



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

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MOLUSCOS
HOLOPLANCTÓNICOS EN EL SUR DEL GOLFO DE
MÉXICO**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias
(Biología Marina)

p r e s e n t a
BIÓL. ELIA LEMUS SANTANA

Directora de Tesis: Dra. Laura Sanvicente Añorve

Comité Tutorial: Dr. Miguel Ángel Alatorre Mendieta
Dr. César Flores Coto
Dra. Marina Sánchez Ramírez
Dra. Martha Signoret Poillon

México D.F., 2011



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.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a la Dra. Laura Sanvicente Añorve, directora de esta tesis, por compartir conmigo sus valiosos conocimientos, por la confianza y gran interés que siempre manifestó en mi formación, por el tiempo que me dedicó en el laboratorio y el tiempo extra también, por sus comentarios y consejos, y sobre todo por brindarme su valiosa amistad.

Agradezco al comité tutorial conformado por:

Dr. César Flores Coto por el tiempo brindado, por proporcionarme las muestras analizadas en este estudio y sus aportaciones para la mejora de este trabajo.

Dra. Martha Signoret Poillon por su invaluable participación en la conformación de este proyecto, por sus valiosas aportaciones y comentarios para enriquecer este trabajo.

Dr. Miguel Ángel Alatorre Mendieta por su inestimable ayuda en la culminación de este trabajo, por su tiempo, mucha paciencia y constante apoyo.

Dra. Marina Sánchez Ramírez por su valiosa participación en la revisión minuciosa de este trabajo, sus aportaciones y comentarios.

A la Dra. Margarita Hermoso Salazar por sus observaciones, por el continuo seguimiento de esta tesis y de mí, y por darme la oportunidad de poder mejorar mis presentaciones.

Al M. en C. Faustino Zavala García por su ayuda incondicional durante el desarrollo de este trabajo.

A la Lic. Ofelia Barrientos y Lic. Clara Ramírez por facilitarme la literatura difícil de conseguir.

A la Dra. Martha Reguero Reza por su entusiasmo y apoyo constante durante la presentación en congresos de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la dedicación exclusiva de los estudios de posgrado.

Al proyecto PAPIIT DGAPA UNAM IN229010 por la oportunidad que me dio de estudiar los moluscos en vivo y el apoyo proporcionado a través de insumos y equipo para el laboratorio.

Y a todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron con la realización de esta tesis.

DEDICATORIA

A CECY

A mi querida familia:

LEO

ANA, HECTOR y MICHELE

JULIETTE, ARI ROMAN y SHARY

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| OBJETIVOS | 6 |
| GENERAL | 6 |
| PARTICULARES | 6 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 7 |
| Condiciones hidrológicas | 8 |
| Masas de agua y circulación | 8 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 10 |
| Fase de campo | 10 |
| Fase de laboratorio y gabinete | 11 |
| RESULTADOS | 15 |
| Hidrología | 15 |
| <i>Estructura horizontal de parámetros ambientales: temperatura, profundidad de capa de mezcla y salinidad</i> | 15 |
| <i>Estructura vertical de la columna de agua: temperatura, salinidad y estratificación</i> | 16 |
| Abundancia total de moluscos: entre épocas, vertical y horizontal..... | 25 |
| Composición específica | 28 |
| Distribución y abundancia de las especies | 35 |
| Asociaciones | 42 |
| DISCUSIÓN | 51 |
| Distribución vertical y horizontal: generalidades | 51 |
| Composición faunística | 52 |
| Distribución vertical de juveniles | 63 |
| Variaciones entre épocas | 64 |
| Asociaciones | 65 |
| CONCLUSIONES | 68 |
| LITERATURA CITADA | 71 |
| APÉNDICE | 79 |

RESUMEN

Se analizó la estructura de la comunidad (composición, abundancia, riqueza y asociaciones) de moluscos holoplanctónicos frente a los principales sistemas fluvio-lagunares del sur del Golfo de México durante mayo y noviembre de 1995, meses caracterizados por baja y alta descarga fluvial respectivamente. Los muestreos se efectuaron en el buque oceanográfico “Justo Sierra”, utilizando redes de apertura cierre con mallas de 500 μm en cinco niveles de la columna de agua (0-6, 6-12, 12-18, 45-55 y 95-105 m). Los resultados indicaron que la mayor densidad de moluscos se registró en mayo, ya que la temperatura propia de la temporada favorece los procesos reproductivos, como indican estudios previos. En mayo, con baja descarga de ríos, la mayor variabilidad en densidad de moluscos se observó en sentido vertical, en tanto que en noviembre, la influencia de la descarga de los ríos fue muy evidente frente a la Laguna de Términos y el Sistema Grijalva-Usumacinta, donde se observó baja densidad y riqueza de moluscos. En ambas épocas, la mayor densidad promedio fue en la capa de los 6 a 12 m; se cree que el grado de turbulencia inducida por el viento en la capa superficial rompe la red de mucus que usan los moluscos para atrapar su alimento, de ahí que la mayor parte de ellos se encuentran en aguas subsuperficiales. Se identificó un total de 55,696 moluscos holoplanctónicos representados en tres órdenes, once familias, 28 géneros y 47 especies. Las especies dominantes fueron: *Creseis acicula* (52.64% de la abundancia total), *Limacina inflata* (12.15%), *Limacina trochiformis* (11.41%) y *Creseis virgula* forma *virgula* (6.58%), cuyo éxito ecológico se debe a su afinidad por aguas neríticas, al amplio espectro alimentario y a su tolerancia a bajas salinidades. Se registró por primera vez la presencia de 23 especies de moluscos holoplanctónicos en el sur del Golfo de México. Mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, se identificaron dos asociaciones en cada época. La diferencia principal entre estos grupos fue la densidad promedio y esencialmente la riqueza de especies. Los grupos fueron denominados AD (alta diversidad) y BD (baja diversidad) para los meses de mayo y noviembre respectivamente; a estas siglas se agregó el valor de riqueza de especies de cada grupo. En mayo, el grupo AD40 (alta diversidad, 40 especies) se localizó esencialmente en los tres primeros niveles (0-18 m) y el grupo AD45, en los niveles más profundos. En noviembre, el grupo BD14 se localizó frente a los principales sistemas fluvio-lagunares de la zona de estudio, en tanto que el grupo BD34 se ubicó fuera de la influencia de dichos sistemas. La localización de estos grupos reflejó el patrón general de distribución de los moluscos pelágicos: fuertes variaciones horizontales en noviembre y verticales en mayo. La especie *C. acicula* forma *acicula* se encontró en las cuatro asociaciones, indicando una amplia tolerancia a condiciones ambientales variables. En contraste, la especie *C. virgula* forma *virgula*, estuvo ausente en el grupo BD14 de influencia fluvio-lagunar, lo que indica que la especie evita zonas costeras de baja salinidad.

INTRODUCCIÓN

La parte sur del Golfo de México es una zona muy dinámica y productiva influida por diferentes fuentes de descarga de agua continental, cuyo impacto sobre la biota dependerá del patrón prevaleciente de corrientes y vientos, así como de la propia fisiografía de la cuenca. Entre los sistemas fluviales que vierten sus aguas en las costas mexicanas de este golfo, el Sistema fluvial Grijalva-Usumacinta representa la mayor fuente de agua dulce vertida al mar. Una consecuencia muy marcada de este flujo son las variaciones de la temperatura y la salinidad en la zona costera, la formación de un frente oceánico y las diferencias estacionales de la productividad primaria y secundaria (Flores-Coto *et al.*, 1988; Monreal-Gómez *et al.*, 1992; Signoret *et al.*, 2006; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009).

Varios estudios han documentado que las variaciones estacionales en las condiciones hidrológicas tienen efectos muy marcados en la estructura de la comunidad del zooplancton (Franco-Gordo *et al.*, 2001; Fernández de Puellas *et al.*, 2003; Mercado *et al.*, 2007). En particular, en las zonas costeras influidas por los flujos de agua dulce, se han observado cambios importantes en la biomasa, composición, abundancia, distribución y diversidad de los organismos del zooplancton (Qureshi, 1997). En el sur del Golfo de México, los trabajos enfocados al estudio de la influencia de la descarga de los ríos sobre las comunidades del zooplancton son muy escasos, refiriendo grupos como las larvas de peces (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004) y sifonóforos (Savicente-Añorve *et al.*, 2007a, 2007b; 2009).

Dentro de los organismos del zooplancton, los moluscos holoplanctónicos representan una baja fracción en términos de biomasa; no obstante, revisten una gran importancia en el ecosistema pelágico debido a su amplia distribución y sus diferentes posiciones en la cadena trófica marina. Estos animales se incluyen en la Clase Gastropoda dentro de dos subclases: Prosobranchia y Opisthobranchia. En la subclase Prosobranchia se encuentra el orden Mesogastropoda que incluye a la superfamilia Heteropoda; de este último nivel deriva el nombre del grupo (heterópodos). Con excepción del género *Atlanta*, a los organismos de este grupo se les podría considerar como parte del macroplankton, ya que son animales de talla grande (40-120 mm) (Lalli y Gilmer, 1989).

En la subclase Opisthobranchia se encuentran los órdenes Thecosomata (organismos con concha) y Gymnosomata (organismos sin concha); a estos dos órdenes se les conoce

comúnmente como pterópodos, nombre informal que se les ha dado debido a la modificación del pie en forma de alas. Este grupo tiene representantes de diversas tallas que van desde 1 a 85 mm aproximadamente en estado adulto (Lalli y Gilmer, 1989).

Los moluscos holoplanctónicos revisten una gran importancia en el ecosistema pelágico marino debido a la variedad de hábitos alimentarios. Así, los pterópodos tecosomados son principalmente herbívoros y se alimentan sobre todo del microplancton; los gimnosomados son estrictamente carnívoros y se alimentan de pterópodos, aunque las especies tropicales tienen un espectro alimenticio más amplio que las especies polares; y los heterópodos también son carnívoros y engullen presas de tamaño pequeño (van der Spoel, 1996a; Lalli y Gilmer, 1989). Su principal órgano para la alimentación es la rádula y los mecanismos para atrapar a sus presas son muy variados. En algunas especies, la aleta con ventosa puede ser usada para la manipulación de la presa durante su ingestión; otras especies usan una red de mucus que ellas mismas secretan para atrapar su alimento y otras más poseen tentáculos retráctiles y una proboscis para succionar a las presas con concha (Lalli y Gilmer, 1989). Por otro lado, los moluscos holoplanctónicos representan una fuente de alimento para numerosas especies de peces, quetognatos, aves marinas, cefalópodos y tortugas marinas (Lalli y Gilmer, 1989; van der Spoel y Boltovskoy, 1981).

La mayor parte de las especies de moluscos holoplanctónicos habitan latitudes tropicales y subtropicales, aunque algunas de ellas alcanzan latitudes templadas y frías. En la columna de agua, los organismos se encuentran principalmente en la zona epipelágica y algunos pocos habitan las capas mesopelágica y batipelágica (van der Spoel 1996a, 1996b). En las especies que habitan la capa epipelágica son visibles los efectos de las corrientes y las masas de agua, como puede constarse en sus patrones horizontales y verticales de distribución. Ciertas especies están restringidas a masas de agua con características especiales (van der Spoel, 1996b). Se ha documentado que los moluscos holoplanctónicos realizan migraciones verticales, constituyendo un medio de transporte de biomasa desde las capas superficiales hacia las profundas; estos movimientos también traen como consecuencia el transporte vertical de contaminantes, los cuales pueden ser acarreados en forma adherida o ingerida por los moluscos (van der Spoel y Boltovskoy, 1981). Los estudios enfocados a la distribución de estos organismos en la columna de agua son aún muy escasos y los mecanismos que inducen

estos movimientos no están bien entendidos (Solis y von Westernhagen, 1978; Seapy, 1990, 2008).

En el sur del Golfo de México, las investigaciones abocadas a los moluscos holoplanctónicos son muy pocas y refieren básicamente el análisis de su composición, abundancia y distribución horizontal (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez y Gasca, 1992; Suárez, 1994; Castellanos y Suárez-Morales, 2001). Recientemente, Lemus-Santana (2009) analizó la influencia de la descarga del Sistema fluvial Grijalva-Usumacinta sobre la distribución horizontal y vertical de los moluscos recolectados durante una época del año. A fin de ahondar en el conocimiento de este importante grupo y documentar sus respuestas ante los cambios hidrológicos estacionales en la zona nerítica, en el presente trabajo de tesis se han planteado los objetivos siguientes:

OBJETIVOS

GENERAL

Analizar la estructura de la comunidad (composición, abundancia, riqueza y asociaciones) de moluscos holoplanctónicos frente a los principales sistemas fluvio-lagunares (Río Coatzacoalcos, lagunas del Carmen y Machona, Sistema Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos) del sur del Golfo de México durante dos épocas contrastantes de descarga fluvial: mayo y noviembre de 1995, meses de bajo y alto aporte de agua dulce, respectivamente.

PARTICULARES

Analizar la abundancia general de los moluscos holoplanctónicos recolectados en cinco niveles de la capa superficial (0-105 m) en la zona de estudio durante mayo y noviembre de 1995.

Examinar la distribución, tanto horizontal como vertical, de las especies de moluscos determinadas en las dos épocas del año.

Determinar las principales asociaciones de moluscos en el sur del Golfo de México en épocas de alta y baja descarga fluvial y compararlas en términos de diversidad y densidad específica.

Analizar la influencia de las descargas de los sistemas fluvio-lagunares de la zona de estudio sobre la composición y distribución de los moluscos en dos épocas del año.

ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio corresponde a aguas neríticas del sur del Golfo de México, entre los paralelos 18° y 20° N y los meridianos 91° y 95° W, frente a los principales sistemas fluvio-lagunares de la región (Figura 1).

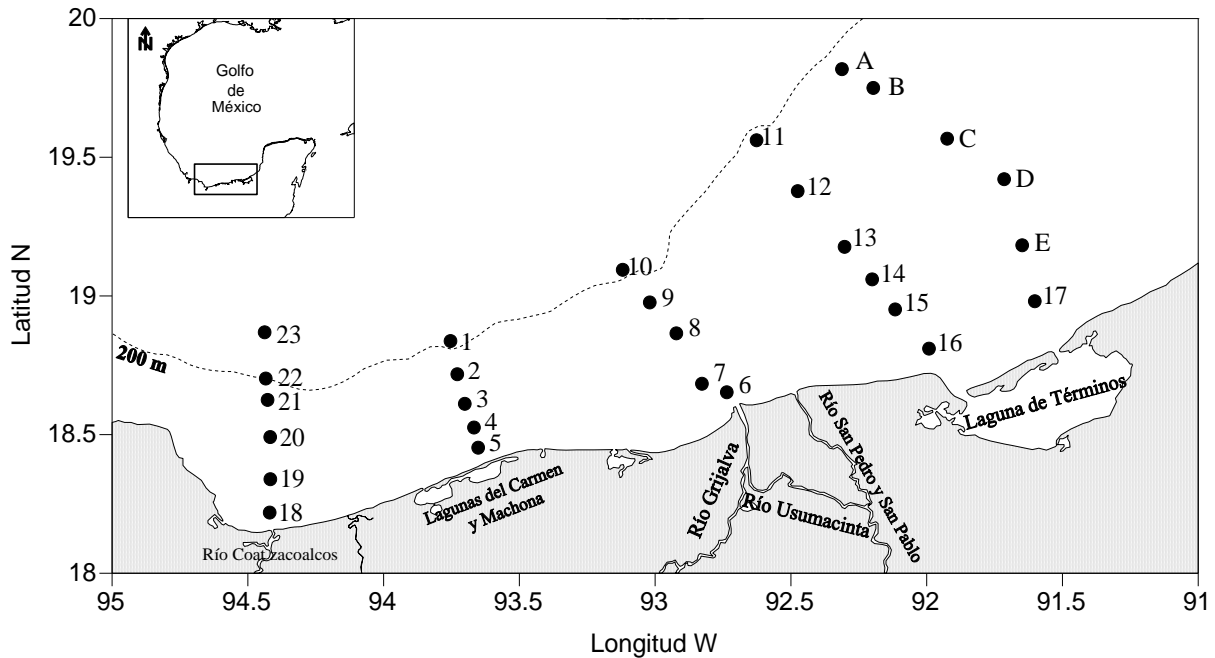


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo de los cruceros MOPEED XIV y XVI efectuados durante mayo y noviembre de 1995.

Según la clasificación de Köppen, modificada por García (2004), el clima de esta región es de tipo Amw, cálido subhúmedo con lluvias en verano. De acuerdo a los registros históricos (1917 a 1998) de viento de la estación meteorológica del Puerto de Veracruz, pueden distinguirse dos períodos de energía eólica: el ‘período de calma’ que va de abril a agosto, caracterizado por vientos del este cuyas velocidades fluctúan entre 11.16 y 18.71 km/h y el ‘período de alta energía’ que va de septiembre a marzo, dominado por vientos del norte con velocidades promedio de 23.04 a 29.16 km/h. Ocasionalmente, durante este último período, ocurren vientos muy fuertes conocidos como “nortes” cuyas velocidades exceden los 50 km/h (Anónimo, 1999).

Condiciones hidrológicas

En las costas del Golfo de México, el complejo fluvial Grijalva-Usumacinta representa el tercer sistema de descarga más importante de agua dulce hacia el mar y el primero en aguas mexicanas del Atlántico. Estas descargas varían estacionalmente y traen como consecuencia la modificación de las condiciones de temperatura y salinidad, tanto en sentido horizontal como vertical. De enero a mayo las descargas son bajas, esto es de 1.5 a 3.6×10^9 m³/mes, en tanto que de junio a diciembre el gasto de estos ríos va de 4.4 a 9.8×10^9 m³/mes, alcanzando sus valores máximos en septiembre y octubre (Czitrom *et al.*, 1986).

Las descargas de los ríos fluyen mar adentro e inducen la formación de un frente halino superficial (0-15 m) que persiste todo el año (Czitrom *et al.*, 1986; Alatorre *et al.*, 1989; Monreal-Gómez *et al.*, 1992). La salinidad en la capa superficial del océano durante el período de mayor descarga va de 33 a 35 frente al Sistema Grijalva-Usumacinta y de 36 a 37 en la zona costera al este de la Laguna de Términos (Monreal-Gómez *et al.*, 1992; Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007a). La salinidad en la época de menor descarga fluvial va de 36.5 a 36.8 (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2009).

Debido a que el agua salada es más densa que la dulce, esta última normalmente se encuentra en la parte superficial del océano originando la estratificación vertical de las aguas costeras. El espesor de la capa de mezcla varía a lo largo del año dependiendo de la velocidad de los vientos. Así, en el mes de mayo, la profundidad de la capa de mezcla es de apenas 20 m aproximadamente, en tanto que en febrero, la capa de mezcla alcanza los 70 m (Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004). Especialmente, la dimensión de la capa de mezcla es menor en áreas cercanas a la costa y mayor sobre la plataforma externa (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007b).

Masas de agua y circulación

La Bahía de Campeche se caracteriza por tener una circulación predominantemente ciclónica (Vázquez-de la Cerda *et al.*, 2005). Sin embargo, Zavala-Hidalgo *et al.* (2003) mencionan que dos corrientes opuestas se encuentran durante los meses de otoño-invierno frente a las costas de Tabasco y Campeche, produciendo un transporte de agua hacia mar adentro. Estos movimientos de las masas de agua facilitan el transporte de los organismos planctónicos de

aguas oceánicas hacia aguas costeras y viceversa (Hernández-Becerril *et al.*, 2008; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009).

El agua que llega al Golfo de México a través del Canal de Yucatán, en la capa superficial, es Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (ASSC). Esta masa de agua presenta valores altos de salinidad (36.6) y temperatura (22.5 °C). Una vez en el Golfo, el ASSC puede llegar a transformarse en dos masas de agua: el Agua Subtropical Subsuperficial del Golfo de México (AStSsGM), con salinidad de 36.4 y temperatura de 22 °C y el Agua Común del Golfo de México ACGM con valores de 36.4 y 22.5 °C de salinidad y temperatura respectivamente (Nowlin, 1972; Monreal-Gómez y Salas de León, 1997; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

MATERIALES Y MÉTODOS

Fase de campo

Los cruceros fueron realizados en aguas neríticas del sur del Golfo de México, entre los paralelos 18° y 20° N y los meridianos 91° y 95° W. La red de estaciones estuvo organizada en transectos perpendiculares a la costa frente a los principales sistemas de agua dulce de la región: Río Coatzacoalcos, lagunas del Carmen y Machona, Sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos (Figura 1).

Las muestras de zooplancton se recolectaron a bordo del B/O “Justo Sierra”, dentro del marco del proyecto denominado “Monitoreo de Pre-reclutas de Especies Estuarino Dependientes”, durante los cruceros oceanográficos MOPEED XIV y XVI efectuados del 17 al 23 de mayo y del 15 al 19 de noviembre de 1995, respectivamente.

En cada campaña se tomaron 94 y 93 muestras respectivamente distribuidas en 28 estaciones de muestreo (Tabla 1).

Tabla 1. Coordenadas geográficas de las estaciones de muestreo de los cruceros MOPEED XIV y XVI durante mayo y noviembre de 1995.

| Estación | Latitud N | | Longitud W | | Número de niveles muestreados | | Profundidad al fondo |
|----------|-----------|---------|------------|---------|-------------------------------|------------|----------------------|
| | Grados | Minutos | Grados | Minutos | MOPEED XIV | MOPEED XVI | |
| 23 | 18 | 52.14 | 94 | 26.29 | 5 | 5 | 526 |
| 22 | 18 | 42.13 | 94 | 26.04 | 5 | 5 | 195 |
| 21 | 18 | 37.51 | 94 | 25.64 | 5 | 5 | 116 |
| 20 | 18 | 29.47 | 94 | 25.06 | 3 | 3 | 64 |
| 19 | 18 | 20.35 | 94 | 25.03 | 2 | 2 | 28 |
| 18 | 18 | 13.13 | 94 | 25.17 | 2 | 2 | 24 |
| 1 | 18 | 50.24 | 93 | 45.22 | 5 | 5 | 229 |
| 2 | 18 | 43.06 | 93 | 43.72 | 5 | 5 | 106 |
| 3 | 18 | 36.66 | 93 | 42.06 | 3 | 3 | 52 |
| 4 | 18 | 31.53 | 93 | 40.04 | 2 | 3 | 34 |
| 5 | 18 | 27.17 | 93 | 39.10 | 2 | 2 | 21 |
| 6 | 18 | 39.16 | 92 | 44.17 | 2 | 2 | 7 |
| 7 | 18 | 45.28 | 92 | 49.37 | 2 | 2 | 19 |
| 8 | 18 | 51.91 | 92 | 55.32 | 3 | 3 | 44 |
| 9 | 18 | 58.60 | 93 | 1.19 | 5 | 5 | 109 |
| 10 | 19 | 5.65 | 93 | 7.17 | 5 | 5 | 230 |
| 11 | 19 | 33.68 | 92 | 37.59 | 5 | 5 | 177 |
| 12 | 19 | 22.67 | 92 | 28.50 | 5 | 5 | 106 |
| 13 | 19 | 10.62 | 92 | 18.15 | 2 | 2 | 30 |
| 14 | 19 | 3.59 | 92 | 12.05 | 2 | 2 | 20 |
| 15 | 18 | 57.08 | 92 | 6.97 | 2 | 2 | 20 |
| 16 | 18 | 48.60 | 91 | 59.49 | 2 | 2 | 14 |
| 17 | 18 | 58.85 | 91 | 36.11 | 1 | 2 | 11 |
| E | 19 | 10.96 | 91 | 38.90 | 2 | 2 | 17 |
| D | 19 | 23.91 | 91 | 42.89 | 3 | 3 | 36 |
| C | 19 | 34.00 | 91 | 55.48 | 3 | 3 | 60 |
| B | 19 | 45.00 | 92 | 11.81 | 5 | 4 | 101 |
| A | 19 | 49.06 | 92 | 18.73 | 5 | 4 | 141 |

En la colecta de muestras de zooplancton se utilizó un sistema de redes estratificadas de apertura-cierre de 75 cm de diámetro en su boca y 500 μm de luz de malla. Para estimar el volumen de agua filtrada, a cada red se le colocó un flujómetro. Los arrastres fueron circulares con una velocidad aproximada de 2 a 3 nudos.

La profundidad de los arrastres dependió de la batimetría de cada estación, de tal forma que en las estaciones profundas se muestrearon cinco niveles diferentes en la columna de agua: 0-6, 6-12, 12-18, 45-55 y 95-105 m.

Las muestras obtenidas se fijaron con formol al 4% y neutralizadas con borato de sodio para posteriormente conservarlas en alcohol al 70%. Las mediciones de temperatura y salinidad fueron tomadas con una sonda CTD (por sus siglas en inglés: conductivity, temperature, depth).

Fase de laboratorio y gabinete

De cada una de las muestras de zooplancton se separaron todos los moluscos holoplanctónicos bajo un microscopio estereoscópico. Para la identificación específica de los organismos se utilizaron los trabajos de van der Spoel y Boltovskoy (1981), Lalli y Gilmer (1989), van der Spoel (1996a, 1996b), van der Spoel y Dadon (1999) y Richter y Seapy (1999), entre otros.

Los conteos obtenidos para cada una de las especies identificadas se estandarizaron a 100 m^3 de agua filtrada y se realizaron, por nivel, sus respectivos mapas de distribución. Se establecieron cinco categorías de abundancia ($\text{ind}/100 \text{m}^3$), a saber:

| | | |
|---------|---|----------|
| Ausente | + | |
| Mínima | ○ | < 1 |
| Regular | ⊕ | 1-3 |
| Elevada | ◐ | 3-9 |
| Máxima | ● | ≥ 9 |

La comparación de medias de abundancia por especie, entre épocas del año y/o por estratos, se hizo mediante pruebas de hipótesis. A los datos de abundancia se les aplicaron

pruebas de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y de homocedasticidad (prueba de Levene), y en caso de cumplirlas, se utilizó una prueba de *t* para comparar dos grupos, o un ANOVA para tres o más grupos. Si los datos no cumplían con alguno de los supuestos, se requirió hacer una transformación (logaritmo, raíz cuadrada), para normalizarlos y homogeneizar sus varianzas. Si los datos seguían sin cumplir con los supuestos, se aplicó la prueba de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis, utilizadas en estadística no paramétrica para la comparación de medias. Estas pruebas consisten en la comparación de medias considerando los rangos de abundancia de las muestras independientes (Zar, 2008). En todas las pruebas se consideró un nivel de significancia del 5%.

Para identificar las principales asociaciones faunísticas en cada una de las épocas de muestreo, se aplicó el Índice de Disimilitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957). Este índice se basa en las diferencias en abundancia relativa (ind/100 m³) de las especies a fin de establecer grupos de estaciones que comparten una afinidad faunística. La ecuación es la siguiente:

$$D_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^S |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde:

D_{jk} = abundancia de similitud en las muestras *j* y *k*

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

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

S = número total de especies

De esta ecuación surge que la máxima similitud entre pares de estaciones es cero y la mínima es igual a uno (ó 100 si se toma en porcentaje) (análogamente, un índice de similitud, tendría como valor de máxima similitud el uno, y la mínima correspondería al cero). Previo a la aplicación de este índice, los datos se transformaron \sqrt{x} . A partir de la matriz de similitud generada se construyó un dendrograma mediante el método de ligamiento promedio. Este procedimiento se llevó a cabo mediante el programa PRIMER (Clarke y Warwick, 2001).

Se analizó la diversidad de cada uno de los grupos definidos por medio de la estimación de la Riqueza de Especies (S) y el Índice de Shannon-Wiener (H'). Este índice toma en cuenta dos aspectos de la diversidad, la riqueza de las especies (S) y la uniformidad en la distribución del número de individuos de cada especie. Así, H' toma valores entre cero, en caso de la existencia de una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están igualmente representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988). El índice está definido mediante la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

donde:

H' = índice de diversidad expresado en bits/individuo

n_i = abundancia de la i -ésima especie en una colección o muestra

N = número total de individuos en la colección o muestra

S = número total de especies

Los datos de temperatura y salinidad fueron representados gráficamente para cada uno de los cinco niveles de muestreo mediante el método de interpolación radial con el programa de cómputo SURFER. En sentido vertical, se analizaron y clasificaron los perfiles de temperatura y salinidad de cada estación, con el fin de conocer la profundidad de la termoclina.

El grado de estratificación de la columna de agua en la capa superficial de los 20 metros, se calculó con el parámetro φ (Czitrom *et al.*, 1986), descrito por:

$$\varphi = 1/h \int_{-h}^0 (\rho - \bar{\rho}) g z dz \quad \text{con} \quad \bar{\rho} = 1/h \int_{-h}^0 \rho dz$$

donde:

φ = cantidad de energía necesaria para mezclar la columna de agua (J/m^3)

$\bar{\rho}$ = densidad promedio en la capa de los 20 m

ρ = densidad del agua (kg/m^3)

h = profundidad de la columna de agua considerada (20 m)

g = aceleración gravedad (9.81 m/s^2)

z = al intervalo de profundidad (m)

El parámetro φ puede ser interpretado como la cantidad de trabajo por m^3 necesario para mezclar verticalmente la columna de agua y tiene como unidades J/m^3 (J significa joules, y $\text{J} = \text{kg} \cdot \text{m}^2/\text{s}^2$). Así, valores altos de φ indicarán que la columna de agua está estratificada y se requiere un mayor monto de energía para mezclarla (Czitrom *et al.*, 1986). En términos prácticos, el campo horizontal de distribución del parámetro φ corresponde a la estructura de un frente halino: si el gradiente de φ es intenso, revelará una clara estructura frontal.

RESULTADOS

Hidrología

Estructura horizontal de parámetros ambientales: temperatura, profundidad de capa de mezcla y salinidad

En mayo, la temperatura superficial fluctuó entre 27 y 29 °C. La mayor parte de la zona de estudio registró valores de ~28 °C, excepto frente a la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, donde se registró un valor de 26.28 °C. A los 10 m, la temperatura varió entre 24.7 y 28.7 °C, con los valores más bajos en estaciones muy cercanas a la costa. Los valores más altos (>28 °C) se observaron en la zona oceánica. A los 50 m, la temperatura fluctuó entre 21.5 y 23.5 °C en las estaciones ubicadas al borde de la plataforma (Figura 2).

En noviembre, la temperatura superficial fue más baja que en mayo. Los valores más altos (25 a 27 °C) se registraron en la porción oriental de la zona de estudio y sobre el borde continental; en el resto de las estaciones la temperatura fue menor a 25 °C. A los 10 m, la temperatura tuvo poca variación (26.26 a 27.68 °C). Los valores más altos (27.5 °C), se registraron frente a la Laguna de Términos (sobre la plataforma media y externa), mientras que las temperaturas más bajas (26.75 °C) se observaron frente al Río Coatzacoalcos. Al igual que la capa superior, a los 50 m, las temperaturas más bajas (26.15 °C) se registraron en la zona occidental del área de estudio y los valores más altos (27.5 °C) en la zona oriental (Figura 3).

La profundidad de la capa de mezcla en los dos meses analizados fue muy contrastante. En noviembre la profundidad de la termoclina alcanzó los 79 m de profundidad, en tanto que en mayo, el máximo valor observado fue de 34 m (Figura 4).

Durante mayo, la salinidad superficial fue aumentando en sentido oeste-este, esto es, de 35.98 frente al Río Coatzacoalcos hasta 36.8 frente a la Laguna de Términos. A los 10 m, los valores fluctuaron entre 35.98 y 37.18, con los registros más altos en el borde de la plataforma continental. A los 50 m, la salinidad varió poco (36.28 - 36.36) (Figura 5).

En noviembre, las salinidades superficiales fueron más bajas que en mayo. Frente a la desembocadura del Río Coatzacoalcos y Sistema Grijalva-Usumacinta, la salinidad fluctuó entre 30 y 33.5, en tanto que en la parte oriental de la zona de estudio, se registraron valores de 34.6. A los 10 m, la salinidad osciló entre 32.49 y 36.13; y a los 50 m, se observó un gradiente en sentido este-oeste, con valores que disminuyeron de 36.18 a 35.18 (Figura 6).

Estructura vertical de la columna de agua: temperatura, salinidad y estratificación

A partir de un análisis integral de los perfiles verticales de temperatura y salinidad, así como del parámetro σ_t , la zona de estudio se clasificó a *grosso modo* en tres zonas en cada una de las épocas analizadas.

Durante mayo las condiciones ambientales refieren una alta temperatura general, y por tanto una plataforma continental sensible a la evaporación, una baja precipitación, bajo aporte de ríos y ausencia de fuertes vientos y tormentas. Bajo estas condiciones se generaron tres zonas diferentes en estructura vertical (Figura 7).

- Zona A: localizada en la porción occidental de la zona de estudio, esta región muestra condiciones estables características de una zona oceánica. En ausencia de vientos fuertes, la termoclina es somera (10 m). La capa de mezcla tiene una temperatura de ~ 28.7 °C y salinidad de 35.9. La zona A representará la región de referencia para describir las dos restantes.
- Zona B: ubicada frente a la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, esta zona representa una transición entre A y C. Por efecto de la descarga de los ríos, la salinidad superficial (~ 36.2) tiene valores intermedios entre A y C. La temperatura es más baja (27.4 °C) que en A y C debido al efecto de los ríos. El perfil vertical de temperatura tiene un tipo “escalonado”.
- Zona C: situada en la parte ancha de la plataforma continental, está caracterizada por altas evaporación y salinidad (~ 36.5). Por efectos de densidad, el agua superficial más salada se hunde hasta encontrar su nivel. Debido a estos movimientos de convección, la profundidad de la capa de mezcla aumenta hasta los 35 m aproximadamente. Cabe aclarar que el efecto del viento sería tangible hasta los 10 m como en la zona A. En estaciones cercanas a la costa, la poca profundidad no permite ver esta estratificación.

La zona A de referencia, caracterizada por condiciones oceánicas estables, está delimitada de las otras dos por un valor de $\sigma_t = 14$.

Durante noviembre las condiciones ambientales son: fuertes vientos del norte, aguas muy agitadas y descarga de ríos alta. En consecuencia, la temperatura es baja en toda la zona de estudio. Bajo estas condiciones se generaron tres zonas diferentes en la estructura vertical (Figura 8).

- Zona A: localizada en la parte estrecha de la plataforma continental frente al Río Coatzacoalcos. Esta zona representa un estado inicial después del paso de un norte, reflejado en una termoclina profunda (~50 m), con valores de temperatura de ~26.4 °C. En los primeros metros se observa la influencia de agua dulce, con salinidades de 35 a 35.5.
- Zona B: situada en la parte media de la zona de estudio, esta zona fue muestreada posteriormente a la zona A. La capa superior tiende a estabilizarse, la temperatura va aumentando (27.3 °C) y la termoclina se hace menos profunda (~18 m). La descarga de los ríos es muy notable en todas las estaciones con salinidades superficiales hasta de 33.
- Zona C: incluye estaciones muy someras frente a la Laguna de Términos y muestreadas posteriormente a B. La temperatura (27.3 °C) y la salinidad (35.9) son homogéneas en toda la columna de agua por efecto de los fuertes vientos. La diferencia fundamental con la zona adyacente B es una salinidad mayor en esta zona.

Al igual que en el caso anterior, un valor de $\varphi = 14$ delimita la zona A del resto. Sin embargo, la delimitación de las zonas B y C se da únicamente por el patrón vertical de temperatura y salinidad.

Cabe aclarar que el análisis del campo horizontal del parámetro φ no mostró un gradiente intenso, revelando la ausencia de un frente termo-halino en las dos épocas.

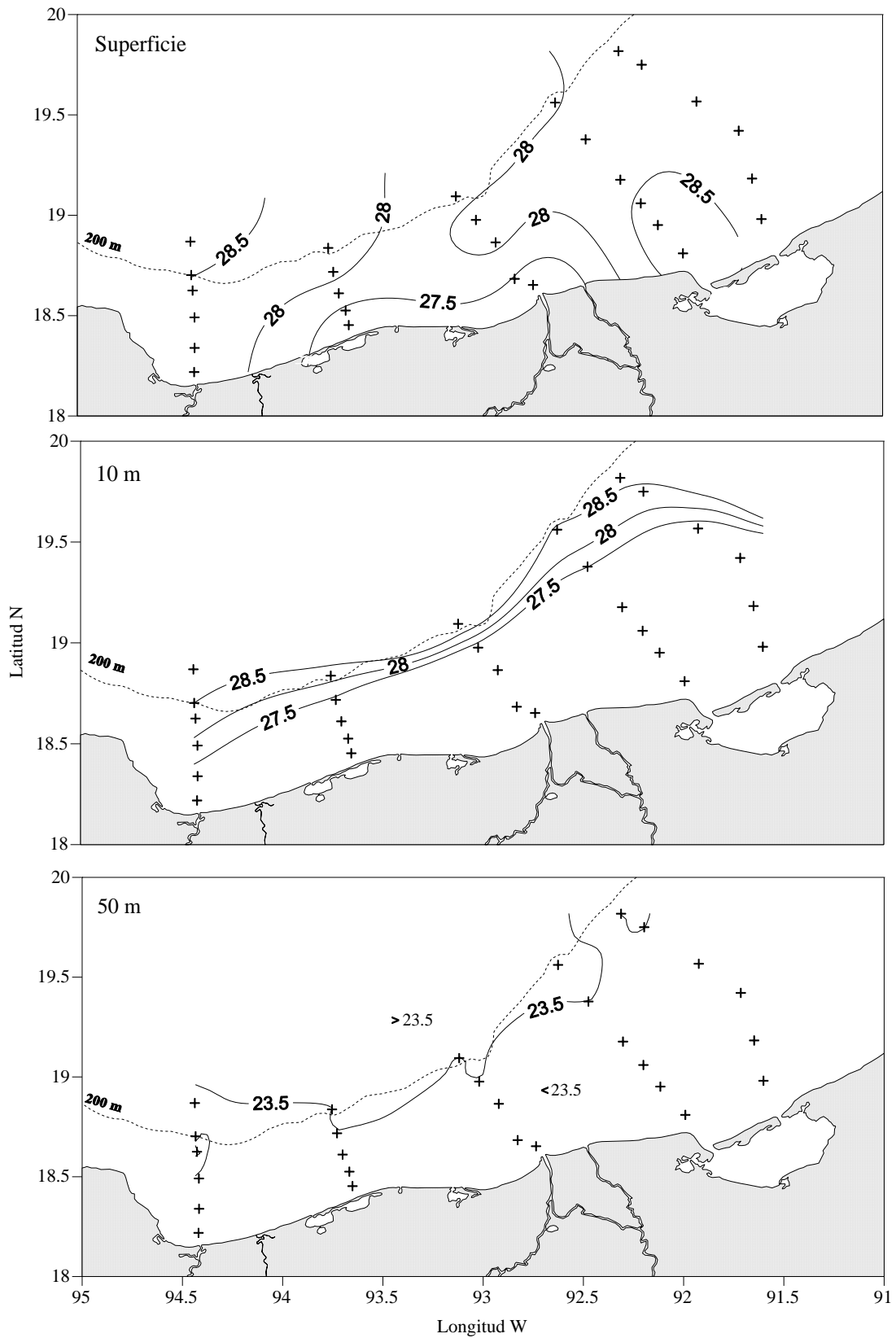


Figura 2. Registros de temperatura superficial, 10 y 50 m de profundidad, en el sur del Golfo de México en mayo de 1995.

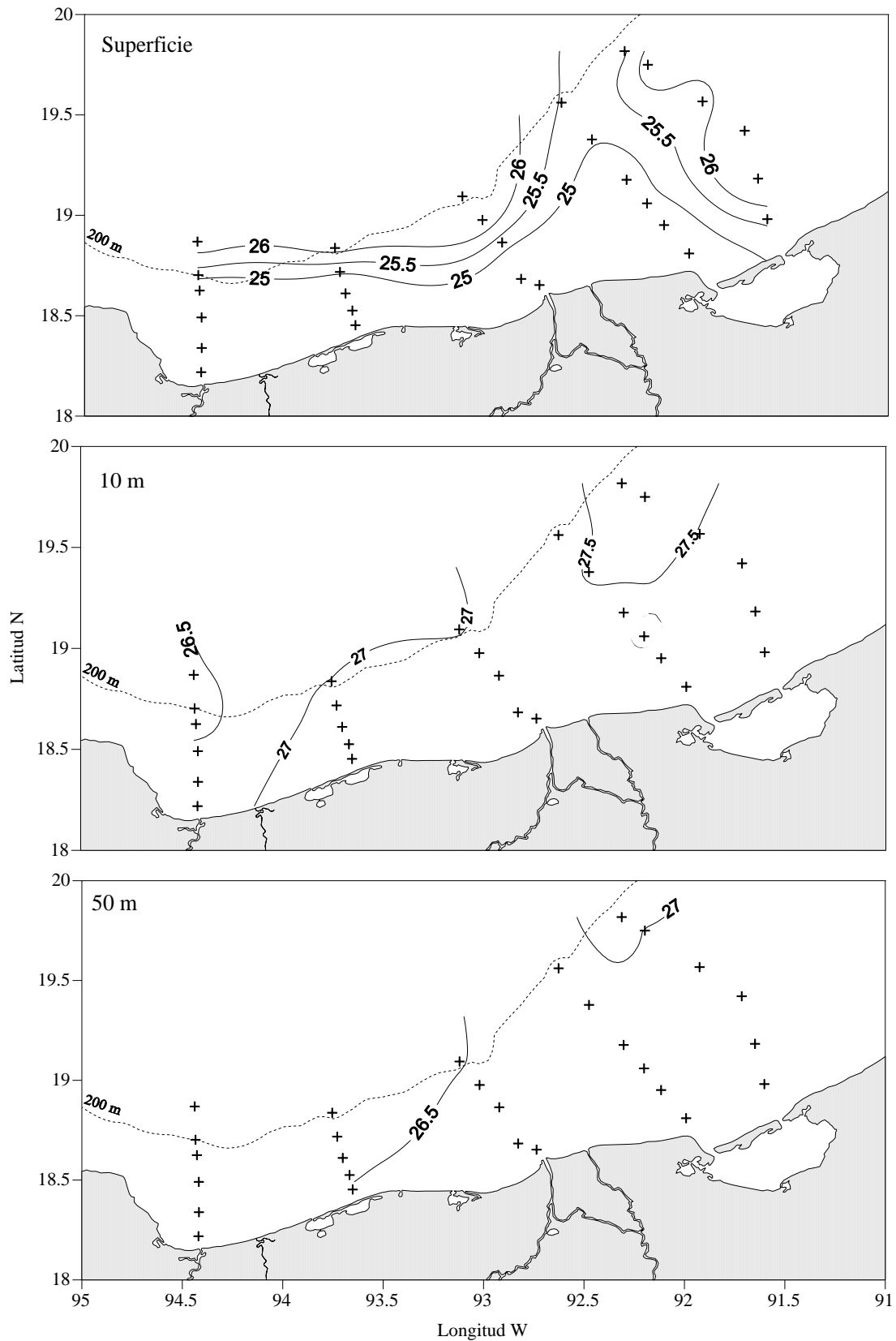


Figura 3. Registros de temperatura superficial, 10 y 50 m de profundidad, en el sur del Golfo de México en noviembre de 1995.

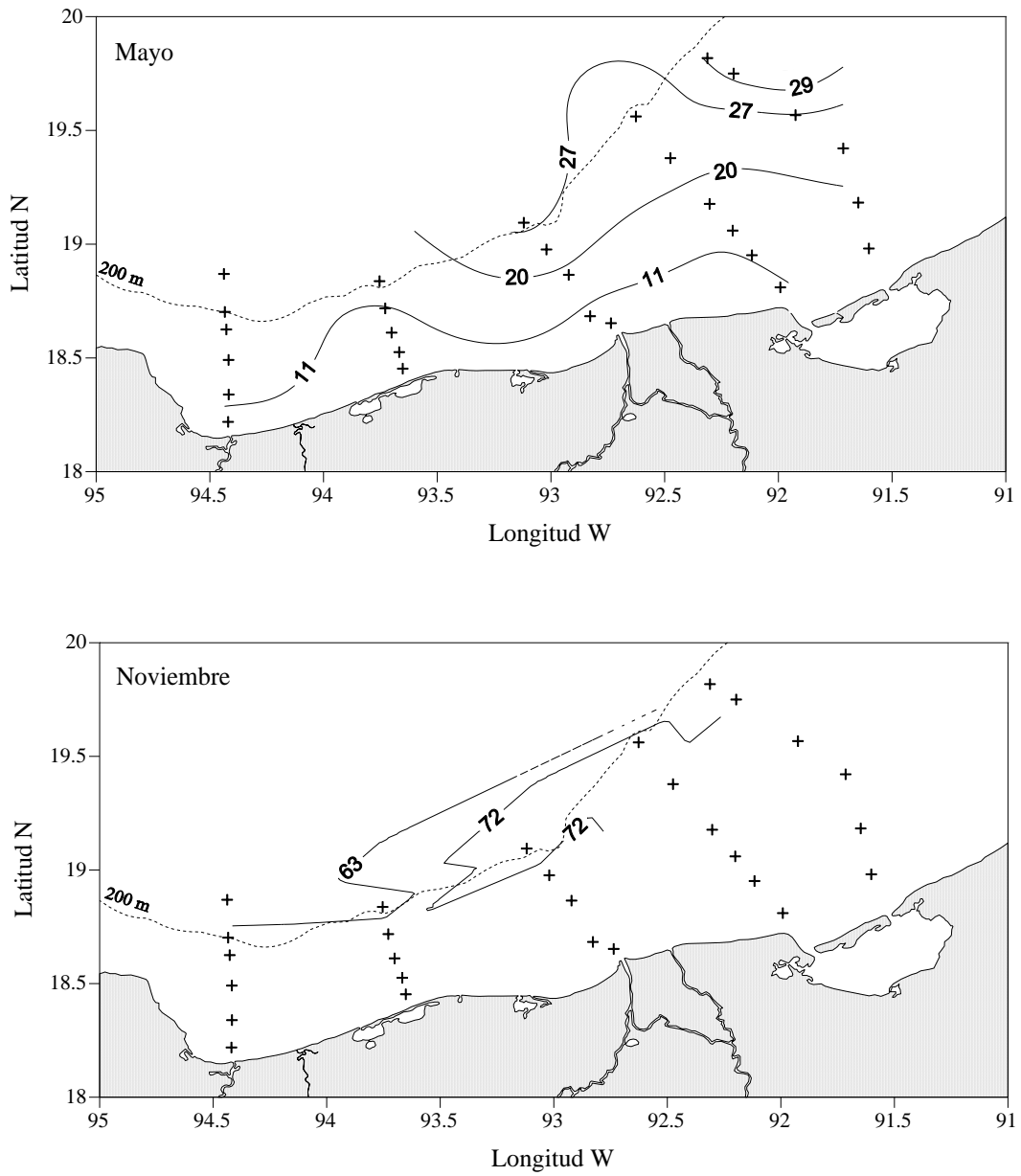


Figura 4. Profundidad de la termoclina en el sur del Golfo de México en mayo y noviembre de 1995.

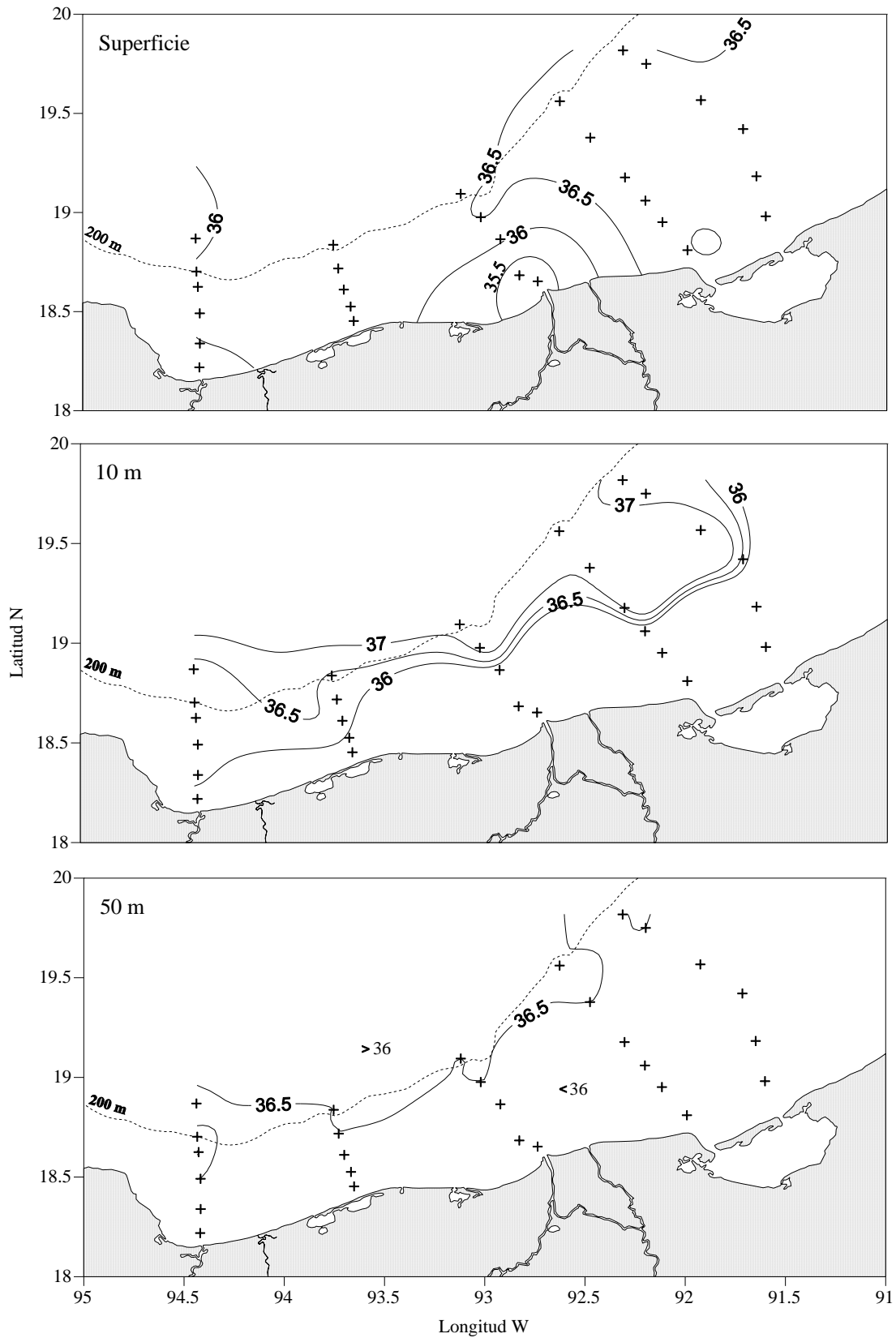


Figura 5. Registros de salinidad superficial, 10 y 50 m de profundidad, en el sur del Golfo de México en mayo de 1995.

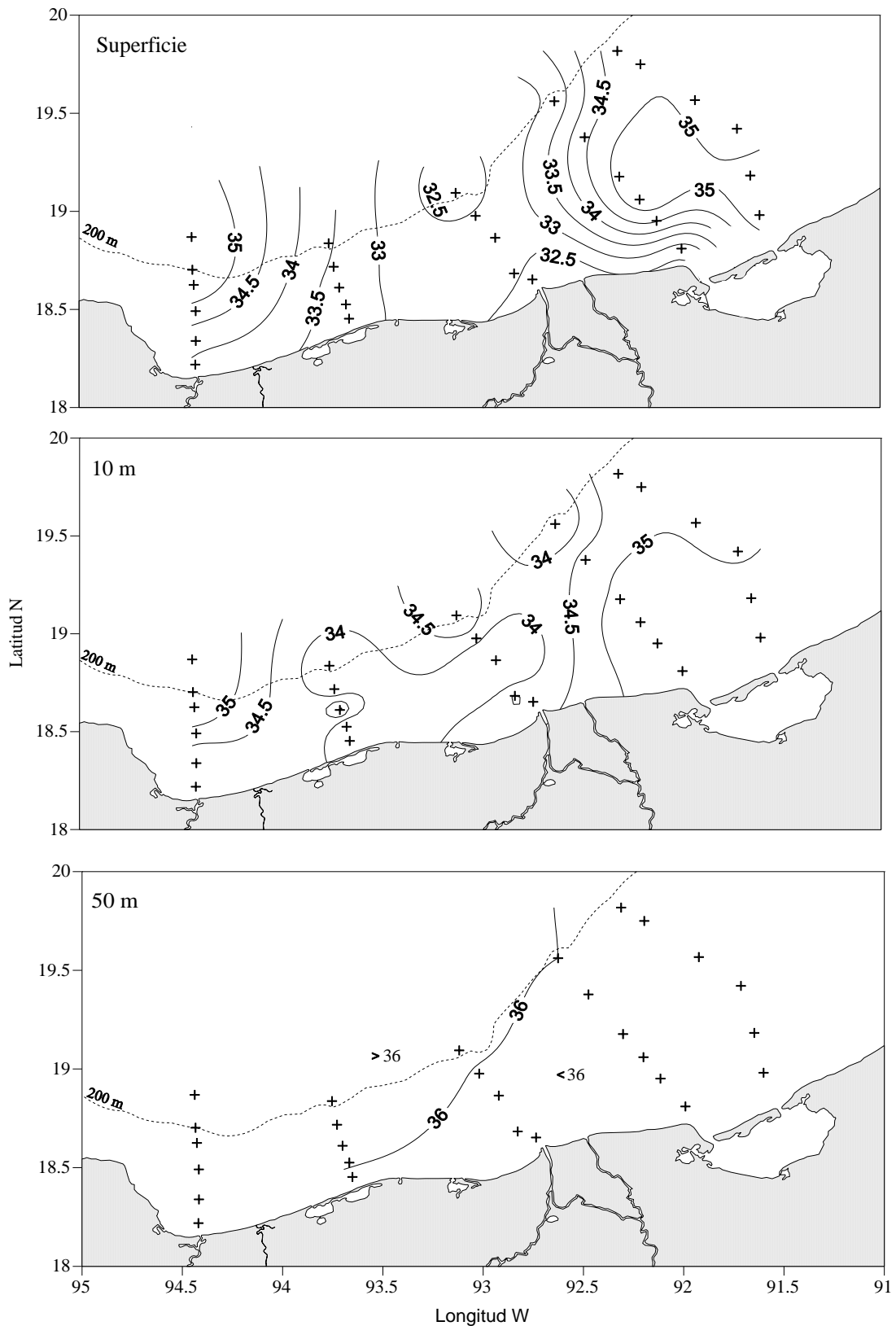


Figura 6. Registros de salinidad superficial, 10 y 50 m de profundidad, en el sur del Golfo de México en noviembre de 1995.

