



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**COMPOSICIÓN, DIVERSIDAD, ABUNDANCIA
Y ASOCIACIÓN DE THECOSOMATA Y
GYMNOSOMATA EN EL SUR DEL GOLFO DE
MÉXICO**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2014



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes noviembre del año 2014
el (la) que suscribe BM. HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A130780 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. RENÉ FUNES RODRÍGUEZ Y DR. CÉSAR EDUARDO FLORES COTO
y cede los derechos del trabajo titulado:

"COMPOSICIÓN, DIVERSIDAD, ABUNDANCIA Y ASOCIACIÓN DE THECOSOMATA
Y GYMNOSOMATA EN EL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: arehisol@gmail.com - rfunes@ipn.mx - coto@cmar1.unam.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES

nombre y firma

A cada integrante de mi familia Arellanes, en especial:

A mi madre Rosalba:

Por apoyar mis aventuras, impulsar mis sueños y guiar mis pasos. Simplemente no hay palabras para agradecerte. Sin lugar a dudas sigo disfrutando de tu herencia, mi educación.

A Hilda y Melquiades, los pilares de la familia Arellanes Santiago:

Por tanto amor incondicional, confianza y ejemplo de unión.

A mis pequeños grandes amores:

Aillén Sinahi, Zoé, Carmen y Yael.

A la familia Arellanes García:

Por tener las puertas de su casa siempre abiertas para mí y brindarme su cariño y apoyo.

Y

A cada neurona caída en batalla.

Hacer cosas, cambia las cosas... No hacer nada...

Deja las cosas exactamente como están.

House.

La distancia no es barrera, el olvido sí...



AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por la oportunidad de realizar un posgrado. Así como, al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al programa de Beca Institucionales (BEIFI), por el apoyo financiero otorgado durante el programa de maestría.

Al B/O “Justo Sierra” y al proyecto de investigación “Monitoreo ambiental del sur del Golfo de México-PEMEX”. Así como a los Proyectos SIP 20130683 y SIP 20140138.

Especialmente a mis directores de tesis, Dr. René Funes Rodríguez y César Flores Coto, por la confianza, el apoyo, los insumos prestados y los invaluable consejos para la realización de este trabajo, sin su ayuda nada de esto sería posible.

A los integrantes de mi comisión revisora: Dr. Bernardo Shirasago Germán, Dr. Federico A. García Domínguez y Dr. Rodolfo Ramírez Sevilla, por los comentarios, aportaciones y tiempo dedicado a la revisión y enriquecimiento de la tesis.

Al Dr. Rodolfo Ramírez Sevilla, por su tiempo y apoyo en la toma de fotografías del material biológico, así como por los insumos y búsqueda de técnicas de transparentación.

A mis segundos padres: Dra. María de la Luz Espinosa Fuentes y M. en C. Faustino Zavala García. Gracias por la asesoría y apoyo en la realización de las figuras, pero sobre todo por sus consejos y palabras de aliento.

Al M. en C. Gustavo de la Cruz Agüero, por su asesoría y consejos durante el desarrollo de la tesis.

A Armado Hernández López y Rosabel Camacho Gastelum, por su ayuda y asesoría en la edición de las imágenes, gráficas y manejo de software.

A la Biol. Mar. María Moreno, por los artículos y consejos brindados.

A los invisibles pero siempre presentes: C.P Humberto Ceseña, Magda Mendoza y César Casas, por su apoyo y ayuda en un sinfín de trámites administrativos.

A Botero, Cauich, Dianiz, Diana, Dora, Esmeralda, Sandra, Leonardo, Quero, los Alejandro's, y al recién agregado Juan Antonio, porque aún con la distancia nuestra amistad sigue intacta. Gracias por tanta paciencia.

A mis compañeros y amigos Cicimareños: Cristina, Isabel, MariJo, Mariana, Olinda, Tere Peiro, Amaru, Erick, Geremias, los chicos del Aula 6 y de generación.

Al pequeño Juan Andrés V. Peiro, por los momentos de distracción y alegría en cada sonrisa.

A Cecilia Esqueda Escárcega, por la confianza, el apoyo y las agradables charlas sostenidas mientras el señor Funes no estaba.

Finalmente a toda la comunidad del CICIMAR, con quien entable una relación de amistad o cordialidad.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	I
ÍNDICE DE FIGURAS	II
ANEXOS	VII
GLOSARIO.....	IX
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XII
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes	4
HIPÓTESIS	5
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS PARTICULARES	6
ÁREA DE ESTUDIO.....	6
GENERALIDADES.....	7
<i>Límites y batimetría</i>	7
<i>Clima</i>	8
Circulación oceánica.....	9
<i>Corrientes y remolinos</i>	10
<i>Masas de agua</i>	11
<i>Mareas</i>	14
<i>Surgencia</i>	16
<i>Aportes fluviales (ríos)</i>	18
<i>Campo de Viento</i>	19
MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
RESULTADOS.....	26

Hidrografía	26
<i>Distribución espacial de la temperatura y salinidad (10m de profundidad)</i>	26
<i>Distribución vertical de los perfiles de temperatura y salinidad</i>	30
<i>Oxígeno, pH y turbidez (10m de profundidad)</i>	43
Composición de especies y nuevos registros	47
Distribución regional de la diversidad, riqueza de especies y equitatividad	51
Diversidad	51
Equidad y Riqueza	53
Abundancia	56
Distribución de la abundancia de los clados Thecosomata y Gymnosomata.....	56
Distribución de especies cuya abundancia fue mayor al 1%	57
Clado Thecosomata.....	62
Clado Gymnosomata	68
Distribución de especies poco frecuentes.....	72
Porcentaje de cambio en las abundancias.....	74
Asociaciones.....	76
Análisis de similitud Bray-Curtis y Análisis de especies indicadoras (AEI)	76
Porcentaje de cambio en la abundancia de las especies en los grupos de estaciones (Oceánico, Plataforma y Sonda de Campeche) en 2006 y 2010 ..	86
Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)	87
DISCUSIÓN	91
<i>Hidrografía</i>	91
<i>Composición de especies</i>	93
<i>Diversidad, equidad y riqueza de especies</i>	95
<i>Abundancia</i>	96

<i>Distribución de la abundancia</i>	97
<i>Especies poco frecuentes</i>	100
<i>Asociaciones</i>	100
<i>Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)</i>	103
CONCLUSIONES.....	105
LITERATURA CITADA.....	107
ANEXOS	120

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Lista sistemática de los pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Gymnosomata) encontrados en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio (primavera/secas) de 2006 y 2010. De acuerdo a la clasificación propuesta por Bouchet y Rocroi, 2005. (*) Nuevos registros (**) Ampliación en el ámbito geográfico. AF (Afinidad). ST: subtropical, T: tropical, T/ST: tropical/subtropical.	48
Tabla II. Taxa más abundantes de los clados Thecosomata y Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010. Densidad total (DT, org/100 m ³), densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m ³), desviación estándar ($\pm S$), frecuencia de ocurrencia (F), frecuencia relativa (F.R%) abundancia relativa (AR%)	60
Tabla III. Porcentaje de cambio en las abundancias (% C en A) de los taxa de pterópodos entre el año 2006 y 2010. Pérdida o ganancia (P/G), densidad total (D.T, org/100 m ³).....	75
Tabla IV. Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para el año 2006. Valor indicador (VI), promedio (\bar{Y}), desviación estándar ($\pm S$), probabilidad (p^*). .	80
Tabla V. Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para el año 2010. Valor indicador (VI), promedio (\bar{Y}), desviación estándar ($\pm S$), probabilidad (p^*) ..	85

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y distribución de las estaciones de muestro realizados durante mayo-junio de 2006 y 2010 en la porción suroeste del Golfo de México.1) Puerto de Veracruz; 2) Laguna de Alvarado; 3) Río Papaloapan; 4) Río Coatzacoalcos; 5) Río Tonalá; 6) Sistema Lagunar Carmen-Machona; 7) Laguna de Mecoacán; 8) Sistema Grijalva-Usumacinta; 9) Río San Pedro y San Pablo; 10) Laguna de Términos; 11) Río Champotón, 12) Celestún; 13) Río Lagartos.	7
Figura 2. Transectos seleccionados para la descripción de los perfiles de temperatura y salinidad. Azul-latitudinal [A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán] Verde-longitudinal [a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán].	23
Figura 3. Distribución superficial de la temperatura (SST, °C) y salinidad en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006.....	27
Figura 4. Distribución superficial de la temperatura (SST, °C) y salinidad en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2010.....	29
Figura 5. Distribución latitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.	31
Figura 6. Distribución latitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.	32
Figura 7. Distribución latitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.	34

Figura 8. Distribución latitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.	35
Figura 9. Distribución longitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.	37
Figura 10. Distribución longitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.	39
Figura 11. Distribución longitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.	41
Figura 12. Distribución longitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.	42
Figura 13. Distribución superficial del oxígeno (mg/l) en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	44
Figura 14. Distribución superficial del pH en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	45
Figura 15. Distribución superficial de la turbidez en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	46
Figura 16. Distribución de la diversidad (nats/ind) de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	52
Figura 17. Distribución de la equidad J' de Pielou de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	54

Figura 18. Distribución de la riqueza de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.....	55
Figura 19. Porcentaje de Abundancia de los clados Thecosomata y Gymnosomata durante mayo-junio de 2006 y 2010.	56
Figura 20. Distribución de la abundancia del clado Thecosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	58
Figura 21. Distribución de la abundancia del clado Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	59
Figura 22. Especies más abundantes de los clados a) Thecosomata y b) Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	61
Figura 23. Distribución de la abundancia de <i>Creseis conica</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.....	62
Figura 24. Distribución de la abundancia de <i>Limacina trochiformis</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	63
Figura 25. Distribución de la abundancia de <i>Diacria danae</i> y <i>Styliola subula</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006.....	64
Figura 26. Distribución de la abundancia de <i>Creseis clava</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.....	65
Figura 27. Distribución de la abundancia de <i>Limacina lesueurii</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	66
Figura 28. Distribución de la abundancia de <i>Heliconoides inflatus</i> y <i>Desmopterus papilio</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010..	67

Figura 29. Distribución de la abundancia de <i>Pneumoderma</i> spp. en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	68
Figura 30. Distribución de la abundancia de <i>Paraclione longicaudata</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	69
Figura 31. Distribución de la abundancia de <i>Thliptodon diaphanus</i> en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	70
Figura 32. Distribución de la abundancia de <i>Notobranchaea</i> spp. en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.	71
Figura 33. Distribución de la abundancia de <i>Pneumodermopsis</i> spp y <i>Clione limacina</i> en el sur del Golfo de México, durante mayo-junio de 2010.	72
Figura 34. Distribución de las especies poco frecuentes en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2006 y 2010.....	73
Figura 35. Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones de muestreo y la distribución de la temperatura y salinidad en cada zona durante mayo-junio de 2006 (líneas de colores = promedio).	78
Figura 36. Distribución de los grupos de estaciones con afinidad en la composición y abundancia de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2006.....	79
Figura 37. Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones de muestreo y la distribución de la temperatura y salinidad en cada zona durante mayo-junio de 2010, línea de colores = promedio.....	83
Figura 38. Distribución de los grupos de estaciones con afinidad en la composición y abundancia de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2010.....	84

Figura 39. Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de pterópodos durante mayo-junio de 2006. a) Estaciones contra las variables ambientales y b) especies contra las variables ambientales. 88

Figura 40. Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de pterópodos durante mayo-junio de 2010. a) Estaciones contra las variables ambientales y b) especies contra las variables ambientales. 90

ANEXOS

Anexo I. Densidad total (DT, org/100 m ³), densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m ³), \pm desviación estándar ($\pm s$), número de taxa (#Taxa), diversidad de Shannon-Wiener (H'), Equidad o equitatividad de Pielou (J'), abundancia del clado Thecosomata (A-T), abundancia del clado Gymnosomata (A-G) en cada estación de muestreo durante los años 2006 y 2010.	120
Anexo II. Composición, densidad total (DT, org/100 m ³), Afinidad (AF) densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m ³), \pm desviación estándar ($\pm s$), frecuencia de ocurrencia (F), frecuencia relativa (F.R%) abundancia relativa (AR%), de cada taxa en el suroeste del Golfo de México, durante 2006 y 2010.	124
Anexo III. Porcentaje de cambio en la abundancia (% C en A) en los grupos de estaciones entre 2006 y 2010. Pérdida o ganancia (P/G) en la abundancia entre los años.	126
Anexo IV. <i>Clio cuspidata</i> : A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista latero-ventral. 1, protoconcha; 2, espina lateral; 3, espina dorsal; 4, masa visceral; 5, costillas....	128
Anexo V. <i>Clio recurva</i> : A, vista dorsal; B, vista ventral. 1, protoconcha; 2, costillas transversales (estriación transversal); 3, masa visceral. <i>Diacavolinia strangulata</i> : A, vista ventral; B, vista dorsal. 1, constricción; 2, espina lateral; 3, masa visceral; 4, costillas transversales (estriación transversal).	129
Anexo VI. <i>Cymbulia sibogae</i> : A, vista ventral; B, vista dorsal; C, pseudoconcha. 1, disco natatorio; 2, labio; 3, tentáculos; 4, boca; 5, masa visceral.....	130
Anexo VII. <i>Clione limacina</i> : A, vista dorsal; B, vista lateral. 1, Alas; 2, conos bucales; 3, lóbulo pedial medio. <i>Thliptodon diaphanus</i> : A, vista ventral; B, vista dorsal. 1, Alas; 2, lóbulo pedial lateral; 3, masa bucal; 4, masa visceral.	131

Anexo VIII. *Paraclione longicaudata*: A y D, vista ventral; B, vista latero-ventral; C y E, vista dorsal. 1, Alas; 2, lóbulo pedial lateral; 3, masa visceral; 4, cromatóforos.
..... 132

GLOSARIO

Alóctona (no): Que no es originario del lugar en que se encuentra. [Material] que se origina en un lugar distinto al de su yacimiento primitivo y que ha sido transportado por algún agente geológico.

Corrientes residuales lagrangeanas: Son las corrientes medidas con cuerpos o partículas neutras a la deriva. También pueden ser calculadas con modelos numéricos.

Equidad: Grado de igualdad de la distribución de la abundancia (número de individuos, cobertura o biomasa) de las especies; el valor máximo ocurre cuando todas las especies presentan la misma abundancia.

Eurífago (a): Que utiliza o tolera una amplia variedad de alimentos o especies de alimento.

Frente: Zona de frontera entre dos masas de agua que difieren en sus propiedades, como temperatura (frente térmico), salinidad (frente halino).

In situ (*in situ*): Frase en latín, que significa en el lugar o posición natural u original.

Isohalina: Línea de un diagrama o mapa que conecta los puntos de igual salinidad.

Isoterma: Línea de un diagrama o mapa que conecta los puntos de igual temperatura.

Método de interpolación “kriging”: Es un algoritmo basado en la geoestadística o “arte de modelizar datos espaciales”. Esta técnica tiene en cuenta el comportamiento espacial de la variable a partir de la distancia y el grado de variación entre los puntos (depende de la relación espacial y estadística que hay entre los puntos de la muestra. Se utiliza en casos de estimación univariable. Se construye el estimador como una combinación lineal de los datos disponibles, sin sesgo y con varianza de error mínima.

Polifilético: Que deriva de dos o más linajes ancestrales; grupo que comprende taxones derivados de dos o más ancestros diferentes.

Protándrico: Perteneciente a un organismo hermafrodita que asume inicialmente una condición masculina y después cambia a una condición femenina.

Remolino oceánico: Cuerpo de agua que rota. Son de dos tipos (en el hemisferio norte): anticiclónico, con un giro en sentido de las manecillas del reloj y presentan un núcleo cálido, mientras que el ciclónico, su giro contra las manecillas del reloj, y genera el ascenso de agua con menor temperatura, mayor salinidad y frecuentemente rica en nutrientes.

Surgencia: Ascenso de las masas de agua subsuperficiales que remplazan a las masas de agua superficiales, por efecto de los vientos paralelos a la costa, con menor temperatura y mayor concentración de nutrientes.

RESUMEN

Los Thecosomata y Gymnosomata (Mollusca: Gastropoda), comúnmente denominados pterópodos, suelen ser más diversos y abundantes en aguas oceánicas, que en aguas neríticas. Los tecosomados son importantes consumidores de la producción primaria, mientras que los gimnosomados son carnívoros especializados que generalmente viven solitarios y contribuyen muy poco a la biomasa zooplanctónica. En el sur del Golfo de México, los estudios taxonómicos y ecológicos son escasos. En este contexto, se analizó la estructura de la comunidad de los pterópodos en relación a ocho variables ambientales. Las muestras se recolectaron con red Bongo (0-200 m de profundidad) en un total de 136 estaciones durante dos cruceros oceanográficos realizados en los periodos de primavera (mayo-junio de 2006 y 2010). La estructura de la comunidad se determinó mediante índices de diversidad (H') y equidad (J); similitud (Bray-Curtis); especies indicadoras (AEI); y un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), para determinar la relación entre la abundancia de las especies y las variables ambientales. De un total de 32 taxa identificados, cinco son nuevos registros para la zona. En ambos años, la mayor abundancia se registró en la zona nerítica, particularmente frente a las zonas de mayor descarga de aguas epicontinentales. La mayor diversidad se registró en la zona oceánica; en tanto la Sonda de Campeche y la plataforma de Yucatán presentaron valores comparativamente bajos. Las especies más abundantes fueron *Creseis conica* (51.71 y 42.66%), *Limacina trochiformis* (22.33 y 17.38%), *Heliconoides inflatus* (10.01 y 10.99%) y *Creseis clava* (6.29 y 20.68%). El análisis de similitud Bray-Curtis definió en ambos años tres grupos de estaciones denominados por su ubicación como Sonda de Campeche, Plataforma y Oceánico. El CCA evidenció una relación de sólo algunas especies con la temperatura, salinidad, pH y la distancia a la costa. En general, la composición, distribución y asociaciones de los pterópodos fue modulada en primera instancia por la temperatura, relacionada con la posición de un núcleo cálido que influyó en la estructura de las especies de plataforma y zona oceánica.

ABSTRACT

The Thecosomata and Gymnosomata (Mollusca: Gastropoda), commonly referred to as pteropods, are more diverse and abundant in neritic waters than ocean waters. The thecosomata are major consumers of Primary production, while gymnosomata are specialized carnivores that usually live solitary and contribute little to the zooplankton biomass. In the southern Gulf of Mexico, taxonomic and ecological studies are scarce. In this context, the community structure of pteropods in relation to eight environmental variables was analyzed. Samples were collected with Bongo net (0-200m deep) in a total of 136 sampling stations for two oceanographic cruises in May-June 2006 and 2010. Community structure was determined by diversity index (H') and evenness (J'); similarity (Bray-Curtis); indicator species (AEI); and Canonical Correspondence Analysis (CCA) to determine the relationship between species abundance and environmental variables. From a total of 32 taxa identified, five are new records for the area. In both years, the highest abundance was recorded in the neritic zone, and diversity was higher in the oceanic zone decreased in a gradient towards the coast. The Sonda de Campeche and Yucatan shelf presented comparatively low diversity values. The most abundant species was *Creseis conica* (51.71 y 42.66%), *Limacina trochiformis* (22.33 y 17.38%), *Heliconoides inflatus* (10.01 y 10.99%) y *Creseis clava* (6.29 y 20.68%). Similarity analysis (Bray-Curtis) identified three groups of stations in both years called for its location as Sonda de Campeche, Shelf and Oceanic. The CCA showed a relationship of only few species with temperature, salinity, pH and distance from the coast. In general, the composition, distribution and pteropods assemblages were modulated primarily by temperature related to the position of a warm core, which influenced the species structure of platform and oceanic zones.

INTRODUCCIÓN

Los clados Thecosomata y Gymnosomata, comúnmente denominados pterópodos, son moluscos holoplanctónicos pertenecientes a la clase Gastropoda y agrupados dentro del grupo informal Opisthobranchia (Bouchet & Rocroi, 2005). La posición taxonómica de los pterópodos ha despertado considerables debates (Lalli & Gilmer, 1989; Klussmann-Kolb & Dinapoli, 2006), debido a que dentro de Opisthobranchia, los pterópodos representan a dos linajes independientes, lo que sugiere un grupo polifilético. Por lo que actualmente, el nombre Pteropoda ha quedado obsoleto en la clasificación formal de los moluscos (van der Spoel & Dadon, 2005; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Janssen & Little, 2010), en tanto que otros autores consideran que Thecosomata y Gymnosomata son clados hermanos, y consecuentemente Pteropoda puede ser considerado como un clado válido (Klussmann-Kolb & Dinapoli, 2006) que sigue siendo ampliamente utilizado en la literatura (van der Spoel & Dadon, 2005; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Janssen & Little, 2010).

Los pterópodos pueden ser un miembro numéricamente dominante en la comunidad de zooplancton en aguas templadas y polares (Seibel & Dierssen, 2003; Hunt *et al.*, 2008). Se distribuyen ampliamente en todos los océanos, principalmente en las zonas tropicales y sub-tropicales, donde al morir y sedimentarse, constituyen una parte importante de los sedimentos superficiales (Panchang *et al.*, 2007). El grupo suele ser más diverso y abundante en aguas oceánicas, que en aguas neríticas (Gasca & Suárez-Morales, 1996; Boltovskoy, 1999; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Howard *et al.*, 2011).

La mayoría de los pterópodos tienen una migración vertical más o menos pronunciada; se alimentan en el periodo nocturno cerca de la superficie y migran con el amanecer y atardecer, de manera que durante el día pueden estar a mayor profundidad (Wormouth, 1981; van der Spoel, 1996). En unos cuantos casos ocurre una migración invertida, con la presencia de organismos en aguas superficiales durante las horas diurnas (van der Spoel, 1996).

En el clado Thecosomata se ubican los Eutecosomados y Pseudotecosomados, generalmente son de tamaño pequeño (2.5 mm a 30 mm), presentan una concha externa o interna gelatinosa delgada y frágil (Lalli & Gilmer, 1989). Son los únicos miembros del grupo informal Opisthobranchia que tienen un sistema de alimentación mucoso ciliar (Bé & Gilmer, 1977; Lalli & Gilmer, 1989). Por su parte, Gymnosomata presentan concha sólo al principio de su vida y se caracterizan por ser organismos desnudos, con longitudes desde 2 mm hasta 85 mm. Usualmente no se agregan en cúmulos o parches como los tecosomados, son carnívoros y la mayoría de las especies son depredadores especializados (Bé & Gilmer, 1977; Lalli & Gilmer, 1989; Boltovskoy, 1999).

Los pterópodos son hermafroditas protándricos, por regla general se reproducen mediante fertilización cruzada, aunque la autofertilización probablemente también ocurre (Lalli & Gilmer, 1989; Boltovskoy, 1999). El ciclo de vida de la mayoría de las especies se estima que es alrededor de varios meses a 2.5 años (Lalli & Gilmer, 1989; Fabry, 1989; Kleypas *et al.*, 2006).

Los pterópodos tecosomados son muy importantes para los ecosistemas marinos, porque representan un componente relevante del plancton oceánico y contribuyen en el ciclo del carbono del océano. Aunado al hecho de que son importantes consumidores de la producción primaria (Herman & Rosenberg, 1968; Lalli & Gilmer, 1989; Meinecke & Wefer, 1990; Seibel & Dierssen, 2003; Cevik *et al.*, 2006). Por el contrario los gimnosomados contribuyen muy poco a la biomasa zooplanctónica, debido a que estos carnívoros generalmente viven solitarios (Biekart, 1989; van der Spoel & Dadon, 2005). Investigaciones recientes sugieren que los pterópodos pueden ser un alimento clave para algunas especies, ya sea de forma ocasional o exclusiva. Entre ellas se encuentran otras especies de zooplancton, peces, aves marinas, ballenas, focas anilladas, peces de importancia comercial como la macarela, el salmón del Pacífico norte y el atún de aleta amarilla, pero además algunas especies de gimnosomados se alimentan de forma exclusiva de otros tecosomados (Blank, 2007; Hunt *et al.*, 2008).

La abundancia de los pterópodos está controlada por propiedades físico-químicas específicas del medio, así como por el potencial adaptativo de las especies (Panchang *et al.*, 2007). Algunos estudios revelan que el aumento de su abundancia se relaciona con el incremento de la temperatura, salinidad, corrientes cálidas, zonas de mezcla y profundidad (Wormuth, 1981; Suárez-Morales, 1994; Parra-Flores & Gasca, 2009; Xu & Li, 2006).

Los tecosomados son de especial interés en los estudios ecológicos y geológicos (Biekart, 1989), principalmente de paleo-clima, paleo-oceanografía y paleo-ecología (Almogi-Labin *et al.*, 1986; Meinecke & Wefer, 1990; Blank, 2007). No obstante, su importancia en las cadenas tróficas y los ciclos biogeoquímicos se complica por la falta de claridad en la taxonomía del grupo (Jennings *et al.*, 2010; Maas *et al.*, 2013).

Recientemente se ha demostrado que los tecosomados podrían ser impactados por el incremento en la concentración del CO₂ atmosférico, debido a que su concha formada de aragonita se disuelve mucho más rápido, cuando el pH disminuye y genera una disminución en la concentración de iones de carbonato, los cuales son utilizados para la formación de sus conchas (Orr *et al.*, 2005; Blank, 2007), y por ello son más vulnerables a la acidificación de los océanos (Howard *et al.*, 2011).

En este contexto, la presente investigación pretende aportar conocimientos sobre la composición de las especies de pterópodos (clados Thecosomata y Gymnosomata) y determinar las posibles relaciones entre la diversidad, abundancia y distribución con las variables ambientales presentes en la zona oceánica y nerítica del sur del Golfo de México. Para lo cual, en primera instancia se hizo una búsqueda bibliográfica de las especies reportadas en la zona y se contrastaron con las encontradas en el presente estudio, posteriormente la estructura de la comunidad se describió con base a los índices de Shannon-Wiener y Pielou, así como con un análisis de las asociaciones entre las estaciones y las especies mediante un análisis de similitud Bray-Curtis. Finalmente se analizó si las variables ambientales

determinan o tienen una influencia sobre la comunidad de los pterópodos, mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).

Antecedentes

Dentro de los trabajos de investigación realizados en el último siglo sobre aspectos de la biología y taxonomía de los pterópodos se pueden citar los siguientes: Tesch (1913), Morton (1957, 1958), Lalli (1970), van der Spoel (1972), Boltovskoy (1974), Gilmer (1974), Bé & Gilmer (1977), Lalli & Gilmer (1989), Bandel & Hemleben (1995), Boltovskoy (1999) y van der Spoel & Dadon (2005).

En la actualidad la mayoría de los trabajos son enfocados en estudios de la abundancia y distribución de los pterópodos (con especial interés en el orden Thecosamata) como indicadores ecológicos y del impacto que tendría la acidificación del océano sobre la formación de sus conchas. En tanto que muy pocos son los estudios de su distribución vertical y geográfica. El impacto de la acidificación del océano ha sido estudiado en arrecifes de coral y otros calcificadores como, pterópodos, cocolitofóridos y foraminíferos (Kleypas *et al.*, 2006). El impacto sobre poblaciones de pterópodos ha sido evaluado para la región Sub-Antártica (Blank, 2007), donde también se han hecho estudios las posibles consecuencias de la disminución de sus abundancias (Hunt *et al.*, 2008). Recientemente se realizó una evaluación de la distribución mundial de pterópodos y su contribución al carbonato y la biomasa de carbón en el océano moderno (Bednaršek *et al.*, 2012).

Otros tipo de estudios son enfocados en: la determinación de especies dominantes en el Mar Oriental de China (Xu & Li, 2006); la distribución, abundancia y flujo estacional en la columna de agua y los sedimentos de la zona sur de Tasmania (Howard *et al.*, 2011), en la estructura de la comunidad en el Mar Caribe (Suárez-Morales & Gasca, 1998; Parra-Flores & Gasca, 2009); evaluación de su biomasa en el Pacífico Noreste (Mackas & Galbraith, 2012); y de una revisión de los estudios realizados en la región norte del Océano Índico (Panchang *et al.*, 2007).

Desafortunadamente, la falta de claridad taxonómica de los pterópodos es señalada como la principal limitante para el análisis de su contribución en las cadenas tróficas y ciclos biogeoquímicos (Jennings *et al.*, 2010; Maas *et al.*, 2013).

Los estudios realizados en el Golfo de México (GDM) sobre pterópodos son escasos y principalmente realizados en la zona costera, de los cuales únicamente cinco trabajos han sido publicados formalmente. Entre ellos, se encuentra una recopilación bibliográfica de las especies de pterópodos del norte y sur del GDM, Mar Caribe y la corriente de Florida (Suárez-Morales, 1994). Un estudio de su distribución y abundancia en arrecifes de la zona costera de Veracruz (Leal-Rodríguez, 1965), e información de la distribución de moluscos holoplanctónicos (heterópodos y pterópodos) en el sur del GDM (Lemus-Santana, 2009, 2011) y de su relación con el ambiente en la Bahía de Campeche (Matsubara-Oda, 1975). Un estudio de la distribución vertical (0-50 m) de los Thecosomata y Pseudothecosomata al sur del GDM (Suárez-Morales & Gasca, 1992), y de la segregación vertical de los moluscos holoplanctónicos en la capa epipelágica, en el sur del GDM (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2013), Así como de la composición y abundancia de Thecosomata y Gymnosomata en la zona nerítica al sur del GDM en agosto de 1995 (López-Arellanes, 2011; Flores-Coto *et al.*, 2013).

HIPÓTESIS

Con base en los antecedentes, es evidente que los cambios en la distribución de las especies de pterópodos puede ser delimitada en función de su afinidad biogeográfica y límites de tolerancia (ambiental y topográfica). Por lo que se espera se mantenga un patrón en la composición, abundancia y asociación de las especies en la primavera de los años analizados, en razón de una posible consistencia hidrológica a través de los años.

OBJETIVO GENERAL

Determinar si en los dos periodos de primavera analizados (mayo-junio de 2006 y 2010) existe un patrón o tendencia similar en la distribución y estructura de la comunidad de los pterópodos y evaluar la influencia de las variables ambientales sobre dicho patrón.

OBJETIVOS PARTICULARES

Determinar si la composición de los taxa difiere de los registros previos en el área de estudio.

Analizar las variables ambientales de la porción sur del Golfo de México, durante el periodo mayo-junio de 2006 y 2010.

Análisis la variación en la composición, diversidad, abundancia y asociación de los pterópodos en relación a las variables ambientales de la porción sur del Golfo de México, durante dos periodos de estudio (mayo-junio de 2006 y 2010).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la porción suroeste del Golfo de México, localizada dentro de las coordenadas 18° y 23° norte y 96° y 87° oeste, frente a las costas y zona oceánica que incluyen las plataformas de Yucatán (Banco de Campeche), Tabasco y parte de Veracruz (Figura. 1).

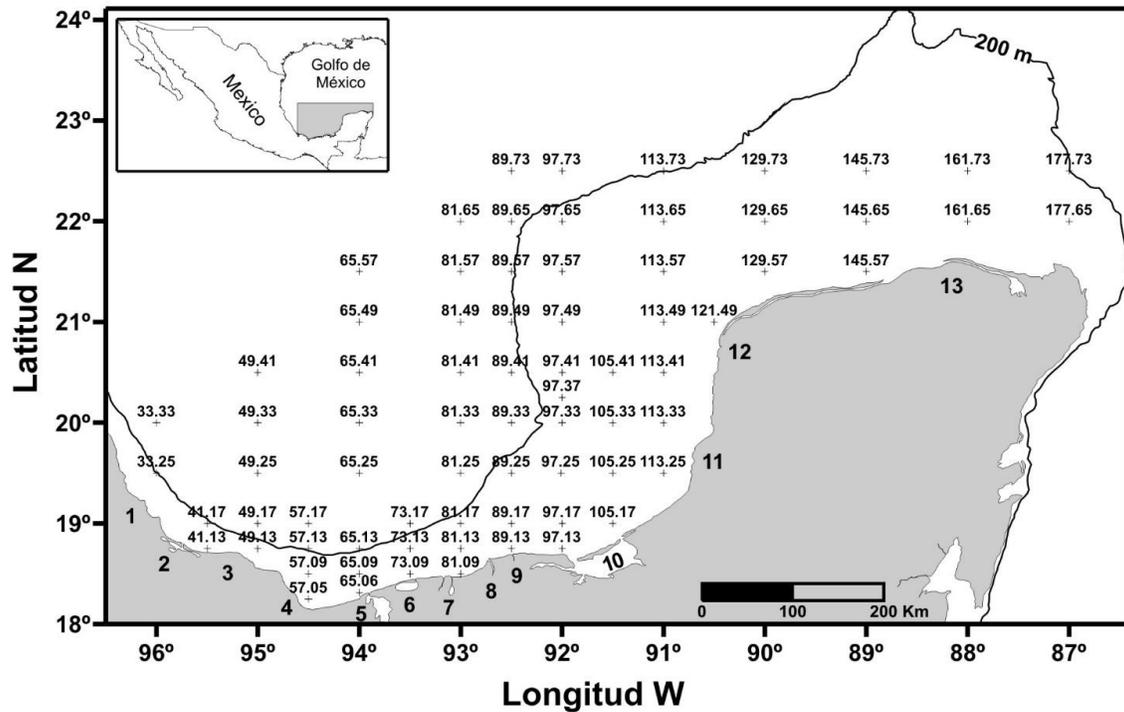


Figura 1. Área de estudio y distribución de las estaciones de muestro realizados durante mayo-junio de 2006 y 2010 en la porción suroeste del Golfo de México. 1) Puerto de Veracruz; 2) Laguna de Alvarado; 3) Río Papaloapan; 4) Río Coatzacoalcos; 5) Río Tonalá; 6) Sistema Lagunar Carmen-Machona; 7) Laguna de Mecoacán; 8) Sistema Grijalva-Usumacinta; 9) Río San Pedro y San Pablo; 10) Laguna de Términos; 11) Río Champotón, 12) Celestún; 13) Río Lagartos.

GENERALIDADES

Límites y batimetría

El Golfo de México (GDM) es un mar semicerrado, con una profundidad máxima de 3,700 m, correspondiente a su porción central. Se conecta con el Mar Caribe por el canal de Yucatán, que tiene una profundidad de 1,900 m y con el Océano Atlántico por medio del estrecho de Florida. El agua de la zona más profunda tiene propiedades diferentes a las de los estrechos de Florida y Canal de Yucatán (Monreal-Gómez & Salas-de León, 1997; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

El GDM cuenta con grandes extensiones de plataforma continental en donde las profundidades son menores a los 200 m. La plataforma es más amplia en el norte de la Península de Yucatán, así como al oeste de la Península de Florida, disminuyendo al sur de las costas de Texas y Luisiana, siendo muy angosta en la vertiente occidental de las costas de Veracruz y Tamaulipas. La plataforma continental de la Península de Yucatán es conocida como el Banco de Campeche, denominándose su porción suroccidental Sonda de Campeche. En el extremo occidental del Banco de Campeche se encuentra una zona que exhibe cambios muy grandes de profundidad; esta región es conocida como Escarpe de Campeche (Martínez-López & Parés-Sierra, 1998; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

Clima

El GDM presenta distintos climas, catalogados como épocas de secas (primavera) de marzo a junio, de lluvias (verano, otoño) de julio a septiembre con presencia de depresiones tropicales y una de “Nortes” (invierno) de octubre a febrero.

De acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1973), el clima es cálido subhúmedo (Aw) con lluvias en verano y una precipitación media anual de 1,100 a 2,000 mm. La temperatura anual promedio supera los 26°C. La dinámica de los vientos, predominantemente del este (E-SE) es variable a lo largo del año, tienen una velocidad máxima promedio de 15.2 km/h. En los meses de septiembre-marzo dominan los vientos del norte, llamados Nortes, los cuales alcanzan velocidades mayores a 40 km/h en el mes de octubre. La extensión de los Nortes varía de un año a otro, principalmente entre años “normales” y con presencia del evento El Niño. Durante años El Niño los Nortes son menos frecuentes, más intensos y llegan más al sur. En el verano el Golfo es influenciado por tormentas tropicales, de las cuales el 60% alcanza intensidad de huracán. (Gutiérrez-Estrada, 1977; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

En la Costa Centro-Sur (Veracruz-Tabasco y Campeche), el clima es cálido-húmedo con precipitación anual que varía entre los 1,500 y 2,500 mm. Esta costa comprende a los principales sistemas deltaicos y estuarinos de la costa mexicana del golfo, que influyen en el mar adyacente debido al aporte de agua y sedimentos continentales (Bello-Pineda *et al.*, 2009).

La Costa Noroccidental de la península de Yucatán (Campeche y Yucatán), se reconoce como otra región cuyo clima es cálido (temperatura media anual entre los 22 y 26°C). Durante todo el año, la península está sujeta a la influencia de los vientos alisios del este y del noreste, en el verano y otoño la influencia más notoria es de los ciclones tropicales y, en el invierno los Nortes, con sus vientos húmedos que contribuyen a elevar el porcentaje de lluvia invernal (entre 5 y 10% de la total anual). La distribución de la precipitación pluvial es 600-800 mm en la costa norte de Yucatán entre Celestún y la laguna de Yalahau (Hol Box), mientras que en la Costa de Campeche varía de 800 en el norte y, hasta 1,300 mm en el sur en la Laguna de Términos (Bello-Pineda *et al.*, 2009).

Circulación oceánica

La dinámica del GDM presenta dos características o flujos semipermanentes que determinan la circulación oceánica: la corriente de Lazo en la parte oriental y una celda de circulación anticiclónica en la frontera occidental (Martínez-López & Parés-Sierra, 1998).

En un contexto general, la circulación es predominantemente ciclónica durante todo el año (Vázquez-de la Cerda *et al.*, 2005), y se debe principalmente a: 1) al viento; 2) el flujo de agua a través del canal de Yucatán; 3) la descarga de agua proveniente de los ríos, y 4) el intercambio océano-atmosfera. Aunado a ello, se encuentran 5) la surgencia de Yucatán; 6) la corriente de Lazo; 7) los remolinos ciclónicos y anticiclónicos, y 7) los frentes que se producen con el encuentro de aguas de diferentes características, los cuales generalmente ocurren en los meses de octubre a abril.

Corrientes y remolinos

Las corrientes de Yucatán y del Lazo son parte del remolino subtropical del Atlántico norte que es generado por los vientos alisios. La dinámica del GDM tiene una fuerte influencia de la Corriente de Yucatán, con un transporte promedio de 23.9 Sv (1 Sv = $10^6 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$). La Corriente de Lazo penetra hacia el norte, luego gira al este, posteriormente hacia el sur y hacia el este, saliendo por el Estrecho de Florida hasta integrarse a la Corriente del Golfo (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). La máxima intrusión de la corriente de Lazo se ha observado en verano y la mínima en primavera (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004).

Los trabajos de Ichiye (1962) y Elliot (1982) establecen que la celda de circulación anticiclónica (zona occidental del GDM), se debe al desprendimiento de grandes remolinos anticiclónicos de la Corriente de Lazo, observados en las regiones central, nor y sudoccidental, los cuales migran al oeste al interior del Golfo hasta chocar contra el talud continental occidental, casi siempre a la altura de Tamaulipas. Su diámetro es de más de 300 km, y una profundidad de 1,000 m, con velocidades tangenciales de un metro por segundo y se desprenden cada determinado tiempo (3 y 21 meses), con un promedio de vida de alrededor de un año (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). Durante la colisiones los remolinos anticiclónicos se subdividen, y pierden aproximadamente una tercera parte ($2 \times 10^4 \text{ Km}^3$) de su volumen total ($6 \times 10^4 \text{ Km}^3$). El mecanismo de los vórtices transfiere movimiento angular a la masa de agua circundante, al norte y sur de las zonas de colisión, formando remolinos ciclónicos. El centro de los anticiclones, la circulación vertical es descendente, y provocan el hundimiento de la masa de agua, mientras que en el centro de los ciclones la circulación vertical es ascendente, con intensos fenómenos de surgencia de hasta 15 m día^{-1} (Vidal-Lorandi *et al.*, 1999).

A su paso por el Golfo, los remolinos se mueven en pares o grupos de remolinos, mediante intensas corrientes que redistribuyen las aguas calientes y frías de las capas superficiales, así como el plancton y, en algunos casos, los contaminantes (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). La entrada de

grandes cantidades de salinidad, son importantes en el balance de los nutrientes y en la dinámica de las masas de agua (Bessonov *et al.*, 1971; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Este patrón de circulación es el responsable de la alta productividad primaria y secundaria del Golfo y afecta sus masas de agua más profundas (Vidal-Lorandi *et al.*, 1999).

Zavala-Hidalgo *et al.* (2003) mencionan que los remolinos no tienen un comportamiento estacional, aunque tienen trayectorias preferidas, con mayor influencia cuando la componente del esfuerzo del viento a lo largo de la costa es muy débil durante finales de la primavera y el verano.

Finalmente, las observaciones *in situ* y con modulación numérica demuestran que el choque de los anticiclones contra el margen occidental constituye el mecanismo principal que da origen a la Corriente de Frontera del Golfo de México. El forzamiento inducido por el rotacional del viento tiene una importancia relativamente secundaria en la génesis de esta Corriente (Vidal-Lorandi *et al.*, 1999). Aunado a que el trazador por excelencia de los remolinos anticiclónicos, es precisamente la masa de agua subsuperficial, localizada entre los 100 y 250 m de profundidad, conocida como el Agua Subtropical Subyacente (SUW) (Elliott, 1982). Esta masa de agua que proveniente del Caribe se caracteriza por tener una salinidad de 36.6, y una temperatura de 22.5°C.

Masas de agua

Las masas de agua superficiales y subsuperficiales en el GDM son tanto de origen local, como regional (Aldeco *et al.*, 2009). De acuerdo con los trabajos de Ichiye (1962), Elliott (1982) y Vidal *et al.* (1994), son siete las masas de agua: 1) Agua Común del Golfo de México (**ACGM**); 2) Agua subtropical subsuperficial del Golfo de México (**AStSsGM**); 3) Agua de los 18°C del mar de los Sargazos; 4) Agua central del Atlántico tropical (**ACAT**); 5) Agua intermedia Antártica (**AIA**); 6) Agua subtropical subsuperficial del Caribe (**AStSsC**); 7) Agua profunda del Noratlántico o Agua profunda del Atlántico Norte (**APNA**). Las primeras cuatro constituyen la capa

cálida superior (0 a 500 m) y, las tres restantes integran la capa fría inferior (500 a 3,650 m).

