

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Asociaciones de larvas de peces de la familia Myctophidae
ligadas a condiciones oceanográficas en la región de aguas
profundas en el sur del golfo de México**

Tesis

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

Presenta:

Gonzalo Daudén Bengoa

Ensenada, Baja California, México

2017

Tesis defendida por
Gonzalo Daudén Bengoa

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona

Directora de tesis

Miembros del comité

Dra. Sylvia Patricia Adelheid Jiménez Rosenberg

Dra. Paula Pérez Brunius

Dr. Axayácatl Rocha Olivares



Dra. María Lucila del Carmen Lares Reyes

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez

Directora de Estudios de Posgrado

Gonzalo Daudén Bengoa © 2017

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis

Resumen de la tesis que presenta Gonzalo Daudén Bengoa como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Asociaciones de larvas de peces de la familia Myctophidae ligadas a condiciones oceanográficas en la región de aguas profundas en el sur del gofo de México

Resumen aprobado por:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Directora de tesis

La alta diversidad y abundancia de especies de la familia Myctophidae, unida a su amplia distribución en nivel global, permite utilizar su composición taxonómica y patrones de distribución como indicadores biogeográficos y trazadores de procesos y condiciones oceanográficas. Sin embargo, los estudios sobre larvas de peces de esta familia son escasos en nivel mundial y particularmente en el golfo de México. Las asociaciones de larvas de peces se definen como el conjunto de taxones presentes en un lugar y momento determinado. El objetivo de este trabajo es evaluar si las asociaciones de larvas de peces de la familia Myctophidae en la región de aguas profundas (>1000 m) del sur del golfo de México (19°N a 25°N) están relacionadas con condiciones oceanográficas o regiones específicas. Durante el crucero oceanográfico XIXIMI-04 (agosto-septiembre 2015) fueron recolectadas 55 muestras de plancton en los 200 primeros metros de la columna de agua, abarcando toda la Zona Económica Exclusiva profunda mexicana y el canal de Yucatán. La familia Myctophidae fue la más abundante de todas las familias mesopelágicas y su abundancia fue dominante (145 ± 94 larvas·1000 m⁻³ vs. total de larvas 867 ± 994 larvas·1000 m⁻³; promedio $\pm$ DE). El porcentaje de ocurrencia en las estaciones cubiertas fue del 100%, indicando una amplia distribución en la zona de estudio. La diversidad fue alta y se describieron 67 taxones. La zona al norte de 22°N, que abarca la región central del golfo, presentó cuatro asociaciones. En la bahía de Campeche solo hubo una asociación dominante, que también se registró en estaciones de la zona norte. Las estaciones del canal de Yucatán tuvieron similitud con algunas estaciones de la región norte. Se encontraron diferencias significativas en las condiciones oceanográficas entre la bahía de Campeche y la zona norte. Con base en las condiciones oceanográficas, fue posible definir una región al norte del área de estudio (norte de 22°N), influenciada por los giros anticiclónicos Olympus y Nautilus II, una segunda en la bahía de Campeche (sur de 22°N), influenciada por estructuras de carácter ciclónico, y una tercera en el canal de Yucatán, influenciada por la corriente de Lazo. La asociación presente en la zona norte y la bahía de Campeche podría ser resultado de la reproducción del mismo conjunto de especies, o del transporte larvario entre regiones. Dada la distancia y el patrón de corrientes entre el canal de Yucatán y la zona central del golfo, y la duración del periodo larvario (ca. 50-60 días), es poco probable que la presencia de asociaciones similares sea resultado del transporte larvario. Esto sugiere que el conjunto de especies desovando en estas regiones es similar. Por ende, la regionalización dada por las condiciones oceanográficas coincide solo en parte con la distribución de las asociaciones. Los resultados indican que la distribución de adultos en aguas mesopelágicas influyen sobre la abundancia y distribución de larvas, pero que también es importante considerar los mecanismos de transporte y las condiciones oceanográficas.

Palabras clave: Asociaciones de larvas de peces, Myctophidae, condiciones oceanográficas, región de aguas profundas, golfo de México.

Abstract of the thesis presented by Gonzalo Daudén Bengoa as a partial requirement to obtain the Master of Sciences in Marine Ecology.

Larval fish assemblages of the family Myctophidae linked to oceanographic conditions in the deep water of the southern Gulf of Mexico

Abstract approved by:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Thesis director

The high diversity and abundance of species of the Myctophidae family, associated with their wide global distribution, allows their taxonomic composition and distribution patterns to serve as biogeographic indicators and tracers of oceanographic processes and conditions. However, larval fish studies of myctophids are scarce worldwide and particularly for the Gulf of Mexico. Larval fish assemblages are defined as the set of taxa present at a specific place and time. The objective of this study was to evaluate whether the larval assemblages of larval myctophids collected in the deepwater region (> 1000 m) of the southern Gulf of Mexico (19°N to 25°N) are related to oceanographic conditions or characteristic of specific regions. During the XIXIMI-04 oceanographic cruise (August-September 2015), 55 plankton samples were collected in the first 200 meters of the water column in stations covering the entire deepwater region of the Mexican Exclusive Economic Zone and the Yucatan Channel. Larvae of the Myctophidae family were the most abundant of all mesopelagic families, and their abundance dominated the total larval abundance (average average $\pm$ SD 145 ± 94 myctofid larvae $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ vs. 867 ± 994 total larvae $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$). The percentage of occurrence was 100%, indicating that myctofid larvae were broadly distributed in the study area. Diversity was high and 67 taxa were described. The area north of 22°N , which covers the central region of the gulf, presented four assemblages. In the Bay of Campeche, there was only one dominant assemblage, which was also recorded at some of the stations in the more northern zone. The stations within the Channel of Yucatan showed similarity with some stations of the northern region. Significant differences were found in the oceanographic conditions between the Bay of Campeche and the northern zone. Based on the oceanographic conditions, it was possible to define a region in the northern reaches of the study area (north of 22°N) that was influenced by the anticyclonic Loop Current eddies Olympus and Nautilus II, a second region corresponding to the Bay of Campeche (south of 22°N) that is influenced by cyclonic structures, and a third region comprised of the Yucatan Channel, which is influenced by the Loop Current. However, the regionalization derived from the oceanographic conditions during the XIXIMI-04 cruise coincides only in part with the spatial distribution of the assemblages. The assemblage present in the northern zone and in stations within the Bay of Campeche could be the result of the local reproduction of the same set of species, or larval transport between regions. Given the distance and current pattern between the Yucatan Channel and the central gulf and the length of the larval period typical of myctophids (ca. 50-60 days), the presence of similar assemblages in these two regions is unlikely to be the result of larval transport. This suggests the same set of species were spawning in these regions. The results of this study indicate that the distribution and reproduction of adults in mesopelagic waters influences the abundance and distribution of larvae, but that it is also important to consider transport mechanisms and oceanographic conditions when explaining larval fish assemblages.

Keywords: Larval fish assemblages, Myctophidae, oceanographic conditions, deepwater region, Gulf of Mexico.

Dedicatoria

A mi familia que no hay nadie como ellos, mi hermana, mi padre y mi madre, por el amor, el apoyo incondicional y estar siempre a mi lado y acompañándome pese a la distancia.

Agradecimientos

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

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

"Esta investigación ha sido financiada por el Fondo Sectorial CONACyT - SENER - Hidrocarburos, proyecto 201441. Esta es una contribución del Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM)".

Los productos de altimetría fueron producidos por SsaltoYDuacs y distribuidos por Aviso, con apoyo de Cnes (disponibles en, <http://marine.copernicus.eu/sea-level-thematic-center-sl-tac/>).

Gracias a la Dra. Sharon Z. Herzka por abrirme las puertas y confiar en mí, por el entusiasmo, el apoyo constante, el compromiso y enseñarme a resolver problemas y no desistir a lo largo de este viaje que no ha hecho más que empezar.

A la Dra. Paty Jiménez por mostrarme un mundo desconocido para mí, por todo el empeño, el entusiasmo, y brindarme un espacio a su lado.

A la Dra. Paula Pérez por todas las ideas y por ayudarme a ver las cosas a diferentes escalas.

Al Dr. Axayácatl Rocha por mostrarme que todo siempre se puede explicar un poco mejor.

A mi querido laboratorio de Ecología pesquera I y II por la ayuda, los ánimos, y mis tonterías cada día. A Pauli por entendernos con una mirada, a Lauris por enseñarme que siempre se puede ser mejor persona, a Re por los apapachos, a Queen por la silla, a Conchis por el buen humor, a Gsus por tener un pedazo de mi tierra tan cerca, a Chechilia por su aura y a Óscar por el norteño.

A Aino por darme un lugar donde quedarme, por las olas compartidas y el apoyo mutuo.

A mi familia sauzaleña, Rodri, Macarrón y Mariano, Patrón, Rebel, Emi, Mati, Issa, Dani, Diego, Pau, Ampado, Fulli, Lau, Jorch, Anahí, Nur, Laura, Chivis y Anuar, por los asados y ceviches.

A mi generación de CICESE por las buenas risas y las cervezas frías siempre en buena compañía.

A todos los mexicanos que con su esfuerzo ayudan a que haya becas.

Y al mar, por demostrarme que siempre hay algo más que aprender y de lo que fascinarse.

Por todo ello y mucho más, gracias 

Tabla de contenido

Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos	iv
Lista de figuras	vii
Lista de tablas.....	ix
 Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Importancia de los estudios de larvas de peces.....	1
1.2 Características oceanográficas del golfo de México	1
1.3 Estudios sobre asociaciones de larvas de peces en el golfo de México	5
1.4 Descripción de la familia	7
1.5 Pregunta de investigación	9
1.6 Hipótesis	9
1.7 Objetivos	9
 Capítulo 2. Materiales y métodos	10
2.1 Área de estudio	10
2.2 Campaña oceanográfica XIXIMI-04	12
2.3 Asociaciones de larvas de peces	13
2.4 Caracterización de las regiones y condiciones oceanográficas	16
 Capítulo 3. Resultados	18
3.1 Composición de la comunidad de larvas de la familia Myctophidae	18
3.2 Asociaciones de larvas de la familia Myctophidae.....	21
3.3 Identificación y caracterización de las condiciones oceanográficas	28
 Capítulo 4. Discusión	35
 Capítulo 5. Conclusiones	44
 Lista de referencias.....	45
 Anexo	55

Lista de figuras

1	Representación de las estructuras de mesoescala en la región de aguas profundas del golfo de México. La corriente de Lazo (líneas rojas) y formación de giros y remolinos ciclónicos (anillos azules) y anticiclónicos (anillos rojos).....	3
2	Esquema de circulación de un giro ciclónico (azul) y un giro anticiclónico (rojo) con relación a la altura del nivel de la superficie del mar y la profundidad de la pincoclina. La altura promedio del nivel mar se señala como referencia. En una sección de 19°N a 25°N del golfo de México correspondiente a agosto septiembre de 2015, se observa a la izquierda el ascenso y a la derecha el descenso de las isotermas en la columna de agua.....	4
3	Mapa batimétrico de la región de aguas profundas. La línea representa la isóbata de los 1000 metros.....	10
4	Estaciones de la campaña oceanográfica XIXIMI-04. La línea discontinua representa la isóbata del talud continental (200 metros) y la línea continua la isóbata de la región de aguas profundas (1000 metros).....	12
5	Gráfico teórico de la prueba de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1969), modificada por García de León (1988). Adaptado de González-Acosta (1998).....	15
6	(A) Abundancia estandarizada de larvas totales y (B) abundancia estandarizada de larvas de mictófidios en la campaña XIXIMI-04 en número de larvas·1000 m ⁻³ . Tener en cuenta diferencia entre escalas.....	18
7	Porcentaje de larvas de mictófidios con respecto al total de larvas de peces en estaciones cubiertas durante la campaña XIXIMI-04.....	19
8	Proporción de larvas en estadio de preflexión (blanco) respecto al resto de estadios: Flexión, postflexión y transformación (rojo) de la familia Myctophidae durante la campaña XIXIMI-04.....	20
9	Clúster inverso o <i>modo R</i> realizado con los 67 taxones identificados de la familia Myctophidae durante la campaña XIXIMI-04. Los grupos A (verde), B (rojo) y C (naranja) tuvieron similitudes superiores al 40%.....	22
10	Clúster <i>modo Q</i> agrupando las estaciones en función de los 8 taxones dominantes según el IVB. Asociación roja 6 estaciones, asociación azul 19 estaciones, asociación amarilla 3 estaciones, asociación verde 8 estaciones. Distribución de las asociaciones en el área de estudio. Las líneas discontinuas negras representan las estructuras de mesoescala presentes durante la campaña XIXIMI-04.....	23

11	Clúster <i>modo Q</i> del grupo <i>B</i> generado por el clúster inverso agrupando las estaciones en función de los 7 taxones. Asociación roja 9 estaciones, asociación verde 6 estaciones, asociación azul 18 estaciones. Distribución de las asociaciones en el área de estudio. Las líneas discontinuas negras representan las estructuras de mesoescala presentes en la campaña XIXIMI-04.....	26
12	(A) Energía cinética superficial del mar, (B) Vorticidad superficial del mar, (C) Energía cinética superficial del mar de la bahía de Campeche, (D) Vorticidad superficial del mar de la bahía de Campeche. Los mapas representan las condiciones promedio entre el 27 agosto de 2015 y el 16 de septiembre de 2015 y la red de estaciones de XIXIMI-04. Las escalas varían según la región.....	30
13	(A) Temperatura promedio de 0 a 200 metros de profundidad en grados Celsius, (B) Profundidad de la capa de mezcla en metros, (C) Profundidad del máximo de fluorescencia en metros y (D) Concentración de clorofila <i>a</i> superficial en $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$, durante la campaña XIXIMI-04.....	32
14	Análisis de componentes principales de variables medidas con CTD y abundancias de larvas de la familia Myctophidae durante el crucero XIXIMI-04. El total de la varianza explicada para el modelo es del 72.2%.....	33
15	División de las tres regiones principales del sur del golfo de México durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04 con base en los datos satelitales e <i>in situ</i> . Una región norte (azul), una región sur (rosa) una región asociada a la zona de influencia de la corriente de Lazo (verde) y una zona de transición (amarilla).....	34

Lista de tablas

1	Taxones dominantes según el Índice de valor biológico con el criterio del Índice de valor biológico con valor de corte del 50%.....	21
2	Número de estaciones al norte y al sur de 22°N en el clúster <i>modo Q</i> según el criterio de Índice de valor biológico para cada asociación.....	23
3	Resultados del análisis SIMPER en el clúster <i>modo Q</i> para cada asociación con el criterio de Índice de valor biológico.....	24
4	Número de estaciones al norte y al sur de 22°N en el clúster <i>modo Q</i> para el grupo A generado por el clúster inverso o <i>modo R</i>	25
5	Resultados del análisis SIMPER en el clúster <i>modo Q</i> para cada asociación para el grupo A generado por el clúster inverso o <i>modo R</i>	27
6	Abundancia estandarizada y porcentaje de ocurrencia para las especies pertenecientes al grupo B generado por el clúster inverso o <i>modo R</i>	28
7	Valor promedio y desviación estándar de altura superficial del mar (SSH), vorticidad (VORT) y energía cinética (KE) entre estaciones al norte y al sur de 22°N.....	29
8	Valor promedio y desviación estándar de variables medidas in situ en estaciones situadas al norte y al sur de 22°N.....	31

Capítulo 1. Introducción

1.1 Importancia de los estudios de larvas de peces

Los estudios sobre las asociaciones de larvas de peces son elementales para definir áreas y épocas de desove de adultos, la duración de la vida planctónica de las larvas, y establecer patrones de distribución y reclutamiento en función de procesos biológicos y oceanográficos (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998). Los patrones de distribución de las larvas de peces están relacionados con la actividad reproductiva de adultos, así como factores topográficos e hidrográficos que afectan a la distribución de larvas (Nonaka *et al.*, 2000) y procesos biológicos que influyen sobre la supervivencia (Hempel, 1979; Lasker, 1981; Houde y Hoyt, 1987).

Las asociaciones de larvas de peces se definen como un conjunto de taxones presentes en un lugar y momento determinado (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Flores-Coto *et al.*, 2009; Lindo-Atichati *et al.*, 2012). El traslape espacio-temporal de diferentes taxones de larvas de peces se debe al solapamiento de las zonas de desove de los adultos de diferentes especies (Laprise y Pepin, 1995), a la agrupación de huevos y larvas de peces de diversas procedencias como consecuencia de procesos de circulación oceánica que influyen sobre los patrones de transporte (Richards *et al.*, 1993; Bakun, 2006), así como la disponibilidad de alimento, capacidad de alimentación de las larvas y la tasa de depredación (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; MacKenzie y Kiørboe, 2000; Fuiman y Werner, 2002). Comprender la relación entre las variaciones espaciales y temporales en la composición taxonómica, la abundancia y distribución de las larvas de peces en función de condiciones oceanográficas es imprescindible para entender los procesos que influyen sobre su reclutamiento y sobre la estructura de las asociaciones (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Flores-Coto *et al.*, 2009).

1.2 Características oceanográficas del golfo de México

La región de aguas profundas (> 1000 m de profundidad) comprende el 70% del área del golfo de México. Muller-Karger *et al.* (2015) realizaron una climatología de las aguas superficiales de la región de aguas profundas del golfo de México y concluyeron que las mayores concentraciones de clorofila en la superficie y estimaciones de producción primaria neta ocurren durante el invierno, cuando las aguas son más frías y los vientos más intensos, una capa de mezcla más ancha y transporte de nutrientes hacia la superficie. La menor disponibilidad de nutrientes, las menores concentraciones de clorofila a y la menor producción primaria se da durante el verano, cuando hay temperaturas

superficiales muy cálidas y poco viento, generando una mayor estratificación y una capa de mezcla somera que lleva a una menor disponibilidad de nutrientes en las aguas superficiales.

Heileman y Rabalais (2009) indicaron que el golfo de México es una región con productividad primaria moderada ($150\text{--}300\text{ g C m}^{-2}\text{ año}^{-1}$), ya que presenta áreas eutróficas sobre la costa y plataforma y oligotróficas en aguas oceánicas. Dentro de la región de la bahía de Campeche la disponibilidad de nutrientes y alimento es mayor dado que se trata de una región con procesos de mezcla, surgencias características y transporte de agua desde la plataforma (Salas de León *et al.*, 2004). Aguirre-Gómez (2002) en la bahía de Campeche durante la estación de otoño encontraron una elevada productividad dentro de la plataforma continental en comparación con regiones más oceánicas. Sin embargo, las aguas son transportadas horizontalmente desde la plataforma hacia la zona central de la Bahía, suponiendo una fuente importante de nitrato y nitrógeno para la región de aguas profundas (Furnas y Smayda, 1987; Monreal-Gómez y Salas de León, 1990).

La circulación y productividad del golfo de México al sur de 25°N está fuertemente asociada a estructuras de mesoescala, entre las cuales la más predominante es la corriente de Lazo (Figura 1). Esta entra al golfo a través del canal de Yucatán y sale por el estrecho de Florida, juntándose con la corriente del Golfo para formar parte del giro anticiclónico del Atlántico norte (Gallaway *et al.*, 2001; Hamilton y Lee, 2005; Carton, 2010). La corriente de Lazo se extiende hacia el interior del golfo con distintos niveles de intrusión, y periódicamente se desprenden remolinos anticiclónicos que influyen sobre los sistemas pelágicos donde los peces desovan (Leben, 2005; Teo y Block, 2010). Los giros anticiclónicos provenientes de la corriente de Lazo son transportados hacia la región oeste del golfo de México, donde interaccionan con la plataforma continental hasta que se disipa su energía (Dubranna *et al.*, 2011). El golfo también se caracteriza por la presencia de un remolino ciclónico semipermanente en la bahía de Campeche (Pérez-Brunius *et al.*, 2013) y remolinos ciclónicos y anticiclónicos de mesoescala que interactúan entre ellos e influyen sobre la productividad y circulación (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Pérez-Brunius *et al.*, 2013).

Una de las causas del desprendimiento y transporte de los giros y remolinos de la corriente de Lazo es su interacción con la plataforma continental de la península de Yucatán, la del norte del golfo de México y la península de Florida (Smith, 1986; Leben, 2005). El transporte de agua a las diferentes regiones del golfo de México está asociado principalmente a la energía cinética y vorticidad de la corriente de Lazo y los giros anticiclónicos que se desprenden de ella, así como otras estructuras de mesoescala con las cuales estas estructuras interactúan. De esta manera, las estructuras de mesoescala modulan las variaciones energéticas e influyen sobre la distribución de las masas de agua y la composición taxonómica del plancton, especialmente en la región de aguas profundas.

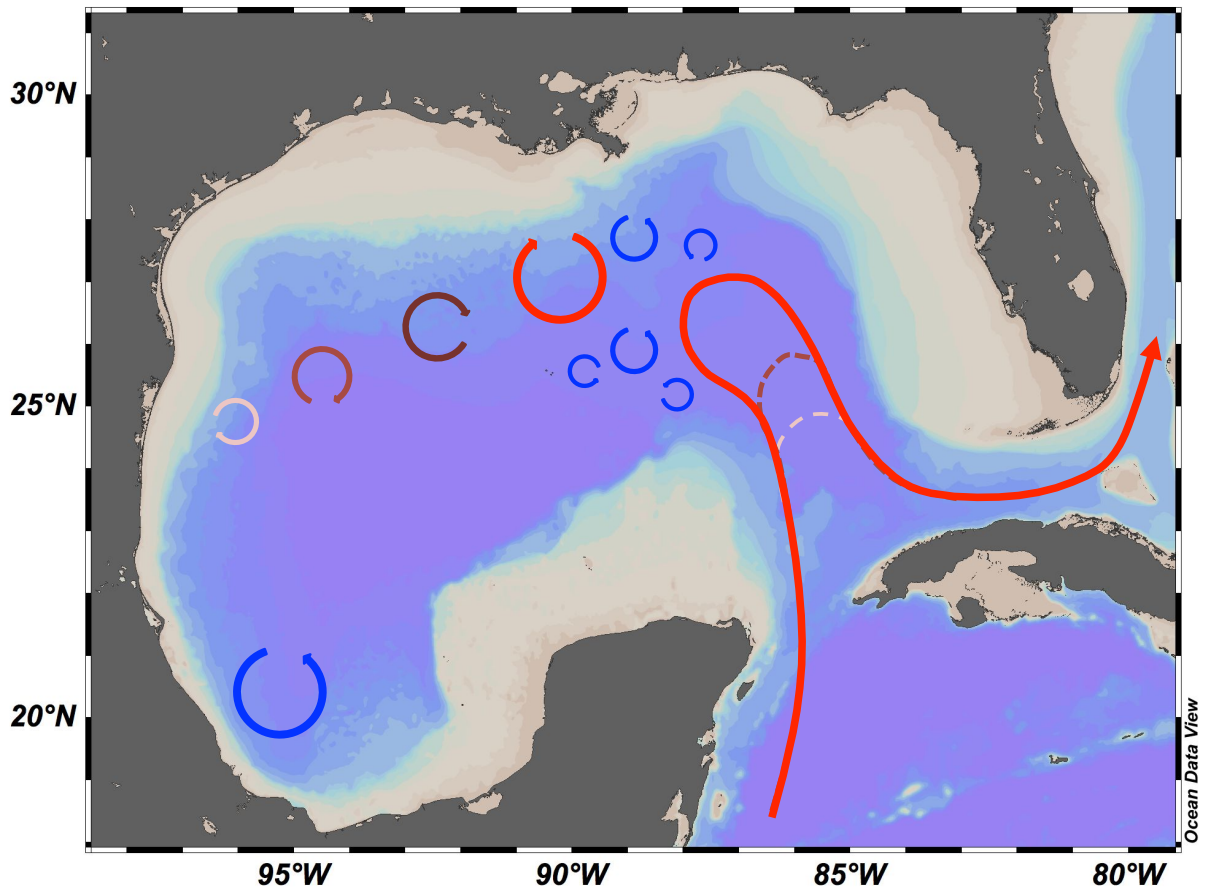


Figura 1. Representación de las estructuras de mesoescala en la región de aguas profundas del golfo de México. La corriente de Lazo (línea roja) y formación de giros y remolinos ciclónicos (anillos azules) y anticiclónicos (anillos rojos).

