



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



**DINAMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES
ICTIOPLANCTONICAS DURANTE DIFERENTES EPOCAS CLIMATICAS EN
EL SUR DEL GOLFO DE MEXICO**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

**Doctor en Ciencias del Mar
(Biología Marina)**

presenta

M. en C. MARIA DE LA LUZ ESPINOSA FUENTES

Director de Tesis: Dr. César Flores Coto

Comité Tutorial: Dra. Ma. Ana Fernández Alamo
Dra. Elva Escobar Briones
Dr. David Alberto Salas de León
Dr. Manuel A. Castillo Rivera
Dra. Laura Sanvicente Añorve
Dra. Nandini Sarma

México, D.F., 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedico esta tesis con todo mi amor:

A mi hija **Luz Alondra**, porque el tenerte ha sido lo mejor que me ha pasado en la vida.

A mi esposo **Faustino**, por el amor e impulso que me brindas todos los días.

A mis **Padres Armando y María de la Luz** y a mis hermanos **Armando** y **Alejandra** por todo el apoyo que siempre me han dado ya que sin su ayuda la culminación de este trabajo no hubiera sido posible.

A **Dios** por permitirme llegar hasta aquí.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento al Dr. César Flores Coto por la dirección, orientación y asesoría para la realización de esta tesis, pero sobre todo por su amistad.

A mi comité tutorial y parte del jurado de tesis: Dra. María Ana Fernández Alamo, Dra. Elva Escobar Briones y Dra. Laura Sanvicente Añorve por su valiosa participación en la revisión crítica y minuciosa de este documento, así como por sus comentarios y sugerencias para mejorarlo y enriquecerlo.

A los miembros del jurado de tesis: Dr. David A. Salas de León, Dr. Manuel Castillo Rivera y Dra. Nandini Sarma, por sus atinadas sugerencias para mejorar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca que me fue otorgada para realizar mis estudios de doctorado.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado, por la beca complementaria otorgada para realizar mis estudios de doctorado.

Al Comité Académico del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por todos los apoyos recibidos.

Al M. en C. Faustino Zavala García por su valioso apoyo y asesoría a lo largo del desarrollo de esta tesis.

Al personal administrativo de la Coordinación de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología Sra. Norma Suazo, Gabriela Almaraz, Diana Juárez y Guadalupe Godoy por todo su apoyo y amistad brindada durante mi estancia en el doctorado.

A todas las personas que de alguna forma contribuyeron en la realización de esta tesis, gracias.

INDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN ----- | I |
| ABSTRACT ----- | II |
| INTRODUCCION ----- | 1 |
| OBJETIVOS ----- | 4 |
| AREA DE ESTUDIO ----- | 5 |
| MATERIAL Y METODOS ----- | 8 |
| Trabajo de campo----- | 8 |
| Trabajo de laboratorio----- | 10 |
| Análisis de datos biológicos----- | 10 |
| Análisis de datos ambientales----- | 12 |
| Relación entre las comunidades ictioplanctónicas y parámetros ambientales----- | 13 |
| RESULTADOS ----- | 14 |
| Hidrología----- | 14 |
| Temperatura----- | 14 |
| Salinidad----- | 19 |
| Sigma-t----- | 23 |
| Estratificación de la columna de agua----- | 29 |
| Gradiente de salinidad----- | 34 |
| Distribución de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica----- | 43 |
| Campaña de primavera (mayo, 1994)----- | 43 |
| Campaña de verano (agosto, 1994)----- | 47 |
| Campaña de otoño (noviembre, 1994)----- | 49 |
| Campaña de invierno (febrero, 1995)----- | 53 |
| Relación entre la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica----- | 57 |
| Caracterización de las comunidades ictioplanctónicas----- | 58 |
| Comunidad Costera----- | 58 |

| | |
|---|-----|
| Comunidad Oceánica----- | 69 |
| Comunidad Nerítica Interna----- | 70 |
| Comunidad Nerítica Externa----- | 70 |
| Grupo de Transición----- | 73 |
| Relación entre los parámetros biológico-ambientales y las especies dominantes-- | 74 |
| Distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas y su relación con la termoclina----- | 81 |
| DISCUSIÓN ----- | 86 |
| Distribución de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica----- | 86 |
| Relación entre la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica----- | 89 |
| Variación espacio-temporal de las comunidades ictioplanctónicas----- | 91 |
| Comunidad Costera----- | 91 |
| Comunidad Oceánica----- | 93 |
| Comunidades Nerítica Interna y Nerítica Externa ----- | 94 |
| Grupo de Transición----- | 96 |
| Relación entre la estructura de las comunidades y las condiciones hidrológicas-- | 96 |
| CONCLUSIONES ----- | 99 |
| LITERATURA CITADA ----- | 102 |
| ANEXOS I - IV | |

RESUMEN

Se estudió la variación vertical y horizontal de las comunidades ictioplanctónicas en la plataforma continental del sur del Golfo de México durante un ciclo anual (1994-1995), en 22 estaciones distribuidas en cuatro transectos ubicados enfrente de los principales sistemas fluviales del área. Se muestreó en cinco niveles de la columna de agua desde la superficie hasta los 105 m de profundidad. Mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis se determinaron cuatro comunidades: Costera, Nerítica Interna, Nerítica Externa, Oceánica y un Grupo de Transición. Las especies dominantes en cada comunidad reflejaron el hábitat, época y área de desove de los adultos. La Comunidad Costera ocupó los niveles más superficiales de las estaciones más someras, la Comunidad Oceánica se restringió a los niveles más profundos de muestreo, y las comunidades Neríticas se ubicaron sobre la plataforma continental entre la Comunidad Costera y la Comunidad Oceánica. La variación en la composición, distribución y abundancia de larvas en cada comunidad estuvo determinada por una serie de procesos físicos que actúan a diferentes escalas en tiempo y espacio destacando las descargas de agua continental que actúan a mesoescala (cientos de kilómetros) teniendo una influencia en la distribución de las comunidades a lo largo y ancho de la plataforma continental y el proceso de mezcla generado por el viento y que influye en la composición y distribución vertical de los organismos en sólo decenas de metros. El Análisis Canónico de Correspondencia mostró que la profundidad, la energía potencial y la temperatura generaron la mayor variabilidad en el sistema. Los gradientes de salinidad horizontal y vertical tienen un papel determinante en la delimitación de las comunidades costeras y neríticas.

ABSTRACT

The horizontal and vertical variation of ichthyoplankton communities in continental shelf of the Southern Gulf of Mexico was studied during an annual cycle (1994-1995) in 22 stations distributed across four transects located off the main fluvial systems of the area. Samples were collected from five levels in the water column, from the surface to a depth of 105 m. The Bray-Curtis dissimilarity index identified four communities: Coastal, Inner Neritic, Outer Neritic, Oceanic and a Transition Group. The dominant species of each community reflected the habitat, season, and spawning area of the adults. The Coastal Community occupied the upper most water column levels of the nearshore stations. The Oceanic Community was restricted to the deepest samplings levels of the outer shelf stations and the Neritic Community were located on the continental shelf between the Coastal and Oceanic Communities. Variation in composition, distribution and abundance of larvae in each community was determined by a series of physical processes that act at different temporal and spatial scales and continental water discharges acting at a mesoscale (hundred of kilometers) having an influence in the distribution of the communities along the whole continental shelf as well as the mixing process generated by the wind stress affecting the composition and vertical distribution of the organisms in tens of meters. The canonical correspondence analysis revealed that the depth, potential energy, and temperature generated the greatest variability in the system. Vertical and horizontal salinity gradients play a determinant role in delimiting the Coastal and Neritic communities.

INTRODUCCIÓN

La variación de los factores bióticos y abióticos juega un papel importante en la distribución y abundancia temporal y espacial de las larvas de peces, e influye significativamente en la sobrevivencia de los primeros estadios y en el posterior reclutamiento de los organismos juveniles a las poblaciones adultas (Kingsford, 1993; Grioche y Koubbi, 1997; Reiss y McConaughy, 1999; Grimes, 2001).

Entre los factores biológicos destacan la competencia intra e interespecífica, la abundancia estacional de los organismos adultos, así como las estrategias reproductivas de las especies que las lleva a desovar en áreas y épocas que aseguren la disponibilidad de alimento. Factores abióticos como la circulación, los aportes de agua dulce y los procesos de mezcla pueden actuar como mecanismos de concentración y/o dispersión de los organismos (Govoni *et al.*, 1989; Sabatés, 1990; Grimes y Finucane, 1991; Sabatés y Olivar, 1996; Gray, 1998). Asimismo, Legendre y Demers (1984) han señalado que las condiciones hidrodinámicas son las fuerzas que rigen la dinámica de los ecosistemas acuáticos, estableciendo una relación causa-efecto entre los factores físicos y la distribución de los organismos.

En los últimos años, diversos trabajos en el océano mundial se han enfocado sobre aspectos diferentes del comportamiento de las larvas de peces y el ambiente físico que las rodea y que contribuyen a la formación y composición de comunidades ictioplanctónicas (Moser y Smith, 1993; Richards *et al.*, 1993; McGowen, 1993; Olivar y Shelton, 1993; Laprise y Pepin, 1995; Rakocinski *et al.*, 1996; Grothues y Cowen, 1999; Smith, *et al.*, 1999; Gray y Miskiewicz, 2000; Harris *et al.*, 2001).

En el sur del Golfo de México, Flores-Coto *et al.* (1988, 1993) y Sanvicente-Añorve *et al.* (1998), estudiaron las comunidades ictioplanctónicas y sus especies características, así como los factores que afectan su distribución espacial y estacional, definiendo tres comunidades denominadas “Nerítica-Costera con influencia fluvio-lagunar”, “Nerítica” y “Oceánica”.

La composición de cada comunidad, refleja el hábitat de los organismos adultos y por ende el de las larvas, al menos en sus primeras fases del desarrollo (Flores-Coto *et al.*, 1988, 1993; Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998). La “comunidad nerítica-costera con influencia fluvio-lagunar” se caracteriza por tener especies con un ciclo de vida ligado a los sistemas lagunares y estuarinos, los que utilizan como zonas de alimentación y crianza. La “comunidad nerítica” presenta taxa cuyos adultos generalmente habitan y desovan en aguas neríticas, que a diferencia de la anterior no penetran a las lagunas costeras y la “comunidad oceánica” por su parte, está conformada principalmente por larvas cuyos adultos habitan en aguas mesopelágicas.

Las densidades altas de larvas de peces y biomasa zooplanctónica observadas frente a la zona costera, hacen evidente que las comunidades neríticas están asociadas con sistemas de alta producción primaria generados por las descargas de aguas continentales, las cuales forman frentes costeros ricos en nutrientes (Czitrom *et al.*, 1986; Padilla *et al.*, 1986; Carranza-Edwards *et al.*, 1993). En el sur del Golfo de México, los frentes costeros provocados por las plumas de los ríos son importantes por el volumen de las descargas vertidas y su intensidad es resultado de las condiciones meteorológicas imperantes en la zona (Shirasago, 1991).

El análisis de la biomasa zooplanctónica tiene una considerable importancia como parámetro indicativo de la productividad secundaria de las comunidades acuáticas (Boltovskoy, 1981). De este parámetro se obtiene información general acerca del comportamiento de la abundancia y distribución del conjunto de elementos zooplanctónicos.

A pesar de los esfuerzos de diversos programas internacionales enfocados al conocimiento de la biología de las especies ictioplanctónicas, sus asociaciones y la relación con el medio físico, pocos estudios enfocan la relación existente entre la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica (Ali Kan y Hempel,

1974; Loeb, 1979; Ciechowski y Sánchez, 1983; Cowan y Shaw, 1991; Rodríguez y Rubín, 1991).

En el sur del Golfo de México la interacción entre el ambiente físico y el biológico ha sido analizada por Flores-Coto *et al.* (1988, 1993) y Sanvicente-Añorve *et al.* (1998). Salas de León *et al.* (1998) realizaron una primera aproximación de acoplamiento entre la distribución de organismos planctónicos y la hidrodinámica de la Bahía de Campeche, y reconocieron que la distribución general del zooplancton y del ictioplancton está fuertemente afectada por las descargas fluviales y el giro ciclónico de mesoescala.

Sin embargo, es necesario enfatizar que estos trabajos únicamente tratan las variaciones estacionales de la composición de las comunidades a mesoescala (cientos de kilómetros) en el plano horizontal, por lo que es importante realizar un análisis más fino en el plano vertical que aporte elementos para interpretar las variaciones espacio-temporales en la estructura de las comunidades ictioplanctónicas en la columna de agua.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

- Determinar la estructura de las comunidades ictioplanctónicas en los planos vertical y horizontal y describir su variación espacio-temporal sobre la plataforma continental del sur del Golfo de México durante un ciclo anual.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- Analizar la distribución vertical de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica en la plataforma continental del sur del Golfo de México durante diferentes épocas climáticas (primavera, verano, otoño e invierno).
- Determinar la relación entre la distribución de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica.
- Caracterizar a las comunidades ictioplanctónicas en planos verticales y horizontales y su variabilidad espacio-temporal en un ciclo anual.
- Reconocer las especies dominantes que caracterizan a las comunidades ictioplanctónicas de la zona de estudio.
- Describir la estructura física de la columna de agua y su variación en tiempo y espacio durante un ciclo anual en el área de estudio.
- Analizar la relación entre la estructura de las comunidades ictioplanctónicas y los parámetros ambientales.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está situada en la porción sur del Golfo de México, entre los 18° y 20° de latitud norte y los 91° y 94° de longitud oeste, comprende la plataforma continental frente a Tabasco y Campeche, desde las lagunas de El Carmen y Machona hasta la porción más oriental de la Laguna de Términos (Fig.1).

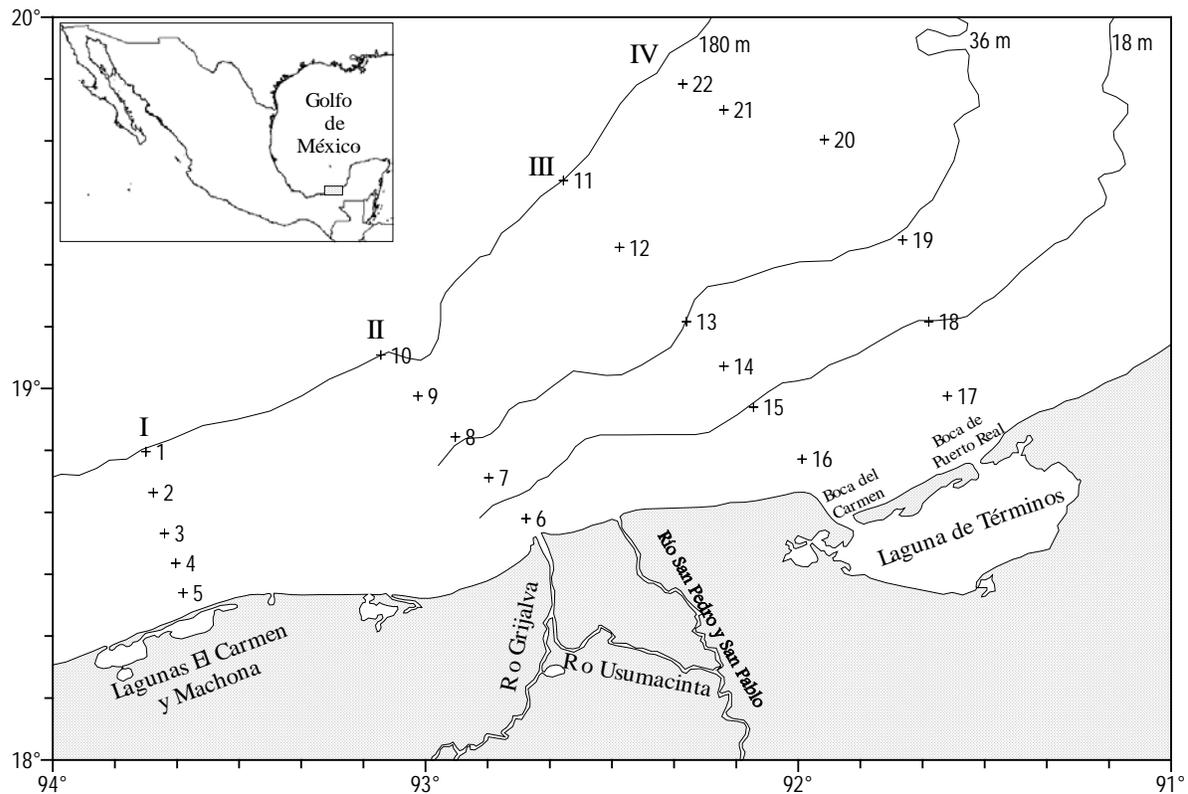


Fig. 1.- Área de estudio y ubicación de estaciones de colecta.

El clima en la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano y precipitación media anual de 1100 a 2000 mm (García, 1973). Los vientos tienen una dirección predominantemente E-SE durante todo el año con velocidades de 4 m s^{-1} , excepto en los meses de noviembre a marzo, cuando predominan vientos con dirección N-NO formados por masas de aire polar conocidos como “Nortes”, sus velocidades llegan a alcanzar de 25 a 36 m s^{-1} (Gutiérrez-Estrada, 1977).

La hidrografía en el sur del Golfo de México se ha estudiado en términos generales por diversos autores (Nowlin, 1972; Molinari *et al.*, 1978; Merrell y Morrison, 1981), quienes señalan que esta región presenta una circulación predominantemente ciclónica. La corriente proveniente del Banco de Campeche tiene influencia sobre la circulación en la Bahía de Campeche, esta corriente se forma por las aguas de la corriente de Yucatán y la surgencia de Yucatán (Hernández-Téllez *et al.*, 1993).

Monreal-Gómez y Salas de León (1990), desarrollaron la simulación de la circulación dentro de la Bahía de Campeche, mediante un modelo hidrodinámico y concluyeron que esta región tiene características ciclónicas en su circulación de febrero a abril y de julio a diciembre; en el periodo de mayo a julio el giro ciclónico desaparece y la circulación es en sentido este-oeste. Sin embargo, la circulación que se presenta cercana a la costa y que puede tener la influencia de estos giros es desconocida aún.

Las variaciones espacio-temporales de los valores de salinidad son marcadas en mayor grado que los de temperatura. En el sur del Golfo de México llegan aguas de baja salinidad en primavera y verano desde el noreste con la corriente de Yucatán (Bogdanov, 1969). La zona costera adyacente a la Laguna de Términos ha sido caracterizada como una región de alta evaporación (Lizárraga-Partida y Sainz-Hernández, 1984; Czitrom *et al.*, 1986; Padilla *et al.*, 1986) y altamente dinámica con influencia de las condiciones hidrográficas costeras imperantes en el área, lo que provoca mezcla y turbulencia (Villalobos y Zamora, 1975).

El aporte de aguas epicontinentales en las zonas neríticas induce la formación de frentes oceánicos con diferencias en la salinidad. En estas zonas la distribución espacial de la densidad está gobernada por la estructura halina la cual presenta un fuerte gradiente (Czitrom *et al.*, 1986; Alatorre *et al.*, 1989). El frente termohalino principal en la bahía de Campeche es formado por la descarga fluvial del sistema Grijalva-Usumacinta.

Los registros de la Comisión Nacional del Agua y el Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (2000), reconocen que la descarga fluvial generada por el sistema Grijalva-Usumacinta fue de $328 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, $826 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $927 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ para los meses de mayo, agosto y noviembre de 1994 respectivamente y $318 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ para febrero de 1995.

MATERIAL Y MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

La información biológica y los registros de los parámetros físicos que se analizaron para este trabajo provienen de cuatro campañas oceanográficas a bordo del Buque Oceanográfico "Justo Sierra" de la UNAM, en el sur del Golfo de México como parte del proyecto MOPEED (Monitoreo de Pre-reclutas de Especies Estuarino Dependientes del Sur del Golfo de México): MOPEED X, del 21 al 30 de mayo (primavera); MOPEED XI, del 19 al 29 de agosto (verano); MOPEED XII, del 17 al 27 de noviembre de 1994 (otoño) y MOPEED XIII, del 7 al 17 de febrero de 1995 (invierno). La red de estaciones de muestreo se distribuyó sobre la plataforma continental frente a los principales sistemas fluvio-lagunares de los estados de Tabasco y Campeche (Fig. 1, Tabla 1).

Tabla 1.- Localización y profundidad de las estaciones de muestreo durante los cruceros MOPEED X, XI, XII y XIII.

| ESTACIÓN (No.) | TRANSECTO (No.) | LATITUD (N) | LONGITUD (W) | PROFUNDIDAD (m) |
|-------------------|--------------------|----------------|-----------------|--------------------|
| 1 | I | 18° 50.0' | 93° 45.0' | 230 |
| 2 | I | 18° 43.0' | 93° 43.5' | 111 |
| 3 | I | 18° 36.5' | 93° 42.0' | 57 |
| 4 | I | 18° 31.5' | 93° 40.0' | 28 |
| 5 | I | 18° 27.0' | 93° 39.0' | 23 |
| 6 | II | 18° 39.0' | 92° 44.0' | 12 |
| 7 | II | 18° 45.5' | 92° 49.5' | 19 |
| 8 | II | 18° 52.0' | 92° 55.0' | 40 |
| 9 | II | 18° 58.5' | 93° 01.0' | 91 |
| 10 | II | 19° 05.5' | 93° 07.0' | 220 |
| 11 | III | 19° 33.5' | 92° 37.5' | 180 |
| 12 | III | 19° 22.5' | 92° 28.5' | 91 |
| 13 | III | 19° 10.5' | 92° 18.0' | 29 |
| 14 | III | 19° 03.5' | 92° 12.0' | 20 |
| 15 | III | 18° 57.0' | 92° 07.0' | 17 |
| 16 | III | 18° 48.5' | 91° 59.5' | 14 |
| 17 | IV | 18° 59.0' | 91° 36.0' | 10 |
| 18 | IV | 19° 16.0' | 91° 65.0' | 16 |
| 19 | IV | 19° 23.7' | 91° 42.9' | 36 |
| 20 | IV | 19° 40.0' | 91° 55.6' | 50 |
| 21 | IV | 19° 45.1' | 92° 11.6' | 112 |
| 22 | IV | 19° 49.2' | 92° 18.8' | 148 |

Se establecieron cuatro transectos de muestreo:

Transecto I.- Frente a las lagunas de El Carmen y Machona (Tabasco).

Transecto II.- Frente al sistema fluvio-lagunar Grijalva-Usumacinta (Tabasco-Campeche).

Transecto III.- Frente a Boca del Carmen (Laguna de Términos, Campeche).

Transecto IV.- Frente a Boca de Puerto Real (Laguna de Términos, Campeche).

Las muestras se recolectaron mediante arrastres horizontales estratificados con redes de apertura-cierre de luz de malla de 500 μm y con un diámetro de 75 cm. Las redes se colocaron en diferentes niveles relacionados con la profundidad de las estaciones de muestreo:

| PROFUNDIDAD DE LA ESTACIÓN (m) | PROFUNDIDAD DE MUESTREO (m) | NUMERO DE NIVELES |
|--------------------------------|---|-------------------|
| <15 | 0 - 6 | 1 |
| 15 - 30 | 0 - 6 6-12 | 2 |
| 35 - 50 | 0 - 6 6-12 12-18 | 3 |
| >100 | 0 - 6 6-12 18-28 45 - 55 95-105 | 5 |

Se utilizaron contadores de flujo en la boca de cada una de las redes para conocer el volumen de agua filtrado. La velocidad del buque en cada muestreo fue de 2 a 3 nudos y el tiempo de arrastre de 15 minutos. Las muestras de plancton se fijaron con formol al 4% y se neutralizaron con borato de sodio durante 24 horas y posteriormente se transvasaron a alcohol etílico al 70% para facilitar su manejo y conservación.

Para facilitar el manejo de la información y poder analizar la distribución horizontal de los parámetros físicos y biológicos se dividió de forma arbitraria la plataforma continental en interna, media y externa tomando como base la ubicación y profundidad de las estaciones de muestreo.

| PLATAFORMA | PROFUNDIDAD (m) | ESTACIONES |
|------------|--------------------|-------------------------------------|
| Interna | 0 - 30 | 4, 5, 6, 7, 13, 14, 15, 16, 17 y 18 |
| Media | 31 - 110 | 3, 8, 9, 12, 19 y 20 |
| Externa | > 110 | 1, 2, 10, 11, 21 y 22 |

TRABAJO DE LABORATORIO

La biomasa zooplanctónica se determinó como peso húmedo sometiendo cada muestra después de extraer los organismos grandes y gelatinosos a un sistema de filtrado por succión (Zavala-García y Flores-Coto, 1989). Después de terminar el proceso, la muestra se pesó en una balanza analítica.

De cada una de las muestras se extrajo la totalidad de larvas de peces y se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. La identificación a nivel específico se realizó con base en sus características merísticas y morfométricas, así como en los patrones de pigmentación descritos en la literatura específica.

ANÁLISIS DE DATOS BIOLÓGICOS

Los valores de biomasa zooplanctónica en peso húmedo así como la densidad de larvas se estandarizó a un volumen de 100 m³ por lo que se referirán como: g 100 m⁻³ e ind. 100 m⁻³, respectivamente.

Para poder analizar estadísticamente los datos se probó la homocedasticidad de los mismos mediante la prueba de Levene (Levene, 1960). Dado que los datos de biomasa y densidad no presentaron una distribución normal ni varianzas iguales, se realizaron diversos métodos de transformación, siendo el $\ln(x+1)$ el que mejor ajustó para obtener una distribución normal y homogeneidad de varianzas.

Para establecer si existen diferencias significativas en los diferentes niveles de muestreo con respecto a la distribución de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica se aplicó un Análisis de Varianza (ANOVA) a un nivel de significación de 0.05 en cada época de muestreo. Con el objeto de conocer cuales niveles de muestreo eran significativamente diferentes y cuales no, se aplicó la prueba de rango múltiple de Newman-Keuls (Zar, 1996).

La relación existente entre la biomasa zooplanctónica y la densidad de larvas en cada época de muestreo se estimó mediante un análisis de correlación. Para saber si el valor de r^2 encontrado era estadísticamente significativo se realizó una prueba de t de Student.

Para determinar las comunidades ictioplanctónicas que coexisten en el área de estudio, se utilizó el Índice de Disimilitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957), técnica confiable para la exploración de datos marinos, ya que da mayor peso a las especies abundantes que a las raras (Field *et al.*, 1982). Este índice está definido por

$$B = \frac{\sum |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum (X_{ij} + X_{ik})} \quad (1)$$

donde:

B = Valor de similitud entre las muestras j y k

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

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

Por lo que la similitud máxima es cero y la mínima uno. De la matriz de similitud generada se construyeron dendrogramas de afinidad utilizando el método de

unión media no ponderada con la ayuda del programa de cómputo ANACOM (De la Cruz, 1994).

Para definir las especies más importantes de cada comunidad se aplicó el Índice de Valor de Importancia (IVI) dado en la ecuación:

$$IVI = \% A + \% F \quad (2)$$

donde:

%A = es el porcentaje total de la abundancia

%F = es el porcentaje total de la frecuencia de aparición de las especies

El resultado final del índice tendrá un valor máximo de 200 (De la Cruz, 1994).

Para caracterizar a las comunidades ictioplanctónicas se utilizaron únicamente organismos identificados a nivel de género y especie.

ANÁLISIS DE DATOS AMBIENTALES

Los datos de temperatura (°C), salinidad (ups) y Sigma-t (kg m⁻³) fueron obtenidos con un CTD Neil Brown Mark IV de General Oceanic en cada época de muestreo. El grado de estratificación de la columna de agua fue estimado mediante el cálculo de la anomalía de energía potencial, o parámetro ϕ (Simpson *et al.*, 1978) descrito por una ecuación de la forma:

$$\phi = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 (\rho - \bar{\rho}) g z dz \quad \text{donde} \quad \bar{\rho} = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 \rho(z) dz \quad (3)$$

donde:

g = la aceleración debida a la gravedad (9.82 m s⁻²)

ρ = la densidad del agua (Kg m⁻³)

h = la profundidad de la columna de agua (m)

z = al intervalo de profundidad (m)

El valor numérico de ϕ indica la cantidad de trabajo necesario para mezclar la columna de agua en unidades de $J\ m^{-3}$, por lo que a valores de ϕ mayores se tendrá una estratificación vertical mayor. Dado que en la literatura relacionada con este parámetro no existe un criterio uniforme que establezca las unidades numéricas que determinen cuando la columna de agua está mezclada o estratificada, en este trabajo se consideró que los valores de 0 a $40\ J\ m^{-3}$ muestran una columna de agua mezclada. Por arriba de este valor se consideró que la columna de agua está estratificada.

La penetración de las aguas continentales de los principales sistemas fluvio-lagunares en el área de estudio se determinó por medio del gradiente de la salinidad horizontal y vertical definido por:

$$G = -\frac{(S_2 - S_1)}{\Delta Z} \quad (4)$$

donde:

S_1 y S_2 = la salinidad en dos puntos dados

ΔZ = la distancia entre ellos

Para detectar la existencia de frentes halinos se consideró el criterio de Bowman y Esaias (1978), quienes proponen que el valor mínimo del gradiente de salinidad sea $0.1\ \text{ups}\ \text{Km}^{-1}$.

RELACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES ICTIOPLANCTÓNICAS Y PARÁMETROS AMBIENTALES

La relación entre los parámetros físicos (temperatura, salinidad, gradiente horizontal y vertical de la salinidad, anomalía de la energía potencial, profundidad) y biológicos (biomasa zooplanctónica) con las especies dominantes de las comunidades ictioplanctónicas se estableció mediante un Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) para cada época de muestreo usando el programa ANACOM (De la Cruz, 1994). En este análisis se emplearon exclusivamente aquellas especies que alcanzaron valores del IVI mayores al 5%.

RESULTADOS

HIDROLOGÍA

Temperatura

Durante mayo, los perfiles verticales de temperatura en los transectos I y II ubicados frente a las lagunas El Carmen y Machona y al sistema Grijalva-Usumacinta respectivamente, mostraron una capa con valores homogéneos desde la superficie hasta ~20 m de profundidad los cuales fluctuaron entre 27 y 28.0 °C. Por debajo de esta profundidad se observó un fuerte gradiente vertical el cual alcanzó valores de ~20 °C a los 100 m (Figs. 2A y 2B). Los transectos III y IV ubicados frente a la Boca del Carmen y Boca de Puerto Real respectivamente, presentaron una distribución homogénea de temperatura desde la superficie a los 30 m con registros de 28.0 a 29 °C (Figs. 2C y 2D). Posterior a los 30 m se apreció un decremento importante de temperatura con respecto a la profundidad en todos los transectos.

En la campaña de agosto y de igual forma que la campaña de mayo, la temperatura en el plano vertical mostró valores homogéneos (28.0-29.0 °C) de la superficie a los 20 m en los cuatro transectos de muestreo, posterior a esta profundidad se observó un fuerte gradiente (Fig. 3).

En noviembre, la temperatura fue homogénea desde la superficie hasta los 30 m en los transectos I y II con un valor de 26 °C y hasta los 40 m en los transectos III y IV con valores entre 27 y 28 °C (Fig. 4).

En febrero, los valores de temperatura fueron homogéneos de la superficie hasta los 70 m de profundidad con un registro de 24 °C (Fig. 5).

La profundidad de la termoclina fluctuó entre 10 y 35 m en primavera y verano, ~40 m en otoño y entre 70 y 85 m en invierno. En primavera, verano y otoño el límite superior de esta fue ~27 °C y en invierno de ~24 °C.

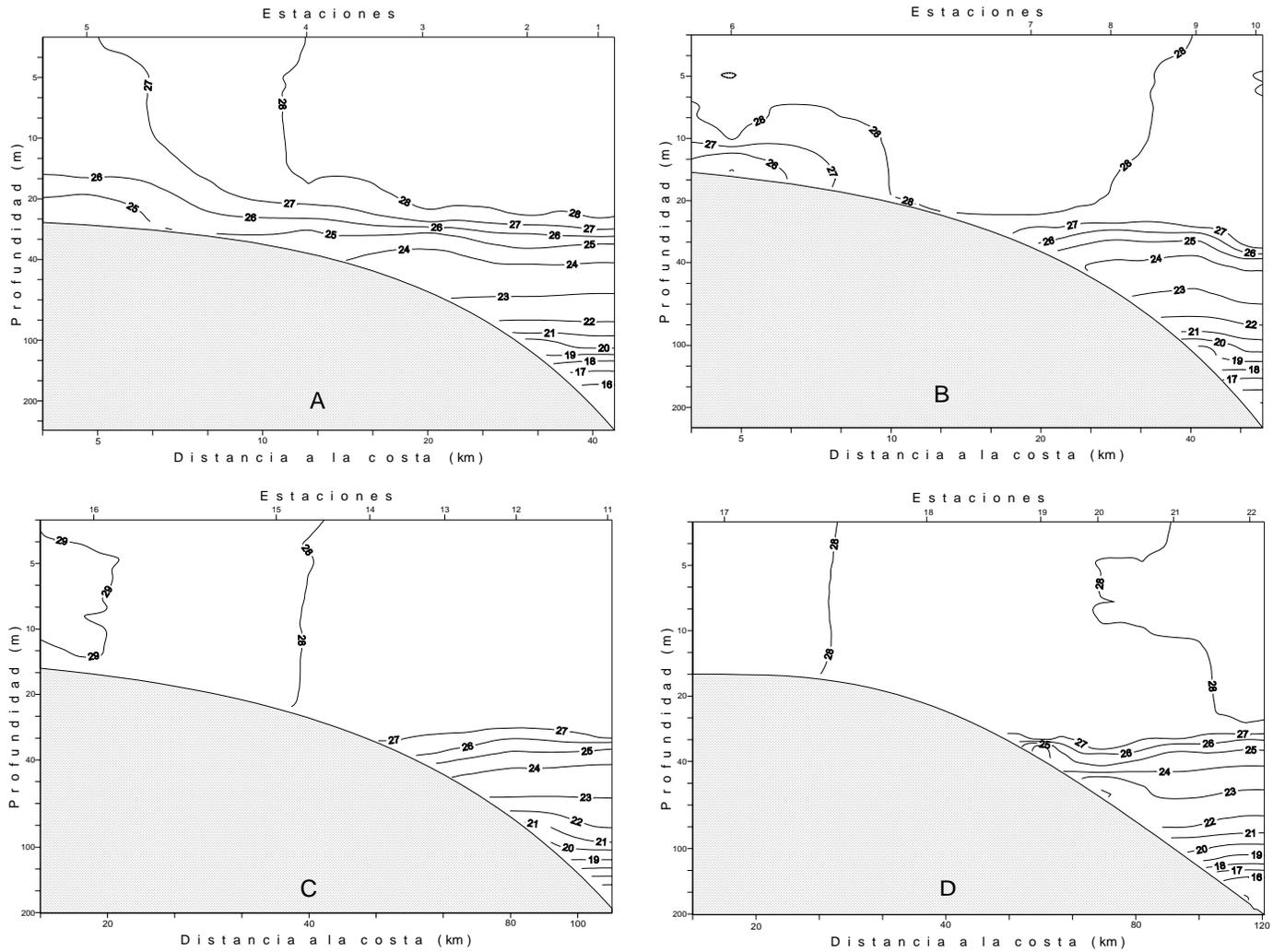


Fig. 2.- Perfiles verticales de temperatura (C) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

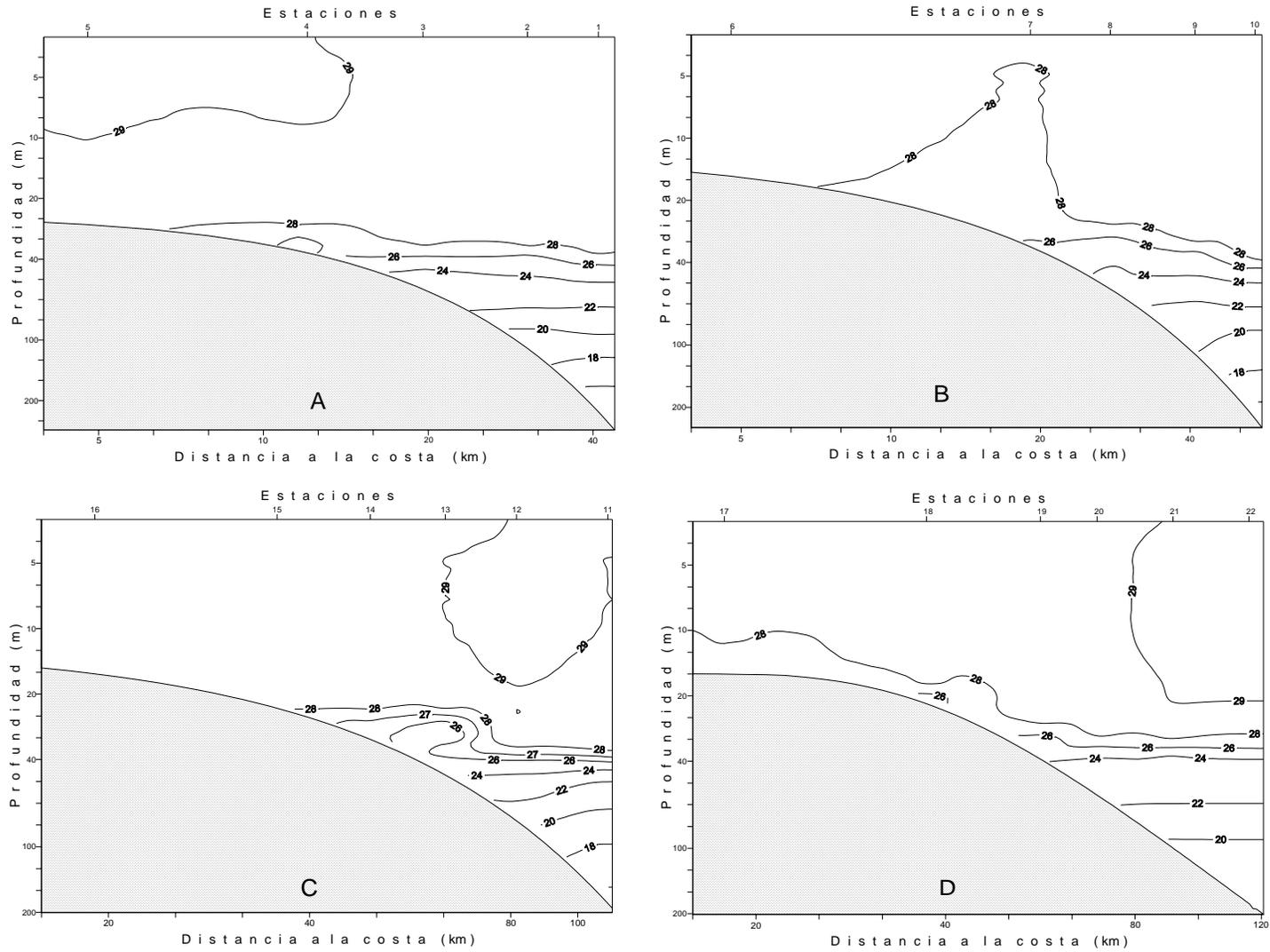


Fig. 3.- Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

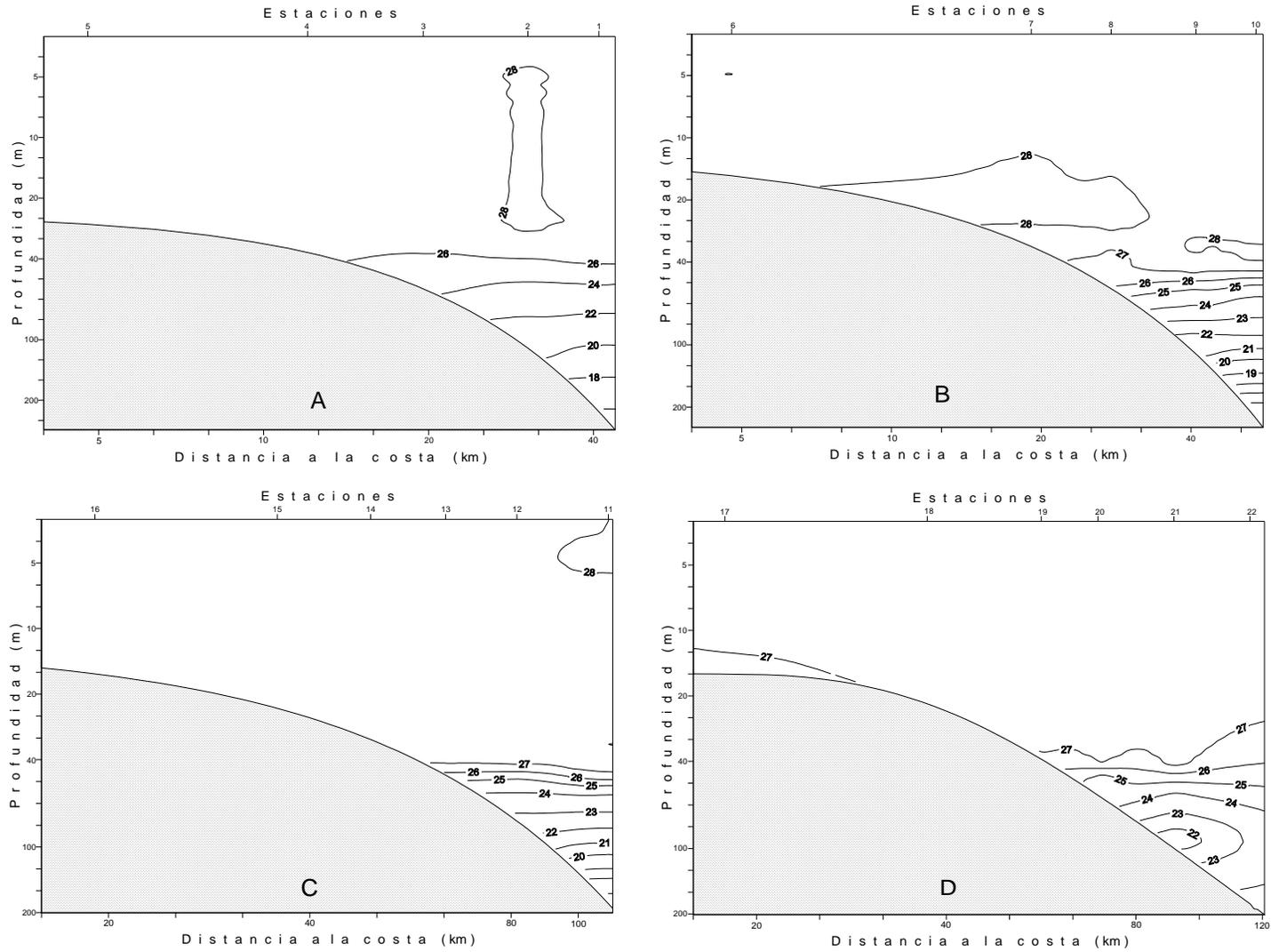


Fig. 4.- Perfiles verticales de temperatura (°C) durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto, II), C (transecto III) y D (transecto IV).

