



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE QUETOGNATOS EN  
AGUAS EPIPELÁGICAS DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**LIC. EN C.T. KARLA SAMARA SIERRA ZAPATA**

**TUTOR PRINCIPAL**

DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

DR. PABLO HERNÁNDEZ ALCÁNTARA  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DR. MIGUEL ÁNGEL ALATORRE MENDIETA  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DRA. MARÍA GUADALUPE PONCE VÉLEZ  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DR. GERARDO RIVAS LECHUGA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO, 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



# **ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE QUETOGNATOS EN AGUAS EPIPELÁGICAS DEL SUR DEL GOLFO DE MÉXICO**

## **TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**LIC. EN C.T. KARLA SAMARA SIERRA ZAPATA**

### **TUTOR PRINCIPAL**

DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

### **COMITÉ TUTOR:**

DR. PABLO HERNÁNDEZ ALCÁNTARA  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DR. MIGUEL ÁNGEL ALATORRE MENDIETA  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DRA. MARÍA GUADALUPE PONCE VÉLEZ  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM  
DR. GERARDO RIVAS LECHUGA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO, 2021**

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por darme la oportunidad de continuar mi formación académica y la obtención de una maestría que, sin duda, será un parteaguas en mi camino profesional.

Mi mayor agradecimiento va dirigido a mi directora de tesis, la Dra. Laura Sanvicente Añorve, quien aparte de mostrarme sus muchos conocimientos y experiencia, me brindó amistad y consejos que le agradezco de corazón y guardo como valiosos tesoros del conocimiento. Gracias por mantenerse siempre al pendiente, por sus correcciones, comentarios y toda la ayuda que me ha dado a lo largo de este tiempo. Espero seguir aprendiendo de usted.

A mi comité tutorial:

Al Dr. Miguel Ángel Alatorre Mendieta, por sus valiosos comentarios y por su apoyo y ánimos que fueron piezas claves para la culminación de este trabajo. Usted es una persona que inspira por la pasión que tiene hacia lo que hace. Gracias por esa inspiración.

Al Dr. Pablo Hernández Alcántara, por todas las observaciones y revisiones realizadas a mi investigación, todo esto le aportó un carácter más genuino y profesional a mi tesis. También gracias por todo el apoyo y la motivación durante este tiempo.

A la Dra. Guadalupe Ponce Vélez, por todas las sugerencias que le dieron un toque más completo a mi trabajo de maestría, por todas las aportaciones y comentarios que ayudaron a enriquecer mi proyecto.

Al Dr. Gerardo Rivas Lechuga, por el tiempo dedicado a la revisión de mi trabajo y todos sus comentarios, sin duda este proyecto no sería el mismo sin sus aportaciones. También debo mencionar que sus comentarios siempre ayudaron a mejorar mis conocimientos.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología de Sistemas Pelágicos:

A la M. en C. Elia Lemus Santana por tu amistad, por todos tus consejos, tu apoyo y tus conocimientos, que a lo largo de todos estos años han sido pieza clave en mi desarrollo personal y académico.

A la Lic. en C.T. Mitzi Sánchez Campos por tus consejos y amistad invaluable. Por las aventuras en campo y los conocimientos que juntas hemos adquirido poco a poco a través de estos años.

Al M. en C. Marco Violante Huerta, no sólo por los consejos que me diste a lo largo de mi maestría, sino también por tus habilidades como taxónomo y tu apoyo en la identificación de los quetognatos.

Al Dr. Miguel Ángel Alatorre Mendieta, quien formó parte importante como jefe de campaña durante los cruceros oceanográficos SAV I y SAV II, a través de los cuales se obtuvieron los datos y muestras que permitieron la realización de este proyecto de tesis.

Al M. en C. Faustino Zavala García por el apoyo proporcionado en la realización de trabajos de laboratorio, especialmente, la determinación de biomasa de zooplancton.

A Luis Ernesto Villarreal Rodríguez, por su ayuda en la realización y digitalización de los diagramas de quetognatos mostrados en esta tesis. También gracias por todo el apoyo, consejos y por siempre creer en mí.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de este proyecto a tiempo completo.

Agradezco a todas las personas que se involucraron a lo largo de estos años en la realización de mi maestría, a todos mis profesores, compañeros, familia y amigos. Gracias por tener fe en mí y creer que soy capaz de esto y más.

*A Dora y a Mauricio,  
por todo el amor y apoyo que me han dado,  
por alentar mis metas y convicciones.  
Son los mejores padres que la vida pudo darme.*

*A Luis,  
por todo tu amor, respeto y confianza.  
Recuerda que tú eres mi norte,  
mi ancla, mi fuerza,  
te amo.*

*“Para desembarcar en la isla de la sabiduría,  
hay que navegar en un océano de inquietudes”*

*-Sócrates*

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	9
INTRODUCCIÓN.....	10
OBJETIVOS.....	12
Objetivo general.....	12
Objetivos particulares.....	12
ÁREA DE ESTUDIO.....	13
Condiciones ambientales.....	14
Ríos y cuencas influyentes.....	14
Influencia de las actividades humanas en la zona de estudio.....	18
Corrientes y masas de agua.....	18
MATERIAL Y MÉTODO.....	20
Trabajo de campo.....	20
Trabajo de laboratorio .....	22
<i>Estimación de biomasa de zooplancton</i> .....	22
<i>Biomasa, densidad e identificación específica de quetognatos</i> .....	22
Análisis de la información.....	24
<i>Parámetros ambientales influyentes en la distribución de quetognatos</i> .....	24
<i>Agrupamiento de estaciones de acuerdo con la composición específica</i> .....	25
<i>Riqueza y diversidad de especies</i> .....	27
<i>Tasa de alimentación de quetognatos</i> .....	27
RESULTADOS.....	28
Hidrología.....	28
Biomasa y densidad total de organismos.....	36
<i>Biomasa de zooplancton</i> .....	36

<i>Biomasa de quetognatos</i> .....	36
<i>Densidad de quetognatos</i> .....	40
Composición específica de los quetognatos.....	42
<i>Dificultades en la identificación de las especies</i> .....	44
Patrones de distribución y abundancia de las especies.....	52
Parámetros ambientales influyentes en la distribución y abundancia de los quetognatos.....	54
Asociaciones faunísticas.....	57
<i>Riqueza y diversidad de especies</i> .....	66
Tasa de alimentación diaria de <i>Flaccisagitta enflata</i> .....	68
DISCUSIÓN.....	69
<i>Producción de la zona de estudio</i> .....	69
<i>Biomasa y densidad de quetognatos</i> .....	72
<i>Parámetros ambientales influyentes en la distribución de quetognatos</i> .....	74
<i>Composición faunística</i> .....	75
<i>Asociaciones de las especies de quetognatos</i> .....	79
<i>Tasa de alimentación de Flaccisagitta enflata</i> .....	81
CONCLUSIONES.....	84
LITERATURA CITADA.....	87
Apéndice I. Tabla de caracteres específicos de los quetognatos registrados en el Golfo de México.....	103
Apéndice II. Mapas de distribución de las especies.....	114

