



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LA ESTRUCTURA DE
LA COMUNIDAD DE HIDROMEDUSAS (Cnidaria: Hydrozoa)
DEL SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias
(Biología Marina)**

present a

BIOL. MARÍA DE LOS ANGELES MENDOZA BECERRIL

DIRECTOR DE TESIS

DRA. MARINA SÁNCHEZ RAMÍREZ

COMITÉ TUTORAL

DR. CÉSAR FLORES COTO
DRA. MARÍA ANA FERNÁNDEZ ALAMO
DR. JORGE ZAVALA HIDALGO
DR. JOSÉ ALBERTO OCAÑA LUNA

México, D. F., 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

***Aparentemente no había nada
sólo el agua, algunas veces en protesta,
resonante e impenetrable;
otras sólo tranquila, apacible y sola***

***Aparentemente no había nada
sólo la inmensa niebla que guardas,
hasta que descubrí un mundo nuevo
y llegue a donde jamás había soñado***

***Aparentemente no había nada
sólo secretos y misterios
reflejados en tus violentas
y espumosas olas***

***Aparentemente no había nada
sólo tu manto azul,
acompañado de coros y mareas
que me avivaron hasta llegar aquí...***

MAMB



EMB

Agradecimientos

A la Dra. Marina Sánchez Ramírez por su constante apoyo y valiosa asesoría académica.

Al Dr. José Alberto Ocaña Luna cuyas sugerencias contribuyeron de manera significativa en la elaboración del presente trabajo.

A los miembros de jurado: Dra. Marina Sánchez Ramírez, Dr. César Flores Coto, Dra. María Ana Fernández Alamo, Dr. Jorge Zavala Hidalgo y Dr. José Alberto Ocaña Luna, por sus comentarios, dedicación y discusión de este manuscrito.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme tener una formación académica en el área de la investigación y al Instituto Politécnico Nacional donde desarrolle el proyecto de tesis.

A la Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo otorgado a los proyectos: Abundancia y Distribución de Escifomedusas (Cnidaria: Scyphozoa) (clave: 20060273) y Variación espacio-temporal de la Abundancia del Ictioplancton en el Sistema Arrecifal Veracruzano (Clave: 20070309) de los cuales derivó este trabajo.

Al responsable del proyecto “Medusas” y Subgerente de Proyectos y Exhibiciones del acuario de Veracruz, Veracruz Ing. Ricardo Aguilar Durán por su apoyo y colaboración y al Sr. José Zamudio Morales por su valiosa ayuda en el trabajo de campo.

Al Parque Marino Nacional “Sistema Arrecifal Veracruzano” y a CONAPESCA por las facilidades y permisos otorgados para llevar a cabo esta investigación.

A CONACyT y al Programa de Apoyos económicos del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por la beca otorgada para realizar mis estudios de maestría.

Al personal administrativo del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología y de la Biblioteca Conjunta de Ciencias de la Tierra, UNAM, así como al personal docente y de apoyo del Laboratorio de Ecología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN.

Agradezco profundamente a mi familia y amigos por el apoyo invaluable que me han brindado.

cenca tlazohcamati

Índice	página
Lista de figuras	I
Lista de tablas	II
RESUMEN	III
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	3
OBJETIVO GENERAL	3
OBJETIVOS PARTICULARES	3
ÁREA DE ESTUDIO	3
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Diseño de muestreo	7
Análisis de datos	9
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	11
Parámetros físico-químicos	11
Abundancia de Ictioplancton	19
Comunidad de hidromedusas	22
CONCLUSIONES	40
LITERATURA CITADA	42

	Lista de figuras	página
1	Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo, Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz.	4
2	Dendrograma de similitud de las épocas de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	12
3	Temperatura y salinidad superficial promedio (\pm de) del agua, en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	13
4	Temperatura ambiente promedio y precipitación (1921-1995), estación meteorológica Veracruz (García, 2004).	13
5	Precipitación mensual, estación meteorológica Veracruz, Veracruz (SMN, 2006).	14
6	Escorrentamiento natural superficial mensual de: (A) Río Jamapa, estación hidrométrica El Tejar; Río Antigua, estación hidrométrica Cardel y (B) Río Papaloapan, estación hidrométrica Chacaltianguis, Veracruz en 2005 (CONAGUA, Subdirección General Técnica).	14
7	Promedio mensual (\pm de) de transparencia (m) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	15
8	Concentración promedio mensual (\pm de) de oxígeno disuelto (OD) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	15
9	Concentración promedio mensual (\pm de) de nitritos (N-NO ₂) y amonio (NH ₄ ⁺) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	16
10	Concentración promedio mensual (\pm de) de nitratos (N-NO ₃) y fosfatos (PO ₄) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	16
11	Densidad (ind. /100 m ³) promedio por época (\pm de) de huevos y larvas de peces en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	20
12	Distribución espacio-temporal de la densidad promedio de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).	25
13	Riqueza espacio-temporal de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).	32
14	Dendrograma de disimilitud de la comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	36
15	Diagrama de ordenación (ACC) de la densidad de hidromedusas en relación a los parámetros bióticos y abióticos (vectores), señalando la agrupación de especies por épocas climáticas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	38

	Lista de tablas	página
1	Estaciones de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).	8
2	Densidad promedio por época, densidad promedio anual (Da), índice de valor de importancia (IVI) e intervalo de temperatura (°C) y salinidad (ups) de la comunidad de hidromedusas del Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	23
3	Correlación de las especies dominantes con parámetros bióticos y abióticos, en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	29
4	Riqueza, diversidad (bits/ind), dominancia, equidad y redundancia de la comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	32
5	Densidad promedio (ind. /100 m ³), riqueza de hidromedusas y diversidad máxima (bits/ind.) registradas en arrecifes de México y zonas adyacentes.	34
6	Resultados del Análisis Canónico de Correspondencias en relación a la densidad de hidromedusas con parámetros bióticos y abióticos en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).	38

RESUMEN

Se analizó la variación espacio-temporal en la estructura de la comunidad de hidromedusas del Parque Marino Nacional “Sistema Arrecifal Veracruzano” (SAV) localizado al suroeste del Golfo de México. De acuerdo al análisis ambiental del sistema se definieron tres épocas climáticas: secas, lluvias y “nortes”. Se observó el pulso de máxima densidad de huevos de peces en secas (3962.18 ind. /100 m³) y de larvas en lluvias (190.65 ind./100 m³) que coincide con la mínima densidad de huevos (922.95 ind. /100 m³). Se determinaron 32 especies, de las cuales *Hydractinia minima*, *Persa incolorata*, *Liriope tetraphylla*, *Hydractinia minuta* y *Eutima mira* fueron dominantes con un valor de IVI >8.0 % y se correlacionaron significativamente con la densidad de larvas de peces, temperatura, OD y pH, con excepción de *L. tetraphylla* quien tuvo una correlación negativa con la densidad de huevos de peces y salinidad. La comunidad de hidromedusas en la época de secas presentó la mayor densidad (3708.4 ind. /100 m³), riqueza (25 spp), dominancia (0.99) y redundancia (0.93) pero menor diversidad (0.40 bits/ind.) y equidad (0.09); en lluvias se registró la máxima diversidad (2.26 bits /ind.), equidad (0.55), mínima densidad (1312.9 ind. /100 m³), dominancia (0.81) y redundancia (0.93) y en “nortes” la riqueza fue menor (15 spp). En las variables bióticas y abióticas así como en la estructura de la comunidad no se observó un patrón latitudinal ni longitudinal. Se definieron cuatro grupos en la comunidad: 1) dominantes; 2) exclusivas de lluvias; 3) sólo presentes y/o más abundantes en secas; 4) únicas de “nortes”. Las variaciones espaciales y temporales de la composición y estructura de la comunidad de hidromedusas se relacionaron principalmente con la temperatura, salinidad, nutrientes, pH y densidad de huevos y estuvieron asociadas a la estacionalidad climática presente en el SAV.

Palabras clave: Hidrozoa, arrecife, México

INTRODUCCIÓN

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) constituye la franja arrecifal más representativa del Golfo de México (Quintana y Molina, 1991). En 1992 fue declarado como Área Natural protegida con carácter de Parque Marino Nacional, con el fin de salvaguardar la diversidad que alberga y preservar su ambiente debido a que esta expuesto a descargas de aguas residuales, industriales y agropecuarias, así como al desarrollo de actividades turísticas, pesqueras y portuarias (SEMARNAT, 1992).

El zooplancton es de gran importancia por su contribución energética en la estructura trófica de las comunidades arrecifales (Heidelberg *et al.*, 2004). Dentro de este grupo las hidromedusas poseen un papel relevante por sus hábitos depredadores (Ramírez & Zamponi, 1981; Purcell *et al.*, 1994), ya que controlan las poblaciones de sus presas (Purcell & Arai, 2001): copépodos, cladóceros, apendicularias, tintínidos, larvas de invertebrados, dinoflagelados (Pagès *et al.*, 1996) huevos y larvas de peces (Purcell, 1985).

Las hidromedusas representan una parte significativa en la dieta de varios organismos como: sifonóforos, ctenóforos, quetognatos (Alvariño, 1985) y peces, en ocasiones con estos últimos pueden actuar como competidores por el alimento (Arai, 1988) afectando la sobrevivencia de especies en estado larvario y con importancia comercial, como anchoas y sardinas (Purcell, 1985). Por otra parte se han considerado como indicadoras de condiciones oceánicas, debido a los desplazamientos débiles que presentan (Alvariño, 1975).

El establecimiento, sobrevivencia y abundancia de estos organismos depende de la disponibilidad de alimento, depredación, competencia y patrones de comportamiento propios de las especies ante la variación de factores físicos y químicos (Arai, 1992).

No obstante la importancia de las hidromedusas, los trabajos en la zona nerítica y oceánica del Golfo de México son limitados y han sido desarrollados por: Sears (1954), Moore (1962), Hopkins (1966), Burke (1975), Correia-Valencia (1992), Segura-Puertas (1992), Suárez-Morales *et al.* (2002), Segura-Puertas & Ordoñez-López (1994) y

Loman-Ramos *et al.* (2007) quienes han determinado principalmente la composición y distribución de esta fauna.

En los ambientes arrecifales mexicanos, los estudios sobre hidromedusas son escasos y se restringen a los arrecifes del Caribe: Arrecife Mahahual (Suárez-Morales *et al.*, 1999), Banco Chinchorro (Gasca *et al.*, 2003) y Puerto Morelos (Ramos & Segura-Puertas, 2004), en los cuales se analizan los cambios en abundancia y diversidad.

El conocimiento sobre la comunidad de medusas en el SAV es nulo, pese a la gran importancia ecológica y económica que poseen los arrecifes que lo conforman. Considerando esto último y la relevancia trófica que tienen estos organismos por su capacidad depredadora y abundancia, se realiza el análisis de la variación en la estructura de la comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

HIPÓTESIS

Los factores abióticos y bióticos juegan un papel importante en el patrón de la distribución de la abundancia de organismos zooplanctónicos, por lo que la fluctuación espacial y temporal de los factores físico-químicos y de la distribución de la densidad del ictioplancton (competidores y/o presas) influirán en la estructura de la comunidad de hidromedusas.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la variación espacio-temporal en la estructura de la comunidad de hidromedusas del Sistema Arrecifal Veracruzano.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ↻ Analizar la variación espacial y temporal de factores físicos y químicos.
- ↻ Analizar la distribución en espacio y tiempo de la densidad ictioplanctónica (factor biológico).
- ↻ Determinar la composición y distribución de la densidad de hidromedusas.
- ↻ Analizar la relación de la densidad de hidromedusas con factores físicos, químicos y biológicos.
- ↻ Establecer las variaciones en la estructura de la comunidad de hidromedusas con base en algunos parámetros ecológicos.

ÁREA DE ESTUDIO

El Sistema Arrecifal Veracruzano se ubica entre los municipios de Boca del Río y Alvarado, Veracruz, situados entre los paralelos 19° 02' y 19° 15' de Latitud Norte y los meridianos 96° 08' y 95° 46' Longitud Oeste. Comprende una superficie de aproximadamente 52, 238 ha y está constituido por un conjunto de 23 arrecifes coralinos (SEMARNAT, 1992), de los cuales 14 forman parte del área de estudio, estos se encuentran agrupados en dos áreas: Puerto de Veracruz, Boca del Río y Antón Lizardo, Alvarado; la primera incluye a los arrecifes Gallega, Galleguilla, Anegada de Adentro, Blanquilla, Verde, Sacrificios, Pájaros y Hornos (entre las isóbatas de 5.0-40.0 m) y la segunda comprende a los arrecifes: Giotte, Blanca, Chopas, De Enmedio, Cabezo y Rizo (entre las isóbatas de 20.0-30.0 m) (Fig. 1).

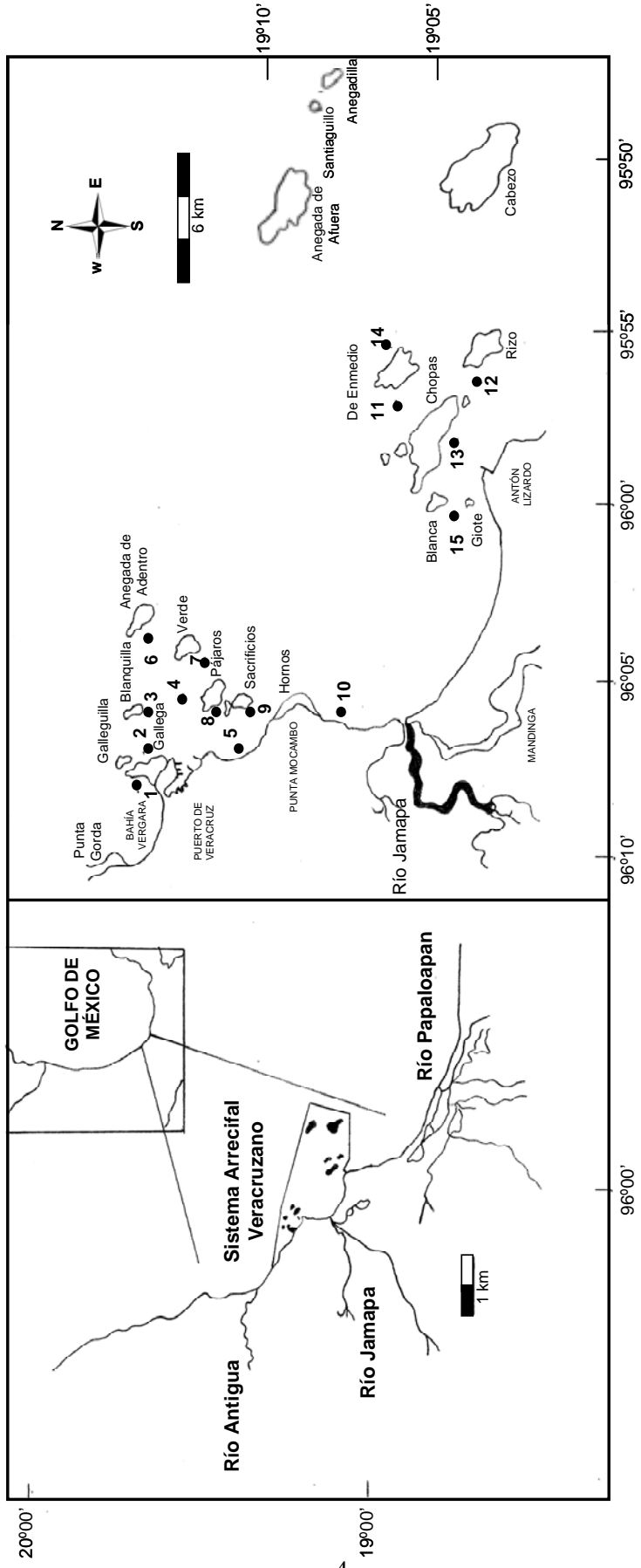


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo, Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz

Los arrecifes están delimitados al norte por el Río La Antigua y al sur por el Río Papaloapan, con un escurrimiento natural medio superficial de $2193.0 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$ y $44662.0 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$ respectivamente (CONAGUA, 2006). La desembocadura del Río Jamapa divide al sistema en las dos áreas antes mencionadas, posee escurrimiento natural medio superficial de $2563.0 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{año}$ (CONAGUA, 2003) y es el principal aporte de sedimentos terrígenos al sistema (Morelock & Koenig, 1967) los cuales son transportados al norte en la época de secas y al sur en la época de “nortes” por efecto de las corrientes (Krutak, 1980).