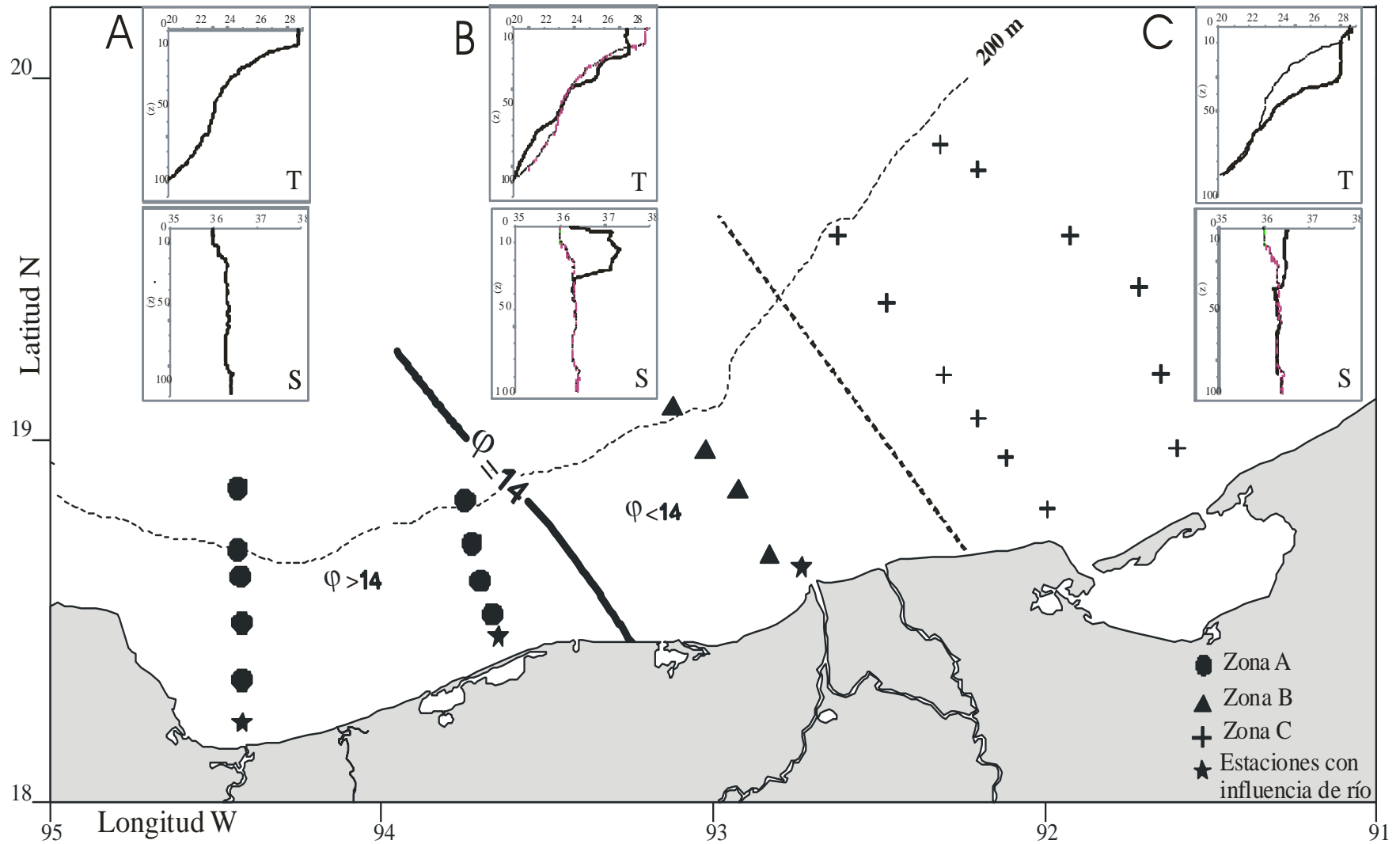


Figura 7. Esquema de clasificación del sur del Golfo de México, basado en los perfiles verticales de temperatura y salinidad durante mayo de 1995. En los perfiles de la zona B y C la línea punteada representa el patrón de referencia (zona A).

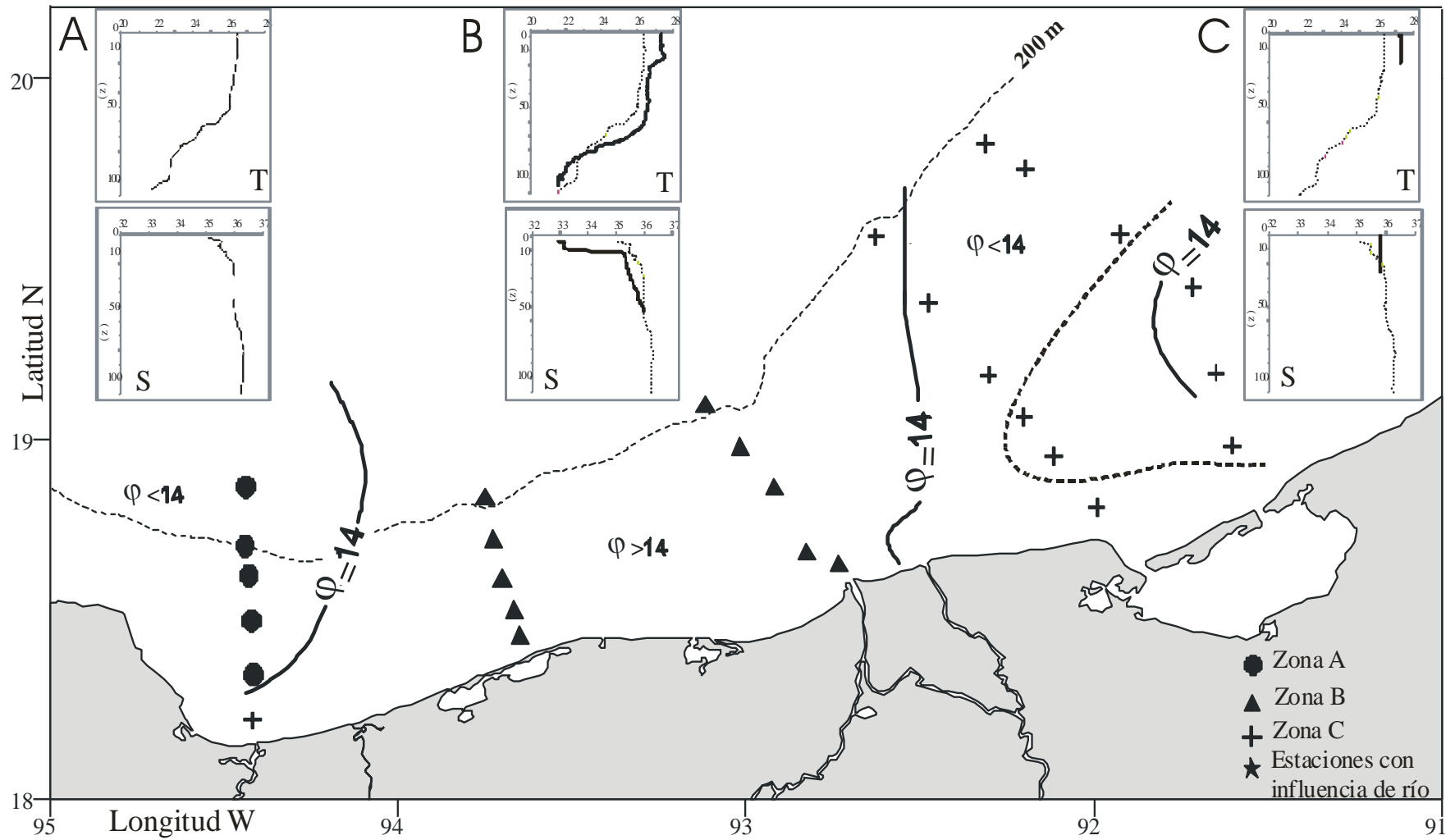


Figura 8. Esquema de clasificación del sur del Golfo de México, basado en los perfiles verticales de temperatura y salinidad durante noviembre de 1995. En los perfiles de la zona B y C la línea punteada representa el patrón de referencia (zona A).

Abundancia total de moluscos: entre épocas, vertical y horizontal

Entre épocas, la abundancia total de moluscos holoplanctónicos fue superior en mayo. Los valores de densidad promedio muestran que el número de individuos por metro cúbico en este mes ($\bar{x} = 252.44$ ind/100 m³) es más del doble que en el mes de noviembre ($\bar{x} = 112.10$ ind/100 m³) (prueba *t*, $p < 0.05$).

En el plano vertical, los resultados indicaron que en mayo existieron diferencias significativas entre los cinco estratos muestreados (ANOVA, $p < 0.05$), con los valores promedio más altos en los tres niveles superiores (Tabla 2, Figura 9). En noviembre, los análisis estadísticos indicaron que no hubo diferencias significativas entre los cinco niveles de muestreo (ANOVA, $p > 0.05$).

En sentido horizontal, no se observaron diferencias significativas en la densidad promedio de los moluscos recolectados en la capa de 0-18 m durante mayo, en tanto que en noviembre, fue muy evidente la influencia de la descarga de aguas continentales sobre la densidad de los moluscos, ya que frente a la Laguna de Términos y Sistema Grijalva-Usumacinta, la densidad fue significativamente menor (prueba *t*, $p < 0.05$) (Figura 10).

Tabla 2. Densidad promedio (\bar{x} , ind/100 m³) por nivel de los moluscos holoplanctónicos recolectados en el sur del Golfo de México en mayo y noviembre de 1995.

| Nivel | Profundidad (m) | Mayo \bar{x} | Noviembre \bar{x} |
|-------|-----------------|-------------------|------------------------|
| 1 | 0–6 | 280.99 | 89.71 |
| 2 | 6–12 | 421.28 | 149.12 |
| 3 | 12–18 | 221.80 | 148.92 |
| 4 | 45–55 | 43.38 | 47.42 |
| 5 | 95–105 | 28.28 | 79.78 |

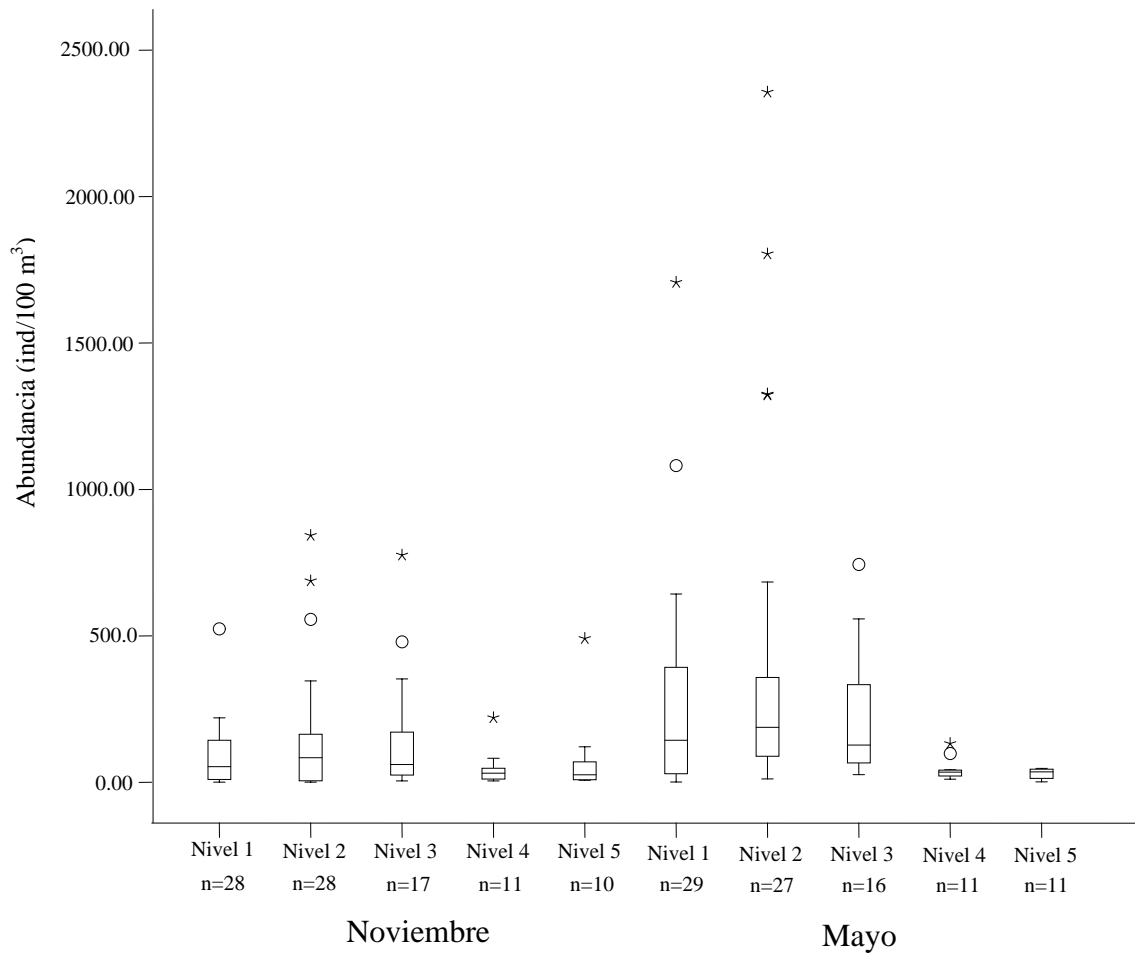


Figura 9. Diagrama de caja que representa la abundancia (ind/100 m³) de los moluscos holoplanctónicos recolectados en los cinco niveles de muestreo en el sur del Golfo de México en mayo y noviembre de 1995.

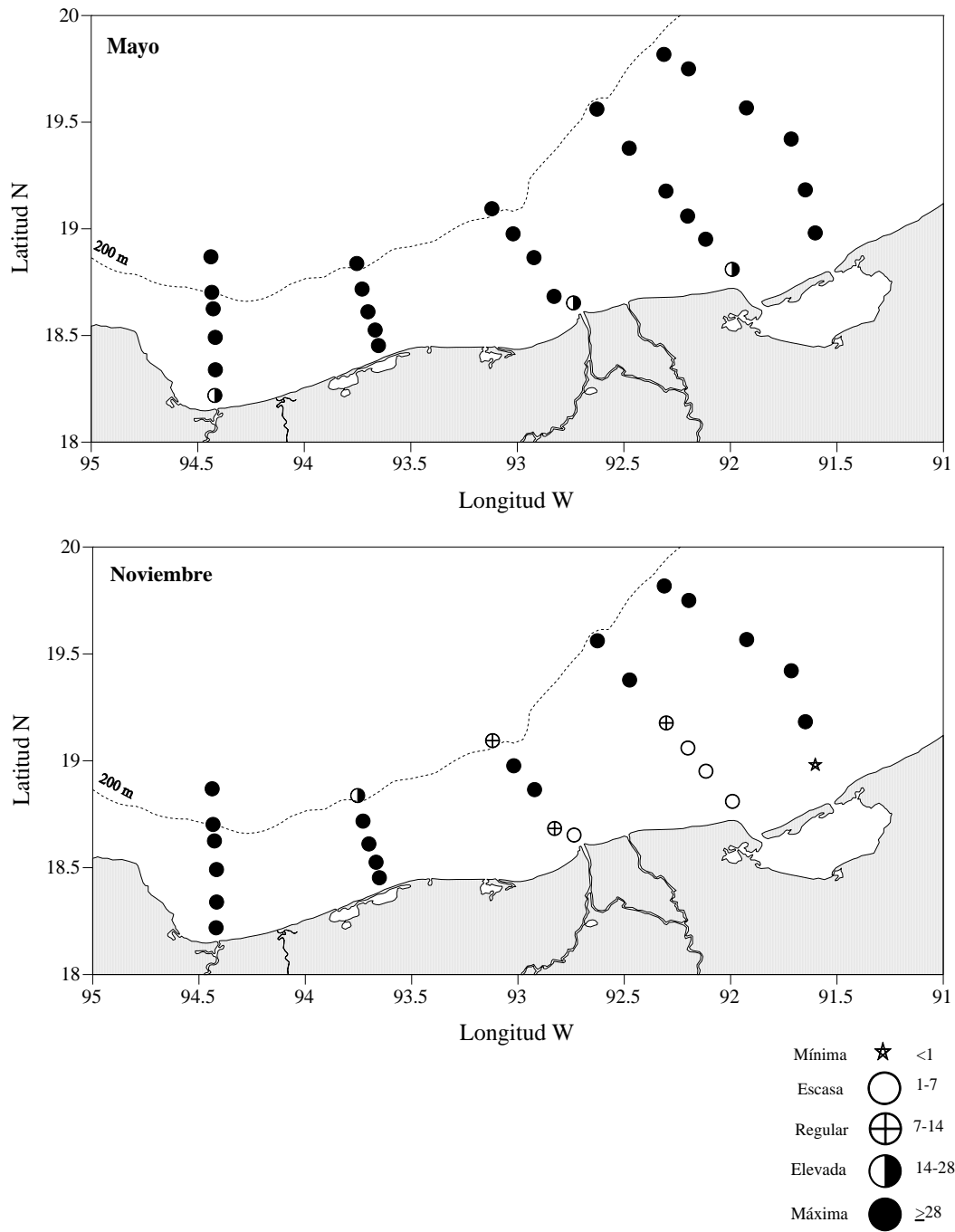


Figura 10. Densidad promedio (ind/100 m³) de los moluscos holoplanctónicos recolectados en la capa de los 0-18 m de profundidad en el sur de Golfo de México en mayo y noviembre de 1995.

Composición específica

Se extrajo un total de 55,696 moluscos holoplanctónicos correspondientes a los muestreos de mayo y noviembre de 1995 (cruceos MOPEED XIV y XVI).

Estos organismos pertenecen a dos subclases, tres órdenes, once familias, 28 géneros y 47 especies (Tabla 3). Cabe mencionar que cuatro especies se reconocieron con dos formas. Además se registraron individuos de siete géneros que pudieran pertenecer a alguna de las 47 especies, pero que no fueron identificados hasta nivel específico. También se diferenciaron organismos en estadios juveniles de los géneros *Oxygyrus*, *Carinaria*, *Cavolinia*, *Diacavolinia*, *Diacria*, *Clio* y *Cuvierina*, así como juveniles del suborden Gymnosomata. Por tanto, se reconocieron 47 especies y si se cuentan las formas, hay 51 taxones. Un número reducido (< 1%) de moluscos no fue identificado debido al mal estado de preservación en el que se encontraban (Tabla 4).

A nivel de orden, el Thecosomata fue el más diverso y abundante, representando el 92.52% de la abundancia total; siguió el Mesogastropoda con el 7.24%, y por último el Gymnosomata con el 0.024%.

A nivel de familia, la más abundante fue la Cavoliniidae, con el 68.17% de la abundancia total. Le siguieron Limacinidae (23.90%) y Atlantidae (6.57%). Las familias restantes, Pterotracheidae, Cymbuliidae, Clionidae, Desmopteridae, Pneumodermatidae, Peraclididae, Notobranchaeidae y Carinariidae obtuvieron menos del 1%.

La abundancia total de moluscos holoplanctónicos fue superior en mayo. Particularmente, algunas especies entre las que destacan *Creseis acicula*, *Limacina trochiformis*, *Creseis virgula*, *Atlanta lesueuri*, *Atlanta inflata* y *Firoloida desmaresti* fueron significativamente más abundantes en mayo y sólo cuatro especies, *Limacina inflata*, *Cavolinia uncinata* forma *uncinata*, *Diacavolinia* sp y *Pterotrachea coronata* en noviembre (prueba Mann-Whitney, $p < 0.05$) (Tabla 4).

Las especies más abundantes en ambas épocas fueron *C. acicula* (52.64% de la abundancia total), *L. inflata* (12.15%), *L. trochiformis* (11.41%) y *C. virgula* forma *virgula* (6.58%). Las especies que registraron entre el 1 y 5% de abundancia total fueron *A. lesueuri*, juveniles de los géneros *Cavolinia* y *Diacavolinia* y la especie *Diacavolinia longirostris*. Los taxones restantes registraron menos de 1% de la abundancia total.

En mayo, las especies dominantes fueron *C. acicula* y *L. trochiformis*, que sumaron más del 70% de la abundancia total; en noviembre, *C. acicula* y *L. inflata* también rebasaron ese porcentaje. Destaca la clara dominancia de la primera especie en ambas épocas (Tabla 4).

Tabla 3. Sistemática de los moluscos holoplanctónicos extraídos de 93 y 94 muestras de zooplancton recolectadas en la zona del Sur del Golfo de México durante mayo y noviembre de 1995. Clasificación tomada para la subclase Opisthobranchia de van der Spoel y Dadon (1999) y para la subclase Prosobranchia de Richter y Seapy (1999).

Phylum Mollusca Cuvier, 1795

Clase Gastropoda Cuvier, 1797

Subclase Prosobranchia Spengel, 1881

Orden Mesogastropoda Spengel, 1881

Superfamilia Heteropoda Lamarck, 1801

Familia Atlantidae Rang, 1829

Género *Oxygyrus* Benson, 1835

Oxygyrus keraudreni Lesueur, 1817

Género *Atlanta* Lesueur, 1817

Atlanta fusca Souleyet, 1852

Atlanta inflata Souleyet, 1852

Atlanta lesueuri Souleyet, 1852

Atlanta peroni Lesueur, 1817

Atlanta gaudichaudi Souleyet, 1852

Atlanta inclinata Souleyet, 1852

Atlanta tokiokai van der Spoel and Troost, 1972

Familia Carinariidae Fischer, 1883

Género *Carinaria* Lamark, 1801

Carinaria lamarcki Péron and Lesuer, 1810

Carinaria challengerii Bennevie, 1920

Género *Cardiapoda* d'Orbigny, 1836

Cardiapoda placenta Lesson, 1830

Familia Pterotracheidae Rafinesque, 1814

Género *Firoloida* Lesueur, 1817

Firoloida desmaresti Lesueur, 1817

Género *Pterotrachea* Niebuhr, 1775

Pterotrachea coronata Lesueur, 1817

Pterotrachea hippocampus Philippi, 1836

Subclase Opisthobranchia Spengel, 1881

Orden Thecosomata Blainville, 1824

Suborden Euthecosomata Meisenheimer, 1905

Familia Limacinidae Gray, 1840

Género *Limacina* Bosc, 1817

Limacina bulimoides d'Orbigny, 1836

Limacina trochiformis d'Orbigny, 1836

Limacina inflata d'Orbigny, 1836

Limacina lesueuri d'Orbigny, 1836

Familia Cavoliniidae Gray, 1850

Subfamilia Cavoliniinae Gray, 1850

Género *Cavolinia* Abildgaard, 1791

Cavolinia gibbosa forma *flava* d'Orbygny, 1836

Cavolinia gibbosa forma *gibbosa* d'Orbygny, 1836

Cavolinia inflexa forma *imitans* Lesueur, 1813

Cavolinia inflexa forma *inflexa* Lesueur, 1813

Cavolinia uncinata forma *uncinata* Rang, 1829

Género *Diacavolinia* van der Spoel, Bleeker y Kobayashi, 1993

Diacavolinia longirostris de Blainville, 1821

Género *Diacria* Gray, 1847

Diacria danae van der Spoel, 1968

Diacria major Boas, 1886

Subfamilia Clioinae Jeffreys, 1869

Género *Clio* Linnaeus, 1767

Clio pyramidata forma *lanceolata* Lesueur, 1813

Clio pyramidata ca. forma *sulcata* Pfeffer, 1879

Género *Creseis* Rang, 1828

Creseis acicula forma *acicula* Rang, 1828

Creseis acicula forma *clava* Rang, 1828

Creseis virgula forma *virgula* Rang, 1828

Género *Hyalocylis* Fol, 1875

Hyalocylis striata Rang, 1828

Género *Styliola* Gray, 1850

Styliola subula Quoy y Gaimard, 1827

Subfamilia Cuvierininae van der Spoel, 1967

Género *Cuvierina* Boas, 1886

Cuvierina columnella forma *atlantica* van der Spoel, 1970

Suborden Pseudothecosomata Meisenheimer, 1905

Familia Cymbuliidae Cantraine, 1841

Subfamilia Cymbuliinae Cantraine, 1841

Género *Cymbulia* Peron and Lesueur, 1810

Cymbulia sp

Subfamilia Glebinae van der Spoel, 1976

Género *Corolla* Dall, 1871

Corolla cupula Rampal, 1996

Corolla intermedia Tesch, 1903

Corolla ovata Quoy and Gaimard, 1832

Corolla spectabilis Dall, 1871

Género *Gleбинаe* Niebuhr, 1776

Gleba cordata Niebuhr, 1776

Familia Desmopteridae Chun, 1889

Género *Desmopterus* Chun, 1889

Desmopterus papilio Chun, 1889

Familia Peraclididae Tesch, 1913
Género *Peraclis* Forbes, 1884
Peraclis apicifulva Meisenheimer, 1906
Peraclis reticulata d'Orbigny, 1836

Orden Gymnosomata de Blainville, 1824

Suborden Gymnosomata de Blainville, 1824

Familia Clionidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Clioninae Rafinesque, 1815
Género *Clione* Pallas, 1774

***Clione* sp**

Género *Paraclione* Tesh, 1903

***Paraclione* sp**

Subfamilia Thiptodontinae Pruvot-Fol, 1926

Género *Cephalobrachia* Bonnevie, 1913

Cephalobrachia macrochaeta Bonnevie, 1913

Género *Thliptodon* Boas, 1886

***Thliptodon* sp**

Familia Notobranchaeidae Pelseneer, 1886

Género *Notobranchaea* Pelseneer, 1886

Notobranchaea macdonaldi forma ***macdonaldi*** Pelseneer, 1886

Familia Pneumodermatidae Pelseneer, 1887

Género *Pneumoderma* Latreille, 1825

Pneumoderma atlanticum atlanticum forma ***atlanticum***

Oken, 1815

Género *Pneumodermopsis* Keferstein, 1862

***Pneumodermopsis* sp**

Género *Spongiobranchaea* d'Orbigny, 1836

***Spongiobranchaea* sp**

Tabla 4. Abundancia relativa (AR, %) y densidad promedio (\bar{X} , ind/100 m³) de los moluscos holoplanctónicos recolectados en el sur del Golfo de México en dos épocas del año.

PT = pterópodo tecosomado; PG = pterópodo gimnosomado; H = heterópodo; F = número de veces que apareció el taxon; M = significativamente más abundante en mayo; N = significativamente más abundante en noviembre.

| TAXON | Total (n = 187) | | | | Mayo (n = 93) | | | Noviembre (n = 94) | | |
|---|-----------------|-----------|-----|---|---------------|-----------|----|--------------------|-----------|----|
| | AR | \bar{X} | F | | AR | \bar{X} | F | AR | \bar{X} | F |
| PT <i>Creseis acicula</i> f. <i>acicala</i> | 39.459 | 71.991 | 180 | M | 42.801 | 108.518 | 92 | 31.981 | 35.854 | 88 |
| PT <i>Creseis acicula</i> f. <i>clava</i> | 13.178 | 24.042 | 109 | M | 15.645 | 39.667 | 71 | 7.657 | 8.584 | 38 |
| PT <i>Limacina inflata</i> | 12.116 | 22.105 | 68 | N | 1.040 | 2.637 | 22 | 36.898 | 41.366 | 46 |
| PT <i>Limacina trochiformis</i> | 11.403 | 20.804 | 151 | M | 13.874 | 35.175 | 85 | 5.874 | 6.586 | 66 |
| PT <i>Creseis virgula</i> f. <i>virgula</i> | 6.570 | 11.986 | 106 | M | 8.101 | 20.539 | 67 | 3.144 | 3.525 | 39 |
| H <i>Atlanta lesueuri</i> | 4.329 | 7.899 | 64 | M | 6.242 | 15.825 | 56 | 0.051 | 0.058 | 8 |
| PT <i>Cavolinia</i> sp juveniles | 4.308 | 7.860 | 126 | | 4.384 | 11.114 | 67 | 4.139 | 4.640 | 59 |
| PT <i>Diacavolinia longirostris</i> | 1.719 | 3.136 | 92 | | 1.638 | 4.153 | 50 | 1.899 | 2.129 | 42 |
| PT <i>Diacavolinia</i> sp juveniles | 0.997 | 1.819 | 67 | | 0.577 | 1.463 | 31 | 1.936 | 2.171 | 36 |
| H <i>Atlanta gaudichaudi</i> | 0.931 | 1.699 | 66 | | 0.268 | 0.680 | 28 | 2.414 | 2.707 | 38 |
| H <i>Atlanta inflata</i> | 0.695 | 1.268 | 58 | M | 0.830 | 2.104 | 42 | 0.394 | 0.442 | 16 |
| H <i>Firoloida desmaresti</i> | 0.634 | 1.157 | 70 | M | 0.727 | 1.844 | 42 | 0.426 | 0.477 | 28 |
| H <i>Atlanta</i> spp | 0.416 | 0.759 | 42 | M | 0.534 | 1.353 | 33 | 0.153 | 0.172 | 9 |
| PT <i>Diacria danae</i> | 0.360 | 0.657 | 56 | M | 0.392 | 0.994 | 37 | 0.288 | 0.323 | 19 |
| PT <i>Cavolinia uncinata</i> f. <i>uncinata</i> | 0.300 | 0.546 | 67 | N | 0.134 | 0.339 | 19 | 0.671 | 0.752 | 48 |
| PT <i>Styliola subula</i> | 0.293 | 0.535 | 32 | | 0.317 | 0.805 | 20 | 0.240 | 0.269 | 12 |
| PT <i>Cavolinia</i> spp | 0.285 | 0.520 | 32 | M | 0.410 | 1.039 | 31 | 0.007 | 0.007 | 1 |
| PT <i>Hyalocylis striata</i> | 0.264 | 0.481 | 59 | | 0.173 | 0.439 | 28 | 0.467 | 0.523 | 31 |
| PG Gymnosomata juveniles | 0.184 | 0.336 | 28 | M | 0.267 | 0.676 | 28 | – | – | – |
| PT <i>Limacina lesueuri</i> | 0.158 | 0.288 | 28 | | 0.076 | 0.193 | 15 | 0.341 | 0.382 | 13 |
| PT <i>Corolla</i> spp | 0.152 | 0.278 | 38 | M | 0.211 | 0.535 | 34 | 0.020 | 0.022 | 4 |
| PT <i>Diacria</i> sp juveniles | 0.136 | 0.247 | 27 | | 0.132 | 0.336 | 16 | 0.142 | 0.160 | 11 |
| PT <i>Limacina bulimoides</i> | 0.117 | 0.213 | 27 | | 0.050 | 0.127 | 10 | 0.265 | 0.297 | 17 |
| PT <i>Desmopterus papillo</i> | 0.105 | 0.191 | 22 | M | 0.151 | 0.384 | 22 | – | – | – |
| PG <i>Paraclione</i> sp | 0.076 | 0.138 | 22 | M | 0.110 | 0.278 | 22 | – | – | – |
| H <i>Oxygyrus keraudreni</i> juveniles | 0.072 | 0.132 | 20 | M | 0.105 | 0.265 | 20 | – | – | – |
| PT <i>Clio</i> sp juveniles | 0.070 | 0.127 | 13 | | 0.049 | 0.125 | 8 | 0.116 | 0.130 | 5 |
| PT <i>Corolla intermedia</i> | 0.060 | 0.109 | 16 | M | 0.085 | 0.216 | 15 | 0.003 | 0.003 | 1 |
| PT <i>Diacavolinia</i> sp | 0.057 | 0.104 | 11 | N | 0.016 | 0.042 | 1 | 0.148 | 0.166 | 10 |
| PT <i>Peraclis apicifulva</i> | 0.057 | 0.104 | 16 | M | 0.077 | 0.196 | 13 | 0.011 | 0.013 | 3 |
| PG <i>Pneumoderma</i> sp | 0.054 | 0.098 | 24 | | 0.057 | 0.144 | 16 | 0.046 | 0.052 | 8 |
| H <i>Oxygyrus keraudreni</i> | 0.046 | 0.084 | 11 | M | 0.065 | 0.165 | 10 | 0.004 | 0.004 | 1 |
| PG <i>Thliptodon</i> sp | 0.034 | 0.061 | 14 | M | 0.049 | 0.123 | 14 | – | – | – |
| PT <i>Corolla spectabilis</i> | 0.029 | 0.054 | 7 | | 0.032 | 0.082 | 6 | 0.023 | 0.026 | 1 |
| PG <i>Notobranchaea</i> sp | 0.026 | 0.047 | 13 | M | 0.037 | 0.094 | 13 | – | – | – |
| H <i>Atlanta tokiokai</i> | 0.022 | 0.039 | 11 | M | 0.031 | 0.079 | 11 | – | – | – |

Tabla 4 (continuación). Abundancia relativa (AR, %) y densidad promedio (\bar{X} , ind/100 m³) de los moluscos holoplanctónicos recolectados en el sur del Golfo de México en dos épocas del año.

PT = pterópodo tecosomado; PG = pterópodo gimnosomado; H = heterópodo; F = número de veces que apareció el taxon; M = significativamente más abundante en mayo; N = significativamente más abundante en noviembre.

| TAXON | Total (n = 187) | | | Mayo (n = 93) | | | Noviembre (n = 94) | | |
|--|-----------------|-----------|------|---------------|-----------|----|--------------------|-----------|---|
| | AR | \bar{X} | F | AR | \bar{X} | F | AR | \bar{X} | F |
| PG <i>Pneumodermopsis</i> sp | 0.020 | 0.037 | 11 M | 0.029 | 0.074 | 11 | – | – | – |
| H <i>Atlanta peroni</i> | 0.020 | 0.036 | 10 | 0.024 | 0.061 | 7 | 0.010 | 0.011 | 3 |
| PG <i>Clione</i> sp | 0.018 | 0.033 | 10 | 0.006 | 0.016 | 3 | 0.044 | 0.050 | 7 |
| PT <i>Corolla ovata</i> | 0.016 | 0.029 | 5 M | 0.023 | 0.059 | 5 | – | – | – |
| H <i>Pterotrachea coronata</i> | 0.016 | 0.029 | 9 N | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.050 | 0.056 | 8 |
| H <i>Carinaria lamarecki</i> | 0.012 | 0.022 | 2 | 0.017 | 0.044 | 2 | – | – | – |
| H <i>Atlanta inclinata</i> | 0.012 | 0.022 | 11 | 0.013 | 0.034 | 8 | 0.009 | 0.010 | 3 |
| PT <i>Clio pyramidata</i> f. <i>lanceolata</i> | 0.011 | 0.020 | 5 | 0.007 | 0.017 | 2 | 0.019 | 0.022 | 3 |
| PT <i>Cymbulia</i> sp | 0.011 | 0.020 | 5 M | 0.016 | 0.040 | 5 | – | – | – |
| PT <i>Cavolinia inflexa</i> f. <i>inflexa</i> | 0.011 | 0.020 | 7 M | 0.016 | 0.040 | 7 | – | – | – |
| PT <i>Corolla cupula</i> | 0.010 | 0.019 | 8 | 0.004 | 0.011 | 3 | 0.024 | 0.027 | 5 |
| PT <i>Cuvierina columnella</i> f. <i>atlantica</i> | 0.010 | 0.018 | 5 | 0.006 | 0.016 | 2 | 0.018 | 0.021 | 3 |
| H <i>Cardiropoda placenta</i> | 0.009 | 0.017 | 8 | 0.008 | 0.019 | 4 | 0.013 | 0.015 | 4 |
| PT <i>Peraclis reticulata</i> | 0.008 | 0.015 | 6 | 0.010 | 0.026 | 5 | 0.004 | 0.004 | 1 |
| PT <i>Clio pyramidata</i> ca. f. <i>sulcata</i> | 0.007 | 0.012 | 2 | 0.001 | 0.003 | 1 | 0.021 | 0.023 | 3 |
| PG <i>Spongiobranchaea</i> sp | 0.006 | 0.011 | 3 | 0.009 | 0.022 | 3 | – | – | – |
| PT <i>Gleba</i> sp | 0.006 | 0.010 | 3 | 0.008 | 0.021 | 3 | – | – | – |
| PG <i>Cephalobranchia macrochaeta</i> | 0.005 | 0.009 | 3 | 0.008 | 0.019 | 3 | – | – | – |
| H <i>Atlanta fusca</i> | 0.003 | 0.006 | 3 | 0.001 | 0.004 | 1 | 0.007 | 0.007 | 2 |
| PT <i>Gleba cordata</i> | 0.003 | 0.005 | 1 | 0.004 | 0.011 | 1 | – | – | – |
| H <i>Carinaria challengeri</i> | 0.003 | 0.005 | 3 | 0.004 | 0.010 | 3 | – | – | – |
| H <i>Pterotrachea hippocampus</i> | 0.003 | 0.005 | 2 | 0.002 | 0.004 | 1 | 0.005 | 0.006 | 1 |
| PT <i>Diacria major</i> | 0.003 | 0.005 | 3 | 0.001 | 0.003 | 1 | 0.006 | 0.007 | 2 |
| H <i>Pterotrachea</i> spp | 0.002 | 0.004 | 1 | – | – | – | 0.007 | 0.008 | 1 |
| H <i>Carinaria</i> sp juveniles | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.002 | 0.005 | 1 | – | – | – |
| PT <i>Cavolinia inflexa</i> f. <i>imitans</i> | 0.001 | 0.002 | 1 | – | – | – | 0.004 | 0.004 | 1 |
| PT <i>Cuvierina columnella</i> juveniles | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.002 | 0.004 | 1 | – | – | – |
| PT <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>flava</i> | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.001 | 0.004 | 1 | – | – | – |
| PG <i>Pneumoderma atlanticum</i> | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.001 | 0.004 | 1 | – | – | – |
| PG <i>Notobranchaea macdonaldi</i> | 0.001 | 0.002 | 1 | 0.001 | 0.004 | 1 | – | – | – |
| PT <i>Clio</i> spp | 0.001 | 0.001 | 1 | 0.001 | 0.003 | 1 | – | – | – |
| PT <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>gibbosa</i> | 0.001 | 0.001 | 1 | – | – | – | 0.002 | 0.003 | 1 |
| Indeterminados | 0.058 | 0.105 | 23 | 0.083 | 0.211 | 23 | – | – | – |

Distribución y abundancia de las especies

Familia Atlantidae Rang, 1829

Oxygyrus keraudreni tuvo una abundancia mayor en mayo, esencialmente en los tres primeros niveles. En noviembre sólo se registró en el estrato de los 6-12 m, al borde de la plataforma y frente a la Laguna del Carmen y Machona (Apéndice: Figura 1).

Oxygyrus keraudreni (juveniles). Se recolectaron únicamente en mayo, en toda el área de estudio, sus abundancias más altas se localizaron en el segundo nivel (6-12 m), en estaciones cercanas al borde (Apéndice: Figura 2).

Atlanta fusca. En ambas épocas se localizó al borde de la plataforma continental, con una abundancia mínima en el estrato de los 6-12 m (Apéndice: Figura 3).

Atlanta inflata. En el mes de mayo se registró en todos los niveles, con sus abundancias más altas en los estratos superiores principalmente frente a la Laguna de Términos. En noviembre esta especie sólo se distribuyó dentro de los 0-18 m (Apéndice: Figura 4).

Atlanta lesueurii. Se registró en ambas épocas, en la porción de la columna de agua analizada. Fue más abundante en el mes de mayo, principalmente de los 0-18 m, mientras que en noviembre su abundancia fue mínima (Apéndice: Figura 5).

Atlanta peroni se registró con abundancias mínimas en las dos épocas, en estaciones alejadas de la costa. En mayo se distribuyó en los tres niveles inferiores (Apéndice: Figura 6).

Atlanta gaudichaudi. La especie se observó en toda la columna de agua en ambas épocas, pero fue más abundante en los dos primeros niveles (0-12 m), principalmente en el mes de noviembre (Apéndice: Figura 7).

Atlanta inclinata. Se distribuyó en estaciones alejadas de la costa. En mayo se encontró en todos los niveles, mientras que en noviembre sólo se localizó en los niveles más profundos (Apéndice: Figura 8).

Atlanta tokiokai. Sólo se recolectó en mayo en aguas de la plataforma media y externa y de los 6 a 105 m de profundidad (Apéndice: Figura 9).

Atlanta spp. En mayo fue notablemente más frecuente y abundante que en noviembre. Su abundancia fue mayor en los primeros tres niveles (0-18 m) (Apéndice: Figura 10).

Familia Carinariidae Fischer, 1883

Carinaria lamarcki. Únicamente se registró en el mes de mayo. Se recolectó cerca del borde de la plataforma continental (Apéndice: Figura 11).

Carinaria challengerii. Como la especie anterior, sólo se registro en mayo, en estaciones ubicadas frente al Río Coatzacoalcos en los niveles más profundos (4 y 5) (Apéndice: Figura 12).

Carinaria spp. (juveniles) Los juveniles de estas especies se localizaron en el nivel más profundo (95-105 m) con una abundancia mínima (Apéndice: Figura 13).

Cardiapoda placenta se recolectó en mayo y noviembre con una abundancia mínima sobre la plataforma media y externa, desde el Río Coatzacoalcos hasta el Sistema Grijalva-Usumacinta (Apéndice: Figura 14).

Familia Pterotracheidae Rafinesque, 1814

Firoloida desmaresti se registró en mayo y noviembre con una amplia distribución en los cinco niveles de muestreo (Apéndice: Figura 15).

Pterotrachea coronata. En mayo, sólo se registró un individuo en el nivel más profundo, mientras que en noviembre su abundancia y frecuencia fue mayor (Apéndice: Figura 16).

Pterotrachea hippocampus. En mayo, se registró en el nivel 5 (05-105 m) y en noviembre en el estrato de los 45-55 m, en estaciones ubicadas en el borde de la plataforma continental (Apéndice: Figura 17).

Pterotrachea spp. Se localizaron en una estación ubicada frente al Río Coatzacoalcos, en el segundo nivel, en el mes de noviembre (Apéndice: Figura 18).

Familia Limacinidae Gray, 1840

Limacina bulimoides. Se encontró en ambas épocas. En mayo, se distribuyó en estaciones ubicadas al borde de la plataforma continental de los 6 a 105 m. En noviembre se registró en todos los niveles (Apéndice: Figura 19).

Limacina trochiformis. Es la cuarta especie más abundante (Tabla 4). Tuvo una amplia distribución en ambas épocas, pero sus mayores abundancias se observaron en los tres primeros niveles (Apéndice: Figura 20).

Limacina inflata. Se observó principalmente en los transectos ubicados frente al Río Coatzacoalcos y lagunas del Carmen y Machona en los cinco niveles de muestreo. Es la tercera especie más abundante en ambas épocas, pero fue más frecuente en noviembre (Tabla 4) (Apéndice: Figura 21).

Limacina lesueurii. En mayo se localizó en los tres niveles inferiores, en estaciones alejadas de la costa. En noviembre sus abundancias más altas se observaron en los niveles intermedios (2, 3 y 4) (Apéndice: Figura 22).

Familia Cavoliniidae Gray, 1850

Cavolinia gibbosa forma *flava*. Únicamente se recolectó en mayo, en una estación localizada en el borde de la plataforma continental y en el estrato de los 45-55 m (Apéndice: Figura 23).

Cavolinia gibbosa forma *gibbosa*. Se registró sólo en noviembre en aguas de la plataforma externa, en el nivel 4 (45-55 m) (Apéndice: Figura 24).

Cavolinia inflexa forma *imitans*. Se observó durante noviembre entre los 95 y 105 m en una estación localizada sobre la plataforma (Apéndice: Figura 25).

Cavolinia inflexa forma *inflexa* con una abundancia mínima sólo se registró en mayo en estaciones alejadas de la costa (Apéndice: Figura 26).

Cavolinia uncinata forma *uncinata*. Se recolectó en ambas épocas de los 0-105 m; sin embargo, sus abundancias más altas se observaron en estaciones ubicadas al borde de la plataforma continental en los niveles 2 y 3 (Apéndice: Figura 27).

Cavolinia spp. registró su mayor abundancia en el mes de mayo, mientras que en noviembre sólo se observó en una estación en el estrato de los 6 a 12 m con una abundancia mínima (Apéndice: Figura 28).

Cavolinia spp. (juveniles) Los juveniles de este género tuvieron una amplia distribución en ambas épocas, pero sus mayores abundancias se observaron en el estrato de los 0-18 m de la columna de agua (Apéndice: Figura 29).

Diacavolinia longirostris. En ambas épocas se distribuyó en toda la columna de agua analizada (0-105 m), pero fue más abundante en mayo que en noviembre en los tres primeros niveles (Apéndice: Figura 30).

Diacavolinia sp. En mayo, sólo se registró en el nivel 3 al borde de la plataforma continental, mientras que en noviembre se distribuyó de los 0 a 55 m, principalmente en la zona oriental (Apéndice: Figura 31).

Diacavolinia sp. (juveniles). Se localizaron en toda la columna de agua, sus mayores abundancias se registraron de los 0 a 18 m en ambas épocas (Apéndice: Figura 32).

Diacria danae se le encontró en mayo y noviembre, en los cinco niveles de muestreo, pero fue ligeramente más abundante y frecuente en mayo (Tabla 4; Apéndice: Figura 33).

Diacria major. En mayo se localizó en una estación en el borde de la plataforma en el estrato de los 95-105 m. En noviembre se registró en los dos niveles inferiores con una abundancia mínima (Apéndice: Figura 34).

Diacria spp. (juveniles). En mayo, los juveniles de este género se encontraron en cuatro niveles (6-105 m), con las abundancias más altas en estaciones alejadas de la costa. En noviembre se registró en los tres estratos inferiores en aguas del borde continental (Apéndice: Figura 35).

Clio pyramidata forma ***lanceolata***. En ambas épocas esta especie se encontró frente al Río Coatzacoalcos al borde de la plataforma. En mayo sólo se registró en el nivel más profundo (95-105 m), mientras que en noviembre en los niveles intermedios (6-55 m) (Apéndice: Figura 36).

Clio pyramidata ca. forma ***sulcata*** se recolectó exactamente en las mismas localidades, en ambos meses con baja abundancia (Apéndice: Figura 37).

Clio spp. Se registró sólo en mayo y se localizó en una estación frente al Río Coatzacoalcos en el nivel 4 (45-55 m) (Apéndice: Figura 38).

Clio spp. (juveniles). Los juveniles del género *Clio* se recolectaron en aguas de la plataforma media y externa principalmente en los tres niveles inferiores (12-105 m) en las dos épocas del año (Apéndice: Figura 39).

Creseis acicula forma ***acicula***. Fue la especie más abundante (Tabla 4). Se recolectó en toda la columna de agua, tanto en mayo como en noviembre (Apéndice: Figura 40).

Creseis acicula forma ***clava*** fue la segunda especie más abundante. Se distribuyó ampliamente en ambas épocas, sin embargo sus abundancias más altas se observaron en los tres primeros niveles. La frecuencia de aparición de esta especie fue mayor en mayo que en noviembre (Tabla 4; Apéndice: Figura 41).

Creseis virgula forma *virgula* fue la quinta especie en abundancia en la zona de estudio. Destaca su alta densidad y frecuencia en el nivel 2 en mayo (Apéndice: Figura 42).

Hyalocylis striata tuvo una amplia distribución en los dos meses de muestreo, pero fue ligeramente más frecuente en noviembre (Tabla 4; Apéndice: Figura 43).

Styliola subula. Aunque se registró en las dos épocas del año, fue más frecuente y abundante en mayo (Tabla 4; Apéndice: Figura 44).

Cuvierina columnella forma *atlantica* se registró con abundancias de mínima a regular en ambas épocas (Apéndice: Figura 45).

Cuvierina columnella (juveniles). Un sólo individuo fue registrado en mayo de 1995 en el nivel 5 (95-105 m) de la columna de agua, en una estación en el borde de la plataforma continental (Apéndice: Figura 46).

Familia Cymbuliidae Cantraine, 1841

Cymbulia sp. Se distribuyó de los 6 a 105 m de la columna de agua en el mes de mayo, con abundancias bajas (Apéndice: Figura 47).

Corolla cupula. Fue poco abundante en ambas épocas. En mayo se observó en los niveles más profundos (45 a 105 m) (Apéndice: Figura 48).

Corolla intermedia. En el mes de mayo, se distribuyó en los cinco niveles de muestreo, mientras que en noviembre sólo se observó en el nivel 5 (95-105 m) (Apéndice: Figura 49).

Corolla ovata. Se registró sólo en mayo, en aguas de la plataforma media y externa en cuatro niveles de la columna de agua (6-105 m), con abundancias mínima y regular (Apéndice: Figura 50).

Corolla spectabilis. En mayo fue más frecuente y abundante y se localizó en los tres primeros niveles. En noviembre sólo tuvo un registro (Apéndice: Figura 51).

Corolla spp. En mayo, se distribuyó en los cinco niveles de muestreo con abundancias mayores, mientras que en noviembre sólo se observó en los tres niveles inferiores (Apéndice: Figura 52).

Gleba cordata. Se registró en mayo en una estación frente al Río Coatzacoalcos, en la plataforma media (Apéndice: Figura 53).

Gleba sp. Igual que la especie anterior sólo se observó en mayo, en estaciones alejadas de la costa, frente al Sistema Grijalva-Usumacinta y Laguna de Términos (Apéndice: Figura 54).

Familia Desmopteridae Chun, 1889

Desmopterus papilio se distribuyó en toda el área de estudio únicamente en el mes de mayo, su abundancia más alta se registró en el nivel 4 (45-55 m) (Apéndice: Figura 55).

Familia Peraclididae Tesch, 1913

Peraclis apicifulva tuvo una distribución más amplia en mayo; en noviembre sólo se observó en el nivel 5 (Apéndice: Figura 56).

Peraclis reticulata. Se registró en el nivel más profundo, en ambos meses (Apéndice: Figura 57).

Suborden Gymnosomata de Blainville, 1824

Gymnosomata (juveniles). Se observaron en el mes de mayo en los cinco niveles de muestreo, pero sus abundancias más altas se registraron en los tres primeros estratos frente a las lagunas del Carmen y Machona (Apéndice: Figura 58).

Familia Clionidae Rafinesque, 1815

Clione sp. Este género se registró con una abundancia mínima en ambas épocas, pero fue ligeramente más frecuente en el mes de noviembre (Tabla 4; Apéndice: Figura 59).

Paraclione sp. Se le encontró en los niveles superiores, ligeramente más abundante en el estrato de los 0-12 m (Apéndice: Figura 60).

Cephalobrachia macrochaeta sólo se le encontró en el mes de mayo en los niveles 3 y 5 (Apéndice: Figura 61).

Thliptodon sp se registró en mayo en estaciones de la plataforma media y externa de los 6 a 105 m (Apéndice: Figura 62).

Familia Notobranchaeidae Pelseneer, 1886

Notobranchaea macdonaldi forma *macdonaldi*. Sólo se registró en mayo, frente a la Laguna de Términos en una estación en aguas de la plataforma externa y en el nivel más profundo (Apéndice: Figura 63).

Notobranchaea sp. Al igual que la especie anterior, se registró en mayo, en todos los niveles (0-105 m), con sus mayores abundancias de los 0 a 12 m (Apéndice: Figura 64).

Familia Pneumodermatidae Pelseneer, 1887

Pneumoderma atlanticum atlanticum forma *atlanticum*. Únicamente se recolectó en mayo, en una estación localizada sobre la plataforma media, en el estrato de los 12 a 18 m (Apéndice: Figura 65).

Pneumoderma **sp** se le encontró en ambas épocas, pero su mayor abundancia se observó en mayo en el nivel superior cerca del borde de la plataforma continental (Apéndice: Figura 66).

Pneumodermopsis **sp** se registró sólo en mayo, con sus mayores frecuencias en los dos estratos superiores (Apéndice: Figura 67).

Spongiobranchaea **sp** se registró en mayo, en los niveles intermedios (2 y 3) con abundancias mínimas (Apéndice: Figura 68).

