

00381 28
21.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**ALIMENTACION, CRECIMIENTO Y MORTALIDAD
DE LARVAS DE *Chloroscombrus chrysurus* (PISCES:
CARANGIDAE), EN EL SUR DEL GOLFO DE MEXICO**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)
P R E S E N T A :
MARINA SANCHEZ RAMIREZ
DIRECTOR DE TESIS: DR. CESAR FLORES COTO

MEXICO, D.F.

1997

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las siguientes personas e instituciones la ayuda recibida:

Al Dr. César Flores Coto por la dirección de esta tesis, su constante apoyo y asesoría.

A los Drs. Ma. Ana Fernández Álamo y Adolfo Gracia Gasca por sus atinadas sugerencias y comentarios durante el desarrollo de la tesis.

A los Drs: Xavier Chiappa Carrara, Ana Laura Ibáñez Aguirre, Laura Sanvicente Añorve, Elba Escobar Briones y Francisco Correa Sandoval, por la revisión crítica del manuscrito y valiosas propuestas enfocadas a la mejoría de este trabajo.

Al M. en C. Faustino Zavala García por su ayuda desinteresada.

A los M. en C. Arturo Sánchez Iturbe y Alberto Ocaña Luna por el gran interés mostrado en mi trabajo y por sus enriquecedoras opiniones.

A todos mis compañeros del laboratorio de zooplancton que directa e indirectamente tuvieron que ver con este trabajo.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico UNAM, proyectos IN202092 e IN203893, por el apoyo para la recolecta de parte del material con el que se hizo esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mis estudios de doctorado.

Al Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP-Tesis doctoral), UNAM.

ÍNDICE

RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	3
OBJETIVO GENERAL	4
ÁREA DE ESTUDIO	5
MATERIAL Y MÉTODOS	
Colecta de muestras	7
Biomasa zooplanctónica	8
Larvas de <i>Chloroscombrus chrysurus</i>	
Abundancia	11
Alimentación	12
Edad y crecimiento	14
Mortalidad	15
 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
Biomasa zooplanctónica	18
Abundancia de larvas de <i>C. chrysurus</i>	25
Biomasa zooplanctónica-abundancia de larvas de <i>C. chrysurus</i>	33
Áreas y épocas de desove	35
Ciclo de vida	41
Alimentación de larvas de <i>C. chrysurus</i>	44
Crecimiento de larvas de <i>C. chrysurus</i>	59
Edad de larvas de <i>C. chrysurus</i>	66
Mortalidad de larvas de <i>C. chrysurus</i>	67
 CONCLUSIONES	74
 LITERATURA CITADA	77

RESUMEN

En el sur del Golfo de México *Chloroscombrus chrysurus* (horqueta) es una especie muy importante desde el punto de vista ecológico, por la gran abundancia que presenta, por lo que en el presente trabajo se analizan sus etapas planctónicas en cuanto a su abundancia, alimentación, crecimiento, mortalidad y la relación de estos aspectos con la distribución espacio-temporal de la biomasa zooplanctónica. El material proviene de muestras de zooplancton recolectadas en el sur del Golfo de México en quince campañas oceanográficas (1983-1993). La mayor biomasa zooplanctónica y abundancia de larvas de la horqueta se observa en las épocas de primavera y verano, principalmente en la zona nerítica con influencia fluvio-lagunar, desde el Río Coatzacoalcos hasta la Laguna de Términos. Las descargas de los sistemas fluvio-lagunares son uno de los factores más importantes que determina la mayor abundancia del zooplancton, mientras que la ubicación de estos sistemas y el patrón general de corrientes litorales determinan su distribución. Existe una correlación entre el área de alta biomasa zooplanctónica y aquella con alta abundancia de larvas de la horqueta. Esta relación debe ser consecuencia de la estrategia reproductiva de la especie así como de sus hábitos alimentarios, por lo que las altas biomásas de zooplancton determinan la ubicación de los adultos así como el principal periodo de desove. La especie presenta todo su ciclo de vida en la zona nerítica con influencia fluvio-lagunar en profundidades menores de los 40 m. Las larvas de la horqueta se alimentan preferentemente durante el día, consume principalmente copépodos, *Penilia avirostris* (Cladocera) y nauplios. En el verano cuando la disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica) es mayor se encontró el menor porcentaje de estómagos vacíos. A partir de las lecturas de marcas diarias de los otolitos sagitta se estimó la edad y el crecimiento. El crecimiento de las larvas de la horqueta se apegó a modelos de tipo lineal, se observó la mayor tasa de crecimiento en la primavera y verano (0.17 mm/día) que en el invierno (0.12 mm/día). Altas temperaturas y mayor disponibilidad de alimento están asociadas con las mayores tasas de crecimiento. Los coeficientes instantáneos de mortalidad de las larvas de esta especie se obtuvieron a través de modelos de tipo exponencial, y fueron mayores en primavera y verano (0.30 día^{-1} y 0.16 día^{-1}) que en el invierno (0.15 día^{-1}). Las bajas tasas de mortalidad en el invierno podrían ser una consecuencia de la dilución de los parches de larvas de la horqueta en la columna de agua, debido a los frecuentes "nortes" en esta época del año.

ABSTRACT

Chloroscombrus chysurus (Atlantic bumper) is a very important species in the southern Gulf of Mexico from the ecological point of view, as a result of its great abundance. For this reason, its planktonic stages were analysed with respect to abundance, feeding, growth, mortality and the relation between these aspects and the spatial-temporal distribution of the zooplanktonic biomass. Zooplankton samples were collected in the southern Gulf of Mexico during fifteen cruises (1983-1993). The greatest zooplanktonic biomass and abundance of larvae of Atlantic bumper was observed in Spring and Summer, mainly in neritic areas with riverine-lagoonal influence, from the Río Coatzacoalcos to Laguna de Términos. The contributions of the riverine-lagoonal systems are among the most important factors that determine a greater abundance of zooplankton, whereas the location of these systems and the general pattern of the littoral currents determine its distribution. There is a correlation between the area of high zooplanktonic biomass and the high abundance of Atlantic bumper larvae. This relation must result from the reproductive strategy of the species as well as from its feeding habits, for which reason the high zooplanktonic biomass determines the location of the adults, as well as the main spawning period. The species lives its whole life cycle in neritic areas with riverine-lagoonal influence at depths above 40 m. The Atlantic bumper larvae feed mainly during the day and consume mostly copepods, *Penilia avirostris* (Cladocera) and nauplii. The lowest percentage of empty stomachs was recorded during Summer, when the availability of food (zooplanktonic biomass) was greatest. Age and growth were estimated from lectures of the daily marks on the sagittal otoliths. The growth of the Atlantic bumper larvae follows lineal-type models, and growth rate was greater in Spring and Summer (0.17 mm/day) than in Winter (0.12 mm/day). Higher temperatures and a greater availability of food are associated with the greater growth rates. The instantaneous mortality coefficients of the larvae of this species were obtained with exponential-type models, and were greater in Spring and Summer (0.30 day⁻¹ and 0.16 day⁻¹) than in Winter (0.15 day⁻¹). The low mortality rates in Winter could be the result of a dilution of larval patches of Atlantic Bumper in the column, in response to frequent "nortes" at this time of the year.

INTRODUCCIÓN

La familia Carangidae presenta más de 200 especies de peces en aguas tropicales y templadas alrededor del mundo. La mayoría forman cardúmenes, aunque algunas son solitarias. Muchos juveniles están asociados con medusas, *Sargassum* y objetos flotantes. La familia cuenta con especies que son importantes en varias partes del mundo como alimento y en la pesca deportiva (Nakamura, 1980).

En el sur del Golfo de México se conocen 17 especies de carángidos (Castro-Aguirre, 1978; Résendez-Medina, 1970, 1973, 1981; Sánchez-Gil *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986), de las cuales Flores-Coto y Sánchez-Ramírez (1989) mencionan que al menos nueve de ellas desovan en esta zona. Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986) ubican a *Chloroscombrus chrysurus* (horqueta) como una especie típica y ecológicamente dominante de la comunidad de peces demersales a pesar de sus hábitos pelágicos, lo cual puede ser reflejo de su gran abundancia en sus estadios larvales (Flores-Coto y Sánchez-Ramírez, 1989). Es una especie eurihalina, consumidor de segundo orden cuya alimentación la constituyen organismos planctónicos en su mayoría, además de crustáceos, poliquetos, anfípodos y ostrácodos (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

La horqueta constituye una importante fuente de alimento para muchos peces de interés deportivo y comercial y, por lo tanto, es un factor limitante que puede afectar la biomasa de éstos (Shaw y Drulliger, 1990b). En México ésta es una especie que se consume como pescado seco y ahumado, representando un recurso pesquero explotado regionalmente. Su importancia radica en su posible utilización en la fabricación de subproductos y es de fácil captura al ser una especie gregaria y abundante en la zona costera (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

En el sur del Golfo de México se han realizado trabajos sobre algunas especies de la familia Carangidae, entre los que sobresalen el de Tapia-García (1991) sobre adultos de la horqueta

y los de Flores-Coto y Sánchez-Ramírez (1989) y Sánchez-Ramírez y Flores-Coto (1993) de sus etapas larvarias. Sin embargo, es evidente que aún falta mucho por conocer sobre esta especie tan importante desde el punto de vista ecológico y económico, por su gran abundancia, sobre todo de sus primeras fases de desarrollo.

Las variaciones en la distribución de la abundancia tanto temporal como espacial de las larvas de peces, incluidas las de *C. chrysurus*, en el sur del Golfo de México referida por Flores-Coto *et al.* (1988), Flores-Coto y Sánchez-Ramírez (1989), entre otros, debe ser el resultado de una serie de factores bióticos y abióticos, entre los que destacan las estrategias reproductivas de sus adultos y las vinculadas con la propia distribución de sus etapas planctónicas como son las corrientes, barreras físicas, competencia intra e interespecífica y disponibilidad del alimento. En latitudes templadas, las áreas de desove, alimentación y reclutamiento son diferentes y ocupan zonas relativamente fijas (Cushing, 1975), en latitudes tropicales las migraciones son en escala menor y generalmente muestran procesos de reclutamiento relacionados a las características ecológicas de los ecosistemas lagunares-estuarinos, pastos, manglares y pantanos con influencia de mareas (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1988), por lo que resulta difícil definir claramente estas áreas.

Por otro lado, las altas tasas de mortalidad en los primeros estadios de vida conducen a fluctuaciones importantes en el reclutamiento y la abundancia de la población adulta (Hjort 1914, 1926 citado en Townsend, 1983; Ivlev 1961 citado en Last, 1978; O'Connell y Raymond, 1970; Cushing, 1975; Houde, 1978; Hunter, 1981; Lasker, 1981). El alimento afecta de manera directa las tasas de crecimiento y mortalidad (Ivlev, 1961 citado en Last, 1978; Waytt, 1972), ya que los organismos bien alimentados son más robustos y activos, por lo tanto, menos sujetos a la depredación y a enfermedades; asimismo su habilidad para buscar alimento aumenta (May, 1974; Laurence, 1977; Last, 1978; Alvaríño, 1985). Govoni *et al.* (1985) mencionan que en altas densidades de larvas de *Leiostomus xanthurus* y de microzooplancton, el encuentro entre ambos puede ser episódico, lo que genera que estas larvas presenten un intestino totalmente lleno y un crecimiento significativamente acelerado, durante estos periodos.

HIPÓTESIS

La distribución de la abundancia espacial y temporal de las larvas de peces es resultado en primer término de las estrategias reproductivas de la especie, que desova en áreas y épocas donde asegure la disponibilidad de alimento para su progenie; por lo que si bien la dispersión de las larvas puede estar fuertemente influenciada por las corrientes oceánicas, también la variación espacial y temporal de la biomasa zooplanctónica como indicador de la disponibilidad de alimento, debe ser determinante en la distribución de las larvas y en los patrones de migración de las especies.

La disponibilidad de alimento juega un papel preponderante en el crecimiento y mortalidad de las etapas planctónicas de los peces. En larvas bien alimentadas se observarán tasas de crecimiento mayores con un acelerado desarrollo de sus habilidades, en caso contrario su crecimiento será menor y se manifestará una disminución en la capacidad de escape de sus depredadores, de búsqueda de alimento y de resistencia a enfermedades, por lo que la mortalidad se incrementará. Consecuentemente, si la biomasa zooplanctónica (disponibilidad de alimento) varía a través del año, es de esperarse diferencias en las tasas de crecimiento y mortalidad en las distintas estaciones climáticas.

OBJETIVO GENERAL

Establecer la importancia de la distribución espacial y temporal de la biomasa zooplanctónica como indicador de la disponibilidad de alimento, en la distribución de larvas de *C. chrysurus* y su incidencia en las variaciones de los hábitos de alimentación, tasas de crecimiento y mortalidad de estas etapas planctónicas, así como en los patrones de migración de la especie en el sur del Golfo de México.

OBJETIVOS PARTICULARES

- analizar la distribución espacio-temporal de la biomasa zooplanctónica, como indicador de la disponibilidad de alimento
- analizar la distribución espacio-temporal de las larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (Horqueta)
- definir áreas y épocas de desove de la horqueta
- definir el ciclo de vida de esta especie en el sur del Golfo de México y determinar los posibles patrones migratorios
- conocer la dieta de las larvas de la horqueta en las diferentes etapas de desarrollo y estaciones climáticas
- estimar las variaciones de la tasa de crecimiento, edad y talla de eclosión de las larvas de esta especie en las distintas estaciones climáticas
- estimar las variaciones de la tasa de mortalidad de las fases planctónicas de la horqueta en las diferentes estaciones climáticas

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra situada en la región sur del Golfo de México, entre los 18° 06' y los 21° 00' Norte y los 90° 26' y los 97° 20' Oeste, abarca las aguas neríticas y oceánicas de los estados de Veracruz, Tabasco y Campeche (Fig. 1).

La Bahía de Campeche, entendida aquí como la porción del Golfo de México situada abajo de los 21° N, es muy importante desde el punto de vista científico y económico, ya que en la región ocurren una serie de fenómenos de interés para las diversas áreas del conocimiento, por ser una de las zonas pesqueras y de transportación marítima más importantes y la de mayor explotación de hidrocarburos de México.

La circulación del Golfo de México esta dominada por un giro anticiclónico intenso que se extiende del Canal de Yucatán al Estrecho de Florida, a pesar de que este flujo es continuo, tres porciones distintas del giro han sido definidas: la Corriente de Yucatán, la Corriente de Lazo y la Corriente de Florida (Molinari y Morrison, 1988); se observa en el verano el mayor transporte de la corriente de Lazo (Molinari, 1977; Molinari *et al.*, 1978; Behringer *et al.*, 1977).

En la Bahía de Campeche la circulación del agua es una resultante de la corriente de Yucatán. La rama occidental de esta corriente pasa a la Bahía y continúa su recorrido en la zona con la circulación predominantemente ciclónica (Rossov, 1967; Nowlin, 1972; Molinari *et al.*, 1978; Merrel y Morrison, 1981; Monreal-Gómez y Salas-de León, 1985). Se establece que la circulación costera es de este a oeste en el verano y otoño y de oeste a este en el invierno (Shirasago, 1991). Molinari *et al.* (1978) mencionan que el flujo de la Corriente de Yucatán varia temporalmente con valores máximos en el mes de agosto y mínimos durante noviembre, con incrementos entre marzo y mayo y decrementos en junio y noviembre. Merrel y Morrison (1981), señalan a la fuerza del viento como la causa principal de dicho movimiento, mientras que Monreal-Gómez y Salas-de León (1985 y 1990)

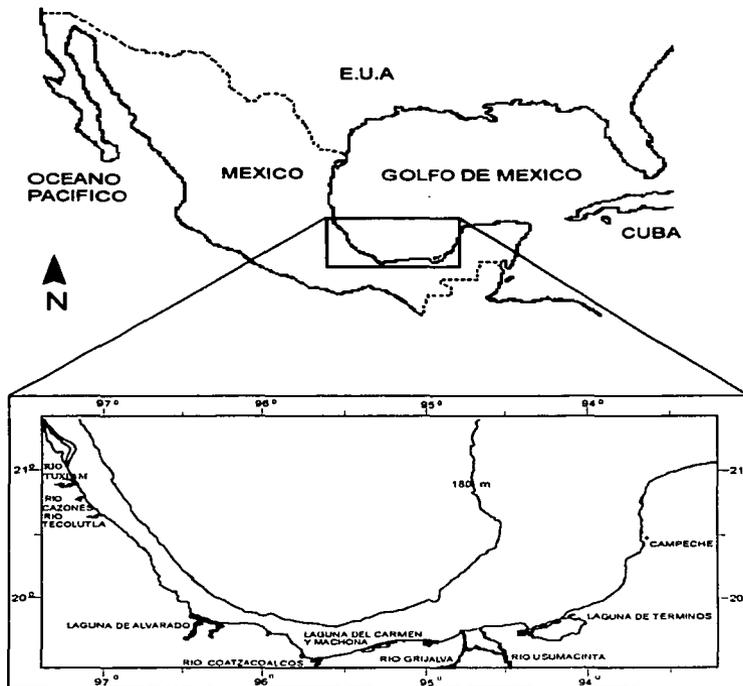


Figura 1.- Area de estudio, Sur del Golfo de México

mencionan que esto podría ser debido a la geometría del Golfo y a la variación del transporte a través del Canal de Yucatán.

Villalobos y Zamora (1975) mencionan que la parte de la Bahía situada frente a la Laguna de Términos es una zona altamente dinámica e influida por los factores propios de la zona costera y los que acompañan a los aportes de aguas epicontinentales y que las características de la porción oceánica se hacen presentes en la región nerítica presionando las masas de agua costera produciendo turbulencias y mezclas.

En las regiones neríticas con influencia del aporte de los ríos, se induce la formación de frentes oceánicos con una marcada diferencia en salinidad; en dichas zonas la distribución espacial de la densidad está básicamente gobernada por la estructura halina, la cual presenta un fuerte gradiente, poniendo en evidencia la existencia de un frente halino (Czitzrom *et al.*, 1986); por lo que se dice que la frontogénesis de la zona es debida a la descarga de ríos y su intensidad depende tanto del incremento de la descarga como de las condiciones meteorológicas imperantes; la estructura frontal contigua a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta es de carácter permanente; sin embargo, en otoño e invierno la disminución en la descarga y la presencia de "Nortes" provocan una disminución en la intensidad de dicha estructura detectándose sólo la estructura frontal del Río Papaloapan en verano, mientras que para el Río Coatzacoalcos es observada en verano y otoño (Shirasago-Germán, 1991).

