

00366  
8



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología  
Universidad Nacional Autónoma de México



VARIACIÓN ESPACIO - TEMPORAL DE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA EN  
LAS REGIONES DE INFLUENCIA DEL SISTEMA GRIJALVA - USUMACINTA  
DURANTE 1999  
(CAMPAÑAS OCEANOGRÁFICAS PROMEBIO I Y II)

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias  
(Biología Marina)

presenta

ANA LIGIA LARA LÓPEZ

Director de Tesis:  
DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN

Comité Tutorial:  
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA  
DR. CARLOS ROBINSON MENDOZA

México, D.F.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas  
UNAM a difundir en formato electrónico e imp.  
el contenido de mi trabajo académico.  
NOMBRE: Ana Ligia Lara López  
Lara López  
10 Abril 2003  
Ana Ligia Lara L.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

2003



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

**TESIS  
CON  
FALLA DE  
ORIGEN**

**PAGINACION  
DISCONTINUA**

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

*A mi hermano Mario Lara,  
Porque compartimos el mismo amor  
por la Biología y el mar.*

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer primero que nada a mi mamá por su apoyo constante y porque no importó el clima reinante en el Océano Pacífico, siempre conté con ella y de alguna forma me hizo sentir que estaba cerca de mí.

Agradezco al Dr. David Salas por la dirección de este trabajo; al Dr. Xavier Chiappa por su contribución, apoyo y valiosos comentarios; al Dr. Carlos Robinson por sus valiosos comentarios y al Dr. Francisco Neira por su gran apoyo y comprensión y por abrirme las puertas a un nuevo mundo.

Quiero agradecer también al Dr. César Flores por permitirme utilizar sus muestras para la elaboración de esta tesis, a Miriana Sporric por su valiosa ayuda en estadística; a Erik Raudzens por estar a mi lado en cada momento y apoyarme sobre todo en los momentos de crisis; a mis amigos del Instituto de Ciencias del Mar: Elsa, Bárbara, Toño (tigre), Faustino, Marilu, Miguel y Nacho, por aguantar tanta lata y por su gran ayuda y amistad, la cual facilitó muchos aspectos en la conclusión de esta tesis.

Agradezco también a Gabriela Almaraz y Norma Suazo, quienes siempre me ayudaron y facilitaron el papeleo académico y al Dr. Martín Merino por su apoyo y ayuda.

Por último quisiera agradecer a CONACYT, quien me proporcionó una beca durante la elaboración de este estudio.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ÍNDICE

<b>MAESTRA EN CIENCIAS</b> .....	<b>1</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
<b>OBJETIVO</b> .....	<b>6</b>
<b>AREA DE ESTUDIO</b> .....	<b>7</b>
<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>10</b>
<i>PRINCIPALES ESTUDIOS DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIO - TEMPORAL DE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA EN LA REGIÓN DE ESTUDIO</i> .....	14
<b>MATERIALES Y METODOS</b> .....	<b>17</b>
<i>OBTENCIÓN Y PROCESAMIENTO DE DATOS FÍSICOS</i> .....	18
<i>OBTENCIÓN Y PROCESAMIENTO DE DATOS BIOLÓGICOS</i> .....	19
<i>ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA POR MÉTODOS ACÚSTICOS</i> .....	20
<i>TRATAMIENTO DE LOS DATOS</i> .....	23
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>25</b>
<i>PROMEBIO I</i> .....	28
<i>Hora</i> .....	29
<i>PROMEBIO II</i> .....	39
<b>DISCUSION</b> .....	<b>49</b>
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>58</b>
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>59</b>

## LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Ubicación de Bahía de Campeche en el Golfo de México.....	8
Fig. 2. Transectos y estaciones de la zona de estudio; frente al Sistema Grijalva-Usumacinta. ....	17
Fig. 3. Descarga normal del sistema de ríos Grijalva – Usumacinta, elaborada a partir de información de la base de datos SIAS de la Comisión Nacional del Agua (Salas de León y Monreal Gómez comunicación personal, 2000) .....	18
Fig. 4. Correlación entre la biomasa en peso seco y la IAA. ....	25
Fig. 5. Medias de cada una de las variables para los diferentes Cruceros.....	26
Fig. 6. Gráficos de dispersión. A) es la IAA contra cada una de las variables físicas y B) es la IAA transformada a biomasa, contra cada una de las variables físicas.....	28



Fig. 7. Perfiles de salinidad de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	33
Fig. 8. Perfiles de temperatura de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	34
Fig. 9. Perfiles de sigma-t de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	35
Fig. 10. Distribución horizontal de la salinidad en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	36
Fig. 11. Distribución horizontal de la temperatura en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	37
Fig. 12. Distribución horizontal de sigma-t en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	38
Fig. 13. Gráfico de dispersión. A) es la IAA contra cada una de las variables físicas y B) es la IAA transformada a biomasa contra cada una de las variables físicas.....	39
Fig. 14. Perfiles de salinidad de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	43
Fig. 15. Perfiles de temperatura de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	44
Fig. 16. Perfiles de sigma-t de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.....	45
Fig. 17. Distribución horizontal de la salinidad en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO II, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	46
Fig. 18. Distribución horizontal de la temperatura en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO II, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	47
Fig. 19. Distribución horizontal de sigma-t en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO II, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.....	48
Fig.20. Comparación de las correlaciones entre este estudio y el trabajo de Zimmeman y Biggs (1999).....	49
Fig. 21. Plano horizontal de la temperatura superficial de ambas campañas.....	50

Fig. 22. Dispersión de la IAA y el oxígeno contra la temperatura .....	51
Fig. 23. Diagramas T-S de las campañas PROMEBIO I y PROMEBIO II. Marcadas con recuadros y letras se encuentran los diferentes tipos de agua; A) Agua del frente con los ríos, B) Agua de la plataforma continental, C) Agua de oxígeno mínimo y D) Agua Intermedia Antártica. ....	53
Fig. 24. Distribución de la salinidad en diferentes estratos de la Campaña PROMEBIO II. ....	54
Fig. 25. Perfiles de sigma-t e IAA en el transecto D de la Campaña PROMEBIO I. ....	55
Fig. 26. Perfiles de la IAA en los transectos situados hacia el Oeste del Sistema Grijalva - Usumacinta. La flecha señala lo que podría ser una migración de zooplancton, la hora del día se encuentra en la parte superior del gráfico. ....	56

### LISTA DE TABLAS

Tabla 1 . Estadística obtenida de la correlación entre biomasa en peso seco e IAA.....	25
Tabla 2. Análisis de Varianza Múltiple de las variables físicas para los diferentes cruceros. La variable Transecto esta anidada en Crucero. ....	26
Tabla 3. Análisis de Varianza de la biomasa zooplanctónica para los diferentes cruceros. ....	26
Tabla 4. Eigenvalues para cada factor generado para este estudio. Los valores recalcados son los factores que tomaron en cuenta. ....	29
Tabla 5. Se presentan los valores del peso o importancia de las variables para cada uno de los 4 factores que se toman en cuenta .....	29
Tabla 6. Se presentan los valores de los análisis de varianza que corresponden al análisis de cluster. Los valores recalcados pertenecen a las variables que tuvieron mayor peso para la clasificación de las estaciones.....	29
Tabla 7. Medias de las diferentes variables para cada uno de los clusters.....	30
Tabla 8. Estaciones y profundidad que componen cada cluster. En el eje horizontal superior se representa el numero de estación, en el vertical izquierdo la profundidad, y los recuadros al centro de la tabla corresponden al número de cluster.....	31
Tabla 9. Eigenvalues para cada factor generado para este estudio Los valores recalcados son los factores que tomaron en cuenta. ....	40
Tabla 10. Se presentan los valores del peso o importancia de las variables para cada uno de los 3 factores que se toman en cuenta .....	40
Tabla 11. Se presentan los valores de los análisis de varianza que corresponden al análisis de cluster. Los valores recalcados pertenecen a las variables que tuvieron mayor peso para la clasificación de las estaciones.....	40

Tabla 12. Medias de las diferentes variables para cada uno de los clusters ..... 41

Tabla 13. Estaciones y profundidad que componen cada cluster. En el eje horizontal superior se representa el número de estación, en el vertical izquierdo la profundidad, y los recuadros al centro de la tabla corresponden al número de cluster..... 42

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RESUMEN

Bahía de Campeche, localizada al sur del Golfo de México, se encuentra influenciada por diversos procesos físicos tales como un giro de tipo ciclónico, descarga de ríos y la corriente proveniente del canal de Yucatán, los cuales afectan la repartición de la biota en esta zona. El objetivo de este estudio es estimar la variación tanto espacial como temporal de la biomasa de zooplancton en la zona que se encuentra frente al sistema fluvial Grijalva - Usumacinta, utilizando un ADCP de 75kHz, y analizar la influencia que diversas variables físicas tienen en dicha variación. Se analizaron resultados obtenidos en siete transectos durante las campañas oceanográficas PROMEBIO I y PROMEBIO II realizadas en agosto y noviembre de 1999 respectivamente. Se observa la existencia de una variación tanto espacial como temporal en esta región, presentando una mayor biomasa en noviembre. En agosto los núcleos de mayores biomásas se encuentran en hacia el Oeste de la región, mientras que en noviembre se localizan al Noreste y al Suroeste. La presencia de un frente halino, producido por la descarga de los ríos, tiene mayor penetración en noviembre afectando la distribución de la biomasa, la cual se encuentra básicamente en la frontera de dicho frente, mientras que en agosto, este frente es de menor envergadura y se encuentra desplazado hacia el Oeste al igual que la biomasa. En ambos cruceros la biomasa tiende a aumentar hacia la costa y a disminuir con la profundidad. La interacción de las variables físicas tales como la temperatura, salinidad y  $\sigma_t$ , así como el oxígeno y la hora del día, explican un 63% para PROMEBIO I y un 54% para PROMEBIO II de la variabilidad de la biomasa. Sin embargo no se encontró una influencia significativa de dichas variables si se consideraban de manera individual.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ABSTRACT

Campeche Bay, located in the Southern Gulf of Mexico, is a region influenced by different physical processes such as a cyclonic eddy, river's discharge, and the Yucatan Channel current, among others, processes that affects the biotic distribution. The objective of this study was to estimate the temporal and spatial variability of zooplankton biomass using a 75 kHz acoustic Doppler current profiler and to analyze the influence that physical factors exert in this variability. Data from seven transects of cruises PROMEBIO I (August) and PROMEBIO II (November), were analyzed. The study area presents temporal and spatial variation, with higher biomasses during the November cruise. The higher biomass concentration in August was found at the West, while in November the higher concentrations were found at the Northeast and Southwest areas. The presence of the haline front, cause by river runoff, was stronger during November, influencing the zooplankton biomass distribution, which was found at the edge of the front. In August the front had a westward displacement and was weaker, as a consequence higher biomasses were also displaced to the western part of the region as well. Biomass tended to increase inshore and decrease with depth in both cruises. The interaction of physical factors; temperature, salinity, sigma-t, oxygen and time of the day, explained 63% of the biomass variability for PROMEBIO I and 54% for PROMEBIO II. Physical factors did not individually significantly influence biomass variation.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## INTRODUCCIÓN

El término zooplancton describe a una comunidad flotante, por lo general microscópica, de animales que habitan ambientes acuáticos, y cuya distribución está controlada principalmente por procesos físicos tales como corrientes marinas y turbulencia, entre otros. El zooplancton es una de las comunidades claves en el ambiente marino y su estudio es necesario para la comprensión de este ecosistema, debido a su importancia ecológica y además económica. Dentro de las cualidades ecológicas y económicas que posee el zooplancton están: contiene representantes de casi todos los taxa del reino animal, representan el principal eslabón entre el fitoplancton y los niveles tróficos superiores, son buenos indicadores de las condiciones del medio ambiente acuático al responder rápidamente a perturbaciones en el ambiente, son fuente de alimento de especies de importancia comercial y larvas de especies de importancia comercial forman parte de esta comunidad (Gasca *et al.*, 1996, Deibel, 2001).

El estudio de la biomasa, distribución y agregaciones zooplanctónicas es información crucial para entender a la comunidad planctónica marina (Chu *et al.*, 2000) y el método más utilizado para estudiar al zooplancton tanto cualitativa como cuantitativamente son las redes, las cuales anteriormente se usaban como único recurso. Este método determina el intervalo de talla de los organismos a recolectar con base a la apertura de malla, y se le adiciona un contador de flujo a fin de poder determinar la densidad de organismos por unidad de volumen. No obstante, se presentan inconvenientes como: variación en la eficiencia de filtración, evasión de los organismos a las redes, pérdida de organismos a través de la red, obstrucción de la red (UNESCO, 1979; Omori, 1984), el cálculo del flujo por este medio es erróneo al no considerar el flujo vertical (Burd y Thomson, 1993), la información que proporcionan es limitada al realizar muestreos muy puntuales que pretenden integrar grandes áreas horizontales (Ashjian *et al.*, 1994), representan un alto costo, se toman solo un pequeño número de muestras y requieren de tiempo para obtener y procesar dichas muestras.

Últimamente, los avances tecnológicos han generado nueva información que ha contribuido sustancialmente al entendimiento de ciertos procesos oceánicos a diferentes escalas. Uno de estos avances se ha dado en el dominio de la hidroacústica, el cual se basa en la percepción remota mediante el sonido, debido a la propiedad que éste tiene de viajar grandes distancias con poca atenuación en el océano (Lara López, 2001).

La hidroacústica presenta un gran potencial y muchas ventajas en la generación de datos biológicos, ya que ofrece un método de muestreo de alta resolución, en tiempo real y a diferentes escalas espaciales. Por otro lado este tipo de muestreo puede llevarse a cabo simultáneamente y sin interferencia

con otros muestreos y tiene la posibilidad de arrojar datos de zooplancton y necton simultáneamente y a la misma escala espacial y temporal que los procesos físicos y químicos (Roe y Griffiths, 1993; Batchelder *et al.*, 1995).

La acústica se ha estado utilizando en pesquerías desde 1930's, y se ha desarrollado a grado tal que se pueden estimar desde el tamaño del stock y la abundancia, hasta el número de individuos, tamaño y comportamiento (Johannesson y Mitson, 1983; Karp, 1990). En contraste, las técnicas para estudiar el zooplancton y micronecton se han quedado atrás, sin embargo en las últimas décadas, sistemas acústicos nuevos han sido desarrollados y aplicados al estudio del zooplancton, dando la posibilidad de obtener datos cuantitativos de biomasa y tamaño a escalas espaciales y temporales que antes no eran posibles (Roe y Griffiths, 1993).

Desde 1970's se ha utilizado la acústica para estudiar la abundancia y patrones de distribución del zooplancton, pero su uso en un principio no fue muy difundido ya que la reducción y análisis de datos era complejo, haciendo que este método fuera costoso y difícil de llevar a cabo, además de que los datos acústicos que se obtenían de ellos excluían análisis dinámicos de interés ecológico. (Holliday, 1977; Greenlaw, 1979; Flagg y Smith, 1989; Mac Lennan y Simmonds, 1992; Kirsch *et al.*, 2000).

Es hasta la década de los 80's en que se produjo el primer perfilador acústico basado en el efecto Doppler, abreviado como ADCP por sus siglas en inglés (Acoustic Doppler Current Profiler), que se abrió la posibilidad de desarrollar nuevas formas de utilizar la acústica en ecología marina. Este tipo de perfiladores ha dado a los biólogos la capacidad de estudiar al zooplancton de una forma diferente, al generar datos biológicos y físicos simultáneamente, dándonos una buena estimación de su abundancia y de como interactúan las estructuras físicas y biológicas (Flagg y Smith, 1989).

Por principio, el ADCP fue diseñado para calcular la velocidad del agua utilizando el efecto Doppler, esto se logra al transmitir el sonido a una frecuencia fija y escuchar el cambio aparente en la frecuencia del sonido transmitido por las partículas que se encuentran en la columna de agua. El número de transductores que posee dicho instrumento, cuatro, permite que cada uno de estos mida una componente de la velocidad por separado; velocidad Norte-Sur, Este-Oeste y verticalmente, teniendo los componentes de la velocidad en las tres dimensiones (RD Instruments, 1989).

Sin embargo, el ADCP también tiene la capacidad de estimar la concentración de las partículas al medir la intensidad del eco, y dentro de las partículas que reflejan el sonido en la columna de agua, la mayor parte está constituida por zooplancton, por lo que este instrumento tiene la posibilidad de calcular la abundancia del zooplancton. Esta tecnología además de facilitar la obtención de la biomasa de zooplancton, ha permitido disminuir el costo de este tipo de estudio, proporcionando datos mucho más finos y precisos, con la ventaja de tratarse de métodos no invasivos; y por lo tanto no interfiriendo en las

actividades y comportamiento de los organismos, lo cual ha abierto una amplia gama de posibilidades en el estudio de los océanos (Gómez *et al.*, 1998).

La observación simultánea de procesos biológicos y físicos es vital para entender las interacciones entre ellos (Wade y Heywood, 2001), por lo que los ADCPs, teniendo la característica de arrojar datos tanto físicos como biológicos, se han estado utilizando cada vez más para estudiar al zooplancton de manera conjunta con su ambiente físico.

Estudios hechos con ADCPs incluyen la estimación de la variabilidad horizontal del zooplancton a mesoescala (Wiebe *et al.*, 1985; Heywood *et al.*, 1991; Ashjian *et al.*, 1994; Brodeur *et al.*, 1996; Zimmerman y Biggs, 1999; Wade y Heywood, 2001), el tamaño de agregaciones de estos organismos (Simth *et al.*, 1991), la variación en su distribución vertical, incluyendo la medición de su velocidad de migración (Plueddemann y Pinkel, 1989; Fischer y Visbeck, 1993; Heywood, 1996; Ashjian *et al.*, 1998; Luo *et al.*, 2000, Rippeth, 2000), la distribución en las diferentes masas de agua a microescala (Gallager *et al.*, 1996), entre otros.

A pesar de que el ADCP no tiene la capacidad de identificar a las partículas suspendidas en el agua que reflejan el sonido, ni tampoco los clasifica por tamaño, se han observado correlaciones significativas entre la intensidad de eco y la biomasa zooplanctónica obtenida con redes, y posee la ventaja de que no requiere monitoreo constante y se pueden extraer relaciones fisico-biológicas (Flagg y Smith, 1989; Ashjian *et al.*, 1994; Weeks *et al.*, 1995; Zimmermann y Biggs, 1999; Lara López, 2000; Wade y Heywood, 2001).

El desarrollo de este tipo de tecnología ha abierto, en nuestros días, la posibilidad de desarrollar estudios multidisciplinarios a largo plazo, a fin de encontrar respuestas en la interacción entre la productividad primaria y secundaria, y como interfieren y regulan los procesos físicos dichas interacciones.



## OBJETIVO

El objetivo principal de esta tesis es estimar la variación espacial y temporal de la biomasa zooplanctónica en la región de influencia del Sistema Grijalva – Usumacinta por medio de un Perfilador Acústico Doppler de 75 kHz, así como determinar los factores ambientales que influyen en dicha variación.

## AREA DE ESTUDIO

El Golfo de México se encuentra situado en la zona subtropical entre las latitudes 18° y 30° N y las longitudes 82° y 98° W. Es una cuenca semicerrada que se comunica con el Océano Atlántico y con el Mar Caribe, por el Estrecho de Florida y por el Canal de Yucatán, la batimetría varía considerablemente y alcanza profundidades cercanas a los 4,000 m en su región central.

Las condiciones atmosféricas de esta región consta de fuertes frontogénesis denominadas "Nortes", generadas por el intercambio de aire frío y seco que provienen del continente y las masas de aire propias del golfo, de origen marítimo y tropical, y ocurren por lo general entre los meses de octubre a abril (Tápanes y González Coya, 1980). Durante el verano se generan tormentas tropicales que pueden llegar a ser huracanes, aunque el 80% de estos últimos se forman fuera de la región (Gentry *et al.*, 1950; Monreal Gómez y Salas de León, 1997).

La circulación en el Golfo de México es forzada principalmente por el flujo que entra a través del Canal de Yucatán y que sale por el Estrecho de Florida, además de estar condicionada por la fuerza del viento. Las características más notorias e importantes de la circulación del Golfo de México son: la Corriente de Lazo, que se presenta en la parte este del golfo; el giro anticiclónico que se desprende de la Corriente de Lazo y se traslada al oeste; y por último la circulación ciclónica que se presenta en las plataformas de Florida, Texas - Louisiana y Bahía de Campeche (Monreal Gómez y Salas de León, 1997).

La Corriente de Lazo y los giros ciclónicos y anticiclónicos que producen, son los mecanismos primarios que ingresan, movilizan, distribuyen y dispersan el agua del Golfo de México (Elliot, 1982). La translación de estos giros, su tiempo de resistencia y su colisión contra el talud occidental del golfo, determinan en gran parte la distribución de las propiedades fisicoquímicas de las masas de agua, la biota planctónica, la dispersión de contaminantes y la transferencia de energía en el Golfo de México (Vidal *et al.*, 1999)

Así mismo, este patrón de circulación es responsable de la alta productividad primaria y secundaria en el área, y afecta masas de agua con profundidades de hasta 3,740 m aproximadamente. Como resultado la circulación profunda y el tiempo de residencia depende fundamentalmente del número de giros que se desprenden de la Corriente de Lazo y de su velocidad y dirección de translación (Vidal *et al.*, 1999; Gio Argáez, 2000)

La Bahía de Campeche se localiza en la parte sur del Golfo de México, frente a la costa del estado de Campeche (Fig. 1), y presenta una superficie de 66, 770 km<sup>2</sup> (Gio Argáez, 2000). Esta región se encuentra afectada en la parte Oeste por los sistemas Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos, y por el

Río Champotón en la parte Este, los cuales pueden influenciar hasta el borde de la plataforma continental (Villalobos y Zamora, 1975). Debido a la descarga de los ríos, existe el dominio de materiales terrígenos en la parte occidental, mientras que en la parte oriental dominan sedimentos calcáreos, debido a la plataforma carbonatada de Yucatán.