## RESUMEN

Se analizó la estructura de la comunidad de quetognatos y tasa de alimentación de la especie dominante en aguas neríticas y oceánicas frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México. Se recolectaron 53 muestras de zooplancton durante las campañas oceanográficas SAV I (época de nortes, 21 estaciones) y SAV II (época de lluvias, 32 estaciones) mediante arrastres oblicuos con una red Bongo con mallas de 333 y 505  $\mu\text{m}$ . En laboratorio, se midió la biomasa de zooplancton en peso húmedo y el aporte de los quetognatos a la biomasa se hizo con estimaciones de bio-volúmenes, utilizando la malla de 333  $\mu\text{m}$ . Los quetognatos se extrajeron a partir de alícuotas de dichas muestras. Los resultados indicaron que los quetognatos aportaron hasta el 42% a la biomasa de zooplancton durante época de nortes y hasta el 52% en lluvias. A través de un Análisis de Regresión por Árboles (ARA) se determinó que una alta densidad de quetognatos se relaciona con valores altos de biomasa de zooplancton, considerada como una medida de la disponibilidad de alimento para los quetognatos. Entre los quetognatos, se reconocieron tres familias, 11 géneros y 17 especies. La especie más abundante fue *Flaccisagitta enflata* (58.1%), seguida de *Parasagitta megalophthalma* (6.5%), *Krohnitta subtilis*, *Serratosagitta serratodentata*, *Mesosagitta minima*, *Ferosagitta hispida*, *Decipisagitta decipiens*, *Pterosagitta draco*, *Parasagitta tenuis*, *Sagitta bipunctata*, *Parasagitta friderici* (entre 1 y 5%) y *Solidosagitta planctonis*, *Sagitta helenae*, *Krohnitta pacifica*, *Flaccisagitta hexaptera*, *Decipisagitta sibogae* y *Caecosagitta macrocephala* (< 1%). A través de los métodos de agrupamiento (cluster/SIMPROF) y ordenamiento (n-MDS), se determinaron tres grupos de estaciones (Alvarado, Nerítico y Oceánico) definidos por sus afinidades faunísticas, y se aplicó un análisis SIMPER para conocer las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los tres grupos. El grupo Alvarado se diferenció principalmente por las altas abundancias de *P. tenuis* y *P. friderici* en época de nortes y de *P. megalophthalma* en época de lluvias; el grupo nerítico se distinguió por las altas densidades de *F. enflata* y *K. subtilis*, en tanto que, en el grupo oceánico, *S. serratodentata* registró su mayor abundancia. La riqueza de especies de los quetognatos tuvo un aumento en sentido costa – océano, similar a registros previos de este parámetro. Finalmente, la tasa de alimentación de *F. enflata* sobre los copépodos fluctuó entre 0 y 0.5 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> en nortes, y entre 0 y 1.8 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> durante lluvias. Se discuten formas alternativas de alimentación en los quetognatos.

## INTRODUCCIÓN

El Phylum Chaetognatha está conformado por cerca de 140 especies descritas (Barthélémy y Casanova, 2019; Faure y Barthélémy, 2019). Es un grupo de invertebrados marinos que miden entre 2 y 120 mm de longitud, con cuerpos alargados y tonalidades de transparentes a blancas, uno o dos pares de aletas laterales y una aleta caudal con la que se impulsan (Hyman, 1959, Bone *et al.*, 1991; Casanova, 1999; Jennings *et al.*, 2010). Estos animales conforman uno de los grupos más abundantes del zooplancton marino, donde generalmente se posicionan en el segundo lugar, después de los copépodos (Reeve, 1970; Jennings *et al.*, 2010; Müller *et al.*, 2018; Barthélémy y Casanova, 2019).

Los quetognatos habitan principalmente en el ambiente pelágico; sin embargo, se han registrado algunas especies bénticas (Bone *et al.*, 1991; Casanova, 1996). Estos organismos se distribuyen en aguas tanto polares como tropicales y desde la superficie del océano hasta el fondo marino, aunque su mayor abundancia se registra en los primeros 200 metros de profundidad (Alvariño, 1964, 1965; Harding, 1984; Pierrot-Bults y Nair, 1991; Øresland, 2000).

Las variaciones ambientales de temperatura, salinidad, profundidad, intensidad luminosa y concentración de oxígeno disuelto influyen también en la distribución de estos organismos, por lo que algunas especies de quetognatos son consideradas como indicadoras de masas de agua debido a su rápida respuesta a los cambios en estos factores (Bieri, 1959; Hyman, 1959; Alvariño, 1969; Boltovskoy, 1981; McLelland, 1984; Resgalla, 2008; Müller *et al.*, 2018).

Al ser organismos carnívoros, los quetognatos presentan una estrecha dependencia hacia la abundancia y distribución de su alimento (Hyman, 1959; Alvariño, 1969; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2006). No obstante, su tasa de alimentación, así como su reproducción y crecimiento, pueden ser afectados por las características físico-químicas del ambiente (McLaren, 1963; Feigenbaum, 1982; Johnson y Terazaki, 2004).

Debido a la abundancia de estos organismos y a su papel como depredadores, los quetognatos pueden considerarse como un eslabón de gran importancia en las cadenas tróficas marinas (Hyman, 1959; Casanova, 1999; Øresland, 2000). Reeve (1970) menciona que estos organismos mantienen un papel muy importante entre los herbívoros y los niveles

tróficos superiores ya que no sólo son depredadores, sino que también son consumidos por otros animales como medusas, peces juveniles y copépodos carnívoros (Hyman, 1959; Hopkins *et al.*, 1994). Asimismo, su abundancia numérica los hace ser uno de los grupos más importantes en términos de biomasa del zooplancton (Hopkins, 1982; Müller *et al.*, 2018; Barthélémy y Casanova, 2019).