MATERIAL Y MÉTODOS

Colecta de muestras

Las muestras de zooplancton que se analizaron fueron recolectadas a bordo del Buque Oceanográfico "Justo Sierra" de la U.N.A.M. durante quince campañas oceanográficas, en toda el área de estudio con excepción de las campañas de 1992 y 1993 donde sólo se cubrió la porción nerítica, frente a tres de los principales sistemas fluvio-lagunares de esta región:

Laguna de Machona, Sistema Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos. Se trató de cubrir la misma área de muestreo en todas las campañas, sin embargo el número y, en algunos casos, la posición de las estaciones variaron por diversas causas (Fig. 2; Tabla I).

Los arrastres fueron de tipo doble oblicuo, en una trayectoria circular utilizando una red bongo con mallas de 333 y 505 μm . El volumen de agua filtrada se calculó por medio de dos flujómetros colocados en cada una de las bocas de las redes. La profundidad y tiempo de arrastre variaron de 10 a 200 m y de 2 a 23 min con base a la batimetría. La velocidad promedio del buque fue de dos nudos aproximadamente, se muestreo toda la columna de agua (200 m fué la profundidad máxima de muestreo). La metodología en el caso de la campaña de 1993 fue diferente, se utilizaron redes de apertura-cierre con mallas de 505 μm y diámetro de boca de 75 cm, donde fue colocado un flujómetro para conocer el volumen de agua filtrada; se realizaron arrastres circulares a diferentes estratos a lo largo de la columna de agua, la profundidad de arrastre al igual que el tiempo se definieron según la profundidad de la estación. Las muestras de zooplancton fueron fijadas en una solución de formalina al 4% en agua de mar neutralizada con borato de sodio.

Biomasa zooplanctónica

Las muestras recolectadas con la malla de 333 μm fueron utilizadas para determinar el peso húmedo como una medida de la biomasa zooplanctónica. Cada muestra fue sometida a un sistema de vacío a fin de extraer el líquido intersticial, este sistema estuvo compuesto por una bomba de vacío, un matraz Kitasato y un embudo Buchner, al cual se le colocó una malla de 250 μm , donde se vació la muestra. El proceso llegó a su fin en el momento en que el goteo del líquido extraído alcanzó un intervalo de 20 seg (Houde y Chitty, 1976; Zavala-García y Flores-Coto, 1989). La muestra fue pesada en una balanza analítica; la biomasa zooplanctónica fue expresada como $\text{g}/100 \text{ m}^3$. En virtud de que sólo en diez campañas se tienen los valores de biomasa zooplanctónica fueron los que se utilizaron para su análisis y

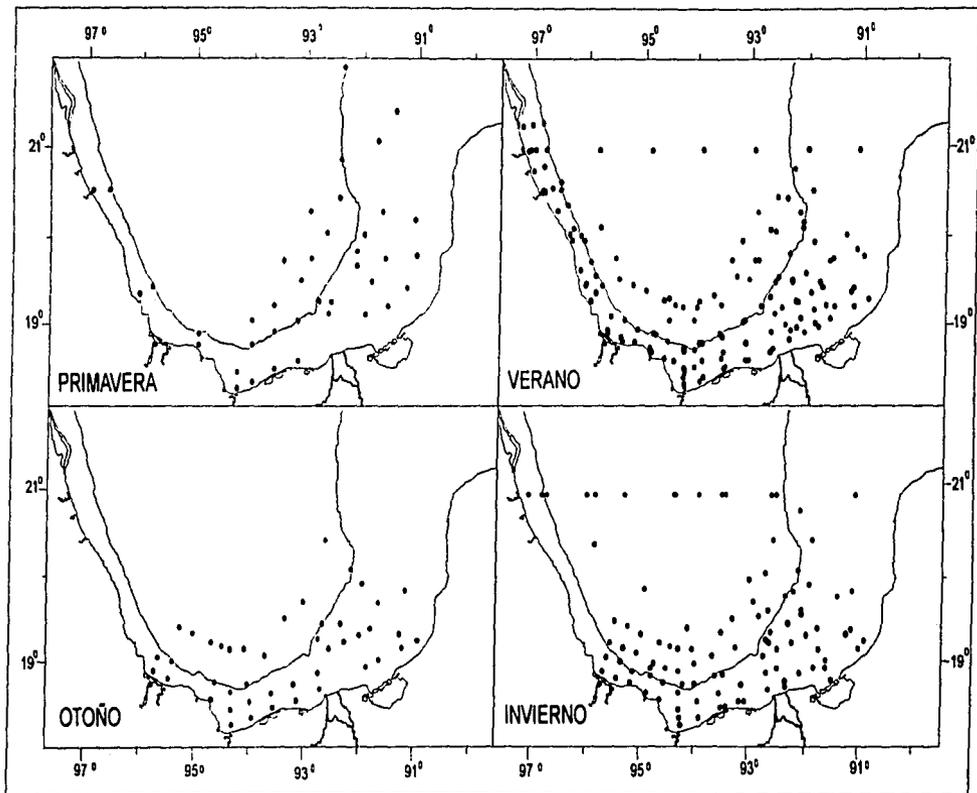


Figura 2.- Localización de estaciones de muestreo, Sur del Golfo de México.

Tabla I.- Campañas analizadas, sur del Golfo de México.

CAMPAÑA	FECHA	EPOCA	NUMERO DE ESTACIONES
PROGMEX I	31 marzo-8 abril, 1983	primavera	49
PROGMEX II	25 abril-4 mayo, 1984	primavera	39
MOPEED II	20-24 junio, 1992	primavera	21
PROGMEX III	7-17 agosto, 1984	verano	55
OGMEX II	27 julio-5 agosto, 1987	verano	68
OGMEX V	1-9 agosto, 1988	verano	76
MOPEED III	10-22 septiembre, 1992	verano	17
OGMEX III	28 nov.-5 dic., 1987	otoño	44
OGMEX VI	12-20 diciembre, 1988	otoño	26
MOPEED IV	7-17 noviembre, 1992	otoño	22
IMECO	15-25 febrero, 1984	invierno	29
OGMEX I	25 febrero-9 marzo, 1987	invierno	51
OGMEX VII	12-16 febrero, 1989	invierno	42
MOPEED I	13-16 febrero, 1992	invierno	23
MOPEED V	12-18 febrero, 1993	invierno	20

en la correlación con la abundancia de larvas de la horqueta, estas campañas son las correspondientes a los años de 1983, 1984, 1987, 1988 y 1989 (Tabla I).

Abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*

El total de larvas de peces de cada muestra de la malla de 505 μm fueron separadas y preservadas en alcohol al 70%. Las correspondientes a *C. chrysurus* fueron utilizadas para el presente trabajo y se midieron en su longitud patrón (L_p) o en su longitud notocordal para aquellas en las que el proceso de flexión no había concluido. También se midió la longitud de la cabeza, las mandíbulas superior e inferior con una precisión de 0.1 mm.

El número de larvas en cada estación de muestreo fue estandarizado como número de larvas/ m^2 de acuerdo con lo propuesto por Houde (1977) para cada clase de talla de 0.5 mm, usando el modelo

$$N_{ij} = \frac{c_{ij}d_i}{v_i}$$

donde:

N_{ij} = número de larvas por m^2 de superficie marina en la estación i , de la clase j

c_{ij} = número de larvas capturadas en la estación i , de la clase de talla j

d_i = profundidad de arrastre (m), en la estación i

v_i = volumen de agua filtrada (m^3) en la estación i

Para la determinación, por un lado, de la existencia de patrones de distribución de biomasa zooplanctónica y de abundancia de larvas de *C. chrysurus*, y por otro, para establecer si dichos patrones prevalecen a través de los diferentes períodos climáticos, el área de estudio se dividió en cuatro zonas.

Tomando en cuenta que la distribución del zooplancton es en parches se utilizó una prueba no paramétrica, Kruskal-Wallis (Zar, 1984) para probar si existen diferencias significativas entre los valores de distintos años para cada periodo climático. Para cada zona los datos se agruparon por periodo climático, de forma que se tuvo: dos campañas en primavera (1983 y 1984), tres en verano (1984, 1987 y 1985), dos en otoño (1987 y 1988) y tres en invierno (1984, 1987 y 1989).

En cada una de las cuatro zonas previamente delimitadas se determinó el coeficiente de correlación entre la biomasa zooplanctónica y la abundancia de larvas de la horqueta, para lo cual los valores de abundancia promedio en cada período climático fueron utilizados.

En la elaboración de los mapas de distribución espacial de la biomasa zooplanctónica y de las larvas de *C. chrysurus* fue utilizada una malla regular con un tamaño mínimo de 20 Km² sobre el área de estudio, la utilización de mallas regulares en estudios de distribución espacial son ampliamente difundidas (Byers, 1992). Para cada punto de la malla se calcularon los nuevos valores de abundancia, utilizando la media aritmética simple como método de interpolación espacial, a partir de los tres valores de abundancia más cercanos ($k=3$). El tamaño de la malla y el valor de k son recomendados por Sanvicente-Añorve y Lepréte (1995) en estudios de distribución espacial en el área de ecología marina.

En el caso de las larvas de *C. chrysurus* se hizo un análisis de distribución de tallas en el área de muestreo, para lo cual las larvas fueron clasificadas de acuerdo al estado desarrollo en preflexión (≤ 3.0 mm Lp), flexión (3.1-4.0 mm Lp), postflexión (4.1-9.0 mm Lp) y de transformación (>9.0 mm Lp) establecidos por Sánchez-Ramírez y Flores-Coto (1993); el área de estudio fue dividida arbitrariamente en: plataforma interna (0-40 m), plataforma media (41-100 m), plataforma externa (101-200 m) y zona oceánica (> 200 m).

Alimentación

Para el análisis de la alimentación se removieron los tractos gastrointestinales completos, desde el esófago al esfínter del ano, se colocaron en una cámara húmeda, donde se extrajo y analizó el contenido estomacal. Se analizaron las larvas considerando las diferentes etapas de desarrollo antes mencionadas; básicamente el número de larvas por etapa de desarrollo que se diseccionó estuvo en función de la diversidad de categorías alimentarias encontradas y de la abundancia de larvas en cada etapa.

Las presas fueron identificadas al más bajo taxón posible, contadas y medidas en su ancho.

Para analizar la dieta de las larvas de la horqueta de cada estado de desarrollo, de cada época climática, se calculó el índice de importancia relativa (*IIR*) de cada alimento (George y Handley, 1979, modificado por Townsend, 1983):

$$IIR_a = \frac{100(X_a)}{\sum_{a=1}^n X_a}$$

donde:

IIR_a = índice de importancia relativa del alimento a

$X_a = \%F + \%N$

$\%F$ = porcentaje de las larvas analizadas que tuvieron la categoría de alimento a en sus tractos digestivos

$\%N$ = porcentaje de la categoría alimentaria a del total de presas ingeridas

n = número total de las diferentes categorías alimentarias encontradas

Se calculó el tamaño de la boca mediante el índice de Shirota (1970) asumiendo que el ángulo de apertura es de 90°, y que la longitud de la mandíbula superior es igual a la de la mandíbula inferior:

$$D = \sqrt{2} (MS)$$

donde:

D = Tamaño de la boca (mm)

MS = Longitud de la mandíbula superior (mm)

Edad y Crecimiento

Para la estimación del crecimiento, los otolitos sagitta fueron obtenidos de larvas recolectadas en las campañas de: verano de 1987-1988, invierno de 1992-1993 y primavera de 1992. Dada la mala condición de los otolitos en las larvas colectadas en las campañas de otoño de 1987 y la escasez de larvas en la de otoño de 1992, no fue posible estimar la edad y el crecimiento de las larvas de esta época.

La edad de las larvas fue estimada contando el número de incrementos de crecimiento en los otolitos sagitta y la adición de un valor que representa el número de días desde la eclosión a la formación de la primera marca de crecimiento. La técnica de edad ha sido validada para la "horqueta" por Leffler y Shaw (1992) quienes consideran que cada incremento de crecimiento observado en los otolitos sagitta representa un día en las larvas de esta especie y que el inicio de la formación de los incrementos diarios en los otolitos se lleva a cabo después de la absorción del saco vitelino.

Se extrajeron de la cápsula ótica el par de otolitos sagitta y se montaron en portaobjetos con una gota de "Flo-texx". Una vez realizadas las preparaciones se procedió a la lectura de ambos otolitos con la ayuda de un microscopio óptico con luz polarizada y cámara de video integrada.

Algunos otolitos, particularmente los más grandes, no pudieron ser leídos. Para resolver este problema, los radios mayor y menor y el diámetro de todos los otolitos fueron medidos, se establecieron relaciones con el número de incrementos de aquellos que pudieron ser leídos.

Para los modelos de crecimiento de cada época (primavera, verano e invierno) un modelo lineal fue ajustado a los datos de longitud/edad, puesto que es el que presenta el más alto coeficiente de determinación (R^2) y el que permitió una mejor estimación de la talla de eclosión:

$$Lp = b(t) + a$$

donde:

Lp = Longitud patrón o longitud notocordal (mm)

a = intercepto del eje-y; talla de eclosión mm (talla a la edad "0")

b = constante (coeficiente de crecimiento)

t = edad de las larvas, expresada como el número de marcas de crecimiento diarias + número de días transcurridos de la eclosión a la formación de la primera marca de crecimiento

Mortalidad

Para construir los modelos de mortalidad fue necesario estimar la abundancia de larvas promedio para cada clase de talla (0.5 mm Lp) en cada época, comprendiendo diferentes campañas: dos en primavera (1984 y 1992), cuatro en verano (1984, 1987, 1988 y 1992) y cinco en invierno (1984, 1987, 1989, 1992 y 1993) (Tabla I).

$$A_j = \frac{\sum_{i=1}^n N_{ij}}{N_{pr}}$$

donde:

A_j = abundancia promedio de larvas de la clase de talla j

N_{ij} = número de larvas por m^2 de superficie marina en la estación i , de la clase j

N_{ps} = número de estaciones con presencia de larvas de "horqueta" en la época s

La edad media de cada clase de talla fue estimada a través de los modelos de crecimiento antes descritos para cada época. La tasa de mortalidad instantánea fue estimada de un modelo exponencial que describe el decremento de la abundancia promedio de cada clase de edad.

$$A_t = A_0 e^{-zt}$$

donde:

A_t = Abundancia promedio de larvas por m^2 a la edad t

A_0 = Constante, este intercepto es un estimado de la abundancia de larvas a una edad "0"

z = tasa instantánea de mortalidad (d^{-1})

t = edad (días)

Los porcentajes de mortalidad (M) y sobrevivencia (S) fueron calculados de los modelos:

$$M = 100(1 - e^{-z}) \quad S = 100e^{-z}$$

Para el análisis de la mortalidad se estableció primero la talla mínima de las larvas capturadas por la red, para eliminar del modelo aquellas larvas que se escapan a través de la malla de 505 μm y consecuentemente no están bien representadas en la captura. Se midieron 109 larvas para establecer la relación entre la longitud patrón y el ancho máximo del cuerpo. De acuerdo a que la máxima apertura de una red con una malla de 505 μm es de 0.714 mm, se considera que las larvas mayores o iguales que 2.3 mm de longitud patrón (0.8 mm ancho máximo del cuerpo) fueron bien capturadas por la red utilizada en el muestreo.

Dado que la abundancia de larvas en la primavera muestra un valor menor en la clase de talla de 2.3 mm que en la de 2.8 mm de Lp, el método de Robson y Chapman (1961) fue usado para determinar si la inclusión de la clase de 2.3 mm de Lp fue válida en el modelo de mortalidad de esta época. Las tallas mayores probablemente no se encuentran bien representadas ya que evaden la red, por lo que fueron eliminadas siguiendo el decremento de la abundancia, a partir de la primera clase de talla donde se presentó el primer valor de abundancia de larvas de cero.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Biomasa zooplanctónica

En el sur del Golfo de México los valores máximos de biomasa zooplanctónica se observaron en primavera y verano mientras que los menores en otoño e invierno (Tabla II). Los valores de biomasa más altos se presentaron en la zona nerítica con influencia fluvio-lagunar (Figs. 3-6).

En el verano altos valores de biomasa se presentaron en varias regiones; la mayor de ellas se extiende en casi toda la plataforma continental, desde el sistema lagunar del Carmen y Machona hasta Campeche, con valores máximos (vm) de alrededor de $170 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ frente al sistema Grijalva-Usumacinta y de $110 \text{ g}/100\text{m}^3$ al occidente de la Laguna de Términos. Otra región se ubica frente a los ríos Tuxpam y Cazonés ($vm \approx 175 \text{ g}/100 \text{ m}^3$); una última en la porción oriental del área de estudio en la parte externa de la plataforma continental ($vm \approx 40 \text{ g}/100 \text{ m}^3$) (Fig. 3).

Durante el otoño una región de relativa alta abundancia de biomasa se observó al oriente de la Laguna de Términos que abarca toda la plataforma continental con valores que alcanzan un máximo de alrededor de $50 \text{ g}/100 \text{ m}^3$. Se presentan otras dos regiones aunque de menor amplitud frente al sistema Lagunar de Carmen y Machona ($vm \approx 35 \text{ g}/100 \text{ m}^3$) y del sistema Grijalva-Usumacinta ($vm \approx 20 \text{ g}/100 \text{ m}^3$). Frente a la Laguna de Alvarado y los ríos Tuxpam, Cazonés y Tecolutla la concentración de biomasa es baja ($vm \approx 10 \text{ g}/100 \text{ m}^3$), valores ligeramente mayores se ubica hacia el sur de estos ríos ($vm \approx 18 \text{ g}/100 \text{ m}^3$) (Fig. 4).

Tabla II.- Biomasa zooplanctónica (peso húmedo, g/100 m³) y abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (larvas/m²), sur del Golfo de México.