El Agua Común del Golfo de México (**ACGM**), se identifica por su salinidad de $36.3 \leq a \leq 36.4$ y una temperatura de $\sim 22.5^{\circ}\text{C}$ (densidad de 24.50 a 25.50), esta se forma localmente mediante dos mecanismos cuya característica común, es el iniciar con **AStSsC**. Durante los meses de invierno, cuando el régimen de vientos origina una capa de mezcla de aproximadamente 170 m, se produce un enfriamiento y consecuentemente una mezcla convectiva, formando así el **ACGM**. Sin embargo, esta mezcla sólo afecta la capa superior, por lo que el mecanismo más importante en la formación de esta masa de agua es la colisión del remolino anticiclónico proveniente de la corriente de Lazo con el talud y la plataforma continental de Tamaulipas (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

El Agua Subtropical Subsuperficial del Golfo de México (**AStSsGM**) proviene del Mar Caribe y se identifica dentro del golfo por su salinidad de 36.6 y una temperatura de 22°C (densidad de < 25.50 a < 26.30); su presencia dentro del GDM se debe a los remolinos anticiclónicos que se desprenden de la Corriente del Lazo en la región nororiental del GDM, incorporan agua del mar Caribe (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

El Agua de 18°C del mar de los Sargazos se forma durante el invierno en su región norte y se caracteriza por una salinidad de 36.5, y temperatura de 17.9°C . Esta agua ingresa al mar Caribe a través del Pasaje de Winward (entre las islas de Cuba y Santo Domingo) a una profundidad aproximadamente de 300 m, de donde se dispersa hacia las cuencas de Yucatán y Caimán. Esta masa de agua ha sido identificada en la Corriente de Florida, por lo que su presencia infiere su ingreso del mar Caribe hacia el GDM, a través del Estrecho de Yucatán y su incorporación a la Corriente del Lazo. El desprendimiento de los remolinos anticiclónicos de la Corriente del Lazo transporta el remanente del Agua de 18°C del Mar de los Sargazos hacia el interior del Golfo, la cual se identifica por la presencia de un

segundo mínimo de oxígeno disuelto (< 2.80 a < 3.50 ml/L) (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

El Agua Central del Atlántico Tropical (**ACAT**) se localiza entre 100 y 680 m de profundidad y se identifica por su mínima concentración de oxígeno disuelto de 2.40 a 2.80 ml/L, con salinidad promedio de 35.5, y una temperatura de $\sim 12^{\circ}\text{C}$ (densidad promedio de 27.20) (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

El Agua Intermedia Antártica (**AIA**) se forma en la Convergencia Antártica, donde se incorpora a la circulación intermedia del Atlántico sur y migra hacia al norte como una lengüeta de mínima salinidad cuyo núcleo de < 34.3 a < 34.5 , se localiza a los 800 m de profundidad. La masa de agua remanente del Agua Antártica Intermedia, ingresa al mar Caribe a través de los Pasajes de Santa Lucía (entre las islas de Martinica y Santa Lucía), con una salinidad de 34.6 a 34.8. Al ingresar al GDM y dispersarse hacia el oeste, mediante el desprendimiento de remolinos anticiclónicos de la Corriente del Lazo, el remanente del Agua Antártica Intermedia incrementa su salinidad y reduce el espesor de su estrato, hasta alcanzar salinidades de < 34.88 a < 34.89 entre los 700 y 750 m de profundidad en la región occidental del golfo (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

El Agua subtropical subsuperficial del Caribe (**AStSsC**) se forma dentro del mar Caribe a temperaturas potenciales de < 4.0 a $< 5.5^{\circ}\text{C}$ a profundidades de 1,100 a 1,600 m. Se caracteriza por tener salinidades de $36.4 < a < 36.7$ y una temperatura de $22.2 < a < 26^{\circ}\text{C}$ (densidad de 27.66). El **AStSsC** entra con el flujo principal de la Corriente de Lazo, una parte de ella se distribuye al oeste del Golfo de México, mientras que otra parte contribuye en gran medida al volumen del remolino anticiclónico, que se desprende de la Corriente de Lazo, o sale del GDM por el Estrecho de Florida (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

Agua profunda del Noratlántico o Agua profunda del Atlántico Norte (**APNA**) su formación tiene lugar principalmente en latitudes altas, donde el agua de alta densidad se hunde y llena el fondo de las cuencas con aguas frías. Ingresa al Golfo de México vía el mar Caribe, a través de la profundidad del umbral (1,600 a 1,900 m) del Estrecho de Yucatán. En la Cuenca de Yucatán, entre los 1,500 y 2,000 m de profundidad, se tiene una salinidad de 34.96 a 34.99, una temperatura de 4.00 a 4.10°C y una concentración de oxígeno disuelto de 5.00 a 5.75 ml/L. Esta masa de agua constituye la masa de agua profunda del Golfo de México (De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

Las masas de agua que confluyen en el canal de Yucatán, tienen un flujo que varía estacionalmente; en promedio, de la capa superior a los 500 m de profundidad se presenta un transporte de $14 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{seg}$, con un máximo en primavera y verano (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

Durante la primavera el agua de menor salinidad (36.0) se encuentra en dos partes del golfo: a lo largo de la plataforma del norte y a lo largo del curso de la corriente de Florida. En el primer caso el origen se encuentra en el aporte del Mississippi y otros ríos y en el segundo, se debe al agua menos salina del Mar del Caribe que transporta la corriente. En la parte occidental del golfo, el agua con salinidad >36.4 se distribuye uniformemente, pero el agua de mayor salinidad se encuentra en el centro de la parte oriental, lo que indica que el agua del canal de Yucatán puede aumentar la salinidad por evaporación en el golfo y eventualmente, escurrir hacia los estrechos de Florida, causando una salinidad ligeramente mayor en los estrechos, que en el canal de Yucatán (Ichiye, 1962).

Mareas

La amplitud de las mareas es generalmente pequeña, pero controla el ritmo de los hábitats costeros. En la mayor parte del GDM las mareas son de tipo diurno, con algunas regiones de mareas mixtas con dominancia diurna y mixtas con dominancia semi-diurna (Salas-de León & Monreal-Gómez, 1997; De la Lanza-Espino & Gómez-Rojas, 2004).

La marea diurna se presenta en cuatro regiones, desde el noreste de Yucatán hasta Coatzacoalcos; desde el Río Bravo hasta Rockport; en la zona próxima a Galveston y de New Orleans hasta el Este de Pensacola.

La marea mixta con dominancia diurna se encuentra desde el noreste de Coatzacoalcos hasta el noreste de Matamoros; al noreste de Rockport hasta Galveston; y en la región cercana a Bayou Rigaud y frente a Boca Grande.

La marea mixta con dominancia semi-diurna se encuentra al oriente de la península de Yucatán en la costa de Cuba, en toda la costa de Florida (excepto Boca Grande) hasta Alligátor Bayou y en la región comprendida entre Calcasieus Pass y Eugene Island.

En resumen, las mareas que afectan la porción sur del GDM son: 1) marea diurna desde el noreste de Yucatán hasta Coatzacoalcos; 2) marea mixta con dominancia diurna del noroeste de Coatzacoalcos hasta el norte de Matamoros; y 3) marea mixta con dominancia semi-diurna en la península de Yucatán (Salas-de León & Monreal-Gómez, 1997).

En la Sonda de Campeche se reportan mareas diurnas, cuyas amplitudes máximas son para $K_1 = 19$ cm y para $O_1 = 16$ cm (Martínez-López & Parés-Sierra, 1998). En regiones como la Laguna de Términos, la marea juega un papel importante en la mezcla, con un máximo durante las mareas vivas (luna nueva y llena), y su menor intensidad en las mareas muertas (cuarto menguante y creciente). En el transporte de material en suspensión y de organismos, son determinantes las corrientes residuales, definidas como el promedio de las corrientes instantáneas en un ciclo de marea. (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004)

Las corrientes residuales lagrangeanas asociadas con las mareas tienen intensidades menores a 0.5 cm s^{-1} , por lo que la marea tiene un papel secundario en la propagación de contaminantes en el GDM (Martínez-López, 1993). Aun cuando la altura de marea es pequeña a lo largo del golfo (<0.5 m), son importantes en las zonas de mezcla de ambientes estuarinos con movimiento de agua y

sedimentos, particularmente en las desembocaduras fluviales, los esteros, brazos deltaicos y bocas de lagunas (De Lanza Espino & Gómez Rojas, 2004).

Surgencia

La surgencia o afloramiento consiste en el ascenso de masas de agua subsuperficiales, con menor temperatura y mayor concentración de nutrientes, que reemplazan a las masas de agua superficiales. Las surgencias ocurren en zonas restringidas del océano y juegan un papel importante en la fertilización del océano. Por lo que en el GDM el ancho de la plataforma de Yucatán juega un papel muy importante en la formación y extensión de la surgencia, por que permite que el agua de la surgencia permanezca por varios días en la zona eufótica sobre la plataforma, (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). En el GDM, los eventos de surgencia sobre el Banco de Campeche, han sido reportados desde hace más de 40 años, entre los trabajos más importantes se encuentran los de Cochrane (1969), Merino (1997) y recientemente el de Ramos-Musalem (2013).

La explicación más aceptada hasta el momento sobre el mecanismo de formación de la surgencia de Yucatán, consiste en que la fricción de la corriente de Yucatán sobre el fondo, produce un transporte de Ekman pendiente arriba y la convierte en afloramiento (Cochrane, 1969). El afloramiento consiste en el ascenso de parcelas de agua con una temperatura característica de 16 a 20°C, salinidad entre 36.1-36.5, concentraciones de oxígeno disuelto de entre 3.4 y 3.7 ml/l, y un gran contenido de nitratos (8-14 $\mu\text{mol/l}$), fosfatos (1.2-1.7 $\mu\text{mol/l}$) y silicatos (4.5-7.3 $\mu\text{mol/l}$), por lo que tiene un gran potencial fertilizante (Merino, 1997). Así mismo menciona que el agua aflorada no irrumpe en la superficie, asciende desde una profundidad de entre 220 y 250 m en la zona del Caribe, hasta una profundidad de 10-70 m en la zona del Banco de Campeche. El afloramiento se evidencia con el levantamiento de la isoterma de 22.5°C, mostrando un domo de agua fría en Cabo Catoche (Cochrane, 1968). Horizontalmente, el agua comienza su ascenso aproximadamente desde 20° 15'N, justo al sur de Cozumel y alcanza su punto más alto de surgencia 200 km al norte.

La estacionalidad de los eventos de surgencia, se presentan con mayor intensidad y frecuencia en primavera y verano, lo cual se debe a variaciones de la Corriente de Yucatán, la cual es más intensa en dichas estaciones. El agua de surgencia se desplaza con velocidades $\sim 10 \text{ cm s}^{-1}$ cerca de la costa, y de 23 cm s^{-1} en la región más alejada de ésta. Considerando estas velocidades se estima que el agua fría puede cruzar la plataforma entre 17 y 40 días. La temperatura en el fondo es menor en la región oriental (14°C) y aumenta hasta los 26°C frente a la costa norte de la península (entre 88 y 89°W). En cuanto a la salinidad antes de que se desarrolle la surgencia (invierno), el máximo de salinidad característico del AStSsC ($36.4 < a < 36.7$) se separa del talud y está ausente durante la época de surgencia. Lo anterior explica la estructura de dos capas en la plataforma. Esta estratificación en la plataforma de Yucatán durante primavera y verano no se debe al calentamiento del agua en la superficie sino a la intrusión del agua fría de la surgencia que baña la plataforma (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

En un análisis numérico de los forzamientos que generan la surgencia realizados por Ramos-Musalem (2013), describen que asciende desde profundidades por debajo de 120 m e irrumpe en la capa de 37.5 m del lado oriental de la plataforma continental, como un filamento delgado, limitado al oriente por la corriente de Yucatán (21.5°N , 86.7°W). A partir de ahí, el agua asciende y avanza hacia el oriente y hacia el norte, sobre la plataforma. Típicamente, se forma una figura triangular con dos filamentos alargados en dos de los vértices, uno apuntando hacia el norte, alineado con la corriente del Lazo y otro hacia el oriente, siguiendo la batimetría de la plataforma. En sentido vertical, se identificó un domo de agua fría que evoluciona a lo largo del evento, que alcanza una altura máxima e invade la plataforma continental. A partir de cortes zonales, se identificó que las isotermas ascienden significativamente a lo largo del evento (21.125°N a 22.625°N). Finalmente concluye que existe una estrecha relación entre la surgencia, las variaciones de la altura del nivel del mar en el Banco de Campeche, y la vorticidad en la zona de surgencia, lo que indica que la surgencia sucede en episodios de 5 a 10 días, cuando sobre el talud este del Banco de Campeche hay movimientos

verticales asociados a vórtices ciclónicos y éstos se desarrollan entre 20.625°N y 22.625°N. Cabe mencionar que los remolinos frontales a largo de la orilla occidental, parecen estar favorecidos por ondas atrapadas a la costa (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Aportes fluviales (ríos)

Los mayores aportes de agua dulce hacia el golfo se deben principalmente al Río Misisipi, sin embargo en la porción sur del GDM, el aporte de aguas epicontinentales se debe en gran medida a los ríos ubicados frente a las costas de Veracruz, pero principalmente frente a Tabasco y Campeche, siendo más abundantes durante la temporada de lluvias, principalmente entre los meses de julio y agosto (Flores-Coto *et al.*, 1988).

El aporte más importante es generado por los ríos Grijalva y Usumacinta, conocidos como el Sistema Grijalva-Usumacinta, el cual ocupa el segundo lugar en cuanto a descarga hacia el GDM. La magnitud de la descarga de agua, depende de las condiciones meteorológicas que se presentan en la zona, teniendo como consecuencia que el volumen descargado varíe a lo largo del año. El resultado de estudios durante un promedio de 10 años, indicó que las descargas mínimas ocurren en mayo y las máximas en octubre (Czitrom *et al.*, 1986). Recientemente se ha reportado un valor climático (1948-1999) de $2,154 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

En el sur del Golfo de México, no sólo la descarga del Sistema Grijalva-Usumacinta es una fuente importante de nutrimentos de tipo alóctona, también lo son los aportes del Río San Pedro y San Pablo y el Río Coatzacoalcos. Estos ríos llevan grandes cantidades de materia orgánica que, conjuntamente con la luz solar, juegan un papel muy importante en la productividad primaria y por consiguiente en la cadena trófica, generando altos valores de biomasa zooplanctónica (Flores-coto *et al.*, 1988, 1993, Espinosa-Fuentes & Flores-Coto, 2004).

Generalmente, en la zona costera la densidad es dominada por la salinidad, mientras que en el mar abierto la densidad es dominada por la temperatura. En las zonas costeras los ríos también influyen en las corrientes, ya que al descargar sus aguas de muy baja salinidad entran en contacto con el agua de mar que es más pesada, generando fuertes gradientes horizontales de salinidad y densidad, denominados frentes halinos. Por lo general se observa un sistema de dos capas; la capa superior es ocupada por agua del sistema fluvial; mientras que en la inferior se encuentra el agua de mar. Sin embargo, el viento y las corrientes de marea en la región próxima a la costa, causan una mezcla vertical entre ambas capas reduciendo la diferencia de salinidad (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). El frente halino no siempre se localiza en la desembocadura de los ríos, pues se ha observado en varios puntos, indicando que la corriente costera influye en su posición (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004).

El frente halino superficial del Sistema Grijalva-Usumacinta es permanente, y su extensión e intensidad dependen de la magnitud de la descarga, de las corrientes costeras y del viento. Generalmente en la zona no se observa un gradiente térmico importante, sin embargo salinidad varía de 33.5 a 37 y muestra un fuerte gradiente horizontal, el cual se refleja en la distribución de la densidad. Los valores más bajos se encuentran frente a la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, mientras que los más altos se localizan al oriente, frente a la Laguna de Términos (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004) región que se caracteriza por ser una zona de alta evaporación (Czitrom *et al.*, 1986).

Campo de Viento

El esfuerzo del viento actúa en forma compleja pues la transferencia del momento de la inercia, genera corrientes que provocan un transporte perpendicular a la dirección de su movimiento debido a la fuerza de Coriolis. La convergencia de los vientos dan lugar al apilamiento de agua en algunas regiones, generando gradientes de presión que entran en balance con la fuerza de Coriolis, dando como

resultado patrones de corriente complejos (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

En el GDM la dirección de los vientos está determinada por la posición estacional de los sistemas de alta presión: en el otoño y el invierno los sistemas de alta presión se mueven desde el noroeste continental de los Estados Unidos hacia el interior del golfo, generando vientos del noreste en el golfo occidental, mientras que en el verano la intensificación y el desplazamiento hacia el oeste de las Bermudas y el calentamiento de la parte continental de Estados Unidos, generan vientos del sureste. El componente meridional se intensifica en el golfo occidental por el efecto de bloqueo de la cordillera de Sierra Madre Oriental que tiene una altura de alrededor de 2,000 m. El desarrollo a lo largo del año de estos sistemas de alta presión da como resultado una evolución bimodal de la presión a nivel del mar sobre el GDM, con máximos en invierno y julio (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Los vientos sobre la plataforma continental del GDM, producen corrientes predominantemente a lo largo de la costa. En el lado oeste las corrientes varían durante el año, en función de la dirección del viento, siendo predominantemente del sureste durante el verano y del noreste en el otoño e invierno. La dirección de los vientos y la forma cóncava del GDM producen regiones en donde las corrientes estacionales van en el sentido de las manecillas del reloj, mientras que en otras, lo hacen en la dirección contraria (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

De acuerdo con Zavala-Hidalgo *et al.* (2003), el patrón de circulación en la plataforma occidental del GDM se debe a la componente del esfuerzo del viento a lo largo de la costa, el cual se dirige hacia el sur, en sentido contrario a las manecillas del reloj, a lo largo de las costas de Tamaulipas y Veracruz durante el otoño e invierno, y en sentido inverso todo el año en los estados de Campeche y Yucatán (Banco de Campeche). Esto ocasiona que las corrientes confluyan en el extremo sur del GDM produciendo flujos perpendiculares desde la zona de plataforma a la zona oceánica, acompañados de altos contenidos de materia orgánica y de aguas de baja salinidad. Durante el verano (abril a agosto), cuando

los vientos sobre la plataforma de Tamaulipas y Veracruz tienen una componente hacia el norte, también las corrientes en esa dirección y la confluencia se da cerca de la frontera con los Estados Unidos. En el verano los vientos favorecen el aporte de agua subsuperficial hacia la plataforma y, en ocasiones, hasta la superficie. Los autores determinaron que hay dos regiones principales de confluencia a lo largo de la plataforma occidental del GDM: una en el noroeste, alrededor de 26.5°N, observada principalmente entre abril y agosto, y la otra en el extremo sur de la Bahía de Campeche, entre 93°W y 95.5°W, observada desde septiembre a marzo.

La rotacional del viento sobre la región oceánica tiene gran importancia en su dinámica. En promedio, es positivo en el norte y noroeste del Golfo y negativo en el suroeste, en la Bahía de Campeche (Sturges, 1993, Vázquez-de la Cerda, 1993). Esta característica induce un remolino anticiclónico en el noroeste y una corriente occidental de frontera sobre el talud continental, y un remolino ciclónico en la Bahía de Campeche. Así mismo los vientos tienden a formar corrientes inerciales en la Bahía de Campeche, por lo que este tipo de corrientes en el norte del GDM son comúnmente asociadas a huracanes y los Nortes (Expósito-Díaz *et al.*, 2009). Los vientos tienen gran importancia en la mezcla vertical del Golfo de México. En el invierno los Nortes y en el verano las tormentas tropicales y los huracanes, hacen más profunda la capa mezclada, incorporando nutrientes a la zona fótica (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó la separación de los pterópodos de 136 muestras recolectadas de 72 y 64 estaciones (Fig. 1) provenientes de dos campañas oceanográficas realizadas dentro del proyecto de investigación “Monitoreo ambiental del sur del Golfo de México-PEMEX” a bordo del B/O “Justo Sierra” de la Universidad Nacional Autónoma de México, del 19 de mayo al 18 de junio de 2006 y del 20 de mayo al 19 de junio de 2010, ambos dentro del periodo de primavera/secas.

Las muestras fueron obtenidas mediante una serie de arrastres de zooplancton con red Bongo (0.61 m de diámetro de boca; y malla de 333 y 505 μm) desde la superficie hasta un máximo de 200 m de profundidad, donde la batimetría lo permitió, las muestras se recolectaron a una velocidad de 2 a 3 nudos, con un tiempo de arrastre aproximado de 15 minutos, manteniendo un ángulo del cable hidrográfico de 45°. A cada una de las redes empleadas, se les colocó en la boca, un flujómetro previamente calibrado para calcular el volumen de agua filtrado (Tranter & Smith, 1968). Las muestras fueron fijadas con formol al 4% neutralizado con borato de sodio por 24 horas, posteriormente cada muestra se cambió a alcohol etílico al 70% para su conservación final.

En cada estación se tomaron los datos de profundidad, así como de temperatura y conductividad, de los cuales se calculó la salinidad, con un CTD (Conductivity Temperature Depth Profiler) Neil Brown Mark IV de General Oceanic, simultáneamente a esta información se cuenta con bases de datos de oxígeno disuelto (mg/L), pH, turbidez y CO₂.

Los pterópodos fueron separados y extraídos en su totalidad de cada muestra con ayuda de un microscopio estereoscópico en el laboratorio de Zooplancton del ICMYL de la UNAM. La identificación de las especies se realizó mediante las claves de identificación y las descripciones incluidas en los trabajos de Tesch (1913), Morton (1958), Lalli (1970), van der Spoel (1972), Lalli & Gilmer (1989), Cruz (1996, 1998), Boltovskoy (1999), van der Spoel & Dadon (2005) y Gasca & Janssen (2013).

Los organismos identificados se cuantificaron y los valores de abundancia fueron estandarizados a org/100 m³ de agua filtrada, con la finalidad de evitar un error en la estimación al comparar los datos.

El análisis de las variables ambientales se realizó a partir de la elaboración de mapas y perfiles de distribución (horizontal y vertical), mediante el programa Surfer versión 8.0, empleando el método de interpolación "kriging". En el análisis de la variabilidad espacial hidrográfica se utilizaron los datos de los primeros 10 m de

profundidad, y en los perfiles hasta una profundidad de 200 m, Para este propósito se seleccionaron cuatro transectos en sentido latitudinal (azul), frente a Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán, y de tres transectos en sentido longitudinal (verde) cuyas posiciones cruzan la porción más costera, la zona media y la plataforma de Yucatán (Fig. 2).

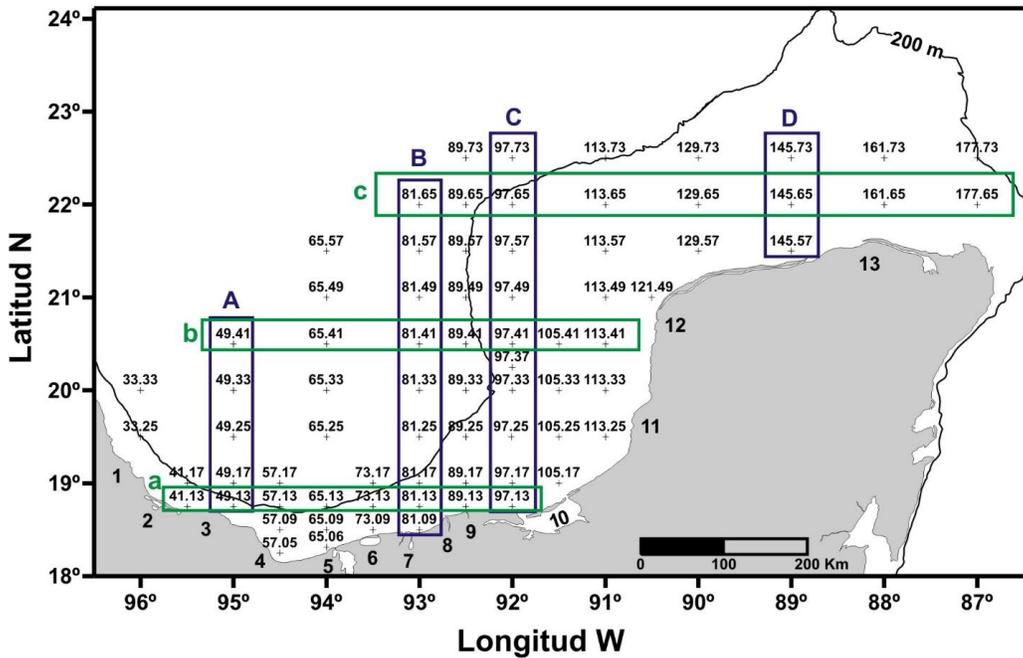


Figura 2. Transectos seleccionados para la descripción de los perfiles de temperatura y salinidad. Azul-latitudinal [A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán] Verde-longitudinal [a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán].

La estructura de la comunidad se determinó mediante diferentes descriptores como: índice de diversidad (H') de Shannon-Wiener (1949); logaritmo natural (nats):

$$H' = -\sum \left\{ \left(\frac{n_i}{N} \right) \times \ln \left(\frac{n_i}{N} \right) \right\}$$

Donde N es la abundancia total de las especies de pterópodos y n_i representa la abundancia de cada especie. Este índice generalmente asume valores ente 0 y 5, donde 0 representa sólo una especie en la muestra.

Equidad o equitatividad J' de Pielou (1966), basada en el índice de Shannon-Wiener (1949):

$$J = H / \ln(N)$$

Los rangos de este índice van de 0 a 1, donde 1 representa una comunidad con perfecta equidad.

Los índices antes mencionados fueron calculados mediante el programa Past, versión 2.17.

En el caso del clado Thecosomata, las especies más abundantes se seleccionaron tomando como criterio aquellas cuya abundancia relativa (AR%) fue mayor al 1%, mientras que para las especies del clado Gymnosomata el criterio se estableció con base a una frecuencia de aparición menor a cinco. Aquellas especies cuya frecuencia de aparición fuese <5 sería consideradas como especies raras o poco frecuentes.

La comparación de la variación de los pterópodos entre los años 2006 y 2010, se realizó mediante el porcentaje de cambio de la abundancia:

$$\% \text{ de cambio} = (A_{10} \cdot 100 / A_{06}) - 100$$

Realizando el ajuste de la fórmula cuando A_{06} fuese menor a A_{10} :

$$\% \text{ de cambio} = (A_{06} \cdot 100 / A_{10}) - 100$$

Donde:

A_{06} es la abundancia de la especie en el año 2006

A_{10} es la abundancia de la especie en el año 2010

Para realizar los mapas de abundancia (org/100 m³) y distribución de los taxa se empleó el programa Surfer, versión 8.0.

Previo al análisis de similitud de Bray-Curtis y el Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), los datos de densidad (org/100 m³) fueron transformados a $\ln(x+1)$, así mismo se excluyeron del análisis aquellas especies cuya frecuencia de aparición en las estaciones fue menor a cinco. Dichos análisis fueron realizados mediante el programa PC-ORD, versión 6.08.

El análisis de similitud Bray-Curtis se realizó mediante un dendrograma de dos vías (modo Q y R), el cual agrupa las estaciones por su afinidad, y a las especies por su asociación. El nivel de corte para la asociación de especies se realizó (~25%), bajo el criterio de la afinidad y distribución. Posteriormente y de manera complementaria se realizó el Análisis de Especies Indicadoras (AEI), para determinar que especies presentaban el valor indicador más alto en los grupos obtenidos en el Bray-Curtis y posteriormente, analizar si existe una relación en la distribución de estas y las variables ambientales.

Finalmente se aplicó el CCA (ter Braak, 1986) para determinar la posible relación entre la abundancia de las especies y las variables ambientales: temperatura, salinidad, O₂, pH, turbidez y CO₂, este último únicamente se analizó durante el año 2006.

RESULTADOS

Hidrografía

Distribución espacial de la temperatura y salinidad (10m de profundidad)

Durante mayo-junio de 2006, se observó que la temperatura tiende a disminuir en un gradiente longitudinal de Veracruz a Yucatán, con excepción del Río Coatzacoalcos. La distribución de la temperatura fluctuó de 23 a 29°C, con el valor más alto (29°C) en la zona oceánica de la parte más occidental del área de estudio (entre los transectos frente al Puerto de Veracruz y Río Coatzacoalcos), en tanto los valores de temperatura más bajos (23.4 - 27.7°C) se registraron sobre la plataforma de Yucatán, y frente al Río Coatzacoalcos (Veracruz). En la zona nerítica y oceánica de la porción central del suroeste del Golfo de México (GDM), las temperaturas fluctuaron de 28 a 27.5°C en dirección costa-océano (Fig. 3).

Durante el 2006, en un contexto general, el agua de menor salinidad se encontró sobre la plataforma de la zona occidental (Veracruz-Tabasco), mientras que el agua más salada se distribuyó sobre la plataforma y zona oceánica de la parte central (Campeche) y oriental (Yucatán) del área de estudio.

La salinidad fluctuó de 34.7 a 37.4, con valores de mayor salinidad sobre la plataforma y zona oceánica del Río San Pedro y San Pablo (Tabasco), la Laguna de Términos y el Río Champotón (Campeche), además de Celestún-Río Lagartos (Yucatán) y la zona nerítica entre la Laguna de Términos y Río Champotón (37-37.4). Cabe mencionar que la salinidad de 36.8, fue la de mayor influencia en la zona de estudio. El valor de salinidad más bajo (34.7) se registró frente a la Laguna de Mecoacán (Fig. 3).

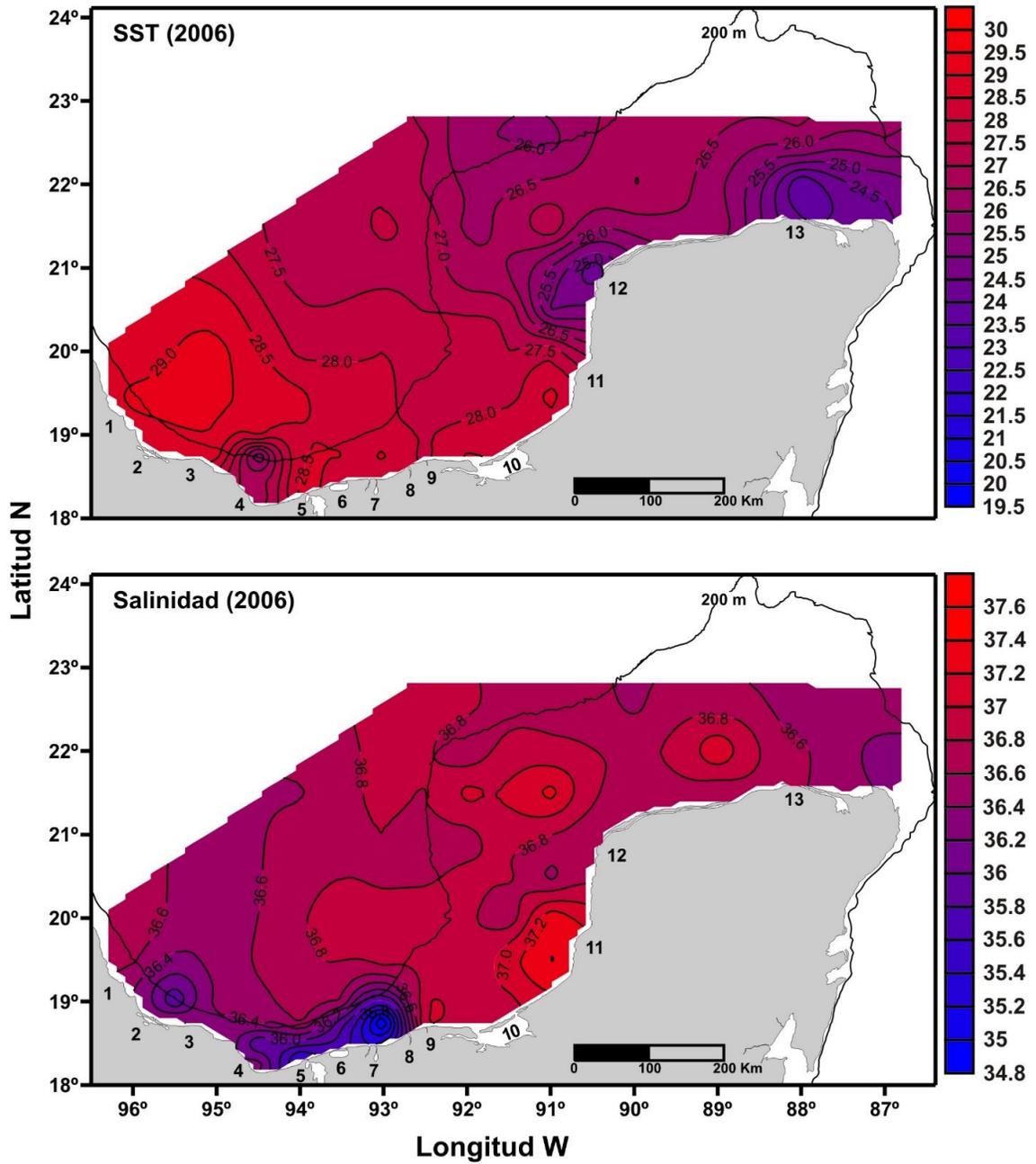


Figura 3. Distribución superficial de la temperatura (SST, °C) y salinidad en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006.

En general, durante mayo-junio de 2010, la distribución de la temperatura tendió a aumentar desde la plataforma, hacia la zona oceánica entre Veracruz y Campeche, y a disminuir desde Campeche a la plataforma de Yucatán. La temperatura fluctuó de los 19.5 a los 29.7°C, con temperaturas más frías y ligeramente más cálidas que en 2006. Si bien, el valor máximo de temperatura (29.7°C) se registró en la zona oceánica, su influencia fue mucho mayor que en 2006, puesto que abarcó gran parte de la porción central del suroeste del GDM. En tanto, los valores bajos de temperatura (>23 y <26.5°C) se presentaron en toda la plataforma de Veracruz, a diferencia de 2006 (frente a la desembocadura del Río Coatzacoalcos). En ambos muestreos los valores de temperatura más bajos se registraron sobre la plataforma de Yucatán, sin embargo estos fueron ligeramente más fríos (19.5 y 26.5°C) en 2010 (Fig. 4).

Durante 2010, la salinidad fluctuó de 35.1 a 37.5, con valores ligeramente mayores que 2006. En ambos muestreos, los valores de mayor salinidad se registraron sobre la plataforma y zona oceánica frente al Río San Pedro y San Pablo (Tabasco), la Laguna de Términos y el Río Champotón (Campeche), así como entre Celestún y Río Lagartos (Yucatán), siendo la zona nerítica entre la Laguna de Términos y Río Champotón donde se obtuvieron los valores más altos de salinidad (37-37.5). A diferencia del año 2006, el área de influencia de la Isohalina de los 36.8 fue mucho menor. Las salinidades más bajas (35-36.4) se presentaron sobre la plataforma y parte de la zona oceánica frente a Veracruz y Tabasco, así como sobre la plataforma entre la Laguna de Términos (Campeche), y Celestún, (Yucatán), con la salinidad más baja (35.1) frente a la primera boca de la Laguna de Términos. Con respecto a 2006, los valores de menor salinidad tuvieron una mayor área de influencia, en comparación a los valores de mayor salinidad, que cubren una menor extensión (Fig. 4).

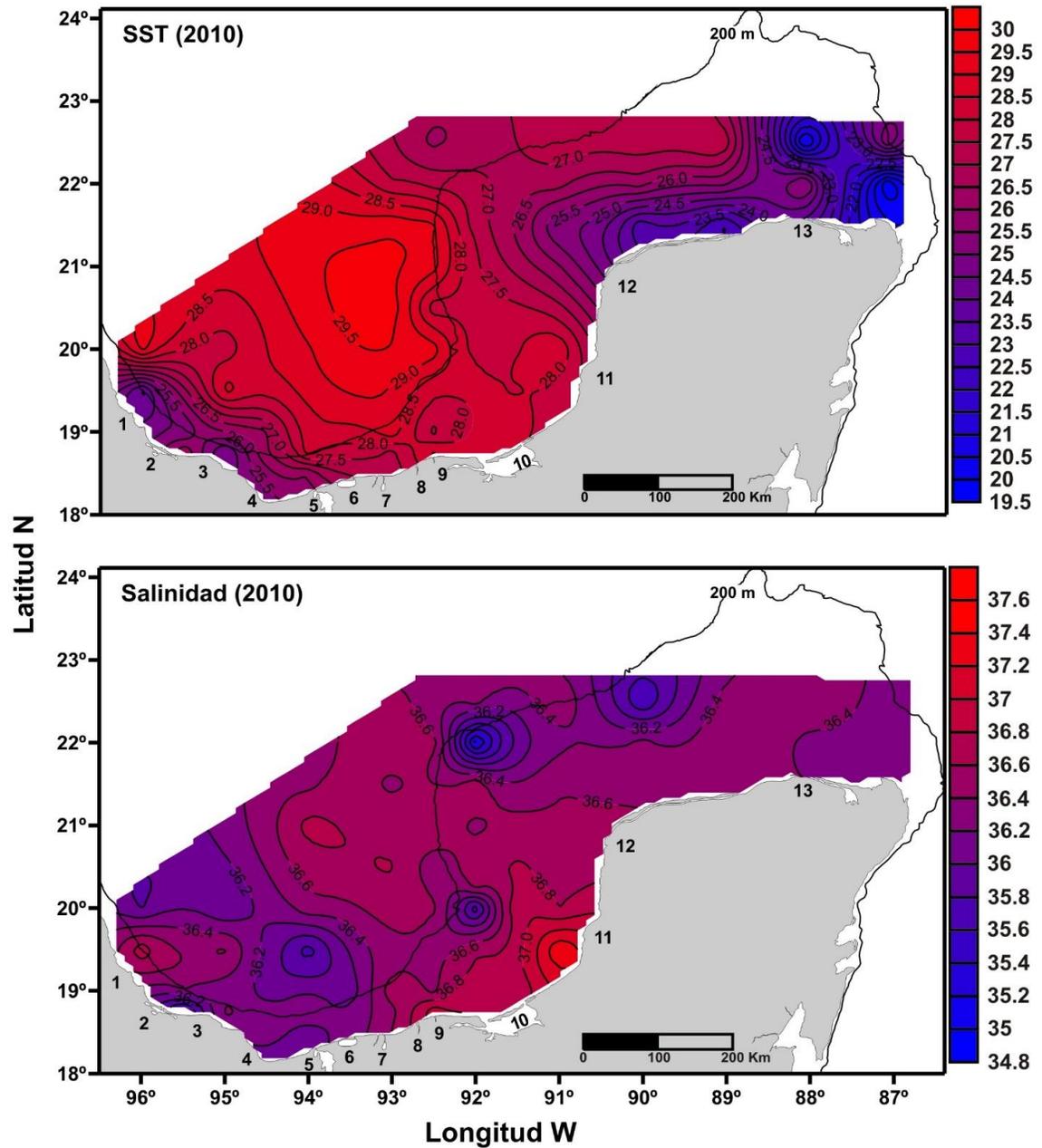


Figura 4. Distribución superficial de la temperatura (SST, °C) y salinidad en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2010.

Distribución vertical de los perfiles de temperatura y salinidad

Transectos latitudinales

Los perfiles verticales de temperatura y salinidad en ambos muestreos (2006 y 2010), mostraron una columna de agua estratificada por arriba de los 40 m de profundidad, la cual fue más profunda en el transecto B (frente a la primera boca de la Laguna de Términos). Cabe mencionar que la estratificación fue mucho mayor en 2010. En el transecto D (sobre la plataforma de Yucatán), se observó una columna de agua mezclada, donde se registraron bajas temperaturas y altas salinidades (Fig. 5, 6).

En ambos muestreos la temperatura disminuyó conforme aumentó la profundidad, con valores muchos más bajos en las estaciones costeras, en una tendencia de aumento hacia la zona oceánica de la porción occidental del área de estudio. En las estaciones más costeras del transecto (A) ubicado frente a Veracruz, la temperatura fluctuó de 24 a 28°C, en los primeros 10 m de profundidad, registrándose la temperatura más cálida (29°C) en las estaciones centrales del transecto (B) ubicado frente a Tabasco, donde la temperatura fluctuó de 29 a 24°C en los primeros 40 m. En el caso del transecto (C) ubicado frente a Campeche, la tendencia fue inversa y la temperatura fluctuó de los 28 a los 23°C. Sin embargo, en 2006 la columna de agua estuvo menos estratificada, y estos valores se presentaron a ~80 m, y hasta los 50 m en 2010. Finalmente en el transecto (D) ubicado frente a Yucatán, la columna de agua estuvo mucho más mezclada y presentó temperaturas más bajas (27 a 21°C) en el 2010, predominando en los primeros 20 m una temperatura de 24°C en la estación más costera, 25°C en la estación central y 26°C en la última estación, mientras que en el 2006 prácticamente toda la columna de agua registro valores de 26.3 a 26.2°C (Fig.5, 6).

Temperatura °C (2006) - Transectos latitudinales

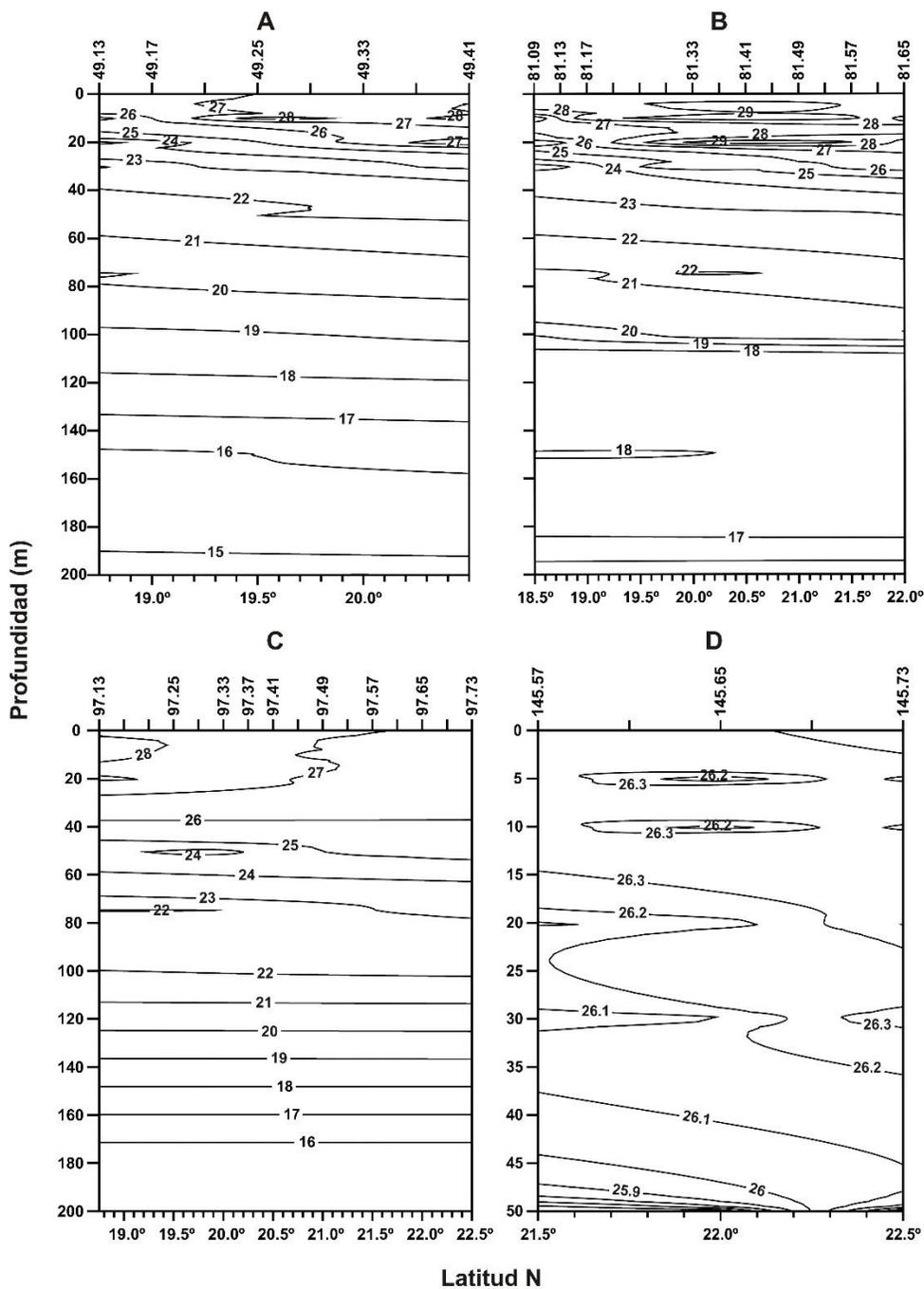


Figura 5. Distribución latitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.