La extensión de los arrecifes es menor a los 10.0 km^2 y el basamento se encuentra a profundidades que oscilan entre los 20.0 y 45.0 m (Jordán-Dahlgren, 2004). Los sedimentos característicos son arenas finas y lodos, ricos en materia orgánica (Emery, 1963).

La forma que presentan es alargada de noreste a suroeste, paralelas a las curvas de nivel del fondo y a las crestas de las olas, mismas que ejercen gran influencia en su forma y posición (Heilprin, 1890 citado en Emery, 1963).

Estos arrecifes se caracterizan por ser de tipo plataforma al presentar la parte superior plana y alargada, por acción del viento y corrientes locales predominantes, excepto los arrecifes Hornos y Punta Mocambo que son de tipo costero, ya que crecen en aguas someras, bordeando la costa, muy cercana a ella o separados por un estrecho brazo de agua de poca profundidad (Carricart-Ganivet & Horta-Puga, 1993).

En cada arrecife se reconocen cuatro zonas estructurales: sotavento, en el cual hay poco movimiento del agua, baja energía del oleaje y constante aporte de sedimentos; laguna arrecifal, que se caracteriza por tener una tasa alta de sedimentación, reducido movimiento del agua y profundidades de $0.5\text{-}2.0 \text{ m}$; cresta arrecifal, esta expuesta al oleaje constante, posee una profundidad de $0.0\text{-}3.0 \text{ m}$, la sedimentación es baja y abunda el sustrato duro; y arrecife frontal que se desarrolla a los 12.0 m de profundidad en los arrecifes costeros y hasta 40.0 m en los arrecifes de tipo plataforma, la tasa de sedimentación es baja y la transparencia es alta (Gutiérrez *et al.*, 1993).

El clima es cálido-subhúmedo (Aw) con temperatura anual promedio de 25.2 °C, siendo la mínima en enero (21.5 °C) y la máxima en agosto (27.8 °C); se presentan lluvias abundantes en verano y parte de otoño; la precipitación anual promedio es de 1675.6 mm (García, 2004).

En la zona se registra una época de sequía corta (primavera, principalmente de abril a mayo) (García, 2004), una época lluviosa (finales de la primavera y en verano) dominada por tormentas tropicales y huracanes y una época de “nortes” (otoño-invierno) cuando hay intercambio entre las masas de aire frío provenientes del norte con las del interior del Golfo de México, provocando incursiones frontales (“nortes”) (Gutiérrez de Velasco & Winant, 1996).

El sistema se ve rodeado por: la “masa de agua de franca dilución (MAFD)” (28.0-32.0 °C y <34.3 ups) resultado de la mezcla de agua costera con el agua dulce; la “masa de agua costera” (MAC)” (21.0-28.0 °C y 34.4-36.0 ups) la cual se origina de la mezcla del agua oceánica con el agua de los ríos que drenan al Golfo de México y la “masa de agua oceánica (MAO)” (23.0-26.0 °C y >36.0 ups) que surge de la mezcla de la “masa de agua superficial residente del Golfo de México” o “Agua Común del Golfo de México (MCGM)” (22.0-23.3 °C y 36.4 ups de acuerdo a Vidal *et al.* (1992)) con el agua de tipo costero. La diferencia entre la MAFD y la MAC es que la última actúa a mayor escala que la MAFD (Sánchez-Juárez & Aldeco, 1995).

Durante la época de secas y “nortes” los vientos se dirigen principalmente hacia el sureste con una velocidad promedio anual de 7.8 Km/h y 8.5 Km/h respectivamente y en la época de lluvias los vientos se dirigen hacia el norte con una velocidad promedio de 6.6 Km/h, en esta misma época se presenta la mayor insolación (236.4 h) (Sistema Meteorológico Nacional (SMN), 2000-2008).

Para verano Zavala-Hidalgo *et al.* (2006) indican la presencia de surgencias en la costa sur de Veracruz, asociadas a los vientos e incremento del aporte fluvial. En la costa del Puerto de Veracruz la marea es mixta diurna con una pleamar media superior de 0.4 m, nivel medio de 0.2 m y bajamar media inferior de -1.01 m; en la costa de Antón Lizardo la marea es diurna con una pleamar media superior de 0.4 m, nivel medio de 0.2 m y

bajamar media inferior de -0.09 m (Secretaría de Marina, 2006). El nivel máximo del mar se registra de septiembre a octubre (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Las características fisiográficas y ambientales del sistema permiten el desarrollo de diversas actividades humanas entre las que destacan la pesca de: peces, crustáceos (langosta) y moluscos (pulpo y caracol) (Vargas-Hernández *et al.*, 1993), carga y descarga de embarcaciones de muy diversos tipos y el turismo (Instituto Nacional de Ecología, 1996).

Por su cercanía a la costa el área tiene un gran impacto antropogénico, que aunado a la sobrepesca, turismo, extracción de corales, conchas y otros organismos para su venta, así como el encallamiento de buques y la progresión de la línea de costa ocasionan un daño directo a los arrecifes; mientras que las actividades agrícolas e industriales afectan de manera indirecta al verter desechos que son acarreados junto con sedimento por los sistemas fluviales, principalmente en época de lluvias ya que reducen la transparencia del agua y se precipitan sobre la comunidad coralina (Jordán-Dahlgren, 2004).

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

Se establecieron 15 estaciones de muestreo ubicadas en las dos áreas del Sistema Arrecifal Veracruzano en junio, agosto, octubre, diciembre de 2006, febrero y abril de 2007 (Fig. 1 y Tabla 1). Se midió *in situ* la temperatura con un termómetro de mercurio, la salinidad con un refractómetro Atago SMill/E, la transparencia con un disco de Secchi, profundidad con una ecosonda, oxígeno disuelto (OD) y pH con una sonda multiparamétrica modelo 197i-WTW. Simultáneamente en cada estación se tomó una muestra de agua superficial para determinar amonio (NH_4^+), fosfatos (PO_4), nitritos (N-NO_2) y nitratos (N-NO_3) con un espectrofotómetro Hach DR/2010.

El zooplancton se recolectó mediante arrastres superficiales, siguiendo una trayectoria circular durante cinco minutos, utilizando redes cónicas de 50.0 cm de diámetro en la boca y con abertura de malla de 250 y 500 μm . Las muestras se fijaron con formalina al 4% neutralizada con borato de sodio. De acuerdo al análisis de los parámetros físico-químicos por mes, se eligieron aquellos representativos de la época de: sequía, lluvias y “nortes”, para la posterior separación de muestras biológicas.

Tabla 1. Estaciones de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).

<i>Estaciones</i>		<i>Latitud N</i>	<i>Longitud W</i>
Bahía Vergara	1	19° 13' 40.9''	96° 07' 57.0''
Gallega	2	19° 13' 03.7''	96° 07' 15.3''
Blanquilla	3	19° 13' 21.6''	96° 05' 51.8''
Entre Blanquilla y Pájaros	4	19° 12' 29.8''	96° 05' 32.2''
Entre Puerto de Veracruz y Punta Mocambo	5	19° 11' 16.8''	96° 07' 07.2''
Anegada de Adentro	6	19° 13' 34.9''	96° 03' 35.8''
Verde	7	19° 11' 51.4''	96° 04' 05.3''

Pájaros	8	19° 11' 00.4"	96° 05' 27.9"
Sacrificios	9	19° 10' 21.4"	96° 05' 37.4"
Sur de Punta Mocambo	10	19° 08' 08.4"	96° 05' 16.6"
Entre Chopas y Enmedio	11	19° 06' 22.2"	95° 56' 57.8"
Rizo	12	19° 03' 51.7"	95° 56' 50.1"
Chopas	13	19° 04' 47.2"	95° 58' 13.5"
De Enmedio	14	19° 06' 30.9"	95° 55' 38.4"
Entre Blanca y Gioté	15	19° 04' 22.2"	95° 59' 51.6"

De las muestras obtenidas con la red de 250 μm se separaron las hidromedusas y de la red de 500 μm huevos y larvas de peces. Para separar los organismos de las muestras más densas se obtuvieron alícuotas de $\frac{1}{4}$ y $\frac{1}{8}$ utilizando un fraccionador Folsom. Las hidromedusas se identificaron de acuerdo a las descripciones de Agassiz (1865), Mayer (1910), Russell (1953), Kramp (1959), Kramp (1961) y Bouillon (1999). El arreglo taxonómico se realizó considerando la clasificación propuesta por Marques & Collins (2004) y a nivel específico la de Bouillon & Boero (2000).

Los organismos fueron cuantificados para calcular la densidad de hidromedusas, huevos y larvas de peces, expresada como número de individuos /100 m^3 .

Análisis de datos

Para identificar la existencia de un gradiente espacial y temporal se realizó un análisis de clasificación jerárquica aglomerativa (Distancia Euclídeana al Cuadrado) a partir de los datos de parámetros abióticos de los meses y estaciones de muestreo.

Para comprobar si los promedios de los parámetros abióticos cumplían con el supuesto de homogeneidad de varianzas se aplicó una prueba de Levene (95%). Posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía (F) para evaluar el grado de significación entre las épocas. Esto mismo se hizo para las variables bióticas, sólo que con la previa transformación de los datos de densidad mediante \log_{10} , para cumplir con los requerimientos de normalidad y homoscedasticidad de este tipo de análisis (Emerson, 1991).

Se analizó la relación de la densidad de hidromedusas con factores bióticos (densidad de huevos y larvas de peces) y abióticos (temperatura, salinidad, pH, OD y nutrientes), mediante el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Zar, 1999):

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^n d^2_i}{n^3 - n}$$

donde:

r_s = coeficiente de correlación de rangos de Spearman

d_i = rango de X_i – rango de Y_i

n = tamaño de la muestra

El análisis de la estructura de la comunidad de hidromedusas se llevó a cabo considerando los datos de densidad y con la aplicación de los siguientes índices mediante el programa ANACOM versión 3 (De la Cruz-Agüero, 1994):

Valor de importancia modificado de Krebs (1985)

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

donde:

IVI = valor de importancia de la especie i

A_{ri} = abundancia relativa de la especie i

f_{ri} = frecuencia relativa de la especie i

La riqueza se consideró como número de especies.

Diversidad de Shannon-Weaver (1963)

$$H = -\sum_{i=1}^{n_i} (p_i)(\log_2 p_i)$$

donde:

H = índice de diversidad de especies de Shannon-Weaver

p_i = proporción de la especie i

n_i = número de individuos de la especie i

Equidad de Pielou (1975)

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

donde:

J = Equidad de Pielou

$H_{\max} = \log_2 S$

H = índice de diversidad de Shannon-Weaver

Dominancia en la comunidad (Simpson, 1949)

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

donde:

D = índice de la dominancia

p_i = proporción de la especie i

n_i = número de individuos de la especie

Se empleó el índice de disimilitud Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) para determinar la clasificación aglomerativa que describe la asociación entre especies y estaciones de muestreo con unión promedio no ponderado (UPGMA; coeficiente $\beta = -0.25$), a partir de los datos de densidad de especies transformados con $x'_{ij} = \log_{10}(x_{ij}+1)$.

Finalmente se efectuó un Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) (Ter Braak, 1986) con el fin de conocer los patrones de relación y variación de las hidromedusas con respecto al conjunto de parámetros bióticos y abióticos registrados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros físico-químicos

El análisis de agrupación de los datos ambientales de las estaciones y meses, mostró un gradiente temporal y no así uno espacial en el SAV. Especialmente las variables abióticas presentaron una condición relativamente estable, mientras que temporalmente se definieron tres épocas: secas (abril y junio), lluvias (agosto y octubre) y “nortes” (diciembre y febrero) (Fig. 2), presentando una diferencia significativa entre ellas ($F=90.1$, $\alpha_{0.05}$, $p<0.005$). Este patrón temporal ha sido documentado desde los primeros estudios hidrográficos realizados por Suárez-Caabro y De la Lanza-Espino en 1965 y recientemente por Okolodkov *et al.* (2007b) y Carrillo *et al.* (2007) en la zona Arrecifal de Veracruz.

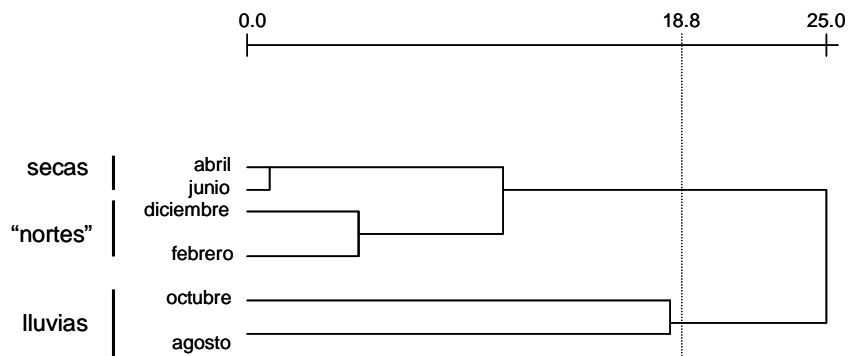


Figura 2. Dendrograma de similitud de las épocas de muestreo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

La época de secas presentó mayor estabilidad tanto de los parámetros ambientales como de los factores físico-químicos analizados. En esta época se registró una temperatura promedio de 27.3 °C y la salinidad máxima del periodo de muestreo (35.8 ups) (Fig. 3), lo cual se atribuye al incremento de la temperatura ambiente (Fig. 4) y a la mínima precipitación (Fig. 5). Los valores de pH mostraron mayor homogeneidad con respecto al

resto de los parámetros físicos, sin embargo en esta época se obtuvo el valor mínimo (8.0).

En la época de lluvias se observó mayor heterogeneidad ambiental. La temperatura alcanzó su valor máximo (31.1 °C) (Fig. 3), asociado al aumento de temperatura ambiente (Fig. 4) y al periodo de mayor insolación promedio (204.1 h) (SMN 2000-2008). También se registraron los valores mínimos de salinidad (28.9 ups), transparencia (2.2 m) (Fig. 3 y 7) y los máximos de: OD (7.6 ml/l), concentración de nutrientes (Fig. 8, 9 y 10) y pH (8.4), como una posible consecuencia del incremento de la precipitación (Fig. 5) y del aporte fluvial (Fig. 6).

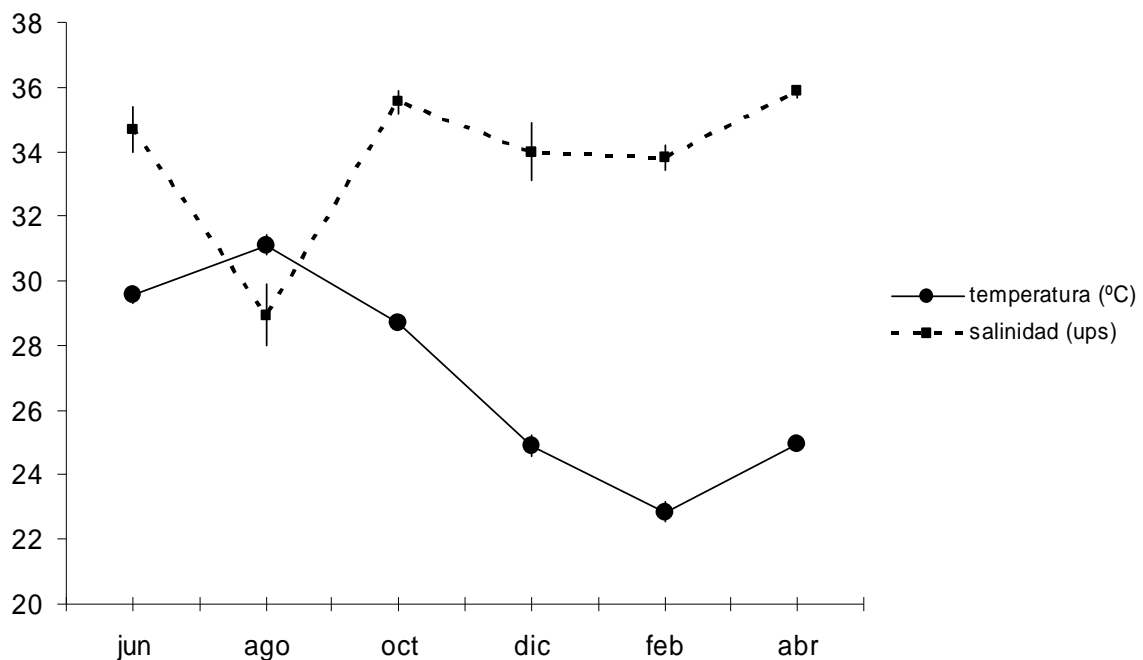


Figura 3. Temperatura y salinidad superficial promedio ($\pm de$) del agua, en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

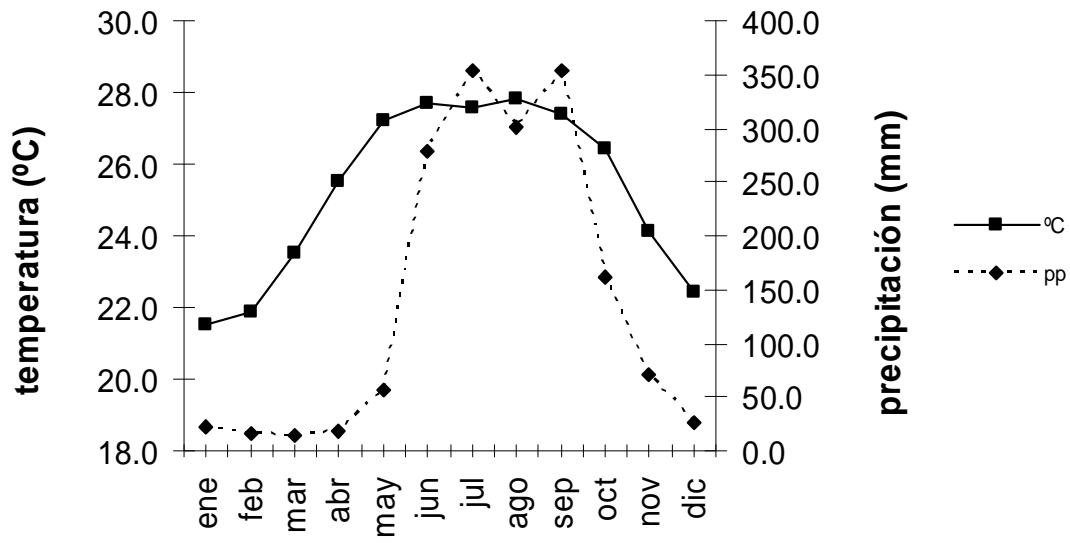


Figura 4. Temperatura ambiente promedio y precipitación (1921-1995), estación meteorológica Veracruz (García, 2004).