Biomasa zooplanctónica (g/100 m ³)				
	PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	INVIERNO
MINIMO	1.53	0.12	0.93	0.27
MAXIMO	147.47	174.90	52.56	100.60
PROMEDIO	15.88	20.85	10.67	14.12
<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (larvas/m ²)				
MINIMO	0.22	0.05	0.19	0.12
MAXIMO	50.72	376.45	13.70	12.64
PROMEDIO	5.26	16.50	3.12	1.83

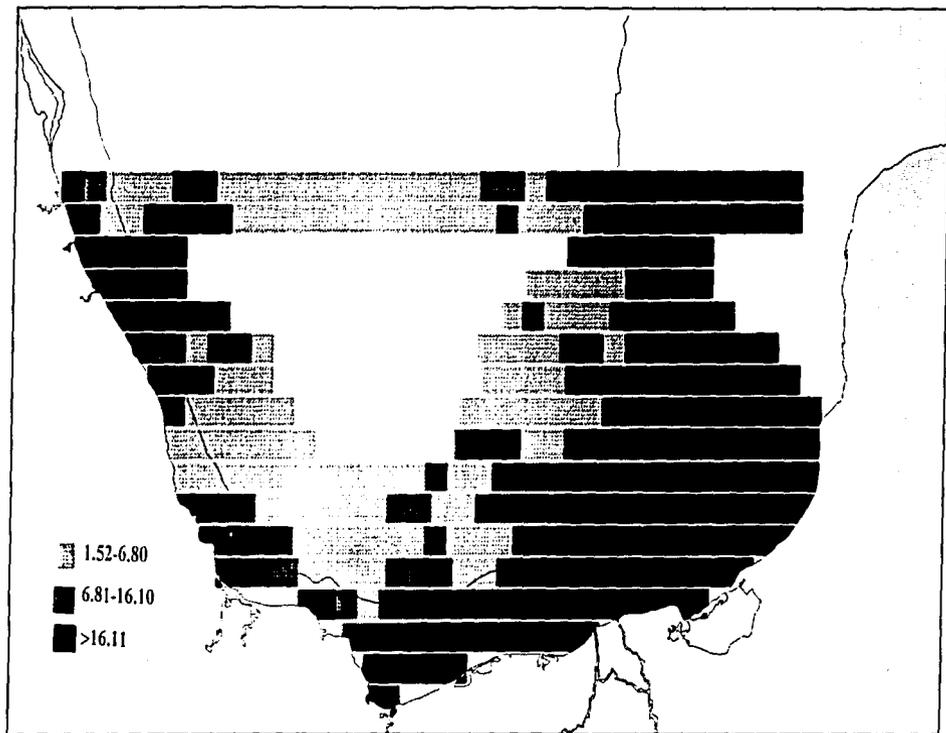


Figura 3.- Distribución de la biomasa zooplanctónica (peso húmedo; $g/100\text{ m}^3$), sur del Golfo de México. Verano.

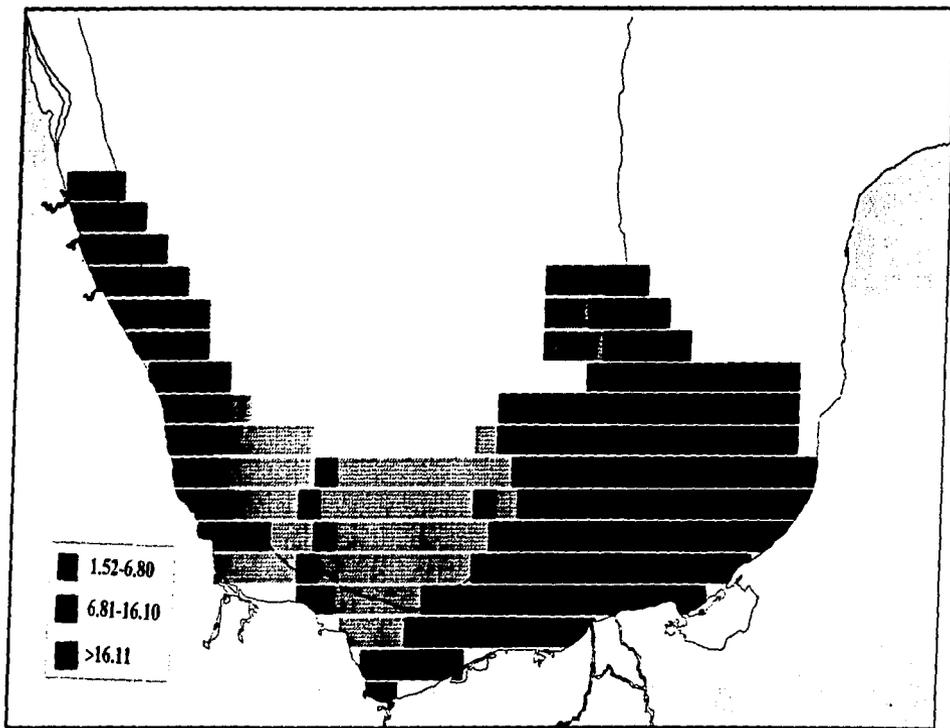


Figura 4.- Distribución de la biomasa zooplanctónica (peso húmedo; g/100 m³), sur del Golfo de México. Otoño.

Las mayores concentraciones de biomasa zooplanctónica en el invierno se presentaron en la parte media y externa de la plataforma continental al oriente de la zona de estudio ($vm \approx 100 \text{ g}/100 \text{ m}^3$), frente al sistema Grijalva-Usumacinta ($vm \approx 65 \text{ g}/100 \text{ m}^3$), concentraciones que disminuyen gradualmente hacia la zona oceánica; grandes abundancias se observaron frente al sistema Lagunar de Carmen y Machona ($vm \approx 80 \text{ g}/100 \text{ m}^3$). En la porción occidental del área de estudio se presentan regiones de mediana abundancia, frente al Río Tuxpam ($vm \approx 10 \text{ g}/100 \text{ m}^3$), frente a la Laguna de Alvarado ($vm \approx 25 \text{ g}/100 \text{ m}^3$) y del Río Coatzacoalcos ($vm \approx 30 \text{ g}/100 \text{ m}^3$) (Fig. 5).

En la primavera el patrón general de la distribución de la biomasa es similar al de invierno. Ligeros desplazamientos de las regiones de mayor abundancia zooplanctónica fueron observados, las grandes abundancias de la porción oriental ($vm \approx 50 \text{ g}/100\text{m}^3$) ahora se localizan principalmente en la parte media de la plataforma, mientras que la biomasa zooplanctónica presente frente al sistema Grijalva-Usumacinta en el invierno, en esta época parecen estar desplazada hacia el este frente a la Boca del Carmen ($vm \approx 150 \text{ g}/100\text{m}^3$). La abundancia media anteriormente encontrada frente al Río Tuxpam, se observa ahora desplazada hacia el sur y únicamente sobre la plataforma continental ($vm \approx 20 \text{ g}/100\text{m}^3$) (Fig. 6).

La biomasa zooplanctónica ha sido ampliamente reconocida como un importante indicador para la estimación de la variabilidad de la producción secundaria (Kane, 1993). El zooplancton juega un papel clave en las cadenas de alimentación pelágicas, sirve de eslabón entre los productores primarios y consumidores secundarios (Sherman *et al.*, 1983; Kane, 1993); por lo que puede ser considerada como un buen indicador de la disponibilidad de alimento.

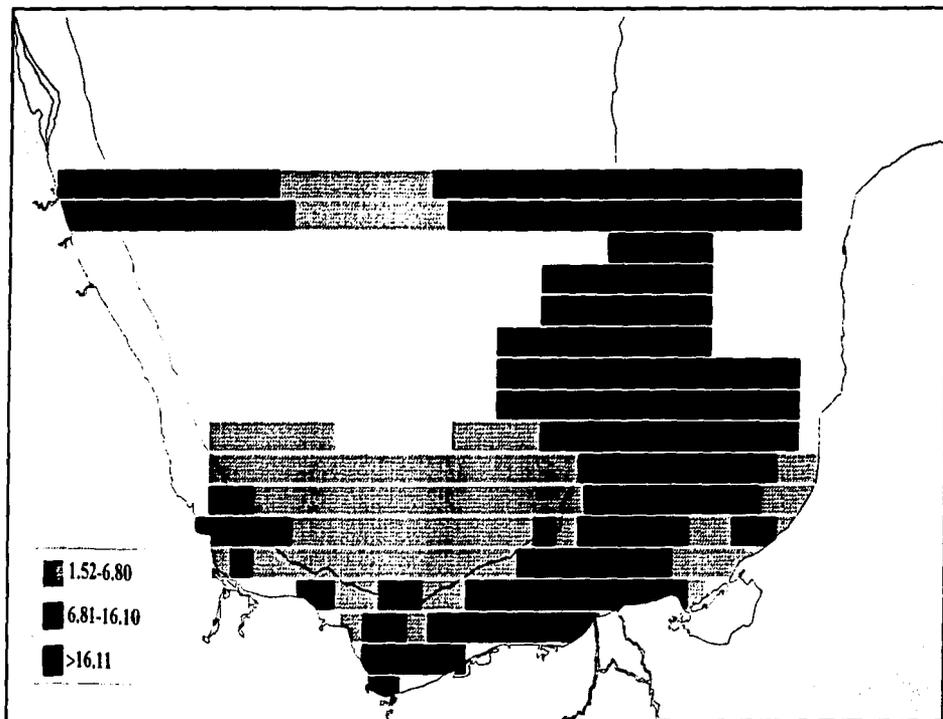


Figura 5.- Distribución de la biomasa zooplanctónica (peso húmedo; g/100 m³), sur del Golfo de México. Invierno.

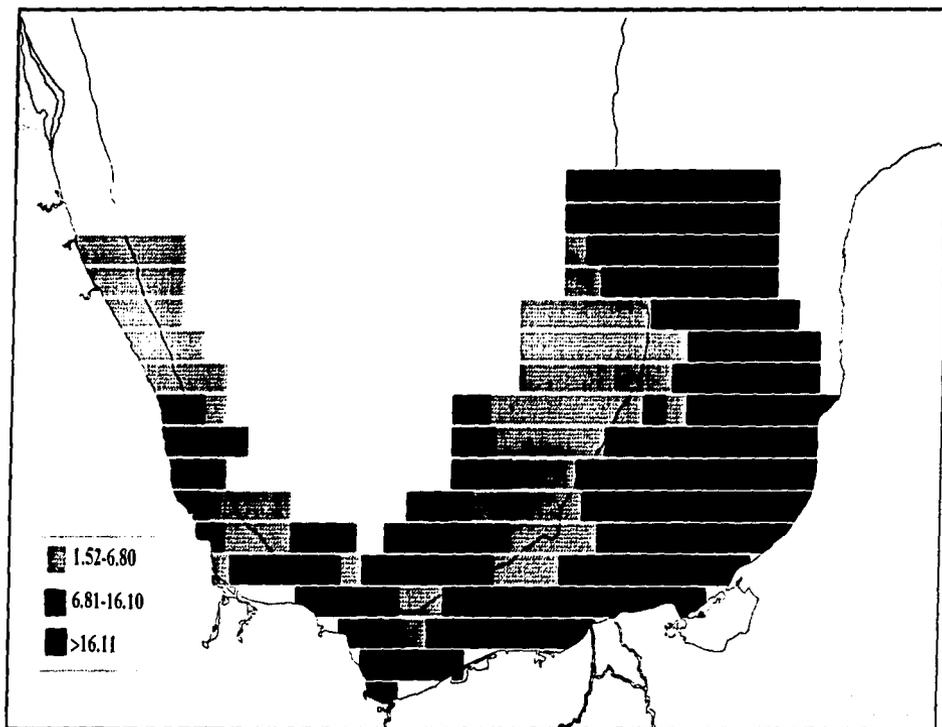


Figura 6.- Distribución de la biomasa zooplanctónica (peso húmedo; $g/100\ m^3$), sur del Golfo de México. Primavera.

Abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*

Se recolectaron un total de 6 937 larvas de *C. chrysurus*. La "horqueta" fue la especie más abundante de todas las larvas de carángidos capturadas ya que constituye el 77%, mientras que el 33% lo integran las larvas de *Decapterus punctatus*, *Selar crumenophthalmus*, *Trachurus lathami*, *Oligoplites saurus*, *Hemicaranx amblyrhynchus*, *Selene setapinnis*, *S. brownii*, *Caranx hippos* y/o *latus* y *Caranx crysos*.

En el sur del Golfo de México las mayores abundancias de las larvas de la horqueta ocurren en primavera y principalmente verano, decrecen en el otoño y sus menores valores se presentan en el invierno (Tabla II). Las larvas de esta especie se localizan principalmente en la región oriental del área de estudio frente a los sistemas fluvio-lagunares (Figs. 7-10).

Durante el verano las larvas de la horqueta se distribuyen generalmente en la porción suroriental del Golfo de México. La mayor abundancia de esta especie se presenta sobre la plataforma continental frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta ($vm \approx 376$ larvas/m²) y Laguna de Términos ($vm \approx 28$ larvas/m²). La distribución de la mayor abundancia de larvas corresponde con la de mayor biomasa zooplanctónica (Fig. 7).

En el otoño ocurre un desplazamiento de la región de alta abundancia, hacia la porción más oriental del área de estudio ($vm \approx 13$ larvas/m²), es importante resaltar la ausencia de larvas en profundidades menores de los 40 m; se observa igualmente una correspondencia con la más alta biomasa zooplanctónica (Fig. 8).

La región de ocupación de las larvas de la horqueta en el invierno en relación con las épocas anteriores se reduce, es notable la ausencia de larvas frente a la Laguna de Términos. La mayor abundancia se observa frente al sistema Grijalva-Usumacinta ($vm \approx 13$ larvas/m²). Una mediana abundancia de larvas se registra en la porción nororiental de la zona de estudio

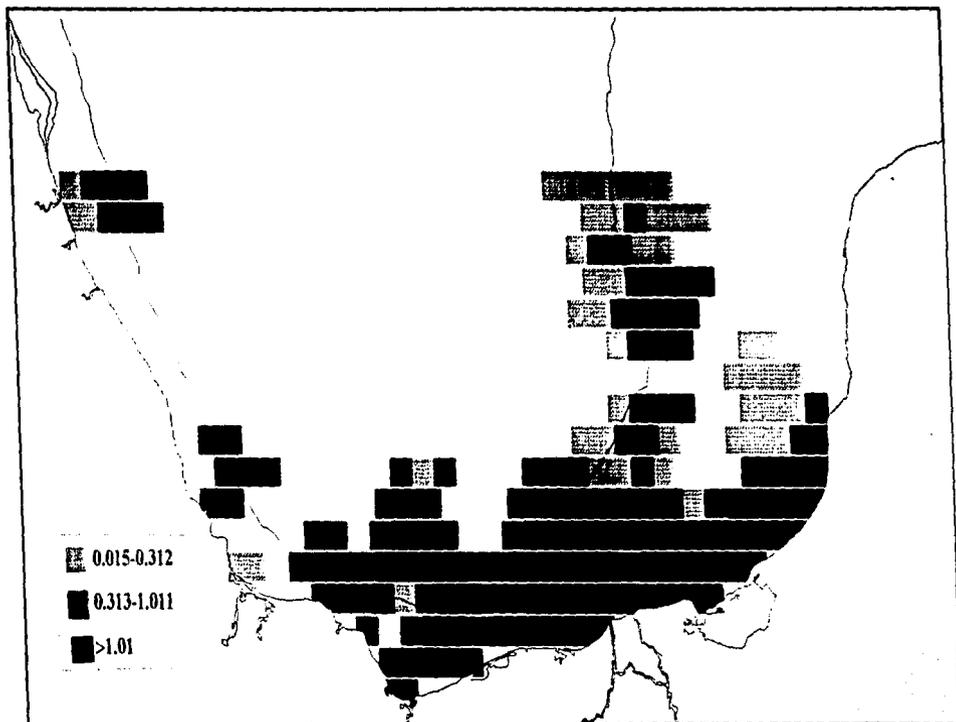


Figura 7.- Distribución de la abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (larvas/m²), sur del Golfo de México. Verano.

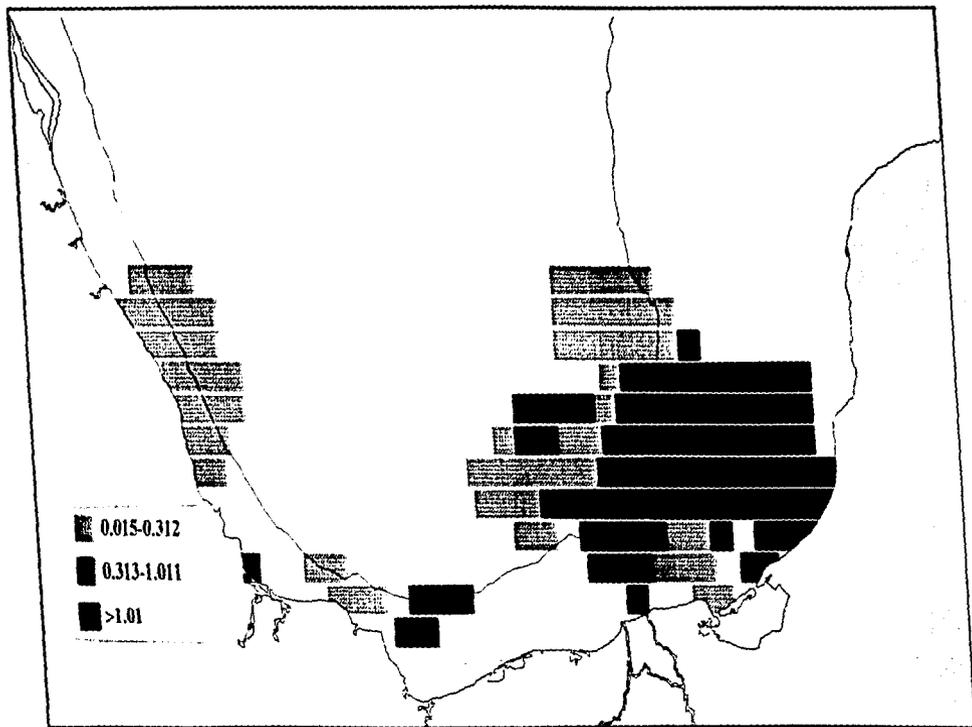


Figura 8.- Distribución de la abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (larvas/m³), sur del Golfo de México. Otoño.

($vm \approx 3$ larvas/m²), y corresponden con altas biomásas de zooplancton durante este período (Fig. 9).

La zona ocupada por las larvas de esta especie, durante la primavera, se redujo considerablemente y la mayor abundancia se localiza entre el sistema Grijalva-Usumacinta, al borde de la plataforma ($vm \approx 50$ larvas/m²) y Laguna de Términos con una distribución más hacia la costa ($vm \approx 17$ larvas/m²) (Fig. 10).

La distribución del zooplancton depende ampliamente de las características físicas y dinámicas de las masas de agua en que se encuentra y esta reflejada en la adaptación de varios taxa animales a relativamente estrechos intervalos de temperatura y salinidad (Sabatés, *et al.*, 1989). La distribución de las larvas de peces, como parte del zooplancton, esta controlada tanto por conducta activa como por mecanismos de transporte pasivo; estos resultan de la combinación de factores bióticos y abióticos, los primeros incluyen abundancia estacional de adultos y larvas, preferencias ambientales, disponibilidad de alimento adecuado, depredadores potenciales y conducta de las larvas; dentro de los abióticos están incluidos las corrientes oceánicas y costeras, frentes, surgencias, acoplamiento estuarino-costero, plumas de ríos y circulación en dos capas en un estuario (Nacross y Shaw, 1984). En el sur del Golfo de México los frentes generados por las plumas de los ríos son muy importantes tanto por su número como por las grandes descargas que estos sistemas vierten; su intensidad es consecuencia del incremento en las descargas de los ríos así como de las condiciones meteorológicas importantes en la zona (Shirasago-Germán, 1991).