Asociaciones

El análisis de disimilitud de Bray-Curtis, aplicado a las matrices especie/estación de cada una de las épocas de muestreo, definió dos grupos de estaciones en cada una de las épocas (Figuras 11, 12, 13 y 14).

Existieron notables diferencias en la riqueza de especies (S) y el valor de diversidad de Shannon (H') entre los cuatro grupos, criterios que se siguieron para denominarlos. Ya que la diversidad en el mes de mayo fue más alta que en noviembre (Tabla 5), los grupos fueron denominados AD ('alta diversidad') y BD ('baja diversidad') para los meses de mayo y noviembre respectivamente. De esta manera, en mayo los grupos fueron nombrados AD40 y AD45 que corresponden a 40 y 45 especies, mientras que en noviembre los grupos fueron BD14 y BD34 con un significado análogo.

En mayo, el grupo AD40 se localizó en los tres primeros niveles (0-18 m), tanto en la parte interna como externa de la plataforma continental, mientras que el grupo AD45 se ubicó principalmente en los niveles más profundos (45-105 m) y sobre el borde continental (Figura 13). En noviembre, el grupo BD14 se localizó frente a los principales sistemas fluvio-lagunares de la región (Laguna de Términos y Sistema Grijalva-Usumacinta) y el grupo BD34 se ubicó en los cinco niveles de muestreo fuera de la influencia de aguas continentales (Figura 14).

Además de la diversidad, la densidad de moluscos en cada grupo también permitió caracterizarlos (Tabla 5). Los grupos de menor densidad promedio fueron el AD45 en mayo y BD14 en noviembre, localizados en 45 a 105 m de profundidad y frente a los sistemas fluvio-lagunares respectivamente (Figuras 13 y 14).

De todos los taxones registrados en este estudio, sólo algunos se encontraron en los cuatro grupos, como: *Creseis acicula* forma *acicula*, *Limacina trochiformis*, *Diacavolinia longirostris*, *Atlanta gaudichaudi*, *Atlanta inflata*, *Cavolinia uncinata* forma *uncinata* y *Limacina bulimoides*, entre otros. La especie *C. acicula* forma *acicula* se encontró en los cuatro grupos, con densidades muy contrastantes. En el grupo AD40 la especie fue 34 veces más abundante que en el grupo AD45; en el grupo BD34, *C. acicula* forma *acicula* fue 15 veces más abundante que en el BD14 (Tabla 6).

Algunas especies como *Atlanta peroni*, *Cavolinia gibbosa* forma *gibbosa*, *Clio pyramidata* ca. forma *sulcata* y *Cuvierina columnella* forma *atlantica* se registraron de

manera exclusiva en alguno de los grupos; sin embargo, ninguna de ellas lo hizo con alta abundancia y frecuencia (Tabla 6), por lo que su presencia en los grupos podría ser ocasional y no una característica recurrente en ellos. No obstante, la especie *Creseis virgula* forma *virgula*, la quinta en abundancia en noviembre (Tabla 4), estuvo ausente del grupo BD14, evitando las aguas de influencia fluvio-lagunar.

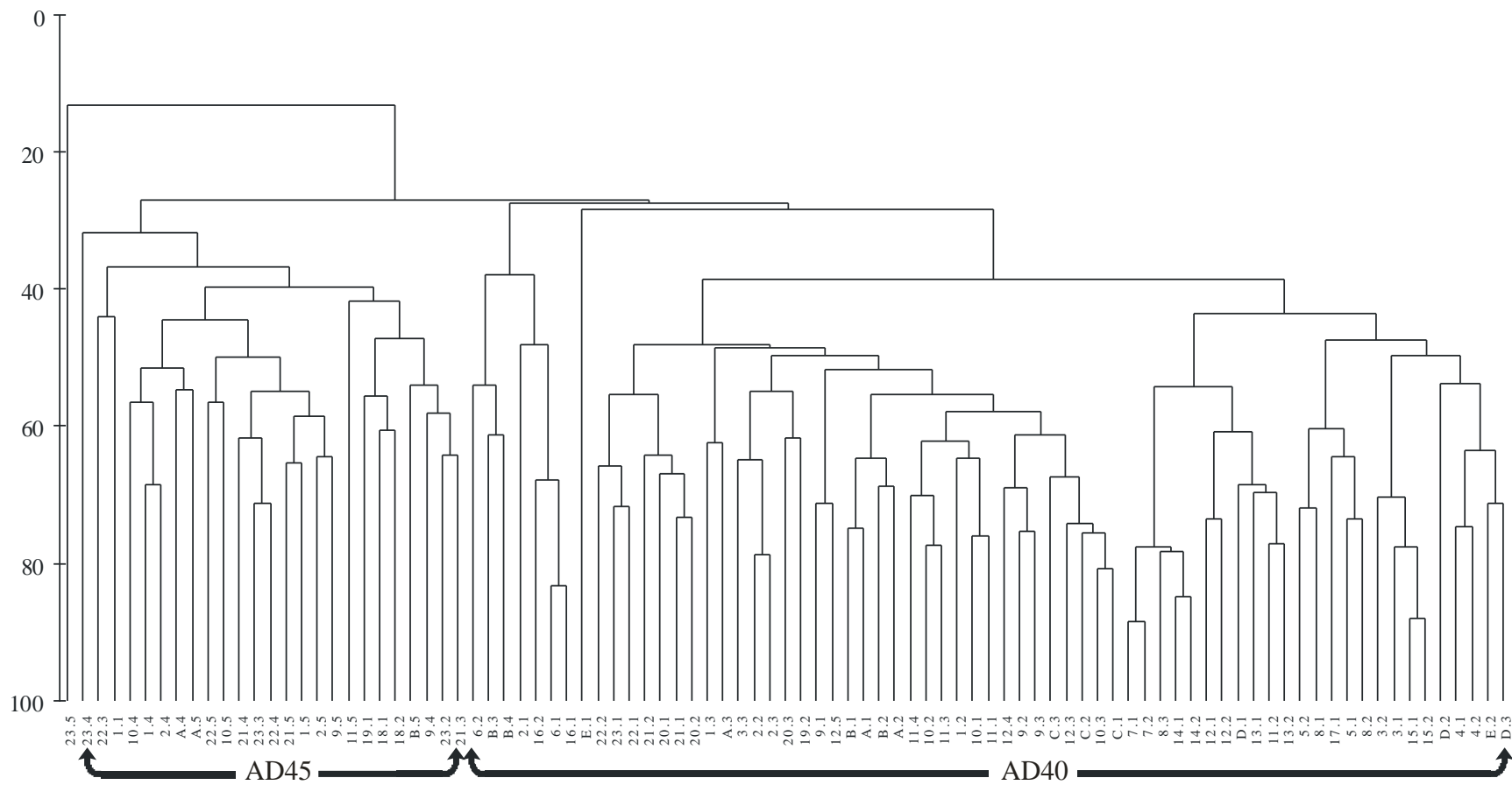


Figura 11. Grupos de estaciones oceanográficas definidas mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, de los moluscos holoplánctónicos en el sur del Golfo de México, mayo de 1995. Los números enteros representan la estación y los decimales el nivel de muestreo.

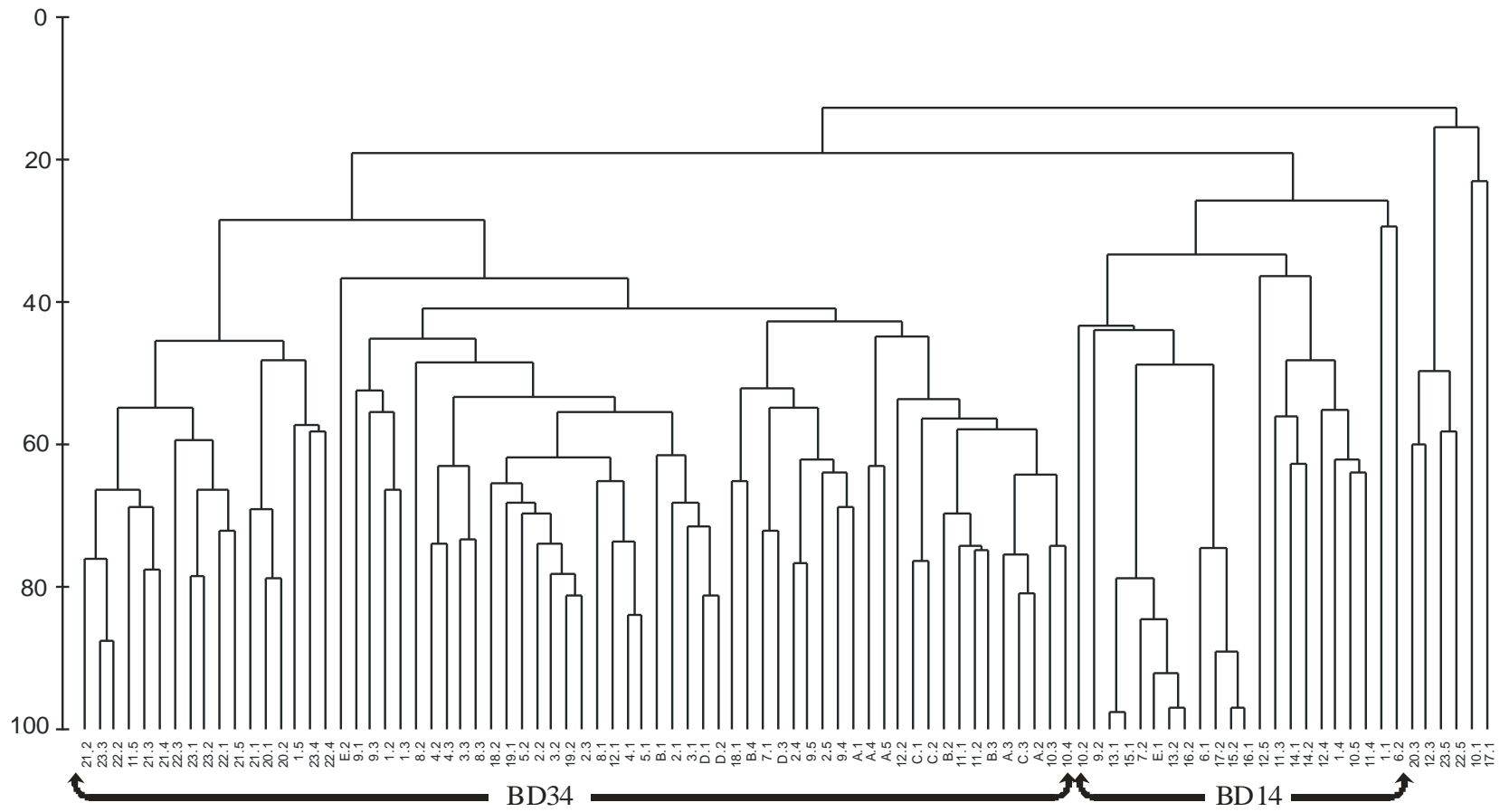


Figura 12. Grupos de estaciones oceanográficas definidas mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, de los moluscos holoplanctónicos en el sur del Golfo de México, noviembre de 1995. Los números enteros representan la estación y los decimales el nivel de muestreo.

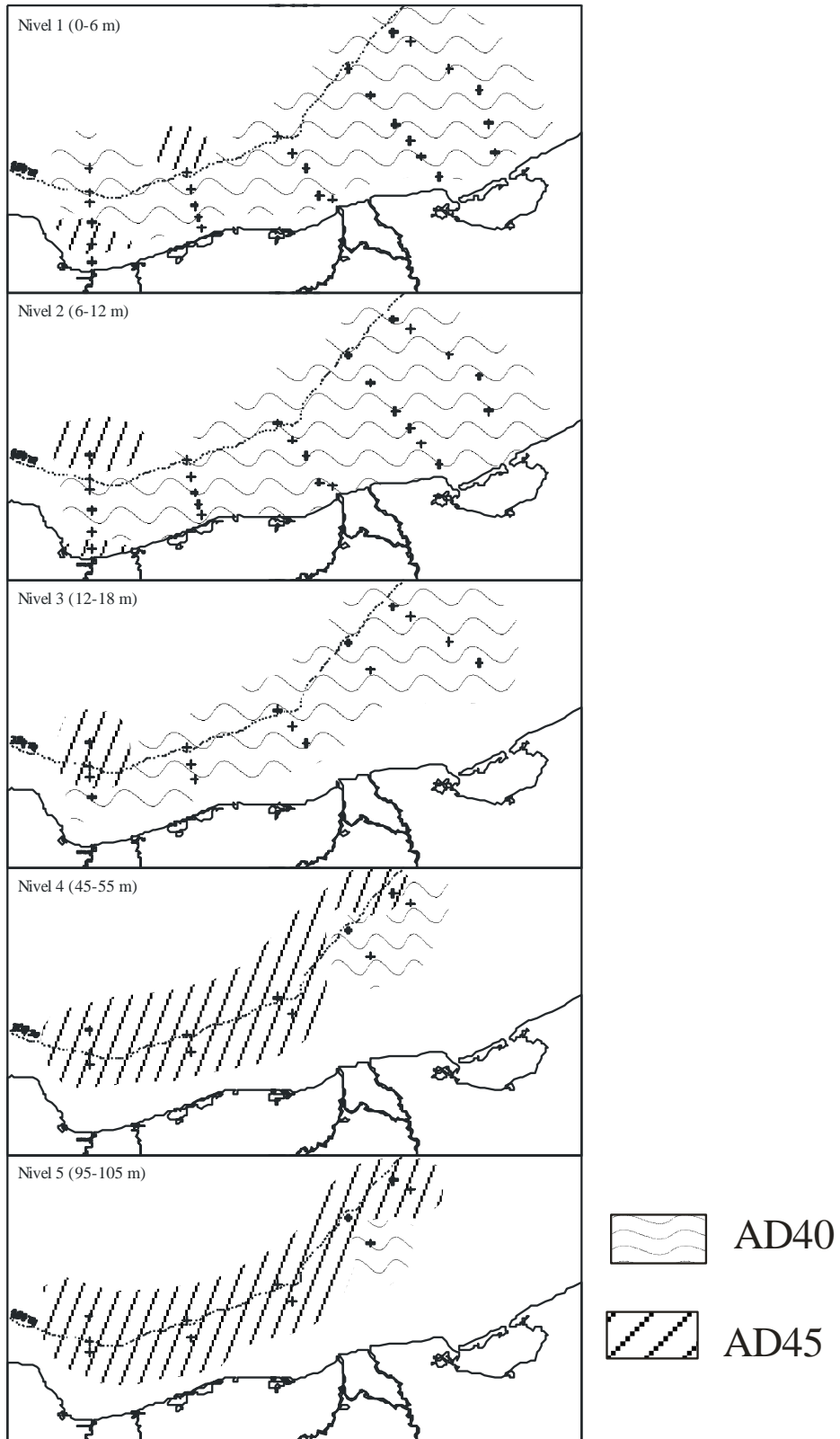


Figura 13. Localización de los grupos de moluscos holoplanctónicos en los cinco niveles de la columna de agua. Sur del Golfo de México, mayo de 1995.

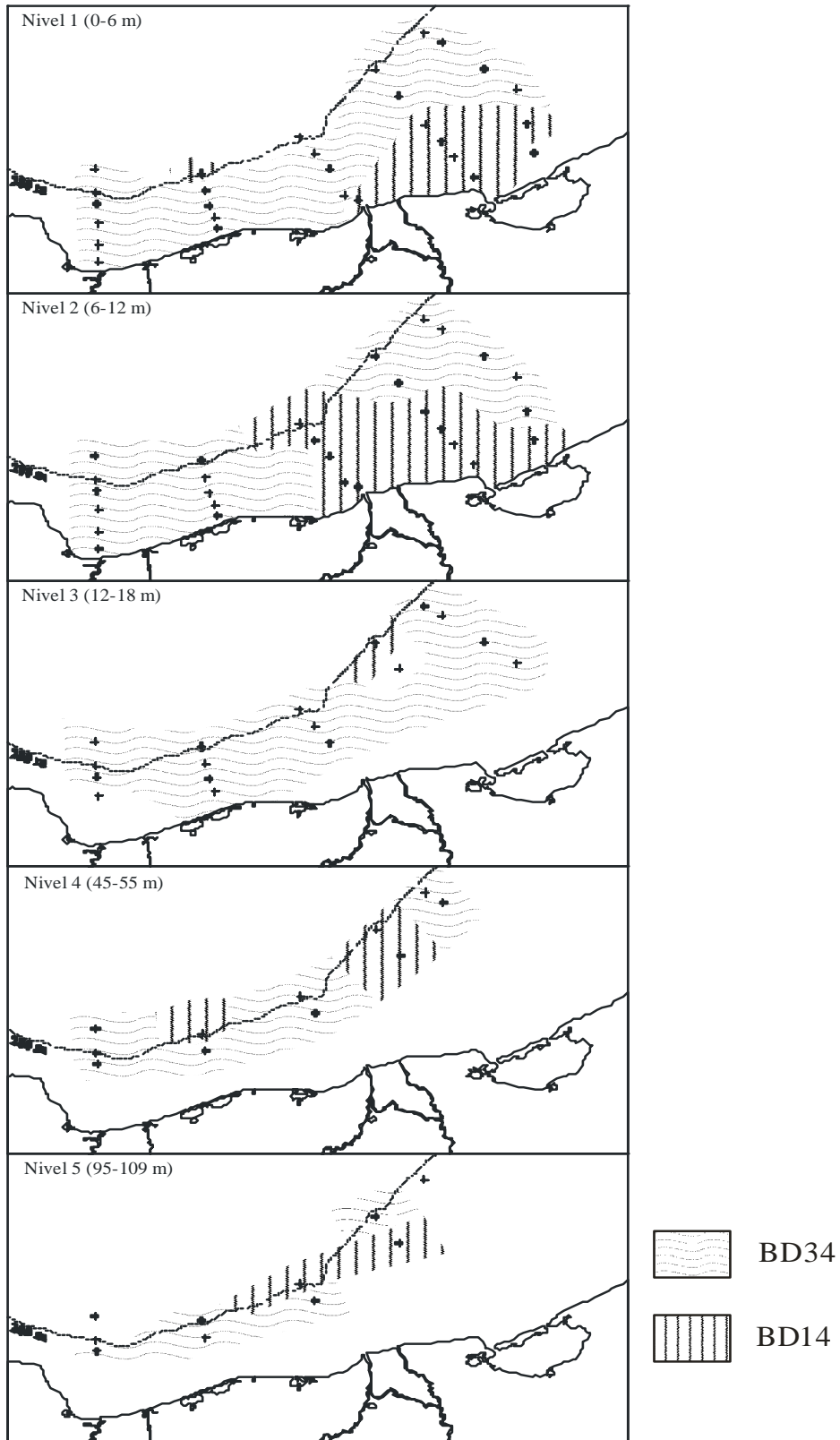


Figura 14. Localización de los grupos de moluscos holoplanctónicos en los cinco niveles de la columna de agua. Sur del Golfo de México, noviembre de 1995.

Tabla 5. Riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon (H' , bits/ind) y densidad promedio (\bar{X} , ind/100 m³) estimados en las cuatro asociaciones de moluscos holoplanctónicos definidas en el sur del Golfo de México en 1995.

| | Mayo | | Noviembre | |
|------------------------|----------------------|----------------------|---------------------------------------|----------------------|
| | AD40 ($n = 67$) | AD45 ($n = 25$) | BD14 ($n = 22$) | BD34 ($n = 66$) |
| S | 40 | 45 | 14 | 34 |
| H' | 1.71 | 2.93 | 0.92 | 1.48 |
| \bar{X} | 341.51 | 27.88 | 4.99 | 157.23 |
| Localización | 0-18 m | 45-105 m | frente a sistemas fluvio-lagunares | zona nerítica |
| Gradiente principal | V e r t i c a l | | H o r i z o n t a l | |
| Descarga de ríos | B a j a | | A l t a | |

Tabla 6. Taxones presentes en cada una de las asociaciones de moluscos holoplanctónicos definidas en el sur del Golfo de México en dos épocas del año. \bar{X} = densidad promedio (ind/100 m³), F = frecuencia de aparición (%).

| TAXON | Mayo | | | | Noviembre | | | |
|--|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|
| | AD45 | | AD40 | | BD14 | | BD34 | |
| | (n=25) | | (n=67) | | (n=22) | | (n=66) | |
| | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) |
| <i>Atlanta fusca</i> | – | – | 0.005 | 1.49 | – | – | 0.01 | 3.0 |
| <i>Atlanta gaudichaudi</i> | 0.48 | 40.00 | 0.76 | 26.87 | 0.12 | 18.2 | 3.81 | 51.5 |
| <i>Atlanta inclinata</i> | 0.09 | 24.00 | 0.01 | 2.99 | – | – | 0.01 | 4.5 |
| <i>Atlanta inflata</i> | 0.44 | 36.00 | 2.76 | 49.25 | 0.06 | 4.5 | 0.59 | 21.2 |
| <i>Atlanta lesueuri</i> | 0.27 | 40.00 | 21.86 | 68.66 | – | – | 0.08 | 12.1 |
| <i>Atlanta peroni</i> | 0.12 | 24.00 | 0.04 | 1.49 | – | – | 0.02 | 4.5 |
| <i>Atlanta tokiokai</i> | 0.14 | 32.00 | 0.06 | 4.48 | – | – | – | – |
| <i>Cardiapoda placenta</i> | 0.03 | 12.00 | 0.01 | 1.49 | – | – | 0.02 | 6.1 |
| <i>Carinaria challengerii</i> | 0.04 | 12.00 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Carinaria juveniles</i> | 0.02 | 4.00 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Carinaria lamarcki</i> | 0.01 | 4.00 | 0.06 | 1.49 | – | – | – | – |
| <i>Cavolinia gibbosa f. gibbosa</i> | – | – | – | – | – | – | 0.004 | 1.5 |
| <i>Cavolinia inflexa f. imitans</i> | – | – | – | – | – | – | 0.01 | 1.5 |
| <i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i> | 0.06 | 12.00 | 0.04 | 5.97 | – | – | – | – |
| <i>Cavolinia gibbosa f. flava</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Cavolinia sp juveniles</i> | 1.32 | 76.00 | 14.93 | 70.15 | 0.29 | 22.7 | 6.49 | 78.8 |
| <i>Cavolinia uncinata f. uncinata</i> | 0.13 | 24.00 | 0.42 | 19.40 | 0.17 | 31.8 | 0.99 | 60.6 |
| <i>Cephalobranchia macrochaeta</i> | 0.06 | 8.00 | 0.01 | 1.49 | – | – | – | – |
| <i>Clio pyramidata ca. f. sulcata</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | 0.03 | 1.5 |
| <i>Clio pyramidata f. lanceolata</i> | 0.06 | 8.00 | – | – | – | – | 0.03 | 4.5 |
| <i>Clio sp juveniles</i> | 0.44 | 28.00 | 0.01 | 1.49 | – | – | 0.18 | 7.6 |
| <i>Clione sp</i> | 0.03 | 4.00 | 0.01 | 2.99 | – | – | 0.07 | 10.6 |
| <i>Corolla cupula</i> | 0.04 | 12.00 | – | – | 0.04 | 9.1 | 0.02 | 4.5 |
| <i>Corolla intermedia</i> | 0.04 | 12.00 | 0.28 | 17.91 | 0.01 | 4.5 | – | – |
| <i>Corolla ovata</i> | 0.06 | 8.00 | 0.06 | 4.48 | – | – | – | – |
| <i>Corolla spectabilis</i> | – | – | 0.11 | 8.96 | – | – | 0.04 | 1.5 |
| <i>Creseis acicula f. acicula</i> | 4.39 | 100.00 | 148.99 | 98.51 | 3.21 | 100.0 | 50.00 | 100.0 |
| <i>Creseis acicula f. clava</i> | 0.73 | 48.00 | 54.79 | 88.06 | 0.14 | 4.5 | 12.15 | 54.5 |
| <i>Creseis virgula f. virgula</i> | 0.54 | 48.00 | 28.31 | 82.09 | – | – | 5.02 | 59.1 |
| <i>Cuvierina columnella f. atlantica</i> | 0.04 | 4.00 | 0.005 | 1.49 | – | – | 0.03 | 4.5 |
| <i>Cuvierina columnella juveniles</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Cymbulia sp</i> | 0.14 | 16.00 | 0.005 | 1.49 | – | – | – | – |
| <i>Desmopterus papilio</i> | 0.51 | 44.00 | 0.34 | 16.42 | – | – | – | – |
| <i>Diacavolinia longirostris</i> | 0.88 | 64.00 | 5.44 | 50.75 | 0.15 | 13.6 | 2.98 | 59.1 |

Tabla 6 (continuación). Taxones presentes en cada una de las asociaciones de moluscos holoplanctónicos definidas en el sur del Golfo de México en dos épocas del año. \bar{X} = densidad promedio (ind/100 m³), F = frecuencia de aparición (%).

| TAXON | Mayo | | | | Noviembre | | | |
|--------------------------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|
| | AD45 | | AD40 | | BD14 | | BD34 | |
| | (n=25) | | (n=67) | | (n=22) | | (n=66) | |
| | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) | \bar{X} | F (%) |
| <i>Diacavolinia</i> sp juveniles | 0.40 | 44.00 | 1.88 | 29.85 | 0.04 | 9.1 | 3.08 | 51.5 |
| <i>Diacria danae</i> | 0.86 | 72.00 | 1.06 | 26.87 | 0.05 | 9.1 | 0.44 | 25.8 |
| <i>Diacria major</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | 0.005 | 1.5 |
| <i>Diacria</i> sp juveniles | 1.04 | 52.00 | 0.08 | 4.48 | 0.08 | 13.6 | 0.20 | 12.1 |
| <i>Firoloida desmaresti</i> | 1.43 | 64.00 | 2.02 | 38.81 | 0.02 | 4.5 | 0.60 | 36.4 |
| <i>Gleba cordata</i> | – | – | 0.02 | 1.49 | – | – | – | – |
| Gymnosomata juveniles | 0.06 | 12.00 | 0.92 | 37.31 | – | – | – | – |
| <i>Hyalocylis striata</i> | 1.01 | 64.00 | 0.23 | 17.91 | 0.09 | 18.2 | 0.67 | 36.4 |
| <i>Limacina bulimoides</i> | 0.43 | 36.00 | 0.01 | 1.49 | 0.02 | 4.5 | 0.41 | 22.7 |
| <i>Limacina inflata</i> | 1.45 | 44.00 | 3.12 | 16.42 | 0.14 | 9.1 | 58.39 | 60.6 |
| <i>Limacina lesueuri</i> | 0.68 | 56.00 | 0.01 | 1.49 | – | – | 0.54 | 19.7 |
| <i>Limacina trochiformis</i> | 4.82 | 100.00 | 47.02 | 88.06 | 0.24 | 31.8 | 9.26 | 83.3 |
| <i>Notobranchaea macdonaldi</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Oxygyrus keraudreni</i> | – | – | 0.23 | 14.93 | – | – | 0.01 | 1.5 |
| <i>Oxygyrus keraudreni</i> juveniles | 0.35 | 36.00 | 0.24 | 16.42 | – | – | – | – |
| <i>Paraclione</i> sp | 0.03 | 8.00 | 0.38 | 29.85 | – | – | – | – |
| <i>Peraclis apicifulva</i> | 0.64 | 44.00 | 0.03 | 2.99 | – | – | 0.02 | 4.5 |
| <i>Peraclis reticulata</i> | 0.10 | 20.00 | – | – | – | – | 0.01 | 1.5 |
| <i>Pneumoderma atlanticum</i> | – | – | 0.01 | 1.49 | – | – | – | – |
| <i>Pneumoderma</i> sp | 0.06 | 16.00 | 0.18 | 17.91 | 0.05 | 4.5 | 0.04 | 9.1 |
| <i>Pneumodermopsis</i> sp | 0.03 | 8.00 | 0.09 | 13.43 | – | – | – | – |
| <i>Pterotrachea coronata</i> | 0.01 | 4.00 | – | – | – | – | 0.07 | 10.6 |
| <i>Pterotrachea hippocampus</i> | 0.02 | 4.00 | – | – | – | – | 0.01 | 1.5 |
| <i>Spongiobranchaea</i> sp | 0.02 | 4.00 | 0.02 | 2.99 | – | – | – | – |
| <i>Styliola subula</i> | 1.18 | 56.00 | 0.68 | 8.96 | – | – | 0.38 | 16.7 |
| <i>Thliptodon</i> sp | 0.23 | 44.00 | 0.08 | 4.48 | – | – | – | – |

DISCUSIÓN

Distribución vertical y horizontal: generalidades

En el plano vertical, la densidad promedio de moluscos holoplanctónicos fue superior en el estrato de 6 a 12 m, con diferencias muy marcadas en el mes de mayo (ANOVA, $p < 0.05$) (Tabla 2). Estos resultados concuerdan con los de Parra-Flores y Gasca (2009), quienes analizaron la distribución vertical en capa superior de los 100 m en el Mar Caribe y observaron que los valores más altos de abundancia, riqueza y diversidad se encontraban en el estrato de los 0-25 m. Fernández-Álamo y Färber-Lorda (2006) indican que las mayores abundancias de moluscos pelágicos se encuentran en la capa de mezcla. Un análisis más detallado de esta capa, muestra que los pterópodos evaden los primeros metros superficiales (~4 m), posiblemente debido a la alta turbulencia generada por el viento (Gilmer y Harbison, 1991). Consistente con este antecedente, en este estudio se registró el segundo valor promedio más alto en el nivel 1 (0-6 m) durante mayo y en el nivel 3 (12-18 m) en noviembre (Tabla 2). La velocidad promedio del viento en mayo es de 3.8 m/s y de 6.1 m/s en noviembre (Anónimo, 1999), de ahí que la turbulencia sea mayor en noviembre y los organismos prefieran desplazarse hacia el nivel 3. De manera particular, Tsurumi *et al.* (2005) observaron que *Clio* y *Limacina* evitan la capa superficial cuando el viento o la turbulencia son muy fuertes, pues las altas turbulencias rompen la frágil red de mucus que utilizan para atrapar a sus presas.

Algunas estaciones de los niveles superiores mostraron valores extraordinariamente altos (Figura 9). Debido a que los organismos zooplanctónicos se distribuyen en “parches”, existe la posibilidad de que la red de muestreo haya capturado uno de ellos, lo que se refleja en los puntos sobresalientes del diagrama de caja (Figura 9).

En el plano horizontal, se observaron diferencias significativas entre la zona costera frente a los principales sistemas fluvio-lagunares en noviembre (prueba t , $p < 0.05$), a diferencia del mes de mayo (Figura 10). Los fuertes contrastes en la descarga de aguas de origen fluvial en la zona de estudio ($0.8 \times 10^4 \text{ m}^3/\text{s}$ en mayo y $0.27 \times 10^4 \text{ m}^3/\text{s}$ en noviembre; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009) son la causa principal de estas variaciones. Dado el origen exclusivamente marino de los moluscos holoplanctónicos (Lalli y Gilmer, 1989; van der Spoel y Dadon, 1999), estos organismos soportan poco las bajas salinidades. Por otro lado, estos resultados indican también que las altas salinidades (> 37) aminoran la densidad de los

moluscos, como ocurre en la parte oriental de la zona de estudio, donde se registraron salinidades > 37 en noviembre (Figura 6).

En concreto, el gradiente en la densidad de moluscos es en sentido vertical en mayo y en la horizontal en noviembre. Consistente con este resultado, la columna de agua durante mayo, mostró una fuerte estratificación vertical derivada de una marcada termoclina (Figura 7). En noviembre, con fuertes vientos y descarga de ríos, son tangibles las bajas salinidades en las zonas someras de la zona de estudio (Figura 8), lo que se refleja en el gradiente horizontal de la densidad de los organismos.

De acuerdo con Dadon y Masello (1999), los principales mecanismos que influyen en la distribución y mezcla de los moluscos holoplanctónicos son dos: *i*) uno pasivo, derivado de zonas muy dinámicas que producen una homogeneidad en las condiciones ambientales, y *ii*) otro derivado de una fuerte estratificación vertical en la columna de agua, de tal manera que la profundidad de la capa de mezcla no exceda la capacidad natatoria de los organismos. Estos mecanismos podrían tener cierta manifestación en este estudio. En noviembre el área de estudio es muy dinámica derivada de fuertes vientos y descargas de ríos, con una profundidad de la capa de mezcla de hasta 79 m, lo que indicaría que el mecanismo que influye en la distribución de los moluscos es el pasivo. En mayo, la estratificación vertical es más fuerte y el gradiente principal en densidad de organismos se da en sentido vertical.

Composición faunística

El orden Thecosomata obtuvo la mayor abundancia general (92.52%). Lalli y Gilmer (1989) los refieren como organismos altamente modificados a la vida planctónica y presentes en todos los océanos del mundo. Una característica esencial del grupo es su amplio espectro de partículas alimentarias, así como la variedad de mecanismos para atraparlas (van der Spoel y Boltovskoy, 1981; van der Spoel y Dadon, 1999). Entre los organismos del microplancton que consumen se encuentran las diatomeas, dinoflagelados, cocolitofóridos, silicoflagelados, foraminíferos y radiolarios (van der Spoel y Dadon, 1999). Un mecanismo muy común para atrapar el alimento consiste en la elaboración de una gran red de mucus, que puede ser hasta 100 veces el tamaño del animal, que flota libremente en el seno de las aguas con el animal suspendido debajo (van der Spoel y Boltovskoy, 1981). Entre los cavolínidos, es común la generación de una corriente de agua a partir de diferentes estructuras (epitelio ciliado de las

alas, área paleal y órganos bucales) que dirigen las partículas suspendidas hacia la red de mucus y posteriormente lo llevan a la boca para ingerirlo (van der Spoel y Boltovskoy, 1981). La variedad en tipo y mecanismos de alimentación explican su éxito ecológico entre los moluscos pelágicos. Los órdenes Mesogastropoda (7.24%) y Gymnosomata (0.24%) le siguieron en abundancia. Estos organismos se encuentran en niveles tróficos superiores a los tecosomados, pues son de hábitos carnívoros (Tabla 7). En especial, los gimnosomados tienen hábitos alimentarios muy restringidos, alimentándose sólo de pterópodos tecosomados (Dadon y Chauvin, 1998). Los autores enfatizan que la mayor parte de estos animales consumen sólo un género de tecosomado utilizando diversas estructuras bucales adaptadas para la captura y extracción de la presa de una concha específica. La posición en la trama trófica de mesogastrópodos y gimnosomados, aunado a los hábitos alimentarios restringidos de algunas especies, explican su baja abundancia en la columna de agua.

De las once familias determinadas, la Cavoliniidae fue la más abundante (68.17%) y la más diversa, ya que registró un total de 16 taxones (entre los que se incluyen especies y formas). Para los cavolínidos, Tesch (1946) señala algunas características morfológicas diferentes a las de otras familias, como la simetría externa de la concha, el grado de elongación de las conchas en forma de cono (recto o curvo), la ausencia o no del opérculo, la cavidad paleal ventral y la posición invertida de las vísceras detrás de la cabeza. En concordancia, Rampal (2002) menciona que los miembros de esta familia exhiben una gran plasticidad genética que se refleja en una gran diversidad de especies y formas. La autora señala que esta variedad morfológica ha permitido a los cavolínidos habitar bajo condiciones ambientales heterogéneas y contrastantes, como las aguas de los polos y zonas tropicales muy costeras; más aún, se ha observado que los aislamientos geográficos de una misma especie conllevan a entidades morfológicas diferentes que tienden al aislamiento reproductivo.

En este estudio se determinó un total de 47 especies, o 51 taxones diferentes si se toman en cuenta las formas, de los cuales 29 ya han sido registradas previamente por otros autores en el sur del Golfo de México y Caribe Mexicano (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez y Gasca, 1992; Suárez, 1994; González, 1998; Suárez-Morales y Gasca, 1998; Castellanos y Suárez-Morales, 2001; Vicencio-de la Cruz y González-Gándara, 2006; Parra-Flores y Gasca, 2009) (Tabla 8).

Tabla 7. Afinidad de hábitat y tipo de alimentación de los moluscos holoplanctónicos registrados en este estudio. Información tomada de Seapy (1980), Lalli y Gilmer (1989), Gilmer y Harbison (1986, 1991), van der Spoel (1996a, 1996b), Dadon y Chauvin (1998), van der Spoel y Dadon (1999), Richter y Seapy (1999). H = heterópodo; PT = pterópodo tecosomado; PG = pterópodo gimnosomado.

| Grupo | Taxon | Distribución | A f i n i d a d | Tipo de presas | |
|-------|---|-----------------------|--------------------|---------------------------|--|
| H | <i>Atlanta fusca</i> | tropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta gaudichaudi</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta inclinata</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta inflata</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta lesueurii</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta peroni</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Atlanta tokiokai</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Cardiapoda placenta</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| H | <i>Carinaria challengerii</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| H | <i>Carinaria lamarcki</i> | tropical, subtropical | oceánica | mesopelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| PT | <i>Cavolinia inflexa</i> f. <i>imitans</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cavolinia inflexa</i> f. <i>inflexa</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>flava</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>gibbosa</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cavolinia uncinata</i> f. <i>uncinata</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PG | <i>Cephalobranchia macrochaeta</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | pterópodos |
| PT | <i>Clio pyramidata</i> f. <i>lanceolata</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Clio pyramidata</i> ca. f. <i>sulcata</i> | subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PG | <i>Clione</i> sp | subtropical | oceánica | epipelágica | pterópodos |
| PT | <i>Corolla cupula</i> | tropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Corolla intermedia</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Corolla ovata</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Corolla spectabilis</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Creseis acicula</i> f. <i>acicula</i> | tropical, subtropical | nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Creseis acicula</i> f. <i>clava</i> | tropical, subtropical | nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Creseis virgula</i> f. <i>virgula</i> | tropical, subtropical | nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cuvierina columnella</i> f. <i>atlantica</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Cymbulia</i> sp | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |

Tabla 7 (continuación). Afinidad de hábitat y tipo de alimentación de los moluscos holoplanctónicos registrados en este estudio. Información tomada de Seapy (1980), Lalli y Gilmer (1989), Gilmer y Harbison (1986, 1991), van der Spoel (1996a, 1996b), Dadon y Chauvin (1998), van der Spoel y Dadon (1999), Richter y Seapy (1999). H = heterópodo; PT = pterópodo tecosomado; PG = pterópodo gimnosomado.

| Grupo | Taxon | Distribución | A f i n i d a d | | Tipo de presas |
|-------|----------------------------------|-----------------------|--------------------|----------------------------|--|
| PT | <i>Desmopterus papilio</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Diacavolinia longirostris</i> | tropical, subtropical | nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Diacria danae</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Diacria major</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| H | <i>Firoloida desmaresti</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| PT | <i>Gleba cordata</i> | tropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Hyalocylis striata</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Limacina bulimoides</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Limacina inflata</i> | tropical, subtropical | nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Limacina lesueuri</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PT | <i>Limacina trochiformis</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | fitoplancton |
| PG | <i>Notobranchaea macdonaldi</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Oxygyrus keraudreni</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PG | <i>Paraclione</i> sp | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PT | <i>Peraclis apicifulva</i> | tropical, subtropical | oceánica | mesopelágica, batipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PT | <i>Peraclis reticulata</i> | tropical, subtropical | oceánica | mesopelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PG | <i>Pneumoderma atlanticum</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PG | <i>Pneumodermopsis</i> sp | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica, mesopelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| H | <i>Pterotrachea coronata</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | mesopelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| H | <i>Pterotrachea hippocampus</i> | tropical, subtropical | oceánica, nerítica | epipelágica | salpas, larvas de peces, quetognatos, copépodos, eufáusidos, sifonóforos, ctenóforos, medusas, anfípodos |
| PG | <i>Spongiobranchaea</i> sp | circumglobal | oceánica | epipelágica, mesopelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |
| PT | <i>Styliola subula</i> | tropical, subtropical | oceánica | epipelágica | fitoplancton |
| PG | <i>Thliptodon</i> sp | subtropical | oceánica | mesopelágica, batipelágica | pterópodos, crustáceos, foraminíferos |

Tabla 8. Especies encontradas en este estudio y sus registros previos en aguas atlánticas mexicanas.

■ Nuevo registro; **X** previamente registrado; ? previamente registrado sin la forma.

| ESPECIE | Arrecifes de Veracruz (1) | Banco de Campeche (2) | Aguas oceánicas del sur del Golfo de México (3) | Golfo de México y Mar Caribe (4) | Costas del Caribe mexicano (5) | Mar Caribe mexicano (6) | Sur del Golfo de México, plataforma de Yucatán, Caribe mexicano (7) | Arrecife Lobos, Veracruz (8) | Oeste del Mar Caribe (9) | Este estudio |
|---|---------------------------|-----------------------|---|----------------------------------|--------------------------------|-------------------------|---|------------------------------|--------------------------|--------------|
| 1. <i>Atlanta fusca</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 2. <i>Atlanta gaudichaudi</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 3. <i>Atlanta inclinata</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 4. <i>Atlanta inflata</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 5. <i>Atlanta lesueuri</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 6. <i>Atlanta peroni</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 7. <i>Atlanta tokiokai</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 8. <i>Cardiapoda placenta</i> | | | | | | | X | | | X |
| 9. <i>Carinaria challengerii</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 10. <i>Carinaria lamarcki</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 11.1 <i>Cavolina inflexa</i> f. <i>imitans</i> | ? | | ? | ? | | X | | | | X |
| 11.2 <i>Cavolina inflexa</i> f. <i>inflexa</i> | ? | | ? | ? | | X | | | | X |
| 12.1 <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>flava</i> | | | | ? | | | | | | X |
| 12.2 <i>Cavolinia gibbosa</i> f. <i>gibbosa</i> | | | | ? | | | | | | X |
| 13. <i>Cavolinia uncinata</i> | X | X | X | X | X | X | | | X | X |
| 14. <i>Cephalobranchia macrochaeta</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 15.1 <i>Clio pyramidata</i> f. <i>lanceolata</i> | | | | | | X | | | X | X |
| 15.2 <i>Clio pyramidata</i> ca. f. <i>sulcata</i> | | | | | | | | | X | X |
| 16. <i>Clione</i> sp | | | | | | | | | | ■ |
| 17. <i>Corolla cupula</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 18. <i>Corolla intermedia</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 19. <i>Corolla ovata</i> | | | | | | | | | X | X |
| 20. <i>Corolla spectabilis</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 21.1 <i>Creseis acicula</i> f. <i>acicula</i> | X | X | X | X | | X | | | X | X |
| 21.2 <i>Creseis acicula</i> f. <i>clava</i> | | | X | X | | X | | | X | X |
| 22. <i>Creseis virgula</i> f. <i>virgula</i> | X | X | X | X | | | | | | X |
| 23. <i>Cuvierina columnella</i> f. <i>atlantica</i> | ? | ? | | ? | ? | | | | X | X |
| 24. <i>Cymbulia</i> sp | | | | | | | | | | ■ |
| 25. <i>Desmopterus papilio</i> | | | | | | | | | X | X |
| 26. <i>Diacavolinia longirostris</i> | | X | X | X | X | X | | X | X | X |
| 27. <i>Diacria danae</i> | | X | X | | | | | | X | X |

Tabla 8 (continuación). Especies encontradas en este estudio y sus registros previos en aguas atlánticas mexicanas.

■ Nuevo registro; **X** previamente registrado; ? previamente registrado sin la forma.

| ESPECIE | Arrecifes de Veracruz (1) | Banco de Campeche (2) | Aguas oceánicas del sur del Golfo de México (3) | Golfo de México y Mar Caribe (4) | Costas del Caribe mexicano (5) | Mar Caribe mexicano (6) | Sur del Golfo de México, plataforma de Yucatán, Caribe mexicano (7) | Arrecife Lobos, Veracruz (8) | Oeste del Mar Caribe (9) | Este estudio |
|-------------------------------------|---------------------------|-----------------------|---|----------------------------------|--------------------------------|-------------------------|---|------------------------------|--------------------------|--------------|
| 28. <i>Diacria major</i> | | | | | | | | | X | X |
| 29. <i>Firoloida desmaresti</i> | | | | | | | X | | | X |
| 30. <i>Gleba cordata</i> | | | | | | | | | X | X |
| 31. <i>Hyalocylis striata</i> | X | X | | X | | | | | X | X |
| 32. <i>Limacina bulimoides</i> | X | X | | X | | X | | | X | X |
| 33. <i>Limacina inflata</i> | | X | X | X | | X | | | X | X |
| 34. <i>Limacina lesueuri</i> | | X | X | X | | X | | | X | X |
| 35. <i>Limacina trochiformis</i> | | X | X | X | | X | | | X | X |
| 36. <i>Notobranchaea macdonaldi</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 37. <i>Oxygyrus keraudreni</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 38. <i>Paraclione</i> sp | | | | | | | | | | ■ |
| 39. <i>Peraclis apicifulva</i> | | | | X | | | | | X | X |
| 40. <i>Peraclis reticulata</i> | | | | X | | | | | X | X |
| 41. <i>Pneumoderma atlanticum</i> | | | | | | | | | | ■ |
| 42. <i>Pneumodermopsis</i> sp | | | | | | | | | | ■ |
| 43. <i>Pterotrachea coronata</i> | | | | | | | X | | | X |
| 44. <i>Pterotrachea hippocampus</i> | | | | | | | X | | | X |
| 45. <i>Spongiobranchaea</i> sp | | | | | | | | | | ■ |
| 46. <i>Styliola subula</i> | X | X | | X | | | | | X | X |
| 47. <i>Thliptodon</i> sp | | | | | | | | | | ■ |

(1) Leal-Rodríguez (1965)

(2) Matsubara-Oda (1975)

(3) Suárez y Gasca (1992)

(4) Suárez (1994)

(5) González (1998)

(6) Suárez-Morales y Gasca (1998)

(7) Castellanos y Suárez-Morales (2001)

(8) Vicencio-de la Cruz y González-Gándara (2006)

(9) Parra-Flores y Gasca (2009)

Cabe mencionar que algunos de estos estudios no registraron formas, por lo que no se puede hacer una comparación precisa a este nivel. Por ejemplo, Leal-Rodríguez (1965) y Suárez y Gasca (1992) registraron a *Cavolinia inflexa* en sus trabajos de campo, a diferencia de este estudio, donde fue posible identificar dos formas de dicha especie (Tabla 8).

Se registraron por primera vez en aguas atlánticas mexicanas la presencia de 23 especies de moluscos holoplanctónicos, entre los que se pueden mencionar a *Atlanta inflata*, *Atlanta peroni*, *Carinaria lamarcki* y *Pneumoderma atlanticum*, entre otras (Tabla 8). La importancia de estos nuevos registros radica en la extensión de la distribución geográfica de las especies. Por ejemplo, en el Atlántico occidental, la especie *Atlanta tokiokai* sólo había sido registrada en 12° N y 69° W (Rosenberg, 2005). El resto de las especies se han encontrado en aguas de Estados Unidos o América del Sur (Rosenberg, 2005; <http://species-identification.org>), mostrando que su distribución no es del todo discontinua, sólo refleja la falta de estudios. Esta contribución ofrece un mayor conocimiento sobre la riqueza de especies y distribución de este grupo, poco documentado en el sur del Golfo de México.

Las especies más abundantes en las dos épocas fueron *Creseis acicula* (con dos formas), *Limacina inflata*, *Limacina trochiformis* y *Creseis virgula* forma *virgula*, las cuales registraron el 82.79% de la abundancia total (Tabla 4). Varios autores (Solis y von Westernhagen, 1978; van der Spoel y Dadon, 1999; de Larrazábal y Soares de Oliveira, 2003; Chang y Hsueh, 2005) refieren a estas especies como dominantes de la comunidad de moluscos holoplanctónicos en las zonas neríticas y oceánicas de aguas tropicales y subtropicales alrededor del mundo (Tabla 7). En aguas del sur del Golfo de México y Caribe mexicano, estas especies también han sido registradas por Leal-Rodríguez (1965), Matsubara-Oda (1975), Suárez y Gasca (1992) y Suárez-Morales y Gasca (1998) (Tabla 8), como dominantes entre los moluscos pelágicos. En este estudio, estas especies se observaron en los cinco niveles de muestreo (Apéndice: Figuras 20, 21, 40, 41 y 42).

Las especies que siguieron en abundancia, registrando entre el 1 y 5% de la abundancia total, fueron *Atlanta lesueuri*, y los juveniles de los géneros *Cavolinia* y *Diacavolinia* y la especie *Diacavolinia longirostris*. Estos organismos son epipelágicos, habitantes de las aguas tropicales y subtropicales del mundo (Tabla 7). Seapy (1990) encontró al heterópodo *A. lesueuri* abundante en aguas superficiales (0-50 m) de Hawai. Las especies de *Cavolinia* son, en general, de afinidad oceánica, y aquellas de *Diacavolinia*, de afinidad nerítica (Tabla 7). La

distribución aquí encontrada constata estos hechos (Apéndice: Figuras 26 y 30). Los juveniles de estos géneros han sido escasamente estudiados. Así, Solis y von Westernhagen (1978) registraron juveniles de *Cavolinia* en la capa superficial de 1 m, en un canal de Filipinas. En este estudio, los juveniles de *Cavolinia* y *Diacavolinia* fueron más abundantes de los 0 a 18 m (Apéndice: Figuras 29 y 32).

El resto de las especies pueden considerarse raras dentro de la comunidad de moluscos holoplanctónicos. Dentro del grupo de los heterópodos se pueden mencionar a *A. inflata*, *Firoloida desmaresti*, *Pterotrachea coronata*, *A. tokiokai*, *A. peroni*, *Pterotrachea hippocampus* con abundancias menores al 1% (Tabla 4). Estos organismos, habitantes de la capa epipelágica (Tabla 7), están altamente modificados (reducción o desaparición de la concha, tendencia del cuerpo a ser transparente) y son depredadores activos y solitarios (Lalli y Gilmer, 1989), lo que explica las bajas densidades registradas en este estudio. La mayor parte de los heterópodos se encuentran en la zona oceánica, aunque algunas especies invaden las aguas neríticas (van der Spoel, 1996a). Frontier (1966, en Seapy, 2008) indica que la riqueza y abundancia de heterópodos disminuye desde el borde continental hacia aguas más costeras. En este estudio, algunas especies de heterópodos (*Atlanta fusca*, *A. peroni*, *Atlanta inclinata*, *A. tokiokai*, *C. lamarcki*, *Carinaria challengerii*, *Cardiapoda placenta* y *P. coronata*) se observaron sobre el borde continental (Apéndice: Figuras 3, 6, 8, 9, 11, 12, 14 y 16), reflejando una clara influencia oceánica. Otras especies, como *F. desmaresti* y *A. inflata* tuvieron una amplia distribución en la zona de estudio (Apéndice: Figuras 4 y 15), lo que indica que también tienen afinidad nerítica. A juzgar por los resultados, la segunda especie soporta altas salinidades (36.8) pero evita aguas de baja salinidad (34-35).

Entre los pterópodos, para algunas especies como *Diacria danae*, *Cavolinia uncinata* forma *uncinata*, *Limacina bulimoides*, *Clio pyramidata* forma *lanceolata*, *Cuvierina columnella* forma *atlantica* y *Cavolinia inflexa* forma *imitans* se registró baja abundancia (< 1%) y frecuencia (Tabla 4). La mayor parte de las especies de este grupo han sido referidas previamente en aguas mexicanas del Atlántico (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez y Gasca, 1992; Suárez, 1994; Parra-Flores y Gasca, 2009) con abundancias bajas, al igual que en este estudio. La afinidad oceánica de estas especies (Tabla 7) explica su baja densidad en aguas neríticas. Un claro ejemplo de afinidad por las aguas del océano abierto lo constituyen *L. lesueuri*, *Cavolinia inflexa* forma *inflexa*, *C. uncinata* forma *uncinata*, *D.*

danae, *Diacria major*, *C. pyramidata* forma *lanceolata* y *Styliola subula*, especies cuyos registros se ubicaron esencialmente sobre el borde continental y parte estrecha de la plataforma (Apéndice: Figuras 22, 26, 27, 33, 34, 36 y 44).

Otro grupo de pterópodos de baja abundancia (< 1%) y frecuencia (Tabla 4) son los gimnosomados: *Clio* sp, *Paraclione* sp, *Pneumoderma* sp, *Notobranchaea* sp, *Pneumodermopsis* sp, *Cephalobrachia macrochaeta*, *Pneumoderma atlanticum* y *Notobranchaea macdonaldi*. Debido a su alta especificidad alimentaria, ya que consumen un solo género de pteropodo, estos organismos tienen una limitada distribución (Lalli y Gilmer, 1989; Dadon y Chauvin, 1998; van der Spoel y Dadon, 1999), lo que explica su baja abundancia y frecuencia en este estudio (Tabla 4).

Además de la afinidad por aguas oceánicas o neríticas, el tipo y grado de especificidad en la alimentación, los patrones de circulación local son muy importantes en la distribución y dispersión de los moluscos holoplanctónicos. En este estudio, las especies *A. inflata*, *Atlanta gaudichaudi* y *Limacina inflata*, presentes en ambas épocas de muestreo, se encontraron en áreas muy someras en la parte estrecha de la plataforma, especialmente evidente en noviembre (Apéndice: Figuras 4, 7 y 21). Al analizar el patrón de circulación superficial en tiempo real para este mes, se observa una corriente oceánica con dirección hacia la costa y una velocidad aproximada de 0.25 a 0.51 m/s (Figura 15; http://argo.colorado.edu/~realtime/gom-real-time_velmag/); esta corriente puede explicar las densidades de estas especies en la parte interna de la plataforma frente al Río Coatzacoalcos y lagunas del Carmen y Machona. En mayo, las mayores densidades de las mismas especies se observaron sobre las plataformas media y externa, en donde la velocidad de la corriente es menor (~0.3m/s) y la dirección no es muy clara (Figura 16; http://argo.colorado.edu/~realtime/gom-real-time_velmag/).

