidae Eschscholtz, 1829
 - Turritopsis nutricula* McCrady, 1857
 - Familia Pandeidae Haeckel, 1879
 - Amphinema dinema* (Péron & Lesueur, 1810)
 - Amphinema rugosum* (Mayer, 1900)
 - Familia Proboscidactylidae Hand & Hendrickson, 1950
 - Proboscidactyla ornata* (McCrady, 1859)
 - Familia Protiaridae Haeckel, 1879
 - Halitiara formosa* Fewkes, 1882
 - Familia Rathkeidae Russell, 1953
 - Lizzia alvarinoae* Segura, 1980
 - Podocorynoides minima* (Trinci, 1903)
 - Anthoathecata sp 1
 - Anthoathecata sp 2
 - Anthoathecata sp 3
 - Orden Leptoathecata Cornelius, 1992
 - Suborden Conica Broch, 1910
 - Familia Aequoreidae Eschscholtz, 1829
 - Aequorea macrodactyla* (Brandt, 1835)
 - Familia Eirenidae Haeckel, 1879
 - Eirene pyramidalis* (L. Agassiz, 1862)
 - Eutima gracilis* (Forbes & Goodsir, 1853)
 - Eirenidae sp
 - Familia Lovenellidae Russell, 1953
 - Eucheilota duodecimalis* A. Agassiz, 1862
 - Eucheilota paradoxa* Mayer, 1900
 - Eucheilota ventricularis* McCrady, 1859
 - Suborden Proboscoidea Broch, 1910
 - Familia Campanulariidae Johnston, 1836
 - Clytia discoidea* (Mayer, 1900)
 - Clytia folleata* (McCrady, 1859)
 - Clytia hemisphaerica* (Linnaeus, 1767)
 - Clytia* sp

Obelia spp

Orden Siphonophorae Eschscholtz, 1829
 Suborden Calycopterae Leuckart, 1854
 Familia Abylidae L. Agassiz, 1862
Abylopsis eschscholtzi/tetragona
Bassia bassensis Quoy & Gaimard, 1827
Ceratocymba sagittata Quoy & Gaimard, 1827
Enneagonum hyalinum Quoy & Gaimard, 1827
 Familia Diphyidae Quoy & Gaimard, 1827
Chelophyes appendiculata (Eschscholtz, 1829)
Dimophyes arctica (Chun, 1897)
Diphyes bojani (Eschscholtz, 1829)
Diphyes dispar Chamisso & Eysenhardt, 1821
Eudoxoides mitra (Huxley, 1859)
Eudoxoides spiralis (Bigelow, 1911)
Lensia campanella (Moser, 1925)
Lensia cossack Totton, 1941
Lensia fowleri (Bigelow, 1911)
Lensia hotspur Totton, 1941
Lensia meteori (Leloup, 1934)
Lensia multicristata (Moser, 1925)
Lensia subtilis (Chun, 1886)
Muggiaea atlantica Cunningham, 1892
Muggiaea kochi (Will, 1844)
Sulculeolaria chuni (Lens & van Riemsdijk, 1908)
Sulculeolaria monoica (Chun, 1888)
Sulculeolaria turgida (Gegenbaur, 1833)
 Familia Hippopodiidae Kölliker, 1853
Hippopodius hippopus (Forskål, 1776)
Vogtia pentacantha Kölliker, 1853
 Familia Prayidae Kölliker, 1853
Amphicaryon spp
Rosacea cymbiformis (delle Chiaje, 1830)
 Suborden Physonectae Haeckel, 1888
 Familia Agalmatidae (Brandt, 1834)
Agalma okeni Eschscholtz, 1825
Nanomia bijuga (delle Chiaje, 1844)
 Subclase Trachylina Haeckel, 1879
 Orden Narcomedusae Haeckel, 1879
 Familia Aeginidae Gegenbaur, 1857
Aegina citrea Eschscholtz, 1829
Solmundella bitentaculata (Quoy & Gaimard, 1833)
 Familia Cuninidae Bigelow, 1913
Cunina octonaria McCrady, 1857
Cunina sp
 Narcomedusae sp
 Orden Trachymedusae Haeckel, 1866
 Familia Geryoniidae Eschscholtz, 1829
Liriope tetraphylla (Chamisso & Eysenhardt, 1821)
 Familia Rhopalonematidae Russell, 1853
Aglaura hemistoma Péron & Lesueur, 1810
Persa incolorata McCrady, 1857
Rhopalonema velatum Gegenbaur, 1856
 Clase Scyphozoa Goette, 1887
 Orden Coronatae Vanhöffen, 1892
 Familia Nausithoidae Bigelow, 1913
Nausithoë punctata Kölliker, 1853

El biovolumen de cnidarios planctónicos por estación de muestreo varió de 4.71 ml/1000 m³ a 1000 ml/1000 m³, con los valores más altos localizados al este de la zona de estudio, sobre el Banco de Campeche (Fig. 8). Por su parte, los valores de biovolumen por especie en una estación dada variaron de <0.1 ml/1000 m³ a 967.47 ml/1000 m³. Diez especies en conjunto representaron el 92.74% del biovolumen total de la comunidad, éstas fueron (en orden decreciente): *Eirene pyramidalis*, *Diphyes dispar*, *Liriope tetraphylla*, *Nanomia bijuga*, *Diphyes bojani*, *Muggiaea kochi*, *Aglaura hemistoma*, *Agalma okeni*, *Chelophyes appendiculata* y *Eudoxoides mitra*. En correspondencia, el 97.24% del biovolumen total de la comunidad se concentró en las familias Eirenidae, Diphyidae, Geryoniidae, Agalmatidae, Rhopalonematidae y Abylidae (en orden decreciente).

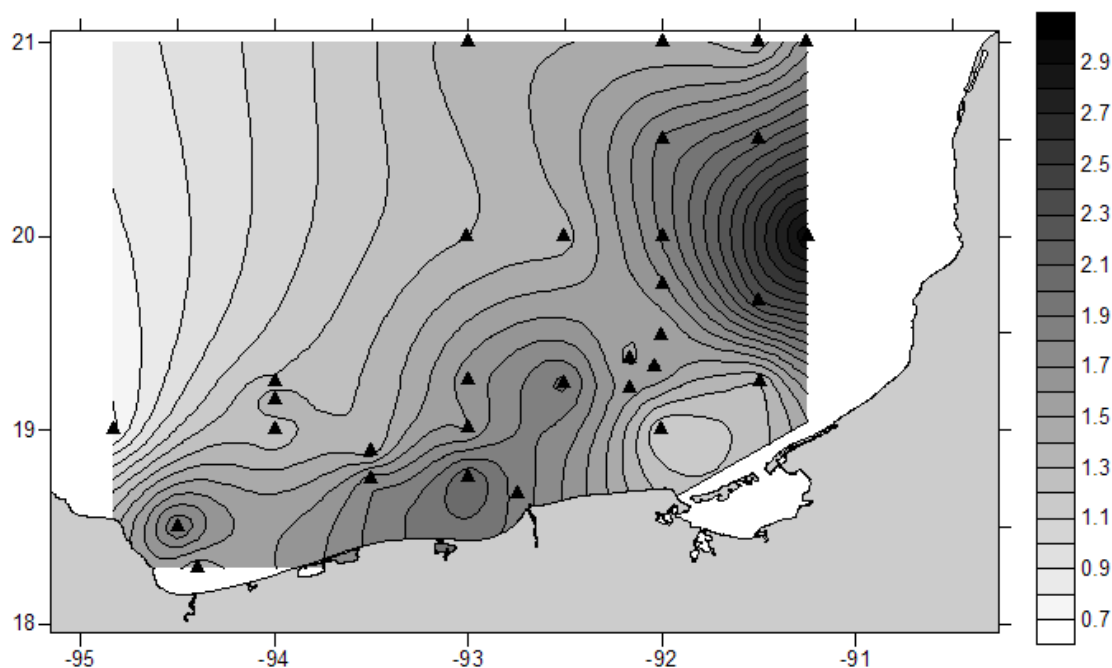


Figura 8. Variación espacial del biovolumen de cnidarios planctónicos (log ml/1000 m³) en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. ▲ estaciones de muestreo.

El análisis de Olmstead-Tukey permitió identificar 14 taxones presentes en la comunidad como dominantes, una especie fue designada como ocasional, 11 taxones fueron considerados constantes y 42 taxones se asignaron a la categoría de raros (Tabla 2). La clasificación anterior refleja también la distribución general del índice de valor de importancia (IVI) entre taxones, ya que se otorgó la categoría de dominante a las especies con mayor IVI y la categoría de raras a las especies con un IVI menor a 33.

El número de especies registrado en cada estación de muestreo (riqueza específica) varió entre 9 y 29. Los valores más altos de riqueza específica se localizaron en las estaciones de mayor profundidad, en la parte oceánica del área de estudio (Fig. 9).

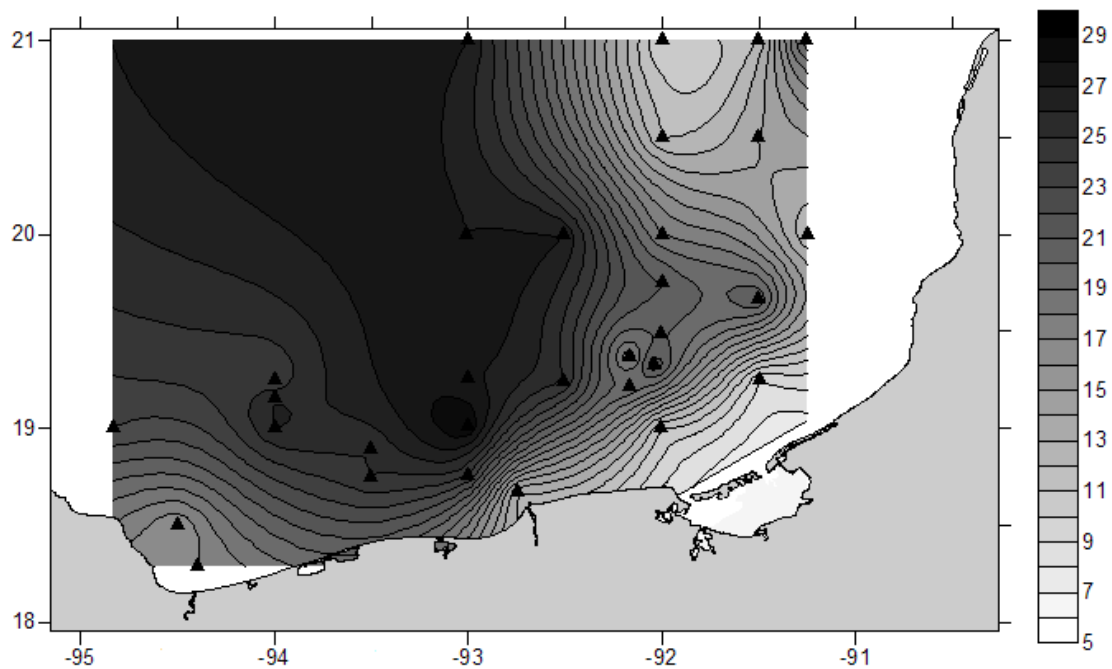


Figura 9. Variación espacial de la riqueza específica (número de especies) por estación de muestreo en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998.

