



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LA  
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS  
PTERÓPODOS Y SU RELACIÓN CON LA  
HIDROGRAFÍA EN EL SUROESTE DEL GOLFO  
DE MÉXICO**

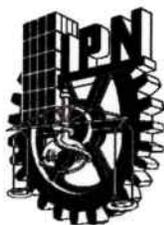
**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

**PRESENTA**

**HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES**

**LA PAZ, B.C.S., ENERO DE 2020**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**  
**ACTA DE REVISIÓN DE TESIS**

En la Ciudad de LA PAZ, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 02 del mes de DICIEMBRE del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS PTERÓPODOS  
Y SU RELACIÓN CON LA HIDROGRAFÍA EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

**LÓPEZ**

Apellido paterno

**ARELLANES**

materno

**HISOL SARAI**

nombre(s)

Con registro: **A 1 6 1 0 2 1**

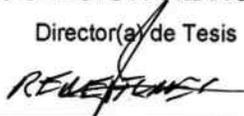
Aspirante de:

**DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

**LA COMISION REVISORA**

Director(a) de Tesis

  
**DR. RENÉ FUNES RODRÍGUEZ**

  
**DR. JAIME GÓMEZ GUTÉRREZ**

  
**DRA. BÁRBARA GONZÁLEZ ACOSTA**

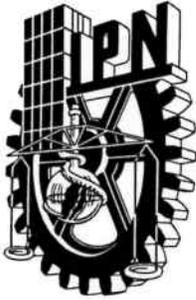
  
**DRA. MARÍA DE LA LUZ ESPINOSA FUENTES**

  
**DR. JORGE ZAVALA HIDALGO**

**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES**

  
**DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO**





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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 09 del mes de Diciembre del año 2019

El (la) que suscribe M en C. HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES Alumno (a) del Programa  
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro A161021 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 cede los derechos del trabajo titulado:

"VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS PTERÓPODOS

Y SU RELACIÓN CON LA HIDROGRAFÍA EN EL SUROESTE 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 -

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

M en C. HISOL SARAI LÓPEZ ARELLANES

*Nombre y firma del alumno*

## Dedicatoria

A los creadores de mi pasado, presente y futuro:

Mi Mamá (Rosalba) y los Abuelos (Hilda y Melquiades).

Mis pequeños: Aillén, Zoé, Carmen, Yael y Santiago.

Mi Madrina Gaby.

Y

A ti...

¡Gracias por su apoyo!

A veces la fe y esperanza se expresan como "milagros"

Santiago, tu eres uno de ellos.

Si el alma va al cielo... Con amor para mi tía †Paula Arellanes

Con valentía superaste el 2019.

## AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN).

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al programa de Beca Institucionales (BEIFI), por el apoyo financiero otorgado durante el programa de doctorado.

A los integrantes de mi comisión revisora: Dr. René Funes Rodríguez, Dra. María de la Luz Espinosa Fuentes, Dra. Bárbara González Acosta, Dr. Jaime Gómez Gutiérrez y Dr. Jorge Zavala-Hidalgo, por los comentarios y el tiempo dedicado a la revisión y enriquecimiento de la tesis.

Especialmente al Dr. César Flores Coto, por el material biológico, insumos, consejos y confianza, sin ellos no habría un principio... Dr. René Funes Rodríguez, sin usted no habría un final, muchas gracias por su arduo trabajo... Dra. María de la Luz Espinosa Fuentes, gracias por absolutamente todo.

Al M.C. Julio Antonio Lara Hernández, por su invaluable ayuda en la implementación y modificación del modelo "*OilSpill\_vStruct*", así como por las asesorías vía Skype para resolver y mejorar una parte importante de los objetivos de la tesis.

Al M.C. Faustino Zavala García, por su ayuda en la obtención, organización de las bases de datos y producción de figuras, aunado a los consejos y apoyo en la realización de la tesis, sumado a los insumos proporcionados en mis momentos de austeridad.

Al M.C. Erick Daniel Ruvalcaba Aroche, por su asesoría y paciencia al enseñarme más sobre el lenguaje de programación Matlab. Eres el joven que más admiro y respeto.

A la M.C. Rosabel Camacho Gastelum y a Armado Hernández López, quienes siempre resolvieron mis dudas para el manejo de los programas de edición de imágenes.

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

## ÍNDICE

ÍNDICE DE TABLAS .....	III
ÍNDICE DE FIGURAS .....	V
ÍNDICE DE ANEXOS .....	VIII
GLOSARIO.....	IX
RESUMEN .....	X
ABSTRACT .....	XII
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. ANTECEDENTES .....	5
3. HIPÓTESIS .....	7
4. OBJETIVO GENERAL.....	7
4.1. OBJETIVOS PARTICULARES.....	7
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	8
5.1. Dinámica Oceánica .....	9
6. MATERIAL Y METODOS .....	16
6.1. Obtención y procesamiento de las muestras .....	16
6.2. Hidrografía .....	17
6.3. Estructura de la comunidad .....	18
6.3.1. Curvas de rarefacción.....	18
6.3.2. Descriptores de la comunidad.....	18
6.4. Análisis multivariante.....	19
6.5. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill_Vstruct) .....	21
7. RESULTADOS .....	23
7.1. Hidrografía .....	23
7.2. Biomasa del zooplancton .....	29
7.3. Composición taxonómica .....	30
7.4. Diversidad, dominancia y equidad .....	33
7.5. Curvas de rarefacción.....	33
7.6. Subórdenes: análisis de la abundancia y relación con el ambiente .....	34

7.7. Especies: análisis de la abundancia y relación con el ambiente .....	39
7.8. Asociaciones .....	55
7.9. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) .....	58
7.10. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill_Vstruct) .....	61
8. DISCUSIÓN .....	66
8.1. Hidrografía .....	66
8.2. Biomasa del zooplancton .....	68
8.3. Composición taxonómica .....	69
8.4. Diversidad y curvas de rarefacción.....	69
8.5. Subórdenes: análisis de la abundancia y relación con el ambiente .....	70
8.6 Especies: análisis de la abundancia y relación con el ambiente .....	72
8.7. Asociaciones .....	74
8.8. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) .....	76
8.9. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill_Vstruct) .....	77
9. CONCLUSIONES.....	80
10. LITERATURA CITADA.....	82
11. ANEXOS .....	98

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Tomada de Portela <i>et al.</i> (2018). Límites de temperatura conservadora ( $\Theta$ ) y salinidad absoluta (SA) de las masas de agua definidos en la ecuación de estado para el agua de mar (EOS-80) y su nueva definición en el marco de la Ecuación Termodinámica del Agua de Mar, 2010 (TEOS-10). ....	11
<b>Tabla 2.</b> Cruceros oceanográficos empleados para el análisis de la comunidad de Pterópodos durante la época de primavera. Año, días de muestreo.....	17
<b>Tabla 3.</b> Día inicial y final del periodo de liberación de partículas virtuales y los días seleccionados para crear la matriz de conectividad. ....	22
<b>Tabla 4.</b> Lista sistemática de los Pterópodos (Euthecosomata, Pseudothecosomata y Gymnosomata) registrados en el GM. De acuerdo con la clasificación propuesta por Bouchet <i>et al.</i> (2017) (según lo aceptado por World Register of Marine Species, WoRMS).....	31
<b>Tabla 5.</b> Número de taxones, Índices de Diversidad Shannon-Wiener ( $H'$ ); Dominancia de Simpson (D) y Equidad de Pielou ( $J'$ ), para las zonas de Veracruz, Tabasco y Cañón en el suroeste del GM. ....	33
<b>Tabla 6.</b> Número de muestras (N); Taxones identificados y número de muestras necesarias para recolectar el 80% de los Taxones. ....	34
<b>Tabla 7.</b> Coeficientes de correlación de Spearman del Orden Pteropoda con la temperatura, salinidad, biomasa del zooplancton ( $g/100\ m^3$ ) e índices climáticos.	36
<b>Tabla 8.</b> Índice de Beta-diversidad de Cody, A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche) y B) en la zona de Tabasco en el suroeste del GM. ....	40
<b>Tabla 9.</b> Abundancia promedio ( $\ln(\text{org}/100\ m^3)+1$ ) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona de Veracruz entre 2000-2010. ....	41
<b>Tabla 10.</b> Abundancia promedio ( $\ln(\text{org}/100\ m^3)+1$ ) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona de Tabasco entre 2000-2010. ....	42
<b>Tabla 11.</b> Abundancia promedio ( $\ln(\text{org}/100\ m^3)+1$ ) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona del Cañón de Campeche entre 2000-2010. ....	43

**Tabla 12.** Coeficientes de correlación de Spearman de la abundancia de las especies de Pterópodos con la Temperatura, Salinidad, Biomasa del zooplancton (g/100 m<sup>3</sup>) e índices climáticos CAR, NTA y AMO. .... 54

**Tabla 13.** Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para las asociaciones: Oceánico (O) y Costero (C). Valor indicador (VI), promedio ( $\bar{X}$ ), desviación estándar ( $\pm S$ ), probabilidad ( $p^*$ )..... 56

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de estudio y número de estaciones por zona, Veracruz: 26; Tabasco: 31; Cañón: 20.....	8
<b>Figura 2.</b> Tomada de Aldeco <i>et al.</i> (2009). Diagrama de temperatura-salinidad (T-S) y masas de agua. Se muestran con rectángulos las masas de agua hasta los 120 m de profundidad: Agua Común del Golfo (GCW), Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe modificada (CSUW) y Agua Tropical Superficial del Caribe modificada (CTSW). En el panel inferior se muestran el Agua Tropical del Atlántico Central (TACW), el Agua Intermedia Antártica (AAIW), y el Agua Profunda Nor-Atlántica (NADW).....	12
<b>Figura 3.</b> Velocidades climatológicas (entre 2000-2010) de la simulación hidrodinámica de 0-20 m de profundidad para el Golfo de México. Los polígonos en negro representan las áreas de estudio. ....	24
<b>Figura 4.</b> Temperatura y salinidad climatológicas (entre 2000-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m de profundidad para el Golfo de México. Los polígonos en negro representan las áreas de estudio. ....	27
<b>Figura 5.</b> Valores promedio de temperatura superficial (10m); A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón); B) entre años (2000-2010); C) en Tabasco; D) en Cañón. En rojo se señalan las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) con respecto a las zonas o años marcados con la línea verde. ....	28
<b>Figura 6.</b> Valores promedio de salinidad superficial (10m); A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón); B) entre años (2000-2010) para la zona del Cañón. En rojo se señalan las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) con respecto a las zonas o años marcados con la línea verde. ....	29
<b>Figura 7.</b> A) Biomasa del zooplancton y B) tendencia observada entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.....	30
<b>Figura 8.</b> Curvas de rarefacción para el número de muestras vs el número de taxones; para todas las zonas ( $n = 77$ ); Veracruz ( $n = 26$ ), Tabasco ( $n = 31$ ) y el Cañón de Campeche ( $n = 20$ ). ....	34

<b>Figura 9.</b> A) Abundancia relativa y B) Abundancia promedio ( $\bar{X}$ ) de los Subórdenes Euthecosomata, Pseudothechosomata y Gymnosomata entre 2000 y 2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	35
<b>Figura 10.</b> Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Euthecosomata, Pseudothechosomata y Gymnosomata <i>versus</i> la A) Temperatura, Salinidad y B) Biomasa del zooplancton entre 2000-2010, para la zona de Veracruz. ....	37
<b>Figura 11.</b> Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Gymnosomata, Euthecosomata y Pseudothechosomata <i>versus</i> la A) Temperatura, Salinidad y B) Biomasa del zooplancton entre 2000-2010, para la zona de Tasco. ....	38
<b>Figura 12.</b> Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Gymnosomata, Euthecosomata y Pseudothechosomata <i>versus</i> la A) Temperatura, Salinidad, B) Biomasa del zooplancton e Índice CAR entre 2000-2010, para la zona de Cañón de Campeche. ....	38
<b>Figura 13.</b> Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de los Gymnosomata <i>versus</i> los A) Euthecosomata y B) Pseudothechosomata entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.....	39
<b>Figura 14.</b> A) Abundancia promedio de <i>C. conica</i> y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura y salinidad; C) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ) e D) Índice AMO entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. Diferentes letras ( <i>a</i> vs <i>b</i> ) indican las diferencias significativas.....	45
<b>Figura 15.</b> A) Abundancia promedio de <i>L. trochiformis</i> y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura, salinidad, y C) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ), entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	46
<b>Figura 16.</b> A) Abundancia promedio de <i>C. acicula</i> y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura y salinidad; C) Índice AMO y D) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	47

<b>Figura 17.</b> A) Abundancia promedio de <i>H. inflatus</i> y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con los B) Índices NTA y AMO; C) temperatura y salinidad y D) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	49
<b>Figura 18.</b> <i>Desmopterus papilio</i> : A) Abundancia promedio interanual y B) Abundancia promedio en las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche entre 2000-2010. Diferentes letras (a vs b y c) indican las diferencias significativas. ....	50
<b>Figura 19.</b> Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia promedio con A) temperatura y salinidad; B) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	50
<b>Figura 20.</b> A) Abundancia promedio de <i>Hyalocylis striata</i> y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con B) temperatura, salinidad y D) biomasa del zooplancton (g/100m <sup>3</sup> ) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. ....	52
<b>Figura 21.</b> Abundancia promedio ( $\bar{X}$ ) de A) <i>L. lesueurii</i> , <i>L. bulimoides</i> , <i>Styliola subula</i> ; B) <i>Diacria danae</i> , <i>Peracle reticulata</i> ; C) <i>Diacavolinia longirostris</i> , <i>D. strangulata</i> en la zona de Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche. Diferentes letras (a vs b vs c) indican las diferencias significativas. ....	53
<b>Figura 22.</b> Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones (modo Q) y especies (modo R) en el suroeste del Golfo de México. ..	57
<b>Figura 23.</b> Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de Pterópodos durante la primavera (entre 2000-2010) en la zona de Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche. a) Estaciones contra la Temperatura y biomasa del zooplancton. b) especies contra la Temperatura y biomasa del zooplancton..	60
<b>Figura 24.</b> A) Acumulación y B) retención y re-circulación de partículas en el Canal de Yucatán, a 20 m de profundidad, durante 2006. ....	61
<b>Figura 25.</b> A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en la plataforma de Yucatán, a 0 m de profundidad, durante 2002 y 2006. ....	62

<b>Figura 26.</b> A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en el Cañón de Campeche, a 5 y 10 m de profundidad, durante 2001 y 2008.....	63
<b>Figura 27.</b> A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en Tabasco, a 0 y 10 m de profundidad, durante 2000 y 2004. ....	64
<b>Figura 28.</b> A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en Veracruz, a 0 y 10 m de profundidad, durante 2010 y 2002. ....	65

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>ANEXO I.</b> Acumulación de partículas en el Canal de Yucatán, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad. ....	98
<b>ANEXO II.</b> Acumulación de partículas en la plataforma de Yucatán, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.....	102
<b>ANEXO III.</b> Acumulación de partículas en el Cañón de Campeche, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.....	106
<b>ANEXO IV.</b> Acumulación de partículas en Tabasco, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad. ....	110
<b>ANEXO V.</b> Acumulación de partículas en Veracruz, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad. ....	114
<b>ANEXO VI.</b> Retención y re-circulación de partículas en los cinco puntos de liberación, de 0 a 20 m de profundidad (1, Veracruz; 2, Tabasco; 3, Cañón de Campeche; 4, Canal de Yucatán; 5, plataforma de Yucatán) entre 2000-2010. .	118

## GLOSARIO

**Biomasa:** Cantidad de materia orgánica e inorgánica acumulada en un individuo, organismos de un nivel trófico, una población o un ecosistema. Se expresa en peso por unidad de área o volumen.

**Comunidad:** Unidad ecológica compuesta de un grupo de organismos de diferentes especies que ocupan un área en particular que interactúan mediante relaciones tróficas y etológicas.

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

**CTD:** “Conductivity, Temperature and Depth”. Equipo oceanográfico que mide la temperatura, salinidad y profundidad (a través de la presión) en la columna de agua.

**Holoplancton:** Organismos (autótrofos y heterótrofos) que durante todo su ciclo vital forman parte de la comunidad planctónica.

**Hermafrodita protándrico:** Individuo que posee órganos reproductores femeninos y masculinos; 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.

**Taxón:** Cualquier unidad de clasificación taxonómica o biológica que agrupa a un conjunto de organismos emparentados.

## RESUMEN

Este estudio evalúa la variación interanual en la estructura de la comunidad de los Pterópodos (moluscos holoplanctónicos) en relación con la hidrografía, en tres zonas al suroeste del Golfo de México (Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche) a partir de siete cruceros realizados durante primaveras (entre 2000-2010). La estructura de la comunidad fue explorada mediante diferentes índices ecológicos de diversidad, equidad y el índice de Similitud para cuantificar la disimilitud entre sitios “interzonal e intrazonal”, como también del análisis de especies indicadoras. Las diferencias de abundancia “interzonal e intrazonal” de las especies se examinaron con análisis no paramétricos y su relación con el ambiente fue probada mediante correlaciones de Spearman y el Análisis de Correspondencia Canónica para identificar la estructura óptima de la relación entre los conjuntos de variables dependientes e independientes. La conectividad entre las asociaciones de Pterópodos fue evaluada mediante un modelo lagrangiano de dispersión de partículas (“*OilSpill\_vStruct*”). Los resultados indican que la composición de especies de Pterópodos no fue diferente entre las áreas de estudio y persiste en la variabilidad interanual. La abundancia de las especies presentó variaciones interzonales, entre la zona costera donde son más abundantes (Veracruz y Tabasco), y la zona oceánica con menor abundancia (Cañón de Campeche). Se definieron dos asociaciones de especies: una Costera subdividida en dos subgrupos, caracterizados por especies de afinidad nerítica (Tabasco-Veracruz y Tabasco), que obedece a diferencias termohalinas; la primera con descargas fluviolagunares y la segunda con la cueca de evaporación de la Laguna de Términos. La asociación Oceánica se caracterizó por especies de afinidad oceánica relacionadas a un gradiente ascendente de temperatura (costa-océano) y menor biomasa del zooplancton, derivado de la intrusión de agua más cálidas y oligotróficas de la Corriente de Lazo. La formación de las asociaciones de especies Costera y Oceánica estuvo determinada por los cambios en la dirección y el debilitamiento de las corrientes costeras (Corriente de Yucatán), influenciadas por la intensidad e interacción de los remolinos (ciclónico y anticiclónico) de la Bahía de Campeche que promovieron tres escenarios de transporte: 1) El transporte común

sobre la plataforma continental del banco de Campeche (este a oeste) que favoreció la agrupación de Tabasco-Veracruz, y a su vez separó la agrupación de Tabasco; 2) un transporte bidireccional, el primero desde la plataforma de Veracruz hacia la zona oceánica que permitió la mezcla entre la asociación de Veracruz con el Cañón de Campeche (Oceánico) y el segundo fue en ambas direcciones sobre la plataforma continental entre Tamaulipas-Veracruz-Tabasco, que permitió la integración de la asociación Costera y 3) desde el Cañón de Campeche hacia el borde oriental frente a Tamaulipas y Veracruz, y desde la plataforma de Campeche hacia la zona oceánica, aun cuando hipotéticamente se hubiera esperado que los organismos llegarían a la plataforma de Tabasco-Campeche, fueron transportados hacia la zona oceánica.

## **ABSTRACT**

This study assess the interannual variation in the community structure of pteropods (holoplanktonic mollusks) in relation to hydrography in three zones of the southwestern Gulf of Mexico (Veracruz, Tabasco and Campeche Canyon) using seven cruises made during springs (between 2000-2010). Community structure was explored through different ecological indices of diversity and evenness, Similarity index to quantify the compositional dissimilarity between “interzonal and intrazonal” sites, as well as the Species Indicator index. Differences in “interzonal and intrazonal species abundances were examined with non-parametric analyzes and their relationship with the environment was tested by Spearman correlations, and the Canonical Correspondence Analysis to identify the optimal relationship structure between the sets of dependent variables and independent. The connectivity between Pteropod assemblages was evaluated by a Lagrangian particle tracking model ("OilSpill\_vStruct"). Results indicate that Pteropod species composition was not different between sites and persists in the interannual variability. Species abundances showed interzonal variations between the coastal zone, where they occurred in largest abundances (Veracruz and Tabasco), and the oceanic zone with lesser abundance (Campeche Canyon). Two species assemblages were identified: Coastal assemblage was subdivided into two subgroups conformed by neritic species (Tabasco-Veracruz and Tabasco) related with thermohaline differences; the firsts determined by continental waters discharges and the second by the Términos lagoon evaporation basin. The oceanic assemblage included oceanic species related to an ascending temperature gradient (coast-ocean) and lower zooplankton biomass, derived from the warmer and oligotrophic intrusion of water from the Loop Current. Coastal and Oceanic species assemblages were determined by changes in direction and weakening of the coastal currents (Yucatán Stream), influenced by the intensity and interaction of eddies (cyclonic and anticyclonic) off the Bahía de Campeche, which promotes three different pathway: 1) The common transport on the continental shelf of the Campeche Bank (east to west) that favored the Tabasco-Veracruz assemblage group, and simultaneously separates the Tabasco assemblage; 2) a bidirectional transport, the firsts towards the oceanic zone from

Veracruz shelf waters allowing the mixture between Veracruz and Campeche Canyon (Oceanic), and the second was in both directions on the continental shelf between Tamaulipas-Veracruz-Tabasco, which allowed the integration of the Coastal assemblage; and 3) from the Campeche Canyon to the eastern edge off Tamaulipas and Veracruz shelf waters, and from the Campeche shelf to the oceanic zone, even though hypothetically been expected that organisms would reach Tabasco-Campeche shelf, they were transported to the oceanic zone.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los Pterópodos (Subórdenes Euthecosomata, Pseudothechosomata y Gymnosomata) son moluscos holoplanctónicos y un componente común del zooplancton, particularmente en zonas tropicales y subtropicales (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel & Dadon, 1999). Los Pterópodos suelen ser más diversos y abundantes 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 las especies tienen un tamaño de entre 0.05 y 2 cm, son hermafroditas protándricos y su ciclo de vida completo es de aproximadamente 2.5 años (van der Spoel & Dadon, 1999; Kleypas *et al.*, 2006). Aunque la mayoría de las especies son epipelágicas, algunas son típicamente meso o batipelágicas, con migraciones verticales diarias; desplazándose cerca de la superficie durante la noche para alimentarse y descendiendo durante el día (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel & Dadon, 1999; Burrige *et al.*, 2016).

La distribución de los Pterópodos está influenciada por la variación en la abundancia debido a las agregaciones, la migración vertical diurna, la abundancia estacional, la temperatura, la salinidad y los procesos oceánicos (Bé & Gilmer, 1977; Panchang *et al.*, 2007; Gasca & Janssen, 2014). Los Pterópodos tienden a ser abundantes en los sistemas de corrientes activas en las regiones de surgencia como la corriente de Benguela, Humboldt, California y tienden a ser menos abundantes en masas de agua centrales oligotróficas (Bé & Gilmer, 1977; van der Spoel & Dadon, 1999). La mayoría de las especies son de afinidad oceánica, pero algunas especies de los géneros *Creseis* y *Limacina* se distribuyen y son abundantes en la zona nerítica (Lalli & Gilmer, 1989; Hunt *et al.*, 2008; Flores-Coto *et al.*, 2013; López-Arellanes *et al.*, 2018). En el océano Atlántico (46°N a 46°S), los Euthecosomata son más abundantes en áreas de alta productividad, mientras que los Pseudothechosomata son más abundantes en los giros subtropicales. En el caso de Gymnosomata su abundancia suele ser baja, no obstante, debido a que se alimentan preferentemente de Euthecosomata, los patrones de distribución de

ambos grupos están estrechamente relacionados (Burrige *et al.*, 2016). En el norte del sistema de la Corriente de Benguela, la distribución y mayor abundancia de Euthecosomata y Pseudothecosomata ocurre principalmente en aguas más cálidas con salinidades  $>35.2$  ups y concentraciones de oxígeno  $>3$  ml/l-1, mientras que la intrusión del Agua Central del Atlántico Sur (SACW) con bajo contenido de oxígeno ( $<1$  ml/l-1), parece ser responsable de la baja abundancia registrada en la zona de plataforma (Koppelman *et al.*, 2013).

Los Euthecosomata y Pseudothecosomata consumen microplancton (dinoflagelados, diatomeas, foraminíferos, radiolarios y cocolitóforidos) que es colectado en trampas (redes) de mucus (Bé & Gilmer, 1977; Gilmer & Harbison, 1986), mientras que los Gymnosomata son carnívoros y se alimentan casi exclusivamente de los Euthecosomata (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel & Boltovskoy, 1981). A su vez, los Pterópodos son alimento de diversos animales marinos como son: otras especies de zooplancton (quetognatos, anfípodos), peces de importancia comercial (macarela, salmón del Pacífico norte y atún de aleta amarilla), cefalópodos, aves marinas, ballenas y focas anilladas (Blank, 2007; Hunt *et al.*, 2008; Bednaršek *et al.*, 2016).

Debido a su amplia distribución y su papel como consumidores de plancton, presas y contribuyentes al ciclo del carbono a través de la producción de sus conchas de aragonita ( $\text{CaCO}_3$ ), los Pterópodos se consideran como un grupo funcional clave para incorporar en los modelos biogeoquímicos marinos (Bednaršek *et al.*, 2016), ya que participan en la exportación de carbono biogénico desde la superficie al océano profundo (Burrige *et al.*, 2016). Además de su importancia como vectores de contaminación, ya que pueden transportar los contaminantes por adherencia de la superficie al fondo, debido a su mecanismo de alimentación (redes mucus; van der Spoel & Boltovskoy, 1981). En la última década, la vulnerabilidad de los Pterópodos (Euthecosomata) al incremento en la concentración del  $\text{CO}_2$  atmosférico ha sido un tema de interés y discusión, debido a que su concha es más sensible a la disolución en condiciones acidificadas (Orr *et al.*, 2005; Bednaršek *et al.*, 2016). Cuando el pH disminuye se genera una disminución en la concentración

de iones de carbonato, los cuales son utilizados por los Euthecosomata para la formación de sus conchas y por ello son más vulnerables a la acidificación de los océanos (Blank, 2007; Fabry *et al.*, 2008; Howard *et al.*, 2011; Manno *et al.*, 2017; Peck *et al.*, 2018).

Algunos estudios han revelado cambios en la abundancia de los Pterópodos relacionados con los eventos El Niño y La Niña en la región occidental de Península Antártica (Loeb & Santora, 2013; Steinberg *et al.*, 2015). En la Corriente de California se observó un incremento de la abundancia de Pseudothecosomata (*Corolla spectabilis*) y Gymnosomata durante la transición de El Niño-La Niña (Molina-González *et al.*, 2018). Sin embargo, en el GM, aún no se han realizado estudios sobre la relación o efecto de los índices climáticos del Atlántico Tropical (AMO, CAR y NTA) sobre la comunidad de los Pterópodos. Del Monte-Luna *et al.* (2015), sugieren que la variabilidad de la temperatura superficial del mar (SST) en el GM, está asociada con las fases de la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO), el cual puede influir en las características oceánicas y en las propiedades físicas del Golfo de México, a través de su influencia indirecta sobre la Corriente de Yucatán y la Corriente de Lazo (Karnauskas *et al.*, 2015). Esto ocurre especialmente sobre la cuenca de Campeche, la plataforma de Yucatán y el Mar Caribe.

Los Pterópodos en el suroeste del GM se han investigado principalmente en la zona costera a escala estacional y en periodos menores a dos años y el rol de los procesos oceanográficos en su distribución no está claramente establecido (Matsubara-Oda, 1975; Leal-Rodríguez, 1965; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2013; Flores-Coto *et al.*, 2013; Lemus-Santana *et al.*, 2014). Recientemente López-Arellanes *et al.* (2018), determinaron dos asociaciones de especies de Pterópodos: una oceánica con menor abundancia de organismos, influenciada por variación térmica; y otra costera conformada por especies neríticas y una mayor abundancia, influenciada por diversos factores dependiendo de la ubicación (e. g. variaciones en la temperatura y salinidad, aportes epicontinentales, influencia de agua oceánica, surgencia costera). A partir de los resultados descritos anteriormente, surgen diversas preguntas tal como ¿Las asociaciones de Pterópodos son persistentes en

el tiempo? ¿Cuál es su variabilidad espacio-temporal? ¿Cuál es la función de los procesos oceanográficos en la formación de asociaciones? El presente estudio busca identificar patrones en la variabilidad espacio-temporal de la estructura de la comunidad de Pterópodos y establecer una línea base sobre la conectividad marina en la integración y distribución de especies, así como destacar la utilidad de los Pterópodos como indicadores biológicos en el suroeste del GM.

En el sur del GM (Bahía de Campeche y el Banco de Campeche), la circulación oceánica es predominantemente ciclónica durante todo el año (Vázquez-de la Cerda *et al.*, 2005), y no está bajo el efecto directo de la Corriente de Lazo y su campo anticiclónico (Martell-Hernández *et al.*, 2014). La dinámica de las corrientes superficiales está dominada por 1) el viento, 2) el remolino ciclónico de la Bahía de Campeche, 3) las corrientes costeras, 4) los frentes por descargas de ríos y 5) la Surgencia de Yucatán (Cochrane, 1968; Czitrom *et al.*, 1986; Merino, 1997; Zavala-Hidalgo *et al.* 2003; Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004; Ramos-Musalem, 2013; Díaz-Flores *et al.*, 2017; Pérez-Brunius *et al.*, 2018). En la estrecha plataforma de Tamaulipas-Veracruz, la dirección de la corriente depende de la estacionalidad, presenta una inversión noroeste durante mayo-agosto y sureste durante septiembre-marzo. La circulación en la amplia plataforma del Banco de Campeche es hacia el suroeste todo el año (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Durante la última década el uso de simulaciones numéricas ha permitido determinar las trayectorias de transporte larvario y conectividad de poblaciones marinas a través de la simulación de un gran número de larvas virtuales con comportamientos diversos, evidenciando patrones estacionales, debido a que las simulaciones pueden ser aplicadas en distintas escalas espacio-temporales (Cowen *et al.*, 2007; Trembl *et al.*, 2015). Determinar la escala espacial de la conectividad marina es crucial para la comprensión de la dinámica de la población, la estructura genética y la biogeografía de los organismos marinos (Manel *et al.*, 2019).

El presente estudio evalúa la variación interanual de la estructura de la comunidad de los Pterópodos durante la época de primavera (entre 2000-2010) y su modificación en función de la temperatura, salinidad y los procesos

oceanográficos (corrientes, remolinos, descargas de ríos) que caracterizan tres regiones oceanográficas establecidas, en el suroeste del GM (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006). Asimismo, se explora la relación entre las especies descriptoras de la comunidad y los índices climáticos del Atlántico Tropical (AMO, CAR y NTA). Aunado a ello, se aplicó un modelo lagrangiano de dispersión de partículas (*OilSpill\_vStruct*) para dilucidar las diferentes vías que conectan las asociaciones de Pterópodos.

## **2. ANTECEDENTES**

En el suroeste del GM se ha observado una zonación en los patrones de distribución y abundancia de las comunidades de larvas de peces (Flores-Coto *et al.*, 1988; Salas-de-León *et al.*, 1998; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Espinosa-Fuentes & Flores-Coto. 2004), medusas (Flores-Coto *et al.*, 2016) y Pterópodos (López-Arellanes *et al.*, 2018) el cual es consistente con la regionalización propuesta para el GM desde el punto de vista de los procesos físicos que lo afectan (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006).

La distribución de la abundancia de las larvas de peces tiene un patrón recurrente y está determinada por las áreas y épocas de desove de las especies, por la disponibilidad de alimento y los procesos físicos (Flores-Coto *et al.*, 2009; Flores-Coto *et al.*, 2014). Las corrientes inducidas por las mareas y el viento, así como la topografía y los gradientes de salinidad son los principales mecanismos que controlan la distribución del ictioplancton, mientras que las corrientes litorales, las descargas de agua continental, los procesos de mezcla y los remolinos oceánicos determinan la estructura y la ubicación de los grupos de ictioplancton (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000).

En el caso de los Pterópodos, la diversidad y abundancia es caracterizada por un fuerte gradiente costa-océano. Sobre la plataforma, las altas abundancias y baja diversidad se asocian al aporte de nutrientes provenientes de las descargas de los ríos (Matsubara-Oda, 1975; Lemus-Santana, 2011; Flores-Coto *et al.*, 2013), mientras que, en la zona oceánica la baja abundancia y alta diversidad está

determinada por el carácter oceánico de las especies y parece estar relacionada a la influencia de los giros anticiclónicos y remolinos ciclónicos generados por la dinámica de la Corriente de Lazo (Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018).

### **3. HIPÓTESIS**

La estructura de la comunidad de los Pterópodos no será diferente en la variabilidad interzonal a lo largo de la costa entre Veracruz y Tabasco, debido al transporte costero de la Corriente de Yucatán (este-oeste) y la ausencia de un remolino ciclónico, mientras que habrá diferencias interzonales (océano-costa) asociadas a la intrusión de agua oceánica producto del desprendimiento del giro anticiclónico (Corriente de Lazo) sobre la plataforma continental. Sin embargo, en la variabilidad interanual las rutas de transporte costera y oceánica podrían modificar la estructura de la comunidad debido a cambios en el patrón de circulación.

### **4. OBJETIVO GENERAL**

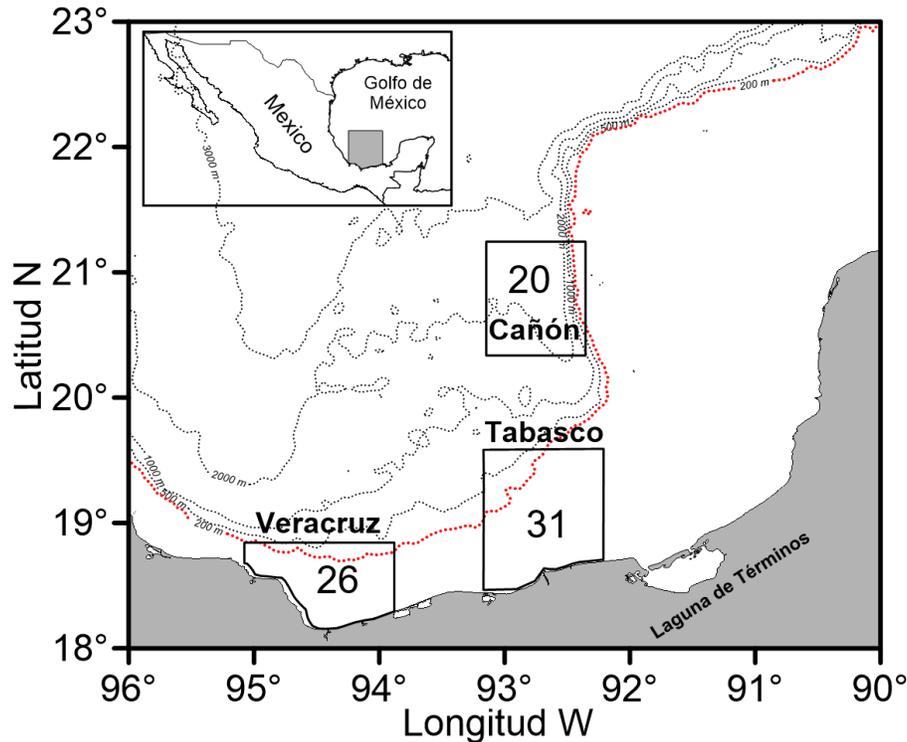
Caracterizar la estructura de la comunidad de los Pterópodos y determinar su variación espacio-temporal durante primaveras en relación a la hidrografía, en tres zonas al suroeste del Golfo de México (Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche).

#### **4.1. OBJETIVOS PARTICULARES**

- Caracterizar la estructura de la comunidad y su variabilidad interanual “interzonal e intrazonal” entre 2000-2010.
- Analizar la variabilidad de las características ambientales y de los procesos oceanográficos predominantes.
- Evaluar el efecto de las variables ambientales (temperatura, salinidad), la biomasa del zooplancton y los procesos oceánicos (remolinos, corrientes geostroficas) en la estructura de la comunidad.
- Implementar el modelo lagrangiano de dispersión de partículas “*OilSpill\_vStruct*”, para determinar las posibles rutas de transporte y patrones de conectividad entre los ensambles de Pterópodos en el suroeste del Golfo de México.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

Comprende tres zonas, Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche, ubicadas dentro de la porción suroeste del Golfo de México (18°- 23°N, 96°- 90°W; Fig. 1).



**Figura 1.** Área de estudio y número de estaciones por zona, Veracruz: 26; Tabasco: 31; Cañón: 20.

El GM es una cuenca semicerrada, parcialmente conectada con el Océano Atlántico a través del Estrecho de Florida (entre la Península de Florida y Cuba) y el Mar Caribe por el Canal de Yucatán (Caso *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006). Su geomorfología consiste en grandes extensiones de plataforma continental (<200 m) en las penínsulas de Florida y Yucatán (Banco de Campeche), siendo angosta en Tamaulipas y Veracruz (Martínez-López & Pares-Sierra, 1998; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006).

De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973), el clima es cálido subhúmedo (Aw) con una precipitación media de 1,100 a 2,000 mm por año. Se reconocen tres épocas climáticas: 1) secas durante los meses de invierno y parte de la primavera (noviembre o febrero-mayo), 2) lluvias en los meses

de verano y otoño (junio-octubre) y 3) “nortes” durante el invierno y principios de primavera (octubre a marzo) (Gutiérrez-Estrada, 1977; Schultz *et al.*, 1997; Monreal-Gómez *et al.*, 2004; López-Veneroni & González Lozano, 2009).

Los “nortes” son vientos intensos (> 40 km/h en octubre), originados por el intercambio entre las masas de aire frío y seco que provienen del continente y las masas de aire de origen marítimo y tropical propias del Golfo durante el invierno y principios de la primavera (Tápanes & González-Coya, 1980; Turner & Rabalais, 2018). Su extensión varía interanualmente y por procesos de teleconexión, durante periodos El Niño, son menos frecuentes, más intensos y llegan más al sur (Gutiérrez-Estrada, 1977; Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

Las tormentas tropicales durante el verano son frecuentes y un 60% de estas alcanza intensidad de huracán, alcanzando su punto máximo en agosto y septiembre. Los huracanes se forman típicamente en el Océano Atlántico central y se desplazan en dirección al oeste en el Golfo, antes de girar al norte o al noreste; también pueden verse influidos por las condiciones El Niño (Gutiérrez-Estrada, 1977; Turner & Rabalais, 2018).

El ciclo estacional de la temperatura superficial de mar (TSM) en el GM, muestra que las temperaturas de ~29-30 °C ocurren entre julio y septiembre en el interior de todo el GM, los mínimos (~22-23 °C) ocurren en febrero-marzo en la mitad occidental del GM y los valores de ~24-26 °C se registran en la mitad oriental, donde la Corriente de Lazo tiene una influencia directa (Muller-Karger *et al.*, 2015).

### **5.1. Dinámica Oceánica**

La circulación superficial del GM es forzada por el viento y el transporte asociado al flujo producido por La Corriente de Lazo (CL) y el desprendimiento del gran giro anticiclón (celda de circulación anticiclónica) localizados en la parte oriental y occidental, respectivamente, ambos son dos características semipermanentes de la circulación a gran escala en el GM (Martínez-López & Pares-Sierra, 1997; Díaz-Flores *et al.*, 2017; Pérez-Brunius *et al.*, 2018). Asociados

a la CL y el gran giro anticiclón, se ha observado la presencia de remolinos ciclónicos (~150 km de diámetro), ubicados principalmente sobre la plataforma costera de Florida, Texas-Louisiana y la Bahía de Campeche. La presencia de los remolinos ciclónicos en la periferia de la CL se asocia al desprendimiento del gran giro anticiclón (Vukovich & Maul, 1985). Sin embargo, estos remolinos pueden formarse sin que se presente el desprendimiento del giro anticiclón (Díaz-Flores *et al.*, 2017). Su formación posiblemente se deba a la colisión del giro anticiclón con la costa oeste del golfo (Hurlburt & Thompson, 1980; Smith, 1986; Vidal *et al.*, 1994).

La CL es una porción del sistema de la Corriente del Golfo y su génesis tiene lugar en el canal de Yucatán, esta corriente ingresa al GM a través del canal de Yucatán entre el suroeste de Cuba y la península de Yucatán, con corrientes superficiales que forman giros anticiclónicos, con diámetros que oscilan entre 200 y 400 km, y penetran hasta 1000 m (Mooers & Maul, 1998; Turner & Rabalais, 2018). La variabilidad de la CL y el desprendimiento de sus giros dependen en gran medida de las condiciones en el Mar Caribe (Oey, 2005), donde la influencia de los remolinos de mesoescala y su interacción con la Corriente de Yucatán, generan fluctuaciones de vorticidad que modulan parte del proceso de liberación de los giros por la CL (Candela *et al.*, 2002; Athié *et al.*, 2011; Chang & Oey, 2012).

Durante primavera y verano la CL penetra más hacia el norte, mientras que en otoño e invierno se repliega hacia Cuba (Díaz-Flores *et al.*, 2017). En verano, cuando la CL alcanza su máxima intrusión (~27°N), ocurre el desprendimiento del gran giro anticiclónico y la CL se retrae hacia el sur (~25°N) (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004; Oey, 2005; Vukovich, 2007). Schmitz *et al.* (2005) sugieren que el desprendimiento está ligado al ahorcamiento producido por un par de remolinos ciclónicos, localizados uno a cada lado de la CL.

El periodo de separación entre un giro anticiclónico y otro varía de forma irregular (Vukovich, 2007) entre tres y 21 meses, con un promedio de vida de alrededor de un año (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006; Lipphardt *et al.*, 2008). Después del desprendimiento los giros se mueven hacia el oeste, siguiendo tres caminos principales; la mayoría de ellos (con una frecuencia del 62%) continúan

sobre el camino central entre 24° y 26°N, el 26% permanece en el norte (26°N) antes de impactarse en la plataforma occidental, mientras que el camino hacia el sur (26°N, 14%) es el menos común (Vukovich, 2007; Portela *et al.*, 2018).

La existencia de rutas de transporte de los giros de la Corriente de Lazo dentro del GM aumenta la probabilidad de encontrar masas de aguas con propiedades del Caribe, en áreas particulares del suroeste del GM (Herring, 2010) como es el Cañón de Campeche (Aldeco *et al.*, 2009).

Las principales masas de agua que se encuentran en el GM son: 1) el remanente del Agua superficial del Caribe (en inglés CSWr); 2) el Agua Común del Golfo (GCW); 3) el Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW); 4) el Agua central del Atlántico Tropical (TACW); 5) el Agua Intermedia Antártica (AAIW) y 6) el Agua Profunda del Atlántico Norte (NADW) (Tabla 1, Fig. 2). Las masas de agua exclusivas de los giros de la Corriente de Lazo son: el Agua Superficial del Caribe (CSW), el Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW) y Agua de los 18° del mar de los Sargazos con presencia intermitente en la región. Fuera de los giros, las características prominentes de estas masas de agua se diluyen y el Agua Común del Golfo es ubicua en la subsuperficie. El agua de los giros de la Corriente de Lazo es más cálida en toda la columna de agua, más salada por debajo de 150 m, y menos oxigenada por debajo de 400 m que la del Golfo (Portela *et al.*, 2018).

