

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Estructura de la comunidad de copépodos calanoides en dos
zonas contrastantes del golfo de México, en función de
condiciones oceanográficas**

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

Presenta:

Aurora Gaona Hernández

Ensenada, Baja California, México
2019

Tesis defendida por

Aurora Gaona Hernández

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona

Codirectora de tesis

Dr. Eduardo Suárez Morales

Codirector de tesis

Dr. Rubén Lara Lara

Dr. Enric Pallas Sanz

Dra. Lorena Patricia Linacre Rojas

Dr. Jorge Adrián Rosales Casián

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez

Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Aurora Gaona Hernández** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina

Estructura de la comunidad de copépodos calanoides en dos zonas contrastantes del golfo de México, en función de condiciones oceanográficas

Resumen aprobado por:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Codirectora de tesis

Dr. Eduardo Suárez Morales
Codirector de tesis

Los copépodos calanoides son el componente predominante del mesozooplancton epipelágico. Se ha demostrado que la estructura de sus comunidades varía en función de diversos procesos físicos y biológicos que operan en diferentes escalas. En la zona oceánica ($>1,000$ m) del sector occidental del golfo de México (GM) se localizan dos regiones (i.e., Perdido y Coatzacoalcos) que muestran patrones oceanográficos contrastantes que podrían influir sobre la biomasa (volumen desplazado) y la estructura de la comunidad de copépodos. Durante las campañas oceanográficas Malla Fina (MMF) 01 y 02 (invierno y verano-otoño 2016, respectivamente) se recolectaron 44 muestras de zooplancton con arrastres oblicuos en el estrato 0-200 m. Los objetivos de este estudio fueron 1) cuantificar la importancia de los copépodos calanoides en la comunidad local del zooplancton en términos de biomasa y abundancia numérica estandarizada, 2) describir la estructura de la comunidad mediante la estimación de diversos índices (i.e., diversidad, riqueza, equidad y asociaciones) y características biológicas de las poblaciones (proporción de sexos y estadios) en las dos regiones durante dos temporadas, 3) evaluar si hubo diferencias en la biomasa, abundancia y estructura de la comunidad entre muestras diurnas y nocturnas, y 4) determinar si existen asociaciones de copépodos calanoides que sean propias de regiones o temporadas y si se correlacionan con condiciones oceanográficas diferenciales en el GM. Los calanoides representaron 40-60% de la biomasa total del zooplancton y 55-70% de la abundancia total de copépodos en las muestras analizadas. Esta alta contribución de los calanoides refleja su importancia en la comunidad del zooplancton y para la producción secundaria del GM. En Coatzacoalcos la mayor biomasa promedio se registró durante la campaña MMF02, probablemente asociadas al aumento local en la concentración de nutrientes cerca de la superficie que caracteriza a la temporada. No se encontraron diferencias significativas en las abundancias promedio de copépodos entre regiones y cruceros, lo cual refleja la alta variabilidad entre estaciones. Las hembras adultas fueron el componente dominante de la comunidad de copépodos en ambos sitios (42—50% del total), lo que sugiere que la comunidad tiene un alto potencial reproductivo y que podría realizar una mayor contribución a la tasa de pastoreo en comparación con comunidades que muestran menor abundancia de hembras adultas. Se identificaron 101 y 113 taxones para MMF01 y 02, respectivamente (98 hasta nivel de especie). La comunidad resultó ser altamente diversa e incluye especies con diferentes abundancias y frecuencias de ocurrencia. Treinta de las especies identificadas fueron dominantes (33-37%) en ambas regiones y temporadas estudiadas (p. ej. *Clausocalanus* spp., *Candacia* spp., *Lucicutia flavigornis*, *Nannocalanus minor*, *Haloptilus* spp., *Pleuromamma* spp., *Undinula vulgaris*). Estas especies son consideradas comunes en el estrato 0-200 m del GM. Otros 53 taxones se presentaron sólo en una de las regiones y durante un crucero; éstas se clasificaron como “raras” (p. ej. *Subeucalanus* spp., *Heterorhabdus* spp., *Paraeuchaeta* spp., *Gaetanus* spp., *Scottocalanus* spp., *Euchirella* spp.), algunas de ellas habitan capas más profundas (>200 m), lo cual es indicativo de surgencias locales. La mayor parte de las especies identificadas en el área de estudio habían sido previamente registradas en el GM. Sin embargo, se determinó que dos especies (*Euchaeta coccinea* Dana, 1849 y *Lucicutia tenuicauda* G.O. Sars, 1907) no habían sido reportadas para el GM, por lo que su presencia sugiere que tienen distribución más amplia que lo documentado anteriormente, enriqueciendo el listado taxonómico actual de los copépodos calanoides del GM. Un análisis de cluster

indicó la presencia de asociaciones características de invierno y de verano/otoño. Esta diferenciación está dada por la composición o por diferencias en sus abundancias. La débil diferenciación de las comunidades de copépodos calanoides entre las regiones estudiadas a pesar de las claras divergencias oceanográficas existentes podría deberse a que un alto porcentaje de especies dominantes se distribuyen en toda la zona oceánica de la cuenca del GM. Un análisis de correspondencia canónica indicó que la estructura de la comunidad estuvo relacionada significativamente con el oxígeno disuelto en el invierno y, con la clorofila "a" integrada y la temperatura en el verano-otoño, sugiriendo que las variables ambientales que influyen sobre la comunidad son distintas para cada época del año. La biomasa, abundancia total y riqueza fueron mayores en las muestras nocturnas, reflejando los patrones de migración vertical que realizan algunas de las especies. La estructura de la comunidad fue similar entre día y noche, lo cual sugiere que ambos arrastres comparten un alto porcentaje de especies del estrato superficial. Aunque se ha propuesto que la abundancia y la composición de especies del zooplancton varía entre regiones del golfo de México, este estudio indica que la estructura de la comunidad de los copépodos calanoides de Perdido y Coatzacoalcos está relacionada con cambios estacionales de las variables físicas y biológicas y con la influencia de surgencias locales, más que por una subregionalización de la zona occidental del GM.

Palabras clave: zooplancton, copépodos calanoides, comunidad, asociaciones, golfo de México, condiciones oceanográficas

Abstract of the thesis presented by Aurora Gaona Hernández as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

**Structure of Calanoid Copepods Community in two contrasting zones of the
Gulf of Mexico relative to oceanographic conditions**

Abstract approved by:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Codirectora de tesis

Dr. Eduardo Suárez Morales
Codirector de tesis

Calanoid copepods are a predominant component of zooplankton communities of the pelagic zone. The structure of their communities is based on various physical and biological processes that operate at different scales. In the deepwater area (> 1,000 m) of the Gulf of Mexico (GM), there are two regions (Perdido and Coatzacoalcos) with contrasting oceanographic patterns that presumably influence the local calanoid copepod biomass and community structure. During two oceanographic cruises, Malla Fina (MMF) 01 and 02 (winter and summer-autumn 2016, respectively), 44 zooplankton samples were collected with oblique Bongo tows of the epipelagic zone (0-200 m). The goals of this work were: 1) to quantify the relevance of calanoid copepods in the zooplankton community in terms of biomass and standardized numerical abundance, 2) to describe the community structure (i.e., taxonomic composition, diversity, species richness, evenness and assemblages) and biological traits (sex ratios and developmental stages) in the two regions during both seasons, 3) evaluate whether there were differences in copepod biomass, abundance, and community structure between day and night samples, and 4) determine if there were differential region or season-related assemblages that correlate with oceanographic conditions. Overall, calanoids represented 40-60% of total zooplankton biomass and 55-70% of total copepod abundance. Thus, reflecting their high relevance both as part of the planktonic community and as a key component of the gulf's oceanic secondary production. The highest average copepod biomass was recorded in Coatzacoalcos during MMF02. It is probably related to relatively higher nutrient concentrations resulting from offshore transport, which is typical of the summer-autumn season. No statistically significant differences of the average abundance were found between regions or cruises, thus reflecting high variability between stations. Adult females were the dominant component (42-50% of the total) among calanoid copepods, suggesting that the community has a high reproductive potential and could play an important role in phyto- and microzooplankton grazing compared with communities with lower abundance of females adults. We identified 101 and 113 taxa for MMF01 and 02, respectively (98 to species level). The estimators of biological diversity indicated that the community is highly diverse and that there are taxa with different abundances and frequency of occurrence. Thirty of the identified taxa were dominant in both regions and seasons (e.g. *Clausocalanus* spp., *Candacia* spp., *Lucicutia flavigornis*, *Nannocalanus minor*, *Haloptilus* spp., *Pleuromamma* spp., and *Undinula vulgaris*); these species are common and usually abundant in the surface layer (0-200 m) of the GM. Other 53 taxa were collected only in one region and during one cruise, and were classified as rare (e.g. *Subeucalanus* spp., *Heterorhabdus* spp., *Paraeuchaeta* spp., *Gaetanus* spp., *Scottocalanus* spp., *Euchirella* spp.). Of these rare species, some are known to inhabit deeper layers (> 200 m), and hence their presence is deemed as resulting from vertical transportation by locally active upwelling processes. Two "rare" species (*Euchaeta concinna* Dana, 1849 and *Lucicutia tenuicauda* G.O. Sars, 1907) had not been reported previously within the GM, and their presence suggests that they have a wider distribution than has been previously documented. Cluster analysis indicated the presence of two distinct seasonal assemblages, one during winter and the second in summer/fall. This differentiation was explained by differences of the species composition and abundance. The weak differentiation of the assemblages between regions is attributed to the high percentage of

dominant species that are distributed throughout the deepwater region of the basin. A canonical correspondence analysis (CCA) indicated that the structure of the community was significantly related to dissolved oxygen in the winter and with integrated chlorophyll "a" and average temperature (0-200 m) in summer-autumn, thus suggesting that the environmental variables influencing the local copepod community are seasonally. Copepod biomass, total abundance, and species richness were greater during the night, reflecting the vertical migration to the surface layers made by some of the most abundant species. The community structure and assemblages were similar between day and night, suggesting a high percentage of upper layer species were caught. Although it has been proposed that the abundance and species composition of zooplankton vary between regions of the Gulf of Mexico, this study suggests that the variability of the calanoid copepod community structure in Perdido and Coatzacoalcos in the GM is related to seasonal changes of physical and biological variables and with the influence of local upwelling, more than by a geographical sub-regionalization of the deepwater region.

Keywords: zooplankton, calanoid copepods, community, assemblages, Gulf of Mexico, oceanographic conditions

Dedicatoria

A mis papás, porque no importa que tan lejos estén todos los días
soy reflejo de ustedes y de todo lo que me enseñaron.

A mi hermano, por todo el apoyo y las risas.

A Efra, por acompañarme en esta increíble aventura.

A la familia Gaona y a todooooos los Hernández,

A los viejos y nuevos amigos, maestros e investigadores...

¡Gracias a todos por llenarme de tanto amor!

Agradecimientos

A CONACyT, por el apoyo financiero otorgado a través de la beca nacional con folio 23173 que me permitió realizar esta maestría.

A CICESE, por darme la oportunidad de estudiar un posgrado para poder crecer personal y profesionalmente, y por otorgarme las becas 25673 y 26323 las cuales me permitieron solventar mis últimos meses de trabajo.

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

A la Dra. Sharon Z. Herzka Llona, por abrirme las puertas de su laboratorio, apoyarme y tenerme paciencia a lo largo de mi camino profesional y en el desarrollo de este proyecto.

Al Dr. Eduardo Suárez Morales, por ser mi mentor en el estudio de los copépodos. Gracias por su bondad y su trato amable al momento de compartirme y enseñarme los secretos que sólo un experto puede tener.

A los honorables miembros del comité de esta tesis, quienes mejoraron enormemente la calidad de este trabajo. En especial, al Dr. Enric Pallas por decidir ayudarnos en la última etapa.

A la Dra. Lorena P. Linacre y su equipo de trabajo (Uriel y Citlali) por generar y permitirme usar los datos de la comunidad de fitoplancton.

Al Dr. José Luis Ochoa de la Torre, por todas sus sugerencias y apoyo a lo largo de este camino.

A todos los participantes de los cruceros “Malla Fina” 01 y 02 quienes con su trabajo hicieron posible la recolecta de estas muestras.

Al Dr. Jesús C. Compairé, por su apoyo con el procesamiento de los datos de SSH y corrientes geostróficas con los cuáles se construyeron los mapas que se presentan en el Capítulo 2.

Al Dr. Oscar Sosa Nishizaki, gracias Doc por permitirme formar parte de su laboratorio y por todos sus comentarios que me ayudaron a definir mi camino.

A todos los miembros y exmiembros del Laboratorio de Ecología Pesquera I (Carmencita, Emi, Luz, Rafa, Óscar, Kena, y Zury) y II (Renata, Pauli, Gonza, Anto, Brisa, Meli, Ceci, Reina, Tere y Rigel), por sus consejos y sus experiencias. Todos ustedes y sus trabajos son increíbles, y lo mejor de todo es que cada uno lo es a su manera ;)

A “Masao”, por iniciarme en el mundo de R y los mapitas, por todos los consejos y las pláticas. Gracias por toda tu calidez y por ser mi autentico cachito de D.F.

A Laurita, por siempre escucharme y ser el mejor ejemplo de bondad y calidad humana que he conocido. Mis días siempre fueron mejores cuando estuviste ahí. Gracias por traer a mi vida los patacones, buñuelos y el agua panela :D

A Mily, Alesa, Tania y Roger, por las aventuras, los cafés y los pastelitos.

A los amigos de otros laboratorios, por compartir sus experiencias durante las comidas o aunque sea una sonrisa por los pasillos.

A los amigos defeños, que siempre me enviaron ánimos y buenos deseos.

A la vida, por poner en mi camino buenas y no tan buenas experiencias que todos los días me ayudan a crecer.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	ix
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Los copépodos calanoides del zooplancton marino	1
1.2 Características oceanográficas del golfo de México	4
1.3 Objetivos	9
1.3.1 Objetivo general.....	9
1.3.2. Objetivos específicos.....	9
1.4 Hipótesis.....	10
Capítulo 2. Metodología.....	11
2.1 Campaña oceanográfica	11
2.2 Estructura de la comunidad de calanoides	14
2.2.1 Biovolumen estandarizado.....	14
2.2.2. Abundancia estandarizada	14
2.2.3 Identificación taxonómica	15
2.2.4 Diversidad biológica	17
2.2.5 Clasificación de la abundancia de las especies	17
2.2.6 Asociaciones biológicas y aspectos ecológicos	20
2.3 Condiciones oceanográficas	20
2.4 Caracterización de la comunidad fitoplancónica.....	21
2.5 Comunidad de calanoides en relación a de parámetros hidrográficos y biológicos.....	21
Capítulo 3. Resultados	23
3.1 Biomasa estandarizada	23
3.2 Abundancia estandarizada	26

3.3. Estructura de la comunidad de copépodos calanoides	28
3.3.1 Estadios de desarrollo y proporción de sexos.....	28
3.3.2 Diversidad biológica	29
3.3.3 Prueba de asociación Olmstead-Tukey	31
3.3.4. Aspectos ecológicos de las especies dominantes y raras	35
3.3.5 Asociaciones biológicas	38
3.4 Condiciones oceanográficas	43
3.5 Comunidad de copépodos calanoides en función de variables oceanográficas y de la abundancia del fito- y microzooplancton	46
Capítulo 4. Discusión	49
Capítulo 5. Conclusiones	57
Literatura citada	58
Anexos	68

Lista de figuras

Figura	Página
1 Diagrama filogenético de los órdenes de la subclase Copepoda. Los órdenes con representantes en el zooplancton marino se señalan con los recuadros, donde el principal componente de las zonas pelágicas (+) son los calanoides mientras que los ciclopoides dominan en ambientes costeros y estuarinos (*) (tomado de Khodami <i>et al.</i> , 2017).	1
2 Mecanismos de aporte de los copépodos hacia el flujo de carbono (Steinberg y Landry 2017). Las abreviaciones corresponden al carbono orgánico particulado (COP) y disuelto (COD).	3
3 Regionalización del golfo de México considerando la variación estacional e interanual estacional e interanual de la clorofila “a” través de un modelo de circulación acoplado a modelos físico-biológicos que contempla cinco años de condiciones oceanográficas (Damien <i>et al.</i> , 2018).	5
4 Estaciones de las campañas oceanográficas Malla Fina 01 y 02. Las estaciones marcadas con un asterisco (*) fueron cubiertas sólo durante MMF02.....	11
5 Condiciones promedio de la altura del nivel del mar sin efecto estérico (SSH) y corrientes geostróficas superficiales para la campaña MMF01. Las estaciones se señalan con los puntos negros.	12
6 Condiciones promedio de la altura del nivel del mar sin efecto estérico (SSH) y corrientes geostróficas superficiales para el verano-otoño (MMF02). Las estaciones se señalan con los puntos negros.	13
7 Proceso de transferencia de formaldehído a etanol utilizado en las muestras de MMF02.	13
8 Ciclo de vida de un copépodo calanóide. Los copépodos calanoides pasan por distintas etapas de desarrollo que corresponden a seis estadios naupliares y seis estadios postnaupliares (copepodito), en el que el estadio VI corresponde al adulto; se distinguen por el número de segmentos del metasoma y el urosoma y por el desarrollo de los apéndices cefálicos y torácicos (tomado de “The Copepod Project”, 2018).	16
9 Prueba de asociación por cuadrantes de Olmstead-Tukey.	19
10 Biomasa estandarizada. Los datos representan la media \pm 1 desviación estándar de la biomasa estandarizada de los copépodos calanoides, copépodos no calanoides y del zooplancton sin copépodos.	23
11 Biomasa estandarizada de copépodos calanoides durante a) invierno (MMF01) y b) verano-otoño (MMF02). Las estaciones en las cuales se hicieron arrastres durante el día y la noche se señalan con un símbolo (+).....	25

12 Abundancia estandarizada durante a) invierno (MMF01) y b) finales del verano/principios de otoño (MMF02). Estaciones con arrastre diurno y nocturno con un símbolo (+).....	27
13 Abundancia estandarizada por estadio de desarrollo y diferenciación sexual durante a) invierno (MMF01) y b) verano-otoño (MMF02). Las estaciones en las cuales se hicieron arrastres diurnos y nocturnos se señalan con un símbolo (+).....	28
14 Gráficos de caja y bigotes para la riqueza de copépodos calanoides (arriba) y el índice de diversidad biológica Shannon-Wiener (abajo) durante las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño). Los diagramas naranjas y azules corresponden a las muestras diurnas y nocturnas, respectivamente. Los puntos extremos se señalan con un asterisco.....	30
15 Gráficos de caja y bigotes para la riqueza de copépodos calanoides (arriba) y el índice de diversidad biológica Shannon-Wiener (abajo) durante las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño). Los diagramas naranjas y azules corresponden a las muestras diurnas y nocturnas, respectivamente. Los puntos extremos se señalan con un asterisco.....	30
16 Gráfico de caja y bigotes para el índice de equitatividad de Pielou durante las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño). Los colores naranja y azul representan colectas diurnas y nocturnas, respectivamente. Los puntos extremos se señalan con un asterisco.....	31
17 Abundancia estandarizada ($\log(X+1)$) de los taxones de copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV), pre-adultos y adultos ordenados en función de patrón de presencia en las comunidades del golfo de México.....	34
18 Asociaciones biológicas de la abundancia de los copépodos calanoides para las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02. Las líneas rojas hacen referencia a las agrupaciones significativas ($p<0.05$) con base en el análisis SIMPROF. La etiqueta de cada muestra se lee como “ <i>crucero_estación_colecta</i> ”. Las muestras diurnas y nocturnas se indican como D y N, respectivamente.....	38
19 Asociaciones biológicas de copépodos calanoides para las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos. Las líneas rojas hacen referencia a las agrupaciones significativas ($p<0.05$) con base en el análisis SIMPROF. La etiqueta de cada muestra se lee como “ <i>crucero_estación_colecta</i> ”. Las muestras diurnas y nocturnas indican como D y N, respectivamente.....	42
20 Abundancia estandarizada ($\log(X+1)$) de los taxones de copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV), pre-adultos y adultos ordenados en función de patrón de presencia en las muestras diurnas y nocturnas.....	43
21 Perfiles de temperatura, salinidad, oxígeno y fluorescencia para Coatzacoalcos y Perdido durante las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02. Las líneas corresponden a la profundidad promedio de la capa de mezcla (línea sólida) ± 1 desviación estándar (D.E.) (líneas punteadas).....	45

22 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la composición taxonómica y abundancia de los copépodos calanoides en relación con variables oceanográficas y el <i>proxy</i> de la biomasa fitoplanctónica. Las estaciones de MMF01 y MMF02 se representan en amarillo, azul y rojo de acuerdo a las asociaciones biológicas encontradas en el análisis cluster.	47
23 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la composición taxonómica y abundancia de los copépodos calanoides en relación con las variables oceanográficas y la abundancia del nano-microfitoplancton y microzooplancton para MMF01 (arriba) y MMF-02 (abajo). Las estaciones de Perdido y Coatzacoalcos se representan en naranja y azul, respectivamente.....	48
24 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la composición taxonómica y abundancia de los copépodos calanoides en relación con las variables oceanográficas y la abundancia del nano-microfitoplancton y microzooplancton para MMF01 (arriba) y MMF-02 (abajo). Las estaciones de Perdido y Coatzacoalcos se representan en naranja y azul, respectivamente.....	48

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Clasificación de taxones por frecuencia de ocurrencia y abundancia estandarizada.....	20
2 Criterios para establecer el patrón de presencia de los taxones.....	20
3 Resultados de la prueba a posteriori TUKEY de la biomasa estandarizada de copépodos calanoides entre regiones y cruceros. En rojo valores se indican las diferencias significativas ($\alpha<0.05$)	25
4 Número de taxones clasificados por categoría con la prueba de Olmstead-Tukey, así como los porcentajes del total de taxones por crucero y región.....	33
5 Aspectos ecológicos de las especies con clasificación “dominantes” y “raras” según la prueba de Olmsted-Tukey.....	37
6 Especies de mayor contribución a la agrupación amarilla con base en los resultados del análisis SIMPER.....	40
7 Especies de mayor contribución a la agrupación azul con base en los resultados del análisis SIMPER.....	41
8 Especies de mayor contribución a la agrupación roja con base en los resultados del análisis SIMPER.....	42
9 Especies de mayor contribución a la agrupación verde con base en los resultados del análisis SIMPER.....	43
10 Promedios ± 1 desviación estándar de las variables ambientales y biológicas del estrato 0 – 200 m de profundidad en las regiones de Coatzacoalcos y Perdido durante las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02.....	45

Capítulo 1. Introducción

1.1 Los copépodos calanoides del zooplancton marino

El zooplancton marino está constituido por una amplia diversidad de organismos de casi todos los taxones de la clasificación zoológica. Los copépodos son pequeños crustáceos que conforman un grupo diverso y altamente dominante en términos de abundancia, biomasa y productividad en ecosistemas marinos (Marcus, 1986). Este grupo llega a representar hasta el 90% del total de la biomasa zooplanctónica, aunque lo más frecuente es que esta proporción varíe entre el 60 y 80% en regiones oceánicas y neríticas tropicales (revisión de Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994).

La clasificación más reciente propone que la subclase Copepoda se divide en 10 órdenes basándose en análisis moleculares y filogenéticos (Khodami *et al.*, 2017) (Figura 1). En el zooplancton marino se pueden encontrar representantes de los órdenes Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Monstrilloida y Mormonilloida, cada uno dominante en distintos ambientes (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994). En particular, los copépodos del orden Calanoida son considerados como el componente principal del zooplancton en zonas pelágicas ya que comprenden la mayor parte de la biomasa de los copépodos (Longhurst *et al.*, 1995) y se les considera uno de los grupos de metazoarios más abundantes del planeta (Boxshall y Halsey, 2004).

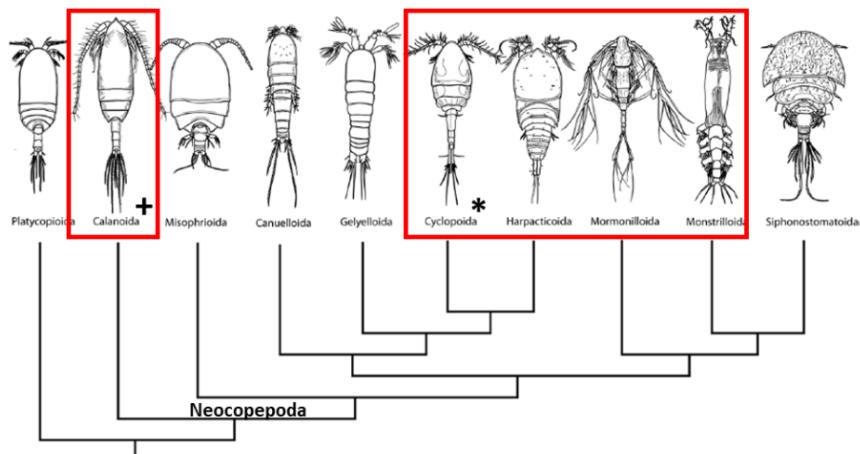


Figure 1. Diagrama filogenético de los órdenes de la subclase Copepoda. Los órdenes con representantes en el zooplancton marino se señalan con los recuadros, donde el principal componente de las zonas pelágicas (+) son los calanoides mientras que los ciclopoides dominan en ambientes costeros y estuarinos (*) (tomado de Khodami *et al.*, 2017).

Los copépodos son un grupo muy exitoso y dominante en diversos tipos de ambientes ya que presentan diferentes adaptaciones ecológicas, ecofisiológicas y de comportamiento en términos de su crecimiento y estrategias de alimentación y reproducción, lo cual les permite ocupar diversos hábitats y niveles tróficos (Suárez y Carrillo-Barrios-Gómez, 1990; Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Hulsemann, 1996; Litchman *et al.*, 2013; revisión de Teuber *et al.*, 2019). Esta comunidad altamente dinámica que, a pesar de tener una limitada capacidad de movimiento horizontal, pueden desplazarse verticalmente en la columna de agua al migrar en la búsqueda de las condiciones más favorables para su crecimiento y reproducción, o para minimizar la probabilidad de ser depredados (revisión de Gasca *et al.*, 1996; Bo-Ping & StraSkraba, 1998).

La estructura de una comunidad hace referencia al número y abundancia de especies que la componen y cómo estas se distribuyen en el tiempo y espacio (Valiella, 2015). Las similitudes o diferencias en la estructura de comunidades biológicas se pueden describir a través de la evaluación de asociaciones consistentes, que son poblaciones con especies y abundancias similares (CITA). La variación en la estructura de las comunidades suele estar correlacionada con diversos procesos bióticos y abióticos que operan en diferentes escalas espacio-temporales (Daly y Smith, 1993), además de las interacciones entre especies y su historia evolutiva (Starr y Taggart, 2009). Por ejemplo, algunos procesos biológicos y rasgos morfológicos como la movilidad, la migración vertical, las estrategias reproductivas, la fecundidad y el tamaño del cuerpo son algunos de los que determinan los patrones de distribución y abundancia de los copépodos del zooplancton, ya que influyen sobre los patrones de alimentación, sobrevivencia y reproducción. Por su parte, los procesos físicos que rigen la productividad primaria y la advección tienen un efecto mayor sobre la biomasa y patrones de distribución en la meso- y gran escala (Daly y Smith, 1993; Elliot *et al.*, 2012; Litchman *et al.*, 2013; Vera-Mendoza & Salas-de-León, 2014).

La contribución de los copépodos al flujo de carbono en sistemas marinos depende de las características oceanográficas y geomorfológicas de una región (Turner, 2002), así como de la biomasa, la composición de la comunidad y sus interacciones interespecíficas (Dagg *et al.*, 2014; revisión de Steinberg y Landry, 2017; Bode *et al.*, 2018). Los copépodos son importantes en los procesos de transporte de materia orgánica a las profundidades del océano y para los procesos de remineralización debido a la continua y masiva producción de materia orgánica a través de una amplia variedad de mecanismos (Figura 2) (Turner, 2004). Estos incluyen el desecho de mudas durante el desarrollo de las larvas nauplio y los estadios subsiguientes (copepoditos), el desprendimiento de pequeñas partículas al agua circundante durante la alimentación (*sloppy feeding*), la excreción continua de partículas fecales y la migración vertical diaria y/o

ontogénica. Esto resulta en la exportación global de miles de millones de toneladas de carbono al año desde la capa eufótica hacia zonas más profundas (Steinber & Landry, 2017).

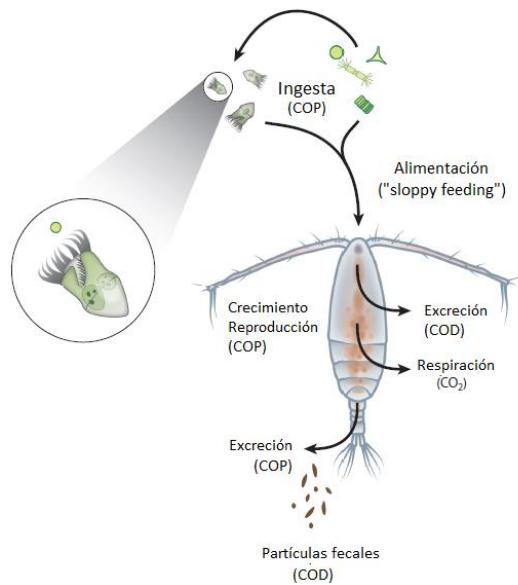


Figura 2. Mecanismos de aporte de los copépodos hacia el flujo de carbono (Steinberg y Landry 2017). Las abreviaciones corresponden al carbono orgánico particulado (COP) y disuelto (COD).

La variabilidad espacial y temporal en la composición y abundancia de la comunidad de copépodos calanoides influye sobre otros niveles tróficos a través de su pastoreo sobre el fitoplancton y al ser estos presas para depredadores del zooplancton (Hulsemann, 1996). El pastoreo del microfitoplancton es común en los copépodos calanoides. Sin embargo, en zonas oligotróficas las tasas relativamente bajas de producción primaria y secundaria llevan a que los copépodos se alimenten de picoplancton u otros organismos (microzooplancton), ocasionando que estos grupos poco conspicuos jueguen un papel importante en su espectro alimenticio (Calbet y Sainz, 2005). De acuerdo con Bode *et al.* (2018), la comunidad de copépodos calanoides del Atlántico Oriental consumen diariamente del 16 al 58% de la producción primaria. La demanda de alimento restante se cubre a través de la depredación sobre protistas heterotróficos, ciliados, dinoflagelados heterotróficos y otros organismos (Calbet y Sainz 2005). En consecuencia, es importante que las comunidades del fitoplancton, picoplancton y microzooplancton sean consideradas al evaluar la estructura trófica de las comunidades de copépodos calanoides.

Los copépodos del zooplancton presentan dimorfismo sexual que está asociado a diferencias en las estrategias de reproducción y alimentación (Hirst y Kiørboe, 2014). La proporción de machos: hembras

tiene importantes implicaciones para el éxito reproductivo de la población y por ende en el tamaño poblacional. Además, la proporción de sexos juega un papel importante en las redes tróficas. En general, las hembras se alimentan durante todo su ciclo de vida para la producción eficiente de huevos, mientras que los machos tienen que invertir su energía en alimentación y búsqueda de pareja reproductiva (Someren *et al.*, 2017). El papel de los machos en las redes tróficas depende de la abundancia y la estrategia de alimentación específica a cada especie (Someren *et al.*, 2017). Los machos de algunas especies de copépodos calanoides reducen o detienen por completo la alimentación al alcanzar la madurez sexual, mientras que los machos de otras especies continúan alimentándose. Aunque la proporción de machos y hembras que se observa en el medio natural depende de la familia o especie (Kiørboe, 2006; 2015), la contribución de los machos a la tasa de pastoreo será mayor en comunidades con especies en las que estos continúan alimentándose hasta la reproducción (Kiørbe, 2006).

