

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**Programa de Posgrado en Ciencias
en Ecología Marina**

**Variación de las asociaciones de larvas de peces en relación
a estructuras de mesoescala en la región de aguas profundas
del golfo de México**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Laura del Pilar Echeverri García

Ensenada, Baja California, México
Febrero, 2015

Tesis defendida por
Laura del Pilar Echeverri García

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Directora del Comité

M. en C. Vicente Ferreira Bartrina
Miembro del Comité

Dra. Sylvia Patricia Adelheid Jiménez
Rosenberg
Miembro del Comité

Dra. Paula Pérez Brunius
Miembro del Comité

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Coordinador
del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Febrero, 2015

Resumen de la tesis presentada por Laura del Pilar Echeverri García como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Variación de las asociaciones de larvas de peces en relación a estructuras de mesoescala en la región de aguas profundas del golfo de México

Resumen elaborado por:

Laura del Pilar Echeverri García

La hidrodinámica del golfo de México está influenciada por diversas estructuras de mesoescala, las cuales se asocian con características oceanográficas específicas que varían estacionalmente. Los patrones de circulación generados en las estructuras de mesoescala, y los patrones reproductivos de los peces, influyen sobre la distribución de las larvas. Este trabajo evaluó la relación entre las estructuras de mesoescala y la variación espacial de la abundancia y composición taxonómica de las asociaciones de larvas de peces en la región de aguas profundas (>1000m) del golfo de México. Para ello se analizaron datos oceanográficos obtenidos *in situ* y *ex situ*, así como muestras de ictioplancton recolectadas desde aproximadamente los 200m de profundidad hasta la superficie durante los cruceros XIXIMI-1 (noviembre 2010) y XIXIMI-2 (julio 2011). A través del análisis de las condiciones oceanográficas (nivel del mar, temperatura promedio, entre otras) se identificaron cuatro estructuras de mesoescala con condiciones contrastantes en esta región: el giro ciclónico de Campeche, el margen sur y este de la bahía de Campeche, el norte de la península de Yucatán en la zona bajo influencia de la corriente de Lazo, y la zona de giros anticiclónicos en el centro del golfo. Se identificaron las larvas de peces colectadas en las estaciones representativas de estas estructuras y se analizaron las diferencias en la abundancia total entre éstas. A través de análisis de cluster con prueba Simprof se evaluó la similitud en la distribución de las familias dominantes en cada año, así como la similitud entre estaciones en la composición y abundancia de los taxones. Se encontró que las asociaciones de larvas de peces no corresponden espacialmente a las estructuras de mesoescala estudiadas. La abundancia total, la composición de taxones y la abundancia específica fueron heterogéneas entre las estaciones de cada estructura de mesoescala, y se detectaron asociaciones comunes entre estaciones correspondientes a diferentes estructuras; es decir que no se evidenció la existencia de una asociación distintiva por cada estructura. La abundancia total y las abundancias de las familias dominantes presentaron un patrón de distribución de macroescala, diferenciándose la bahía de Campeche de la zona más oceánica del golfo. Los resultados sugieren la influencia de procesos biológicos (épocas y zonas de desove), así como de procesos físicos que ocurren en diversas escalas espaciales, en la distribución de las abundancias y en la conformación de las asociaciones de ictioplancton en el golfo de México.

Palabras clave: estructuras de mesoescala, golfo de México, asociaciones de larvas de peces, variabilidad ambiental, análisis de cluster.

Abstract of the thesis presented by Laura del Pilar Echeverri García as a partial requirement to obtain the Master in Sciences degree with orientation in Marine Ecology.

Variation in larval fish assemblages in relation to mesoscale structures in the deepwater region of the Gulf of Mexico

Abstract by:

Laura del Pilar Echeverri García

The Gulf of Mexico's hydrodynamic and circulation patterns are heavily influenced by the presence of mesoscale structures that are associated with specific oceanographic characteristics that also vary seasonally. Previous studies within the Gulf of Mexico indicate that the spatial distribution of larval fishes is influenced by circulation patterns and oceanographic characteristics of these mesoscale structures, among other physical and biological processes. The present study evaluated the relationship between specific mesoscale structures and the spatial variation in abundance and taxonomic composition of the larval fish assemblages found in the deepwater region (>1000m) of the Gulf of Mexico within Mexico's Exclusive Economic Zone. We analyzed oceanographic data obtained *in situ* and *ex situ* and sorted ichthyoplankton samples collected from 200m deep to the sea surface during the oceanographic cruises XIXIMI-1 (November 2010) and XIXIMI-2 (July 2011). Based on the analysis of the oceanographic conditions (altimetry and average temperature, among others), four mesoscale structures with contrasting hydrographic characteristics were selected and their specific location was identified: the cyclonic gyre within the Bay of Campeche, the upwelling region in the southeastern Bay of Campeche, the area influenced by the Loop Current north of the Yucatan Peninsula, and anticyclonic gyres found in the central gulf. The fish larvae collected in stations representative of these mesoscale structures were quantified and identified. Cluster analyses and Simprof tests were used to evaluate whether fish assemblages corresponded with mesoscale structures at two levels of taxonomic resolution: considering only the dominant fish families and all the taxa identified. Total abundance, taxonomic composition and taxon-specific abundances were heterogeneous, and larval fish assemblages didn't correspond with the stations within the mesoscale structures. However, the abundance and taxonomic structure of larval fish assemblages indicated that the stations within the Bay of Campeche were distinguishable from the more northern oceanic region. These results suggest that biological processes (such as spawning seasons and zones) as well as the influence of physical processes operating at various spatial scales in addition to the mesoscale play a role in the structuring of ichthyoplankton assemblages in deepwater region of the Gulf of Mexico.

Keywords: Gulf of Mexico, mesoscale structures, larval fish assemblage, environmental variability, cluster analysis.

Dedicatorias

A Maria Helena, Luis Conrado, Sandra María, Julián David y Andrea

La familia que me acompaña siempre adonde quiera que vaya.

Agradecimientos

Al CONACYT por la beca de maestría y por la beca de movilidad nacional.

Al CICESE y el Departamento de Ecología Marina por esta oportunidad para aprender y crecer profesional y personalmente.

Gracias a la Dra. Sharon Herzka por abrirme las puertas, por todo el entusiasmo, el apoyo constante, el acompañamiento, la creatividad y la paciencia en este proceso de aprendizaje.

A la Dra. Patricia Jiménez por guiarme en el conocimiento del ictioplancton, por todo el empeño, el entusiasmo, el espacio y el tiempo dedicados a esta labor.

A la Dra. Paula Pérez por todas las ideas y por mostrarme de manera simple las cosas complejas.

Al M. en C. Vicente Ferreira por las preguntas y la motivación para buscar explicaciones.

Al Dr. Axayácatl por los cuestionamientos y aportes para fortalecer este trabajo.

A Concepción Curiel por guiarme en mi primer acercamiento al ictioplancton, por el asombro contagioso.

Al Laboratorio de Ictioplancton del CICIMAR-IPN por la capacitación para la identificación de las larvas de peces. Gracias al M. en C. Ricardo Saldierna por su dedicación para enseñarme y resolver dudas sobre taxonomía, por su perseverancia para identificar nn's; mil gracias por las fotografías de los especímenes. Gracias a todas las personas que me brindaron apoyo durante la estancia, especialmente Adriana Velasco.

Al Laboratorio de Ecología Pesquera por el espacio y la posibilidad de compartir esta etapa. Gracias al Dr. Oscar Sosa y a todos los compañeros por el acompañamiento y la simpatía.

A Carmen Rodríguez y Reyna Barradas por toda su colaboración.

A Kena por la compañía, por las risas y los consejos. A Oscar Hdez. y a Tere por los ánimos, por todos los *típs* para la tesis.

A mis amigos del CICESE por los momentos compartidos, por su afecto, por todo lo que he aprendido de ellos.

A Vladimir por darme a conocer el posgrado, por facilitar mi llegada, por la buena disposición para ayudarme en lo que necesite.

A mi gran familia en Colombia. Gracias a mi papá, mi mamá y mis hermanos por el apoyo de todo tipo y en todo momento y lugar, por impulsarme en este camino.

A los Toro Giraldo y los Mejía Gutiérrez por su alegría, compañía e interés en este proceso.

A mis amigos colombianos por estar presentes a pesar de la distancia.

A Elea por el cariño, por estar atenta, por compartir todos los días, por el apoyo incondicional.

A José Gerardo por todas las experiencias y aprendizajes compartidos, por mostrarme las cosas desde distintas perspectivas, por todo 😊

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatorias	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	xii
1. Introducción	1
1.1 Justificación	11
1.2 Preguntas de investigación	12
1.3 Hipótesis	12
1.4 Objetivos	13
2. Metodología	14
2.1 Sitio de estudio.....	14
2.2 Campañas oceanográficas	17
2.3 Localización y caracterización de las estructuras de mesoescala	19
2.4 Asociaciones de larvas de peces	21
3. Resultados	28
3.1 Localización de estructuras de mesoescala.....	28
3.2 Asociaciones de larvas de peces	39
4. Discusión	58
4.1 Identificación de estructuras de mesoescala	58
4.2 Abundancias estandarizadas de larvas de peces	60
4.3 Caracterización de las familias dominantes	63
4.4 Asociaciones de larvas de peces (análisis modo r).....	65
4.5 Asociaciones de larvas de peces (análisis modo Q).....	67
5. Conclusiones	74
Lista de referencias	76
Anexos	85

Lista de figuras

Figura	Página
1 Factores bióticos y abióticos relacionados con la formación, mantenimiento y pérdida de asociaciones ictioplanctónicas. Adaptado de Tabla 8.1 de Fuiman y Werner (2002).....	4
2 Patrones generales de circulación de (A) giros ciclónicos y (B) giros anticiclónicos en el hemisferio norte.....	5
3 Sección longitudinal del golfo de México (95°W) que ejemplifica el desplazamiento de isotermas en los primeros 200m de profundidad y las anomalías de nivel del mar en giros ciclónicos y anticiclónicos.....	6
4 Esquema de las principales estructuras oceanográficas que influyen sobre la circulación en la ZEE Mexicana.....	9
5 Mapa del golfo de México con escala batimétrica; se muestra delineada la isobata de los 1000m, así como la red de estaciones de muestreo de las campañas oceanográficas XIXIMI en la región de aguas profundas de la ZEE mexicana....	18
6 Diagrama para la clasificación de taxones según su frecuencia y abundancia relativa. Adaptado de González (1998).....	24
7 (A) Altura del nivel del mar (AVISO; promedios del 6 a 22 de noviembre de 2010 y del 2 a 16 de julio de 2011) sobre la red de estaciones XIXIMI. (B) Imágenes de altimetría histórica del CCAR mostrando las anomalías de nivel del mar el 15 de noviembre de 2010 y el 9 de julio de 2011 en el golfo de México. AC-1 y AC-2: giros anticiclónicos en zona central; C: giro ciclónico de Campeche; S: zona con influencia de surgencias.....	29
8 Delimitación inicial de estructuras de mesoescala sobre la red de estaciones XIXIMI en (A) noviembre del 2010 y (B) julio del 2011. La elipse y la flecha amarillas delimitan la zona de estaciones oceanográficas bajo influencia de la corriente de Lazo (en 2010 correspondiente a un giro anticiclónico joven, en 2011 bajo influencia directa de la corriente), las elipses rojas delimitan estaciones incluidas en los anticiclones de la zona central, la elipse azul delimita el giro ciclónico de Campeche (C), y la línea verde delimita la zona este de la bahía bajo influencia de filamentos de surgencia (S).....	30

Lista de figuras (continuación)

Figura		Página
9	(A) Promedio de temperatura de 0 a 200m de profundidad durante noviembre del 2010 y julio del 2011 y (B) profundidad de la capa de mezcla en metros. Se muestran delimitados los grupos de estaciones que cumplen el criterio de nivel del mar en cada estructura: la elipse amarilla delimita la zona cercana o bajo influencia de la corriente de Lazo, las elipses rojas corresponden a anticiclones, la elipse azul delimita el ciclón de Campeche, la elipse verde delimita la zona este de la bahía bajo influencia de filamentos de surgencia.....	32
10	(A) Distribución horizontal de anomalía de densidad potencial - σ (kg/m^3) a 150m, se delinea la sección sobre la que se construyó un perfil latitudinal (B) entre 94-96°W.....	33
11	Promedio mensual de concentración de clorofila-a (mg/m^3). Los datos provienen del satélite MODIS-Aqua (con resolución de 10km) y fueron obtenidos de LAS (Live Access Server).....	34
12	Fluorescencia superficial obtenida de CTD en 2011.....	34
13	Perfiles de temperatura para todas las estaciones, se muestra resaltado en rojo el perfil promedio.....	35
14	Perfiles de anomalía de temperatura para las estaciones delimitadas como pertenecientes a las diferentes estructuras de mesoescala según el criterio del nivel del mar (ver Figuras 8 y 9). Las líneas amarillas corresponden a estaciones inicialmente incluidas en <i>Franklin</i> para 2010, y en la zona de influencia directa de la corriente de Lazo para el 2011; las líneas rojas corresponden a estaciones dentro de los anticiclones, las líneas azules a estaciones en el giro ciclónico de Campeche y las líneas verdes a estaciones del sur y este de la bahía.....	36
15	Perfiles de anomalía de temperatura de las estaciones seleccionadas como representativas de cada estructura de mesoescala y su delimitación geográfica en (A) 2010 y (B) 2011. El análisis taxonómico de larvas de peces se llevó a cabo sobre estas estaciones.....	37, 38
16	Perfiles promedio de temperatura, salinidad, fluorescencia y oxígeno disuelto de las estructuras identificadas en 2011:	

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página
corriente de Lazo (línea amarilla), giro anticiclónico en zona central AC-2 (línea roja), giro ciclónico de Campeche (línea azul), y zona este de la bahía de Campeche (línea verde).....	39
17 Abundancia de larvas de peces (número de larvas/1000m ³) durante noviembre del 2010 y julio del 2011. Las escalas de las dos gráficas son diferentes.....	40
18 Porcentaje de taxones característicos de distintos hábitats durante la fase adulta en cada una de las estructuras de mesoescala identificadas durante los cruceros XIXIMI-1 (noviembre del 2010) 2010 y XIXIMI-2 (julio del 2011). LAZO corresponde a estaciones en la zona de influencia de la corriente, incluyendo las pertenecientes al giro anticiclónico Franklin en 2010; AC corresponde a los giros anticiclónicos en la zona central del golfo, C corresponde al giro ciclónico de Campeche, y SE a la zona sur y este de la bahía de Campeche	43
19 Dendrograma de las familias dominantes en las estaciones seleccionadas para el crucero XIXIMI-1 (noviembre del 2010) en el que se delimitan tres grupos (panel superior) a través de la prueba Simprof. En el mapa (panel inferior) se representan las estaciones de acuerdo al grupo que presentó la mayor abundancia en cada una de ellas; el grupo C no fue dominante exclusivo en ninguna de las estaciones pero presentó su mayor abundancia en la estación 42, donde predominaron las familias del grupo A.....	45
20 Dendrograma obtenido al incluir todos los niveles taxonómicos en el análisis de cluster de 2010. Se delinear en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos.....	47
21 Dendrograma obtenido al realizar el análisis a nivel familia en 2010. Se delinear en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas	

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página
	continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos..... 49
22	Dendrograma de las familias dominantes en las estaciones seleccionadas para el crucero XIXIMI-2 (julio del 2011) en el que se delimitan tres grupos (panel superior) según la prueba Simprof. En el mapa (panel inferior) se representan las estaciones de acuerdo al grupo con mayor abundancia en cada una de ellas; el grupo B no fue dominante exclusivo en ninguna de las estaciones pero presentó su mayor porcentaje de abundancia en la estación 27, donde predominaron las familias del grupo A..... 52
23	Dendrograma obtenido al incluir todos los niveles taxonómicos en el análisis de cluster de 2011. Se delinean en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos..... 54
24	Dendrograma obtenido al realizar el análisis de cluster a nivel de familias para 2011. Se delinean en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos..... 56

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Abundancia estandarizada de larvas de peces en todas las estaciones cubiertas durante los cruceros oceanográficos XIXIMI-1 (noviembre del 2010) y XIXIMI-2 (julio del 2011).....	40
2 Estaciones analizadas en 2010 y 2011 por cada estructura, y conteo de larvas de peces en cada una de las muestras.....	41
3 Resumen de datos del análisis taxonómico de larvas de peces capturadas en los arrastres de las estaciones asociadas a distintas estructuras de mesoescala durante los cruceros oceanográficos XIXIMI-1 (noviembre de 2010) y XIXIMI-2 (julio de 2011). *Los individuos excluidos hacen referencia a larvas vitelinas y a larvas no identificables por su mal estado de conservación.....	42
4 Familias clasificadas como dominantes en el análisis de Olmstead-Tukey, y hábitat principal de los adultos. Se analizaron los datos correspondientes a XIXIMI-1 (noviembre 2010) y XIXIMI-2 (julio 2011) por separado.....	44
5 Taxones dominantes en cada uno de los grupos diferenciados por el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-1 de noviembre del 2010. Se incluyen todos los niveles taxonómicos; los géneros y familias incluyen individuos que no pudieron ser identificados a un nivel más fino. En negrita se señala el taxón más abundante en cada agrupación. Se denota el hábitat de los adultos como: (P): pelágico, (D): demersal, (C): costero, (N): nerítico, (E): epipelágico, (M): mesopelágico, (B): batipelágico.....	48
6 Composición de familias dominantes por grupos identificados en el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-1 de noviembre del 2010. Se denota el hábitat de los adultos.....	50
7 Taxones dominantes en cada uno de los grupos diferenciados por el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-2 de julio de 2011. Se incluyen todos los niveles taxonómicos; los géneros y familias incluyen individuos que no pudieron ser identificados a un nivel más fino. En negrita se señala el taxón más abundante (y más frecuente) en cada agrupación. Se denota el hábitat de los adultos como: (P):	

Lista de tablas (continuación)

Tabla	Página
pelágico, (D): demersal, (C): costero, (N): nerítico, (E):epipelágico, (M): mesopelágico, (B): batipelágico.....	55
8 Composición de familias dominantes por grupos identificados en el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-2 de julio del 2011. Se denota el hábitat de los adultos.....	57

1. Introducción

En conjunto, los huevos y larvas de los peces conforman el ictioplancton. Los requerimientos ambientales durante las fases tempranas del desarrollo cambian de manera rápida y continua, siendo por tanto muy sensibles a la variabilidad ambiental (Bertness *et al.*, 2000; Miller, 2007). Estos cambios conllevan modificaciones en la fisiología y comportamiento de las larvas, marcan el inicio de diversas interacciones ecológicas y patrones de comportamiento a través de los cuales las larvas pueden incrementar sus posibilidades de supervivencia (Fuiman y Werner, 2002). La variabilidad ambiental influye directamente en la abundancia, distribución, crecimiento y mortalidad del ictioplancton. Por lo tanto, la ubicación y calidad de los hábitats, así como el transporte de individuos, resultan cruciales durante las etapas tempranas de desarrollo (Fuiman y Werner, 2002; Logerwell y Smith, 2001; Pittman y McAlpine, 2003).

Los peces adultos, a través de su comportamiento de desove, tienen gran influencia sobre la abundancia y distribución del ictioplancton, ya que las áreas y épocas en las cuales ocurre la reproducción influyen sobre las condiciones ambientales y los mecanismos de circulación oceánica a los cuales estarán expuestos los huevos y las larvas (Fuiman y Werner, 2002; Huret *et al.*, 2007). Otros factores biológicos determinantes en la dinámica de la fase larval son la depredación, cuyo efecto varía en función de la probabilidad de encuentro y la vulnerabilidad de las larvas, y la disponibilidad de alimento, la cual es función de la abundancia, tamaño y calidad nutricional de las presas (Hempel, 1965; Fuiman y Werner, 2002; McClatchie *et al.*, 2007).

La variabilidad alta en las condiciones ambientales (incluyendo factores bióticos y abióticos) a las cuales están expuestas las larvas se refleja en variación en las tasas de mortalidad y crecimiento durante la primera parte del ciclo de vida de los peces. Pequeños cambios en estos parámetros resultan determinantes en la abundancia y la fortaleza de cada cohorte (*cohort strength*) en una población (Houde, 1987). Los procesos que influyen sobre la probabilidad de supervivencia, como el estrés fisiológico, la depredación, el hundimiento y el desplazamiento a zonas no favorables para el desarrollo, tienen gran importancia para el reclutamiento y consecuentemente para el

tamaño poblacional (Hempel, 1965; Bertness *et al.*, 2000; Fuiman y Werner, 2002; Miller, 2007).

Diversas especies pueden presentar traslape espacial y temporal en su comportamiento de desove, lo cual puede verse reflejado en la confluencia de ictioplancton de distintos taxones en un lugar y momento precisos (Laprise y Pepin, 1995; Lyczkowski-Shultz *et al.*, 2004; Flores-Coto *et al.*, 2009). Los procesos de circulación oceánica también permiten que huevos y larvas de peces provenientes de distintas zonas confluyan en lugares distantes de los sitios de desove (Rodríguez *et al.*, 1999; León-Chávez *et al.*, 2010; Contreras-Catala *et al.*, 2012; Muhling *et al.*, 2013). Estas condiciones llevan a la conformación de asociaciones (“*assemblages*” en inglés), los cuales se pueden definir como conjuntos de larvas de peces de diferentes taxones que se encuentran simultáneamente en un lugar (Fauth *et al.*, 1996; Fuiman y Werner, 2002; Flores-Coto *et al.*, 2009). Las asociaciones se caracterizan a través de la presencia, abundancia y diversidad de taxones (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Bertness *et al.*, 2000; Fuiman y Werner, 2002; Moyano y Hernández-León, 2010). Ya que la presencia y abundancia de larvas de peces marinos está relacionada con factores biológicos y físicos, y con la necesidad de condiciones específicas para el cumplimiento de sus procesos fisiológicos y su crecimiento, la existencia de distintos tipos de asociaciones puede relacionarse con la interacción entre la diversidad y convergencia de adaptaciones en el comportamiento de desove, la estacionalidad climática, y la diferenciación de zonas en cuanto a sus características oceanográficas (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1995; Keane *et al.*, 2008; León-Chávez *et al.*, 2010; Contreras-Catala *et al.*, 2012).

Los estudios enfocados al análisis de asociaciones de larvas de peces pueden incluir la caracterización de regiones o de las condiciones ambientales y temporadas en las cuales se desarrolla la primera parte del ciclo de vida. Este enfoque contribuye al entendimiento de la variación espacial y temporal en su abundancia y a la identificación del comportamiento de desove, así como de los mecanismos relacionados con la supervivencia durante las fases embrionarias y larvianas. Además, permite explorar cuáles procesos están involucrados con el establecimiento y mantenimiento de asociaciones de larvas de peces con requerimientos ecológicos comunes (Hernández *et al.*, 2010; Moyano y Hernández-León, 2010; Carassou *et al.*, 2012). También

posibilita el explorar el potencial de las asociaciones como indicadores biológicos tanto de masas de agua como de patrones de circulación en zonas de plataforma y en zonas oceánicas (Smith *et al.*, 1999; Keane *et al.*, 2008).

En diferentes sistemas oceánicos se han examinado los procesos abióticos que influyen sobre la estructura (composición, abundancia y diversidad taxonómica) y mantenimiento de las asociaciones de ictioplancton en diversas escalas de tiempo y espacio. Por ejemplo, se ha evaluado el papel de factores ambientales como la temperatura, la salinidad, la profundidad, la distancia desde la costa, las descargas de aguas continentales, las corrientes, y la presencia y características de giros oceanográficos, entre otras variables (Laprise y Pepin, 1995; Smith *et al.*, 1999; Grothues y Cowen, 1999; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004; Rodríguez *et al.*, 2004; Lindo-Atichati *et al.*, 2012; Muhling *et al.*, 2012). Una asociación se mantendrá si la probabilidad de dispersión es baja, como ocurre en giros y zonas de convergencia y en algunas zonas de surgencia (Franks, 1992; Roy, 1998; Rodríguez *et al.*, 2004). En conjunto con factores biológicos, los factores físicos de dispersión o retención pueden favorecer el crecimiento y la supervivencia (Fuiman y Werner, 2002; Huret, 2007). Las asociaciones se disgregan por la dispersión y advección que provocan el transporte de los individuos hacia distintos ambientes, así como por la competencia y depredación, o por la finalización de la metamorfosis (Fuiman y Werner, 2002).

Tanto los procesos biológicos como físicos involucrados en la formación, mantenimiento y disgregación de asociaciones de ictioplancton, pueden ocurrir desde la microescala o submesoescala (abarcando extensiones menores a 10^2 m e intervalos de tiempo menores a 1 día), hasta la mesoescala (extensiones entre los 10^2 - 10^6 m e intervalos de tiempo entre 1 día y 1 año), y la macroescala (es decir en escalas espaciales mayores a 10^6 m y escalas temporales mayores a 1 año) (Haury y McGowan, 1995; Fuiman y Werner, 2002) (Figura 1).

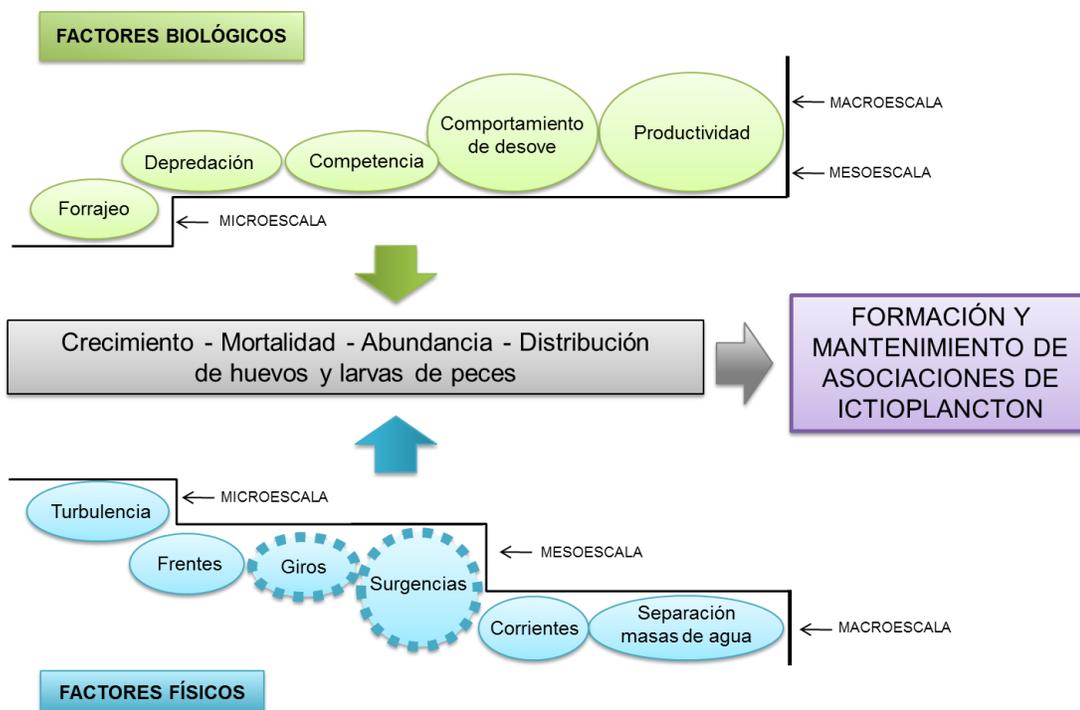
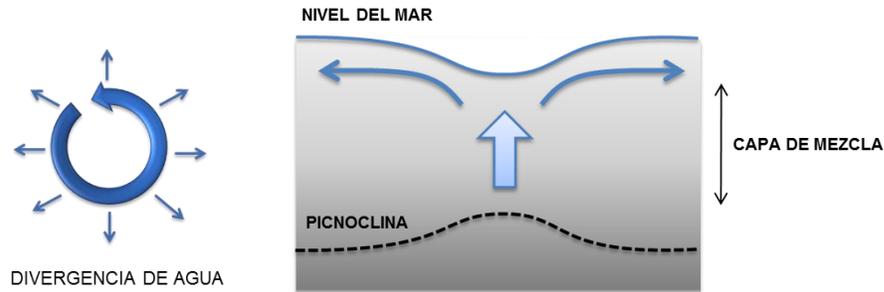


Figura 1. Factores bióticos y abióticos relacionados con la formación, mantenimiento y pérdida de asociaciones ictiopláncticas. Adaptado de Tabla 8.1 de Fuiman y Werner (2002).

Los giros oceánicos son flujos de agua en rotación (vórtices), y pueden ocurrir a mesoescala y a macroescala (Carton, 2010). El sistema de vientos globales y el efecto Coriolis dirigen la formación de los giros oceánicos en la macroescala. En la mesoescala pueden formarse por el cierre de meandros debido a inestabilidades de frentes y corrientes (Carton, 2010), y pueden intervenir mecanismos como el esfuerzo intenso del viento, la interacción de corrientes con la topografía del fondo, gradientes de intensidad en las corrientes de frontera, el hundimiento de masas de agua, y la colisión de corrientes intensas con islas (Garçon *et al.*, 2001; Cruz *et al.*, 2008). De acuerdo a la dirección en la circulación del vórtice y a su ubicación latitudinal, se observan dos tipos de estructuras distintivas: giros ciclónicos, que en el hemisferio norte circulan en sentido anti-horario, y giros anticiclónicos, que en el hemisferio norte circulan en sentido horario. En ambos tipos de giros se pueden distinguir una zona centro o núcleo y zonas de borde, entre las que se genera un gradiente espacial en las condiciones oceanográficas; una aproximación a la delimitación de estas zonas es la magnitud de la anomalía del nivel del mar, siendo ésta mayor en el centro de los giros (Figura 2).

A. Circulación ciclónica.



B. Circulación anticiclónica

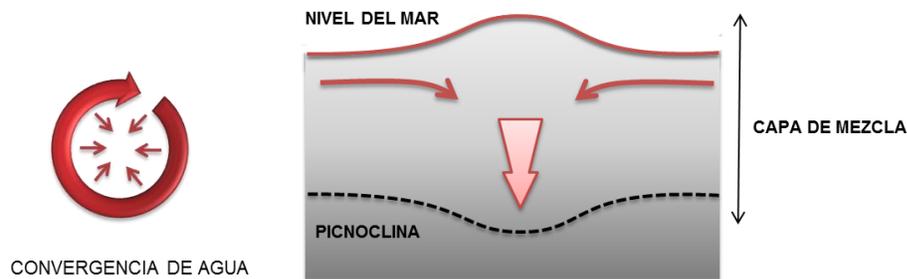


Figura 2. Patrones generales de circulación de (A) giros ciclónicos y (B) giros anticiclónicos en el hemisferio norte.

Los giros ciclónicos se caracterizan por la divergencia de agua, lo cual genera un levantamiento en las isopícnas (Figura 2A). Dado que los cambios en la densidad son más sensibles a variaciones en la temperatura que en la salinidad, el levantamiento de las isopícnas corresponde al ascenso de aguas frías, y se refleja en anomalías negativas del perfil de temperatura. En el centro de estas estructuras se produce un descenso o “hundimiento” de la superficie, por lo que las anomalías del nivel del mar son negativas (Figura 3) (Klein y Lapeyre, 2009). Ya que la pycnoclina constituye una barrera para el transporte o mezcla de nutrientes hacia la superficie, su desplazamiento vertical implica una mayor disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica cercana a la superficie, lo cual favorece la producción primaria.

En contraste, los giros anticiclónicos se caracterizan por ser zonas de convergencia de agua, lo que causa un apilamiento en el centro de la estructura, el hundimiento de las isopícnas y el incremento en la profundidad de la capa de mezcla (Figura 2B). Por lo

tanto, las anomalías del nivel del mar y la temperatura de la columna de agua en función de la profundidad son positivas (Figura 3). Como consecuencia de que los productores primarios están menos expuestos a la radiación solar, la productividad al interior de un giro anticiclónico será menor que al interior de un giro ciclónico (Smith *et al.*, 1996; Cruz *et al.*, 2008; Lèvy, 2008). Las diferencias en el intercambio vertical de nutrientes en los giros implican diferencias en la acumulación de biomasa (mayor en centro de giros ciclónicos y en bordes de giros anticiclónicos (Lima *et al.*, 2002; Cruz *et al.*, 2008).

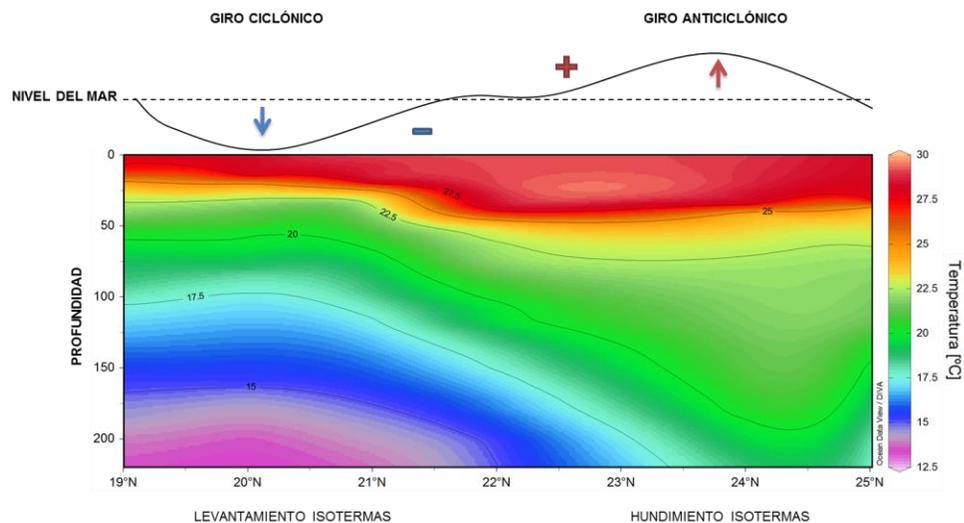


Figura 3. Sección longitudinal del golfo de México (95°W) que ejemplifica el desplazamiento de isotermas en los primeros 200m de profundidad y las anomalías de nivel del mar en giros ciclónicos y anticiclónicos.