Temperatura °C (2010) - Transectos latitudinales

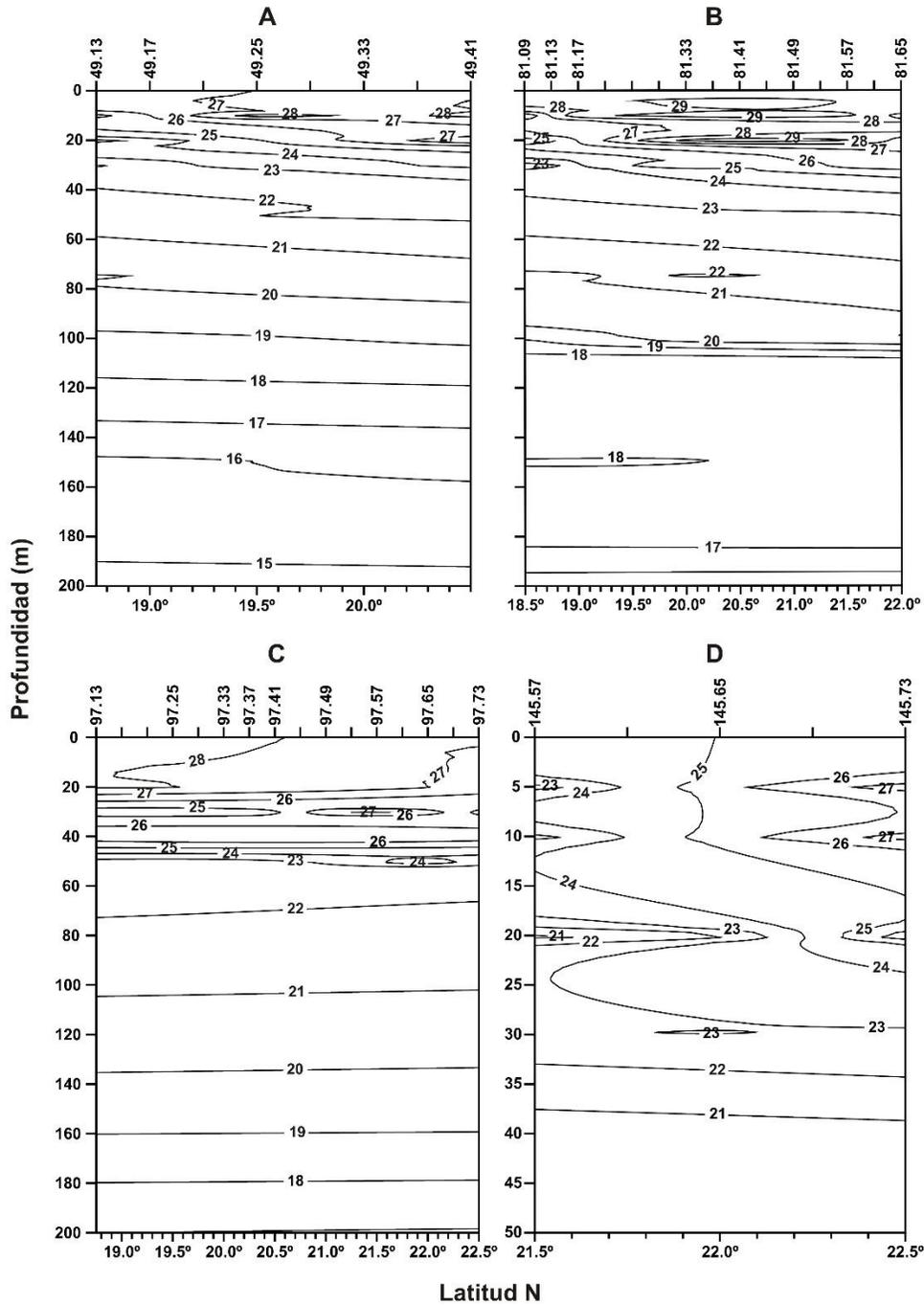


Figura 6. Distribución latitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.

Los perfiles de la salinidad en 2006, evidenciaron un aumento de 36.4 a 36.6 en los primeros 80 m de profundidad, sobre el transecto (A) ubicado frente a Veracruz, mientras que en Tabasco (transecto B) los valores fluctuaron de 36 a 36.8 en los primeros 40 m, predominando una salinidad de 36.8. En el transecto (C) ubicado frente a Campeche, la variación fue inversa y la salinidad disminuyó de 36.8 a 35.8 desde la superficie, hasta aproximadamente los 90 m de profundidad. En tanto que frente a Yucatán (transecto D) la columna de agua estuvo más homogénea y las salinidades fluctuaron de 36.5 a 36.9, predominando una salinidad de 36.7 (Fig. 7).

A diferencia del año 2006, en el 2010, el patrón antes mencionado únicamente se observó en los primeros 20 m de profundidad en los transectos de Veracruz (A) y Tabasco (B), donde la salinidad fluctuó de 36.2 a 36.5 en primer transecto y de 36.5 a 36.7 en el segundo. En el transecto (C) de Campeche, los valores oscilaron de 36.8 a 36 en dirección costa-océano y en el transecto (D) de Yucatán la salinidad fluctuó de 36.3 a 36.5 en toda la columna de agua (Fig. 8). Finalmente tanto la temperatura, como la salinidad fueron mucho más bajas en el año 2010.

Salinidad (2006) - Transectos latitudinales

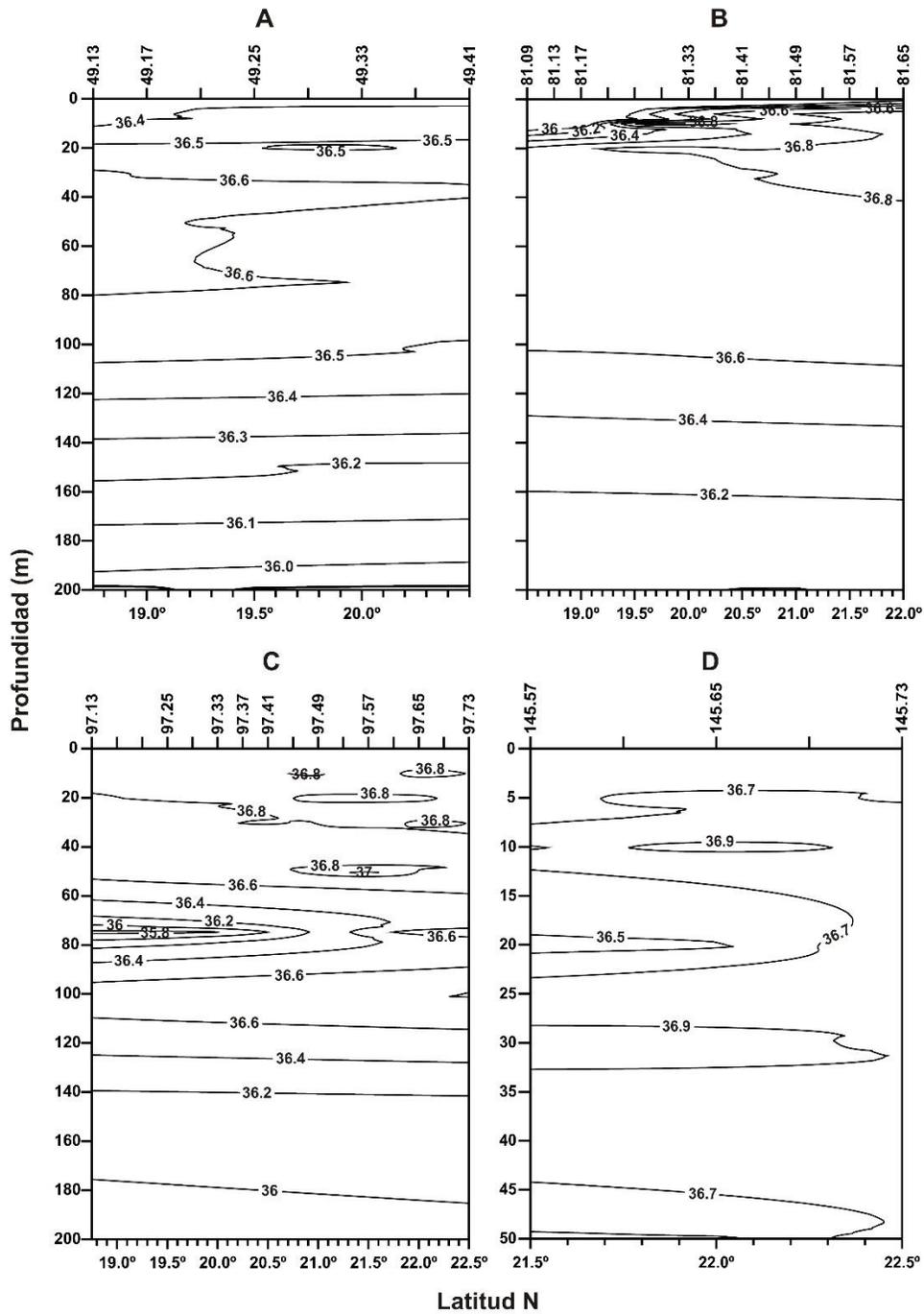


Figura 7. Distribución latitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.

Salinidad (2010) - Transectos latitudinales

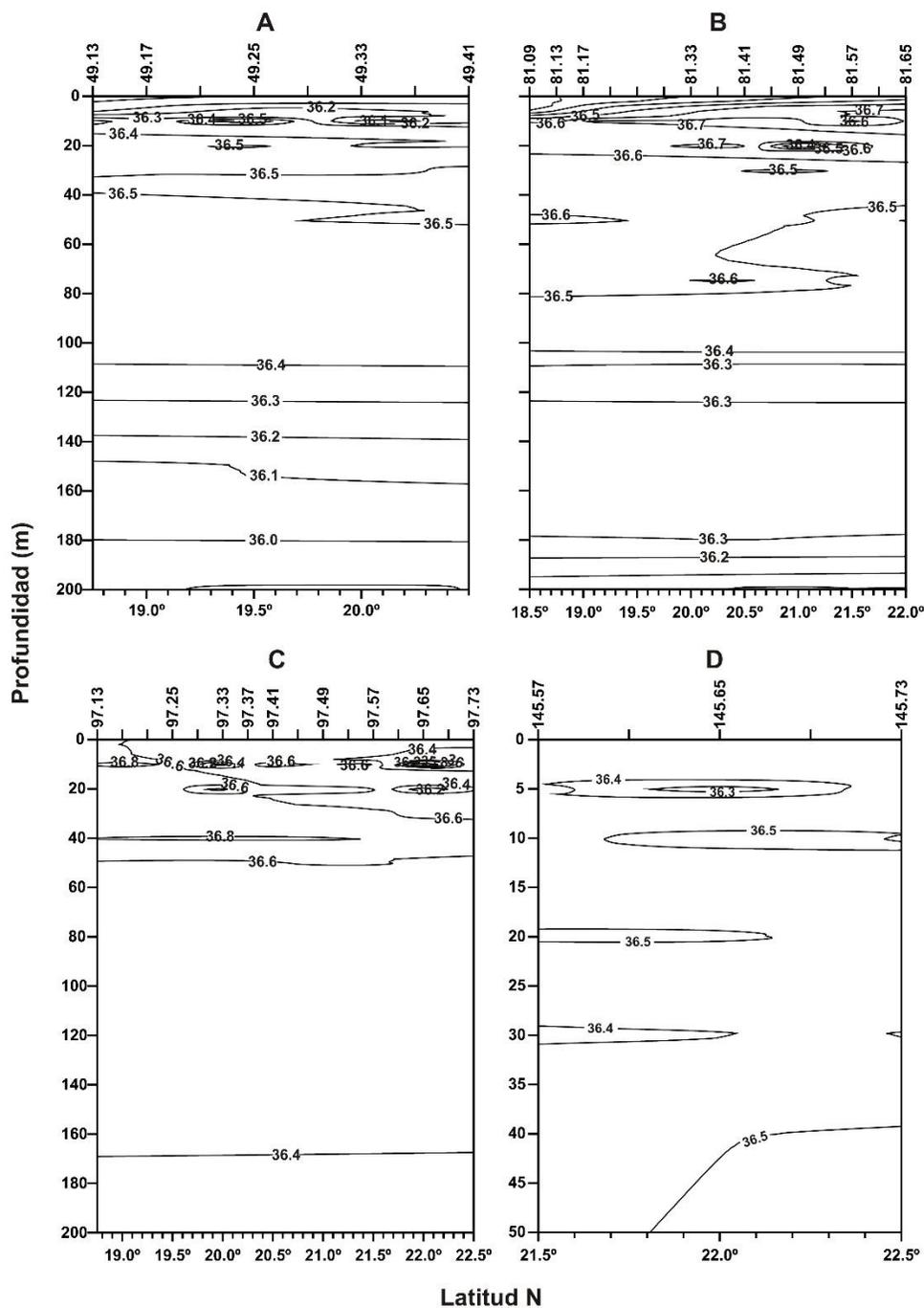


Figura 8. Distribución latitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. A) Veracruz, B) Tabasco, C) Campeche y D) Yucatán.

Transectos longitudinales

Para ambos años, los perfiles en sentido longitudinal mostraron que los valores de temperatura disminuyeron conforme aumentó la profundidad, registrándose los valores más bajos (21 a 25°C, y 19 a 25°C, 2010) sobre la plataforma de Yucatán, con una mayor influencia en 2010. En tanto la salinidad fue muy homogénea hasta los 200 m, predominando salinidades de 36.4 y 36.6 en casi toda la columna de agua. (Fig. 9, 10).

En 2006, a lo largo del transecto más costero (a), se registró la temperatura más cálida (28°C) por arriba de los 20 m de profundidad. La influencia del agua cálida únicamente se registró en las primeras dos estaciones alrededor de los 20 m en el transecto de la zona central (b), y por debajo de esta profundidad hasta los 30 m, la presencia de agua ligeramente más fría (27°C), proveniente de la capa superficial en las estaciones más cercanas a la plataforma frente a Tabasco. Finalmente, en el transecto que cruza la plataforma de Yucatán (c), la influencia del agua del agua cálida (27°C) únicamente se observó por arriba de los 20 m, y ligeramente menor (26°C) hasta los 40 m de profundidad, que hace evidente una columna ligeramente mezclada. En contraposición a las últimas cuatro estaciones, se registró la presencia de agua más fría (21 a 25°C) por arriba de los 30 m de profundidad (Fig. 9).

Temperatura °C (2006) - Transectos longitudinales

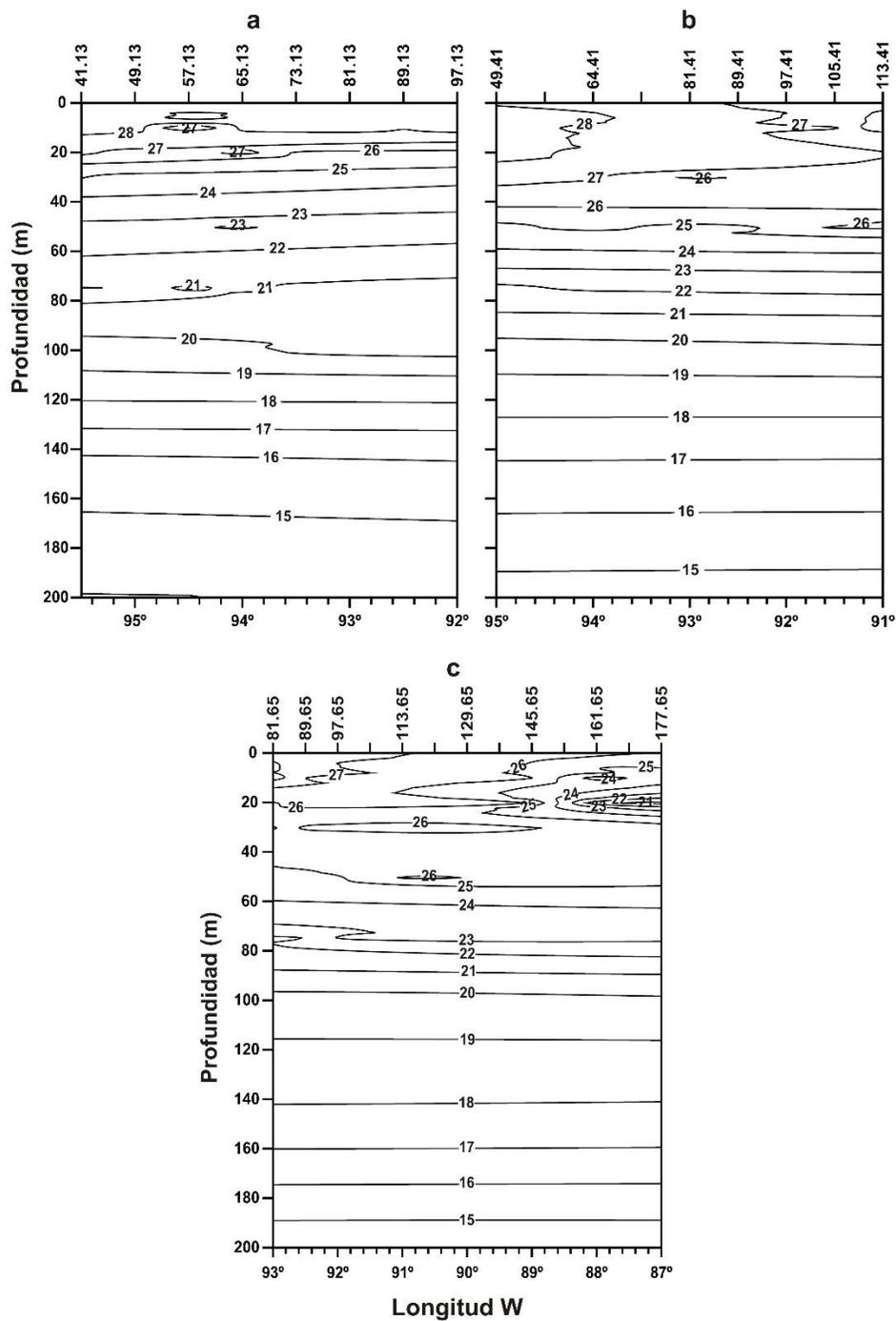


Figura 9. Distribución longitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.

En el año 2010, se observó una mayor estratificación, la cual fue más somera (20 m de profundidad) en las estaciones del transecto más costero (a) y más profunda, en el transecto central (b, ~40 m de profundidad). En el transecto que cruza la plataforma de Yucatán (c), la columna de agua fue ligeramente más mezclada (60 m). A diferencia del año 2006, en transecto costero (a), se tuvo una mayor influencia de bajas temperaturas (23 a 27°C) en los primeros 20 m, teniendo agua más cálida (28°C) de los 0 a 10 m. En las estaciones del transecto central (b), las temperaturas fueron más cálidas (29°C) entre la segunda y tercera estación (65.41-81.41) en los primeros 20 m, y la influencia de la Isotherma de los 28 °C en todas las estaciones. Finalmente en el transecto que cruza la plataforma de Yucatán (c), se observó la influencia del agua de 27°C únicamente por arriba de los 30 m y en las primeras tres estaciones (81.65-97.65), observándose una menor influencia de agua con valor de 26°C desde la superficie hasta los 50 m de profundidad, sin embargo al igual que en el año 2006, también se registró la presencia de agua más fría (19 a 25°C) que como se mencionó anteriormente tuvo un área de influencia ligeramente mayor que en el 2006 (Fig. 10).

Temperatura °C (2010) - Transectos longitudinales

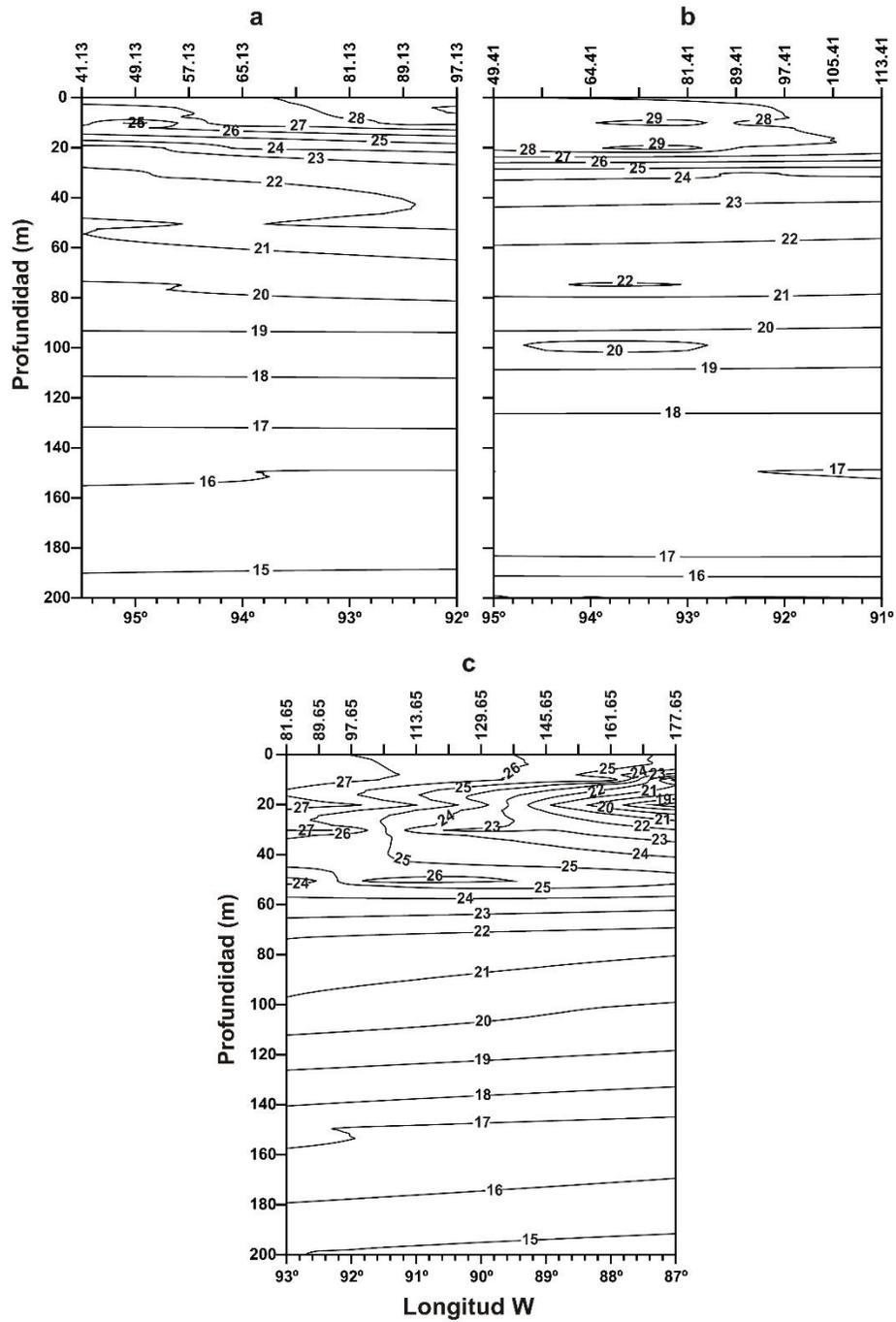


Figura 10. Distribución longitudinal de la temperatura (°C) a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.

La salinidad mostró una diferencia entre ambos muestreos, con salinidades comparativamente menores en el transecto costero (a) en los primeros 10 m de profundidad en 2006 (35.8 a 36.2), con respecto a 2010 (entre el Río Tonalá y la Laguna de Mecoacán). Por debajo de esta profundidad y hasta los 100 m, predominaron las isohalinas de 36.4 y 36.6. Cabe mencionar que esta isohalina se presentó por arriba de los 40 m en 2010, con una ligera influencia de agua más salada (36.8) alrededor de los 20 m. En ambos muestreos, sobre las estaciones del transecto central (b) predominó la isohalina de los 36.6, hasta los 100 m de profundidad en el 2006 y los 80 m en el 2010. Nuevamente se registró la presencia de la isohalina de los 36.8 en las últimas dos estaciones del transecto, teniendo una mayor influencia en el año 2006, ya que se observó de la superficie hasta aproximadamente los 60 m de profundidad. Finalmente, en las estaciones del transecto que cruzan la plataforma de Yucatán (c), se observó una mayor estratificación en los primeros 20 m en 2006, donde se registraron las salinidades más bajas (35.6-35.8) en los primeros 10 m. Cabe mencionar que en el estrato de los 20 m, nuevamente se registró la influencia de la isohalina de los 36.8, y el predominio de la isohalina de los 36.6 por debajo de los 100 m. Si bien, en 2010, las salinidades más bajas (36-36.2) también se registraron en los primeros 20 m de profundidad y en las primeras estaciones del transecto, a diferencia del año anterior, la isohalina de los 36.6, únicamente se presentó hasta los 30 m en las primeras dos estaciones (81.65 y 89.65), donde predominó la isohalina 34.4, por arriba de los 100 m en la mayoría de las estaciones (Fig. 11, 12).

Salinidad (2006) - Transectos longitudinales

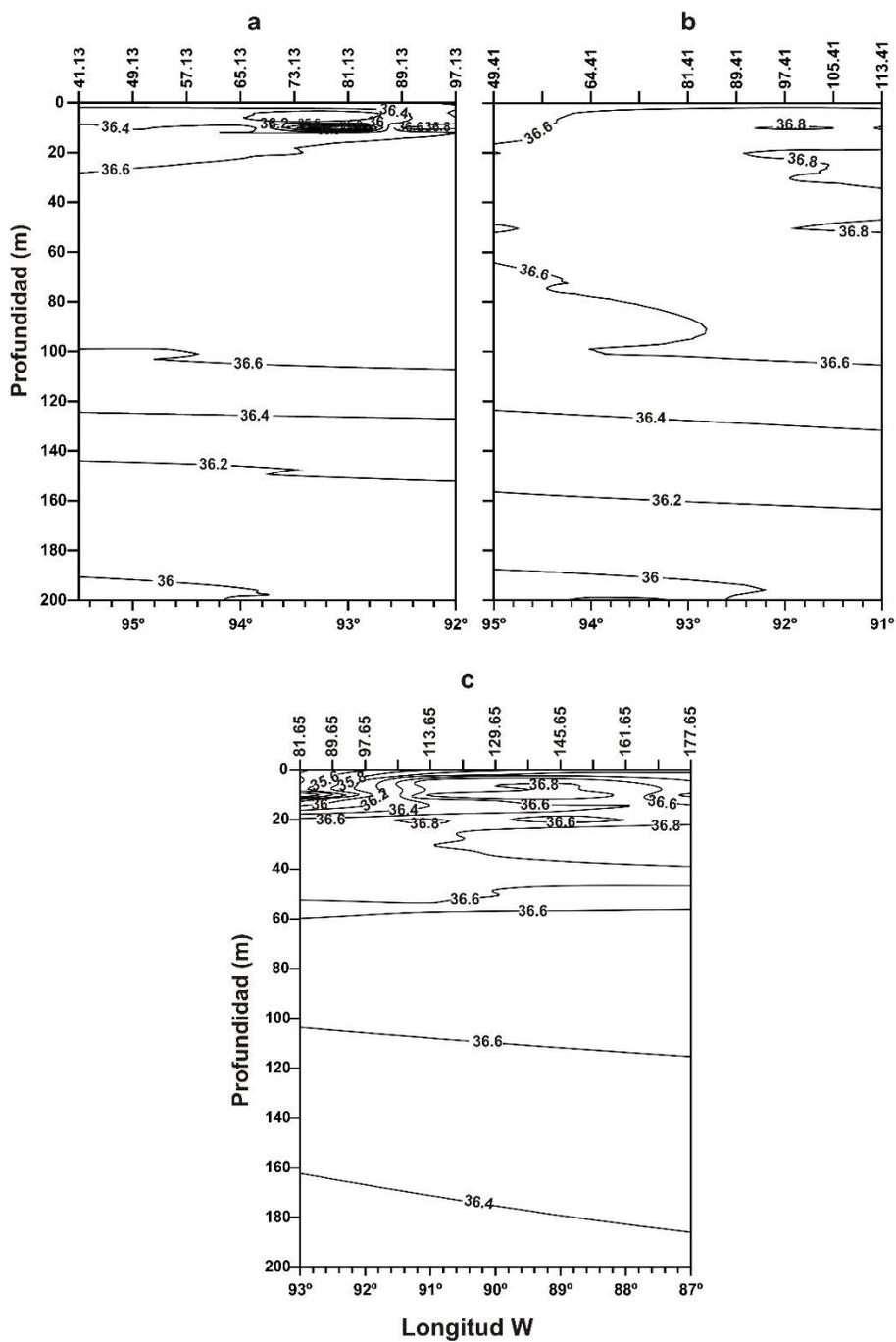


Figura 11. Distribución longitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2006. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.

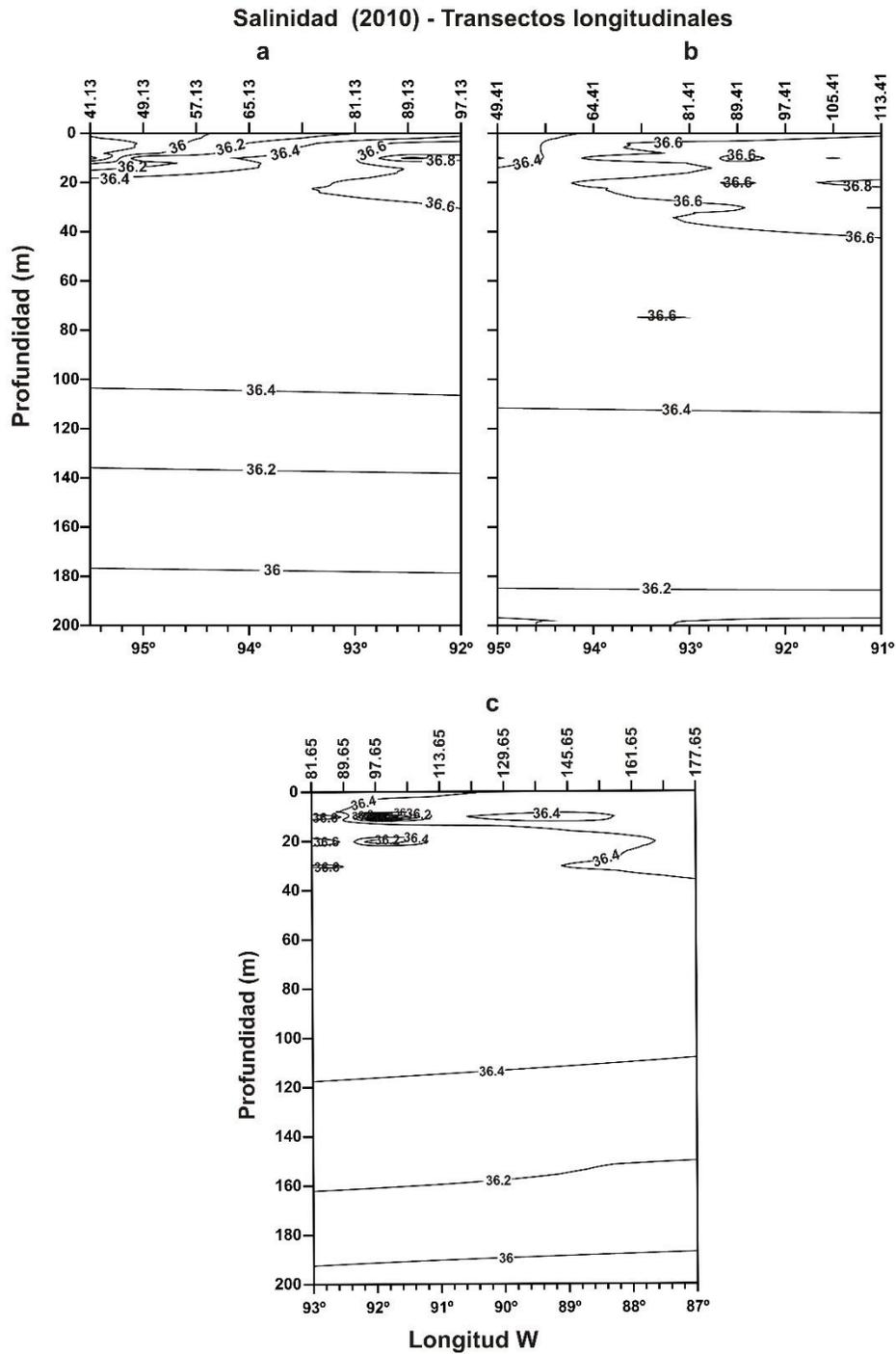


Figura 12. Distribución longitudinal de la salinidad a 200 m de profundidad en el suroeste del Golfo de México, mayo-junio de 2010. a) Costero, b) central y c) plataforma de Yucatán.

Oxígeno, pH y turbidez (10m de profundidad)

Los valores de oxígeno fluctuaron de 5 a 7 mg/L, con los valores más altos (> 6.5) frente al Río Papaloapan, y los sistemas lagunares Carmen-Machona, Mecoacán y Términos, así como frente al Río Lagartos durante 2006, y los valores más bajos (< 6) se obtuvieron en la zona oceánica de la parte occidental, así como frente a Celestún en Yucatán (Fig.13). Por su parte en 2010, el oxígeno fluctuó de 4.3 a 7.1 mg/L, siendo ligeramente mayor que en el 2006. Valores mayores a 6.4 se obtuvieron frente al Río Lagartos, Yucatán, así como en el límite de la plataforma desde al Río Coatzacoalcos hasta el Río San Pedro y San Pablo, mientras que los valores menores a 5 se registraron en la zona más nerítica de la Laguna de Términos, a diferencia de 2006 con valores relativamente altos de oxígeno en esta región (Fig.13).

En general el pH fue básico en la mayor parte del área de estudio en ambos muestreos, siendo su distribución más homogénea en 2010. El pH fluctuó de los 7.9 a 8.24 en mayo-junio de 2006, con valores ligeramente menores (<8) sobre la plataforma y zona oceánica del transecto ubicado frente al Río Tonalá, mientras que los valores más altos se obtuvieron sobre la plataforma de Yucatán. En consistencia, con 2010, el pH fluctuó de 8.18 a 8.44, con el valor más bajo frente a la Laguna de Mecoacán (Fig.14).

La turbidez fluctuó de 0.2 a 0.9, con tres localidades de mayor turbidez frente a desembocaduras de aguas epicontinentales en 2006 (Fig.15), frente a la zona oceánica del Río Papaloapan (0.77); sobre la plataforma frente al Sistema lagunar Carmen-Machona (0.86); y sobre la plataforma frente al Río San Pedro y San Pablo, con el valor máximo de turbidez. Los valores de menor turbidez (<0.4) se obtuvieron en la zona oceánica central y sobre la plataforma de Yucatán. Los valores de turbidez fueron comparativamente menores en 2010 (0.19 a 0.45) (Fig.15). Los valores ligeramente mayores (0.3) se registraron en la porción occidental, desde el Puerto de Veracruz hasta la Laguna Mecoacán, y relativamente más bajos (<0.3) en la zona oriental sobre la plataforma de Yucatán, así como, la plataforma y zona

oceánica de los ríos Grijalva-Usumacinta, San Pedro y San Pablo y la Laguna de Términos.

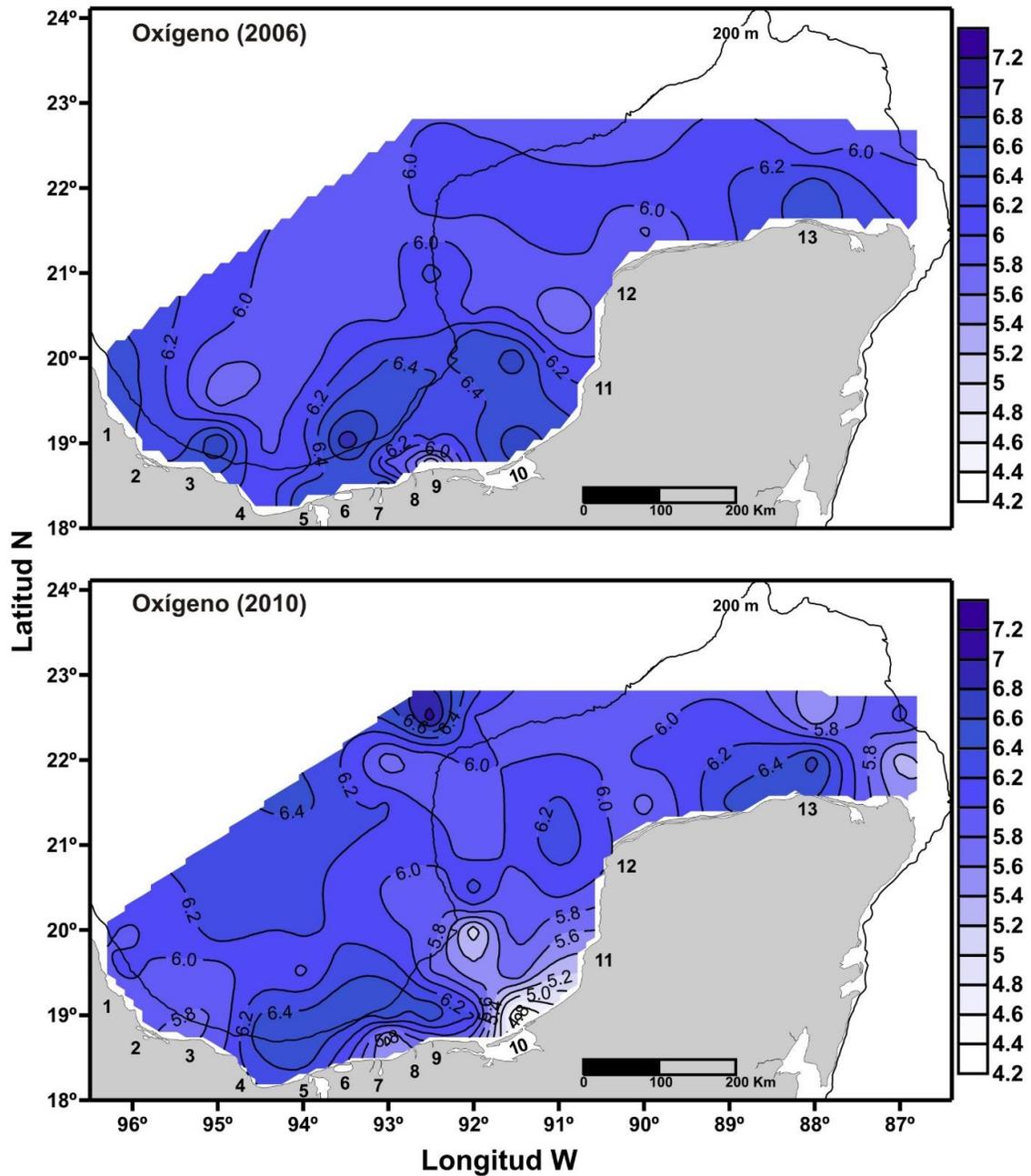


Figura 13. Distribución superficial del oxígeno (mg/l) en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

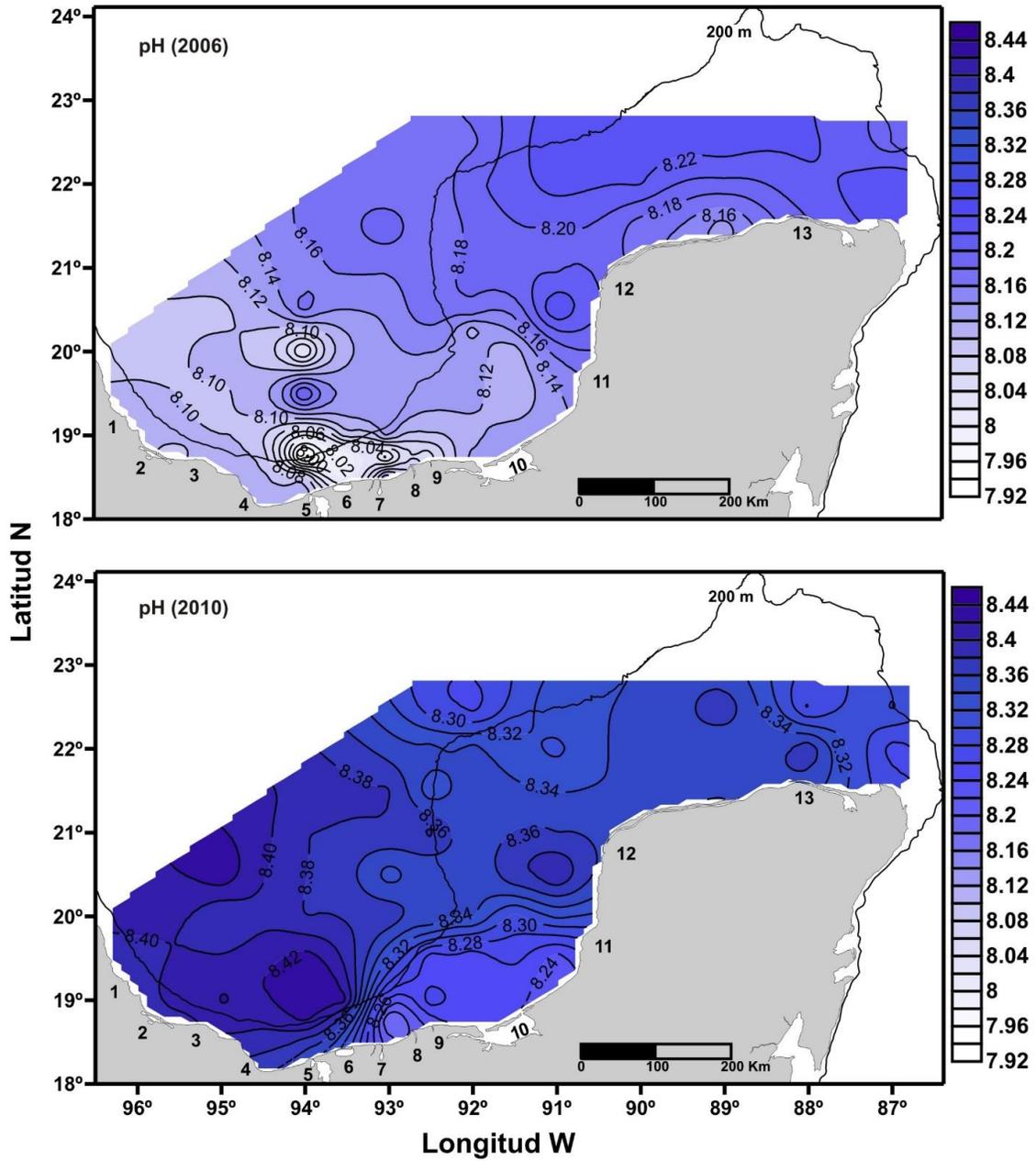


Figura 14. Distribución superficial del pH en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

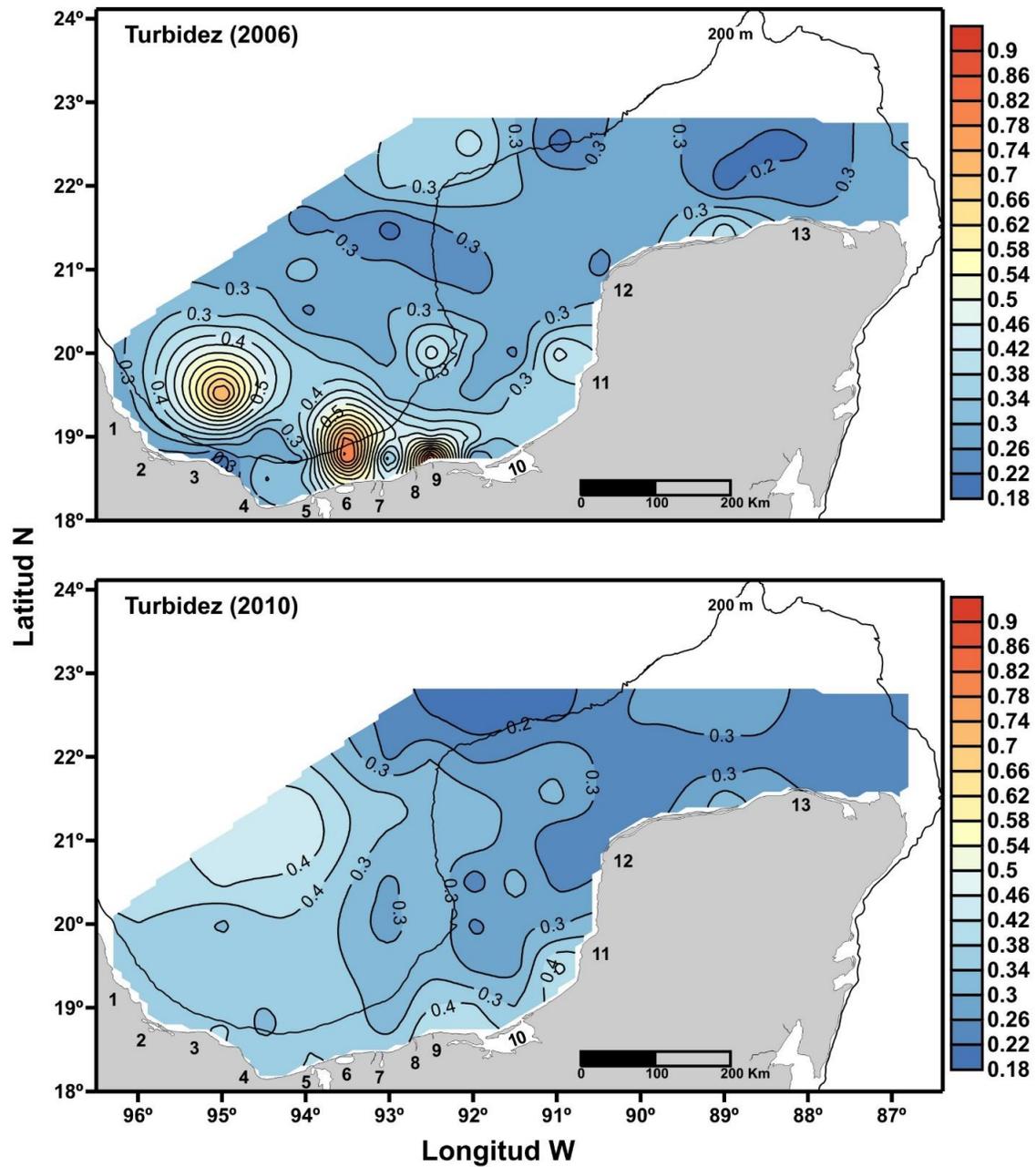


Figura 15. Distribución superficial de la turbidez en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Composición de especies y nuevos registros

Se contabilizaron un total de 32,931 pterópodos, pertenecientes a 11 familias, 20 géneros y 29 especies: 26 taxa pertenecieron al clado Thecosomata y seis al clado Gymnosomata (Tabla I). En ambos años se identificaron estadios juveniles (tecosomados) y larvarios (gimnosomados), que no fueron incluidos en el análisis de los datos, para evitar posibles errores en la identificación y estimación de las abundancias. Esto es debido a que la morfología de las conchas de los juveniles de tecosomados es muy parecida, y en los larvarios de gimnosomados no se logran apreciar los caracteres morfológicos para su diferenciación entre las especies.