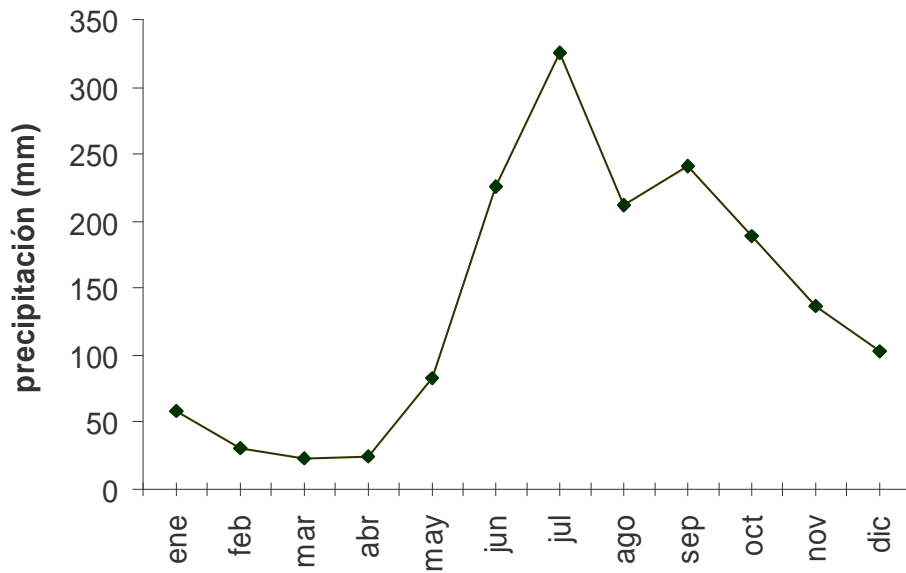


Figura 5. Precipitación mensual, estación meteorológica Veracruz, Veracruz (SMN, 2006).

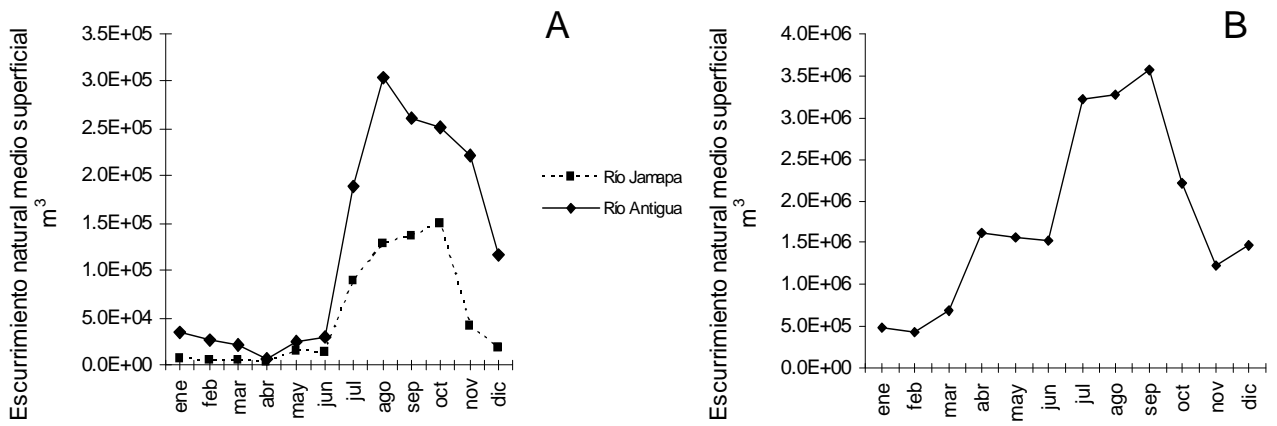


Figura 6. Esguerrimiento natural superficial mensual de: (A) Río Jamapa, estación hidrométrica El Tejar; Río Antigua, estación hidrométrica Cardel y (B) Río Papaloapan, estación hidrométrica Chacaltianguis, Veracruz en 2005 (CONAGUA, Subdirección General Técnica).

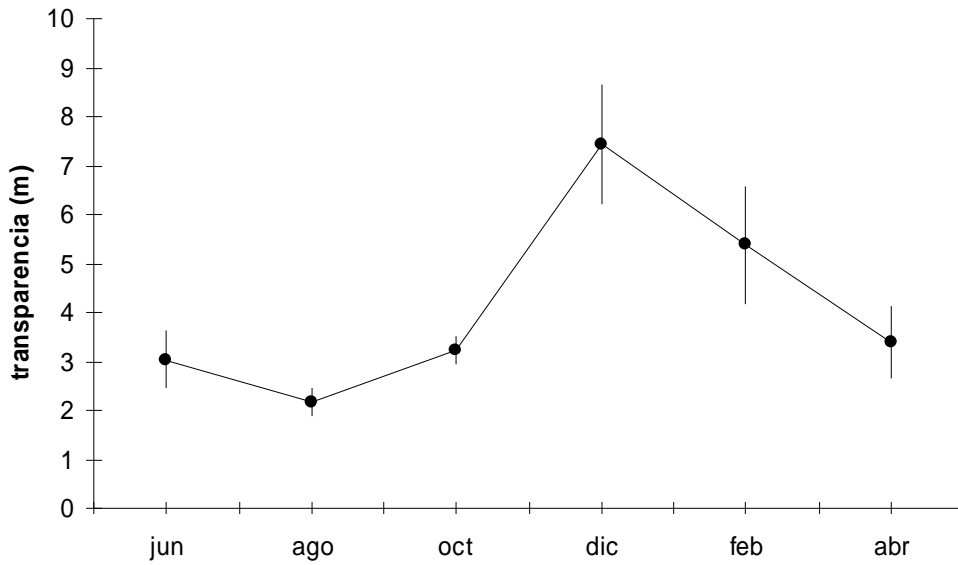


Figura 7. Promedio mensual (\pm de) de transparencia (m) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

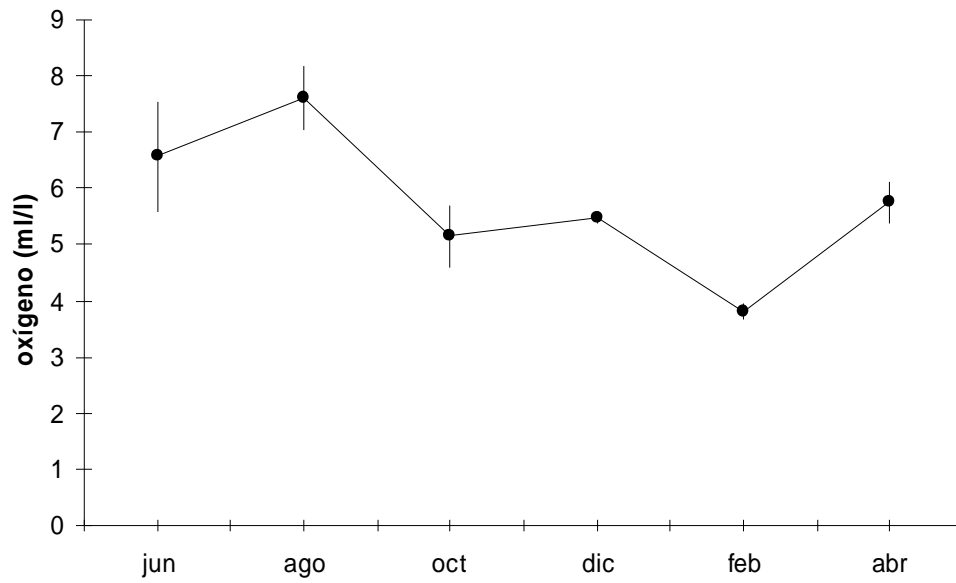


Figura 8. Concentración promedio mensual (\pm de) de oxígeno disuelto (OD) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

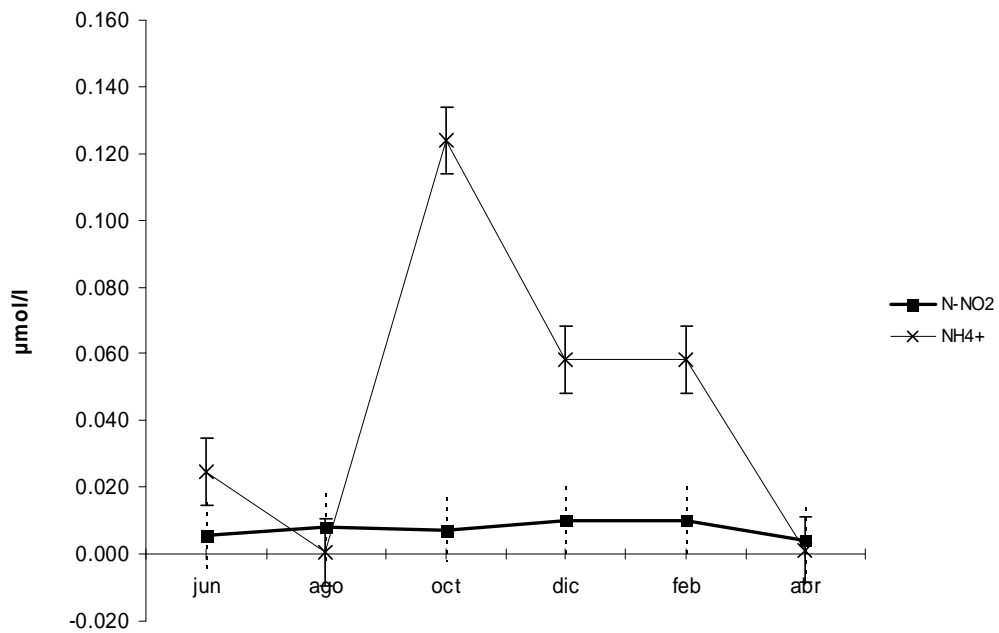


Figura 9. Concentración promedio mensual (\pm de) de nitritos (N-NO₂) y amonio (NH₄⁺) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

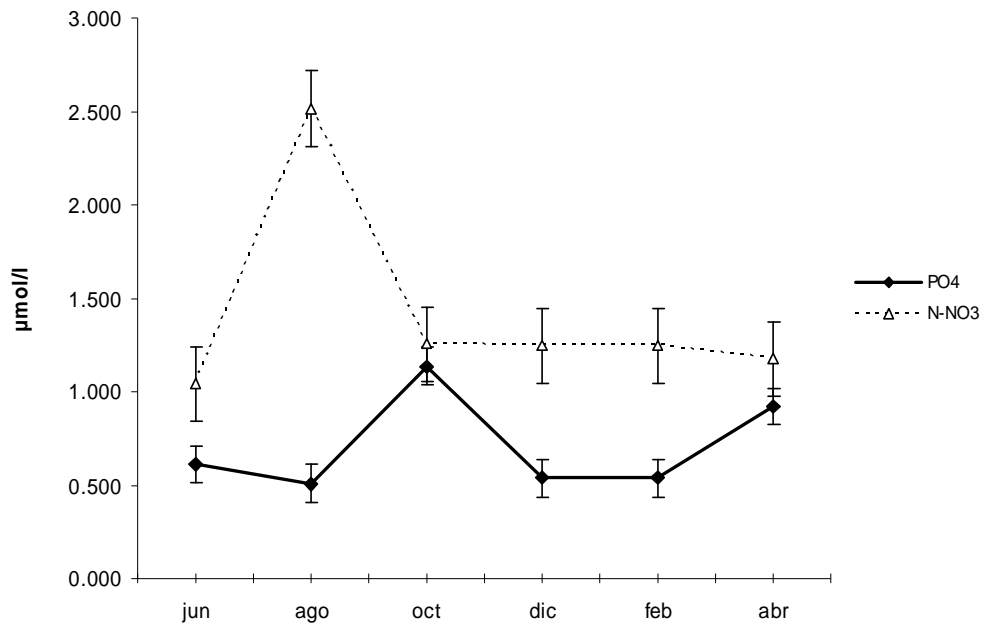


Figura 10. Concentración promedio mensual (\pm de) de nitratos (N-NO₃) y fosfatos (PO₄) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

La influencia fluvial sobre la salinidad de las aguas del SAV también ha sido señalada por De la Lanza-Espino (1965) y Okolodkov *et al.* (2007b) quienes registraron la menor salinidad en la época de lluvias, 32.0 y <29.0 ups respectivamente. Este tipo de escurrimiento atenúa el efecto de la evaporación ya que no permite la concentración de sales principalmente en las localidades más expuestas a la descarga de agua dulce, como se observó en las estaciones ubicadas en Antón Lizardo donde el flujo de agua del Río Papaloapan tiene un mayor efecto.

Por otra parte Jordán-Dahlgren (2002) menciona que el aporte fluvial ocasiona un mayor ingreso de sedimentos terrígenos y contaminantes suspendidos al sistema, los cuales pueden ser transportados por corrientes y vientos al norte del SAV de acuerdo a los patrones de circulación señalados por Zavala-Hidalgo *et al.* (2003) y SMN (2000-2008) respectivamente, dando lugar a una menor transparencia principalmente en las estaciones aledañas a la boca del Río Jamapa, como ocurrió en la estación 10 en donde se registró una transparencia de 3.5 m.

Esta relación también ha sido referida por Rigby & McIntire (1967) en los arrecifes de Isla Lobos, Veracruz en donde el flujo de agua del Río Panúco y los vientos incrementan la cantidad de partículas suspendidas que reducen la transparencia, por otro lado Mallela & Perry (2007) indican que el aporte fluvial y la precipitación son factores causales del aporte de sedimentos al norte de Jamaica, los cuales disminuyen la transparencia a un mínimo de 0.03 m en estaciones cercanas a la boca del Río Dornock.

La transparencia también puede disminuir por la poca profundidad del área ya que propicia una mayor resuspensión de sedimentos por las corrientes originadas de la pluma de agua dulce como lo mencionan Wiseman & Garvine (1995) para la plataforma Louisiana-Texas, así como al frecuente tránsito de embarcaciones al ser un área portuaria y a la descarga de aguas residuales señalada por Sánchez-Juárez & Aldeco (1995) particularmente en Bahía Vergara, en donde se registró la menor transparencia (2.1 m) y profundidad (9.9 m). La transparencia incrementó hacia los arrecifes más alejados de la costa así como de la desembocadura de los ríos y con mayor profundidad (Anegada de Adentro 18.9 m, Rizo 23.5 m e Isla de Enmedio 27.4 m).

El valor máximo de OD también se puede atribuir a los niveles bajos de salinidad que se registraron en lluvias, puesto que favorecen la solubilidad del oxígeno como lo menciona Barrett (1971) en las costas de Louisiana.