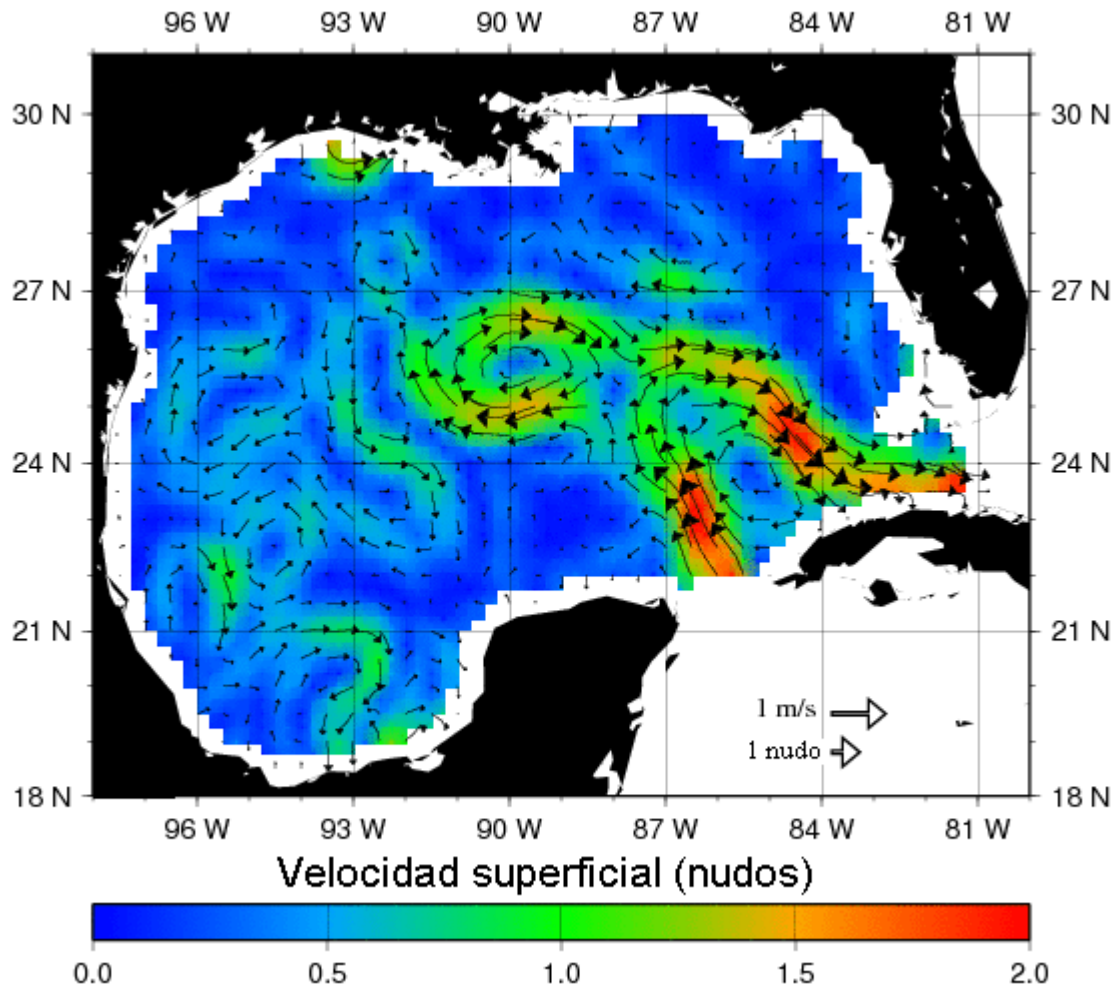


Figura 15. Patrón de circulación superficial en tiempo real en el Golfo de México del 12 de noviembre de 1995. Tomado de la página web de la Universidad de Colorado (http://argo.colorado.edu/~realtime/gom-real-time_velmag/).

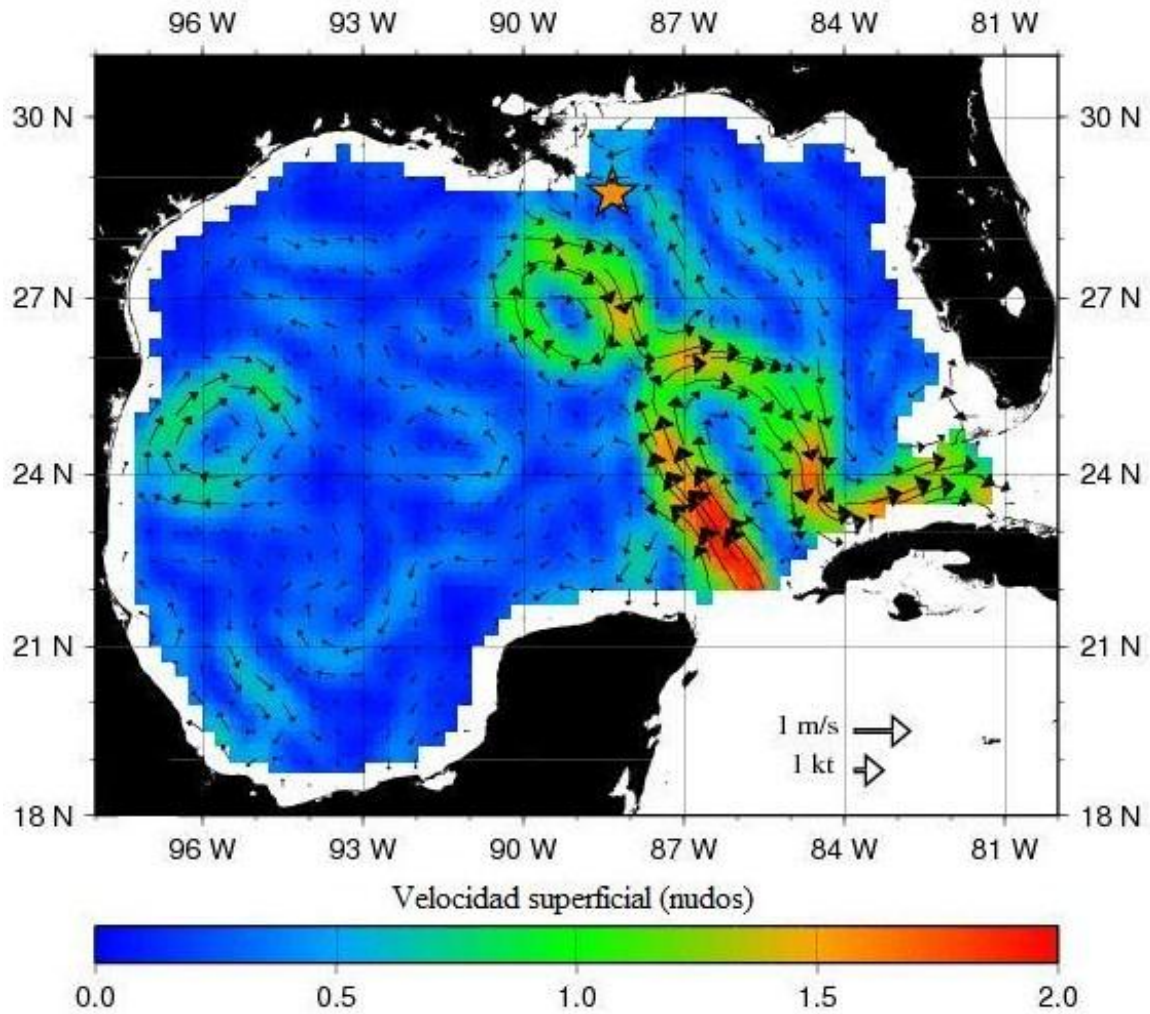


Figura 16. Patrón de circulación superficial en tiempo real en el Golfo de México del 20 de mayo de 1995. Tomado de la página web de la Universidad de Colorado (http://argo.colorado.edu/~realtime/gom-real-time_velmag/).

Distribución vertical de juveniles

Un aspecto interesante en este estudio es la distribución en la columna de agua de los juveniles. Así, para las etapas tempranas de los géneros *Oxygyrus*, *Cavolinia* y *Diacavolinia* se registró su núcleo principal de abundancia en la capa superficial de los 18 m (Apéndice: Figuras 2, 29 y 32), en tanto que los juveniles de *Diacria* y *Clio*, fueron más abundantes en los niveles inferiores (Apéndice: Figuras 35 y 39). Estudios previos que refieran la distribución de juveniles en la columna de agua son muy escasos. Sólo Solis y Westernhagen (1978) indicaron la presencia de *Cavolinia longirostris* (ahora *Diacavolinia longirostris*) en la capa de los 20 m en las inmediaciones a Filipinas, al igual que en este estudio. Diversas razones podrían ayudar a explicar la segregación espacial entre juveniles de este estudio.

En primera instancia, la distribución aquí observada podría reflejar las áreas preferenciales de los adultos para la puesta de huevos y posterior eclosión, estrategia que evitaría una competencia directa por el alimento durante los primeros estadios de vida. Los géneros *Cavolinia*, *Diacavolinia*, *Diacria* y *Clio* se encuentran relacionados desde el punto de vista taxonómico, evolutivo y funcional (Gilmer y Harbison, 1986; Klusmann-Kolb y Dinapoli, 2006), y son por lo tanto, potencialmente competitivos. Estos organismos producen una red de mucus para atrapar su alimento, cuyo diámetro puede ser hasta de 20 cm en *Cavolinia*, 4 cm en *Diacavolinia*, 10 cm en *Diacria* y 4 cm en *Clio* (Gilmer y Harbison, 1986). Si consideramos un "parche" de zooplankton de un metro de diámetro, sólo cinco individuos, con una red de mucus de 20 cm, podrían coexistir. Por lo tanto, la competencia por el espacio y el alimento parece ser una fuerte razón para que *Cavolinia* y *Diacavolinia* habiten los estratos superiores y *Diacria* y *Clio* en los inferiores.

Se sabe que algunos organismos, como el heterópodo *Oxygyrus*, dependen de su visión para localizar y atrapar a sus presas (Seapy, 1980). Blumer (1999) examinó los órganos fotorreceptores de *Oxygyrus* en distintos estados de crecimiento y encontró que las larvas tienen sólo dos células sensoriales, en tanto que los ojos de los juveniles y adultos están mejor desarrollados, lo que los hace depredadores visuales en potencia. Esto podría explicar su núcleo principal de distribución en los estratos superiores. Por otro lado, se sabe que en la capa epipelágica es común la presencia de depredadores visuales o táctiles, pero es raro encontrar refugios físicos para las presas (Hamner, 1995). En ausencia de refugios, una estrategia reproductiva que han desarrollado algunas especies mesopelágicas para evitar la depredación

es la protección a huevos y larvas. Así, Tesch (1946) menciona que especies del género *Clio* portan larvas encapsuladas adheridas al manto de las hembras, esta protección contra sus depredadores, resultaría más eficiente en los estratos inferiores donde hay menos luz.

Otro factor a considerar es el efecto de la turbulencia inducida por el viento, que influye de manera favorable o desfavorable, sobre la distribución vertical de los organismos pelágicos (Margalef, 1997). La turbulencia promueve los encuentros entre un depredador y su presa, pero la posibilidad de que un depredador atrape a su presa, depende de la velocidad relativa entre ellos (Lewis y Pedley, 2001). Esto podría explicar la presencia de *Oxygyrus* (depredador visual) en estratos superiores, ya que la turbulencia podría favorecer dichos encuentros. En el caso de los cavolínidos presentes en los estratos superiores (*Cavolinia* y *Diacavolinia*), la turbulencia puede favorecer que más partículas sean atrapadas en sus redes de mucus.

Variaciones entre épocas

Estacionalmente, la abundancia total de moluscos holoplanctónicos fue superior en mayo, época cuando la temperatura fue mayor (Figura 2), la profundidad de la termoclina menor (Figura 4) y la descarga de ríos menor (Czitrom *et al.*, 1986; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). De acuerdo con Fernández-Álamo y Färber-Lorda (2006), el enriquecimiento de las aguas superficiales está generalmente asociado a una termoclina somera. Los autores enfatizan que los altos valores de biomasa de zooplancton están claramente ligados a este proceso. Sin embargo, en zonas costeras, las productividades primaria y secundaria están altamente afectadas por las descargas de aguas continentales que llevan consigo nutrientes. Este es el caso del sur Golfo de México, en donde la influencia del aporte de los ríos, especialmente del Grijalva-Usumacinta, representa el factor más importante en la productividad de las zonas costeras (Flores-Coto *et al.*, 1988; Licea y Luna, 1999). Varios estudios (Xu y Li, 2005; Xu, 2007; Hu *et al.*, 2008) refieren a la temperatura como la causa principal de las variaciones estacionales en la abundancia de los moluscos pelágicos, asociando en general las épocas más cálidas con los máximos de abundancia. No obstante, al igual que con otros organismos pelágicos (Lewis y Fish, 1969; Attrill y Power, 2004; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2006), se ha observado un patrón de sucesión estacional entre los moluscos. Así, Suárez-Morales y Gasca (1998) encontraron que las especies *Cavolinia*

longirostris, *Limacina trochiformis*, *Limacina lesueuri* y *Cavolinia uncinata* registraron su mayor densidad en los meses de febrero, marzo, mayo y agosto respectivamente, en aguas del Caribe mexicano. Asimismo, frente al Río Yangtze en China, Hu *et al.* (2008) evidenciaron claras variaciones en la abundancia de los pterópodos a lo largo de las cuatro épocas del año, con la mayor densidad en verano. Las especies *L. trochiformis*, *Atlanta peroni*, *Creseis acicula* y *Agadina stimpsoniji* dominaron la comunidad de pterópodos en primavera, verano, otoño e invierno respectivamente, indicando una clara sucesión estacional en la dominancia (Hu *et al.*, 2008)

Si bien en este estudio sólo se muestrearon dos épocas del año, puede constatarse que de las seis unidades taxonómicas más abundantes, sólo *Limacina inflata* fue significativamente más abundante en noviembre (Tabla 4). Wells (1976) detectó un incremento repentino en las actividades reproductivas de *L. inflata* durante el invierno en aguas de Barbados, probablemente debido para evitar la competencia con otras especies.

En aguas tropicales, es común no encontrar épocas marcadas en la densidad de algunas especies de pterópodos (Wells, 1976), indicando una reproducción continua a lo largo del año. En aguas templadas y frías se han desarrollado estrategias de reproducción diferentes. En el Mar de Argentina por ejemplo, se ha observado que *Limacina retroversa* tiene dos pulsos reproductivos, uno al inicio de la primavera y el otro al final del verano. Los individuos que nacen en primavera maduran rápidamente y se reproducen hacia el final del verano; en contraste, los que nacen en verano sobreviven a la época fría sin alcanzar la madurez sexual y se reproducen hasta la siguiente primavera (Dadon y de Cidre, 1992). En aguas árticas, algunos pterópodos acumulan una gran cantidad de lípidos para sobrevivir al invierno (Böer *et al.*, 2005).

Asociaciones

Mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, aplicado a las matrices de especies generadas en cada una de las épocas analizadas, fue posible definir cuatro asociaciones de moluscos holoplanctónicos. En noviembre, cuando en la columna de agua la temperatura fue menor (Figura 3), las dos asociaciones detectadas registraron baja riqueza de especies (Tabla 5). Hu *et al.* (2008), en un análisis estacional de la comunidad de pterópodos en el Mar de China,

observaron que la menor riqueza de especies se registró durante la época fría, al igual que en este estudio (Tabla 5).

En noviembre, el grupo BD14 ('baja diversidad', 14 especies) se localizó frente a los grandes sistemas fluvio-lagunares de la región de estudio, y el grupo BD34 ('baja diversidad', 34 especies), fuera de la influencia de estos sistemas (Figura 14). Se sabe que la abundancia y número de especies disminuyen hacia la zona costera, ya que la mayor parte de los moluscos pelágicos son de aguas oceánicas (Hu *et al.*, 2008). Este gradiente es más fuerte cuando las aguas costeras están influidas por la descarga de aguas continentales, que disminuyen la salinidad y provocan altas turbulencias.

Este es el caso de las asociaciones de noviembre, cuando la asociación BD14 registró la menor densidad y diversidad debido a la influencia de aguas continentales. Frente a otros sistemas fluviales, también se ha observado que los moluscos exhiben una disminución en número de especies y densidad con el acercamiento a la costa (van der Spoel y Boltovskoy, 1981; Frontier, 1966 en Seapy, 2008). Estos antecedentes, aunados a las presentes observaciones, indican que procesos tales como la descarga de los ríos generan fuertes gradientes horizontales en la composición y densidad de moluscos (Figura 10).

A diferencia de noviembre, los dos grupos de mayo (AD40 y AD45, de 'alta diversidad') evidenciaron una fuerte variación vertical, pues el grupo AD40 se localizó esencialmente en los tres primeros niveles (0-18 m), y el AD45, en los niveles más profundos (45-105 m) (Figura 13). La riqueza de especies fue similar en ambos grupos, no así la densidad. Los promedios de densidad por nivel mostraron diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$), con los valores más altos en la capa de 0 a 18 m. En ausencia de descargas continentales fuertes, tal parece que la temperatura (Xu y Li, 2005; Xu, 2007) y la disponibilidad de alimento juegan un papel importante en la distribución espacial de estas asociaciones. Como se mencionó con anterioridad, la mayor parte de los moluscos aquí estudiados son de hábitos herbívoros. En aguas someras de la plataforma continental de la región explorada, Signoret *et al.* (2006) registraron valores altos de clorofila en la capa superficial del océano, en coincidencia con la mayor densidad de moluscos aquí observada (Tabla 5).

Una especie presente en las cuatro asociaciones fue *Creseis acicula* (Tabla 6). Estudios previos indican que esta especie puede tolerar aguas muy costeras (van der Spoel y

Boltovskoy, 1981; Chang y Hsueh, 2005), soportando inclusive aguas de alta y baja salinidad, como en este estudio. En contraste, la especie *Creseis virgula* forma *virgula*, estuvo ausente del grupo BD14, evitando las aguas de influencia fluvio-lagunar y mostrando su baja tolerancia a las condiciones hidrológicas variables, a pesar de su afinidad nerítica/oceánica (Tabla 7).

En general, los estudios enfocados a la determinación de asociaciones de moluscos pelágicos son muy escasos (Schalk, 1990; Dadon y Magaldi, 1995; Suárez-Morales y Gasca, 1998; Dadon y Masello, 1999). En la región oceánica del Caribe Mexicano, Suárez-Morales y Gasca (1998) definieron dos asociaciones de moluscos diferenciadas básicamente por sus valores de densidad, más que por la propia composición. Schalk (1990), en aguas del archipiélago malayo, determinó tres asociaciones en dos épocas del año. Con vientos del SE, el autor diferenció dos grupos: uno influido por una surgencia local caracterizado por especies de los géneros *Diacria*, *Cavolinia* y *Clio* con conchas grandes, y otro grupo influido por aguas del Pacífico ecuatorial, caracterizado por especies con conchas pequeñas. Con vientos del NW, y en ausencia de la surgencia, Schalk (1990) observó una comunidad homogénea en toda el área estudiada. Esta investigación semeja los resultados aquí obtenidos. Variaciones en sentido horizontal en las asociaciones de moluscos pueden ser causadas por procesos como surgencias o descargas de ríos. Desafortunadamente, Schalk (1990) no obtuvo detalle de las variaciones en la columna de agua, pero es probable que hubiera encontrado diferencias en ella dependiendo de la disponibilidad de alimento, la temperatura y los niveles de turbulencia, de ahí la importancia de las técnicas de muestreo estratificadas.

A una escala geográfica mayor, Dadon y Magaldi (1995) observaron dos diferentes asociaciones de moluscos pelágicos en la costa de Brasil. El primer grupo estuvo influido por aguas frías provenientes de la Corriente de Malvinas y el segundo asociado a la Corriente de Brasil, con aguas más cálidas. La diferencia principal entre estos grupos fue la composición faunística, pues no hubo especies en común; además el grupo asociado a aguas cálidas obtuvo una riqueza de especies mayor en comparación con el grupo de agua fría. A la escala del Atlántico sur, Dadon y Masello (1999) observaron diferencias en la composición y abundancia de eutecosomados entre dos asociaciones relacionadas a masas de agua con características físicas y químicas bien definidas.

CONCLUSIONES

Respecto a las variaciones en la densidad total de los moluscos holoplanctónicos recolectados en el sur del Golfo de México en mayo y noviembre de 1995, se concluye que:

- Mayo registró la mayor abundancia de moluscos pelágicos, apoyando estudios previos que indican una asociación entre las épocas cálidas y la abundancia de moluscos.
- En noviembre, las variaciones en sentido costa-océano fueron más fuertes que los cambios a pequeña escala en la porción epipelágica del océano. Esta variabilidad horizontal se debe a la descarga de aguas continentales, que aminoran considerablemente la densidad y diversidad de los moluscos pelágicos.
- En mayo, las variaciones en densidad fueron en sentido vertical. En ausencia de descargas de agua continental importantes, la temperatura y la disponibilidad de alimento son la causa de las fuertes variaciones verticales en la capa de 0 a 105 m.
- En ambas épocas, la mayor densidad promedio de moluscos se registró en el estrato de 6 a 12 m. Los antecedentes indican que el grado de turbulencia inducida por el viento en la capa superficial (0 a 6 m) rompe la frágil red de mucus que usan los moluscos para atrapar su alimento, de ahí que la mayor parte de ellos se encuentre en aguas subsuperficiales.

Considerando diferentes niveles taxonómicos, se concluye que:

- A nivel de orden, el Thecosomata fue el más diverso y abundante, representando el 92.52% de la abundancia total; siguieron el Mesogastropoda (7.24%) y Gymnosomata (0.024%). Estas diferencias en densidad se deben a la posición en la trama trófica y a los hábitos alimentarios de los organismos, pues los tecosomados son esencialmente fitoplanctófagos y el resto carnívoros, con diferentes niveles de especificidad alimentaria.

- Las especies dominantes de la comunidad de moluscos pelágicos fueron *Creses* *acicula* (52.64% de la abundancia total), *Limacina inflata* (12.15%), *Limacina trochiformis* (11.41%) y *Creseis virgula* forma *virgula* (6.58%). Su éxito ecológico en la región de estudio estriba en su afinidad por zonas neríticas, sus hábitos alimentarios fitoplanctófagos y su tolerancia a las bajas salinidades.
- Se registraron por primera vez en el sur del Golfo de México la presencia de 23 especies de moluscos holoplanctónicos. Esta contribución ahonda el conocimiento de la riqueza de especies de este grupo, poco documentado en el sur del Golfo de México.
- Los juveniles de los géneros *Cavolinia*, *Diacavolinia* y *Oxygyrus* registraron su núcleo principal de abundancia en la capa superficial de los 18 m, en tanto que los de *Diacria* y *Clio*, fueron más abundantes en los niveles inferiores. Se postula que el hábitat preferencial de los adultos para la puesta de sus huevos y larvas, el grado de visibilidad de los organismos, los cuidados parentales y las estrategias para evitar la depredación, podrían ser las principales causas de esta segregación espacial.

Respecto a las asociaciones de moluscos definidas, puede decirse que:

- En cada una de las épocas analizadas fue posible detectar dos asociaciones de moluscos, diferentes en valores de riqueza de especies y densidad promedio.
- Las dos asociaciones de mayo registraron valores más altos de riqueza de especies y diversidad de Shannon que las de noviembre.
- Espacialmente, las dos asociaciones definidas en el mes de mayo se ubicaron en la parte superior (0-18 m) e inferior (45-105 m) de la columna de agua. Las dos asociaciones de noviembre se localizaron, la primera bajo la influencia de la descarga de aguas continentales, y la segunda, fuera de dicha influencia.

- Las asociaciones de menor densidad promedio fueron, aquellas localizadas frente a los principales sistemas fluvio-lagunares (en noviembre) y en el estrato de 45 a 105 m de profundidad (en mayo), reflejando el patrón general de distribución de los moluscos pelágicos: fuertes variaciones horizontales en noviembre y verticales en mayo.
- La especie *Creseis acicula* forma *acicula* se encontró en las cuatro asociaciones, lo que sugiere una amplia tolerancia a condiciones ambientales variables.
- En contraste, la especie *Creseis virgula* forma *virgula*, la quinta en abundancia en noviembre, estuvo ausente del grupo de influencia fluvio-lagunar, indicando su baja tolerancia a condiciones hidrológicas variables, especialmente de salinidad.

LITERATURA CITADA

- Alatorre, M. A., F. Ruiz y D. Salas, 1989. Efectos del paso de frentes fríos atmosféricos sobre la Bahía de Campeche. Pp.186-193. *In*: J. González, F. Medina, M. Romo y M. Martínez (Eds), *Memoria Reunión anual 1987*. Unión Geofísica Mexicana.
- Anónimo, 1999. Datos climáticos en Veracruz, Ver., México 1917-1998. *Comisión Nacional del Agua, Gerencia Estatal en Veracruz, Centro de Previsión del Golfo de México*, México, D. F., 29 p.
- Attrill, M. J. y M. Power, 2004. Partitioning of temperature resources amongst an estuarine fish assemblage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61: 725-738.
- Blumer, M. J. F., 1999. Development of a unique eye: photoreceptors of the pelagic predator *Atlanta peroni* (Gastropoda, Heteropoda). *Zoomorphology* 119: 81-91.
- Böer, M., C. Grannefors, G. Kattner, M. Graeve, H. Hop y S. Falk-Petersen, 2005. The arctic pteropod *Clione limacina*: seasonal lipid dynamics and life-strategy. *Marine Biology* 147(3): 707-717.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Castellanos, I. y E. Suárez-Morales, 2001. Heteropod molluscs (Carinariidae and Pterotracheidae) of the Gulf of Mexico and the Western Caribbean Sea. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 72(2): 221-232.
- Chang, C. Y. y P. W. Hsueh, 2005. Species composition and seasonal abundance of Pteropodos (Molluscs: Gastropoda) in Nearshore shallow waters of Northwestern Taiwan. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan* 32(4): 311-316.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick, 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth.
- Czitrom, S. P. R., F. Ruiz, M. A. Alatorre y A. R. Padilla, 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México. Pp. 301-311. *In*: J. C. J. Nihoul (Ed.), *Marine interfaces ecohydrodynamics*. Elsevier Science, Amsterdam, 670 p.
- Dadon, J. R. y L. L. de Cidre, 1992. The reproductive cycle of the thecosomatous pteropod *Limacina retroversa* in the western South Atlantic. *Marine Biology* 114 (3): 439-442.

- Dadon, J. R. y N. H. Magaldi, 1995. Mesoscale distribution of Thecosomata (Gastropoda) in the Brazil-Malvinas Confluence compared with simultaneous satellite images of surface temperature. *Iheringi a, Série Zoologia* 78: 157-160.
- Dadon, J. R. y S. V. Chauvin, 1998. Distribution and abundance of Gymnosomata (Gastropoda: Opisthobranchia) in the Southwest Atlantic. *Journal of Molluscan Studies* 64: 345-354.
- Dadon, J. R. y J. F. Masello, 1999. Mechanisms generating and maintaining the admixture of zooplanktonic molluscs (Euthecosomata: Opisthobranchiata: Gastropoda) in the Subtropical Front of the South Atlantic. *Marine Biology* 135: 171-179.
- Espinosa-Fuentes M. L. y C. Flores-Coto, 2004. Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59: 333-352.
- Fernández-Álamo, M. A. y J. Färber-Lorda, 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69: 318-359.
- Fernández de Puellas, M., D. Gras y S. Hernández-León, 2003. Annual cycle of zooplankton biomass, abundance and species composition in the neritic area of the Balearic Sea, Western Mediterranean. *Marine Ecology* 24(2): 123-139.
- Flores-Coto C., L. Sanvicente-Añorve, R. Pineda-López y M. A. Rodríguez-VanLier, 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia* 5(9): 65-84.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez y E. Suárez-Morales, 2001. Zooplankton biomass variability in the Mexican Eastern Tropical Pacific. *Pacific Science* 55(2): 91-202.
- García, E., 2004. *Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 90 p.
- Gilmer, R. W. y G. R. Harbison, 1986. Morphology and field behaviour of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae. *Marine Biology* 91: 47-57.
- Gilmer, R. W. y G. R. Harbison, 1991. Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in midsummer. *Marine Ecology Progress Series* 77: 125-134.

- González, E. N., 1998. Moluscos de la expedición del R/V Edwin Link en las costas del Caribe mexicano. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 625-631.
- Hamner, W. M., 1995. Predation, cover, and convergent evolution in pelagic oceans. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 26: 71-89.
- Hernández-Becerril, D. U., J. A. García-Reséndiz, D. A. Salas-de León, M. A. Monreal-Gómez, M. Signoret-Poillon y J. Aldeco-Ramírez, 2008. Nanoplankton fraction in the phytoplankton structure in the southern Gulf of Mexico (April 2000). *Ciencias Marinas* 34(1): 77-90.
- Hu, J., Z. L. Xu y D. D. Zhu, 2008. Seasonal changes of ecological characteristics of pelagic mollusc in Yangtze River estuary. *Journal of Fishery Sciences of China* 15(6): 976-983.
- Klussmann-Kolb, A. y A. Dinapoli, 2006. Systematic position of the pelagic Thecosomata and Gymnosomata within Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) -revival of the Pteropoda. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44(2): 118-129.
- Lalli, C. M. y R. W. Gilmer, 1989. *Pelagic snails. The biology of holoplanktonic gastropod mollusks*. Stanford University Press, Stanford, 259 p.
- de Larrazábal, M. E. y V. Soares de Oliveira, 2003. Thecosomata e Gymnosomata (Mollusca, Gastropoda) da cadeia Fernando de Noronha, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(2): 351-360.
- Leal-Rodríguez, D., 1965. Distribución de pterópodos de Veracruz, Ver. *Anales de Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 36: 249-251.
- Lemus-Santana, E., 2009. *Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos en el sur del Golfo México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 95 p.
- Lewis, J. B. y A. G. Fish, 1969. Seasonal variation of the zooplankton fauna of surface waters entering the Caribbean Sea at Barbados. *Caribbean Journal of Science* 9(1-2): 1-24.
- Lewis, D. M. y T. J. Pedley, 2001. The influence of turbulence on plankton predation strategies. *Journal of Theoretical Biology* 210: 347-356.

- Licea, S. y R. Luna, 1999. Spatio-temporal variation of phytoplankton on the continental margin in the SW Gulf of Mexico. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 49: 83-99.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 p.
- Margalef, R., 1997. Turbulence and marine life. *Scientia Marina* 61: 109-123.
- Martínez-López, B. y J. Zavala-Hidalgo, 2009. Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems* 77: 1-20.
- Matsubara-Oda, J. A. K., 1975. *Sistemática, distribución, abundancia y relaciones ambientales de los pterópodos tecosomados de la Bahía de Campeche, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 51 p.
- Mercado, J. M., D. Cortés, A. García y T. Ramírez, 2007. Seasonal and inter-annual changes in the planktonic communities of the northwest Alboran Sea (Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography* 74(2-3): 273-293.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas-de León, A. R. Padilla-Pilotze y M. A. Alatorre-Mendieta, 1992. Hydrography and estimation of density currents in the southern part of the Bay of Campeche, Mexico. *Ciencias Marinas* 18(4): 115-133.
- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas-de León, 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. Pp.183-199. In: M. F. Lavín (Ed.), *Contribuciones a la oceanografía física en México*. Monografía No.3, Unión Geofísica Mexicana.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas-de León y H. V. Mendoza, 2004. La hidrodinámica del Golfo de México. Pp. 47-65. In: M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, México, 627 p.
- Nowlin, W. D. Jr., 1972. Winter circulation patterns and property distributions. Pp. 3-53. In: L. R. A. Capurro y J. L. Reid (Eds), *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Gulf Pub. Co., Houston, 288 p.

- Parra-Flores, A. y R. Gasca, 2009. Distribution of pteropods (Mollusca: Gastropoda: Thecosomata) in surface waters (0-100 m) of the Western Caribbean Sea (winter, 2007). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(3): 647-662.
- Qureshi, N. A., 1997. Distribution, abundance and diversity of mesozooplankton from surface waters of the inner continental shelf of northern Gulf of Mexico. *Pakistan Journal of Zoology* 29: 391-403.
- Rampal, J., 2002. Biodiversité et biogéographie chez les Cavoliniidae (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia, Euthecosomata). Régions faunistiques marines. *Zoosystema* 24(2): 209-258.
- Richter, G. y R. R. Seapy, 1999. Heteropoda. Pp. 621-647. In: D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*, Vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden, 868 p.
- Rosenberg, G., 2005. *Malacolog 4.1.0: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca*. [WWW database (version 4.1.0)] URL <http://www.malacolog.org/>].
- Sanvicente-Añorve, L., C. Flores-Coto y L. Sánchez-Velasco, 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the Southern Gulf of México. *Bulletin of Marine Science* 62(1): 17-30.
- Sanvicente-Añorve, L., L. A. Soto, M. L. Espinosa-Fuentes y C. Flores-Coto, 2006. Relationship patterns between ichthyoplankton and zooplankton: a conceptual model. *Hydrobiologia* 559:11-22.
- Sanvicente-Añorve, L., C. Alba, M. A. Alatorre y C. Flores-Coto, 2007a. Cross-shelf and vertical distribution of siphonophore assemblages under the influence of freshwater outflows in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia* 586:69-78.
- Sanvicente-Añorve, L., M. A. Alatorre, C. Flores-Coto y C. Alba, 2007b. Relationships between fish larvae and siphonophores in the water column: effect of wind-induced turbulence and thermocline depth. *ICES Journal of Marine Science* 64: 878-888.
- Sanvicente-Añorve, L., C. Alba, C. Flores-Coto y M. Castillo-Rivera, 2009. Siphonophores off a riverine system in the southern Gulf of Mexico: factors affecting their distribution and spatial niche breadth and overlap. *Aquatic Ecology* 43: 423-435.
- Schalk, P. H., 1990. Spatial and season variation in pterópodos (Mollusca) of Indo-Malayan waters related to watermass distribution. *Marine Biology* 105: 59-71.

- Seapy, R. R., 1980. Predation by the epipelagic heteropod mollusk *Carinaria cristata* forma *japonica*. *Marine Biology* 60: 137-146.
- Seapy, R. R., 1990. Patterns of vertical distribution in epipelagic heteropod molluscs off Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* 60: 234-246.
- Seapy, R. R., 2008. Offshore-inshore and vertical distributional patterns of heteropod mollusks off leeward Oahu, Hawaii. *Marine Biology* 154: 985-995.
- Signoret, M., M. A. Monreal-Gómez, J. Aldeco y D. A. Salas-de-León, 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter, and chlorophyll-*a* fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 153-164.
- Solis, N. B. y H. von Westernhagen, 1978. Vertical distribution of Euthecosomatous Pteropods in the upper 100 m of the Hilutangan Channel, Cebu, The Philippines. *Marine Biology* 48: 78-87.
- van der Spoel, S., 1996a. Heteropoda. Pp. 407-457. In: R. Gasca y E. Suárez (Eds), *Introducción al estudio del zooplancton marino*. ECOSUR-CONACYT, Chetumal, México, 711 p.
- van der Spoel, S., 1996b. Pteropoda. Pp. 459-528. In: R. Gasca y E. Suárez (Eds), *Introducción al estudio del zooplancton marino*. ECOSUR-CONACYT, Chetumal, México, 711 p.
- van der Spoel, S. y D. Boltovskoy, 1981. Pteropoda. Pp. 493-531. In: D. Boltovskoy (Ed.), *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 936 p.
- van der Spoel, S. y J. R. Dadon, 1999. Pteropoda. Pp. 649-706. In: D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Vol I. Backhuys Publishers, Leiden, 868 p.
- Suárez, M. E., 1994. Distribución de los Pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothechosomata) del Golfo del México y zonas adyacentes. *Revista de Biología Tropical* 42(3): 523-530.
- Suárez, M. E. y R. Gasca, 1992. Pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothechosomata) de aguas superficiales (0-50 m) del sur del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 19(2): 201-209.

- Suárez-Morales E. y R. Gasca, 1998. Thecosome pteropod (Gastropoda) assemblages of the Mexican Caribbean Sea (1991). *The Nautilus* 112(2): 43-51.
- Suárez-Morales E., R. Gasca y I. Castellanos, 2009. Pelagic Gastropods. Pp. 357-369. In: I. S. Wehrtmann y J. Cortés (Eds), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Monographiae Biologicae, Springer 86 (IV).
- Tesch, J. J., 1946. The thecosomatous pteropods. *Dana Report*. No 28, 82 p.
- Tsurumi, M., D. L. Mackas, F. A. Whitney, C. Dibacco, M. D. Galbraith y C. S. Wong, 2005. Pteropods, eddies, carbon flux, and climate variability in the Alaska Gyre. *Deep-Sea Research II* 52: 1037-1053.
- Vázquez-de la Cerda, A. M., R. O. Reid, S. F. DiMarco y A. E. Jochens, 2005. Bay of Campeche circulation: an update. Pp. 279-294. In: Sturges, A. y A. Lugo-Fernández (Eds), *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. Geophysical Monograph Series 161, American Geophysical Union, Washington, 347 p.
- Vicencio-de la Cruz, F. y C. González-Gándara, 2006. Lista actualizada de los gasterópodos de la planicie del Arrecife Lobos, Veracruz, México. *Revista UDO Agrícola* 6(1): 128-137.
- Wells, F. E. Jr., 1976. Seasonal patterns of abundance and reproduction of euthecosomatous pteropods off Barbados, West Indies. *Veliger* 18: 241-248.
- Xu, Z. L. y C. J. Li, 2005. Horizontal distribution and dominant species of heteropods in the East China Sea. *Journal of Plankton Research* 27(4): 373-382.
- Xu, Z. L., 2007. Areal and seasonal distribution of heteropodos in the East China Sea. *Plankton and Benthos Research* 2(3): 147-154.
- Zar, J. H., 2008. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey, 662 p.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey y J. J. O'Brien, 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108(C12) 3389 doi 10.1029/2003JC001879 2003.

APÉNDICE

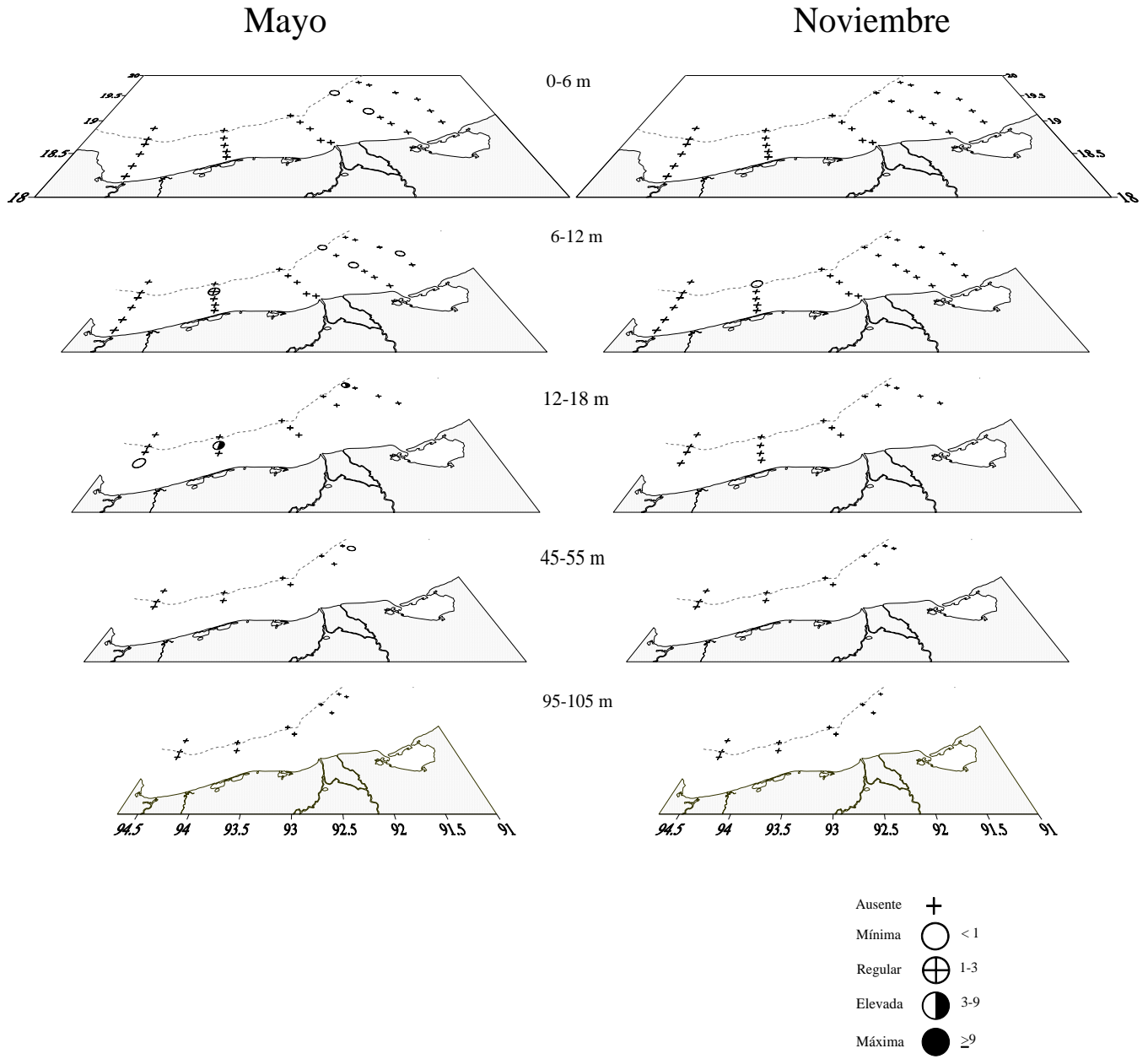


Figura 1. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Oxygyrus keraudreni* en el sur del Golfo de México.

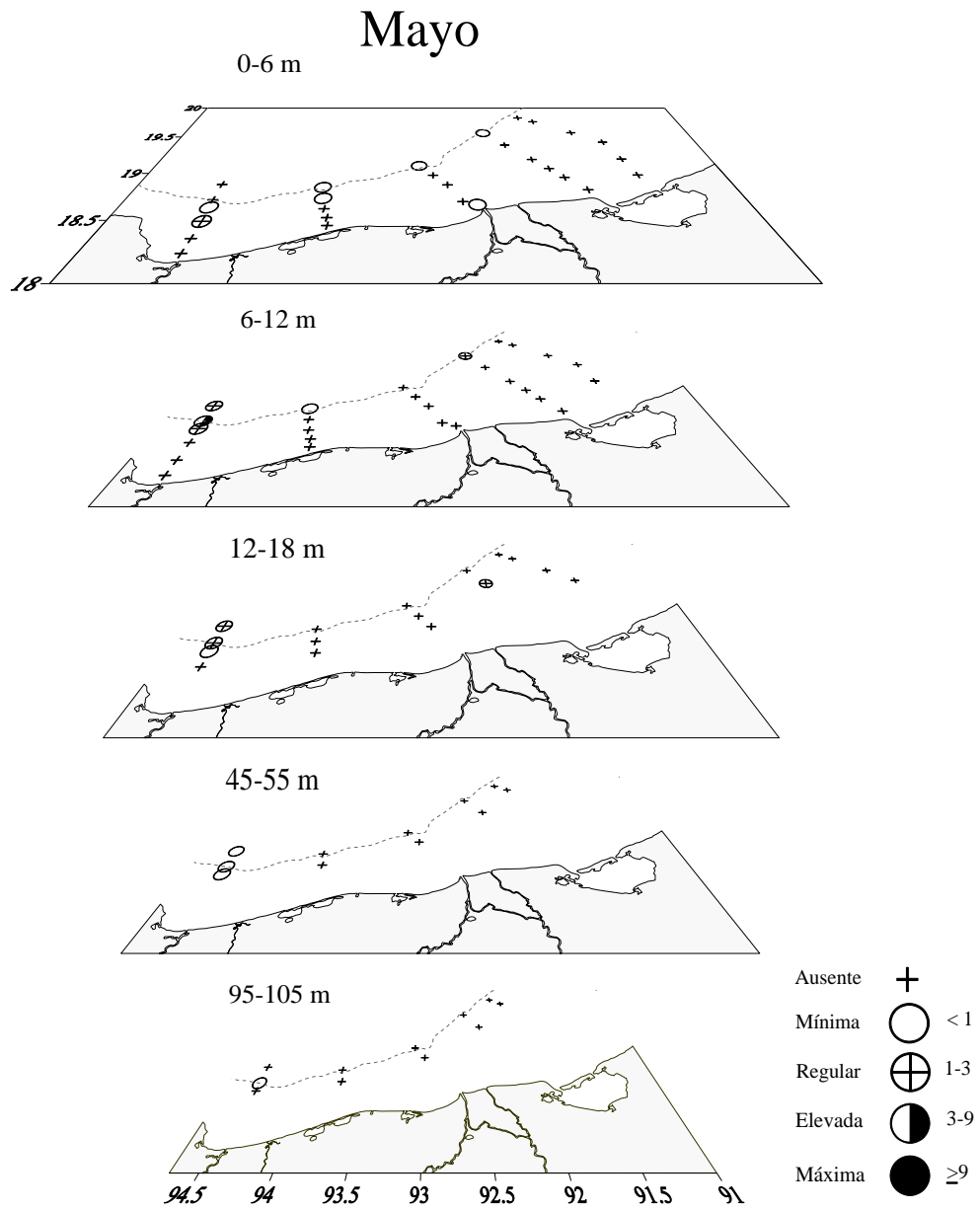


Figura 2. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles de *Oxygyrus keraudreni* en el sur del Golfo de México.

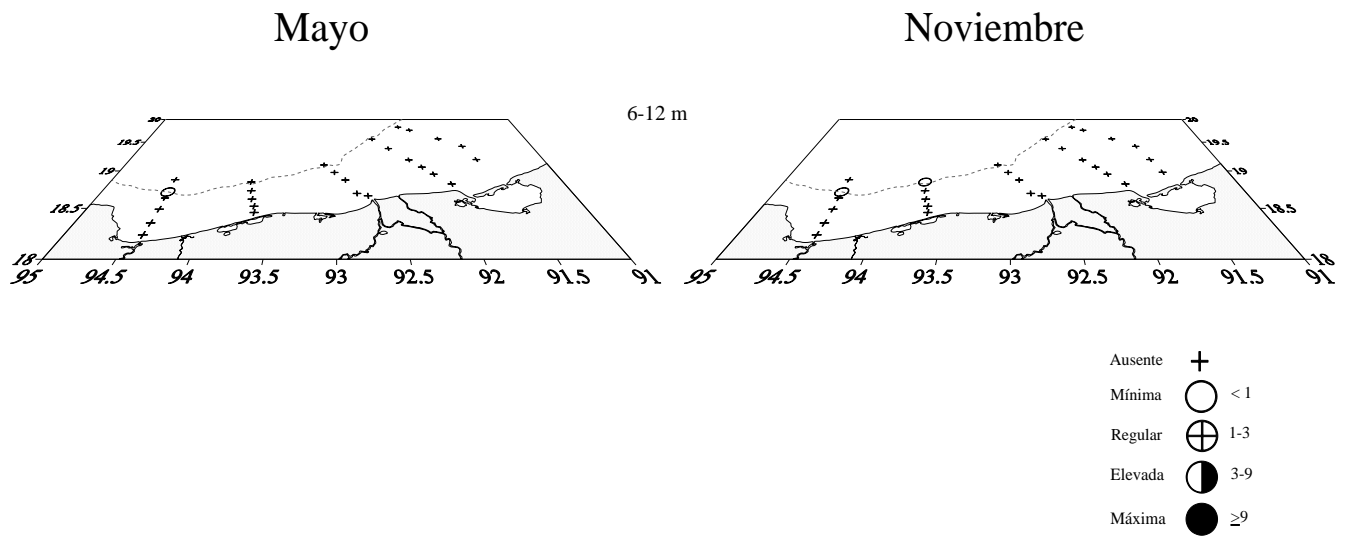


Figura 3. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta fusca* en el sur del Golfo de México.

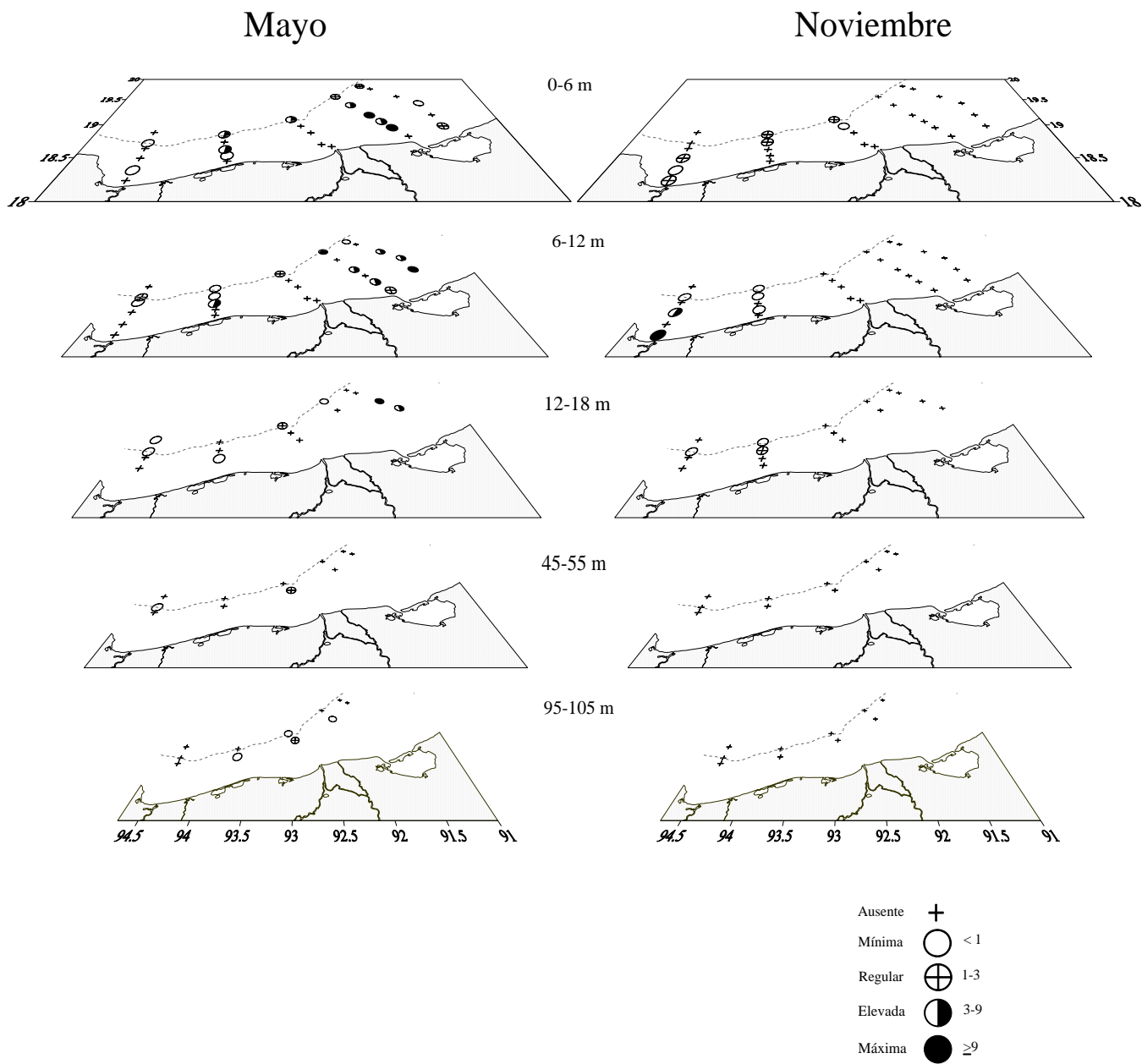


Figura 4. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta inflata* en el sur del Golfo de México.