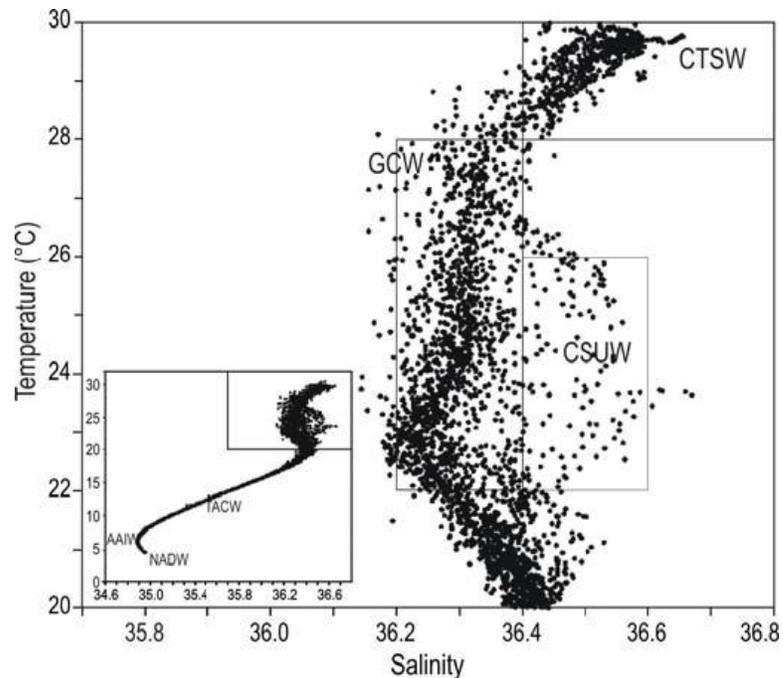
**Tabla 1.** Tomada de Portela *et al.* (2018). Límites de temperatura conservadora ( $\Theta$ ) y salinidad absoluta ( $S_A$ ) de las masas de agua definidos en la ecuación de estado para el agua de mar (EOS-80) y su nueva definición en el marco de la Ecuación Termodinámica del Agua de Mar, 2010 (TEOS-10).

*Former Water Masses  $\Theta - S_A$  Limits in EOS-80 and Their New Definition in TEOS-10*

	Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )		Salinity (psu/g $\text{kg}^{-1}$ )		Dissolved oxygen ( $\text{ml L}^{-1}$ )	Mean depth range (m)
	EOS-80	TEOS-10	EOS-80	TEOS-10		
CSWr <sup>a</sup>	–	22–28	<36.5	<36.7	>4	50–150
NASUW	20–25	20–25	>36.6	>36.8	2.5–3.8	150–230
GCW	~22.5	20–22.5	<36.6	<36.8	2.5–4.2	50–150
TACW	–	8–20	–	35.1–36.6	<3	300–700
TACWn <sup>a</sup>	~10.1	9–13	~35.25	35.25–35.9	2.1–2.2	400–600
AAIW	6–6.5	5.5–6.5	34.89–34.94	35.05–35.11	3–3.5	740–900
NADW	–	4.4.5	~35	~35.15	>4.5	>1,200

*Note.* Following Merrell and Morrison (1981) and Vidal *et al.* (1994), and among others.

<sup>a</sup>r: remnant; n: nucleus.



**Figura 2.** Tomada de Aldeco *et al.* (2009). Diagrama de temperatura-salinidad (T-S) y masas de agua. Se muestran con rectángulos las masas de agua hasta los 120 m de profundidad: Agua Común del Golfo (GCW), Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe modificada (CSUW) y Agua Tropical Superficial del Caribe modificada (CTSW). En el panel inferior se muestran el Agua Tropical del Atlántico Central (TACW), el Agua Intermedia Antártica (AAIW), y el Agua Profunda Nor-Atlántica (NADW).

Las masas de aguas más ampliamente distribuidas en la porción central y occidental del GM son, el Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW) y el Agua Común del Golfo (GCW), mientras que en la porción norte es el remanente del Agua superficial del Caribe (CSWr). La presencia y aumento de la salinidad del remanente de Agua superficial del Caribe (CSWr) en el GM, se ha ligado a dos procesos producidos por el paso de los “nortes” durante el invierno. 1) La profundización de la capa de mezcla hasta los 175 m, cuando normalmente en verano es de ~75 m (Monreal-Gómez *et al.*, 1990) y 2) la dilución del Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW), con el subsecuente aumento de la salinidad en capa anterior. Ambos procesos no son exclusivos y el predominio de uno u otro dependería de la temporada del desprendimiento de los giros anticiclónicos (Portela *et al.*, 2018).

El Agua Común del Golfo (GCW) es la contraparte del Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW), esta masa de agua disminuye las propiedades del Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW), que tiene lugar a lo largo de la vida útil de los giros de la Corriente de Lazo, principalmente durante la mezcla de invierno (Portela *et al.*, 2018). La formación del Agua Común del Golfo (GCW) se produce por la colisión del giro anticiclón con el talud y la plataforma continental en el oeste del GM y el Agua Subtropical Subsuperficial (NASUW) se mezcla con el agua circundante (Vidal *et al.*, 1992, 1994b). Ambas masas de agua tienen una concentración de Oxígeno Disuelto similar. Sin embargo, el Agua Común del Golfo (GCW) alcanza mayores concentraciones de oxígeno disuelto ( $\sim 4.3 \text{ ml L}^{-1}$ ) en sus profundidades más bajas, debido a la interacción aire-mar durante el invierno cuando la capa de mezcla se profundiza. Esta masa de agua típicamente se encuentra entre 100–150 m y en verano está más somera (50 m). Aunque el Agua Común del Golfo (GCW) se encuentra a una profundidad similar que el Agua superficial del Caribe (CSW), están dispuestas en diferentes isopícnas y como pertenecen al agua del Golfo y de los giros de la Corriente de Lazo, respectivamente, apenas se mezclan (Portela *et al.*, 2018).

El remolino ciclónico de la Bahía de Campeche ha sido estudiado por diversos autores (Cochrane, 1963; Nowlin, 1972; Hurlburt & Thompson, 1980; Monreal-Gómez & Salas-de-León, 1990, 1997; Pérez-Brunius *et al.* 2013; Sansón *et al.*, 2017), quienes proponen diversos mecanismos para explicar su formación. Sin embargo, su origen y evolución fue descrito por Díaz-Flores *et al.* (2017) quien describe que parte del agua que entra por el Canal de Yucatán hacia el GM, es desviada hacia el oeste sobre la plataforma de Yucatán y el Banco de Campeche (<200 m profundidad), pero al llegar a la Bahía de Campeche la profundidad cambia a >3000 m (Monreal-Gómez & Salas-de-León, 1990), siendo ésta diferencia de profundidad, la causa de una redistribución de la forma de las corrientes, que es inducida por la conservación de vorticidad. Esto es, cuando el flujo pasa de una zona poco profunda, a una profunda da origen al remolino ciclónico de la Bahía de Campeche (Díaz-Flores *et al.*, 2017), que se extiende por debajo de los 1000 m y

su forma y posición están delimitados por la topografía de la región (Pérez-Brunius *et al.*, 2013).

Durante la etapa previa a la formación del remolino, cuando las corrientes son de este a oeste, las corrientes desplazan la pluma del río Grijalva-Usumacinta hacia el oeste hasta en aproximadamente 30 km, posteriormente cuando el remolino está bien formado y se ubica en el centro de la Bahía de Campeche, la pluma es desplazada hacia el este en aproximadamente 40 km, produciendo una oscilación semianual de la pluma con consecuencias ecológicas y sedimentarias en la región (Monreal-Gómez & Salas-de-León, 1990). El río Grijalva-Usumacinta ( $2154 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) induce los frentes térmicos y halinos dentro del Golfo Sur, con un aumento de la temperatura (23-29 °C) de la superficie y la salinidad (36.2-36.6 ups) en alta mar (Signoret *et al.*, 2006).

Diversos son los mecanismos que explican el afloramiento e intensidad de la Surgencia de Yucatán, sin embargo, el más aceptado dependen de la variabilidad de la corriente de Yucatán y su fricción con el fondo (Cochrane, 1963). Jouanno *et al.* (2018) hacen referencia a dos modos de variabilidad dominantes del sistema de Surgencia de Yucatán, 1) la fuerza y la posición de la Corriente de Lazo controlan la intensidad del afloramiento y 2) la alta frecuencia de los vientos contribuye (~17%) con entrada neta de aguas frías (<22.5 ° C) en la plataforma de Yucatán. La estacionalidad de los eventos de Surgencia, se presentan con mayor intensidad y frecuencia en primavera y verano, cuando la Corriente de Yucatán es más intensa (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

La circulación también está condicionada por la presencia de intensas corrientes a lo largo de la costa, y su flujo depende del forzamiento del viento (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Sansón *et al.*, 2017). En la plataforma de Louisiana-Texas, la circulación es ciclónica, excepto en los meses de verano cuando el flujo es hacia el este. Durante primavera-verano, la corriente que fluye hacia el oeste en la plataforma de Tamaulipas-Veracruz, llega a la plataforma sur de Texas, donde se encuentra con una contracorriente. En el otoño-invierno, cuando el flujo es hacia el

sureste, la corriente llega a la Bahía de Campeche, donde se encuentra con la corriente costera opuesta del Banco de Campeche, generando un transporte estacional fuera de la plataforma (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

En el suroeste del GM, el seguimiento de la trayectoria de boyas de deriva y el uso de datos de altimetría satelital, han permitido establecer dos escenarios de dispersión (Sansón *et al.*, 2017): el primero, una advección intensa de sur a norte predominantemente sobre la plataforma occidental del GM, durante enero y abril; esta advección es relacionada con la interacción entre los giros de la Corriente de Lazo (anticiclónico) y el remolino ciclónico de la Bahía de Campeche. Durante este proceso los anticiclones capturan las boyas de deriva en la periferia del remolino ciclónico y los advectan hacia el norte a lo largo del límite occidental del sur del GM. Aunado a esto, las corrientes fronterizas occidentales y los remolinos más pequeños a lo largo de la plataforma, también podrían tener un papel en la dispersión. El segundo escenario evidenció una retención de las boyas de deriva en la Bahía de Campeche durante los meses de noviembre y febrero-marzo, esto se observó cuando el remolino ciclónico presente en la región está bien formado y confinado a las latitudes del sur.

Las condiciones hidrográficas específicas en el GM en cualquier lugar y momento dependerán de la presencia local del giro anticiclón de la corriente del Lazo (Portela *et al.*, 2018) y su interacción con el remolino ciclónico de la bahía de Campeche (Sansón *et al.* 2017). Dentro de los primeros 100 m de la columna de agua la descarga de ríos, los flujos diferenciales de calor estacionales y la entrada de agua dulce parecen ser los principales factores que impulsan la variabilidad de la salinidad y la temperatura; mientras que el giro anticiclón, representan la principal fuente de variabilidad por debajo de los 100 m, y al menos hasta los 800 m de profundidad (Portela *et al.*, 2018). Es probable que la variabilidad de la TSM a lo largo de las costas del GM se deba a la influencia del aire continental y las aguas poco profundas, especialmente en las amplias plataformas mientras que, la variabilidad de la corriente de Lazo y los giros son claramente responsable de las fluctuaciones de TSM en el interior del GM (Putrasahan *et al.*, 2017).

## 6. MATERIAL Y METODOS

### 6.1. Obtención y procesamiento de las muestras

Las muestras de zooplancton provienen de siete campañas oceanográficas llevadas a cabo durante la primavera, entre 2000-2010 a bordo del B/O “Justo Sierra”. (Tabla 2). Los arrastres de zooplancton se realizaron con red Bongo (0.61 m de diámetro de boca; y malla de 333 y 505  $\mu\text{m}$ ), fueron oblicuos y su duración varió de 5–20 minutos desde un máximo de 200 m de profundidad a la superficie, el ángulo del cable hidrográfico se mantuvo a 45° a una velocidad aproximada de 3–5  $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ . El volumen de agua filtrada se calculó utilizando flujómetros (General Oceanics, modelo 2030R) previamente calibrados colocados en la boca de las redes (Tranter & Smith, 1968). En cada estación se realizaron perfiles verticales con un CTD (Conductivity Temperature Depth Profiler) Neil Brown Mark IV de General Oceanic donde se registró la profundidad, temperatura y conductividad, de los cuales se calculó la salinidad.

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. La biomasa del zooplancton fue analizada de las muestras recolectadas con la malla de 333  $\mu\text{m}$ . La biomasa se registró como peso húmedo después de eliminar los organismos grandes y gelatinosos con un sistema de filtración por succión (Zavala-García & Flores-Coto, 1989). Las muestras se pesaron en una balanza analítica y los datos se estandarizaron a  $\text{g}/100 \text{ m}^3$ .

Los Pterópodos fueron extraídos de las muestras de 505  $\mu\text{m}$  e identificados hasta el nivel taxonómico más preciso posible (especie), mediante claves y descripciones especializadas (Boltovskoy, 1999; Gasca & Janssen, 2014; Maas *et al.* 2013) con ayuda de un microscopio estereoscópico. Los organismos identificados se cuantificaron y los valores de abundancia fueron estandarizados a  $\text{org}/100 \text{ m}^3$  de agua filtrada.

**Tabla 2.** Cruceros oceanográficos empleados para el análisis de la comunidad de Pterópodos durante la época de primavera. Año, días de muestreo.

	Cruceros	Año	Fechas de muestreo
1	PROMEBIO III	2000	6-18 abril
2	PROMEBIO IV	2001	19-29 abril
3	PROMEBIO VI	2002	14-27 junio
4	SGM-9	2004	15 mayo-6 junio
5	SGM-11	2006	15 mayo-18 junio
6	SGM-2008	2008	14 mayo-18 junio
7	SGM-2010	2010	20 mayo-19 junio

## 6.2. Hidrografía

Para el análisis de la distribución horizontal de los campos de velocidad de corrientes oceánicas, la temperatura y salinidad, los datos climatológicos mensuales fueron descargados del Modelo Oceánico de Coordenadas Híbridas (HYCOM, por sus siglas en inglés), con una resolución horizontal de  $1/25^\circ$  (~3.5 km) y 36 capas en la vertical para el Golfo de México, los datos corresponden al experimento de la simulación HYCOM + NCODA Gulf of Mexico  $1/25^\circ$  Reanalysis (GOMu0.04/expt\_50.1), con una resolución temporal diaria de 12 h. El experimento utiliza el sistema de Asimilación de Datos Oceánicos Acoplados de la Armada (NCODA) (Cummings, 2005; Cummings & Smedstad, 2013), NCODA asimila las observaciones disponibles del altímetro satelital y la temperatura superficial del mar *in situ*, así como los perfiles de temperatura y salinidad verticales de bati-termógrafos (XBT's), flotadores Argo y boyas de deriva disponibles. Las variables proporcionadas son las siguientes: altura superficial del mar, temperatura, salinidad, y los componentes de velocidad del agua del mar hacia el este y el norte (“u y v”). Los datos están libres y disponibles en <https://www.hycom.org/data/gomu0pt04/expt-50pt1>.

El área de estudio de la presente tesis fue delimitada a las coordenadas  $18^\circ$  a  $24.5^\circ\text{N}$  y  $98^\circ\text{W}$  a  $85^\circ\text{W}$  en el GM. Para la simulación, únicamente se emplearon los datos de los días de muestreo a una profundidad de 0-20 m (Tabla 2). La ejecución del modelo se realizó en programa MATLAB versión R2018a. Las

diferencias en la temperatura y salinidad “interzonales e intrazonales” fueron calculadas utilizando los datos *in situ* a 10 m de profundidad.

### 6.3. Estructura de la comunidad

#### 6.3.1. Curvas de rarefacción

Para evaluar la eficiencia del muestreo y descartar una subestimación en el número de especies debido al tamaño de muestra, se elaboraron curvas de rarefacción para cada zona en el programa Past, versión 2.17. La rarefacción utiliza un algoritmo para volver a muestrear repetidamente individuos o muestras del conjunto total de la colección y generar una curva de rarefacción (Buddle *et al.*, 2005). Esta curva indica el número esperado de especies de una colección de muestras aleatorias y representan lo que se espera estadísticamente de la curva de acumulación (Gotelli & Colwell 2001). Debido a su naturaleza iterativa, esta técnica permite estimar la varianza (Buddle *et al.*, 2005).

#### 6.3.2. Descriptores de la comunidad

La estructura de la comunidad fue explorada mediante diferentes descriptores calculados mediante el programa Past, versión 2.17:

- Índice de diversidad ( $H'$ ) de Shannon-Wiener (1949); logaritmo natural (nats):

$$H = \sum_i \left(\frac{n_i}{N}\right) \ln \left(\frac{n_i}{N}\right)$$

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.

- Dominancia ( $D$ ) de Simpson (1949):

$$D = \sum_i \left(\frac{n_i}{n}\right)^2$$

Donde  $n_i$  es número de individuos del taxón  $i$ . Los rangos de este índice van de 0 a 1, donde 1 representa la dominancia de un solo taxón.

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

$$J = \frac{H}{\ln(N)}$$

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

El recambio de especies de Pterópodos (Beta-Diversidad) “interzonal e intrazonal” se determinó mediante el Índice de similitud de Cody ( $\beta$ ), este índice mide la sustitución de especies entre unidades de muestreo (subáreas):

$$\beta = 1 - \frac{c(a+b)}{2ab}$$

Donde  $a$  es el número de especie presente en la subárea A,  $b$  es el número de especie presente en la subárea B, y  $c$  es el número de especie presente en A y B. Los rangos de este índice van de 0 a 1, donde 1 representa una sustitución total de las especies entre unidades de muestreo.

#### 6.4. Análisis multivariante

Previo a los análisis multivariantes, los valores de abundancia (org/100 m<sup>3</sup>) de los Pterópodos fueron transformados a  $\ln(x+1)$  para normalizar la varianza.

La existencia de diferencias interanuales, así como “interzonales e intrazonales” en cada zona (Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche) de los datos biológicos (abundancia promedio y biomasa del zooplancton) y ambientales (temperatura, salinidad *in situ*) se analizaron mediante un análisis no métrico de Kruskal-Wallis ANOVA y prueba de medias para múltiples muestras independientes (grupos). Adicionalmente, se realizó una correlación de Spearman para calcular la relación existente entre la abundancia promedio y la temperatura, salinidad e índices climáticos: Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO), Índice del Caribe (CAR) e Índice del Noratlántico Tropical (NTA). Los análisis se realizaron mediante el

paquete de StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system), versión 10.

Las variaciones en el patrón de la abundancia promedio de los Pterópodos con respecto a la biomasa del zooplancton, la temperatura, salinidad e índices climáticos: AMO, CAR y NTA, se calculó mediante un Análisis de Sumas Acumuladas (CUSUM) a través de la siguiente transformación:

$$Z_i = \sum \frac{X_i - \mu}{\sigma}$$

Donde  $X_i$  = *ésima* Observación,  $\mu$  = media de las observaciones y  $\sigma$  = desviación estándar de la muestra. El análisis permite mostrar una tendencia positiva o negativa cuando las observaciones (abundancia promedio) se mantienen por encima o por debajo de la media. En este caso, las variaciones en las tendencias indican el incremento o disminución de la abundancia promedio de los Pterópodos en las áreas y periodos de tiempo definidos.

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. La significancia estadística de los grupos obtenidos fue validada mediante un Procedimiento de Permutación de Respuestas Múltiples (MRPP, por sus siglas en inglés). 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.

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, por sus siglas en inglés) se realizó para determinar la relación entre la estructura de comunidad y las variables ambientales (temperatura y salinidad *in situ*) y la biomasa del zooplancton. El CCA es una técnica utilizada para comprender cómo las especies responden a múltiples factores ambientales, extrayendo gradientes significativos de las matrices ecológicas (ter Braak, 1986), es decir, muestra un rango óptimo donde las especies presentan mayor abundancia.

Cabe señalar que, para el análisis de agrupamiento, basado en el índice de similitud Bray-Curtis, el AEI y el CCA, se excluyeron aquellas especies cuya frecuencia de aparición en las estaciones fue menor a cinco. Los análisis antes mencionados se realizaron en el programa PC-ORD, versión 6.08 (McCune & Mefford, 2011).

## **6.5. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill\_Vstruct)**

Para simular las posibles rutas de transporte de Pterópodos durante la época de primavera, se empleó el modelo lagrangiano “*OilSpill\_vStruct*”, desarrollado para simular derrames de petróleo en el Golfo de México por Julio Antonio Lara Hernández y Jorge Zavala Hidalgo del grupo Interacción Océano-Atmósfera del Centro de Ciencias de la Atmósfera de la UNAM. Debido a que el modelo considera la retención del petróleo en la costa, la advección de partículas fue modificada para que estas permanecieran en el agua.

El modelo Lagrangiano está programado en MATLAB, opera “off-line” y se basa en un algoritmo de seguimiento de partículas lagrangiano con un esquema Runge-Kutta de 4° orden. Utiliza datos archivados de velocidad oceánica (siete años, 2000-2002, 2004, 2006, 2008 y 2010), provenientes de la simulación hidrodinámica HYCOM + NCODA Gulf of Mexico 1/25° Reanalysis (GOMu0.04/expt\_50.1). El paso de tiempo Lagrangiano ( $\Delta t$ ) utilizado en este estudio fue de 30 minutos.

Para el desarrollo de los experimentos numéricos, se seleccionaron cinco sitios y cuatro profundidades para la liberación de partículas. Las profundidades: 0, 5, 10 y 20 m, fueron seleccionadas con base en que la mayor abundancia de Pterópodos ocurre en la capa  $\leq 18$  m de la columna de agua (Flores-Coto *et al.*, 2013). Los sitios fueron: 1) Veracruz, 2) Tabasco, 3) Cañón, 4) Plataforma y 5) Canal de Yucatán.

En cada sitio se liberaron 1000 partículas virtuales diarias por cada profundidad. Las partículas se sembraron dos meses antes del muestreo, por un periodo de 11 a 36 días, y se dejaron derivar entre 59 y 61 días (entre 2000-2010). El rastreo de las partículas se realizó únicamente para los 30 y 61 días

correspondientes a los meses de muestreo (Tabla 3). Las partículas virtuales en el modelo Lagrangiano fueron integradas con el campo de velocidad tridimensional de las simulaciones GOMu0.04/expt\_50.1, del cual se utilizaron los componentes de velocidad “u” en la dirección zonal (este-oeste) y “v” en la dirección meridional (norte-sur).

**Tabla 3.** Día inicial y final del periodo de liberación de partículas virtuales y los días seleccionados para crear la matriz de conectividad.

Año	Liberación de partículas		Fin de la simulación			Muestreo	Rastreo
	Día inicial	Día final	Deriva (días)	Día final	días	meses	días
2000	06 de febrero	18 de febrero	60	18 de abril	73	abril	30
2001	19 de febrero	01 de marzo	59	29 de abril	70	abril	30
2002	14 de abril	27 de abril	61	27 de junio	75	junio	30
2004	15 de marzo	06 de abril	61	06 de junio	84	mayo-junio	61
2006	15 de marzo	18 de abril	61	18 de junio	96	mayo-junio	61
2008	14 de marzo	18 de abril	61	18 de junio	97	mayo-junio	61
2010	20 de marzo	19 de abril	61	19 de junio	92	mayo-junio	61

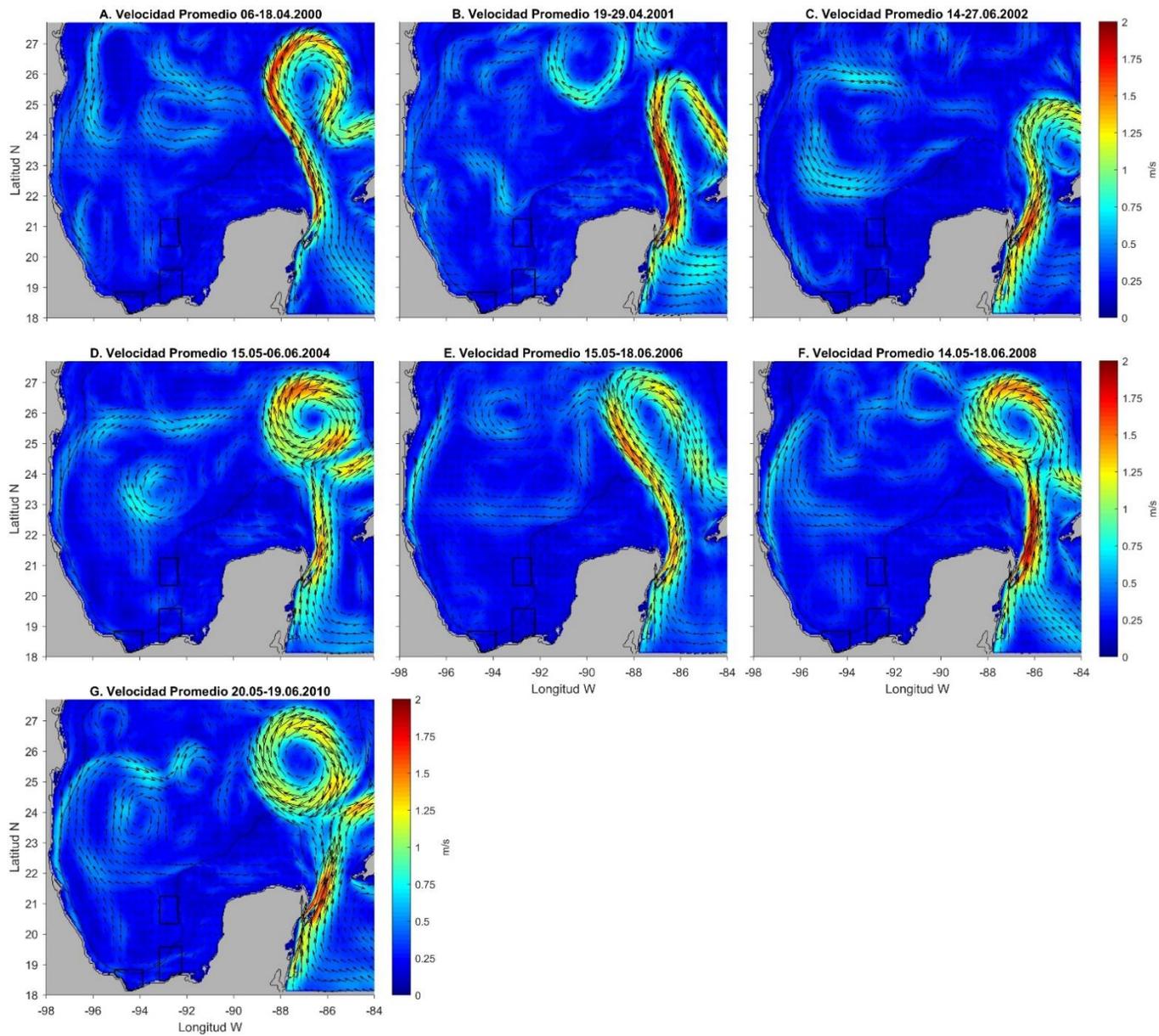
Se realizaron dos experimentos numéricos para: 1) evaluar la retención y recirculación hidrodinámica en cada sitio; 2) obtener la conectividad hidrodinámica entre sitios, para determinar la relación entre las corrientes oceánicas y las asociaciones de Pterópodos obtenidos a través del análisis de similitud (Bray-Curtis). Para facilitar la visualización de una posible relación entre la conectividad y la posición geográfica de las asociaciones de Pterópodos, los valores de la matriz de conectividad media se representaron en mapas de concentración de partículas.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Hidrografía

#### *Circulación general*

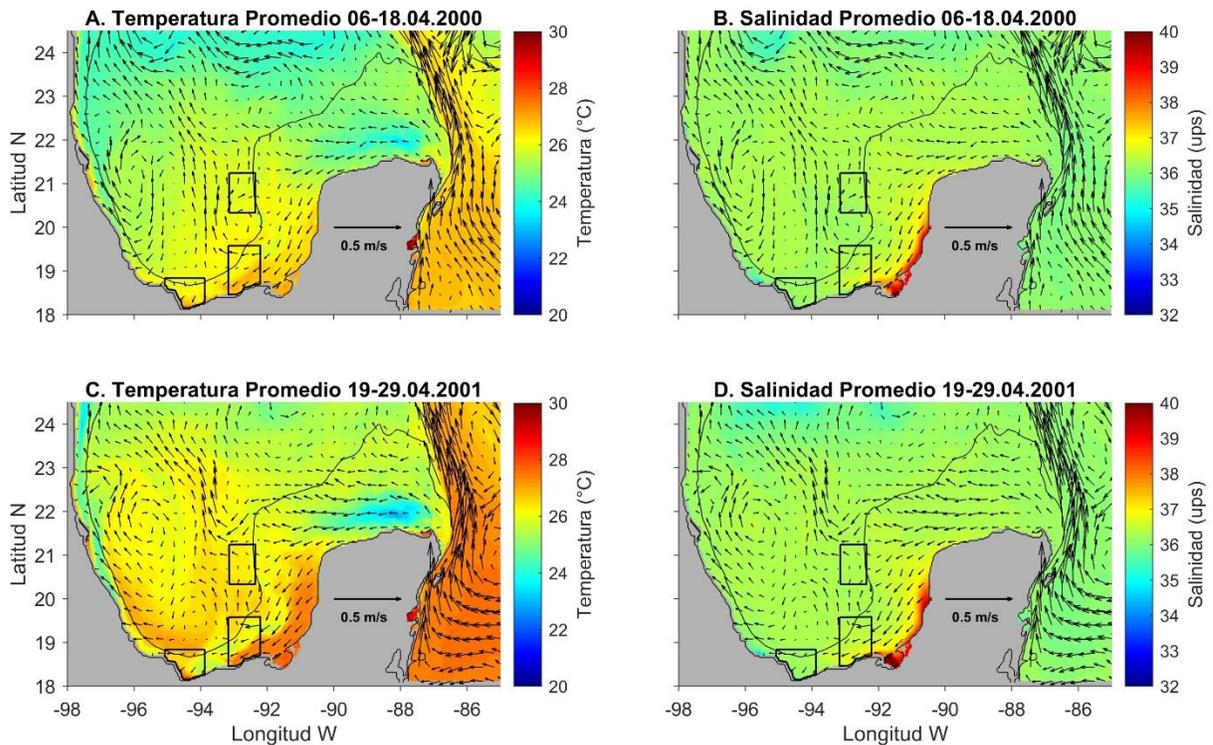
Las velocidades promedio de las corrientes superficiales (entre 2000-2010) de la simulación hidrodinámica de 0-20 m de profundidad (Fig. 3) mostró la intrusión de la CL en la porción norte, la formación del Giro Anticiclón (2000, 2001 y 2006; Fig. 3A, B, E), así como su desprendimiento (2004, 2008 y 2010; Fig. 3D, F, G) y el re-plegamiento de la CL hacia el sur (2002; Fig. 3C). También se detectó la presencia de remolinos anticiclónicos más pequeños que se desplazan hacia el oeste del GM. En la porción sur, durante 2002, 2006 y 2008, la simulación hidrodinámica reproduce al remolino ciclónico de la Bahía de Campeche, ubicado frente a la plataforma de Veracruz (~21°N, 94°W; Fig. 3C, E, F). Durante 2000 (Fig. 3A), se observó la presencia de dos remolinos anticiclónicos, uno localizado en el borde más occidental de la plataforma de Veracruz (~22°N, 96°W) y otro ubicado sobre el borde de la plataforma de Campeche (~20°N, 93°W), el cual tuvo un debilitamiento importante en los años siguientes (Fig. 3A). En cuanto a la circulación costera; sobre el Banco de Campeche, se observó una ramificación de las corrientes, de tal forma que, sobre la plataforma interna, las corrientes van hacia el oeste siguiendo la línea de costa, con velocidades <0.5 m/s y un debilitamiento importante a la altura de Tabasco. En tanto las corrientes de la plataforma externa se dirigen hacia el noroeste de la bahía de Campeche siguiendo la CL y los remolinos asociados. Durante 2002 las velocidades sobre el Banco de Campeche fueron <0.25 m/s (Fig. 3C). Las corrientes se dirigen predominantemente hacia el noroeste en la zona nerítica de Tamaulipas-Veracruz, excepto en 2002 cuando la influencia del remolino ciclónico de la Bahía de Campeche fue más intensa.

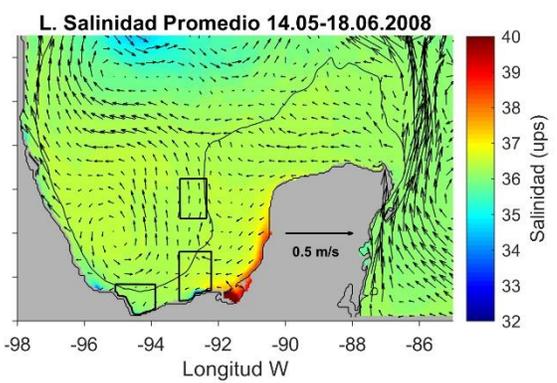
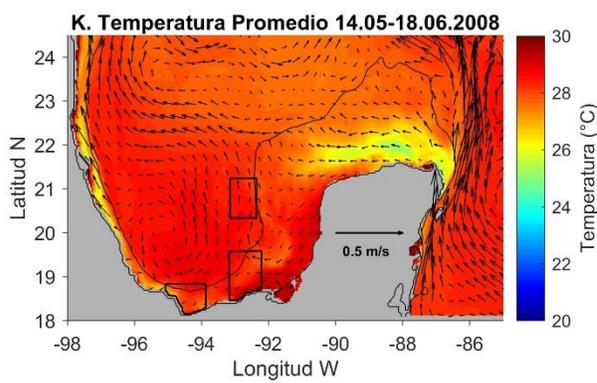
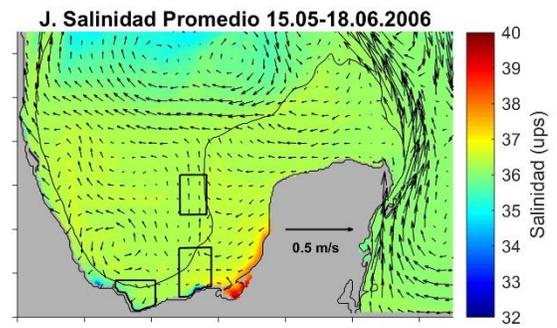
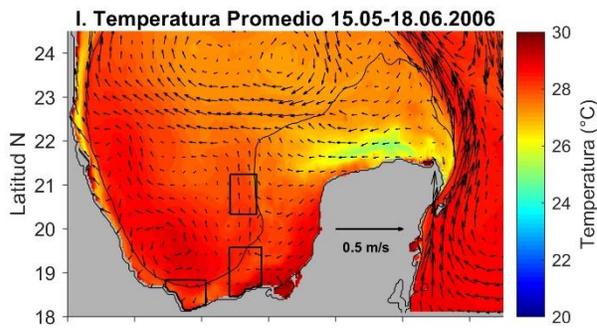
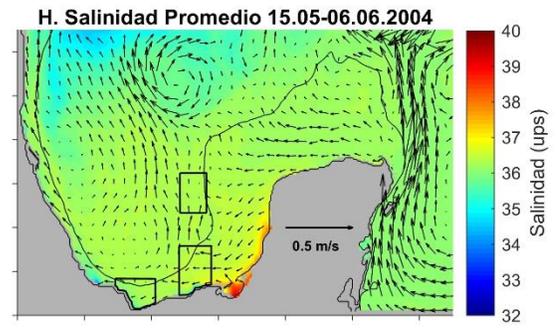
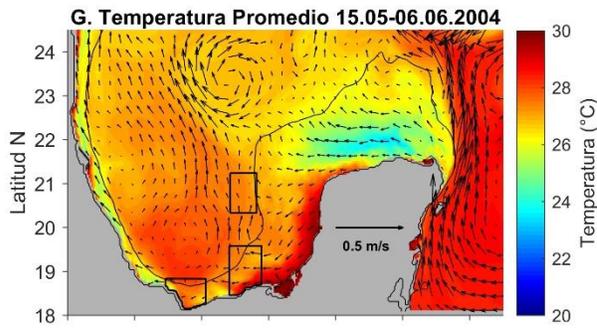
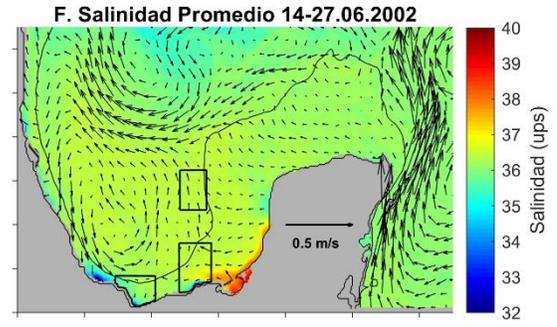
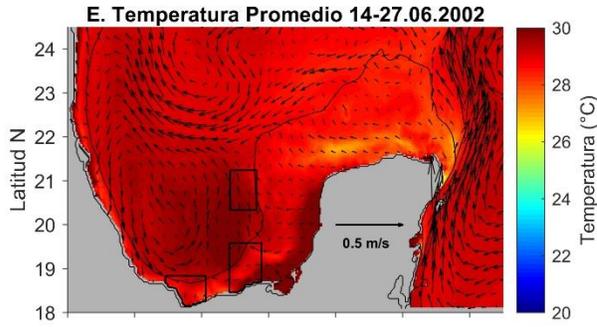


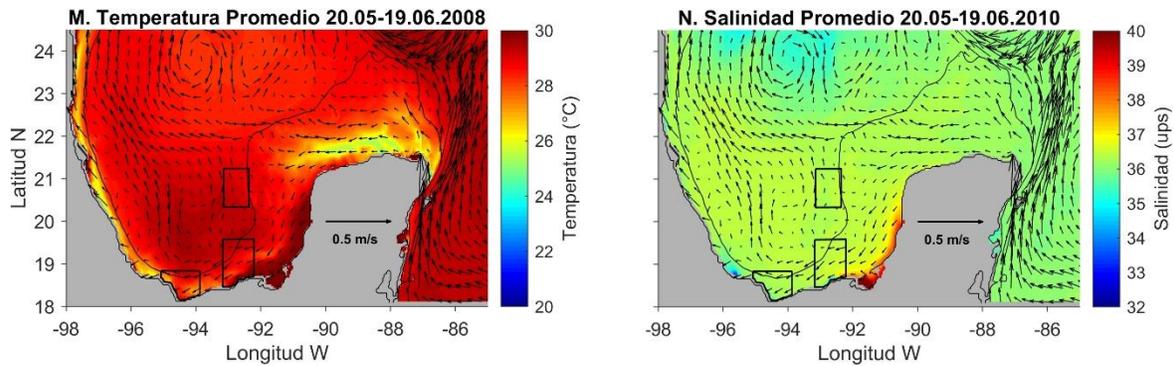
**Figura 3.** Velocidades climatológicas (entre 2000-2010) de la simulación hidrodinámica de 0-20 m de profundidad para el Golfo de México. Los polígonos en negro representan las áreas de estudio.

### **Distribución horizontal de la temperatura y salinidad**

La temperatura y salinidad climatológica promedio (entre 2000-2010) generada a partir de los datos de la simulación hidrodinámica de 0 m para el suroeste del GM (Fig. 4), indican que los valores de temperatura promedio  $<28\text{ }^{\circ}\text{C}$  ocurrieron durante 2000-2001 (Fig. 4A, C). Durante 2002 y 2010 se observaron las temperaturas más cálidas ( $\sim 29\text{-}30^{\circ}\text{C}$ ) (Fig. 4E, M). Las temperaturas promedio más cálidas ( $>28\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) se registraron en la Bahía de Campeche, frente a la Laguna de Términos y el canal de Yucatán (Corriente de Yucatán). El agua con  $<26\text{ }^{\circ}\text{C}$  se observó sobre la plataforma de Yucatán asociado con la Surgencia de Yucatán. La salinidad promedio (36-37 ups) fue homogénea en la Bahía y Banco de Campeche, con valores  $>37$  ups frente a la Laguna de Términos y  $<36$  ups frente a la desembocadura de los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos (Veracruz) y Grijalva-Usumacinta (Tabasco).



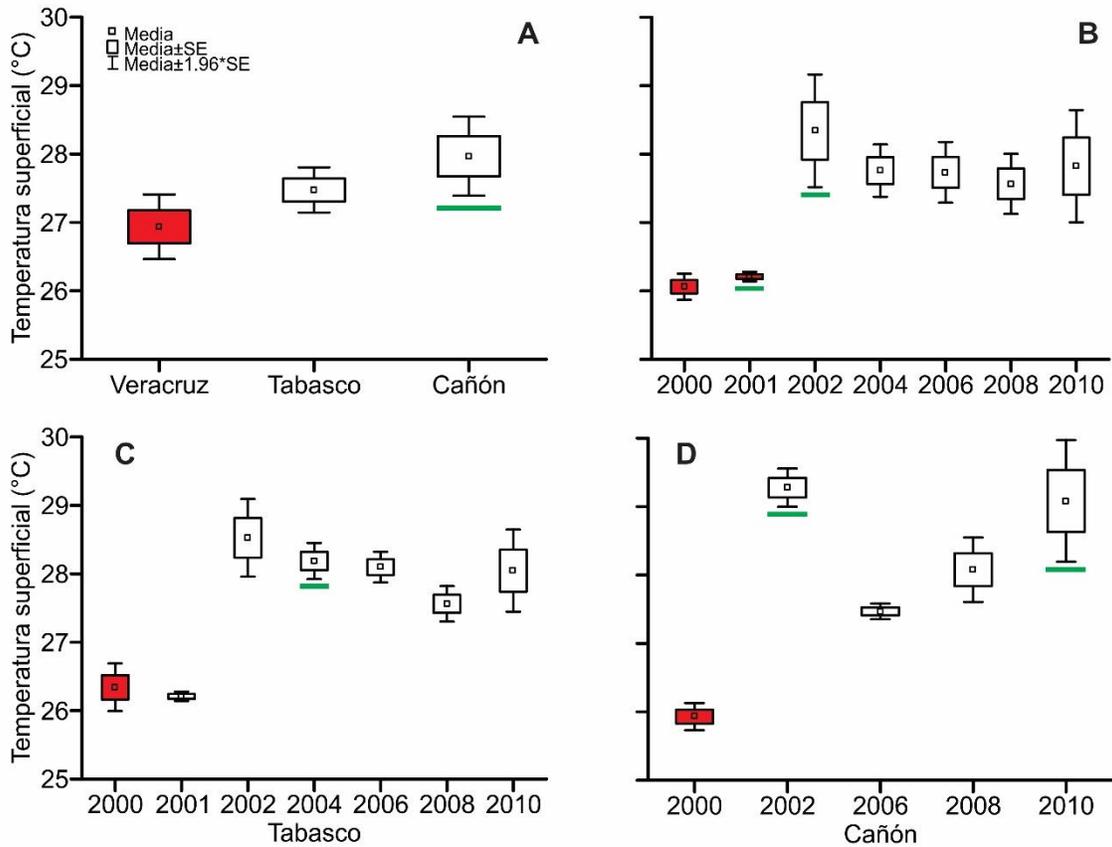




**Figura 4.** Temperatura y salinidad climatológicas (entre 2000-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m de profundidad para el Golfo de México. Los polígonos en negro representan las áreas de estudio.