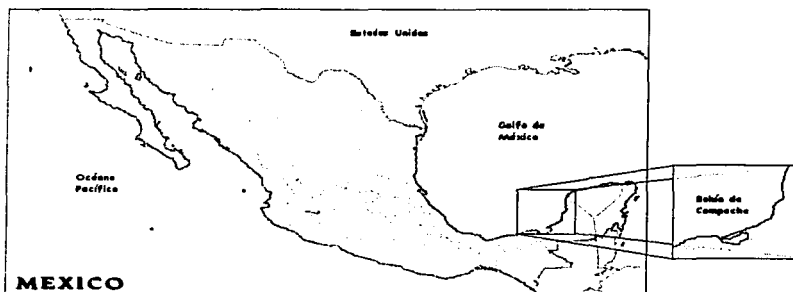


Fig. 1. Ubicación de Bahía de Campeche en el Golfo de México.

La dinámica de Bahía de Campeche está influenciada por procesos físicos de diferentes escalas como: un giro ciclónico que se extiende a lo largo de la bahía, la corriente que entra por el Canal de Yucatán, así como los ríos y las mareas que son importantes cerca de la costa (Monreal Gómez y Salas de León, 1990). Las lluvias en verano, dan lugar a un gran aporte de agua dulce proveniente de los ríos, principalmente del Sistema Grijalva-Usumacinta, cuya descarga corresponde a un tercio del aporte total de los ríos en México (Carranza Edwards *et al.*, 1993), lo cual provoca una disminución en la salinidad en la zona de influencia, así como la modificación de la temperatura.

La circulación es predominantemente ciclónica (Nowlin, 1972; Vázquez de la Cerda, 1979; Monreal Gómez y Salas de León, 1990) y es provocada por la formación de un giro en la parte Este durante los meses de agosto y septiembre, el cual persiste hasta diciembre desplazándose hacia el Oeste. Existe también la influencia de una corriente que proviene del Banco de Campeche, y que está formada por aguas de la corriente y la surgencia de Yucatán (Hernández Téllez *et al.*, 1993).

La tendencia general de la circulación del agua en Bahía de Campeche va de Este a Oeste en la parte norte de la plataforma continental (Capurro, 1969), con dos periodos de comportamiento a lo largo del año y que están relacionados con las densidad e incluso con la producción primaria (Gio Argáez, 2000). Existen variaciones de tipo estacional en la influencia de este patrón de circulación; en primavera la circulación está dominada por la corriente que entra por el Canal de Yucatán y que se desplaza en

dirección Oeste, su efecto se puede ver con el corrimiento del frente ribereño al Oeste, así como por la repartición de los organismos (Salas de León *et al.*, 1998). Para verano la circulación sigue el mismo patrón Este-Oeste y comienza la formación del giro ciclónico en el Sureste de la bahía, en esta zona, la corriente costera es débil, pero la descarga del Sistema Grijalva-Usumacinta es tres veces mayor que durante el invierno y la primavera (Czitrom Bauss *et al.*, 1986), este debilitamiento de la corriente litoral y la fuerte descarga de los ríos, provoca la formación de un frente muy intenso enfrente de la desembocadura del sistema ribereño (Salas de León *et al.*, 1998). El giro ciclónico que se formó, para invierno, se encuentra bien desarrollado a lo largo de la bahía, con su centro desplazado hacia el Oeste. Para este período, la descarga de los ríos se debilita (Czitrom Bauss *et al.*, 1986), sin embargo el frente halino permanece (Alatorre *et al.*, 1989).

La distribución de la temperatura en la superficie oscila entre 24 y 29°C, sin diferencia profunda en cuanto a cambios estacionales (Villalobos y Zamora, 1975; Padilla Pilotze *et al.*, 1986), existen también aportes de aguas continentales por lo general más frías, estableciendo gradientes térmicos verticales en la zona costera (Villalobos y Zamora, 1975; Czitrom Bauss *et al.*, 1986).

Durante el otoño y el invierno una columna de agua mezclada, inducida por el efecto de los "Nortes", provoca el descenso de la temperatura desde la superficie hasta 55 m y una termoclina por debajo de esta profundidad (Gío Argáez, 2000). En el verano, la mezcla de las aguas establecidas durante el otoño y el invierno se ve reducida por el alto valor de la temperatura superficial, creando un fuerte gradiente vertical, además de la presencia de fuertes termoclinas (Licea y Luna, 1999).

La variación de los valores de salinidad son más intensas que las de la temperatura. Aguas de bajas salinidades llegan al Banco de Campeche en primavera y verano desde el Noreste con la Corriente de Yucatán (Bogdanov, 1969). La zona costera adyacente a la Laguna de Términos, es una región de alta salinidad originada por la evaporación (Czitrom Bauss *et al.*, 1986; Padilla Pilotze *et al.*, 1986), y en la zona nerítica, debido al aporte de los ríos, se forma un frente halino en la desembocadura del Sistema Grijalva – Usumacinta, el cual presenta una variación anual, y puede inducir una circulación que converge en el frente (Czitrom Bauss *et al.*, 1986). Este frente costero se puede observar en primavera (Czitrom Bauss *et al.*, 1986), en otoño (Monreal Gómez *et al.*, 1992) e incluso después del paso de un norte (Alatorre-Mendieta *et al.*, 1988).

## ANTECEDENTES

La distribución horizontal y vertical de la biomasa en el océano es por lo general heterogénea, con agregaciones de fitoplancton, zooplancton y necton que se forman a varias escalas temporales y espaciales (Steele, 1978; Legendre y Demers, 1984; Greenlaw y Percy, 1985; Haurv y Pieper, 1987). Esta distribución en el caso del plancton, está regida en gran medida por mecanismos físicos, (Parsons *et al.*, 1984; Margalef, 1989, Weeks *et al.*, 1995; Gallager *et al.*, 1996; Zimmerman y Biggs, 1999) y biológicos (Forward, 1988; Roe y Griffiths, 1993; Ashjian *et al.* 1998; Luo *et al.*, 2000) concentrándolos en forma de parches que se dan tanto a pequeña como a mediana escala.

La variación en los mecanismos físicos influye en el contexto zoogeográfico en la mesoescala (Pierrot-Bults *et al.*, 1986), que va de decenas a cientos de kilómetros, como lo son frentes y giros (Woods, 1988; Strass, 1992; Brodeur *et al.*, 1996) mientras que los factores biológicos son significativos a escalas menores (Roe y Griffiths, 1993), dominados principalmente por la interacción del comportamiento de los organismos con algunos parámetros físicos como la turbulencia y la mezcla (Davis *et al.*, 1992).

Las regiones de frentes están relacionadas por lo general a un aumento en la producción primaria y secundaria, esto ha sido documentado en varias regiones del océano que va desde los polos (Atkinson *et al.*, 1990; Laubscher *et al.*, 1993; Weingartner *et al.*, 2002) hasta los trópicos (Pollard y Regier, 1992). El incremento biológico que se da en estas zonas se puede deber a diversos factores como convergencias y divergencias (Olson y Backus, 1985, Heywood y Priddle, 1987; Franks, 1992), la entrada de energía mecánica (energía auxiliar) que se da por medio de estos procesos y que aumenta la posibilidad de almacenar la energía solar (primaria) por parte del fitoplancton y de su transmisión a los heterótrofos (Legendre *et al.*, 1986), así como a movimientos de advección (Smith y Vidal, 1984; Flagg *et al.*, 1994).

Estas regiones también van a afectar los procesos biológicos usualmente en forma de un incremento en el flujo vertical (Strass, 1992), como por ejemplo en el estudio de Wade y Heywood (2001) en el cual se encontró una concentración alta de clorofila en la superficie de una zona de frente, la cual subduce debajo de la región de máxima estratificación.

La variación temporal de las condiciones del frente también va a traer consigo cambios en la distribución de los organismos, mientras algunas condiciones pueden permitir al frente aislar y estabilizar la parte superficial de la columna de agua, creando una región favorable para el crecimiento del fitoplancton (Marra *et al.*, 1982), la formación de una picnoclina puede provocar un máximo de clorofila subsuperficial por el aumento en la concentración de nutrientes en esta zona (Malone *et al.*, 1983) y este tipo de procesos van a ocasionar una respuesta similar en la distribución del zooplancton.

En frentes de tipo ribereño, se ha observado de igual manera una alta productividad primaria (Lohrenz *et al.*, 1990; DeMaster *et al.*, 1986). Estos florecimientos de fitoplancton se producen por que el agua del río domina y se dispersa hacia zonas oceánicas, creando un ambiente con los nutrientes y la luz necesaria para el crecimiento del fitoplancton, lo cual tiene efecto en la comunidad del zooplancton, quienes van a incrementar su abundancia debido a la alta disponibilidad de alimento (Dagg y Ortner, 1994).

De la misma forma que los frentes, los giros que se forman en el océano van a influir en la distribución y abundancia del zooplancton, y se pueden relacionar tanto con altas como con bajas concentraciones de organismos, dependiendo de su naturaleza. Estos giros tienden a modificar la distribución de las isopícnas acercándolas o alejándolas de la superficie, afectando de esta forma la distribución del plancton. Mientras que los giros de tipo ciclónico traen consigo un incremento en la biomasa cerca de la superficie debido al afloramiento de agua más profunda, que acercan la pícnoclina y nutriclina a la superficie, los giros anticiclónicos tienen el efecto contrario. Se ha observado que en zonas donde las isopícnas presentan forma de domo cerca de la superficie, existe una mayor productividad (Roe y Griffiths, 1993; Zimmerman y Biggs, 1999).

Por otro lado, los movimientos verticales en la columna de agua son también un factor muy importante en el océano ya que permite el acoplamiento de aguas más profundas con la superficie, y que da lugar a un intercambio de calor, biomasa y nutrientes en este sentido (Crisp *et al.*, 2001).

Uno de los intercambios verticales importantes de biomasa, es llevada a cabo por el zooplancton, pues a pesar de que el zooplancton no posee una capacidad de nado que les permita desplazarse libremente en el océano, esto no es del todo cierto si se observa en la vertical, es decir a lo largo de la columna de agua. Dentro de los procesos más notorios del comportamiento del zooplancton están las migraciones verticales diarias que llevan a cabo. Estas migraciones son usualmente nocturnas, es decir que ascienden al atardecer y descienden al amanecer (Forward, 1988; Heywood, 1996; Wade y Heywood, 2001). Existen diversas hipótesis que tratan de explicar la razón de este comportamiento, dentro de las que se encuentran la de evasión a depredadores (Hans-Bernd, 1981, Levy, 1990), ventaja metabólica (Lampert *et al.*, 1988) o como beneficio demográfico al moverse a zonas de diferente temperatura (Ohman, 1990).

Además de este patrón común de comportamiento, existen también variantes del mismo, como la migración inversa que presentan algunas especies, aunque se cree que es poco común (Haney, 1988), y la existencia de un "hundimiento de media noche", el cual es un aumento en la profundidad del máximo de abundancia a la mitad del periodo de oscuridad (Raymont, 1963; Hutchinson, 1967; Forward, 1988; Ashjian *et al.*, 1998). Se ha sugerido que este hundimiento sucede cuando los organismos dejan de mantener su posición en las aguas superficiales al saciarse (Conover, 1968; Rudyako, 1970; Pearre, 1979; Simard *et al.*,

1985), teniendo un ascenso subsecuente debido a un nuevo período de alimentación antes del descenso matutino (Ashjian, 1998).

La luz es considerada como el principal factor que dispara la migración y así mismo, se considera que regula los tiempos de ésta (Russell, 1927; Hutchinson, 1967; Forward, 1988; Haney, 1993; Rigelber, 1993). Wiebe (1992) observó que los organismos que se encontraban a una profundidad intermedia migraban más rápido que los que estaban en alguno de los extremos, por otro lado observó que los eufásidos se mueven en conjunto mientras que los copépodos se mueven en grupos de diferentes proporciones. Cambios rítmicos en el comportamiento de las diferentes especies con respecto a la luz y en sus actividades, se cree, pueden llevar a una migración sincronizada de las poblaciones a tiempos específicos (Enright y Honegger, 1977).

Son dos las hipótesis que se han propuesto para explicar la forma en la cual la luz induce la migración: la Hipótesis de Preferendum y la Hipótesis de Razón de Cambio. La primera hipótesis, también conocida como de la isoluma, propone que el plancton asciende siguiendo la isoluma de su preferencia y desciende con la misma isoluma, como durante el día el cambio de luminosidad es mínimo, los organismos permanecen en el mismo nivel. La segunda hipótesis establece que la migración comienza con el cambio en la velocidad y dirección de la luz, es decir que al atardecer la velocidad de cambio de la de luz aumenta, disminuyendo su intensidad en la superficie, lo que provoca un movimiento de ascenso, mientras que al amanecer la intensidad aumenta en la superficie, así como la velocidad de cambio, provocando un descenso (Ringelberg, 1964; Forward, 1988).

Aparte de los niveles de luz, que inician la migración y pueden determinar las profundidades de migración (Wade y Heywood, 2001), factores de tipo ambiental como la temperatura, corrientes y disponibilidad de alimento, o de tipo adaptativo como la evasión a la depredación y ventajas de tipo metabólico pueden influenciar en este comportamiento (Enright, 1977; Forward, 1988; Haney, 1988).

Se ha visto que procesos de advección (Ashjian *et al.*, 1998; Rippeth, 2000), falta de alimento (Huntley y Brooks, 1982; Forward, 1988), cambios estacionales en la composición de la comunidad, cambios ontogénicos (Ashjian *et al.*, 1998) y la presencia de depredadores (Thomson y Allen, 2000), contribuyen a la inhibición o modificación en la intensidad de la migración vertical.

La estratificación de la columna de agua también juega un papel importante en la distribución del zooplancton, limitándolos o concentrándolos (Flagg *et al.*, 1994), se han reportado grandes abundancias de krill cerca de la picnoclina (Ashjian *et al.*, 2002), y en aguas profundas de Arabia se reportó una concentración grande de copépodos en la interfase inferior de la zona de oxígeno mínimo, aumentando la biomasa con la profundidad (Wishner, 2000). Esta región de oxígeno mínimo por lo general limita a la

mayor parte de los organismos debido al poco o nulo oxígeno que existe (Devol, 1981) y por lo mismo provee de refugio a especies que toleran estos niveles mínimos (Luo *et al.*, 2000).

Se ha visto que la variación de la estructura física de la columna de agua puede causar la redistribución de los organismos a través de procesos de mezcla, o puede aislar comunidades biológicas en diferentes masas de agua (Gallager *et al.*, 1996).

Las diferentes masas de agua, generalmente, cargan poblaciones discretas de organismos planctónicos, lo cual ha sido documentado tanto a meso como a pequeña escala (Mc Gowan, 1967; Wiebe *et al.*, 1976; Gallager *et al.*, 1996) y como resultado de esta característica en las masas de agua se tienen contrastes en la abundancia y composición de las especies que se ven afectadas a diferentes escalas.

La distribución del plancton a pequeña escala se ve limitada por masas de agua específicas, las cuales parecen imponer, en algunas ocasiones, barreras impenetrables para los organismos, modificando su distribución horizontal y vertical en el océano. Se ha visto que los organismos más pasivos tienden a concentrarse en las regiones más estables de la masa de agua, esto es en sus fronteras o en los gradientes de densidad como el caso de algunas especies de medusas y larvas de ofiuroideos, mientras que organismos más activos, como copépodos y pterópodos, se pueden agregar y distribuir en zonas estables y también inestables, como la parte central de las masas de agua (Gallager, 1996)

El hecho que las masas de agua actúen como una barrera puede ser de tipo especie específico y se acentúa en organismos menos activos, pero además puede estar regulada por factores biológicos inherentes a su ciclo de vida, como el caso de la larva ophiopluteus, cuyo estado larvario presenta una distribución diferente al estado juvenil (Gallager, 1996).

Otro proceso que puede afectar la distribución de los organismos a pequeña escala es la turbulencia, la cual puede interferir en la ecología de la región de diferentes formas; en zonas someras puede ocasionar la resuspensión del sedimento, lo que puede interferir en interacciones presa – depredador, y también puede afectar la distribución vertical del zooplancton (Pershing *et al.*, 2001).

Debido a la amplia gama de procesos oceánicos y biológicos que rigen el comportamiento y la distribución del zooplancton, es necesario comprender la interacción entre la estructura física y los procesos biológicos como uno de los requisitos a fin de entender parte del ecosistema marino. Para poder estudiar este tipo de interacciones es necesario tratar de cuantificar la variabilidad de los diferentes parámetros a la misma escala espacial y temporal. De las técnicas más utilizadas hoy en día para observar zooplancton con la misma resolución temporal y espacial de otros parámetros ambientales es la acústica. Esta técnica es capaz de proveer datos biológicos de alta resolución en tiempo real (Holliday *et al.*, 1989; Greene *et al.*, 1989; Greene y Wiebe 1990; Smith *et al.*, 1992; Roe *et al.*, 1994; Weeks *et al.*, 1995).



### ***Principales estudios de la distribución espacio - temporal de la biomasa zooplanctónica en la región de estudio***

Dentro de los principales grupos zooplanctónicos observados en el sur del Golfo de México podemos encontrar copépodos calanoides, que casi sin excepción son el grupo más dominante, quetognatos, eufásidos, carideos, misidáceos, hidromedusas, salpas, pterópodos, sifonóforos, sergéstidos y larvas de crustáceos bentónicos, entre otros (Boltovskoy, 1981).

Estudios realizados por Sanvicente Añorve (1990) reflejan la existencia de una variación anual en la biomasa zooplanctónica en el Suroeste del Golfo de México presentando 2 núcleos de alta concentración en invierno ( $> 50 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ ) localizados en la zona nerítica, los cuales decrecen conforme se aproxima a la Laguna de Términos. En primavera encontró los valores más altos en aguas neríticas entre los 18 y 36 m y los más bajos al borde de la plataforma, y para el verano los valores más altos de biomasa se registraron en las isobatas de los 20 y 60 m de las aguas costeras y frente a los ríos, dentro de los que destaca la región de influencia del Grijalva – Usumacinta. Hacia el borde continental y zona oceánica, los valores de biomasa mostraron una tendencia a la disminución. Estos datos fueron obtenidos en los años 1983, 1984 y 1987.

Trabajos reportados por Collins Pérez (1990) y Huitrón Flores (1992) registran para el otoño las mayores biomazas en áreas con profundidades entre 20 y 60m y ligadas a zonas con influencia fluvio-lagunar, mientras que en áreas con profundidades de 100m o más la biomasa disminuye considerablemente, obteniendo la misma tendencia para el verano pero en valores mayores puesto que la descarga fluvial se incrementa en esta época del año.

Se ha visto que el giro ciclónico de la Bahía de Campeche modula la distribución espacio temporal de los organismos del zooplancton en la mesoescala (Salas de León et al., 1998). También se observa que los valores más altos de distribución del zooplancton e ictioplancton están en la zona nerítica y los más bajos en el talud continental y la zona oceánica. En la provincia nerítica las concentraciones mayores se encuentran a proximidad del sistema Grijalva – Usumacinta, como resultado del aporte de nutrientes de estos ríos (Flores Coto, et al., 1988; Sanvicente Añorve, 1990; Salas de León et al., 1998).

La distribución de las comunidades ictioplanctónicas está marcada por el régimen de circulación general y por el costero. La formación de un giro en la parte sureste da lugar a una ruptura en la comunidad nerítica y una distribución más homogénea de la comunidad de influencia fluvio-lagunar que se extiende desde el Sistema Grijalva – Usumacinta hasta el Este de la Laguna de Términos (Flores Coto, et al., 1988; Sanvicente Añorve, 1990; Salas de León et al., 1998).

Dentro de su variación estacional se ha visto que en primavera debido a la corriente que entra por el canal de Yucatán y se extiende hacia el oeste de la bahía, existe un desplazamiento de los frentes

ribereños hacia el oeste y como consecuencia se tienen núcleos de mayor abundancia zooplanctónica e ictioplanctónica que presentan el mismo patrón de distribución (Flores Coto, *et al.*, 1988; Sanvicente Añorve, 1990; Salas de León *et al.*, 1998).

En verano las abundancias más altas se encuentran frente a la desembocadura del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, ya que durante esta época la corriente costera se vuelve débil y el caudal de los ríos aumenta debido a las lluvias, formando un frente muy intenso y con gran aporte de nutrientes (Flores Coto, *et al.*, 1988; Sanvicente Añorve, 1990; Salas de León *et al.*, 1998).

Durante el invierno el caudal es débil, sin embargo, el frente halino persiste, y es en esta estación en donde se encuentra la menor abundancia de zooplancton en el frente. La abundancia más grande se localiza en los bordes del giro ciclónico que comienza a formarse en verano, pero que para esta época se encuentra ya bien desarrollado y ubicado hacia el Oeste de la bahía (Flores Coto, *et al.*, 1988; Sanvicente Añorve, 1990; Salas de León *et al.*, 1998).

El ictioplancton, que forma parte de la comunidad de zooplancton, se subdivide, según la zona fisiográfica en la que se encuentre en: nerítico, oceánico y fluvio-lagunar (Sanvicente Añorve *et al.*, 1998), comprendiendo especies pertenecientes a aproximadamente 90 familias y 16 ordenes (Flores Coto *et al.*, 1988).

