



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE LARVAS DE ESTOMATÓPODOS EN EL SUR DEL

GOLFO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. SANDRA ANTONIO BUENO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GRACIA GASCA

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. MANUEL ANTOLÍN ORTIZ TOUZET

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

FEBRERO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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

ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE LARVAS DE ESTOMATÓPODOS EN EL SUR DEL

GOLFO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. SANDRA ANTONIO BUENO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GRACIA GASCA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
DR. MANUEL ANTOLÍN ORTIZ TOUZET
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

FEBRERO, 2018

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

OFICIO FCIE/DEP/001/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramirez Wence
Directora 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 **23 de octubre de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **ANTONIO BUENO SANDRA** con número de cuenta **307093716** con la tesis titulada "**Ecología de Larvas de Estomatópodos del Suroeste del Golfo de México**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GRACIA GASCA**:

Presidente: DRA. MARÍA ADELA MONREAL GÓMEZ
Vocal: DR. JOSÉ ROMÁN LATOURNERIÉ CERVERA
Secretario: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
Suplente: DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART
Suplente: DR. MANUEL ANTOLÍN ORTIZ TOUZET

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 8 de enero de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MJFM/ASR/mnm

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al CONACYT, por el apoyo económico recibido para poder realizar este trabajo.

A la Dirección General de Apoyo al Personal Académico, UNAM (Proyecto PAPIIT IN203893).

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado por el apoyo otorgado en las convocatorias 2016 y 2017.

Al Dr. Adolfo Gracia Gasca y a los miembros del Comité Tutor, el Dr. Sergio Cházaro Olvera y el Dr. Manuel Antolín Ortiz Touzet.

Agradecimientos a título personal

Al jurado sinodal conformado por la Dra. María Adela Monreal Gómez, el Dr. José Román Latournerié Cervera, el Dr. Sergio Cházaro Olvera, Dr. José Luis Villalobos Hiriart y el Dr. Manuel Antolín Ortiz Touzet. Por sus valiosas observaciones que mejoraron el contenido de este trabajo.

Al Dr. Adolfo Gracia y a la Dra. Ana Rosa Vázquez, por su ayuda para guiarme en mi formación académica y brindarme las herramientas necesarias para realizar este trabajo en el Laboratorio de Ecología Pesquera de Crustáceos.

Mi más grande agradecimiento es a Margarita Bueno y Gabino Antonio, quienes inspiran mi formación.

A mis hermanos (y sus extensiones): Gabino, Joana, Laura y David, quienes son la mejor compañía y me brindan su apoyo incondicional.

A Mario, por su enorme paciencia y su ayuda interminable en todo momento.

A mis amigas Zayra, Ángeles y Melissa, por las agradables pláticas que compartimos.

A la M. en C. Magaly Galván, por el valioso apoyo técnico brindado

A mis colegas del LEPC, por los divertidos momentos compartidos.

¡Muchas gracias!

El muestreo y obtención de datos provienen de las campañas MOPEED XI, XII, XIII y XIV (1994-1995) a bordo del B/O *Justo Sierra*. El financiamiento fue cubierto por la Universidad Nacional Autónoma de México.

Índice

Lista de tablas y figuras.....	iv
Resumen.....	viii
Abstract.....	ix
1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	4
3. Antecedentes.....	5
4. Metodología.....	7
4.1 Área de estudio.....	7
4.2 Muestreo.....	8
5. Resultados.....	12
5.1 Caracterización ambiental.....	12
5.2 Composición.....	20
5.3 Distribución de taxones.....	26
5.4 Patrones de distribución horizontal.....	46
5.5 Patrones generales de distribución vertical.....	49
5.6 Distribución respecto a estadio de desarrollo.....	51
5.7 Distribución asociada a parámetros ambientales.....	53
6. Discusión.....	56
7. Conclusiones.....	61
Literatura citada.....	63
ANEXO I.....	72

Lista de tablas y figuras

Figura 1. Estaciones hidrográficas de muestreo	9
Figura 2. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para verano	13
Figura 3. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para otoño	15
Figura 4. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para invierno.....	17
Figura 5. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para primavera	19
Figura 6. Índice de Valor de Importancia (IVI %) de las especies registradas en el estudio.....	22
Figura 7. Abundancia relativa de los morfotipos más importantes durante las cuatro estaciones	23
Figura 8. Abundancia relativa de los morfotipos no dominantes de la superfamilia Gonodactyloidea (a) Lysiosquilloidea (b) Squilloidea (c) durante las cuatro estaciones del año	25
Figura 9. Densidad total de larvas de Gonodactyloidea sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	27
Figura 10. Densidad total de larvas de Gonodactyloidea sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	27
Figura 11. Densidad total de larvas de Gonodactyloidea sp. 4 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	28

Figura 12. Densidad total de larvas de <i>Neogonodactylus</i> sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	28
Figura 13. Densidad total de larvas de <i>Pseudosquilla</i> sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	30
Figura 14. Densidad total de larvas de <i>Lysiosquilloidea</i> spp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	30
Figura 15. Densidad total de larvas de <i>Lysiosquilla</i> sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	31
Figura 16. Densidad total de larvas de <i>Lysiosquilla</i> sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	31
Figura 17. Densidad total de larvas de <i>Lysiosquilla</i> sp. 3 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	33
Figura 18. Densidad total de larvas de <i>Nannosquillidae</i> sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	33
Figura 19. Densidad total de larvas de <i>Alima</i> sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	34
Figura 20. Densidad total de larvas de <i>Alima neptuni</i> por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	34
Figura 21. Densidad total de larvas de <i>Meiosquilla</i> sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c).....	36
Figura 22. Densidad total de larvas de <i>Squilla empusa</i> por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	36
Figura 23. Densidad total de larvas de <i>Squilla edentata</i> por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	37

Figura 24. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	37
Figura 25. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	39
Figura 26. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 3 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	39
Figura 27. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 4 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	40
Figura 28. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 5 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	40
Figura 29. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 6 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	42
Figura 30. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 7 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	42
Figura 31. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 8 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	43
Figura 32. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 9 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	43
Figura 33. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 10 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	45
Figura 34. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 11 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)	45
Figura 35. Distribución de la densidad total de larvas respecto a la estacionalidad	46

Figura 36. Distribución horizontal de larvas de estomatópodos y de la temperatura superficial (°C) en cuatro estaciones del año	48
Figura 37. Distribución vertical de la densidad del total larvas.....	49
Figura 38. Distribución de la densidad total de larvas de estomatópodos en el perfil vertical (niveles señalados con un número superior) por estación del año (a). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%.	50
Figura 39. a) Distribución de la densidad relativa de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo y estación del año (a, V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera). b) Densidad relativa de larvas por estadio de desarrollo.	51
Figura 40. Densidad relativa de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo asociada la distancia a la costa (a) y la profundidad de la estación hidrográfica (b).	52
Figura 41. Densidad de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo en el perfil vertical (b, niveles señalados con un número superior). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%.....	52
Figura 42. Distribución de la densidad de larvas respecto a temperatura (a), salinidad (b) y sigma-t (c).	53
Figura 43. Frecuencia de muestras en los intervalos de temperatura (a), salinidad (b) y densidad (c), así como la densidad relativa de larvas de estomatópodos asociada a dichas muestras	55

Resumen

Ecología de larvas de estomatópodos en el Sur del Golfo de México

En el sur del Golfo de México se analizó la distribución horizontal y vertical de las larvas de estomatópodos, así como su relación con las variables ambientales. Se realizaron cuatro cruceros oceanográficos a bordo del B/O Justo Sierra durante verano, otoño, invierno y primavera, cubriendo 20 estaciones hidrográficas. Se realizó un muestro estratificado utilizando sistemas de apertura-cierre y redes de 505 μm en cinco estratos de profundidad (Nivel 1: 0-6 m, Nivel 2: 6-12 m; Nivel 3: 12-18 m, Nivel 4: 40-50 m, Nivel 5: 95-105 m). También se obtuvo el perfil vertical de temperatura, salinidad y densidad con la sonda CTD. Se colectaron un total de 13 053 larvas de estomatópodos pertenecientes a 26 morfotipos, entre los que las larvas de *Squilla empusa* y *Lysiosquilloidea* spp., fueron los elementos dominantes. La abundancia de larvas fue mayor en primavera y verano, lo que parece estar fuertemente influenciado por la presencia de los elementos dominantes en el área. Las larvas mostraron una preferencia a persistir en los niveles superiores durante verano y primavera, pero en otoño e invierno se distribuyeron uniformemente en la columna de agua. Los estadios tempranos de desarrollo se restringieron a las capas de agua superficial, mientras que los estadios avanzados presentaron una distribución vertical más uniforme en el perfil vertical. Por otro lado, se encontró una correlación positiva entre la densidad de larvas y la temperatura. Las mayores densidades de larvas se registraron de 27.5 a 29 ° C y en rangos de 36 a 37 ups, valores que fueron registrados en los primeros 20 m de profundidad. El análisis indicó que las larvas de estomatópodos, considerando sus cambios estacionales y ontogenéticos, se concentran preferiblemente en la plataforma continental media y el niveles someros (0 a 18 m), donde la temperatura puede ser el factor ambiental que favorece su mayor densidad.

Abstract

Ecology of Stomatopod larvae in the Southern Gulf of Mexico

The horizontal and vertical distribution of stomatopod larvae and its relationship with environmental variables was analyzed in the Southwestern Gulf of Mexico. Four cruises onboard of R/V *Justo Sierra* were carried during summer, fall, winter and spring covering 20 locations. A stratified zooplankton sampling was done using close-open-close system with nets of 505 μm in five strata (Level 1: 0-6 m, Level 2: 6-12 m; Level 3: 12-18 m, Level 4: 40-50 m, Level 5: 95-105 m), along with a vertical profile of temperature, salinity and density obtained with a CTD. A total of 13 053 stomatopod larvae of 26 morphotypes were collected, in which *Squilla empusa* and *Lysiosquilloidea* spp. larvae were the dominant elements. Larval abundance was higher in spring and summer, which seems to be strongly influenced by the dominant species in the area. In general, larvae showed a preference to persist in upper levels, except in fall and winter, when larvae distributed evenly along water column. In particular, early stages were restricted to shallow waters, whereas later stages presented a uniform vertical distribution pattern. A significant positive correlation was found between larval density and temperature. Highest densities were registered at 27.5 -29 ° C and 36 -37 ups ranges, which were recorded essentially at 20 m depth. In conclusion, the analysis indicated that stomatopod larvae, regarding seasonally and ontogenetically changes, preferably concentrate in middle continental shelf and in shallower levels (6 to 18 m), where temperature may contribute improving their density.

1. Introducción

Los crustáceos del Orden Stomatopoda Latreille, 1817, caracterizados por ser depredadores importantes debido a sus hábitos rapaces, se encuentran representados por 460 especies de distribución tropical y subtropical (Schram *et al.*, 2013). Los estomatópodos adultos habitan principalmente en aguas marinas poco profundas, otros se encuentran en aguas hipersalinas y estuarinas (Reaka *et al.*, 2009) y algunos se extienden de la plataforma al talud continental (Manning, 1991). En el Atlántico Oeste se han registrado 85 especies, 45 de ellas en el Golfo de México y en el sur del Golfo de México se han reportado 30 especies agrupadas en 7 familias y 3 superfamilias (Vázquez-Bader y Gracia, 1994; Reaka *et al.*, 2009).

A diferencia de otros grupos de crustáceos, el desarrollo inicial de los estomatópodos no incluye una etapa larvaria de nauplio (Ahyong, 2004). El desarrollo temprano en el grupo incluye estadios larvarios propelágicos y pelágicos, los cuales varían en número y duración respecto a la especie de estudio (Manning y Provenzano, 1963; Díaz y Manning, 1998). Las larvas propelágicas muestran un comportamiento tigmoquinético positivo y también fototaxia negativa, por lo que permanecen adheridas al sustrato y evitan la exposición a la luz (Dingle y Caldwell, 1972). Cuando las larvas pelágicas se trasladan a la columna de agua para alimentarse, su comportamiento es opuesto, por lo que permanecen alejadas de los fondos y se encuentran atraídas por cantidades moderadas de luz (Dingle y Caldwell, 1972). Una vez que completan su desarrollo pelágico se transforman en postlarvas asemejándose morfológicamente a los adultos y adoptan un estilo de vida bentónico (Ahyong, 2004).

Las larvas de estomatópodos se encuentran entre las larvas de crustáceos más conspicuas, no solo por su tamaño (hasta 50 mm de longitud), sino también por sus grandes maxilípedos rapaces (Ahyong *et al.*, 2014). Los especímenes larvarios de este grupo a menudo pueden ser ubicados en unidades taxonómicas

superiores (Haug *et al.*, 2016), sin embargo, al ser organismos muy poco estudiados, pocas veces se pueden identificar a nivel específico. De hecho, de las casi 500 especies de estomatópodos descritas formalmente, solamente se encuentra disponible la secuencia ontogenética de un número mínimo de estas especies (Haug *et al.*, 2016).

La diversidad morfológica de las larvas de estomatópodos ha sido documentada en varios estudios clásicos y en pocos estudios recientes (Haug *et al.*, 2016). En estos trabajos se reconocen cuatro tipos de larvas de acuerdo a su morfología, dos tipos corresponden a su desarrollo temprano: antizoea y pseudozoea, mientras que los otros dos representan las de desarrollo tardío: erichthus y alima. Es importante señalar que estos organismos se pueden desarrollar en una de tres secuencias de desarrollo larvario, dependiendo de la superfamilia a la que pertenecen (Ahyong *et al.*, 2014): 1) antizoea, erichthus, postlarva, juvenil, adulto (en Lysiosquilloidea), 2) pseudozoea, erichthus, postlarva, juvenil y adulto (en Gonodactyloidea, Parasquilloidea y Eurysquilloidea), o bien, 3) pseudozoea, alima, post-larva, juvenil y adulto (en Squilloidea). El desarrollo larvario de los miembros de las otras superfamilias del grupo (Erythrosquilloidea, Bathysquilloidea y Parasquilloidea) es muy poco conocido (Ahyong, 2004).

Por otro lado, el conocimiento teórico en la ecología del zooplancton indica que los mecanismos involucrados en la dispersión horizontal y vertical de los crustáceos meroplanctónicos operan en múltiples escalas espaciales y temporales (Queiroga y Blanton 2005). Estas fuentes de variación se pueden agrupar en mecanismos intrínsecos y extrínsecos. Entre los factores intrínsecos se encuentran la migración vertical diaria o la migración ontogenética, mientras que entre los factores externos destacan los procesos físicos costeros y factores ambientales. Dadas las generalidades mencionadas, es común que se asocie el comportamiento de las larvas de estomatópodos con el de las larvas de decápodos, sin embargo, el conocimiento acerca de la ecología de larvas de estomatópodos es muy limitado. Este trabajo representa un acercamiento hacia la comprensión de la ecología del

grupo en la porción sur del Golfo de México, en términos de su distribución espacio-temporal y de su relación con las variables ambientales.

2. Objetivos

Objetivo general

* Analizar los patrones de distribución y abundancia horizontal y vertical de las larvas de estomatópodos en la Bahía de Campeche.

Objetivos particulares

* Caracterizar la variación estacional de la densidad de larvas de estomatópodos en la Bahía de Campeche.

* Analizar la distribución vertical de larvas de estomatópodos en la Bahía de Campeche.

* Establecer la relación entre la densidad de larvas de estomatópodos y las variables ambientales (temperatura, sigma-t y salinidad).

3. Antecedentes

Los crustáceos meroplanctónicos son un componente importante del zooplancton, dentro del cual las larvas de estomatópodos son un grupo poco estudiado. Generalmente se reportan las larvas de estomatópodos junto a otras larvas de crustáceos, especialmente con decápodos (Pitts, 1999; Moscatello y Belmonte, 2006; Yoshinaga *et al.*, 2010; Díaz-Cabrera *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2012; Brandañ *et al.*, 2015), aunque también existen estudios que solamente conciernen a los estomatópodos (Özel y Koray, 1983; Morgan, 1980; Reaka, 1987; Morgan y Goy, 1987; Maynou *et al.*, 2004; Kodama *et al.*, 2006; Tang, 2009; Kawamura *et al.*, 1997; Vila *et al.*, 2013; López y Jaimes, 2014; Haug *et al.*, 2016).

La información contenida en los estudios referentes a la ecología de larvas de estomatópodos, no es concluyente acerca de sus patrones de distribución temporal, espacial y nictemeral. Los resultados de algunos estudios indican que la mayor abundancia de estomatópodos ocurre en verano, la estación del año en la que se registran las temperaturas más cálidas en el océano (Atlántico Noroeste: Morgan, 1980; Oeste del Mar Mediterráneo: Maynou *et al.*, 2004; Japón: Kawamura *et al.*, 1997; Atlántico Suroeste: Brandañ *et al.*, 2015; Polinesia Francesa: Santos *et al.*, 2012). También, parece existir una tendencia a encontrar mayor abundancia de larvas de estomatópodos hacia la zona costera (Atlántico Suroeste: Yoshinaga *et al.*, 2010; Brandañ *et al.*, 2015; Golfo de Cádiz: Vila *et al.*, 2013) y en los estratos de profundidad más someros (Este del Mar Mediterráneo: Özel y Koray, 1983; Yoshinaga *et al.*, 2010; Vila *et al.*, 2013), excepto en zonas de surgencia, en donde la abundancia de larvas parece incrementar en los niveles profundos (Atlántico Noroeste: Pitts, 1999). Por otro lado, la variación nictemeral indica que hay una mayor posibilidad de captura de larvas por las noches (Reaka, 1987), aunque este comportamiento puede presentar variaciones interespecíficas (Atlántico Suroeste: Koettker, 2008).

En el litoral mexicano del Golfo de México no existen estudios ecológicos enfocados a las larvas de este grupo, sin embargo, algunos organismos han sido

registrados como componentes faunísticos en trabajos de zooplancton de crustáceos. En ellos se les ha identificado únicamente a nivel de orden (Álvarez - Cadena *et al.*, 2007) o especie (Ordóñez *et al.*, 2010), por lo que sus patrones de abundancia y distribución permanecen desconocidos para la región.

4. Metodología

4.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la porción sur de la Bahía de Campeche, entre los 18°49' y 19° 45' N y los 91°35' y 93°45' W (Figura 1).

El régimen climático de la región es predominantemente cálido sub-húmedo (Amw; Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983) con una precipitación promedio anual de 1100 a 2000 mm (García, 1973). Los vientos tienen una dirección predominante del este-sureste a lo largo del año, excepto en los meses de noviembre a marzo cuando predominan vientos del norte y noroeste (Gutiérrez-Estrada y Galaviz-Solis, 1983). Estas características han llevado a clasificar la temporalidad climática anual en tres etapas: un periodo de lluvias de verano (junio a octubre), secas (febrero a mayo), y un periodo con presencia de depresiones tropicales y frentes fríos anticiclónicos conocidos localmente como nortes (octubre a febrero) (Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983), aunque este periodo puede incluso extenderse hasta marzo (Yañez-Arancibia y Day, 2004).

La Bahía de Campeche presenta una circulación predominantemente ciclónica (Vázquez de la Cerda, 1979; Monreal-Gómez y Salas de León, 1990). Durante los meses de agosto y septiembre se forma un giro en el lado este de la bahía que se desplaza hacia el oeste perdiendo su energía a finales del año (Vázquez de la Cerda, 1979). La marea es del tipo semidiurna mixta, presentando las mareas más altas de septiembre a octubre y las más bajas de junio a julio (Salas de León *et al.*, 2007).

Adicionalmente, la porción sur de la Bahía de Campeche está fuertemente influenciada por el ingreso de aguas continentales. El aporte fluvial en la Bahía aumenta con el incremento de precipitación de junio a octubre, principalmente por la descarga del sistema Grijalva-Usumacinta y de los ríos San Pedro y San Pablo (Czitrom *et al.*, 1986). Generalmente, la temperatura a nivel superficial del mar se encuentra entre 24 y 29 °C, con diferencias estacionales no muy marcadas

(Villalobos y Zamora 1975; Padilla-Pilotze *et al.*, 1986), sin embargo, el ingreso de aguas continentales establece gradientes térmicos verticales en la zona costera debido a su baja temperatura (Villalobos y Zamora, 1975; Czitrom *et al.*, 1986; Monreal-Gómez *et al.*, 1992). Asimismo, en el Golfo de México existe una estratificación térmica de abril a septiembre, periodo en que la profundidad de la termoclina se presenta a los 18 m; mientras que, en el resto del año, cuando hay mezcla vertical, la termoclina se desplaza hasta los 80 a 175 m (Vidal *et al.*, 1987). Finalmente, otra consecuencia del ingreso de aguas continentales es que provoca frentes halinos o termohalinos como producto de la diferencia entre la salinidad del agua del sistema fluvial y del agua de mar (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Se ha sugerido que su formación está asociada a los periodos de máxima descarga fluvial (Czitrom *et al.*, 1986), sin embargo, algunos autores sugieren que se trata de un frente halino permanente, pues se forma aún con el paso de nortes (Alatorre *et al.*, 1989) o durante temporadas de bajo afluente de ríos (Monreal-Gómez *et al.*, 1992).

4.2 Muestreo

Las muestras de zooplancton se obtuvieron del proyecto denominado “Monitoreo de las fases de prereclutamiento de especies estuarino-dependientes de importancia comercial frente a la Laguna de Términos” (MOPEED) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, que se realizó a bordo del Buque Oceanográfico *Justo Sierra* en la Bahía de Campeche.

Se utilizó la información de 247 muestras obtenidas de cuatro campañas oceanográficas realizadas cada tres meses, desde agosto de 1994 hasta mayo de 1995 correspondientes a cada estación del año (Tabla 1).

Se realizó un muestreo estratificado en cuatro transectos perpendiculares a la línea de costa: I: Laguna del Carmen-Machona, II: Río Grijalva, III: Boca del Carmen de la Laguna de Términos, IV: Boca de Puerto Real de la Laguna de Términos. En cada transecto se establecieron de 4 a 6 estaciones correspondientes a niveles de profundidad desde 2 hasta 180 m (Figura 1).

Tabla 1. Campañas oceanográficas

Estación del año	Crucero	Fecha	Número total de muestras
Verano	MOPEED XI	20-22 agosto 1994	56
Otoño	MOPEED XII	18-20 noviembre 1994	60
Invierno	MOPEED XIII	9-13 febrero 1995	66
Primavera	MOPEED XIV	18-20 mayo 1995	65

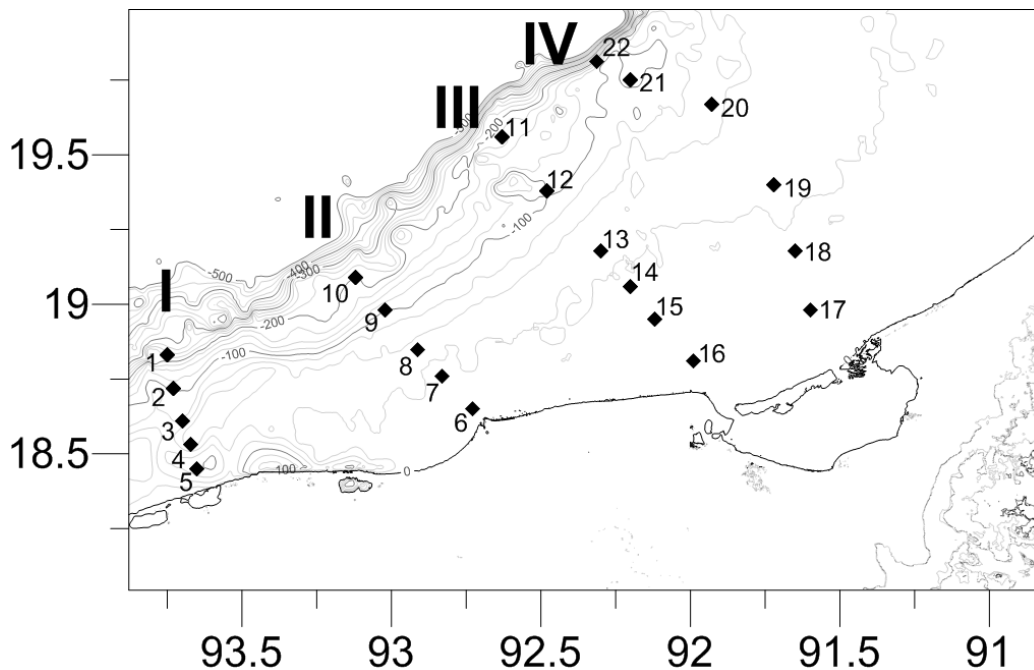


Figura 1. Estaciones hidrográficas de muestreo

Recolecta de muestras: En cada estación hidrográfica se obtuvieron datos ambientales de temperatura (°C), salinidad (ups) y densidad (sigma-t) mediante la sonda CTD, desde la superficie hasta 105 m de profundidad, dependiendo de la profundidad del piso oceánico.

Posteriormente, se obtuvieron las muestras biológicas empleando redes de apertura – cierre (General Oceanics, modelo 5100) de 0.75 m de diámetro y luz de malla de 500 μ m. Las redes se equiparon con un flujómetro tipo torpedo (General

Oceanics 2030R) para calcular el volumen de agua filtrado y calcular la densidad de individuos. Los arrastres se realizaron durante 15 minutos en los niveles de profundidad mostrados en la Tabla 2. Las muestras fueron colectadas indistintamente a lo largo del día. Finalmente, las muestras se fijaron en una solución de agua de mar con formaldehído al 4% y se neutralizaron con borato de sodio. Después de 24 horas, se trasvasaron a alcohol al 70% para su análisis en el laboratorio.

Tabla 2. Intervalo de profundidad de cada nivel de muestreo con relación a la profundidad del piso oceánico

Nivel	Profundidad (m)				
	15 - 30	35 -50	70 - 90	100 -120	180 - >180
1	0-6	0-6	0-6	0-6	0-6
2	6-12	6-12	6-12	6-12	6-12
3		12-18	12-18	12-18	12-18
4			40-50	40-50	40-50
5				95-105	95-105

Análisis estadístico: Los datos obtenidos se analizaron con métodos estadísticos univariados y bivariados. Se estandarizaron los datos ambientales y se normalizaron los datos de abundancia de la siguiente forma: abundancia normalizada= \ln (abundancia) + 1. El Índice de valor de importancia (IVI %) de cada especie, se calculó de la siguiente forma: $IVI = AR + FR$, en donde se suma la abundancia relativa de las larvas (AR %) y su frecuencia relativa (FR %).

Se empleó un diseño factorial de efectos fijos (análisis factorial, por medio de ANOVA) para establecer las posibles diferencias de la densidad de larvas respecto de los factores: nivel de muestreo (nivel 1 a 5), estación del año (verano, otoño, invierno, primavera), distancia a la costa (1 km < d < 25 km, 25 km < d < 50 km, 50 km < d < 75 km, 75 km < d < 100 km, 100 km < d < 125 km; 125 km < d < 150 km), profundidad del piso oceánico (d < 16 m, 30 m < d < 50 m, 50 m < d <

110 m, $110 \text{ m} < d < 180 \text{ m}$, $d > 180 \text{ m}$) y transecto (I a IV). En las pruebas de hipótesis donde se rechazó H_0 , se realizaron pruebas *post hoc* de comparaciones múltiples (Tukey-HSD) de la media para cada par de grupos comparados. Para evaluar la relación entre las variables ambientales y la densidad de larvas, se realizó una correlación no paramétrica de Spearman con la variable normalizada de densidad y los datos sin transformar de la temperatura y salinidad. Todos los análisis se realizaron en el software estadístico STATISTICA Ver. 8.0.

5. Resultados

5.1 Caracterización ambiental

Verano

La caracterización de la columna de agua en términos de sus variables ambientales, siguió un patrón relacionado con la profundidad del nivel (Figura 2). En el nivel 1 se registraron temperaturas entre 27.92 y 29.33 °C, con un promedio de 28.79 °C. La salinidad se presentó en el rango de 32.16 a 36.66 ups, con un promedio de 35.69 ups. Asimismo, el valor de mínimo de sigma-t fue de 19.93 kg m⁻³, mientras que el máximo fue de 23.55 kg m⁻³, con un promedio de 22.65 kg m⁻³.

En el nivel 2 se obtuvieron valores de temperatura entre 28.35 a 29.34 °C, con un promedio de 28.88 °C. La salinidad se registró dentro del intervalo 34.96 a 36.66 ups, y promedio de 36.16 ups. La densidad promedio fue de 22.98 kg m⁻³, en un rango de 22.04 a 23.46 kg m⁻³.

En el nivel 3 la temperatura promedio fue de 28.89 °C, con un intervalo de 28.47 a 29.13 °C. La salinidad presentó valores entre 35.85 a 36.62 ups, con un promedio de 36.32 ups. La densidad se registró entre 22.72 a 23.42 kg m⁻³, con un promedio de 23.09 kg m⁻³.

En el nivel 4 se obtuvieron temperaturas entre 22.93 a 25.49 °C, con un promedio de 24.42 °C. La salinidad promedio fue de 36.31 ups, que se registró dentro del rango de 36.28 a 36.34 ups. Asimismo, la densidad obtuvo valores en el intervalo de 24.19 a 24.97 kg m⁻³, con un promedio de 24.51 kg m⁻³.

En el nivel 5 se obtuvo un promedio de 19.31 °C de temperatura, con un mínimo de 17.84 y máximo de 20.23 °C. La salinidad promedio fue de 36.38 ups y en un intervalo de 36.32 y 36.42 ups. La densidad promedio fue de 25.99 kg m⁻³, y se registró entre 25.74 y 26.32 kg m⁻³.

El comportamiento de estas variables entre los transectos analizados fue más uniforme que por nivel. En el transecto I, ubicado frente a la laguna de la Machona, la temperatura promedio fue de 27.29 °C, aunque se registraron valores en el rango de 19.52 a 29.06 °C. La salinidad promedio fue de 35.87 ups en un intervalo de 35.01 y 36.54 ups. La densidad presentó valores entre 22.09 y 25.96 23.24 kg m⁻³, con un promedio de 23.24 kg m⁻³.

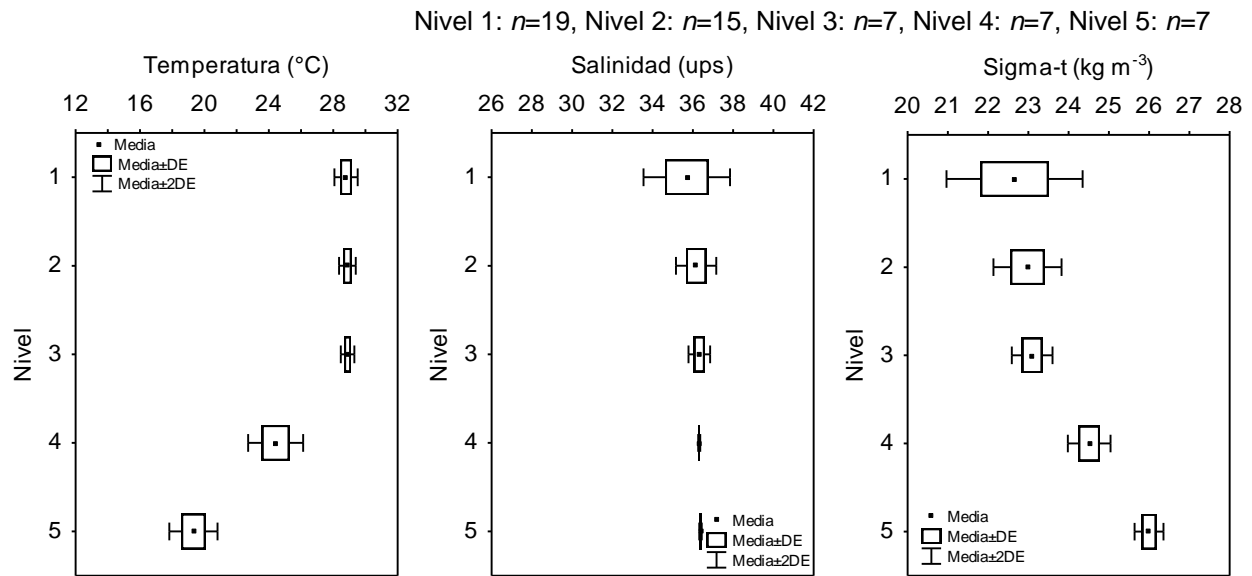


Figura 2. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para verano

En el transecto II, ubicado frente la descarga del Río Grijalva, se midieron temperaturas entre 18.97 a 29.02 °C, con un promedio de 25.84 °C. La salinidad tuvo valores entre 32.16 y 36.39 ups, con un promedio de 35.33 ups. Y se obtuvo una densidad promedio de 23.29 kg m⁻³, con valores extremos de 19.93 a 26.1 kg m⁻³.