Numerosos estudios se han centrado en conocer las preferencias alimenticias de los quetognatos, encontrando que la presa más frecuente son los copépodos, grupo más abundante en el zooplancton (Feigenbaum y Maris, 1984; Øresland, 1990; Terazaki, 1995; Giesecke y González, 2004; Baier y Terazaki, 2005). No obstante, recientemente Casanova *et al.* (2012) sugirieron que los quetognatos no sólo son depredadores, sino que también obtienen energía mediante el consumo de materia orgánica disuelta por parte de las células intestinales cuando ingieren agua de mar.

En el sur del Golfo de México, los trabajos sobre quetognatos han descrito principalmente los patrones de distribución y abundancia de las especies (Vega-Rodríguez, 1965; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001; González-Flores, 2005). A fin de complementar estas investigaciones, el presente estudio examinó la estructura de la comunidad de quetognatos, los factores ambientales que influyen en su distribución y la tasa de alimentación de la especie dominante (*Flaccisagitta enflata*) sobre los copépodos. Este trabajo se llevó a cabo mediante el análisis de muestras recolectadas en dos temporadas del año (lluvias y nortes) en aguas neríticas y oceánicas frente a Veracruz, sur del Golfo de México.

## OBJETIVOS

### **General**

Examinar la estructura de la comunidad (composición, abundancia, riqueza y diversidad) de quetognatos en aguas neríticas y oceánicas del sur del Golfo de México frente a la zona centro del Estado de Veracruz durante dos épocas del año (lluvias y nortes), así como las relaciones tróficas que guardan con los copépodos.

### **Particulares**

- Analizar el patrón de distribución de la biomasa de zooplancton durante las dos épocas de muestreo, como una medida de la producción secundaria de la región de estudio.
- Determinar el patrón de distribución general de quetognatos y su aporte a la biomasa del zooplancton.
- Analizar la composición, distribución y abundancia de los quetognatos durante las dos épocas de muestreo.
- Examinar los parámetros ambientales (temperatura, salinidad y disponibilidad de alimento) que influyen en la distribución de los quetognatos durante las dos épocas de muestreo.
- Analizar la existencia de agrupaciones faunísticas dentro del área de estudio y compararlas en términos de composición, densidad, riqueza de especies y diversidad en ambas épocas de muestreo.
- Estimar la tasa de alimentación de la especie de quetognatos dominante sobre los copépodos en cada una de las épocas de muestreo.

## ÁREA DE ESTUDIO

La zona donde se realizaron los muestreos se encuentra ubicada en el Golfo de México frente a la zona centro del estado de Veracruz, limitada al norte por el paralelo  $20^{\circ}\text{N}$  y al este por el meridiano  $95^{\circ}\text{W}$ , mientras que al sur y al oeste colinda con la costa de Veracruz (Fig. 1).

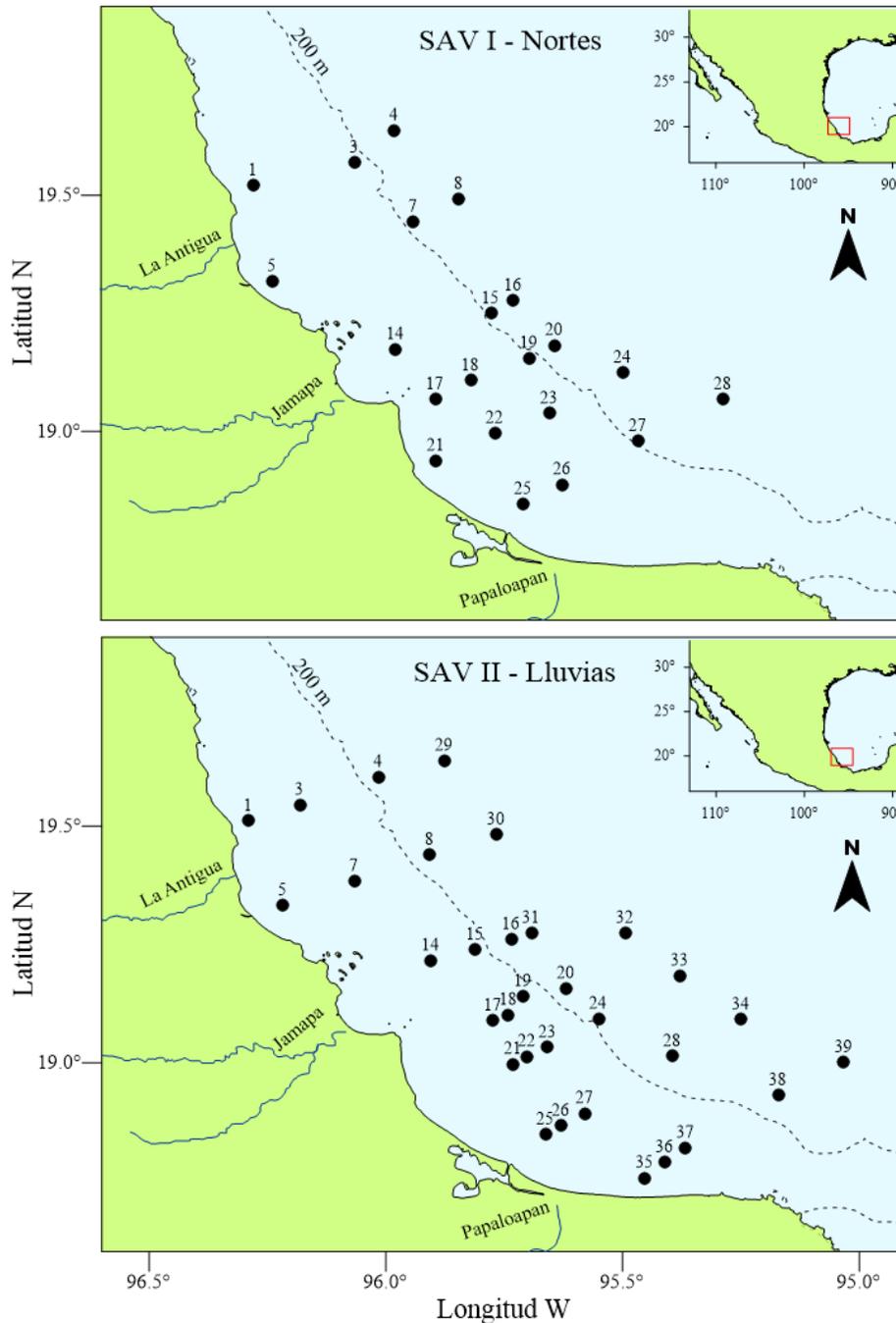


Figura 1. Ubicación de las estaciones de muestreo de las campañas SAV I (realizada durante época de nortes, 21 estaciones) y SAV II (realizada durante época de lluvias, 32 estaciones).