La máxima concentración de nutrientes corresponde a nitratos y fosfatos (Fig. 10) lo cual hace referencia a lo señalado por Szmant (2002) en la Gran Barrera Arrecifal, en donde la alta concentración de nutrientes se atribuye al enriquecimiento antropogénico. También se asocia con la poca actividad microbiana en el área ya que como describen Treguer & LeCorre (1979) el proceso de descomposición de materia orgánica produce nitritos y concentraciones superiores a 10.5 $\mu\text{mol/l}$ de amonio.

Además el valor máximo de nitratos (32.8 $\mu\text{mol/l}$) indica un enriquecimiento de agua continental al sistema como señalan Jokiel *et al.* (1993) en los arrecifes del Archipiélago de Hawai, en donde registraron una concentración de 30.2 $\mu\text{mol/l}$ de nitratos; mientras que la concentración de fosfatos sugiere que el agua de los ríos contiene mayor concentración de sedimentos suspendidos, entre los cuales destaca el fosfato debido a los fertilizantes empleados en zonas aledañas, de igual manera esto fue observado por Koop *et al.* (2001) en la Gran Barrera Arrecifal.

Otras posibles fuentes de aporte de nutrientes al sistema son las surgencias registradas por Zavala-Hidalgo *et al.* (2006) al sur de Veracruz, así como la descarga de aguas negras y sedimentos terrígenos a la zona, que como se menciona para la Gran Barrera Arrecifal por Koop *et al.* (2001) y Szmant (2002) son características que incrementan la concentración de nutrientes.

En la época de “nortes” la temperatura fue mínima (22.8 °C) y los valores de salinidad disminuyeron (en promedio 34.5 ups), esto se puede atribuir a los vientos fríos del norte que dominan la región acompañados de lluvias moderadas de acuerdo a Gutiérrez de Velasco & Winant (1996). Además Sánchez-Juárez & Aldeco (1995) indican que al disminuir la precipitación la MAFD pierde fuerza y cede su lugar a la MAC con temperaturas de 21.0-28.0 °C y salinidades de 34.4-36.0 ups por lo cual se registran valores de ambos parámetros en estos intervalos.

En esta misma época se registró la máxima transparencia (7.4 m), la mínima concentración de OD (3.8 ml/l) y nitratos (1.3 $\mu\text{mol/l}$), estos resultados indican un posible proceso de descomposición de materia orgánica, en donde hay consumo de oxígeno e incremento de la transparencia, como es sugerido por Dagg & Breed (2003) al norte del Golfo de México. Sin embargo esta tendencia también puede estar condicionada por la dinámica del SAV ya que de acuerdo a Hernández-Téllez & Salgado-Rivero (1993) disminuye porque es un área protegida de manera natural y por la construcción del puerto, lo cual reduce la oxigenación de la columna de agua.

Abundancia de ictioplancton

En las épocas que comprende este estudio se recolectaron 60925 huevos y 2431 larvas de peces. Se presentó la mayor densidad de huevos (3962.18 ind. /100 m³) en secas y la menor en lluvias (923.0 ind. /100 m³), que coincide con la máxima densidad de larvas (190.7 ind. /100 m³), de las cuales se observó su mínima densidad en “nortes” (15.2 ind. /100 m³) (Fig. 11). Se estableció una diferencia significativa ($F= 9.5$ huevos y $F= 14.6$ larvas, $\alpha_{0.05}$, $p<0.005$) entre el ictioplancton registrado en cada época.

El ictioplancton estuvo presente en todas las estaciones de muestreo sin embargo los huevos de peces constituyeron el 95.4 % de la densidad ictioplanctónica. Los valores máximos de la densidad de huevos se registraron en los arrecifes cercanos a la costa del Puerto de Veracruz y su distribución fue más variable en comparación a las larvas, cuya densidad fue mayor en los arrecifes de la costa de Antón Lizardo.

La menor densidad de huevos se relaciona con una gran abundancia de larvas, de las cuales gran parte de ellas fueron vitelinas, por lo tanto se sugiere que la época de lluvias corresponde a un periodo de mayor eclosión, misma en la que las corrientes originadas por el aporte fluvial pueden dar lugar a la dispersión del ictioplancton a zonas aledañas y así reducir la agregación de estos organismos como lo han señalado Leis *et al.* (1991) en los arrecifes del sur del Océano Pacífico; pero también a través de éste flujo ingresan especies de aguas continentales al sistema como indican los registros de *Rhamdia guatemalensis* y *R. laticauda* por Obregón-Barboza *et al.* (1994) en la desembocadura del Río Jamapa.

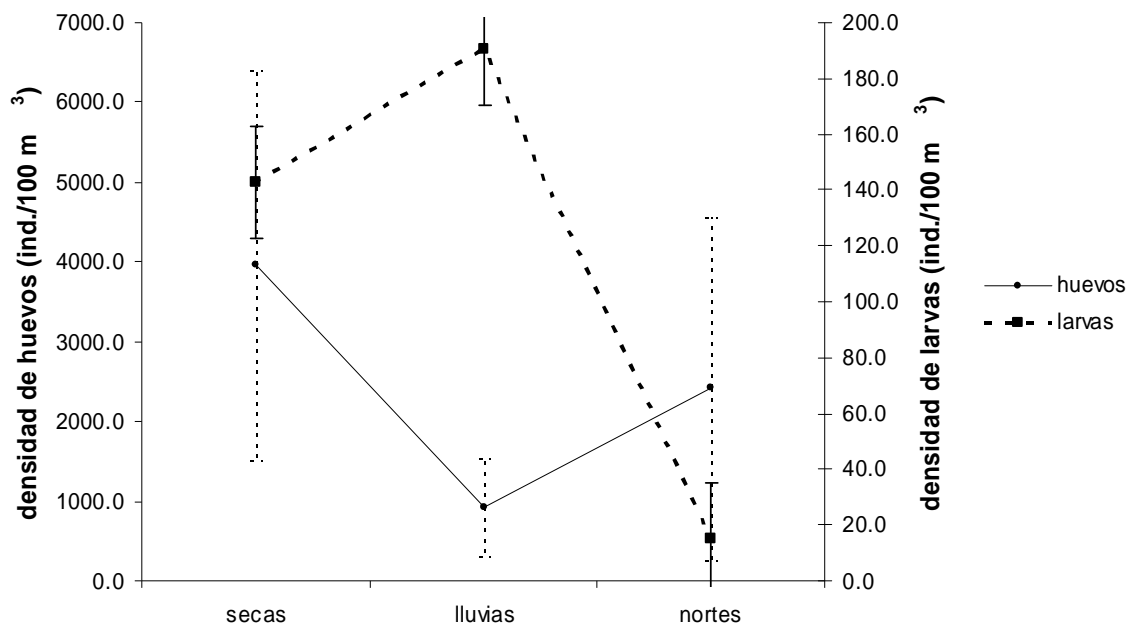


Figura 11. Densidad (ind. /100 m³) promedio por época (\pm de) de huevos y larvas de peces en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

Las etapas larvarias de algunos clupeidos, señalados como abundantes en arrecifes del SAV por Riley & Holt (1993) se caracterizan por migrar a sitios con menor salinidad (Blaber, 2000), lo cual puede incrementar la densidad de larvas en la época lluviosa porque la salinidad disminuye a 28.9 ups. Además al coincidir la máxima densidad de larvas con el mayor aporte fluvial, concentración de nitratos y mínima transparencia el efecto de la depredación puede ser atenuado ya que de acuerdo a Blaber (2000) la disponibilidad de alimento reduce esta relación y las partículas suspendidas disminuyen el efecto visual de las especies depredadoras.

Por otra parte Leis *et al.* (1991) mencionan que la disponibilidad de alimento da lugar al transporte vertical y horizontal de etapas larvarias de peces que desovan en aguas profundas como las pertenecientes a la Familia Carangidae (Blaber, 2000) la cual se registra en aguas aledañas al Arrecife de Enmedio (Riley & Holt, 1993). Este comportamiento de las larvas también ha sido observado por Álvarez-Cadena *et al.* (2007) en el litoral arrecifal del norte de Quintana Roo.

El registro de huevos y larvas de peces durante las tres épocas sugiere que el SAV actúa como un área de desove y crianza para diversas especies; en este sistema las praderas de *Thalassia testudinum* registradas por Terrados *et al.* (2008) proporcionan un sustrato para huevos de peces y refugio para juveniles (Ebeling & Hixon, 1991), además al ser una zona protegida y tener aporte de nutrientes les proporciona características adecuadas para su alimentación y sobrevivencia como lo señala Blaber (2000) para la Gran Barrera Arrecifal.

Se observó una mayor densidad promedio de huevos (2432.4 ind. /100 m³) y menor de larvas (116.2 ind. /100 m³) en comparación a lo registrado por Castellanos-Osorio & Suárez-Morales (1997) (614.6 huevos /100 m³ y 379.2 larvas /100 m³) en la zona Arrecifal Mahahual, Caribe. Esta diferencia del ictioplancton con otros estudios es reflejo de las variaciones que presentan los parámetros ambientales. La fluctuación de la salinidad puede ocasionar el ingreso o migración de especies para desovar en aguas con características marinas o estuarinas y ampliar la distribución de algunas especies como mencionan Thorrold & McKinnon (1995) para aguas de la Gran Barrera Arrecifal, pero también esta variación llega afectar el desarrollo embrionario ya que en esta fase

presentan gran sensibilidad ante factores abióticos (por ejemplo oleaje y tormentas) los cuales determinan su sobrevivencia y abundancia (De Ciechowski, 1981).

En general la variación espacio-temporal que presenta la densidad del ictioplancton en zonas arrecifales de acuerdo a Williams *et al.* (1988) y Sponaugle *et al.* (2003) se asocian al flujo de masas de agua y al proceso de migración (día/noche o por épocas climáticas), así como a las relaciones de competencia-depredación, abundancia estacional de peces adultos, estrategias reproductivas de las especies, heterogeneidad del área y disponibilidad de alimento.

Comunidad de hidromedusas

Se recolectaron 52830 individuos de los cuales se identificó el 98.4 % correspondiente a 32 especies que pertenecen a 19 familias y 4 ordenes. La densidad promedio anual fue de 2146.9 ind. /100 m³. La máxima densidad promedio se registró en la época de secas (3708.4 ind. /100 m³) y la mínima en la época de lluvias (1312.9 ind. /100 m³) (Tabla 2).

El porcentaje de hidromedusas no determinadas (1.7 %) corresponde a aquellos individuos en los cuales las características taxonómicas necesarias para una correcta identificación a nivel específico no eran evidentes por su tamaño o porque estaban maltratados. En los géneros de *Cytaeis* y *Obelia* no se determinaron las especies ya que de acuerdo a Bouillon & Boero (2000) no se observan diferencias morfológicas en la fase medusoide que permita separarlas.

El Orden Anthoathecata presentó mayor densidad promedio anual (1427.6 ind. /100 m³) y número de especies (14 spp) en comparación al resto de los ordenes, que en conjunto suman una densidad promedio anual de 694.9 ind. /100 m³. La máxima abundancia de estos organismos coincide con una estratificación térmica de la columna de agua

producida por una menor influencia de corrientes en el sistema, lo cual Goy (1997) menciona en el Mar de Liguria, Italia como una condición ambiental que permite el desarrollo de una gran abundancia de antomedusas y cuando se rompe esta estratificación aumenta la densidad del Orden Leptothecata.

El número de especies del Orden Anthoathecata fue superior al resto, atribuido en parte a que esta categoría taxonómica dentro del Subphylum Medusozoa presenta mayor número de especies válidas en el mundo (404 spp) según Bouillon & Boero (2000) y a que está mejor representado en las costas mexicanas del Golfo de México (30 spp) de acuerdo a Segura-Puertas *et al.* (2003).

Tabla 2. Densidad promedio por época, densidad promedio anual (Da), Índice de valor de importancia (IVI) e intervalo de temperatura (°C) y salinidad (ups) de la comunidad de hidromedusas del Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

Clasificación taxonómica	densidad (ind./100m ³)			Da	IVI	temperatura	salinidad
	secas	lluvias	nortes				
Phylum Cnidaria							
Subphylum Medusozoa							
Clase Hydrozoa	36.19	28.41	8.38	24.33			
Subclase Trachylina							
Orden Trachymedusae							
FAM. GERYONIIDAE							
<i>Liriope tetraphylla</i> (Chamisso and Eysenhardt, 1821)	29.48	267.24	170.14	155.62	13.59	22.0-32.0	25.0-35.0
FAM. RHOPALONEMATIDAE							
<i>Persa incolorata</i> McCrady, 1859	0.66	0.15	715.34	238.72	18.04	22.0-30.0	30.0-35.0
Orden Narcomedusae							
FAM. AEGINIDAE							
<i>Solmundella bitentaculata</i> (Quoy and Gaimard, 1833)		3.46	0.85	1.44	3.59	22.5-31.0	29.0-34.0
FAM. CUNINIDAE							
<i>Cunina octonaria</i> McCrady, 1859			0.10	0.03	1.76	22.5	33.0
FAM. SOLMARISIDAE							
Solmarisidae sp1			0.09	0.03	1.76	23.0	33.0
Subclase Hydroidolina							
Orden Anthoathecata	0.11		0.10	0.07			
FAM. BOUGAINVILLIDAE							
<i>Thamnostoma</i> sp1	0.66			0.22	1.77	29.4-30.1	35.0
<i>Bougainvillia rugosa</i> Clarke, 1882		1.20		0.40	1.78	32.0	30.0
<i>B. superciliaris</i> (L. Agassiz, 1849)	1.30			0.43	1.78	29.6	35.0
<i>Bougainvillia</i> spp	0.96			0.32			
FAM. CLAVIDAE							
<i>Turritopsis nutricula</i> McCrady, 1856		0.47		0.16	1.76	30.0-31.5	29.0-31.0
FAM. CYTAEIDIDAE							
<i>Cytaeis</i> spp	0.83	0.46	0.40	0.56			
FAM. HYDRACTINIIDAE							
<i>Hydractinia minima</i> (Trinci, 1903)	3252.02	427.46		1226.49	69.16	28.8-32.0	25.0-35.0
<i>H. minuta</i> (Mayer, 1900)	100.21	301.95		134.05	10.68	28.8-32.1	29.0-35.0
<i>Hydractinia</i> spp	107.11	26.68		44.60			
FAM. PANDEIDAE							
<i>Amphinema dinema</i> (Péron and Lesueur, 1810)	18.44	13.58	0.77	10.93	5.85	22.0-32.0	26.0-35.0
FAM. PROBOSCIDACTYLIDAE							
<i>Proboscidactyla ornata</i> (McCrady 1857)	0.45	14.77	0.55	5.26	5.54	22.5-32.0	29.0-35.0
FAM. CORYNIDAE							
<i>Dipurena ophiogaster</i> (Haeckel, 1879)	0.82			0.27	1.77	28.8-29.7	35.0
<i>D. strangulata</i> McCrady, 1859	0.57	0.15		0.24	3.52	29.5-30.0	35.0
<i>Dipurena</i> spp	0.43			0.14			
<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars, 1835)	0.26			0.09	1.76	29.5-30.3	35.0
FAM. CORYMORPHIDAE							
<i>Euphysora gracilis</i> (Brooks, 1882)	0.29		6.50	2.26	3.63	22.0-29.5	33.0-35.0
<i>Corymorpha nutans</i> (M. Sars, 1835)	0.14	0.20	2.62	0.99	5.32	22.0-31.0	31.0-35.0
<i>Vannuccia forbesii</i> (Mayer, 1894)	0.38			0.13	1.76	29.5-30.3	35.0
Orden Leptothecata	0.14		0.59	0.24			
Leptothecata sp1	0.12		0.11	0.07	3.51	22.0-29.7	35.0
Leptothecata sp2		0.27		0.09	1.76	31.0	30.0
FAM. EIRENIDAE							
<i>Eutima mira</i> McCrady, 1859	7.07	175.91	0.21	61.06	8.53	23.0-32.0	26.0-35.0
FAM. LAODICEIDAE							
<i>Laodicea minuscula</i> Vannucci, 1957	0.26			0.09	1.76	29.5-30.1	35.0
<i>Laodicea</i> sp1	0.57			0.19	1.76	29.5	35.0
FAM. LOVENELLIDAE							
<i>Euheilota duodecimalis</i> A. Agassiz, 1862	1.84	23.64	38.57	21.35	6.41	22.0-32.0	29.0-35.0
<i>E. paradoxa</i> Mayer, 1900	1.52		0.22	0.58	3.54	23.0-29.5	33.0-35.0
<i>E. ventricularis</i> McCrady, 1859		4.19		1.40	1.83	30.5-32.0	29.0-30.0
<i>Euheilota</i> spp	0.29	8.57	5.78	4.88			
FAM. MITROCOMIDAE							
<i>Mitrocomella</i> sp	0.14		0.49	0.21	3.52	23.0-29.5	33.0-35.0
FAM. PHIALELLIDAE							
<i>Phialella quadrata</i> (Forbes, 1848)	1.24	0.35		0.53	3.54	28.8-31.5	30.0-35.0
FAM. CAMPANULARIIDAE							
<i>Clytia folleata</i> (McCrady, 1859)	8.00	3.33	2.57	4.63	5.51	22.0-32.0	29.0-35.0
<i>C. globosa</i> (Mayer, 1900)	0.12			0.04	1.76	29.4	35.0
<i>C. hemisphaerica</i> (Linnaeus, 1767)	0.50			0.17	1.76	29.4-29.5	35.0
<i>Clytia</i> spp	122.20	9.89	0.98	44.36			
<i>Obelia</i> spp	13.07	0.53	463.99	159.20			
TOTAL	3708.41	1312.86	1419.37	2146.88	200		

Los datos en negritas corresponden a las especies dominantes

La densidad máxima registrada se asocia con la gran abundancia de *Hydractinia minima* quien representa el 65.7 % de la densidad total y mostró una distribución similar al de la

comunidad característica de la época de secas en el SAV (Fig. 12). Las estrategias reproductivas que presenta el género en la fase de hidroide (reproducción asexual y liberación de eumedusoides) de acuerdo a Bouillon *et al.* (2004) y en la fase de medusa a nivel específico (reproducción asexual a partir de brotes medusoides que se desarrollan al mismo tiempo que las gónadas para dar lugar a una reproducción sexual), así como la disponibilidad de alimento le confieren ventajas para que incremente su población (Uchida & Sugiera, 1977).