Tabla 2. Clasificación de los taxones de cnidarios planctónicos recolectados en el sureste del Golfo de México (otoño 1998) de acuerdo con el análisis de Olmstead-Tukey e Índice de Valor de Importancia (IVI) para cada taxón.

Taxón	IVI	Categoría Olmstead-Tukey
<i>Diphyes dispar</i>	193.33	Dominante
<i>Liriope tetraphylla</i>	157.92	Dominante
<i>Diphyes bojani</i>	134.53	Dominante
<i>Aglaura hemistoma</i>	132.54	Dominante
<i>Muggiaea kochi</i>	127.11	Dominante
<i>Chelophyes appendiculata</i>	115.57	Dominante
<i>Eudoxoides mitra</i>	103.12	Dominante
<i>Abylopsis eschscholtzi/tetragona</i>	100.72	Dominante
<i>Bassia bassensis</i>	98.25	Dominante
<i>Nanomia bijuga</i>	95.58	Dominante
<i>Lensia cossack</i>	90.27	Constante
<i>Eudoxoides spiralis</i>	87.38	Constante
<i>Solmundella bitentaculata</i>	85.36	Constante
<i>Enneagonum hyalinum</i>	75.85	Dominante
<i>Agalma okeni</i>	74.05	Dominante
<i>Nausithoë punctata</i>	69.41	Constante
<i>Rhopalonema velatum</i>	68.16	Dominante
<i>Cunina octonaria</i>	64.41	Dominante
<i>Sulculeolaria chuni</i>	58.78	Constante
<i>Lensia hotspur</i>	58.05	Constante
<i>Lensia subtilis</i>	53.62	Constante
<i>Corymorpha gracilis</i>	50.04	Constante
<i>Amphicaryon</i> spp	49.35	Constante
<i>Eirene pyramidalis</i>	44.33	Ocasional
<i>Zanclaea</i> spp	39.32	Constante
<i>Proboscoidactyla ornata</i>	39.32	Constante
<i>Halitirara formosa</i>	32.17	Rara
<i>Lensia campanella</i>	32.17	Rara
<i>Lensia meteori</i>	32.17	Rara
<i>Hippopodius hippopus</i>	29.32	Rara
<i>Lizzia alvarinoae</i>	25.02	Rara
<i>Amphinema dinema</i>	19.21	Rara
<i>Lensia fowleri</i>	17.87	Rara
<i>Persa incolorata</i>	17.87	Rara
<i>Dimophyes arctica</i>	15.85	Rara
<i>Turritopsis nutricula</i>	15.64	Rara
<i>Bougainvillia muscus</i>	14.30	Rara
<i>Obelia</i> spp	14.30	Rara
<i>Rosacea cymbiformis</i>	11.04	Rara
<i>Anthothecata</i> sp 1	10.72	Rara
<i>Eucheilota duodecimalis</i>	10.72	Rara
<i>Clytia</i> sp	10.72	Rara
<i>Sulculeolaria turgida</i>	8.07	Rara
<i>Sulculeolaria monoica</i>	8.04	Rara
<i>Anthothecata</i> sp 3	7.15	Rara
<i>Eirenidae</i> sp	7.15	Rara
<i>Eucheilota ventricularis</i>	7.15	Rara
<i>Clytia folleata</i>	7.15	Rara
<i>Eutima gracilis</i>	5.18	Rara
<i>Bougainvillia platygaster</i>	5.03	Rara
<i>Clytia hemisphaerica</i>	5.03	Rara
<i>Vogtia pentacantha</i>	4.77	Rara
<i>Koellikerina fasciculata</i>	4.71	Rara
<i>Ceratocymba sagittata</i>	4.37	Rara
<i>Cladonematidae</i> sp.	3.57	Rara
<i>Dipurena strangulata</i>	3.57	Rara
<i>Ectopleura dumortierii</i>	3.57	Rara
<i>Amphinema rugosum</i>	3.57	Rara
<i>Podocorynoides minima</i>	3.57	Rara
<i>Anthothecata</i> sp 2	3.57	Rara
<i>Aequorea macrodactyla</i>	3.57	Rara
<i>Eucheilota paradoxica</i>	3.57	Rara
<i>Clytia discoidea</i>	3.57	Rara
<i>Lensia multicristata</i>	3.57	Rara
<i>Muggiaea atlantica</i>	3.57	Rara
<i>Aegina citrea</i>	3.57	Rara
<i>Cunina</i> sp	3.57	Rara
<i>Narcomedusae</i> sp	3.57	Rara

Diversidad, equidad y dominancia

El valor estimado de diversidad promedio (\pm DE) en la comunidad fue de 1.54 ± 0.57 , mientras que el intervalo completo de variación de este índice fue de $0.17 - 2.39$, con los valores más altos asociados con las estaciones de mayor profundidad, en la zona oceánica del área de estudio y los valores más bajos ubicados en las regiones más someras (Fig. 10). Un patrón espacial similar se observó en el caso de la equidad (Fig. 11a), la cual fue espacialmente variable en el intervalo $0.07 - 0.75$ con un valor medio de 0.51 ± 0.16 para toda la comunidad.

En contraste con lo anterior, la variación espacial de la dominancia mostró un patrón de incremento de valores hacia la zona del Banco de Campeche, con los valores más bajos en las estaciones oceánicas y los valores de mayor magnitud en las estaciones del extremo oriental del área de estudio (Fig. 11b). La dominancia varió entre estaciones de muestreo en el intervalo $0.009-0.936$ con un valor medio de 0.322 ± 0.212 .

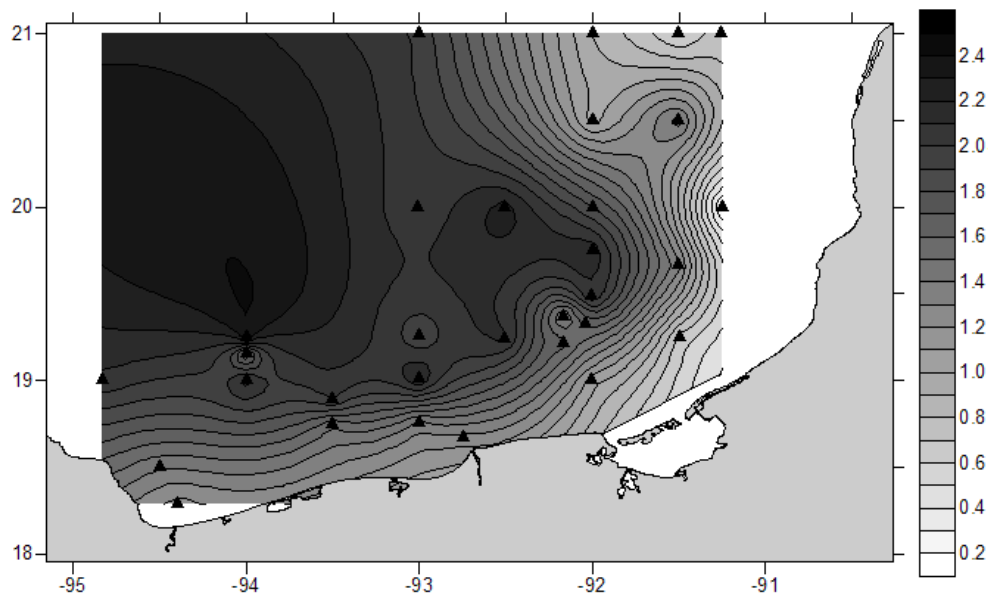


Figura 10. Variación espacial del índice de diversidad de Shannon en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. ▲ estaciones de muestreo.

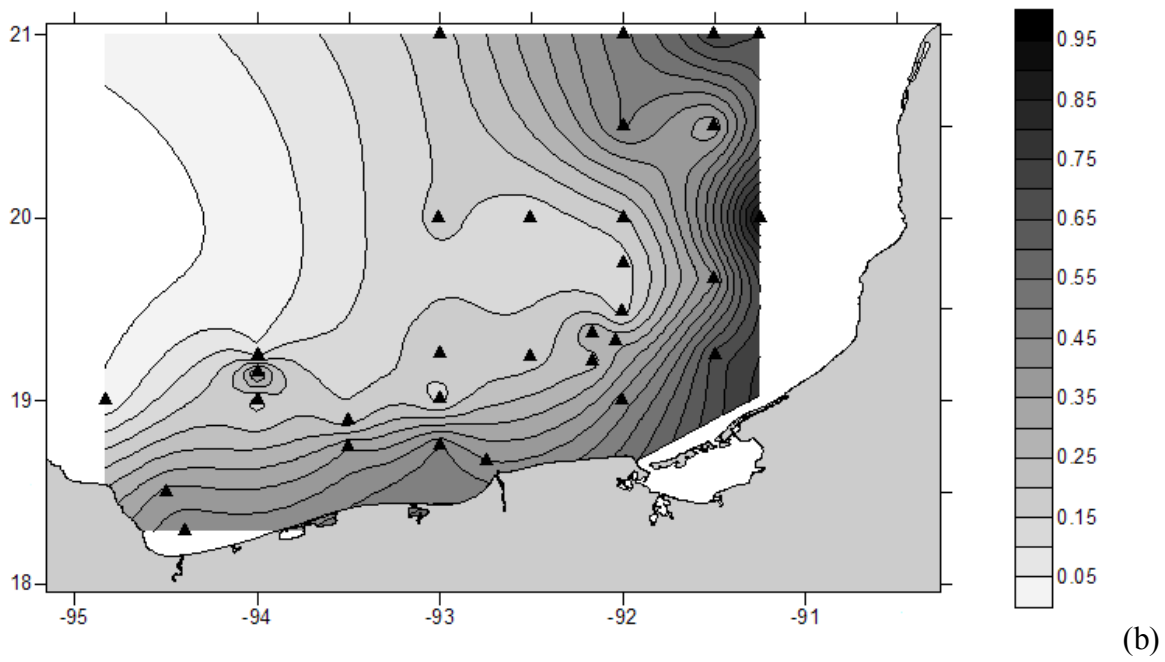
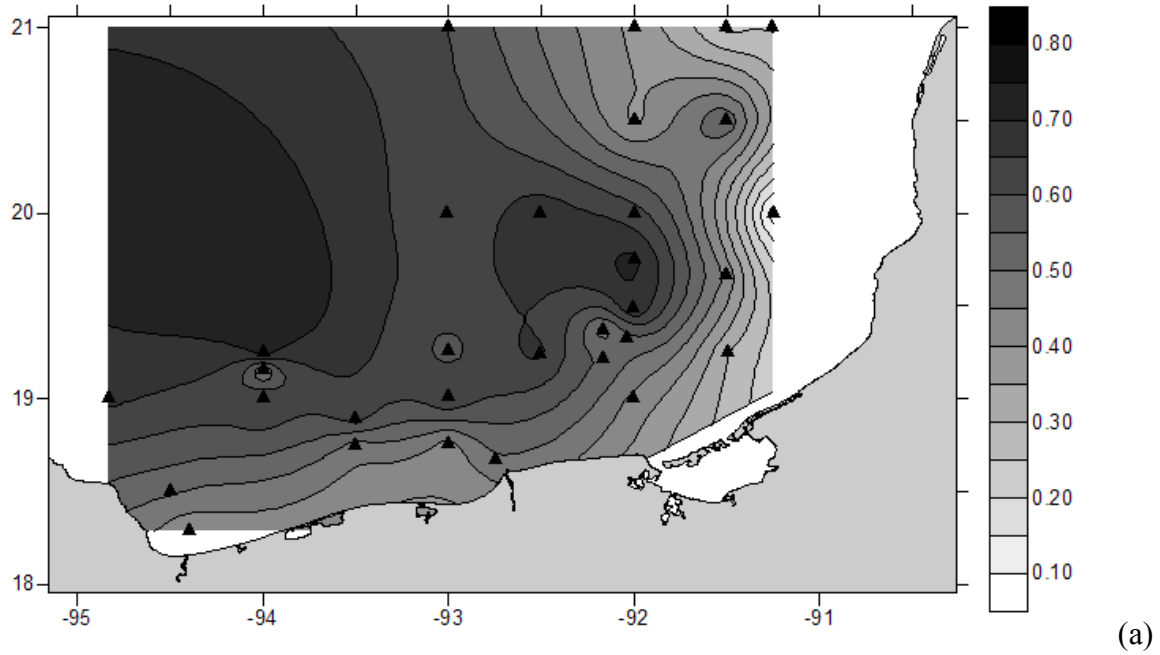