Los giros o remolinos anticiclónicos se caracterizan por rotación en sentido horario en el hemisferio norte lo cual genera zonas de convergencia de aguas superficiales, el aumento en la superficie del mar y el hundimiento de la piconclina (Cruz *et al.*, 2008, Figura 2). Las propiedades principales de los giros anticiclónicos son la baja concentración de nutrientes en la capa de mezcla (nitratos y fosfatos) la baja concentración de clorofila que indica poca productividad, una mayor profundidad de la piconclina, y su capacidad de retención hacia el interior del giro (Brown *et al.*, 1989; Biggs y Ressler, 2001; Merino y Monreal, 2004; Salas de León y Monreal-Gómez, 2005).

En los giros o remolinos ciclónicos la circulación es en sentido antihorario en el hemisferio norte, lo cual lleva a una divergencia de la columna de agua y un ascenso de decenas de metros de la piconclina (Cruz *et al.*, 2008, Figura 2). Este ascenso de aguas profundas hacia la superficie aporta nutrientes, lo cual que favorece la productividad biológica (Merino y Monreal, 2004). Sin embargo, los nutrientes, fitoplancton y zooplancton tienden a concentrarse en el perímetro de los giros ciclónicos por el efecto dispersivo de los giros ciclónicos en comparación con el centro del giro (Brown *et al.*, 1989; Biggs *et al.*, 1997; Merino y Monreal, 2004; Salas de León y Monreal-Gómez,

2005). Adicionalmente, en ocasiones se observan interacciones entre giros, incluyendo el transporte horizontal de nutrientes y plancton desde la periferia de giros ciclónicos hacia el centro de los giros anticiclónicos, donde son retenidos en el interior (Kalff, 2002; Hu *et al.*, 2005).

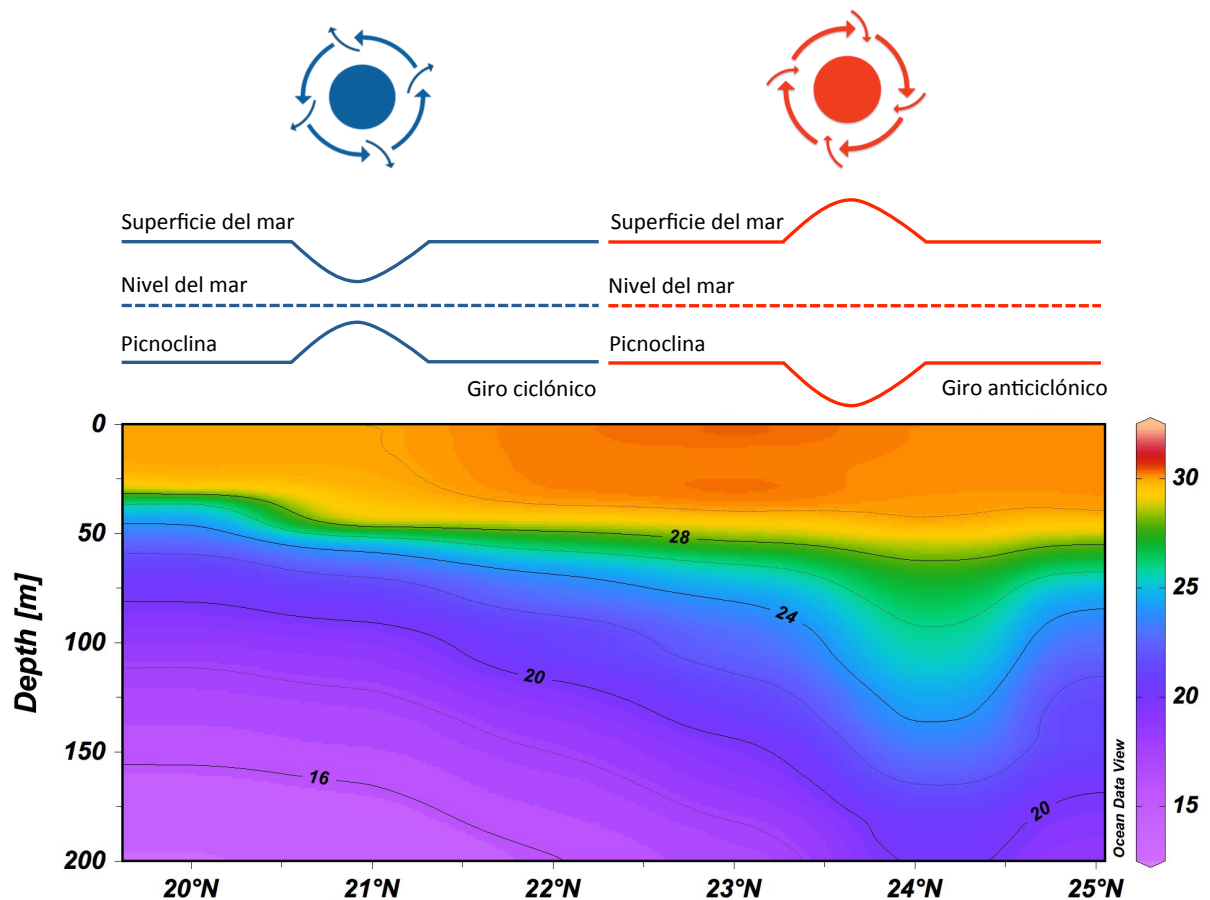


Figura 2. Esquema de circulación de un giro ciclónico (azul) y un giro anticiclónico (rojo) con relación a la altura del nivel de la superficie del mar y la profundidad de la pínoclina. La altura promedio del nivel mar se señala como referencia. En una sección de 19°N a 25°N del golfo de México correspondiente a agosto septiembre de 2015, se observa a la izquierda el ascenso y a la derecha el descenso de las isotermas en la columna de agua.

De acuerdo con diversos autores el sur del golfo de México es posible dividirlo en tres regiones como la región norte, la bahía de Campeche y el canal de Yucatán. Sutton *et al.* (2017) indicaron que la región de aguas profundas del golfo de México es independiente del resto del océano Atlántico con base en rangos de temperatura, niveles de productividad superficial y composición taxonómica de las comunidades pelágicas de la zona profunda. Monreal-Gómez y Salas de León (1990) observaron como la circulación ciclónica de la bahía de Campeche estaba fuertemente influenciada por las estructuras de mesoescala de tipo anticiclónico de la región norte del golfo. Flores-Coto *et al.* (2014) dividieron la región de Campeche en oceánica y las zonas de Tabasco-Campeche y Yucatán con plataforma continental con base en la temperatura, salinidad y turbidez. Muller-Karger *et al.* (2014) dividieron la zona oceánica del golfo de México en cuatro regiones con el objetivo de observar las

variaciones en la temperatura, la altura superficial del mar, la profundidad de la capa de mezcla y la producción primaria neta. Miron *et al.* (2017) obtuvieron una geografía dinámica lagrangiana a partir de boyas de deriva la cual resultó en siete regiones con relativamente poco intercambio entre sí. En la región sur del golfo describieron la región norte, la bahía de Campeche y el canal de Yucatán. Teniendo en cuenta las diferentes conclusiones de muchos autores, definir una regionalización de las aguas profundas durante la campaña XIXIMI-04 en función de las condiciones oceanográficas (altura superficial del mar, energía cinética y vorticidad, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila *a* superficial) es fundamental para interpretar los patrones de distribución y abundancia de larvas de peces de la familia Myctophidae en la región de aguas profundas dentro del golfo de México.

1.3 Estudios sobre asociaciones de larvas de peces en el golfo de México

La zona de aguas profundas del golfo de México es un territorio de desove y desarrollo larvario para numerosas especies de peces, desde especies mesopelágicas como mictófidios (Gartner, 1993; Conley y Gartner, 2009), hasta pelágicos mayores como marlines y atunes (Muhling *et al.*, 2012; Rooker *et al.*, 2012). La mayoría de los estudios sobre las asociaciones de larvas de peces marinos del golfo se han desarrollado al norte de los 25°N, dentro de la Zona Económica de los Estados Unidos de América. Los estudios relacionados con las asociaciones de larvas de peces en esta región son muy heterogéneos en cuanto a su enfoque, pero abarcan estudios sobre la distribución de especies (Cornic *et al.*, 2017), la caracterización de las zonas de desove de especies de importancia comercial (Muhling *et al.*, 2012; Rooker *et al.*, 2012, 2013), la relación entre estructuras de mesoescala y las asociaciones (Richards *et al.*, 1993; Lindo-Atichati *et al.*, 2012), el papel de la estacionalidad en la distribución de larvas de peces (Biggs y Ressler, 2001), o el papel de los ríos sobre la composición de especies y el transporte larvario (Govoni, 1993).

En aguas mexicanas la mayoría de la investigación se ha realizado en regiones costeras, la plataforma continental y aguas oceánicas adedañas, y se ha demostrado que hay patrones de distribución taxonómica característicos de estas zonas. Por ejemplo, en la región de Campeche, Sanvicente-Añorve *et al.* (1998) mostraron que la composición taxonómica de las asociaciones de larvas de peces variaba entre zonas oceánica, nerítica y costera). Rodríguez-Varela *et al.* (2001) dentro de toda la Zona Económica Exclusiva del golfo de México encontraron que las larvas de la familia Myctophidae tenían una mayor abundancia y distribución más amplia que otras familias de peces en los límites de la plataforma continental y en aguas más oceánicas que en zonas más costeras. Estos autores y entre otros concluyeron que la distribución, la abundancia y las asociaciones de larvas de peces de la

familia Myctophidae predominan en las regiones de aguas profundas y alejadas del talud continental comparado con el interior de la plataforma y la costa.

Estudios previos sobre asociaciones en la región de aguas profundas permitieron delimitarlas con respecto a las regiones neríticas y costeras del golfo de México. Richards *et al.* (1993) definieron que en la zona de influencia de la corriente de Lazo en la península de Yucatán, ciertas familias meso-batipelágicas (Myctophidae, Gonostomatidae y Sternoptychidae) podían ser utilizadas como indicadores de regiones oceánicas debido a su alta presencia en las asociaciones de aguas profundas, y notaron también la ausencia de familias costeras o neríticas (*e.g.*, Gobiidae o Bothidae). Sanvicente-Añorve *et al.* (1998) también indicaron que las asociaciones de larvas en aguas oceánicas de la bahía de Campeche estaban compuestas principalmente por especies de familias meso-batipelágicas (Myctophidae y Gonostomatidae) ya que la mayoría de estas familias desovan a lo largo del año sin aparente estacionalidad en comparación con familias costeras o neríticas. Flores-Coto *et al.* (2014) señalaron que el principal factor que explicaba la formación de asociaciones de larvas en la bahía de Campeche era el hábitat y el área de desove de los adultos, seguido por la temperatura, la salinidad, la turbidez y la isóbata de los 200 metros. Sin embargo, en comparación con especies costeras, el estudio de asociaciones de larvas de peces de hábitat meso-batipelágico es complejo por la dificultad y alto costo de realizar muestreos lejos de la costa y a gran profundidad, o por el desconocimiento de las características morfológicas durante las etapas tempranas de desarrollo que impiden la identificación a nivel de especie.

La distribución de larvas de peces y su abundancia está fuertemente influenciada por condiciones oceanográficas, como por ejemplo los patrones de circulación y condiciones ambientales locales (Richardson *et al.*, 1977). Richards *et al.* (1993) evaluaron la abundancia y las asociaciones de larvas de peces en la corriente de Lazo, y encontraron que las mayores abundancias y diversidad tenían lugar en el margen de la corriente y que había asociaciones características de zonas costeras, de la corriente de Lazo en sí y de otras zonas oceánicas. También observaron que las diferencias entre las asociaciones de larvas de peces característicos de la plataforma y la zona oceánicas era debido principalmente al hábitat de los adultos. Sanvicente-Añorve *et al.* (2000) indicaron que los factores que más se relacionaban con distribución de larvas de peces en el sur del golfo de México eran la descarga de ríos, procesos de mezcla y la presencia de giros oceánicos en la meso y macroescala. Espinosa-Fuentes y Flores-Coto (2004) establecieron que la salinidad, la temperatura y la profundidad de la capa de mezcla estaban relacionados con la distribución y abundancia de larvas de peces oceánicos del sur del golfo de México. Flores-Coto *et al.* (2009) encontraron que en la región de la bahía de Campeche la relación entre la densidad de larvas de peces y la biomasa de zooplancton era positiva y que presentaban patrones de distribución muy similares. Es posible

concluir que las condiciones oceanográficas modulan la distribución y abundancia de larvas y se puede inferir que las especies con cierta semejanza en sus hábitos reproductivos y afinidad a condiciones oceanográficas particulares serán afectadas de manera similar. Lindo-Atichati *et al.* (2012) indicaron que las mayores abundancias de larvas de cinco especies mesopelágicas se localizaban en los márgenes de los remolinos anticiclónicos en el norte del golfo de México y que la variación en la intensidad de la corriente de Lazo influye sobre el reclutamiento. Rooker *et al.* (2012) mostraron que la distribución de larvas de algunas especies de pelágicos mayores como por ejemplo marlín azul y blanco, pez vela y pez espada del norte del golfo de México estaban muy influenciadas por la proximidad a estructuras de mesoescala, y como las regiones con alturas superficiales del mar negativas presentaron mayores abundancias. Estos estudios concluyeron que las condiciones oceanográficas, como la hidrología y la circulación, y las estructuras de mesoescala modulan la distribución, la abundancia y la formación de las asociaciones de larvas de peces.

1.4 Descripción de la familia

Los peces linterna (familia Myctophidae) son una de las familias con mayor biomasa de entre los peces mesopelágicos (Rodríguez y Castro, 2000). Conforman aproximadamente el 75% de la biomasa de la ictiofauna oceánica (Vipin *et al.*, 2012) y hasta un 50% de los peces mesopelágicos capturados mediante técnicas de arrastre a media agua (Olivar *et al.*, 2012).

Presentan una enorme importancia ecológica debido a su alta biomasa, lo cual los hace importantes en diversos ciclos biogeoquímicos ya que aportan al flujo de carbono a aguas profundas mediante sus heces que llegan a depositarse en los fondos marinos (Catul *et al.*, 2011; St. John *et al.*, 2016), importan nutrientes desde la superficie hasta las zonas de mínimo oxígeno y participan en los procesos respiratorios de la columna de agua (Nair *et al.*, 1999).

Las larvas de los mictófidos son un eslabón entre consumidores primarios como copépodos, eufáusidos, anfípodos y ostrácodos y niveles tróficos superiores, y los juveniles y adultos contribuyen al sustento de consumidores terciarios como atunes, tiburones, cetáceos y pinnípedos (Cherel *et al.*, 2007). Los mictófidos también son fuente de alimento para especies pelágicas (Cherel *et al.*, 2007; Valinassab *et al.*, 2007; Vipin *et al.*, 2012). Tienen un alto contenido calórico en lípidos que son particularmente importantes desde el punto de vista metabólico durante las etapas de madurez y desove de diversos depredadores (Lea *et al.*, 2002). Económicamente, son empleados para la fabricación de alimentos formulados y abonos debido al alto contenido de lípidos y ésteres cerosos

(Balu y Menon, 2006). Sin embargo, debido a las dificultades asociadas a su captura y procesamiento al tratarse de peces mesopelágicos, además de su bajo contenido proteico, por el momento la pesca de los mictófididos para el consumo humano no resulta económicamente rentable (Lekshmy *et al.*, 1983; Catul *et al.*, 2011).

Los mictófididos incluyen aproximadamente 250 especies agrupadas en 33 géneros (Catul *et al.*, 2011). La familia se divide en dos subfamilias (*Myctophinae* y *Lampanyctinae*) con base en características morfológicas que son evidentes desde la fase larvaria (Paxton *et al.*, 1972; Conley y Hopkins, 2004), como la morfología de los ojos o el orden de desarrollo de las aletas. La alta diversidad de especies de la familia, unida a una distribución amplia que abarca desde el Ártico hasta el Antártico, permite utilizar la composición taxonómica y patrones de distribución de los mictófididos como indicadores biogeográficos y trazadores de procesos oceanográficos reflejados en patrones como el endemismo de ciertas especies (Filin, 1998).

En contraste con muchas otras especies de peces marinos, los mictófididos desovan a profundidades mayores a los 200 metros, y los huevos se fertilizan, desarrollan y eclosionan mientras ascienden a la superficie; su flotabilidad positiva es atribuible a la presencia de glóbulos de aceite menos densos que el agua (Gartner, 1993; Moku *et al.*, 2005). Los huevos eclosionan cuando el embrión tiene una talla aproximada de 2 milímetros y aún hay vitelo en el saco vitelino. La etapa larvaria dura aproximadamente 50 días, hasta que se completa su metamorfosis (Gartner, 1991). La flexión del notocordio ocurre aproximadamente a la mitad de la longitud máxima de las larvas (*e.g.*, previo al proceso de transformación o metamorfosis). La transformación de larva a juvenil ocurre entre los 12 y 19 mm de longitud estándar (LE; Moser *et al.*, 1984). Sin embargo, en algunas especies adultas de menor tamaño esto ocurre entre los 9 y 10 mm LE (*e.g.*, *Electrona risso* y *Notolychnus valdiviae*), y en especies de mayor tamaño (*e.g.*, *Symbolophorus rufinus*) la transformación ocurre alrededor de los 23 mm LE (Moser *et al.*, 1984). Los mictófididos presentan un crecimiento rápido durante las fases tempranas del desarrollo, tienen una longevidad media de 1 a 5 años y una tasa de mortalidad elevada (Childress *et al.*, 1980; Rodríguez y Castro, 2000).

Los estudios sobre asociaciones de larvas de familias mesopelágicas con amplia distribución y abundancia, como la familia Myctophidae, son limitados. Sin embargo, son de suma utilidad para comprender cómo las asociaciones de larvas de peces son moduladas por las condiciones oceanográficas y estructuras de mesoescala en la región de aguas profundas del sur del golfo de México.

1.5 Pregunta de investigación

¿La abundancia, la distribución y asociaciones de larvas de mictófidios varían en función de las condiciones oceanográficas o regiones en la zona de aguas profundas del sur del golfo de México durante condiciones de verano?

1.6 Hipótesis

- Las abundancias y las asociaciones presentarán un mayor nivel de similitud entre estaciones con condiciones oceanográficas similares o si se encuentran dentro de una misma región.
- Dada la mayor productividad que caracteriza a la bahía de Campeche, las abundancias estandarizadas de larvas de mictófidios serán mayores.

1.7 Objetivos

- Definir qué especies de mictófidios son dominantes en la zona de aguas profundas del golfo de México de 25°N hacia el sur y comparar con la literatura.
- Establecer la relación entre la abundancia y la distribución de larvas de peces de la familia Myctophidae y las principales condiciones oceanográficas y regiones del golfo de México durante condiciones de verano.
- Definir las asociaciones de larvas de mictófidios distribuidas en el sur del golfo de México en condiciones de verano en relación a las principales condiciones oceanográficas y estructuras de mesoescala.

Capítulo 2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica dentro de la Zona Económica Exclusiva mexicana del golfo de México, entre los 18°N a 25°N y los 82°O a 95°O dentro de la región de aguas profundas (> 1000 m; Figura 3). La profundidad promedio del área de muestreo es de 2,700 metros, con una pronunciada pendiente en el talud continental en la región noreste y pendiente más suave en la región oeste y la zona abisal llega hasta aproximadamente los 3700 m de profundidad. La corriente de Lazo entra al golfo por el canal de Yucatán, que cuenta con 220 kilómetros de ancho y con una batimetría con una profundidad máxima de 2000 metros de profundidad (Rivas *et al.*, 2005). La salida de la corriente de Lazo hacia el océano Atlántico es por el estrecho de Florida, que tiene 160 kilómetros de ancho y hasta 850 metros de profundidad (Elliot, 1982).

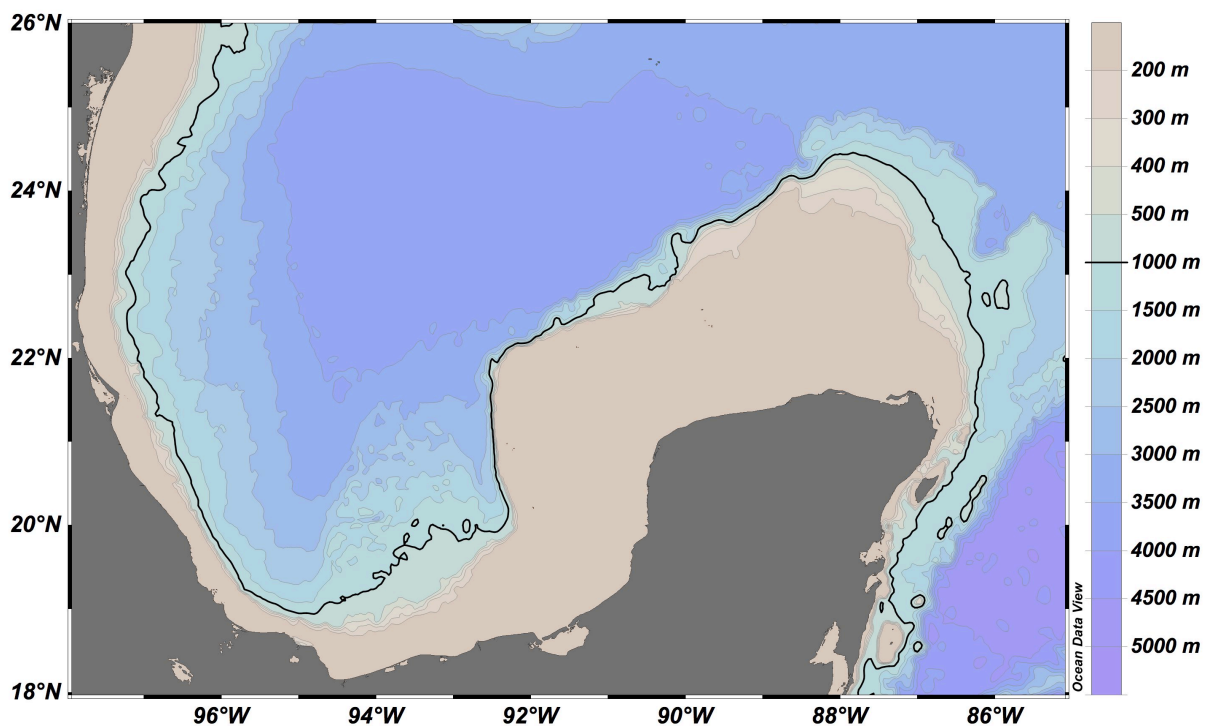


Figura 3: Mapa batimétrico de la región de aguas profundas. La línea representa la isóbata de los 1000 metros.

Las estructuras de mesoescala pueden delimitarse por la altura de la superficie del mar, su energía cinética y vorticidad (Hoffmann y Worley, 1986; DiMarco *et al.*, 2005; Lindo-Atichati *et al.*, 2012; Pérez-Brunius *et al.*, 2013). Según Sturges y Leben (2000), la posición de la corriente de Lazo es muy variable, debido a que se desprenden remolinos predominantemente anticiclónicos con una

duración de 3 a 7 meses, y con intervalos de separación entre giros de 4 a 14 meses. Sin embargo, para que la circulación del golfo de México se mantenga, los giros y remolinos deben darse con suficiente frecuencia (Elliot, 1982; Oey, 1996).

Para la región norte del golfo, Elliott (1982) describió cómo los giros anticiclónicos que se desprenden de la corriente de Lazo se pueden identificar por su alta salinidad (36.6‰ a 22.5°C) en el núcleo del giro. La velocidad media a la que estos giros anticiclónicos se transportan hacia la región oeste del golfo de México es de aproximadamente 3.7 a 6.5 km día⁻¹. Elliott (1982) encontró que la tasa de decaimiento de estos giros es muy lenta, por lo que su energía y vorticidad disminuye de manera que mantienen su estructura hasta alcanzar la plataforma continental de la región oeste del golfo de México. Dentro de la región de la bahía de Campeche (sur de 22°N), también se ha documentado la presencia de giros anticiclónicos procedentes de la corriente de lazo o por la formación de vórtices a partir de estos giros (Pérez-Brunius et al., 2013) con una duración entre uno y dos años, y se ha demostrado que interaccionan con otras estructuras de mesoescala (Elliot, 1982; Vukovich y Crissman, 1986).