## **Condiciones ambientales**

El Golfo de México es un mar semicerrado ubicado al oeste del Océano Atlántico. Presenta múltiples variaciones en su temperatura superficial, su salinidad y los vientos presentes en la zona (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002). Durante verano son frecuentes las tormentas tropicales, mientras que en otoño e invierno se tiene presencia de ráfagas de viento y descenso de temperaturas (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002).

Las condiciones típicas del Golfo de México son temperaturas que llegan hasta los 30°C y salinidades de 36.5 ups. En la zona costera, la salinidad disminuye debido al aporte de aguas continentales (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002; Vázquez-de la Cerda, 2004).

El área de estudio presenta un clima cálido sub-húmedo con lluvias en verano (Aw) y presenta tres períodos meteorológicos: “secas” de febrero a mayo, con vientos del este y del sureste y baja precipitación, “lluvias” de junio a septiembre, con el mismo régimen de vientos pero alta precipitación, y “nortes” de octubre a febrero, tipificado por fríos vientos del norte y fuertes tormentas ocasionales (Yáñez-Arancibia y Day, 1982).

## **Ríos y cuencas influyentes**

La zona de este trabajo pertenece a la Región Hidrológico-Administrativa X “Golfo-Centro” (Fig. 2), la cual es la segunda más importante del país en términos de precipitación pluvial, con una media anual de 1,626 mm, siendo de junio a octubre los meses de mayor precipitación, con un máximo de 293 mm en el mes de septiembre de acuerdo con registros históricos de 1981 a 2010 (CONAGUA, 2015). La región Golfo-Centro también es la segunda más importante en términos de escurrimiento superficial, con un valor medio de 91,606 millones de m<sup>3</sup> anuales (CONAGUA, 2008).

En el área de estudio se tiene la influencia de tres ríos principales (Fig. 1): el río La Antigua en la zona norte (con un escurrimiento medio superficial de 2,149.9 millones de m<sup>3</sup> anuales), el río Jamapa al centro (con un escurrimiento medio superficial de 2136.1 millones de m<sup>3</sup> anuales) y el río Papaloapan (con un escurrimiento medio superficial de 46,018.3 millones de m<sup>3</sup> anuales) que desemboca en la Laguna de Alvarado, al sur del área de estudio (CONAGUA, 2018). También desembocan en la zona dos ríos menores: el río Actopan, al norte de La Antigua y el río Blanco, que converge junto con el Papaloapan en la desembocadura a la Laguna de Alvarado. La descarga generada por La Antigua y el río

Blanco no es alta, aunque este último tiene importancia debido a los desarrollos industriales que se han asentado cerca de él, causando pérdida de fauna acuática y alto deterioro ambiental (CONAGUA, 2013).

La cuenca del río La Antigua (Fig. 3) tiene un área de 2,827 km<sup>2</sup> y el cauce principal mide 139 km de longitud (CONAGUA, 2008). En toda la cuenca se registra un escurrimiento medio superficial de 2,139 millones de m<sup>3</sup> por año (CONAGUA, 2008). Esta cuenca tiene la influencia de diez localidades, de las cuales, Coatepec, Xico y Teocelo son las más importantes en términos de densidad poblacional (INECC-FGM, 2018a). Respecto al uso de suelo de la cuenca, el 50% es utilizado con fines agrícolas, el 20% se destina a uso pecuario, el 1% está destinado a asentamientos humanos y un 29% se conforma por vegetación natural y cuerpos de agua (INECC-FGM, 2018a).

La cuenca del río Jamapa (Fig. 3) posee un área de extensión de 4,061 km<sup>2</sup> y un escurrimiento medio superficial de 2,563 millones de m<sup>3</sup> de agua anualmente, con una longitud del cauce principal de 368 km (CONAGUA, 2008). Esta cuenca funciona como conexión entre el Parque Nacional Pico de Orizaba y el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano y tiene la presencia de 34 municipios de los cuales, el más importante en términos de densidad poblacional es Córdoba, Veracruz (INECC-FGM, 2018b). El 57% de la superficie de la cuenca es utilizada con fines agrícolas mientras que el 26% se destina para uso pecuario y el 1% de su superficie posee asentamientos humanos y urbanización, de tal forma que el 16% permanece en vegetación natural y cuerpos de agua (INECC-FGM, 2018b).

El río Papaloapan es el segundo río más importante de México después del Grijalva-Usumacinta en términos de escurrimiento superficial anual. Su cuenca (Fig. 3) tiene un área superficial de 46,517 km<sup>2</sup> con un escurrimiento medio superficial de 44,662 millones de m<sup>3</sup> por año y su cauce principal mide 354 km de longitud (CONAGUA, 2008, 2011). En la cuenca del río Papaloapan se tiene la presencia de 244 municipios, cinco Áreas Naturales Protegidas: el Pico de Orizaba, el Cañón de Río Blanco, Tehuacán-Cuicatlán, Los Tuxtlas y el Sistema Arrecifal Veracruzano y tres sitios con categoría RAMSAR: el Sistema Lagunar Alvarado, los humedales de la Laguna La Popotera y los manglares y humedales de la Laguna de Sontecomapan (CONAGUA, 2013). Respecto al uso de suelo, la cuenca del Papaloapan posee zonas donde se llevan a cabo actividades agrícolas, cultivo y desarrollo de pastos, así

como otras donde la principal actividad es la industrial-portuaria y la de extracción petrolera (CONAGUA, 2013; SEMARNAT, 2017).

De acuerdo con los datos de descarga de los tres ríos principales (Tabla 1), se puede observar que durante el año 2007 la mayor descarga en los tres ríos fue en el mes de septiembre, es decir, dos meses antes del muestreo SAV I. Durante el año 2008, la mayor descarga de los tres ríos ocurrió durante el mes de julio, un mes antes del muestreo SAV II (CONAGUA, 2016).

Tabla 1. Volumen mensual de escurrimiento (millones de m<sup>3</sup>) en los ríos principales que desembocan en la zona de estudio durante los años 2007 (año en que se realizó el crucero SAV I) y 2008 (año en que se realizó el crucero SAV II).