Al analizar las descargas de los principales sistemas fluvio-lagunares en el sur del Golfo de México se tiene que en el verano el sistema Grijalva-Usumacinta y Río Coatzacoalcos alcanza descargas máximas de $8.7 \cdot 10^9$ m³ y $2.8 \cdot 10^9$ m³ respectivamente, es en este período cuando se reportan las mayores descargas del año (Czitrom *et al.*, 1986), al igual que de

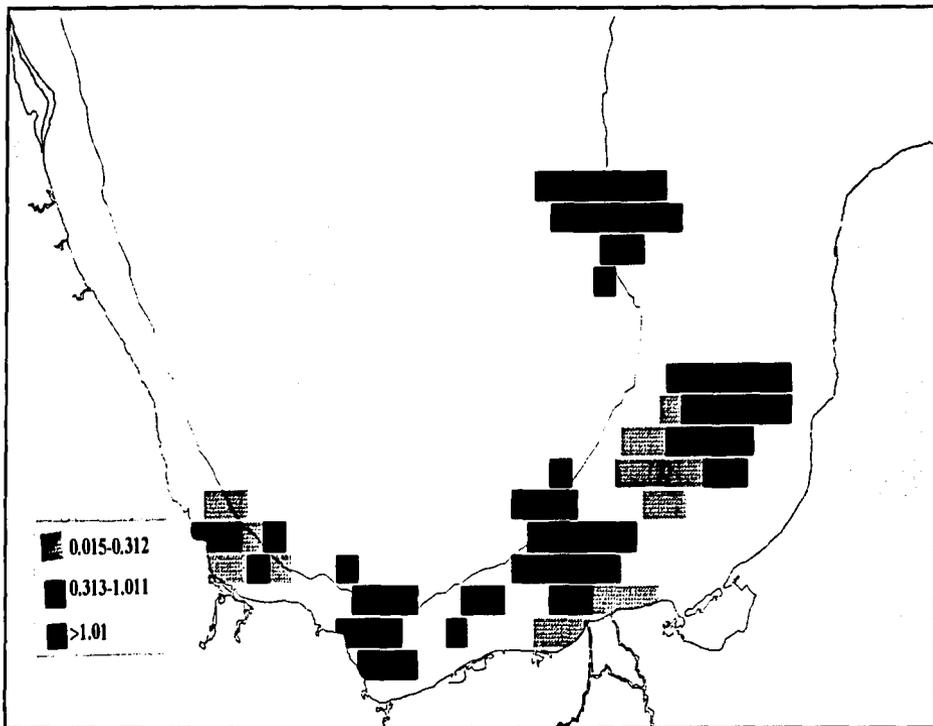


Figura 9.- Distribución de la abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (larvas/m²), sur del Golfo de México. Invierno.

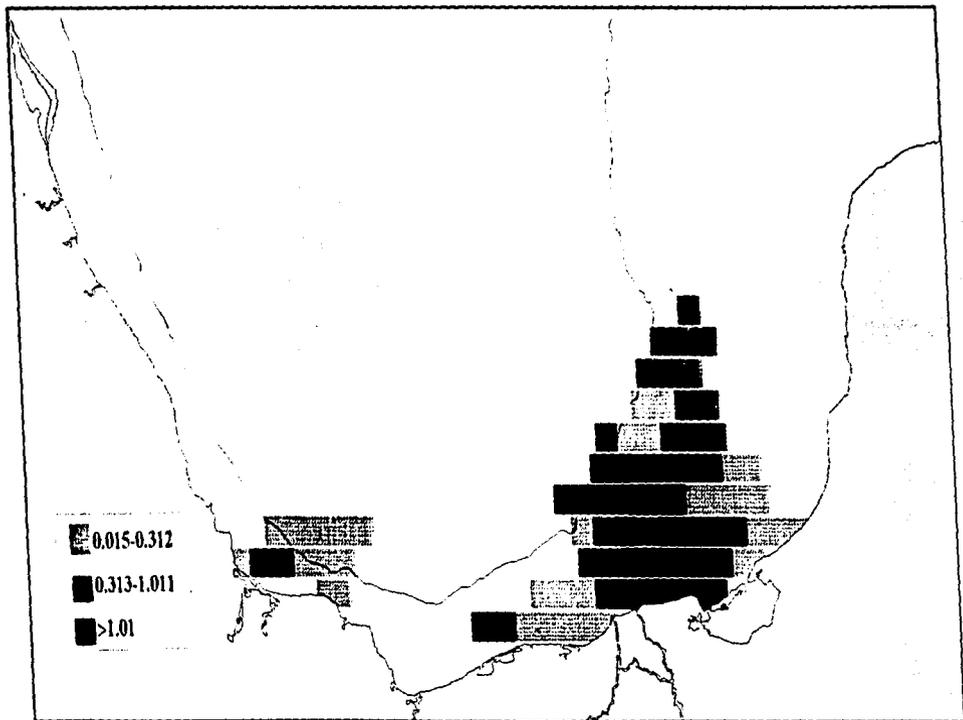


Figura 10.- Distribución de la abundancia de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* (larvas/m²), sur del Golfo de México. Primavera.

abundancia del zooplancton (Tabla II). Lo cual se ve reflejado en las altas concentraciones de biomasa zooplanctónica y larvas de la horqueta frente a estos sistemas (Figs. 3 y 7). Las corrientes imperantes en el área particularmente las corrientes litorales influyen, entre otros factores, en la distribución tanto del zooplancton como de las larvas de *C. chrysurus*, ya que es en esta zona donde se localizan principalmente la mayor abundancia de zooplancton. La corriente litoral en la época de verano presenta una dirección este-oeste con un transporte horizontal bajo ($2.6 \text{ m}^2/\text{s}$) (Monreal-Gómez y Salas-de León, 1990) de tal manera que las mayores abundancias de biomasa y de larvas de la horqueta se encuentran frente a las desembocaduras de los sistemas fluvio-lagunares (Fig. 3 y 7).

Para el otoño las descargas de los sistemas fluviales anteriormente mencionados disminuye ligeramente ($7.2 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ y $1.1 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ respectivamente) en relación al verano, sin embargo el paso de los "nortes" producen una homogeneización en la columna de agua, hasta los 100 m (Alatorre *et al.*, 1989); la gran cantidad de sedimentos suspendidos (Carranza-Edwards, *et al.*, 1993) impide la penetración de luz que resulta en una considerable disminución de la producción secundaria, esto se observa en los niveles bajos de biomasa zooplanctónica y de larvas de la horqueta presentes en esta época (Tabla II). Por otro lado, la corriente litoral en esta época cambia de oeste a este y presenta un transporte horizontal muy intenso ($10.5 \text{ m}^2/\text{s}$) (Monreal-Gómez y Salas-de León, 1990) lo que puede provoca el desplazamiento observado de las áreas de alta biomasa y larvas de la horqueta hacia el este (Fig. 4 y 8).

Durante el invierno las descargas fluvio-lagunares son bajas el Grijalva Usumacinta con $4.0 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ y Coatzacoalcos con $0.6 \cdot 10^9 \text{ m}^3$, al igual que la biomasa zooplanctónica y la abundancia de larvas presenta sus valores más bajos en el año (Tabla II). La corriente litoral permanece de oeste a este con un transporte horizontal de menor magnitud ($3.5 \text{ m}^2/\text{s}$)

(Monreal-Gómez y Salas-de León, 1990), por lo que se presenta un ligero desplazamiento del zooplancton hacia la región suroriental (Fig. 5 y 9).

En la primavera el sistema Grijalva-Usumacinta y Río Coatzacoalcos aumentan sus descargas y alcanzan valores de $4.7 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ y $0.5 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ respectivamente, la abundancia del zooplancton también es mayor que en la época anterior (Tabla II); mientras que la dirección cambia de este a oeste con transporte horizontal de magnitud mediana ($6.2 \text{ m}^2/\text{s}$) (Monreal-Gómez y Salas-de León, 1990), lo cual se refleja en el desplazamiento del núcleo de mayor abundancia, tanto de zooplancton como de larvas de la horqueta, anteriormente frente al sistema Grijalva-Usumacinta hacia el oeste (Fig. 6 y 10).

Biomásas planctónicas altas pueden ser el resultado de una combinación *in situ* de la acumulación y transporte de material alógeno, por ejemplo acumulación mecánica a través de la circulación convergente frecuentemente asociada con los frentes (Thibault *et al.*, 1994). Los frentes costeros pueden funcionar como barreras hidrográficas y dan como resultado cambios notables tanto en la cantidad como en la composición de huevos y larvas de peces pelágicos (Nakata, 1989; Iwatsuki, *et al.*, 1989). Dagg *et al.* (1988) y Govoni y Chester (1990) han encontrado que en aguas de la pluma de los ríos y adyacentes, frecuentemente representan buenas áreas de alimentación para las larvas de peces, por lo que la abundancia de ellas en estas áreas puede ser alta (Sogard *et al.*, 1987; Govoni *et al.*, 1989; Flores-Coto y Sánchez-Ramírez, 1989; Nakata, 1989; Shaw y Drulliger 1990a, b). Por otro lado las interacciones ecológicas pueden ser intensas en las plumas de los frentes, las larvas de peces aparentemente experimentan un medio ambiente rico en alimento cerca de la pluma del río además de la depredación la cual puede ser intensa si los depredadores zooplanctónicos se agregan en el frente (Govoni *et al.*, 1989).

Considerando lo anterior, si bien es cierto que las descargas de los sistemas fluvio-lagunares y el patrón general de las corrientes litorales en el sur del Golfo de México, no son los únicos factores, probablemente sean los más importantes en determinar la distribución de la biomasa zooplanctónica y la abundancia de larvas de la horqueta.

Biomasa zooplanctónica-abundancia de larvas de *C. chrysurus*

Se definieron cuatro zonas dentro del área de estudio, atendiendo a la distribución espacial y temporal de la biomasa zooplanctónica y de larvas de *C. chrysurus*: Estas son: la zona oceánica con profundidades >200 m; la zona nerítica occidental ubicada sobre la plataforma de Veracruz; la zona de influencia fluvio-lagunar comprendida desde la desembocadura del Río Coatzacoalcos hasta el oriente de la Laguna de Términos y la zona nerítica occidental que comprende la porción de la plataforma de la Península de Yucatán frente a Campeche. Estas áreas corresponden cercanamente con las zonas propuestas por Flores-Coto *et al.* (1988) y Sanvicente-Añorve *et al.* (*en prensa*).

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 19846) no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) para cada zona entre los diferentes años de los valores de biomasa zooplanctónica ni para los de abundancia de larvas de la horqueta, excepto para el caso de la biomasa zooplanctónica en las zonas oceánica, nerítica occidental y nerítica oriental durante el invierno, así como en la zona oceánica en primavera y verano. Cabe mencionar que estas excepciones corresponden a la zona oceánica y/o a la época de invierno, donde se presentan en general valores muy bajos, por lo que cualquier valor relativamente alto se reflejará en estas diferencias.

La mayor correlación (0.78) entre la biomasa zooplanctónica y la abundancia de larvas de la horqueta se presenta en la zona nerítica con influencia fluvio-lagunar donde se localizan sus valores más altos; es un resultado esperado en virtud de que *C. chrysurus* es una especie cuyos adultos habitan principalmente en zonas costeras y se alimentan esencialmente de

zooplancton. Mientras que en la zona oceánica se observa una correlación de 0.71, valor alto si se considera que no es una zona de desove de esta especie, sin embargo en esta, también se presentan valores bajos de biomasa. Por otro lado en la zona nerítica oriental se tienen una correlación de 0.46, zona donde se observan valores relativamente altos de biomasa zooplanctónica y ocasionalmente de abundancia de larvas de la horqueta. Finalmente en la zona nerítica occidental el valor de correlación es de 0.09, donde si bien la biomasa zooplanctónica se presenta en gran abundancia principalmente frente a los sistemas fluvio-lagunares de la plataforma de Veracruz la especie en esta zona se distribuye de manera ocasional.

Por lo tanto se puede decir que de manera general existe una correspondencia entre la biomasa zooplanctónica y las larvas de *C. chrysurus*, sin embargo es una relación afectada por varios aspectos, entre aquellos fundamentales pueden considerarse: la distribución de los adultos y sobre todo el área de desove. Por otro lado los centros con máximos valores de abundancia de larvas no necesariamente deben de coincidir con el área de los máximos núcleos de biomasa zooplanctónica; por lo que puede haber áreas de alta biomasa con valores bajos de larvas de la horqueta. Una alta correlación entre la abundancia del ictioplancton y la biomasa zooplanctónica también ha sido encontrada en la costa oeste de Louisiana por Cowan y Shaw (1991) y en aguas al sur de Galicia por Rodríguez y Rubín (1991).

Rodríguez y Rubín (1991) mencionan que entre el zooplancton y el ictioplancton se dan relaciones alimentarias recíprocas que tienen una enorme importancia llegando a intervenir en algunas ocasiones y de forma decisiva en la regulación del tamaño de los stocks de algunas especies de peces; debido a que concentraciones disponibles de microzooplancton son consideradas determinantes en las tasas de sobrevivencia de las larvas en el océano (Laurence, 1974; Houde, 1978).

Áreas y épocas de desove

La distribución espacial y temporal de tallas y/o edades de las larvas, permite establecer con mayor precisión las áreas y épocas de desove de las especies.

En primavera y verano en profundidades menores de los 40 m se observa la mayor abundancia promedio de larvas de la horqueta en etapa de preflexión con aproximadamente de 1.5-13.0 días de edad. La abundancia de larvas en estas profundidades decrece considerablemente en las siguientes etapas de desarrollo. En profundidades mayores de los 40 m la abundancia de larvas decrece hacia la zona oceánica; excepto en profundidades entre 101-200 m donde la abundancia en las etapas de postflexión, con edades aproximadas entre 20-38 días, y transformación, con 50-110 días de vida (primavera y verano, respectivamente), es ligeramente mayor que en el resto de la profundidades. En general encontramos larvas de horqueta no sólo en toda la plataforma continental sino que incluso en la zona oceánica; sin embargo, las larvas en etapa de transformación presentes únicamente en verano, no se localizaron en la zona oceánica (Figs. 11 y 12).

La mayor abundancia promedio de larvas de la horqueta en estado de preflexión (1.3-3.0 mm Lp), en el otoño, se localizan hacia la parte externa de la plataforma (101-200 m) (Fig. 13), a diferencia en las épocas anteriores (primavera y verano). Este hecho es coincidente con la ausencia de larvas de la horqueta en la zona litoral de la Isla del Carmen en esta época, referida por Sánchez-Velasco (1988) así como con la disminución de la biomasa zooplanctónica en esta zona.

Durante el invierno cuando se tiene la menor abundancia de larvas de la horqueta, la mayoría de estas tienden a presentarse en áreas con profundidades mayores de 40 m (Fig. 14). Por otro lado, en esta época los niveles de alimento (biomasa zooplanctónica) para esta especie en el área costera es muy bajo y en zonas mayores de los 40 m donde se encontró tal

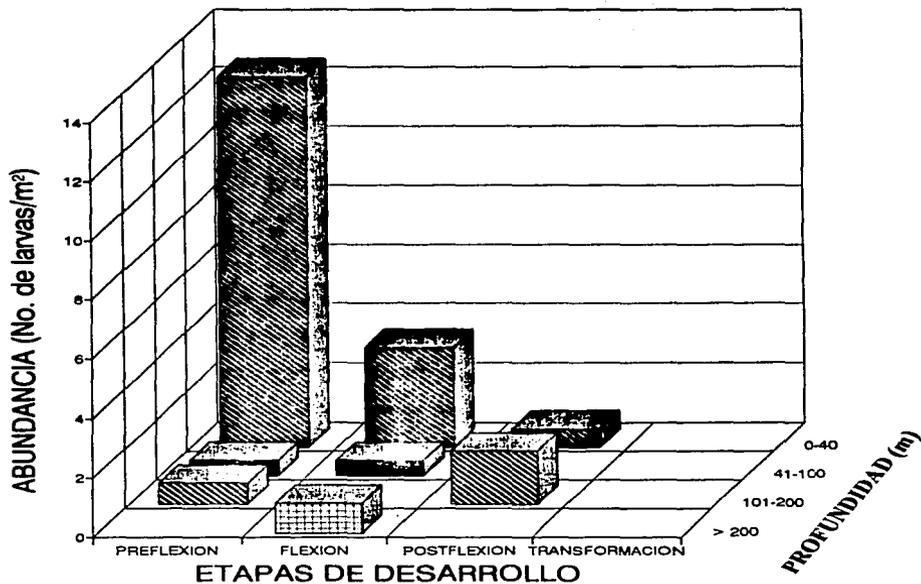


Figura 11.- Distribución de la abundancia promedio de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* en etapa de preflexión (1.4-3.0 mm Lp; 3.8-13.2 días), flexión (3.1-4.0 mm Lp; 13.8-19.1 días), postflexión (4.1-7.2 mm; 19.6-37.9 días), sur del Golfo de México. Primavera.

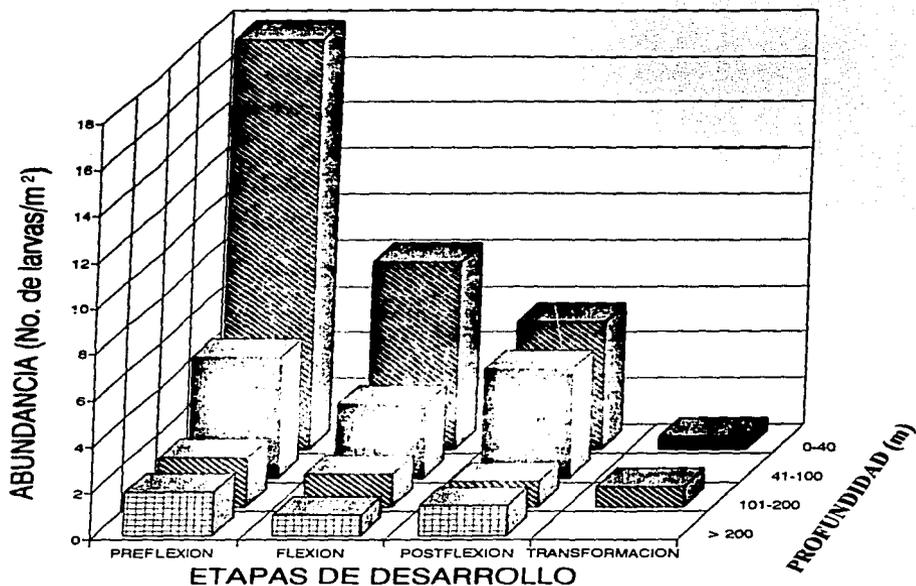


Figura 12.- Distribución de la abundancia promedio de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* en etapa de preflexión (1.1-3.0 mm Lp; 1.5-12.7 días), flexión (3.1-4.0 mm Lp; 13.3-18.6 días), postflexión (4.1-9.0 mm Lp; 19.2-48.0 días), transformación (9.2-19.6 mm Lp; 49.2-110.4 días), sur del Golfo de México. Verano.