Para este grupo de zooplancton, se han observado que la variación de su abundancia y la riqueza específica puede estar regulada por corrientes estacionales. (Flores Coto *et al.*, 1999) Además existe la influencia del giro ciclónico, la corriente litoral, la descarga de los ríos, los "Nortes" y procesos de mezcla, modificando la localización, la formación y extensión de los diferentes grupos ictioplanctónicos (Flores Coto *et al.*, 1999, 2000).

Salas de León *et al.* (1998) muestran que fuertes corrientes que dirigen al Oeste, desplazan el frente que produce el Sistema Grijalva – Usumacinta permitiendo la penetración de especies oceánicas en primavera, mientras que en verano estas corrientes son más débiles provocando que el frente costero se extienda y a consecuencia se establezca un balance entre especies neríticas y oceánicas. En septiembre y noviembre el ictioplancton parece depender más en los procesos de mezcla y menos en la descarga de aguas continentales (Flores Coto, 2000).

Con lo que respecta a la variación vertical del zooplancton son muy pocos los estudios efectuados en el sur del Golfo de México, y mucho menos los trabajos relativos a sus migraciones. Una serie de estudios de la distribución vertical de zooplancton cerca de la boca del sistema Grijalva – Usumacinta, se están desarrollando en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en los cuales se reportan altas biomásas en verano, que corresponde a la época de lluvias (comunicación personal, integrantes del Laboratorio de Ictioplancton del ICMyL, 2000).

Flores Coto *et al.* (2000) reportan estudios de 24 horas efectuados en un punto en el borde del talud continental, frente al Grijalva – Usumacinta, en donde las larvas de peces fueron más abundantes en otoño que en primavera y de igual forma en las capturas realizadas de noche que las obtenidas de día, infiriendo un comportamiento estacional y un patrón de migraciones verticales.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## MATERIALES Y METODOS

El objetivo principal del proyecto de investigación dentro del cual se desarrolló este trabajo es el estudio de los procesos oceánicos y los mecanismos de producción biológica en el sur del Golfo de México. Las campañas oceanográficas que se analizaron fueron PROMEBIO I efectuado del 5 al 21 de agosto de 1999 y PROMEBIO II llevado a cabo del 1 al 19 de noviembre del mismo año a bordo del B/O Justo Sierra de la Universidad Nacional Autónoma de México. El área de trabajo comprendida es la región costera frente a la desembocadura del Sistema Grijalva – Usumacinta (Fig. 2), lo cual permite comparar el presente trabajo con estudios anteriores, realizados en la misma zona principalmente por el grupo del Laboratorio de Zooplancton del ICMyL.

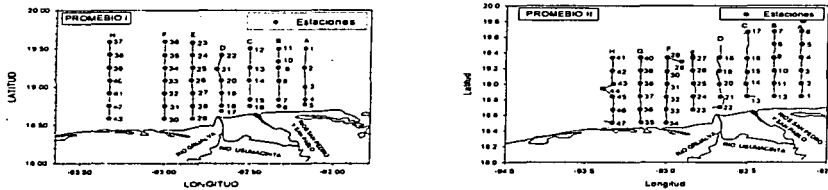


Fig. 2 Transectos y estaciones de la zona de estudio; frente al Sistema Grijalva-Usumacinta.

Las principales variaciones a mesoescala de la producción biológica en el sur del Golfo de México ocurren a escala temporal estacional (Salas de León *et al.*, 1998; Flores Coto *et al.*, 1999, 2000), de aquí que se requiera medir parámetros biológicos y físicos a las escalas de los procesos oceánicos y de las descargas de los ríos que puedan influir en la producción biológica en diferentes estaciones.

El sur del Golfo de México presenta una variación estacional regida por "Nortes", estiaje y lluvias (Yañes Arancibia *et al.*, 1999), la cual influye en el comportamiento del Sistema Grijalva – Usumacinta. Ya que las fluctuaciones más importantes en la descarga de este Sistema es intra anual (Fig. 3), la resolución necesaria para ver los efectos de los principales mecanismos de forzamiento en el zooplancton dentro de esta área es de igual forma intra anual.

Por otro lado, las variaciones horizontales de la pluma del Sistema Grijalva – Usumacinta varía desde algunos kilómetros en temporada de estiaje, hasta más de 100 km en temporada de lluvias (Salas de León *et al.*, 1998). Debido al gradiente que la pluma crea y que influye en la distribución de los organismos planctónicos se estableció una red de estaciones distribuidas en 7 transectos que cubren la

zona de influencia de este sistema. El área de muestreo tiene una resolución perpendicular a la costa de 5 km para las dos primeras y de 16 km a partir de la tercera y paralelo a la línea de costa, la distancia entre estación y estación fue de 17 km.

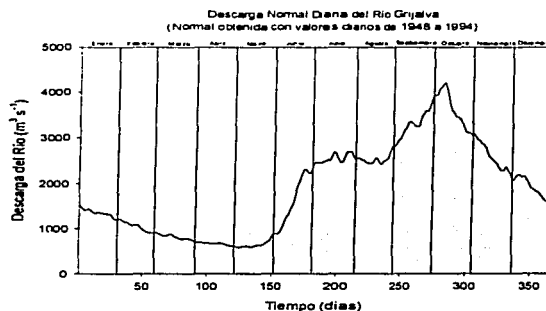


Fig. 3. Descarga normal del sistema de ríos Grijalva – Usumacinta, elaborada a partir de información de la base de datos SIAS de la Comisión Nacional del Agua (Salas de León y Monreal Gómez comunicación personal, 2000)

### ***Obtención y procesamiento de datos físicos***

En cada una de las estaciones de las campañas oceanográficas (Fig. 2) se tomaron datos con un perfilador de presión, temperatura y conductividad, CTD Mark IV por sus siglas en inglés (Conductivity, Temperature and Depth), modificado en su sensor de profundidad de acuerdo a las recomendaciones de WOCE. Los datos fueron tomados lo más próximo al fondo en cada una de las estaciones. El CTD se programó para tomar un dato de temperatura, presión y conductividad cada 0.25 s, la velocidad a la que se bajó el CTD es de 1 m por segundo, con lo que se obtuvieron datos cada 25 cm en la vertical. Con los datos medidos se calculó la densidad relativa o sigma t ( $\sigma_t$ ). Posteriormente se limpiaron los datos de temperatura, salinidad y sigma-t obtenidos en las diferentes campañas, de forma tal que se eliminara el ruido y fueran confiables.

Los datos de oxígeno (PROMEBIO I únicamente), se obtuvieron de muestras de agua obtenidas con botellas Niskin y se midieron con ayuda de un oxímetro YSI Modelo 5000. Se hizo especial énfasis en 5 niveles o profundidades para tomar las muestras: 1) nivel superficial (un metro), 2) profundidad del máximo de clorofila, 3) profundidad de 1% de la irradiancia incidente en la superficie, 4) profundidad de la termoclina y 5) a un nivel por debajo de la termoclina.

Para el caso de los datos acústicos se utilizó un ADCP modelo RD – VM0075 Mark II, fabricado por la compañía RD Instruments, diseñado para instalación fija en buques, con una frecuencia de la onda de sonido de 75 kHz. El instrumento se dejó funcionando durante todo el trayecto de las campañas sin pausa.

Este ADCP emite 0.7 pulsos por segundo con 16 m de longitud. Los 8 primeros metros son considerados de incertidumbre por el ruido que genera el buque; por lo que los datos son confiables después de los primeros 8 m. El equipo es capaz de perfilar o medir hasta 665 m de profundidad para la velocidad, con un mínimo de 8 celdas, un máximo de 128 celdas y una resolución de 0.25 cm s<sup>-1</sup> en la velocidad. Para la intensidad del eco posee una precisión de  $\pm 8$  dB antes de calibrarse y de  $\pm 3$  dB al calibrarse, una incertidumbre estadística de  $\pm 5$  dB y es capaz de perfilar hasta 550 m de profundidad, con un rango dinámico de 80 dB y una resolución típica de 0.45 dB (dependiendo de la temperatura del sistema).

El ADCP se calibró siguiendo los lineamientos impuestos por la compañía RDI (Technical Manual, 1992, Apéndice V) para poder eliminar el nivel de ruido térmico del aparato, posteriormente se programó para que los pulsos emitidos cada 0.7 de segundo se promediaran cada cinco minutos. Debido a la capacidad que tiene de dividir la columna de agua en capas de profundidad determinada, se fijaron celdas de 4 y 8 m en las zonas cercanas a la costa y las restantes cada 16 m para la campaña PROMEBIO I. Sin embargo para la campaña PROMEBIO II el tamaño de las celdas permaneció fija durante todo el crucero, siendo este de 16 m.

Para la obtención de los datos acústicos durante el crucero se utilizó el programa DAS, programa de adquisición de datos de la compañía RDI, el cual permite controlar las funciones del ADCP y los parámetros del perfil. En cuanto al procesamiento de datos del ADCP, se convirtieron los archivos de binario a ASCII con el programa LOGDAS (versión 1.03) y se creó una matriz con los datos del eco o Acoustic Gain Control (AGC), cada una variables requeridas en la fórmula de transformación a Intensidad Acústica Absoluta (IAA), datos de posición, profundidad y otros parámetros de control. Esta matriz se procesó en un programa escrito en Turbo Basic para obtener la IAA usando la fórmula posteriormente descrita, y así generar matrices que la contenían, junto con la latitud, longitud, hora, fecha y profundidad.

### ***Obtención y procesamiento de datos biológicos***

Las muestras de zooplancton fueron obtenidas con redes de apertura cierre estratificadas de 500  $\mu\text{m}$ , y se tomaron en diferentes estratos que van de 0-10, 10-20, 20-30, 40-60, 60-80 y 80-100 metros, con un tiempo de muestreo de 15 minutos en arrastres circulares. A todas las redes se les colocó un contador de flujo General Oceanic para determinar la cantidad de agua filtrada y de esta forma poder obtener la

densidad de organismos recolectados por unidad de volumen. Los organismos se fijaron con formaldehído al 4 % y 24 horas después se trasvasaron a alcohol al 70 % para preservarlas.

Se escogieron varias muestras pertenecientes a un solo transecto y se determinó su peso húmedo con ayuda de una balanza analítica y una bomba de succión para eliminar el exceso de agua.

El peso húmedo obtenido se transformó a peso seco a partir de la ecuación de (Wiebe, 1988).

$$\text{Log}_{10}(DW) = 2.107 + 1.053 \text{Log}_{10}(WW)$$

donde  $DW$  es el peso seco y  $WW$  el peso húmedo

La conversión se realizó debido a que el peso seco estima la biomasa de manera más precisa que el peso húmedo, sin embargo este método implica la destrucción de las muestras inutilizándolas para realizar otro tipo de análisis. Es por ello que Wiebe (1988) desarrolló un intenso trabajo para encontrar la relación que existe entre el peso húmedo, el volumen desplazado, el peso seco y la cantidad de carbón, y con ellos determinó fórmulas que permiten hacer conversiones entre las variables antes mencionadas.

### ***Estimación de la biomasa zooplanctónica por métodos acústicos***

Para efectuar la transformación de la amplitud del eco de la señal acústica a IAA se aplicó la siguiente fórmula (proporcionada por RD Instruments, 1992):

$$IAA = 10 \text{Log}_{10} \left\{ \frac{\left[ 4.47 \times 10^{-20} K_1 K_s (T_x + 273) \left( 10^{\frac{K_2(E-E_r)}{10}} - 1 \right) R^2 \right]}{c^2 P K_1 10^{\frac{-20\alpha R}{10}}} \right\}$$

Donde:

$K_2$  = factor de ruido del sistema

$K_s$  = constante del sistema

$T_x$  = temperatura en tiempo real del transductor ( $^{\circ}\text{C}$ )

$K_c$  = factor de conversión para la intensidad del eco (dB)

$E$  = intensidad del eco (conteo)

$E_r$  = ruido térmico electrónico de referencia (conteo)

$R$  = direccionamiento del rango a la profundidad de la celda

$c$  = velocidad del sonido en cada celda ( $\text{m s}^{-1}$ )

$P$  = longitud del pulso transmitido

$K_1$  = potencia real del sonido en el agua

$\alpha$  = coeficiente de absorción del sonido por el agua ( $\text{dB m}^{-1}$ )

De las variables:

- $K_2$  es proporcionada por RD Instruments y  $K_s$  es una constante del sistema.

- $$K_r = \frac{127.3}{T_e + 273}$$

donde  $T_e$  es la temperatura en tiempo real de los electrónicos.

- $$E_r = E_{rc}(a) + (1+a)(292 + 0.133T_e) + (1-b)(27.3 + 0.1T_e)$$

donde

$$a = \frac{T_e + 273}{T_{xc} + 273} \quad b = \frac{T_e + 273}{T_{ec} + 273}$$

$T_{xc}$  es la temperatura del transductor al momento de calibrar y  $T_{ec}$  es la temperatura de los electrónicos en la calibración,  $E_{rc}$  es el ruido térmico durante la calibración.

- $$K_1 = \left[ \frac{(V_s \cdot a) - b}{c} \right] K_{1c}$$

donde  $a$ ,  $b$  y  $c$  son constantes dadas en el manual de RDI,  $K_{1c}$  es corriente aplicada al calibrar en fábrica (proporcionada por RDI) y  $V_s$  es el voltaje ocupado en tiempo real.

- $$R = \left[ \frac{B + (P - D)/2 + (N \cdot D) + (D/4)}{\cos \Theta} \right] \cdot \frac{c'}{1475.1}$$

donde  $B$  es el blanco después del pulso,  $P$  es la longitud del pulso transmitido,  $D$  es el tamaño de la celda,  $\Theta$  es el ángulo de cada uno de los transductores con respecto a la vertical y  $c'$  es el promedio ponderado de la velocidad del sonido entre el transductor y la celda.

Este método, como se puede observar, implica la calibración cuidadosa del ADCP con atención particular a la medición del nivel de ruido de cada uno de los emisores así como de la temperatura de los transductores al momento de calibrar. Con base a esto, se pueden dar estimaciones de IAA con un 95 % de confianza ( $\pm 1.5$ dB). La compañía RDI, que es el fabricante del equipo utilizado, da una explicación clara del nivel de ruido existente, ya que la IAA es sensible a la temperatura de los componentes electrónicos y de los transductores del ADCP

Por otro lado es importante considerar el cálculo del coeficiente de absorción del sonido,  $\alpha$ . Esto es debido a que la zona de estudio presenta regiones de frentes (descarga del Sistema Grijalva-Usumacinta) así como fenómenos de mesoescala (giro ciclónico) lo cual implica una mayor variación en la absorción del sonido (Wade y Heywood, 2001). Diversos estudios han mostrado que la absorción del



sonido en el océano es producida por el agua pura, el ácido bórico y el sulfato de magnesio (Urik, 1983). Para calcularla se utilizó la fórmula dada por Francois y Garrison (1982).

$$\alpha = \underbrace{\left( \frac{A_1 P_1 f_1 F^2}{f_1^2 + F^2} \right)}_{\text{Acido Bórico}} + \underbrace{\left( \frac{A_2 P_2 f_2 F^2}{f_2^2 + F^2} \right)}_{\text{MgSO}_4} + \underbrace{(A_3 P_3 F^2)}_{\text{Agua Pura}} \quad \text{dBkm}^{-1}$$

donde la dependencia por la presión está dada por  $P_1$ ,  $P_2$  y  $P_3$ , la relajación de la frecuencia esta dada por  $f_1$  y  $f_2$ , y la frecuencia de emisión del sonido esta dada por  $F$ .

La contribución de los diferentes componentes esta dada de la siguiente forma:

### Ácido bórico

$$A_1 = \frac{8.86}{c} \cdot 10^{(0.7\theta - 0.11 - 5)} \quad \text{dB km}^{-1}\text{kHz}^{-1}$$

$$P_1 = 1$$

$$f_1 = 2.8 \left( \frac{S}{35} \right)^{0.5} \cdot 10^{(4 - 1245/\theta)} \quad \text{kHz}$$

### MgSO<sub>4</sub>

$$A_2 = 21.44 \cdot \frac{S}{c} (1 + 0.025T) \quad \text{dB km}^{-1}\text{kHz}^{-1}$$

$$P_2 = 1 - 1.37 \cdot 10^{-4} \cdot D + (6.2 \cdot 10^{-9} D^2)$$

$$f_2 = \frac{8.17 \cdot 10^{(8 - 1990/\theta)}}{1 + 0.0018(S - 35)} \quad \text{kHz}$$

### Agua Pura

$$P_3 = 1 - 3.83 \times 10^{-5} D + 4.9 \times 10^{-10} D^2$$

Para  $T \leq 20^\circ\text{C}$ ,

$$A_3 = 4.937 \times 10^{-4} - 2.59 \times 10^{-5} T + 1.45 \times 10^{-7} T^2 - 6.5 \times 10^{-10} T^3 \quad \text{dB km}^{-1}\text{kHz}^{-2}$$

Para  $T > 20^\circ\text{C}$

$$A_3 = 3.964 \times 10^{-4} - 1.146 \times 10^{-5} T + 1.45 \times 10^{-7} T^2 - 6.5 \times 10^{-10} T^3 \quad \text{dB km}^{-1}\text{kHz}^{-2}$$

donde  $c$  es la velocidad del sonido (m/s) y esta dada como:

$$c = 1412 + 3.21T + 1.19S + 0.0167D$$

$T$  es la temperatura ( $^\circ\text{C}$ ),  $S$  es la salinidad (%),  $D$  es la profundidad (m) y  $\theta$  es la temperatura en Kelvin.

El coeficiente de absorción se determinó tomando en cuenta la cercanía a cada una de las estaciones de CTD. Para el caso del pH se utilizó un valor constante de 8, esto debido a que dicha variable influye más en ambientes no marinos (Wade y Heywood, 2001)

### ***Tratamiento de los datos***

Se determinó la correlación existente entre la biomasa en peso seco obtenida con redes y la IAA. Con la fórmula obtenida en dicha correlación se transformaron los datos de IAA, obtenidos en cada estación de CTD, a peso seco. Posteriormente se elaboraron matrices conteniendo datos de fecha, posición, hora del día, profundidad, temperatura, salinidad, sigma-t y biomasa y para el caso de PROMEBIO I, oxígeno. Debido a que los datos de IAA no son continuos, sino que hace un promedio de la intensidad obtenida en cada una de las celdas (puede ser cada 4, 8 o 16 m), se tomó la temperatura, salinidad y sigma-t correspondientes a la profundidad en que se obtuvieron datos de IAA a fin de empatar dichos datos para los análisis estadísticos realizados.

Para poder observar el comportamiento de los datos de biomasa con respecto a las diferentes variables físicas se elaboraron gráficos de dispersión, así como análisis exploratorios que consistieron en la separación de los datos de acuerdo a la luz del día y posición en la columna de agua (arriba, abajo y en las clinas) para ver si se presentaban cambios en el comportamiento de los datos.

Por otro lado se crearon perfiles de las diferentes variables físicas para cada uno de los transectos y se sobrepusieron los valores de biomasa, determinados a partir de datos acústicos, en cada uno de ellos. Así mismo se desarrollaron planos horizontales de la distribución de las diferentes variables, en este caso se utilizaron las profundidades utilizadas por el ADCP que van de 20 a 100 m.

A fin de poder determinar la existencia en la influencia de las variables físicas en la distribución temporal y espacial de la biomasa zooplanctónica se elaboraron los siguientes análisis estadísticos utilizando el programa STATISTICA:

- Análisis de Varianza Múltiple (MANOVA) a fin de probar la diferencia entre las campañas PROMEBIO I y II, en otras palabras la temporalidad.
- Análisis de factores para la determinación del grado de influencia de cada una de las variables en la distribución de la biomasa zooplanctónica. Este tipo de análisis establece distintas dimensiones dentro de los datos y a través de factores trata de explicar gran parte de la variación de dichos datos (Dillon

y Goldstein, 1984). Las variables en este caso, incluyeron posición (longitud y latitud), hora del día, profundidad, temperatura, salinidad, sigma-t y oxígeno

- Análisis de cluster a fin de poder observar semejanzas y diferencias en las diferentes estaciones, dependiendo de las características que poseen.

## RESULTADOS

La correlación que se obtuvo entre la IAA y la biomasa posee una  $r^2$  de 0.48 (Fig. 4, Tabla 1). La baja correlación se debe a diversos factores, dentro de ellos se pueden considerar errores al momento de tomar las muestras de zooplancton, que en diversas ocasiones no se registran, la velocidad a la que operó el buque, pues una velocidad mayor a 10 nudos compromete la calidad de los datos del ADCP (De Strobel *et al.*, 1992), así como el estado del océano y la dirección del buque con respecto al oleaje, que afectan también de alguna forma al ADCP (Ashjian, *et al.*, 1994). Por otro lado, se tiene que las muestras de zooplancton no fueron tomadas en los mismos estratos en que el ADCP divide la columna de agua. Es decir que mientras las redes muestrearon en estratos que van de 10-20, 20-30, 40-60, 60-80 y 80-100 metros, el ADCP dividía la columna en celdas que abarcaban 16 m cada una, comenzando por los 20 m. Para poderlas hacer coincidir, se tomaron en cuenta los valores de IAA de las celdas que estaban más cercanas a los estratos en que muestrearon las redes.

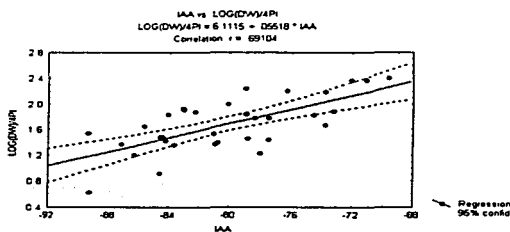


Fig. 4. Correlación entre la biomasa en peso seco y la IAA.