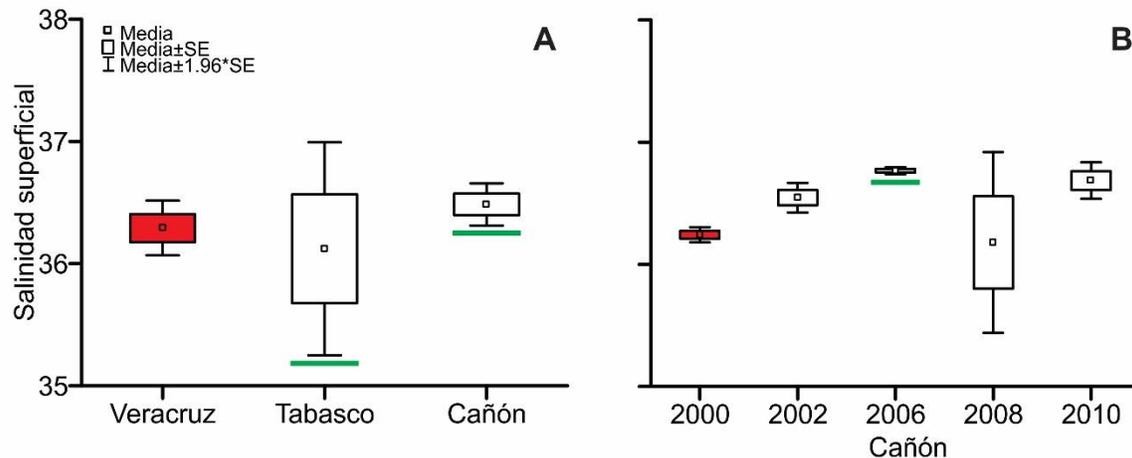
### ***Variabilidad interanual y espacial de la temperatura y salinidad observada***

En la variabilidad interanual, el análisis Kruskal-Wallis ANOVA detectó diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en la temperatura superficial (10 m) entre los años menos cálidos (2000 y 2001,  $< 27$  °C), así como entre estos y los años más cálidos (2002 y 2010, 27-29 °C) (Fig. 5A). La temperatura mostró variaciones significativas entre Veracruz y el Cañón de Campeche. Los valores más bajos ocurrieron en Veracruz (26.5-27.5 °C) y los más altos en el Cañón de Campeche (27-29 °C) (Fig. 5A). La variación interanual de la temperatura en Tabasco mostró diferencias significativas en 2000 respecto a 2004 (Fig. 5C). En el Cañón de Campeche las diferencias de la temperatura se presentaron en 2002 y 2010 respecto al 2000 (Fig. 5D).



**Figura 5.** Valores promedio de temperatura superficial (10m); A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón); B) entre años (2000-2010); C) en Tabasco; D) en Cañón. En rojo se señalan las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) con respecto a las zonas o años marcados con la línea verde.

La salinidad superficial (10 m), no tuvo diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) en la variabilidad interanual a pesar de que los intervalos entre las zonas variaron entre 35-37 ups. En Veracruz la salinidad varió entre 36-36.5 ups siendo significativamente diferente de las salinidades en Tabasco (>35-36.9 ups) y el Cañón de Campeche (>36-36.8 ups) (Fig. 6A). En la variabilidad interanual dentro de las zonas, únicamente se detectaron diferencias en el Cañón de Campeche en 2000 respecto a 2006 (Fig. 6B).



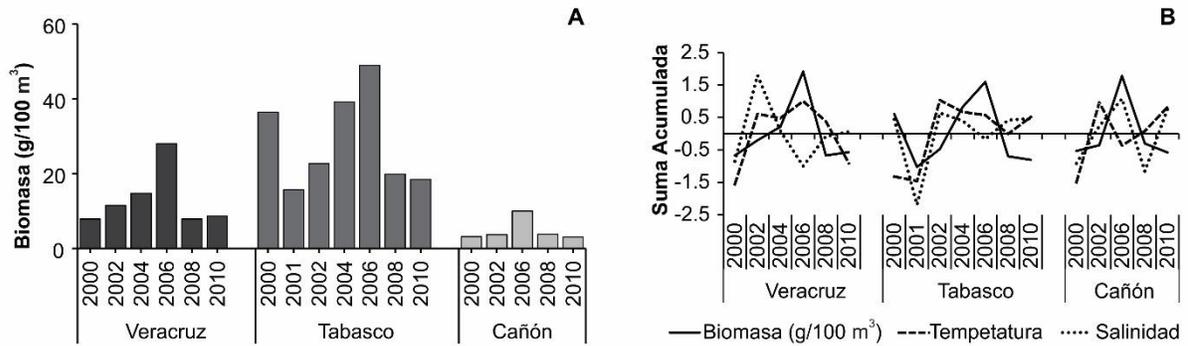
**Figura 6.** Valores promedio de salinidad superficial (10m); A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón); B) entre años (2000-2010) para la zona del Cañón. En rojo se señalan las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) con respecto a las zonas o años marcados con la línea verde.

La diferencia interanual de temperatura y salinidad posiblemente se deba a que los muestreos en 2000 y 2001 (abril) se realizaron a principios de primavera, mientras que 2002 (junio) y 2010 (mayo-junio) fueron realizados a finales de primavera. La variabilidad detectada entre la zona costera y oceánica está influenciada por la descarga de los ríos en Veracruz y Tabasco y el flujo de agua cálida y salada proveniente de la Laguna de Términos. En el Cañón de Campeche está más influenciado por el flujo de agua cálida proveniente de la Corriente de Yucatán hacia la Bahía de Campeche.

## 7.2. Biomasa del zooplancton

El promedio de la biomasa fue casi el doble ( $>15.68 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ ) en la zona de Tabasco que en el Cañón de Campeche ( $<9.93 \text{ g}/100 \text{ m}^3$ ). Se determinaron diferencias significativas entre las zonas de estudio (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ). Sin que hubiera diferencias interanuales significativas al interior de cada una de las tres zonas (Fig. 7A). El análisis de tendencia de variación de la biomasa (CUSUM, Fig. 7B) indicó que en las tres zonas de estudio ocurrió un notable incremento de la biomasa de zooplancton durante 2006, e incluso dos incrementos secundarios en Tabasco (2000 y 2004). No obstante, en las tres zonas ocurrió una covariación similar, siendo usualmente la biomasa por debajo de la media en Veracruz y el

Cañón de Campeche. Los incrementos en la biomasa ocurrieron en estrecha relación con el incremento de la temperatura y disminución de la salinidad en Veracruz y Tabasco, y el incremento de la salinidad y disminución de la temperatura en el Cañón de Campeche.



**Figura 7.** A) Biomasa del zooplancton y B) tendencia observada entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

### 7.3. Composición taxonómica

En el presente estudio se colectaron y contabilizaron 25,018 organismos, identificando en 29 taxones de Pterópodos de nueve familias, 20 géneros y 28 especies: 17 pertenecieron al suborden Euthecosomata, seis al suborden Pseudothechosomata y cinco al suborden Gymnosomata. Todas estas especies representan el 70% de las especies que han sido registradas en el GM (Tabla 4). El resultado de una revisión e integración de los listados taxonómicos de Pterópodos en el GM, previos al presente estudio, registran la ocurrencia de 63 taxones: 53 identificados a nivel de especie, 40 de los cuales son recurrentes y 13 registros son poco probables, debido a que su distribución regularmente no se extiende hasta el área de estudio en el GM. De las 142 especies actualmente descritas a nivel mundial, solo un 28% se distribuyen en el GM.

**Tabla 4.** Lista sistemática de los Pterópodos (Euthecosomata, Pseudothechosomata y Gymnosomata) registrados en el GM. De acuerdo con la clasificación propuesta por Bouchet *et al.* (2017) (según lo aceptado por World Register of Marine Species, WoRMS).

	Suárez-Morales (1994)	Leal-Rodríguez (1965)	Matsubara-Oda (1975)	Suárez-Morales & Gasca (1992)	Lemus-Santana (2009)	Lemus-Santana (2011)	López-Arellanes (2011)	Flores-Coto <i>et al.</i> (2013)	López-Arellanes (2014)	Lemus-Santana <i>et al.</i> (2014)	Espinosa-Balvanera (2017)	López-Arellanes <i>et al.</i> (2018)	Presente estudio
	Norte			Suroeste									
<b>Suborden Euthecosomata</b>													
<b>Familia Cavoliniidae</b>													
1	<i>Cavolinia gibbosa</i> (d'Orbigny, 1835)	X			X	X			X	X		X	
2	<i>Cavolinia inflexa</i> (Lesueur, 1813)	X	X	X		X			X	X	X	X	X
3	<i>Cavolinia tridentata</i> (Forsskål in Niebuhr, 1775)	X		X							X		
4	<i>Cavolinia uncinata</i> (d'Orbigny, 1835)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
5	* <i>Clio chaptalii</i> Gray, 1850	X											
6	<i>Clio cuspidata</i> (Bosc, 1801)	X							X		X	X	
7	* <i>Clio polita</i> Pelseneer, 1888	X	X	X									
8	<i>Clio pyramidata</i> Linnaeus, 1767	X	X		X				X	X	X	X	X
9	<i>Clio recurva</i> (Children, 1823)	X							X			X	X
10	<i>Cuvierina atlantica</i> Bé, MacClintock & Currie, 1972					X	X	X	X			X	X
11	<i>Cuvierina columnella</i> (Rang, 1827)	X	X	X						X	X		
12	* <i>Diacavolinia limbata</i> (d'Orbigny, 1836)				X								
13	<i>Diacavolinia longirostris</i> (Lesueur, 1821)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
14	<i>Diacavolinia strangulata</i> (Deshayes, 1823)								X			X	X
15	<i>Diacria danae</i> van Leyen & van der Spoel, 1982				X	X	X	X	X	X	X	X	X
16	<i>Diacria major</i> (Boas, 1886)					X	X		X	X	X	X	
17	<i>Diacria quadridentata</i> (Lesueur, 1821)	X	X	X	X							X	
18	* <i>Diacria trispinosa</i> (Lesueur, 1821)	X		X									
<b>Familia Creseidae</b>													
19	* <i>Creseis chierchiae</i> (Boas, 1886)		X	X									
20	<i>Creseis acicula</i> (Rang, 1828)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
21	<i>Creseis conica</i> Eschscholtz, 1829	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X
22	<i>Creseis virgula</i> (Rang, 1828)	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
23	<i>Hyalocylis striata</i> (Rang, 1828)	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
24	<i>Styliola subula</i> (Quoy & Gaimard, 1827)	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<b>Familia Limacinidae</b>													

25	<i>Heliconoides inflatus</i> (d'Orbigny, 1835)	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
26	<i>Limacina bulimoides</i> (d'Orbigny, 1835)	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
27	* <i>Limacina helicina</i> (Phipps, 1774)			X														
28	<i>Limacina lesueurii</i> (d'Orbigny, 1835)	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
29	* <i>Limacina retroversa</i> (J. Fleming, 1823)	X																
30	<i>Limacina trochiformis</i> (d'Orbigny, 1835)	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>Suborden Pseudothecosomata</b>																		
<b>Familia Cymbuliidae</b>																		
	<i>Cymbulia</i> Péron & Lesueur, 1810							X	X	X			X					
31	* <i>Cymbulia parvidentata</i> Pelseneer, 1888	X																
32	<i>Cymbulia peronii</i> Blainville, 1818				X								X		X	X		
33	<i>Cymbulia sibogae</i> Tesch, 1903												X		X	X		
34	* <i>Corolla calceola</i> (A. E. Verrill, 1880)	X																
35	<i>Corolla cupula</i> Rampal, 1996					X	X	X	X				X	X				
36	<i>Corolla intermedia</i> (Tesch, 1903)					X	X						X	X				
37	<i>Corolla ovata</i> (Quoy & Gaimard, 1833)				X	X	X						X	X				
38	<i>Corolla spectabilis</i> Dall, 1871	X				X	X						X	X		X	X	
39	<i>Gleba cordata</i> Forsskål in Niebuhr, 1776	X				X	X	X	X				X					
<b>Familia Desmopteridae</b>																		
40	* <i>Desmopterus gardineri</i> Tesch, 1910	X																
41	<i>Desmopterus papilio</i> Chun, 1889	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>Familia Peraclididae</b>																		
42	* <i>Peracle bispinosa</i> Pelseneer, 1888	X																
43	<i>Peracle diversa</i> (Monterosato, 1875)	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
44	* <i>Peracle elata</i> (Seguenza, 1875)	X																
45	* <i>Peracle moluccensis</i> (Tesch, 1903)	X	X															
46	<i>Peracle reticulata</i> (d'Orbigny, 1834)	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>Suborden Gymnosomata</b>																		
<b>Familia Clionidae</b>																		
47	<i>Cephalobranchia macrochaeta</i> Bonnevie, 1913							X	X	X			X	X				
	<i>Clione</i> Pallas, 1774					X	X	X	X				X					
48	<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)												X		X	X		
	<i>Paraclione</i> Tesch, 1903					X	X	X										
49	<i>Paraclione longicaudata</i> (Souleyet, 1852)												X	X	X	X		
	<i>Thliptodon</i> Boas, 1886					X	X	X					X					
50	<i>Thliptodon diaphanus</i> (Meisenheimer, 1902)												X		X	X		
<b>Familia Cliopsidae</b>																		
	<i>Cliopsis</i> Troschel, 1854																	
51	<i>Cliopsis krohnii</i> Troschel, 1854														X			
<b>Familia Notobranchaeidae</b>																		
	<i>Notobranchaea</i> Pelseneer, 1886									X	X	X		X	X			

52	<i>Notobranchaea macdonaldi</i> Pelseneer, 1886	X			X		X
<b>Familia Pneumodermatidae</b>							
	<i>Pneumoderma</i> de Roissy, 1805	X	X	X	X	X	X
53	<i>Pneumoderma violaceum</i> d'Orbigny, 1834	X			X		X
	<i>Pneumoderma</i> mopsis Keferstein, 1862	X	X	X	X	X	X
	<i>Schizobranchium</i> Meisenheimer, 1903		X	X		X	
	<i>Spongiobranchaea</i> d'Orbigny, 1836	X	X	X			

\* Registro de especies poco probables.

#### 7.4. Diversidad, dominancia y equidad

En la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche, la diversidad de Pterópodos fue similar (2.69 y 2.62 nats/ind., respectivamente) y ligeramente menor en Tabasco (2.17 nats/ind.). En las tres zonas se observaron dominancias bajas (<0.2). Los valores de equidad mostraron que la distribución de la abundancia fue menos equitativa en la zona de Tabasco (0.67) que en Veracruz (0.82) y el Cañón de Campeche (0.80) (Tabla 5).

**Tabla 5.** Número de taxones, Índices de Diversidad Shannon-Wiener ( $H'$ ); Dominancia de Simpson ( $D$ ) y Equidad de Pielou ( $J'$ ), para las zonas de Veracruz, Tabasco y Cañón en el suroeste del GM.

	Veracruz	Tabasco	Cañón
<b>Taxones</b>	27	25	27
<b>Shannon_ <math>H'</math></b>	<b>2.69</b>	2.17	<b>2.62</b>
<b>Dominancia_ <math>D</math></b>	0.09	0.17	0.10
<b>Equidad_ <math>J</math></b>	0.82	<b>0.67</b>	0.80

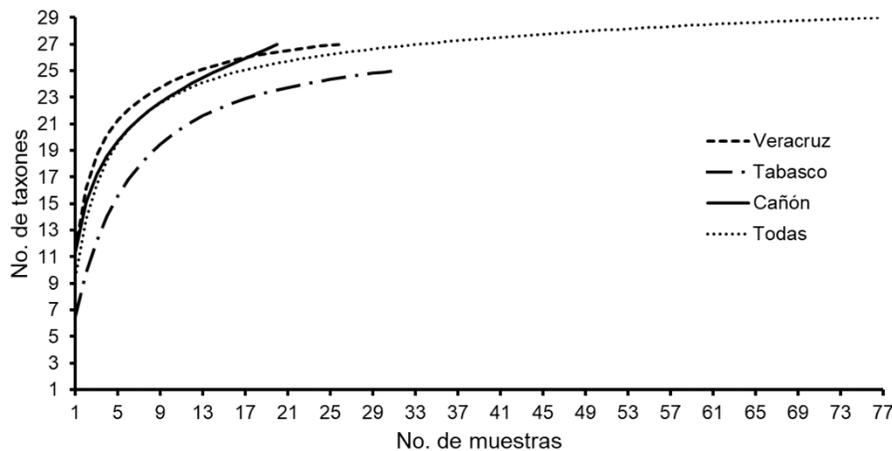
#### 7.5. Curvas de rarefacción

Las curvas de rarefacción no mostraron signos de alcanzar una asíntota, sin embargo, se logró alcanzar el 80% de las especies con apenas ocho muestras en la zona de Veracruz, diez en el Cañón de Campeche y un mayor esfuerzo de muestreo en la zona de Tabasco (18 muestras), siendo mayor la tasa de acumulación de especies en las zonas de Veracruz y el Cañón de Campeche (Tabla 6, Fig. 8). Esto significa que hay una buena representación de la riqueza de especies en todas las zonas porque entre ocho a diez muestras son suficiente, sin embargo,

la zona de Tabasco exige un mayor número de muestras por analizar para representar la riqueza gamma.

**Tabla 6.** Número de muestras (N); Taxones identificados y número de muestras necesarias para recolectar el 80% de los Taxones.

	N	Taxones	N	Taxones
			necesarias	80%
<b>Total</b>	<b>77</b>	<b>29</b>	11	23
Veracruz	26	27	8	23
Tabasco	31	25	18	23
Cañón	20	27	10	23



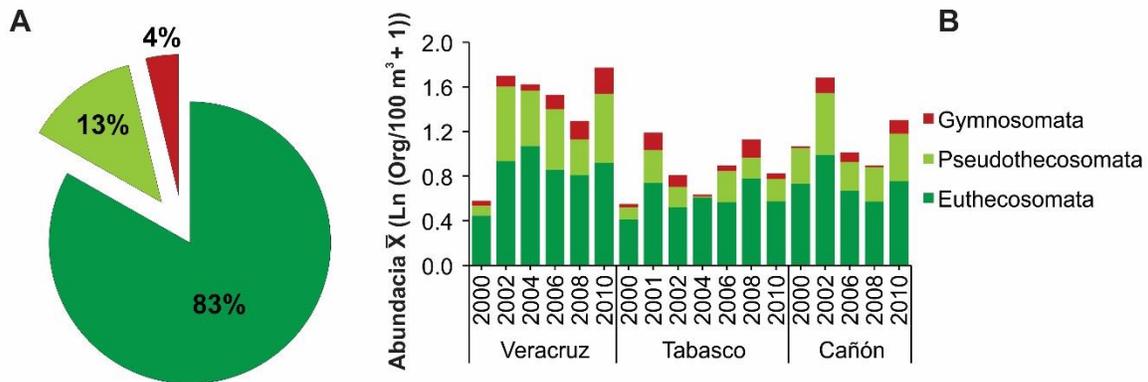
**Figura 8.** Curvas de rarefacción para el número de muestras vs el número de taxones; para todas las zonas ( $n = 77$ ); Veracruz ( $n = 26$ ), Tabasco ( $n = 31$ ) y el Cañón de Campeche ( $n = 20$ ).

## 7.6. Subórdenes: análisis de la abundancia y relación con el ambiente

### **Abundancia promedio**

El suborden Euthecosomata registró el 83% de la abundancia relativa y valores de abundancia promedio  $>0.40$  (org/100 m<sup>3</sup>) en las tres zonas de muestreo. Su abundancia promedio mostró variaciones significativas en Veracruz con respecto de Tabasco ( $p=0.0453$ ), pero no en la variación interanual (dentro de cada zona). Los subórdenes Pseudothechosomata (13%) y Gymnosomata (4%) fueron comparativamente escasos, particularmente en Tabasco y el Cañón de Campeche,

donde la abundancia promedio fue  $<0.56$  (org/100 m<sup>3</sup>). Únicamente Pseudothecosomata mostró diferencias significativas entre las tres zonas ( $p=0.0015$ ; Fig. 9A, B).



**Figura 9.** A) Abundancia relativa y B) Abundancia promedio ( $\bar{X}$ ) de los Subórdenes Euthecosomata, Pseudothecosomata y Gymnosomata entre 2000 y 2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

La abundancia promedio de los tres subórdenes de Pterópodos fue mayor en la zona costera de Veracruz. En cambio, Euthecosomata y Pseudothecosomata mostraron una disminución en Tabasco y el Cañón de Campeche, mientras que Gymnosomata fue comparativamente menos abundante en la zona oceánica del Cañón de Campeche (Fig. 9B).

### **Correlación de Spearman**

Pseudothecosomata tuvo una correlación negativa con la biomasa del zooplancton y Gymnosomata mostró una relación positiva con el índice AMO, mientras Euthecosomata no fue correlacionado con ninguna de las variables. No obstante, por zonas, Euthecosomata se relacionó negativamente con la salinidad en Tabasco, mientras que Pseudothecosomata fue positiva con la temperatura en el Cañón de Campeche y Gymnosomata presentó una correlación positiva con la temperatura, la salinidad y el índice CAR en el Cañón de Campeche (Tabla 7).

**Tabla 7.** Coeficientes de correlación de Spearman del Orden Pteropoda con la temperatura, salinidad, biomasa del zooplancton (g/100 m<sup>3</sup>) e índices climáticos.

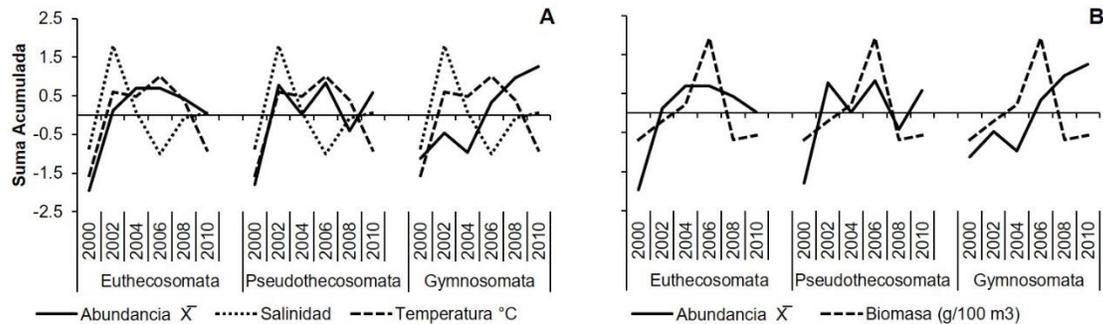
		Temperatura	Salinidad	Biomasa (g/100 m <sup>3</sup> )	CAR	NTA	AMO
General	Euthecosomata	-0.019	-0.167	-0.032	0.089	0.028	0.115
	Pseudothecosomata	0.169	-0.192	<b>-0.301</b>	0.079	-0.007	0.185
	Gymnosomata	0.163	0.021	-0.095	0.082	0.066	<b>0.232</b>
Veracruz	Euthecosomata	0.061	0.244	0.225	0.251	0.193	0.113
	Pseudothecosomata	0.223	0.096	-0.134	0.280	0.168	0.151
	Gymnosomata	0.140	0.292	-0.023	0.158	0.261	0.285
Tabasco	Euthecosomata	-0.201	<b>-0.393</b>	-0.192	-0.045	0.053	0.165
	Pseudothecosomata	-0.056	-0.294	-0.148	0.034	0.089	0.181
	Gymnosomata	-0.008	-0.148	-0.171	-0.218	-0.108	0.187
Cañón	Euthecosomata	0.206	0.093	0.290	0.147	-0.258	-0.251
	Pseudothecosomata	<b>0.487</b>	0.132	-0.066	0.117	-0.166	-0.089
	Gymnosomata	<b>0.538</b>	<b>0.484</b>	0.252	<b>0.538</b>	0.063	-0.076

### **Análisis de tendencia**

El análisis de tendencia indicó que el promedio de la abundancia de los tres subórdenes disminuyó por debajo de la media en las tres zonas en 2000 asociado con la disminución en la biomasa del zooplancton, temperatura y salinidad en la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche. No así en Tabasco donde la biomasa y salinidad estuvieron por encima de la media, excepto la temperatura (Fig. 10, 11, 12).

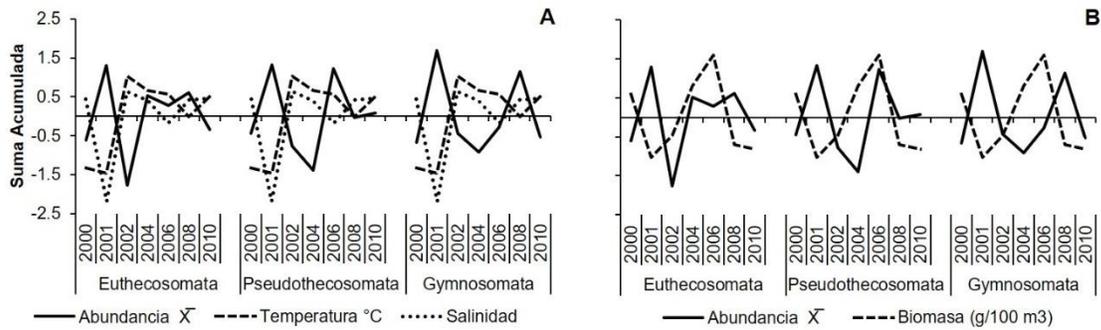
Los tres subórdenes no mostraron correlación significativa ( $p < 0.05$ ) con la temperatura, la salinidad, la biomasa del zooplancton y tampoco con los índices climáticos en Veracruz, (Tabla 7). La abundancia de Euthecosomata y Pseudothecosomata estuvo por encima de la media a partir del 2002 hasta el 2010 (excepto Pseudothecosomata en 2008), en correspondencia con el aumento de la temperatura y una disminución de la salinidad (excepto 2002). En el caso de Gymnosomata, la tendencia de la abundancia se mantuvo por debajo de la media del 2000 hasta 2004, pero mostró un incremento de la abundancia a partir de 2006 y hasta 2010, que es consistente con el incremento de la biomasa de zooplancton

y la temperatura, así como de una disminución de la salinidad, manteniéndose la abundancia por encima de la media (a pesar de que la tendencia de las variables registró una disminución) (Fig. 10A, B).



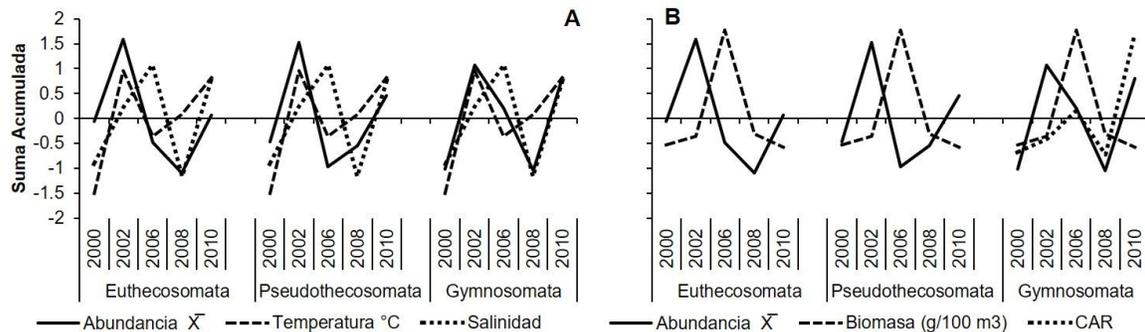
**Figura 10.** Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Euthecosomata, Pseudothecosomata y Gymnosomata *versus* la A) Temperatura, Salinidad y B) Biomasa del zooplancton entre 2000-2010, para la zona de Veracruz.

La tendencia de la abundancia promedio de los tres subórdenes en la zona de Tabasco alcanzaron un máximo en 2001, concomitante con la disminución de la temperatura, salinidad y biomasa del zooplancton. En 2002 se observó una disminución de la abundancia de los tres subórdenes, pero en Pseudothecosomata se mantuvo hasta 2004 y para Gymnosomata hasta 2006 que fue relacionada con el incremento de la temperatura y salinidad, sin que Gymnosomata estuviera relacionada con incrementos de la biomasa del zooplancton. Esto posiblemente indique la escasez de presas en la biomasa del plancton o un mayor número de competidores, debido a que estos organismos son carnívoros (Fig. 11A, B).



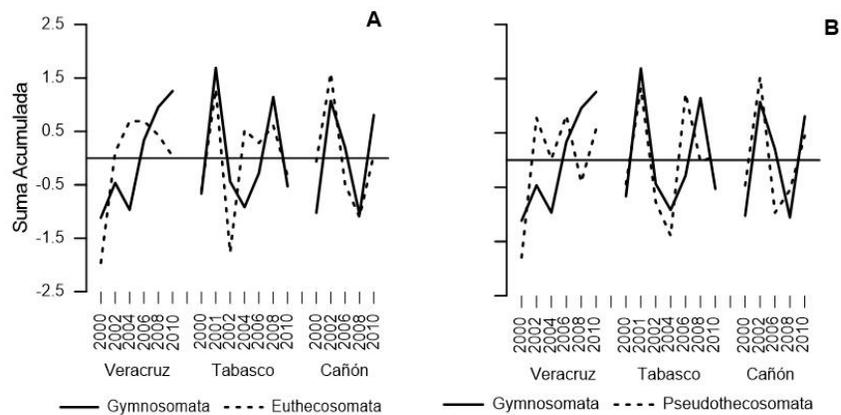
**Figura 11.** Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Gymnosomata, Euthecosomata y Pseudothecosomata *versus* la A) Temperatura, Salinidad y B) Biomasa del zooplancton entre 2000-2010, para la zona de Tasco.

Las tendencias de variación de la abundancia de los tres subórdenes en el Cañón de Campeche mostraron un patrón similar, con abundancias promedio comparativamente menores durante el 2000, 2006 y 2008, y con incrementos durante 2002 y 2010, siendo el incremento de Gymnosomata ligeramente mayor con respecto de los otros dos subórdenes en 2010. En la zona de Cañón, se observó una estrecha correspondencia de la abundancia de los tres subórdenes, con la temperatura y la salinidad (excepto 2006), particularmente con Gymnosomata (Fig. 12A). Sin embargo, los tres subórdenes presentaron una relación inversa con el incremento de la biomasa del zooplancton, con excepción de 2008, donde tanto la abundancia como la biomasa disminuyen. En esta zona también se observó una correlación entre la tendencia de Gymnosomata y el índice CAR (Fig. 12B).



**Figura 12.** Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de Gymnosomata, Euthecosomata y Pseudothecosomata *versus* la A) Temperatura, Salinidad, B) Biomasa del zooplancton e Índice CAR entre 2000-2010, para la zona de Cañón de Campeche.

En la zona de Veracruz, el suborden Gymnosomata (carnívoro) mostró una disminución de su abundancia de 2000 a 2004, respecto al incremento de Euthecosomata y Pseudothechosomata en el mismo periodo, contrario a lo esperado en la relación depredador-presa (Fig. 13A, B) y de forma inversa Gymnosomata incrementó su abundancia de 2006 a 2010, cuando disminuyeron los otros subórdenes. En Tabasco las tendencias de variación de los tres subórdenes fueron similares. Sin embargo, la tendencia de variación de la abundancia de Gymnosomata fue inversa a Euthecosomata durante 2004-2006, y Pseudothechosomata en 2006 y 2010. En la zona del Cañón de Campeche también los tres subórdenes mostraron tendencias similares de variación (excepto 2002), con mayor correspondencia de Gymnosomata y Euthecosomata.



**Figura 13.** Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia de los Gymnosomata *versus* los A) Euthecosomata y B) Pseudothechosomata entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

### 7.7. Especies: análisis de la abundancia y relación con el ambiente

El índice de Beta-diversidad (Cody) no indicó un recambio de especies entre las tres zonas, lo que sugiere que la composición de especies no difiere entre las zonas de estudio (Tabla 8A). Únicamente la zona de Tabasco registró un recambio del 50% de las especies en 2000 con respecto a 2002 (Tabla 8B).

**Tabla 8.** Índice de Beta-diversidad de Cody, A) entre zonas (Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche) y B) en la zona de Tabasco en el suroeste del GM.

<b>A</b>				<b>B</b>							
	Veracruz	Tabasco	Cañón	Tabasco							
				2000	2001	2002	2004	2006	2008	2010	
Veracruz											
Tabasco	0.037			2000							
Cañón	0.074	0.114		2001	0.318						
				2002	<b>0.513</b>	0.354					
				2004	0.304	0.320	0.390				
				2006	0.129	0.252	0.386	0.344			
				2008	0.330	0.309	0.310	0.198	0.313		
				2010	0.310	0.165	0.291	0.400	0.160	0.354	

**Especies más abundantes (>10% de la abundancia relativa)**

Para la zona de Veracruz y Tabasco, las especies más abundantes fueron: *Creseis conica* (18.1 y 24.1% de la abundancia relativa, respectivamente), *Limacina trochiformis* (15.6 y 23.5%) y *Creseis acicula* (10.2 y 23.1%) (Tabla 9, 10). En tanto para la zona del Cañón de Campeche se observó un cambio en la jerarquía, siendo *Heliconoides inflatus* (17.4%) ligeramente más abundante, seguida de *L. trochiformis* (15.2%) y *C. conica* (11.6%) (Tabla 11).

**Tabla 9.** Abundancia promedio ( $\ln(\text{org}/100 \text{ m}^3)+1$ ) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona de Veracruz entre 2000-2010.

	2000	2002	2004	2006	2008	2010	AR (%)
<i>Creseis conica</i>	0.84	4.00	3.62	2.88	4.10	3.72	<b>18.14</b>
<i>Limacina trochiformis</i>	0.41	3.57	3.09	3.43	2.57	3.40	<b>15.61</b>
<i>Creseis acicula</i>	0.07	2.54	3.44	1.64	1.20	2.15	<b>10.20</b>
<i>Heliconoides inflatus</i>	1.68	0.20	2.32	2.02	1.23	2.04	8.95
<i>Limacina lesueurii</i>	1.04	1.09	1.42	0.81	0.67	1.12	5.67
<i>Hyalocylis striata</i>	0.40	1.74	0.64	0.63	0.82	0.97	4.83
<i>Diacavolinia longirostris</i>	0.28	0.92	0.49	1.04	0.79	0.31	3.73
<i>Limacina bulimoides</i>	0.84	0.27	1.07	0.52	0.48	0.51	3.42
<i>Styliola subula</i>	0.83	0.09	0.77	0.28	0.65	0.26	2.69
<i>Diacria danae</i>	0.48	0.59	0.62	0.53	0.46	0.08	2.61
<i>Cavolinia uncinata</i>	0.15	0.76	0.28	0.72	0	0.54	2.28
<i>Diacavolinia strangulata</i>	0.24	0.12	0.21	0	0.57	0.50	1.55
<i>Clio pyramidata</i>	0.13	0	0	0	0.17	0	0.30
<i>Cavolinia inflexa</i>	0.21	0	0.07	0	0	0	0.24
<i>Cuvierina atlantica</i>	0	0	0.15	0	0	0	0.13
<i>Creseis virgula</i>	0	0	0	0.09	0	0	0.09
<i>Clio recurva</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Desmopterus papilio</i>	0.15	2.24	0.64	1.24	1.25	1.46	6.59
<i>Peracle reticulata</i>	0.22	1.24	1.52	0.56	0.14	0.82	4.06
<i>Cymbulia sibogae</i>	0.15	0.12	0.32	0.65	0.45	0	1.70
<i>Peracle diversa</i>	0	0	0	0.20	0.07	1.45	1.55
<i>Corolla spectabilis</i>	0	0.39	0.50	0.60	0	0	1.42
<i>Cymbulia peronii</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraclione longicaudata</i>	0.07	0.51	0.07	0.37	0.29	0.28	1.53
<i>Pneumodermopsis spp.</i>	0	0.09	0	0	0.46	0.40	0.92
<i>Thliptodon diaphanus</i>	0.07	0	0.06	0	0.19	0.56	0.82
<i>Pneumoderma violaceum</i>	0.13	0	0.22	0.23	0.07	0	0.63
<i>Notobranchaea macdonaldi</i>	0	0	0	0.09	0	0.09	0.17
<i>Clione limacina</i>	0	0	0	0.09	0	0.09	0.17

**Tabla 10.** Abundancia promedio (Ln (org/100 m<sup>3</sup>)+1) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona de Tabasco entre 2000-2010.

	2000	2001	2002	2004	2006	2008	2010	AR (%)
<i>Creseis conica</i>	0.80	3.05	2.46	2.65	2.48	5.64	3.30	<b>24.13</b>
<i>Limacina trochiformis</i>	1.50	3.19	2.57	2.96	2.70	4.00	2.75	<b>23.50</b>
<i>Creseis acicula</i>	3.61	3.17	2.92	2.43	2.52	1.12	3.27	<b>23.14</b>
<i>Heliconoides inflatus</i>	0.22	0.38	0	0.94	0.49	0.17	0.31	3.37
<i>Hyalocylis striata</i>	0	0.82	0.48	0.32	0.35	0.40	0.16	2.92
<i>Diacavolinia longirostris</i>	0.32	0.33	0.22	0.11	0.33	0.83	0.25	2.83
<i>Cavolinia uncinata</i>	0.16	0.40	0	0	0.24	0.44	0.36	2.06
<i>Diacria danae</i>	0.07	0	0	0.37	0.42	0.42	0	1.62
<i>Limacina bulimoides</i>	0.24	0.13	0	0.38	0	0.10	0	1.13
<i>Limacina lesueurii</i>	0.07	0.47	0	0.06	0.09	0	0.10	1.06
<i>Styliola subula</i>	0	0.38	0	0	0	0	0.21	0.80
<i>Diacavolinia strangulata</i>	0	0	0	0.13	0	0.11	0	0.30
<i>Cavolinia inflexa</i>	0	0.21	0	0	0	0	0	0.28
<i>Creseis virgula</i>	0	0	0.22	0	0	0	0	0.12
<i>Clio pyramidata</i>	0	0.07	0	0	0	0	0	0.09
<i>Clio recurva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cuvierina atlantica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Desmopterus papilio</i>	0.28	0.98	0.88	0.06	0.86	0.93	0.80	5.52
<i>Peracle reticulata</i>	0	0.57	0.22	0	0.15	0.10	0.10	1.33
<i>Corolla spectabilis</i>	0.24	0	0	0	0.50	0	0	1.01
<i>Peracle diversa</i>	0	0.20	0	0	0.09	0	0.16	0.60
<i>Cymbulia sibogae</i>	0.12	0	0	0	0.09	0.09	0	0.38
<i>Cymbulia peronii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pneumodermopsis spp.</i>	0	0.26	0.22	0.10	0	0.76	0	1.43
<i>Paraclione longicaudata</i>	0.12	0.35	0	0	0.15	0	0.07	0.93
<i>Pneumoderma violaceum</i>	0.07	0.21	0.22	0	0.15	0	0.10	0.83
<i>Notobranchaea macdonaldi</i>	0	0	0.22	0	0	0.10	0.07	0.32
<i>Thliptodon diaphanus</i>	0	0.13	0	0	0	0.11	0	0.29
<i>Clione limacina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0

**Tabla 11.** Abundancia promedio ( $\ln(\text{org}/100\text{ m}^3)+1$ ) y abundancia relativa (AR%) de los taxones de Pterópodos registrada para la zona del Cañón de Campeche entre 2000-2010.

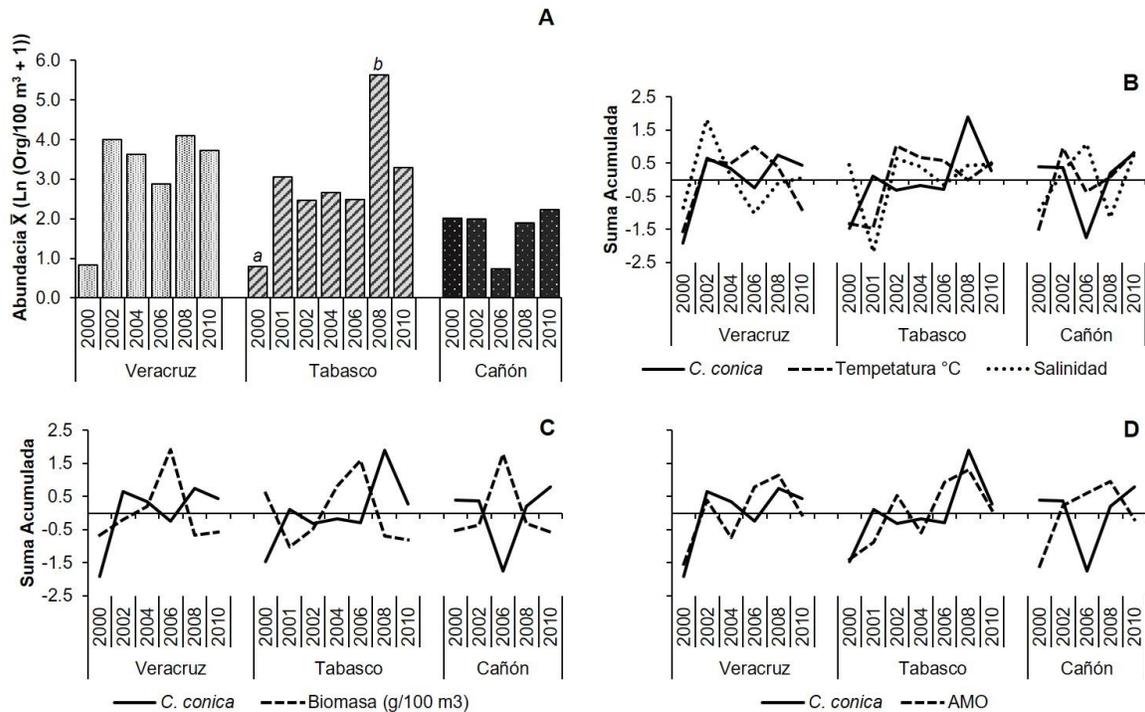
	2000	2002	2006	2008	2010	AR (%)
<i>Heliconoides inflatus</i>	3.14	3.41	2.70	1.01	3.08	<b>17.41</b>
<i>Limacina trochiformis</i>	2.20	3.42	1.90	1.86	2.24	<b>15.16</b>
<i>Creseis conica</i>	2.01	1.99	0.74	1.90	2.24	<b>11.58</b>
<i>Creseis acicula</i>	0.56	2.08	0.73	1.27	2.34	9.12
<i>Styliola subula</i>	1.13	0.92	1.05	1.09	0.21	5.73
<i>Limacina lesueurii</i>	0.98	0.96	0.71	0.30	1.05	5.22
<i>Diacria danae</i>	0.10	1.24	1.35	0.56	0.62	5.05
<i>Limacina bulimoides</i>	0.80	0.85	0.70	0.75	0.31	4.46
<i>Hyalocylis striata</i>	0.76	0.66	0.93	0.42	0.39	4.14
<i>Cavolinia uncinata</i>	0.18	0.63	0.10	0	0.21	1.47
<i>Clio pyramidata</i>	0.38	0.25	0.15	0.09	0	1.14
<i>Cavolinia inflexa</i>	0.10	0.39	0.20	0.16	0	1.12
<i>Diacavolinia longirostris</i>	0	0	0.09	0.32	0	0.54
<i>Clio recurva</i>	0.10	0	0	0	0	0.14
<i>Cuvierina atlantica</i>	0	0	0	0	0.10	0.13
<i>Creseis virgula</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Diacavolinia strangulata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Desmopterus papilio</i>	0.99	1.86	0.52	1.29	1.18	7.63
<i>Peracle reticulata</i>	0.64	1.15	0.34	0	0.53	3.46
<i>Peracle diversa</i>	0.18	0.21	0.36	0.21	0.74	2.23
<i>Cymbulia sibogae</i>	0.10	0.11	0	0.34	0	0.73
<i>Corolla spectabilis</i>	0	0	0.31	0	0	0.41
<i>Cymbulia peronii</i>	0	0	0	0	0.11	0.14
<i>Pneumoderma violaceum</i>	0	0.41	0.34	0	0.19	1.22
<i>Paraclione longicaudata</i>	0	0.31	0.10	0	0.10	0.67
<i>Pneumodermopsis spp.</i>	0	0.11	0	0.09	0.17	0.50
<i>Clione limacina</i>	0	0	0	0	0.28	0.37
<i>Thliptodon diaphanus</i>	0.10	0	0	0	0	0.14
<i>Notobranchaea macdonaldi</i>	0	0	0.09	0	0	0.11

Un aspecto interesante de mencionar fue la disminución generalizada de la abundancia relativa en la mayoría de las especies de Pterópodos en la zona de Tabasco, respecto a las otras zonas, excepto para *C. conica*, *L. trochiformis* y *C. acicula*, cuya abundancia relativa fue similar en las tres zonas (Tabla 10).