Figura 11. Variación espacial de (a) índice de equidad de Pielou y (b) índice de dominancia de Simpson en el sureste del Golfo de México. Otoño 1998. ▲ estaciones de muestreo.

Análisis de agrupamiento y ordenación de los datos biológicos

El análisis de agrupamiento mostró la existencia de cuatro grupos de estaciones de muestreo al nivel de 75% de similitud (Fig. 12). Los grupos, denominados A, B, C y D, fueron igualmente identificados a partir del análisis de ordenación (Fig. 13), el cual es una representación bidimensional aceptable de las relaciones de similitud entre las estaciones de muestreo, como lo demuestra el nivel de estrés moderado asociado al diagrama (estrés = 0.13).

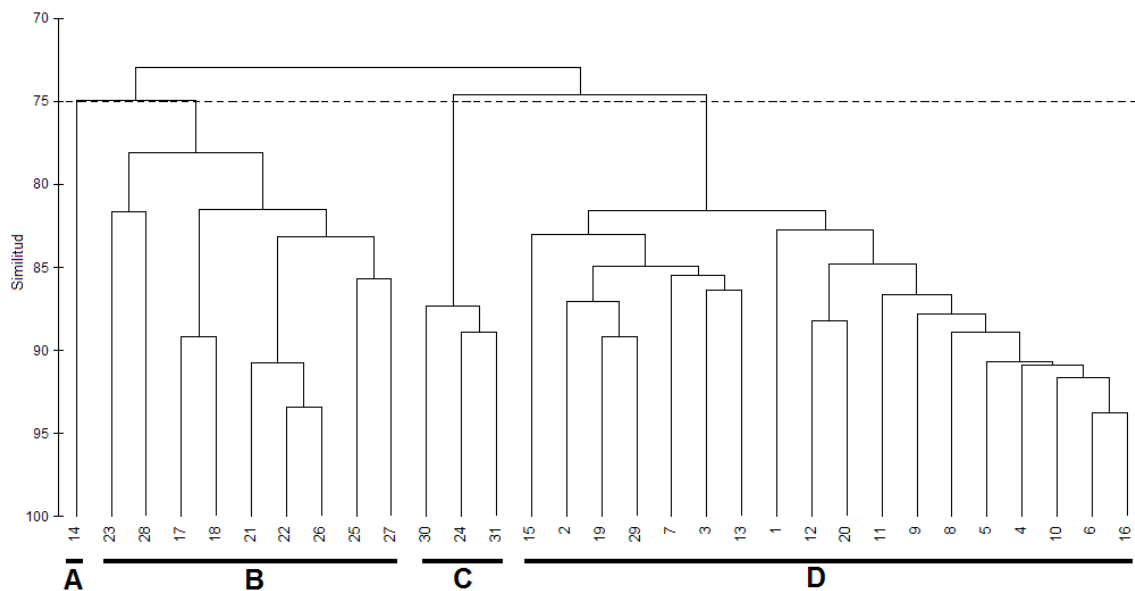


Figura 12. Dendrograma de similitud de estaciones de muestreo (números) de acuerdo con la composición específica y el biovolumen por especie ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$), a partir del índice de similitud de Bray-Curtis. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.

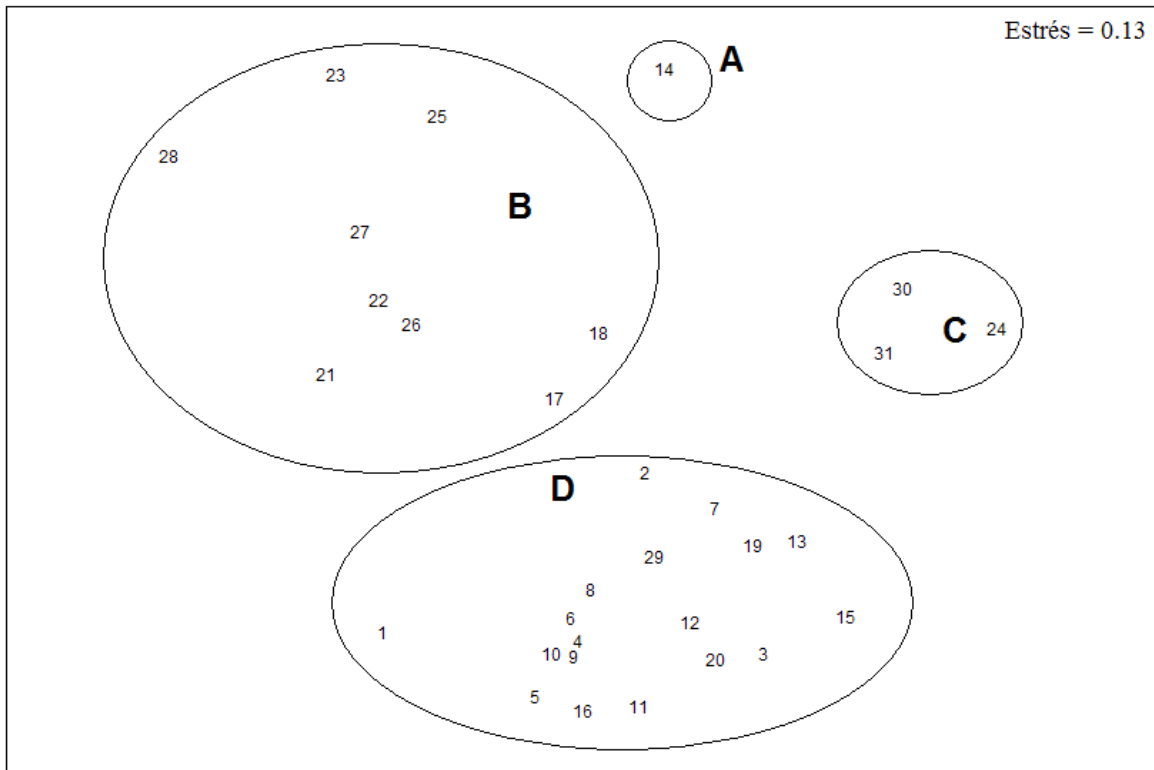


Figura 13. Ordenación bidimensional (EMNM) de las estaciones de muestreo (números) de acuerdo con la composición específica y el biovolumen por especie (ml/1000 m³). Sureste del Golfo de México. Otoño 1998. Los cuatro grupos indicados en el análisis de agrupamiento (letras A-D) se superpusieron con fines de comparación.

El grupo A incluyó una sola estación de muestreo, la estación 14 localizada frente a la desembocadura del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, mientras que el grupo B agrupó aquellas estaciones localizadas sobre la extensa plataforma continental del Banco de Campeche, al oriente del área de estudio. El grupo C estuvo conformado por las estaciones 24, 30 y 31, ubicadas en el sur del Banco de Campeche, sobre la plataforma media, cercanas a la zona de plataformas petroleras del Complejo Cantarell. Por su parte, el grupo D reunió el resto de las estaciones de muestreo, incluyendo un subgrupo con las estaciones oceánicas identificable tanto en el análisis de agrupamiento como en el de ordenación.

Los valores promedio de biovolumen, diversidad, equidad y dominancia, así como el número total de especies observados en cada grupo se muestran en la Tabla 3. Los promedios grupales mostrados en la Tabla 3 reflejan lo observado al comparar los valores de todas las estaciones: en el grupo B (estaciones del Banco de Campeche) se encuentran los valores más altos de biovolumen y dominancia a la par que los valores más bajos de diversidad y equidad, mientras que lo contrario sucede en el grupo D, el cual incluye, entre otras, a las estaciones oceánicas. El grupo A está constituido por una sola estación, lo que imposibilita la comparación estadística de los valores promedio entre grupos.

Tabla 3. Valores promedio (\pm DE) de biovolumen de cnidarios planctónicos, diversidad, equidad y dominancia y número total de especies observados en los grupos de estaciones identificados en los análisis de agrupamiento y ordenación. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.

Grupo de estaciones	A	B	C	D
Biovolumen de cnidarios planctónicos (ml/1000 m ³)	72.05	167.46 \pm 318.05	36.11 \pm 7.21	42.40 \pm 31.83
Diversidad	1.26	0.87 \pm 0.39	1.54 \pm 0.16	1.90 \pm 0.35
Equidad	0.49	0.34 \pm 0.14	0.52 \pm 0.04	0.60 \pm 0.10
Dominancia	0.40	0.56 \pm 0.20	0.27 \pm 0.04	0.21 \pm 0.13
Número de especies	13	37	26	54

Por su parte, el análisis de similitud porcentual mostró que *Liriope tetraphylla*, *Diphyes dispar*, *Eudoxoides mitra*, *Aglaura hemistoma*, *Muggiaea kochi*, *Nanomia bijuga*, *Enneagonum hyalinum*, *Clytia hemisphaerica*, *Bougainvillia platygaster*, *Diphyes bojani*, *Chelophyes appendiculata* y *Abylopsis eschscholtzi/tetragona* fueron los principales taxones que determinaron las diferencias entre los grupos de estaciones (Tabla 4). En general, la distribución de los valores de biovolumen de estas especies es congruente con las agrupaciones de estaciones de muestreo identificadas, por ejemplo, los mayores valores de biovolumen de *L. tetraphylla*, *N. bijuga* y *M. kochi* se presentaron en las estaciones del grupo B, mientras que los valores más altos de biovolumen para *D. dispar*, *D. bojani*, *C. appendiculata* y *E. mitra* son característicos del grupo D (Fig. 14).