Tabla 1. Estadística obtenida de la correlación entre biomasa en peso seco e IAA

	Promedio	Desviación estándar	$R^2$	P	N
IAA	-80.25	5.20			
LOG(DW)4PI	1.68	0.42	0.48	0.00	33.00

Los cruceros que se analizaron en este estudio se llevaron a cabo en 2 de las diferentes estaciones que caracterizan al Golfo de México, verano para PROMEBIO I y época de Nortes para PROMEBIO II. El primer supuesto que se hizo fue la existencia de diferencias en las diferentes variables físicas de los diferentes cruceros, debido a la estacionalidad, y por consecuencia una diferencia entre la cantidad y la distribución de la biomasa zooplanctónica. Los análisis de varianza (Tabla 2 y 3), que corresponden a las variables físicas y la biomasa respectivamente, soportan este supuesto al señalar una diferencia significativa entre las dos campañas, tanto en todas las variables físicas como en las de biomasa.

Tabla 2. Análisis de Varianza Múltiple de las variables físicas para los diferentes cruceros. La variable Transecto esta anidada en Crucero.

Resumen de todos los efectos					
	Wilks' Lambda	Rao's R	GL1	GL2	P level
Crucero	0.94	191.34	3	9392	0.00
Transecto	0.67	109.76	36	27750	0.00

Tabla 3. Análisis de Varianza de la biomasa zooplanctónica para los diferentes cruceros.

ANOVA						
	Efecto DF	Efecto MS	Error DF	Error MS	F	P level
Crucero	1	23.38	599	1.44	16.24	0.00

Se realizaron diferentes análisis para las variables físicas y para la biomasa debido a que si se elaboraba uno conjunto se iba a generar un sesgo en el análisis de correspondiente a las variables físicas. Esto es porque se tienen valores de biomasa cada 16 m únicamente, mientras que se tienen valores de temperatura, salinidad y sigma-t cada metro. Como era de esperar, existe diferencia significativa entre los 2 cruceros lo cual nos prueba la existencia de diferencias temporales tanto en el comportamiento de las variables físicas como en la biomasa.

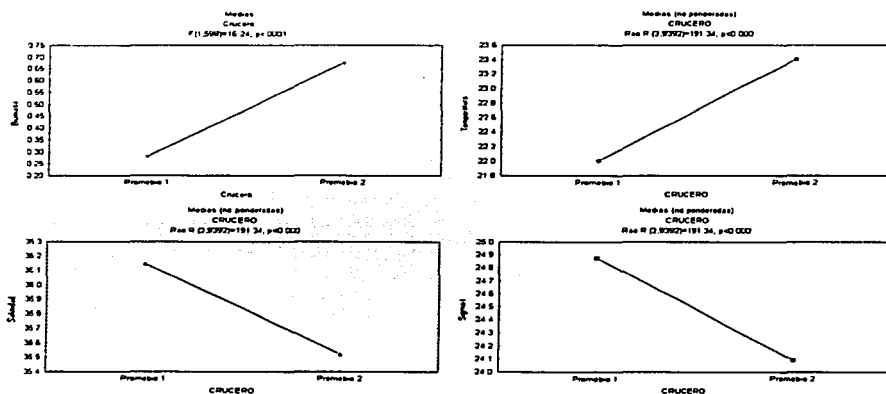


Fig. 5. Medias de cada una de las variables para los diferentes Cruceros

En la figura 5 podemos notar que en el crucero PROMEBIO I se tienen menor cantidad de biomasa y mayor salinidad si se compara con la campaña PROMEBIO II. En teoría durante verano, época en que se llevo a cabo el primer crucero, existe una descarga bastante grande del Sistema Grijalva – Usumacinta, la cuál puede ser 3 veces más importante que en primavera e invierno y por ende la abundancia del zooplancton es mayor para esa época (Salas de León *et al.*, 1998). A pesar de ello los datos muestran lo contrario debido a la existencia de eventos meteorológicos acontecidos en ese año.

Una vez probada la diferencia temporal, fue necesario hacer un estudio a fondo de los parámetros que influenciaron la distribución del zooplancton en el espacio durante cada una de los cruceros.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## PROMEBIO I

En los gráficos de dispersión (Fig. 6) se muestra el comportamiento de la biomasa y de la IAA con respecto a cada una de las variables físicas. Se muestran ambas, debido a que al momento de transformar la IAA a biomasa los datos tienden a aplanarse, sin embargo es un efecto en la escala. En los gráficos de dispersión de la IAA contra temperatura se muestra una distribución peculiar en donde se da un mínimo a los 15°C, una mayor dispersión de los datos en temperaturas mayores a 15 y un patrón claro de tendencia negativa para temperaturas menores a 15. Para el caso de la salinidad, se encuentra un patrón similar, con un mínimo a las 36 ups aproximadamente. Para el oxígeno y sigma-t sin embargo no se ve ningún patrón claro, además de que existe una mayor dispersión en los datos.

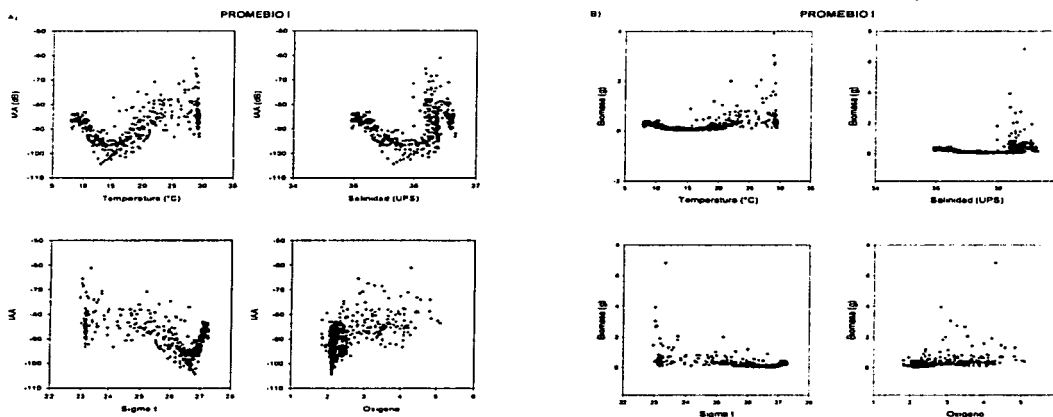


Fig. 6. Gráficos de dispersión. A) es la IAA contra cada una de las variables físicas y B) es la IAA transformada a biomasa, contra cada una de las variables físicas.

Ya que en los gráficos de dispersión no se puede observar tendencias claras de la distribución de la biomasa con respecto a las diferentes variables físicas, se laboró un análisis de factores de componente principal.

Los resultados se presentan en la Tabla 4, donde se muestran los Eigenvalues obtenidos en este análisis. Siguiendo el criterio de Kaiser (1958) se consideraron los factores cuyos Eigenvalues fueron mayores a 1, para este caso son 4 y representan un 63% de la variabilidad total (valores resaltados). De

ellos el primer factor es el que representa mayor porcentaje individual de variabilidad, y es únicamente de un 18%.

En la Tabla 5. se pueden observar las variables de mayor importancia para cada factor, es decir, aquellas variables que influyen más en la variabilidad representada por los Eigenvalúes.

En el primer factor es la temperatura y la profundidad los que mayor influencia tienen en la variabilidad de la biomasa, aunque el oxígeno tiene también un peso de importancia, así como la salinidad.

Tabla 4. Eigenvalúes para cada factor generado para este estudio. Los valores recalcados son los factores que tomaron en cuenta.

Eigenvalúes					
Factor	Eigenvalue	% Total	Eigenvalue Acumulativo	% Acumulativo	
1	1.26	18.00	1.26	18.00	
2	1.12	15.94	2.38	33.94	
3	1.04	14.84	3.41	48.78	
4	1.02	14.55	4.43	63.33	
5	0.95	13.63	5.39	76.96	
6	0.83	11.84	6.22	88.80	
7	0.78	11.20	7	100	

Tabla 5. Se presentan los valores del peso o importancia de las variables para cada uno de los 4 factores que se toman en cuenta

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Latitud	-0.351	0.674	0.084	0.013
Longitud	0.154	-0.437	0.599	0.434
Hora	0.117	0.643	0.372	0.385
Profundidad	-0.583	-0.143	-0.030	0.331
Temperatura	-0.565	-0.174	0.372	0.076
Salinidad	-0.439	-0.027	0.375	-0.674
Oxígeno	0.497	0.072	0.505	-0.336
Expl.Var	1.260	1.116	1.039	1.019
Prp.Totl	0.180	0.159	0.148	0.146

Se puede observar que la relación es negativa en ambos casos, es decir a mayor temperatura menos biomasa, de forma similar es la relación con la profundidad. Para el segundo factor, son la latitud y la hora los que presentan mayor importancia, en ambas la relación es positiva. Para el tercer factor presentan mayor peso la longitud y el oxígeno, y es en el último de los factores donde la salinidad es considerada importante, con una relación negativa, sin embargo la diferencia en el porcentaje que afectan la varianza de la biomasa es muy similar, siendo este de aproximadamente 14%. Si se analiza todo conjuntamente, la varianza de la biomasa se explica únicamente en un 63% por estos factores combinados.

Tabla 6. Se presentan los valores de los análisis de varianza que corresponden al análisis de cluster. Los valores recalcados pertenecen a las variables que tuvieron mayor peso para la clasificación de las estaciones.

Análisis de Varianza						
	Entre grupos	GL	Dentro del grupo	GL	F	P
Hora	0.40	9	19.94	288	0.64	0.76
Temperatura	12093.96	9	95.69	288	4044.25	0
Salinidad	77.72	9	1.80	288	1384.68	0
Sigma-t	498.43	9	4.27	288	3738.90	0
Oxígeno	79.67	9	26.93	288	94.66	0
Biomasa	10.90	9	31.95	288	10.92	0

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Los resultados del análisis de cluster se muestran en las tablas 6, 7 y 8. Este análisis se efectuó con el objeto de poder distinguir diferencias entre las estaciones dependiendo de sus características y así poder vislumbrar la distribución de la biomasa en el espacio y al mismo tiempo separar estaciones con diferencias en cuanto a sus características físicas.

Se observa que fueron las variables físicas las que más peso tuvieron para clasificar las estaciones en diferentes grupos. Esto se puede determinar si la diferencia dentro del grupo es menor a la diferencia que se obtiene entre grupos. Se observa que la diferencia que existe en los valores para temperatura son los mayores, por lo que fue la variable más importante para hacer la clasificación. Las diferencias en las características de cada grupo se pueden ver en la Tabla 7. en donde se presentan las medias de cada variable para los diferentes clusters.

Tabla 7. Medias de las diferentes variables para cada uno de los clusters

Medias										
	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4	Cluster 5	Cluster 6	Cluster 7	Cluster 8	Cluster 9	Cluster 10
Hora	0.46	0.52	0.50	0.60	0.51	0.50	0.52	0.52	0.56	0.56
Temperatura	15.67	17.54	19.68	22.00	24.95	13.63	11.88	10.30	8.89	28.94
Salinidad	36.01	36.25	36.39	36.29	36.16	35.71	35.45	35.23	35.06	36.52
Sigma-t	26.60	26.35	25.91	25.20	24.24	26.82	26.97	27.09	27.19	23.23
Oxigeno	2.26	2.26	2.26	2.87	3.49	2.20	2.18	2.19	2.27	3.60
Biomasa	0.11	0.15	0.23	0.60	0.44	0.08	0.11	0.24	0.28	0.62

Se tiene que los clusters 4, 5 y 10 presentan la mayor temperatura, y son los mas cercanos a la superficie, mientras que el cluster 10 abarca todas las estaciones con excepción de la estación 27, los otros clusters se limitan a estaciones con más de 40 metros de profundidad. La distribución de los clusters con respecto a la profundidad y las estaciones que los conforman se presentan en la Tabla 8.

Para la salinidad son los clusters 7, 8 y 9 los que poseen la menor salinidad y son las porciones más profundas de las estaciones que se encuentran en los transectos situados al Oeste del Sistema Grijalva –Usumacinta (ver Fig. 2 para su ubicación). Las estaciones con mayor biomasa se encuentran cercanas a la superficie, y la media con las menores biomasa se encuentra en el área entre los 150 y 350 m de profundidad, clusters 1,6 y 7. De estos clusters el que menor biomasa presenta es el 6, cuya temperatura media es de 13.63 °C y es de las zonas con menor cantidad de oxígeno. Si se comparan estos resultados contra lo que se muestra en los gráficos de dispersión (Fig. 6), esta área, que pertenece al cluster 6, es en donde hay una disminución drástica en los datos de IAA o biomasa.

TESIS CON  
FALLA DE ORDEN



Se puede ver en el plano de los 20 m, (Fig. 10), una menor salinidad al oeste del Sistema Grijalva – Usumacinta que puede deberse a la descarga de agua dulce, no obstante, la salinidad es aun muy alta. Puede observarse en este estrato que la mayor abundancia de zooplancton está de la misma forma ubicada hacia el Oeste. Si se pone atención a los planos de sigma-t, (Fig. 12), influenciada mas por la temperatura que por la salinidad en este caso, se observa un gradiente en forma de ondas que es precisamente el lugar en donde se encuentran las mayores abundancias en este estrato, teniendo una concentración máxima de 4g.

A los 36m encontramos el valor máximo situado al Este y a distancia media a la costa, siendo de 2g, esta alta concentración se debe a la presencia de la picnoclina (ver perfil del transecto C Fig. 9). Es la zona donde la termoclina y la picnoclina presentan una forma escalonada que se va hundiendo donde se encuentran los núcleos de mayor abundancia.

Podemos observar que conforme se aumenta la profundidad la biomasa va disminuyendo, teniendo que el valor máximo obtenido en los siguientes estratos es de solo 0.8g, esto con excepción de un núcleo de 2 g encontrado a los 68 m que se debe igualmente al comportamiento de las clinas (Figs. 30 y 33).

Cabe aclarar que la proporción de los símbolos que representan la biomasa en los planos horizontales es de acuerdo al valor más grande encontrado en ese estrato, por lo que hay que poner atención a los valores reportados dentro de los gráficos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

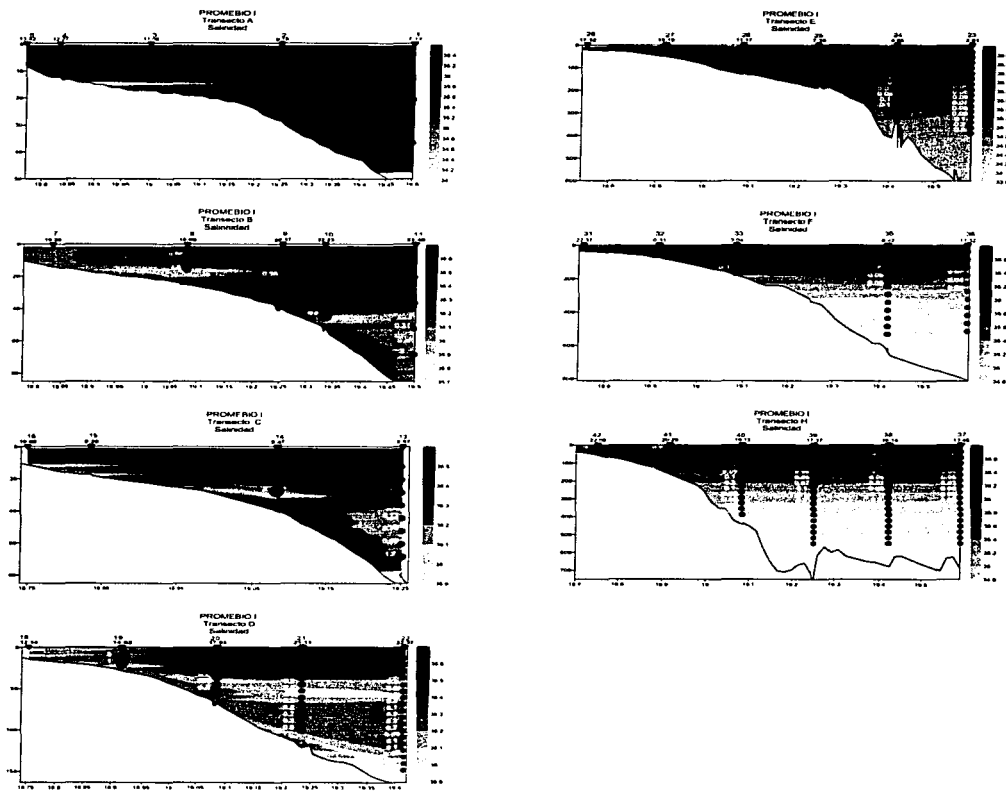


Fig. 7. Perfiles de salinidad de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.

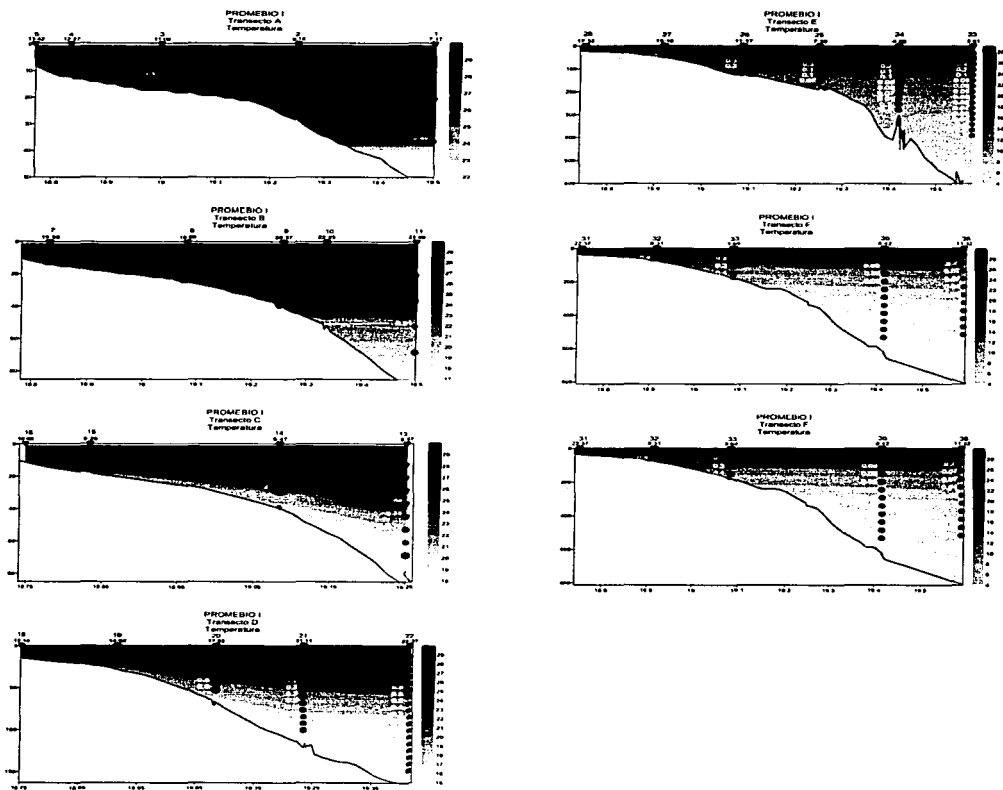


Fig. 8. Perfiles de temperatura de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

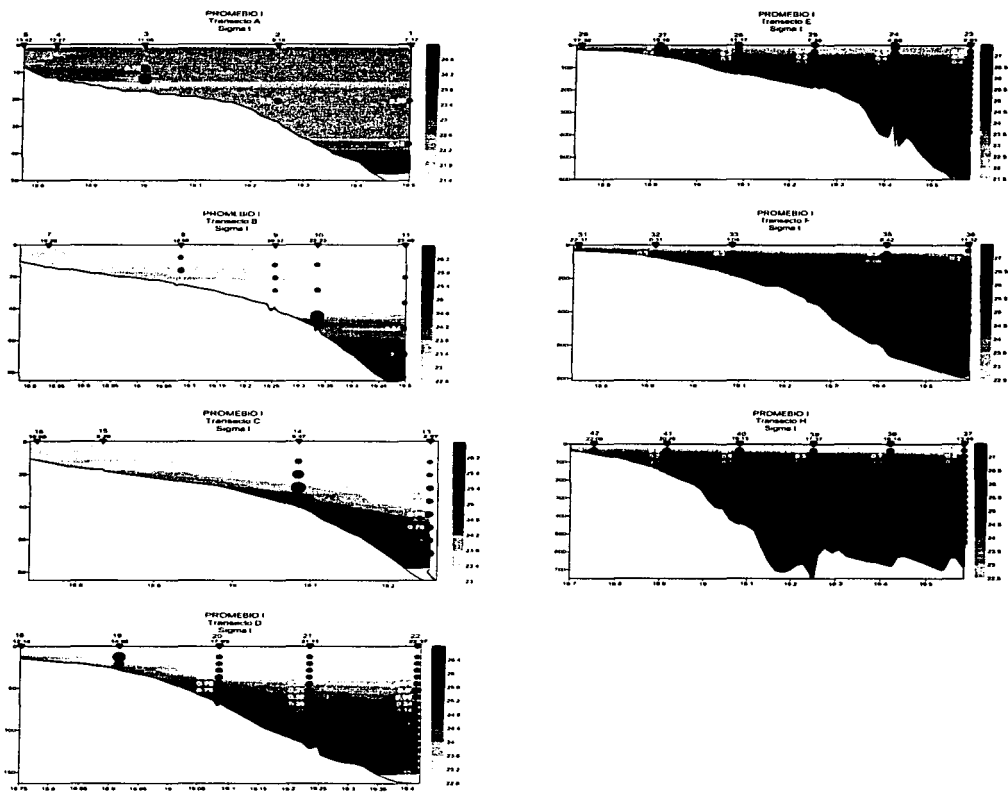


Fig. 9. Perfiles de sigma-t de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO I, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

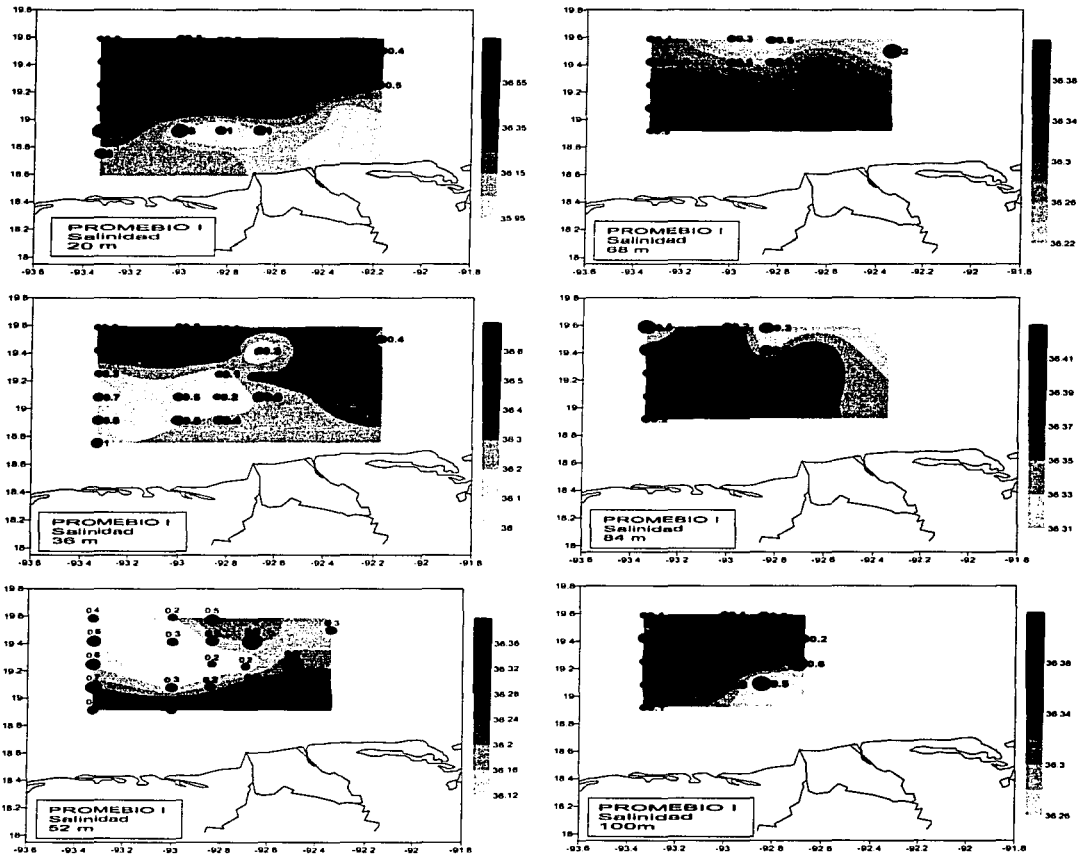


Fig. 10. Distribución horizontal de la salinidad en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.

