



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

INTERACCIONES PRESA-DEPREDADOR ENTRE COPÉPODOS,
QUETOGNATOS Y LARVAS DE PECES CARACTERIZADAS A TRAVÉS DE SU
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC, OAXACA,
MÉXICO

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biol. Mar. Marco Antonio Hernandez de Dios

DIRECTOR

Dr. Antonio López Serrano

Puerto Ángel, Oaxaca, México

RESUMEN

Las interacciones tróficas entre especies forman la base de muchas propiedades y procesos del ecosistema, sin embargo, las relaciones presa-depredador son el mecanismo que explica los flujos de materia y energía de un ecosistema. Las relaciones presa-depredador han sido estudiadas durante las últimas décadas a través de diferentes enfoques como lo son el análisis de isótopos estables, revisión de contenido estomacal y por los modelos presa-depredador de Lotka-Voterra. Por ello, el presente estudio propone un nuevo enfoque para analizar las relaciones presa-depredador entre tres grupos del zooplancton (copépodos-quetognatos-larvas de peces), evaluándola a través de la distribución espacial, así como su relación con las variables hidrográficas en el Golfo de Tehuantepec, Oaxaca en el año 2017 durante dos periodos (abril-mayo y noviembre). En una red de 20 estaciones, se recolectaron muestras de zooplancton a bordo de dos cruceros oceanográficos (ARM BIO8 y ARM BIO3) pertenecientes a la SEMAR, en cada estación de muestreo se realizaron arrastres horizontales con una duración de 10 minutos. Las muestras se cuantificaron en abundancia y composición por grupo taxonómico para cada periodo. Las abundancias máximas de copépodos se dieron durante el periodo de noviembre ($11,850 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$), los máximos en abundancia de quetognatos y larvas de peces se dieron en el periodo abril-mayo ($1,626 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$ y $26 \text{ ind}\cdot 100 \text{ m}^{-3}$). Se observó una fuerte relación entre copépodos y quetognatos para ambos periodos de estudio teniendo correlaciones del 88% y 83%. Sin embargo no se pudo determinar la relación trófica entre copépodos y larvas de peces debido a la poca presencia de estas. Finalmente, este estudio representa el primer esfuerzo de un enfoque novedoso sustentado en la evidencia mostrada para analizar las interacciones presa-depredador, a través de su distribución espacial por medio de los patrones de distribución espacial, y representa un estudio prospectivo de la relación copépodos-quetognatos, dos de los grupos más abundantes del zooplancton.

Palabras clave: *tracto digestivo, tehuanos, densidad, regionalización.*

Dedicatoria

*A mi padre Guillermo, mi hermano Abraham, mi hermana
Erendira. No podría sentirme más agradecido por toda la confianza
puesta sobre mi persona, especialmente cuando he contado con su mejor
apoyo desde el inicio y hasta el final de la carrera.*

Gracias por su apoyo, interés, dedicación y espera.

*Al océano, por seguirme enseñando su majestuosa belleza y mostrarme
que aún está lleno de misterios.*

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) quien me otorgó el apoyo económico para realizar mis estudios de maestría sin el cual no hubiera alcanzado este logro (CVU: 868038), numero de becario 638426.

A la Secretaría de Marina, especialmente a la Dirección General de Investigación Oceanográfica, por permitirme la toma de sus muestras durante sus cruceros (BI Altaír y BI Tecolutla) y compartir sus datos de CTD. En especial gracias al capitán y personal de la Estación de Investigación Oceanográfica de Salina Cruz.

A mi director de tesis el Dr. Antonio López Serrano (UMAR); quien me brindo su amistad y enseñanza de inicio a fin en esta etapa de mi vida llamada maestría.

Al comité revisor de mi tesis: Dra. Cecilia Chapa Balcorta (UMAR); Dra. María Auxilio Esparza Álvarez (UMAR); Dr. Pedro Cervantes Hernández (UMAR); Dra. Laura Elena Sanvicente Añorve (ICMyL), por su apoyo, acertados comentarios y revisiones que hicieron la mejora de este trabajo.

Al Grupo de Investigación Oceanográfico de la UMAR por todo su apoyo y dedicación en la recolecta de las muestras.

A Eunice Donají Rodríguez Rafael quien estuvo conmigo de comienzo a fin, gracias por todo tu apoyo, tu amor, tus risas, tus enojos, gracias por hacer más placentera esta etapa de mi vida y ser mi persona excepcional.

A todos mis amigos y amigas que de alguna manera contribuyeron en el desarrollo de este trabajo.

¡¡¡De antemano mil gracias a todos!!!

Índice

Figuras	vi
Tablas	vii
Anexos	vii
1. Introducción	1
1.1. Grupos de estudio: copépodos, quetognatos y larvas de peces.	1
1.2. Interacciones.....	2
2. Antecedentes	7
2.1. Distribución	7
2.2. Hábitos alimenticios	8
2.3. Relación con las propiedades de la columna de agua.....	9
3. Justificación	10
4. Hipótesis	11
5. Objetivo general	11
5.1. Objetivos particulares.....	12
6. Área de estudio	13
7. Material y métodos	16
7.1. Muestreo de variables ambientales	16
7.2. Obtención de información remota.....	17
7.3. Trabajo en campo y laboratorio	19
7.4. Análisis de Datos.....	20
7.5. Cuantificación de la densidad.....	21
7.6. Regionalización del Golfo de Tehuantepec	21
8. Resultados	25
8.2. Densidades de los grupos objetivo	25
8.2.1. Copépodos	25
8.2.2. Quetognatos	26
8.2.3. Larvas de peces.....	26
8.3. Porcentajes de abundancias entre grupos presa-depredador.....	30
8.4. Distribución de los cocientes presa-depredador	32
8.5. Anomalías en abundancias de presa-depredadores.....	36
8.6. Relación entre la abundancia de las presas y depredadores con las variables hidrográficas: temperatura, salinidad, oxígeno, clorofila-a, parámetro de estratificación y profundidad de capa de mezcla.....	39

8.7. Relación entre la abundancia de quetognatos con copépodos	43
8.8. Comparación de cocientes presa-depredador entre periodos de estudio	45
8.9. Comparación del contenido del tracto digestivo por quetognato	47
8.10. Consumo de copépodos por quetognato en las regiones uno y dos	47
8.11 Comparación de la hidrografía en función de los períodos de muestreo.....	50
9. Discusiones	54
9.1 Hidrología	54
9.2. Distribución de la densidad copépodos-quetognatos-larvas de peces.....	56
9.3. Variables hidrográficas que afectan la distribución o abundancia	58
9.4. Relación copépodos-quetognatos	60
10. Conclusiones	65
11. Recomendaciones	66
12. Referencias	67
13. Anexo	78

Figuras

Figura 1. Imágenes mensuales de clorofila-a del área de estudio, a) del periodo abril-mayo y b) periodo noviembre	18
Figura 2. Área de estudio. Ubicación de las veinte estaciones de muestreadas durante las campañas oceanográficas PTOESCSAL_01 2017 (abril - mayo) y PTOESCSAL_02_2017 (noviembre-diciembre) en las sección del Golfo de Tehuantepec frente a la localidad de Salina Cruz, México	20
Figura 3. Distribución espacial de densidad ($\text{ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$) de copépodos en el Golfo de Tehuantepec en 2017, a) abril-mayo, b) noviembre.....	27
Figura 4. Distribución espacial de densidad ($\text{ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$) de quetognatos en el Golfo de Tehuantepec, a) abril-mayo, b) noviembre	28
Figura 5. Distribución espacial de densidad ($\text{ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$) de larvas de peces en el Golfo de Tehuantepec, a) abril-mayo, b) noviembre.	29
Figura 6. Porcentaje de contribución de copépodos, quetognatos y larvas de peces en el Golfo de Tehuantepec, a) abril-mayo, b) noviembre.	31
Figura 7. Distribución espacial de los cocientes copépodos (COP) / quetognatos (QUE), en el Golfo de Tehuantepec, a) abril-mayo, b) noviembre.	34
Figura 8. Distribución espacial de los cocientes copépodos (COP) / larva de pez (L.PEC), en el Golfo de Tehuantepec, a) abril-mayo, b) noviembre.	35
Figura 9. Anomalías de las densidades de copépodos, $\bar{X}=1088.65 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=925.5 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y quetognatos, $\bar{X}=75.65 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=43.55 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ para: a) abril-mayo, b) noviembre.....	37
Figura 10. Anomalías de las densidades de copépodos, $\bar{X}=1088 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=925.5 \text{ ind}\cdot 100\text{m}$ y larvas de peces, $\bar{X}=2.55 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=0.88 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ para: a) abril-mayo, b) noviembre.....	38
Figura 11. Interpolación de las variables hidrográficas: temperatura y oxígeno con las abundancias de larvas de pez para el periodo a) abril-mayo y b) noviembre.....	41
Figura 12. Interpolación de las variables hidrográficas: clorofila-a con las abundancias de copépodos y salinidad con las abundancias quetognatos, para el periodo a) abril-mayo y b) noviembre.....	42
Figura 13. Gráfico de dispersión de la abundancia de quetognatos en función de la abundancia de copépodos, con intervalos de confianza de 95 %, donde a) abril-mayo y b) noviembre.....	44
Figura 14. Diferencias en cocientes presa depredador respecto a los periodos abril-mayo y noviembre, a) cociente copépodo (COP) / quetognato (QUET), b) cociente copépodo (COP) / larvas de peces (L.PEZ)	46
Figura 15. Diferencias entere periodos (abril-mayo-noviembre) en el consumo de copépodos por quetognato encontrado en su tracto digestivo	47
Figura 16. Consumo de copépodos por quetognato, comparando entre la región uno y dos a) abril-mayo, b) noviembre	48
Figura 17. Consumo promedio de copépodos por quetognato, $n=30$, respecto a la región uno y dos, a) para el mes de abril-mayo y b) para el mes de noviembre	49

Figura 18. Gráfico territorial de las regiones uno y dos de los meses abril-mayo, noviembre del Golfo de Tehuantepec..... 51

Tablas

Tabla 1. Coeficientes de correlación múltiple (r), correlacionando las abundancias de copépodos, quetognatos y larvas de peces respecto a las variables hidrológicas, la variable biológica, donde **CM**=capa de mezcla y **PE**=parámetro de estratificación. En rojo los valores significativos. 39

Tabla 2. Poder discriminante de las variables independientes..... 51

Tabla 3. Matriz de clasificación para las regiones de la costa oaxaqueña. 52

Anexos

Anexo I. Regionalización del Golfo de Tehuantepec, con base en un gradiente de clorofila-a. Los promedios de clorofila para la región son **R1)5.9, R2)4.4, R3)3.8, R4)2.9, R5)1.9 y R6)0.98**..... 78

Anexo II. Simulación de las corrientes geostroficas en el Golfo de Tehuantepec, **a)** abril-mayo y **b)** noviembre 2017. 79

1. Introducción

Como uno de los grupos funcionales claves en las cadenas tróficas del ecosistema pelágico, el zooplancton representa el elemento que asimila, convierte y transfiere la energía proveniente del fitoplancton hacia niveles tróficos superiores. Dentro de la comunidad, la fracción más abundante de la comunidad zooplanctónica son los copépodos, por lo que son los principales consumidores del fitoplancton, también podemos encontrar organismos que ocupan el nivel trófico de los consumidores secundarios a los quetognatos y las larvas de peces.

1.1 Grupos de estudio: copépodos, quetognatos y larvas de peces.

Los copépodos son pequeños crustáceos acuáticos que constituyen una subclase de crustáceos inferiores. Es un grupo diverso y abundante, que se puede encontrar en todos los regímenes de temperatura, intervalos de salinidad y todas las profundidades (Hulsemann 1996).

Los quetognatos o gusanos flecha son animales de cuerpo blando y translucido, que viven exclusivamente en el medio marino. Estos organismos pueden alcanzar un tamaño de hasta 120 mm, son hermafroditas protándricos y cuentan con unos ganchos que contienen una tetradotoxina que les sirve para paralizar a sus presas (Pierrot-Bults 1996).

El ictioplancton es un componente minoritario pero importante del zooplancton marino. Esta fracción está constituida por estadios tempranos del ciclo de vida de los peces, es decir huevos, larvas y ocasionalmente juveniles tempranos. El estadio larval comprende desde el nacimiento hasta que el organismo juvenil adquiere características de un organismo adulto, su estadio máximo es hasta 128 días, sin embargo, esto dependerá de cada especie (Richards & Vásquez-Yeomans 1996).

1.2 Interacciones

Las interacciones tróficas entre especies forman la base de muchas propiedades y procesos del ecosistema, como los flujos de materia y energía, el ciclo de nutrientes y las redes tróficas. La naturaleza de estas interacciones puede variar según el contexto evolutivo y las condiciones ambientales en que se producen, por ello son difíciles tanto de medir y definir, con frecuencia dependen de la escala (Harrison & Cornell 2008, Ricklefs 2008). No obstante, hay varias clases de interacciones entre especies que se encuentran en muchos hábitats y ecosistemas, y su uso como marco de referencia cuando se estudia una comunidad ecológica permite a los científicos describir los procesos naturales (Odum & Barrett 2006).

Las interacciones presa-depredador, que han sido intensamente estudiadas durante las últimas décadas; centrándose en describir el comportamiento de los depredadores (Wetzel & Likens 2000). Entre 1870 y 1940, existieron varios estadísticos y naturalistas interesados en conocer cómo la población es afectada por la natalidad, mortalidad y dispersión de ciclos en una variedad de organismos; como Lotka (1925) y Volterra (1926), que matemáticamente incorporaron los efectos limitadores de la competencia, depredación y parasitismo en el crecimiento de la población por medio de modelos.

Existen dos tipos de interacciones ecológicas que pueden definirse como intraespecíficas o interespecíficas. Las primeras son aquellas que ocurren entre individuos de la misma especie, mientras que las segundas interacciones ocurren entre dos o más especies. Sin embargo, dado que la mayoría de las especies se encuentran en comunidades ecológicas, estas interacciones pueden verse afectadas indirectamente por otras especies y sus interacciones. Las más estudiadas son competencia, depredación, herbivoría y simbiosis (Lang & Benbow 2013).

La primera de ellas ocurre cuando una población afecta adversamente a la otra por un ataque directo; sin embargo, puede existir una densa dependencia entre las especies, debido a que el crecimiento poblacional del depredador dependerá de

la densidad poblacional de las presas y viceversa (Odum & Barrett 2006). La relación presa-depredador puede ser compleja a través de adaptaciones morfoestructurales, tanto de depredadores como de presas. Las adaptaciones depredadoras típicas son toxinas, cuerpos rápidos y ágiles, coloración de camuflaje y una excelente agudeza olfativa, visual o sensorial. Las especies de presas han desarrollado una variedad de defensas que incluyen la sincronía conductual, morfológica, fisiológica, mecánica, de la historia de vida y las defensas químicas para evitar ser atacadas (Ellison *et al.* 1996).

La depredación es uno de los factores clave que determinan la estructura y funcionamiento de las redes alimentarias en el medio acuático. La combinación de depredación de vertebrados e invertebrados forman ensambles en el medio acuático (Blumenshine & Hambright, 2003). Hay grandes diferencias entre el efecto de los peces y el de los depredadores de invertebrados sobre el zooplancton en términos de composición de especies, biomasa y estructura de tallas (Manca *et al.* 2008). La razón de estas diferencias radica en la forma en que encuentran y obtienen presas adecuadas. Aunque la mayoría de los peces zooplanctívoros se alimentan visualmente (Werner & Hall, 1974), los depredadores zooplanctónicos, como los copépodos ciclopoideos, buscan alimento por medio de mecanorreceptores y/o quimiorreceptores (Dussart & Defaye, 2001).

Uno de los grupos característicos de depredadores tope dentro de la comunidad del zooplanctónica lo constituyen los quetognatos (Pierrot-Bults 1996 *In*: Gasca & Suárez 1996). Estos organismos presentan una distribución cosmopolita y la mayor abundancia de estos organismos ocurre entre 0 y 200 m de profundidad. Estos organismos constituyen una parte importante de la biomasa de los océanos; son carnívoros y se alimentan principalmente de copépodos; son depredadores muy activos, se mueven muy rápido y son muy eficientes para capturar una presa a corta distancia (Pierrot-Bults 1996 *In*: Gasca & Suárez 1996).

Debido a su ubicuidad y a su depredación, los quetognatos son probablemente uno de los principales factores en la estructuración de la mayoría de

los ecosistemas planctónicos marinos (Steele & Frost 1977). Los quetognatos son estrictamente carnívoros y son potencialmente importantes como precursores y competidores de las larvas de peces (Baier & Purcell 1997), debido a su gran abundancia en todos los océanos, la trascendencia de estos radica en que son depredadores activos de organismos pláncnicos, principalmente de copépodos (Feigenbaum & Maris 1984).

Existen pocos trabajos experimentales que estudien la selección de tamaño de presa en quetognatos, hasta el momento solo los trabajos de Reeve & Walter (1972) y Kerr (1974) mencionan que entre los depredadores que tragan presas enteras, el tamaño medio de estas debe tener una relación directamente proporcional con el tamaño de los depredadores. Asimismo, mencionan que los estudios sobre selectividad de presas en peces sugieren que su peso medio disminuye con relación con el peso de los depredadores. Posteriormente se demostró que los tamaños de presa consumidos por los quetognatos son similares a los consumidos por las larvas de peces (Baier & Purcell 1996).

Por otra parte el ictioplancton es un componente minoritario pero importante en el zooplancton marino. Esta fracción está constituida por huevos y larvas de peces, la cual es de suma importancia para su conservación, especialmente en aquellas especies de interés comercial (e.g. sardinas), o bien en áreas donde existe sobrepesca. Respecto a su distribución, la mayoría de las larvas se encuentran en los primeros 200 m de profundidad. Los principales factores que pueden afectar su distribución o abundancia son la necesidad de alimento, incidencia de depredadores, temperatura, salinidad y corrientes (Richards & Vásquez-Yeomans 1996 *In*: Gasca & Suárez 1996).

La fase larvaria de los peces se caracteriza por una alta variabilidad de reclutamiento y tasas de mortalidad que superan el 99%, aunque múltiples factores contribuyen a esta variabilidad, la incapacidad de encontrar y capturar suficientes alimentos durante la fase planctónica es un factor que puede conducir a un crecimiento deficiente y a una mayor mortalidad (Bergenius *et al.* 2002, Rønnestad

2013, China & Holzman 2014). Las larvas de los peces marinos son típicamente zooplanctívoras y se alimentan de una variedad de micro y meso-zooplancton, como lo demuestra el análisis del contenido intestinal (De Figueiredo *et al.* 2005, Sampey *et al.* 2007).

Aunque la disponibilidad de alimento puede no ser limitante en algunos hábitats, las tasas de crecimiento más rápidas se correlacionan con un mayor éxito de reclutamiento en larvas de peces templados (Houde 1989, Bergenius *et al.* 2002). Además, las tasas de crecimiento a menudo se correlacionan con las abundancias de las presas (Sponaugle *et al.* 2009). Las larvas de peces de última etapa parecen estar relacionadas con el tamaño del alimento lo que sugiere que la disponibilidad de presas puede ser crítica para las larvas cercanas al reclutamiento (Houde 1989, Leis & Clark 2005).

Las dietas de las larvas de peces capturados en el medio silvestre a menudo están dominadas por copépodos, como lo indican los análisis del contenido intestinal (Østergaard *et al.* 2005, Sampey *et al.* 2007, Carassou *et al.* 2009,). Sin embargo, el éxito de la alimentación sobre presas evasivas puede ser bajo en las larvas de peces, lo que efectivamente podría reducir el número de presas disponibles, al menos en sus etapas iniciales (Rosenthal 1969). Se han investigado los cambios en el éxito de captura y selectividad de presas entre la primera alimentación y la edad de asentamiento en un sistema depredador-presa que sirve como modelo para los sistemas de arrecifes de coral. Por ejemplo, las larvas del pez payaso (*Amphiprion ocellaris*) depredan al copépodo calanoide subtropical *Parvocalanus crassirostris* (Rosenthal 1969, Rosenthal & Hempel 1970).

Como grupo de especies característico de los ambientes pelágicos, los copépodos son pequeños crustáceos que habitan ambientes marinos y de agua dulce. Las formas planctónicas de vida libre varían en tamaño de 0.1 a 10 mm de longitud, y son una fuente importante de alimento para invertebrados, peces, aves e incluso mamíferos marinos (Runge 1988, Huys & Boxshall 1991, Humes 1994), pues ocupan una posición primaria en la transferencia de energía en los océanos

(Hulsemann 1996 *In*: Gasca y Suárez 1996). También se encuentran entre los organismos planctónicos más evasivos en el ambiente pelágico (Buskey *et al.* 2012) ya que poseen una serie de setas mecanosensoriales en la primera antena, que son sensibles a las perturbaciones hidromecánicas (Strickler & Bal 1973, Yen *et al.* 1992). Las respuestas de escape se caracterizan por altas aceleraciones ($> 100 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) y velocidades de nado ($> 35 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) para un copépodo de 1 mm y latencias de respuesta muy cortas ($< 3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (Strickler 1975, Lenz *et al.* 2000).

En cuanto a los aspectos tróficos, son organismos que presentan gran diversidad de hábitos alimenticios, lo que les permite ocupar varios niveles tróficos y contribuir notable en las redes tróficas en el ambiente pelágico. En este contexto, los trabajos de Browman & Marcotte (1987) y Uye & Yamaoka (1990) mencionan que, debido a su gran abundancia, constituyen una parte considerable de la alimentación de varios peces de importancia económica-pesquera como la anchoveta, la sardina y el arenque. Kiorboe (1991), Matsuchita (1991) y Turner *et al.* (2001) destacan el papel de este grupo en las pesquerías., donde la máxima producción como alimento potencial para las larvas de peces planctívoros ocurre en asociación con procesos hidrodinámicos como frentes oceánicos, surgencias y remolinos ciclónicos.

Debido a que los estudios para determinar las relaciones presa depredador principalmente se centran en análisis de contenido estomacal, análisis de isotopos estables y por modelaciones Lotka-Volterra, es importante generar un nuevo enfoque ya que los mencionados anteriormente no son muy accesibles para todos los grupos, en especial organismos pequeños como en quetognatos, copépodos y larvas de peces, por ello se implementa un nuevo método, en este caso el análisis de las variaciones espaciales para caracterizar esta relación presa depredador, en el Golfo de Tehuantepec. Sin embargo, se utilizó el método de revisión de contenido estomacal para darle mayor solidez y validación a las relaciones presa-depredador que se encontraron por medio del análisis de distribución espacial.

2. Antecedentes

2.1. Distribución

La mayoría de los trabajos relacionados con zooplancton se basan en su distribución de la biomasa y abundancias, como los de Ayala-Duval *et al.* (1996), Lavaniegos & González-Navarro (1999), Giraldo & Gutiérrez (2007), Hernández-Trujillo *et al.* (2010), Álvarez-Silva & Torres-Alvarado (2013) donde coinciden que los grupos más abundantes dentro de una comunidad zooplanctónica son los copépodos, quetognatos, apendicularias y cladóceros.

Algunos de los trabajos sobre copépodos que se han realizado en México respecto a su distribución son los trabajos de Alameda (1980) y Moltalvo-Arrieta & Benitez-Torres (1985) en los cuales observaron que especies se encontraban en la dársena y antepuerto de Salina Cruz en el Golfo de Tehuantepec, y los trabajos de Hernández-Trujillo (1989), Cervantes-Duarte & Hernández-Trujillo (1989), Hernández-Trujillo & Esquivel-Herrera (1989) y Hernández-Trujillo (1991) para la costa de Baja California Sur, concluyen que las condiciones de temperatura, oxígeno disuelto y salinidad pueden determinar la presencia y abundancia de los organismos. Palomares-García *et al.* (2013) observaron la distribución vertical (<200 m) de 52 especies en invierno y verano, donde asocian la estructura vertical de temperatura en verano, oxígeno y concentración de clorofila-*a* en invierno. Los autores encontraron evidencia de una migración vertical estacional solo en dos especies de copépodos.