La región de la bahía de Campeche (18°N a 22°N y 92°O a 97°O) es un área semicerrada con alta pendiente en el talud continental. Se caracteriza por ser la región con el mínimo oxígeno menor y más amplio del suroeste del golfo de México, con un promedio de 2.5 ml L⁻¹ en comparación con los 2.7 ml L⁻¹ que se observan en el resto del golfo (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005). La estacionalidad de los vientos puede dividirse en fuerte en invierno y débil en verano, modulando la intensidad del giro ciclónico semipermanente en la región de la bahía de Campeche (DiMarco *et al.*, 2005; Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005). Esta región tiene un giro ciclónico permanente que abarca los 800 primeros metros de la columna de agua, con un transporte promedio de $4 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ hacia la superficie (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005). Pérez-Brunius *et al.* (2013) mostraron que la presencia del giro ciclónico es debida principalmente a la conservación de la vorticidad potencial influenciada por la profundidad. Sin embargo, no queda del todo claro cual es el motor que mantiene al giro, algunos autores sugieren es el torque ejercido por el viento (Vazquez de la Cerda *et al.*, 2005), mientras que otros piensan que son los flujos horizontales de vorticidad y las turbulencias generadas por estos giros anticiclónicos transicionales que interaccionan con la plataforma continental al suroeste del golfo de México (Oey, 1996; Pérez-Brunius *et al.*, 2013).

2.2 Campaña oceanográfica XIXIMI-04

La campaña oceanográfica XIXIMI-04 fue llevada a cabo del 27 de agosto al 16 de septiembre de 2015 a bordo del *Buque Oceanográfico Justo Sierra* perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. Se muestrearon un total de 55 estaciones con una distancia entre ellas de 75 a 100 km dentro de la región de aguas profundas (>1000 m). Las estaciones abarcaron zonas oceánicas desde 25°N hacia el sur del golfo de México, incluyendo la bahía de Campeche y el canal de Yucatán (Figura 4). Al norte de la bahía de Campeche (22°N a 25°N) se cubrieron 25 estaciones, en la bahía de Campeche (20°N a 22°N) se ubicaron 22 estaciones y en la región del canal de Yucatán (87°O a 86°O) se cubrieron cuatro estaciones en las cuales se hicieron dos arrastres en cada una.

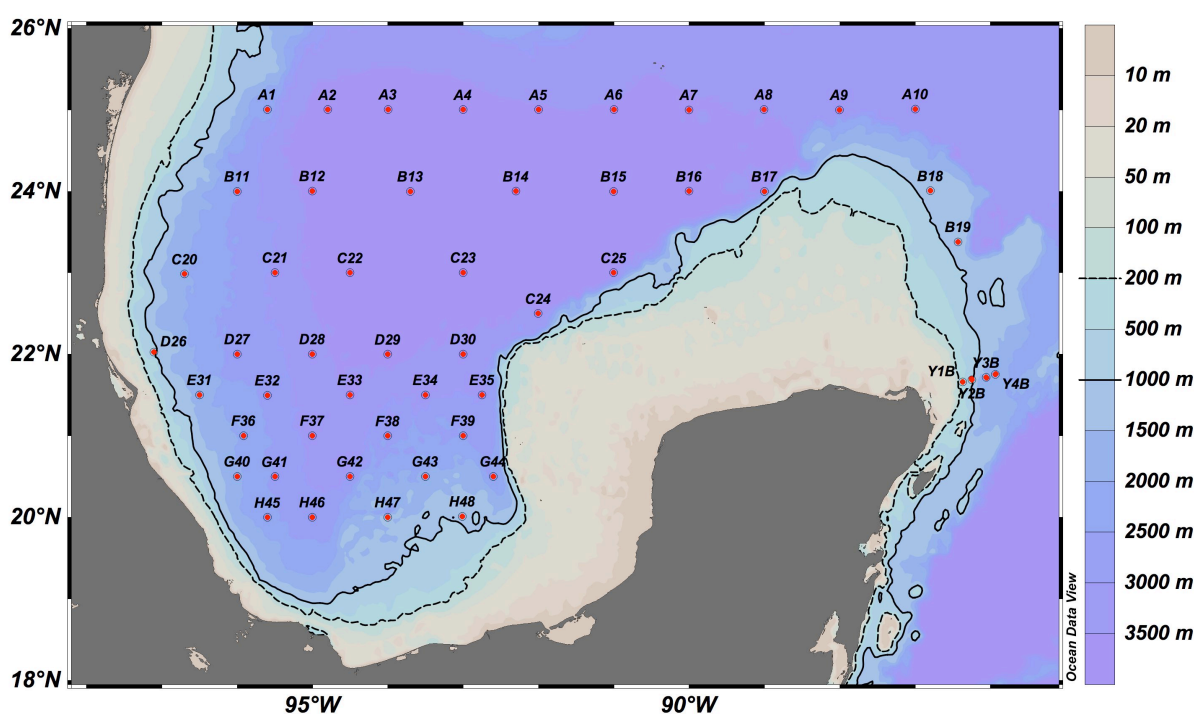


Figura 4. Estaciones de la campaña oceanográfica XIXIMI-04. La línea discontinua representa la isóbata del talud continental (200 metros) y la línea continua la isóbata de la región de aguas profundas (1000 metros).

con sensores de temperatura (SBE3 Plus), conductividad (SBE 4C), oxígeno disuelto (SBE 43) y un fluorómetro para la medición de Clorofila *a* (WETLabs-ECO-FLRTD). Los datos de CTD fueron procesados con el software SBE Data Processing (Seasoft V2 software suite, 2013; <http://www.seabird.com/>) y se manejaron en el programa Ocean Data View 4.7.10 (Schlitzer, 2012) de las variables (promedio de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, fluorescencia máxima, profundidad de la máxima fluorescencia y profundidad de la capa de mezcla) que se usaron para caracterizar la columna de agua en cada estación.

Para la obtención de las muestras de zooplancton se realizaron arrastres con una red bongo con apertura de boca de 60 centímetros, longitud de 4 metros y luz de malla de 335 μm . Para la medición del volumen filtrado total se instalaron dos flujómetros Sea-Gear Corporation modelo MF315. Los arrastres se realizaron de forma oblicua de 0 a 200 metros de profundidad con un minuto de reposo a la profundidad máxima. Para el arrastre se largaron 300 metros de cable con un ángulo aproximado de 45° a una velocidad promedio de arrastre de 1.28 nudos. Las muestras se fijaron en etanol al 96% para el posterior cálculo de los biovolúmenes del zooplancton siguiendo la metodología de Harris *et al.* (2000). Posteriormente se realizó la separación e identificación del ictioplancton.

2.3 Asociaciones de larvas de peces

Una vez separado el ictioplancton se realizó la identificación de larvas de peces con base en guías de identificación (Moser, 1996; Richards, 2005; Fahay, 2007), listados de especies relevantes al área de estudio (Felder y Camp, 2009), catálogos fotográficos e información en línea (Eschmeyer *et al.*, 2016) con el objetivo de corroborar la presencia de cada taxón con información ecológica y biológica como la distribución, época de desove de los adultos y hábitat (Froese y Pauli, 2014).

La identificación de las larvas de peces se realizó mediante un microscopio estereoscópico a partir de rasgos morfológicos (proporción del cuerpo, forma de los ojos, desarrollo de las aletas) y merísticos (número de miómeros, disposición de pigmentos). Se registró el nivel de desarrollo de las larvas con base en el grado de flexión del notocordio (preflexión, flexión, postflexión y transformación) con el objetivo de identificar las proporciones en el desarrollo de las larvas de los mictófididos. Se trató de llegar al nivel taxonómico de especie o al más cercano posible. Sin embargo, durante el proceso de identificación no fue posible llegar al nivel de especie en algunas larvas debido a la falta de diagnóstico para las larvas de muchas especies de mictófididos, al mal estado de preservación de las larvas, o al estadio temprano de desarrollo como en el caso de larvas en preflexión, cuyas características distintivas son muy sutiles. En esos casos se llegó como mínimo a nivel de género o familia y los ejemplares fueron asignados como taxones tipo (*e.g.*, *Lampanyctus* sp. 01, Myctophidae TIPO 03).

Con el objetivo de hacer comparables los resultados entre estaciones y con los de otros autores y poder caracterizar los taxones de mictófididos dominantes, se calcularon las abundancias larvales estandarizadas por 1000 m^3 (Ecuación 1) para cada taxón en función del volumen filtrado mediante la fórmula propuesta por Smith y Richardson (1979). Además, se calculó la abundancia relativa (Ecuación 2) y la frecuencia de ocurrencia relativa (Ecuación 3) para cada taxón en cada estación.

$$\textit{Abundancia total estandarizada} = \frac{\textit{N}^{\circ} \textit{ de larvas} \cdot 1000}{\textit{Volumen filtrado (m}^3\text{)}} \quad (1)$$

$$\textit{Abundancia relativa por taxón} = \frac{\textit{Abundancia estandarizada por taxón}}{\textit{Abundancia estandarizada total}} \quad (2)$$

$$\textit{Frecuencia de ocurrencia} = \frac{\textit{Número de estaciones con presencia de la especie} \cdot 100}{\textit{Número total de estaciones}} \quad (3)$$

Se utilizaron dos índices de dominancia para caracterizar qué taxones de la familia Myctophidae eran dominantes. Se calculó el Índice de dominancia de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1985; modificado por García de León, 1988) ya que otorga una primera aproximación sobre la categorización de los taxones dominantes en función de las abundancias y frecuencias relativas. Con base en las abundancias y frecuencias relativas, los taxones se clasificaron en una de las siguientes cuatro categorías (Figura 5):

- Dominantes: Taxones con frecuencias y abundancias relativas superiores al promedio (refleja su aparición en un número elevado de estaciones con abundancias altas).
- Constantes: Taxones con frecuencias relativas por encima del promedio, pero abundancias relativas por debajo del promedio (indica aparición en un número elevado de estaciones, pero abundancias bajas en cada una de ellas).
- Ocasionales: Taxones con frecuencias relativas inferiores al promedio, pero abundancias relativas por encima del promedio (aparición en un número bajo de estaciones, pero con altas abundancias).
- Raros: Taxones con frecuencias y abundancias relativas inferiores al promedio (aparición en un número bajo de estaciones en baja abundancia).

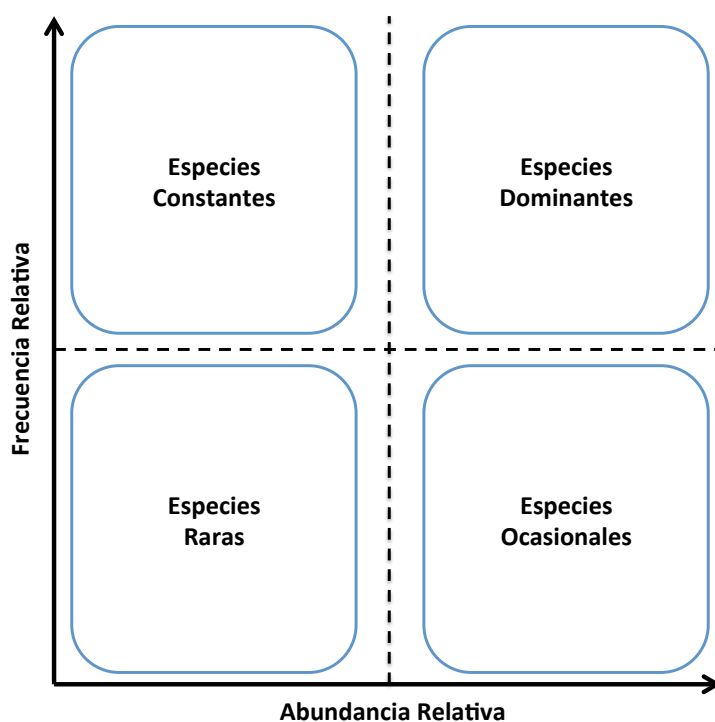


Figura 5. Gráfico teórico de la prueba de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1985), modificada por García de León (1988). Adaptado de González-Acosta (1998).

Con el objetivo de dar una mayor robustez a la interpretación del Índice de dominancia de Olmstead-Tukey se calculó el Índice de valor biológico de Sanders (Atilano-Silva, 1987; Jiménez-Pérez, 1987; Arreola-Robles, 1998). Siguiendo el criterio de Loya-Salinas y Escofet (1990), para este índice es necesario calcular la abundancia estandarizada de cada taxón (ABU), la abundancia relativa (ABR), la abundancia relativa acumulada (ARA), el rango aplicado a cada taxón (RAN) y así obtener un puntaje de dominancia para cada taxón (PUN). Según el Índice de valor biológico de Sanders, el porcentaje acumulativo de referencia (PAR) del total de individuos de una muestra suele estar en torno al 95% (Clifford y Stephenson, 1975; Smith, 1976; Field *et al.*, 1982). Con los valores del Índice de valor biológico de cada taxón se hizo la selección de los taxones dominantes. Para ello se utilizó el Índice de valor biológico acumulado (%IVB), es decir, la suma de los aportes del IVB de cada taxón, ordenados de más a menos dominantes, respecto al total. Teniendo en cuenta que en la literatura no estaba definido un criterio con un valor fijo (Avendaño-Ibarra *et al.*, 2004; Rodríguez-Romero *et al.*, 2004; Ríos-Jara *et al.*, 2008; Gutiérrez-Sánchez, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2010) se decidió utilizar como criterio de corte para la consideración como dominante el 50% de Índice de valor biológico acumulado.

Una vez identificados los taxones dominantes, se usó el programa PRIMER-E6 (Clarke y Gorley, 2006) para determinar las asociaciones de larvas de peces. Los datos se transformaron mediante raíz cuarta

con el objetivo de reducir el rango entre valores (Field *et al.*, 1982) atenuando el sesgo en la abundancia de taxones más y menos abundantes. Se empleó el criterio de disimilitud de Bray-Curtis, en el cual un valor de 0 significa la no similitud y 100 una similitud total entre estaciones. Este criterio es empleado para análisis de comunidades de zooplankton debido a que no es sensible a la ausencia de taxones en las estaciones y enfatiza los taxones dominantes con respecto a los raros (Bray y Curtis, 1957).

En primer lugar, se hizo un clúster tipo inverso o *modo R*. Este análisis forma asociaciones agrupando taxones, y es posible cuantificar el grado de similitud entre los diferentes taxones en función de su distribución y abundancia. A mayor similitud en la abundancia y distribución de los taxones, mayor grado de similitud en la asociación (Somerfield y Clarke, 2013). A partir de este clúster también se establecieron otros grupos de taxones para calcular asociaciones. Posteriormente, se realizó un clúster *modo Q* siguiendo los dos criterios de selección de taxones, el Índice de valor biológico de Sanders y el clúster tipo inverso o *modo R*. El objetivo del clúster *modo Q* es crear asociaciones con base en la composición y abundancia de taxones en las estaciones, formando grupos de dos o más estaciones con un nivel específico de similitud (Somerfield y Clarke, 2013).

Se realizó una prueba de ANOSIM (*Analysys of Similarity*, en inglés; Clarke *et al.*, 2008) que se aplica a la matriz de similitud para llevar a cabo análisis análogos a los test ANOVA de una y dos vías (nivel de significación de $\alpha=0.001$) mediante permutaciones. Para generar el test se establece el valor del rango al que se generarán las divisiones del clúster para calcular si hay diferencias significativas dentro de cada grupo (se escogió un nivel de 60% de similitud entre grupos para una significación de $\alpha=0.001$) y entre los grupos de taxones o asociaciones. Después de realizar cada análisis *modo Q* se realizó un análisis SIMPER (*Similarity Percentage Analysis*, en inglés), con el objetivo de caracterizar la composición taxonómica de cada grupo y evaluar la contribución de cada taxón al grupo a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis (Clarke y Gorley, 2006).

2.4 Caracterización de las regiones y condiciones oceanográficas

Para evaluar las condiciones oceanográficas dentro del área de estudio se utilizó información generada a partir de sensores remotos e información tomada *in situ* con el CTD. Se utilizó la altura superficial del mar, la vorticidad y la energía cinética para identificar la posición de estructuras de mesoescala como la corriente de Lazo, y giros ciclónicos y anticiclónicos. A partir de la altura superficial del mar y la energía cinética se identificaron las estructuras de mesoescala (corriente de

Lazo y giros), y con la vorticidad se determina si las estructuras tenían circulación ciclónica (vorticidad positiva) o circulación anticiclónica (vorticidad negativa). Se utilizaron los datos de nivel del mar absoluto, energía cinética y vorticidad relativa generados por Domínguez-Guadarrama y Pérez-Brunius (2017) a partir del producto de topografía dinámica absoluta de Ssalto/Duacs-AVISO (La versión más actualizada y precisa que se tiene al día de hoy es la MDT_CNES-CLS13, distribuido por <http://www.marine.copernicus.eu>). El procesamiento consistió en quitar el componente estérico, filtrando así las diferencias del nivel del mar que ocurren en toda la cuenca a escala estacional por el calentamiento-enfriamiento de la capa superficial. La distribución espacial de la energía cinética y la vorticidad se utilizó para determinar el sentido de la rotación de las masas de agua. Las variaciones permitieron identificar si las estaciones se encontraban en la corriente de Lazo, dentro de los remolinos anticiclónicos o ciclónicos, o fuera de estructuras de mesoescala.

Se calculó la temperatura, salinidad y concentración de oxígeno promedio entre los 0 y 200 metros de profundidad para cada estación. La profundidad de la capa de mezcla se calculó a partir de la identificación de la termoclina (*i.e.*, cambio de 0.5°C de la temperatura en un metro de profundidad) en la columna de agua en los 200 primeros metros. La fluorescencia se empleó como indicador de la concentración de clorofila *a* en la columna de agua, calculando el valor máximo de fluorescencia y su profundidad en la columna de agua. Para la visualización de los datos obtenidos *in situ* y generación de mapas de distribución superficial se utilizó el programa Ocean Data View 4.7.10 (Schlitzer, 2012).

Mediante el programa estadístico R-project 3.4.1 (R Core Team, 2017) se realizaron análisis estadísticos de una vía paramétricos o no paramétricos (ANOVA o Kruskal-Wallis) para evaluar la presencia de diferencias estadísticas en la altura superficial del mar, vorticidad y energía cinética y en las diferentes variables tomadas *in situ* entre las regiones del área de estudio (norte, Campeche y canal de Yucatán). Las pruebas paramétricas o no paramétricas se aplicaron en función de si los datos cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza y se consideró un nivel de significancia de $\alpha=0.05$.

Posteriormente, mediante análisis de componentes principales se evaluó la agrupación de las estaciones en función de las principales variables con el objetivo de definir regiones en el área de estudio con condiciones ambientales similares y cómo éstas variables modulan la abundancia de larvas de peces. Teniendo en cuenta la alta correlación entre algunas de las variables (coeficiente de correlación de Pearson >0.50) si fue posible aplicar un análisis de componentes principales. Para conocer qué variable aportaba más al modelo se calculó la comunalidad. La comunalidad es un valor que se obtiene en el análisis factorial para cada una de las variables originales, sumando los cuadrados de la correlación de los factores de cada variable.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Composición de la comunidad de larvas de la familia Myctophidae

La abundancia estandarizada promedio del total de larvas en la campaña oceanográfica XIXIMI-04 fue de 867 ± 994 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ (promedio $\pm$ DE), con una abundancia estandarizada máxima de 5,621 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ en la estación F36, localizada al oeste de la bahía de Campeche (Figura 6 A). La región de la bahía de Campeche mantuvo abundancias significativamente mayores (prueba Kruskal-Wallis $p < 0.001$; $1,470 \pm 1,333$ larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$) que la región norte. En contraste, la región del norte presentó menores abundancias promedio (495 ± 320 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$), y en la región del canal de Yucatán se reportaron las abundancias más bajas (373 ± 195 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$). Las larvas se agruparon en un total de 92 familias.

La familia Myctophidae registró una abundancia estandarizada promedio de larvas de 145 ± 94 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$, con una abundancia máxima de 461 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ en la estación E33, localizada dentro de la bahía de Campeche. Fue la segunda familia más abundante después de Engraulidae, y la familia mesopelágica más abundante. También fue la única familia con un porcentaje de ocurrencia del 100% (hubo mictófididos en las 55 estaciones muestreadas). La distribución de mictófididos fue más uniforme que para la abundancia total de las larvas y no se detectaron diferencias significativas (prueba Kruskal-Wallis, $p = 0.196$) en la abundancia entre las tres regiones del área de estudio (Figura 6 B). La región norte del área de estudio presentó un promedio de 131 ± 63 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$, la región sur 373 ± 119 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ y el canal de Yucatán 86 ± 55 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$.

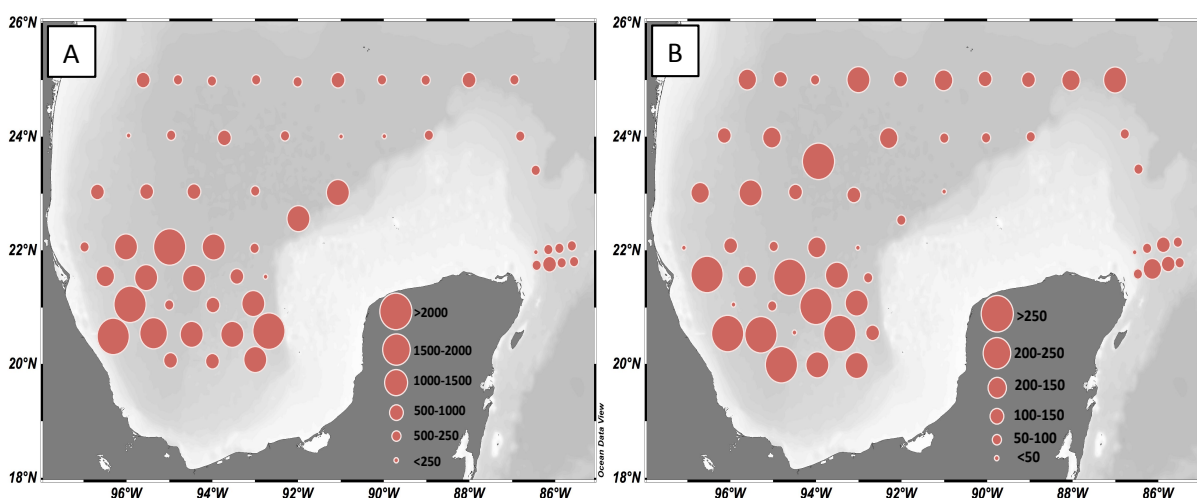


Figura 6. (A) Abundancia estandarizada de larvas totales y (B) abundancia estandarizada de larvas de mictófididos en la campaña XIXIMI-04 en número de larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$. Tener en cuenta diferencia entre escalas.

La proporción de mictófididos con respecto al total fue de $24.61 \pm 13.1\%$. Se apreciaron diferencias significativas (prueba Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) entre la región norte ($33.56 \pm 10.51\%$) y la bahía de Campeche ($19.64 \pm 12.76\%$) (Figura 7). El mayor porcentaje de mictófididos con respecto a la abundancia total fue de 53.12% en la estación A10, al noreste del área de estudio. En 7 de 55 estaciones el porcentaje de mictófididos superó el 40% de la abundancia total de larvas, y en 17 de 55 estaciones el porcentaje de mictófididos superó el 30% de la abundancia total de larvas.