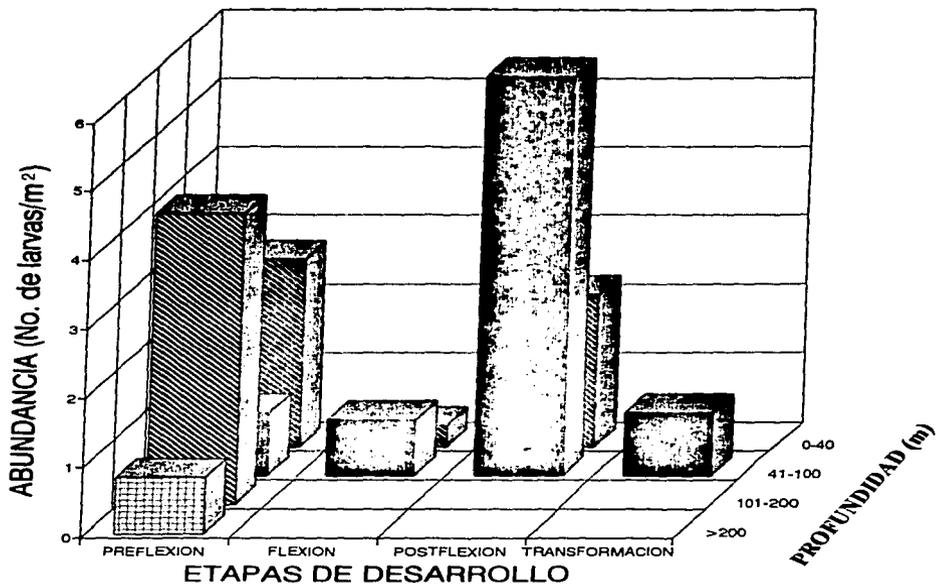


Figura 13.- Distribución de la abundancia promedio de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* en etapa de preflexión (1.3-3.0 mm Lp), flexión (3.2-4.0 mm Lp), postflexión (4.1-8.0 mm Lp), transformación (9.2-9.9 mm Lp), sur del Golfo de México. Otoño.

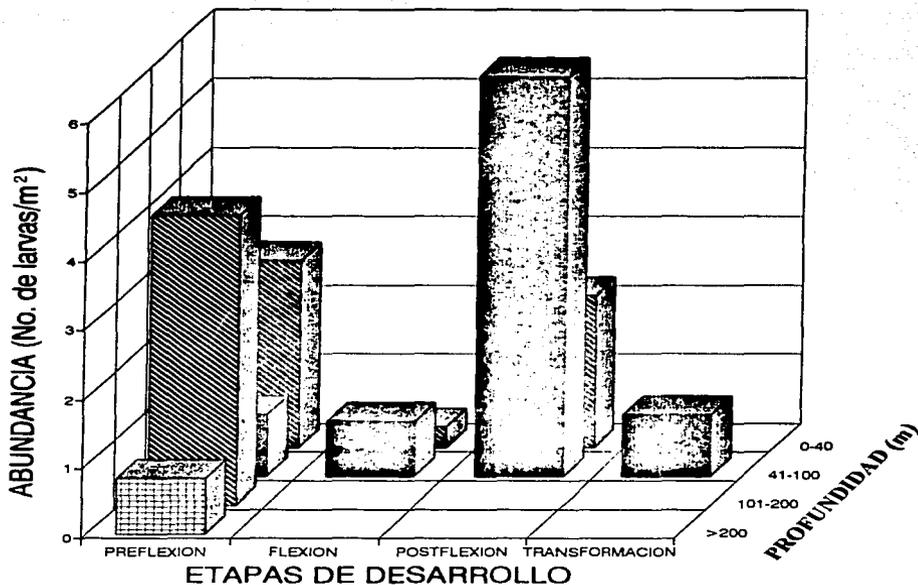


Figura 14.- Distribución de la abundancia promedio de larvas de *Chloroscombrus chrysurus* en etapa de preflexión (1.5-3.0 mm Lp; 4.0-16.5 días), flexión (3.1-4.0 mm Lp; 17.3-24.8 días), postflexión (4.1-7.9 mm Lp; 25.7-57.3 días), transformación (10.1 mm Lp; 75.7 días), sur del Golfo de México. Invierno.

abundancia de larvas es una zona considerada como rica por los altos valores de biomasa zooplanctónica (Fig. 5), que es explotada por los adultos que desovarón ahí. De las cinco campañas de invierno, en la de 1989 (OGMEX VII), una relativa alta abundancia de larvas en estado de preflexión (4.0-16.5 días) se presentó en una estación al borde de la plataforma (>200 m), puede considerarse que es una excepción, tanto por la ubicación del desove (que se asume es prácticamente el mismo donde se localizaron estas larvas en etapa de preflexión), como por el haber ocurrido en el invierno; se observa que las larvas en las siguientes etapas de desarrollo se encuentran en el área de la plataforma media (<100 m). Las mayores abundancias de larvas en estado de flexión, postflexión y transformación las observamos en profundidades < 40 y < 100, en otoño e invierno respectivamente.

El análisis de la distribución espacial y temporal de tallas de las larvas de la horqueta, permite considerar como la zona de desove el lugar donde se localizan las larvas pequeñas (etapa de preflexión), puesto que tienen un tiempo corto de permanencia en el plancton por lo que se asume que no han sufrido una significativa dispersión. Su presencia en todas las épocas nos indica que la especie se reproduce durante todo el año pero principalmente en el periodo cálido de primavera-verano, cuando la disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica) alcanza sus más altos valores (Tabla II), en la plataforma continental donde desova en áreas con profundidades menores de 40 m.

Las mayores abundancias de larvas en primavera-verano, tanto de preflexión, flexión, postflexión y transformación ocurren esencialmente en áreas con profundidades menores de 40 m, sin embargo la presencia relativamente abundante de larvas en etapa de postflexión y transformación en zonas de mayor profundidad (>40 m y < 200 m) podría sugerir la idea de deriva larval desde las áreas de desove (< 40 m) hacia la parte externa de la plataforma; donde más tarde las etapas más avanzadas incluso pequeños juveniles podrían reclutarse a la

población adulta que de acuerdo con Tapia-García (1991) ocurre en la zona costera en profundidades menores de los 36 m.

Para el otoño se observa un desplazamiento del área de desove provocado probablemente por el patrón de corrientes litorales en la zona que desplaza el alimento (biomasa zooplanctónica) hacia zonas con profundidades mayores (101-200 m); este desplazamiento es aún más evidente en el invierno cuando los niveles de alimento (biomasa zooplanctónica) para esta especie en el área costera es muy bajo y en el área > 40 m donde se encontró tal abundancia de larvas es una área rica que es explotada por los adultos que desovaron ahí. Aunque las estrategias reproductivas de muchas especies marinas están adaptadas a las corrientes prevalecientes, las cuales transportan grandes cantidades de larvas planctónicas a áreas de crianza usualmente encontradas en aguas relativamente someras o costeras (Parrish, *et al.*, 1981), existen otros factores que pueden estar determinando el área y época de desove de la especie, sin embargo parece evidente que la disponibilidad del alimento es uno de los más importantes.

Ciclo de Vida

De acuerdo con Tapia-García (1991) organismos de tallas entre 103-226 mm de LT de esta especie se localizan en regiones muy costeras menores de 36 m, principalmente en primavera y verano. Por otro lado, se establece a partir de los resultados de abundancia y distribución de larvas en estado de preflexión, que el desove ocurre a lo largo del año pero principalmente en las mismas épocas de máxima abundancia de los adultos, en profundidades menores de los 40 m. Las larvas y adultos pueden estar tomando ventaja de la riqueza que se genera por las lluvias, evidente por los altos valores de biomasa zooplanctónica observados.

Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1988) mencionan que es una especie que utiliza las lagunas costeras como zona de crianza y alimentación. Sin embargo, los grandes contrastes de abundancias de larvas encontradas en la zona costera frente al sistema Grijalva-Usumacinta donde se tienen abundancias hasta de 1679 larvas/100 m³ en la época de verano, así como las que menciona Sánchez-Velasco (1988) para la zona litoral frente a la Laguna de Términos (1090.8 larvas/100 m³, a lo largo de un ciclo anual); en relación a aquellas sumamente bajas referidas para la Laguna de Términos a través de un ciclo anual por Álvarez-Cadena (1978) y Flores-Coto (1988) (225.83 y 24.03 larvas/100 m³ respectivamente), permiten establecer la idea de que esta laguna (como también otros sistemas estuarinos del área) no es utilizada como área de crianza por las larvas, sino que se mantienen dentro del área costera.

Por otro lado los registros de organismos capturados con redes de arrastre de esta especie en la Laguna de Términos la señalan como un visitante cíclico de escasa abundancia generalmente restringida a los sistemas fluvio-lagunares, bocas del Carmen y Puerto Real (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). Esto contrasta con la alta abundancia encontrada en la Sonda de Campeche donde incluso es una especie dominante (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986); mientras que Bravo-Núñez y Yáñez-Arancibia (1979) la consideran como una especie de tránsito en la Boca de Puerto Real donde capturaron 22 organismos a lo largo de un ciclo anual con un intervalo de tallas entre 44-110 mm LT. Por lo que resulta difícil pensar que los pequeños juveniles (20-100 mm) ocupen la laguna como área de crecimiento. Se esperaría que estas tallas no registradas se encuentren esencialmente a lo largo de las zonas litorales más someras, aunque ocasionalmente pueden entrar a la laguna.

Las metodologías empleadas en la captura de esta especie no permiten establecer la ubicación de organismos pequeños (20-100 mm), además de la inaccesibilidad de la zona

litoral para cierto tipo de embarcaciones, puesto que es muy probable que sea en esta zona donde se ubiquen; sin embargo Tapia-García (1991) menciona que los juveniles pequeños, sin indicar talla, se distribuyen en el interior de la Laguna de Términos y son reclutados a la población adulta en la Sonda de Campeche de marzo a noviembre, pero las abundancias mencionadas dentro de la Laguna de Términos nos pueden estar indicando que su presencia es accidental u ocasional.

La relativa mayor abundancia de larvas en áreas con profundidades de mas de 40 m presentes en el otoño e invierno a diferencia de primavera-verano (aunque no se tienen registros de adultos en estas profundidades, quizá como consecuencia de ser áreas inaccesibles a los arrastres) permiten proponer la idea de que los adultos se mueven a zonas con mayores profundidades durante estos periodos debido a que las máximas densidades de biomasa zooplanctónica se encuentran desplazadas de la zona costera hacia estas áreas, esto es lógico si se considera que es una especie que se alimenta principalmente de zoplancton; de esta forma larvas y adultos pueden encontrar alimento (zooplancton) en áreas con mayor profundidad.

Parece evidente el papel que juega la disponibilidad de alimento estimada a partir de la biomasa zooplanctónica, en los patrones de migración de esta especie puesto que es la que determina la ubicación de los adultos y consecuentemente de sus etapas planctónicas en el sur del Golfo de México.

Por otro lado resulta difícil diferenciar las áreas de desove, alimentación, crianza y de reclutamiento, puesto que las larvas, juveniles -si se considera que la talla de primera madurez es a los 117 mm de LT según Tapia-García (1991)-, y adultos se encuentran en grandes abundancias en la zona nerítica en profundidades menores de los 40 m donde llevan a cabo prácticamente todo su ciclo de vida.

Alimentación de larvas de *C. chrysurus*

La variabilidad interanual en la cantidad de alimento disponible para larvas de peces es de importancia determinante en su sobrevivencia y subsecuente reclutamiento a la población de adultos (Kane, 1993).

Con relación a la alimentación se analizó un total de 297 tractos digestivos de *C. chrysurus*, de los cuales 181 fueron extraídos de larvas recolectadas en el día y 116 de noche. Al parecer esta especie presenta una tendencia a alimentarse principalmente en el día, si se considera que el 20.44% de las larvas capturadas en este período tuvieron el intestino vacío; mientras que en las larvas recolectadas en la noche fue del 87.07% (Tabla III); las larvas de peces perciben a sus presas a través de la vista (Hunter, 1981), por lo que al carecer de bastones y no presentar migración del pigmento retinomotor (Blaxter y Staines, 1970) necesitan luz para poder ubicar a sus presas. La alimentación de día se presenta en la mayoría de las larvas de peces (Hunter, 1981), en clupeidos como *Brevoortia tyrannus* (June y Carlson *et al.*, 1971) y *Sardinops sagax* (Arthur, 1976), engraulidos como *Engraulis mordax* (Arthur, 1976) y *Encrasicholina purpurea* (Chiappa-Carrara, 1993), scómbridos: *Thunnus maccoyi* y *T. alalunga* (Young y Davis, 1990) y carángidos: *Trachurus declivis* (Young y Davis, 1992), entre otros

Las larvas en estado de preflexión presentaron el mayor número de estómagos vacíos en todas las épocas (Tabla IV). Se considera que los órganos de los sentidos así como de las estructuras de locomoción aún no están completamente desarrollados y no pueden buscar su alimento por lo que la probabilidad de encuentro entre larvas y presas es menor en esta etapa.

Tabla III.- Hora de colecta de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México, análisis de alimentación. N= número de tractos digestivos.

HORA	N	CON ALIMENTO	VACIOS	% DE VACIOS
6:40-17:40	181	144	37	20.44
20:36-05:58	116	15	101	87.07

Tabla IV.- Tractos digestivos de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México.
N= número de tractos digestivos.

ETAPAS DE DESARROLLO	N	CON ALIMENTO	VACIOS	% DE VACIOS
PRIMAVERA				
PREFLEXION	28	3	25	89.29
FLEXION	17	8	9	52.94
POSTFLEXION	9	4	5	55.56
VERANO				
PREFLEXION	59	21	38	64.41
FLEXION	22	20	2	9.09
POSTFLEXION	44	42	2	4.55
OTOÑO				
PREFLEXION	17	2	15	88.24
FLEXION	4	2	2	50.00
POSTFLEXION	31	18	13	41.94
INVIERNO				
PREFLEXION	23	6	17	73.91
FLEXION	23	18	5	21.74
POSTFLEXION	20	17	3	15.00

En el verano, cuando la disponibilidad de alimento es mayor (biomasa zooplanctónica), se tienen durante todo el desarrollo de la larva los menores porcentajes de estómagos vacíos (Tabla IV); si se considera que los encuentros entre las larvas de peces y el zooplancton son episódicos (Govoni *et al.*, 1985), es particularmente importante para las larvas que los parches del zooplancton (alimento disponible) se encuentren en mayor abundancia, de tal forma que la probabilidad de encuentro se incrementa.

Al analizar los espectros tróficos de las larvas de la horqueta se puede decir que se trata de una especie zooplanctófaga (Figs. 15-18; Tablas V-VIII), ya que únicamente en la etapa de preflexión en el invierno se observó un dinoflagelado del género *Peridinium*. Se alimenta principalmente de copépodos, cladóceros (*Penilia avirostris*) y nauplios. Esta dieta zooplanctófaga también la presentan otros carángidos como *Trachurus symmetricus* (Arthur, 1976), *T. declivis* (Young y Davis, 1992), así como algunos sciaenidos: *Leiostomus xanthurus* y *Micropogonias undulatus* (Govoni *et al.*, 1983, 1986).

Las categorías alimentarias que presentaron los más altos valores de índice de importancia relativa (IIR) fueron los copépodos y *P. avirostris* en la primavera y el verano (Figs. 15 y 16; Tabla V y VI) a diferencia del otoño e invierno cuando si bien los copépodos también presentaron los más altos valores de IIR, los nauplios tuvieron un IIR mayor que *P. avirostris* incluso en algunas etapas de desarrollo de las larvas de la horqueta fueron sustituidas por anfipodos o juveniles de bivalvos (Figs. 17 y 18; Tabla VII y VIII). Este hecho parece relevante por que si bien se considera que esta especie tiene tendencia por los copépodos y *P. avirostris*, dicha tendencia puede estar en función de la disponibilidad de los diferentes zooplanctontes.

Aunque no se hizo un análisis de la composición del zooplancton, se puede inferir que la abundancia de *P. avirostris* en el sur del Golfo de México aumenta considerablemente en

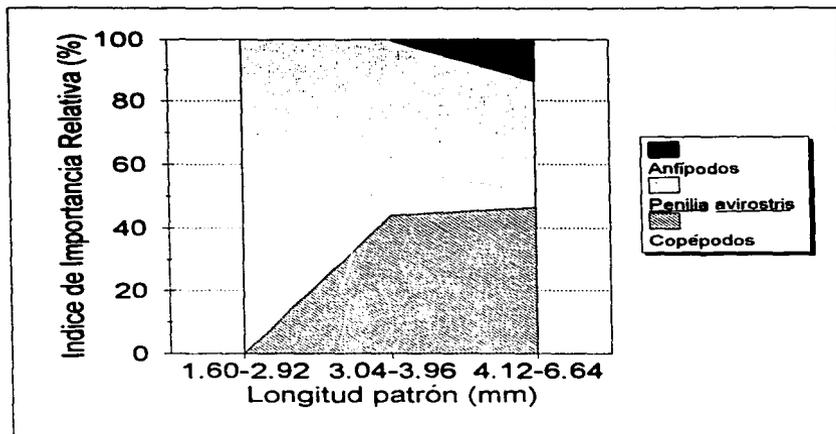


Figura 15.- Espectro trófico de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, en etapa de preflexión (1.60-2.92 mm Lp), flexión (3.04-3.96 mm Lp), postflexión (4.12-6.64 mm), sur del Golfo de México. Primavera.

Tabla V.- Índice de Importancia Relativa (IIR) de las categorías alimentarias de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Primavera.