### ***Creseis conica***

En la variabilidad interanual, *C. conica* presentó un incremento significativo ( $p < 0.05$ ) en su abundancia en 2008 con respecto al 2000. En la variabilidad espacial, se observaron diferencias en la abundancia entre la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche. Particularmente en Tabasco, se detectaron diferencias significativas en la abundancia promedio entre el 2000 y 2008, así como una correlación positiva con el índice AMO (Tabla 12, Fig. 14A, D).

En Veracruz, *C. conica* no se correlacionó significativamente ( $p > 0.05$ ) con ninguna de las variables (temperatura, salinidad, biomasa del zooplancton e índices climáticos, Tabla 12). Sin embargo, la tendencia de su abundancia se mantuvo por encima de la media en la mayoría de los años (excepto 2000 y 2006), en correspondencia con la variación de la salinidad y similar a la tendencia de temperatura. En la zona de Tabasco, esta especie se mantuvo por debajo de la media de la abundancia, siendo inversa su abundancia con la tendencia de temperatura (excepto 2000), y con la salinidad de 2000 a 2006. No obstante, un incremento en 2008 es relacionado con un ligero descenso en temperatura, e incremento en salinidad. En el cañón de Campeche, tanto la abundancia promedio como la temperatura presentaron una tendencia similar (excepto 2000), con incrementos de su abundancia por encima de la media por un amplio periodo (excepto en 2006), mismo que coincide con un incremento de la salinidad (Fig. 14B). En general la tendencia de variación de la abundancia de *C. conica* con la biomasa del zooplancton fue inversa para las tres zonas (Fig. 14C).

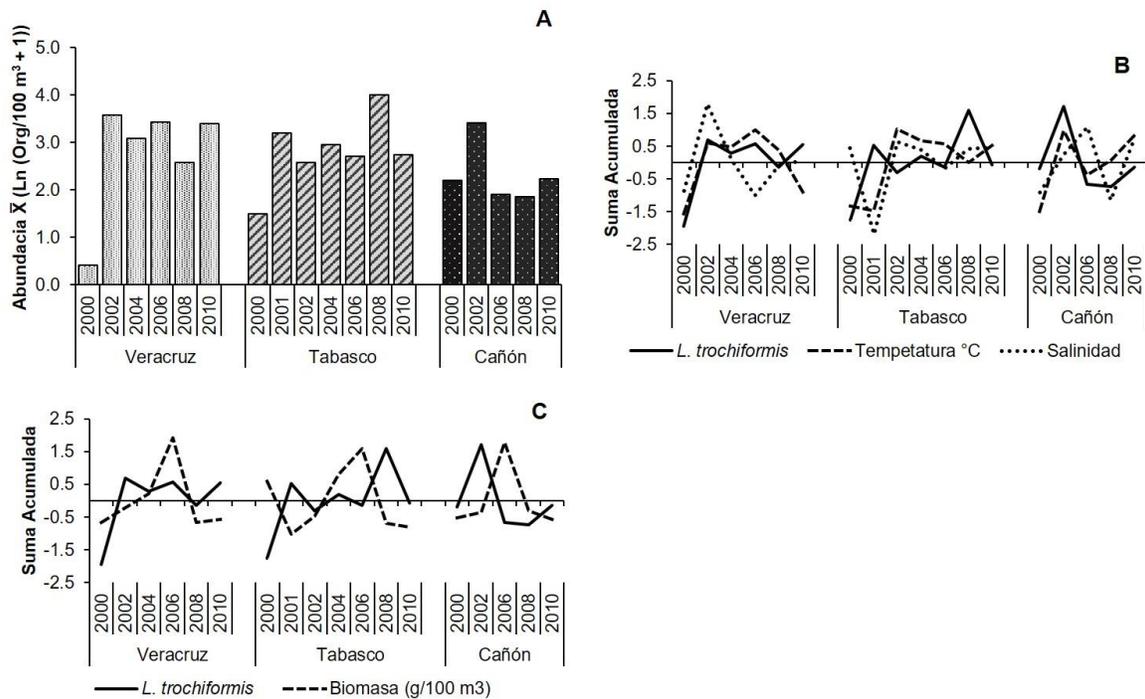


**Figura 14.** A) Abundancia promedio de *C. conica* y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura y salinidad; C) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>) e D) Índice AMO entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche. Diferentes letras (a vs b) indican las diferencias significativas.

### ***Limacina trochiformis***

*L. trochiformis* no presentó diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) en su abundancia entre años y zonas de estudio (Fig. 15A). En la zona de Veracruz, esta especie mantuvo una abundancia por encima de la media partir de 2002 (excepto 2008), similar a la tendencia de variación de la temperatura, aunque por lo general inversa con la salinidad (Fig. 15B); estableciéndose una relación significativamente positiva con la biomasa ( $p < 0.05$ ) (Tabla 12; Fig. 15C). En tabasco, la abundancia de *L. trochiformis* registrando una correlación negativa con la salinidad (Tabla 12) y su tendencia estuvo por encima y por debajo de la media a partir de 2001 hasta 2010, con un incremento en 2008, manteniendo una tendencia ligeramente opuesta a la variación de la temperatura y salinidad. En el Cañón de Campeche, la tendencia

de la abundancia se mantuvo principalmente por debajo de la media, con un máximo en 2002, el cual coincide con el incremento de la temperatura y salinidad (Fig. 15B).

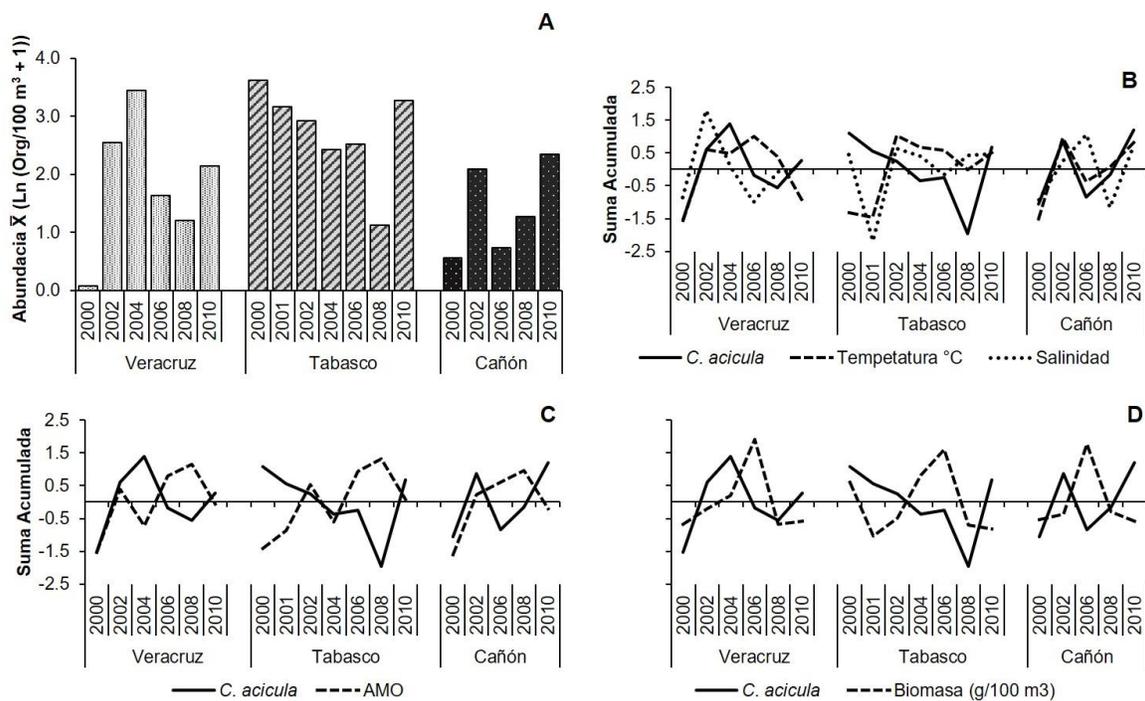


**Figura 15.** A) Abundancia promedio de *L. trochiformis* y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura, salinidad, y C) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>), entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

### ***Creseis acicula***

En la variabilidad interanual, *C. acicula* no presentó diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) en su abundancia. No obstante, en la variabilidad espacial (Fig. 16A), se observaron diferencias en la abundancia entre dos localidades (Tabasco y el Cañón de Campeche). En la zona de Veracruz, esta especie no se correlacionó significativamente ( $p > 0.05$ ) con ninguna de las variables (Tabla 12). Sin embargo, la tendencia de su abundancia presentó un incremento en 2002, 2004 y ligeramente en 2010, en correspondencia con la variación de la salinidad y en menor grado con la temperatura, cuyo incremento en 2006 y 2008 es coincidente con la disminución en la abundancia de *C. acicula* (Fig. 16B). En Tabasco, se estableció una correlación negativa entre la abundancia promedio y el índice AMO (Tabla 12, Fig.

16C). La tendencia de variación de la abundancia sugiere una disminución de su abundancia, que es inverso a las tendencias de temperatura y salinidad, puesto que ambas variables se incrementaron en el periodo de 2000 a 2008 (Fig. 16B). En el cañón de Campeche, ocurrió una notable correspondencia entre la abundancia y la temperatura, incluso esto mismo fue indicado en la correlación ( $p < 0.05$ ) (Tabla 12, Fig. 16C). En esta zona la tendencia de variación de la abundancia de *C. acicula* fue inversas con la biomasa del zooplancton (excepto 2000 y 2008 en las tres zonas) (Fig. 16D).

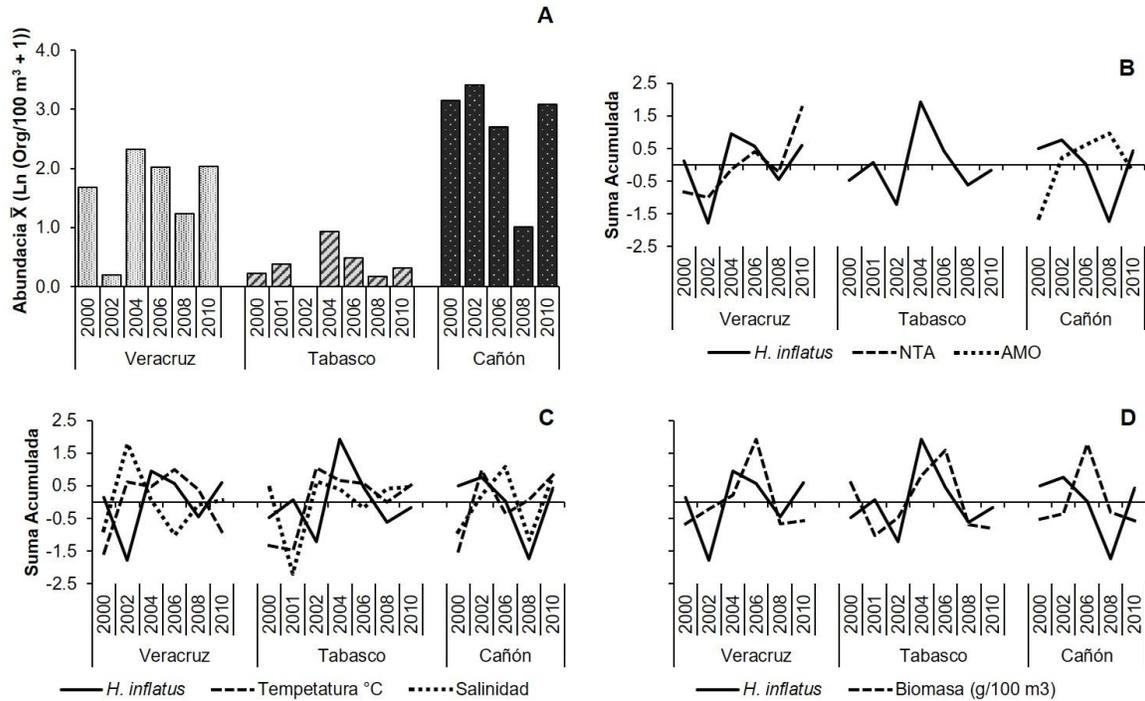


**Figura 16.** A) Abundancia promedio de *C. acicula* y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con la B) temperatura y salinidad; C) Índice AMO y D) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

### ***Heliconoides inflatus***

*Heliconoides inflatus* presentó variaciones significativas de su abundancia entre las tres zonas ( $p < 0.05$ ). Su mayor abundancia ocurrió en el Cañón de Campeche y con valores comparativamente menores en Tabasco (Fig. 17A). La especie mostró una relación significativamente positiva con el índice NTA en Veracruz ( $p < 0.05$ ), pero negativa con el índice AMO en el Cañón de Campeche (Tabla 12, Fig. 17B).

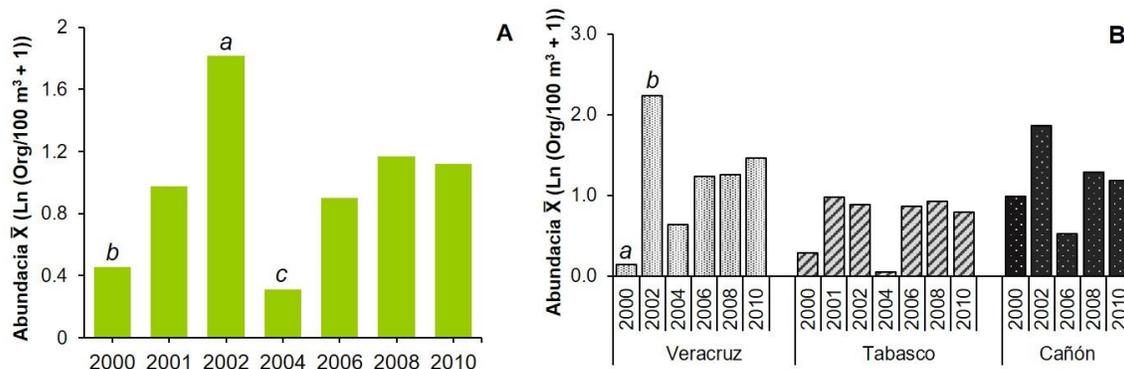
En Veracruz, el análisis de tendencia indicó que la abundancia de *H. inflatus* se ubica por encima y cercano a la media interanual en la mayoría de los años (excepto en 2002 y 2008), con tendencia similar con el índice NTA, y similar con la temperatura y biomasa del zooplancton en la mayoría de los años, pero es inversa con la salinidad (Fig. 17B, C, D). En Tabasco la abundancia de *H. inflatus* fue por debajo y alrededor de la media, con un máximo en 2004. Su tendencia fue similar a la variación de la temperatura, salinidad y la biomasa del zooplancton, excepto durante los primeros años (2000-2002). En el Cañón de Campeche la abundancia de *H. inflatus* fue por encima de la media, con un mínimo en 2008, y mostró una tendencia similar con la salinidad y la temperatura, aunque llama la atención que fue inversa con el índice AMO, así como con la biomasa del zooplancton (Fig. 17B, C, D).



**Figura 17.** A) Abundancia promedio de *H. inflatus* y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con los B) Índices NTA y AMO; C) temperatura y salinidad y D) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

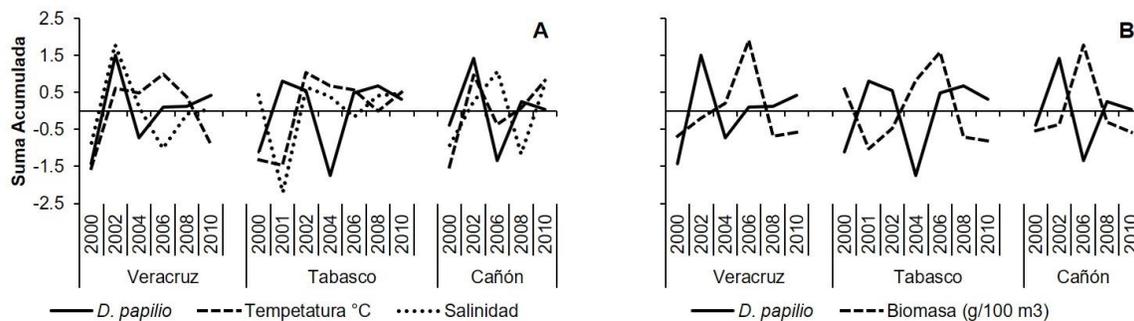
### ***Desmopterus papilio***

*Desmopterus papilio* presentó diferencias significativas (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ) en la abundancia promedio interanual, registrando una mayor abundancia en 2002 respecto al 2000 y 2004 (Fig. 18A). En la variabilidad espacial, se observaron diferencias significativas en la abundancia de *D. papilio* entre la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche (Fig. 18B). Dentro de cada zona, únicamente en Veracruz, se detectaron diferencias significativas en la abundancia en 2000 con respecto al 2002 (Fig. 18B).



**Figura 18.** *Desmopterus papilio*: A) Abundancia promedio interanual y B) Abundancia promedio en las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche entre 2000-2010. Diferentes letras (a vs b y c) indican las diferencias significativas.

*Desmopterus papilio*, mostró una tendencia de la abundancia por encima de la media, con un incremento en 2002 y valores mínimos en 2000 y 2004 en Veracruz y Tabasco, mientras que en el Cañón de Campeche se identifica una alta variabilidad con un máximo en 2002. La abundancia de *D. papilio* presentó una tendencia similar a la temperatura y la salinidad en Veracruz y el Cañón (Fig. 19A), pero inversa con estas variables en Tabasco, al igual que la tendencia de la biomasa del zooplancton fue inversa en las tres zonas de estudio (Fig. 19B).

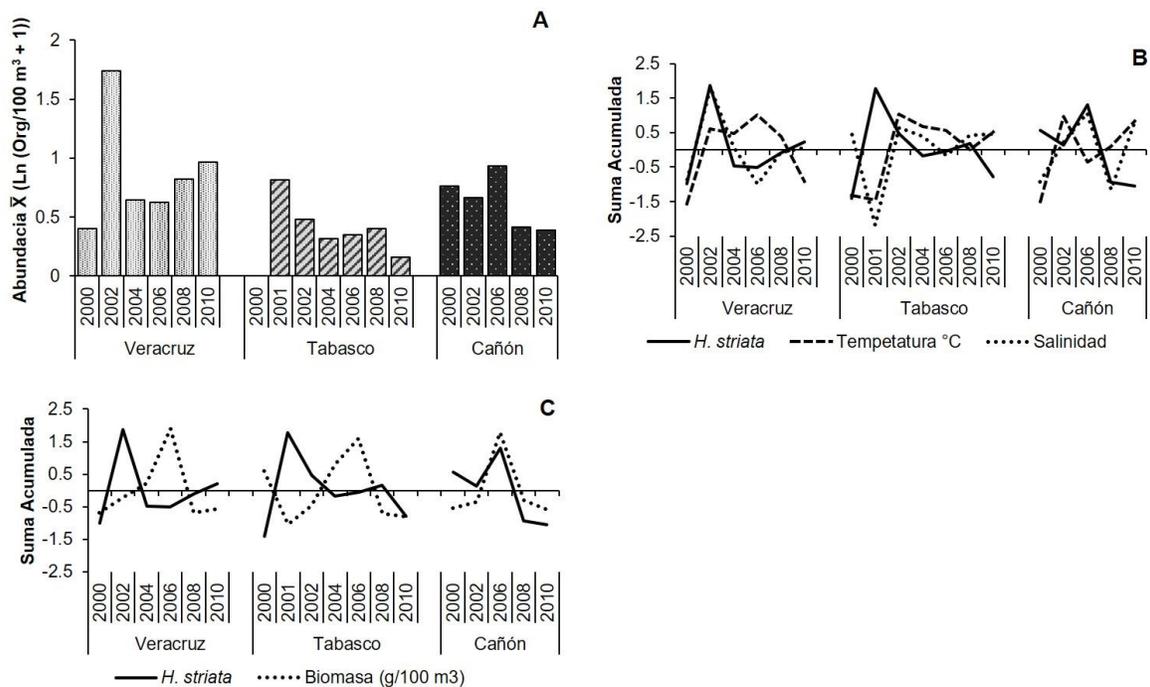


**Figura 19.** Tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia promedio con A) temperatura y salinidad; B) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

### ***Hyalocylis striata***

*Hyalocylis striata* no presentó diferencias significativas en su abundancia interanual (Kruskal-Wallis test,  $p > 0.05$ ). No obstante, en la variabilidad especial, presentó diferencias significativas entre la zona de Veracruz y Tabasco (Fig. 20A). En Veracruz, su abundancia mostró una relación positiva con la salinidad (Tabla 12).

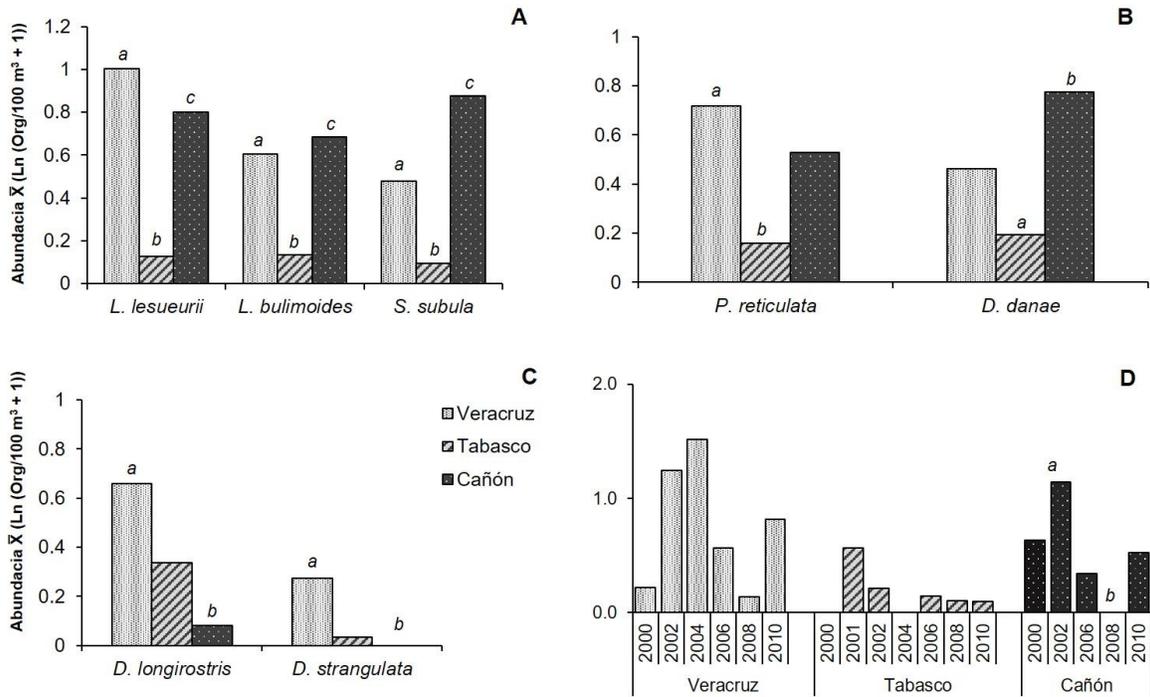
La abundancia de *H striata*, ocurrió mayormente por debajo de la media en Veracruz y Tabasco, con un único incremento en cada zona, pero en distintos años (Fig. 20B). En Veracruz, la abundancia de esta especie mostró una correspondencia con la tendencia de la salinidad, pero opuesta a la temperatura (2004-2010). En Tabasco, por lo general la temperatura y la salinidad fueron inversas a la abundancia de la especie. En el cañón de Campeche su abundancia fue regularmente por encima de la media (2000-2006), con un incremento en 2006, aquí su tendencia de variación fue similar a la de salinidad (excepto en 2000), pero inversa con la temperatura (Fig. 20B). Tanto en Veracruz como en Tabasco su abundancia fue claramente inversa con la tendencia de variación de la biomasa del zooplancton, mientras que en el Cañón de Campeche mostró una gran correspondencia (Fig. 20C).



**Figura 20.** A) Abundancia promedio de *Hyalocylis striata* y tendencias observadas en las sumas acumuladas de la abundancia con B) temperatura, salinidad y D) biomasa del zooplancton (g/100m<sup>3</sup>) entre 2000-2010, para las zonas de Veracruz, Tabasco y el Cañón de Campeche.

A continuación, se presenta al conjunto de especies cuya abundancia siempre presentó diferencias significativas entre las áreas de estudio (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ).

Las especies *L. lesueurii*, *L. bulimoides* y *Styliola subula* presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en su abundancia entre las tres áreas de estudio, registrando los valores más bajos en la zona de Tabasco (Fig. 21A). La abundancia de *Peracle reticulata* registró diferencias significativas entre la zona de Veracruz y Tabasco, mientras que *Diacria danae* las presentó entre Tabasco y el Cañón de Campeche (Fig. 21B). Cabe señalar que la especie *P. reticulata* en la zona del Cañón de Campeche, presentó diferencias significativas interanuales en 2002 con respecto a 2008 (Fig. 21D). Finalmente, las especies *Diacavolinia longirostris* y *D. strangulata* presentaron diferencias significativas en su abundancia entre la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche (Fig. 21C).



**Figura 21.** Abundancia promedio ( $\bar{X}$ ) de A) *L. lesueurii*, *L. bulimoides*, *Styliola subula*; B) *Diacria danae*, *Peracle reticulata*; C) *Diacavolinia longirostris*, *D. strangulata* en la zona de Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche. Diferentes letras (a vs b vs c) indican las diferencias significativas.

**Tabla 12.** Coeficientes de correlación de Spearman de la abundancia de las especies de Pterópodos con la Temperatura, Salinidad, Biomasa del zooplankton (g/100 m<sup>3</sup>) e índices climáticos CAR, NTA y AMO.

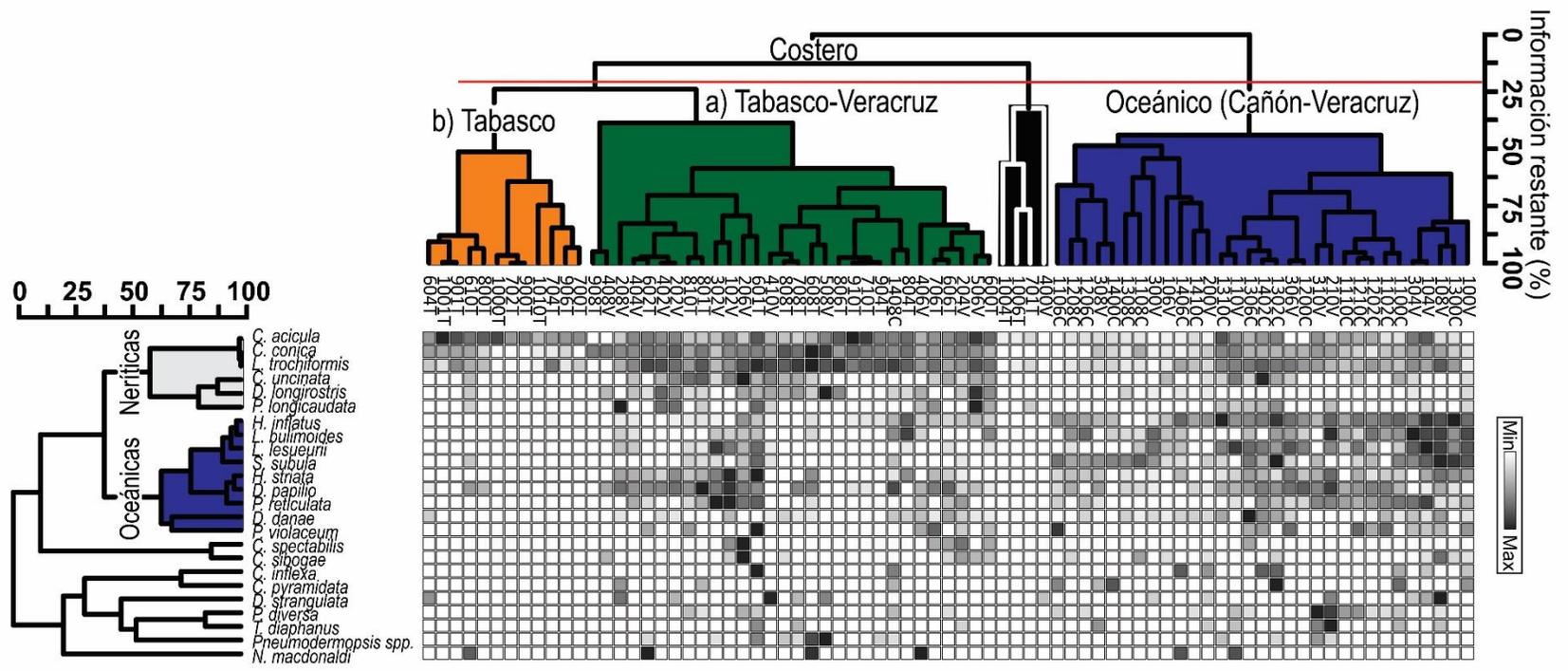
	Veracruz						Tabasco				Cañón de Campeche			
	Temperatura	Salinidad	Biomasa (g/100 m <sup>3</sup> )	CAR	NTA	AMO	Salinidad	Biomasa (g/100 m <sup>3</sup> )	CAR	AMO	Temperatura	Salinidad	Biomasa (g/100 m <sup>3</sup> )	AMO
<i>Creseis conica</i>	0.14	-0.02	0.22	0.05	0.07	0.38	-0.23	-0.18	-0.08	<b>0.48</b>	0.19	-0.28	-0.10	-0.19
<i>Limacina trochiformis</i>	0.24	0.03	<b>0.56</b>	0.35	0.26	0.30	<b>-0.45</b>	-0.14	-0.03	0.23	0.15	0.06	0.23	-0.20
<i>Creseis acicula</i>	0.28	0.06	0.27	0.31	0.15	-0.02	-0.22	0.01	0.15	<b>-0.41</b>	<b>0.60</b>	0.23	0.06	-0.13
<i>Heliconoides inflatus</i>	-0.08	0.32	-0.12	0.30	<b>0.44</b>	-0.18	-0.31	-0.18	0.22	0.00	0.04	0.14	0.27	<b>-0.47</b>
<i>Hyalocylis striata</i>	-0.09	<b>0.39</b>	-0.39	-0.01	-0.18	0.10	-0.15	-0.16	0.02	0.14	-0.21	0.19	0.35	-0.06
<i>Cavolinia inflexa</i>	-0.19	-0.05	-0.29	-0.17	-0.21	<b>-0.48</b>	0.10	-0.22	-0.04	-0.17	0.06	0.00	<b>0.50</b>	0.11
<i>Cavolinia uncinata</i>	0.01	-0.10	0.32	<b>0.44</b>	0.05	-0.05	-0.25	-0.19	-0.07	0.18	0.30	0.06	0.17	-0.24
<i>Clio pyramidata</i>	-0.11	0.13	<b>-0.48</b>	<b>-0.43</b>	-0.20	0.14	0.00	-0.16	-0.04	-0.17	-0.28	-0.15	0.26	-0.14
<i>Diacavolinia longirostris</i>	0.14	<b>-0.41</b>	<b>0.54</b>	-0.01	-0.07	0.08	-0.19	-0.16	-0.20	0.21	-0.02	0.24	0.30	<b>0.50</b>
<i>Diacavolinia strangulata</i>	<b>-0.57</b>	0.37	-0.06	-0.25	-0.05	-0.03	0.16	-0.24	-0.15	0.15				
<i>Diacria danae</i>	0.10	0.02	-0.01	-0.12	-0.24	-0.10	-0.22	0.02	-0.17	0.33	0.22	0.13	<b>0.55</b>	0.29
<i>Styliola subula</i>	0.00	0.22	<b>-0.40</b>	-0.10	0.02	-0.21	0.06	<b>-0.47</b>	0.24	-0.13	-0.32	-0.22	0.18	0.19
<i>Corolla spectabilis</i>	0.11	<b>-0.41</b>	0.08	0.12	-0.02	0.00	<b>-0.42</b>	0.26	0.09	0.06	-0.22	0.18	0.34	0.16
<i>Cymbulia sibogae</i>	0.05	<b>-0.43</b>	0.04	-0.12	-0.02	0.15	<b>-0.38</b>	0.17	-0.18	0.10	-0.06	-0.44	-0.19	0.18
<i>Peracle diversa</i>	-0.15	0.13	-0.10	<b>0.42</b>	<b>0.51</b>	0.06	-0.15	-0.28	0.20	-0.05	0.26	<b>0.46</b>	0.19	-0.03
<i>Pneumodermopsis spp.</i>	0.07	0.23	-0.16	0.12	0.14	0.09	0.08	-0.08	<b>-0.41</b>	0.31	0.24	0.19	0.21	0.07

## 7.8. Asociaciones

El análisis de similitud de dos vías no mostró una separación interanual de los muestreos, pero permitió definir dos grupos principales de estaciones cuya diferencia fue relacionada con la localidad geográfica de las áreas de estudio, a un nivel de afinidad aproximado del 25%. A su vez, se determinaron dos asociaciones de especies con un nivel de afinidad aproximado del 50%. El primer grupo, denominado como Oceánico, estuvo conformado por las estaciones de la zona del Cañón de Campeche y Veracruz. Las especies asociadas en el grupo Oceánico son nueve, todas ellas características de aguas oceánicas (*H. inflatus*–*Pneumoderma violaceum*). Las especies indicadoras del grupo fueron *Heliconoides inflatus* (72.7%, valor indicador), *Styliola subula* (66%), *Limacina bulimoides* (55.4%) y *L. lesueurii* (53.4%). El segundo grupo, denominado como Costero fue subdividido en dos agrupaciones de estaciones: a) Tabasco y Veracruz y b) Tabasco. En ambas agrupaciones las especies características son de afinidad nerítica (6 especies; *C. acicula*–*Paraclione longicaudata*). En la primera agrupación (Tabasco y Veracruz) las especies indicadoras fueron *Diacavolinia longirostris* (60%, valor indicador), *C. conica* (56.2%) y *L. trochiformis* (46.7%). El segundo agrupamiento (Tabasco) fue conformado únicamente por estaciones de Tabasco, donde *C. acicula* (42.7%) fue la única especie indicadora; otra característica de esta última agrupación fue la baja abundancia de Pterópodos. Cabe mencionar que también se observó la formación de un pequeño grupo, caracterizado por la baja abundancia y representado por sólo cuatro estaciones, tres de Tabasco y una de Veracruz (Tabla 13, Fig. 22).

**Tabla 13.** Resultados del Análisis de Especies Indicadoras (AEI) para las asociaciones: Oceánico (O) y Costero (C). Valor indicador (VI), promedio ( $\bar{X}$ ), desviación estándar ( $\pm S$ ), probabilidad ( $p^*$ ).

Asociación	Grupo	IV	$\bar{X}$	$\pm S$	$p^*$	
O	<i>H.inflatus</i>	1	72.7	26.3	5.95	0.0002
	<i>S.subula</i>	1	66	21.6	7.43	0.0002
	<i>L.bulimoides</i>	1	55.4	21.6	7.31	0.0022
	<i>L.lesueurii</i>	1	53.4	21.7	7.35	0.003
	<i>H.striata</i>	1	39.4	23.7	6.94	0.0414
	<i>P.reticulata</i>	1	36.7	21.1	7.56	0.0432
	<i>D.danae</i>	1	36.1	22.6	7.61	0.065
	<i>P.diversa</i>	1	31.1	16.6	7.94	0.0558
	<i>P.violaceum</i>	1	21.5	15.8	7.89	0.1802
	<i>T.diaphanus</i>	1	16.8	12.1	7.18	0.1366
	<i>C.inflexa</i>	1	15.6	11.8	7.05	0.1326
	<i>C.pyramidata</i>	1	14.7	11.9	7.06	0.1692
	C	<i>D.longirostris</i>	3	60	19.8	7.69
<i>C.conica</i>		3	56.2	28.4	3.58	0.0002
<i>L.trochiformis</i>		3	46.7	28.8	3.43	0.0002
<i>D.papilio</i>		3	38.6	26	5.79	0.0484
<i>C.uncinata</i>		3	37.2	20.6	7.5	0.0374
<i>Pneumodermopsis spp.</i>		3	22.8	13.7	7.73	0.0976
<i>P.longicaudata</i>		3	18.5	16.6	7.77	0.2899
<i>C.spectabilis</i>		3	17.9	10.9	6.73	0.0786
<i>C.sibogae</i>		3	15.4	15.7	8.22	0.3695
<i>N.macdonaldi</i>		3	4.6	10.2	6.29	0.8102
<i>D.strangulata</i>		2	6.1	13.6	7.48	0.9802
<i>C.acicula</i>	4	42.7	29.1	3.46	0.0004	



**Figura 22.** Dendrograma del análisis de similitud Bray-Curtis de los grupos de estaciones (modo Q) y especies (modo R) en el suroeste del Golfo de México.

## 7.9. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

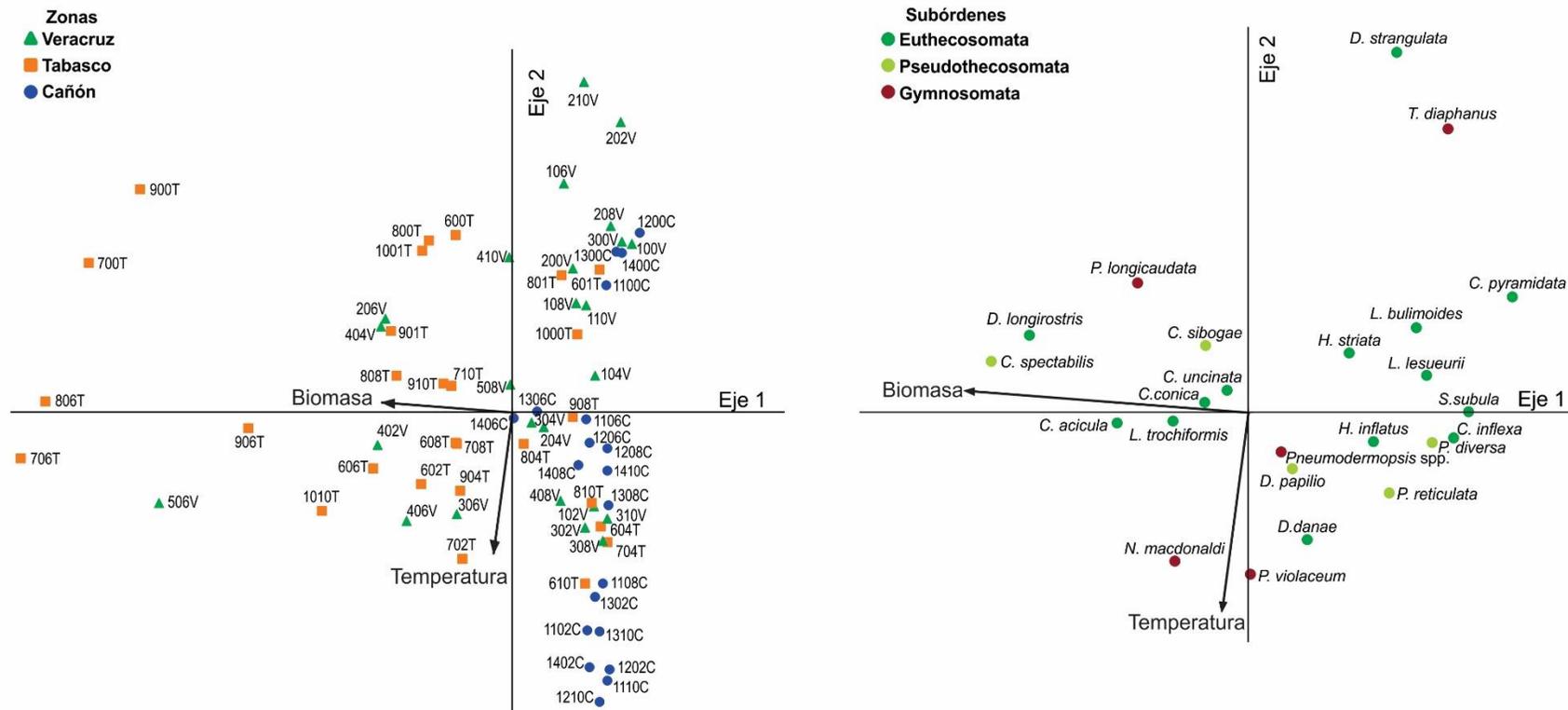
De acuerdo con el análisis de CCA, la temperatura y biomasa del zooplancton fueron las variables mejor correlacionadas, con respecto a la salinidad. El CCA tuvo el 17.6% de la varianza explicada en los dos primeros ejes canónicos, con una correlación de Pearson de 0.61 para el primer eje y 0.62 para el segundo eje. El Eje 1 (8%) presentó una correlación negativa con la biomasa del zooplancton ( $r = -0.99$ ), mientras que el Eje 2 (9.6%) se correlacionó negativamente con la temperatura ( $r = -0.98$ ).

El diagrama de factores del CCA (Fig. 23A), evidenció la separación de las primaveras menos cálidas (2000-2001) de aquellas más cálidas (2002-2010). Adicionalmente, mostró la separación de las estaciones oceánicas y costera, con algunas excepciones. En los cuadrantes superiores, se observa la agrupación de las primaveras de 2000 y 2001, influenciadas por una menor temperatura. En ambos cuadrantes, las estaciones de muestreo se separaron en dos conjuntos. El primero, ubicado en el cuadrante superior derecho, conformado por estaciones de Veracruz, Tabasco y el Cañón, influenciadas de forma intermedia por la biomasa del zooplancton. El segundo, ubicado en el cuadrante superior izquierdo, incluyó estaciones de Veracruz y Tabasco, directamente influenciadas por una mayor biomasa del zooplancton.

En los cuadrantes inferiores, se ubican las primaveras más cálidas, igualmente divididas en dos conjuntos de estaciones. En el primero, ubicado en cuadrante inferior derecho, se observa un agrupamiento que incluye a la mayoría de las estaciones de la zona del Cañón de Campeche y algunas estaciones de Veracruz y Tabasco, relacionadas con el incremento de la temperatura y menor biomasa del zooplancton, aunque estas variables influyen de forma intermedia. El segundo, ubicado en el cuadrante inferior izquierdo, comprende estaciones de Veracruz y Tabasco, influenciadas por una mayor temperatura y baja biomasa del zooplancton. Es de interés mencionar que las estaciones del ensamble Tabasco determinado por el análisis de similitud, se insertan dentro del conjunto de

estaciones de Veracruz y el Cañón de Campeche, aspecto que no ocurrió en la formación de los ensambles.

En el caso de la relación especies-ambiente, únicamente *Corolla spectabilis* y *Notobrychaea macdonaldi* presentaron una mayor correlación con biomasa y temperatura, respectivamente. Cabe señalar, que a aun cuando no hay una relación clara del resto de las especies y las variables, el análisis identifica una separación entre las especies de afinidad oceánica a la derecha del diagrama (ensamble oceánico) y la costera a la izquierda (ensamble costero). Otro aspecto interesante fue ver en cada cuadrante, la presencia de al menos una especie de depredador del suborden Gymnosomata (Fig. 23B).