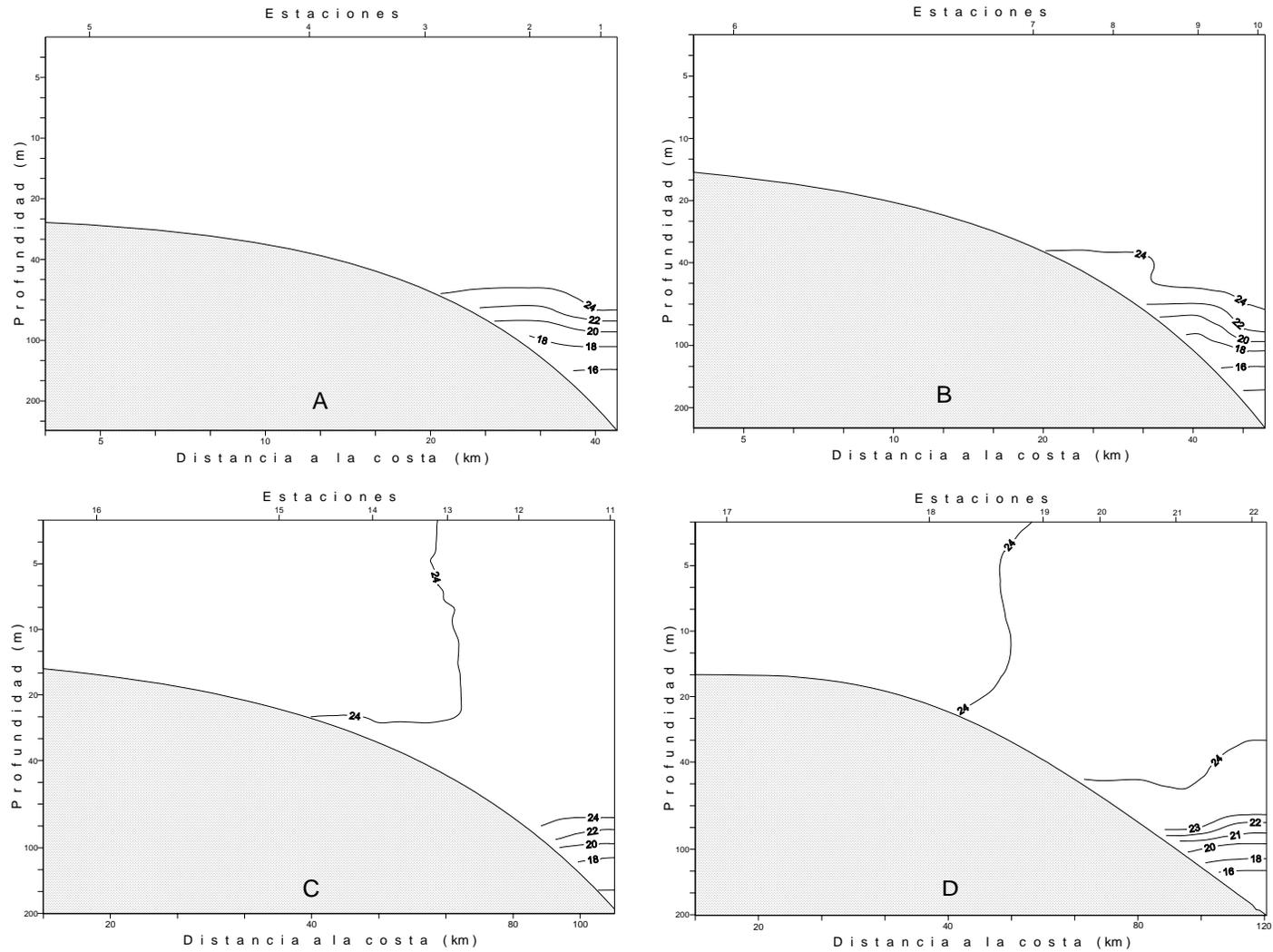


Fig. 5.- Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto, II), C (transecto III) y D (transecto IV).

Salinidad

En mayo, los perfiles de salinidad presentaron una capa homogénea de la superficie a los 40 m de profundidad (Fig. 6). En los transectos I y II esta homogeneidad se observó en estaciones costeras y en las ubicadas sobre la plataforma media con un gradiente de salinidad que aumenta paulatinamente de la costa al océano. Los valores registrados fluctuaron entre 36.2 y 37 ups. Los transectos III y IV ubicados frente a la Laguna de Términos, registraron un gradiente de salinidad costa-océano con un intervalo de 37.4 a 36.4 ups.

A diferencia de la campaña realizada en mayo, los perfiles de salinidad durante agosto, evidenciaron en los transectos I y II una capa homogénea de la superficie a los 10 m de profundidad. El valor de salinidad más bajo (33.8 ups) se registró en la zona costera frente a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta y el más alto 36.6 ups en las estaciones del borde de la plataforma frente a las lagunas El Carmen y Machona (Figs. 7A y 7B). Los transectos ubicados frente a Laguna de Términos (III y IV) presentaron una capa homogénea de la superficie a los 20 m de profundidad con valores de salinidad ~36.4 ups (Figs. 7C y 7D).

La estructura halina durante noviembre fue heterogénea de la superficie a los 10 m en las estaciones costeras del transecto I, con valores de salinidad entre 34 y 35.6 ups. Debajo de esta profundidad, y en las estaciones de la plataforma externa, se observó una capa homogénea con valores de 35.8 y 36 ups. En el transecto II frente al sistema fluvio-lagunar Grijalva-Usumacinta se observó una capa de agua muy estratificada de la superficie a los 30 m de profundidad donde se obtuvieron registros de salinidad de 34 a 36 ups (Figs. 8A y 8B). En contraste, los transectos III y IV registraron una distribución vertical de salinidad homogénea hasta ~40 m de profundidad. Los valores más bajos se observaron en la zona costera y en estaciones del borde de la plataforma frente a Boca del Carmen con valores ~35.8 ups (Figs. 8C y 8D).

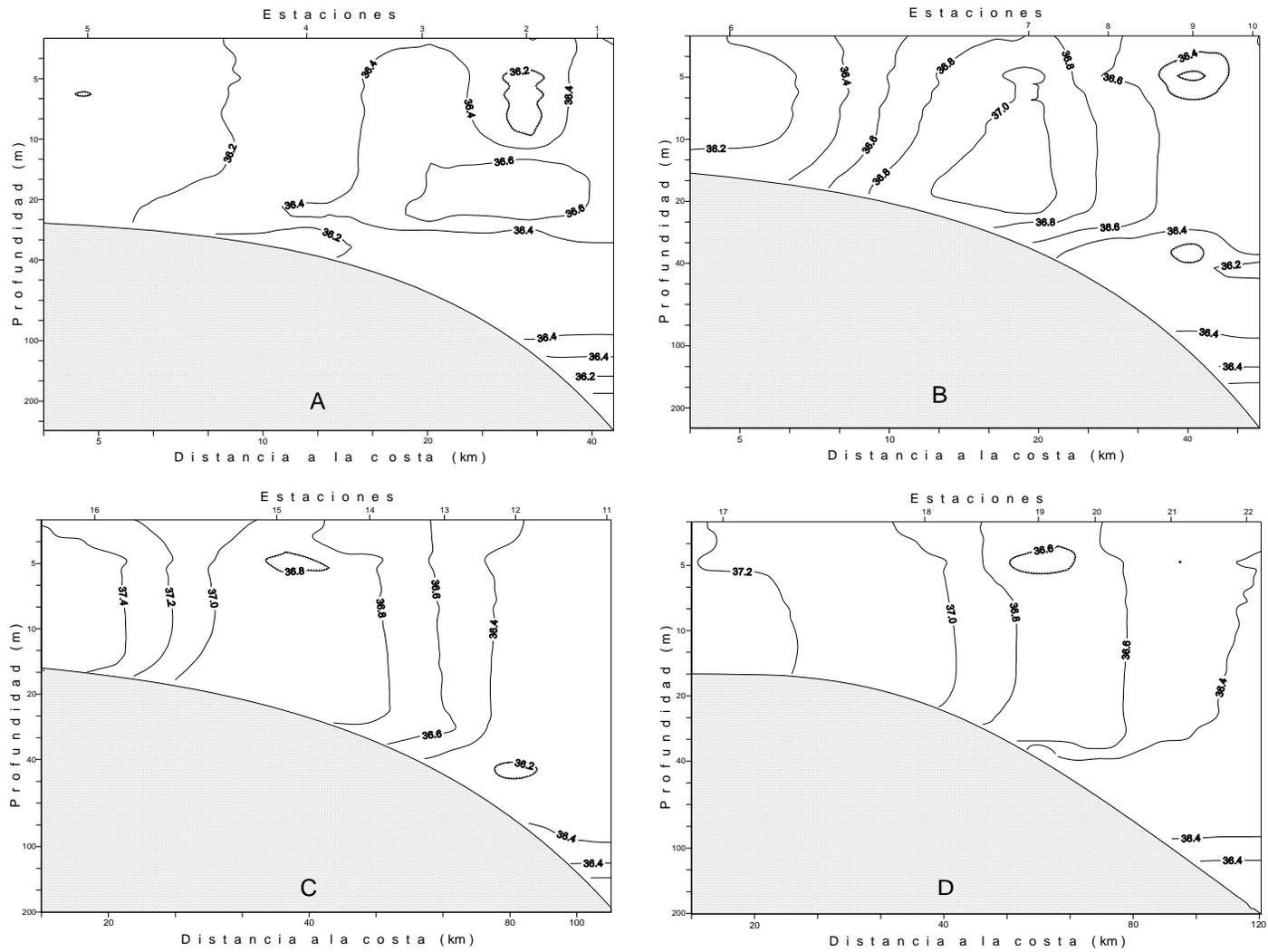


Fig. 6.- Perfiles verticales de salinidad (ups) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

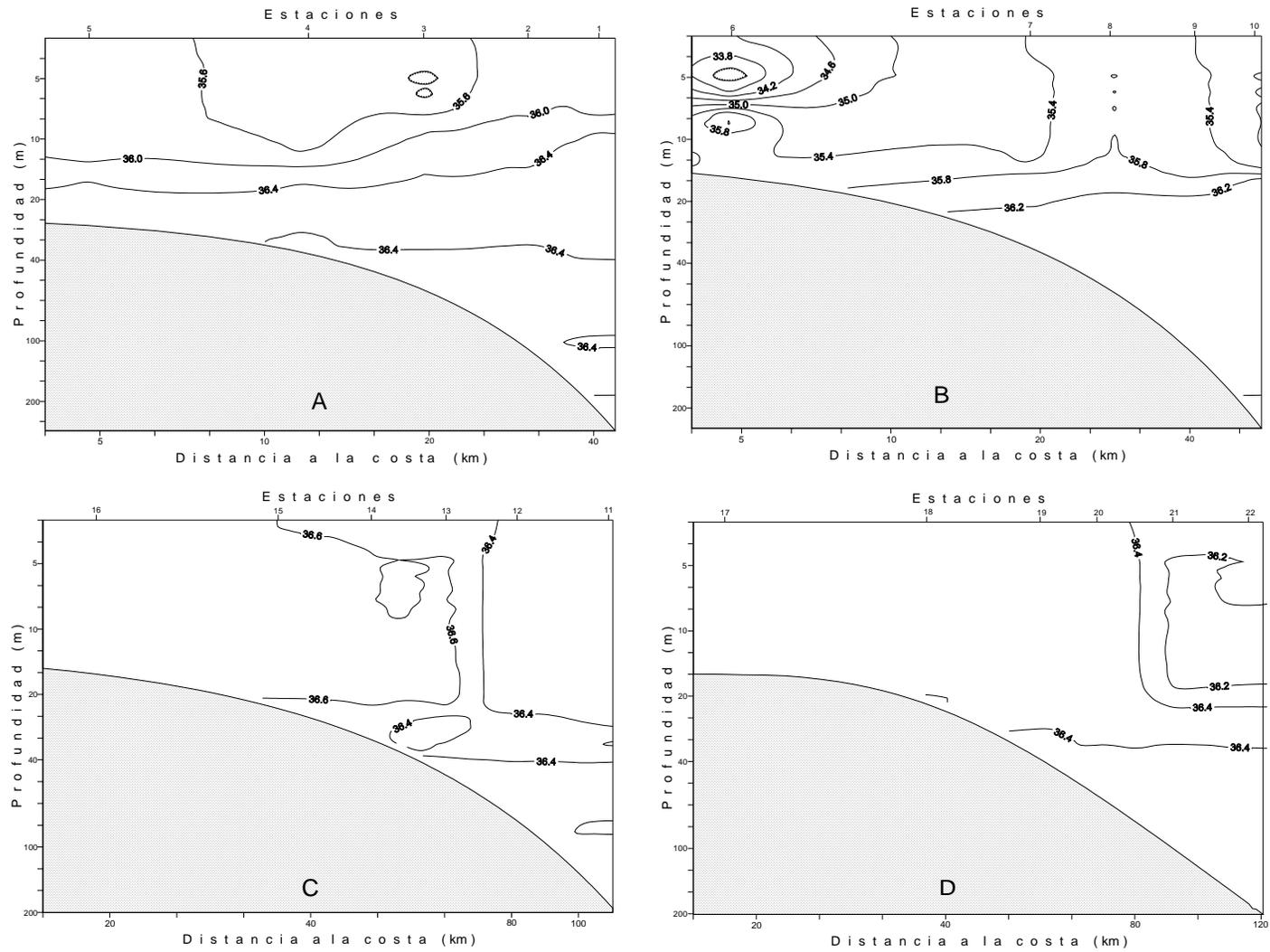


Fig. 7.- Perfiles verticales de salinidad (ups) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

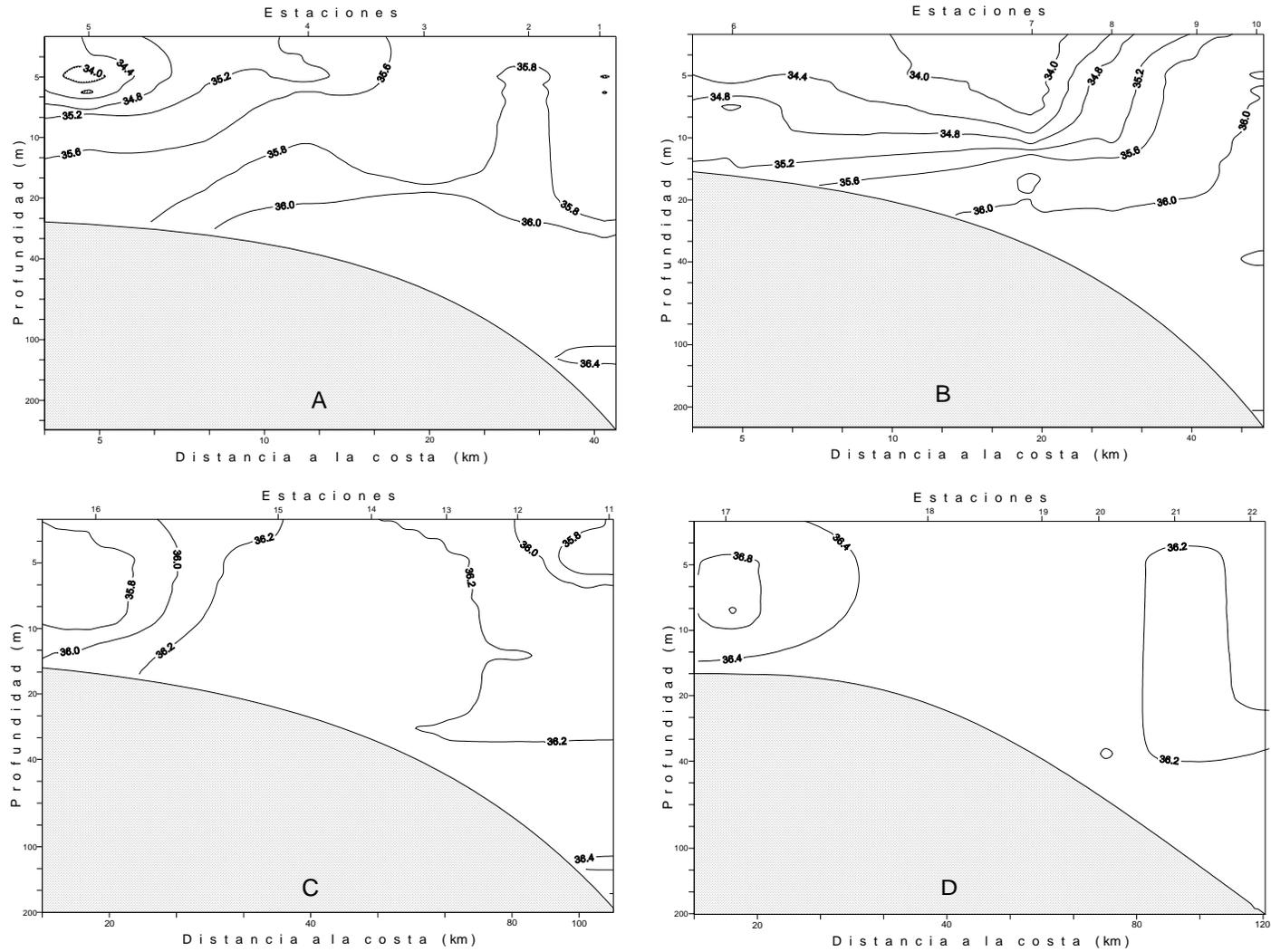


Fig. 8.- Perfiles verticales de salinidad (ups) durante noviembre de 1994 (oto o).

A (transecto I), B (transecto, II), C (transecto III) y D (transecto IV).

Durante febrero, la distribución vertical de la salinidad presentó un patrón similar al de la temperatura con valores homogéneos desde la superficie hasta los 70 m de profundidad, excepto en el transecto I donde se observó una estratificación fuerte entre 12 y 25 m de profundidad con valores 35.4 a 36.2 ups. Durante esta época se observó un gradiente costa-océano con registros entre 37.2 y 36.2 ups (Fig. 9).

Sigma-t

En mayo, la distribución vertical de sigma-t fue homogénea hasta los 30 m de profundidad con valores entre 23.2 y 24 Kg m⁻³. Por debajo de esta profundidad se observó una fuerte estratificación hasta alcanzar valores de 26.2 Kg m⁻³ a 200 m de profundidad (Fig. 10).

La distribución de sigma-t durante agosto presentó los valores más bajos (21 a 22.6 Kg m⁻³) entre la superficie y los 10 m de profundidad principalmente frente a la desembocadura de los sistemas fluvio-lagunares. Posterior a los 10 m se observó una fuerte estratificación vertical en toda la columna de agua (Fig. 11).

La distribución vertical de sigma-t en noviembre, mostró valores homogéneos de la superficie a los 40 m en los transectos III y IV, con valores entre 23 y 23.8 Kg m⁻³.

Los transectos I y II en contraste, presentaron variaciones a partir de los 6 m de profundidad registrando la densidad más baja 21.8 Kg m⁻³, con lo que se puede inferir la influencia de los sistemas fluvio-lagunares en las capas superficiales de la columna de agua (Fig. 12).

En febrero la distribución de sigma-t en el área de estudio fue homogénea desde la superficie hasta los 100 m de profundidad y desde la costa hasta el borde de la plataforma continental con valores ~24.5 Kg m⁻³ (Fig. 13).

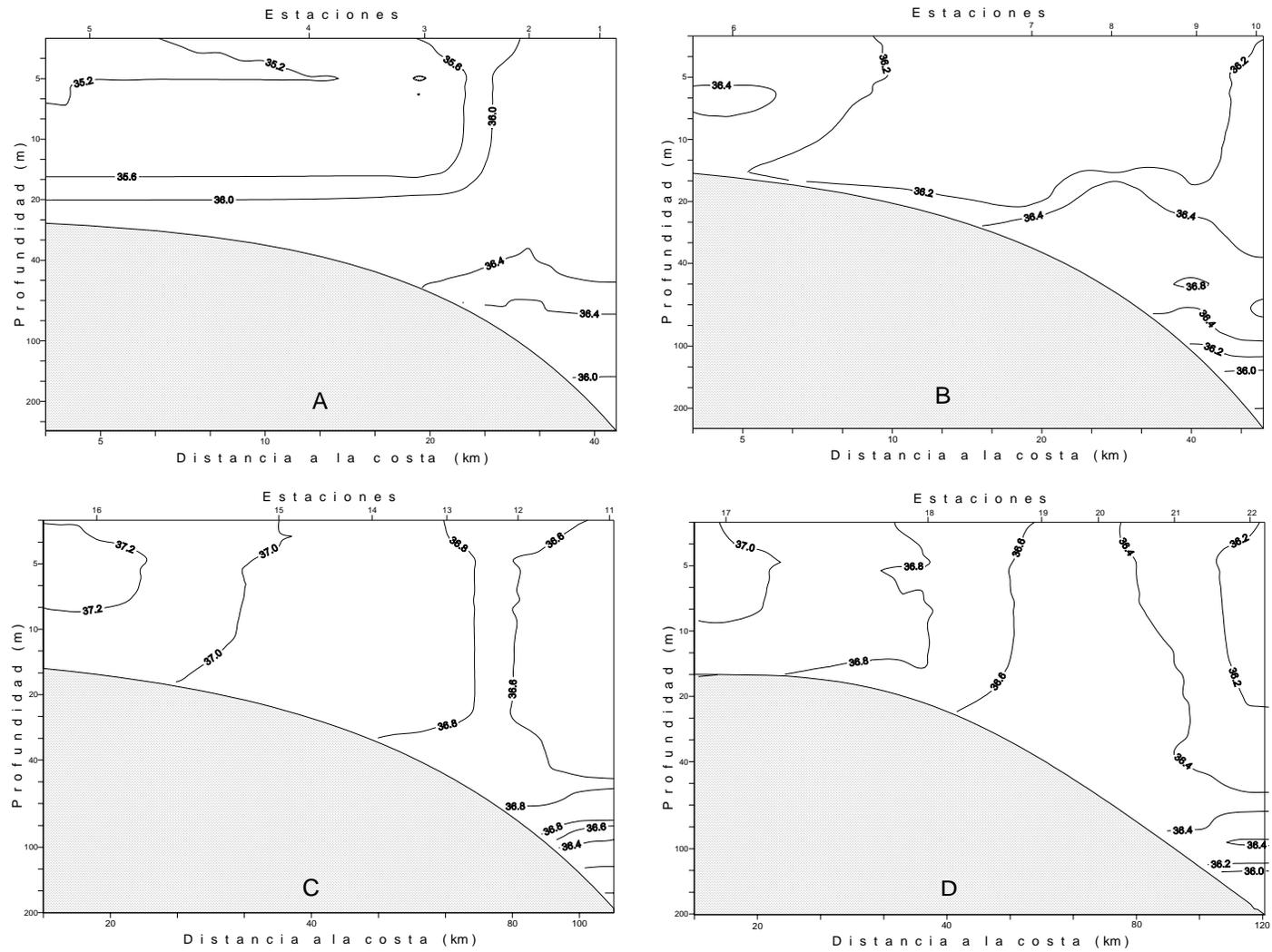


Fig. 9.- Perfiles verticales de salinidad (ups) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

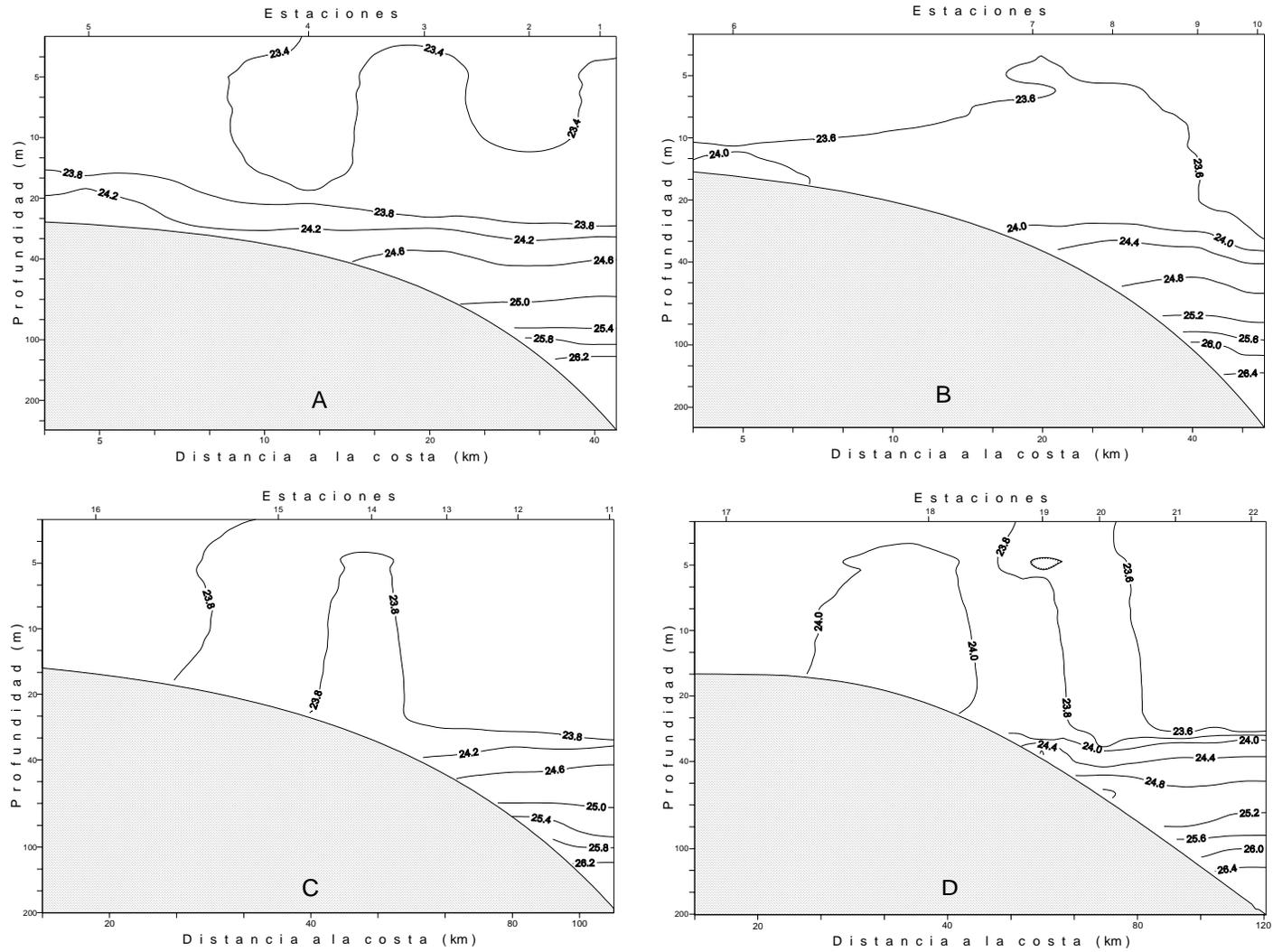


Fig. 10.- Perfiles verticales de Sigma-t (Kg m^{-3}) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto, II), C (transecto III) y D (transecto IV).

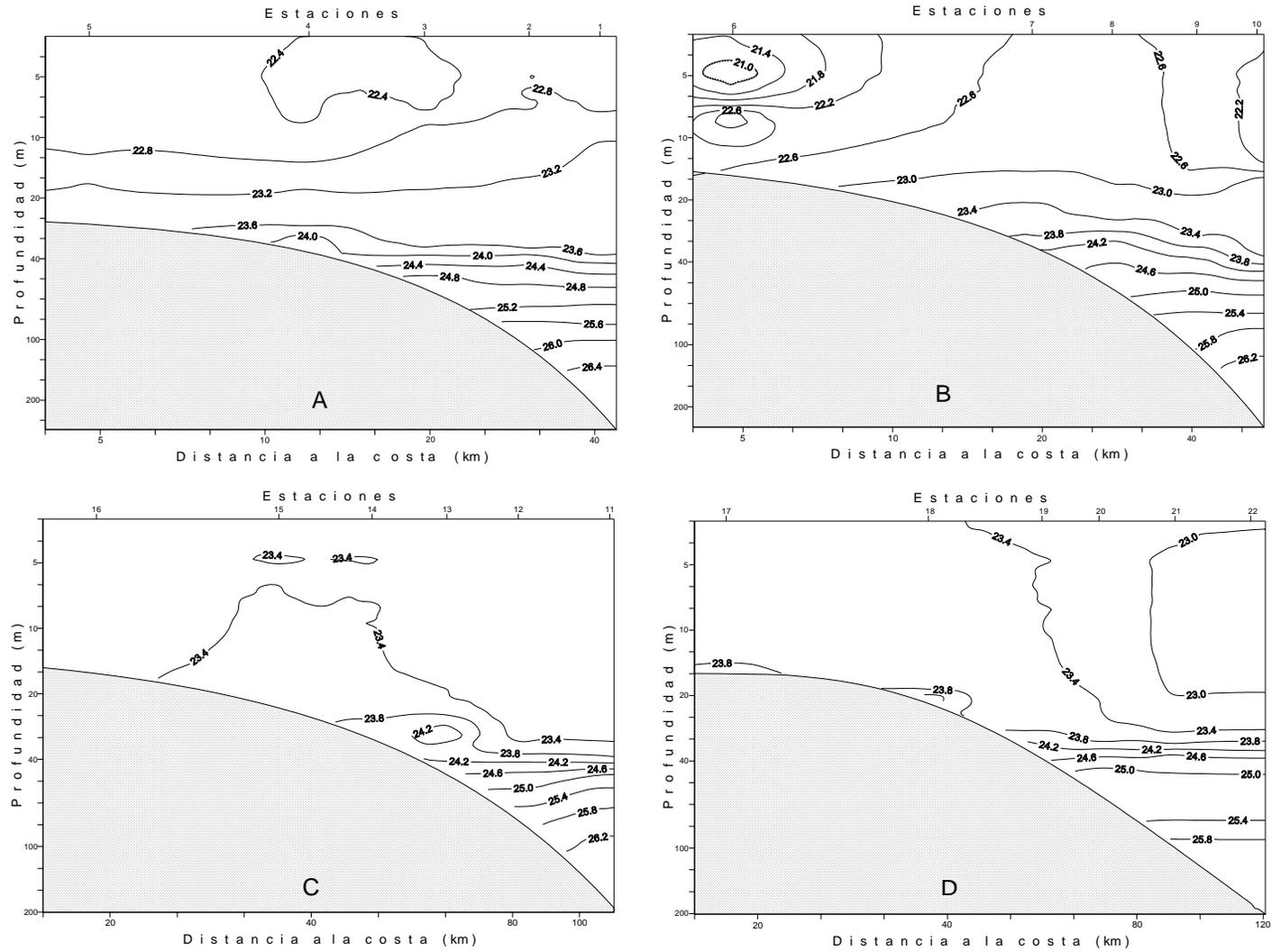


Fig. 11.- Perfiles verticales de Sigma-t (Kg m^{-3}) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

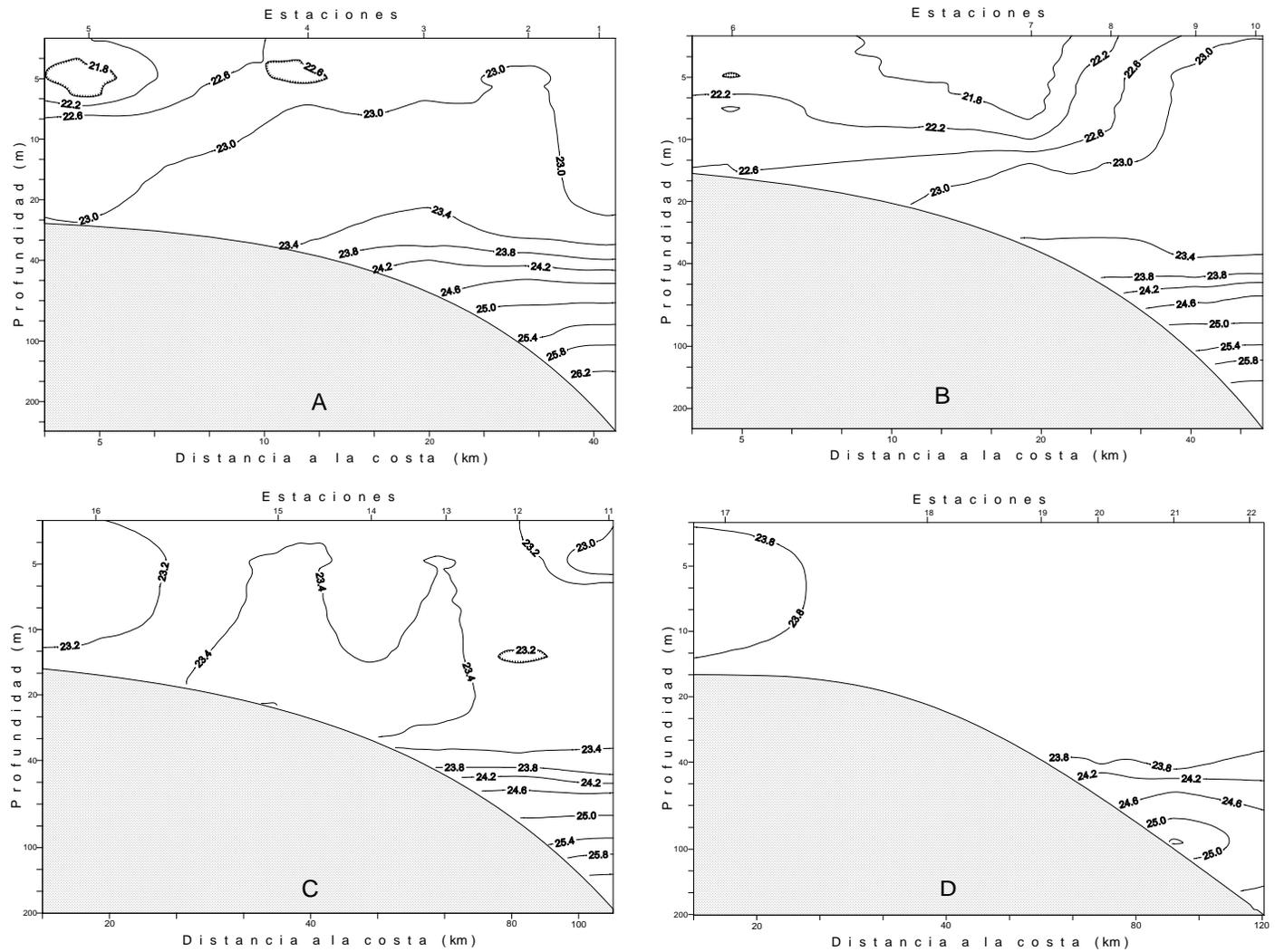


Fig. 12.- Perfiles verticales de Sigma-t (Kg m^{-3}) durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

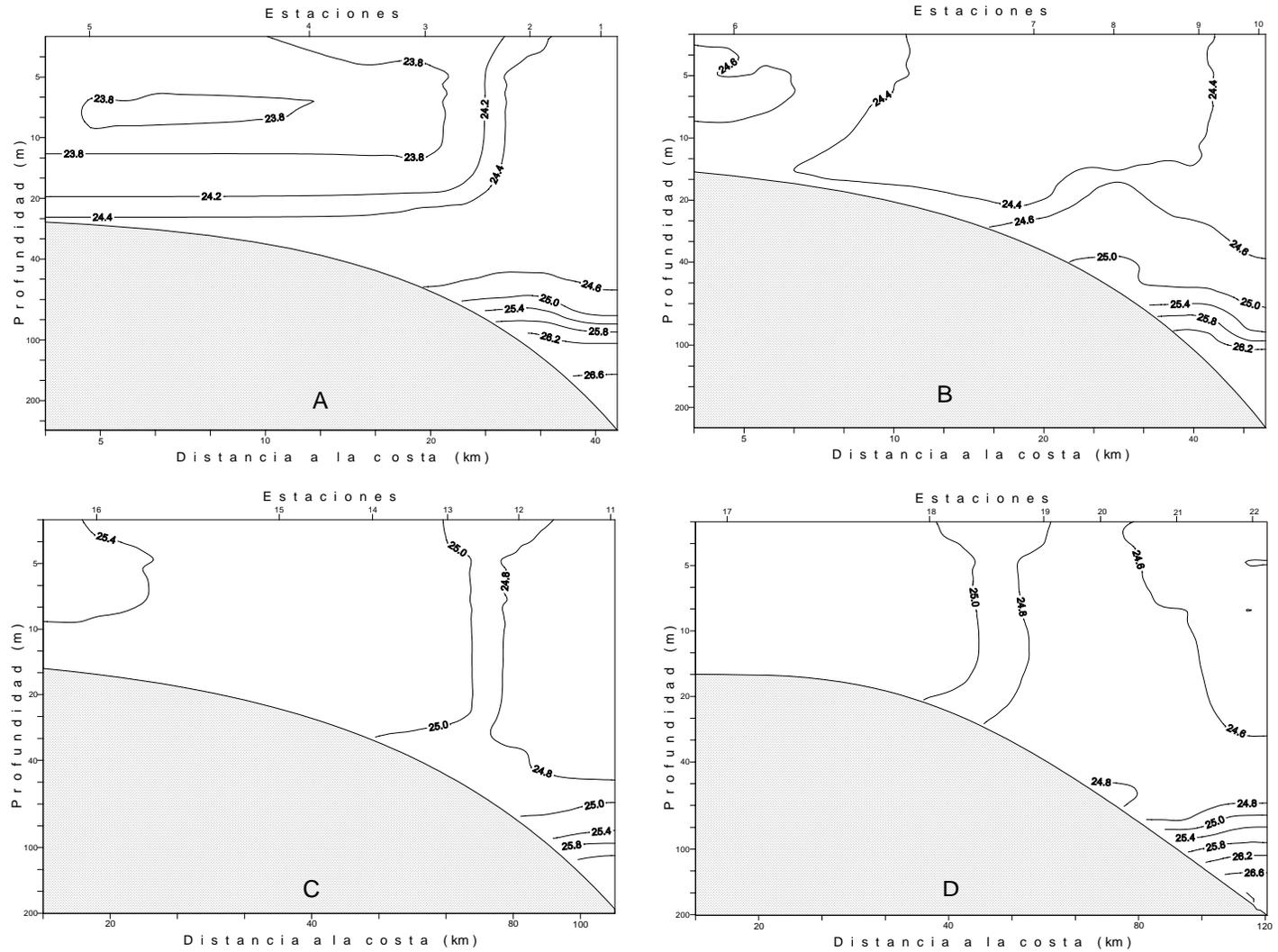


Fig. 13.- Perfiles verticales de Sigma-t (Kg m^{-3}) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto, II), C (transecto III) y D (transecto IV).