En el transecto III, ubicado frente a Boca del Carmen de la Laguna de Términos, se registró una temperatura promedio de 27.14 °C, en un intervalo de 17.84 a 29.15 °C. Para la salinidad se obtuvo un promedio de 36.37 ups, y con valores en el rango de 36.02 a 36.66 ups. La densidad promedio fue de 23.66 kg m⁻³, y dentro del intervalo de 22.78 a 26.32 kg m⁻³.

En el transecto IV, ubicado frente a Boca del Puerto Real la temperatura promedio fue de 27.63 °C, en un rango de 19.40 y 29.34 °C. Mientras tanto, el promedio de salinidad

fue de 36.40 ups, con valores entre 35.89 y 36.62 ups. En la densidad se registró un mínimo de 22.62 y hasta 25.98 kg m⁻³, con un promedio de 23.54 kg m⁻³.

Otoño

El comportamiento promedio de las variables ambientales durante esta estación del año se observa en la Figura 3. En el nivel 1 se registró una temperatura entre 26.44 a 28.79 °C, con un promedio de 27.57 °C. Para la salinidad se obtuvo un promedio de 35.12 ups, con un mínimo de 32.00 y hasta 36.37 ups. La densidad promedio fue de 22.40 kg m⁻³, y se obtuvieron valores en el rango de 20.09 a 23.63 kg m⁻³.

En el nivel 2 la temperatura promedio fue de 27.72 °C, con un rango de 27.26 a 28.07 °C. La salinidad promedio fue de 35.85 ups, y con mínimo de 34.18 y máximo de 36.37 ups. Los valores de densidad se encontraron de 21.89 a 23.66 kg m⁻³, con un promedio de 23.12 kg m⁻³.

En el nivel 3 se registró una temperatura promedio de 27.78 °C, en un rango de 27.52 a 28.05 °C. La salinidad tuvo un valor mínimo de 35.61 ups y hasta 36.37 ups, con un promedio de 35.95 ups. La densidad presentó un promedio de 23.17 kg m⁻³, dentro del intervalo de 22.95 a 23.58 kg m⁻³.

En el nivel 4 la temperatura promedio fue de 26.14 °C, con registros mínimos de 25.02 y máximos de 26.93 °C. La salinidad promedio fue de 36.32 ups, con valores mínimos de 36.29 ups y hasta 36.36 ups. La densidad promedio fue de 23.98 kg m⁻³, y en el rango de 23.73 a 24.33 kg m⁻³.

En el nivel 5 se obtuvo una temperatura promedio de 21.26 °C, con un valor mínimo de 20.43 y máximo de 21.66 °C. La salinidad se registró de 36.31 a 36.36 ups, con un promedio de 36.33 ups. La densidad tuvo un promedio de 25.44 kg m⁻³, y en el intervalo de 25.32 a 25.69 kg m⁻³.

En el transecto I la temperatura promedio fue de 26.66 °C, dentro del rango de 20.43 a 28.07 °C. La salinidad promedio se registró en 35.59 ups, y se obtuvieron valores entre

33.87 y 36.36 ups. La densidad promedio fue de 23.24 kg m^{-3} , y con valores dentro del intervalo de 21.56 a 25.69 kg m^{-3} .

En el transecto II la temperatura promedio fue de $26.91 \text{ }^\circ\text{C}$, con una temperatura mínima de $21.31 \text{ }^\circ\text{C}$ y máxima de $28.09 \text{ }^\circ\text{C}$. La salinidad se registró entre 33.53 y 36.36 ups, con un promedio de 34.54 ups. La densidad promedio fue 23.14 kg m^{-3} , con un valor mínimo de 21.29 kg m^{-3} y máximo de 25.41 kg m^{-3} .

En el transecto III la temperatura se encontró en el intervalo de 21.66 y $27.94 \text{ }^\circ\text{C}$, con un promedio de $27.23 \text{ }^\circ\text{C}$. La salinidad promedio fue de 36.01 ups, con un rango de 33.91 a 36.35 ups. La densidad tuvo un promedio de 23.38 kg m^{-3} , y se registró desde 21.83 y hasta 25.32 kg m^{-3} .

En el transecto IV la temperatura promedio fue de $27.24 \text{ }^\circ\text{C}$, y sus valores se establecieron desde los 26.36 a los $28.79 \text{ }^\circ\text{C}$. La salinidad tuvo una media de 35.67 ups, y se registró en el rango de 32.00 a 36.37 ups. Finalmente, la densidad tuvo un promedio de 22.77 kg m^{-3} , dentro del intervalo de 20.09 a 23.91 kg m^{-3} ,

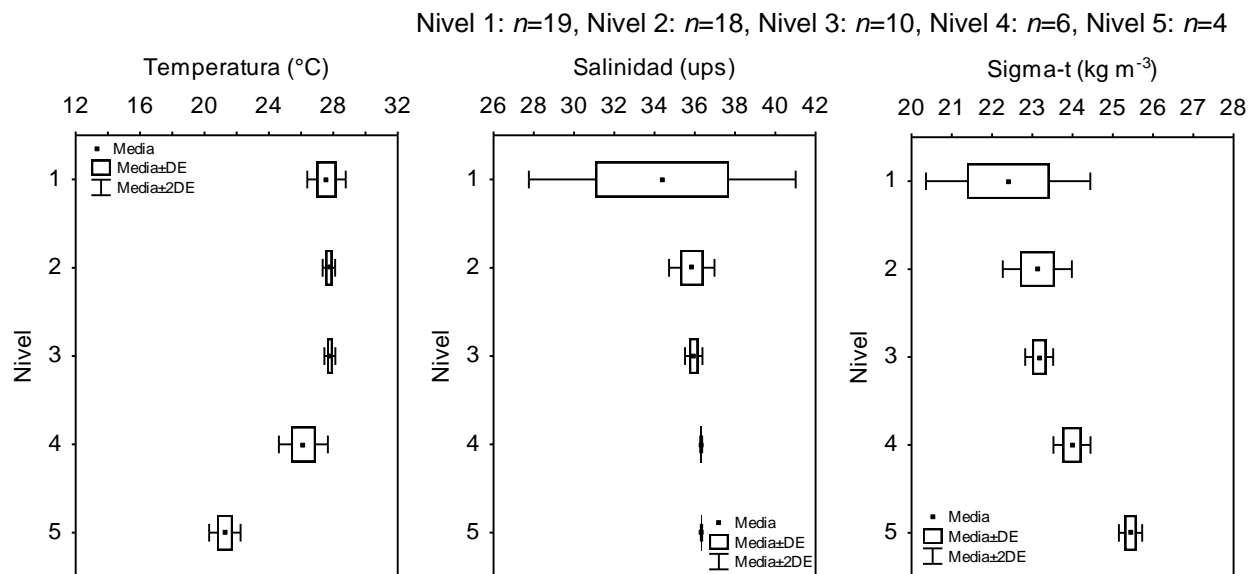


Figura 3. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para otoño

Invierno

En la Figura 4 se observa el comportamiento vertical de las variables ambientales para esta estación del año. En el nivel 1 la temperatura promedio fue de 24.18 °C, y se registró en un rango de 23.42-24.52 °C. Mientras tanto, la salinidad tuvo un promedio de 36.35 ups, y su valor más bajo fue de 34.84 ups, y el más alto de 37.27 ups. La densidad tuvo un mínimo de 23.45 kg m⁻³ y máximo de 25.44 kg m⁻³, con un promedio de 24.61 kg m⁻³.

En el nivel 2 la temperatura se registró entre 23.42 y 24.52 °C, con un promedio de 24.19 °C. La salinidad tuvo un promedio de 36.30 ups, en el intervalo de 34.84 a 36.98 ups. La densidad mínima fue de 23.45 kg m⁻³ y la máxima fue de 25.3 kg m⁻³, mientras que su promedio fue de 24.57 kg m⁻³.

En el nivel 3 la temperatura promedio fue de 24.35 °C, en un pequeño intervalo de 24.17 a 24.49 °C. La salinidad promedio fue de 36.17 ups, con un registro mínimo de 35.13 ups y máximo de 36.57 ups. La densidad tuvo valores de 23.63 a 24.72 kg m⁻³, con un promedio de 24.42 kg m⁻³.

En el nivel 4 se registró una temperatura promedio de 24.29 °C, y con valores mínimos de 23.91 °C y hasta 24.47 °C. La salinidad promedio fue de 36.5 ups, dentro del rango de 36.32 a 36.77 ups. En cuanto a la densidad, ésta se presentó entre 24.51 y 24.85 kg m⁻³, con un promedio de 24.69 kg m⁻³.

En el nivel 5 la temperatura promedio fue de 19.76 °C, dentro del amplio intervalo de 17.08 a 25.49 °C. Esta observación corresponde con la ubicación profunda de la termoclina en las estaciones hidrográficas alejadas de la costa. La salinidad promedio de 36.34 ups, y con valores de 36.18 a 36.51 ups. La densidad se registró entre 24.27 y 26.40 kg m⁻³, con un promedio de 25.81 kg m⁻³.

En el transecto I se registró una temperatura promedio de 23.63 °C, en un intervalo de 17.82 a 24.49 °C. Se obtuvo un promedio de 35.88 ups de salinidad, dentro del rango

de 34.84 a 36.42 ups. La densidad promedio fue de 24.40 kg m⁻³, y su valor mínimo fue de 23.45 kg m⁻³ y el máximo de 26.27 kg m⁻³.

En el transecto II se registró una temperatura promedio de 23.63 °C, con valores entre 17.08 y 24.52 °C. La salinidad promedio fue de 36.24 ups, con un mínimo de 36.0 y hasta 36.77 ups. La densidad se presentó en el intervalo de 24.25 a 26.40 kg m⁻³, con un promedio de 24.67 kg m⁻³.

En el transecto III la temperatura promedio fue de 23.58 °C, dentro del intervalo de 19.19 a 24.36 °C. Se obtuvo 36.71 ups de salinidad promedio, y con registros mínimos de 36.32 ups y hasta 37.27 ups. La densidad promedio fue de 25.05 kg m⁻³, y su rango se ubicó entre 24.65 kg m⁻³ y 25.99 kg m⁻³.

En el transecto IV se registró una temperatura promedio de 24.18 °C, mínima de 23.42 °C y máxima de 25.49 °C. La salinidad promedio fue de 36.43 ups, y tuvo valores entre 36.05 ups y 37.05 ups. El valor mínimo para la densidad fue de 24.27 y máximo de 25.36 kg m⁻³, con un promedio de 24.66 kg m⁻³.

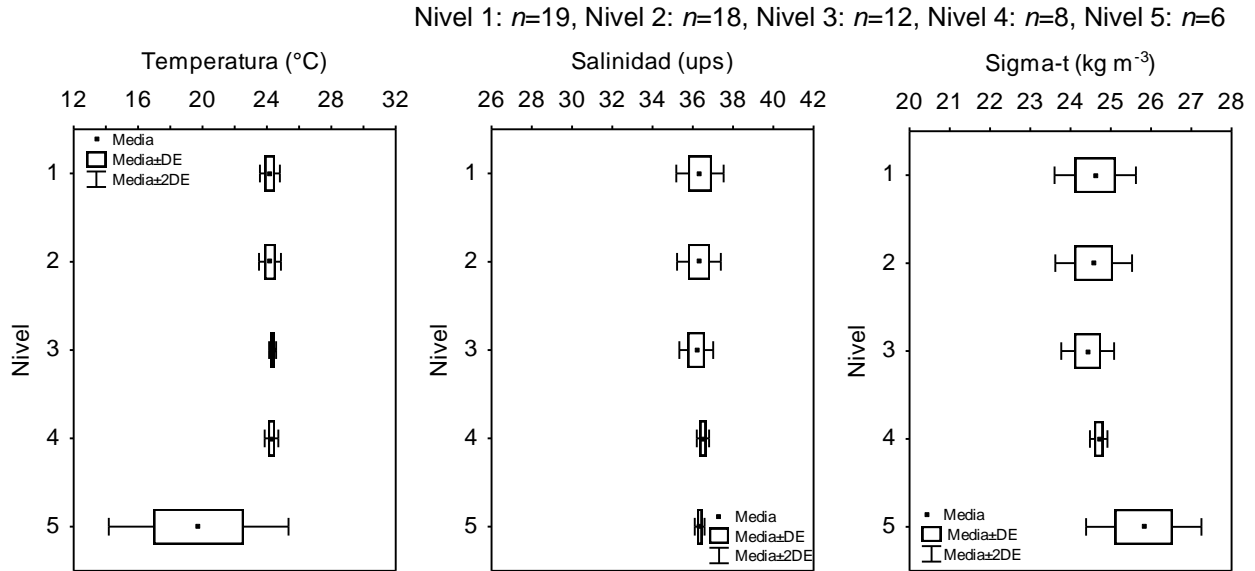


Figura 4. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para invierno

Primavera

En la Figura 5 se muestra el comportamiento vertical de las variables ambientales en primavera. En el nivel 1 se presentó una temperatura promedio de 28.07 °C, con un registro mínimo de 26.54 y máximo de 29.03 °C. La salinidad promedio fue de 36.62 ups, con un rango de 35.95 a 37.15 ups. La densidad mínima fue de 23.06 kg m⁻³ y máxima de 23.87 kg m⁻³, con un promedio de 23.6 kg m⁻³.

En el nivel 2 se obtuvo una temperatura promedio de 27.73 °C, y sus valores oscilaron entre los 25.32 y 29.03 °C. La salinidad promedio fue de 36.59 ups, con mínimo de 35.91 ups y máximo de 37.15 ups. La densidad promedio fue de 23.68 kg m⁻³, con un rango de 23.07 a 24.21 kg m⁻³.

En el nivel 3 se registró una temperatura promedio de 27.51 °C, en el intervalo de 25.55 a 28.47 °C. La salinidad promedio fue de 36.58 ups, con mínimo de 36.02 y máximo de 37.26 ups. La densidad promedio tuvo un valor de 23.74 kg m⁻³, mientras que sus valores mínimos fueron de 23.41 kg m⁻³ hasta 24.11 kg m⁻³.

En el nivel 4 se presentó la temperatura en el intervalo de 23.07 a 24.31 °C, con un promedio de 23.63 °C. La salinidad tuvo registros entre 36.27 y 36.36 ups, y un promedio de 36.33 ups. Para la densidad se obtuvieron valores entre 24.51 y 24.93 kg m⁻³, con un promedio de 24.76 kg m⁻³.

En el nivel 5 se registraron temperaturas entre 19.22 y 20.06 °C, con un promedio de 19.74 °C. La salinidad tuvo poco cambio en este nivel, con valores entre 36.32 y 36.36 ups, con un promedio de 36.34 ups. La densidad promedio fue de 25.86 kg m⁻³, con valores entre 25.77 y 26.01 kg m⁻³.

En el transecto I la temperatura promedio fue de 25.74 °C, con valores dentro de un intervalo de 19.22 a 28.27 °C. Se obtuvieron 36.23 ups de salinidad promedio, con registros que van de 35.91 ups a 36.36 ups. La densidad promedio fue de 24.02 kg m⁻³, y sus valores oscilaron entre 23.06 y 26.01 kg m⁻³.

En el transecto II, ubicado frente al Río Grijalva, la temperatura promedio fue de 26.18 °C, y sus valores estuvieron dentro de un rango de 19.48 a 28.51 °C. La salinidad tuvo un promedio de 36.70 ups, con valores entre 36.20 y 37.26 ups. Para la densidad su promedio fue de 24.23 kg m⁻³, dentro de un intervalo de 23.5 a 25.91 kg m⁻³.

En el transecto III la temperatura promedio fue de 27.21 °C, con mínimo de 19.94 °C y hasta 29.03 °C. La salinidad promedio fue de 36.71 ups, con valores en un intervalo de 36.33 a 37.15 ups. La densidad promedio fue de 23.92 kg m⁻³, con registros que van desde 23.58 y hasta 25.81 kg m⁻³.

En el transecto IV la temperatura se presentó entre 24.31 °C y 28.31 °C, con un promedio de 27.84 °C. Para la salinidad el promedio fue de 36.57 ups, y se registró de un intervalo de 36.27 a 36.90 ups. Finalmente, la densidad promedio fue de 23.63 kg m⁻³, y se obtuvo un valor mínimo de 23.41 kg m⁻³ y máximo de 24.51 kg m⁻³.

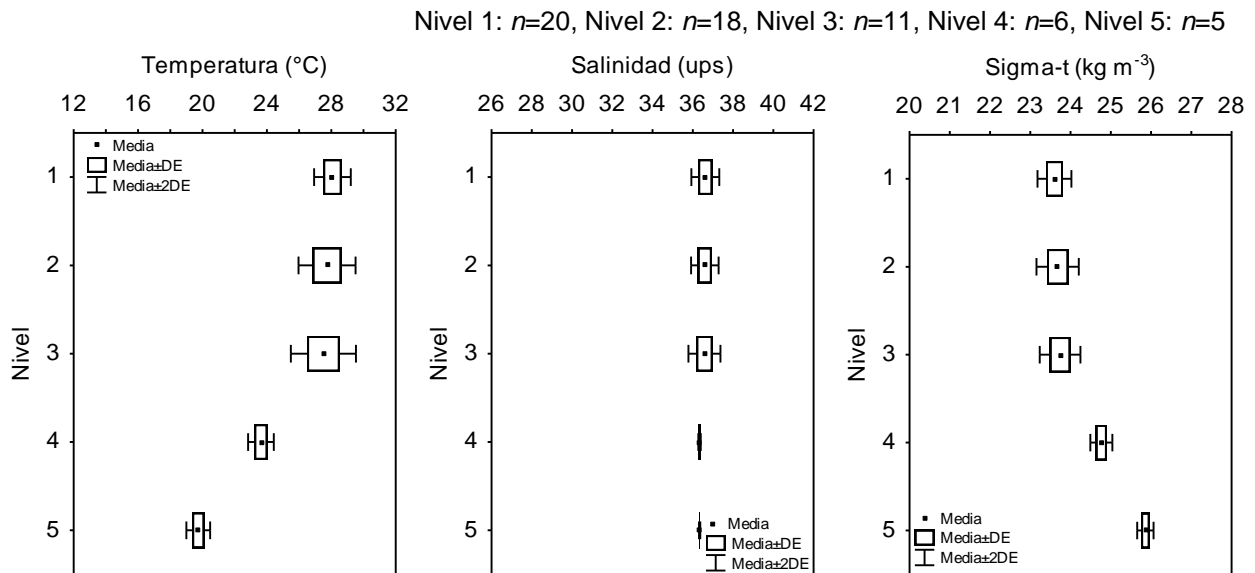


Figura 5. Distribución de la temperatura, salinidad y sigma-t por nivel de muestreo para primavera

5.2 Composición

En el sur de la Bahía de Campeche se recolectaron 13,053 larvas (504 individuos no identificados) pertenecientes a 26 taxones, 16 de la superfamilia Squilloidea, cinco de Lysiosquilloidea y cinco de Gonodactyloidea. Se lograron identificar tres morfotipos a nivel de especie: el desarrollo completo de *Squilla empusa*, la postlarva de *Squilla edentata*, y el último estadio pelágico de *Alima neptuni*. Siete morfotipos se identificaron hasta nivel de género: *Alima* sp., *Pseudosquilla* sp. 1, *Lysiosquilla* sp. 1, *Lysiosquilla* sp. 2, *Lysiosquilla* sp. 3, *Neogonodactylus* sp. y *Meiosquilla* sp., mientras que 12 morfotipos se identificaron a nivel de familia y cuatro únicamente a nivel de Superfamilia. En el ANEXO I se proveen los detalles correspondientes a cada taxón.

Suphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Hoplocarida** Calman, 1904

Orden **Stomatopoda** Latreille, 1817

Suborden **Unipeltata** Latreille, 1825

Superfamilia **Gonodactyloidea** Giesbrecht, 1910

Gonodactyloidea sp. 1

Gonodactyloidea sp. 2

Gonodactyloidea sp. 4

Familia Gonodactylidae Giesbrecht, 1910

Neogonodactylus sp.

Familia Pseudosquillidae Manning, 1977

Pseudosquilla sp.

Superfamilia **Lysiosquilloidea** Giesbrecht, 1910

Lysiosquilloidea spp.

Familia Lysiosquillidae Giesbrecht, 1910

Lysiosquilla sp. 1

Lysiosquilla sp. 2

Lysiosquilla sp. 3

Familia Nannosquillidae Manning, 1980

Nannosquillidae sp.

Superfamilia **Squilloidea** Latreille, 1802

Familia Squillidae

Alima sp.

Alima neptuni

Meiosquilla sp.

Squilla empusa

Squilla edentata

Squillidae sp. 1

Squillidae sp. 2

Squillidae sp. 3

Squillidae sp. 4

Squillidae sp. 5

Squillidae sp. 6

Squillidae sp. 7

Squillidae sp. 8

Squillidae sp. 9

Squillidae sp. 10

Squillidae sp. 11

Del total de muestras, se encontraron dos tipos de larvas que aparecieron con mayor abundancia y frecuencia relativa en sus tres etapas de desarrollo (Figura 6): *Squilla empusa* (n=5,043, 38.6% AR y 18.6% FR) y Squillidae sp. 3 (n=2,528, 19.3% AR, 14.8% FR). Además, los estadios tempranos de tipo antizoea, Lysiosquilloidea spp. (n=2,423, 18.5% AR, 8% FR), fueron el tercer grupo con mayor abundancia y frecuencia. En los taxones restantes (23) se contabilizaron menos de 750 individuos en cada uno; sin embargo, juntos conformaron un 23% de la abundancia relativa (n=3,059) y hasta el 58.4% de la frecuencia relativa (n=625).

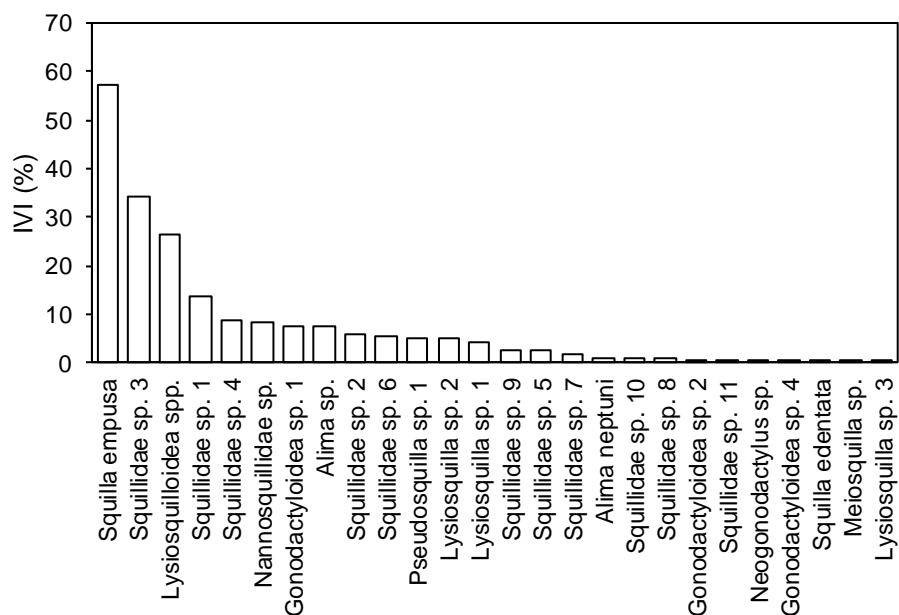


Figura 6. Índice de Valor de Importancia (IVI %) de las especies registradas en el estudio

La abundancia relativa de los taxones más importantes respecto a la temporalidad estacional se observa en la Figura 7. *Squilla empusa* fue una especie dominante de otoño a primavera, pero en el verano las larvas antizoeas *Lysiosquilloidea* spp., fueron las más abundantes. Éstas últimas concentraron su abundancia en primavera y verano, mientras que en otoño e invierno estuvieron casi ausentes. Finalmente, *Squillidae* sp. 3 se encontró en proporción de abundancia similar durante las cuatro estaciones del año, mientras que *Squillidae* sp. 1 presentó la mayor abundancia durante el invierno.

Por otro lado, la abundancia relativa de los morfotipos no dominantes se muestra en la Figura 8. Se puede observar que los taxones de la superfamilia Squilloidea (Figura 8c) tienen una mayor abundancia relativa en otoño e invierno, aunque no hay un patrón de abundancia temporal particular para cada uno. En contraste, para la superfamilia Lysiosquilloidea se observa un aumento claro de su abundancia relativa hacia primavera y verano, aunque *Nannosquillidae* sp.1 se presentó mayoritariamente en otoño e invierno (Figura 8b).

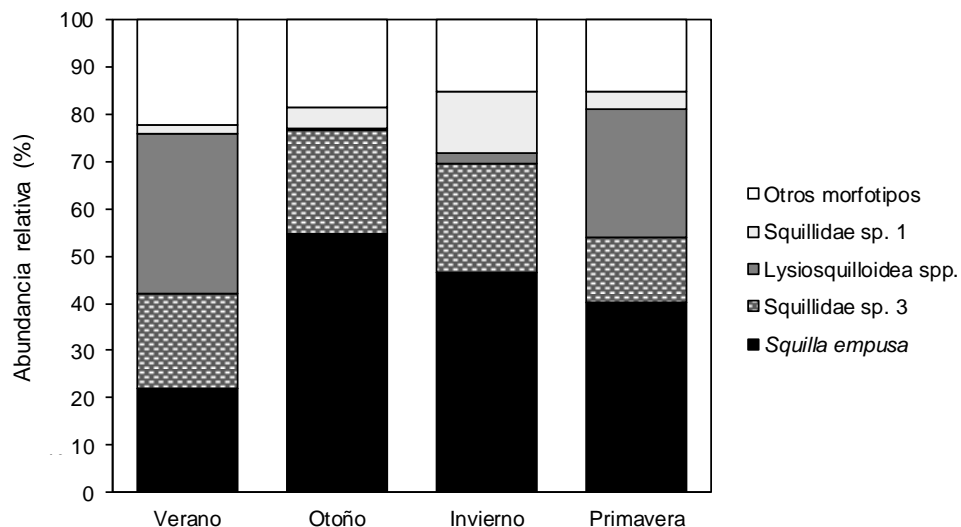


Figura 7. Abundancia relativa de los morfotipos más importantes durante las cuatro estaciones

Finalmente, en la familia Gonodactyloidea, de menor abundancia relativa, la mayor proporción de larvas apareció durante el otoño y estuvo determinada principalmente por la presencia de *Gonodactyloidea* sp. 1. Mientras tanto, *Pseudosquilla* sp. 1 contribuyó de manera significativa a la abundancia durante el invierno (Figura 8a).

La composición de larvas mostró una distribución similar por estación del año. De las muestras de la campaña de verano se identificaron 3,895 larvas pertenecientes a 17 taxones. En esta estación del año el grupo de larvas antizoeas *Lysiosquilloidea* spp., fue el de mayor abundancia (34% AR), seguidos por *Squilla empusa* (21% AR) y *Squillidae* sp. 3 (20% AR). *Lysiosquilloidea* spp. tuvo una densidad promedio de 8.16 ind /100 m³, con un registro máximo de 1.19 ind /100 m³ en Boca de Puerto Real (Est. 20, nivel 2). *Squilla empusa* tuvo una densidad promedio de 4.95 ind /100 m³: Su mayor registro (0.84 ind /100 m³) se encontró en Boca de Puerto Real (Est. 20, nivel 3). Para *Squillidae* sp. 3 se obtuvo una densidad promedio de 3.87 ind /100 m³: Su máximo (0.42 ind /100 m³) se encontró en Boca del Carmen (Est. 12, nivel 3).

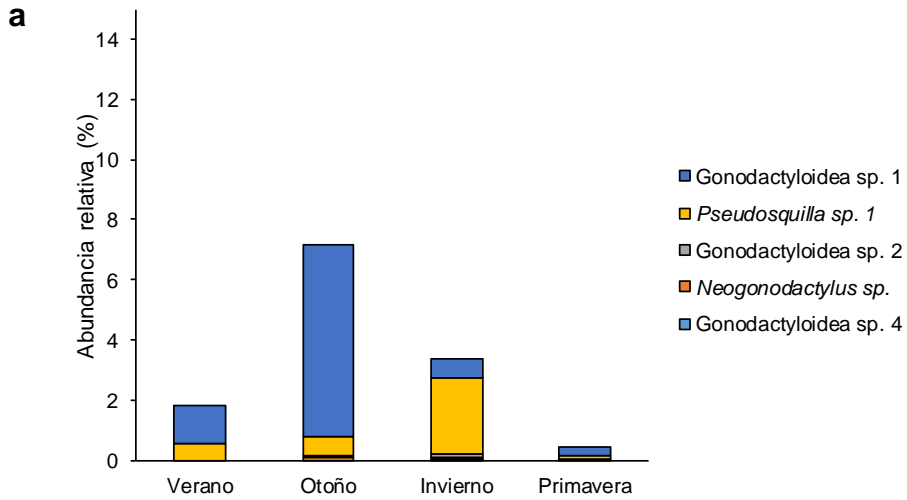
De las muestras de la campaña de otoño se identificaron 2,147 larvas pertenecientes a 19 tipos de larvas. *Squilla empusa* fue la de mayor abundancia (54.7% AR), seguida por *Squillidae* sp. 3 (21.9% AR). Para *Squilla empusa* se obtuvo un promedio 5.59 ind /100

m³. Su mayor densidad (1.10 ind /100 m³) se encontró frente al río Grijalva (Est. 8, nivel 1). Mientras tanto, Squillidae sp. 3 obtuvo un promedio de 2.00 ind /100 m³, con un registro máximo (de 0.16 ind /100 m³) frente al Río Grijalva (Est. 9, nivel 1).

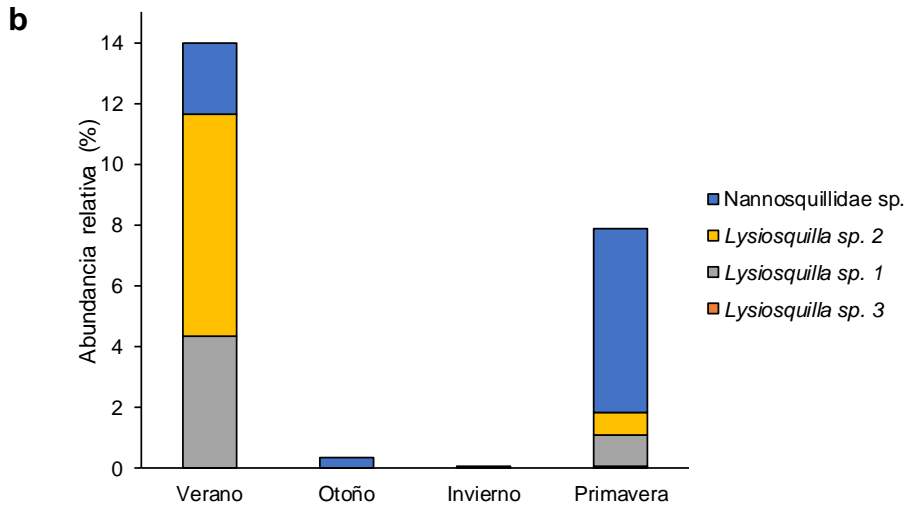
De las muestras de la campaña de invierno se identificaron 3,182 larvas pertenecientes a 23 tipos de larvas. Las especies más abundantes fueron *Squilla empusa* (46.3% AR), Squillidae sp. 3 (23.2% AR) y Squillidae sp. 1 (13.1% AR). *S. empusa* tuvo en promedio una densidad de 6.95 ind /100 m³, y su mayor densidad (1.48 ind /100 m³) se encontró en Boca del Carmen (Est. 13, nivel 2). Squillidae sp. 3 registró un promedio de 3.63 ind /100 m³, y su máxima densidad (0.94 ind /100 m³) se encontró frente a Boca de Puerto Real (Est. 19, nivel 2). Finalmente, Squillidae sp. 1 tuvo un promedio de 1.92 ind /100 m³, mientras que su mayor densidad (0.25 ind /100 m³) se encontró frente al Río Grijalva (Est. 9, nivel 3).