La distribución de quetognatos en el océano Pacífico ha sido investigada por Bieri (1959), Tokioka (1959), Alvariño (1962), Kotori (1976), Kotori (1985), donde observan los patrones de distribución en parches. Sin embargo las variaciones y patrones de las abundancias de quetognatos han tratado de ser resueltas o dar una aproximación en los trabajos de Alvariño (1963) Boltovskoy (1981) y Cota-Meza *et al.* (1992), donde coinciden en señalar que la distribución de estos organismos está determinada principalmente por el movimiento de las masas de agua y parcialmente por la temperatura, señalando que un factor decisivo para la distribución de este

grupo es la productividad general del área y por lo tanto la disponibilidad del alimento.

Los trabajos sobre larvas de peces son muy escasos, sin embargo, podemos encontrar el trabajo de López-Chávez *et al* (2012) quienes observaron los cambios y abundancias de larvas de peces identificando 73 especies, donde ubican al Golfo de Tehuantepec como uno de los ecosistemas más diversos del Pacífico.

2.2. Hábitos alimenticios

Se conocen muchos trabajos relacionados a los hábitos alimenticios de los quetognatos y larvas de peces, así como su relación como depredadores y presas, sin embargo; tenemos trabajos como el de Russel (1933), donde reporta que grandes concentraciones de larvas de peces coincidían con una alta abundancia de zooplancton herbívoro. Russel (1939) estudió las especies planctónicas indicadoras, con relación a la pesca. Consideró que varias especies del zooplancton como sifonóforos y quetognatos, en particular *Sagitta setosa*. Wickstead (1959) demostró que los quetognatos afectan gravemente la pesquería de arenques en Singapur, basándose en su alta abundancia y al número de organismos encontrados en sus tubos digestivos que en su mayoría fueron copépodos y larvas de arenque. Nagazawa & Marumo (1972) estudiaron la alimentación de *Sagitta nage*, una especie clave en el ecosistema pelágico de Bahía Suruga. *Sagitta nage* se alimentó principalmente de los copépodos: *Candacia bipinnata*, *Calanus pacificus* y *Pareuchaeta russelli*. La relación de consumo fue mayor durante la noche y menor durante el día. La cantidad de organismos que contienen *Sagitta* en el tracto digestivo fue casi constante en la capa superior de 100 m. Baier & Purcell (1997) evaluaron la depredación de los quetognatos sobre larvas de peces y sobre el alimento planctónico de larvas de peces, encontrando 1 larva de pez en 6,718 tractos, pero si pueden, consumir cantidades sustanciales de poblaciones de copépodos.

Se tienen trabajos más actuales analizando los hábitos alimenticios de los quetognatos como los de Saito & Kiorboe (2001) quienes analizaron el contenido intestinal de *Sagitta elegans* durante 9 días, observaron que su principal fuente de alimento son los copépodos con tamaños que corresponden al 6-10 % de la longitud de *Sagitta*. Giesecke & González (2004) observaron las tasas de alimentación donde fueron relativamente constantes dentro de la capa superior (0-25 m de profundidad), 1.2 presas para *S. enflata* en el día, y disminuyendo con la profundidad. Finalmente Sato *et al.* (2011) comprobaron por primera vez la dieta de las poblaciones de *Sagitta friderici*, encontrando que las presas dominantes de este organismo fueron las especies de copépodos *Oithona nana*, *Oithona* sp y *Calanoides carinatus*.

2.3. Relación con las propiedades de la columna de agua

Existen diversos trabajos que relacionan la presencia de estos grupos con las propiedades de la columna de agua como los trabajos de Besiktepe & Unsal (2000) quienes estudiaron la estructura de la población y migración vertical del quetognato *Sagitta setosa*, donde encontraron que los juveniles se distribuyen generalmente por encima de la termoclina estacional y que los adultos pueden tolerar un amplio rango de concentraciones de oxígeno y temperatura. Posteriormente, Reygondeau & Gorybeaugrand (2010) estudiaron las relaciones entre la profundidad de la termoclina y *Calanus finmarchicus*, mostrando que las características de la columna de agua superficial influyen en su distribución espacial, ya que la frecuencia en la aparición de esta especie disminuye cuando aumenta la profundidad de la termoclina. Palomares-García *et al.* (2013) Investigaron los ensamblajes de 52 especies de copépodos epipelágicos y la distribución vertical a 200 m de profundidad, mostraron que la distribución vertical y la abundancia de copépodos se asociaron positivamente con la estructura vertical de la temperatura durante el verano. Por último, Souza *et al.* (2013) analizaron la relación entre la distribución espacial de quetognatos y las condiciones hidrográficas, donde, *Flaccisagitta enflata* fue la más abundante (32.05% en 1997 y 42.18% en 1998). El aumento de

la abundancia de *F. enflata* se vio reflejada cuando la estabilidad de la columna de agua fue mayor.

Con el fin de contribuir en los estudios sobre la relación presa-depredador en el Golfo de Tehuantepec, el presente trabajo, busca documentar las variaciones de las relaciones que presenten los grupos en estudio, a través de sus patrones de distribución espacial. Para ello se plantean la siguiente hipótesis y objetivos.

3. Justificación

En la actualidad existen diversos métodos para interpretar o analizar las relaciones tróficas tales como son la revisión de contenido estomacal, revisión de literatura, análisis de isótopos estables o modelos presa-depredador Lotka-Volterra; por lo tanto, se propone a la distribución espacial de copépodos, quetognatos y larvas de peces como una aproximación para analizar dichas interacciones presa-depredador, debido a que la distribución de los grupos zooplanctónicos depende del consumo que una especie, o gremio, realiza sobre un recurso, o presa. Sin embargo, los patrones espaciales también resultan ser afectados por otros factores como la existencia de estructuras hidrográficas y variabilidad ambiental, por ello la importancia de analizar las relaciones presa-depredador desde la distribución espacial.

El estudio de quetognatos y larvas de peces en el Golfo de Tehuantepec es relevante dado que los quetognatos siguen a los copépodos como grupo dominante en el zooplancton y por su parte las larvas de peces juegan un papel muy importante para las pesquerías. La variación de ambos grupos pueden estar regulados por las poblaciones de copépodos, considerando que este grupo es el más abundante y una de las principales fuentes de alimento dentro del ecosistema marino. Por ello, el análisis de la variación espacio-temporal, y de las interacciones presa-depredador proporcionarán información indirecta acerca de la producción biológica del ecosistema pelágico y costero.

La presencia de grandes enjambres de quetognatos en las áreas de desove y crianza de peces puede ejercer una regulación en las poblaciones de huevecillos y larvas de especies de interés pesquero vía depredación intraespecífica, siendo este el factor más relevante para el reclutamiento, ya sea por la competencia por un mismo recurso o porque son consumidos por estos organismos, esto resalta la importancia de identificar los patrones de distribución de mayor densidad de quetognatos, larvas de peces y copépodos.

4. Hipótesis

Conociendo que en los sistemas costeros y oceánicos, la abundancia y distribución de grupos zooplanctónicos pueden estar altamente relacionada con las interacciones tróficas que se llevan en el ambiente, se espera encontrar que los sistemas presa-depredador que conforman los copépodos-quetognatos y copépodos-larvas de peces se vean reflejados a través de su distribución espacial, existiendo un cambio en las razones copépodos/quetognatos y copépodos/larvas de peces en función de su distancia a la costa, en el cual, los cocientes más altos ocurrirán en las regiones más cercanas a la costa, indicando una mayor disponibilidad de alimento para los depredadores y por lo tanto mayor consumo por individuo. Asimismo, se espera encontrar que no existen diferencias significativas en el número de copépodos consumidos por quetognato entre los diferentes periodos de estudio.

5. Objetivo general

Evaluar si existe una relación entre los cocientes de abundancia de quetognatos y larvas de peces, con respecto a la abundancia de copépodos durante las temporadas de abril-mayo y noviembre (tehuanos y no tehuanos) de 2017 en el Golfo de Tehuantepec y determinar su relación con las condiciones oceanográficas, de manera que permita inferir escenarios de producción biológica.

5.1. Objetivos particulares

- Identificar y cuantificar la abundancia de quetognatos, copépodos y larvas de peces en las estaciones de muestreo.
- Obtener los cocientes de las razones copépodos/quetognatos y copépodos/larvas de peces por cada estación de muestreo.
- Analizar la distribución espacial de las densidades de copépodos, quetognatos y larvas de peces y de los cocientes copépodos/quetognatos y copépodos/larvas de peces.
- Identificar si existe una relación entre las densidades de presas y depredadores, y caracterizar la naturaleza de la misma.
- Entre temporadas de muestro calcular, comparar y establecer diferencias de los cocientes presa/depredador entre las temporadas abril-mayo y noviembre.
- Cuantificar los copépodos del tracto digestivo de los quetognatos, y analizar si existen diferencias entre periodos de estudio (abril-mayo y noviembre) y las regiones uno y dos para cada periodo.
- Comparar si existen diferencias entre los periodos de estudio (abril-mayo y noviembre) respecto a la temperatura, salinidad, oxígeno, clorofila-a, parámetro de estratificación y profundidad de capa de mezcla.
- Caracterizar los escenarios hidrográficos en cada período de estudio, en términos de temperatura, salinidad, oxígeno, clorofila "a", parámetro de estratificación, y profundidad de capa de mezcla.
- Determinar la relación entre la abundancia de las presas y depredadores con las variables hidrográficas señaladas anteriormente.

6. Área de estudio

El estado de Oaxaca presenta una extensión litoral de 597.51 km donde se distinguen dos regiones la zona noroccidental de Puerto Ángel y la zona del Golfo de Tehuantepec (Ramírez 2005, Anónimo 2010).

En general, presenta un clima cálido (Aw) y cálido húmedo con lluvias en verano (Am) con una temperatura media anual de 27°C; sin embargo, el clima para el Golfo de Tehuantepec corresponde a un tipo (Aw1), cálido subhúmedo con lluvias en verano de mayo a octubre y con un periodo de estiaje de noviembre a abril (Rodríguez-Marcos 2006).

El Golfo de Tehuantepec es un cuerpo de agua abierto al océano Pacífico en toda su extensión, situado al sur de México (14°11' - 16°13'N; 92°15'-95°55'O. Su superficie abarca 49,000 km² (Wyrtki 1966). Está situado en una región estructuralmente compleja debido a que se ubica cerca de las uniones de la placa de Cosos, del Caribe y Norteamericana. La plataforma continental tiene un ancho promedio de 10 km en la mitad oriental del golfo, disminuyendo del lado occidental. Una gran parte del golfo de encuentra en aguas con profundidades de 4 km o mayores (Trasviña & Barton 1997).

Las condiciones oceanográficas en el área de estudio describen un patrón de marea de tipo mixto con una predominancia semi-diurna con dos pleamares y dos bajamares en cada periodo (Monreal-Gómez & Salas de León 1998).

La salinidad varía de 31 a 34.5 con máximos en la parte oriental del Golfo de Tehuantepec; estos patrones varían estacionalmente según el régimen hidrológico, midiéndose una precipitación pluvial media anual de 800 mm. Sin embargo, esto no es homogéneo en toda el área (Tapia-García *et al.* 2007, Gallegos-García & Barberán-Falcón 1998). Tapia-García *et al.* (2007) mencionan que las altas salinidades de ocurren durante el diciembre, marzo y mayo (33.05-34.90) y las bajas salinidades ocurren durante el periodo junio-noviembre (33-34.7).

La temperatura superficial del mar oscila de los 25 °C a los 30.5 °C, descendiendo hasta los 17°C en el Golfo de Tehuantepec por influencia de los vientos Tehuanos (Monreal-Gómez & Salas de León 1998) .Pérez-Sampablo (2013) observó en el Pacífico sur mexicano que durante mayo a septiembre del periodo 1996-2009 la temperatura es levemente más cálida (29-30 °C). Siendo el lado sureste el que presenta las temperaturas máximas (31 °C) de todo el año. Así mismo, el lado sureste presenta una pluma de agua fría (~ 20 °C), estando más fría la temperatura superficial del mar (26 °C), donde es más evidente durante febrero-marzo y noviembre. Finalmente Araico-González (2012) indica que en la región centro-occidental se observan valores máximos de temperatura de 29.61 °C por encima de los 40 metros durante el periodo mayo-junio 2008. Tapia-García *et al.* (2007) mencionan que la temperatura más baja se encuentra en el periodo noviembre-mayo con 14 °C y las más altas en el periodo junio-septiembre con 29.8 °C.

Durante verano en los años 2008-2009, al borde de la plataforma continental en la región oriental, la distribución superficial de la densidad presenta valores entre 19.36 y 21.48 kg·m⁻³ e isopícnas paralelas, las cuales se cierran hacia el mar abierto. A los 10, 20, 30 m. se registran valores entre 20.46 y 24.76 kg·m⁻³ e isopícnas, la cual sugiere presencia de dos remolinos uno en la región oriental y otro en la región accidental. En contraste la estructura a los 50 y 75 metros de profundidad está caracterizada por valores entre 33.77 y 34.85 kg·m⁻³ y por isopícnas en forma de semicírculos hacia la costa en la región occidental y hacia la parte más oceánica en la región oriental (Araico-González 2012).

La composición de las masas de agua a 100 m de profundidad es dominada por agua subtropical subsuperficial con un porcentaje de mezcla entre 74.07-83.97 %, aumentando en dirección al este. A los 400 m de profundidad el agua predominante es agua intermedia del Antártico con porcentajes que oscilan entre 54.32-65.8 % cuyo máximo se ubicó en la región occidental y el mínimo en la central (Salomón-Hernández 2013).

Salomón-Hernández (2013) mencionó que la capa de mezcla en el Golfo de Tehuantepec se encuentra entre las profundidades de 18 y 55 m, presentando una densidad potencial promedio de $20.82 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$, temperatura potencial promedio de $29.65 \text{ }^\circ\text{C}$ y salinidad promedio de 32.82. La mínima profundidad de capa de mezcla (18 m) se observa aproximadamente a los 15° Norte en la región oriental, mientras que el máximo (55 m) se observó en la porción sur-occidental del Golfo de Tehuantepec.

El patrón de circulación del Pacífico oriental tropical es influenciado por los desplazamientos latitudinales del sistema de vientos Alisios y de la convergencia intertropical, la variación de dicho patrón afecta la dinámica dentro del Golfo de Tehuantepec oeste (Gallegos-García & Barberán-Falcón 1998). En invierno y primavera, los vientos Alisios del este son intensos y su máxima velocidad en una posición más al sur. En el periodo de junio-agosto, temporada de lluvias y de huracanes, el patrón de circulación es muy sencillo pues la corriente va hacia el noroeste, en los meses abril-mayo y septiembre, meses transición de secas a lluvias y de lluvias a secas respectivamente. La corriente presenta una línea sinuosa con flujo de este a oeste (Gallegos-García & Barberán-Falcón 1998).

El área de estudio cuenta con un sistema de producción primaria generado por los vientos Tehuanos que generan remolinos anticiclónicos, en la parte occidente y ciclónicos en la parte oriente del Golfo de Tehuantepec, como resultado de la fuerza que empuja el agua superficial de la costa hacia mar adentro, esto genera una mezcla de la columna de agua en la costa, produciendo también afloramiento de agua fría, rica en nutrientes, fosfato $0.66\text{-}2.04 \mu\text{M}$ y silicatos de $3.85\text{-}23.21 \mu\text{M}$ derivados de los procesos de remineralización, incrementando las concentraciones de clorofila en las capas superficiales del agua (Lavin *et al.* 1992, Müller-Karger & Fuentes-Yaco 2000, Lara-Lara & Bazán-Guzmán 2005).

Las diferencias espaciales de clorofila-a que hay de oeste a este muestran que la producción primaria en el Golfo de Tehuantepec registre dos zonas ecológicamente diferentes en su costa, la región oeste-central, en su mayor parte

zona oceánica donde se detectan afloramientos, pero valores de biomasa zooplanctónica bajos; y la región oriental con valores de producción primaria y de biomasa zooplanctónica altos (Moulin-Ruiz 1979). Según Robles-Jarero & Lara-Lara (1993) la costa oriente del Golfo contribuye con el 54.3 % de la clorofila total y sugieren que la parte oriental-central presenta valores de producción primaria moderados ($0.83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), debido a la intensa mezcla de la columna de agua, la cual no permite mantener el paso óptimo de luz para el fitoplancton en la zona eufótica. Lara-Lara & Bazán-Guzmán (2005) mencionan que durante los meses de enero y febrero de 1999 hay valores de clorofila que varían de 0.10 a $2.06 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y una producción primaria de 0.34 a $10.13 \text{ mg}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$.

7. Material y métodos

7.1. Muestreo de variables ambientales

La toma de las variables para cada punto de muestreo se realizó mediante lances de CTD (Conductivity, Temperature and Depth), por sus siglas en inglés, se obtuvieron las variables hidrográficas: Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. Para procesamiento los datos, se utilizó el programa Seabird (SBE 7.26.7). Subsiguientemente se procedió a obtener los valores de la profundidad de capa de mezcla y parámetro de estratificación para su posterior análisis.

La profundidad de la capa mezclada (PCM) se calculó de acuerdo a Kara *et al.* (2000), quienes consideran los efectos de la salinidad y la temperatura para definir la PCM. Para estimar dicha profundidad los autores emplean diferencias de temperatura ($\Delta\theta$) entre un nivel de referencia establecido a 10 m de profundidad y el nivel anterior donde $\Delta\theta$ es mayor o igual a $0.8 \text{ }^\circ\text{C}$, lo que denominan capa de temperatura constante (CTC). A partir de esta aproximación, se calcula la densidad a 10 m ($\sigma_{\theta 10}$) y a la profundidad máxima de la CTC ($\sigma_{\theta P}$), con el fin de obtener una diferencia de densidad entre el nivel de referencia y la profundidad máxima de la CCT ($\Delta\sigma_{\theta} = \sigma_{\theta P} - \sigma_{\theta 10}$). Una vez obtenido la $\Delta\sigma_{\theta}$, la PCM se define como la profundidad a la cual el cambio de σ_{θ} excede el valor obtenido de la $\Delta\sigma_{\theta}$.

El parámetro de estratificación fue calculado de acuerdo a (Simpson & Hunter 1974), el cual indica la cantidad de energía mecánica requerida para llevar a cabo la mezcla vertical ($J m^{-3}$; cero para una capa bien mezclada y aumenta con la estratificación).

$$\Phi_S = \left(\frac{1}{K}\right) \sum_K^0 (\rho - \rho_{media})gz\Delta z \dots\dots\dots(1)$$

Donde:

ϕ_s = la cantidad de energía mecánica

z = es la coordenada vertical (positiva hacia arriba)

k es la profundidad de integración en la columna de agua ($k = -100$ m)

ρ = es la densidad del agua

ρ media para el intervalo 0 a -100 m,

g es la aceleración de la gravedad

$\Delta z = 1$ m

7.2. Obtención de información remota

Para la obtención de datos de concentración de clorofila-a (Cl-a, $mg \cdot m^{-3}$) se utilizaron imágenes compuestas mensuales tipo Aqua MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), a una resolución de pixel de 4 x 4 km y con procesamiento completo del tipo L3. Éstas fueron descargadas del portal Ocean Color Web en formato Hierarchical Data Form (HDF), <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/> y procesadas en el programa WIMsoft versión 6.6.3 (Windows Image Manager) (Kahru, 2012).

La Clorofila-a fue cuantificada con el algoritmo de escala estándar Chl-a/SeaWiFS. Cuantifica cada uno de los pixeles que constituyen una imagen satelital, obteniendo el valor verdadero para un particular tipo de información satelital (de 0 a 255 valores digitales) (Cervantes-Hernández y Manzano-Sarabia 2015).

$$A.E = 1.82390874 + \log(VD)) + 0.30103 \quad \dots\dots\dots (2)$$

Donde:

A.E= algoritmo de escala

VD= valor digital de los pixeles que constituyen la imagen satelital Aqua MODIS

Posteriormente a la aplicación del algoritmo, se procedió a extraer la información satelital contenida en las imágenes de Cl-a (Fig. 1), creando un archivo con formato *.CSV (delimitado por comas) que contenía las estaciones de muestreo y sus respectivas coordenadas (Longitud-Latitud en grados decimales), y un segundo archivo con la lista de las imágenes de interés (en formato *.txt), posteriormente se les extrajo la información mediante la interfase gráfica WAM Statist.

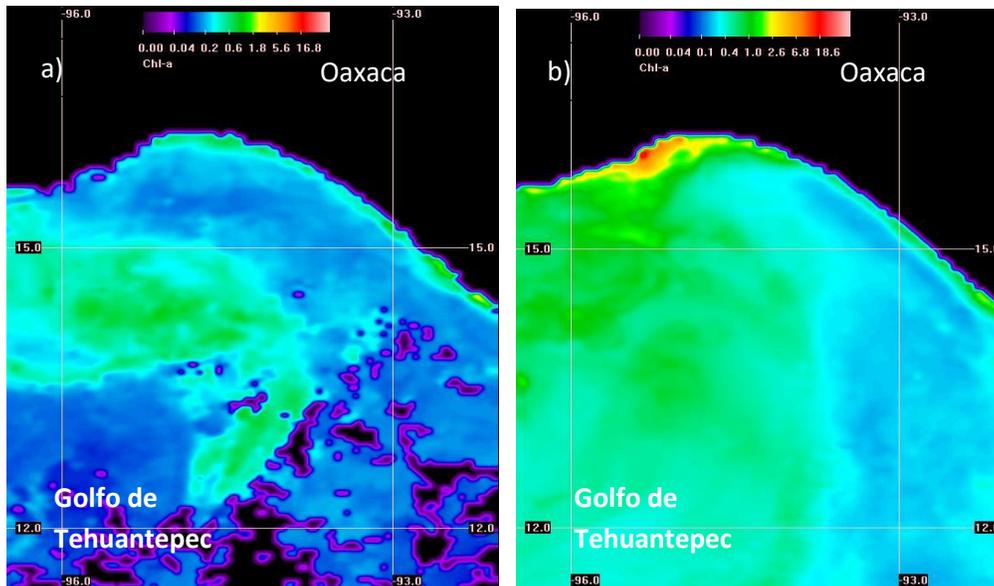


Figura 1. Imágenes mensuales de clorofila-a del área de estudio, **a)** del periodo abril-mayo y **b)** periodo noviembre.

7.3. Trabajo en campo y laboratorio

La recolecta de las muestras se realizó en la zona marina aledaña a la Cd. de Salina Cruz. La red muestreo fue de 20 estaciones (Fig. 2) las cuales pertenecen a las campañas oceanográficas a bordo de los buques de investigación oceanográfica ARM BIO8 “Rio Tecolutla”, campaña PTOESCSAL_01_2017 durante abril-mayo correspondiente a la temporada de transición de secas a lluvias y ARM BIO3 “Altair” campaña PTOESCSAL_02_2017 durante noviembre-diciembre correspondiente a la temporada de transición de lluvias a secas. En las cuales se recolectaron 20 muestras por campaña oceanográfica. Para cada estación de muestreo se realizaron arrastres horizontales utilizando una red de arrastre superficial CalCOFI de 500 μm con una apertura de 50 cm de diámetro y 1.8 m de longitud equipada con un flujómetro General Oceanics ®. Cada arrastre tuvo una duración de 10 minutos, de acuerdo a lo reportado por Boltovskoy (1981). Las muestras obtenidas se colocaron en frascos de plástico de 500 ml y fueron tratadas de acuerdo a los procedimientos descritos por Boltovskoy (1981) y Omori & Ikeda (1992); donde las muestras se fijaron en campo con formaldehído al 4% (neutralizado con borato de sodio a saturación) y etiquetadas adecuadamente, donde posteriormente fueron depositadas en el Laboratorio de Oceanografía Biológica donde las muestras se trasvasaron en etanol al 70 % para su preservación. Posteriormente se procedió a la separación y cuantificación de éstas.