Estratificación de la columna de agua

La estratificación de la columna de agua, en términos de la distribución de σ_t mostró durante mayo, una columna de agua mezclada de la superficie a los 35 m en los cuatro transectos de muestreo con valores de $\sigma_t < 30 \text{ J m}^{-3}$. A partir de los 50 m de profundidad, los valores se incrementaron a más de 60 J m^{-3} lo que indicó que la columna de agua a partir de esta profundidad se encontró estratificada (Fig. 14).

En agosto, se observó una columna de agua mezclada de la superficie a ~25 m de profundidad con valores de $\sigma_t < 30 \text{ J m}^{-3}$, a partir de esta profundidad, se presentó un gradiente vertical de estratificación con valores que alcanzaron los 400 J m^{-3} a 100 m de profundidad. El transecto II ubicado frente al sistema Grijalva-Usumacinta presentó el espesor menor de la capa de mezcla con sólo 15 m de profundidad cerca de la costa (Fig. 15).

Durante noviembre, el espesor de la capa de mezcla osciló entre 15 y 30 m de profundidad con valores de $\sigma_t < 40 \text{ J m}^{-3}$. La zona que presentó la mayor estratificación fue la ubicada en la parte oeste del área de estudio frente a las lagunas de El Carmen y Machona y el sistema Grijalva-Usumacinta ya que alcanzó valores de ~ 100 J m^{-3} a los 40 m de profundidad. A 100 m de profundidad se registró un valor de 300 J m^{-3} lo que muestra una leve disminución con respecto al obtenido durante el mes de agosto en esta misma profundidad (Fig. 16).

En febrero, el espesor de la capa de mezcla alcanzó los 70 m, por debajo de esta profundidad y hasta los 100 m se registraron valores de σ_t entre 40 y 150 J m^{-3} (Fig. 17). Los valores de σ_t encontrados en ésta campaña evidencian las condiciones ambientales persistentes durante ésta época que se caracteriza por el paso de frentes fríos “Nortes” sobre la Bahía de Campeche.

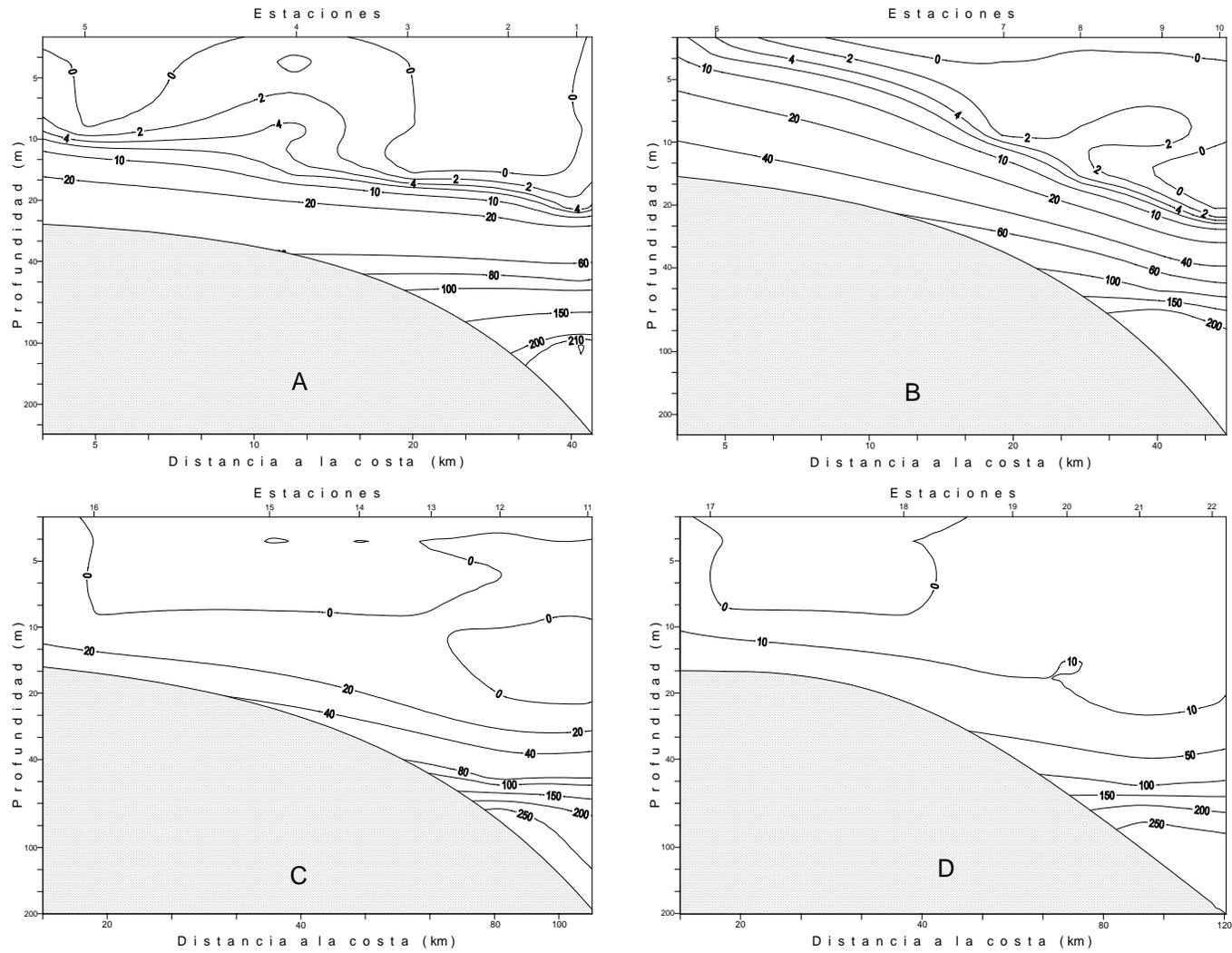


Fig. 14.- Perfiles verticales de la Anomalia de energ a potencial ($J m^{-3}$) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

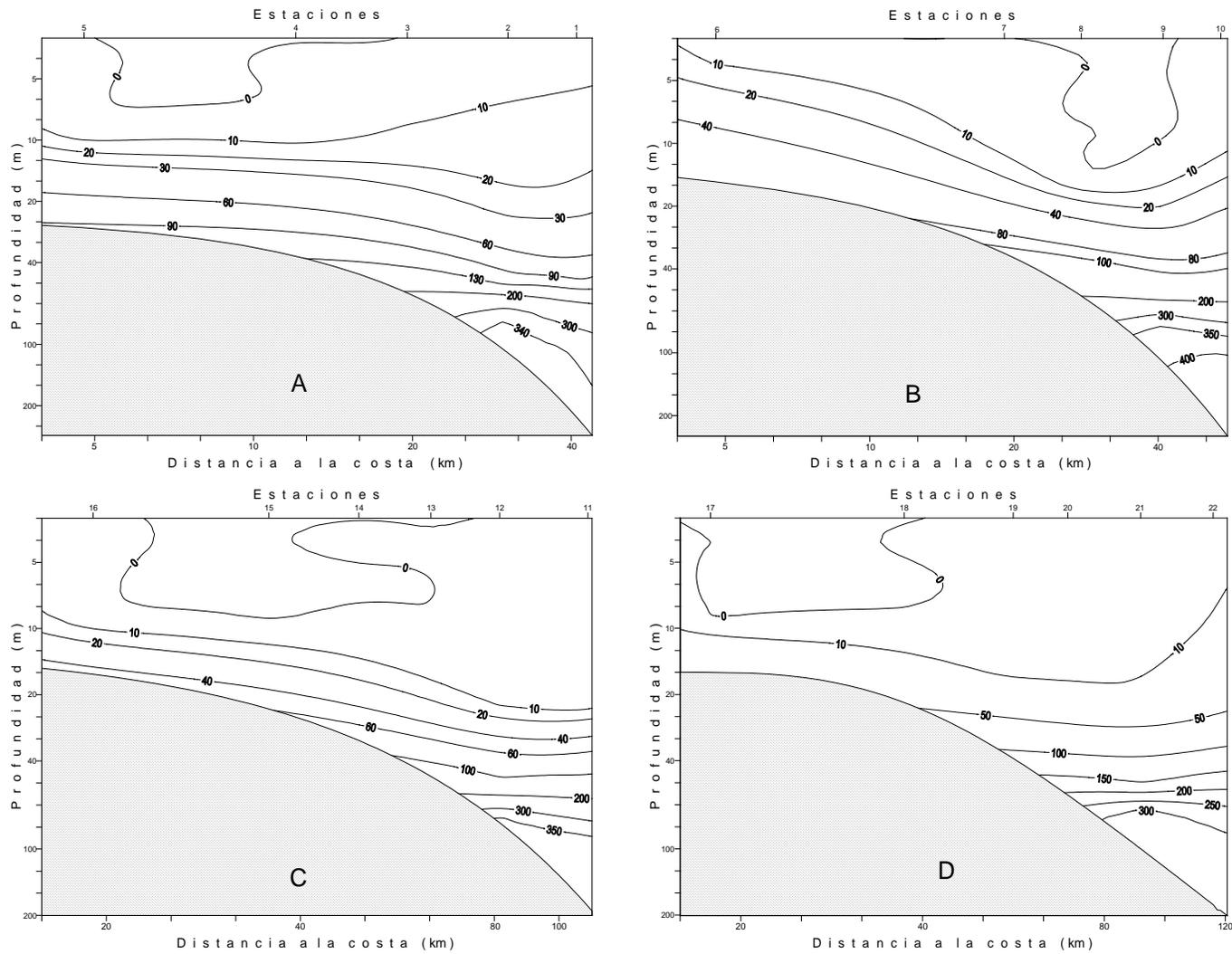


Fig. 15.- Perfiles verticales de la Anomalia de energía potencial (J m^{-3}) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

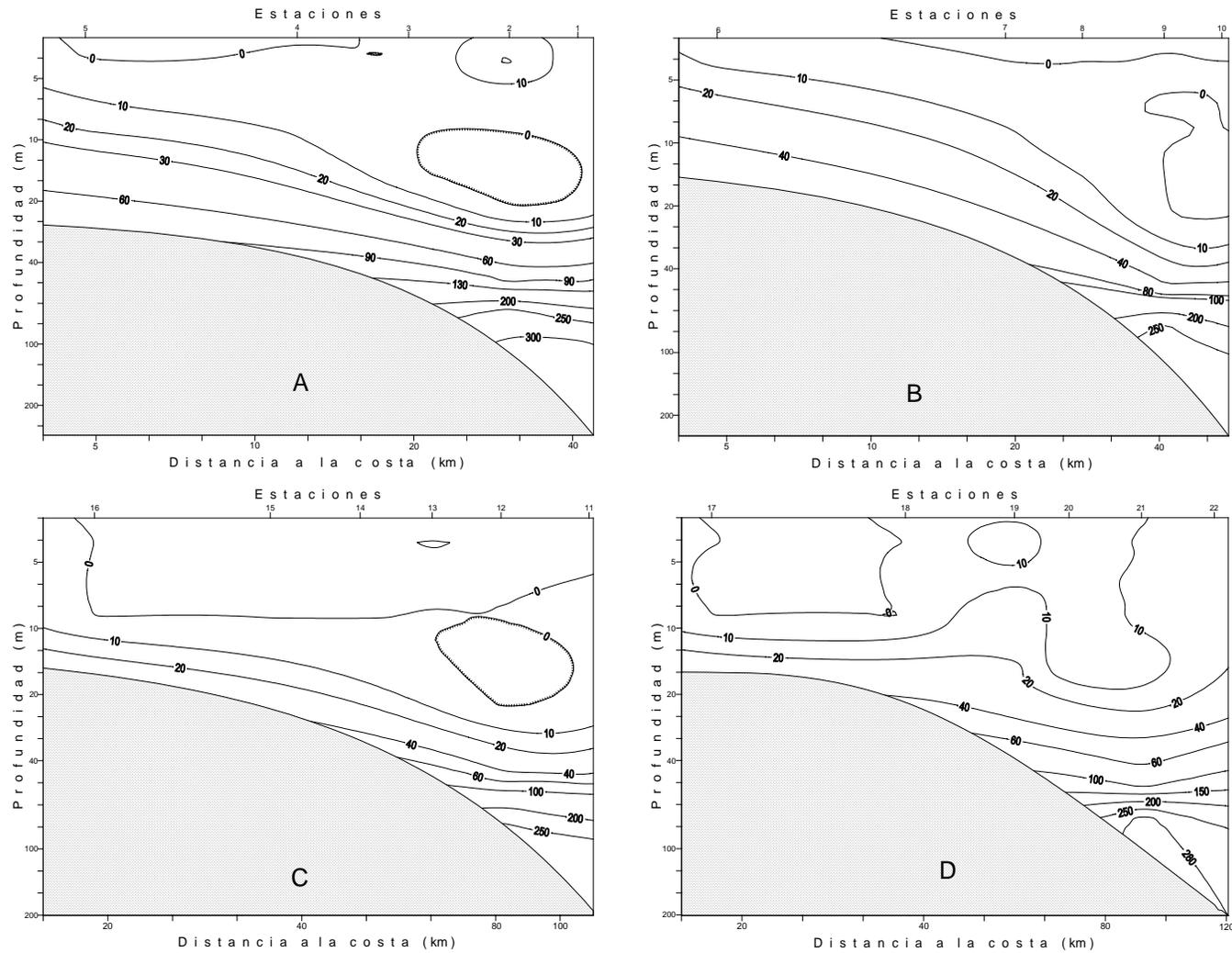


Fig. 16.- Perfiles verticales de la Anomalía de energía potencial ($J m^{-3}$) durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

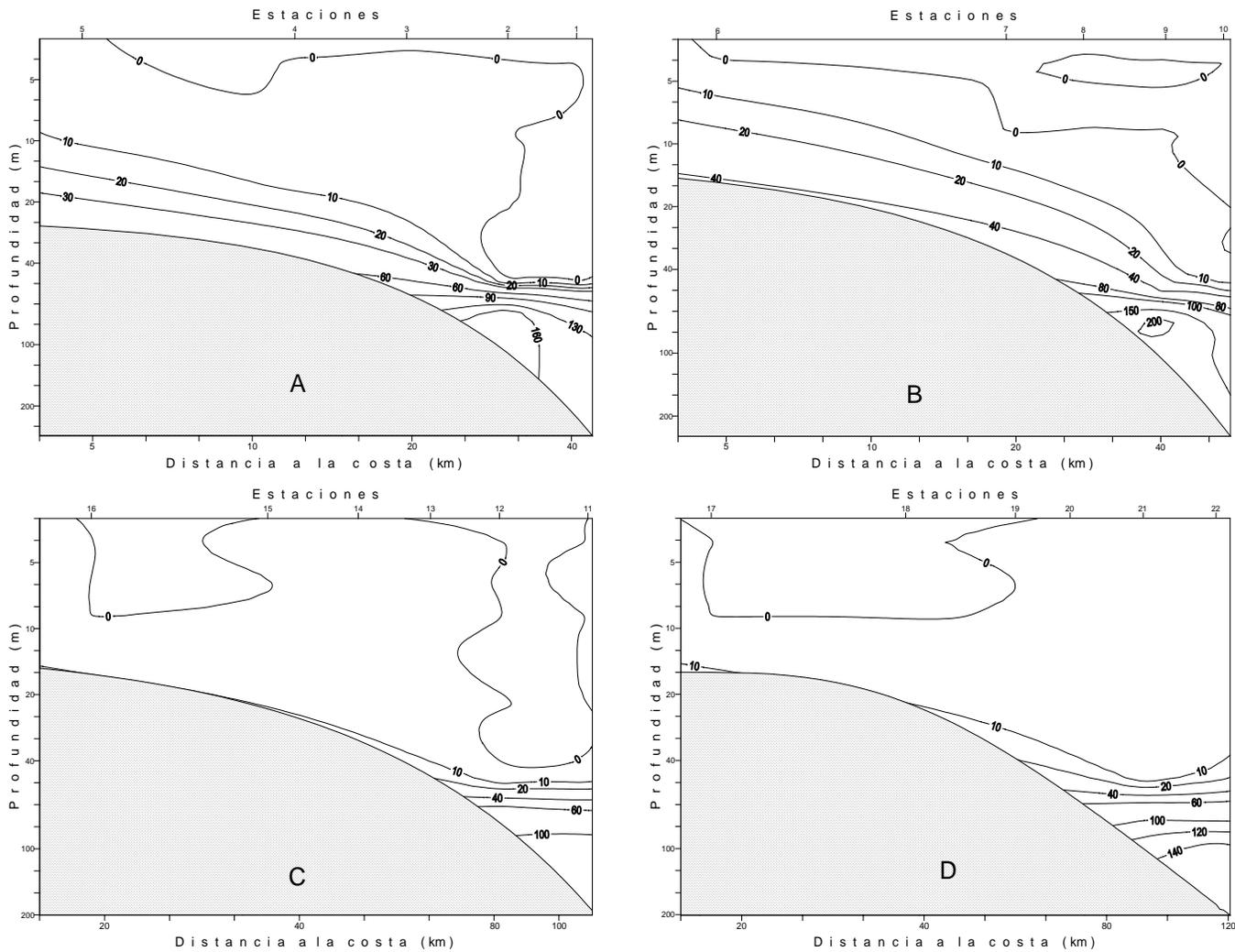


Fig. 17.- Perfiles verticales de la Anomalia de energía potencial ($J m^{-3}$) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

En el mes de mayo la distribución del gradiente de salinidad en el plano horizontal y vertical indicó que durante ésta época la penetración de agua continental al área de estudio fue imperceptible al observarse valores entre 0.06 y -0.04 ups Km⁻¹ (Figs. 18 y 19).

Para agosto, la zona ubicada frente a las lagunas de Términos y El Carmen y Machona presentaron valores bajos tanto del gradiente horizontal como vertical, los cuales oscilaron entre 0.04 y -0.04 ups Km⁻¹. En esta época la influencia del sistema Grijalva - Usumacinta sobre el transecto II fue más evidente al reflejar la existencia de un frente halino localizado a 35 Km de la costa (entre las estaciones 7 y 8) el cual ejerció su influencia hasta una profundidad de 12 m. El valor máximo del gradiente de salinidad encontrado en ésta zona fue de 0.16 ups Km⁻¹ (Figs. 20 y 21).

En noviembre, se observó una fuerte influencia de las descargas de agua continental en toda el área de estudio. Frente al sistema Grijalva - Usumacinta (transecto II) se detectó un frente halino a 40 Km de distancia de la línea de costa (entre las estaciones 8 y 9) y que se hizo evidente hasta una profundidad de aproximadamente 15 m. Los valores en la zona de influencia oscilaron entre 0.1 y 0.3 ups Km⁻¹ (Figs. 22 y 23).

En febrero, la distribución del gradiente de salinidad mostró un patrón distinto al presentado en las campañas anteriores, en ésta época la mayor penetración de agua dulce se observó frente a las lagunas de El Carmen y Machona con valores de 0.6 ups Km⁻¹. La zona oriente del área de estudio presentó valores menores a 0.01 ups Km⁻¹ (Figs. 24 y 25).

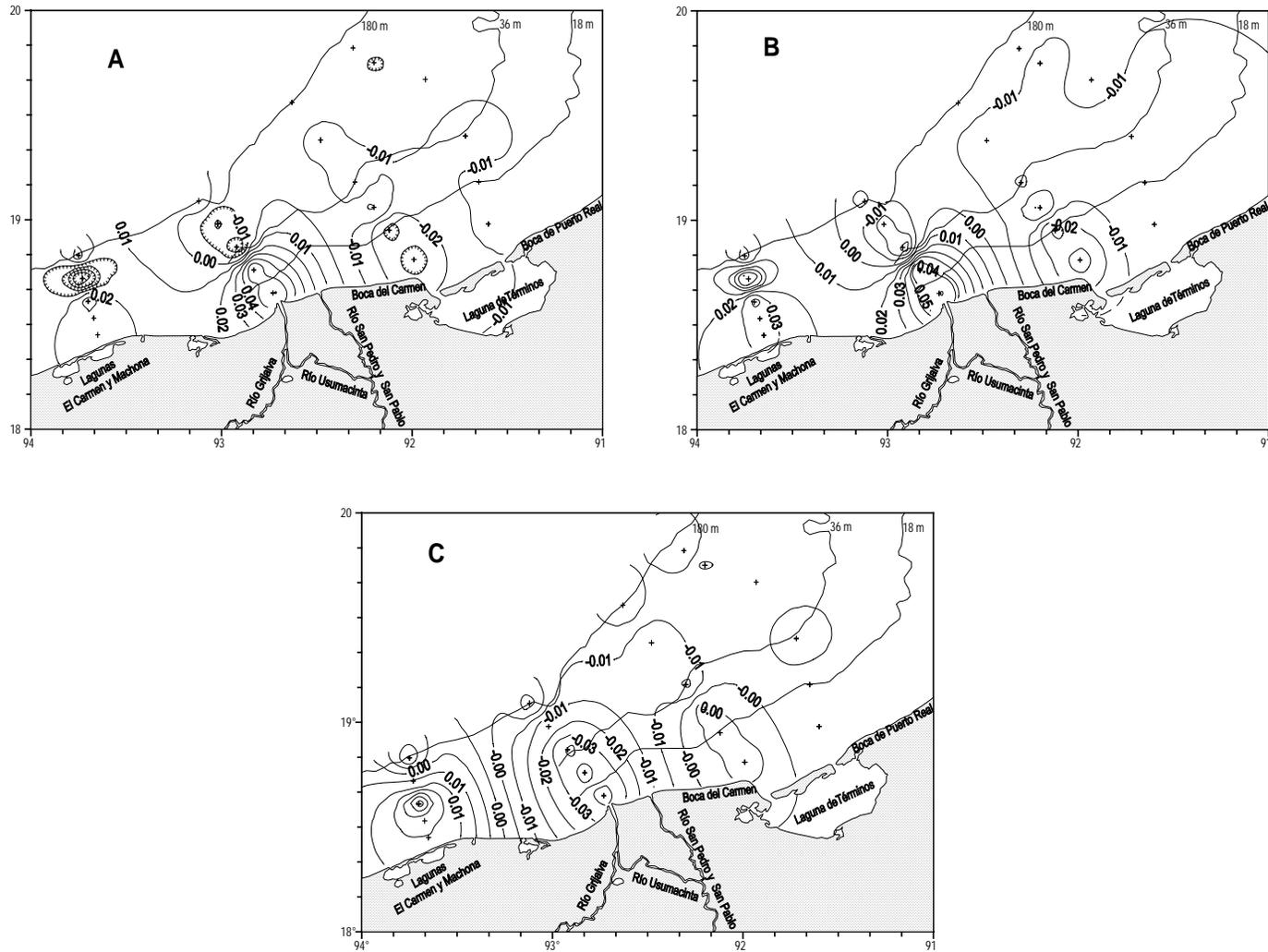


Fig. 18.- Planos horizontales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante mayo de 1994 (primavera).

(A) 6 m, (B) 12 m y (C) 18 m de profundidad.

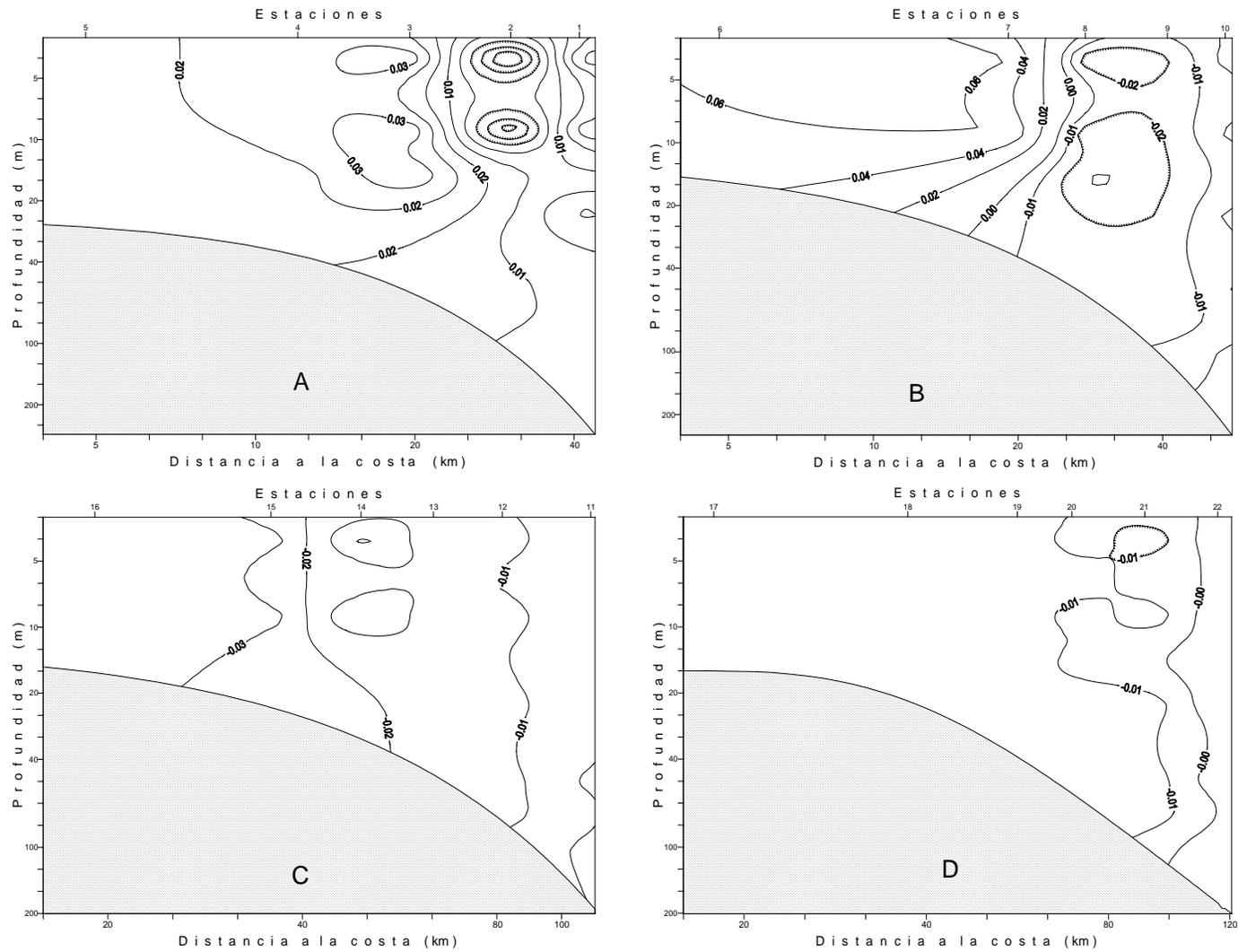


Fig. 19.- Perfiles verticales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

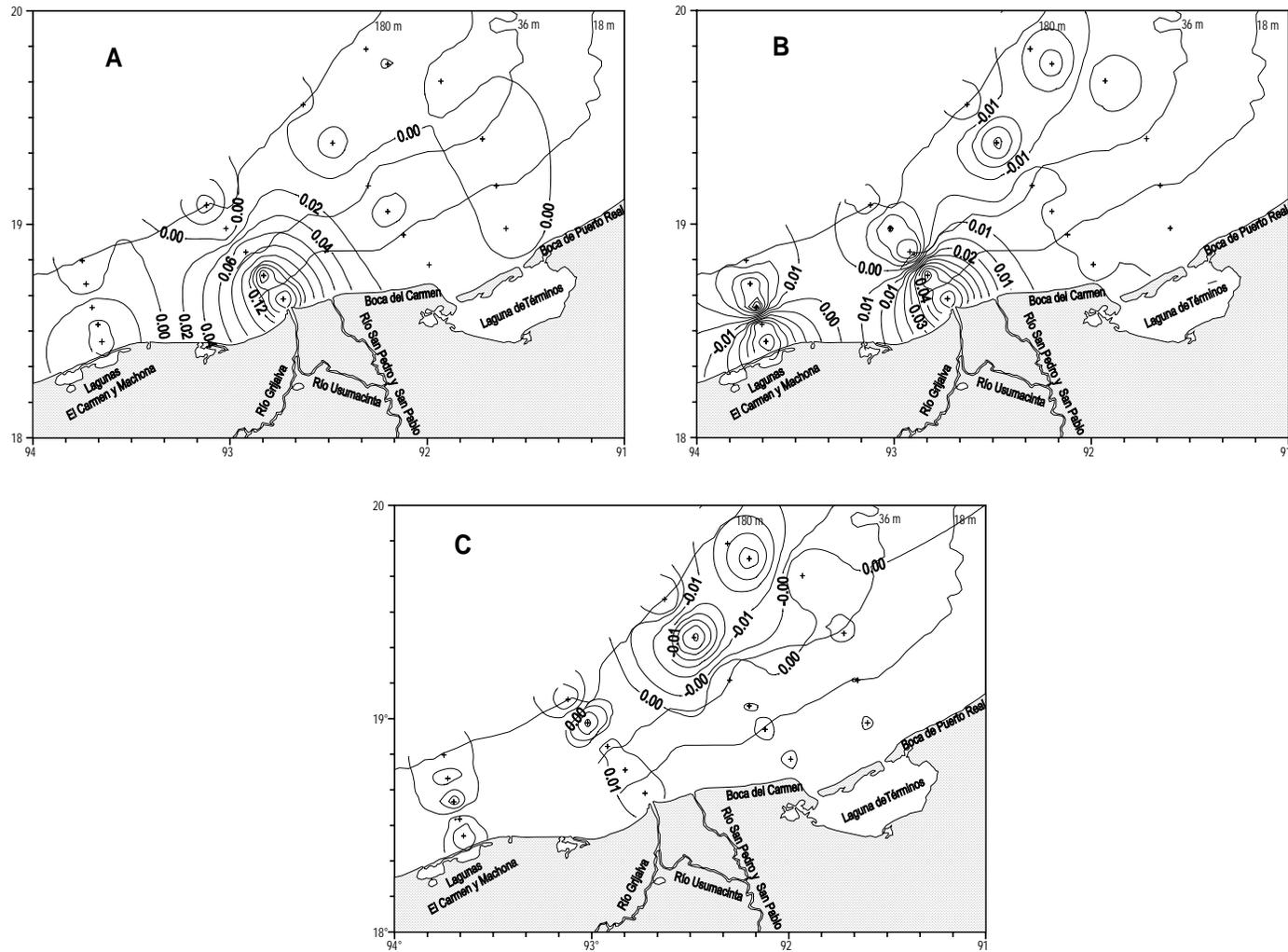


Fig. 20.- Planos horizontales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante agosto de 1994 (verano).

(A) 6 m, (B) 12 m y (C) 18 m de profundidad.