Tabla 4. Principales taxones discriminantes entre los grupos de estaciones identificados en los análisis de agrupamiento y ordenación. Sureste del Golfo de México. Otoño 1998.*

Grupo D vs Grupo A				
Disimilitud promedio = 70.95				
Taxón	Biovolumen promedio grupo D	Biovolumen promedio grupo A	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Liriope tetraphylla</i>	1.17	12.42	8.18	2.53
<i>Nanomia bijuga</i>	0.09	4.97	7.04	4.38
<i>Diphyes bojani</i>	6.80	0.00	6.17	2.18
<i>Enneagonum hyalinum</i>	0.99	4.97	5.84	2.36
<i>Clytia hemisphaerica</i>	0.00	2.48	5.08	5.27
<i>Bougainvillia platygaster</i>	0.00	2.48	5.08	5.27
<i>Chelophyes appendiculata</i>	3.14	0.00	5.07	2.97
<i>Abylopsis eschscholtzi/tetragona</i>	1.91	0.00	3.52	1.84
<i>Eudoxoides mitra</i>	2.05	0.05	3.28	1.51

Grupo D vs Grupo C				
Disimilitud promedio = 47.17				
Taxón	Biovolumen promedio grupo D	Biovolumen promedio grupo C	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Aglaura hemistoma</i>	1.60	7.99	7.72	2.01
<i>Liriope tetraphylla</i>	1.17	1.20	2.63	1.54

Tabla 4 (continuación)

Grupo D vs Grupo B				
Disimilitud promedio = 83.56				
Taxón	Biovolumen promedio grupo D	Biovolumen promedio grupo B	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Muggiaea kochi</i>	0.43	8.29	9.48	1.64
<i>Diphyes dispar</i>	15.89	3.67	8.58	1.53
<i>Diphyes bojani</i>	6.8	0.03	7.25	1.99
<i>Chelophyes appendiculata</i>	3.14	0.33	5.74	2.04
<i>Abylopsis eschscholtzi/tetragona</i>	1.91	0.01	4.16	1.73
<i>Eudoxoides mitra</i>	2.05	0.01	4.13	1.53

Grupo A vs Grupo B				
Disimilitud promedio = 72.18				
Taxón	Biovolumen promedio grupo A	Biovolumen promedio grupo B	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Diphyes dispar</i>	42.24	3.67	13.74	1.92
<i>Muggiaea kochi</i>	0.05	8.29	9.19	2.03
<i>Enneagonum hyalinum</i>	4.97	0.00	8.32	4.46
<i>Nanomia bijuga</i>	4.97	15.80	8.18	4.57
<i>Liriope tetraphylla</i>	12.42	23.48	7.67	2.58
<i>Clytia hemisphaerica</i>	2.48	0.00	5.81	4.46
<i>Bougainvillia platygaster</i>	2.48	0.00	5.81	4.46

Grupo A vs Grupo C				
Disimilitud promedio = 67.98				
Taxón	Biovolumen promedio grupo A	Biovolumen promedio grupo C	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Aglaura hemistoma</i>	0.05	7.99	9.02	6.68
<i>Liriope tetraphylla</i>	12.42	1.20	8.50	2.44
<i>Nanomia bijuga</i>	4.97	0.00	7.81	10.49
<i>Enneagonum hyalinum</i>	4.97	0.05	7.59	10.49
<i>Clytia hemisphaerica</i>	2.48	0.00	5.45	10.49
<i>Bougainvillia platygaster</i>	2.48	0.00	5.45	10.49
<i>Diphyes dispar</i>	42.24	14.37	4.71	3.02

Grupo B vs Grupo C				
Disimilitud promedio = 76.90				
Taxón	Biovolumen promedio grupo B	Biovolumen promedio grupo C	Disimilitud promedio entre grupos	$\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$
<i>Muggiaea kochi</i>	8.29	0.05	10.61	1.95
<i>Diphyes dispar</i>	3.67	14.37	10.48	1.53
<i>Aglaura hemistoma</i>	2.87	7.99	8.65	1.71

* Sólo se muestran aquellos taxones cuya razón $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$ fue igual o mayor a 1.5 y que, por lo tanto, contribuyeron en mayor magnitud y de manera consistente a la disimilitud entre dos grupos.

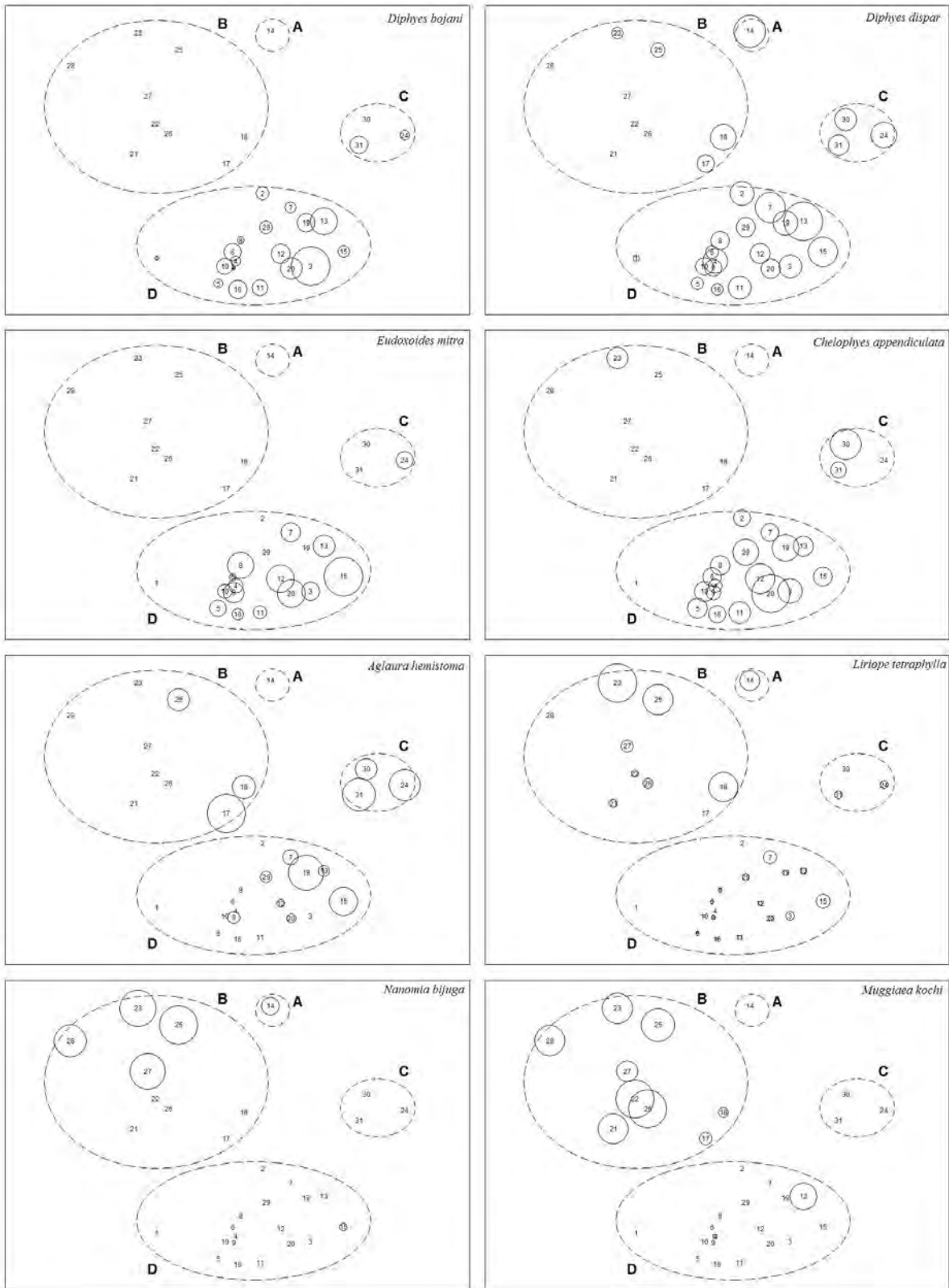


Figura 14. Variación espacial de los valores de biovolumen (círculos continuos cuyo diámetro es proporcional a la magnitud del biovolumen en cada estación de muestreo) de ocho especies de cnidarios planctónicos en el sureste del Golfo de México, otoño 1998.

Relación de los patrones espaciales sugeridos por las variables ambientales y biológicas

En términos generales, el análisis de ordenación de las estaciones de muestreo con base en las variables ambientales (Fig. 7) es congruente con el análisis de ordenación de dichas estaciones basado en los datos de composición específica y biovolumen de cada taxón observado (Fig. 13). En ambas representaciones es posible identificar los cuatro grupos de estaciones sugeridos en el dendrograma de similitud (Fig. 12), si bien el patrón de agrupación es menos evidente en la ordenación por componentes principales basada en los parámetros ambientales que en la ordenación por EMNM, la cual se originó a partir de los datos biológicos.

El análisis de correlaciones mediante el procedimiento BIO-ENV mostró que la asociación de variables ambientales que mejor agrupa las estaciones de muestreo en una forma consistente con los patrones biológicos es el conjunto integrado por la profundidad de la estación de muestreo, la salinidad, la concentración de oxígeno disuelto y el biovolumen zooplanctónico ($\rho = 0.641$). El conjunto de dichas variables maximiza la correlación de rangos entre las matrices de disimilitud de los datos bióticos y ambientales y por tanto puede considerarse como el conjunto de variables que mejor explica los patrones de agrupación de estaciones observados en el área de estudio.

DISCUSIÓN

En general, los valores de las propiedades fisicoquímicas del agua registradas en el presente trabajo varían dentro de los intervalos señalados por De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas (2004) como típicos para el Golfo de México. Los valores de temperatura y salinidad superficiales fueron congruentes además con los obtenidos en otros estudios realizados en la misma zona y la misma estación del año (Loman-Ramos *et al.*, 2007; Alba-Hurtado, 2006).