Además de generar condiciones de circulación y productividad particulares en nivel local, los giros de mesoescala pueden desplazarse horizontalmente en nivel regional. Por lo tanto juegan un papel importante en el transporte de calor, e influyen sobre las características fisicoquímicas de parcelas de agua, el nivel de retención y la dirección e intensidad de las corrientes, así como en diversos componentes biogeoquímicos y bióticos (Cruz *et al.*, 2008). Todos estos procesos influyen sobre la conformación y el mantenimiento de asociaciones ictioplanctónicas características en los giros ciclónicos y anticiclónicos (Franks, 1992; Rodríguez *et al.*, 2004; Bakun, 2006; Avendaño-Ibarra *et al.*, 2013).

Avendaño-Ibarra *et al.* (2013) encontraron en el golfo de California que los giros de circulación ciclónica retienen asociaciones caracterizadas por una mayor abundancia y riqueza en la composición de especies en comparación con la observada en los giros anticiclónicos. Esto probablemente se deba a las condiciones de productividad alta asociadas al levantamiento de la piconclina en el centro de estas estructuras. La circulación anticiclónica también puede favorecer la retención de larvas, estableciéndose una asociación característica que contrasta con aquellas conformadas en zonas costeras (Contreras-Catala *et al.*, 2012). Los bordes de los giros anticiclónicos también proveen condiciones favorables para el mantenimiento de abundancias altas de larvas de algunas especies de peces, tal como se ha documentado en el norte del golfo de México (Lindo-Atichati *et al.*, 2012).

Las surgencias constituyen otro proceso físico que puede ocurrir a mesoescala y a macroescala. Corresponden al ascenso de aguas frías y ricas en nutrientes como resultado de la divergencia de agua en sentido perpendicular a la costa, provocada por el esfuerzo de vientos que se desplazan paralelos a ésta, o por el choque de las corrientes con el talud. Debido al transporte de aguas relativamente profundas hacia la superficie que caracteriza a los fenómenos de surgencia, se observa una disminución en la temperatura superficial, y el perfil de temperatura presenta anomalías negativas y una piconclina relativamente somera. Las zonas de surgencia se caracterizan por productividad alta, pues hay disponibilidad de nutrientes y fitoplancton en la zona eufótica, favoreciéndose la fotosíntesis y el mantenimiento de niveles tróficos superiores (Lalli y Parsons, 1997). El transporte de aguas de surgencia hacia afuera de la costa implica el transporte en esa dirección de parcelas de agua con condiciones fisicoquímicas y de productividad determinadas, lo que se refleja en la presencia de filamentos o lenguas que influyen sobre la dispersión de las larvas y la estructura de las asociaciones (Rodríguez *et al.*, 2004; Moyano y Hernández-León, 2010). También se ha documentado la retención de larvas de peces bajo diferentes intensidades de surgencias, probablemente facilitada por el comportamiento de migración vertical y horizontal (Fisher *et al.*, 2014).

Además de las surgencias, las descargas de los ríos, la topografía de la plataforma y los frentes generan ambientes con condiciones oceanográficas particulares, e influyen

sobre la formación, estructura y mantenimiento de asociaciones de larvas de peces (Grimes y Finucane, 1991; Fuiman y Werner, 2002). Los frentes constituyen zonas de frontera entre parcelas de agua que tienen características hidrográficas distintas (p. ej. la densidad); en estas zonas ocurren procesos de convergencia y mezcla, de manera que se promueve la agregación de plancton (Bakun, 2006). En los frentes se han documentado altas abundancias de ictioplancton respecto a zonas de plataforma y plumas de descarga de ríos (Grimes y Finucane, 1991), y respecto al centro de los giros (Lindo-Atichati *et al.*, 2012). En el sur del golfo de México se han encontrado mayores abundancias de ictioplancton en zonas cercanas a la desembocadura de ríos, y se ha documentado que el nivel de intrusión de agua dulce en el mar influye en la extensión de las asociaciones de larvas de peces denominadas costeras (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000).

En la figura 4 se ilustran las estructuras físicas que representan de manera general la dinámica oceanográfica espacial en la región de aguas profundas de la ZEE mexicana, las cuales abarcan procesos de mesoescala y sub-mesoescala: la corriente de Lazo, que presenta diferentes grados de intrusión en el golfo de México, los giros anticiclónicos (algunos se desprenden de la corriente y se desplazan hacia el oeste, otros se originan a partir de diversos procesos físicos en distintas zonas del golfo), la estructura de circulación ciclónica semi-permanente al oeste de la bahía de Campeche (Pérez-Brunius *et al.*, 2012) (también se forman giros con este tipo de circulación por diversos procesos físicos en otras zonas del golfo), el frente termohalino generado por la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta, la zona de surgencias estacionales en el margen este de la bahía de Campeche y la surgencia topográfica estacional al norte de la península de Yucatán (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). Todos estos procesos y estructuras, así como su ubicación dentro del golfo y la época del año, son determinantes en la distribución y variabilidad de la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto y los nutrientes en esta cuenca (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

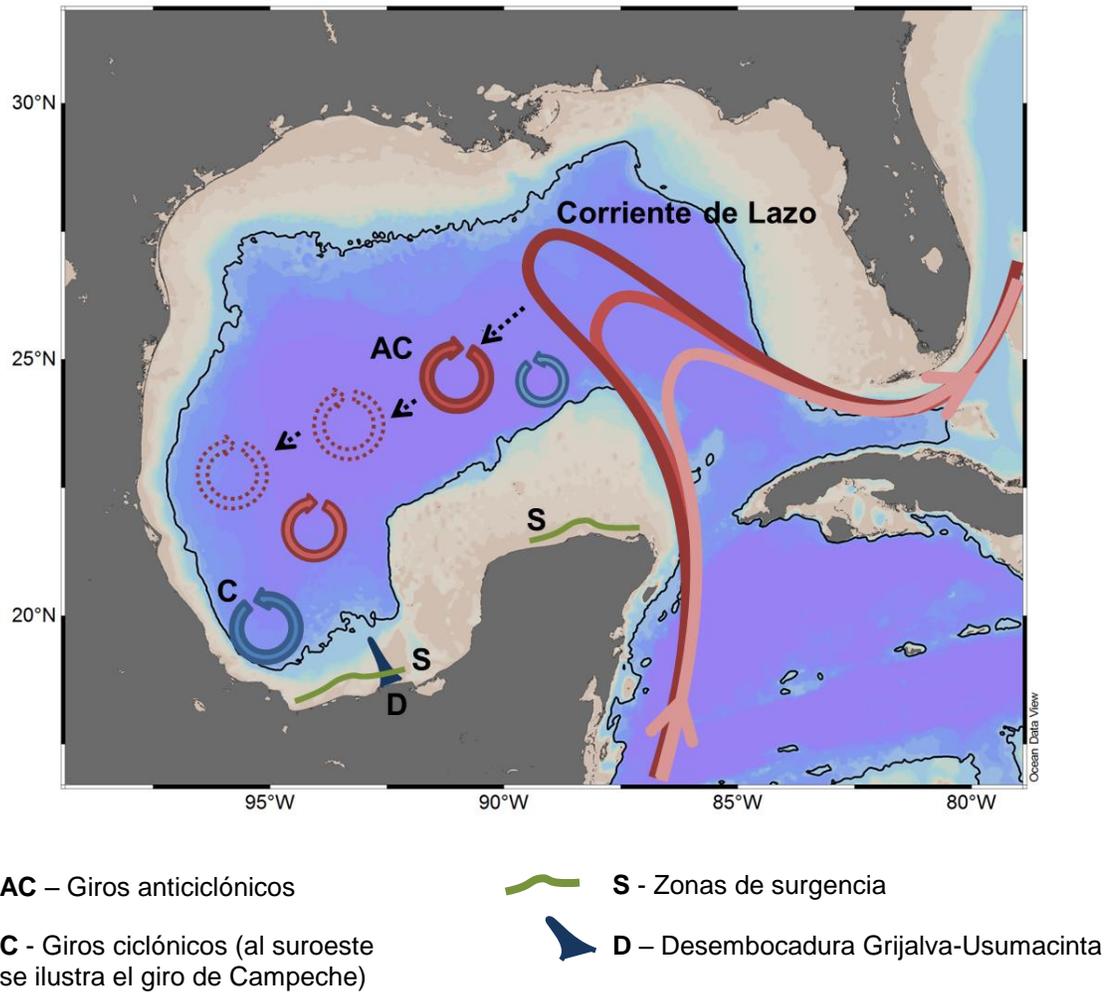


Figura 4. Esquema de las principales estructuras oceanográficas que influyen sobre la circulación en la ZEE Mexicana.

En el golfo de México la mayoría de los estudios de las asociaciones de ictioplancton se ha realizado en la región norte (al norte de 25°N), en la Zona Económica Exclusiva de Estados Unidos. En esta zona la distribución espacial de familias específicas se ha relacionado con el acoplamiento entre el comportamiento de desove y procesos oceanográficos, se han identificado asociaciones estructuradas en función de la distancia a la costa, la profundidad y la estación del año, y se han relacionado con masas de agua con condiciones fisicoquímicas características (Carassou *et al.*, 2012). También se ha documentado una alta variación interanual en la composición taxonómica en una misma región, pero con un cierto grado de consistencia en nivel estacional (Hernandez *et al.*, 2010). Por ejemplo, Hernandez *et al.* (2010) encontraron que la temperatura presentó una relación significativa con la abundancia y la diversidad

estacional. En contraste, los análisis realizados por Muhling *et al.* (2012) no permitieron esclarecer la relación entre la abundancia de la mayoría de familias mesopelágicas con una serie de variables ambientales predictoras (temperatura, profundidad del agua, descarga fluvial, extensión de la zona hipóxica, esfuerzo anual de la pesca de camarón y volumen de plancton).

En el golfo de México, se ha demostrado que la abundancia larval cambia en función de la ubicación dentro de giros anticiclónicos (centro-periferia), así como con la posición geográfica e intensidad de éstas estructuras (Richards *et al.*, 1993; Lindo-Atichati *et al.*, 2012). La distancia a la corriente de Lazo, la topografía de la superficie del mar, la velocidad de las corrientes, y características fisicoquímicas asociadas a las masas de agua muestran relación con la distribución y abundancia de algunas especies (Rooker *et al.*, 2012).

En la zona oceánica del sur del golfo de México (al sur de 25°N) se han realizado pocos estudios de ictioplancton. La mayoría de estudios de asociaciones de larvas de peces se ha realizado al sur de 21°N, principalmente sobre la plataforma continental; al menos un estudio se ha realizado en la plataforma continental de la península de Yucatán (Flores-Coto *et al.*, 2014). En estos estudios se han caracterizado las asociaciones a nivel espacial y estacional. Flores-Coto *et al.* (2009) recopilaron la información existente para esta región, y reportaron la existencia de un patrón de distribución espacial. Identificaron dos categorías generales de especies: aquellas correspondientes a adultos que habitan y desovan en la plataforma media e interna y en las zonas costeras, y aquellas especies cuyos adultos habitan y desovan en la zona oceánica. Los autores identificaron cuatro asociaciones que denominaron costera, nerítica interna, nerítica externa y oceánica, así como un grupo de transición. Cada asociación se distinguió por la presencia de familias características que tuvieron un alto índice de importancia relativa, y consistencia con la profundidad y distancia a la costa a la cual se encontraron. Reportaron que la composición, abundancia y distribución de larvas también presentó un patrón estacional, posiblemente relacionado con las áreas y épocas de desove, procesos físicos como la descarga de aguas fluviales en la zona costera y variaciones estacionales en las características de las corrientes en la zona nerítica. Estos autores también reportaron que la variación interanual en la estructura

de las comunidades fue menor que la estacional, y documentaron una mayor abundancia y menor diversidad de especies cerca a la costa. Por último, documentaron que la mayoría de los estudios analizados encontró menores valores de biomasa de ictioplancton en invierno, y mayores en primavera y verano. Ninguno de los estudios sobre la distribución y abundancia de asociaciones de larvas de peces que se ha hecho al sur de 25° N ha abordado su relación con las estructuras de mesoescala, ni se ha centrado en evaluar las comunidades en la zona de aguas profundas (> 1000 m) del golfo de México.

1.1 Justificación

Ya que tanto los factores biológicos como las condiciones fisicoquímicas y los procesos físicos se asocian con la distribución, supervivencia y abundancia larval, el estudio de la relación entre el ambiente y la estructura de las asociaciones permite entender los patrones larvales en escalas espaciales y temporales. Además de aportar bases para reconocer áreas y épocas de desove, este tipo de estudios permite predecir la presencia y abundancia de larvas en un área determinada y bajo diferentes condiciones ambientales, así como modelar la dispersión de las mismas en función de las características oceanográficas que afectan el transporte (Smith *et al.*, 1999; Bertness *et al.*, 2000; Siegel *et al.*, 2003).

Las asociaciones de ictioplancton del golfo de México han sido ampliamente estudiadas en la región norte. En contraste, en la región sur del golfo de México no se cuenta con un programa de monitoreo del ictioplancton, y la mayoría de estudios se han enfocado sobre la plataforma continental (Flores-Coto *et al.*, 2009, 2014). Este trabajo amplía la información existente para el sur del golfo de México y aporta conocimiento acerca de las diferencias en la abundancia y composición de las asociaciones de larvas de peces en relación a las estructuras de mesoescala en la región sur de aguas profundas.

1.2 Preguntas de investigación

General

¿Las características de las asociaciones de larvas de peces (abundancia y composición de taxones) varían entre estructuras de mesoescala (la corriente de Lazo, giros anticiclónicos, giro ciclónico de la bahía de Campeche y zonas de surgencia) en la región de aguas profundas del golfo de México?

Específicas

¿Cuál es la ubicación y características hidrográficas de las estructuras de mesoescala que se identifican en la región de aguas profundas del golfo de México en noviembre de 2010 y en julio de 2011?

¿Cuál es la abundancia y composición taxonómica de las larvas de peces en esas estructuras?

¿Existen asociaciones de larvas de peces características de las estructuras de mesoescala?

¿Cuáles son las diferencias en la composición y abundancia taxonómica entre asociaciones de larvas de peces?

1.3 Hipótesis

- La abundancia estandarizada de larvas de peces es mayor en la bahía de Campeche, dadas las condiciones de alta productividad asociadas a zonas de divergencia (giro ciclónico y surgencias) en esta región.
- Las estaciones de muestreo de ictioplancton pertenecientes a cada estructura de mesoescala tienen mayor similitud en composición y abundancia de los taxones y conforman una asociación distintiva, mientras que estaciones pertenecientes a distintas estructuras de mesoescala presentan una similitud menor o asociaciones larvales diferentes.

1.4 Objetivos

- Identificar la ubicación y las características hidrográficas de las principales estructuras de mesoescala prevalentes en la región de aguas profundas del golfo de México durante noviembre 2010 y julio 2011 para seleccionar las estaciones de muestreo del ictioplancton a analizar.
- Analizar la composición taxonómica y abundancia de larvas de peces de estaciones de muestreo correspondientes a cada estructura.
- Evaluar la similitud de las muestras de larvas de peces dentro de una misma estructura física y entre estructuras durante cada temporada.
- Identificar las asociaciones presentes en las estructuras de mesoescala del golfo de México.
- Describir las diferencias en la composición y abundancia de taxones de las asociaciones identificadas.

2. Metodología

2.1 Sitio de estudio

El golfo de México (18 a 30°N, 82 a 98°O) es una cuenca semicerrada, y desde una perspectiva ecológica y socioeconómica constituye un sistema de interés para la investigación y la explotación sustentable de recursos naturales. La variedad de ecosistemas en esta cuenca provee hábitat de refugio, reproducción y crianza de recursos pesqueros, y las reservas de petróleo aportan el mayor porcentaje de producción de este recurso a Estados Unidos y México (Caso *et al.*, 2004). Sin embargo, las características bióticas han sido mayormente estudiadas en la región norte y en las zonas costeras.

La extensión de la plataforma continental en esta cuenca varía entre 2 y 250km de ancho, y la pendiente del talud continental también es muy variable. La región de aguas profundas es aquella con profundidades mayores a los 1000m, y en la zona abisal del centro del golfo se ha registrado una profundidad máxima de aproximadamente 3600m (Figura 5). El área de estudio de este trabajo se limita a la región de aguas profundas de la Zona Económica Exclusiva (ZEE) mexicana, entre los 19 a 25°N y los 87 a 97°O.

Las condiciones climáticas en el golfo presentan alta variación estacional, existiendo un periodo seco entre febrero y mayo, un periodo de lluvias entre junio y octubre, y un periodo de frentes fríos desde octubre hasta febrero. Los vientos del norte y noroeste que predominan durante el invierno (conocidos como nortes) son más intensos que los vientos del este y sureste que se presentan el resto del año. Estos patrones climáticos aportan variabilidad a los patrones de circulación a través del efecto de los vientos y el aporte de agua dulce, particularmente cerca de la superficie (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Oey *et al.*, 2005).

Al ingresar la corriente de Yucatán al golfo a través del canal de Yucatán, forma una curvatura o lazo siguiendo un patrón de circulación anticiclónica antes de salir por el estrecho de Florida, dando lugar a la corriente de Lazo. Ésta es la estructura de macroescala que determina en primera instancia la circulación general de la zona de aguas profundas del golfo de México. Transporta tres masas de agua a diferentes profundidades: el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (profundidad: 150-250m),

el Agua de 18° del mar de los Sargazos (profundidad: 200-280m) el Agua Intermedia Antártica (profundidad: 700-950m) y el Agua Profunda Noratlántica (profundidad: 1500-3600m). En el interior del golfo los procesos de mezcla dan origen a dos masas de agua: el Agua Subtropical Subsuperficial del golfo de México (profundidad: 0-250m) y el Agua Común del Golfo (profundidad: 0-250m). Estas cinco masas de agua se caracterizan por condiciones fisicoquímicas específicas, y están sujetas a procesos de mezcla y mecanismos de circulación de mesoescala. El flujo de agua que ingresa al golfo presenta variación temporal y puede estar influenciado por el paso de giros de mesoescala desde el Caribe (Badan *et al.*, 2005); esto agrega heterogeneidad a la intensidad, dirección y extensión de las corrientes y al desprendimiento de giros desde la corriente de Lazo (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Badan *et al.*, 2005; Oey *et al.*, 2005).

En distintas zonas del golfo se forman giros anticiclónicos por diversos procesos físicos; los originados en la corriente de Lazo son los más estudiados por su influencia marcada sobre la dinámica oceanográfica del golfo. Estos remolinos anticiclónicos con aguas cálidas, salinas y oligotróficas, se desprenden por estrangulamiento o cambios en el flujo de la corriente que está ingresando a través del canal de Yucatán, en intervalos irregulares que varían entre los dos y 18 meses (con mayor frecuencia cada seis a once meses; Sturges y Leben, 2000; Leben, 2005). En promedio, estos remolinos llegan a profundidades de aproximadamente 800m-1000m y tienen diámetros entre 200-300km. Por lo general su desplazamiento es hacia el oeste del golfo por efecto de la rotación y esfericidad de la tierra, por lo cual los remolinos son importantes en la transferencia de energía al interior del golfo (Oey *et al.*, 2005). Se ha estimado que su velocidad de traslación varía entre 2 y 5 km/día, y desde su formación hasta su disipación pueden transcurrir entre seis y 20 meses (Oey *et al.*, 2005; Horizon Marine 2014). Estas estructuras retienen el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe y la transportan al interior del golfo, donde ocurren procesos de mezcla y se da origen a otras masas de agua. Durante su desplazamiento, los giros pierden energía y experimentan cambios en el tamaño y la forma, y al chocar con el talud continental en la costa oeste se disipan por completo formando giros de menor magnitud que se desplazan a lo largo de la costa (Monreal-Gómez *et al.*, 1997). Éste puede ser el origen de otros giros anticiclónicos que han sido reportados al sur de 25°N (Vidal *et al.*, 1999; DiMarco *et al.*, 2005), aunque éstos también pueden resultar de la transferencia de momento angular

desde un giro ciclónico o formarse a partir de corrientes de alta velocidad que fluyen sobre la plataforma paralelas a la costa oeste (hacia el sur y hacia el norte) (Vidal *et al.*, 1994). Como consecuencia de las diferencias en su proceso de formación, los giros anticiclónicos originados a nivel local en el oeste del golfo presentarán características hidrográficas distintas a las de giros con origen reciente en la corriente de Lazo.

En la periferia de la corriente de Lazo, al interior del golfo, en zonas cercanas a la plataforma y sobre las zonas costeras también se forman giros ciclónicos que son fríos, que presentan mayores concentraciones de nutrientes que los remolinos anticiclónicos, y se ha estimado que alcanzan diámetros máximos de 150km (Monreal-Gómez *et al.*, 1997). Al oeste de la bahía de Campeche se presenta un giro de circulación ciclónica que se extiende hasta por debajo de los 1000m de profundidad; la formación de este giro parece ser resultado de interacción entre la topografía y el esfuerzo del viento. El margen oeste de la bahía de Campeche es estrecho y pronunciado, mientras que el este es poco profundo y con una pendiente menor. Se ha sugerido que las variaciones estacionales en el rotacional del esfuerzo del viento producen variaciones en la intensidad de la circulación en esta región (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005), aunque se ha reportado que la interacción del giro de Campeche con giros anticiclónicos provenientes del norte, influye de manera prevalente en las variaciones del giro; es decir que no se ha evidenciado la relevancia de la estacionalidad en los cambios de intensidad que se observan en el giro (Pérez-Brunius *et al.*, 2012). El giro ciclónico de la bahía de Campeche es la estructura predominante y de mayor influencia sobre la hidrodinámica de esta región del golfo.

Otra característica oceanográfica del golfo de México es la ocurrencia de surgencias. Estos fenómenos han sido identificados en la plataforma de los estados de Tamaulipas y Veracruz, donde se presentan vientos favorables entre los meses de abril y agosto (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006), sobre la plataforma al norte de la península de Yucatán, donde el ascenso de agua es probablemente inducido por el choque de la corriente de Yucatán con el talud continental (Monreal-Gómez *et al.*, 2004) y también a los vientos alisios, al este de la bahía de Campeche, donde hay vientos favorables a los procesos de surgencias durante todo el año (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006). Al este de la bahía de Campeche los vientos inducen la convergencia de corrientes que fluyen hacia fuera de

la costa provocando el ascenso y transporte de aguas con altas concentraciones de clorofila-a. Los valores máximos en las concentraciones de clorofila-a se observan en los meses de octubre y diciembre, lo cual se debe tanto a las surgencias como a la descarga de ríos en el sureste del golfo que alcanzan su máximo flujo durante septiembre (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). En las áreas bajo influencia de desembocadura de ríos, y entre las fronteras de los giros ciclónicos (que constituyen núcleos fríos) y los giros anticiclónicos (que constituyen núcleos cálidos) se forman frentes, que son zonas de transición o mezcla de propiedades fisicoquímicas, los cuales también son característicos del golfo (Monreal-Gómez *et al.*, 2004).

2.2 Campañas oceanográficas

El presente trabajo se desarrolló en el marco del proyecto titulado “Establecimiento de línea de base en aguas profundas del Golfo de México en respuesta al derrame petrolero asociado a la plataforma Deepwater Horizon” (INECC-CONABIO). Se realizaron tres campañas oceanográficas en la región de aguas profundas de la ZEE mexicana en los años 2010, 2011 y 2013 (Figura 5). Las campañas, denominadas XIXIMI, se llevaron a cabo a bordo del Buque Oceanográfico *Justo Sierra*, y tuvieron el objetivo de caracterizar parámetros hidrográficos, biogeoquímicos y ecológicos en la zona de aguas profundas (> 1000 m) y evaluar el posible impacto del derrame asociado al pozo Macondo que ocurrió entre abril y julio de 2010. El presente estudio incluye el análisis de datos de las campañas oceanográficas XIXIMI-1 (realizada del 6 a 22 de noviembre de 2010) y XIXIMI-2 (realizada del 2 a 16 de julio de 2011).

Los datos oceanográficos *in situ* se obtuvieron de un CTD Seabird 9 plus, el cual estuvo equipado con sensor de temperatura (SBE3 plus), sensor de conductividad (SBE 4C), sensor de oxígeno DO Sensor (SBE 43), bomba (SBE 5T), y fluorómetro (WETLabs-ECO-FLRTD (Herguera *et al.*, 2010; Herzka *et al.*, 2012). Durante el crucero del 2010 hubo problemas con los sensores del CTD y se observó un alto nivel de variabilidad en los perfiles obtenidos. Se recuperaron los perfiles de temperatura, aunque con cierto nivel de ruido, de manera que para los análisis de las características hidrográficas de cada estación se calcularon las temperaturas cada 10m de profundidad, para obtener

perfiles de temperatura semi-continuos de cada estación. Para el crucero del 2011 se analizaron los perfiles continuos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y fluorescencia. La información oceanográfica se complementó con datos e imágenes de sensores de percepción remota obtenidos para las fechas de las campañas.

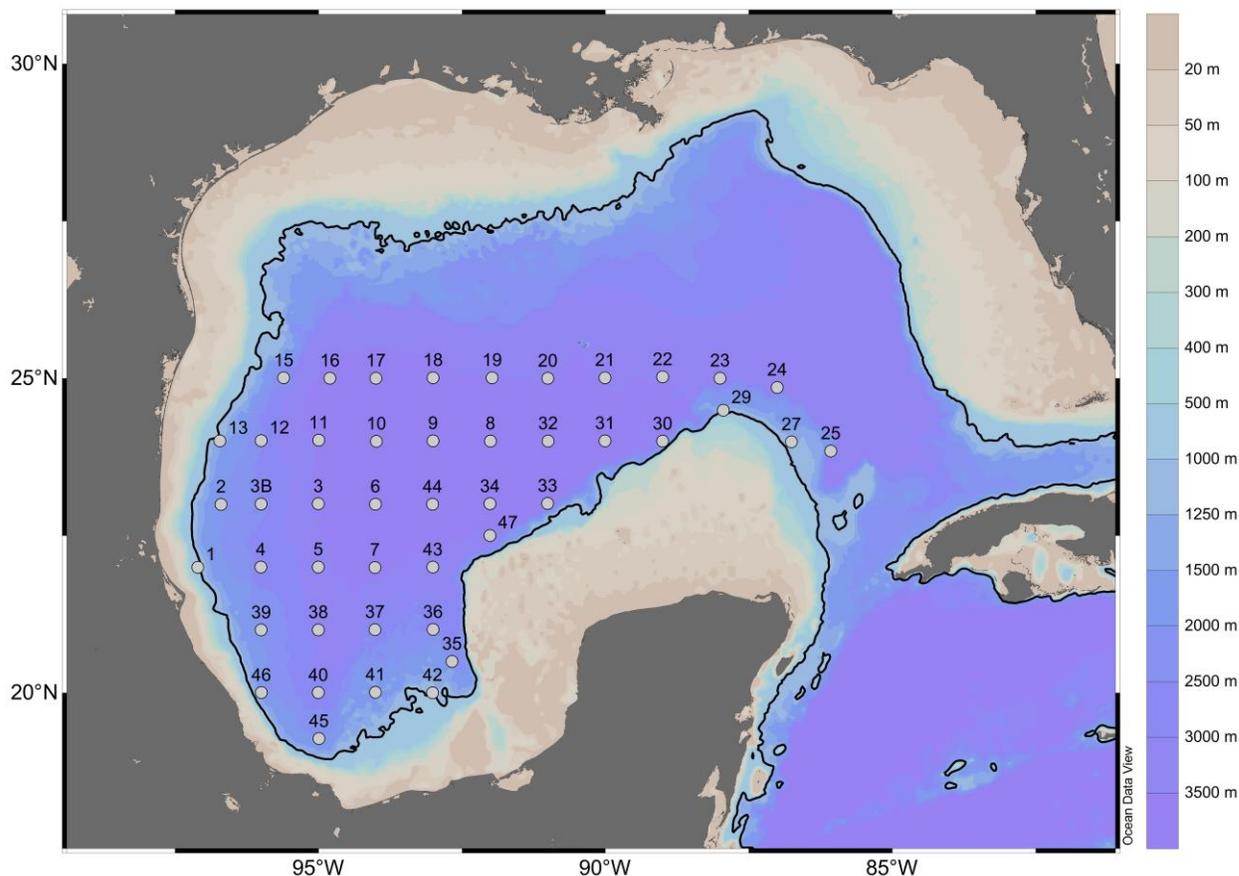


Figura 5. Mapa del golfo de México con escala batimétrica; se muestra delineada la isobata de los 1000m, así como la red de estaciones de muestreo de las campañas oceanográficas XIXIMI en la región de aguas profundas de la ZEE mexicana.

Con el objetivo de caracterizar el zooplancton e ictioplancton y analizar su relación con la oceanografía de la zona de estudio, se obtuvieron muestras en la mayoría de las estaciones. Se hicieron arrastres oblicuos (45°) con redes bongo de 333 y 500 μm y aros de 60cm de diámetro; la velocidad de largado y recuperación fue de aproximadamente 0.5m/s y se estimó un tiempo de permanencia de 1min en la profundidad máxima de muestreo. La profundidad máxima de arrastre fue de 150m durante el crucero del 2010 y 200m durante el 2011. Las muestras de la red de 333 μm

fueron fijadas en formol al 4% neutralizado con borato de sodio inmediatamente después de su colecta para el análisis posterior de los biovolúmenes, la separación por grupos y la identificación taxonómica en el laboratorio, mientras que las muestras de la red de 500 μ m se utilizaron en estudios de composición isotópica y de genética.

2.3 Localización y caracterización de las estructuras de mesoescala

Para evaluar la variación en las asociaciones de larvas de peces en la mesoescala es fundamental distinguir las zonas que representan características de circulación y condiciones ambientales particulares; en este caso se tuvieron como referencia escalas espaciales entre 10²-10⁶m. Considerando las diferencias esperadas en la altimetría entre estructuras de mesoescala (corriente de Lazo, giros anticiclónicos, giro ciclónico de Campeche y zona de surgencias al este de la bahía de Campeche) se analizaron gráficas del nivel del mar para las fechas de las campañas oceanográficas. Se obtuvo el nivel del mar promedio para las fechas de los cruceros por medio de la plataforma AVISO (Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic Data, 2014). En AVISO las alturas del nivel del mar son el resultado de la suma de la anomalía del nivel del mar y la topografía dinámica promedio, para lo cual se utiliza información de los satélites Topex/Poseidon, Jason-1, ERS-1, ERS-2, y EnviSatAVISO. Igualmente se recopiló gráficas de anomalías del nivel del mar de cada día del CCAR (Colorado Center for Astrodynamics Research, 2014). Esta plataforma contiene datos históricos del Radar Altimeter Database System (RADS), los cuales son el resultado del procesamiento y combinación de información de todos los satélites de altimetría disponibles en cada fecha (Geosat ERM, ERS-1, Topex/Poseidon, ERS-2, GFO, Envisat, Jason-1, Jason-2/OSTM y Cryosat-2). A través de estos análisis gráficos se obtuvo la primera delimitación espacial de las estructuras de mesoescala, identificándose las estaciones oceanográficas de los cruceros XIXIMI incluidas en cada una.

Para la visualización y análisis de los datos oceanográficos obtenidos *in situ* y derivados de los cruceros, se utilizó el software Ocean Data View (Schlitzer, 2013). Se elaboraron gráficas de distribución superficial de temperatura y fluorescencia (sólo para 2011).

Como información complementaria se analizaron gráficas de la concentración de clorofila-a superficial promediada por mes; éstos fueron obtenidos a través de la plataforma LAS (Live Access Server for satellite imagery and data; NOAA, 2014), específicamente del satélite MODIS-Aqua (con resolución de 10km). Para la construcción de las gráficas de características en superficie se usó la extrapolación de DIVA. El análisis de estas gráficas permitió examinar la variabilidad espacial en las características oceanográficas del interior del golfo de México, y evaluar las zonas con influencia de las estructuras de mesoescala que fueron delimitadas a partir de las imágenes de altimetría.

Se construyeron perfiles de temperatura de 0 a 200m de profundidad. Para el año 2010 se presentan los perfiles de temperatura obtenidos al calcular el promedio cada 10m de profundidad y para el año 2011 se presentan perfiles continuos. Para el análisis de los perfiles se analizó en detalle la variación de las estaciones incluidas en las estructuras de mesoescala de acuerdo a la detección a partir de la altimetría.

A partir de los datos de CTD se calcularon variables que permitieran confirmar que cada una de las estaciones seleccionadas cumplía con las características esperadas de las estructuras de mesoescala:

- Promedio de temperatura de 0 a 200m de profundidad. Se graficó la distribución horizontal de esta variable para analizar su variación espacial y la correspondencia de los valores calculados con las estructuras de mesoescala.
- Profundidad de la capa de mezcla – se delimitó el inicio de la termoclina en el perfil de temperatura de cada estación, y se registró esa profundidad como la base de la capa de mezcla. Para el año 2011 se corroboró esta profundidad calculando el valor mayor del gradiente de densidad potencial obtenido cada metro de profundidad. La distribución horizontal de la profundidad de la capa de mezcla y la correspondencia de los valores calculados con las características esperadas de las estructuras de mesoescala se analizaron gráficamente.
- Anomalía de densidad potencial (σ) a los 150m – se obtuvo y analizó únicamente para 2011 a través de gráficas de distribución horizontal y de secciones longitudinales y latitudinales.