Asimismo, hay diferencias en los requerimientos alimenticios entre los estadios tempranos y los adultos (Isaacs 1973, Landry, 2002; Saiz *et al.*, 2015; Steinberg y Landry 2017). Se ha demostrado que los estadios copepoditos tempranos y las larvas nauplio tienden a permanecer en los estratos más superficiales y que su frecuencia y abundancia es medida de producción reciente de huevos (Lane *et al.*, 2003). El envejecimiento produce deterioro de las funciones fisiológicas, disminuyendo las tasas de alimentación, excreción y reproducción a nivel individual, lo cual tiene efecto en la dinámica poblacional y en el flujo de carbono (Carlotti *et al.*, 1997; Ikeda *et al.*, 2001; Sichlau y Kiørboe, 2011). Sin embargo, el envejecimiento no suele ser considerado en modelos fisiológicos individuales, poblacionales o biogeoquímicos (Saiz *et al.*, 2015). Por ende, la caracterización de la proporción machos: hembras y de los diferentes estadios de vida en la comunidad de copépodos calanoides marinos permite hacer inferencias más precisas acerca de los aspectos tróficos y el potencial reproductivo de la población.

1.2 Características oceanográficas del golfo de México

El golfo de México (GM) forma parte del sistema de la corriente del límite occidental del Atlántico Norte. La corriente de Lazo (CL) penetra al GM desde el Mar Caribe Occidental y es la principal estructura de mesoescala en esa cuenca debido a que transporta diferentes masas de agua y domina la circulación al interior del sistema, particularmente en la zona oceánica >1,000 m de profundidad (Behringer *et al.*, 1977). Dentro del golfo, la corriente exhibe diferentes grados de intrusión hacia el norte antes de salir por el estrecho de Florida. De la corriente de Lazo se desprenden giros anticiclónicos (AC) de mesoescala de 200-

300 km diámetro y 800-1000 m de profundidad que viajan hacia el oeste, duran hasta 18 meses y se disipan al interactuar con la plataforma (Frantantoni *et al.*, 1998; Leben, 2005; Vukovich, 2007;). Debido a que el proceso de separación de los giros AC es resultado de la conjunción de múltiples procesos físicos, en algunos años el desprendimiento de estos giros no se observa y en otros puede ocurrir hasta tres veces (Leben, 2005; Vukovich, 2007). Sin embargo, los giros AC dominan los patrones de circulación de la región de aguas profundas del golfo central y oeste, y forman ambientes con condiciones físicas y químicas distintas, que transportan y retienen masas de aguas y comunidades planctónicas distintivas (Biggs *et al.*, 1988; Biggs *et al.*, 1997; Linacre *et al.*, 2015; Condie & Condie, 2016).

La zona oceánica del GM se caracteriza por condiciones oligotróficas (Heileman y Rabalais, 2009) por lo que el transporte de nutrientes hacia la zona eufótica ha sido propuesto como el principal mecanismo que explica las variaciones espacio-temporales de la comunidad zooplanctónica (Biggs, 1992; Biggs *et al.*, 1997). Así como en otros sistemas marinos, el GM se puede regionalizar con base en sus características hidrográficas, oceanográficas, biológicas, y/o ecológicas (Longhurst, 1998; Mirón *et al.*, 2017). Damien *et al.* (2018) propusieron una regionalización basada en la variación estacional e interanual de la clorofila “*a*” través de un modelo de circulación acoplado a un modelo biogeoquímico que incluye cinco años de datos oceanográficos. Las regiones propuestas se delimitan por la concentración de nutrientes, los flujos atmosféricos, la dinámica de las estructuras de mesoescala, la estacionalidad del viento y la profundidad de la capa mezcla (Figura 3). La bahía de Campeche (BC) y la zona influenciada por la CL (región 1) se consideran como una región subtropical de productividad primaria relativamente baja en comparación con la zona norte (región 3, templada) y la zona central (región 2, zona de transición) de la cuenca del GM.

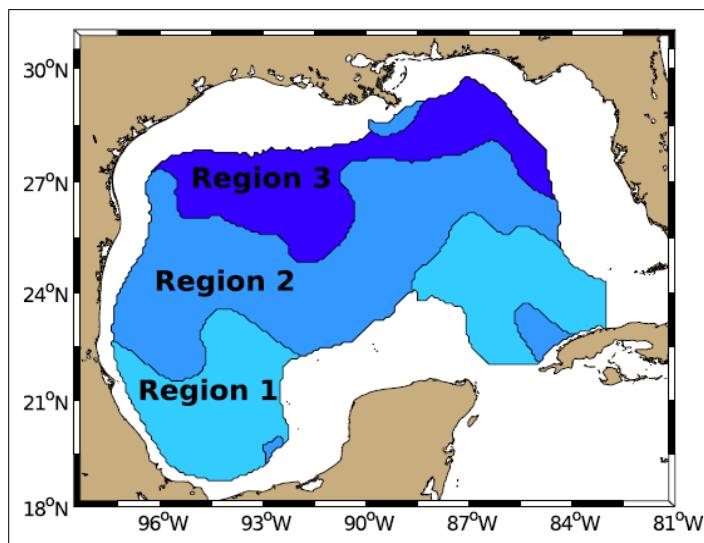


Figura 3. Regionalización del golfo de México considerando la variación estacional e interanual estacional e interanual de la clorofila “*a*” través de un modelo de circulación acoplado a modelos físico-biológicos que contempla cinco años de condiciones oceanográficas (Damien *et al.*, 2018).

Las investigaciones sobre la comunidad zooplanctónica en la zona oceánica del golfo de México, incluyendo estudios enfocados sobre grupos taxonómicos específicos, han sido realizadas principalmente en la Zona Económica Exclusiva estadounidense (Howey, 1976; Biggs, 1992; Biggs y Ressler, 2001; Elliot *et al.*, 2012; Greer *et al.*, 2016). En México, los ecosistemas costeros como los arrecifes, estuarios y bahías han sido los más estudiados (Suárez-Morales *et al.*, 2013), y hay menos información sobre la composición de la comunidad zooplanctónica para la zona oceánica, particularmente en relación a condiciones oceanográficas y patrones de circulación.

A través de las contribuciones taxonómicas de Fleminger (1956), Suárez-Morales (1992), Campos-Hernández y Suárez-Morales (1994), Suárez-Morales y Gasca (1998) y las de otros estudios explicados con mayor detalle en Suárez-Morales (2003) y en Suárez-Morales *et al.*, (2009), se han registrado 335 especies de copépodos para el golfo de México. Las familias del orden Calanoida: Aetideidae, Euchaetidae, Pontellidae y Scolecithricidae destacan por su alto número de especies en el golfo (36, 19, 18 y 30 especies, respectivamente). Se han reconocido 11 especies que se distribuyen exclusivamente en el GM (Suárez-Morales y Gasca, 1998; Suárez-Morales *et al.*, 2000; 2009) y que habitan los estratos meso a batipelágicos (>500 m). Estas especies están asociadas a áreas con condiciones de temperatura y salinidad extremas (ej. ventanas hidrotermales) y a regiones eutróficas particulares (Hernández-Trujillo y Esqueda-Escárcega, 2002; Ferrari y Bradley, 1994).

En una revisión cronológica (1940–2000) de las investigaciones que se han realizado respecto a copépodos pelágicos del golfo de México y áreas adyacentes del Atlántico noroeste tropical, Suárez-Morales (2003) menciona que los primeros estudios sobre la composición, abundancia y distribución de estos organismos en aguas mexicanas del golfo fueron realizados por investigadores extranjeros, y que fue hasta la década de 1990 que la investigación nacional realizó sus primeras aportaciones, centrándose en los organismos de la capa eupótica (0-200 m). Indica, además, que el conocimiento de los copépodos en muchas áreas del mar territorial mexicano es aún fragmentario, especialmente en cuanto al conocimiento de la comunidad en relación a condiciones hidrográficas como las estructuras de mesoescala, y procesos locales de surgencia.

Debido a que los procesos oceanográficos del GM que operan a diferentes escalas influyen sobre la dinámica de las comunidades biológicas en general y en los copépodos en particular (López-Salgado y Suárez-Morales, 1998; López-Salgado *et al.*, 2000; Müller-Karger *et al.*, 2015), algunos estudios se han enfocado en caracterizar las comunidades de copépodos en relación con la hidrografía regional (Grice, 1960; Bjornberg, 1971; Campos, 1980), giros ciclónicos (López-Salgado y Suárez-Morales, 1998; López-

Salgado *et al.*, 2000), surgencias (Suárez-Morales, 1990; Suárez-Morales y Gasca, 1991) y en función del gradiente plataforma-zona oceánica (Howey 1976; Suárez-Morales *et al.*, 1990). Los registros de mayor abundancia para los copépodos calanoides se han reportado en los alrededores del banco de Campeche y en la zona occidental del golfo (Suárez-Morales, 1990; Suárez-Morales, 1997), los cuales coinciden con el afloramiento estacional de aguas profundas ricas en nutrientes y con la desembocadura de ríos que producen áreas de alta productividad biológica (Campos, 1980). Por ende, es importante relacionar a las comunidades de copépodos con las condiciones oceanográficas específicas a cada región y temporada de muestreo.

La región de Perdido, en el noroeste del GM, y Coatzacoalcos, en la bahía de Campeche (BC) se localizan en dos regiones contrastantes del GM las cuales presentan patrones generales de circulación, concentración de nutrientes y características batimétricas que producen condiciones oceanográficas particulares (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Salmerón-García *et al.*, 2010; Damien *et al.*, 2018).

La BC es la parte más sureña del GM; limita al sur, este y oeste con la costa de México y solo por el norte se encuentra abierta al GM, por lo cual se considera un sistema semi-cerrado. La variabilidad en las corrientes superficiales en la zona profunda de la BC se produce por varios mecanismos como i) los cambios en la forma, tamaño, posición e intensidad del giro ciclónico semipermanente y su interacción con giros de la CL que ocasionalmente son transportados hacia el oeste-suroeste de la cuenca (Pérez-Brunius *et al.*, 2013) y ii) el patrón estacional de vientos (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). El agua fría de baja salinidad, rica en nutrientes y clorofila “a”, proveniente de la desembocadura de los ríos Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta (Salas-de-León *et al.*, 1998; Vera-Mendoza y Salas-de-León, 2014) interactúa con el giro ciclónico y produce un frente oceánico intenso (Vázquez de la Cerdá *et al.*, 2005; Pérez-Brunius *et al.*, 2013). En este frente oceánico y en las áreas influenciadas por la desembocadura de los ríos, el aporte de nutrientes favorece el crecimiento y alimentación del zooplancton, lo cual se refleja en alta biomasa, mientras que en el talud continental y la zona oceánica se presentan biomassas menores.

La región de Perdido se localiza frente al estado de Tamaulipas cerca de la frontera entre Estados Unidos y México, y se caracteriza como una zona de transición (región 2) entre las características subtropicales y templadas de la región sur y norte de la cuenca del GM (Damien *et al.*, 2018). Las corrientes y la altura del nivel del mar están influenciados por los giros AC que se desprenden de la corriente de Lazo y que se disipan en la plataforma continental del oeste del GM (Elliot, 1982). Estos giros juegan un papel importante en la profundidad de la capa de mezcla y nutriclina, por ejemplo, Portela *et al.* (2018), a partir de una base de datos histórica y datos contemporáneos obtenidos con gliders, muestra diferencias en la profundidad

de la capa de mezcla de invierno en ciclones y anticiclones, siendo significativamente mayor en los anticiclones, y lo que, a su vez, influye sobre la productividad primaria y secundaria. Asimismo, las áreas cercanas a la plataforma continental y el talud presentan características estacionales que influyen sobre la producción primaria (Damien *et al.*, 2018). Debido a que las regiones de Perdido y Coatzacoalcos han sido asociadas a patrones oceanográficos particulares, es importante caracterizar y comparar al zooplancton y a sus grupos taxonómicos.

La dinámica de las comunidades biológicas también depende de los niveles de tolerancia y adaptaciones de cada especie a condiciones ambientales (Saltzman y Wishner, 1997). Por ejemplo, la fuerte estratificación de la columna de agua y la termoclina pronunciada que caracteriza a los ecosistemas tropicales y subtropicales funcionan como barreras verticales para la distribución de las especies de copépodos calanoides (Bode *et al.*, 2015, 2018). En particular, las especies epipelágicas tienen baja tolerancia a condiciones térmicas cambiantes por lo que las capas oceánicas superficiales a menudo son reconocidas como diferentes provincias biogeográficas que hospedan una comunidad de composición característica y diferente a la de aguas más profundas (Fernández-Álamo y Farber, 2006; Teuber *et al.*, 2019). Por ello, la aparición anómala de especies propias de aguas profundas en aguas superficiales es considerada como indicativa de condiciones de surgencia cuyo transporte vertical ocasiona la aparición de organismos de diferentes estratos (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Hulsemann, 1996) y de manera temporal, una mayor riqueza de especies en ciertas localidades. Debido a que durante el análisis de la dinámica de la comunidad se pueden identificar especies indicadoras de masas de agua (Chih-Hao *et al.*, 2004; Bonnet y Frid 2004; Peterson *et al.*, 2015) el estudio de la comunidad de los copépodos calanoides también permite hacer inferencias sobre la circulación, procesos de surgencias y patrones biogeográficos en el golfo (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994).

Por otro lado, la migración vertical representa una estrategia de supervivencia para los copépodos y contribuye a la variación en la estructura de la comunidad entre muestras recolectadas en horas diurnas y nocturnas (Teuber *et al.*, 2019). En la cuenca del golfo de México, durante los muestreos nocturnos se incrementa la abundancia en comparación con los muestreos diurnos, lo cual es consistente con la migración vertical diaria que realizan estos organismos (Campos, 1980; Biggs, 1992; Biggs *et al.*, 1997; Biggs y Ressler, 2001; Ochoa *et al.*, 2013). Sin embargo, Howey (1976) no reportó diferencias significativas en la abundancia de copépodos (promedio de 2,170 y 1,902 individuos 100 m⁻³ para día y noche, respectivamente), pero sí encontraron mayor riqueza durante los muestreos nocturnos. La falta de consistencia entre estudios sugiere que el papel de la migración vertical puede ser variable. Por ende, es

importante evaluar si hay diferencias entre la abundancia y la composición de la comunidad entre muestras diurnas y nocturnas.

El conocimiento actual de la diversidad y abundancia de copépodos del golfo de México tiene una serie de limitaciones ya que pocos cruceros cubren todas las áreas del golfo o condiciones oceanográficas específicas (Suárez-Morales *et al.*, 2009). Sin embargo, en los últimos años el esfuerzo realizado a través de las campañas oceanográficas que lidera el Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM), en particular el subproyecto Malla Fina, ofrece una oportunidad para describir las características de algunos grupos del zooplancton en la zona oceánica frente a Tamaulipas (región de Perdido) y en la BC (específicamente en la región de Coatzacoalcos).

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Describir y evaluar la estructura de la comunidad de copépodos calanoides en dos regiones contrastantes del golfo de México (Perdido y Coatzacoalcos) y durante dos temporadas (invierno y verano-otoño) en función de condiciones oceanográficas y características biológicas.

1.3.2. Objetivos específicos

- Identificar taxonómicamente y cuantificar la importancia de los copépodos calanoides en la comunidad local del zooplancton y de copépodos en términos de biomasa y abundancia, respectivamente.
- Caracterizar las características poblacionales (diversidad y abundancia) y biológicas (proporción de sexos y estadios) de la comunidad de copépodos calanoides en el área de estudio para determinar si existen asociaciones biológicas características de cada región o época del año.
- Comparar la estructura de la comunidad de copépodos calanoides entre muestras diurnas/nocturnas para evaluar el papel de la migración vertical.

- Evaluar si las distintas asociaciones biológicas entre las regiones de estudio o temporadas de muestreo están correlacionadas con las condiciones oceanográficas
- Caracterizar algunos de aspectos ecológicos de las especies dominantes por medio de revisiones bibliográficas, incluyendo la distribución vertical en la columna de agua, la afinidad ecológica (oceánica, nerítica o estuarina) y el régimen trófico (herbívoro, omnívoro o carnívoro) de las especies de copépodos calanoides.

1.4 Hipótesis

- La comunidad de copépodos calanoides contribuirá la mayor parte de la biomasa del zooplancton y de la abundancia de los copépodos (subclase Copepoda). Esta biomasa y abundancia será distinta entre las dos regiones y las dos temporadas.
- Debido a la migración vertical que realizan algunas especies de copépodos calanoides, se encontrarán diferencias en la biomasa, abundancia y composición entre las muestras diurnas y nocturnas.
- Se distinguirán asociaciones biológicas particulares a las regiones y temporadas que se relacionará con diferencias en las condiciones oceanográficas (hidrografía y componentes biológicos de la columna de agua).

Capítulo 2. Metodología

2.1 Campaña oceanográfica

Los cruceros denominados como “Malla Fina” (MMF) fueron realizados como parte del proyecto SENER-CONACYT Fondo de Hidrocarburos (2015-2020), que se integra al Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM). Los cruceros MMF01 y MMF02 se llevaron a cabo del 3 al 25 de marzo y del 17 de septiembre al 3 de octubre del 2016 en los buques oceanográficos “Justo Sierra” y “UAT-I CIDIOPORT”, respectivamente. Se visitaron 17 (MMF01) y 20 (MMF02) estaciones que abarcaron desde el borde de la plataforma continental hasta el talud y la zona oceánica (> 1000 m) en la región de Perdido y en Coatzacoalcos dentro de la bahía de Campeche (Figura 4).

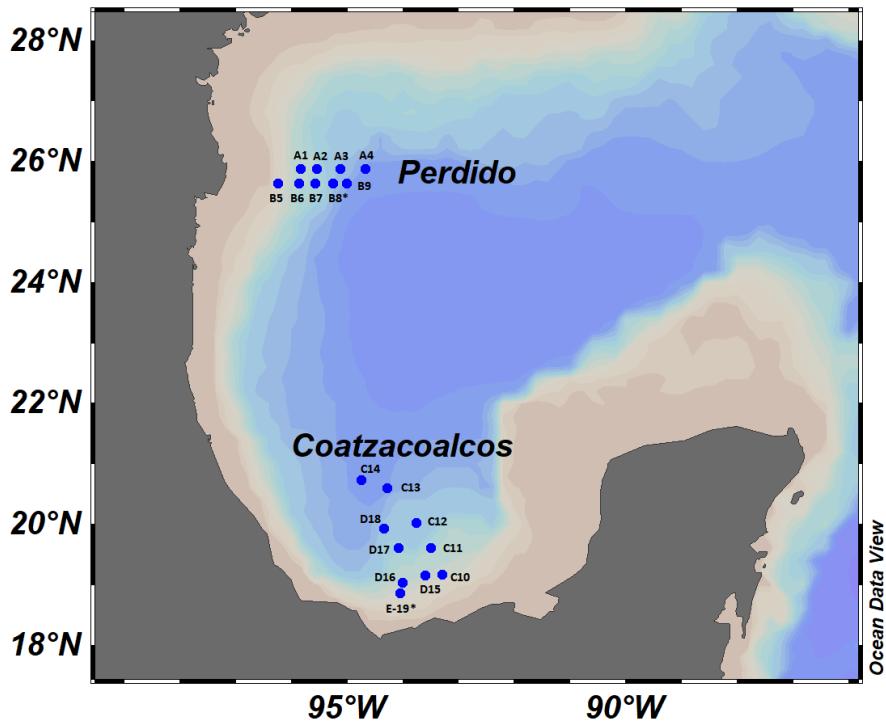


Figura 4. Estaciones de las campañas oceanográficas Malla Fina 01 y 02. Las estaciones marcadas con un asterisco (*) fueron cubiertas sólo durante MMF02.

A partir de la altura superficial del nivel del mar (SSH, por sus siglas en inglés) y las corrientes geostróficas superficiales se realizó la representación espacial de las condiciones oceanográficas presentes en las regiones y temporadas muestreadas. Los datos fueron procesados por el Dr. Jesús Cano Compairé (com. pers. 2018) a partir del producto “SEALEVEL_PHY_L4 REP_OBSERVATIONS _008_047” generado por

AVISO+ y disponible en E.U. Copernicus Marine Service Information (<http://www.marine.copernicus.eu>). Debido al efecto estacional de la temperatura sobre la densidad de las masas de agua y que, a su vez, repercute sobre la altura del nivel del mar, se restó el componente estérico de los datos de SSH (Fommervault *et al.*, 2017). Los mapas se realizaron con las paquetes *sp*, *raster*, *rgeos*, *rgdal*, *maptools*, *maps*, *dismo*, *ggmap* y *ggplot2* en el programa R-project 3.5.1 (R Core Team, 2018) acoplado al entorno informático de RStudio (RStudio Team, 2016).

Durante el invierno (MMF01), las estaciones en la región de Perdido se ubicaron en el centro y oeste de un giro ciclónico localizado entre los 96° y 92.9° Oeste y, 25° y 26.2° Norte, mientras que las estaciones de Coatzacoalcos más alejadas de la costa (C13 y C14) se localizaron en los bordes de un giro AC conocido como “Nautilus II,” cuyo centro se ubicaba entre los 23 a 24° N (Figura 5). Las condiciones oceanográficas cambiaron para la campaña de verano-otoño (MMF02), en Coatzacoalcos las estaciones ubicadas hacia la zona oceánica se ubicaron dentro del giro ciclónico semipermanente documentado para la BC mientras que en Perdido las estaciones más oceánicas estuvieron influenciadas por un patrón de circulación anticiclónico (Figura 6).

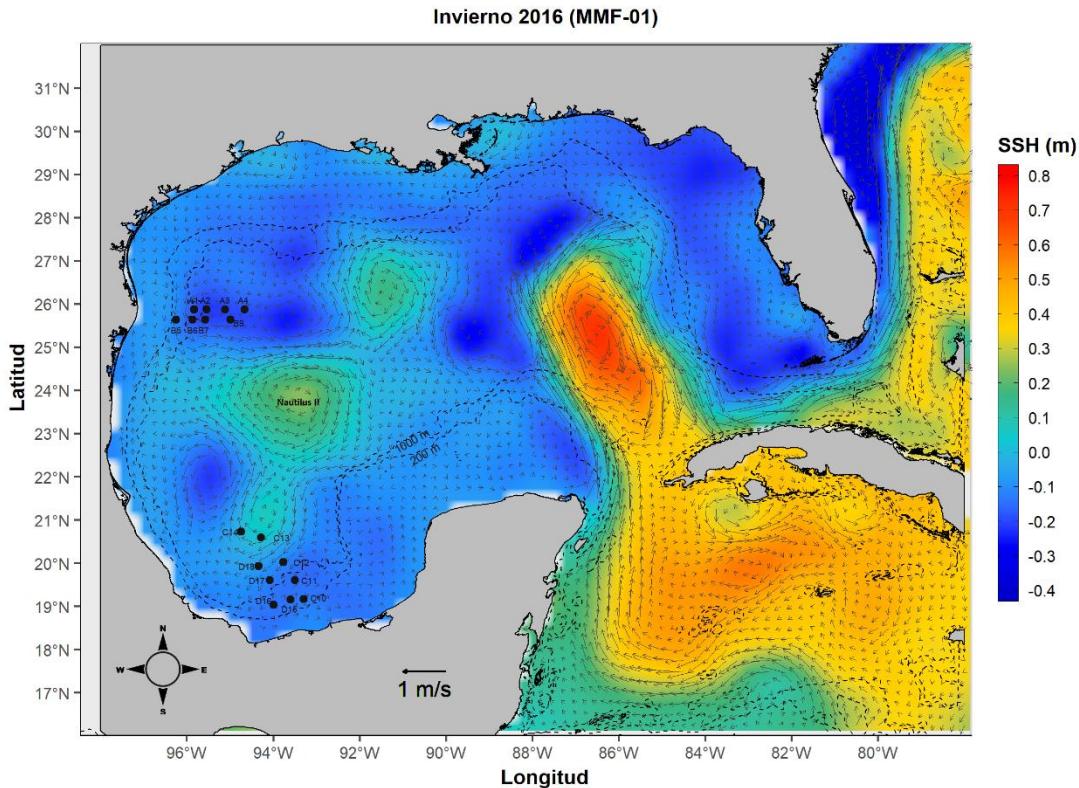


Figura 5. Condiciones promedio de la altura del nivel del mar sin efecto estérico (SSH) y corrientes geostróficas superficiales para la campaña MMF01. Las estaciones se señalan con los puntos negros.

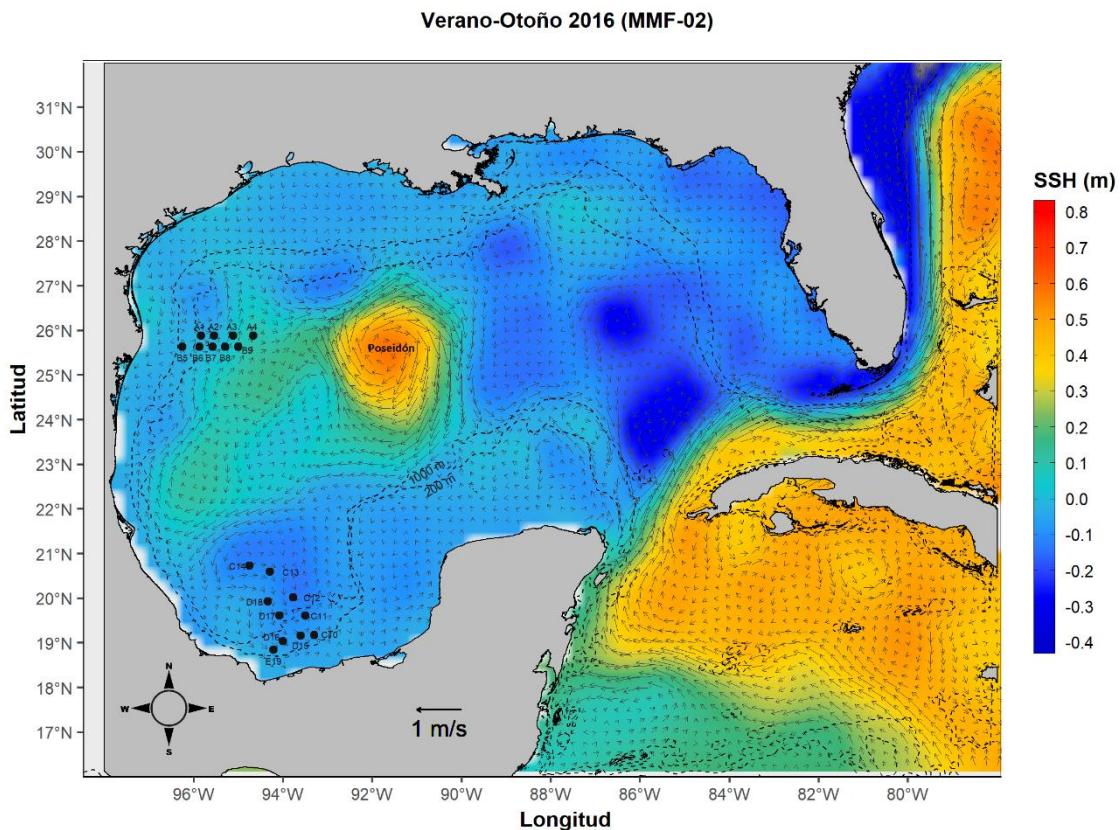


Figura 6. Condiciones promedio de la altura del nivel del mar sin efecto estérico (SSH) y corrientes geostróficas superficiales para el verano-otoño (MMF02). Las estaciones se señalan con los puntos negros.

En cada localidad se recolectaron muestras de zooplancton mediante arrastres oblicuos de 0 a 200 m con una red tipo Bongo con luz de malla de 333 μm . Las redes se equiparon con flujómetros mecánicos marca General Oceanics previamente calibrados. En algunas estaciones fijas se realizaron muestreos tanto diurnos como nocturnos, por lo cual se examinaron un total de 21 y 23 muestras para MMF01 y MMF02, respectivamente. Los organismos recolectados fueron fijados y preservados con etanol al 96% para el caso de MMF01 y con formaldehído al 4% amortiguado con borato de sodio para MMF02; estas muestras se transfirieron a etanol mediante recambios graduales para finalmente preservarlas en etanol al 96% (Figura 7). El procesamiento de muestras se llevó a cabo en el laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE.

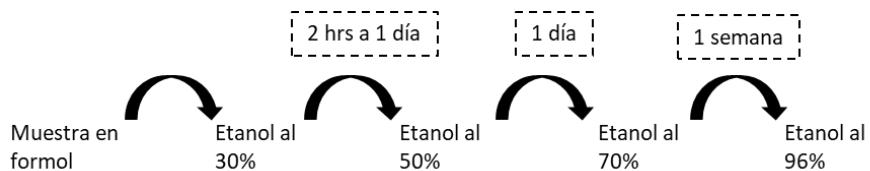


Figura 7. Proceso de transferencia de formaldehído a etanol utilizado en las muestras de MMF02.

2.2 Estructura de la comunidad de calanoides

2.2.1 Biovolumen estandarizado

Se estimó la biomasa total de la comunidad zooplanctónica mediante el método de volumen desplazado. La muestra se vertió en una probeta graduada forrada con aluminio, removiendo aquellos organismos de grandes tallas que pudieran sesgar el resultado (ej. pirosomas). Se dejaron sedimentar las muestras durante 72 horas en un lugar oscuro y seco, y posteriormente se registró el volumen ocupado por los organismos. Con la finalidad de hacer comparables los resultados, se estandarizaron los datos de biovolumen a ml /1000 m³ utilizando el volumen filtrado durante cada arrastre (Postel *et al.*, 2000).

Posteriormente, se fraccionaron las muestras con un separador Folsom hasta obtener una fracción de un octavo, a partir de la cual se separaron a los crustáceos de la subclase Copepoda en dos grupos: 1) organismos pertenecientes al orden Calanoida y 2) copépodos “no calanoides” pertenecientes a órdenes como Harpacticoida, Cyclopoida, Monstrilloida, etc. Se estimó el biovolumen estandarizado (ml /1000 m³) de cada grupo y se calculó el porcentaje de contribución con respecto al biovolumen total de zooplancton.

Se calcularon los estadísticos descriptivos básicos (media, varianza y desviación estándar) de los biovolumenes para cada región y crucero. En la comparación del biovolumen entre regiones y temporadas, y entre muestras diurnas y nocturnas se utilizó la transformación log X+1 para cumplir con los supuestos estadísticos de homogeneidad de varianza (prueba de Barlett) y normalidad (prueba Shapiro-Wilks), los resultados de los supuestos para cada análisis se encuentran en los Anexos 1 a 3. Posteriormente, se utilizó un Análisis de Varianza de 2 vías (ANOVA) con factores de tipo aleatorio para la comparación de los biovolumenes entre regiones y cruceros, una prueba t pareada para la comparación de las estaciones con muestras diurnas y nocturnas, y por último un ANOVA de una sola vía para comparar a todas las estaciones considerando si provenían de arrastre diurnos y nocturnos.

2.2.2. Abundancia estandarizada

Para la estimación de la abundancia de los copépodos calanoides y copépodos no calanoides, se contaron los organismos de cada grupo y se estimó la abundancia estandarizada (número de individuos /1000 m³) considerando el volumen filtrado de cada arrastre. Posteriormente, se calcularon la media, varianza y desviación estándar para cada región y temporada, así como el porcentaje de contribución por grupo a la

abundancia total de la subclase Copepoda. En la comparación de las abundancias de los calanoides entre regiones y temporadas se utilizó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (KW) debido a la falta de normalidad y homocedasticidad de los datos originales y transformados ($\log X+1$). Además, se comparó la abundancia promedio entre las muestras diurnas y nocturnas con una Prueba Wilcoxon para muestras pareadas. Por último, se comparó a todas las muestras diurnas vs todas las muestras nocturnas con una prueba KW.

2.2.3 Identificación taxonómica

En conjunto con el orden Platycopioida, los calanoides presentan una tagmosis gimnopleana como principal distinción morfológica; la división entre el tórax y el abdomen ocurre por detrás del quinto segmento torácico, es decir, el primer segmento abdominal corresponde al segmento genital (Khodami *et al.*, 2017). Este carácter morfológico fue utilizado para distinguir a los calanoides.

Para evaluar el número de organismos representativos de la diversidad biológica en la colecta de cada arrastre, se aplicó el método de rarefacción (Sanders, 1968). Se encontró que la identificación de 300 organismos por muestra era representativa para la identificación taxonómica de los calanoides. En caso de que estos organismos representaran menos del 10% de la abundancia total de calanoides en el octavo de muestra analizada, se identificaron los individuos necesarios para alcanzar este porcentaje.