La mayoría de las especies registradas son meroplanctónicas de las cuales seis (*Amphinema dinema*, *Proboscidactyla ornata*, *Corymorpha nutans*, *Eutima mira*, *Eucheilota duodecimalis* y *Clytia folleata*) se registraron en un amplio intervalo de temperatura (23.0-31.5 °C) durante las tres épocas, aunado a sus hábitos neríticos que como menciona Segura-Puertas & Damas-Romero (1997) les permite resistir las variaciones extremas de su entorno y así lograr su establecimiento en áreas donde puedan encontrar un sustrato para desarrollar su fase bentónica.

Los picos de mayor densidad de especies meroplanctónicas se observaron en la época de secas y lluvias, probablemente porque la liberación de medusas a partir de su fase bentónica fue favorecida por el incremento en temperatura y disponibilidad de alimento (densidad de larvas de peces, concentración de nutrientes) en este periodo. Arai (1992) indica que estos factores pueden afectar la sobrevivencia y reproducción de hidroides; además Russell (1953) señala que algunas especies del género *Hydractinia* tienen la capacidad de alimentarse inmediatamente de ser liberadas, lo cual les ayuda a madurar rápidamente y dar lugar a nuevas generaciones de hidromedusas.

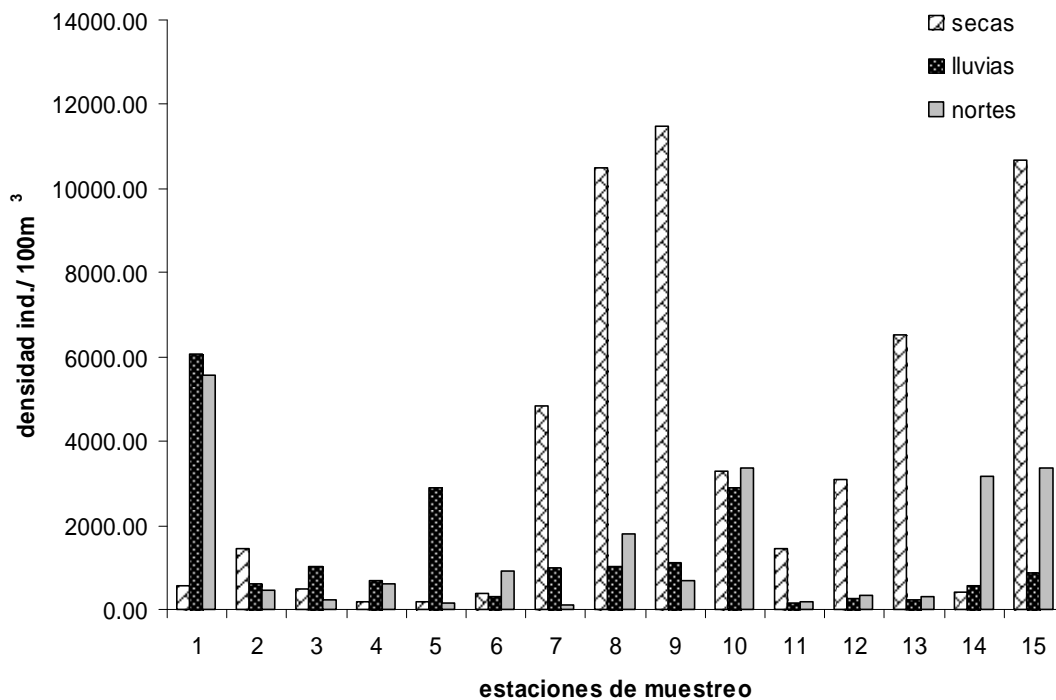


Figura 12. Distribución espacio-temporal de la densidad promedio de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).

Las especies meroplánctónicas más abundantes (*H. minima* e *Hydractinia minuta*) no perduran en las tres épocas como ocurrió con las especies holoplánctónicas (*Liriope tetraphylla* y *Persa incolorata*). Estas últimas necesitan un menor requerimiento energético por lo que pueden sobrevivir en aguas con poca disponibilidad de recursos tróficos, sin embargo su crecimiento es más lento pero su periodo de vida se prolonga, dando lugar a múltiples generaciones como se ha observado en *L. tetraphylla* en el Mar de Liguria, Italia (Goy, 1997).

El éxito de las diversas generaciones de organismos holoplánctónicos se asocia a su ciclo de vida, que consta sólo de una fase planctónica sexual, la cual es afectada principalmente por las condiciones bióticas y abióticas de la columna de agua y no por la disponibilidad de un sustrato y condiciones propicias de éste para la implantación de hidroides, como ocurre con las especies meroplánctónicas (Russell, 1953). Estas últimas cuando logran establecer sus hidroides pueden permanecer ante variables adversas con estructuras de resistencia hasta que ocurra un cambio en su ambiente (generalmente de

temperatura) para dar lugar a la producción de medusas (Cornelius, 1995). Por lo que podemos decir que el entorno del SAV en la época de sequía presenta condiciones favorables para la liberación de medusas y a lo largo del año otorga un sustrato para su fase bentónica, que ante una estacionalidad marcada pueden sobrevivir por la constitución de formas de resistencia.

La constancia de especies holoplanctónicas en el SAV también se asocia al flujo de corrientes que tiene el sistema, puesto que permite el ingreso de especies con hábitos oceánicos a través de éstas. En la época de “nortes” el efecto de este flujo es más evidente principalmente en los arrecifes del Puerto de Veracruz porque las corrientes se dirigen hacia el sureste de acuerdo a Zavala-Hidalgo *et al.* (2003). Por otra parte el proceso de mezcla de la columna de agua debido a los vientos, sugerido por Zavala-Hidalgo *et al.* (2006) al sur de Veracruz puede incrementar la incidencia de especies de aguas profundas en la superficie como *P. incolorata* que se encuentra a 40.0 m aproximadamente de profundidad señalado por Goy (1997) en el Mar de Liguria, Italia. El incremento de especies holoplanctónicas que se observó en la época de “nortes” coincide con el cuarto creciente de la fase lunar, la cual Heidelberg *et al.* (2004) la relacionan con el incremento del holoplancton.

Las especies holoplanctónicas registradas se pueden considerar como indicadoras de masa de agua oceánica en el SAV, de igual manera Suárez-Morales *et al.* 1999, Gasca *et al.* 2003, Ramos & Segura-Puertas 2004 y Larson, 1982) consideran a *L. tetraphylla*, *Aglaurea hemistoma* y *Solmundella bitentaculata* en aguas de zonas arrecifales del Caribe.

La densidad de hidromedusas se distribuyó heterogéneamente en el SAV por lo que no se estableció un patrón espacial significativo. En la época de secas se obtuvo la máxima densidad en los arrecifes cercanos a la desembocadura del Río Jamapa y en las estaciones aledañas a la costa de Antón Lizardo, mientras que en la época de lluvias y “nortes” se presentó en Bahía Vergara (Fig. 12). Esta distribución se asocia a las características fisiográficas (principalmente estructuras arrecifales y profundidad), dirección de las corrientes según la época del año (sureste-noroeste de acuerdo a Zavala-Hidalgo *et al.* (2003)) y vientos, ya que como menciona Ramírez & Zamponi (1981)

son condiciones que intervienen en la distribución espacio-temporal de estos organismos así como el tipo de reproducción que presentan.

De las especies determinadas el 53.8 % ha sido registrado en las costas mexicanas del Golfo de México; mientras que el 46.2 % corresponde a especies cuya distribución estaba definida al norte de la provincia Carolineana, costa nororiental de E. U. A. o a la provincia Caribeña, por lo cual se extiende su área geográfica de distribución al sur del Golfo de México.

El incremento en número de especies para las costas mexicanas se atribuye a la falta de estudios en la región o a los posibles cambios en las características ambientales (por ejemplo salinidad, temperatura y productividad) que permite el establecimiento de sus poblaciones como mencionan Ruíz *et al.* (2000) al norte de E. U. A.

También es importante considerar que la distribución de estos organismos está influenciada por el transporte pasivo a través de masas de agua (van der Spoel, 1991) y por mecanismos asociados a las actividades humanas (tráfico náutico y pesca) (Ruíz *et al.*, 1997). Estas vías de dispersión pueden intervenir en el registro de especies de zonas contiguas del SAV, al tener tanto influencia de corrientes que vienen del sur y norte del Golfo de México según la época del año y de actividades portuarias, las cuales de acuerdo a Okolodkov *et al.* (2007a) favorecen la introducción de estos organismos al formar parte de la fauna incrustante de los cascos de buques que llegan a las costas mexicanas.

Se consideraron como especies dominantes en la comunidad de acuerdo a los resultados del IVI aquellas que presentaron un valor de importancia mayor a 8.0 %, siendo en orden descendente: *H. minima*, *P. incolorata*, *L. tetraphylla*, *H. minuta* y *Eutima mira* (Tabla 2). Estas especies se caracterizan por tener una amplia distribución en el Océano Atlántico occidental (Kramp, 1959).

De las especies dominantes sólo *L. tetraphylla* (13.6 %) coincide con las de los arrecifes del Caribe con algunas diferencias en cuanto a su densidad: 33.3 ind. /100 m³ Suárez-Morales *et al.* (1999), 97.4 ind. /100 m³ Gasca *et al.* (2003), y 545.0 ind. /100 m³ Larson (1982). En el Sur del Golfo de México Loman-Ramos *et al.* (2007) reconocen a

esta especie con un valor de IVI 47.7% asociada a su distribución cosmopolita y a sus hábitos oceánicos.

La dominancia que presenta *H. minima* (69.2 %) e *H. minuta* (10.7 %) puede ser consecuencia de la reproducción asexual y sexual que tienen durante su fase medusoide; estas estrategias reproductivas de acuerdo Brinckmann-Voss (1987) les permite incrementar su densidad y mantener sus poblaciones. En el Mar Adriático, Europa Benović & Bender (1987) las consideran como especies dominantes y Benović & Lucic (1996) mencionan que permanecen con este status aún cuando el sistema se encuentra en condiciones de hipoxia, menor profundidad y está expuesto a descargas de origen fluvial, estas dos últimas condiciones son similares en el SAV y también se relacionan con la mayor abundancia del género *Hydractinia*.

En el SAV se observó la máxima densidad de *H. minuta* en Bahía Vergara y no se registró cuando el aporte oceánico fue mayor (época de “nortes” de acuerdo a Sánchez-Juárez & Aldeco, 1995) lo que sugiere que esta especie es abundante cuando la salinidad disminuye (28.9 ups) y hay disponibilidad de alimento en áreas protegidas. Esta especie también se considera dominante en aguas del sur de Chile en donde su densidad aumenta en aguas internas de los canales de Pulluche-Chacabuco y disminuye hacia aguas oceánicas (Palma *et al.*, 2007).

Persa incolorata fue la segunda especie dominante (18.0 %) con un pulso máximo de densidad en la época de “nortes”. El intervalo de temperatura en el que se registró fue de 22.0-30.0 °C por lo tanto se trata de una especie euritérmica como indica Burke (1975) al igual que para *E. mira*, esta característica les confiere una dominancia por su capacidad de sobrevivencia ante las variaciones de temperatura, registrándolas de 10.0-30.0 °C en la Sonda de Mississippi. Esto se refleja en su amplia distribución de acuerdo a Kramp (1961).

Las especies dominantes con excepción de *L. tetraphylla* presentaron una correlación significativa ($p < 0.05$) con la densidad de larvas, temperatura, OD y pH (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación de las especies dominantes con parámetros bióticos y abióticos, en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

Especies	r_s densidad-Ictioplancton				r_s densidad-parámetros abióticos					
	larvas	huevos	°C	ups	OD	pH	NH ₄ ⁺	N-NO ₂	N-NO ₃	PO ₄
<i>Hydractinia minima</i>	0.637	-0.315	0.600	0.149	0.653	0.683	-0.275	-0.143	0.088	0.274
<i>Persa incolorata</i>	-0.433	0.068	-0.608	0.277	-0.598	-0.677	0.559	0.431	-0.044	0.034
<i>Liriope tetraphylla</i>	-0.168	-0.610	0.278	-0.539	-0.004	0.059	-0.292	-0.018	0.514	-0.390
<i>Hydractinia minuta</i>	0.454	0.127	0.681	-0.071	0.575	0.620	-0.185	-0.067	0.199	0.173
<i>Eutima mira</i>	0.450	-0.021	0.677	-0.213	0.574	0.627	-0.453	-0.287	0.396	0.001

Negritas correlación significativa, $(r_s)_{0.05(2)45}=0.294$

Se observó una correlación positiva de *H. minima* con las larvas de peces, temperatura, OD y pH, por lo que su mayor densidad corresponde a la época de secas y lluvias en las cuales se obtuvieron los valores más altos de estos parámetros, sin embargo presentó una correlación negativa con los huevos de peces cuya densidad disminuyó cuando se registró la máxima abundancia de la especie.

La mayor abundancia de *H. minima* se asoció con altas temperaturas y estuvo ausente cuando este factor disminuyó (época de “nortes”) esto mismo ha sido registrado por Segura-Puertas & Ordóñez-López (1994) en el Banco de Campeche en donde su máxima densidad (4.1 ind. /100 m³) corresponde a una temperatura de 30.0 °C y la mínima (1.2 ind. /100 m³) a 22.3 °C, así como al norte del Mar de Japón en donde Chaplygina & Dautova (2005) la registraron con una densidad de 14900.0 ind. /100 m³ a 19.0 °C y no la observaron cuando la temperatura superficial del agua disminuyó a 9.9 °C. Por lo tanto la temperatura y disponibilidad de alimento pueden determinar su distribución y abundancia, no así la salinidad que no tuvo una correlación significativa con la especie.

A pesar de que *P. incolorata* es euritérmica la correlación negativa que presentó con la temperatura hace relevante su afinidad por aguas frías. Esta correlación también la mencionan Buecher & Gibbons (1999) en el Mar Mediterráneo quienes la registraron en invierno cuando la temperatura fue mínima (<14.0 °C).

La correlación negativa que presentó *P. incolorata* con el OD deriva de que su mayor abundancia se registró cuando el valor de este parámetro disminuyó, lo cual puede estar asociado a su capacidad oxireguladora que le permite sobrevivir en condiciones de hipoxia como ocurre con *Aequora victoria*, que incluso tolera condiciones de anoxia de acuerdo a Rutherford Jr. & Thuesen (2005). Esta relación y la que tuvo con el pH, nitritos

y amonio sugiere que su densidad esta en función de otros parámetros como la disponibilidad de alimento.