- Anomalía de temperatura – se calculó el perfil promedio de temperatura de todas las estaciones cubiertas en cada crucero. Este perfil se restó al perfil de temperatura de cada estación, obteniéndose anomalías negativas para las isolíneas con menor temperatura que la promedio, y anomalías positivas para las isolíneas con mayor temperatura que la promedio. Se elaboraron perfiles comparativos, resaltando las diferencias de las estaciones incluidas en cada estructura de mesoescala según las imágenes de altimetría.

El análisis de las anomalías de temperatura constituyó el criterio definitivo para la inclusión o exclusión de estaciones dentro del giro ciclónico de Campeche, los giros anticiclónicos, la corriente de Lazo y la zona de surgencias en el sur-este de la bahía de Campeche. Así se identificaron las estaciones representativas de cada una de las estructuras de mesoescala, sobre las que se centró el análisis de las asociaciones de larvas de peces. La caracterización de las estructuras identificadas en el año 2011 se complementó con el cálculo y análisis gráfico de los perfiles promedio de salinidad, oxígeno disuelto y fluorescencia.

2.4 Asociaciones de larvas de peces

Se revisó cada muestra de zooplancton a través de la observación con estereoscopio para separar el ictioplancton. Se obtuvieron las abundancias estandarizadas de las larvas de peces por estación a través de la siguiente relación:

$$\text{Abundancia} = \frac{\text{número de larvas} * 1000}{\text{volumen filtrado (m}^3\text{)}}$$

siendo el volumen filtrado = A*D, donde A es el área de la boca de la red y D es la distancia de arrastre, la cual es el producto del número de revoluciones del flujómetro por su factor de calibración. El promedio \pm desviación estándar (DE) del volumen filtrado durante el crucero XIXIMI-1 y XIXIMI-2 fue de $203 \pm 41.3 \text{ m}^3$ y de $213.1 \pm 46.2 \text{ m}^3$, respectivamente.

Se evaluó la distribución normal y la homogeneidad de varianzas de los datos de abundancia, considerando ambos años y cada año por separado; dado que no se confirmaron ambos supuestos para ninguno de los conjuntos de datos, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para examinar las diferencias en la abundancia estandarizada de larvas de peces entre años, y entre estructuras de mesoescala en cada uno de los años. Estas diferencias también se exploraron a través de gráficas de distribución espacial.

Para la identificación taxonómica de las larvas de peces se seleccionaron las muestras de las estaciones representativas de las estructuras de mesoescala, según los resultados del análisis oceanográfico. Las larvas se depositaron en viales independientes según la estación de muestreo y la campaña en la que fueron colectadas, en preparación para la identificación de los especímenes al nivel taxonómico más fino posible (desde nivel orden hasta nivel especie).

La identificación taxonómica consistió en la observación detallada de los caracteres morfológicos (tipo de intestino, forma de los ojos, proporciones corporales), patrones de pigmentación, y caracteres merísticos (miómeros y elementos de las aletas; fórmula de las espinas) de las larvas. Se utilizaron las guías de identificación taxonómica de Richards (2006), Moser (1996) y Fahay (1983), y la guía fotográfica de Victor (2014). Las larvas vitelinas no fueron incluidas en el análisis debido a la falta de información de caracteres taxonómicos en esta etapa para la mayoría de especies; se excluyeron también las larvas incompletas, dada la incertidumbre de su identificación, y las larvas de Amphioxus, las cuales representan otro subphyllum.

Se obtuvo información ecológica complementaria de cada taxón (rangos geográficos de distribución, hábitat de los adultos y temporada de reproducción de las especies, géneros o familias en las cuales ha sido descrita) de Felder y Camp (2009), Moser *et al.* (1984) y FishBase (Froese y Pauly, 2014).

Para conocer la contribución de taxones de distintos hábitats a las asociaciones de larvas de peces en las estructuras de mesoescala, se registró el hábitat de los adultos para cada uno de los taxones identificados. El hábitat de los adultos de cada taxón se registró de acuerdo a la descripción de cada especie, género o familia identificada; en el caso de taxones con diversidad de hábitats reportados se asignó el más frecuente. Se

consideraron tres categorías de hábitat teniendo en cuenta la distancia a la costa: costero (se encuentran en zonas con profundidades de 0 a 50m sobre la plataforma continental), nerítico (se encuentran en zonas con profundidades máximas entre 51 y 200m sobre la plataforma continental, y en el talud), y oceánico (fuera de la plataforma continental entre los 0 y 3600m de profundidad). Se sumaron los resultados de las estaciones correspondiente a cada estructura de mesoescala para calcular y graficar el porcentaje de taxones con cada tipo de hábitat durante la fase adulta por estructura. Adicionalmente, para la interpretación de los resultados se consideró si el hábitat de los adultos es demersal (taxones asociados al fondo) o pelágico (taxones que se encuentran en la columna de agua). En el caso de los taxones oceánicos se diferenció entre epipelágicos (entre los 0 y 200m de profundidad), mesopelágicos (entre los 200 y 1000m de profundidad) y batipelágicos (entre los 1000 y 3600m de profundidad).

Una vez identificados los especímenes, se realizó un análisis de dominancia de Olmstead-Tukey por año, incluyendo todas las estaciones. Este análisis requiere el cálculo de la frecuencia y la abundancia relativa de cada taxón, así como los promedios totales de éstas. Los promedios de la abundancia y la frecuencia relativas constituyen el valor de referencia para la clasificación de los taxones en una de las siguientes categorías (Figura 6), (Ordóñez, 2014):

Dominantes: frecuencia y abundancia relativas mayores a los valores promedio (i.e., taxones que se encontraron en la mayoría de las estaciones y en altas abundancias).

Constantes: frecuencia relativa mayor a la promedio, abundancia relativa menor que el promedio (i.e. los taxones están ampliamente distribuidos pero sus abundancias son bajas).

Ocasionales: frecuencia relativa menor que la promedio, abundancia relativa mayor que el promedio (i.e. taxones que tienen altas abundancias pero no están distribuidos en toda la zona de estudio).

Raros: tanto su frecuencia como abundancia relativas presentan valores menores al promedio.

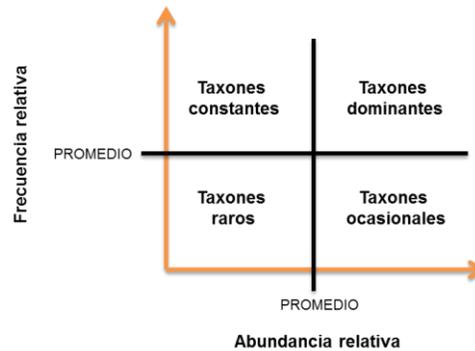


Figura 6. Diagrama para la clasificación de taxones según su frecuencia y abundancia relativa. Adaptado de González (1998).

Este análisis permitió caracterizar las asociaciones de larvas de peces en función de la composición de taxones de cada categoría, y permitió definir los taxones dominantes para análisis posteriores.

Posteriormente se construyeron por cada año tres matrices de presencia y abundancia de taxones por estación de muestreo (una matriz con las familias dominantes, una matriz con los taxones en todos los niveles identificados, y una matriz con el total de familias). Los datos fueron analizados en el software PRIMER-6 (Clarke y Gorley, 2006) para evaluar la hipótesis que las asociaciones de larvas de peces en el golfo de México difieren entre estructuras de mesoescala. Los datos de cada crucero se trataron por separado.

Se hicieron transformaciones de raíz cuarta de los datos de abundancia. Esta transformación reduce el intervalo de valores con el fin de disminuir el peso que se le da a los taxones más abundantes, lo cual de otra manera puede sesgar el resultado de los análisis de similitud (Field *et al.*, 1982). Se construyeron matrices de similitud para cada crucero de acuerdo al índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957; Field *et al.*, 1982). Este coeficiente de distancia es el más comúnmente utilizado en el análisis de abundancias en comunidades de zooplancton, ya que es sensible a la ausencia de taxones y pone énfasis en los grupos dominantes. A partir de éste se obtiene la similitud entre entidades (en este caso estaciones) como:

$$S_{12} = 100 \left[\frac{1 - \frac{\sum_i |Y_{i1} - Y_{i2}|}{\sum_i Y_{i1} + \sum_i Y_{i2}}}{\sum_i Y_{i1} + \sum_i Y_{i2}} \right]$$

S_{12} = nivel de similitud entre dos estaciones

i = taxón i -ésimo

Y = abundancia específica

Un valor de 100 indica abundancias idénticas para todos los taxones entre las dos estaciones, y un valor de 0 indica que no existen abundancias específicas comunes.

A partir de las matrices de similitud se realizaron análisis de cluster con los datos de cada crucero. Este análisis multivariado se utiliza para definir los grupos existentes en series de datos que no están separados *a priori*, y permite visualizar la estructura de las relaciones entre entidades (que en este estudio pueden ser los taxones o las estaciones dependiendo de la configuración del análisis) a través de un dendrograma en el que se conforman y separan grupos de acuerdo al índice de similitud. Se usó una estrategia de fusión por promedio de los grupos, considerando el cálculo de la distancia entre éstos como el promedio de similitud entre cada una de las entidades que los conforman. Esta técnica conserva la estructura de relaciones entre entidades, lo que implica que el resultado obtenido es representativo de la estructura existente en los datos originales (McGarigal *et al.*, 2000).

Para cada crucero se realizó inicialmente un análisis inverso o en modo r , evaluándose la similitud y agrupación de las familias dominantes (identificadas con base en los resultados del análisis de Olmstead-Tukey). El análisis en modo r permite entender cómo las variables, en este caso las abundancias de las familias, varían entre las estaciones. A partir de esta información pueden reconocerse patrones espaciales en la distribución de las abundancias. Además permite evaluar si las abundancias de distintas familias cambian de manera similar entre las estaciones, al analizar la conformación de los grupos; de esta manera el análisis puede ser un primer indicador de la existencia de covariación en las abundancias de distintas familias ante determinadas condiciones ambientales, (Somerfield y Clarke, 2013).

Posteriormente se realizó un análisis en modo Q considerando las estaciones como entidades a agrupar (Somerfield y Clarke, 2013). En este modo, se hicieron los análisis bajo dos niveles de resolución taxonómica: considerando de manera simultánea todos

los niveles taxonómicos identificados, y considerando a todos los taxones agrupados en nivel familia. Este tipo de análisis permite evaluar cómo se relacionan o qué tan similares son las estaciones en función de la composición y abundancia de los taxones; esta relación o similitud se evidencia en el análisis a través de la conformación de grupos con dos o más estaciones (Sommerfield y Clarke, 2013).

En todos los casos, para complementar los resultados del análisis de cluster, éste se ejecutó conjuntamente con una prueba Simprof (perfil de similitudes), que evalúa la hipótesis nula de homogeneidad en la abundancia de taxones específicos entre las estaciones (Clarke y Gorley, 2006). El resultado de la prueba se visualiza en un dendrograma en el cual pueden distinguirse los grupos que son significativamente diferentes (nivel de significancia $\alpha=0.05$). Además, el resultado del análisis Simprof se utilizó como criterio para definir el número de grupos en los cuales se dividían las entidades (en términos de estaciones de muestreo o taxones). Se consideró un *grupo* a cada conjunto de taxones o estaciones homogéneos según los resultados de la prueba Simprof, y a cada entidad (estación o taxón) que se diferenciara de manera significativa.

En los dendrogramas obtenidos a través de los análisis de cluster en modo r (evaluando la agrupación de familias dominantes) y en modo Q (incluyendo por una parte todos los taxones identificados desde nivel especie hasta nivel orden, y agrupando todos los taxones en nivel familia por otra parte), se delinean en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones o taxones que son significativamente diferentes. En el dendrograma obtenido a través del análisis modo Q se muestran los números de las estaciones y se identifica cada grupo con símbolos de colores distintivos y letras; en todos los casos se muestra el mapa con la distribución espacial de los grupos en las estaciones muestreadas cada año.

Se realizó un análisis de Olmstead-Tukey sobre los datos correspondientes a cada uno de los grupos identificados con el análisis de cluster en modo Q (i.e., considerando las estaciones o conjuntos de estaciones claramente diferenciados) para describir la composición de taxones en cada grupo en función del nivel de dominancia de éstos. En este caso, se calculó la frecuencia y la abundancia relativa de cada taxón así como los

promedios totales en cada uno de los grupos de estaciones separados por el análisis cluster y la prueba Simprof. Posteriormente se generó el factor “*grupo*” en la matriz de similitudes y se asignó a cada estación la identidad del grupo al cual perteneció. Se realizó un análisis Simper (porcentajes de similitud) sobre los datos del factor “grupo” para examinar el porcentaje de contribución de los taxones a las similitudes y diferencias entre grupos (Clarke y Gorley, 2006).

3. Resultados

3.1 Localización de estructuras de mesoescala

Las gráficas de promedio del nivel del mar de AVISO permitieron tener una primera aproximación a la ubicación de estructuras de mesoescala en la zona de estudio durante los cruceros XIXIMI del 2010 y 2011. Se visualizó la ubicación de la corriente de Lazo, los giros anticiclónicos en la zona centro-oeste, el giro ciclónico de la bahía de Campeche y las zonas de divergencia sobre la plataforma (Figura 7A). Los mapas del nivel de mar derivados de AVISO fueron contrastados con gráficas de anomalías diarias del CCAR para verificar la posición de las estructuras en la fecha de muestreo de cada estación. En general, las posiciones de las estructuras de mesoescala presentaron pocas variaciones durante las fechas de cada campaña oceanográfica; sin embargo, la posición del giro anticiclónico de la zona central del golfo varió entre las dos soluciones de altimetría (AVISO – CCAR) (Figura 7).

La corriente de Lazo tuvo un bajo nivel de intrusión dentro del golfo en noviembre de 2010, por lo que no estuvo dentro de los límites de la red de estaciones oceanográficas. Para este año la altimetría permite delimitar una estructura de circulación anticiclónica muy cercana a la corriente, la cual corresponde con un giro recientemente desprendido (junio de 2010) que se ha denominado *Franklin* (Horizon Marine, 2014). En julio del 2011 la corriente presentó un nivel de intrusión mayor, cruzando el extremo noreste de la red de estaciones. Durante el periodo correspondiente a ambos cruceros pueden observarse estructuras de mesoescala en la zona central del golfo (entre los 20-25°N) con anomalías de nivel del mar positivas que corresponden a la presencia de giros anticiclónicos (AC). En ambos años las estructuras son extensas y presentan dos “centros” (Figura 7A: 2010; 7B: 2011), lo que puede estar señalando la presencia de dos giros en esta zona, tanto provenientes de la corriente de Lazo como originados localmente. La estructura con circulación anticiclónica se nombró AC-1 en 2010, y AC-2 en 2011. Durante ambos cruceros se identificaron anomalías negativas de nivel del mar correspondientes al giro ciclónico de Campeche (C), el cual presentó una menor extensión en 2010. La zona este de la bahía de Campeche y la zona norte de la península de Yucatán presentaron un nivel del mar menor en 2011, lo cual es consistente con fenómenos de divergencia que pueden estar asociados a condiciones

de surgencia (S). Aunque no fue evidente para 2010 según el promedio de AVISO, las anomalías diarias de CCAR para esta zona sí fueron negativas.

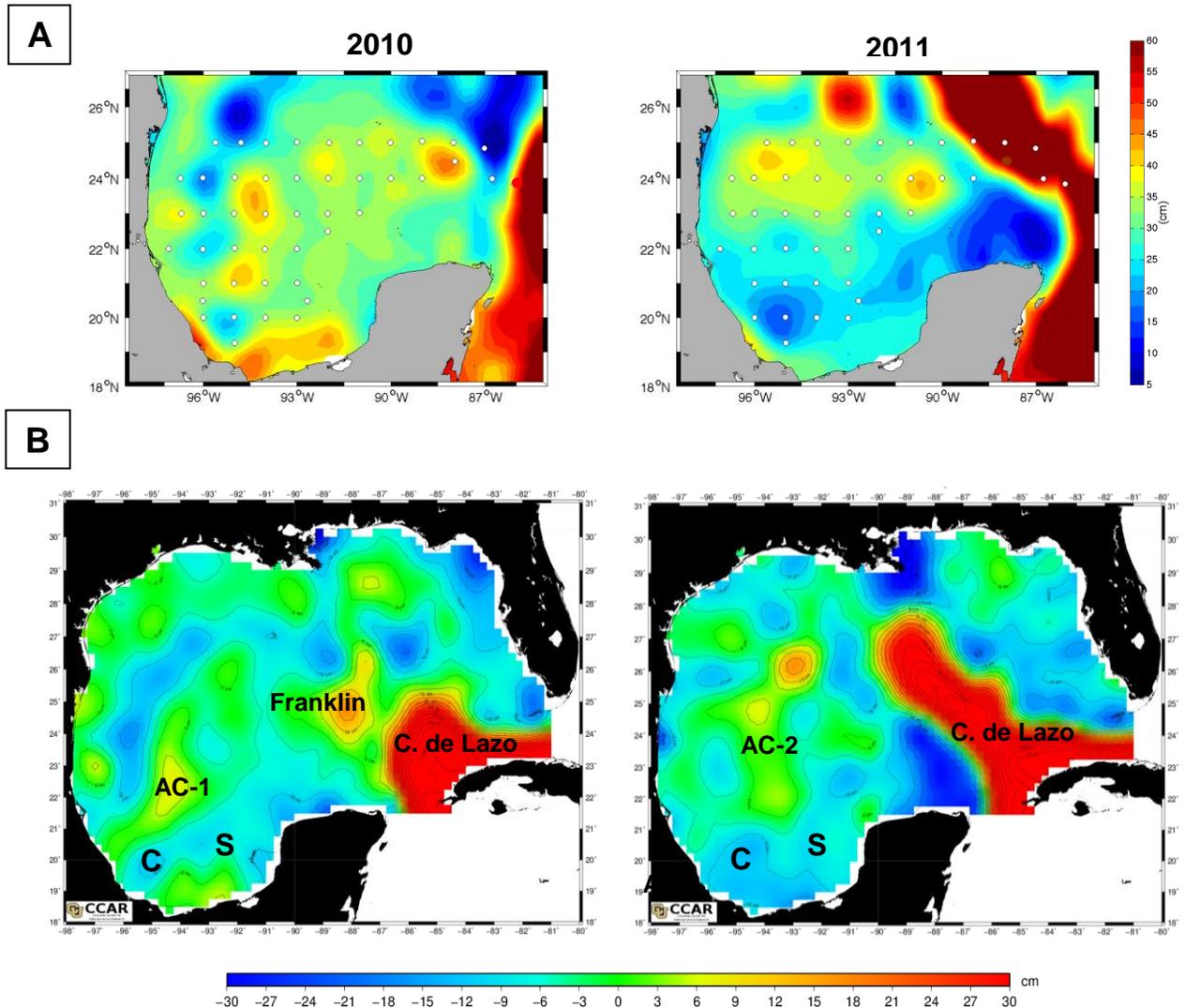


Figura 7. (A) Altura del nivel del mar (AVISO; promedios del 6 a 22 de noviembre de 2010 y del 2 a 16 de julio de 2011) sobre la red de estaciones XIXIMI. **(B)** Imágenes de altimetría histórica del CCAR mostrando las anomalías de nivel del mar el 15 de noviembre de 2010 y el 9 de julio de 2011 en el golfo de México. AC-1 y AC-2: giros anticiclónicos en zona central; C: giro ciclónico de Campeche; S: zona con influencia de surgencias.

A partir de las imágenes de altimetría se delimitaron los grupos de estaciones que presentaron alturas de nivel del mar concordantes con las estructuras de mesoescala de interés. Para los giros se tuvo en cuenta la posición del “centro” de la estructura; es decir, la posición con diferencias en el nivel del mar más marcadas (anomalías positivas en giros anticiclónicos y anomalías negativas en giros ciclónicos), y se eligieron las

estaciones más cercanas a éste. En el caso de los giros anticiclónicos, el seguimiento de las trayectorias de estas estructuras en meses previos a los cruceros indicó que las estaciones no coincidieron con la posición de los giros provenientes de la corriente de Lazo en ninguno de los años de muestreo (Pérez-Brunius com. pers.). Específicamente, aunque el anticiclón *Ekman* se desprendió de la corriente de Lazo durante septiembre de 2009, y el anticiclón *Franklin* en 2010 (Horizone Marine, 2014), los giros anticiclónicos de la zona central del golfo incluidos en los análisis de la abundancia y composición taxonómica de las larvas tienen orígenes diferentes a la corriente de Lazo.

De las zonas con influencia de surgencias se consideró el este de la bahía, donde la plataforma continental es angosta y las estaciones pueden tener influencia de filamentos de alta productividad. Si los grupos de estaciones correspondientes a cada estructura de mesoescala no fueron consistentes entre lo observado por medio de AVISO y CCAR, se delimitaron grupos amplios que tuvieran en cuenta ambas soluciones para posteriormente definir la inclusión o exclusión de estaciones con base en el análisis de los perfiles (Figura 8).

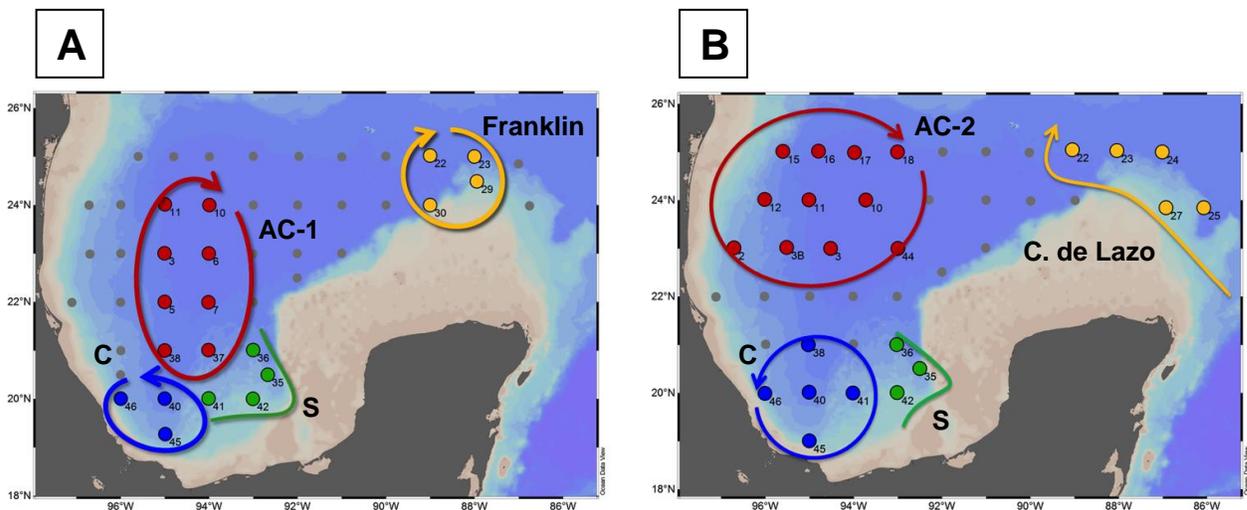


Figura 8. Delimitación inicial de estructuras de mesoescala sobre la red de estaciones XIXIMI en (A) noviembre del 2010 y (B) julio del 2011. La elipse y la flecha amarillas delimitan la zona de estaciones oceanográficas bajo influencia de la corriente de Lazo (en 2010 correspondiente a un giro anticiclónico joven, en 2011 bajo influencia directa de la corriente), las elipses rojas delimitan estaciones incluidas en los anticiclones de la zona central, la elipse azul delimita el giro ciclónico de Campeche (C), y la línea verde delimita la zona este de la bahía bajo influencia de filamentos de surgencia (S).

El análisis gráfico de las condiciones oceanográficas obtenidas *in situ*, evidenció la variabilidad espacial en la mesoescala en ambos años. En la figura 9 se observan las diferencias en el promedio de temperatura y la profundidad de la capa de mezcla, ambas consideradas como variables indicadoras de estructuras de mesoescala. Durante ambos cruceros se observó mayor temperatura y mayor profundidad de la capa de mezcla en la zona bajo influencia de la corriente de Lazo (24-26°C y 40-80m, respectivamente) y en la zona central del golfo (22-23°C y 40-60m) que en la bahía de Campeche (18-23°C) y (8-58m). Puede notarse que algunas estaciones delimitadas inicialmente como correspondientes a las distintas estructuras de mesoescala de interés con base en el criterio de nivel del mar no presentaron consistencia con las variables indicadoras de las características hidrográficas de una estructura. Por ejemplo, aunque AC-1 parece tener una mayor extensión según la altimetría, el promedio de temperatura y la capa de mezcla fueron mayores en cuatro de las estaciones más norteñas, es decir que éstas presentan una señal más intensa de giro anticiclónico. En contraste con las estaciones más oceánicas, en las estaciones de la bahía de Campeche se observan condiciones de menor temperatura y menor profundidad de la capa de mezcla (con excepción de una de las estaciones del este), según lo esperado en zonas de divergencia. Al comparar la profundidad de la capa de mezcla obtenida considerando el inicio de la termoclina y la obtenida considerando el inicio de la picnoclina con los datos de 2011, se encontró un alto nivel de correspondencia (datos no presentados). Esto indica que ambas estrategias de estimación de la profundidad de la capa de mezcla produjeron resultados consistentes; es decir que, a pesar de que para 2010 sólo se cuenta con datos de temperatura, muy probablemente las profundidades de capa de mezcla obtenidas en ambos años están reflejando la posición del mayor gradiente de densidad, el cual supone una barrera física para el desplazamiento vertical de partículas (nutrientes, fitoplancton, zooplancton).

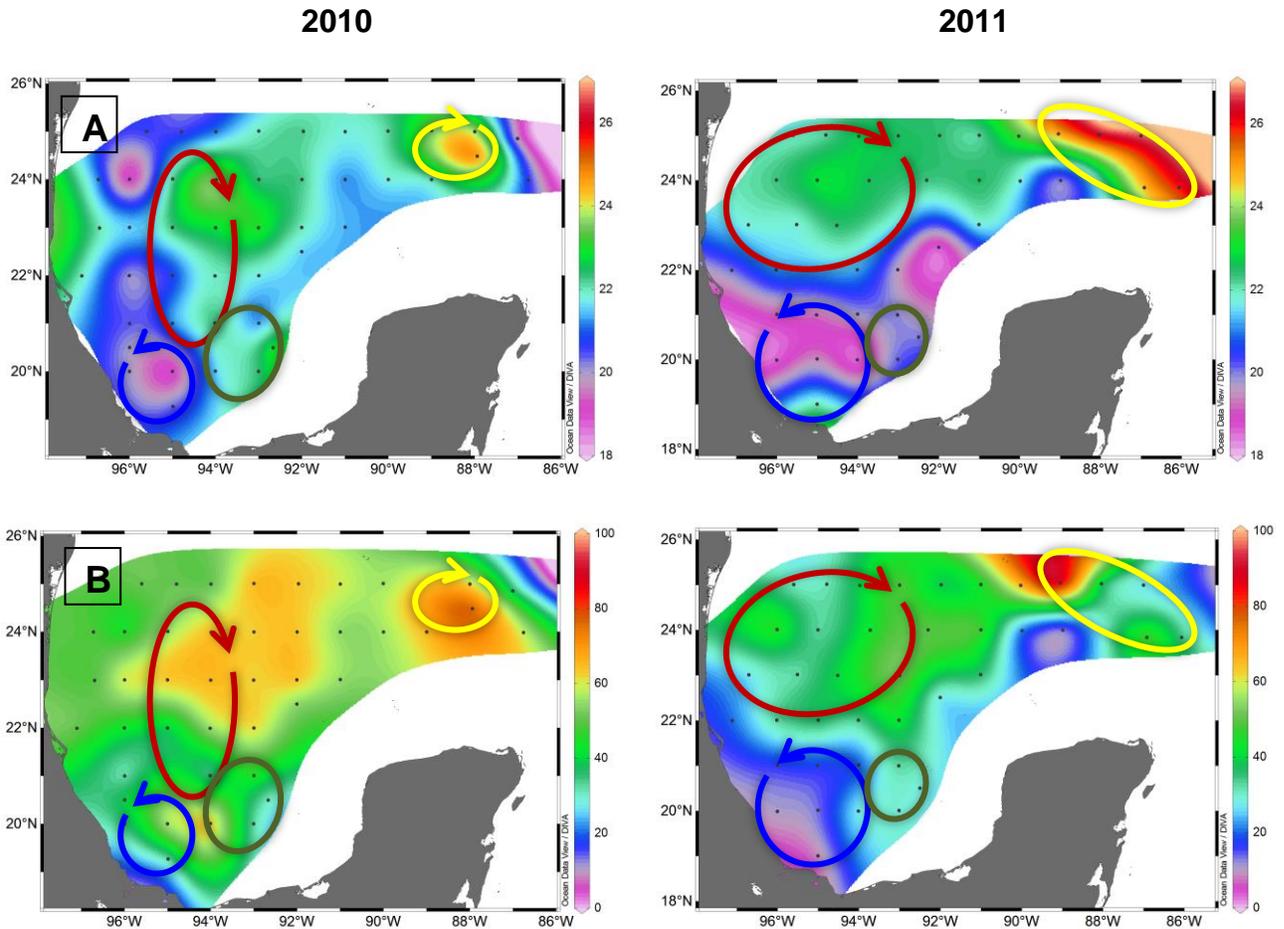


Figura 9. (A) Promedio de temperatura de 0 a 200m de profundidad durante noviembre del 2010 y julio del 2011 y (B) profundidad de la capa de mezcla en metros. Se muestran delimitados los grupos de estaciones que cumplen el criterio de nivel del mar en cada estructura: la elipse amarilla delimita la zona cercana o bajo influencia de la corriente de Lazo, las elipses rojas corresponden a anticiclones, la elipse azul delimita el ciclón de Campeche, la elipse verde delimita la zona este de la bahía bajo influencia de filamentos de surgencia.

Dado el desplazamiento vertical de isopícnas esperado en el interior de las estructuras de mesoescala, la anomalía de densidad potencial (σ) se consideró como otra variable indicadora para la selección de estaciones del crucero del 2011. Se graficaron secciones N-S y E-O a lo largo de la zona de estudio para confirmar la pertenencia de las estaciones seleccionadas según el nivel del mar a las estructuras de mesoescala. En la figura 10A se evidencia que a los 150m de profundidad, la zona bajo influencia de la corriente de Lazo presenta una densidad menor ($\sigma = 24-25.5$), en correspondencia con el descenso de aguas cálidas. En contraste, en la bahía de Campeche se presentan los valores más altos a los 150m ($\sigma = 26.5$), reflejando el ascenso de aguas más frías y densas, como ocurre en zonas de divergencia. El giro anticiclónico en la

zona central presenta valores intermedios de la densidad a 150m. La figura 10B corresponde a una sección latitudinal que cruza el centro del giro ciclónico de Campeche y el centro del anticiclón AC-2; se puede observar el ascenso y descenso, respectivamente, de las isopicnas asociados con los patrones de circulación característicos de este tipo de estructuras. Por ejemplo, la isopicna de $\sigma=26$ se encontró a los 65m de profundidad entre los 19-25°N, en la zona del giro ciclónico, y a 200m entre los 24-25°N, en la zona del giro anticiclónico.

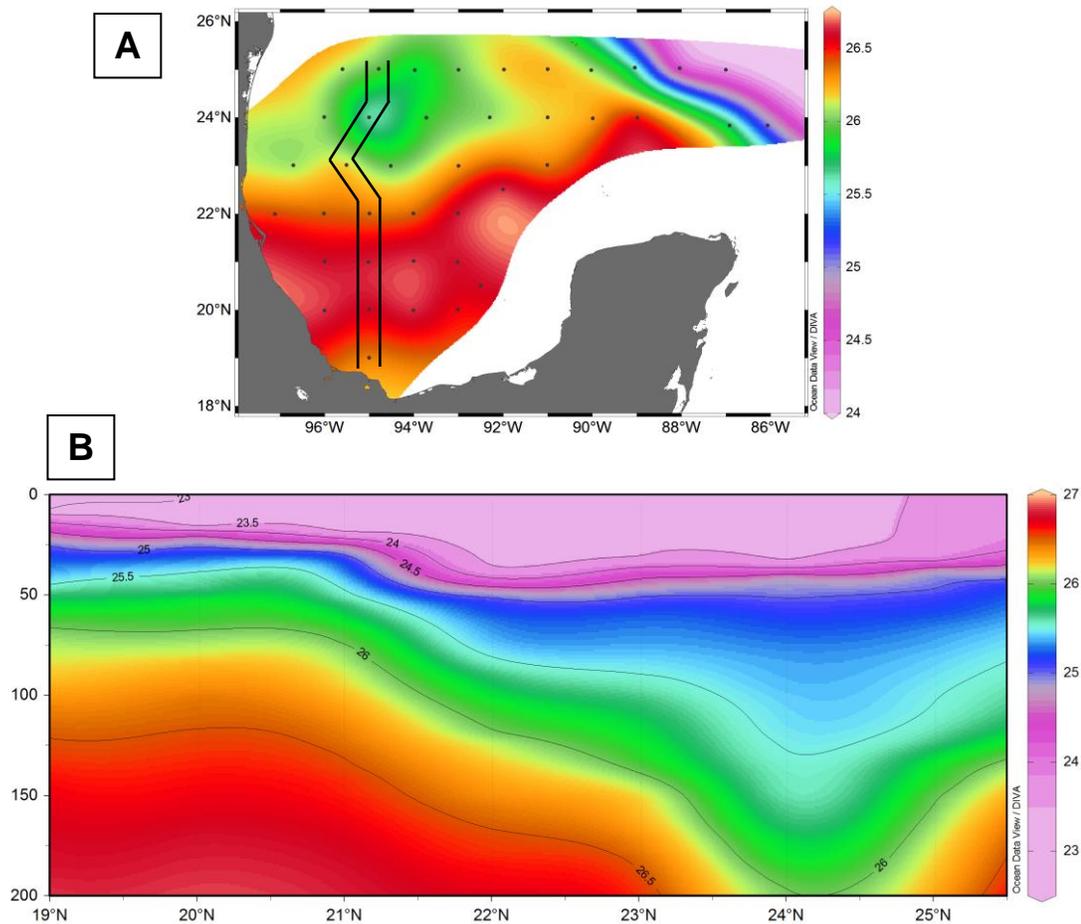


Figura 10. (A) Distribución horizontal de anomalía de densidad potencial - σ (kg/m^3) a 150m, se delinea la sección sobre la que se construyó un perfil latitudinal (B) entre 94-96°W.