Los copépodos calanoides pasan por distintas etapas de desarrollo que corresponden a seis estadios naupliares y seis estadios “copepodito” (CI a CVI) que se distinguen por el número de segmentos y apéndices torácicos (Figura 8). En las muestras de zooplancton, es común que aparezcan organismos en etapas juveniles (CI- CIV) complicando la identificación. Sin embargo, la mayoría de las especies presentan importantes características diferenciales entre machos y hembras que se distinguen desde el estadio pre-adulto (CV). Por ejemplo, en los machos suele ocurrir una modificación de los apéndices a estructuras prensiles como en la quinta pata y en el primer par de antenas, mientras que en hembras el desarrollo del segmento genital es más pronunciado (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994). Por lo tanto, se identificaron a los organismos hasta el menor nivel taxonómico posible registrando el sexo y estadio de cada ejemplar. Se clasificaron en cinco grupos con base en el estadio de desarrollo y diferenciación sexual: copepoditos estadio CI a CIV (1), pre-adultos o copepoditos CV hembras (2) y CV machos (3), adultos o copepoditos CVI hembras (4) y CVI machos (5).

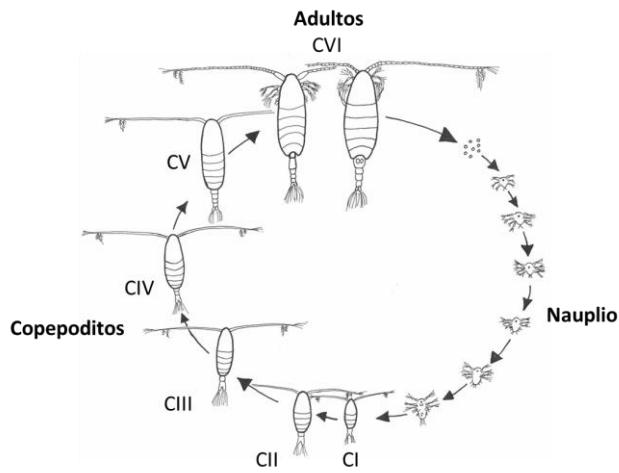


Figura 8. Ciclo de vida de un copépodo calanoide. Los copépodos calanoídeos pasan por distintas etapas de desarrollo que corresponden a seis estadios naupliares y seis estadios postnaupliares (copepodito), en el que el estadio VI corresponde al adulto; se distinguen por el número de segmentos del metasoma y el urosoma y por el desarrollo de los apéndices cefálicos y torácicos (tomado de “The Copepod Project”, 2018).

La disección de los apéndices cefálicos como las anténulas, antenas y partes bucales, además del quinto par de patas representa la base morfológica para diferenciar a los géneros y especies de Calanoida. Este proceso, necesario para su identificación taxonómica, incluye la manipulación de los organismos en glicerol (glicerina pura (~60%) + etanol al 70% (~40%)) (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994). Las disecciones y observaciones se efectuaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico Zeiss modelo Stemi 305, un microscopio óptico Leica DMLS, agujas de disección, pinzas de punta fina, una cámara de conteo y/o portaobjetos excavados.

Las claves taxonómicas utilizadas incluyen la publicada por Campos-Hernández y Suárez-Morales (1994) enfocada en los copépodos pelágicos del golfo de México y Mar Caribe. También se utilizaron los trabajos de Owre y Foyo (1967) sobre fauna caribeña, Vives y Shmeleva (2006) sobre fauna ibérica, la recopilación en línea de Razouls *et al.*, (2005-2018) y la publicación de Park (1975) específica para la familia Euchaetidae.

2.2.4 Diversidad biológica

La diversidad biológica se expresó mediante el número de especies (S) y el índice de Shannon-Wiener, el cual valora la cantidad de especies presentes en el área de estudio y la cantidad relativa de individuos de cada una de esas especies; se representa como H' y se calcula con siguiente fórmula (Fock, 2000):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i * \log p_i \quad (1)$$

Donde S corresponde al número de especies (riqueza) y p_i a la proporción de la especie en cuestión con respecto al total (abundancia relativa). Entre más cercano sea el valor de este índice a cero la comunidad es considerada menos diversa.

Además, se estimó el índice de equitatividad de Pielou (J') que representa la relación entre la diversidad observada (H') y la diversidad máxima esperada ($H' \text{ max} = \log (S)$). El valor de este índice oscila entre 0 y 1. Cuando este valor es igual a 1 entonces el 100% de las especies son igualmente abundantes. Se calcula con la fórmula (Fock, 2000):

$$J' = \frac{H' \text{ observada}}{H' \text{ máxima esperada}} \quad (2)$$

2.2.5 Clasificación de la abundancia de las especies

Debido al hallazgo de etapas juveniles de algunas especies comunes que son identificables, se establecieron los siguientes criterios para la estimación de las abundancias por especie y la posterior clasificación de su dominancia en cada región.

- **Taxones en nivel especie**

Se estimaron los conteos totales para los organismos identificados hasta nivel de especie, considerando también a los organismos de cualquier estadio que pertenecieran a la especie.

Ejemplo: Conteo total para *Undinula vulgaris*:

$$U.vulgaris (\text{no. de individuos}) = \text{adultos} ♀ + \text{adultos} ♂ + CV♀ + CV♂ + \text{Copepoditos (CI-CV)}$$

- **Copepoditos CI a CIV**

Se sumaron los conteos de los organismos en estadios CI a CIV y, que hayan sido identificados hasta nivel de familia o género.

- **Copepoditos CV**

Se sumaron los conteos de los taxones reportados en estadios preadultos CV separando entre hembras y machos y, que hayan sido identificados hasta nivel de familia o género.

Posteriormente, se realizó la estimación de la abundancia estandarizada (individuos /1000m³) con la metodología tradicional descrita siguientes ecuaciones (Postel *et al.*, 2000):

$$\text{Conteos (No. de individuos)} = \frac{\text{No.individuos contados en alícuota} * \text{No. de organismos en muestra completa}}{\text{No.de individuos identificados en alícuota}}$$

(3)

$$\text{Abundancia estandarizada} = \frac{\text{Conteos (No.individuos)} * 1000 \text{ m}^3}{\text{Volumen filtrado de la muestra (m}^3\text{)}} \quad (4)$$

Posteriormente, se determinó la dominancia de cada taxón mediante la prueba de asociación por cuadrantes de Olmstead-Tukey (Steel y Torrie, 1981), que se basa en la abundancia estandarizada de los organismos (log X+1) y la frecuencia de ocurrencia en cada región. La delimitación de los cuadrantes se realizó mediante el valor de la mediana, permitiendo clasificar a los organismos en cuatro categorías: dominantes, constantes, ocasionales y raras (Figura 9, Tabla 1).

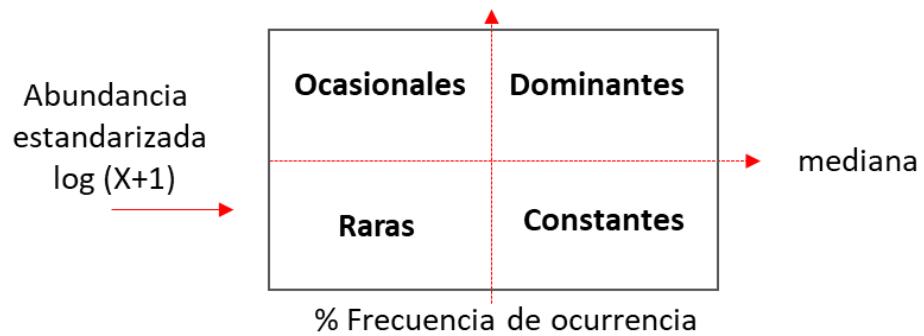


Figura 9. Prueba de asociación por cuadrantes de Olmstead-Tukey.

Tabla 1. Clasificación de taxones por frecuencia de ocurrencia y abundancia estandarizada

Categoría	Abundancia	Frecuencia
Dominantes	> mediana	> mediana
Constantes	< mediana	> mediana
Ocasionales	> mediana	< mediana
Raros	< mediana	< mediana

A partir de esta clasificación, se analizó el patrón de presencia de los taxones considerando la categoría y el número de regiones y cruceros en los que se presentaron. Los criterios considerados para la determinación de este patrón se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Criterios para establecer el patrón de presencia de las especies de copépodos calanoídes encontradas.

Si tuvieron la categoría:	Y estuvieron presentes en:		Entonces tuvieron un patrón de presencia:
	Cruceros	Regiones	
Dominante	2	2	Dominante
Ocasional, Constante o Rara	2	1	Regional
Ocasional, Constante o Rara	1	2	Temporal
Ocasional, Constante o Rara	1	1	Temporal y regional
Ocasional, Constante o Rara	2	2	Ubicua

2.2.6 Asociaciones biológicas y aspectos ecológicos

Para la búsqueda de las asociaciones biológicas (grupos de estaciones con composición y abundancia similar), se realizó un análisis de cluster para el cual se construyó una matriz de similitud de las abundancias estandarizadas de cada taxón utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957). La prueba SIMPROF se utilizó como criterio para identificar las agrupaciones estadísticamente significativas a partir del índice de similitud de Bray-Cutirs (Clarke *et al.*, 2008). Posteriormente se realizó una prueba SIMPER para caracterizar la composición de cada grupo y con el objetivo de identificar a las especies de mayor contribución para la formación de cada asociación biológica (Clarkle y Gorley, 2006).

Como parte de la caracterización de la estructura de la comunidad se investigaron algunos de los aspectos ecológicos de las especies dominantes por medio de revisiones bibliográficas, como la distribución vertical en la columna de agua, la afinidad ecológica (oceánica, nerítica o estuarina) y el régimen trófico (i.e., herbívoro, omnívoro, carnívoro). Las publicaciones y bases de datos consultadas fueron Turner (1986), Razouls *et al.*, (2005-2018), Suárez-Morales *et al.*, (2009), Vives y Shmeleva (2006), Benedetii *et al.*, (2016), WoRMS (2019) y OBIS (2019).

2.3 Condiciones oceanográficas

Se analizaron los datos de temperatura (°C), salinidad (psu) y oxígeno disuelto (ml/l) obtenidos a partir de los lances con un CTD equipado con sensores para la estimación de estos parámetros a lo largo de la columna de agua. Se graficaron los perfiles de estas variables y se estimó la media y desviación estándar de las estaciones por crucero y temporada para cada una de las variables en el estrato 0 a 200 m de profundidad. Además, se estimó la profundidad de la capa de mezcla (C.M.) como aquella profundidad a la cual el cambio de temperatura respecto la temperatura cerca de la superficie (10m en Boyer Montégut *et al.*, 2004) es igual a 0.2 °C. El procesamiento de los datos y los gráficos fueron realizados con Ocean Data View versión 4.7.10 (Schlitzer, 2016).

2.4 Caracterización de la comunidad fitoplanctónica

El personal a bordo de las campañas oceanográficas realizó lances con una roseta equipada con botellas hidrográficas (Niskin) de 10 L para colectar agua de mar en 8 niveles de profundidad correspondientes a 7 niveles ópticos (100%, 50%, 30%, 20%, 10%, 1% y 0.1%) de la luz fotosintéticamente activa (luz PAR, por sus siglas en inglés) y en el nivel del máximo de fluorescencia (Unidades Relativas, UR). Las muestras para análisis de la concentración de clorofila “a” (2,000 ml) se filtraron al vacío (<1/3 mm Hg para evitar daño a las células del fitoplancton) con filtros GF/F (0.7 µm, 25 mm diámetro). Posteriormente se guardaron en portafiltros de plástico y se almacenaron en nitrógeno líquido para su análisis en laboratorio. Se determinó la concentración de clorofila “a” con un fluorómetro tipo Trilogy como concentración absoluta en “mg/m³”. Se integraron las estimaciones en los diferentes niveles de profundidad para obtener un valor único por estación. Se graficaron los perfiles de fluorescencia obtenidos con un sensor para clorofila “a” de SEAPOINT colocado en el CTD .

El análisis de la composición y abundancia de los grupos de la comunidad del nano-microfitoplancton y microzooplancton se realizó mediante el método de Utermöhl (1958). Después se integraron los valores de las diferentes profundidades para tener un solo registro por estación para la zona eufótica. Las abundancias se reportaron como células/m². El tratamiento y procedimiento detallado del análisis de estas muestras se reporta en los informes técnicos realizados por el Laboratorio de Microscopía y Citometría del CICESE para el Consorcio de Investigación del Golfo de México denominados “Análisis de Clorofila-a por fluorometría” y “Abundancia y distribución de la comunidad de fitoplancton” en dos regiones del Golfo de México, frente a Perdido y frente a Coatzacoalcos, durante la campaña oceanográfica MMF01 y MMF02 (com. pers. Dr. Rubén Lara, y Dra. Lorena Linacre, CICESE).

2.5 Comunidad de calanoides en relación a de parámetros hidrográficos y biológicos

En comparación con el análisis de componentes principales (PCA), el análisis de redundancia (RDA) y el análisis de correlaciones canónicas (CCA) los cuales asumen que las especies tienen relaciones lineares con las variables ambientales. El análisis de correspondencias canónicas (también abreviado como CCA) se basa en el principio ecológico que las especies presentan una distribución unimodal con respecto a las variables abióticas, es decir, hay un rango óptimo donde las especies presentan mayor abundancia. A partir

de este supuesto, se realizó un análisis de correspondencia canónica para analizar la relación entre la composición y abundancia de la comunidad de copépodos calanoides (las asociaciones) y las variables oceanográficas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y profundidad de la capa de mezcla), el proxy de la biomasa del fitoplancton (clorofila “*a*” y profundidad máxima de fluorescencia) y la abundancia del nano-microfitoplancton y del microzooplancton, (ter Braak, 1986; Fock, 2000; ter Braak y Verdonschot, 1995). Sin embargo, sólo se consideraron las variables que primero cumplieran con el supuesto de no colinearidad. Este fue estimado a través del Factor de Inflación de la Varianza (VIF); valores VIF < 10 sugirieron que la variable no tiene colinearidad con una o más variables, lo cual permitió su inclusión en los análisis. Se hizo un CCA con todos los datos, y también uno por crucero para evaluar diferencias entre regiones durante cada temporada. Para la comprobación de la significancia de los resultados, se realizó una prueba de permutación para cada CCA, para las variables y para los componentes canónicos. La realización de este análisis y sus gráficos en R se basaron en Hidasi (2016) y Metzler y Becker (2017) utilizando el paquete “vegan” versión 2.5-4 (Oksanen *et al.*, 2019).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Biomasa estandarizada

La biomasa (volumen desplazado) estandarizada promedio de copépodos calanoides para las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño) fue 79 ± 31 y 156 ± 64 ml/1000 m³ para Coatzacoalcos, y 97 ± 22 y 92 ± 18 ml/1000 m³ para Perdido, respectivamente (Figura 10). En MMF01 los calanoides contribuyeron con el 38-40% de la biomasa total, mientras que en MMF02 la contribución de los calanoides fue mayor (54-59%) (Anexo 7). En MMF01 la biomasa de los calanoides fue similar a la biomasa promedio del zooplancton sin copépodos, sin embargo, para MMF02 la biomasa de los calanoides fue hasta 2 a 3 veces mayor. Los copépodos calanoides predominaron en la comunidad de copépodos, ya que su biomasa promedio fue 3 a 5 veces mayor en comparación con los copépodos no calanoides, los cuales contribuyeron con un bajo porcentaje al total de la comunidad (8 a 22%). En ambos cruceros los copépodos calanoides predominaron en la comunidad zooplánctonica y en la de copépodos.

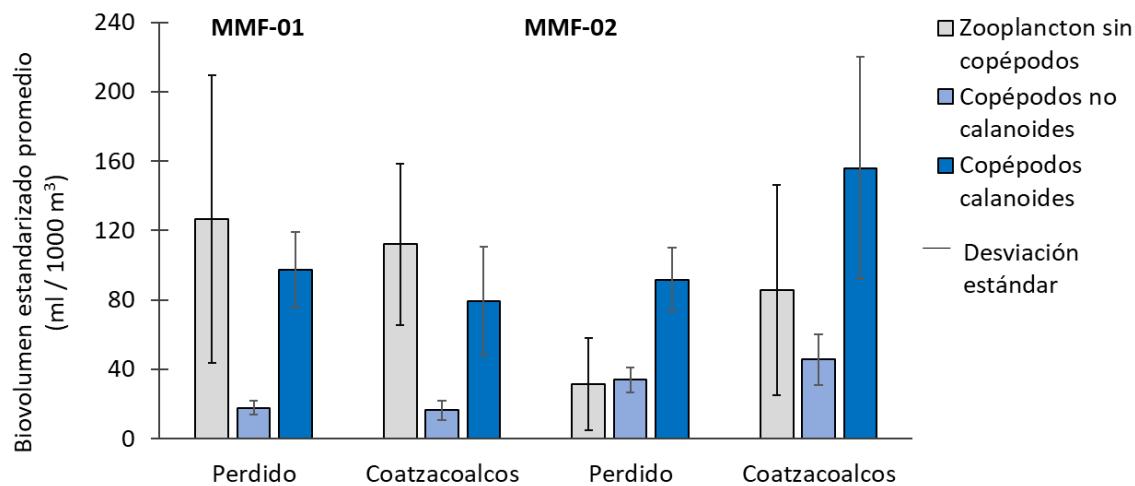


Figura 10. Biomasa estandarizada. Los datos representan la media ± 1 desviación estándar de la biomasa estandarizada de los copépodos calanoides, copépodos no calanoides y del zooplancton sin copépodos.

La región de Coatzacoalcos tuvo una biomasa promedio de calanoides casi dos veces mayor durante MMF02 en comparación con MMF01, mientras que la biomasa en la región de Perdido fue similar entre ambas temporadas. La biomasa promedio en Coatzacoalcos durante MMF02 fue 1.6-1.7 veces mayor que la de Perdido (Figura 10). Hubo una interacción significativa entre los factores crucero y región en las

biomasas de los copépodos calanoides (ANOVA, $p=0.00029$). La biomasa en la región de Coatzacoalcos en MMF02 fue significativamente mayor que Coatzacoalcos MMF01, Perdido MMF01 y MMF02 (Prueba *a posteriori* Tukey, $p<0.01$, Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la prueba *a posteriori* TUKEY de la biomasa estandarizada de copépodos calanoides entre regiones y cruceros. En rojo valores se indican las diferencias significativas ($\alpha<0.05$).

Crucero	Región	MMF01		MMF02	
		Coatzacoalcos	Perdido	Coatzacoalcos	Perdido
MMF01	Coatzacoalcos		p=0.974	p=0.0027	p=0.454
	Perdido			p=0.012	p=0.254
MMF02	Coatzacoalcos				p=0.000026
	Perdido				

En las estaciones en que se hicieron arrastres diurnos y nocturnos (Figura 11, estaciones con símbolo +), la biomasa nocturna de los copépodos calanoides fue significativamente mayor que la biomasa diurna (prueba t de Student para muestras pareadas, $p = 0.0077$). La mayor biomasa nocturna ocurrió en la C10 (MMF01), fue 3 veces mayor que el registro diurno; solo en la estación C14 no se presentaron diferencias claras entre el día y la noche (Anexo 8).

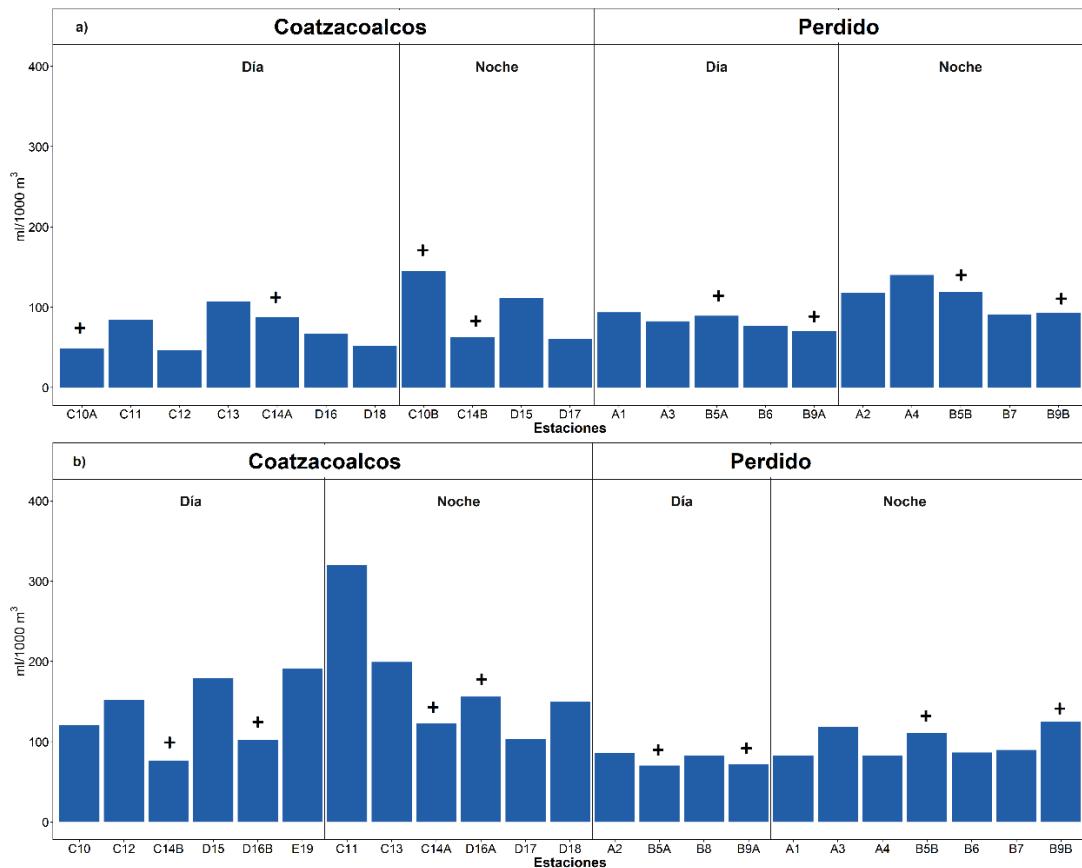


Figura 11. Biomasa estandarizada de copépodos calanoides durante a) invierno (MMF01) y b) verano-otoño (MMF02). Las estaciones en las cuales se hicieron arrastres durante el día y la noche se señalan con un símbolo (+).

En Coatzacoalcos las estaciones con mayor biomasa fueron las más cercanas a la plataforma (MMF01: C10B y MMF02: C11) mientras que, en Perdido, la mayor biomasa se registró en las estaciones ubicadas hacia la zona oceánica (MMF01: A4) y (MMF02: B9B). Las estaciones con menor biomasa se ubicaron en el talud y la zona oceánica de ambas regiones (MMF01: C12 y B9A) y (MMF02: C14B y B5A). La mayoría de los valores máximos de biomasa corresponden a colectas nocturnas y los mínimos corresponden a colectas diurnas (Figura 11). La biomasa fue significativamente diferente entre muestras diurnas y nocturnas (ANOVA, $p = 0.0206$) considerando a todas las estaciones realizadas.

3.2 Abundancia estandarizada

La abundancia estandarizada promedio de copépodos calanoides durante MMF01 y MMF02 fue $48,660 \pm 32,711$ y $81,370 \pm 28,776$ individuos/ 1000 m^3 para Coatzacoalcos, y $58,901 \pm 29,769$ y $45,585 \pm 8,643$ individuos/ 1000 m^3 para Perdido, respectivamente. Los copépodos calanoides predominaron en la comunidad de copépodos; en MMF01 los calanoides contribuyeron con el 67-70% de la abundancia total de la comunidad de copépodos, mientras que en MMF02 representaron aproximadamente el 55%. La abundancia promedio de los calanoides fue 1.2 a 2.3 veces mayor que la abundancia de los copépodos no calanoides (Anexo 9). En ambos cruceros, los calanoides predominaron claramente en la comunidad de copépodos.

La mayor abundancia promedio de calanoides durante MMF01 ocurrió en Perdido, mientras que para MMF02 se registró en Coatzacoalcos siendo (hasta 1.7 veces mayor) (Figura 12). La abundancia de copépodos calanoides no fue significativamente diferente entre cruceros (Kruskal-Wallis, $p=0.1023$) ni entre regiones (Kruskal-Wallis, $p=0.2003$) pero, la abundancia de las estaciones en las que se hicieron arrastres diurnos y nocturnos fue significativamente diferente entre colectas (Figura 12, estaciones con símbolo +) (Wilcoxon pareada, $p = 0.01563$). Al igual que para la biomasa, la mayor abundancia nocturna ocurrió en la C10 (MMF01), hasta 3.2 veces mayor que el registro diurno en la misma estación; sólo en la C14 (MMF01) no se presentó una mayor abundancia nocturna (Anexo 10). La mayoría de los registros de mayor abundancia pertenecieron a arrastres realizados durante la noche, mientras que los mínimos fueron de colectas diurnas (excepto la C14B). Al igual que para la biomasa, la abundancia nocturna fue significativamente mayor que la abundancia diurna (KW, $p=0.037$) considerando a todas las estaciones muestreadas.

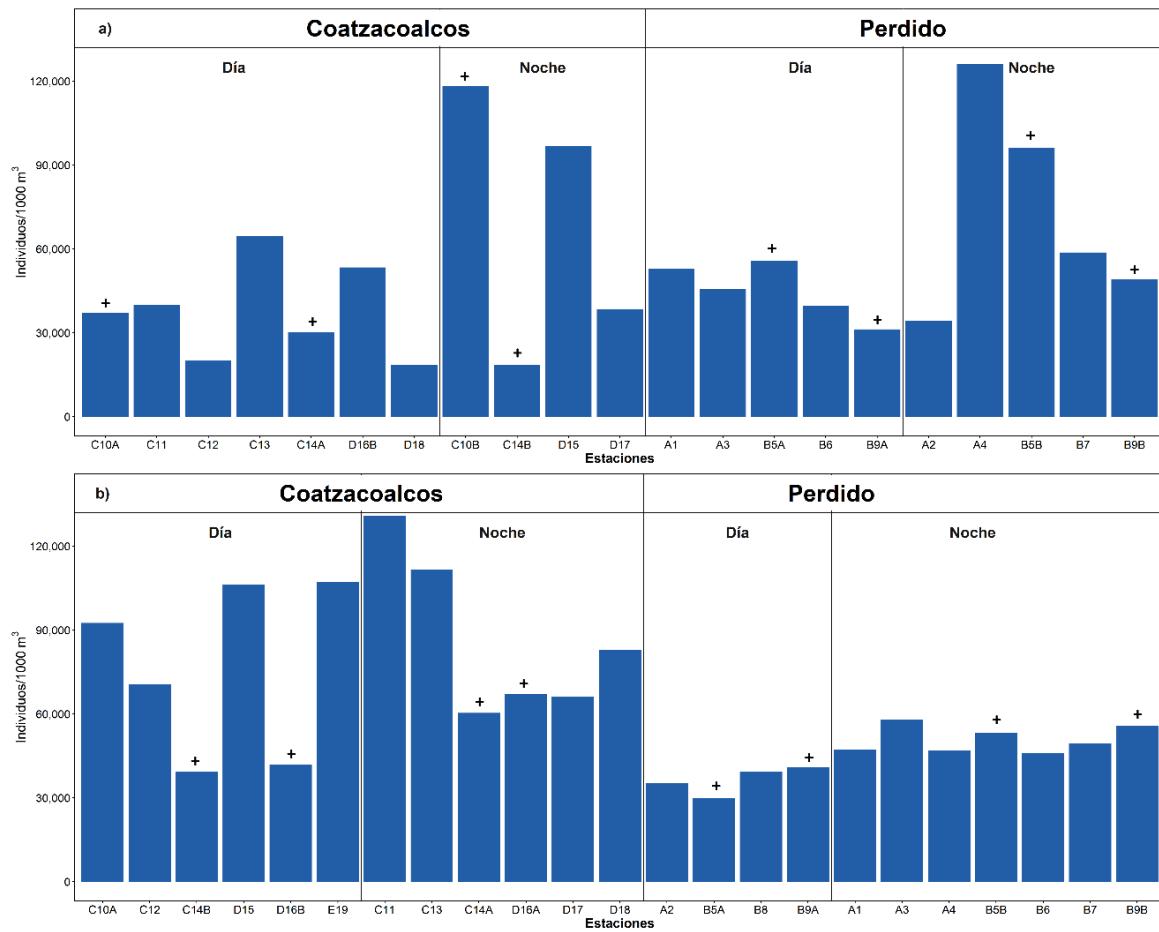


Figura 12. Abundancia estandarizada durante a) invierno (MMF01) y b) finales del verano/principios de otoño (MMF02). Estaciones con arrastre diurno y nocturno con un símbolo (+).

En ambas regiones, las estaciones de mayor abundancia fueron las mismas que en los registros de mayor biomasa (MMF01: C10B y A4, y MMF02 C11). Sólo una estación fue diferente: en MMF02 la A3, que se localizó hacia la zona oceánica, tuvo mayor abundancia. Así mismo, la mayoría de las estaciones con menor abundancia fueron las mismas que las de menor biomasa (MMF01: B9A y MMF02: C14B y B5A); sin embargo, en Coatzacoalcos (MMF01) la abundancia más baja ocurrió en estaciones ubicadas en el talud y en la zona oceánica (D18 y C14B) (Figura 12).

3.3. Estructura de la comunidad de copépodos calanoides

3.3.1 Estadios de desarrollo y proporción de sexos

Durante MMF01, las hembras adultas, que en ocasiones portaban sacos ovígeros, fueron el componente predominante de la comunidad de los calanoides en ambas regiones, con una abundancia estandarizada promedio de $24,015 \pm 15,302$ y $29,432 \pm 14,096$ individuos/1000m³ en Coatzacoalcos y Perdido, respectivamente. Las hembras representaron el 50% de la abundancia promedio de los copépodos calanoides en ambas regiones (Figura 13, azul claro). Los copepoditos en estadios tempranos (gris), los adultos machos (azul oscuro) y los pre-adultos hembras (verde claro) contribuyeron con entre el 10 y 20% de la abundancia, mientras que los pre-adultos machos (verde oscuro) fueron el grupo con menor abundancia promedio, ocupando 5 y 6.7% para Coatzacoalcos y Perdido, respectivamente (Anexo 11).

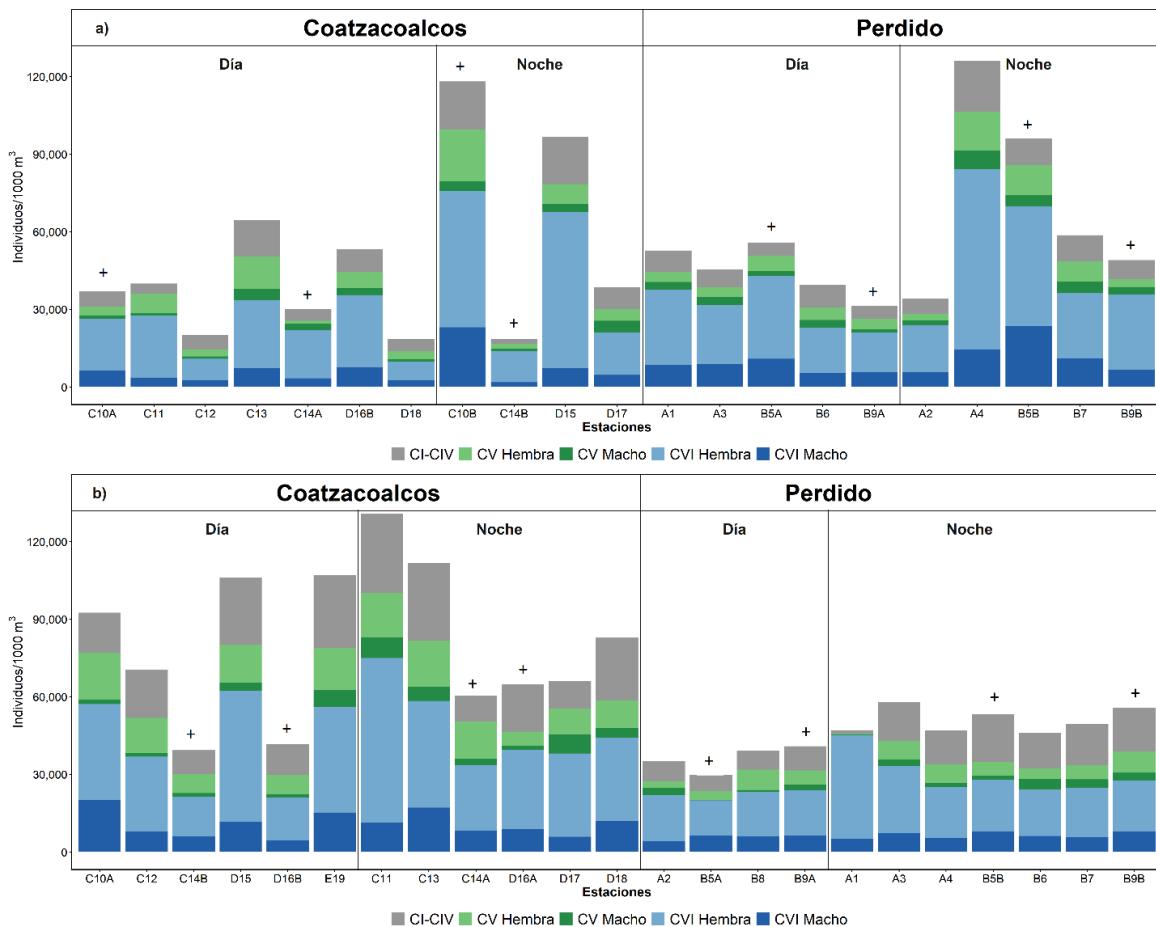


Figura 13. Abundancia estandarizada por estadio de desarrollo y diferenciación sexual durante a) invierno (MMF01) y b) verano-otoño (MMF02). Las estaciones en las cuales se hicieron arrastres diurnos y nocturnos se señalan con un símbolo (+).