Las variaciones espaciales de temperatura y salinidad superficiales coinciden particularmente con el patrón observado por Loman-Ramos *et al.* (2007), quienes encontraron los valores más bajos de temperatura superficial hacia la zona oceánica y plataforma continental de Veracruz y Tabasco y los valores más altos sobre las zonas someras del Banco de Campeche; a la par que registraron los valores más altos de salinidad en la zona oceánica y plataforma continental externa del área investigada, con un descenso hacia la plataforma costera de Veracruz y Tabasco. La salinidad superficial en el sur del área de estudio varía como consecuencia de las descargas fluviales, especialmente del influjo proveniente del Sistema Grijalva-Usumacinta, el cual constituye la descarga de aguas continentales más importante de la región (Czitrom *et al.*, 1986), por lo que la influencia de dicho sistema es evidente en la distribución de la salinidad observada en la presente investigación.

Por su parte, la profundidad estimada de la termoclina concuerda con lo que se esperaría dada la información ya existente para el sur del Golfo de México; en particular se ha observado que el espesor de la capa de mezcla puede alcanzar los 40-70 m durante el verano-otoño (Alba-Hurtado, 2006; Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004). Lo anterior

sugiere un proceso de mezcla vertical importante que va siendo más fuerte hacia los meses de invierno, cuando la capa de mezcla puede alcanzar un espesor de hasta 100 m (Alatorre *et al.*, 1989).

Los valores de concentración de los distintos nutrientes medidos, así como del oxígeno disuelto en el área de estudio también fueron congruentes con lo anteriormente señalado en la literatura, ya sea para la Bahía de Campeche o la totalidad del Golfo de México. La concentración de nitratos en aguas superficiales del Mar Caribe y el Golfo de México varía de indetectable ($<0.1 \mu\text{M}$) a $<0.25 \mu\text{M}$, pero puede alcanzar valores de hasta 3.0 a $12.0 \mu\text{M}$ en algunas regiones, mientras que los nitritos tienden a comportarse de la misma manera que los nitratos, con concentraciones en superficie a lo largo del año entre 0.05 y $0.1 \mu\text{M}$ en el canal de Yucatán, incrementándose hasta concentraciones en el intervalo de 0.25 a $0.30 \mu\text{M}$ en la costa (Secretaría de Marina, 1980). En el presente estudio la influencia del Sistema Grijalva-Usumacinta fue también evidente en la distribución de estos dos nutrientes.

El contenido de ortofosfatos y silicatos es en general bajo en las aguas superficiales del Golfo de México (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004), lo cual concuerda con los niveles registrados durante la campaña analizada. En lo que respecta al oxígeno disuelto, el contenido de este gas en la capa de mezcla superficial del Golfo de México tiende a ser poco variable, con concentraciones cercanas a 4.5 ml/L en las aguas sobre la plataforma continental de Campeche y Veracruz (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004) y esta uniformidad fue confirmada por los valores registrados en el presente estudio. A pesar de lo anterior, es importante mencionar que se detectaron niveles ligeramente más altos de fosfatos y silicatos así como concentraciones ligeramente más bajas de oxígeno disuelto en las aguas superficiales de la zona aledaña a las plataformas petroleras de Cantarell. El patrón observado podría estar relacionado con las actividades de la industria petrolera en el Banco de Campeche, como sucede con la

concentración de bario, cromo, níquel o vanadio (Gold-Bouchot, 2004; Hernández-Arana *et al.*, 2005), pero hasta la fecha no existe evidencia de que así sea. Sin embargo, los estudios referentes a la extracción de hidrocarburos y sus efectos ambientales en el Golfo de México son todavía muy escasos (Gold-Bouchot, 2004).

Los patrones espaciales de variación en los valores de biovolumen zooplanctónico señalan al Banco de Campeche como la zona con más altos niveles de productividad secundaria durante la época analizada. Valores altos de biomasa o biovolumen zooplanctónico en la región han sido observados previamente sobre la plataforma continental del Banco de Campeche por autores como De la Cruz (1971), Gómez-Aguirre (1987), Flores-Coto *et al.* (1988), Gasca *et al.* (1995) y Loman-Ramos *et al.* (2007), por lo que a pesar de que los valores puntuales de biomasa/biovolumen zooplanctónico no siempre son comparables entre sí (debido a diferencias en el método empleado para su estimación), sí puede observarse que la distribución espacial de esta variable sigue un patrón consistente de valores más altos en la misma zona que en el presente trabajo. Se ha sugerido que varios factores se encuentran relacionados con la abundancia de plancton en esta zona, entre ellos están la amplitud de la plataforma continental y una alta diversidad de productores primarios (Flores-Coto *et al.*, 1988; Okolodkov, 2003) así como la advección de núcleos de alta biomasa generados en las zonas de surgencia (Merino, 1997; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006b).

El segundo núcleo de valores relativamente altos de biovolumen zooplanctónico, ubicado frente a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta, es congruente con lo observado por Alba-Hurtado (2006) y se relaciona principalmente con el aporte de aguas continentales sobre esta zona, confirmando que las variaciones en la descarga de los ríos y los patrones de circulación costera tienen una influencia importante en la localización

espacial de los núcleos de alta biomasa zooplanctónica en la región, tal como lo sugieren Salas de León *et al.* (1998) y Sanvicente-Añorve *et al.* (2007b).

La posición de las estaciones de muestreo de acuerdo con el análisis de Componentes Principales señala la existencia de gradientes ambientales nerítico-océánicos en el área de estudio, sin embargo la zonación costa-océano que estos gradientes mostraron no resultó tan evidente como lo han sugerido previamente autores como Salas de León *et al.* (1998), Flores-Coto *et al.* (2000) y Loman-Ramos *et al.* (2007) para la misma región. En particular, el ACP mostró que algunas estaciones ubicadas fuera de la plataforma continental presentan características fisicoquímicas muy similares a estaciones de muestreo localizadas en la plataforma externa e interna, sobre todo en lo que respecta a la porción central y occidental del área de estudio. Lo anterior puede deberse a los patrones regionales de circulación durante esta época del año, cuando existe un importante transporte hacia afuera de la costa debido a la confluencia de las corrientes costeras en el sur de la Bahía de Campeche (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003), suavizando así los gradientes ambientales presentes en otras épocas.

En términos de su composición específica, la comunidad de cnidarios planctónicos en el sur del Golfo de México durante el otoño 1998 puede considerarse como típica de la región. Las especies de cnidarios planctónicos identificadas en este estudio ya habían sido observadas con anterioridad en aguas del Golfo de México (Segura-Puertas *et al.*, 2009; Pugh y Gasca, 2009), con excepción de *Koellikerina fasciculata* y *Muggiaea atlantica*, las cuales constituyen nuevos registros para esta zona.

Koellikerina fasciculata estuvo representada por una sola medusa en buen estado de conservación y con gónadas bien desarrolladas, recolectada en la estación 12 sobre la

plataforma externa en el sur del área de estudio cerca del talud continental. En el Océano Atlántico esta especie de hábitos principalmente neríticos (Bouillon, 1999) ha sido previamente registrada tanto en aguas de la Corriente de Benguela (Pagès *et al.*, 1992) como en el Atlántico Norte, en el Mar Mediterráneo, el Mar Negro y las Islas de Cabo Verde (Bouillon *et al.*, 2004; Schuchert, 2007). La presencia de esta especie en el Golfo de México es difícil de explicar debido a la falta de registros en las regiones adyacentes (Mar Caribe y Atlántico noroccidental) y podría deberse a diferentes causas, siendo necesarios un mayor número de estudios para determinar si existe o no una población establecida en el área analizada.

Por su parte, *M. atlantica* es una especie de hábitos neríticos ampliamente distribuida en las regiones cálidas y templadas de los Océanos Pacífico, Índico y Atlántico (Totton, 1965; Alvariño, 1971). En éste último, sus límites máximos de distribución se encuentran septentrionalmente a los 55° de latitud Norte y australmente a los 37 ° de latitud Sur (Pugh, 1999) e incluyen el Mar Mediterráneo (Bouillon *et al.*, 2004) y las aguas de la Corriente de Benguela (Pagès y Gili, 1992). En el presente estudio se recolectaron 12 nectóforos pertenecientes a esta especie, todos en la estación 27, localizada en el extremo nororiental del área de estudio. A diferencia de *K. fasciculata*, la presencia de *M. atlantica* en el Golfo de México puede relacionarse más fácilmente con las condiciones de circulación en el Atlántico Tropical Occidental, dado que esta especie ha sido registrada con anterioridad al menos en una ocasión en el Mar Caribe (Alvariño, 1974).

El conjunto de especies consideradas como dominantes en el presente análisis (IVI > 95; categoría “dominante” de Olmstead-Tukey) incluye taxones holoplanctónicos con altos valores de biovolumen, amplia distribución y en términos generales con un rol significativo en la determinación de los grupos de estaciones sugeridos por los análisis de agrupamiento

y ordenación. *Diphyes dispar*, *Liriope tetraphylla*, *Diphyes bojani*, *Aglaura hemistoma*, *Muggiaea kochi*, *Chelophyes appendiculata*, *Eudoxoides mitra*, *Abylopsis spp*, *Bassia bassensis* y *Nanomia bijuga* han sido además señaladas previamente como especies comunes y de amplia distribución en el Golfo de México y zonas aledañas (Segura-Puertas *et al.*, 2009; Pugh y Gasca, 2009). Segura-Puertas (1992), Segura-Puertas y Ordóñez-López (1994) y Loman-Ramos *et al.* (2007) encontraron que *L. tetraphylla* y *A. hemistoma* constituyeron las dos especies de medusas más abundantes en sus respectivos estudios, mientras que *D. dispar*, *D. bojani*, *M. kochi*, *C. appendiculata*, *E. mitra*, *B. bassensis* y las especies del género *Abylopsis* son consideradas como abundantes en los trabajos de Gasca (1990; 1993; 1997; 1998; 1999), Suárez-Morales y Gasca (1991), Alba-Hurtado (2001) y Sanvicente-Añorve *et al.* (2007b).

Los estudios referentes al conjunto de especies antes mencionadas señalan a dichos taxones como epipelágicos, abundantes y frecuentes en otras partes del mundo. *Diphyes dispar* es, de acuerdo con Alvariño (1971), una de las especies epipelágicas más abundantes de sifonóforos en las regiones trópico ecuatorial y subtropical de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, mientras que Gasca (1990) sugiere que es probablemente la especie más abundante en el Caribe Mexicano, en donde ocurre frecuentemente junto a la congénérica *D. bojani*, la cual también tiende a ser abundante y común. *Muggiaea kochi*, *B. bassensis*, *N. bijuga*, *C. appendiculata* (considerada como una de las especies de sifonóforos más comunes y abundantes en todos los mares) y *Abylopsis eschscholtzi/tetragona* también son consideradas como abundantes y comunes en el estrato epipelágico de las regiones templadas y cálidas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Totton, 1965; Alvariño, 1971; Bouillon *et al.*, 2004). Por su parte, *L. tetraphylla* y *A. hemistoma* constituyen dos de

las especies más comunes y conspicuas de hidromedusas distribuidas en las regiones tropicales de los océanos (Kramp, 1959).