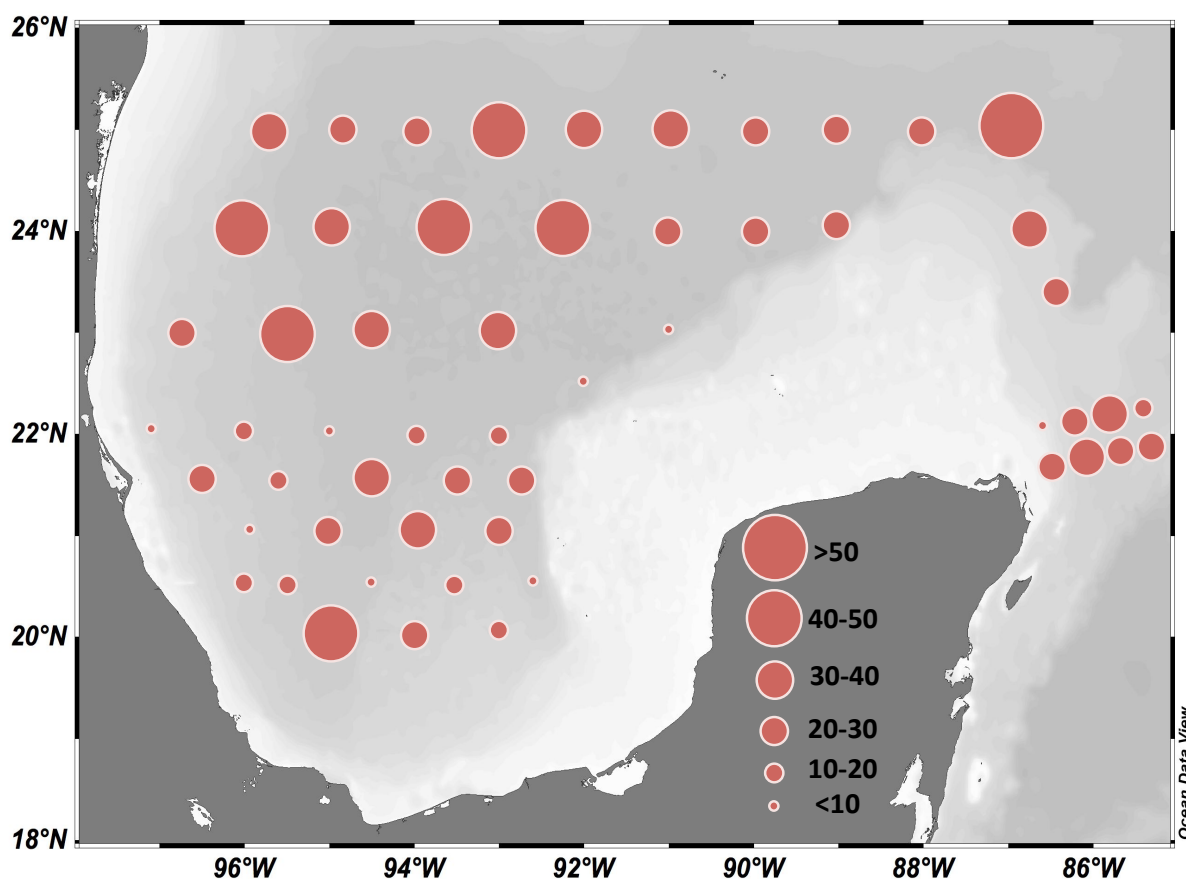


Figura 7. Porcentaje de larvas de mictófididos con respecto al total de larvas de peces en estaciones cubiertas durante la campaña XIXIMI-04.

Se identificaron un total 67 taxones pertenecientes a la familia Myctophidae. Fue posible identificar 32 taxones hasta nivel de especie, 6 a género tipo y 9 a familia tipo. El género predominante fue *Diaphus* con 14 taxones (4 especies y 10 géneros tipo). La especie *Diaphus mollis* fue la más abundante (26 ± 26 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$), y tuvo la mayor frecuencia de aparición de todos los taxones (84%). La riqueza promedio de mictófididos fue de 10 ± 9 taxones. La máxima riqueza se observó en las estaciones E31, E33 y G40 de la bahía de Campeche, con 22 taxones, donde la abundancia estandarizada de larvas de mictófididos también fue la más alta 373 ± 119 larvas $\cdot 1000 \text{ m}^{-3}$.

En promedio, el 62.5% de las larvas de mictófididos se presentaron en etapa de preflexión, el 18.75% en flexión, el 12.5% en postflexión y el 6.25% restante en proceso de transformación (Figura 8). El estadio de preflexión fue predominante en las tres regiones con respecto los otros estadios. La región norte con $73.24 \pm 12.45\%$ (Promedio $\pm$ DE), la bahía de Campeche $57.38 \pm 81.74\%$ y el canal de Yucatán (79.30 ± 8.22).

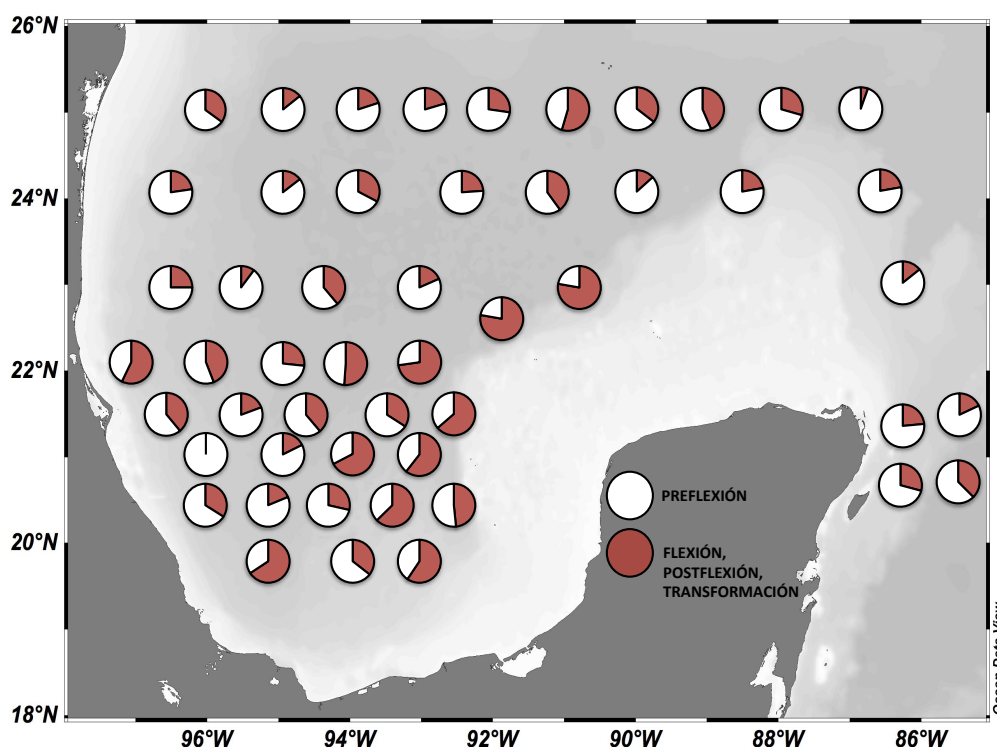


Figura 8. Proporción de larvas en estadio de preflexión (blanco) respecto al resto de estadios: Flexión, postflexión y transformación (rojo) de la familia Myctophidae durante la campaña XIXIMI-04.

Se identificaron un total de 8 taxones dominantes (*Benthosema suborbitale*, *Ceratoscopelus warmigii*, *Diaphus brachycephalus*, *Diaphus mollis*, *Diaphus* sp. 01, *Diogenichthys atlanticus*, *Lampanyctus alatus* y *Notolychnus valdiviae*). A partir del Índice de valor biológico, se calculó el Índice de valor biológico acumulado, y se encontraron 8 taxones dominantes con un valor de corte del 50% (Tabla 1). Los 8 taxones presentaron abundancias estandarizadas y porcentajes de ocurrencia muy similares (Anexo 1). Estos 8 taxones también se encontraron dentro de los 33 taxones dominantes según el análisis de Olmstead-Tukey (Anexo 2). Estos resultados implican que los dos análisis concuerdan y que los 8 taxones dominantes son adecuados para realizar los análisis de asociaciones.

Tabla 1. Taxones dominantes según el Índice de valor biológico considerando un criterio del Índice de valor biológico acumulado con corte del 50%.

Taxón	Abundancia relativa	Porcentaje de ocurrencia	% IVB	% IVB Acumulado
<i>Diaphus mollis</i>	17.39%	76.36%	10.83	10.83
<i>Diaphus brachycephalus</i>	9.35%	65.45%	7.83	18.67
<i>Bentosema suborbitale</i>	7.87%	50.91%	6.98	25.65
<i>Notolychnus valdiviae</i>	7.40%	56.36%	6.37	32.02
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	7.11%	36.36%	5.61	37.64
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	5.59%	50.91%	5.09	42.73
<i>Lampanyctus alatus</i>	4.06%	43.60%	4.08	46.81
<i>Diaphus</i> sp. 01	2.60%	43.63%	3.90	50.72

3.2 Asociaciones de larvas de la familia Myctophidae

A partir del clúster inverso o *modo R* fue posible definir grupos de taxones con valores de la prueba de ANOSIM altos ($R=0.99$, con un valor de significancia de $p<0.001$). Se obtuvieron dos grupos principales de taxones con similitud superior al 40% (Figura 9). El primer grupo de taxones (grupo A, con recuadro verde) estuvo compuesto por 7 de los 8 taxones dominantes definidos con el Índice de valor biológico de Sanders (*Bentosema suborbitale*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Diaphus brachycephalus*, *Diaphus mollis*, *Diaphus* sp. 01, *Diogenichthys atlanticus* y *Notolychnus valdiviae*). Otro grupo de taxones con una similitud mayor al 40% fue el grupo B (recuadro rojo), que estuvo compuesto por 5 especies (*Diaphus metopoclampus*, *Diaphus rafinesquii*, *Lampanyctus alatus*, *Lampanyctus nobilis* y *Myctophum asperum*). El resto de taxones que formaron agrupaciones como el grupo C (recuadro naranja) no se tomaron en consideración porque los taxones tenían una escasa representatividad en el área de estudio, sus abundancias eran bajas o porque no formaron agrupaciones de más de dos o tres taxones en el análisis de clúster.

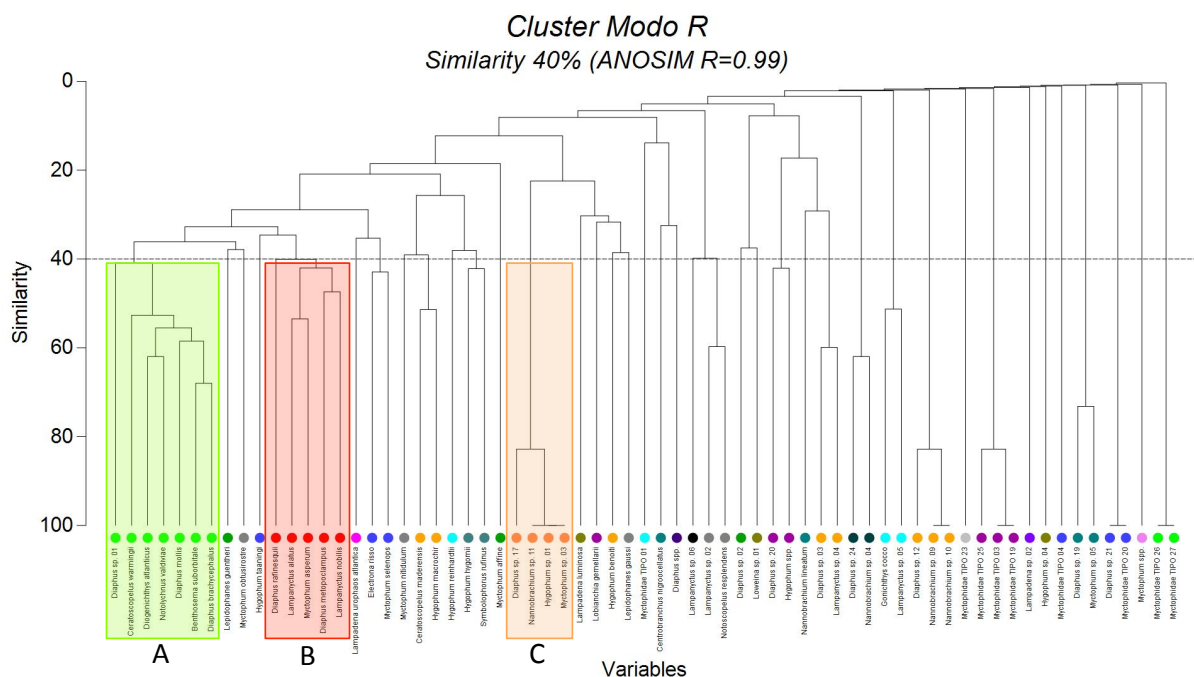


Figura 9. Clúster inverso o *modo R* realizado con los 67 taxones identificados de la familia Myctophidae durante la campaña XIXIMI-04. Los grupos A (verde), B (rojo) y C (naranja) tuvieron similitudes superiores al 40%.

A continuación, se generaron tres clúster en *modo Q*. El primero se realizó con los 8 taxones dominantes identificados con base en el IVB (Figura 10). El segundo clúster en *modo Q* con el grupo A identificado con el clúster inverso (Figura 11), y el tercero con el grupo B. Los clúster fueron realizados con el objetivo de caracterizar patrones en la distribución de las asociaciones. Además, a través de las asociaciones de los diferentes clúster *modo Q* permitieron corroborar si la identificación de los taxones dominantes fue correcta.

El primer clúster identificado en *modo Q*, incluyó las especies dominantes con el criterio del IVB (Figura 10), se definieron grupos de asociaciones mediante el test ANOSIM ($R=0.853$ con valor de significancia de $p<0.001$) con una similitud mayor al 60%. En este clúster se encontraron 4 grupos de asociaciones. Cada asociación estuvo compuesta por estaciones al norte y al sur del área de estudio. Sin embargo, siempre hubo una predominancia por una de ellas. La región norte presentó mayor número de asociaciones (amarilla verde, roja y azul) que la región sur y cada una estuvo compuesta por un número menor de estaciones. Al norte predominaron la roja con 6 estaciones, la amarilla con 3 estaciones y la verde con 8 estaciones, mientras que la azul con 19 estaciones estuvo representado principalmente por estaciones de la bahía de Campeche (Tabla 2).

Tabla 2. Número de estaciones al norte y al sur de 22°N en el clúster *modo Q* según el criterio de Índice de valor biológico para cada asociación.

Asociación	Grupo rojo	Grupo azul	Grupo amarillo	Grupo verde
Norte	4	6	3	5
Sur	1	13	0	1
Yucatán	1	0	0	2

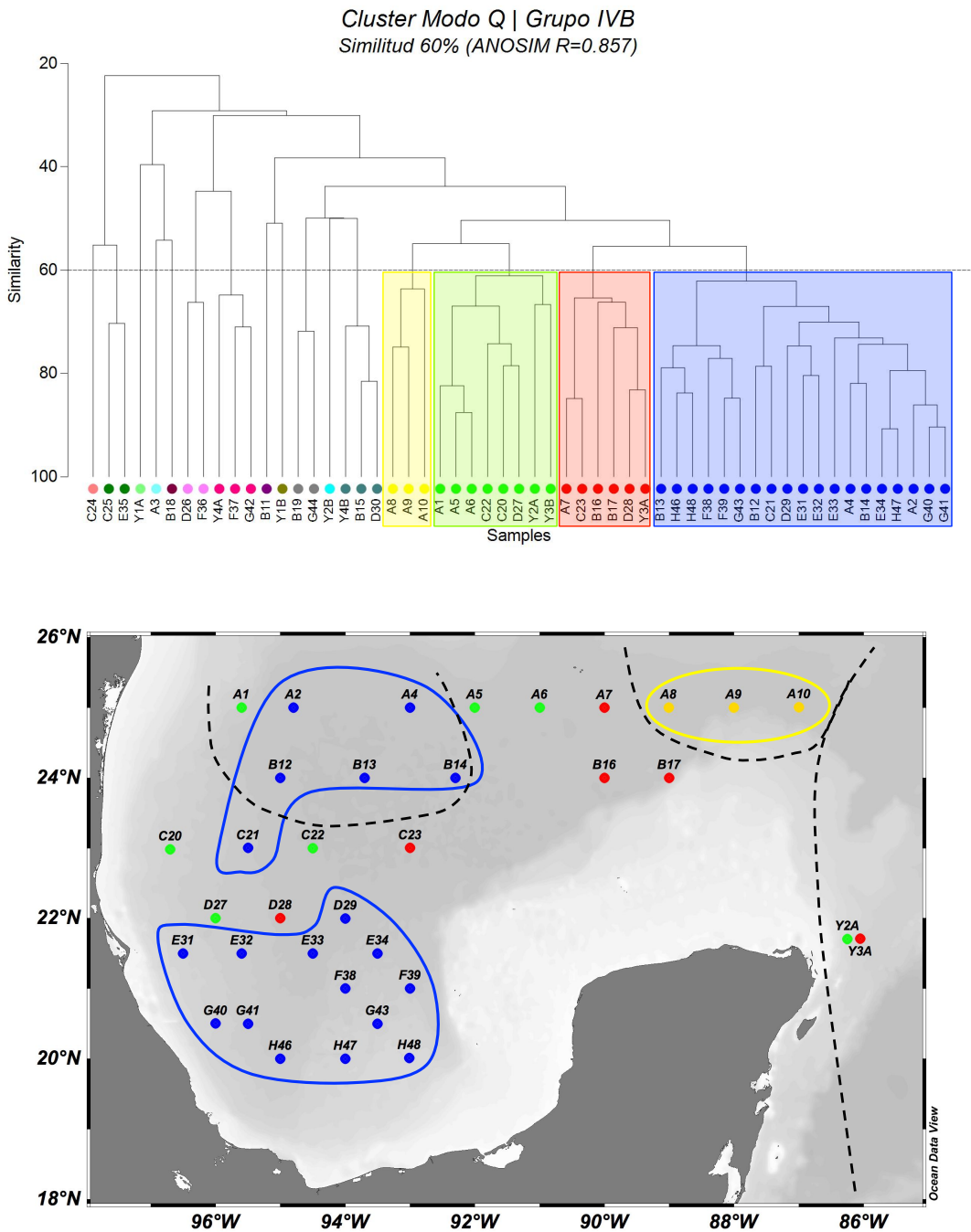


Figura 10. Clúster *modo Q* agrupando las estaciones en función de los 8 taxones dominantes según el IVB. Asociación roja 6 estaciones, asociación azul 19 estaciones, asociación amarilla 3 estaciones, asociación verde 8 estaciones. Distribución de las asociaciones en el área de estudio. Las líneas discontinuas negras representan las estructuras de mesoescala presentes durante la campaña XIXIMI-04.

A partir del análisis SIMPER fue posible evaluar en mayor detalle la composición taxonómica de cada asociación de larvas de peces y como cada taxón contribuyó de manera diferente (Tabla 3). El grupo azul con 7 taxones fue el grupo con mayor riqueza y el que más estaciones incluyó (19 estaciones). *Diaphus mollis* contribuyó en un 18% a la similitud entre las estaciones de la asociación. Con los 4 primeros taxones (*Diaphus mollis*, *Benthosema suborbitale*, *Notolychnus valdiviae* y *Diaphus brachycephalus*) se explicó el 67% de la similitud de la asociación indicando que estos taxones resultaron ser los más representativos para la asociación azul. El grupo amarillo con 2 taxones tuvo la menor riqueza y agrupó el menor número de estaciones, y en esta asociación *Diaphus mollis* contribuyó con un 51% a la similitud interna de la asociación. La disimilitud entre asociaciones fue superior al 50%, indicando la diferencia en la composición taxonómica y en las abundancias entre las cuatro asociaciones. Los dos únicos taxones presentes en las cuatro asociaciones fueron *Diaphus mollis* y *Diaphus brachycephalus*. Sin embargo, la diferencia en la contribución de estos taxones a cada una de las asociaciones hizo que la disimilitud entre ellas fuera mayor.

Tabla 3. Resultados del análisis SIMPER en el clúster *modo Q* para cada asociación con el criterio de Índice de valor biológico.

Asociación					
Grupo verde					
Similitud promedio: 68.81					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	4.38	24.09	6.14	35.01	35.01
<i>Benthosema suborbitale</i>	3.14	15.15	4.41	22.02	57.03
<i>Diaphus brachycephalus</i>	2.92	13.21	1.27	19.20	76.22
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	2.35	10.16	1.32	14.76	90.98
Grupo azul					
Similitud promedio: 68.00					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	5.18	12.39	1.62	18.22	18.22
<i>Benthosema suborbitale</i>	4.67	11.55	2.24	16.98	35.20
<i>Notolychnus valdiviae</i>	4.69	11.45	2.59	16.83	52.03
<i>Diaphus brachycephalus</i>	4.08	10.32	2.29	15.17	67.20
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	3.82	8.39	1.80	12.34	79.55
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	3.04	6.31	1.33	9.27	88.82
<i>Diaphus</i> sp. 01	3.16	4.40	0.69	6.47	95.29
Grupo amarillo					
Similitud promedio: 67.39					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	7.74	34.30	6.42	50.89	50.89
<i>Diaphus brachycephalus</i>	6.23	33.09	5.07	49.11	100.00

Asociación**Grupo rojo**

Similitud promedio: 67.22

Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	5.67	36.25	3.91	53.94	53.94
<i>Notolychnus valdiviae</i>	3.58	15.94	1.35	23.72	77.65
<i>Lampanyctus alatus</i>	1.72	7.58	1.04	11.28	88.93
<i>Diaphus brachycephalus</i>	2.02	6.05	0.71	9.00	97.93

El segundo clúster en *modo Q* (Figura 11) fue realizado con el grupo A y estuvo constituido por 7 taxones (*Benthosema suborbitale*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Diaphus brachycephalus*, *Diaphus mollis*, *Diaphus sp. 01*, *Diogenichthys atlanticus* y *Notolychnus valdiviae*). Al igual que para el primer clúster en *modo Q*, el resultado de la prueba ANOSIM fue alto ($R=0.853$, con un valor de significación de $p<0.001$), indicando que la agrupación de las estaciones que conformaron las diferentes asociaciones era superior al 60%. En este clúster hubo 3 asociaciones bien definidas, la asociación roja con 9 estaciones, la asociación verde con 6 estaciones y la asociación azul con 18 estaciones. Los dos primeros grupos incluyeron estaciones de la región norte del área de estudio y el grupo *azul* se conformó predominantemente por estaciones de la región sur (Tabla 4).

Tabla 4. Número de estaciones al norte y al sur de 22°N en el clúster *modo Q* para el grupo A generado por el clúster inverso o *modo R*.

Asociación	Grupo rojo	Grupo verde	Grupo azul
Norte	7	4	5
Sur	1	1	13
Yucatán	1	1	0

Los resultados de este clúster fueron muy similares a los del clúster generado con los 8 taxones dominantes (Figura 11). Ambas asociaciones al norte (roja y verde) estuvieron representadas por una estación en el canal de Yucatán y con una estación en la región sur del área de estudio. En el caso de la asociación de color verde se formó un grupo bien definido conformado por 4 estaciones: 3 al norte de 22°N y 1 al límite de la zona sur, más otras tres separadas en la línea de los 25°N. La asociación roja incluyó una agrupación de 3 estaciones al norte de la península de Yucatán y otras 3 estaciones dispersas en el área de estudio.

De manera similar al clúster anterior, la asociación de color azul incluyó 4 estaciones al norte y 13 en la región sur del golfo. En la región sur más del 50% de las estaciones muestreadas pertenecieron a esta misma asociación, el resto no formaron asociaciones con más de dos estaciones.