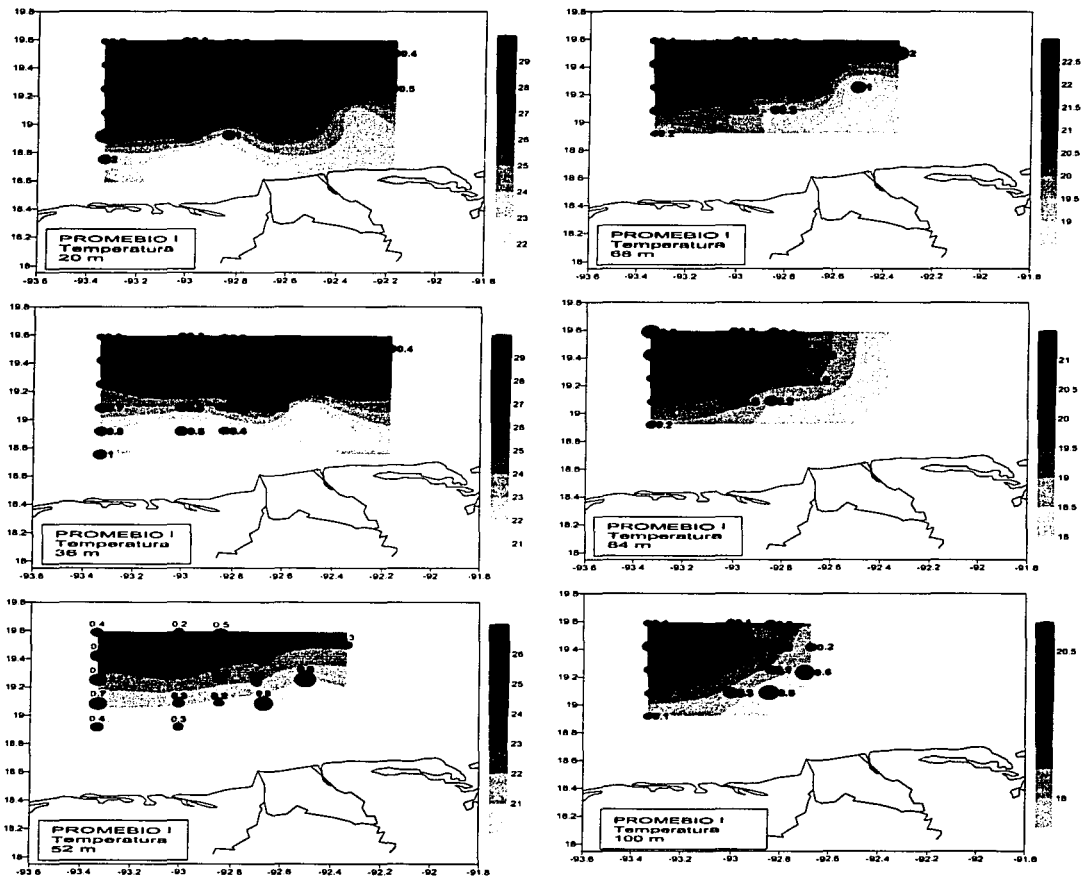


Fig. 11. Distribución horizontal de la temperatura en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa superpuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.



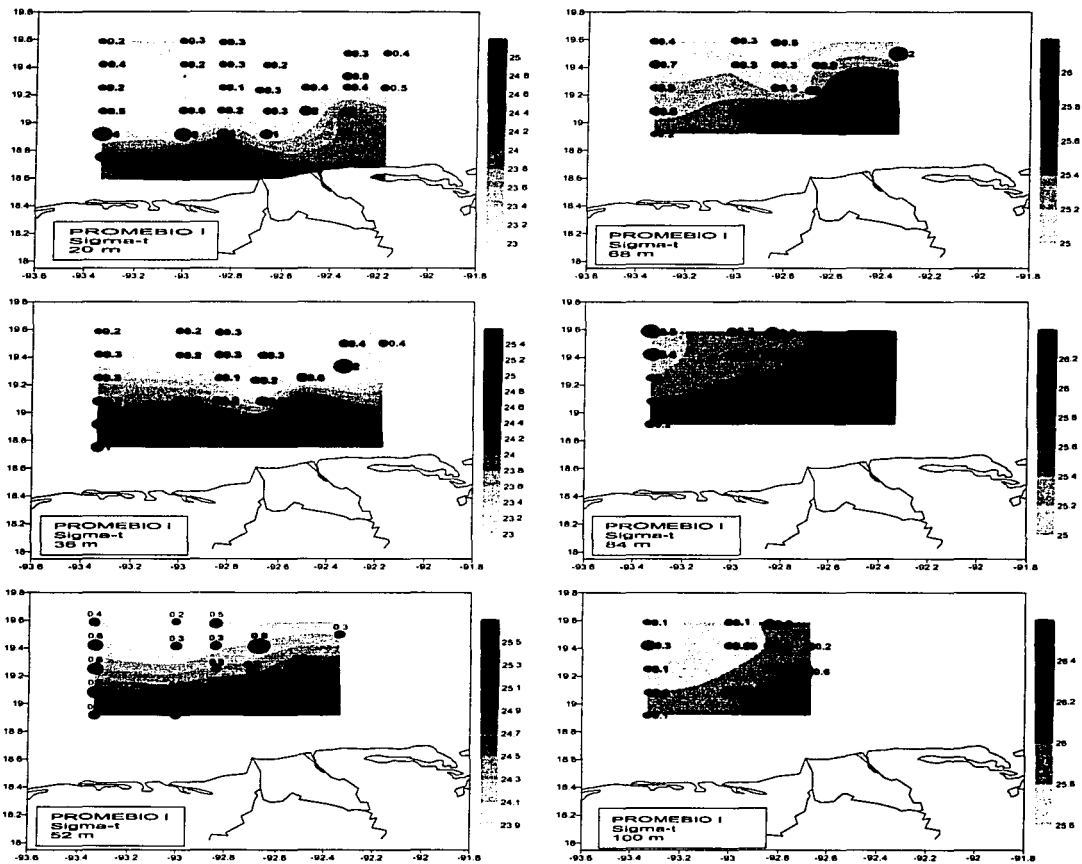


Fig. 12. Distribución horizontal de sigma-t en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO I, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.

## PROMEBIO II

La distribución de la biomasa y la IAA en este crucero difiere bastante con el que se encontró para el primero (Fig. 13). Por otro lado los datos presentan mucho más dispersión y ruido por lo que no siguen ningún patrón bien definido en ninguna de sus porciones. No obstante se pueden ver 2 máximos en la distribución de la intensidad contra la temperatura. En esta campaña no se tomaron datos de oxígeno, razón por la cual no se incluyeron.

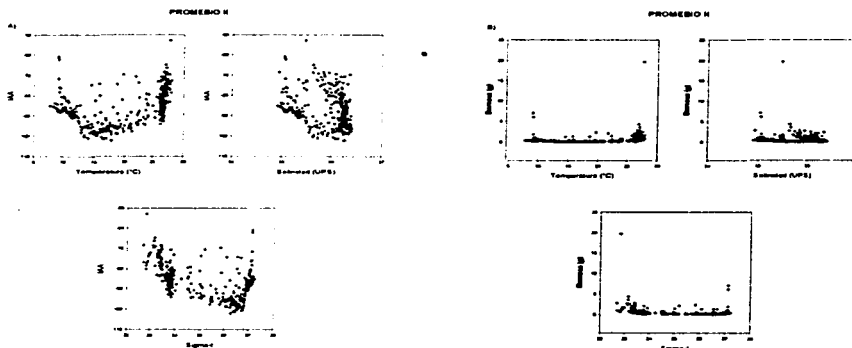


Fig. 13. Gráfico de dispersión. A) es la IAA contra cada una de las variables físicas y B) es la IAA transformada a biomasa contra cada una de las variables físicas.

En el análisis de factores que se llevó a cabo para esta campaña, se extrajeron 3 factores, de igual manera que en PROMEBIO I, siguiendo el criterio de Kaiser (1958). Vemos que estos 3 factores apenas explican un 54% de la varianza de la biomasa (Tabla 9). El porcentaje que representa cada factor tampoco es grande, al igual que en PROMEBIO I, y los porcentajes entre los factores son muy parecidos.

Para el primer factor son varias las variables que contribuyen en mas de un 50% (Tabla 10), y estas variables en conjunto representan el 20% de la varianza total de la biomasa. La que mayor contribución tiene es la salinidad, seguida por la longitud, profundidad y temperatura. Es notorio que en este factor se combinan variables de diferente tipo, el primero habla de una influencia de los parámetros físicos y el segundo se refiere a variables de carácter espacial y temporal. Para el segundo factor es la hora la que presenta mayor importancia y para el tercero la latitud, representando cada uno 17% de la varianza total.

En el análisis de cluster, se obtuvieron 9 grupos diferentes y las variables que tuvieron más peso en cuenta para la clasificación de estos grupos fueron la temperatura y sigma-t (Tabla 11). De igual forma que en PROMEBIO I, la biomasa no fue una variable importante para la clasificación.

Tabla 9. Eigenvalues para cada factor generado para este estudio. Los valores recalcados son los factores que se tomaron en cuenta.

Factor	Eigenvalues			
	Eigenvalue	% Total	Eigenvalue Acumulativo	% Acumulativo
1	<b>1.21</b>	20.14	1.21	20.14
2	<b>1.03</b>	17.20	2.24	37.34
3	<b>1.01</b>	16.83	3.25	<b>54.17</b>
4	0.94	15.65	4.19	69.82
5	0.91	15.15	5.10	84.97
6	0.90	15.03	6.00	100.00

Tabla 10. Se presentan los valores del peso o importancia de las variables para cada uno de los 3 factores que se toman en cuenta.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Latitud	-0.12	<b>0.52</b>	<b>0.71</b>
Longitud	<b>0.54</b>	0.03	-0.34
Hora	0.05	<b>-0.74</b>	<b>0.50</b>
Profundidad	<b>0.53</b>	-0.19	0.32
Salinidad	<b>0.60</b>	-0.06	-0.02
Temperatura	<b>-0.51</b>	-0.43	-0.17
Expl.Var	<b>1.21</b>	<b>1.03</b>	<b>1.01</b>
Prp.Totl	0.20	0.17	0.17

En la Tabla 12 se observan las medias de cada una de las variables por grupo. Las temperaturas más altas corresponden a los clusters 5, 6 y 7 que corresponden a las zonas superiores a los 100m de profundidad (Tabla 13) y están presentes en casi todas las estaciones. Mientras que las temperaturas menores a los 16°C, que se encuentran en las estaciones al Norte de los transectos ubicados al Oeste del Sistema Grijalva-Usumacinta.

Tabla 11. Se presentan los valores de los análisis de varianza que corresponden al análisis de cluster. Los valores recalcados pertenecen a las variables que tuvieron mayor peso para la clasificación de las estaciones.

	Análisis de Varianza					
	Entre grupos	GL	Dentro del grupo	GL	F	P
Hora	0.10	8	<b>7.45</b>	281	0.47	0.875614
Temperatura	<b>12341.19</b>	8	<b>113.54</b>	281	3817.90	0
Salinidad	60.26	8	155.36	281	13.62	0
Sigma-t	<b>680.01</b>	8	<b>88.16</b>	281	270.92	0
Biomasa	73.80	8	384.15	281	6.75	0

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

Las menores salinidades se encuentran en los clusters 7, 8 y 9. El cluster 7 está compuesto por aproximadamente todas las estaciones y representa la capa superficial. Esta característica difiere de la primera campaña debido a que hubo una gran descarga de agua dulce en la zona poco antes de que se realizara este crucero. En cuanto a los clusters 8 y 9 corresponden a estaciones que se encuentran en los transectos ubicados al Noroeste del sistema, y abarcan la parte más profunda, esto como se vio anteriormente ocurre de igual manera en el primer crucero.

Las biomásas más altas se encuentran en la parte superficial de la columna de agua, y en la zona más profunda también, aunque la parte superficial es de casi el doble. Revisando los perfiles verticales (Fig. 14, 15 y 16) se puede ver que en los transectos E, F y G se presenta una biomasa alta cerca del fondo, aunque también existen altas concentraciones en la superficie. La alta biomasa superficial parece

coincidir con gradientes de densidad, que en este caso se deriva de los cambios en la salinidad en esta zona.

Tabla 12. Medias de las diferentes variables para cada uno de los clusters

	Medias								
	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4	Cluster 5	Cluster 6	Cluster 7	Cluster 8	Cluster 9
Hora	0.42	0.40	0.46	0.43	0.41	0.43	0.40	0.39	0.43
Temperatura	21.63	18.81	16.60	14.57	23.91	26.64	27.13	11.91	9.49
Salinidad	36.28	36.31	36.10	35.80	36.20	36.16	35.21	35.41	35.09
Sigma-t	25.30	26.08	26.46	26.69	24.58	23.71	22.84	26.93	27.11
Biomasa	0.28	0.23	0.14	1.17	0.30	0.51	1.86	0.20	0.80

Si se observan los planos horizontales (Figs. 17, 18 y 19) del estrato de 20m se nota que la biomasa es bastante alta, y la mayoría de esta abundancia va de la parte Noreste al Suroeste del Sistema. Se puede observar estas concentraciones no se encuentran en los gradientes, pero se distribuyen cerca de esta frontera y aparentemente siguen el mismo patrón que describe la haloclina. La máxima concentración es de 20g, la cual es muy superior que la máxima encontrada en PROMEBIO I. Puede observarse también que la distribución de salinidades bajas no se limita únicamente al Oeste del Sistema, sino que la zona Este es afectada del mismo modo.

A los 36m de profundidad la biomasa ha disminuido y el patrón continuo de concentraciones altas, que existen en el estrato superior, desaparece destacando sólo 2 núcleos de abundancia elevada. El primero se ubica en la zona Noreste y el segundo en la parte central al Oeste. Se observa del mismo modo un núcleo de agua menos salina al Sureste del área.

Las concentraciones siguen disminuyendo con la profundidad, sin embargo los valores más altos persisten en la zona Noreste.

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



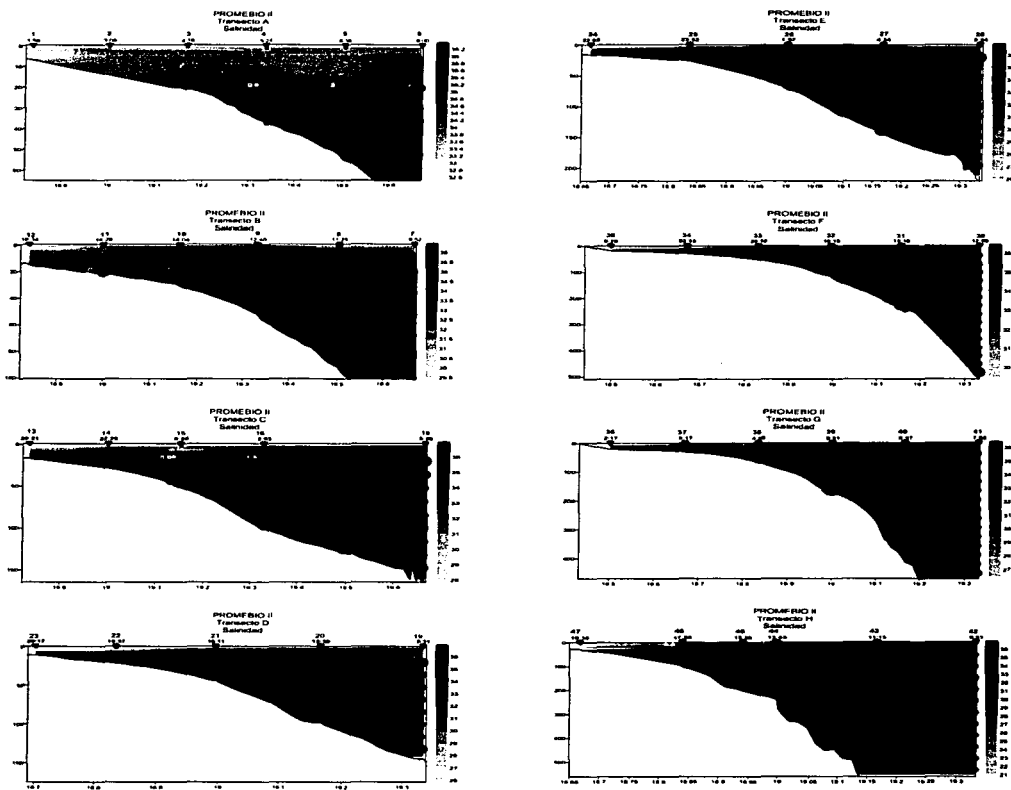


Fig. 14. Perfiles de salinidad de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zoopláctónica obtenida con acústica sobrepuesta.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

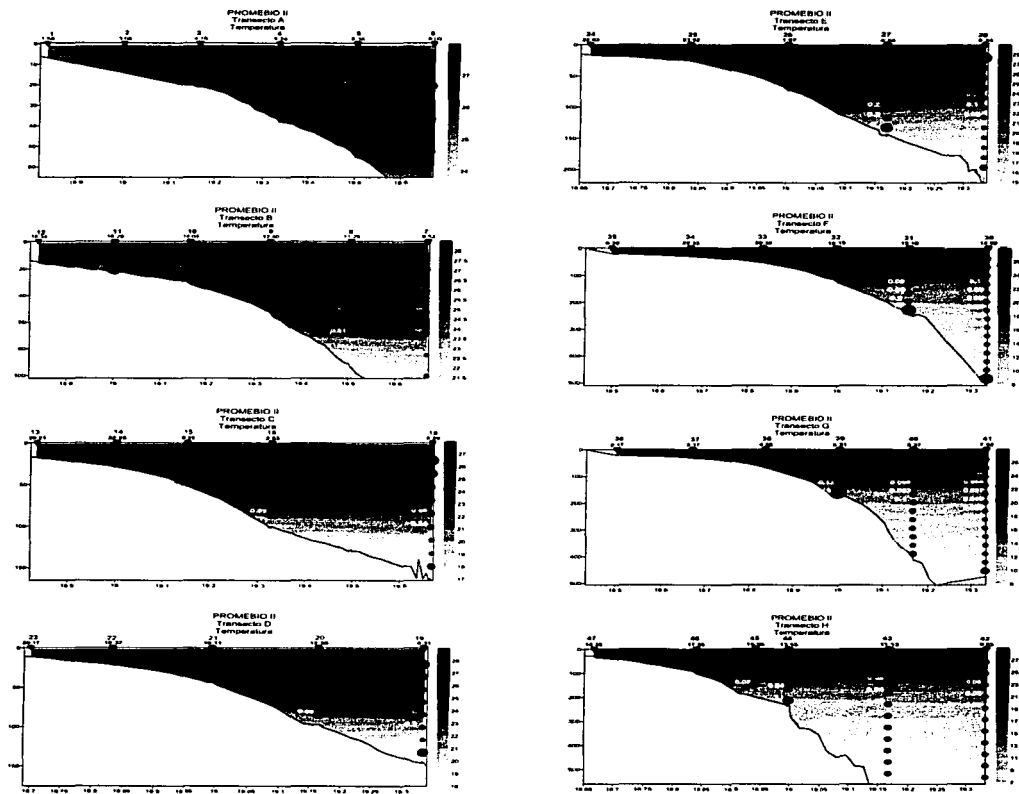


Fig. 15. Perfiles de temperatura de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