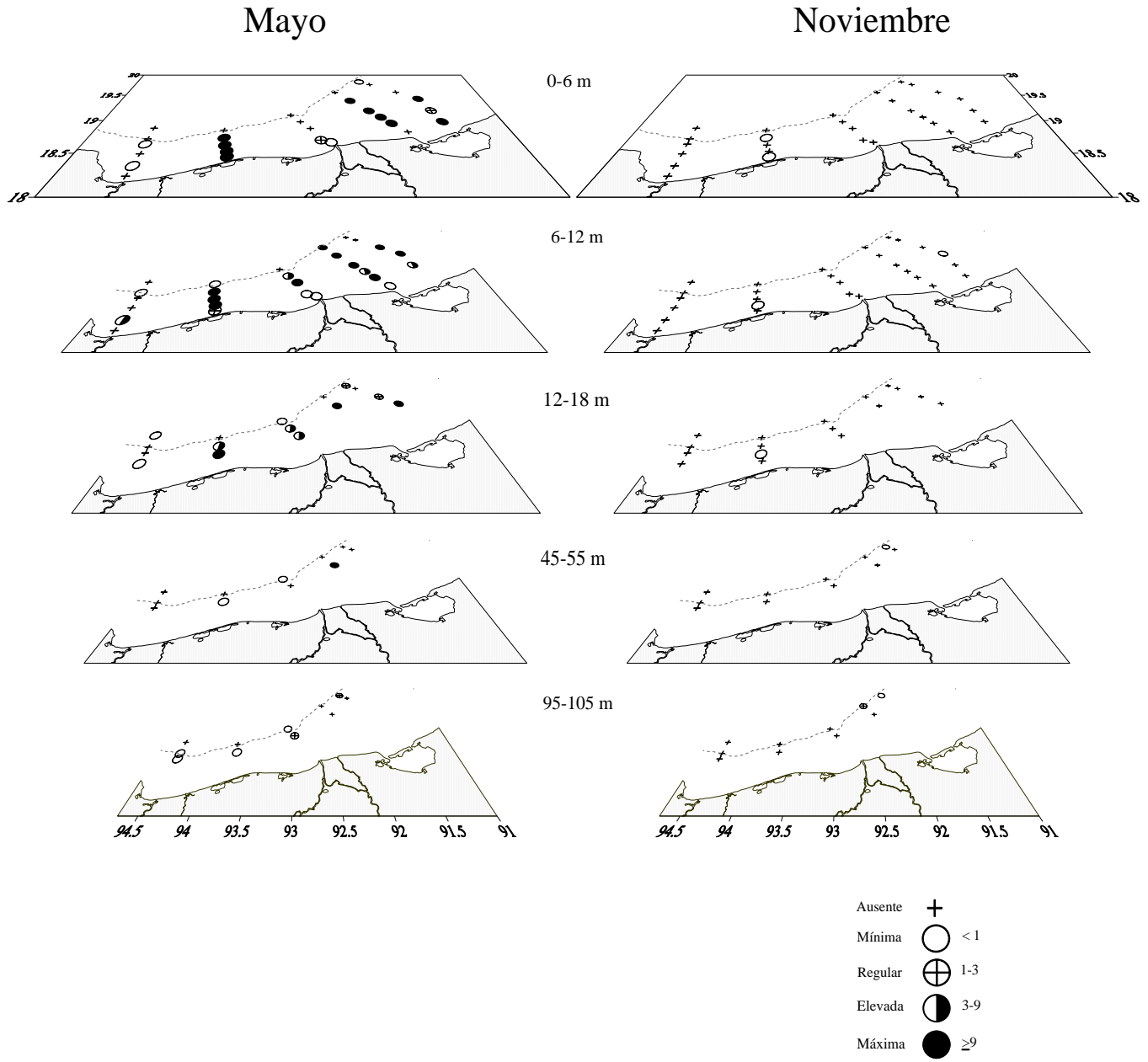


Figura 5. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta lesueuri* en el sur del Golfo de México.

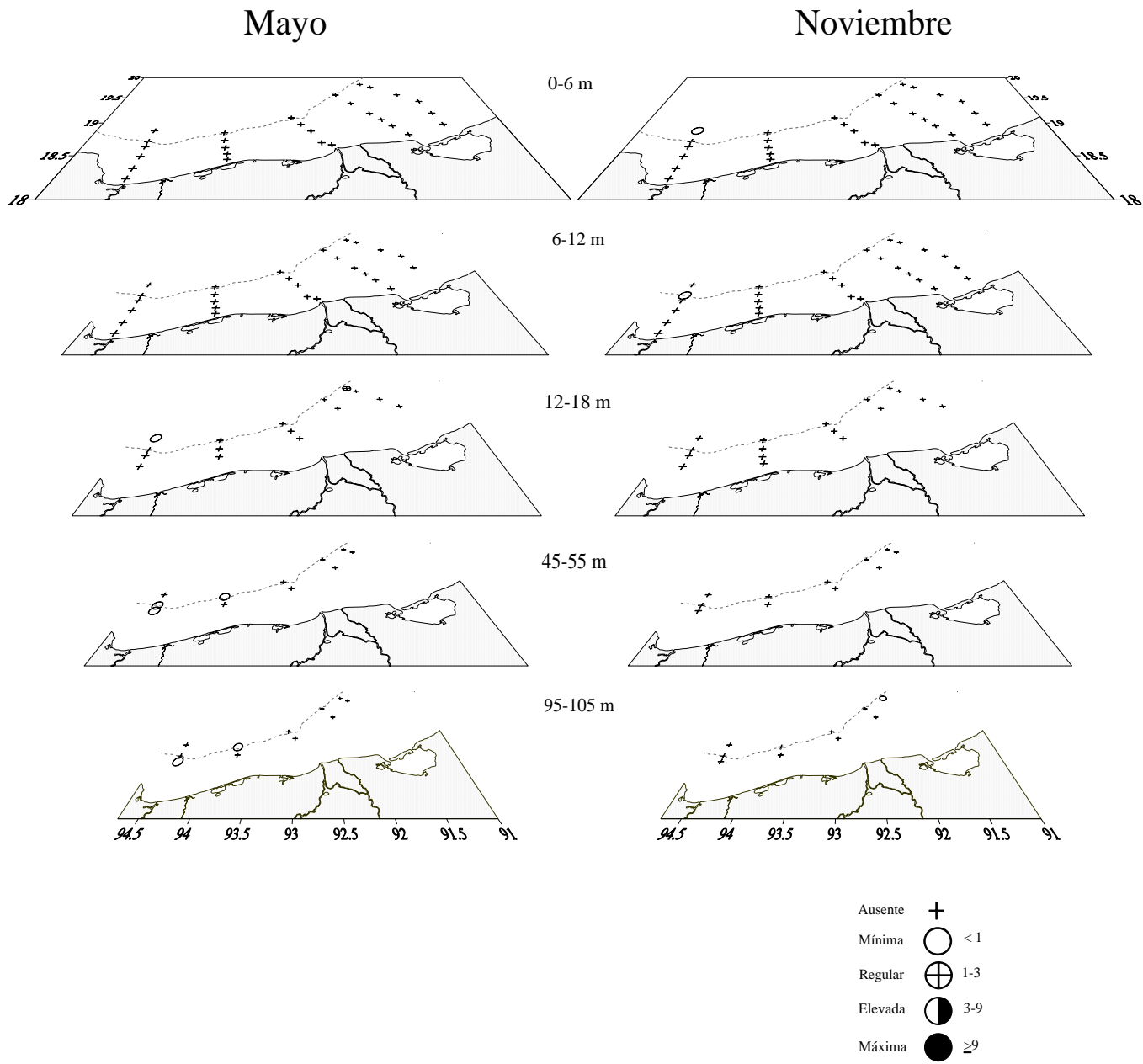


Figura 6. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta peroni* en el sur del Golfo de México.

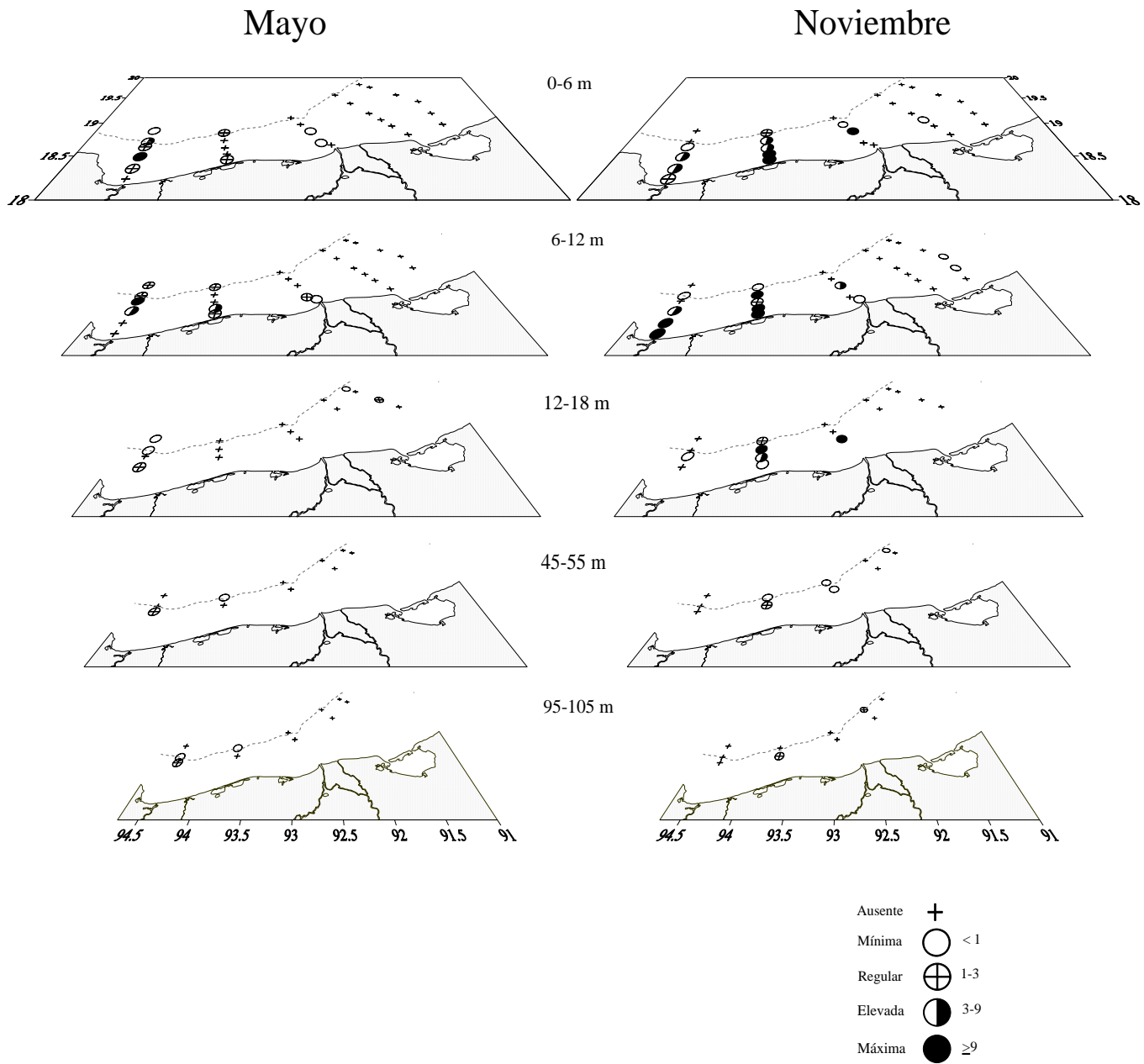


Figura 7. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta gaudichaudi* en el sur del Golfo de México.

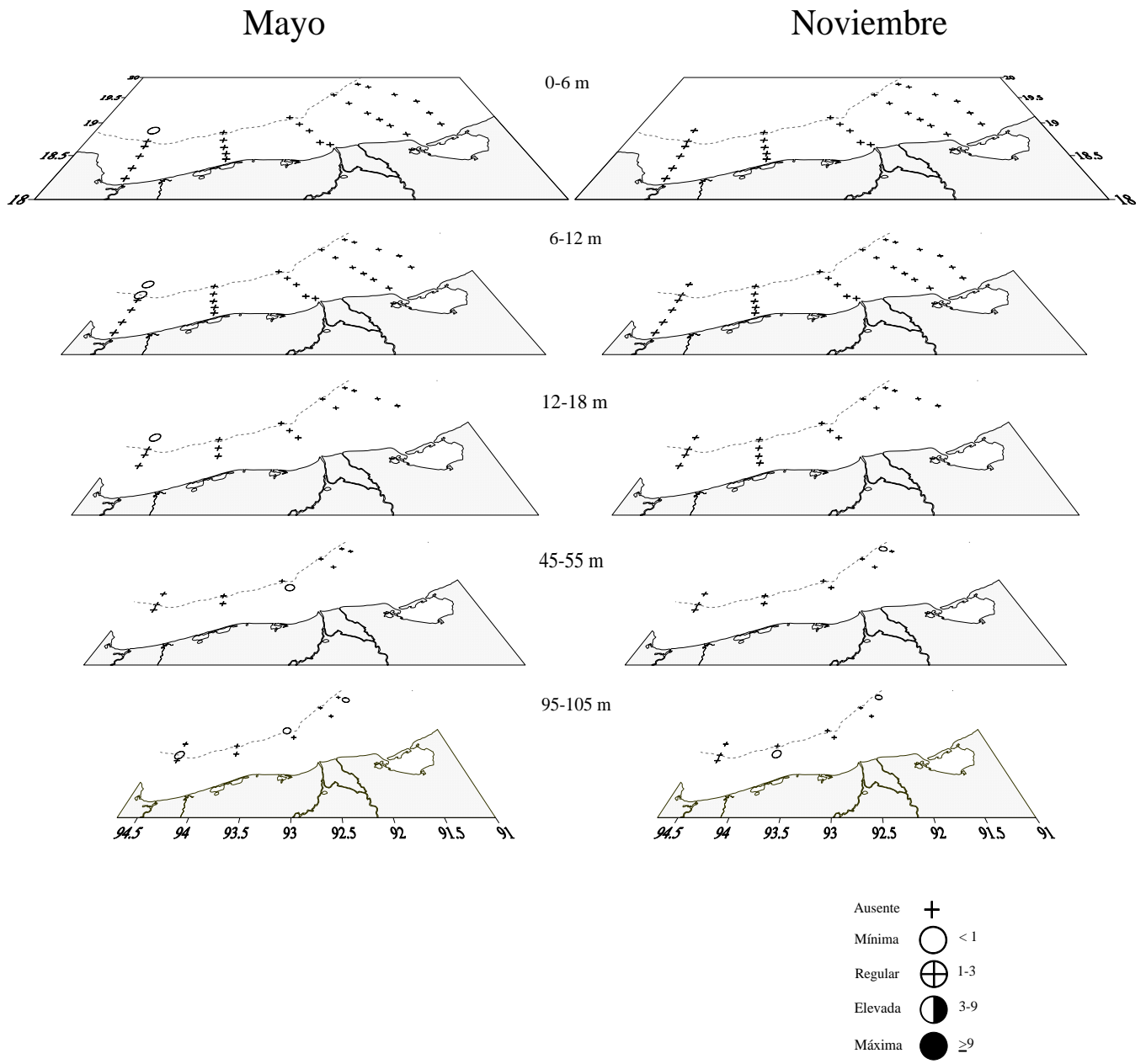


Figura 8. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta inclinata* en el sur del Golfo de México.

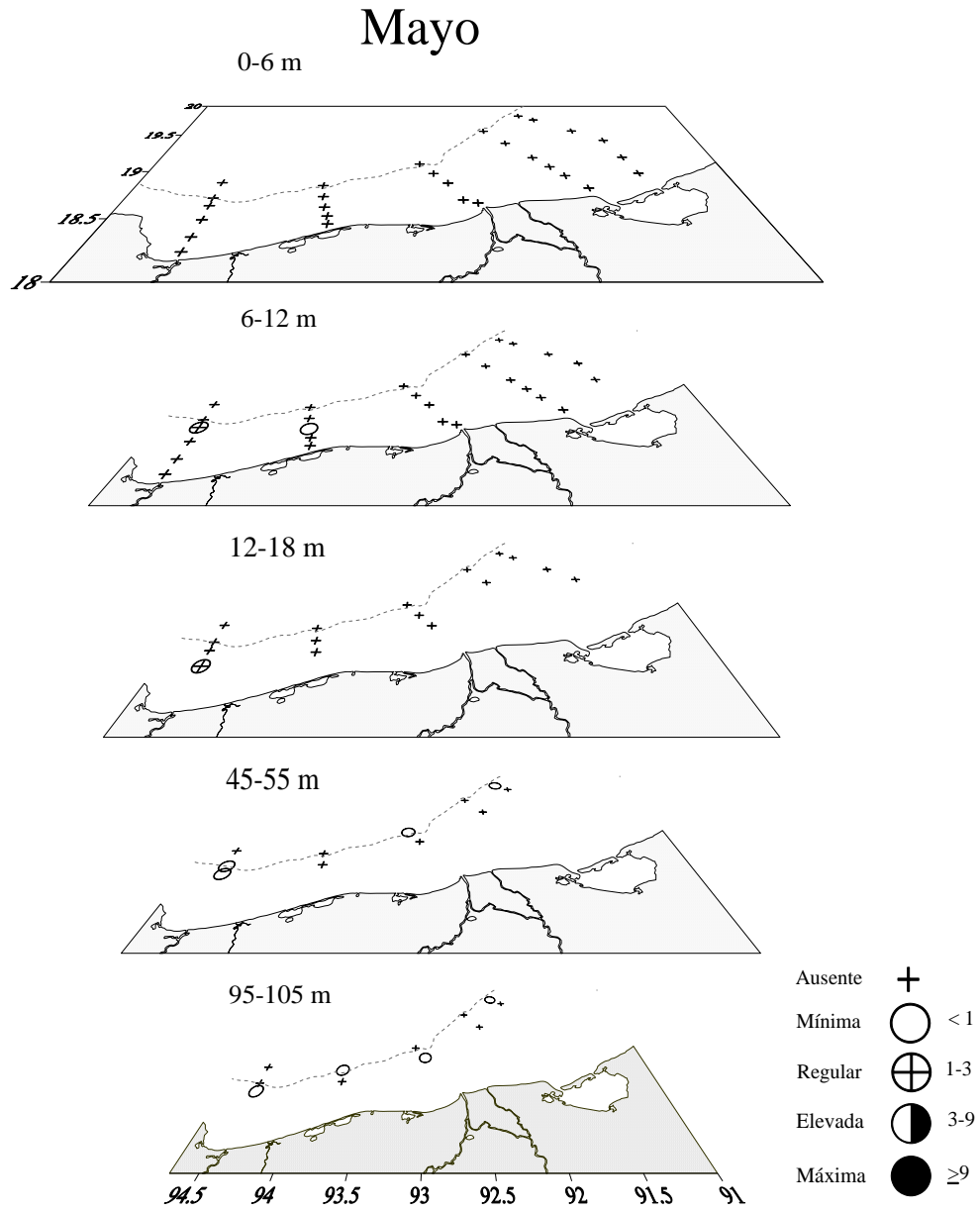


Figura 9. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta tokiokai* en el sur del Golfo de México.

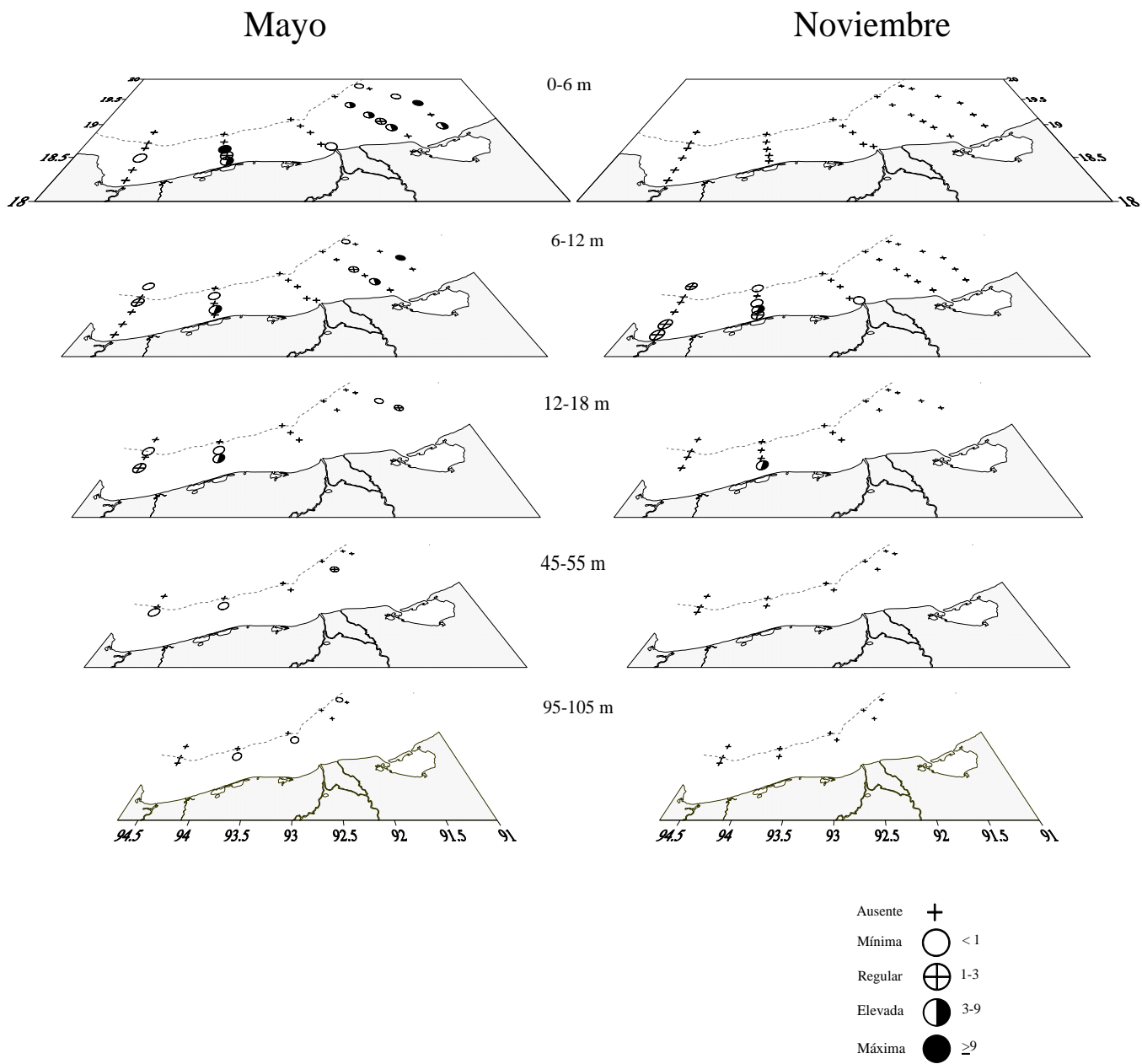


Figura 10. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Atlanta* spp en el sur del Golfo de México.

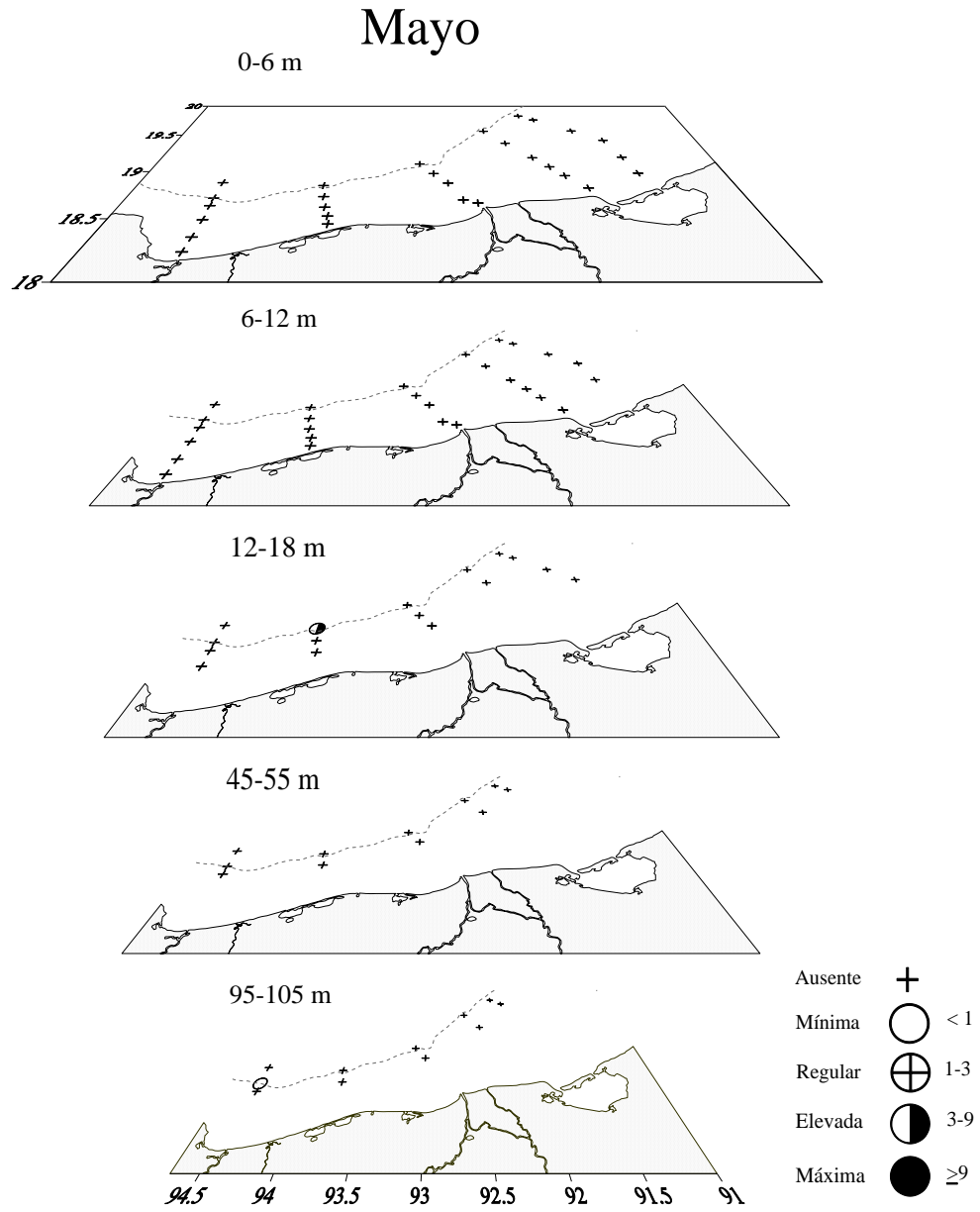


Figura 11. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Carinaria lamarcki* en el sur del Golfo de México.

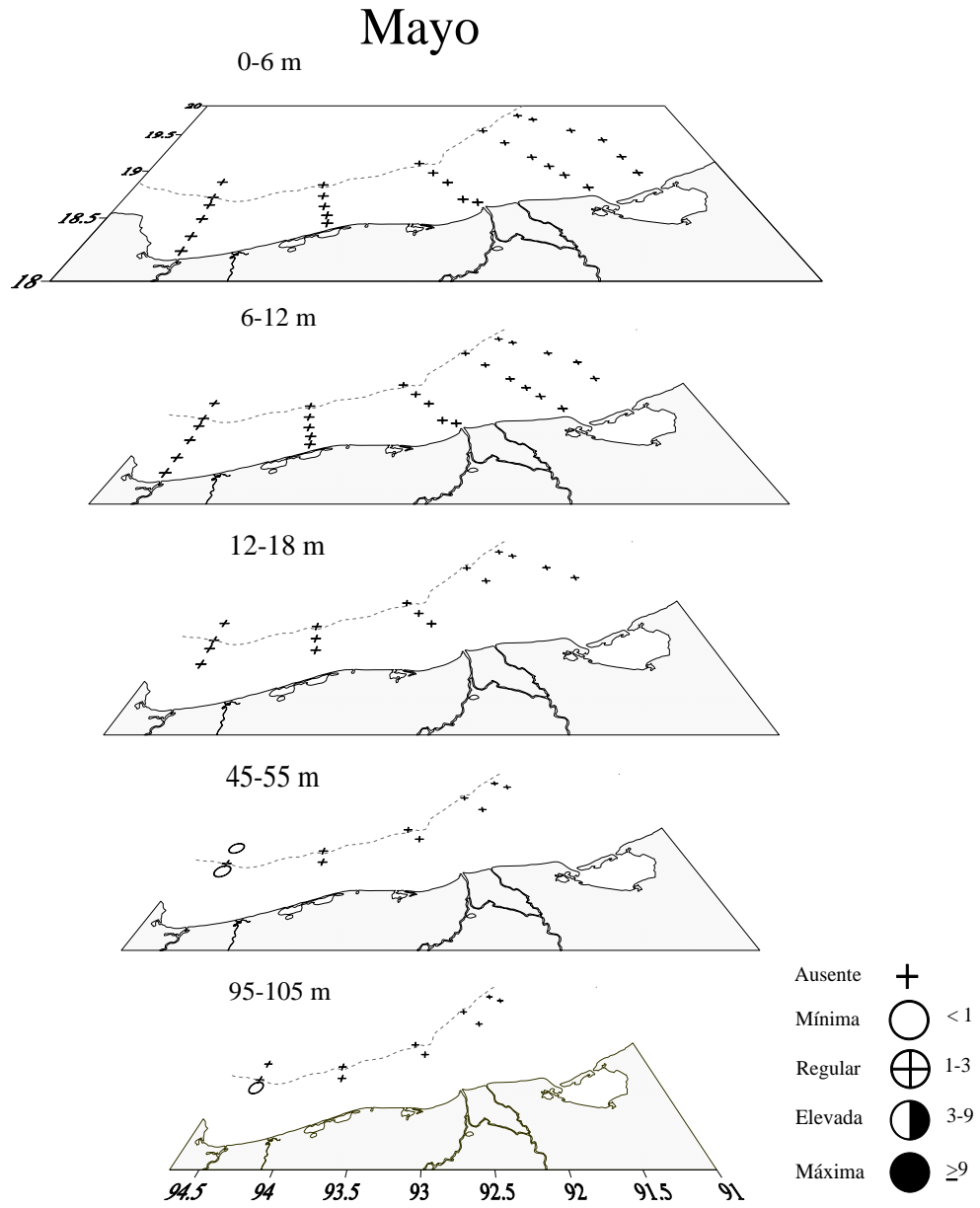


Figura 12. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Carinaria challengerii* en el sur del Golfo de México.

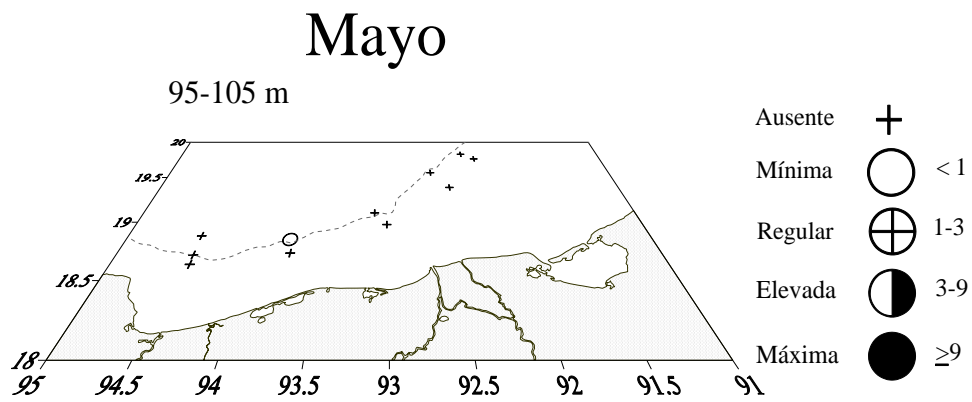


Figura 13. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del género *Carinaria* en el sur del Golfo de México.

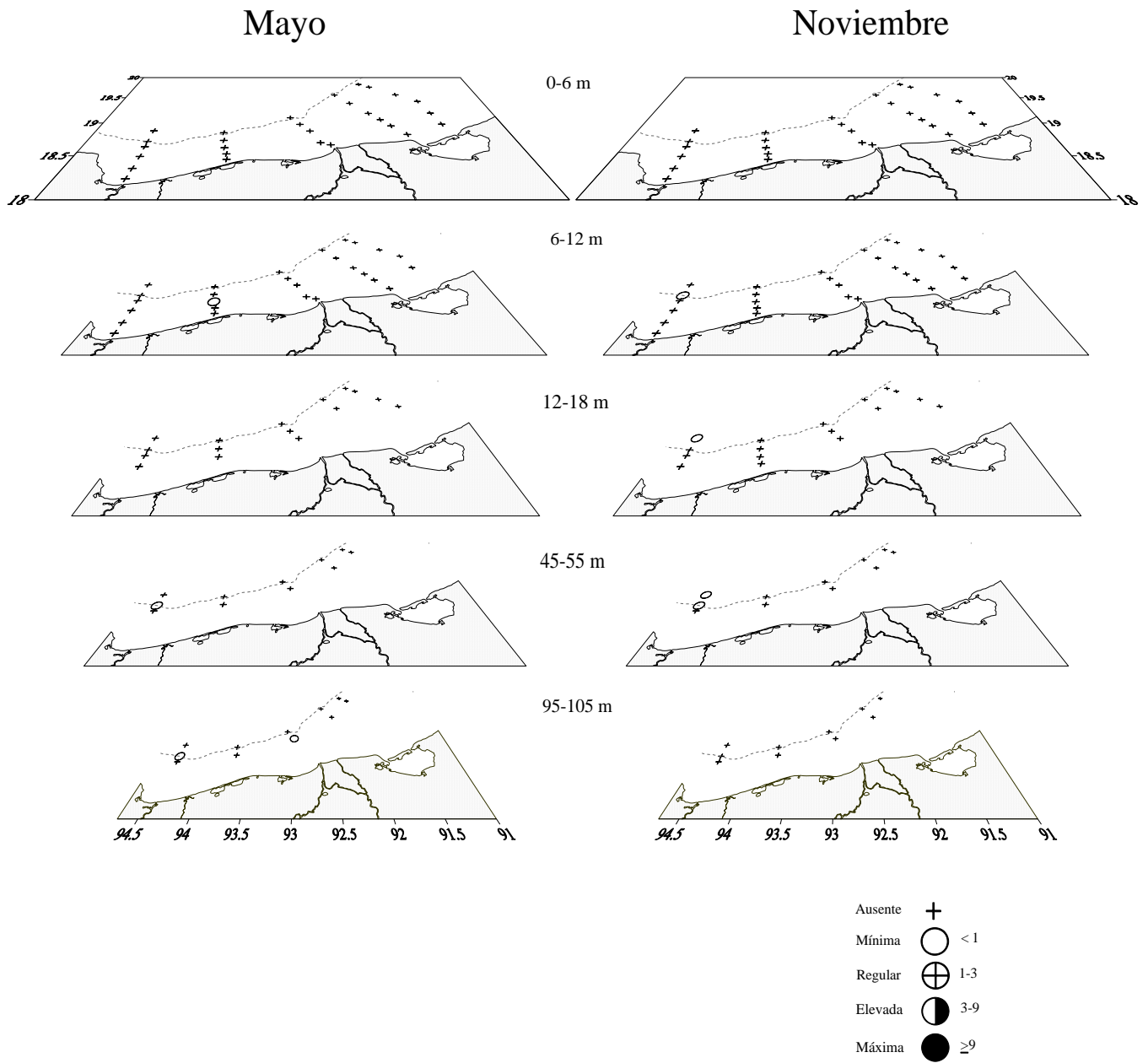


Figura 14. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cardiapoda placenta* en el sur del Golfo de México.

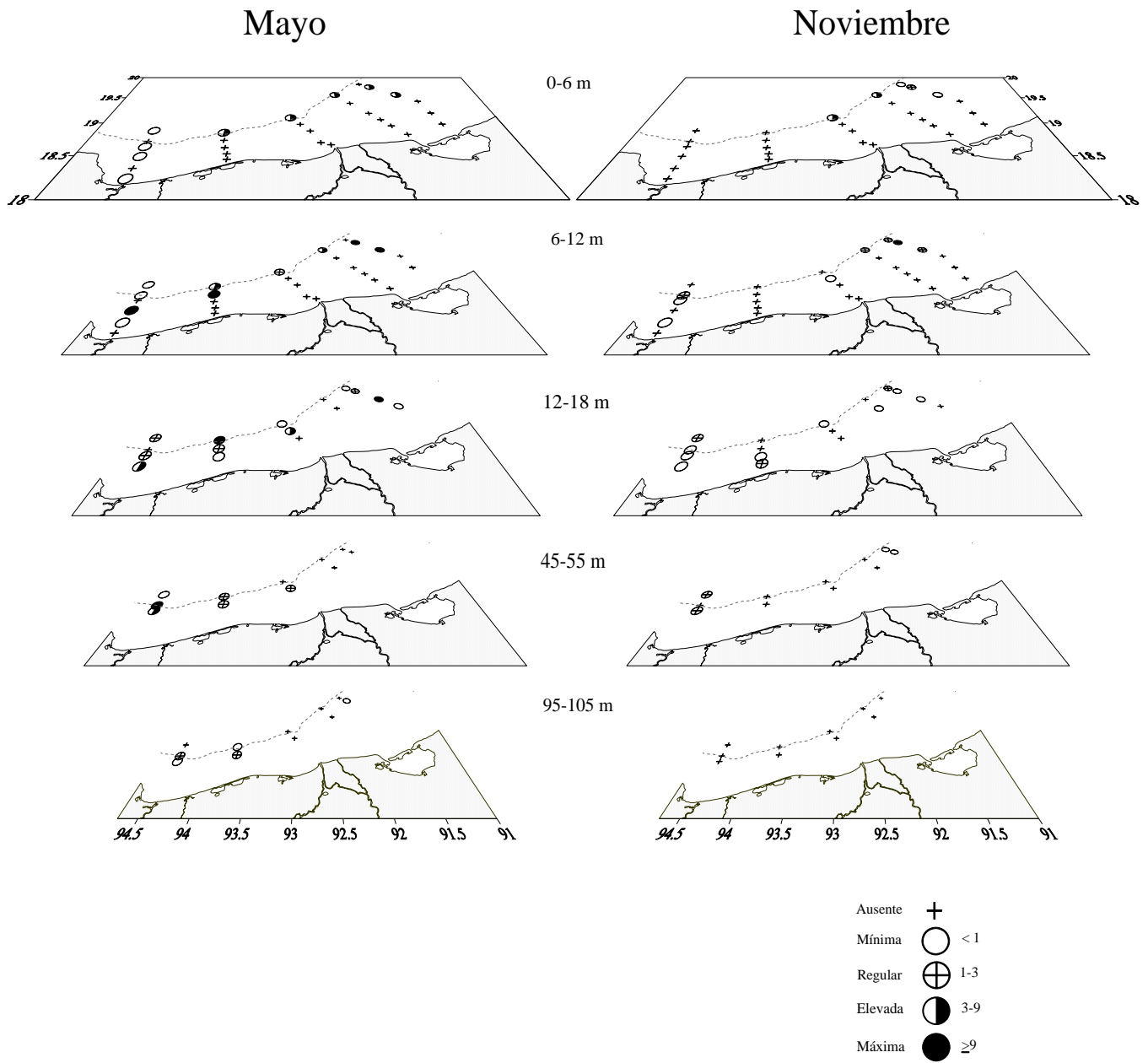


Figura 15. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Firoloida desmaresti* en el sur del Golfo de México.

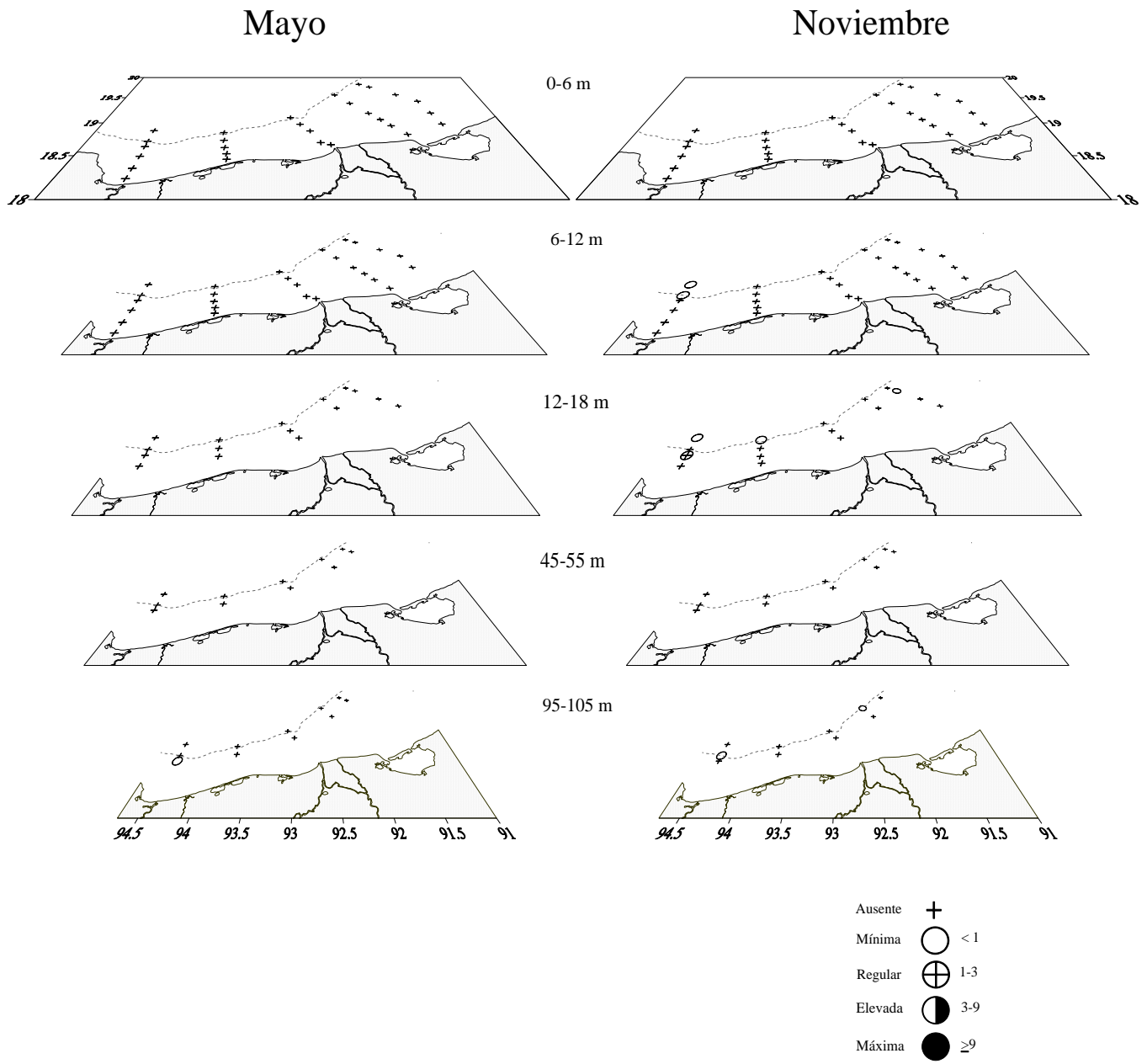


Figura 16. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pterotrachea coronata* en el sur del Golfo de México.

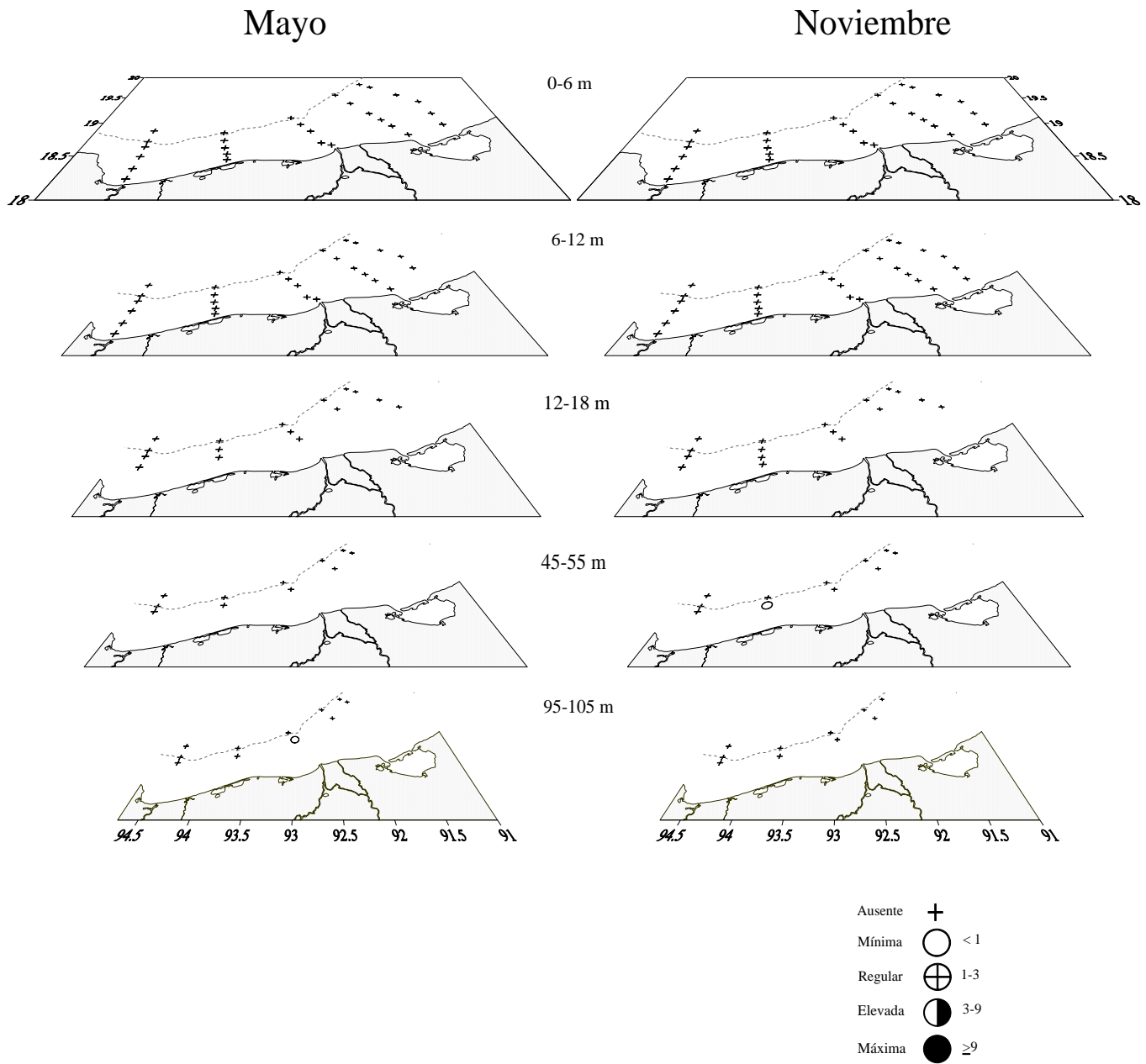


Figura 17. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pterotrachea hippocampus* en el sur del Golfo de México.

Noviembre

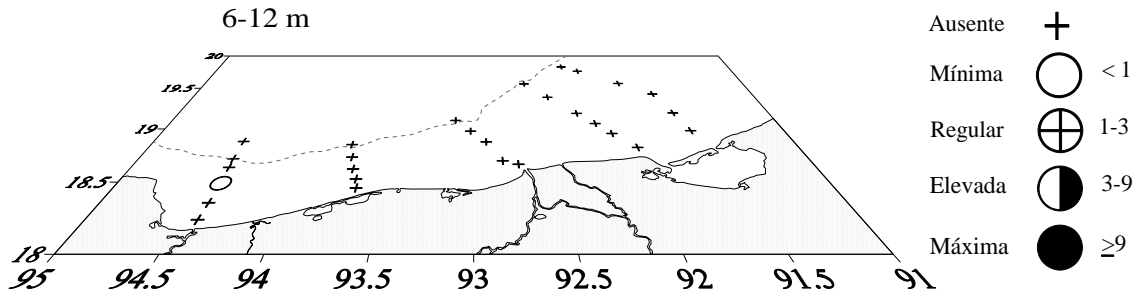


Figura 18. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pterotrachea* spp en el sur del Golfo de México.

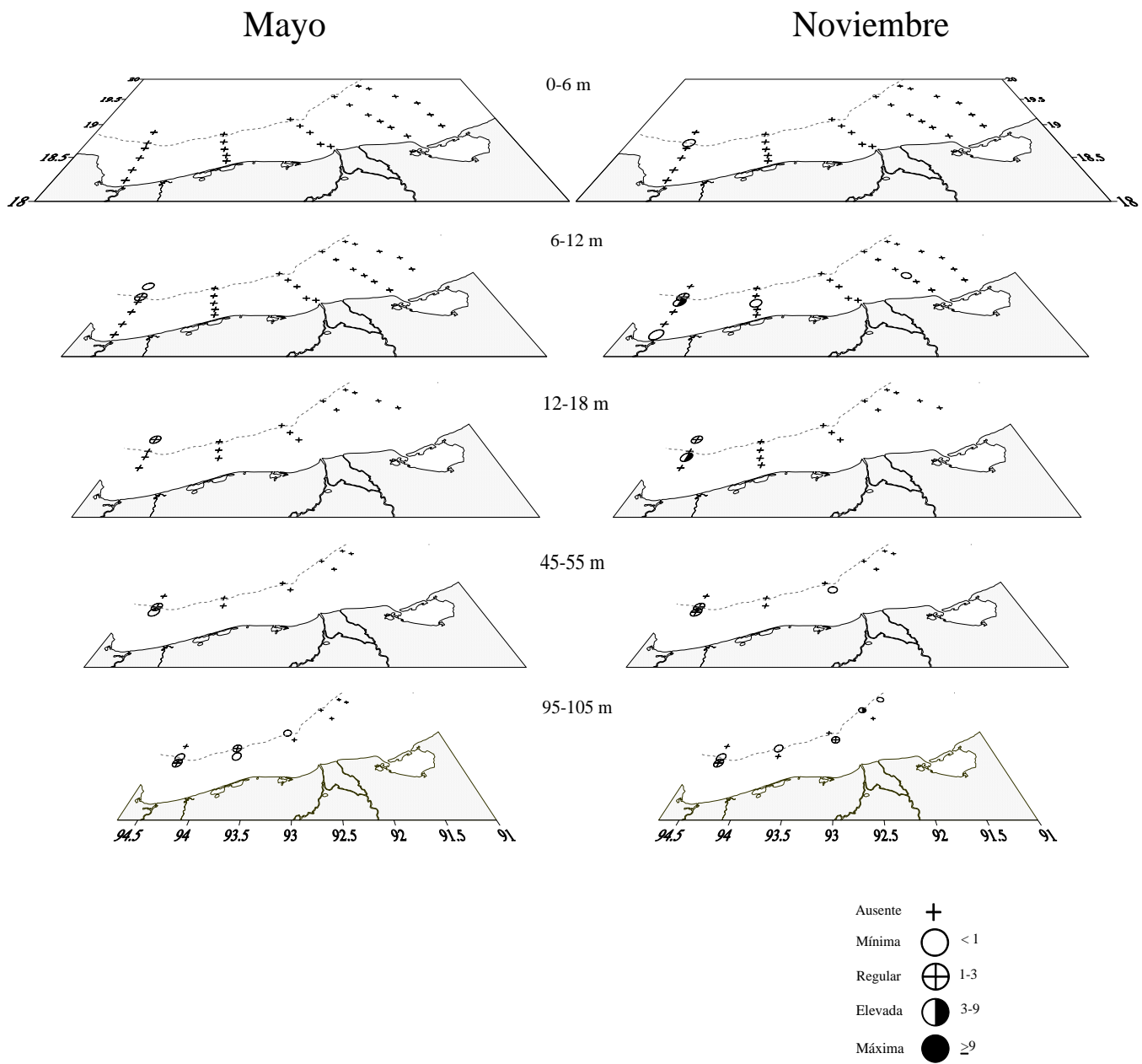


Figura 19. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Limacina bulimoides* en el sur del Golfo de México.