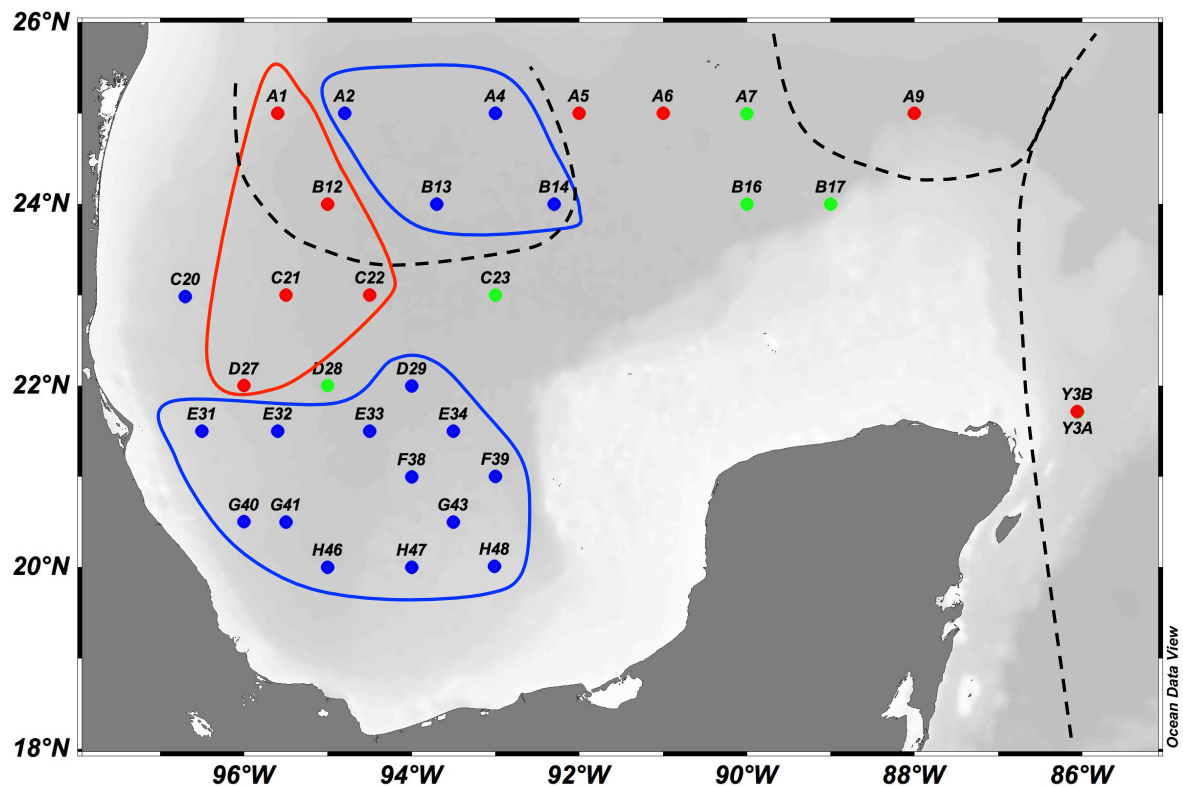
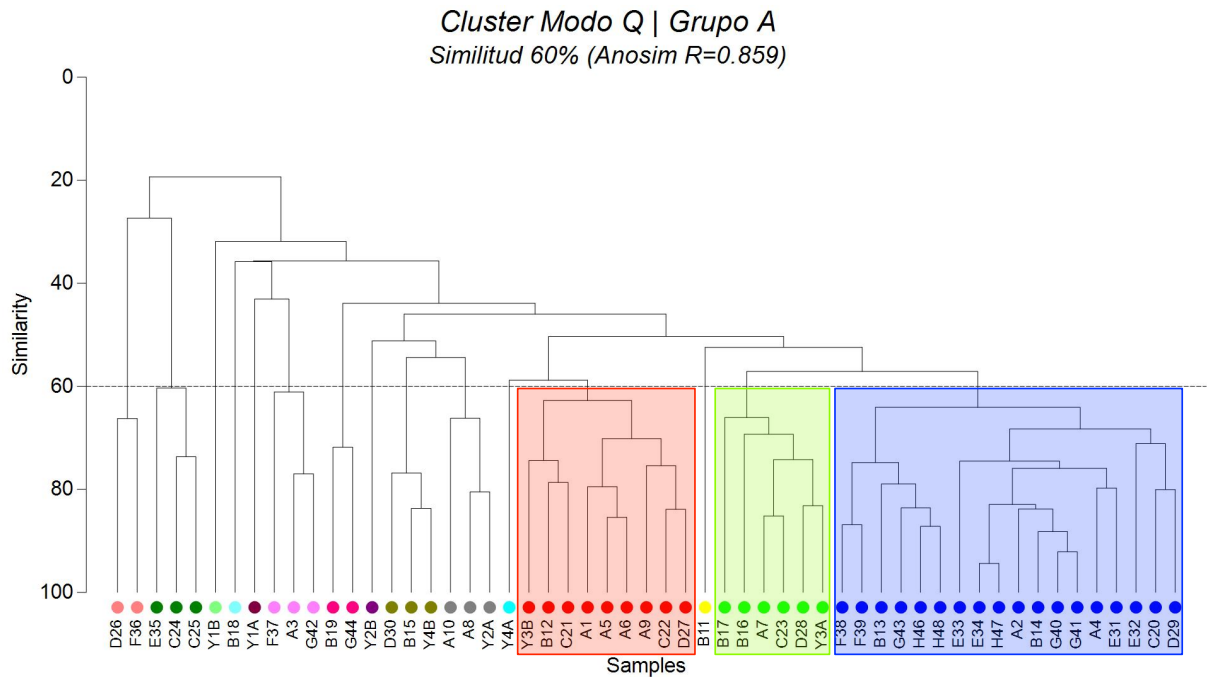


Figura 11. Clúster *modo Q* del grupo *B* generado por el clúster inverso agrupando las estaciones en función de los 7 taxones. Asociación roja 9 estaciones, asociación verde 6 estaciones, asociación azul 18 estaciones. Distribución de las asociaciones en el área de estudio Las líneas discontinuas negras representan las estructuras de mesoescala presentes durante la campaña XIXIMI-04.

Con el análisis SIMPER (Tabla 5) se determinó la riqueza taxonómica y contribución de cada taxón para cada asociación. En este caso el promedio de similitud para cada asociación fue al menos del 68.56%, ligeramente mayor que en el análisis SIMPER anterior. La disimilitud entre los tres grupos de asociaciones fue menor en comparación con el clúster anterior (>43%), posiblemente debido a una menor variación en la combinación de los taxones presentes. La asociación roja con un 68% de similitud estuvo compuesta por 3 taxones (*Diaphus mollis*, *Notolychnus valdiviae* y *Diaphus brachycephalus*). *Diaphus mollis* contribuyó a la similitud de esta asociación un 55%. En la asociación verde, con un 71.5% de similitud, *Diaphus mollis* fue el taxón que más contribuyó a la formación de la asociación con un 35%. En el caso de la asociación azul con 70% de similitud estuvo compuesta por 6 taxones. *Benthosema suborbitale* fue el taxón que más contribuyó a la similitud de esta asociación con un 19% y *Diaphus mollis* fue el cuarto taxón contribuyendo con un 17%. Entre los 7 taxones que constituyeron a las asociaciones, nuevamente *Diaphus mollis* y *Diaphus brachycephalus* fueron las únicas especies presentes en las tres asociaciones.

Tabla 5. Resultados del análisis SIMPER en el clúster *modo Q* para cada asociación para el grupo A generado por el clúster inverso o *modo R*.

Asociación					
Grupo rojo					
Similitud promedio: 68.56					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	6.20	38.06	5.55	55.52	55.52
<i>Notolychnus valdiviae</i>	3.86	20.93	2.77	30.52	86.04
<i>Diaphus brachycephalus</i>	2.24	5.77	0.79	8.42	94.46
Grupo verde					
Similitud promedio: 71.52					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Diaphus mollis</i>	4.38	25.17	7.71	35.20	35.20
<i>Benthosema suborbitale</i>	3.14	15.94	4.01	22.28	57.48
<i>Diaphus brachycephalus</i>	2.92	13.90	1.29	19.43	76.91
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	2.35	10.76	1.31	15.04	91.96
Grupo azul					
Similitud promedio: 70.08					
Taxones	Abundancia prom.	Sim. prom.	Sim/DE	Contrib. %	Cum. %
<i>Benthosema suborbitale</i>	4.90	13.73	3.63	19.59	19.59
<i>Notolychnus valdiviae</i>	4.80	12.36	2.33	17.63	37.22
<i>Diaphus brachycephalus</i>	4.29	12.17	2.31	17.37	54.59
<i>Diaphus mollis</i>	4.87	12.05	1.66	17.20	71.79
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	4.03	9.91	2.47	14.15	85.94
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	2.82	5.43	1.08	7.75	93.69

El último clúster *modo Q* fue realizado con el grupo *B*. En este caso el clúster se realizó con 5 especies no dominantes (*Diaphus metopoclampus*, *Diaphus rafinesquii*, *Lampanyctus alatus*, *Lampanyctus nobilis* y *Myctophum asperum*; Tabla 6). Sin embargo, en el test ANOSIM no se observaron diferencias significativas al encontrarse el valor dentro de la distribución de los datos ($R=0.162$, con un valor de significación de $p<0.001$). Al no haber diferencias dentro y entre las asociaciones no fue posible describir las asociaciones formadas por este grupo de taxones.

Tabla 6. Abundancia estandarizada y porcentaje de ocurrencia para las especies pertenecientes al grupo *B* generado por el clúster inverso o *Modo R*.

Especie	Abundancia estandarizada promedio (larvas·1000 m ⁻³)	Porcentaje de ocurrencia (%)
<i>Diaphus metopoclampus</i>	3.40	32.72
<i>Diaphus rafinesquii</i>	2.73	27.27
<i>Lampanyctus alatus</i>	3.58	43.63
<i>Lampanyctus nobilis</i>	2.59	30.90
<i>Myctophum asperum</i>	3.97	40.00

3.3 Identificación y caracterización de las condiciones oceanográficas

La altura del nivel del mar (SSH), la vorticidad (VORT) y la energía cinética (KE) de la superficie del mar permitieron caracterizar la localización de las estructuras de mesoescala e inferir los patrones de circulación durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04 (Figura 12). La corriente de Lazo se observa penetrando al interior del golfo de México, así como la presencia de un giro anticiclónico grande y energético (Olympus) recientemente desprendido de esta corriente, y el remanente de un segundo giro anticiclónico también proveniente de la corriente de Lazo (Nautilus II) frente a la costa occidental del golfo. Este segundo giro tenía menor energía cinética debido a su decaimiento, ya que se trataba de un giro más antiguo (se formó en mayo de 2015, <http://www.horizonmarine.com/loop-current-eddies.html>). Debido al elevado rango de las escalas de la energía cinética y la vorticidad fue necesario hacer una imagen de mayor resolución para la región de la bahía de Campeche, donde se observaron estructuras ciclónicas y anticiclónicas de más baja intensidad.

Se observaron diferencias significativas mediante ANOVA de una vía ($p<0.001$) en la altura superficial del mar y en la energía cinética (Tabla 7) entre la región norte del área de estudio (22 a 25°N) en comparación con la región de la bahía de Campeche (22°N y 18°N). En todas las variables (SSH, VORT y KE) se dieron valores promedio mayores en la región norte del área de estudio. La desviación

estándar de la altura superficial del mar fue mayor al norte de 22°N, lo cual refleja la amplia variación dentro de la región debido a la presencia de giros anticiclónicos y ciclónicos intensos. También la desviación estándar de la energía cinética fue mucho mayor en la región norte. Del mismo modo la vorticidad presentó una desviación estándar dos veces mayor en la región norte debido a la presencia de giros y remolinos ciclónicos y anticiclónicos. En contraste, en la región sur la desviación estándar de la energía cinética resultó menor debido a una menor variación en la velocidad de las corrientes, lo cual refleja que las condiciones fueron más uniformes.

Tabla 7. Valor promedio y desviación estándar de altura superficial del mar (SSH), vorticidad (VORT) y energía cinética (KE) entre las estaciones situadas al norte y al sur de 22°N.

	SSH (cm)		VORT (s ⁻¹)		KE (m ² /s ²)	
	Promedio	Des. Est.	Promedio	Des. Est.	Promedio	Des. Est.
Norte	2.61	1.94	3.73	6.53	5.31	7.43
Sur	1.44	1.13	2.69	3.50	1.32	1.04
ANOVA (<i>p</i>-valor)	p<0.001		p>0.434		p<0.001	

Se observó una mayor diferencia de las condiciones oceanográficas entre las estaciones del norte, lo cual se reflejó en los valores más altos de desviación estándar de la altura superficial del mar, la energía cinética y la vorticidad. La mayor parte de las estaciones cubiertas en la región norte del área de estudio (líneas A y B) estuvieron dentro de una estructura bien definida, incluyendo los giros anticiclónicos Olympus y Nautilus II, y las estaciones del canal de Yucatán que se encontraron dentro de la corriente de Lazo. Por el contrario, en la región de la bahía de Campeche (sur de 22°N) no se observaron estructuras de mesoescala tan marcadas (lo cual es consistente con una energía cinética y vorticidad menor). Por lo tanto, las condiciones de altura superficial del mar, energía cinética y vorticidad fueron más homogéneas dentro de la zona.

Al compararla con el resto del área de estudio, la región de la bahía de Campeche fue más homogénea en comparación con la región situada al norte de 22°N. A pesar de la baja energía cinética que se observó en la bahía de Campeche (Figura 12 C y D) en comparación con la zona norte, se observaron zonas con vorticidad tanto positiva como negativa. Los contornos cerrados del nivel del mar indican la presencia de un giro anticiclónico al oeste de 22°N (alrededor de la estación G41), y un par de estructuras anticiclónicas al este del mismo, además de dos estructuras ciclónicas en la parte más sureña de la bahía (sur de 20N). La estructura de bajo nivel del mar y vorticidad positiva en la parte suroeste de la bahía probablemente es la señal del giro de Campeche.

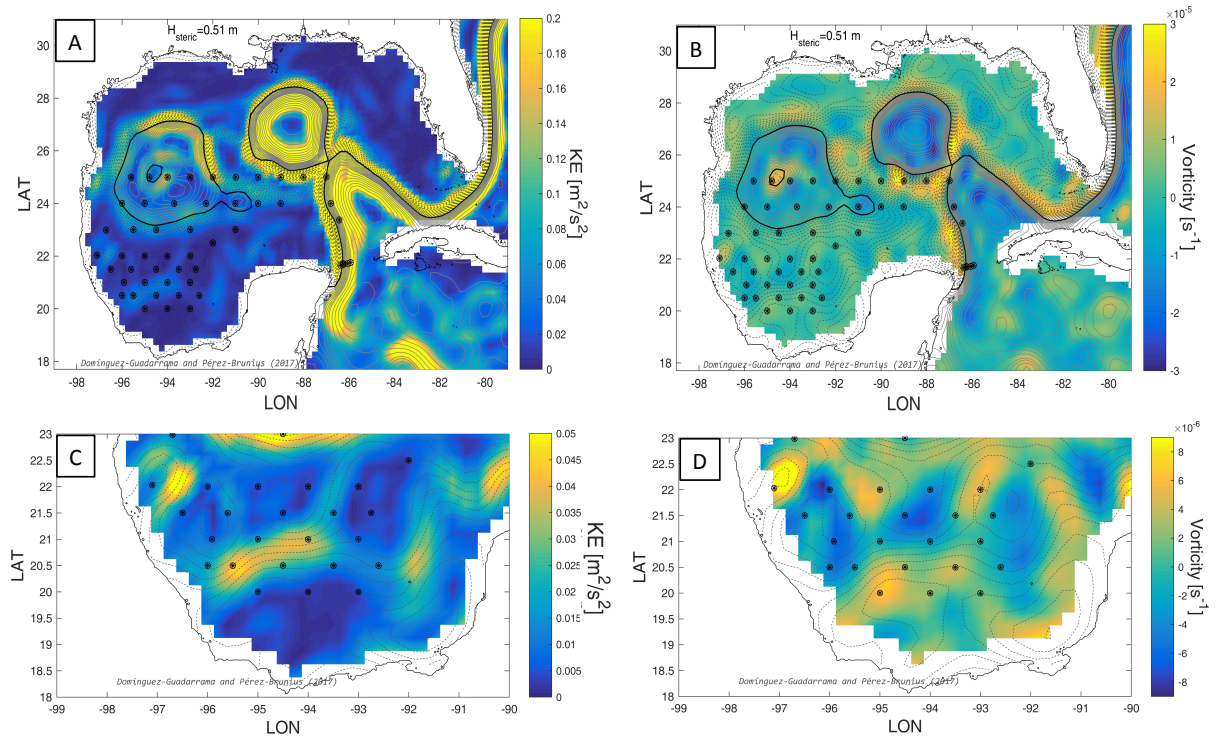


Figura 12. (A) Energía cinética superficial del mar, (B) Vorticidad superficial del mar, (C) Energía cinética superficial del mar de la bahía de Campeche, (D) Vorticidad superficial del mar de la bahía de Campeche. Los mapas representan las condiciones promedio entre el 27 agosto de 2015 y el 16 de septiembre de 2015 y la red de estaciones de XIXIMI-04. Las escalas varían según la región.

A partir de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se observaron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) para todas las variables *in situ*. La profundidad de la capa de mezcla, la profundidad de la máxima fluorescencia y la fluorescencia si resultaron significativas ($p < 0.05$) para la prueba ANOVA. El resto de las variables no presentaron diferencias significativas entre regiones. Los valores de temperatura promedio de 0 a 200 metros, profundidad de la capa de mezcla, profundidad de la máxima fluorescencia fueron mayores en la región norte. La concentración de clorofila a superficial fue mayor en la bahía de Campeche. Por ello, fue posible establecer una separación entre el norte y el sur de 22°N.

Tabla 8. Valor promedio y desviación estándar de variables medidas *in situ* en estaciones situadas al norte y al sur de 22°N.

	Temperatura (°C)		Prof. Capa de mezcla (m)		Prof. Máx. Fluorescencia (m)		[Chl <i>a</i> superficial] (mg·m ⁻³)	
	Promedio	Des. Est.	Promedio	Des. Est.	Promedio	Des. Est.	Promedio	Des. Est.
Norte	23.30	1.50	37.87	11.05	82.70	18.00	0.11	0.03
Sur	21.30	1.20	36.91	6.64	61.13	27.81	0.15	0.05

Se observó una mayor temperatura promedio (Figura 13 A) en la región norte del área de estudio (23°C), debido a la presencia de agua superficial con temperaturas elevada en la corriente de Lazo y el segundo giro ciclónico, mientras que en el sur se observaron temperaturas principalmente más bajas (<22°C). La profundidad de la capa de mezcla (Figura 13 B) presentó valores próximos a 38 metros, sin embargo, en el sur la profundidad de la capa de mezcla estuvo más somera (<37 metros). Las zonas más profundas fueron en la línea de los 25°N y en las estaciones del canal de Yucatán. Las estaciones con profundidad de la capa de mezcla más somera fueron las estaciones G y H próximas al talud continental sur de la bahía de Campeche. En la profundidad de la máxima fluorescencia (Figura 13 C) también se observaron esas diferencias, con zonas donde el pico de fluorescencia estaba muy profundo en la región norte, coincidiendo con los giros anticiclónicos alcanzando profundidades de hasta 125 metros, al contrario que en la bahía de Campeche, donde los picos de fluorescencia más someros fueron a 25 metros en las estaciones de la línea G y H, ya que la picnoclina está más somera por las estructuras ciclónicas observadas ahí. En la estación E32 el pico de fluorescencia se dio a 100 metros de profundidad donde se observó un giro anticiclónico. La concentración de clorofila *a* superficial (Figura 13 D) presentó los menores valores en la región norte próximo a los remolinos anticiclónicos y a la corriente de Lazo. Por el contrario, las mayores concentraciones fueron dentro de la bahía de Campeche en la región este.

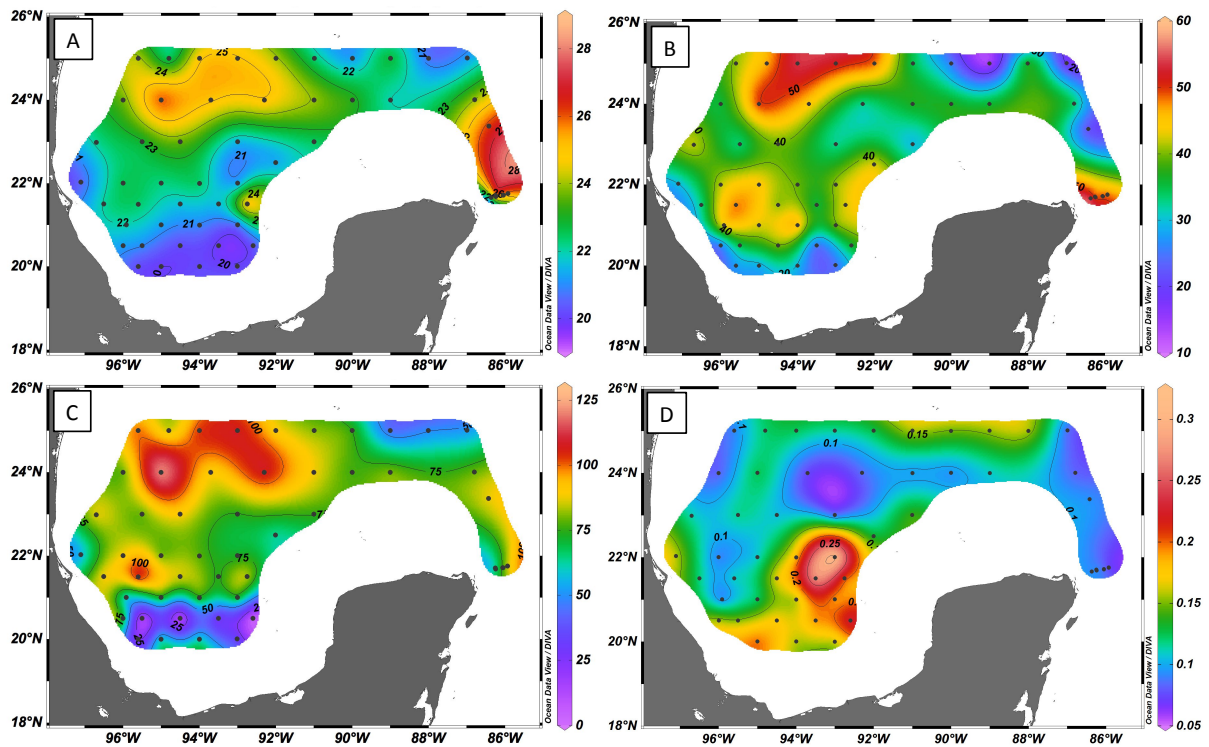


Figura 13. (A) Temperatura promedio de 0 a 200 metros de profundidad en grados Celsius, (B) Profundidad de la capa de mezcla en metros, (C) Profundidad del máximo de fluorescencia en metros y (D) Concentración de clorofila a superficial en $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$, durante la campaña XIXIMI-04.

Para evaluar el agrupamiento de las estaciones a partir de las variables oceanográficas se realizó un análisis de componentes principales (Figura 14). Se incluyó la temperatura promedio de 0 a 200 metros, la altura superficial del mar, la profundidad de la capa de mezcla, y la concentración de clorofila a superficial, ya que fueron los valores que presentaron diferencias significativas entre regiones en los 200 primeros metros de la columna de agua. Además, se agregó la abundancia de larvas de mictófidós para entender como la abundancia estaba modulada por las variables oceanográficas principales.

El análisis de componentes principales explicó un 72.2% de la varianza. En el Componente principal 1 (PC1) con una varianza explicada de 53.1% pertenecieron las variables temperatura, profundidad de la capa de mezcla y altura superficial del mar. En el Componente principal 2 (PC2) con una varianza explicada de 19.1% pertenecieron las variables clorofila a superficial y abundancia. A partir de la temperatura promedio de 0 a 200 metros, la altura superficial del mar, la concentración de clorofila a superficial y la profundidad de la capa de mezcla se dio cierta agrupación de las estaciones en función de las regiones.

La profundidad de la capa de mezcla estuvo inversamente relacionada con la abundancia de larvas de mictófidios. Y relacionada positivamente con la temperatura promedio y la altura superficial del mar. La altura superficial del mar y la temperatura promedio estuvieron correlacionadas positivamente. Estas dos últimas estuvieron inversamente correlacionadas con la concentración de clorofila superficial del mar.