Con excepción de *M. kochi*, la cual tiene hábitos típicamente neríticos (Mackie *et al.*, 1987; Pugh, 1999), el resto de las especies dominantes posee una distribución amplia tanto en las regiones aledañas a la costa como en el océano abierto. En contraste, las especies meroplánctónicas (Orden Anthoathecata, Orden Leptothecata y *Nausithoë punctata*) fueron siempre más abundantes en las estaciones costeras y presentaron en general valores bajos de abundancia, clasificándose en su mayor parte dentro de las categorías de raras o frecuentes (poco abundantes) en la comunidad. La existencia de una fase bentónica en el ciclo de vida de dichas especies limita su distribución a las aguas costeras, donde tienden a ser más abundantes y a presentarse con mayor diversidad (Mayer, 1910; Bouillon, 1999). Por otro lado, en este estudio se registró la presencia de muy pocas especies de cnidarios planctónicos de hábitos típicamente mesopelágicos, tales como *Vogtia pentacantha* y *Rosacea cymbiformis* (Pugh, 1999), principalmente debido a que las características del muestreo no estuvieron enfocadas hacia dicho estrato de la columna de agua.

Debido a las diferencias en el esfuerzo de muestreo, la medida de abundancia utilizada (biovolumen) y el espectro taxonómico cubierto en el presente estudio, no es posible comparar directamente los valores registrados de biovolumen de cnidarios planctónicos, riqueza específica, diversidad, dominancia y equidad con los valores de los mismos índices calculados por otros autores en esta u otras áreas y épocas del año. Sin embargo, si pueden identificarse patrones de variación espacial comunes a este y otros trabajos. Por ejemplo, en un análisis que incluye exclusivamente medusas, Segura-Puertas y Ordoñez-López (1994) encontraron los valores más bajos de abundancia (individuos/100 m³) y diversidad (Shannon) en aguas del Banco de Campeche, mientras que identificaron los valores más

altos de ambos parámetros en la zona oceánica, en congruencia con lo observado por Gasca (1998) y con lo que se muestra en el presente estudio. De igual forma, Gasca (1993; 1999) a partir de datos de sifonóforos y Loman-Ramos *et al.* (2007) con datos de las medusas señalan altos valores de abundancia en aguas del Banco de Campeche.

En función de los datos de biovolumen de las diferentes especies de cnidarios planctónicos, se identificaron cuatro asociaciones de estaciones de muestreo, denominándose: A) Desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, B) Banco de Campeche, C) Zona de plataformas petroleras y D) Plataforma continental de Tabasco, plataforma externa y zona oceánica. La distribución de la abundancia (biovolumen) de las especies dominantes fue particularmente importante para determinar la agrupación observada de las estaciones de muestreo. En el presente trabajo, *L. tetraphylla*, *M. kochi* y *N. bijuga* presentaron los valores máximos de biovolumen en las estaciones ubicadas sobre la extensa plataforma continental del Banco de Campeche, caracterizando esta zona, mientras que estuvieron ausentes o presentes con bajos valores de biovolumen en el resto del área de estudio. *Aglaura hemistoma* presentó valores altos de biovolumen en la zona cercana a las plataformas petroleras mientras que los valores de biovolumen de *D. dispar*, *D. bojani*, *C. appendiculata* y *E. mitra* fueron menores en el Banco de Campeche con respecto al resto del área de estudio, lo que contribuyó a determinar el patrón de agrupación observado.

En términos generales, los patrones de distribución descritos anteriormente coinciden con lo observado por Alba-Hurtado (2006) y Loman-Ramos *et al.* (2007) para especies como *L. tetraphylla*, *C. appendiculata*, *D. dispar* y *D. bojani*. Además, dichos patrones sugieren la existencia de una gran cantidad de variabilidad de la comunidad en dirección perpendicular a la plataforma continental (variabilidad hacia afuera de la costa), lo cual es congruente con lo reportado por Sanvicente-Añorve *et al.* (2007b).

Las principales variables ambientales que explican los grupos de estaciones observados son el biovolumen zooplanctónico, la profundidad de la estación de muestreo y la salinidad. Lo anterior sugiere que es la interacción de dichas variables (y no el efecto independiente de cada una de ellas) lo que determina la distribución espacial de la comunidad analizada. De hecho, se ha sugerido que la distribución espacial de la abundancia de los cnidarios planctónicos y otros zoopláncteres gelatinosos es el resultado de las interacciones entre las características biológicas (comportamiento, tolerancia ecológica, aspectos del ciclo de vida, etc.) de cada especie y los parámetros físicos del agua (Graham *et al.*, 2001), lo cual queda ejemplificado en el caso de la comunidad de cnidarios planctónicos del sureste del Golfo de México.

Adicionalmente, diversos factores ambientales han sido señalados como determinantes de los patrones de distribución de las poblaciones de cnidarios planctónicos en otras partes del mundo. En general los factores específicos que afectan la distribución y la estructura de las asociaciones de medusas y sifonóforos parecen variar de acuerdo con las escalas temporales y espaciales estudiadas; sin embargo, es posible señalar que tanto los fenómenos de surgencia como los giros oceánicos, las corrientes, la distancia a partir de la costa, la profundidad de la capa de mezcla y la influencia de las descargas de agua continental han sido reconocidos por diversos autores (entre ellos Gasca, 1999; Suárez-Morales *et al.*, 2002; Thibault-Botha *et al.*, 2004 y Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007b) como factores importantes que determinan los cambios espacio-temporales en las comunidades de cnidarios planctónicos.

El biovolumen zooplanctónico representa una medida de la cantidad de alimento disponible para la comunidad de cnidarios planctónicos, y el hecho de que el biovolumen total de la comunidad analizada varíe espacialmente en estrecha relación con el biovolumen

zooplanctónico sugiere que la disponibilidad de alimento es determinante para la distribución de la abundancia de medusas y sifonóforos en el área analizada. Tendencias similares fueron observadas por Loman-Ramos *et al.* (2007) analizando las especies de medusas de la región, así como por Alba-Hurtado (2006) en el caso de los sifonóforos. De hecho, lo anterior se relaciona con los hábitos depredadores de los cnidarios planctónicos, ya que se ha observado que la distribución espacial de medusas y sifonóforos tiende a ser coincidente en tiempo y espacio con la de sus presas (Purcell, 1981b; Purcell, 1997).

Por su parte, la profundidad de cada estación de muestreo refleja la posición de ésta con referencia a la costa, y como tal ha sido considerada previamente como una variable importante en la determinación de grupos de estaciones en el Golfo de México. Al llevar a cabo un análisis de agrupamiento a partir de datos de abundancia de sifonóforos, Gasca (1999) observó la existencia de grupos de estaciones relacionados principalmente con la distancia de cada estación a la costa; mientras que el análisis de Alba-Hurtado (2006) mostró un patrón similar, trabajando igualmente con sifonóforos. Existen evidencias de que las poblaciones de cnidarios planctónicos son poco abundantes en regiones alejadas de la costa, mientras que su abundancia se incrementa en las zonas neríticas, las cuales tienden a ser más productivas (Biggs *et al.*, 1981; Mackie *et al.*, 1987).

En lo que respecta a la salinidad, ésta ha sido relacionada previamente con la abundancia y la riqueza de medusas y sifonóforos en varias partes del mundo (Santhakumari *et al.*, 1999; Thibault-Botha *et al.*, 2004; Zakaria, 2004), entre ellas el Golfo de México (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007b; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2009). Además, la existencia de frentes salinos se asocia con regularidad a la formación de agregaciones de cnidarios planctónicos (Graham *et al.*, 2001). Los patrones observados en el sureste del Golfo de México sugieren que el aporte de aguas continentales (principalmente del Sistema Grijalva-Usumacinta) y el

gradiente de salinidad que éste ocasiona son factores de suma importancia que determinan la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas en esta región.

La agrupación observada de estaciones de muestreo es congruente con el análisis de ordenación (componentes principales) de dichas estaciones basado en las variables ambientales, aunque no coincide con algunos patrones de agrupación observados en otros estudios en la misma región. Otros autores (por ejemplo, Flores-Coto *et al.*, 2000; Loman-Ramos *et al.*, 2007 y Alba-Hurtado, 2006) señalan la existencia de grupos de estaciones oceánicas y neríticas bien definidos, delimitados en función de la composición y abundancia de distintos grupos de organismos zooplanctónicos.

En el presente estudio, sin embargo, el patrón de zonación observado sugiere que las estaciones oceánicas presentan similitudes importantes con las estaciones localizadas en la plataforma externa del Banco de Campeche y en la plataforma continental del estado de Tabasco. Dicho patrón puede explicarse si se toman en cuenta los patrones de circulación superficial existentes durante el otoño en el área de estudio, en particular el transporte hacia afuera de la costa que se ubica en el sur de la Bahía de Campeche (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003), el cual tendería a homogeneizar la composición faunística de las estaciones oceánicas y de la plataforma continental de Tabasco. Durante el otoño de 1998, el transporte de masas de agua hacia fuera de la costa fue particularmente importante en comparación con otros años (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009), lo que podría explicar porque las estaciones no se separaron en un grupo nerítico y otro oceánico bien definidos ya que, en el caso particular de los datos de este año, el transporte hacia afuera de la costa sería tan fuerte que la señal de dicha separación es menos evidente.

CONCLUSIONES

- Los valores de las propiedades fisicoquímicas del agua registradas para el otoño de 1998 en el sureste del Golfo de México varían dentro de los intervalos señalados como típicos para la región, sin embargo dichos parámetros no sugieren una zonación nerítico-oceánica evidente, sino que son congruentes más bien con los patrones de circulación regionales existentes durante esta época del año (transporte hacia afuera de la costa).
- Los patrones espaciales de variación en los valores de biovolumen zooplanctónico señalan al Banco de Campeche y la plataforma costera frente al sistema Grijalva-Usumacinta como las zonas con más altos niveles de productividad secundaria durante la época analizada, en concordancia con estudios previos.
- La comunidad de cnidarios planctónicos se encontró compuesta por 68 taxones terminales, de los cuales *Koellikerina fasciculata* y *Muggiaea atlantica* constituyen nuevos registros para las aguas del Golfo de México.
- *Diphyes dispar*, *Liriope tetraphylla*, *Diphyes bojani*, *Aglaura hemistoma*, *Muggiaea kochi*, *Chelophyes appendiculata*, *Eudoxoides mitra*, *Abylopsis spp*, *Bassia bassensis* y *Nanomia bijuga* fueron las especies dominantes en el área de estudio durante la época analizada en función de sus altos valores de biovolumen y amplia distribución, además de ser los principales taxones responsables de las diferencias entre los grupos de estaciones sugeridos por los análisis de agrupamiento y ordenación.
- El biovolumen total de la comunidad de cnidarios planctónicos y la dominancia mostraron una tendencia al incremento hacia las zonas costeras y el Banco de Campeche, mientras que el número de especies observadas por estación de

muestreo, la diversidad de Shannon y la equidad variaron espacialmente en sentido contrario (con los mayores valores localizados en la zona oceánica del área de estudio), de manera congruente con lo reportado previamente.