La muestra original fue homogenizada para obtener una fracción de 5 ml utilizando una pipeta Stempel, subsecuentemente se realizó la separación por grupos y cuantificación de organismos. Para lo anterior se utilizaron pinzas de punta fina, caja Petri, un contador manual y un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZ2. Posteriormente se revisó el tracto digestivo de 30 quetognatos al azar por estación de muestreo de cada campaña oceanográfica, esto se realizó colocando a cada quetognato en una laminilla para observación de su tracto digestivo con ayuda de un microscopio óptico y así poder calcular el promedio de cuántos copépodos por quetognato hay en cada estación de muestreo.

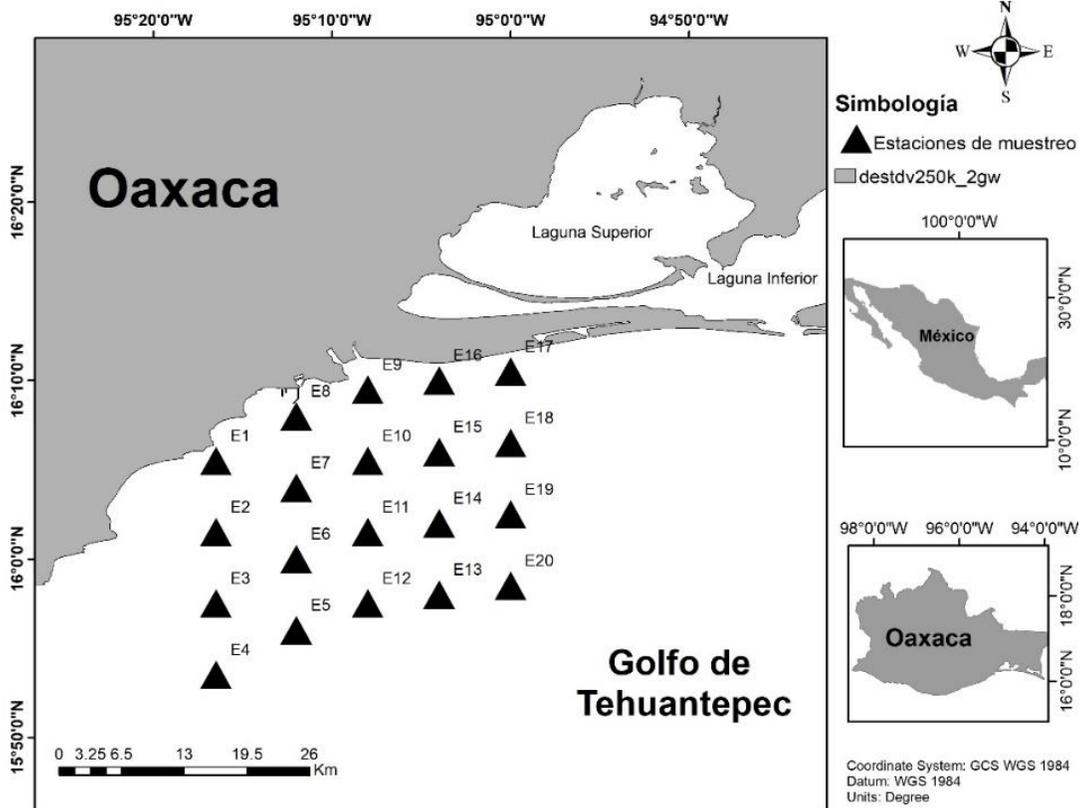


Figura 2. Área de estudio. Ubicación de las veinte estaciones de muestreadas durante las campañas oceanográficas PTOESCSAL_01 2017 (abril-mayo) y PTOESCSAL_02_2017 (noviembre-diciembre) en las sección del Golfo de Tehuantepec frente a la localidad de Salina Cruz, México.

7.4. Análisis de Datos

La estimación del volumen filtrado para estandarizar los datos de abundancia a unidades por volumen se calculó mediante la siguiente ecuación (Zavala-García & Espinoza-Fuentes 2000 *In*: Granados-Barba *et al.* 2000).

$$V_f = \left(\frac{\pi * D_r^2}{4} \right) \left(\frac{N_r * C_r}{9999} \right) \dots\dots\dots (3)$$

Donde:

V_f= volumen de agua filtrado por la red en m³

D_r=diámetro de la boca de la red en m

N_r=número de revoluciones en el flujómetro

C_r= constante del rotor (26873)

7.5. Cuantificación de la densidad

Los valores de densidad total de cada grupo se estandarizaron en individuo por volumen filtrado (m³), en 100 m³ de acuerdo al procedimiento descrito por Harris *et al.* (2000) determinado por la siguiente ecuación.

$$\text{Ind.}\backslash 100\text{m}^3 = \left(n * \frac{k}{V_f} \right) * 100 \dots\dots\dots (4)$$

Dónde:

n= número total de organismos en submuestra

k= Vol. Muestra /Vol. submuestra (en m³)

V_f= volumen de agua filtrada en la red (en m³)

Se elaboraron mapas de distribución espacial de las densidades totales de copépodos, larvas de peces y quetognatos, así como los cocientes copépodos-quetognatos y copépodos-larvas de peces fueron representadas en mapas para cada temporada. Así mismo se determinó por estación de muestreo el porcentaje de contribución que tienen los grupos de interés copépodos (presa), quetognatos y larvas de peces (depredadores). Se utilizó el programa ArcGis 10.2.

7.6- Regionalización del Golfo de Tehuantepec

El objetivo de la regionalización consiste en la subdivisión de una región en subregiones delimitadas espacialmente por diferencias en la magnitud para un particular tipo de información satelital (Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez 2013, Espejel 2006).

La regionalización está basada en el cálculo de funciones ortogonales o modos estadísticos, método conocido como análisis de Funciones Empíricas Ortogonales o análisis de Componentes Principales y que consiste en resolver un problema de eigenvalores y eigenvectores para la matriz de covarianzas de los compuestos de anomalías mensuales de clorofila-a. Los eigenvectores representan los patrones o modos de variación espaciales y los componentes principales

proporcionan el signo y amplitud de dichos modos como función del tiempo. La metodología empleada incluye lo siguiente:

- 1) Cálculo de las anomalías mensuales de clorofila-a.
- 2) Componentes principales (evolución temporal) de la matriz de covarianzas de las series de tiempo de las anomalías.
- 3) Elección, de manera subjetiva, de los rangos de variación en cada uno de los modos o patrones espaciales escogidos, de zonas que muestran variaciones similares dentro de cada modo.

7.7. Análisis estadísticos

Se calcularon las anomalías de las densidades de los grupos de estudio con la finalidad de apoyar el análisis de la variación espacial tanto de presas y depredadores, y así poder inferir si existe una denso-dependencia entre estos grupos. Aquí podemos observar cómo se comportan por estación de muestreo tanto para copépodos con quetognatos y copépodos con larvas de peces.

Para identificar y evaluar la relación de las abundancias de nuestros grupos de interés (copépodos, quetognatos y larvas de peces) respecto a las variables hidrográficas (temperatura, oxígeno disuelto, salinidad), parámetro de estratificación, profundidad de capa de mezcla y la variable biológica (clorofila-a), se realizó una matriz de correlación.

Con la finalidad de obtener una mejor percepción de la relación de los grupos de estudio que presentaron correlaciones significativas con las variables hidrográficas, procedió a realizar interpolaciones de dichas variables. Se utilizó el método IDW (ponderación de distancia inversa), el cual estima los valores de la celda calculan los promedios de los valores cercanos. Para ello se utilizó el programa ArcGis 10.2.

Se realizó un análisis exploratorio previo de los datos de los cocientes presa-depredador para observar si cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, dados los supuestos se procedió a realizar la prueba de contraste no paramétrica U de Mann-Whitney. Por otra parte, tomando en cuenta que los datos del contenido intestinal si cumplieron con dichos supuestos se procedió a utilizar la prueba de contraste paramétrica *T-student*. Ambas pruebas tienen como finalidad analizar si existen diferencias estadísticamente significativas entre los periodos de estudio (abril-mayo y noviembre) respecto al cociente presa-depredador y el contenido del intestinal, donde la hipótesis nula indica que no encontraremos diferencias significativas entre las distribuciones de las media muestral con un nivel de confianza del 95 %. Así mismo se comparó la ingesta de copépodos por quetognato para cada periodo respecto a la región uno y dos.

Para observar el efecto de la densidad de copépodos sobre las densidades de quetognatos se utilizó el Modelo de Regresión Lineal Simple (MRLS), donde la variable dependiente es la abundancia de quetognatos y la variable dependiente la abundancia de copépodos. Se plantea el siguiente modelo e hipótesis para las abundancias de estos grupos.

$$\hat{Y} = a + b (x) + \epsilon \quad \dots\dots\dots (5)$$

Donde:

\hat{Y} = abundancia de quetognatos.

a= ordenada

b= pendiente

x= abundancia de copépodos

Ho: b= 0 no hay una relación lineal entre la abundancia de quetognatos (QUE) y la abundancia de copépodos (COP), con un 95 % de confianza.

Ha: b≠0 si hay una relación lineal entre la abundancia de quetognatos (QUE) y la abundancia de copépodos (COP), con un 95 % de confianza.

No se realizó una RLS entre la abundancia de larvas de peces y la abundancia de copépodos debido a que los registros de abundancia de larvas de peces fueron muy bajos a lo largo del periodo de estudio respecto a las altas abundancias de copépodos, haciéndola una variable con poco poder de predicción debido a su baja variación.

Para conocer si existen diferencias entre los dos periodos de muestreo (abril-mayo y noviembre), respecto a las variables hidrográficas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) y concentración de clorofila-a. Se realizó un Análisis Discriminante (AD). Debido a que en el AD están incluidas variables cualitativas y cuantitativas se utilizaron los siguientes criterios de garantía estadística de tipo “paramétrico” y “no-paramétrico”.

1. Lambda de Wilks general (λW); índice no-paramétrico que cuantifica el grado de discriminación generado con un MD en la clasificación del grupo Y_n . Este índice tiene un intervalo de variación entre 0 (máximo grado de discriminación o MD completamente discriminado) y 1 (mínimo grado de discriminación o MD no discriminado) (Hair *et al.* 1999).
2. Lambda de Wilks parcial (λP), índice no-paramétrico que mide el poder discriminante de cada variable X_n sobre la clasificación del grupo Y_n . Este índice tiene un rango de variación entre 0 (máximo poder discriminante X_n) y 1 (mínimo discriminante X_n) (Hair *et al.* 1999).
3. F removable (F_r), índice paramétrico mide el poder discriminante de cada variable X_n sobre la clasificación del grupo Y_n . Cuanto más grande es el valor de este índice, mayor poder discriminante tiene una variable X_n . Complementariamente, el índice F_r está acompañado del nivel de significancia estadística o p-level (Hair *et al.* 1999). Todos los análisis estadísticos se realizó utilizando el software SATISTICA 10.

8. Resultados

8.1. Regionalización

Por medio del análisis de componentes principales se obtuvieron seis regiones para el Golfo de Tehuantepec (Anexo I), donde el porcentaje de varianza estadística explicada fue del 86 %. De las seis regiones obtenidas la región uno y dos se encuentran localizadas en nuestra área de estudio. La región uno se considera un área más productiva en cuestión de clorofila-a que las región dos. Las estaciones que se encontraron dentro de la región uno son las siguientes: E1, E2, E7, E8, E9, E10, E15, E16, E17 y E18. Las estaciones que se encuentran dentro de la región dos son las siguientes: E3, E4, E5, E6, E11, E12, E13, E14, E19 y E20.

8.2. Densidades de los grupos objetivo

8.2.1. Copépodos

La distribución de copépodos durante los meses de abril-mayo mostró una variación entre 25 y 10,435 ind·100 m⁻³ (Fig. 3a); donde, los máximos se registraron en las estaciones E1, E15, y E20 con 6,529; 6,706 y 10,435 ind·100 m⁻³ respectivamente. Los valores mínimos fueron registrados en las estaciones E18, E5 y E3 con 233, 348 y 395 ind·100 m⁻³ respectivamente. La estación E20 presentó los siguientes valores ambientales: temperatura 28.7 °C, salinidad de 34.2, oxígeno disuelto 6.3 mg·l⁻¹ y clorofila-a 0.2 mg·m⁻³. En contraste, para el mes de noviembre registraron abundancias entre 233 y 1,1850 ind·100 m⁻³ (Fig. 3b), los máximos se localizaron en las estaciones E18, E12 y E11 con valores de 6,209; 6,331 y 11,850 ind·100 m⁻³, las abundancias mínimas se registraron para las estaciones E1, E4 y E17 203, 169 y 130 ind·100 m⁻³ respectivamente. La estación E11 presentó los siguientes valores ambientales: temperatura 23.1 °C, salinidad de 34, oxígeno disuelto 7 mg·l⁻¹ y clorofila-a 4.4 mg·m⁻³.

8.2.2. Quetognatos

La densidad de quetognatos tuvo una variación durante los meses de abril-mayo entre 6 y 1,626 ind·100 m⁻³ (Fig. 4a); donde, los máximos se registraron en las estaciones E4, E20 y E6 con 472, 479 y 761 ind·100 m⁻³ respectivamente. Los valores mínimos se obtuvieron en las estaciones E14, E3 y E18 con 20, 7 y 6 ind·100 m⁻³ respectivamente. La estación E6 presentó temperatura de 28.8 °C, salinidad de 34.4, oxígeno disuelto 6.3 mg·l⁻¹ y clorofila-a 0.2 mg·m⁻³. En contraste, para noviembre se obtuvieron valores entre 13 y 390 ind·100 m⁻³ (Fig. 4b), los máximos se localizaron en las estaciones E14, E8 y E18 con 230, 235 y 390 ind·100 m⁻³ respectivamente, los mínimos de abundancia se localizaron en las estaciones E17, E19 y E1 con 52, 42 y 13 ind·100 m⁻³ respectivamente. La estación E18 presentó temperatura de 20.5 °C, salinidad 33.5, oxígeno disuelto 7.3 mg·l⁻¹ y clorofila-a 4.4 mg·m⁻³.

8.2.3. Larvas de peces

La distribución de la densidad de larvas de peces para los meses de abril-mayo mostró variaciones entre 1 y 26 ind·100 m⁻³ (Fig. 5a); los máximos se registraron en las estaciones E10, E20 y E1 con 21, 25 y 26 ind·100 m⁻³ respectivamente, los valores mínimos se registraron en las estaciones E13, E11 y E5 con 4, 3 y 1 ind·100 m⁻³ respectivamente, para las estaciones E2, E3, E4, E6, E8, E9, E1, E16, E18 y E19, no se registró ningún organismo. La estación E1 presentó temperatura de 27.6 °C, salinidad de 33.8, oxígeno disuelto 6.5 mg·l⁻¹ y clorofila-a 0.2 mg·m⁻³. En contraste, las abundancias para el mes de noviembre mostraron una variación entre 1 y 25 ind·100 m⁻³ (Fig. 5b); las abundancias máximas se registraron en las estaciones E9, E17 y E16 con 17, 19 y 25 ind·100 m⁻³ respectivamente, los mínimos de abundancia se localizaron en las estaciones E15, E19 y E1 con 2, 2 y 1 ind·100 m⁻³ respectivamente, todas las estaciones mostraron al menos un organismo. La estación E16 presentó temperatura de 25 °C, salinidad de 34.5, oxígeno disuelto 6.37mg·l⁻¹ y clorofila-a 5.5 mg·m⁻³.

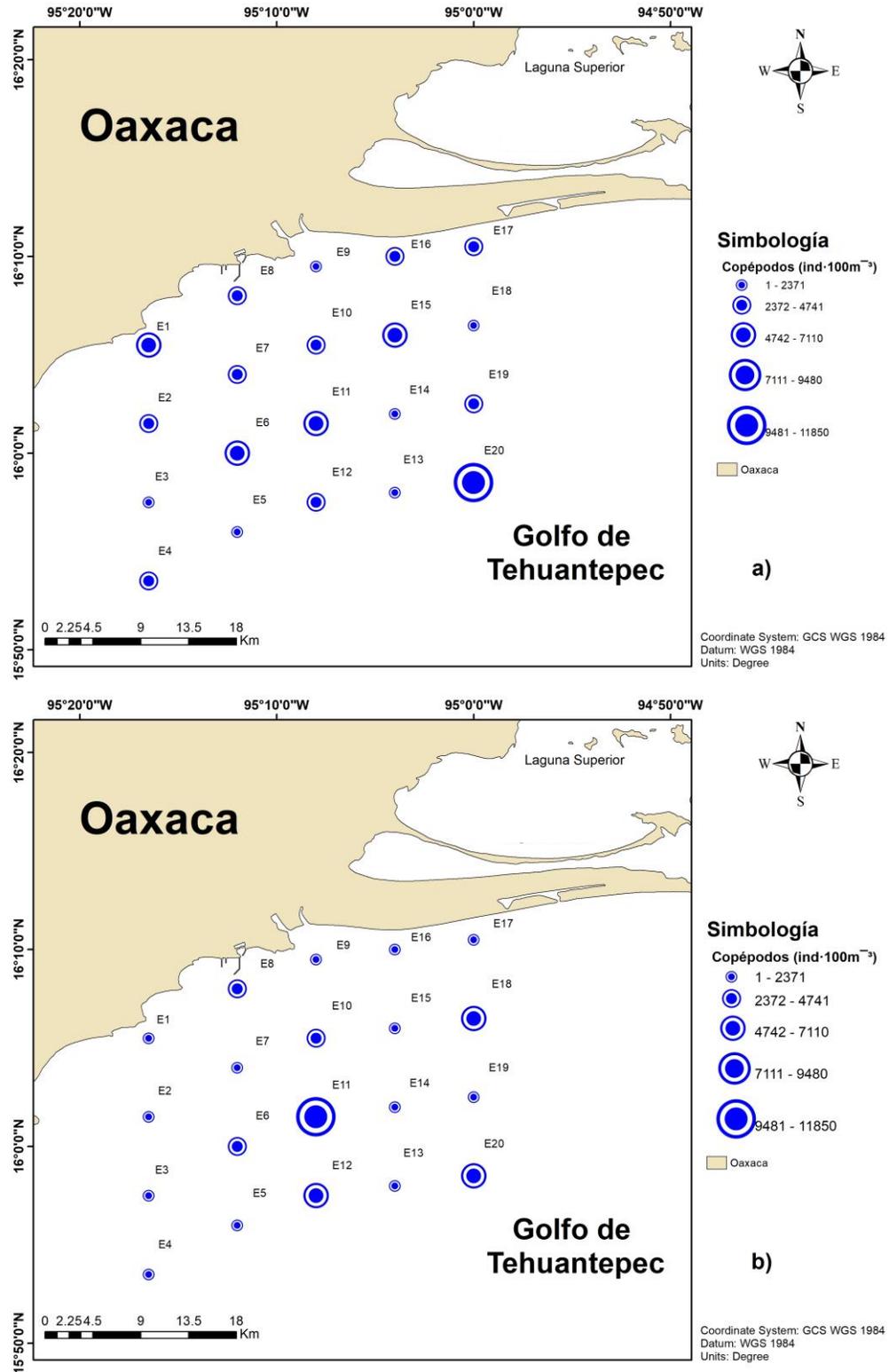


Figura 3. Distribución espacial de densidad (ind·100 m⁻³) de copéodos en el Golfo de Tehuantepec en 2017, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

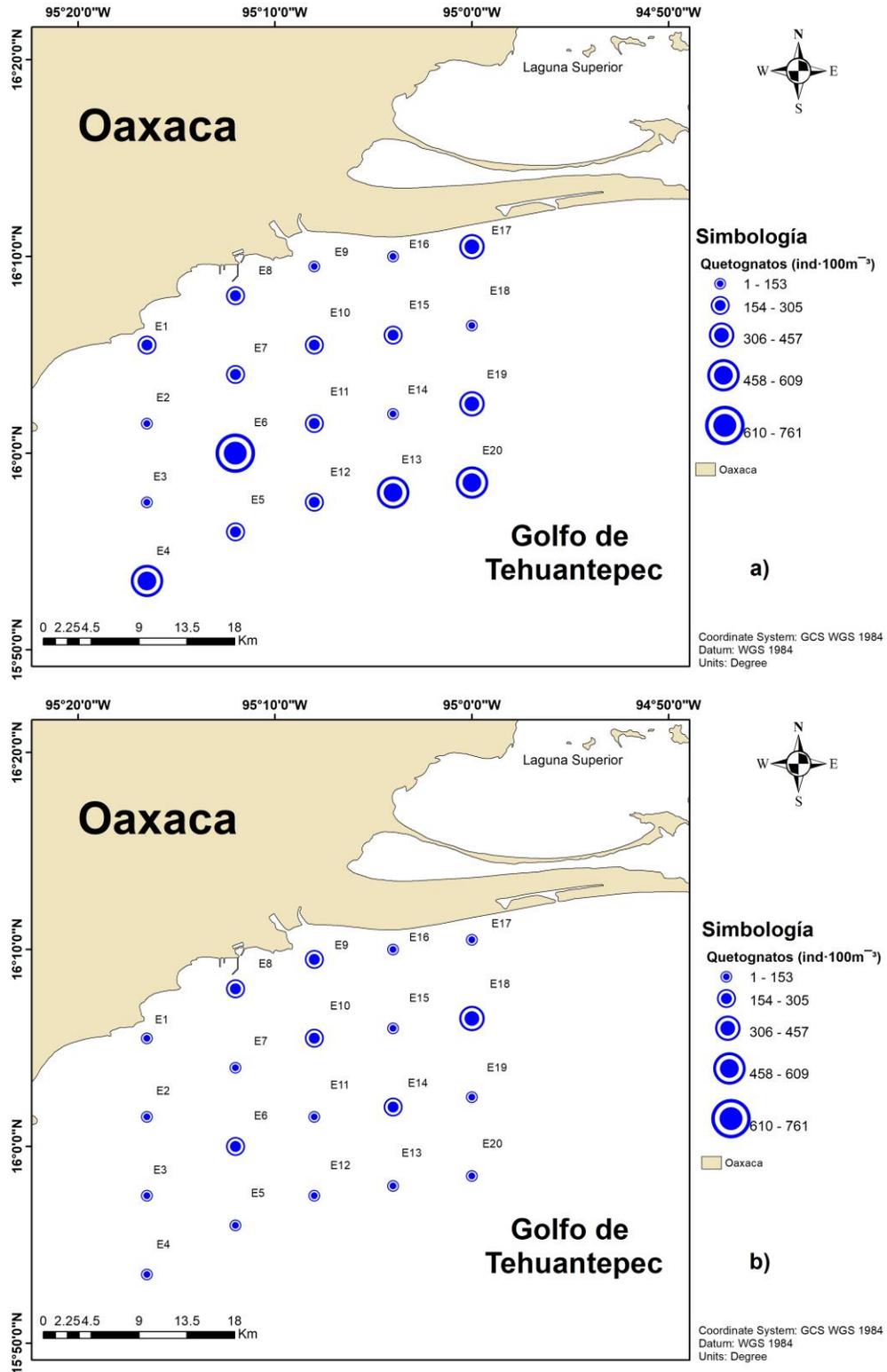


Figura 4. Distribución espacial de densidad (ind·100 m⁻³) de quetognatos en el Golfo de Tehuantepec en 2017, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