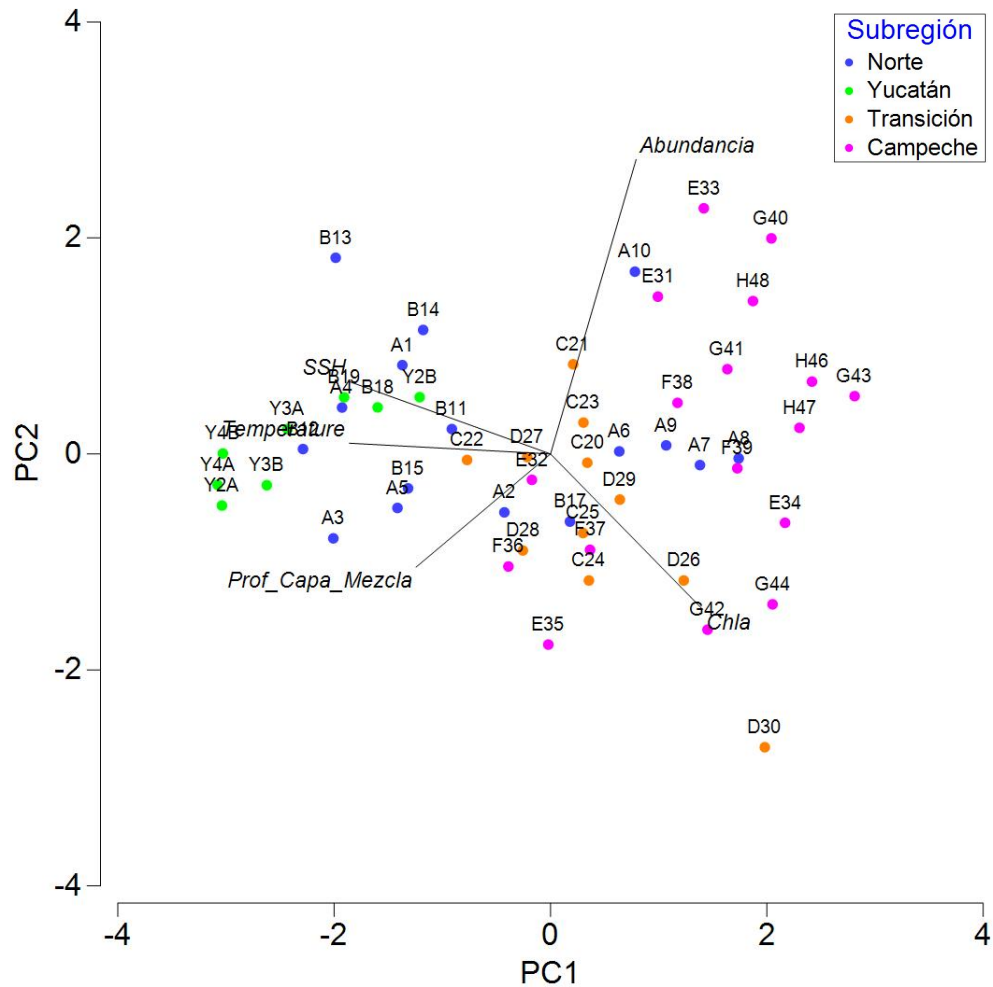


Figura 14. Análisis de componentes principales de variables medidas con CTD y abundancias de larvas de la familia Myctophidae durante el crucero XIXIMI-04. El total de la varianza explicada para el modelo es del 72.2%.

Se observó una agrupación de las estaciones con base en las regiones. Una agrupación del canal de Yucatán, una agrupación con las estaciones al norte de 22°N y relacionada con el canal de Yucatán, una zona de transición entre el norte y la bahía de Campeche. Las estaciones del canal de Yucatán estuvieron muy influenciadas por la elevada altura superficial del mar, elevada temperatura promedio, profundidades de la capa de mezcla mayores y escasa concentración de clorofila a superficial. Las estaciones pertenecientes a la región norte presentaron resultados similares a las

estaciones del canal de Yucatán. La zona de transición no se vio afectada por ninguna de las variables. Las estaciones de la bahía de Campeche estuvieron influenciadas por una elevada concentración de clorofila a superficial, zonas con la profundidad de la capa de mezcla más somera, temperaturas promedio menores, y alturas superficiales del mar más bajas. Las mayores abundancias de larvas de peces se dieron en las estaciones de la bahía de Campeche coincidiendo con los resultados obtenidos previamente.

Por lo tanto, preliminarmente es posible distinguir tres regiones y una zona de transición en la región de aguas profundas del sur del golfo de México durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04 (Figura 15), tanto a partir de los análisis realizados con las variables procedentes de productos satelitales (altura del nivel del mar, energía cinética y vorticidad) y variables tomadas *in situ* con el CTD (Temperatura, profundidad de la capa de mezcla, concentración de clorofila *a* superficial y profundidad de la máxima fluorescencia).

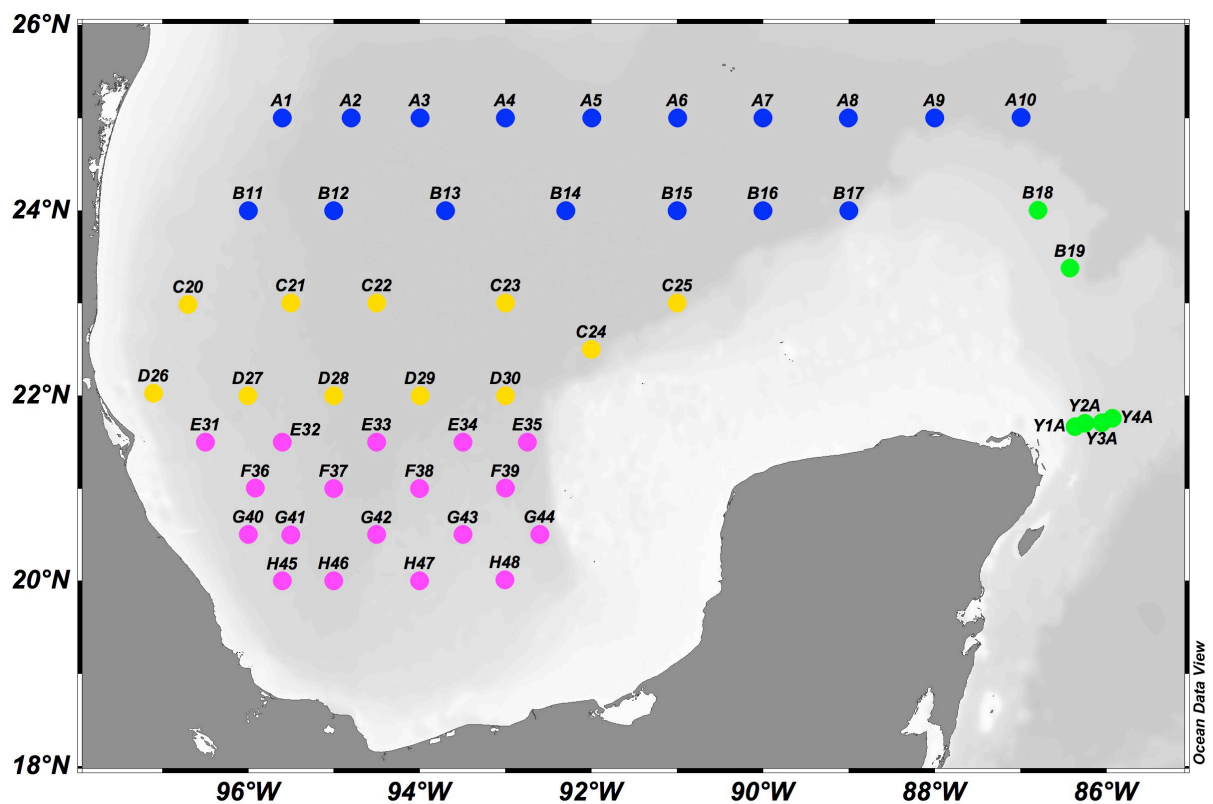


Figura 15. División de las tres regiones principales del sur del golfo de México durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04 con base en los datos satelitales e *in situ*. Una región norte (azul), una región sur (rosa) una región asociada a la zona de influencia de la corriente de Lazo (verde) y una zona de transición (amarilla).

Capítulo 4. Discusión

En términos generales, la elevada frecuencia y abundancia larval indican, al igual que en otros estudios (Richards *et al.*, 1993; Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998) la dominancia de Myctophidae respecto a otras familias de peces en las zonas oceánicas del golfo de México. La uniformidad en la abundancia de mictófididos en las tres regiones podría deberse a que son especies con biomasa muy alta en la etapa adulta y una distribución amplia en zonas oceánicas (Rodríguez y Castro, 2000; Vipin *et al.*, 2012).

La familia Myctophidae tuvo una alta frecuencia de aparición, reportándose en el 100% de las estaciones de muestreo cubiertas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04. Esto coincide con lo reportado por Sanvicente-Añorve *et al.* (1998) para la zona de aguas profundas de la bahía de Campeche durante el verano, ya que también encontraron que la familia Myctophidae presentó una frecuencia de ocurrencia del 100%. En contraste, Rodríguez-Varela *et al.* (2001) muestrearon en toda la Zona Económica Exclusiva del golfo de México y mar Caribe durante el verano, y reportaron una menor frecuencia de ocurrencia (68%) de larvas de la familia Myctophidae. Este resultado pudo ser debido a que parte del área de muestreo estuvo dentro de la plataforma continental, y que el hábitat de desove de esta familia es en zonas oceánicas.

El porcentaje de mictófididos con respecto al total de larvas de peces para el crucero XIXIMI-04 fue de 24.60%. Considerando cada una de las regiones por separado, se encontró que el porcentaje de mictófididos fue significativamente mayor en la región norte del área de estudio (33.6%) en comparación con la bahía de Campeche (19.6%) y el canal de Yucatán (23.30%). Estas diferencias pueden deberse a que los adultos de esta familia predominan en aguas oceánicas y alejadas de la costa (Catul *et al.*, 2011), dando lugar a una mayor abundancia de larvas respecto a otras familias de ambientes costeros o neríticos. Estos valores fueron mayores que los reportados por Rodríguez-Varela *et al.* (2001) dentro de toda la Zona Económica Exclusiva Mexicana del golfo de México y mar Caribe, donde el 16.70% de las larvas identificadas pertenecieron a la familia Myctophidae, las cuales se encontraron en las zonas más oceánicas del área de estudio. Con base en muestreos en el canal de Yucatán, Richards *et al.* (1993) también obtuvieron mayores porcentajes de mictófididos en las estaciones más alejadas del talud continental. De manera coincidente con Muhling *et al.* (2012), indicaron que los mayores porcentajes de mictófididos se dieron en las estaciones más alejadas de la costa en la plataforma continental del norte del golfo de México.

Algunas estaciones de la bahía de Campeche (C24, C25, D26 y G44) muy próximas a la plataforma continental presentaron porcentajes de mictófididos menores al 10%. Estos resultados concuerdan con

lo reportado por Sanvicente-Añorve *et al.* (1998); ellos indicaron que dentro de la bahía de Campeche los mayores porcentajes de mictófididos se encontraron en las estaciones más oceánicas, en comparación con las estaciones más próximas a la plataforma donde fueron predominantes familias de hábitats costeros y neríticos como Gobiidae y Engraulidae. Los resultados de este estudio y los de la literatura citada sugieren que en la bahía de Campeche podría haber un transporte horizontal desde la costa hasta zonas oceánicas de huevos y larvas de peces de familias costeras y neríticas, como ya reportaron otros autores con base en estudios oceanográficos y de circulación (Furnas y Smayda, 1987; Monreal-Gómez y Salas de León, 1990; Salas de León *et al.*, 2004).

La abundancia estandarizada de larvas de mictófididos en la región de aguas profundas del golfo de México no fue significativamente diferente entre las tres regiones del área de estudio (Norte, bahía de Campeche y canal de Yucatán). Sin embargo, se observó una mayor abundancia de larvas en algunas estaciones de la bahía de Campeche, principalmente en aquellas localizadas próximas a la plataforma continental (E31, G40, G41 y H46). Rodríguez-Varela *et al.* (2001) también reportaron que las mayores abundancias de mictófididos se encontraron en la bahía de Campeche en comparación con estaciones más alejadas de la plataforma continental. Esto podría deberse a una mayor disponibilidad de nutrientes y alimento en la bahía de Campeche (Furnas y Smayda, 1987; Monreal-Gómez y Salas de León, 1990; Salas de León *et al.*, 2004), que pudiese sustentar una alta biomasa de adultos y por ende favorecer un mayor desove respecto a zonas con menor productividad. Igualmente, la alta disponibilidad de alimento puede favorecer la supervivencia durante el periodo larvario (Hempel, 1979; Lasker, 1981; Houde y Hoyt, 1987).

Los resultados junto con numerosos estudios (Sanvicente-Añorve *et al.*, 1998; Rodríguez-Varela *et al.*, 2001) indican que los mictófididos tienen una amplia distribución en la región de aguas profundas del sur del golfo de México y que los mayores porcentajes de mictófididos se dan en las zonas oceánicas y más alejadas de la costa y la plataforma continental. Sin embargo, sería necesario realizar estudios sobre la distribución de los adultos y del áreas e intensidad de los desoves y estudios concurrentes sobre los estadios de desarrollo o de supervivencia de las larvas para evaluar si las mayores abundancias de larvas de mictófididos son dadas por mayor disponibilidad de alimento o una mayor tasa de supervivencia durante el periodo larvario.

El análisis de componentes principales se observó que la abundancia de larvas de mictófididos estuvo relacionada positivamente con la profundidad de la capa de mezcla y positivamente con la concentración de clorofila *a* superficial. Los mayores valores de clorofila *a* superficial se encontraron en la bahía de Campeche en comparación con la región norte y el canal de Yucatán, coincidiendo con Heileman y Rabalais (2009) que indicaron que el golfo de México presenta áreas eutróficas sobre la

costa y próximos a la plataforma y oligotróficas en aguas oceánicas. Salas de León *et al.* (2004) indicaron que la mayor concentración de clorofila *a* superficial en la bahía de Campeche se debe a la mayor disponibilidad de nutrientes como resultado de procesos de mezcla, surgencia y transporte de agua desde la plataforma hacia zonas oceánicas. Aguirre-Gómez (2002) también indicaron que en la bahía de Campeche la productividad mayor es característica de la plataforma continental en comparación con las regiones más oceánicas, donde la productividad es menor. Adicionalmente, el transporte de agua rica en nitratos desde la costa a aguas profundas, da lugar a una mayor disponibilidad de nutrientes y alimento en la bahía de Campeche (Furnas y Smayda, 1987). Por tanto, coincidiendo con la literatura, una elevada disponibilidad de clorofila *a* superficial está relacionada con mayores abundancias de larvas en la bahía de Campeche en comparación con la región norte y el canal de Yucatán.

Se reportó una elevada riqueza, que incluyó un total de 18 géneros y 67 taxones capturados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-04. Echeverri-García, Herzka y Jiménez-Rosenberg (comunicación personal) reportaron el mismo número de géneros en la zona de aguas profundas del golfo para noviembre de 2010 y julio de 2011 (XIXIMI-01 y XIXIMI-02). Felder y Camp (2009) también reportaron el mismo número de géneros en las aguas de todo el golfo de México. Estos resultados podrían sugerir que estos 18 géneros se encuentran de manera permanente en el golfo de México, aunque el transporte desde el mar Caribe a aguas internas del golfo debido a la corriente de Lazo y giros anticiclónicos que se desprenden de ella puedan contribuir a la presencia de larvas de estos géneros dentro del golfo.

Las áreas con mayor porcentaje de larvas en estadios tempranos de desarrollo son indicativas de desoves recientes. Durante la campaña XIXIMI-04 la preflexión fue el estadio de desarrollo predominante en las tres regiones del área de estudio (norte, bahía de Campeche y canal de Yucatán). La mayor proporción de larvas en preflexión es consistente con una elevada tasa de mortalidad en las etapas tempranas de desarrollo producida por factores de depredación, competencia interespecífica e intraespecífica por alimento o falta de él o procesos físicos que desplazaron las larvas de sus hábitats originales aumentando la tasa de mortalidad en etapas de desarrollo posteriores (Houde y Hoyt, 1987; Fuiman y Werner, 2002). Adicionalmente, la mayoría de especies de esta familia presentan una reproducción continua a lo largo de todo el año y con periodos de tiempo corto para la preflexión (Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Gartner *et al.*, 1989; Hulley, 1990; Richards *et al.*, 2006); por ende, las altas abundancias de larvas en estadio de preflexión reportadas en este estudio, reflejan la ocurrencia de desoves locales y no del transporte entre regiones.

Los ocho taxones dominantes fueron *Benthosema suborbitale*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Diaphus mollis*, *Diaphus brachycephalus*, *Diaphus* sp. 01, *Diogenichthys atlanticus*, *Lampanyctus alatus* y *Notolychnus valdiviae*. Todos se clasificaron como dominantes con el análisis del Índice de Olmstead-Tukey, el Índice de valor biológico de Sanders y en el clúster inverso. La similitud en la abundancia y distribución entre los taxones obtenidos con diferentes análisis permitió corroborar que los criterios empleados para la clasificación de taxones dominantes fueron adecuados y que estos taxones pueden utilizarse como indicadores de la comunidad de mictófidios.

Algunos de los taxones dominantes del Índice de valor biológico de Sanders y el Grupo A del clúster inverso también fueron clasificados como dominantes por varios autores. Richards *et al.* (1993) encontraron que los taxones dominantes en la región oceánica del canal de Yucatán durante el verano correspondieron al género *Diaphus* spp. Estos resultados se asemejaron a lo reportado por Flores-Coto *et al.* (2009) para la zona oceánica de la bahía de Campeche en distintas épocas del año donde los taxones dominantes fueron *Diaphus* spp., *Benthosema suborbitale* y *Notolychnus valdiviae*.

La distribución, abundancia y frecuencia de aparición de algunos de los taxones dominantes identificados en la campaña XIXIMI-04 en el golfo de México, fueron muy similares a lo encontrado por Rodríguez-Varela *et al.* (2001) en toda la Zona Económica Exclusiva Mexicana del golfo de México y mar Caribe en distintas épocas del año. Los taxones dominantes comunes en ambos trabajos fueron *Diaphus* spp. (abundancia relativa 14% y frecuencia relativa 44%), *Benthosema suborbitale* (abundancia relativa 14% y frecuencia relativa 44%), *Lampanyctus* spp. (abundancia relativa 7% y frecuencia relativa 34.3%) y *Notolychnus valdiviae* (abundancia relativa 17% y frecuencia relativa 44.12%). La distribución de las larvas de especies dominantes en una región está muy relacionada con la afinidad de los adultos por el hábitat (Avendaño-Ibarra *et al.* 2004). Por ende, la similitud en la abundancia y distribución de los taxones dominantes identificados en este estudio y en estudios previos en el golfo de México, indica que los adultos ocupan hábitats similares en la región oceánica, y que tienen periodos reproductivos y regiones de desove similares (Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Gartner *et al.*, 1989; Hulley, 1990; Richards *et al.*, 2006).

La selección adecuada de taxones para los análisis de asociaciones de larvas de peces es fundamental para poder interpretar correctamente cómo se agrupan las especies y su relación con las condiciones oceanográficas (Hilty y Merenlender, 2000). En este estudio, las asociaciones de larvas identificadas con el primer clúster, compuesto por los ocho taxones dominantes según el Índice de valor biológico de Sanders, fueron las más informativas en comparación con el resto, ya que fueron más coherentes de acuerdo con las estructuras de mesoescala presentes y regiones del golfo de México en la campaña XIXIMI-04.

Este clúster presentó cuatro asociaciones y un mayor número de estaciones agrupadas que los demás. La asociación predominante correspondiente con el oeste de la región norte y sur, con 19 estaciones, estuvo compuesta por siete taxones dominantes que también fueron definidos por el Índice de valor biológico. En el segundo clúster, definido por el Grupo A del clúster inverso, la asociación correspondiente con el oeste del área de estudio agrupó 18 estaciones y estuvo compuesto por seis taxones.

En el clúster realizado según el Índice de valor biológico, se dio una asociación bien definida en el norte correspondiente al giro anticiclónico Olympus y otra con el giro anticiclónico Nautilus II. En el clúster definido por el Grupo A del clúster inverso, no se observó una asociación correspondiente al giro Olympus, y dentro del giro Nautilus II aparecieron dos asociaciones diferentes.

Además, al comparar los resultados de los análisis SIMPER se observó que la disimilitud entre asociaciones fue mayor en el clúster realizado según el Índice de valor biológico, lo cual es indicativo de un mayor nivel de independencia entre asociaciones. Este resultado se debe a que en el primer análisis hubo menos taxones coincidentes entre asociaciones, a pesar de haberse incluido uno más. Con base en estos resultados, se pudo concluir que el primer clúster fue mejor por que permitió identificar diferentes estructuras de mesoescala y diferentes regiones del golfo de México.

La caracterización de las asociaciones de larvas de peces de la familia Myctophidae indicó diferentes regiones del golfo de México. En el clúster *modo Q* realizado con los ocho taxones dominantes se identificaron cuatro asociaciones diferentes. Las cuatro asociaciones en el norte (roja, azul, verde y amarilla) estuvieron influenciadas por la corriente de Lazo, el giro anticiclónico Olympus y el giro anticiclónico Nautilus II, respectivamente. Sin embargo, en el sur hubo una sola asociación que fue predominante en la estaciones de la bahía de Campeche, particularmente en la región sur donde se encontraron estructuras predominantemente ciclónicas.

Las estaciones A8, A9 y A10 (asociación amarilla) se encontraron dentro de la zona de influencia del giro anticiclónico más intenso Olympus, y tuvieron una similitud superior al 60%. Esto pudo ser debido a (1) la capacidad de retención del giro anticiclónico, lo cual coincide con lo reportado por diversos autores dentro del golfo de México (Salas de León y Monreal-Gómez, 2005; Cruz *et al.*, 2008), y a que (2) la composición de la comunidad de adultos que desovan se encuentra dentro de la zona de influencia del giro Olympus es muy similar (Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Hulley, 1990; Richards *et al.*, 2006).

Las estaciones agrupadas dentro de las asociaciones roja y verde no mostraron una distribución espacial particular, sino que estuvieron dispersas entre los giros anticiclónicos Olympus y Nautilus II y

en el canal de Yucatán. Richards *et al.* (1993) demostraron que la corriente de Lazo se relacionaba con la formación de asociaciones de mictófidios en las aguas profundas del canal de Yucatán, y Muhling *et al.* (2013) indicaron que en la plataforma continental del canal de Yucatán había una gran abundancia de mictófidios y que las larvas podían ser transportadas por la corriente de Lazo hacia el norte de la península en aproximadamente dos semanas. Por el contrario, DiMarco *et al.* (2005) indicaron que entre las latitudes 21 y 23°N la circulación presenta una rapidez promedio de $\sim 13 \text{ km dia}^{-1}$, lo cual implica que tomarían aproximadamente 70 días en transportarse del canal de Yucatan al oeste del golfo de México, sin embargo, es poco probable que sigan esta ruta tan directa dada la alta variabilidad de las corrientes. También, Vukovich *et al.* (2007) reportaron que los remolinos se desplazan al oeste a $\sim 4 \text{ km dia}^{-1}$, lo que supondría aproximadamente 225 días para llegar al oeste del golfo, haciendo poco probable que las larvas pudieran sobrevivir o que los individuos llegaran en una etapa temprana del desarrollo desde el mar Caribe hasta el oeste del golfo de México. Considerando el periodo larvario promedio de los mictófidios (50-60 días; Gartner *et al.*, 1991), la causa principal por la que las asociaciones roja y verde se encontraron en el canal de Yucatán, en las aguas fuera de la zona de influencia de los giros Olympus y Nautilus II y el norte de la bahía de Campeche, fue que los adultos de las especies pertenecientes a dichas asociaciones estaban distribuidos en las aguas mesopelágicas de esas zonas.

La presencia de la asociación azul en el norte del golfo y la bahía de Campeche sugiere que en ambas regiones hay reproducción local de los adultos y que hay áreas de desove de una comunidad similar de adultos en la zona mesopelágica de la bahía de Campeche y en la parte norte de la región de estudio. Las estaciones pertenecientes a la asociación azul correspondieron con las mayores proporciones de larvas en preflexión, lo cual indica que esas son zonas de desove reciente. De los ocho taxones dominantes, las especies del género *Diaphus* spp. presentan desoves durante el verano y *Benthosema suborbitale* y *Notolychnus valdiviae* presentan un patrón de desove anual (Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Gartner *et al.*, 1989; Hulley, 1990), justificando la presencia de larvas en estadio de preflexión de estas especies en la asociación azul.