	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Correlaciones*		
				Eje 1	Eje 2	Eje 3
Vectores propios	0.089	0.018	0.004			
La varianza en los datos de las especies						
<b>% de la varianza explicada</b>	<b>8.0</b>	<b>1.6</b>	<b>0.3</b>			
% explicado acumulado	8.0	9.6	9.9			
<b>Correlación de Pearson, Spp -Envt*</b>	<b>0.61</b>	<b>0.62</b>	<b>0.25</b>			
Kendall (Escala) Corr., Spp -Envt	0.48	0.34	-0.03			

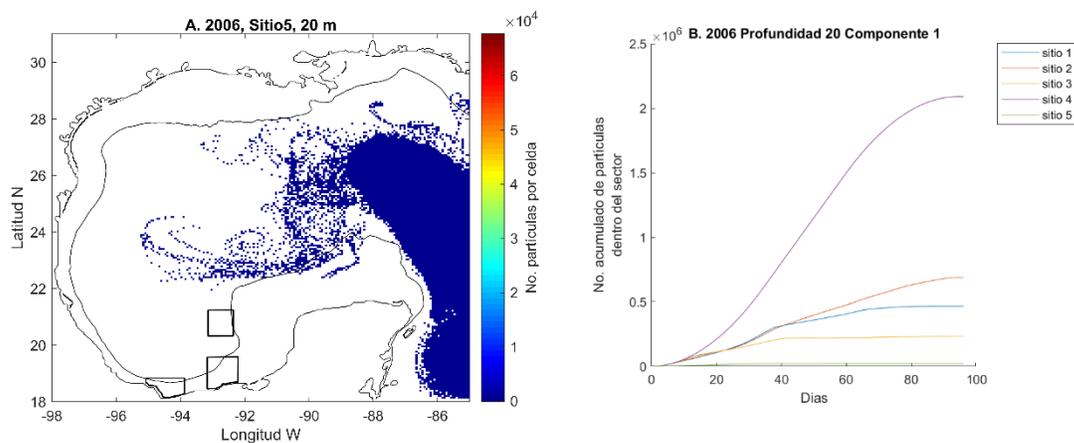
  

Variables	Correlaciones*		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
1 <b>Temperatura</b>	-0.15	<b>-0.99</b>	-0.05
2 <b>Salinidad</b>	0.26	-0.01	-0.97
3 <b>Biomasa</b>	<b>-0.99</b>	0.07	-0.10

**Figura 23.** Análisis de Correspondencia Canónica de la abundancia de las especies de Pterópodos durante la primavera (entre 2000-2010) en la zona de Veracruz, Tabasco y Cañón de Campeche. a) Estaciones contra la Temperatura y biomasa del zooplancton. b) especies contra la Temperatura y biomasa del zooplancton.

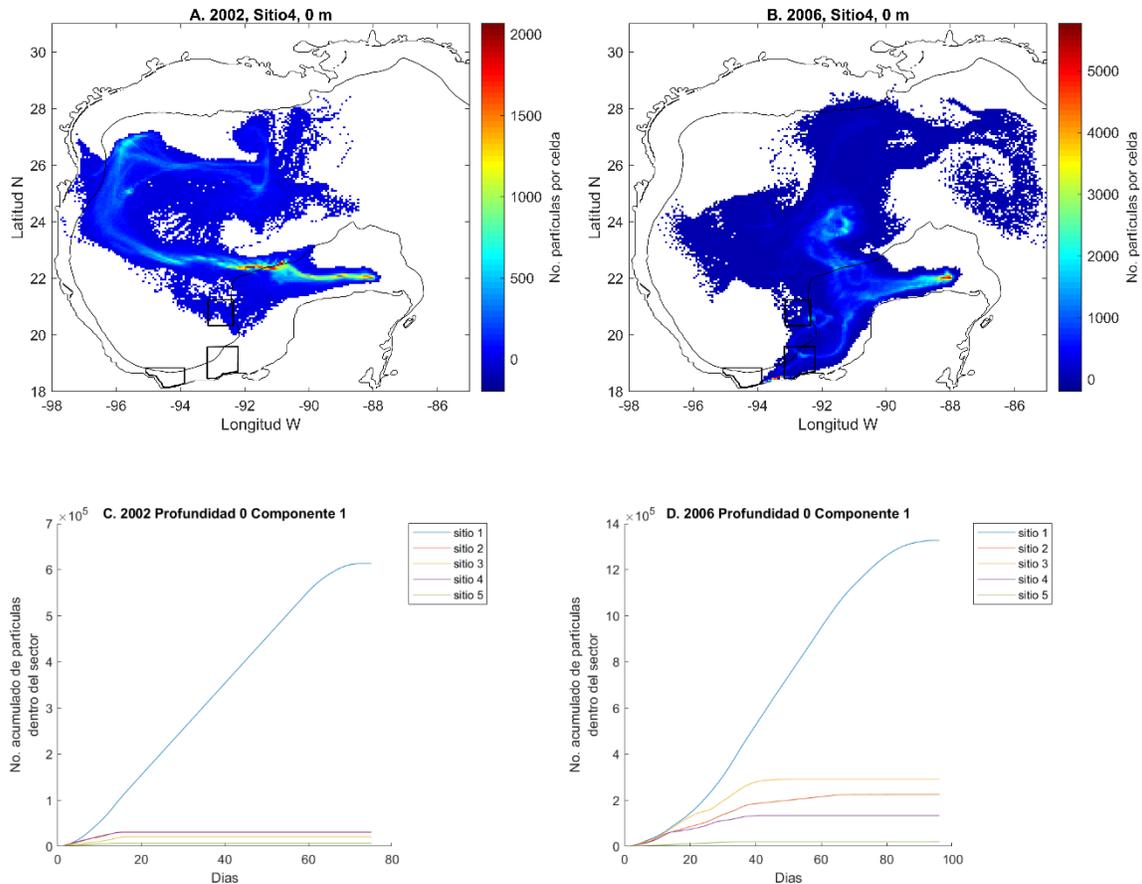
## 7.10. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill\_Vstruct)

El modelo lagrangiano indicó que el conjunto de trayectorias de partículas virtuales liberadas en el Canal de Yucatán (sitio 5), siguieron la circulación de la CL y de los remolinos asociados a ella (Fig. 24A, Anexo I). Durante los diferentes años de primavera, se observó que la retención y re-circulación fue baja ( $<1 \times 10^5$  partículas), debido a que las partículas salen rápidamente y muy pocas regresan del sector (Fig. 24B, Anexo I, VI).



**Figura 24.** A) Acumulación y B) retención y re-circulación de partículas en el Canal de Yucatán, a 20 m de profundidad, durante 2006.

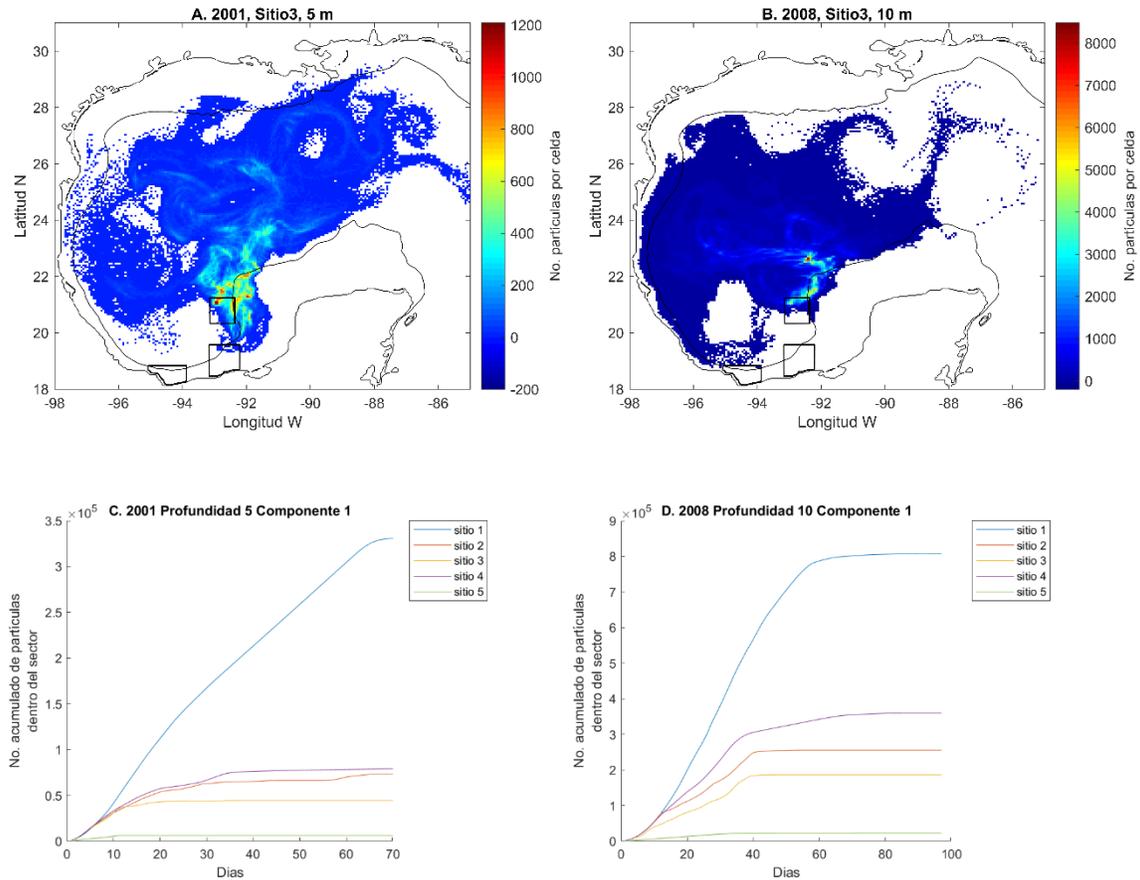
En la plataforma de Yucatán (sitio 4), el conjunto de trayectorias de partículas virtuales siguió dos rutas: 1) Costera, sobre la plataforma interna, siguiendo la línea de costa (0 m de profundidad) y 2) Oceánica, sobre la plataforma externa hacia el noroeste, siguiendo la circulación de la CL y de la región oceánica de la Bahía de Campeche (0-20 m de profundidad). Si bien la ruta Costera es característica en la capa más superficial, durante el 2002, no se observó tránsito de partículas virtuales sobre la plataforma interna (Fig. 25A), mientras que en 2000-2001, 2004, 2006 y 2010, las partículas llegaron hasta la plataforma de Veracruz, donde se observó su acumulación (Fig. 25B, Anexo II). A pesar de que las partículas tardaron en salir del sector ( $\sim 15$  días), la re-circulación fue baja ( $<2 \times 10^5$  partículas) (Fig. 25C, D, Anexo VI).



**Figura 25.** A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en la plataforma de Yucatán, a 0 m de profundidad, durante 2002 y 2006.

En las áreas de muestreo, se detectaron variaciones en las trayectorias de partículas virtuales, dependiendo de la profundidad. En el Cañón de Campeche (sitio 3) de 0-5 m, el tránsito de partículas virtuales fue hacia el borde oriental de la plataforma de Tamaulipas y Veracruz, siguiendo la circulación anticiclónica (remolinos) y la CL con un menor transporte hacia el sureste (excepto 2004 y 2010). No obstante, de 10-20 m de profundidad, se observó un mayor tránsito de partículas virtuales hacia el sureste, siguiendo los remolinos, anticiclónico (2000-2001) y ciclónico de la Bahía de Campeche (2002, 2006 y 2008). Cabe resaltar que durante 2001 y 2006 (0-10 m), así como a los 20 m, en la mayoría de los años, se observó una concentración de partículas ( $\sim 300$ -2000) sobre el borde de la plataforma de Campeche, ligada a la influencia del remolino anticiclónico ( $\sim 20^\circ\text{N}$ ,  $93^\circ\text{W}$ ) (Fig. 25A, B; Anexo III). Respecto a la retención y re-circulación, se observó que a pesar de

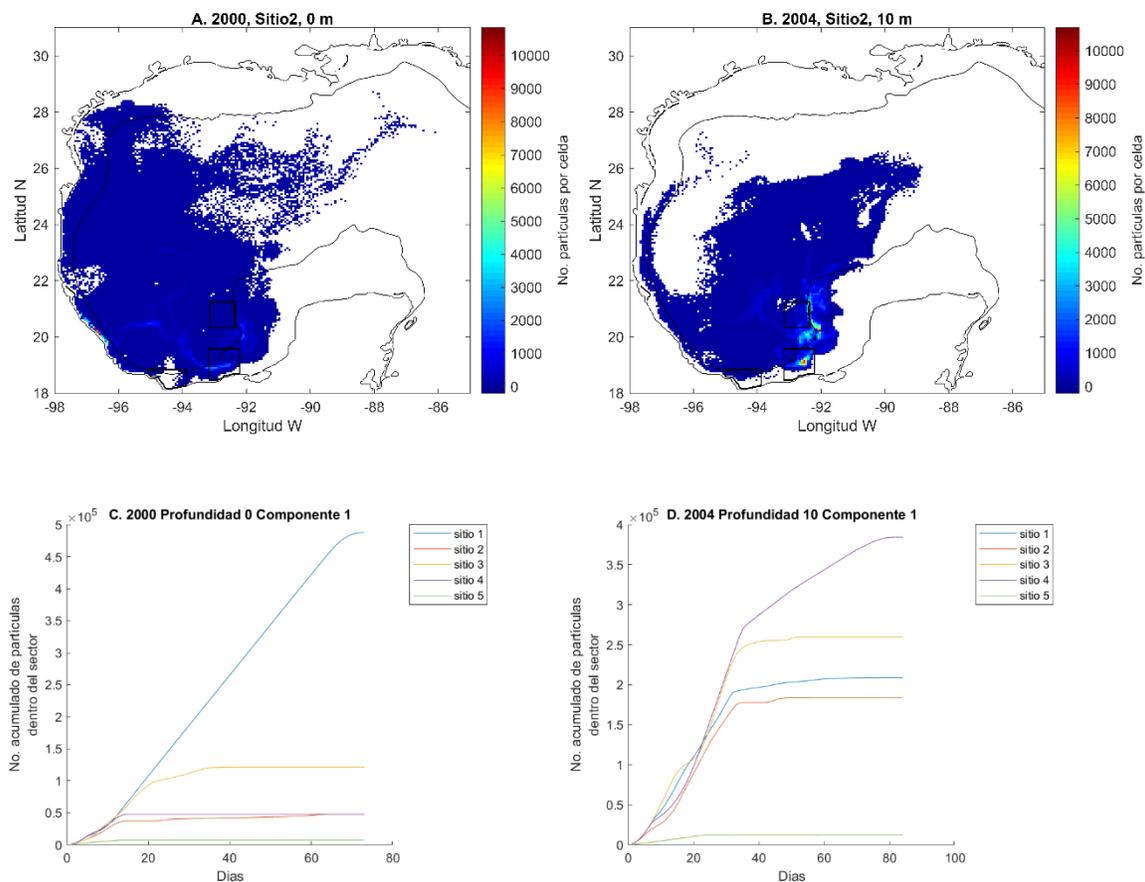
que las partículas dejan rápidamente el sector, estas regresan durante los primeros 40 días. Particularmente a los 10 m de profundidad, la re-circulación aumenta (Fig. 26C, D). En 2002, se observó la re-circulación de las partículas durante los primeros 20 días, después del día 20 las partículas dejan el sector y regresan del día 38 al 58 (Anexo VI).



**Figura 26.** A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en el Cañón de Campeche, a 5 y 10 m de profundidad, durante 2001 y 2008.

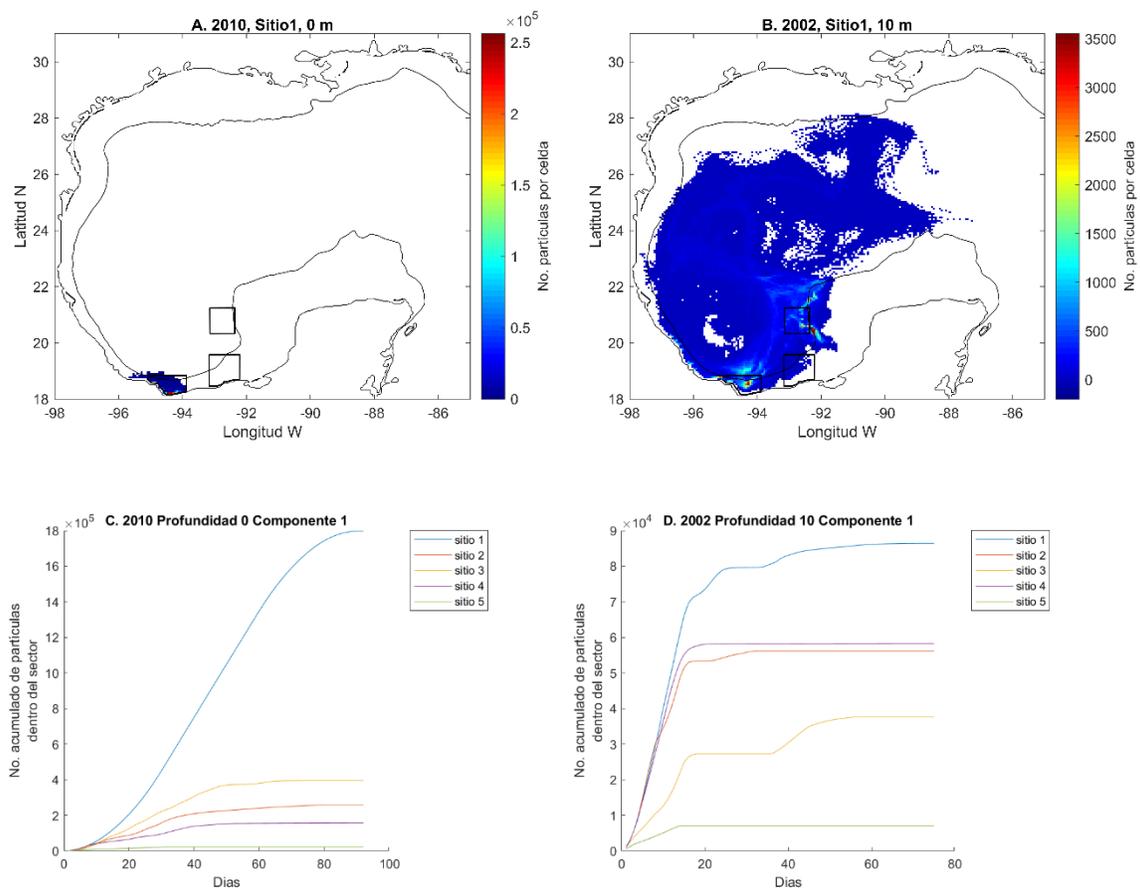
En Tabasco, las trayectorias de partículas virtuales siguen la ruta Costera (0-5 m de profundidad) y Oceánica (0-20 m de profundidad), sin embargo, debido a la influencia del remolino anticiclónico ubicado en el borde de la plataforma de Campeche ( $\sim 20^\circ\text{N}$ ,  $93^\circ\text{W}$ ), se observó un predominio de las trayectorias de partículas hacia el noroeste, siguiendo los remolinos anticiclónicos hasta alcanzar el borde de la plataforma de Tamaulipas y Veracruz, donde las partículas virtuales son transportadas tanto al noroeste como al sureste (Anexo IV). En el 2000 se

observó una acumulación de partículas en la porción más occidental de la plataforma de Veracruz ( $>4000$  partículas), dichas partículas, salieron del sector siguiendo la circulación del remolino anticiclónico de la plataforma de Campeche ( $\sim 20^\circ\text{N}$ ,  $93^\circ\text{W}$ ), hacia el talud de la Bahía, donde fueron atrapadas por la circulación del remolino anticiclónico de Veracruz ( $\sim 22^\circ\text{N}$ ,  $96^\circ\text{W}$ ) (Fig. 27A). Por su parte, en el tránsito costero, se observó la acumulación de partículas hacia el suroeste ( $>1 \times 10^4$ ), debido a la disminución de los campos de velocidad sobre la plataforma interior de Tabasco y Veracruz. Asimismo, de 5-10 m de profundidad, se observó una mayor concentración de partículas virtuales ( $>2000$  partículas) en el sector y sobre el flanco derecho del anticiclón ( $\sim 20^\circ\text{N}$ ,  $93^\circ\text{W}$ ) ubicado en el borde de plataforma de Campeche (Fig. 27B). La retención y re-circulación fue baja en la capa de 0-5 m e incremento a los 10 m de profundidad (Fig. 27C, D, Anexo VI).



**Figura 27.** A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en Tabasco, a 0 y 10 m de profundidad, durante 2000 y 2004.

En Veracruz, debido a que la plataforma es muy estrecha, el tránsito de partículas virtuales ocurrió hacia la zona oceánica, tanto al noroeste como al sureste de la Bahía de Campeche. Con excepción de 2010 (0-5 m de profundidad, Fig. 28A), se observó que las partículas salen rápidamente del sector y son distribuidas ampliamente sobre la Bahía de Campeche y la porción norte, donde se integran a la circulación de la CL y sus remolinos asociados. En la mayoría de los años y particularmente de los 5-20 m de profundidad, se observó el tránsito de y acumulación de las partículas virtuales hacia el sureste, siguiendo la circulación del remolino anticiclón (~20°N, 93°W) ubicado en el borde de plataforma de Campeche (Fig. 28B; Anexo V). En comparación con los otros sitios, y con excepción de 2000 y 2004, la retención y re-circulación fue mayor ( $>9 \times 10^4$ ), en la capa de 0-10 m de profundidad (Fig. 28C, D, Anexo VI).



**Figura 28.** A) Acumulación, B) retención y re-circulación de partículas en Veracruz, a 0 y 10 m de profundidad, durante 2010 y 2002.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Hidrografía

#### *Circulación general*

El análisis de las velocidades climatológicas del GM modeladas con las condiciones ambientales registradas durante la primavera (entre 2000-2010) permitió observar: 1) la intrusión de la CL; 2) la formación y desprendimiento del Giro Anticiclón hacia noreste; 3) el re-plegamiento de la CL hacia el sur, 4) los remolinos, ciclónico ( $\sim 21^\circ\text{N}$ ,  $94^\circ\text{W}$ ) y un par de anticiclónicos en Bahía de Campeche y el Banco de Campeche ( $\sim 22^\circ\text{N}$ ,  $96^\circ\text{W}$ ,  $\sim 20^\circ\text{N}$ ,  $93^\circ\text{W}$ ); y 5) la corriente costera en dirección este-oeste. Esto significó que la mayor parte de los procesos oceánicos que engloban la circulación general del GM fueron observados durante primavera, no obstante, algunos de éstos no corresponden a la temporalidad primaveral puesto que son observados en otras épocas del año.

Por ejemplo, el desprendimiento del Giro Anticiclón registrado durante la primavera en este estudio se debiera presentar en verano, mientras que el re-plegamiento de la CL, es durante otoño e invierno (Monreal-Gómez & Salas-de León, 2004; Oey, 2005; Schmitz *et al.*, 2005; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006; Vukovich, 2007; Lipphardt *et al.*, 2008; Portela *et al.*, 2018). El remolino ciclónico de la Bahía de Campeche fue observado de forma anticipada (mayo-junio), cuando éste debiera ocurrir de julio a febrero ( $20^\circ\text{N}$ ,  $95^\circ\text{W}$ ) y desaparecer durante mayo-junio (Cochrane, 1963; Nowlin, 1972; Hurlburt & Thompson, 1980; Monreal-Gómez & Salas-de-León 1990, 1997; Pérez-Brunius *et al.*, 2013; Díaz-Flores *et al.*, 2017; Sansón *et al.*, 2017).

Díaz-Flores *et al.* (2017) mencionaron que encontrar estas estructuras en fechas diferentes, sugieren su cuasi permanencia en la Bahía de Campeche. La presencia de los remolinos anticiclónicos en la zona concuerda con la temporalidad, aunque ambos difieren en cuanto a su localización geográfica (Signoret *et al.*, 2006; Salas-de-León *et al.*, 2004; Díaz-Flores *et al.*, 2017).

La observación de todos los procesos oceanográficos durante el periodo de estudio, se atribuye a que la climatología general con la que fueron descritos los diferentes procesos proviene de series de tiempo más largas y en diferentes temporadas, dentro de las cuales, la señal de los procesos oceanográficos puede ser débil en el promedio de los datos (Färber-Lorda *et al.*, 2018). Sansón *et al.* (2017) mencionaron que la circulación de mesoescala en el GM ocurre en cualquier época del año (no asociada con una estacionalidad en particular). La modelación de las corrientes sugiere que el desprendimiento del Giro Anticiclón, el replegamiento de la CL o la presencia de los remolinos, ciclónico y anticiclónicos ocurren constantemente a lo largo de todo el año, pero no con la intensidad necesaria, para ser reconocidos como características dominantes de mesoescala durante la primavera.

### ***Temperatura y salinidad***

La temperatura mostró variaciones interanuales y entre las tres zonas de estudio, a pesar de haber sido analizada la información en la misma época de primavera. Los valores más bajos de temperatura ocurrieron durante 2000-2001 y los más cálidos se presentaron durante 2002 y 2010. Las diferencias interanuales se deben a que los muestreos de 2000-2001 se realizaron en abril, que corresponde al principio de la primavera. Durante este mes la influencia de los vientos fríos, provenientes del norte, provocan fuertes frontogénesis y el GM experimenta una disminución en la temperatura, así como lluvias ocasionales intensas. No obstante, a mediados y finales de primavera (mayo-junio), las características del GM se hacen más tropicales debido a la influencia del régimen de los vientos alisios (Tápanes & González-Coya, 1980; Schultz *et al.*, 1997).

La salinidad aun cuando fue relativamente homogénea en todas las zonas de estudio, en la zona de Cañón de Campeche, se observaron diferencias interanuales significativas y una temperatura comparativamente mayor, esto se debe a la influencia del flujo de agua cálida proveniente de la Corriente de Yucatán y la Corriente de Lazo (Salas-de-León *et al.*, 2004; Santiago-Arce & Salas de León, 2012). La zona de Veracruz presentó temperaturas comparativamente menores y

fue significativamente diferente del Cañón de Campeche y Tabasco. Las diferencias entre la zona oceánica y costera se atribuyen a la influencia de las descargas de ríos en Veracruz y Tabasco (Monreal Gómez *et al.*, 1992; Martínez-López & Zavala-Hidalgo, 2009; Zavala-García *et al.*, 2016), así como por el flujo de agua cálida y salada proveniente de la desembocadura de la Laguna de Términos, zona caracterizada por su alta tasa de evaporación (Monreal Gómez *et al.*, 1992; Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Flores-Coto *et al.*, 2013).

## **8.2. Biomasa del zooplancton**

La biomasa del zooplancton presentó variaciones de su abundancia entre zonas de estudio, en estrecha relación con diferentes forzantes físicos que caracterizan a cada localidad. En la zona del Cañón de Campeche, localizada en la zona oceánica, se ubicaron los valores más bajos de biomasa ( $4.7 \text{ g}/100\text{m}^3$ ), similar a lo observado por Okolodkov (2003) y Okolodkov *et al.* (2011). Esta baja biomasa es causada por la influencia de las aguas oligotróficas de la CL, con limitada inyección de nutrientes a la capa superficial ( $0.15 \text{ mmol m}^{-3}$  de nitratos en promedio) (Damien *et al.*, 2018). En la zona de Veracruz y Tabasco se observaron altos valores de biomasa; similar a otros estudios (Flores-Coto *et al.*, 2010; Okolodkov *et al.*, 2011; Zavala-García *et al.*, 2016), debido a las descargas de los ríos, con mayor aporte en Tabasco (Grijalva–Usumacinta,  $2154 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Adicionalmente ocurren la alternancia de remolinos ciclónicos y anticiclónicos frente a la plataforma continental en la Bahía de Campeche, que contribuyen a la difusión/transporte de aguas ricas en nutrientes hacia el océano abierto y viceversa. Esto probablemente favorece procesos de retención, aumentando así la productividad primaria y secundaria de la Bahía de Campeche (Hernández-Becerril *et al.*, 2008; Pérez-Brunius *et al.*, 2013; Färber Lorda *et al.*, 2018). Aunque no se observó una diferencia significativa en la variabilidad interanual de la biomasa del zooplancton, ocurrieron tres incrementos de biomasa (2000, 2004 y 2006) asociados con la disminución de la salinidad e incremento de la temperatura.

### **8.3. Composición taxonómica**

La composición taxonómica de los Pterópodos suele ser diferente entre la parte norte y el sur del GM (Tabla 4), pero también difiere al suroeste del GM y esto se debe principalmente a los escasos estudios realizados en ambas regiones. Las diferencias en la composición faunística se atribuyen a que los Pterópodos tienen una mayor afinidad por aguas oceánicas (Bé & Gilmer, 1977), aunque el esfuerzo del muestreo generalmente se ha enfocado a la zona costera del suroeste del Golfo de México (Leal-Rodríguez, 1965; Matsubara-Oda, 1975; Flores-Coto *et al.*, 2013; Lemus-Santana *et al.*, 2014). Los resultados aquí obtenidos indicaron que la composición de especies fue similar a la registrada en estudios previos para el suroeste del GM. Sin embargo, no se descarta la probable exclusión y falta de identificación de especies de menor tamaño, debido a diferentes métodos de captura (red cónica, bongo o apertura cierre) y luz de malla empleados, y la incertidumbre taxonómica generada por la pérdida de caracteres visibles para la identificación, debido a los métodos de preservación (Herman, 1998; van der Spoel, 1996; Maas *et al.*, 2013; BurrIDGE *et al.*, 2016; López-Arellanes *et al.*, 2018). BurrIDGE *et al.* (2019) sugieren la incorporación de nuevas herramientas para el descubrimiento de especies, incluido el acceso virtual a colecciones de museos, avances en secuenciación de ADN, métodos morfométricos y sistemas de información geográfica para obtener el conocimiento preciso de la taxonomía, diversidad genética y biogeografía de los Pterópodos, y así poder predecir las respuestas ecológicas y evolutivas al cambio climático, sumado a lo antes mencionado, se sugiere ampliar las áreas de muestreo, en el GM y unificar el método de colecta (apertura y cierre).

### **8.4. Diversidad y curvas de rarefacción**

La diversidad fue similar en las tres áreas de estudio, no obstante, las curvas de rarefacción evidenciaron una menor tasa de acumulación de especies en Tabasco con respecto a Veracruz y el Cañón de Campeche. Esto sugiere la necesidad de aumentar el esfuerzo de muestreo en la zona de Tabasco para alcanzar la asíntota en la curva de rarefacción. Estudios previos indican una baja diversidad

en la zona de Tabasco (Flores-Coto *et al.*, 2013; Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018) bajo la influencia de agua cálida y salada proveniente de la Laguna de Términos considerada una cuenca de alta evaporación (Monreal Gómez *et al.*, 1992; Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Flores-Coto *et al.*, 2013). Además, la influencia de los remolinos ciclónicos y anticiclónicos pudiera interrumpir o modificar la circulación costera como se observó en descripción de la circulación, limitando el transporte de los Pterópodos hacia la zona costera y por ello, la baja diversidad en Tabasco.

### **8.5. Subórdenes: análisis de la abundancia y relación con el ambiente**

El suborden Euthecosomata fue el más abundante con respecto a los otros subórdenes como ha sido previamente descrito para esta región (Princz & González, 1981; Flores-Coto *et al.*, 2013; Koppelman *et al.*, 2013; BurrIDGE *et al.*, 2016; López-Arellanes *et al.*, 2018; González *et al.*, 2018) siendo la mayoría de las especies oceánicas (Lalli & Gilmer, 1989). Los Euthecosomata y Pseudothechosomata son herbívoros y forman agregaciones, mientras que los Gymnosomata son carnívoros típicamente en bajas densidades poblacionales (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel & Dadon, 2005). La distribución de los Gymnosomata está estrechamente relacionada con sus predecesores Euthecosomata (BurrIDGE *et al.*, 2016).

Los Euthecosomata fueron más abundantes en Veracruz y Tabasco, sin una relación evidente con las variables ambientales e índice climáticos en la zona de Veracruz y Cañón de Campeche. No así en Tabasco, donde la abundancia presentó una correlación negativa con la salinidad. Esto es debido a que su hábitat de distribución es principalmente oceánico con amplia tolerancia a los cambios de la temperatura y salinidad (Suárez-Morales, 1994; Xu & Li, 2006; Parra-Flores & Gasca, 2009). Los Euthecosomata son altamente abundantes en áreas de alta productividad (Koppelman *et al.*, 2013; BurrIDGE *et al.*, 2016), como se observó en la plataforma continental de Veracruz y Tabasco, que son las áreas de mayor productividad en el GM (Damien *et al.*, 2018), con valores de Clorofila-*a* de hasta

46.6 mg m<sup>-3</sup> en la boca del río Coatzacoalcos y 1.6 mg m<sup>-3</sup> frente al sistema Grijalva–Usumacinta (Signoret *et al.*, 2006; Hernández-Becerril *et al.* 2008).

La abundancia de Pseudothecosomata tuvo diferencias significativas entre las tres áreas de estudio. En particular presentó una relación positiva con la temperatura siendo usualmente más cálida en la zona del Cañón de Campeche, que coincide con una distribución mesopelágica y oceánica más estricta (Lalli & Gilmer, 1989). En las regiones del Atlántico, los Pseudothecosomata son más abundante en aguas más cálidas (Koppelman *et al.*, 2013) como en los giros subtropicales (Burrige *et al.*, 2016). Su intrusión en las zonas costeras se ha asociado a zonas ricas en presas como fitoplancton (López-Arellanes, 2014) explicando su correlación negativa con la biomasa del zooplancton.

Los Gymnosomata son individuos solitarios y poco abundante (Lalli & Gilmer, 1989) sin diferencias significativas entre las tres zonas. Estos fueron más abundantes en Veracruz que en las otras dos zonas del presente estudio, pero, Espinosa-Balvanera (2017) los encontró en más abundancia en el Cañón de Campeche durante el periodo de “nortes” y lluvias. Los Gymnosomata presentaron una relación positiva con la temperatura, salinidad, y los índices climáticos (AMO y CAR), De hecho, éste es el primer indicio de una relación de Pterópodos con los índices climáticos en el GM. Los cambios en la abundancia de Gymnosomata (*Spongiobranchea australis*) han sido relacionados con los eventos El Niño y la Niña (Loeb & Santora, 2013; Steinberg *et al.*, 2015), y durante la transición de El Niño-La Niña en la Corriente de California se observó un incremento de la abundancia de Pseudothecosomata (*Corolla spectabilis*) (González *et al.*, 2018).

La probable relación depredador-presa entre Pterópodos reportada por Lalli & Gilmer (1989), pareciera ocurrir en las zonas de Tabasco y el Cañón de Campeche, donde Gymnosomata co-ocurrieron en una distribución similar con Pseudothecosomata (Tabasco), y Euthecosomata (Cañón de Campeche). Los Gymnosomata son selectivos y procuran una presa en particular bajo condiciones de laboratorio, aun cuando pudiera haber otro tipo de alimento (Conover & Lalli, 1974; Lalli & Gilmer 1989). Por ejemplo, Gymnosomata y *Heliconoides inflatus*

(Euthecosomata) coexisten en el suroeste del GM (López-Arellanes *et al.*, 2018). Sin embargo, el efecto de la depredación debiera ser menos evidente una vez que consideramos la escasa abundancia de los Gymnosomata.

### **8.6 Especies: análisis de la abundancia y relación con el ambiente**

El análisis de Beta-diversidad indicó que la composición de especies es conservativa o se mantiene en las tres áreas de estudio. Sin embargo, en la zona de Tabasco en 2000 vs 2002 se observó una diferencia del 50% de las especies. Esto se debe a que no ocurrieron especies oceánicas en 2002, probablemente debido al incremento de la temperatura y la salinidad, así como a la influencia del remolino del remolino ciclónico de la Bahía de Campeche, que pudiera atrapar a los organismos que se distribuyen en la zona oceánica, mientras que en los de ambientes neríticos y fluvio-lagunares serían confinados a la zona costera (Salas-de-León *et al.*, 1998). La alta riqueza de especies oceánicas en Tabasco en 2000, posiblemente se asocie con la disminución de la temperatura durante el periodo de “nortes” (Tápanes & González-Coya, 1980; Schultz *et al.*, 1997) cuando la circulación es predominantemente anticiclónica. Cabe señalar que no se descarta que la disminución de oxígeno y alta turbidez registrada en la zona costera de Tabasco, limite la presencia de especies oceánicas (López-Arellanes *et al.*, 2018).

Se confirma la mayor abundancia de *C. conica*, *L. trochiformis* y *C. acicula* en la zona costera de Veracruz y Tabasco como ha sido previamente observado en otros estudios (Flores-Coto *et al.*, 2013; Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018). *C. conica* y *C. acicula* son comunes en los sistemas de corrientes activas como la Corriente del Golfo y regiones tropicales y subtropicales (McGowan, 1960; van der Spoel, 1967; Bé & Gilmer, 1977). Estas especies responden de manera diferencial a los gradientes de temperatura y salinidad que caracterizan y dividen el área costera en el suroeste del GM.

El análisis de tendencia indicó que la variación en la abundancia de *C. conica*, y *C. acicula* responden a las características termohalinas zonales, o con alguna variable en particular; a pesar de que estas especies ocurren en un amplio intervalo

de temperatura y salinidad (10.0–27.9 °C y 34.95–36.7 ups) (Bé & Gilmer, 1977; Princz & González, 1981).

*L. trochiformis* se localiza preferentemente en áreas de surgencia (Bé & Gilmer, 1977) y giros subtropicales del Atlántico (BurrIDGE *et al.*, 2016). En el suroeste del GM, responde de forma negativa al incremento de la salinidad y temperatura (Tabasco y Cañón de Campeche), aunque no parece ser sensible a estas variables en otras áreas (Veracruz).

El grupo de las especies oceánicas (*H. inflatus*, *D. papilio* y *H. striata*) ocurrieron preferentemente en la zona del Cañón de Campeche y Veracruz, similar a otros estudios (Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018). *H. inflatus* es considerada como la especie que tipifica las aguas oceánicas del suroeste del GM (López-Arellanes *et al.*, 2018), 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).

*H. inflatus* fue un indicador de las masas de agua Tropical Superficial y Subtropical Subsuperficial del Caribe que caracterizan al Cañón de Campeche (Aldeco *et al.*, 2009; Portela *et al.*, 2018). La abundancia de *D. papilio* fue modulada por la temperatura y *H. striata* por la salinidad en la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche, mientras que en la zona de Tabasco ambas especies parecen responder de forma negativa a los incrementos de la temperatura y salinidad. Esto es consistente con la distribución de *D. papilio* preferentemente en aguas cálidas (Lalli & Gilmer, 1989; Xu & Li 2006) que confirma la correlación positiva con la temperatura y turbidez (López-Arellanes *et al.*, 2018).

Se confirmó que *L. lesueurii*, *L. bulimoides*, *Styliola subula*, *Peracle reticulata*, *Diacria danae*, *Diacavolinia longirostris* y *D. strangulata* son de origen oceánico como fue previamente descrito (Bé & Gilmer (1977) con un gradiente de distribución que disminuyó de la zona oceánica a costera. Con la excepción de *D. longirostris* que prolifera en la zona costera u oceánica dependiendo de la estacionalidad. *D. longirostris* fue escasa en el Cañón de Campeche y considerablemente más

abundante en las zonas costeras de Veracruz (este estudio) y Tabasco (Flores-Coto *et al.*, 2013; Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018). En un estudio previo, su abundancia fue mayor durante la temporada de lluvias en el Cañón de Campeche y el sistema Grijalva-Usumacinta, pero escasa durante la temporada de “nortes” (Espinosa-Balvanera, 2017).

La relación de los Pterópodos y los índices climáticos del presente estudio es la primera aproximación del efecto de la variabilidad climática en su distribución y abundancia, debido a que la temperatura fue una variable en las anomalías de las fases de Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO) que modifica las características oceánicas y las propiedades físicas del Golfo de México por la influencia de la Corriente de Yucatán y la Corriente del Lazo (Karnauskas *et al.*, 2015). Esto ha sido confirmado por una relación entre el AMO y las aguas del suroeste del Golfo de México (cuenca de Campeche, plataforma Yucatán y Mar Caribe) (Del Monte-Luna *et al.*, 2015). Otras especies de pterópodos tienen mayor relación con el CAR y el NTA debido a la influencia de las corrientes que influyen la zona costera en la variabilidad interanual. No obstante, la variabilidad del AMO y el CAR exhiben tendencias similares y son parte de la Alberca Cálida del Atlántico (AWP) (Kinlaw *et al.*, 2019).

## **8.7. Asociaciones**

El análisis de similitud dividió claramente dos grupos de especies (Oceánico y Costero) similar a lo previamente conocido en otros grupos del zooplancton en la región (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Espinosa-Fuentes & Flores-Coto, 2004; Puente-Tapia, 2012; Flores-Coto *et al.*, 2014; López-Arellanes *et al.*, 2018). Su formación y ubicación geográfica, corresponde a descargas de ríos, surgencia, corrientes y remolinos que tienen en estrecha relación con la subdivisión hidrográfica del GM (Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006). Los antecedentes están típicamente limitados a la identificación de asociaciones de especies, pero las posibles causas que los conforman aún no están claramente establecidas.

La asociación de especies costeras es bien definida a lo largo de la plataforma debido diferentes procesos que modifican o alteran la dinámica y propiedades hidrográficas. La descarga de los ríos y el flujo de agua cálida proveniente de la Laguna de Términos tiene una influencia considerable en la subdivisión del ensamble Costero (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Flores-Coto *et al.*, 2014; López-Arellanes *et al.*, 2018). El vórtice anticiclónico observado sobre la plataforma de Campeche y el debilitamiento de la corriente costera cerca de Tabasco, son los principales mecanismos que promueve la separación de las estaciones de muestreo de la agrupación de especies Costera (Tabasco-Veracruz y Tabasco). El agrupamiento de Tabasco tuvo baja diversidad de Pterópodos y abundancia asociada con la presencia de remolinos anticiclónicos que modificaron los campos de velocidad que limitan la mayor parte de la materia suspendida cerca de la costa (Salas-Monreal *et al.*, 2018) y a su vez limitar el transporte de los organismos sobre la plataforma continental.

La similitud entre la zona de Veracruz y el Cañón de Campeche (ensamble Oceánico), previamente descrita (Flores-Coto *et al.*, 2014; López-Arellanes *et al.*, 2018), sugiere la influencia de agua oceánica modulada por el giro anticiclónico de la CL y el remolino ciclónico de la Bahía de Campeche. De esta forma, la intrusión de especies oceánicas ocurre a través de una estrecha plataforma continental frente a Veracruz. No obstante, se descarta la influencia directa de la CL y del giro anticiclónico presente sobre la bahía de Campeche, ya que este último se presentó de forma errática en los análisis de corrientes oceánicas. El presente estudio confirma la circulación predominantemente ciclónica (Vázquez-de la Cerda *et al.*, 2005) que favorece el transporte de agua oceánica hacia la estrecha plataforma de Veracruz y Tabasco. La presencia e intensidad del remolino ciclónico de la Bahía de Campeche contribuye en el debilitamiento de la corriente costera (Dubranna *et al.*, 2011), favoreciendo la formación del ensamble oceánico y promoviendo la separación de las comunidades neríticas y oceánicas (Salas-de-León *et al.*, 1998).

## 8.8. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

El CCA mostró la separación de las primaveras 2000 y 2001 caracterizadas por valores comparativamente menores, que se atribuye a la influencia de fuertes vientos llamados localmente como “nortes” y respecto de las más cálidas (mediados y finales de primavera, entre 2002-2010) debido a la influencia del régimen de los vientos alisios, que generan un incremento en la temperatura (Tápanes & González-Coya, 1980; Schultz *et al.*, 1997). De forma similar se separaron las agrupaciones de estaciones y especies Costeras y Oceánicas. En la asociación oceánica se observó la inserción de algunas estaciones de Tabasco, que coincide con el periodo de secas y un menor aporte fluvial (Hernández-Becerril *et al.*, 2008), aunado con la estrecha plataforma continental que existe desde Veracruz a Tabasco.