En contraste, durante MMF02 la abundancia promedio de las hembras adultas fue mayor $34,549 \pm 13,498$ individuos/ $1000m^3$ en Coatzacoalcos, pero representaron un menor porcentaje de contribución (42%) al total de los calanoides (Figura 13). Por otro lado, en Perdido tanto la abundancia promedio como el porcentaje de contribución de las hembras adultas fue menor ($20,807 \pm 6,900$ individuos/ $1000 m^3$ y 46%). En ambas regiones, la abundancia y porcentaje de contribución de los copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV) fue mayor que lo reportado para MMF01 (~25% de la abundancia total). Al igual que para MMF01, los pre-adultos machos fueron el componente menos abundante en la comunidad (menos del 4.6% de la abundancia) (Anexo 11).

3.3.2 Diversidad biológica

Se identificaron 101 y 113 taxones de copépodos calanoides para MMF01 y MMF02, respectivamente, pertenecientes a 22 familias, 43 géneros y 98 especies. Además, otros 42 taxones se identificaron sólo hasta familia (4), género (16) o no se pudieron identificar (22). El número promedio de especies fue de 33 a 35 para ambas regiones y cruceros. La riqueza no fue significativamente diferente entre MMF01 y 02, y entre Perdido y Coatzacoalcos (ANOVA, interacción $p=0.2361$).

En las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos, la riqueza de copépodos calanoides fue significativamente diferente entre el día y la noche (prueba t Student pareada, $p=0.015$). La mayor riqueza nocturna ocurrió en la C10 (MMF01) siendo hasta 1.4 veces mayor que la riqueza diurna; sólo en la estación B5 (MMF02) no se presentaron diferencias entre día y noche (Anexo 12).

En Coatzacoalcos, la mayor riqueza se registró en las estaciones ubicadas hacia la plataforma (MMF01: C10B y MMF02: D16A) mientras que en Perdido la estación más oceánica (A4) presentó la mayor riqueza durante ambos cruceros. Sin embargo, la menor riqueza también se registró en las estaciones cercanas a la plataforma y sobre el talud (MMF01: B6 y C12, y MMF02: B8 y E19), por lo que no se observa un gradiente claro entre la plataforma y la zona oceánica. Todos los registros de mayor y menor riqueza corresponden a colectas nocturnas y diurnas, respectivamente (Anexo 13). Considerando a todas las estaciones, la riqueza nocturna fue significativamente mayor que la riqueza diurna (ANOVA, $p=0.000015$) (Figura 14).

La diversidad biológica promedio (Shannon-Wiener, H') fue similar entre cruceros y regiones (ca. 2.8 a 2.9) (Figura 15). La relación entre la diversidad observada (H') y la diversidad máxima esperada ($H'_{\text{max}} = \log S$) indica que en promedio el 79-83% de las especies son igualmente abundantes en ambas regiones y cruceros (Anexo 13). Al igual que en la riqueza, la mayor diversidad biológica y equitatividad fue registrada para las colectas nocturnas mientras que los valores mínimos provienen de las muestras diurnas (Figura 16).

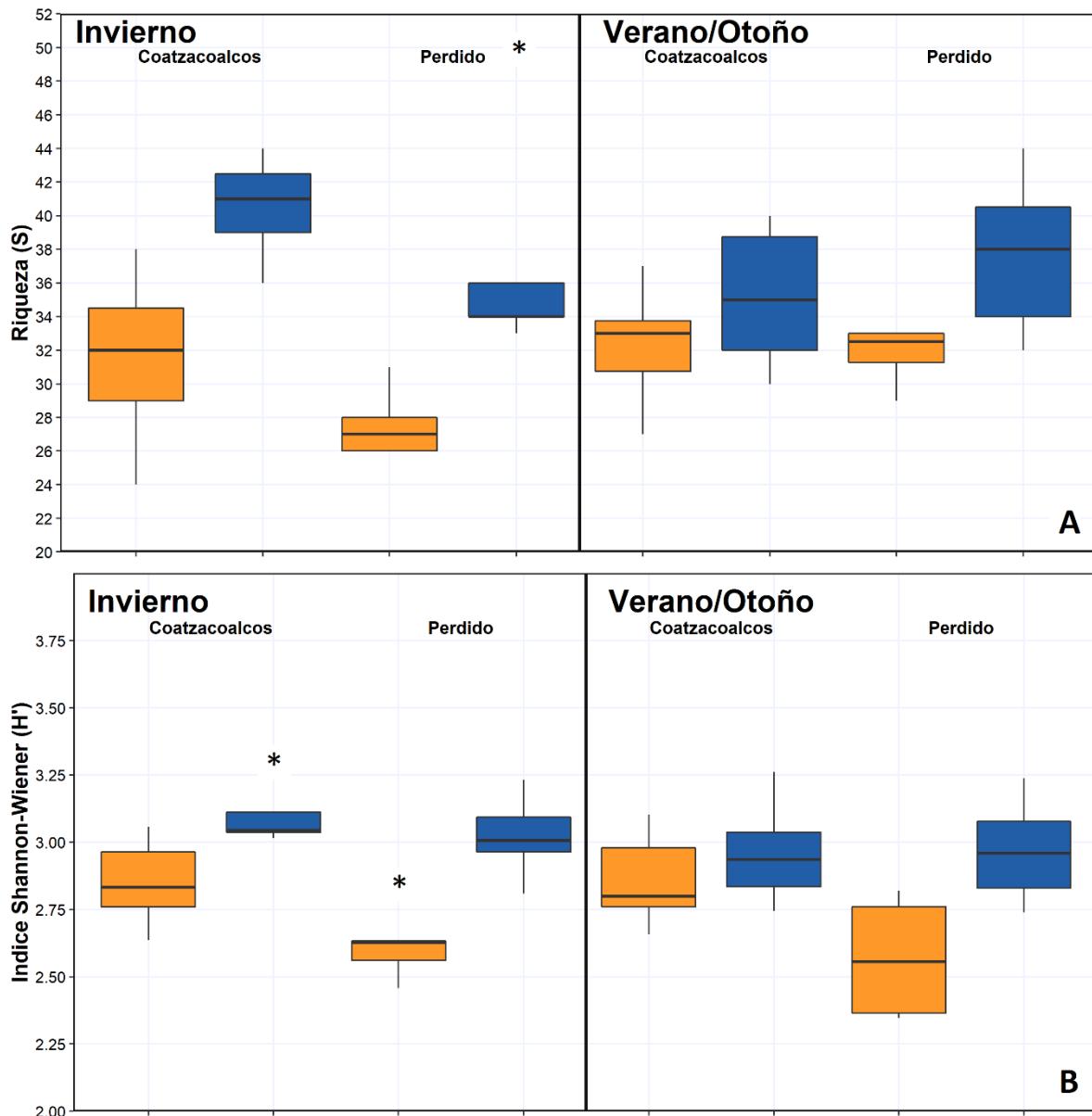


Figura 14 (A) y 15 (B). Gráficos de caja y bigotes para la riqueza de copépodos calanoides (arriba) y el índice de diversidad biológica Shannon-Wiener (abajo) durante las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño). Los diagramas naranjas y azules corresponden a las muestras diurnas y nocturnas, respectivamente. Los puntos extremos se señalan con un asterisco.

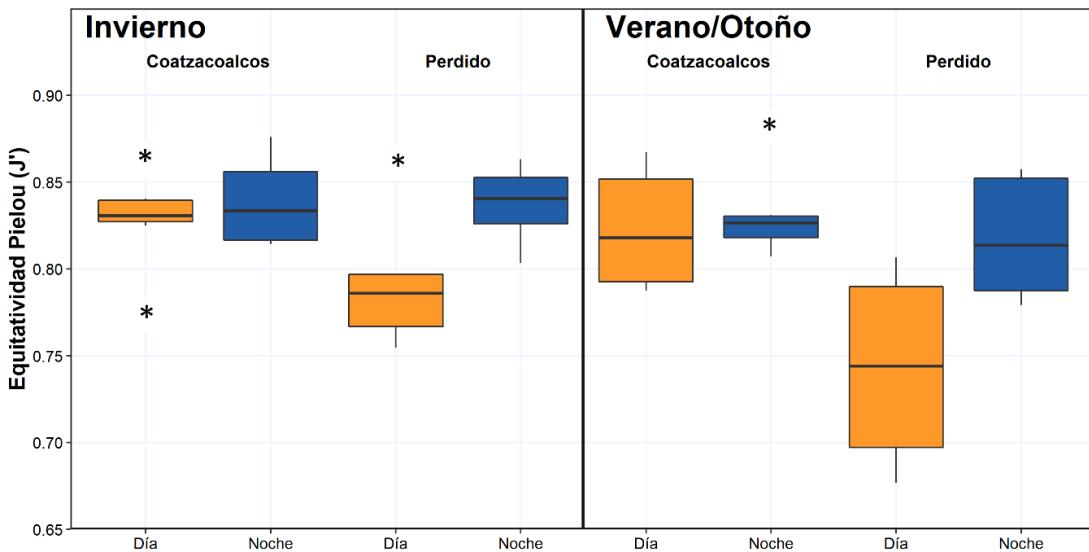


Figura 16. Gráfico de caja y bigotes para el índice de equitatividad de Pielou durante las campañas oceanográficas MMF01 (invierno) y MMF02 (verano-otoño). Los colores naranja y azul representan colectas diurnas y nocturnas, respectivamente. Los puntos extremos se señalan con un asterisco.

3.3.3 Prueba de asociación Olmstead-Tukey

Los gráficos de la prueba Olmstead-Tukey, así como un listado de las especies y las categorías a las que fueron asignados se encuentran en los Anexos 14 y 15. Aproximadamente la mitad de los taxones identificados (45-51%) fueron considerados como “dominantes” a partir de la prueba de asociación Olmstead-Tukey (Tabla 4). Las especies dominantes fueron muy similares entre ambas regiones. Algunos de estos taxones para MMF01 fueron *Clausocalanus furcatus*, *C. arcicornis*, *Lucicutia flavidicornis*, *Haloptilus longicornis*, *Nannocalanus minor*, *Rhincalanus cornutus*, *Euchaeta marina*, *Undinula vulgaris*, *Subeucalanus subcrassus*, *Paracalanus aculeatus*, *Pareucalanus sewelli* y *Heterorhabdus papilliger*, y para MMF02 se registraron como dominantes a *Calocalanus pavo*, *Acartia danae*, *Mecynocera clausi*, *Acrocalanus longicornis*, *H. ornatus* y *Temora stylifera*.

Tabla 4. Número de taxones clasificados por categoría con la prueba de Olmstead-Tukey, así como los porcentajes del total de taxones por crucero y región.

Crucero	Región	Dominantes	Constantes	Ocasionales	Raras	Total
MMF01	Coatzacoalcos	38 (44.7%)	7 (8%)	5 (5.8%)	35 (41.2%)	85 (100%)
	Perdido	42 (50.6%)	13 (15.7%)	0 (0%)	28 (33.7%)	83 (100%)
MMF02	Coatzacoalcos	42 (48.3%)	4 (4.6%)	2 (2.3%)	39 (44.8%)	87 (100%)
	Perdido	45 (48.9%)	1 (1.1%)	1 (1.1%)	45 (48.9%)	92 (100%)

Los taxones “raros” también representaron un alto porcentaje de la comunidad (41 a 49%) (Tabla 4). Algunas de las especies que pertenecieron a esta categoría fueron diferentes entre cruceros y regiones. Por ejemplo, durante MMF01 se recolectó *Scolecithricella vittata*, *Temoropia mayumbaensis*, *Haloptilus* spp., *Euaugaptillus* spp., *Pareucalanus* spp., *Calocalanus* spp. y algunos taxones no identificados (Sp. 07 y 08). En contraste, los taxones “raros” para MMF02 fueron *Candacia curta*, *Centropages violaceus*, *Euchaeta* spp., *Gaetanus kruppi*, *Labidocera neri*, *Scolecithricella dentata*, *Scottocalanus thomasi* y cuatro taxones no identificados (Sp 09, 10, 22 y 25).

Los taxones “constantes” y “ocasionales” representaron un porcentaje mínimo de la comunidad (0 a 16%), siendo más numerosos durante MMF01 en comparación con MMF02 (Tabla 4). Bajo la categoría de constantes se identificaron a *Subeucalanus* spp., *Candacia* spp., *Lucicutia ovalis* y *M. clausi* para Coatzacoalcos (MMF01), y a *Calocalanus* spp., *Gaetanus minor*, *T. stylifera*, *Euchirella amoena*, *Lucicutia magna*, *Rhincalanus nasutus*, *Haloptilus acutifrons*, *Scottocalanus* spp., *Paracandacia simplex*, *Scolecithricella vittata* y *Euchaeta acuta* para Perdido (MMF01). Durante MMF02 sólo se registraron a *Centropages bradyi*, *P. simplex*, *Euchaeta marina* y *Scolecithrix danae* para Coatzacoalcos y, a *E. amoena* para Perdido. Con respecto a los ocasionales, se identificó a *Calanopia americana* para Coatzacoalcos (MMF01 y 02) y para Perdido (MMF02). Otras especies que pertenecieron a este grupo fueron *E. amoena* y *Euaetideus acutus* para Coatzacoalcos (MMF01 y 02, respectivamente) y Perdido (MMF02).

En la Figura 17 se presenta la abundancia estandarizada de las especies de copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV), los pre-adultos (CV) y adultos, ordenados de acuerdo al patrón de presencia de su categoría en ambas regiones y cruceros. Treinta de los taxones identificados fueron dominantes en ambas regiones y cruceros, representando entre el 33 y el 37% del total. El resto de las especies dominantes

presentaron otra categoría (constante u ocasionales) en alguna de las dos regiones (13 a 16%). Por otro lado, algunas especies se presentaron en un solo crucero (presencia temporal, 5 a 17%) como *Chirundina streetsi*, *Centropages bradyi*, *C. violaceus*, *Acartia spinata* y *Scolecithricella* spp., mientras que *Scottocalanus persecans*, *Subeucalanus subtenuis* y Sp03 se registraron para una sola región (presencia regional, 0 a 7%). Entre el 21 y 29% del total de la comunidad fueron especies sin una presencia marcada para alguna de las regiones y temporadas evaluadas.



Figura 17. Abundancia estandarizada ($\log (X+1)$) de los taxones de copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV), pre-adultos y adultos ordenados en función de patrón de presencia en las comunidades del golfo de México.

En contraste, 53 taxones (12 a 23% del total) sólo se colectaron o para una región y crucero (presencia temporal y regional), y la mayoría fueron clasificados como raros (Figura 17). En Coatzacoalcos (MMF01) se documentó la presencia de *Subeucalanus crassus*, *Pareucalanus attenuatus*, *Centraugaptilus rattrayi*, *Euchaeta concinna*, *Euchirella curticauda*, *Heterorhabdus abyssalis*, *Paraecheta incisa*, *Lucicutia* sp01, *Subeucalanus* sp. y tres taxones que no se pudieron identificar (Sp07, 08 y 27). En Perdido (MMF01) se identificaron a *Arietellus setosus*, *Candacia bipinnata*, *Lophothrix latipes*, *Subeucalanus mucronatus*, *Heterorhabdus* sp01, *Paraecheta* sp., *Calocalanus* sp02, Sp26 y 28.

Durante Coatzacoalcos (MMF02) se identificaron como raros a *Euaugaptilus filigerus*, *Gaetanus kruppi*, *Gaidius tenuispinus*, *Haloptilus fertilis*, *Hemirhabdus latus*, *Scolecithricella dentata*, *Scottocalanus thomasi*, Sp14 a 19, Sp21 a 22 y algunas especies de Augauptilidae (Sp23 a 25). En Perdido se registraron a *Acartia negligens*, *Acartia* spp., *Euchaeta pubera*, *Euchirella splendens*, *Labidocera neri*, *Lucicutia tenuicauda*, *Aetideus* sp01, Sp 05 y Sp09 a Sp13.

3.3.4. Aspectos ecológicos de las especies dominantes y raras

Las especies “dominantes” se han reportado con anterioridad para una o todas las regiones del golfo de México principalmente fuera de la plataforma continental. Se trata de especies comunes de la capa superficial (0-200 m) aunque algunas de ellas registran una distribución vertical más amplia extendiéndose hasta los 500, 1000 o 1900 m. El régimen trófico al que pertenecen es variado, no obstante, predominan los omnívoros-herbívoros y los carnívoros (Tabla 5).

Por otro lado, sólo dos especies clasificadas como “raras” (*Euchaeta concinna* y *Lucicutia tenuicauda*) no han sido registradas con anterioridad para el golfo de México. El resto de los taxones “raros” se han registrado para una o todas las regiones del GM. La distribución vertical en la columna de agua de los taxones “raros” es variada ya que tiene representantes epipelágicos (0-200 m), mesopelágicos (~500 m) pero también especies de aguas profundas (1500, 2000 y 3000 m). La información acerca del régimen trófico al que pertenecen los taxones clasificados como raros no es suficiente para identificar un patrón predominante característico a los cruceros o regiones (Tabla 5).

Tabla 5. Aspectos ecológicos de las especies con clasificación “dominantes” y “raras” según la prueba de Olmsted-Tukey. Las abreviaciones hacen referencia a especies epipelágicas (epi, 0-200 m), mesopelágicas (meso, 200-1,000 m) y de aguas profundas (bati >1,000 m), que son típicas de la parte externa de la plataforma continental (ocs), neríticas (ner) y costeras (cep). Además, se indica si las especies han sido reportadas para todo el golfo de México (GM) o solo para las regiones noreste (NE), noroeste (NO), sureste (SE) y suroeste (SO). Las referencias corresponden a 1: Suárez-Morales *et al.* (2009), 2: Razouls *et al.* (2005-2018), 3: Benedetti *et al.* (2015), 4: Turner (1986), 5: Vives y Schmelava (2006), 6: WoRMS (2019) y 7: OBIS (2019).

ESPECIES DOMINANTES					
Especie	Régimen trófico	Afinidad ecológica	Distribución vertical	Distribución en GM	Referencias
<i>Acartia danae</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Acrocalanus longicornis</i>	Omnívoro-Detritívoro	epi / ocs	0-200	GM	1, 2
<i>Calocalanus pavo</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi / ocs	0-200	GM	1, 3
<i>Candacia longimana</i>	Carnívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Candacia pachydactyla</i>	Carnívoro	epi	0-200	GM	1, 2
<i>Candacia varicans</i>	Carnívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Centropages velificatus</i>	Omnívoro	epi / ner	0-50	GM	1, 2
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi / ocs	0-200	GM	1, 3
<i>Clausocalanus furcatus</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi / ner	0-200	GM	1, 3
<i>Euaetideus acutus</i>	NA	epi	100-200	SO	1
<i>Euaetideus giesbrechti</i>	Carnívoro	epi, meso	0-500	GM	1, 3
<i>Euchaeta marina</i>	Carnívoro	epi / ner	0-200	GM	1, 3
<i>Euchaeta media</i>	Carnívoro	epi, meso	100-1000	GM	1, 3
<i>Haloptilus longicornis</i>	Omnívoro-Carnívoro	epi, meso	100-500	GM	1, 3
<i>Haloptilus ornatus</i>	Omnívoro-Carnívoro	epi	0-200	NE, SE, SO	1, 3
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	Carnívoro	epi, meso	200-1000	GM	1, 3
<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	Carnívoro	epi	200	SO	1, 3
<i>Lucicutia flavigornis</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi, meso	100-500	GM	1, 3
<i>Lucicutia ovalis</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Mecynocera clausi</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Nannocalanus minor</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi, ner	0-200	GM	1, 3
<i>Neocalanus gracilis</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi	0-200	GM	1, 3

<i>Neocalanus robustior</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Paracalanus aculeatus</i>	Omnívoro-Detritívoro	epi-ocs	0-200	GM	1, 2
<i>Paracalanus quasimodo</i>	NA	epi/cep	0-50	NE, SE	1
<i>Pareucalanus sewelli</i>	NA	epi	0-200	GM	1
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	NA	epi/cep	0-50	GM	1
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	Omnívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Pleuromamma gracilis</i>	Omnívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Pleuromamma piseki</i>	NA	epi	0-200	GM	1
<i>Pleuromamma xiphias</i>	Omnívoro	epi, bati	0-200-?	GM	1, 3
<i>Rhincalanus cornutus</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi, meso	0-300	GM	1, 3
<i>Scolecithrix bradyi</i>	Omnívoro-Detritívoro	epi, meso, bati / ner	200-1900	SO, SE, NE	1, 3
<i>Scolecithrix danae</i>	Omnívoro-Detritívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	NA	epi/ocs, ner	0-200	GM	1
<i>Temora stylifera</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi / ner	0-100	GM	1, 3
<i>Temora turbinata</i>	NA	epi/ner	0-100	GM	1
<i>Undinula vulgaris</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi/ner	0-200	GM	1, 4

ESPECIES "RARAS"

Especie	Régimen trófico	Afinidad ecológica	Distribución vertical	Distribución en GM	Referencias
<i>Acartia negligens</i>	Omnívoro-Herbívoro	ner	0-200	GM	1, 3
<i>Arietellus setosus</i>	NA	epi, meso, bati	0-1500	NE	2, 5, 6
<i>Candacia bipinnata</i>	Carnívoro	epi	0-200	GM	1, 3
<i>Centraugaptilus rattrayi</i>	NA	epi	0-200	SO	1
<i>Euaugaptilus filigerus</i>	NA	epi, meso	100-500	GM	1, 5, 6
<i>Eucalanus subtenuis</i>	Omnívoro	epi/ ner	0-200	NE	1, 2
<i>Euchaeta concinna</i>	Carnívoro	epi	0-200	No registrada	2, 5, 6
<i>Euchaeta pubera</i>	NA	epi	100-200	SO, NO	1
<i>Euchirella curticauda</i>	Omnívoro	epi, meso, bati	0-2000	GM	1, 2
<i>Euchirella splendens</i>	NA	epi, meso, bati	0-2000	GM	1
<i>Gaetanus kruppi</i>	NA	meso, bati	200-2000	NO, NE	1
<i>Gaidius tenuispinus</i>	NA	meso, bati	200-3000	GM	1
<i>Haloptilus fertilis</i>	NA	epi, meso	0-650	NO, SO, SE	1
<i>Hemirhabdus latus</i>	NA	NA	NA	SO	6
<i>Heterorhabdus abyssalis</i>	Carnívoro	meso, bati	500-1900	SO	1, 3

<i>Labidocera neri</i>	NA	epi	0-200	NE, SO, SE	1
<i>Lophotrix latipes</i>	NA	epi	0-200	SO, SE	1
<i>Lucicutia tenuicauda</i>	NA	epi, bati	150, 400-500 y 800-900?	No registrada	5, 6, 7
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	Omnívoro-Herbívoro	epi, meso	0-500	NE, SO	3, 5, 6
<i>Paraeuchaeta incisa</i>	NA	Bati	1000-3000	NE	1
<i>Scolecithricella dentata</i>	Omnívoro-Detritívoro	Meso, bati	200-1900	SO	1, 3
<i>Scottocalanus thomasi</i>	NA	epi, meso	0-200 (+500)	SO, SE	1
<i>Subeucalanus mucronatus</i>	Omnívoro	Epi	0-200	SE, SO	1

3.3.5 Asociaciones biológicas

Con el análisis cluster se identificaron tres agrupaciones de estaciones con una similitud del 60 al 65% y que resultaron estadísticamente significativas según la prueba SIMPROF (líneas rojas) (Figura 18). La primera asociación (amarillo), se compone por tres estaciones de las campañas oceanográficas de invierno (MMF01) y una del verano-otoño (MMF02) (SIMPROF, $p=0.86$); la mayoría son muestras nocturnas. La segunda asociación (azul) está compuesta sólo por estaciones cubiertas del invierno ($p=0.64$) mientras que la tercera asociación (rojo) englobó a todas las estaciones del verano-otoño, con excepción de la estación B9B que se agrupó en la asociación amarilla ($p=0.59$).

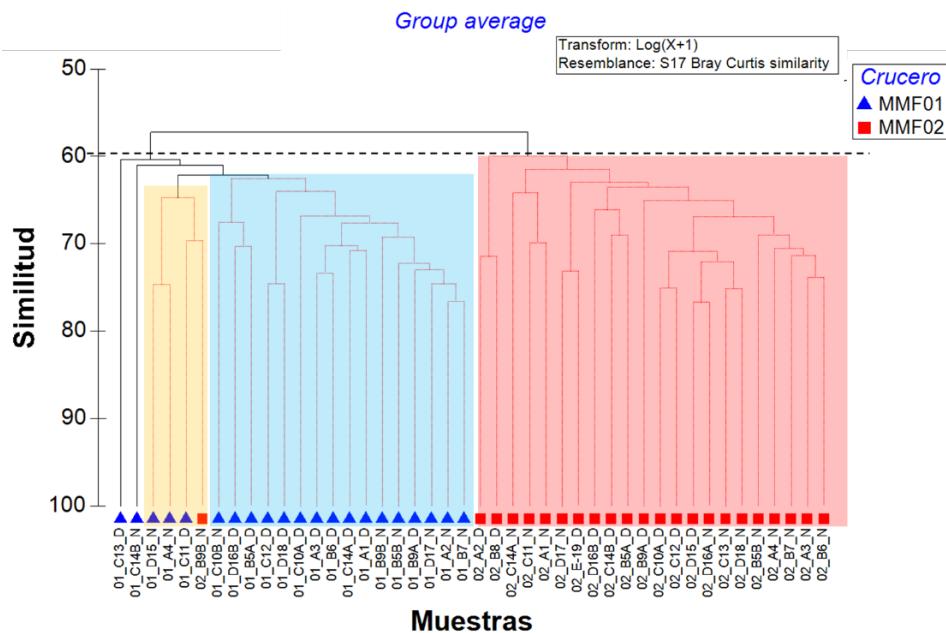


Figura 18. Asociaciones biológicas de la abundancia de los copépodos calanoides para las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02. Las líneas rojas hacen referencia a las agrupaciones significativas ($p<0.05$) con base en el análisis SIMPROF. La etiqueta de cada muestra se lee como “crucero_estación_colecta”. Las muestras diurnas y nocturnas se indican como D y N, respectivamente.

Con el análisis SIMPER se identificaron los taxones que contribuyeron a la similitud entre estaciones de cada una de las asociaciones. Los copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV) y los pre-adultos (CV) de los organismos no identificados hasta nivel de especie representaron la mayor contribución (4.6-6.2%) a la similitud en cada grupo. El grupo más pequeño (amarillo) fue el único con estaciones de ambas temporadas, con un 67.22% de similitud explicado por la presencia de 16 especies, incluyendo a *L. flavidicornis*, *N. minor*, *H. longicornis*, *E. marina*, *S. subcrassus*, y *R. cornutus*, entre otras (Tabla 6); todas estas fueron clasificadas como dominantes con la prueba de asociación Olmstead-Tukey. La asociación amarilla presentó el mayor número de especies (9) que no fueron registradas en las asociaciones azul y roja, incluyendo a *Neocalanus* spp., *P. abdominalis*, *H. ornatus*, *C. varicans*, *Scolecithrix* spp., *E. giesbrechti* y *E. media*.

Tabla 6. Especies de mayor contribución a la agrupación amarilla con base en los resultados del análisis SIMPER. La abundancia promedio está en log (X+1). Las especies de mayor contribución que no fueron observadas en los grupos azul y rojo se señalan con asteriscos (**).

Estaciones D15, A4, C11 (MMF01) y B9B (MMF02)					
Similitud promedio: 67.22%					
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud/SD	% Contribución	% Acumulado
CI-CIV	4.16	3.12	15.32	4.64	4.64
CV	4.04	3.11	12.37	4.63	9.27
<i>Lucicutia flavidicornis</i>	3.64	2.80	13.26	4.16	13.44
<i>Nannocalanus minor</i>	3.36	2.53	14.77	3.76	17.20
<i>Haloptilus longicornis</i>	3.25	2.48	6.94	3.69	20.88
<i>Euchaeta marina</i>	3.32	2.47	7.48	3.67	24.56
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	3.12	2.42	12.09	3.60	28.16
<i>Rhincalanus cornutus</i>	3.10	2.32	10.08	3.46	31.62
<i>Undinula vulgaris</i>	3.14	2.17	6.61	3.22	34.84
<i>Neocalanus gracilis</i> **	2.85	2.13	10.05	3.17	38.01
<i>Pleuromamma abdominalis</i> **	3.05	2.12	5.50	3.15	41.16
<i>Scolecithrix danae</i> **	2.99	2.07	7.50	3.08	44.24
<i>Haloptilus ornatus</i> **	2.66	1.99	9.04	2.96	47.20
<i>Candacia varicans</i> **	2.56	1.97	13.13	2.93	50.13
<i>Neocalanus robustior</i> **	2.60	1.93	10.13	2.86	52.99
<i>Scolecithrix bradyi</i> **	2.58	1.92	7.55	2.86	55.85
<i>Euaetideus giesbrechti</i> **	2.64	1.89	12.43	2.80	58.65
<i>Euchaeta media</i> **	2.64	1.88	12.79	2.79	61.45

La asociación azul incluyó 16 estaciones de la temporada de invierno (MMF01). El número de especies que contribuyeron a la similitud (66.07%) de esta asociación fue menor (11) que para las otras dos asociaciones (Tabla 7), aunque todas las especies también fueron clasificadas como dominantes. Las especies *C. furcatus*, *P. aculeatus*, y *P. sewelli* sólo se registraron con especies de mayor contribución para esta asociación. Hubo especies como *L. flavigornis*, *H. longicornis*, y *U. vulgaris* que se registraron en esta y el resto de las asociaciones, aunque con menores abundancias.

Tabla 7. Especies de mayor contribución a la agrupación azul con base en los resultados del análisis SIMPER. La abundancia promedio está en log (X+1). Las especies de mayor contribución que no fueron observadas en los grupos amarillo y rojo se señalan con asteriscos (**).

Estaciones C10A, C10B, C12, C14A, D16B, D17, D18, A1, A2, A3, B5A, B5B, B6, B7, B9A y B9B (MMF01). Similitud promedio 66.07%					
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud / SD	% Contribución	% Acumulado
CI-CIV	3.87	4.12	8.66	6.23	6.23
CV	3.77	3.98	9.34	6.03	12.26
<i>Clausocalanus furcatus</i> **	3.57	3.72	6.84	5.63	17.89
<i>Lucicutia flavigornis</i>	3.36	3.46	10.59	5.23	23.13
<i>Rhincalanus cornutus</i>	3.34	3.29	5.74	4.99	28.11
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	3.15	3.19	8.77	4.84	32.95
<i>Haloptilus longicornis</i>	3.10	3.16	6.50	4.78	37.73
<i>Nannocalanus minor</i>	3.14	3.05	2.48	4.62	42.34
<i>Paracalanus aculeatus</i> **	3.07	3.05	7.33	4.62	46.96
<i>Pareucalanus sewelli</i> **	2.95	3.01	9.71	4.55	51.51
<i>Euchaeta marina</i>	2.97	2.95	6.78	4.47	55.98
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	2.90	2.91	6.86	4.40	60.38
<i>Undinula vulgaris</i>	2.73	2.69	2.44	4.07	64.45

La asociación roja englobó a todas las estaciones del verano-otoño (MMF02), excepto B9B. Algunas especies que contribuyeron a la similitud promedio (64%) de estas estaciones fueron *C. pavo*, *T. stylifera*, *A. longicornis*, *M. clausi* y *L. ovalis*, ausentes en las asociaciones anteriores, o al menos no entre las especies de mayor contribución. Entre las especies compartidas con las asociaciones amarillo y azul se encuentran *L. flavigornis*, *H. longicornis*, *U. vulgaris* y *N. minor* (Tabla 8).