La afinidad biogeográfica de los tecosomados y gimnosomados fue muy similar entre muestreos (2006 y 2010). Los de afinidad subtropical (ST) presentaron una proporción de 19% y 18%, respectivamente; los de afinidad tropical (T) de 34% y 39%, y los de afinidad tropical/subtropical (T/ST) de 47% y 43%, respectivamente (Tabla I).

Diacavolinia strangulata, *Cymbulia sibogae*, *Clione limacina*, *Paraclione longicaudata*, y *Thliptodon diaphanus* (Tabla I) son nuevos registros para la zona de estudio. Asimismo se registra la presencia de las especies *Clio cuspidata* y *Clio recurva* (Tabla I), que únicamente se habían reportado en la zona norte del GDM, la Corriente de Florida y el Mar Caribe (Anexos IV, V, VI, VII, VIII).

Tabla I. Lista sistemática de los pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Gymnosomata) encontrados en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio (primavera/secas) de 2006 y 2010. De acuerdo a la clasificación propuesta por Bouchet y Rocroi, 2005. (*) Nuevos registros (**) Ampliación en el ámbito geográfico. AF (Afinidad). ST: subtropical, T: tropical, T/ST: tropical/subtropical.

	2006	2010	AF
Phylum Mollusca (Linnaeus, 1758)			
Clase Gastropoda Cuvier, 1795			
Grupo informal Opisthobranchia Bouchet & Rocroi, 2005			
Clado Thecosomata			
Superfamilia Cavoliniioidea Gray, 1850 (1815) [= Euthecosomata]			
Familia Cavoliniidae Gray, 1850 (1815)			
Subfamilia Cavoliniinae Gray, 1850 (1815)			
Género <i>Cavolinia</i> Abildgaard, 1791			
<i>Cavolinia gibbosa</i> (d'Orbigny, 1834)	X		ST
<i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i> (Lesueur, 1813)	X	X	T
<i>Cavolinia uncinata</i> (d'Orbigny, 1834)	X	X	T
Género <i>Diacavolinia</i> van der Spoel, 1987			
<i>Diacavolinia longirostris</i> (Blainville, 1821)	X	X	ST
* <i>Diacavolinia strangulata</i> (Deshayes, 1823)	X	X	T/ST
Género <i>Diacria</i> J.E. Gray, 1840			
<i>Diacria danae</i> Leyen & van der Spoel, 1982	X	X	T
<i>Diacria major</i> (Boas, 1886)	X		T/ST
Familia Cliidae Jeffreys, 1869			
Subfamilia Clioinae Jeffreys, 1869			
Género <i>Clio</i> Linnaeus, 1767			
** <i>Clio cuspidata</i> (Bosc, 1802)	X	X	ST
<i>Clio pyramidata f. lanceolata</i> (Lesueur, 1813)	X		T/ST
** <i>Clio recurva</i> (Children, 1823)	X	X	T/ST

Familia Creseidae Rampal, 1973			
Subfamilia Creseinae Curry, 1982			
Género <i>Creseis</i> Rang, 1828			
<i>Creseis clava</i> (Rang, 1828)	X	X	T/ST
<i>Creseis conica</i> Eschscholtz, 1829	X	X	T/ST
<i>Creseis virgula</i> (Rang, 1828)	X	X	T
Género <i>Hyalocylis</i> Fol, 1875			
<i>Hyalocylis striata</i> (Rang, 1828)	X	X	T/ST
Género <i>Styliola</i> Gray, 1847			
<i>Styliola subula</i> (Quoy & Gaimard, 1827)	X	X	T
Familia Cuvierinidae van der Spoel, 1967			
Subfamilia Cuvierininae van der Spoel, 1967			
Género <i>Cuvierinidae</i> van der Spoel, 1967			
<i>Cuvierina atlantica</i> Bé, MacClintock & Currie, 1972	X	X	T
Familia Limacinidae Gray, 1840			
Género <i>Heliconoides</i> d'Orbigny, 1835			
<i>Heliconoides inflatus</i> (d'Orbigny, 1834)	X	X	T/ST
Género <i>Limacina</i> Bosc, 1817			
<i>Limacina bulimoides</i> (d'Orbigny, 1834)	X	X	ST
<i>Limacina lesueurii</i> (d'Orbigny, 1835)	X	X	ST
<i>Limacina trochiformis</i> (d'Orbigny, 1834)	X	X	T
Superfamilia Cymbulioidea Gray, 1840 [= Pseudothecosomata]			
Familia Cymbuliidae Gray, 1840			
Subfamilia Cymbuliinae Gray, 1840			
Género <i>Cymbulia</i> Péron & Lesueur, 1810			
<i>Cymbulia peronii</i> Blainville, 1818	X		T/ST
* <i>Cymbulia sibogae</i> Tesch, 1903	X	X	T/ST
Género <i>Corolla</i> Dall, 1871			
<i>Corolla spectabilis</i> Dall, 1871	X	X	T/ST
Familia Desmopteridae Chun, 1889			

Género <i>Desmopterus</i> Chun, 1889			
<i>Desmopterus papilio</i> Chun, 1889	X	X	T/ST
Familia Peraclidae Tesch, 1913			
Género <i>Peracle</i> Forbes, 1844			
<i>Peracle diversa</i> (Monterosato, 1875)	X	X	T/ST
<i>Peracle reticulata</i> (d'Orbigny, 1834)	X	X	T/ST
Clado Gymnosomata Bouchet & Rocroi, 2005			
Superfamilia Clionoidea Rafinesque, 1815			
Familia Clionidae Rafinesque, 1815			
Subfamilia Clioninae Pruvot-Fol, 1924			
Género <i>Clione</i> Pallas, 1774			
* <i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)	X	X	ST
Género <i>Paraclione</i> Tesch, 1903?			
* <i>Paraclione longicaudata</i> (Souleyet, 1852)	X	X	T
Subfamilia Thliptodontinae Pruvot-Fol, 1926			
Género <i>Thliptodon</i> Boas, 1886?			
* <i>Thliptodon diaphanus</i> (Meisenheimer, 1903)	X	X	T
Familia Notobranchaeidae Pelseneer, 1886			
Género <i>Notobranchaea</i> Pelseneer, 1886	X	X	T
Familia Pneumodermatidae Latreille, 1825			
Género <i>Pneumoderma</i> de Roissy, 1805	X	X	T
Género <i>Pneumodermopsis</i> Keferstein, 1862	X	X	T/ST

Distribución regional de la diversidad, riqueza de especies y equitatividad

Diversidad

En ambos muestreos (2006 y 2010) la distribución de la diversidad fue mayor en zona oceánica, correspondiente a la parte occidental del área de estudio, en un gradiente que disminuye hacia la parte oriental, desde el Río Coatzacoalcos (Veracruz) hasta Yucatán, donde plataforma continental es más amplia, el cual que fue más evidente en 2010 (Fig. 16).

Los valores más altos de diversidad (2 y 2.3 nats/ind), se localizaron en las estaciones más oceánicas, y a manera de una lengua de mayor diversidad invade algunas estaciones sobre el límite de la plataforma continental frente al Río Coatzacoalcos, mientras que los valores comparativamente menores (< 0.8 nats/ind) se registraron principalmente en las estaciones más costeras frente a la Laguna de Términos (Campeche) y sobre la plataforma de Yucatán en 2006. Es de interés mencionar un ligero gradiente (1.2 a 1.6 nats/ind) que va en aumento entre Río Champotón y Celestún, y en sentido inverso (1.6 a 1.2 nats/ind) frente al Río Papaloapan. De forma similar en 2010, los valores más altos (2 y 2.1 nats/ind), se registraron en estaciones ubicadas en el límite de la plataforma y zona oceánica, pero en este muestreo se ubican en la parte occidental (Veracruz-Tabasco), donde se observó la formación de dos núcleos de alta diversidad, desde el Puerto de Veracruz hasta el Río Tonalá y desde el Río Tonalá, hasta el Río San Pedro y San Pablo. De igual forma, que en el muestreo de 2006, los valores más bajos (< 0.8 nats/ind) se obtuvieron principalmente en las estaciones más costeras frente a la Laguna de Términos, (Campeche) y sobre la plataforma de Yucatán. Cabe mencionar que frente al Río Champotón, la diversidad fue menor que en 2006 (Fig.16, Anexo I).

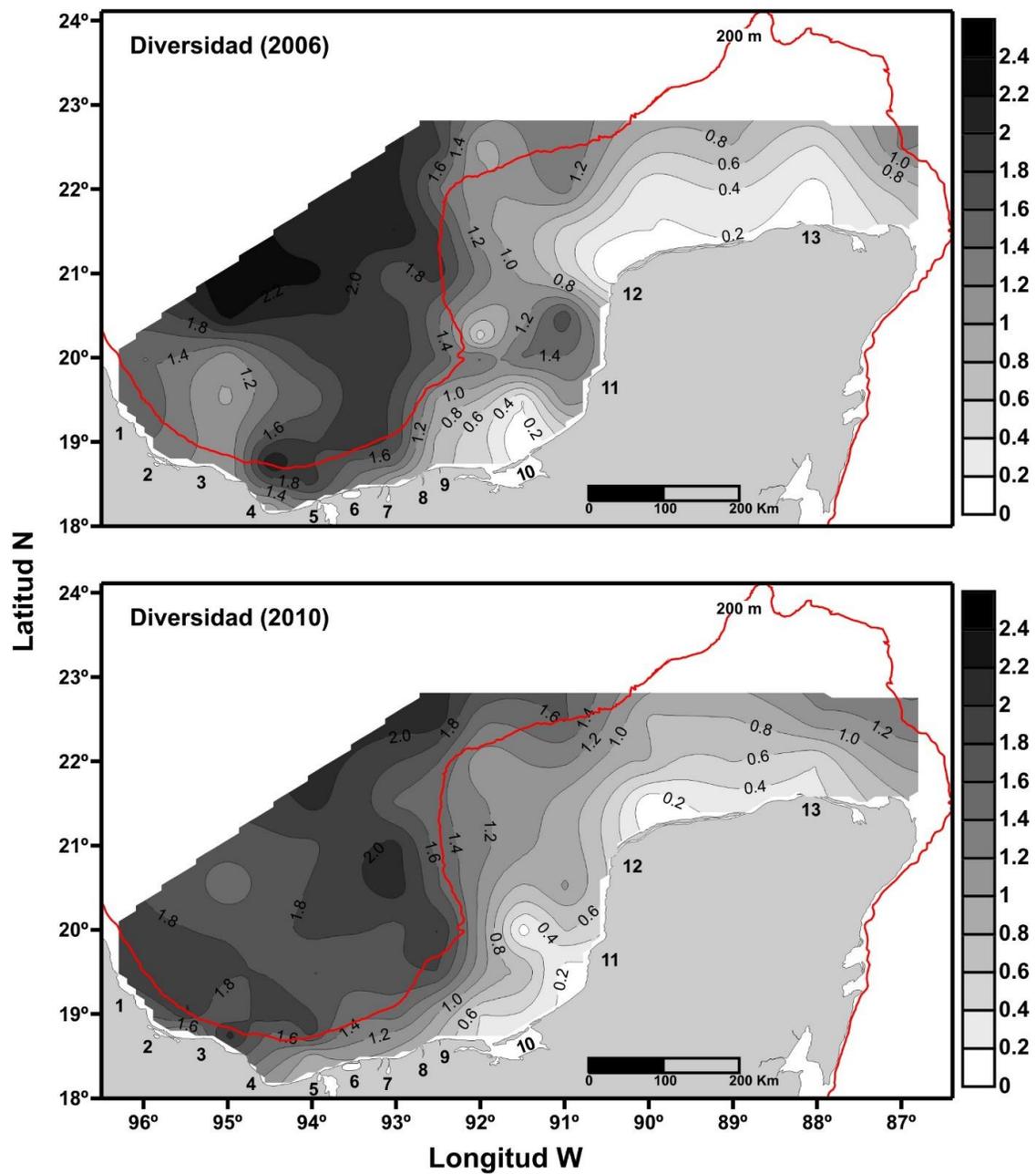


Figura 16. Distribución de la diversidad (nats/ind) de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Equidad y Riqueza

En ambos periodos de estudio, los valores de riqueza y equidad J' de Pielou mostraron una tendencia muy parecida al patrón de distribución de los valores de diversidad, con una mayor riqueza y equitatividad en la zona oceánica, mientras que disminuyeron hacia la zona nerítica, en particular frente a la Laguna de Términos, y entre Celestún y el Río Lagartos (Fig. 17, 18, Anexo I).

Este resultado indica que en las zonas de mayor diversidad y riqueza, la distribución relativa de la abundancia es bastante equitativa, mientras que en las zonas de baja diversidad y riqueza, las especies no tienen la abundancia necesaria para alcanzar una equidad. De tal forma que los descriptores utilizados para analizar a la comunidad de pterópodos, están mejor representados en la zona oceánica, evidenciando el carácter oceánico de la mayoría de las especies.

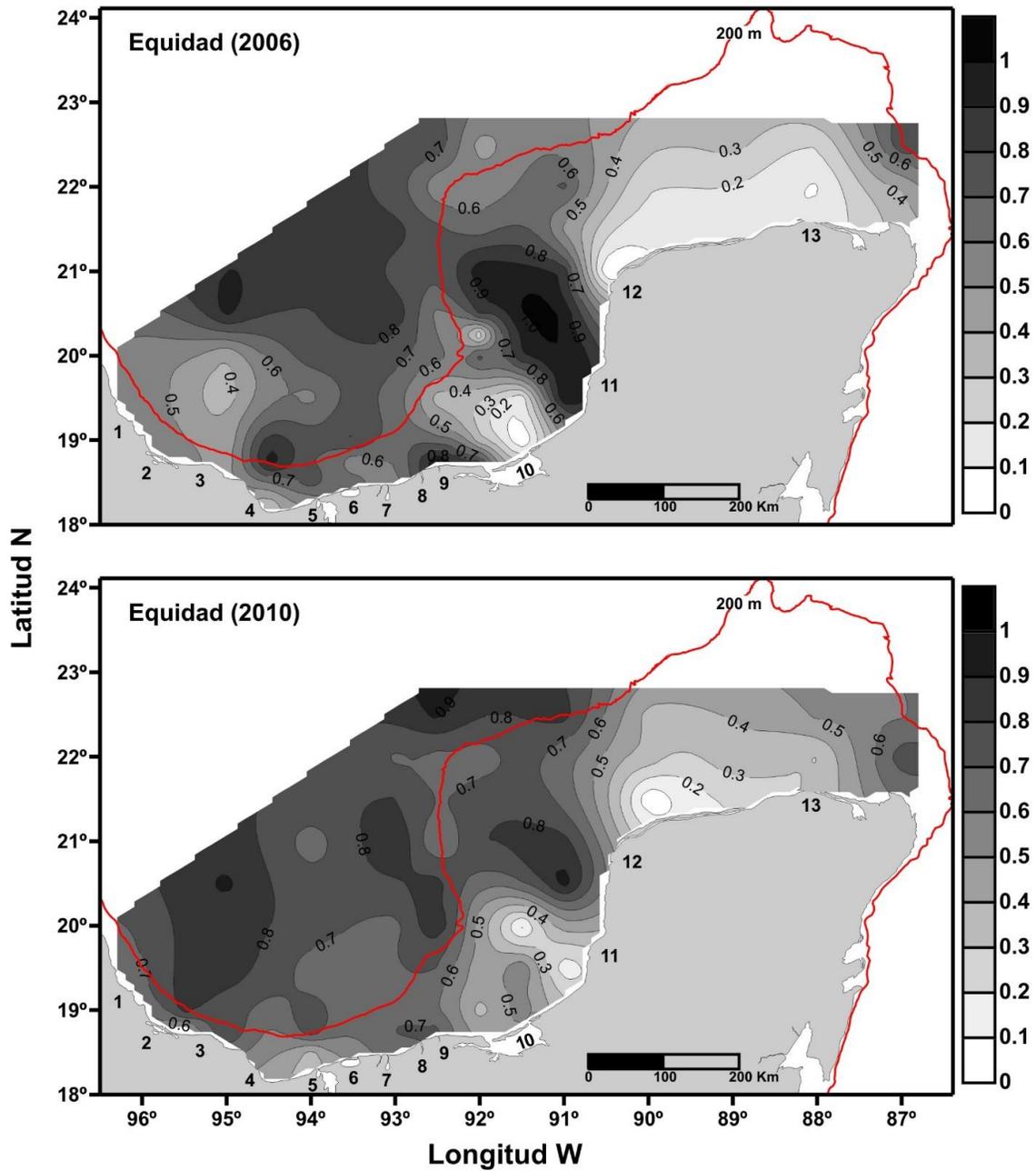


Figura 17. Distribución de la equidad J' de Pielou de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

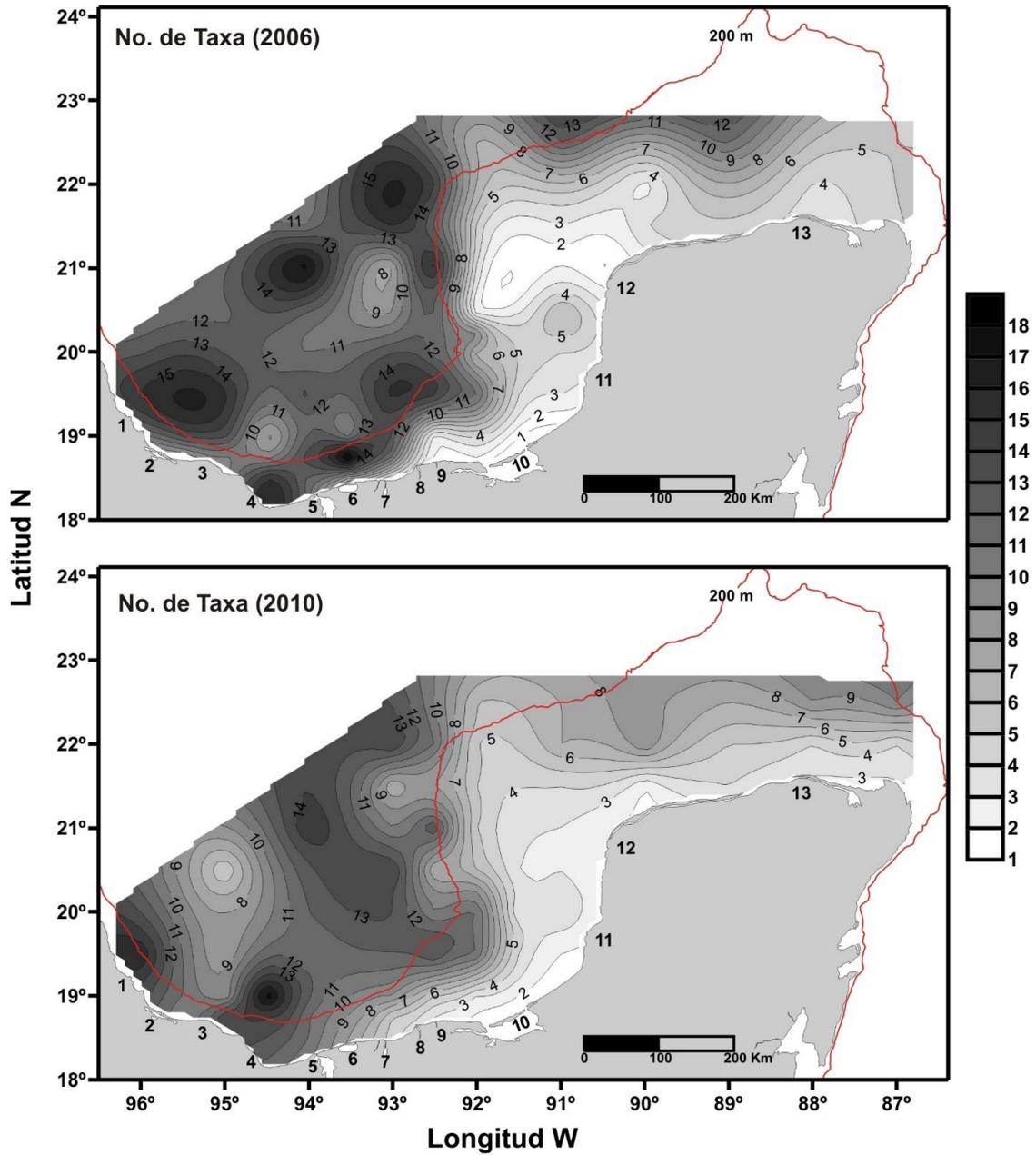


Figura 18. Distribución de la riqueza de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Abundancia

El porcentaje de la abundancia relativa fue dominado por los eutecosomados, con más del 95% del total de la abundancia en 2006 y 2010, seguido de los pseudotecosomados (2.4 y 2.9%, respectivamente) y verdaderamente escasas las especies del clado Gymnosomata (0.4 y 0.7%) (Fig. 19, Anexo II).

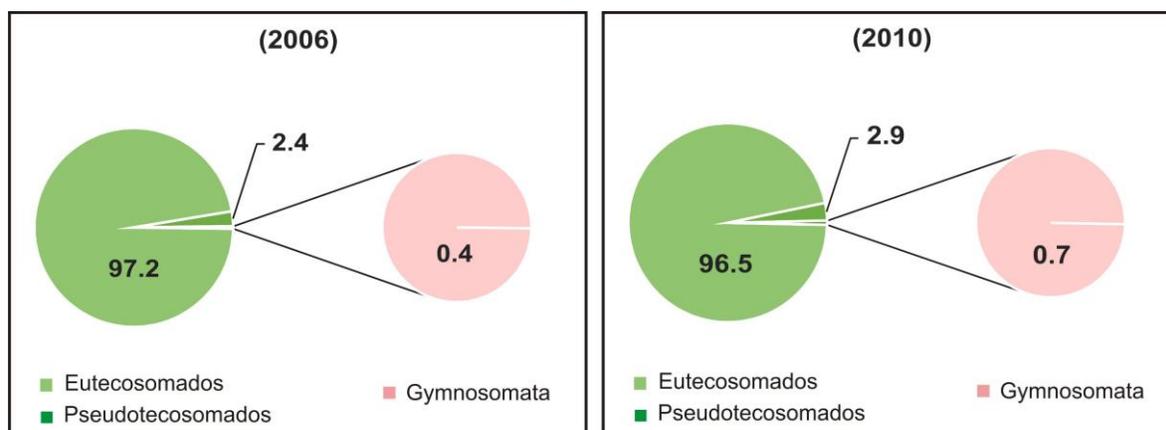


Figura 19. Porcentaje de Abundancia de los clados Thecosomata y Gymnosomata durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Distribución de la abundancia de los clados Thecosomata y Gymnosomata

El clado Thecosomata se distribuyó ampliamente en el área de estudio en ambos periodos de 2006 y 2010. Sin embargo, en el 2006, los valores más altos de abundancia se registraron en algunas estaciones ubicadas en la zona nerítica desde Río Coatzacoalcos hasta la Laguna de Términos, así como frente a Río Lagartos en Yucatán, mientras que en el 2010 ocurrieron en una estación de los transectos ubicados frente a la Laguna de Alvarado y Laguna de Términos, los ríos Coatzacoalcos, San Pedro y San Pablo, así como en Celestún. Cabe mencionar que en ambos años, los valores más bajos de abundancia se registraron en la mayoría de las estaciones ubicadas entre la Laguna de Términos y Río Champotón (Campeche) (Fig. 20).

La distribución del clado Gymnosomata para ambos años, estuvo principalmente restringida a la porción occidental del suroeste del GDM, en una extensión que abarca la zona oceánica y costera desde el Puerto de Veracruz, hasta la Laguna de Términos (Campeche), donde la plataforma continental es muy angosta. En el 2006, los valores más altos de abundancia se registraron en la zona nerítica, mientras que en el 2010 ocurrieron en algunas estaciones ubicadas en el límite de la plataforma y zona oceánica (Fig. 21).

Distribución de especies cuya abundancia fue mayor al 1%

De los 26 taxa identificados del clado Thecosomata, ocho especies contribuyen el 95% de la abundancia total en 2006, y seis en 2010, mismas que ocurrieron en ambos periodos (Tabla II, Fig. 22a).

En el caso de los gimnosomados, únicamente cuatro fueron los más abundantes para el 2006 y cinco para el 2010. No obstante, de los seis taxa presentes en ambos muestreos, sólo tres ocurrieron como abundantes en ambos años (Tabla II, Fig. 22b).

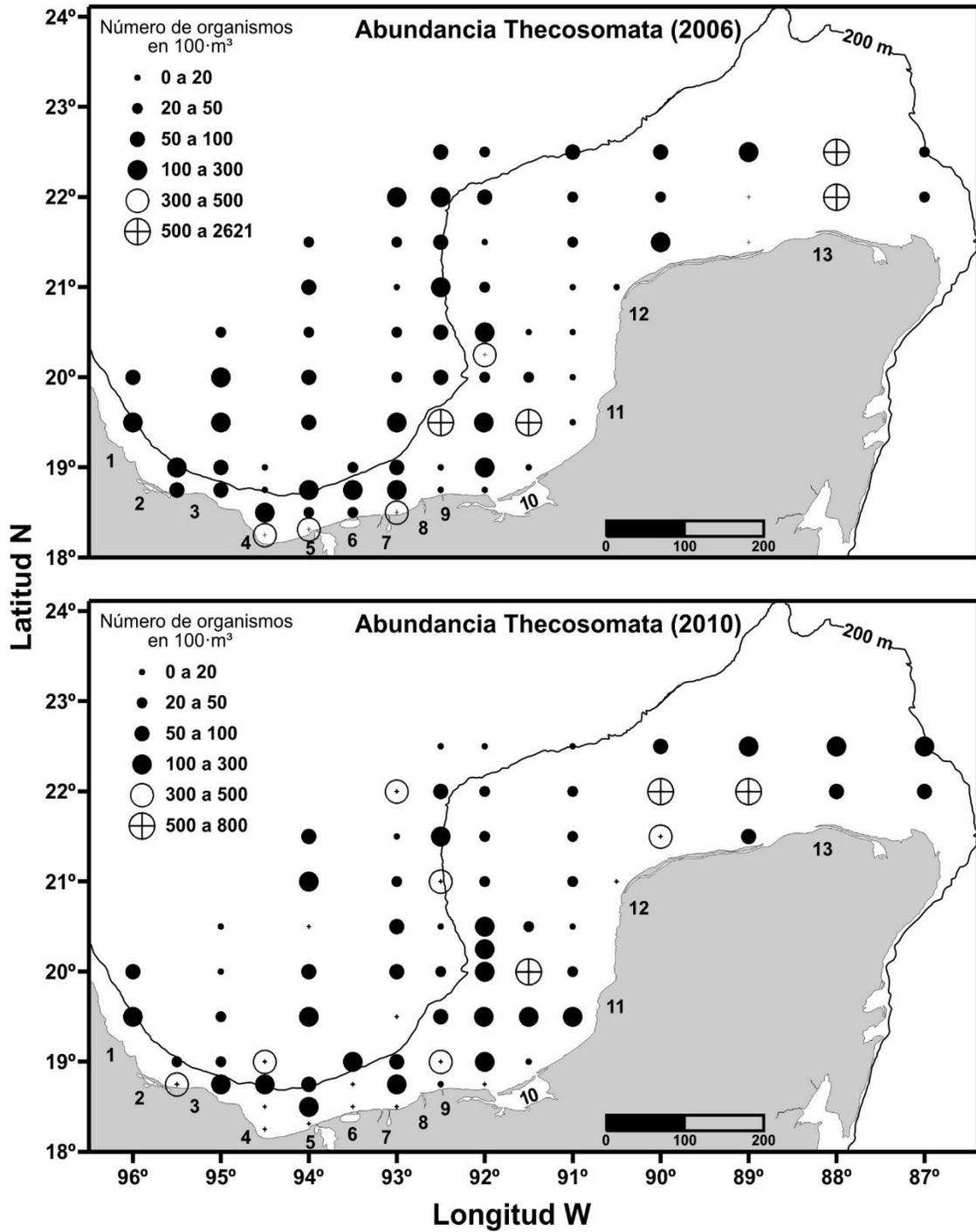


Figura 20. Distribución de la abundancia del clado Thecosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

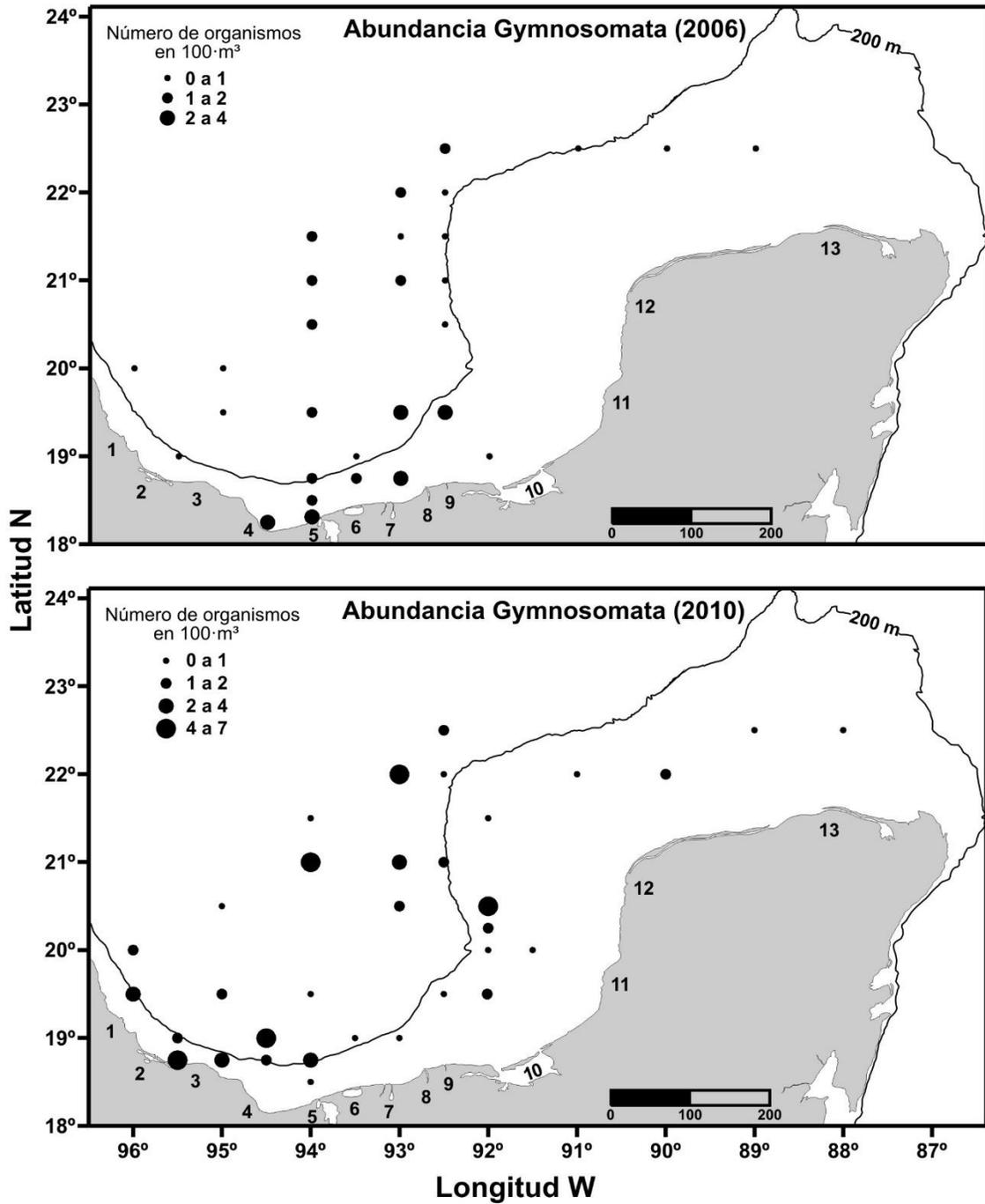


Figura 21. Distribución de la abundancia del clado Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Tabla II. Taxa más abundantes de los clados Thecosomata y Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010. Densidad total (DT, org/100 m³), densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m³), desviación estándar ($\pm S$), frecuencia de ocurrencia (F), frecuencia relativa (F.R%) abundancia relativa (AR%)

Clado	Taxa	2006						2010					
		D. T	\bar{Y}	$\pm S$	F	F.R%	AR%	D. T	\bar{Y}	$\pm S$	F	F.R%	AR%
Thecosomata	<i>Creseis conica</i>	5459.35	88.05	332.67	62	84	51.71	3905.00	61.98	112.419	63	98	42.66
	<i>Limacina trochiformis</i>	2357.36	35.72	87.10	66	89	22.33	1591.10	28.93	43.015	55	86	17.38
	<i>Heliconoides inflatus</i>	1057.00	22.49	32.87	47	64	10.01	1006.46	21.41	32.642	47	73	10.99
	<i>Creseis clava</i>	664.29	11.86	23.78	56	76	6.29	1892.90	30.05	88.076	63	98	20.68
	<i>Diacria danae</i>	157.06	4.03	7.90	39	53	1.49	-	-	-	-	-	-
	<i>Limacina lesueurii</i>	120.45	3.65	4.20	33	45	1.14	182.15	7.01	11.930	26	41	1.99
	<i>Styliola subula</i>	118.99	3.40	3.88	35	47	1.13	-	-	-	-	-	-
	<i>Desmopterus papilio</i>	122.42	3.60	4.10	34	46	1.16	125.71	3.31	3.437	38	59	1.37
Total							95						95
Gymnosomata	<i>Pneumoderma</i> spp.	14.17	1.09	0.58	13	18	0.13	10.76	1.54	1.444	7	11	0.12
	<i>Paraclione longicaudata</i>	10.67	1.19	0.97	9	12	0.10	21.33	1.07	1.176	20	31	0.23
	<i>Thliptodon diaphanus</i>	5.70	0.81	0.44	7	9	0.05	5.93	0.99	0.711	6	9	0.06
	<i>Notobranchaea</i> spp.	4.62	0.58	0.22	8	11	0.04	-	-	-	-	-	-
	<i>Pneumodermopsis</i> spp.	-	-	-	-	-	-	16.15	1.15	1.098	14	22	0.18
	<i>Clione limacina</i>	-	-	-	-	-	-	6.94	1.16	0.787	6	9	0.08
Total							0.3						0.4

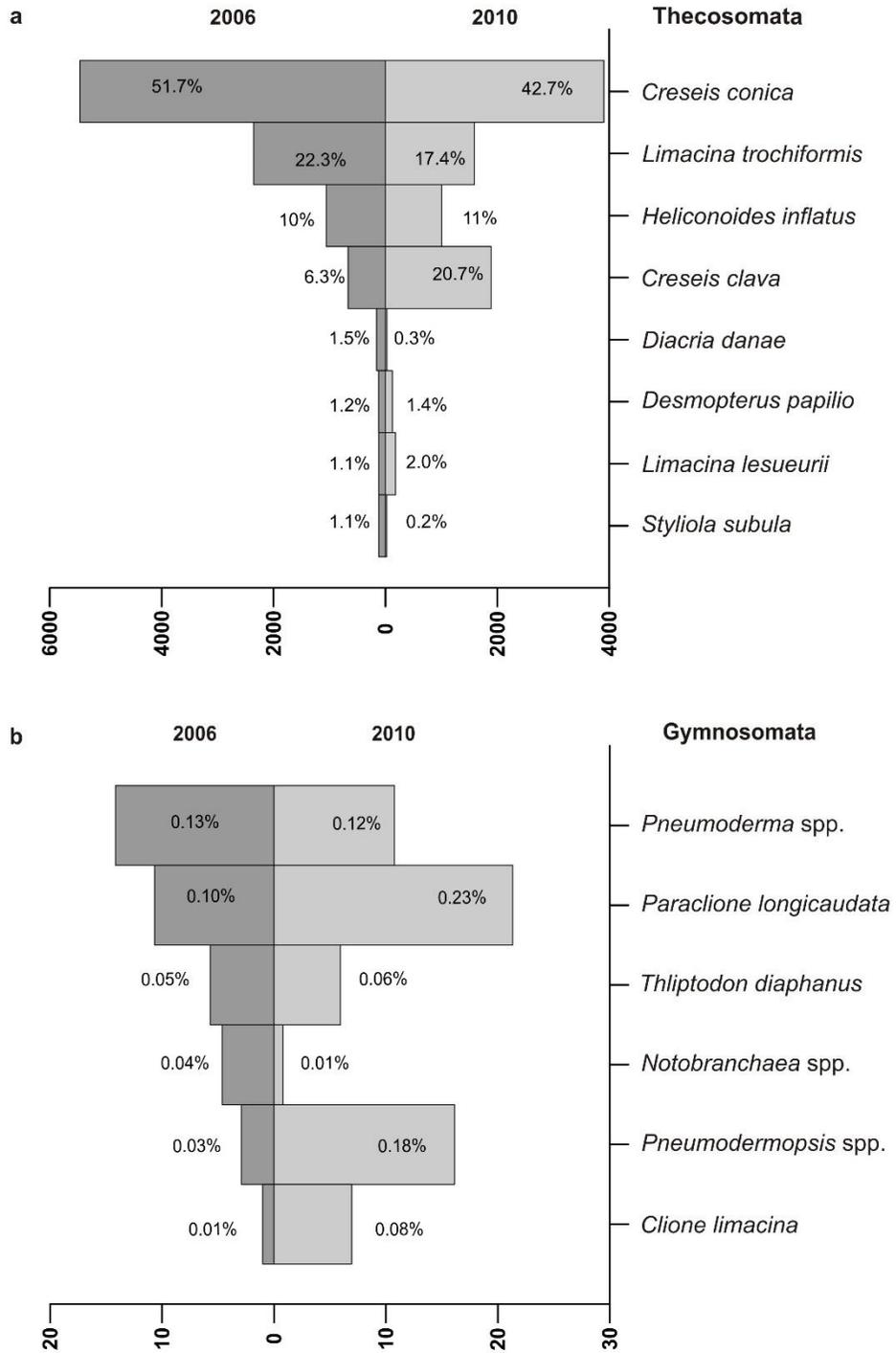


Figura 22. Especies más abundantes de los clados a) Thecosomata y b) Gymnosomata en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Clado Thecosomata

Creseis conica fue la especie más abundante en ambos muestreos (2006 y 2010) (51.7 y 42.7%, respectivamente). Esta especie estuvo ampliamente distribuida en el área de estudio, y sus mayores abundancias se registraron en la zona nerítica hasta el límite de la plataforma continental, principalmente en una estación frente a la primera boca de la Laguna de Términos, así como en Río Lagartos (Yucatán). Los valores más bajos se encontraron en las estaciones ubicadas entre la Laguna de Términos y Río Champotón (Campeche) (Tabla II, Fig. 23).