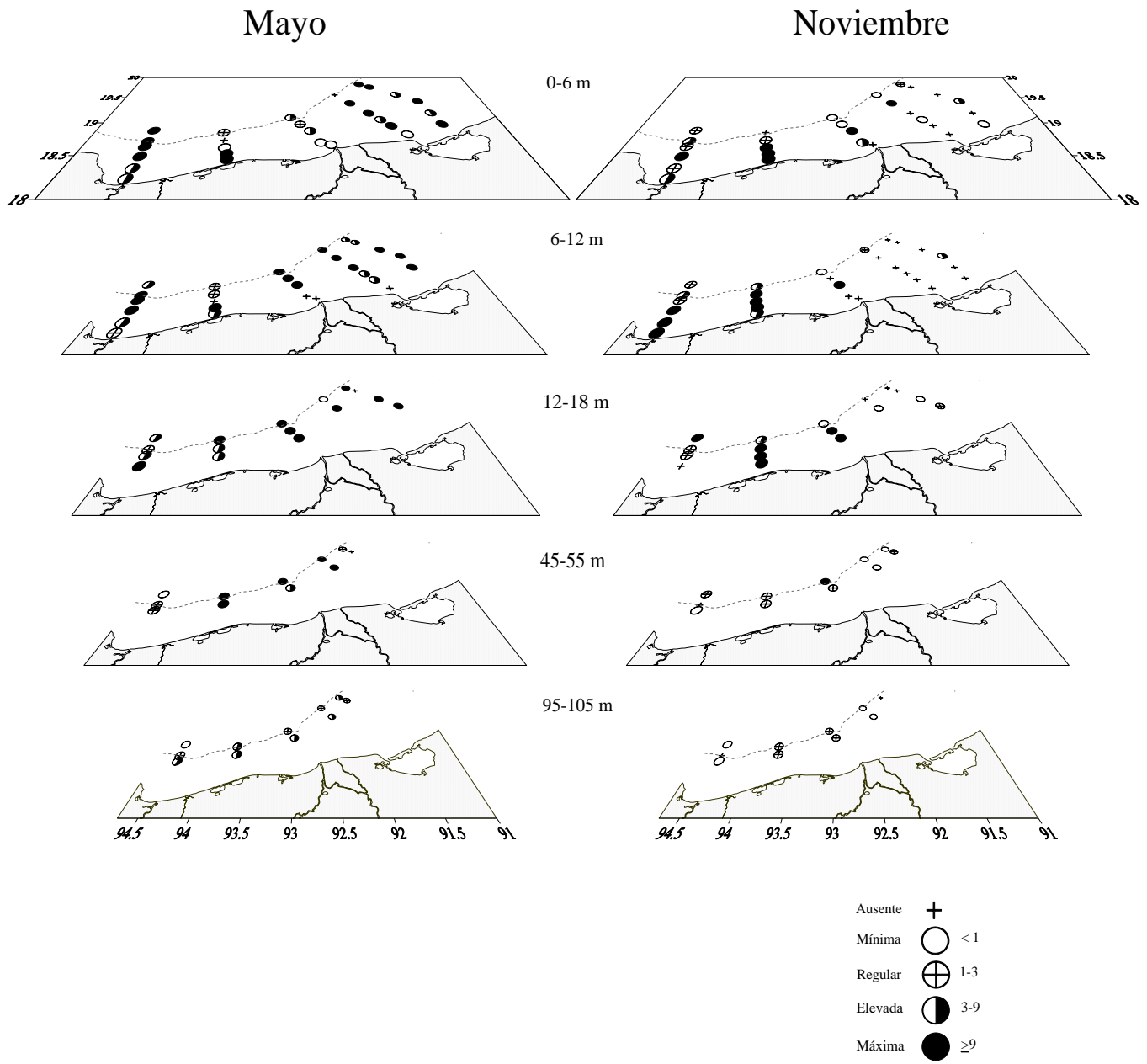


Figura 20. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Limacina trochiformis* en el sur del Golfo de México.

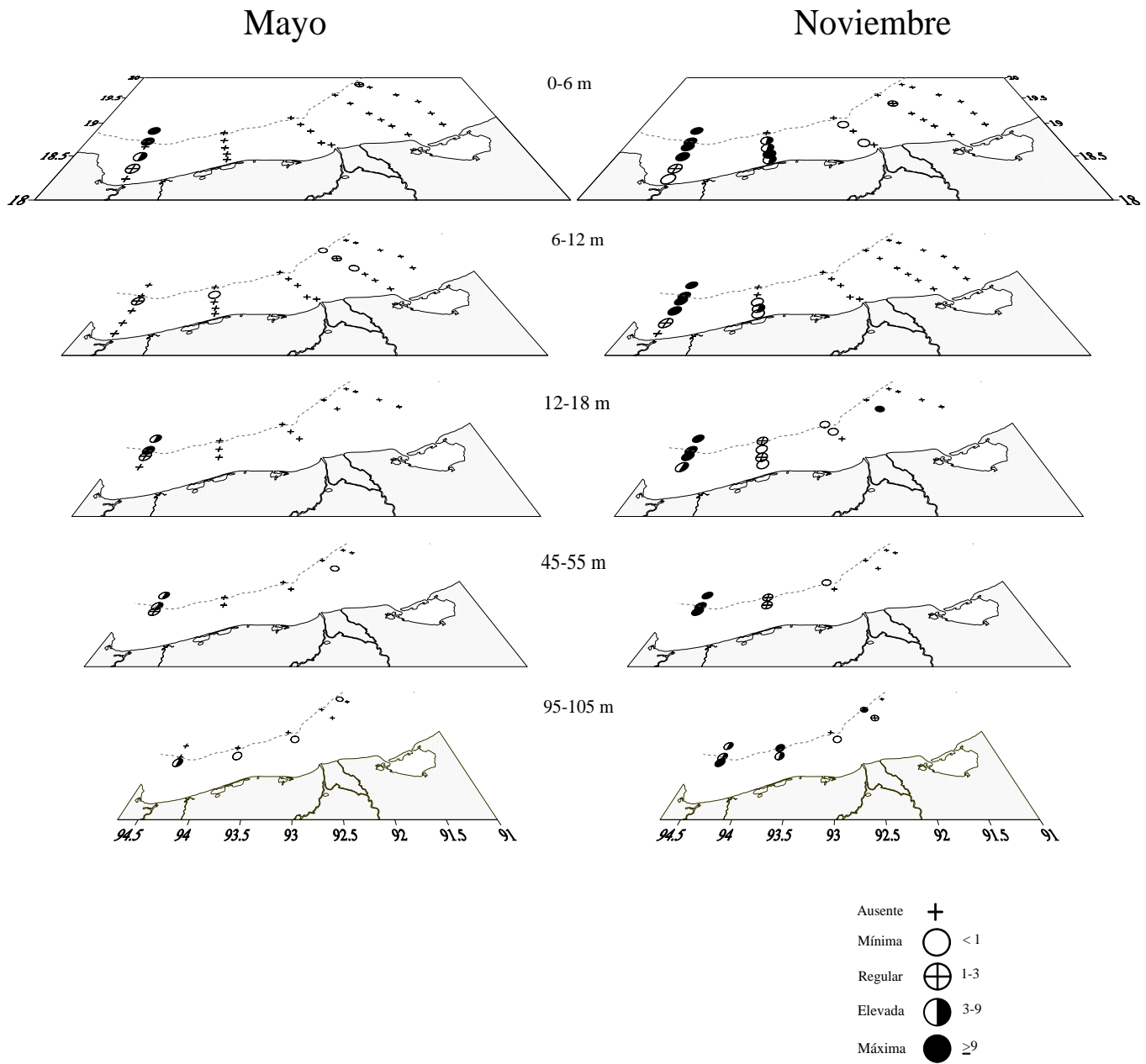


Figura 21. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Limacina inflata* en el sur del Golfo de México.

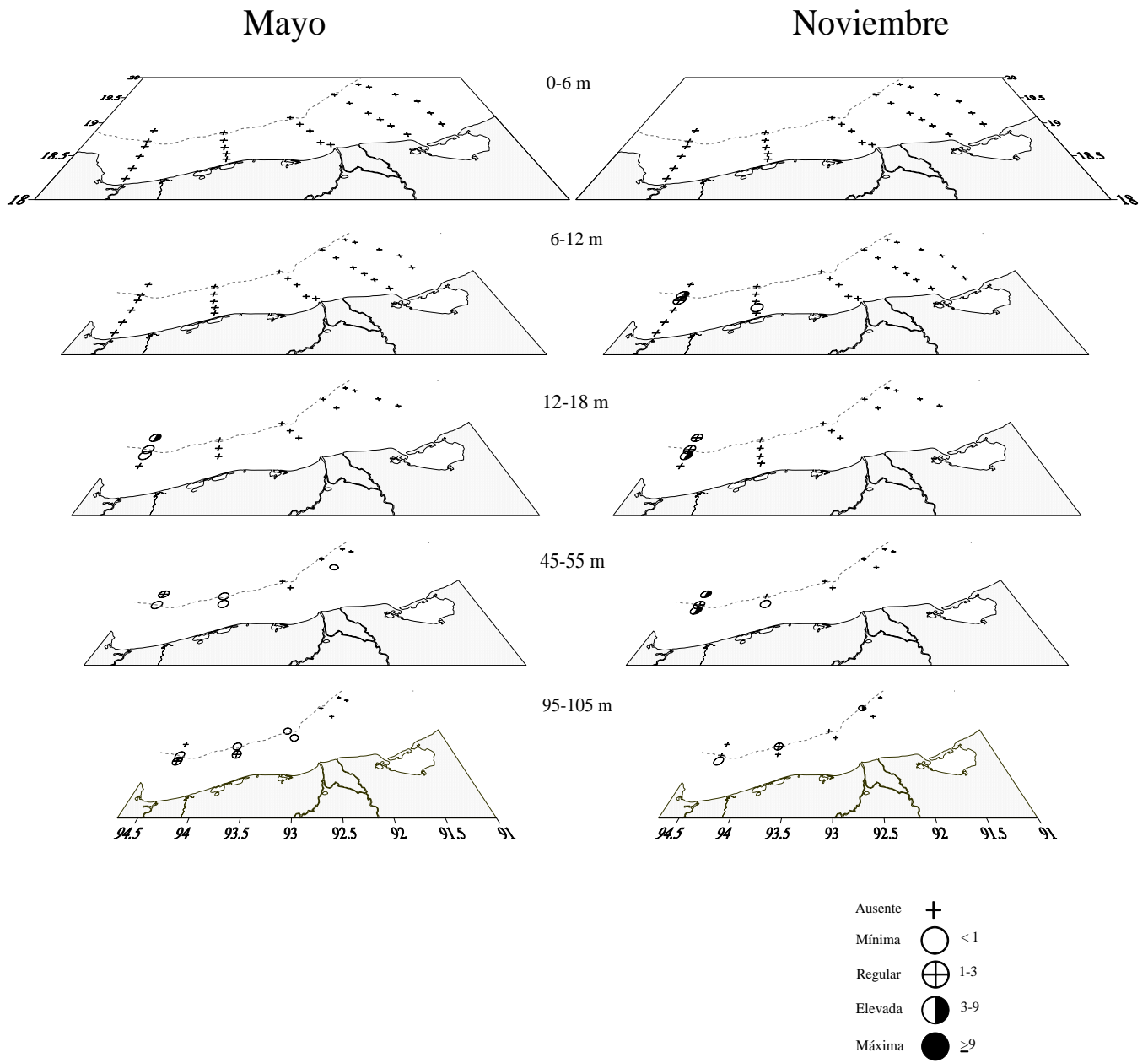


Figura 22. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Limacina lesueuri* en el sur del Golfo de México.

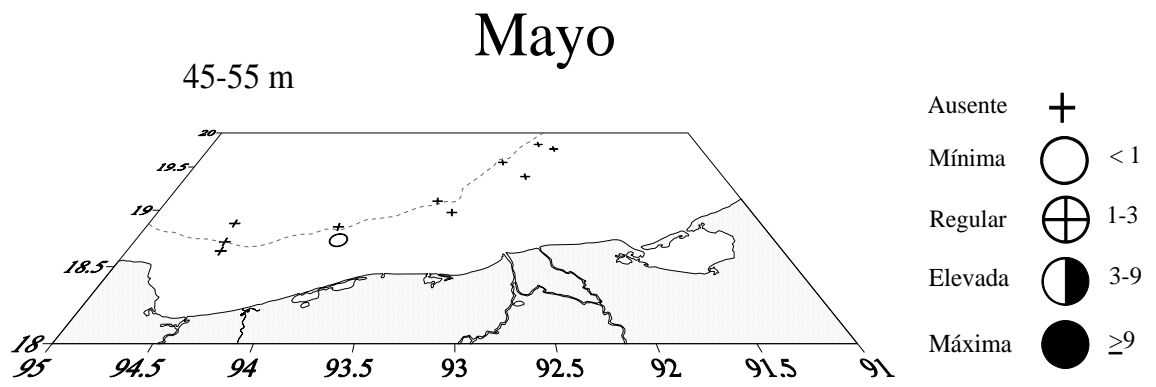


Figura 23. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia gibbosa* forma *flava* en el sur del Golfo de México.

Noviembre

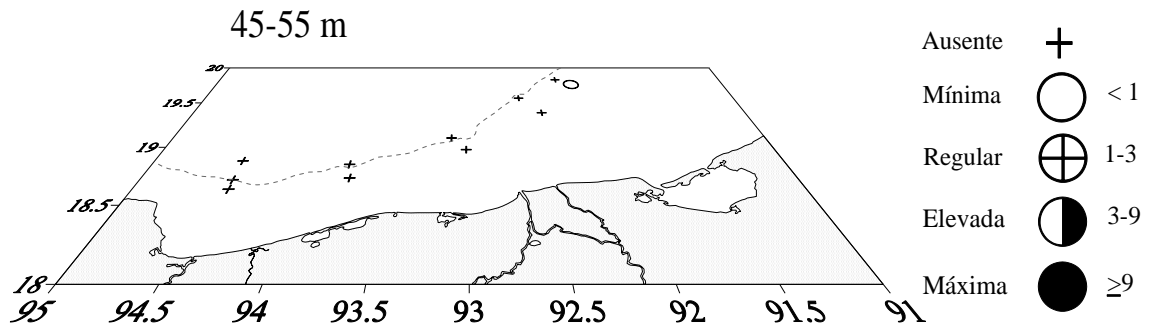


Figura 24. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia gibbosa* forma *gibbosa* en el sur del Golfo de México.

Noviembre

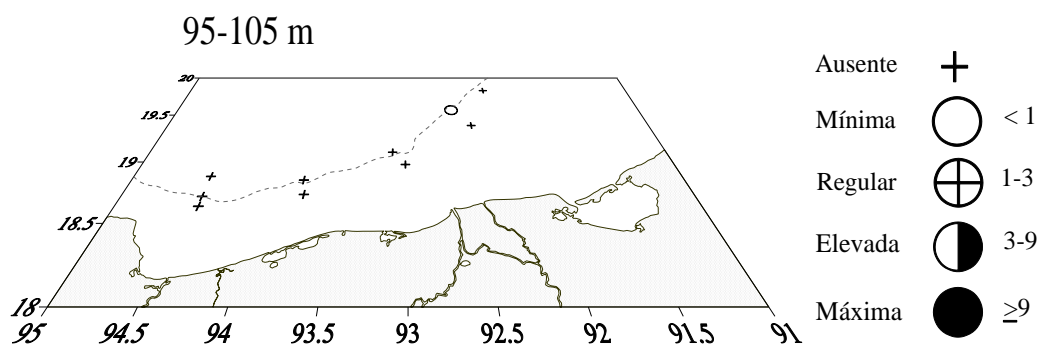


Figura 25. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia inflexa* forma *imitans* en el sur del Golfo de México.

Mayo

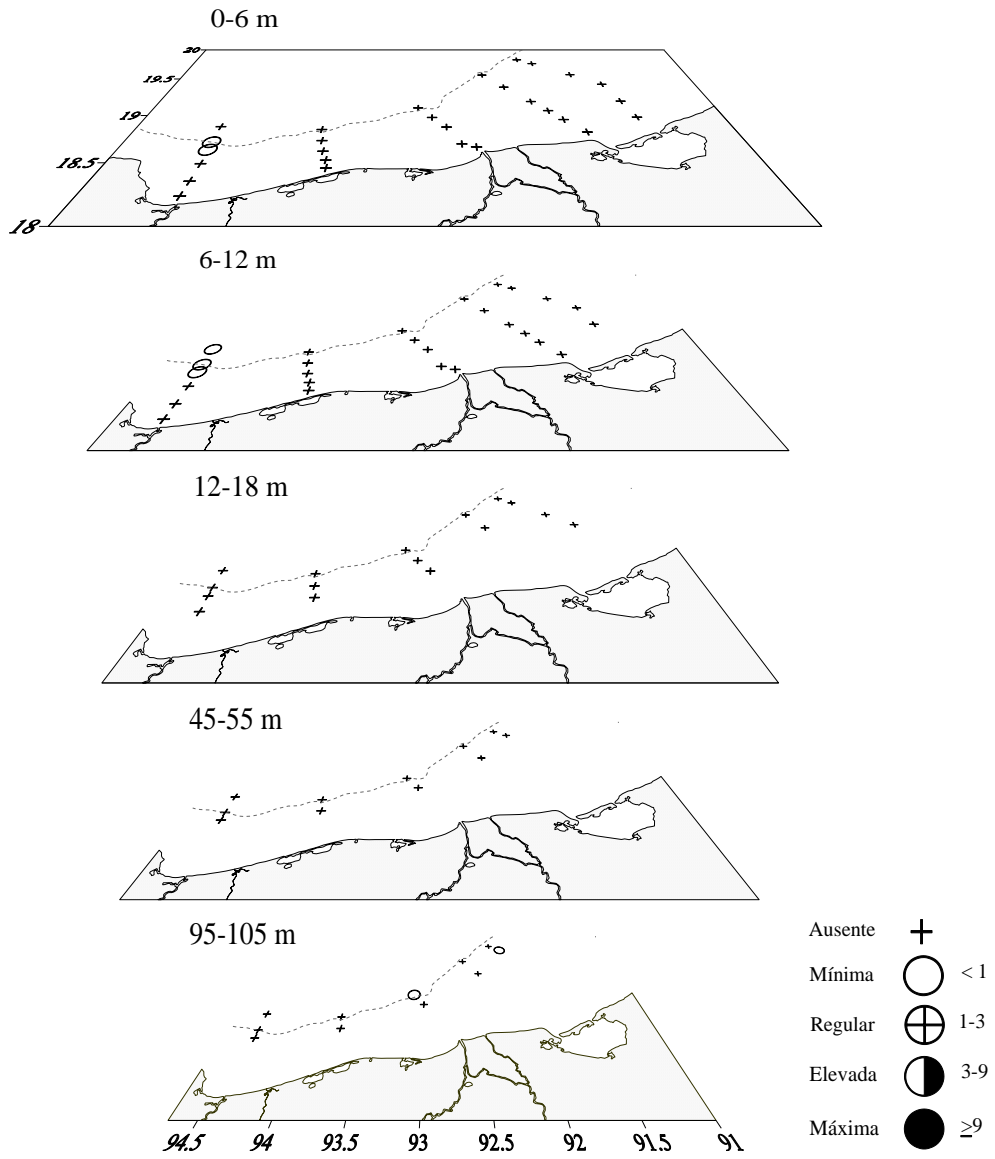


Figura 26. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia inflexa* forma *inflexa* en el sur del Golfo de México.

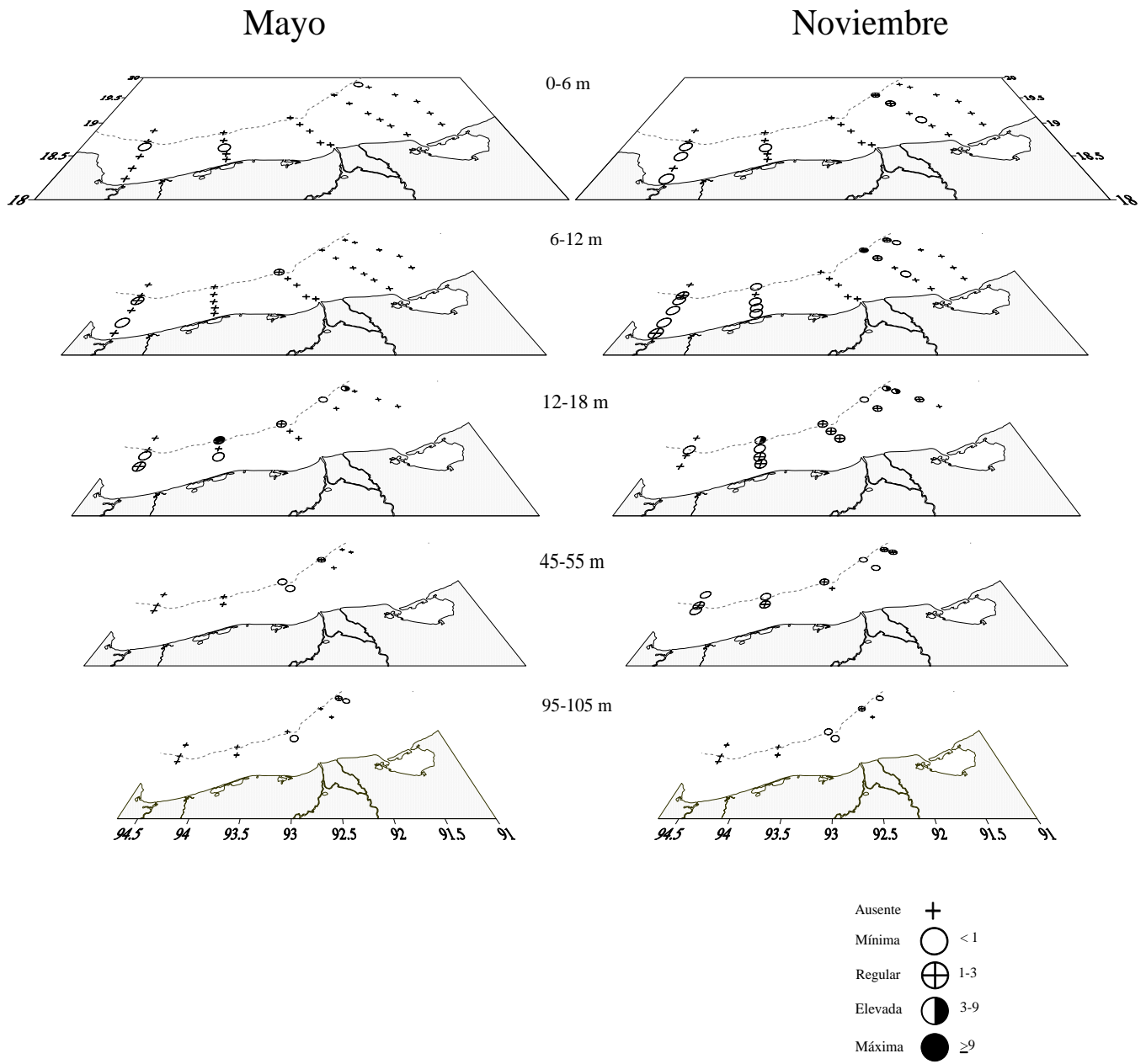


Figura 27. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia uncinata* forma *uncinata* en el sur del Golfo de México.

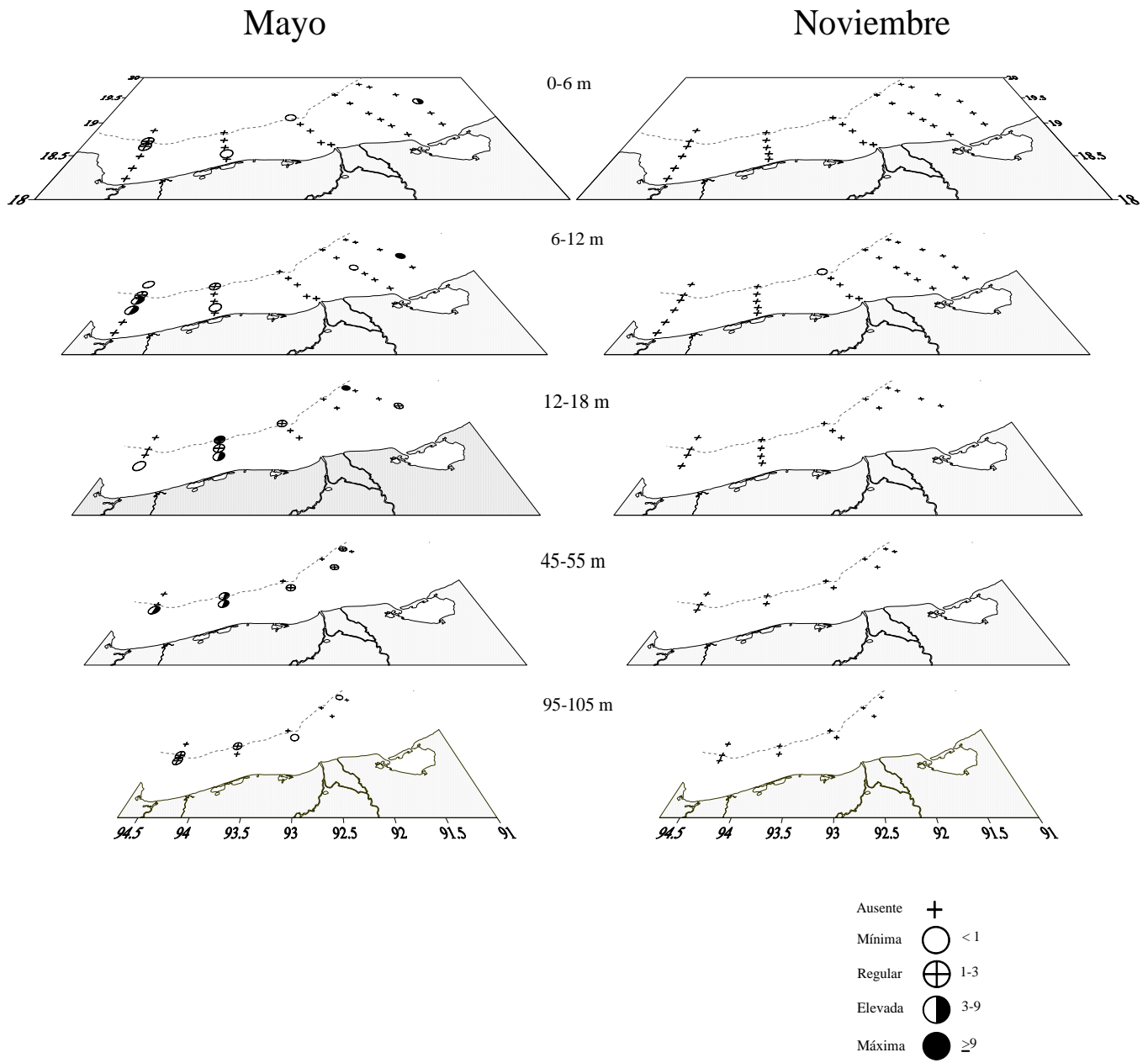


Figura 28. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cavolinia* spp en el sur del Golfo de México.

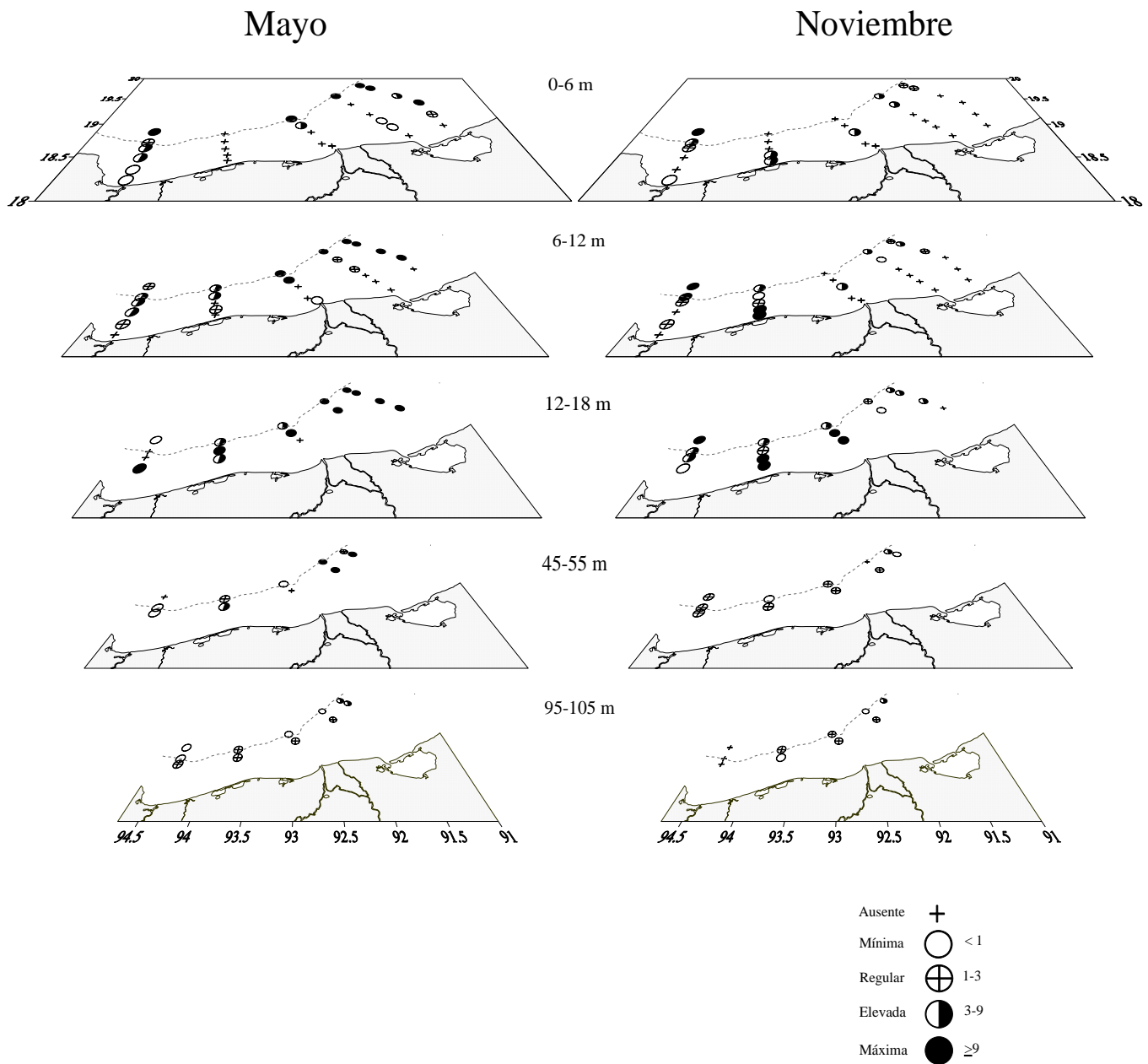


Figura 29. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del género *Cavolinia* en el sur del Golfo de México.

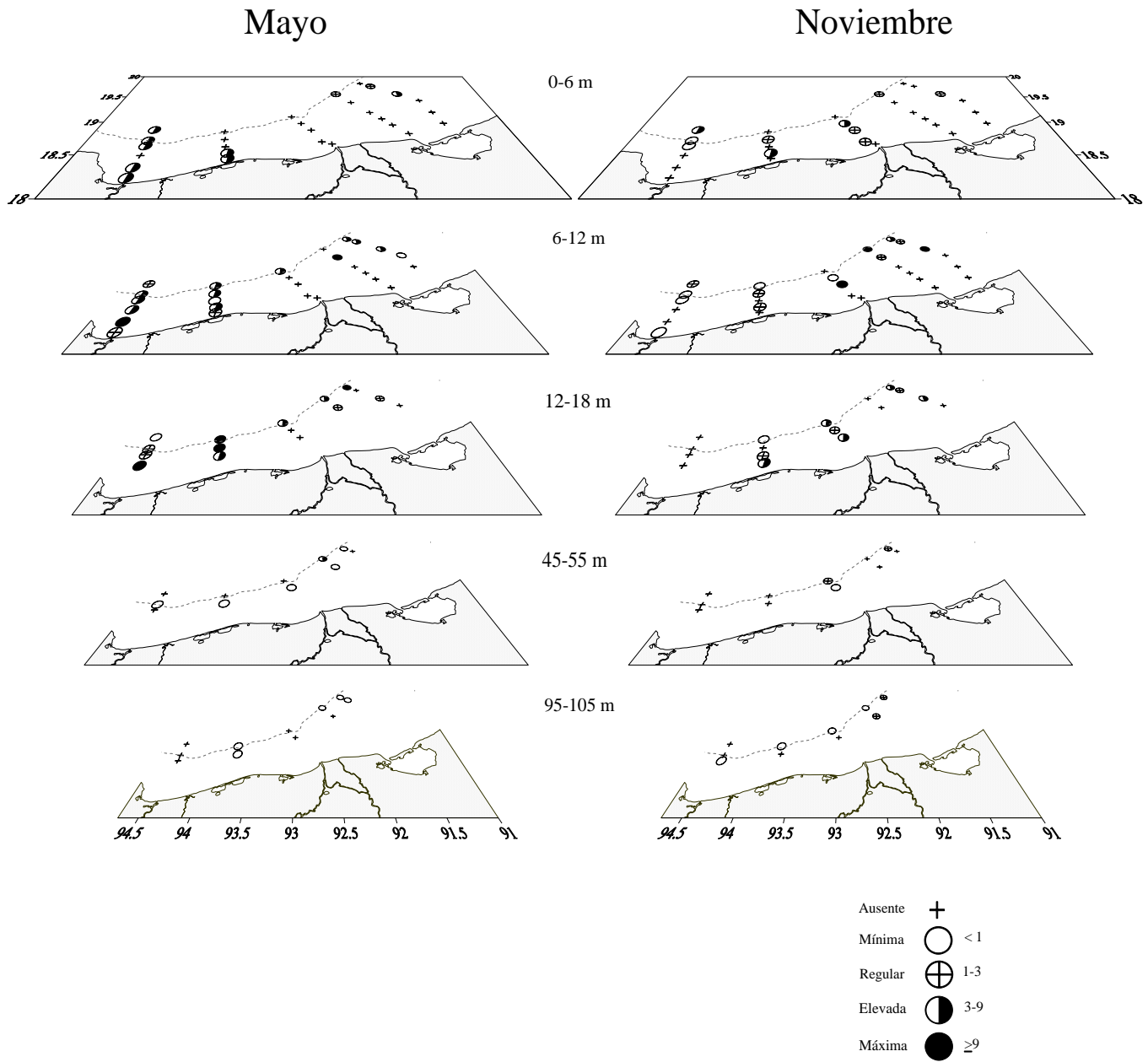


Figura 30. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Diacavolinia longirostris* en el sur del Golfo de México.

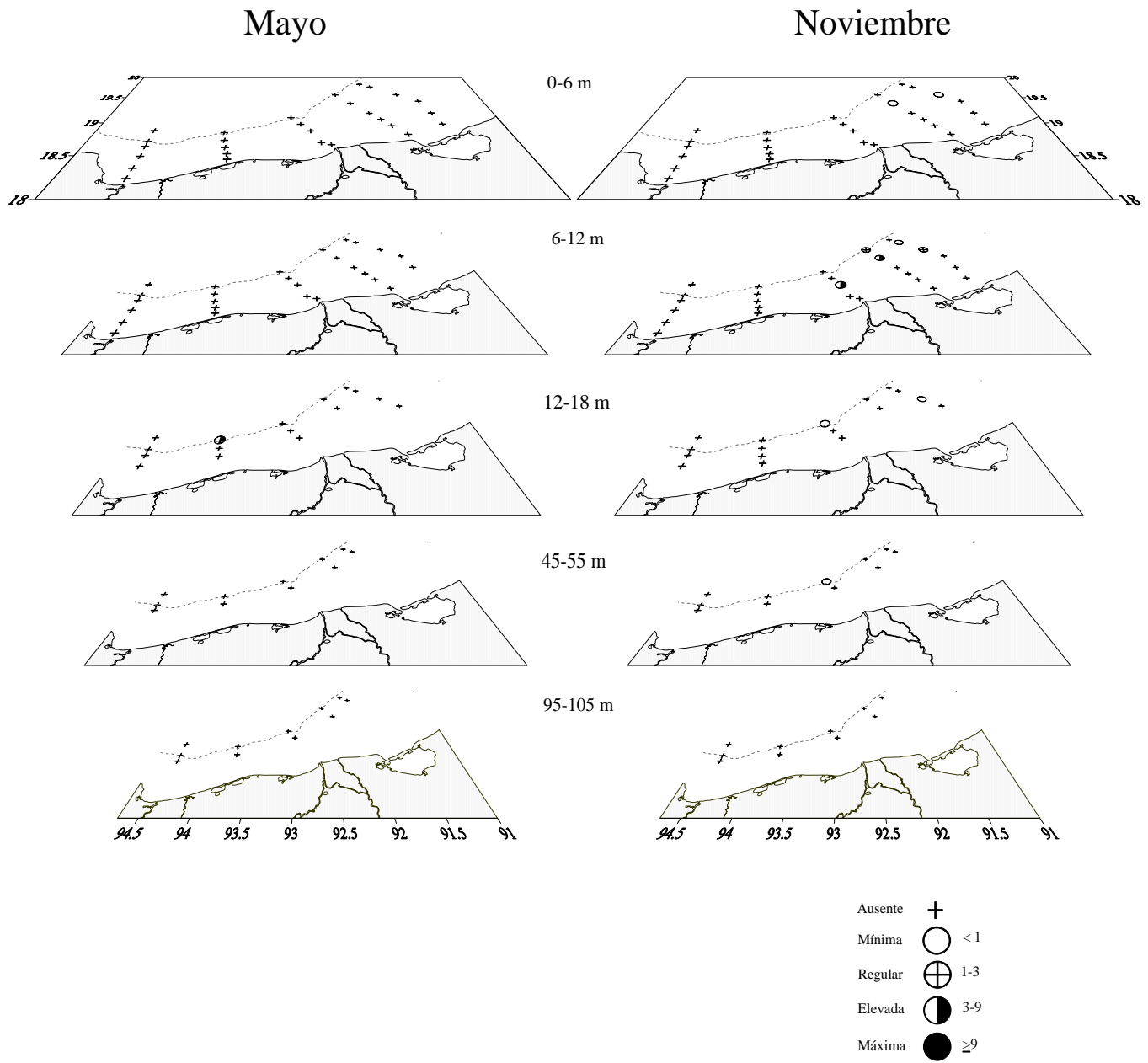


Figura 31. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Diacavolinia* sp en el sur del Golfo de México.

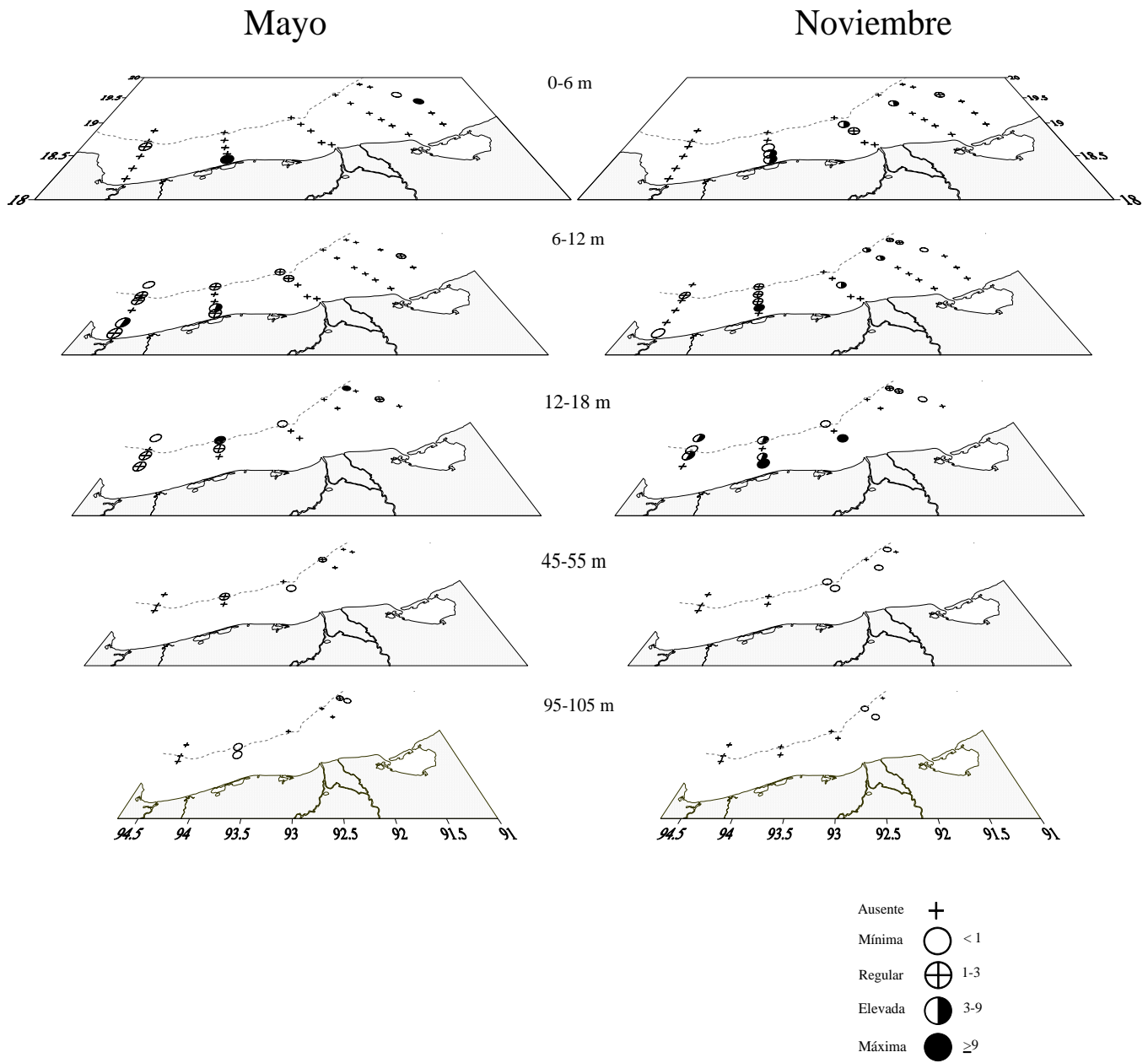


Figura 32. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del género *Diacavolinia* en el sur del Golfo de México.

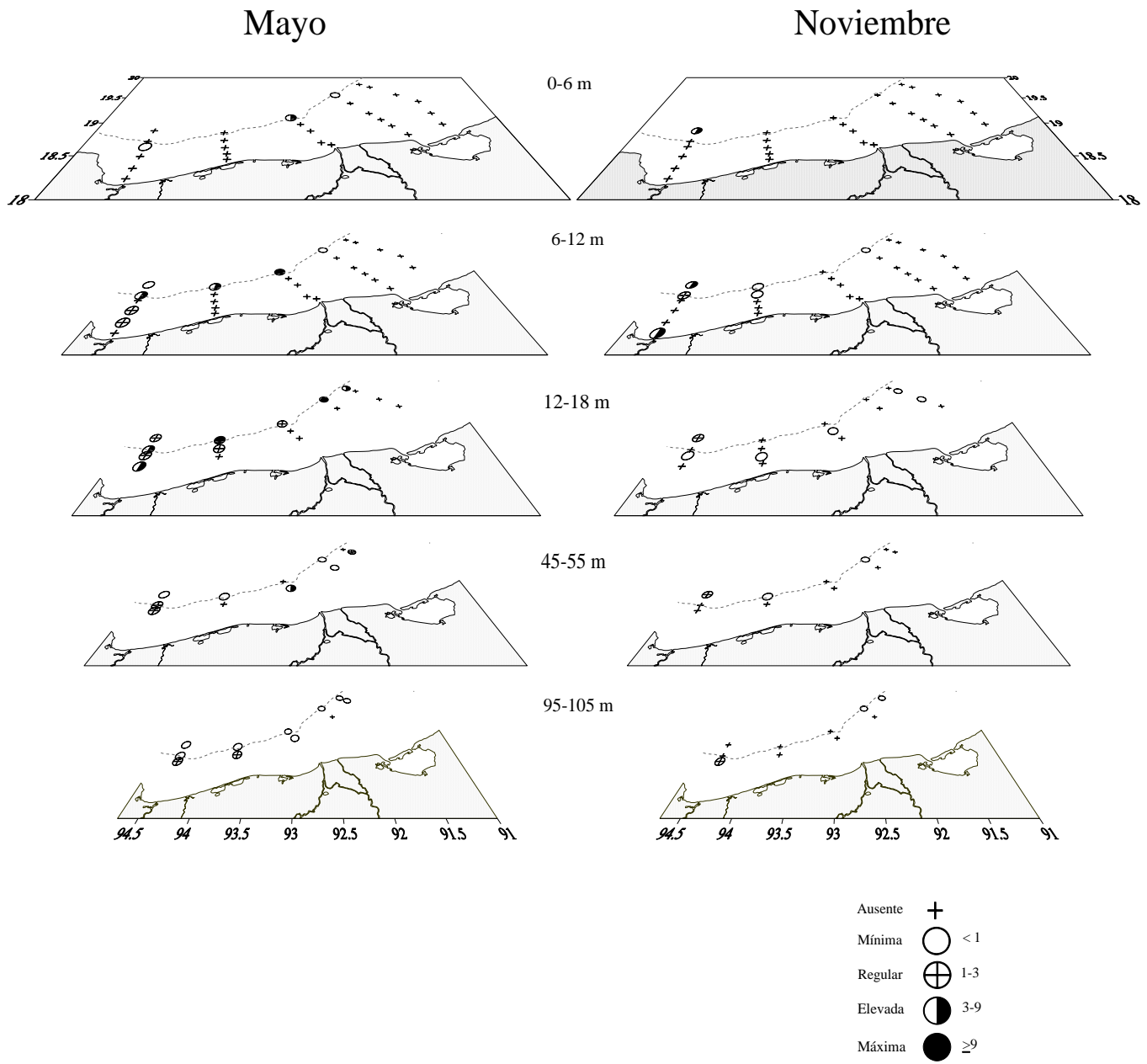


Figura 33. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Diacria danae* en el sur del Golfo de México.

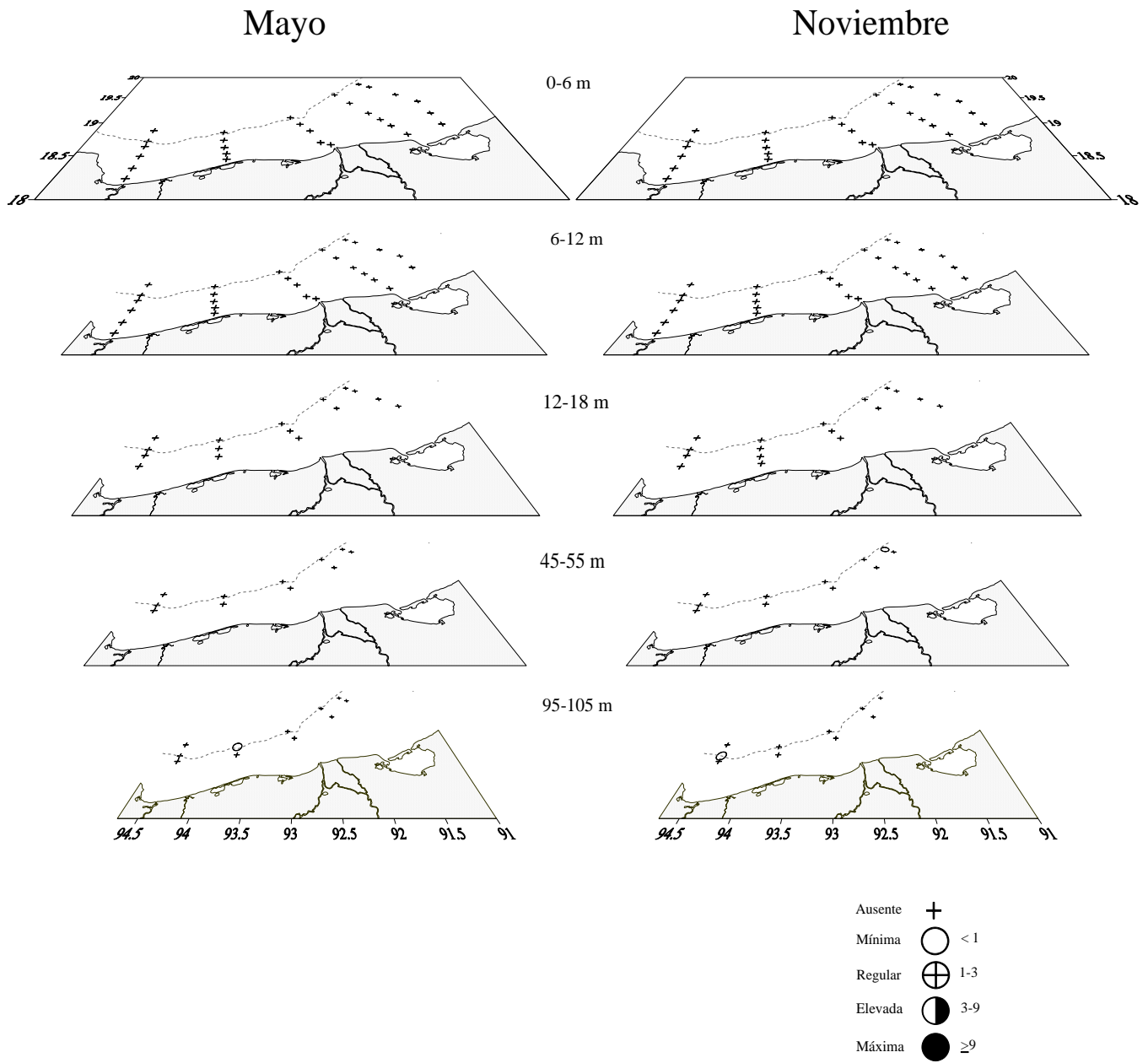


Figura 34. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Diacria major* en el sur del Golfo de México.

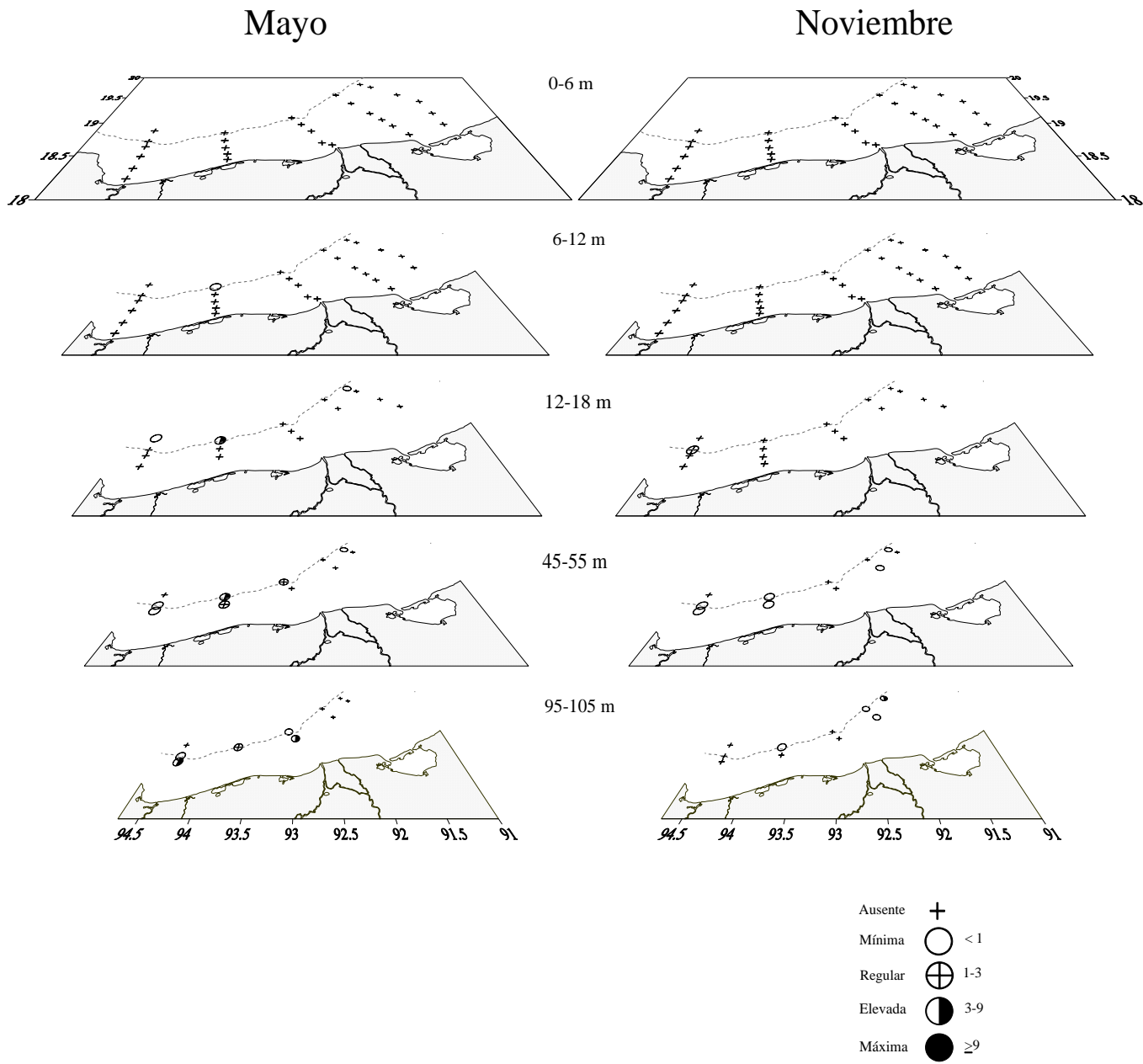


Figura 35. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del género *Diacria* en el sur del Golfo de México.