	Año 2007			Año 2008		
	La Antigua	Jamapa	Papaloapan	La Antigua	Jamapa	Papaloapan
Enero	749	99	12,067	874	65	15,679
Febrero	739	149	11,859	683	38	16,225
Marzo	633	71	13,321	554	24	11,836
Abril	557	58	14,095	392	13	6,585
Mayo	511	35	19,022	130	32	7,951
Junio	892	139	10,805	3,075	1,355	9,579
Julio	1,361	235	9,503	<b>4,949</b>	<b>2,851</b>	<b>43,521</b>
Agosto	1,975	917	9,417	2,013	523	25,614
Septiembre	<b>3,284</b>	<b>1,377</b>	<b>22,371</b>	2,589	1,849	23,098
Octubre	1,633	495	14,782	2,395	454	17,283
Noviembre	965	125	12,271	1,532	170	6,818
Diciembre	965	101	13,435	1,405	124	5,639
<b>Promedio</b>	1,189	317	13,579	1,716	625	15,819

Información obtenida de CONAGUA (2016).

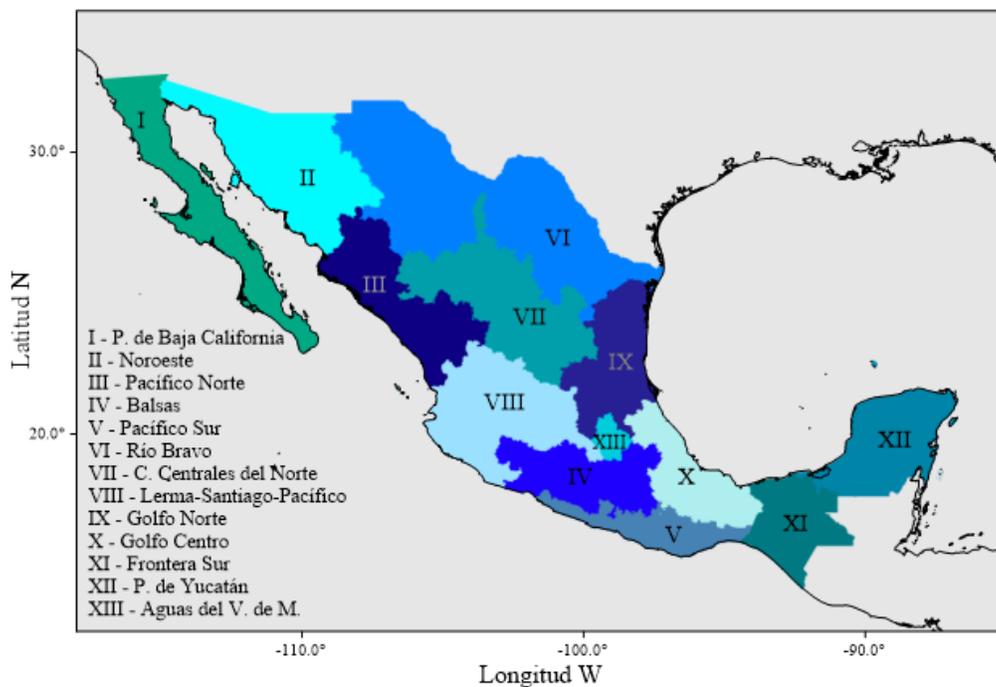


Figura 2. Localización de las regiones Hidrológico-Administrativas de México. Información obtenida de CONAGUA, 2018.

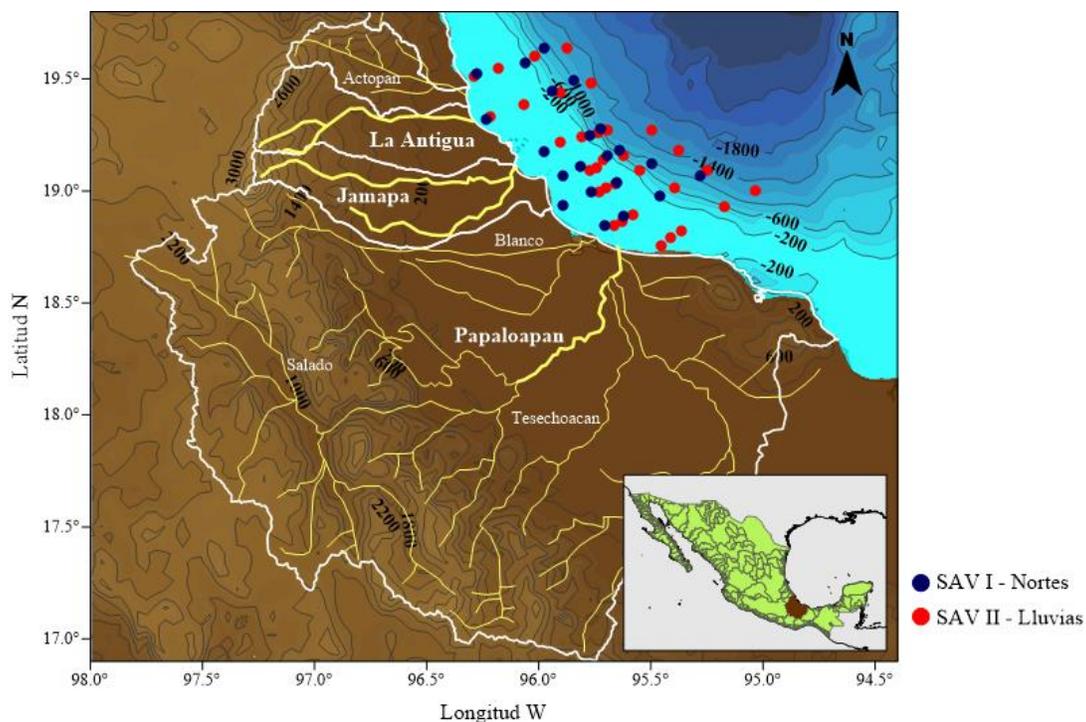


Figura 3. Localización de las cuencas y ríos principales que desembocan en el área de estudio de los cruceros SAV I (época de nortes) y SAV II (época de lluvias). Información obtenida del Portal de Geoinformación de CONABIO, 2021.

### **Influencia de las actividades humanas en la zona de estudio**

En la zona costera del área de estudio existen cinco localidades de importancia: el municipio La Antigua, en el cual se encuentra la desembocadura de dicho río; el puerto y la ciudad de Veracruz; el municipio de Boca del Río, donde se ubica la desembocadura del Jamapa; el municipio de Antón Lizardo; y el municipio de Alvarado, en el cual se encuentra la Laguna de Alvarado y desemboca el río Papaloapan.