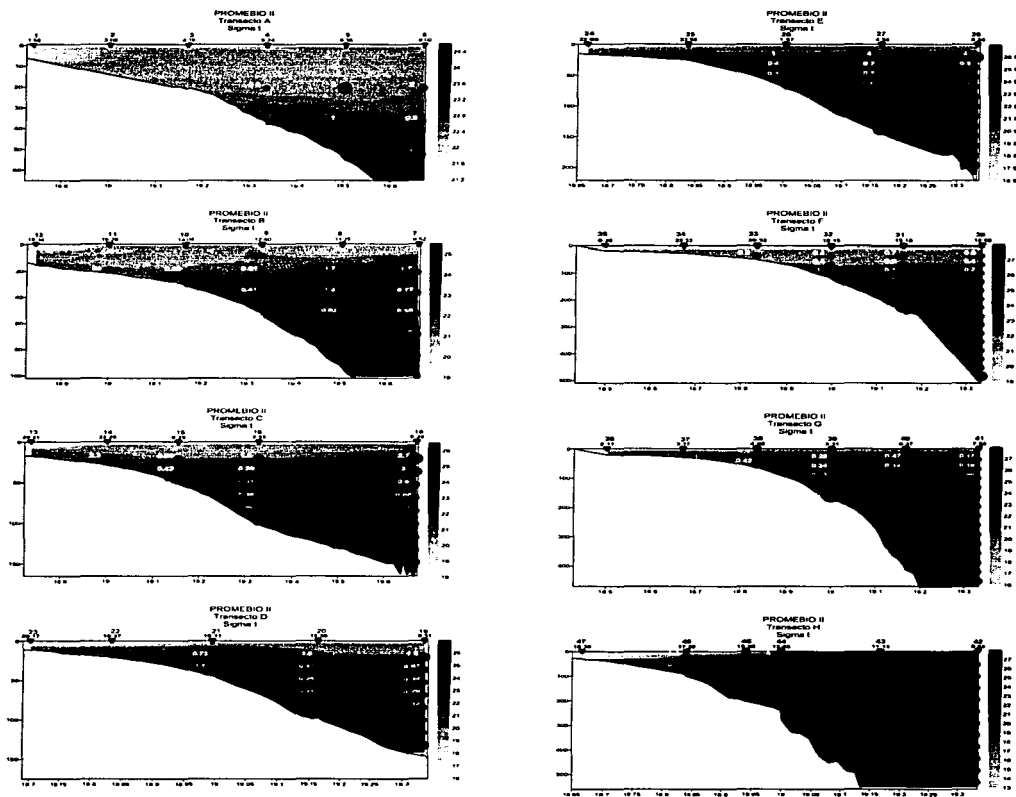


Fig. 16. Perfiles de sigma-t de los diferentes transectos de la campaña PROMEBIO II, con la biomasa zooplanctónica obtenida con acústica sobrepuesta.



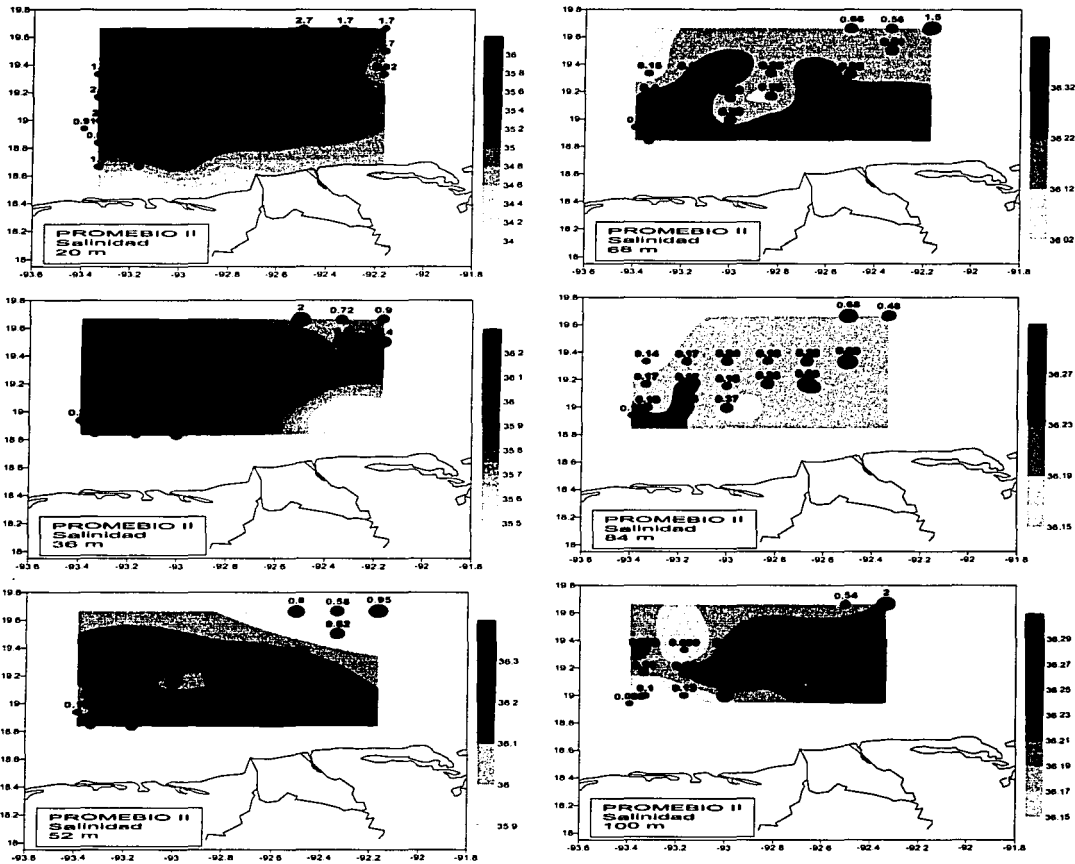


Fig. 17. Distribución horizontal de la salinidad en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO II, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.

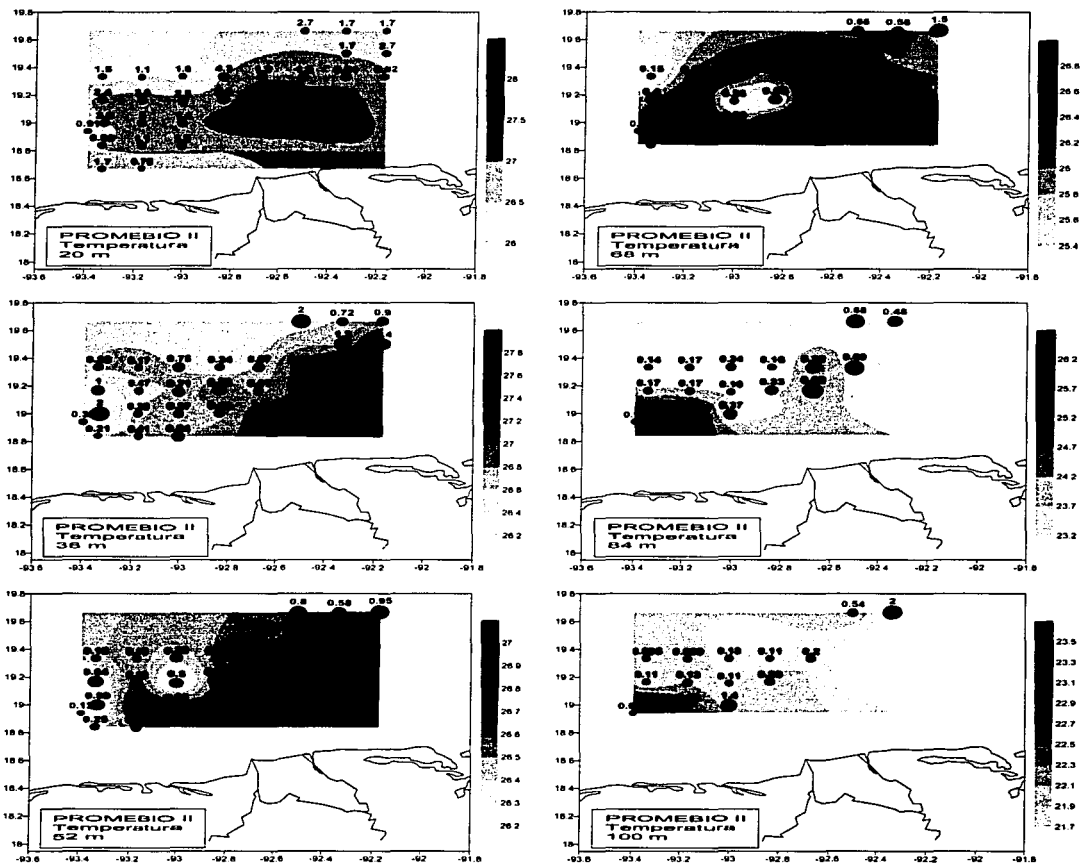


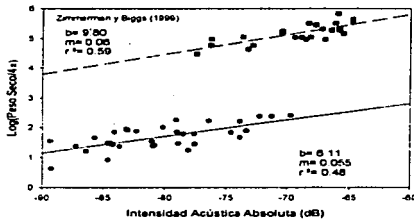
Fig. 18. Distribución horizontal de la temperatura en la zona de estudio durante la campaña PROMEBIO II, con los valores de biomasa sobrepuestos. Las profundidades reportadas corresponden a las celdas del ADCP.



## DISCUSION

La correlación que se obtuvo entre IAA y biomasa en peso seco es aceptable a pesar de poseer una correlación menor a 0.5. Si se compara con respecto a la que obtuvieron Zimmerman y Biggs en 1999 (Fig. 20) se puede observar que la pendiente es muy parecida. El desplazamiento de los datos, en ambos ejes, de este estudio con respecto al otro se debe al uso de ADCPs de diferentes frecuencias (x), y a la diferente luz de malla de las redes de plancton (y); siendo de 153kHz de frecuencia y 300  $\mu\text{m}$  de luz de malla para el trabajo de Zimmerman y Biggs. También existen otros trabajos como el de Heywood *et al.* (1991) en donde se reporta una pendiente de 0.056 y el de Batchelder *et al.* (1995) con una pendiente de 0.055, los cuales son valores muy cercanos al que se obtuvo en este trabajo, a pesar de las diferentes áreas de estudio.

Fig.20. Comparación de las correlaciones entre este estudio y el trabajo de Zimmerman y Biggs (1999)



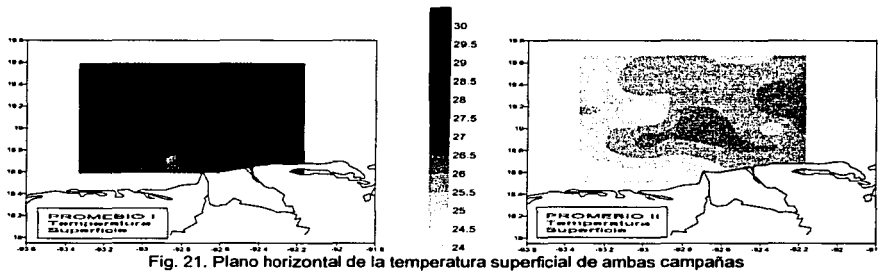
Por otro lado existen otros trabajos donde reportan un valor de correlación cercano al valor obtenido en el presente estudio como el caso de Batchelder *et al.*, 1995; Luo *et al.*, 2000; Wade y Heywood, 2001; entre otros.

Siendo que uno de los objetivos principales es determinar la variación temporal de la biomasa zooplanctónica, la obtención de un resultado significativo en los análisis de varianza efectuados para comprobar la existencia de diferencias entre las dos campañas fue de suma importancia. La diferencia de las medias entre las campañas reportadas con respecto a lo esperado se debe a la existencia de eventos climatológicos de gran magnitud. Reportes generados por la NOAA (National Oceanographic and Atmospheric Administration) hablan de la existencia de una fuerte sequía en los estados del sureste de Estados Unidos (incluyendo los estados colindantes con el Golfo de México) durante el verano. Aunque hay la existencia de canícula en el Golfo de México (Mosiño y García, 1974; Magaña *et al.*, 1999 y Cortez, 1999), esta sequía fue severa, generando pérdidas económicas cuantiosas para dicho país. Por otro lado los repotes de precipitación que presenta el INEGI para el estado de Tabasco durante verano de 1999 oscila entre 61 mm en junio y 277 mm en agosto. Esto provocó una descarga pobre de agua dulce del Sistema Grijalva - Usumacinta y se ve reflejado en una salinidad mayor y una abundancia menor de organismos zooplanctónicos en PROMEBIO I.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Durante los meses siguientes hubo un aumento dramático en la precipitación, que en promedio fue de 680 mm para el estado de Tabasco (Página web de INEGI del Estado de Tabasco). Esto fue provocado por la presencia de la tormenta tropical Bret, que para el 22 de agosto se convirtió en huracán por un lado, y por el otro la depresión tropical número 11, presente entre los meses de septiembre y octubre. Este último evento contribuyó grandemente a una muy fuerte descarga los ríos Grijalva y Usumacinta debido a las fuertes lluvias, que tuvo como consecuencia un saldo de más de 350 personas muertas (La Jornada, 1999).

Otro aspecto notorio en el análisis de varianza es la temperatura, pues se presenta una media más grande en la segunda campaña. Esto se puede deber a la existencia de mayor mezcla provocada por las tormentas tropicales que se formaron en los meses de septiembre y octubre. Al mezclarse las aguas superficiales con aguas más profundas se pudo producir un aumento en la temperatura de aguas subsuperficiales. Pese a esto, si se comparan los planos horizontales superficiales de ambas campañas (Fig. 21) la temperatura superficial de PROMEBIO I es mayor a PROMEBIO II, como es de esperar.



Mientras que la temperatura superficial en PROMEBIO I oscila entre los 27 a 30°C, en PROMEBIO II se encuentra entre 24 a 27°C. También se nota una estratificación al Oeste del sistema en PROMEBIO I, mientras que en el segundo crucero esta estratificación no es tan notoria.

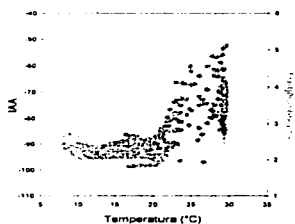
El zooplancton exhibe una gama de comportamientos que dependen de forzamientos tanto biológicos como físicos (Wade y Heywood, 2001). En este caso se trató de determinar el comportamiento de estos organismos con respecto a los cambios en los parámetros físicos a través del análisis de la variación de su biomasa en el espacio y tiempo. En los análisis de factores de ambas campañas se muestra que del 50 al 60% de la varianza de la biomasa se explica si se combinan todas las variables, sin embargo la contribución individual que tienen cada uno de los parámetros físicos que se midieron en este trabajo es mínima.

Existen pocos trabajos en donde se reportan influencias de alguno de estos factores de forma individual en la distribución del zooplancton y siempre están asociados a algún otro evento físico o biológico. En el trabajo de Ashjian *et al.*, 1994, por ejemplo, se reportan las biomásas más bajas en las temperaturas más altas, sin embargo la repartición de la biomasa se asocia más a la distribución de las diferentes masas de agua, en las cuales se combinan factores como temperatura, salinidad, oxígeno y nutrientes, entre otros. Por otro lado el trabajo de Flagg *et al.*, (1994) muestra un comportamiento contrario, aunque cabe recalcar que la máxima temperatura en la zona de estudio donde se desarrollo el primer trabajo es de 28°C, mientras que para el segundo trabajo es de 13°C. Otra forma en que la temperatura tiende a actuar sobre los organismos es disparando, al igual que la luz, un comportamiento migratorio en la vertical (Rudyakov, 1975; Forward, 1976, 1987,1990; Vries *et al.*, 1997).

En el caso de este estudio se encontró una relación inversa de la temperatura con la abundancia de zooplancton, aunque los perfiles verticales y los planos horizontales muestran lo contrario. No obstante esta relación inversa explica únicamente una parte de la variación de la biomasa y representa mucho menos de un 18% de esta varianza. Es posible que este tipo de dependencia explique el comportamiento de la parte más profunda de la región con temperaturas menores a los 15°C (Figs. 6 y 13), pues existe una clara relación inversa de la abundancia con respecto a la temperatura, menos evidente y con más dispersión para el caso de PROMEBIO II.

Es claro en ambos casos que la abundancia cae repentinamente y presenta un mínimo a los 15°C, esto puede estar asociado al comportamiento del oxígeno que, en el caso de PROMEBIO I, presenta un comportamiento parecido al de la intensidad con respecto a la temperatura (Fig. 22).

Fig. 22. Dispersión de la IAA y el oxígeno contra la temperatura.



Se puede ver que el oxígeno no presenta el mínimo que se observa en la IAA, esto puede deberse al efecto de la extrapolación que se hizo en esa parte de la columna de agua, ya que hay datos de oxígeno en algunas profundidades únicamente y para empatar el oxígeno con datos de IAA se elaboraron extrapolaciones. Pero en general el comportamiento de ambos con la temperatura es muy similar. Por otro lado el análisis de factores indica una relación positiva con el oxígeno. De este gráfico combinado con el resultado del análisis de factores se podría suponer que el oxígeno actúa

como una barrera en la distribución de los organismos, en la parte de 15°C, y que en la zona en donde se presenta la menor cantidad de oxígeno coincide con el área de baja IAA. Hua Zhu, *et al.* (2000) reportan también una caída en la IAA en la misma área de la oxiclina (Hua Zhu, *et al.*, 2000), sin embargo, al igual

que la temperatura, el oxígeno no explica mas que una mínima parte la variación de la biomasa, y este comportamiento desafortunadamente no se puede corroborar con la segunda campaña a falta de dichos datos.

Con la salinidad se presentan dos tendencias, en la primera campaña la relación es negativa, pero en la segunda la relación es positiva. Ya que en el segundo crucero se presenta un rango de salinidad más amplio que varía de 22 a 36.5 ups aproximadamente, mientras que en el primero el rango es de 32 a 36.5 ups, aproximadamente, esta diferencia de relaciones se puede deber a ello. Ashjian *et al* (1994) encontraron que la mayor abundancia se encontraba en salinidades más altas en el Mar de Sargassos, pero esta alta salinidad estaba asociada también a un alto contenido de nutrientes y era parte de una masa de agua.

La mayor parte de los estudios enfocados a explicar las diferencias en la distribución de la biomasa del zooplancton atribuyen dichos cambios la influencia de diferentes masas de agua o diferentes procesos oceánicos como frentes o giros, como el caso de Zimmerman y Biggs (1999), Brodeur *et al* (1996), Salas de León *et al* (1998), por mencionar algunos. Si tomamos en cuenta que este estudio explica mas de la mitad de la variación de la biomasa si se combinan todas las variables, se podría tratar de explicar esta variación de la misma forma en que los autores mencionados lo hicieron.

La Fig. 23 muestra los diagramas TS, y aunque la zona de estudio se encuentra en la costa y normalmente las masas de agua típicas solo se encuentran en la parte oceánica, es posible encontrar a un número de tipos de agua con propiedades físicas específicas interactuando, mezclándose y formando un mosaico tridimensional complejo de parcelas de agua interpuestas en distancias de algunos kilómetros (Gallager *et al.*, 1996). Para este caso los tipos de agua se dividieron básicamente en 3. El primer tipo de agua es la zona de frente y posee un gradiente de salinidad que va de muy bajas hasta 34.5 ups aproximadamente, la temperatura es alta (recuadro A) y pertenece a la zona afectada por la descarga del Sistema Grijalva – Usumacinta, el segundo tipo es el agua que se encuentra sobre la plataforma continental, cuya salinidad varía de 34.5 a 36.5 ups aproximadamente (recuadro B) y la tercera que pertenece a la masa de agua conocida como de oxígeno mínimo, y que esta presente únicamente en las estaciones al Noroeste de la zona, quienes se encuentran ya en zona oceánica (recuadro C). En la primera campaña existe también evidencia de la masa de agua intermedia Antártica (recuadro D) (Nowlin, 1971 y Trapaga Martínez, 1990), la cual no se alcanza a ver en el siguiente crucero.

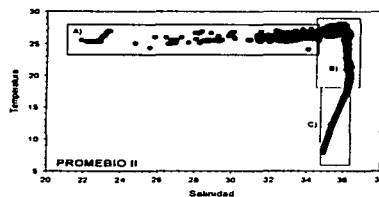
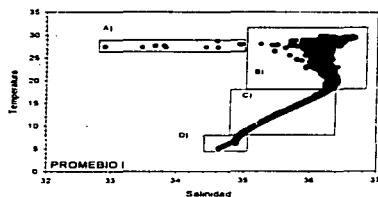


Fig. 23. Diagramas T-S de las campañas PROMEBIO I y PROMEBIO II. Marcadas con recuadros y letras se encuentran los diferentes tipos de agua; A) Agua del frente con los ríos, B) Agua de la plataforma continental, C) Agua de oxígeno mínimo y D) Agua Intermedia Antártica.