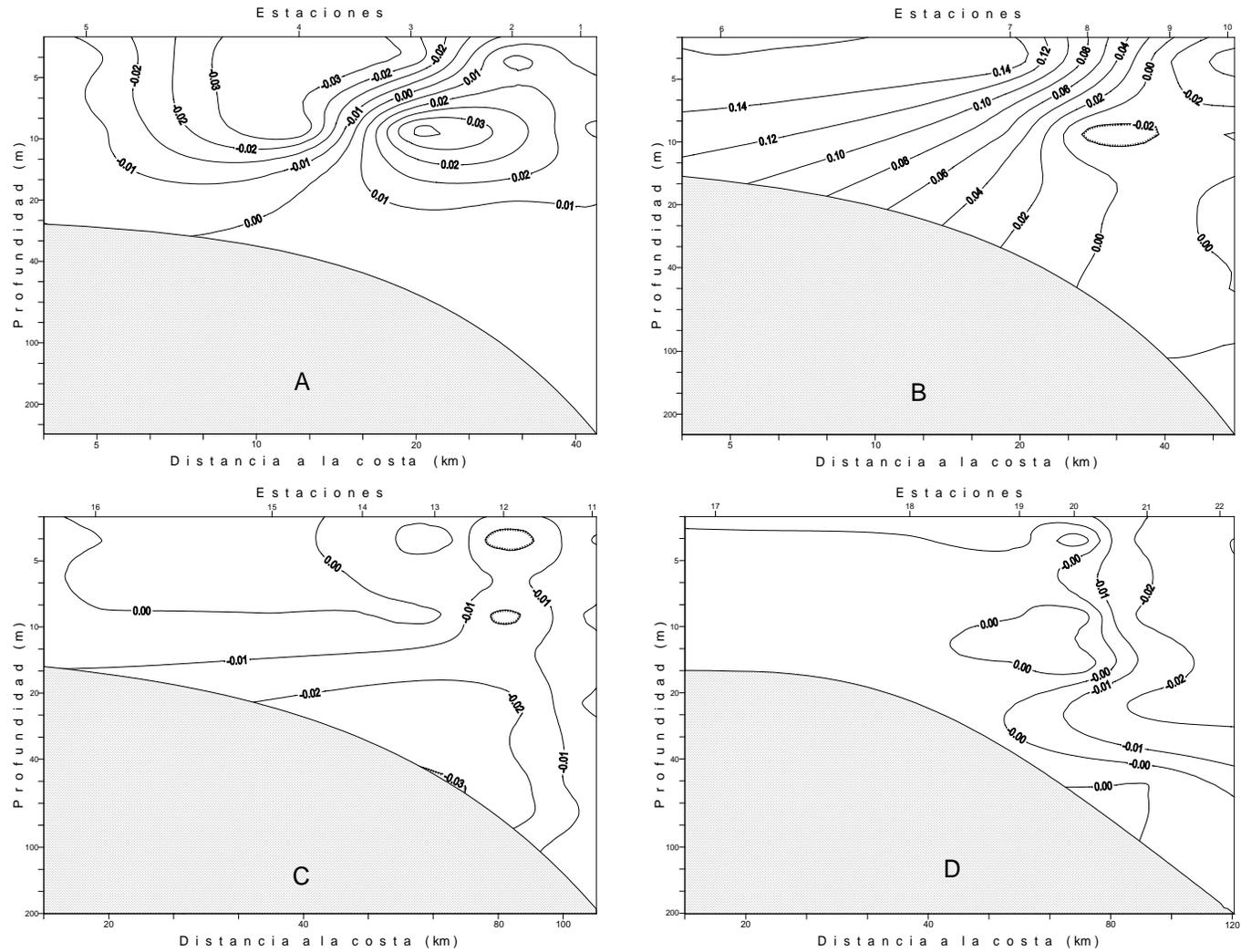


Fig. 21.- Perfiles verticales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

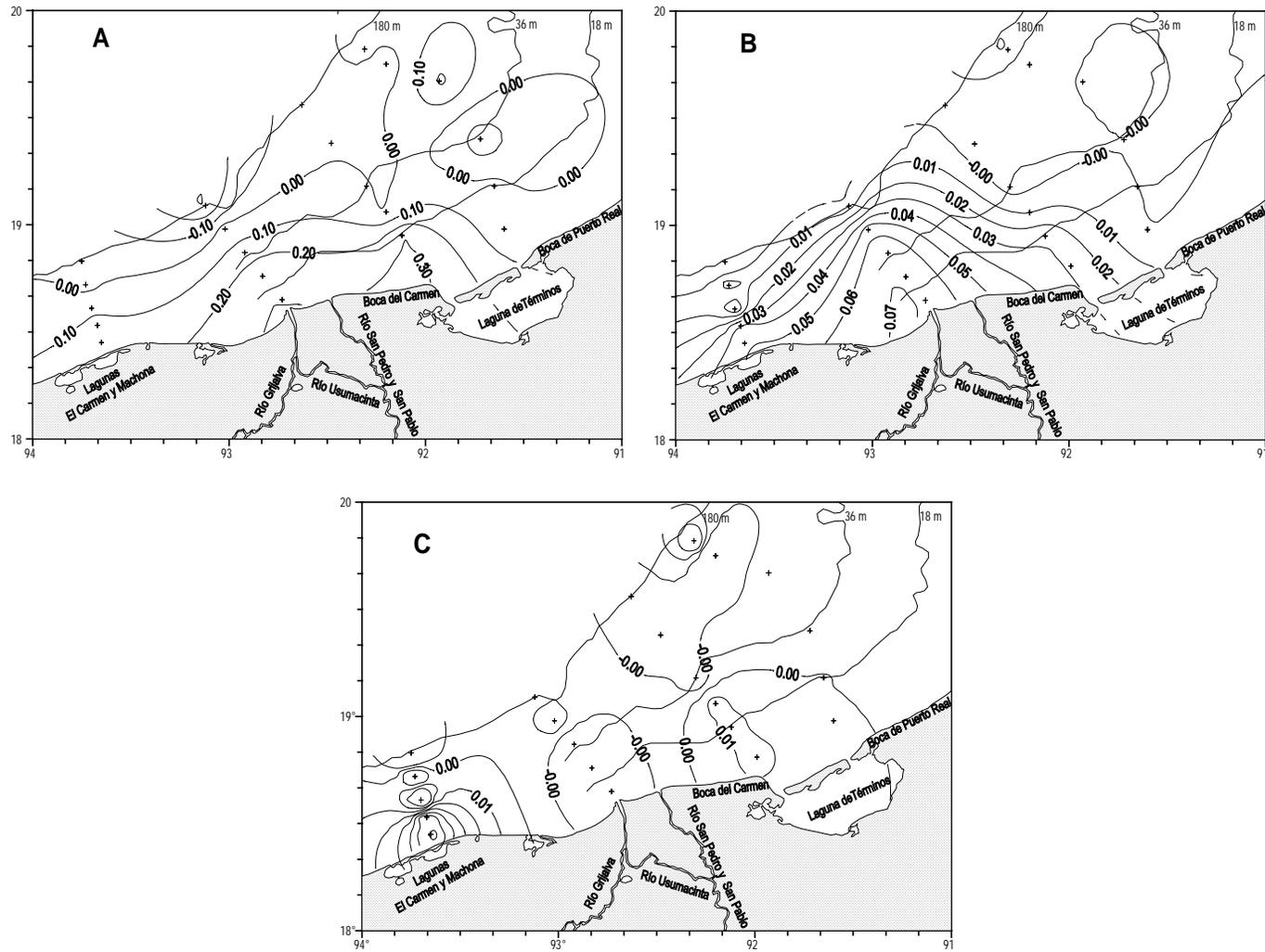


Fig. 22.- Planos horizontales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante noviembre de 1994 (oto o).

(A) 6 m, (B) 12 m y (C) 18 m de profundidad.

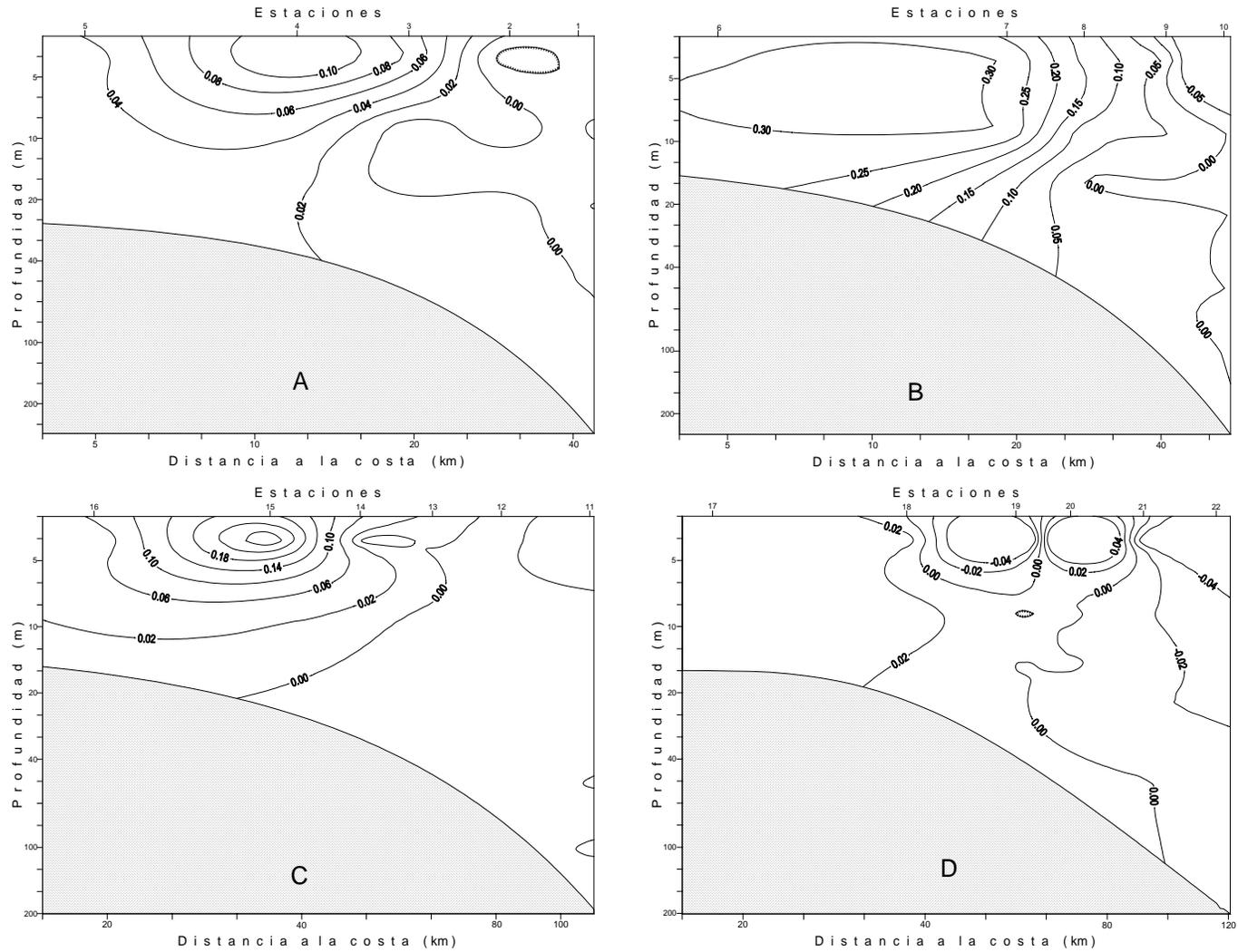


Fig. 23.- Perfiles verticales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante noviembre de 1994 (oto o).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

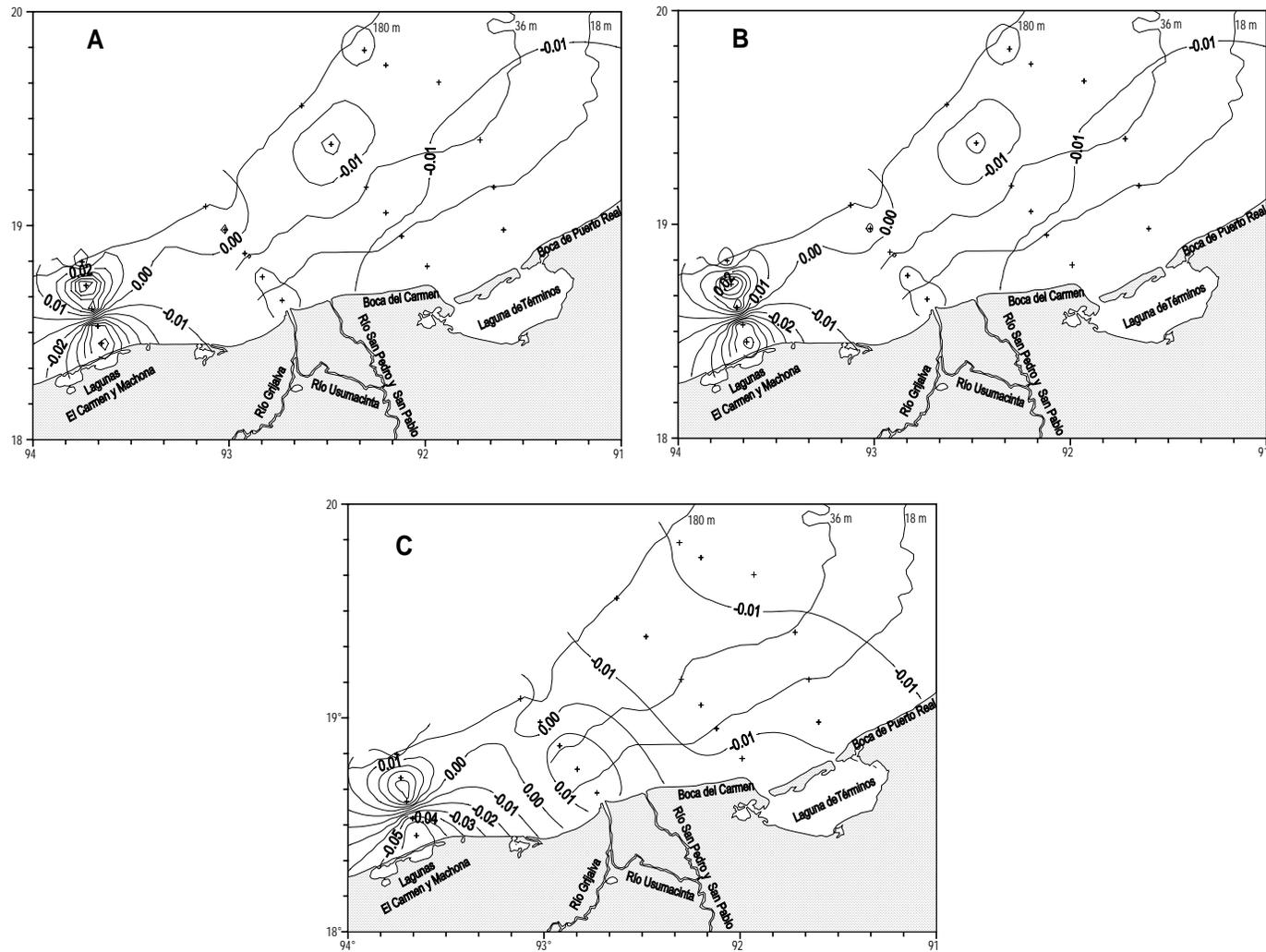


Fig. 24.- Planos horizontales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante febrero de 1995 (invierno).

(A) 6 m, (B) 12 m y (C) 18 m de profundidad.

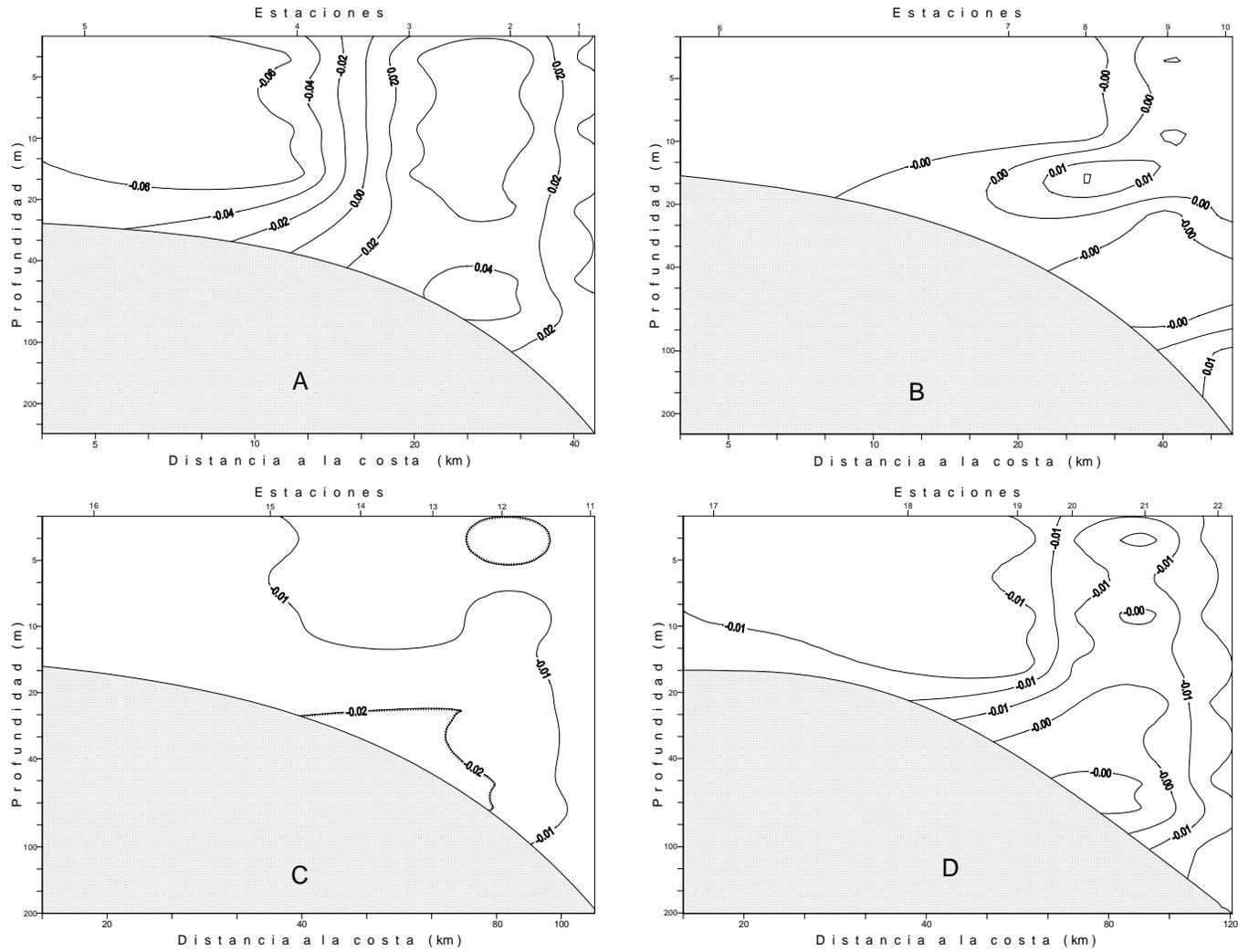


Fig. 25.- Perfiles verticales del gradiente de salinidad (ups km^{-1}) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA Y LA DENSIDAD ICTIOPLANCTÓNICA

Se colectaron 254 muestras de zooplancton, de las cuales se identificó un total de 60,392 larvas de peces pertenecientes a 17 ordenes, 63 familias, 89 géneros y 92 especies (Anexos I-IV).

Estacionalmente, la biomasa zooplanctónica promedio fue ligeramente mayor en mayo ($\bar{X} = 5.8 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) y agosto ($\bar{X} = 5.9 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) que durante noviembre ($\bar{X} = 5.4 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) y febrero ($\bar{X} = 5.0 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$), aunque las diferencias no fueron significativas ($F_{3,251}=0.29$, $p=0.82$).

La densidad ictioplanctónica promedio registró una diferencia significativa ($F_{3,251}=4.59$, $p=0.003$) entre los periodos de muestreo. Los valores más altos se observaron en los meses de mayo ($\bar{X} = 200.1 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$) y febrero ($\bar{X} = 126.3 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$) y los más bajos durante agosto ($\bar{X} = 117.8 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$) y noviembre ($\bar{X} = 76.5 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$).

Campaña de primavera (mayo, 1994)

La biomasa zooplanctónica presentó un patrón de distribución vertical similar en toda el área de estudio con la biomasa mayor ($>6 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) en los niveles superficiales. Los valores promedio de biomasa entre la superficie y los 18 m de profundidad (niveles 1, 2 y 3) fueron de $\bar{X} = 6.3$, $\bar{X} = 6.7$ y $\bar{X} = 6.6 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ respectivamente y de $\bar{X} = 3.3$ y $\bar{X} = 3.7 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ en los niveles 4 y 5 (Tabla 2), lo que evidenció una diferencia significativa ($F_{4,65}=3.54$, $p=0.01$) que de acuerdo con la prueba de Neuman-Keuls se denotó entre los niveles superficiales (1, 2 y 3) y los profundos (4 y 5).

La biomasa mayor se presentó en los transectos I y III ubicados frente a las lagunas El Carmen y Machona y frente a Boca del Carmen sobre plataforma media con valores entre 0.8 y 35.7 $\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$. Los transectos frente al sistema Grijalva-

Usumacinta y Boca de Puerto Real (II y IV) registraron biomasa alta en las estaciones costeras (10-20 g 100 m⁻³; Fig. 26).

Tabla 2.- Valores promedio \pm desviación estándar de la biomasa zooplanctónica (g 100 m⁻³) por nivel de profundidad en las cuatro épocas de muestreo.

| Época | Nivel 1 (0-6 m) | Nivel 2 (6-12 m) | Nivel 3 (12-18 m) | Nivel 4 (45-55 m) | Nivel 5 (95-105 m) | Prom. por Campaña |
|-----------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| Mayo (Primavera) | 6.3 \pm 5.5 (n=22) | 6.7 \pm 7.6 (n=21) | 6.6 \pm 5.1 (n=13) | 3.3 \pm 4.2 (n=7) | 3.7 \pm 3.4 (n=7) | 5.8 \pm 1.67 (n=70) |
| Agosto (Verano) | 6.3 \pm 3.7 (n=20) | 8.3 \pm 6.5 (n=15) | 6.6 \pm 4.2 (n=8) | 4.1 \pm 2.3 (n=7) | 1.5 \pm 0.8 (n=7) | 5.9 \pm 2.62 (n=57) |
| Noviembre (Otoño) | 6.2 \pm 7.0 (n=21) | 7.3 \pm 9.8 (n=18) | 4.0 \pm 4.5 (n=10) | 2.7 \pm 2.1 (n=6) | 1.7 \pm 0.7 (n=5) | 5.4 \pm 2.34 (n=60) |
| Febrero (Invierno) | 3.5 \pm 3.0 (n=22) | 7.2 \pm 6.4 (n=18) | 6.9 \pm 5.0 (n=12) | 4.2 \pm 2.1 (n=8) | 1.8 \pm 1.1 (n=7) | 5.0 \pm 2.30 (n=67) |
| Prom. por nivel | 5.5 \pm 1.38 (n=85) | 7.3 \pm 0.67 (n=72) | 6.0 \pm 1.36 (n=43) | 3.6 \pm 0.71 (n=28) | 2.1 \pm 1.02 (n=26) | |

La densidad ictioplanctónica durante mayo mostró diferencias significativas ($F_{4,65}=10.15$, $p=0.02 \times 10^{-4}$) entre los niveles de muestreo. El patrón de distribución vertical fue similar a la biomasa con la concentración mayor de organismos (> 215 ind. 100 m⁻³) entre la superficie y los 18 m y la menor entre los 45 y 105 m (< 36 ind. 100 m⁻³; Fig. 27, Tabla 3).

En el transecto I, localizado frente a las Lagunas El Carmen y Machona, se observaron densidades ictioplanctónicas altas (>100 ind. 100 m⁻³) en las estaciones superficiales, desde la zona costera hasta el borde de la plataforma. Los transectos III y IV registraron densidades altas en las estaciones costeras y sobre la plataforma media, las cuales oscilaron entre 83.5 y 878.5 ind. 100 m⁻³ observándose una disminución de la densidad hacia las estaciones del borde de la plataforma continental.

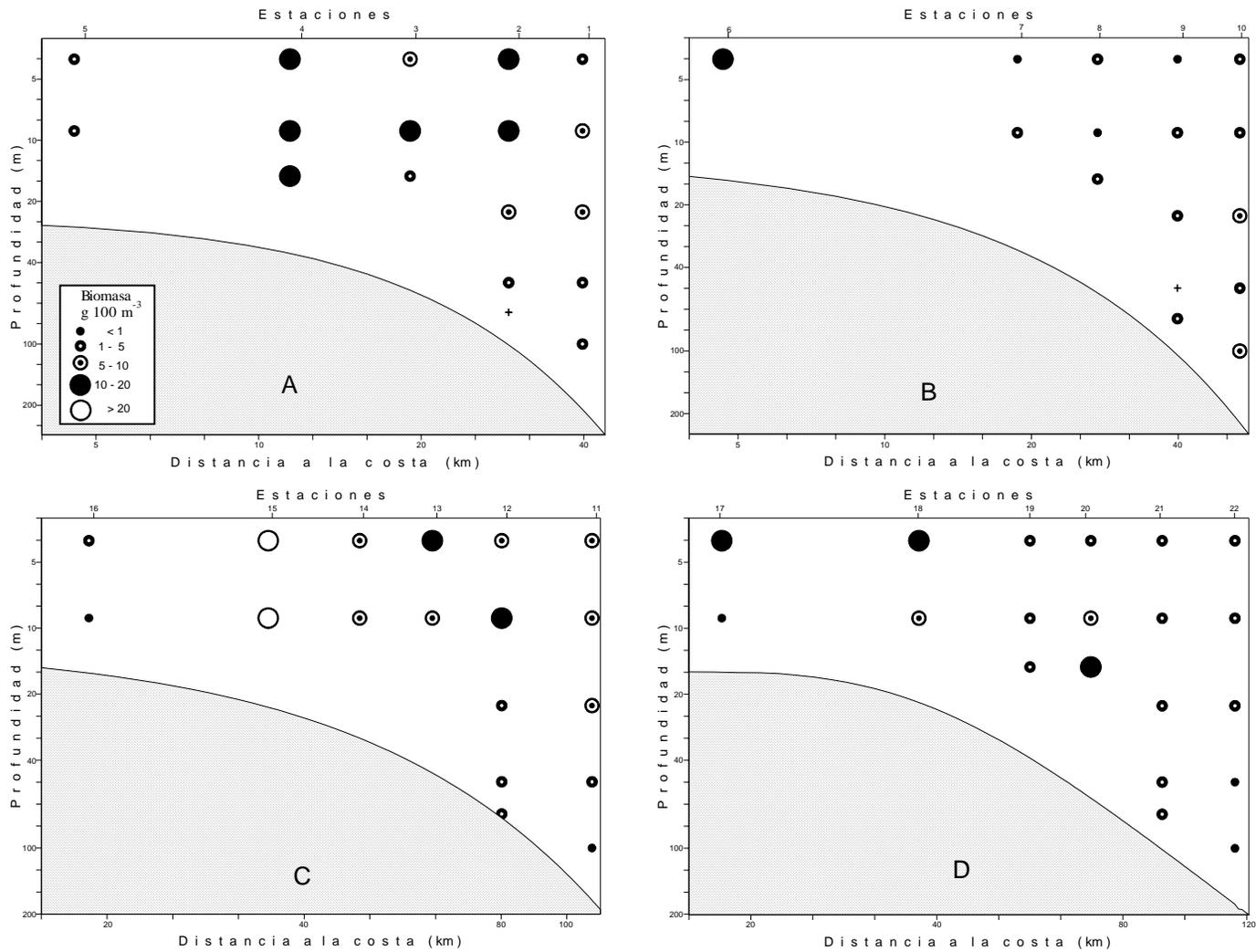


Fig. 26.- Perfiles verticales de la biomasa zooplanctónica en peso h medo ($\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

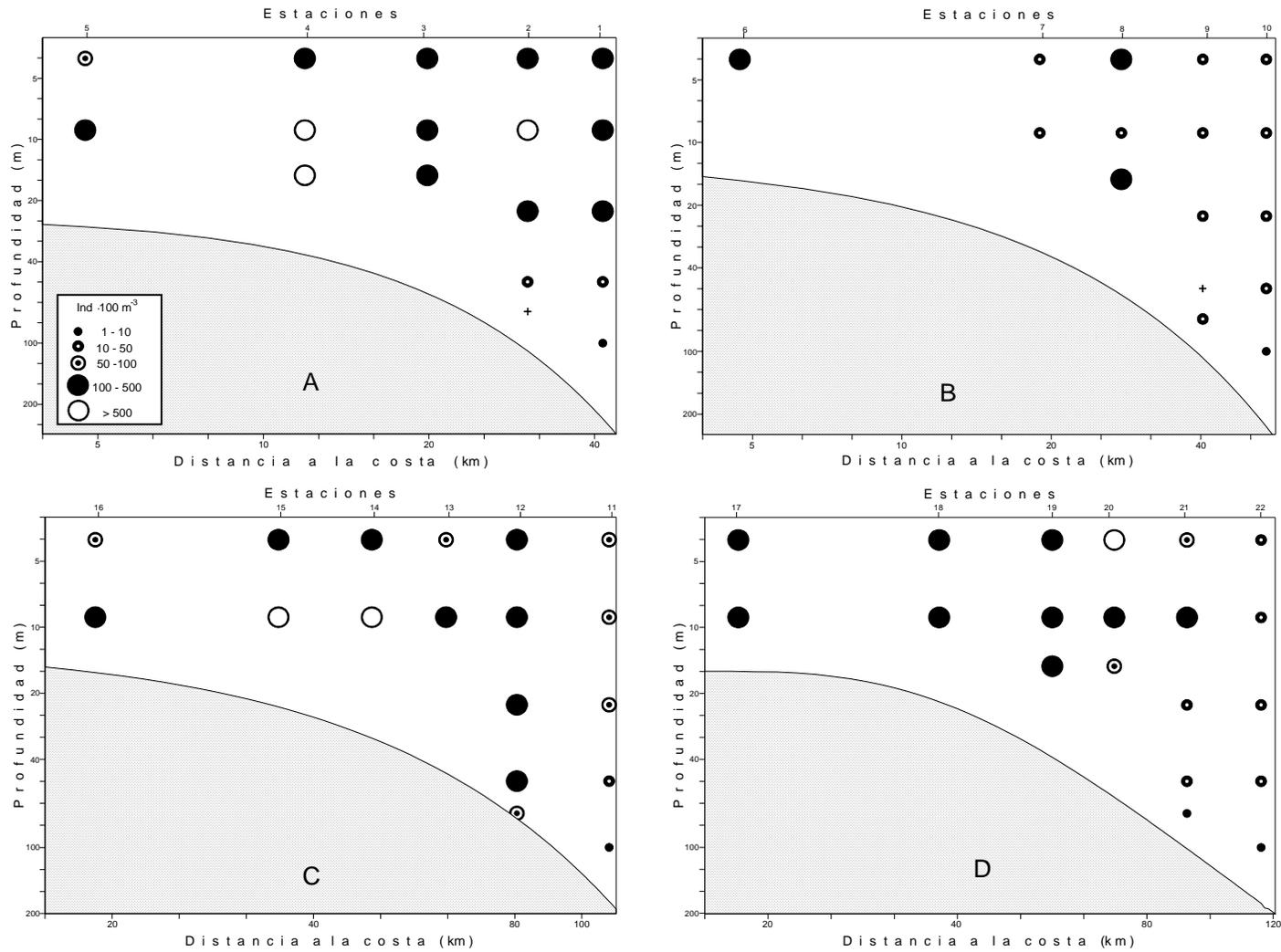


Fig. 27.- Perfiles verticales de la densidad ictiopláctónica (ind. 100 m⁻³) durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

Tabla 3.- Valores promedio \pm desviación estándar de la densidad ictioplanctónica (ind. 100 m⁻³) por nivel de profundidad en las cuatro épocas de muestreo.

| Época | Nivel 1 (0-6 m) | Nivel 2 (6-12 m) | Nivel 3 (12-18 m) | Nivel 4 (45-55 m) | Nivel 5 (95-105 m) | Prom. por Campaña |
|-----------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------------|
| Mayo (Primavera) | 215.3 \pm 209.8 (n=22) | 243.6 \pm 251.4 (n=21) | 289.5 \pm 454.3 (n=13) | 35.8 \pm 35.0 (n=7) | 20.3 \pm 33.8 (n=7) | 200.1 \pm 124.25 (n=70) |
| Agosto (Verano) | 133.5 \pm 160.8 (n=20) | 205.1 \pm 282.2 (n=15) | 84.5 \pm 67.3 (n=8) | 34.4 \pm 17.0 (n=7) | 9.6 \pm 8.4 (n=7) | 117.8 \pm 78.53 (n=56) |
| Noviembre (Otoño) | 72.7 \pm 106.0 (n=21) | 94.2 \pm 121.8 (n=18) | 75.9 \pm 78.9 (n=10) | 43.3 \pm 23.6 (n=6) | 70.4 \pm 109.1 (n=5) | 76.5 \pm 18.25 (n=60) |
| Febrero (Invierno) | 104.5 \pm 193.0 (n=22) | 157.2 \pm 179.7 (n=18) | 145.5 \pm 124.0 (n=12) | 162.1 \pm 178.8 (n=8) | 42.0 \pm 56.0 (n=7) | 126.3 \pm 50.26 (n=67) |
| Prom. por nivel | 132.1 \pm 61.14 (n=85) | 176.6 \pm 64.44 (n=72) | 161.5 \pm 98.75 (n=43) | 73.1 \pm 62.26 (n=28) | 32.9 \pm 26.85 (n=26) | |

Durante ésta campaña las familias que contribuyeron con el mayor porcentaje de la densidad (90%) fueron: Carangidae (21.8%), Gobiidae (18.7%), Engraulidae (15%), Gerreidae (10.7%), Mullidae (7%), Scombridae ((5.1%), Clupeidae (3.4%), Paralichtidae (3.2%), Serranidae (2.3%), Myctophidae (2.1%) y Polynemidae (18.7%).

Campaña de verano (agosto, 1994)

En éste periodo, el patrón de distribución vertical de la biomasa zooplanctónica fue similar al de mayo, con la biomasa mayor en los niveles 1 (\bar{X} = 6.3 g 100 m⁻³), 2 (\bar{X} = 8.3 g 100 m⁻³) y 3 (6.6 g 100 m⁻³) y la menor en los niveles 4 (\bar{X} = 4.1 g 100 m⁻³) y 5 (\bar{X} = 1.5 g 100 m⁻³, Fig. 28, tabla 2). La prueba de Newman-Keuls mostró que las diferencias fueron significativas entre los niveles 1, 2, 3 y 4 con respecto al nivel 5.

Los valores más elevados (>10 g 100 m⁻³) se observaron en estaciones ubicadas sobre la plataforma media. La biomasa zooplanctónica decreció considerablemente (<5 g 100 m⁻³) en las estaciones del borde continental.

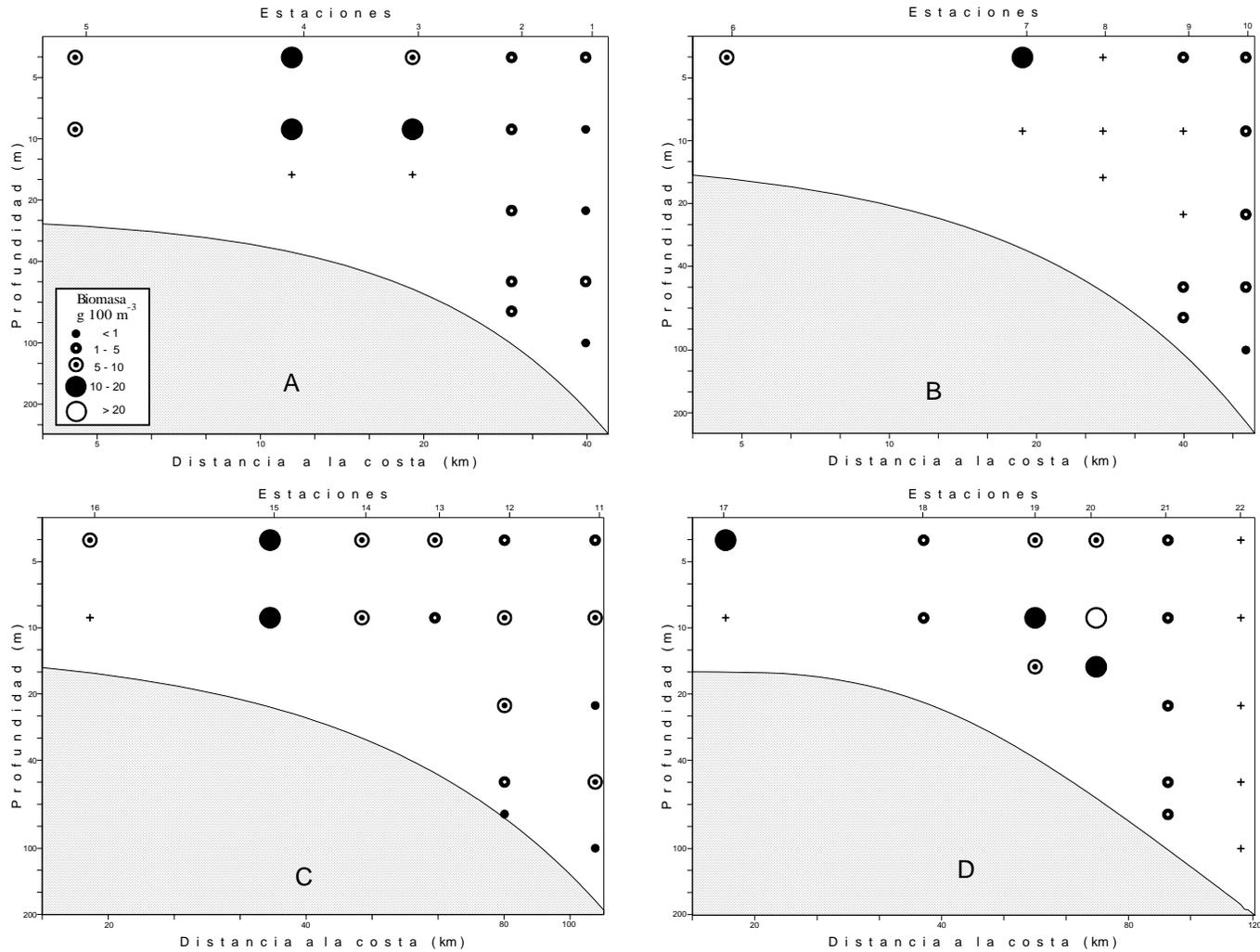


Fig. 28.- Perfiles verticales de la biomasa zoopláctónica en peso promedio ($g\ 100\ m^{-3}$) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

La distribución vertical de la densidad ictioplanctónica registró los valores promedio más elevados en los niveles superficiales ($\bar{X} = 133.5$ ind. 100 m^{-3} , $\bar{X} = 205.1$ ind. 100 m^{-3} y $\bar{X} = 84.5$ ind. 100 m^{-3}). Este patrón se observó frente a Boca del Carmen y Boca de Puerto Real (transectos III y IV) y en la estación 2 del transecto I. El transecto II localizado frente al sistema Grijalva-Usumacinta presentó valores menores a 80 ind. 100 m^{-3} en toda la columna de agua (Fig. 29; Tabla 3).

Las diferencias de densidad entre los niveles fueron significativas ($F_{4,53}=5.27$, $p=0.001$) y de acuerdo con la prueba de comparaciones múltiples estas diferencias se dieron entre los niveles 1, 2, 3 y 4 con respecto al 5.

Las familias que aportaron el mayor porcentaje de densidad fueron: Carangidae (37.6%), Gobiidae (12.1%), Gerreidae (11%), Scombridae (8%), Paralichthidae (5.7%), Clupeidae (5.7%), Engraulidae (4%), Sphyraenidae (2.6%), Sciaenidae (1.9%) y Serranidae (1.5%).

Campaña de otoño (noviembre, 1994)

En ésta época, la biomasa zooplanctónica presentó un patrón de distribución vertical homogéneo en los transectos I, II y III con valores menores a $10\text{ g }100\text{ m}^{-3}$. El transecto IV, ubicado frente a Boca de Puerto Real registró los valores más altos (10.6 a $40.9\text{ g }100\text{ m}^{-3}$) en la zona costera y en estaciones de plataforma media (Fig. 30).

El ANOVA mostró diferencias no significativas de la densidad entre los diferentes niveles de muestreo ($F_{4,55}=1.49$, $p=0.21$).

Durante éste periodo, las mayores densidades ictioplanctónicas (>100 ind. 100 m^{-3}) se observaron en estaciones del borde de la plataforma frente a las lagunas El Carmen y Machona (de superficie a 18 m de profundidad) y al sistema Grijalva-Usumacinta en donde se registró una densidad de 264.4 ind. 100 m^{-3} en el nivel 5 (100 m), así como en los niveles superficiales de las estaciones costeras y de plataforma media frente a Boca de Puerto Real (Fig. 31).