Entre el puerto de Veracruz y el municipio de Antón Lizardo se encuentra el polígono que delimita el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), que consta de una zona de arrecifes de gran importancia para México. Este sistema es sumamente sensible y recientemente se ha demostrado que existe un daño ecológico en él principalmente por la sobreexplotación de recursos, las descargas de aguas residuales, los centros urbanos cercanos, el vertimiento de contaminantes dentro de las cuencas de los ríos Papaloapan, La Antigua y Jamapa, y los derrames de sustancias nocivas (principalmente hidrocarburos) debido a la actividad portuaria y pesquera (Granados-Barba *et al.*, 2007; CONANP, 2017; DOF, 2017).

### **Corrientes y masas de agua**

La circulación del Golfo de México se puede dividir en la circulación de la cuenca y la circulación de la plataforma. La primera se encuentra fuertemente influenciada por la dinámica de la Corriente del Lazo, la cual se considera como una de las corrientes más fuertes del mundo, siendo capaz de rellenar la cuenca del Golfo de México en 30 meses (Leipper, 1970; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002). De esta corriente se desprenden giros anti-ciclónicos que migran hacia el norte y oeste del golfo; mientras que, en la parte sur existe un giro semi-permanente conocido como el Giro de Campeche con un patrón de circulación principalmente ciclónico (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002; Pérez-Brunius *et al.*, 2013; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). Este Giro de Campeche tiene un desplazamiento hacia el oeste durante los meses de agosto a diciembre, lo cual lo sitúa cerca de las costas de Veracruz (Salas-Pérez *et al.*, 2012) y produce a su vez, un patrón de circulación dirigido al sur, que, aunado con los vientos en la zona, generan un pequeño giro frente a la desembocadura del río Jamapa (Caballero-Rosas, 1990; Leben, 2005).

La circulación sobre la plataforma está dominada principalmente por el patrón de vientos. Sobre la estrecha plataforma de Tamaulipas y Veracruz la circulación se da en dirección noroeste de mayo a agosto, mientras que de septiembre a marzo la circulación se mueve hacia el sureste. En la parte sureste del golfo, la plataforma continental es más amplia y la circulación se dirige al suroeste durante todo el año; esto implica que de septiembre a marzo se produzca el choque de las dos corrientes frente a Tabasco (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Vázquez-de la Cerda *et al.*, 2005; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). Este patrón general de circulación en la plataforma puede verse afectado por procesos meteorológicos locales que inducen cambios de dirección en las corrientes litorales (Allende-Arandía *et al.*, 2016).

En la zona oeste del Golfo de México, en aguas oceánicas principalmente, se han identificado dos masas de agua: el Agua Subtropical Subsuperficial del Golfo de México con valores típicos de 36.5 ups y 20 °C; y el Agua Común del Golfo de México con salinidad típica de 36.5 ups y temperatura de 22.5 °C (Vidal *et al.*, 1992). Sin embargo, directamente en la plataforma de Veracruz, Hernández-Téllez y Salgado-Rivero (1996) distinguen dos masas de agua: una costera, resultado de la mezcla del Agua Común del Golfo de México con las aguas costeras, con valores típicos de 34 – 36.5 ups y 21 – 29 °C; y una masa de agua producida por la mezcla de las aguas costeras con las descargas continentales, la cual tiene valores típicos de 29 – 34 ups y 27 – 33.5 °C.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Trabajo de campo

Las muestras analizadas provienen de dos campañas oceanográficas (SAV I y SAV II) del proyecto “Sistema Arrecifal Veracruzano” realizadas a bordo del B/O Justo Sierra en aguas neríticas y oceánicas frente a la zona centro del Estado de Veracruz. La campaña SAV I se llevó a cabo del 29 de noviembre al 2 de diciembre de 2007 (temporada de nortes) y cubrió una red de 21 estaciones de muestreo (Fig. 1, Tabla 2); la campaña SAV II se realizó del 13 al 15 de agosto de 2008 (temporada de lluvias) con una red de 32 estaciones (Fig. 1, Tabla 3).

Tabla 2. Coordenadas geográficas de las 21 estaciones de muestreo de la campaña oceanográfica SAV I (temporada de nortes) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, Golfo de México.

SAV I						
Estación	Fecha	Longitud oeste	Latitud norte	Prof. al fondo (m)	Prof. de muestreo (m)	Tiempo de arrastre (min)
M 1	29-nov-07	96.2773	19.5214	41	35	10
M 3	29-nov-07	96.0629	19.5697	170	20	11
M 4	29-nov-07	95.9784	19.6381	898	200	23
M 8	30-nov-07	95.8418	19.4927	1,040	200	26
M 7	30-nov-07	95.9381	19.4438	204	180	22
M 5	30-nov-07	96.2370	19.3180	26	20	21
M 14	30-nov-07	95.9761	19.1744	42	35	14
M 15	30-nov-07	95.7739	19.2499	428	200	27
M 16	30-nov-07	95.7267	19.2773	1,183	200	24
M 20	30-nov-07	95.6390	19.1826	1,048	200	25
M 19	30-nov-07	95.6929	19.1553	134	110	23
M 24	01-dic-07	95.4947	19.1246	998	200	22
M 23	01-dic-07	95.6501	19.0380	72	50	18
M 22	01-dic-07	95.7653	18.9965	32	20	13
M 21	01-dic-07	95.8899	18.9380	20	10	7
M 25	01-dic-07	95.7049	18.8462	25	15	8
M 26	01-dic-07	95.6226	18.8877	55	45	14
M 27	01-dic-07	95.4620	18.9796	197	180	21
M 28	01-dic-07	95.2821	19.0682	1,147	200	26
M 18	02-dic-07	95.8168	19.1078	34	25	16
M 17	02-dic-07	95.8920	19.0680	33	25	16

Las muestras de zooplancton se tomaron con una red Bongo con mallas de 333 y 505  $\mu\text{m}$  y sendos flujómetros en la boca de cada red a fin de estimar el volumen de agua filtrada.

Una vez recuperadas las muestras de la red, se fijaron en formalina al 4%. En cada estación de muestreo se hicieron registros de temperatura, salinidad y clorofila (en base a fluorometría) por medio de una sonda CTD. La profundidad de muestreo varió entre 10 y 200 m, dependiendo de la topografía del fondo marino (Tablas 2 y 3).

Tabla 3. Coordenadas geográficas de las 32 estaciones de muestreo de la campaña oceanográfica SAV II (temporada de lluvias) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, Golfo de México.