La relación entre las especies, la temperatura y biomasa del zooplancton sólo fue evidente en dos especies. *Corolla spectabilis* fue influenciada por el incremento en la biomasa del zooplancton; aunque su dieta es principalmente de fitoplancton, pero al utilizar grandes redes de mucus también atrapa pequeños organismos del zooplancton para alimentarse (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel & Dadón, 1999; Akiha *et al.*, 2017). En cambio, *Notobranchaea macdonaldi* fue influenciada por el incremento de la temperatura en aguas cálidas de la plataforma y el Cañón de Campeche, como ha sido previamente descrito (Flores-Coto *et al.*, 2013; Espinosa-Balvanera, 2017; López-Arellanes *et al.*, 2018). Debido a su afinidad oceánica, su presencia en la plataforma puede estar relacionada con la búsqueda del alimento.

En el presente estudio las variables empleadas (temperatura, salinidad y biomasa del zooplancton) mostraron poca relación con la abundancia de las especies de Pterópodos, y esto se debe a que su distribución ocurre en un ambiente bajo condiciones relativamente homogéneas respecto a estas mismas variables. Aunque una menor disponibilidad de oxígeno y mayor turbidez pueden limitar la presencia y abundancia de especies oceánicas, además de favorecer la dominancia de alguna especie en la zona costera (Tabasco), mientras que la zona oceánica presenta una menor disponibilidad de oxígeno y mayor pH (López-Arellanes *et al.*, 2018). No obstante, la principal diferencia en este estudio fue la preferencia de

hábitat y dominancia de ciertas especies, porque son comunes en la zona costera (*C. acicula*, *C. conica*, *L. trochiformis* y *D. longirostris*) (Suárez-Morales, 1994; Flores-Coto *et al.*, 2013; López-Arellanes *et al.*, 2018), o son especies características de la porción central de la Bahía de Campeche (*H. inflatus*, *S. subula*, *L. bulimoides* y *L. lesueurii*) (López-Arellanes *et al.*, 2018) y de aguas cálidas oligotróficas (Damien *et al.*, 2018). Cabe señalar que la abundancia de las especies responde manera diferencial a la variabilidad interanual y espacial de los procesos físicos y oceanográficos, como se verá a continuación.

### **8.9. SIMULACIÓN HIDRODINÁMICA (Modelo Oilspill\_Vstruct)**

En el presente trabajo se usó el modelo lagrangiano “*Oilspill\_Vstruct*”, diseñado para rastrear partículas, proporcionando resultados similares a los obtenidos con otros modelos numéricos (HYCOM y ROMS; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Salas-Monreal *et al.*, 2018). Esto se debe a que el modelo utiliza los datos de corrientes oceánicas del modelo HYCOM, que incorpora las observaciones mediante la asimilación de datos que se realizó con el sistema *Navy Coupled Ocean Data Assimilation* (NCODA) (Cummings, 2005; Anguiano-García *et al.*, 2019).

El modelo lagrangiano “*Oilspill\_Vstruct*” mostró al menos dos rutas de transporte entre las tres áreas de estudio, una ruta oceánica y una costera que son moduladas por los remolinos ciclónicos y anticiclónicos ubicados fuera de la plataforma continental. La circulación observada difirió del patrón previamente descrito para la primavera dado que, durante esta temporada, se ha registrado ser predominante la Corriente de Yucatán (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo & Fernández-Eguiarte, 2006) aunado a la ausencia del remolino ciclónico de la Bahía de Campeche (Salas-de-León *et al.*, 1998; Díaz-Flores *et al.*, 2017).

El modelo “*Oilspill\_Vstruct*” fue útil para desarrollar una explicación hipotética de los mecanismos que modulan la formación de las agrupaciones de especies de Pterópodos en suroeste del GM. En la zona del Cañón de Campeche (oceánica) el transporte sugiere dos trayectorias de distribución de los organismos planctónicos en la capa de <20 m de profundidad: a) saliendo de Cañón (oceánico) hacia el borde

oriental de la plataforma de Tamaulipas y Veracruz, llevados por la circulación anticiclónica de la CL y sus remolinos asociados; y b) saliendo del Cañón hacia el borde de la plataforma de Campeche, donde los organismos se incorporan a la circulación generada por un vórtice anticiclónico frente a Campeche (~20°N, 93°W), y posteriormente se integran a la circulación dominante de la Bahía de Campeche.

La circulación frente a Tabasco y Veracruz es interesante porque los organismos tienen un transporte costero, pero también hacia la zona oceánica, que genera la interacción de los remolinos ciclónico y anticiclónico, influyendo en el debilitamiento de la corriente costera (Corriente de Yucatán) hacia Tabasco y Veracruz.

En Tabasco los organismos zooplanctónicos pudieran ser débilmente transportados de este a oeste, y ser acumulados sobre la línea de costa hasta Veracruz (ruta costera), en tanto que otra ruta se dirige hacia el banco de Campeche (océano), mediante la circulación anticiclónica que generaría su transporte hacia el noroeste (ruta oceánica). Así también, se esperaría la acumulación de organismos sobre el borde este del vórtice anticiclónico, y de forma simultánea un transporte hacia la Bahía de Campeche.

Un proceso similar ocurre en Veracruz donde la plataforma es estrecha y los organismos planctónicos salen del sector y son incorporados a los remolinos presentes en la Bahía de Campeche distribuyéndose en ambos sentidos de la plataforma continental, como también hacia la Bahía de Campeche donde posteriormente se integran a la circulación de la CL. Los organismos pueden ser transportados principalmente hacia el este, siguiendo la isobata de los 200 m que es el límite de la plataforma continental. No obstante, este proceso de advección se comporta de manera opuesta al patrón de circulación que fluyen de este a oeste (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). Dubranna *et al.* (2011) sugieren que el cambio de dirección de las corrientes se pudiera deber a la ocurrencia errática de los remolinos que colapsan a lo largo de la plataforma continental, los cuales pueden forzar fuertes corrientes a lo largo de la costa y abrumar los regímenes eólicos establecidos, además ellos señalan la existencia de olas atrapadas en la costa generadas por el

viento en la plataforma norte de Tamaulipas que se propagan hacia el Banco de Campeche.

Similar a otros estudios realizador en los sistemas de arrecife (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Salas-Monreal *et al.*, 2018), las corrientes no necesariamente siguen la ruta costera (este-oeste), como es indicada en el patrón de circulación general al suroeste del GM (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). En tal caso también se establece una ruta de transporte de organismos vía océano propiciada por los remolinos (ciclónicos y anticiclónicos) desde el arrecife del banco de Campeche hasta la plataforma de Veracruz (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Salas-Monreal *et al.*, 2018).

## 9. CONCLUSIONES

La composición de especies de Pterópodos no fue diferente entre las áreas de estudio y persiste en la variabilidad interanual, relacionada con las propiedades hidrográficas que son características de un ambiente tropical. No obstante, la distribución de la abundancia de las especies presentó variaciones interzonales, entre la zona costera donde son más abundantes (Veracruz y Tabasco), y la zona oceánica con menor abundancia (Cañón de Campeche). Esto también fue evidente en la conformación de las asociaciones de especies: una Costera subdividida en dos subgrupos, caracterizados por especies de afinidad nerítica (Tabasco-Veracruz y Tabasco), que obedece a diferencias termohalinas relacionadas con descargas fluviolagunares y cuecas de evaporación. En contraste la asociación Oceánica se caracterizó por especies de afinidad oceánica relacionadas a un gradiente ascendente de temperatura (costa-océano) y menor biomasa del zooplancton, derivado de la intrusión de agua más cálidas y oligotróficas de la Corriente de Lazo.

Los cambios en la dirección y el debilitamiento de las corrientes sobre la plataforma continental desempeñaron un papel fundamental en las rutas de transporte que determinaron las asociaciones Costera-Oceánica a través del flujo predominante y dirección de la Corriente de Yucatán, que es debilitado por la presencia, intensidad e interacción de los remolinos (ciclónico y anticiclónico) de la Bahía de Campeche. La circulación oceánica propició tres escenarios en la formación de las asociaciones (Costera y Oceánica): El primero, fue el transporte común sobre la plataforma continental del banco de Campeche (este a oeste), que se debilitó a la altura de Tabasco debido a un vórtice anticiclón y favoreció la agrupación de Tabasco-Veracruz, que a su vez separó la agrupación de Tabasco. El segundo, se trató de un transporte bidireccional frente a Veracruz, producido por un remolino (ciclónico o anticiclónico) que facilitó el flujo en dos vías: una, que dio lugar al transporte de los organismos desde la plataforma continental hacia la zona oceánica y que promovió la mezcla entre las asociación de Veracruz con el Cañón de Campeche (Oceánico), y el otra vía fue en ambas direcciones sobre la plataforma continental entre Tamaulipas-Veracruz-Tabasco, que permitió la integración de la

asociación Costera. El tercero, es un transporte desde el Cañón de Campeche (oceánico), donde los organismos serían llevados por los remolinos anticiclónicos de la Corriente de Lazo hacia la plataforma de Tamaulipas-Veracruz, y el otro se dirige hacia la plataforma de Campeche, pero debido al efecto del vórtice anticiclónico semipermanente (Campeche), los organismos que hipotéticamente llegarían a la plataforma de Tabasco-Campeche, serían transportados hacia la zona oceánica.

## 10. LITERATURA CITADA

- Akiha, F., G. Hashida, R. Makabe, H. Hattori & H. Sasaki. 2017. Distribution in the abundance and biomass of shelled pteropods in surface waters of the Indian sector of the Antarctic Ocean in mid-summer. *Polar Science*, 12, 12-18.
- Aldeco, J., M. Signoret, M.A. Monreal-Gómez, 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. *Cienc. Mar.*, 35(4):333-344.
- Anguiano-García, A., O. Zavala-Romero, J. Zavala-Hidalgo, J.A. Lara-Hernández & R. Romero-Centeno. 2018. High Performance Open Source Lagrangian Oil Spill Model. *In: International Conference on Supercomputing in Mexico. Springer, Cham.* 118-128.
- Athié, G., J. Candela, J. Sheinbaum, A. Badan & J. Ochoa. 2011. Yucatan Current variability through the Cozumel and Yucatan channels. *Ciencias Marinas*, 37: 471–492.
- Bé, A. & R. Gilmer. 1977. A zoogeographic and taxonomic review of *Euthecosomatus* Pteropoda, 6:733-808. *In: Ramsay, A.T.S. (Ed.) Oceanographic Micropaleontology*. Vol. I. Academic Press. London. 1453p.
- Bednaršek, N., C.J. Harvey, I.C. Kaplan, R.A. Feely & J. Možina. 2016. Pteropods on the edge: Cumulative effects of ocean acidification, warming, and deoxygenation. *Prog. Oceanogr.* 145: 1–24.
- 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. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 1706p.

- Bouchet, P., J.-P. Rocroi, B. Hausdorf, A. Kaim, Y. Kano, A. Nützel, P. Parkhaev, M. Schrödl & E.E. Strong. 2017. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families. *Malacologia*, 61(1–2), 1–526.
- Buddle, C.M., J. Beguin, E. Bolduc, A. Mercado, T.E. Sackett, R.D. Selby, H. Varady-Szabo & R.M. Zeran. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *The Canadian Entomologist*, 137(1), 120-127.
- Burridge, A.K., E. Goetze, D. Wall-Palmer, S.L. Le Double, J. Huisman & K.T.C.A. Peijnenburg. 2016. Diversity and abundance of pteropods and heteropods along a latitudinal gradient across the Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 158, 213–223.
- Burridge, A.K., R. Van Der Hulst, E. Goetze & K.T.C.A. Peijnenburg. 2019. Assessing species boundaries in the open sea: an integrative taxonomic approach to the pteropod genus *Diacavolinia*. *Zool. J. Linn. Soc.* 1–25.
- Candela, J., J. Sheinbaum, J. Ochoa & A. Badan, 2002. The potential vorticity flux through the Yucatán Channel and the Loop Current in the Gulf of México. *Geophysical Research Letter*, 29(22), 16-1 - 16-4.
- Caso, M., I. Pisantry & E. Ezcurra. 2004. *Estado del conocimiento de las comunidades bénticas del Golfo de México*. Diagnostico ambiental del Golfo de México. 627p.
- Chang, Y.L. & L.Y. Oey. 2012. Why does the Loop Current tend to shed more eddies in summer and winter? *Geophysical Research Letters*, 39(5), 1–7.
- Cochrane, J.D. 1963. Yucatan Channel. Annual Report. Department of Oceanography, Texas A&M University, College Station, Ref. 63-18A: 6-11.
- Conover, R.J. & C.M. Lalli. 1974. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism, and growth efficiency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 16(2), 131-154.

- Cowen, R.K., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S.R. Thorrold & F.E. Werner (2007) Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography* 20: 14-21.
- Cummings, J.A. 2005. Operational multivariate ocean data assimilation. *Q J Roy Meteor Soc* 131: 3583-3604.
- Cummings, J.A. & O.M. Smedstad. 2013. Variational data assimilation for the global ocean. In *Data Assimilation for Atmospheric, Oceanic and Hydrologic Applications (Vol. II)* (pp. 303-343). Springer, Berlin, Heidelberg.
- 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.
- Damien, P., O. Pasqueron de Fommervault, J. Sheinbaum, J. Jouanno, V.F. Camacho-Ibar & O. Duteil. 2018. Partitioning of the Open Waters of the Gulf of Mexico Based on the Seasonal and Interannual Variability of Chlorophyll Concentration. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(4), 2592–2614.
- del Monte-Luna, P., H. Villalobos & F. Arreguín-Sánchez. 2015. Variability of sea surface temperature in the southwestern Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.*, 102: 73-79.
- Díaz-Flores, M.Á., D.A. Salas-de-León & M.A. Monreal-Gómez. 2017. Origen y evolución del giro ciclónico de la bahía de Campeche, Golfo de México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 52(3), 441–450.
- Dubranna, J., P. Pérez-Brunius, M. López & J. Candela. 2011. Circulation over the continental shelf of the western and southwestern Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116(C8).
- Espinosa-Balvanera, S. G. 2017. *Estudio de los moluscos holoplanctónicos en dos sistemas hidrológicamente distintos*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 73p.

- Espinosa-Fuentes, M.L. & C. Flores-Coto. 2004. Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59(2), 333–352.
- Fabry, V.J., B.A. Seibel, R.A. Feely & J.C. Orr. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science* 65: 414–432.
- Färber Lorda, J., G. Athié, V. Camacho Ibar, L.W. Daessle & O. Molina. 2019. The relationship between zooplankton distribution and hydrography in oceanic waters of the Southern Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems*, 192, 28–41.
- Flores-Coto, C., H.L. Arellanes, J.S. Robles & A.L. Serrano. 2013. Composition, abundance and distribution of Pteropoda (Mollusca: Gastropoda) on the neritic zone, at the Southern Gulf of Mexico (August, 1995). *Hidrobiologica*, 23(3), 348–364.
- Flores-Coto, C., L. Sanvicente-Añorve & M. Sánchez-Ramírez. 2010. Appendicularian distribution and diversity in the southern Gulf of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(1), 123–131.
- 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. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 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, 246p.
- Gasca, R. & E. Suárez-Morales. 1996. *Introducción al Estudio del Zooplancton Marino*. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, 711p.

- Gasca, R. & A.W. Janssen. 2014. Taxonomic review, molecular data and key to the species of Creseidae from the Atlantic Ocean. *Journal of Molluscan Studies*, 80(1), 35–42.
- Gilmer, R. W. & G.R. Harbison. 1986. Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata). *Marine Biology*, 91(1), 47–57.
- González, O.M., B.E. Lavaniegos, J.G. Valdés & M.D. la C. Orozco. 2018. Holoplanktonic Mollusks off Western Baja California During the Weak El Niño 2006-07 and Further Transition to La Niña. *American malacological bulletin*, 36(1), 79-96.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- 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, 175p.
- Herman, Y. 1998. Pteropods. In: In Introduction to Marine Micropaleontology (B. U. Haq & A. Boersma, eds), Ámsterdam. 151-159.
- Hernández-Becerril, D.U., J.A. García-Reséndiz, D.A. Salas-de León, M.A. Monreal-Gómez, M. Signoret-Poillon & J. Aldeco-Ramírez. 2008. Nanoplankton fraction in the phytoplankton structure in the southern Gulf of Mexico (April 2000). *Ciencias Marinas*, 34(1), 77–90.
- Herring, J.H. 2010. Gulf of Mexico hydrographic climatology and method of synthesizing subsurface profiles from the satellite sea surface height anomaly. National Ocean Services, Coast Survey Development Laboratory, Report. Princeton, New Jersey, 63p.

- 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. *Progress in Oceanography*, 78(3), 193–221.
- Hurlburt H.E. & J.D. Thompson. 1980. A numerical study of loop current intrusions and eddy shedding. *Journal of Physical Oceanography* 10: 1611-1651.
- Jouanno, J., E. Pallàs-Sanz & J. Sheinbaum. 2018. Variability and Dynamics of the Yucatan Upwelling: High-Resolution Simulations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(2), 1251–1262.
- Karnauskas, M., M.J. Schirripa, J.K. Craig, G.S. Cook, C.R. Kelble, J.J. Agar, B.A. Black, D.B. Enfield, D. Lindo-Atichati, B.A. Muhling, K.M. Purcell, P.M. Richards & C. Wang. 2015. Evidence of climate-driven ecosystem reorganization in the Gulf of Mexico. *Glob. Chang. Biol.*1-15. doi: 10.1111/gcb.12894.
- Kinlaw, T., J.W. Sugg & L.B. Perry. 2019. Warm Season Hydroclimatic Variability and Change in the Appalachian Region of the Southeastern US from 1950 to 2018. *Atmosphere*, 10(5), 289.
- 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 Held*, 18, 88.
- 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. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(6), 1625–1640.

- Lalli, C. M. & R.W. Gilmer. 1989. Pelagic Snails. The Biology of Holoplanktonic Gastropod Mollusks. *Stanford University Press*. Stanford, California, 259p.
- 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, 95p.
- 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, 148p.
- 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. *Cahiers de Biologie Marine*, 55(2), 241–258.
- Lipphardt, B., A. Poje, A. Kirwan, L. Kantha & M. Zweng. 2008. Death of three Loop Current rings. *Journal of Marine Research*, 66, 25–60.
- Loeb, V.J. & J.A. Santora. 2013. Pteropods and climate off the Antarctic Peninsula. *Prog. Oceanogr.* 116: 31–48.
- 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, 83p.
- López-Arellanes, H. S. 2014. *Composición, diversidad, abundancia y asociación de Thecosomata y Gymnosomata en el Sur del Golfo de México*. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, 132p.
- López-Arellanes, H., R. Funes-Rodríguez, C. Flores-Coto, F. Zavala-García & M.L. Espinosa-Fuentes. 2018. Comparison of pteropod assemblages and their relationship with environmental variables in the southern Gulf of Mexico. The

Malacological Society of London *Journal of Molluscan Studies* *Journal of Molluscan Studies*, 84, 386–396.

López-Veneroni, D. & M. C. González-Lozano. 2009. Masas de agua, nutrientes y productividad de la Sonda de Campeche, 125-154. *In*: Soto, L. A. & M del C. González-Macías. (Eds.) PEMEX y la salud ambiental de la Sonda de Campeche. Batelle Memorial Institute, Instituto Mexicano del Petróleo, Universidad Nacional Autónoma de México. 397p.

Maas, A.E., L. Blanco-Bercial & G.L. Lawson. 2013. Reexamination of the Species Assignment of *Diacavolinia* Pteropods Using DNA Barcoding. *PLoS ONE*, 8(1).

Manel, S., N. Loiseau, M. Andrello, K. Fietz, R. Goñi, A. Forcada, P. Lenfant, S. Kininmonth, C. Marcos, V. Marques, S. Mallol, A. Pérez-Ruzafa, C. Breusing, O. Puebla & D. Mouillot. 2019. Long-Distance Benefits of Marine Reserves: Myth or Reality? *Trends Ecol. Evol.* 34: 342–354.

Manno, C., N. Bednaršek, G.A. Tarling, V.L. Peck, S. Comeau, D. Adhikari, D.C.E. Bakker, E. Bauerfeind, A.J. Bergan, M.I. Berning, E. Buitenhuis, A.K. Burrige, M. Chierici, S. Flöter, A. Fransson, J. Gardner, E.L. Howes, N. Keul, K. Kimoto, P. Kohnert, G.L. Lawson, S. Lischka, A. Maas, L. Mekkes, R.L. Oakes, C. Pebody, K.T.C.A. Peijnenburg, M. Seifert, J. Skinner, P.S. Thibodeau, D. Wall-Palmer & P. Ziveri. 2017. Shelled pteropods in peril: Assessing vulnerability in a high CO<sub>2</sub> ocean. *Earth-Science Rev.* 169: 132–145.

Martell-Hernández, L.F., M. Sánchez-Ramírez & A. Ocaña-Luna. 2014. Distribution of planktonic cnidarian assemblages in the southern Gulf of Mexico, during autumn. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87(1), 18.

Martínez-López, B. & A. Parés Sierra. 1998. Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas*, 24, 65–93.

- Martínez-López, B. & J. Zavala-Hidalgo. 2009. Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems*, 77(1-2), 1-20.
- 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, 51p.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.08. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McGowan, J.A. 1960. *The systematics, Distribution and Abundance of the Euthecosomata of North Pacific*. Tesis de Doctorado. University of California at San Diego La Jolla. California. EUA. 212p.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J. Mar. Syst.*, 13(1):101-121.
- Monreal-Gómez, M.A. & D.A. Salas-de-León. 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*, 29(2), 101–111.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas-de-León & D.C. Biggs, 1990: Variabilidad de la termoclina al paso de un frente frío atmosférico. Ponencia presentada en la Reunión de la Unión Geofísica Mexicana. Monterrey, N.L.
- Monreal Gomez, M.A., D.A. Salas De Leon, A.R. Padilla Pilotze & M.A. Alatorre Mendieta. 1992. Hydrography and estimation of density currents in the southern part of the Bay of Campeche, Mexico. *Ciencias Marinas*, 18: 115–133.
- Monreal-Gómez, M.A & D.A Salas-de-León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. In: Lavín Peregrina MF (ed). Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía 3: 183-199, Unión Geofísica Mexicana, Cd. de México.
- 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. *In*: 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, 62p.
- Mooers, C.N. K. & G.A. Maul. 1998. Intra-Americas sea circulation. *In*: A. R. Robinson (Ed.), *The sea: The global coastal ocean. Regional studies and syntheses* (pp. 183–208). New York: John Wiley and Sons.
- Muller-Karger, F.E., J.P. Smith, S. Werner, R. Chen, M. Roffer, Y. Liu, B. Muhling, D. Lindo-Atichati, J. Lamkin, S. Cerdeira-Estrada & D.B. Enfield. 2015. Natural variability of surface oceanographic conditions in the offshore Gulf of Mexico. *Progress in Oceanography*, 134, 54–76.
- Nowlin, W.D. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. *In*: Capurro LRA & JL Reid (eds). *Contributions on the physical oceanography of the Gulf of Mexico*, Texas A&M University Oceanographic Studies 2: 3-15. Gulf Publishing Company, Houston.
- Oey, L.Y. 2005. Circulation model of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea: development of the Princeton Regional Ocean Forecast (& Hindcast) System-PROFS, and Hindcast experiment for 1992–1999. Final Report. US Department of the Interior (USDOI), MMS, Environmental Division, Herndon, Virginia. OCS Study MMS, 49, 174.
- Okolodkov, Y.B. 2003. A review of Russian plankton research in the Gulf of Mexico and the Caribbean in the 1960-1980s. *Hidrobiológica*, 13(3), 207-221.
- Okolodkov, Y.B., J.A. Aké-Castillo, M.G. Gutiérrez-Quevedo, H. Pérez-España & D. Salas-Monreal. 2011. Annual cycle of the plankton biomass in the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, southwestern Gulf of Mexico. Zooplankton and phytoplankton: Types, characteristics and ecology. Nova Science Publishers, Inc. New York, USA, 63-88.

- 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.Y. 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 Journal of Marine Sciences*, 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). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(3), 647–662.
- Peck, V.L., R.L. Oakes, E.M. Harper, C. Manno & G.A. Tarling. 2018. Pteropods counter mechanical damage and dissolution through extensive shell repair. *Nature communications*, 9(1), 264.
- Pérez-Brunius, P., H. Furey, A. Bower, P. Hamilton, J. Candela, P. García-Carrillo & R. Leben. 2018. Dominant circulation patterns of the deep Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, JPO-D-17-0140.1.
- Portela, E., M. Tenreiro, E. Pallàs-Sanz, T. Meunier, A. Ruiz-Angulo, R. Sosa-Gutiérrez & S. Cusí. 2018. Hydrography of the Central and Western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(8), 5134–5149.
- 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, 104p.

- Putrasahan, D.A., I. Kamenkovich, M. Le Hénaff & B.P. Kirtman. 2017. Importance of ocean mesoscale variability for air-sea interactions in the Gulf of Mexico. *Geophysical Research Letters*, 44(12), 6352–6362.
- Princz, D. & L. González. 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, 95p.
- Salas-De-Leon, D.A., M.A. Monreal-Gomez, L. Sanvicente-Añorve & C. Flores-Coto. 1998. Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, *Mexique. Oceanologica Acta*, 21(1), 87–93.
- Salas-de-León, D.A., M.A. Monreal-Gómez, M. Signoret & J. Aldeco. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research C: Oceans*, 109(5), 1–10.
- Salas-Monreal, D., M. Marin-Hernandez, J. de J. Salas-Perez, D.A. Salas-de-Leon, M.A. Monreal-Gomez & H. Perez-España. 2018. Coral reef connectivity within the Western Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems*, 179, 88–99.
- Santiago-Arce, T. & D.A. Salas de León. 2012. Vorticity and Internal Waves in the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. In: Klapp J., Cros A., Velasco Fuentes O., Stern C., Rodriguez Meza M. (eds) *Experimental and Theoretical Advances in Fluid Dynamics. Environmental Science and Engineering*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Sansón, L.Z., P. Pérez-Brunius & J. Sheinbaum. 2017. Surface relative dispersion in the southwestern Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, 47(2), 387–403.

- Sanvicente-Añorve, L., C. Flores-Coto & X. Chiappa-Carrara. 2000. Temporal and spatial scales of ichthyoplankton distribution in the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4), 463–475.
- 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.
- Sanvicente-Añorve, L., J. Zavala-Hidalgo, M.E. Allende-Arandía & M. Hermoso-Salazar. 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 498, 27-41.
- Schmitz, Jr W.J., D.C. Biggs, A. Lugo-Fernández, L-Y. Oey & W. Sturges. 2005. A synopsis of the circulation in the Gulf of Mexico and on its continental margins. In: Sturges W & Lugo-Fernández A (eds) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Washington, pp 11-29.
- Schultz, D.M., W.E. Bracken, L.F. Bosart, G.J. Hakim, M.A. Bedrick, M.J. Dickinson & K.R. Tyle. 1997. The 1993 superstorm cold surge: Frontal structure, gap flow, and tropical impact. *Monthly Weather Review*, 125(1), 5-39.
- Signoret, M., M.A. Monreal-Gómez, J. Aldeco & D.A. Salas-de-León. 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter, and chlorophyll-a fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(1–2), 153–164.
- Smith, D.C. 1986. A Numerical Study of Loop Current Eddy Interaction with Topography in the Western Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*. 16(7), 1260-1272
- Steinberg, D.K., K.E. Ruck, M.R. Gleiber, L.M. Garzio, J.S. Cope, K.S. Bernard, S.E. Stammerjohn, O.M.E. Schofield, L.B. Quetin & R.M. Ross. 2015. Long-term (1993–2013) changes in macrozooplankton off the Western Antarctic Peninsula. *Deep. Sea. Res. Part I: Oceanographic Research Papers*, 101: 54-70.

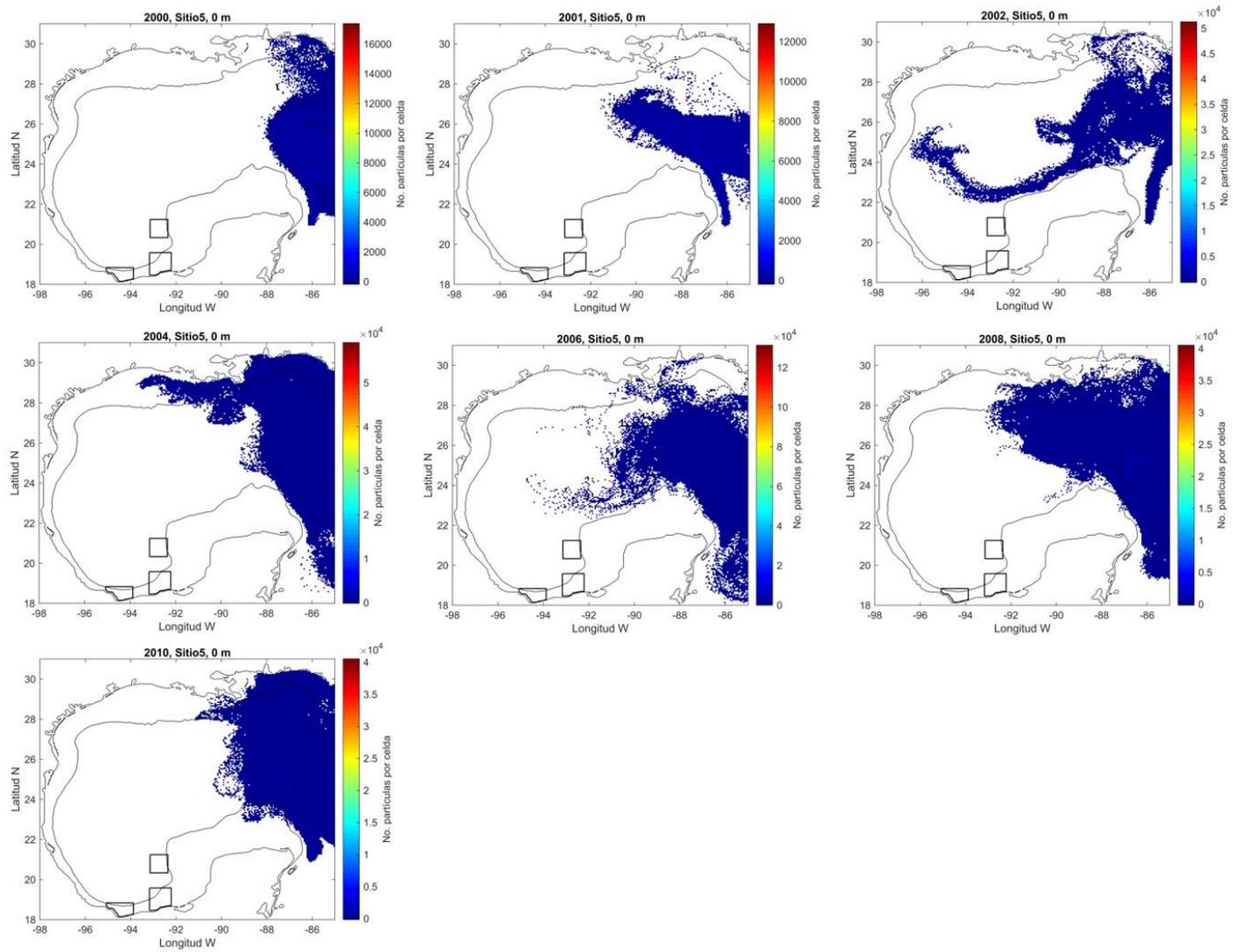
- Suárez-Morales, E. 1994. Distribución de los pterópodos (Gastropoda-Thecosomata y Pseudothecosomata) del Golfo de México y zonas adyacentes. *Revista de Biología Tropical*, 42(30), 523–530.
- Suárez-Morales, E. & R. Gasca, 1992. Pterópodos (Gastropoda: Thecosomata y Pseudothecosomata) de aguas superficiales (0-50 m) del sur del Golfo de México. *Anales Del Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 19, 201–209.
- Suárez-Morales, E., R. Gasca & I. Castellanos. 2009. Pelagic Gastropods, 357-369. En: Wehrmann, I. S. & J. Cortés (Eds.) *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. 535p.
- Tápanes, J.J. & F. González-Coya. 1980. Hidrometeorología del Golfo de México y Banco de Campeche. *Geofísica Internacional*. 19(4), 335-354.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67:1167–1179.
- Tranter, D.J. & P.E. Smith. 1968. Filtration performance, 27-56. In: UNESCO (Ed) *Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2*. Imprimeries Populaires, Geneva, 174p.
- Treml, E.A., J.R. Ford, K.P. Black & S.E. Swearer. 2015. Identifying the key biophysical drivers, connectivity outcomes, and metapopulation consequences of larval dispersal in the sea. *Mov. Ecol.* 3: 1–16.
- Turner, R.E. & N.N. Rabalais. 2018. The Gulf of Mexico. In: *World Seas: An Environmental Evaluation* (Charles Sheppard ed.) 445-464.
- van der Spoel, S. 1967. *Euthecosomata: a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda)*. PhD thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.
- van der Spoel, S. & D. Boltovskoy. 1981. Pteropoda, 493-531. In: 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, 964p.
- van der Spoel, S. 1996. Pteropoda, 459-528. In: Gasca, R. & E. Suárez-Morales (Eds.) Introducción al estudio del zooplancton marino. El colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, 711p.
- van der Spoel S. & J.R. Dadon. 1999. *Pteropoda*. In: Boltovskoy D. (Ed.), South Atlantic Zooplankton, pp. 649–706. Backhuys Publishers, Leiden.
- van der Spoel, S. & J. R. Dadon. 2005. Pteropoda. In: Boltovskoy D. (Ed.) Zooplankton of the South Atlantic Ocean. World Diversity Database, ETI BioInformatics, Amsterdam. ISBN 90-75000-76-6. DVD-ROM interactivo.
- Vázquez-de la Cerda, A. M., R. O. Reid, S. F. DiMarco & A. E. Jochens. 2005. Bay of Campeche circulation: an update, 279-294. *In*: Sturges, A. & A. Lugo-Fernández (Eds.) Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models. Geophysical Monograph Series 161, American Geophysical Union, Washington, 347p.
- Vidal, V.M.V., F.V Vidal, A.F. Hernández, E. Meza & J.M. Pérez-Molero. 1994. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 99(C4), 7571-7597.
- Vidal, V.M.V., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza & L. Zambrano. 1994b. Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Oceanography*, 50(5), 559–588.
- Vidal, V.M.V., F.V Vidal & J.M. Pérez-Molero. 1992. Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 97(C2), 2155–2172.
- Vukovich, F.M. & G.A. Maul. 1985. Cyclonic eddies in the eastern Gulf of Mexico. *Journal of physical Oceanography*, 15(1), 105-117.

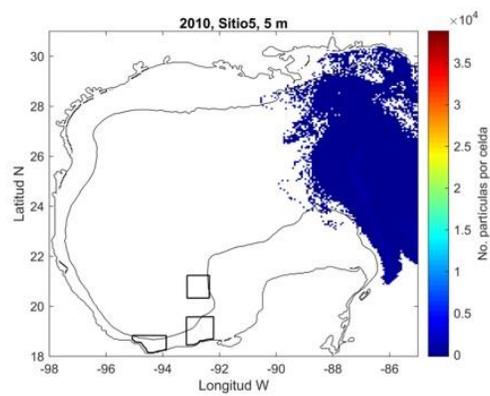
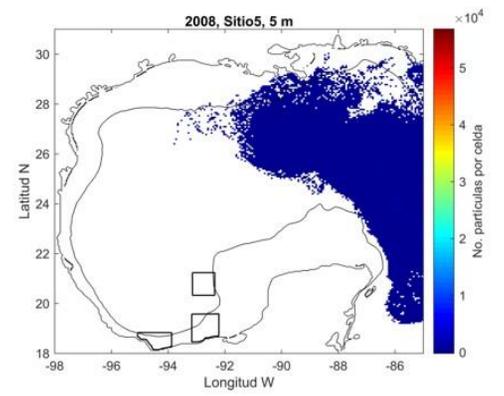
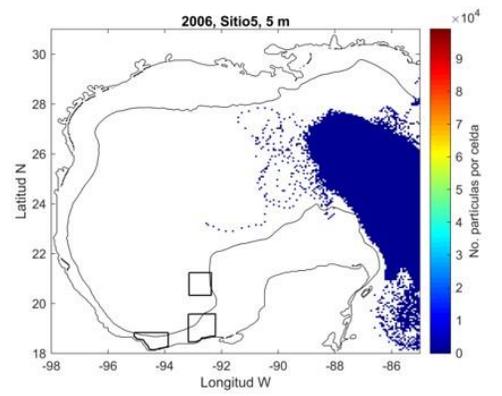
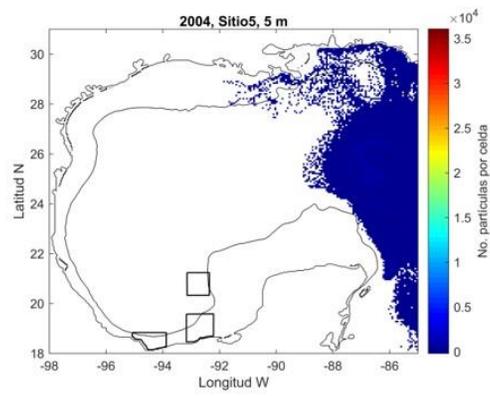
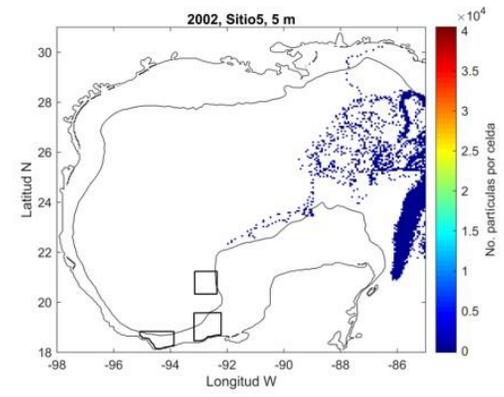
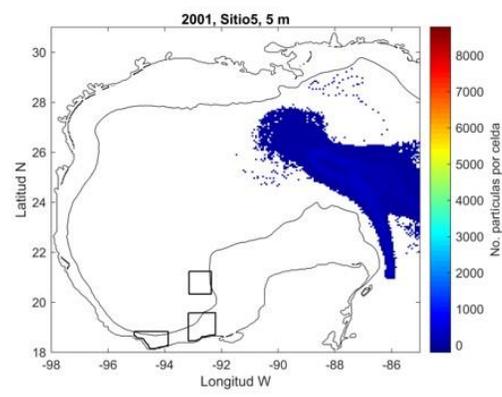
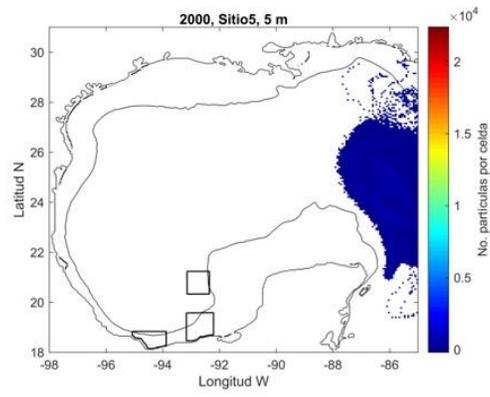
- Vukovich, F.M. 2007. Climatology of ocean features in the Gulf of Mexico. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 88(2), 156–157.
- Xu, Z. & C. Li. 2006. Study on abundance variation of pteropods in the East China Sea [J]. *Acta Oceanol. Sin.*, 25(1):100-107.
- Xu, Z. & C. Li. 2006. Study on abundance variation of pteropods in the East China Sea [J]. *Acta Oceanol. Sin.*, 25(1):100-107.
- Zavala-García, F. & C. Flores-Coto. 1989. Medición de biomasa zooplanctónica. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM 16: 273-278.
- Zavala-García, F., C. Flores-Coto & M. de la L. Espinosa-Fuentes. 2016. Relationship between zooplankton biomass and continental water discharges in the southern Gulf of Mexico (1984-2001). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1), 21–31.
- Zavala-Hidalgo, J. & A. Fernández-Eguiarte. 2006. 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. *In: 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. 226p.
- Zavala-Hidalgo, J., S.L. Morey, J.J. O'Brien & L. Zamudio. 2006. On the Loop Current eddy shedding variability. *Atmosfera* 19: 41–48.
- 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. *Journal of Geophysical Research*, 108(C12), 3389.

# 11. ANEXOS

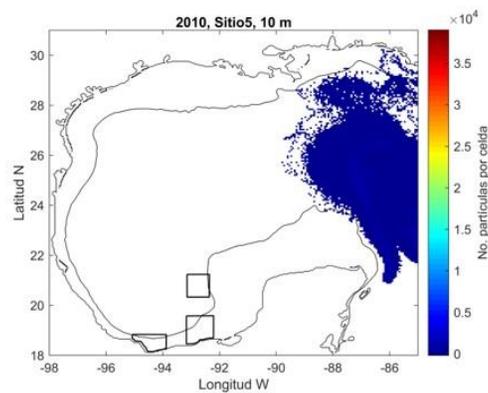
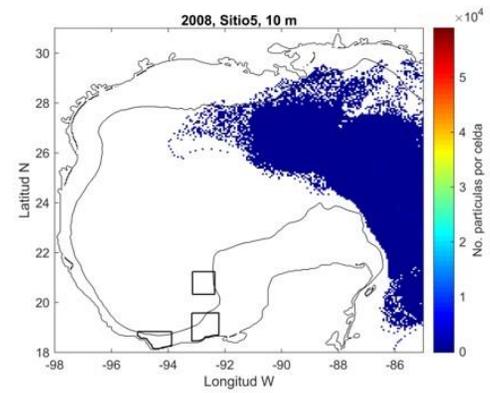
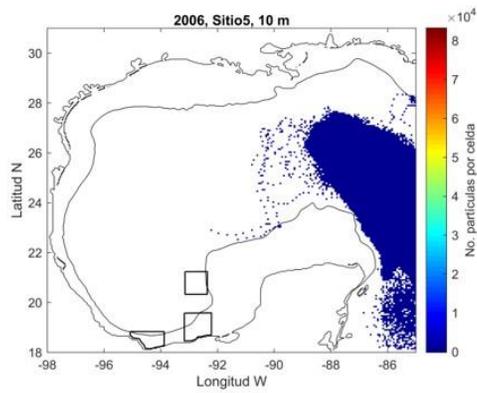
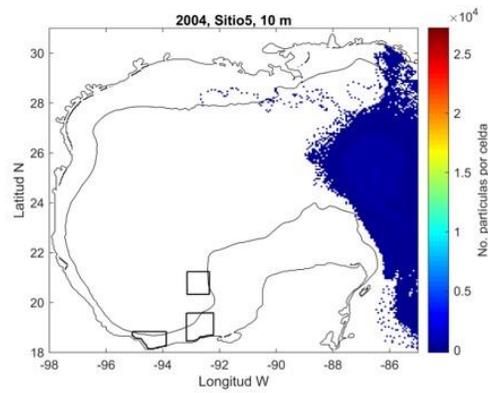
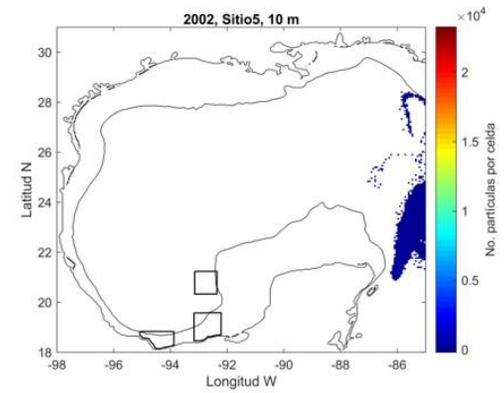
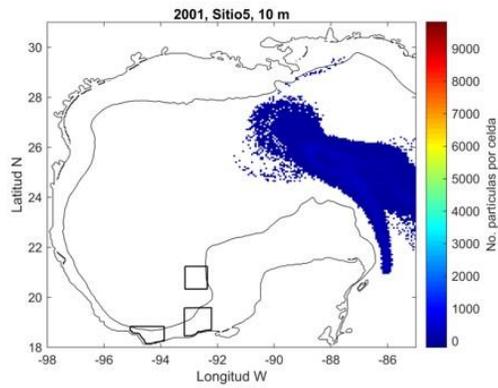
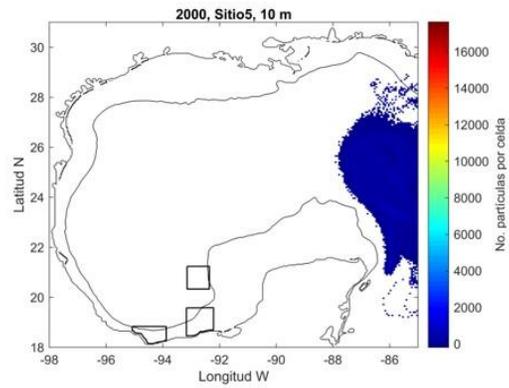
## ANEXO I. Acumulación de partículas en el Canal de Yucatán, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.