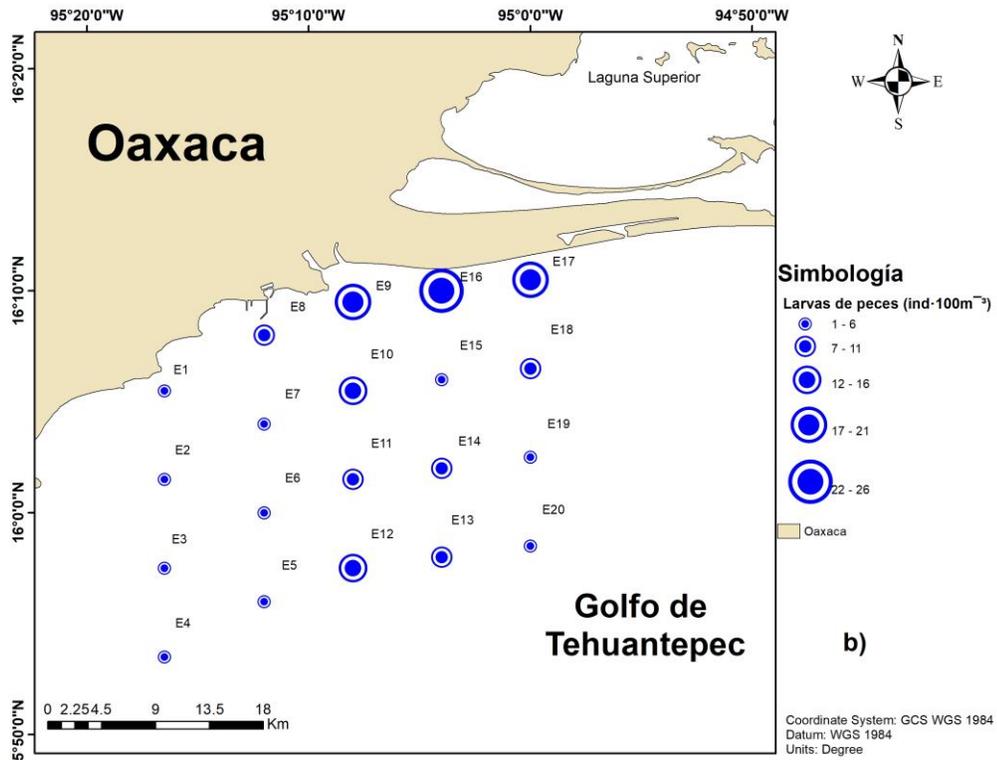
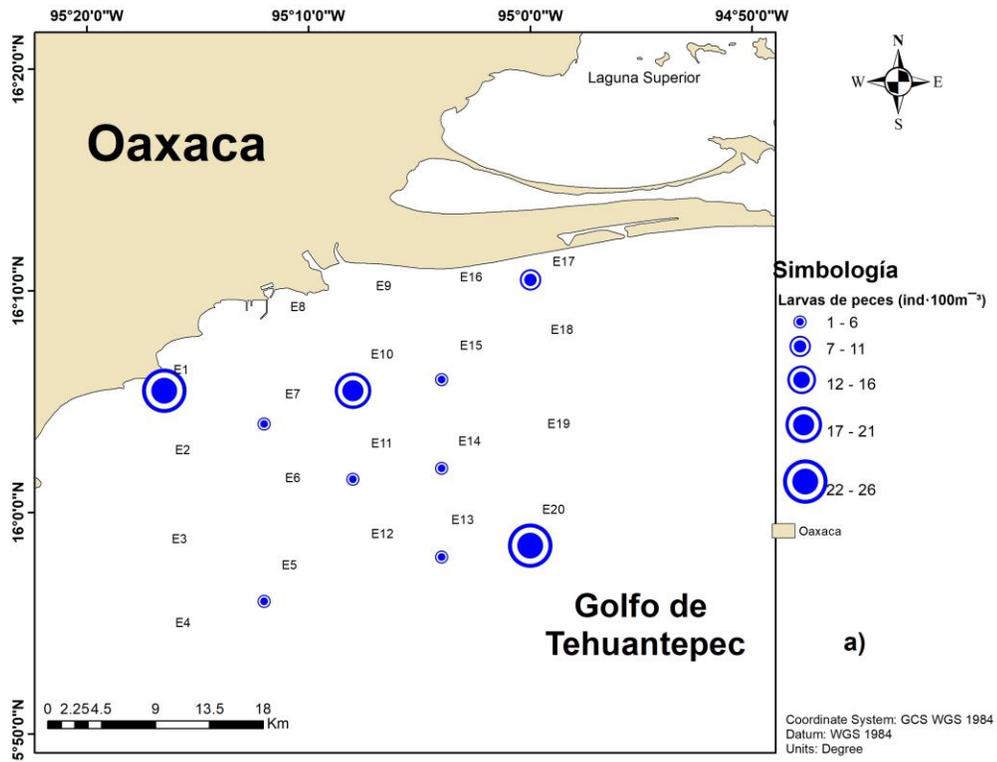


Figura 5. Distribución espacial de densidad (ind·100m⁻³) de larvas de peces en el Golfo de Tehuantepec en 2017, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

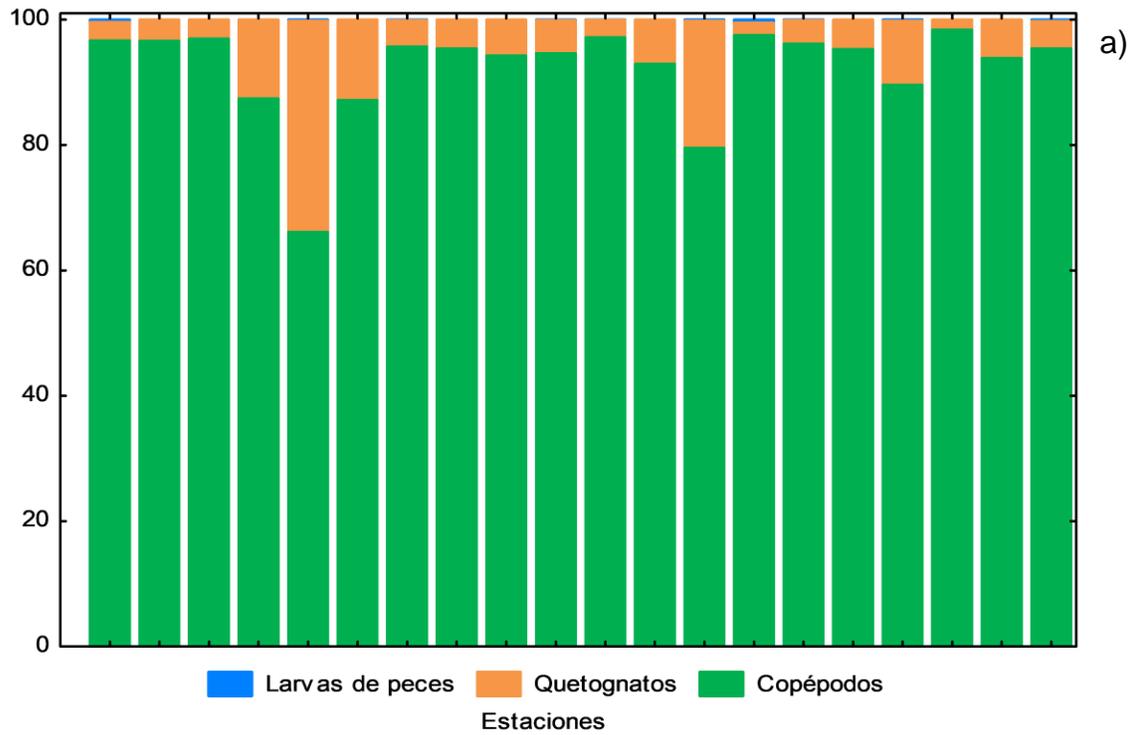
8.3. Porcentajes de abundancias entre grupos presa-depredador

En términos porcentaje, para el mes de abril-mayo el grupo más destacado por su abundancia dentro de todas las estaciones fueron los copépodos con un 92.3 %, los quetognatos 7.5 % y las larvas de peces con 0.09 %. Para el mes de noviembre, la densidad relativa de copépodos fue de 89.89 %, para quetognatos 8.9 % y para larvas de peces 1.1 %.

Entre estaciones, para abril-mayo el porcentaje de copépodos respecto a quetognatos mostró variación baja, debido a que los porcentajes de contribución oscilan entre 90 y 98 % en comparación con un 2 a 10 % de quetognatos. Sin embargo la E5 mostró menor contribución de copépodos (66 %); por lo tanto, fue la estación con mayor contribución de quetognatos (34 %), seguida por las estaciones E13 y E6 con una contribución del 79 y 87 % de copépodos y una contribución del 20 y 13 % de quetognatos. Las estaciones con menor porcentaje de quetognatos fueron E20 y E1 cada una de ellas con una contribución del 2 % (Fig. 6a).

En contraste, para el mes de noviembre los porcentajes de contribución de copépodos respecto a quetognatos tuvieron poca variación a lo largo de las estaciones de muestreo, debido a que la mayoría de las estaciones tiene una contribución entre 91 y 99 % dada por copépodos y de 1 a 9 % de quetognatos, la contribución más frecuente de quetognatos fue de 6 % perteneciente a las estaciones E3, E1, E18, E6 y E5. Las estaciones con mayor contribución de quetognatos fueron E9, E4 y E17 con una contribución de 19, 24 y 26 % respectivamente y las estaciones con menor porcentaje de contribución fueron E20, E12 y E11 con 2, 2 y 0.4 % (Fig. 6b).

Tanto para abril-mayo como noviembre los porcentajes de contribución de las larvas de peces fue muy baja (Fig. 6).



b)

Figura 6. Porcentaje de contribución de copépodos, quetognatos y larvas de peces en el Golfo de Tehuantepec, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

8.4. Distribución de los cocientes presa-depredador

Los cocientes copépodos/quetognatos, obtenidos a partir del estudio del contenido intestinal, fueron muy variantes en las estaciones de muestreo (Fig. 7a), los cocientes máximos para el periodo abril-mayo se obtuvieron en las estaciones E11, E14 y E18 con 35, 50 y 62 copépodos por quetognato, respectivamente y los cocientes mínimos se dieron en las estaciones E6, E13 y E5 con 7, 4 y 2 copépodos por quetognato respectivamente; el promedio obtenido durante el análisis de las 20 estaciones fue de 22 copépodos por quetognato. La E18 que presentó los cocientes más altos se encuentra a 12 km de San Mateo del Mar y a 24 km de Salina Cruz; los datos hidrográficos fueron: temperatura de 28.7 °C, salinidad de 34.2, oxígeno disuelto de 6 mg·l⁻¹ y clorofila-a de 0.21 mg·m⁻³.

En contraste, para el mes de noviembre, los cocientes copépodos/quetognatos tuvieron una variación entre 3 y 207 copépodos por quetognato (Fig. 7b), los valores más frecuentes fueron de 16 copépodos por quetognato en las estaciones E1, E5, E6 y E18, los cocientes máximas se obtuvieron en los estaciones E20, E 12 y E11 con 53, 64 y 207 copépodos por quetognato respectivamente, los cocientes mínimos se obtuvieron en las estaciones E9, E17 y E4 con 4, 3 y 3 copépodos por quetognato respectivamente; el promedio de obtenido durante este periodo a lo largo de la red de muestreo fue de 18 copépodos por quetognato. La E11 presentó los cocientes más altos se encuentra a 9.7 km de San Mateo del Mar y a 20 km de Salina Cruz, los datos hidrográficos fueron: temperatura de 23.1°C, salinidad de 34.2, oxígeno disuelto de 7 mg·l⁻¹ y clorofila-a de 4.6 mg·m⁻³.

Los cocientes copépodos/larvas de peces durante abril-mayo fueron altamente variables en las estaciones de muestreo (Fig. 8a), las máximos se obtuvieron en las estaciones E10, E15 y E11 con 1,412; 1,443 y 1,951 copépodos por larva de pez respectivamente y los cocientes mínimas se dieron en las estaciones E5, E1 y E14 con 336, 247 y 198 copépodos por larva de pez; el promedio obtenido durante el análisis de las 20 estaciones fue de 394 copépodos por larva de pez. Las estaciones de muestreo E2, E3, E4, E6, E8, E9, E12, E16,

E18 y E19 no mostraron ningún registro de larva de pez. La E11 presentó los cocientes más altos, se encuentra a 9.7 km de San Mateo del Mar y a 20 km de Salina Cruz, los datos hidrográficos fueron: temperatura de 28.8 °C, salinidad de 34.3, oxígeno disuelto de 6.3 mg·l⁻¹ y clorofila-a de 0.2 mg·m⁻³.

En contraste, durante el mes de noviembre, todas las estaciones mostraron registros de los cocientes de copépodos/larvas de peces. Las estaciones tuvieron una variación entre 7 y 1,109 copépodos por larvas de pez (Fig. 8b), con un promedio de 429 copépodos por larvas de peces. Los cocientes máximos se obtuvieron en las estaciones E11, E20 y E15 con 1,037; 1,095 y 1,109 copépodos por larva de pez respectivamente y los cocientes mínimos se dieron en las estaciones E4, E16 y E17 con 31, 18 y 7 copépodos por larva de pez, respectivamente. La E15 presentó los cocientes más altos, se encuentra a 12.8 km de San Mateo del Mar y a 17.5 km de Salina Cruz, los datos hidrográficos fueron: temperatura de 23.2 °C, salinidad de 34.2, oxígeno disuelto de 7 mg·l⁻¹ y clorofila-a de 4.2 mg·m⁻³.

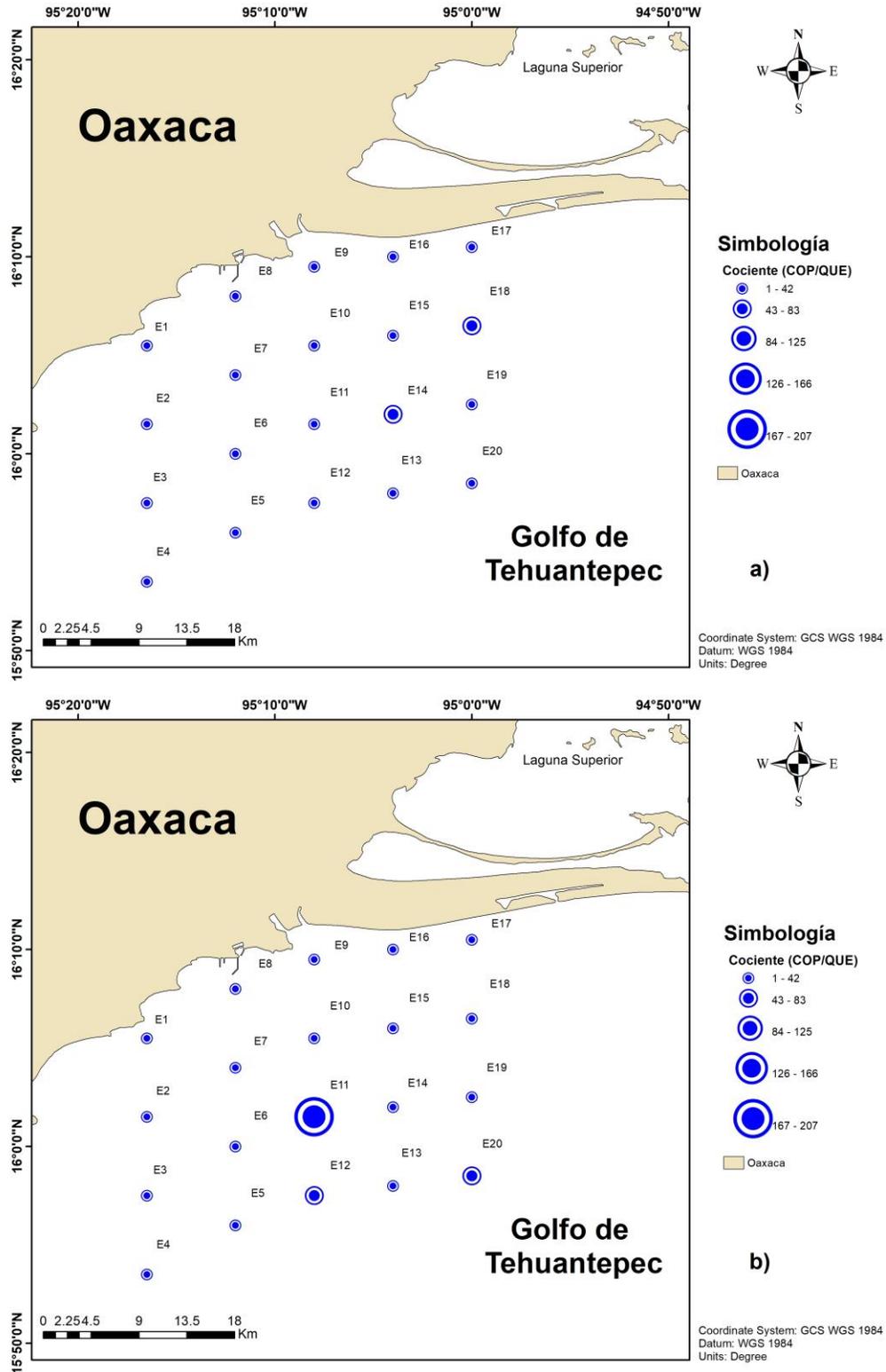


Figura 7. Distribución espacial de los cocientes copépodos (COP) / quetognatos (QUE), en el Golfo de Tehuantepec en 2017, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

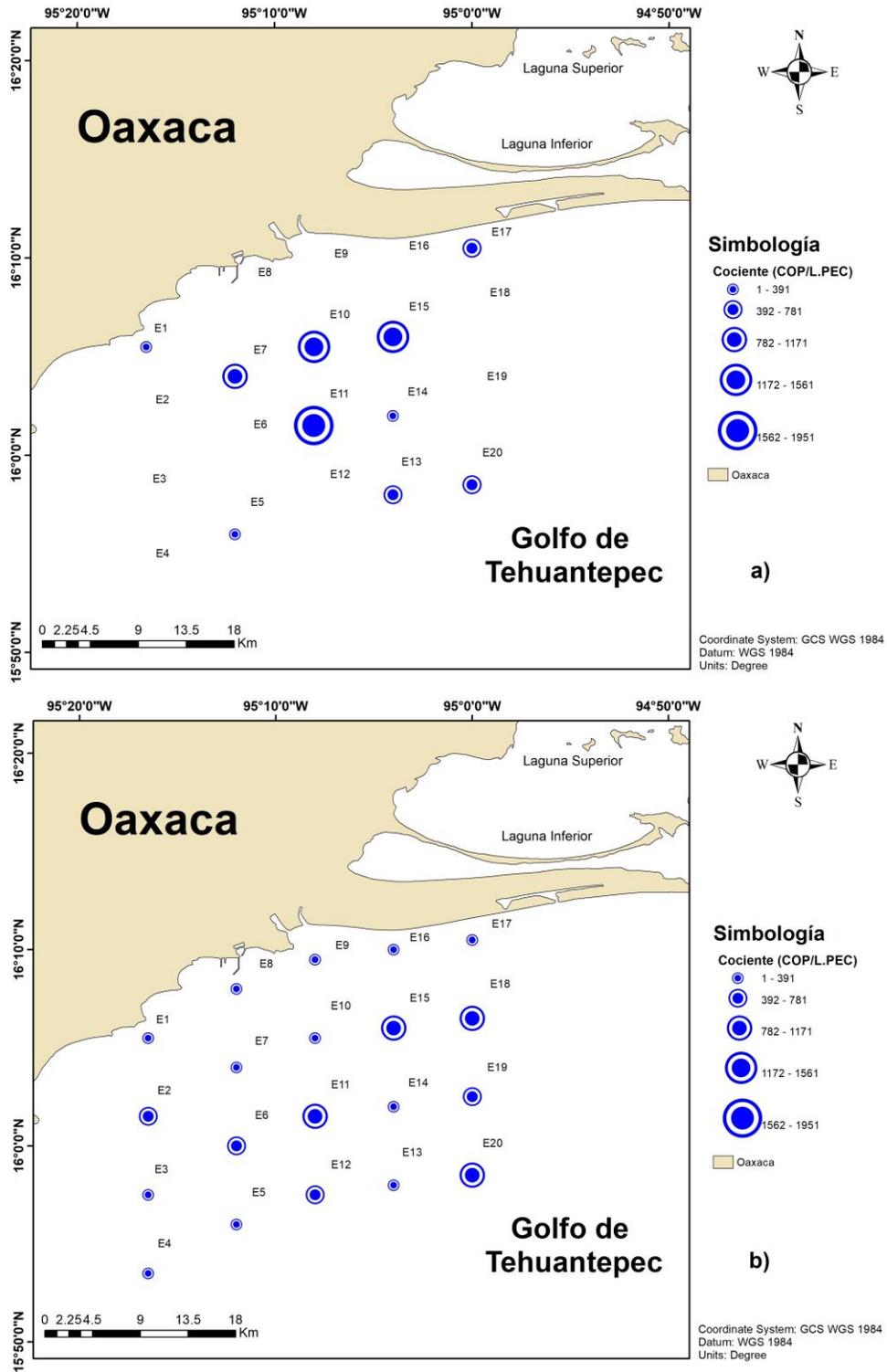


Figura 8. Distribución espacial de los cocientes copépodos (COP) / larva de pez (L.PEC), en el Golfo de Tehuantepec en 2017, **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

8.5. Anomalías en abundancias de presa-depredadores

Para los meses de abril-mayo las anomalías calculadas para la relación copépodos-quetognatos mostraron dispersiones similares en el patrón de alejamiento de sus valores de referencia o de la media, teniendo anomalías positivas y negativas; sin embargo las estaciones que no mostraron los mismos patrones de diferencias fueron las estaciones E5, E6, E7, E11, E13, E14, E15 y E17, donde las tendencias son más similares es en las estaciones E1, E3, E8, E14, E16, E18 Y E19 (Fig. 9a). Para el mes de noviembre se obtuvieron anomalías tanto positivas como negativas para copépodos y quetognatos, mostrando la misma tendencia en casi todas las estaciones de muestro; es decir, cuando la abundancia de copépodos aumentaba también lo hacen los quetognatos, mostrando indicios de una denso-dependencia. Las estaciones que no mostraron dicha tendencia fueron E10, E11, E12 y E15 (Fig. 9b).

En los dos periodos de estudio las anomalías de abundancia de las larvas de peces no mostraron la misma tendencia que las anomalías de los copépodos. En los meses de abril-mayo el 50 % de las estaciones no registraron ninguna larva de pez (E2, E3, E4, E6, E8, E9, E12, E16, E18 E19). Por lo tanto, no se encontró alguna tendencia respecto a las anomalías de estos grupos respecto a sus diferencias en abundancia (Fig. 10a). Para el mes noviembre se registró por lo menos un individuo por estación de muestreo, sin embargo no se encontró alguna tendencia consistente respecto a los grupos en estudio (Fig. 10b).

a)

b)

Figura 9. Anomalías de las densidades de copépodos, $\bar{X}=1088.65 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=925.5 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y quetognatos, $\bar{X}=75.65 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=43.55 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ para: **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

a)

b)

Figura 10. Anomalías de las densidades de copéodos, $\bar{X}=1088 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=925.5 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y larvas de peces, $\bar{X}=2.55 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ y $\bar{X}=0.88 \text{ ind}\cdot 100\text{m}^{-3}$ para: **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

8.6. Relación entre la abundancia de las presas y depredadores con las variables hidrográficas: temperatura, salinidad, oxígeno, clorofila-a, parámetro de estratificación y profundidad de capa de mezcla.

Para el periodo de abril-mayo se determinaron las correlaciones lineales significativas ($p < 0.05$) entre la abundancia de larvas de peces con la temperatura ($r = 0.55$) y oxígeno ($r = -0.54$). Para la abundancia de quetognatos y copépodos no se obtuvieron correlaciones significativas con ninguna variable ($p > 0.05$) (Tabla I). El mes de noviembre presentó correlaciones lineales significativas entre la abundancia de quetognatos y la salinidad ($r = 0.46$). La abundancia de copépodos mostró relación significativa con la clorofila-a ($r = 0.56$). Finalmente la abundancia de larvas de peces no mostró relación lineal con ninguna de las variables hidrográficas (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficientes de correlación múltiple (r), correlacionando las abundancias de copépodos, quetognatos y larvas de peces respecto a las variables hidrológicas, la variable biológica, donde **CM**=capa de mezcla y **PE**=parámetro de estratificación. En rojo los valores significativos.