SAV II						
Estación	Fecha	Longitud oeste	Latitud norte	Prof. al fondo (m)	Prof. de muestreo (m)	Tiempo de arrastre (min)
M 29	13-ago-08	95.8768	19.6391	1,335	200	26
M 4	13-ago-08	96.0157	19.6043	621	200	16
M 3	13-ago-08	96.1817	19.5456	76	65	14
M 1	13-ago-08	96.2906	19.5114	36	30	15
M 5	13-ago-08	96.2173	19.3325	34	25	18
M 7	13-ago-08	96.0668	19.3842	75	65	15
M 8	13-ago-08	95.9071	19.4395	644	200	20
M 30	13-ago-08	95.7666	19.4829	1,297	200	17
M 31	13-ago-08	95.6927	19.2746	1,267	200	15
M 16	14-ago-08	95.7352	19.2614	1,063	200	19
M 15	14-ago-08	95.8109	19.2391	97	80	19
M 14	14-ago-08	95.9050	19.2164	50	40	15
M 17	14-ago-08	95.7737	19.0894	50	40	15
M 18	14-ago-08	95.7411	19.1010	59	50	19
M 19	14-ago-08	95.7099	19.1406	85	75	15
M 20	14-ago-08	95.6195	19.1575	825	200	15
M 32	14-ago-08	95.4942	19.2747	1,587	200	19
M 33	14-ago-08	95.3784	19.1841	1,505	200	16
M 24	14-ago-08	95.5509	19.0928	475	200	15
M 23	14-ago-08	95.6581	19.0324	67	55	15
M 22	14-ago-08	95.7016	19.0133	57	45	15
M 21	14-ago-08	95.7310	18.9971	38	30	14
M 25	15-ago-08	95.6625	18.8483	42	30	18
M 26	15-ago-08	95.6302	18.8663	51	40	14
M 27	15-ago-08	95.5798	18.8928	63	50	15
M 28	15-ago-08	95.3945	19.0135	597	200	15
M 34	15-ago-08	95.2499	19.0912	1,344	200	22
M 39	15-ago-08	95.0326	19.0005	1,242	200	19
M 38	15-ago-08	95.1715	18.9308	639	200	22
M 37	15-ago-08	95.3667	18.8201	77	65	16
M 36	15-ago-08	95.4108	18.7892	55	45	15
M 35	15-ago-08	95.4528	18.7562	30	20	15

## **Trabajo de laboratorio**

### *Estimación de biomasa de zooplancton*

La biomasa de zooplancton se determinó para las muestras de ambos cruceros obtenidas con la malla de 333  $\mu\text{m}$  y fue estandarizada a 100  $\text{m}^3$  de agua filtrada. Esto se llevó a cabo por medio de un método gravimétrico: peso húmedo; y por un método volumétrico: volumen desplazado.

El método de peso húmedo consiste en filtrar y someter la muestra a un sistema de vacío a fin de remover la mayor cantidad de agua retenida entre la muestra, pero conservando la humedad interna de los organismos; posteriormente, se pesa la muestra en una balanza analítica y la cantidad de biomasa es expresada en  $\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$ , unidades comúnmente empleadas en estudios de zooplancton (Beers, 1976; Postel *et al.*, 2000), lo que permite hacer futuras comparaciones. El método de volumen desplazado se llevó a cabo con la finalidad de comparar posteriormente con el bio-volumen aportado por los quetognatos. Este método consiste en filtrar la muestra con ayuda de una malla de menor o igual apertura que la utilizada para el muestreo para evitar la pérdida de organismos, en este caso se utilizó una malla de 333  $\mu\text{m}$ . Una vez que se ha eliminado la mayor cantidad de agua intersticial, la muestra se vierte en una probeta con un volumen conocido de líquido y la diferencia entre el volumen final y el inicial corresponderá al volumen desplazado por la muestra. Este tipo de método para estimar biomasa, también conocida como bio-volumen, se expresa en  $\text{mL } 100 \text{ m}^{-3}$  (Beers, 1976; Postel *et al.*, 2000).

### *Biomasa, densidad e identificación específica de quetognatos*

Los quetognatos fueron extraídos y analizados a partir de las 53 muestras obtenidas con la malla de 333  $\mu\text{m}$  (las muestras de 505  $\mu\text{m}$  están siendo utilizadas para otros estudios). Debido a la alta abundancia de estos animales, cada muestra se fraccionó con un separador Folsom de dos vías y de cada submuestra/fracción se extrajeron todos los quetognatos para estimar su biomasa y densidad.

Para obtener la biomasa de quetognatos y calcular el porcentaje que aportaron a la biomasa total del zooplancton, se llevó a cabo la medición y estandarización del volumen desplazado por los quetognatos ( $\text{mL } 100 \text{ m}^{-3}$ ), de la misma forma que se realizó para el zooplancton (Beers, 1976; Postel *et al.*, 2000).

La densidad de quetognatos se evaluó mediante el conteo de individuos y posterior estandarización a 100 m<sup>3</sup> de agua filtrada (ind 100 m<sup>-3</sup>).

La identificación del grupo se realizó al nivel taxonómico más específico posible con ayuda de microscopios estereoscópico y óptico y literatura especializada (Tokioka, 1965; McLelland, 1980; Canino y Grant, 1984; Michel, 1984; McLelland, 1989a; Bieri, 1991; Casanova, 1999; Liang *et al.*, 2003; Daponte *et al.*, 2004; Kassatkina, 2007). Los conteos por especie se estandarizaron a 100 m<sup>3</sup> de agua filtrada (ind 100 m<sup>-3</sup>).