CATEGORIAS ALIMENTARIAS	N	F	IIR
PREFLEXION (1.60-2.92 mm Lp)			
n = 28			
n' = 25			
<i>Penilia avirostris</i>	1	1	100.00
Materia orgánica		2	
FLEXION (3.04-3.96 mm Lp)			
n = 17			
n' = 9			
<i>Penilia avirostris</i>	3	1	56.00
Copépodos	2	2	44.00
Materia orgánica		5	
POSTFLEXION (4.12-6.64 mm Lp)			
n = 9			
n' = 5			
Copépodos	5	2	46.43
<i>Penilia avirostris</i>	4	2	40.00
Anfípodos	1	1	13.57
Materia orgánica		2	

N= número de organismos de la categoría alimentaria

F= Frecuencia de la categoría alimentaria

n= número de tractos digestivos analizados

n'= número de tractos digestivos vacíos

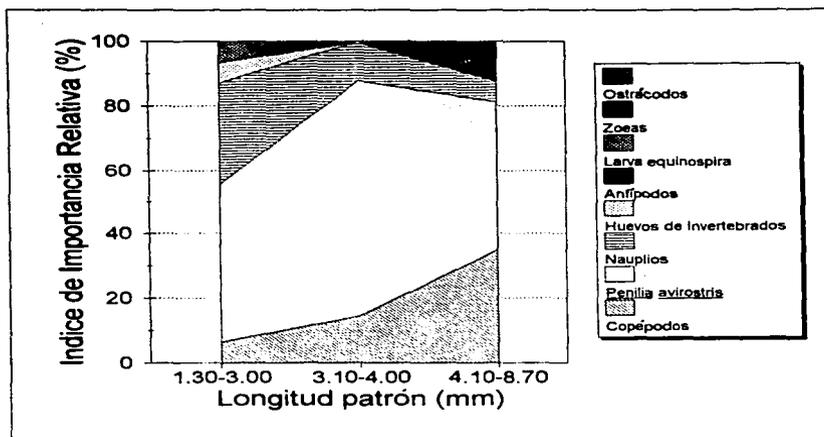


Figura 16.- Espectro trófico de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, en etapa de preflexión (1.30-3.00 mm Lp), flexión (3.10-4.00 mm Lp), postflexión (4.10-8.70 mm Lp), sur del Golfo de México. Verano.

Tabla VI.- Índice de Importancia Relativa (IIR) de las categorías alimentarias de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Verano.

CATEGORIAS ALIMENTARIAS	N	F	IIR
PREFLEXION (1.30-3.00 mm Lp)			
n= 59			
n'=38			
<i>Penilia avirostris</i>	8	6	49.31
Nauplios	5	4	31.16
Copépodos	1	1	6.51
Huevos de invertebrados	1	1	6.51
Larva equinospira	1	1	6.51
Restos de crustáceos		8	
Materia orgánica		6	
FLEXION (3.10-4.00 mm Lp)			
n= 22			
n'= 2			
<i>Penilia avirostris</i>	46	16	73.38
Copépodos	7	4	14.57
Nauplios	4	4	12.05
Restos de crustáceos		7	
POSTFLEXION (4.10-8.70 mm Lp)			
n= 44			
n'= 2			
<i>Penilia avirostris</i>	128	37	46.30
Copépodos	108	26	34.92
Anfípodos	18	10	10.32
Nauplios	8	7	6.61
Zoeas	1	1	0.93
Ostrácodos	1	1	0.93
Restos de crustáceos		24	

N= número de organismos de la categoría alimentaria
 F= Frecuencia de la categoría alimentaria
 n= número de tractos digestivos analizados
 n'= número de tractos digestivos vacíos

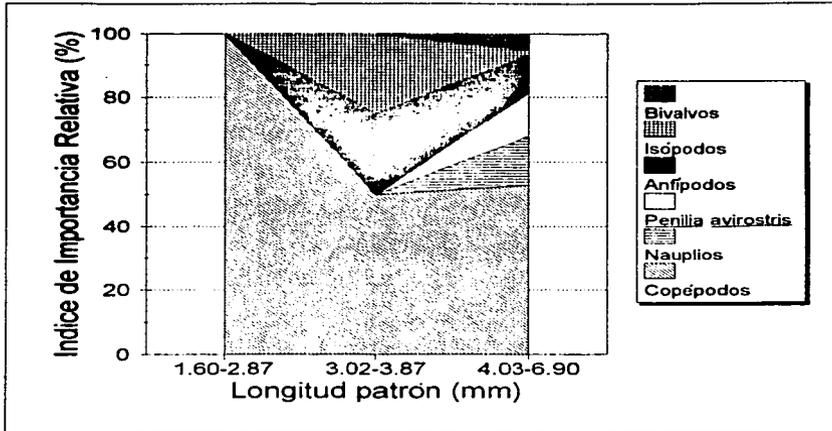


Figura 17.- Espectro trófico de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, en etapa de preflexión (1.60-2.87 mm Lp), flexión (3.02-3.87 mm Lp), postflexión (4.03-6.90 mm Lp), sur del Golfo de México. Otoño.

Tabla VII.- Índice de Importancia Relativa (IIR) de las categorías alimentarias de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Otoño.

CATEGORIAS ALIMENTARIAS	N	F	IIR
PREFLEXION (1.6-2.87 mm Lp)			
n = 17			
n' = 15			
Copépodos	1	1	100.00
Restos de crustáceos		1	
FLEXION (3.02-3.82 mm Lp)			
n = 4			
n' = 2			
Copépodos	2	2	50.00
Antípodos	1	1	25.00
Bivalvos	1	1	25.00
Restos de crustáceos		1	
POSTFLEXION (4.03-6.90 mm Lp)			
n = 31			
n' = 13			
Copépodos	120	17	52.89
Nauplios	21	7	14.92
<i>Penilia avirostris</i>	16	7	13.72
Antípodos	19	5	11.63
Bivalvos	4	3	5.19
Isópodos	1	1	1.65

N = número de organismos de la categoría alimentarias

F = Frecuencia de la categoría alimentaria

n = número de tractos digestivos analizados

n' = número de tractos digestivos vacíos

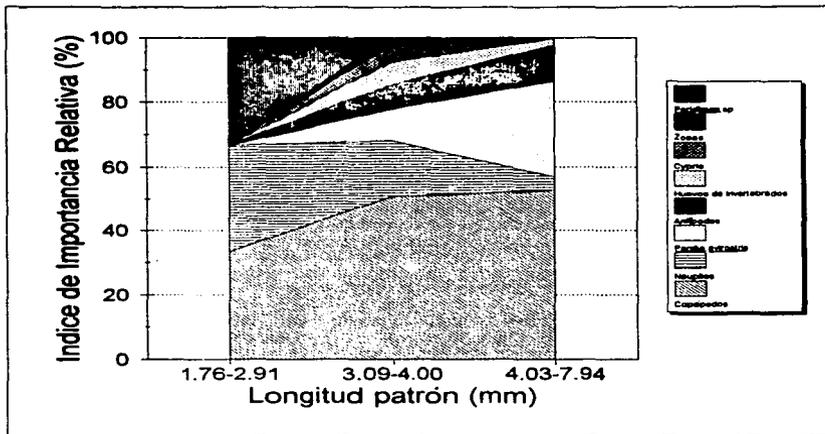


Figura 18.- Espectro trófico de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, en etapa de preflexión (1.76-2.91 mm Lp), flexión (3.09-4.0 mm Lp), postflexión (4.03-7.94 mm Lp), sur del Golfo de México. Invierno.

Tabla VIII.- Índice de Importancia Relativa (IIR) de las categorías alimentarias de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Invierno.

CATEGORIAS ALIMENTARIAS	N	F	IIR
PREFLEXION (1.76-2.91 mm Lp)			
n= 23			
n'=17			
Copepodos	1	1	33.33
Nauplios	1	1	33.33
<i>Peridinum sp</i>	1	1	33.33
Restos de crustáceos		2	
FLEXION (3.09-4.00 mm Lp)			
n= 23			
n'= 5			
Copepodos	48	17	50.94
Nauplios	11	7	17.03
<i>Penilia avirostris</i>	7	4	10.05
Antípodos	5	3	7.43
Huevos de invertebrados	12	1	7.13
Cypris	4	2	5.25
Zoeas	1	1	2.17
Restos de crustáceos		8	
POSTFLEXION (4.03-7.94 mm Lp)			
n= 20			
n'= 3			
Copepodos	122	16	52.81
<i>Penilia avirostris</i>	34	13	29.70
Antípodos	10	5	10.80
Nauplios	3	2	4.12
Huevos de invertebrados	4	1	2.57
Restos de crustáceos		8	

N= número organismos de la categoría alimentarias
 F= Frecuencia de la categoría alimentaria
 n= número de tractos digestivos analizados
 n'= número de tractos digestivos vacíos

primavera y verano, por el valor alto del índice de importancia relativa que presenta; Chiappa-Carrara (1993) menciona que los organismos planctívoros pueden ser considerados como muestreadores del plancton, puesto que son capaces de aprovechar las pequeñas agregaciones de los organismos. Por otro lado De la Cruz (1972) reporta que, en el Banco de Campeche, la abundancia de *P. avirostris* es alta en el período cálido particularmente en verano.

La tendencia de las larvas de la horqueta por consumir *P. avirostris* en primavera y verano puede estar en función del gasto energético menor que representa la captura de un menor número de presas de mayor tamaño en relación a un mayor número de presas pequeñas como los copépodos.

El tamaño de la boca de las larvas de la horqueta aumenta linealmente con el incremento en longitud patrón (Fig. 19). En etapa de preflexión (1.3-3.0 mm Lp) las larvas de la horqueta se alimenta de organismos $\leq 290 \mu\text{m}$ de ancho, mientras que en tallas > 3.1 mm de Lp consume presas de hasta de $900 \mu\text{m}$ de ancho. Se observa claramente que el ancho promedio de las presas ingeridas es mayor en larvas > 4.0 mm de Lp (Tabla IX), por lo cual se puede decir que la tendencia por algún tipo de alimento también estará en función del tamaño de la boca. De igual forma Shirota (1970) menciona que existe una estrecha relación entre el tamaño de la boca de las larvas de peces y el tamaño del alimento que ingieren por lo que al inicio de la alimentación las larvas con boca pequeña comen únicamente fitoplancton, protozoarios y nauplios de pequeños copépodos, mientras que las larvas con boca grande (*Thunnus* spp, *Katsuwonus* spp) comen fácilmente grandes copépodos. Esta relación ha sido observada en especies como *T. declivis* (Young y Davis, 1992), *T. maccoyii* (Young y Davis, 1990), *S. sagax*, *E. mordax* y *T. symmetricus* (Arthur, 1976).

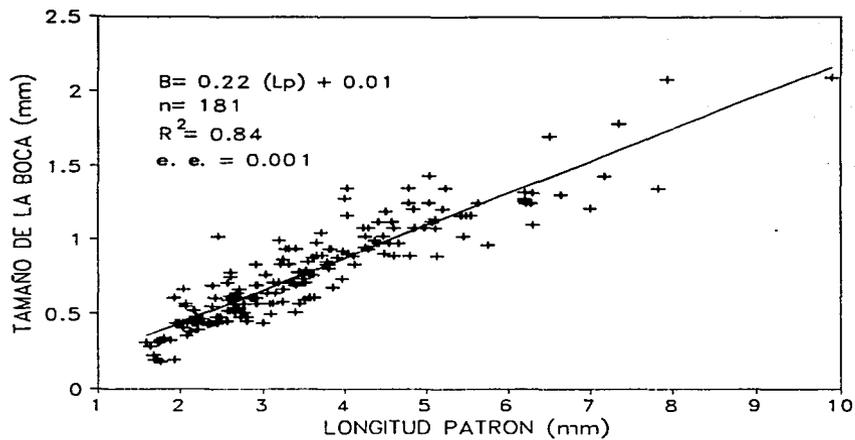


Figura 19.- Tamaño de la boca (mm)-Longitud patrón (mm) de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México.

Tabla IX.- Ancho de presas de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México.
 n= número de presas; d. e.= desviación estandard.

LONGITUD PATRON DE LARVAS (mm)	ANCHO DE LAS PRESAS (μm)				
	MINIMA	MAXIMA	PROMEDIO	n	d. e.
1.3-3.0	70	290	126.1	20	53.6
3.1-4.0	10	900	133.9	149	78.2
4.1-8.7	40	890	170.1	617	74.6

Crecimiento de larvas de *C. chrysurus*

Se analizaron las relaciones entre el número de incrementos diarios con el radio mayor, radio menor y el diámetro de los otolitos sagitta de larvas de la horqueta con tallas de 1.6-6.6 mm Lp para la primavera, 1.4-6.0 mm Lp para el verano y 1.9-7.2 mm de Lp para el invierno. De estas relaciones la que presentó el coeficiente de determinación mayor en un modelo lineal fue la relación con el radio mayor (Figs. 20-22).

Para los modelos de crecimiento de cada época, el intervalo de tallas fue de 1.6-6.6 mm Lp (57 larvas) en primavera, 1.4-11.7 mm Lp (69 larvas) en verano y 1.9-7.9 mm de Lp (54 larvas) en el invierno. Como se mencionó anteriormente, la serie de datos observados se ajustó a un modelo lineal. La tasa de crecimiento fue más alta en primavera y verano (0.17mm/día) que en invierno (0.12 mm/día) (Figs. 23-25). Estos valores fueron comparados por una prueba de "t" (Zar, 1984) y son significativamente diferentes ($p < 0.001$).

El crecimiento de las larvas está controlado esencialmente por dos factores externos: la temperatura (Warlen, 1988; Houde, 1989; Morse, 1989; Rutherford y Houde, 1994) y la disponibilidad de alimento (Methot y Kramer, 1979; Warlen, 1988; Kiørbe *et al.*, 1988). Las diferencias observadas entre las tasas de crecimiento de las larvas de primavera-verano e invierno podrían ser resultado de las diferencias en la temperatura y la disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica). La temperatura superficial del agua en primavera-verano fluctúa entre 24.0 y 33.0 °C (Flores-Coto y Gracia-Gasca, 1993) y de 22.3 a 25.0 °C en invierno (Shirasago-Germán, 1991), estas diferencias podrían afectar la tasa de metabolismo de las larvas.

En el Sur del Golfo de México la mayor biomasa zooplanctónica se observa en la primavera y verano, con las más altas densidades frente a los principales sistemas fluviolagunares del área, durante el otoño e invierno estos valores decrecen considerablemente, como también lo

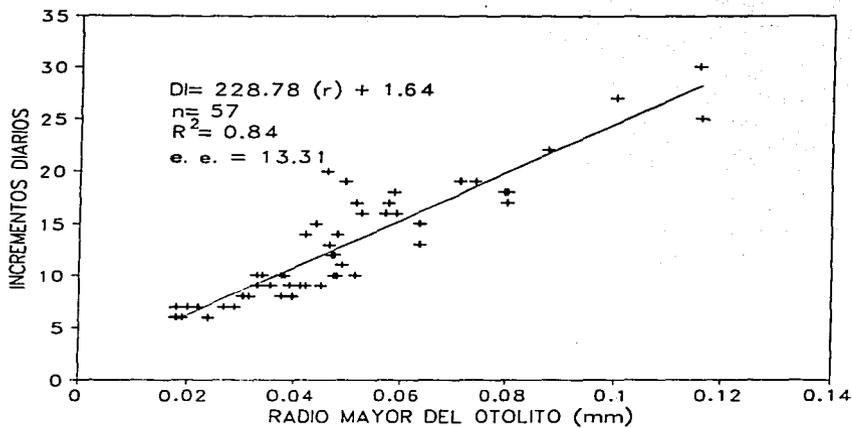


Figura 20.- Relación radio mayor del otolito-incrementos diarios de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Primavera.

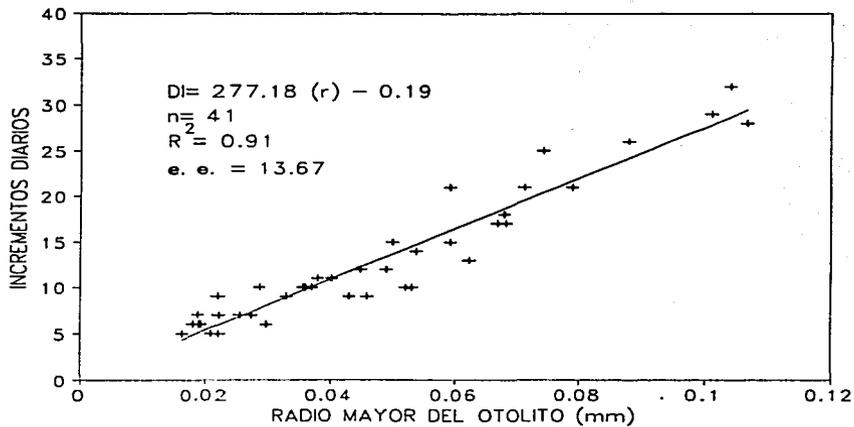


Figura 21.- Relación radio mayor del otolito-incrementos diarios de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Verano.

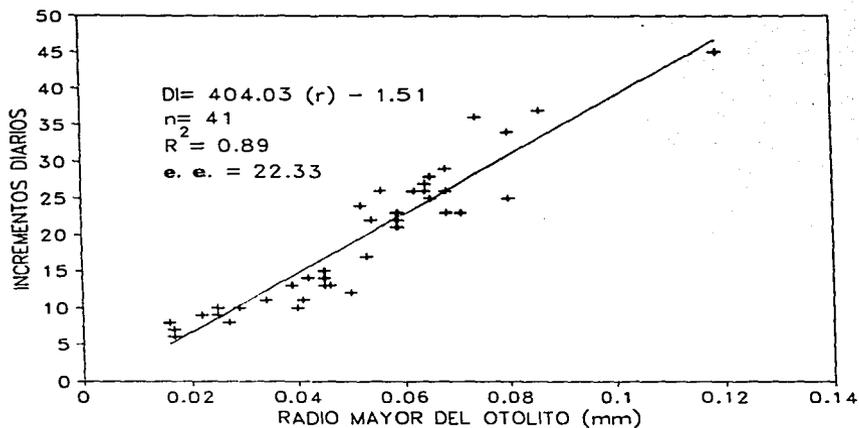


Figura 22.- Relación radio mayor del otolito-incrementos diarios de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Invierno.