Tabla 8. Especies de mayor contribución a la agrupación roja con base en los resultados del análisis SIMPER. La abundancia promedio está en log (X+1). Las especies de mayor contribución que no fueron observadas en los grupos amarillo y azul se señalan con asteriscos (**).

Estaciones: TODAS del crucero MMF02 (excepto B9B)					
Similitud promedio: 63.94%					
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud/SD	% Contribución	% Acumulado
CI-CIV	4.10	3.88	9.50	6.07	6.07
CV	3.84	3.62	8.40	5.66	11.73
<i>Lucicutia flavigornis</i>	3.73	3.54	10.62	5.54	17.27
<i>Calocalanus pavo**</i>	3.53	3.26	10.42	5.10	22.37
<i>Haloptilus longicornis</i>	3.49	3.25	8.16	5.08	27.46
<i>Undinula vulgaris</i>	3.39	3.05	6.55	4.78	32.23
<i>Acartia danae</i>	3.01	2.81	10.32	4.39	36.63
<i>Temora stylifera**</i>	3.08	2.70	2.95	4.23	40.85
<i>Acrocalanus longicornis**</i>	2.92	2.62	7.70	4.10	44.95
<i>Nannocalanus minor</i>	2.87	2.47	2.90	3.86	48.82
<i>Mecynocera clausi**</i>	2.73	2.41	2.99	3.77	52.59
<i>Lucicutia ovalis**</i>	2.55	2.10	2.06	3.28	55.86
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	2.55	2.06	2.07	3.23	59.09
<i>Rhincalanus cornutus</i>	2.51	2.03	2.04	3.18	62.27

Para evaluar el papel de la migración vertical en las asociaciones, se realizó un análisis de cluster con solo los datos de las estaciones con muestreos diurnos y nocturnos (Figura 19). La única asociación significativa (verde) (SIMPROF, $p = 0.35$) presentó un nivel de similitud del 56.44% e incluyó a todas las estaciones. Las especies que mayor contribuyeron a la similitud fueron *L. flavigornis*, *H. longicornis*, *Clausocalanus* spp., y *U. vulgaris*, entre otras (Tabla 9); estas especies fueron clasificadas como especies “dominantes” para ambas temporadas y regiones. No hubo alguna diferenciación en la composición de la comunidad de copépodos calanoides durante el día y la noche. Sin embargo, se encontraron 23 especies que sólo se reportaron durante la noche y 15 sólo durante la noche (Figura 20).

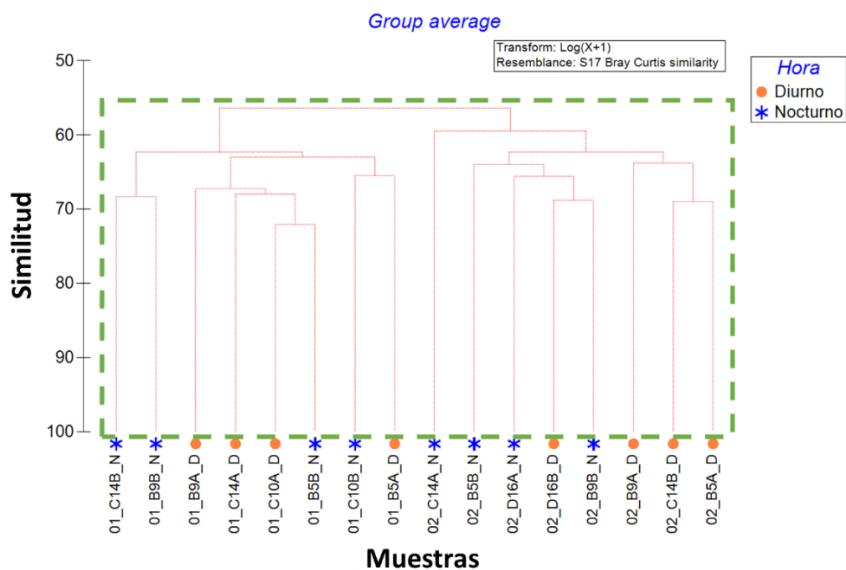


Figura 19. Asociaciones biológicas de copépodos calanoides para las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos. Las líneas rojas hacen referencia a las agrupaciones significativas ($p<0.05$) con base en el análisis SIMPROF. La etiqueta de cada muestra se lee como “*crucero_estación_colecta*”. Las muestras diurnas y nocturnas indican como como D y N, respectivamente.

Tabla 9. Especies de mayor contribución a la agrupación verde con base en los resultados del análisis SIMPER. La abundancia promedio está en log (X+1).

TODAS las estaciones con muestreos diurnos y nocturnos.					
Similitud promedio: 59.69%					
Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud/SD	% Contribución	% Acumulado
CI-CIV	3.93	3.80	10.14	6.36	6.36
CV	3.78	3.68	11.06	6.16	12.52
<i>Lucicutia flavigornis</i>	3.55	3.43	9.72	5.75	18.28
<i>Haloptilus longicornis</i>	3.24	3.08	7.83	5.17	23.44
<i>Clausocalanus furcatus</i>	3.04	2.61	2.36	4.38	27.82
<i>Undinula vulgaris</i>	2.92	2.50	2.38	4.18	32.00
<i>Rhincalanus cornutus</i>	2.79	2.24	2.32	3.75	35.75
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	2.57	2.23	2.49	3.74	39.49
<i>Nannocalanus minor</i>	2.73	2.21	1.71	3.70	43.18
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	2.63	2.13	1.68	3.56	46.74
<i>Acartia danae</i>	2.54	2.07	1.69	3.47	50.22
<i>Pareucalanus sewelli</i>	2.32	1.82	1.67	3.05	53.26
<i>Neocalanus robustior</i>	2.15	1.75	1.70	2.93	56.19
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	2.10	1.55	1.33	2.60	58.79
<i>Scolecithrix bradyi</i>	1.95	1.42	1.33	2.38	61.17

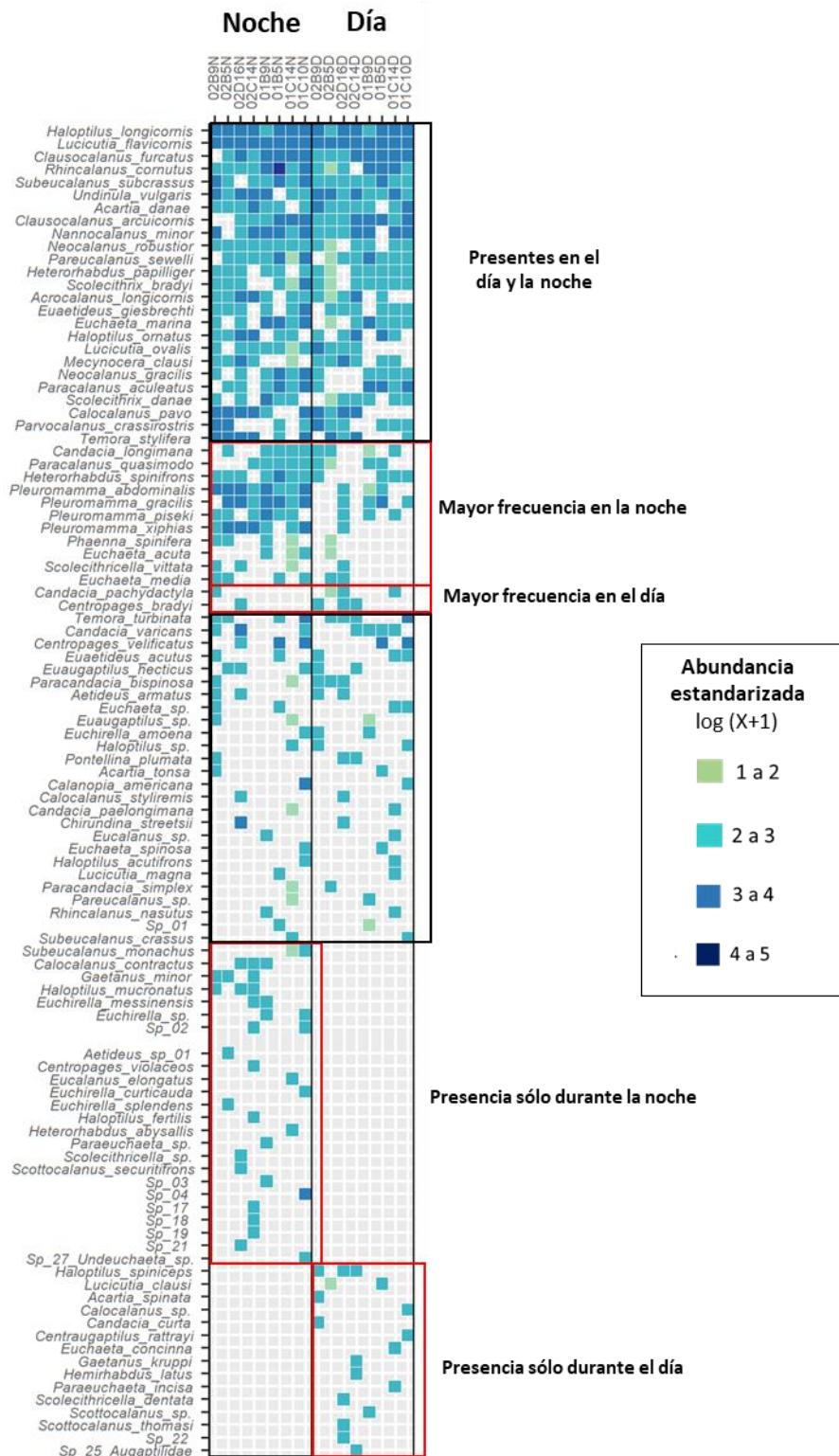


Figura 20. Abundancia estandarizada ($\log (X+1)$) de los taxones de copepoditos en estadios tempranos (CI-CIV), pre-adultos y adultos ordenados en función de patrón de presencia en las muestras diurnas y nocturnas.

3.4 Condiciones oceanográficas

La temperatura promedio del estrato 0 a 200 m fue significativamente diferente entre cruceros (Kruskal-Wallis, $p<<0.001$) y no entre regiones ($p=0.912$) (Tabla 10). En los perfiles de temperatura y salinidad, se observó que la estratificación fue más marcada en verano-otoño con el incremento de la temperatura (Figura 21).

Tabla 10. Promedios \pm 1 desviación estándar de las variables ambientales y biológicas del estrato 0 – 200 m de profundidad en las regiones de Coatzacoalcos y Perdido durante las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02.

	MMF01		MMF02	
	Coatzacoalcos	Perdido	Coatzacoalcos	Perdido
Temperatura (°C)	20.6 \pm 3.0	18.9 \pm 2.5	21.7 \pm 4.9	23.3 \pm 4.4
Salinidad (psu)	36.32 \pm 0.16	36.25 \pm 0.28	36.73 \pm 0.18	36.45 \pm 0.07
Oxígeno (ml/l)	3.69 \pm 0.87	3.62 \pm 0.918	3.27 \pm 0.80	3.59 \pm 0.80
Fluorescencia (UR)	0.18 \pm 0.19	0.23 \pm 0.19	0.26 \pm 0.17	0.25 \pm 0.16
Clorofila "a" integrada (mg m ⁻²)	40.69 \pm 7.62	32.03 \pm 3.58	42.36 \pm 8.48	39.4 \pm 4.28
Nano- y microfitoplancton (células m ⁻²) (log X+1)	8.67 \pm 0.16	8.39 \pm 0.11	8.68 \pm 0.17	8.72 \pm 0.14
Microzooplancton (células m ⁻²) (log X+1)	8.25 \pm 0.24	7.96 \pm 0.21	8.26 \pm 0.16	8.37 \pm 0.14

Tanto en Perdido (MMF01) como en Coatzacoalcos (MMF02) se presentaron bajas salinidades cerca la superficie (primeros 40 m), atribuible a la influencia de los ríos Misisipi y Grijalva-Usumacinta respectivamente. También en la región de Coatzacoalcos (MMF01) se observan salinidades bajas, pero más moderadas; mientras que en Perdido (MMF02) se presentaron salinidades más altas y propias de la región oceánica del GM (Figura 21). La salinidad promedio del estrato 0 a 200 m, fue significativamente diferente entre cruceros (K-W, $p<<0.001$) pero no entre regiones ($p=0.419$). En contraste, la concentración de oxígeno disuelto sí presento diferencias regionales ($p=0.014$) y temporales ($p= 0.001$) con mayor concentración en Coatzacoalcos (MMF01).

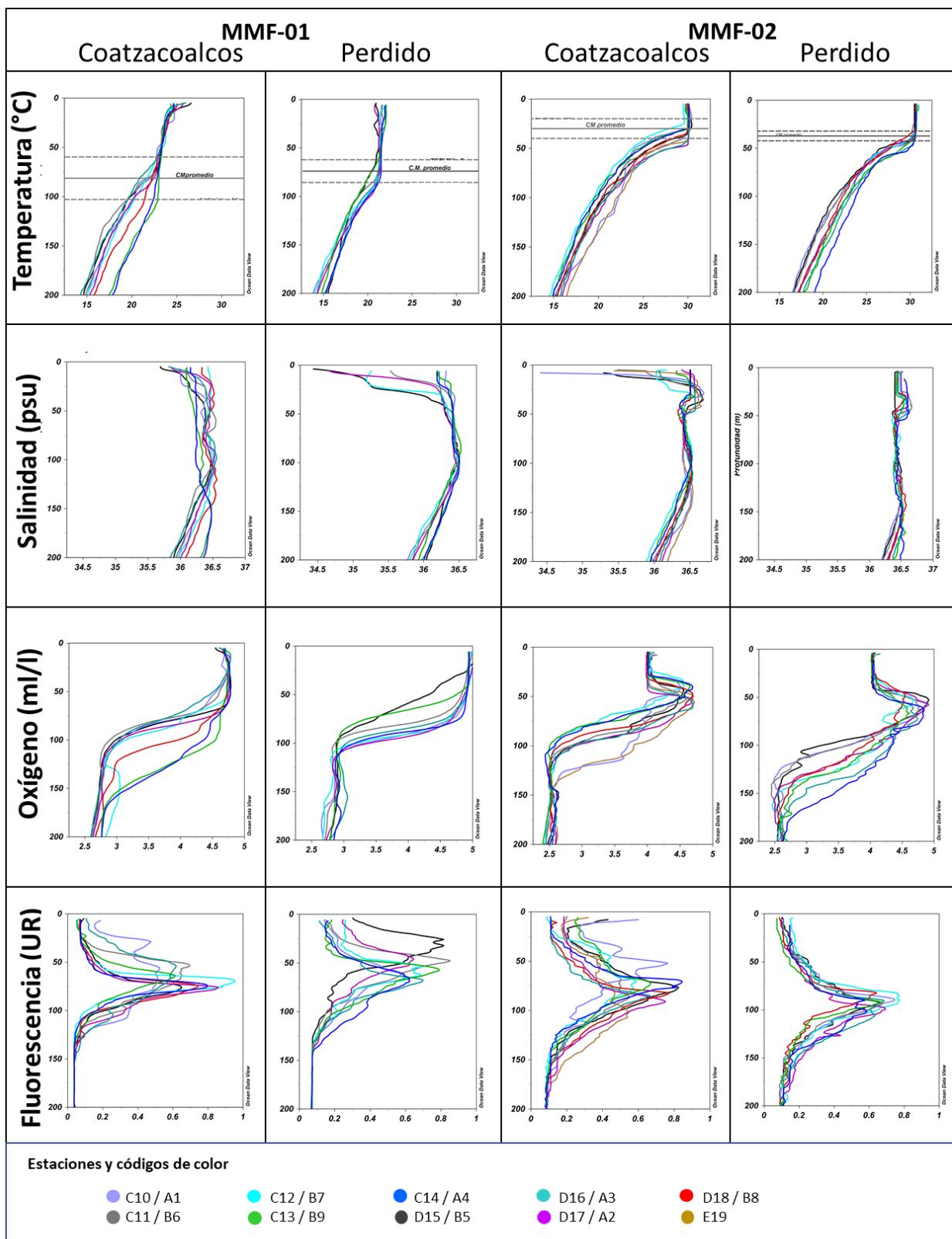


Figura 21. Perfiles de temperatura, salinidad, oxígeno y fluorescencia para Coatzacoalcos y Perdido durante las campañas oceanográficas MMF01 y MMF02. Las líneas corresponden a la profundidad promedio de la capa de mezcla (CM) ± 1 desviación estándar (D.E.) (líneas punteadas).

La profundidad del máximo de fluorescencia (como proxy del máximo en la concentración de clorofila “*a*”, Figura 21) fue más somero en MMF01 (ca. 50 a 75 m) en comparación con MMF02 (ca. 80 a 90 m). La clorofila “*a*” integrada fue significativamente mayor en Coatzacoalcos en comparación con Perdido (KW, $p=0.014$), aunque no se encontraron diferencias entre temporadas ($p=0.06$). La abundancia del nano-microfitoplancton y microzooplancton fue similar entre regiones ($p=0.125$ y $p=0.496$, respectivamente) pero también presentaron diferencias temporales (fito: $p=0.004$ y microzooplancton: $p=0.012$).

En el invierno, la profundidad promedio de la capa de mezcla (CM) fue 81 ± 22 m (promedio \pm D.E.) para Coatzacoalcos y 74 ± 12 m para Perdido mientras que, en el verano, la estratificación de la columna de agua fue marcada con una CM más somera en ambas regiones (Figura 21, arriba) con una profundidad promedio de 30 ± 10 y 37 ± 5 m para Coatzacoalcos y Perdido, respectivamente. La profundidad de la CM también presentó diferencias significativas entre cruceros ($p<<0.001$) y no entre regiones ($p=0.59$).

3.5 Comunidad de copépodos calanoides en función de variables oceanográficas y de la abundancia del fito- y microzooplancton

En el análisis del CCA se observó que las correlaciones entre la composición taxonómica y la abundancia de copépodos calanoides con las variables ambientales variaron entre cruceros. En el invierno, la abundancia de las especies se relacionó con la profundidad de la capa de mezcla y la concentración de oxígeno disuelto, mientras que durante el verano-otoño se encontró una correlación con la temperatura, salinidad, clorofila “*a*” integrada y la profundidad de máxima fluorescencia (Figura 22). La composición y abundancia de la comunidad estuvo explicada en un 54% por estas condiciones oceanográficas y por el proxy de la biomasa del fitoplancton (clorofila “*a*”). Este análisis resultó estadísticamente significativo (prueba de permutación de Monte Carlo, $p = 0.004$) y explicó el 20% de la variabilidad de todo el conjunto de datos (Anexo 16). No obstante, en la evaluación de la significancia de las variables, la respuesta de la abundancia de las especies de copépodos calanoides sólo presentó una distribución unimodal significativa (Monte Carlo) con respecto a la concentración de clorofila “*a*” ($p=0.044$), la temperatura ($p=0.001$) y el oxígeno disuelto ($p=0.002$), y el resto de las variables no presentaron una relación significativa ($p>0.05$). Los resultados de este análisis deberán tomarse con precaución ya que sólo el primer eje (CCA 1) resultó significativo ($p=0.001$) (Anexo 16).

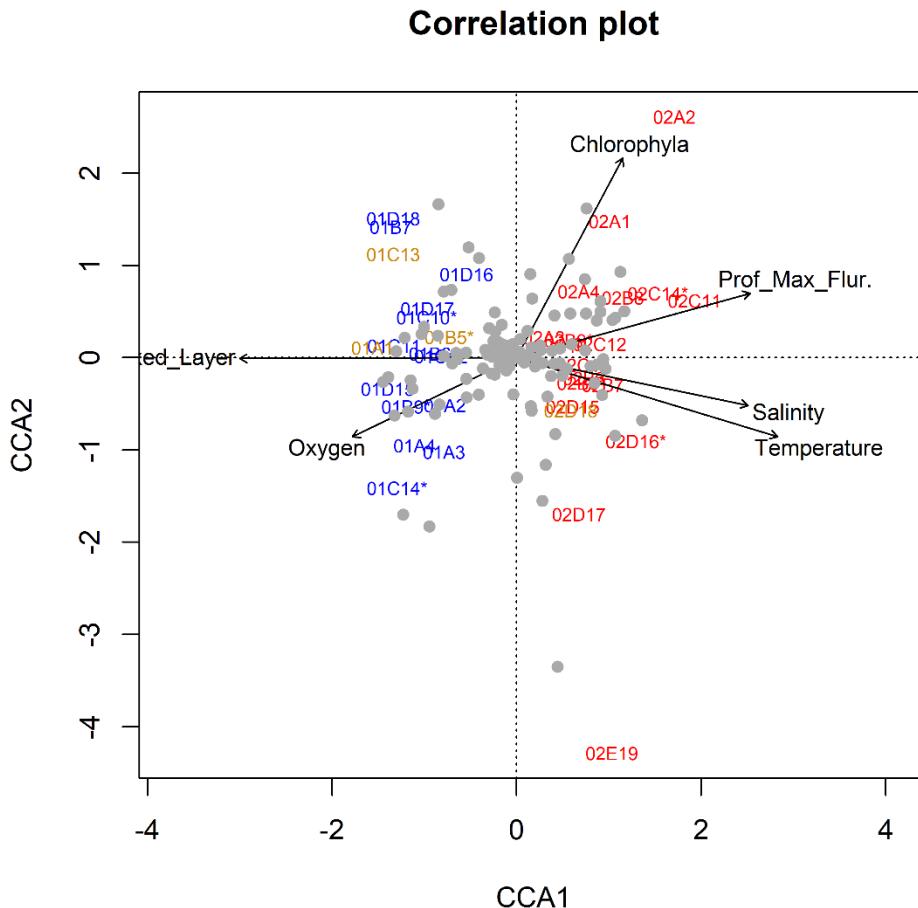


Figura 22. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la composición taxonómica y abundancia de los copépodos calanoides en relación con variables oceanográficas y el proxy de la biomasa fitoplancónica. Las estaciones de MMF01 y MMF02 se representan en amarillo, azul y rojo de acuerdo a las asociaciones biológicas encontradas en el análisis cluster.

Por otro lado, los CCA para cada crucero no resultaron estadísticamente significativos (MonteCarlo, MMF01 $p= 0.192$ y MMF02 $p=0.335$). Con este análisis se observó que la abundancia y composición taxonómica de los copépodos calanoides no presentó una distribución unimodal con respecto a las variables ambientales y biológicas de cada región (Figura 22 y 23) y que no hubo diferencias entre regiones para cada crucero.

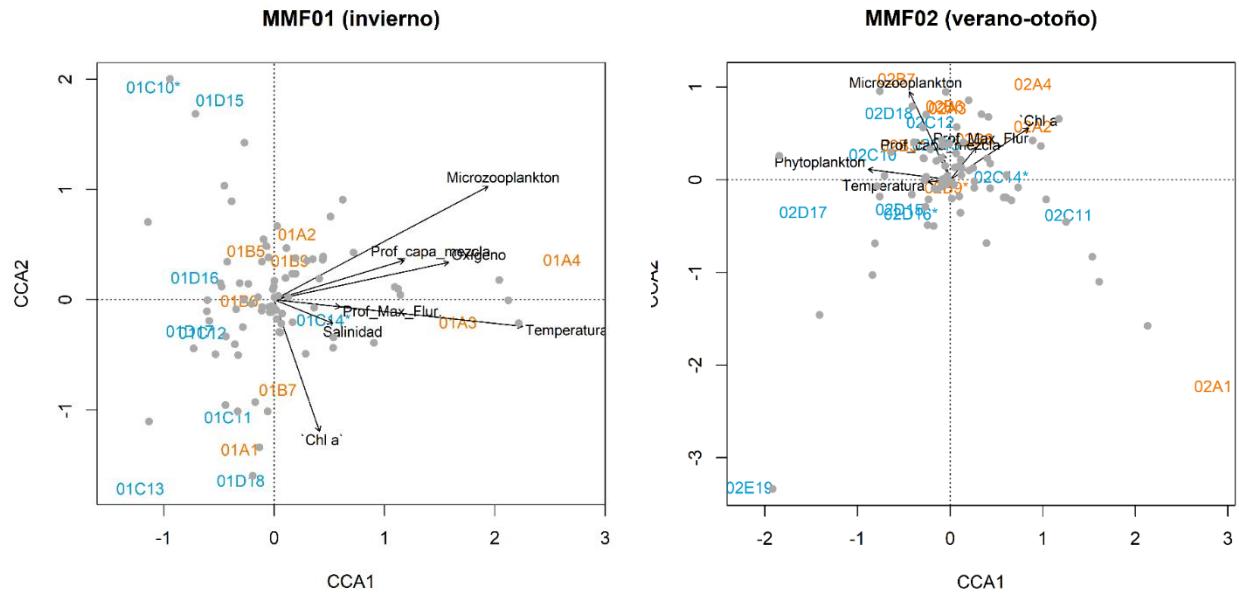


Figura 23-24 (izquierda a derecha). Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de la composición taxonómica y abundancia de los copépodos calanoides en relación con las variables oceanográficas y la abundancia del nano-microfitoplancton y microzooplancton para MMF01 (arriba) y MMF02 (abajo). Las estaciones de Perdido y Coatzacoalcos se representan en naranja y azul, respectivamente.

Capítulo 4. Discusión

En concordancia con estudios anteriores, los copépodos calanoides representaron la mayor parte de la biomasa total zooplanctónica con un 38-40% en MMF01 y un 54-59% en MMF02 (Longhurst *et al.*, 1995; Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994) y de la abundancia total de copépodos con 67-70% en MMF01 y 55-56% en MMF02, sustentando su importancia tanto dentro de la comunidad de copépodos, como para el zooplancton marino en las regiones de Perdido y Coatzacoalcos. Sin embargo, la ausencia de diferencias significativas en la abundancia promedio entre las estaciones del año o las regiones evaluadas sugieren las dos regiones evaluadas no difieren en la abundancia. Esto podría deberse a que la variabilidad fue alta para ambas regiones y temporadas (coeficiente de variación de 67 y 35% para Coatzacoalcos y 51 y 19% para Perdido durante MMF01 y MMF02, respectivamente).

La variabilidad de la biomasa estuvo en función de la estación y la región del año. En estudios anteriores se han observado diversos mecanismos espacio-temporales que contribuyen a la variabilidad en la biomasa zooplanctónica y en la producción secundaria de cada región. Por ejemplo, Espinosa-Fuentes *et al.* (2009) y Zavala-García *et al.* (2016) reportaron que la biomasa zooplanctónica varía estacional y regionalmente en el sur del GM, y relacionaron los máximos y mínimos con la variación espacio-temporal de las descargas de aguas continentales. En este trabajo, también se observó mayor biomasa total en las regiones influenciadas por las descargas continentales (Perdido MMF01 y Coatzacoalcos MMF02) y que fueron identificadas a partir de las plumas de baja salinidad en los primeros 40 m.

La biomasa en la región de Coatzacoalcos durante MMF02 se distinguió porque fue un 60 - 97% mayor en comparación con la biomasa de la misma región durante el invierno y que para la región de Perdido de ambas temporadas. En estudios anteriores se ha considerado a Coatzacoalcos como una región de alta biomasa de zooplancton y de copépodos, y se ha observado que durante el verano y otoño se presenta la mayor biomasa que se atribuye al aumento en el afluente de los ríos Grijalva-Usumacinta (Espinosa-Fuentes *et al.*, 2009; Zavala-García *et al.*, 2016). También se atribuye a la convergencia entre las corrientes costeras de la zona de Veracruz-Tabasco y el banco de Campeche, que transporta filamentos de agua enriquecida en nutrientes desde la costa y plataforma hacia la zona oceánica (Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009). Gismervik *et al.* (2002) menciona que el zooplancton tarda alrededor de 2 semanas para incrementar su biomasa a partir de la máxima concentración de alimento. A partir de imágenes satelitales de clorofila "a" superficial (<https://gliders.cicese.mx/>) fue posible apreciar que, algunos días antes (< 14 días) y durante la campaña oceanográfica, las estaciones más cercanas a la plataforma estuvieron

influenciadas por áreas con alta concentración de clorofila “a” superficial (E. Pallás, com. pers.). Por lo tanto, las descargas continentales típicas de la temporada de otoño y la convergencia de las corrientes costeras podrían haber favorecido el incremento de la biomasa zooplanctónica en Coatzacoalcos durante MMF02. Por lo tanto, debido a que la biomasa zooplanctónica es reconocida como un importante indicador de la producción secundaria (Boltvskoy, 1981) y a que los copépodos calanoides son considerados como el componente predominante del zooplancton de las zonas pelágicas (Longhurst *et al.*, 1995), los resultados de este trabajo sugieren que la producción secundaria en la región de Coatzacoalcos durante el verano-otoño es significativamente mayor en comparación con la región de Perdido durante ambas temporadas.

La mayor biomasa registrada en Perdido durante el crucero de invierno en comparación con la del otoño podría deberse tanto a la influencia de las descargas continentales observada en los primeros 40 m de los perfiles de salinidad como al mecanismo de convergencia que sucede cerca a los 26° N, cuando giros ciclónicos hacia el norte y anticiclónicos hacia el sur advectan filamentos de alta concentración de clorofila y nutrientes fuera de la plataforma (Biggs *et al.*, 1994). En esta región también se observaron filamentos de alta concentración de clorofila “a” superficial antes de la campaña oceanográfica de invierno (<https://gliders.cicese.mx/>). No obstante, la biomasa promedio de Coatzacoalcos (MMF02) fue significativamente mayor que Perdido (MMF01).

Durante ambos cruceros, la mayor biomasa de copépodos calanoides se presentó en las estaciones nocturnas que se ubicaron en áreas más cercanas a la costa (MMF01, C10B) o que estuvieron influenciadas por un giro ciclónico (MMF01, A4 y MMF02, C11) o un frente oceánico (MMF01, B9B). Con anterioridad, se ha reportado que los giros ciclónicos, los frentes oceánicos y las áreas influenciadas por la descarga de los ríos favorecen la alta producción de copépodos debido al enriquecimiento de nutrientes en la capa eufótica (Kiørboe, 1991). Aunque la mayoría de los registros de menor biomasa también se localizaron en áreas influenciadas por estos mecanismos, todos correspondieron a estaciones diurnas. Esto resalta el papel de la migración vertical diaria.

La migración vertical diaria que realizan algunas especies de copépodos calanoides incrementa la biomasa zooplanctónica durante la noche cerca de la superficie (Howey, 1976; Campos, 1980). Esta tendencia se comprobó por medio de la comparación de las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos. El promedio de la biomasa nocturna fue dos veces mayor en comparación con la biomasa diurna; este promedio se encuentra dentro del rango reportado en estudios anteriores para la comunidad de copépodos del GM. Por ejemplo, Campos (1980) reportó 1.5 veces más biomasa de copépodos durante la noche mientras que

otros autores (Biggs, 1992; Biggs *et al.*, 1997; Biggs y Ressler, 2001) reportaron 1.5 a 2.4 veces más biomasa nocturna para toda la comunidad del zooplancton marino. La mayor biomasa nocturna ocurrió en la C10 (MMF01), siendo hasta tres veces mayor que el registro diurno posiblemente debido a la influencia de la descarga de los ríos, mientras que en la estación más oceánica (C14) ubicada en los límites de un giro AC, no se presentó el mismo patrón diario posiblemente debido a que tanto la zona oceánica como el giro AC son considerados como zonas o condiciones oceanográficas de baja biomasa zooplanctónica (Biggs, 1992; Biggs *et al.*, 1997).