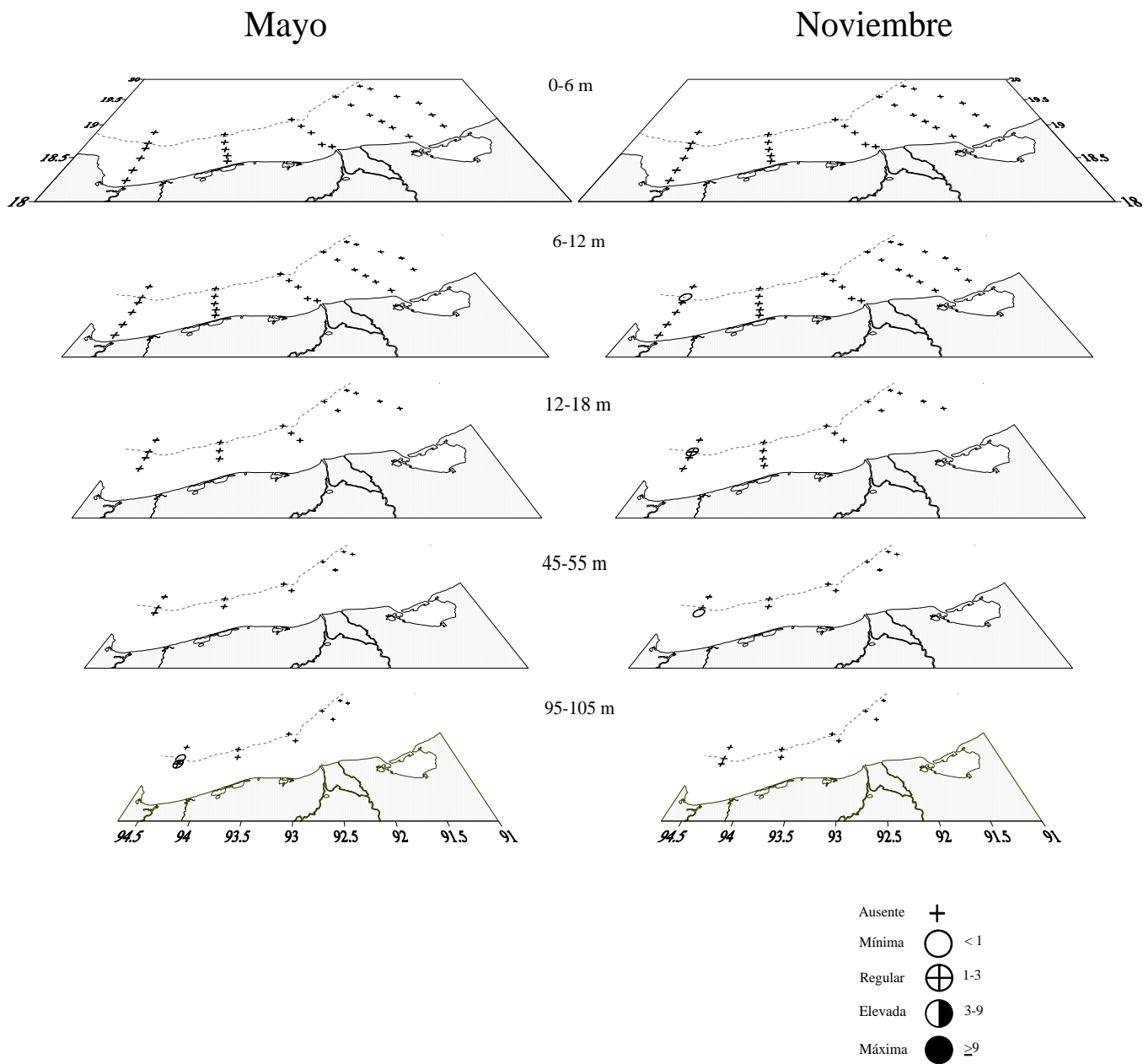


Figura 36. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Clio pyramidata* forma *lanceolata* en el sur del Golfo de México.

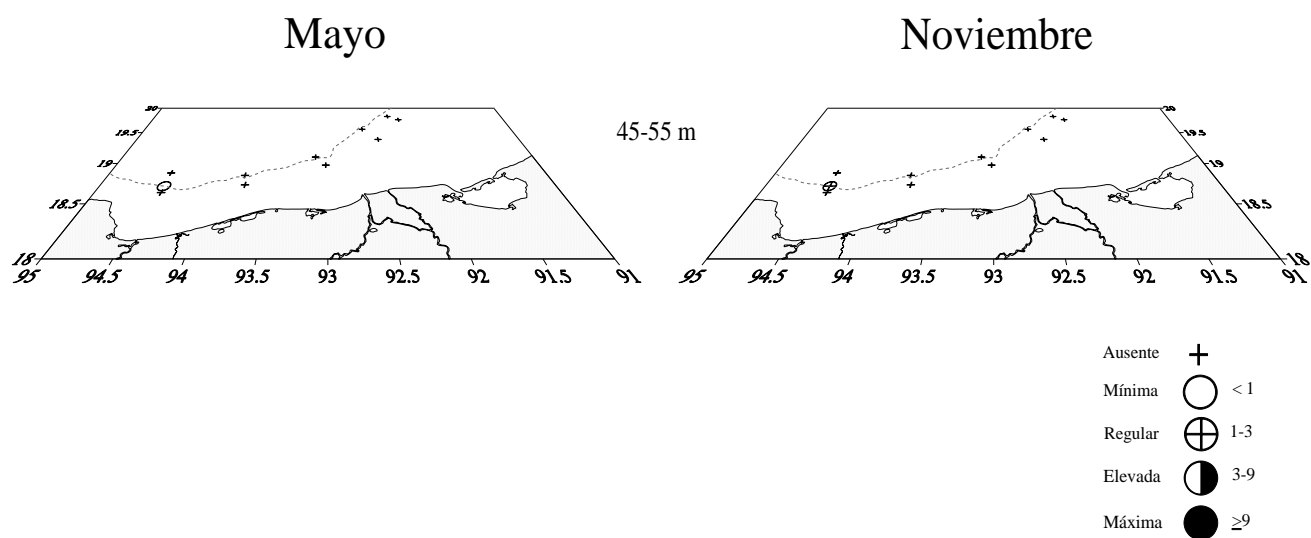


Figura 37. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Clio pyramidata ca. forma sulcata* en el sur del Golfo de México.

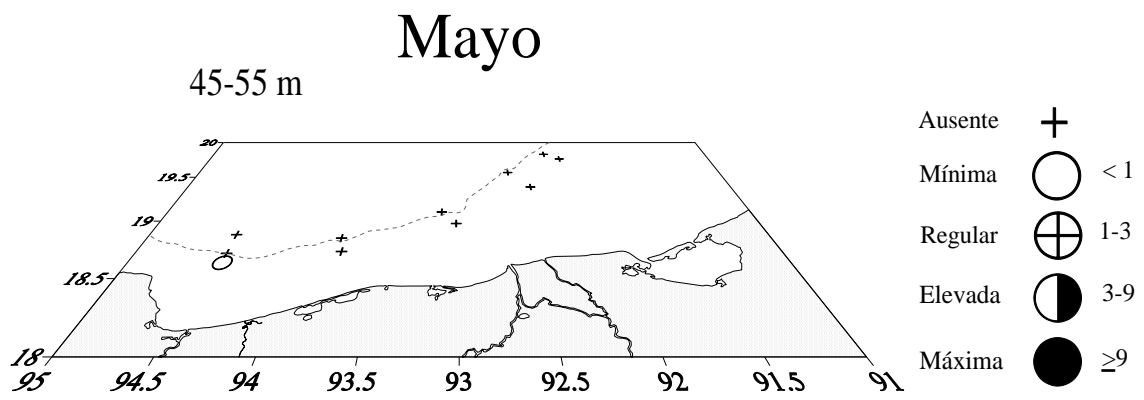


Figura 38. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Clio* spp en el sur del Golfo de México.

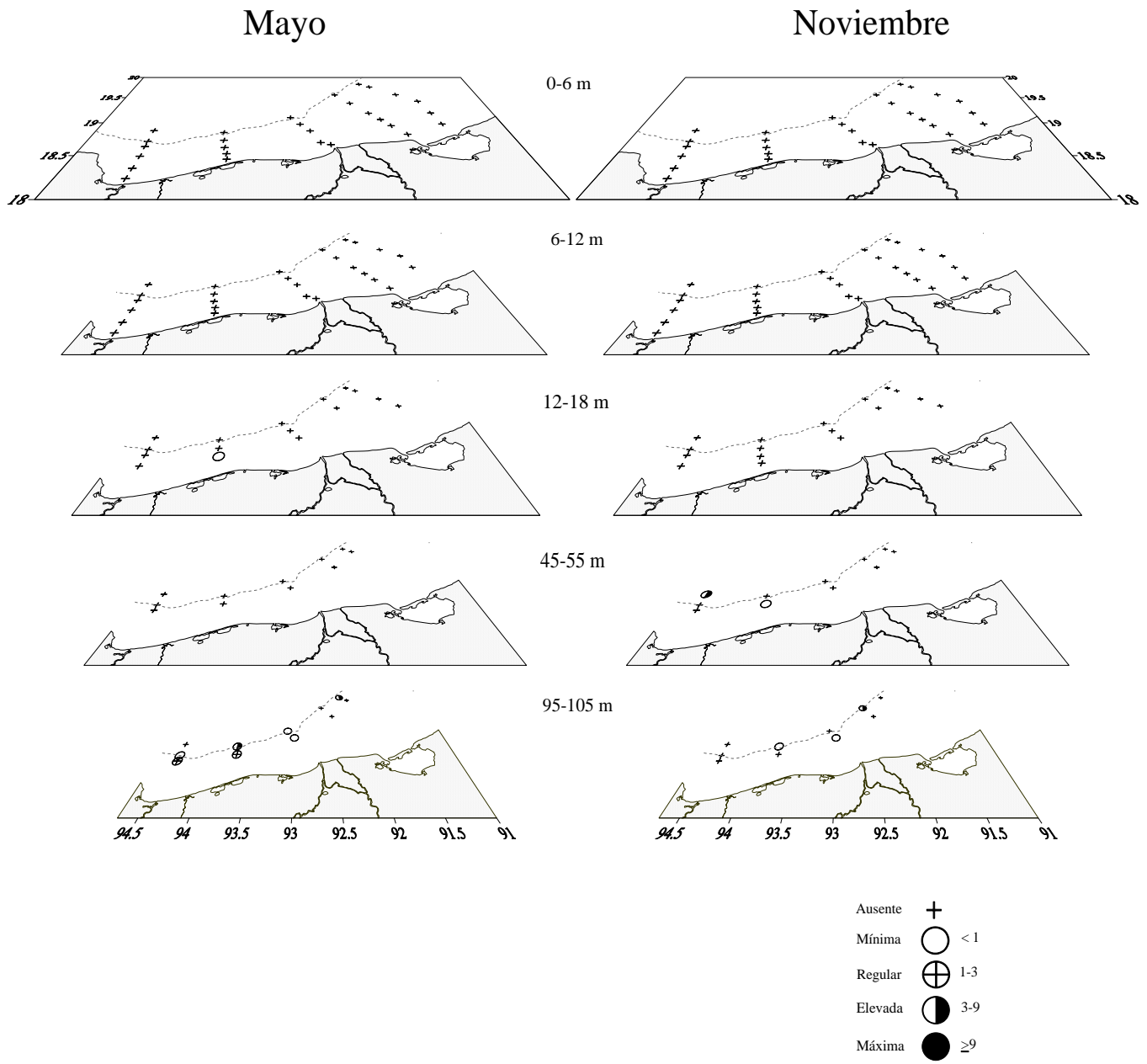


Figura 39. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del género *Clio* en el sur del Golfo de México.

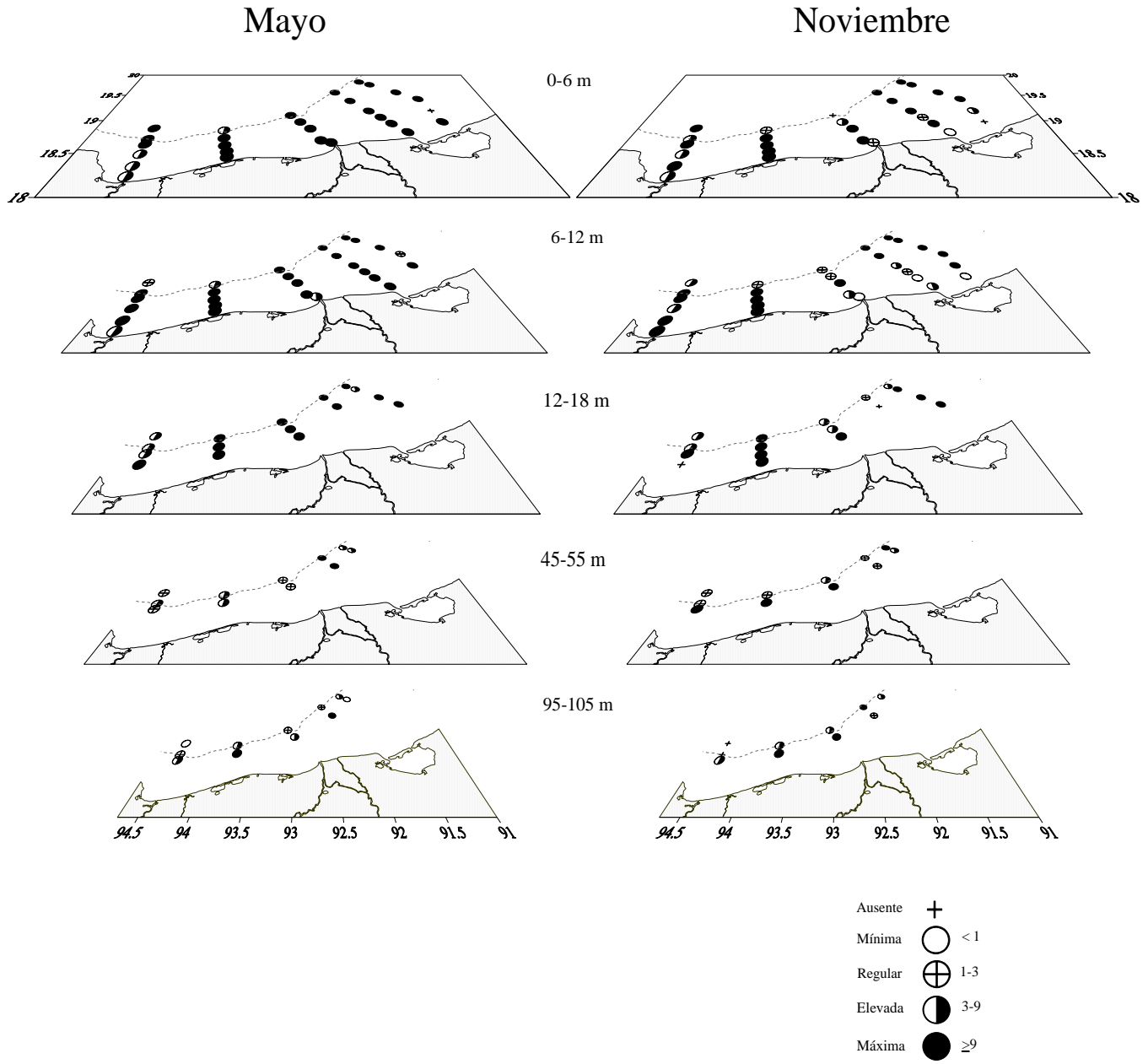


Figura 40. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Creseis acicula* forma *acicula* en el sur del Golfo de México.

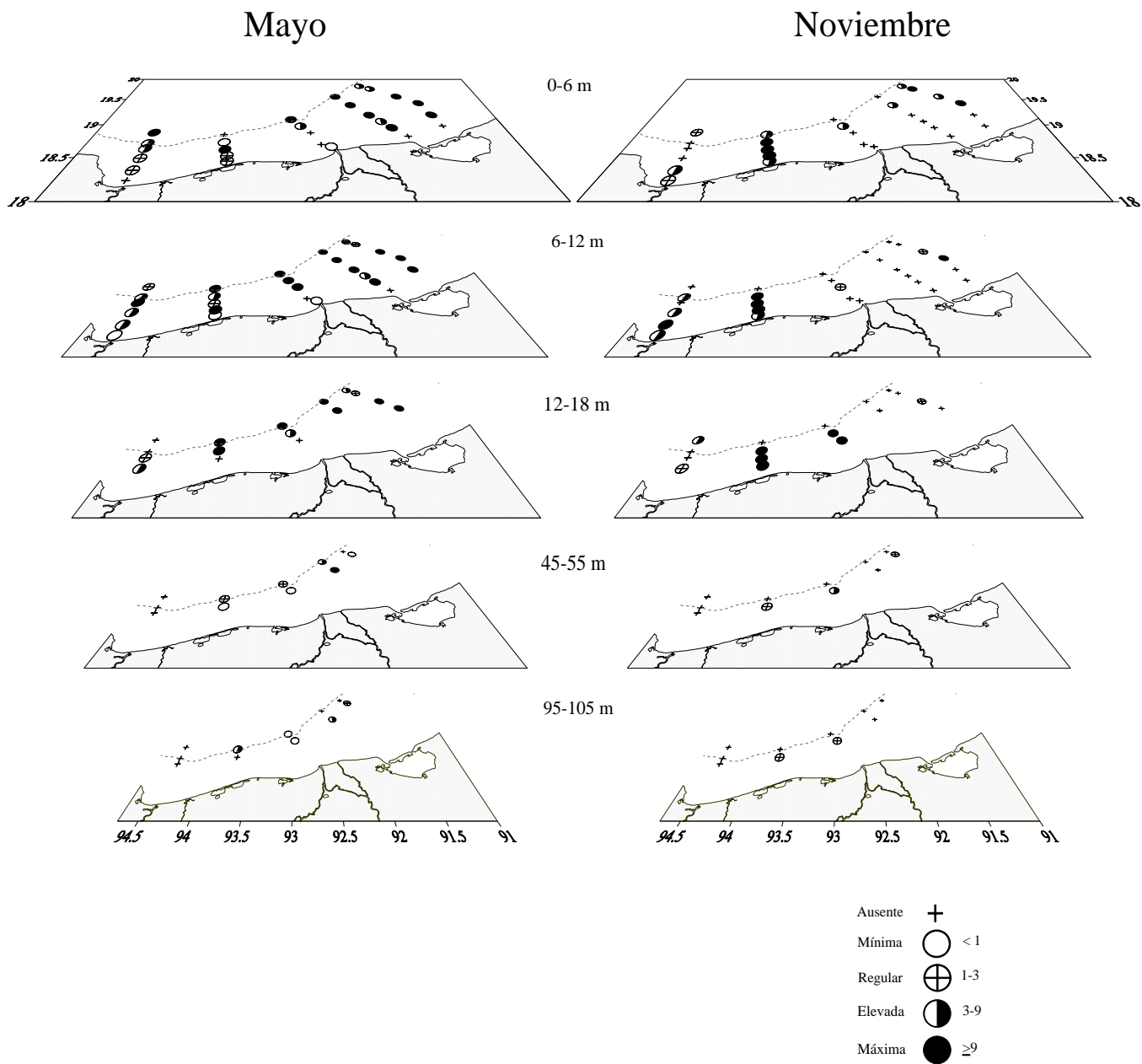


Figura 41. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Creseis acicula* forma *clava* en el sur del Golfo de México.

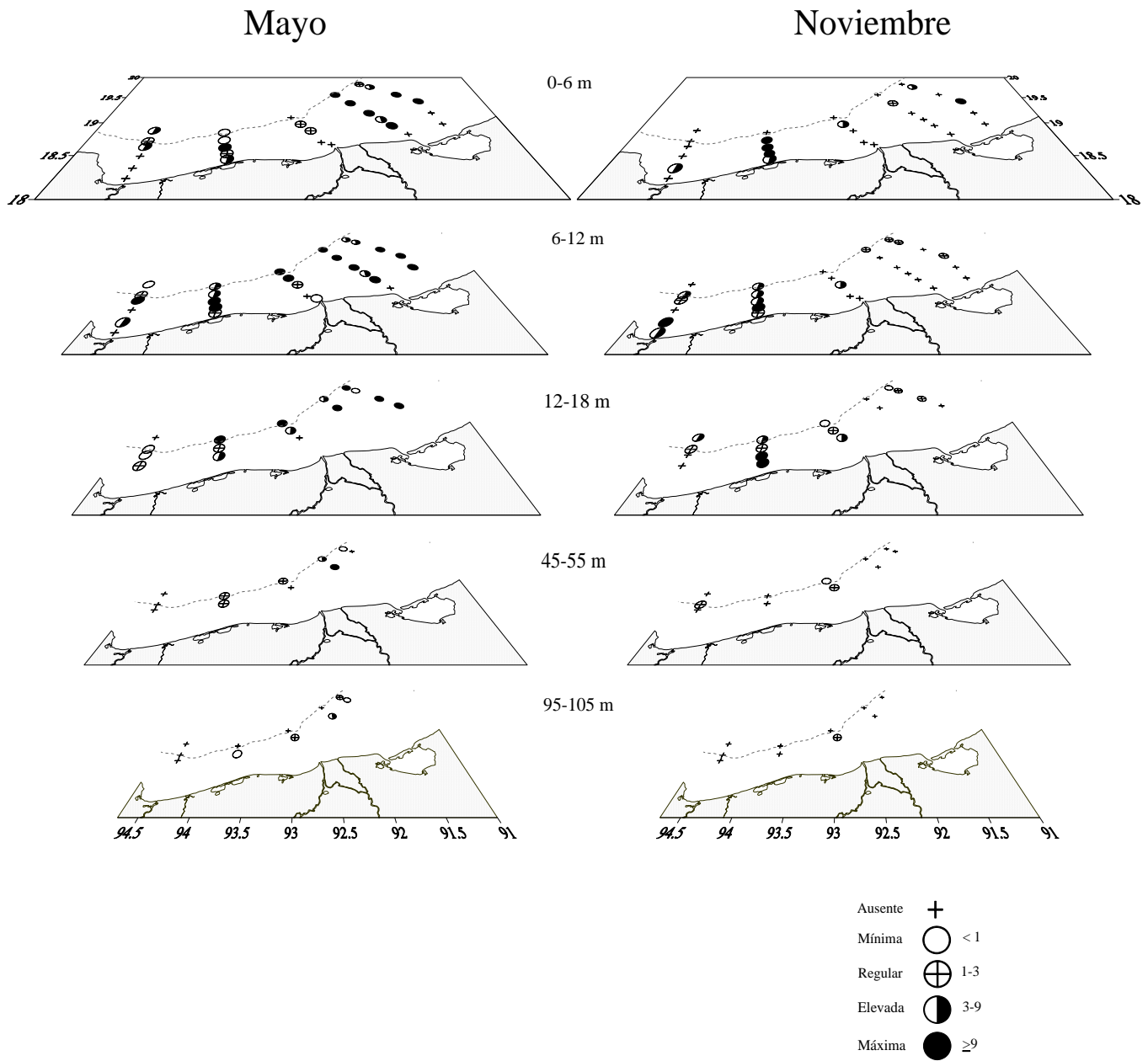


Figura 42. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Creseis virgula* forma *virgula* en el sur del Golfo de México.

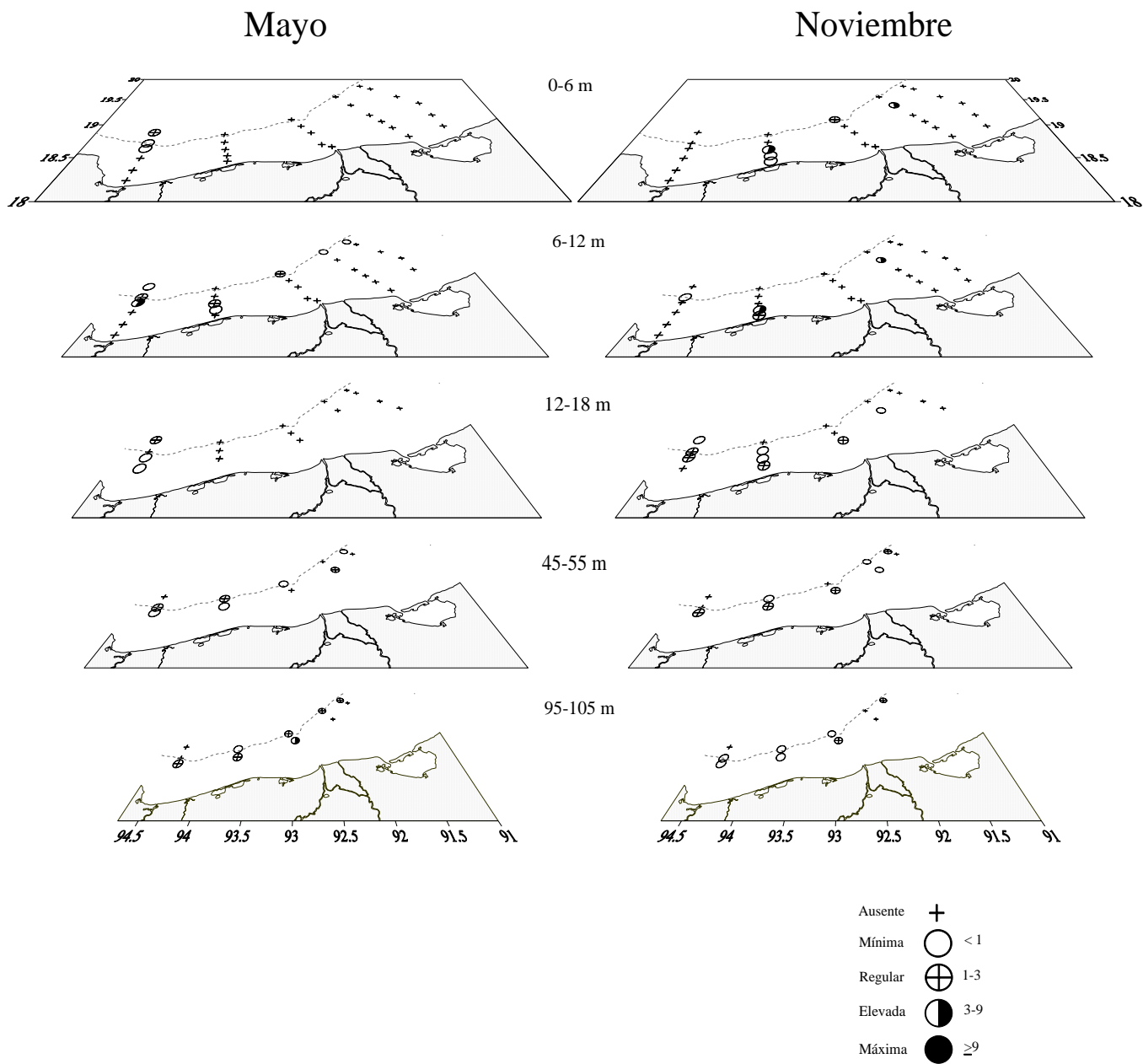


Figura 43. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Hyalocylis striata* en el sur del Golfo de México.

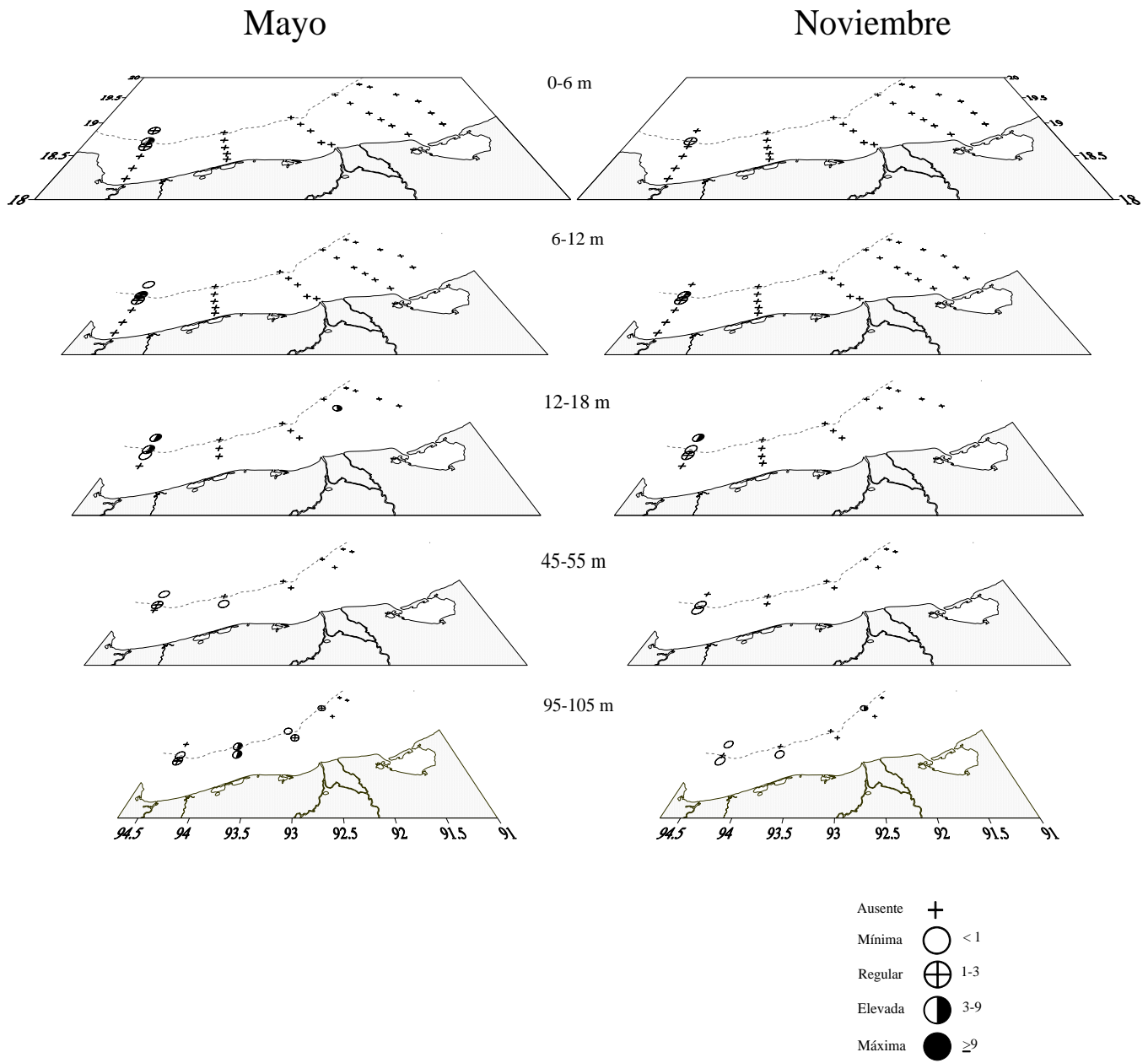


Figura 44. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Styliola subula* en el sur del Golfo de México.

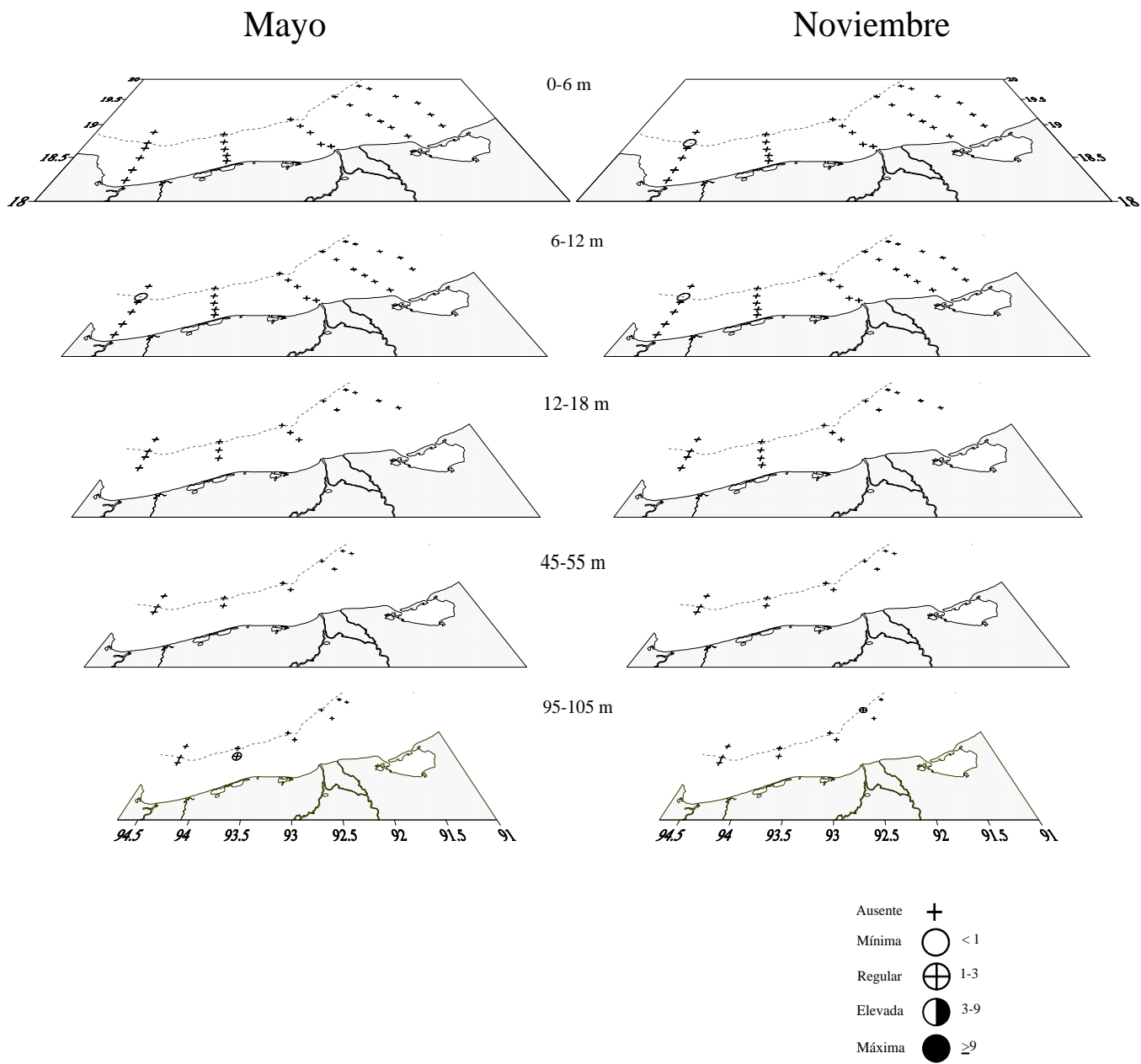


Figura 45. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cuvierina columnella* forma *atlantica* en el sur del Golfo de México.

Mayo

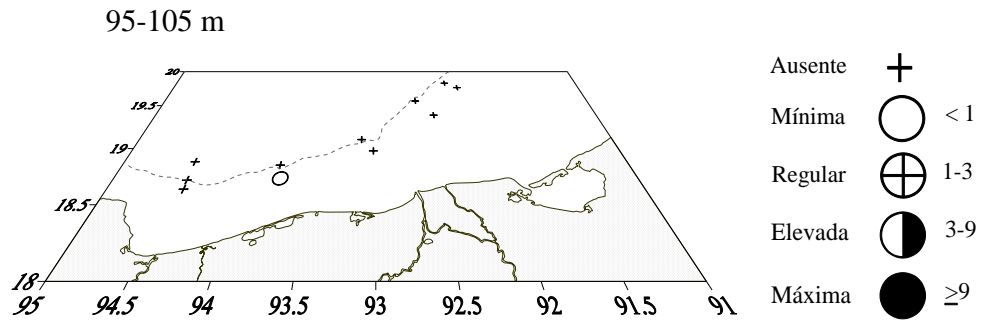


Figura 46. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles de *Cuvierina columnella* en el sur del Golfo de México.

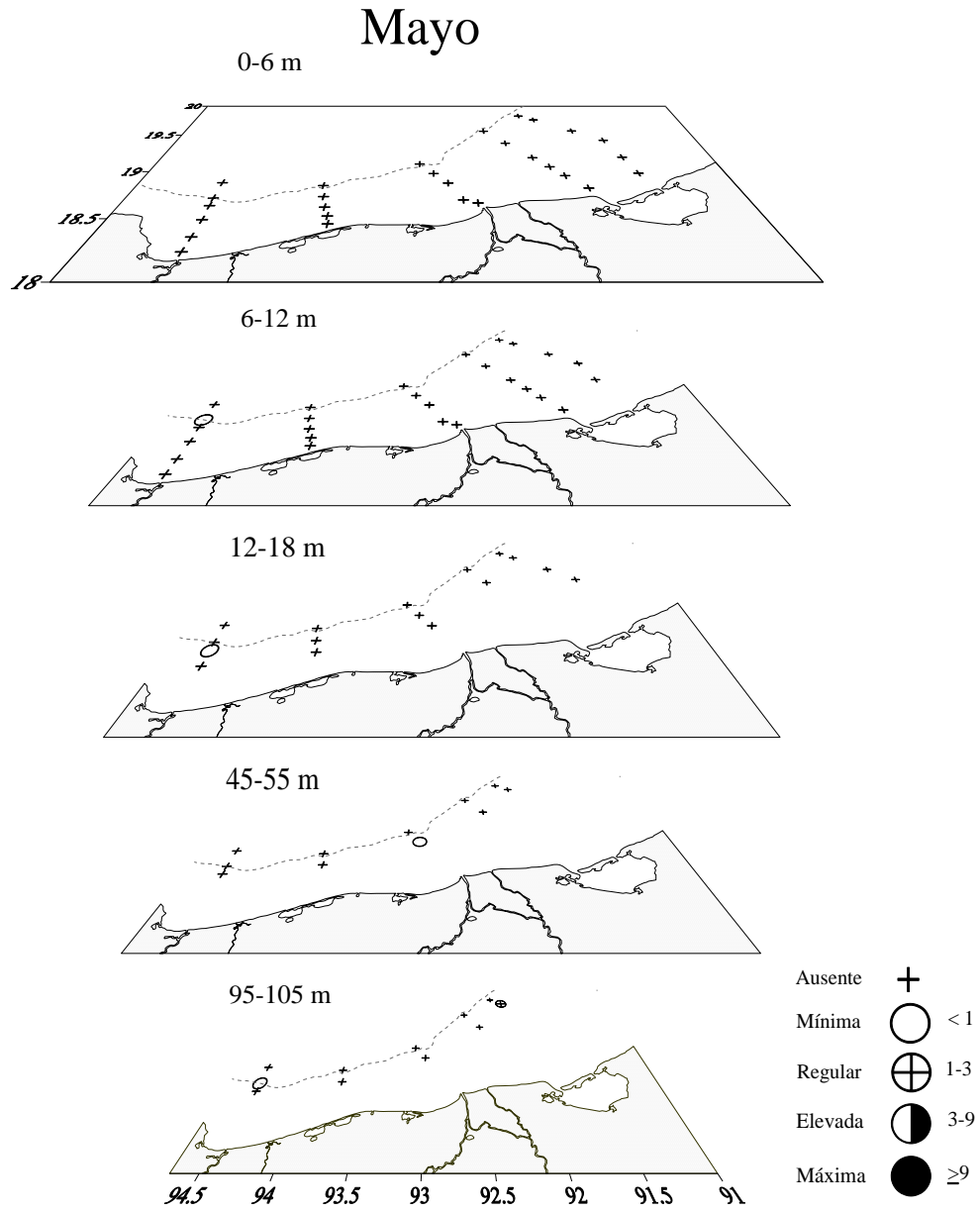


Figura 47. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cymbulia sp* en el sur del Golfo de México.

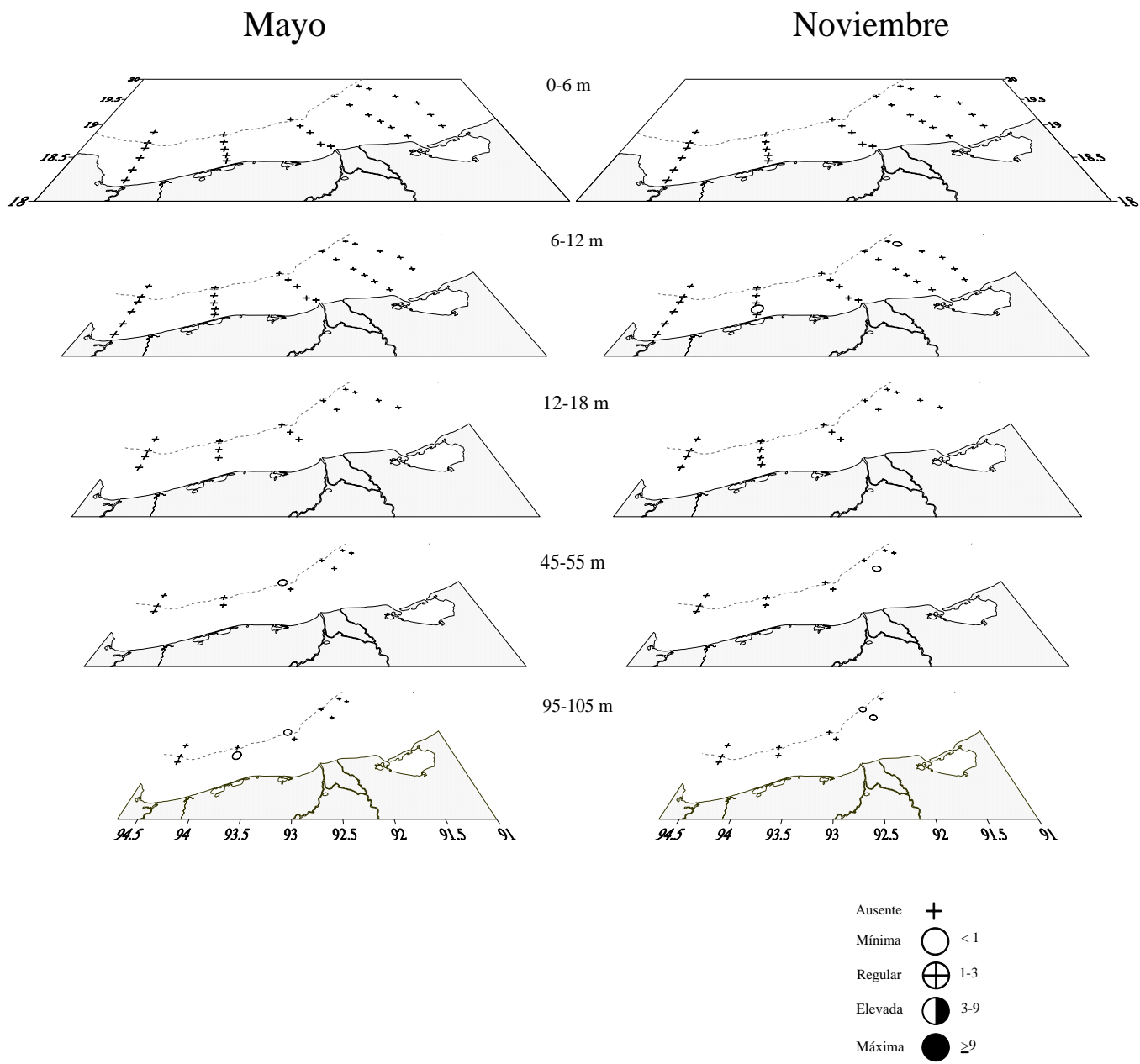


Figura 48. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Corolla cupula* en el sur del Golfo de México.

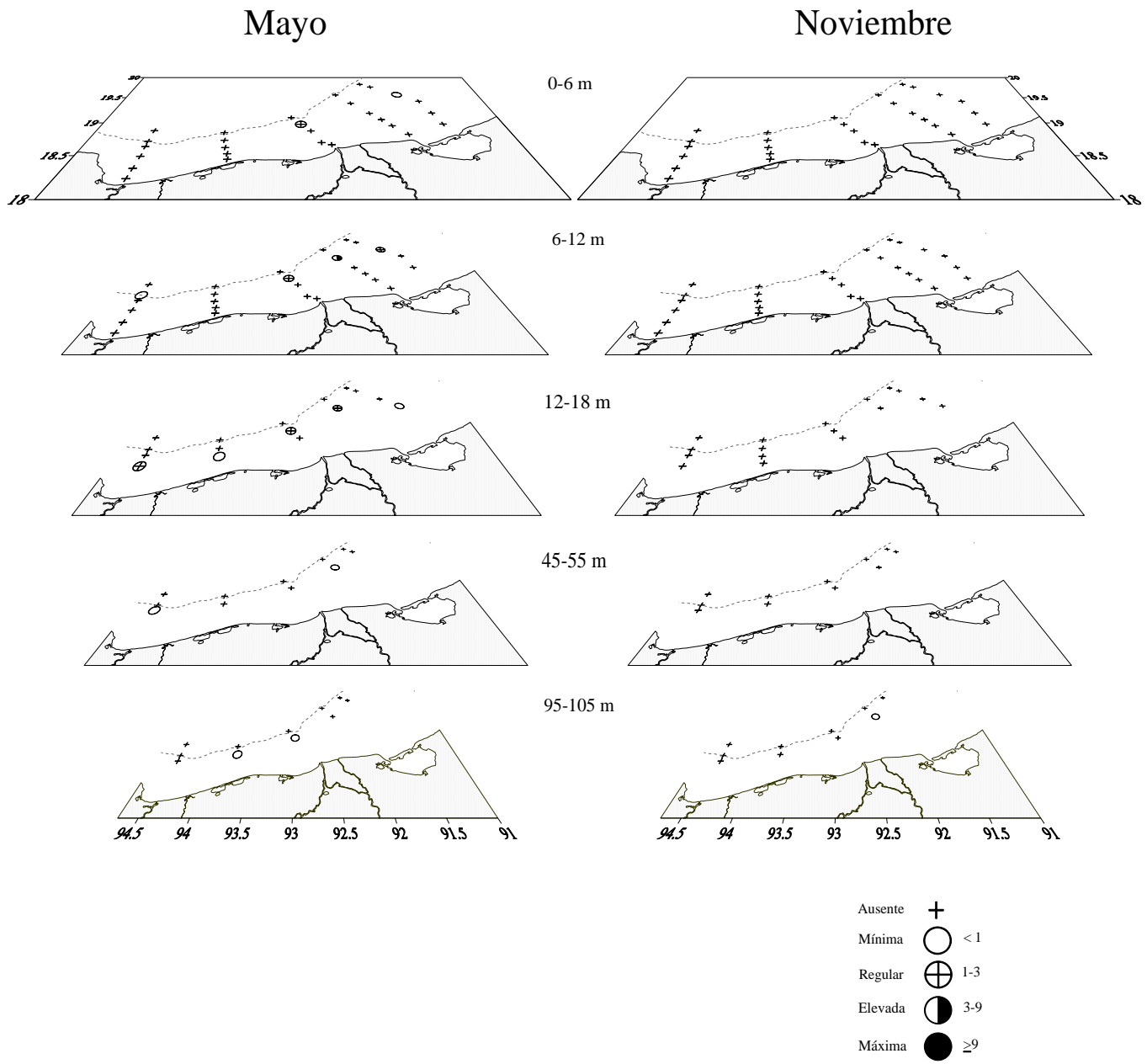


Figura 49. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Corolla intermedia* en el sur del Golfo de México.

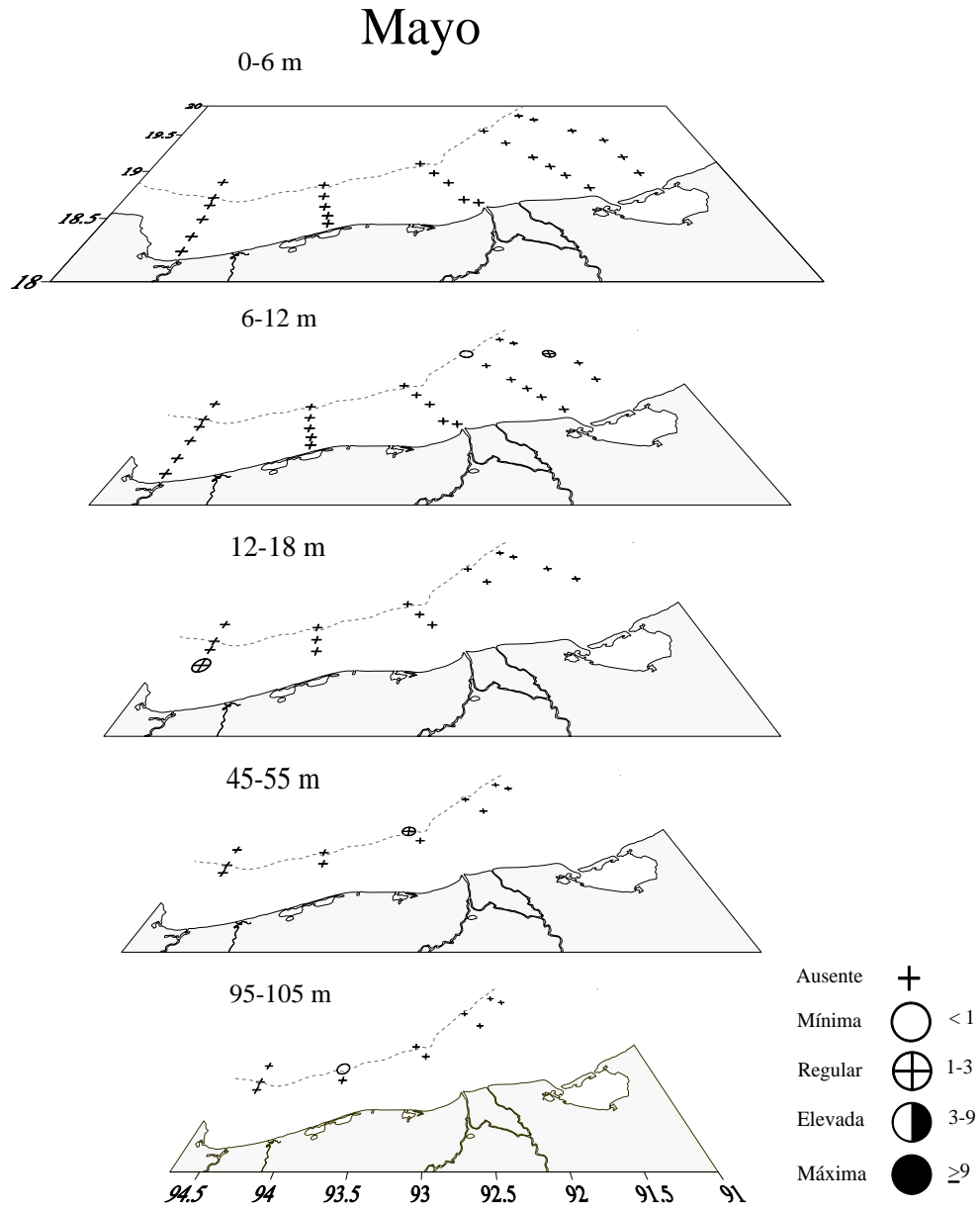


Figura 50. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Corolla ovata* en el sur del Golfo de México.

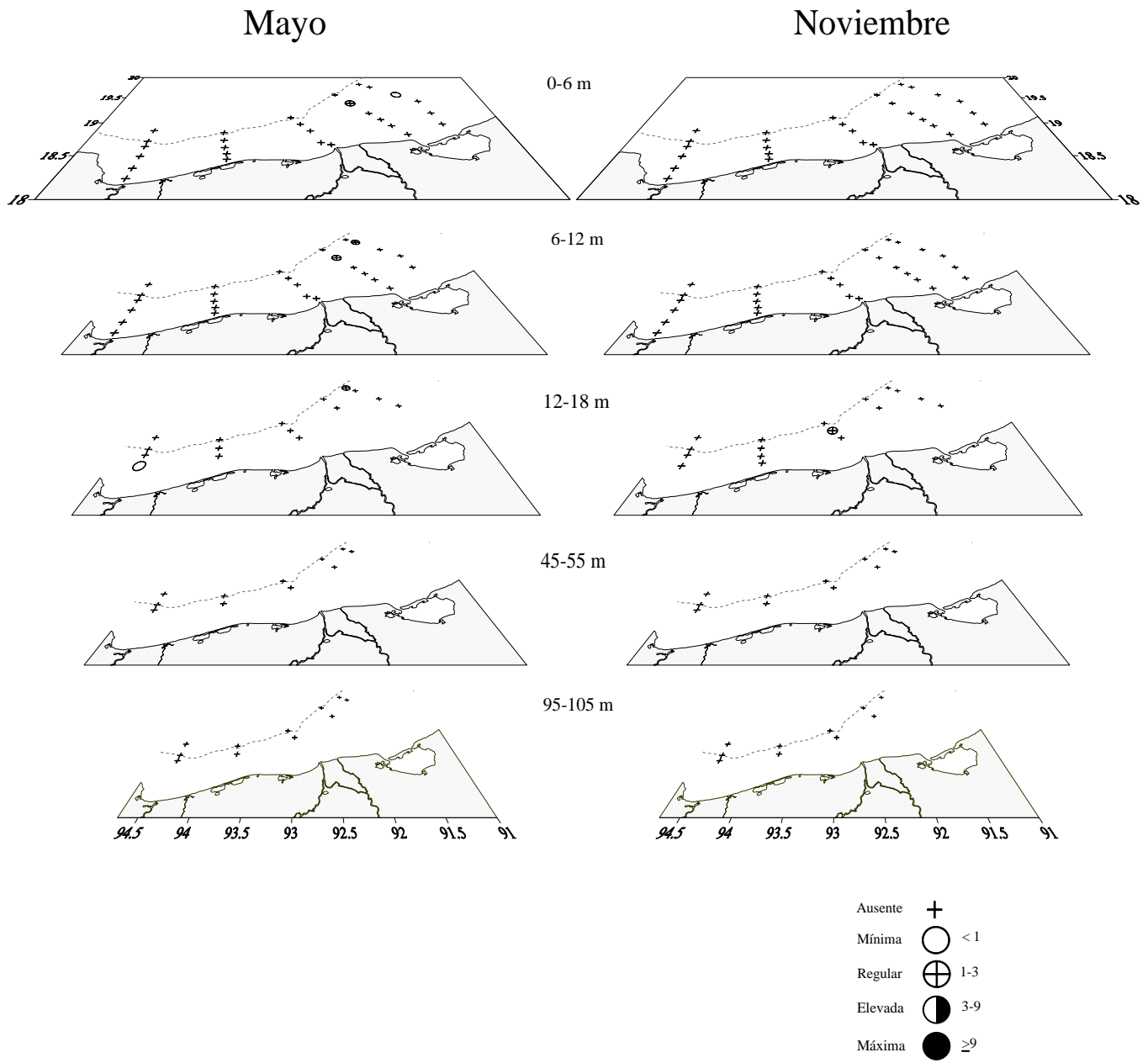


Figura 51. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Corolla spectabilis* en el sur del Golfo de México.