De las muestras de la campaña de primavera se identificaron 3,829 larvas pertenecientes a 21 morfotipos. La especie más abundante fue *Squilla empusa* (40.1% AR) seguida de *Lysiosquilloidea* spp. (26.8 % AR) y Squillidae sp. 3. (14.0% AR). *S. empusa* tuvo una densidad promedio de 11.77 ind /100 m³, y su mayor densidad (1.63 ind /100 m³) se encontró en Boca del Carmen (Est. 15, nivel 1). Para *Lysiosquilloidea* spp. se registró un promedio de 6.64 ind /100 m³, y su mayor densidad (1.13 ind /100 m³) se encontró frente a la laguna de la Machona (Est. 3, nivel 1). Squillidae sp. 3 tuvo un promedio de 4.85 ind /100 m³, con un máximo (0.97 ind /100 m³) en Boca del Carmen (Est. 12, nivel 2). Finalmente, Nannosquillidae se registró con un promedio de 1.45 ind /100 m³, y su mayor densidad (0.38 ind /100 m³) se encontró frente a la laguna de la Machona (Est. 4, nivel 2).

Superfamilia Gonodactyloidea



Superfamilia Lysiosquilloidea



Superfamilia Squilloidea

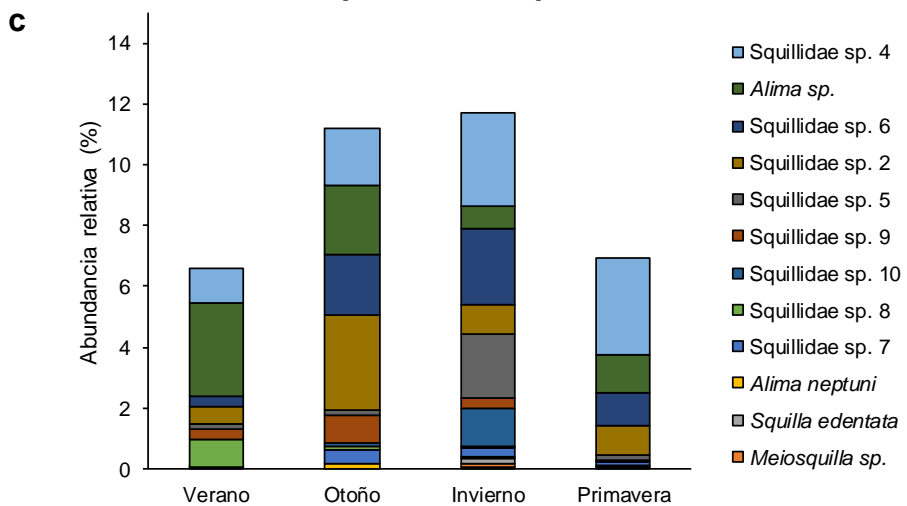


Figura 8. Abundancia relativa de los morfotipos no dominantes de la superfamilia Gonodactyloidea (a) Lysiosquilloidea (b) Squilloidea (c) durante las cuatro estaciones del año

5.3 Distribución de taxones

Superfamilia Gonodactyloidea

- Gonodactyloidea sp. 1

Se presentó la mayor abundancia durante el otoño frente a la laguna de la Machona, aumentando su densidad hacia los niveles más profundos (3 a 5). De las trece estaciones donde se registraron, la estación 2 fue la que presentó mayor abundancia (Figura 9).

- Gonodactyloidea sp. 2

Las larvas se localizaron en estaciones profundas, principalmente en las estaciones 21 y 22. Se les encontró principalmente durante otoño e invierno. Su presencia en la columna de agua se restringió al nivel 2 en otoño y del 2 al 4 en invierno. Se registraron en 4 estaciones, y la estación 22 fue la de mayor densidad (Figura 10).

- Gonodactyloidea sp. 4

Se presentaron en estaciones ubicadas en la plataforma media (estación 3 y 9). Las larvas se registraron en invierno y primavera, en el nivel 2 y 3. Se recolectaron en dos estaciones, de las cuales la estación 3 fue la de mayor abundancia (Figura 11).

Familia Gonodactylidae Giesbrecht, 1910

- *Neogonodactylus* sp.

Se encontró en las estaciones 12, 20 y 21, con mayor abundancia en la estación 20. Las larvas se registraron en otoño e invierno, en los niveles más someros (1 y 2) en otoño, y en el nivel 3 en invierno (Figura 12).

Gonodactyloidea sp. 1

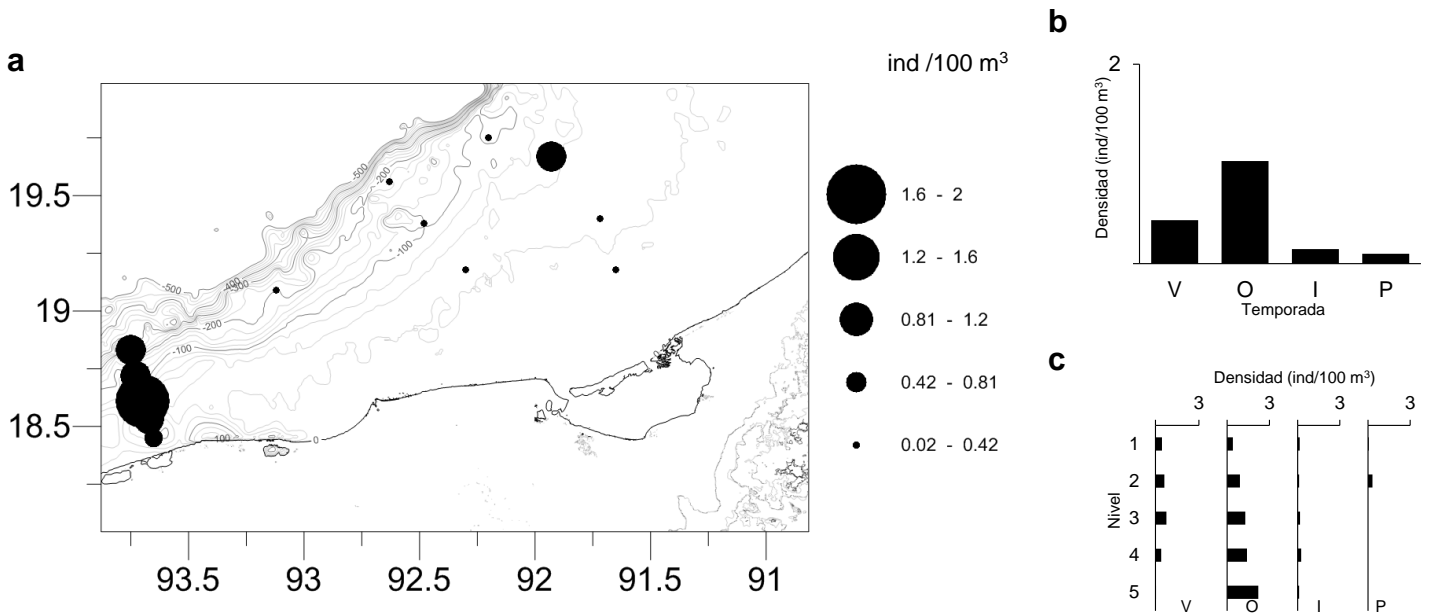


Figura 9. Densidad total de larvas de *Gonodactyloidea* sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Gonodactyloidea sp. 2

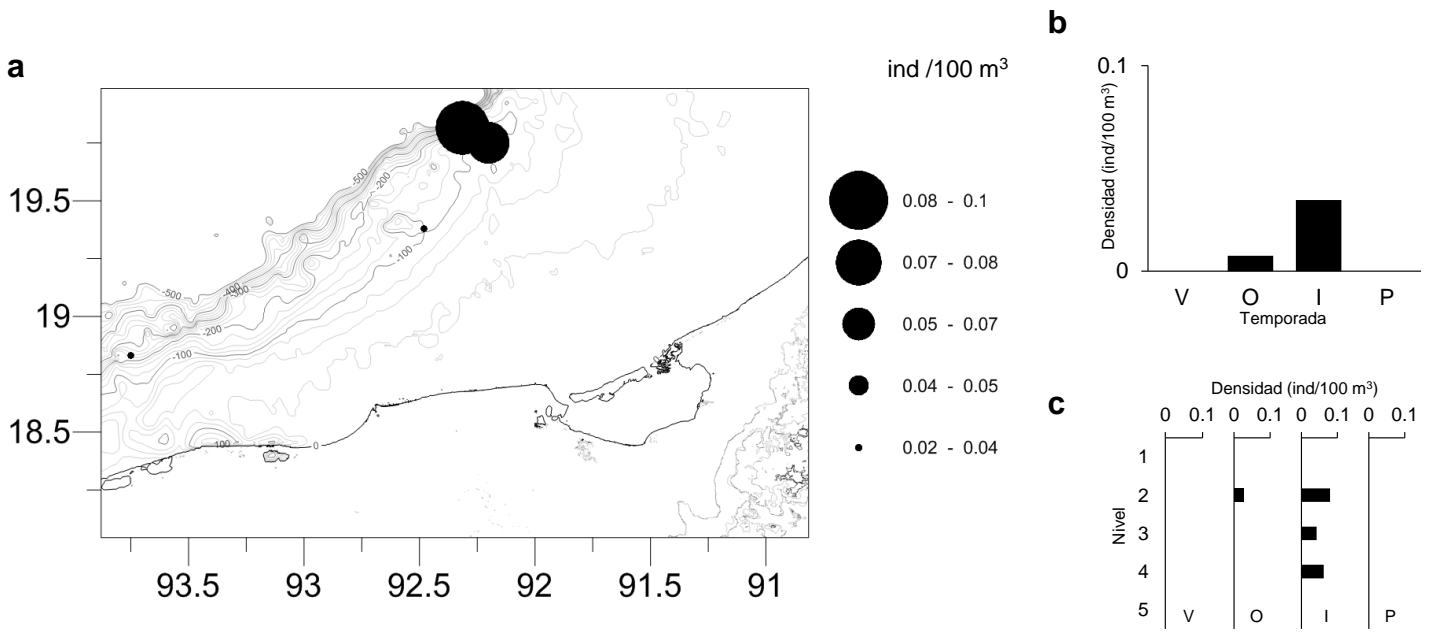


Figura 10. Densidad total de larvas de *Gonodactyloidea* sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Gonodactyloidea sp. 4

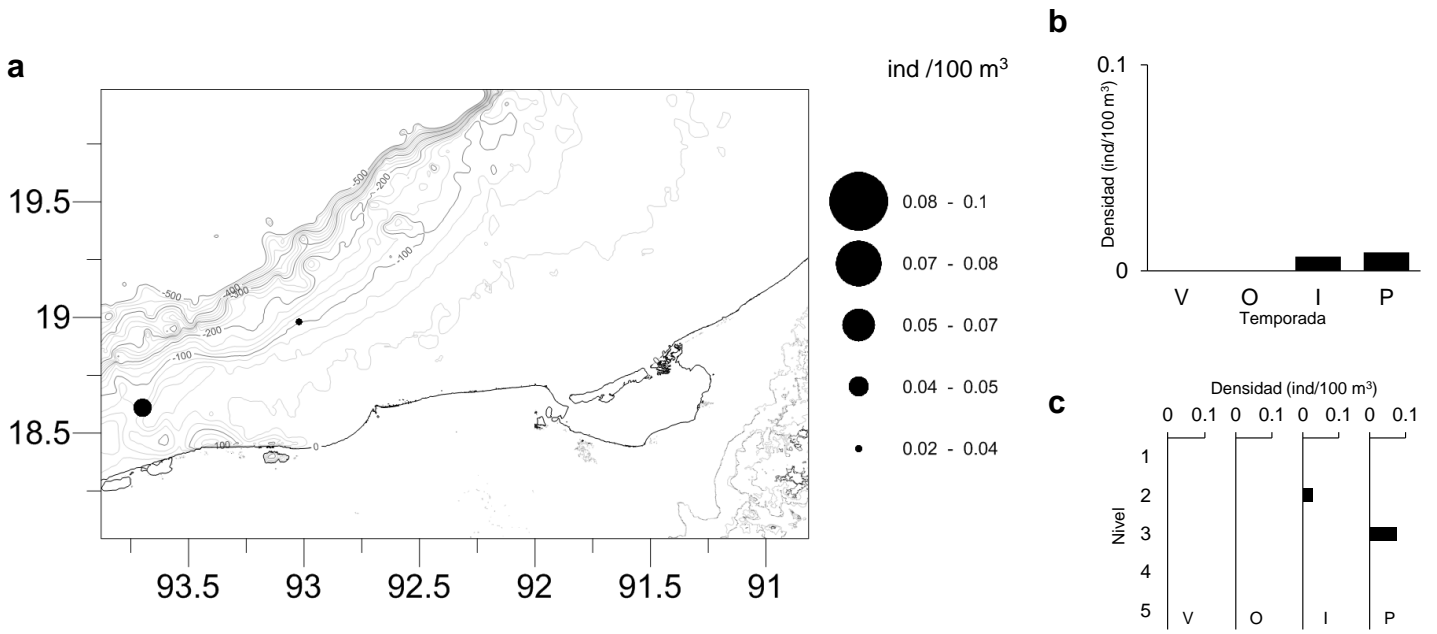


Figura 11. Densidad total de larvas de *Gonodactyloidea* sp. 4 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Neogonodactylus sp.

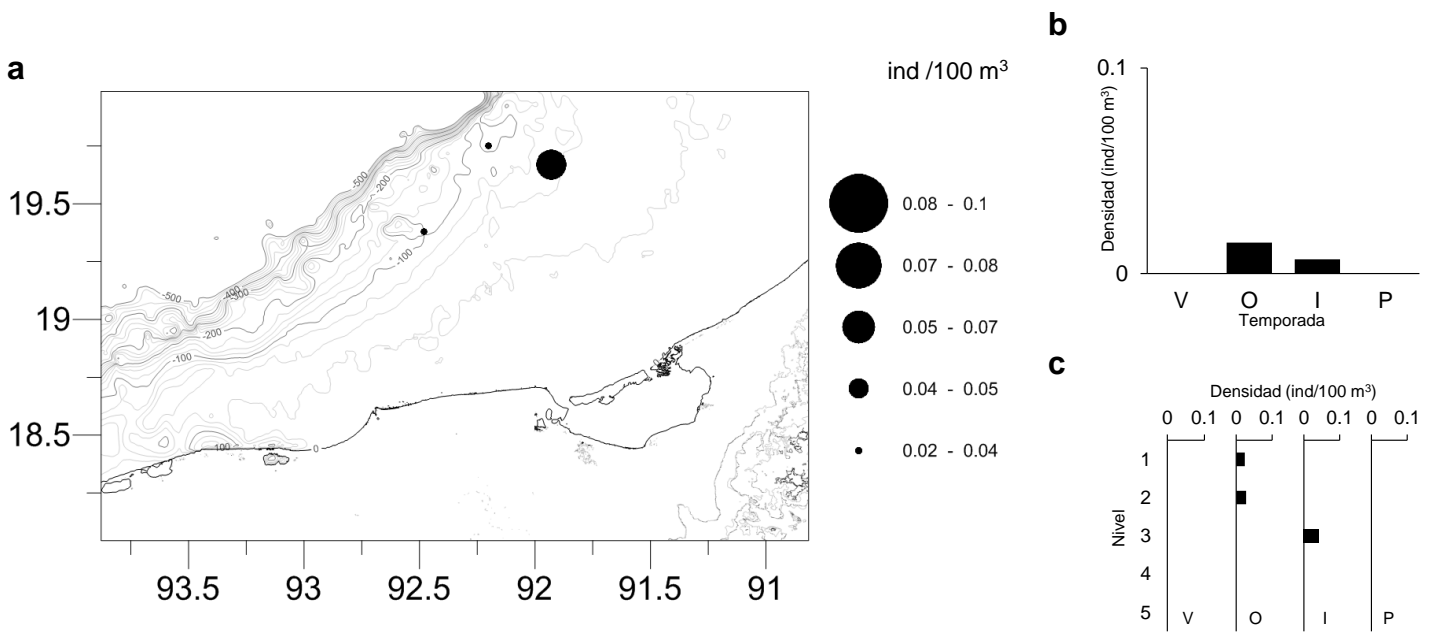


Figura 12. Densidad total de larvas de *Neogonodactylus* sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Familia Pseudosquillidae Manning, 1977

- *Pseudosquilla* sp.

Se registraron en 11 estaciones, con mayor abundancia en la estación 20 y 21, ambas ubicadas lejos de la costa. Su mayor densidad se obtuvo en invierno en los niveles medios (3 y 4), aunque también se presentaron en el resto de las estaciones del año en distintos niveles de profundidad (Figura 13).

Superfamilia Lysiosquilloidea Giesbrecht, 1910

- *Lysiosquilloidea* spp.

Se recolectaron en todas las estaciones, excepto en la 22. El transecto I y III mostraron una mayor presencia en las estaciones más cercanas a la costa; en contraste, en el transecto IV su mayor abundancia se ubicó lejos de la costa (estación 20). En verano y primavera se registró su mayor densidad total, encontrándose principalmente en los niveles someros (Figura 14).

Familia Lysiosquillidae Giesbrecht, 1910

- *Lysiosquilla* sp. 1

Las larvas se presentaron en estaciones lejanas a la costa, donde la estación 21 fue la de mayor densidad. Se registraron en verano y primavera, y en ambas estaciones mostraron una preferencia por permanecer los niveles someros (Figura 15).

- *Lysiosquilla* sp. 2

Las larvas se registraron en 9 estaciones, con la mayor densidad en la estación 20. La mayor abundancia se presentó en verano, principalmente en niveles someros (Figura 16).

Pseudosquilla sp.

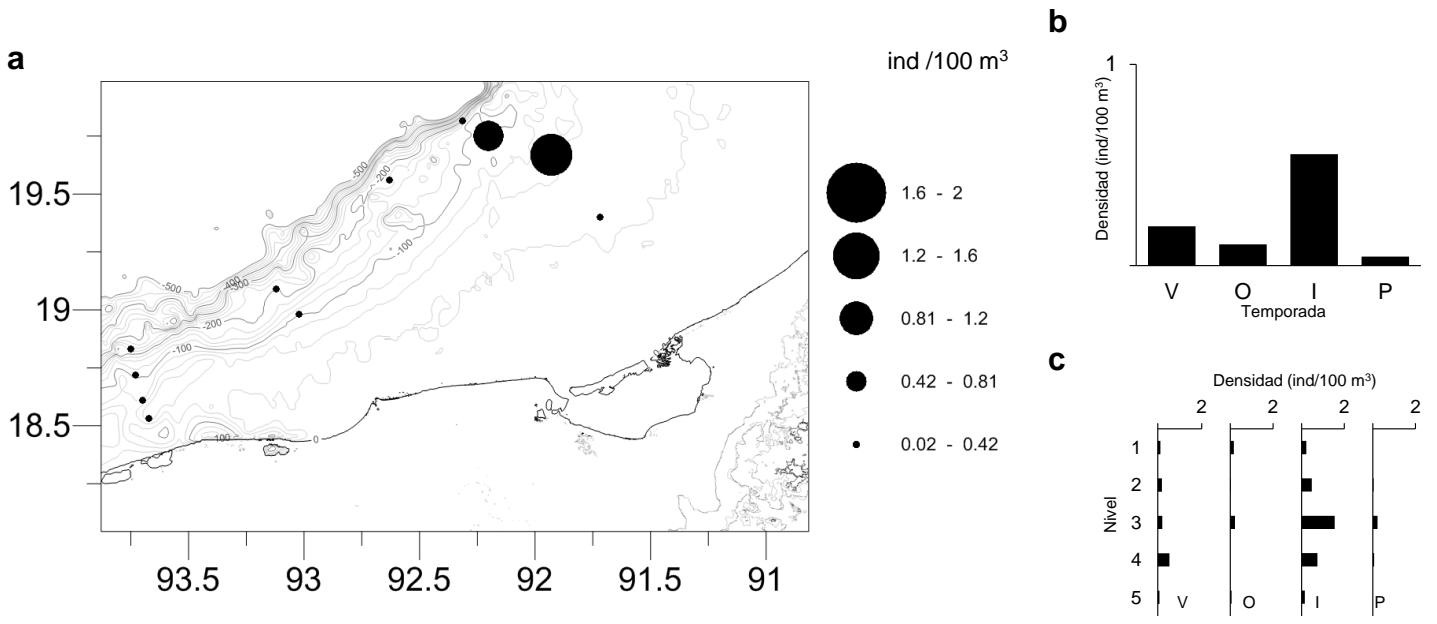


Figura 13. Densidad total de larvas de *Pseudosquilla* sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Lysiosquilloidea spp.

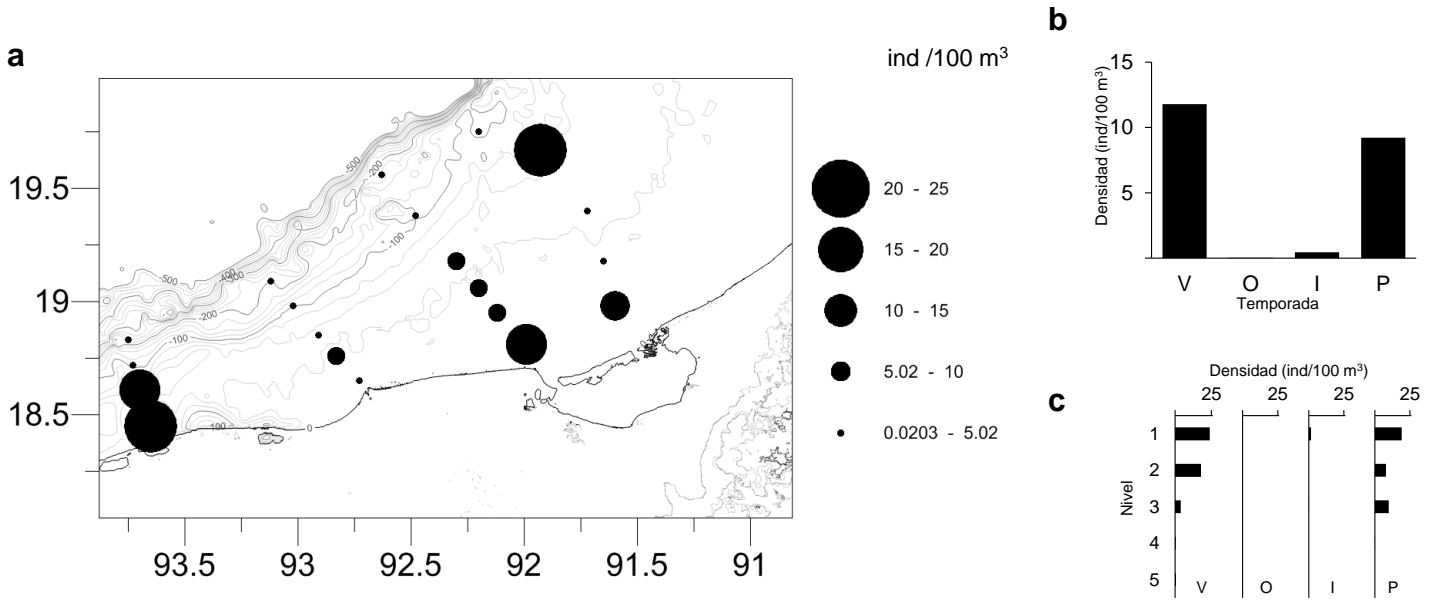


Figura 14. Densidad total de larvas de *Lysiosquilloidea* spp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Lysiosquilla sp. 1

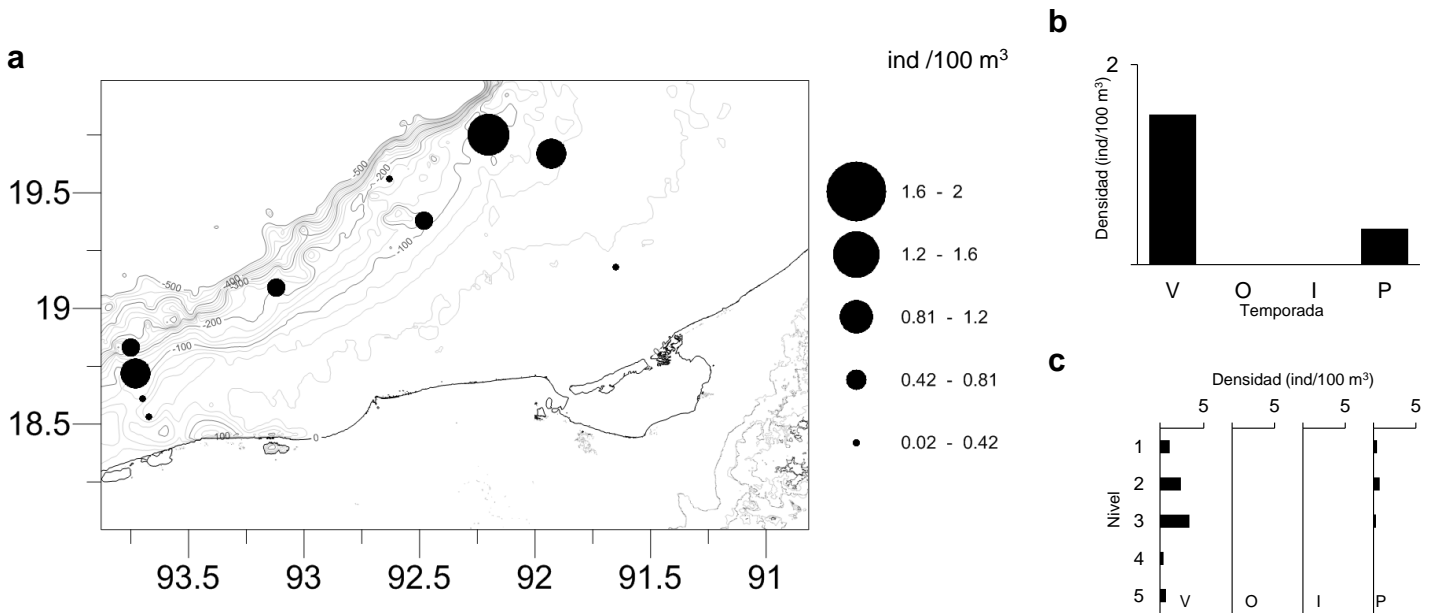


Figura 15. Densidad total de larvas de *Lysiosquilla* sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Lysiosquilla sp. 2

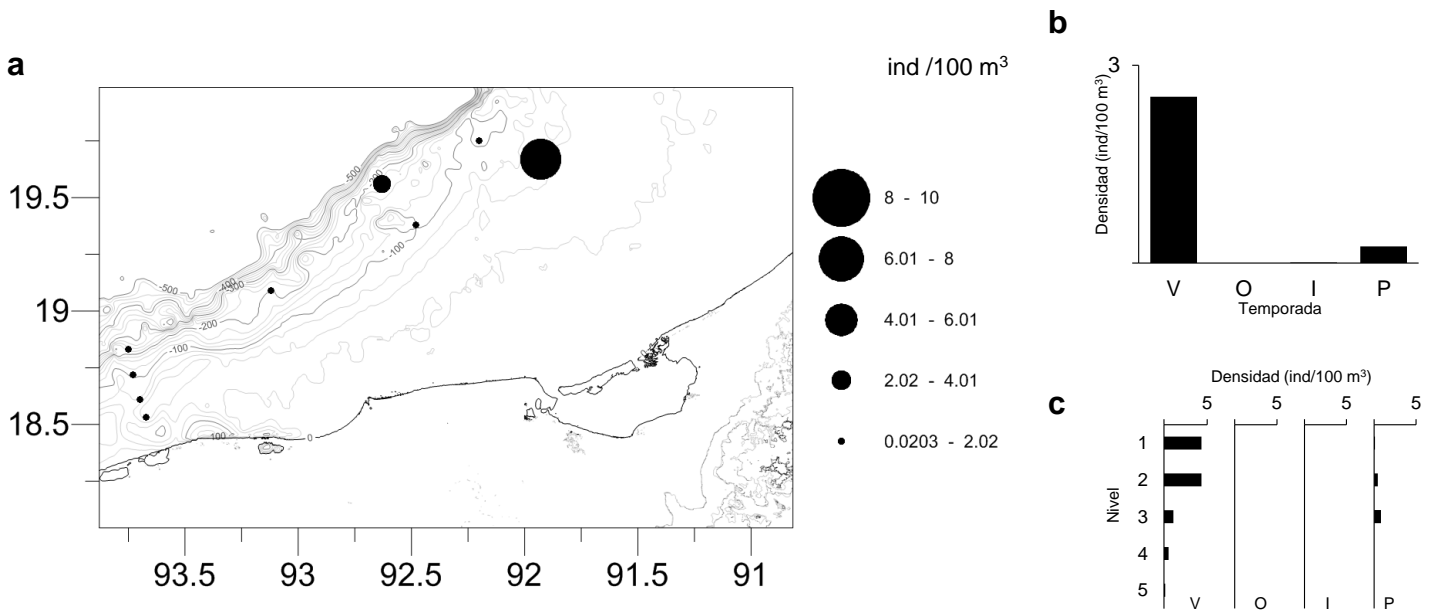


Figura 16. Densidad total de larvas de *Lysiosquilla* sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

- *Lysiosquilla* sp. 3

Esta larva solamente se presentó en la estación 21 en el nivel 2. Además, su presencia se limitó a primavera (Figura 17).

Familia Nannosquillidae Manning, 1980

- Nannosquillidae sp.

Tuvo una amplia presencia en la Bahía de Campeche, aunque en bajas densidades. La estación hidrográfica con mayor densidad fue la 2, ubicada frente a la Laguna de la Machona. Se registró principalmente en verano y primavera en los niveles más someros (Figura 18).

Superfamilia Squilloidea Latreille, 1802

Familia Squillidae

- *Alima* sp.

Este tipo de larva se localizó ampliamente en el área de estudio en 14 estaciones y con mayor densidad en la estación 4, ubicada frente a la laguna de la Machona. Estuvo presente en las cuatro estaciones del año, especialmente durante el verano y en niveles de profundidad someros (Figura 19).

- *Alima neptuni*

Se obtuvieron en 6 estaciones, especialmente en aquellas ubicadas en la plataforma externa. En el transecto I presentaron la mayor abundancia. Su densidad a lo largo del año fue similar, con un ligero aumento en otoño. En cuanto a su distribución vertical, solamente se registraron en los niveles someros 1 a 3 (Figura 20).