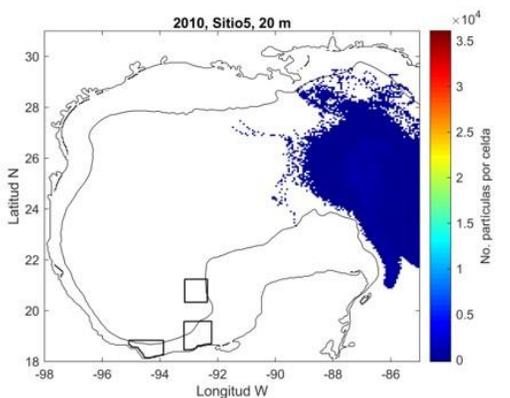
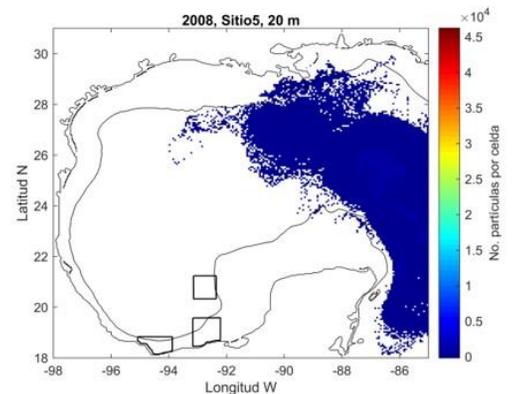
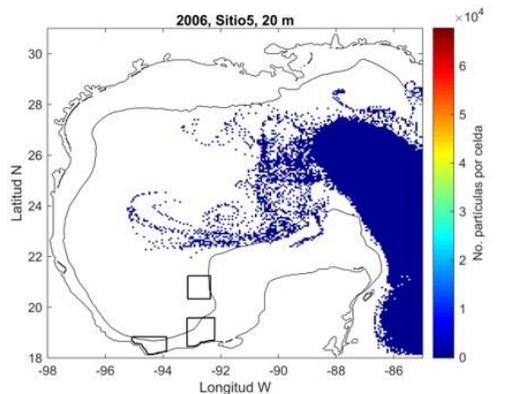
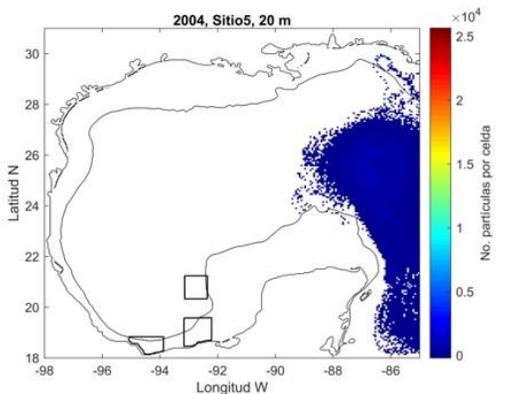
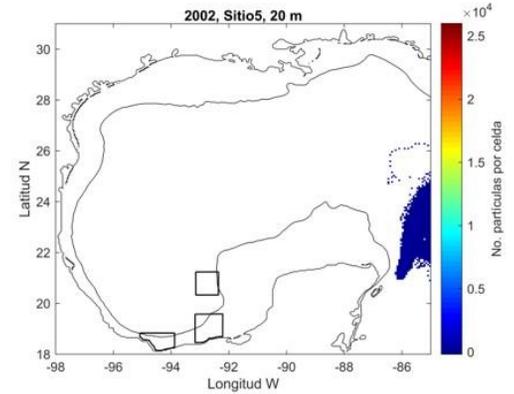
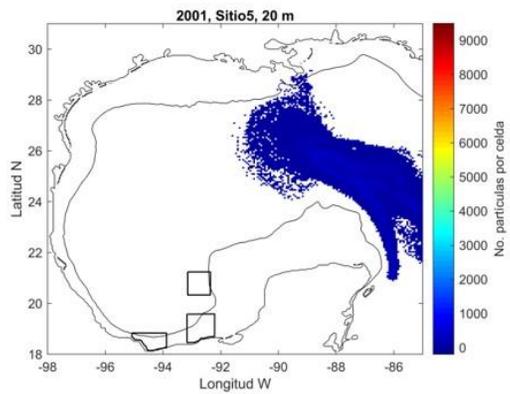
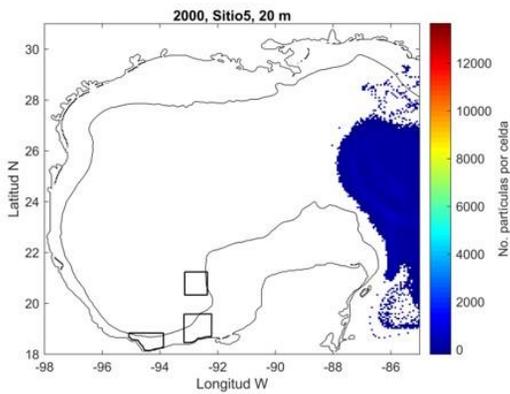
Continua...



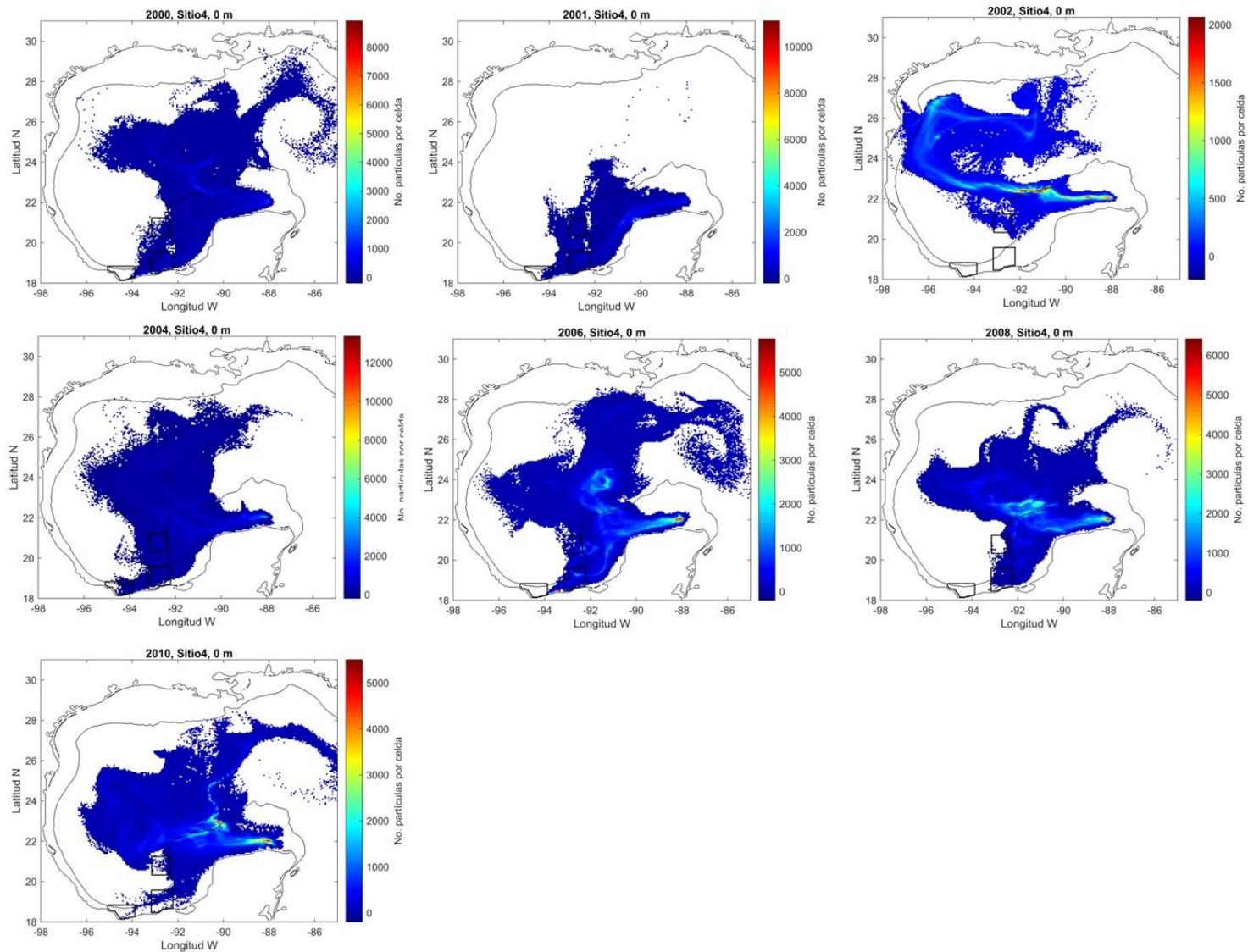
Continua...



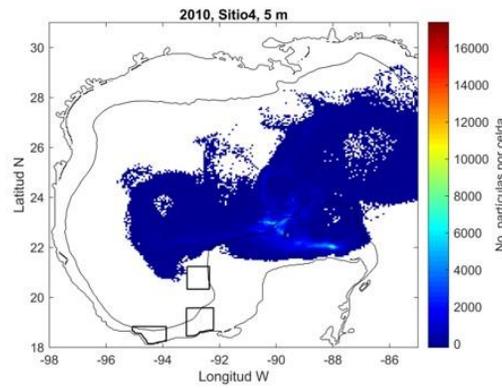
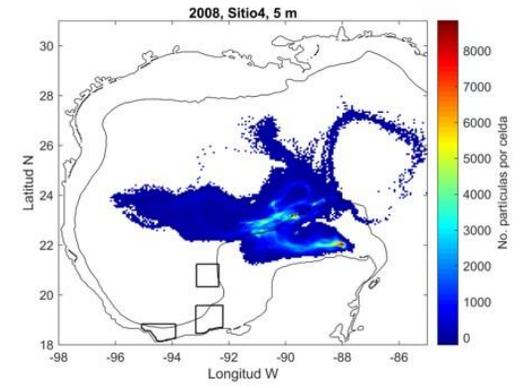
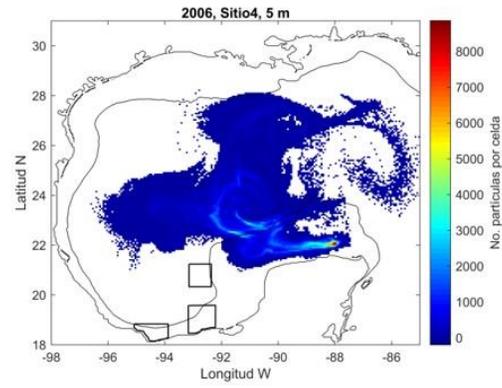
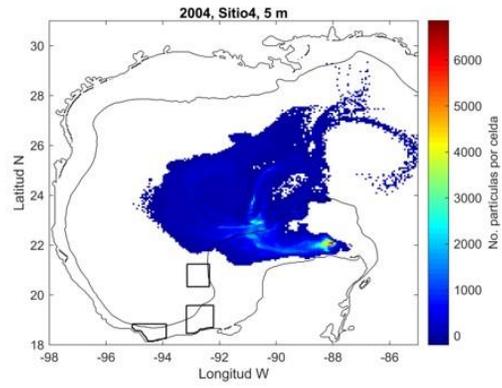
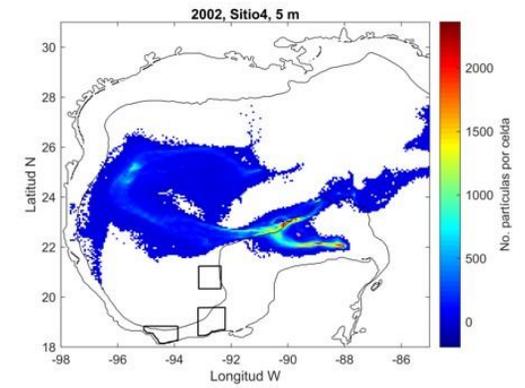
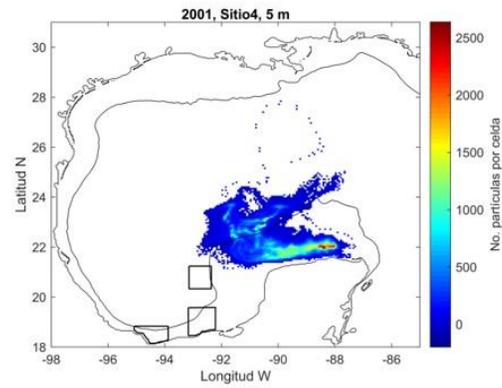
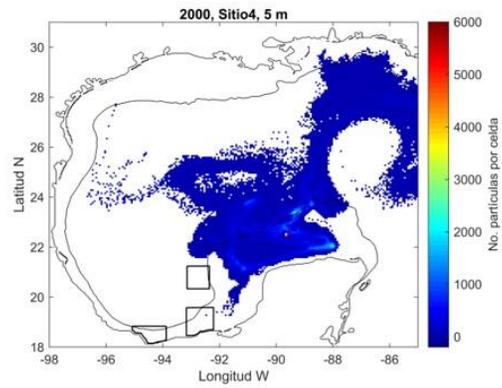
Continua...



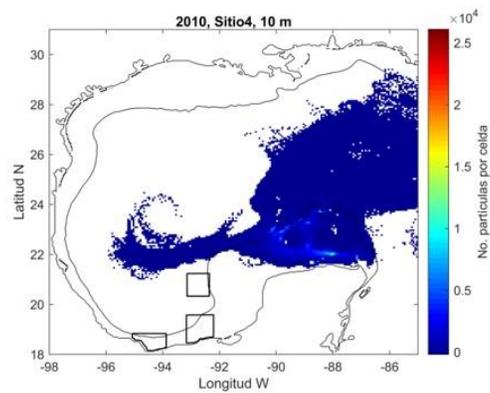
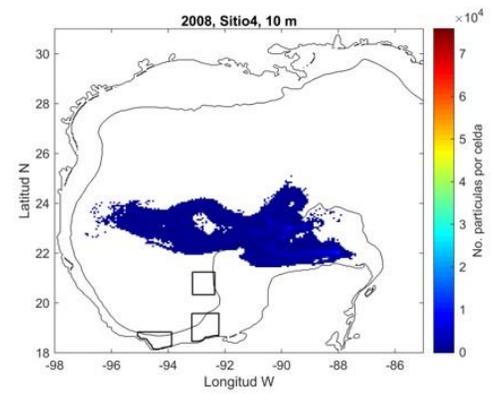
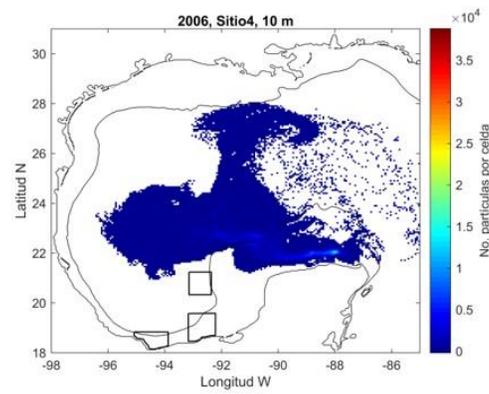
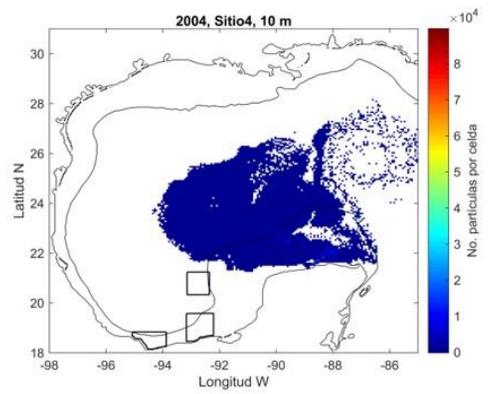
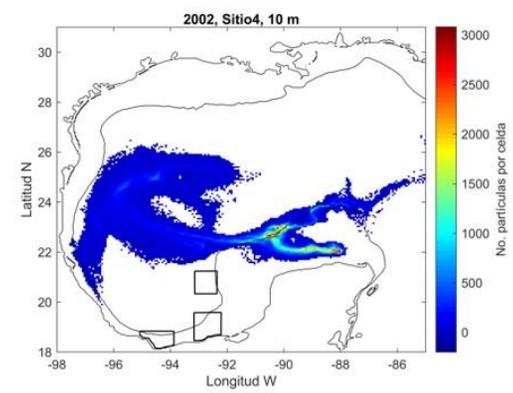
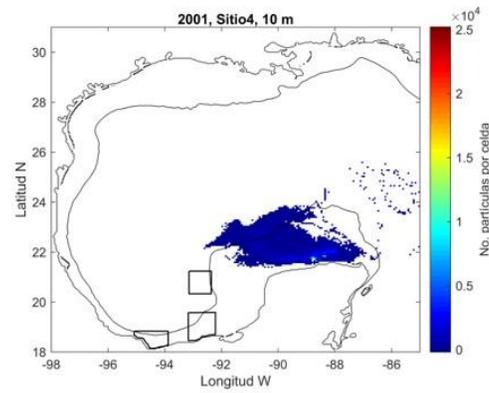
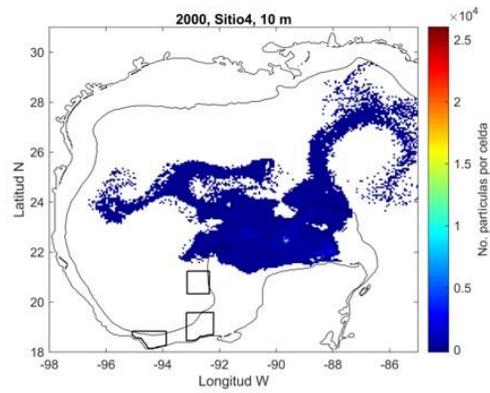
ANEXO II. Acumulación de partículas en la plataforma de Yucatán, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.



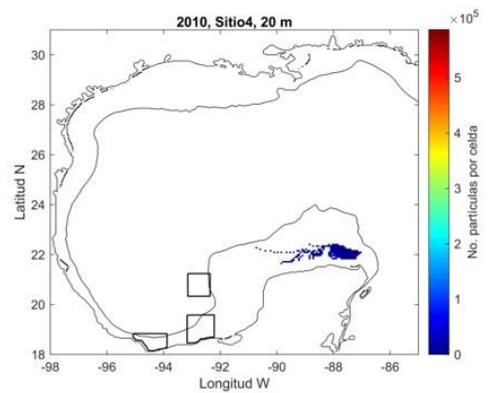
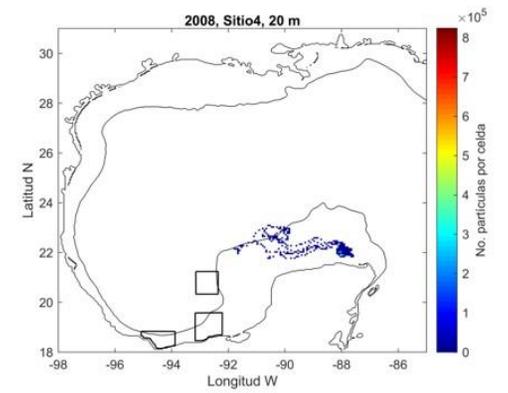
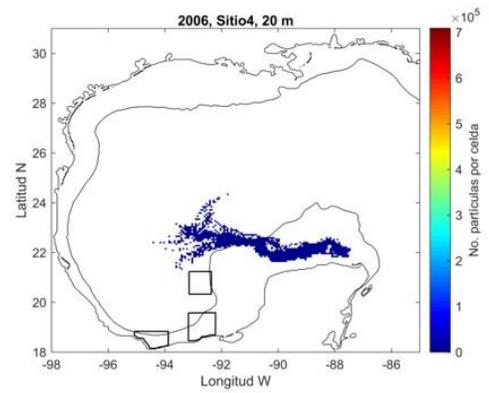
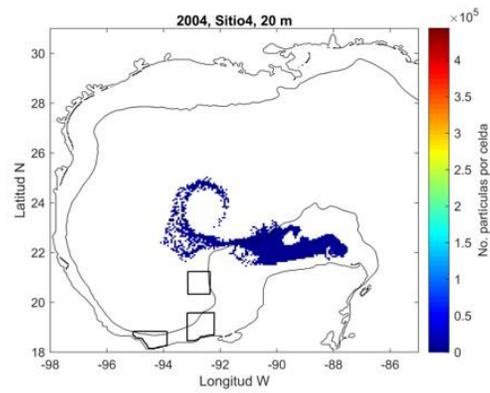
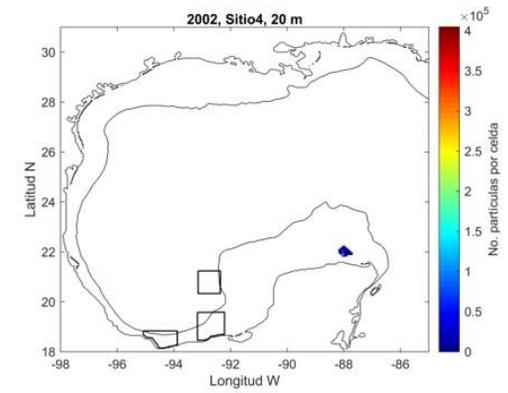
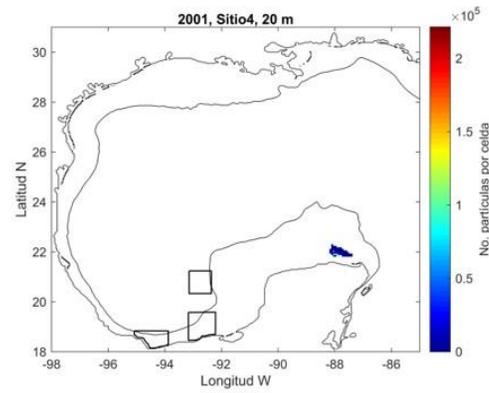
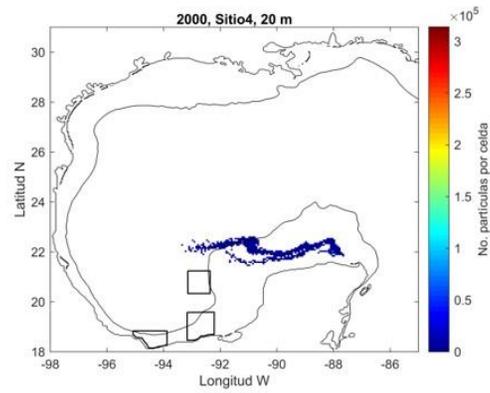
Continua...



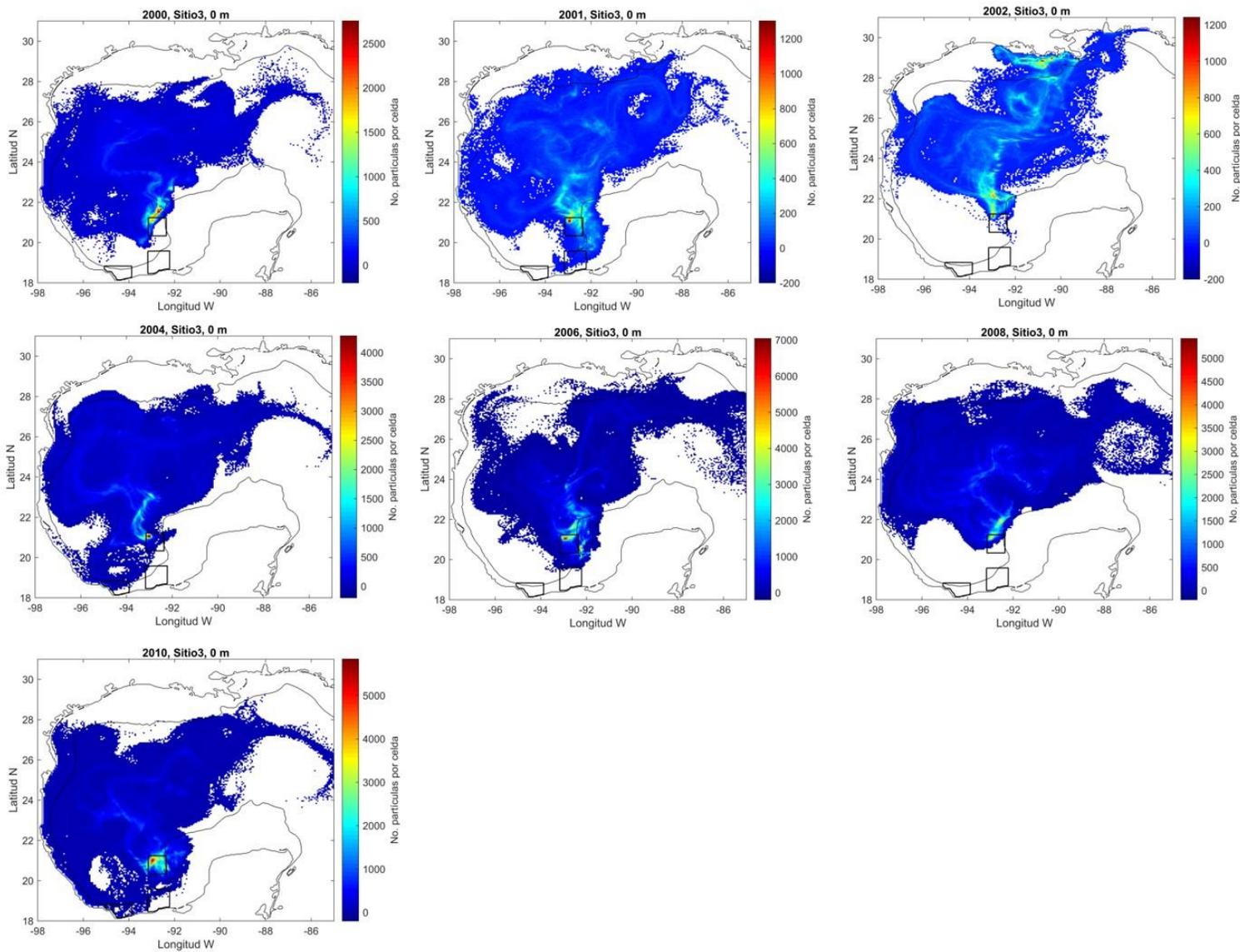
Continua...



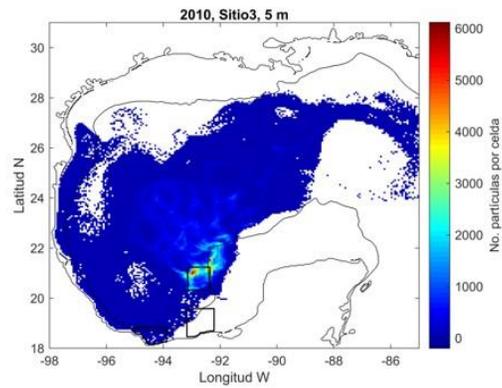
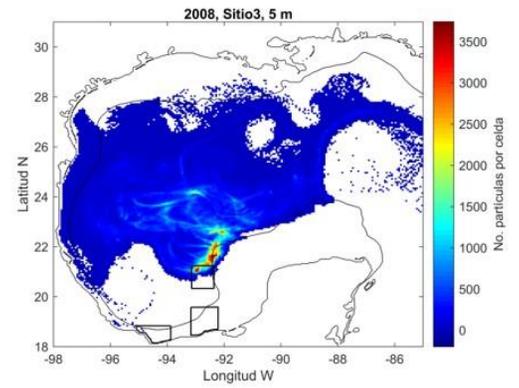
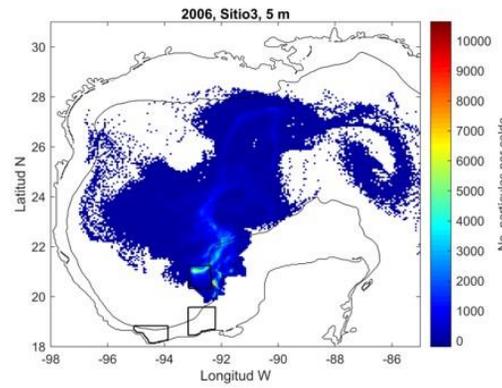
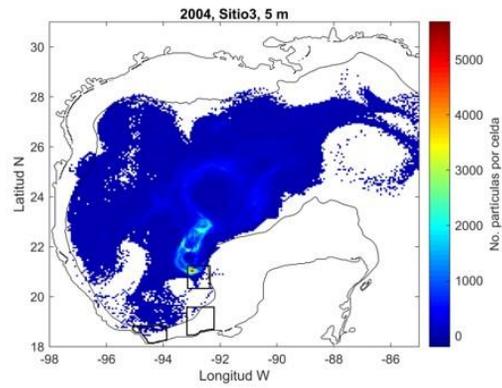
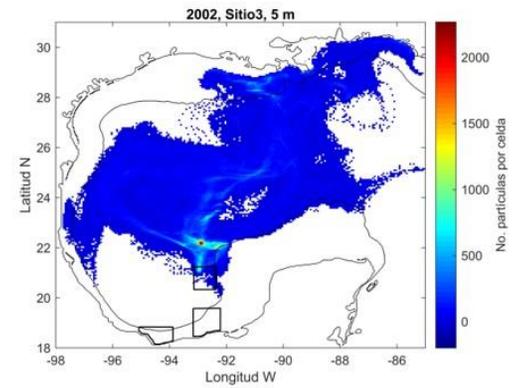
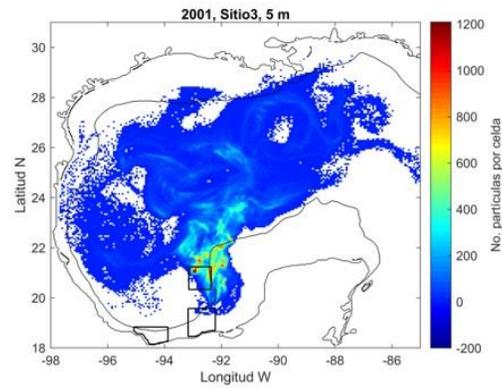
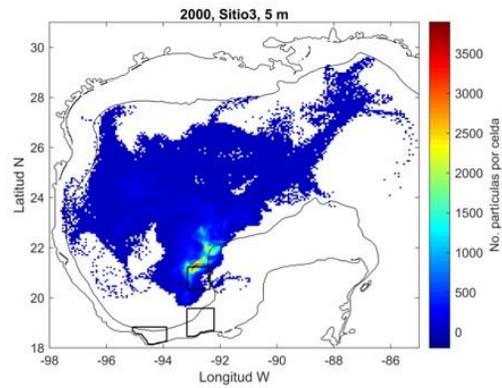
Continua...



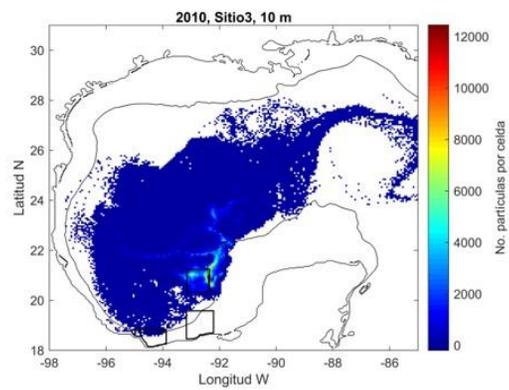
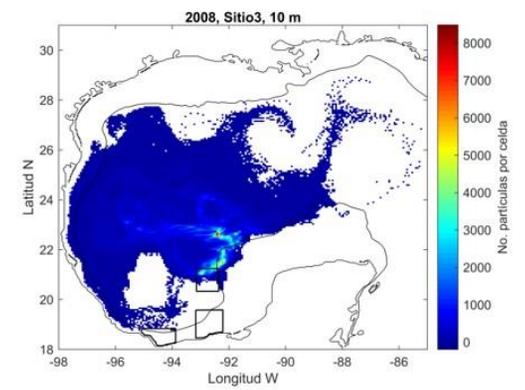
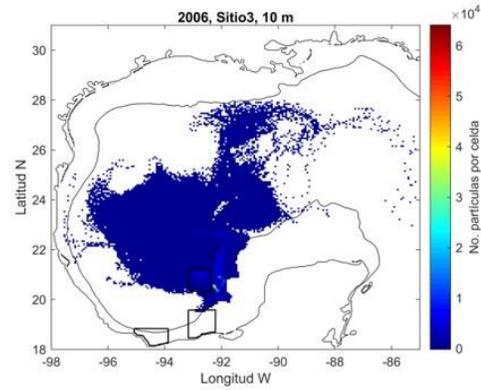
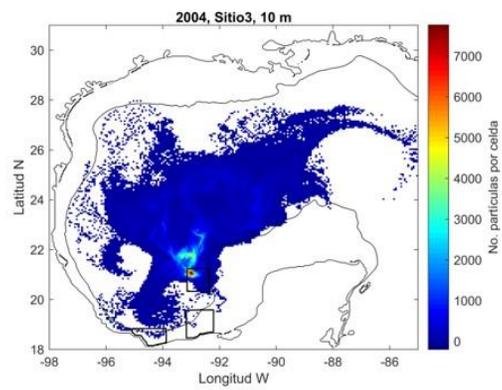
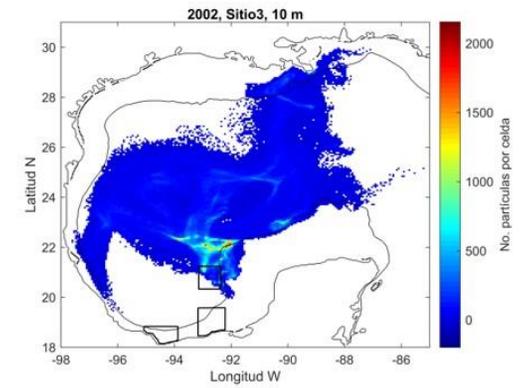
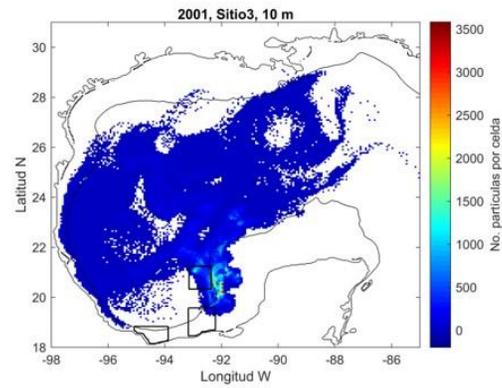
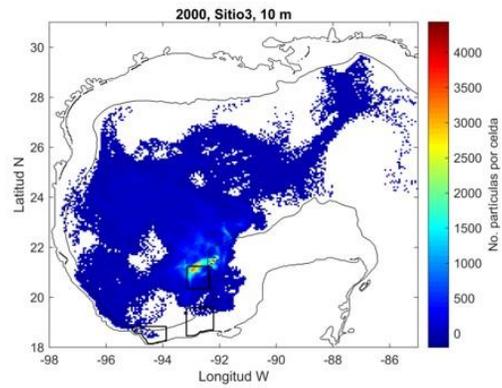
ANEXO III. Acumulación de partículas en el Cañón de Campeche, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.



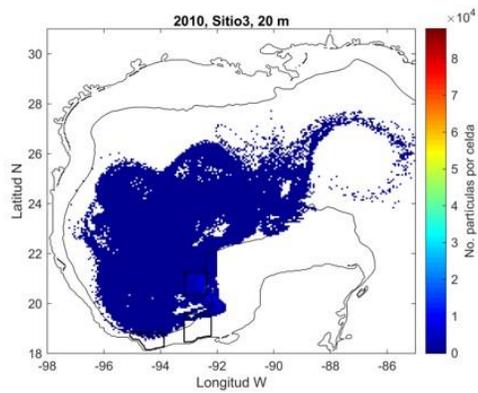
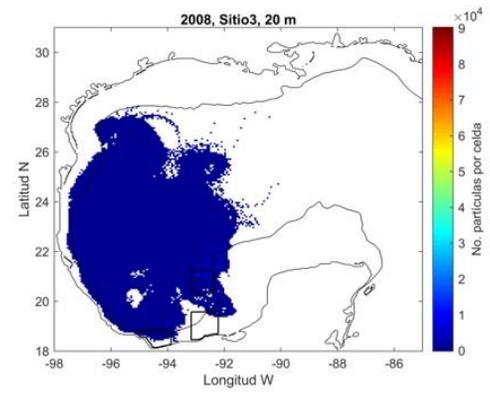
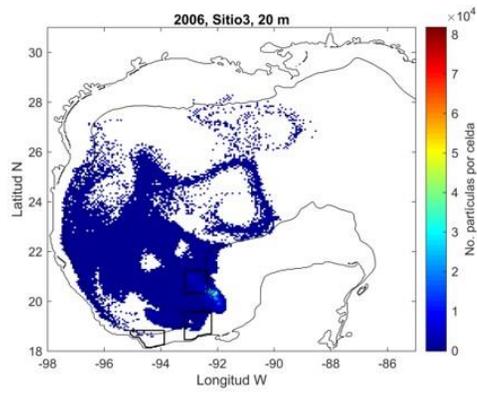
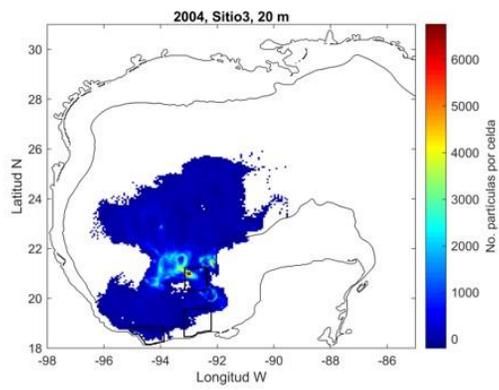
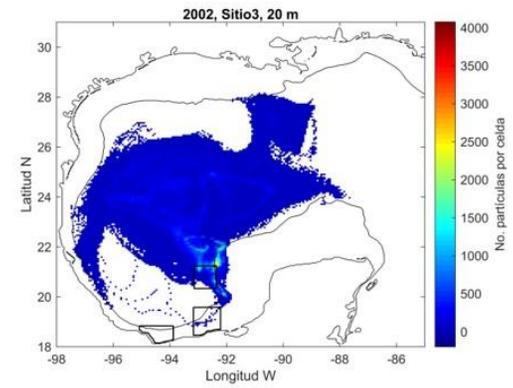
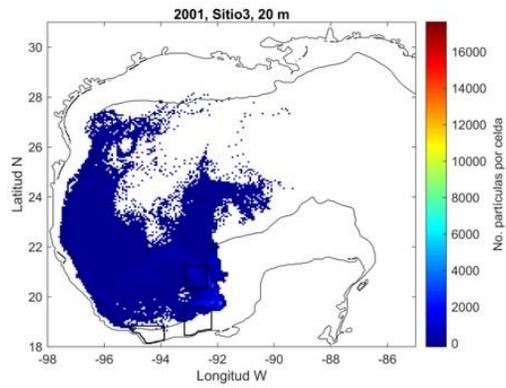
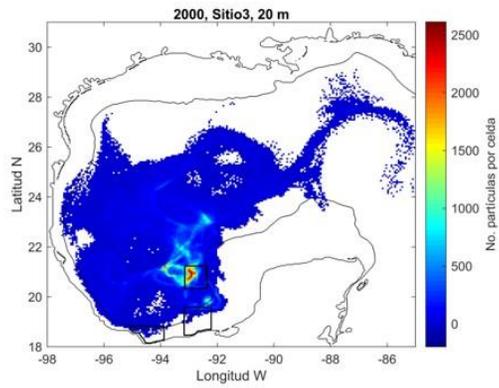
Continua...



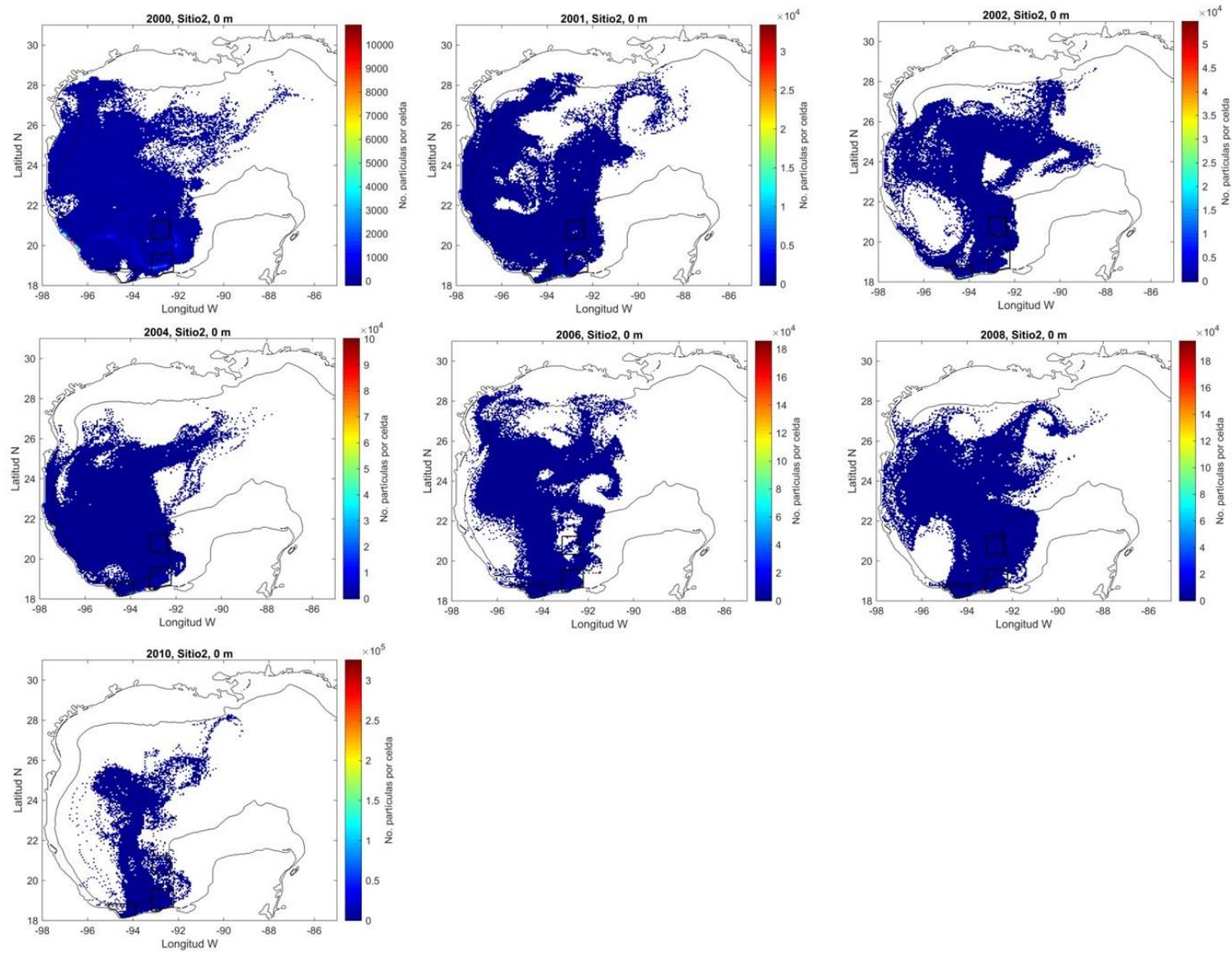
Continua...