Tratando de analizar todo en conjunto y relacionar las diferentes abundancias con los diferentes tipos de agua, tenemos que la zona de oxígeno mínimo, cuyos rango de temperatura van de los 18°C a los 6°C aproximadamente (Nowlin, 1971 y Trapaga Martínez, 1990), es el área en donde se encuentra el mínimo en la abundancia que se da a los 15°C. Puede ser el caso que en esta zona donde se da el mínimo es cuando el oxígeno disminuye y por lo tanto la cantidad de organismos disminuye drásticamente al presentarse una pared de bajo oxígeno que los limita en esta zona, esto se puede notar también con los resultados del análisis de factores y del análisis de cluster. No es posible hacer ese tipo de supuesto para PROMEBIO II por la falta de datos de oxígeno, sin embargo, el mínimo se presenta de igual forma a los 15°C, por lo que se podría suponer una influencia de ese tipo.

En la zona que se encuentra en la plataforma continental se puede observar que la dispersión es mucho mayor, la complejidad de la zona costera hace difícil tratar de dilucidar el porque los organismos se distribuyen de diferentes maneras, pues se ve afectada por varios tipos de procesos como: frentes generados por los ríos, la corriente costera que va a de este a oeste y el giro ciclónico, que también puede llegar a afectar la zona (Monreal Gómez *et al.*, 1992; Monreal Gómez y Salas de León, 1997; Salas de León *et al.*, 1998; Flores Coto *et al.*, 1999, 2000). Esto de alguna manera puede regular la distribución y abundancia del zooplancton en el espacio y también generar aguas de diferentes tipos en la misma zona.

En la parte Oeste y centro de la zona se presenta la frontera del gradiente de salinidad provocado por la descarga de los ríos y las biomásas más grandes se reparten a lo largo de esta frontera (ver planos horizontales), esto se apoya también por los resultados del análisis de factores, en los cuales la longitud tienen una tendencia positiva, es decir que hay un aumento hacia el oeste, particularmente para el crucero PROMEBIO I. Después de la gran descarga que presentó el sistema durante septiembre y octubre, su influencia se extendió también hacia la parte Este (Fig. 24) en donde existe un núcleo de biomásas altas, aunque este aspecto no es del todo evidente en el análisis de factores de PROMEBIO II, pero si se presta atención, existe una parte de la variabilidad de la biomasa explicada por la longitud, pero de forma negativa (Tabla 10). Este núcleo se encuentra principalmente en la parte Noreste, y se representa también por una



tendencia positiva de la biomasa con la latitud. La alta concentración encontrada puede coincidir con el área transicional de la zona nerítica con la oceánica cerca del margen de la plataforma continental, en donde se ha reportado gran diversidad biológica (Flores Coto *et al.*, 1988; San Vicente Añorve 1990; Flores Coto *et al.*, 1993). Otros estudios elaborados en otras áreas han encontrado que estas zonas de frente oceánico cerca del margen continental traen consigo un aumento en la producción biológica producido por un aumento en los nutrientes que acarrea agua del talud (Wiebe *et al.*, 1985; Koslow *et al.*, 1989; Ashjian *et al.*, 1994; Week *et al.*, 1995; Wade y Heywood, 2001).

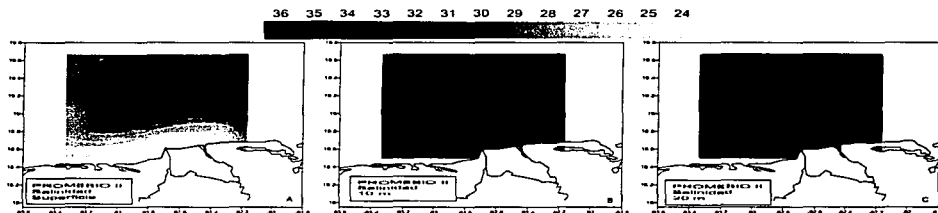


Fig. 24. Distribución de la salinidad en diferentes estratos de la Campaña PROMEBIO II.

Si se revisan los cambios en salinidad para PROMEBIO II de la superficie hacia los 20 m (Fig. 24), en la zona del frente, el gradiente es menor y menos evidente a los 20m, que es el primer estrato en donde se obtienen datos de biomasa por medio del ADCP. Es probable que sea en esta zona donde los nutrientes arrastrados por el río queden a disposición de los organismos, ya que en las zonas de mayor gradiente pueden quedar atrapados por efecto de la pycnoclina, que además puede representar una barrera la cual requiere de bastante energía por parte del zooplancton para poder traspasarla, (Weeks *et al.*, 1995). No obstante esto queda solo en suposición ya que lamentablemente no se tienen datos de biomasa en la superficie para poder compararlos.

Para la región que contiene al gradiente de salinidad (Fig. 24, A), es decir la propia zona de frente, debido a la profundidad y al tamaño de celda con que muestreó el ADCP (16m) no se poseen datos de biomasa, no obstante se observan altas concentraciones en la frontera con el frente. Salas de León *et al.*, (1992), hablan de que la influencia de estos ríos determinan la distribución de los parámetros físicos de la región, lo que repercute de igual forma en la distribución de los parámetros biológicos.

Este incremento biológico en la frontera del frente del el sistema se puede deber a convergencias y divergencias que existan en el área (Olson y Backus 1985, Heywood y Priddle 1987 y Franks, 1992), o también a florecimientos de fitoplancton, que generalmente ocurren en zonas de transición espacio-

temporales de condiciones inestables a condiciones estables (Legendre *et al.*, 1986) y que traen consigo el aumento en la abundancia de heterótrofos como el zooplancton.

Además del frente halino provocado por la descarga de los ríos, se tiene dentro de la zona de estudio, la influencia del giro ciclónico, presente durante el otoño y el cuál se forma en el Este y se desplaza hacia el Oeste (Monreal Gómez y Salas de León 1997). Es bien conocida la existencia de un aumento en la productividad primaria y secundaria en las regiones de frentes y giros (Allison y Wishner, 1986 y Nero *et al.*, 1990) y aunque en este trabajo no se tienen resultados que evidencien la existencia y posición de este giro, trabajos realizados anteriormente hablan de la importancia que este proceso tienen en la repartición y distribución de los organismos en esta zona y la existencia de un aumento en la abundancia de organismos (Salas de León *et al.*, 1998; Flores Coto *et al.*, 1999, 2000).

Dentro de los resultados que se encontraron durante PROMEBIO I, aparece un patrón de comportamiento peculiar en la IAA en el transecto D, el cual se localiza justo frente a la desembocadura del Sistema Grijalva – Usumacinta. Este patrón presenta altas intensidades con forma escalonada y la existencia de una zona de baja intensidad en el centro del perfil que va desde la superficie hasta 100 m de profundidad aproximadamente. Si se analiza la estructura del perfil de densidad, su comportamiento es igualmente escalonado (Fig. 25) lo cual podría suponer la existencia de un pequeño giro anticiclónico, el cual se caracteriza por ser un giro con centro cálido que hunde la termoclina, por tratarse de una zona de convergencia, aportando aguas cálidas al núcleo (Monreal Gómez y Salas de León, 1997). Dentro de los primeros 100 m de este tipo de giro hay ausencia de nitratos y poca clorofila por lo que la producción primaria y la biomasa zooplanctónica es bastante baja en ellos (Biggs, 1992).

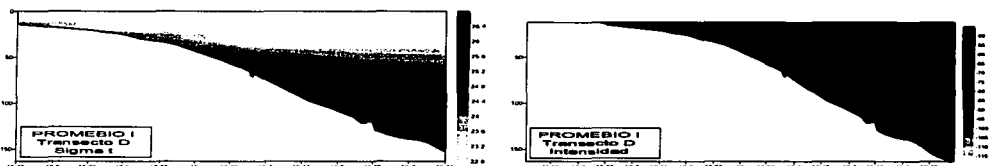


Fig. 25. Perfiles de sigma-t e IAA en el transecto D de la Campaña PROMEBIO I.

Este patrón encontrado y lo que reportan otros autores muestra la importancia de los giros cálidos y fríos en la distribución de la abundancia del zooplancton (Wiebe *et al.*, 1985; Brodeur *et al.*, 1996). Se tienen evidencia más precisa en el Norte del Golfo de México donde Zimmerman y Biggs (1999) compararon la biomasa existente en los diferentes giros cálidos y fríos formados a causa de la corriente de Lazo y aunque en este estudio no es posible comprobar la presencia de dichos procesos, los trabajos

realizados en Bahía de Campeche hablan de la importancia del giro ciclónico en la distribución de los organismos (Salas de León *et al.*, 1998; Flores Coto *et al.*, 1999; 2000).

Otro factor importante en la variación de la biomasa es de tipo temporal y se refiere a las migraciones que estos organismos realizan a diario. Se sabe que especies de organismos del zooplancton y en especial los copépodos, son capaces de modificar su ritmo de migración de acuerdo a los factores ambientales existentes (Wishner y Allison, 1986; Ashjian y Wishner, 1993), además del patrón de comportamiento inherente que depende de la madurez de los especímenes (Fragopoulou y Lykakis, 1990).

Para este trabajo, el análisis de factores presenta para el primer crucero una relación positiva con la hora del día, es decir entre más tarde mayor cantidad de biomasa, pero en el segundo se presentan una relación negativa y una positiva. Debido a que se utilizó el sistema de 24 horas, lo último se puede explicar a que hay aumento cuando es más tarde y también más temprano, que son las horas de oscuridad. Sin embargo este análisis no explica claramente, este tipo de variación en la vertical, ya que al momento de realizarlo se tomaron en cuenta datos a todo lo largo de la columna de agua y no solo los valores de la superficie o de la parte profunda a fin de poder registrar los cambios que se dan en las diferentes horas. Sin embargo, utilizando los perfiles de IAA que se generaron es posible ver este tipo de migraciones (Fig. 26). Se escogieron transectos con mayores profundidades por el hecho de que este fenómeno es más notorio en dichos perfiles. En los transectos F y G, de PROMEBIO I y II respectivamente, se ve una migración hacia el fondo que coincide con el amanecer y en el transecto H, de ambas campañas, se ve una migración hacia la superficie que concuerda con el atardecer, lo cual es usual que suceda (Forward, 1988).

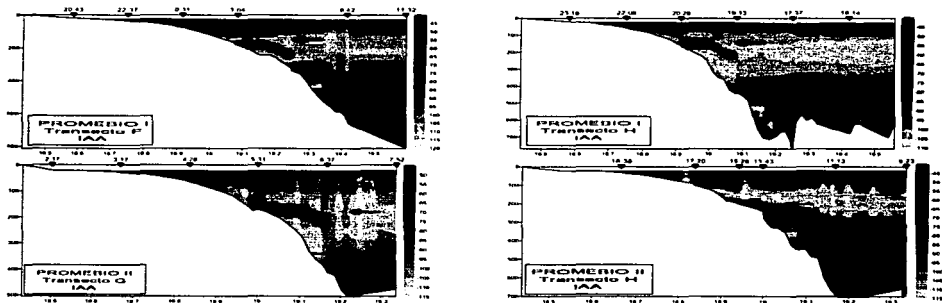


Fig. 26. Perfiles de la IAA en los transectos situados hacia el Oeste del Sistema Grijalva - Usumacinta. La fecha señala lo que podría ser una migración de zooplancton, la hora del día se encuentra en la parte superior del gráfico.

La observación de este tipo de comportamiento es posible gracias a los métodos acústicos, que han permitido que hoy en día se puedan registrar de manera más precisa y en tiempo real, además de poder determinar las velocidades a las cuales realizan dichas migraciones (Cochrane *et al.*, 1994; Heywood, 1996; Robinson y Gutiérrez, 1997; Hua Zhu *et al.*, 2000), y es uno de los principales mecanismos que influyen mayormente en la distribución de la biomasa (Ashjian *et al.*, 1994).

Dentro de otros procesos que afectan e influyen la distribución de la biomasa, y que no se consideran dentro de este trabajo están: las corrientes marinas, la distribución de nutrientes y por ende la distribución del fitoplancton, así como factores biológicos que tienen que ver con la depredación y competencia.

Se ha visto que en regiones de la baja disponibilidad de alimento y procesos de advección afectan la migración vertical (Huntley y Brooks 1982; Forward, 1988; Wishner *et al.*, 1988; Ashjian *et al.*, 1998; Ripeth, 2000). Otro factor muy importante que regula la abundancia de estos organismos en ciertas zonas es la cantidad de nutrientes, que trae consigo una alta producción primaria y como consecuencia un aumento en el zooplancton (Koslow *et al.*, 1989; Ashjian *et al.*, 1994, Zimmerman y Biggs 1999). En Bahía de Campeche Flores Coto *et al.* (2000) habla de la influencia de procesos de mezcla, provocados por viento, marea y corrientes, en la distribución y estructura de los diferentes grupos de larvas de peces, que se podría extrapolar a la distribución del resto del zooplancton.

Es posible que este grupo de factores sea el que explique el resto de la variabilidad de la biomasa, el cuál representa aproximadamente un 50% de ésta.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONCLUSIONES

Se obtuvo una correlación entre la IAA y la biomasa significativa, con valores de pendiente y de  $r^2$  dentro del rango obtenido en otros estudios, realizados por diferentes autores.

Los cruceros PROMEBIO I y II presentan diferencias temporales significativas tanto en la biomasa como en los factores físicos. Mientras que la biomasa y temperatura son mayores en PROMEBIO II, la salinidad y sigma-t son mayores en PROMEBIO I.

El frente halino creado por la descarga del sistema ribereño Grijalva – Usumacinta, presentó mayor penetración en la campaña PROMEBIO II, afectando incluso la parte Este del área de estudio. Como resultado de esto, los núcleos de mayor biomasa se repartieron a lo largo de la frontera del frente.

En PROMEBIO I el frente halino se encontró desplazado hacia el Oeste, en donde de igual forma se encontraron los núcleos de mayor biomasa.

La biomasa tiende a aumentar hacia la costa y a disminuir con la profundidad y existe evidencia de migraciones verticales diurnas realizadas por los organismos del zooplancton en ambas campañas.

Se presenta un mínimo en la biomasa ubicado a los  $15^{\circ}\text{C}$ , en lo que se cree es la masa de agua de oxígeno mínimo. El oxígeno por su lado parece seguir el mismo patrón de distribución de la biomasa, lo que explicaría esta disminución repentina de la biomasa.

La temperatura, salinidad, sigma-t y hora del día no poseen una influencia significativa en la variabilidad de la biomasa si se toman en cuenta de manera individual, pero de forma conjunta contribuyen un 54.17% para PROMEBIO II y para en un 63.33% PROMEBIO I, incluyendo al oxígeno.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## LITERATURA CITADA

- Alatorre Mendieta, M.A.; F. Ruiz Rentería y D.A. Salas de León, 1988. *Efectos del paso de frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche*. Memorias de la Reunión Anual 1987 de la UGM, Ensenada, B.C. México.
- Alatorre Mendieta, M.A.; F. Ruíz y D. Salas de León. 1989. Efecto del paso de los frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche. *In: J. González et al.(eds.). Memoria Reunión Anual 1985*. Unión Geofísica Mexicana. pp 186-193. México.
- Allison S.K. y K.F. Wishner. 1986. Spatial and temporal patterns of zooplankton biomass across de Gulf Stream. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31:233-244
- Ashjian C.J. y K.F. Wishner. 1993. Temporal persistence of copepod species groups in the Gulf Stream. *Deep Sea Res.* 40: 483-516
- Ashjian C.J., S.L. Smith; C.N. Flagg; A.J. Mariano; W.J. Behrens y P.V. Z. Lane. 1994. The influence of a Gulf Stream meander on the distribution of zooplankton biomass in the Slope Water, the Gulf Stream, and the Sargasso Sea, described using a shipboard acoustic Doppler current profiler. *Deep Sea Res.* 41(1): 23-50
- Ashjian, C.J.; S.L. Smith; C.N. Flagg y C. Wilson. 1998. Patterns and occurrence of diel vertical migration of zooplankton biomass in the Mid Atlantic Bight described by an acoustic Doppler current profiler. *Cont. Shelf Res.* 18:831-858
- Ashjian, C.J.; C.S. Davis; S.M. Gallager y P.H. Wiebe. 2002. Distribution of larval krill and zooplankton on the continental shelf of Margerite Bay, Antartic Peninsula: Preliminary results from the Southern Ocean GLOBEC cruises. <http://www.ccpo.odu.edu/Research/globec/3sciinvest/ashjian1.htm>
- Atkinson, A.; P. Ward; J.M. Peck y A.W.A. Murray. 1990. Mesoscale distribution of zooplankton around South Georgia. *Deep Sea Res.* 37:1213-1227
- Batchelder, H.P.; J.R. VanKeuren; R. Vaillancourt y E. Swift. 1995. Sapatial and temporal distributions of acoustically estimated zooplankton biomass near the Marine Light-Mixed Layers station (59° 30'N, 21°00'W) in the North Atlantic in May 1991. *J. Geophys. Res.* 100:6549-6563
- Biggs, D.C., 1992. Nutrients, plankton and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.*, 97: 2143-2154.
- Bogdanov, D.V., 1969. Some oceanographic features of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *In: A.S. Bogdanov (Ed). Soviet - Cuban - Fishery - Research:13-15.*
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino I y III. INIDEP. Argentina.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

- Brodeur R.D.; J.M. Napp; M.T. Wilson; S.J. Bograd; E.D. Cokelet y J.D. Schumacher. 1996. Acoustic detection of mesoscale biophysical features in the Shelikof sea valley, and their relevance to pollock larvae in the Gulf of Alaska. *Fish. Oceanogr.* 5(Suppl.1):71-80
- Burd, B.J. y R.E. Thomson. 1993. Flow volume calculations based on three dimensional current and net orientation data. *Deep sea Res.* 1. 40(6):1141-1153
- Capurro, L.A. 1969. La Circulación Oceánica En El Golfo De México. *In: Memorias del IV Congreso Nacional de Oceanografía.* México. pp 3-12
- Carranza – Edwards, A., L. Rosales – Hoz y A. Monreal – Gómez. 1993. Suspended Sediment in the Southeastern Gulf of Mexico. *Mar Geol.* 112: 257-269
- Cochrane, N.A.; D.D. Sameoto y D.J. Belliveau. 1994. Temporal variability of euphausiid concentrations in Nova Scotia shelf basin using a bottom-mounted acoustic Doppler current profiler. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107:55-66
- Collins Pérez, E.E. 1990. Composición, distribución y abundancia del ictioplancton en el Sur del Golfo de México (otoño, 1987). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Conover, R.J. 1968. Zooplankton: life in a nutritionally dilute environment. *Amer. Zool.* 8:107-118
- Cortez Vázquez, M. 1999. Marcha anual de la actividad convectiva en México. *Atmósfera.* 12:101-110
- Crisp, N.A.; P.J. Velez y J.T. Allen. 1997. Underway observations from the SIMRAD EK500 echosounder during RRs Discovery. Cruise 224, 27 Nov 1996-17 Jan A997. Internal Document. Southampton Oceanography Center.
- Czitrom Bauss, S.; F. Ruiz; M.A. Alatorre y A.R. Padilla. 1986. Preliminary study of a front in the bay of Campeche, Mexico. *In: J.C.J. Nihoul (ed.), Marine interfaces ecohydrodynamics.* pp 301-311. Elsevier Oceanographic Series. Liege.
- Chu, D; P. Wiebe y N. Copley. 2000. Inference of material properties of zooplankton from acoustic and resistivity measurements. *ICES J. Mar. Sci.* 57:1128-1142
- Dagg, M.J. y P.B. Ortner. 1994. Zooplankton grazing and the fate of phytoplankton in the Northern Gulf of México. *Proceedings Synthesis Work. Baton Rouge.* Louisiana Grant Program
- Davis, C.S.; S.M. Gallager y A. Solow. 1992. Microaggregations of oceanic plankton observed by towed video microscopy. *Science.* 257:230-232
- De Strobel, F.; E. McCarthy y P. Povero. 1992. The instalation and evaluation of a 75 kHz ADCP on Saclantcen's R/V Alliance. *MTS '92 Proceedings.* Washington DC, 2:558-564.
- De Vries, M.C.; R.B. Forward Jr. y W.F. Hettler. 1995. Behavioural response of larval Atlantic menhaden to different rates of temperature change. *J. Fish Biol.* 47:1081-1095
- Deibel, D. 2001. *Marine Biodiversity Monitoring: Monitoring Protocol for Zooplankton.* Ocean Sciences Centre. Memorial University of Newfoundland. Canada. 15 pp.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- DeMaster, D.J.< S.A. Kuel y C.A. Nittrouer. 1986. Effects of the suspended sediments on the geochemical processes near the mouth of the Amazon River: examination of biological silica uptake and the fate of particle-reactive elements. *Cont. Shelf Res.* 6:107-125
- Devol, A.H. 1981. Vertical distribution of zooplankton respiration in relation to the intense oxygen minimum zones in two British Columbia Fjords. *J. Plankton Res.* 3:593-602
- Dillon W.R. y M. Goldstein. 1984. *Multivariate analysis. Methods and aplicaciones.* John Wiley and sons. USA. pp 23-53.
- Elliot, B.A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Ocean.* 12:1292-1309
- Enright, J.T. 1977. Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage: a metabolic model. *Limnol. Oceanogr.* 22:856-872
- Enright, J.T. y W.W. Honegger. 1977. Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 2. Test of the model: details of timing. *Limnol. Oceanogr.* 22:873-886
- Fischer J. y M. Visbeck. 1993. Seasonal variation of the daily zooplankton migration in the Greenland Sea. *Deep Sea Res.* 40:1547-1557
- Flagg, Ch. N. and S. L. Smith, 1989. On the use of the acoustic Doppler current profiler to measure zooplankton abundance. *Deep Sea Res.* 36 (3) : 455-474.
- Flagg, C.N.; C.D. Wirick y S.L. Smith. 1994. The interaction of phytoplankton, zooplankton and currents from 15 months of continuous data in the Mid Atlantic Bight. *Deep Sea Res. II* 41(2-3):411-435
- Flores Coto, C.; L. Sanvicente Añorve; R. Pineda López y M.A. Rodríguez Vanlier. 1988. Composición, Distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia.* 5:65-84
- Flores Coto, C.; F. Zavala García y G. Espinoza Barragán. 1993. Asociaciones ictioplanctónicas de la Bahía de Campeche, México (Verano 1987). *Fac. de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte.. Serie Ocasional 2:* 57-67. Coquimbo, Chile.
- Flores Coto C.; P. Figueroa Páez; F. Zavala García. 1999. Distribución y abundancia de larvas de Sciaenidae en la columna de agua, en el sur del Golfo de México. *Primavera. Hidrobiológica.* 9(2):135-144
- Flores Coto, C. F. Flores Hernández, F. Zavala García, V. Arenas Fuentes, M.A. Monreal Gómez and D.A. Salas de León, 2000. Oceanic and neritic ichthyoplankton at the edge of the continental shelf in the southern Gulf of México. *Gulf and Caribbean Research.* 12: 31-35. Flores Coto 2000
- Flores Coto, C., R. Martínez Gutierrez; M. González Félix; L. Sanvicente Añorve y F. Zavala García. 2000. Annual variation of ichthyoplankton assemblages in neritic waters of the Southern Gulf of Mexico. *Caribbean J. Sci.* 36 (3-4):233-243.
- Forward, R.B. 1976. Light and diurnal vertical migration : photobehaviour and photophysiology of plankton. *Photochemical and Photobiological Reviews.* 1:157-209