La variabilidad en la biomasa y abundancia entre arrastres diurnos y nocturnos está relacionada con la composición de la comunidad ya que las diferentes estrategias ecológicas, ecofisiológicas y de comportamiento de las especies de copépodos calanoides indican que no todas son consideradas como fuertes migradoras (Hulsemann, 1996; Litchman *et al.*, 2013; Teuber *et al.*, 2019). En este estudio no se encontraron asociaciones que reflejaran una comunidad de calanoides distinta entre muestras diurnas y nocturnas, lo cual sugiere que ambos arrastres comparten un alto porcentaje de especies (51 especies) que se encuentran en el estrato superficial durante el día y la noche. Dentro de estas especies están algunas que se clasificaron como dominantes con la prueba Olmstead-Tukey (e.g. *H. longicornis*, *L. flavigornis*, *C. furcatus*, *R. cornutus*, *S. subcrassus* y *U. vulgaris*), y que son comunes del estrato 0 a 200 m del GM. Por otro lado, de las 23 especies que solo se encontraron en la noche, *H. spinifrons*, *P. spinifera*, *S. vittata*, *C. pachydactyla*, *C. bradyi*, *C. contractus* y *E. elongatus* son consideradas como especies con una migración vertical “débil”, es decir que sólo habitan en unas decenas de metros, mientras que *E. acuta*, *E. messinensis* y *S. monachus* son consideradas como fuertes migradoras que se desplazan varios cientos de metros a lo largo de la columna de agua (revisión de Benedetii *et al.*, 2016). El registró de *G. minor* sólo durante la noche coincide con lo reportado por Howey (1976). Además, de las 11 especies con mayor frecuencia de ocurrencia en las estaciones nocturnas, *P. abdominalis*, *P. gracilis* y *P. xiphias* también se han clasificado como fuerte migradoras que se alimentan en la capa superficial durante la noche, mientras que durante el día pasan un tiempo considerable en aguas frías por debajo de la termoclina (Benedetii *et al.*, 2016; Teuber *et al.*, 2019). Esto coincide los resultados de Howey (1976), quien menciona que también *P. gracilis* y *P. xiphias* fueron significativamente más abundantes en la noche. Por lo tanto, la mayor biomasa, abundancia y riqueza nocturna estimada durante esta investigación podría explicarse con la presencia o el aumento en la abundancia de algunas especies específicas que podrían estar habitando condiciones favorables para su alimentación, reproducción o sobrevivencia cerca de la superficie durante la noche (Gasca *et al.*, 1996; Bo-Ping y StraSkraba, 1998; Teuber *et al.*, 2019).

La proporción de machos:hembras tiene importantes implicaciones para el éxito reproductivo de una población (Gusmao y Mckinnon, 2009). El alto porcentaje de hembras adultas en la comunidad (42 a 50% del total considerando machos y copepoditos) podría disminuir el gasto energético requerido por los machos cuando alcanzan la madurez sexual y buscan una pareja de su misma especie (Someren *et al.*, 2017) por lo cual se infiere que la comunidad de copépodos calanoides en las regiones de Perdido y Coatzacoalcos presenta un alto potencial reproductivo.

Por otro lado, la caracterización de la proporción de los sexos también permite hacer inferencias sobre aspectos tróficos. En general, las hembras adultas se alimentan continuamente para cubrir con el gasto energético requerido para la producción de huevos (Someren *et al.*, 2017). Por lo tanto, su alta dominancia en la comunidad sugiere que realizan una mayor contribución a la tasa de pastoreo del fito- y microzooplancton en comparación con comunidades de baja abundancia de hembras adultas. Sin embargo, hay que considerar que las estrategias de alimentación y la proporción de sexos son específicas a cada especie (Kiorbe, 2006; Hirst y Kiorbe, 2014), por lo que es necesario un análisis más riguroso en este tema ya que las diferencias en los requerimientos alimenticios también ocurren entre estadios (Isaacs 1973, Landry, 2002; Saiz *et al.*, 2015; Steinberg y Landry 2017). Por ejemplo, el envejecimiento produce deterioración de las funciones fisiológicas, disminuyendo las tasas de alimentación, excreción y reproducción en nivel individual, lo cual repercute sobre la dinámica poblacional (Carlotti *et al.*, 1997; Ikeda *et al.*, 2001; Sichlau y Kiörbe, 2011). Por lo tanto, es necesario un análisis más detallado para evaluar el papel trófico de especies específicas.

La diversidad biológica fue similar entre épocas del año y regiones. Tanto la riqueza (*S*) como el índice de diversidad biológica (*H'*) y la equitatividad (*J'*) indicaron que la comunidad de calanoides en Perdido y Coatzacoalcos tienen una alta diversidad de especies con abundancias relativamente similares. En estudios anteriores, se reportó una riqueza similar de copépodos en diferentes épocas del año. Por ejemplo, en Campos (1980) y Suárez-Morales (1990) se reportaron 108 y 150 especies, respectivamente para la cuenca del GM y el Mar Caribe; en López-Salgado *et al.* (2000) se identificaron 106 especies frente al estado de Tamaulipas y, en López-Salgado y Suárez-Morales (1998) sólo se reportaron 55 especies; en todos los casos se incluyeron a todos los órdenes de copépodos marinos (Harpacticoida, Ciclopoida, etc). Sin embargo, es este estudio, la clasificación de los taxones a partir de la prueba de asociación Olmstead-Tukey demostró que la comunidad está representada por taxones con diferentes abundancias y frecuencia de ocurrencia. Las especies que fueron “dominantes” en ambas temporadas y regiones se han reportado con anterioridad para una o todas las regiones del golfo de México, principalmente fuera de la plataforma continental (Turner, 1986; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Razouls *et al.*, 2005-2018; Benedetti *et al.*, 2015). De acuerdo

con estudios anteriores, las especies “dominantes” son comunes en la capa superficial (0-200 m) de las zonas pelágicas del GM, aunque algunas de ellas registran una distribución vertical más amplia que las cubiertas en este estudio (por debajo del 200 m).

Al igual que los taxones “dominantes”, las especies clasificadas como “raras” también son habitantes comunes de la capa superficial de la cuenca del GM, excepto por *Gaetanus kruppi*, *G. tenuispinus*, *Heterorhabdus abyssallis*, *Paraeuchaeta incisa* y *Scolecithricella dentata*, las cuales sólo se han reportado para la zona mesopelágica (>200 m) y batipelágica (>1,000 m). La aparición anómala de estas especies propias de aguas profundas podría indicar transporte vertical que ocasiona la aparición de organismos de diferentes estratos (Campos-Hernández y Suárez-Morales, 1994; Hulsemann, 1996). Uno de los mecanismos que ocasiona este transporte es el “bombeo” que ocurre en el centro de los giros; en el centro de los giros ciclónicos ocurre levantamiento de las isópicas llevando aguas más profundas y frías hacia la superficie (McGillicuddy *et al.*, 1998), lo cual podría causar que *G. kruppi* y *G. tenuispinus* hayan sido transportadas desde capas más profundas hacia la superficie ya que se reportaron en estaciones ubicadas en un giro ciclónico (C14 y C12) para la temporada de verano-otoño. En contraste, *H. abyssallis* y *P. incisa* se reportaron para la temporada de invierno (estación C14) en el meandro del giro anticiclónico “Nautilus II” por lo que, el transporte vertical podría deberse tanto a la interacción entre el viento y los giros que inducen una divergencia del transporte de Ekman en los AC (levantamiento vertical de agua en el centro del remolino) (Martin y Richards, 2001) tanto como consecuencia de la interacción del viento con la estructura de mesoescala, como a la deformación de la propia estructura. Únicamente la estación en donde se encontró a *S. dentata* (MMF02 D16B) no se localizó bajo la influencia de ningún giro, por lo que su presencia podría deberse a factores que generen transporte vertical como la deformación de los giros y la advección horizontal. La influencia de estos y otros mecanismos que influyen sobre la respuesta biológica de la comunidad planctónica se revisan en Klein & Lapeyre (2009).

Por otro lado, dos de las especies “raras” (*Euchaeta cocinna* y *Lucicutia tenuicauda*) no habían sido reportadas para el GM. En el caso de *E. concinna*, esta especie se ha documentado para el estrato superficial (0-200 m) del Mar Mediterráneo, el Océano Índico y el Pacífico Oriental y, sólo su pariente cercano *E. paraconcinna*, así como otras especies del mismo género, se han registrado para toda la cuenca del GM. Lo mismo sucede para *L. tenuicauda*, perteneciente a un género dominante de las aguas del GM y la cual sólo se ha documentado para los estratos epi y batipelágicos del Atlántico Noroccidental y del Mar de Filipinas (López-Salgado *et al.*, 2000; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Razouls, 2019; WoRMS, 2019). Debido a que ambas especies se han documentado para la capa superficial de otros océanos tropicales y subtropicales, su presencia sugiere que la distribución de estas especies es más amplia que lo

documentado anteriormente. Esto podría confirmarse a través de la identificación de los organismos con herramientas genéticas, de tal forma que sus registros podrían enriquecer el listado taxonómico actual de los copépodos calanoides del GM.

Las asociaciones biológicas identificadas con el análisis de cluster sugieren que la composición de las comunidades de copépodos calanoides se distinguen entre épocas del año (~60% de similitud) y que no hay por una diferenciación regional entre Perdido o Coatzacoalcos o en función de la hora de colecta (diurno/nocturno). Esta diferenciación estacional está dada por la presencia o ausencia de distintas especies dominantes y raras, o por las diferencias en sus abundancias. En el invierno, la alta abundancia de *Clausocalanus furcatus*, *Paracalanus aculeatus*, y *Pareucalanus sewelli* ocasionaron la distinción estacional, mientras que en el verano-otoño esta diferenciación fue provocada por la alta abundancia de *Calocalanus pavo*, *Temora stylifera*, *Acrocalanus longicornis*, *Mecynocera clausi* y *Lucicutia ovalis*. La falta de diferenciación entre regiones podría deberse a que un alto porcentaje de las especies que fueron clasificadas como dominantes (33-37%) se distribuyen en toda la zona oceánica de la cuenca del GM. Además, aunque se ha sugerido que la abundancia y la composición de especies del zooplancton varía entre regiones del golfo de México, la estructura de las comunidades está en función de la descarga de los ríos, los giros ciclónicos y AC (Biggs *et al.*, 1988; Biggs *et al.*, 1997; López-Salgado y Suárez-Morales, 1998; López-Salgado *et al.*, 2000), las surgencias (Suárez-Morales, 1990; Suárez-Morales y Gasca, 1991) y en función del gradiente plataforma-zona oceánica (Howey 1976; Suárez-Morales *et al.*, 1990).

La variación estacional de las variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y profundidad de la capa de mezcla) y de las variables biológicas (profundidad máxima de fluorescencia, abundancia del nano-microfitopláncton y el microzoopláncton) concuerda con la variación estacional de los patrones oceanográficos que han sido documentados para la zona oceánica del GM (Müller-Karger *et al.* 2015; Damien *et al.*, 2018). Sin embargo, las diferencias estacionales y regionales significativas en la concentración de clorofila “a” integrada que se reporta en este estudio no coinciden con la regionalización propuesta por Damien *et al.*, (2018), donde se plantea que durante el invierno, la región 1 (Coatzacoalcos y áreas influenciadas por la CL) tiene una biomasa fitoplánctonica menor en comparación con la región 2 (Perdido y zona central del GM) mientras que en este estudio, la mayor concentración de clorofila “a” integrada se registró durante el verano-otoño en particular para la región de Coatzacoalcos. Esto podría deberse a que las estaciones estuvieron en mayor medida en regiones de circulación ciclónica con una nutriclina más somera y que esta está relacionada directamente con la concentración de clorofila. De igual manera, la concentración de oxígeno disuelto presentó diferencias regionales y estacionales, posiblemente debido a las variaciones de los procesos de mezcla y temperatura que caracterizan a la

temporada invernal (Soto y Escobar, 1995) y que influyen sobre la concentración de oxígeno de la masa de agua superficial (Emery, 2003). En contraste, durante el verano se establece una termoclina estacional y una capa de mezcla somera (>40m) (com. pers. Dr. Enric Pallas, CICESE) con concentraciones de oxígeno menores debido a la mayor temperatura.

El análisis de correspondencia canónica (CCA) indicó que las variables ambientales y biológicas que están relacionadas con la composición y abundancia de la comunidad de copépodos calanoides son distintas para cada época del año. En el invierno, la concentración de oxígeno disuelto contribuyó significativamente a la abundancia y composición de la comunidad de copépodos calanoides. Por el contrario, en el verano-otoño fueron la temperatura y la clorofila "a" las que estuvieron relacionadas con la comunidad. La alta temperatura cerca de la superficie y la ausencia de vientos fuertes producen una columna de agua estratificada (Soto y Escobar, 1995; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003) con capas oceánicas que funcionan como provincias biogeográficas (Fernández-Álamo y Farber, 2006) y que hospedan una comunidad zooplanctónica de composición característica (Teuber *et al.*, 2019). A su vez, el incremento de la mayor temperatura influye sobre las tasas metabólicas de los organismos provocando cambios en la talla y abundancia de los organismos (Ban, 1994; Halsband y Hirche, 2001, Vives y Schmeleva, 2006). Por lo tanto, es posible que la mayor temperatura y concentración de clorofila "a" integrada registrada durante MMF02 esté asociado con la mayor biomasa y abundancia de los copépodos calanoides.

Las variables ambientales que no fueron significativas para este análisis podrían presentar una relación de otro tipo (lineal, bimodal, etc.) con respecto a la respuesta de las especies. A pesar de que la salinidad se ha caracterizado como una de las variables que causa mayor influencia en la estructura de las comunidades de copépodos (Campos-Hernández y Suárez-Morales *et al.*, 1994), no se encontró una relación con la abundancia de las especies de calanoides. Dentro de las especies "dominantes" y "raras" no se reportaron especies estuarinas que podrían haber sido transportadas en las masas de agua de baja salinidad de Perdido (MMF01) y Coatzacoalcos (MMF02), posiblemente porque suelen presentar menor talla que las especies pelágicas y, por lo tanto, es necesario utilizar redes con una luz de malla más estrecha (<250 nm) para su colecta (Hulsemann, 1996). Sin embargo, sí se reportaron algunas especies costeras (Dominantes: *Paracalanus quasimodo* y *Parvocalanus crassirostris*) y otras que se distribuyen tanto en la zona pelágica como en la nerítica (Dominantes: *Centropages velifcatus*, *Clausocalanus furcatus*, *Euchaeta marina*, *Nannocalanus minor*, *Scolecithrix bradyi*, *Subeucalanus subcrassus*, *Temora stylifera*, *T. turbinata* y *U.vulgaris*, y raras: *Acartia negligens* y *Eucalanus subtenuis*) que pudieron haber sido transportadas en las plumas de baja salinidad reportadas para Perdido (MMF01) y Coatzacoalcos (MMF02) hacia la zona

oceánica del GM, sugiriendo que la composición de la comunidad está influenciada por la llegada de aguas más costeras.

Debido a los hábitos alimenticios que se han reportado para los copépodos calanoides de las zonas tropicales y subtropicales (Bode *et al.*, 2018; Calbet y Sainz, 2005) se debería encontrar una relación entre la abundancia del nano-microfitoplancton y microzooplancton con la abundancia de los calanoides, pero con el CCA no se detectó una correlación significativa. Sin embargo, estudios sobre la dinámica temporal de las poblaciones planctónicas han demostrado que el pico de máxima abundancia del zooplancton no ocurre al mismo tiempo que la máxima abundancia del fitoplancton. Como ya se mencionó, Gismervik *et al.* (2002) establece una respuesta aprox. de 2 semanas a partir de la máxima concentración de alimento que se detecta en el medio marino. Sin embargo, el incremento en la biomasa o abundancia del zooplancton en función de un incremento en la biomasa fitoplanctónica no es lineal y depende de la calidad, cantidad y tasa de asimilación del alimento consumido, así como de los requerimientos alimenticios y las tasas metabólicas de cada especie, sexo y estadio (Isaacs, 1973; Ikeda *et al.*, 2001; Landry, 2002; Saiz *et al.*, 2015; Steinberg y Landry, 2017). Tanto las abundancias del nano-microfitoplancton y microzooplancton como las abundancias de los calanoides de este estudio fueron recolectadas en un lapso corto durante el mismo día, por lo tanto, es posible que la relación entre estas comunidades no fuera detectable por la corta escala temporal del muestreo.

Aunque se ha propuesto que la abundancia y la composición de especies del zooplancton varía entre regiones del golfo de México, este estudio indica que la estructura de la comunidad de los copépodos calanoides de Perdido y Coatzacoalcos está relacionada con los cambios estacionales de las variables físicas y biológicas y con el transporte vertical de capas más profundas hacia la superficie, más que por una regionalización geográfica de la zona oceánica del GM. Además, los nuevos registros de *E. concinna* y *L. tenuicauda* enriquecen el listado taxonómico actual de los copépodos calanoides del GM. .

Capítulo 5. Conclusiones

- Los copépodos calanoides fueron el componente predominante en la biomasa zooplanctónica total y en la abundancia total de copépodos, sustentando su importancia para la comunidad del zooplancton y para la producción secundaria del golfo de México.
- El porcentaje de contribución de los calanoides a la biomasa zooplanctónica total fue función de la región y estación del año.
- Durante la temporada de verano-otoño la región de Coatzacoalcos destacó por presentar mayor biomasa y abundancia de copépodos calanoides, así como mayor concentración de clorofila “a” integrada.
- La comunidad de calanoides es altamente diversa y está representada por taxones con diferentes abundancias y frecuencia de ocurrencia.
- Las hembras adultas son el componente predominante de la comunidad y su dominancia refleja un alto potencial reproductivo.
- La mayor biomasa, abundancia y riqueza nocturna refleja la migración vertical que realizan algunas especies de calanoides.
- La composición de la comunidad es marcadamente diferente entre temporadas debido a la presencia de especies “raras” de estratos más profundos (>200 m) que sugiere que otros procesos oceanográficos (ej. surgencias) influyen sobre la comunidad.
- No hubo una distinción regional debido al alto porcentaje de especies “dominantes” que se encuentran en ambas regiones y que son típicas de las zonas pelágicas del GM.
- Sólo dos especies raras (*Euchaeta cocinna* y *Lucicutia tenuicauda*) no habían sido reportadas para el GM, aunque sí se han registrado para otras zonas tropicales.
- La distinción estacional de las comunidades de calanoides está relacionada con los cambios estacionales de las variables físicas (oxígeno y temperatura) y biológicas (clorofila “a”).

Literatura citada

- Ban, S. (1994). Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Plankton Research*, 16: 721–735.
- Behringer D.W., Molinari R.L. y Festa J.F. (1977). The variability of anticyclonic current patterns in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 82 (34): 5469-5476
- Benedetti, F., Gasparini, S y Ayata, S-D. (2016). Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research*, 38(1): 159-166
- Biggs, D.C., Vastano A.C., Ossinger R.A., Gil-Zurita A. y Pérez-Franco A. (1988). Multidisciplinary study of warm and cold core rings in the Gulf of Mexico. *Memorias Soc. Ciencias Naturales de Venezuela* 48 (3): 11-31
- Biggs, D. C. (1992). Nutrients, plankton and productivity in warm-core ring in western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 97: 2143–2154.
- Biggs, D. C., y Müller-Karger, F. E. (1994). Ship and satellite observations of chlorophyll stocks in interacting cyclone-anticyclone eddy pairs in the western Gulf of Mexico. *Journal Geophysical Research*, 99 (C4): 7371– 7384
- Biggs, D.C. y Ressler, P.H. (2001). Distribution and abundance of phytoplankton, zooplankton, ichthyoplankton and micronekton in the deepwater Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 19: 7-29.
- Biggs, D.C. Zimmerman, R.G., Gasca, R. y Suárez-Morales, E. (1997). Note on plankton and cold-core rings in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 95 (2): 369-375.
- Bjornberg T.K.S. (1971). Distributional of plankton relative to the general circulation system in the area of the Caribbean Sea and adjacent regions. *Symposium on Investigations and Resources of the Caribbean Sea and Adjacent Regions*. UNESCO. Paris: 343-356.
- Bode M., Hagen W., Schukat A., Teuber L., Fonseca-Batista D., Dehairs F. y Auel H. (2015). Feeding strategies of tropical and subtropical calanoid copepods throughout the eastern Atlantic Ocean – Latitudinal and bathymetric aspects. *Progress in Oceanography*, 138, Part A: 268-282
- Bode, M., Koppelman, R., Teuber, L., Hagen, W., y Auel, H. (2018). Carbon budgets of mesozooplankton copepod communities in the eastern Atlantic Ocean—Regional and vertical patterns between 24°N and 21°S. *Global Biogeochemical Cycles*, 32: 840–857.
- Boltovskoy, D. (1981). *Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Mar de Plata: Publicación especial del INIDEP (Instituto Nacional de Investigacion y Desarrollo Pesquero). 936 pp.

- Bonnet, D. y Frid, C. (2004). Seven copepod species considered as indicators of water-mass influence and changes: results from a Northumberland coastal station. *Journal of Marine Science*, 61: 485-491
- Bo-Ping H. y Straškraba, M. (1998). Modeling patterns of zooplankton diel vertical migration. *Journal of Plankton Research* 20: 1463-1487
- Boxshall, G.A. & Halsey, S.H. (2004). An Introduction to Copepod Diversity. The Ray Society, London.
- Bray J.R. y Curtis J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 235-249.
- Calbet, A. y Saiz, E. (2005). The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 38: 157-167
- Campos, A. (1980). Distribución y abundancia relativa de los copépodos planctónicos en el Golfo de México y el Mar Caribe. *Ciencias Biológicas* 5: 57-74.
- Campos, A. y Suárez-Morales E. (1994). Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe I. Sistemática y Biología. CONACYT/CIQRO. México. 368 p.
- Carlotti, F., Rey, C., Javanshir, A. y Nival, S. (1997). Laboratory studies on egg and faecal pellet production of *Centropages typicus*: effect of age, effect of temperature, individual variability. *Journal of Plankton Research* 19: 1143-1165
- Chih-Hao Hsieh, Tai-Sheng Chiu y Chang-Tai Shih. (2004). Copepod diversity and composition as indicators of the intrusion of the Kuroshio Branch Current into the northern Taiwan Strait in spring 2000. *Zoological Studies* 43(2): 393-403
- Clarke, K. & Gorley R.N. (2006). Primer v6: User Manual/Tutorial.
- Clarke K., Somerfield J.P. y Gorley R.N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 56-69,
- Condie, S. y Condie, R. (2016). Retention of plankton within ocean eddies. *Global Ecology and Biogeography*, 25(10), pp. 1264-1277.
- Cummings J.A. (1982). Vertical distribution patterns of calanoid copepods in the western gulf of mexico. Ph.D. Thesis Dissertation in Oceanography. Texas A&M University. 146 pp.
- Dagg M.J., Jackson G.A. y Checkley D.M. Jr. (2014). The distribution and vertical flux of fecal pellets from large zooplankton in Monterey Bay and coastal California. *Deep-Sea Research I*, 94: 72-86

- Daly, L. K. y Smith, O. W. (1993). Physical-biological interactions influencing marine plankton production', Annu. Rev. Ecol. Syst., 24, pp. 555–585.
- Damien, P., Fommervault, O., Sheinbaum, J., Jouanno, J., Camacho-Ibar, V. F., y Duteil, O. (2018). Partitioning of the open waters of the Gulf of Mexico based on the seasonal and interannual variability of chlorophyll concentration. Journal of Geophysical Research: Oceans, 123: 2592–2614.
- de Boyer Montégut, C., Madec, G., Fischer, A. S., Lazar, A., y ludicone, D. (2004). Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. Journal of Geophysical Research, 109: C12003.
- Elliott, B.A. (1982). Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. Journal of Physical Oceanography, 12: 1292–1309.
- Elliott, D. T., Pierson, J. J. y Roman, M. R. (2012) 'Relationship between environmental conditions and zooplankton community structure during summer hypoxia in the northern Gulf of Mexico', Journal of Plankton Research, 34 (7): 602–613.
- Emery J.W. (2003). Water types and water masses. En: Encyclopedia of Ocean Sciences. Elsevier Science: 1556 - 1567.
- Espinosa-Fuentes M.L., Flores-Coto C., Sanvicente-Añorve L. y Zavala-García F. (2009). Vertical distribution of zooplankton biomass and ichthyoplankton density during an annual cycle on the continental shelf of the southern Gulf of Mexico. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 44 (2): 477-488.
- Fernández-Álamo, M.A. y Farber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography, 69: 318-359.
- Ferrari D.F. y Bradley P.B. (1994). Ecology and morphology of copepods: Proceedings of the 5th International Conference on Copepoda. Springer Science & Business Media. 530 pp.
- Fleminger, A. (1956). Taxonomic and distributional on the epiplanktonic calanoid copepods (Crustacea) of the Gulf of Mexico. PhD Dissertation, Harvard University Library. 317 p.
- Fock H. (2000). Analysis of community structure. En: Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R. and Huntley M. (Eds). Zooplankton Methodology Manual. ELSEVIER Academic Press. London, UK. 684 pp.
- Fommervault, O., Pérez-Brunius, P., Damien, P., Camacho-Ibar, V. y Sheinbaum, J. (2017). Temporal variability of chlorophyll distribution in the Gulf of Mexico: bio-optical data from profiling floats. Biogeosciences, 14: 5647-5662.
- Fratantoni, P. S., Lee T. N., Podesta G., and Muller-Karger F. (1998). The influence of Loop Current perturbations on the formation and evolution of Tortugas eddies in the southern Stratis of Florida, Journal of Geophysical Research, 103: 24759-24779.

- Gasca R., Segura P.L. y Suárez M.E. (1996). Capítulo 1: El zooplancton marino. En: Gasca R. y Suárez E. (eds). Introducción al estudio del zooplancton marino (pp.1-36). Ciudad de México, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT.
- Gismervik, I., Olsen, Y. y Vadstein, O. (2002). Micro- and mesozooplankton response to enhanced nutrient input – a mesocosm study. *Hydrobiologia*, 484: 75–87.
- Greer, A. T., et al. (2016). Examining mesozooplankton patch structure and its implications for trophic interactions in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 38: 1115–1134.
- Grice, G.D. (1960). Calanoid and cyclopoid copepods collected from the Florida Gulf coast and Florida Keys in 1954 and 1955. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 10 (2): 217-226.
- Gusmão, F. & Mckinnon, A. (2009). Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *Journal of Plankton Research*, 31: 1101-1117
- Halsband, C. y Hirche, H. J. (2001). Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 209: 219-229.
- Heileman S. y Rabalais N. (2009). XV- 50 Gulf of Mexico LME. The UNEP Large Marine Ecosystem Report. A perspective on the changing condition in LMEs of the world's Regional Seas. UNEP Regional Seas Report and Studies, 182 pp.
- Hernández-Trujillo, S. y Esqueda-Escárcega G.M. (2002). La diversidad de copépodos marinos en México. *Océánides*, 17(1): 57-68.
- Hidasi J. (2016). How to perform CCA and Partial CCA in R?. En: Canonical Correspondence Analysis: CCA and Partial CCA. Available at <http://rfunctions.blogspot.com/2016/11/canonical-correspondence-analysis-cca.html>
- Hirst, A. G. y Kiørboe, T. (2014). Macroevolutionary patterns of sexual size dimorphism in copepods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20140739.
- Hoskins BJ, Draghici I y Davies HC. (1978). A new look at the *w*-equation. *Q. Journal of the Royal Meteorological Society*, 104: 31–38
- Howey, T. W. (1976) Zooplankton of the Gulf of Mexico: Distribution of Displacement Volume, Occurrence of Systematic Groups, Abundance and Diversity Among. PhD Thesis. University of Louisiana. 99 pp.
- Hulsemann (1996). Copépodos. En: Gasca R. y Suárez E. (eds). Introducción al estudio del zooplancton marino. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT: 249-295.
- Ikeda, T., Kanno, Y., Ozaki, K. y Shinada A. (2001). Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, 139: 587-596

- Isaacs, J.D. (1973). Potential trophic biomasses and trace-substance concentrations in unstructured marine food webs. *Marine Biology*, 22: 97–104
- Khodami, S., McArthur, J. V., Blanco-Bercial, L. y Martínez Arbizu, P. (2017). Molecular Phylogeny and Revision of Copepod Orders (Crustacea: Copepoda). *Scientific Reports* 7 (1): 1-11.
- Kiørboe, T. (1991). Pelagic fisheries and spatio-temporal variability in zooplankton production. *Bull. Plankton Soc. Japan (Special Volume)*: 229-249.
- Kiørboe, T. (2006). Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. *Oecologia*, 148: 40–50.
- Kiørboe, T., Ceballos, S., y Thygesen, U. (2015). Interrelations between senescence, life-history traits, and behavior in planktonic copepods. *Ecology*, 96(8): 2225-2235.
- Klein, P. y Lapeyre, G. (2009). The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science* 1: 351–75
- Lane, P.V.Z., Smith, S.L., Gruber, H.C. y G. L. Hitchcock. (2003). Mesoscale circulation and the surface distribution of copepods near the south Florida keys. *Bull. Mar. Sci.*, 72(1): 1–18.
- Landry, M.R. (2002). Integrating classical and microbial food web concepts: evolving views from the open-ocean tropical Pacific. *Hydrobiologia* 80: 29-39
- Leben R.R. (2005). Altimeter-derived loop current metrics. En: *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models*. W. Sturges and A. Lugo-Fernandez (eds). Geophysical Monography Series, 161: 181-201.
- Linacre, L., Lara-Lara, R., Camacho-Ibar, V., Herguera, J., Bazán-Guzmán, C., Ferreira-Bartrina, V. (2015). Distribution pattern of picoplankton carbon biomass linked to mesoscale dynamics in the southern Gulf of Mexico during winter conditions. *Deep-Sea Research I*, 106: 55–67. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsri.2015.09.009>
- Litchman, E., Ohman, M. D. y Kiørboe, T. (2013). Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35 (3): 473–484.
- Longhurst A. (1998). Ecological geography of the sea. Academic Press. USA. 398 pp.
- Longhurst A.R., Sathyendranath S., Platt T. y Caverhill C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research* 17: 1245–1271
- López-Salgado, I. y Suárez-Morales, E. (1998). Copepods assemblages in surface waters of the Western Gulf of Mexico. *Crustaceana* 71 (3): 312-330

- López-Salgado, I., Gasca, R. and Suárez-Morales, E. (2000). La comunidad de copépodos (Crustacea) en los giros a mesoscala en el occidente del Golfo de México (Julio, 1995). Revista de Biología Tropical, 48(1): 169–179
- McGillicuddy, D. J. et al. (1998). Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* 394: 263–266
- Marcus, H. N. (1986). Population Dynamics of Marine Copepods: The Importance of Photoperiodism. *American Zoologist*, 26(2): 469–477.
- Martin, A. P. & Richards, K. J. (2001). Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy. *Deep-Sea Research Part II* 48: 757–773
- Martínez-López B. y Zavala-Hidalgo, J. (2009). Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems* 77: 1-20.
- Metzler D. y Becker N. (2017). Canonical Correspondence Analysis. Course Material of Multivariate Statistics in Ecology and Quantitative Genetics. Disponible en: http://evol.bio.lmu.de/_statgen/Multivariate/17SS/
- Mirón P., Beron-Vera F.J., Olascoaga M.J., Sheinbaym J., Pérez-Brunius P. y Foyland G. (2017). Lagrangian dynamical geography of the Gulf of Mexico. *Scientific Reports* 7: 7021.
- Müller-Karger, F. E. et al., (2015). Natural variability of surface oceanographic conditions in the offshore Gulf of Mexico. *Progress in Oceanography* 134: 54–76.
- OBIS. (2019). Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. www.iobis.org.
- Ochoa de la Torre, J. L., Maske Rubach, H., Sheinbaum Pardo, J., & Candela Pérez, J. (2013). Diel and lunar cycles of vertical migration extending to below 1000 m in the ocean and the vertical connectivity of depth-tiered populations. *Limnology and Oceanography*, 58(4): 1207-1214.
- Oksanen J, Blanchet G.F., Friendly M., Kindt R., Legendre P. et al., (2019). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Owre H.B. y Foyo M. 1967. Copepods of the Florida current with illustrate key to genera and species. En: Fauna Caribaea No. 1 Crustacea Part I. Copepoda: 1-137.
- Park, T.S. (1975). Calanoid copepods from the caribbean sea and the Gulf of Mexico and Western Caribbean Sea. *Smithsonian Contributions to Zoology* 196: 37-48
- Pérez-Brunius P., García-Carrillo P., Dubranna J., Sheinbaum J. y Candela J. (2013). Direct observations of the upper layer circulation in the southern Gulf of Mexico. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 85: 182-194,

- Peterson W.T., Fisher J.L., Morgan C.A., Peterson J.O., Burke B.J. y Kurt Fresh K. (2015). Ocean Ecosystem Indicators of Salmon Marine Survival in the Northern California Current. Project Summary. 94 pp.
- Portela, E., Tenreiro, M., Pallàs-Sanz, E., Meunier, T., Ruiz-Angulo, A., Sosa-Gutiérrez, R., & Cusí, S. (2018). Hydrography of the central and western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123: 5134– 5149.
- Postel L., Fock H., y Hagen W. (2000). Biomass and abundance. En: ICES Zooplankton Methodology Manual. Harris R., Wiebe P., Lenz J., Skjoldal R.H. y Huntley M. (eds). Academic Press: 83-192.
- R Core Team. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>
- R Studio Team. (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA <http://www.rstudio.com/>.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. y Desreumaux N. (2005-2018). Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. Sorbonne Université, CNRS. Disponible en: <http://copepodes.obs-banyuls.fr>
- Saiz E., Calbet A., Griffell K., Bersano F.G.J., Isari S., Solé M., Peters J. y Alcaraz M. (2015). Ageing and Caloric Restriction in a Marine Planktonic Copepod. *Scientific Reports* 5, 14962.
- Salas de León D.A., Monreal-Gómez M.A., Sanvicente-Añorve L. y Flores-Coto C. (1998). Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica* 21 (1): 87-93
- Salmerón-García, O, Zavala-Hidalgo J., Mateos-Jasso A. y Romero-Centeno R. (2010). Regionalization of the Gulf of Mexico from space-time chlorophyll-a concentration variability. *Ocean Dynamics*, 61 (4): 439– 448.
- Saltzman, J. y Wishner, K. (1997). Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44: 907-930
- Sanders, H.L. (1968). Marine Benthic Diversity: A Comparative Study. *American Naturalist*, 102 (295): 243- 282.
- Schlitzer, R. (2016). Ocean data view. <https://odv.awi.de/>.
- Sichlau, M. y Kiørboe, T. (2011). Age- and size-dependent mating performance and fertility in a pelagic copepod, *Temora longicornis*. *Marine Ecology Progress Series*, 442: 123-132.