- En función de los datos de biovolumen de las diferentes especies de cnidarios planctónicos se identificaron cuatro asociaciones de estaciones de muestreo, denominándose: A) Desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, B) Banco de Campeche, C) Zona de plataformas petroleras y D) Plataforma continental de Tabasco, plataforma externa y zona oceánica.
- El biovolumen zooplanctónico, la profundidad de la estación de muestreo, la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto son las principales variables ambientales que explican los grupos de estaciones sugeridos por los análisis de agrupamiento y ordenación.
- En general, la agrupación observada de estaciones de muestreo es congruente con el análisis de ordenación basado en las variables ambientales, aunque no coincide con algunos patrones de agrupación observados por otros autores en la misma región. Sin embargo, el patrón de zonación observado puede explicarse tomando en cuenta los patrones de circulación superficial existentes durante el otoño (transporte hacia afuera de la costa) y la presencia de condiciones ambientales particulares localizadas en ciertas porciones del área de estudio (tales como la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta y las condiciones asociadas con la zona de plataformas petroleras).

LITERATURA CITADA

- Alatorre, M. A., F. Ruiz y D. Salas de León. 1989. Efecto del paso de los frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche. pp 186-193. En: González, J., F. Medina, M. Romo y M. Martínez (eds.). *Memoria de la Reunión Anual 1987*. Unión Geofísica Mexicana. México.
- Alba-Hurtado, C. A. 2001. Composición, abundancia y distribución de sifonóforos (Cnidaria, Hydrozoa) en la Bahía de Campeche, México. Tesis de Licenciatura (Biólogo). Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. 61 pp.
- Alba-Hurtado, C. A. 2006. Composición, abundancia y distribución de sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) en el sur del Golfo de México. Tesis Maestría (Maestría en Ciencias del Mar y Limnología). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 72 pp.
- Alvariño, A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* **16**:1-432.
- Alvariño, A. 1972. Zooplankton del Caribe, Golfo de México y regiones adyacentes del Pacífico. Pp. 223-247. En: Carranza, J. (ed.). *Memorias del IV Congreso Nacional de Oceanografía*, 17-19 de noviembre de 1969. Mexico.
- Alvariño, A. 1974. Distribution of siphonophores in the regions adjacent to the Suez and Panama canals. *Fishery Bulletin* **72**:527-546.
- Arai, M. N. 1988. Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology* **66**:1913-1927.

- Arai, M. N. 1997. *A functional biology of Scyphozoa*. Chapman & Hall. Londres, Reino Unido. 316 pp.
- Arai, M. N. 2005. Predation on pelagic coelenterates: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**:523-536.
- Arenas-Fuentes, V. y L. Jiménez-Badillo. 2004. Fishing in the Gulf of Mexico: towards greater biomass in exploitation. pp. 468-477. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Excurra (eds. versión en español); Withers, K. y M. Nipper (eds. traducción al inglés). *Environmental analysis of the Gulf of Mexico*. SEMARNAT-INECOL-INE-Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies-Texas A&M University. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Special Publications Series No. 1. 710 pp.
- Arriaga-Cabrera, L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López y V. Aguilar-Sierra (coordinadores). 1998. *Regiones marinas prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. 198 pp.
- Ates, R. M. L. 1988. Medusivorous fishes, a review. *Zoologische Mededelingen* **62**:29-42.
- Ates, R. M. L. 1991. Predation on Cnidaria by vertebrates other than fishes. *Hydrobiologia* **216-217**:305-307.
- Behringer, D. W., R. L. Molinari y J. F. Festa. 1977. The variability of anticyclonic current patterns in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **82**:5469-5476.
- Biggs, D. C., R. R. Bidigare y D. E. Smith. 1981. Population density of gelatinous macrozooplankton: *in situ* estimation in oceanic surface waters. *Biological Oceanography* **1**:157-173.
- Boero, F. y C. E. Mills. 1997. Agricultural versus ethological oceanography. *Trends in Ecology and Evolution* **12**:208-209.

- Boero, F., J. Bouillon, C. Gravili, M. P. Miglietta, T. Parsons y S. Piraino. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Marine Ecology Progress Series* **356**: 299–310.
- Bouillon, J. 1999. Hydromedusae. pp 385-465. En: Boltovskoy, D. (ed.). *South Atlantic Zooplankton Vol. 1*. Backhuys Publishers. Leiden. 868 pp.
- Bouillon, J., C. Gravili, F. Pagès, J.-M. Gili y F. Boero. 2006. *An Introduction to Hydrozoa*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Tomo 194. París, Francia. 591 pp.
- Bouillon, J., M. D. Medel, F. Pagès, J.-M. Gili, F. Boero y C. Gravili. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina* **68**(supl. 2):5-438.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**:325-349.
- Brodeur, R. D., H. Sugisaki y G. L. Hunt Jr. 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **233**:89-103.
- Burke, D. W. 1975a. Pelagic Cnidaria of Mississippi Sound and adjacent waters. *Gulf Research Reports* **5**:23-38.
- Burke, D. W. 1975b. Biology and distribution of the macrocoelenterates of Mississippi sound and adjacent waters. *Gulf Research Reports* **5**:17-28.
- Burnett, J. W. 2001. Medical aspects of jellyfish envenomation: pathogenesis, case reporting and therapy. *Hydrobiologia* **451**:1-9.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. *Primer v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. Plymouth Marine Laboratory. Plymouth. 190 pp.

- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E. Plymouth Marine Laboratory. Plymouth. 172 pp.
- Correia-Valenca, K. 1992. Medusas del Golfo de México y Litoral Norte/Noreste de Brasil (Ocurrencia y distribución). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 284 pp.
- Czitrom, S. P. R., F. Ruiz, M. A. Alatorre y A. R. Padilla. 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, Mexico. pp. 301-311. En: J. C. J. Nihoul (ed.). *Marine interfaces ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanography Series. 670 pp.
- Daly, M., M. R. Brugler, P. Cartwright, A. G. Collins, M. N. Dawson, D. G. Fautin, S. C. France, C. S. McFadden, D. M. Opresko, E. Rodriguez, S. L. Romano y J. L. Stake. 2007. The Phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa* **1668**:127-182.
- De la Cruz, A. 1971. Estudios de plancton en el Banco de Campeche. pp. 375-383. En: UNESCO (ed.). *Coloquio sobre investigaciones y recursos del Mar Caribe y regiones adyacentes*. París. 545 pp.
- De la Lanza-Espino, G. y J. C. Gómez-Rojas. 2004. Physical and chemical characteristics of the Gulf of Mexico. pp. 41-61. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Excurra (eds. versión en español); Withers, K. y M. Nipper (eds. traducción al inglés). *Environmental analysis of the Gulf of Mexico*. SEMARNAT-INECOL-INE-Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies-Texas A&M University. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Special Publications Series No. 1. 710 pp.
- Elliot, B. A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* **12**:1292-1309.

- Espinosa-Fuentes, M. L. y C. Flores-Coto. 2004. Cross shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**:333-352.
- 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**:65-84.
- Flores-Coto, C., R. Martínez-Gutiérrez, M. González-Félix, L. Sanvicente-Añorve y F. Zavala-García. 2000. Annual variation of ichthyoplankton assemblages in neritic waters of the Southern Gulf of Mexico. *Caribbean Journal of Science* **36**:233-243.
- Gasca, R. 1990. Composición, distribución y abundancia de los sifonóforos (Coelenterata: Hydrozoa) de las costas de Yucatán y Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 164 pp.
- Gasca, R. 1993. Especies y abundancia de sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) en la región sur del Golfo de México. *Caribbean Journal of Science* **29**:220-225.
- Gasca, R. 1997. Nuevos registros y ampliación de ámbito de especies de Siphonophora (Cnidaria) en aguas del Atlántico Mexicano. *Revista de Biología Tropical* **45**:933-934.
- 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**:75-89.
- Gasca, R. 2002. Lista faunística y bibliografía comentada de los sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Zoología* **73**:123-143.

- Gasca, R. y E. Suárez-Morales. 1991. Siphonophores of upwelling areas of the Campeche Bank and the Mexican Caribbean Sea. *Hydrobiologia* **216-217**:497-502.
- Gasca, R. y E. Suárez-Morales. 1993. Primer registro de *Lensia canopusi* Stepanjants (Cnidaria: Siphonophora) en el Océano Atlántico. *Caribbean Journal of Science* **29**:126-127.
- Gasca, R., E. Suárez-Morales e I. Castellanos. 1995. Biomazas zooplanctónicas en aguas superficiales del Golfo de México durante verano e invierno de 1991. *Caribbean Journal of Science* **31**:128-140.
- Gold-Bouchot, G. 2004. Hydrocarbons in the southern Gulf of Mexico. pp. 404-424. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Excurra (eds. versión en español); Withers, K. y M. Nipper (eds. traducción al inglés). *Environmental analysis of the Gulf of Mexico*. SEMARNAT-INECOL-INE-Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies-Texas A&M University. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Special Publications Series No. 1. 710 pp.
- Golden Software, Inc. 2002. *Surfer® User's manual*. Golden Software Inc. Colorado, Estados Unidos de América. 640 pp.
- 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**:47-54.
- Graham, W. M. 2001. Numerical increases and distributional shifts of *Chrysaora quinquecirrha* (Desor) and *Aurelia aurita* (Linné) (Cnidaria: Scyphozoa) in the northern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia* **451**:97-111.
- Graham, W. M., F. Pagès y W. M. Hamner. 2001. A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* **451**:199-212

- Graham, W. M., D. L. Martin, D. L. Felder, V. L. Asper y H. M. Perry. 2003. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions* **5**:53-69.
- Guest, W. C. 1959. The occurrence of the jellyfish *Chiropsalmus quadrumanus* in Matagorda Bay, Texas. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **9**:79-83.
- Hansson, L. J., O. Moeslund, T. Kiørboe y H. U. Riisgård. 2005. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). *Marine Ecology Progress Series* **304**:117-131.
- Hedgpeth, J. W. 1954. Scyphozoa. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* **55**:273-274.
- Hernández-Arana, H., R. M. Warwick, M. J. Attrill, A. A. Rowden y G. Gold-Bouchot. 2005. Impact of oil related activities on benthic macroinfauna assemblages of the Campeche shelf, southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* **289**:89-107.
- Hopkins, T. L. 1966. The Plankton of St. Andrew System Florida. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas* **11**:12-64.
- Hsieh, Y-H. P., F-M. Leong y J. Rudloe. 2001. Jellyfish as food. *Hydrobiologia* **451**:11-17.
- Kramp, P. L. 1959. The hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Report* **46**:1-283.
- Kramp, P. L. 1961. Synopsis of the Medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **40**:7-469.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2^a. ed. Harla México. 753 pp.