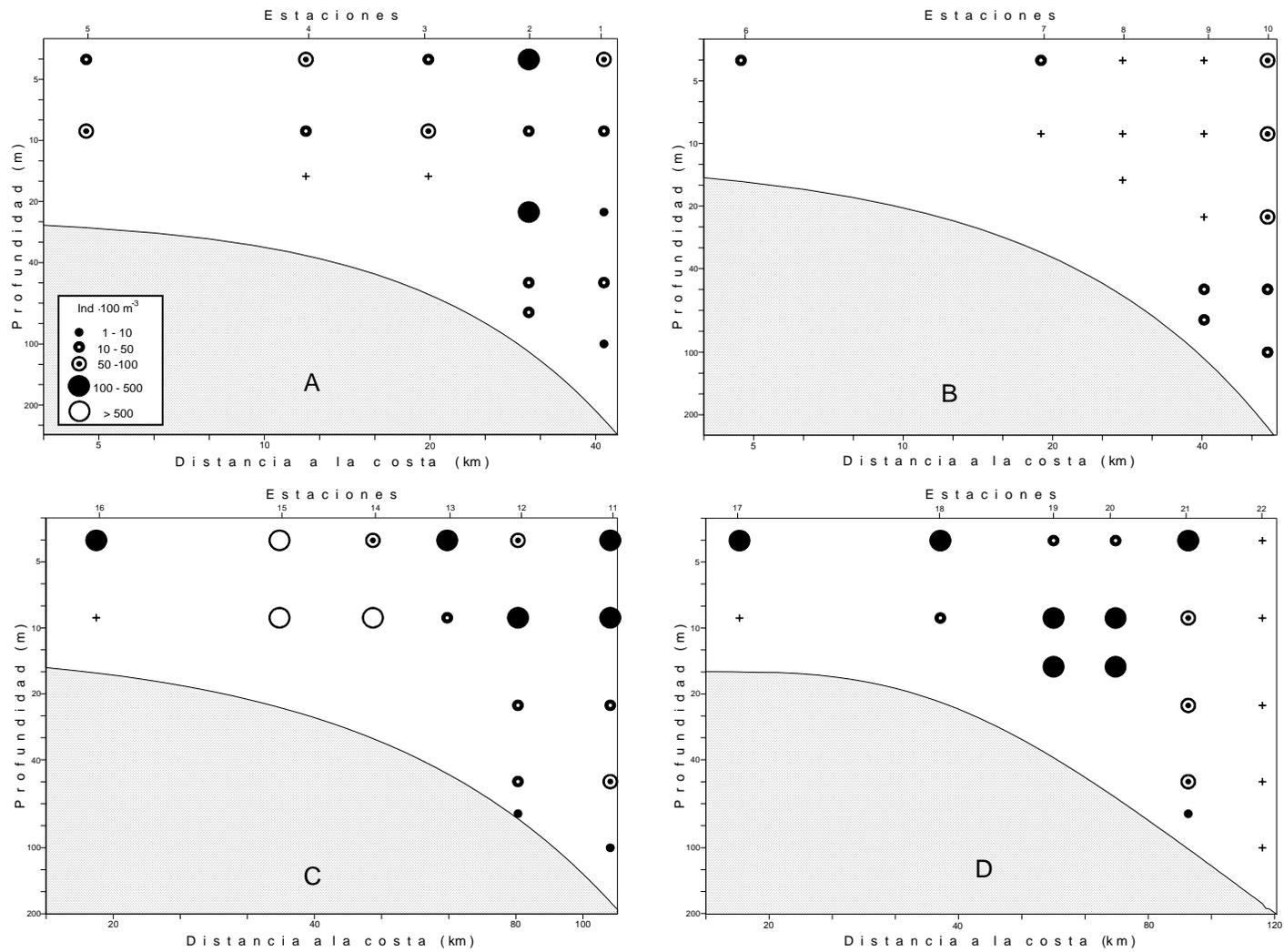


Fig. 29.- Perfiles verticales de la densidad ictioplanktonica (ind. 100 m⁻³) durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

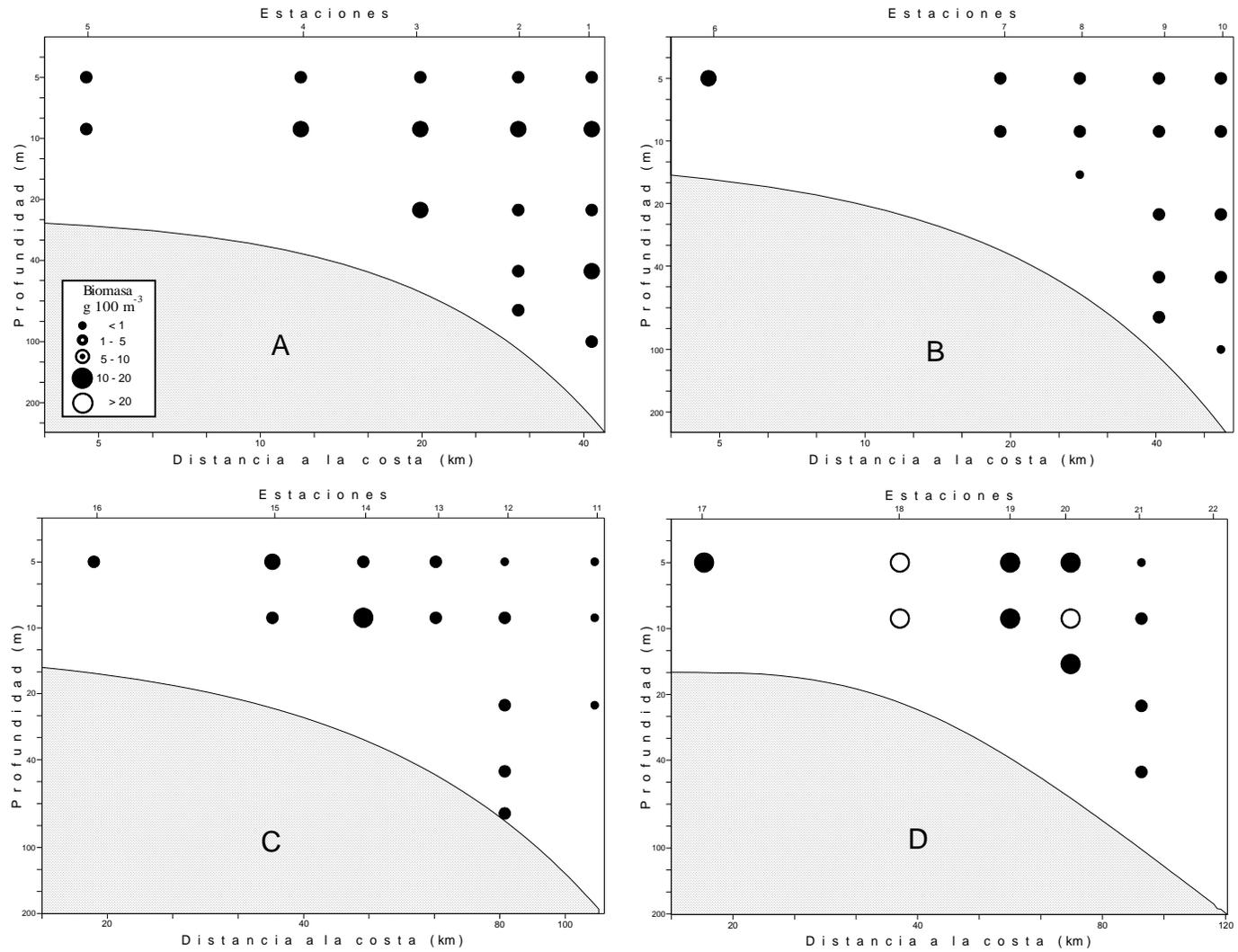


Fig. 30.- Perfiles verticales de la biomasa zooplanctónica en peso promedio ($g\ 100\ m^{-3}$) durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

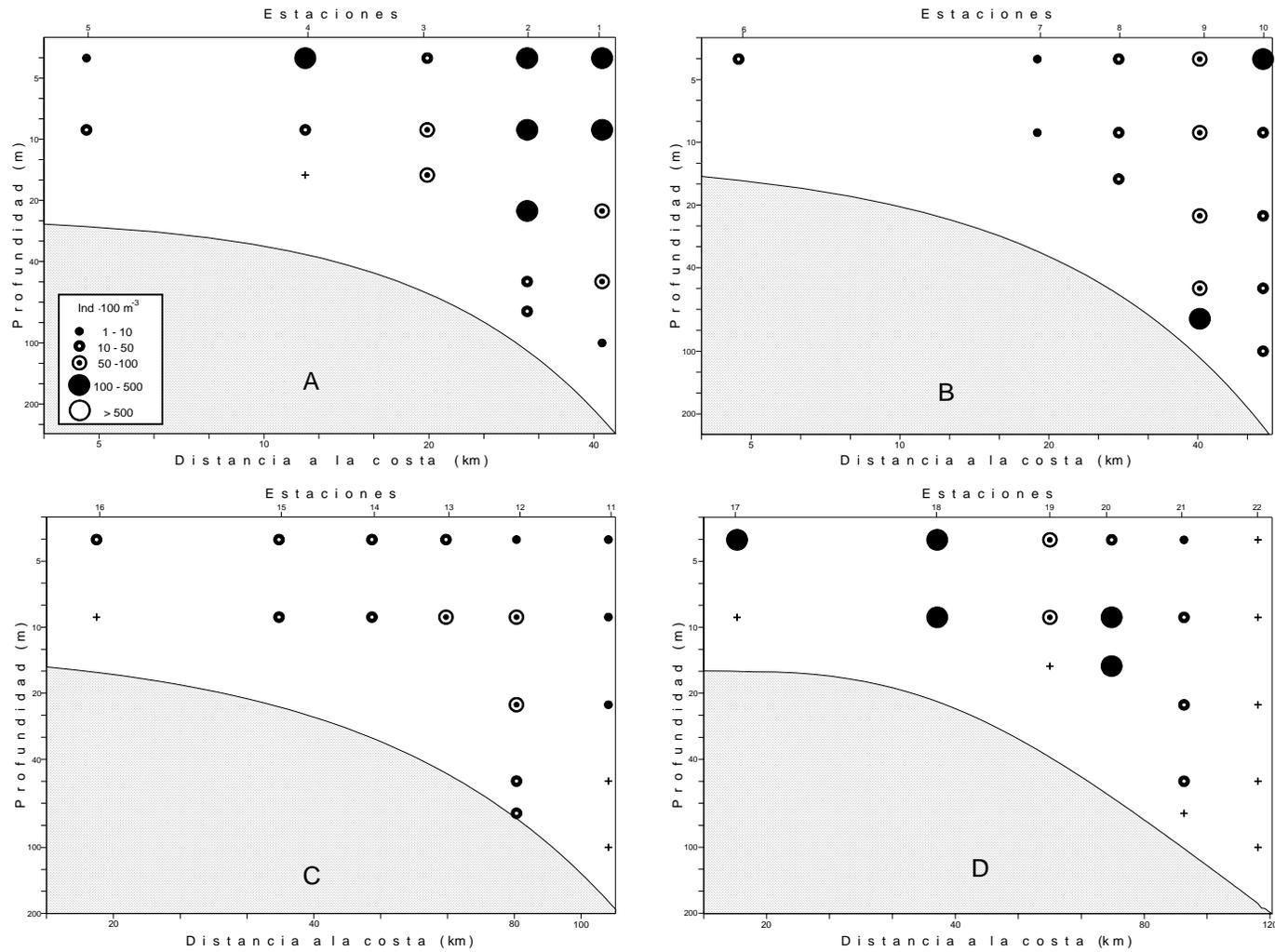


Fig. 31.- Perfiles verticales de la densidad ictiopláctónica (ind. 100 m^{-3}) durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

Las densidades promedio para los cinco niveles de muestreo oscilaron entre $\bar{X} = 43.3$ ind. 100 m^{-3} y $\bar{X} = 94.2$ ind. 100 m^{-3} (Tabla 3), lo que evidenció una diferencia no significativa ($F_{4,55}=0.30$, $p=0.87$).

El mayor porcentaje de densidad ictioplanctónica lo presentaron las familias Gobiidae (43.3%), Gerreidae (9.8%), Engraulidae (8.7%), Sciaenidae (6.4%), Carangidae (5.4%), Bregmacerotidae (4%), Lutjanidae (2.7%), Scombridae (2.6%) y Bothidae (2.4%).

Campaña de invierno (febrero, 1995)

La distribución vertical de la biomasa zooplanctónica fue homogénea en toda la columna de agua lo que se confirmó con el análisis de varianza al mostrar que no existen diferencias significativas entre los cinco niveles de muestreo ($F_{4,62}=2.4$, $p=0.6$).

La mayor concentración de organismos se observó frente a la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta con valores entre 12.9 y 23.7 g 100 m^{-3} . Es importante destacar que en ésta época se registraron altos valores de biomasa en el nivel 4 (>10 g 100 m^{-3} ; Fig. 32).

La densidad ictioplanctónica registró un patrón de distribución vertical distinto al de los meses anteriores con altas densidades (> 100 ind. 100 m^{-3}) desde la superficie a los 100 m de profundidad lo que indicó una diferencia no significativa entre los niveles ($F_{4,62}=1.4$, $p=0.2$). Este patrón, se observó principalmente frente a las lagunas El Carmen y Machona y al sistema Grijalva-Usumacinta (Fig. 33). El valor promedio más alto se registró en el nivel 4 ($\bar{X} = 162.1$ ind. 100 m^{-3} ; Tabla 3).

Las familias que contribuyeron con la densidad más alta fueron: Gobiidae (33.8%), Engraulidae (25.3%), Bregmacerotidae (15.1%), Carangidae (4.4%), Paralichthidae (3.6%) y Sciaenidae (2.12%).

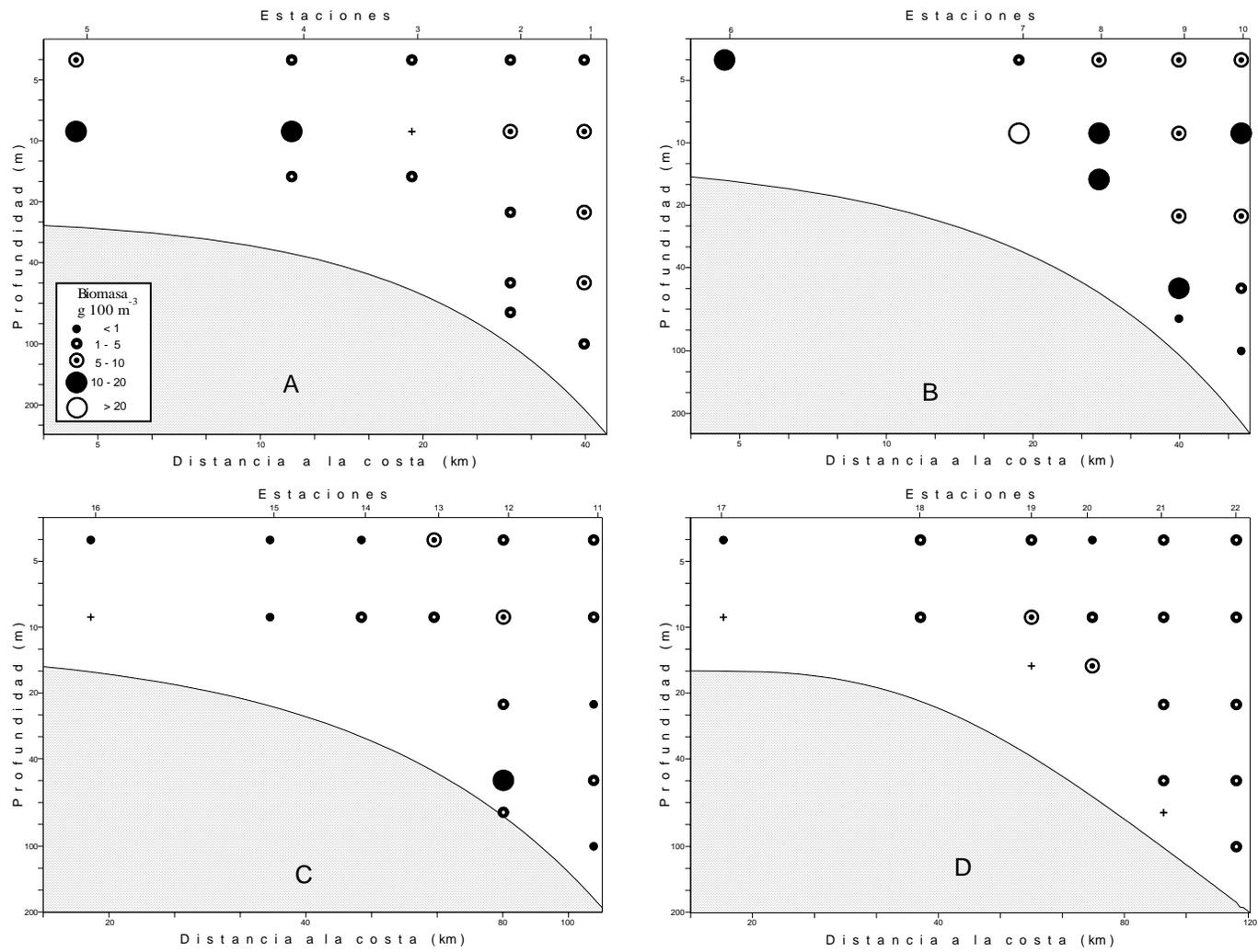


Fig. 32.- Perfiles verticales de la biomasa zooplanctónica en peso promedio ($g\ 100\ m^{-3}$) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

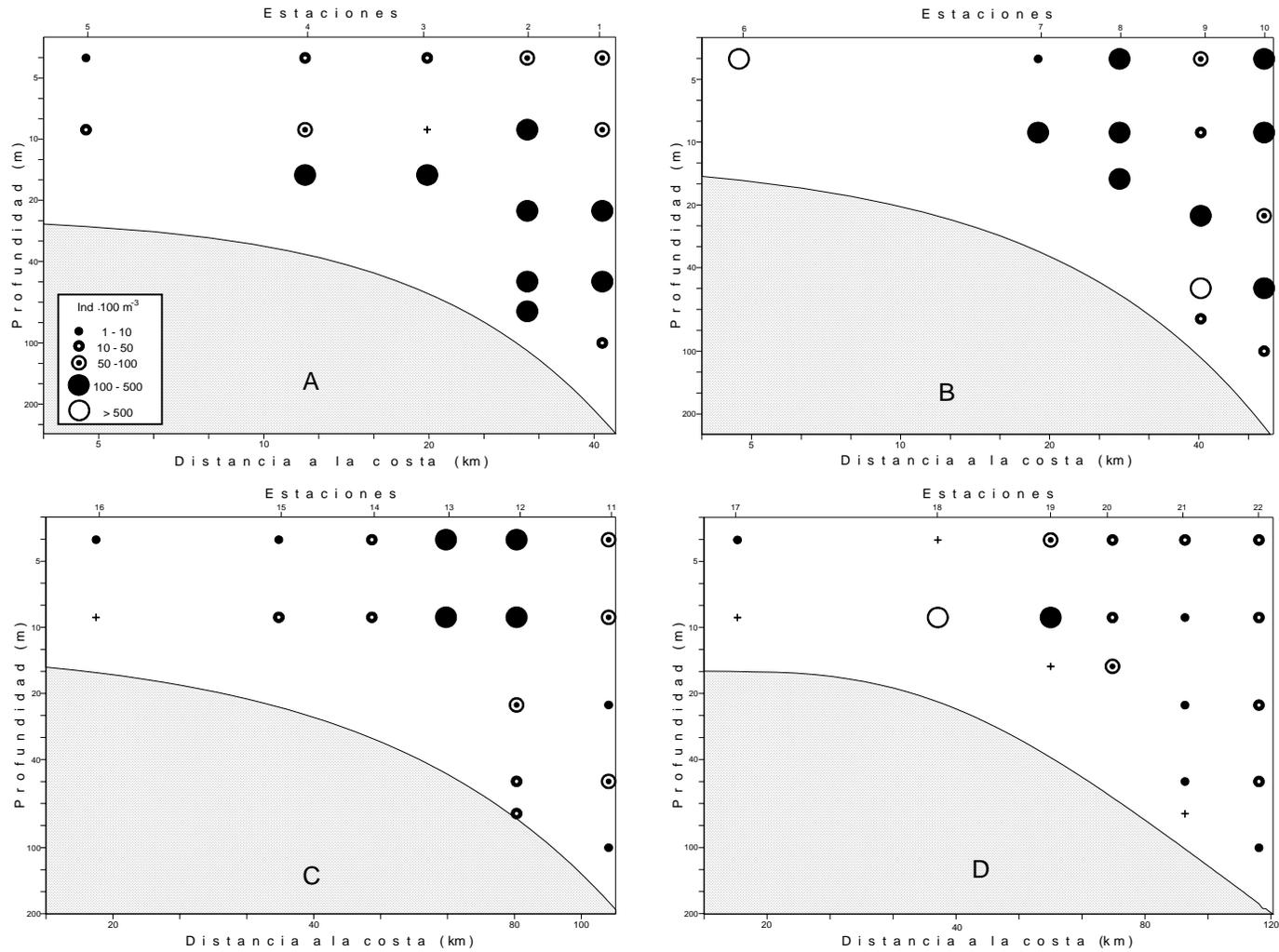


Fig. 33.- Perfiles verticales de la densidad ictioplanctónica (ind. 100 m⁻³) durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV).

De manera general, se pudo observar una diferencia significativa ($F_{4,15}=14.77$, $p=0.04 \times 10^{-3}$) entre los niveles, los valores promedio más altos de biomasa zooplanctónica se registraron en el nivel 2 ($\bar{X} = 7.3 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$), seguido de los niveles 3 ($\bar{X} = 6.0 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) y 1 respectivamente ($\bar{X} = 5.5 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$). Los valores más bajos de biomasa se localizaron en los niveles más profundos (Tabla 2).

Al igual que la biomasa zooplanctónica, la mayor densidad promedio de larvas se observó en el nivel 2 ($\bar{X} = 176.6 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$) y la menor en el nivel 5 ($\bar{X} = 32.9 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$; Tabla 3).

RELACIÓN ENTRE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA Y LA DENSIDAD ICTIOPLANCTÓNICA

Los resultados obtenidos mediante el análisis de correlación en cada época de muestreo mostraron de manera general, una correlación positiva y significativa entre la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica: mayo: $r^2= 0.41$ ($p<0.05$), agosto: $r^2= 0.58$ ($p<0.05$), noviembre: $r^2= 0.46$ ($p<0.05$) y febrero: $r^2= 0.52$ ($p<0.05$; Fig. 34).

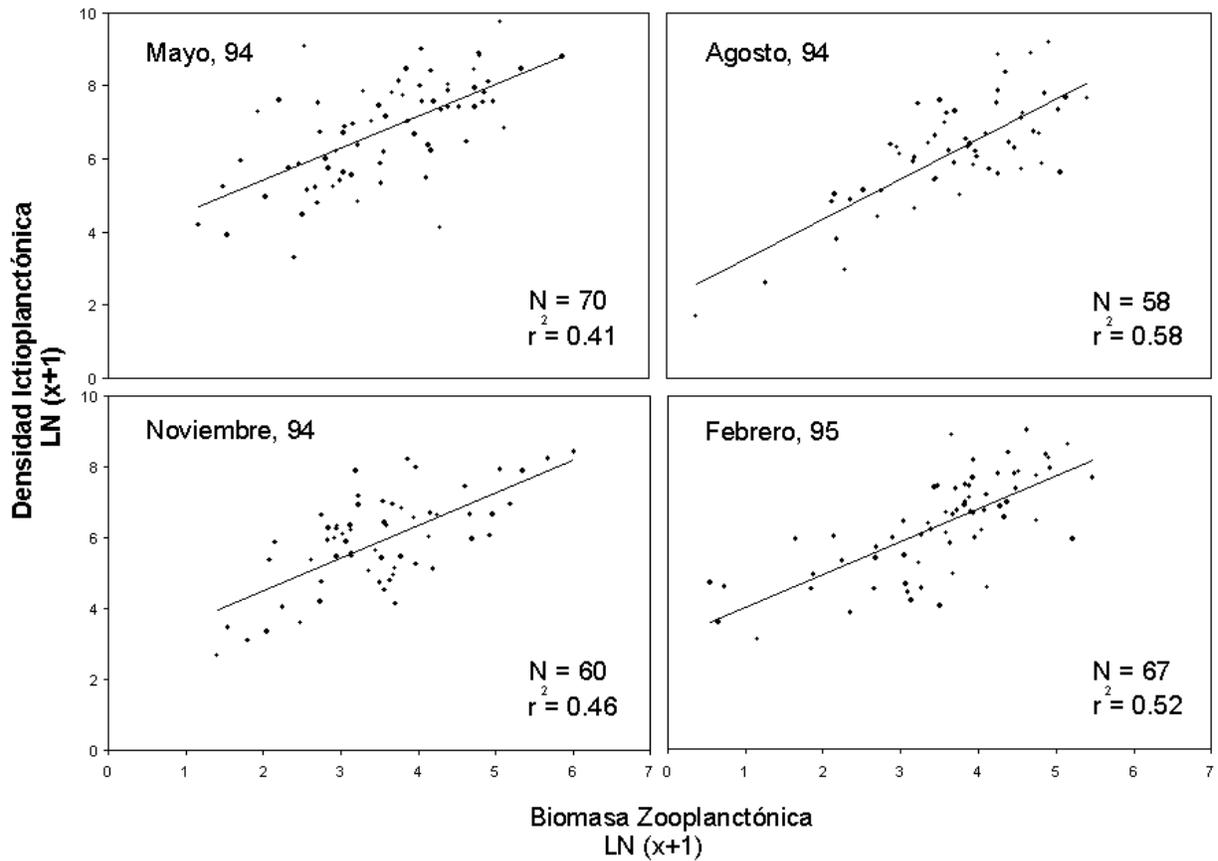


Fig. 34.- Relación entre la densidad ictioplanctónica (ind. 100 m⁻³) y la biomasa zooplanctónica en peso húmedo (g 100 m⁻³) durante un ciclo anual en el sur del Golfo de México.

CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES ICTIOPLANCTÓNICAS

El análisis de Bray-Curtis definió cinco grupos de estaciones que permitieron caracterizar a las comunidades ictioplanctónicas durante un ciclo anual: Comunidad Costera (CC), Comunidad Oceánica (CO), Comunidad Nerítica Interna (CNI), Comunidad Nerítica Externa (CNE) y un Grupo de Transición (GT). El nombre asignado a estas comunidades corresponde a su ubicación con respecto a la distancia de la línea de costa para cada una de las épocas de muestreo (Figs. 35 a 38).

Comunidad Costera (CC)

La CC estuvo caracterizada por el carángido *Chloroscombrus chrysurus* y los sciánidos *Cynoscion arenarius*, *Menticirrhus* spp., *Micropogonias* spp. y *Stellifer lanceolatus*, taxa que registraron la abundancia mayor así como valores altos del IVI (Tabla 4), lo que los colocó como los componentes más importantes de esta comunidad. Otros taxa como *Caranx crysos*, *Syacium* spp., *Syacium gunteri* y *Lutjanus* spp. también fueron frecuentes pero presentaron abundancia menor.

La Comunidad Costera se ubicó en las estaciones con profundidades menores a 30 m durante la primavera. En verano y otoño el área que ocupó esta misma comunidad se extendió a estaciones de la plataforma media principalmente frente al sistema Grijalva-Usumacinta y Boca del Carmen debido a la fuerte penetración de aguas continentales sobre la plataforma. El límite de la extensión a través de la plataforma coincidió con la ubicación de los frentes halinos durante estos dos periodos. Durante febrero esta comunidad no fue detectada (Figs. 39 a 42).

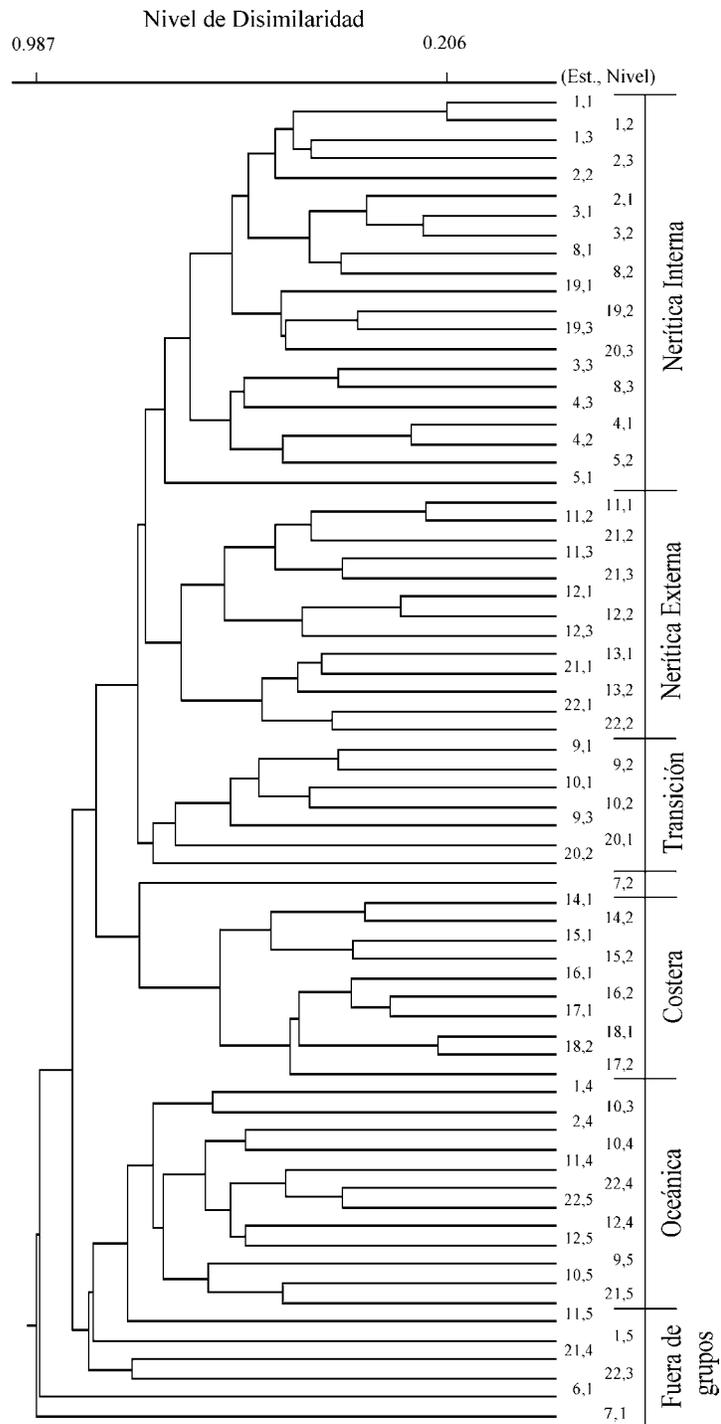


Fig. 35.- Dendrograma de afinidad entre estaciones, basado en el Índice de Bray-Curtis durante mayo de 1994 (primavera).

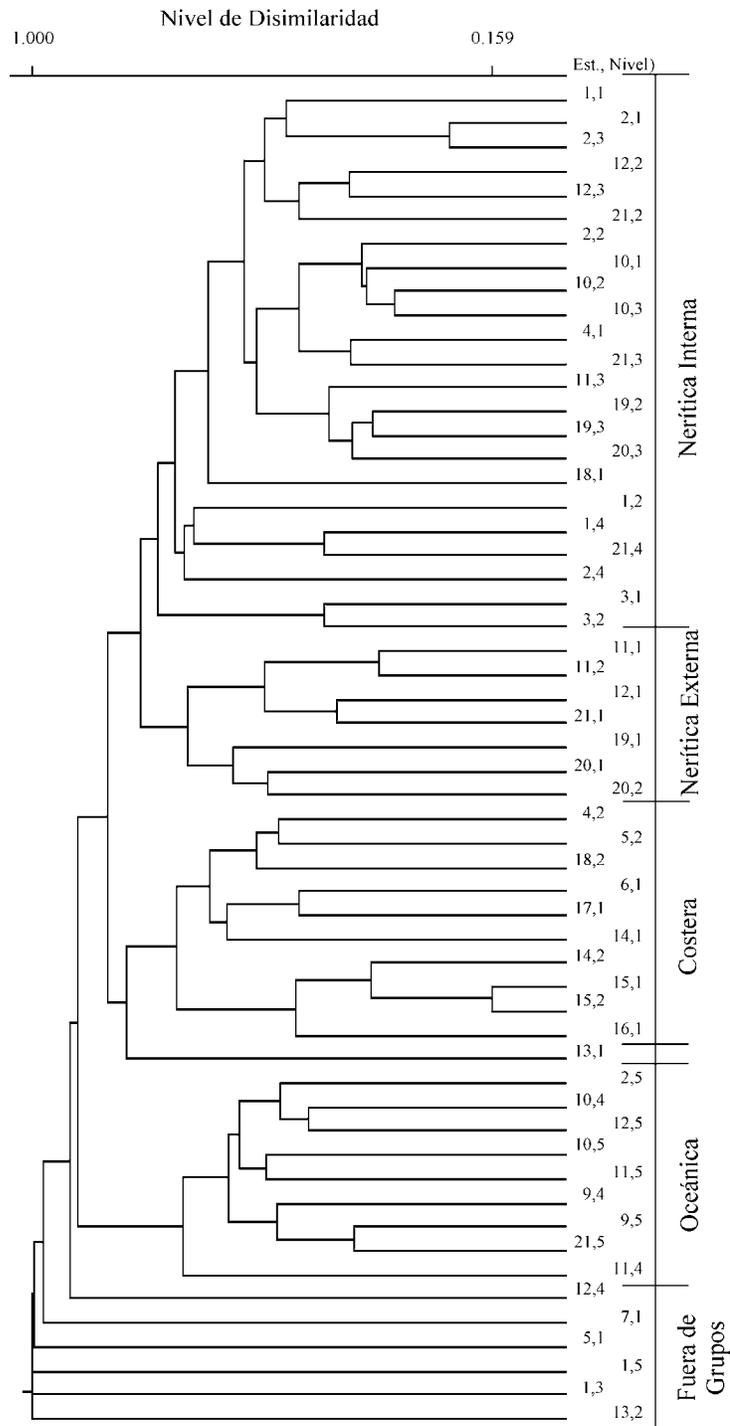


Fig. 36.- Dendrograma de afinidad entre estaciones, basado en el Índice de Bray-Curtis durante agosto de 1994 (verano).

Tabla 4.- Especies dominantes de la Comunidad Costera de acuerdo al Índice del Valor de Importancia (IVI>5%) en tres meses de muestreo.

| TAXA | HABITAT DE ADULTOS | INDICE DEL VALOR DE IMPORTANCIA | | |
|---------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|--------|-----------|
| | | Mayo | Agosto | Noviembre |
| <i>Cynoscion arenarius</i> | Demersal Costero | 16.09 | 11.91 | 15.39 |
| <i>Menticirrhus</i> spp. | Demersal Costero | 10.83 | 14.24 | |
| <i>Micropogonias</i> spp. | Demersal Costero | | | 43.84 |
| <i>Stellifer lanceolatus</i> | Demersal Costero | | | 34.29 |
| <i>Chloroscombrus chrysurus</i> | Nerítico Pelágico Costero | 38.89 | 34.50 | 26.98 |
| <i>Lutjanus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | 10.74 | 5.58 | |
| <i>Syacium</i> spp. | Demersal Plataforma Media | 10.13 | | |
| <i>Serranus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | 8.40 | | |
| <i>Syacium gunteri</i> | Demersal Plataforma Media | | 12.20 | |
| <i>Lutjanus campechanus</i> | Demersal Plataforma Media | | 8.86 | |
| <i>Caranx crysos</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 10.44 | 9.63 | |
| <i>Selene setapinnis</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 7.00 | | 7.32 |
| <i>Scomberomorus cavalla</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 9.14 | |
| <i>Selar crumenophthalmus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 8.21 | 12.32 |
| <i>Euthynnus alletteratus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 6.53 | |
| <i>Scomberomorus maculatus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 5.30 | |

Nota: En febrero, la CC no fue detectada.

Esta comunidad se restringió a los dos primeros niveles de muestreo (hasta 12 m de profundidad), a excepción de otoño donde se observó adicionalmente en el nivel 3 (12 a 18 m) en una sola estación (Figs. 39-41).

El área ocupada por la CC presentó las fluctuaciones mayores de salinidad (35.5 a 37 ups) así como los valores promedio más altos de la biomasa zooplanctónica (9.05 a 11.39 g 100 m⁻³ y de la densidad ictioplanctónica (29.61 a 68.14 ind. 100 m⁻³; Tabla 5).

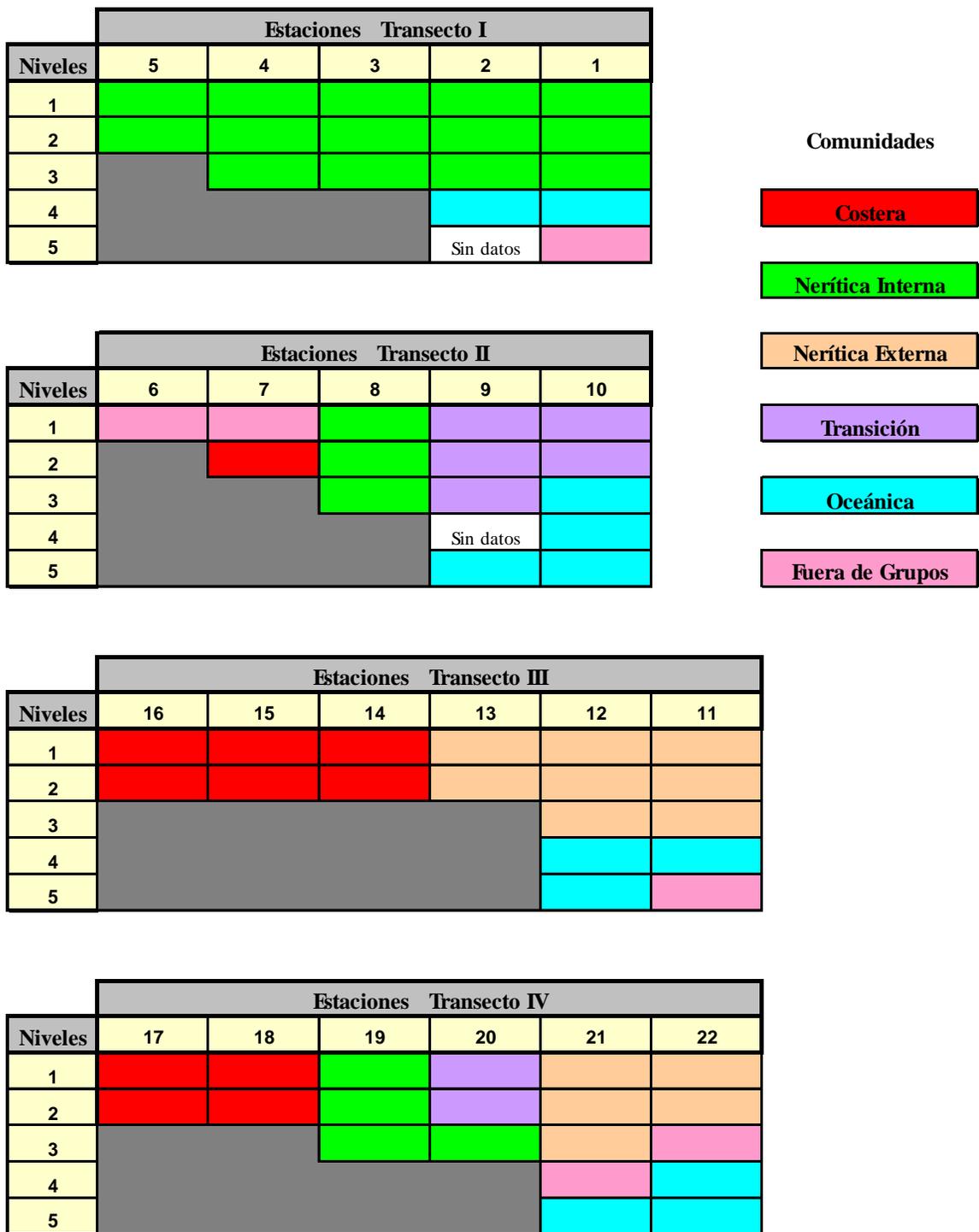


Fig. 39.- Representación esquemática de la distribución espacial de las comunidades ictioplanctónicas durante mayo de 1994 (primavera).