Liriope tetraphylla fue la única especie que se correlacionó significativamente con la salinidad. Su densidad incrementó cuando este parámetro disminuyó a 25.0 ups y en la zona con mayor influencia fluvial por lo que también se relacionó positivamente con la concentración de nitratos; a pesar de ser considerada como una especie cosmopolita por Kramp (1959), los pulsos de su máxima abundancia han sido asociado a los siguientes valores de salinidad: 28.0 ups (Loman-Ramos *et al.*, 2007) y 33.0 ups (Navas-Pereira, 1980).

La correlación negativa de *L. tetraphylla* e *H. minima* con la densidad de huevos y de *P. incolorata* con la densidad de larvas puede atribuirse a los hábitos depredadores que poseen las hidromedusas señalados por Purcell *et al.* (1994); por ejemplo se ha observado que la abundancia de *Aequorea victoria* incrementa cuando hay más larvas de peces en su ambiente (Purcell, 1991).

De lo contrario la correlación positiva de *H. minuta* y *E. mira* con la densidad de larvas indica que estas especies comparten su hábitat y no hay una estricta relación de competencia al haber alimento disponible, ya que de acuerdo a Purcell (1990) las hidromedusas y las larvas de peces tienen la capacidad de alimentarse de una gran variedad de organismos zooplanctónicos (copépodos, tintínidos, larvas de invertebrados). Por lo tanto la variación de la abundancia de *H. minuta* y *E. mira* puede deberse a otros factores como sugieren las correlaciones positivas con temperatura, OD, pH y nitratos.

Hydractinia minima e *H. minuta* se correlacionaron de manera positiva con el OD, porque su densidad fue nula cuando la concentración de OD fue mínima. Esta misma relación la mencionan Benović & Bender (1987) y Rutherford Jr. & Thuesen (2005) para especies del Orden Anthoathecata, quienes señalan que las condiciones de hipoxia tiende a disminuir la abundancia de estos organismos porque afectan su fase bentónica y tienen mayor gasto energético para oxigenar sus tejidos subumbrelares.

La comunidad de hidromedusas en el SAV presentó la mayor riqueza en la época de secas (25 spp) y menor en “nortes” (15 spp), aún cuando se registraron especies holoplanctónicas que no se observaron en el resto de las épocas. Se obtuvo el 87.5 % del total de especies en la zona arrecifal del Puerto de Veracruz principalmente en Bahía Vergara. En esta área la influencia marina y el constante aporte de nutrientes otorgan mayor disponibilidad de alimento para estos organismos, favoreciendo a su vez el incremento de sus poblaciones como menciona Navas-Pereira (1980) en la Bahía de Sepetiba, Brasil. Las características ambientales y fisiográficas de los arrecifes del Puerto de Veracruz permiten que haya una mayor riqueza en comparación a las estaciones cercanas a la zona oceánica, donde se presenta más estabilidad ambiental como sugieren Segura-puertas & Ordóñez-López (1994).

Otro factor que favorece el ingreso de especies al SAV es la marea, la cual es mayor en el Puerto de Veracruz en comparación a Antón Lizardo durante la época de estiaje (38.0-45.0 m) de acuerdo a la Secretaría de Marina (2006). La agregación de organismos zooplanctónicos por efecto de la marea también ha sido observado en la costa del pacífico mexicano por Silva-Segundo *et al.* (2008) y en los Arrecifes Davies, Australia por Roman *et al.* (1990).

En las zonas expuestas al aporte fluvial principalmente del Río Papaloapan y corrientes oceánicas se registró una menor riqueza (Fig. 13) relacionado a una posible dispersión de estos organismos a través de corrientes y al descenso de la salinidad que provoca la descarga de ríos, considerando a la salinidad como un factor que determina los modelos de distribución de muchas especies principalmente aquella que son neríticas de acuerdo a Ramírez & Zamponi (1981).

En la comunidad se presentó la máxima diversidad (2.26 bits/ind.) y equidad (0.55) en la época de lluvias, cuando la densidad se distribuyó de manera más homogénea (Fig. 12), consecuencia de una menor abundancia de especies dominantes lo cual se refleja en una mínima dominancia (0.81) y redundancia (0.46), mientras que la mínima diversidad (0.40 bits/ind.) y equidad (0.09) así como la máxima dominancia (1.00) y redundancia (0.93) corresponden a la época de secas (Tabla 4).

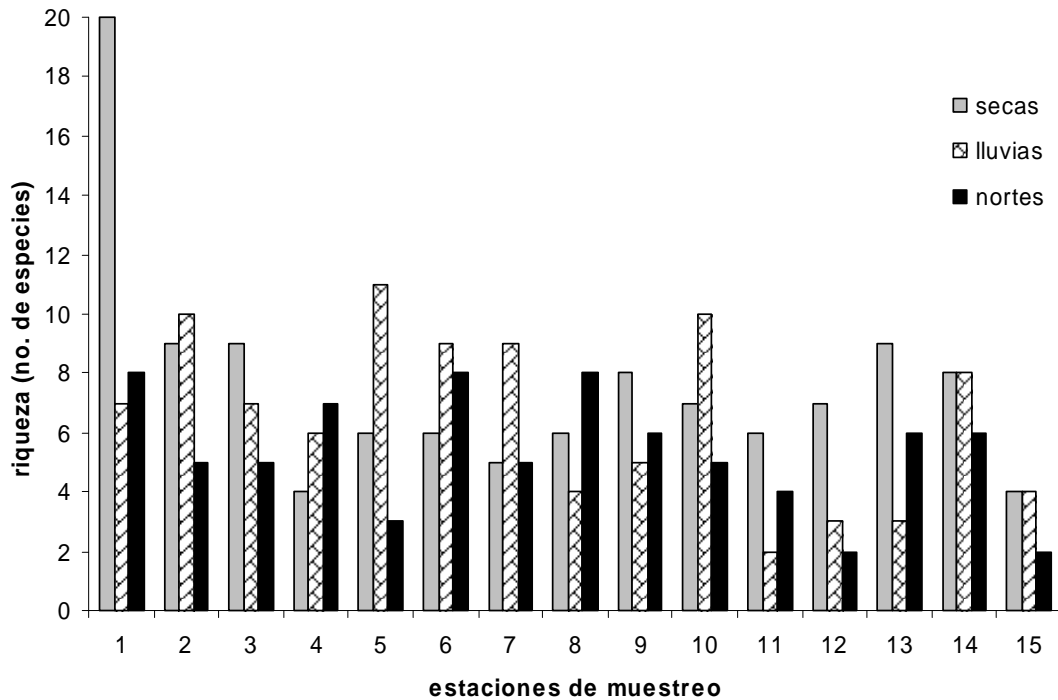


Figura 13. Riqueza espacio-temporal de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano (2006-2007).

Tabla 4. Riqueza, diversidad (bits/ind.), dominancia, equidad y redundancia de la comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

<i>Épocas</i>	<i>Riqueza</i>	<i>Diversidad</i>	<i>Dominancia</i>	<i>Equidad</i>	<i>Redundancia</i>
secas	25	0.40	1.00	0.09	0.93
lluvias	17	2.26	0.81	0.55	0.46
nortes	15	1.07	0.96	0.27	0.76

La estructura que presenta la comunidad en la época de lluvias se puede deber a la concentración de especies por un proceso de dispersión a través de corrientes, ya que como se indica para diversos grupos del zooplancton de sistemas arrecifales (incluyendo las hidromedusas) su composición varía con respecto al patrón de corrientes locales, generadas por la interacción de masas de agua con la topografía de los arrecifes (Carleton *et al.* 2001); además como se ha mencionado el aporte fluvial característico de esta época es una fuente importante de nutrientes que propician la actividad primaria y por lo tanto da lugar a mayor disponibilidad de alimento como señalan Loman-Ramos *et al.* (2007) al oeste de la desembocadura del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, lo cual permite que la abundancia de las especies incremente (Glynn 1973).

La menor diversidad se puede atribuir a la densidad que presentó la población de *H. minima*, que probablemente se asocia con el incremento de la temperatura que puede provocar la liberación de hidromedusas de especies meroplanctónicas según Cornelius (1995), además en donde se observó la máxima densidad de la especie es en las estaciones cercanas a la plataforma y estructuras arrecifales (Fig. 12) las cuales ofrecen una gran variedad de hábitats (corales, algas, pastos marinos e invertebrados sésiles (Quintana y Molina, 1991)), que otorgan sustrato y protección para el crecimiento y desarrollo de hidroides.

La densidad y riqueza registradas en el SAV son mayores en comparación con los arrecifes del Caribe Mexicano, pero no así en los arrecifes de Belice en donde la riqueza es mayor (Tabla 5), mientras que la diversidad registrada es menor a la de Puerto Morelos, probablemente a que en este sistema caribeño ninguna especie presentó valores de densidad tan altos como *H. minima* lo que provoca una menor diversidad. Las diferencias observadas entre las localidades comparadas con el SAV también se asocian a las características ambientales de cada zona.

Tabla 5. Densidad promedio (ind. /100 m³), riqueza de hidromedusas y diversidad máxima (bits/ind.) registradas en arrecifes de México y zonas adyacentes.

	<i>arrecife</i>	<i>densidad</i>	<i>riqueza</i>	<i>diversidad</i>	<i>referencia</i>
Golfo de México	Sistema Arrecifal Veracruzano	2146.88	32	2.26	este trabajo
	Puerto Morelos	395.70	23	3.04	Ramos & Segura-Puertas (2004)
Caribe, México	Mahahual	76.08	15	1.84	Suárez-Morales <i>et al.</i> (1999)
	Banco Chinchorro	966.00	13	1.20	Gasca <i>et al.</i> (2003)
Caribe, Belice	Carrie Bow Cay		58		Larson (1982)

En los arrecifes del SAV existe una influencia de al menos dos elementos biogeográficos marinos: la provincia Carolineana y Caribeña, lo cual le puede conferir al área una mayor riqueza en comparación a los arrecifes del Caribe, ya que tiene una alternancia de masas de agua templadas y tropicales temporalmente, como sugieren los datos de temperatura de masas de agua registrados por Vidal *et al.* (1992) y Sánchez-Juárez & Aldeco (1995).

Por otra parte Sabatès *et al.* (1989) menciona que la heterogeneidad de parámetros ambientales determina el agrupamiento de mayor número de especies zooplanctónicas. En el SAV se observó esta característica en el tiempo por lo que su riqueza también se puede atribuir a este efecto, considerando que en las aguas del Caribe Mexicano domina la estabilidad ambiental: 25-31°C, 32-36 ups (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998) y el aporte fluvial es mínimo (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez, 2003). Por lo tanto al variar más los parámetros abióticos hay mayor disponibilidad de microhabitats en un sistema, dando lugar al establecimiento de mayor número de especies como proponen Ballard & Myers (2000) para cnidarios neríticos y pelágicos en la costa suroeste de Irlanda.

Además el carácter oligotrófico de las aguas del Caribe (Segura-Puertas & Damas-Romero, 1997) da lugar a una menor productividad primaria en comparación con los arrecifes de Veracruz en los que las altas concentraciones de nitratos, fosfatos y OD favorecen una mayor densidad de especies, como señalan Buecher & Gibbons (1999) en el Mar Mediterráneo, donde la agregación estacional de medusas incrementó por altas concentraciones de nutrientes, los cuales son un indicador de disponibilidad de alimento.

De acuerdo al análisis de agrupamiento de las estaciones de muestreo no se observó un patrón latitudinal ni longitudinal mientras que las especies se asociaron en cuatro conjuntos, diferenciados principalmente por las especies dominantes o exclusivas de cada época (Fig. 14).

GRUPO 1: lo conforman tres subgrupos, en el primero se agrupan: *L. tetraphylla*, *E. duodecimalis*, *H. minima*, *H. minuta*, *E. mira*, *A. dinema* y *C. folleata* que son las especies con mayor densidad promedio anual e IVI (≥ 0.77 ind. /100 m³; >5.50 %). En el segundo se ubican las especies más abundantes en la época de lluvias (*S. bitentaculata*, *E. ventricularis* y *P. ornata*) mientras que en el tercero las especies con mayor densidad en “nortes” (*P. incolorata*, *Euphysora gracilis* y *Corymorpha nutans*). Por lo cual en este grupo se encuentran tanto especies meroplanctónicas como holoplanctónicas.

GRUPO 2: se asocian las especies exclusivas de la época de lluvias y únicamente presentes en las estaciones ubicadas al sureste de la desembocadura del Río Jamapa: *B. rugosa*, *T. nutricola* y *Leptothecata* sp 2.

GRUPO 3: en este se agrupan las especies que sólo se presentaron en la época de secas (*Thamnostoma* sp 1, *Laodicea* sp 1, *Clytia hemisphaerica*, *Dipurena ophiogaster*, *Dipurena strangulata*, *Sarsia tubulosa*, *Laodicea minuscula*, *Vannuccia forbesii*, *Bougainvillia superciliaris* y *Clytia globosa*) o que incrementan su densidad en esta época (*Eucheilota paradoxa*, *Phialella quadrata* y *Leptothecata* sp 1) con excepción de *Mitrocomella* sp la cual fue más abundante en “nortes”, pero se une a este gran grupo por su presencia en época de estiaje.

GRUPO 4: se forma por las especies únicas de la época de “nortes” (*C. octonaria* y *Solmarisidae* sp 1) y con la mínima densidad anual registrada en la comunidad (0.03 ind. /100 m³) (Tabla 2).

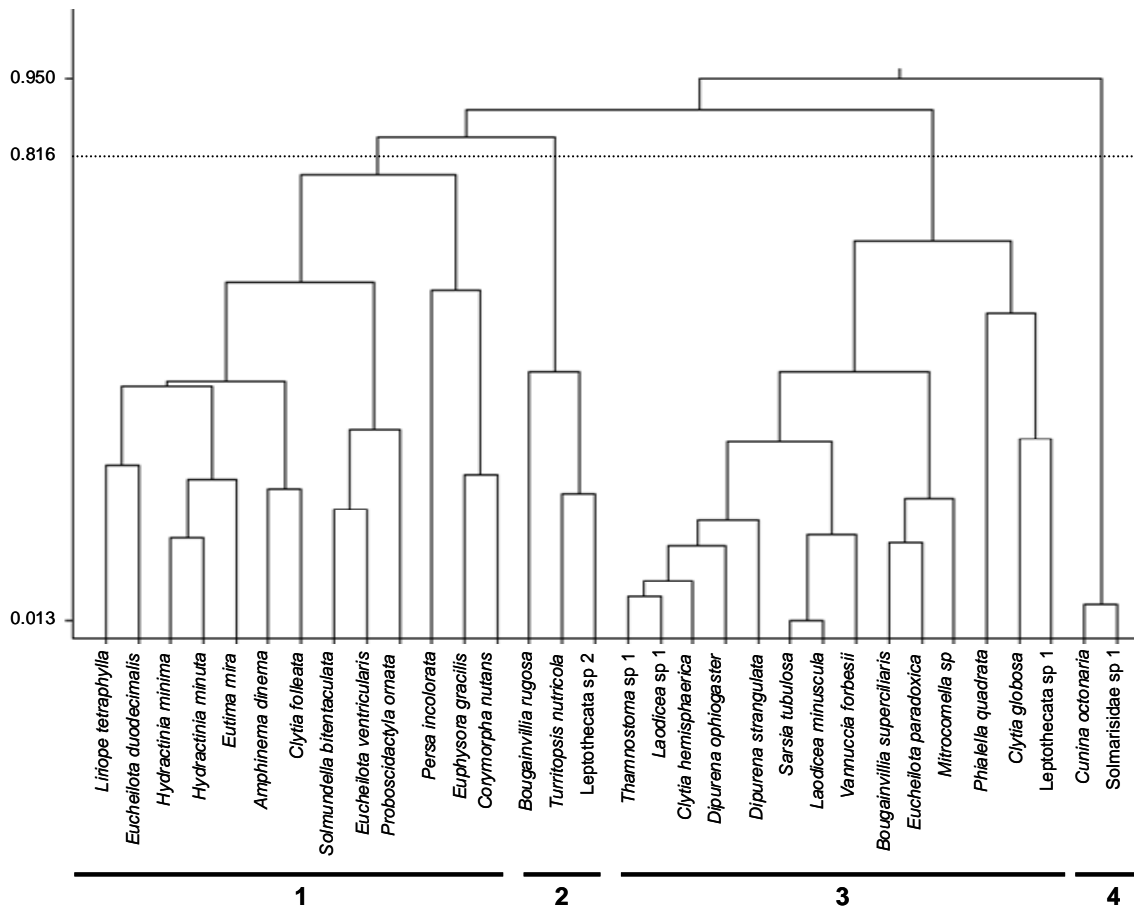


Figura 14. Dendrograma de disimilitud de la comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

El ACC explicó el 86.5 % de la varianza total entre los componentes I y II (Tabla 6). Con este análisis se observó de manera general que las diferencias espaciales y temporales de la comunidad de hidromedusas se relacionaron con la temperatura, pH, OD, salinidad, nutrientes y huevos de peces, estando asociada su variación a la estacionalidad climática (secas, lluvias y “nortes”) del SAV (Tabla 6, Fig. 15).