- Leben, R. R. 2005. Altimeter-derived Loop Current metrics. pp. 181-201. En: Sturges, W. y A. Lugo-Fernández (eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series. Geophysical Monograph 161, 347 pp.
- Leipper, D. F. 1954. Physical oceanography of the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* **55**:119-137.
- Loman-Ramos, L., U. Ordoñez-López y L. Segura-Puertas. 2007. Variación espacial de la comunidad de medusas (Cnidaria) del sur del Golfo de México, durante el otoño de 1999. *Hidrobiológica* **17**:203-212
- Lugo-Hupb J., R. Vidal-Zepeda, A. Fernández-Equiarte, A. Gallegos-García y J. Zavala-Hidalgo. 1990. Hipsometría y Batimetría, I.1.1. *Atlas Nacional de México. Vol. I*. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Lynam, C. P., M. J. Gibbons, B. E. Axelsen, C. A. J. Sparks, J. Coetzee, B. G. Heywood y A. S. Brierley. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Current Biology* **16**:R492-R493.
- Lynch, S. A. 1954. Geology of the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* **55**:67-86.
- Mackie, G. O., P. R. Pugh y J. E. Purcell. 1987. Siphonophore biology. *Advances in Marine Biology* **24**:97-262.
- Marcogliese, D. J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **5**:336-371.
- Martínez-López, B. y J. Zavala-Hidalgo. 2009. Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems* **77**:1-20.

- Martorelli, S. R. 2001. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the Southern Atlantic. *Hydrobiologia* **451**:305–310.
- Mayer, A. G. 1900. Some medusae from Tortugas, Florida. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard College* **37**:13-82.
- Mayer, A. G. 1910. *Medusae of the World. 3 Vols.* Carnegie Institution of Washington. Washington D. C. 230 pp.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems* **13**:101-121.
- Mianzan, H. W. y P. F. S. Cornelius. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. pp. 513-559. En: Boltovskoy, D. (ed.). *South Atlantic Zooplankton Vol. 1.* Backhuys Publishers. Leiden. 868 pp.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas de León y H. Velasco-Mendoza. 2004. The hydrodynamics of the Gulf of Mexico. pp. 2-16. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Excurra (eds. versión en español); Withers, K. y M. Nipper (eds. traducción al inglés). *Environmental analysis of the Gulf of Mexico.* SEMARNAT-INECOL-INE-Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies-Texas A&M University. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Special Publications Series No. 1. 710 pp.
- Moore, D. R. 1962. The occurrence and distribution of *Nemopsis bachei* Agassiz (Hydrozoa) in the northern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **12**:399-402.
- Moore, H. B. 1953. Plankton of the Florida Current. II. Siphonophora. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **2**:559-573.

- Moore, H. B y E. G. Corwin. 1956. The effects of temperature, illumination and pressure on the vertical distribution of zooplankton. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **6**:273-287.
- Moore, H. B., H. Owre, E. C. Jones y T. Down. 1953. Plankton of the Florida Current. III. The control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **3**:83-95.
- Morrison, J. M. y W. D. Nowlin Jr. 1977. Repeated nutrient, oxygen, and density sections through the Loop Current. *Journal of Marine Research* **35**:105-128.
- Okolodkov, Y. B. 2003. A review of Russian plankton research in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea in the 1960-1980s. *Hidrobiológica* **13**:207-221.
- Omori, M. y E. Nakano. 2001. Jellyfish fisheries in Southeast Asia. *Hydrobiologia* **451**:19-26.
- Pagès, F. y J.-M. Gili. 1992. Siphonophores (Cnidaria, Hydrozoa) of the Benguela Current (southeastern Atlantic). *Scientia Marina* **56**(supl. 1):65-112.
- Pagès, F., J.-M. Gili y J. Bouillon. 1992. Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa) of the Benguela Current (southeastern Atlantic). *Scientia Marina* **56**(supl. 1):1-64.
- Pagès, F., H. E. González y S. R. González. 1996. Diet of the gelatinous zooplankton in Hardangerfjord (Norway) and potential predatory impact by *Aglantha digitale* (Trachymedusae). *Marine Ecology Progress Series* **139**:69-77.
- 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: Calycophorae). *Marine Ecology Progress Series* **210**:13-24.

- Phillips, P. J. 1972. The pelagic Cnidaria of the Gulf of Mexico: zoogeography, ecology and systematics. Tesis doctoral. Texas A & M University, College Station, Texas. 80 pp.
- Phillips, P. J. y W. D. Burke. 1970. The occurrence of sea wasps (Cubomedusae) in Mississippi Sound and the northern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* **20**:853-859.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. Nueva York. 159 pp.
- Pugh, P. R. 1999. Siphonophorae. pp. 467-511. En: Boltovskoy, D. (ed.). *South Atlantic Zooplankton Vol. 1*. Backhuys Publishers. Leiden. 868 pp.
- Pugh, P. R. y R. Gasca. 2009. Siphonophorae (Cnidaria) of the Gulf of Mexico. pp. 395-402. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (eds.). *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volume I, Biodiversity*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Series. Texas. 1312 pp.
- Purcell, J. E. 1981a. Feeding ecology of *Rhizophysa eysenhardti* a siphonophore predator of fish larvae. *Limnology and Oceanography* **26**:424-432.
- Purcell, J. E. 1981b. 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 de Paris* **73**:125-137.
- Purcell, J. E. y M. Arai. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* **451**:27-44.

- Purcell, J. E. y J. J. Grover. 1990. Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British Columbia. *Marine Ecology Progress Series* **59**:55-61.
- Salas de León, D. A., M. A. Monreal-Gómez, 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**:87-93.
- Santhakumari, V., L. R. Tiwari y R. N. Vijayalakshmi. 1999. Species composition, abundance and distribution of hydromedusae from Dharamtar estuarine system, adjoining Bombay harbour. *Indian Journal of marine Sciences* **28**:158-162.
- Sanvicente-Añorve, L., M. A. Alatorre, C. Flores-Coto y C. Alba. 2007a. Relationships between fish larvae and siphonophores in the water column: effect of wind-induced turbulence and thermocline depth. *ICES Journal of Marine Science* **64**:877-888.
- Sanvicente-Añorve, L., C. Alba, M. A. Alatorre y C. Flores-Coto. 2007b. Cross-shelf and vertical distribution of siphonophore assemblages under the influence of freshwater outflows in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia* **586**:69-78.
- Sanvicente-Añorve, L., C. Alba, C. Flores-Coto y M. Castillo-Rivera. 2009. Siphonophores off a riverine system in the southern Gulf of Mexico: factors affecting their distribution and spatial niche breadth and overlap. *Aquatic Ecology* **43**:423-435.
- Schmitz, W. J. Jr., D. C. Biggs, A. Lugo-Fernandez, L.-Y. Oey y W. Sturges. 2005. A synopsis of the circulation in the Gulf of Mexico and on its continental margin. pp. 11-29. En: Sturges, W. y A. Lugo-Fernández (eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series. Geophysical Monograph 161, 347 pp.

- Schuchert, P. 2007. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera, part 2. *Revue Suisse de Zoologie* **114**:195-396.
- Sears, M. 1954a. Hydromedusae of the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* **55**:273-274.
- Sears, M. 1954b. Siphonophores in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* **55**:275-274.
- Secretaría de Marina. 1980. *Contribución al Conocimiento de las Características Físicoquímicas de las Aguas del Caribe Mexicano: Química del Océano*. Secretaría de Marina. México. 58 pp.
- Segura-Puertas, L. 1992. Medusae (Cnidaria) from the Yucatan shelf and Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* **51**:353-359.
- Segura-Puertas, L. y U. Ordoñez-López. 1994. Análisis de la comunidad de medusas (Cnidaria) de la región oriental del Banco de Campeche y el Caribe Mexicano. *Caribbean Journal of Science* **30**:104-115.
- Segura-Puertas, L., E. Suárez-Morales y L. Celis. 2003. A checklist of the Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa) of Mexico. *Zootaxa* **194**:1-15
- Segura-Puertas, L., L. Celis y L. Chiaverano. 2009. Medusozoans (Cnidaria:Cubozoa, Scyphozoa and Hydrozoa) of the Gulf of Mexico. pp. 369-379. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (eds.). *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Volume I, Biodiversity*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Series. Texas. 1312 pp.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Chicago. 117 pp.
- Signoret, M., C. Bulit y R. Pérez. 1998. Patrones de distribución de clorofila *a* y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica* **8**:81-88.

- Simpson, E. E. 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163**:688.
- Sokal, R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company. Nueva York, Estados Unidos de América. 887 pp.
- Stewart, R. H. 2008. Introduction to physical oceanography. Texas A&M University. Texas. 345 pp.
- Sturges, W. y R. Leben. 2000. Frequency of ring separations from the Loop Current in the Gulf of Mexico: a revised estimate. *Journal of Physical Oceanography* **30**:1814-1819.
- Suárez-Morales, E. 1992. *Athorybia rosacea* (Siphonophorae: Athorybiidae) en el Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* **40**:347-348.
- Suárez-Morales, E. y R. Gasca. 1991. Sifonoforos de Mexico : Biología y Ecología. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 179 pp.
- Suárez-Morales, E., R. Gasca, L. Segura-Puertas y D. C. Biggs. 2002. Planktonic cnidarians in a cold-core ring in the Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* **73**:19-32.
- Tápanes, J. J. y F. González-Coya. 1980. Hidrometeorología del Golfo de México y Banco de Campeche. *Geofísica Internacional* **19**:335-354.
- 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**:1115-1128.
- Totton, A. K. 1965. *A synopsis of the Siphonophora*. British Museum (Natural History). Londres. 230 pp.
- Vázquez de la Cerda, A. M., R. O. Reid, S. F. DiMarco y A. E. Jochens. 2005. Bay of Campeche circulation: an update. pp. 279-293. En: Sturges, W. y A. Lugo-Fernández (eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American

- Geophysical Union, Geophysical Monograph Series. Geophysical Monograph 161, 347 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr. 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of México. pp. 431-440. En: Lasserre, P y H. Postma (eds.). *Coastal Lagoons, Oceanologica Acta, Spec. Number Vol. 5*.
- Zakaria, H. Y. 2004. Pelagic coelenterates in the waters of the western part of the Egyptian Mediterranean Coast during summer and winter. *Oceanologia* **46**:253-268.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey, J. J. O'Brien y L. Zamudio. 2006a. On the Loop-Current eddy shedding variability. *Atmósfera* **19**:41-48.
- Zavala-Hidalgo, J., A. Gallegos-García, B. Martínez-López, S. L. Morey y J. J. O'Brien. 2006b. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics* **56**:333-338.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey y J. J. O'Brien. 2003. 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.