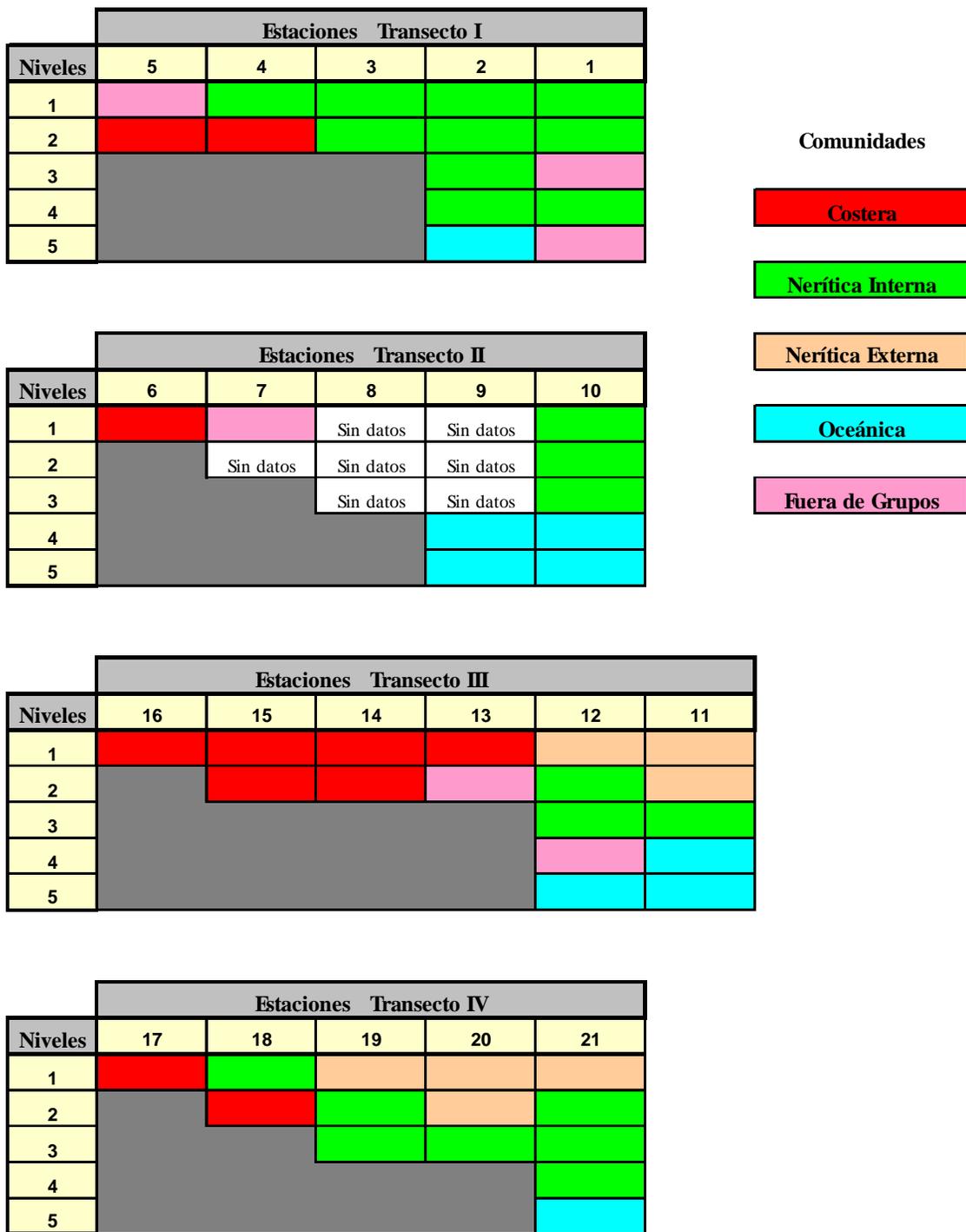


Fig. 40.- Representación esquemática de la distribución espacial de las comunidades ictioplanctónicas durante agosto de 1994 (verano).

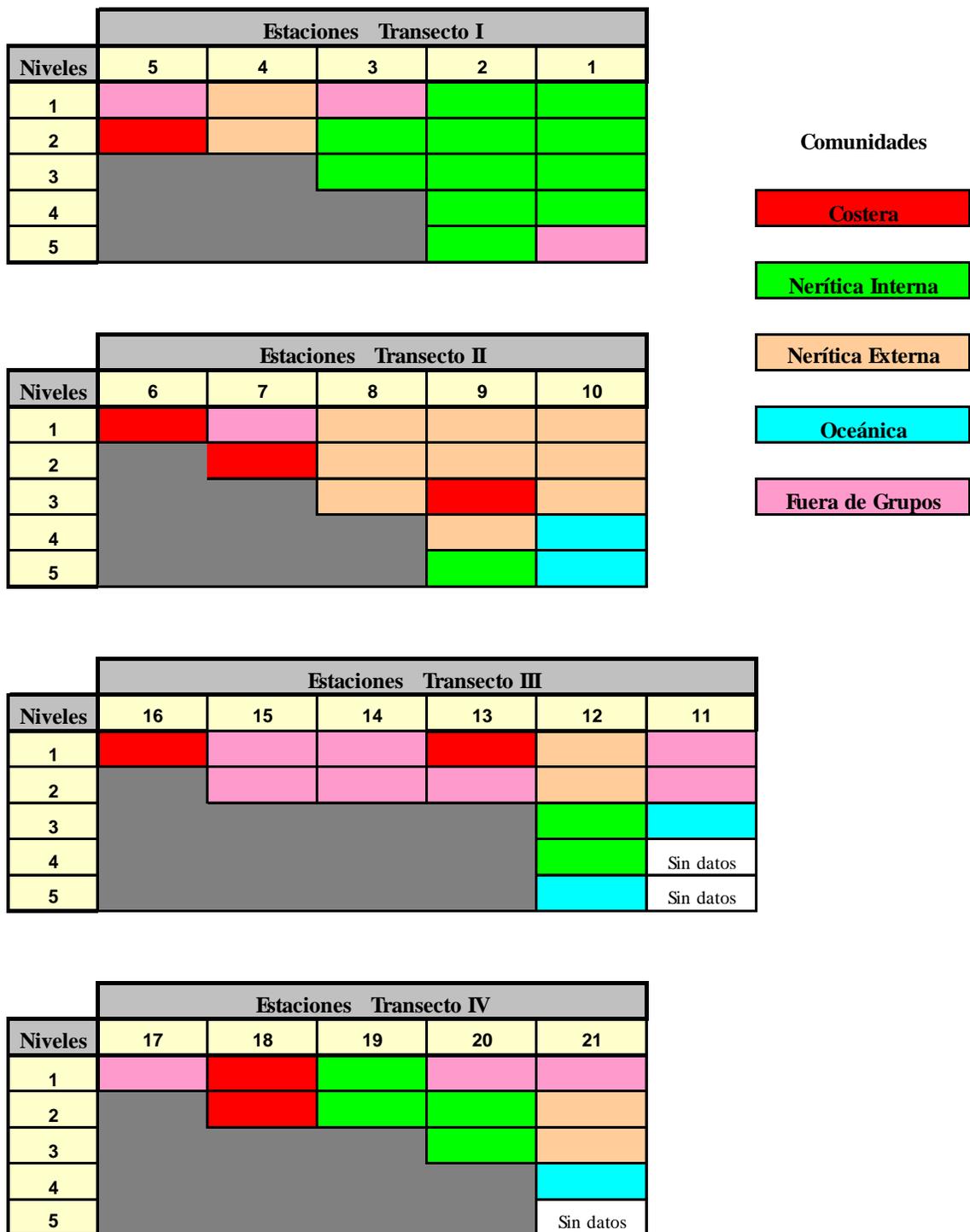


Fig. 41.- Representación esquemática de la distribución espacial de las comunidades ictioplanctónicas durante noviembre de 1994 (otoño).

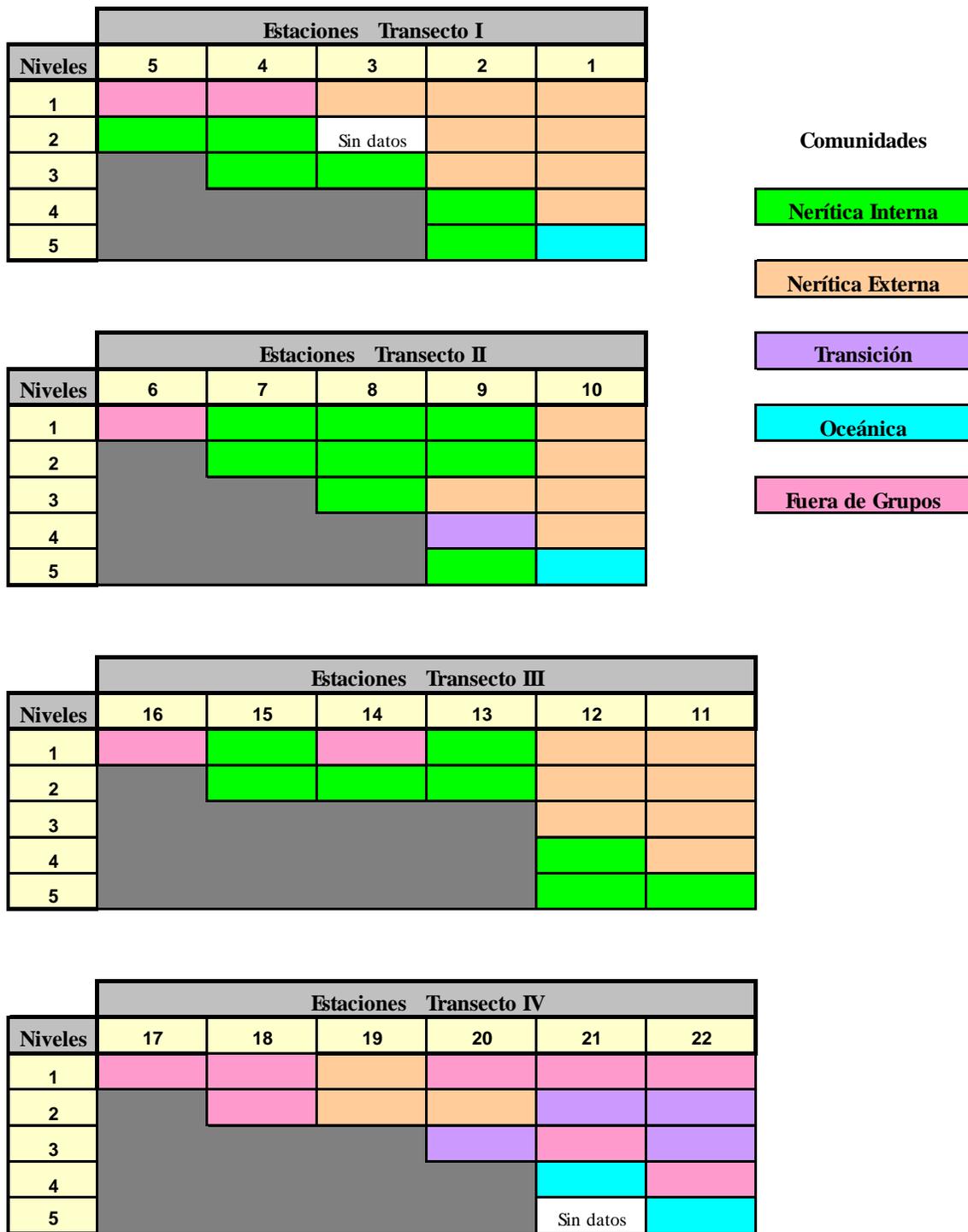


Fig. 42.- Representación esquemática de la distribución espacial de las comunidades ictioplanctónicas durante febrero de 1995 (invierno).

Tabla 5.- Valores promedio \pm desviación estándar de las variables físico – biológicas registrados en las comunidades durante los cuatro periodos de muestreo.

| Epoca | Comunidad | Temperatura (°C) | Salinidad (ups) | Gradiente vertical (ups m ⁻¹) (10 ⁻³) | Gradiente horizontal (ups km ⁻¹) (10 ⁻³) | Energía potencial (J m ⁻³) | Profundidad (m) | Biomasa Zooplanctónica (g 100 m ⁻³) |
|--------------------|---------------------|------------------|------------------|---|--|--|--------------------|---|
| Mayo (primavera) | Costera | 28.27 \pm 0.57 | 37.08 \pm 0.25 | 0.05 \pm 0.50 | -10.00 \pm 30.00 | 0.24 \pm 0.34 | 6.27 \pm 3.13 | 10.09 \pm 10.67 |
| | Nerítica Interna | 27.89 \pm 0.45 | 36.47 \pm 0.26 | 1.76 \pm 4.27 | 4.08 \pm 30.00 | 2.85 \pm 4.16 | 8.53 \pm 8.58 | 5.62 \pm 4.81 |
| | Nerítica Externa | 27.66 \pm 0.85 | 36.37 \pm 0.10 | -0.02 \pm 0.15 | -10.00 \pm 10.00 | 1.99 \pm 3.06 | 10.85 \pm 8.39 | 4.73 \pm 3.46 |
| | Transición Oceánica | 27.90 \pm 0.21 | 36.43 \pm 0.19 | 2.09 \pm 3.34 | -10.00 \pm 100.00 | 4.47 \pm 4.36 | 8.42 \pm 7.09 | 2.84 \pm 2.56 |
| Agosto (verano) | Costera | 28.7 \pm 0.29 | 36.03 \pm 1.25 | 60.00 \pm 160.00 | 10.00 \pm 50.00 | 2.00 \pm 2.55 | 5.72 \pm 3.13 | 9.05 \pm 3.87 |
| | Nerítica Interna | 28.19 \pm 1.86 | 36.03 \pm 0.59 | 50.00 \pm 60.00 | -3.70 \pm 22.30 | 23.80 \pm 39.43 | 119.04 \pm 73.59 | 1.70 \pm 1.52 |
| | Nerítica Externa | 28.95 \pm 0.26 | 36.25 \pm 0.24 | 20.00 \pm 10.00 | -6.60 \pm 14.00 | 3.28 \pm 1.61 | 98.42 \pm 60.50 | 0.47 \pm 0.29 |
| | Oceánica | 21.60 \pm 3.21 | 36.26 \pm 0.33 | 10.00 \pm 40.00 | -5.00 \pm 13.70 | 240.15 \pm 138.21 | 146.00 \pm 59.70 | 7.30 \pm 3.37 |
| Noviembre (otoño) | Costera | 27.65 \pm 0.27 | 35.53 \pm 0.96 | 158.70 \pm 293.20 | 90.30 \pm 127.30 | 4.92 \pm 7.33 | 7.75 \pm 6.84 | 11.39 \pm 15.01 |
| | Nerítica Interna | 26.53 \pm 2.24 | 36.00 \pm 0.33 | 162.60 \pm 289.40 | -13.00 \pm 41.60 | 46.57 \pm 83.45 | 28.83 \pm 30.30 | 6.66 \pm 5.52 |
| | Nerítica Externa | 27.68 \pm 0.50 | 35.82 \pm 0.39 | 90.30 \pm 195.60 | 8.10 \pm 101.80 | 6.69 \pm 12.52 | 12.53 \pm 12.71 | 2.56 \pm 1.38 |
| | Oceánica | 24.21 \pm 2.73 | 36.26 \pm 0.13 | 3.90 \pm 5.40 | -1.80 \pm 2.70 | 124.45 \pm 113.59 | 64.60 \pm 34.14 | 1.27 \pm 0.62 |
| Febrero (invierno) | Nerítica Interna | 23.23 \pm 2.29 | 36.22 \pm 0.59 | 14.10 \pm 21.30 | -6.40 \pm 30.40 | 28.81 \pm 62.67 | 29.81 \pm 36.33 | 6.89 \pm 6.25 |
| | Nerítica Externa | 24.36 \pm 0.07 | 36.43 \pm 0.13 | 1.10 \pm 2.70 | 2.00 \pm 23.30 | 1.60 \pm 3.95 | 16.77 \pm 15.59 | 5.13 \pm 2.72 |
| | Transición | 24.20 \pm 0.04 | 36.37 \pm 0.28 | 8.10 \pm 5.90 | -6.70 \pm 2.60 | 7.93 \pm 13.83 | 22.80 \pm 16.73 | 6.45 \pm 6.35 |
| | Oceánica | 20.96 \pm 2.73 | 36.36 \pm 0.04 | -0.10 \pm 5.10 | -0.90 \pm 8.40 | 90.92 \pm 71.02 | 80.00 \pm 27.38 | 1.70 \pm 0.58 |

Comunidad Oceánica (CO)

Las especies dominantes de la CO fueron principalmente *Bregmaceros atlanticus*, *Myctophum* spp., *Myctophum nitidulum*, *Hygophum macrochir*, *Benthoosema suborbitale*, así como otras que fueron extremadamente abundantes en otras comunidades como *Diaphus* spp., *Cyclothone* spp. y *Bregmaceros cantori* (Tabla 6). En esta comunidad se observaron las densidades promedio más bajas en todos los periodos de muestreo (<5 ind. 100 m⁻³).

Tabla 6.- Especies dominantes de la Comunidad Oceánica de acuerdo al Índice del Valor de Importancia (IVI>5%) en los diferentes meses de muestreo.

| TAXA | HABITAT DE ADULTOS | INDICE DEL VALOR DE IMPORTANCIA | | | |
|---------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|--------|-----------|---------|
| | | Mayo | Agosto | Noviembre | Febrero |
| <i>Myctophum</i> spp. | Oceánico | 12.31 | | 11.85 | 21.52 |
| <i>Myctophum nitidulum</i> | Oceánico | 5.19 | | | 12.14 |
| <i>Lestidiops jayakari</i> | Oceánico | | | | 9.58 |
| <i>Hygophum taaningi</i> | Oceánico | | | | 11.91 |
| <i>Hygophum reinhardtii</i> | Oceánico | 7.68 | | | |
| <i>Hygophum macrochir</i> | Oceánico | 12.15 | | 24.31 | 13.93 |
| <i>Hygophum hygomii</i> | Oceánico | | | | 12.53 |
| <i>Diogenichthys atlanticus</i> | Oceánico | | 7.31 | | |
| <i>Bregmaceros macclellandi</i> | Oceánico | 6.05 | | | |
| <i>Bregmaceros atlanticus</i> | Oceánico | 5.15 | 16.16 | | |
| <i>Benthoosema suborbitale</i> | Oceánico | | | 9.40 | 12.83 |
| <i>Diaphus</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | 18.01 | 11.11 | 18.12 | 19.98 |
| <i>Cyclothone</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | | | 13.42 | |
| <i>Symphurus plagiusa</i> | Demersal Plataforma Media | | 5.34 | | |
| <i>Syacium</i> spp. | Demersal Plataforma Media | | 6.37 | | |
| <i>Syacium gunteri</i> | Demersal Plataforma Media | | 10.05 | 11.04 | |
| <i>Cyclopsetta fimbriata</i> | Demersal Plataforma Media | | 8.81 | | |
| <i>Bothus ocellatus</i> | Demersal Plataforma Media | 6.28 | 7.59 | | |
| <i>Bregmaceros cantori</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 19.84 | 40.37 | 13.13 | 14.17 |

Las estaciones donde ocurrió la CO estuvieron situadas en el borde continental en los niveles más profundos (50 y 100 m). La ubicación de esta comunidad fue consistente en los cuatro periodos de muestreo y en todos los transectos (Figs. 39 a 42).

El área donde se localizó esta comunidad se caracterizó por presentar las temperaturas más bajas (20.96 a 24.21 °C) y los valores de ϕ más altos (90.92 a 240.15 J m⁻³) así como la fluctuación menor de salinidad (36.26 a 36.36 ups; Tabla 5).

Comunidad Nerítica Interna (CNI)

Los principales taxa que caracterizaron a la CNI fueron *Selene setapinnis*, *S. gunteri*, *Bothus ocellatus*, *B. cantori* y *Trichiurus lepturus* los cuales registraron el Índice de Valor de Importancia más alto (>18; Tabla 7).

La CNI ocurrió en prácticamente toda el área de estudio desde estaciones superficiales hasta las más profundas (100 m) y desde estaciones costeras hasta la plataforma externa. Esta comunidad estuvo mejor representada en la zona occidental del área de estudio (transecto I) donde la plataforma continental es más estrecha. Durante agosto y noviembre, la comunidad se ubicó en estaciones de plataforma media y externa. Durante febrero, abarcó gran parte del área de estudio, desde la zona costera hasta niveles profundos de estaciones del borde continental (Figs. 39 a 42).

El área ocupada por la CNI al igual que la costera, estuvo vinculada con los gradientes de salinidad horizontal (-0.013 a 0.005 ups km⁻¹) y vertical (0.001 a 0.162 ups km⁻¹; Tabla 5).

Comunidad Nerítica Externa (CNE)

Las especies dominantes de esta comunidad fueron *Diaphus* spp., *Cyclothone* spp., *Anthias* spp., *Thunnus* spp., *Selar crumenophthalmus*, *C. crysos*, *Trachurus lathami*, *Auxis rochei* y *B. cantori* (Tabla 8).

Tabla 7.- Especies dominantes de la Comunidad Nerítica Interna de acuerdo al Índice del Valor de Importancia (IVI>5%) en los diferentes meses de muestreo.

| TAXA | HABITAT DE ADULTOS | INDICE DEL VALOR DE IMPORTANCIA | | | |
|-----------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|--------|-----------|---------|
| | | Mayo | Agosto | Noviembre | Febrero |
| <i>Bothus ocellatus</i> | Demersal Plataforma Media | 6.92 | 17.68 | 18.01 | 6.75 |
| <i>Citharichthys spilopterus</i> | Demersal Plataforma Media | | | 5.19 | 9.08 |
| <i>Cyclopsetta fimbriata</i> | Demersal Plataforma Media | | 7.38 | 6.36 | |
| <i>Lepophidium</i> spp | Demersal Plataforma Media | | | 11.12 | 8.57 |
| <i>Lutjanus campechanus</i> | Demersal Plataforma Media | 8.69 | | | |
| <i>Lutjanus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | 5.80 | 10.23 | 5.97 | |
| <i>Pristipomoides aquilonaris</i> | Demersal Plataforma Media | | 5.04 | | |
| <i>Serranus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | | | 8.70 | 6.14 |
| <i>Syacium gunteri</i> | Demersal Plataforma Media | | 18.81 | 9.17 | 7.47 |
| <i>Syacium papillosum</i> | Demersal Plataforma Media | 5.96 | 8.57 | 8.81 | |
| <i>Syacium</i> spp. | Demersal Plataforma Media | 10.42 | 7.38 | 8.43 | 9.60 |
| <i>Symphurus plagiusa</i> | Demersal Plataforma Media | | | 10.65 | 11.54 |
| <i>Trichiurus lepturus</i> | Demersal Plataforma Media | | | | 18.35 |
| <i>Auxis rochei</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 10.70 | 6.47 | | |
| <i>Bregmaceros cantori</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 6.53 | | 14.70 | 41.52 |
| <i>Caranx crysos</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 11.85 | 5.12 | | |
| <i>Euthynnus alletteratus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 11.20 | | | |
| <i>Scomberomorus cavalla</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 6.13 | | |
| <i>Selar crumenophthalmus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 14.72 | 15.17 | 10.43 | |
| <i>Selene setapinnis</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 18.10 | 14.20 | 11.71 | |
| <i>Cyclothone</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | | 8.65 | | |
| <i>Diaphus</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | | 7.70 | | 10.33 |
| <i>Thunnus</i> spp. | Oceánico | | 10.29 | | |

A esta comunidad se le ha denominado así porque ocupó las estaciones más externas de la plataforma, extendiéndose en ocasiones hacia la plataforma media pero nunca a estaciones costeras (<30 m). Ocupó los niveles superficiales 1, 2 y 3 (hasta 18 m), en contadas ocasiones alcanzó el nivel 4 (50 m) y nunca el nivel 5 (100 m) (Figs. 39 a 42).

Estacionalmente tuvo diferencias en su distribución, ya que en las campañas de primavera y verano sólo ocurrió en la parte oriental, frente a la Laguna de Términos y en otoño e invierno se presentó en todos los transectos pero más extensamente distribuida hacia la porción occidental.

La zona que ocupó esta comunidad presentó valores de temperatura y salinidad que oscilaron entre 24.36 a 28.85 °C y 35.82 a 36.43 ups, respectivamente (Tabla 5).

Tabla 8.- Especies dominantes de la Comunidad Nerítica Externa de acuerdo al Índice del Valor de Importancia (IVI>5%) en los diferentes meses de muestreo.

| TAXA | HABITAT DE ADULTOS | INDICE DEL VALOR DE IMPORTANCIA | | | |
|-----------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|--------|-----------|---------|
| | | Mayo | Agosto | Noviembre | Febrero |
| <i>Thunnus</i> spp. | Oceánico | 11.28 | 21.93 | | |
| <i>Thunnus obesus</i> | Oceánico | 8.08 | 13.64 | | |
| <i>Thunnus albacares</i> | Oceánico | 8.12 | 12.91 | | |
| <i>Anthias</i> spp. | Demersal Plataforma Externa | | | 11.69 | |
| <i>Diaphus</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | 14.82 | | 13.33 | |
| <i>Cyclothone</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | 12.82 | | 14.39 | |
| <i>Symphurus plagiusa</i> | Demersal Plataforma Media | | | 5.13 | |
| <i>Syacium</i> spp. | Demersal Plataforma Media | | | | 13.68 |
| <i>Serranus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | | | | 8.20 |
| <i>Pristipomoides aquilonaris</i> | Demersal Plataforma Media | | 6.80 | | |
| <i>Microdesmus longipinnis</i> | Demersal Plataforma Media | | | 6.13 | |
| <i>Lutjanus</i> spp. | Demersal Plataforma Media | | 13.10 | 11.32 | |
| <i>Lutjanus campechanus</i> | Demersal Plataforma Media | | | 6.00 | |
| <i>Lepophidium</i> spp | Demersal Plataforma Media | | | | 8.13 |
| <i>Diplectrum</i> tipo 2 | Demersal Plataforma Media | | | | 6.68 |
| <i>Bothus ocellatus</i> | Demersal Plataforma Media | 7.26 | | 13.78 | 8.67 |
| <i>Trachurus lathamii</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 5.59 | | | 18.09 |
| <i>Selene setapinnis</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 16.79 | 9.58 | |
| <i>Selar crumenophthalmus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 14.70 | 10.41 | 34.49 | 9.43 |
| <i>Mugil cephalus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | | | 11.80 |
| <i>Caranx crysos</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 9.39 | 22.07 | | |
| <i>Bregmaceros cantori</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | | | 14.38 |
| <i>Auxis thazard</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 11.03 | | |
| <i>Auxis rochei</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 12.34 | 19.17 | | |

Grupo de Transición (GT)

Los taxa dominantes del GT estuvieron asociados a las comunidades Neríticas y Oceánica como *C. crysos*, *S. crumenophthalmus*, *B. ocellatus*, *S. setapinnis*, *Diaphus* spp., *Ceratoscopelus warmingii*, *Hygophum macrochir* y *Myctophum* spp. (Tabla 9), motivo por el cual se le denominó grupo de transición.

Tabla 9.- Especies dominantes del Grupo de Transición de acuerdo al Índice del Valor de Importancia (IVI>5%) en dos meses de muestreo.

| TAXA | HABITAT DE ADULTOS | INDICE DEL VALOR DE IMPORTANCIA | |
|---------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|---------|
| | | Mayo | Febrero |
| <i>Bothus ocellatus</i> | Demersal Plataforma Media | | 27.30 |
| <i>Diplectrum</i> tipo 2 | Demersal Plataforma Media | | 13.66 |
| <i>Lutjanus campechanus</i> | Demersal Plataforma Media | 9.34 | |
| <i>Syacium gunteri</i> | Demersal Plataforma Media | 7.35 | 6.16 |
| <i>Trichiurus lepturus</i> | Demersal Plataforma Media | | 10.66 |
| <i>Auxis rochei</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 18.15 | |
| <i>Auxis thazard</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 12.20 | |
| <i>Caranx crysos</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 39.28 | |
| <i>Caranx hippos y/o latus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 16.47 | |
| <i>Selar crumenophthalmus</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 35.33 | |
| <i>Selene setapinnis</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | 19.32 | |
| <i>Trachurus lathami</i> | Nerítico Pelágico Plataforma Media | | 18.08 |
| <i>Cyclothone</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | | 8.89 |
| <i>Diaphus</i> spp. | Nerítico Pelágico Plataforma Externa | | 28.39 |
| <i>Ceratoscopelus warmingii</i> | Oceánico | | 12.30 |
| <i>Hygophum macrochir</i> | Oceánico | | 7.24 |
| <i>Myctophum</i> spp. | Oceánico | | 6.47 |

Nota: En agosto y noviembre el GT no fue detectado.

La ocurrencia del Grupo de Transición únicamente se observó durante mayo y febrero generalmente en los niveles superficiales de las estaciones de la plataforma media y del borde continental frente al sistema Grijalva-Usumacinta y la Boca de Puerto Real (Figs. 35 y 38). El área donde se localizó el grupo de transición presentó valores intermedios de temperatura (27.90 y 24.20 °C) y de salinidad (36.43 y 36.37 ups; Tabla 5).

RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS BIOLÓGICO-AMBIENTALES Y LAS ESPECIES DOMINANTES

El ACC aplicado a los datos durante mayo (primavera), arrojó una correlación entre las especies y las variables ambientales de 0.92, para el primer eje y 0.74 para el segundo. Los coeficientes canónicos indicaron que la temperatura, la profundidad y la energía potencial son las variables de mayor importancia en los ejes 1 y 2 (Tabla 10), los cuales explican el 78% de la variabilidad total. Las especies *C. chrysurus*, *C. arenarius* y *Menticirrhus* spp. están asociadas con valores altos de salinidad (>36 ups) en tanto que *B. atlanticus*, *Hygophum reinhardtii*, *H. macrochir* y *Myctophum* spp., se relacionaron directamente con valores altos de energía potencial (>100 J m⁻³) y con profundidades mayores a 70 m así como con bajos valores de temperatura (<24 °C; Fig. 43).

Tabla 10.- Coeficientes canónicos y correlación de las especies con las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes de ordenación durante mayo, 1994.

| VARIABLES AMBIENTALES | EJE 1 | | EJE 2 | |
|-------------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---|
| | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES |
| Temperatura | 0.433 | 0.865 | -0.314 | -0.701 |
| Salinidad | 0.307 | 0.615 | 0.171 | 0.383 |
| Grad. de salinidad vertical | -0.023 | -0.045 | -0.008 | -0.018 |
| Grad. de salinidad horizontal | 0.032 | 0.064 | 0.003 | 0.007 |
| Energía Potencial | -0.380 | -0.760 | 0.303 | 0.677 |
| Profundidad | -0.422 | -0.844 | 0.297 | 0.664 |
| Biomasa | 0.200 | 0.400 | 0.004 | 0.010 |

El ACC de agosto (verano) reveló una correlación entre las especies con las variables ambientales de 0.92 y 0.79 para los primeros dos ejes de ordenación, los cuales representaron el 71% de la variabilidad. Las variables que mayor contribución aportaron al eje 1 fueron la temperatura, la profundidad y la energía potencial y en el eje 2, la biomasa zooplanctónica y el gradiente de salinidad horizontal (Tabla 11).

Las especies que presentaron una correlación positiva con la temperatura y el gradiente de salinidad vertical fueron *Thunnus* spp. ($r^2=0.35$), *Thunnus obesus* ($r^2=0.32$), *T. albacares* ($r^2=0.36$) así como *Pristipomoides aquilonaris* ($r^2=0.35$). *Bregmaceros cantori* y *B. atlanticus* con la energía potencial y la profundidad ($r^2=0.48$ y 0.41 respectivamente). *Cynoscion arenarius* ($r^2=0.31$), *Scomberomorus maculatus* ($r^2=0.26$), *C. chrysurus* ($r^2=0.38$) y *Euthynnus alletteratus* ($r^2=0.19$) presentaron una correlación positiva con la biomasa zooplanctónica y el gradiente de salinidad horizontal (Fig. 44).

Tabla 11.- Coeficientes canónicos y correlación de las especies con las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes de ordenación durante agosto, 1994.

| VARIABLES AMBIENTALES | EJE 1 | | EJE 2 | |
|-------------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---|
| | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES |
| Temperatura | 0.492 | 0.984 | -0.073 | -0.179 |
| Salinidad | -0.106 | -0.212 | -0.035 | -0.085 |
| Grad. de salinidad vertical | 0.117 | 0.233 | -0.004 | -0.009 |
| Grad. de salinidad horizontal | 0.064 | 0.128 | 0.283 | 0.694 |
| Energía Potencial | -0.492 | -0.985 | 0.051 | 0.126 |
| Profundidad | -0.495 | -0.990 | 0.022 | 0.055 |
| Biomasa | 0.237 | 0.474 | 0.185 | 0.455 |

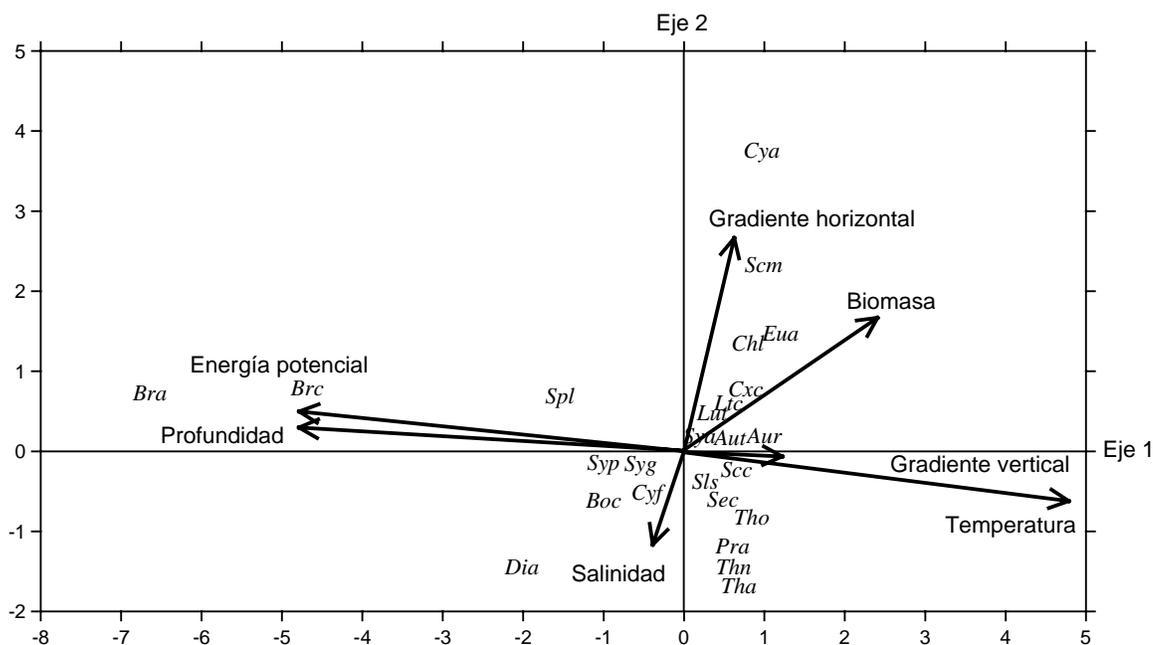


Fig. 44.- Diagrama de Ordenación del Análisis Canónico de Correspondencia de las especies dominantes con respecto a las variables ambientales representadas por vectores durante agosto de 1994 (verano). *Aur*, *Auxis rochei*; *Aut*, *Auxis thazard*; *Boc*, *Bothus ocellatus*; *Bra*, *Bregmaceros atlanticus*; *Brc*, *Bregmaceros cantori*; *Cxc*, *Caranx crysos*; *Chl*, *Chloroscombrus chrysurus*; *Cya*, *Cynoscion arenarius*; *Cyf*, *Cyclosetta fimbriata*; *Dia*, *Diaphus spp.*; *Eua*, *Euthynnus alletteratus*; *Ltc*, *Lutjanus campechanus*; *Lut*, *Lutjanus spp.*; *Pra*, *Pristipomoides aquilonaris*; *Scc*, *Scomberomorus cavalla*; *Scm*, *Scomberomorus maculatus*; *Sec*, *Selar crumenophthalmus*; *Sls*, *Selene setapinnis*; *Sya*, *Syacium spp.*; *Syg*, *Syacium gunteri*; *Syp*, *Syacium papillosum*; *Spl*, *Symphurus plagiusa*; *Tha*, *Thunnus albacares*; *Thn*, *Thunnus spp.*; *Tho*, *Thunnus obesus*.