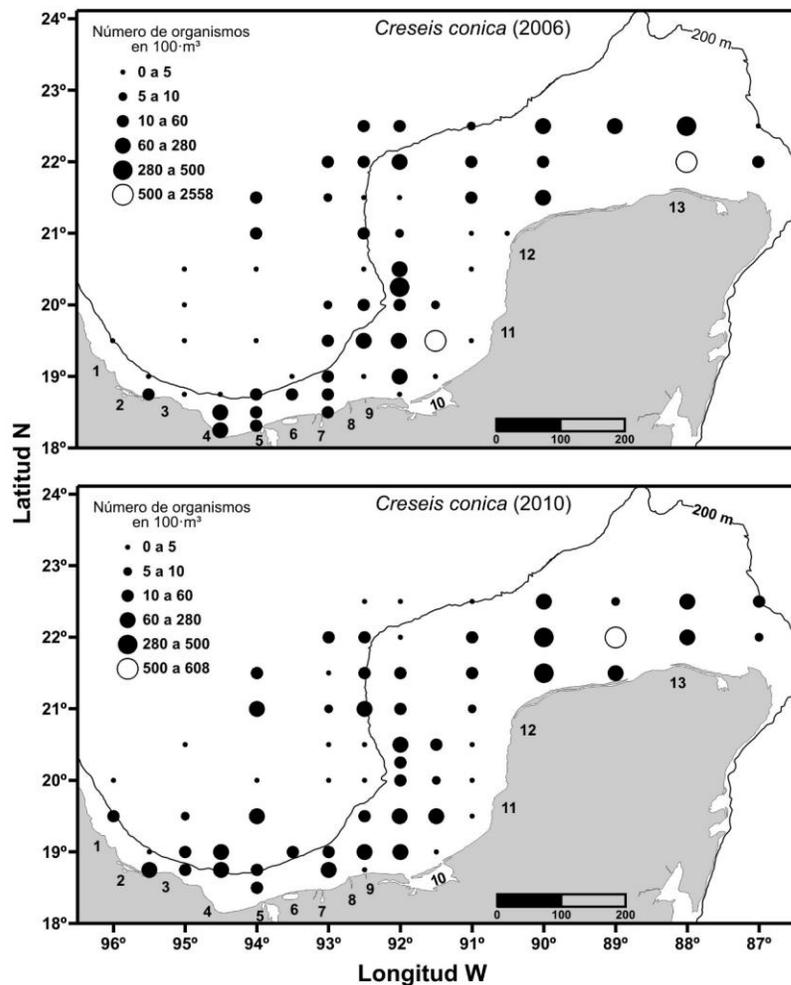


Figura 23. Distribución de la abundancia de *Creseis conica* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Limacina trochiformis fue la segunda especie con mayor abundancia en 2006 y 2010 (22.3 y 17.4%, respectivamente), distribuida en más del 80% de las estaciones de muestreo, con mayor densidad en la zona nerítica y límites de la plataforma, correspondiente a la parte occidental desde el Río Coatzacoalcos hasta la primera boca de la Laguna de Términos, mientras que las abundancias más bajas se registraron en las estaciones ubicadas entre la Laguna de Términos y Río Champotón (Campeche) (Tabla II, Fig. 24)

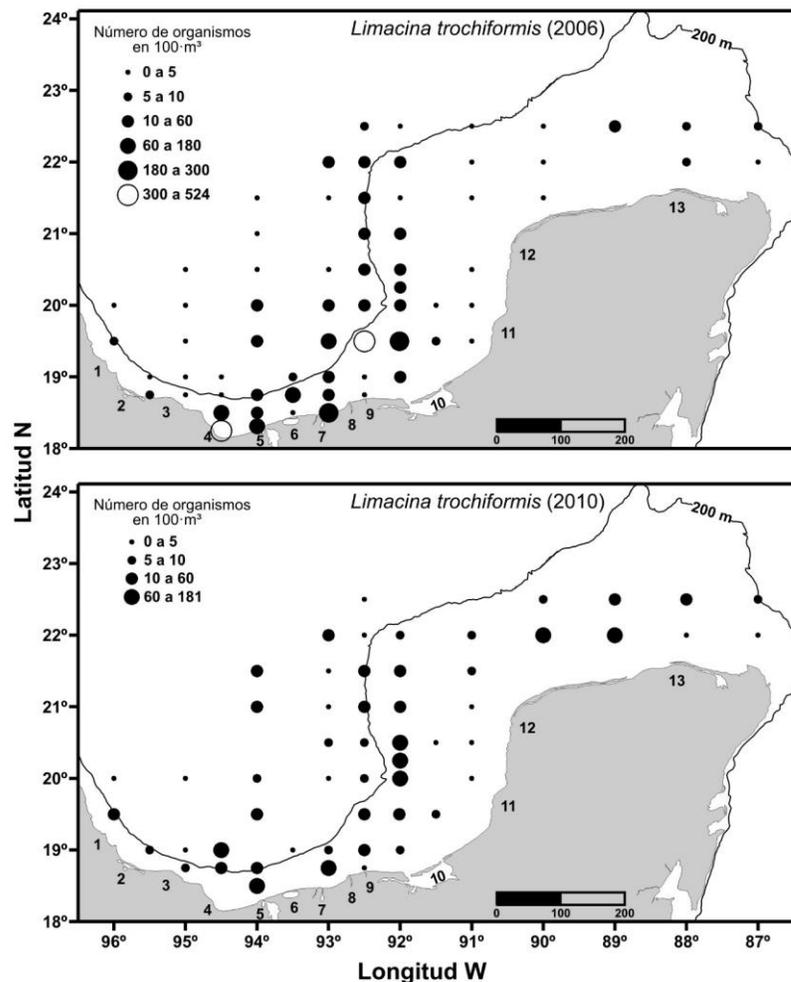


Figura 24. Distribución de la abundancia de *Limacina trochiformis* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Diacria danae (1.5%) y *Styliola subula* (1.1%) ocurrieron con una abundancia >1% únicamente en 2006. Estas especies estuvieron distribuidas principalmente en la parte occidental del área de estudio, con mayor densidad en la zona oceánica y límite de la plataforma continental frente al Río Tonalá, la Laguna de Mecocacán y el Río Grijalva-Usumacinta (Tabla II, Fig. 25).

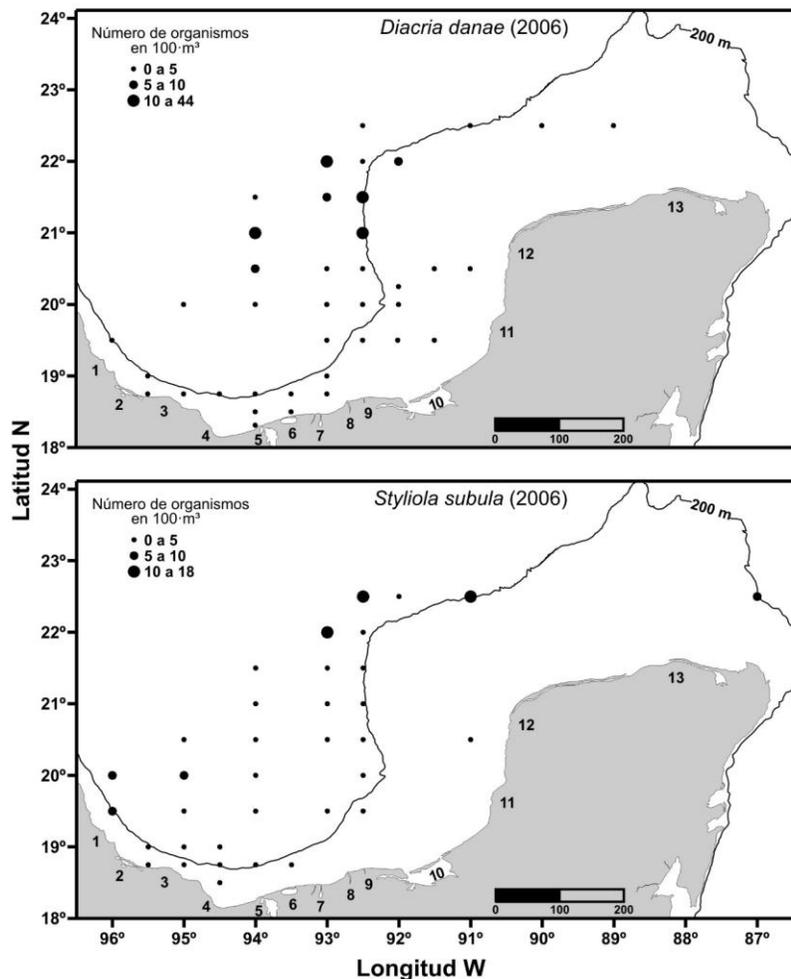


Figura 25. Distribución de la abundancia de *Diacria danae* y *Styliola subula* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006.

Otras especies, presentaron una abundancia ligeramente mayor en 2010, entre las que se encuentran: *Heliconoides inflatus* (10 y 11%, 2006 y 2010, respectivamente), *Creseis clava* (6.3 y 20.7%), *Desmopterus papilio* (1.2 y 1.4%) y *Limacina lesueurii* (1.1 y 2.0%) (Tabla II, Fig. 22).

Creseis clava evidenció un cambio en la distribución de sus abundancias entre ambos muestreos. En 2006, su mayor abundancia ocurrió en la última estación del transecto frente al Río San Pedro y San Pablo y la zona nerítica frente a la Laguna de Alvarado y el Río Tonalá. Sin embargo, es evidente un cambio en la distribución de la abundancia entre ambos muestreos, debido al movimiento de los núcleos de mayor abundancia de la parte occidental en el 2006, hacia la porción central en el 2010 (Fig. 26).

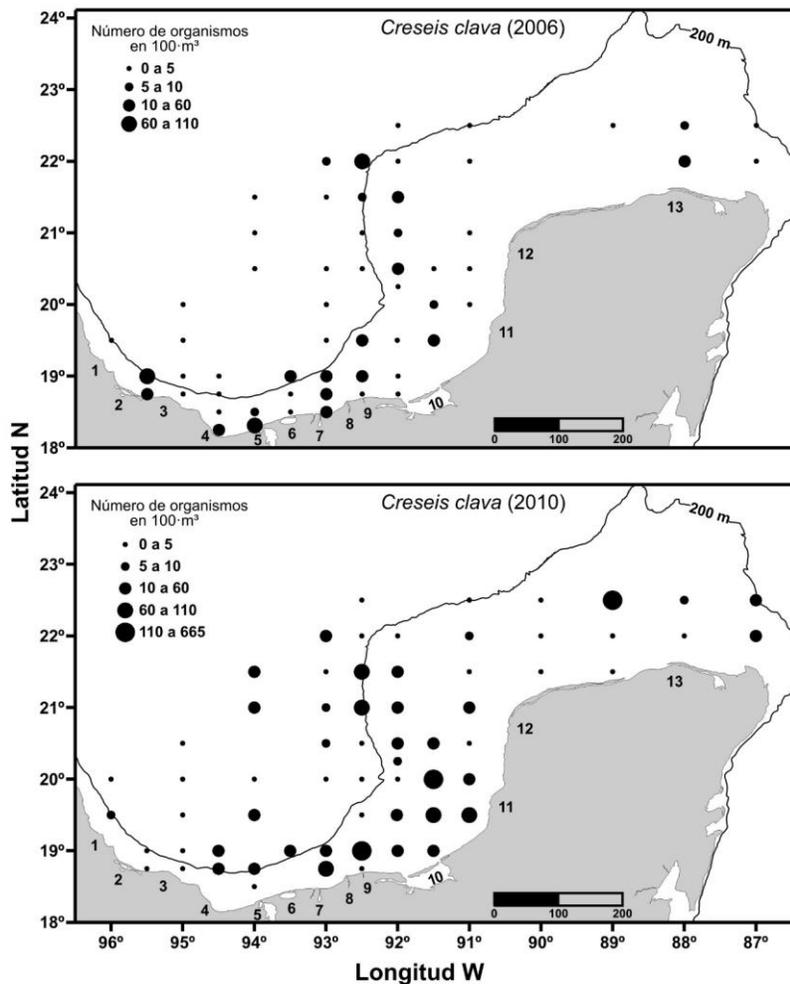


Figura 26. Distribución de la abundancia de *Creseis clava* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Limacina lesueurii, *Heliconoides inflatus* y *Desmopterus papilio*, se distribuyeron principalmente en la parte occidental de la zona de estudio, desde la zona oceánica hasta el límite de la plataforma continental, y principalmente en los transectos ubicados desde el Puerto de Veracruz hasta el Río San Pedro y San Pablo, Tabasco. Cabe mencionar que *Heliconoides inflatus* en el año 2010 tuvo abundancias relativamente altas sobre la plataforma de Yucatán y *Desmopterus papilio*, registró su mayores abundancia frente a la Laguna de Mecocacán en el 2006 y desde el Puerto de Veracruz hasta el Río Coatzacoalcos en el 2010 (Tabla II, Fig. 27, 28).

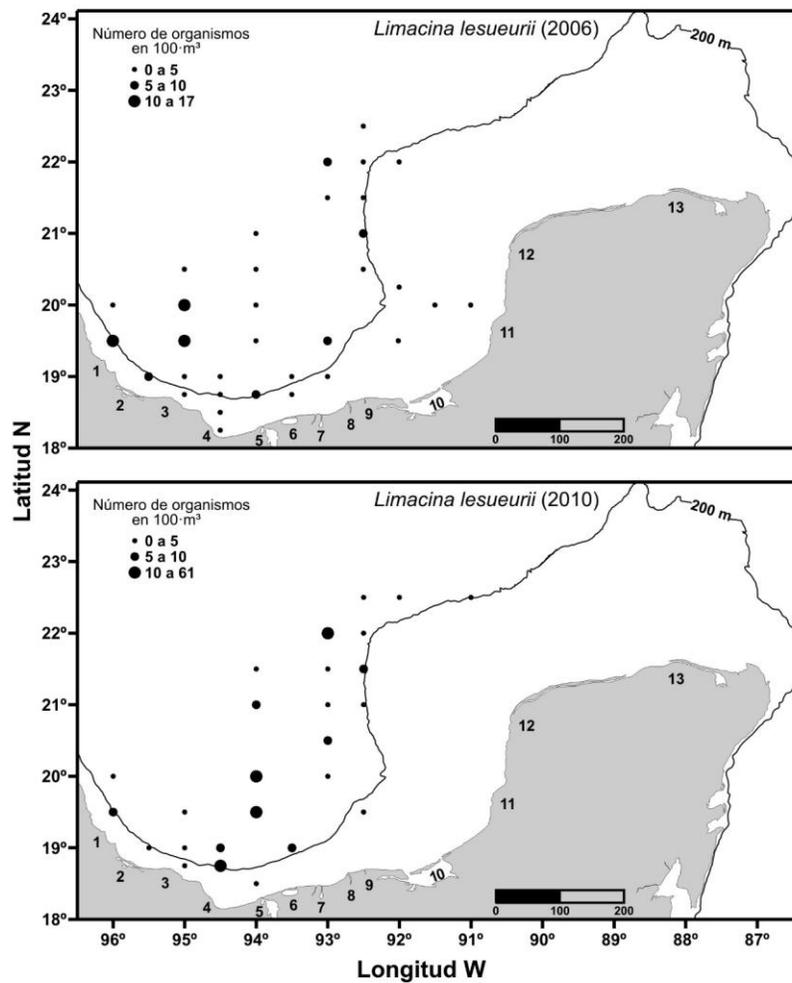


Figura 27. Distribución de la abundancia de *Limacina lesueurii* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

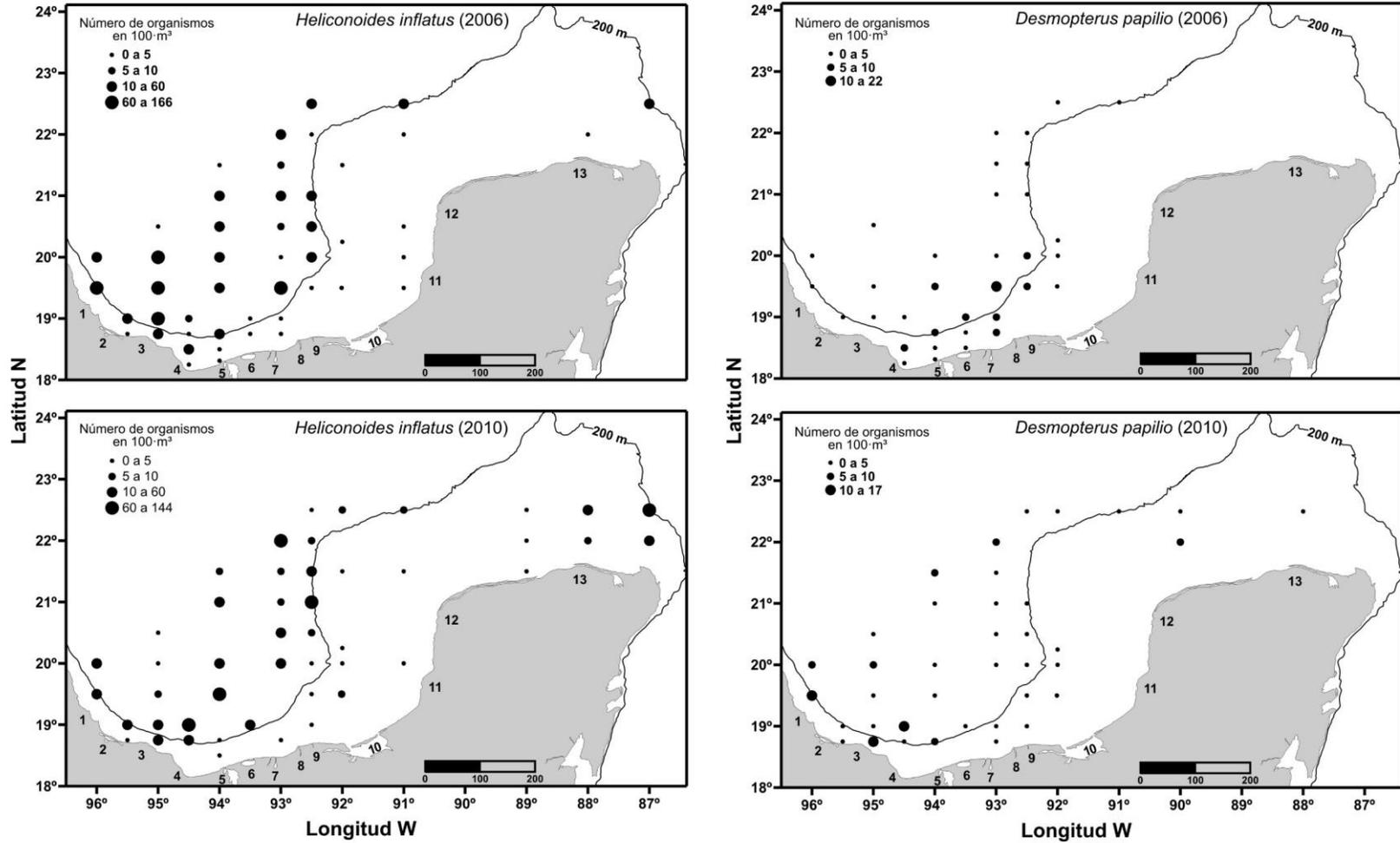


Figura 28. Distribución de la abundancia de *Heliconoides inflatus* y *Desmopterus papilio* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Clado Gymnosomata

Un cambio en la jerarquía de la abundancia relativa ocurrió en *Pneumoderma* spp. que fue comparativamente mayor (0.13%) que otras especies de gimnosomados en 2006, y *Paraclione longicaudata* (0.23%) en 2010 (Tabla II). *Pneumoderma* spp. se encontró en el 18% de las estaciones en el 2006, con distribución oceánica y nerítica de la porción occidental, desde el Río Papaloapan hasta el Río San Pedro y San Pablo, mientras que solamente se localizó en una o dos estaciones, desde el Río Tonalá hasta Celestún en 2010 (Tabla II, Fig. 29).

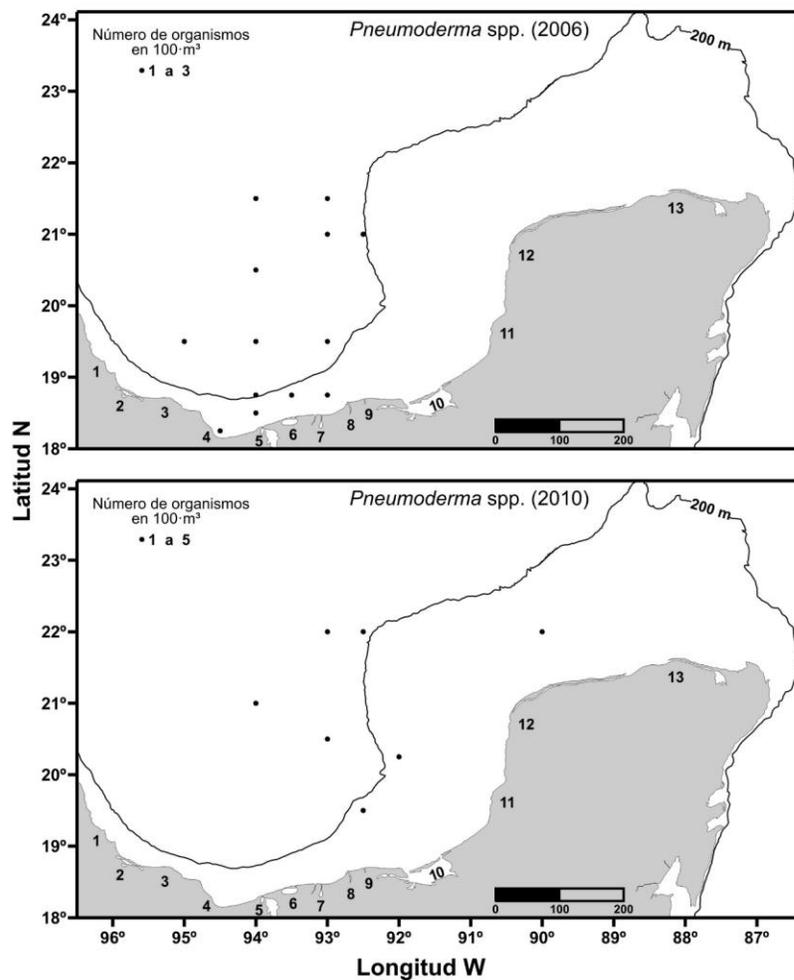


Figura 29. Distribución de la abundancia de *Pneumoderma* spp. en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Paraclione longicaudata (12% de las estaciones y 0.10% de la abundancia), se encontró principalmente sobre la plataforma continental, desde el Río Coatzacoalcos hasta el Río San Pedro y San Pablo, así como entre Celestún y río Lagartos en Yucatán en 2006, mientras que en 2010 un incremento en la frecuencia de ocurrencia (31% de las estaciones) y la abundancia (0.23%) fue notable, distribuida principalmente en la zona oceánica y nerítica de la parte occidental del suroeste del Golfo de México, desde el Puerto de Veracruz, hasta la primera boca de la Laguna de Términos, y frente al Río Lagartos en Yucatán (Tabla II, Fig. 30).

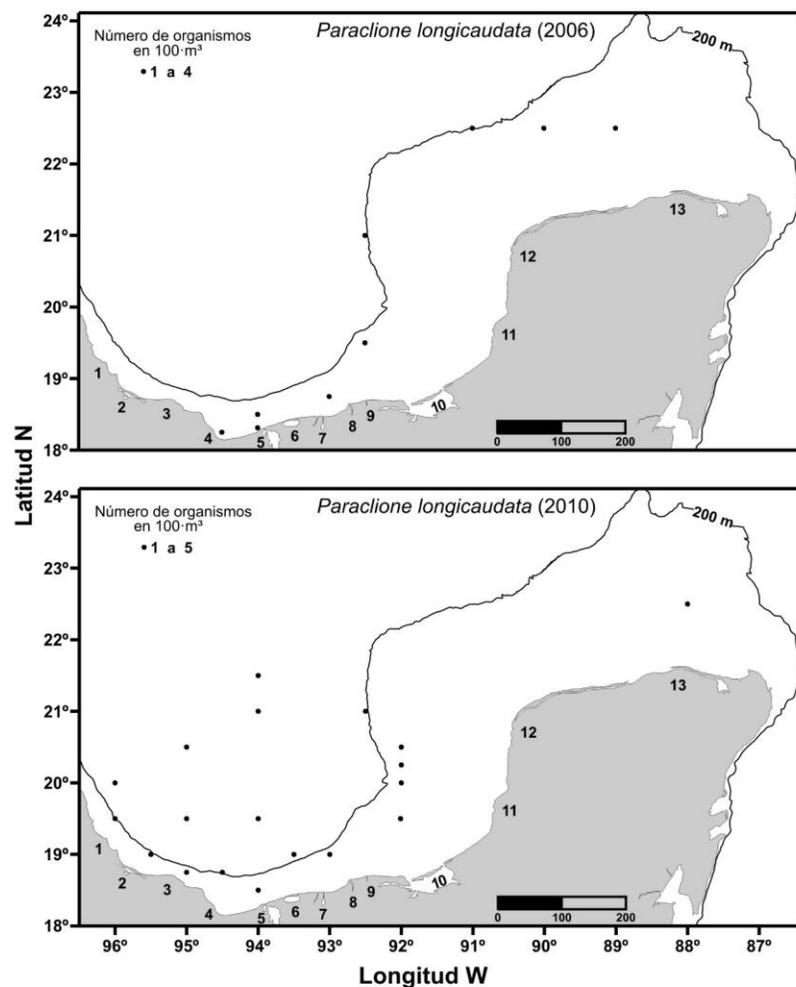


Figura 30. Distribución de la abundancia de *Paraclione longicaudata* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Thliptodon diaphanus, presentó un porcentaje de abundancia muy parecido entre ambos muestreos (0.05 y 0.06%), y en únicamente el 9% de las estaciones, que se ubicó en la porción occidental entre Veracruz y Tabasco. En ambos años, esta especie estuvo distribuida tanto en la zona oceánica como en el límite de la plataforma continental (Tabla II, Fig. 31).

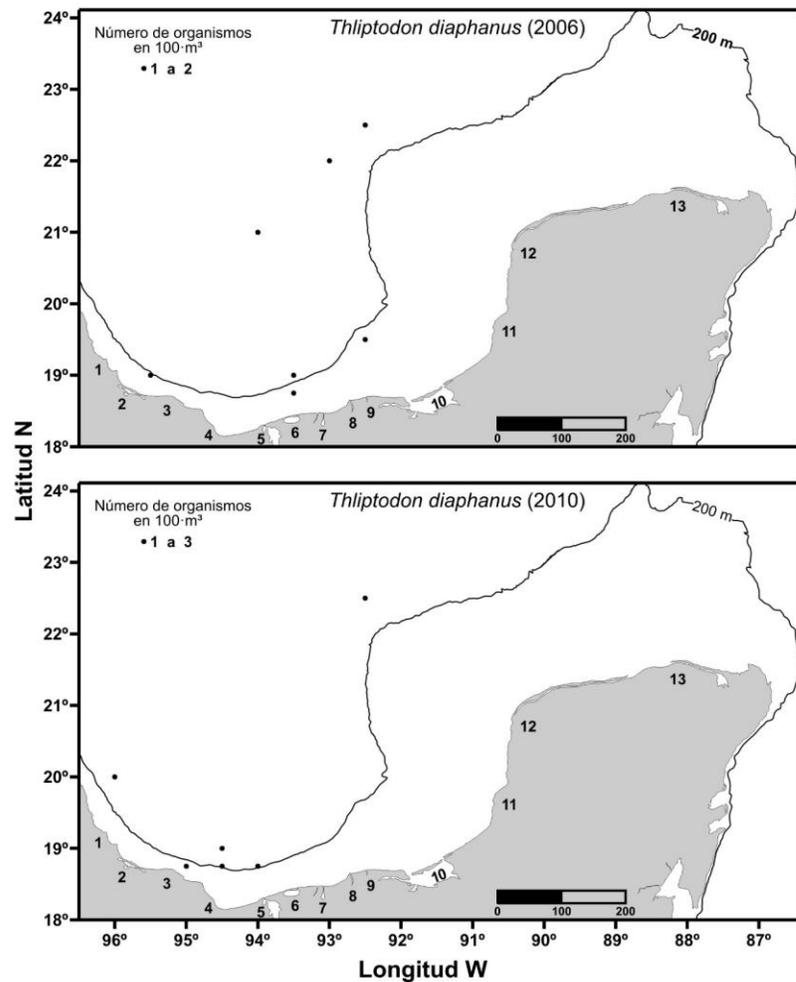


Figura 31. Distribución de la abundancia de *Thliptodon diaphanus* en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

El género *Notobranchaea* spp. se encontró en el 11% de las estaciones únicamente en 2006, en baja abundancia relativa (0.04%), distribuida principalmente en la zona nerítica desde Río Coatzacoalcos hasta el Río San Pedro y San Pablo, Tabasco (Tabla II, Fig. 32).

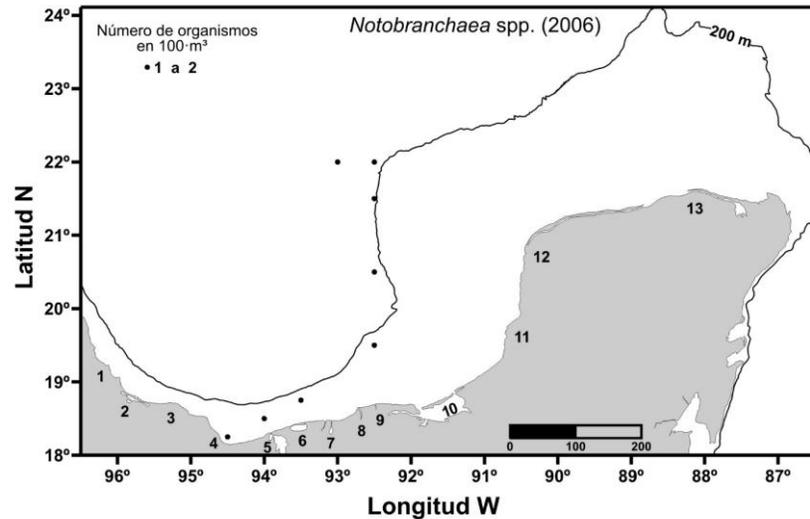


Figura 32. Distribución de la abundancia de *Notobranchaea* spp. en el suroeste del Golfo de México, durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Por su parte, género *Pneumodermopsis* spp. a pesar de ser escaso (0.18%) y relativamente frecuente (22%), se distribuyó desde el Puerto de Veracruz hasta casi Río Lagartos en 2010. Comparada con *Clione limacina* que fue la menos abundante (0.06%) y únicamente se registró en el 9% de las estaciones, entre el límite de la plataforma continental de Veracruz y la zona nerítica frente al Río Grijalva-Usumacinta y la segunda boca de la Laguna de Términos en 2010 (Tabla II, Fig. 33).

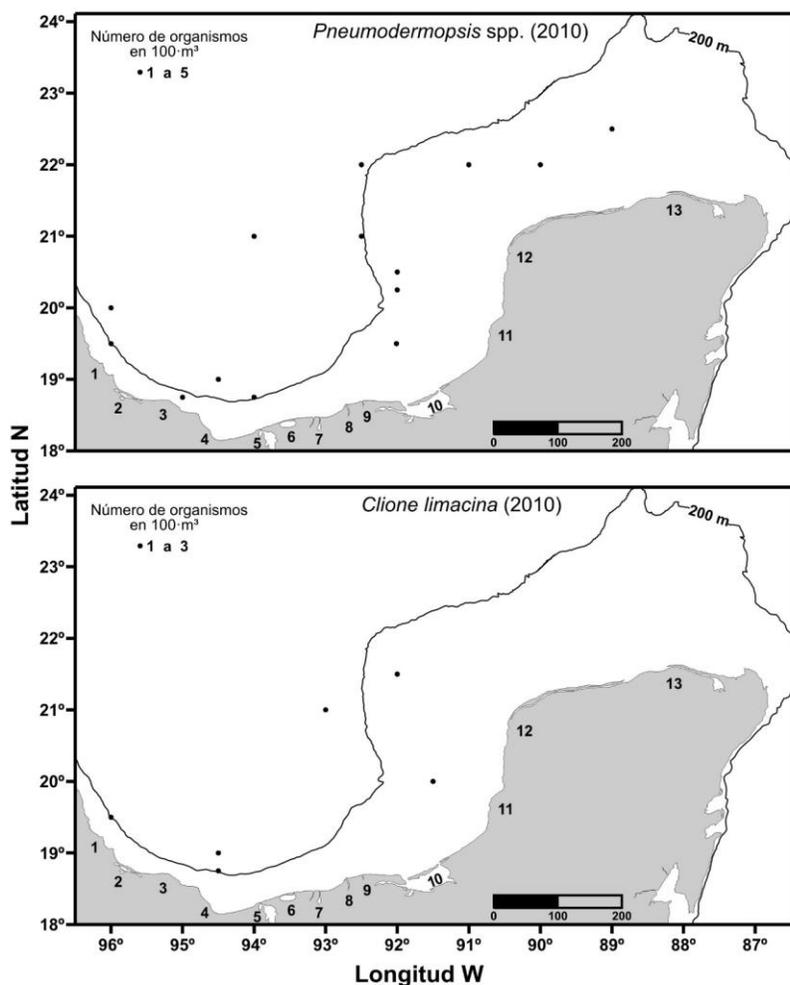


Figura 33. Distribución de la abundancia de *Pneumodermopsis* spp y *Clione limacina* en el sur del Golfo de México, durante mayo-junio de 2010.

Distribución de especies poco frecuentes

Las especies poco frecuentes o raras fueron 8 y 7 taxa, en los muestreos de 2006 y 2010, respectivamente. Únicamente, *Cuvierina atlantica*, *Clio cuspidata* y *Clio recurva* estuvieron presentes en ambos años. La distribución de *Cavolinia gibbosa*, *Corolla spectabilis* y *Clione limacina* fue principalmente nerítica, mientras que la distribución de *Clio cuspidata*, *Clio recurva*, *Diacria major*, *Cymbulia peronii*, *Cymbulia sibogae* y el género *Notobranchaea* spp. fue en aguas oceánicas y restringidas a la parte occidental, donde la plataforma es más angosta. Las otras

especies se encontraron exclusivamente sobre la plataforma de Yucatán (*Creseis virgula* y *Cavolinia inflexa f. inflexa*) (Fig. 34, Anexo II).

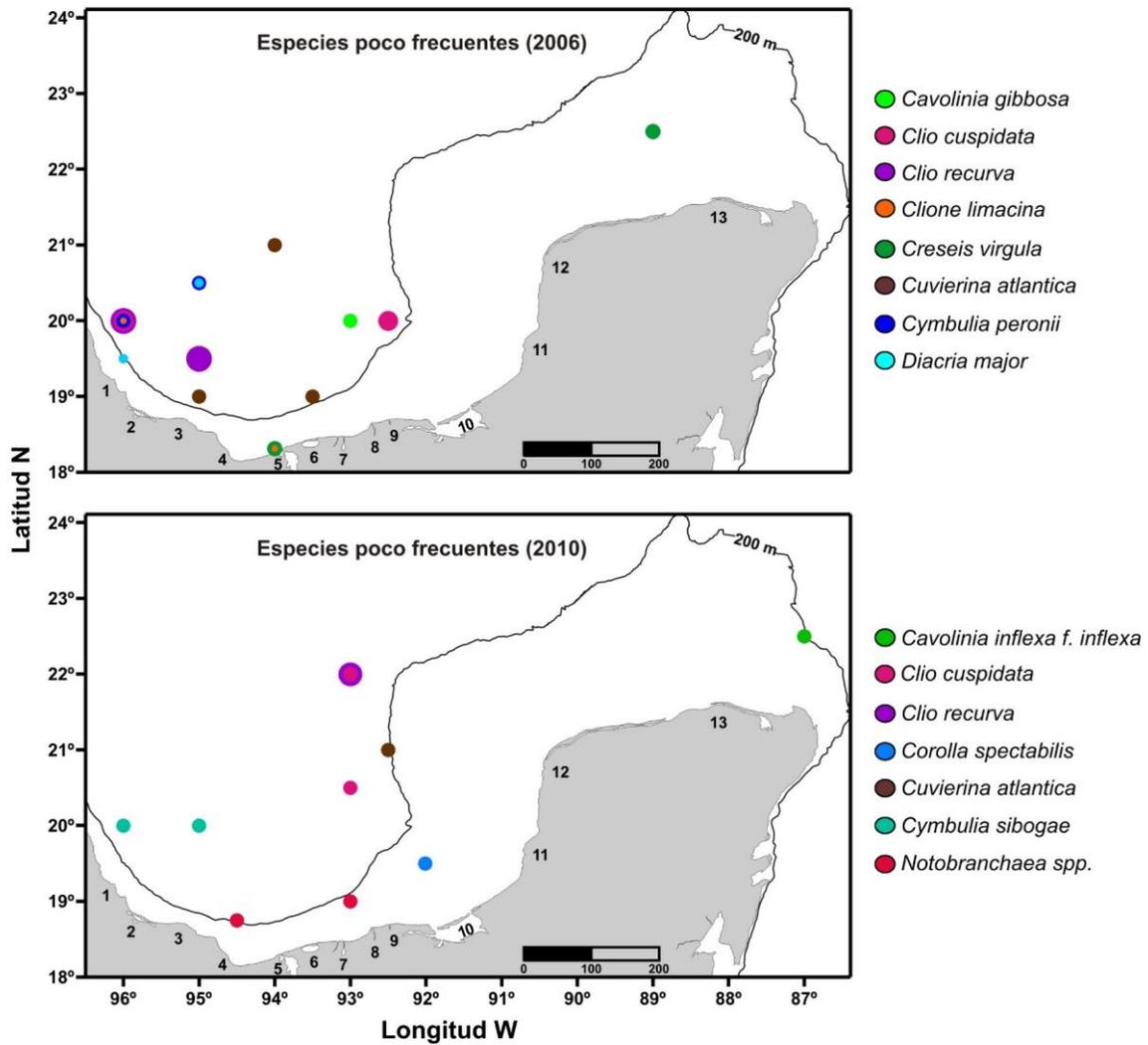


Figura 34. Distribución de las especies poco frecuentes en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2006 y 2010.

Porcentaje de cambio en las abundancias

El porcentaje de cambio en la abundancia de los taxa identificados entre el año 2006 y 2010, arrojó cuatro aspectos relevantes (Tabla III):

1) En general, el porcentaje de cambio de la abundancia entre el muestreo de 2006 al 2010, fue muy bajo por que disminuyó en apenas un 7%. No obstante, el porcentaje de cambio en la abundancia fue notable en las especies caracterizadas por su baja abundancia y frecuencia de ocurrencia.

2) De las ocho especies consideradas como abundantes, únicamente, *Diacria danae* y *Styliola subula* tuvieron una considerable disminución en su abundancia (80%) entre ambos periodos.

3) *Clio pyramidata f. lanceolata*, *Cymbulia peronii*, *Diacria major* y *Cavolinia gibbosa*, quienes con excepción de la primera, son consideradas como poco frecuentes, tuvieron un porcentaje de cambio del 100%, debido a que únicamente se encontraron en el año 2006. Por su parte, *Corolla spectabilis*, *Cavolinia inflexa f. inflexa*, *Notobranchaea* spp., *Cymbulia sibogae* y *Creseis virgula*, también consideradas como poco frecuentes tuvieron una disminución del 90 al 80% de su abundancia.

4) Los únicos taxa que evidenciaron un aumento del 80% de la abundancia para el año 2010 fueron *Pneumodermopsis* spp. y *Clione limacina*.

Tabla III. Porcentaje de cambio en las abundancias (% C en A) de los taxa de pterópodos entre el año 2006 y 2010. Pérdida o ganancia (P/G), densidad total (D.T, org/100 m³).

		2006	2010	2006-2010		
Total de Organismos Extraídos		17053	15878	-7	P	
Clado	Taxa	D. T	D. T	% C en A	P/G	
Thecosomata	Eutecosomados	<i>Creseis conica</i>	5459.35	3905.00	-28	P
		<i>Limacina trochiformis</i>	2357.36	1591.10	-33	P
		<i>Heliconoides inflatus</i>	1057.00	1006.46	-5	P
		<i>Creseis clava</i>	664.29	1892.90	-65	G
		<i>Diacria danae</i>	157.06	24.76	-84	P
		<i>Limacina lesueurii</i>	120.45	182.15	-34	G
		<i>Styliola subula</i>	118.99	22.44	-81	P
		<i>Diacavolinia longirostris</i>	98.23	51.11	-48	P
		<i>Limacina bulimoides</i>	78.91	44.93	-43	P
		<i>Hyalocylis striata</i>	59.99	54.48	-9	P
		<i>Cavolinia uncinata</i>	23.57	41.68	-43	G
		<i>Creseis virgula</i>	22.54	4.74	-79	P
		<i>Clio pyramidata f. lanceolata</i>	19.07	-	-100	P
		<i>Diacavolinia strangulata</i>	9.68	6.33	-35	P
		<i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i>	8.77	0.56	-94	P
		<i>Cuvierina atlantica</i>	2.12	0.50	-77	P
		<i>Clio cuspidata</i>	1.19	2.57	-54	G
		<i>Diacria major</i>	0.98	-	-100	P
		<i>Clio recurva</i>	0.94	2.02	-53	G
		<i>Cavolinia gibbosa</i>	0.45	-	-100	P
Thecosomata	Pseudotecosomados	<i>Desmopterus papilio</i>	122.42	125.71	-3	G
		<i>Corolla spectabilis</i>	65.13	0.49	-99	P
		<i>Peracle diversa</i>	27.07	83.47	-68	G
		<i>Peracle reticulata</i>	25.00	48.22	-48	G
		<i>Cymbulia sibogae</i>	16.82	3.30	-80	P
		<i>Cymbulia peronii</i>	1.42	-	-100	P
Gymnosomata		<i>Pneumoderma</i> spp.	14.17	10.76	-24	P
		<i>Paraclione longicaudata</i>	10.67	21.33	-50	G
		<i>Thliptodon diaphanus</i>	5.70	5.93	-4	G
		<i>Notobranchaea</i> spp.	4.62	0.82	-82	P
		<i>Pneumodermopsis</i> spp.	2.91	16.15	-82	G
		<i>Clione limacina</i>	1.02	6.94	-85	G

Asociaciones

Análisis de similitud Bray-Curtis y Análisis de especies indicadoras (AEI)

El análisis de similitud Bray-Curtis de dos vías permitió definir para ambos años, 2006 y 2010, tres grupos de estaciones, con un nivel de afinidad aproximado del 25%, los cuales fueron denominados por su ubicación como: 1) Sonda de Campeche, 2) Plataforma y 3) Oceánico. Así como tres grupos de asociaciones de especies (A, B, C) con un nivel de afinidad aproximado del 25 y 37.5% respectivamente para cada periodo (Fig. 35, 37).