- Someren G. H., Almeda R., Lindegren M. y Kiørboe T. (2017). Gender-specific feeding rates in planktonic copepods with different feeding behavior. *Journal of Plankton Research*, 39 (4): 631–644
- Soto, L.A. y Escobar, E. (1995). Biology and ecology of shallow coastal waters. En: Eleftheriou, A, Ansell, A.D. y Smith C.J. (eds). *Coupling mechanisms related to benthic production in the SW Gulf of Mexico.* 28th EMBS Symposium: 233-24
- Starr, C. y Taggart R. (2009). Biología: la unidad y la diversidad de la vida. Innovación Educativa. México. 1024 p.
- Steel G.D.R. y Torrie H.J. (1981). Chapter 24: Non-parametric statistics. En: Steel G.D.R., Torrie H.J. y Dickey D.A. *Principles and procedures of statistics: A biometrical approach.* Second Edition. Tokyo: McGraw-Hill International Book Company: 533-553.
- Steinberg D.F. y Landry M.R. (2017). Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science* 9 (1): 413-444
- Suárez-Morales, E. (1990). Planktonic copepods: a note on their relationship with upwelling areas in the Campeche Bank and the mexican Caribbean Sea. *Investigaciones Marinas CICIMAR* 5 (1): 87-92
- Suárez-Morales, E. (1992). Lista faunística de los copépodos calanoides (Copepoda:Calanoida) del golfo de México: consideraciones zoogeográficas. *Ciencias Marinas* 18 (1): 119-151.
- Suárez-Morales, E. (1997). Pelagic copepod assemblages during spring upwelling off the Yucatan Peninsula. International Oceanographic Commission (SCOR/IOC-UNESCO) Workshop Rep. 142: 345–352.
- Suárez-Morales, E. (2003). Bibliografía comentada y perspectivas del estudio de los copépodos pelágicos del golfo de México y áreas adyacentes. En Barreiro-Güemes, M. T. *et al.*, (eds) *Planctología mexicana.* México: Sociedad Mexicana de Planctología, p. 300.
- Suárez-Morales, E. y Carrillo-Barrios-Gómez, E. (1990). Conceptos taxonómicos y zoogeográficos en el estudio de los copépodos planctónicos. *Sociedad Mexicana de Historia Natural* 41: 63-68.
- Suárez-Morales, E. y Gasca, R. (1991). Calanoid copepods of the southern Gulf of Mexico (spring 1986). *Bulletin of the Plankton Society of Japan, Special Volumen:* 593-596.
- Suárez-Morales, E. y Gasca, R. (1998). Checklist of copepods in Mexico. *Anales Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Zool.* 69 (1): 105-119.
- Suárez-Morales, E., Gasca, R. y Sosa E. (1990). Calanoid copepods (Copepoda: Calanoida) from the Mexican Western Gulf of Mexico. *Caribbean Journal of Science* 26 (3-4): 122-124

Suárez-Morales, E., Fleeger J.M. y Montagna P.A. (2009). Free-living Copepoda of the Gulf of Mexico. En: D.L. Felder y D.K. Camp (eds.), *Gulf of Mexico: Its Origins, Waters, and Biota, Biodiversity*, Texas A&M University Press. 841–870.

Suárez-Morales, E., Ordóñez-López, U. y Vásquez-Yeomans, L. (2013). Las investigaciones de zooplancton marino en el sureste de México (1985-2010): Logros y perspectivas institucionales. *Sociedad y Ambiente*, 1(1): 96–112.

Suárez-Morales, E., Reid, J. W. y Gasca, R. (2000). Copepoda. En Llorente, J., Gónzalez, E., and Papavero, N. (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. México: UNAM/CONABIO/Bayer: 172–190.

ter Braak, C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

ter Braak, C.J.F. y Verdonschot, P.F.M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Science* 57: 255- 289.

Teuber L., Hagen W., Bode M. y Auel H. (2019). Who is who in the tropical Atlantic? Functional traits, ecophysiological adaptations and life strategies in tropical calanoid copepods. *Progress in Oceanography* 171: 128-135.

The Copepod Project. (2018). A resource for plankton and ecosystems data and visualization tools. Available at <https://www.st.nmfs.noaa.gov/copepod/about/index.html>

Turner, J. T. (1986), Zooplankton Feeding Ecology: Contents of Fecal Pellets of the Copepod *Undinula vulgaris* from Continental Shelf Waters of the Gulf of Mexico. *Marine Ecology*, 7: 1-14.

Turner, J.T. (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39: 395–403

Turner, J.T. (2004). The Importance of Small Planktonic Copepods and Their Roles in Pelagic Marine Food Webs. *Zoological Studies* 43 (2): 255–266.

Utermohl, H. (1958) Zur Ver vollkommung der quantitativen phytoplankton-methodik. Mitteilung Internationale Vereinigung Fuer Theoretische und Angewandte Limnologie, 9. 39 p.

Valiela I. (2015). *Marine ecological processes*. Springer-Science. USA. 555 pp.

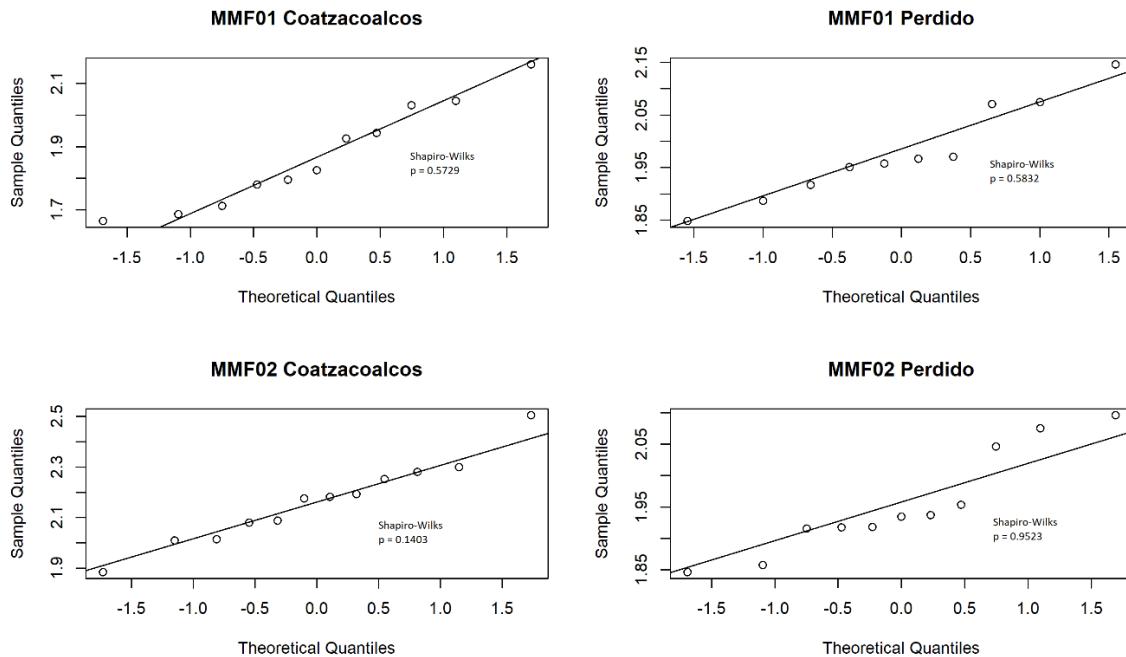
Vázquez De La Cerdá, A. M., Reid, R. O., DiMarco, S. F. y Jochens, A. E. (2005). Bay of Campeche Circulation: An Update. In *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models* (eds W. Sturges y A. Lugo Fernandez). American Geophysical Union: 279-293.

- Vera-Mendoza, R. R. y Salas-de-león, D. A. (2014). Effect of Environmental Factors on Zooplankton Abundance and Distribution in River Discharge Influence Areas in the Southern Gulf of Mexico: 93–112.
- Vives P.J. y Shmeleva A.A. (2006). Crustacea, Copépodos Marinos I. Calanoida. En: Fauna ibérica Volumen 29. Ramos, M.A. *et al.*, (eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 1152 pp.
- Vukovich, F.M. (2007). Climatology of Ocean Features in the Gulf of Mexico Using Satellite Remote Sensing Data. *Journal of Physical Oceanography*, 37: 689.
- WoRMS. (2019). World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ.
- Zavala-García, F., Flores-Coto, Cesar y Espinosa-Fuentes, M.L. (2016). Relación entre la biomasa zooplanctónica y las descargas de aguas continentales, en el sur del Golfo de México (1984-2001). *Revista de Biología marina y Oceanografía*, 51 (1): 21-31
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S.L., y O'Brien, J.J. (2003). Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108, 3389.

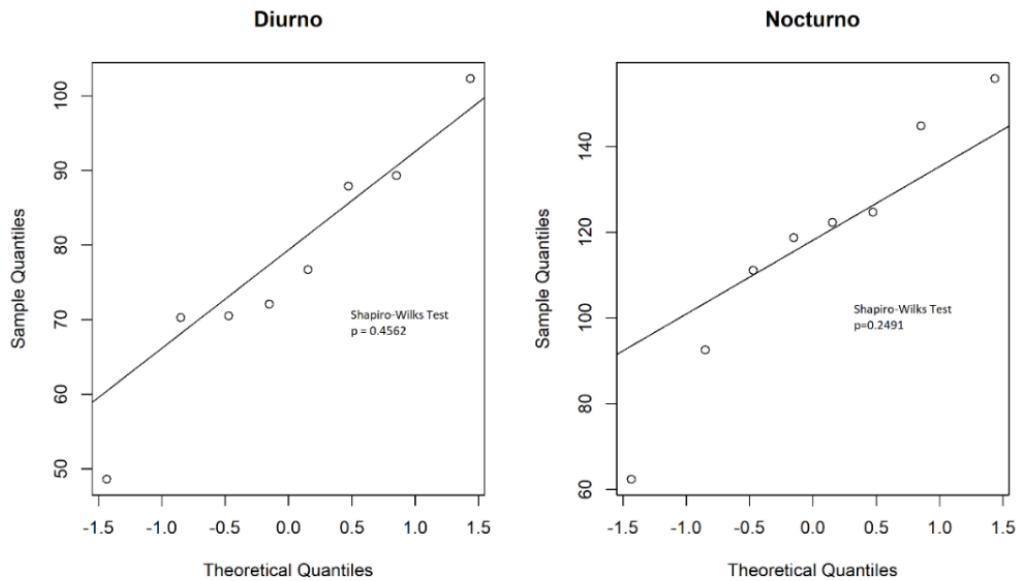
Anexos

Anexo 1. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad de varianza (Barlett) para a) la biomasa estandarizada de copépodos calanoides por zona y crucero (Barlett, $p= 0.0735$), b) para las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos (Barlett, $p = 0.5252$) y c) todas las estaciones considerando si fueron arrastres diurnos o nocturnos (Barlett, $p= 0.8511$).

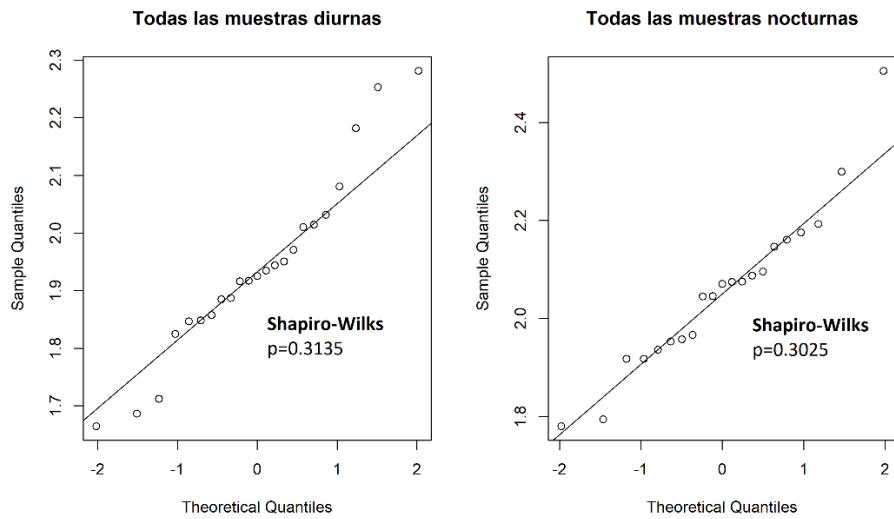
A)



B)

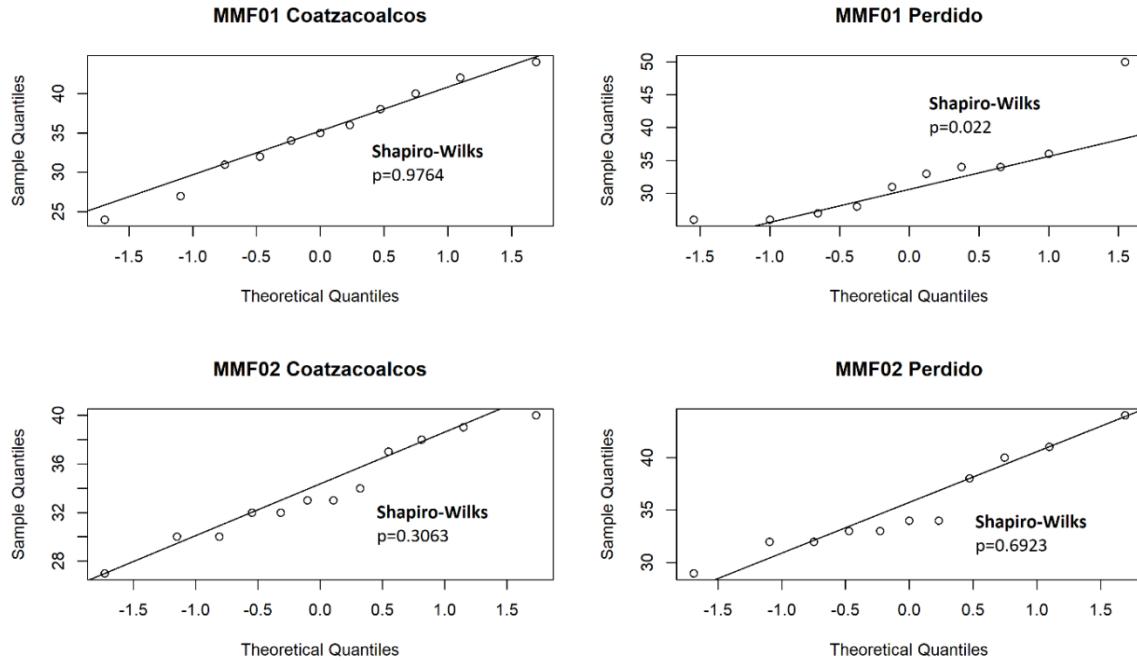


C)

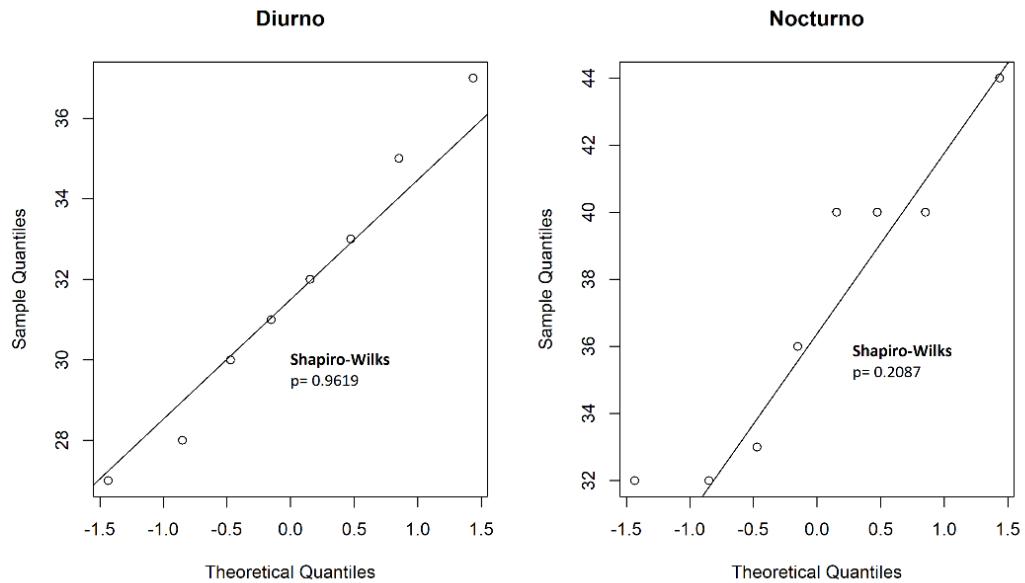


Anexo 2. Pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (Barlett) para a) la riqueza de copépodos calanoides por zona y crucero (Barlett, $p= 0.2673$), b) riqueza de las estaciones con arrastres diurnos y nocturnos (Barlett, $p= 0.4605$), y c) riqueza de todas las estaciones de acuerdo a si fueron arrastres diurnos o nocturnos (Barlett, $p= 0.2172$).

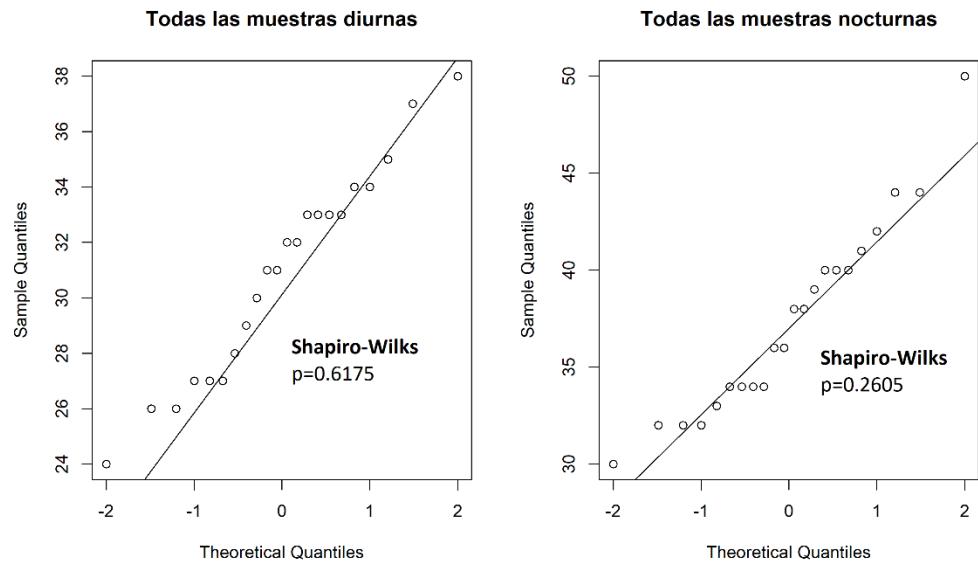
A)



B)



C)



Anexo 3. Promedio y desviación estándar de la biomasa estandarizada ($\text{ml}/1000\text{m}^3$) de copépodos calanoides, copépodos no-calanoides y zooplancton sin copépodos en los cruceros MMF01 y 02. Los porcentajes de contribución (entre paréntesis) representan la contribución de cada grupo a la biomasa zooplanctónica total por cada crucero.

Crucero	Región	Copépodos calanoides	Copépodos no calanoides	Zooplancton sin copépodos	Zooplancton total
MMF01	Coatzacoalcos	79 ± 31 (38%)	16 ± 6 (8%)	112 ± 47 (54%)	208 ± 57 (100%)
	Perdido	97 ± 221 (40%)	18 ± 4 (7%)	127 ± 83 (52%)	242 ± 97 (100%)
MMF02	Coatzacoalcos	156 ± 64 (54%)	46 ± 15 (16%)	86 ± 61 (30%)	287 ± 120 (100%)
	Perdido	92 ± 18 (59%)	34 ± 7 (22%)	31 ± 26 (20%)	156 ± 38 (100%)

Anexo 4. Biomasa estandarizada (ml/1000 m³) de copépodos calanoides en estaciones en los cuales se hicieron arrastres diurnos y nocturnos.

Crucero	Región	Estación	Diurno	Nocturno	Razón Nocturno/Diurno
MMF01	Coatzacoalcos	C10	49	145	3
		C14	88	62	1
	Perdido	B5	89	119	1
		B9	71	93	1
MMF02	Coatzacoalcos	C14	77	122	2
		D16	102	156	2
	Perdido	B5	70	111	2
		B9	72	125	2

Anexo 5. Promedio, desviación estándar y porcentaje de contribución (entre paréntesis) al total de la abundancia estandarizada (individuos/1000 m³) por crucero y región de estudio de copépodos calanoides y no calanoides.

Crucero	Región	Copépodos Calanoides	Copépodos No Calanoides	Razón Calanoides / No Calanoides
MMF01	Coatzacoalcos	48,660 ± 32,711 (70%)	20,794 ± 12,183 (30%)	2.3
	Perdido	58,901 ± 29,769 (67%)	28,728 ± 15,326 (33%)	2.1
MMF02	Coatzacoalcos	81,370 ± 28,776 (56%)	64,890 ± 23,278 (44%)	1.3
	Perdido	45,585 ± 8,643 (55%)	37,411 ± 9,104 (45%)	1.2

Anexo 6. Abundancia estandarizada (ind./1000 m³) de copépodos calanoides en estaciones con arrastres diurno y nocturno.

Crucero	Región	Estación	Diurno	Nocturno	Razón Nocturno/Diurno
MMF01	Coatzacoalcos	C10	37,020	118,140	3.2
		C14	30,081	18,490	0.6
	Perdido	B5	55,833	96,060	1.7
		B9	31,275	49,032	1.6
MMF02	Coatzacoalcos	C14	39,399	60,297	1.5
		D16	41,852	66,993	1.6
	Perdido	B5	29,891	53,283	1.8
		B9	40,857	55,526	1.4

Anexo 7. Abundancia estandarizada promedio ± desviación estándar (D.E.) de los copépodos calanoides diferenciados por sexo y estadio, y porcentaje de contribución a la abundancia total.

Crucero	Región	Estadio	Diferenciación sexual	Media ± D.E. (% Contribución)
MMF01	Coatzacoalcos	CI-CIV	Sin diferenciar	9,355 ± 7,203 (19.2%)
		CV	Hembra	6,399 ± 5,500 (13.2%)
		CV	Macho	2,418 ± 1,482 (5%)
		CVI	Hembra	24,015 ± 15,302 (49.4%)
		CVI	Macho	6,473 ± 5,831 (13.3%)
	Perdido	CI-CIV	Sin diferenciar	10,044 ± 7,056 (17.1%)
		CV	Hembra	6,298 ± 4,295 (10.7%)
		CV	Macho	3,278 ± 1,749 (5.6%)
		CVI	Hembra	29,432 ± 14,096 (50%)
		CVI	Macho	9,848 ± 5,432 (16.8%)
MMF02	Coatzacoalcos	CI-CIV	Sin diferenciar	19,515 ± 8,147 (24%)
		CV	Hembra	12,751 ± 4,316 (15.7%)
		CV	Macho	3,733 ± 2,423 (4.6%)
		CVI	Hembra	34,549 ± 13,498 (42.5%)
		CVI	Macho	10,789 ± 4,803 (13.3%)
	Perdido	CI-CIV	Sin diferenciar	11,386 ± 5,278 (25%)
		CV	Hembra	5,252 ± 2,396 (11.5%)
		CV	Macho	1,963 ± 1,262 (4.3%)
		CVI	Hembra	20,807 ± 6,900 (45.6%)
		CVI	Macho	6,188 ± 1,091 (13.6%)

Anexo 8. Comparación de la riqueza de copépodos calanoides entre las muestras con arrastres diurnos y nocturnos.

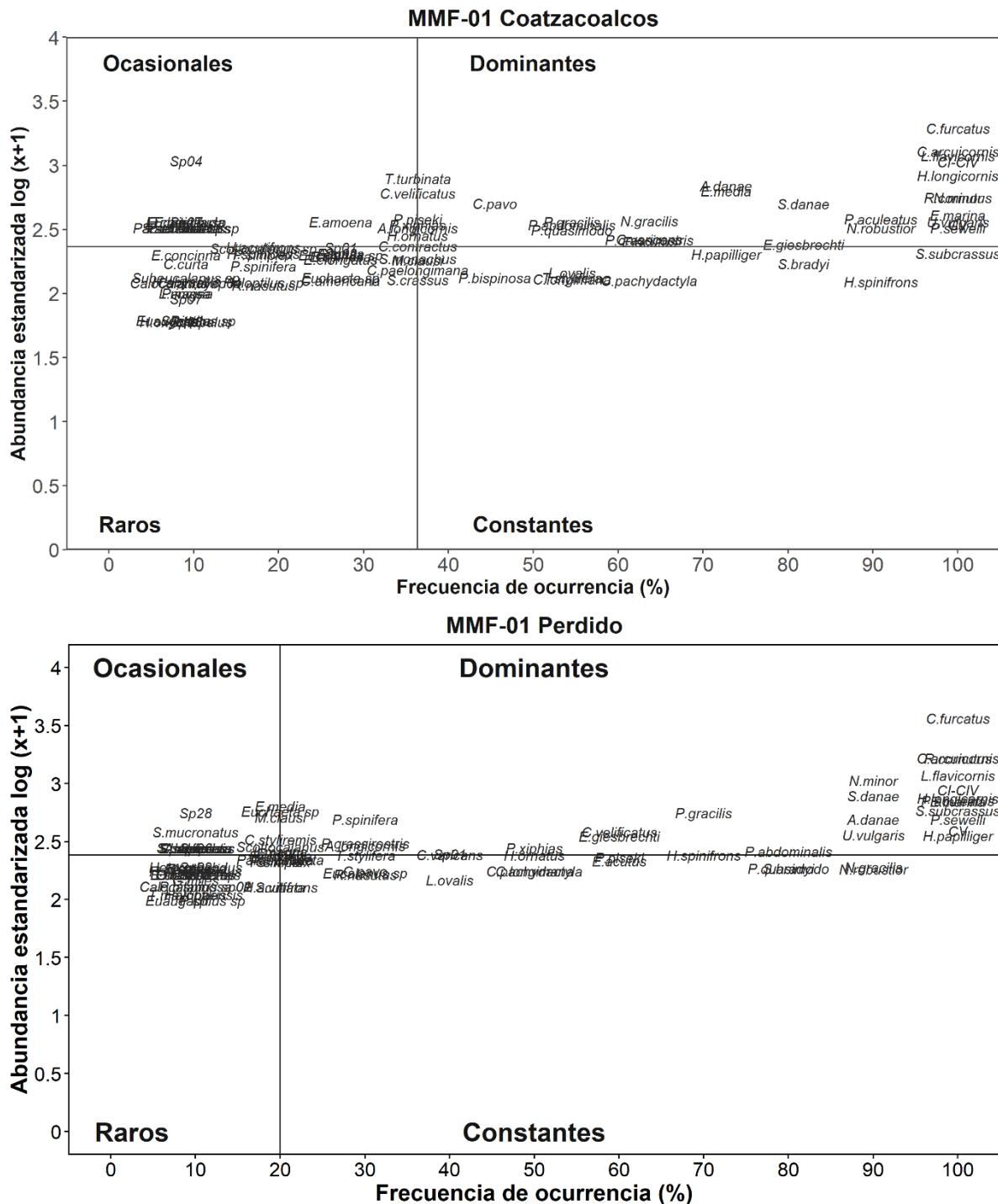
Crucero	Región	Estación	Riqueza diurna	Riqueza nocturna	Razón Nocturno/Diurno
MMF01	Coatzacoalcos	C10	31	44	1.4
	Coatzacoalcos	C14	35	40	1.1
	Perdido	B5	27	33	1.2
	Perdido	B9	28	36	1.3
MMF02	Coatzacoalcos	C14	30	32	1.1
	Coatzacoalcos	D16	37	40	1.1
	Perdido	B5	32	32	1.0
	Perdido	B9	33	40	1.2

Anexo 9. Estimadores de diversidad biológica para la comunidad de copépodos calanoides.