Lysiosquilla sp. 3

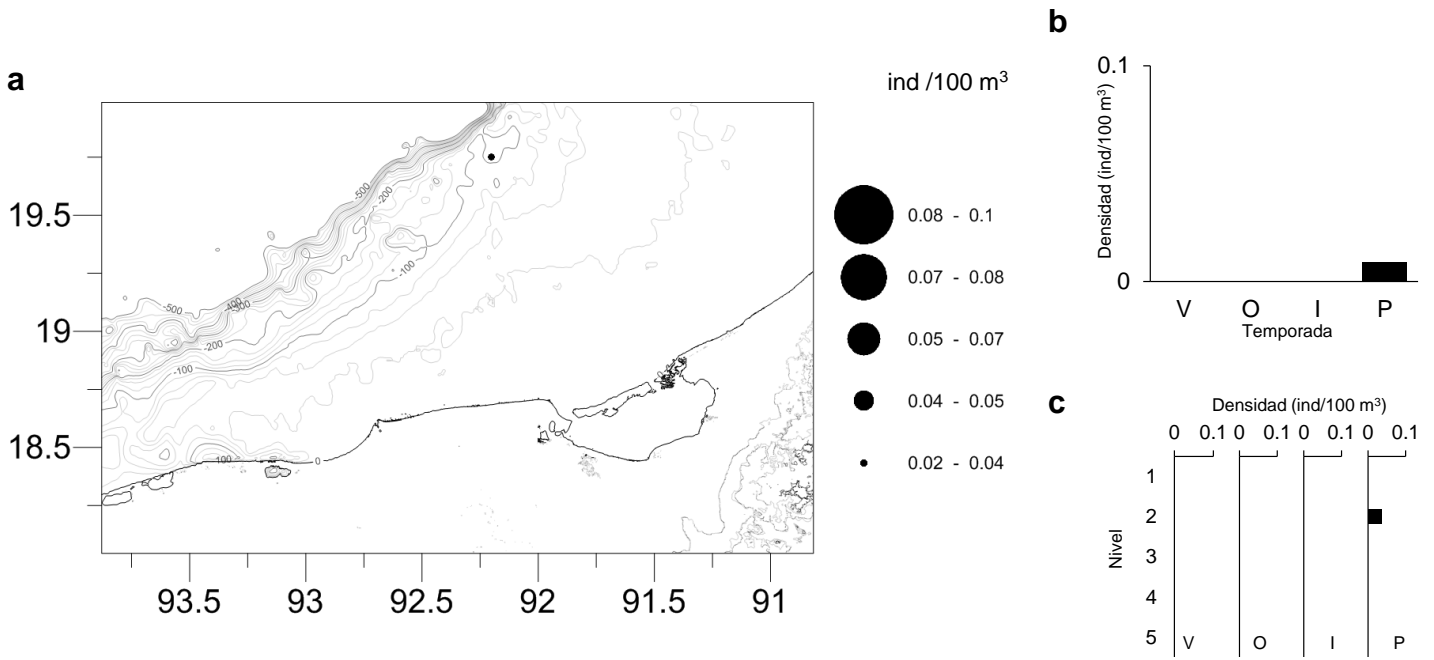


Figura 17. Densidad total de larvas de *Lysiosquilla* sp. 3 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Nannosquillidae sp.

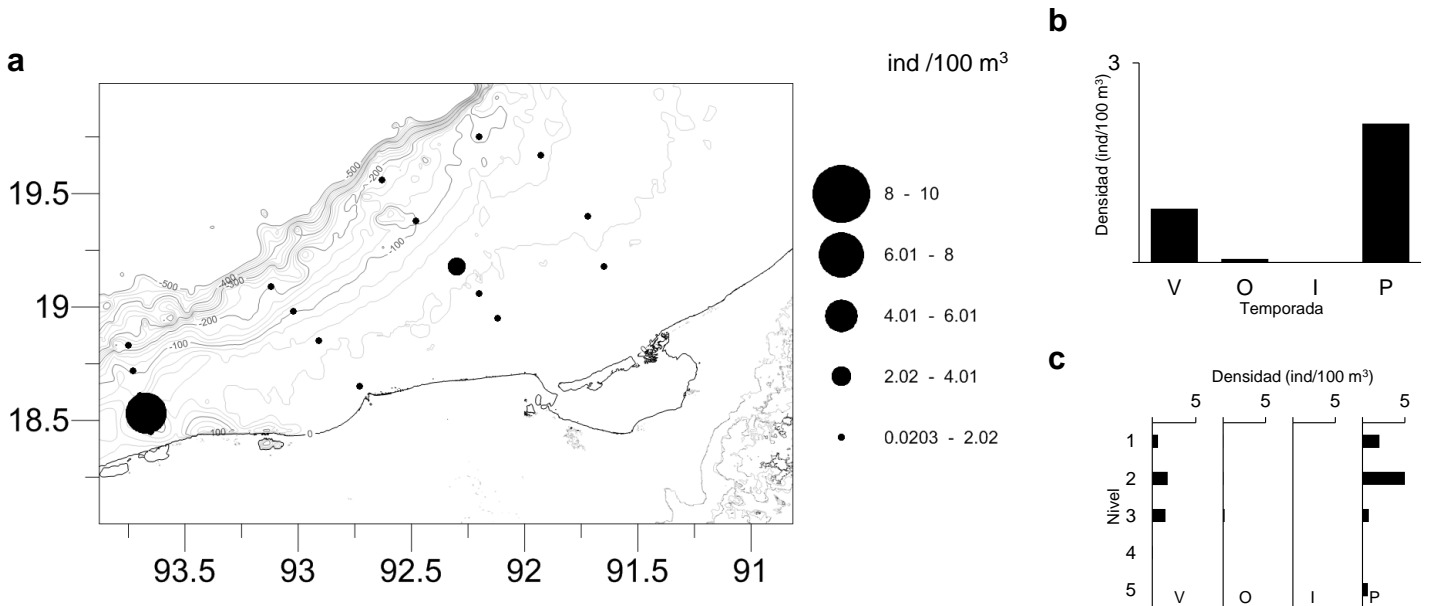


Figura 18. Densidad total de larvas de Nannosquillidae sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Alima sp.

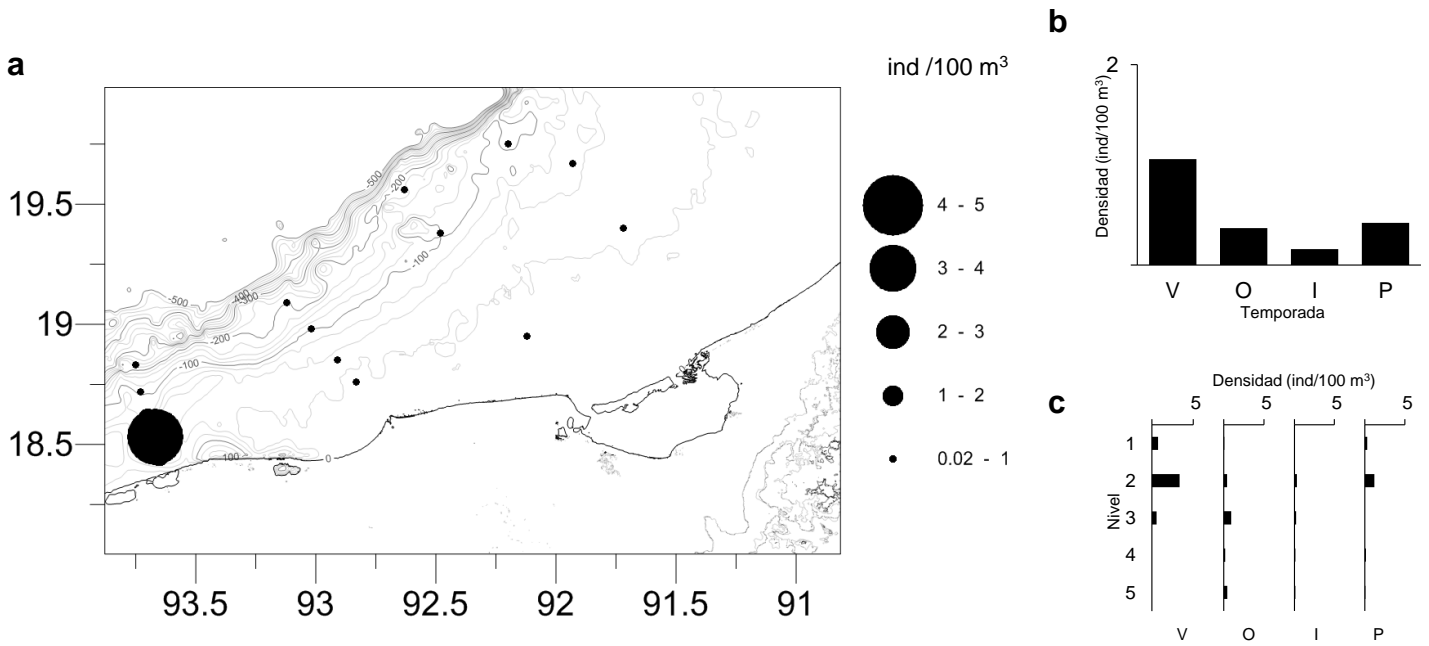


Figura 19. Densidad total de larvas de *Alima* sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Alima neptuni

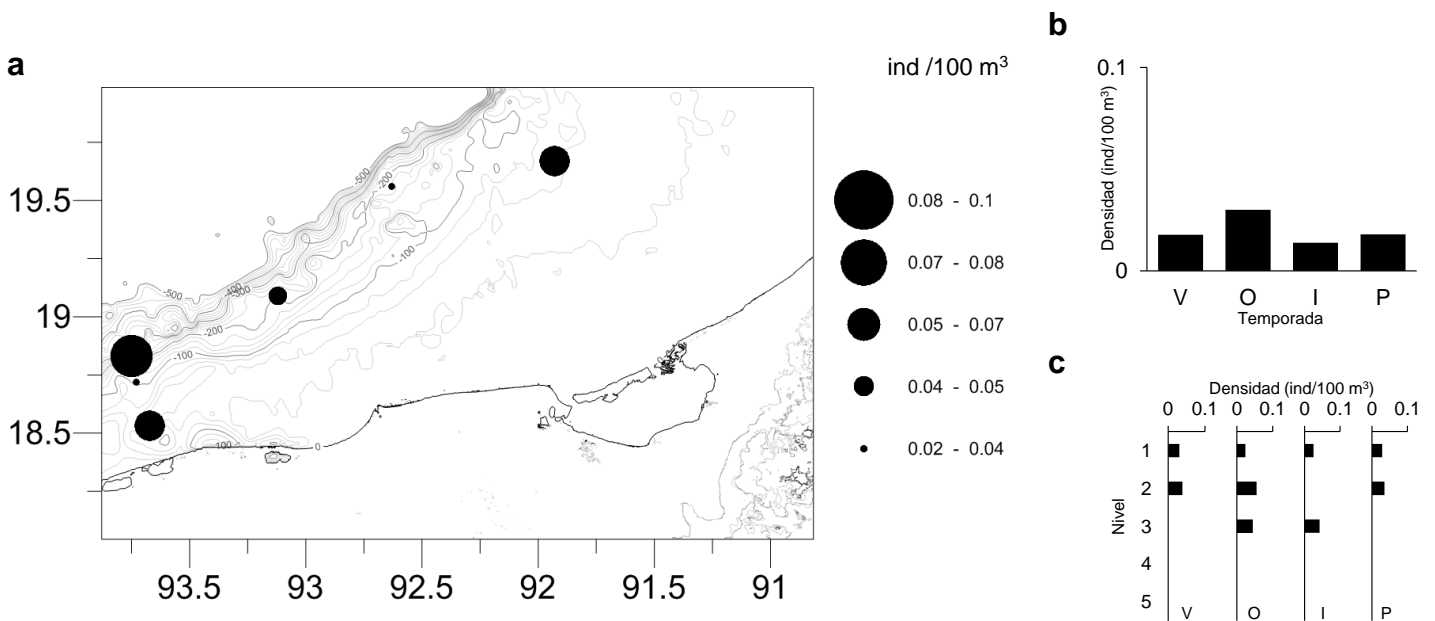


Figura 20. Densidad total de larvas de *Alima neptuni* por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

- *Meiosquilla* sp.

Estos organismos se encontraron en baja densidad únicamente en la estación 7, durante invierno y en el nivel 2 de profundidad (Figura 21).

- *Squilla empusa*

Esta especie se presentó en todas las estaciones, principalmente en el transecto III ubicado frente a la Boca del Carmen de la Laguna de Términos. En términos de abundancia temporal, su densidad alcanzó el máximo en primavera. Generalmente se distribuyeron en los estratos someros (Figura 22).

- *Squilla edentata*

Esta especie solamente se localizó en una estación hidrográfica, ubicada en el transecto II, frente al Río Grijalva. Este registro se limitó a invierno en el nivel 2 de profundidad (Figura 23).

- Squillidae sp. 1

Esta forma se presentó ampliamente distribuida en el área de estudio, con mayor densidad en las estaciones profundas. Su máxima abundancia se encontró en invierno y primavera, generalmente en los estratos someros (Figura 24).

Meiosquilla sp.

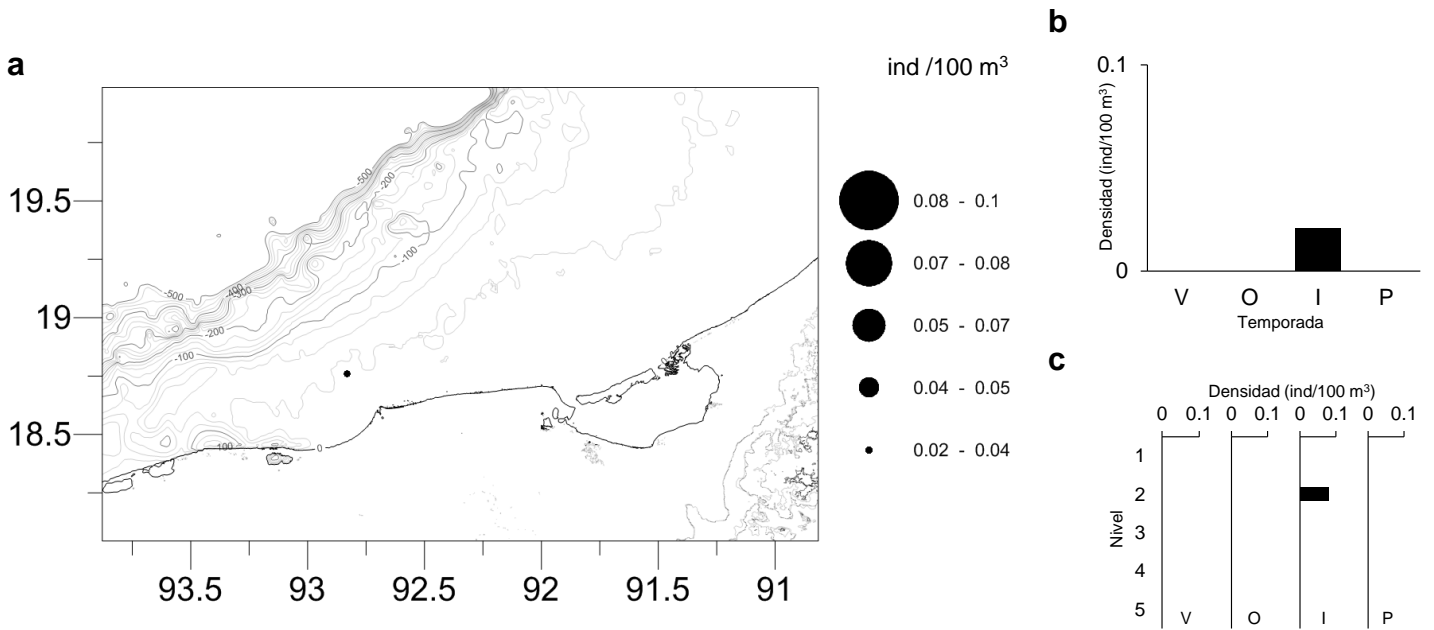


Figura 21. Densidad total de larvas de *Meiosquilla* sp. por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squilla empusa

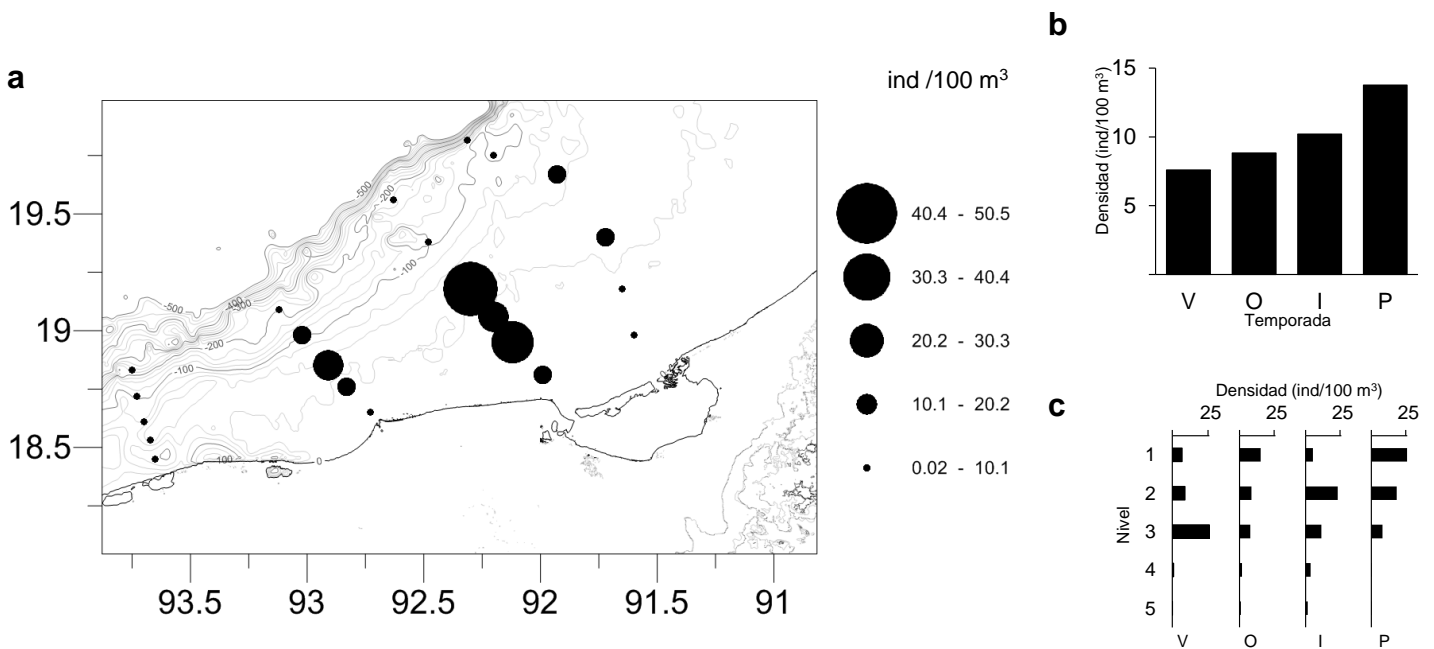


Figura 22. Densidad total de larvas de *Squilla empusa* por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squilla edentata

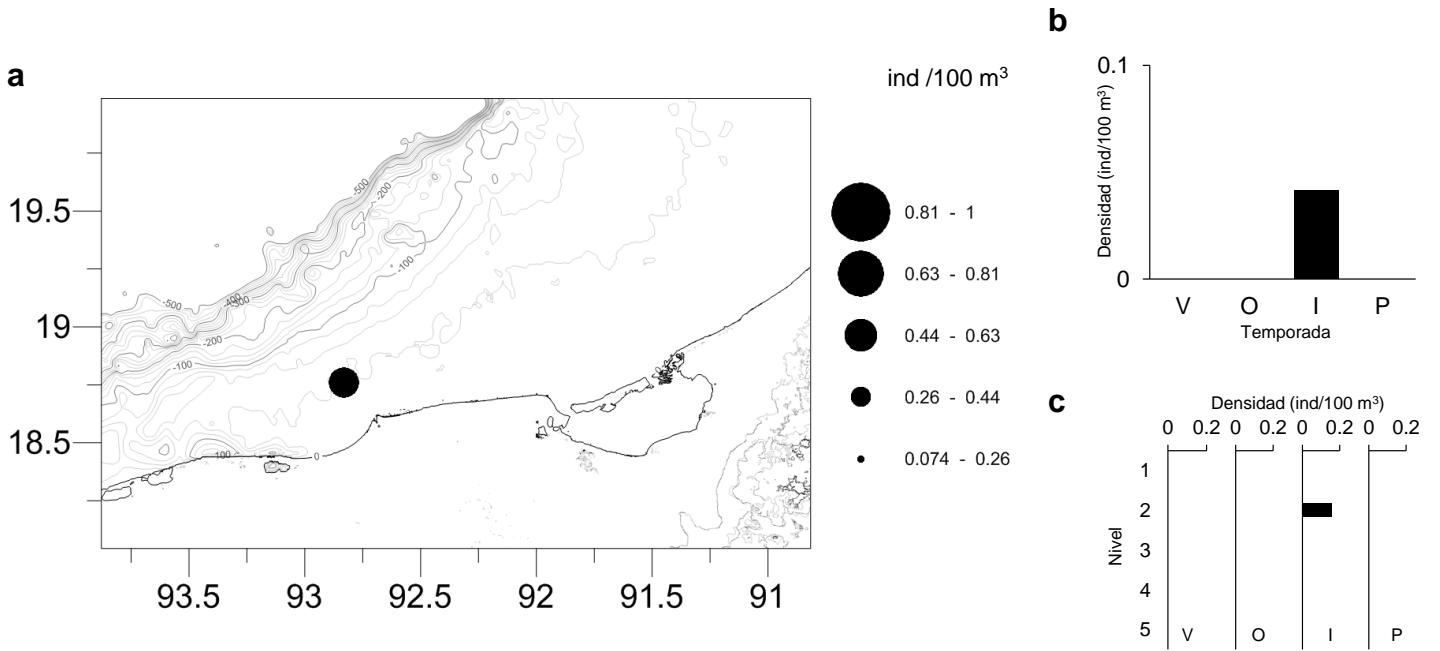


Figura 23. Densidad total de larvas de *Squilla edentata* por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 1

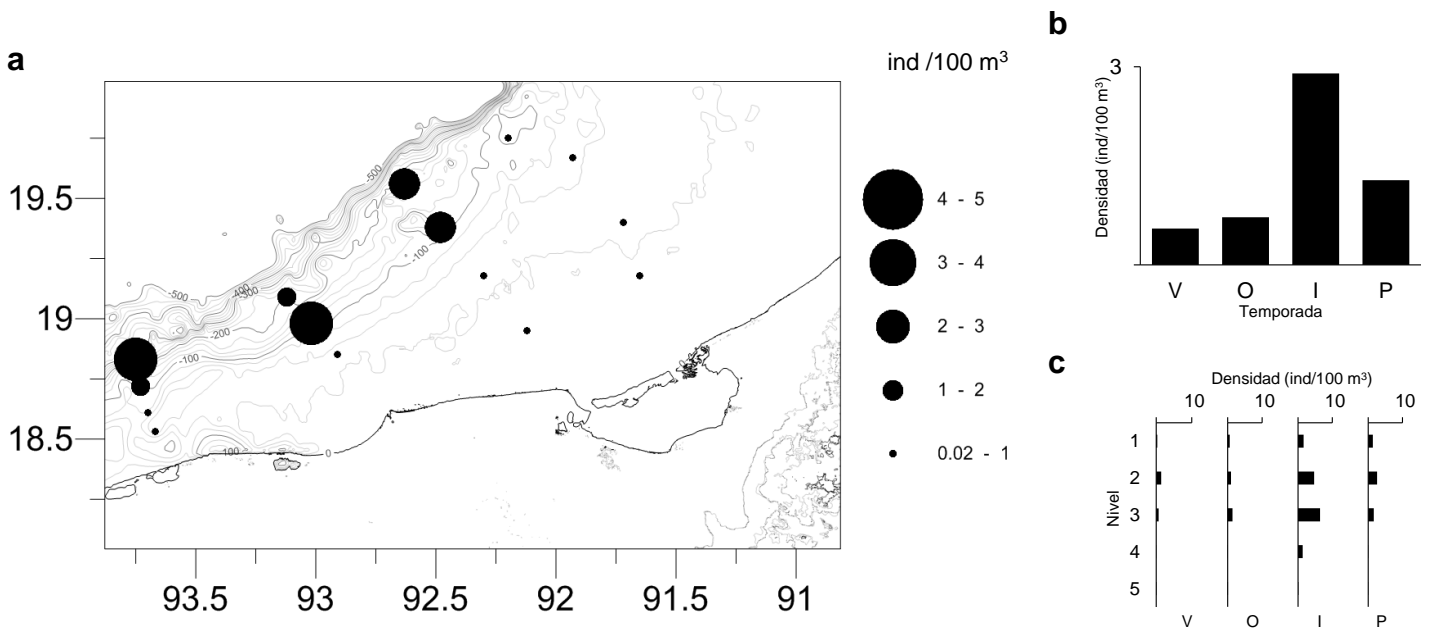


Figura 24. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 1 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

- Squillidae sp. 2

Se distribuyó ampliamente en el área de estudio, sin embargo, su mayor densidad se registró en las estaciones de mayor profundidad. Su abundancia temporal mostró dos máximos, uno en otoño y otro en primavera. Esta especie se encontró principalmente en los niveles más profundos (Figura 25).

- Squillidae sp. 3

Esta especie también tuvo un amplio registro en la Bahía de Campeche, con mayor abundancia en las estaciones ubicadas sobre la plataforma media. A lo largo del año su densidad tuvo valores similares, aunque en verano presentó la mayor densidad. En el perfil vertical su presencia fue mayor en los estratos someros (Figura 26).

- Squillidae sp. 4

Este tipo de larva se registró ampliamente en el área de estudio, sin embargo, es evidente su mayor abundancia en el transecto III. En términos de abundancia temporal, la mayor densidad se presentó en primavera, especialmente en los niveles 1 y 2. En el resto del año los niveles de densidad fueron más uniformes en la columna de agua (Figura 27).

- Squillidae sp. 5

Estos organismos se ubicaron en estaciones alejadas de la costa, principalmente en las estaciones 1 y 2. Su mayor abundancia se obtuvo en invierno en los niveles 2 y 3. Es importante señalar que en verano solamente se presentaron en el nivel 4 (Figura 28).

Squillidae sp. 2

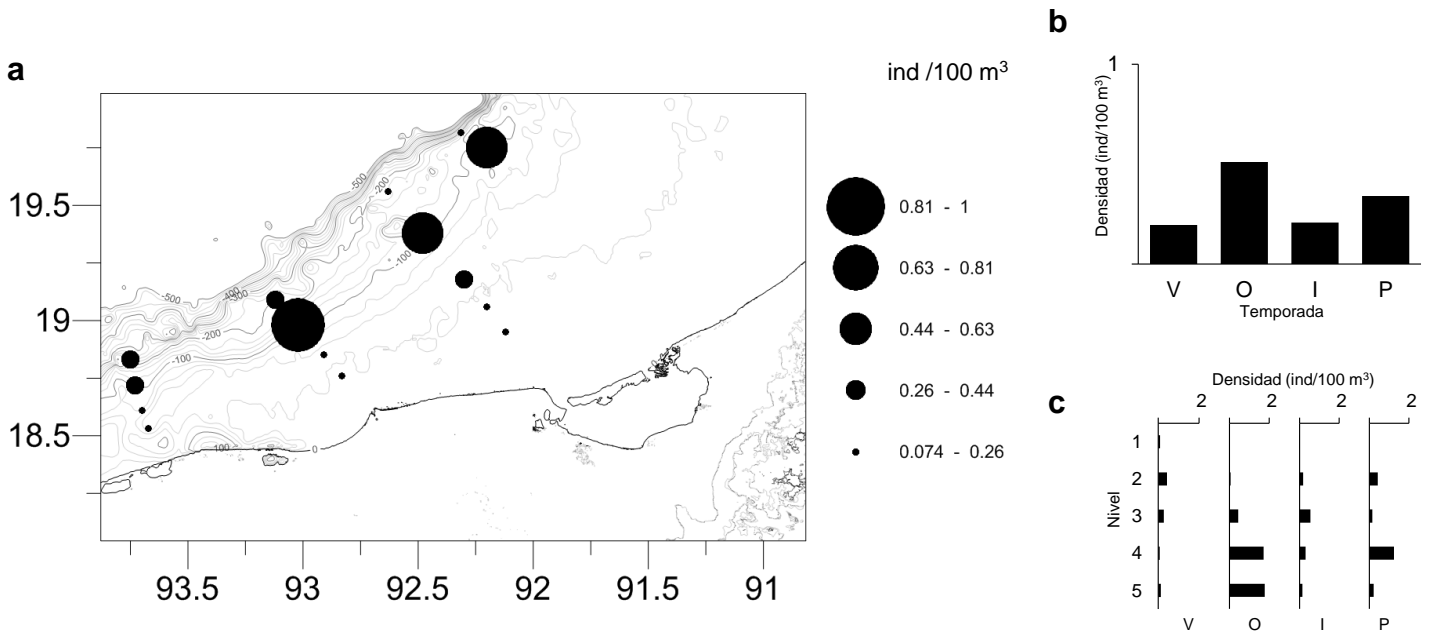


Figura 25. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 2 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 3

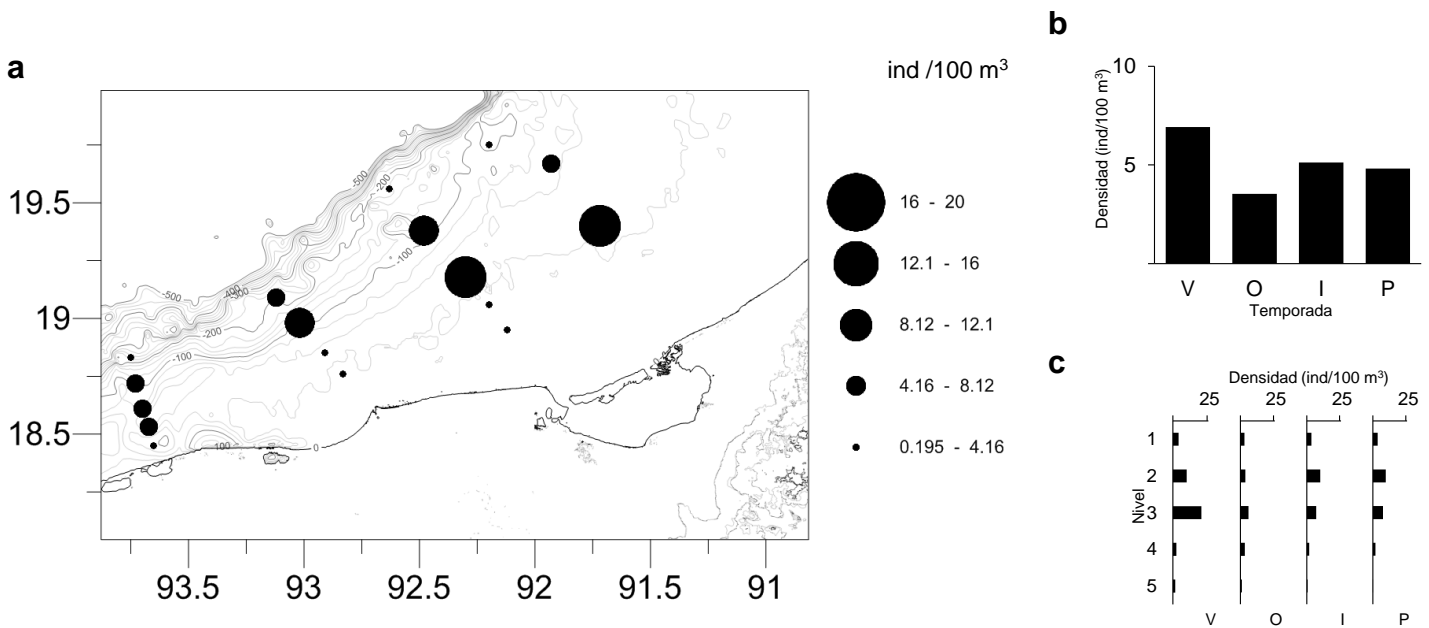


Figura 26. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 3 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 4