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



- Forward, R.B., Jr. 1987. Crustacean larval vertical migration: a perspective. *In*. W.F. Herrnkind y A.B. Thistle (eds). *Signposts in the sea*. Florida State University. pp. 29-44
- Forward, R.B., 1988. Diel and vertical migration: zooplankton photobiology and behavior. *Oceanogr. Mar. Biol.* 26:361-393.
- Forward, R.B., Jr. 1990. Behavioural responses of crustacean larvae to rates of temperature change. *Biol. Bull.* 178:195-204
- Fragopoulou, N y J.J. Lykakis. 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplankton in relation of the development of seasonal thermocline in Patraikos Gulf. *Mar. Biol.* 104:381-387
- Francois R.E. y G.R. Garrison. 1982a. Sound absorption based on ocean measurements. Part I: pure water and magnesium sulfate contributions. *J. Acoust. Soc. Am.* 72(3):896-907
- Francois R.E. y G.R. Garrison. 1982b. Sound absorption based on ocean measurements. Part II: boric acid contribution and equation for total absorption. *J. Acoust. Soc. Am.* 72(6):1879-1890
- Franks, P.J.S. 1992. Sink or swim: accumulation biomass at fronts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82:1-12
- Gallager, S.M., C. S. Davis, A.W. Epstein, A. Solow y R.C. Beardsley. 1996. High resolution observations of plankton spatial distributions correlated with hydrography in the Great South Channel, Georges Bank. *Deep Sea Res.* II 43(7): 1627-1663.
- Gasca, R., L. Segura y E. Suárez. 1996. El zooplancton marino. *In*: R. Gasca. y E. Suárez. 1996. *Introducción al estudio del zooplancton marino*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/CONACYT. México. 711 pp.
- Gentry, R.C.; P.I.L. Moore y A.M. Marshall. 1950. Hoist hurricane warnings. *Weather Vane Pub.* Miami.
- Gío Argáez, F.R. 2000. Distribución y sistemática de los ostrácodos de la Bahía de Campeche. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gómez Gutierrez, J.; C. Robinson Mendoza y V. Arenas Fuentes. 1998. La hidroacústica, una moderna herramienta para el estudio de la biología y la ecología del ecosistema pelágico marino. *Ciencia.* 49(2): 11-22
- Greene, C.H. and P.H. Wiebe. 1990. Bioacoustical oceanography: New tools for zooplankton and micronekton research in the 1990's. *Oceanography.*
- Greene, C.H.; P.H. Wiebe y J. Burezynski. 1989. Analyzing zooplankton size distributions using high-frequency sound. *Limnol. Oceanogr.* 34: 129-139
- Greenlaw C.F. y W.G. Percy. 1985. Acoustical patchiness of mesopelagic micronekton. *J. Mar. Res.* 43:163-178
- Greenlaw, C.F. 1979. Acoustical estimation of zooplankton populations. *Limnol. Oceanogr.* 24:226-242

- Haney, J.F. 1988. Diel patterns of zooplankton behaviour. *Bull. Mar. Sci.* 43:583-603
- Haney, J.F. 1993. Environmental control of diel vertical migration behaviour. *Ergebnisse der Limnologie* 39:1-17
- Hans-Bernd, S. 1981. predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*. 293:396-398
- Haurly L.R. y R.E. Pieper. 1987. Zooplankton: scales of biological and physical events. In. D.F. Soule y G.S. Kleppel (eds.) *Marine organisms as indicators*. Spriger Verlag. New York, pp. 35-72
- Hernández Tellez, J., J. Aldeco y D.A. Salas de León. 1993. Cooling and heating due to latent and sensible heat over the Yucatán continental shelf. *Atmósfera*. 6(4):223-233.
- Heywood K.J.; S. Scrope Howe; E.D. Barton. 1991. Estimation of zooplankton abundance from shipborne ADCP backscatter. *Deep Sea Res.* 38:677-691
- Heywood R.B. y J. Priddle. 1987. Retention of phytoplankton by an eddy. *Cont. Shelf Res.* 7:937-955
- Heywood, K.J., 1996. Diel vertical migration of zooplankton in the Northeast Atlantic. *J. Plankton Res.* 18(2): 163-184.
- Holliday D.V.; R.E. Pieper y G.S. Kleppel. 1989. Determination of zooplankton size and distribution with multi-frequency acoustic technology. *Journal du Conseil International pour L'Exploration de la Mer*. 46:52-61
- Holliday, D.V. 1977. Extracting bio-physical information from the acoustic signatures of marine organisms. In. N.R. Andersen y B.J. Zahuranec (eds.). *Ocean Sound Scattering Prediction*. Marine Science, Vol. 5, Plenum Press. New York and London. pp. 619-624
- Huitrón Flores, J.A. 1992. Composición, distribución y abundancia del ictioplancton en el Sur del Golfo de México (verano, 1988). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Huntley, M. y E.R. Brooks. 1982. Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 71:23-31
- Hutchinson, G.E., 1967. *A Treatise on Limnology*. Wiley, New York. 2, 725-809.
- INEGI Tabasco. [http://tab.inegi.gob.mx/territorio/espanol/precip\\_tot\\_mes.htm](http://tab.inegi.gob.mx/territorio/espanol/precip_tot_mes.htm)
- Johannesson y Mitson, 1983. Fisheries acoustics. A practical manual for aquatic biomass estimation. F.A.O. *Fish Tech. Pap.* 240:1-249
- Kaiser, H.F. 1958. The varimax criterion of analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*. 23:187-200
- Karp, W.A. (ed). 1990. Developments in fisheries acoustics. *Rapp. P.v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 189:1-442

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- Kirsch, J.; G.L. Thomas y R. Ted Cooney. 2000. Acoustic estimates of zooplankton distributions in Prince William Sound, spring 1996. *Fish. Res.* 47:245-260
- Koslow, J.A.; R.I. Perry; P.C.F. Hurley y R.O. Fournier. 1989. Structure and interannual variability of the plankton and its environment off Southwest Nova Scotia in late spring and early summer. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:44-54
- La Jornada, 15 de octubre de 1999. <http://www.jornada.unam.mx/1999/oct99/991015/ayuda.html>
- Lampert, W.; R.D. Schmitt y P. Muck. 1988. Vertical migration of fresh water zooplankton: test of some hypotheses predicting a metabolic advantage. *Bull. Mar. Sci.* 43:620-640
- Lara López, A.L. 2000. Determinación de la biomasa zooplanctónica frente a la desembocadura del Sistema Grijalva – Usumacinta usando un perfilador acústico Doppler. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. 60 pp.
- Laubscher, R.K.; R. Pensinotto y C.P. McQuaid. 1993. Phytoplankton production and biomass of frontal zones in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Polar Biol.* 13:471-481
- Legendre, L. y S. Demers. 1984. Towards dynamic biological oceanography and lymnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:2-19
- Legendre, L.; S. Demers y D. Lefavre. 1986. Biological production at marine ergoclines. In: Nihoul, J.C.J. 1986. *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier. Amsterdam. 1-29.
- Levy, D.A. 1990. Sensory mechanism and selective advantage for diel vertical migration in juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:1796-1802
- Licea, S. y Luna R, 1999. Spatio-temporal variation of phytoplankton on the continental margin in the SW Gulf Of Mexico. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49:89-99
- Lohrenz, S.; M. Dagg y T. Whitedge. 1990. Enhanced primary production at the plume/oceanic interface of the Mississippi River. *Cont. Shelf Res.* 10: 639-664
- Luo, J; P.B. Ortner; D. Forcucci y S.R. Cummings. 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep Sea Res. II* 47:1451-1473.
- MacLennan, D.N. y E.J. Simmonds, 1992. *Fisheries Acoustics*. Chapman and Hall. London, 325 pp.
- Magaña, V.; J.A. Amador y S. Medina. 1999. The midsummer drought over Mexico and Central America. *J. Clim.* 12:1577-1588
- Malone, T.C.; T.S. Hopkins; P.G. Falkowski y T.E. Whitedge. 1983. Production and transport of phytoplankton biomass over the continental shelf of the New York Bight. *Cont. Shelf Res.* 1:305-337
- Margalef, R, 1989. Le plancton: Survivre et s'organiser dans un fluide mobile. *Océanologie: Actualité et Prospective*. Denis, M (ed) ., 1989, pp. 169-185.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- Marra J.; R.W. Houghton; D.C. Boardman y P.J. Neale. 1982. Variability in surface chlorophyll *a* at a shelf-break front. *J. Mar. Res.* 40:575-591
- McGowan, J.A. 1967. Distribution atlas of pelagic mollusks in the California Current region. *CalCOFI Atlas No. 6, State of California Research Committee.*
- Monreal Gómez, M.A. y D.A. Salas de León, 1990. Simulación de la circulación de la Bahía de Campeche. *Geofis. Int.* 29(2): 101-111.
- Monreal Gómez, M.A.; D.A. Salas de León; A.R. Padilla Pilotze; M.A. Alatorre Mendieta. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la Bahía de Campeche, México. *Ciencias Marinas.* 18(4):115-133
- Monreal Gómez, M.A. y D. A. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. *Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana.* pp. 183-199
- Mosiño P. y E. García. 1974. The climate of Mexico. World Survey of Climatology. In R.A. Bryson y F.K. Hare (Eds.) *Climates of North America.* Elsevier. 11:345-404
- Nero R.W. J.J. Magnuson; S.B. Brandt; T.K. Stanton y J.J. Jech. 1990. Finescale biological patchiness of 70 kHz acoustic scattering at the edge of the Gulf Stream-EchoFront 85. *Deep Sea Res.* 37:999-1016.
- National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA). National Climatic Data Center (NCDC). 1999. [http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/research/1999/sum/us\\_drought.html](http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/research/1999/sum/us_drought.html)
- Nowlin, W.D. Jr. 1971. Water masses and general circulation on the Gulf of Mexico. *Oceanol. Internat.* (Feb):28-33
- Nowlin, W.D., 1972. Winter circulation patterns and property distributions. In: L.R.A. Caparra, J.L. Reid. (Eds). *Contributions of the physical oceanography of the Gulf of Mexico.* Gulf. Pub. Co., Houston 3-15.
- Ohman, M.D. 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Eco. Mono.* 60:257-281
- Olson, D.B. y R.H. Backus. 1985. The concentrations of organisms at fronts: a cold water fish and a warm core Gulf Stream ring. *J. Mar. Res.* 43: 113-137
- Omori, M and T. Ikeda. 1984. *Methods in Marine Zooplankton Ecology.* John Wiley y Sons Ed. USA. 332 pp.
- Padilla Pilotze, A.R. M.A. Alatorre, F. Ruiz y S.P.R. Czitrom. 1986. Observaciones recientes de la estructura termohalina en el sur del Golfo de México. 434-440. In: J. Urrutia-Fucugauchi (Ed.) *Memoria de la Reunión anual 1986.* Unión Geofísica Mexicana. 499pp.
- Parsons, T.R., M. Takahashi y B. Hargrave. 1984. *Biological oceanographic processes.* Pergamon Press. USA.330 pp.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- Pearre, S. 1979. Problems of detection and interpretation of vertical migration. *J. Plankton Res.* 1(1):29-44
- Pershing, A.J.; P.H. Wiebe; J.M. Manning y N.J. Copley. 2001. Evidence for vertical circulation cells in the well mixed area of Georges Bank and their biological implications. *Deep Sea Res. II.* 48:283-310
- Pierrot Bulls A.C.; S. van der Spoel; B.J. Zahuatane y R.K. Johnson (eds.). 1986. Pelagic biogeography. *Proceedings at the International Conference of the Netherlands.* 29<sup>th</sup> May- 5<sup>th</sup> June 1985. UNESCO. Technical Paper in Marine Science.
- Plueddemann, A.J. y R. Pinkel. 1989. Characterization of the patterns of diel migration using a doppler sonar. *Deep Sea Res.* 36:509-530
- Pollard R.T. y L.A. Regier. 1992. Vorticity and vertical circulation at an ocean front. *J. Phys. Oceanogr.* 22:609-625
- Raymont, J.E.G. 1963. *Plankton and productivity in the oceans.* Pergamon Press. Oxford,, 660 pp.
- RD Instruments. 1989. *Acoustic Doppler current profilers. Principles of operation: a practical primer.* R.D. Instruments. USA. 41 pp.
- RD Instruments, 1992. *Calculating Absolute Backscatter. Self Contained Acoustic Doppler Current Profiler.* Technical Manual.USA.
- Ringelberg, J. 1964. The positively phototactic reaction in *Daphnia magna* Straus, a contribution to the understanding of diurnal vertical migration. *Netherlands J. of Sea Res.* 2:319-406
- Ringelber, J. 1993. Phototaxis as a behavioural component of diel vertical migration in a pelagic *Daphnia.* *Ergebnisse der Limnologie.* 39:45-55
- Rippeth, 2000. Internal waves... or something completely different ?. *Ocean Challenge.* 9(3):32-36
- Robinson, C.J. y J. Gómez Gutiérrez. 1998. Daily outflow-inflow rhythms and vertical migration of dense scatter layer related to shelf-break area along the Northwest coast of Baja California, Mexico. *J. Plank. Res.* 30:1679-1697
- Roe, H.S. y G. Griffiths. 1993. Biological information from an acoustic Doppler current profiler. *Mar. Biol.* 115:339-346
- Roe, H.S.J.; G. Griffiths; M. Hartman y L.D. Lane. 1994. Bioacoustics: a remote *in situ* measure of biological variability. *Oceanology International '94 Conference Proceedings.* 2(11):8-11. U.K.
- Rudiyakov, J.A. 1970. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. *Mar. Biol.* 6:98-105
- Rudiyakov, Y.A. 1975. Influence of temperature on the locomotor activity of plankton crustaceans. *Transaction of P.P. Shirov Institute Oceanology* 102:280-287
- Russell, F.S. 1927. The vertical distribution of plankton in the sea. *Biol. Rev.* 2:213-262

- Salas de León, D.A.; M.A. Monreal Gómez y G. Colunga Enriquez. 1992. Hidrografía y circulación geostrofica en el sur de la Bahía de Campeche. *Geof. Internal*. 31(3):315-323
- Salas de León, D.A.; M.A. Monreal Gómez; L. Sanvicente Añorve y C. Flores Coto. 1998. Influence de la circulation à long terme sur la distribution des organismes zooplanctoniques dans la baie de Campeche, Mexico. *Ocean. Acta*. 21: 87-93
- Sanvicente Añorve, L. 1990. Comunidades ictioplanctónicas en el suroeste del Golfo de México. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar. Universidad Nacional Autónoma de México. 58 pp.
- Sanvicente Añorve, L.; C. Flores Coto y L. Sánchez Velasco. 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the Southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 62:17-30
- Simard, Y.; G. Lacrois; L. Legendre. 1985. *In situ* twilight grazing rhythm during diel vertical migrations of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. *Limno. Oceanogr.* 30:598-606
- Smith, S.L. y J. Vidal. 1984. Spatial and temporal effects of salinity, temperature and chlorophyll on the communities of zooplankton in the southeastern Bering Sea. *J. Mar. Res.* 42:221-257
- Smith, S.L.; R.E. Pieper; M.V. Moore; L.G. Rudstam; C.H. Greene; J.E. Zamon; C.N. Flagg y C.E. Williamson. 1992. Acoustic techniques for the in situ observation of zooplankton. *Ergebnisse der Limnologie*. 36:23-43
- Steele, J.H. (Ed.) 1978. *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press. New York. 470 pp.
- Strass, V.H. 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling fronts. *Deep Sea Res.* 39:75-96
- Tapanes, J.J. y Gonzalez-Coya, 1980. Hidrometeorología del Golfo de México y Banco de Campeche. *Geof. Int.* 19(4): 335-354.
- Thomson, R.E. y S.E. Allen. 2000. Time series acoustic observations of macrozooplankton diel vertical migration and associated pelagic fish abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57:1919-1931
- Trapaga Martínez, R. 1990. Fluctuaciones climáticas en el sur del Golfo de México durante el Cuaternario Tardío, evidencias por asociaciones de foraminíferos planctónicos. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar. (Oceanografía Biológica y Pesquera). ICMYL. 13-22.
- UNESCO. 1979. *Zooplankton Sampling. Monographs on Oceanographic Methodology* 2. UNESCO. France. 174 pp.
- Urik, R.J. 1983. *Principles of Underwater Sound*. McGraw Hill. New York, 423 pp.
- Urrutia - Fucugauchi, Ed. 1986. Unión Geofísica Mexicana. *Memoria de la Reunión Anual 1986*. Morelia, Mex. 499 pp
- Vazquez de la Cerda, A.M., 1979. *Circulación del agua en el sureste del Golfo de México*. Secretaría de Marina. Dirección General de Oceanografía, Mex, 26 pp.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- Vidal, F.V., V.M.V. Vidal, P. Rodríguez, L. Zambrano, J. Portilla, J. Rendón y B. Jaimes, 1999. Circulación Del Golfo De México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49:1-15 pp.
- Villalobos, A. y M.E. Zamora, 1975. Importancia biológica de la Bahía de Campeche. *Mem. I Simp. Lat. Ocean. Biol.* (México): 375-382.
- Wade, I.P. y K.J. Heywood. 2001. Acoustic backscatter observations of zooplankton abundance and behaviour and the influence of oceanic fronts in the northeast Atlantic. *Deep Sea Res. II* 48:899-924
- Weeks, A.R., G. Griffiths, H. Roe, G. Moore, I.S. Robinson, A. Atkinson, R. Shreeve. 1995. The distribution of acoustic backscatter from zooplankton compared with physical structure, phytoplankton and radiance during the spring bloom in the Bellinghshausen Sea. *Deep Sea Res. (II Top. Stud. Oceanogr.)* 42(4-5): 997-1019
- Weingartner, T.; T. Whittedge; K Coyle; A.J. Paul; L. Haldorson y T. Royer. 2002. Physical-Chemical Structures, Zooplankton Aggregation and Juvenile Pink Salmon Feeding Success on the Gulf of Alaska Shelf. Cooperative Institute for Artic Research. <http://www.cifar.uaf.edu/fish00/weingartner.html>
- Wiebe P.H.; K.H. Burt; S.H. Boyd y A.W. Morton. 1976. A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. *J. Mar. Res.* 34:341-345
- Wiebe, P.H., 1988. Functional regression equations for zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight and carbon: A correction. *Fish. Bull.* 86(4): 333-335.
- Wiebe, P.H., V. Barber, S.H. Boyd, C. Davis and G.R. Fierl. 1985. Macrozooplankton biomass in Gulf Stream warm-core rings: Spatial distribution and temporal change. *J. Geoph. Res.* 90: 8885-8901.
- Wiebe, P.H.; H.J. Copley y S.H. Boyd. 1992. Coarse-scale horizontal patchiness and vertical migration of zooplankton in Gulf Stream warm-core ring 82-H. *Deep Sea Res.* 39 (Suppl.):247-278
- Wishner K.F. y S.K. Allison. 1986. The distribution and abundance of copepods in relation to the physical structure of the Gulf Stream. *Deep Sea Res.* 33: 705-731
- Wishner, K.; E. Durbin; A. Durbin; M. Macaulay; H. Winn y R. Kenney. 1988. Copepod patches and right whales in the Great South Channel off New England. *Bull. Mar. Sci.* 43:825-844
- Wishner, K. 2000. Zooplankton in the deep sea. [http://www.gso.uri.edu/maritimes/Text\\_Only/00Summer/text/zooplank.html](http://www.gso.uri.edu/maritimes/Text_Only/00Summer/text/zooplank.html)
- Woods, J.D. 1988. Mesoscale upwelling and primary production. In: B.J. Rothschild (Ed). *Toward a theory of biological-physical interactions in the world ocean*. Kluwer Academic Press. Holland, pp7-38
- Yañez-Arancibia, A; Lara-Dominguez, A.L.; Galaviz, J.L.R.; Lomeli, D.J.Z.; Zapata, G.J.V.; Sanchez-Gil, P., 1999. Integrating science and management on coastal marine protected areas in the Southern Gulf of Mexico. *Ocean Coast. Manage.* 42 (2-4): 319-344.
- Zhu, X.H.; Y. Takasugi; M. Nagao y E. Hashimoto. 2000. Diurnal cycle of sound scatterers and measurements of turbidity using ADCP in Beppu Bay. *J. Oceanogr.* 56:559-565