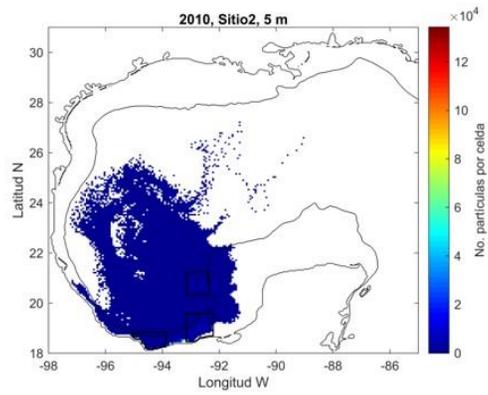
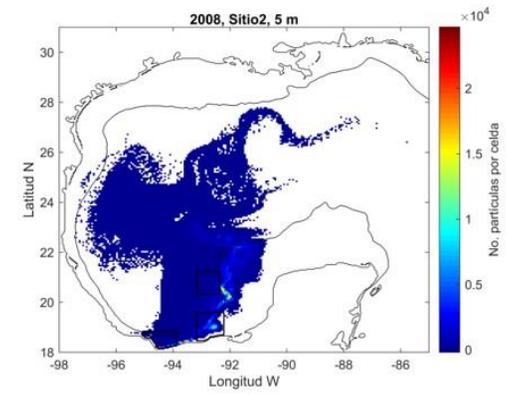
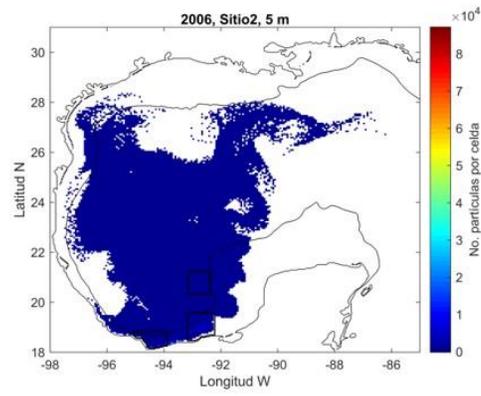
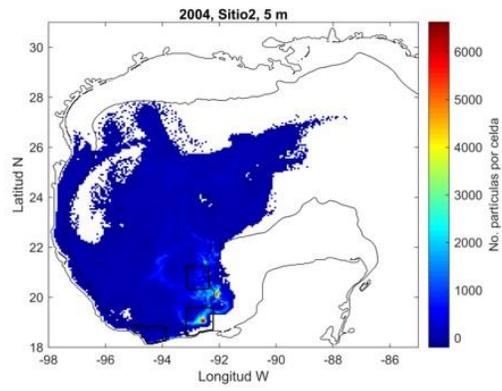
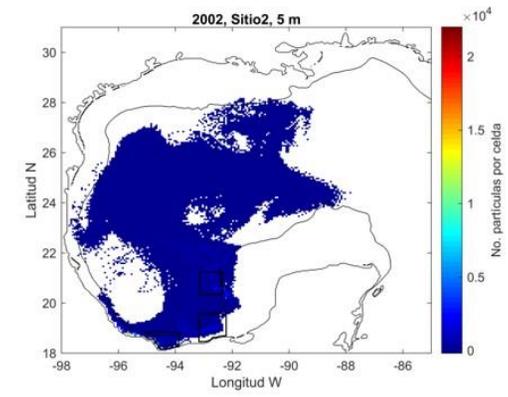
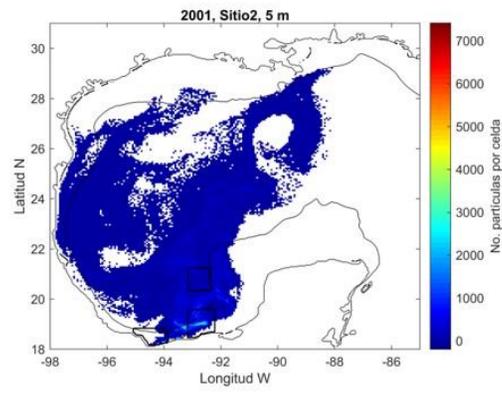
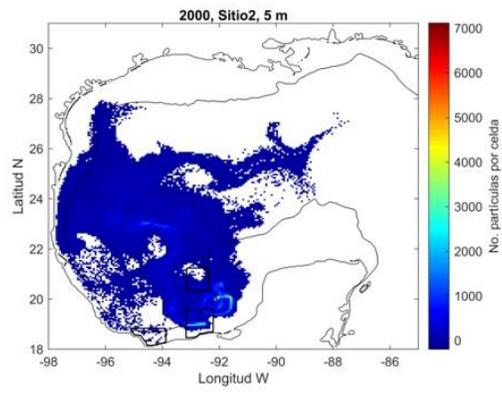
Continua...



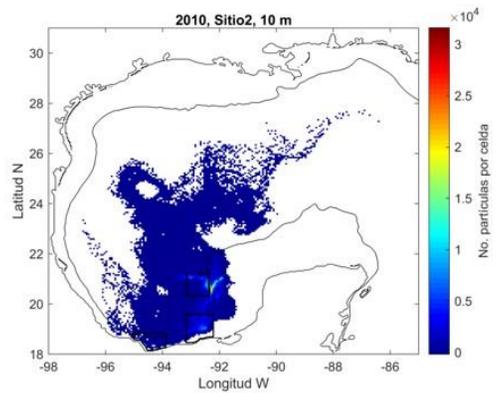
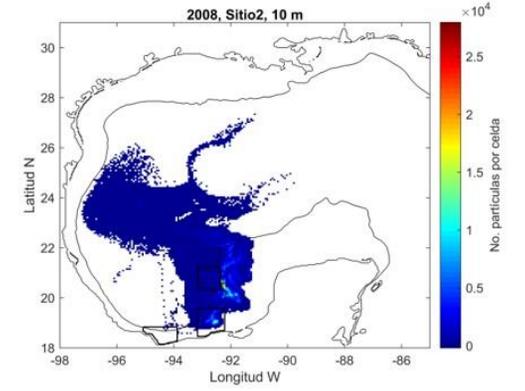
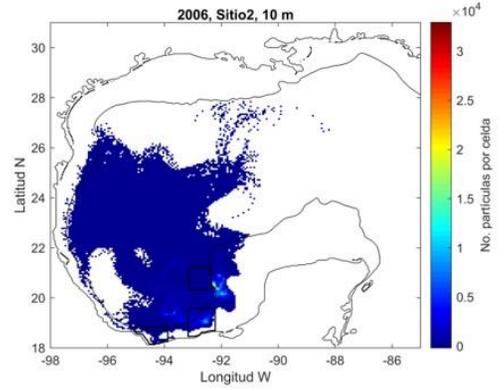
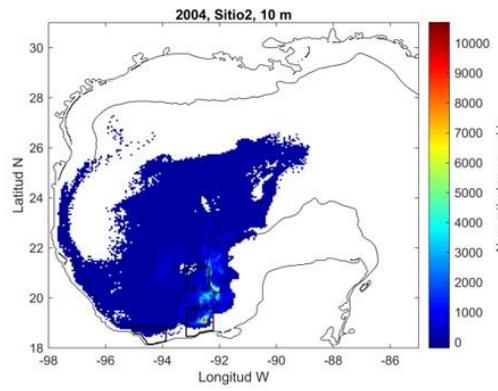
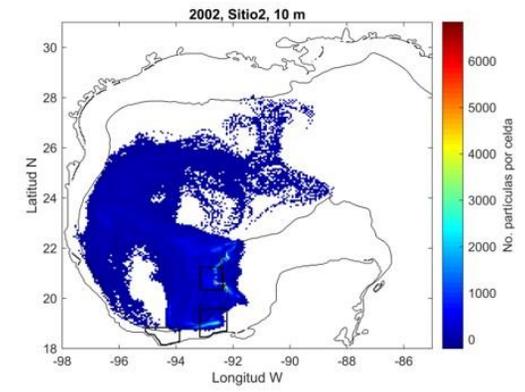
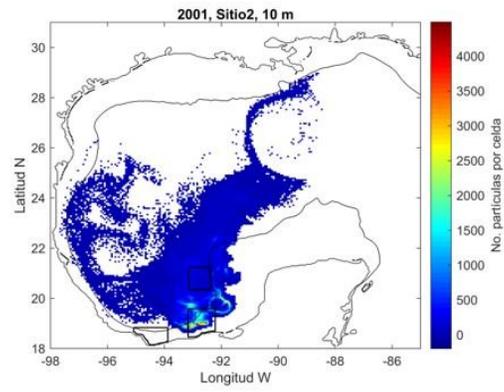
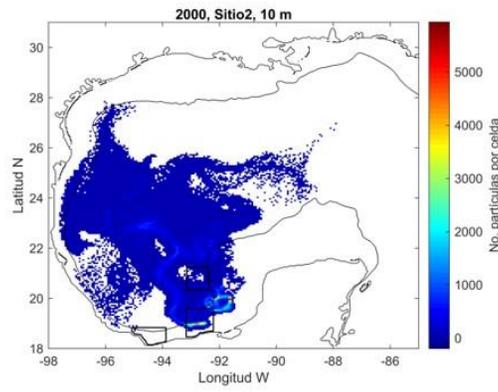
ANEXO IV. Acumulación de partículas en Tabasco, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.



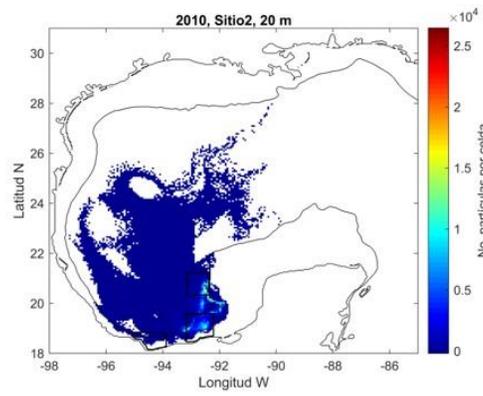
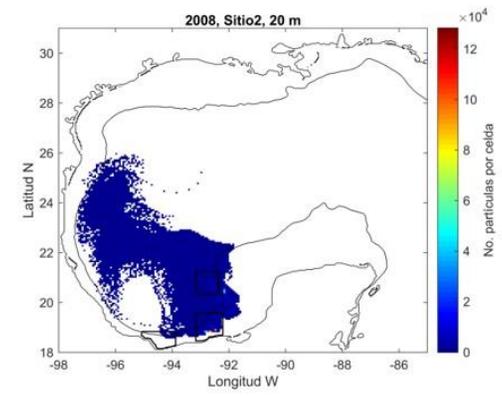
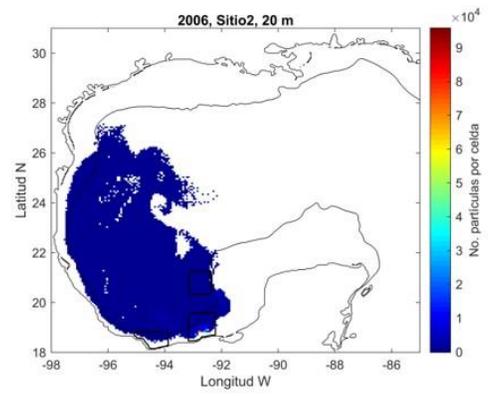
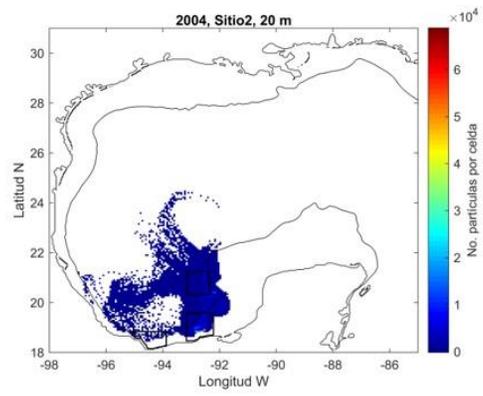
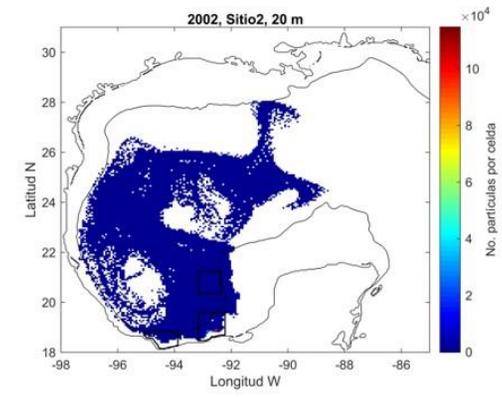
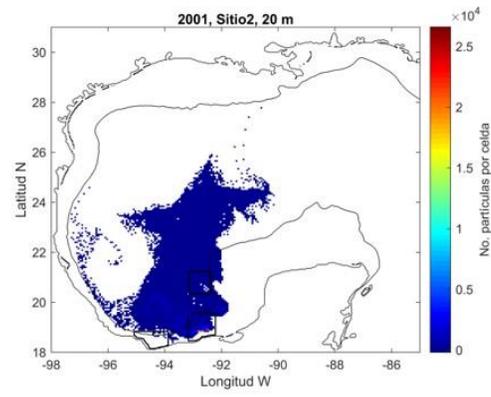
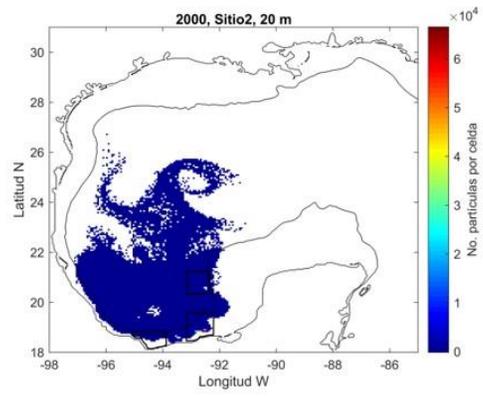
Continua...



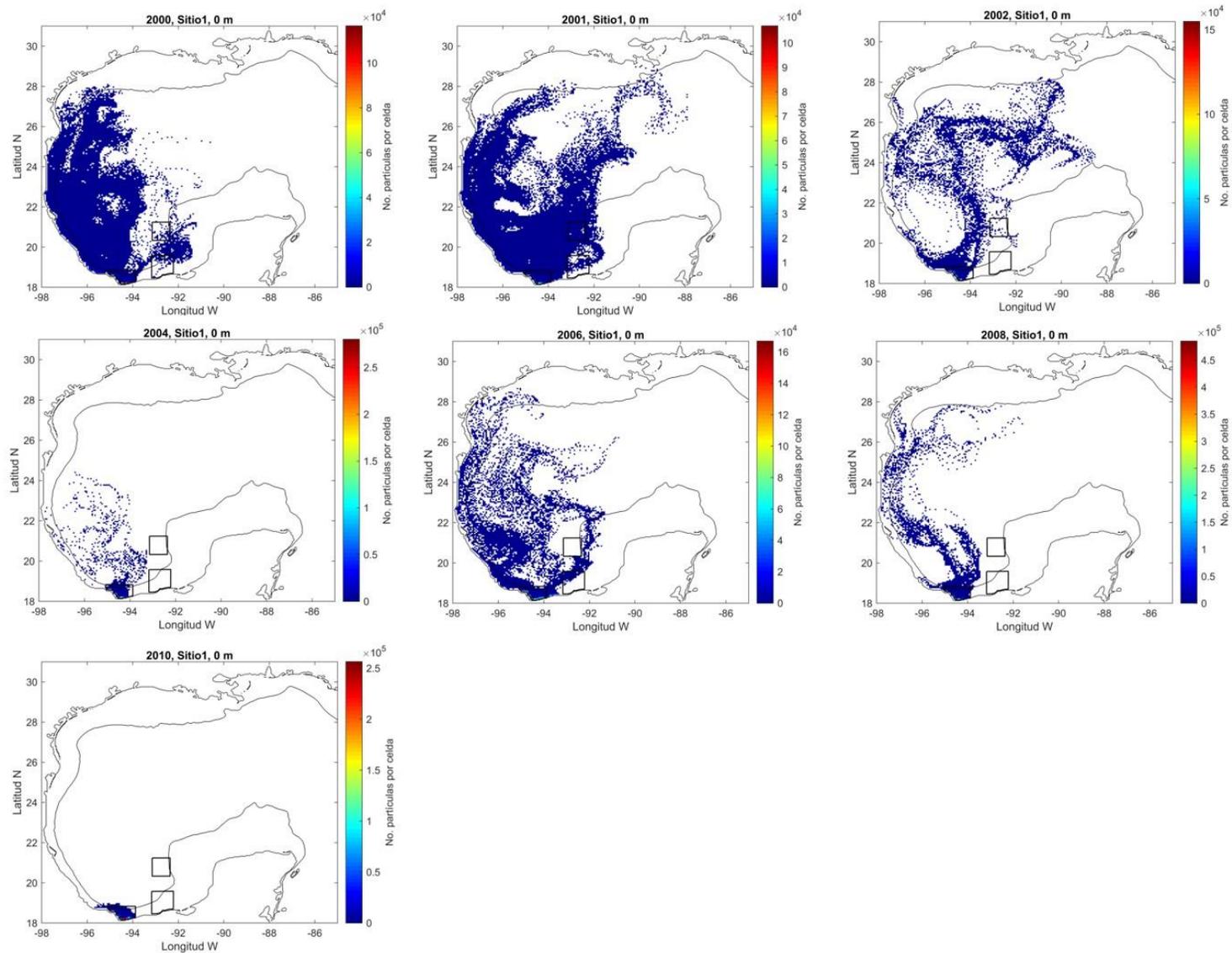
Continua...



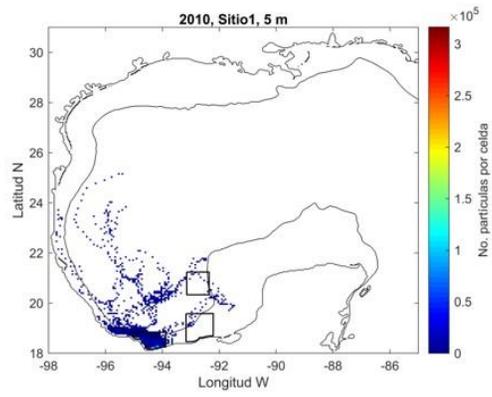
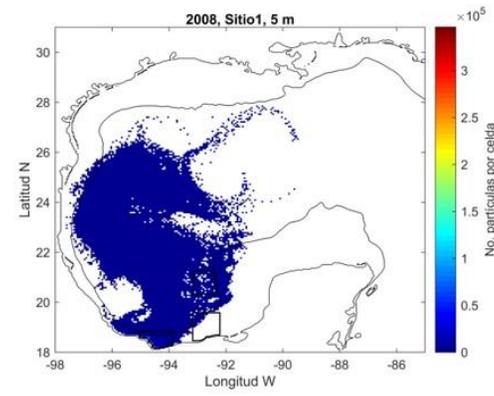
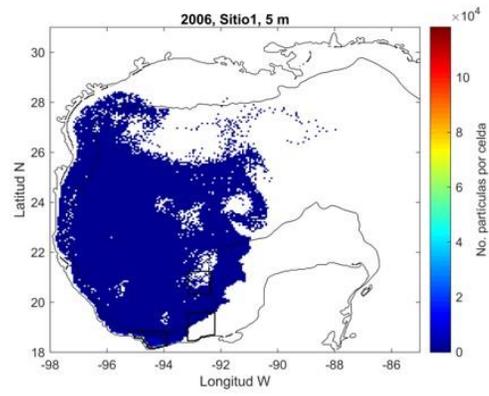
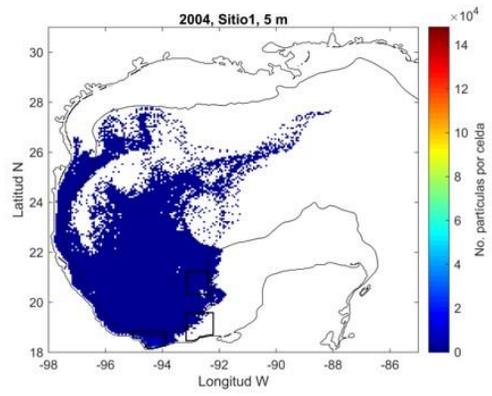
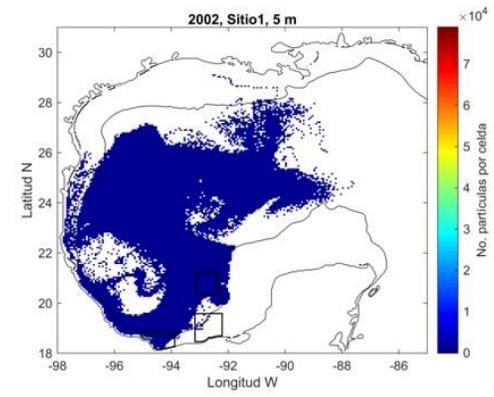
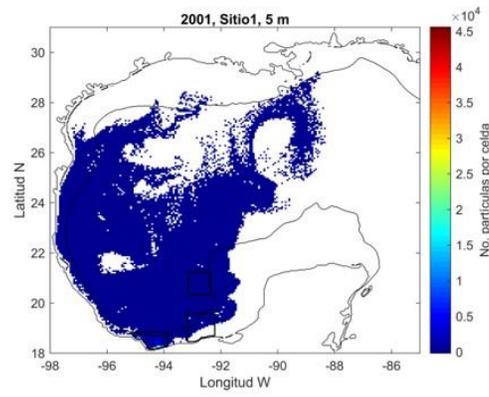
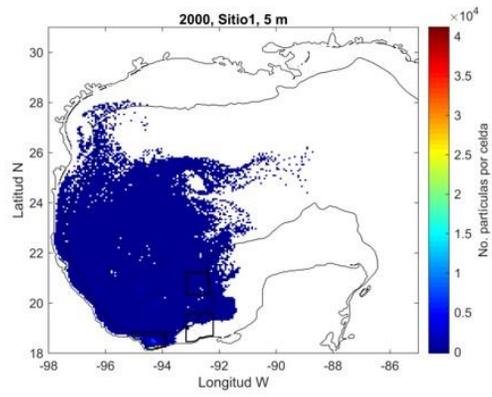
Continua...



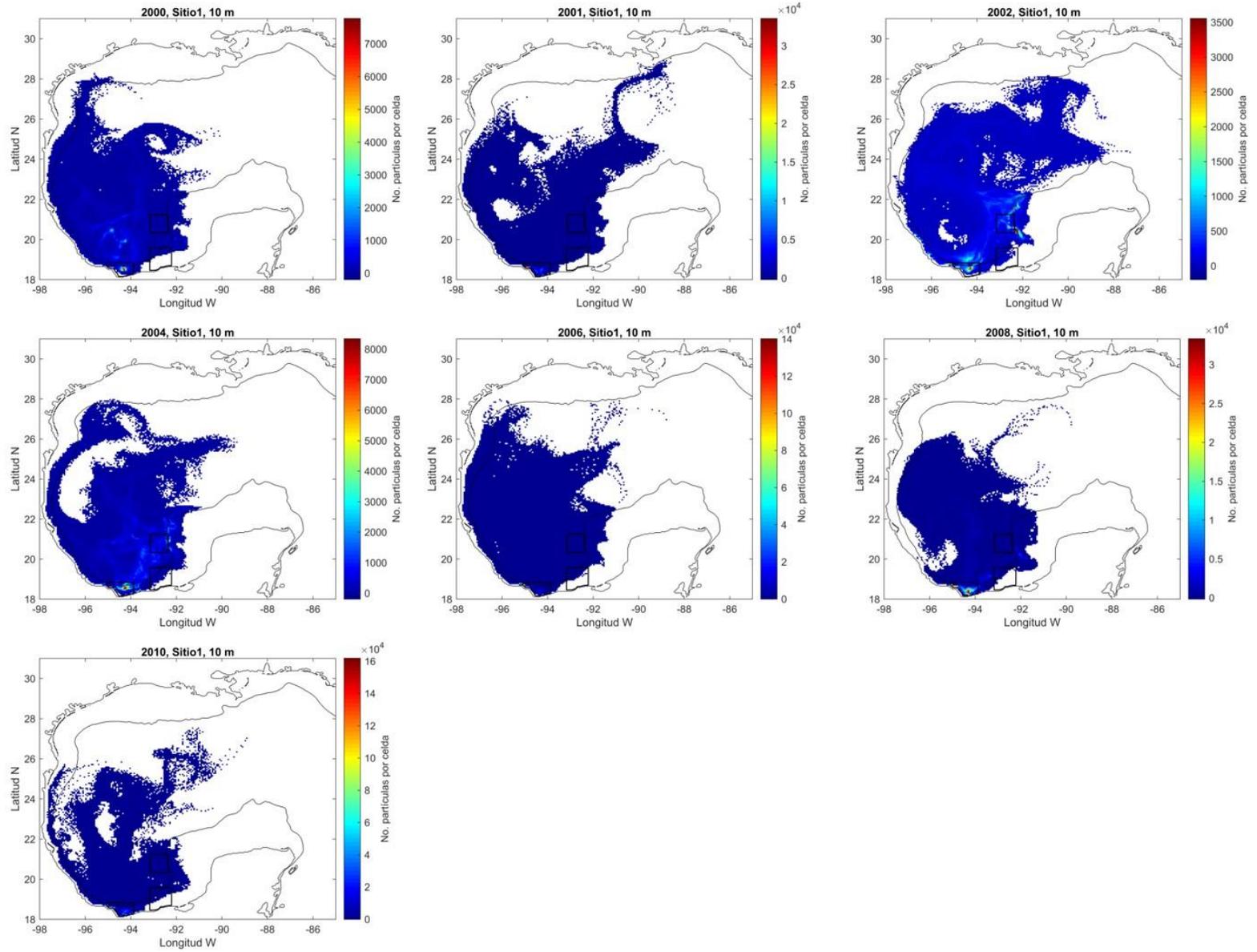
ANEXO V. Acumulación de partículas en Veracruz, entre 2000-2010 de 0 a 20 m de profundidad.



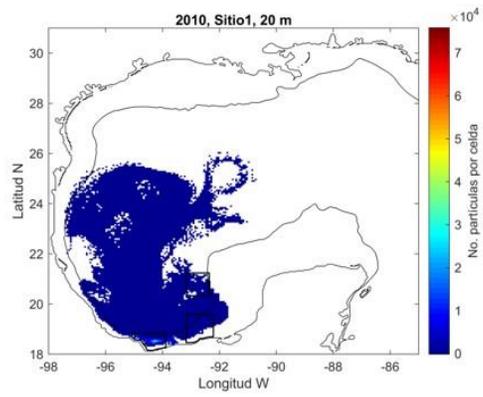
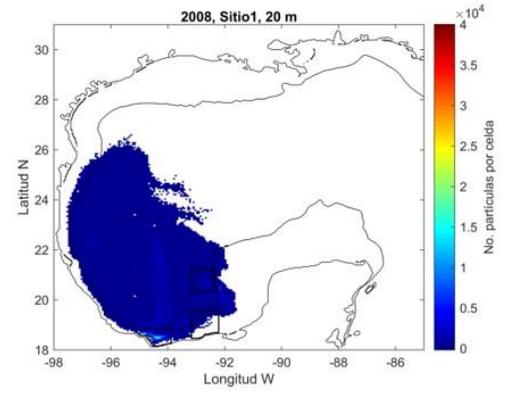
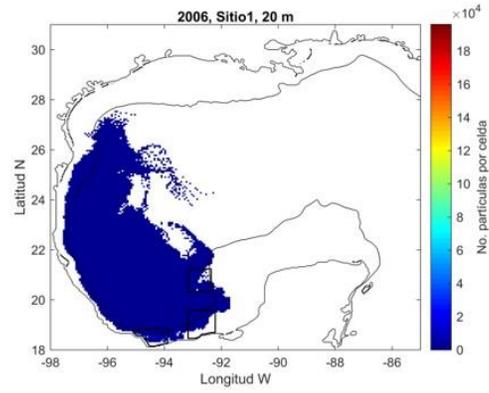
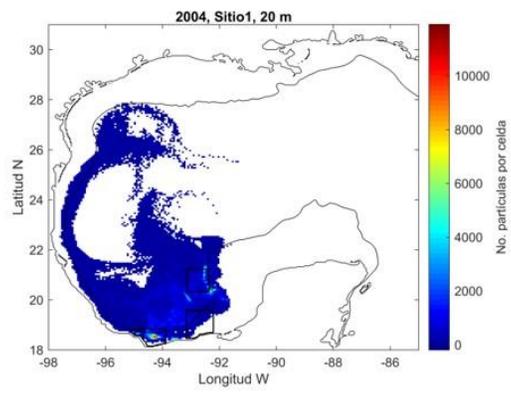
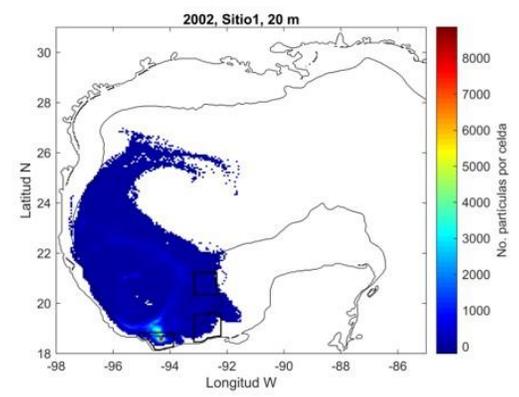
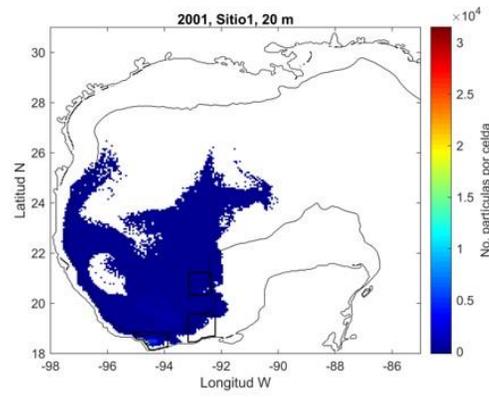
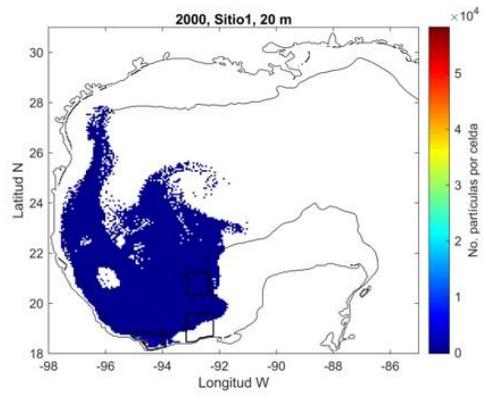
Continua...



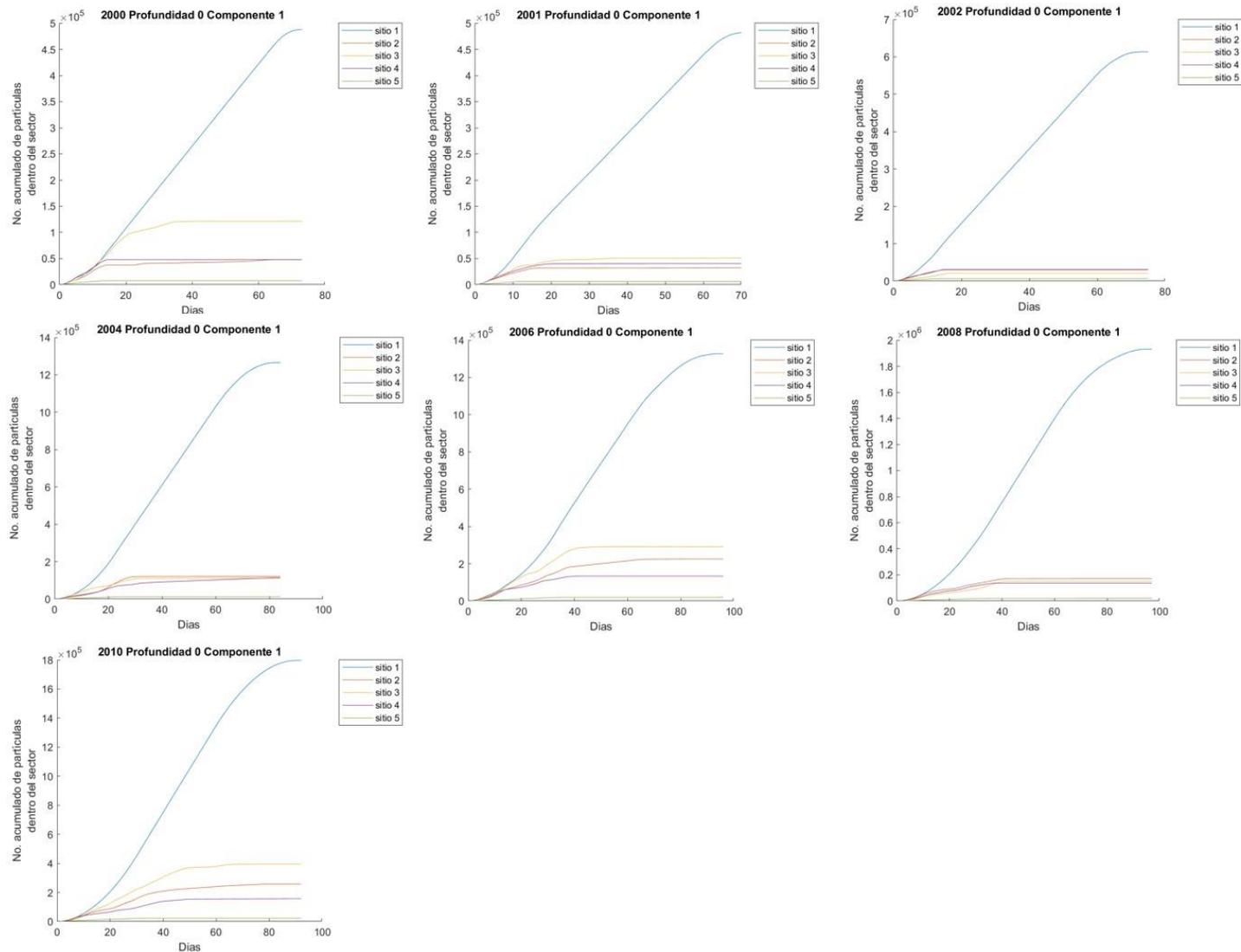
Continua...



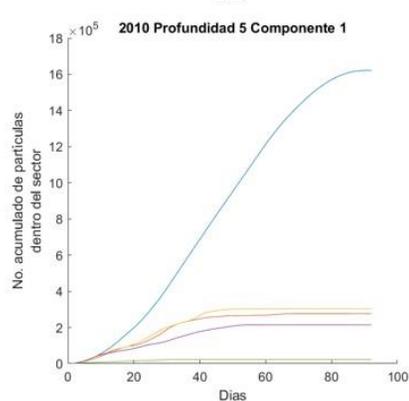
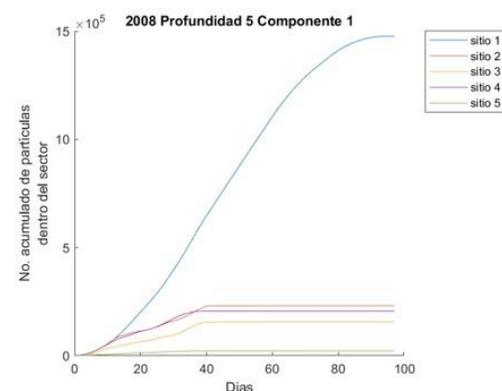
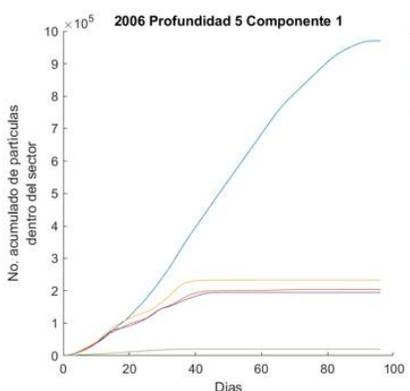
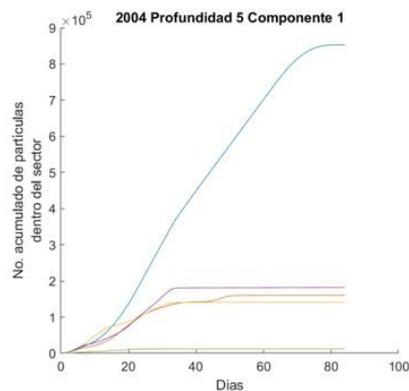
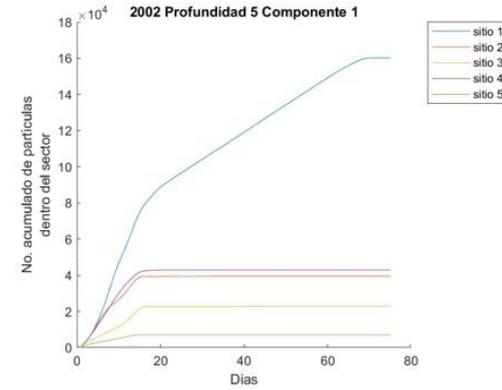
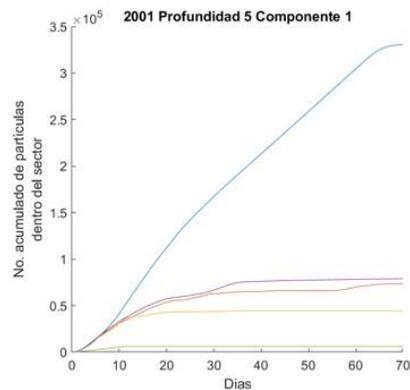
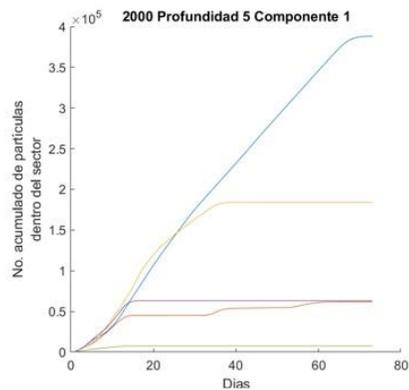
Continua...



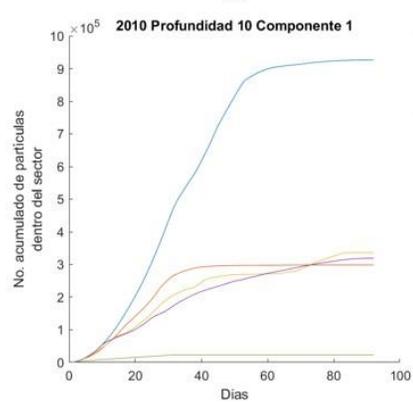
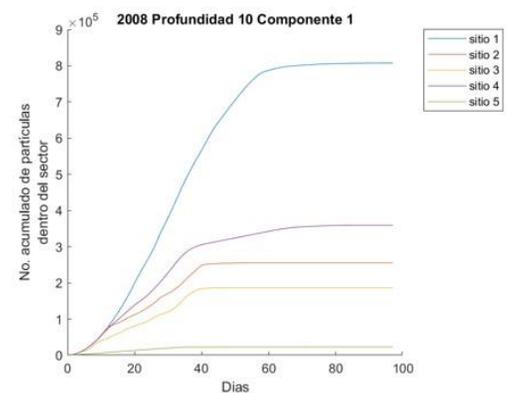
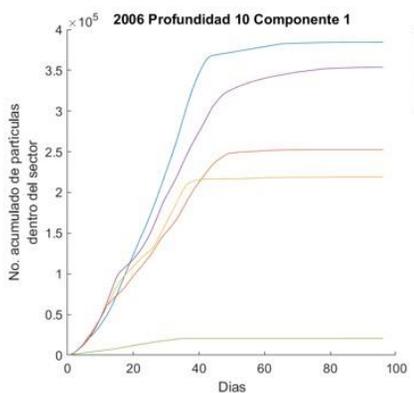
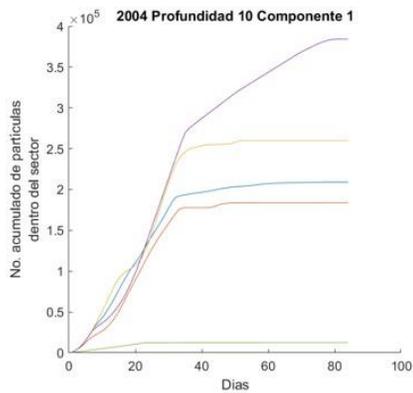
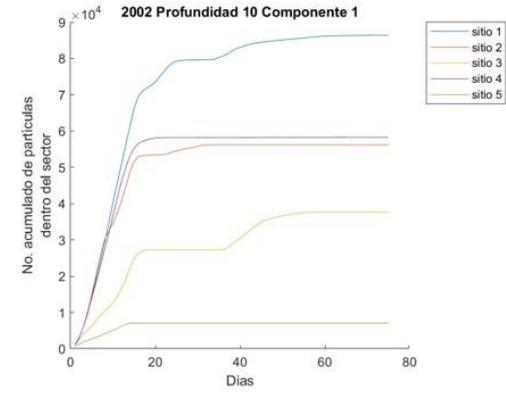
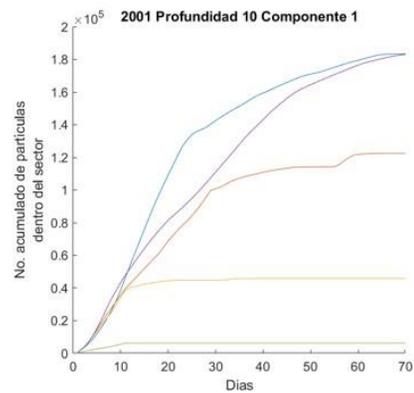
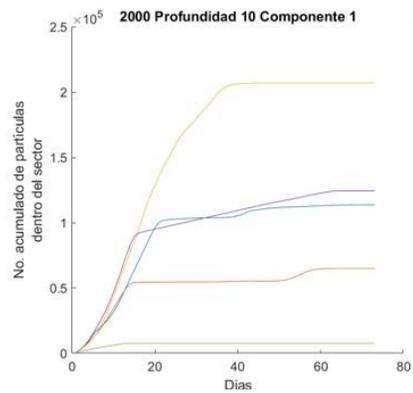
**ANEXO VI.** Retención y re-circulación de partículas en los cinco puntos de liberación, de 0 a 20 m de profundidad (1, Veracruz; 2, Tabasco; 3, Cañón de Campeche; 4, Canal de Yucatán; 5, plataforma de Yucatán) entre 2000-2010.



Continúa...



Continua...



Continua...