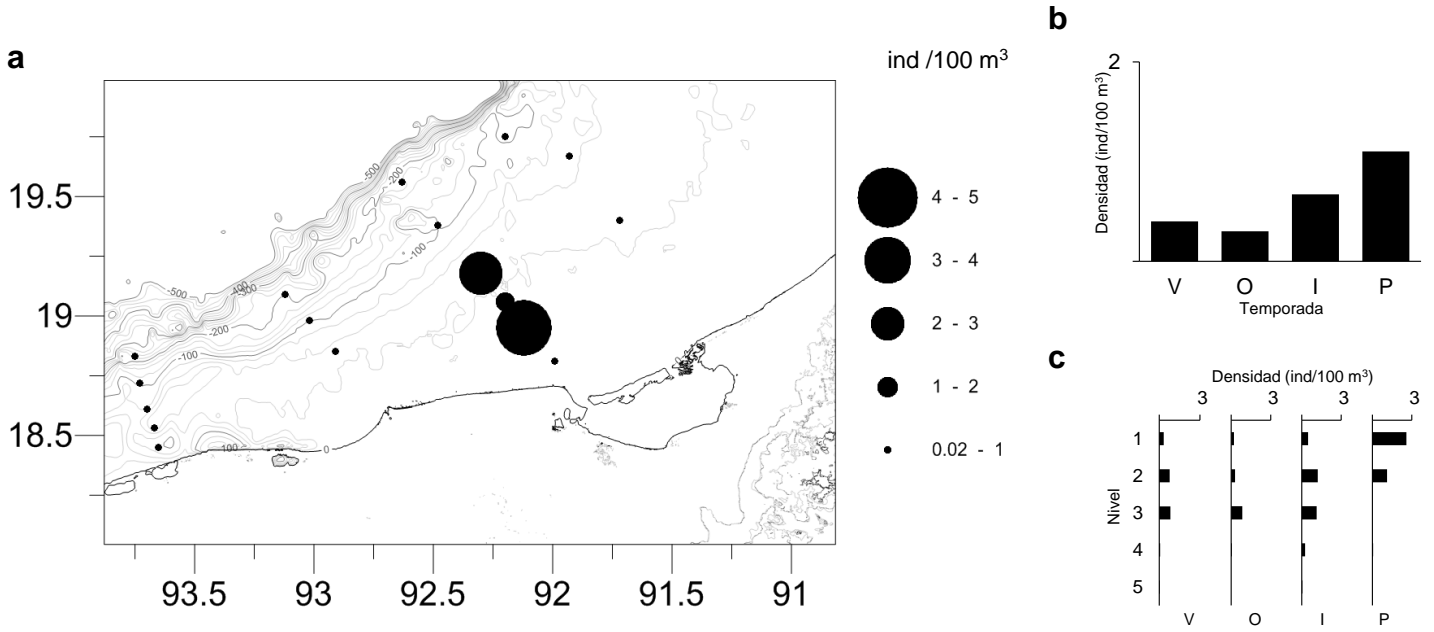


Figura 27. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 4 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 5

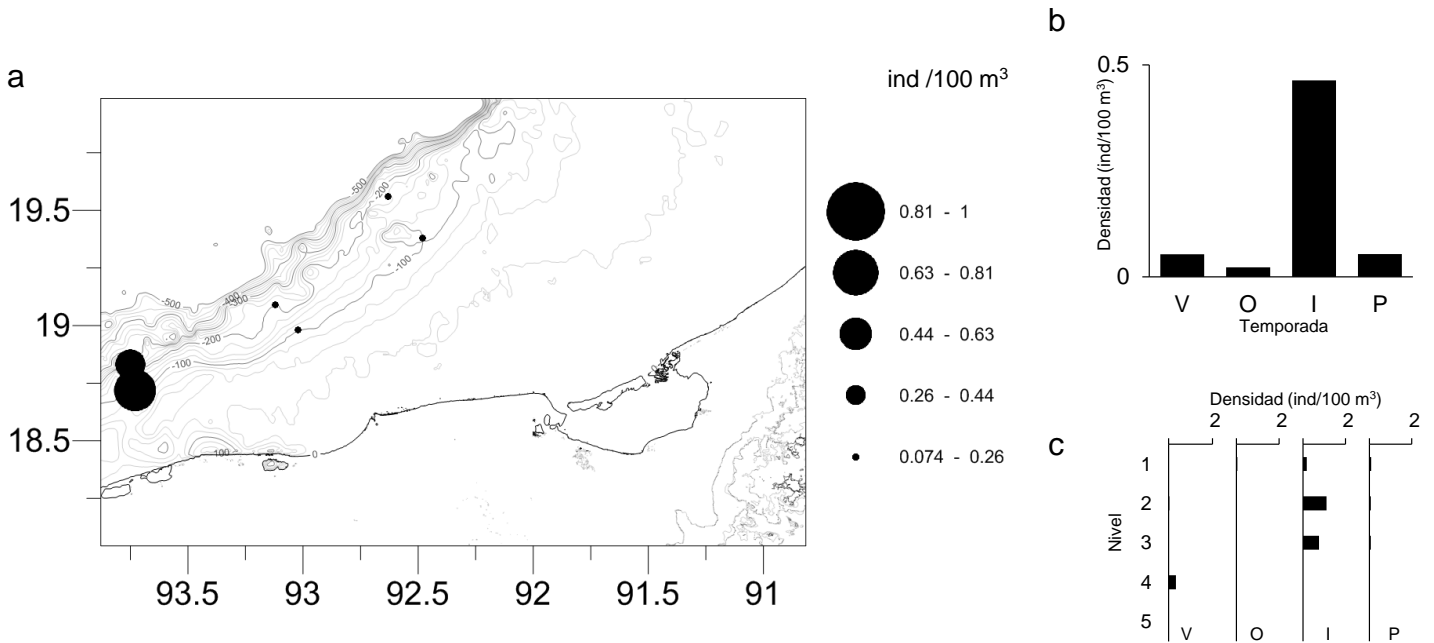


Figura 28. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 5 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

- Squillidae sp. 6

Esta especie se registró en 12 estaciones, entre las que la estación 17 sobresalió con la mayor densidad. La mayor abundancia de larvas se encontró en invierno en los estratos más someros (Figura 29).

- Squillidae sp. 7

Esta especie solamente se observó en 4 estaciones con bajas densidades. Su mayor abundancia se encontró de otoño a primavera. Su distribución en la columna de agua no mostró una asociación clara con los estratos someros o profundos (Figura 30).

- Squillidae sp. 8

Estas larvas solamente se presentaron en 2 estaciones durante verano, otoño e invierno. Su mayor densidad se encontró en verano, en los estratos más someros (nivel 1 y 2; Figura 31).

- Squillidae sp. 9

Se registraron solamente en cuatro estaciones, donde la 21 fue la de mayor densidad. Su abundancia a lo largo de año mostró un ligero máximo en otoño. Estas larvas tampoco mostraron una asociación preferente con los estratos someros o profundos (Figura 32).

Squillidae sp. 6

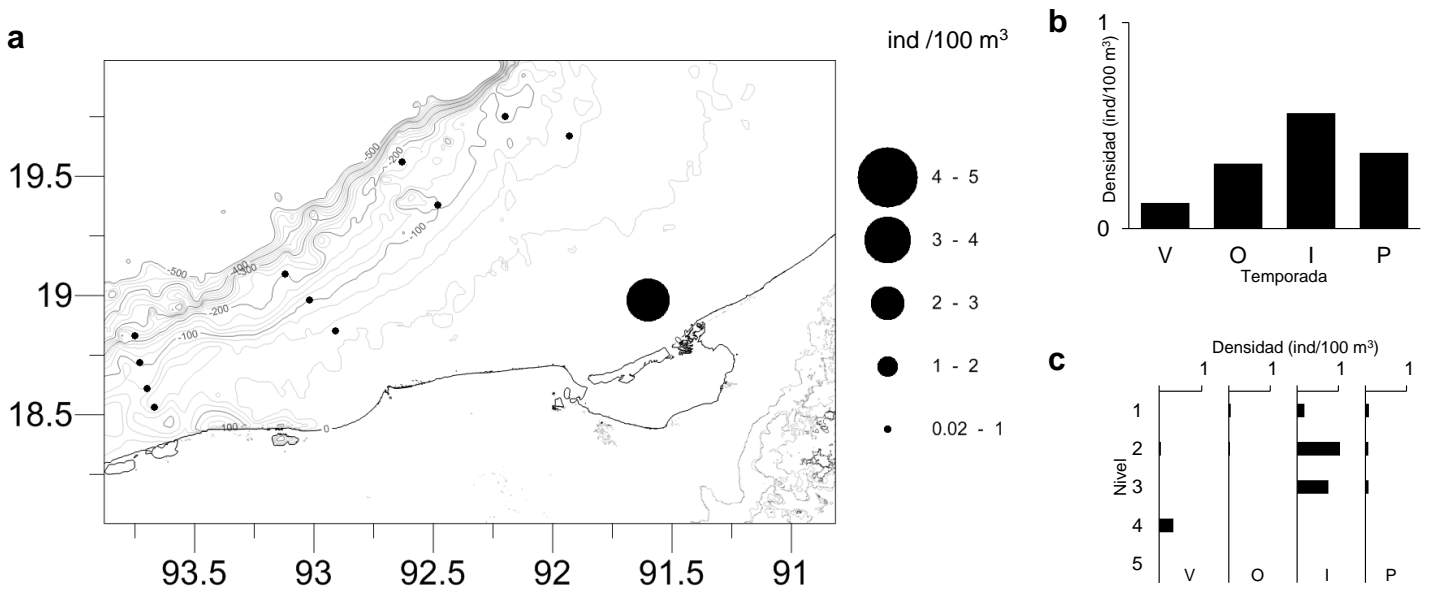


Figura 29. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 6 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 7

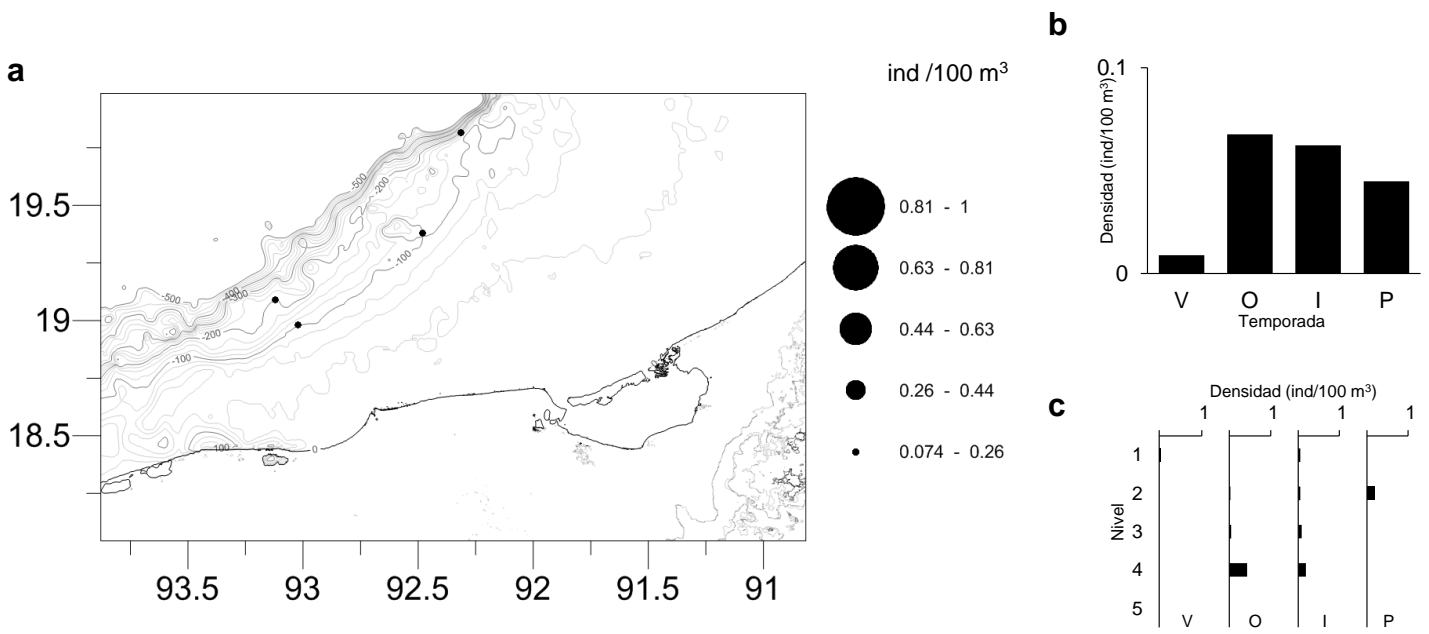


Figura 30. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 7 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 8

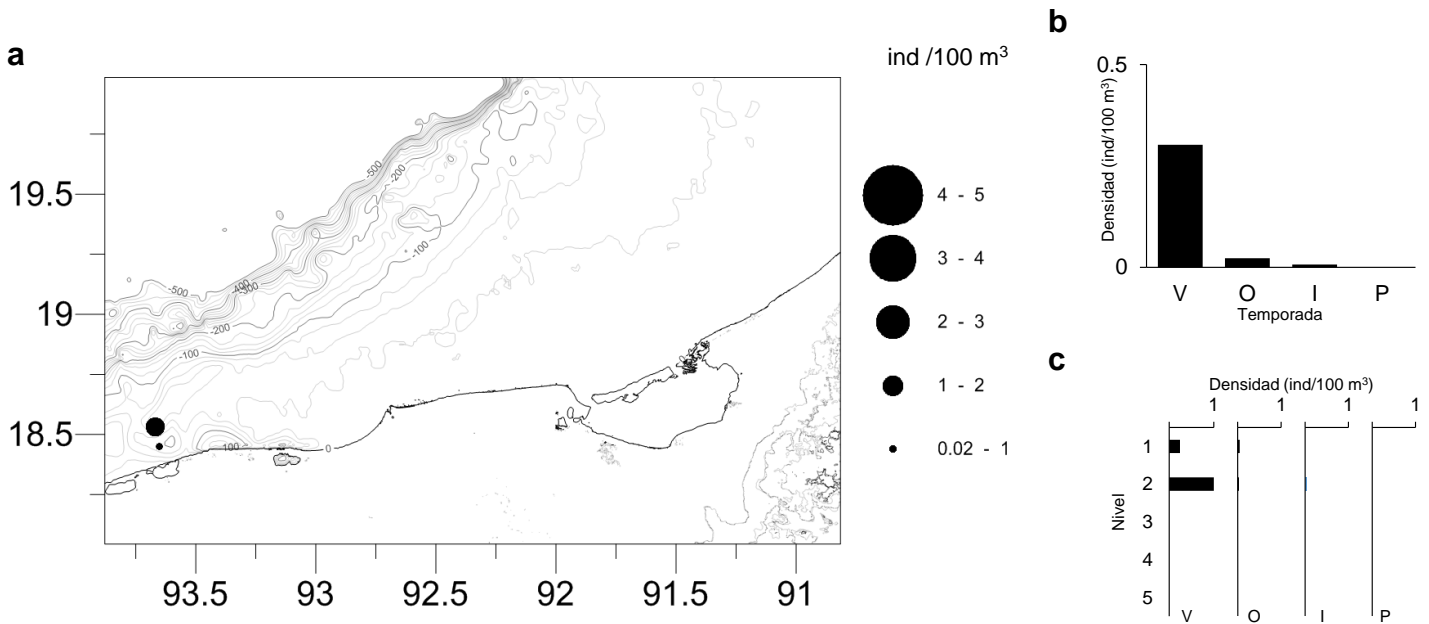


Figura 31. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 8 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 9

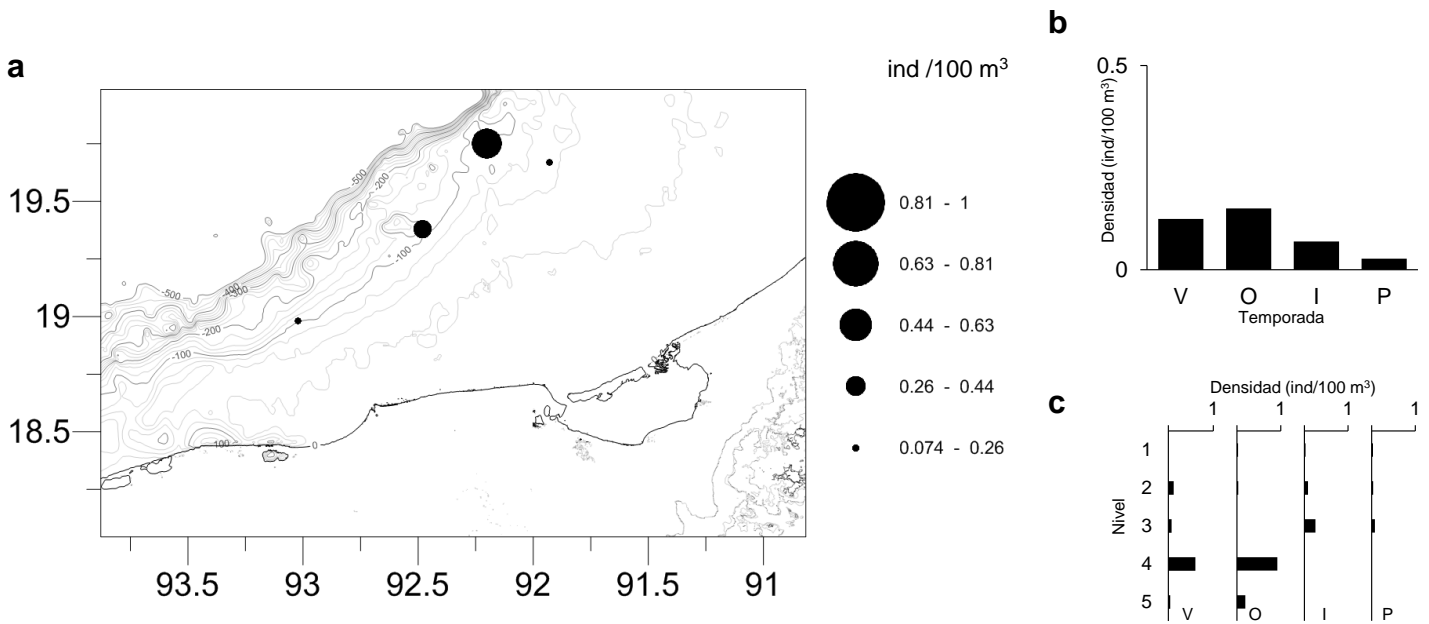


Figura 32. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 9 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

- Squillidae sp. 10

Solamente se observaron en dos estaciones de muestreo, y únicamente en otoño e invierno. Su mayor abundancia se obtuvo en invierno en un estrato profundo (nivel 4; Figura 33).

- Squillidae sp. 11

Esta especie se registró en tres estaciones, solamente en invierno y primavera. En ambas estaciones la distribución vertical de larvas fue distinta: el nivel 1 y 4 durante el invierno y en el nivel 2 en primavera (Figura 34).

Squillidae sp. 10

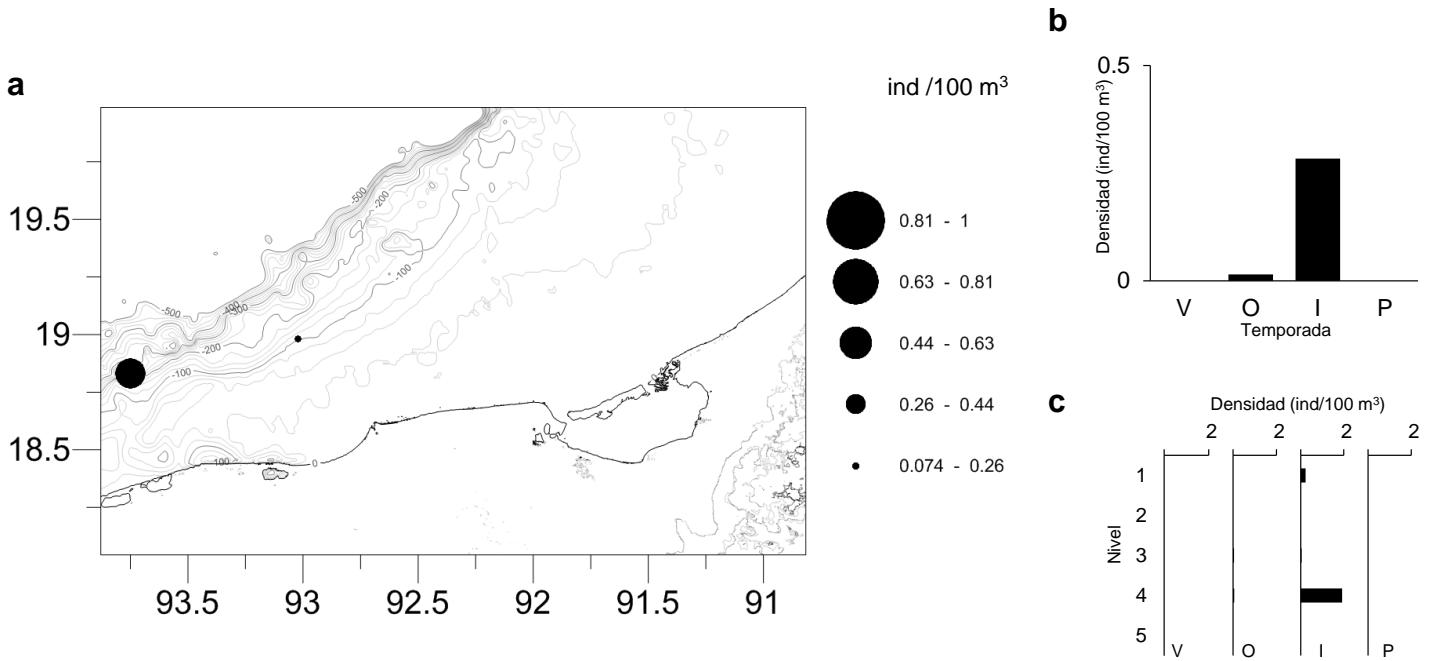


Figura 33. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 10 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

Squillidae sp. 11

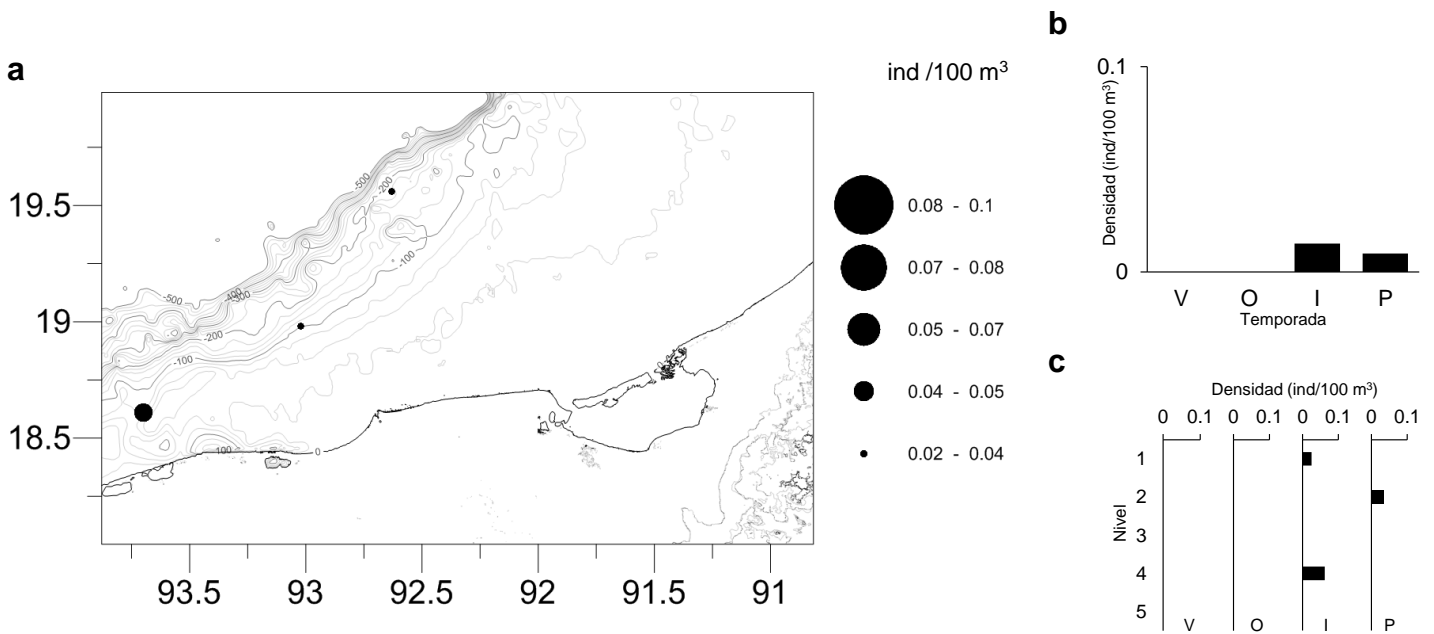


Figura 34. Densidad total de larvas de Squillidae sp. 11 por estación hidrográfica (a), estacionalidad (b) y nivel (c)

5.4 Patrones de distribución horizontal

Se obtuvo un valor de densidad total de larvas de 27.01 ind /100 m³. Se registró la mayor densidad de larvas durante verano y primavera, contabilizando 35.79 y 35.42 ind /100 m³, respectivamente. La densidad de larvas por muestra mostró diferencias estadísticamente significativas respecto a la estación del año ($F(12, 217) = 3.69, p = 0.00$). En la comparación *post hoc* se encontró que la densidad de invierno, primavera y verano es significativamente mayor a la de otoño (Figura 35).

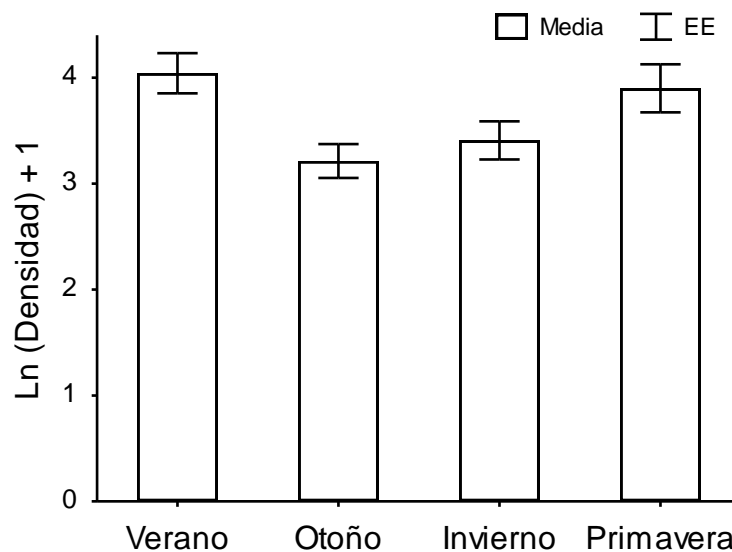


Figura 35. Distribución de la densidad total de larvas respecto a la estacionalidad

Durante el verano la estación hidrográfica con mayor concentración de larvas estuvo ubicada en el nivel 2 frente a Boca de Puerto Real (Estación 20), con densidad de 177.87 ind / 100 m³ (Figura 36a). El transecto III ubicado frente a Boca del Carmen presentó una mayor densidad promedio (51.90 ind / 100 m³), así como las estaciones ubicadas entre 50 y 75 km de la costa y aquellas localizadas entre los 17 y 30 m de profundidad.

En otoño, la estación hidrográfica con mayor concentración de larvas se presentó en el nivel 1 frente al Río Grijalva (Estación 8), con una densidad de 114.35 ind / 100 m³ (Figura 36b). En general, el transecto II ubicado frente al Río Grijalva, fue el de mayor

densidad promedio (27.42 ind / 100 m³). También aquellas estaciones localizadas entre 75 a 100 km de la costa y entre 30 a 50 m de profundidad.

Durante el invierno, la estación hidrográfica con mayor concentración de larvas estuvo ubicada frente a Boca del Carmen (Estación 13), en el nivel 2 de profundidad y con densidad de 168.52 ind / 100 m³ (Figura 36c). El patrón de distribución de larvas mostró una densidad promedio mayor en el transecto III frente a Boca del Carmen (34.84 ind / 100 m³) y en las estaciones ubicadas de 30 a 50 m y entre los 75 a 100 km de la costa.

En primavera la estación hidrográfica con mayor concentración de larvas se localizó en el nivel 2 frente a Boca del Carmen (Estación 12), con una densidad de 434.29 ind / 100 m³ (Figura 36d). Asimismo, la distribución de larvas entre transectos también presentó su máxima densidad promedio en el transecto III frente a Boca del Carmen (84.4 ind / 100 m³), en las estaciones ubicadas entre los 25 a 50 km de la costa y de 17 a 30 m de profundidad.

Cabe mencionar que la densidad de larvas presentó una distribución ligeramente asociada a la distancia a la costa y la profundidad de la estación hidrográfica (distancia: ($F(5,231) = 2.61, p = 0.02$; profundidad: $F(4,232) = 2.44, p = 0.04$).

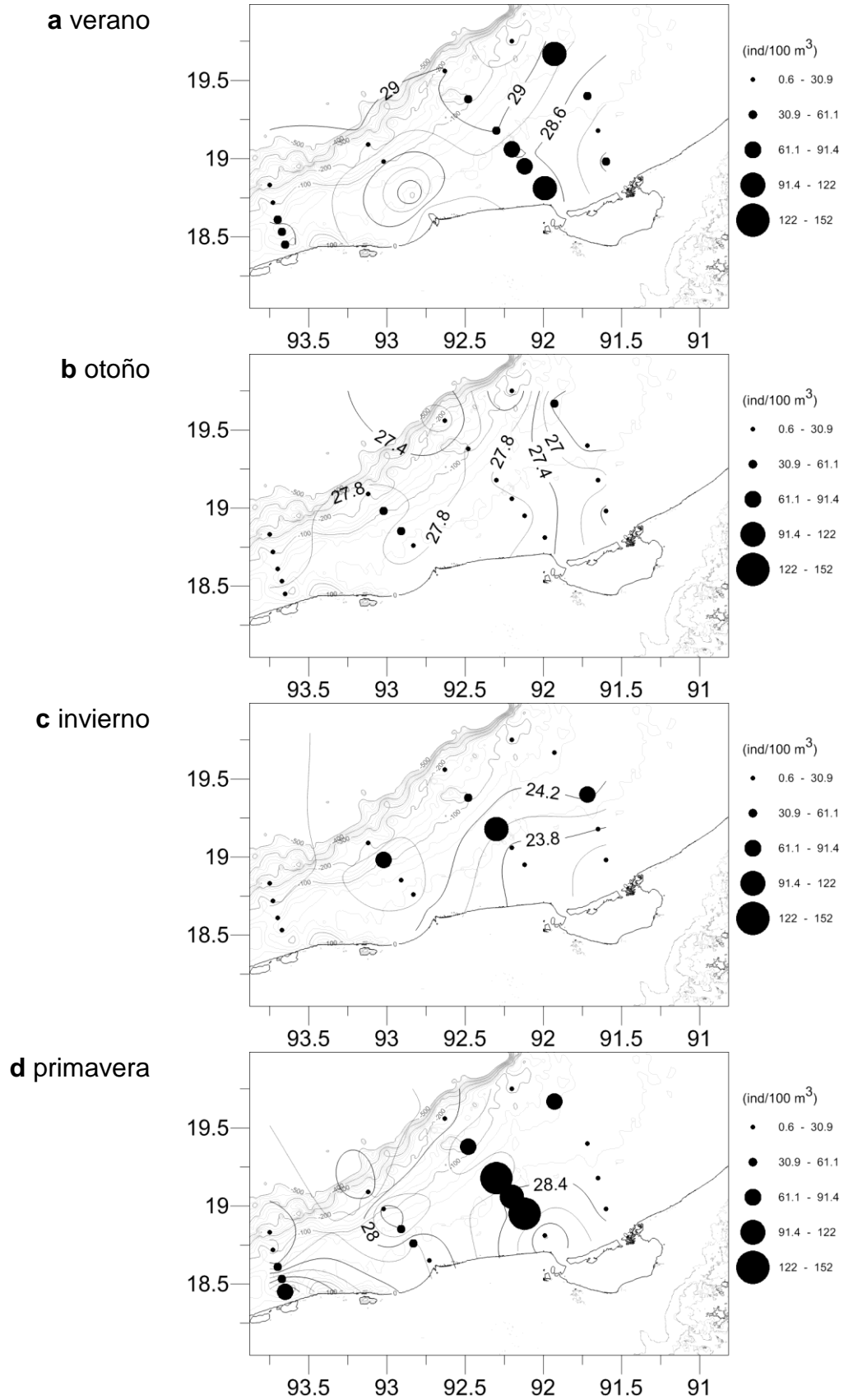


Figura 36. Distribución horizontal de larvas de estomatópodos y de la temperatura superficial (°C) en cuatro estaciones del año

5.5 Patrones generales de distribución vertical

El análisis de la distribución vertical de larvas mostró una diferencia significativa entre los niveles superficiales y profundos (ANOVA: $F(4,232) = 20.72, p = 0.00$), donde los más someros son los que presentaron mayor densidad de larvas. La prueba *post hoc* indicó que los niveles 1 a 3 (0 a 18 m) tienen una densidad similar y mayor a la registrada en los niveles 4 y 5 (40 a 105 m). En promedio, se observó una densidad de 35.89 ind / 100 m³ en el nivel 1, de 48.20 ind / 100 m³ para el nivel 2 y de 36.41 ind / 100 m³ para el nivel 3; mientras tanto, en el nivel 4 y 5 se registraron densidades promedio de 9.2 ind / 100 m³ y de 3.11 ind / 100 m³, respectivamente (Figura 37).