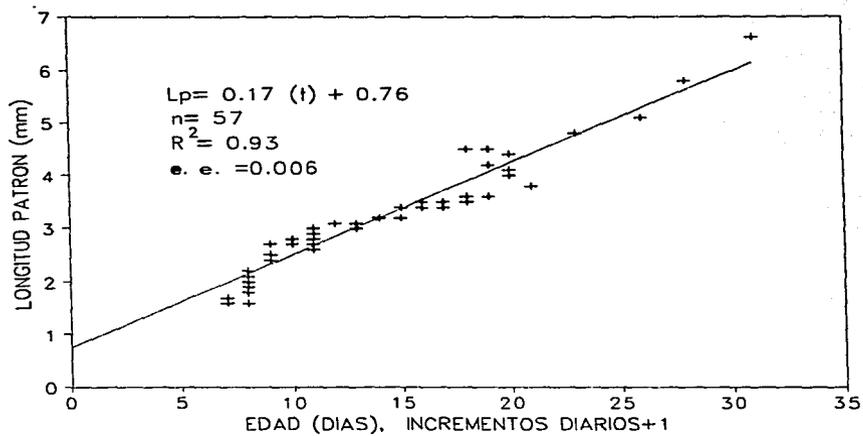


Figura 23.- Crecimiento de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Primavera.

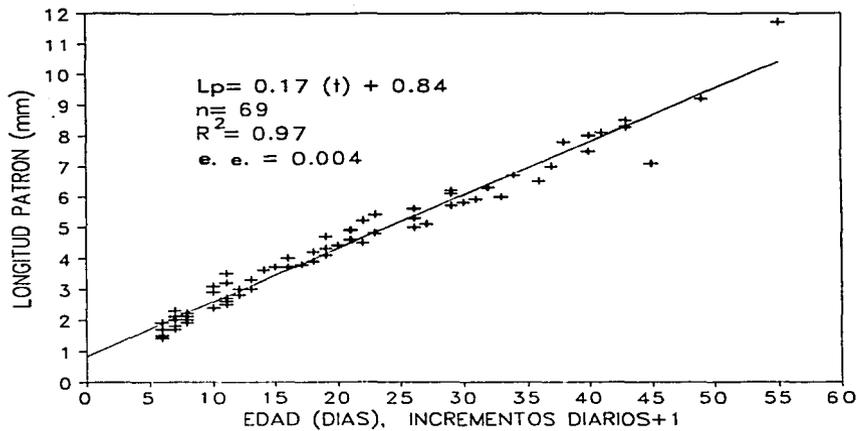


Figura 24.- Crecimiento de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Verano.

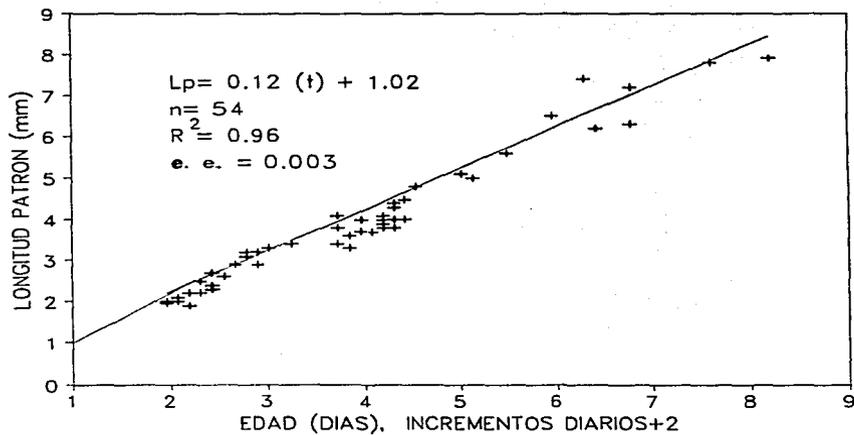


Figura 25.- Crecimiento de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Invierno.

mencionan De la Cruz (1972) y Flores-Coto *et al.* (1988). Se asume que la biomasa zooplanctónica de primavera-verano corresponde a una alta disponibilidad de alimento y consecuentemente puede propiciar tasas de crecimiento más altas.

Aunque las tasas de crecimiento instantáneo de las larvas de la horqueta (0.17 mm/día en primavera y verano y 0.12 mm/día en invierno) fueron más bajas que las registradas por Leffler y Shaw (1992), también de modelos lineales (0.40, 0.26 y 0.31 mm/día durante el verano), para larvas de la horqueta del norte del Golfo de México en tallas de 0.8-4.8 mm; quienes también mencionan que la temperatura tiene una alta influencia, ya que encuentran la tasa de crecimiento más alta (0.40 mm/día) cuando registran los valores de temperatura más altas (29.6 °C).

Otras especies del sur del Golfo de México tienen también bajas tasas de crecimiento, tales como *Achirus lineatus*, 0.046 mm/día (Flores-Coto *et al.*, 1992), y *Bregmaceros cantori*, 0.09 mm/día (Zavala-García y Flores-Coto, 1994). Se puede inferir que las tasas de crecimiento son más bajas que aquellas poblaciones del norte del Golfo. Sin embargo, el desarrollo de las larvas de carángidos es más rápido en las poblaciones del sur (Sánchez-Ramírez y Flores-Coto, 1993).

Edad de larvas de *C. chrysurus*

La edad real de las larvas fue estimada a partir de los modelos y esta en función de los días adicionados a las marcas de crecimiento. Esta adición de días se basa en el resultado de las tallas eclosión de los modelos las cuales deberían estar alrededor de 0.7-0.9 mm; valores mencionados por Leffler y Shaw (1992) para larvas de esta especie en el norte del Golfo de México. Estos autores mencionan que esta especie presenta el inicio de la depositación de los incrementos de crecimiento en lo otolitos después de la absorción del saco vitelino, dos

días después del desove (un día para la incubación del huevo y otro para la absorción del saco vitelino). Bajo esta consideración, las tallas de eclosión deben de ser menores que las tallas de las larvas más pequeñas capturadas: 1.4, 1.1 y 1.6 mm de longitud notocordal en primavera, verano e invierno respectivamente, sin saco vitelino y con marcas de crecimiento en los otolitos. Las tallas de eclosión, con la adición de un día para primavera y otro para verano, fueron de 0.76 mm y de 0.84 mm, respectivamente, y de 1.02 mm en invierno en donde se adicionaron dos días (Figs. 23-25).

Variaciones en la temperatura del agua pueden reducir o ampliar el periodo de incubación del huevo, la duración del estado de larva vitelina, el tiempo de la primera alimentación y, consecuentemente, la formación de incrementos en los otolitos (Leffler, 1989). Las bajas temperaturas de las aguas superficiales en invierno (<25 °C) que ocurren en la porción sur del Golfo de México (Shirasago-Germán, 1991), pueden influir en una disminución de la tasa metabólica de las larvas y que ocasiona, probablemente, un incremento de días adicionados en el modelo de invierno. En bajas temperaturas el saco vitelino es probablemente consumido más lentamente, en contraste con primavera y verano, cuando las temperaturas son más altas (24.0 a 33.0 °C) (Flores-Coto y Gracia-Gasca, 1993).

Mortalidad de larvas de *C. chrysurus*

Larvas de las clases de talla de 2.3 a 5.8 mm Lp (9.1 a 29.7 días) para primavera, de 2.3 a 9.8 mm Lp (8.6-52.7 días) para el verano y de 2.3 a 6.3 mm Lp (10.6 a 43.9 días) para el invierno, fueron utilizadas para lo modelos de decremento exponencial de la abundancia promedio de larvas. La tasa instantánea de mortalidad fue de 0.30, 0.16 y 0.15 día⁻¹ para primavera, verano e invierno, respectivamente (Figs. 26-28, Tabla X).

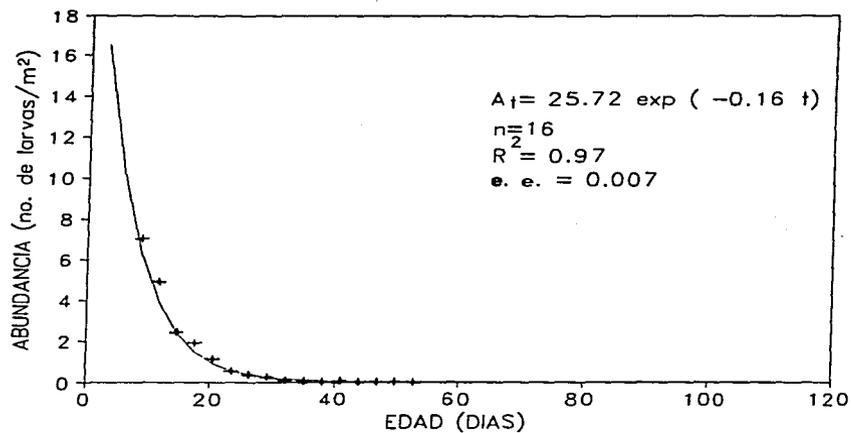


Figura 26.- Mortalidad de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Primavera.

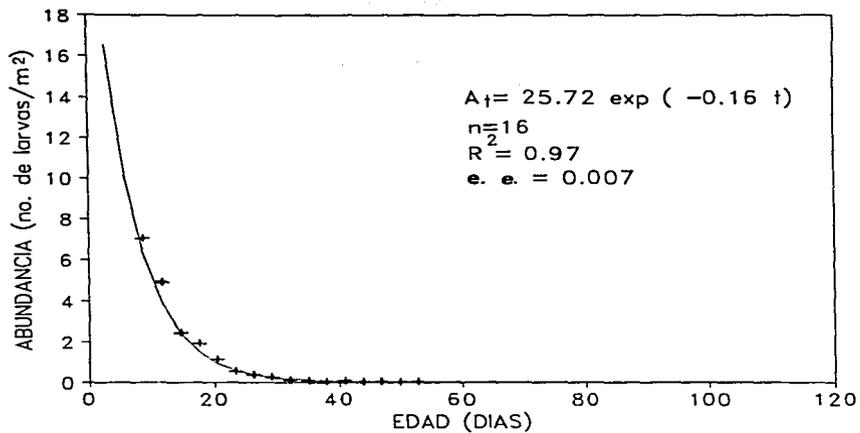


Figura 27.- Mortalidad de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Verano.

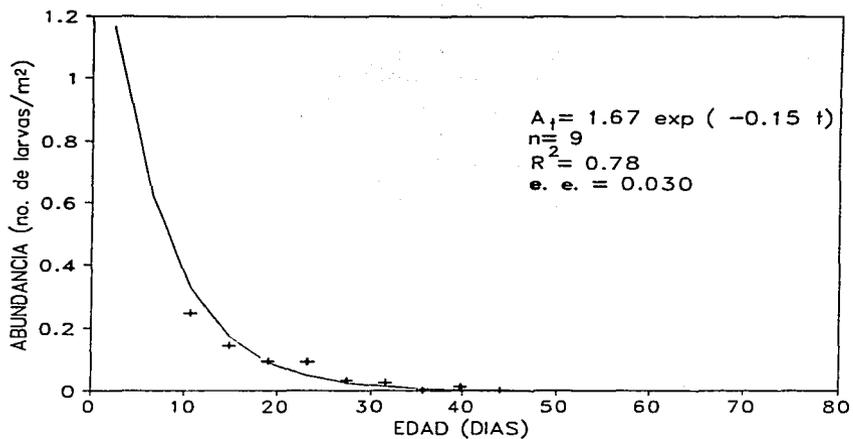


Figura 28.- Mortalidad de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Invierno.

Tabla X.- Tasa de mortalidad instantánea y porcentaje de mortalidad diaria de larvas de *Chloroscombrus chrysurus*, sur del Golfo de México. Primavera, verano e invierno. e. e.= error estandar; R^2 = coeficiente de determinación.

ESTACION	NUMERO DE LARVAS	ABUNDANCIA TOTAL (NUMERO DE LARVAS/m ²)	MORTALIDAD DIARIA INSTANTANEA	e. e.	% MORTALIDAD DIARIA
primavera	1392	175.33	-0.30	0.033	25.92
verano	5167	1331.10	-0.16	0.007	14.79
invierno	224	34.50	-0.15	0.030	13.93

Los resultados muestran que la tasa instantánea de mortalidad fue más alta en primavera (25.9%) que en verano (14.8%) e invierno (13.9%) (Tabla X). Las tasas de mortalidad fueron comparadas con una prueba de "t" (Zar, 1984); las diferencias fueron significativas ($p < 0.001$) entre primavera y verano, y primavera e invierno, pero no entre verano e invierno.

La tasa de mortalidad instantánea es influida por el efecto sinérgico de factores como: la temperatura (Houde, 1989), tasa de crecimiento (Pepin, 1991), formación de parches y densidad de larvas McGurk (1986, 1987).

Pepin (1991) propone que el incremento en las tasas de mortalidad está asociado con el incremento en las tasas de crecimiento de las larvas porque éstas requieren altas tasas de ingestión, las cuales a su vez requieren que un número más alto de presas sean encontradas y, consecuentemente, hay un incremento en la tasa de encuentro con depredadores.

Los resultados parecen no coincidir con estas ideas porque se observan diferentes tasas de mortalidad con la misma tasa de crecimiento. Sin embargo, esto podría ser consecuencia de la más amplia área de desove en el verano (Figs. 7 y 8), y probablemente una dispersión más alta, lo cual podría reducir la mortalidad por un menor encuentro con depredadores.

La horqueta usualmente se agrega en parches (Leffler, 1989). McGurk (1986, 1987) considera que la formación de grandes parches ofrece una excepcional oportunidad para los depredadores. Las larvas que se desarrollan en aguas frías tienden a pasar más tiempo en algún estado de desarrollo que las larvas que se desarrollan en aguas más cálidas; esto es, la temperatura controla la tasa de desarrollo de la larva y de esta forma puede controlar la duración del período en el cual se da la interacción entre la mortalidad por depredación y los

parches. Cuando hay un crecimiento lento, la duración del estado de larva se incrementa y los parches se diluyen por difusión de la turbulencia de las capas más superficiales del agua, disminuyendo el encuentro con los depredadores y, consecuentemente, la mortalidad (McGurk, 1987).

Las bajas mortalidades observadas en invierno parecen convenir con las ideas de McGurk (1986, 1987) y Pepin (1991), considerando que a una disponibilidad de alimento baja y una temperatura baja, el crecimiento debe de ser lento, contribuyendo a una mayor dilución de parches y, consecuentemente, a un menor encuentro con depredadores. En el sur del Golfo de México frecuentemente se observan frentes fríos (Nortes) que producen una capa de mezcla más profunda y una homogeneización de la columna de agua, hasta los 100 m (Alatorre, *et al.*, 1989) consecuentemente una dilución de los parches y una baja mortalidad por depredación.

La temperatura es probablemente el factor más importante que influye en la mortalidad (Houde, 1989). Leffler y Shaw (1992) encuentran que las más altas tasas de mortalidad de las larvas de la horqueta están asociadas a la temperatura más alta registrada, así como con las más altas densidades de larvas de esta especie.

Las menores abundancias de larvas y temperaturas del agua observadas en invierno coinciden con las menores tasas de mortalidad.

Las tasas instantáneas de mortalidad estimadas para las larvas de *C. chrysurus* en primavera (0.30 día^{-1} , 25.9%), verano (0.16 día^{-1} , 14.8%) e invierno (0.15 día^{-1} , 13.9%) son menores, que las registradas por Leffler y Shaw (1992) para las mismas especies del norte del Golfo de México en agosto (0.62 día^{-1} , 46.2%) y septiembre (0.17 a 0.35 día^{-1} , 15.6-29.5%).

CONCLUSIONES

La mayor biomasa zooplanctónica se encuentra en primavera y verano en la zona nerítica asociada a los principales sistemas fluvio-lagunares del Sur del Golfo de México (Río Tuxpam, Río Cazones, Río Tecolutla, Laguna de Alvarado, Laguna del Carmen y Machona, Sistema Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos). Las descargas de los sistemas fluvio-lagunares son uno de los factores más importante en la generación de alta biomasa zooplanctónica, mientras que su distribución se ve afectada tanto por la ubicación de estos sistemas, como por el patrón de corrientes litorales.

Las larvas de *C. chrysurus* se presentan a través del año, con la mayor abundancia en primavera y principalmente verano, sobre la plataforma continental en áreas con profundidades menores de 40 m, esencialmente frente a los sistemas fluvio-lagunares desde el Río Coatzacoalcos hasta la Laguna de Términos.

Existe una correlación entre el área de alta biomasa zooplanctónica y aquella con alta abundancia de larvas de *C. chrysurus*, en la zona nerítica con influencia fluvio-lagunar desde el Río Coatzacoalcos hasta la Laguna de Términos. Esta relación es consecuencia de la estrategia reproductiva de esta especie así como de sus hábitos alimentarios, ya que siendo zooplanctófaga las altas biomásas de zooplancton pueden determinar la ubicación de los adultos así como el principal período de desove y consecuentemente el período de mayor abundancia de larvas.

El desove de la horqueta ocurre durante todo el año pero principalmente en el período cálido de primavera-verano, cuando la disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica)

alcanza sus más altos valores, en la plataforma continental donde desova en áreas con profundidades menores de 40 m.

Por otro lado resulta difícil diferenciar las áreas de desove, alimentación, crianza y reclutamiento, puesto que las larvas, juveniles y adultos se encuentran en grandes abundancias en la zona nerítica en profundidades menores de los 40 m donde llevan a cabo prácticamente todo su ciclo de vida.

Las larvas de la horqueta son zooplanctófagas y se alimentan preferentemente de día, consumen principalmente copépodos, cladóceros de la especie *Penilia avirostris* y nauplios. El alto índice de importancia relativa del alimento (>40 %) que presenta *Penilia avirostris* durante primavera-verano, refleja la gran abundancia de este cladóceros en estos periodos, a diferencia de lo que ocurre en otoño e invierno cuando al ser un organismo escaso en el ambiente esta prácticamente ausente en el contenido estomacal. Por otro lado se observa una clara tendencia a consumir este cladóceros en lugar de presas también abundantes pero de menor talla como los copépodos. Lo anterior sugiere que la captura de zooplanctóntes por las larvas de la horqueta está determinada tanto por la disponibilidad de alimento como por el tamaño de las presas.

En el verano, época de mayor disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica), se observa el menor porcentaje de estómagos vacíos, lo cual puede estar relacionado con una mayor probabilidad de encuentro entre las larvas y sus presas.

Las tasas de crecimiento de las larvas de la horqueta son mayores en primavera y verano (0.17/día) y están asociadas a una mayor disponibilidad de alimento (biomasa zooplanctónica) y mayores temperaturas, mientras que las tasas menores ocurren en el invierno (0.12/día).