El primer eje contribuyó con el 53.8 % de la varianza (eigenvalor= 0.5), en este eje la temperatura, OD y pH tuvieron una correlación negativa con las especies y con la época de secas y “nortes” (Fig. 15), esta relación resalta que la época de lluvias se caracteriza por presentar los mayores valores de estos parámetros y como se explicó anteriormente esto se atribuye a la dinámica del sistema y al aporte fluvial. La correlación negativa de estos parámetros con las especies se debe a que la mayoría de ellas fueron abundantes cuando los datos de estos factores físico-químicos no fueron máximos (secas). Con base en estas relaciones se señala que en la época de lluvias hay mayor heterogeneidad ambiental y como consecuencia mayor diversidad.

El segundo eje explicó el 32.69 % de la varianza (eigenvalor=0.17) indicando que la densidad de huevos y nitratos se correlacionan positivamente con las especies mientras que la salinidad tiene una correlación negativa. Esta última relación se observa porque la mayoría de las especies se presentaron en un intervalo estrecho de salinidad (Tabla 2), además *H. minima* quien representa el 65.7 % de la comunidad presentó su máxima densidad cuando disminuyó la salinidad.

La menor relación de los parámetros con las especies raras en el SAV (grupo 3 y 4) sugiere que su agregación y distribución está condicionada por otros factores biológicos, por ejemplo su potencial de adaptación ante la variación ambiental, periodo de vida (Ramírez & Zamponi, 1981) o bien a que ingresen a través de corrientes como menciona Russell (1953). Esto último puede ocurrir con *C. octonaria* ya que Navas-Pereira (1980) la considera tolerante a la variación de parámetros ambientales así como euritérmica y eurihalina.

Tabla 6. Resultados del Análisis Canónico de Correspondencias en relación a la densidad de hidromedusas con parámetros bióticos y abióticos en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007).

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.49	0.17	0.11
Varianza	0.28	0.17	0.07
Correlación canónica	0.97	0.80	0.83
Correlación			
temperatura	-0.97	0.08	0.02
salinidad	0.29	-0.66	-0.24
pH	-0.77	0.36	-0.32
OD	-0.82	0.43	-0.29
PO ₄	-0.03	-0.15	-0.54
NH ₄ ⁺	0.57	-0.17	-0.29
N-NO ₂	0.36	-0.37	-0.16
N-NO ₃	-0.28	0.55	0.42
huevos	0.04	0.60	0.01
larvas	-0.36	0.07	-0.09

Los datos en negritas corresponden a las especies dominantes

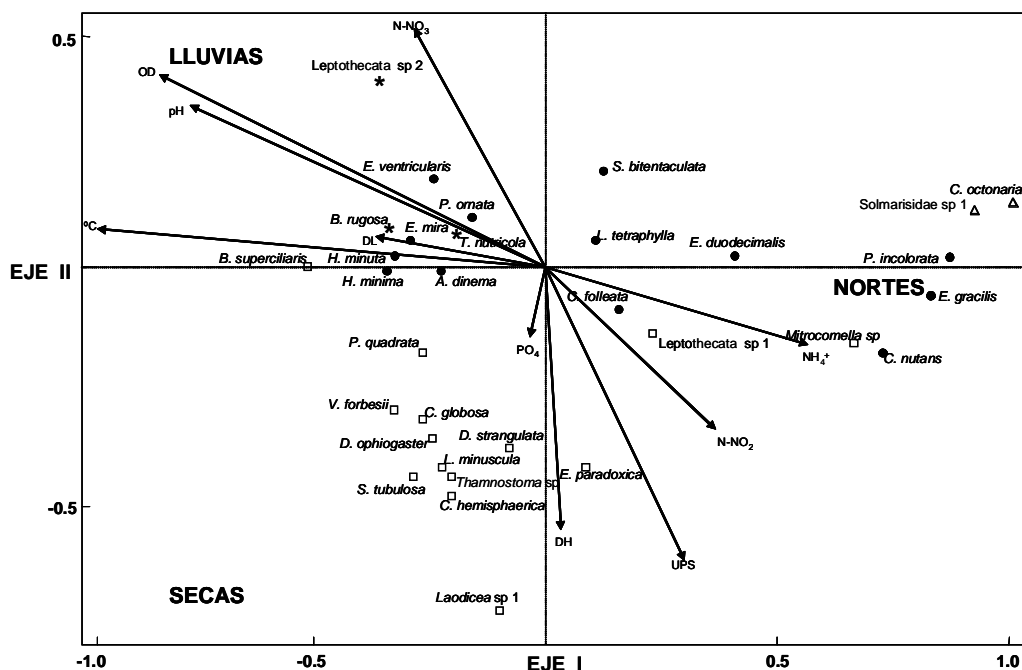


Figura 15. Diagrama de ordenación (ACC) de la densidad de hidromedusas en relación a los parámetros bióticos y abióticos (vectores), señalando la agrupación de especies por épocas climáticas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz (2006-2007). •: especies grupo 1; *: especies grupo 2; □: especies grupo 3; Δ: especies grupo 4; DH: densidad de huevos; DL: densidad de larvas de peces; °C: temperatura superficial del agua; UPS: salinidad superficial del agua; pH: potencial de Hidrógeno; OD: oxígeno disuelto; PO₄: fosfatos; N-NO₂: nitritos; N-NO₃: nitratos; NH₄⁺: amonio.

En el diagrama de ordenación se observa que los parámetros más relacionados entre ellos fueron la temperatura, OD y pH los cuales también son los que presentan mayor influencia en la variación de la estructura de la comunidad, sin embargo la correlación de las especies con nitratos y huevos de peces sugiere que esta fluctuación también depende de la disponibilidad de alimento.

Del ACC así como de la asociación de especies y valores de temperatura y salinidad (Tabla 2) se puede decir que las especies agrupadas en la época de secas se asocian a la MAC, mientras que en la época de lluvias con la MAFD y en la época de “nortes” tanto con la MAO como con la MACGM.

La relación de la temperatura y salinidad con las comunidades de esta fauna ha sido documentada por varios autores: Santhakumari *et al.* (1999), Casanova *et al.* (2007) y Zakaria (2004) quienes registran la máxima densidad de hidromedusas cuando los valores de estos parámetros presentan menor variación.

De manera general los cambios temporales de vientos, corrientes, precipitación, salinidad y temperatura en el SAV afectan la densidad de hidromedusas mientras que sus estrategias reproductivas, capacidad de adaptación ante cambios bruscos del ambiente y la disponibilidad de alimento influyen en la fluctuación de su composición. En conjunto estos factores determinaron la variación y distribución en espacio y tiempo de los diferentes componentes estructurales de la comunidad de hidromedusas.

CONCLUSIONES

- ↻ Se identificaron tres épocas climáticas de acuerdo a la variabilidad ambiental en el Sistema Arrecifal Veracruzano:
 - Secas, caracterizada por una mayor estabilidad de los parámetros y en la que se registró la máxima salinidad (35.8 ups) y el valor mínimo de pH (8.0).
 - Lluvias, la cual presentó valores máximos de temperatura (31.1 °C), OD (7.6 ml/l), nutrientes y pH (8.4) pero valores mínimos de salinidad (28.9 ups) y transparencia (2.2 m).
 - “Nortes”, en esta época se registró la menor temperatura (22.8 °C), OD (3.8 ml/l), nutrientes y mayor transparencia (7.4 m).

- ↻ El ictioplancton estuvo conformado por un 95.44 % de huevos de peces, de los cuales su pulso de máxima densidad corresponde a la época de secas (3962.18 ind. /100 m³) y el mínimo a la época de lluvias (922.95 ind. /100 m³) que coincide con la mayor densidad de larvas de peces (190.65 ind. /100 m³).

- ↻ La comunidad de hidromedusas en el Sistema Arrecifal Veracruzano esta compuesta por 32 especies que pertenecen a 19 familias y 4 ordenes, dominando las especies meroplanctónicas en las épocas de secas y lluvias, mientras que las especies holoplanctónicas en “nortes”.

- ↻ La comunidad presentó el pulso de mayor densidad en la época de secas (3708.4 ind. /100 m³) dominado por *H. minima* quien representó el 65.70 % de la densidad total y el menor en la época de lluvias (1312.9 ind. /100 m³).

- ↻ Las especies dominantes tuvieron un valor >8.0 % (*H. minima*, *P. incolorata*, *L. tetraphylla*, *H. minuta* y *E. mira*), las cuales presentaron una correlación significativa principalmente con la densidad de larvas de peces, temperatura, OD y pH.

- ↻ La mayor riqueza (25 spp) se registró en la época de secas y la menor (15 spp) en la época de “nortes”.

- ↻ La mayor diversidad (2.26 bits /ind.), equidad (0.55), menor dominancia (0.81) y redundancia (0.93) corresponde a la época de lluvias y la mayor dominancia (0.99), redundancia (0.93), menor diversidad (0.40 bits/ind.) y equidad (0.09) se registraron en la época de secas.

- ↻ En las variables bióticas y abióticas así como en la estructura de la comunidad no se observó un patrón latitudinal ni longitudinal.

- ↻ En la comunidad de hidromedusas se definieron cuatro grupos, siendo el grupo uno el que domina por la abundancia y frecuencia de las especies en las diferentes épocas climáticas siendo estas: *L. tetraphylla*, *E. duodecimalis*, *H. minima*, *H. minuta*, *E. mira*, *A. dilema*, *C. folleata*, *S. bitentaculata*, *E. ventricularis*, *P. ornata*, *P. incolorata*, *E. gracilis* y *C. nutans*

- ↻ La fluctuación espacio-temporal de la comunidad de hidromedusas se relacionó con la temperatura, salinidad, nutrientes, pH y densidad de huevos, cuya variación estuvo asociada a la estacionalidad climática (secas, lluvias y “nortes”) en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

LITERATURA CITADA

- Agassiz, A. 1865. Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoölogy, at Harvard College Part II North American Acalephae Cambridge, Massachussetts. 234 p.
- Álvarez-Cadena, J. N., Ordoñez-López, U., Almaral-Mendivil, A. R., Ornelas-Roa, M. & A. Uicab-Sabido. 2007. Larvas de peces del litoral arrecifal de norte de Quintana Roo, Mar Caribe de México. *Hidrobiológica* 17(2): 139-150.
- Alvariño, A. 1975. Depredadores planctónicos y la pesca. pp. 139-160. *En: Memorias del II Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica*. Cumaná, Venezuela.
- Alvariño, A. 1985. Predation in the Plankton Realm; mainly with reference to fish larvae. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 2(1): 1-122.
- Arai, M. N. 1988. Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Journal of Canadian Zoology* 66: 1913-1927.
- Arai, M. N. 1992. Active and passive factors affecting aggregations of hydromedusae: A review. *Scientia Marina* 56(2-3): 99-108.
- Ballard, L. & A. Myers. 2000. Observations on the seasonal occurrence and abundance of gelatinous zooplankton in Lough Hyne, Co. Cork, south-west Ireland. *Biology and Environment* 100B(2): 75-83.
- Barrett, B. B. 1971. *Cooperative Gulf of Mexico Estuarine Inventory and Study, Louisiana, Phase II, Hydrology*. Louisiana Wild Life and Fisheries Commission, New Orleans, Louisiana. pp. 9-130.
- Benović, A. & A. Bender. 1987. Seasonal Distribution of Medusae in the Adriatic Sea. pp. 117-131. *In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F. & P. F. S. Cornelius (Eds.). Modern Trends in the Systematics, Ecology and Evolution of Hydroids and Hydromedusae*. Oxford: Clarendon Press. 328 p.
- Benović, A. & D. Lucic. 1996. Comparasion of hydromedusae findings in the northern and southern Adriatic Sea. *Scientia Marina* 60(1): 129-135.
- Blaber, S. J. M. 2000. *Tropical Estuarine Fishes, Ecology, Exploitation and Conservation*. CSIRO Marine Research Cleveland, Queensland Australia. Blackwell Science. 372 p.
- Bouillon, J. 1999. Hydromedusae. pp. 385-465. *In: Boltovskoy, D. (Ed.) South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers Leiden, The Netherlands 1: 868 p.
- Bouillon, J. & F. Boero. 2000. Phylogeny and Classification of Hydroidomedusae. *Thalassia Salentina* 24: 5-296.

- Bouillon, J., Medel, M.D., Pagès, F., Gili, J.M., Boero F. & C. Gravili. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina* 68(2): 5-438.
- Bray, J. R. & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Brinckmann-Voss, A. 1987. Seasonal distribution of hydromedusae (Cnidaria, Hydrozoa) from the Gulf of Naples and vicinity, with observations on sexual and asexual reproduction in some species. pp. 133-141. *In*: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F. & P. F. S. Cornelius (Eds.). *Modern Trends in the Systematics, Ecology and Evolution of Hydroids and Hydromedusae*. Oxford: Clarendon Press. 328 p.
- Buecher, E. & M. J. Gibbons. 1999. Temporal persistence in the vertical structure of the assemblage of planktonic medusae in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 189: 105-115.
- Burke, D. W. 1975. Pelagic Cnidaria of Mississippi Sound and Adjacent Waters. *Gulf Research Reports* 5(1): 23-38.
- Carleton, J. H., Brinkman, R. & P. J. Doherty. 2001. Zooplankton community structure and water flow in the lee of Helix Reef (Great Barrier Reef, Australia). *Marine Biology* 139: 705-717.
- Carricart-Ganivet, J. P. & G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de Coral en México. pp. 80-90. *En*: Salazar Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.). *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 865 p.
- Carrillo, L., Horta-Puga, G. & J. P. Carricart-Ganivet. 2007. Climate and Oceanography. pp. 34-40. *En*: Tunell Jr. J. W., Chávez, E. A. & K. Withers (Eds.). *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*. Texas A & University Press, United States of America. 194 p.
- Casanova, E., Zoppi, E. & E. Montiel. 2007. Caracterización espacial y temporal del zooplancton en el Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46(1): 51-65.
- Castellanos-Osorio, I. A. & E. Suárez-Morales. 1997. Observaciones sobre el zooplancton de la zona arrecifal de Mahahual, Quintana Roo (Mar Caribe Mexicano). *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 68(2): 237-252.

- Chaplygina, S. F. & T. N. Dautova. 2005. Finding of the Hydromedusa *Hydractinia mínima* (Trinci, 1903) (Cnidaria: Hydrozoa: Hydractiniidae in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology* 31(3): 141-145.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2003. Programa Hidráulico Regional 2002-2006 Región X Golfo Centro. 27-34 pp.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2005. Registro histórico del escurrimiento natural medio superficial de las estaciones Cardel, El tejear y Chacaltianguis, Golfo de México. Subdirección General Técnica, Gerencia de Aguas Superficiales e Ingeniería de Ríos.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2006. Estadísticas del agua en México. 4ta. ed. Comisión Nacional del Agua y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 33-66 pp.
- Cornelius, P. F. S. 1995. North-West European Thecate Hydroids and their Medusae. *In*: Barnes, S. K. & J. H. Crothers (Eds.). *Synopses of the British Fauna*. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association, 50(1): 347 p.
- Correia-Valenca, K. 1992. Medusas del Golfo de México y Litoral Norte/Noreste de Brasil (Ocurrencia y distribución). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 284 p.
- Dagg, M. J. & G. A. Breed. 2003. Biological effects of Mississippi River nitrogen on the northern Gulf of Mexico a review and synthesis. *Journal of Marine Systems* 43: 133-152.
- De Ciechowski, J. 1981. Ictioplancton. pp. 829-860. *En*: Boltovskoy, D. (Ed.) *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton*. Publicación Especial del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina. 936 p.
- De la Cruz-Agüero, G. 1994. *ANACOM. Sistema para el análisis de comunidades*. Versión 3.0: 99 p.
- De la Lanza-Espino, G. 1965. Algunas Características Hidrográficas del Sistema Litoral de Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie de Ciencias del Mar y Limnología* 36(1-2): 47-52.
- Ebeling, A. W. & M. A. Hixon. 1991. Tropical and Temperate Reef Fishes: Comparasion of Community Structures. pp. 509-563. *In*: Sale, P. F. (Ed.). *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, U. S. A. 754 p.