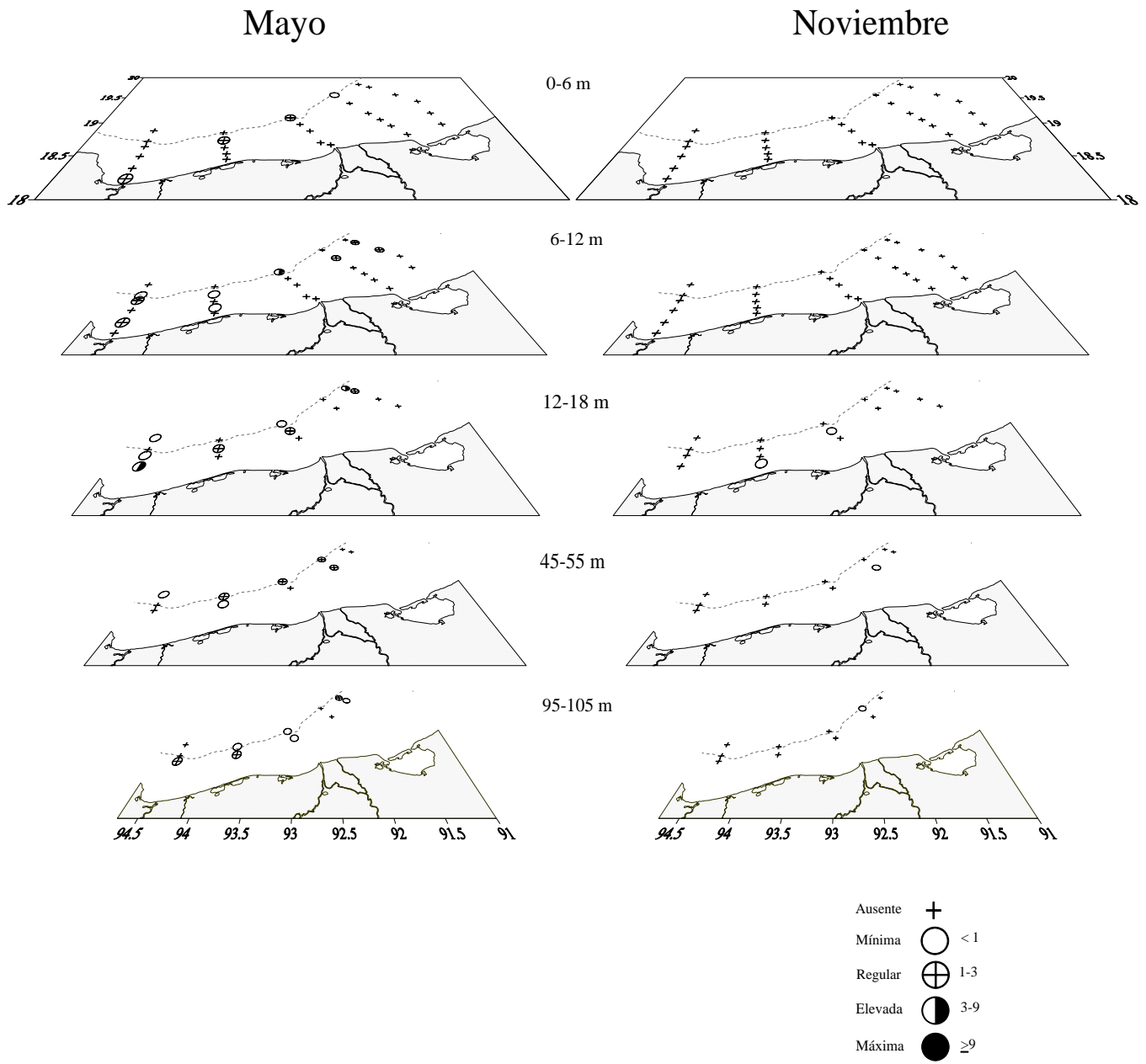


Figura 52. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Corolla* spp en el sur del Golfo de México.

Mayo

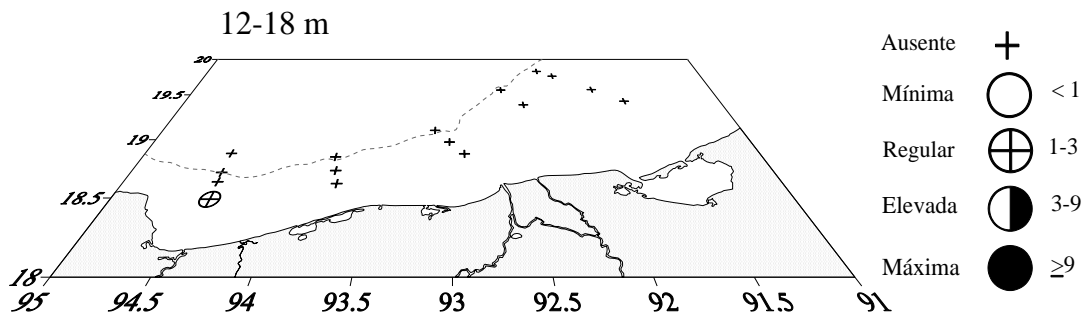


Figura 53. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Gleba cordata* en el sur del Golfo de México.

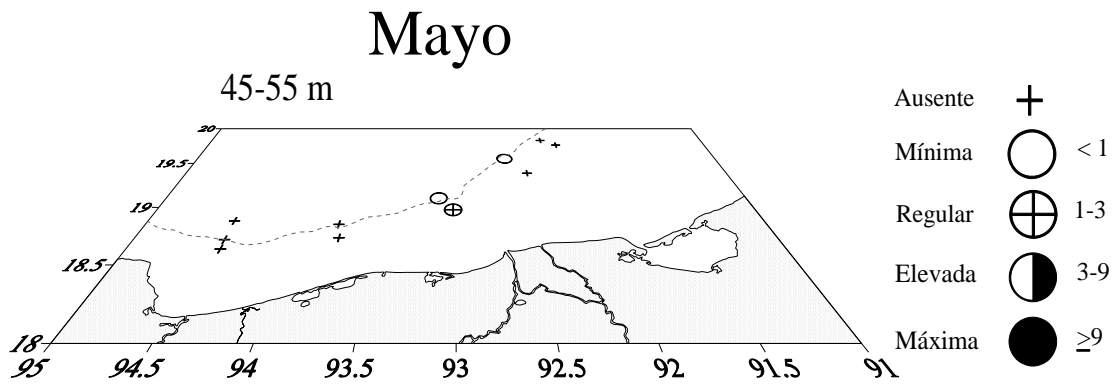


Figura 54. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Gleba* sp en el sur del Golfo de México.

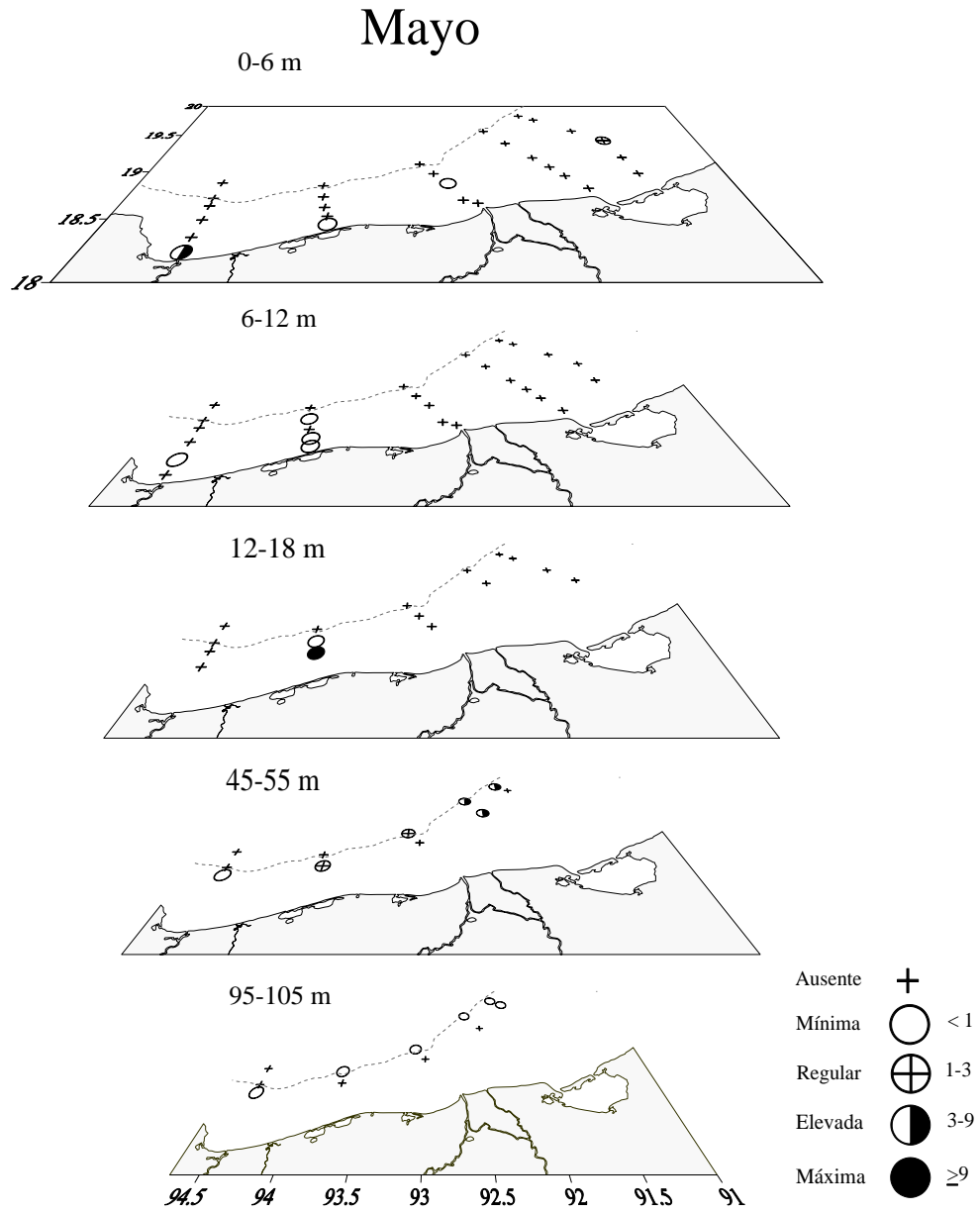


Figura 55. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Desmopterus papilio* en el sur del Golfo de México.

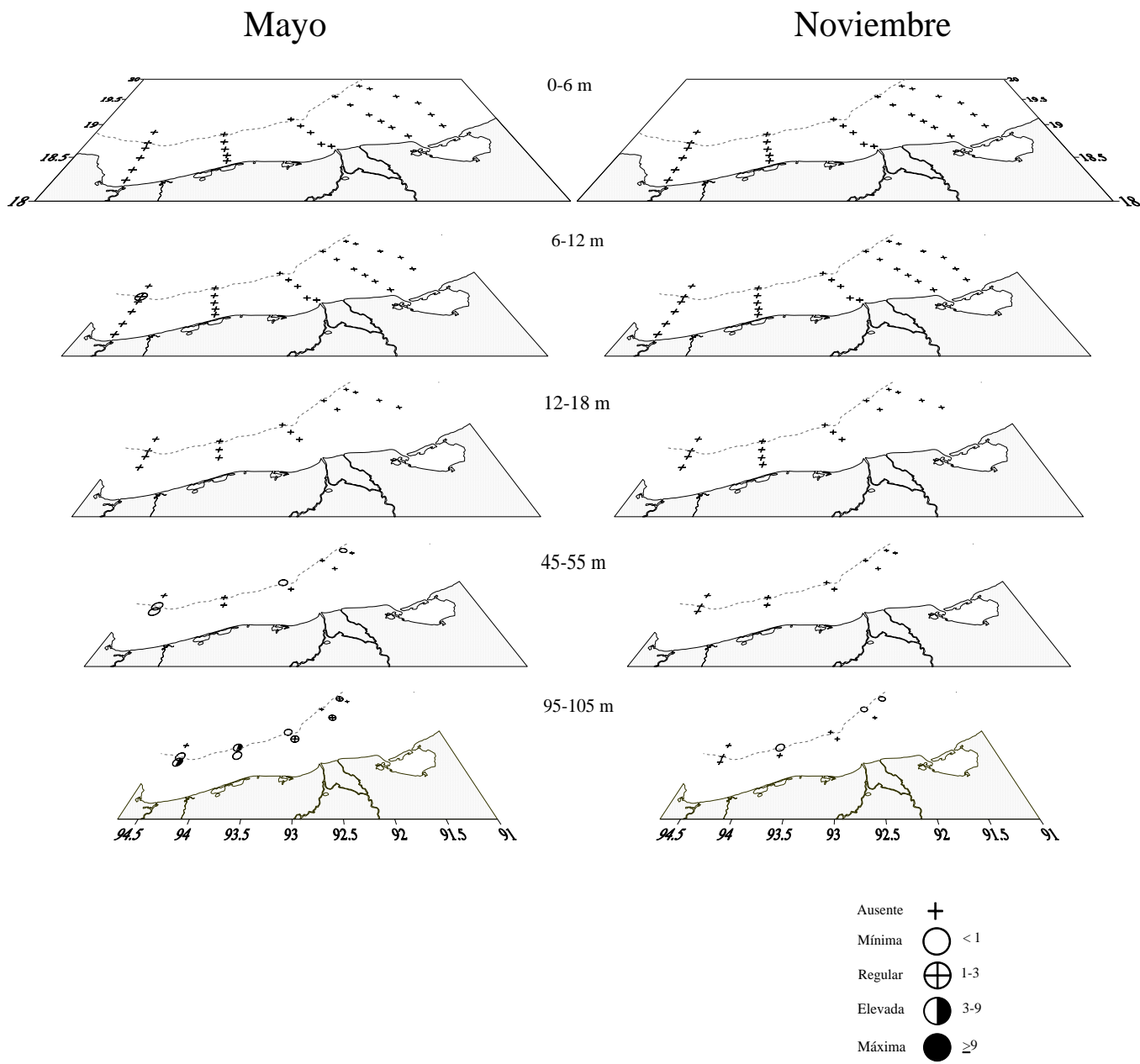


Figura 56. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Peraclis apicifulva* en el sur del Golfo de México.

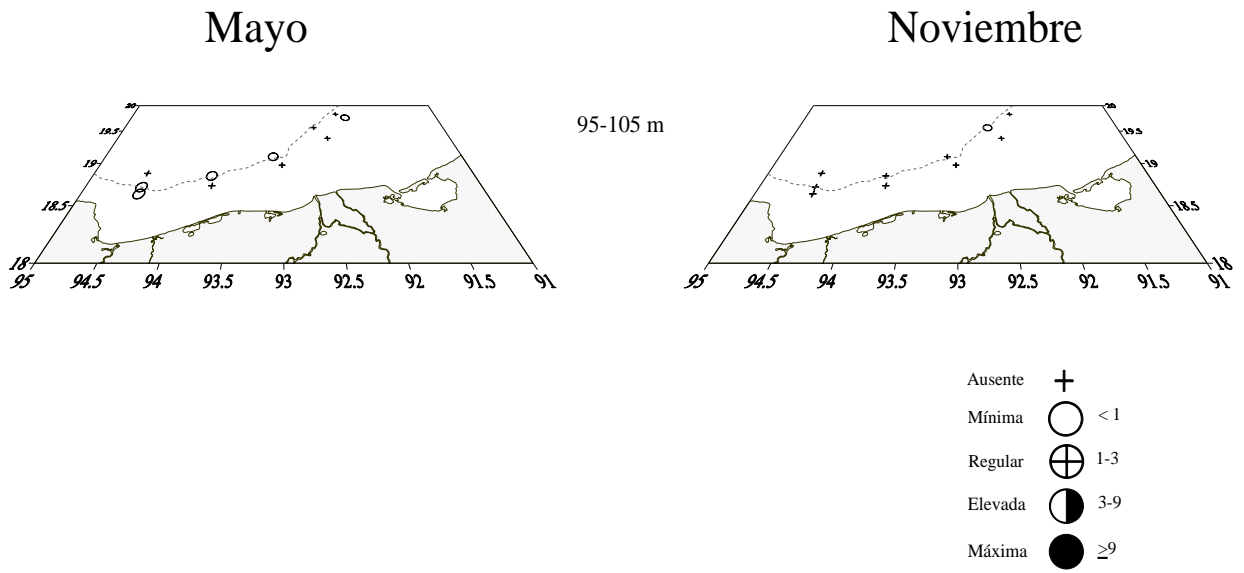


Figura 57. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Peraclis reticulata* en el sur del Golfo de México.

Mayo

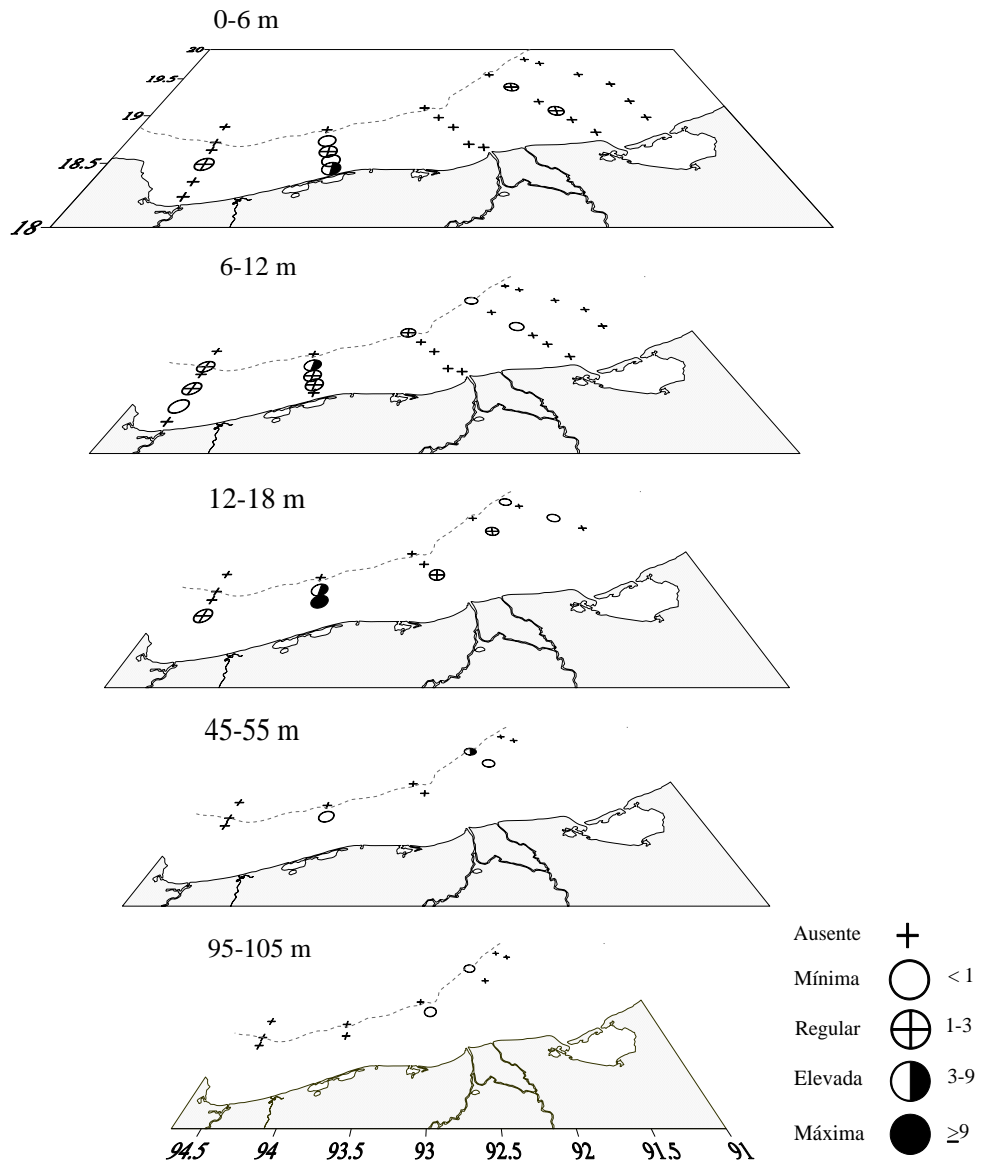


Figura 58. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de juveniles del suborden Gymnosomata en el sur del Golfo de México.

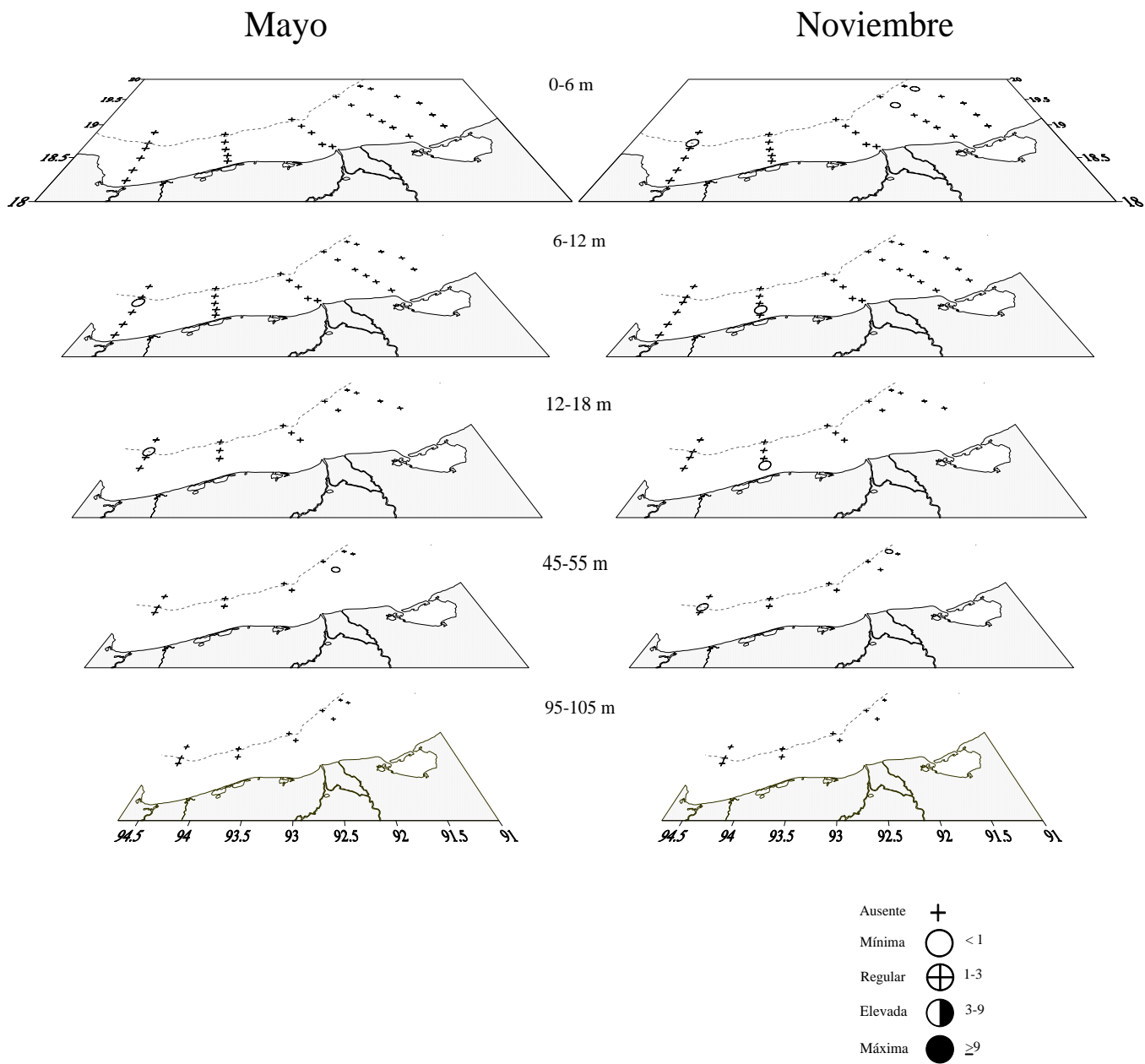


Figura 59. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Clione* sp en el sur del Golfo de México.

Mayo

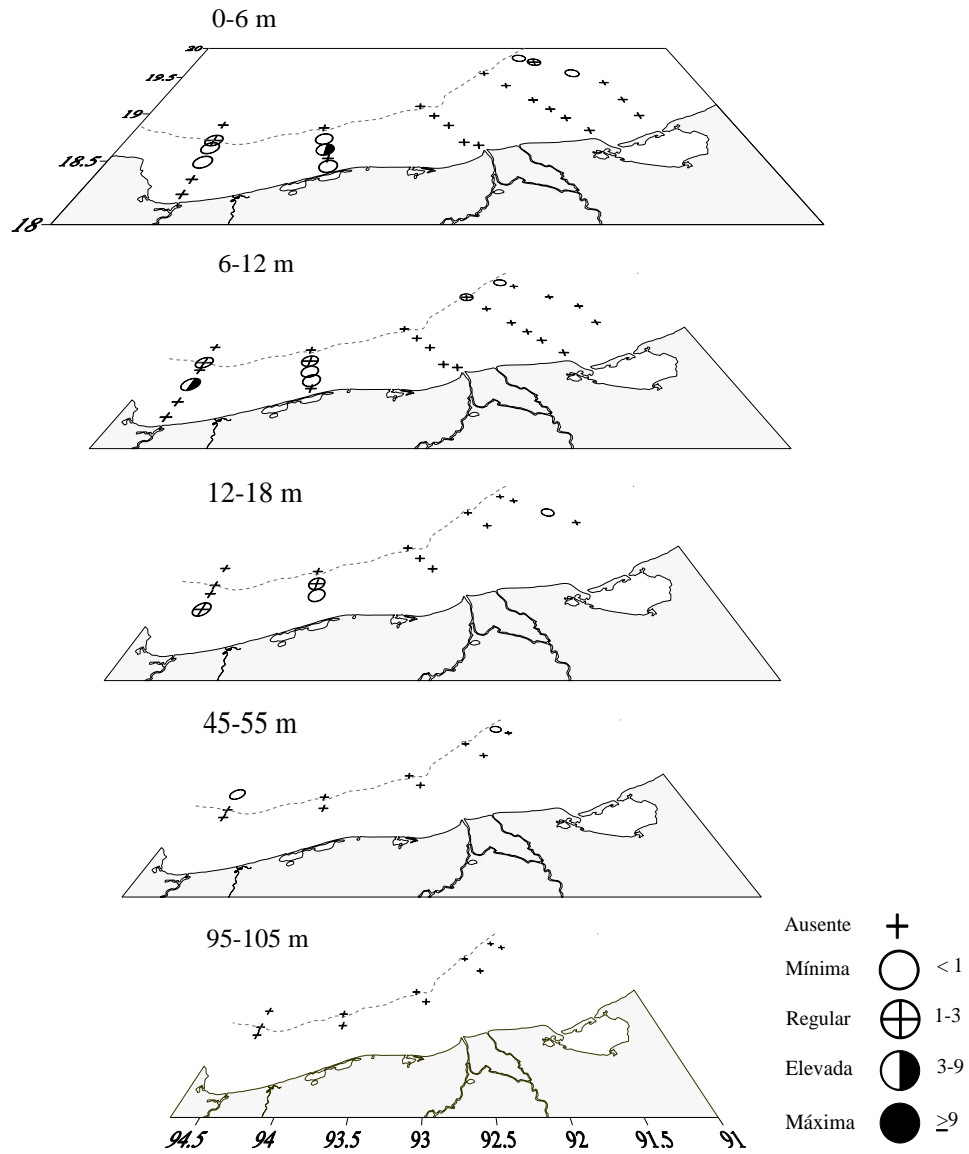


Figura 60. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Paracione* sp en el sur del Golfo de México.

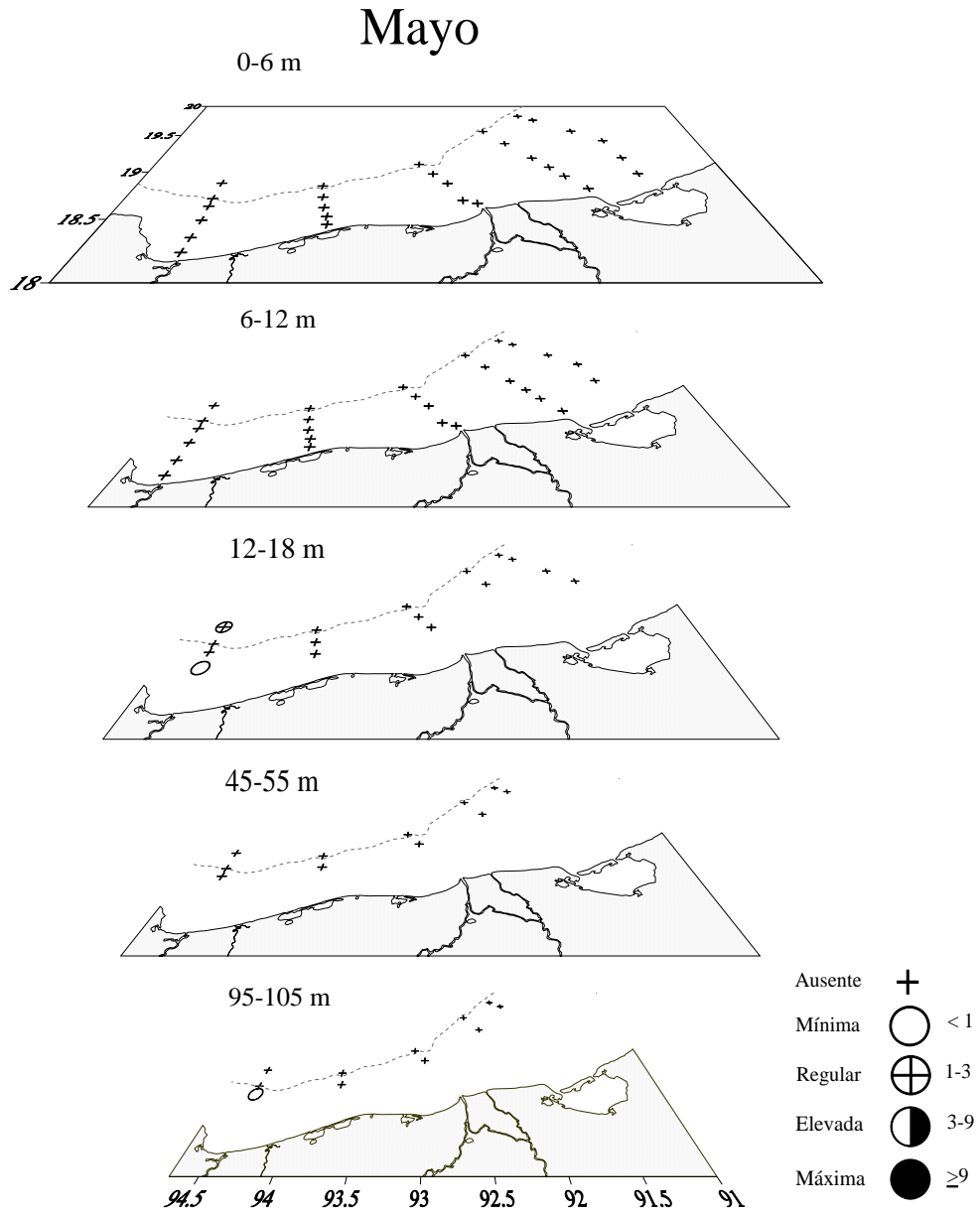


Figura 61. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Cephalobrachia macrochaeta* en el sur del Golfo de México.

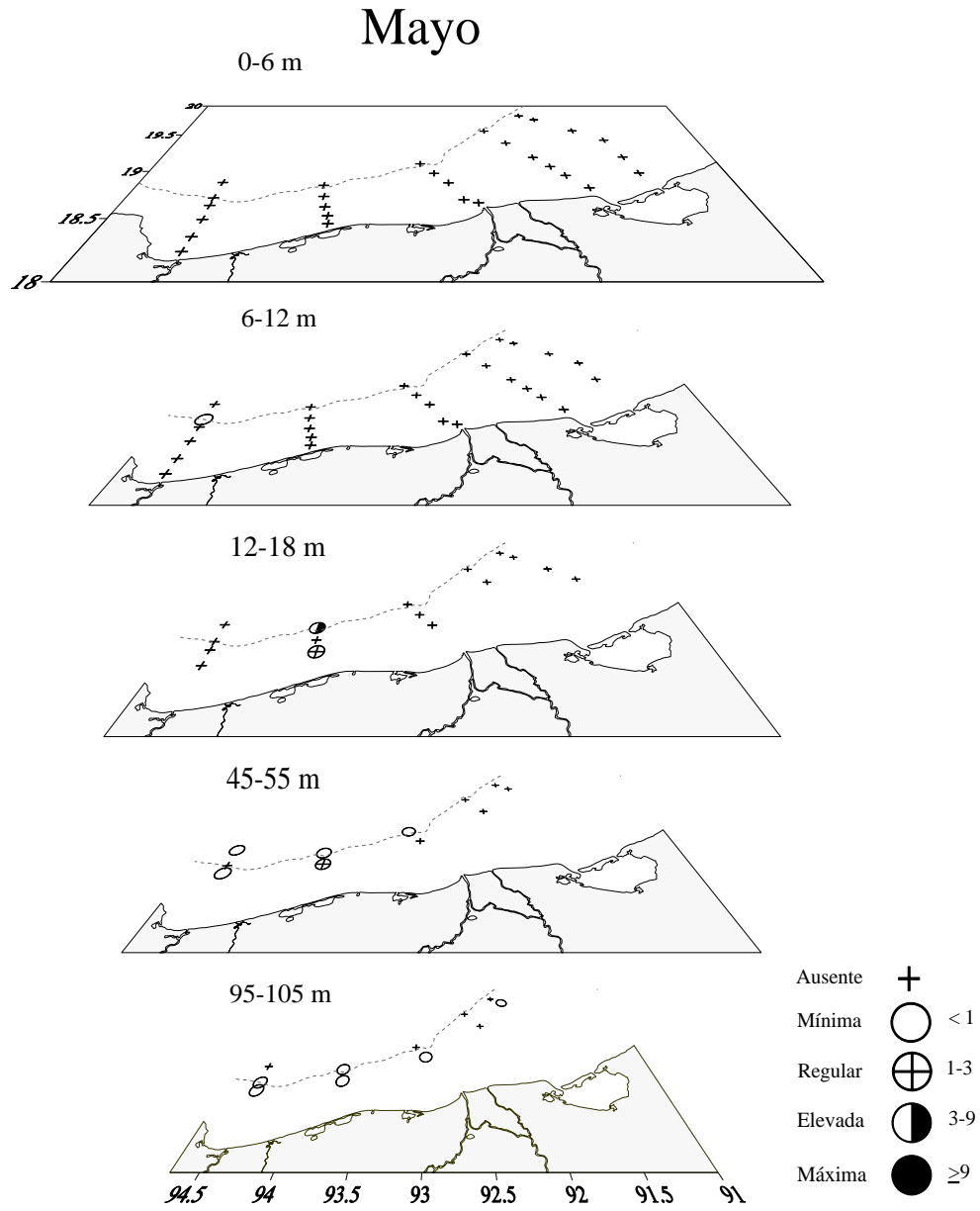


Figura 62. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Thliptodon* sp en el sur del Golfo de México.

Mayo

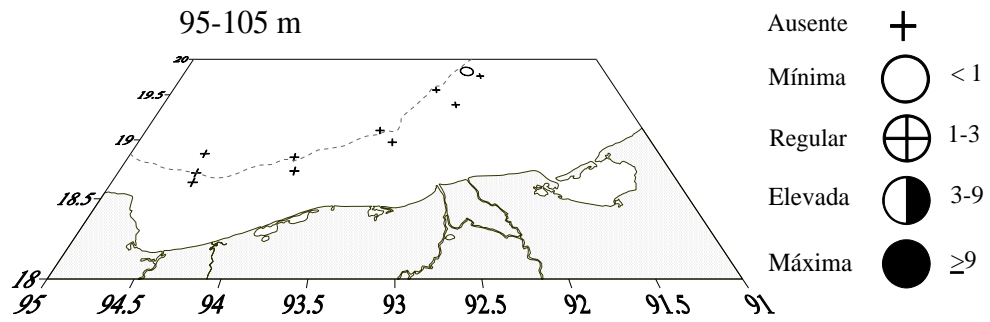


Figura 63. Distribución y abundancia (ind/10 m³) de *Notobranchaea macdonaldi* forma *macdonaldi* en el sur del Golfo de México.

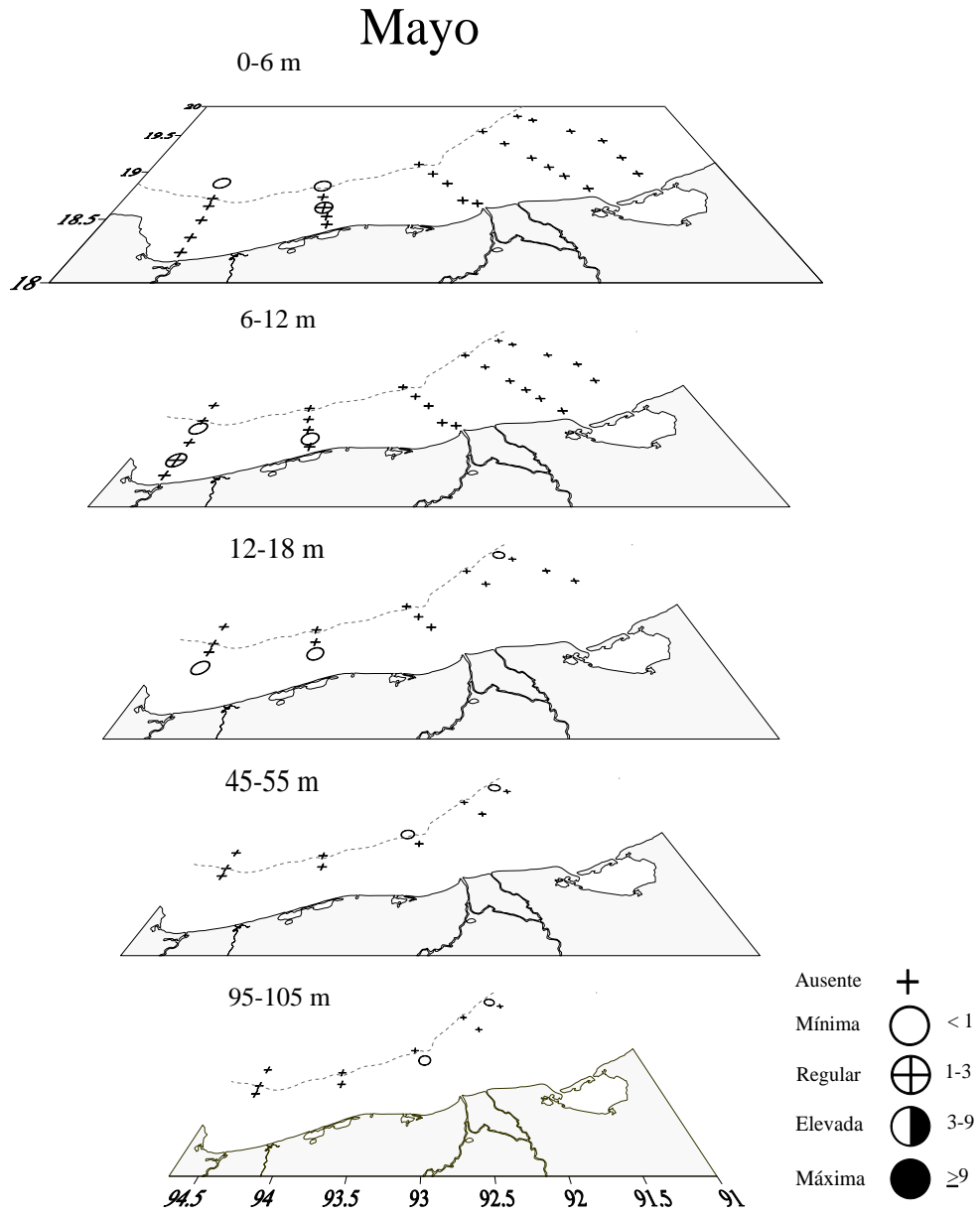


Figura 64. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Notobranchaea* sp en el sur del Golfo de México.

Mayo

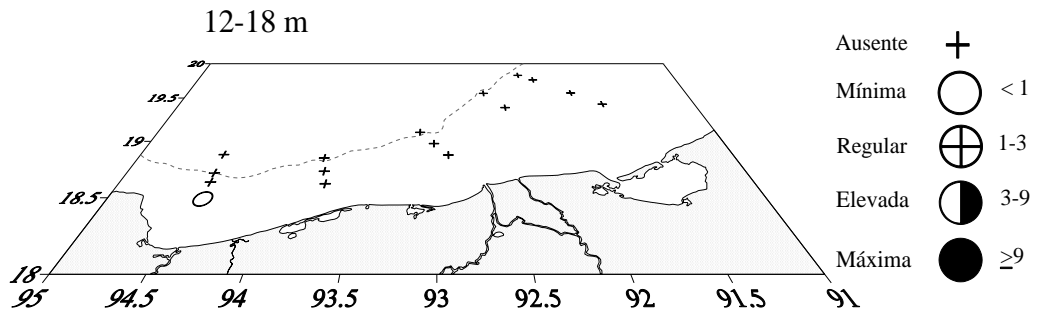


Figura 65. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pneumoderma atlanticum atlanticum* forma *atlanticum* en el sur del Golfo de México.

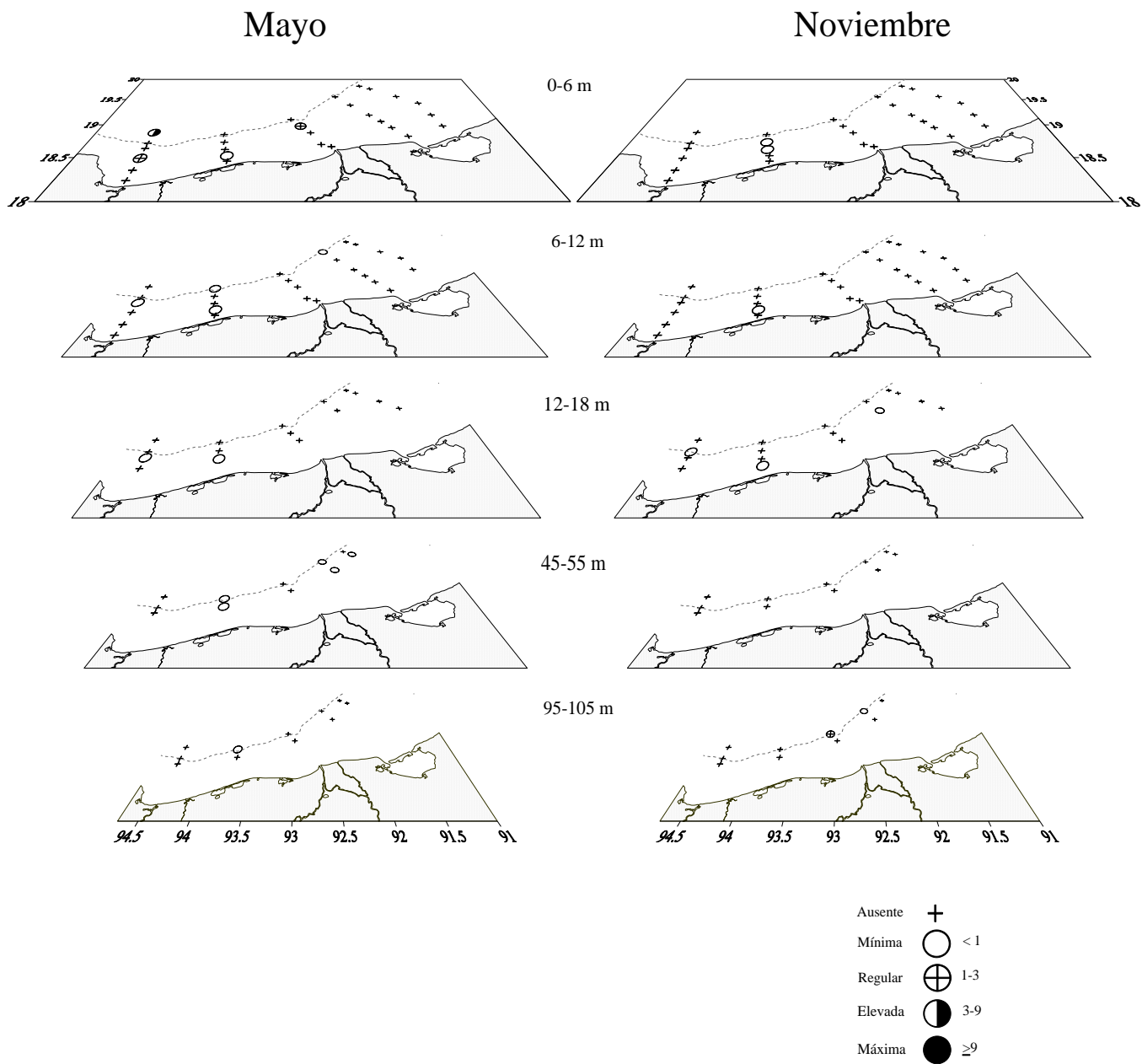


Figura 66. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pneumoderma* sp en el sur del Golfo de México.

Mayo

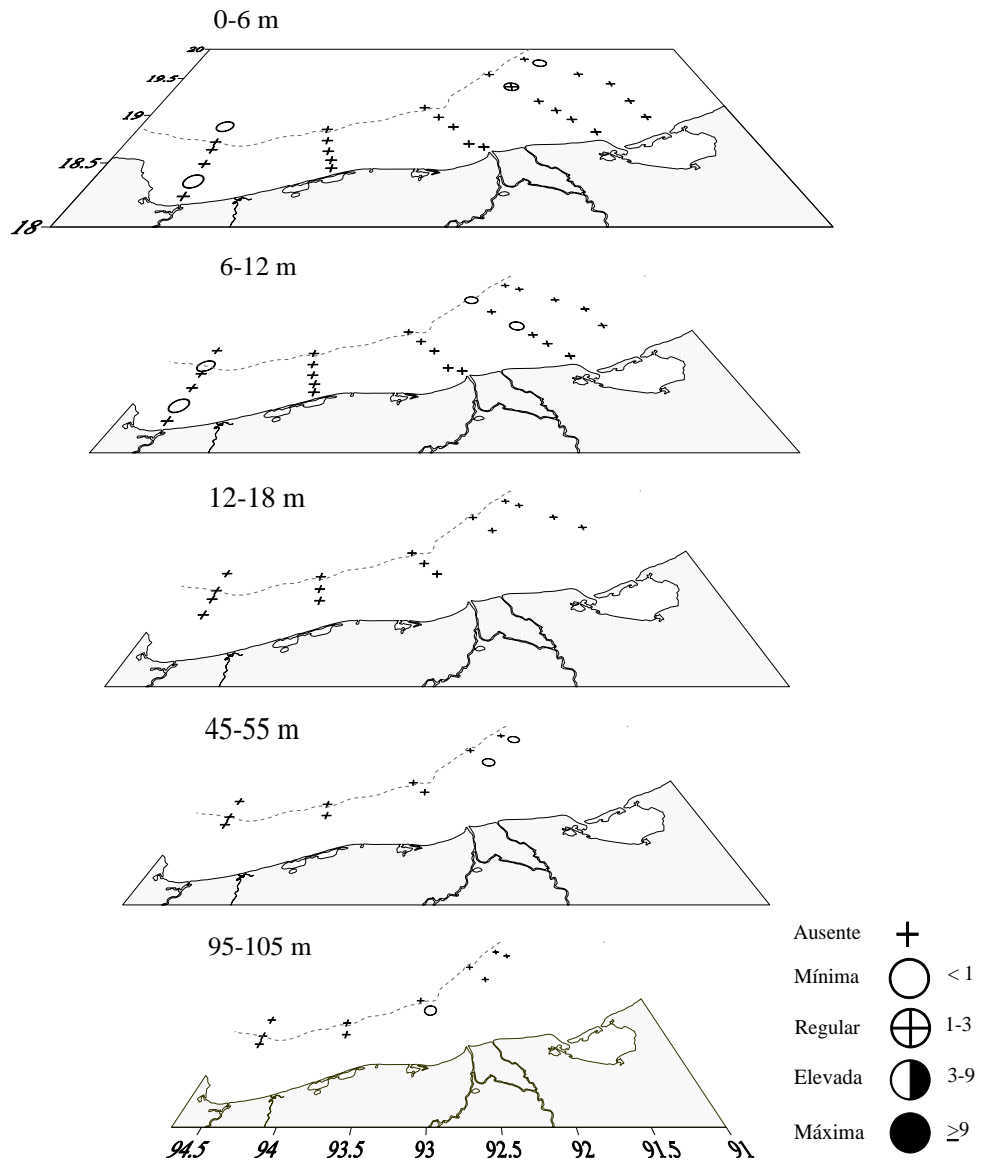


Figura 67. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Pneumodermopsis* sp en el sur del Golfo de México.

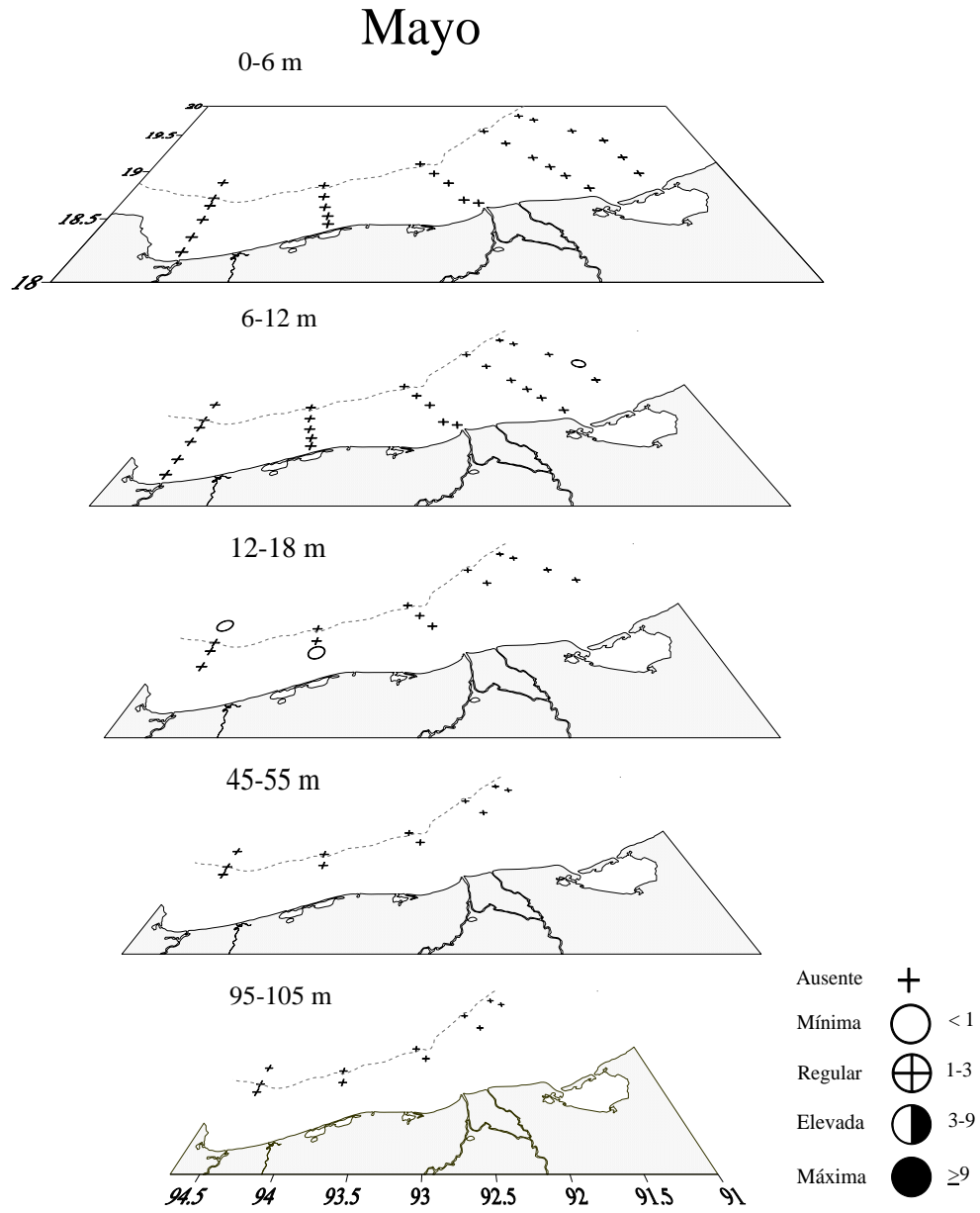


Figura 68. Distribución y abundancia (ind/100 m³) de *Spongiobranchaea* sp en el sur del Golfo de México.