Las gráficas de concentración de clorofila-a en superficie permiten inferir diferencias en el nivel de productividad entre zonas en ambos años. Durante noviembre del 2010 y julio del 2011, se observan concentraciones mayores en la bahía de Campeche respecto al resto del golfo (Figura 11). En noviembre del 2010 se presentaron los

máximos valores ($0.25\text{-}0.35\text{ mg/m}^3$) en la zona este de la bahía de Campeche, y los valores mínimos ($0.05\text{-}0.1\text{ mg/m}^3$) en las zonas bajo influencia de anticiclones. La zona correspondiente al giro ciclónico presentó valores intermedios ($0.15\text{-}0.2\text{ mg/m}^3$). En julio del 2011 se observó un patrón similar, presentándose las mayores concentraciones de clorofila-a en el oeste y este de la bahía de Campeche ($0.24\text{-}0.35\text{ mg/m}^3$), aunque se presentaron valores bajos en las estaciones del centro de la bahía ($0.06\text{-}0.11\text{ mg/m}^3$). Los valores mínimos para este año se registraron en la zona bajo influencia de la corriente de Lazo y en la zona central del golfo, correspondiente a la ubicación del anticiclón AC-2 ($0.05\text{-}0.06\text{ mg/m}^3$). De manera comparativa, la distribución de fluorescencia superficial obtenida durante la campaña oceanográfica de 2011 muestra valores mayores en la bahía de Campeche, siendo máximos en el este y noroeste, la zona de la corriente de Lazo muestra valores intermedios y los valores menores se observaron en la zona norte del área cubierta durante los cruceros (Figura 12).

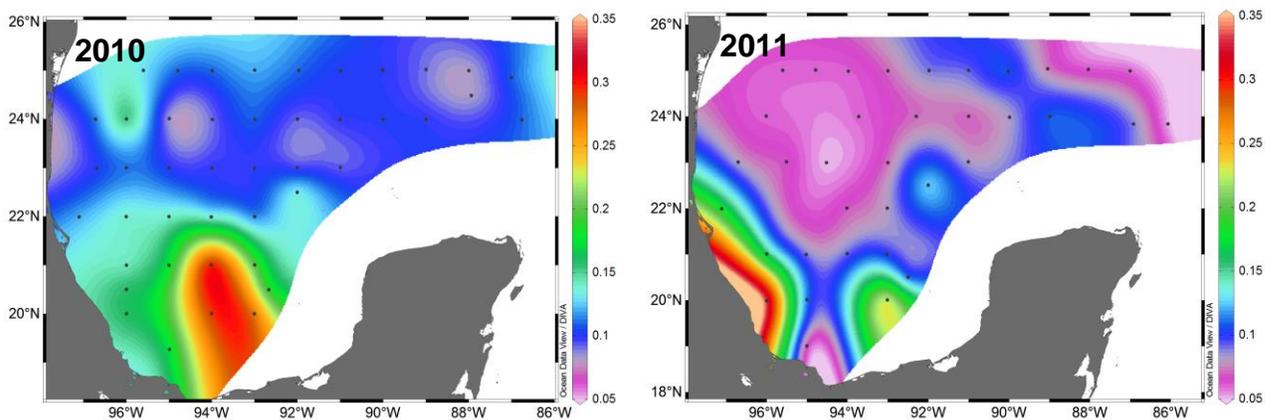


Figura 11. Promedio mensual de concentración de clorofila-a (mg/m^3). Los datos provienen del satélite MODIS-Aqua (con resolución de 10km) y fueron obtenidos de LAS (Live Access Server).

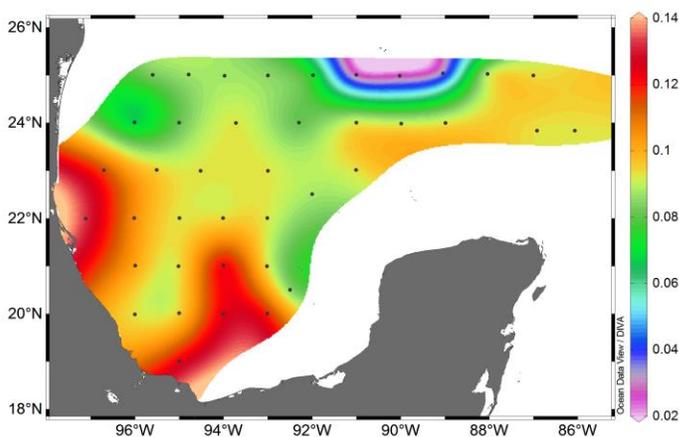


Figura 12. Fluorescencia superficial obtenida de CTD en 2011.

Los perfiles verticales de la temperatura reflejan el alto nivel de variabilidad entre estaciones durante cada crucero (Figura 13). El rango de temperaturas en noviembre del 2010 fue menor, entre los 12.8-26.5°C, y se observa una mayor homogeneidad en la temperatura superficial y el grupo de perfiles es más compacto. En julio del 2011 el rango de temperaturas estuvo entre 13.6-29.6°C, y los perfiles presentaron una mayor dispersión. El perfil promedio de temperatura para todas las estaciones cubiertas en el 2010 refleja una capa de mezcla marcada y profunda de manera consistente con condiciones de otoño-invierno. Para el 2011, se observa una capa de mezcla menos profunda que en 2010, de acuerdo a condiciones de mayor estratificación, tal como ocurre en primavera-verano. A partir de estos perfiles promedio se obtuvieron las anomalías de temperatura cada año. La figura 14 presenta los perfiles correspondientes a las estaciones seleccionadas inicialmente con base en el nivel del mar.

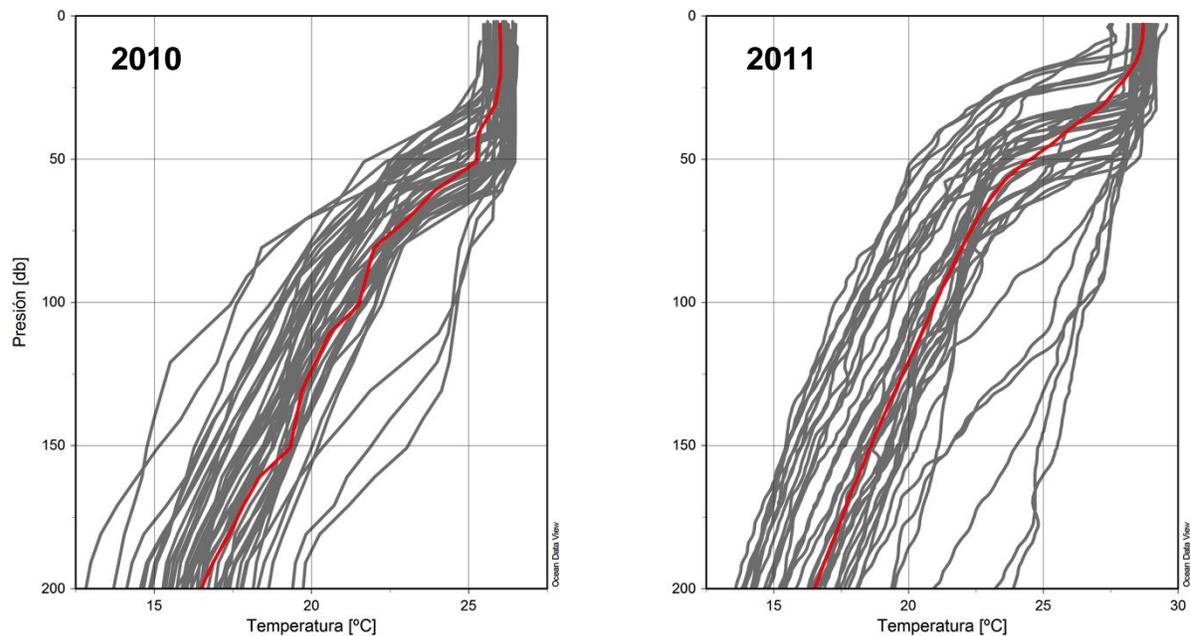


Figura 13. Perfiles de temperatura para todas las estaciones, se muestra resaltado en rojo el perfil promedio.

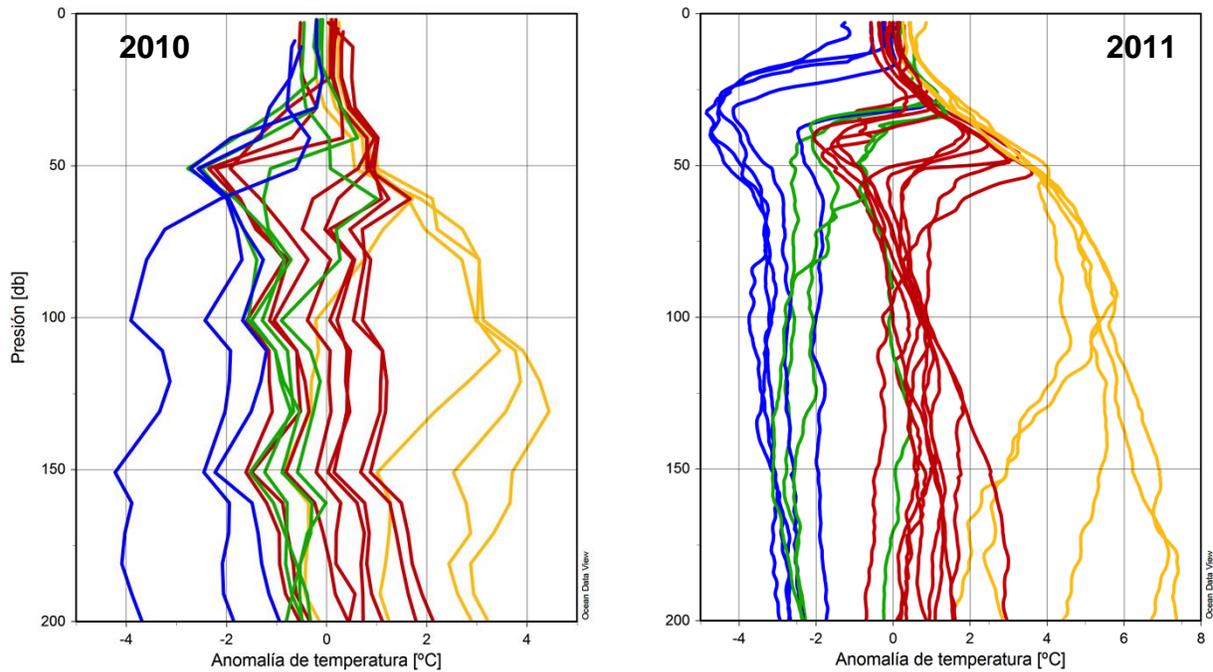


Figura 14. Perfiles de anomalía de temperatura para las estaciones delimitadas como pertenecientes a las diferentes estructuras de mesoescala según el criterio del nivel del mar (ver Figuras 8 y 9). Las líneas amarillas corresponden a estaciones inicialmente incluidas en *Franklin* para 2010, y en la zona de influencia directa de la corriente de Lazo para el 2011; las líneas rojas corresponden a estaciones dentro de los anticiclones, las líneas azules a estaciones en el giro ciclónico de Campeche y las líneas verdes a estaciones del sur y este de la bahía.

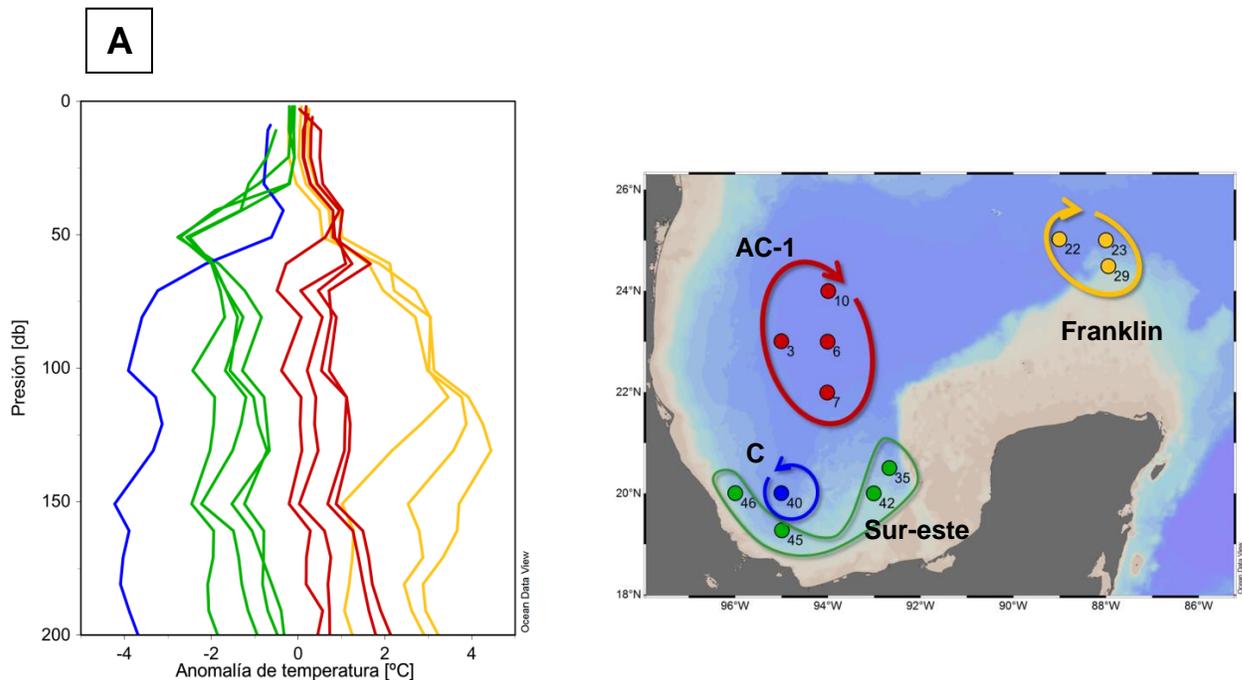
El análisis de las anomalías se centró en los valores por debajo de los 50m, (profundidad aproximada de la termoclina), donde puede observarse de manera más definida la tendencia de cada perfil. Las estaciones incluidas en el anticiclón *Franklin* en 2010 (con excepción de la estación 30) y en la corriente de Lazo en 2011, presentaron anomalías positivas muy altas en contraste con las de giros anticiclónicos en la zona central; esto está evidenciando diferencias en la composición de masas de agua, así como el origen reciente de *Franklin* en la corriente de Lazo.

Las estaciones inicialmente clasificadas como pertenecientes a los giros anticiclónicos en la zona central del golfo presentaron anomalías positivas pero menores respecto al anticiclón *Franklin* y a la corriente de Lazo, lo cual es consistente con el origen local de esas estructuras. Dentro de cada conjunto de estas estaciones las condiciones no fueron uniformes; por debajo de la termoclina algunas estaciones presentaron perfiles de anomalías menores a 0.7°C , mientras que otras estaciones presentaron perfiles de anomalías entre 1°C y 3°C ; las estaciones con anomalías menores corresponden a los

bordes de los anticiclones que fueron delimitados según el nivel del mar, por lo que no se consideraron representativas de estas estructuras y se eliminaron del conjunto de estaciones a considerar para evaluar el ictioplancton.

Las anomalías negativas prevalecieron en las estaciones de la bahía de Campeche. En ambos cruceros se observó la distinción de dos grupos de perfiles en esta zona: uno con anomalías muy altas (en 2010 una de las estaciones de esta zona presentó valores dos veces mayores que otras estaciones en el sur), que por su ubicación puede asociarse a condiciones del centro del giro ciclónico, y otro con anomalías negativas pero menores, correspondiente a estaciones del suroeste y este en 2010, y del este en 2011.

Si bien los perfiles de anomalías de la temperatura se consideraron el criterio definitivo para la selección de estaciones para el análisis taxonómico de larvas de peces, la selección también tuvo en cuenta los análisis anteriormente expuestos: la delimitación de grupos según el nivel del mar, y la correspondencia en los valores de las variables indicadoras: promedio de temperatura, profundidad de la capa de mezcla y anomalía de densidad potencial para 2011. La selección final de estaciones representativas de cada estructura de mesoescala se presenta en la figura 15.



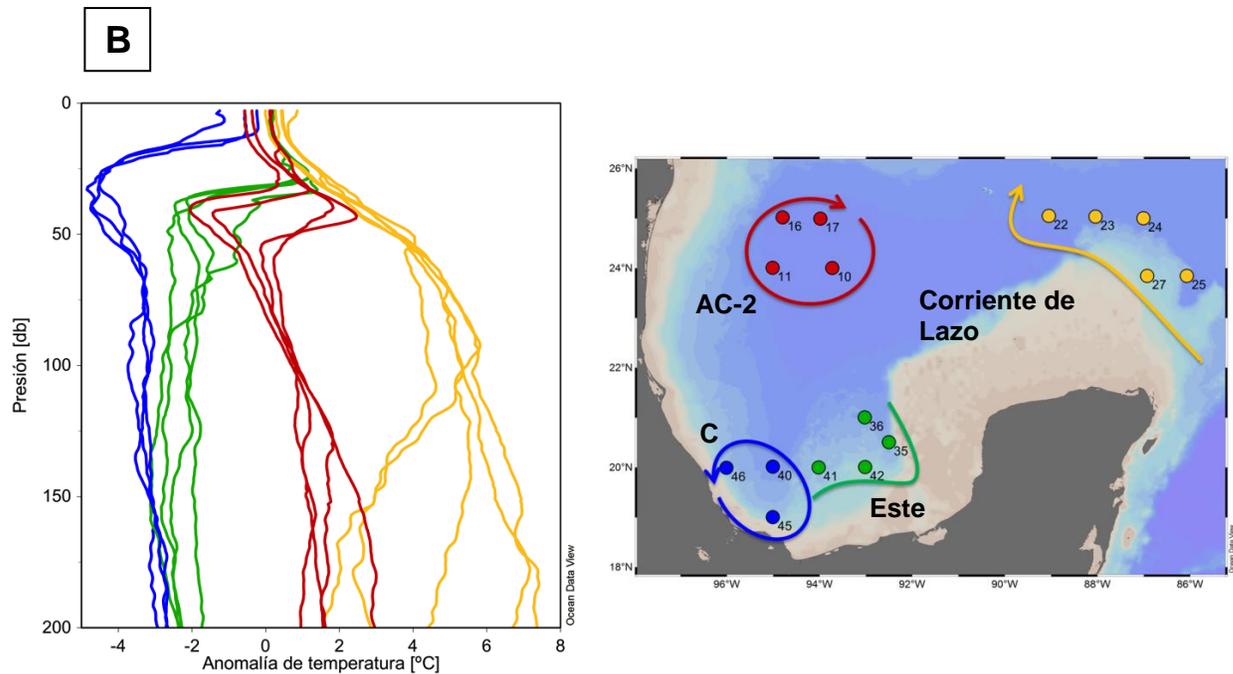


Figura 15. Perfiles de anomalía de temperatura de las estaciones seleccionadas como representativas de cada estructura de mesoescala y su delimitación geográfica en (A) 2010 y (B) 2011. El análisis taxonómico de larvas de peces se llevó a cabo sobre estas estaciones.

El análisis de las variables oceanográficas registradas a través del CTD permitió describir y comparar las características principales de las estructuras identificadas en 2011 (Figura 16). Se observan diferencias de temperatura asociadas a los mecanismos de circulación en cada zona: el giro ciclónico presenta levantamiento de la termoclina y valores menores de temperatura en todo el perfil; la zona este también presenta valores menores respecto al giro anticiclónico y a la corriente de Lazo, la cual muestra condiciones de baja estratificación. La salinidad es muy variable entre los 0-100m de profundidad en cada zona, con excepción del giro anticiclónico, en el que hay una mayor homogeneidad; por debajo de los 100m los valores menores de salinidad se presentan en las estaciones pertenecientes a estructuras dentro de la bahía de Campeche. Los mayores valores se presentan en las estructuras al norte del golfo, siendo en la corriente de Lazo característicos del agua proveniente del Caribe (36.6 PSU). La concentración de oxígeno disuelto presenta valores mínimos (2.5-3.4 ml/l) a los 200m de profundidad; las menores concentraciones se observan en la bahía de Campeche. La fluorescencia, variable considerada como proxy de la producción primaria, presentó valores máximos en el giro ciclónico (0.38 a 54m de profundidad) y

en la zona este de la bahía (0.41 a 76m de profundidad). En el caso del giro anticiclónico y la corriente de Lazo las mayores concentraciones (0.21 y 0.15) se presentaron a los 105 y 86m de profundidad.

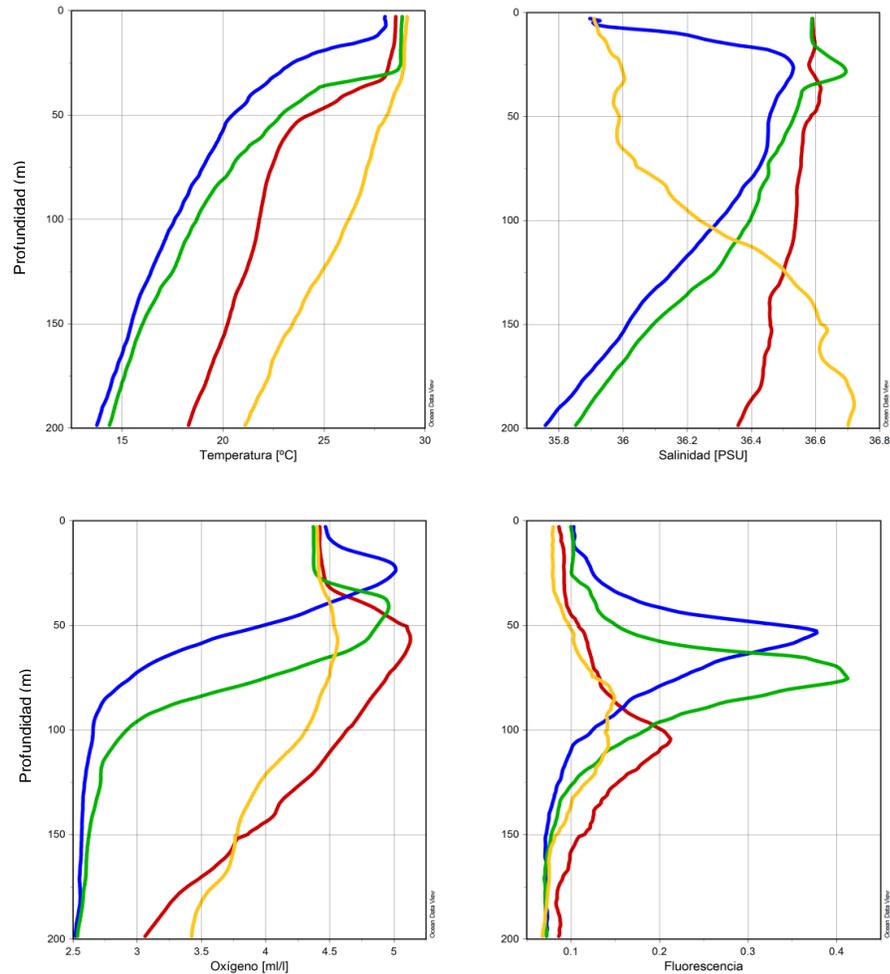


Figura 16. Perfiles promedio de temperatura, salinidad, fluorescencia y oxígeno disuelto de las estructuras identificadas en 2011: corriente de Lazo (línea amarilla), giro anticiclónico en zona central AC-2 (línea roja), giro ciclónico de Campeche (línea azul), y zona este de la bahía de Campeche (línea verde).

3.2 Asociaciones de larvas de peces

La abundancia estandarizada de larvas de peces recolectadas en todas las estaciones muestreadas durante los cruceros XIXIMI-1 y XIXIMI-2 fue variable, y en promedio mayor en noviembre del 2010 que en julio del 2011 (Tabla 1). Sin embargo, las diferencias no fueron significativas entre años ($p=0.884$) ni entre las estaciones

pertencientes a las diferentes estructuras de mesoescala en cada año ($p=0.118$ para 2010; $p=0.366$ para 2011).

Tabla 1. Abundancia estandarizada de larvas de peces en todas las estaciones muestreadas durante los cruceros oceanográficos XIXIMI-1 (noviembre del 2010) y XIXIMI-2 (julio del 2011).

	2010	2011
Número de estaciones	43	40
Abundancia mínima (ind/1000m³)	96.5	142.9
Abundancia máxima (ind/1000m³)	5254.2	1413.4
Promedio (ind/1000m³)	624.1	438.1
Desviación estándar	836.2	306.9

Gráficamente se observa que los valores de abundancia fueron mucho mayores en las estaciones de la bahía de Campeche (en estaciones del centro y este de la bahía en 2010, y en estaciones del este en 2011), y que las abundancias más bajas se observaron en la zona más oceánica del golfo (giro anticiclónico central y la zona bajo influencia de la corriente de Lazo) (Figura 17). En 2010 las estaciones de la bahía de Campeche tuvieron en promedio 1576 ± 1716 larvas/1000m³ y las estaciones de la zona oceánica tuvieron en promedio 583 ± 544 larvas/1000m³. En 2011 se calcularon abundancias promedio de 708 ± 571 larvas/1000m³ en la bahía de Campeche, y de 379 ± 178 larvas/1000m³ en la zona oceánica.

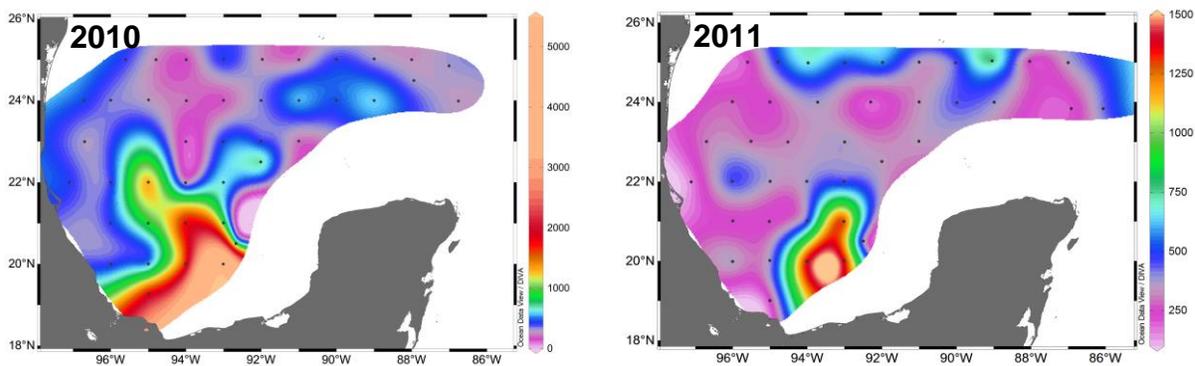


Figura 17. Abundancia de larvas de peces (número de larvas/1000m³) durante noviembre del 2010 y julio del 2011. Las escalas de las dos gráficas son diferentes.

Se realizó la identificación taxonómica de las larvas de las muestras provenientes de las estaciones representativas de las estructuras de mesoescala. Dos estaciones de las seleccionadas a través del análisis oceanográfico fueron excluidas del análisis

taxonómico por mal estado y pérdida. El conteo de larvas de peces colectadas varió notablemente entre estaciones en cada año (Tabla 2).

Tabla 2. Estaciones analizadas en 2010 y 2011 por cada estructura, y número de larvas de peces identificadas en cada una de las muestras.

Número de estación (2010)	Conteo de larvas	Número de estación (2011)	Conteo de larvas
Giro ciclónico			
40	52	40	25
		45	33
		46	92
Zona de surgencias en el sur y este de la bahía de Campeche			
35	91	35	44
42	1082	36	200
45	343	41	204
46	60	42	Estación excluida
Giro anticiclónico (zona central del golfo)			
3	114	10	82
6	Estación excluida	11	37
7	15	16	91
10	31	17	168
Zona bajo influencia de la corriente de Lazo			
22	65	22	119
23	26	23	32
29	53	24	57
		25	62
		27	24

Se alcanzaron distintos niveles de identificación, como se especifica en la tabla 3. El listado completo de taxones por estaciones muestreo y crucero se encuentra en el Anexo 1.

Tabla 3. Resumen de datos del análisis taxonómico de larvas de peces capturadas en los arrastres de las estaciones asociadas a distintas estructuras de mesoescala durante los cruceros oceanográficos XIXIMI-1 (noviembre de 2010) y XIXIMI-2 (julio de 2011). *Los individuos excluidos hacen referencia a larvas vitelinas y a larvas no identificables por su mal estado de conservación.

	2010	2011
Estaciones analizadas	11	15
Individuos identificados	2096	1372
Familias identificadas	42	48
Géneros identificados	61	79
Especies identificadas	41	66
Nivel de identificación taxonómica:		
Larvas en nivel superior a familia	6 (0.29%)	10 (0.73%)
Larvas en nivel familia	216 (10.3%)	286 (20.8%)
Larvas en nivel género	519 (24.8%)	584 (42.6%)
Larvas en nivel especie	1191 (56.8%)	390 (28.4%)
Individuos excluidos*	164 (7.82%)	102 (7.43%)
TOTAL:	2096 (100%)	1372 (100%)

A partir del registro del hábitat ocupado por los adultos, se encontró que el mayor porcentaje de larvas recolectadas en los giros anticiclónicos y la corriente de Lazo correspondió a taxones oceánicos, mientras que en la zona sur y este de la bahía de Campeche el mayor aporte provino de taxones costeros y neríticos; en el giro ciclónico

se registró un mayor porcentaje de taxones oceánicos en 2010, mientras que en 2011 el porcentaje de contribución de éstos fue similar al de los taxones característicos de la plataforma continental (Figura 18).

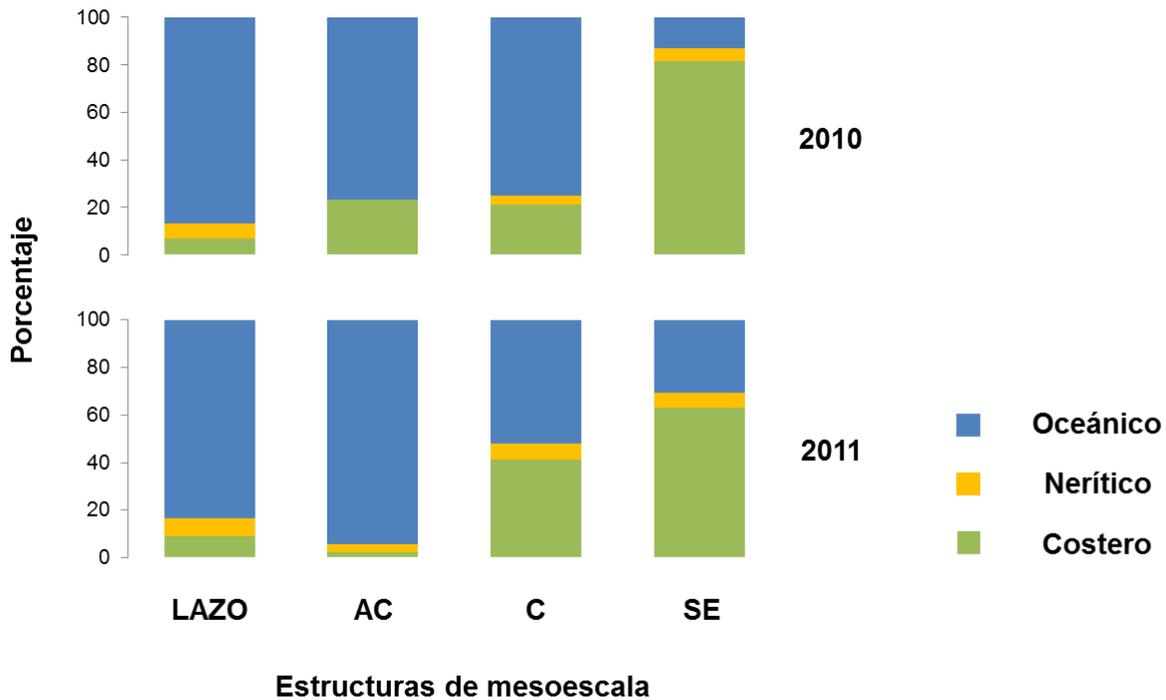


Figura 18. Porcentaje de taxones característicos de distintos hábitats durante la fase adulta en cada una de las estructuras de mesoescala identificadas durante los cruceros XIXIMI-1 (noviembre del 2010) 2010 y XIXIMI-2 (julio del 2011). LAZO corresponde a estaciones en la zona de influencia de la corriente, incluyendo las pertenecientes al giro anticiclónico *Franklin* en 2010; AC corresponde a los giros anticiclónicos en la zona central del golfo, C corresponde al giro ciclónico de Campeche, y SE a la zona sur y este de la bahía de Campeche.