Abril-mayo	Temperatura (°C)	Salinidad	Oxígeno (mg·l ⁻¹)	Clorofila-a (mg·m ⁻³)	CM (m)	PE (j·m ⁻³)
Copépodos	-0.19 p=.421	-0.19 p=.415	0.22 p=.349	-0.34 p=.138	-0.222 p=.346	-0.08 p=.719
Quetognatos	-0.32 p=.168	-0.15 p=.501	0.35 p=.121	-0.01 p=.934	0.02 p=.914	0.29 p=.214
L. peces	0.55 p=.011	-0.38 p=.091	-0.54 p=.013	-0.25 p=.280	0.37 p=.101	-0.39 p=.087

Noviembre	Temperatura (°C)	Salinidad	Oxígeno (mg·l ⁻¹)	Clorofila-a (mg·m ⁻³)	CM (m)	PE (j·m ⁻³)
Copépodos	-0.27 p=.247	0.18 p=.458	0.25 p=.296	0.53 p=.021	0.15 p=.146	0.36 p=.224
Quetognatos	0.30 p=.212	0.46 p=.049	-0.33 p=.167	0.01 p=.939	-0.15 p=.441	0.35 p=.247
L. peces	-0.20 p=.392	-0.11 p=.647	0.21 p=.388	-0.13 p=.587	0.07 p=.739	0.00 p=.993

Podemos observar que aunque existe un valor de correlación lineal significativo entre los grupos de estudio y las variables hidrográficas, ninguno de los grupos aparenta tener un patrón espacial respecto a la variable que mostró dicha correlación.

En el periodo abril-mayo se mostró que las estaciones E10, E20 y E1 fueron las más abundantes de larvas de pez con 21, 25 y 26 ind·100 m⁻³ respectivamente. En la estación E10 se registró una temperatura superficial de 29 °C, la E20 tuvo una temperatura de 28.7 °C y finalmente la E1 una temperatura de 27.6 °C; así mismo, dichas estaciones presentaron valores de oxígeno disuelto de 6.5, 6.3 y 6.3 mg·l⁻¹ respectivamente. Las abundancias mínimas se registraron en las estaciones E13, E11 y E5 las cuales registran un promedio de temperatura de 28.8 °C y un promedio de oxígeno disuelto de 6.3 mg·l⁻¹, para las estaciones E2, E3, E4, E6, E8, E9, E1, E16, E18 y E19 que no obtuvieron registro, la temperatura promedio fue de 28.6 °C y un promedio de oxígeno disuelto de 6.3 mg·l⁻¹ (Fig. 11 a y b).

Para el periodo de noviembre la abundancia de quetognatos tuvo una variación entre 13 y 390 ind·100 m⁻³, de los cuales los máximos se localizaron en las estaciones E14 con 230, E8 235 y E18 con 390 ind·100 m⁻³. En dichas estaciones se presentaron valores de salinidad de 35, 34.3 y 34.2. Las abundancias más bajas se dieron en las estaciones E17, E19 y E1 con un promedio de 37 ind·100 m⁻³, los valores de salinidad para estas estaciones fueron de 34.4, 33.5 y 35.7 respectivamente (Fig. 12a).

La distribución de la abundancia de copépodos durante el mes de noviembre mostró sus abundancias entre 233 y 11850 ind·100 m⁻³, los máximos se localizaron en E18, E12 y E11 con valores de 6,209; 6,331 y 11,850 ind·100 m⁻³ respectivamente. Para dichas estaciones se obtuvieron los siguientes valores de clorofila-a; la estación E18 con 4.4 mg·m⁻³, E12 con 5.4 mg·m⁻³ y E11 con 5.5 mg·m⁻³. Las abundancias mínimas se reportaron para las estaciones E1, E4 y E17 las cuales presentan un promedio de 167 ind·100 m⁻³, para dichas estaciones los valores de clorofila-a fueron 2.9, 3.1 y 2.7 mg·m⁻³, respectivamente. En el área de estudio el promedio de clorofila-a fue de 6.04 mg·m⁻³ (Fig. 12b).

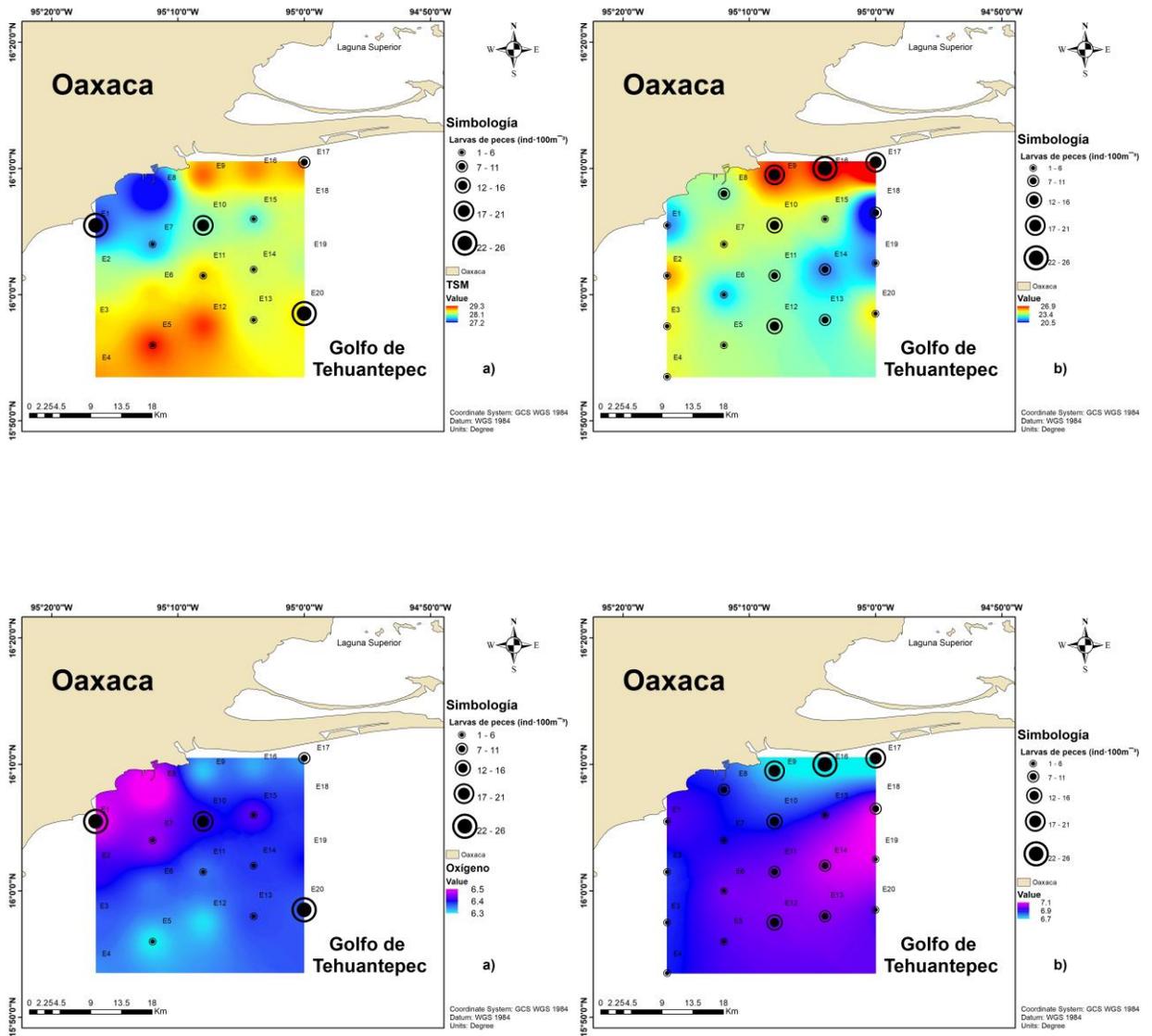


Figura 11. Interpolación de las variables hidrográficas: temperatura y oxígeno con las abundancias de larvas de pez para el periodo a) abril-mayo y b) noviembre.

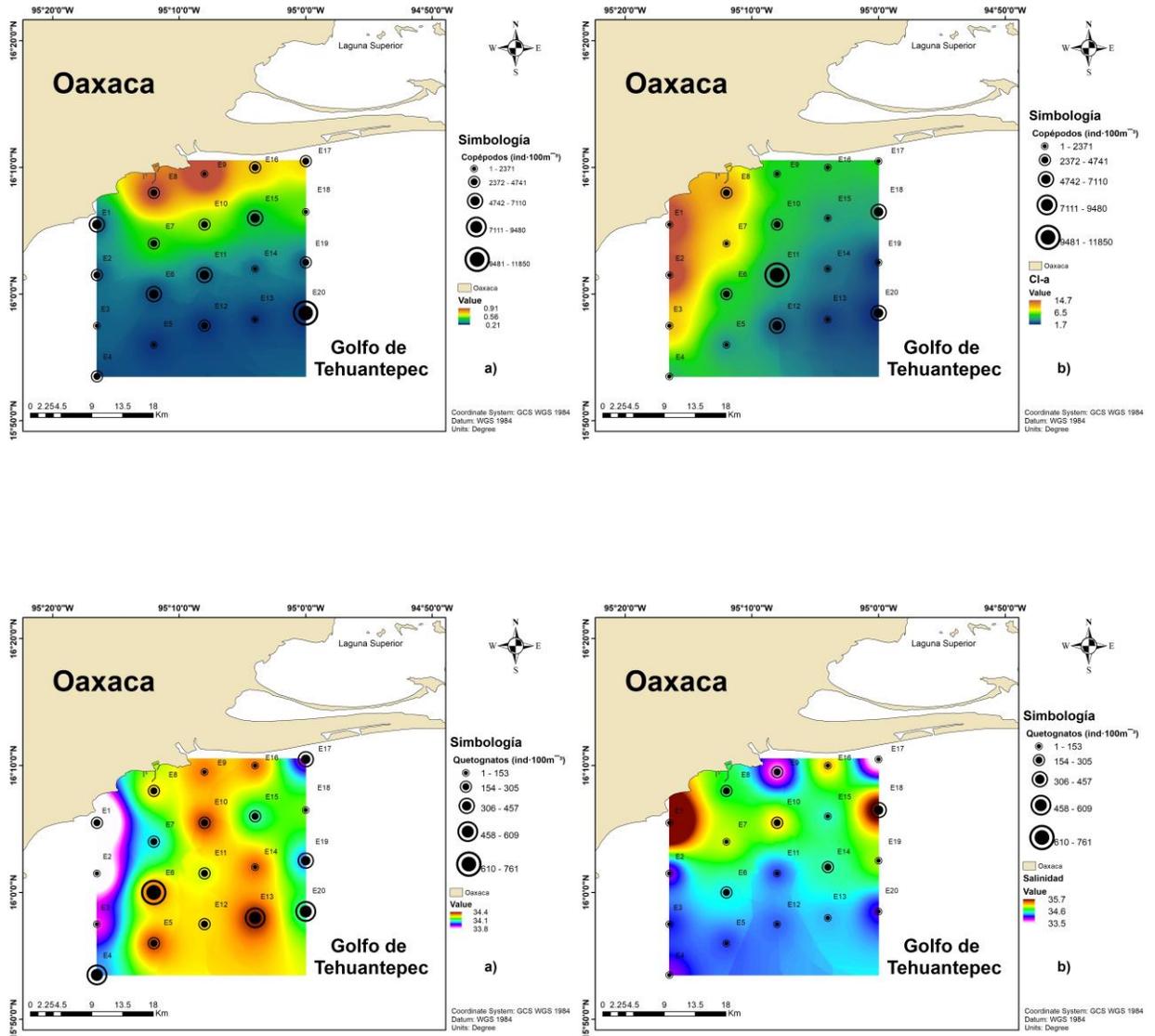


Figura 12. Interpolación de las variables hidrográficas: clorofila-a con las abundancias de copépodos y salinidad con las abundancias quetognatos, para el periodo **a)** abril-mayo y **b)** noviembre.

8.7. Relación entre la abundancia de quetognatos con copépodos

Se analizó la relación que existe entre las abundancias de copépodos y quetognatos, para evaluar si, la abundancia de alimento (copépodos) tiene mayor valor predictivo sobre la abundancia de quetognatos que las variables hidrográficas. Para ello se realizó el siguiente modelo práctico con base en el modelo teórico propuesto.

$$\text{Modelo práctico abril-mayo : } \textit{Quetognatos} = 5.22 + 0.048 * (\textit{Copépodos}) + \epsilon$$

El modelo de Regresión Lineal Simple (RLS) propuesto y evaluado para el mes de abril-mayo (Fig. 13a), evidenció una relación lineal entre la abundancia de quetognatos y copépodos ($t_{\text{cal}}=8.11$, $gl=18 > t_{0.05}=1.73$, $gl=18$, $p<0.05$). El coeficiente de correlación ($R=0.88$) nos indica que el grado de asociación es directamente proporcional entre la abundancia de quetognatos y la abundancia de copépodos, teniendo una correlación significativa; el coeficiente de determinación ($R^2=0.78$) nos indica la eficiencia de predicción del modelo, el cual está explicando un 78 % de la varianza, lo que nos indica que aún hay otros factores que contribuyen a la abundancia y distribución de los quetognatos.

$$\text{Modelo práctico noviembre: } \textit{Quetognatos} = 25.56 + 0.031 * (\textit{Copépodos}) + \epsilon$$

El modelo de RLS propuesto para el mes de noviembre (Fig. 13b), también demostró una relación lineal entre la abundancia de quetognatos y copépodos ($t_{\text{cal}}=4.30$, $gl=18 > t_{0.05}=1.73$, $gl=18$, $p<0.05$). El coeficiente de correlación ($R=0.83$) nos indica una alta asociación entre la abundancia de quetognatos y la abundancia de copépodos, de tipo positivo, teniendo una correlación significativa; el coeficiente de determinación ($R^2=0.69$) nos indica la eficiencia de predicción del modelo propuesto, el cual está explicando el 69 % de la varianza, lo que sugiere que al igual que el mes de abril-mayo aún existen otros factores o variables que contribuyen a la presencia de los quetognatos.

a)

b)

Figura 13. Gráfico de dispersión de la abundancia de quetognatos en función de la abundancia de copépodos, con intervalos de confianza de 95 %, donde **a)** abril-mayo y **b)** noviembre.

8.8. Comparación de cocientes presa-depredador entre periodos de estudio

Los cocientes presa-depredador (copépodo/quetognato) para ambos periodos de estudio no muestran una diferencia significativa ($U=149$, $p=0.17$); es decir, durante ambos periodos los cocientes copépodo/quetognato son muy similares (Fig. 14a), el cociente promedio de copépodos por quetognato para el periodo de abril-mayo fue de 22 mientras que para el periodo de noviembre fue de 26. De la misma manera los cocientes presa-depredador (copépodo/larva de pez), no mostraron diferencias significativas ($U=136$, $p=0.08$) entre ambos periodos, por lo tanto las medias muestrales no son significativamente diferentes (Fig.14b), el cociente promedio de copépodos por larva de pez para el periodo de secas fue de 394 para el periodo de tehuanos fue de 429, lo que nos indica una baja abundancia de estos depredadores.

a)

b)

Figura 14. Diferencias en cocientes presa depredador respecto a los periodos abril-mayo y noviembre, **a)** cociente copépodo (COP) / quetognato (QUET), **b)** cociente copépodo (COP) / larvas de peces (L.PEZ).

8.9. Comparación del contenido del tracto digestivo por quetognato

Los copépodos encontrados en el tracto digestivo de los quetognatos para ambos periodos de estudio muestran una diferencia significativa ($t\text{-student}=12.19$, $gl=1078$, $p<0.05$); es decir, durante ambos periodos el consumo de copépodos por quetognato fue significativamente diferente (Fig. 15) mostrando que durante el mes de noviembre hubo mayor consumo de copépodos por quetognato.

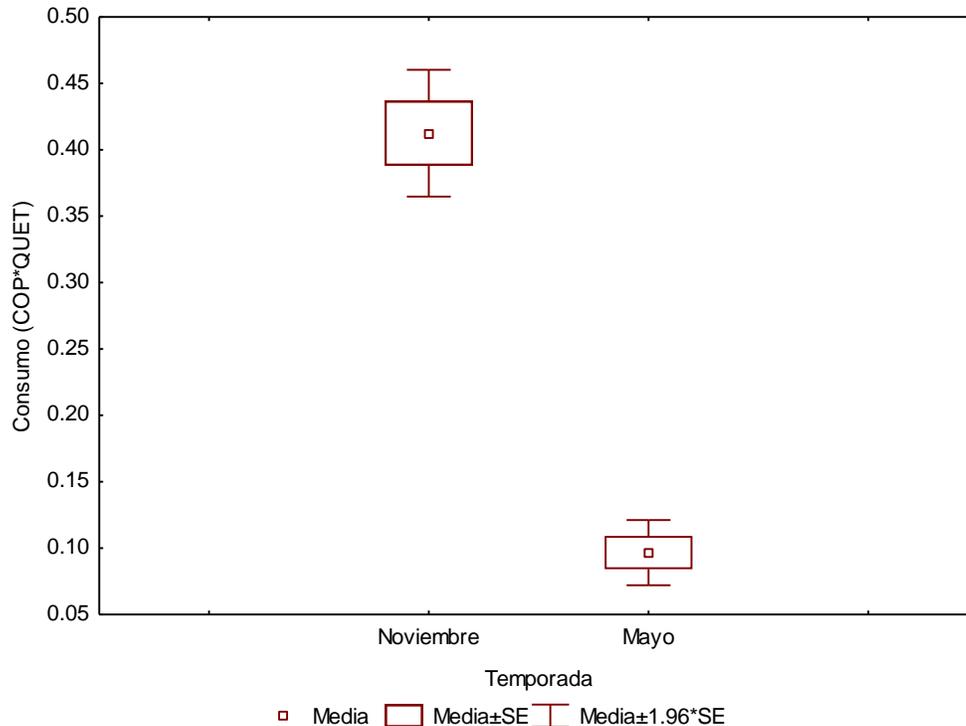


Figura 15. Diferencias entre periodos (abril-mayo y noviembre) en el consumo de copépodos por quetognato encontrado en su tracto digestivo.

8.10. Consumo de copépodos por quetognato en las regiones uno y dos

El consumo de copépodos encontrado en los tractos digestivos de los quetognatos respecto a la región uno y dos en ambos periodos de muestreo no mostró diferencias significativas. Para el mes de abril-mayo ($t\text{-student}=0.14$, $gl=18$, $p>0.05$) y para noviembre ($t\text{-student}=-0.31$, $gl=18$, $p>0.05$); es decir, que para cada periodo la ingesta de copépodos por quetognato en la región uno y dos fue muy similar (Fig. 16 a y b). Así mismo podemos observar de manera más gráfica el promedio de

copépodos encontrados en el tracto digestivo de los quetognatos en ambas regiones por cada estación de muestreo, tanto para el periodo abril-mayo (Fig. 17a) como para noviembre (Fig. 17b).

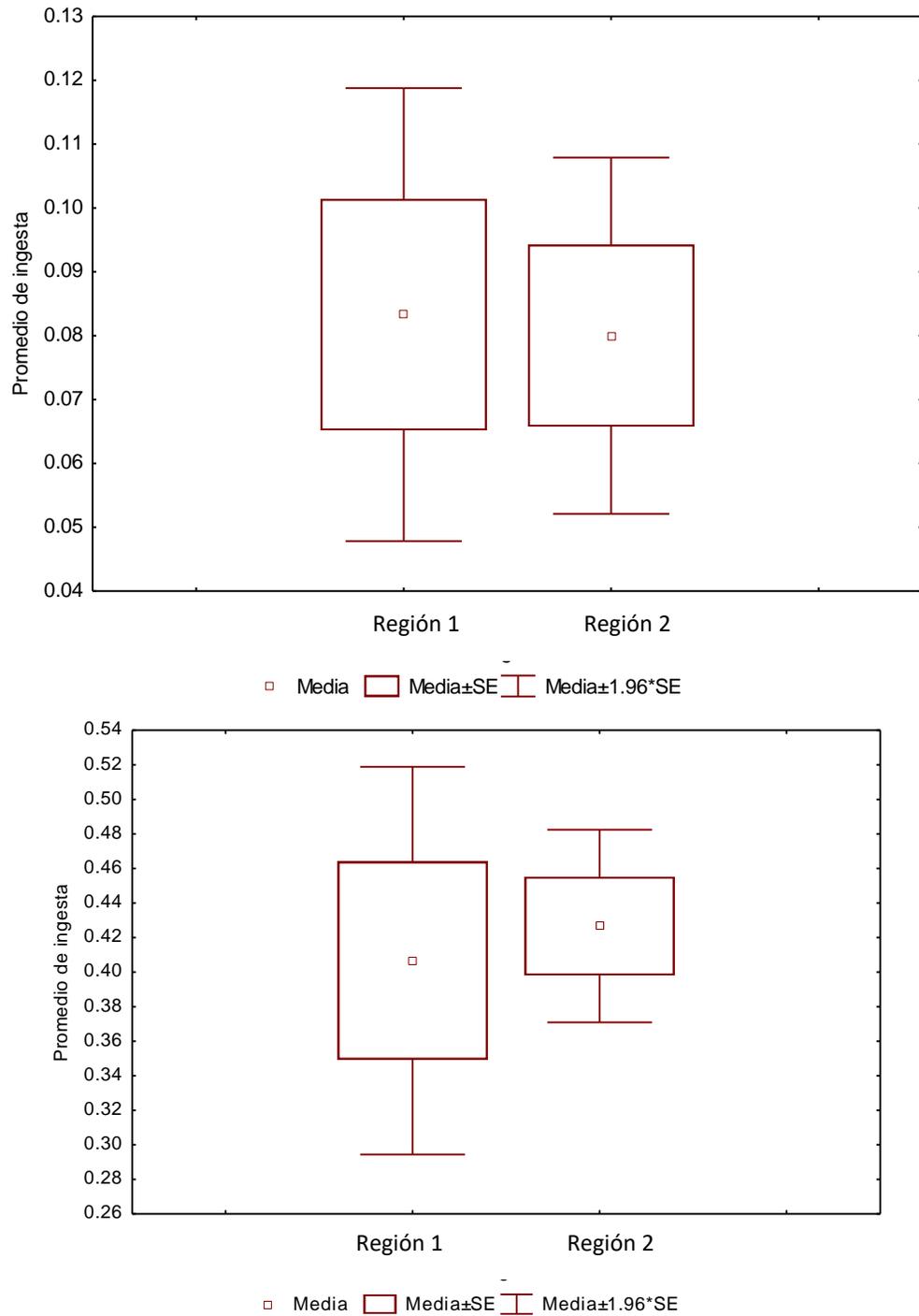


Figura 16 Consumo de copépodos por quetognato, comparando entre la región uno y dos **a)** abril-mayo, **b)** noviembre.