Durante noviembre(otoño), los dos primeros ejes de ordenación representaron el 71% de la variabilidad total. La correlación especies-variables ambientales en los ejes 1 y 2

arrojó valores de 0.85 y 0.70 respectivamente. Los coeficientes canónicos mostraron que la profundidad, la temperatura y la energía potencial fueron los factores físicos con mayor influencia en el eje 1 y el gradiente de salinidad horizontal en el eje 2 (Tabla 12). Las especies *Micropogonias* spp., *C. chrysurus*, *C. arenarius* mostraron una estrecha relación ($r^2 = >0.25$) con la biomasa zooplanctónica y con valores bajos de salinidad (~35.0 ups), en tanto *S. setapinnis* y *S. crumenophthalmus* estuvieron asociadas con valores altos del gradiente vertical de salinidad (0.3 ups km^{-1}). *Hygophum macrochir*, *Myctophum* spp. y *B. suborbitale* presentaron una correlación positiva con la profundidad y la energía potencial ($r^2 = >0.36$; Fig. 45).

Tabla 12.- Coeficientes canónicos y correlación de las especies con las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes de ordenación durante noviembre, 1994.

| VARIABLES AMBIENTALES | EJE 1 | | EJE 2 | |
|-------------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---|
| | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES |
| Temperatura | 0.341 | 0.685 | -0.244 | -0.555 |
| Salinidad | -0.233 | -0.468 | -0.112 | -0.255 |
| Grad. de salinidad vertical | 0.097 | 0.195 | -0.088 | -0.200 |
| Grad. de salinidad horizontal | 0.276 | 0.554 | 0.291 | 0.662 |
| Energía Potencial | -0.322 | -0.647 | 0.197 | 0.447 |
| Profundidad | -0.410 | -0.823 | 0.194 | 0.440 |
| Biomasa | 0.173 | 0.348 | 0.134 | 0.305 |

El Análisis Canónico de Correspondencias realizado a los resultados obtenidos con la información en la campaña de febrero (invierno) registró una variabilidad del 45% en los dos primeros ejes de ordenación. La correlación especies-variables ambientales fue de 0.71 y 0.69 respectivamente. En el eje 1 la contribución mayor estuvo dada por la energía potencial y la profundidad (Tabla 13), las especies con influencia mayor de los parámetros anteriores fueron *Hygophum taaningi* y *B. suborbitale* respectivamente. En el eje 2 los factores más importantes fueron la biomasa zooplanctónica y el gradiente vertical de la salinidad los cuales presentaron una

correlación positiva con *T. lepturus* ($r^2=0.32$) y *Citharichthys spilopterus* ($r^2=0.26$; Fig. 46).

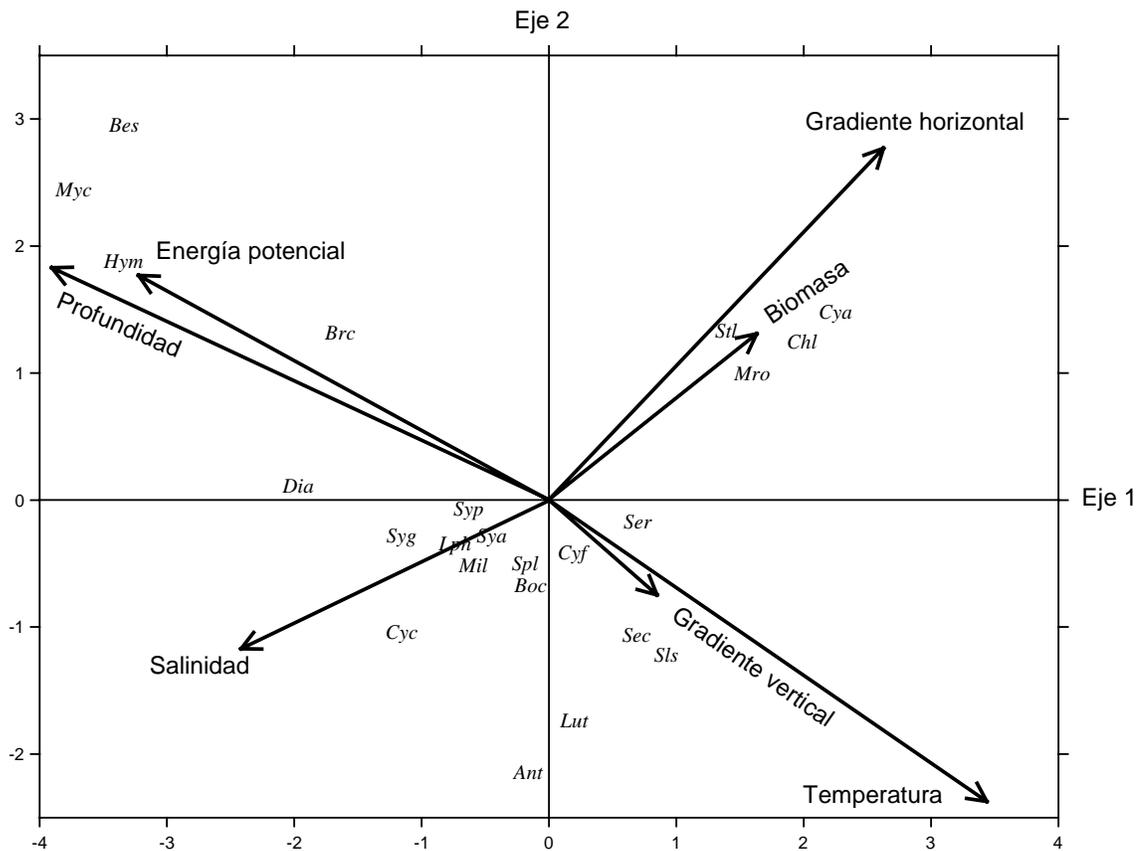


Fig. 45.-Diagrama de Ordenación del Análisis Canónico de Correspondencia de las especies dominantes con respecto a las variables ambientales representadas por vectores durante noviembre de 1994 (otoño). *Ant*, *Anthias* spp.; *Bes*, *Benthosema suborbitale*; *Boc*, *Bothus ocellatus*; *Brc*, *Bregmaceros cantori*; *Chl*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Cya*, *Cynoscion arenarius*; *Cyf*, *Cyclopsetta fimbriata*; *Cyc*, *Cyclothone* spp.; *Dia*, *Diaphus* spp.; *Hym*, *Hygophum macrochir*; *Lph*, *Lepophidium* spp.; *Lut*, *Lutjanus* spp.; *Mro*, *Micropogonias* spp.; *Myc*, *Myctophum* spp.; *Ser*, *Serranus* spp.; *Sec*, *Selar crumenophthalmus*; *Sls*, *Selene setapinnis*; *Sya*, *Syacium* spp.; *Syg*, *Syacium gunteri*; *Syp*,

Tabla 13.- Coeficientes canónicos y correlación de las especies con las variables ambientales respecto a los dos primeros ejes de ordenación durante febrero, 1995.

| VARIABLES AMBIENTALES | EJE 1 | | EJE 2 | |
|-------------------------------|---------------------------|---|---------------------------|---|
| | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES | COEFICIENTES CANÓNICOS | CORRELACIÓN ESPECIES-VAR. AMBIENTALES |
| Temperatura | 0.412 | 0.945 | 0.087 | 0.221 |
| Salinidad | -0.026 | -0.060 | 0.104 | 0.264 |
| Grad. de salinidad vertical | 0.084 | 0.193 | -0.174 | -0.443 |
| Grad. de salinidad horizontal | -0.019 | -0.044 | 0.188 | 0.477 |
| Energía Potencial | -0.415 | -0.951 | -0.067 | -0.170 |
| Profundidad | -0.411 | -0.942 | 0.002 | -0.552 |
| Biomasa | 0.155 | 0.355 | -0.218 | 0.004 |

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LAS COMUNIDADES ICTIOPLANCTÓNICAS Y SU RELACIÓN CON LA TERMOCLINA

La comunidad costera se distribuyó en los estratos superficiales (niveles 1 y 2) de la columna de agua por encima de la termoclina. La comunidad oceánica ocupó generalmente los estratos más profundos (niveles 4 y 5), sin embargo, no se restringió a zonas por debajo de la termoclina sino que se observó por arriba de ella (nivel 3) en primavera y otoño cuando ésta alcanzó 35 y 40 m de profundidad, respectivamente. Aun en invierno cuando la termoclina se registró a 85 m de profundidad, la CO se encontró a 45 m (nivel 4).

La distribución vertical de las comunidades neríticas fue independiente de la ubicación de la termoclina ya que se observaron a lo largo de toda la columna de agua aun cuando ésta alcanzó 85 m de profundidad (Figs. 47 a 50).

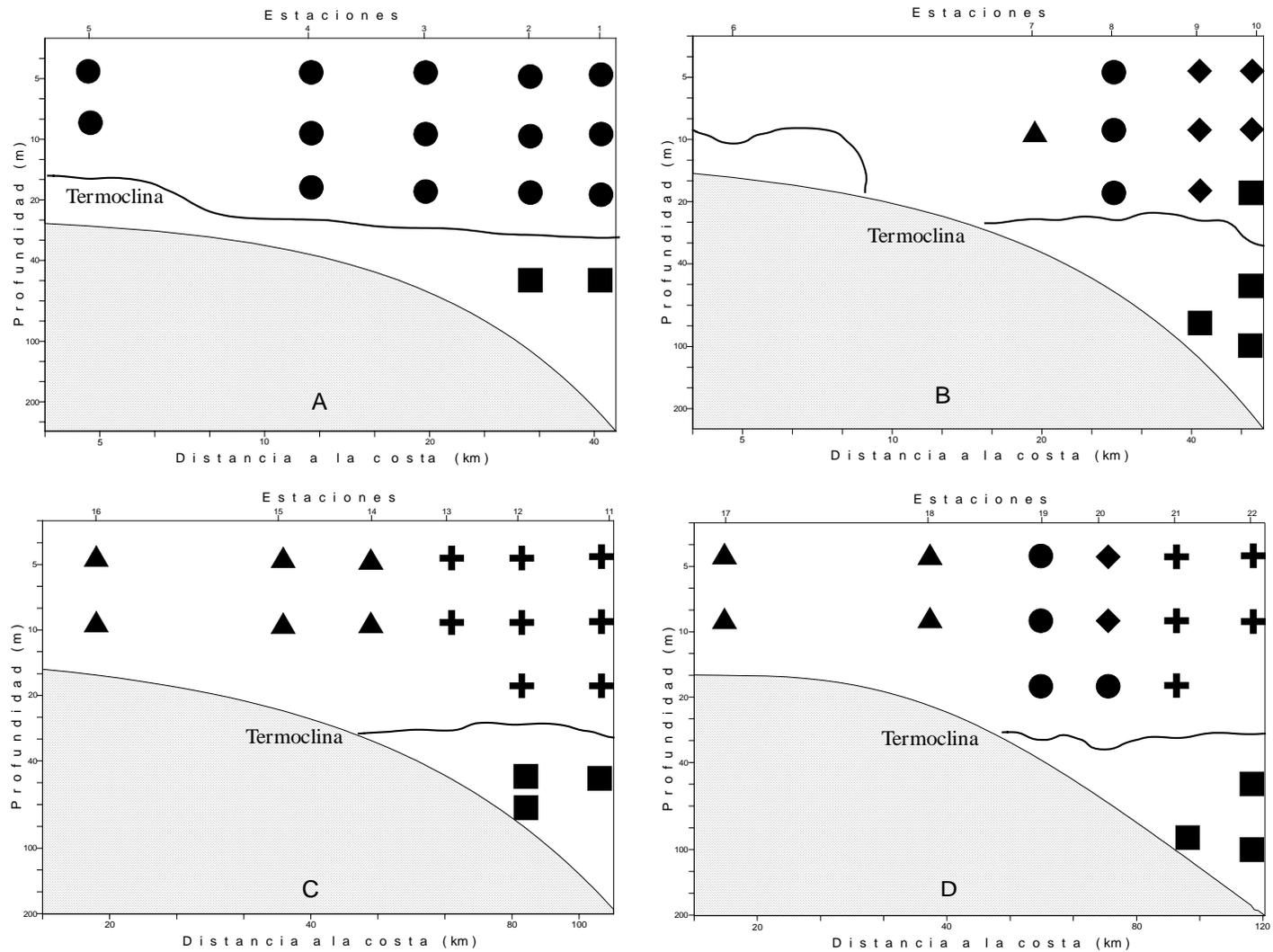


Fig. 47.- Distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas con respecto a la termoclina durante mayo de 1994 (primavera).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV). ▲ = CC ■ = CO ● = CNI + = CNE ◆ = GT

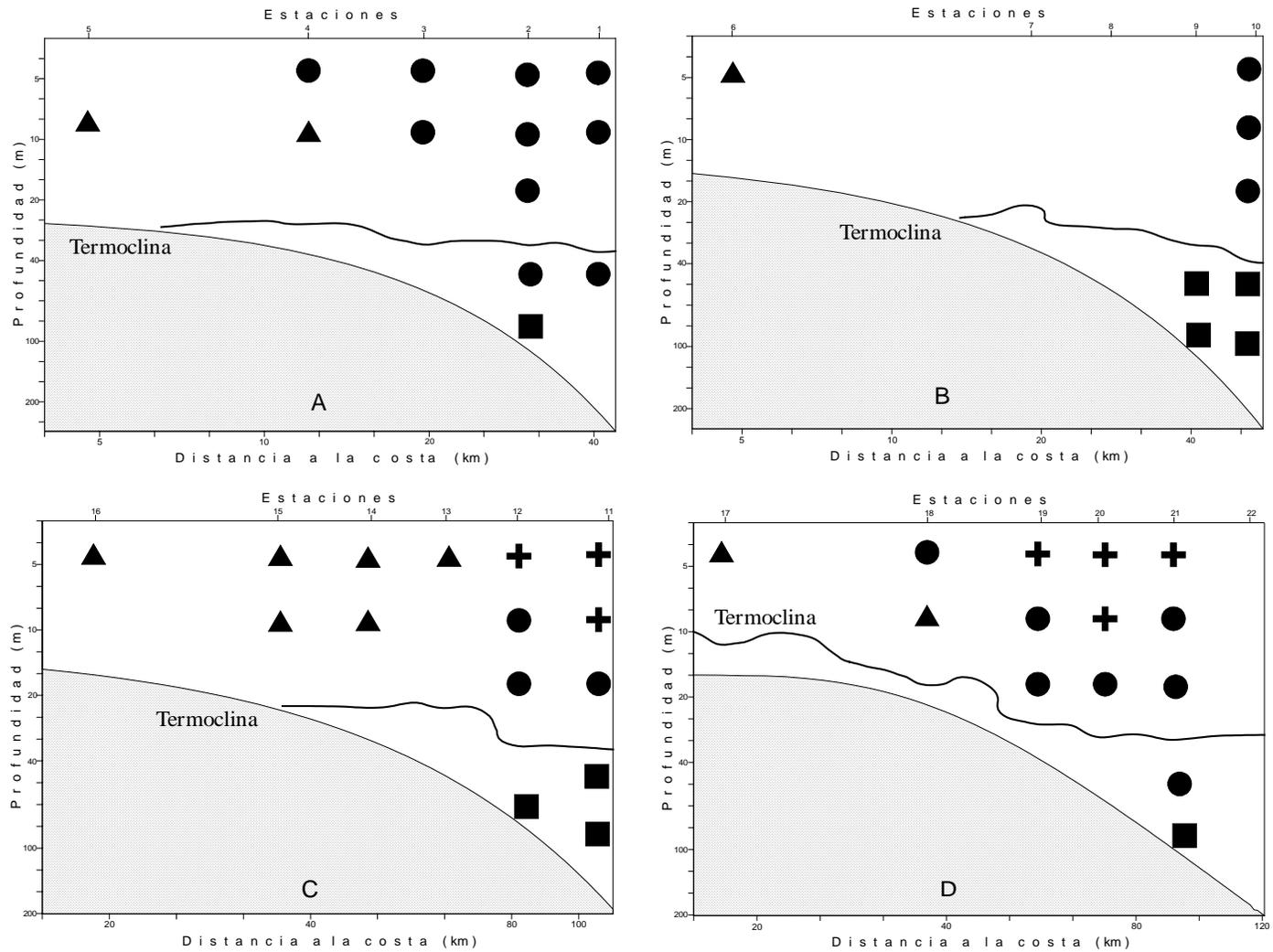


Fig. 48.- Distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas con respecto a la termoclina durante agosto de 1994 (verano).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV). ▲ = CC ■ = CO ● = CNI + = CNE

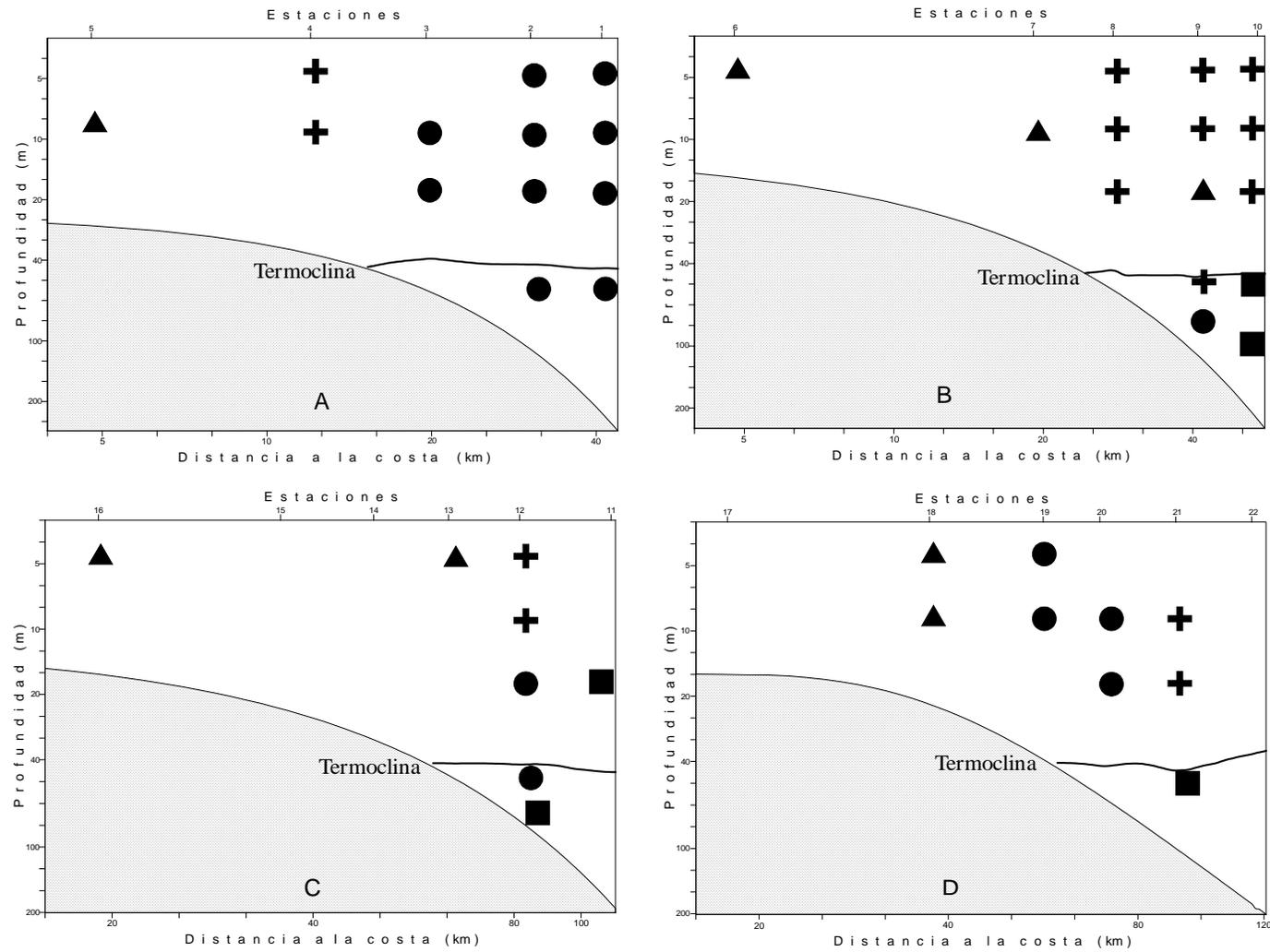


Fig. 49.- Distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas con respecto a la termoclina durante noviembre de 1994 (otoño).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV). ▲ = CC ■ = CO ● = CNI + = CNE

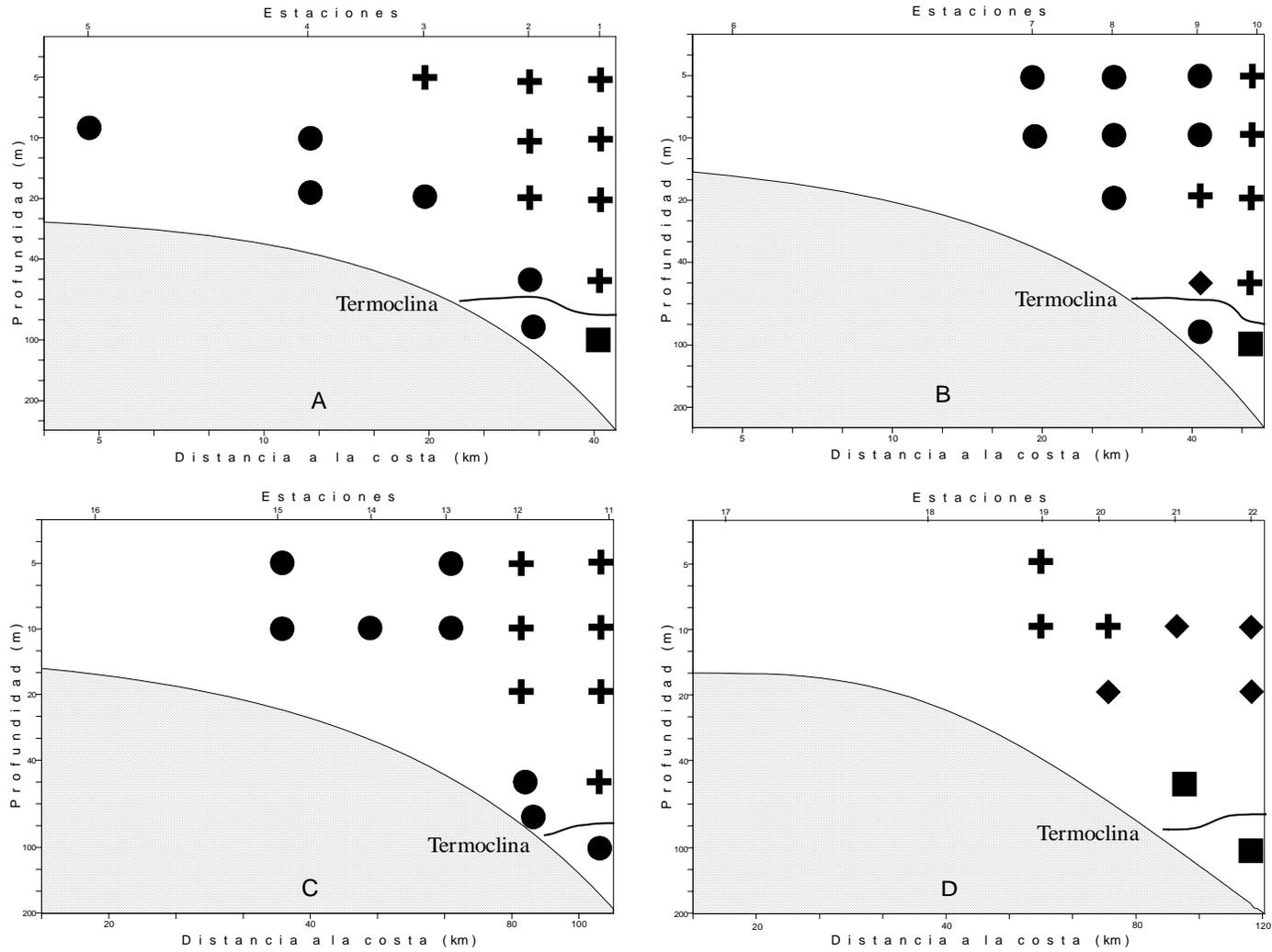


Fig. 50.- Distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas con respecto a la termoclina durante febrero de 1995 (invierno).

A (transecto I), B (transecto II), C (transecto III) y D (transecto IV). ■ = CO ● = CNI + = CNE ◆ = GT

DISCUSIÓN

DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA Y LA DENSIDAD ICTIOPLANCTÓNICA

La productividad del sur del Golfo de México en términos de la biomasa zooplanctónica fue relativamente homogénea durante los cuatro periodos de muestreo con un promedio de 5.5 g 100 m⁻³. El valor promedio de biomasa zooplanctónica en la provincia nerítica fue de 6.3 g 100 m⁻³ y 3.6 g 100 m⁻³ en la provincia oceánica. Estos resultados son similares a los encontrados por otros autores en el Golfo de México y áreas adyacentes (Tabla 14).

Los resultados de la biomasa oceánica en éste trabajo fueron semejantes a los valores registrados por Kolesnikov y Alfonso (1969), Bogdanov *et al.* (1969), Bé *et al.* (1971), Fabre y Campos (1981), Popowski y Campos (1987), Collins-Pérez (1990), Sanvicente-Añorve (1990) y Biggs (1992) los cuales se ubicaron en un intervalo menor a los 10 g 100 m⁻³. Estos bajos valores se pueden atribuir a que las áreas oceánicas del Golfo de México son consideradas oligotróficas.

Steele (1964) y Bogdanov *et al.* (1969) establecieron que existen aguas oligotróficas en la mayor parte de la zona oceánica central-sur del Golfo de México, fuera de la influencia de las aguas de la plataforma continental. Bogdanov *et al.* (1969) caracterizaron una extensa zona central-sur del Golfo con valores entre 3 y 15 g 100 m⁻³ de peso húmedo , indicando que esta situación se mantiene a lo largo del año.

Los valores de biomasa nerítica fueron mayores a las estimadas por De la Cruz (1967), Fabre (1985), Alfonso *et al.* (1985) y a los valores registrados en laboratorio de Zooplancton del ICMYL para otoño de 1988 e invierno de 1989 los cuales se ubican en un intervalo menor a 20 g 100 m⁻³ (Tabla 14). De igual manera, los resultados de biomasa nerítica fueron inferiores a los obtenidos por De la Cruz (1972), Fajardo-Rivera y Rodríguez-Van Lier (1986), Flores-Coto *et al.* (1988), Retana-Varela (1989), Huitron-Flores (1992) y Gasca *et al.* (1995).

Tabla 14.- Valores de biomasa zooplanctónica en el Golfo de México y áreas adyacentes.

| ZONA | TIPO DE AMBIENTE | BIOMASA (g 100 m ⁻³) | MALLA | AUTOR |
|--|--------------------------|--|----------|---|
| Plataforma sur de Cuba | Nerítico | 5-20 | 0.170 mm | De la Cruz (1967) |
| Oriente del Golfo. Estrecho de Florida | Oceánico | 2.4-3.5 | 0.170 mm | Kolesnikov y Alfonso (1969) |
| Mar Caribe Mexicano | Oceánico | 5-15 | -- | Bogdanov <i>et al.</i> (1969) |
| Banco de Campeche | Nerítico | 20-100 | -- | Bogdanov <i>et al.</i> (1969) |
| Mar Caribe | Oceánico | 3-5 | -- | Bogdanov <i>et al.</i> (1969) |
| Mar Caribe | Oceánico | 1-2.5 | -- | Bé <i>et al.</i> (1971) |
| Sureste del Golfo de México | Nerítico | Prom. 55 | 0.170 mm | De la Cruz (1972) |
| Sureste del Golfo de México | Nerítico | Prom. 34.2 | 0.170 mm | De la Cruz (1972) |
| Zona oceánica Cuba | Oceánico | 1-8 | 0.170 mm | Fabre y Campos (1981) |
| Plataforma Cuba | Nerítico | 5-20 | 0.170 mm | Fabre (1985) |
| Ensenada de la Broa Plataforma Cuba | Nerítico | 0.7-20 | 0.249 mm | Alfonso <i>et al.</i> (1985) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 23.13 Prom. 7.71 | 0.3 mm | Fajardo-Rivera y Rodríguez-Van Lier (primavera,1986) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 24.59 Prom. 5.74 | 0.3 mm | Fajardo-Rivera y Rodríguez-Van Lier (verano,1986) |
| Zona Oceánica Cuba | Oceánico | < 5 | 0.133 mm | Popowski y Campos (1987) |
| Sur del Golfo de México | Oceánico y Nerítico | 20-100 Prom. 24-27 | -- | Flores Coto <i>et al.</i> (1988) |
| Sur del Golfo de México | Oceánico y Nerítico | 10-120 Prom. 30-40 | -- | Flores Coto <i>et al.</i> (1988) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 30.62 Prom. 8.05 | 0.3 mm | Huitron-Flores (1992) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 7.34 Prom. 5.65 | 0.3 mm | Lab. Zooplancton ICMYL datos sin publicar (otoño 1988) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 4.47 Prom. 2.59 | 0.3 mm | Lab. Zooplancton ICMYL datos sin publicar (invierno 1989) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 25.34 Prom. 9.97 | 0.3 mm | Retana-Varela (1989) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 16.14 Prom. 5.07 | 0.3 mm | Collins-Pérez (1990) |
| Suroeste del Golfo de México | Nerítico Oceánico | > 50 < 10 | 0.3 mm | Sanvicente-Añorve (1990) |
| Zona Central del Golfo de México | Oceánico | 4-6 | 0.3 mm | Biggs (1992) |
| Zona Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | Prom. 28.8 Prom. 23.9 | 0.5 mm | Gasca <i>et al.</i> (1995) |
| Sur del Golfo de México | Nerítico Oceánico | 0.3-50 Prom. 6.3 < 10 Prom. 3.6 | 0.5 mm | Este trabajo |

Las diferencias que suelen encontrarse cuando se comparan valores de biomasa obtenidos por diversos autores para una misma zona no sólo son producto de las diversas metodologías empleadas en las colectas, principalmente por el uso de diferentes tipos de redes y/o mallas, sino que en buena medida son atribuibles a los cambios intranuales e interanuales que se dan en la producción secundaria.

La distribución vertical de la biomasa zooplanctónica y densidad ictioplanctónica en el área de estudio presentó un patrón similar en los meses de mayo, agosto y noviembre con la mayor concentración de organismos entre la superficie y los 18 m de profundidad (Figs. 26 a 31). Durante febrero, la distribución vertical del zooplancton e ictioplancton fue más homogénea en los cinco niveles de muestreo (Figs. 32 y 33).

Este patrón de distribución se vió directamente relacionado con las condiciones físicas de la columna de agua, durante mayo, agosto y noviembre, la capa de mezcla estuvo confinada a las capas superficiales de la columna de agua con valores de energía potencial menores a 30 J m^{-3} , lo que coincidió con la distribución vertical de la biomasa zooplanctónica y densidad ictioplanctónica al registrar los valores más altos en esta zona ($>4.0 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ y $>72.7 \text{ ind. } 100 \text{ m}^{-3}$).

La campaña de febrero presentó un patrón distinto al de los meses anteriores, con una capa de mezcla muy profunda la cual está directamente relacionada con el efecto de los “Nortes”, los cuales presentan su máxima influencia durante ésta época provocando un enfriamiento y mezcla de la columna de agua que puede llegar hasta los 100 m de profundidad (Alatorre *et al.*, 1989) lo que se reflejó en la distribución vertical de los organismos al presentar altas concentraciones en los niveles más profundos (4 y 5).

Diversos estudios en otras áreas geográficas mencionan que la mezcla vertical en la columna de agua parece ser la causa de la variación de la distribución vertical de organismos planctónicos (Loeb, 1980; Raby *et al.*, 1994; James y Hall, 1995; Legadeuc *et al.*, 1997).

La alta concentración de organismos en la capa de mezcla se puede atribuir al hecho de que estas áreas generan que los nutrientes disueltos a partir de materiales acumulados en el piso oceánico sean mezclados y suban a la superficie para ser disponibles para la fotosíntesis creando una zona donde la disponibilidad de alimento sea abundante (Mann y Lazier, 1991).

Los valores de biomasa mayores ($\bar{X} = 5.9 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$) se observaron en agosto (verano), época en donde los aportes fluviales se incrementan, dando como resultado un enriquecimiento sustancial en la concentración de nutrientes que son introducidos con las aguas rivereñas a la plataforma continental (Lohrenz *et al.*, 1990; Dagg y Whitley, 1991; Chen *et al.*, 2000), lo que genera áreas de alta productividad primaria que llevan a un aumento progresivo de la biomasa zooplanctónica. En la bahía de Campeche, la distribución general del zooplancton y del ictioplancton presenta sus máximas concentraciones en las proximidades del delta del Grijalva-Usumacinta (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Salas de León *et al.*, 1998).

Se ha señalado que las aguas dentro y adyacentes a las plumas de los ríos representan áreas propicias para la alimentación de larvas de peces, fenómeno que se refleja en la alta abundancia de éstas en el área costera (Sogard *et al.*, 1987; Govoni *et al.*, 1989; Govoni y Chester, 1990; Shaw y Drullinger, 1990a, 1990b; Cowan y Shaw, 1991; Chen *et al.*, 1997).

RELACIÓN ENTRE LA BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA Y LA DENSIDAD ICTIOPLANCTÓNICA

La biomasa zooplanctónica ha sido ampliamente reconocida como un importante indicador de la estimación de la variabilidad de la producción secundaria, además de ser un factor clave en las cadenas pelágicas de alimentación (Sherman *et al.*, 1983; Kane, 1993), por lo que las variaciones espacio-temporales de la biomasa zooplanctónica (como indicador de la disponibilidad de alimento), debe ser determinante en la distribución de las larvas y en los patrones de migración de las especies. Lo anterior concuerda con Krebs (1985) y Leggett (1986) quienes mencionan que la dispersión de las larvas está ligada a la variación temporal de la

disponibilidad de alimento ya que muchos organismos modifican su distribución dependiendo de la migración diaria de su presa.

Entre el zooplancton y el ictioplancton se dan relaciones alimentarias recíprocas de importancia, las cuales llegan a intervenir en algunas ocasiones y de forma decisiva, en la regulación del tamaño de la población de algunas especies de peces. Ecológicamente, las larvas de peces juegan un papel importante, pues son depredadores activos del grupo mayoritario del zooplancton, los copépodos (Ocaña-Luna y Sánchez-Ramírez, 1999), y a su vez, constituyen el alimento de los grandes depredadores planctónicos, los quetognatos y los sifonóforos (Alvaradiño, 1981; Pierrot-Bults, 1996; Casanova, 1999). Por tanto se puede decir que el zooplancton su tipo y frecuencia, es uno de los factores que determinan la distribución y abundancia del ictioplancton (Rodríguez y Rubín, 1991).

Durante este estudio, se observó de manera general en los cuatro periodos de muestreo una correlación positiva significativa entre la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica ($r^2 > 0.41$; $p < 0.05$). Estos resultados coinciden con los de Cowan y Shaw (1991), quienes analizaron la relación existente entre las larvas de peces y la biomasa zooplanctónica en la plataforma de Louisiana, encontrando una relación significativa positiva la cual atribuyen a las interacciones biológicas existentes en el zooplancton y en especial a la disponibilidad de alimento para el ictioplancton.

Las correlaciones positivas pueden atribuirse a diversos factores entre los que podemos mencionar la composición del zooplancton que permite la sobrevivencia de larvas de peces, esto es, que los grandes depredadores del zooplancton, como quetognatos, ctenóforos y medusas así como el ictioplancton, estén ausentes o en baja cantidad de tal forma que el tipo y tamaño de la presa sea lo suficientemente adecuado para la competencia entre el zooplancton y las larvas (Loeb, 1979; Rodríguez y Rubín, 1991).

Ali Khan y Hempel (1974) en el Golfo de Adén, encontraron que cuando la biomasa zooplanctónica es alta, la densidad larvaria es baja y viceversa. De acuerdo a estos

autores, la relación inversa entre el zooplancton y larvas de peces refleja el efecto de la depredación sobre las larvas de peces del resto de los animales planctónicos. Esta relación inversa puede ser causada también por la época y área de desove de los peces adultos, así como por el tiempo de acoplamiento entre la abundancia de peces y la disponibilidad de alimento durante el periodo crítico del desarrollo larval (Platt *et al.* 2003) estrategia que podría mantener a las larvas de peces fuera de sus depredadores.

VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES ICTIOPLANCTÓNICAS

Comunidad costera

Los resultados muestran una vinculación entre el área donde se localizó la CC, su composición y abundancia de larvas y las descargas de aguas continentales. Su composición estuvo conformada esencialmente por especies cuyos adultos son estuarino-dependientes o al menos están ligados a las zonas costeras con influencia fluvio-lagunar. De las especies dominantes, *C. chrysurus* fue considerada como la especie con mayor dominancia en la comunidad. La dominancia de esta especie es considerada como una característica general en las áreas costeras del Golfo de México (Flores-Coto *et al.*, 2001). Las mayores abundancias se registraron durante los periodos cálidos de primavera y verano, lo que coincide con lo reportado por Flores-Coto y Sánchez-Ramírez (1989) y Flores-Coto *et al.* (2000) para el área de estudio.

Otros taxa como los sciánidos *C. arenarius* y *Micropogonias* spp. presentaron altas abundancias principalmente en la zona frente a la Laguna de Términos. Las mayores abundancias de *C. arenarius*, se observaron durante la primavera; *Micropogonias* spp. mostró un registro con altos valores de abundancia y frecuencia de aparición únicamente en el periodo de otoño. De acuerdo a Rivera-Elizalde, (1988) el desove de *C. arenarius* ocurre en la zona costera principalmente durante los periodos cálidos, mientras que *Micropogonias* spp. desova principalmente en otoño e invierno (Cowan y Shaw, 1988; Flores-Coto y Pérez-Argudín, 1991).

La ocurrencia de las especies más importantes de la comunidad costera se observó principalmente en los tres primeros niveles de muestreo (hasta 18 m de profundidad) lo que indica que la distribución de estos organismos está confinada a las capas superficiales de la columna de agua (Flores-Coto *et al.*, 1999; Flores-Coto *et al.*, 2001).

Generalmente, la Comunidad Costera se observó sobre estaciones costeras, por ello se le denomina así, sin embargo, su extensión hacia la plataforma media en verano y otoño, hace evidente su estrecha relación con las descargas de aguas continentales, coincidiendo con la ubicación de los frentes halinos detectados en estas épocas en el área de estudio (Figs. 39 a 41).