En mayo-junio de 2006, el grupo Sonda de Campeche estuvo formado por 15 estaciones, localizadas desde el Río San Pedro y San Pablo hasta Celestún, así como por una estación ubicada frente al Río Coatzacoalcos, todas dentro de la plataforma continental. En este grupo (asociación de especies A), no hubo especies indicadoras (AEI), sin embargo, aquí se presentan los valores más bajos de abundancia. (Tabla IV, Fig. 35, 36).

El grupo Plataforma (33 estaciones) se ubicó en una amplia extensión geográfica, donde la diversidad de las especies y la abundancia fueron comparativamente bajas. Este grupo estuvo dominado por la asociación de especies A (*Creseis clava* – *Thliptodon diaphanus*), cuya distribución de la abundancia fue mayor en la zona nerítica, y de las cuales el AEI definió a nueve como especies descriptoras, siendo *Creseis conica* y *Limacina trochiformis* las que presentaron el valor indicador más alto (60 y 57.1 respectivamente). Cabe mencionar que estas especies fueron de las más abundantes (Tabla II, IV, Fig. 35, 36). Éste grupo de estaciones se divide en dos secciones con características hidrográficas diferentes: La parte oriental (Banco de Campeche) con valores de menor temperatura (23.4-28.11°C), y de salinidad relativamente altos (36.31-37.2); y la plataforma frente a Veracruz, Tabasco y Campeche, con temperaturas comparativamente mayores (26.63-28.65°C) y salinidades relativamente bajas (34.75-35.5), con un promedio de 27.3°C y 36.5 (Tabla II, IV, Fig. 35,36).

El grupo Oceánico, estuvo formado por las 24 estaciones restantes, ubicadas en la zona oceánica y límite de la plataforma continental, de la parte occidental del área de estudio, entre el Puerto de Veracruz y hasta el Río San Pedro y San Pablo, además de una estación al final del transecto Río Champotón y Río Lagartos (Yucatán). Éste grupo de estaciones estuvo representado por las asociaciones de especies B (*Heliconoides inflatus* – *Pneumoderma* spp.) y C (*Clio pyramidata f. lanceolata* - *Pneumodermopsis* spp.), cuya distribución de la abundancia fue mayor en la zona oceánica, y de las cuales *Heliconoides inflatus* (76.1), *Styliola subula* (76.1), *Limacina bulimoides* (58.9), *Limacina lesueurii* (55.2), y *Hyalocylis striata* (50.2) son consideradas como especies descriptoras por el AEI. La agrupación oceánica, se caracterizó por presentar los valores más altos de diversidad (2.3 nats/ind) (Fig. 16). En esta agrupación, la temperatura y la salinidad fueron variables (26 a 29°C, promedio 28°C) (35.8 a 39. 9, promedio 36.6), desde Veracruz, hasta la parte más oriental en Yucatán (Tabla II, IV, Fig. 35,36).

Es importante menciona que la mayoría de los taxa que conformaron los tres grupos de asociaciones de especies (A, B, C) definidos por el Bray-Curtis para esta temporada, son de afinidad Tropical/Subtropical (Fig. 35).

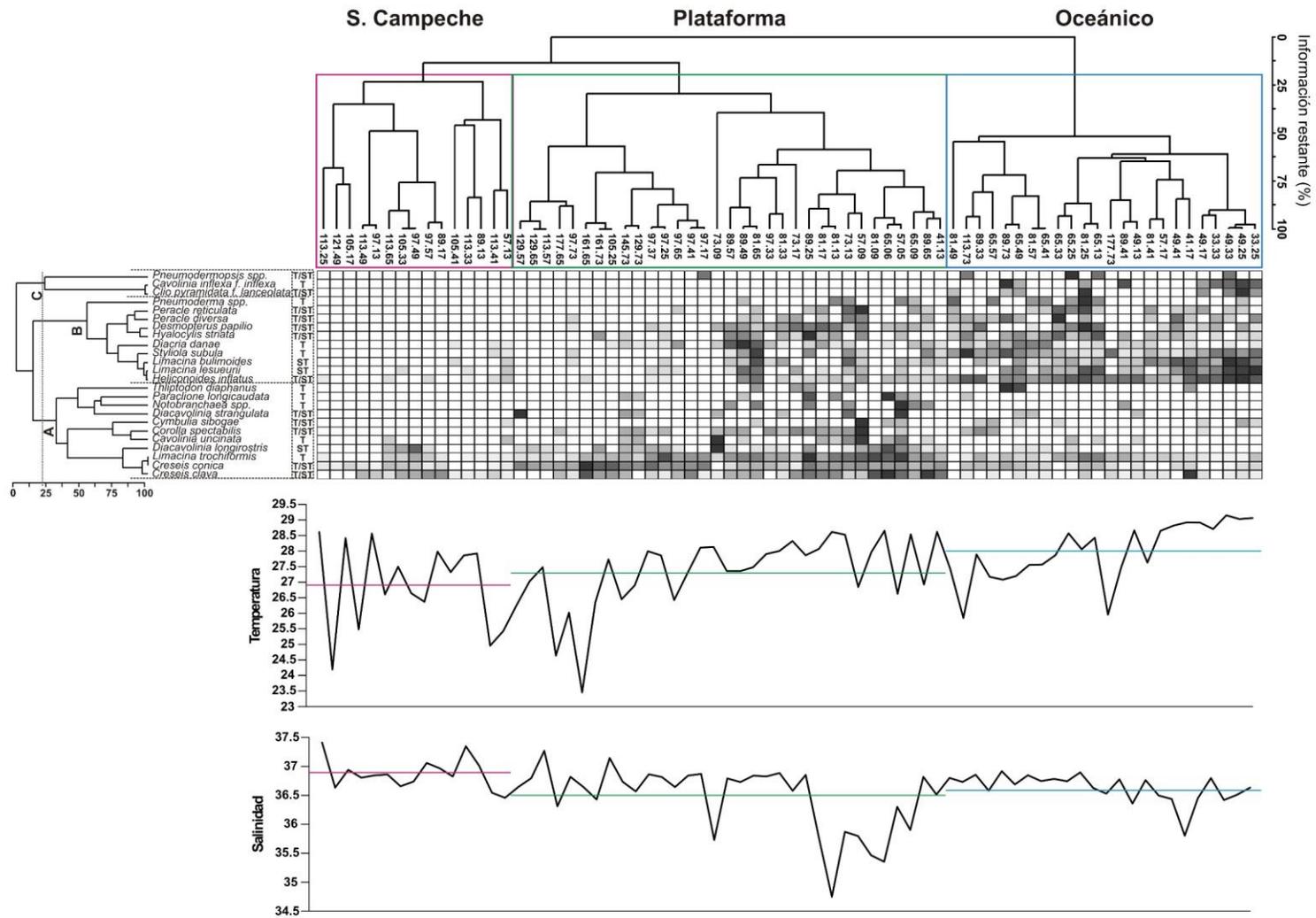


Figura 35. Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones de muestreo y la distribución de la temperatura y salinidad en cada zona durante mayo-junio de 2006 (líneas de colores = promedio).

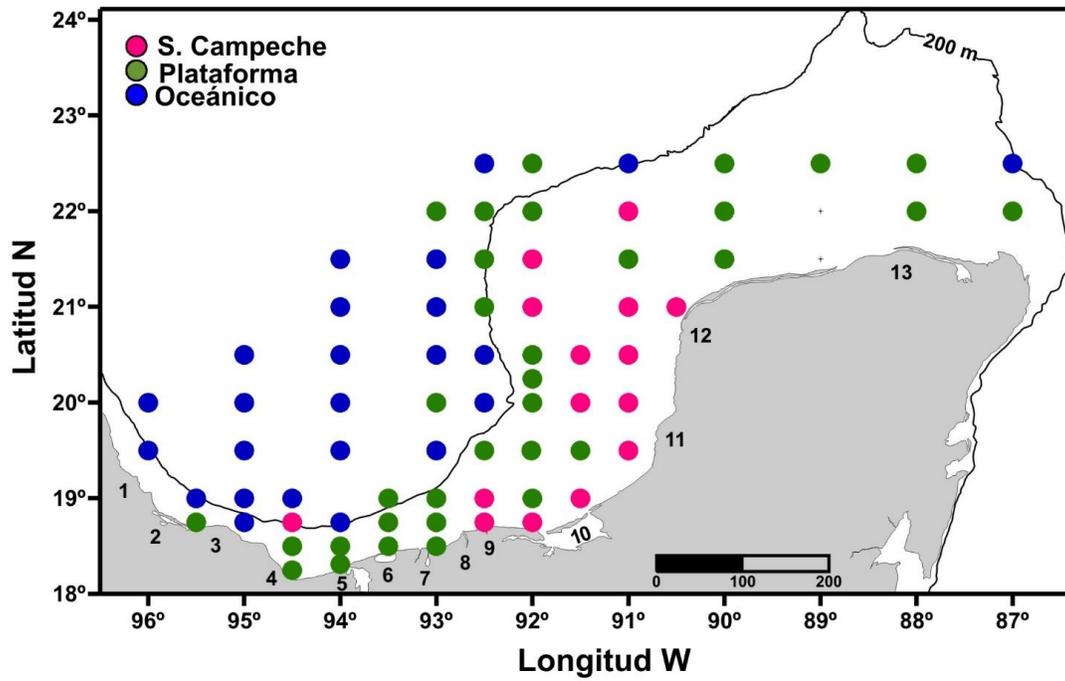


Figura 36. Distribución de los grupos de estaciones con afinidad en la composición y abundancia de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2006.

Tabla IV. Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para el año 2006. Valor indicador (VI), promedio (\bar{Y}), desviación estándar ($\pm S$), probabilidad (p^*).

Análisis de especies indicadoras (AEI)						
2006		VI	Grupos aleatorios			
Grupo	Taxones	Grupo	\bar{Y}	$\pm S$	p^*	
P	<i>Creseis conica</i>	2	60.0	34.2	3.25	0.0002
	<i>Limacina trochiformis</i>	2	57.1	35.8	3.06	0.0002
	<i>Diacavolinia longirostris</i>	2	46.0	23.1	5.11	0.0014
	<i>Creseis clava</i>	2	45.4	32.7	4.08	0.0072
	<i>Corolla spectabilis</i>	2	40.5	16.7	4.67	0.0010
	<i>Cavolinia uncinata</i>	2	23.3	14.1	4.63	0.0522
	<i>Paraclione longicaudata</i>	2	22.2	9.9	4.12	0.0156
	<i>Notobranchaea</i> spp.	2	18.5	9.1	4.06	0.0354
	<i>Diacavolinia strangulata</i>	2	16.2	10.6	4.22	0.0978
O	<i>Heliconoides inflatus</i>	3	76.1	28.9	4.38	0.0002
	<i>Styliola subula</i>	3	76.1	23.6	4.76	0.0002
	<i>Limacina bulimoides</i>	3	58.9	23.6	4.71	0.0002
	<i>Limacina lesueurii</i>	3	55.2	22.7	4.84	0.0002
	<i>Hyalocylis striata</i>	3	50.2	22.1	4.79	0.0002
	<i>Peracle diversa</i>	3	42.0	17.7	4.74	0.0010
	<i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i>	3	37.5	9.7	4.06	0.0004
	<i>Peracle reticulata</i>	3	36.0	16.6	4.76	0.0036
	<i>Clio pyramidata f. lanceolata</i>	3	33.3	9.2	4.09	0.0012
	<i>Desmopterus papilio</i>	3	32.1	23.0	4.77	0.0514
	<i>Diacria danae</i>	3	31.0	25.8	4.92	0.1470
	<i>Pneumoderma</i> spp.	3	24.6	12.1	4.27	0.0186
	<i>Cymbulia sibogae</i>	3	14.6	12.5	4.57	0.2717
	<i>Pneumodermopsis</i> spp.	3	14.3	7.0	3.44	0.0728
<i>Thliptodon diaphanus</i>	3	8.0	8.4	3.82	0.4147	
Promedios (x)			38.3	18.7	4.34	0.0498

Durante el muestreo de mayo-junio de 2010, se definieron las mismas tres agrupaciones de estaciones (1, 2 y 3) y tres de asociaciones de especies (A, B, C). El grupo definido como Sonda de Campeche, lo conformaron seis estaciones, localizadas desde el Río San Pedro y San Pablo hasta el Río Champotón. En este agrupamiento, se identifica a *Creseis conica*, como la especie descriptor, con el valor indicador más alto (39.2) (Tabla V), dicha especie forma parte de la asociación de especies A (*Creseis clava* - *Limacina trochiformis*), cuya distribución de la abundancia fue principalmente nerítica. De forma similar a 2006, la Sonda de Campeche registró los valores de abundancia y diversidad más bajos, así como los valores más altos de salinidad (36.6-37.5). No obstante, el rango de temperatura fue más estrecho (27.2 a 28.6°C), con un promedio de temperatura y salinidad de 28°C y 37, respectivamente (Fig. 37, 38).

El grupo de Plataforma estuvo integrado por 26 estaciones, todas ellas localizadas dentro de la plataforma continental desde la Laguna de Alvarado, Veracruz, hasta Río Lagartos (Yucatán). En este agrupamiento se identifican a *Creseis clava* como especie descriptor, con el valor indicador más alto (41.2), al igual que en el agrupamiento anterior, esta especie forma parte de la asociación de especies A (*Creseis clava* - *Limacina trochiformis*) y fue la segunda especies más abundante (Tabla II, V). Al igual que en el año 2006, esta agrupación de estaciones se dividió en dos secciones, sin embargo, los valores de temperatura (20.44-28.11°C) y salinidad (35.43-36.77) relativamente bajos se registraron en varias estaciones desde Veracruz a Yucatán, en tanto los valores de mayor temperatura (22.44-28.82°C) y salinidad (35.61-36.95) se obtuvieron en algunas estaciones del Banco de Campeche, con un promedio de 26.6°C y 36.5 (Fig. 37, 38). Al igual que en 2006, ésta agrupación es señalada por una baja diversidad y altas abundancias.

El grupo Oceánico (32 estaciones), fue igualmente localizado en la zona oceánica como en 2006, al occidente del área de estudio, desde el Puerto de Veracruz hasta el Río Champotón, además de dos estaciones sobre la plataforma de Yucatán. Éste grupo estuvo representado por los grupos de asociación de

especies A (*Heliconoides inflatus* - *Limacina lesueurii*), B (*Cavolinia uncinata* - *Pneumoderma* spp.) y C (*Diacavolinia longirostris* - *Clione limacina*, *Creseis virgula*). Siendo *Desmopterus papilio* (asociación A), la especie descriptora con el valor indicador más alto (50.2), en un ambiente con un amplio rango de temperatura y salinidad desde Veracruz hasta Yucatán (19.5 a 29.7°C, promedio 27.5°C) (35.1 a 36.9, promedio de 36.4), (Tabla V, Fig. 37, 38). Al igual que en el 2006, este grupo se caracterizó por registrar una alta diversidad (2.1 nats/ind) (Fig. 16).

Si bien, la mayoría de las especies presentes en los grupos de asociación A, y C fueron de afinidad tropical/subtropical, a diferencia de 2006, en esta temporada se registró una asociación (B) de especies tropicales, cuya distribución de la abundancia fue principalmente oceánica (Fig. 37).

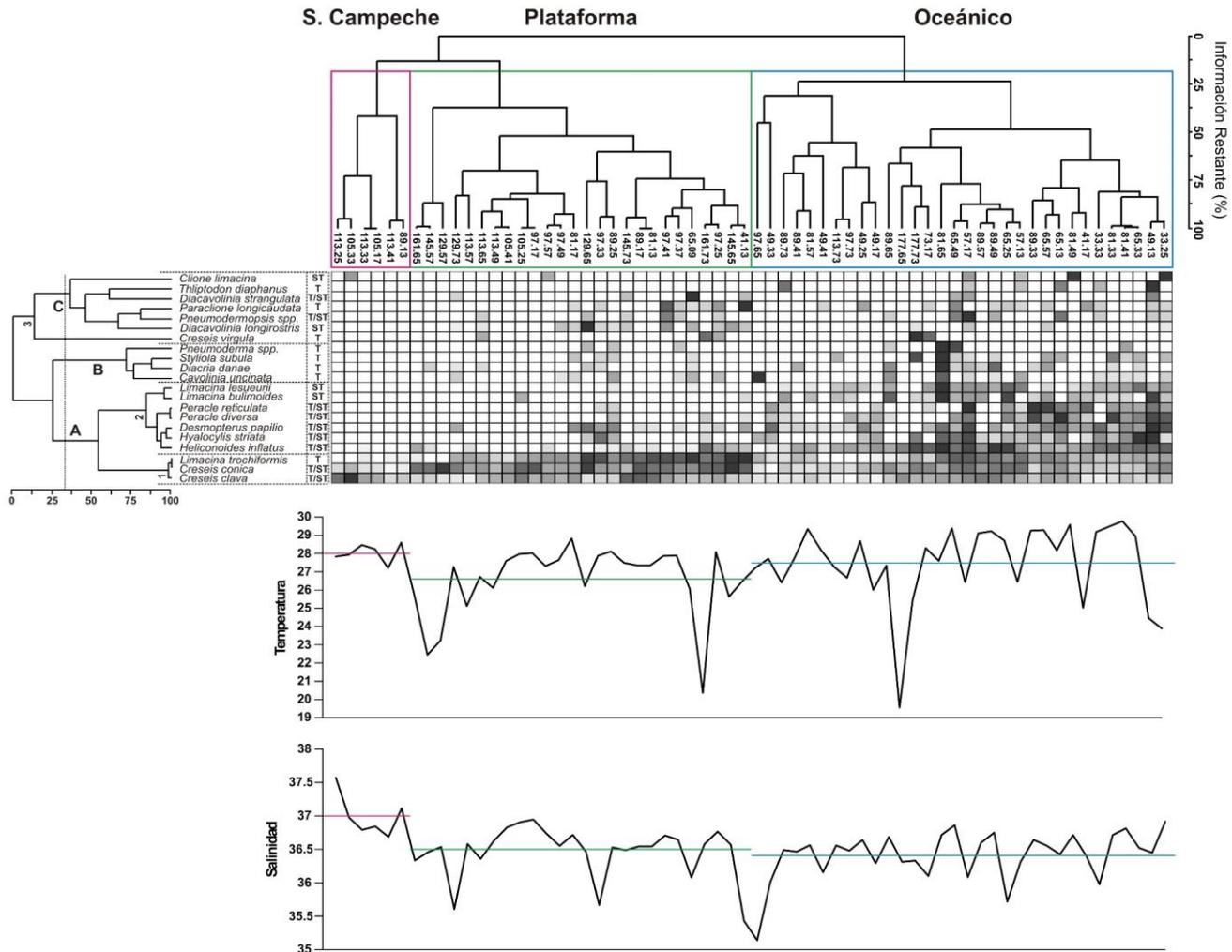


Figura 37. Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones de muestreo y la distribución de la temperatura y salinidad en cada zona durante mayo-junio de 2010, línea de colores = promedio.

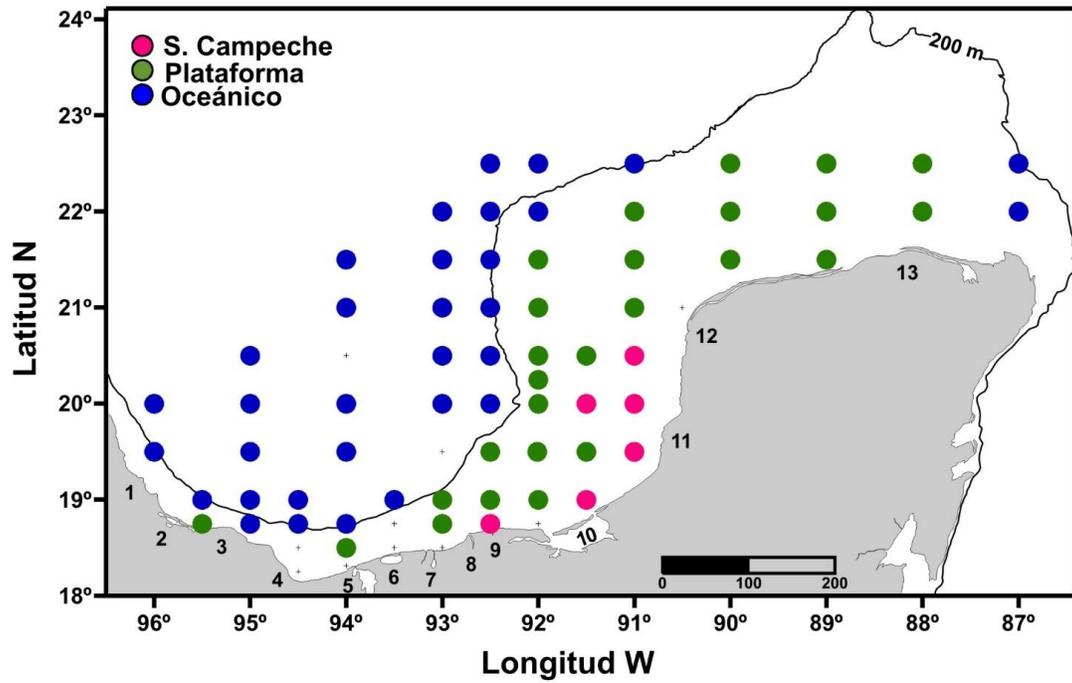


Figura 38. Distribución de los grupos de estaciones con afinidad en la composición y abundancia de los pterópodos en el suroeste del Golfo de México durante mayo-junio de 2010.

Tabla V. Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para el año 2010. Valor indicador (VI), promedio (\bar{Y}), desviación estándar ($\pm S$), probabilidad (p^*)

Análisis de especies indicadoras (AEI)						
2010		VI		Grupos aleatorios		
Grupo	Taxones	Grupo		\bar{Y}	$\pm S$	p^*
S	<i>Creseis conica</i>	1	39.2	36.4	2.04	0.0912
	<i>Diacavolinia longirostris</i>	1	28.4	16.3	5.00	0.0298
	<i>Creseis virgula</i>	1	15.0	7.9	3.82	0.0648
	<i>Diacavolinia strangulata</i>	1	11.6	9.6	4.23	0.2611
P	<i>Creseis clava</i>	2	41.2	36.9	2.36	0.0506
	<i>Limacina bulimoides</i>	2	20.7	19.7	5.01	0.3473
	<i>Clione limacina</i>	2	13.5	8.6	3.84	0.0946
O	<i>Desmopterus papilio</i>	3	50.2	27.3	4.73	0.0008
	<i>Heliconoides inflatus</i>	3	40.8	31.4	4.24	0.0314
	<i>Hyalocylis striata</i>	3	37.8	21.2	5.01	0.0092
	<i>Limacina trochiformis</i>	3	31.7	34.3	3.33	0.7620
	<i>Paraclione longicaudata</i>	3	31.4	18.1	5.04	0.0220
	<i>Peracle diversa</i>	3	28.4	20.1	4.93	0.0666
	<i>Peracle reticulata</i>	3	27.4	17.2	4.86	0.0420
	<i>Limacina lesueurii</i>	3	25.9	21.2	4.98	0.1546
	<i>Styliola subula</i>	3	18.0	15.5	4.95	0.2432
	<i>Cavolinia uncinata</i>	3	14.9	17.0	5.11	0.5959
	<i>Pneumodermopsis</i> spp.	3	14.2	14.3	4.81	0.4077
	<i>Diacria danae</i>	3	12.5	16.4	5.18	0.7650
	<i>Thliptodon diaphanus</i>	3	7.3	8.7	4.09	0.5229
	<i>Pneumoderma</i> spp.	3	5.4	9.5	4.18	0.9032
Promedios (x)			24.5	19.4	4.37	0.2603

Porcentaje de cambio en la abundancia de las especies en los grupos de estaciones (Oceánico, Plataforma y Sonda de Campeche) en 2006 y 2010

En términos generales el cambio en la abundancia de los taxa fue mucho más marcado en la zona de plataforma y Sonda de Campeche (Anexo III).

1) En el grupo Oceánico la abundancia aumentó un 41% de 2006 al 2010. De los 26 taxa presentes en el grupo oceánico, 17 taxa incrementaron su abundancia. *Creseis virgula*, *Cavolinia uncinata*, *Creseis conica*, *Paraclione longicaudata* y *Clione limacina* tuvieron un incremento superior al 80% en 2010.

2) Por el contrario, en el grupo de Plataforma hubo una pérdida de la abundancia, por que disminuyó un 39% en 2010. De los 24 taxa que conformaron al grupo, 20 presentaron una disminución en su abundancia. *Creseis virgula*, *Styliola subula*, *Diacria danae*, *Limacina lesueurii*, *Limacina bulimoides*, *Corolla spectabilis*, *Peracle reticulata*, *Cymbulia sibogae*, *Thliptodon diaphanus* y *Notobranchaea* spp. registraron una pérdida superior al 80% de la abundancia.

3) En el agrupamiento de la Sonda de Campeche; a pesar de que nueve de los 12 taxa que conformaron al grupo tuvieron una pérdida en sus abundancias, en general, hubo un incremento de la abundancia total en 2010 (82%). *Creseis clava*, *Cymbulia sibogae* y *Clione limacina* tuvieron un incremento de más del 90% de la abundancia.

Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

Para mayo-junio de 2006, el CCA explicó el 20% de la varianza total de los dos primeros ejes canónicos, cuya correlación de Pearson fue de 0.76 y 0.72 respectivamente. El Eje 1 (16%) se correlacionó negativamente con la temperatura ($r = -0.54$) y profundidad ($r = -0.86$), mientras que el Eje 2 (4%) se correlacionó positivamente con la salinidad ($r = 0.67$) y pH ($r = 0.73$), así como negativamente con la turbidez ($r = -0.56$) y el CO_2 ($r = -0.58$). Ambos ejes evidenciaron que la mayoría de las estaciones del grupo 3 (Oceánico), estuvieron ubicadas en las zonas de mayor profundidad, donde las aguas se caracterizaron por ser más cálidas, saladas y con mayor turbidez. En tanto las estaciones del grupo 1 (Sonda Campeche) y 2 (Plataforma) se localizaron en aguas poco profundas, de menor turbidez, más frías y menos saladas, pero con valores altos de CO_2 y pH, siendo esta última la variable que tuvo una mayor influencia sobre las estaciones de la Sonda de Campeche (Fig. 39a).

En el diagrama de dispersión de variables vs especies se observa que *Diacria danae* tuvo una correlación positiva con la salinidad, *Styliola subula* con la profundidad, *Cymbulia sibogae* y *Desmopterus papilio* estuvieron correlacionadas negativamente con la temperatura y turbidez, y *Cavolinia uncinata* tuvo una relación inversa con la salinidad, así como *Corolla spectabilis* y *Paraclione longicaudata* con la profundidad (Fig. 39b).

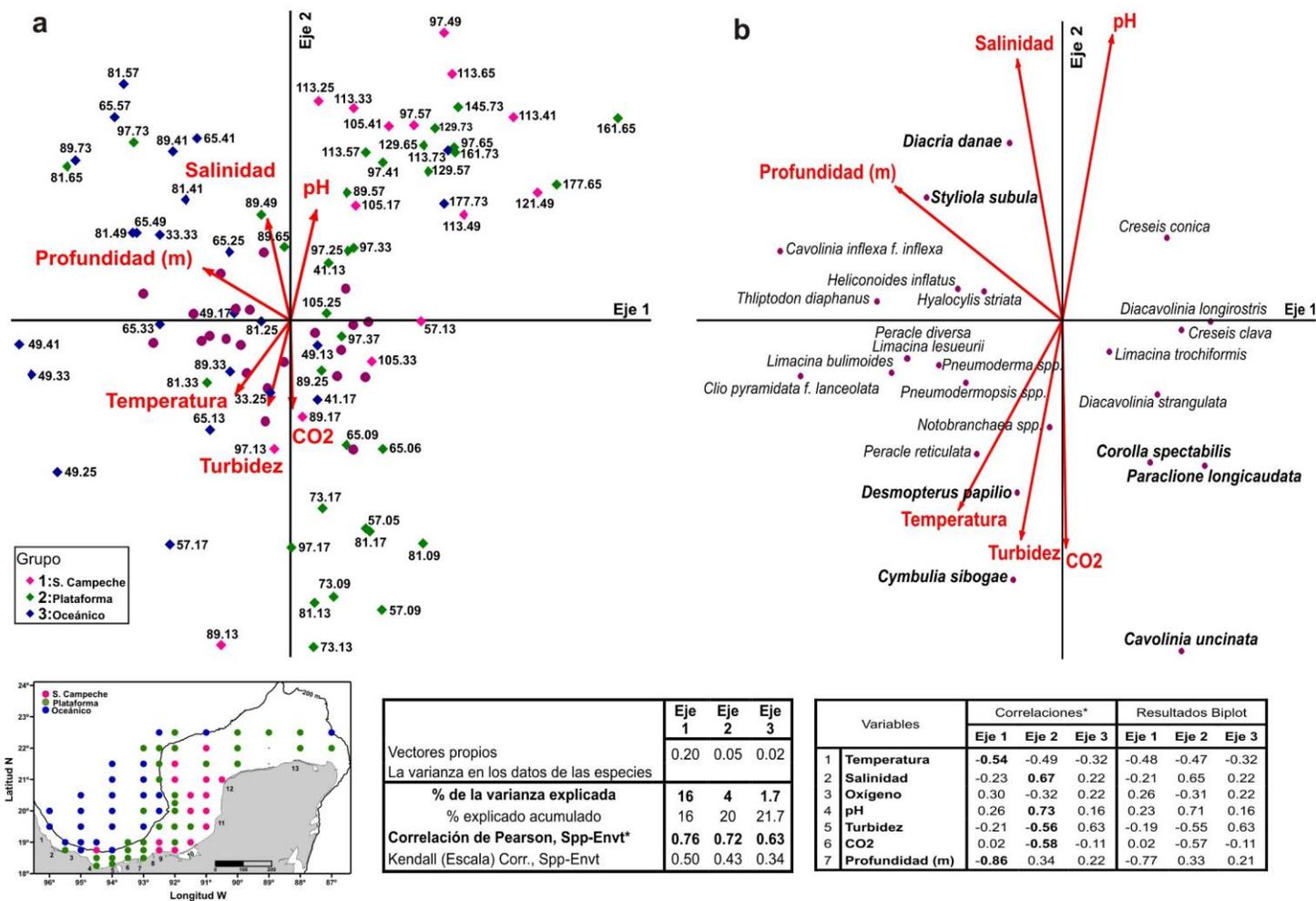


Figura 39. Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de pterópodos durante mayo-junio de 2006. a) Estaciones contra las variables ambientales y b) especies contra las variables ambientales.

En mayo-junio de 2010, el CCA explicó el 17% de la varianza total de los dos primeros ejes canónicos, cuya correlación de Pearson fue de 0.76 y 0.66 respectivamente. El Eje 1 (13.3%) se correlacionó positivamente con el pH ($r= 0.71$) y la profundidad ($r= 0.84$), mientras que el Eje 2 (3.7%) se correlacionó positivamente con salinidad ($r= 0.90$). El eje 1 mostró que la mayoría de las estaciones del grupo 3 (Oceánico), estuvieron ubicadas en las zonas de mayor profundidad, donde los valores de pH fueron comparativamente mayores (básicos). El Eje 2 mostró que las estaciones del grupo 1 (Sonda Campeche) y 2 (Plataforma) se localizaron en aguas de menor profundidad y de mayor salinidad, siendo esta última la variable que tuvo una mayor influencia sobre las estaciones del grupo Sonda de Campeche, a diferencia del pH en el muestreo anterior (Fig. 40a)

El diagrama de dispersión de las variables vs especies, mostró que únicamente *Diacria danae* tuvo una correlación positiva la profundidad, mientras que *Diacavolinia strangulata* tuvo una relación inversa con la salinidad, así como *Creseis virgula* y *Diacavolinia strangulata* con la profundidad (Fig. 40b).

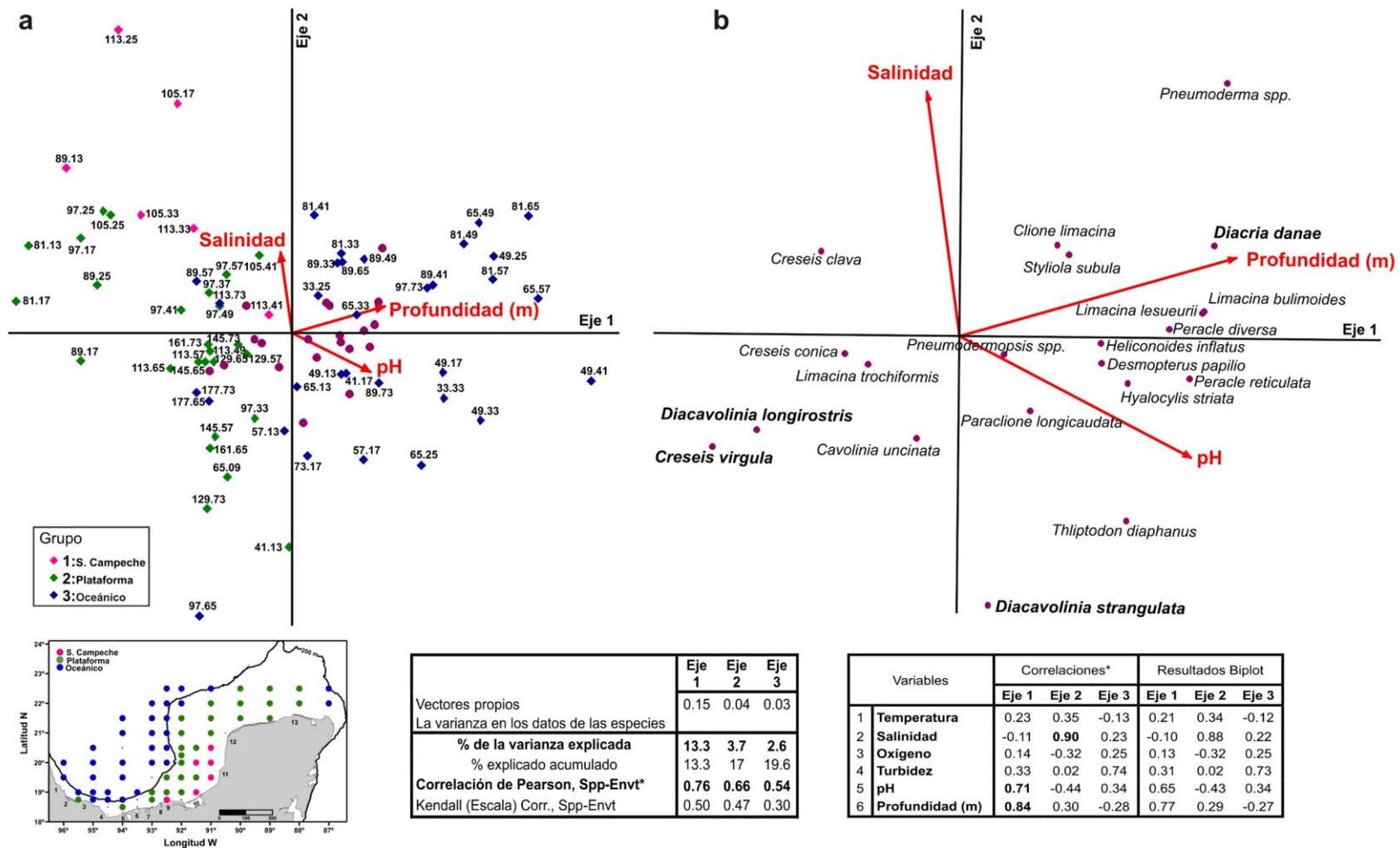


Figura 40. Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de pterópodos durante mayo-junio de 2010. a) Estaciones contra las variables ambientales y b) especies contra las variables ambientales.

DISCUSIÓN

Hidrografía

Del análisis de los datos obtenidos durante 2006 y 2010, se pudieron observar diferencias importantes en los patrones de distribución de las variables ambientales, principalmente en la distribución de los valores de temperatura. Durante ambos periodos (2006 y 2010) se observó la presencia de un núcleo de agua cálida (29°C) en la zona oceánica de la parte occidental del área de estudio, el cual tuvo una mayor influencia en el 2010, ya que cubrió gran parte del occidente del área. Este núcleo de agua cálida pudiera ser relacionado con la presencia de un pequeño remolino, como es observado en las simulaciones de la circulación superficial realizadas por la IASNFS (http://www7320.nrlssc.navy.mil/IASNFS_WWW/), y descrito por diferentes autores (Ichiye, 1962; Elliot, 1982; Bessonov *et al.*, 1971; Sturges, 1993; Vázquez-de la Cerda, 1993; Vidal-Lorandi *et al.*, 1999; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007).

El surgimiento de pequeños remolinos, es consecuencia del efecto provocado por el desprendimiento y choque con el talud continental, de los grandes remolinos anticiclónicos provenientes de la Corriente de Lazo, la cual es más intensa durante el verano, mientras que en primavera su intrusión al GDM es más débil. Sin embargo, Zavala-Hidalgo *et al.* (2003) mencionan que los remolinos no tienen un comportamiento estacional, aunque tienen trayectorias preferidas y que durante finales de la primavera y el verano tienen más influencia, cuando la componente del esfuerzo del viento a lo largo de la costa es muy débil. Por lo que podemos inferir que este patrón se presentó, principalmente en 2010, como se observa en una mayor cobertura o influencia del núcleo cálido, aunado a que la columna de agua fue más estratificada, característica que se presenta cuando hay un mayor calentamiento del agua superficial por la radiación solar y la influencia del viento es ausente o débil. Cabe mencionar que al comparar las simulaciones

superficiales de ambos años, se observa una mayor intrusión de la corriente de Lazo en 2010, evidenciado por la entrada de agua mucho más cálida.

Por otro lado, el resultado de una menor temperatura y salinidad sobre la plataforma de Veracruz, se infiere de los aportes epicontinentales provenientes de sistemas fluvio-lagunares (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). Los aportes, al entrar en contacto con el agua más cálida y salada de la zona oceánica, generan fuertes gradientes horizontales, denominados frentes halinos y termohalinos. Es importante señalar, que los frentes halinos son más frecuentes y se refleja un fuerte gradiente salinidad, al igual que en la distribución de la densidad, mientras que no se observa un gradiente térmico importante. Por consiguiente, sobre la plataforma de Tabasco (frente a la Laguna de Términos), se ubica el denominado frente halino superficial del Sistema Grijalva-Usumacinta, cuya intensidad depende de la descarga del sistema, las corrientes costeras y del viento (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Los valores más bajos de salinidad se encuentran frente a la desembocadura del Sistema Grijalva-Usumacinta, mientras que los más altos al oriente, frente a la Laguna de Términos, región que se caracteriza por ser una zona de alta evaporación (Czitrom *et al.*, 1986); esta última afirmación fue detectada en el presente estudio.

En cuanto a la región sobre la plataforma de Yucatán, donde los valores de temperatura son comparativamente menores en ambos periodos de estudio, se atribuye a la surgencia, presente en el Banco de Campeche (Merino, 1997). El afloramiento consiste en el ascenso de parcelas de agua, con una temperaturas y salinidades características (16-20°C, 36.1-36.5), que es evidente por el levantamiento de la isoterma de 22.5°C, mostrando un domo de agua fría en cabo Catoche (Cochrane, 1968). Esta misma observación fue identificada en el presente estudio. Cabe mencionar que durante 2010, la temperatura y salinidad (19-25°C, 36.4) fueron mucho menores que en el 2006 (21-26°C, 36.6-36.8), evidenciando el afloramiento de agua más fría y menos salada.

En relación a lo anterior, existe una estrecha relación entre la surgencia, la vorticidad en la zona de surgencia en el Banco de Campeche y la variación de la altura del nivel medio del mar (Ramos-Musalem, 2013). De acuerdo con esta autora, cuando los vórtices ciclónicos están más desarrollados, la surgencia sucede en episodios de 5 a 10 días, lo que pudiera confirmar que la intensidad de la surgencia fue mayor en el año 2010, tal vez favorecida por una mayor intensidad de la corriente de Yucatán.

La distribución superficial del oxígeno, a pesar de ser muy homogénea y parecida durante ambos años, registró valores ligeramente más altos sobre la plataforma (excepto en Laguna de Términos), atribuido éste último al aumento en la temperatura durante el 2010. El pH y la turbidez, mostraron una mayor variación en el año 2006. Este hecho puede ser atribuido a que a finales de la primavera y el verano, los remolinos tienen una mayor influencia, debido a que el esfuerzo del viento a lo largo de la costa es muy débil (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). Hecho por el cual, la influencia de los remolinos fuera menor en el periodo de 2006 reflejado en el tamaño y la influencia del núcleo cálido, al occidente de la zona oceánica. Entonces al haber una mayor influencia de los vientos, el aporte de materia orgánica proveniente del Río Coatzacoalcos, la Laguna Carmen y Machona, así como del Río San Pedro y San Pablo, fue mayor, evidenciado por el aumento de la turbidez, y menor pH desde el Río Tonalá hasta el Río San Pedro y San Pablo.

Composición de especies

La recopilación sistemática de pterópodos tecosomados y pseudotecosomados en el GDM y zonas adyacentes asciende a un total de 51 taxa (Suárez-Morales, 1994). No obstante, una reciente actualización del listado en el que se utilizaron técnicas moleculares sugiere que en realidad son 44 taxa (Klussmann-Kolb & Dinapoli, 2006; Jennings *et al.*, 2010; Corse *et al.*, 2013; Gasca & Janssen, 2013; Maas *et al.*, 2013). En particular, son 22 los taxa de pterópodos (tecosomados y pseudotecosomados) determinados en diferentes estudios para zona centro y sur del GDM (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez-

Morales & Gasca, 1992), de los cuales sólo 15 fueron identificados en este estudio, probablemente debido al esfuerzo del muestreo que incluyó periodos de primavera en estudio.