El análisis de Olmstead-Tukey realizado en cada crucero indicó que 12% de las familias se clasificaron como dominantes (los valores de referencia se encuentran en el Anexo 2). Las familias dominantes incluyeron taxones que durante la fase adulta son considerados meso y batipelágicos, demersales-costeros y pelágicos-neríticos; en ambos años las familias Gobiidae, Gonostomatidae y Myctophidae fueron clasificadas en esta categoría (Tabla 4). El 64-65% de las familias fueron raras (es decir que presentaron una frecuencia y una abundancia relativa menores al promedio) e incluyeron familias representativas de todos los hábitats, mientras que las familias clasificadas como constantes representaron el 23-24% del total. Por lo tanto, la

composición de las asociaciones de larvas de peces estuvo definida por la presencia de pocas familias muy abundantes, por una alta diversidad de familias con baja frecuencia y abundancia, y por la presencia de grupos taxonómicos ampliamente distribuidos pero con bajas abundancias (Anexo 3).

Tabla 4. Familias clasificadas como dominantes en el análisis de Olmstead-Tukey, y hábitat principal de los adultos. Se analizaron los datos correspondientes a XIXIMI-1 (noviembre 2010) y XIXIMI-2 (julio 2011) por separado.

Familia	Hábitat de los adultos	2010	2011
Bregmacerotidae	Pelágico-nerítico	X	
Eleotridae	Demersal-costero	X	
Gobiidae	Demersal-costero	X	X
Gonostomatidae	Epi-meso-batipelágico	X	X
Myctophidae	Meso-batipelágico	X	X
Paralepididae	Meso-batipelágico		X
Scombridae	Pelágico-nerítico		X
Sternoptychidae	Meso-batipelágico		X

Con base en las familias dominantes, se llevó a cabo el análisis de cluster en modo r con prueba Simprof. Para los datos del 2010 el resultado indicó la separación de tres grupos, incluyendo la agrupación de las familias Gobiidae y Eleotridae (Grupo A; familias con afinidad de los adultos por zonas costeras), con un nivel de similitud de 82% y las familias Myctophidae y Gonostomatidae (Grupo B; dos familias oceánicas), con un nivel de similitud de 70%; la familia Bregmacerotidae permaneció como un grupo aislado (Figura 19). Al identificar las estaciones en las que los taxones de cada grupo tuvieron mayor abundancia, se observa que el grupo A, o al menos uno de sus componentes es dominante en la bahía de Campeche; la familia Gobiidae fue dominante en la estación 42, mientras que la familia Eleotridae fue dominante en las estaciones restantes. El grupo B, o al menos uno de sus componentes, fue dominante

en ambos anticiclones y en algunas estaciones de la bahía de Campeche. A pesar de que la familia Bregmacerotidae fue clasificada como dominante en relación al total de familias identificadas en 2010, no fue dominante en ninguna de las estaciones. Sin embargo, sí presentó su mayor abundancia relativa en la estación 42 (al este de la bahía de Campeche), aunque fue menor que la abundancia relativa de larvas de las familias Gobiidae y Eleotridae.

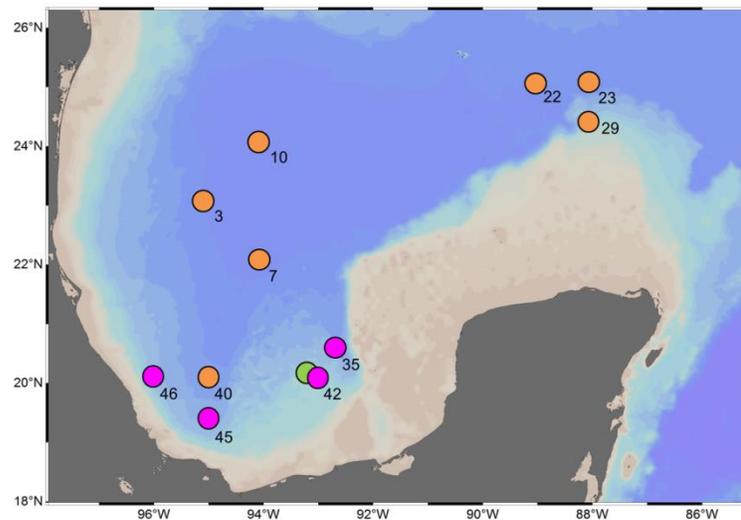
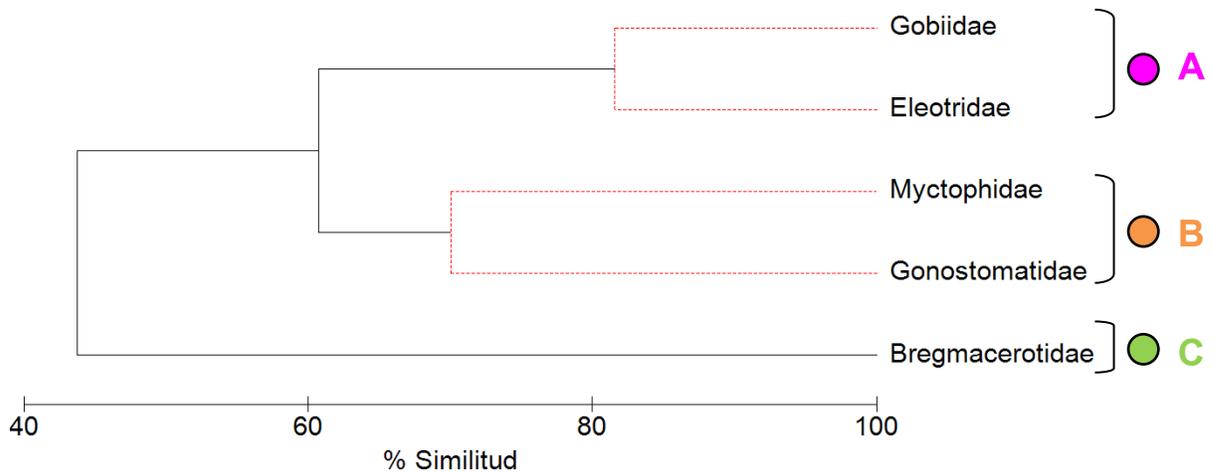


Figura 19. Dendrograma de las familias dominantes en las estaciones seleccionadas para el crucero XIXIMI-1 (noviembre del 2010) en el que se delimitan tres grupos (panel superior) a través de la prueba Simprof. En el mapa (panel inferior) se representan las estaciones de acuerdo al grupo que presentó la mayor abundancia en cada una de ellas; el grupo C no fue dominante exclusivo en ninguna de las estaciones pero presentó su mayor abundancia en la estación 42, donde predominaron las familias del grupo A.

Los resultados del análisis de cluster en modo Q (que considera las estaciones como entidades a agrupar) obtenidos considerando todos los taxones (desde el mínimo al máximo nivel de resolución taxonómica posible), permiten distinguir seis grupos para el crucero del 2010 (Figura 20). Cada grupo con dos o más estaciones se conformó en función de la homogeneidad en la composición y abundancia de taxones, la cual fue analizada por la prueba Simprof. En el Anexo 4 se muestra el promedio de la abundancia y la frecuencia relativa de los taxones en cada uno de los grupos del análisis cluster.

Tres de los grupos correspondieron a estaciones aisladas estadísticamente (las estaciones 22, 40 y 42, grupos A, C y D en la Figura 20), lo cual indica la existencia de mayores diferencias en la abundancia de taxones entre ellas con respecto a las demás estaciones. El grupo A, correspondiente a la estación 22 del anticiclón *Franklin*, corresponde al grupo externo más diferenciado. El mayor nivel de similitud (55%) se observa en los componentes del grupo E (estaciones 3, 45 y 46). Este grupo se diferenció significativamente del grupo D, conformado únicamente por la estación 42, aunque D y E presentaron entre sí un nivel de similitud mayor (42.5%) que con otros grupos según esta aproximación. Las estaciones dentro de los grupos B y F son homogéneas en composición y abundancia taxonómica, aunque con niveles de similitud menores (40% y 41% respectivamente) que el grupo E.

Los resultados del análisis de Olmstead-Tukey (Tabla 5) muestran que los grupos A y F se caracterizan por altas abundancias y frecuencias de taxones oceánicos durante la fase adulta (principalmente meso y batipelágicos), y predominaron dos especies de la familia Myctophidae (*Nannobrachium* spp. y *Notolychnus valdiviae*, respectivamente). En los grupos B y E dominaron taxones costeros y oceánicos, en el grupo C predominaron un taxón costero y uno nerítico además de varios del ambiente oceánico, y en el grupo D hubo mayor representación de taxones costeros y neríticos; en estos grupos fue más abundante y frecuente *Dormitator maculatus*, representante de la familia Eleotridae. Diferentes taxones de la familia Myctophidae fueron clasificados como dominantes en todos los grupos identificados, con excepción del grupo D.

La prueba Simper mostró que las similitudes dentro de los grupos con dos o más componentes estuvieron dadas principalmente por las abundancias de los taxones

dominantes y constantes, tanto demersales-costeros como meso y batipelágicos. En contraste, las diferencias entre grupos estuvieron dadas por la contribución de taxones raros, es decir los que tienen bajas abundancias y están presentes en pocas estaciones; estos taxones representaron diversos hábitats de la fase adulta (ver Anexos 1 y 4).

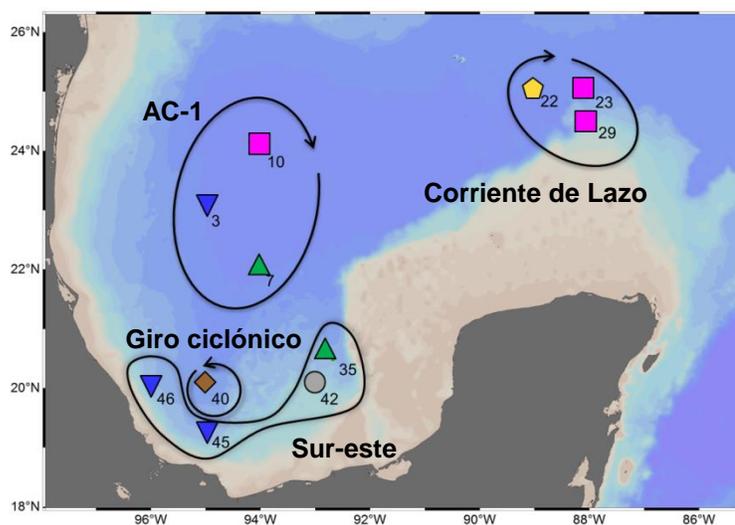
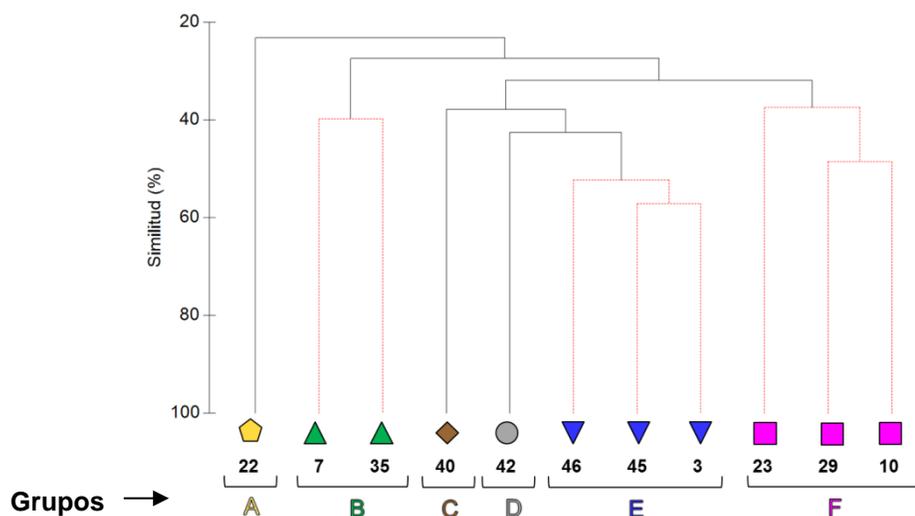


Figura 20. Dendrograma obtenido al incluir todos los niveles taxonómicos en el análisis de cluster de 2010. Se delimitan en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos.

Tabla 5. Taxones dominantes en cada uno de los grupos diferenciados por el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-1 de noviembre del 2010. Se incluyen todos los niveles taxonómicos; los géneros y familias incluyen individuos que no pudieron ser identificados a un nivel más fino. En negrita se señala el taxón más abundante en cada agrupación. Se denota el hábitat más frecuente de los adultos como: (P): pelágico, (D): demersal, (C): costero, (N): nerítico, (E): epipelágico, (M): mesopelágico, (B): batipelágico.

A	B	C	D	E	F
<i>Argyropelecus hemigimnus</i> (M)	<i>Dormitator maculatus</i> (D-C)	<i>Benthoosema suborbitale</i> (M)	<i>Bregmaceros</i> spp. (P-N)	<i>Dormitator maculatus</i> (D-C)	<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)
<i>Benthoosema suborbitale</i> (M)	Gobiidae (D-C)	<i>Bothus</i> spp. (D-N)	<i>Coryphopterus</i> spp. (D-C)	Gobiidae (D-C)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)
<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)	Myctophidae (M, B)	<i>Diaphus</i> spp. (incluyendo <i>D. mollis</i>) (M, B)	<i>Ctenogobius</i> spp. (D-C)	<i>Hygophum</i> spp. (M)	<i>Hygophum</i> spp. (M)
<i>Diogenichthys atlanticus</i> (M, B)	Paralepididae (M, B)	<i>Diogenichthys atlanticus</i> (M, B)	<i>Dormitator maculatus</i> (D-C)	Myctophidae (M, B)	Myctophidae (M, B)
<i>Electrona riso</i> (M)		<i>Dormitator maculatus</i> (D-C)	Gobiidae (D-C)	<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)	<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)
<i>Nannobranchium</i> spp. (M)		<i>Hygophum</i> spp. (M)			Paralepididae (M, B)
Neoscopelidae (M)		<i>Lampanyctus</i> spp. (M, B)			<i>Scombrolabrax heterolepis</i> (M)
<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)		<i>Nannobranchium cuprarium</i> (M)			<i>Sigmops elongatum</i> (M, B)
Scopelarchidae (E, M, B)		<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)			Sternopthychidae (M, B)
<i>Scopelarchus</i> spp. (incluyendo <i>S. analis</i>) (E, M, B)		<i>Vinciguerria poweriae</i> (M)			
<i>Scopelogadus</i> spp. (M)					
<i>Sparisoma</i> spp. (D-C)					
Sternopthychidae (M, B)					
<i>Symbolophorus</i> spp. (incluyendo <i>S. rufinus</i>) (M, B)					

Al realizar el análisis de cluster y la prueba Simprof en nivel de familias se delimitaron dos grupos diferenciados estadísticamente: uno de ellos conformado por la estación 42 (grupo A), en el que dominaron dos familias demersales-costeras y una pelágica-nerítica, y el otro conformado por las estaciones restantes (grupo B), en el que dominaron igualmente familias demersales-costeras, y familias meso y batipelágicas (Figura 21; tabla 6). El grupo A se caracterizó por altas abundancias relativas de la familia Eleotridae (61.3% del total) y la familia Gobiidae (22.9% del total), mientras que en el grupo B fueron más abundantes y frecuentes la familia Eleotridae (con abundancia relativa de 43.6%) y la familia Myctophidae (con abundancia relativa de 24%).

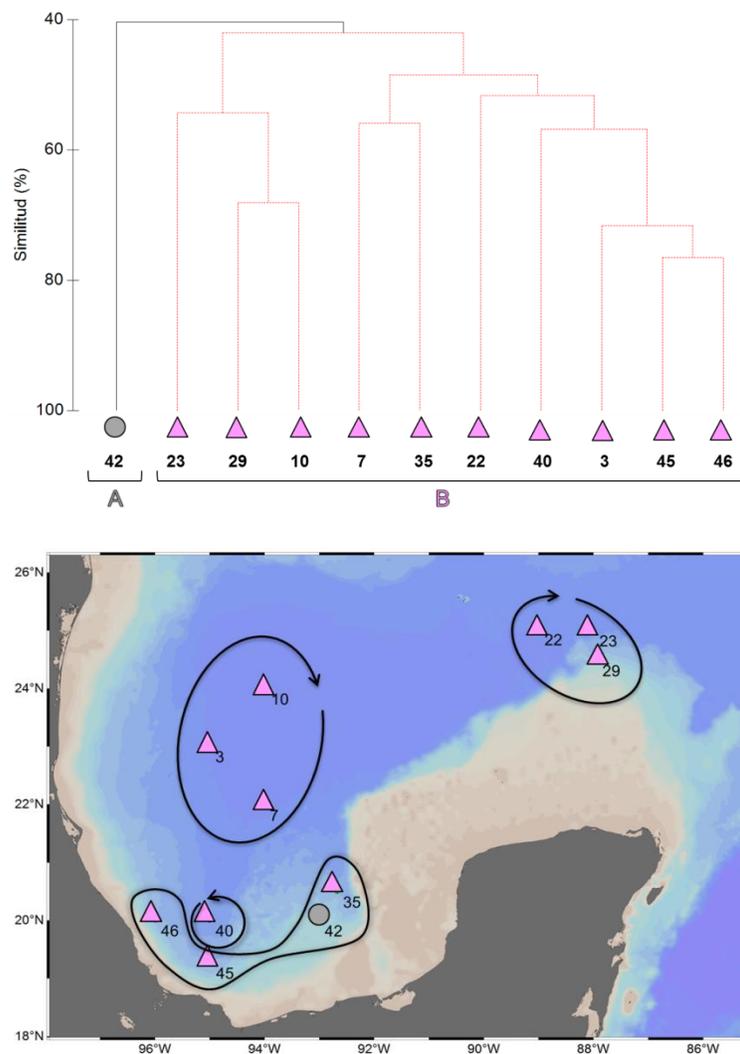


Figura 21. Dendrograma obtenido al realizar el análisis a nivel familia en 2010. Se delinean en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos.

Tabla 6. Composición de familias dominantes por grupos identificados en el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-1 de noviembre del 2010. Se denota el hábitat de los adultos.

Familia	Hábitat de los adultos	A	B
Bregmacerotidae	Pelágico nerítico	X	
Eleotridae	Demersal costero	X	X
Gobiidae	Demersal costero	X	X
Gonostomatidae	Epi-meso-batipelágico		X
Myctophidae	Meso-batipelágico		X
Paralepididae	Meso-batipelágico		X
Sternoptychidae	Meso-batipelágico		X

De acuerdo a los resultados de la prueba Simper en nivel de familias, la mayor contribución a las similitudes dentro del grupo B estuvo dada por las abundancias de las familias dominantes, tanto costeras como oceánicas; sin embargo, la disimilitud entre A y B está principalmente dada por las diferencias en las abundancias de las familias costeras, las cuales fueron mucho más predominantes en el grupo A (correspondieron al 84.3% del total de larvas identificadas en este grupo, mientras que en el grupo B correspondieron al 55.2% del total), y por la presencia de familias costeras y oceánicas con bajas abundancias y que no están representadas en ambos grupos.

Las estaciones de muestreo no se agruparon de manera consistente con su clasificación en las diferentes estructuras de mesoescala. Según el análisis de todos los taxones, en cada estructura están representadas estaciones correspondientes a distintos grupos, siendo el A, C y D grupos únicos (i.e., que incluyeron una sola estación). El anticiclón Franklin presentó dos grupos, uno de ellos único (A) y otro identificado también en el anticiclón AC-1 (F). La zona sur-este de la bahía de Campeche presentó dos grupos en común con el anticiclón AC-1 (el B y E). Por último,

el grupo del giro ciclónico fue único (C), y la estación 42, del sur-este de la bahía, constituyó un grupo aislado en las dos soluciones del análisis de cluster.

En el crucero de julio del 2011, el análisis de cluster en modo *r* (considerando las familias dominantes como entidades a agrupar) separó tres grupos (Figura 22). El grupo A estuvo conformado por familias oceánicas cuyas abundancias varían de manera consistente entre estaciones, y presentó un nivel de similitud del 86%. El grupo B estuvo conformado por dos familias oceánicas y una familia nerítica, las cuales se agruparon con un nivel de similitud del 78%. La familia Gobiidae constituyó un grupo externo, con un menor nivel de similitud respecto a los otros dos grupos. Se identificaron las estaciones en las que fueron dominantes los grupos A y B, o al menos una de las familias, y en las que fue dominante la familia Gobiidae (grupo C) calculando la abundancia relativa de cada familia. Este análisis mostró que las familias Myctophidae y Gonostomatidae dominaron en la zona bajo influencia de la corriente de Lazo y en el anticiclón, y que también presentaron altas abundancias en algunas estaciones de la bahía de Campeche. Las familias que conformaron el grupo B presentaron menores abundancias que las familias de los otros grupos en todas las estaciones, pero representaron un mayor porcentaje del total en la estación 27, bajo influencia de la corriente de Lazo; la familia Gobiidae fue dominante en una de las estaciones del giro ciclónico y en dos estaciones del este de la bahía.

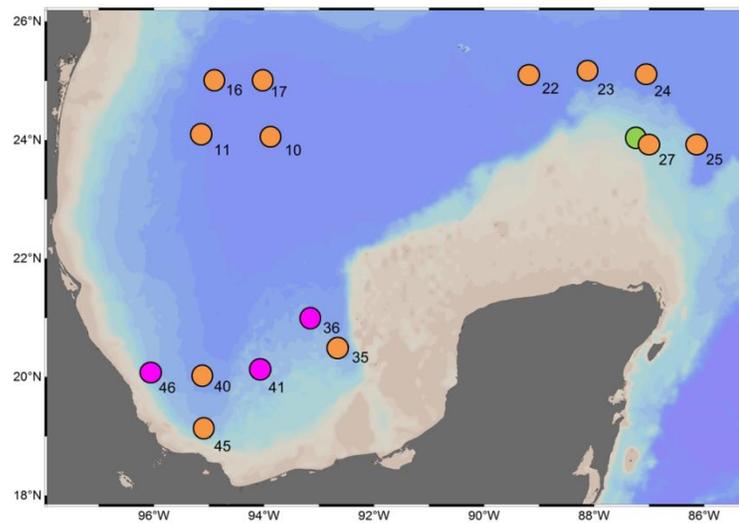
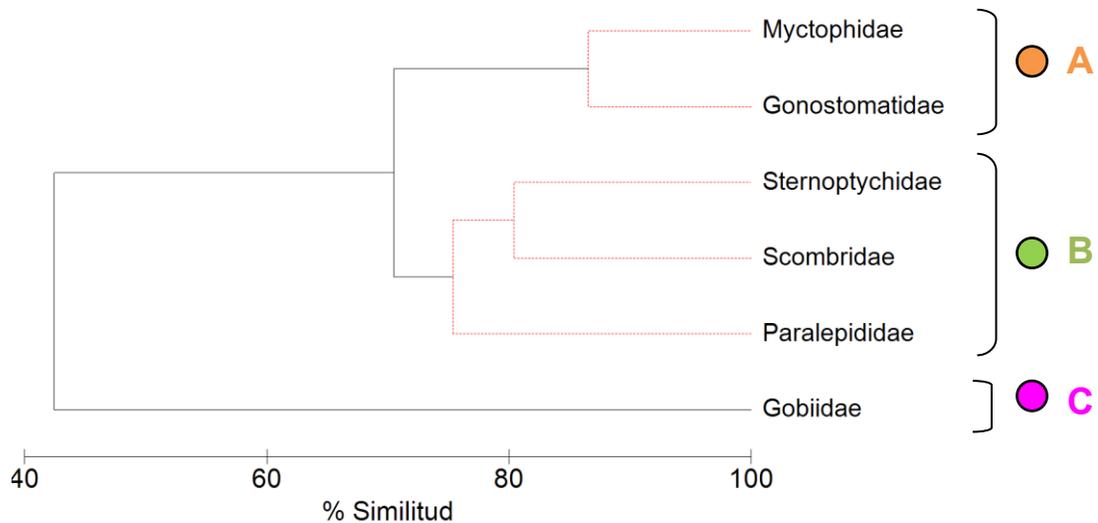


Figura 22. Dendrograma de las familias dominantes en las estaciones seleccionadas para el crucero XIXIMI-2 (julio del 2011) en el que se delimitan tres grupos (panel superior) según la prueba Simprof. En el mapa (panel inferior) se representan las estaciones de acuerdo al grupo con mayor abundancia en cada una de ellas; el grupo B no fue dominante exclusivo en ninguna de las estaciones pero presentó su mayor porcentaje de abundancia en la estación 27, donde predominaron las familias del grupo A.

Al considerar todos los taxones identificados en 2011, en el análisis de cluster se identificaron siete grupos con la prueba Simprof en modo Q (considerando las estaciones como entidades a agrupar; Figura 23). Tres estaciones de la corriente de Lazo (27, 22 y 23) corresponden a tipos de asociaciones diferenciados, conformando grupos de una sola estación (A, B y D, respectivamente). En la corriente de Lazo se

identificaron cuatro grupos, uno de ellos (grupo C) también estuvo representado en la zona este de la bahía de Campeche. Las estaciones del anticiclón se agruparon con una de las estaciones de la bahía de Campeche, conformando el grupo E, el cual presentó el mayor nivel de similitud (49.7%). El grupo G incluyó una estación del giro ciclónico y una estación de la zona este. El giro ciclónico, por su parte, se caracterizó por la presencia de un grupo que no se encontró en ninguna otra estructura (F). A partir de este análisis puede inferirse la diferenciación de algunos grupos entre estructuras, aunque no existió un grupo completamente homogéneo para cualquiera de éstas.

El análisis de Olmstead-Tukey realizado sobre los grupos identificados con el análisis de cluster permitió visualizar las diferencias en la composición de taxones dominantes (Tabla 7). El grupo A (estación 27) presentó dominancia de taxones de diversos hábitat (demersal-costero, nerítico tanto demersal como pelágico, meso-batipelágico y demersal oceánico). En los grupos B (estación 22), C (estaciones 24, 25 y 36) y F (estaciones 40 y 46) dominan taxones oceánicos (meso-batipelágicos) y un taxón pelágico-nerítico. En los grupos D y E dominan taxones que son principalmente meso y batipelágicos, y en el grupo G dominaron un género demersal-costero y un género meso-batipelágico. Diferentes géneros de la familia Myctophidae dominaron en todos los grupos, a excepción del grupo A.

Según la prueba Simper, las similitudes entre los grupos estuvieron dadas principalmente por la contribución de los taxones dominantes, mientras que las diferencias entre grupos se deben a la contribución de taxones con bajas abundancias y frecuencias relativas, y representantes de diversos hábitats durante la fase adulta (ver Anexos 1 y 4).

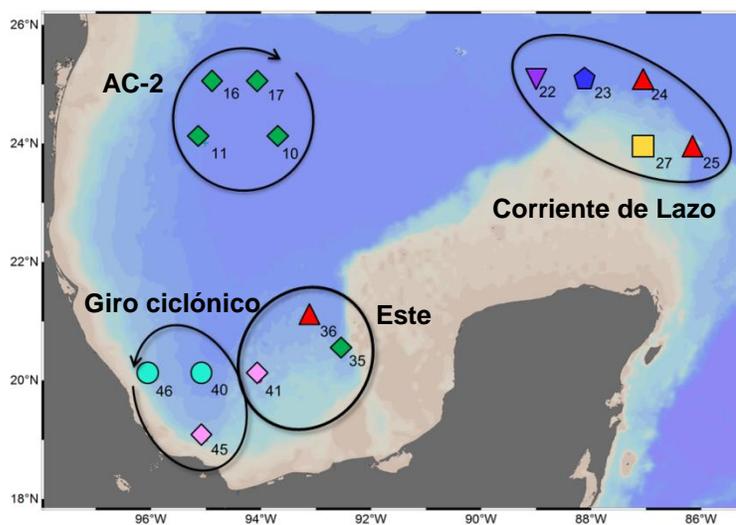
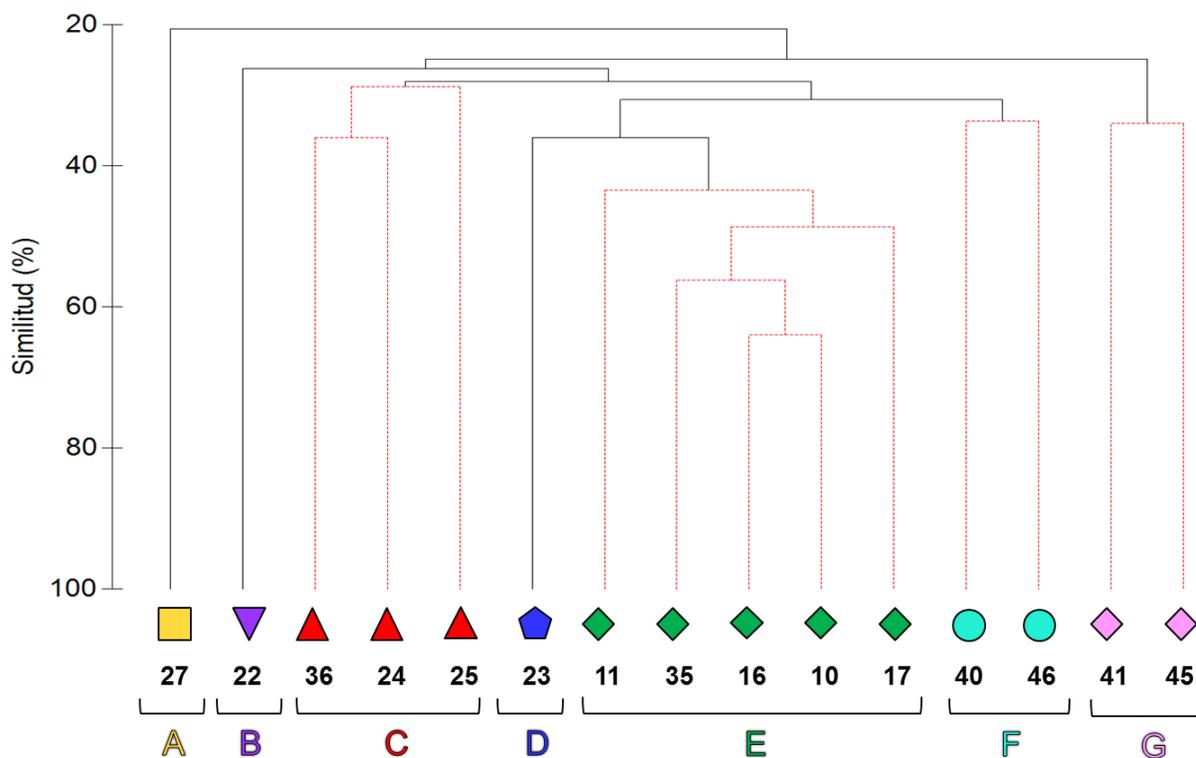


Figura 23. Dendrograma obtenido al incluir todos los niveles taxonómicos en el análisis de cluster de 2011. Se delinear en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos.

Tabla 7. Taxones dominantes en cada uno de los grupos diferenciados por el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-2 de julio de 2011. Se incluyen todos los niveles taxonómicos; los géneros y familias incluyen individuos que no pudieron ser identificados a un nivel más fino. En negrita se señala el taxón más abundante (y más frecuente) en cada agrupación. Se denota el hábitat más frecuente de los adultos como: (P): pelágico, (D): demersal, (C): costero, (N): nerítico, (E): epipelágico, (M): mesopelágico, (B): batipelágico.

A	B	C	D	E	F	G
<i>Bregmaceros</i> spp. (P-N)	<i>Benthoosema suborbitale</i> (M)	<i>Bregmaceros</i> spp. (P-N)	<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)	<i>Benthoosema suborbitale</i> (M)	<i>Auxis rochei</i> (P-N)	<i>Anchoa</i> spp. (P-C)
<i>Chlorophthalmus</i> spp. (D-O)	<i>Cyclothone braueri</i> (M, B)	<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)	<i>Ceratoscopelus warmingii</i> (M)	<i>Benthoosema suborbitale</i> (M)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)
<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)	<i>Diaphus</i> spp. (incluyendo <i>D. brachycephalus</i> y <i>D. mollis</i>) (M, B)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)	<i>Hygophum taaningi</i> (M)	<i>Cyclothone</i> spp. (M, B)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)	
Labridae (D-C)	<i>Electrona riso</i> (M)	<i>Hygophum</i> spp. (M)	<i>Melamphaidae</i> (M)	<i>Diaphus</i> spp. (M, B)	<i>Diogenichthys atlanticus</i> (M, B)	
Paralepididae (M, B)	<i>Myctophum nitidulum</i> (M)	Myctophidae (M, B)	Myctophidae (M, B)	<i>Gonostoma atlanticum</i> (E, M, B)	<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)	
<i>Sparisoma</i> spp. (D-C)	<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)	<i>Sternoptyx</i> spp. (M, B)	<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)	<i>Hygophum</i> spp. (M)	Sternoptychidae (M, B)	
	Scombridae (P-N)			Myctophidae (M, B)		
	<i>Valencienellus tripunctatus</i> (M)			<i>Myctophum</i> spp. (M)		
				<i>Notolychnus valdiviae</i> (M, B)		
				<i>Paralepididae</i> (M, B)		
				<i>Sigmops elongatum</i> (M, B)		
				<i>Sternoptyx</i> spp. (M, B)		
				<i>Valencienellus tripunctatus</i> (M)		

En contraste con los resultados del análisis de cluster realizado con el mayor nivel taxonómico posible, el análisis a nivel de familias diferenció cuatro grupos: A: único para el giro ciclónico, B: único para la corriente de Lazo, C: en común entre el giro ciclónico y el anticiclón, y grupo D: conformado por todas las demás estaciones que abarcan las diferentes estructuras de mesoescala (Figura 24).