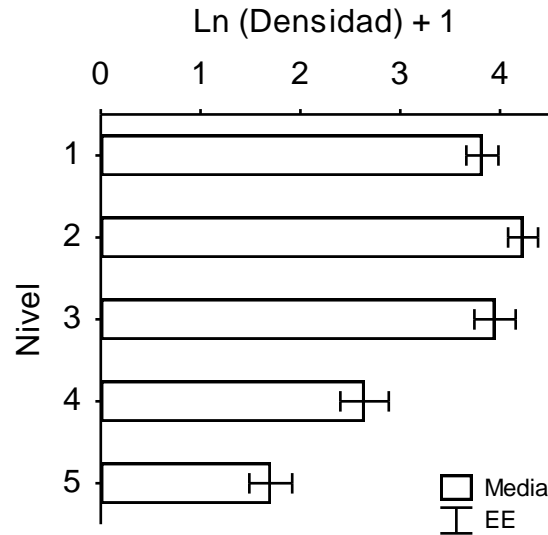


Figura 37. Distribución vertical de la densidad del total larvas.

Las características de esta distribución vertical tuvieron algunas variaciones por estación del año. Durante el verano se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la densidad por niveles ($F(4,50) = 12.21, p = 0.00$). La prueba *post hoc* indicó que los niveles 1 a 3 (0 a 18 m) son los que tienen una abundancia mayor a la de los niveles 4 y 5 (40 a 105 m). Cabe señalar que la mayor densidad promedio de larvas se concentró en el nivel 3 (12-18 m) con un registro de 63.69 ind / 100 m³.

La distribución vertical durante otoño no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de muestreo ($F(4,53) = 1.56, p = 0.19$). En contraste, durante el invierno la densidad sí presentó diferencias significativas en su distribución

vertical ($F(4,58) = 3.97, p = 0.00$). Aunque el nivel 2 registró la mayor densidad promedio (49.96 ind / 100 m³), los resultados de la prueba *post hoc* indicaron que la densidad difiere únicamente entre el nivel 5 y los niveles 2 y 3.

En primavera se presentó un patrón de distribución vertical similar al de verano, ya que los niveles 1 a 3 registraron mayores densidades promedio que los de los niveles 4 y 5 ($F(4,56) = 24.27, p = 0.00$). Cabe señalar que el nivel 2 presentó la mayor densidad promedio (74.39 ind / 100 m³).

Por otro lado, el análisis factorial (ANOVA, ver Metodología) reveló que existe una interacción entre la densidad de larvas por estación del año y su abundancia por estrato de profundidad ($F(12, 217) = 3.69, p = 0.00$). En la Figura 38 se observa que la densidad de larvas en el perfil vertical es mayor en los estratos superficiales (nivel 1 a 3) durante la primavera y verano, pero en otoño e invierno la densidad de larvas es más uniforme entre los diferentes estratos de profundidad (niveles 1 a 5).

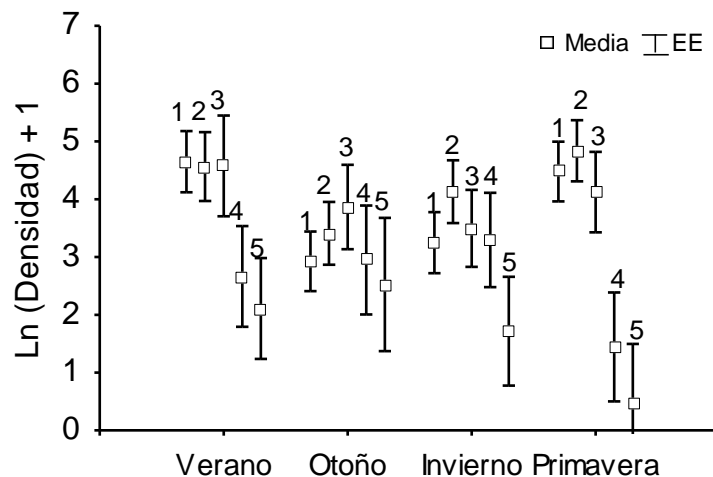


Figura 38. Distribución de la densidad total de larvas de estomatópodos en el perfil vertical (niveles señalados con un número superior) por estación del año (a). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%.

5.6 Distribución respecto a estadio de desarrollo

Al analizar la abundancia de larvas considerando su estadio de desarrollo se encontraron algunas características en su distribución temporal y vertical. Los estadios tempranos fueron los más abundantes y aparecieron de forma importante en primavera y verano, mientras que otoño e invierno su abundancia disminuyó (Figura 39a). Los estadios intermedios siguieron un patrón similar a los tempranos, pero con una abundancia relativa menor. Los estadios tardíos aparecieron en baja proporción en el muestreo y con densidades relativas similares estacionalmente. Asimismo, en el perfil vertical la mayor proporción de larvas en estadios tempranos de desarrollo se ubicó en los niveles 1 y 2. Mientras tanto, los estadios intermedios y tardíos tuvieron una mayor densidad relativa solamente en el nivel 2.

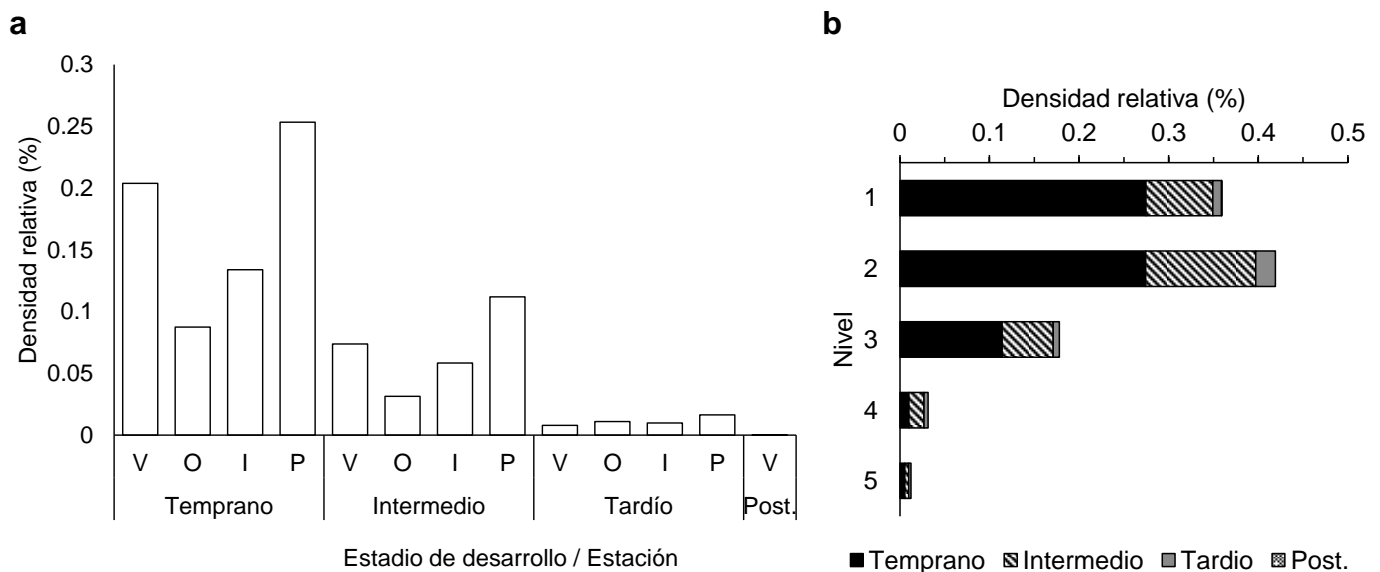


Figura 39. a) Distribución de la densidad relativa de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo y estación del año (a, V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera). b) Densidad relativa de larvas por estadio de desarrollo.

Por otro lado, no se detectó algún patrón de distribución horizontal de larvas asociado al estadio de desarrollo. En la Figura 40 a y b se puede observar que la proporción de larvas en sus estadios de desarrollo es aparentemente independiente de la distancia a la costa o de la profundidad del fondo.

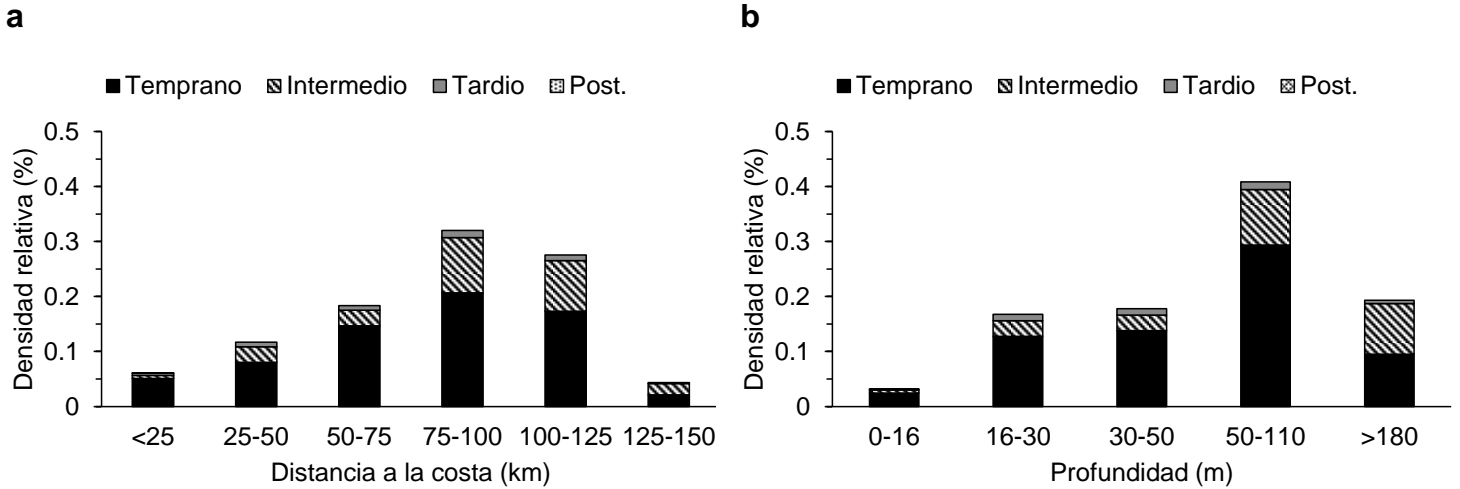


Figura 40. Densidad relativa de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo asociada a la distancia a la costa (a) y la profundidad de la estación hidrográfica (b).

No obstante, se observó una interacción entre la densidad de larvas de acuerdo a su etapa de desarrollo y su abundancia con el estrato de profundidad ($F(8, 530) = 3.89, p = 0.00$). En la Figura 41 se puede apreciar que los estadios tempranos e intermedios presentan una mayor densidad en los estratos superiores, mientras que los estadios tardíos se encontraron con baja densidad de magnitud similar entre los diferentes niveles.

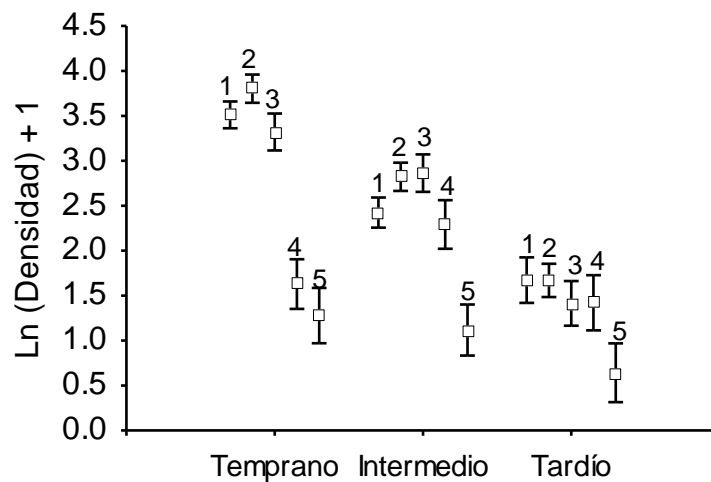


Figura 41. Densidad de larvas de estomatópodos por etapa de desarrollo en el perfil vertical (b, niveles señalados con un número superior). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%..

5.7 Distribución asociada a parámetros ambientales

En todas las estaciones del año la densidad de larvas de estomatópodos se correlacionó positivamente con los valores de temperatura y salinidad ($r=0.51$ y $r=0.17$, respectivamente), y negativamente con sigma-t ($r=-0.30$, Figura 42).

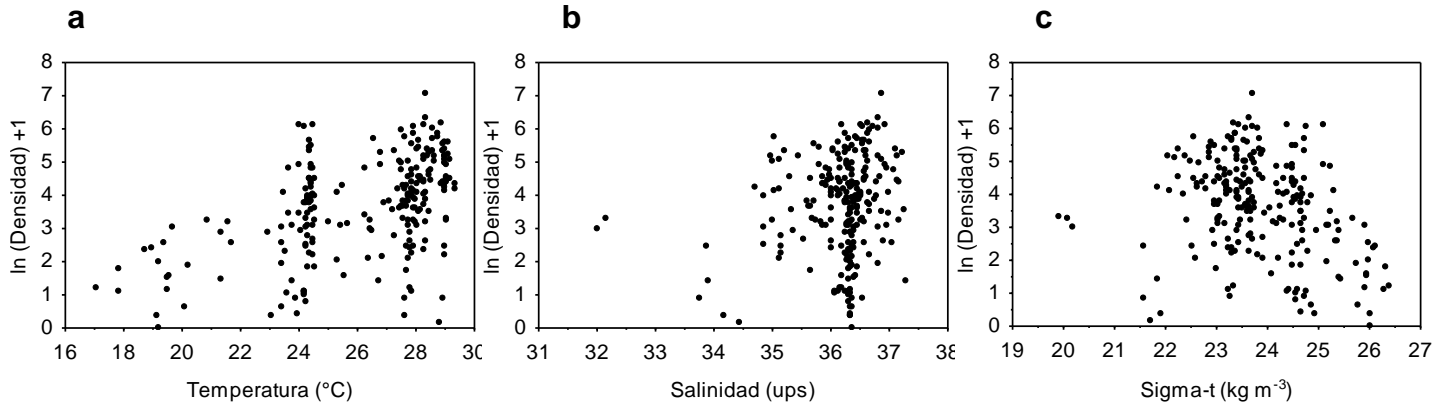


Figura 42. Distribución de la densidad de larvas respecto a temperatura (a), salinidad (b) y sigma-t (c).

La correlación entre parámetros ambientales y densidad total de también se analizó por estación del año (Tabla 3). La temperatura vs densidad de larvas en cada estación del año fue positiva y de magnitud similar ($p<0.05$). En el caso de sigma-t vs densidad de larvas durante verano y primavera se presentó una correlación negativa, aunque no fue estadísticamente significativa en otoño e invierno. Y para la salinidad no se encontraron correlaciones estadísticamente significativas por estación del año.

Por otro lado, en la Figura 43 se muestra el histograma de frecuencias de muestras y la densidad relativa acumulada en las que se registró la temperatura (a), salinidad (b) o sigma-t (c) a determinados intervalos. Se puede observar que para el intervalo de temperatura de 28 a 28.49 °C se registró una mayor densidad de larvas acumulada, a pesar de ser un intervalo con pocas muestras recolectadas. Caso contrario se observó para la salinidad entre 36.2 a 36.39 ups, en donde se registró relativamente poca

Tabla 3. Coeficiente de correlación de Spearman y significancia estadística para el análisis de la totalidad de datos y por estación del año

	N	<i>r</i>	<i>p</i>	
Total				
Densidad & Salinidad	235	0.17	0.00	*
Densidad & Temperatura	235	0.51	0.00	*
Densidad & Sigma-t	234	-0.30	0.00	*
Verano				
Densidad & Salinidad	55	0.01	0.89	
Densidad & Temperatura	55	0.50	0.00	*
Densidad & Sigma-t	54	-0.46	0.00	*
Otoño				
Densidad & Salinidad	58	0.09	0.49	
Densidad & Temperatura	58	0.21	0.11	
Densidad & Sigma-t	58	-0.01	0.95	
Invierno				
Densidad & Salinidad	63	0.18	0.15	
Densidad & Temperatura	63	0.44	0.00	*
Densidad & Sigma-t	63	-0.13	0.32	
Primavera				
Densidad & Salinidad	59	0.19	0.16	
Densidad & Temperatura	59	0.45	0.00	*
Densidad & Sigma-t	59	-0.42	0.00	*

abundancia de larvas, a pesar de ser un intervalo bien representado en las muestras obtenidas. Finalmente, en el caso de Sigma-t se observa un cambio afín entre la frecuencia de muestras y la abundancia de larvas en términos de densidad relativa acumulada para dichos intervalos

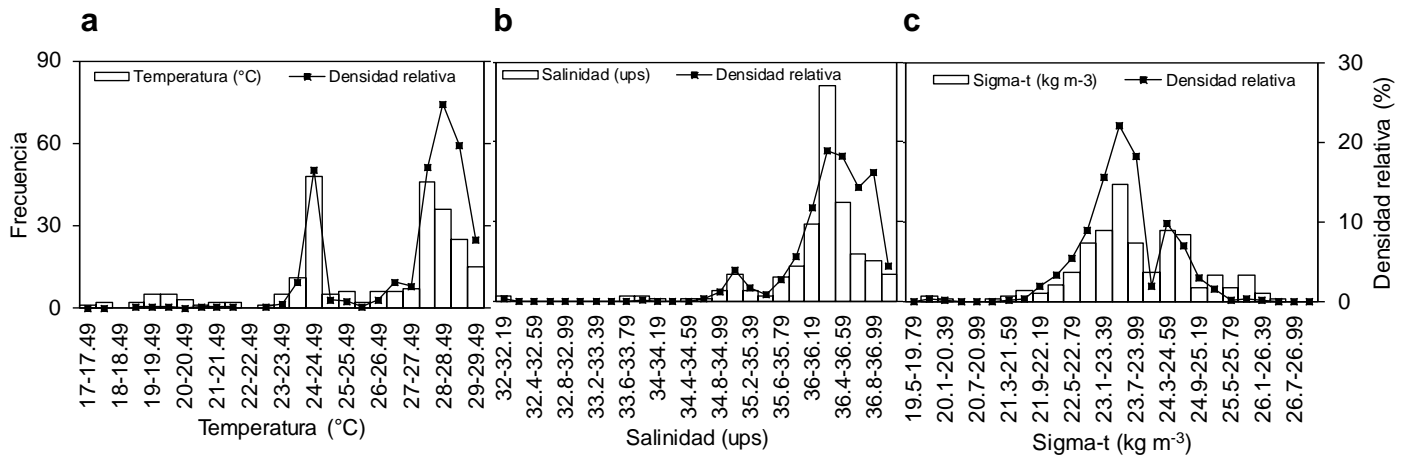


Figura 43. Frecuencia de muestras en los intervalos de temperatura (a), salinidad (b) y densidad (c), así como la densidad relativa de larvas de estomatópodos asociada a dichas muestras

6. Discusión

Las larvas de estomatópodos en la Bahía de Campeche han sido poco estudiadas en términos de su desarrollo, composición, distribución y abundancia. En el sector sur del Golfo de México se han reportado 34 especies de estomatópodos adultos (Reaka *et al.*, 2009), mientras que en este trabajo se describen las características de 26 tipos de larvas. Estos registros son un menor número que los taxones reportados en el litoral mexicano del Golfo de México, sin embargo, la identidad de un importante número de larvas aquí incluidas está aún por resolver.

La densidad total de larvas de estomatópodos es baja comparada con otros elementos del mesozooplankton (Koettker y Freire, 2006), sin embargo, junto a las larvas de decápodos, pueden constituir una importante porción de la fauna temporal de crustáceos planctónicos (Brandaño *et al.*, 2015). En otros sitios del mundo, la abundancia máxima de larvas de estomatópodos reportada sobre la plataforma continental es de 19 ind /m³ (Yoshinaga *et al.*, 2010), un valor que está muy por arriba de lo registrado en este estudio. A pesar de las diferencias en el muestreo, ya sea por el ambiente, tipo de red o por luz de malla, los estudios que reportan la abundancia de larvas de estomatópodos proporcionan un marco de referencia de la densidad de estos organismos, cuyo valor en general oscila entre 0.27 y 3.46 ind / m³ (Jivaluk, 2000; Koettker y Freire, 2006; Álvarez-Cadena *et al.*, 2007; Tang, 2009; Espinal-García *et al.*, 2012; Hernández-Ávila y Gómez, 2014; Brandaño *et al.*, 2015). Pese a estas diferencias, la densidad de larvas encontradas en la Bahía de Campeche, de 1994 a 1995 de 0.27 ind /100 m³, es similar a la reportada en el estado de Quintana Roo (Álvarez-Cadena *et al.*, 2007).

En principio, las fluctuaciones temporales de la abundancia de larvas de estomatópodos en el ambiente pelágico podrían responder a los cambios de temperatura. Durante este estudio, los valores de la temperatura superficial se encontraron dentro de los rangos normales (entre 24 a 29 °C; Villalobos y Zamora, 1975; Padilla-Pilotze *et al.*, 1986), con una disminución de la temperatura en invierno (máximo de 24.52 °C), y valores por arriba de 26.5° C en otoño, verano y primavera. Como se ha señalado en otros trabajos

(Morgan, 1980; Hamano *et al.*, 1995; Maynou *et al.*, 2004; Kodama *et al.*, 2006; Kawamura *et al.*, 1997; Tang, 2009; Brandañ, 2010; Santos *et al.*, 2012; López y Jaimes, 2014) la temperatura cálida del agua podría favorecer una mayor abundancia de larvas en primavera y verano. Esto se ve reforzado por el hecho de que se observó una preferencia de los organismos por asociarse con aguas cálidas (entre 24 a 24.49 y de 27.5 a 29.5 °C; Figura 43a). Un fenómeno similar se presentó en el Golfo de Cádiz, donde las larvas de *Squilla mantis* se encontraron en las temperaturas más cálidas entre 24 °C y 26 °C (Vila *et al.*, 2013). En otros trabajos se ha explicado la presencia de larvas de estomatópodos debido a la salinidad (Pacífico Colombiano: López y Jaimes, 2014), sin embargo, esta relación no fue reforzada en este trabajo.

En la Bahía de Campeche la distribución horizontal de la temperatura tiende a tener valores bajos hacia la costa y altos mar adentro, especialmente en la temporada de lluvias debido al ingreso de aguas continentales (Signoret *et al.*, 2006). En general, las larvas de estomatópodos no mostraron un patrón de distribución espacial definido, no obstante, la abundancia de *Lysiosquilloidea* spp. y *Squilla empusa* presentó una relación directa con la distancia a la costa en el transecto III (frente a Boca del Carmen) durante el verano y la primavera (Figura 14 y Figura 22). La presencia de larvas de estomatópodos en zonas cercanas a la Laguna de Términos puede ser atribuida a la alta productividad costera, como se ha argumentado en otros estudios con dichos organismos (Atlántico Suroeste: Brandañ *et al.*, 2015; Golfo de Cádiz: Vila *et al.*, 2013), y con la biomasa zooplanctónica en la Bahía de Campeche (Salas de León *et al.*, 1998).

En el plano vertical se presentó una estratificación vertical en verano, otoño y primavera, con una disminución marcada de la temperatura a partir del nivel 3 (> 18 m). Las larvas de estomatópodos también mostraron altas densidades en los estratos someros (Nivel 1 a 3), especialmente en las estaciones del año con mayor temperatura superficial en la Bahía de Campeche (verano y primavera). Yoshinaga *et al.* (2010) asociaron la mayor abundancia de larvas de estomatópodos en los primeros 20 m de profundidad con alta concentración de clorofila-a. Las condiciones diferenciales en la estratificación vertical de la columna de agua en temperatura o salinidad, podrían explicar la concentración de estos organismos en los primeros niveles de profundidad

en verano y primavera (Figura 38). Mientras, en invierno y otoño, la homogeneidad de la temperatura en el perfil vertical debido al desplazamiento de la termoclina por efecto de la descarga de aguas continentales (Salas de León *et al.*, 1998), podría definir la distribución homogénea de larvas a lo largo de la columna de agua.

Adicionalmente, se debe considerar la dinámica oceánica de la región, pues se encuentra dominada por la presencia de un giro ciclónico estacional que permite la separación de las comunidades con afinidades neríticas y oceánicas durante el verano (Salas de León *et al.*, 1998; Espinoza-Fuentes y Flores-Coto, 2004). Aunque no hubo una zonación de las larvas de estomatópodos, es posible que exista una diferenciación de la comunidad en la región, pues hubo morfotipos que solamente aparecieron en estaciones profundas alejadas de la costa y otros únicamente en estaciones costeras. Cabe señalar que a esta circulación ciclónica, también se le atribuye la relación entre la dispersión de las larvas y la distribución de las zonas de reproducción de los organismos adultos (Gómez-Ponce y Gracia, 2003).

Otros factores intrínsecos de los organismos (Queiroga y Blanton, 2005) intervienen en los procesos de distribución del zooplancton. Por ejemplo, sus migraciones nictemerales (Miller y Morgan, 2013a), ontogenéticas (Morgan y Fisher, 2010; Nickols *et al.*, 2013), temporada reproductiva de los organismos adultos (Gómez-Ponce y Gracia, 2003; Kodama *et al.*, 2004), tiempo de desarrollo larvario (Greenwood y Williams, 1984; Williams *et al.*, 1985), e incluso rasgos conductuales que favorecen su retención en zonas costeras (Morgan *et al.*, 2009; Miller y Morgan, 2013b).

Díaz-Cabrera *et al.*, (2012) encontraron que la estructura espacial de larvas tipo alima podría estar acoplada a la distribución de la riqueza y abundancia de los organismos adultos. Aunque los patrones de reproducción estacional de la mayoría de los estomatópodos son poco conocidos en la Bahía de Campeche, es posible que también exista una estructura espacial asociada a la distribución de los ejemplares adultos. Por ejemplo, la presencia constante de larvas *Squilla empusa* en las cuatro estaciones del año, con mayor densidad en verano y primavera (Figura 22), también se ha reportado para los organismos adultos en la Bahía de Campeche (Vázquez-Bader y Gracia, 1994;

Cauich, 2010; Ruiz *et al.*, 2013). Cabe señalar que en Chesapeake Bay, las larvas de *Squilla empusa* completan su desarrollo en verano (Morgan, 1980).

Por otro lado, diferentes autores destacan que las especies de larvas de estomatópodos difieren tanto en la extensión de su permanencia, como en sus periodos de mayor abundancia (Özel y Koray, 1983). En los estomatópodos existe una gran variación en la longitud del periodo larvario (Greenwood y Williams, 1984), y ésta longitud podría ser un indicador del potencial de dispersión de las especies (Reaka y Manning, 1987). A consecuencia del tiempo de permanencia en el ambiente pelágico y la temporada reproductiva de las especies, se puede explicar el cambio en la composición taxonómica que se encontró en este estudio respecto a los taxones no dominantes (Figura 8). Por ejemplo, las larvas lisiosquílidas tienden a aparecer solamente en verano y otoño (*Lysiosquilloidea* spp., Figura 14; *Lysiosquilla* sp. 1, Figura 15; *Lysiosquilla* 2, Figura 16; *Nannosquillidae* sp., Figura 18), mientras que las de gonodactílicos aunque aparecen todo el año, su mayor proporción se encuentra en otoño e invierno (*Gonodactyloidea* sp. 1, Figura 9; *Gonodactyloidea* sp. 2, Figura 10; *Pseudosquilla* sp., Figura 13). Asimismo, una proporción considerable de larvas de la familia Squilloidea tiende a estar en mayor abundancia en otoño, invierno o primavera, aunque están presentes durante todo el año (Figura 8c).

Algunos autores han sugerido que las larvas de estomatópodos presentan migración nictemeral (Reaka, 1987), cuya consecuencia sería la mayor captura de organismos por las noches en los estratos someros, así como consecuencias en la dispersión horizontal de los organismos (Schram *et al.*, 2013). En este sentido, Yoshinaga *et al.*, (2010) observaron que las larvas de especies estuarinas y costeras de decápodos y estomatópodos, exhiben un comportamiento de migración vertical a fin de evitar el transporte fuera de la costa. En este trabajo las muestras fueron colectadas indistintamente a lo largo del día, sin encontrar una diferencia entre las capturas nocturnas y diurnas.

En términos de la migración ontogenética, en las larvas de estomatópodos no se han descrito indicios de este comportamiento, aun cuando se ha reportado una mayor abundancia de los estadios tempranos de desarrollo en los estratos más someros (Özel

y Koray, 1983), y de estadios más avanzados en los arrastres cercanos al fondo (Ohtomi *et al.*, 2005). En este trabajo también se encontraron en mayor proporción las larvas en estadios tempranos en los niveles 1 y 2 de profundidad. Mientras que, contrario a las observaciones de Ohtomi *et al.* (2005), los registros de postlarvas de *Squilla empusa* (n=8) aparecieron únicamente en nivel 1 de profundidad en verano, aunque la estación hidrográfica de colecta (Est. 6) se ubicó sobre aguas poco profundas cercanas a la costa. En cuanto a la predominancia de *Lysiosquilloidea* spp., que corresponde a sus primeros estadios de desarrollo, también ha sido reportada en la plataforma continental de Brasil (Brandañ *et al.*, 2015). Por último, pese a la carencia de descripciones del desarrollo ontológico de larvas, su clasificación respecto a las etapas de desarrollo temprano, medio y tardío de Tang (2009), mostró una utilidad para identificar la distribución ontogenética de las larvas en la columna de agua.

Finalmente, en este trabajo se encontraron diferentes patrones de distribución espacio-temporal en las larvas de estomatópodos, incluyendo su relación con las variables ambientales en la porción sur del Golfo de México.

7. Conclusiones

- Se recolectaron 13,053 larvas de estomatópodos agrupadas en 26 taxones de las superfamilias Gonodacyloidea, Squilloidea y Lysiosquilloidea.
- La composición taxonómica mostró signos de cambios estacionales, probablemente asociados a la reproducción de los organismos adultos.
- *Squilla empusa* fue el taxón dominante con una prevalencia en las cuatro estaciones del año, pero con mayor abundancia en verano y primavera.
- Las larvas de Lysiosquilloidea spp., que son estadios tempranos de desarrollo, estuvieron presentes en gran cantidad en verano y primavera, y casi ausentes en otoño e invierno.
- La densidad total de larvas de estomatópodos fue de 27.01 ind /100 m³, una magnitud comparable a la encontrada en el litoral del Mar Caribe mexicano.
- En la Bahía de Campeche la abundancia de larvas de estomatópodos mostró una mayor presencia durante las estaciones cálidas: verano y primavera.
- La distribución horizontal de larvas de estomatópodos no mostró un patrón de distribución definido, sin embargo, la productividad primaria costera frente a la Laguna de Términos podría favorecer la abundancia de Lysiosquilloidea spp. y *Squilla empusa*.
- La distribución vertical de larvas se concentró en los niveles superficiales en verano y primavera, sin embargo, esta concentración no fue evidente en otoño e invierno. Estos resultados se asociaron a la estratificación termal predominante en dichas estaciones.

- Se encontró una correlación entre la abundancia de larvas de estomatópodos y la temperatura del agua, mientras que la correlación fue más débil para la salinidad y sigma-t.
- El análisis de la distribución de larvas respecto a la etapa de desarrollo indicó un aporte continuo de larvas a lo largo del año, principalmente en verano. Además, la distribución vertical mostró una prevalencia de los estadios tempranos en los estratos someros, y no así para los intermedios o tardíos.