Esta relación puede deducirse también del hecho de que durante estas dos épocas uno de los factores que generó la mayor variabilidad del sistema fue el gradiente horizontal de salinidad como lo indicó el ACC. La correspondencia entre la extensión de la CC y la localización de los frentes en verano y otoño se atribuyeron al papel que juegan como barreras hidrográficas y que influyen en la distribución y abundancia de las larvas de peces (Govoni *et al.*, 1989; Govoni y Chester, 1990; Govoni y Grimes, 1992; Sabatés y Olivar, 1996).

La presencia de frentes oceánicos en el área de estudio ha sido reconocida por diversos autores (Czitrom *et al.*, 1986; Alatorre *et al.*, 1989; Monreal-Gómez *et al.*, 1992), así como su papel ecológico (Salas de León *et al.* 1998). Las características de esos frentes son similares a las registradas en el presente trabajo tanto por el hecho de observarse frente al sistema Grijalva-Usumacinta como por ser un proceso somero, ya que en todos los casos abarca las capas superficiales de la columna de agua (hasta 15 m), espesor que coincide con la profundidad de la capa de mezcla principalmente durante verano y otoño.

Las aguas con influencia ribereña son un ambiente rico, donde la dinámica física y biológica favorece los procesos que regulan la sobrevivencia y reclutamiento de las larvas de peces (Grimes, 2001). El ACC mostró una relación positiva entre las especies de esta comunidad con la biomasa zooplanctónica (Figs. 43 a 45), lo que coincide con estudios previos realizados en el área de estudio donde se ha señalado

una alta correlación entre la biomasa zooplanctónica y la densidad de larvas de peces con la variación de la pluma del sistema Grijalva-Usumacinta (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998).

Comunidad Oceánica

La CO se caracterizó porque la mayoría de sus taxa son larvas que como adultos habitan aguas oceánicas como, *Cyclothone* spp., *Myctophum* spp., *H. macrochir* y *B. atlanticus* y son considerados típicos de la provincia oceánica (Flores-Coto y Ordoñez-López, 1991; Zavala-García y Flores-Coto, 1994; Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998) así como de la plataforma media, principalmente *B. cantori*. Zavala-García y Flores-Coto (1994) mencionan que la distribución de *B. cantori* no sólo se restringe a la plataforma continental, sino que también presenta un alto porcentaje de ocurrencia en aguas oceánicas cercanas al talud. La abundancia mayor de larvas de taxa oceánicos ocurrió en los niveles de 50 y 100 m, resultados similares se han conocido en otras regiones tropicales (Loeb, 1979; Cha *et al.*, 1994).

Esta comunidad se localizó en los niveles profundos (4 y 5) de las estaciones externas (Figs. 39 a 42). El ACC mostró que las especies de la CO presentaron una correlación positiva con la profundidad así como con la energía potencial (Figs. 43 a 46) lo que indicó que la porción de la columna de agua donde se ubicó esta comunidad estuvo totalmente estratificada con valores de ϕ mayores a 100 J m^{-3} .

De acuerdo con Smith y Suthers (1999), la estratificación de la columna de agua generalmente se relaciona con densidades bajas de larvas de peces, hecho que coincidió con las densidades bajas de ictioplancton reconocidas en esta comunidad. Lo anterior puede deberse a la condición oligotrófica de las aguas verticalmente estratificadas.

Comunidades Nerítica Interna y Nerítica Externa

Las comunidades NI y NE no están tan bien definidas o delimitadas espacialmente como las anteriores, estas comunidades presentan similitud entre si, tanto por su

composición de especies cuyos adultos son de hábitos neríticos como por el número de taxa costeros y oceánicos que se mezclan en ellas. Sin embargo, el análisis de Bray-Curtis al separarlas, mostró que existen diferencias entre ellas, como un mayor número de individuos en la CNI respecto a la CNE, en la CNI, hay un claro predominio de larvas que provienen de padres demersales en tanto que en la CNE son claramente más frecuentes y abundantes especies pelágicas de origen oceánico.

Las abundancias mayores y frecuencia de ocurrencia en la CNI las presentaron *S. setapinnis* en primavera, *S. gunteri* en verano, *B. ocellatus* en otoño y *B. cantori* en invierno. La mayoría de estas especies fueron reconocidas por Sanvicente-Añorve *et al.* (1998) y Flores-Coto *et al.* (2000) para el área de estudio como especies características de las aguas neríticas.

Syacium gunteri es considerada como un especie típica y ecológicamente dominante en las comunidades demersales de la Sonda de Campeche (García-Abad *et al.*, 1992). Estos autores observaron que la abundancia mayor se presentó en agosto y noviembre lo cual correspondió a la época de reproducción de la especie. *Bothus ocellatus* es una de las especies más importantes de los peces planos con altas abundancias y frecuencia de ocurrencia principalmente durante primavera y verano (Flores-Coto *et al.* 1991). En nuestro estudio la abundancia alta de *B. ocellatus* durante el otoño, así como la presencia de esta especie en todas las épocas de muestreo sugiere que el desove de este taxon ocurre durante todo el año.

Zavala-García y Flores-Coto, (1994) mencionan que el verano y en menor medida el otoño son las épocas de abundancia mayor para *B. cantori*, en tanto que el invierno y la primavera presentan la abundancia menor. Los valores altos obtenidos en este trabajo durante invierno muestran que existe una gran variabilidad en la abundancia de esta especie en el área de estudio.

La distribución de los organismos anteriormente mencionados se observó en toda la columna de agua, sin embargo las mayores abundancias se registraron en los tres primeros niveles de muestreo (18 m de profundidad), excepto *S. setapinnis* especie que presentó una ocurrencia exclusiva en las capas superficiales, lo que coincide con

lo descrito por Cha *et al.* (1994) y Flores-Coto *et al.* (2001) quienes exponen que la mayor diversidad y abundancia de estas especies ocurre en la superficie (0-25 m).

En la CNE la abundancia mayor fue registrada por *Diaphus* spp., *Cyclothone* spp. y algunas especies pertenecientes a la familia scómbridae como *Auxis rochei* y *Thunnus* spp. Flores-Coto y Ordóñez-López, (1991) mencionan que *Diaphus* spp. y *Cyclothone* spp. son especies que presentan una amplia distribución en la zona oceánica y sobre el borde continental y en menor frecuencia en estaciones de plataforma media. El desove de *Auxis rochei* y *Thunnus* spp. en el Golfo de México se presenta durante todo el año con picos de mayor abundancia durante primavera y verano principalmente frente a Laguna de Términos (Martínez-Gutiérrez, 2001).

La distribución de estas especies se observó en toda la columna de agua, sin embargo la abundancia mayor de *Diaphus* spp. y *Cyclothone* spp. se registró en los niveles más profundos. Cha *et al.* (1994) describen que la distribución de estos organismos en el borde continental frente a los Cayos de Florida ocurrió entre los 25 y 50 m. Por otro lado, la abundancia mayor y frecuencia de ocurrencia de los scómbridos se registró en los niveles superficiales. De acuerdo con Boehlert y Mundy, (1994), la distribución vertical de las larvas de scómbridos se restringe a las capas superficiales por encima de la capa de mezcla.

Debido a la colindancia de la CNI con la CC durante primavera, el número de taxa costeros mezclado con la CNI es alto, sin embargo durante verano y otoño se reconoció lo contrario, ya que en estas épocas la CNI presentó una colindancia mayor con la CO. Durante estas dos épocas la descarga fluvial presentó su máxima influencia lo que generó que la CNI se extendiera hasta el borde continental (Figs. 40 y 41). Lo anterior sugiere que la comunidad está siendo transportada hacia la zona oceánica como consecuencia del grado de penetración de agua de origen continental al sistema marino y por la confluencia de corrientes que se genera sobre la plataforma de la Bahía de Campeche en estas épocas y que da como resultado el transporte de agua de baja salinidad fuera de la costa (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

El transporte de larvas a través de las plumas de ríos dentro de aguas de la plataforma ha sido documentado por Sabatés (1990) en la costa Catalana y por Reiss

y McConaugha (1999) en la Bahía de Chesapeake. Dichos autores mencionan que este proceso es probablemente el resultado de eventos advectivos asociados con fuerzas hidrodinámicas y meteorológicas. Reiss y McConaugha (1999) indican que el transporte del agua de la pluma a la plataforma ocurre rápidamente y lleva asociaciones enteras con ésta hasta donde ésta se mueva.

Grupo de Transición

Los taxa más frecuentes y abundantes en el grupo de transición fueron larvas de organismos adultos que habitan aguas tanto de la plataforma continental como oceánicas, reflejando la importancia del proceso de mezcla entre las aguas neríticas y oceánicas, generado por el patrón de circulación (Salas de León *et al.*, 1998). Resultados similares fueron reconocidos por Flores-Coto *et al.* (1993) y Sanvicente-Añorve *et al.* (1998), lo que manifiesta que la co-ocurrencia de especies sobre la parte externa de la plataforma continental es un proceso recurrente en el sur del Golfo de México.

RELACIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y LAS CONDICIONES HIDROLÓGICAS

La composición, ubicación y abundancia de larvas de las comunidades ictioplanctónicas identificadas en el presente trabajo reflejaron en primer término, el hábitat, la época y el área de desove de las especies, lo que concordó con lo descrito por Flores-Coto *et al.* (1993) y Sanvicente-Añorve *et al.* (1998). Sin embargo, la variación de su ubicación a través del año depende de los procesos físicos entre los que destacan la descarga de aguas continentales y los procesos de mezcla los cuales varían con la estacionalidad, así como las corrientes y giros en el área, mencionados ya por otros autores (Salas de León *et al.*, 1998; Flores-Coto *et al.*, 2000; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Un claro ejemplo de los efectos que causan las descargas de aguas continentales y los procesos de mezcla es el hecho de que la comunidad costera, constituida primariamente por especies estuarino-dependientes que desovan en las lagunas o

áreas de influencia del estuario, se extendió a estaciones de plataforma media durante verano y otoño cuando los aportes de agua continental fueron más pronunciados ($826 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $927 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, respectivamente). En invierno, cuando predominan los vientos “Norte” en el área generando una mezcla fuerte, la comunidad costera quedó restringida a una banda tan estrecha cerca de la costa ($<22 \text{ km}$) que no fue detectada en el análisis. Por otro lado, durante esta misma época, el grupo denominado de transición el cual estuvo conformado por especies que generalmente habitan estratos profundos (Loeb, 1979; Cha *et al.*, 1994) se observó en estaciones superficiales del borde continental lo que muestra el efecto del proceso de mezcla en la distribución vertical de los organismos.

Algunos estudios mencionan que las altas densidades y diversidad ictioplanctónica están generalmente asociadas con la interfase entre la capa de mezcla y la termoclina (Loeb, 1980; Smith y Suthers, 1999). La posición de la termoclina es un importante factor que regula la distribución de las larvas de peces en aguas costeras y oceánicas (Perry y Neilson, 1988; Davis *et al.*, 1990; Palomera, 1991; Ropke, 1993).

En este trabajo, la distribución vertical de las comunidades neríticas se observó en toda la columna de agua independientemente de la ubicación de la termoclina, la comunidad costera se restringió a los niveles superficiales por encima de ésta y la comunidad oceánica que ocupó generalmente los estratos más profundos, no sólo se restringió a zonas por debajo de la termoclina sino que se observó por arriba de ella (nivel 3) en primavera y en invierno época en la cual la profundidad de la termoclina alcanzó los 85 m (Figs.47 a 50).

Lo anterior lleva a plantear la posibilidad de que la termoclina no juega un papel determinante en la distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas en el sur del Golfo de México, esta no dependencia es similar con lo descrito por Gray (1996) y Gray y Kingsford (2003) para la plataforma continental de Sydney quienes consideran que la termoclina no es un factor crítico para la distribución vertical y supervivencia de larvas de peces. Estos mismos autores sugieren que la permanencia de la comunidad costera en estratos superficiales esta más ligada con las interacciones tróficas existentes en esta zona que a la posición de la termoclina.

CONCLUSIONES

- La distribución vertical de la biomasa zooplanctónica y densidad ictioplanctónica en el sur del Golfo de México, presentó un patrón similar en los meses de mayo, agosto y noviembre con la mayor concentración de organismos entre la superficie y los 18 m de profundidad (niveles 1, 2 y 3). Durante febrero, la distribución vertical del zooplancton e ictioplancton fue más homogénea en los cinco niveles de muestreo. Este patrón de distribución estuvo directamente relacionado con la ubicación de la capa de mezcla, la cual varió estacionalmente.
- La distribución de la biomasa zooplanctónica y la densidad ictioplanctónica presentaron una correlación positiva y significativa lo cual se puede atribuir a las interacciones biológicas existentes entre el zooplancton y en especial a la disponibilidad de alimento que es aprovechado por las larvas de peces.
- El análisis de Bray-Curtis definió cuatro comunidades ictioplanctónicas durante un ciclo anual: Comunidad Costera, Comunidad Oceánica, Comunidad Nerítica Interna, Comunidad Nerítica Externa y un Grupo de Transición.
- La Comunidad Costera estuvo caracterizada por los taxa *Chloroscombrus chrysurus*, *Cynoscion arenarius*, *Menticirrhus* spp., *Micropogonias* spp. y *Stellifer lanceolatus*. En mayo, la CC se observó en los dos primeros niveles de muestreo de las estaciones costeras, en agosto y noviembre su extensión hacia la plataforma media, hace evidente su estrecha relación con las descargas de aguas continentales y con los frentes halinos.
- La Comunidad Oceánica tuvo como representantes característicos a larvas de *Bregmaceros atlanticus*, *Myctophum* spp., *Myctophum nitidulum*, *Hygophum macrochir* y *Benthoosema suborbitale*. Las estaciones donde ocurrió la CO estuvieron situadas en el borde continental en los niveles

más profundos. La ubicación de esta comunidad fue consistente en los cuatro periodos de muestreo y en todos los transectos.

- Los principales taxa que caracterizaron a la Comunidad Nerítica Interna fueron *Selene setapinnis*, *Syacium gunteri*, *Bothus ocellatus*, *Bregmaceros cantori* y *Trichiurus lepturus*, esta comunidad se observó en prácticamente toda el área de estudio desde estaciones superficiales hasta las profundas. En agosto y noviembre cuando la descarga fluvial presentó su máxima influencia se extendió a estaciones del borde continental alcanzando hasta el nivel 4. En febrero, época con un proceso de mezcla intenso, se distribuyó desde la zona costera hasta niveles profundos de estaciones del borde continental.
- Los taxa dominantes de la Comunidad Nerítica Externa fueron *Diaphus* spp., *Cyclothone* spp., *Anthias* spp. y *Thunnus* spp. Esta comunidad se ubicó en las estaciones más externas de la plataforma, extendiéndose en ocasiones hacia la plataforma media pero nunca a estaciones costeras (<30 m). Ocupó los niveles superficiales 1, 2 y 3, en contadas ocasiones alcanzó el nivel 4 y nunca el nivel 5. Estacionalmente, tuvo diferencias en su distribución, ya que en las campañas de mayo y agosto se restringió a la parte oriental del área de estudio, frente a la Laguna de Términos y en noviembre y febrero se observó en todos los transectos pero más extensamente distribuida hacia la porción occidental.
- Los taxa más frecuentes y abundantes del Grupo de Transición fueron larvas de organismos adultos que habitan aguas tanto de la plataforma continental como oceánicas: *Caranx crysos*, *Selar crumenophthalmus*, *Diaphus* spp., *Ceratoscopelus warmingii*, *Hygophum macrochir* y *Myctophum* spp. lo que reflejó el proceso de mezcla entre las aguas neríticas y oceánicas generado por el patrón de circulación y la influencia de los vientos “Norte” principalmente durante febrero.

- El Análisis Canónico de Correspondencias indicó que la profundidad y la energía potencial son las variables que presentaron una correlación positiva con las especies dominantes de la Comunidad Oceánica. La biomasa zooplanctónica y los gradientes de salinidad fueron los factores que se correlacionaron con las especies representativas de la Comunidad Costera.
- La termoclina no es un factor determinante en la distribución vertical de las comunidades ictioplanctónicas en el área de estudio. Las comunidades Neríticas se distribuyeron en toda la columna de agua independientemente de la ubicación de la termoclina, la Comunidad Costera se restringió a los niveles superficiales por encima de ésta y la Comunidad Oceánica que ocupó generalmente los estratos más profundos, no sólo se restringió a zonas por debajo de la termoclina sino que se observó en algunas ocasiones por arriba de ella.
- La estructura de las comunidades ictioplanctónicas en el sur del Golfo de México depende de una serie de procesos que pueden actuar a diferentes escalas en tiempo y espacio. En particular, las descargas de agua continental que actúan a mesoescala y contribuyen en la distribución de las comunidades a lo largo y ancho de la plataforma continental y los procesos de mezcla, que influyen en la composición y distribución vertical de los organismos y por ende en la estructura vertical de las comunidades.

LITERATURA CITADA

- Alatorre, M. A., Ruíz, F. y Salas de León, D. 1989. Efecto del paso de los frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche. In: J. González, F. Medina, M. Romo y M. Martínez (Eds) Memoria de la Reunión Anual 1987 de la Unión Geofísica Mexicana. 186-193.
- Alfonso, I., Blanco, M. y García, A. 1985. Zooplancton de la Ensenada de la Broa durante el periodo 1979-1983. Contribución Simposio de Ciencias del Mar. XX Aniversario Instituto de Oceanología. Cuba. 1, 16-18.
- Ali Khan, J. y Hempel, G. 1974. Relation of fish larvae and zooplankton biomass in the Gulf of Aden. *Marine Biology*. 28, 311-316.
- Alvarado, A. 1981. Siphonophora. In: Boltovskoy (Ed.) *Atlas del zooplankton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino*. INIDEP, Buenos Aires. 383-442 pp.
- Bé, A. W. H., Forns, J. M. y Roels, O. A. 1971. Plankton abundance in the North Atlantic Ocean. In: J. D. Costlow (Ed.) *Fertility of the sea*, 17-50. Gordon y Breach, New York.
- Biggs, D. C. 1992. Nutrients, plankton and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *Journal Geophysical Research*. 97, 2143-2154.
- Boehlert, G. W. y Mundy, B. C. 1994. Vertical and onshore-offshore distributional patterns of tuna larvae in relation to physical habitat features. *Marine Ecology Progress Series*. 107, 1-13.
- Bogdanov, D. V. 1969. Some oceanographic features of Gulf of Mexico and Caribbean Sea. In: A. S. Bogdanov (Ed.) *Soviet-Cuban-Fishery-Research*. 13-15.
- Bogdanov, D. V., Sokolov, V. A. y Khromov, N. S. 1969. Regions of high biological and comercial productivity in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Oceanology*. 8, 371-381.
- Boltovskoy, D. 1981. *Atlas del Zooplankton del Atlántico Sudoccidental*. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 936 pp.
- Bowman, K. F. y Esaias, W. E. 1978. *Oceanic fronts in coastal processes*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 114 pp.

- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27, 235-249.
- Carranza-Edwards, A., Rosales-Hoz, L. y Monreal-Gómez, A. 1993. Suspended sediment in the southeastern Gulf of Mexico. *Marine Geology*. 112, 257-269.
- Casanova, J. P. 1999. Chaetognatha. In: Boltovskoy (Ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden. 1352-1374 pp.
- Cha, S. S., McGowan, M. F. y Richards, W. J. 1994. Vertical distribution of fish larvae off the Florida Keys, 26 may-5 june 1989. *Bulletin of Marine Science*. 54, 828-842.
- Chen, C. D., Wiesenburg, A. y Xie, L. 1997. Influences of river discharge on biological production in the inner shelf: a coupled biological and physical model of the Louisiana-Texas Shelf. *Journal of Marine Research*. 55, 293-320.
- Chen, X., Lohrenz, S. E. y Wiesenburg, D. A. 2000. Distribution and controlling mechanisms of primary production on the Louisiana-Texas continental shelf. *Journal of Marine Systems*. 25, 179-207.
- Ciechomski, J. D. y Sánchez, R. P. 1983. Relationship between ichthyoplankton abundance and associate zooplankton biomass in the shelf waters off Argentina. *Biological Oceanography*. 3, 77-101.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México. 89 pp.
- Comisión Nacional del Agua e Instituto Mexicano de Tecnología del Agua 2000. Banco Nacional de Datos de Aguas Superficiales (BANDAS). Base de datos, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Cowan, J. H. y Shaw, R. F. 1988. The distribution, abundance and transport of larval Sciaenids collected during winter and early spring from the continental shelf waters off West Louisiana. *Fishery Bulletin*. 86, 129-142.
- Cowan, J. H. y Shaw, R. F. 1991. Ichthyoplankton off west Louisiana in winter 1981-1982 and its relationship with zooplankton biomass. *Contributions in Marine Science*. 32, 103-121.
- Czitrom, S. P. R., Ruiz, F., Alatorre, M. A. y Padilla, A. R. 1986. Preliminary study of a front in Bay of Campeche, Mexico. In: J. C. J. Nihoul (Ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanography Series. Amsterdam. 301-311.

- Dagg, M. J. y Whitley, T. E. 1991. Concentrations of copepod nauplii associated with the nutrient-rich plume of the Mississippi River. *Continental Shelf Research*. 11, 1409-1423.
- Davis, T. L., Jenkins, G. P. y Young, J. W. 1990. Diel patterns of vertical distribution in larvae of southern bluefin *Thunnus maccoyii*, and other tuna in the East Indian. *Marine Ecology Progress Series*. 59, 63-74.
- De la Cruz, A. 1967. Investigaciones del plancton de la plataforma sur de Cuba. Investigaciones pesqueras soviético-cubanas. VNIRO-CIP. Moscú. 2, 58-73.
- De la Cruz, A. 1972. Zooplankton de la región sureste del Golfo de México. *Ciencias Biológicas*. Universidad La Habana. 24, 1-55.
- De la Cruz, A. G. 1994. *Sistema para el análisis de comunidades*. Versión 3.0. Departamento de Pesquerías y Biología Marina. CICIMAR-I. P. N. 99 pp.
- Fabré, 1985. Distribución cuantitativa del zooplankton en la región noroccidental de la plataforma cubana. Reporte de Investigación, Instituto Oceanológico Cuba. 31, 1-27.
- Fabré y Campos, A. 1981. Caracterización biológica de la plataforma cubana. Parte II. Archivo de Ciencias, Instituto de Oceanología. 1-25 pp.
- Fajardo-Rivera, M. M. y Rodríguez-Van Lier, M. A. 1986. Contribución al conocimiento del ictioplancton en el sur del Golfo de México. Primavera-Verano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 84 pp.
- Field, J. G., Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*. 8, 37-52.
- Flores-Coto, C. y Sánchez-Ramírez, M. 1989. Larval distribution and abundance of Carangidae (Pisces) from the southern Gulf of Mexico, 1983-1984. *Gulf Research Reports*. 8, 117-128.
- Flores-Coto, C. y Ordóñez-López, U. 1991. Larval distribution and abundance of Myctophidae, Gonostomatidae and Sternoptychidae from the Southern Gulf of Mexico. In: R. D. Hoyt (Ed.) *Larval fish recruitment and research in the Americas*. NOAA Technical Report, NMFS 95. 55-64.
- Flores-Coto, C. y Pérez-Argudín, M. 1991. Efecto de la marea en el paso de Sciaenidos (Pisces) en la Boca del Carmen, Laguna de Términos, Campeche.

Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 18, 25-35.

- Flores-Coto, C., Abundio-López, F. y Zavala-García, F. 1991. Larval distribution and abundance of Pleuronectiformes from the southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 32, 439-450.
- Flores-Coto, C., Zavala-García, F. y Espinosa-Villagrán, G. 1993. Asociaciones ictioplactónicas de la Bahía de Campeche, México (verano 1987). Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile. Serie Ocasional 2, 57-67.
- Flores-Coto, C., Figueroa-Páez, P. y Zavala-García, F. 1999. Distribución y abundancia de larvas de Sciaenidae en la columna de agua, en el sur del Golfo de México. Primavera. *Hidrobiológica.* 9, 135-144.
- Flores-Coto, C., Sanvicente-Añorve, L., Pineda-López, R. y Rodríguez-Van Lier, M. A. 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia.* 5, 65-84.
- Flores-Coto, C., Martínez-Gutiérrez, R., González-Félix, M., Sanvicente-Añorve, L., y Zavala-García, F. 2000. Annual variation of ichthyoplankton assemblages in neritic waters of the Southern Gulf of Mexico. *Caribbean Journal of Science.* 36, 233-243.
- Flores-Coto, C., Rivas-Vega, R., Zavala-García, F. y Sánchez-Robles, J. 2001. Vertical distribution of larval carangids in the Southern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research.* 13, 1-8.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). *Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*, 2a Edición. 246 pp.
- García-Abad, M. C., Yáñez-Arancibia, A., Sánchez-Gil, P. y Tapía-García, M. 1992. Distribución, reproducción y alimentación de *Syacium gunteri* Ginsburg (Pisces: Bothidae), en el Golfo de México. *Revista de Biología Tropical.* 39, 27-34.
- Gasca, R., Suárez, E. y Castellanos, I. 1995. Biomazas zoopláncticas en aguas superficiales del Golfo de México durante verano e invierno de 1991. *Caribbean Journal of Science.* 31, No. 1-2, 128-140.

- Govoni, J. J. y Chester, A. J. 1990. Diet composition of larval *Leiostomus xanthurus* in and about the Mississippi River plume. *Journal of Plankton Research*. 12, 819-830.
- Govoni, J. J. y Grimes, C. B. 1992. The surface accumulation of larval fishes by hydrodynamic convergence within the Mississippi River plume front. *Continental Shelf*. 12, 1265-1276.
- Govoni, J. J., Hoss, D. E. y Colby, D. R. 1989. The spatial distribution of larval fishes about the Mississippi River plume. *Limnology and Oceanography*. 34, 189-199.
- Gray, A. C. 1996. Do thermoclines explain the vertical distributions of larval fishes in the dynamic coastal waters of southeastern Australia?. *Marine and Freshwater Research*. 47, 183-190.
- Gray, A. C. y Miskiewicz, A. G. 2000. Larval fish assemblages in South-east Australian coastal waters: seasonal and spatial structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 50, 549-570.
- Gray, A. C. y Kingsford, M. J. 2003. Variability in thermocline depth and strength, and relationships with vertical distributions of fish larvae and mesozooplankton in dynamic coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*. 247, 211-224.
- Grimes, C. B. 2001. Fishery production and the Mississippi river discharge. *Fisheries*. 26, 17-26.
- Grimes, C. B. y Finucane, J. H. 1991. Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. *Marine Ecology Progress Series*. 75, 109-119.
- Grioche, A. y Koubbi, P. 1997. A preliminary study of the influence of a coastal frontal structure on ichthyoplankton assemblages in the English Channel. *ICES Journal of Marine Science*. 54, 93-104.
- Grothues, T. M. y Cowen, R. K. 1999. Larval fish assemblages and water mass history in a major faunal transition zone. *Continental Shelf Research*. 19, 1171-1198.

- Gutiérrez-Estrada, M. 1977. *Sedimentología del área de transición entre las provincias terrígenas y carbonatadas del sureste del Golfo de México*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 175 pp.
- Harris, S. A., Cyrus, D. P. y Beckley, L. E. 2001. Horizontal trends in larval fish diversity and abundance along an ocean-estuarine gradient on the Northern KwaZulu-Natal Coast, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 53, 221-235.
- Hernández-Tellez, J., Aldeco, J. y Salas de León, D. 1993. Cooling and heating due to latent and sensible heat over the Yucatan continental shelf. *Atmósfera*. 6, 223-233.
- Huitron-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, Universidad Nacional Autónoma de México. 114 pp.
- James, M. R. y Hall, J. A. 1995. Planktonic ciliated protozoa: their distribution and relationship to environmental variables in a marine coastal ecosystem. *Journal of Plankton Research*. 17, 659-683.
- Kane, J. 1993. Variability of zooplankton biomass and dominant species abundance on Georges Bank, 1977-1986. *Fishery Bulletin*. 91, 464-474.
- Kingsford, M. J. 1990. Linear oceanographic features: a focus for research on recruitment processes. *Austin Journal Ecology*. 15, 391-401.
- Kingsford, M. J. 1993. Biotic and abiotic structure in the pelagic environment: importance to small fishes. *Bulletin of Marine Science*. 53, 393-415.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y la abundancia*. Segunda Edición Harla, México. 753 pp.
- Kolesnikov, A. N. y Alfonso, A. 1969. Datos preliminares del zooplancton de la región oriental del Golfo de México y del Estrecho de Florida. Academia de Ciencias de Cuba. *Serie Oceanológica*. 4, 15-20.
- Laprise, R. y Dodson, J. J. 1994. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 107, 67-81.

- Laprise, R. y Pepin, P. 1995. Factors influencing the spatio-temporal occurrence of fish eggs and larvae in a northern, physically dynamic coastal environment. *Marine Ecology Progress Series*. 122, 73-92.
- Legadeuc, Y., Boulé, M. y Dodson, J. J. 1997. Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *Journal of Plankton Research*. 19, 1183-1204.
- Legendre, L. y Demers, S. 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Canada Journal Fisheries Aquatic Science*. 41, 2-19.
- Leggett, W. C. 1986. Fish migrations in coastal and estuarine environments: a call for new approaches to the study of an old problem. In: J. C. J. Nihoul (Ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanography Series. Amsterdam. 159-178.
- Levene, H. 1960. Robust test for equality of variance. In: Z. Olkin (Ed.) *Contributions to Probability and Statistics*. Stanford University Press, Palo Alto, CA. pp. 278-292.
- Lizárraga-Partida, M. L. y Sainz-Hernández, E. 1984. Comentarios a la hidrología del sur del Golfo de México en la campaña PROGMEX I.03.83. Programa oceanológico PROGMEX. Campaña I.03.83. Serie: Informes de Campaña I. C. M. L. (1): 27-53.
- Loeb, V. J. 1979. Larval Fishes in the zooplankton community of the North Pacific Central Gyre. *Marine Biology*. 53, 173-191.
- Loeb, V. J. 1980. Patterns of spatial and species abundance within the larval fish assemblage of the North Pacific Central Gyre during late summer. *Marine Biology*. 60, 189-200.
- Lohrenz, S. E., Dagg, M. J. y Whitley, T. E. 1990. Enhanced primary production at the plume/oceanic interface of the Mississippi River. *Continental Shelf Research*. 10, 639-664.
- Mann, K. H. y Lazier, J. R. N. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Boston. 466 pp.
- Martínez-Gutierrez, M. R. 2001. Variación de la distribución y abundancia de las larvas de las familias Serranidae, Lutjanidae y Scombridae (Pisces), con aspectos ecológicos de algunas especies. Sur del Golfo de México. Tesis de

- Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
138 pp.
- McGowen, G. E. 1993. Coastal ichthyoplankton assemblages, with emphasis in the southern California Bight. *Bulletin of Marine Science*. 53, 692-722.
- Merrell, W. Jr. y Morrison, J. M. 1981. On the circulation of the western Gulf of Mexico with observations from April 1978. *Journal Geophysical Research*. B6, 4181-4185.
- Molinari, R. L., Festa, J. F. y Behringer, D. W. 1978. The circulation of the Gulf of Mexico derived from estimated dynamic higher fields. *Journal Physical Oceanography*. 8, 987-996.
- Monreal-Gómez, M. A. y Salas de León, D. A. 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*. 29, 101-111.
- Monreal-Gómez, M. A., Salas de León, D. A., Padilla-Pilotze, A. R. y Alatorre-Mendieta, M. A. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la bahía de Campeche, México. *Ciencias Marinas*. 18, 115-133.
- Moser, H. y Smith, P. E. 1993. Larval fish assemblages of the California Current region and their horizontal and vertical distributions across a front. *Bulletin of Marine Science*. 53, 645-691.
- Nowlin, W. D. Jr. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. In: L. R. A. Capurro y J. L. Reid (Eds) *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Texas A & M University Oceanographic Studies, Gulf Publishing Co., Houston, Texas. 2, 3-51.
- Ocaña-Luna, A. Y Sánchez-Ramírez, M. 1999. Feeding of sciaenid (Pises: Sciaenidae) larvae in two coastal lagoons of the Gulf of México. *Gulf Research Reports*. 10, 1-9.
- Olivar, M. P. y Shelton, P. A. 1993. Larval fish assemblages of the Benguela Current. *Bulletin of Marine Science*. 53, 450-474.
- Padilla, A. R., Alatorre, M. A., Ruiz, F. y Czitrom, S. P. R. . 1986. Observaciones recientes de la estructura termohalina en el sur del Golfo de México. In: J. Urrutia-Fucugauchi (Ed.) *Unión Geofísica Mexicana. Memorias de la Reunión Anual 1986*. Morelia, Mich. 434-440
- Palomera, I. 1991. Vertical distributions of eggs and larvae of *Engraulis enclasicolus* in stratified waters of the western Mediterranean. *Marine Biology*. 111, 37-44.

- Perry, R. I. y Neilson, J. D. 1988. Vertical distributions and trophic interactions of age-0 Atlantic cod and haddock in mixed and stratified waters of George Bank. *Marine Ecology Progress Series*. 49, 199-214.
- Pierrot-Bults, A. 1996. Chaetognatha. In: Gasca y Suárez (Eds). *Introducción al estudio del zooplancton marino*. ECOSUR, Chetumal. 529-526 pp.
- Platt, T., Fuentes-Yaco, C. y Frank, K. T. 2003. Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature*. 423, 398-399.
- Popowsky, G. y Campos, A. 1987. Estructura comunitaria del plancton oceánico alrededor de Cuba en marzo de 1981. Reporte de Investigación, Instituto Oceanológico Cuba. 64,1-15.
- Raby, D., Legadeuc, Y., Dodson, J. J. y Mingelbier, M. 1994. Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Marine Ecology Progress Series*. 103, 275-284.
- Rakocinski, C., Lyczkowski-Shultz, J. y Richardson, S. 1996. Ichthyoplankton assemblages structure in Mississippi sound as revealed by canonical correspondence analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 43, 237-257.
- Reiss, C. S. y McConaughy, J. R. 1999. Cross-frontal transport and distribution of ichthyoplankton associated with Chesapeake Bay plume dynamics. *Continental Shelf Research*. 19, 151-170.
- Retana-Varela, R. 1989. Contribución al conocimiento de las etapas larvarias de las familias Clupeidae y Engraulidae en el sur del Golfo de México. Campaña OGMEX/I (Febrero-Marzo, 1987). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 36 pp.
- Richards, W. J., Mc Gowan, M. F., Leming, T., Lamkin, J. T. y Kelly, S. 1993. Larval fish assemblages at the Loop Current boundary in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 53, 475-537.
- Rivera-Elizalde, J. 1988. *Contribución al conocimiento de los primeros estadios de vida de las especies de la familia Sciaenidae (Pisces) en el sur del Golfo de México*. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, 42 pp.
- Rodríguez, J. M. y Rubín, J. P. 1991. El ictioplancton y la biomasa del zooplancton en aguas del sur de Galicia, en abril de 1987. *Boletín Instituto Español Oceanográfico*. 7, 115-127.

- Röpke, A. 1993. Do larvae of mesopelagic fishes in the Arabian Sea adjust their vertical distribution to physical and biological gradients?. *Marine Ecology Progress Series*. 101, 223-235.
- Sabatés, A. 1990. Changes in the heterogeneity of mesoscale distribution patterns of larval fish associate with a shallow coastal haline front. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 30, 131-140.
- Sabatés, A. y Olivar, M. P. 1996. Variation of larval fish distributions associated with variability in the location of a shelf-slope front. *Marine Ecology Progress Series*. 135, 11-20.
- Salas de León, D. A., Monreal-Gómez, M. A., Sanvicente-Añorve, L. y Flores-Coto, C. 1998. Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica Acta*. 21, 87-93.
- Sanvicente-Añorve, L. 1990. Comunidades ictioplanctónicas en el suroeste del Golfo de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 58 pp.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C. y Sánchez-Velasco, L. 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 62, 17-30.
- Shaw, R. F. y Drullinger, D. L. 1990a. Early life history profiles, seasonal abundance and distribution of four species of clupeid larvae from the northern Gulf of Mexico. NOAA Technical Report, NMFS 88. 60 pp.
- Shaw, R. F. y Drullinger, D. L. 1990b. Early life history profiles, seasonal abundance and distribution of four species of carangid larvae off Louisiana, 1982 and 1983. NOAA Technical Report, NMFS 89. 37 pp.
- Sherman, K. J. Green, R., Goulet, J. R. y Ejsymont, L. 1983. Coherence in zooplankton of a large northwest atlantic ecosystem. *Fishery Bulletin*. 81, 855-862.
- Shirasago, B. G. 1991. Hidrografía y análisis frontogenético en el sur de la Bahía de Campeche. Tesis de Maestría, UACPyP-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México. 141 pp.
- Simpson, J. H., Allen, C. M. y Morris, N. C. G. 1978. Fronts on the continental shelf. *Journal of Geophysical Research*. 28A (C9), 4607-4614.

- Smith, K. A. y Suthers, I. M. 1999. Displacement of diverse ichthyoplankton assemblages by a coastal upwelling event on the Sydney shelf. *Marine Ecology Progress Series*. 176, 49-62.
- Smith, K. A., Gibbs, M. T., Middleton, J. H. y Suthers, I. M. 1999. Short term variability in larval fish assemblages of the Sydney shelf: tracers of hydrographic variability. *Marine Ecology Progress Series*. 178, 1-15.
- Sogard, S., Hoss, D. E. y Govoni, J. J. 1987. Density and depth distribution of larval fishes at three locations in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*. 85, 601-609.
- Steele, J. H. 1964. A study of production in the Gulf of Mexico. *Journal Marine Research*. 22, 211-222.
- Villalobos, A. y Zamora, M. E. 1975. *Importancia biológica de la Bahía de Campeche*. Memorias Primer Simposium Latinoamericano de Oceanografía Biológica, México. 375-382.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analisis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. pp. 662
- Zavala-García, F. y Flores-Coto, C. 1989. Medición de biomasa zooplanctónica. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 16, 273-278.
- Zavala-García, F. y Flores-Coto, C. 1994. Abundance and distribution of Breagmacerotidae (Pisces) larvae in Campeche Bay, Mexico. *Ciencias Marinas*. 20, 219-241.
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L. y O'Brien, J. J. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico. Submitted to *Journal of Geophysical Research (Oceans)*.