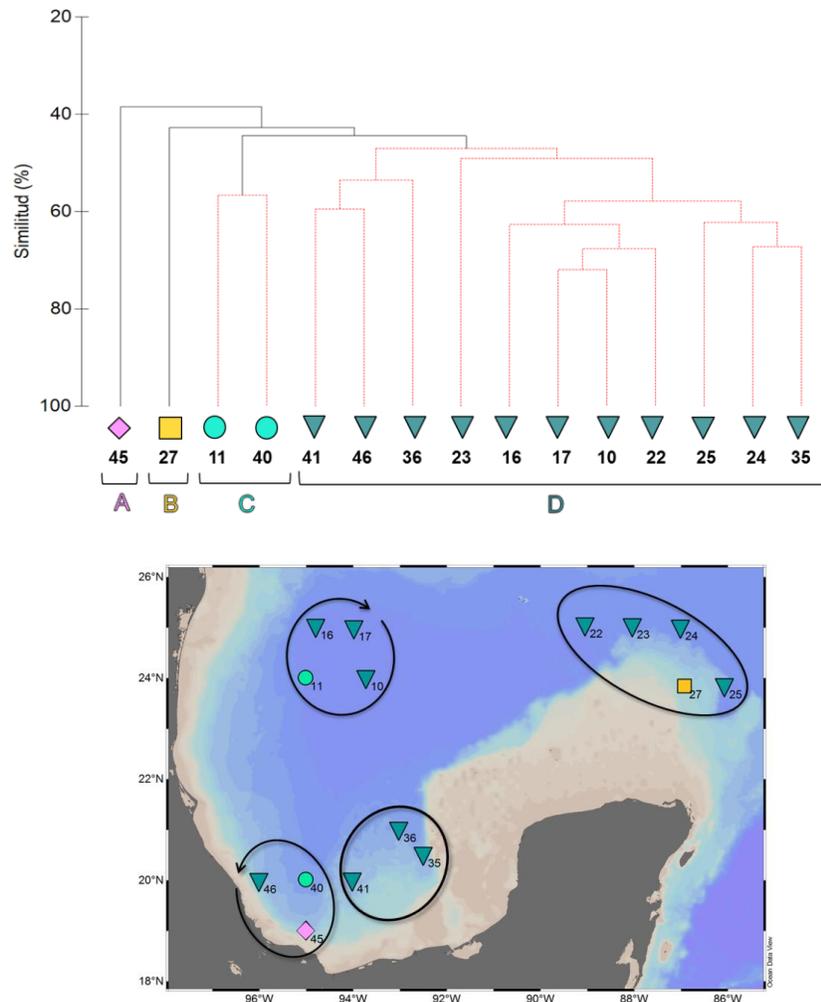


Figura 24. Dendrograma obtenido al realizar el análisis de cluster a nivel de familias para 2011. Se delimitan en rojo los componentes que no son diferenciados significativamente a través de la prueba Simprof, es decir que representan grupos homogéneos; las líneas continuas de color negro muestran los grupos de estaciones que son significativamente diferentes. Se muestra el mapa con la ubicación de las estaciones y los grupos.

El análisis de Olmstead-Tukey realizado para todas las estaciones evidenció diferencias en la composición de familias dominantes en cada uno de los grupos y estaciones separadas por el análisis Simprof (Tabla 8). La estación 45 (grupo A) se caracterizó por

altas abundancias de familias costeras, neríticas y oceánicas, y la estación 27 (grupo B) también presentó dominancia de familias de diversos hábitats, como se observó en el análisis considerando todos los niveles taxonómicos. En el grupo C dominaron familias oceánicas, y en el grupo D dominó una familia principalmente costera (Gobiidae), y familias oceánicas. De acuerdo a la prueba Simper, la contribución de familias dominantes influyó en la agrupación de las estaciones en C y D, mientras que las diferencias entre los grupos y estaciones pueden ser explicadas por la contribución de familias de diversos hábitats con menores abundancias. Esta solución del análisis de cluster no permitió evidenciar la diferenciación de asociaciones de larvas de peces en función de las estructuras de mesoescala; sin embargo permite diferenciar la estación 27 de la corriente de Lazo y la estación 45 del giro ciclónico, las cuales presentaron una composición de familias muy característica.

Tabla 8. Composición de familias dominantes por grupos identificados en el análisis Simprof aplicado a las estaciones analizadas para el crucero XIXIMI-2 de julio del 2011. Se denota el hábitat de los adultos.

Familia	Hábitat de los adultos	A	B	C	D
Bregmacerotidae	Pelágico nerítico		X		
Chlorophthalmidae	Demersal oceánico		X		
Gobiidae	Demersal Costero				X
Gonostomatidae	Epi-meso-batipelágico	X		X	X
Labridae	Demersal costero	X			
Myctophidae	Meso-batipelágico	X	X	X	X
Nomeidae	Epi-mesopelágico	X			
Paralepididae	Meso-batipelágico				X
Paralichthyidae	Demersal nerítico	X			
Scaridae	Demersal costero		X		
Sternoptychidae	Meso-batipelágico	X		X	X

4. Discusión

En este trabajo se encontró que las asociaciones de larvas de peces se diferencian en niveles distintos al correspondiente a las estructuras de mesoescala consideradas: giros ciclónicos, giros anticiclónicos, y zonas con influencia de surgencias y descarga fluvial. Esta aproximación al estudio del ictioplancton permite evaluar cómo influyen los procesos de circulación en las abundancias, la distribución, agregación y dispersión de las larvas de peces de diferentes taxones. Las diferencias en la abundancia total de larvas de peces y la distribución espacial de las asociaciones no correspondieron con la delimitación de estructuras físicas características de la mesoescala del golfo de México. La abundancia total, así como la composición y abundancia específica, fueron heterogéneas entre estaciones de cada estructura de mesoescala, y se detectaron asociaciones comunes entre estaciones correspondientes a diferentes estructuras. Sin embargo, se pudo observar un patrón regional de abundancia total y de distribución de las familias dominantes, el cual diferencia la bahía de Campeche, donde la abundancia total es mayor y predominan familias de hábitat costero y nerítico, de la zona norte, donde la abundancia total es menor y hay dominancia de familias de hábitat oceánico.

4.1 Identificación de estructuras de mesoescala

Las estructuras de mesoescala presentan gradientes ambientales, por lo que los trabajos enfocados en la variación del ictioplancton dentro de una misma estructura física requieren muestreos de alta resolución para identificar zonas borde y núcleo, zonas frontales, así como distinguir estratos en la columna de agua. Con esta aproximación pueden reconocerse diversidad de condiciones ambientales y hábitats en los cuales se distribuyen las larvas de peces (Richards *et al.*, 1993; Contreras-Catala *et al.*, 2012; Sánchez-Velasco *et al.*, 2013). En contraste, en este trabajo, se buscó evaluar las diferencias en la composición y abundancia de larvas de peces en una escala espacial más amplia, considerando estructuras de mesoescala. Para esto fue necesario identificar éstas como zonas con condiciones ambientales homogéneas. Por ello, partiendo del análisis de las imágenes de altimetría y examinando la distribución horizontal de características físicas como el promedio de temperatura y la profundidad

de la capa de mezcla, se tomó como criterio final para la delimitación de las estructuras físicas el perfil de anomalía de temperatura. A través de éste fue posible comprobar la homogeneidad, en cuanto a las condiciones físicas, de los grupos de estaciones en la red de muestreo, y así seleccionar las estaciones representativas de distintas estructuras: giro ciclónico de Campeche, giros anticiclónicos, corriente de Lazo, zona de surgencias y descarga fluvial en el margen sur y este de la bahía de Campeche. A partir de esta delimitación, se examinó la variación en la mesoescala de las asociaciones de larvas de peces en el golfo de México.

El giro ciclónico se identificó en ambos años, pero presentó una menor extensión o intensidad en noviembre de 2010 respecto a julio de 2011, según el análisis de las variables oceanográficas. Esto puede deberse a la interacción con giros anticiclónicos provenientes del norte del golfo o de la corriente de Lazo; dicha interacción puede generar cambios en el tamaño y la intensidad del giro ciclónico de Campeche (Pérez-Brunius *et al.*, 2012). Las características de bajas temperaturas y alta productividad en el margen sur y este de la bahía de Campeche son concordantes con la ocurrencia de fenómenos de surgencia; éstos son inducidos por el transporte de agua hacia afuera de la costa resultante de la influencia de vientos paralelos a ésta, así como de la confluencia de corrientes a lo largo de la plataforma continental (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). En 2010 se observaron valores bajos de salinidad superficial en el sureste de la bahía (no se presentan estos resultados), lo cual es indicador del aporte de agua dulce desde el delta Grijalva-Usumacinta, que influyó en las características oceanográficas de esta zona. Los giros anticiclónicos presentes en la zona central del golfo presentaron anomalías positivas pero de menor magnitud respecto a la de giros anticiclónicos jóvenes desprendidos de la corriente de Lazo, y la altimetría indicó que su centro tuvo una menor intensidad respecto al giro anticiclónico joven identificado en 2010; si bien no correspondieron a giros desprendidos desde la corriente, sus características también reflejan un estado de decaimiento, por lo que pueden corresponder a estructuras con mayor tiempo de formación (Bakun, 2006). En 2010 se identificó el giro anticiclónico *Franklin*, el cual tenía un tiempo de desprendimiento de la corriente de Lazo de aproximadamente cinco meses, y se observó en una temporada de menor intrusión de la corriente en el golfo; los valores altos de anomalía del nivel mar, profundidad de la capa de mezcla y anomalías de

temperatura en las estaciones representativas de este giro son concordantes con las características hidrográficas de la corriente. Se evidenció una mayor intensidad de éstas en el noreste de la red de estaciones en 2011, lo que indicó la influencia directa de la corriente de Lazo en esta temporada de muestreo.

4.2 Abundancias estandarizadas de larvas de peces

A pesar de que estadísticamente no se detectaron diferencias en la abundancia estandarizada de larvas de peces entre las estaciones de las estructuras de mesoescala muestreadas en cada año, como consecuencia del alto nivel de variabilidad y bajo número de réplicas, se observaron valores mucho mayores en las estaciones de la bahía de Campeche con respecto a la zona más oceánica del golfo. Este resultado es consistente con otros estudios de ictioplancton en la región de la bahía de Campeche del golfo de México, en los que se ha observado un gradiente de mayor a menor abundancia total de larvas de peces desde la costa hacia zonas oceánicas (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Flores-Coto *et al.*, 2009). Sin embargo, no se han reportado otras comparaciones de abundancia de asociaciones de ictioplancton entre la región oceánica y la plataforma continental al norte de 21°N dentro de la ZEE mexicana. Por lo tanto, los resultados de este estudio indican que el patrón de mayores abundancias larvarias en zonas cercanas a la plataforma en comparación con zonas más oceánicas, ocurre en escalas espaciales mayores a las estudiadas previamente en aguas mexicanas.

Al examinar la distribución espacial de clorofila-a para cada crucero también se observan mayores concentraciones en la bahía de Campeche. Esto indica una mayor productividad en esta región, lo que puede asociarse a la concentración de mayores biomásas de fitoplancton y zooplancton en esta zona (Herzka *et al.* 2011, Herzka *et al.* 2013); esto, aunado al hecho de que en la bahía ocurren desoves de una amplia diversidad de especies de peces (Richards, 2006), contribuye al mantenimiento de altas abundancias larvales.

La comparación de la distribución espacial de las abundancias de larvas de peces y las concentraciones de clorofila-a al este de la bahía de Campeche indicaron la presencia

de filamentos de alta productividad y alta abundancia larvaria. Éstos fueron más marcados y extendidos durante el crucero del 2010, que se llevó a cabo durante el otoño, que en 2011, durante el verano. Esto puede estar relacionado con distintos procesos hidrográficos que ocurren en esta región. Se ha identificado en las temporadas de otoño e invierno una corriente que proviene del norte de la península de Yucatán y recorre la plataforma continental en dirección suroeste, y una corriente que proviene del norte del golfo y recorre la plataforma oeste en dirección sureste. Estas dos corrientes confluyen sobre la plataforma de Tabasco, induciendo el flujo de agua hacia afuera de la costa y generando fenómenos de surgencia (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006; Martínez-López y Zavala Hidalgo, 2009). En la costa de Tabasco, también se encuentra el delta del sistema de ríos Grijalva-Usumacinta, el cual aporta el segundo volumen más alto de agua dulce al golfo de México; el volumen de las descargas presenta variación estacional, siendo menor durante mayo y mayor durante octubre, cuando está finalizando la temporada de lluvias (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Adyacente a este delta, en el estado de Campeche, se encuentra la laguna de Términos, el sistema lagunar más importante de la bahía dada su amplia extensión (2500km² de área superficial), alta productividad y diversidad. En esta laguna desembocan varios ríos, y el sistema presenta dos puntos de conexión con el mar, predominando en el paso del oeste la salida de agua, mientras que en el paso del este predomina el ingreso de agua desde el mar (Sánchez-Velasco *et al.*, 1996; David y Kjerve, 1998). Por lo tanto, durante el otoño los fenómenos de surgencia y altos volúmenes de descarga de agua dulce en la región pueden sustentar la generación de filamentos de alta productividad que contribuyen a la alta abundancia ictioplanctónica que se observó durante la temporada de muestreo de 2010.

Durante el crucero de julio del 2011, las mayores concentraciones de clorofila-a que se observaron al oeste de la bahía coinciden con valores relativamente bajos de temperatura promedio. Esto puede estar relacionado con la prevalencia de vientos favorables a surgencias en la plataforma de Tamaulipas y Veracruz entre los meses de abril y agosto (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006). Las concentraciones intermedias que se observaron al este de la bahía coinciden con las mayores abundancias relativas de larvas de peces en esta temporada de muestreo; esto corresponde con lo reportado por Sanvicente-Añorve *et al.* (2000), quienes registraron mayores abundancias

ictioplanctónicas en esta zona durante el verano en comparación a la primavera e invierno. Estas condiciones probablemente reflejan la influencia de la descarga de ríos desde las costas de Tabasco y Campeche, los cuales aportan agua dulce y material orgánico a la región de aguas profundas durante todo el año, siendo los valores de volumen de descarga intermedios entre junio-agosto y entre noviembre-diciembre (Martínez-López y Zavala-Hidalgo 2009).

Los valores máximos de abundancia estandarizada en la bahía de Campeche fueron mayores en noviembre de 2010 que durante el verano de 2011, sugiriendo una mayor productividad bajo condiciones de otoño que durante verano. Esto corresponde con lo hallado por Espinosa-Fuentes y Flores-Coto (2004) en la misma región; otros autores también han documentado diferentes patrones estacionales de abundancias de ictioplancton en el golfo de México (Flores-Coto *et al.*, 2009). En este estudio, la mayor abundancia estuvo dada por la abundancia de *Dormitator maculatus*, especie de la familia Eleotridae. Los adultos de esta familia habitan y se reproducen en estuarios y sistemas de agua dulce costeros poco profundos (Teixeira, 1994), y la especie ha sido reportada como la más abundante de los eleótridos en algunos sistemas lagunares del golfo de México (Ocaña-Luna y Sánchez-Ramírez, 2003). En 2010, esta especie presentó una abundancia relativa de 52.7% en las estaciones en la bahía de Campeche, así como las mayores abundancias estandarizadas (especialmente en la estación 42). En contraste, en julio del 2011 su abundancia relativa fue de sólo 0.1%, y esta especie sólo estuvo presente en la estación 22, que se encuentra en la zona de influencia de la corriente de Lazo. Según los resultados de este trabajo, en la bahía de Campeche la temporada de desove y eclosión de *D. maculatus* corresponde con condiciones de otoño. En otros estudios del sur del golfo de México no se han documentado tan altas abundancias larvales de *D. maculatus*, pero sí se ha reportado mayor abundancia de huevos y larvas de esta especie en invierno que en otoño en la laguna Tampamachoco, la cual está ubicada en la costa de Veracruz (Ocaña-Luna y Sánchez-Ramírez, 2003). Por lo tanto, la información limitada que hay sobre el patrón reproductivo de esta especie sugiere desoves sobre otoño e invierno, pero evaluar su estacionalidad requiere de estudios dirigidos. Dado que los muestreos de este estudio se llevaron a cabo en zonas lejanas a la costa, es probable que las larvas provengan de la laguna de Términos, y que la circulación de agua hacia afuera de la costa,

influenciada por la confluencia de corrientes y la descarga de agua dulce en esta época del año, haya provocado su dispersión.

4.3 Caracterización de las familias dominantes

Las listas de familias clasificadas como dominantes considerando el total de estaciones en cada año de muestreo por separado (Tabla 4 en la sección de Resultados), son consistentes con lo reportado por diversos autores para las aguas del golfo de México y otras regiones tropicales. Todas están incluidas en la lista de familias representativas de la comunidad de ictioplancton en el norte del golfo de México según el Southeast Area Monitoring and Assessment Program (SEAMAP) (Muhling *et al.*, 2012), y también estuvieron presentes en altas abundancias en estaciones de la corriente de Lazo de acuerdo al estudio de Richards *et al.* (1993). Muhling *et al.* (2013) encontraron una mayor contribución a las asociaciones de larvas de peces de las familias Myctophidae, Eleotridae, y Gonostomatidae, así como de los géneros *Bregmaceros* spp. (familia Bregmacerotidae) y *Ctenogobius* spp. (familia Gobiidae).

En este estudio se reporta que tanto en noviembre del 2010 como en julio del 2011 fueron dominantes las familias Gobiidae, Gonostomatidae y Myctophidae. Tanto la familia Myctophidae como la familia Gobiidae presentaron las más altas abundancias. Reportes previos indican que se encuentran distribuidas ampliamente en la zona de estudio (Rodríguez-Varela *et al.*, 2001; Richards, 2006; Felder y Camp, 2009; Hernandez *et al.*, 2010). La familia Myctophidae está representada por 18 géneros en el golfo de México (Felder y Camp 2009), y constituye un grupo ampliamente distribuido que representa un alto porcentaje de la biomasa de peces oceánicos a nivel global (Catul *et al.*, 2011). Las larvas de esta familia son recurrentes en las muestras de ictioplancton en cualquier región oceánica y época del año (Richards, 2006). La familia Gobiidae, por su parte, es la más diversa de los peces teleósteos; durante la fase adulta se encuentran en aguas costeras poco profundas, bocas de ríos, arrecifes de coral y estuarios (Victor, 2014). Los huevos de esta familia son demersales y las larvas planctónicas, y éstas se pueden encontrar en aguas fuera de la costa por efecto del transporte por corrientes y el desplazamiento activo (Johannes, 1978). En el golfo de

México se han identificado larvas de góbidos en asociaciones costeras, neríticas y oceánicas a lo largo de todo el año (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000). Las especies de la familia Gonostomatidae (específicamente *Cyclothone* spp.) se colectan en la mayoría de los muestreos de ictioplancton en mar abierto; esta familia constituye uno de los grupos de vertebrados más abundantes del planeta (Richards, 2006), y se han reportado valores altos de su índice de importancia en distintas asociaciones en el sur del golfo de México (Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004).

En 2010 fueron también dominantes la familia Eleotridae y la familia Bregmacerotidae. Esta última se registra frecuentemente en la plataforma continental, caracterizando asociaciones neríticas (Espinosa-Fuentes y Flores-Coto, 2004; Flores-Coto *et al.*, 2009) y es una de las familias más comunes en muestras de ictioplancton (Richards, 2006).

Por otra parte, en el 2011 fue dominante la familia Paralepididae, la cual constituye un grupo oceánico que ha sido registrado en los estudios de asociaciones de larvas de peces en el sur del golfo de México y en la cual la fase adulta se encuentra desde la superficie hasta los 3000m de profundidad (Richards *et al.*, 1993; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Flores-Coto *et al.*, 2009; Espinosa-Fuentes *et al.*, 2013). El análisis de Olmstead-Tukey también clasificó la familia Scombridae como dominante, aunque ésta presentó la menor abundancia relativa de todas las familias dominantes en 2011; algunas especies de esta familia presentan picos de reproducción durante los meses cálidos en el golfo de México (Richards, 2006; Guevara-Rascado *et al.*, 2008), lo cual puede explicar la ausencia de representantes de esta familia en el muestreo de 2010. Por último, la familia Sternoptychidae estuvo entre las más abundantes y frecuentes durante este año. Uno de los géneros de esta familia, *Sternoptyx* spp., ha sido característico de las asociaciones oceánicas identificadas en otros estudios en el golfo de México (Flores-Coto *et al.*, 2009). Las diferencias en la composición de familias dominantes entre ambos años probablemente están relacionadas con la estacionalidad del muestreo y de las épocas de reproducción, aunque es necesario realizar estudios a lo largo de un ciclo anual para corroborarlo.

4.4 Asociaciones de larvas de peces (análisis modo r)

El análisis de cluster en modo r, considerando las familias dominantes, refleja un patrón de macroescala en el que se distinguen básicamente dos asociaciones: una conformada por familias costeras, que es característica de las estaciones en la bahía de Campeche, y otra conformada por familias oceánicas, la cual es dominante en las estaciones más oceánicas, aunque también hubo larvas de estas familias en la bahía de Campeche. La agrupación de taxones en dos grandes regiones implica que la distribución espacial de las familias es coherente entre las estaciones de las zonas más oceánicas por una parte, y entre las estaciones de la bahía por otra parte. Estas agrupaciones también reflejan proporciones similares de abundancias de las familias dominantes entre estaciones, y que las menores abundancias y/o ausencias de ciertas familias coinciden espacialmente. En 2010 la familia Bregmacerotidae constituyó un grupo aislado, puesto que sólo estuvo presente en cuatro estaciones y su abundancia en ellas no varió de manera similar a las otras familias dominantes. Sin embargo, esta familia es de hábitat nerítico, y su mayor abundancia coincidió con la distribución de familias costeras en la estación 42, cercana a la plataforma continental. En 2011 se observó mayor dominancia de familias oceánicas; la única familia costera clasificada como dominante fue Gobiidae, la cual constituyó un grupo aislado, con un bajo nivel de similitud respecto a los grupos de origen oceánico. Larvas de esta familia han sido registradas durante todo el año en los muestreos de ictioplancton en el sur del golfo de México (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000), y se han reportado mayores abundancias durante el mes de julio en la zona costera fuera de la laguna de Términos (Sánchez-Velasco *et al.*, 1996).

En resumen, los resultados de los análisis en modo r permiten concluir que las familias dominantes con hábitat costero y nerítico durante la fase adulta son características de la bahía de Campeche, y que su presencia y abundancia no es típica de zonas más oceánicas del golfo. Por su parte, las familias cuyo hábitat adulto es oceánico son representativas de los giros anticiclónicos y de la zona bajo influencia de la corriente de Lazo, pero también se encuentran en altas abundancias en algunas estaciones de la bahía; dado que estas estaciones también presentaron profundidades mayores a los

1000m, es probable que ocurran desoves de taxones oceánicos en esta región, lo que influye en la distribución de abundancias observada.

La diferenciación en la distribución espacial de familias dominantes (representantes de distintos hábitats), probablemente refleja la importancia de procesos biológicos en la composición de las asociaciones de larvas de peces. La distribución geográfica de los adultos y el comportamiento de desove (épocas y lugares de liberación de huevos fecundados) son determinantes en la distribución horizontal y abundancias de estas familias en fase larval (Lyczkowski-Shultz *et al.*, 2004; Guevara-Rascado *et al.*, 2008; Flores-Coto *et al.*, 2009; Hernandez *et al.*, 2010). En este estudio las familias costeras y neríticas presentaron mayor abundancia larval en la bahía de Campeche, particularmente en estaciones que bordean la plataforma, donde están las zonas de reproducción y desove de los adultos. Esto evidencia el transporte intenso de agua desde la costa, por lo que es factible hallar altas abundancias larvales de familias netamente costeras y neríticas en zonas con profundidades mayores a los 1000m, como consecuencia de la dispersión debido a diversos procesos de transporte físico. Las larvas de familias de hábitats oceánicos fueron dominantes en estaciones más oceánicas (con profundidades de hasta 3600m) y también en algunas estaciones cercanas a la plataforma (con profundidades de 1200-2200m). Los adultos de estas familias presentan una amplia distribución en el golfo de México, y se encuentran en hábitats epi (0-200m), meso (200-1000m) y batipelágicos (1000-4000m) (Richards, 2006; Felder y Camp, 2009).

En las muestras de ictioplancton es usual hallar un alto porcentaje de familias raras que representan un bajo porcentaje del total de especímenes de las muestras (Muhling *et al.*, 2012). Éstas son familias que se encuentran en un número de muestras menor al promedio y que presentan bajas abundancias; su registro refleja la diversidad taxonómica en cada área, lo cual implica diversidad en las estrategias reproductivas, así como la ocurrencia de eventos de dispersión (Flores-Coto *et al.*, 2009; Muhling *et al.*, 2013). Dado que el comportamiento reproductivo puede limitarse a ciertas épocas del año y regiones dentro del golfo, es posible que el muestreo no se haya realizado durante los picos de la temporada reproductiva de las familias clasificadas como raras; también es posible que los procesos de circulación permitan la dispersión de larvas

desde otras regiones, por ejemplo larvas del Caribe pueden ser transportadas al golfo de México a través de la corriente de Yucatán (Muhling *et al.*, 2013). Algunas de las familias raras que se identificaron en 2010 y no se encontraron durante el 2011 fueron Bramidae y Ogcocephalidae. La familia Bramidae tiene adultos de hábitat pelágico y la colecta de larvas y juveniles es inusual en el golfo (Richards, 2006); en este estudio las larvas de esta familia se colectaron en AC-1. Las larvas de la familia Ogcocephalidae se han colectado entre noviembre-abril en el Caribe, y hay hembras maduras de abril a agosto en el golfo de México (Richards, 2006). En este estudio, las larvas de esta familia se identificaron en una sola estación del AC Franklin. En 2011 algunas de las familias raras, que no se registraron en ninguna de las estaciones en 2010, incluyeron a Labridae, la cual es una familia dominante en la ictiofauna de arrecifes de coral. Éstas se identificaron en una estación de la corriente de Lazo y en una estación del giro ciclónico, así como larvas de Oneirodidae, Alepisauridae y Chiasmodontidae, las cuales son familias pelágicas que fueron colectadas en el giro anticiclónico del centro del golfo.

Igualmente se reportaron familias constantes, es decir que están ampliamente distribuidas en las estaciones de estudio, pero en menores abundancias. Por ejemplo Paralepididae y Phosichthidae (familias oceánicas) fueron constantes en 2010, mientras que en 2011 lo fueron Bothidae (familia principalmente nerítica) y Phosichthidae.

4.5 Asociaciones de larvas de peces (modo Q)

Al realizar el análisis en modo Q, evaluando las similitudes en la composición y abundancia de taxones y familias para ambos años por separado, no se observó correspondencia entre los resultados usando los dos niveles de resolución taxonómica: la formación de grupos homogéneos y las diferencias entre grupos fueron distintas al llevar a cabo el análisis de todos los taxones y al analizar solo las familias.

En 2010, se observó a nivel de todos los taxones que las asociaciones pueden variar en la sub-mesoescala, puesto que dentro de cada estructura se observó una mezcla de grupos. Sin embargo, el análisis también mostró que la conformación y ubicación de grupos coincide con los hábitats de los adultos. La especie *D. maculatus* fue dominante en todos los grupos representados en la bahía de Campeche, lo que sugiere que las

larvas de ésta especie pueden provenir, además de la laguna de Términos, de otros sistemas lagunares en el centro y oeste de la bahía donde han sido registradas, como las lagunas Alvarado y Tampamacochó (Flores-Coto y Zavala-García, 1982; Ocaña-Luna y Sánchez-Ramírez, 2003). El transporte larval puede estar mediado por la descarga de agua dulce, por la corriente que se desplaza en sentido sureste sobre la plataforma, y por la corriente que se desplaza hacia afuera de la costa desde las costas de Tabasco y Campeche (Salas-de-León *et al.*, 1996; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2000; Flores-Coto *et al.*, 2014). El grupo A (estación 22; ver Figura 20) presentó mayor representación de taxones oceánicos, y aunque también hicieron parte de este grupo taxones costeros y neríticos, éstos se encontraron en bajas abundancias. Es posible que, a pesar de que la estación 22 (localizada al norte de la plataforma de Yucatán) se encuentra dentro de los límites espaciales del giro anticiclónico *Franklin*, haya estado influenciada por el transporte de aguas costeras en la corriente de Yucatán, la cual acarrea larvas desde el Caribe (Muhling *et al.*, 2013), así como por la interacción de esta corriente con la plataforma continental en el norte de la península. Las estaciones del grupo B, el cual estuvo representado en la zona este de la bahía de Campeche (estación 35), y por la estación 7 en el giro AC-1, se asemejaron en la baja diversidad y las bajas abundancias totales y específicas. Aunque ambas estaciones tuvieron presencia de *D. maculatus*, éstas corresponden a la zona externa a los filamentos que se extienden desde la costa, de manera que las condiciones ambientales características de esta zona pueden influir en la conformación de una asociación ictioplanctónica distintiva. En contraste, el giro ciclónico presentó composición y abundancias específicas más similares a las prevalentes en algunas de las estaciones de la bahía y del giro AC-1. Sin embargo, se distinguió por la presencia de un grupo unitario caracterizado por la predominancia de taxones oceánicos y algunos costeros que estuvieron ausentes en las estaciones de los grupos D y E, como *Lampanyctus* spp. y *Bothus* spp. (Anexo 4). Es posible que la circulación ciclónica permita la retención de larvas de taxones de distintos hábitats, conformándose un tipo de asociación característico, pero es necesario un muestreo de mayor resolución dentro de los límites del giro para evaluar este planteamiento. La estación 42 (grupo D) se asemeja mayormente al grupo E (estaciones 3, 45 y 46) por su composición y abundancias de taxones meso y batipelágicos, así como la presencia y abundancias de *D. maculatus*,

especie costera; las estaciones del grupo E presentaron mayores abundancias de esta especie que las otras estaciones. En el grupo F dominaron taxones oceánicos, pero también se presentaron taxones costeros y neríticos en las estaciones 23 y 29, lo que puede estar asociado a la cercanía de la plataforma y al transporte de larvas por la corriente de Yucatán.

Al evaluar la composición taxonómica en nivel de familias para este mismo año, el análisis de cluster identificó dos grupos, e indicó una baja similitud entre la estación 42 y las demás estaciones. Esto se debe principalmente a las diferencias en la abundancia de las familias Eleotridae, Gobiidae (adultos de hábitat demersal-costero) y Bregmacerotidae (adultos de hábitat pelágico-nerítico). La circulación hacia afuera de la costa que se intensifica durante el otoño en el sureste de la bahía de Campeche (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003) y la proximidad de la estación a la plataforma continental pudo haber favorecido la alta concentración de larvas de estas familias en ésta estación. Además, en la estación 42 se registraron familias que estuvieron ausentes en todas las estaciones restantes y que también pudieron haber sido desplazadas desde la costa, como las familias Albulidae y Ophiididae, las cuales fueron clasificadas como raras. Mientras que Albulidae se encuentra asociada a zonas de manglar, Ophiididae es nerítica y algunas de sus especies se asocian a fondos lodosos, encontrándose la mayoría a menos de 100m de profundidad (Fahay, 2007; Felder y Camp, 2009).

El hecho de que las asociaciones no se distinguen de manera equivalente en los análisis de cluster realizados considerando los distintos niveles taxonómicos también se ha observado en otros estudios de ictioplancton (Hernandez *et al.*, 2013). En este estudio, ésto implica que a pesar de la presencia de familias raras, son las abundancias de las familias dominantes las que rigen la diferenciación en la segunda solución del análisis de cluster, y en particular la abundancia de taxones muy específicos dentro de esas familias. En noviembre del 2010, las condiciones de circulación y probablemente el comportamiento reproductivo (temporada y lugar de desove) de *D. maculatus* (representante de la familia Eleotridae) influyeron en la conformación de dos asociaciones distintivas. Sanvicente-Añorve *et al.* (1998) identificaron la existencia de una asociación al este de la bahía de Campeche, entre los 0 y 40 metros de profundidad, caracterizada por especies de zonas lagunares y estuarinas; además de la

influencia de procesos biológicos, atribuyen la conformación y variación espacial de esta asociación a las condiciones de descarga fluvial. Durante el verano, la asociación, que denominaron costera, presentó una mayor extensión a lo largo de la plataforma de la bahía.

Para fines comparativos, y considerando que en el análisis de asociaciones de larvas de peces es usual que se excluyan los taxones con menores abundancias y menores frecuencias (Moyano y Hernández-León, 2010; Contreras-Catala *et al.*, 2012; Muhling *et al.*, 2013; Flores-Coto *et al.*, 2014), también se realizó el análisis de cluster en modo Q incluyendo sólo los taxones dominantes identificados para el crucero de noviembre del 2010. Sin embargo, no se evidenciaron diferencias en las abundancias entre estaciones, por lo cual no se presentan los resultados. En cambio, a nivel de familias se observó la diferenciación de un grupo conformado por las estaciones 10, 23, 29 (el cual corresponde al grupo F en el análisis de todos los taxones), un grupo conformado por las estaciones 42 y 45, y un grupo conformado por todas las estaciones restantes. Esto refleja consistencia en la asociación hallada en ambos giros anticiclónicos, es decir que esa asociación, conformada únicamente por familias oceánicas, es típica de esas estructuras físicas. En cuanto a las estaciones 42 y 45, las proporciones de las familias más abundantes permiten su agrupación, es decir que son las abundancias de familias raras y constantes las que las separan al realizar el análisis total.