Literatura citada

- Ahyong, S. T. 2004. *Stomatopoda - mantis shrimps* (517-548 p.). In: G. Poore (Ed.) *Marine Decapod Crustacea of Southern Australia*. CSIRO Publishing, Collingwood. 574 p.
- Ahyong, S.T.; J.T. Haug y C. Haug. 2014. *Stomatopoda* (185–189 p). In: J.W. Martin; J. Olesen y J.T. Høeg (Eds.) *Atlas of Crustacean Larvae*. The Johns Hopkins, University Press, Baltimore. 384 p.
- Alatorre, M. A.; F. Ruiz y D. A. Salas de León. 1989. *Efectos del paso de frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche*. In: J. González, F. Medina, M. Romo y M. Martínez (Eds.) *Memoria Reunión Anual, 1987*. México: Unión Geofísica Mexicana. pp. 186-193.
- Álvarez-Cadena, J. N.; U. Ordóñez-López; D. Valdés-Lozano; A. R. Almaral-Mendivil y A. Uicab-Sabido. 2007. Estudio anual del zooplancton: composición, abundancia, biomasa e hidrología del norte de Quintana Roo, Mar Caribe de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2): 421-430.
- Brandão, M. C. 2010. *Variação espaço-temporal das larvas de Decapoda do Arquipélago de São Pedro e São Paulo*. Tesis de maestría. Universidade Federal De Santa Catarina, Florianópolis, SC. 121 p.
- Brandão, M. C., G. C. A. Eiras y F. A. Santarosa. 2015. Large-scale spatial variability of decapod and stomatopod larvae along the South Brazil Shelf. *Continental Shelf Research*, 107:11–23.
- Cauich, M. A. 2010. *Distribución y abundancia espacio temporal de Squilla empusa (Crustacea: Stomatopoda) en la región suroeste del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.

- Czitrom, S., F. Ruiz, M. Alatorre y A. Padilla 1986. *Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México*. In: J. Nihoul (Ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Amsterdam: Elsevier, Oceanography Series, 42. pp. 301-311.
- Díaz, G. A. y R. B. Manning. 1998. The last pelagic stage and juvenile of *Lysioquilla scabricauda* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Stomatopoda). *Bulletin of Marine Science*, 63 (2), 453-457.
- Díaz-Cabrera, E.; E. Hernández-Miranda; C. E. Hernández y R. A. Quiñones. 2012. Mesoscale β diversity and spatial nestedness of crustacean larvae in the coastal zone off central southern Chile: population and community implications. *ICES Journal of Marine Science*, 69 (3): 429–438.
- Dingle, H. y R. L. Caldwell. 1972. Reproductive and maternal behavior of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning (Crustacea:Stomatopoda). *The Biological Bulletin*, 142(3): 417-426.
- Espinal-García, P.; A. Giraldo; M. Londoño-Mesa y L. M. Mejía-Ladino. 2012. Variabilidad en la abundancia de larvas de crustáceos y poliquetos en Bahía Málaga, Pacífico Colombiano (Enero-Junio de 2010). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 41 (2): 355-373.
- 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.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 p.
- Gómez-Ponce, M. A. y A. Gracia, 2003. Distribution and abundance of larvae and adults of *Solenocera* (Decapoda, Solenoceridae) in the Southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana*, 76 (6): 681-698.

- Greenwood, J. y B. G. Williams. 1984. Larval and early post-larval stages in the abbreviated development of *Heterosquilla tricarinata* (Claus, 1871) (Crustacea, Stomatopoda). *Journal of Plankton Research*, 6(4): 615-635.
- Gutierrez-Estrada, M. y A. Galaviz-Solis. 1983. Morfología y sedimentos recientes de las lagunas El Carmen, Pajonal y La Machona, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 10(1): 249–270.
- Hamano, T.; T. Kikkawa; S. Ueno y K. I. Hayashi. 1995. Use of larval size, instead of larval stage, to study the ecology of a stomatopod crustacean *Oratosquilla oratoria*. *Fisheries Science*, 61(1): 165-166.
- Haug, C.; S. T. Ahyong; J. H. Wiethase; J. Olesen y J. T. Haug. 2016. Extreme morphologies of mantis shrimp larvae. *Nauplius* 24: e2016020.
- Hernández-Ávila, I. y G. A. Gómez. 2014. Patrones de abundancia y composición del zooplancton costero a varias escalas temporales en un ciclo de surgencia estacional en la Isla de Margarita, Venezuela. *Interciencia*, 39 (2): 122-128.
- Jivaluk, J. 2000. Composition, abundance and distribution of zooplankton in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters (77-93 p.). In: Southeast Asian Fisheries Development Center, *Proceedings of the SEAFDEC Seminar on Fishery Resources in the South China Sea, Area IV: Vietnamese Waters*. Bangkok. 434 p.
- Kawamura, Y.; T. Hamano y T. Kagawa. 1997. Distribution of larvae and juveniles of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda) in the sea of Hiuchi-Nada, Japan. *Crustacean research*, 26: 75-82.
- Kodama, K.; T. Shimizu; T. Yamakawa y I. Aoki. 2004. Reproductive biology of the female Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda) in relation to changes in the seasonal pattern of larval occurrence in Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Science*, 70 (5): 734-745.

- Kodama, K.; T. Horiguchi; G. Kume; S. Nagayama; T. Shimizu; H. Shiraishi,; M. Morita y M. Shimizu. 2006. Effects of hypoxia on early life history of the stomatopod *Oratosquilla oratoria* in a coastal sea. *Marine Ecology Progress Series*, 324:197-206.
- Koettker, A. G. y A. S. Freire. 2006. Spatial and temporal distribution of decapod larvae in the subtropical waters of the Arvoredo archipelago, SC, Brazil. *Iheringia Série Zoologia*, 96 (1): 31-40.
- Koettker, A. G. 2008. *Composição, densidade e variação espaço-temporal de larvas de decápodes e estomatópodes do Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil*. Tesis de maestría. University of São Paulo, São Paulo, 129 p.
- López, R. H. y J. C. Jaimes. 2014. Aspectos de la distribución larval de Stomatopoda (Crustacea) en aguas superficiales del Pacífico Colombiano. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 17(1): 227-236.
- Manning, R. B. y A. J. Jr. Provenzano. 1963. Studies on development of stomatopod Crustacea I. Early larval stages of *Gonodactylus oerstedii* Hansen. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 13: 467-487.
- Manning, R. B. 1991. *Stomatopod Crustacea collected by the Galathea Expedition, 1950-1952, with a list of Stomatopoda known from depths below 400 meters*. Smithsonian Contributions to Zoology, No. 521. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 18 p.
- Maynou, F.; P. Abelló y P. Sartor. 2004. A review of the fisheries biology of the mantis shrimp, *Squilla mantis* (L., 1758) (Stomatopoda, Squillidae) in the Mediterranean. *Crustaceana*, 77 (9): 1081-1099.
- Miller, S. H. y S. G. Morgan. 2013a. Interspecific differences in depth preference: regulation of larval transport in an upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 476: 301–306.

- Miller, S. H. y S. G. Morgan. 2013b. Phenotypic plasticity in larval swimming behavior in estuarine and coastal crab populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449: 45–50.
- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas de León 1990. Simulación de la circulación de la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*, 29(2): 101–111.
- Monreal-Gómez, M. A.; D. A. Salas de León; A. R. Padilla-Pilotze y M. A. Alatorre. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la Bahía de Campeche, México. *Ciencias Marinas*, 18: 115-133.
- Monreal-Gómez, M. A.; D. A. Salas de León y H. Velasco-Mendoza. 2004. *La Hidrodinámica del Golfo de México*. In: M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. México: Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. pp: 47-68.
- Morgan, S. G. y A. J. Jr. Provenzano. 1979. Development of pelagic larvae and post-larva of *Squilla empusa* (Crustacea, Stomatopoda), with an assessment of larval characters within the Squillidae. *Fishery Bulletin*, 77, 61–90.
- Morgan, S. G. 1980. Aspects of Larval Ecology of *Squilla empusa* (Crustacea, Stomatopoda) in Chesapeake Bay. *Fishery Bulletin*, 78 (3), 693-700.
- Morgan, S. G. y J. W. Goy. 1987. Reproduction and larval development of the mantis Shrimp *Gonodactylus bredini* (Crustacea: Stomatopoda) maintained in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*, 7 (4): 595-618.
- Morgan, S. G.; J. L. Fisher; A. J. Mace; L. Akins; A. M. Slaughter y S. M. Bollens. 2009. Cross-shelf distributions and recruitment of crab postlarvae in a region of strong upwelling. *Marine Ecology Progress Series*, 380: 173–185.
- Morgan S. G. y J. L. Fisher. 2010. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Marine Ecology Progress Series*, 404: 109–126.

- Moscatello, S. y G. Belmonte. 2006. A preliminary plan for the study of zooplankton in the Gulf of Vlorë (Albania). *Thalassia Salentina*, 29: 63–70.
- Nickols, K. J.; S. H. Miller; B. Gaylord; S.G. Morgan y J.L. Largier. 2013. Spatial differences in larval abundance within the coastal boundary layer impact supply to shoreline habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 494: 191–203.
- Ohtomi, J.; H. Kawazoe y T. Furota. 2005. Larval stage composition and morphological change during larval development of the Japanese mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda, Squillidae) in Tokyo Bay, Japan. *Crustaceana*, 78 (11): 1325-1337.
- Ordóñez, U.; M. Ornelas; R. A. Uicab y J. B. Escamilla. 2010. *Fauna zooplanctónica en el litoral yucateco* (150-153 p.). In: R. Durán y M. Méndez (Eds.). *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA, Mérida, Yuc. 496 p.
- Özel, I. y T. Koray. 1983. Meroplankton of Izmir Bay: Stomatopod Larvae. *Rapport Commission International pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, 28(9): 135-136.
- Padilla-Pilotze, A. R.; M. A. Alatorre; F. Ruíz y S. P. R. Czitrom. 1986. *Observaciones recientes de la estructura termohalina en el sur del Golfo de México* (434-440 p.). In: J. Urrutia-Fucugauchi (Ed.), *Unión Geofísica Mexicana Memorias de la Reunión Anual 1986*. México. 499 p.
- Pitts, P. A. 1999. Effects of summer upwelling on the abundance and vertical distribution of fish and crustacean larvae off central Florida's Atlantic coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 135-146.
- Queiroga, H. y J. Blanton. 2005. Interactions between behavior and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*, 47: 107-214.

- Reaka, M. L. 1987. Adult-juvenile interactions in benthic reef crustaceans. *Bulletin of Marine Science*, 41(2): 108-134.
- Reaka, M. L. y R. B. Manning. 1987. The significance of body size, dispersal potential, and habitat for rates of morphological evolution in stomatopod Crustacea. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 448: 1-46
- Reaka, M. L.; D. K. Camp; F. Álvarez; A. Gracia; M. Ortiz y A. R. Vázquez-Bader 2009. *Stomatopoda (Crustacea) of Gulf of México* (901-921 p). In: D. R. Felder (Ed.) *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota* - Vol. 1, Biodiversity. Texas A&M University, College Station. 1393 p.
- Ruiz, T.; A. R. Vázquez-Bader y A. Gracia. 2013. Asociaciones de megacrustáceos epibentónicos en la Sonda de Campeche, Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 280-290.
- 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(1) 87-93.
- Salas de León, D. A.; M. A. Monreal-Gómez; D. Salas-Monreal; G. Expósito-Díaz; M. L. Riverón-Enzastiga y F. Vázquez-Gutiérrez. 2007. Tidal Current Components in the Southern Bay of Campeche Gulf of Mexico. *Geofísica Internacional*, 46(2): 141-147.
- Santos, R.; C. A. Radford; J. Poupin; C. Brié; S. C. Mills; R. Galzin y D. Lecchini. 2012. Temporal patterns in the post-larval supply of two crustacean taxa in Rangiroa Atoll, French Polynesia. *Fisheries Science*, 78(1): 75–80.
- Schram, F. R.; S. T. Ahyong; S. N. Patek; P. A. Green; M. V. Rosario; M. J. Bok; T. W. Cronin; K. S. Mead; R. L. Caldwell; G. Scholtz; F. D. Feller y P. Abelló. 2013. *Subclass Hoplocarida Calman, 1904: Order Stomatopoda Latreille, 1817* (179-

355 p.). In: J. Forest (Ed.) *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea*, Vol. 4, Parte A. Brill, Netherlands. 508 p.

Signoret, M.; M. A. Monreal-Gómez; J. Aldeco y D. A. Salas de León. 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter, and chlorophyll-a fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69: 153-164.

Tang, W. K. 2009. *Distribution, seasonality and species identification of larval stomatopoda in Hong Kong waters*. Tesis doctoral. Hong Kong University, Pokfulam. 212 p.

Vázquez-Bader, A. R. y A. Gracia. 1994. *Macroinvertebrados bentónicos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México*. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 12. 113 p.

Vázquez de la Cerda, A. M. 1979. *Circulación del agua en el sureste del Golfo de México*. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía, México. 26 p.

Vidal, V. M. V.; F. V. Vidal; R. Morales; A. Hernández y J. M. Pérez-Molero. 1987. On the influence of cyclonic-anticyclonic ring interactions on the distribution of hydrographic properties in the Gulf of Mexico during the fall of 1986. *EOS, Transactions, American Geophysical Union*, 68 (44): 1-134.

Vila, Y.; I. Sobrino y M. Paz-Jiménez. 2013. Fishery and life history of spot-tail mantis shrimp, *Squilla mantis* (Crustacea: Stomatopoda), in the Gulf of Cadiz (eastern central Atlantic). *Scientia Marina*, 77(1): 137-148.

Villalobos A. y M. E. Zamora 1975. *Importancia biológica de la Bahía de Campeche (375-394)*. In: R. Pérez Rodríguez (Ed.) *Memorias del I Simposio Latinoamericano de Oceanografía Biológica*. Secretaria de Marina, México, 25–29 Noviembre 1974.

- Williams, B. G.; J. G. Greenwood y J. B. Jillett. 1985. Seasonality and Duration of the Developmental Stages of *Heterosquilla tricarinata* (Claus, 1871) (Crustacea: Stomatopoda) and the Replacement of the Larval Eye at Metamorphosis. *Bulletin of Marine Science*, 36(1): 104-114.
- Yañez-Arancibia, A. P. y P. Sánchez-Gil. 1983. *Environmental behavior of Campeche Sound ecological system off Términos Lagoon, México: preliminary results*. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 10 (1): 117-136.
- Yañez-Arancibia, A. P. y J. W. Day. 2004. Environmental sub-regions in the Gulf of Mexico coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool. *Ocean & Coastal Management*, 47: 727-757.
- Yoshinaga M. Y.; P. Y. G. Sumida; I. C. A. Silveira; A. M. Ciotti; S. A. Gaeta; L. F. C. M. Pacheco y A. G. Koettker. 2010. Vertical distribution of benthic invertebrate larvae during an upwelling event along a transect off the tropical Brazilian continental margin. *Journal of Marine Systems*, 79: 124–133.

ANEXO I

Composición taxonómica, abundancia, frecuencia e índice de valor de importancia de los taxones de larvas de estomatópodos en el Sur de la Bahía de Campeche

	Abundancia	Frecuencia	IVI
Gonodactyloidea			
Gonodactyloidea sp. 1	218	64	7.65
Gonodactyloidea sp. 2	6	5	0.51
Gonodactyloidea sp. 4	2	2	0.2
<i>Neogonodactylus</i> sp.	3	3	0.3
<i>Pseudosquilla</i> sp.	121	42	4.85
Lysiosquilloidea			
Lysiosquilloidea spp.	2423	86	26.6
<i>Lysiosquilla</i> sp. 1	209	27	4.12
<i>Lysiosquilla</i> sp. 2	313	26	4.83
<i>Lysiosquilla</i> sp. 3	1	1	0.1
Nannosquillidae sp.	331	63	8.42
Squilloidea			
<i>Alima</i> sp.	238	61	7.52
<i>Alima neptuni</i>	10	9	0.91
<i>Meiosquilla</i> sp.	3	1	0.11
<i>Squilla empusa</i>	5043	199	57.25
<i>Squilla edentata</i>	6	1	0.13
Squillidae sp. 1	720	85	13.46
Squillidae sp. 2	158	51	5.98
Squillidae sp. 3	2528	159	34.24
Squillidae sp. 4	305	68	8.69
Squillidae sp. 5	82	19	2.4
Squillidae sp. 6	178	42	5.29
Squillidae sp. 7	24	16	1.68
Squillidae sp. 8	38	6	0.85
Squillidae sp. 9	47	24	2.6
Squillidae sp. 10	43	6	0.89
Squillidae sp. 11	3	3	0.3

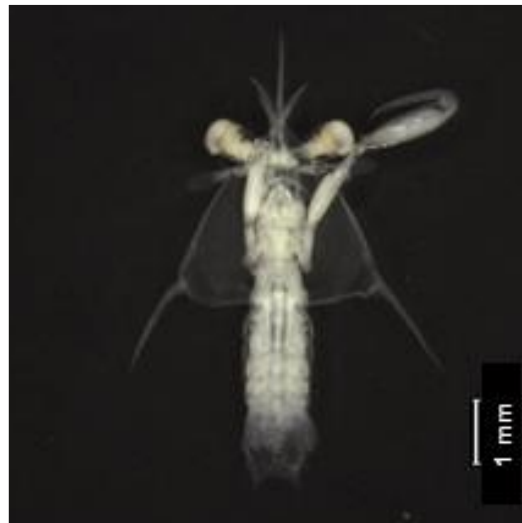
Morfotipos de larvas de estomatópodos y abundancia temporal respecto a estadios de desarrollo

Superfamilia Gonodactyloidea

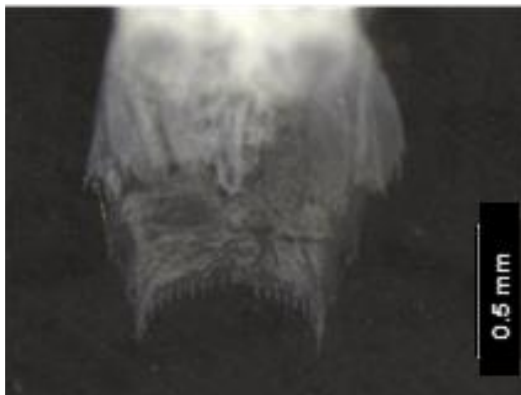
Gonodactyloidea sp. 1
Vista lateral



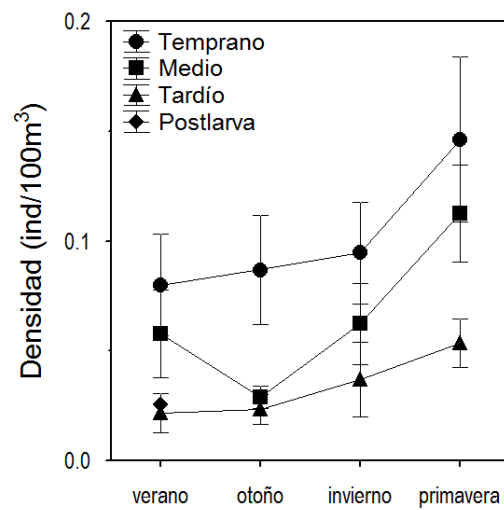
Vista ventral



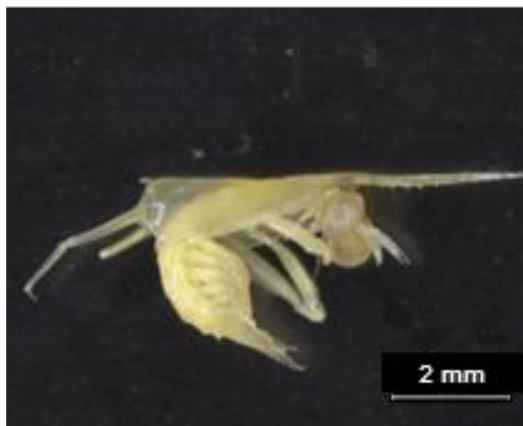
Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



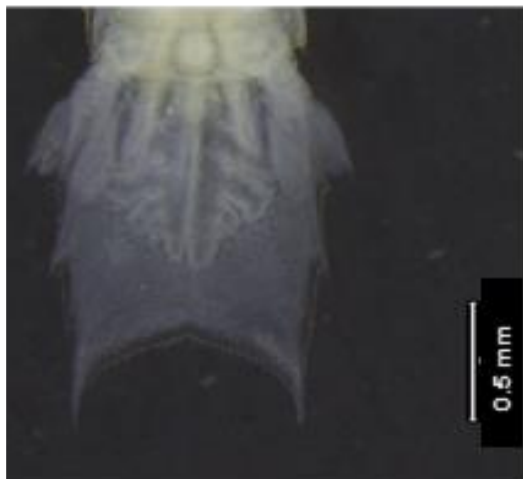
Gonodactyloidea sp. 2
Vista lateral



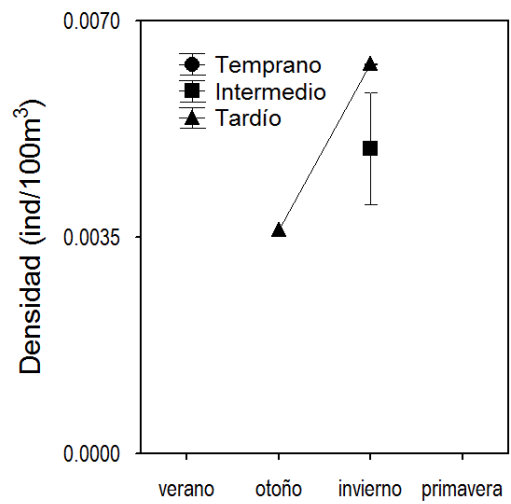
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



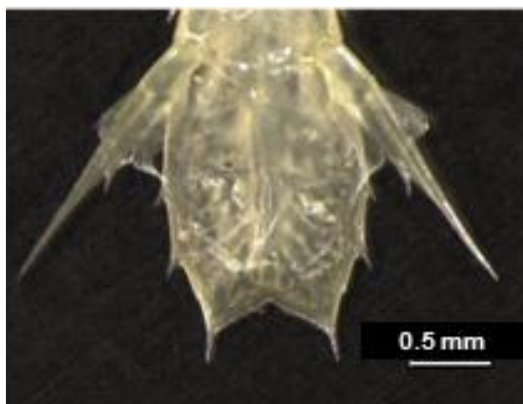
Gonodactyloidea sp. 4
Vista lateral



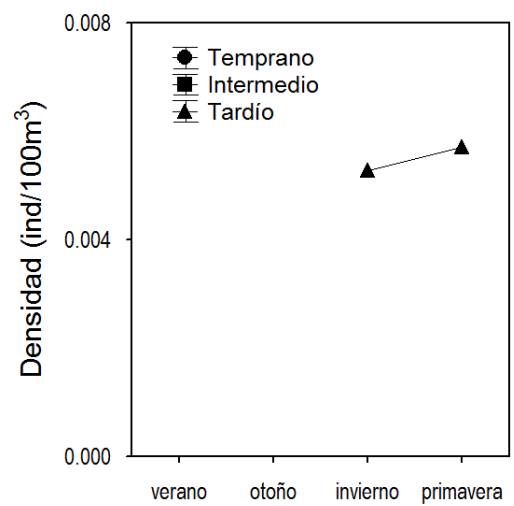
Vista ventral



Telson

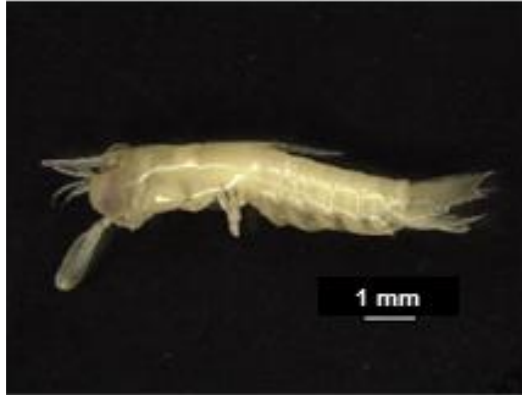


Abundancia por estadio de desarrollo



***Neogonodactylus* sp.**

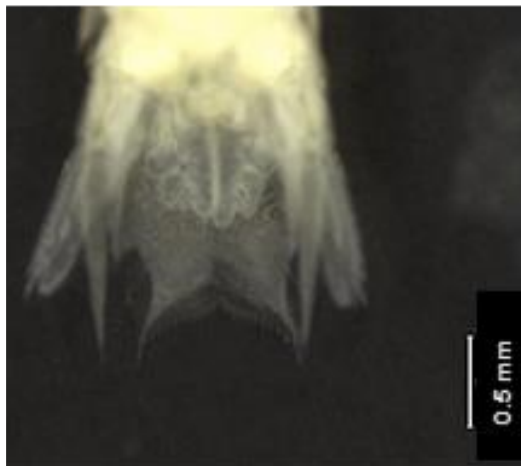
Vista lateral



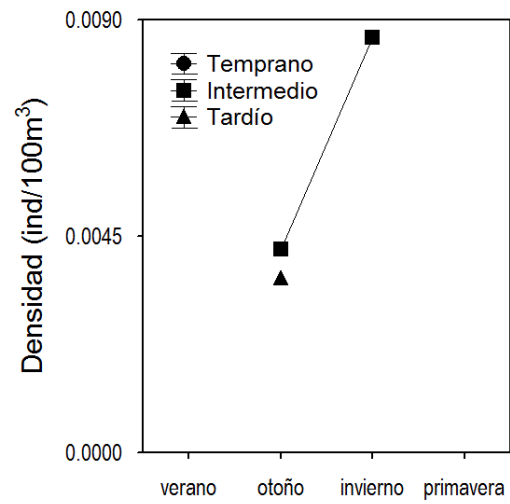
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



***Pseudosquilla* sp.**

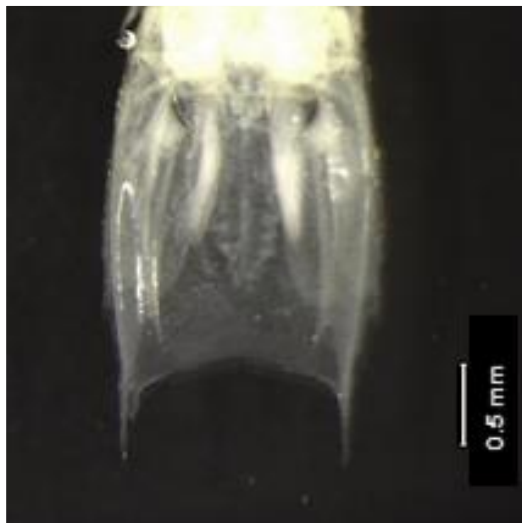
Vista lateral



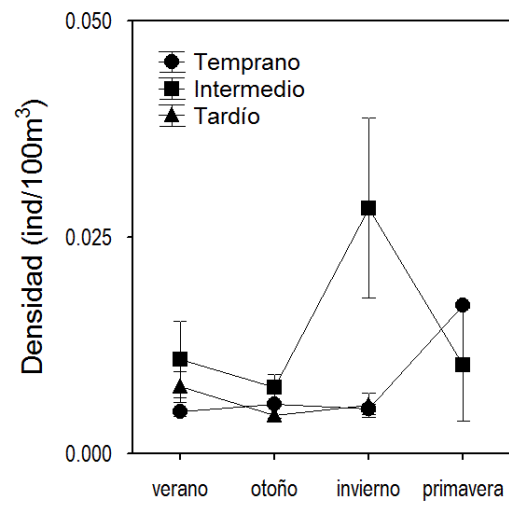
Vista ventral



Telson



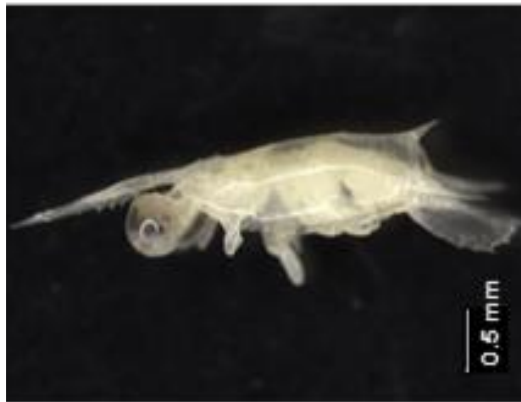
Abundancia por estadio de desarrollo



Superfamilia Lysiosquilloidea

Lysiosquilloidea spp.

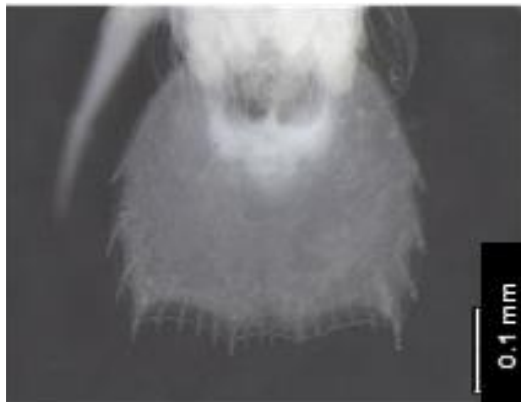
Vista lateral



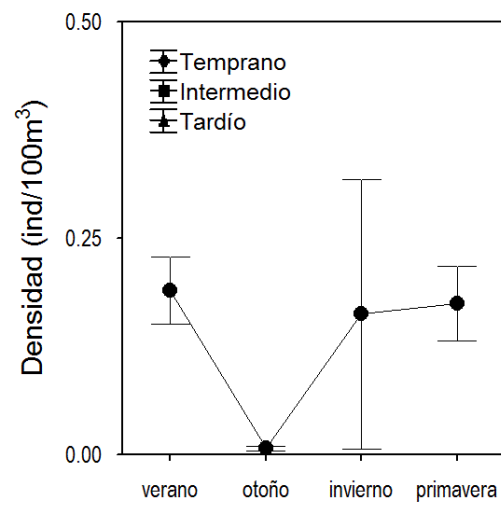
Vista ventral



Telson

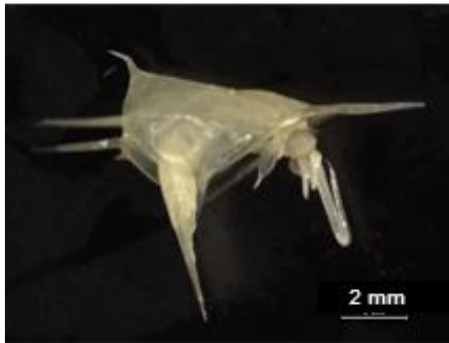


Abundancia por estadio de desarrollo



***Lysiosquilla* sp. 1**

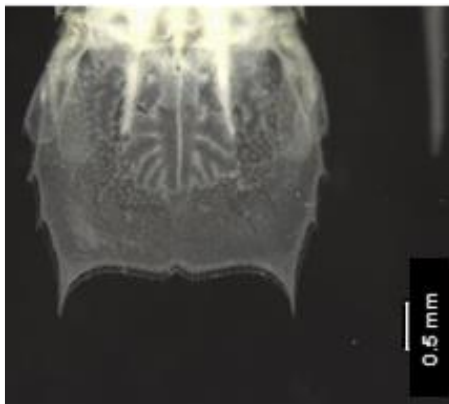
Vista lateral



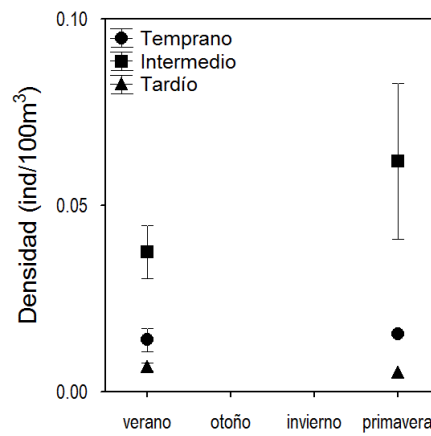
Vista ventral



Telson

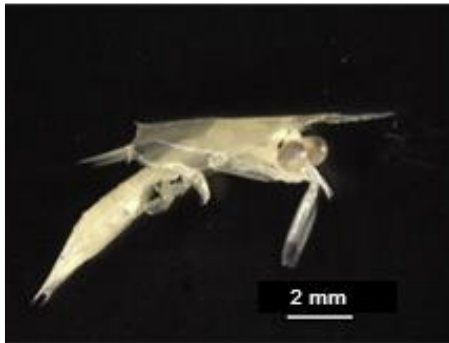


Abundancia por estadio de desarrollo



Lysiosquilla sp. 2

Vista lateral



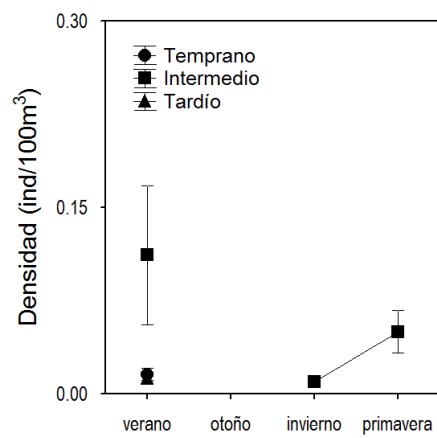
Vista ventral



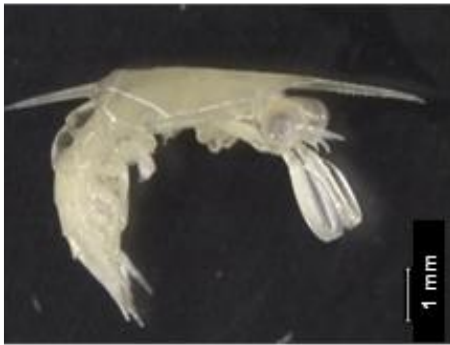
Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



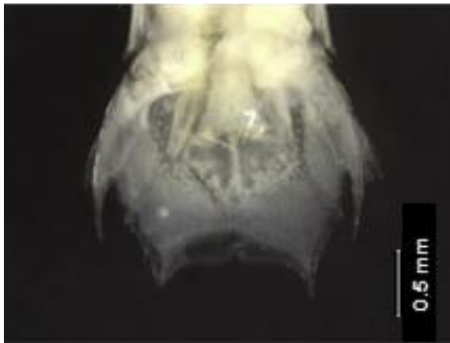
***Lysiosquilla* sp. 3**
Vista lateral



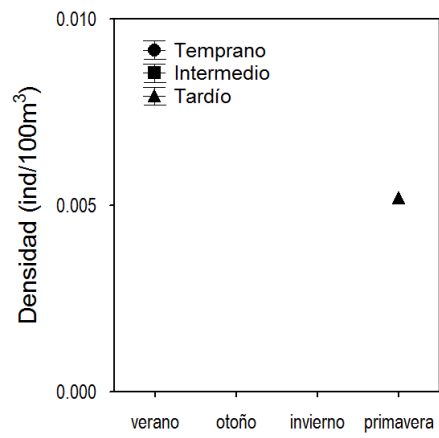
Vista ventral



Telson

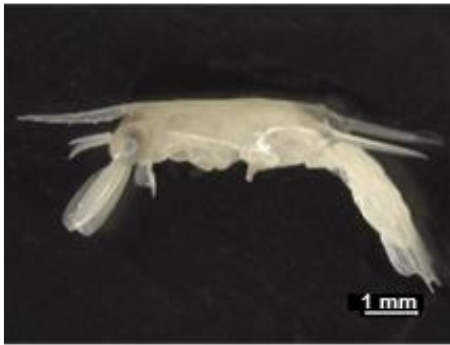


Abundancia por estadio de desarrollo



Nannosquillidae sp.