Por su parte, el clado Gymnosomata representado por nueve taxa en la zona nerítica al sur del GDM (Lemus-Santana, 2009, 2011; Lemus-Santana *et al.*, 2013; López-Arellanes, 2011; Flores-Coto *et al.*, 2013), en este estudio se determinó a seis taxa, de los cuales tres son nuevos registros. Estos organismos al ser escasos y difíciles de identificar (van der Spoel, 1996), generalmente son determinados a nivel género.

La identificación de *Cymbulia sibogae* y *Thliptodon diaphanus*, fue posible mediante claves de identificación, y son considerados nuevos registros para la zona, a pesar de que en otro estudio, esta fueran identificadas como *Corolla intermedia* y *Cephalobrachia macrochaeta* (Lemus-Santana *et al.*, 2013).

En general, la composición de los taxa obtenidos en el presente estudio difiere de los resultados previos para el área de estudio (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Lemus-Santana, 2009, 2011; López-Arellanes, 2011; Lemus-Santana *et al.*, 2013; Flores-Coto *et al.*, 2013). Las causas pueden ser atribuidas a varios factores: el área de estudio; el número de estaciones muestreadas y el método de muestreo. Así como, del propio potencial adaptativo de las especies (Panchang *et al.*, 2007), ya que la distribución de los pterópodos generalmente está determinada por la temperatura, salinidad, profundidad y los ciclos nictimerales (Wormuth, 1981; van der Spoel, 1996; Suárez-Morales, 1994; Xu & Li, 2006; Parra-Flores & Gasca, 2009).

De acuerdo a la afinidad biogeográfica de las especies, en el presente estudio se capturo un número mayor de especies de afinidad tropical/subtropical o transicional (Dadon & Boltovskoy, 1982; Flores-Coto *et al.*, 2013), probablemente definido por la intrusión de la Corriente de Yucatán, mientras que en otro estudio lo fueron las especies de origen tropical (Suárez-Morales, 1994). Este resultado puede deberse a la variabilidad estacional que se refleja en la sustitución o remplazo

regional de las especies dominantes en la comunidad, que es un suceso común y se realiza de manera gradual entre el Mar Caribe occidental y la zona sur del GDM (van de Spoel & Boltovskoy, 1981; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Parra-Flores & Gasca, 2009). La influencia de la fauna del Caribe sobre la fauna del GDM puede ser debida a la intrusión de la Corriente de Yucatán, como es evidenciada por la presencia de especies de origen Caribeño (*Creseis clava*, *C. conica*, *Limacina trochiformis*, *Heliconoides inflatus*, *Diacavolinia longirostris*). De las cuales *Creseis conica* y *Limacina trochiformis* fueron las más abundantes y frecuentes. Esto podría explicar, que el 72% de los taxa presentes en el sur del GDM, forman parte de la fauna del Caribe occidental.

Diversidad, equidad y riqueza de especies

La diversidad, equidad y riqueza de especies fue mayor en la zona oceánica y disminuyó hacia la zona costera en ambos periodos de estudio. En el sur del Golfo de México, el gradiente costa-océano de la distribución de la diversidad de los pterópodos era un tanto desconocida, debido a un mayor esfuerzo del muestreo en la zona costera, hasta el límite de la plataforma, incluyendo muy pocas estaciones en la zona oceánica. Esto mismo, fue interpretado en la Bahía de Campeche (Matsubara-Oda, 1975), y en la zona nerítica del sur del GDM (Lemus-Santana (2011), al observar una mayor diversidad en el límite de la plataforma, donde la influencia de aguas oceánicas es evidente.

De acuerdo a lo anterior, y debido a que es un patrón consistente en ambos periodos de muestreo, se confirma un gradiente en la diversidad de las especies de pterópodos en el sur del GDM, en consistencia con diferentes autores (Lalli & Gilmer, 1989; Gasca & Suárez-Morales, 1996; Boltovskoy, 1999; Suárez-Morales *et al.*, 2009, Howard *et al.*, 2011). De forma similar en que el carácter oceánico de la mayoría de las especies de pterópodos prevalece en diferentes regiones del Pacífico (Espinosa-Balvanera, 2008; Moreno-Alcántara, 2012), Atlántico (Koppelman *et al.*, 2013) y Mar Caribe (Princz & González, 1981). Al igual que es consistente en la comunidad de medusas (Puente-Tapia, 2012).

En contraposición al patrón de diversidad señalado, ocurrió un centro de baja diversidad y equidad en la zona oceánica frente al Río Papaloapan en 2006, que puede ser explicado por la presencia de un núcleo de agua cálida. Asimismo, los valores más bajos de diversidad asociados a la Sonda de Campeche, son relacionados con una alta salinidad y temperatura en ambos periodos.

En términos generales, la comunidad de los pterópodos en el sur del GDM puede ser considerada como de diversidad media (0 a 2.3 nats/ind), con una distribución de sus abundancias altamente equitativa (0 a 1), principalmente distribuida en la zona oceánica. En consideración de que una comunidad altamente diversa y equitativa, es aquella cuyos valores de los índices de Shannon-Wiener y J' de Pielou son iguales a 5 nats/ind y 1 respectivamente.

Abundancia

El clado Thecosomata es considerado como dominante sobre Gymnosomata, porque éste último contribuye con menos del 1% de la abundancia relativa en la zona nerítica del GDM (Lemus-Santana 2009, 2011; López-Arellanes, 2011) y del Pacífico Mexicano (Moreno-Alcántara, 2012). Su amplia diferencia puede ser explicada por aspectos relacionados con su biología. Los gimnosomados son más oceánicos, de hábitos de alimentación carnívora (Lalli & Gilmer, 1989; Boltovskoy, 1999) y por lo general, son solitarios y no se agregan en cúmulos o parches, siendo difíciles de capturar, por lo que son escasos en las colecciones y la biomasa del zooplancton (Boltovskoy, 1981; Biekart, 1989; van der Spoel & Dadon, 2005). En relación a los tecosomados, éstos ocupan el tercer o cuarto lugar en la biomasa del zooplancton (Mackas *et al.*, 2005), y son un grupo herbívoro altamente especializado para la vida planctónica, que se alimenta mediante un mecanismo muco-ciliar, con el que suelen capturar un gran número de presas (Jørgensen, 1966; Lalli & Gilmer, 1989).

Distribución de la abundancia

Clado Thecosomata:

El género *Creseis* se distribuye principalmente en regiones tropicales y subtropicales, donde suelen ser más abundantes en aguas nerítico-costeras (Bé & Gilmer, 1977). *Creseis conica* estuvo ampliamente distribuida en la zona nerítica hasta el límite de la plataforma continental, siendo la más abundante (~50%) entre las especies de tecosomados en ambos periodos de estudio. No obstante, éste resultado difiere de otros estudios realizados en diferentes localidades geográficas (sur del GDM, Mar Caribe, Pacífico Mexicano, Corriente de Benguela y el Mar de China), donde se ubica a *Creseis clava* como la más abundante, misma que en este estudio es jerárquicamente, la segunda o tercer especie más abundante (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Lemus-Santana *et al.*, 2013; Flores-Coto *et al.*, 2013; Princz & González, 1981; Suárez-Morales & Gasca, 1998; Parra-Flores & Gasca, 2009; Sánchez-Hidalgo y Anda, 1994; Angulo-Campillo, 2009; Moreno-Alcántara, 2012; Koppelman *et al.*, 2013; Xu & Li, 2006). Este resultado pudiera estar relacionado con la existencia de una sucesión local de las especies abundantes al sur del GDM (van de Spoel & Boltovskoy, 1981; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Parra-Flores & Gasca, 2009; López-Arellanes, 2011). O bien, relacionado con el uso de nombres inválidos, como es mencionado por Gasca & Janssen (2013), debido a que las claves para la identificación de las especies del género *Creseis*, arrastran un error que recae en una mala interpretación de la descripción original de la morfología de la concha. Por lo que sugieren, una reevaluación de los estudios previos, que conllevan a una actualización taxonómica, ecológica (patrones de distribución, abundancia y migración vertical) y biogeográfica.

La distribución de *Creseis conica* y *C. clava*, mostró un patrón similar en ambos periodos, con mayor abundancia frente a la Laguna de Términos y sobre la plataforma de Yucatán. Este resultado puede ser relacionado con la disponibilidad de alimento generado por dos factores: 1) la influencia del Sistema-Grijalva

Usumacinta, el cual transporta grandes cantidades de materia orgánica, aunado al aporte de un alto contenido de carbonato, mediante la influencia de las corrientes costeras de enero a junio (Ayala-Castañares & Gutiérrez-Estrada, 1990), indispensable en la formación de la concha y el incremento de su abundancia; y 2) el afloramiento de agua rica en nutrientes proveniente de la surgencia de Yucatán, que es más intensa durante la primavera (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Ambos aportes juegan un papel importante en la productividad primaria y por consiguiente en la cadena trófica (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004).

Limacina trochiformis fue una de las especies más abundantes y con la mayor frecuencia de ocurrencia sobre la plataforma entre el Río Coatzacoalcos y la primera boca de la Laguna de Términos. De acuerdo a su hábitat, esta especie se localiza preferentemente en áreas de surgencia (Bé & Gilmer, 1977), que confirma un ligero incremento en su abundancia sobre la plataforma de Yucatán en 2010, asociado con una mayor elevación de la termoclina. No obstante, esta especie también se distribuyó en zonas donde la plataforma continental es estrecha y con influencia de ríos, a pesar de ser considerada predominantemente oceánica y que ocasionalmente ocurre cerca de los ríos (Princz & González, 1981; Xu & Li, 2006).

Heliconoides inflatus, se distribuyó principalmente en la zona oceánica de la porción occidental del área de estudio, con abundancias similares en ambos periodos de estudio. Su distribución en aguas oceánicas, es consistente con otros estudios realizados en el mar de los Sargazos y en las corrientes del Golfo, Mar Caribe y de Benguela (Bé & Gimer, 1977; Parra-Flores & Gasca, 2009; Koppelman *et al.*, 2013). Su presencia en aguas preferentemente cálidas es característica de la zona. No obstante, un ligero incremento en aguas de menor temperatura, de la plataforma de Yucatán; donde eventualmente ocurren eventos de surgencia, sugiere que también pudieran aprovechar las aguas recién emergidas, o bien, en aguas ricas en nutrientes de la desembocadura de ríos sobre la plataforma de Veracruz, donde también incremento ligeramente su abundancia.

Limacina lesueurii, *Diacria danae* y *Styliola subula* presentaron una distribución oceánica, al igual que son consideradas como escasas (Matsubara-Oda, 1975; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Suárez-Morales, 1994; Parra-Flores & Gasca, 2009; Lemus-Santana, 2009, 2011; López-Arellanes, 2011). Para el sur del GDM, el carácter oceánico de estas especies es confirmado en el presente estudio, dado que el esfuerzo en el muestreo de estudios anteriores se limita a la zona nerítica. *Desmopterus papilio*, también fue considerada como una especie poco abundante en la zona de estudio. No obstante, han sido reportada como la tercer especie más abundante en el límite de plataforma y zona oceánica del Mar de China (Xu & Li 2006) y la corriente de Benguela (Koppelman *et al.*, 2013) y zona nerítica del sur del GDM (López-Arellanes, 2011). A lo que se pudiera argumentar, que éstos organismos son capaces de evadir las redes y consecuentemente, una subestimación de sus abundancias (Lalli & Gilmer, 1989).

Clado Gymnosomata:

El conocimiento sobre la distribución y abundancia del clado Gymnosomata en el GDM es escaso, debido a limitaciones en el esfuerzo en la determinación específica dentro de los listados sistemáticos, como también consecuencia de la cobertura del área dentro de los cruceros analizados, que ha sido principalmente nerítica. En general, este clado presentó una distribución oceánica, salvo algunas excepciones presentes en la zona nerítica con alternancia en sus abundancias (*Pneumoderma* spp., *Paraclione longicaudata* y *Pneumodermopsis* spp.). La alternancia en sus abundancias, probablemente tiene que ver con la variabilidad de sus presas, que ha sido fundamentada en la selección del tipo de alimento, ya que estos organismos son carnívoros activos y especializados (Boltovskoy, 1981, 1999; Lalli & Gilmer, 1989). Lamentablemente, no se cuenta con estudios de contenido estomacal, con excepción de una especie polar y en cuanto a las tropicales pudieran ser algo más eurípagas que las polares (Gilmer & Harbison, 1991; Gilmer, 1974).

Especies poco frecuentes

Diez taxa fueron considerados como raros o poco frecuentes: *Cuvierina atlantica*, *Clio cuspidata*, *Clio recurva*, *Cavolinia gibbosa*, *Corolla spectabilis*, *Clione limacina*, *Cymbulia peronii*, *Cymbulia sibogae*, *Diacria major* *Notobranchaea* spp. En general la mayoría de estas especies han sido reportadas como raras o con muy baja abundancia por varios autores (GDM: Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Flores-Coto *et al.*, 2013; Lemus-Santana *et al.*, 2013; Corriente de Florida y Mar Caribe: Michel & Michel, 1991; Suárez-Morales & Gasca, 1998; Parra-Flores & Gasca, 2009. Atlántico: Koppelman *et al.*, 2013), quienes concuerdan que el carácter oceánicos de estas especies es uno de los factores que influye en dicho resultado. Para este estudio la mayoría de las especies se capturaron en la zona oceánica, donde se supondría su abundancia sería mayor, por lo que otro factor a considerar es la distribución vertical de las especies (Wormouth, 1981; van der Spoel, 1996).

Asociaciones

El análisis de similitud Bray-Curtis de dos vías definió tres grupos de estaciones para ambos años (2006 y 2010) denominados por su ubicación como: 1) Sonda de Campeche, 2) Plataforma y 3) Oceánico. En el sur el Golfo de México este mismo patrón de agrupación fue encontrado por Puentes-Tapia (2012) para la comunidad de medusas y por Flores-Coto *et al.* (2014) para las asociaciones de larvas de peces, ambos durante la temporada de secas/primavera del año 2006. Cabe mencionar que con este último, el área de cada agrupación es ligeramente diferente, pero en concordancia con los autores, la distribución geográfica de los grupos estuvo influenciada por los factores que determinan la hidrodinámica de cada región, tales como el remolino anticiclón proveniente de la corriente de Lazo, la descarga de los ríos y una rama de la corriente de Yucatán, responsable de la surgencia presente en dicha zona, que en su conjunto modulan la distribución de los organismos.

El grupo 1) Sonda de Campeche, se caracterizó en ambos años por su baja abundancia y diversidad, generada por los altos valores de salinidad que se registraron en la zona correspondiente a dicha agrupación. Monreal-Gómez & Salas-de León (2004), mencionan que la alta salinidad está determinada por un frente halino superficial del Sistema Grijalva-Usumacinta, el cual es permanente y su extensión e intensidad dependen de la magnitud de la descarga, de las corrientes costeras y del viento, a esta característica se agrega el hecho de que la Laguna de términos se caracteriza por ser una zona de alta evaporación, debida al calentamiento de las aguas por las profundidades someras de la bahía oriental (Czitrom *et al.*, 1986; López-Veneroni & González-Lozano, 2009). Cabe mencionar que durante el 2010 se observó un aumento en la temperatura, el cual puede estar ligado al remolino anticiclón proveniente de la corriente de Lazo, el cual al chochar con el talud continental se subdivide creando intensas corrientes y redistribuyendo las aguas calientes y frías de las capas superficiales (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007), generando que durante este año se registrara a *Creseis conica* como la descriptor del grupo, la cual se caracteriza por su alta tolerancia a las elevadas temperaturas (Bé & Gilmer, 1977; Princz & González, 1981).

El grupo 2) Plataforma se caracterizó por presentar una baja diversidad y los valores más altos de abundancia, este resultado se explica por la ubicación del grupo, que abarco prácticamente toda la plataforma continental del área de estudio, por lo que estuvo influenciado por distintos factores, las estaciones occidentales y de la plataforma de Yucatán evidenciaron los valores de temperatura más bajos, determinados en gran medida por el aporte de aguas epicontinentales, así como por la surgencia de Yucatán, en tanto las estaciones centrales registraron valores de temperatura más altos, el promedio para los dos años fue de 27.3°C (2006) y 26.6°C (2010), atribuidos al tamaño y posición del núcleo cálido presente en la porción occidental. Esta variación de la temperatura entre ambos años puede ser el factor principal para que en el 2006 la especie indicadora fuese *Creseis conica*, cuyo rango de temperatura es de 15-27.9°C (Bé & Gilmer, 1977; Princz & González, 1981), y

para el 2010 fuese *Creseis clava*, que se distribuye en un óptimo de 24-27°C (Bé & Gilmer, 1977).

El grupo 3) Oceánico, que se ubicó principalmente en porción occidental del área de estudio, se caracterizó por presentar los valores más altos de diversidad, así como valores medios y relativamente bajos de abundancia, que podrían estar influenciados principalmente por los valores de temperatura altos, con un promedio de 27.5°C (2006) y 28°C (2010), observándose en ambos años la presencia de un núcleo cálido (29°C), el cual como se mencionó anteriormente tuvo una mayor influencia en el área durante el año 2010, la presencia de ambos núcleos pueden ser explicada por el efecto y la intensidad del remolino anticiclón de la corriente de Lazo, el calentamiento del agua por la radiación solar y la ausencia o poca influencia del viento (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2007). Al igual que en la agrupación anterior, se infiere que la temperatura fue el factor que determinó que para el 2006, las especies indicadoras fueran *Heliconoides inflatus*, *Styliola subula*, *Limacina bulimoides*, *Limacina lesueurii* y *Hyalocylis striata*, ya que tienden a distribuirse en rangos de temperatura menores a los 28°C (Bé & Gilmer, 1977). Mientras que en el 2010, fue *Desmopterus papilio*, especie predominantemente oceánica que se distribuye en aguas cálidas (Lalli & Gilmer, 1989; Xu & Li 2006).

Como se mencionó anteriormente, la mayoría de las especies capturadas durante ambos muestreos fueron de afinidad tropical/subtropical, sin embargo durante el año 2010, dentro de los tres grupos de asociaciones (A, B, C), se registró la agrupación de un conjunto de especies (*Cavolinia uncinata* - *Pneumoderma* spp.) cuya afinidad fue tropical, este resultado se debe en gran medida a la entrada de agua superficial del Caribe que se interna en el GDM a través de la Corriente de Yucatán (Haagensen, 1976; Suárez-Morales & Gasca, 1992; Suárez-Morales & Gasca, 1998; Parra-Flores & Gasca, 2009), la cual fue mucho más intensa en dicho año y se hizo evidente por el tamaño del núcleo cálido localizado en la zona oceánica.

Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

Si bien, la mayoría de los taxa no estuvieron estrechamente correlacionados con las variables ambientales en ambos periodos, en general, el CCA evidenció que para el año 2006, la mayoría de los taxa que se distribuyeron en aguas oceánicas (donde se ubicó el grupo de estaciones 3), caracterizadas por ser más cálidas, saladas y de mayor turbidez fueron aquellas que conformaron la asociación de especies del grupo B, de las cuales *Diacria danae* y *Styliola subula* tuvieron una correlación positiva con la profundidad y salinidad, lo que coincide con su distribución en aguas de mayor salinidad y profundidad (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel & Boltovskoy, 1981), mientras que *Cymbulia sibogae* y *Desmopterus papilio* estuvieron correlacionadas con la temperatura y turbidez, lo cual se debe a que son especies que se distribuyen en aguas cálidas (Bé & Gilmer, 1977), cuyo mecanismo de alimentación (red de mucus) les permite aprovechar la materia orgánica presente en las zonas de alta turbidez (van der Spoel & Boltovskoy, 1981).

En tanto las especies que ocurrieron en aguas neríticas, más frías y menos saladas, con valores altos de CO₂ y pH (donde se ubicaron los grupo de estaciones 1 y 2), correspondieron a la asociación de especies definida en el grupo A, de las cuales *Cavolinia uncinata* se correlaciono con valores bajos de salinidad, lo que en primera instancia se contrapone a sus rangos de distribución, ya que de acuerdo con Bé & Gilmer (1977) esta especie tiende a distribuirse en zonas donde la salinidad tiende a ser alta. Este mismo caso se presentó en las especies *Corolla spectabilis* y *Paraclione longicaudata* las cuales tuvieron una correlación inversa con la profundidad, sin embargo su distribución es principalmente oceánica (Boltovskoy, 1981, 1999; Lalli & Gilmer, 1989), por lo que se puede inferir que estas especies incursionan en las zonas costeras en busca de alimento.

Para el 2010, el CCA evidenció que la mayoría de las especies que se distribuyeron en aguas oceánicas donde el pH fue más básico (donde se ubicó al grupo de estaciones 3), fueron aquellas que conformaron los grupos A, y B cuya distribución fue predominantemente oceánica y de afinidad Tropical/Subtropical y

tropical, de las cuales *Diacria danae* se correlaciono positivamente con la profundidad, lo cual como se mencionó anteriormente, coincide con que esta especie se distribuye en aguas profundas (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel & Boltovskoy, 1981). En tanto las especies que se distribuyeron en aguas poco profundas, y de mayor salinidad (donde se ubicaron los grupos de estaciones 1 y 2) fueron aquellas que conformaron los grupos de asociación A y C, donde *Diacavolinia longirostris* y *Creseis virgula* tuvieron una correlación inversa con la profundidad, evidenciando su preferencia por aguas someras y cálidas (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel, 1996).

CONCLUSIONES

- Las especies determinadas en el presente estudio son consistentes a las reportadas en estudios previos, además de la inclusión de cinco especies como nuevos registros para la zona (*Diacavolinia strangulata*, *Cymbulia sibogae*, *Clione limacina*, *Paraclione longicaudata*, y *Thliptodon diaphanus*), y dos ampliaciones del rango de distribución (*Clio cuspidata* y *Clio recurva*).
- Las especies dominantes fueron *Creseis conica*, *Limacina trochiformis*, *Heliconoides inflatus* y *Creseis clava*.
- En general, se observa un patrón definido con una mayor diversidad en la zona oceánica, que hace evidente el carácter oceánico de la mayoría de las especies.
- El porcentaje de cambio de la abundancia entre ambos periodos de primavera (2006 y 2010) fue bajo (7%). Las mayores abundancias ocurrieron en la zona nerítica, no obstante, la Sonda de Campeche se caracterizó por una baja abundancia y diversidad.
- La zona de estudio fue caracterizada por valores más altos de temperatura y salinidad en la zona oceánica. Sin embargo, un ligero incremento en la temperatura y una mayor estratificación de la columna de agua, fueron relacionados con el tamaño y posición de un núcleo cálido en la primavera de 2010. En la zona costera, los núcleos de menor temperatura y salinidad frente a la plataforma de Veracruz y Yucatán fueron relacionados con las descargas de los sistemas fluvio-lagunares y la surgencia de Yucatán, respectivamente.
- Se determinaron tres agrupamientos de estaciones. En el grupo Oceánico, las especies asociadas y especies indicadoras de la comunidad son similares en ambos periodos (*Heliconoides inflatus*, *Desmopterus papilio*, *Styliola subula* y *Hyalocylis striata*), al igual que en la Sonda de Campeche. Sin

embargo, la comunidad de Plataforma fue la más variable entre ambos periodos de primavera (2006 y 2010) debido a cambios en la temperatura y la salinidad, relacionados con el aporte fluvio-lagunar y la surgencia de Yucatán, además de la influencia del núcleo cálido con mayor extensión en 2010.

- Una correlación positiva en la zona oceánica y especies asociadas fue identificada con la temperatura, salinidad, profundidad, turbidez y con el pH y CO₂ en la zona nerítica en la primavera de 2006, mientras que únicamente una relación positiva con la profundidad y el pH fue correlacionado con la zona oceánica en 2010.

LITERATURA CITADA

- Aldeco, J., M. A. Monreal-Gómez, M. Signoret, D. A. Salas-de León & D. U. Hernández-Becerril. 2009. Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and *Trichodesmium* spp. over the Campeche Canyon region, Gulf of Mexico. Ocurrencia de un remolino anticiclónico, frentes y *Trichodesmium* spp. sobre la región del Cañón de Campeche, Golfo de México. *Cienc. Mar.*, 35(4):333-344.
- Almogi-Labin, A., B. Luz & J. C. Duplessy. 1986. Quaternary paleo-oceanography, pteropod preservation and stable-isotope record of the Red Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 57(2):195-211.
- Angulo-Campillo, O. 2009. *Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: Gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California*. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 258 p.
- Ayala-Castañares, A. & M. Gutiérrez-Estrada. 1990. Morfología y sedimentos superficiales de la plataforma continental frente a Tabasco y Campeche, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*, 17:163-190.
- Bandel, K. & C. Hemleben. 1995. Observations on the ontogeny of thecosomatous pteropods (holoplanktic Gastropoda) in the southern Red Sea and from Bermuda. *Mar. Biol.*, 124:225-243.
- Bé, A. & R. Gilmer. 1977. A zoogeographic and taxonomic review of Euthecosomatus Pteropoda, 6:733-808. *En: Ramsay, A.T.S. (Ed.) Oceanographic Micropaleontology*. Vol. I. Academic Press. London. 1453 p.
- Bednaršek, N., J. Možina, M. Vogt, C. O'Brien & G. A. Tarling. 2012 The global distribution of pteropods and their contribution to carbonate and carbon biomass in the modern ocean. *Earth Syst. Sci. Data*, 4(1):167-186.
- Bello-Pineda, J., L. Ortiz-Lozano, E. Ramírez-Chávez, R. Aquino-Juárez & S. Castillo-Domínguez. 2009. Diagnóstico biofísico de la zona costera del Golfo de

- México, 307-325. *En: Friedman, J. B. (Ed.) Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México*. Vol. 1. Instituto Nacional de Ecología. 373 p.
- Bessonov, N., O. González & A. Elizarov. 1971. Resultados de las investigaciones Cubano-soviéticas en el Banco de Campeche, 318-323. *En: UNESCO (Ed.) Coloquio sobre Investigaciones y Recursos del Mar Caribe y Regiones Adyacentes*. Paris. 545 p.
- Biekart, J. W. 1989. Euthecosomatous pteropods as paleohydrological and paleoecological indicators in a Tyrrhenian deep-sea core. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 71:205-224.
- Blank, N. 2007. Impacts of Ocean Acidification on Shelled Pteropods in the Southern Ocean. *Biogeochemistry and Pollutant Dynamics*. Institute of Biogeochemistry and Pollutant Dynamics, 20 p.
- Boltovskoy, D. 1974. Study of surface-shell features in thecosomata (Pteropoda Mollusca) by means of scanning electron microscopy. *Mar. Biol.*, 27:165-172.
- Boltovskoy, D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 1706 p.
- Boltovskoy, D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP. 964 p.
- Bouchet, P. & J. P. Rocroi. 2005. Classification and Nomenclator of Gastropod Families. *Malacologia*. 47(1-2):85-397.
- Cevik, C., A. Kideys, B. Toklu, D. Ergüden & E. Sarihan. 2006. New Pelagic Gastropoda Species Encountered on the Turkish Coast of the Levant Sea. *Turk. J. Vet. Anim. Sci.*, 30:151-157.

- Cochrane, J. D. 1969. Water and circulation on the Campeche Bank in May. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, (special number (Prof. Uda's Commemorative Papers)):123–128.
- Corse, E., J. Rampal, C. Cuoc, N. Pech, Y. Perez & A. Gilles. 2013. Phylogenetic Analysis of Thecosomata Blainville, 1824 (Holoplanktonic Opisthobranchia) Using Morphological and Molecular Data. *PLoS ONE*, 8(4):e59439. doi:10.1371/journal.pone.0059439.
- Cruz, P. M. 1996. Pterópodos Tecosomados y Heterópodos (Gasterópodos) como bioindicadores del Evento “El Niño” 1992, en la estación fija “la Libertad”, Ecuador. *Acta Oceanogr. Pac.*, 8:51-66.
- Cruz, P. M. 1998. Gasterópodos planctónicos (Pterópodos y Heterópodos) como bioindicadores de los Eventos “El Niño” 1992 y 1997-1998 en la estación fija “La Libertad”, Ecuador. *Acta Oceanogr. Pac.*, 9:129-144.
- Czitrom, S. P. R., F. Ruiz, M. A. Alatorre & A. R. Padilla. 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México. *Elsevier Oceanogr. Ser.*, 42:301-311.
- Dadon, J. R. & D. Boltovskoy. 1982. Zooplanktonic recurrent groups (Pteropoda, Euphausiacea and Chaetognatha) in the Southwestern Atlantic ocean. *Physis. Secc. A*, 41(100):63-83.
- De la Lanza-Espino, G. & J. C. Gómez-Rojas, 2004. Características físicas y químicas del Golfo de México, 103-132. En: Caso M., I. Pisanty & 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.
- Elliott, B. A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Oceanogr.*, 12(11):1292-1309.

- Espinosa-Balvanera, S. G. 2008. *Distribución y abundancia de los gasterópodos holoplanctónicos en el Sur de las grandes islas del Golfo de California, durante el otoño de 1978*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 58 p.
- Espinosa-Fuentes, M. L. & C. Flores-Coto. 2004. Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in the continental shelf waters of the southern Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 59:333-352.
- Expósito-Díaz, G., D. A. Salas-de León, M. A. Monreal-Gómez, D. Salas-Monreal & F. Vázquez-Gutiérrez. 2009. Inertial currents in the southern Gulf of Mexico. *Corrientes inerciales en el sur del Golfo de México. Cienc. Mar.*, 35(3):287-296.
- Fabry, V. J. 1989. Aragonite production by pteropod molluscs in the subarctic Pacific. *Deep-Sea Res*, 36(11):1735-175.
- Flores-Coto, C., L. Sanvicente, R. Pineda & M. Rodríguez. 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia*, 5:65-84.
- Flores-Coto, C., F. Zavala-García & G. Espinosa-Villagrán. 1993. Asociaciones ictioplanctónicas de la Bahía de Campeche, México (verano 1987). Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile. *Serie Ocasional* 2:57-67.
- Flores-Coto, C., H. L. Arellanes, J. Sánchez-Robles & A. López-Serrano. 2013. Composición, abundancia y distribución de Pteropoda (Mollusca: Gastropoda) en la zona nerítica, del sur del Golfo de México (Agosto, 1995). *Hidrobiológica*, 23(3):348-364.
- Flores-Coto, C., L. Sanvicente-Añorve, F. Zavala-García, J. Zavala-Hidalgo & R. Funes-Rodríguez. 2014. Environmental factors affecting structure and spatial

- patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 49(2):307-321.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 2a. ed., Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, 246 p.
- Gasca, R. & E. Suárez-Morales. 1996. *Introducción al Estudio del Zooplancton Marino*. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, 711 p.
- Gasca, R. & A. W Janssen. 2013. Taxonomic review, molecular data and key to the species of Creseidae from the Atlantic Ocean. *J. Molluscan Stud.*, 1–8. doi:10.1093/mollus/eyt038.
- Gilmer, R. W. 1974. Some aspects of feeding in Thecosomatous Pteropod molluscs. North Holland Publishing Company, *J. exp. mar. Biol Ecol.*, 15:127-144.
- Gilmer, R. W. & G. R. Harbison, 1991. Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in midsummer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 77:125-134.
- Gutiérrez-Estrada, M. 1977. *Sedimentología del área de transición entre las provincias terrígenas y carbonatadas del sureste del Golfo de México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 175 p.
- Haagensen, D. A. 1976. *Caribbean zooplankton. Part II. Thecosomata*. Office of Naval Research, Department of the Navy, Washington D. C, 551-712 p.
- Herman, Y. & P. E. Rosenberg. 1968. Pteropods as bathymetric indicators. *Mar. Geol.*, 7:169- 173.
- Howard, W.R., D. Roberts, A. D. Moy, M. C. M. Lindsay, R. R Hopcroft, T. W. Trull & S. G. Bray. 2011. Distribution, abundance and seasonal flux of pteropods in the Sub-Antarctic Zone. *Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.*, 58:2293-2300.

- Hunt, B. P. V., E. A. Pakhomov, G. W. Hosie, V. Siegel, P. Ward & K. Bernard. 2008. Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, 78:193-221.
- Ichiye, T. 1962. Circulation and water mass distribution in the Gulf of Mexico. *Geofis. Int.*, 2:47-64.
- Janssen, A. W. & C. T. S. Little. 2010. Holoplanktonic gastropoda (Mollusca) from the Miocene of Cyprus: systematics and biostratigraphy. *Palaeontology*, 53(5):1111–1145.
- Jennings, R. M., A. Bucklin, H. Ossenbrügger & R. Hopcroft. 2010. Species diversity of planktonic gastropods (Pteropoda and Heteropoda) from six ocean regions based on DNA barcode analysis. *Deep Sea Res. II*, 57:2199–2210.
- Jørgensen, C. B. 1966. *Biology of suspension feeding*. Oxford: Pergamon. 357 p.
- Kleypas, J. A., R. A. Feely, V. J. Fabry, C. Langdon, C. L. Sabine & L. L. Robbins. 2006. *Impacts of Ocean Acidification on Coral Reefs and Other Marine Calcifiers: A Guide for Future Research*. Report of a workshop, Saint Petersburg, FL, sponsored by NSF, NOAA, and the U.S. Geological Survey, 88 p.
- Klussmann-Kolb, A. & A. Dinapoli. 2006. Systematic position of the pelagic Thecosomata and Gymnosomata within Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) - revival of the Pteropoda. *J. Zoolog. Syst. Evol. Res.*, 44:118-129.
- Koppelman, R., B. Kullmann, N. Lahajnar, B. Martin & V. Mohrholz. 2013. Onshore–offshore distribution of Thecosomata (Gastropoda) in the Benguela Current upwelling region off Namibia: species diversity and trophic position. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 93(06):1625-1640.
- Lalli, C. M. 1970. Morphology of *Crucibranchaea macrochira* (Meisenheimer), a gymnosomatous pteropod. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, 39:1-14.

- Lalli, C. M. & R. W. Gilmer. 1989. Pelagic Snails. *The Biology of Holoplanktonic Gastropod Mollusks*. Stanford University Press. Stanford, California, 259 p.
- Leal-Rodríguez, D. 1965. Distribución de pterópodos de Veracruz. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*, 36:249-251.
- Lemus-Santana, E. 2009. *Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos en el Sur del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 95 p.
- Lemus-Santana, E. 2011. *Estructura de la comunidad de moluscos holoplanctónicos en el Sur del Golfo de México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 148 p.
- Lemus-Santana, E., L. Sanvicente-Añorve, M. Hermoso-Salazar & C. Flores-Coto. 2014. The holoplanktonic Mollusca from the southern Gulf of Mexico. Part 2: pteropods. *Cah. Biol. Mar.*, 55(2):241-258.
- López-Arellanes, H. S. 2011. *Composición, abundancia y distribución espacial de Pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Gymnosomata) en la zona nerítica al Sur del Golfo de México, durante agosto de 1995*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Mar, Campus Puerto Ángel, 83 p.
- López-Veneroni, D. & M. C. González-Lozano. 2009. Masas de agua, nutrientes y productividad de la Sonda de Campeche, 125-154. *En: Soto, L. A. & M. del C. González-Macías. (Eds.) PEMEX y la salud ambiental de la Sonda de Campeche*. Battelle Memorial Institute, Instituto Mexicano del Petróleo, Universidad Autónoma Metropolitana y Universidad Nacional Autónoma de México. 397 p.
- Maas, A. E., L. Blanco-Bercial & G. L. Lawson. 2013. Reexamination of the Species Assignment of Pteropods using DNA Barcoding. *PLoS ONE* 8(1):1-12 e53889. doi:10.1371/journal.pone.0053889.

- Mackas, D. L., M. Tsurumi., M. D. Galbraith & D. R. Yelland. 2005. Zooplankton distribution and dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: II. Mechanisms of 73 eddy colonization by and retention of offshore species. *Deep Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.*, 52:1011-1035.
- Mackas, D. L. & Galbraith, M. D. 2012. Pteropod time-series from the NE Pacific. *ICES J. Mar. Sci.*, 69(3):448-459.
- Martínez-López, B. 1993. *Circulación Barotrópica y Dispersión de Contaminantes en el Golfo de México*. Tesis de Maestría. CICESE, División de Oceanología, Departamento de Oceanografía Física. Ensenada, B. C. México, 100 p.
- Martínez-López, B. & A. Parés-Sierra. 1998. Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Cienc. Mar.*, 24(1):65-93.
- Matsubara-Oda, J. A. K. 1975. *Sistemática, distribución, abundancia y relaciones ambientales de los pterópodos tecosomados en la Bahía de Campeche, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 51 p.
- Meinecke, G. & G. Wefer. 1990. Seasonal pteropod sedimentation in the Norwegian Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 79:129-147.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J. Mar. Syst.*, 13(1):101-121.
- Michel, B. H. & F. J. Michel. 1991. Heteropod and Thecosome (Mollusca: Gastropoda) macroplankton in the Florida Straits. *Bull. Mar. Sci.*, 49:562-574.
- Monreal-Gómez, M. A. & D. A. Salas-de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México, 183-199. *En: Lavín, M. F. (Ed.) Contribuciones a la oceanografía física en México*. Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana, México, 272 p.

- Monreal-Gómez, M. A. & D. A. Salas-de León. 2004. Golfo de México, circulación y productividad. *Ciencias*, 076:24-33.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas-de León & H. V. Mendoza, 2004. La hidrodinámica del Golfo de México, 47-65. *En: Caso M., I. Pisanty & 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.
- Moreno-Alcántara, M. 2012. *Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata Y Gymnosomata) del Golfo de Tehuantepec*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, 116 p.
- Moreno-Alcántara, M., G. Aceves-Medina, O. Angulo-Campillo & J. P. Murad-Serrano. 2014. Holoplanktonic molluscs (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata and Gymnosomata) from the southern Mexican Pacific. *J. Molluscan Stud.*, 0:1–8. doi:10.1093/mollus/eyu006.
- Morton, J. E. 1957. Opisthobranchia. Order: Gymnosomata. Families: Pneumodermatidae, Cliopsidae. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 79:1-4.
- Morton, J. E. 1958. Observations on the gymnosomatous pteropod Clione limacine (Phipps). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 37:287-297.
- Orr, J. C., V. J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, R. A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R. M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R. G. Najjar, G. K Plattner, K. B. Rodgers, C. L. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M. F. Weirig, Y. Yamanaka & A. Yool, 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437:681–686.

- Panchang, R., R. Nigam, F. Riedel, A. W. Janssen & U. K. Yi Hla. 2007. A review of the studies on pteropods from the northern Indian Ocean region with a report on the pteropods of Irrawaddy continental shelf off Myanmar (Burma). *Indian J. Mar. Sci.*, 36(4):384-398.
- Parra-Flores, A. & R. Gasca. 2009. Distribution of pteropods (Mollusca: Gastropoda: Thecosomata) in surface waters (0-100 m) of the Western Caribbean Sea (winter, 2007). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 44:647-662.
- Pielou, E. C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and disuse. *Amer. Nat.*, 100:463-465.
- Puente-Tapia, F. A. 2012. *Comunidad De Medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) En el sur del Golfo de México (Época de secas, 2006)*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 104 p.
- Princz, D. & L. González, L. 1981. Los moluscos holoplanctónicos del Golfo de Venezuela y una interpretación de su función como indicadores ecológicos en la zona centro occidental del Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 20(1&2):85-90.
- Ramos-Musalem, A. K. 2013. *Estudio numérico de los forzamientos que generan la surgencia de Yucatán*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 95 p.
- Salas-de León, D. A. & M. A. Monreal-Gómez. 1997. Mareas y circulación residual en el Golfo de México, 201-223. *En: Lavín, M. F. (Ed.) Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Monografía No.3. Unión Geofísica Mexicana. México. 272 p.

- Sánchez-Hidalgo y Anda, M. 1994. Distribución y abundancia de los Thecosomata (Gastropoda) recolectados con red CaLVET en agosto de 1985, frente a Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Inv. Mar.* 9(2):63- 77.
- Sanvicente-Añorve, L., E. Lemus-Santana, C. Flores-Coto & M. Alatorre-Mendieta. 2013. Vertical segregation of holoplanktonic molluscs in the epipelagic layer, southern Gulf of Mexico. *Helgol. Mar. Res.*, 67:397–405.
- Seibel, B. A. & H. M. Dierssen. 2003. Cascading trophic impacts of reduced biomass in the Ross Sea, Antarctica: Just the Tip of the Iceberg? *Biol. Bull.*, 205:93–97.
- Shannon C. E. & W. Wiener. 1949. *The mathematical theory of communication*. Champaign, IL: University of Illinois Press. 144 p.
- Suárez-Morales, E. 1994. Distribución de los pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothecosomata) del Golfo de México y zonas adyacentes. *Rev. Biol. Trop.*, 42:523-530.
- Suárez-Morales, E. & R. Gasca. 1992. Pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothecosomata) de aguas superficiales (0-50 m) del sur del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. México*, 19:201-209.
- Suárez-Morales, E. & R. Gasca. 1998. Thecosome pteropod (Gastropoda) assemblages of the Mexican Caribbean Sea (1991). *Nautilus*, 112:43-51.
- Suárez-Morales, E., R. Gasca & I. Castellanos. 2009. Pelagic Gastropods, 357-369. *En: Wehrtmann, I. S. & J. Cortés (Eds.) Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. 535 p.
- Sturges, W. 1993. The annual cycle of the western boundary current in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.*, 98(C10):18053-18068.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67:1167–1179.

- Tesch, J. J. 1913. Mollusca, Pteropoda, 1-154. *En*: Schulze, F. E. (Ed.) *Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen* 36. Berlin (Friedberger and Sohn), 154 p.
- Tranter, D. J. & P. E. Smith. 1968. Filtration performance, 27-56. *En*: UNESCO (Ed) *Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology* 2. Imprimeries Populaires, Geneva, 174 p.
- van der Spoel, S. 1972. Pteropoda Thecosomata. *Zooplankton. J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 8:140-142.
- van der Spoel, S. 1996. Pteropoda, 459-528. *En*: Gasca, R. & E. Suárez-Morales (Eds.) *Introducción al estudio del zooplancton marino*. El colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, 711 p.
- van der Spoel, S. & J. R. Dadon. 2005. Pteropoda. *En*: Boltovskoy D. (Ed.) *Zooplankton of the South Atlantic Ocean*. World Diversity Database, ETI BioInformatics, Amsterdam. ISBN 90-75000-76-6. DVD-ROM interactivo.
- van der Spoel, S. & D. Boltovskoy. 1981. Pteropoda, 493-531. *En*: Boltovskoy D (Ed.) *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Publicación Especial, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, 964 p.
- Vázquez-de la Cerda, A. M. 1993. *Bay of Campeche Cyclone a Dissertation*. Ph.D.Thesis, Department of Oceanography, Texas A&M University, College Station, Texas. 91 p.
- Vázquez-de la Cerda, A. M., R. O. Reid, S. F. DiMarco & A. E. Jochens. 2005. Bay of Campeche circulation: an update, 279-294. *En*: Sturges, A. & A. Lugo-Fernández (Eds.) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. Geophysical Monograph Series 161, American Geophysical Union, Washington, 347 p.