Para los datos del crucero de julio del 2011, tampoco se diferenciaron asociaciones que correspondiesen exactamente a las estructuras de mesoescala y se observó poca consistencia en los grupos de estaciones formados bajo las dos aproximaciones taxonómicas. Para este año, en el análisis de todos los taxones se conformaron siete grupos, algunos de ellos representativos de estructuras específicas. Los grupos A, B y D fueron diferentes en la composición y abundancia de taxones, aunque incluyeron estaciones en la zona de influencia de la corriente de Lazo. El grupo A, correspondiente a la estación 27, presentó dominancia de algunos taxones costeros, lo cual puede atribuirse al transporte de larvas desde zonas costeras hacia la zona oceánica por la corriente de Yucatán, como lo observado por Muhling *et al.* (2013) en la región. En la estación 22 (grupo B) dominaron igualmente taxones oceánicos, pero también se presentaron taxones costeros y neríticos en bajas abundancias. Por su parte, el grupo

D (estación 23) estuvo conformado únicamente por taxones oceánicos. En términos generales estos resultados demuestran una alta heterogeneidad en la composición taxonómica de las larvas de peces en la zona de influencia de la corriente de Lazo. En estudios previos se han documentado diferencias en las asociaciones de larvas de peces a lo largo de transectos transversales a esta corriente en el norte del golfo (Richards *et al.*, 1993). Por lo tanto, sería necesario un plan de muestreo más fino para corroborar la disimilitud en las abundancias y composición taxonómica del ictioplancton en la corriente de Lazo en la sub-mesoescala.

La composición y abundancia de taxones fue similar en las estaciones del giro anticiclónico y la estación 35, lo que se reflejó en la conformación del grupo E, el cual presentó dominancia de taxones oceánicos. Este grupo se diferenció del grupo C (conformado por las estaciones 36 de la zona este de la bahía, y 24 y 25 de la corriente de Lazo), por la ausencia o baja abundancia de taxones costeros y neríticos como *Ctenogobius* spp. y *Bregmaceros* spp. Los grupos F y G correspondieron a estaciones de la bahía de Campeche. El grupo F fue característico del giro ciclónico y éste presentó una mayor contribución de taxones oceánicos (cuatro representantes de la familia Myctophidae, y especímenes de las familias Sternoptychidae y Scombridae), mientras que en el grupo G dominaron *Diaphus* spp. (género meso-batipelágico) y *Anchoa* spp. (género pelágico-costero). La dominancia de representantes de la familia Myctophidae en estas estaciones es consistente con lo reportado por Flores-Coto *et al.* (2014), quienes identificaron en la misma zona una asociación oceánica con altas abundancias de *N. valdiviae*, *B. suborbitale* (las cuales fueron exclusivas de este tipo de asociación) y *Diaphus* spp.

Por otra parte, *Anchoa* spp. es común en asociaciones de tipo costero (Flores-Coto *et al.*, 2009) y se ha reportado entre los géneros más abundantes en zonas de desembocadura de ríos, como el delta del río Mississippi (Grimes y Finucane, 1991). En julio del 2011 las larvas de este género se recolectaron en las estaciones 40, 41 y 45; *Anchoa* spp. fue el único representante de la familia Engraulidae, y estuvo presente únicamente en estas tres estaciones. En el sur del golfo de México la laguna de Términos se ha identificado como uno de los principales sitios de reproducción de algunas especies de este género (Reséndez-Medina, 1981, en Sanvicente-Añorve *et*

al., 1998). Si las larvas muestreadas en este estudio provienen de la costa este de la bahía de Campeche, donde se hallan el sistema lagunar estuarino de Términos y el delta Grijalva-Usumacinta, es posible que hayan sido desplazadas por la corriente que se desplaza sobre la plataforma continental desde el norte de la península de Yucatán en esta época del año. Con base en datos de corrientes, clorofila-a y los resultados de modelos numéricos de las corrientes sobre la plataforma continental en el sur del golfo, Zavala-Hidalgo *et al.* (2006) documentaron durante julio el flujo en dirección suroeste desde el norte de la península de Yucatán. Esto indica que durante el verano, las larvas de los engraulidos pueden haber eclosionado al este de la bahía, y haber sido desplazadas hacia el oeste y atrapadas en la circulación ciclónica. El desplazamiento de larvas de este género en el borde de giros ha sido documentado en el golfo de California; *Anchoa* spp. se registró como característico del hábitat de borde de un giro ciclónico, considerándose que las larvas pueden ser atrapadas en una de las costas y ser desplazadas siguiendo el flujo de los giros hasta desarrollarse cerca de cualquiera de las costas contrapuestas (Sánchez-Velasco *et al.*, 2013).

El resultado del análisis a nivel de familias no mostró un patrón de distribución claro. Se identificaron cuatro grupos, y únicamente el grupo B (representado por la estación 27) se diferenció de manera consistente con el resultado a nivel de taxones. Éste presentó tres familias dominantes exclusivas, entre ellas Chlorophthalmidae, familia oceánica demersal únicamente reportada en 2011. Esta estación se encuentra al norte de la parte este de la península de Yucatán, de modo que está sujeta al transporte por la corriente que proviene del Caribe, desde donde pueden ser acarreadas larvas de peces. El grupo A (estación 45) presentó mezcla en la composición de familias dominantes, incluyendo representantes costeros, neríticos y oceánicos, lo cual es consistente con su ubicación en aguas profundas pero relativamente cercanas a la línea de costa. Los grupos C y D estuvieron representados por estaciones tanto en la bahía de Campeche como en la zona más oceánica. Dentro de cada uno de estos dos grupos, las familias oceánicas contribuyeron en hasta un 80% de las similitudes, caracterizándose las estaciones del grupo C por una menor riqueza de familias. En el caso del crucero de 2011, la amplia distribución de las familias oceánicas influye sobre la homogeneidad de las estaciones de muestreo; esto indica que las diferencias en las asociaciones en escalas espaciales menores a la mesoescala sólo pueden ser

explicadas por la presencia, ausencia y abundancias de taxones específicos dentro de las familias identificadas. Esto se confirmó al hacer el análisis sólo con taxones y familias dominantes para este año (no se presentan los resultados de esta prueba); la prueba Simprof en este análisis no reconoció diferencias de sus abundancias entre estaciones, de manera que se infiere que los taxones y familias que mayormente contribuyen a la formación de asociaciones son los clasificados como raros y constantes.

A pesar de que los análisis de cluster realizados considerando diferentes niveles de resolución taxonómica pueden ser considerados por algunos como menos rigurosos que los realizados considerando un mismo nivel, al seleccionar sólo un nivel taxonómico (como por ejemplo, familia) para evaluar la similitud entre muestras, se puede excluir información valiosa (Hernandez *et al.*, 2013). En este estudio, taxones muy específicos (géneros o especies) generaron diferencias entre asociaciones, y éstas no se podrían visualizar al realizar el análisis solo en nivel familia.

Por último, los procesos de macroescala, como la distribución de los adultos y el comportamiento de desove, son los principales procesos que influyen sobre la conformación de las asociaciones de larvas de peces, puesto que de ello depende la distribución de las larvas de distintos taxones, así como la variación espacial de su abundancia, tal como se observó en el análisis modo r. Los procesos físicos, como los giros de mesoescala y los filamentos de surgencia influyen en la diferenciación en escalas menores. En este estudio se observó que en el golfo de México existe un patrón regional de las familias dominantes (Bregmacerotidae, Eleotridae, Gobiidae, Gonostomatidae, Myctophidae, Paralepididae, Scombridae y Sternoptychidae), el cual es principalmente definido por factores biológicos (i. e. adaptaciones a distintos hábitats y estrategias reproductivas).

5. Conclusiones

- En noviembre de 2010 y en julio de 2011 se identificaron cuatro estructuras de mesoescala contrastantes en cuanto a condiciones oceanográficas tales como la altura del nivel del mar, la temperatura promedio en los primeros 200m de profundidad, la profundidad de la capa de mezcla y el perfil de anomalías de temperatura. En ambos años se identificaron características típicas del giro ciclónico del suroeste de la bahía de Campeche, de giro anticiclónico en la zona central del golfo, así como una zona de alta productividad y bajas temperaturas en el margen sur y este de la bahía. En 2010 se identificó un anticiclón joven al noreste de la red de estaciones, mientras que en 2011 se observaron en esta misma región características oceanográficas concordantes con la influencia directa de la corriente de Lazo.
- No hubo diferencias significativas en la abundancia total de larvas de peces entre estructuras de mesoescala. Sin embargo, las abundancias de larvas de peces fueron mayores en la bahía de Campeche con respecto a la zona más oceánica del golfo para las dos temporadas analizadas. Esto refleja la alta productividad de la bahía de Campeche, así como la importancia de los hábitats de la bahía de Campeche para el mantenimiento de altas abundancias de ictioplancton, lo cual puede influir sobre el reclutamiento. La predominancia de especies cuyos adultos son de hábitats costeros y neríticos refleja la ocurrencia de procesos de advección desde la plataforma hacia las zonas de aguas profundas.
- Las familias dominantes presentaron un patrón de distribución de macroescala, variando su composición y abundancia entre la bahía de Campeche y la región norte de la zona de estudio. Las familias costeras predominaron en la bahía y tuvieron abundancias muy bajas o nulas en las estaciones más oceánicas. Las familias de hábitat oceánico fueron predominantes en las estaciones fuera de la bahía, aunque estuvieron presentes en toda la zona de estudio y dominaron en algunas estaciones del sur en 2011.

- En este estudio no se observó una completa diferenciación de las asociaciones de larvas de peces en función de estructuras de mesoescala específicas. Algunas estaciones pertenecientes a distintas estructuras se clasificaron como similares, lo que puede estar reflejando amplias zonas de reproducción de algunas especies y la influencia de procesos de dispersión de ictioplancton en el golfo de México.
- Los grupos de estaciones identificados a través de los análisis de cluster y de similitud se distinguieron principalmente por las diferencias en las abundancias de los taxones dominantes, en conjunto con las diferencias en la composición de taxones con menores abundancias.
- Para entender en mayor nivel de detalle la variación de las asociaciones de larvas de peces en la región de aguas profundas del golfo de México, es necesario evaluar la distribución de éstas en toda la red de muestreo y considerando ciclos anuales, teniendo en consideración la localización y delimitación de las estructuras físicas en esta región en cada temporada. Esto permitiría reconocer la variación espacial y estacional en los gradientes de abundancia y en los límites de presencia/ausencia de los taxones presentes en estado larval en toda la región de aguas profundas.
- A nivel de mesoescala, el monitoreo del desplazamiento y cambios físicos de una misma estructura a través del tiempo, así como de los cambios en la composición y abundancias de las larvas de peces en ella, proveería información necesaria sobre el efecto de las estructuras físicas en la dispersión del ictioplancton.

Lista de referencias

- Avendaño-Ibarra, R., Godínez-Domínguez, E., Aceves-Medina, G., González-Rodríguez, E., y Trasviña, A. (2013). Fish larvae response to biophysical changes in the Gulf of California, Mexico (winter-summer). *Journal of Marine Biology*, 2013, 1–17.
- AVISO+. (2014). *Maps of Absolute Dynamic Topography & absolute geostrophic velocities (MADT)*. Recuperado el 5 de junio de 2014, de <http://www.aviso.altimetry.fr/en/data/products/sea-surface-height-products/global/madt.html>
- Badan, A., Candela, J., Sheinbaum, J., y Ochoa, J. (2005). Upper-layer circulation in the approaches to Yucatan Channel. *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models*, 57-69.
- Bakun, A. (2006). Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Scientia Marina*, 70(S2), 105–122.
- Bertness, M. D., Gaines, S. D., y Hay, M. E. (2000). *Marine Community Ecology*. Sunderland, Sinauer Associates. 550 pp.
- Bray, J. R., y Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325–349.
- Carassou, L., Hernandez, F. J., Powers, S. P., y Graham, W. M. (2012). Cross-shore, seasonal, and depth-related structure of ichthyoplankton assemblages in Coastal Alabama. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141(4), 1137-1150.
- Carton, X. (2010). Oceanic vortices. En: J-B. Flór (Ed.) *Fronts, Waves and Vortices in Geophysical Flows* (pp. 61-108). Springer Berlin Heidelberg.
- Caso, M., Pisanty, I., y Ezcurra, E. (2003). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. México D. F., INE-Semarnat. 627 pp.
- Catul, V., Gauns, M., y Karuppasamy, P. K. (2010). A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21(3), 339–354.
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth, PRIMER-E.
- Colorado Center for Astrodynamics Research (CCAR). (2014). *Gulf of Mexico Historical Gridded SSH Data Viewer*. Recuperado el 28 de mayo de 2014, de http://eddy.colorado.edu/ccar/ssh/hist_gom_grid_viewer

- Contreras-Catala, F., Sanchez-Velasco, L., Lavin, M. F., y Godinez, V. M. (2012). Three-dimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Journal of Plankton Research*, 34(6), 548–562.
- Cruz, R. C., Gómez, M. A. M., y Bulgakov, S. N. (2008). Efecto de los vórtices en sistemas acuáticos y su relación con la química, biología y geología, *Interciencia*, 33(10), 741–746.
- David, L., y Kjerfve, B. (1998). Tides and currents in a two-inlet coastal lagoon: Laguna de Terminos, Mexico. *Continental Shelf Research*, 18(10), 1057–1079.
- DiMarco, S. F., Nowlin, W. D., y Reid, R. O. (2005). A statistical description of the velocity fields from upper ocean drifters in the Gulf of Mexico. En: W. Sturges y A. Lugo-Fernandez (Eds.) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models* (Vol. 161, pp. 101-110). Washington, D.C., American Geophysical Union.
- Espinosa-Fuentes, M. L., y Flores-Coto, C. (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.
- Espinosa-Fuentes, M. D. L., Flores-Coto, C., Zavala-García, F., Sanvicente-Añorve, L., y Funes-Rodríguez, R. (2013). Seasonal vertical distribution of fish larvae in the southern Gulf of Mexico. *Hidrobiológica*, 23(1), 42–59.
- Fahay, M. P. (2007). *Early stages of fishes in the Western North Atlantic Ocean* (Vol I, pp. 1-186). Nova Scotia, NAFO.
- Fauth, J., Bernardo, J., y Camara, M. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist*, 147(2), 282–286.
- Felder, D. L. y Camp, D. K. (Eds.). (2009). *Gulf of Mexico origin, waters, and biota: Biodiversity*. Texas A&M University Press.
- Field, J., Clarke, K., y Warwick, R. (1982). Practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8(2), 37–52.
- Fisher, J., Peterson, W., y Morgan, S. (2014). Does larval advection explain latitudinal differences in recruitment across upwelling regimes? *Marine Ecology Progress Series*, 503, 123–137.
- Flores-Coto, C. y Zavala-García, F. (1982). Descripción de huevos y larvas de *Dormitator maculatus* (Bloch) de la Laguna de Alvarado, Veracruz. (Pices: Gobiidae). *Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, 9, 127–140.
- Flores-Coto, C., Espinosa, M. D. L. L., Zavala, F. G., y Sanvicente, L.A. (2009). Ictioplancton del sur del Golfo de México: un compendio. *Hidrobiológica*, 19(1), 49-76.

- Flores-Coto, C., Sanvicente-Añorve, L., Zavala-García, F., Zavala-Hidalgo, J., y Funes-Rodríguez, R. (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.
- Franks, P. (1992). Sink or swim, accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series*, 82, 1–12.
- Froese, R. y D. Pauly (Eds.). 2014. FishBase: Global Information System on Fishes. Recuperado durante 2014, de www.fishbase.org.
- Fuiman, L. A., y Werner, R. G. (2002). *The unique contributions of early life stages*. Fishery Science. Oxford, Blackwell Science. 326 pp.
- Garçon, V. C., Oschlies, A., Doney, S. C., McGillicuddy, D., y Waniek, J. (2001). The role of mesoscale variability on plankton dynamics in the North Atlantic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48(10), 2199–2226.
- González, A. F. (1998). Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de maestría en ciencias. CICIMAR-IPN. 138 p.
- Grimes, C., y Finucane, J. (1991). Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 75, 109–119.
- Grothues, T. M., y Cowen, R. K. (1999). Larval fish assemblages and water mass history in a major faunal transition zone. *Continental Shelf Research*, 19(9), 1171-1198.
- Guevara-Rascado, M. D. L., Cerecedo-Escudero, J. L., y Sánchez-Regalado, R. (2008). (Perciformes: Scombridae) en el Golfo de México, 1982-1992. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1343–1359.
- Haury, L., y J.E. McGowan. (1995). Time-space scales in marine biogeography. Pelagic Biogeography ICoPBII, Proc. 2d Int. Conf. Final Rept. of SCOR/IOC Working Grp 93. UNESCO, pp. 163-170.
- Hempel, G. (1965). On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 10, 12-23.
- Herguera J. C., Herzka, S., Ferreira, V. B., y Siqueiros, A. (2010). Reporte preliminar de la campaña XIXIMI-1, 6-22 Noviembre 2010. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California.
- Hernandez Jr, F. J., Powers, S. P., y Graham, W. M. (2010). Seasonal variability in ichthyoplankton abundance and assemblage composition in the northern Gulf of Mexico off Alabama. *Fishery Bulletin*, 108(2), 193-207.

- Hernandez, Jr, F. J., Carassou, L., Graham, W., y Powers, S. (2013). Evaluation of the taxonomic sufficiency approach for ichthyoplankton community analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 491, 77–90.
- Herzka, S. Z., Herguera, J. C., Licea, A., Sheinbaum, J., y Ferreira, V., Camacho, V., Díaz, V., Farber, J., García, J., Hernández, M., Huerta, M. Á., Lara, R., Lares, L., Lizárraga, L., Macías, V., Millán, E., Riquelme, M., y Rocha., A. (2012). Informe final: Fase II para el establecimiento de línea de base en aguas profundas del golfo de México en respuesta al derrame petrolero asociado a la plataforma Deepwater Horizon. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California. Sometido al Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT.
- Herzka, S. Z., Herguera, J. C., Licea, A., Sheinbaum, J., Ferreira, V., Camacho, V., Díaz, V., Farber, J., García, J., Hernández, M., Huerta, M. Á., Lara, R., Lares, L., Lizárraga, L., Macías, V., Millán, E., Riquelme, M., y Rocha., A. (2014). Informe final: Fase III para monitoreo ambiental en aguas profundas del Golfo de México en respuesta al derrame petrolero asociado a la plataforma Deepwater Horizon. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California. Sometido al Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático.
- Houde, E. D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. En: R. D. Hoyt (Ed.), *American Fisheries Society Symposium Series* (Vol. 2, pp. 17-29).
- Horizon Marine. (2014). *Loop current eddies*. Recuperado el 27 de octubre de 2014, de <http://www.horizonmarine.com/loop-current-eddies.html>
- Huret, M., Runge, J., Chen, C., Cowles, G., Xu, Q., y Pringle, J. (2007). Dispersal modeling of fish early life stages: sensitivity with application to Atlantic cod in the western Gulf of Maine. *Marine Ecology Progress Series*, 347, 261-274.
- Hutchings, J. A. (2000). Collapse and recovery of marine fishes. *Nature*, 406(6798), 882-885.
- Johannes, R. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes*, 3(1), 65–84.
- Keane, J. P., y Neira, F. J. (2008). Larval fish assemblages along the south-eastern Australian shelf: linking mesoscale non-depth-discriminate structure and water masses. *Fisheries Oceanography*, 17(4), 263–280.
- Klein, P., y Lapeyre, G. (2009). The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science*, 1, 351–75.
- Lalli, C., y Parsons, T. R. (1997). *Biological Oceanography: An Introduction*. Butterworth-Heinemann.

- Laprise, R., y Pepin, P. (1995). Factors influencing the spatio-temporal occurrence of fish eggs and larvae in a northern, physically dynamic coastal environment. *Marine Ecology Progress Series*, 122(1), 73-92.
- Leben, R. R. (2005). Altimeter-derived loop current metrics. En: W. Sturges y A. Lugo-Fernandez (Eds.) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models* (Vol. 161, pp. 181-201). Washington, D.C.: American Geophysical Union.
- León-Chávez, C., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Lavín, M. F., Godínez, V. M., y Färber-Lorda, J. (2010). Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in Autumn and Winter. *Journal of Plankton Research*, 32(4), 397–410.
- Lévy, M. (2008). The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. En: J. Weiss, y A. Provenzale (Eds.). *Transport and Mixing in Geophysical Flows, Lecture Notes in Physics*, (Vol. 744, pp. 219-261). Springer Berlin Heidelberg.
- Lima, I., Olson, D., y Doney, S. (2002). Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 107, 1–21.
- Lindo-Atichati, D., Bringas, F., Goni, G., Muhling, B., Muller-Karger, F. E., y Habtes, S. (2012). Varying mesoscale structures influence larval fish distribution in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 245-257.
- Logerwell, E. A., y Smith, P. E. (2001). Mesoscale eddies and survival of late stage Pacific sardine (*Sardinops sagax*) larvae. *Fisheries Oceanography*, 10(1), 13-25.
- Lyczkowski-Shultz, J., D. S. Hanisko, K. J. Sulak, y G. D. Dennis, III. (2004). *Characterization of Ichthyoplankton within the U.S. Geological Survey's Northeastern Gulf of Mexico Study Area - Based on Analysis of Southeast Area Monitoring and Assessment Program (SEAMAP) Sampling Surveys, 1982-1999*. NEGOM Ichthyoplankton Synopsis Final Report. U.S. Department of the Interior, U.S. Geological Survey, USGS SIR-2004-5059.
- Martínez-López, B., y Zavala-Hidalgo, J. (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.
- McClatchie, S., Rogers, P. J., y McLeay, L. (2007). Importance of scale to the relationship between abundance of sardine larvae, stability, and food. *Limnology and oceanography*, 52(4), 1570-1579.
- McGarigal, K., S. Cushman, y S. G. Stafford. (2000). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. New York, Springer-Verlag. 283 pp.

- Miller, T. J. (2007). Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology Progress Series*, 347, 127-138.
- Monreal-Gómez, M. A., y Salas-de-León, D. A. (1997). Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. En: M. F. Lavín (Ed.). *Contribuciones a la oceanografía física en México*. (pp. 183-199). Unión Geofísica Mexicana.
- Monreal-Gómez, M. A., Salas-de-León, D. A., y Velasco-Mendoza, H. (2004). La hidrodinámica del Golfo de México. En: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. (pp. 47-68). México, D.F., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, A.C., Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies.
- Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. Jr., y Richardson, S. L., (Eds.). (1984) *Ontogeny and systematics of fishes*. La Jolla, American Society of Ichthyologists and Herpetologists. 760 pp.
- Moser, H. G. (Ed.). (1996). *The early stages of fishes in the California Current Region*. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI). Atlas No. 33. Kansas, Allen Press, Inc. Lawrence. 1505 pp.
- Moyano, M., y Hernández-León, S. (2010). Intra and interannual variability in the larval fish assemblage off Gran Canaria (Canary Islands) over 2005–2007. *Marine Biology*, 158(2), 257–273.
- Muhling, B. A., Lamkin, J. T., y Richards, W. J. (2012). Decadal-scale responses of larval fish assemblages to multiple ecosystem processes in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 450, 37-53.
- Muhling, B. A., Smith, R. H., Vásquez-Yeomans, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Carrillo, L., Sosa-Cordero, E., Malca, E. (2013). Larval fish assemblages and mesoscale oceanographic structure along the Mesoamerican Barrier Reef System. *Fisheries Oceanography*, 22(5), 409–428.
- NOOA. (2014). *Ocean Watch LAS*. Recuperado el 30 de junio de 2014, de <http://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/las/servlets/dataset>
- Ocaña-Luna, A., y Sánchez-Ramírez, M. (2003). Diversity of ichthyoplankton in Tampamachoco Lagoon, Veracruz, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología*, 74(2), 179–193.
- Oey, L., Ezer, T., y Lee, H. (2005). Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: A review of numerical models and future challenges. En: W. Sturges y A. Lugo-Fernandez (Eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models* (Vol. 161, pp. 31–56). Washington, D.C.: American Geophysical Union.

- Ordóñez, F. E. (2014). *Hábitats de larvas de peces en el Alto Golfo de California en dos épocas climáticas: junio 2010 y marzo 2011*. Tesis de maestría en ciencias. CICIMAR-IPN. 99 p.
- Pérez-Brunius, P., García-Carrillo, P., Dubranna, J., Sheinbaum, J., y Candela, J. (2012). Direct observations of the upper layer circulation in the southern Gulf of Mexico. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 85, 182–194.
- Pittman, S. J., y McAlpine, C. A. (2003). Movements of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application. *Advances in Marine Biology*, 44, 205-294.
- Richards, W. J., McGowan, M. F., Leming, T., Lamkin, J. T., y Kelley, S. (1993). Larval fish assemblages at the Loop Current boundary in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 53(2), 475-537.
- Richards, W. J. (Ed.). (2006). Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic. (Vol. 1 y 2). Boca Raton, CRC Press.
- Rodríguez, J., Hernández-León, S., y Barton, E. (1999). Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep Research I*, 46(11), 1969–1984.
- Rodríguez, J. M., Barton, E. D., Hernández-León, S., y Arístegui, J. (2004). The influence of mesoscale physical processes on the larval fish community in the Canaries CTZ, in summer. *Progress in Oceanography*, 62(2), 171-188.
- Rodríguez-Varela, A., Cruz-Gómez, A., y Padilla-García, M. A. (2001). Composición, distribución y abundancia de larvas de la familia Myctophidae en la Zona Económica Exclusiva del Golfo de México y mar Caribe. *Ciencia Pesquera*, 15, 97–104.
- Rooker, J. R., Simms, J. R., Wells, R. D., Holt, S. A., Holt, G. J., Graves, J. E., y Furey, N. B. (2012). Distribution and habitat associations of billfish and swordfish larvae across mesoscale features in the Gulf of Mexico. *PloS one*, 7(4), e34180.
- Roy, C. (1998). An upwelling-induced retention area off Senegal: a mechanism to link upwelling and retention processes. *South African Journal of Marine Science*, 19(1), 89–98.
- Ruiz Castillo, E. (2012). *Circulación en la plataforma continental de Yucatán*. Tesis de maestría en ciencias. CICESE. 94 p.
- Salas-de-León, D. A., Monreal-Gómez, M. A., Sanvicente-Añorve, L. (1996). 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.

- Sánchez-Velasco, L., Flores-Coto, C., y Shirasago, B. (1996). Fish larvae abundance and distribution in the coastal zone off Terminos Lagoon, Campeche (Southern Gulf of Mexico). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 707–721.
- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Godínez, V. M., Santamaría-del-Angel, E., y Hernández-Becerril, D. U. (2013). Three-dimensional distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during the summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 75, 39–51.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., y Sanchez-Velasco, L. (1995). Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 62(1), 17–30.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., y Sánchez-Velasco, L. (1998). Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 62(1), 17-30.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., y Chiappa-Carrara, X. (2000). Temporal and spatial scales of ichthyoplankton distribution in the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4), 463-475.
- Schlitzer, R. 2013. *Ocean Data View*. <http://odv.awi-bremerhaven.de>
- Siegel, D. A., Kinlan, B. P., Gaylord, B., y Gaines, S. D. (2003). Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series*, 260, 83–96.
- Simms, J., Rooker, J., y Holt, S. (2010). Distribution, growth, and mortality of sailfish (*Istiophorus platypterus*) larvae in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 108(4), 478–491.
- Smith, C. L., Richards, K. J., & Fasham, M. J. R. (1996). The impact of mesoscale eddies on plankton dynamics in the upper ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 43(11-12), 1807–1832.
- Smith, K. A., Gibbs, M. T., Middleton, J., Y Suthers, I. (1999). Short term variability in larval fish assemblages of the Sydney shelf: tracers of hydrographic variability. *Marine Ecology Progress Series*, 178, 1–15.
- Somerfield, P. J., y Clarke, K. R. (2013). Inverse analysis in non-parametric multivariate analyses: distinguishing groups of associated species which covary coherently across samples. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 261–273.
- Sturges, W., y Leben, R. (2000). Frequency of ring separations from the loop current in the Gulf of Mexico: a revised estimate. *Journal of Physical Oceanography*, 30(7), 1814–1819.

- Teixeira, R. (1994). Abundance, reproductive period, and feeding habits of eleotrid fishes in estuarine habitats of north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 45(5), 749–761.
- Van der Lingen, C. D., y Huggett, J. A. (2003). The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine. En: *The Big Fish Bang: Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference* (pp. 303-343). Bergen, Norway, Institute of Marine Research.
- Vázquez De La Cerda, A. M., Reid, R. O., DiMarco, S. F., y Jochens, A. E. (2005). Bay of Campeche circulation: an update. *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*, 279-293.
- Victor, Benjamin. (2014). *Photographic guide to larval reef fishes*. Recuperado durante 2014, de <http://www.coralreeffish.com/larvae.html>
- Vidal, V., Vidal, F., y Hernández, A. (1994). Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Oceanography*, 50(5), 559–588.
- Vidal Lorandi, F. V, Vidal Lorandi, V. M. V, Rodríguez Espinosa, P. F., Zambrano, L. S., Portilla Casillas, J., Rendón, J. R., y Jaimes de la Cruz, B. (1999). Circulación del Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 49, 1–15.
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L., y O'Brien, J. J. (2003). Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108(C12), 1–19.
- Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S. L., y O'Brien, J. J. (2006). Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics*, 56(3-4), 333–338.

Anexos

Anexo 1. Listado de taxones identificados por estación y estructura de mesoescala en cada año de muestreo; se señala el hábitat de los adultos y la clasificación del taxón según el análisis de Olmstead-Tukey.