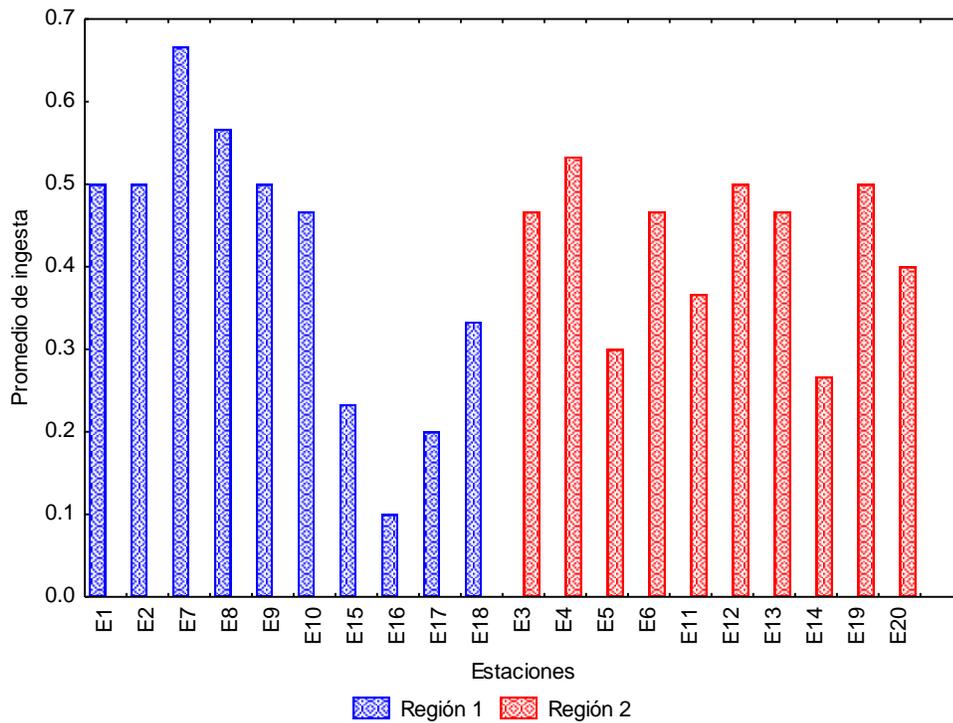
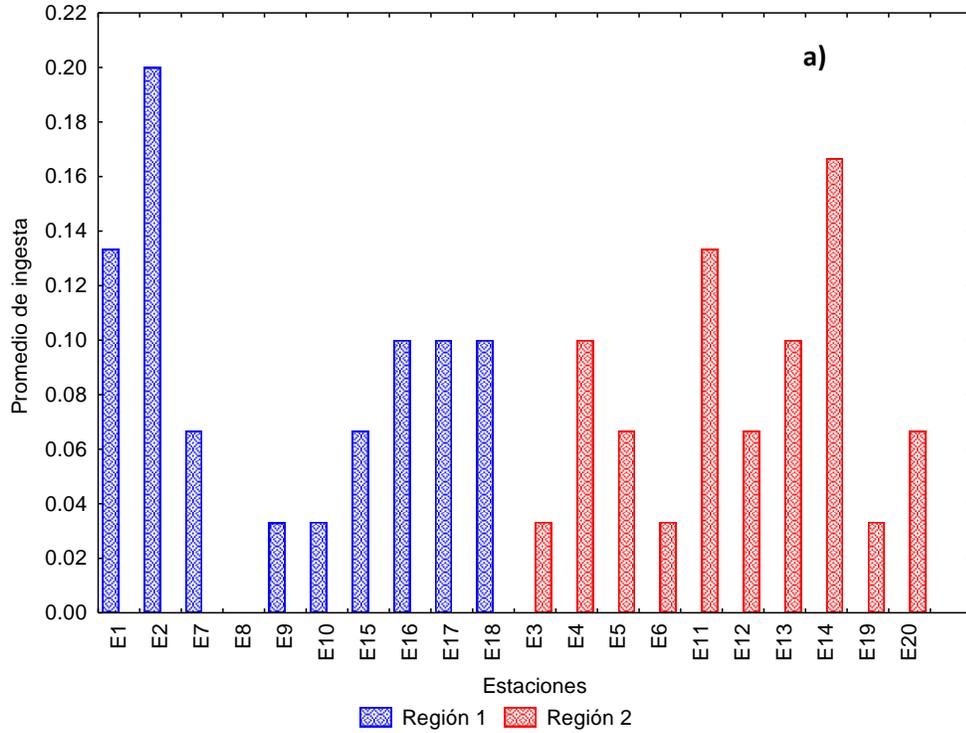


Figura 17. Consumo promedio de copépodos por quetognato, n=30, respecto a la región uno y dos, **a)** para el mes de abril-mayo y **b)** para el mes de noviembre.

8.11 Comparación de la hidrografía en función de los períodos de muestreo

La temperatura superficial del mar durante el periodo de estudio, presentó un valor promedio de 28.6 °C durante el periodo abril-mayo y 23.3 °C en noviembre. El máximo durante abril-mayo fue 29.30 °C en la E5 y con un mínimo de 27.21 °C en la E8. El valor más alto durante noviembre fue 25.04 °C en la E16 y un valor mínimo de 20.51 °C en la E18.

La salinidad superficial, en las estaciones durante los periodos de estudios, presentaron un promedio de 34.29 para el mes de abril-mayo y 34.27 para noviembre. La salinidad máxima registrada para el periodo abril-mayo fue de 34.46 en la E13, con una mínima salinidad de 33.87 en la E1. Para el mes de noviembre la salinidad máxima fue de 35.71 para la E1 y la mínima de 33.59 en la E17. No se registró un incremento significativo de la salinidad en las diferentes estaciones de muestreo ni durante los periodos de estudio.

La clorofila-a satelital en el área de estudio presentó un valor promedio de 0.39 mg·m⁻³ con un máximo de 0.91 mg·m⁻³ en la E9 y con un mínimo de 0.21 mg·m⁻³ para la E20, para el mes de abril-mayo. La clorofila-a promedio registrada para el mes de noviembre fue de 6.04 mg·m⁻³, con un valor máximo de 14.74 mg·m⁻³ en la E2 y un valor mínimo de 1.70 mg·m⁻³ en la E20. Se observó una marcada tendencia al aumento de la clorofila-a entre los periodos de estudio, conteniendo concentraciones mayores durante el mes de noviembre. Para ambos periodos de estudio. Los máximos se regresaron dentro la región uno y los mínimos en la región dos.

El Análisis Discriminante arrojó una lambda de Wilks ($\lambda W=0.02$) mostrando que existe una discriminación entre los periodos abril-mayo y noviembre respecto a las variables hidrográficas (temperatura, salinidad, oxígeno) y la clorofila-a, tal como se muestra en el gráfico territorial (Fig. 18), en el cual se observa que los periodos de estudio están altamente discriminados tomando en cuenta la lambda de Wilks; sin embargo, para las regiones uno y dos de cada periodo se obtuvo una lambda de Wilks. Siendo que para el periodo de abril-mayo no se mostró una discriminación entre la región uno y dos ($\lambda W=0.55$), indicando características *cuasi* homogéneas y

para el mes de noviembre existe una tendencia a separar la región uno de la dos ($\lambda W=0.40$).

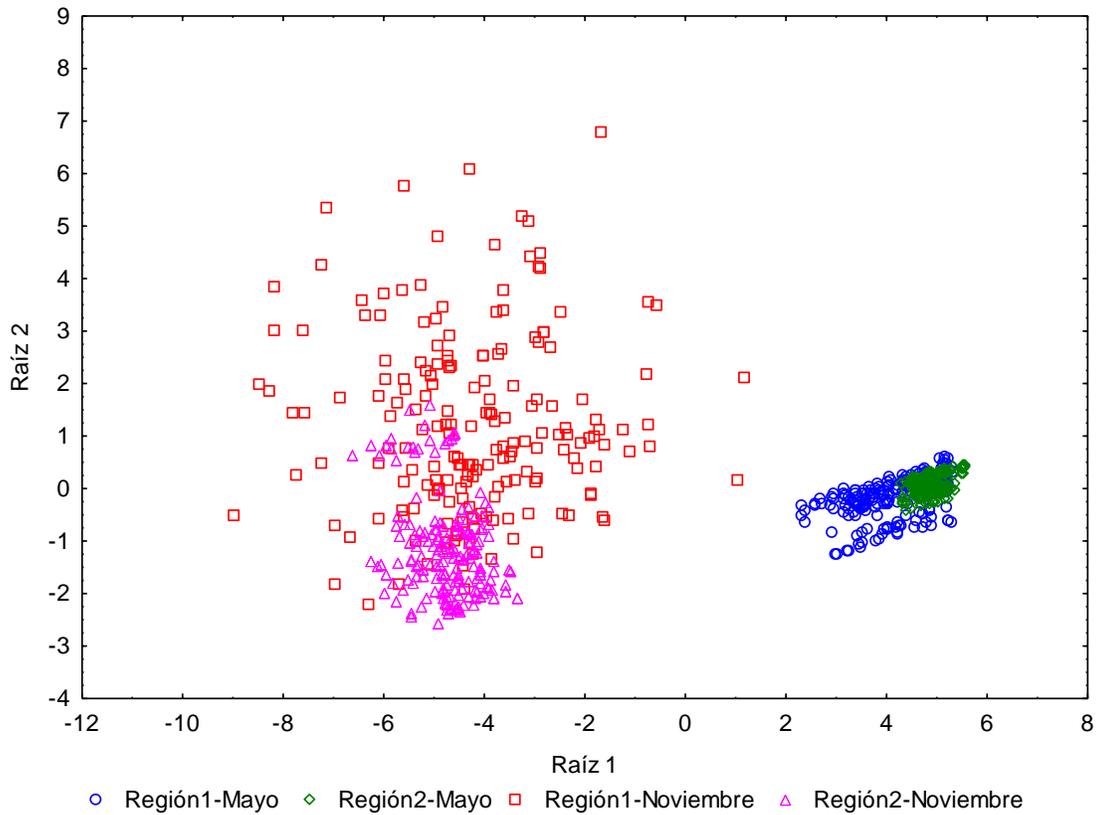


Figura 18. Gráfico territorial de las regiones uno y dos de los meses abril-mayo, noviembre del Golfo de Tehuantepec.

Se muestra el poder discriminante (Tabla 2) de las variables independientes (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-a). La variable que mejor discriminó las regiones fue la clorofila-a con una lambda parcial (λP) de 0.50, una $\lambda W = 0.54$, $Fr=251.8$ y $p<0.05$.

Tabla 2. Poder discriminante de las variables independientes.

	λW	λP	F-removible	Valor de p
Temperatura °C	0.050	0.538	217.7	$p<0.05$.
Salinidad	0.031	0.866	39.1	$p<0.05$.
Oxígeno	0.044	0.615	158.	$p<0.05$.
Clorofila-a	0.054	0.501	251.8	$p<0.05$.

En la matriz de clasificación que indica el porcentaje de discriminación de las variables medidas (Tabla 3) observamos que de un total de 145 datos para la región 1 de abril-mayo, se clasificaron 130 en el mismo grupo, 2 en la región 1 de noviembre y 13 en la región 2 de abril-mayo; para la región noviembre-costa se obtuvo un total de 163 datos clasificándose 141 dentro del mismo y 22 en la región 2 de noviembre, en la región 2 de abril-mayo se obtuvieron 219 datos de los cuales 170 se clasificaron dentro del mismo y 49 en la región 1 de noviembre; finalmente se obtuvieron 241 datos para la región 2 de noviembre, clasificándose 179 en el mismo grupo y 62 en la región 1 de abril-mayo; siendo esta la región con mayor porcentaje de discriminación (93 %), siendo la región más discriminada o diferente a las otras respecto a todos las variables medidas.

Tabla 3. Matriz de clasificación para las regiones de la costa oaxaqueña.

	% Discriminación	Abril- mayo- región1	Noviembre- región1	Abril-mayo- región2	Noviembre- región2
Abril-mayo- región 1	67.70	130	0	0	62
Noviembre- región 1	73.43	2	141	49	0
Abril-mayo- región 2	93.22	13	0	170	0
Noviembre- región 2	88.54	0	22	0	179
Total	80.72	145	163	219	241

En resumen, el escenario de los resultados obtenidos indica una fuerte relación presa-depredador entre copépodos y quetognatos como lo muestra el análisis de regresión lineal simple. Sin embargo, no se demostró una relación entre copépodos y larvas de peces, esto se debe a que la abundancia de las larvas fue muy escasa para ambos periodos de estudio, impidiendo que se pueda realizar un modelo predictor por falta de robustez en los datos. La distribución de las densidades de estos grupos no se ve influenciada de manera lineal por las variables hidrográficas medidas como temperatura, salinidad, oxígeno, parámetro de estratificación y capa de mezcla, puesto que se demuestra en los análisis de

correlación, pero si por la disponibilidad de alimento para el caso de los quetognatos. Es importante mencionar que durante el desarrollo de la investigación para el periodo abril-mayo no se detectó alguna estructura hidrográfica que pudiera afectar las densidades de estos grupos (Anexo II a), en contraste con mes de noviembre en el que se detectó un giro ciclónico (Anexo II b), que podría influir en la distribución espacial de estos grupos dado su carácter planctónico, lo cual plantea un posible escenario como mecanismo de transporte para futuros estudios.

9. Discusiones

9.1 Hidrología

La temperatura superficial del mar reportada en este estudio presentó variaciones de 27 a 29 °C para el periodo abril-mayo y 23 a 26 °C para noviembre, las cuales son muy similares a las reportadas por Coria-Monter *et. al* (2019) quienes reportan valores de temperatura superficial del mar para el año 2014 que van desde un máximo en mayo (29.8 °C) hasta el mínimo en noviembre (23.1 °C) y para el año 2015 reportan valores de 22.4 a 30.6 °C. Sin embargo, es importante mencionar que la temperatura reportada en este trabajo fue tomada *in situ* a diferencia de la reportada por Coria-Monter *et. al* (2019) que fue por medio de imágenes satelitales. Se atribuye que las diferencias de temperatura entre periodos de estudio son ocasionadas por las surgencias producidas por el viento, así como por la mezcla turbulenta vertical debajo del viento la cual ayuda al enfriamiento la capa más superficial.

Para este estudio podemos atribuir la variación en la concentración de clorofila *a* entre las temporadas, abril-mayo (0.21-0.91 mg·m⁻³) y noviembre (1.7-14.7 mg·m⁻³) a los cambios del régimen hidrológico y de las características físicas y químicas del agua que influyen sobre el ecosistema, sustentado en lo mencionado por Engle & Melack (1993). Estas variaciones son ocasionadas por presencia o ausencia los vientos Tehuanos que casan en el incremento y decremento de las concentraciones de fitoplancton en las aguas superficiales (Müller-Karger & Fuentes-Yaco 2000).

Las altas concentraciones de clorofila *a* (>6 mg·m⁻³) pueden deberse también a que durante la presencia de vientos Tehuanos se genera una mezcla de la columna de agua en la costa, produciendo también afloramiento de agua fría, rica en nutrientes (Müller-Karger & Fuentes-Yaco 2000) y a la descarga de los ríos (Herrera-Silveira *et al.* 2009), lo que generaría mayor disponibilidad de requerimientos para el crecimiento y desarrollo del fitoplancton.

Finalmente Herrera-Silveira *et al.* (2009) mencionan que debido a la descarga de los ríos se produce un aumento de la producción planctónica medida a través de la clorofila-*a*, y reportan este mismo comportamiento para las áreas más cercanas a las desembocaduras. Las descargas pueden estar asociadas a temporadas de lluvias o tener una descarga continua durante todo el año. Cerca del área de estudio se encuentra la desembocadura del río Tehuantepec (E9, mínimo de salinidad). La descarga continua del río, más las surgencias costeras ocasionadas por los nortes “tehuanos” podrían estar ocasionando una mejor alimentación de los quetognatos para el mes de noviembre debido al incremento de copépodos.

En la región se desarrolló un remolino ciclónico para el mes de noviembre, dicho giro es formado por la advección de agua superficial cálida del oeste del Golfo, y la mayoría de agua incorporada al remolino proviene del oeste del Golfo tal como lo menciona Trasviña *et al.* (1995). Aunque los nortes o tehuanos pueden desarrollar tanto remolinos, giros anticiclónicos como ciclónicos, estos últimos no se manifiestan frecuentemente debido a que mientras los anticiclónicos se intensifican por la advección, los ciclónicos son virtualmente eliminados por la mezcla vertical (Monreal-Gómez & Salas de León 1977), lo que ocasiona la elevación de nutrientes a la superficie, favoreciendo el enriquecimiento de las aguas.

En este trabajo se realizó una regionalización en el Golfo de Tehuantepec para evidenciar los diferentes centros de actividad biológica, esto con la finalidad de ver si hay alguna relación o diferencias en los cocientes presa-depredador entre las regiones analizadas, con base en el gradiente de clorofila-*a*. Hasta el momento solo se reporta el trabajo de Lluch-Cota *et al.* (1997) donde hace una regionalización del Golfo de Tehuantepec y zonas adyacentes, pero no se basa en ningún modelo matemático y solo es representado por el comportamiento de imágenes satelitales de clorofila en compuestos mensuales. Lluch-Cota *et al.* (1997) mostraron un mapa de dicha regionalización, en la cual señala tres grandes regiones occidental, central y oriental, donde el Golfo de Tehuantepec pertenece a la región central. Por lo que la regionalización reportada en el presente estudio es una contribución para estudios posteriores (Anexo I).

McCreary *et al.* (1989) mencionan que durante el mes de mayo se presentan vientos poco intensos, en esta temporada la región se ve afectada por la proximidad de la zona de convergencia intertropical, cuyo efecto es la estabilización de los movimientos verticales de las aguas, ocasionando baja productividad primaria. En contraste Monreal-Gómez & Salas-de León (1988) mencionan que en el mes de noviembre podemos encontrar vientos muy intensos denominados Tehuanos, los cuales provocan que exista una mezcla vertical, ocasionando que haya un incremento de nutrientes y por consecuencia mayor productividad primaria. En el presente estudio fueron mayores las velocidades del viento de noviembre a las del periodo de abril-mayo lo que está acorde con lo presentado por los autores antes mencionados.

Es importante recalcar que la mayoría de los estudios están enfocados en estudiar los procesos oceanográficos durante el periodo de Tehuanos, por ello este estudio contribuye con información hidrográfica de dos periodos diferentes, abarcando eventos de no Tehuanos y Tehuanos.

9.2. Distribución de la densidad copépodos-quetognatos-larvas de peces

Los copépodos representan el 91% de la abundancia (Fig. 6) de los tres grupos estudiados entre temporadas; en este sentido y considerando que se ha reportado que éste grupo representa hasta el 92 % de la de la abundancia total, acorde a lo reportado por Okolodkov *et al.* (2011) quienes consideran a este grupo como dominante en el zooplancton. El predominio de este grupo puede deberse a su versatilidad para ubicarse en diferentes niveles tróficos, ya sea como herbívoro, carnívoro u omnívoro y a su umbral fisiológico (Clark *et al.* 2001).

En este estudio la distribución de la densidad de copépodos no fue homogénea para ambos periodos de estudio (Fig. 3), obteniendo abundancias con una variación entre 25 y 10,435 ind·100 m⁻³ para abril-mayo y para noviembre 233 y 11,850 ind·100m⁻³; los valores máximos registrados se encuentran cercanos a los reportados por López-Serrano & Serrano-Guzmán (2013) quienes reportaron un

valor máximo de 16,243 ind·100 m⁻³ registrado en abril-mayo, en la Laguna Inferior en el Istmo de Tehuantepec. Esto indica que la región de estudio puede llegar a ser tan productiva como un sistema lagunar. Esto contrasta con lo reportado por Fernández-Álamo et al. (2000) quienes reportaron abundancias máximas para el mes de noviembre, teniendo un valor máximo para abril-mayo de 4,240 ind·100 m⁻³ y para lluvias 9,750 ind·100 m⁻³. Las diferencias pueden atribuirse a que los muestreos son realizados en diferentes puntos, así como a la metodología empleada en la recolecta de las muestras (tiempo de arrastre, tipo de embarcación, abertura de red).

La distribución de la densidad de quetognatos (Fig. 4 a y b) a lo largo de la red de estaciones mostró variaciones de 6 a 1,626 ind·100 m⁻³ para el mes de abril-mayo y de 13 a 390 ind·100 m⁻³ para el mes de noviembre. Los valores de este trabajo son bajos con respecto a los descritos por Mille-Pagaza & Carrillo-Laguna (2003) quienes reportan abundancias de > 1,077 ind·100 m⁻³, en la plataforma tamaulipeca. Respecto a lo reportado por Álvarez-Cadena et al. (2008) en el Mar Caribe obtuvieron una abundancia máxima de 575 ind·100 m⁻³, sin embargo en el presente estudio reporta valores más altos en abril-mayo y menores en el periodo de noviembre, no obstante, esto solo puede ser superficialmente ya que los quetognatos pueden desplazarse verticalmente sobre la columna de agua para obtener el máximo rendimiento al alimentarse. Es importante mencionar que hay escasez de datos sobre abundancias de quetognatos en el Golfo de Tehuantepec, por lo que se está generando nueva información en esta área de estudio.

La densidad de larvas de pez fue muy escasa respecto a otros trabajos como el de López-Chávez (2012) quien reporta valores de 200 a 9,020 ind·100 m⁻³, mientras que para el presente trabajo, en las estaciones de muestreo para ambos periodos de estudio, las mayores abundancias se presentaron durante el mes de noviembre en la región uno con un total de 26 y 25 ind·100 m⁻³ para mayo y noviembre respectivamente. La variación en la distribución de la abundancia de estos organismos puede deberse a las características de sus ciclos de vida, ya que muchas especies marinas de importancia pesquera son parcialmente estuarinas y

dependiendo de sus estrategias alimenticias y reproductivas emplean los ambientes lagunar-estuarinos como áreas de reproducción, alimentación, crianza y protección (Yáñez-Arancibia 1986) y en aproximadamente a 10 km de nuestra área de estudio se encuentran la laguna superior e inferior, lugar que podría servir para su desarrollo larvario. Es posible que por esta razón las larvas de peces fueran poco abundantes en los periodos de estudio ya que Ruíz (1985) señala que el periodo de desove de algunas especies de peces se presenta de junio a agosto.

Las distribuciones de anomalías de las abundancias mostradas nos permiten inferir que existe una posible densidad-dependencia entre copépodos y quetognatos (Fig. 9), debido a que muestran un patrón muy semejante en sus diferencias de anomalías, lo que nos estaría indicando una fuerte relación entre presa y depredador. Cabe mencionar que este tipo de análisis no se ha usado antes ya que son los modelos de Lotka-Volterra los que nos indican si existe una densidad-dependencia; sin embargo, como no es muy viable utilizar ese método en grupos de talla muy pequeña, se sustituyó por el cálculo de anomalías, las cuales mostraron una relación entre presa y depredador entre copépodos y quetognatos y ninguna entre copépodos y larvas de peces. Por lo que se propone como un método nuevo para analizar las dependencias espaciales de los grupos en estudio.

9.3. Variables hidrográficas que afectan la distribución o abundancia

Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que existe una variabilidad espacial de la abundancia de los grupos de estudio, lo que sugiere que principales fuentes de variabilidad de las abundancias de los grupos de son la temperatura y el oxígeno disuelto, lo que está acorde con lo reportado por Sendacz (1993), ya que menciona que las variaciones en el zooplancton se pueden deber a requerimientos ecológicos, hidrológicos y fisiológicos que presentan algunas especies.

Referente a las variables o factores que pueden modificar o determinar la distribución y abundancia de copépodos, se encuentran los trabajos de Hernández-Trujillo (1989), Cervantes-Duarte & Hernández-Trujillo (1989), Hernández-Trujillo & Esquivel-Herrera (1989) y Hernández-Trujillo (1991) y Ordóñez-López & Ornelas-

Roa (2003), donde mencionan que la temperatura, oxígeno disuelto y salinidad pueden determinar la presencia y abundancia de los organismos. En el presente estudio solo se mostró una correlación significativa de la abundancia respecto a la temperatura para el mes de noviembre y ninguna correlación lineal para el periodo de abril-mayo; es importante tomar en cuenta que la mayoría de los trabajos son realizados en el Golfo de California, el cual tiene una dinámica diferente al Golfo de Tehuantepec, lo que puede ser un factor para generar dichas diferencias. Se consideran estos trabajos ya que existe un vacío de información de este grupo en el Golfo de Tehuantepec en cuestión de las variables o factores que puedan modificar su abundancia y distribución.