Las tasas de mortalidad de las larvas de la horqueta son menores en el invierno (0.15 día^{-1}) como consecuencia probablemente de la dilución de sus parches en la columna de agua debido a la presencia de "nortes" en esta época; mientras que la mayor tasa se presentó en la primavera (0.30 día^{-1}) aún por arriba de la del verano (0.16 día^{-1}), puesto que la probabilidad de encuentro con los depredadores es menor en el verano dado que existe una mayor extensión del área de desove y una mayor dispersión de larvas.

LITERATURA CITADA

- ALATORRE, M. A., F. RUÍZ y D. SALAS-DE LEON, 1989. Efecto del paso de los frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche. *In: GONZÁLEZ, J., F. MEDINA, M. ROMO y M. MARTÍNEZ (Ed.). Mem. Reunión Anual, 1987. Unión Geof. Mex.* Ensenada Baja California, México: 186-193.
- ALVAREZ-CADENA, J. N., 1978. Distribución y abundancia del ictioplancton en la Laguna de Términos, Campeche, a lo largo de un ciclo anual. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 36 pp.
- ALVARIÑO, A., 1985. Other zooplankton predators on fish larvae and some zooplankton competitors for food with fish larvae. *Inv. Mar.* 2(1): 1-122.
- ARTHUR, D. K., 1976. Food and feeding of larvae of the three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull.* 74(3): 517-530.
- BEHRINGER, D. W., R. L. MOLINARI and J. F. FESTA, 1977. The variability of anticyclonic current patterns in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 82 (34): 5469-5476.
- BLAXTER, J. H. S. and STAINES, M., 1970. Pure-cone retinæ and retinomotor responses in larval teleosts. *J. mar. biol. Ass. U. K.* (50): 449-460.
- BRAVO-NÚÑEZ, E. y YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., 1979. Ecología de la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México.* 6(1): 189-197.
- BYERS, J. A., 1992. Grid cell contour mapping of point densities: mark beetle attacks, fallen pine shoots, and infested trees. *Oikos.* 63: 233-243.
- CARRANZA-EDWARDS, A., L. ROSALES-HOZ and A. MONREAL-GÓMEZ, 1993. Suspended sediments in the southeastern Gulf of Mexico. *Mar. Geol.* 112: 257-269.
- CASTRO-AGUIRRE, J. L., 1978. *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos.* Dir. Gral. Inst. Nal. Pesca, México, Serie Científica. 19: 78-85.

- CHIAPPA-CARRARA, F. X., 1993. Análisis de la edad, del crecimiento, de la dieta, de las tasas de digestión y de las preferencias tróficas de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea*. Fowler (Pisces: Engraulidae). Tesis de Doctorado. Inst. de Ciencias del Mar y Limnol. UACPyP-CCH. U.N.A.M., México. 142 pp.
- COWAN, Jr., J. H. and R. F. SHAW, 1991. Ichthyoplankton off west Louisiana in winter 1981-1982 and its relationship with zooplankton biomass. *Contrib. Mar. Sci.* 32: 103-121.
- CZITROM, S. P. R., F. RUÍZ, M. A. ALATORRE and A. R. PADILLA, 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, Mexico. *In: J. C. J. NIHOUL (Ed.). Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanography Series. Amsterdam: 301-311.
- CUSHING, D. H., 1975. *Ecología Marina y Pesquerías*. Acribia. España. 252 p.
- DAGG, M. J., P. B. ORTNER and F. AL-YAMANI, 1987. Winter-time distribution and abundance of copepod nauplii in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 86(2): 319-330.
- DE LA CRUZ, S. A. 1972. Zooplankton de la región sureste del Golfo de México. *Cienc. Biol.* 24. Serie 4: 1 55.
- FLORES-COTO, C., 1988. Estudio comparativo de la estructura de la comunidad ictioplanctónica de tres lagunas costeras del sur del Golfo de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México.* 58 Ser. Zool.(2): 707-726
- FLORES-COTO, C. y A. GRACIA-GASCA 1993. Monitoreo de las fases de pre-reclutamiento de especies estuarino-dependientes de importancia comercial frente a la Laguna de Términos. Informe del proyecto IN202092. DGAPA., ICMYL UNAM, México. 114 p.
- FLORES-COTO, C., L. SANVICENTE-AÑORVE, R., PINEDA-LÓPEZ y M. A. RODRÍGUEZ-VAN LIER, 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Univ. Cienc.* 5(9): 65-84.

- FLORES-COTO, C., A. SÁNCHEZ-ITURBE, F. ZAVALA-GARCÍA y D. LÓPEZ-GARCÍA 1992. Edad y crecimiento de larvas de *Achirus lineatus*, *Etropus crossotus*, *Syacium gunteri* y *Symphurus civitatus* en el sur del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 19(2): 167-174.
- FLORES-COTO, C. and M. SÁNCHEZ-RAMÍREZ, 1989. Larval distribution and abundance of Carangidae (Pisces), from the southern Gulf of Mexico. 1983-1984. *Gulf Res. Rep.* 8 (2): 117-128.
- GOVONI, J. J. and A. J. CHESTER, 1990. Diet composition of larval *Leiostomus xanthurus* in and about the Mississippi River Plume. *J. Plank. Res.* 12: 819-830.
- GOVONI, J. J., A. J. CHESTER, D. E. HOSS and P. B. ORTNER, 1985. An observation of episodic feeding and growth of larval *Leiostomus xanthurus* in the northern Gulf of Mexico. *J. Plank. Res.* 7(1): 137-146.
- GOVONI, J. J., D. E. HOSS and D. R. COLBY, 1989. The spatial distribution of larval fishes about the Mississippi River plume. *Limnol. Oceanogr.* 34: 189-199.
- GOVONI, J. J., D. E. HOSS and J. CHESTER, 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the Northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 189-199.
- GOVONI, J. J., P. B. ORTNER, F. AL-YAMANI and L. C. HILL, 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 175-183.
- HOUDE, E. D. 1977. Abundance and potential yield of the round herring *Etrumeus teres*, and aspects of its early life history in the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 75 (1): 61-89.
- HOUDE, E. D., 1978. Critical food concentrations for larval three species of subtropical marine fishes. *Bull. Mar. Sci.* 28(3): 395-411.
- HOUDE, E. D., 1989. Comparative growth, mortality, and energetic of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* 87(3): 471-495.
- HOUDE, E. D. and N. CHITTY, 1976. Seasonal abundance and distribution of zooplankton, fish eggs and fish larvae in eastern Gulf of Mexico, 1972-74. *NOAA Technical Report NMFS SSRF-701*. 18 p.

- HUNTER, J. R., 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. *In*: LASKER, R. (Ed.), *Marine fish larvae. Morphology, ecology, and relation to fisheries*. University of Washington. 33-77.
- IWATSUKI, Y., H. NAKATA and R. HIRANO, 1989. The thermohaline front in relation to fish larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 191: 119-126.
- JUNE, F. C. and F. T. CARLSON, 1971. Food of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, in relation to metamorphosis. *Fish. Bull.* 68(3): 493-512.
- KANE, J. 1993. Variability of zooplankton biomass and dominant species abundance on Georges Bank, 1977-1986. *Fish. Bull.* 91: 464-474.
- KJØRBOE, T., P. MUNK, K. RICHARDSON, V. CHRISTENSEN and H. PAULSEN 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. *Mar. Biol.* 44: 205-219.
- LASKER, R., 1981. The Role of a Stable Ocean in Larval Fish Survival and Subsequent Recruitment. *In*: LASKER, R. (Ed.), *Marine fish larvae. Morphology, ecology, and relation to fisheries*. University of Washington. 81-87.
- LAST, J. M., 1978. The food of three species of gadoid larvae in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *Mar. Biol.* 48: 377-386.
- LAURENCE, G. C., 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, larvae during the period from hatching to metamorphosis. *Fish. Bull.* 75(3): 529-546.
- LEFFLER, D. L. 1989. Composition, abundance, and small-scale distribution of ichthyoplankton off the Louisiana-Mississippi Barrier Islands, with special emphasis on the age, growth, and mortality of *Chloroscombrus chrysurus*. M. S. Thesis, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College, Louisiana. 150 pp.
- LEFFLER, D. L. and R. F. SHAW, 1992. Age validation, growth and mortality of larval Atlantic bumper (Carangidae: *Chloroscombrus chrysurus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 90(4): 711-719.
- MAY, R. C., 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. *In*: Blaxter, J. H. S. (Ed). *The early history of fish*. Springer-Verlag, New York. p 1-19.

- McGURK, M. D., 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34: 227-242.
- McGURK, M. D., 1987. Natural mortality and spatial patchiness: reply to Gulland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 201-206.
- MERRELL, Jr. W. J. and J. M. MORRISON, 1981. On the circulation of the western Gulf of Mexico with observations from April 1978. *J. Geophys. Res.* 86 (C5): 4181-4185.
- MOLINARI, R. L., 1977. Synoptic and mean monthly 20⁰ topographies in the eastern Gulf of Mexico. *NOAA Tech. Memo. ERI. AOML-27*, 33 pp., Atl. Oceanogr. and Meteorol. Lab., Miami, Fla.
- MOLINARI, R. L., J. F. FESTA and D. W. BEHRINGER, 1978. The circulation of the Gulf of Mexico derived from estimated Dynamic High Fields. *J. Phys. Oceanogr.*, 8: 987-996.
- MOLINARI, R. L. and J. MORRISON, 1988. The separation of the Yucatan Current from the Campeche Bank and the Intrusion of the Loop Current into the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 93: 10645-10653.
- MONREAL-GÓMEZ, M. A. and SALAS-de LEÓN D. A., 1985. Barotropic and baroclinic modes in the Gulf of México. In: R. VANGRIEKEN and R. WOLLAST (Eds.). *Proceedings Progress in Belgian Oceanographic Research*. Brusselas: 81-91.
- MONREAL-GÓMEZ, M. A. y SALAS-de LEÓN D. A., 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geof. Int.* 29 (2): 101-111.
- MORSE, W. W. 1989. Catchability, growth, and mortality of larval fishes. *Fish. Bull.* 87(3): 417-446.
- NACROSS, B. L. and R. F. SHAW, 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115: 153-165.
- NAKAMURA, E. L., 1980. Carangids of the northern Gulf of Mexico. In: M. FLANDORFER and L. SKUPIEN (Eds.). *Proceedings of a workshop for potential fishery resources of the northern Gulf of Mexico*. Mississippi-Alabama Sea Grant Consortium. Mississippi: 18-33.
- NAKATA, H., 1989. Transport and distribution of fish eggs and larvae in the vicinity of coastal fronts. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 191: 153-159.

- NOWLIN, W. D., 1972. Winter circulation patterns and property distribution. *In: L. R. A. CAPURRO and J. L. REID (Eds.), Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico.*, Gulf. Publ. Co. Houston: 3-15
- O'CONNELL, C. P. and L. P. RAYMOND, 1970. The effect of food density on survival and growth of early post yolk-sac larvae of the northern anchovy (*Engrulis mordax* Girard) in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 5: 187-197.
- PARRISH, R. H., C. S. NELSON and BAKUN A., 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Ocean.* 1(2): 175-203.
- PEPIN, P., 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 503-518.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A., 1970. Estudio de los peces de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México. Ser. Cienc. del Mar y Limnol.* 41 (1): 79-146.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A., 1973. Estudio de los peces de la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Rev. Soc. Méx. Hist. Nat.* 34: 183-281.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A., 1981. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. *Biótica.* 6 (3): 351-356.
- ROBSON, D. S. and D. G. CHAPMAN 1961. Catch curves and mortality rates. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90: 181-189.
- RODRÍGUEZ, J. M. y J. P. RUBÍN, 1991. El ictioplancton y la biomasa del zooplancton en aguas del sur de Galicia, en abril de 1987. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7(2): 115-127.
- ROSSOV, V. V., 1967. Sobre el sistema de corrientes del Mediterráneo Americano *Academia de Ciencias de Cuba. Inst. de Oceanol.* 2 (1): 31-49.
- RUTHERFORD, E. S. and E. D. HOUDE, 1995. The influence of temperature on cohort-specific growth, survival, and recruitment of striped bass, *Morone saxatilis*, larvae in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.* 93(2): 315-332.
- SABATÈS, A., J. M. GILI and F. PAGÈS, 1989. Relationship between zooplankton distribution, geographic characteristics and hydrographic patterns off the Catalan coast (Western Mediterranean). *Mar. Biol.* 103: 153-159.

- SÁNCHEZ-GIL, P., A. YAÑEZ-ARANCIBIA y F. AMEZCUA-LINARES, 1981. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales en la Sonda de Campeche (Verano 1978). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*: 8(1): 209-240.
- SÁNCHEZ-RAMÍREZ, M. y C. FLORES-COTO, 1993. Desarrollo larvario de algunas especies de la familia Carangidae (Pisces) en el sur del Golfo de México y clave para su identificación. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 20(1): 1-24.
- SÁNCHEZ-VELASCO, L., 1988. Contribución al conocimiento de la comunidad ictioplanctónica costera frente a la Laguna de Términos Campeche a través de un ciclo anual (1986-1987). Tesis Profesional. Fac. Ciencias. U.N.A.M. México. 42 pp.
- SANVICENTE-AÑORVE, L. and A. LEPRÊTRE, 1995. Typologie des stations océanographiques en Manche Orientale: comparaison de méthodes d'interpolation spatiale. *J. Rech. Océanogr.* 20(1): 27-32.
- SANVICENTE-AÑORVE, L., C. FLORES-COTO and L. SÁNCHEZ-VELASCO, *EN PRENSA*. Spatial and seasonal patterns of larval assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*
- SHAW, R. F. and D. L. DRULLIGER, 1990a. Early life history profiles, seasonal abundance and distribution of four species of clupeid larvae from the north Gulf of Mexico. *NOAA Tech. Rep. NMFS 88*. 60 pp.
- SHAW, R. F. and D. L. DRULLIGER, 1990b. Early life history profiles, seasonal abundance and distribution of four species of carangids larvae off Louisiana, 1982 and 1983. *NOAA Tech. Rep. NMFS 89*. 37 pp.
- SHERMAN, K., J. R. GREEN, J. R. GOULET and L. EJSYMONT, 1983. Coherence in zooplankton of a large northwest atlantic ecosystem. *Fish. Bull.* 81(4): 855-862.
- SHIRASAGO-GERMÁN, B., 1991. Hidrografía y análisis frontogenético en el sur de la Bahía de Campeche. Tesis de Maestría. Inst. de Ciencias del Mar y Limnol. UACPyP-CCH. U.N.A.M., México. 141 pp.
- SHIROTA, A., 1970. Studies on the mouth size of fish larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 36(4): 353-368.

- SOGARD, S. M., D. E. HOSS and J. J. GOVONI, 1987. Density and depth distribution of larval Gulf Menhaden, *Brevoortia patronus*, Atlantic croacker, *Micropogonias undulatus*, and spot, *Leiostomus xanthurus*, in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 85(3): 601-609.
- TAPIA-GARCÍA, M., 1991. Análisis comparativo -poblacional y ecológico- de las poblaciones dominantes en las comunidades de peces demersales del sur del Golfo de México: *Trachurus lathami*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Priacanthus arenatus*, *Cynoscion arenarius* y *Cynoscion notus*. Tesis de Maestría. Inst. de Ciencias del Mar y Limnol. UACPyP-CCH. U.N.A.M., México. 49 pp.
- THIBAUT, D., R. GAUDY and LE FÉVRE, 1994. Zooplankton biomass, feeding and metabolism in a geographic frontal area (Almeria-Oran Front, western Mediterranean). Significance to pelagic food webs. *Jour. Mar. Sys.* 5: 297-311.
- TOWNSEND, D. W., 1983. The relations between larval fishes and zooplankton in two inshore areas of the Gulf of Maine. *J. Plank. Res.* 5(2): 145-171.
- VILLALOBOS, F. A. y S. M. E. ZAMORA, 1975. Importancia Biológica de la Bahía de Campeche. In: R. PÉREZ-RODRÍGUEZ (Ed.). *Mem. I Simp. Lat. Ocean. Biol.* (México): 375-382.
- WARLEN, S. M. 1988. Age and growth of larval gulf menhaden, *Brevoortia patronus*, in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 86 (1):77-90.
- WAYTT, T., 1972. Some effects of food density on the growth and behaviour of plaice larvae. *Mar. Biol.* 14 (3): 210-216.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. y P. SÁNCHEZ-GIL, 1986. Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. I Caracterización ambiental, ecología y evaluación de las especies, poblaciones y comunidades. *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México, Publ. Esp.* 9: 1-230.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA y SÁNCHEZ-GIL. P., 1988. *Ecología de los Recursos Demersales Marinos, Fundamentos en Costas Tropicales*. AGT EDITOR: México. 228 p.

- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., F. AMEZCUA-LINARES y J. W. DAY Jr., 1980. Fish Community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of México. *In: KENNEDY, V., (Ed.) Estuarine Perspectives.* Academic Press Inc. New York: 465-482.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. L. LARA-DOMÍNGUEZ, P. SÁNCHEZ-GIL, I. VARGAS-MALDONADO, M. C. GARCÍA-ABAD, H. ÁLVAREZ-GUILLEN, M. TAPIA-GARCIA, D. FLORES-HERNÁNDEZ and F. AMEZCUA-LINARES, 1985. Ecology and evaluation of fishes community in coastal ecosystem: Estuary shelf interrelationships in the Southern Gulf of México. *In: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. (Ed.) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration.* Univ. Nal. Autón. Méx. México: 475-498.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. L. LARA-DOMÍNGUEZ, P. SÁNCHEZ-GIL y H. ÁLVAREZ-GUILLEN, 1988. Evaluación Ecológica de las Comunidades de Peces en la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. *In: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. y J. W. DAY, Jr (Ed.). Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos.* Univ. Nal. Autón. Méx. OEA: México: 321-355.
- YOUNG, J. W. and T. L. O. DAVIS, 1990. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61: 17-29.
- YOUNG, J. W. and T. L. O. DAVIS, 1992. Feeding ecology and interannual variations in diet of larval jack mackerel, *Trachurus declivis* (Pisces: Carangidae), from coastal waters of eastern Tasmania. *Mar. Biol.* 113: 11-20.
- ZAR, J. H., 1984. *Biostatistical Analysis.* 2a. Ed. Prentice Hall. New Jersey: 292-305.
- ZAVALA-GARCÍA, F. and C. FLORES-COTO, 1989. Medición de la biomasa zooplanctónica. *An. Inst., Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón, México,* 16(2): 273-278.
- ZAVALA-GARCÍA, F. and C. FLORES-COTO, 1994. Growth, mortality and feeding habits of *Bregmaceros cantori* larvae and juveniles from the southern Gulf of Mexico. *Trop. Ecol.* 35(2): 185-198.