- Vidal-Lorandi, F. V., V. M. Vidal-Lorandi, P. F. Rodríguez Espinoza, L. Zambrano-Salgado, L. J. Portilla-Casilla, J. R. Rendon-Villalobos & B. J de la Cruz. 1999. Gulf of Mexico circulation. *Rev., Soc., Mex., Hist. Nat.*, 49:1-15.
- Vidal, V. M., F. V. Vidal, A. F. Hernández, E. Meza & L. Zambrano. 1994. Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *J. Oceanogr.*, 50(5):559-588.
- Wormuth, J H. 1981. Vertical distributions and diel migrations of Euthecosomata in the northwest Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. Oceanogr. A*, 28:1493-1515.
- Xu, Z. & C. Li. 2006. Study on abundance variation of pteropods in the East China Sea [J]. *Acta Oceanol. Sin.*, 25(1):100-107.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey & J. J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *J. Geophys. Res.*, 108(C12):3389, doi: 10.1029/2003JC001879.
- Zavala-Hidalgo, J. & A. Fernández-Eguiarte. 2007. Propuesta para la regionalización de los mares mexicanos desde el punto de vista de los procesos físicos: el caso del Golfo de México, 21-32. *En: Córdova y Vázquez A., F. Rosete, G. Enríquez & B. Fernández (Eds.) Ordenamiento ecológico marino. Visión temática de la regionalización.* Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, ISBN: 968-817-807-1. 226 p.

ANEXOS

Anexo I. Densidad total (DT, org/100 m³), densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m³), \pm desviación estándar ($\pm s$), número de taxa (#Taxa), diversidad de Shannon-Wiener (H'), Equidad o equitatividad de Pielou (J'), abundancia del clado Thecosomata (A-T), abundancia del clado Gymnosomata (A-G) en cada estación de muestreo durante los años 2006 y 2010.

Estación	D.T	\bar{Y}	$\pm S$	#Taxa	H'	J'	A-T	A-G	Grupo	Zona
33.25	109.43	7.30	16.81	15	1.59	0.59	109.43		3	O
33.33	61.21	4.71	11.22	13	1.39	0.54	60.73	0.48	3	O
41.13	86.35	10.79	17.41	8	1.22	0.59	86.35		2	P
41.17	165.58	12.74	27.60	13	1.31	0.51	164.99	0.58	3	O
49.13	53.15	5.32	12.66	10	1.04	0.45	53.15		3	O
49.17	76.46	5.88	16.36	13	1.09	0.42	76.46		3	O
49.25	207.34	13.82	42.08	15	0.97	0.36	206.88	0.46	3	O
49.33	151.34	11.64	31.73	13	1.03	0.40	150.83	0.51	3	O
49.41	27.71	2.31	1.75	12	2.30	0.93	27.71		3	O
57.05	481.25	30.08	89.68	16	0.93	0.33	477.92	3.33	2	P
57.09	268.53	17.90	35.69	15	1.62	0.60	268.53		2	P
57.13	9.95	1.00	0.88	10	2.21	0.96	9.95		1	S
57.17	17.19	2.15	2.14	8	1.75	0.84	17.19		3	O
65.06	317.25	26.44	46.27	12	1.38	0.56	313.49	3.76	2	P
65.09	48.99	4.08	5.77	12	1.87	0.75	47.38	1.62	2	P
65.13	114.13	8.78	13.54	13	1.79	0.70	112.51	1.61	3	O
65.25	76.36	5.87	13.08	13	1.46	0.57	74.67	1.70	3	O
65.33	58.53	5.32	7.82	11	1.81	0.76	58.53		3	O
65.41	38.06	3.17	4.24	12	1.98	0.80	37.02	1.04	3	O
65.49	63.05	3.71	5.04	17	2.26	0.80	61.72	1.32	3	O
65.57	27.86	2.53	2.79	11	2.03	0.85	26.60	1.27	3	O
73.09	39.80	4.97	8.33	8	1.35	0.65	39.80		2	P
73.13	152.12	8.45	20.01	18	1.52	0.52	150.24	1.88	2	P
73.17	37.15	3.38	3.56	11	1.97	0.82	36.59	0.56	2	P
81.09	345.92	86.48	116.63	4	0.77	0.55	345.92		2	P
81.13	131.13	11.92	19.62	11	1.47	0.61	128.81	2.32	2	P
81.17	96.45	7.42	12.41	13	1.74	0.68	96.45		2	P
81.25	203.11	13.54	23.57	15	1.74	0.64	200.44	2.67	3	O
81.33	37.31	2.87	4.60	13	1.92	0.75	37.31		2	P
81.41	20.05	2.23	2.02	9	1.90	0.86	20.05		3	O
81.49	19.37	2.42	3.37	8	1.61	0.77	17.76	1.61	3	O
81.57	34.76	2.32	3.12	15	2.21	0.84	33.82	0.94	3	O
81.65	160.46	10.03	14.29	16	2.05	0.74	159.27	1.19	2	P
89.13	1.24	0.62	0.00	2	0.69	1.00	1.24		1	S

Continúa...

89.17	16.43	5.48	5.91	3	0.70	0.64	16.43		1	S
89.25	762.67	54.48	143.08	14	0.95	0.36	759.15	3.52	2	P
89.33	95.09	7.92	14.37	12	1.59	0.64	95.09		3	O
89.41	52.76	4.40	9.36	12	1.42	0.57	52.34	0.42	3	O
89.49	140.67	9.38	14.50	15	1.91	0.70	139.67	0.99	2	P
89.57	63.76	5.31	8.10	12	1.80	0.72	63.29	0.46	2	P
89.65	169.76	12.13	25.80	14	1.40	0.53	169.31	0.44	2	P
89.73	74.25	6.75	8.20	11	1.87	0.78	72.67	1.58	3	O
97.13	3.22	1.61	1.37	2	0.56	0.81	3.22		1	S
97.17	180.07	45.02	73.55	4	0.47	0.34	179.55	0.52	2	P
97.25	289.21	26.29	65.08	11	0.79	0.33	289.21		2	P
97.33	38.28	5.47	6.32	7	1.44	0.74	38.28		2	P
97.37	333.14	37.02	98.70	9	0.45	0.20	333.14		2	P
97.41	115.91	38.64	30.25	3	0.90	0.82	115.91		2	P
97.49	37.26	9.31	3.18	4	1.34	0.97	37.26		1	S
97.57	18.56	3.71	4.58	5	1.05	0.65	18.56		1	S
97.65	92.38	13.20	22.94	7	1.05	0.54	92.38		2	P
97.73	29.20	4.17	9.11	7	0.91	0.47	29.20		2	P
105.17	4.60	4.60	-	1	0.00	0.00	4.60		1	S
105.25	518.71	129.68	247.09	4	0.19	0.14	518.71		2	P
105.33	20.65	4.13	2.86	5	1.43	0.89	20.65		1	S
105.41	1.57	0.52	0.00	3	1.10	1.00	1.57		1	S
113.25	2.78	0.93	0.40	3	1.10	1.00	2.78		1	S
113.33	1.86	0.47	0.00	4	1.39	1.00	1.86		1	S
113.41	6.10	1.02	0.57	6	1.75	0.98	6.10		1	S
113.49	6.49	3.24	1.84	2	0.60	0.86	6.49		1	S
113.57	24.43	8.14	11.36	3	0.53	0.48	24.43		2	P
113.65	20.50	3.42	4.35	6	1.30	0.72	20.50		1	S
113.73	91.64	7.64	15.19	12	1.40	0.56	90.66	0.99	3	O
121.49	0.94	0.94	-	1	0.00	0.00	0.94		1	S
129.57	129.96	32.49	61.81	4	0.20	0.15	129.96		2	P
129.65	40.48	13.49	20.89	3	0.23	0.21	40.48		2	P
129.73	80.22	10.03	24.54	8	0.68	0.33	79.70	0.53	2	P
145.57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
145.65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
145.73	148.88	13.53	36.57	11	0.81	0.34	148.11	0.77	2	P
161.65	2620.58	655.14	1268.65	4	0.13	0.09	2620.58		2	P
161.73	504.83	84.14	186.09	6	0.38	0.21	504.83		2	P
177.65	39.69	7.94	14.18	5	0.67	0.41	39.69		2	P
177.73	41.77	8.35	8.96	5	1.25	0.77	41.77		3	O

Continúa...

Estación	D.T	\bar{Y}	$\pm S$	#Taxa	H'	J'	A-T	A-G	Grupo	Zona
33.25	139.47	8.72	14.71	16	1.90	0.69	136.37	3.11	3	O
33.33	53.23	4.09	7.14	13	1.84	0.72	51.61	1.61	3	O
41.13	346.16	34.62	68.67	10	0.99	0.43	341.07	5.08	2	P
41.17	37.26	3.39	3.50	11	2.03	0.84	35.90	1.36	3	O
49.13	123.90	8.85	10.53	14	2.12	0.80	120.54	3.36	3	O
49.17	29.35	3.26	4.74	9	1.58	0.72	29.35		3	O
49.25	24.00	3.00	2.45	8	1.82	0.87	22.74	1.26	3	O
49.33	14.35	1.79	1.85	8	1.77	0.85	14.35		3	O
49.41	6.16	1.23	0.98	5	1.48	0.92	5.68	0.47	3	O
57.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
57.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
57.13	167.92	11.99	23.63	14	1.56	0.59	166.21	1.71	3	O
57.17	346.24	19.24	32.04	18	1.91	0.66	340.73	5.51	3	O
65.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65.09	205.21	18.66	46.86	11	0.86	0.36	204.85	0.36	2	P
65.13	95.94	8.72	9.85	11	1.89	0.79	92.74	3.20	3	O
65.25	259.47	23.59	35.09	11	1.58	0.66	258.85	0.62	3	O
65.33	87.94	7.33	10.54	12	1.86	0.75	87.94		3	O
65.41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65.49	194.22	12.95	21.64	15	1.76	0.65	187.26	6.96	3	O
65.57	95.31	6.81	8.34	14	2.05	0.78	94.69	0.63	3	O
73.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73.17	108.24	10.82	17.09	10	1.44	0.63	107.72	0.53	3	O
81.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
81.13	271.44	54.29	49.34	5	1.14	0.71	271.44		2	P
81.17	66.72	7.41	10.53	9	1.48	0.67	65.94	0.78	2	P
81.25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
81.33	66.88	5.14	9.54	13	1.71	0.67	66.88		3	O
81.41	60.68	4.33	6.27	14	2.09	0.79	59.57	1.10	3	O
81.49	39.76	3.98	2.99	10	2.06	0.90	37.66	2.09	3	O
81.57	19.48	2.78	2.88	7	1.57	0.80	19.48		3	O
81.65	316.71	22.62	38.15	14	1.81	0.69	312.68	4.03	3	O
89.13	5.96	1.99	2.42	3	0.80	0.72	5.96		1	S
89.17	408.32	81.66	94.22	5	0.98	0.61	408.32		2	P
89.25	52.98	4.08	6.58	13	1.79	0.70	52.36	0.62	2	P
89.33	40.98	4.10	3.52	10	2.02	0.88	40.98		3	O
89.41	18.46	2.64	2.58	7	1.61	0.83	18.46		3	O
89.49	301.84	23.22	39.22	13	1.52	0.59	300.35	1.49	3	O

Continúa...

89.57	155.61	19.45	24.92	8	1.45	0.70	155.61		3	O
89.65	64.28	5.84	10.11	11	1.61	0.67	63.30	0.97	3	O
89.73	13.88	1.39	1.14	10	2.14	0.93	12.61	1.26	3	O
97.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
97.17	207.49	69.16	102.20	3	0.40	0.36	207.49		2	P
97.25	221.35	20.12	43.67	11	1.07	0.45	219.37	1.97	2	P
97.33	117.19	10.65	24.02	11	1.11	0.46	116.70	0.49	2	P
97.37	109.61	12.18	21.94	9	1.15	0.52	107.90	1.70	2	P
97.41	197.34	32.89	39.26	6	1.16	0.65	192.19	5.14	2	P
97.49	45.70	9.14	7.88	5	1.28	0.80	45.70		2	P
97.57	49.53	9.91	8.54	5	1.24	0.77	48.91	0.62	2	P
97.65	25.20	5.04	6.15	5	1.04	0.64	25.20		3	O
97.73	17.17	2.86	3.24	6	1.46	0.81	17.17		3	O
105.17	15.38	7.69	8.55	2	0.38	0.54	15.38		1	S
105.25	201.61	50.40	57.55	4	0.81	0.59	201.61		2	P
105.33	674.57	224.86	381.19	3	0.08	0.07	673.77	0.80	1	S
105.41	49.33	16.44	14.18	3	0.76	0.69	49.33		2	P
113.25	101.99	51.00	68.93	2	0.10	0.14	101.99		1	S
113.33	22.80	5.70	9.60	4	0.62	0.45	22.80		1	S
113.41	2.73	0.91	1.05	3	1.04	0.95	2.73		1	S
113.49	22.45	7.48	4.84	3	0.92	0.83	22.45		2	P
113.57	26.98	6.74	7.27	4	0.92	0.66	26.98		2	P
113.65	40.40	5.77	9.12	7	1.24	0.64	39.90	0.50	2	P
113.73	15.25	2.18	2.42	7	1.63	0.84	15.25		3	O
121.49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
129.57	491.61	245.81	345.73	2	0.01	0.02	491.61		2	P
129.65	593.88	65.99	142.37	9	0.81	0.37	592.29	1.59	2	P
129.73	73.68	9.21	21.31	8	0.77	0.37	73.68		2	P
145.57	88.91	22.23	40.82	4	0.31	0.22	88.91		2	P
145.65	786.84	157.37	261.34	5	0.61	0.38	786.84		2	P
145.73	194.06	27.72	53.15	7	0.79	0.41	193.58	0.48	2	P
161.65	99.70	24.93	42.93	4	0.41	0.29	99.70		2	P
161.73	201.80	22.42	40.73	9	1.15	0.52	201.28	0.51	2	P
177.65	65.15	16.29	14.37	4	1.04	0.75	65.15		3	O
177.73	158.82	15.88	26.82	10	1.35	0.59	158.82		3	O

Anexo II. Composición, densidad total (DT, org/100 m³), Afinidad (AF) densidad promedio (\bar{Y} , org/100 m³), \pm desviación estándar ($\pm s$), frecuencia de ocurrencia (F), frecuencia relativa (F.R%) abundancia relativa (AR%), de cada taxa en el suroeste del Golfo de México, durante 2006 y 2010.

Total de Organismos Extraídos			2006						2010						
Total de Organismos Extraídos			17053						15878						
Clado	Taxones	AF	D. T	\bar{Y}	$\pm S$	F	F.R%	AR%	D. T	X	$\pm S$	F	F.R%	AR%	
Thecosomata	Eutecosomados	<i>Creseis conica</i>	T/ST	5459.35	88.05	332.67	62	84	51.709	3905.00	61.98	112.419	63	98	42.66
		<i>Limacina trochiformis</i>	T	2357.36	35.72	87.10	66	89	22.328	1591.10	28.93	43.015	55	86	17.38
		<i>Heliconoides inflatus</i>	T/ST	1057.00	22.49	32.87	47	64	10.011	1006.46	21.41	32.642	47	73	10.99
		<i>Creseis clava</i>	T/ST	664.29	11.86	23.78	56	76	6.292	1892.90	30.05	88.076	63	98	20.68
		<i>Diacria danae</i>	T	157.06	4.03	7.90	39	53	1.488	24.76	1.46	1.951	17	27	0.27
		<i>Limacina lesueurii</i>	ST	120.45	3.65	4.20	33	45	1.141	182.15	7.01	11.930	26	41	1.99
		<i>Styliola subula</i>	T	118.99	3.40	3.88	35	47	1.127	22.44	1.40	1.603	16	25	0.25
		<i>Diacavolinia longirostris</i>	ST	98.23	2.98	5.08	33	45	0.930	51.11	3.01	6.271	17	27	0.56
		<i>Limacina bulimoides</i>	ST	78.91	2.25	2.44	35	47	0.747	44.93	1.95	2.188	23	36	0.49
		<i>Hyalocylis striata</i>	T/ST	59.99	1.87	1.72	32	43	0.568	54.48	2.10	1.966	26	41	0.60
		<i>Cavolinia uncinata</i>	T	23.57	1.47	1.60	16	22	0.223	41.68	2.32	3.734	18	28	0.46
		<i>Creseis virgula</i>	T	22.54	7.51	11.88	3	4	0.214	4.74	0.95	0.487	5	8	0.05
		<i>Clio pyramidata f. lanceolata</i>	T/ST	19.07	2.38	1.93	8	11	0.181	-	-	-	-	-	-
		<i>Diacavolinia strangulata</i>	T/ST	9.68	0.97	0.76	10	14	0.092	6.33	0.90	0.743	7	11	0.07
		<i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i>	T	8.77	0.97	0.40	9	12	0.083	0.56	0.56	-	1	2	0.01
		<i>Cuvierina atlantica</i>	T	2.12	0.71	0.37	3	4	0.020	0.50	0.50	-	1	2	0.01
		<i>Clio cuspidata</i>	ST	1.19	0.60	0.17	2	3	0.011	2.57	1.28	1.036	2	3	0.03
		<i>Diacria major</i>	T/ST	0.98	0.49	0.04	2	3	0.009	-	-	-	-	-	-
		<i>Clio recurva</i>	T/ST	0.94	0.47	0.01	2	3	0.009	2.02	2.02	-	1	2	0.02
		<i>Cavolinia gibbosa</i>	ST	0.45	0.45	-	1	1	0.004	-	-	-	-	-	-
								97.2						96.5	
Pseudotecosomados	<i>Desmopterus papilio</i>	T/ST	122.42	3.60	4.10	34	46	1.160	125.71	3.31	3.437	38	59	1.37	
	<i>Corolla spectabilis</i>	T/ST	65.13	3.10	3.76	21	28	0.617	0.49	0.49	-	1	2	0.01	
	<i>Peracle diversa</i>	T/ST	27.07	1.13	0.94	23	31	0.256	83.47	3.48	3.548	24	38	0.91	
	<i>Peracle reticulata</i>	T/ST	25.00	1.19	1.05	21	28	0.237	48.22	2.54	2.333	19	30	0.53	
	<i>Cymbulia sibogae</i>	T/ST	16.82	1.29	1.95	13	18	0.159	3.30	1.65	0.709	2	3	0.04	
	<i>Cymbulia peronii</i>	T/ST	1.42	0.71	0.35	2	3	0.013	-	-	-	-	-	-	
								2.4						2.9	

Continúa...

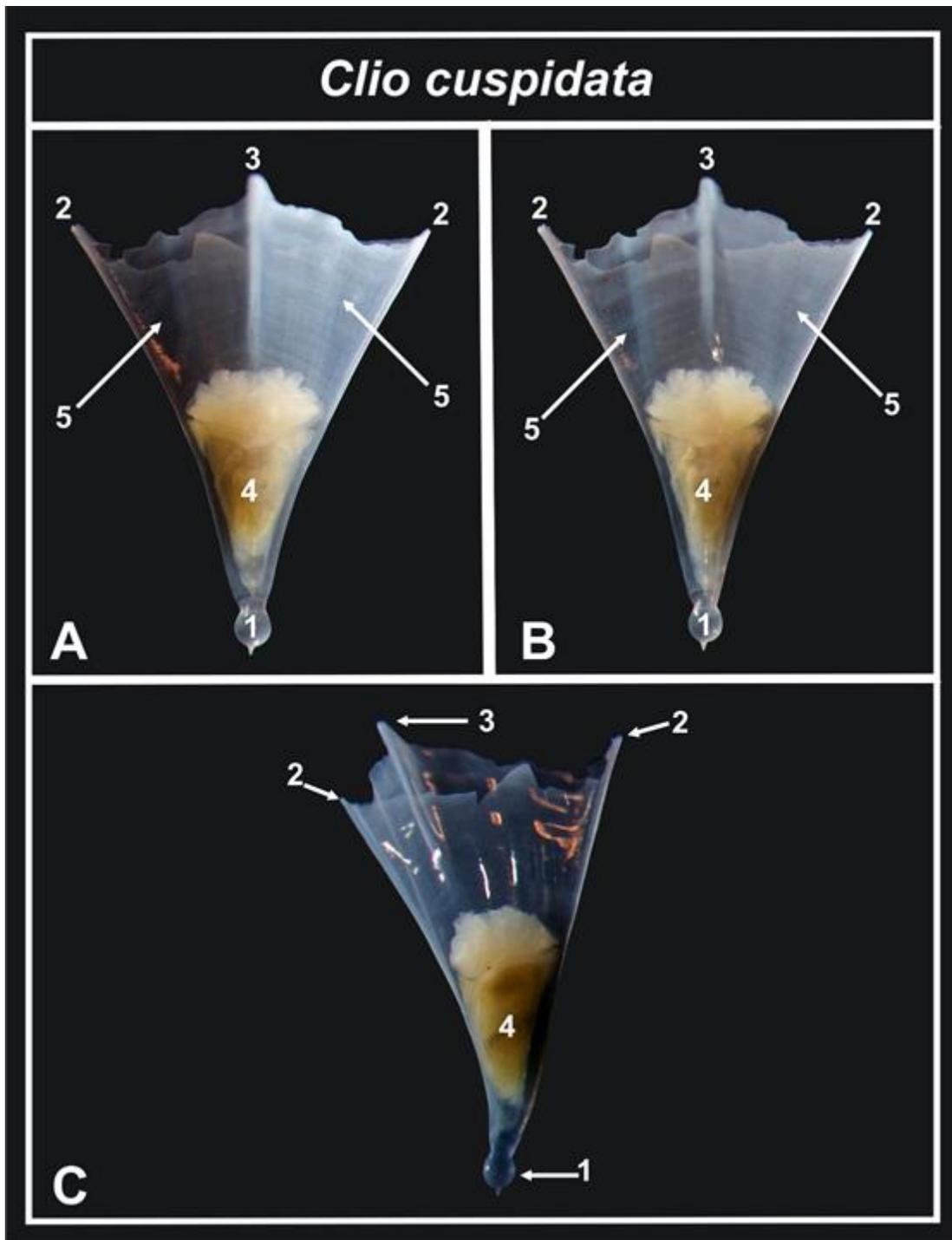
Gymnosomata	<i>Pneumoderma</i> spp.	T	14.17	1.09	0.58	13	18	0.134	10.76	1.54	1.444	7	11	0.12
	<i>Paraclione longicaudata</i>	T	10.67	1.19	0.97	9	12	0.101	21.33	1.07	1.176	20	31	0.23
	<i>Thliptodon diaphanus</i>	T	5.70	0.81	0.44	7	9	0.054	5.93	0.99	0.711	6	9	0.06
	<i>Notobranchaea</i> spp.	T	4.62	0.58	0.22	8	11	0.044	0.82	0.41	0.025	2	3	0.01
	<i>Pneumodermopsis</i> spp.	T/ST	2.91	0.58	0.15	5	7	0.028	16.15	1.15	1.098	14	22	0.18
	<i>Clione limacina</i>	ST	1.02	0.51	0.04	2	3	0.010	6.94	1.16	0.787	6	9	0.08
0.4													0.7	

Anexo III. Porcentaje de cambio en la abundancia (% C en A) en los grupos de estaciones entre 2006 y 2010. Pérdida o ganancia (P/G) en la abundancia entre los años.

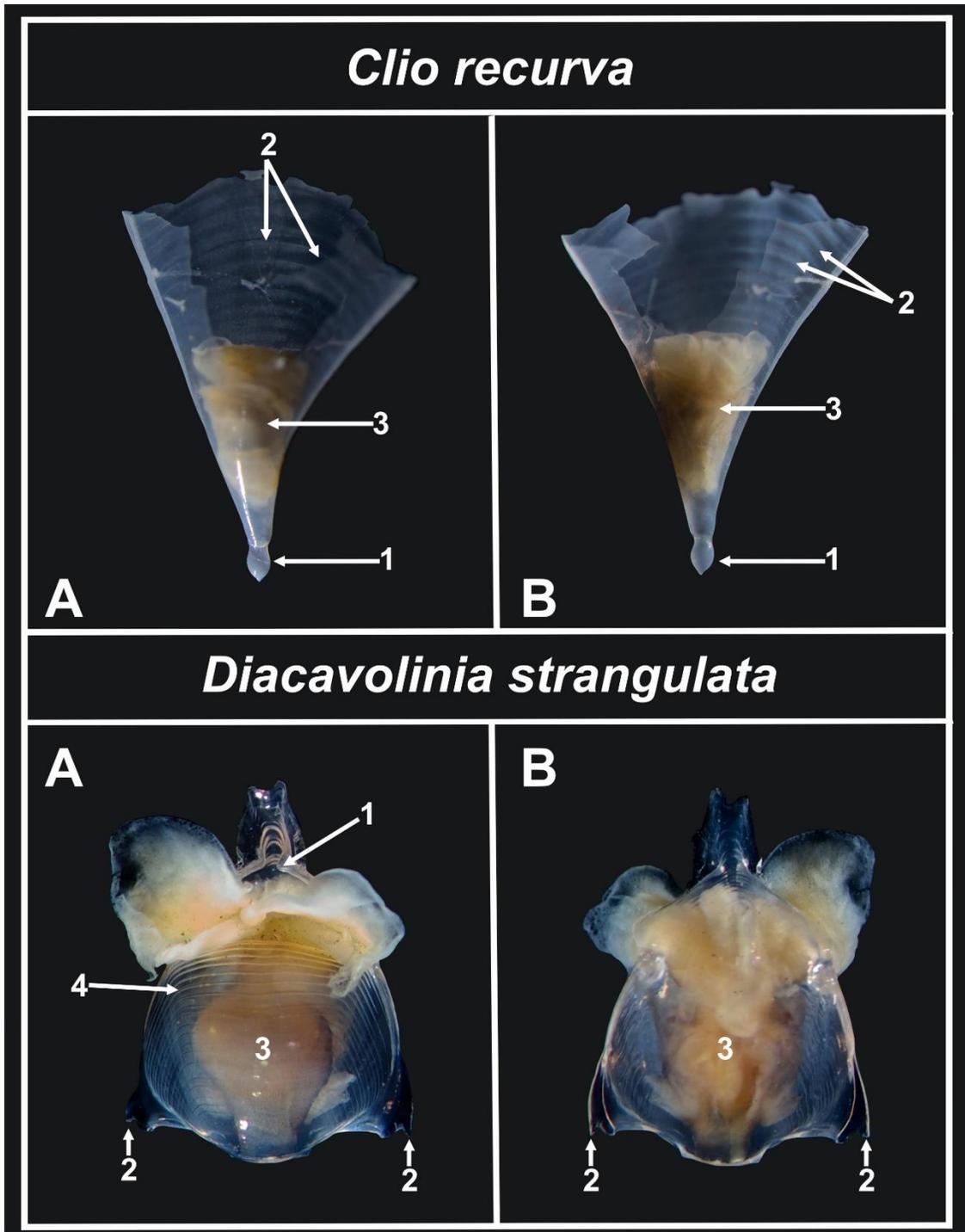
		Océánico				Plataforma				S. Campeche				
		Abundancia		2006-2010		Abundancia		2006-2010		Abundancia		2006-2010		
		2006	2010	% C en A	P/G	2006	2010	% C en A	P/G	2006	2010	% C en A	P/G	
Abundancia Total		1874.68	3160.07	-41	G	8523.95	5170.29	-39	P	152.15	823.44	-82	G	
Clado	Taxones													
Thecosomata	Eutecosomados	<i>Creseis virgula</i>	0.00	2.72	-100	G	22.54	2.01	-91	P	-	-	-	-
		<i>Clio pyramidata f. lanceolata</i>	19.07	0.00	-100	P	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Cavolinia uncinata</i>	1.85	33.22	-94	G	20.33	8.46	-58	P	1.40	0.00	-100	P
		<i>Creseis conica</i>	126.67	782.84	-84	G	5289.69	3106.68	-41	P	43.00	15.49	-64	P
		<i>Styliola subula</i>	85.54	20.20	-76	P	32.36	2.25	-93	P	1.09	0.00	-100	P
		<i>Creseis clava</i>	108.94	401.39	-73	G	506.96	686.07	-26	G	48.39	805.44	-94	G
		<i>Cavolinia inflexa f. inflexa</i>	8.77	2.57	-71	P	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Diacria danae</i>	46.44	21.69	-53	P	109.00	3.06	-97	P	1.61	0.00	-100	P
		<i>Limacina trochiformis</i>	203.62	400.83	-49	G	2126.17	1188.89	-44	P	27.57	1.38	-95	P
		<i>Limacina lesueurii</i>	96.07	181.17	-47	G	22.07	0.97	-96	P	2.32	0.00	-100	P
		<i>Diacavolinia strangulata</i>	1.37	2.54	-46	G	8.31	3.79	-54	P	-	-	-	-
		<i>Hyalocylis striata</i>	31.78	48.51	-34	G	28.21	5.97	-79	P	-	-	-	-
		<i>Diacavolinia longirostris</i>	2.70	3.83	-30	G	78.87	47.28	-40	P	16.66	0.00	-100	P
		<i>Limacina bulimoides</i>	55.99	43.06	-23	P	21.57	1.87	-91	P	1.35	0.00	-100	P
	<i>Heliconoides inflatus</i>	961.74	942.29	-2	P	86.90	63.84	-27	P	8.35	0.34	-96	P	
	Pseudotecosomados	<i>Corolla spectabilis</i>	8.86	0.00	-100	P	56.27	0.49	-99	P	-	-	-	-
		<i>Peracle diversa</i>	18.55	80.71	-77	G	8.53	2.76	-68	P	-	-	-	-
<i>Peracle reticulata</i>		14.09	47.12	-70	G	10.90	1.11	-90	P	-	-	-	-	
<i>Desmopterus papilio</i>		60.06	100.77	-40	G	62.36	24.94	-60	P	-	-	-	-	
<i>Cymbulia sibogae</i>		5.40	3.30	-39	P	11.01	0.00	-100	P	0.41	0.00	-100	G	

Continúa

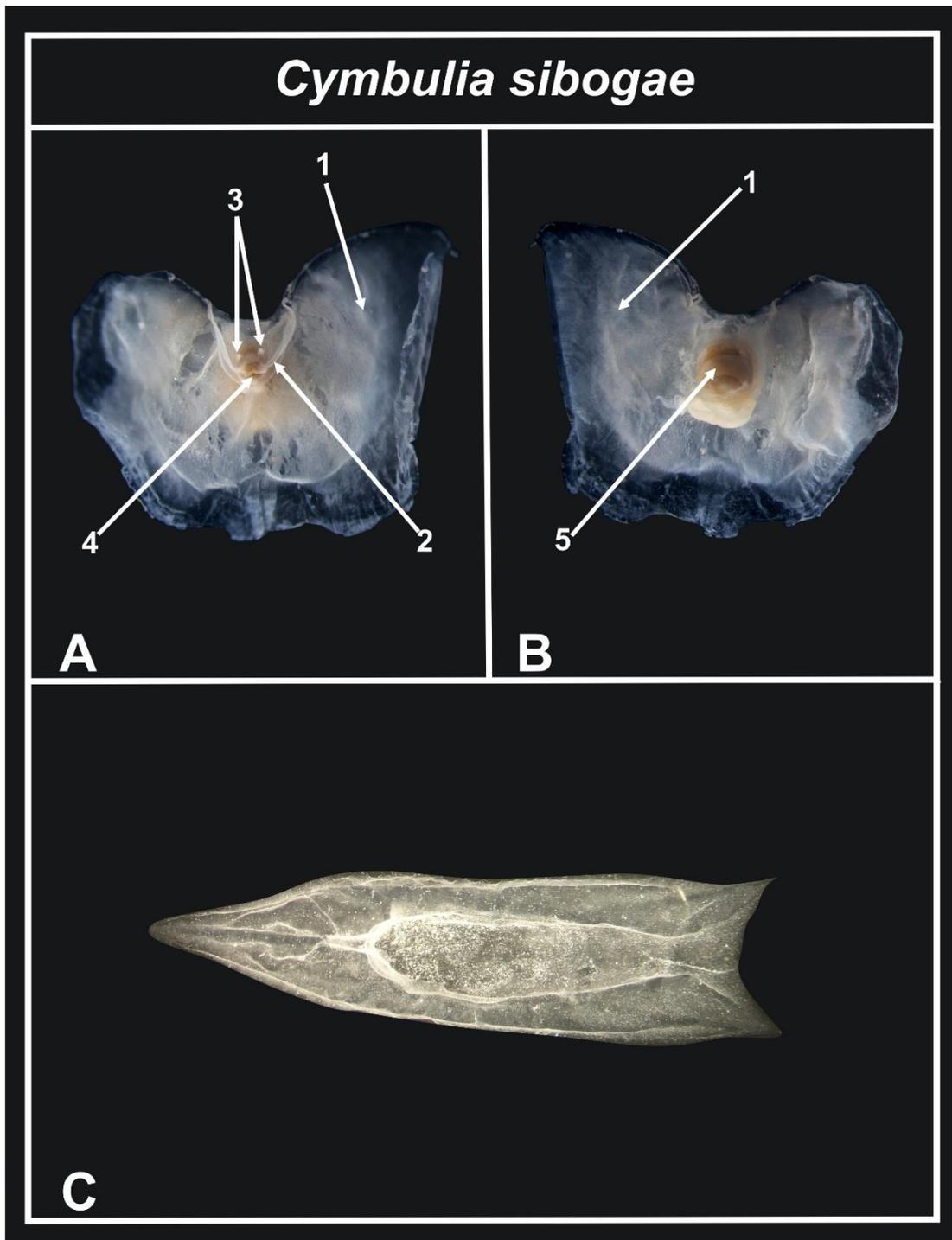
Gymnosomata	Paraclione longicaudata	0.49	9.24	-95	G	10.18	12.09	-16	G	-	-	-	-
	Clione limacina	0.48	5.53	-91	G	0.54	0.62	-13	G	0.00	0.80	-100	G
	Pneumodermopsis spp.	2.39	11.38	-79	G	0.52	4.76	-89	G	-	-	-	-
	Thliptodon diaphanus	3.48	5.93	-41	G	2.21	0.00	-100	P	-	-	-	-
	Pneumoderma spp.	9.92	8.79	-11	P	4.24	1.98	-53	P	-	-	-	-
	Notobranchaea spp.	0.42	0.43	-2	G	4.20	0.39	-91	P	-	-	-	-



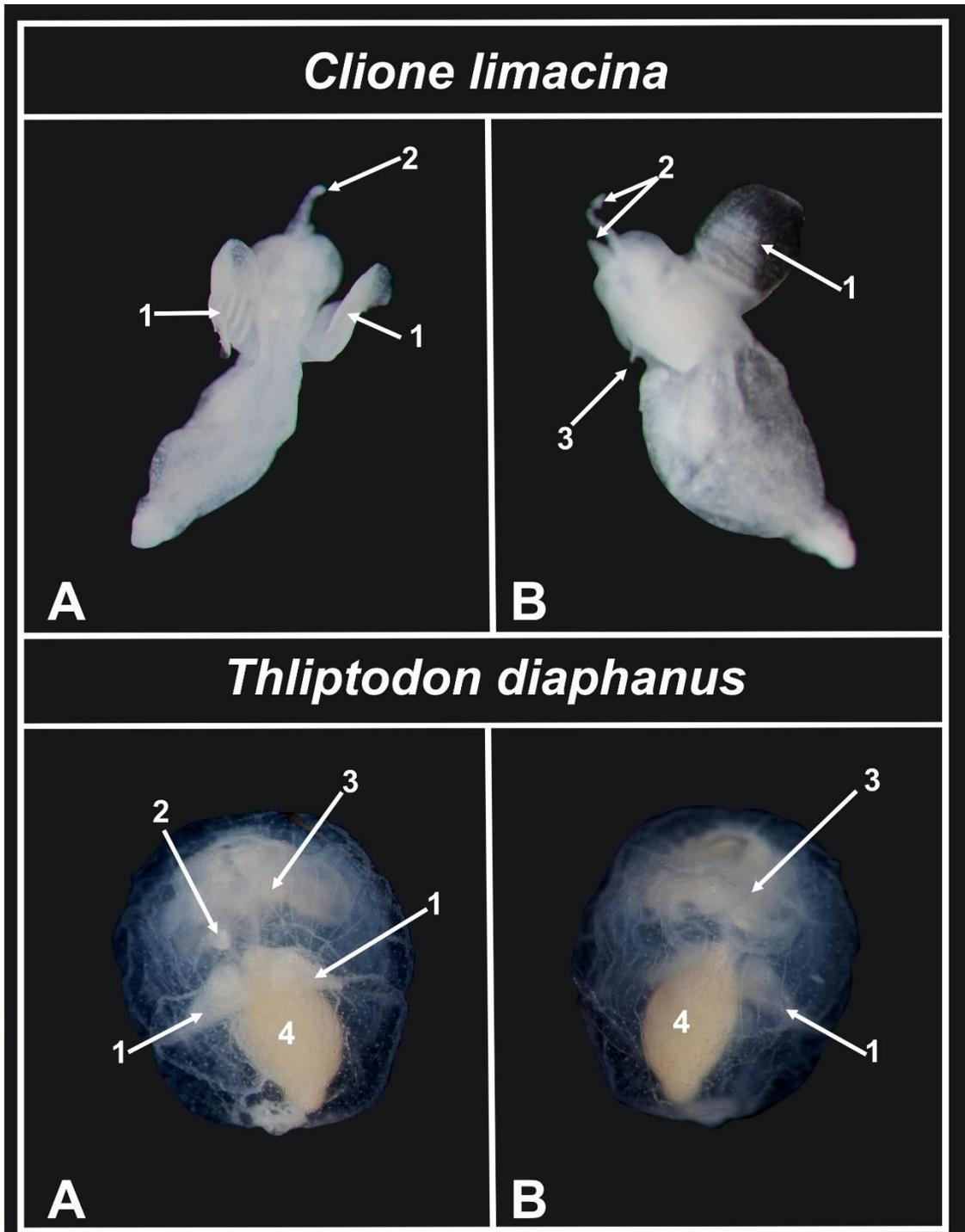
Anexo IV. *Clio cuspidata*: A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista latero-ventral. 1, protoconcha; 2, espina lateral; 3, espina dorsal; 4, masa visceral; 5, costillas.



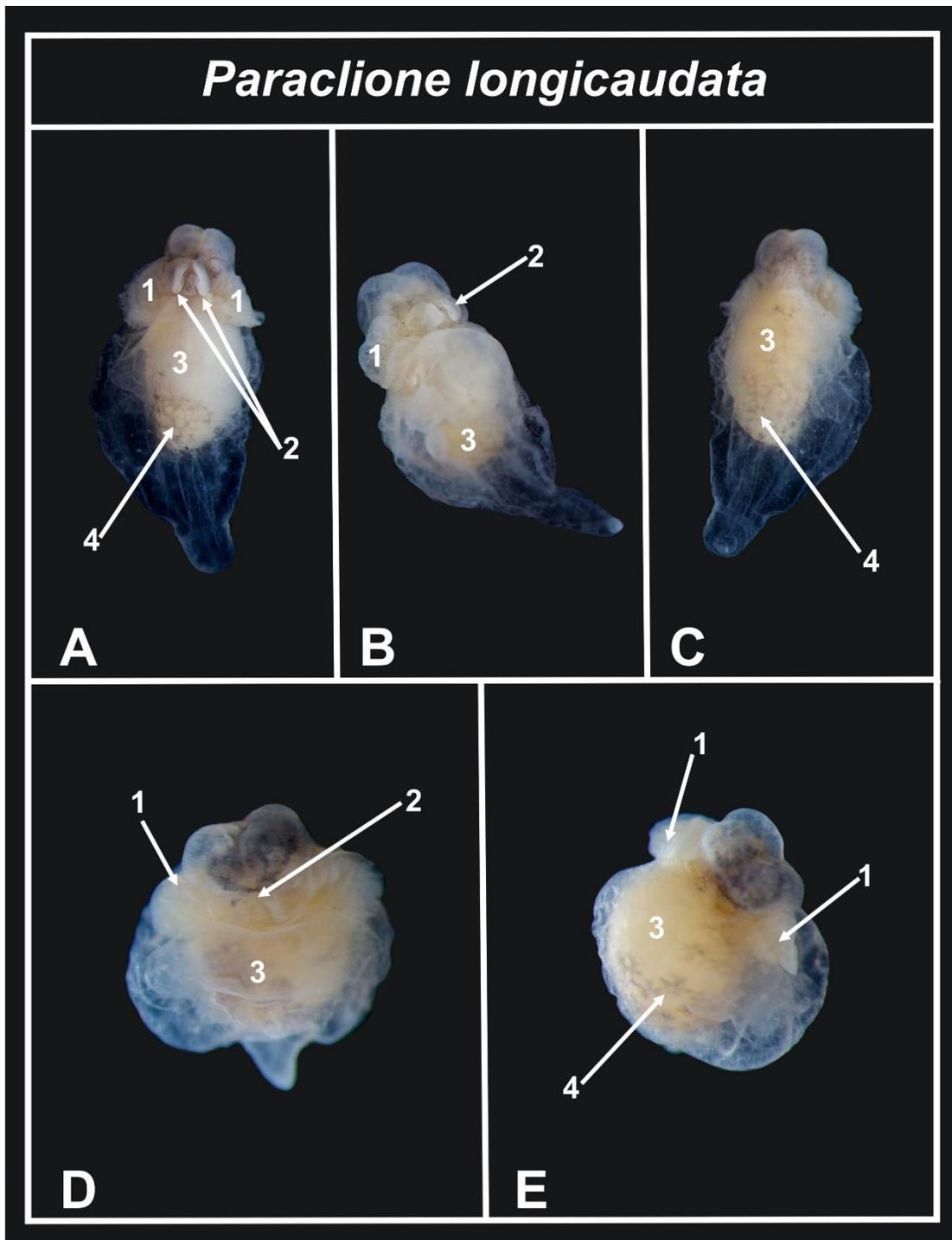
Anexo V. *Clio recurva*: A, vista dorsal; B, vista ventral. 1, protoconcha; 2, costillas transversales (estriación transversal); 3, masa visceral. *Diacavolinia strangulata*: A, vista ventral; B, vista dorsal. 1, constricción; 2, espina lateral; 3, masa visceral; 4, costillas transversales (estriación transversal).



Anexo VI. *Cymbulia sibogae*: A, vista ventral; B, vista dorsal; C, pseudoconcha. 1, disco natatorio; 2, labio; 3, tentáculos; 4, boca; 5, masa visceral.



Anexo VII. *Clione limacina*: A, vista dorsal; B, vista lateral. 1, Alas; 2, conos bucales; 3, lóbulo pedial medio. *Thliptodon diaphanus*: A, vista ventral; B, vista dorsal. 1, Alas; 2, lóbulo pedial lateral; 3, masa bucal; 4, masa visceral.



Anexo VIII. *Paraclione longicaudata*: A y D, vista ventral; B, vista latero-ventral; C y E, vista dorsal. 1, Alas; 2, lóbulo pedial lateral; 3, masa visceral; 4, cromatóforos.