En el presente estudio, solo para el mes de noviembre, se atribuye que la distribución y abundancia de quetognatos está influenciada por la salinidad, debido a que para abril-mayo no se mostró ninguna correlación con la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y clorofila-a (Tabla 1). No obstante, lo reportado por Alvariño (1963), Boltovskoy (1981) Álvarez-Cadena et al. (2008) y Cota-Meza et al. (2012) concuerdan parcialmente. Los autores señalan que la distribución de estos organismos está determinada parcialmente por la temperatura y salinidad, debido probablemente a que sus estudios están enfocados a nivel de especie, un factor al que se le puede atribuir esta diferencia.

Existen variables que pueden afectar la abundancia y distribución de las larvas de peces, López-Chávez (2010) y Sánchez-Velasco *et al.* (2004), mencionan que la presencia de estos organismos está dada por las temperaturas bajas, y Pantaleón-López *et al.* (2005) mencionan que la salinidad es una variable que podría afectar a la población de larvas. Sin embargo en este estudio se mostró una correlación lineal de la abundancia con la temperatura y el oxígeno para el periodo de abril-mayo, lo cual indica que otras variables que pueden afectar dicha distribución; siendo estas otras variables que deben de ser tomadas en cuenta al momento de hacer estudios similares, ya que en el estudio de Pantaleón-López *et al.* (2005) el oxígeno no fue medido. Es relevante tomar en cuenta que las

abundancias de este grupo fueron muy bajas, por lo que el resultado de dicha correlación lineal no es concluyente.

Los procesos oceanográficos se consideran como uno de los posibles factores para explicar las altas o bajas abundancias de estos organismos. En este estudio se analizó el parámetro de estratificación y la profundidad de la capa de mezcla respecto a las abundancias de copépodos y quetognatos, las cuales no mostraron correlaciones lineales significativas. Estas variables sirven como indicadores de condiciones de estabilidad en la columna de agua, e indirectamente de las variaciones en el esfuerzo del viento, afectando las variaciones en la abundancia de estos grupos; tal como se reporta en el trabajo de Palomares-García *et al.* (2013) en el Golfo de California donde mencionan que la mayor abundancia de copépodos es encontrada dentro de la capa de mezcla; sin embargo, ellos cuantificaron las abundancias a diferentes profundidades, lo cual difiere de lo realizado en este estudio ya que todos los arrastres fueron superficiales. El estudio de Palomares-García *et al.* (2013), mostró una correlación lineal con la termoclina, y nuestro estudio no reveló una correlación lineal significativa entre la abundancia de copépodos, quetognatos y larvas de peces respecto a la profundidad de capa de mezcla y parámetro de estratificación para ninguno de los periodos de estudio. Es de suma importancia mencionar que el estudio de Palomares-García *et al.* (2013) se realizó en el Golfo de California, sin embargo fue utilizado por la falta de estudios similares en el Golfo de Tehuantepec.

9.4. Relación copépodos-quetognatos

La alimentación de los quetognatos ha sido un tema ampliamente estudiado, donde se han reportado a eufáusidos, larvas de peces, otros quetognatos y copépodos como constituyentes de su dieta. Para este estudio, en el análisis del tracto digestivo de los quetognatos sólo se encontraron copépodos, los cuáles son considerados uno de sus principales items, como lo mencionan Wickstead (1959), Nagazawa & Marumo (1972), Pearre (1980), Baier & Purcell (1997) y Saito & Kiorboe (2001). Es importante recordar que el análisis del tracto digestivo de los quetognatos es para

apoyar el método propuesto, como una forma de validación de la relación presa-depredador.

Los contenidos encontrados en el tracto digestivo de los quetognatos presentan diferencias con otros estudios de campo como los de Sullivan (1980), Feigenbaum & Maris (1984), Oresland (1990), Álvarez-Cadena (1992), Baier & Purcell (1997) y Saito & Kiørboe (2001), quienes obtuvieron una tasa de consumo máxima de 0.41, 0.30, 0.36, 0.36, 0.26 y 0.57 día⁻¹ de copépodos por quetognato respectivamente. Debido a que el presente estudio no contempló una tasa de consumo, sino los valores absolutos del tracto digestivo de los quetognatos, se asume que el contenido que tiene cada quetognato es por día. Para el periodo de abril-mayo se encontró un consumo máximo de 0.12 copépodos por quetognato; para el mes de noviembre se obtuvo una tasa máxima de 0.47 copépodos por quetognato. Las diferencias o variaciones en la tasas con respecto a las reportadas en la literatura se pueden deber a que algunos trabajos se realizaron bajo condiciones de laboratorio, pero principalmente se puede atribuir a que sólo se enfocaron en una especie. Saito & Kiorboe (2001) y Saiz *et al.* (2003) mostraron la alimentación de los quetognatos bajo un efecto de turbulencia, la tasa de consumo sobre copépodos no es afectada debido a que estos organismos pueden separar las señales de turbulencia y las de sus presas gracias a sus estructuras mecanorreceptoras. Es importante tomar en cuenta lo reportado por Saito & Kiorboe (2001) y Saiz *et al.* (2003) ya que durante el mes de noviembre hubo mayor alimentación, siendo este un mes con eventos de Tehuanos por lo que existe turbulencia dentro de la columna de agua, inferida a través del parámetro de estratificación.

Los quetognatos perciben las presas por medio de sus estructuras mecanorreceptoras distribuidos en un patrón ortogonal sobre su superficie corporal (Feigenbaum 1978). Estos pelos perciben las señales hidromecánicas generadas por las presas que nadan y provocan un ataque. Nishii (1998) demostró en sus experimentos que el flujo de agua estimula estos pelos, lo que estimula un comportamiento de alimentación, esto podría estar altamente relacionado con lo

estudiado ya que se obtuvo una mayor tasa de consumo para el mes de noviembre. Durante el muestreo las condiciones ambientales fueron más dinámicas, presentándose un mayor estrés de viento sobre la columna de agua, y por lo tanto una mayor turbulencia, sin olvidar que toda mezcla de agua trae consigo un mayor aporte de nutrientes, lo que puede provocar más florecimiento algal, y por consecuencia más abundancia de copépodos, la cual funge como principal alimento de los quetognatos.

Es razonable suponer que la tasa de encuentro depredador-presa está en función del tamaño y la motilidad de la presa, tanto porque la presa más grande como la más rápida genera señales hidrodinámicas más fuertes, lo cual podría aumentar la distancia de percepción (Valiela 1984).

La estrategia de muestreo también pudo haber influido en las variaciones del consumo de copépodo por quetognato. Al respecto, se ha documentado que las presas pueden perderse en el tracto digestivo de los quetognatos cuando se hacen arrastres horizontales que duran más de 2 minutos (Baier & Purcell, 1997). Esto se debe a que se genera estrés en el organismo lo que provoca una regurgitación. En este trabajo, los arrastres realizados fueron de 10 minutos, por ello, no se puede descartar por completo la posibilidad de que los quetognatos pierdan los copépodos consumidos. No obstante, para el periodo abril-mayo encontramos la frecuencia más baja de tractos digestivos vacíos a diferencia de lo encontrado para el mes de noviembre, bajo el mismo protocolo de muestreo. La regurgitación del alimento durante el muestreo puede explicar la aparente discrepancia entre una respuesta de alimentación entre quetognatos, ya que pueden encontrar muchos tractos digestivos vacíos, tal como lo menciona Kimmerer (1984) quien informó este hecho para *Sagitta enflata*. Por lo tanto, es relevante evaluar la realidad de las estimaciones del tracto digestivo de campo tanto actuales como la de otros estudios de quetognatos, considerando todos estos factores, así como buscar métodos de colecta que permitan realizar un mejor estudio.

Por otro lado, los cocientes copépodo/quetognato y copépodo/larva de pez se mostraron altos en su mayoría conforme se alejan de la costa (Fig. 7 a y b, 8 a y b), lo que nos indican que en esas áreas hay más disponibilidad de alimento para los depredadores; sin embargo, los análisis del contenido del tracto digestivo mostraron que es independientemente de que exista más alimento en regiones alejadas de la costa. El consumo podría ser cuasi homogéneo tanto en la región uno como en la dos, pero no entre temporadas, siendo mayor el contenido del tracto digestivo en noviembre, correspondiente al periodo de Tehuanos, el cual presenta mayor disponibilidad de alimento. Siendo esto explicado por Feigenbaum & Maris (1984) quienes demostraron que los quetognatos muestran saciedad, lo que implica que no porque haya mayor disponibilidad de alimento, ellos consumirán más.

Este trabajo pone a la abundancia de copépodos como principal factor o variable que afecta la abundancia y distribución de los quetognatos, ya que se mostró una relación directamente proporcional entre los copépodos y quetognatos. Los resultados obtenidos mostraron que cuando más aumenta la abundancia de la presa más aumenta la abundancia del depredador y viceversa; esto se observó para ambas temporadas. Así mismo se mostró que la saciedad también juega un papel importante, debido a que no importa que los depredadores se encuentren en la región con más o menos alimento disponible, puesto que no se encontraron diferencias significativas en las cantidades consumidas por temporada entre regiones, mostrando que existe la saciedad y que solo pueden consumir un cierto número de organismos.

Es importante tomar en cuenta el efecto de la frecuencia muestral, temporada de muestreo y la duración del arrastre, en la obtención de la muestra. Debido a que estos factores contribuyen a que exista una variación en las abundancias o densidades de estos organismos; puesto que podemos encontrar estructuras hidrográficas como remolinos, giros en diferente escala temporal y espacial que pueden contribuir a la dispersión u aglomeración de los organismos.

Con base en lo discutido, el enfoque propuesto funcionó para saber si existe una relación presa-depredador, y así poder ser utilizado como un nuevo método

para analizar dicha relación en campo. Entre las ventajas que ofrece es que puede ser implementado para organismos más pequeños, porque no es necesario: a) realizar disecciones para ver el contenido estomacal y b) calcular experimentalmente las tasas de consumo; para realizar los modelos presa-depredador de Lotka-Volterra y así poder ver si existe una densa dependencia. Finalmente es más práctico debido a que se basa en la cuantificación de los organismos, así mismo, el estudio puede ser realizado en el campo, buque oceanográfico, embarcación menor, etc. para darnos una prospección rápida de si existe o no una relación presa-depredador.

10. Conclusiones

Para ambos periodos de muestreo, se confirmó que los quetognatos son un consumidor importante de copépodos. No se encontró evidencia de que las larvas de peces ejercieran un efecto de depredación sobre los copépodos debido a su baja abundancia.

La relación presa-depredador que conforman los quetognatos y copépodos se ve reflejada a través de su distribución espacial, existiendo un cambio en los cocientes de estos grupos entre las estaciones más cercanas a la costa y los más lejanos; encontrando que los cocientes más grandes (E11, E14 y E18 con 35, 50 y 62 ind·100m⁻³ para abril-mayo y E20, E 12 y E11 con 53, 64 y 207 ind·100m⁻³ para noviembre) se encuentran en la región más alejada de la costa.

No se obtuvo ninguna correlación lineal significativa de las abundancias de los grupos en estudio respecto a la profundidad de capa de mezcla y parámetro de estratificación. Sin embargo, no se descarta un posible efecto sobre estos organismos.

No se encontró evidencia que permita cumplir la hipótesis planteada en este trabajo, ya que los cocientes presa-depredador fueron mayores conforme a la lejanía de la costa, comportamiento opuesto a lo esperado. El consumo de copépodos por quetognatos fue mayor en el mes de noviembre, lo que difiere con el resultado esperado, ya que se planteó que no existieran diferencias entre temporadas. Así mismo, se demostró que independientemente de la disponibilidad de alimento, la tasa de consumo por temporada es similar.

Finalmente, este estudio representa el primer esfuerzo de un enfoque novedoso sustentado en la evidencia mostrada para analizar las interacciones presa-depredador, a través de su distribución espacial por medio de los patrones de distribución espacial, y representa un estudio prospectivo de la relación copépodos-quetognatos, dos de los grupos más abundantes del zooplancton.

11. Recomendaciones

Para estudios posteriores se recomienda realizar el análisis de relación presa-depredador a nivel de especie, para poder identificar con mayor precisión si se presenta o no un gradiente espacial. Así mismo, identificar las especies consumidas de copépodos por quetognato, para ver si existe una afinidad del depredador por alguna especie de copépodo.

Se recomienda hacer este estudio pero con arrastres verticales ya que eso nos permitiría saber si hay una mayor tasa de consumo en la capa de mezcla o por debajo de ella.

Se propone realizar bioensayos en el laboratorio, para verificar que la turbulencia puede mejorar las tasas de encuentro y tasas de alimentación.

Para poder determinar la existencia de una relación presa depredador entre larvas de peces y copépodos se deben de considerar variables biológicas que ayuden a explicar cambios en la abundancia espacial de las larvas de peces ya que su abundancia es muy baja para estos meses de estudio.

Darle seguimiento a este estudio es muy importante, ya que no permitirá tener una ventana de tiempo más amplia, esto para obtener tener análisis más precisos.

Se recomienda realizar el mismo estudio con otros grupos del zooplancton para tener una idea más clara de la relación de los organismos del zooplancton con las condiciones oceanográficas del Golfo de Tehuantepec.

12. Referencias

- Alameda, M.G. 1980. Sistemática y distribución de los Copépodos (Crustacea) del Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Álvarez-Cadena, J.N. 1992. Feeding habits, gonadic stages and size frequency distribution of *Sagitta setosa* J. Müller to the east of the Isle of Man, North Irish Sea. Port Marine Laboratory, port Erin Isle of Man, U.K. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología 19 (2): 215-222.
- Álvarez-Cadena, J.N. 1993. Feeding of the chaetognath *Sagitta elegans* Verrill. Estuarine, coastal and shelf science 36(2): 195-206.
- Álvarez-Silva, C., & M.R. Torres-Alvarado. 2013. Composición y abundancia del zooplancton de la laguna Coyuca Guerrero, México. Hidrobiológica 23(2): 241-249.
- Alvariño, A. 1962. Two new pacific chaetognaths, their distribution and relationship to allied species. Scripps Institution of Oceanography 8(1): 1-50.
- Alvariño, A. 1963. Quetognatos epiplanctónicos del Mar de Cortés. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 34: 97-203.
- Anónimo. 2008. Información geográfica. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Consultado el 02 enero de 2018: www.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/.
- Anónimo. 2010. Mapa digital de México. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Consultado 02 de enero de 2018: cuentame.inegi.gob.mx/monografias/informacion/territorio.html.
- Anónimo. 2016. Temperatura superficial del Mar del Pacífico Mexicano. Instituto Nacional de Pesca. Consultado el 20 septiembre del 2019. <http://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/BOLETINES/hidroclimatico/Temperatura-superficial-marina-en-el-Pacifico-Mexicano.pdf>
- Anónimo. 2013. Temperatura superficial del Mar del Pacífico Mexicano. Instituto Nacional de Pesca. Consultado el 25 septiembre del 2019. <http://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/BOLETINES/hidroclimatico/Temperatura-superficial-marina-en-el-Pacifico-Mexicano.pdf>
- Araico-González, C.I. 2012. Hidrografía y circulación geostrófica del Golfo de Tehuantepec en condiciones de verano. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar.
- Atkinson, A., P. Ward, A. Hill, A.S. Brierley & G.C. Cripps. 1999. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, II. *Euphausia superba* as a major control on copepod abundance. Marine Ecology Progress Series 176: 63-79.
- Ayala-Duval, E., M. del C. Maldonado-Monroy, J.A. Becerril-Martínez, X.M. Ayala-Fernández, V. Barrios-Orozco, D.T. García-Tamayo & C. Juárez-Ortíz. 1996.

- Spatial and temporal distribution of zooplankton biomass in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Pacific Science* 50 (4): 415-426.
- Beaugrand, G., K.M. Brander, J.A Lindley, S. Souissi, P.C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426: 661-664.
- Bergenius, M.A., M.G. Meekan, R.D. Robertson & M.I McCormick. 2002. Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia* 131 (4): 521–525.
- Baier, C.T. & J.E. Purcell. 1996. Effects of sampling and preservation on apparent feeding by chaetognaths. *Marine Ecology Progress Series* 146: 37-42.
- Baier, C.T. & J.E. Purcell. 1997. Trophic interactions of chaetognaths, larval fish and zooplankton in the South Atlantic Bight. *Marine Ecology Progress Series*, 146: 43–53.
- Besiktepe S & M. Unsal 2000. Population structure, vertical distribution and diel migration of *Sagitta setosa* (Chaetognatha) in the south-western part of the Black Sea. *J Plankton Res* 22:669–683
- Bieri, R. 1959. The distribution of the planktonic chaetognaths in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnology and Oceanography* 4(1): 1-28.
- Bigelow, H. B. 1926. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine. *Bulletin of the Bureau of Fisheries, Estados Unidos*, 509 pp.
- Blumenshine, S.C. & H.D. Hambright. 2003. Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation. *Hydrobiologia* 491: 347–356.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico, sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. *Publicación Especial de INIDEP. Mar de Plata Argentina*: 759-791.
- Brooker, R.W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271–284.
- Browman, H.I. & B.M. Marcotte. 1987. The effect of plankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in atlantic salmon, salmon solar, alevines. *Holarctic Ecology* 10: 163-170.
- Buskey, E. J., P.H. Lenz & D.K., Hartline. 2012. Sensory perception, neurobiology and behavioral adaptations for predator avoidance in planktonic copepods. *Adaptive Behavior* 20: 57–66.
- Carassou, L., R. Le Borgne & D. Ponton. 2009. Diet of pre-settlement larvae of coral-reef fishes: selection of prey types and sizes. *Journal of Fish Biology* 75: 707–715.
- Carranza-Edwards, A., E. Morales de la Garza & L. Rosales-Hoz. 1998. Tectónica, sedimentología y geoquímica. Pp: 1-12 *In: Tapia-García, M. (ed.), El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.*
- Cervantes-Duarte, A. & S. Hernández-Trujillo. 1989. Características hidrográficas de la parte sur de la Corriente de California y su relación con algunas

- especies de copépodos en 1983. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 4(2): 211-224.
- Cervantes-Hernández, P. y Egremy-Valdez, A. 2017 Variación de la captura del recurso camarn, en relación con la disposición geográfica de los sedimentos en la zona 90 de pesca, Golfo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Hidrobiológica* 23(1) 111-123.
- Cervantes-Hernández, P. & M. Manzano-Sarabia. 2017. Procesamiento y análisis satelital, Windows Image Manager. Universidad Autónoma de Sinaloa, México, 125 pp.
- China, V. & R. Holzman. 2014. Hydrodynamic starvation in first-feeding larval fishes. *PNAS* 111(22): 8083–8088.
- Clark, R.A. & C.L.J. Frid. 2001. Long-term trends in the Central-West North Sea. *Senckenbergiana Maritima* 31(2):117–124.
- Cota-Meza, M.S., M.J. Haro-Garay & V. Massé-Zendejas. 1992. Distribución y abundancia de quetognatos en el complejo lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México, durante el ciclo estacional 1988-1989. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 7(2): 47-59.
- De Figueiredo, G. M., R.D. Nash & D.J. Montagnes. 2005. The role of the generally unrecognized microprey source as food for larval fish in the Irish Sea. *Marine Biology* 148: 395–404.
- Dussart, B.H. & D. Defaye. 2001. Copepoda, Introduction to the Copepoda, Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos, 344 pp.
- Ellison, A., E. Farnsworth & R. Twilley. 1996. Facultative mutualism between red mangroves and root-fouling sponges in belizean mangal. *Ecology* 77(8): 2431-2444.
- Espejel, I.: 2006. Regionalización. En: Ordenamiento Ecológico Marino del Golfo de California (OEMGC). pp. 130-152.
- Engle, D.L. & J.M. Melack. 1993. Consequences of riverine flooding for the season and periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology & Oceanography* 38: 1500-1520.
- Feigenbaum, D.L. 1978. Patrones de abanico de cabello en Chaetognatha. *Lata. J. Zool* 56: 536–546.
- Feigenbaum, D.L. & R.C. Maris. 1984. Feeding in Chaetognatha. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 22: 343-392.
- Fernández-Álamo, M.A., L. Sanvicente-Añorve & G. Alameda-de la Mora. 2000. Copepod assemblages in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Crustaceana* 73(9): 1139-1153.
- Fisher, R.L. 1961. Middle America Trench; Topography and structure. *The Geological Society of America Bulletin*, 72: 703-720.

- Gallegos-García, A. & J. Barberán-Falcón. 1998. Surgencia eólica. Pp: 27-34 *In*: Tapia-García, M. (ed.), El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.
- Gasca, R. & E. Suárez. 1996. Introducción al estudio de zooplancton marino. Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México. 771pp.
- Gasca R., L. Segura & E. Suárez. 1996. El zooplancton marino. Pp: 41-50 *In*: Gasca, R. y E. Suárez (eds.), Introducción al estudio de zooplancton marino. Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México.
- Giesecke, R. & H.E. González. 2004. Feeding of *Sagitta enflata* and vertical distribution of chaetognaths in relation to low oxygen concentrations. *Journal of Plankton Research* 26 (4): 475-486.
- Giraldo, A. & E. Gutiérrez. 2007. Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano (septiembre 2003). *Investigaciones Marinas* 35 (1): 117-122.
- Hair, F.F., R.E. Anderson, R.I. Tatham & W.C. Black. 1999. Análisis multivariado. Prentice Hall, Iberia, Madrid, 799 pp.
- Hansson L.A., H. Annadotter, E. Bergman, S.F. Hamrin, E. Jeppesen, T. Kairesalo, E. Luokkanen, P.A. Nilsson, M. Søndergaard & J. Strand. 1998. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems* 1: 558–574.
- Harris, R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley. 2000. ICES Zooplankton methodology manual. Academic Press, San Diego, EUA, 684 pp.
- Harrison, S. & H. Cornell. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* 11: 969-979.
- Hendrickx, M.E. 1995. Crustacea. Pp: 565-636 *In*: Anónimo (ed.), Guía FAO 1. Para la identificación de especies para los fines de la pesca comercial en el Pacífico oriental tropical. FAO, Roma.
- Hernandez-Trujillo, S. 1989. Variación de la distribución de los copéodos en el Pacífico de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, México.
- Hernandez-Trujillo, S. 1991. Variación latitudinal de la diversidad de copépodos en la costa occidental de B.C.S., México, 1982-1984. *Ciencias Marinas* 17 (4): 1-13.
- Hernandez-Trujillo, S. & A. Esquivel-Herrera. 1989. Los copépodos y quetognatos del Golfo de California en la primavera de 1985. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 4(2): 151-164.
- Hernández-Trujillo, S., G. Esqueda-Escárcega & R. Palomares-García. 2010. Variabilidad de la abundancia de zooplancton en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México (1997-2001). *Latin American Journal of Aquatic Research* 38(3): 438-446.