Al norte, las estaciones A2, A4, B12, B13 y B14 (asociación azul) estuvieron dentro y la C21 en del giro anticiclónico Nautilus II. La presencia de la misma asociación en las estaciones dentro del giro Nautilus II sugiere que el giro presentó una alta capacidad de retención (Salas de León y Monreal-Gómez, 2005; Cruz *et al.*, 2008) de larvas de los taxones correspondientes con la asociación azul. O bien que la composición de la comunidad de adultos que desovan se encuentra dentro del giro Nautilus II (Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Hulley, 1990; Richards *et al.*, 2006).

En la bahía de Campeche la asociación de color azul fue predominante; el 56% de las estaciones en esta región pertenecieron a ella. El hecho de que la misma asociación se encontrara en la mayoría de estaciones de la bahía de Campeche podría atribuirse a la baja energía cinética en esta región durante la campaña XIXIMI-04, debido a que el giro ciclónico semipermanente de Campeche estaba débil en comparación con otras estaciones y años (Dubranna *et al.*, 2011; Pérez-Brunius *et al.*, 2013). Estas condiciones sugieren una menor capacidad dispersiva de las estructuras ciclónicas (DiMarco *et al.*, 2005; Vázquez de la Cerda, 2005) y por lo tanto el transporte de zonas centrales a la periferia de la bahía de Campeche (Brown *et al.*, 1989; Biggs *et al.*, 1997; Merino y Monreal, 2004; Salas de León y Monreal-Gómez, 2005).

Sin embargo, también es posible que las larvas de peces presentes en la zona norte de la bahía de Campeche (asociación azul) fuesen transportadas al norte por la interacción entre las estructuras ciclónicas en la bahía de Campeche y el giro anticiclónico Nautilus II, como ha sido propuesto por Zavala-Sansón *et al.* (2017). Sosa-Gutierrez (2014) indicó que los remolinos en la región de aguas profundas del golfo de México llegan hasta aproximadamente los 800 metros de profundidad, aunque la velocidad de las corrientes disminuye con la profundidad, siendo máxima en superficie ($0.5-1.5 \text{ m s}^{-1}$) hasta llegar a cero m s^{-1} en los 800-1000 metros. Adicionalmente, Martín y Richards (2001) reportaron en el Atlántico norte que la velocidad de transporte desde aguas profundas a la superficie promedio de un giro y es de varias decenas de metros por día ($40-100 \text{ m d}^{-1}$). Por tanto, el hecho que los adultos también se encuentren dentro de la zona de influencia de las estructuras de mesoescala ciclónicas de la bahía de Campeche, podría explicar que desde el momento del desove, los huevos y luego las larvas estén sujetos al transporte de los giros, dando lugar a un transporte vertical y horizontal desde la bahía de Campeche hasta el norte del área de estudio.

A partir del análisis SIMPER se identificaron los taxones que contribuyeron de manera significativa a la formación de cada asociación (roja, azul, verde y amarilla). Con base en este análisis, *Diaphus mollis* y *Diaphus brachycephalus* aparecieron en todas las asociaciones ya que fueron los taxones con mayor abundancia y frecuencia de aparición. *Diaphus mollis* tuvo la abundancia mayor y distribución más amplia, lo cual concuerda con Rodríguez-Varela *et al.* (2001). Los estudios disponibles hasta la fecha indican que se trata de una especie cosmopolita dentro de la región de aguas profundas del sur del golfo de México.

Benthoosema suborbitale y *Notolychnus valdiviae* estuvieron presentes en la asociación azul y presentaron una menor abundancia relativa en la asociación roja. Sin embargo, no estuvieron presentes en la asociación amarilla, correspondiente con el giro anticiclónico Olympus, ni en la asociación verde. Este resultado podría indicar que los adultos están distribuidos en una región

limitada del sur del golfo de México. Rodríguez-Varela *et al.* (2001) reportaron que *Benthosema suborbitale* y *Notolychnus valdiviae* también estaban distribuidas principalmente en esa área.

Diogenichthys atlanticus y *Diaphus* sp. 01 solo estuvieron presentes en la asociación azul, por lo que su distribución principal parece ser el oeste del sur del golfo de México. De manera similar, el que *Lampanyctus alatus* estuviera presente solo en la asociación roja podría indicar que se trata de una especie que ocupa ambientes más oceánicos o regiones más norteñas del área de estudio. Sin embargo, estos resultados no concuerdan con los de Rodríguez-Varela *et al.* (2001) que indicaron que el género *Lampanyctus* spp. ocupa la región de aguas profundas de la bahía de Campeche principalmente. Otra opción sería que los adultos no estuvieran desovando en la bahía de Campeche y que las larvas de *Lampanyctus alatus* procedieran del canal de Yucatán y fueran transportadas hacia el interior del golfo de México por la corriente de Lazo y los giros anticiclónicos como las altas abundancias de este género reportadas por Richards *et al.* (1993) en el canal de Yucatán.

Con base en las condiciones oceanográficas durante la campaña oceanográfica fue posible definir tres regiones dentro del área de estudio: la región del canal de Yucatán, la región norte y la región de la bahía de Campeche. La región norte y el canal de Yucatán se caracterizaron por presentar variación en la altura superficial del mar y magnitud de la energía cinética significativamente mayores que en las de la bahía de Campeche. Estos resultados fueron debidos a la fuerte intrusión de la corriente de Lazo al golfo, y a la presencia de los giros anticiclónicos Olympus y Nautilus II. Adicionalmente, se observó como el análisis de componentes principales agrupó las estaciones del canal de Yucatán (verde) y las más al norte de la región norte (azul) con altos valores de temperatura promedio, mayor altura superficial del mar y menor concentración de clorofila. La distribución de la corriente de Lazo y los giros corresponden con las descripciones de Oey (1996) y Oey *et al.* (2005) del comportamiento de la corriente y los giros, cuya influencia predomina en la región norte del área de estudio. La temperatura promedio, profundidad de la capa de mezcla y profundidad de la máxima fluorescencia fueron significativamente mayores en la región norte en comparación con la bahía de Campeche.

Estos resultados concuerdan con la presencia de estructuras anticiclónicas en la región, las cuales se caracterizan por presentar elevadas temperaturas, mayores profundidades de la capa de mezcla y picos de fluorescencia más profundos (Cruz *et al.*, 2008); y con la descripción climatológica de la zona de aguas profundas del golfo de Muller-Karger *et al.* (2014), quienes documentaron que en la región norte la altura superficial y la profundidad de la capa de mezcla era mayor en comparación con las regiones más al sur. Finalmente, la concentración de clorofila *a* superficial resultó significativamente menor en esta región, posiblemente causado por un hundimiento de las aguas superficiales por los

giros anticiclónicos (Cruz *et al.* 2008). Esta menor disponibilidad de nutrientes y alimento al norte pudieron causar las menores abundancias de larvas de mictófidios.

Por el contrario, debido a que el giro ciclónico semipermanente de Campeche estaba débil, la altura superficial del mar y energía cinética fueron significativamente menores en comparación con la región norte, lo cual es indicativo de una mayor uniformidad en las condiciones oceanográficas en la zona. La presencia de estructuras ciclónicas en la bahía de Campeche llevó a que los valores de vorticidad fueran predominantemente positivos (DiMarco *et al.* 2005; Vázquez de la Cerda 2005). La temperatura promedio fue significativamente menor, la capa de mezcla y la profundidad del máximo de fluorescencia fue más somera, lo cual es congruente con la presencia de las estructuras ciclónicas (Cruz *et al.* 2008). Por el contrario, la concentración de clorofila *a* superficial fue significativamente mayor en la bahía de Campeche que en el norte y el canal de Yucatán. Estos resultados también se observaron en la agrupación de estaciones del análisis de componentes principales donde las estaciones de la bahía de Campeche (rosa) presentaron mayores valores de clorofila *a* superficial y una altura superficial del mar y temperatura promedio menor, y por ende mayores abundancias de larvas de peces.

Asimismo, en la zona de transición entre la bahía de Campeche y la región norte se observaron zonas de transición entre remolinos de carácter anticiclónico y ciclónico. Estos resultados fueron similares a lo reportado por Monreal-Gómez y Salas de León (1990) y DiMarco *et al.* (2005) que observaron regiones con vorticidad nula o próxima a cero entre una zona positiva (ciclónica) y una negativa (anticiclónica). Las estaciones en la zona de transición (naranja) en el análisis de componentes principales no estuvieron fuertemente influenciadas con ninguna de las variables ya que no se encontraban próximas a estructuras de carácter ciclónico o anticiclónico.

Con base en los datos satelitales e *in situ* y los resultados obtenidos en análisis de componentes principales fue posible concluir que en la región de aguas profundas del golfo de México durante condiciones de verano fue posible identificar tres regiones oceanográficas en la campaña XIXIMI-04. Una primera región perteneciente al canal de Yucatán fuertemente influenciada por la corriente de Lazo, una segunda región perteneciente al norte influenciada por los giros Olympus y Nautilus II y una tercera región perteneciente a la bahía de Campeche con influencia del giro ciclónico semipermanente.

Capítulo 5. Conclusiones

-La familia Myctophidae fue dominante en la región de aguas profundas. No se encontraron diferencias significativas en la abundancia entre regiones. Sin embargo, las mayores abundancias se dieron en la bahía de Campeche debido a la mayor disponibilidad de clorofila *a* y por tanto de alimento.

-El criterio del Índice de valor biológico acumulado con un valor del 50% empleado para la determinación de los taxones dominantes resultó en una elevada similitud en las asociaciones obtenidas en el clúster *modo R*. Por ello, establecer un criterio correcto de selección de los taxones dominantes previo a la realización de las asociaciones es un requisito indispensable.

-Los taxones dominantes durante la estación de verano de 2015 fueron: *Diaphus mollis*, *Diaphus brachycephalus*, *Benthosema suborbitale*, *Notolychnus valdiviae*, *Diogenichthys atlanticus*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Lampanyctus alatus* y *Diaphus* sp. 01. Estos taxones presentaron patrones de distribución y abundancia muy similares en todas las regiones.

-La asociación presente en la zona norte y la bahía de Campeche podría ser resultado de la reproducción del mismo conjunto de especies o del transporte larvario entre regiones.

-Dada la distancia y el patrón de corrientes entre el canal de Yucatán y la zona central del golfo y la duración del periodo larvario, es poco probable que la presencia de asociaciones similares sea resultado del transporte larvario.

-Los resultados indican que la distribución de adultos en aguas mesopelágicas influyen sobre la abundancia y distribución de larvas, pero que también es importante considerar los mecanismos de transporte y las condiciones oceanográficas.

-La región de aguas profundas del sur del golfo de México puede ser dividida en tres regiones durante la estación de verano de 2014: Canal de Yucatán influenciada por la corriente de Lazo, la región norte influenciada por los giros Olympus y Nautilus II y la bahía de Campeche con influencia del giro ciclónico semipermanente de Campeche.

Lista de referencias

- Arreola Robles, J.L. 1998. Diversidad de peces de arrecife en la región de La Paz, BCS, México. Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional.
- Atilano-Silva, H.M. 1987. Composición y estructura de la comunidad de fitoplancton silíceo en el Golfo de California en marzo de 1983. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, UABC.
- Atkinson, L.P., Menzel, D.W. 1985. Introduction: oceanography of the southeast United States continental shelf. *Oceanography of the southeastern US continental shelf*, 1-9.
- Avendaño-Ibarra, R., Funes-Rodríguez, R., Hinojosa-Medina, A., Gonzalez-Armas, R., Aceves-Medina, G. 2004. Seasonal abundance of fish larvae in a subtropical lagoon in the west coast of the Baja California Peninsula. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61: 125-135.
- Badan, A., Candela, J., Sheinbaum, J., 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: 105-122.
- Balu, S., Menon, N.G. 2006. Lantern fish: a potential deep sea resource. *ENVIS Marine Offshore Ecosystems*, 5.
- Biggs, D.C., Zimmerman, R.A., Gasca, R., Suarez-Morales, E., Castellanos, I., Leben, R.R. 1997. Note on plankton and cold-core rings in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 95: 369-375.
- Biggs, D.C., Ressler, P.H. 2001. Distribution and abundance of phytoplankton, zooplankton, ichthyoplankton, and micronekton in the deepwater Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 19: 7-29.
- Brandt, S.B. 1983. Temporal and spatial patterns of lanternfish (Myctophidae) communities associated with a warm core eddy. *Marine biology* 74: 231-244.
- Bray, J.R., Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- Brown, J., Colling, A., Park, D., Phillips, J., Rothery, D., Wright, J. (1989). *Ocean Circulation*. (G. Bearman, Ed.). In Open University Course Team. G. Bearman (Ed.) Pergamon Press Oxford, RU. 238.
- Carton, X. 2010. Oceanic vortices. En: J-B. Flór (Ed.) *Fronts, Waves and Vortices in Geophysical Flows* Springer Berlin Heidelberg. 61-108.
- Catul, V., Gauns, M., Karuppasamy, P.K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21: 339-354.

- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., Vanpe, C. 2007. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, 76: 826-836.
- Childress, J.J., Taylor, S.M., Cailliet, G.M., Price, M. H. 1980. Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso- and bathypelagic fishes off southern California. *Marine Biology*, 61: 27-40.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. Plymouth, PRIMER-E.
- Clarke K.R., Somerfield P.J., Gorley R.N. 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 57–69.
- Clifford, H.T. Stephenson, W. 1975. An introduction to numerical classification. Academic Press.
- Conley, W.J., Hopkins, T.L. 2004. Feeding ecology of lanternfish (Pisces: Myctophidae) larvae: prey preferences as a reflection of morphology. *Bulletin in Marine Science*, 75: 361-379.
- Conley, W.J., Gartner Jr, J.V. 2009. Growth among larvae of lanternfishes (Teleostei: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 84: 123-135.
- Cornic, M., Smith, B.L., Kitchens, L.L., Alvarado-Bremer, J.R., Rooker, J.R. 2017. Abundance and habitat associations of tuna larvae in the surface water of the Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*.
- Cowen, R.K., Paris, C.B., Srinivasan, A. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311: 522-527.
- Cruz, R.C., Gómez, M.A.M., Bulgakov, S.N. 2008. Efecto de los vórtices en sistemas acuáticos y su relación con la química, biología y geología, *Interciencia*, 33: 741–746.
- DiMarco, S.F., Nowlin, W.D., Reid, R.O. 2005. A statistical description of the velocity fields from upper ocean drifters in the Gulf of Mexico. *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*, 101-110.
- Domínguez-Guadarrama A., Pérez-Brunius, P. 2017. "CIGoM altimetry derived products from AVISO Ssalto/DUACS" L4, V1.0, GridSeries, [dataset] CICESE.
- Dubranna, J., Pérez-Brunius, P., López, M., Candela, J. 2011. Circulation over the continental shelf of the western and southwestern Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116.
- Elliott, B.A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, 12: 1292-1309.
- Eschmeyer, W.N., Fricke, R., Van Der Laan, R. 2016. Catalog of fishes: genera, species, references. <http://www.calacademy.org>

- Espinosa-Fuentes, M.D.L., Flores-Coto, C., Zavala-García, F., Sanvicente-Añorve, L., Funes-Rodríguez, R. 2013. Seasonal vertical distribution of fish larvae in the southern Gulf of Mexico. *Hidrobiológica*, 23: 42–59.
- Evseenko, S.A. 2006. On species composition and distribution of lanternfish larvae (Myctophidae) in the Eastern South Pacific. *Journal of Ichthyology*, 46: S110-S115.
- Felder, D.L., Camp, D.K. (Eds.). 2009. Gulf of Mexico origin, waters, and biota: Biodiversity. Texas A&M University Press.
- Field, J.G., Clarke, K.R., y Warwick, R.M. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine ecology progress series*, 8: 37-52.
- Filin, A.A. 1998. Occurrence and vertical distribution of *Notoscopelus kroeyeri* (Myctophidae). *Journal of Ichthyology*, 38: 213-217.
- 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: 49-76.
- Flores-Coto, C., Sanvicente-Añorve, L., Zavala-García, F., Zavala-Hidalgo, J., Funesez, 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: 307–321.
- Franco-Gordo, C., Godínez-Domínguez, E., Suárez-Morales, E. 2002. Larval fish assemblages in waters off the central Pacific coast of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 24: 775-784.
- Fratantoni, P.S., Lee, T.N., Podesta, G.P., Muller-Karger, F. (1998). The influence of Loop Current variability on the formation and evolution of cyclonic eddies in the Southern Straits of Florida. *Journal of Geophysical Research*, 103: 24759–24779.
- Froese, R., Pauly, D. (Eds.). 2014. FishBase: Global Information System on Fishes. Recuperado durante 2014, de www.fishbase.org.
- Fuiman, L.A., Werner, R.G. 2002. The unique contributions of early life stages. *Fishery Science*. Oxford, Blackwell Science.
- Furnas, M.J., Smayda, T. J. 1987. Inputs of subthermocline waters and nitrate onto the Campeche Bank, *Continental Shelf Research*, 7: 161–175.
- Gallaway, B.J., Cole, J.G., Martin, L.R. 2001. The deep sea Gulf of Mexico: an overview and guide. US Department of the Interior, Minerals Management Service, Gulf of Mexico OCS Region.
- Galván-Villa, C.M., Arreola-Robles, J.L., Ríos-Jara, E., Rodríguez-Zaragoza, F.A. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 45: 311-324.
- García de León, L.A. 1988. Generalidades del Análisis de cúmulos y Análisis de Componentes Principales. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 29.

- Gartner, J.V., Steele, P., Torres, J.J. 1989. Spects of the Distribution of Lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the Northern Sargasso Sea. *Bulletin of Marine Science*, 84: 123-135.
- Gartner, J.V. 1991. Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 111: 11-20.
- Gartner, J.V. 1993. Patterns of reproduction in the dominant lanternfish species (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico, with a review of reproduction among tropical-subtropical Myctophidae. *Bulletin of Marine Science*, 52: 721-750.
- González-Acosta, A.F. 1998. Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de la Paz, B. C. S., México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, 126 pp.
- González-Gándara, C. 2015. Peces del arrecife Blake, Veracruz, México: Inventario, distribución y afinidades zoogeográficas. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 2: 87- 97.
- Govoni, J.J., Hare, J.A., Davenport, E.D., Chen, M.H., Marancik, K.E. 2010. Mesoscale, cyclonic eddies as larval fish habitat along the southeast United States shelf: A Lagrangian description of the zooplankton community. *Ices Journal of Marine Science* 67: 403–411.
- Gray, C.A., Miskiewicz, A.G. 2000. Larval fish assemblages in south-east Australian coastal waters: seasonal and spatial structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50: 549-570.
- Grimes, C., 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.
- Guevara-Rascado, M.D.L., Cerecedo-Escudero, J.L., Sánchez-Regalado, R. 2008. (Perciformes: Scombridae) en el Golfo de México, 1982-1992. *Revista de Biología Tropical*, 56: 1343–1359.
- Gutiérrez Sánchez, F.J. 2009. Ecología de peces de fondos blandos del complejo lagunar Bahía Magdalena BCS, México Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional.
- Hamilton, P., Lee, T.N. 2005. Eddies and jets over the slope of the northeast Gulf of Mexico. *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and models*, 123-142.
- Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.). 2000. ICES zooplankton methodology manual. Academic Press.
- Heileman, S., Rabalais, N. 2009. XV-50 Gulf of Mexico LME. The UNEP Large Marine Ecosystem Report. A perspective on the changing condition in LMEs of the world's Regional Seas. UNEP Regional Seas Report and Studies, 182.
- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish. The egg stage. University of Washington, Washington Sea Grant Program, Seattle.

- Hilty, J.A., Merenlender, M.A. 2000b Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92:185–197.
- Hofmann, E.E., Worley, S.J. 1986. An investigation of the circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 91: 14221-14236.
- Hopfinger, E.J., Van Heijst, G.J.F. 1993. Vortices in rotating fluids. *Annual Review Mechanisms* 25: 241-289.
- Hopkins, T.L., Baird, R.C. 1985. Aspects of the trophic ecology of the mesopelagic fish *Lampanyctus alatus* (Family Myctophidae) in the eastern Gulf of Mexico. *Biological oceanography*, 3: 285-313.
- Houde, E.D., Hoyt, R.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium Series V.2.*, 17-29
- Hu, C., Nelson, J.R., Johns, E., Chen, Z., Weisberg, R.H., Muller-Karger, F.E. 2005. Mississippi River water in the Florida Straits and in the Gulf Stream off Georgia in summer 2004. *Geophysical Research Letters*, 32: L14606.
- Hulley, P.A., DuHamel, G. 2009. A review of the lanternfish genus *Bolinichthys* Paxton, 1972 (Myctophidae). *Cybiurn*, 33: 259-304.
- Huse, I. 1994. Feeding at different illumination levels in larvae of three marine teleosts species: cod (*Gadus morhua* L.), plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture and Fisheries Management*, 25: 687–695.
- Jiménez-Pérez, L.C. 1987. Características estructurales del zooplancton del Golfo de California durante el fenómeno El Niño (1982-1983). Tesis de Maestría en Ciencias, CICESE.
- Kalff, J. 2002. *Limnology: Inland Water Ecosystems*. Prentice Hall. Nueva Jersey, EEUU. 592.
- Kingsford, M.J. 1993. Biotic and abiotic structure in the pelagic environment: importance to small fishes. *Bulletin of Marine Science*, 53: 393–415.
- Kinzer, J., Schulz, K. 1985. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic. *Marine biology*. 85: 313-322.
- Kitchens, L.L., Rooker, J.R. 2014. Habitat associations of dolphinfish larvae in the Gulf of Mexico. *Fisheries Oceanography*, 23: 460-471.2
- Laprise, R., 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: 73-92.
- Lasker, R. (editor). 1981. *Marine fish larvae: morphology, ecology, and relation to fisheries*, 131 p. Wash. Sea Grant, Univ. Wash. Press, Seattle, WA.

- Lea, M.A., Nichols, P.D., Wilson, G. 2002. Fatty acid composition of lipid rich myctophids and mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) Southern Ocean food web implications. *Polar Biology*, 25: 843-854.
- Leben, R.R. 2005. Altimeter-Derived Loop Current Metrics. *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and models*, 181-201.
- Lekshmy, N.A., Arul, J.M., Mathew, P.T., Gopakumar, K. 1983. Studies on lantern fish (*Benthosema pterotum*) II. Nutritional Evaluation. *Fish Technology*, 20: 17-19.
- Linacre, L., Lara-Lara, R., Camacho-Ibar, V., Herguera, J.C., Bazán-Guzmán, C., Ferreira-Bartrina, V. 2015. Distribution pattern of picoplankton carbon biomass linked to mesoscale dynamics in the southern Gulf of Mexico during winter conditions. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 106: 55-67.
- 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.
- Loya-Salinas, D.H., Escofet, A. 1990. Contribution to the calculation of the biological value index (Sanders, 1960). *Ciencias Marinas*, 16: 97-115.
- MacKenzie, B. R., Kiørboe, T. 2000. Larval fish feeding and turbulence: a case for the downside. *Limnology and Oceanography*, 45: 1-10.
- Martin, A.P., Richards, K. J. 2001. Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy, *Deep Sea Res., Part II*, 48:757-773.
- Merino, M., Monreal, A. 2004. Ocean currents and their impact on marine life: nutrient circulation and productivity of oceans. En Duarte CM (Ed.) *Marine Ecology. Encyclopedia of Life Support Systems*. EOLSS/UNESCO. Oxford, RU. [http:// www.eolss.net](http://www.eolss.net).
- Miron, P., Berón-Vera, F.J., Olascoaga, M.J., Sheibaum, J., Pérez-Brunius, P., Froyland, G. 2017. Lagrangian dynamical geography of the Gulf of Mexico. *Scientific Reports*, 7: 7021.
- Moku, M., Hayashi, A., Mori, K. Watanabe, Y. 2005. Validation of daily otolith increment formation in the larval myctophid fish *Diaphus slender type* spp. *Journal of fish biology*, 67: 1481-1485.
- Monreal-Gómez, M.A., Salas-de-León, D.A. 1990. Simulación de la circulación en la bahía de Campeche. *Geofísica internacional*, 29: 101-111.
- Monreal-Gómez, M.A., Salas-de-León, D.A., 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., Ahlstrom E.H., Paxton J.R. 1984. Myctophidae: Development. pp. 218-239. In: H.G. Moser, H.G., Richards, W.J., Cohen, D.M., Fahay, M.P., Kendall, A.W., Richardson, S.L. (Eds.).