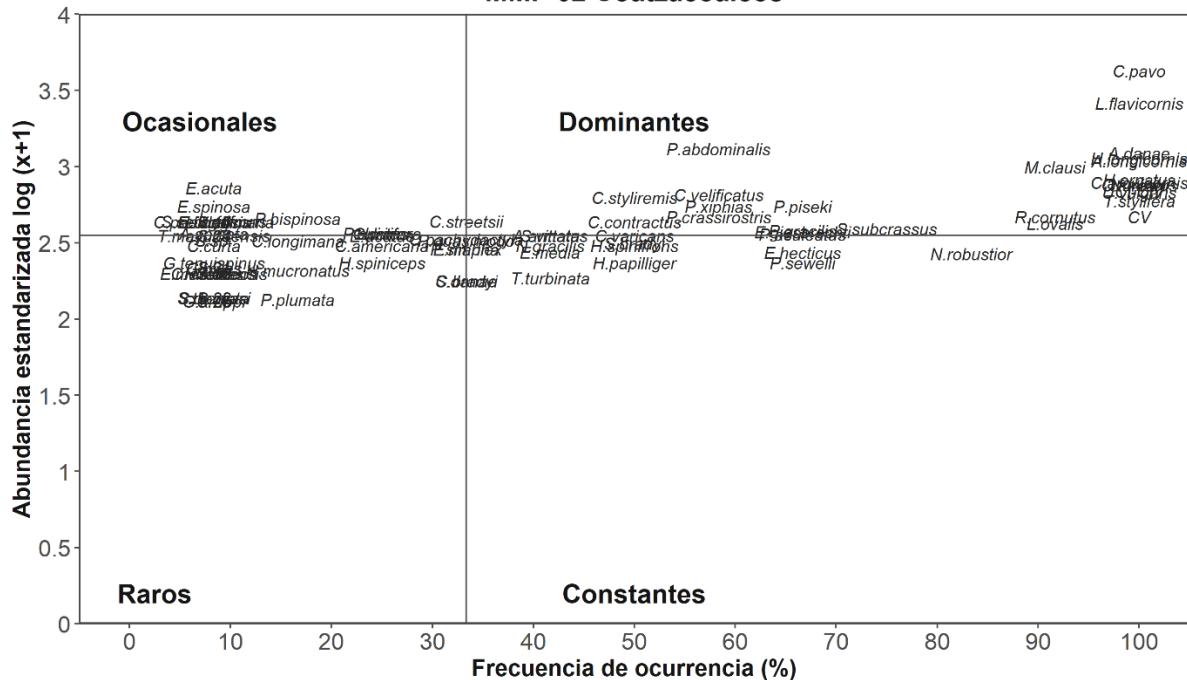
Crucero	Región	Estación	Arrastre	Riqueza (S)	Índice de Shannon (H')	Índice de Pielou (J')
MMF01	Perdido	A1	Diurno	26	2.46	0.75
		A2	Nocturno	34	3.01	0.85
		A3	Diurno	31	2.63	0.77
		A4	Nocturno	50	3.23	0.83
		B5A	Diurno	27	2.63	0.80
		B5B	Nocturno	33	2.81	0.80
		B6	Diurno	26	2.56	0.79
		B7	Nocturno	34	2.96	0.84
		B9A	Diurno	28	2.87	0.86
		B9B	Nocturno	36	3.09	0.86
	Coatzacoalcos	C10A	Diurno	31	2.83	0.82
		C10B	Nocturno	44	3.31	0.88
		C11	Diurno	38	3.06	0.84
		C12	Diurno	24	2.64	0.83
		C13	Diurno	34	2.93	0.83
		C14A	Diurno	35	2.76	0.78
		C14B	Nocturno	40	3.01	0.82
		D15	Nocturno	42	3.04	0.81
		D16B	Diurno	32	3.00	0.87
		D17	Nocturno	36	3.04	0.85
MMF02	Perdido	D18	Diurno	27	2.76	0.84
		A1	Nocturno	41	2.89	0.78
		A2	Diurno	33	2.74	0.78
		A3	Nocturno	34	3.02	0.86
		A4	Nocturno	44	3.24	0.86
		B5A	Diurno	32	2.35	0.68

		B5B	Nocturno	32	2.74	0.79
		B6	Nocturno	34	2.77	0.78
		B7	Nocturno	38	2.96	0.81
		B8	Diurno	29	2.37	0.70
		B9A	Diurno	33	2.82	0.81
		B9B	Nocturno	40	3.13	0.85
	Coatzacoalcos	C10A	Diurno	34	2.78	0.79
		C11	Nocturno	39	3.04	0.83
		C12	Diurno	33	3.03	0.87
		C13	Nocturno	38	3.01	0.83
		C14A	Nocturno	32	2.83	0.82
		C14B	Diurno	30	2.82	0.83
		D15	Diurno	33	2.75	0.79
		D16A	Nocturno	40	3.26	0.88
		D16B	Diurno	37	3.10	0.86
		D17	Nocturno	30	2.75	0.81
		D18	Nocturno	32	2.86	0.82
		E19	Diurno	27	2.66	0.81

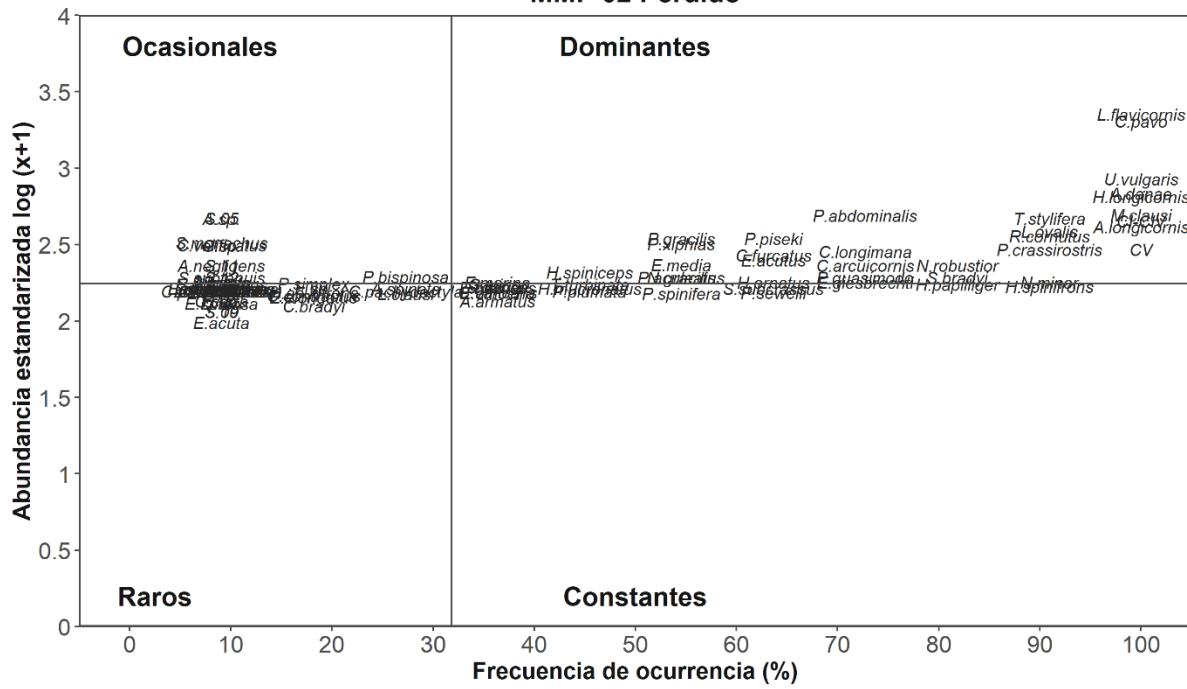
Anexo 10. Clasificación de las especies de copépodos calanoides para MMF01 (invierno) y para MMF02 (verano-otoño) en las regiones de Coatzacoalcos y Perdido, respectivamente, a partir de la prueba de asociación Olmstead-Tukey que se basa en la frecuencia de ocurrencia y la abundancia estandarizada ($\log X+1$) en estaciones. Las líneas vertical y horizontal representan la mediana para cada eje.



MMF-02 Coatzacoalcos



MMF-02 Perdido



Anexo 11. Número de identificación para cada taxón por zona y crucero, taxón, autoridad, clasificación según la prueba de Olmstead-Tukey para los cruceros MMF01 y MMF02 en las regiones de Coatzacoalcos y Perdido. El patrón de presencia indica si las especies fueron dominantes durante ambas temporadas y regiones (dominante), si se presentaron con cualquier categoría en sólo en una región (regional), en un crucero (temporal), en un crucero y región (Temporal y regional) o no tuvieron un patrón (oblicuas).

ID	Especie	Autoridad	MMF01 Coatzacoalcos	MMF01 Perdido	MMF02 Coatzacoalcos	MMF02 Perdido	Patrón de presencia
1	<i>Acartia danae</i>	Giesbrecht, 1889	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
2	<i>Acartia negligens</i>	Dana, 1849	Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
3	<i>Acartia</i> spp.		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
4	<i>Acartia spinata</i>	Esterly, 1911	Ausente	Ausente	Rara	Rara	Temporal
5	<i>Acartia tonsa</i>	Dana, 1849	Rara	Rara	Ausente	Rara	Oblicuas
6	<i>Acrocalanus longicornis</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
7	<i>Aetideus armatus</i>	Boeck, 1872	Ausente	Rara	Dominante	Dominante	Temporal
8	<i>Aetideus</i> sp01		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
9	<i>Arietellus setosus</i>	Giesbrecht, 1892	Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
10	<i>Calanopia americana</i>	F. Dahl, 1894	Ocasional	Ausente	Ocasional	Ausente	Regional
11	<i>Calocalanus contractus</i>	Farran, 1926	Dominante	Rara	Dominante	Rara	Regional
12	<i>Calocalanus pavo</i>	Dana, 1852	Dominante	Constante	Dominante	Dominante	Dominante
13	<i>Calocalanus</i> sp01		Rara	Rara	Ausente	Rara	Oblicuas
14	<i>Calocalanus</i> sp02		Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
15	<i>Calocalanus styliremis</i>	Giesbrecht, 1888	Ausente	Constante	Dominante	Ausente	Oblicuas
16	<i>Candacia bipinnata</i>	Giesbrecht, 1889	Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
17	<i>Candacia curta</i>	Dana, 1849	Rara	Ausente	Rara	Rara	Oblicuas
18	<i>Candacia longimana</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Rara	Dominante	No siempre dominante
19	<i>Candacia pachydactyla</i>	Dana, 1849	Constante	Dominante	Dominante	Rara	Oblicuas
20	<i>Candacia paelongimana</i>	Fleminger and Bowman, 1956	Constante	Ausente	Rara	Rara	Oblicuas
21	<i>Candacia varicans</i>	Giesbrecht, 1892	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
22	<i>Centraugaptillus ratrayi</i>	T. Scott, 1894	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
23	<i>Centropages bradyi</i>	Wheeler, 1900	Ausente	Ausente	Constante	Rara	Temporal
24	<i>Centropages velificatus</i>	(Oliveira, 1947)	Dominante	Dominante	Dominante	Rara	Dominante
25	<i>Centropages violaceos</i>	Claus, 1863	Ausente	Ausente	Rara	Rara	Temporal
26	<i>Chirundina streetsii</i>	Giesbrecht, 1895	Ausente	Ausente	Dominante	Rara	Temporal

27	<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	Dana, 1849	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
28	<i>Clausocalanus furcatus</i>	Brady, 1883	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
29	<i>Euaetideus acutus</i>	Farran, 1929	Dominante	Dominante	Ocasional	Dominante	No siempre dominante
30	<i>Euaetideus giesbrechti</i>	Cleve, 1904	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
31	<i>Euaugaptillus filigerus</i>	Claus, 1863	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
32	<i>Euaugaptillus hecticus</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Ausente	Dominante	Dominante	Temporal
33	<i>Euaugaptillus spp.</i>		Rara	Rara	Ausente	Rara	Oblicuas
34	<i>Eucalanus elongatus</i>	Dana, 1848	Rara	Ausente	Ausente	Rara	Oblicuas
35	<i>Eucalanus spp.</i>		Rara	Dominante	Ausente	Ausente	Temporal
36	<i>Euchaeta acuta</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Constante	Rara	Rara	Oblicuas
37	<i>Euchaeta concinna</i>	Dana, 1849	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
38	<i>Euchaeta marina</i>	Prestandrea, 1833	Dominante	Dominante	Constante	Dominante	No siempre dominante
39	<i>Euchaeta media</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
40	<i>Euchaeta pubera</i>	Sars G.O., 1907	Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
41	<i>Euchaeta spp.</i>		Rara	Dominante	Ausente	Rara	Oblicuas
42	<i>Euchaeta spinosa</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Rara	Rara	Rara	Rara
43	<i>Euchirella amoena</i>	Giesbrecht, 1888	Ocasional	Constante	Ausente	Constante	Oblicuas
44	<i>Euchirella curticauda</i>	Giesbrecht, 1888	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
45	<i>Euchirella messinensis</i>	Claus, 1863	Ausente	Rara	Rara	Rara	Oblicuas
46	<i>Euchirella spp.</i>		Rara	Rara	Ausente	Ausente	Temporal
47	<i>Euchirella splendens</i>	Vervoort, 1963	Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
48	<i>Gaetanus kruppi</i>	Giesbrecht, 1903	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
49	<i>Gaetanus miles</i>	Giesbrecht, 1888	Ausente	Rara	Rara	Ausente	Oblicuas
50	<i>Gaetanus minor</i>	Farran, 1905	Ausente	Constante	Rara	Dominante	Oblicuas
51	<i>Gaidius tenuispinus</i>	Sars G.O., 1900	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
52	<i>Haloptilus acutifrons</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Constante	Ausente	Rara	Oblicuas
53	<i>Haloptilus fertilis</i>	Giesbrecht, 1892	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
54	<i>Haloptilus latus</i>		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
55	<i>Haloptilus longicornis</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
56	<i>Haloptilus mucronatus</i>	Claus, 1863	Ausente	Ausente	Rara	Dominante	Temporal
57	<i>Haloptilus ornatus</i>	Giesbrecht, 1892	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante

58	<i>Haloptilus oxycephalus</i>	Giesbrecht, 1889	Rara	Rara	Ausente	Ausente	Temporal
59	<i>Haloptilus</i> spp.		Rara	Rara	Ausente	Rara	Oblicuas
60	<i>Haloptilus spiniceps</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Ausente	Rara	Dominante	Oblicuas
61	<i>Hemirhabdus latus</i>	G. O. Sars, 1905)	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
62	<i>Heterorhabdus abyssalis</i>	Giesbrecht, 1889	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
63	<i>Heterorhabdus papilliger</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
64	<i>Heterorhabdus</i> sp01		Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
65	<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
66	<i>Labidocera neri</i>	Krøyer, 1849	Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
67	<i>Lophotrix latipes</i>	T. Scott, 1894	Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
68	<i>Lucicutia clausi</i>	Giesbrecht, 1889	Ausente	Rara	Rara	Rara	Oblicuas
69	<i>Lucicutia flavigornis</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
70	<i>Lucicutia magna</i>	Wolfenden, 1903	Rara	Constante	Ausente	Ausente	Temporal
71	<i>Lucicutia ovalis</i>	Giesbrecht, 1889	Constante	Dominante	Dominante	Dominante	No siempre dominante
72	<i>Lucicutia</i> sp01		Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
73	<i>Lucicutia tenuicauda</i>	Sars, 1907	Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
74	<i>Mecynocera clausi</i>	Thompson, 1888	Constante	Dominante	Dominante	Dominante	No siempre dominante
75	<i>Nannocalanus minor</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
76	<i>Neocalanus gracilis</i>	Dana, 1849	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
77	<i>Neocalanus robustior</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
78	<i>Paracalanus aculeatus</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
79	<i>Paracalanus quasimodo</i>	Bowman, 1971	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
80	<i>Paracandacia bispinosa</i>	Claus, 1863	Constante	Rara	Rara	Ocasional	Oblicuas
81	<i>Paracandacia simplex</i>	Giesbrecht, 1889	Rara	Constante	Constante	Rara	Oblicuas
82	<i>Paraeuchaeta incisa</i>	Sars, 1905	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
83	<i>Paraeuchaeta</i> spp.		Rara	Constante	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
84	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	Dana, 1849	Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal
85	<i>Pareucalanus sewelli</i>	Fleminger, 1973	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
86	<i>Pareucalanus</i> spp.		Rara	Rara	Ausente	Ausente	Temporal
87	<i>Parvocalanus crassirostris</i>	F. Dahl, 1894	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
88	<i>Phaenna spinifera</i>	Claus, 1863	Rara	Dominante	Rara	Dominante	Regional

89	<i>Pleuromamma abdominalis</i>	Lubbock, 1856	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
90	<i>Pleuromamma gracilis</i>	Claus, 1863	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
91	<i>Pleuromamma piseki</i>	Farran, 1929	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
92	<i>Pleuromamma xiphias</i>	Giesbrecht, 1889	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
93	<i>Pontellina plumata</i>	Dana, 1849	Ausente	Ausente	Rara	Dominante	Temporal
94	<i>Rhincalanus cornutus</i>	Dana, 1849	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
95	<i>Rhincalanus nasutus</i>	Giesbrecht, 1888	Rara	Constante	Ausente	Ausente	Temporal
96	<i>Scolecithricella dentata</i>	Giesbrecht, 1892	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
97	<i>Scolecithricella spp.</i>		Ausente	Ausente	Rara	Rara	Temporal
98	<i>Scolecithricella vittata</i>	Giesbrecht, 1892	Rara	Constante	Dominante	Rara	Oblicuas
99	<i>Scolecithrix bradyi</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
100	<i>Scolecithrix danae</i>	Lubbock, 1856	Dominante	Dominante	Constante	Dominante	No siempre dominante
101	<i>Scottocalanus persecans</i>	Giesbrecht, 1895	Ausente	Rara	Ausente	Rara	Regional
102	<i>Scottocalanus securitifrons</i>	T. Scott, 1894	Rara	Ausente	Rara	Ausente	Regional
103	<i>Scottocalanus spp.</i>		Rara	Constante	Ausente	Rara	Oblicuas
104	<i>Scottocalanus thomasi</i>	A. Scott, 1909	Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
105	Sp. 01		Ocasional	Dominante	Ausente	Rara	Oblicuas
106	Sp. 02		Ocasional	Rara	Rara	Rara	Oblicuas
107	Sp. 03		Ausente	Rara	Ausente	Rara	Regional
108	Sp. 04		Ocasional	Ausente	Ausente	Rara	Oblicuas
109	Sp. 05		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
110	Sp. 07		Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
111	Sp. 08		Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
112	Sp. 09		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
113	Sp. 10		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
114	Sp. 11		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
115	Sp. 12		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
116	Sp. 13		Ausente	Ausente	Ausente	Rara	Temporal y Regional
117	Sp. 14		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
118	Sp. 15		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
119	Sp. 16		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional

120	Sp. 17		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
121	Sp. 18		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
122	Sp. 19		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
123	Sp. 21		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
124	Sp. 22		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
125	Sp. 23 Augaptilidae		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
126	Sp. 24 Augaptilidae		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
127	Sp. 25 Augaptilidae		Ausente	Ausente	Rara	Ausente	Temporal y Regional
128	Sp. 26		Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
129	Sp. 27 Undeuchaeta spp.		Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
130	Sp. 28		Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
131	<i>Subeucalanus crassus</i>	Giesbrecht, 1888	Constante	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
132	<i>Subeucalanus monachus</i>	Giesbrecht, 1888	Constante	Rara	Ausente	Rara	Oblicuas
133	<i>Subeucalanus mucronatus</i>	Giesbrecht, 1888	Ausente	Rara	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
134	<i>Subeucalanus</i> spp.		Rara	Ausente	Ausente	Ausente	Temporal y Regional
135	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	Giesbrecht, 1888	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
136	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	Giesbrecht, 1888	Ausente	Rara	Ausente	Rara	Regional
137	<i>Temora stylifera</i>	Dana, 1849	Dominante	Constante	Dominante	Dominante	Dominante
138	<i>Temora turbinata</i>	Dana, 1849	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
139	<i>Temoropia mayubaensis</i>	T. Scott, 1894	Ausente	Rara	Rara	Rara	Oblicuas
140	<i>Undinula vulgaris</i>	Dana, 1849	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
141	Copepoditos CI-CIV		Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante
142	Copepoditos CV		Dominante	Dominante	Dominante	Dominante	Dominante

Anexo 12. Análisis de correspondencia canónica (CCA) para la comunidad de copépodos calanoides en función de las variables ambientales y biológicas medidas *in situ* y pruebas de permutación (MonteCarlo) para comprobar la significancia del primer CCA, de las variables ambientales y los componentes canónicos (ejes).

Factor de inflación de la varianza (VIF, por sus siglas en inglés) de las variables ambientales y biológicas con valores < 10, los cuáles sugieren que no hay colinealidad con una o más variables.					
Clorofila	Temperatura	Salinidad	Oxígeno	Prof. capa de mezcla	Prof. Max. Fluorescencia
2.287683	6.524127	7.479538	5.545563	6.417404	5.471625

Model fórmula = Spp abundance ~ Chlorophyla + Temperature + Salinity + Oxygen + Mixed_Layer + Prof_Max_Flur. Partitioning of scaled Chi-square: Inertia Proportion Total 2.0341 1.0000 -> The total variation in the data is 2.03 Constrained 0.4067 0.1999 -> All explanatory variables explain 20 % of data Unconstrained 1.6275 0.8001
Eigenvalues, and their contribution to the scaled Chi-square Importance of components: CCA1 CCA2 Eigenvalue 0.13523 0.08241 Proportion Explained 0.06648 0.04052 Cumulative Proportion 0.06648 0.10700 -> The first two canonical axes explain 11 % of the total variation in the data CA1 CA2 Eigenvalue 0.12342 0.11686 Proportion Explained 0.06067 0.05745 Cumulative Proportion 0.26059 0.31804
Accumulated constrained eigenvalues/ Importance of components: CCA1 CCA2 Eigenvalue 0.1352 0.08241 -> Eigenvalues Proportion Explained 0.3325 0.20266 Cumulative Proportion 0.3325 0.53521 -> 54 % of the variation can be explained with the environmental variables
Scaling 2 (Correlation) for species and site scores
* Species are scaled proportional to eigenvalues
* Sites are unscaled: weighted dispersion equal on all dimensions

Species scores	CCA1	CCA2
<i>A.danae</i>	0.1407243	0.021873
<i>A.negligens</i>	0.7731597	1.627894
<i>Acartia spp.</i>	0.5802170	1.083108
<i>A.spinata</i>	0.7478680	0.073195
<i>A.tonsa</i>	-1.0285351	0.258864
<i>A.longicornis</i>	0.4962826	-0.197302
<i>A.armatus</i>	0.6010295	0.136622
<i>Aetideus sp1</i>	1.3499298	-0.670305
<i>A.setosus</i>	-0.9951858	0.350071
<i>C.americana</i>	0.0406728	0.195103
<i>C.contractus</i>	0.1617028	0.106771
<i>C.pavo</i>	0.4704981	-0.057983
<i>Calocalanus sp1</i>	-0.2288567	0.500218
<i>Calocalanus sp2</i>	-0.6977339	-0.049467
<i>C.styliremis</i>	0.4148733	-0.830605
<i>C.bipinnata</i>	-0.8401139	-0.527859
<i>C.curta</i>	0.1527160	0.900600
<i>C.longimana</i>	-0.0732511	-0.090731
<i>C.pachydactyla</i>	-0.3654682	-0.116725
<i>C.paelongimana</i>	-0.2506926	0.181425
<i>C.varicans</i>	-0.2249310	0.080207
<i>C.rattrayi</i>	-1.2132839	0.221061
<i>C.bradyi</i>	1.0428292	0.397563
<i>C.velificatus</i>	-0.0586125	-0.011401
<i>C.violaceos</i>	0.7502883	0.855124
<i>C.streetsii</i>	0.8705045	-0.089583
CI-CIV	0.0012207	-0.012896
<i>C.arcuicornis</i>	-0.1394564	-0.007679
<i>C.furcatus</i>	-0.1836279	-0.083773
CV	-0.0219023	-0.013779
<i>E.acutus</i>	-0.1550347	0.355928
<i>E.giesbrechti</i>	-0.0663643	-0.022949
<i>E.filigerus</i>	1.1718983	0.478796
<i>E.hecticus</i>	0.8028710	-0.102141
<i>Euaugaptilus spp.</i>	0.1589673	-0.570340
<i>E.elongatus</i>	-0.2939188	0.324607
<i>Eucalanus spp.</i>	-1.1281141	-0.327078
<i>E.acuta</i>	-0.5425668	-0.226884
<i>E.concinna</i>	-0.9648814	-1.797034
<i>E.marina</i>	-0.6528405	0.054651
<i>E.media</i>	-0.1602358	0.149036
<i>E.pubera</i>	1.1342715	0.928810
<i>Euchaeta spp.</i>	-0.8509640	0.238811
<i>E.spinosa</i>	-0.3149352	0.029968

<i>E.amoena</i>	-0.2249891	0.280818
<i>E.curticauda</i>	-1.2132839	0.221061
<i>E.messinensis</i>	0.3340689	-0.423812
<i>Euchirella spp.</i>	-1.3260246	-0.621565
<i>E.splendens</i>	1.3499298	-0.670305
<i>G.kruppi</i>	1.0749464	0.419914
<i>G.miles</i>	-0.0046039	-1.308063
<i>G.minor</i>	0.4744125	0.089573
<i>G.tenuispinus</i>	0.9643562	-0.144066
<i>H.acutifrons</i>	-0.2707957	-0.167795
<i>H.fertilis</i>	1.0749464	0.419914
<i>H.longicornis</i>	0.0374745	0.010715
<i>H.mucronatus</i>	0.8739993	0.403780
<i>H.ornatus</i>	0.3745273	-0.203073
<i>H.oxycephalus</i>	-0.7792914	0.726087
<i>Haloptilus spp.</i>	-0.4158412	-0.394544
<i>H.spiniceps</i>	0.4171124	0.454963
<i>H.latus</i>	0.9420150	-0.036789
<i>H.abysallis</i>	-0.9648814	-1.797034
<i>H.papilliger</i>	-0.1429487	0.022060
<i>Heterorhabdus sp1</i>	-0.8252926	1.659751
<i>H.spinifrons</i>	-0.0402337	0.144173
<i>L.neri</i>	0.9154257	0.498925
<i>L.latipes</i>	-0.8401139	-0.527859
<i>L.clausi</i>	0.7556154	0.475998
<i>L.flavicornis</i>	0.0212998	-0.005143
<i>L.magna</i>	-0.8899179	-0.612964
<i>L.ovalis</i>	0.3899422	0.073689
<i>Lucicutia sp1</i>	-1.3924174	-0.193894
<i>L.tenuicauda</i>	1.1342715	0.928810
<i>M.clausi</i>	0.5449980	-0.122582
<i>N.minor</i>	-0.0794607	-0.020077
<i>N.gracilis</i>	-0.2377785	-0.182133
<i>N.robustior</i>	-0.0673557	0.079744
<i>P.aculeatus</i>	-0.2237675	0.067910
<i>P.quasimodo</i>	-0.1061821	0.134642
<i>P.bispinosa</i>	-0.1984520	0.168874
<i>P.simplex</i>	0.1500796	-0.526343
<i>P.incisa</i>	-0.9648814	-1.797034
<i>Paraeuchaeta spp.</i>	-1.1813811	-0.584385
<i>P.attenuatus</i>	-1.3924174	-0.193894
<i>P.sewelli</i>	-0.3394011	0.086231
<i>Pareucalanus spp.</i>	-1.2404678	-1.683133
<i>P.crassirostris</i>	0.2829411	-0.057947
<i>P.spinifera</i>	0.2571476	0.126704
<i>P.abdominalis</i>	0.0374043	0.057365

<i>P.gracilis</i>	0.0005442	0.021290
<i>P.piseki</i>	0.2144211	-0.013504
<i>P.xiphias</i>	0.2016809	-0.099042
<i>P.plumata</i>	0.9135406	0.609907
<i>R.cornutus</i>	-0.1226712	-0.034911
<i>R.nasutus</i>	-1.1499087	-0.242254
<i>S.dentata</i>	1.0624931	-0.858789
<i>Scolecithricella spp.</i>	0.9256481	-0.406152
<i>S.vittata</i>	0.3079333	-1.159736
<i>S.bradyi</i>	-0.1125043	-0.135044
<i>S.danae</i>	-0.6421568	-0.014970
<i>S.persecans</i>	-0.0391444	-0.408363
<i>S.securitifrons</i>	-0.5463789	-0.423037
<i>Scottocalanus spp.</i>	-0.7855370	0.023141
<i>S.thomasi</i>	1.0624931	-0.858789
Sp.1	-0.6991455	0.735891
Sp.2	-0.3980835	1.077622
Sp.3	0.2659383	0.083136
Sp.4	0.1756154	0.639791
Sp.5	1.1342715	0.928810
Sp.7	-0.5079503	1.198673
Sp.8	-0.5079503	1.198673
Sp.9	0.7731597	1.627894
Sp.10	0.7731597	1.627894
Sp.11	0.7731597	1.627894
Sp.12	0.5905568	0.491871
Sp.13	0.8450131	-0.276457
Sp.14	1.1718983	0.478796
Sp.15	1.1718983	0.478796
Sp.16	1.1718983	0.478796
Sp.17	1.0749464	0.419914
Sp.18	1.0749464	0.419914
Sp.19	1.0749464	0.419914
Sp.21	1.0624931	-0.858789
Sp.22	1.0624931	-0.858789
Sp.23 Augaptilidae	0.4164257	-3.322604
Sp.24 Augaptilidae	0.4164257	-3.322604
Sp.25 Augaptilidae	1.0749464	0.419914
Sp.26	-0.8401139	-0.527859
Sp.27 Undeuchaeta spp.	-1.2132839	0.221061
Sp.28	-0.8401139	-0.527859
<i>S.crassus</i>	-1.3051763	0.076471
<i>S.monachus</i>	-0.5460090	0.056751
<i>S.mucronatus</i>	-0.8252926	1.659751
<i>Subeucalanus spp.</i>	-1.4547299	-0.256388
<i>S.subcrassus</i>	-0.2585955	0.009122

<i>S.subtenuis</i>	-0.1486250	-0.034991
<i>T.stylifera</i>	0.4093080	-0.064416
<i>T.turbinata</i>	0.1209312	0.288638
<i>T.mayubaensis</i>	0.2700627	-1.538806
<i>U.vulgaris</i>	0.0845197	-0.052689

Site scores (weighted averages of species scores)

	CCA1	CCA2
01_C10*	-0.9814	0.45470
01_C11	-1.3371	0.14496
01_C12	-0.7900	0.01701
01_C13	-1.3238	1.12987
01_C14*	-1.3100	-1.39843
01_D15	-1.4177	-0.32448
01_D16	-0.5380	0.90992
01_D17	-0.9607	0.53905
01_D18	-1.2933	1.48142
01_A1	-1.5270	0.12270
01_A2	-0.7782	-0.50581
01_A3	-0.7850	-1.01933
01_A4	-1.1324	-0.99092
01_B5*	-0.7268	0.22797
01_B6	-0.9149	0.05071
01_B7	-1.3512	1.42235
01_B9*	-1.1968	-0.52096
02_C10	0.4726	0.12613
02_C11	1.9559	0.58467
02_C12	0.8997	0.12798
02_C13	0.7307	-0.10054
02_C14*	1.5202	0.67314
02_D15	0.6073	-0.53915
02_D16*	1.2989	-0.93299
02_D17	0.6628	-1.70369
02_D18	0.5815	-0.58526
02_E-19	0.9920	-4.20667
02_A1	1.0488	1.52542
02_A2	1.7155	2.61442
02_A3	0.2996	0.22761
02_A4	0.6940	0.73376
02_B5*	0.6935	-0.27840
02_B6	0.7264	-0.22576
02_B7	0.9363	-0.29946
02_B8	1.1326	0.63548
02_B9*	0.5673	0.18346

Site constraints (linear combinations of constraining variables)

	CCA1	CCA2
01_C10*	-1.2133	0.22106
01_C11	-1.4547	-0.25639
01_C12	-1.2895	0.02259
01_C13	-1.3632	1.16477
01_C14*	-0.9649	-1.79703
01_D15	-1.3924	-0.19389
01_D16	-0.7068	1.42582
01_D17	-1.2236	0.61469
01_D18	-0.5080	1.19867
01_A1	-0.9952	0.35007
01_A2	-0.5569	-0.42088
01_A3	-1.1005	-0.72673
01_A4	-0.8401	-0.52786
01_B5*	-0.9291	0.20866
01_B6	-0.6977	-0.04947
01_B7	-0.8253	1.65975
01_B9*	-1.4561	-1.59400
02_C10	0.4880	0.63002
02_C11	1.1719	0.47880
02_C12	0.9644	-0.14407
02_C13	0.6503	-0.75668
02_C14*	1.0749	0.41991
02_D15	0.6599	0.29460
02_D16*	1.0625	-0.85879
02_D17	1.0113	-1.84693
02_D18	1.1560	-0.27820
02_E-19	0.4164	-3.32260
02_A1	1.1343	0.92881
02_A2	0.7732	1.62789
02_A3	0.5906	0.49187
02_A4	0.5802	1.08311
02_B5*	1.3499	-0.67031
02_B6	0.8372	-0.11374
02_B7	0.8450	-0.27646
02_B8	0.9154	0.49892
02_B9*	1.1727	0.43032

Biplot scores for constraining variables

	CCA1	CCA2
Chlorophyla	0.3339	0.619377
Temperature	0.8114	-0.258375
Salinity	0.7204	-0.158961
Oxygen	-0.5129	-0.250437
Mixed_Layer	-0.8623	0.001648
Prof_Max_Flur.	0.7287	0.190140

Pruebas de permutación (MonteCarlo)

Testing the significance of the model				
	Df	ChiSquare	F	Pr(>F)
Model	6	0.40666	1.2077	0.004 **
Residual	29	1.62748		

Testing the significance of environmental variables				
Terms added sequentially (first to last)				
Df	Df	ChiSquare	F	Pr(>F)
Chlorophyla	1	0.07085	1.2624	0.042 *
Temperature	1	0.10722	1.9105	0.001 ***
Salinity	1	0.03559	0.6341	0.996
Oxygen	1	0.08095	1.4425	0.003 **
Mixed_Layer	1	0.04755	0.8473	0.8473
Prof_Max_Flur.	1	0.0645	1.1493	0.171
Residual	29	1.62748		

Testing the significance of CCA axes (at least the first two or three should present a significant p value):				
	Df	ChiSquare	F	Pr(>F)
CCA1	1	0.13523	2.4097	0.001 ***
CCA2	1	0.08241	1.4685	0.37
CCA3	1	0.06307	1.1238	0.915
Residual	29	1.62748		