- Herrera-Silveira, J.A., C. Álvarez-Góngora, F. Virgilio-Marino, Á. Trujillo, I. Mariño, C. Enríquez, D. Robledo & Y.B. Okolodkov. 2009. Investigación y Monitoreo de los florecimientos algales en la costa del norte de Yucatán. III Taller sobre Florecimientos Algales Nocivos (FAN): Integración del conocimiento sobre eventos de FAN en México. Secretaría de Salud, subsecretaría de regulación, control y fomento sanitario, Laboratorio Estatal de Salud Pública "Dr. Galo Soberón y Parra", 9-11 noviembre, Acapulco, Gro., México.
- Holomuzki, J.R., J.W. Feminella & M.E. Power. 2010. Biotic interactions in freshwater benthic habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 220–244.
- Houde, E.D. 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: Temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull* 87: 471–495.
- Hulsemann, K. 1996. Copepoda. Pp: 249-295 *In*: Gasca, R. y E, Suárez (eds.), Introducción al estudio de zooplancton marino. Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México.
- Humes, A. G. 1994. How many copepods?. *Hydrobiologia* 292: 1–7.
- Huys, R. & G. A. Boxshall. 1991. Copepod evolution. The Ray Society Unwin Brothers LTD, Londres.
- Kahru, M. 2012. Windows Image Manager, satellite image analysis software system version 6.6.3. Scripps Institution of Oceanography, San Diego, U.S.
- Kara, A. B., P. A. Rochford, and H. E. Hurlburt, An optimal definition for ocean mixed layer depth, *J. Geophys. Res.*, 105, 16,803 – 16,821, 2000a
- Kerr, S. R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31: 1859-1862.
- Kimmerer, W. J. 1984. Selective predation and its impact on prey of *Sagitta enflata* (Chaetognatha). *Marine Ecology Progress Series* 15: 55–62.
- Kjørboe, T. 1991. Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton productivity. *Bulletin Plankton Society Japan Special* 1991: 229-249.
- Kotori, M. 1976. The biology of chaetognatha in the Bering Sea and the northern north Pacific Ocean, with emphasis on *Sagitta elegans*. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 23(2): 95-183.
- Kotori, M. 1985. Chaetognath populations and their seasonal change in the northwestern Pacific Ocean (CSK International Collection). *Bulletin of Plankton Society of Japan* 32(1): 15-22.
- Lavaniegos, E.B. & E. González-Navarro. 1999. Grupos principales del zooplancton durante El Niño 1992-93 en el canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Revista Biología Tropical* 47: 129-140.
- Lavin, M.F., J.M. Robles, M.L. Argote, E.D. Barton, R. Smith, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H. S. Vélez & J. García. 1992. El Golfo de Tehuantepec. Centro de Investigaciones Científicas y Educación Superior de Ensenada, México. 26pp

- Lalli, C.M. & T.R. Parsons. 1997. *Biological Oceanography: An Introduction*. 2n ed., the Open University, Butterworth-Heinemann, Oxford, 314 pp.
- Lang, J.M. & M.E. Benbow. 2013. Species Interactions and Competition. *Nature Education Knowledge* 4(4):8.
- Leis, J. M. & D.L. Clark. 2005. Feeding greatly enhances swimming endurance of settlement-stage reef-fish larvae of damselfishes (Pomacentridae). *Ichthyological Research* 52(2): 185–188.
- Lenz, P. H., D.K. Hartline & A.D. Davis. 2000. The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *Journal of Comparative Physiology A* 186(4): 337–345.
- Lopez-Serano, A. & S. J. Serrano-Guzmán. 2013. Composición por grupos y abundancia del mesozooplankton en la Laguna Inferior (Sistema Lagunar Huave, Oaxaca, México), en mayo y septiembre-octubre de 2007. *Ciencia y Mar* 2013, XIX (51): 3-14
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland. 495 pp.
- Lucas, C. E. & G. T. D. Genderson. 1937. Association of jelly fish and other organisms with catches of herring. *Journal of Marine Science* 12 (2): 293-304.
- McCreary, JP. H.S. Lee & D. B. Enfield. 1989. The response of the coastal to strong offshore winds: with application to circulation in the Gulf of Tehuantepec and Papagayo. *Journal of Marine Research*. 47:81-109.
- McLelland, J. A. 1989. An illustrated key to the Chaetognatha of the northern Gulf of Mexico with notes on their distribution. *Gulf Research Reports* 8(2): 145-172
- Manca M., J. Vijverberg, L.V. Polishchuk & D.A. Voronov. 2008. Daphnia body size and population dynamics under predation by invertebrate and fish predators in Lago Maggiore: an approach based on contribution analysis. *Journal of Limnology* 67: 15–21.
- Márquez, B., B. Marín, J.F. Días-Ramos, L. Troccoli & S. Subero-Pino. 2007. Variación estacional y vertical de la biomasa del macrozooplankton en la Bahía de Mochima, Estado Sucre-Venezuela, durante 1997-1998. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42(3): 241-252.
- Márquez-Rojas, B., B. Marín, J.R. Días-Romero & L. Troccoli. 2008. Biomasa, densidad y composición zooplanctónica de la Bahía de Mochima, Venezuela. *Guayana* 72(1): 52-67.
- Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J.E. Valdez-Holguin. 2001. Cambio estacional de clorofila-a en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica* 11(1): 45-52.
- Matsuchita, K. 1991. How do fish larvae of limited movility encounter nauplii in the sea?. *Bulletin of the Plankton Society Japan, Special Volume*: 251-270.

- Mille-Pagaza, S & J. Carrillo-Laguna 2003 The Chaetognatha of the southwestern Gulf of Mexico during April-May, 1986. *Gulf and Caribbean Research* 13: 59-65
- Molineró, J., F. Ibanéz, S. Souissi, E. Bosc, y P. Nival. 2008. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *Journal of Marine Systems* 69(3-4): 271–282.
- Moulin-Ruíz, J. 1979. Estudio de la productividad primaria en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Monreal-Gómez, M.A. & D.A. Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina. Pp: 13-26 *In*: Tapia-García, M. (ed.), El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.
- Montoya-Ayala, L. & J.A. Vega-Saldaña. 1989. Estudio de sedimentos de la plataforma continental del Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Montalvo-Arrieta. A. & J. Benitez-Torres. 1965. Copépodos de la darsena y Antepuerto de Salina Cruz. Oaxaca. (feb 84-ene 85). Secretaria de Marina. Dirección General de Oceanografía Naval. Estación de Inv. Oceanográfica. Salina Cruz. Oax. 13 pp.
- Müller-Karger, F.E. & C. Fuentes-Yaco. 2000. Characteristics of wind-generated rings in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 105: 1271-1284.
- Nagasawa, S. & R. Marumo. 1972. Feeding of a pelagic chaetognath, *Sagitta nagae*, in Suruga Bay, Central Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 28: 181-186.
- Nishii, S. 1998. Percepción hidrodinámica de los quetognatos. Tesis. Universidad de Mie, Japón.
- Odum, E.P. & Y. Barrett. 2006. Fundamentos de ecología. 5a ed., Cengage Learning S.A., México, 598 pp.
- Okolodkov, Y.B., J.A. Aké-Castillo, M.G. Gutiérrez-Quevedo, H. Pérez-España & D. Salas-Monreal. 2011. Annual cycle of the plankton biomass in the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, southwestern Gulf of Mexico. Nova Science Publishers, Nueva York, 26 pp.
- Omori, M. y T. Ikeda. 1992. Methods in marine zooplankton ecology. Krieger Publishing Company, Florida, 322 pp.
- Oresland, V. 1987. Feeding of the chaetognaths *Sagitta elegans* and *S. setosa* at different seasons in Gullmarsfjorden, Sweden. *Marine Ecology Progress Series* 39: 69-79.

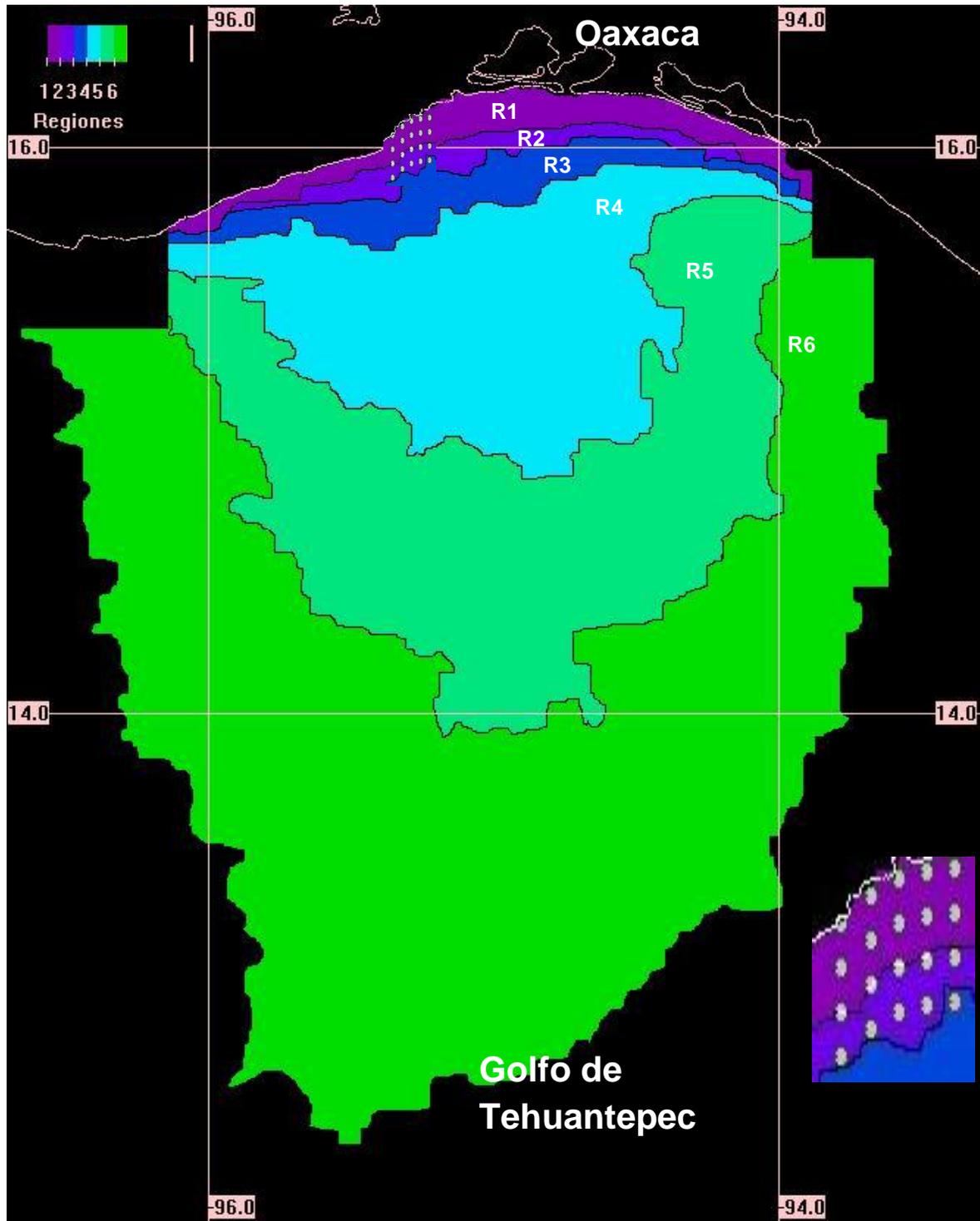
- Ordóñez-López, Uriel, & Ornelas-Roa, Margarita. (2003). Variaciones de la comunidad de copépodos plánticos en el gradiente estuarino-costero de Celestún, Yucatán, México. *Hidrobiológica*, 13(3), 231-238
- Oresland, V. 1990. Feeding and predation impact of the chaetognath *Eukrohnia hamata* in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 63: 201-209.
- Oresland, V. 2000. Diel feeding of the chaetognath *Sagitta enflata* in the Zanzibar Channel, western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 193: 117-123
- Østergaard, P., P. Munk & V. Janekarn. 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Marine Biology* 146(3): 595-606.
- Palomares-García, R. & Gómez-Gutiérrez, Jaime & Robinson, Carlos. 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*. 35. 1009-1026.
- Pantaleón-López, Benigno & Aceves-Medina, Gerardo & Castellanos, Iván. (2005). Distribución y abundancia del zooplancton del complejo lagunar Chacahua-La Pastoría, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Vol. 76, N°. 1-2, 2005, pags. 63-70.
- Pedrazzini, C., N. Holguin & R. Moreno. 1982. Evaluación geológico-geoquímico de la parte noroccidental del Golfo de Tehuantepec. *Revista del Instituto del Petróleo* 4: 6-26.
- Pearl, R. 1930. *The Biology of population growth*. Knopf, New York, 260 pp.
- Pearre, S.J. 1980. Feeding by Chaetognatha, the relation of prey size to predator size in several species. *Marine Ecology Progress Series* 3: 125-134.
- Perez-Sampablo, L.M. 2013. Descripción espacio temporal de la temperatura superficial del mar en el pacífico sur mexicano de 1996-2009. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar.
- Pierrot-Bults, A.C. 1996. Chaetognatha. Pp: 529-596 *In*: Gasca, R. y E, Suárez (eds.), *Introducción al estudio de zooplancton marino*. Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México.
- Ramírez, A. 2005. Las bahías de Huatulco, Oaxaca, México, ensayo geográfico-ecológico. *Ciencia y Mar* 9(25): 3-20.
- Reygondeau, G & G Beaugrand,. 2010. Water column stratification and *Calanus finmarchicus*.
- Reeve, M.R. 1970. Seasonal biochemical composition and energy sources of *Sagitta hispida*. *Marine Biology* 6(4): 357-364.
- Reeve, M.R. & M.R. Walter. 1972. Conditions of culture, food-size selection and the effects of temperature and salinity on growth rate and generation time in

- Sagitta hispida* (Conant). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 9: 191-200.
- Richards W.J & L. Vásquez-Yeomans.1996. Ictioplancton. Pp: 630-664 *In*: Gasca, R. y E, Suárez (eds.), Introducción al estudio de zooplancton marino. Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México.
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. American Naturalist 172: 741-750.
- Robles-Jaredo, E.G & J.R. Lara-Lara. 1993. Phytoplankton productivity in the Gulf of Tehuantepec. J.plank 15:1341-1358
- Rodríguez-Marcos, E. 2006. Distribución y abundancia vertical (0.5 y 30m) y horizontal del microseston en el Pacífico sur mexicano (Punta Maldonado, Guerrero, hasta Puerto Madero, Chiapas-Puerto Chiapas), durante el crucero oceanográfico TEHMAL. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Rosenthal, H. & Hempel, G. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). Pp: 344-364. *In*: Steele, J.H. (ed.), Marine Food Chains. Oliver and Boyd, Edimburgo.
- Rosenthal, H. 1969. Untersuchungen über das Beutefangverhalten bei Larven des Herings *Clupea harengus*. Marine Biology 3: 208-221.
- Rønnestad, I. 2013. Feeding behavior and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. Reviews in Aquaculture 5(1): 559–598.
- Ruíz, M. F. 1985. Recursos pesqueros de las costas de México. Limusa, México, 208 pp.
- Runge, J. A. 1988. Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. Hydrobiologia 167: 61–71.
- Russell, F.S. 1933. The seasonal distribution of macroplankton as shown by catches in the 2-metre stramin ring-trawl in off-shore waters off Plymouth 19(1): 73-81.
- Russell, F.S. 1935. The seasonal abundance and distribution of the pelagic young of Teleostean fishes caught in the ring-trawl in offshore waters in the Plymouth area. Journal of Marine Biology Association of the U.K. 20 (2): 147-179.
- Russell, F.S. 1939. Hydrographical and biological conditions in the North Sea as indicated by plankton organisms. ICES Journal of Marine Science 14 (2): 171-192.
- Sato, N.E., D. Hernández & M.D. Viñas. 2011. Hábitos alimentarios de *Sagitta friderici* Ritter-Záhony en las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Boletín de Investigaciones Marinas Costeras 40 (1): 59-74.

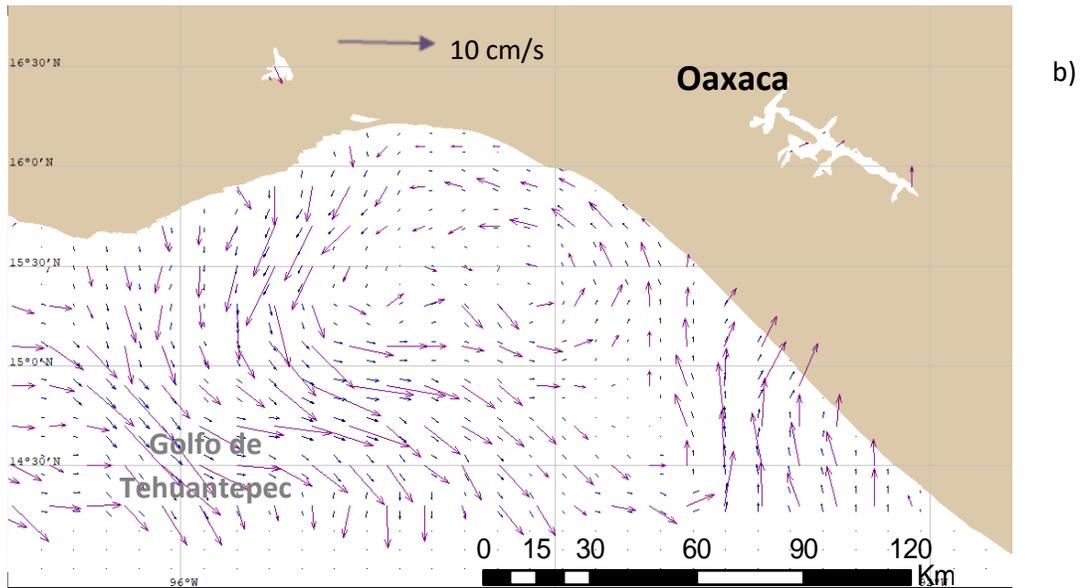
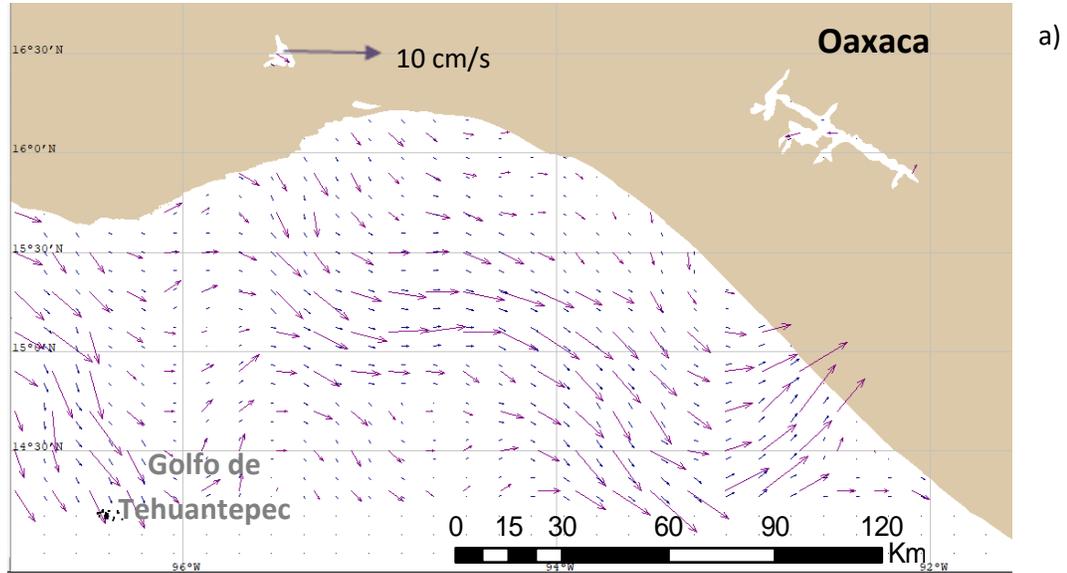
- Saito H, & T. Kiorboe (2001) Feeding rates in the chaetognath *Sagitta elegans*: effects of prey size, prey swimming behavior and small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research* 23: 1385–1398.
- Saiz, E., Calbet, A., Broglio, E., 2003. Effects of small-scale turbulence on copepods: the case of *Oithona davisae*. *Limnol. Oceanogr.* 48, 1304–1311.
- Sampey, A., A.D. McKinnon, M.G. Meekan & M.I. McCormick. 2007. Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology Progress Series* 339: 243–257.
- Sendacz, S. 1993. Distribuição geográfica de alguns organismos zooplanctônicos na América do Sul. *Acta Limnologica Brasiliensia* 6: 31-41.
- Smith, P.E. & S.L. Richardson. 1977. Standard techniques for pelagic fish and larvae surveys. *FAO Technical Paper* 175. 99 pp.
- Smith, R.L. 1980. *Ecology and field biology*. 3a ed., Harper & Row, Nueva York, 123 pp.
- Steele, J. H. and B. W. Frost. 1977. The structure of plankton communities. *Roy. Soc. London Philos. Trans. B: Biol. Sci.* 280:485-534
- Stuart, V. & H. M. Verhey. 1991. Diel Migration and feeding patterns of the chaetognath, *Sagitta friderici*, of the west coast of South Africa. *Journal of Marine Research* 49: 493-515
- Strickler, J. R. & A.K. Bal. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): Their structure and importance. *Proceedings of the National academy of Sciences* 70(9): 2656–2659.
- Sullivan; B.K. 1980. In situ feeding behavior of *Sagitta elegans* and *Eukrohnia hamata* (Chaetognatha) in relation to the vertical distribution and abundance of prey at Ocean Station 'P'. *Limnology and Oceanography* 25(2): 317-32.
- Sponaugle, S, J. K.Llopiz, L.N. Havel & T.L. Rankin. 2009. Spatial variation in larval growth and gut fullness in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 383: 239–249.
- Tapia-García, M., M.C. García-Abad, A. Carranza-Edwards & F. Vázquez-Gutiérrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional* 46(4): 249-260.
- Tokioka, T. 1959. Observations on the taxonomy and distribution of chaetognaths of the north Pacific. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 7: 359-456.
- Trasviña A, Barton ED. 1997. Los Nortes del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. En: M. F. Lavín (Ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Unión Geofísica Mexicana, pp. 25-46.
- Turner, J.T., H.Levinsen, T. Nielsen & B. Hansen. 2001. Zooplankton feeding ecology: grazing on phytoplankton and predation on protozoans by copepod and barnacle nauplii in Disko Bay, West Greenland. *Marine Ecology Progress Series* 221: 209-219.

- Uye, S.I & T. Yamaoka. 1990. Vertical and horizontal distribution of copepod nauplii as food for anchovy larvae (*Engraulis japonica*) in Hiroshima Bay. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* 55: 341-351.
- Valiela, I. 1984. *Procesos ecológicos marinos*. Springer, Nueva York, 686 pp.
- Walsh, J. 1988. *On the Nature of Continental Shelves*. Academic Press, London, 528 pp.
- Ward, P., R.S. Shreeve, M. Whitehouse, B. Korb, A. Atkinson, M. Meredith, D. Pond, J. Watkins, C. Goss & N. Cunningham. 2005. Phyto and zooplankton community structure and production around South Georgia (Southern Ocean) during Summer 2001/02. *Deep-Sea Research* 52: 421-441.
- Werner, E.E. & D.J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052
- Wetzel, R.G. & G.E. Likens. 2000. Predator-Prey Interactions. Pp: 257-262. *In*: Wetzel, R.G. & G.E. Likens (eds), *Limnological Analyses*. Springer, New York.
- Wickstead, S. H. 1959 A predatory Copepod. *Journal of Animal Ecology*. 28 [11:69-72 1962. Food and feeding in pelagic Copepods. *POC*. 2001. *SOC*. 139[4]:545-55pp
- William, K.M. 2009. Cap. 2. Plankton populations and communities. Pp: 29-64 *In*: Witman J. & K. Roy (ed.), *Marine Macroecology*, University of Chicago Press, Chicago.
- Wyrky, K. 1965. Corrientes superficiales del océano Pacífico oriental tropical. *Bulletin of America Tropical Tuna Commission* 9(5): 270-295.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera. Análisis de siete tópicos*. AGT Editor, México. 189p.
- Yen, J., Lenz, P. H., Gassie, D. V. & Hartline, D. K. 1992. Mechanoreception in marine copepods-electrophysiological studies on the 1st antennae. *Journal of Plankton Research* 14, 495–512.
- Zavala-García, F. & M. Espinoza-Fuentes. 2000. Muestreo de zooplancton. Pp: 448 *In*: Granados-Barba, A., V. Solís-Weiss & R.G Bernal-Ramírez, (eds.), *Métodos de muestreo en la investigación oceanográfica. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

13. Anexo



Anexo I. Regionalización del Golfo de Tehuantepec, con base en un gradiente de clorofila-a. Los promedios de clorofila para la región son R1)5.9, R2)4.4, R3)3.8, R4)2.9, R5)1.9 y R6)0.98.



Anexo II. Simulación de las corrientes geostróficas en el Golfo de Tehuantepec, **a)** abril-mayo y **b)** noviembre 2017.