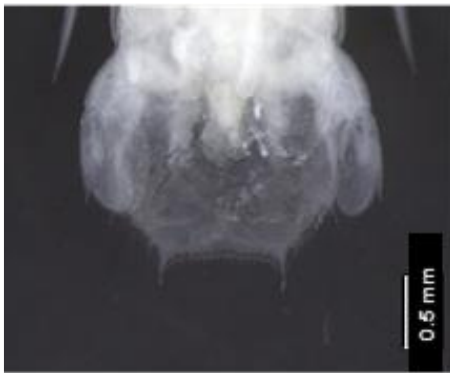
Vista lateral



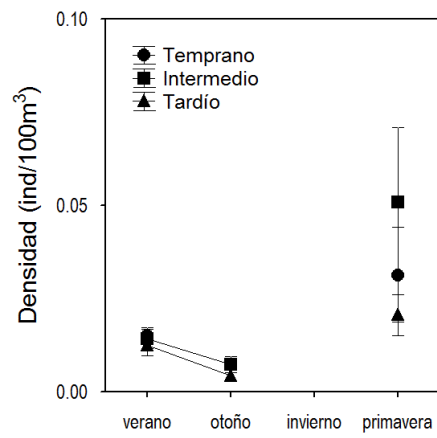
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



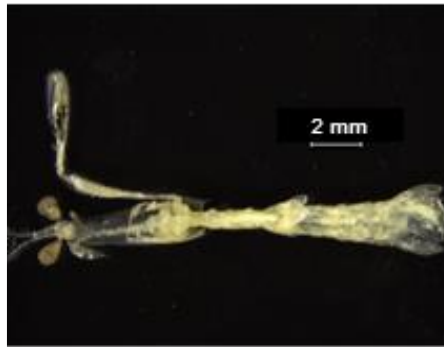
Superfamilia Squilloidea

Alima sp.

Vista lateral



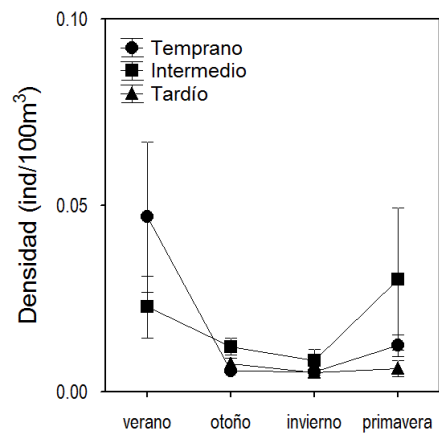
Vista ventral



Telson

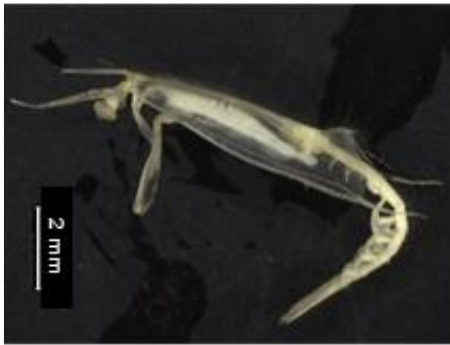


Abundancia por estadio de desarrollo



Alima neptuni

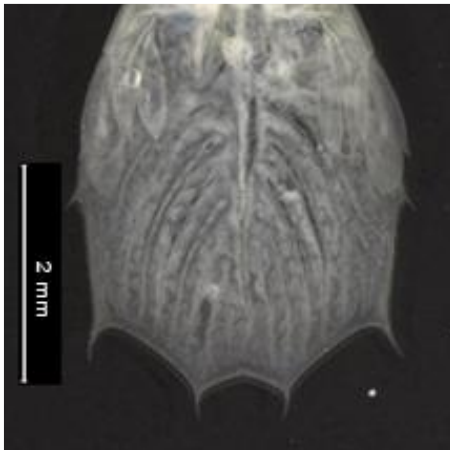
Vista lateral



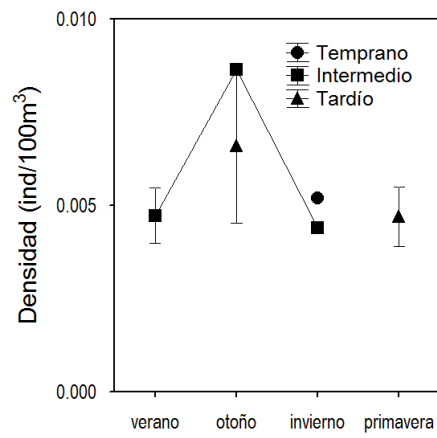
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



***Meiosquilla* sp.**

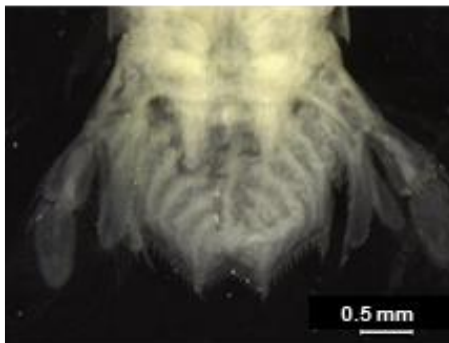
Vista lateral



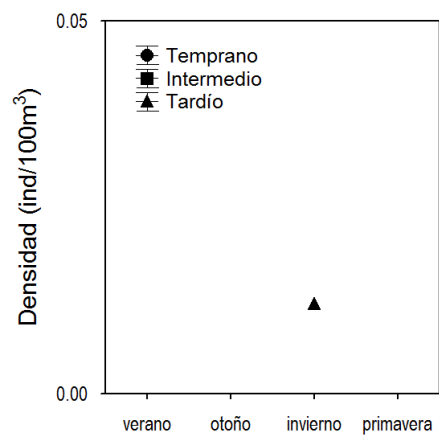
Vista ventral



Telson

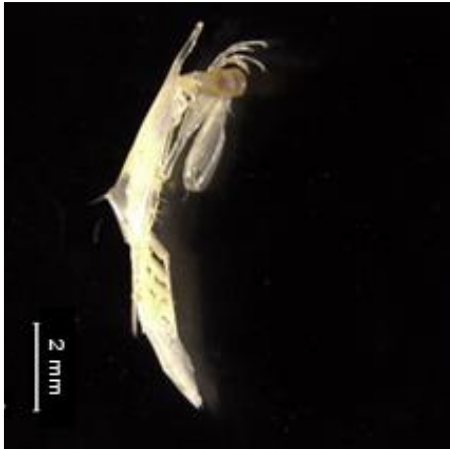


Abundancia por estadio de desarrollo



Squilla empusa

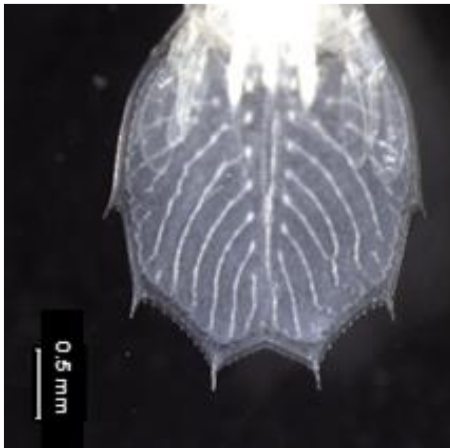
Vista lateral



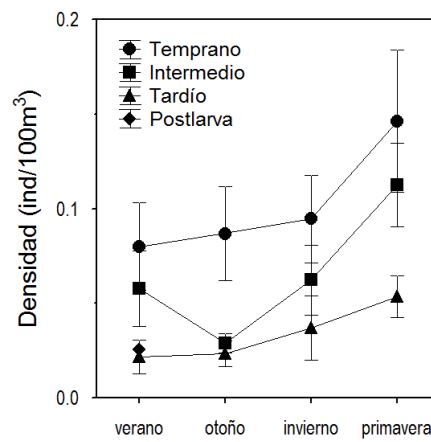
Vista ventral



Telson

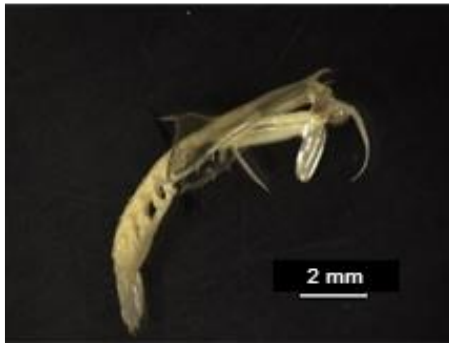


Abundancia por estadio de desarrollo



Squilla edentata

Vista lateral



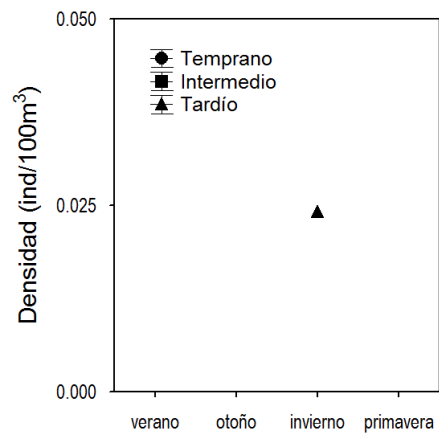
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 1

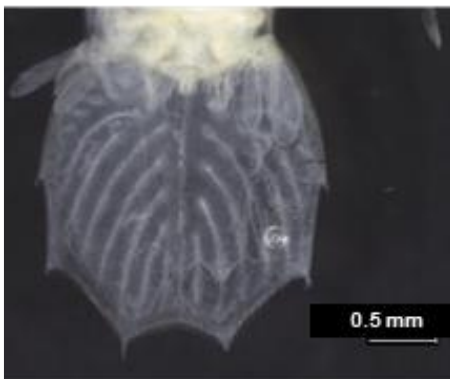
Vista lateral



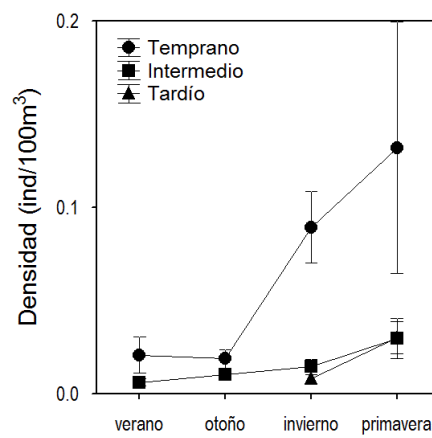
Vista ventral



Telson

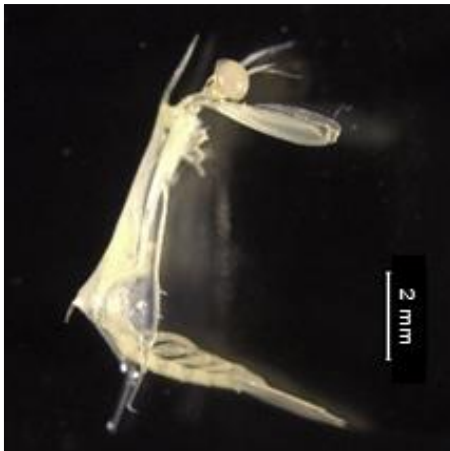


Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 2

Vista lateral



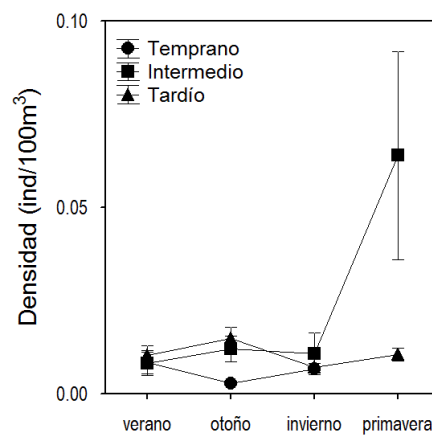
Vista ventral



Telson

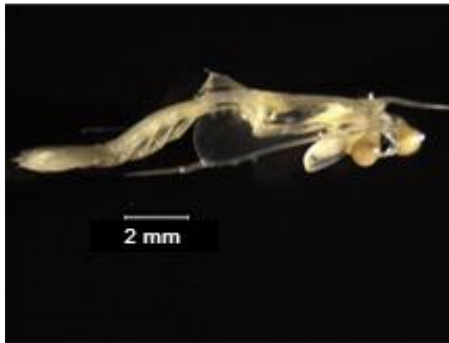


Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 3

Vista lateral



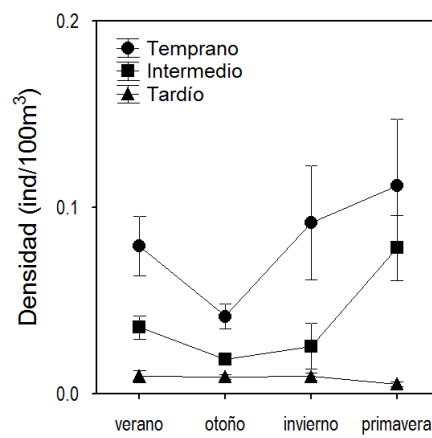
Vista ventral



Telson

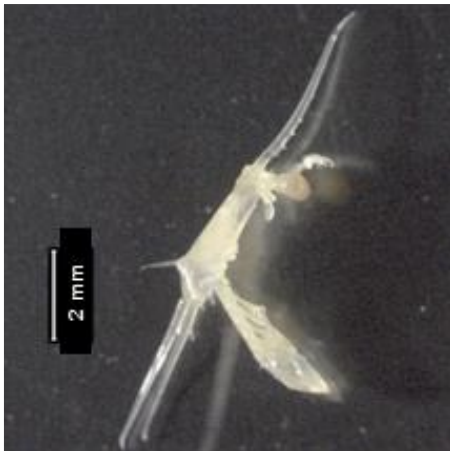


Abundancia por estadio de desarrollo

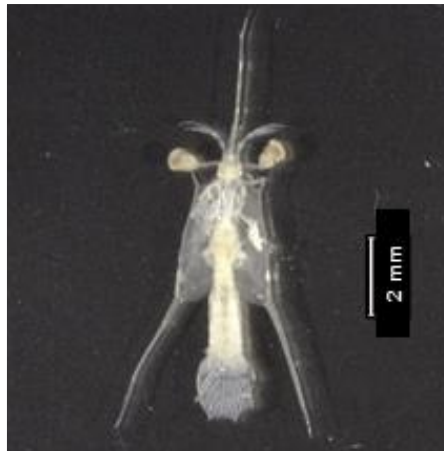


Squillidae sp. 4

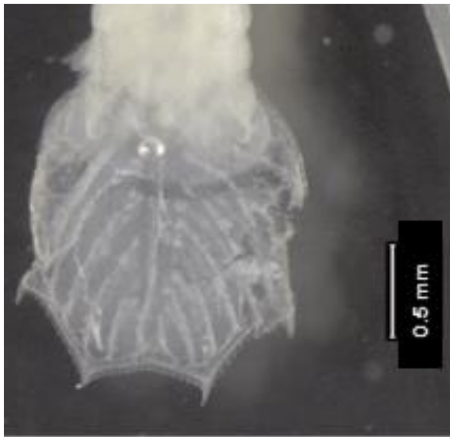
Vista lateral



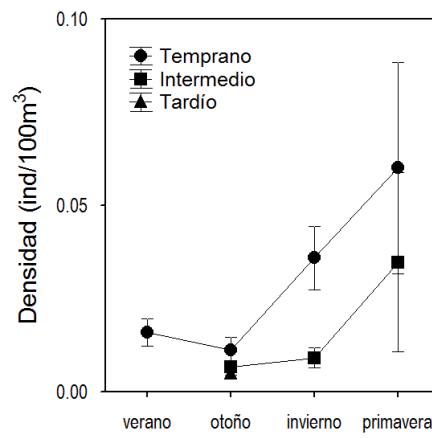
Vista ventral



Telson

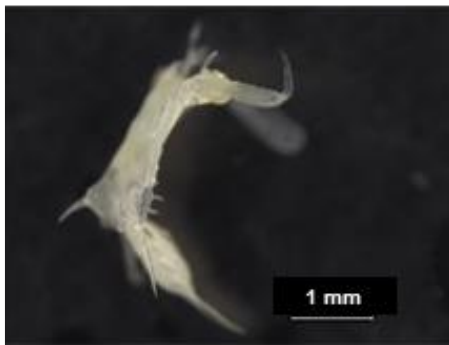


Abundancia por estadio de desarrollo

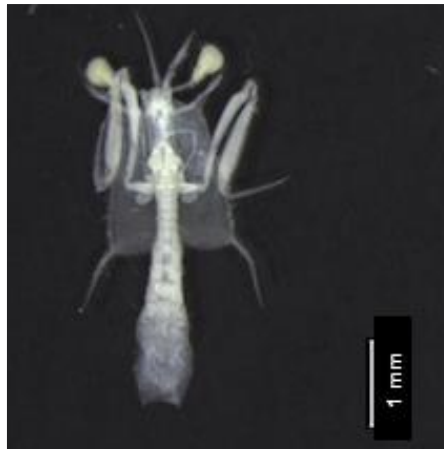


Squillidae sp. 5

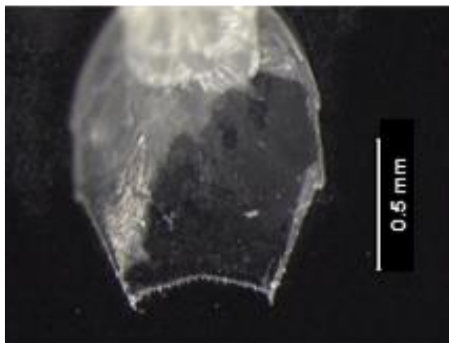
Vista lateral



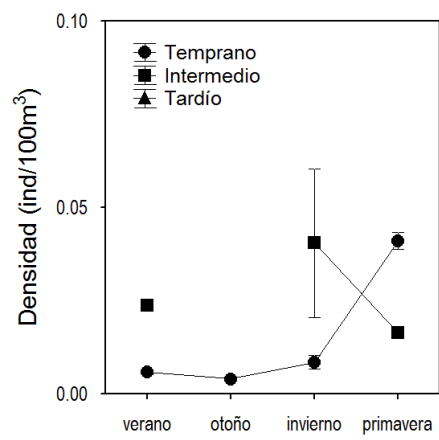
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 6

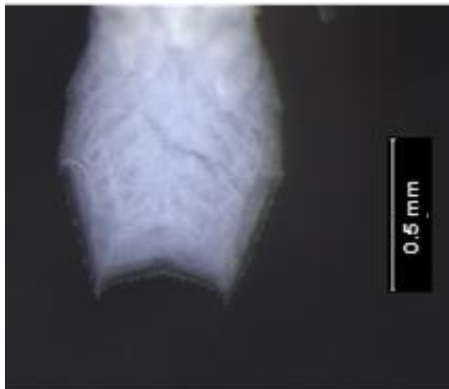
Vista lateral



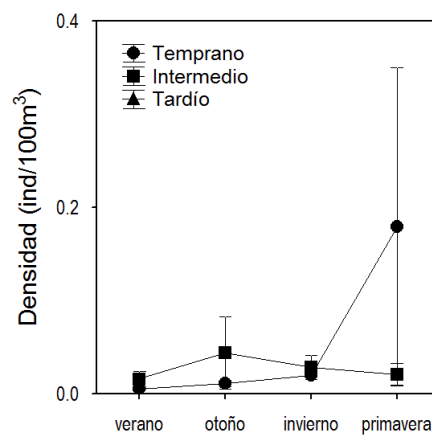
Vista ventral



Telson

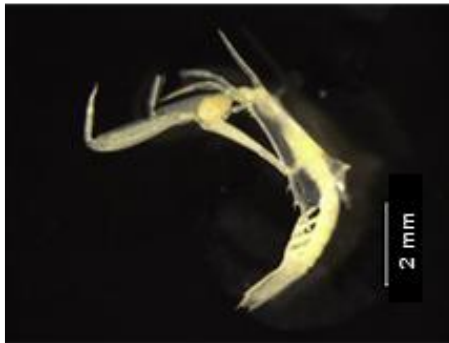


Abundancia por estadio de desarrollo

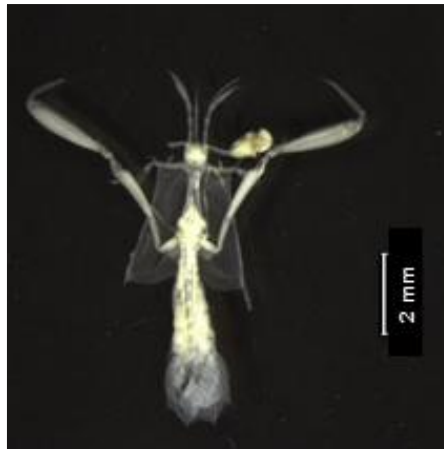


Squillidae sp. 7

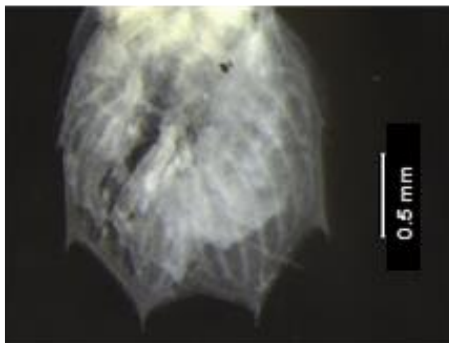
Vista lateral



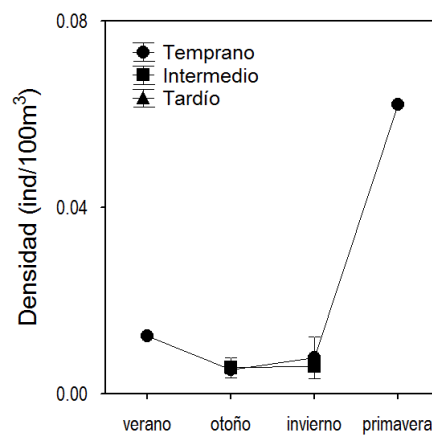
Vista ventral



Telson

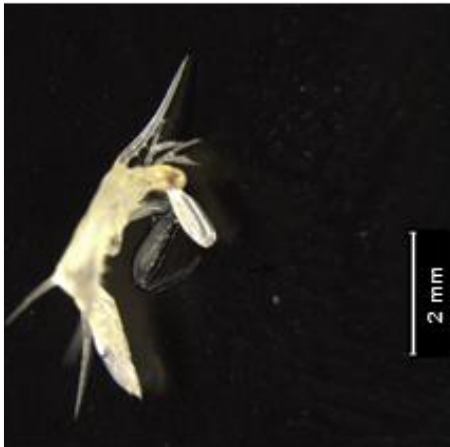


Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 8

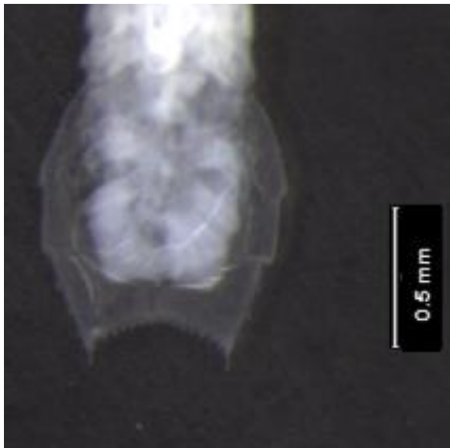
Vista lateral



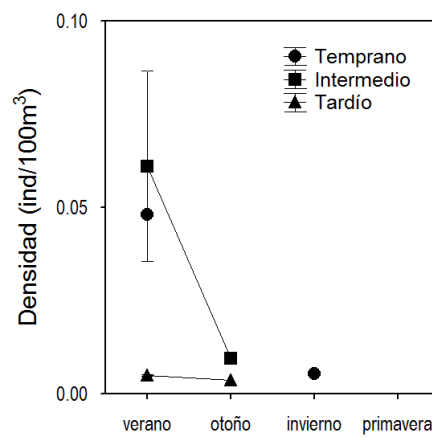
Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo

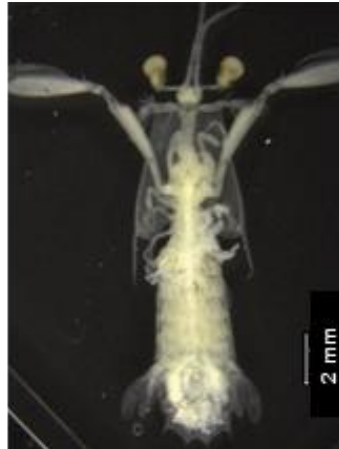


Squillidae sp. 9

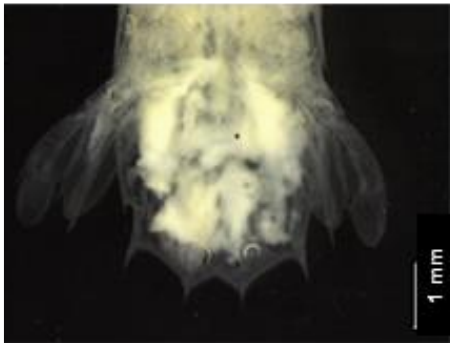
Vista lateral



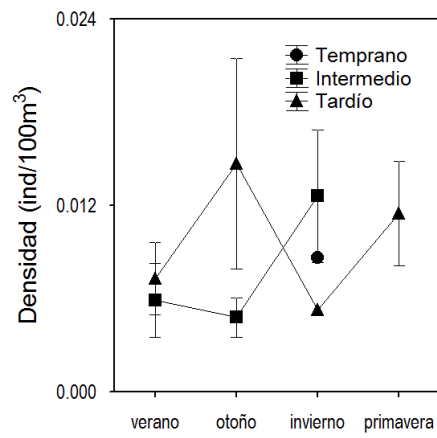
Vista ventral



Telson

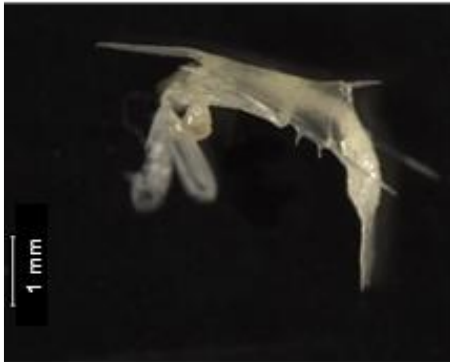


Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 10

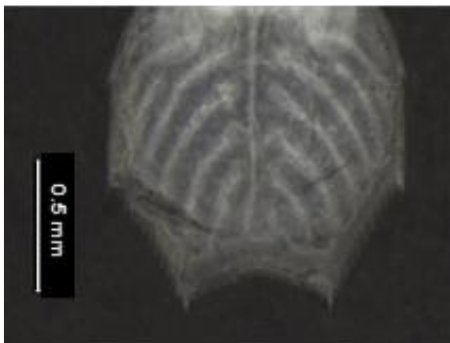
Vista lateral



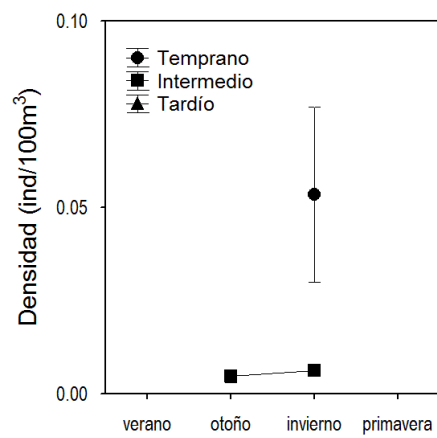
Vista ventral



Telson

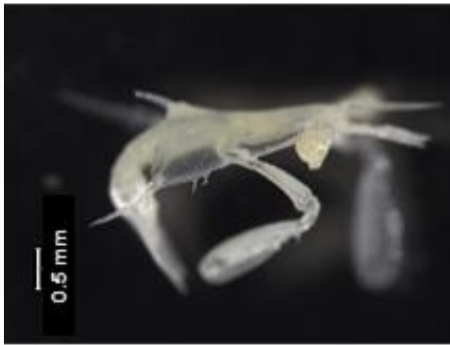


Abundancia por estadio de desarrollo



Squillidae sp. 11

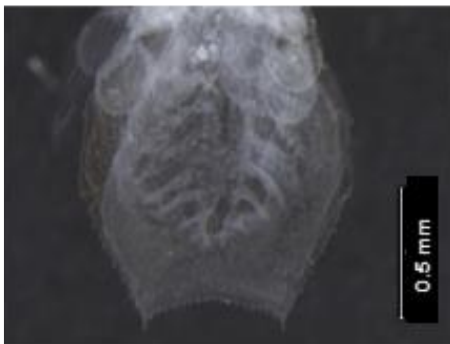
Vista lateral



Vista ventral



Telson



Abundancia por estadio de desarrollo