- Emerson, J. D. 1991. Introduction to Transformation. pp. 365-404. *In*: Hoaglin, D. C., Mosteller, F. & J. W. Tukey (Eds.). *Fundamentals of Exploratory Analysis of Variance*. A Wiley-Interscience Publications, U. S. A. 430 p.
- Emery, K. O. 1963. Regional Studies. Coral Reefs off Veracruz, Mexico. *Geofísica Internacional* 3(1): 11-17.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köpen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México 6: 90 p.
- Gasca, R., Segura-Puertas, L. & E. Suárez-Morales. 2003. A survey of the Medusan (Cnidaria) community of Banco Chinchorro, western Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science* 73(1): 37-46.
- Glynn, P. W. 1973. Ecology of Caribbean Coral Reef. The *Porites* Reef-Flat Biotope: Part II. Plankton Community with Evidence for Depletion. *Marine Biology* 22: 1-21.
- Goy, J. 1997. The medusae (Cnidaria, Hydrozoa) and their trophic environment: an example in the North-Western Mediterranean. *Annales de l'institut océanographique* 73(2): 159-171.
- Gutiérrez, D. C., García Sáez, M. L. & C. Padilla. 1993. Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo. pp. 787-806. *En*: Salazar Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.). *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México 865 p.
- Gutiérrez de Velasco, G. & C. D. Winant. 1996. Seasonal patterns of wind stress and wind stress curl over the Gulf of Mexico. *Journal Geophysical Research* 101(C8): 18127-18140.
- Heidelberg, K. B., Sebens, K. P. & J. E. Purcell. 2004. Composition and sources of near reef zooplankton on a Jamaican fore reef along with implications for coral feeding. *Coral Reefs* 23: 263-276.
- Heilprin, A. 1890. Corals and Coral Reefs of the western Waters of the Gulf of Mexico. *Processing Academic Natural Science. Philadelphia* 42: 303-316.
- Hernández-Téllez, J. & J. Salgado-Rivero. 1993. Masas de agua en la costa de la ciudad de Veracruz, Ver. (MACCV), Enero 1995 a Febrero 1996. Informe Técnico, Departamento de Oceanografía Geológica y Física. Instituto Oceanográfico de Veracruz. D. G. O. M., Secretaría de Marina. México, 39 p.

- Hopkins, T. L. 1966. The plankton of St. Andrew Bay System Florida. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas* 11: 12-64.
- Instituto Nacional de Ecología. 1996. *Parque Marino Nacional "Sistema Arrecifal Veracruzano"*. En: Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y pesca, Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Eds.). *Reservas de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas*. México. 314 p.
- Jokiel, P. L., Hunter, C. L., Taguchi, S. & L. Watarai. 1993. Ecological impact of fresh-water "reef kill" in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs* 12: 177-184.
- Jordán-Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of México: evidence of sporadic ecological connectivity?. *Coral Reefs* 21: 205-215.
- Jordán-Dahlgren, E. 2004. Los arrecifes coralinos del Golfo de México: Caracterización y diagnóstico. pp. 555-570. En: Caso, M., Pisanty, Y. & E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, México 1: 626.
- Jordán-Dahlgren, E. & R. E. Rodríguez-Martínez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. pp. 131-158. In: Cortés, J. (Ed.) *The Atlantic coral reefs of Mexico. Latin American Coral Reefs*. Elsevier. 497 p.
- Koop, K., Booth, D., Broadbent, A., Brodie, J., Bucher, D., Capone, D., Coll, J., Dennison, W., Erdmann, M., Harrison, P., Hoegh-Guldberg, O., Hutchings, P., Jones, G. B., Larkum, A. W. D., O'Neil, J., Steven, A., Tentori, E., Ward, S., Williamson, J. & D. Yellowlees. 2001. ENCORE: The effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. *Marine Pollution Bulletin* 42(2): 91-120.
- Kramp, P. L. 1959. The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Report* 46: 3-283.
- Kramp, P.L. 1961. Synopsis of the Medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, London* 40: 1-469.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª ed. Harla México, México. 753 p.
- Krutak, P. R. 1980. Modern ostracod species diversity, dominance, and biofacies patterns Veracruz-Anton Lizardo reefs, Mexico. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 7(2): 181-198.

- Larson, R. J. 1982. Medusae (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. pp. 253-258. *In*: Rützler, K. & I. G. McIntyre. (Eds.). *The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize I: Structure and Communities*. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, Washington Smithsonian Institution Press 12: 539 p.
- Leis, J. M., Trnski, T., Harmelin-Viven, M., Renon, J.-P., Dufour, V., El Moudni, M. K. & R. Galzin. 1991. High concentrations of tuna larvae (Pisces: Scombridae) in near-reef waters of French Polynesia (Society and Tuamotu Islands). *Bulletin of Marine Science* 48(1): 150-158.
- Loman-Ramos L., Ordoñez-López, U. & L. Segura-Puertas. 2007. Variación espacial de la comunidad de medusas (Cnidaria) del sur del Golfo de México, durante el otoño de 1999. *Hidrobiológica* 17(1): 203-212.
- Mallela, J. & C. T. Perry. 2007. Calcium carbonate budgets for two coral reefs affected by different terrestrial runoff regimes, Río Bueno, Jamaica. *Coral Reefs* 26: 129-145.
- Marques, A. C. & A. G. Collins. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123(1): 23-42.
- Mayer, G. A. 1910. *Medusae of the World volume I, II. The Hydromedusae*. Carnegie Institution of Washington, Washington, United States of America 1-498 p.
- Moore, D. R. 1962. Occurrence and Distribution of *Nemopsis bachei* Agassiz (Hydrozoa) in the Northern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 12(3): 399-402.
- Morelock, J. & K. J. Koenig. 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *Journal of Sedimentary Petrology* 37(4): 1001-1005.
- Navas-Pereira, D. 1980. Hydromedusae of the Bay of Sepetiba (Rio de Janeiro, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia* 40(4): 817-824.
- Obregón-Barboza, H., Contreras-Balderas, S. & M. L. Lozano-Vilano. 1994. The fishes of northern and central Veracruz, México. *Hydrobiologia* 286: 79-95.
- Okolodkov, Y. B., Bastida-Zavala, R., Ibáñez, A. L., Chapman, J. W., Suárez-Morales, E., Pedroche F. & F. J. Gutiérrez-Mendieta. 2007a. Especies acuáticas no indígenas en México. *Ciencias y Mar* 11(32): 29-67.
- Okolodkov, Y. B., Campos-Bautista, G., Gárate-Lizárraga, I., González-González, J. A. G., Hoppenrath, M. & V. Arenas. 2007b. Seasonal changes of benthic and epiphytic dinoflagellates in the Veracruz reef zone, Gulf of Mexico. *Aquatic Microbial Ecology* 47: 223-237.

- Pagès, F., González, H. E. & S. R. González. 1996. Diet of the gelatinous zooplankton in Hardangerfjord (Norway) and potential predatory impact by *Aglantha digitale* (Trachymedusae). *Marine Ecology Progress Series* 139: 69-77.
- Palma, S., Apablaza, P. & N. Silva. 2007. Hydromedusae (Cnidaria) of the Chilean southern channels (from the Corcovado Gulf to the Pulluche-Chacabuco Channels). *Scientia Marina* 71(1): 65-74.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley, New York. 159 p.
- Purcell, J. E. 1985. Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bulletin of Marine Science* 37(2): 739-755.
- Purcell, J. E. 1990. Soft-Bodied Zooplankton Predators and Competitors of Larval Herring (*Clupea harengus pallasii*) at Herring Spawning Grounds in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 505-515.
- Purcell, J. E. 1991. Predation by *Aequorea victoria* on other species of potentially competing pelagic hydrozoans. *Marine Ecology Progress Series* 72: 255-260.
- Purcell, J. E., White, J. R. & M. R. Roma. 1994. Predation by gelatinous zooplankton and resource limitation as potential controls of *Acartia tonsa* copepod populations in Chesapeake Bay. *Limnology and Oceanography* 39(2): 263-278.
- Purcell, J. E. & M. N. Arai. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451: 27-44.
- Quintana y Molina, J. 1991. Resultados del programa de investigaciones en Arrecifes Veracruzanos del laboratorio de Sistemas Bentónicos Litorales. *Hidrobiológica* 1(1): 73-86.
- Ramírez, F. C. & M. O. Zamponi. 1981. Hydromedusae. pp. 443-469. En: D. Boltovskoy (Ed.) *Atlas del Zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino*. Publicación Especial del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar de Plata, Argentina 936 p.
- Ramos, G. & L. Segura-Puertas. 2004. Seasonal occurrence of Reef-Related Medusae (Cnidaria) in the western Caribbean Sea. *Gulf and Caribbean Research* 16: 1-9.
- Rigby, J. K. & W. G. McIntire. 1967. The Isla Lobos and Associated Reefs, Veracruz, Mexico. *Brigham Young University Geology Studies* 20: 3-46.
- Riley, C. M. & G. J. Holt. 1993. Gut contents of larval fishes from light trap and plankton net collections at Enmedio Reef near Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 41(1): 53-57 p.

- Roman, M. R., Furnas, M. J. & M. M. Mullin. 1990. Zooplankton abundance and grazing at Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology* 105: 73-82.
- Ruíz G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E. D. & A. H. Hines. 1997. Global Invasions of Marine and Estuarine Habitats by Non-Indigenous Species: Mechanisms, Extent, and Consequences. *American Zoologist* 37: 621-632.
- Ruíz, G. M., Fofonoff, P. W., Carlton, T. J., Wonham, J. M. y A. H. Hines. 2000. Invasion of coastal Marine Communities in North America: Apparent Patterns, Processes and Biases. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 481-531.
- Russell, F. S. 1953. *The Medusae of the British Isles I. Anthomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae*. Cambridge at the University Press, Great Britain 530 pp.
- Rutherford Jr., L. D. & E. V. Thuesen. 2005. Metabolic performance and survival of medusae in estuarine hypoxia. *Marine Ecology Progress Series* 294: 189-200.
- Sabatés, A. Gili, J. M. & F. Pagès. 1989. Relationship between zooplankton distribution, geographic characteristics and hydrographic patterns off the Catalan coast (Western Mediterranean). *Marine Biology* 103: 153-159.
- Sánchez-Juárez A. J. M. & J. Aldeco. 1995. Masas de agua en la costa de la Ciudad de Veracruz, Ver. (MACCV). Julio a diciembre de 1993. Informe Técnico. Departamento de Oceanografía Física. Instituto de Investigaciones Oceanográficas del Golfo y Mar Caribe, DGON, Secretaría de Marina 58 p.
- Santhakumari, V., Tiwari, L. R. & R. N. Vijayalakshmi. 1999. Species composition, abundance and distribution of hydromedusae from Dharamtar estuarine system, adjoining Bombay harbour. *Indian Journal of Marine Sciences* 28: 158-162.
- Sears, M. 1954. Hydromedusae of the Gulf of Mexico. pp. 277-278. En: Galtsoff, P. S. (Ed.). *Gulf of Mexico Its Origin, Waters and Marine Life*. Fish and Wild life Service 55: 604 p.
- Secretaría de Marina. 2006. *Tablas numéricas de predicción de Mareas: Golfo de México y Mar Caribe*. Dirección General de Investigación y Desarrollo, Dirección General Adjunta de Oceanografía, Hidrografía y Meteorología. SM-O-116. 250 p.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 1992. Decreto del área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de Veracruz Llave, con superficie de 52, 238-91-50 hectáreas. En: Secretaría de

- Gobernación (Ed.). Diario Oficial de la Federación 24 de agosto de 1992: 4-13. México.
- Segura-Puertas, L. 1992. Medusae (Cnidaria) from the Yucatán Shelf and Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 51(3): 353-359.
- Segura-Puertas, L. & M. Damas-Romero. 1997. Variación estacional de la comunidad de medusas (Cnidaria) en la Laguna Bojórquez, Cancún, México. *Hidrobiológica* 7: 59-64.
- Segura-Puertas, L. & U. Ordoñez-López. 1994. Análisis de la comunidad de Medusas (Cnidaria) de la Región Oriental del Banco de Campeche y el Caribe Mexicano. *Caribbean Journal of Science* 30(1-2): 104-115.
- Segura-Puertas, L., Suárez-Morales, E. & L. Celis. 2003. A checklist of the Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa). *Zootaxa* 194: 1-15.
- Shannon, C. E. & W. Weaver. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana 117 p.
- Silva-Segundo, C., Fuentes-Rodríguez, R., Hernández-Rivas, M. E., Ríos-Jara, E., Robles-Jarero, E. G. & A. Hinojosa-Medina. 2008. Asociaciones de larvas de peces en relación a cambios ambientales en las Bahías Chamela, Jalisco y Santiago-Manzanillo, Colima (2001-2002). *Hidrobiológica* 18(1): 89-103.
- Simpson, E. E. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sistema Meteorológico Nacional (SMN). 2000-2008. Datos históricos de la Estación Meteorológica Automática "Centro de Previsión del Golfo". Coordinación General del Sistema Meteorológico Nacional. Comisión Nacional del Agua.
- Sistema Meteorológico Nacional (SMN). 2006. *Lámina de lluvia mensual estatal y anomalía, diciembre 2006*. Subdirección General Técnica CONAGUA. [En línea. Fecha de acceso: septiembre de 2007]. Disponible: <http://smn.cna.gob.mx>
- Sponaugle, S., Fortuna, J., Grorud, K. & T. Lee. 2003. Dynamics of larval fish assemblages over a shallow coral reef in the Florida Keys. *Marine Biology* 143: 175-189.
- Suárez-Caabro, J. 1965. Datos meteorológicos, hidrográficos y planctónicos del litoral de Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Ciencias del Mar y Limnología* 36(1-2): 25-45.
- Suárez-Morales, E. & E. Rivera-Arriaga. 1998. Zooplankton e hidrodinámica en zonas litorales y arrecifales de Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 8: 19-32.

- Suárez-Morales, E., Segura-Puertas, L. & R. Gasca. 1999. A Survey of the Reef-Related Medusa (Cnidaria) community in the western Caribbean Sea. *Gulf Research Reports* 11: 23-31.
- Suárez-Morales, E., Gasca, R., Segura-Puertas, L. & D. C. Biggs. 2002. Planktonic cnidarians in a cold core ring in the Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 73(1): 19-36.
- Szmant, A. M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline?. *Estuaries* 25(4b): 743-766.
- Terrados, J., Ramírez-García, P., Hernández-Martínez, O., Pedraza, K. & A. Quiroz. 2008. State of *Thalassia testudinum* Banks ex König meadows in the Veracruz Reef System, Veracruz, México. *Aquatic Botany* 88: 17-26.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5): 1167-1179.
- Thorrold, S. R. & A. D. McKinnon. 1995. Response of larval fish assemblages to a riverine plume in coastal waters of the Central Great Barrier Reef Lagoon. *Limnology and Oceanography* 40(1): 177-181.
- Treguer, P. & P. LeCorre. 1979. The ratio of nitrate, phosphate and silicate during uptake and regeneration phases of the Moroccan upwelling regime. *Deep Sea Research* 18: 383-420.
- Uchida, T. & Y. Sugiura. 1977. On Medusa-Budding in the Anthomedusa, *Podocoryne minima* (Trinci). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 24(1-3): 53-57.
- van Der Spoel, S. 1991. Hydromedusan distribution patterns. *Hydrobiologia* 216/217: 489-496.
- Vargas-Hernández, J. M., Hernández-Gutiérrez, A. & L. F. Carrera-Parra. 1993. Sistema Arrecifal Veracruzano. pp. 559-575. *En: Salazar Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México* 865 p.
- Vidal, V. M., Vidal, F. V. & J. M. Pérez-Molero. 1992. Collision of a Loop Current Anticyclonic Ring Against the Continental Shelf slope of the Western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 97(C2): 2155-2172.

- Williams, D. McB., Dixon, P. & S. English. 1988. Cross-shelf distribution of copepods and fish larvae across the central Great Barrier Reef. *Marine Biology* 99: 577-589.
- Wiseman Jr. W. J. & R. W. Garvine. 1995. Plumes and Coastal Currents Near Large River Mouths. *Estuaries* 18(3): 509-517.
- Zakaria, H. Y. 2004. Pelagic coelenterates in the waters of the western part of the Egyptian Mediterranean Coast during summer and winter. *Oceanologia* 46(2): 253-268.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. United States of America 663 p.
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L. & J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108(C12): 3389 DOI: 10.1029/2003JC001879
- Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S. L. & J. J. O'Brien. 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics*. DOI 10.1007/s10236-006-0072-3.