Ontogeny and systematics of fishes. Ahlstrom Symposium. American Society of Ichthyology and Herpetology, Special Publication, 1: 760.

- 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.
- Muhling, B.A., Lamkin, J.T., 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., Reglero, P., Ciannelli, L., Alvarez-Berastegui, D., Alemany, F., Lamkin, J.T., Roffer, M.A. 2013. Comparison between environmental characteristics of larval bluefin tuna *Thunnus thynnus* habitat in the Gulf of Mexico and western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 486: 257-276.
- Muller-Karger, F.E., Smith, J.P., Werner, S., Chen, R., Roffer, M., Liu, Y., Enfield, D.B. 2015. Natural variability of surface oceanographic conditions in the offshore Gulf of Mexico. *Progress in Oceanography*, 134: 54-76.
- Murphy, S.J., Hurlburt, H.E., O'Brien, J.J. 1999. The connectivity of eddy variability in the Caribbean Sea, the Gulf of Mexico, and the Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104: 1431-1453.
- Nair, K.K.C., Madhupratap, M., Gopalakrishnan, T.C., Haridas, P., Gauns, M. 1999. The Arabian Sea: Physical environment, zooplankton and myctophid abundance. *Indian Journal of Marine Sciences*, 28: 138-145.
- Nonaka, R.H., Matsuura, Y., Suzuki, K. 2000. Seasonal variation in larval fish assemblages in relation to oceanographic conditions in the Abrolhos Bank region off eastern Brazil. *Fishery Bulletin*, 98: 767-767.
- Nowlin, W.D.Jr., Jochens, A.E., DiMarco, S.F., Reid, R.O. 2000. Physical oceanography. In: Deepwater Gulf of Mexico Environmental and Socioeconomic Data Search and Synthesis. Narrative Report. OCS Study MMS 2000-049. Gulf of Mexico OCS Regional Office. Minerals Management Service. U.S. Department of the Interior, pp. 61-121 (Chapter 4).
- Oey, L.Y. 1996. Simulation of mesoscale variability in the Gulf of Mexico: Sensitivity studies, comparison with observations, and trapped wave propagation. *Journal of physical Oceanography*, 26: 145-175.
- Oey, L.Y., Ezer, T., Lee, H.C. 2005. Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: A review of numerical models and future challenges. *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and models*, 31-56.
- Olivar, M.P., Emelianov, M., Villate, F., Uriarte, I., Maynou, F., Alvarez, I., Morote, E. 2010. The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fisheries Oceanography*, 19: 209-229.

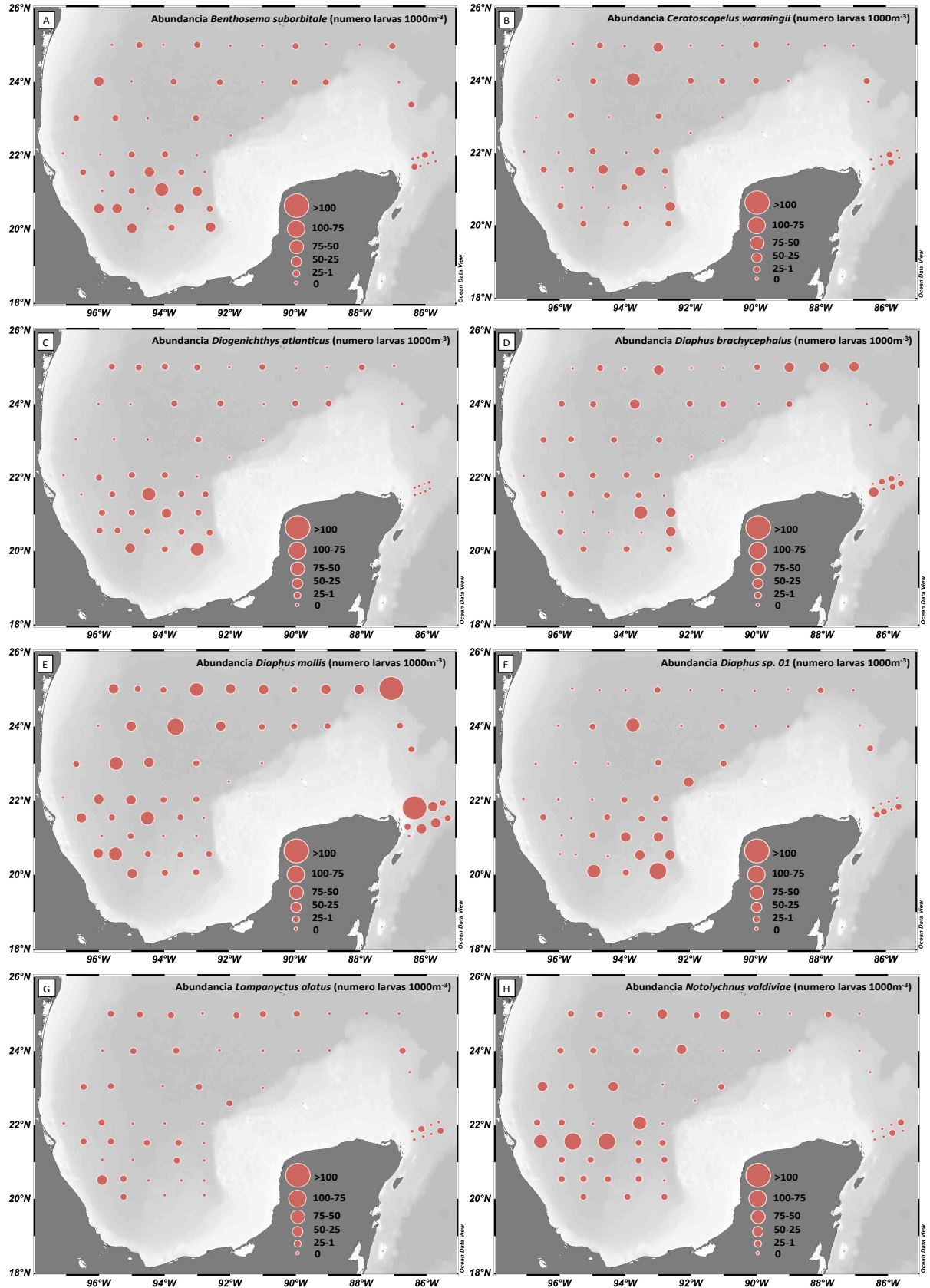
- Olivar, M.P., Bernal, A., Molí, B., Peña, M., Balbín, M., Castellón, A., Miquel, J., Massutí, E. 2012. Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Deep-Sea Res.* 62: 53– 69.
- Paxton, J.R. 1972. Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). *Bull. Los Angeles County. Museum of Natural History Science*, 13: 1–81.
- Pérez-Brunius, P., García-Carrillo, P., Dubranna, J., Sheinbaum, J. Candela, J. 2013. 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.
- R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richards, W.J., McGowan, M.F., Leming, T., Lamkin, J.T., Kelley, S. 1993. Larval fish assemblages at the Loop Current boundary in the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 53: 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.
- Ríos-Jara, E., Galván-Villa, C.M., Solís-Marín, F. A. 2008. Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 79: 131-141.
- Rivas, D., Badan, A., Ochoa, J. 2005. The ventilation of the deep Gulf of Mexico. *Journal of physical oceanography*, 35: 1763-1781.
- Rodríguez, J.M., Hernández-León, S., Barton, E.D. 1999. Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep-Sea Research*, 46: 1969-1984.
- Rodríguez, L., Castro, L. 2000. Estudios en ecología de larvas de Mictofidos (Pisces, Myctophidae): una propuesta para nuevas líneas de investigación en la Corriente de Humboldt. *Gayana (Concepción)*, 64: 219-233.
- Rodríguez-Romero, J., Muhlia-Melo, A.F., Galván-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F.J., Gracia-López, V. 2005. Fish assemblages around Espiritu Santo island and Espiritu Santo seamount in the lower Gulf of California, México. *Bulletin of Marine Science*, 77: 33-50.
- Rodríguez-Varela, A., Cruz-Gómez, A., 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., Furey, N.B. 2012. Distribution and habitat associations of billfish and swordfish larvae across mesoscale features in the Gulf of Mexico. *PLoS one*, 7: e34180.
- Rooker J.R., Kitchens, L.L., Dance, M.A., Wells, R.J.D., Falterman, B., et al. 2013. Spatial, Temporal, and Habitat-Related Variation in Abundance of Pelagic Fishes in the Gulf of Mexico: Potential Implications of the Deepwater Horizon Oil Spill. *PLoS ONE* 8: e76080.

- Salas-de-León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Signoret, M., Aldeco, J. 2004, Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico, *J. Geophys. Res.*, 109, C05012,
- Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A. 2005. Procesos físicos que influyen en la productividad biológica de los mares mexicanos. *Ciencia*, octubre- diciembre: 49-59.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., Sánchez-Velasco, L. 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 62: 17-30.
- Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., Chiappa-Carrara, X. 2000. Temporal and spatial scales of ichthyoplankton distribution in the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 463-475.
- Schlitzer, R. 2012. Ocean data view. <https://odv.awi.de/>.
- Smith, R.W. 1976. Numerical analysis of ecological survey data. Doctoral dissertation, University of Southern California.
- Smith, D.C. 1986. A numerical study of Loop Current eddy interaction with topography in the western Gulf of Mexico. *Journal of physical Oceanography*, 16: 1260-1272.
- Smith, P.E., Richardson, S.L. 1979. Técnicas modelo para modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. FAO (Food Agriculture Organization of the United Nations). Documentos Técnicos de Pesca, 1-107.
- Sokal, R.R., Rohlf, F. J. 1985. *Biometría*. Blume. Barcelona. 354 p.
- Somerfield, P.J., 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.
- Sosa Gutiérrez, Elva Rosmery. Caracterización de la estructura vertical de los remolinos de mesoescala en el Golfo de México Tesis de maestría en ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 2014.
- St. John, M.A., Borja, A., Chust, G., Heath, M., Grigorov, I., Mariani, P., Santos, R.S. 2016. A dark hole in our understanding of marine ecosystems and their services: Perspectives from the mesopelagic community. *Frontiers in Marine Science*, 3: 31.
- Sturges, W., Leben, R. 2000. Frequency of ring separations from the Loop Current in the Gulf of Mexico: A revised estimate. *Journal of Physical Oceanography*, 30: 1814-1819.
- Sutton, T., *et al.* 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone². *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*.
- Teo, S.L., Block, B.A. 2010. Comparative influence of ocean conditions on yellowfin and Atlantic bluefin tuna catch from longlines in the Gulf of Mexico. *PLoS One*, 5, e10756.

- Valinassab, T., Pierce, G.J., Johannesson, K. 2007. Lantern fish (*Benthosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 573-577.
- 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, B.C. 2014. Photographic guide to larval reef fishes. Recuperado durante 2014, de <http://www.coralreeffish.com/larvae.html>
- Vipin, P.M., Ravi, R., Fernández, T.J., Pradeep, K., Boopendranath, M.R., Remesan, M.P. 2012. Distribution of myctophid resources in the Indian Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22: 423-436.
- Vukovich, F.M., Crissman, B.W. 1986. Aspects of warm rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 91: 2645-2660.
- Vukovich, F. M. (2007). Climatology of Ocean Features in the Gulf of Mexico Using Satellite Remote Sensing Data. *Journal of Physical Oceanography*, 37: 689.
- Wüst, G. 1964. The major deep-sea expeditions and research vessels 1873–1960: A contribution to the history of oceanography. *Progress in Oceanography*, 2.
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S.L., O'Brien, J.J., Zambudio, L. 2006. On the loop current eddy shedding variability. *Atmósfera*, 19:41–48.
- Zavala-Sansón, L., Perez-Brunius, P., Sheinbaum, J. 2017. Point source dispersion of surface drifters in the southern Gulf of Mexico. *Environmental Research Letters*, 12: 024006–12.

Anexo

Anexo 1. Abundancia estandarizada (número de larvas 1000m⁻³) de taxones dominantes según el Índice de valor biológico de Sanders.



Anexo 2. Listado de taxones identificados en función del Índice de dominancia de Olsmtead-Tukey.

Taxón	Abundancia Relativa	Frecuencia Relativa	Olsmtead-Tukey
<i>Benthosema suborbitale</i>	7.90	56.36	Dominante
<i>Centrobranchus nigroocellatus</i>	0.66	7.27	Dominante
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	0.91	21.82	Dominante
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	4.15	49.09	Dominante
<i>Diaphus brachycephalus</i>	8.94	65.45	Dominante
<i>Diaphus metopoclampus</i>	2.35	32.73	Dominante
<i>Diaphus mollis</i>	18.22	83.64	Dominante
<i>Diaphus rafinesquii</i>	1.88	27.27	Dominante
<i>Diaphus</i> sp. 01	6.57	41.82	Dominante
<i>Diaphus</i> sp. 02	0.37	7.27	Dominante
<i>Diaphus</i> sp. 03	0.17	3.64	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 12	0.10	1.82	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 17	0.19	1.82	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 19	0.14	1.82	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 20	0.15	3.64	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 21	0.06	1.82	Raro
<i>Diaphus</i> sp. 24	0.04	1.82	Raro
<i>Diaphus</i> spp.	0.48	5.45	Ocasional
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	5.88	56.36	Dominante
<i>Electrona risso</i>	2.01	34.55	Dominante
<i>Gonichthys cocco</i>	0.09	1.82	Raro
<i>Hygophum benoiti</i>	1.01	12.73	Dominante
<i>Hygophum hygomii</i>	0.54	9.09	Dominante
<i>Hygophum macrochir</i>	0.82	16.36	Dominante
<i>Hygophum reinhardtii</i>	0.37	10.91	Dominante
<i>Hygophum taaningi</i>	1.69	27.27	Dominante
<i>Hygophum</i> sp. 01	0.09	1.82	Raro
<i>Hygophum</i> sp. 04	0.05	1.82	Raro
<i>Hygophum</i> spp.	0.13	3.64	Raro
<i>Lampadena luminosa</i>	1.31	16.36	Dominante
<i>Lampadena urophaos atlantica</i>	1.49	23.64	Dominante
<i>Lampadena</i> sp. 02	0.05	1.82	Raro
<i>Lampanyctus alatus</i>	2.47	43.64	Dominante
<i>Lampanyctus nobilis</i>	1.79	30.91	Dominante
<i>Lampanyctus</i> sp. 02	0.58	9.09	Dominante
<i>Lampanyctus</i> sp. 04	0.06	1.82	Raro
<i>Lampanyctus</i> sp. 05	0.36	3.64	Ocasional
<i>Lampanyctus</i> sp. 06	0.10	1.82	Raro
<i>Lepidophanes gaussi</i>	0.99	16.36	Dominante
<i>Lepidophanes guentheri</i>	3.01	29.09	Dominante
<i>Lobianchia gemellarii</i>	0.54	12.73	Dominante

Taxón	Abundancia Relativa	Frecuencia Relativa	Olsmted-Tukey
<i>Loweina</i> sp. 01	0.07	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 01	0.06	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 03	0.07	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 04	0.04	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 19	0.07	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 20	0.06	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 23	0.13	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 25	0.14	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 26	0.06	1.82	Raro
Myctophidae TIPO 27	0.06	1.82	Raro
<i>Myctophum affine</i>	1.54	20.00	Dominante
<i>Myctophum asperum</i>	2.74	40.00	Dominante
<i>Myctophum nitidulum</i>	1.78	30.91	Dominante
<i>Myctophum obtusirostre</i>	1.88	34.55	Dominante
<i>Myctophum selenops</i>	1.94	34.55	Dominante
<i>Myctophum</i> sp. 03	0.09	1.82	Raro
<i>Myctophum</i> sp. 05	0.05	1.82	Raro
<i>Myctophum</i> spp.	0.06	1.82	Raro
<i>Nannobrachium lineatum</i>	0.51	9.09	Dominante
<i>Nannobrachium</i> sp. 04	0.11	3.64	Raro
<i>Nannobrachium</i> sp. 09	0.05	1.82	Raro
<i>Nannobrachium</i> sp. 10	0.05	1.82	Raro
<i>Nannobrachium</i> sp. 11	0.09	1.82	Raro
<i>Notolychnus valdiviae</i>	8.95	63.64	Dominante
<i>Notoscopelus resplendens</i>	0.25	7.27	Constate
<i>Symbolophorus rufinus</i>	0.42	12.73	Dominante

Anexo 3. Aspectos biológicos y ecológicos de los taxones dominantes según el Índice de valor biológico de Sanders (CG: Circumglobal, AO: Océano Atlántico, EA: Atlántico este, WA: Atlántico oeste, MED: Mediterráneo, PO: Océano Pacífico, EP: Pacífico este, WE: Pacífico oeste, IO: Océano Índico, IP: Indo Pacífico, WIO: Oeste océano Índico, ChS: Mar de China; Brandt, 1981; Kinzer y Schultz, 1985; Gartner *et al.*, 1989; Hulley, 1990; Richards *et al.*, 2006).

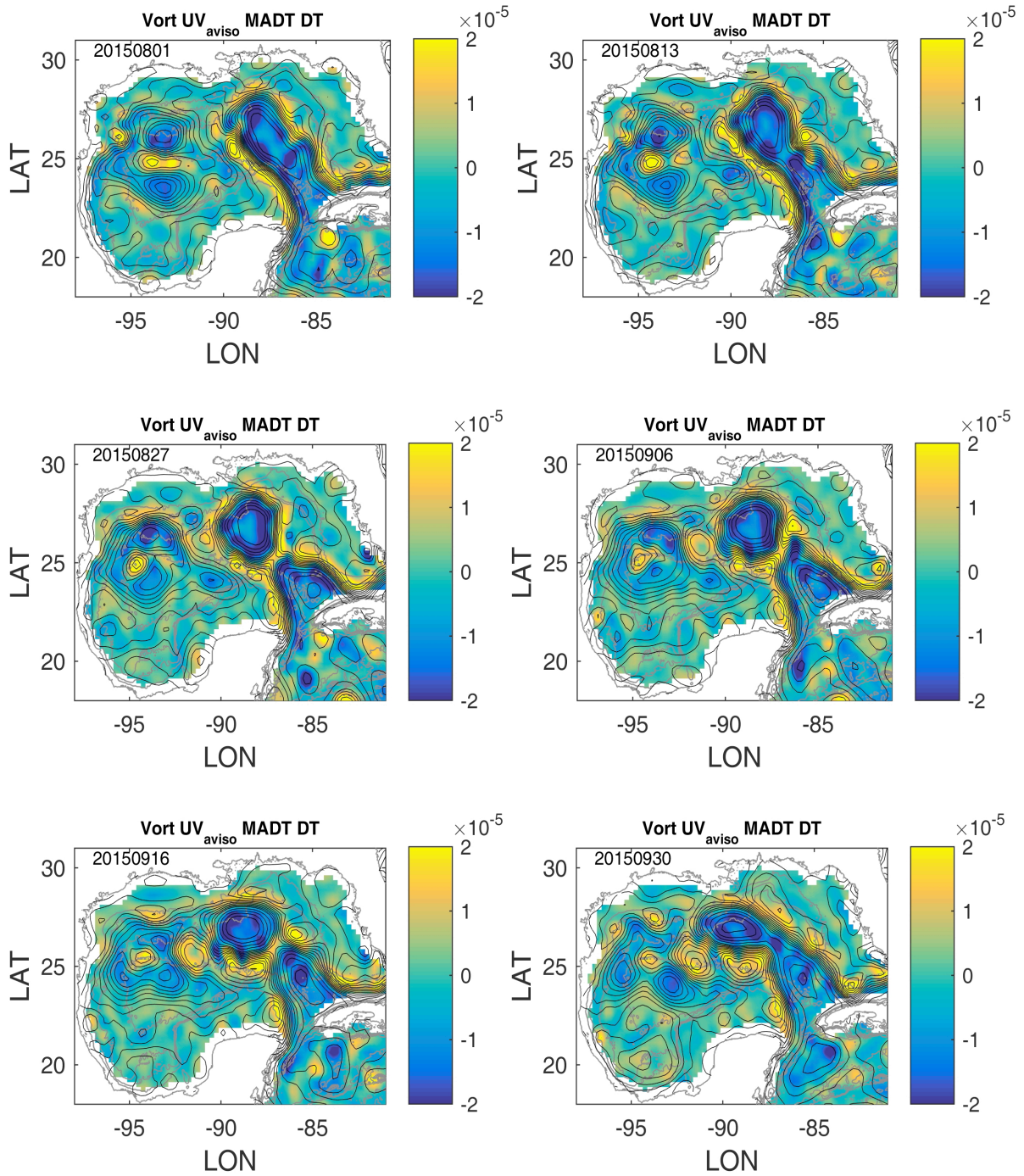
Especies	Desove	Distribución global	Estrategia reproductiva	Huevos
<i>B. suborbitale</i>	Anual	CG, WA, EA, IP, ChS	Dioico, externa	Pelágicos
<i>C. warmingii</i>	Verano	AO, PO, IO, ChS	Ovíparo	Planctónicos
<i>D. atlanticus</i>	Anual	AO, WIO, PO, ChS	Dioico, externa	Pelágicos
<i>D. brachycephalus</i>	-	CG	Ovíparo	Planctónicos
<i>D. mollis</i>	Primavera verano	EA, WA, IO, EP, ChS	Ovíparo	Planctónicos
<i>Diaphus</i> sp. 01	-	-	-	-
<i>L. alatus</i>	-	EA, WA, IO, WP, ChS	Ovíparo	Planctónicos
<i>N. valdiviae</i>	Anual	EA, WA, WP, EP, IO	Dioico, externa	Planctónicos

Especies	Afinidad geográfica	Ambiente	Alimentación
<i>B. suborbitale</i>	Tropical subtropical	Batipelágico	-
<i>C. warmingii</i>	Tropical subtropical	Batipelágico	Copépodos, salpas, eufáusidos, larvas
<i>D. atlanticus</i>	Tropical subtropical	Epi-Mesopelágico	-
<i>D. brachycephalus</i>	Trop. Semisubtropical	Batipelágico	Copépodos y ostrácodos
<i>D. mollis</i>	Trop. Subtropical	Batipelágico	-
<i>Diaphus</i> sp. 01	-	-	-
<i>L. alatus</i>	Tropical	Batipelágico	Copépodos, ostrácodos, decápodos, apendicularias
<i>N. valdiviae</i>	Tropical subtropical	Batipelágico	Copépodos, ostrácodos, eufáusidos, apendicularias

Especies	Prof. (m)	Prof. Día (m)	Prof. Noche (m)	Prof. Noct. Máx. Abundancia (m)
<i>B. suborbitale</i>	400-600	375-750	125	50-70
<i>C. warmingii</i>	390-2000	700-1500	20-200	50-75
<i>D. atlanticus</i>	400-600	375-700	25-350	-
<i>D. brachycephalus</i>	400-900	175-550	225	-
<i>D. mollis</i>	400-900	300-600	50-300	70-75
<i>Diaphus</i> sp. 01	-	-	-	-
<i>L. alatus</i>	40-1500	275-1000	40-275	50-100
<i>N. valdiviae</i>	400-500	375-750	25-350	50-70

Especies	Talla transformación (mm)	Talla media (mm)	Talla máxima (mm)	Talla en madurez (mm)
<i>B. suborbitale</i>	10	16	39	24
<i>C. warmingii</i>	>15	20	-	40-60
<i>D. atlanticus</i>	13.50-14.50	14	29	20
<i>D. brachycephalus</i>	10.4-11	16	57	30
<i>D. mollis</i>	10 a 11.50	14	66	30
<i>Diaphus</i> sp. 01	-	-	-	-
<i>L. alatus</i>	11	30	81	42
<i>N. valdiviae</i>	10-10.80	13	63	19

Anexo 4. Vorticidad de las estructuras de mesoescala entre los períodos de agosto y septiembre de 2015.



ANOTACIONES