Noviembre de 2010

Familia	Taxón	Hábitat de los adultos	AC-1 (zona central golfo)			AC Franklin			Zona sur-este bahía de Campeche				Giro ciclónico	Clasificación	
			3	7	10	22	23	29	35	42	45	46			40
Albulidae	<i>Albula vulpes</i>	Demersal nerítico								X					Rara
Bathylagidae	Bathylagidae	Meso-batipelágico								X					Rara
	<i>Dolicholagus longirostris</i>	Mesopelágico								X					Rara
Bothidae	<i>Bothus</i> spp.	Demersal nerítico-costero					X						X		Rara
Bramidae	Bramidae	Epi-mesopelágico			X										Rara
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros</i> spp.	Pelágico nerítico-costero					X			X	X	X			Dominante
	<i>Bregmaceros cantori</i>	Pelágico costero								X					Rara
Chiasmodontidae	Chiasmodontidae	Meso-batipelágico								X		X			Rara
	<i>Chiasmodon niger</i>	Meso-batipelágico				X									Rara
Clupeiformes	Clupeiformes	Pelágico costero								X					Rara
Congridae	Congridae	Demersal oceánico					X								Rara
Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> spp.	Demersal nerítico								X					Rara
Eleotridae	Eleotridae	Demersal costero	X							X	X	X			Constante

Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i>	Demersal costero	X	X		X			X	X	X	X	X	Dominante
Elopidae	<i>Elops saurus</i>	Demersal costero							X					Rara
Epigonidae	<i>Epigonus</i> spp.	Demersal oceánico				X								Rara
Exocoetidae	<i>Cheilopogon</i> spp.	Pelágico nerítico				X								Rara
Gempylidae	Gempylidae	Epi-mesopelágico	X										X	Rara
	<i>Diplospinus multistriatus</i>	Meso-batipelágico	X	X							X			Constante
	<i>Gempylus serpens</i>	Epi-mesopelágico										X		Rara
	<i>Nealotus tripes</i>	Epi-mesopelágico									X		X	Rara
Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i>	Demersal costero											X	Rara
Gobiidae	Gobiidae	Demersal costero	X	X		X			X	X	X	X		Dominante
	<i>Coryphopterus</i> spp.	Demersal costero								X	X	X		Dominante
	<i>Ctenogobius</i> spp.	Demersal costero							X	X	X	X		Dominante
	<i>Gobionellus</i> spp.	Demersal costero	X						X				X	Constante
Gonostomatidae	<i>Cyclothone</i> spp.	Meso-batipelágico	X			X	X	X		X	X			Dominante
	<i>Gonostoma atlanticum</i>	Epi-meso-batipelágico	X		X						X	X		Constante
	<i>Sigmops elongatum</i>	Meso-batipelágico			X	X	X	X	X	X	X			Constante
Howellidae	<i>Howella</i> spp.	Mesopelágico				X								Rara
Labridae	Labridae	Demersal costero											X	Rara
Lampridiformes	Lampridiformes	Epi-meso-batipelágico					X	X						Rara
Lophiiformes	Lophiiformes	Demersal-pelágico oceánico										X		Rara
Lophiidae	Lophiidae	Demersal oceánico											X	Rara
Melamphaidae	Melamphaidae	Mesopelágico				X					X			Rara
	<i>Melamphe simus</i>	Mesopelágico				X								Rara
	<i>Poromitra</i> spp.	Meso-batipelágico				X								Rara
	<i>Scopeloberyx</i> spp.	Mesopelágico							X					Rara

Melamphaidae	<i>Scopelogadus</i> spp.	Mesopelágico				X								Rara
Melanostomiidae	Melanostomiidae	Meso-batipelágico						X						Rara
	<i>Eustomias</i> spp.	Meso-batipelágico	X											Rara
Microdesmidae	<i>Microdesmus</i> spp.	Demersal costero										X		Rara
Microstomatidae	Microstomatidae	Meso-batipelágico	X					X						Rara
Myctophidae	Myctophidae	Meso-batipelágico	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Dominante
	<i>Benthosema suborbitale</i>	Mesopelágico	X			X				X	X		X	Constante
	<i>Centrobanchus nigroocellatus</i>	Mesopelágico				X								Rara
	<i>Ceratoscopelus</i> spp.	Mesopelágico			X					X				Rara
	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	Mesopelágico									X	X		Rara
	<i>Diaphus</i> spp.	Meso-batipelágico	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	Dominante
	<i>Diaphus mollis</i>	Mesopelágico								X	X	X	X	Constante
	<i>Diogenichthys atlanticus</i>	Meso-batipelágico	X			X				X	X		X	Constante
	<i>Electrona riso</i>	Mesopelágico			X	X					X	X		Constante
	<i>Hygophum</i> spp.	Mesopelágico	X		X				X	X	X	X	X	Dominante
	<i>Hygophum hygomii</i>	Mesopelágico											X	Rara
	<i>Hygophum reinhardii</i>	Mesopelágico			X									Rara
	<i>Hygophum taaningi</i>	Mesopelágico	X										X	Rara
	<i>Lampadena luminosa</i>	Mesopelágico				X								Rara
	<i>Lampanyctus</i> spp.	Meso-batipelágico											X	Rara
	<i>Lampanyctus alatus</i>	Meso-batipelágico							X		X		X	Constante
	<i>Lampanyctus nobilis</i>	Meso-batipelágico							X		X			Rara
	<i>Lepidophanes</i> spp.	Meso-batipelágico							X					Rara
<i>Lepidophanes guentheri</i>	Meso-batipelágico							X					Rara	
<i>Myctophum</i> spp.	Mesopelágico	X						X		X	X		Constante	

Scaridae	Scaridae	Demersal costero									X			Rara
	<i>Sparisoma</i> spp.	Demersal costero	X			X		X			X	X		Constante
Sciaenidae	Sciaenidae	Demersal costero								X				Rara
Scombrolabracidae	<i>Scombrolabrax heterolepis</i>	Mesopelágico			X			X						Rara
Scopelarchidae	Scopelarchidae	Epi-meso-batipelágico				X						X		Rara
	<i>Scopelarchus</i> spp.	Epi-meso-batipelágico				X					X			Rara
	<i>Scopelarchus analis</i>	Meso-batipelágico				X								Rara
Serranidae	Serranidae	Nerítico-costero demersal-pelágico								X				Rara
	<i>Liopropoma</i> spp.	Demersal nerítico						X						Rara
	<i>Pseudogramma</i> spp.	Demersal costero					X							Rara
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.	Pelágico costero				X								Rara
Sternoptychidae	Sternoptychidae spp.	Meso-batipelágico	X		X	X		X		X	X			Constante
	<i>Argyropelecus</i> spp.	Mesopelágico								X	X		X	Constante
	<i>Argyropelecus hemigimnus</i>	Mesopelágico				X								Rara
	<i>Sternoptyx</i> spp.	Meso-batipelágico	X		X					X	X	X	X	Constante
	<i>Valencienellus tripunctatus</i>	Mesopelágico				X				X	X			Constante
Stomioidea	Stomioidea	Meso-batipelágico				X								Rara
Stylephoridae	<i>Stylephorus chordatus</i>	Meso-batipelágico											X	Rara
Synodontidae	Synodontidae	Demersal nerítico								X				Rara
	<i>Saurida brasiliens</i>	Demersal nerítico						X		X				Rara

Julio de 2011

Familia	Taxón	Hábitat de los adultos	AC-2 (zona central golfo)				Corriente de Lazo					Zona este bahía de Campeche			Giro ciclónico			Clasificación
			10	11	16	17	22	23	24	25	27	35	36	41	40	45	46	
Alepisauridae	Alepisauridae	Meso-batipelágico							X									Rara
	<i>Alepisaurus</i> spp.	Meso-batipelágico		X														Rara
Apogonidae	Apogonidae	Demersal costero										X						Rara
Balistidae	Balistidae	Demersal nerítico											X					Rara
Bathylagidae	<i>Dolicholagus longirostris</i>	Mesopelágico	X		X	X										X		Constante
Bothidae	Bothidae	Demersal nerítico-costero													X			Rara
	<i>Bothus</i> spp.	Demersal nerítico-costero			X	X			X	X		X		X				Constante
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros</i> spp.	Pelágico nerítico-costero			X				X	X		X						Dominante
	<i>Bregmaceros atlanticus</i>	Pelágico nerítico							X	X			X		X			Constante
Carangidae	Carangidae	Pelágico nerítico-costero														X		Rara
	<i>Trachurus</i> spp.	Pelágico-nerítico										X						Rara
Ceratoidei	Ceratoidei	Meso-batipelágico							X									Rara
Chauliodontidae	<i>Chauliodus</i> spp.	Meso-batipelágico			X										X			Rara
Chiasmodontidae	Chiasmodontidae	Meso-batipelágico	X															Rara
Chlorophthalmidae	<i>Chlorophthalmus</i> spp.	Demersal oceánico									X							Rara
Clupeiformes	Clupeiformes	Pelágico costero											X			X		Rara
Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> spp.	Demersal nerítico											X		X			Rara
Eleotridae	Eleotridae	Demersal costero														X		Rara
	<i>Dormitator maculatus</i>	Demersal costero					X											Rara
Engraulidae	Engraulidae	Pelágico-costero														X		Rara

Engraulidae	<i>Anchoa</i> spp.	Pelágico costero												X		X		Ocasional
	<i>Anchoa mitchillii</i>	Pelágico costero													X			Rara
Epigonidae	Epigonidae	Demersal oceánico		X														Rara
	<i>Sphyraenos bairdianus</i>	Demersal oceánico							X	X								Rara
Evermanellidae	Evermanellidae	Meso-batipelágico				X												Rara
	<i>Evermanella melanoderma</i>	Mesopelágico					X											Rara
Gempylidae	<i>Diplospinus multistriatus</i>	Meso-batipelágico	X		X													Rara
	<i>Gempylus serpens</i>	Epi-mesopelágico			X		X											Rara
	<i>Nesiarchus nasutus</i>	Mesopelágico							X			X						Rara
Gerreidae	<i>Eucinostomus</i> spp.	Demersal costero												X		X		Rara
Giganturidae	<i>Gigantura</i> spp.	Meso-batipelágico				X												Rara
Gobiesocidae	Gobiesocidae	Demersal costero		X												X		Rara
Gobioidei	Gobioidei	Demersal costero										X						Rara
Gobiidae	Gobiidae	Demersal costero			X						X				X			Dominante
	<i>Coryphopterus</i> spp.	Demersal costero													X			Rara
	<i>Ctenogobius</i> spp.	Demersal costero											X				X	Ocasional
	<i>Ctenogobius sp 1</i>	Demersal costero					X						X	X				Dominante
	<i>Ctenogobius boleosoma</i>	Demersal costero											X					Ocasional
	<i>Gobionellus</i> spp.	Demersal costero															X	Rara
	<i>loglossus</i> spp.	Demersal costero												X				Rara
	<i>Microgobius</i> spp.	Demersal costero												X	X			Ocasional
Gonostomatidae	Gonostomatidae	Epi-meso-batipelágico		X		X		X						X				Constante
	<i>Cyclothone</i> spp.	Meso-batipelágico	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X		X	X	Dominante
	<i>Cyclothone braueri</i>	Meso-batipelágico					X		X									Ocasional
	<i>Gonostoma atlanticum</i>	Epi-meso-batipelágico	X		X	X	X						X	X		X		Dominante

Myctophidae	<i>Myctophum selenops</i>	Mesopelágico		X		X	X			X								Constante
	<i>Nannobranchium</i> spp.	Mesopelágico							X									Rara
	<i>Nannobranchium lineatum</i>	Mesopelágico										X				X		Rara
	<i>Notolychnus valdiviae</i>	Meso-batipelágico	X	X	X	X	X	X			X	X		X	X	X	X	Dominante
	<i>Notoscopelus resplendens</i>	Meso-batipelágico											X					Rara
	<i>Symbolophorus</i> spp.	Meso-batipelágico		X													X	Rara
	<i>Symbolophorus rufinus</i>	Meso-batipelágico				X	X					X	X					Dominante
	<i>Taaningichthys</i> spp.	Meso-batipelágico															X	Rara
Nomeidae	Nomeidae	Epi-mesopelágico				X										X		Rara
	<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	Mesopelágico					X											Rara
Omosudidae	<i>Omosudis</i> spp.	Meso-batipelágico			X				X	X								Constante
Oneroididae	<i>Oneroides eschrichti</i>	Mesopelágico					X											Rara
Ophidiidae	<i>Lepophidium</i> spp.	Demersal nerítico												X				Rara
Paralepididae	Paralepididae	Meso-batipelágico	X	X	X	X		X	X		X	X		X			X	Dominante
	<i>Lestidiops</i> spp.	Meso-batipelágico								X								Rara
	<i>Lestidiops affinis</i>	Meso-batipelágico					X					X				X		Constante
	<i>Magnisudis atlantica</i>	Meso-batipelágico			X					X		X						Constante
	<i>Paralepis</i> spp.	Meso-batipelágico					X											Rara
	<i>Stemonosudis gracilis</i>	Meso-batipelágico					X											Rara
	<i>Sudis atrox</i>	Meso-batipelágico			X		X		X			X						Constante
	<i>Sudis hyalina</i>	Mesopelágico										X						Rara
Paralichthyidae	<i>Citharichthys</i> spp.	Demersal nerítico												X				Rara
	<i>Syacium papillosum</i>	Demersal nerítico								X				X		X		Constante
Phosichthyidae	Phosichthyidae	Meso-batipelágico	X		X	X		X		X								Constante
	<i>Pollichthys</i> spp.	Mesopelágico											X					Rara

Phosichthyidae	<i>Vinciguerria</i> spp.	Mesopelágico	X			X			X				X					Constante
	<i>Vinciguerria nimbaria</i>	Mesopelágico							X									Rara
	<i>Vinciguerria poweriae</i>	Mesopelágico				X						X		X				Constante
	<i>Woodsia nosuchae</i>	Meso-batipelágico				X												Rara
Pomacanthidae	<i>Holocanthus</i> spp.	Demersal costero							X									Rara
Scaridae	Scaridae	Demersal costero							X									Rara
	<i>Sparisoma</i> spp.	Demersal costero							X	X			X	X				Constante
Sciaenidae	Sciaenidae	Demersal costero														X		Rara
Scombroidei	Scombroidei	Pelágico nerítico							X									Rara
Scombridae	Scombridae	Pelágico nerítico	X			X	X											Dominante
	<i>Auxis</i> spp.	Pelágico nerítico							X	X	X							Constante
	<i>Auxis rochei</i>	Pelágico nerítico				X							X	X	X		X	Constante
	<i>Thunnus</i> spp.	Pelágico nerítico											X		X			Rara
Scopelarchidae	<i>Scopelarchus</i> spp.	Epi-meso-batipelágico			X	X												Rara
	<i>Scopelarchus analis</i>	Meso-batipelágico	X		X				X				X					Constante
	<i>Scopelarchus guentheri</i>	Epi-mesopelágico					X											Rara
Serranidae	Serranidae	Nerítico-costero demersal-pelágico	X	X		X	X											Constante
	<i>Pseudogramma</i> spp.	Demersal costero								X								Rara
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.	Pelágico costero							X	X				X				Constante
Sternoptychidae	Sternoptychidae	Meso-batipelágico	X	X	X	X							X		X		X	Dominante
	<i>Argyropelecus</i> spp.	Mesopelágico	X	X														Rara
	<i>Argyropelecus affinis</i>	Mesopelágico											X					Rara
	<i>Argyropelecus hemigimnus</i>	Mesopelágico								X	X							Rara
	<i>Argyropelecus sladeni</i>	Mesopelágico				X										X		Rara
	<i>Maurolicus</i> spp.	Mesopelágico												X				Rara

Sternoptychidae	<i>Sternoptyx</i> spp.	Meso-batipelágico	X	X	X	X	X		X			X	X		X	X		Dominante
	<i>Valencienellus tripunctatus</i>	Mesopelágico	X		X	X	X					X		X				Dominante
Stomiiformes	Stomiiformes	Meso-batipelágico											X					Rara
Stomioidea	Stomioidea	Meso-batipelágico				X												Rara
Synaphobranchidae	<i>Dysomma anguillare</i>	Demersal costero														X		Rara
Tetraodontidae	<i>Canthigaster</i> spp.	Demersal nerítico								X								Rara
	<i>Sphoeroides</i> spp.	Demersal costero									X							Rara
Triacanthodidae	Triacanthodidae	Demersal oceánico											X					Rara

Anexo 2. Valores promedio de abundancia relativa (porcentaje de larvas/m³ de cada taxón por estación) y frecuencia relativa (porcentaje de estaciones en las que se identificó cada taxón) según el análisis de Olmstead-Tukey realizado para (A) todos los taxones por año y (B) todas las familias por año. Éstos constituyeron los valores de referencia para definir la clasificación de los taxones como Dominantes, Constantes, Ocasionales o Raros.

A	AÑO	ABUNDANCIA RELATIVA PROMEDIO (%)	FRECUENCIA RELATIVA PROMEDIO (%)
	2010	0.93	21.8
	2011	0.65	17.21

B	AÑO	ABUNDANCIA RELATIVA PROMEDIO (%)	FRECUENCIA RELATIVA PROMEDIO (%)
	2010	2.3	27.1
	2011	2.08	26.1

Anexo 3. Composición general de familias para 2010 y 2011, en orden decreciente de abundancia relativa (% de larvas identificadas dentro de cada familia respecto al total de individuos colectados en cada año). En negrita se señalan las familias exclusivas en cada año.

2010	
Familia	Abundancia relativa (%)
Eleotridae	53.39
Myctophidae	15.21
Gobiidae	15.04
Bregmacerotidae	3.38
Gonostomatidae	2.42
Sternoptychidae	2.11
Paralepididae	1.69
Phosichthyidae	1.03
Scaridae	0.94
Scopelarchidae	0.46

2011	
Familia	Abundancia relativa (%)
Myctophidae	33.93
Gobiidae	26.72
Gonostomatidae	13.98
Sternoptychidae	5.19
Paralepididae	2.59
Scombridae	2.27
Phosichthyidae	1.60
Bregmacerotidae	1.39
Engraulidae	1.32
Scaridae	0.83

Paralichthyidae	0.45
Gempylidae	0.45
Albulidae	0.36
Scombrabrachidae	0.31
Melamphaidae	0.27
Ophidiidae	0.26
Bothidae	0.24
Synodontidae	0.20
Neoscopelidae	0.18
Serranidae	0.17
Cynoglossidae	0.15
Chiasmodontidae	0.13
Melanostomiidae	0.11
Microstomatidae	0.11
Bathylagidae	0.10
Stylephoridae	0.08
Congridae	0.07
Bramidae	0.06
Ophichthidae	0.06
Gerreidae	0.05
Labridae	0.05
Lophiidae	0.05
Microdesmidae	0.05
Nomeidae	0.05
Sciaenidae	0.05
Elopidae	0.04
Epigonidae	0.04
Exocoetidae	0.04
Howellidae	0.04
Ogcocephalidae	0.04
Polymixidae	0.04
Sphyraenidae	0.04

Scopelarchidae	0.75
Melamphaidae	0.69
Bothidae	0.62
Lutjanidae	0.57
Serranidae	0.54
Sphyraenidae	0.51
Gempylidae	0.49
Paralichthyidae	0.48
Microdesmidae	0.42
Eleotridae	0.39
Labridae	0.35
Chlorophthalmidae	0.32
Bathylagidae	0.31
Mugilidae	0.31
Evermannellidae	0.28
Nomeidae	0.28
Kyphosidae	0.26
Epigonidae	0.26
Omosudidae	0.24
Tetraodontidae	0.19
Gobiesocidae	0.18
Alepisauridae	0.18
Cynoglossidae	0.16
Gerreidae	0.16
Carangidae	0.15
Chauliodontidae	0.14
Oneirodidae	0.10
Apogonidae	0.09
Triacanthodidae	0.09
Idiacanthidae	0.09
Ophidiidae	0.09
Balistidae	0.09
Pomacanthidae	0.08
Sciaenidae	0.07
Synphobranchidae	0.07
Chiasmodontidae	0.06
Giganturidae	0.05
Mirapinnidae	0.05

Anexo 4. Abundancia (Abund.) y frecuencia (Frec.) relativas de los taxones en cada uno de los grupos identificados a través del análisis de cluster en modo Q para 2010 y 2011.

Noviembre de 2010

Familia	Taxón	A (estación 22)		B (estaciones 7 y 35)		C (estación 40)		D (estación 42)		E (estaciones 3, 45 y 46)		F (estaciones 10, 23 y 29)	
		Abund. (%)	Frec. (%)	Abund. (%)	Frec. (%)	Abund. (%)	Frec. (%)	Abund. (%)	Frec. (%)	Abund. (%)	Frec. (%)	Abund. (%)	Frec. (%)
Albulidae	<i>Albula vulpes</i>							0.6	-				
Bathylagidae	Bathylagidae							0.1	-				
	<i>Dolicholagus longirostris</i>							0.1	-				
Bothidae	<i>Bothus</i> spp.					3.8	-					2.1	33
Bramidae	Bramidae											1.0	33
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros</i> spp.							5.3	-	0.4	67	2.1	33
	<i>Bregmaceros cantori</i>							0.4	-				
Chiasmodontidae	Chiasmodontidae							0.1	-	0.2	33		
	<i>Chiasmodon niger</i>	1.5	-										
Clupeiformes	Clupeiformes							0.2	-				
Congridae	Congridae											1.1	33
Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> spp.							0.3	-				
Eleotridae	Eleotridae			1.7	-			0.6	-	0.8	67		
	<i>Dormitator maculatus</i>	1.5	-	41.5	-	13.5	-	60.5	-	58.0	100		
Elopidae	<i>Elops saurus</i>			0.9	-								
Epigonidae	<i>Epigonus</i> spp.	1.5	-										
Exocoetidae	<i>Cheilopogon</i> spp.	1.5	-										
Gempylidae	Gempylidae					1.9	-			0.2	33		
	<i>Diplospinus multistriatus</i>			1.4	-					0.4	67		
	<i>Gempylus serpens</i>									0.2	33		
	<i>Nealotus tripes</i>					1.9	-			0.2	33		
Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i>					1.9	-						
Gobiidae	Gobiidae	1.5	-	6.7	-			2.2	-	2.9	100		
	<i>Coryphopterus</i> spp.							14.7	-	1.3	67		
	<i>Ctenogobius</i> spp.			2.6	-			5.9	-	1.1	67		
	<i>Gobionellus</i> spp.			0.9	-	1.9	-			0.8	33		

Gonostomatidae	<i>Cyclothone</i> spp.	3.1	-					0.5	-	1.2	67	7.6	67
	<i>Gonostoma atlanticum</i>									1.2	100	2.0	33
	<i>Sigmops elongatum</i>	1.5	-	1.7	-			0.1	-	0.2	33	9.8	100
Howellidae	<i>Howella</i> spp.	1.5	-										
Labridae	Labridae					1.9	-						
Lampridiformes	Lampridiformes											1.9	67
Lophiiformes	Lophiiformes									0.2	33		
Lophiidae	Lophiidae					1.9	-						
Melamphaidae	Melamphaidae	1.5	-							0.2	33		
	<i>Melamphe simus</i>	1.5	-										
	<i>Poromitra</i> spp.	1.5	-										
	<i>Scopeloberyx</i> spp.				0.9	-							
	<i>Scopelogadus</i> spp.	3.1	-										
Melanostomiidae	Melanostomiidae											0.8	33
	<i>Eustomias</i> spp.									0.2	33		
Microdesmidae	<i>Microdesmus</i> spp.					1.9	-						
Microstomatidae	Microstomatidae									0.2	33	0.8	33
Myctophidae	Myctophidae	1.5	-	25.1	-	1.9	-	0.3	-	6.7	100	7.0	100
	<i>Benthosema suborbitale</i>	3.1	-			3.8	-	0.3	-	1.0	67		
	<i>Centrobanchus nigroocellatus</i>	1.5	-										
	<i>Ceratoscopelus</i> spp.							0.3	-			4.0	33
	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>									0.4	67		
	<i>Diaphus</i> spp.	1.5	-	1.7	-	9.6	-	2.0	-	1.5	100	8.2	100
	<i>Diaphus mollis</i>					5.8	-	0.1	-	0.4	67		
	<i>Diogenichthys atlanticus</i>	4.6	-			11.5	-	0.1	-	0.8	67		
	<i>Electrona riso</i>	3.1	-							0.9	67	1.0	33
	<i>Hygophum</i> spp.			1.7	-	3.8	-	0.6	-	2.9	100	6.7	67
	<i>Hygophum hygomii</i>					1.9	-						
	<i>Hygophum reinhardii</i>											1.0	33
	<i>Hygophum taaningi</i>					1.9	-			0.2	33		
	<i>Lampadena luminosa</i>	1.5	-										
	<i>Lampanyctus</i> spp.					5.8	-						
	<i>Lampanyctus alatus</i>					1.9	-	0.1	-			0.8	33
	<i>Lampanyctus nobilis</i>							0.2	-			0.8	33
	<i>Lepidophanes</i> spp.											0.8	33
	<i>Lepidophanes guentheri</i>											0.8	33
	<i>Myctophum</i> spp.							0.6	-	0.8	67	0.8	33
<i>Myctophum nitidulum</i>			1.4	-			0.1	-					
<i>Myctophum obtusirostre</i>							0.1	-					

	<i>Nannobranchium</i> spp.	10.8	-										
	<i>Nannobranchium cuprarium</i>					5.8	-						
	<i>Notolychnus valdiviae</i>	3.1	-			3.8	-	0.3	-	4.9	100	11.0	100
	<i>Symbolophorus</i> spp.	3.1	-			1.9	-	0.2	-				
	<i>Symbolophorus rufinus</i>	3.1	-										
Neoscopelidae	Neoscopelidae	7.7	-										
Nomeidae	Nomeidae							0.1	-				
Ogcocephalidae	Ogcocephalidae	1.5	-										
Ophichthidae	Ophichthidae									0.2	33		
Ophidiidae	Ophidiidae							0.1	-				
	<i>Lepophidium</i> spp.							0.4	-				
Paralepididae	Paralepididae			10.0	-	1.9	-	0.5	-	1.7	100	5.7	100
	<i>Stemonosudis</i> spp.	1.5	-									1.1	33
	<i>Sudis</i> spp.												
Paralichthyidae	Paralichthyidae							0.3	-				
	<i>Citharichthys gymnorhinum</i>	1.5	-										
	<i>Cycloseptta fimbriata</i>							0.2	-				
	<i>Syacium papillosum</i>							0.2	-	0.2	33		
Phosichthyidae	Phosichthyidae									1.0	100	3.2	33
	<i>Pollichthys</i> spp.							0.1	-			1.8	67
	<i>Vinciguerria</i> spp.							0.1	-	0.2	33	0.8	33
	<i>Vinciguerria poweriae</i>	1.5	-			3.8	-			0.4	67		
Polymixidae	<i>Polymixia</i> spp.	1.5	-										
Scaridae	Scaridae									0.2	33		
	<i>Sparisoma</i> spp.	3.1	-							2.1	100	3.1	33
Sciaenidae	Sciaenidae							0.1	-				
Scombrolabracidae	<i>Scombrolabrax heterolepis</i>											5.1	67
Scopelarchidae	Scopelarchidae	3.1	-							0.3	33		
	<i>Scopelarchus</i> spp.	4.6	-							0.4	33		
	<i>Scopelarchus analis</i>	3.1	-										
Serranidae	Serranidae							0.1	-				
	<i>Liopropoma</i> spp.											0.8	33
	<i>Pseudogramma</i> spp.											1.1	33
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.	1.5	-										
Sternoptychidae	Sternoptychidae	4.6	-					0.2	-	0.6	67	3.7	67
	<i>Argyropelecus</i> spp.					1.9	-	0.3	-	0.4	33		
	<i>Argyropelecus hemigimnus</i>	3.1	-										
	<i>Sternoptyx</i> spp.					1.9	-	0.4	-	2.0	100	1.0	33
	<i>Valencienellus tripunctatus</i>	1.5	-					0.2	-	0.2	33		

Stomioidea	Stomioidea	1.5	-										
Stylephoridae	<i>Stylephorus chordatus</i>			1.7	-								
Synodontidae	Synodontidae							0.1	-				
	<i>Saurida brasiliens</i>							0.2	-			0.8	33

Julio de 2011

Familia	Taxón	A (estación 27)		B (estación 22)		C (estaciones 24, 25 y 36)		D (estación 23)		E (estaciones 10, 11, 16, 17 y 35)		F (estaciones 40 y 46)		G (estaciones 41 y 45)	
		Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)	Abund (%)	Frec. (%)
Alepisauridae	Alepisauridae					0.3	33								
	<i>Alepisaurus</i> spp.									0.3	20				
Apogonidae	Apogonidae					0.3	33								
Balistidae	Balistidae													0.4	50
Bathylagidae	<i>Dolicholagus longirostris</i>									0.9	60			0.3	50
Bothidae	Bothidae													0.3	50
	<i>Bothus</i> spp.					0.9	67			0.8	60			0.4	50
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros</i> spp.	12.5	-			2.2	67			0.3	20				
	<i>Bregmaceros atlanticus</i>	4.2	-			0.3	33							0.8	100
Carangidae	Carangidae											0.8	50		
	<i>Trachurus</i> spp.					0.3	33								
Ceratoidei	Ceratoidei					0.3	33								
Chauliodontidae	<i>Chauliodus</i> spp.									0.3	20			0.3	50
Chiasmodontidae	Chiasmodontidae									0.2	20				
Chlorophthalmidae	<i>Chlorophthalmus</i> spp.	12.5	-												
Clupeiformes	Clupeiformes											0.8	50	0.4	50
Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> spp.													0.8	100
Eleotridae	Eleotridae											3.8	50		
	<i>Dormitator maculatus</i>			0.8	-										
Engraulidae	Engraulidae											2.3	50		
	<i>Anchoa</i> spp.													5.1	100
	<i>Anchoa mitchilli</i>											1.2	50		
Epigonidae	Epigonidae									0.3	20				
	<i>Sphyaenos bairdianus</i>					0.6	67								
Evermanellidae	Evermanellidae									0.7	20				
	<i>Evermanella melanoderma</i>			0.8	-										
Gempylidae	<i>Diplospinus multistriatus</i>									0.5	40				

Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>			0.8	-					0.3	20				
	<i>Nesiarchus nasutus</i>	4.2	-					3.1	-						
Gerreidae	<i>Eucinostomus</i> spp.													0.8	100
Giganturidae	<i>Gigantura</i> spp.									0.2	20				
Gobiesocidae	Gobiesocidae									0.3	20	1.2	50		
Gobioidei	Gobioidei	4.2	-												
Gobiidae	Gobiidae					0.6	33			0.3	20			54.1	50
	<i>Coryphopterus</i> spp.													0.9	50
	<i>Ctenogobius</i> spp.					9.2	33					31.4	50		
	<i>Ctenogobius sp 1</i>			0.8	-	22.6	33							1.3	50
	<i>Ctenogobius boleosoma</i>					6.9	33								
	<i>Gobionellus</i> spp.											0.8	50		
	<i>loglossus</i> spp.					1.0	33								
	<i>Microgobius</i> spp.					0.3	33							3.9	50
Gonostomatidae	Gonostomatidae							3.1	-	0.7	40			0.4	50
	<i>Cyclothone</i> spp.	8.3	-			13.6	100	18.8	-	19.1	100	2.3	50	2.0	100
	<i>Cyclothone braueri</i>			8.4	-	0.3	33								
	<i>Gonostoma atlanticum</i>			2.5	-	0.7	33			2.1	80	1.2	50		
	<i>Sigmops</i> spp.							3.1	-						
	<i>Sigmops elongatum</i>			0.8	-	0.8	33	3.1	-	2.2	60				
Idiacanthidae	<i>Idiacanthus fasciola</i>									0.3	20				
Kyphosidae	<i>Kyphosus sectatrix</i>			1.7	-									0.3	50
Labridae	Labridae	8.3	-											0.7	50
Lophiiformes	Lophiiformes									0.4	40				
Lutjanidae	<i>Lutjanus</i> spp.					1.0	33								
	<i>Pristipomoides</i> spp.					1.0	33								
Melamphaidae	Melamphaidae							12.5	-			0.8	50		
	<i>Melamphe</i> spp.													1.2	100
	<i>Scopelogadus</i> spp.			0.8	-										
Microdesmidae	Microdesmidae											0.8	50		
	<i>Microdesmus</i> spp.					0.3	33								
	<i>Microdesmus longipinnis</i>													1.3	50
Mirapinnidae	Mirapinnidae								0.2	20					
Mugilidae	<i>Mugil</i> spp.									0.4	40			0.4	50
	<i>Mugil cephalus</i>					0.3	33								
Myctophidae	Myctophidae	4.2	-			3.7	100	9.4	-	9.2	80	2.3	50	0.8	100
	<i>Benthoosema suborbitale</i>			3.4	-	0.6	67			3.7	100	8.6	100	2.1	100
	<i>Centrobanchus nigroocellatus</i>									0.2	20				

Myctophidae	<i>Ceratoscopelus</i> spp.													0.3	50
	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>								0.2	20					
	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>								1.9	80					
	<i>Diaphus</i> spp.			3.4	-	4.5	100	9.4	-	13.0	100	7.0	100	7.8	100
	<i>Diaphus brachycephalus</i>			8.4	-										
	<i>Diaphus metopoclampus</i>					0.3	33								
	<i>Diaphus mollis</i>			9.2	-	0.9	100								
	<i>Diaphus rufinesquii</i>													0.4	50
	<i>Diogenichthys atlanticus</i>			2.5	-	1.2	100			0.7	60	8.2	100		
	<i>Electrona riso</i>			3.4	-	0.3	33			0.3	20			0.4	50
	<i>Hygophum</i> spp.	4.2	-			1.5	100			2.4	80				
	<i>Hygophum benoiti</i>					1.0	33								
	<i>Hygophum hygomii</i>					0.6	33					1.5	50		
	<i>Hygophum macrochir</i>					0.6	67								
	<i>Hygophum taaningi</i>					0.9	67	9.4	-						
	<i>Lampadena luminosa</i>					0.7	33	3.1	-	0.2	20				
	<i>Lampadena urophaos atlantica</i>					0.9	67			0.6	40			0.4	50
	<i>Lampanyctus</i> spp.			1.7	-										
	<i>Lampanyctus alatus</i>									0.3	20	2.4	50		
	<i>Lampanyctus nobilis</i>			0.8	-	0.3	33			0.3	20				
	<i>Lepidophanes</i> spp.											1.5	50		
	<i>Lepidophanes gaussi</i>													0.4	50
	<i>Lepidophanes guentheri</i>			0.8	-	0.3	33					0.8	50		
	<i>Lobianchia genellarii</i>					0.3	33								
	<i>Loweina</i> spp.			1.7	-										
	<i>Myctophum</i> spp.			0.8	-	1.3	33	3.1	-	2.6	80			0.3	50
	<i>Myctophum affine</i>									0.2	20				
	<i>Myctophum asperum</i>							3.1	-						
	<i>Myctophum nitidulum</i>			3.4	-	0.3	33			0.5	40	0.8	50		
	<i>Myctophum obtusirostre</i>					0.3	33								
	<i>Myctophum selenops</i>			1.7	-	0.6	33			0.5	40				
	<i>Nannobranchium</i> spp.					0.3	33								
	<i>Nannobranchium lineatum</i>					0.3	33							0.3	50
	<i>Notolychnus valdiviae</i>	4.2	-	18.5	-			12.5	-	8.8	100	4.2	100	0.8	100
<i>Notoscopelus resplendens</i>					0.3	33									
<i>Symbolophorus</i> spp.									0.3	20	1.5	50			
<i>Symbolophorus rufinus</i>			2.5	-	0.3	33			1.2	40					
<i>Taaningichthys</i> spp.											1.5	50			

Nomeidae	Nomeidae									0.2	20			0.7	50	
	<i>Cubiceps pauciradiatus</i>				0.8	-										
Omosudidae	<i>Omosudis</i> spp.					0.6	67			0.3	20					
Onerodidae	<i>Oneroides eschrichti</i>				0.8	-										
Ophidiidae	<i>Lepophidium</i> spp.											1.2	50			
Paralepididae	Paralepididae		8.3	-			0.3	33	3.1	-	2.4	100	0.8	50	0.4	50
	<i>Lestidiops</i> spp.						0.3	33								
	<i>Lestidiops affinis</i>				2.5	-					0.3	20			0.3	50
	<i>Magnisudis atlantica</i>						0.3	33			0.6	40				
	<i>Paralepis</i> spp.				0.8	-										
	<i>Stemonosudis gracilis</i>				0.8	-										
	<i>Sudis atrox</i>				0.8	-	0.3	33			0.6	40				
Paralichthyidae	<i>Sudis hyalina</i>									0.3	20					
	<i>Citharichthys</i> spp.													0.4	50	
Phosichthyidae	<i>Syacium papillosum</i>					0.3	33							1.5	100	
	Phosichthyidae						0.6	33	3.1	-	0.7	60				
	<i>Pollichthys</i> spp.						0.3	33								
	<i>Vinciguerria</i> spp.						0.6	67			1.0	40				
	<i>Vinciguerria nimbaria</i>						0.3	33								
	<i>Vinciguerria poweriae</i>				0.8	-					0.3	20			1.3	50
Pomacanthidae	<i>Woodsia nosuchae</i>				0.8	-										
Scaridae	<i>Holocanthus</i> spp.					0.3	33									
	Scaridae					0.8	33									
Sciaenidae	<i>Sparisoma</i> spp.		12.5	-		0.6	67							0.4	50	
Sciaenidae	Sciaenidae													0.3	50	
Scombroidei	Scombroidei					0.6	33									
Scombridae	Scombridae				4.2	-					1.9	40				
	<i>Auxis</i> spp.		4.2	-		0.9	67									
	<i>Auxis rochei</i>				0.8	-	0.3	33					3.5	100	0.9	50
	<i>Thunnus</i> spp.										0.7	20			0.4	50
Scopelarchidae	<i>Scopelarchus</i> spp.									0.6	40					
	<i>Scopelarchus analis</i>					0.9	67			0.8	40					
	<i>Scopelarchus guentheri</i>				0.8	-										
Serranidae	Serranidae				0.8	-				1.1	60					
	<i>Pseudogramma</i> spp.					0.6	33									
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.					1.1	67							0.9	50	
Sternoptychidae	Sternoptychidae					0.3	33			1.2	80	3.5	100			
	<i>Argyropelecus</i> spp.									0.9	40					