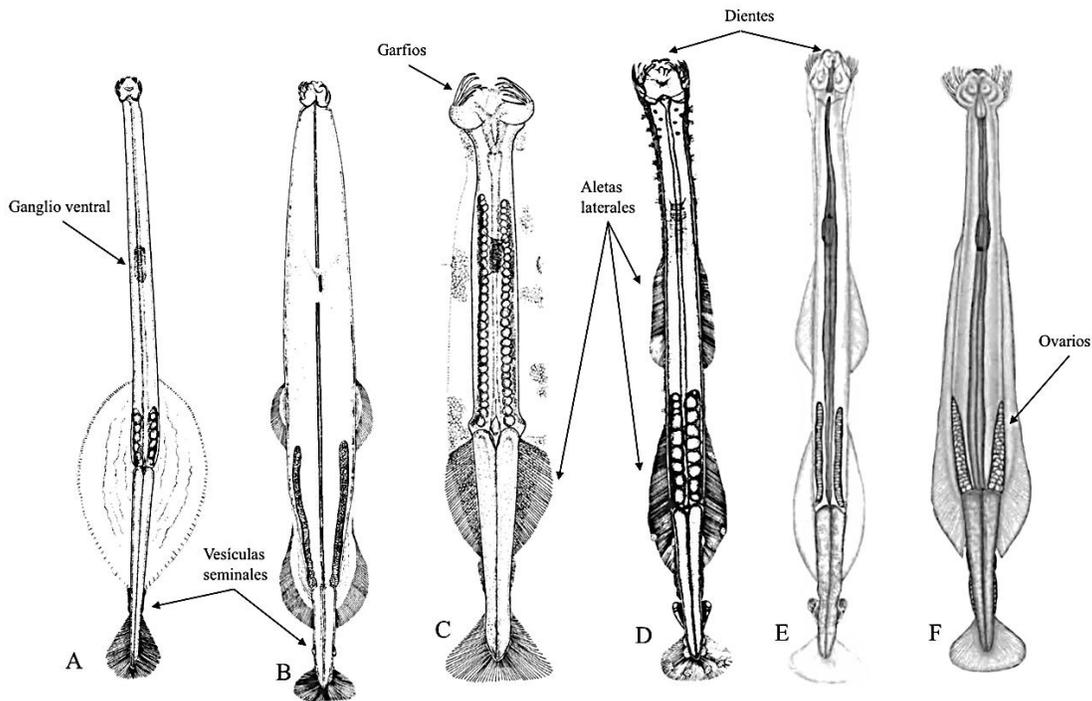


Figura 4. Esquemas de diferentes géneros de quetognatos y sus principales estructuras. A. *Krohnitta*, B. *Flaccisagitta*, C. *Pterosagitta*, D y E. *Sagitta*, F. *Eukrohnia*. Tomada y modificada de Michel (1984) y McLelland (1989a).

Cabe destacar que para la identificación taxonómica de los quetognatos extraídos fue necesario reconocer diferentes estructuras corporales de dichos animales. El primer rasgo para su identificación son las aletas laterales, ya que es necesario observar si poseen uno o dos pares de aletas laterales, si éstas se extienden hasta el ganglio ventral (que se visualiza como una estructura opaca cubierta de células) y si están parcial (Fig. 4B) o completamente rayadas (Fig. 4D). En el caso de los géneros *Pterosagitta*, *Krohnitta* y *Eukrohnia*, poseen un

solo par de aletas pero, por ejemplo, en el caso de *Eukrohnna*, se extienden hasta el ganglio ventral (Figs. 4A, C, F). Otra característica importante es si la musculatura del tronco del animal es rígida con tonalidades opacas (como los géneros *Pterosagitta*, *Krohnitta*, *Sagitta*, entre otros) (Figs. 4C, D, F) o flácida y translúcida (como en el caso de *Flaccisagitta*) (Fig. 4B).

Adicionalmente, es importante distinguir y contar el número de hileras de dientes y cuantos contiene cada una; el número de garfios, la forma de los ovarios y vesículas seminales y la pigmentación de los ojos.

Para facilitar el proceso de identificación de quetognatos, se elaboró una tabla comparativa (Apéndice I) en la que se incluyen las especies previamente registradas en el Golfo de México (McLelland, 1980, 1984, 1989a; Bieri, 1991; Bone *et al.*, 1991; Casanova, 1999; Daponte *et al.*, 2004; Kassatkina, 2007; Hernández-Flores *et al.*, 2009).

### **Análisis de la información**

#### *Parámetros ambientales influyentes en la distribución de quetognatos*

Para conocer los parámetros ambientales que más influencia tuvieron sobre la distribución de los quetognatos se realizó un Análisis de Regresión por Árboles (ARA) con el software R. El ARA identifica asociaciones entre las variables explicativas y la variable de respuesta fabricando un árbol con un nodo principal, el cual es dividido en nodos secundarios que a su vez son nuevamente divididos. Así, la información de la variable de respuesta es agrupada de acuerdo con la información que aportan las variables explicativas (Breiman *et al.*, 1984; Lewis, 2000).

Para este análisis, se consideró como variable de respuesta la densidad de quetognatos ( $\text{ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ), mientras que las variables explicativas fueron la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), la salinidad (ups) y la biomasa de zooplancton ( $\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$ ); esta última considerada como una medida de la disponibilidad de alimento debido a que aunque los quetognatos muestran preferencias alimenticias por el grupo más abundante del zooplancton: los copépodos (Feigenbaum y Maris, 1984; Baier y Purcell, 1997a; Müller *et al.*, 2018), también suelen alimentarse de otros miembros del zooplancton en general (Hyman, 1959; Alvariño, 1969; Casanova, 1999; Øresland, 2000) e incluso se ha registrado el canibalismo entre este grupo de depredadores (Pearre, 1982; Froneman y Pakhomov, 1998; Müller *et al.*, 2018).

Los datos de temperatura y salinidad fueron integrados de los 0 a los 50 m de profundidad debido a que este estrato de la columna de agua es donde se presenta la mayor abundancia de organismos del zooplancton (Loeb, 1979; Hopkins, 1982; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2007). Los datos se integraron de acuerdo con la ecuación (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2009):

$$Mx = \frac{1}{50} \int_0^{50} x(z) dz$$

Donde:

$M_x$  = valor medio integrado de la variable  $x$

$x$  = temperatura, salinidad o biomasa de zooplancton

$z$  = profundidad

#### *Agrupamiento de estaciones de acuerdo con la composición específica*

Con el fin de obtener los agrupamientos de estaciones y las asociaciones faunísticas que caracterizaron cada grupo, se realizaron los siguientes análisis con el software PRIMER v7. Para definir los agrupamientos entre estaciones de muestreo, se construyeron matrices simétricas de similitud entre estaciones a partir de las matrices rectangulares de densidad de especies / estaciones de muestreo, con los datos previamente transformados mediante raíz cuadrada. Posteriormente se aplicó el índice de disimilitud de Bray-Curtis ( $Djk$ ), definido por Bray y Curtis (1957):

$$Djk = \frac{\sum_{i=1}^S |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (x_{ij} + x_{ik})}$$

Donde:

$Djk$  = índice de disimilitud de Bray-Curtis

$x_{ij}$  = número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $j$

$x_{ik}$  = número de individuos de la especie  $i$  en la muestra  $k$

$S$  = número total de especies

El resultado se muestra en valores de 0 a 1, siendo 0 la menor disimilitud entre las muestras y 1 el máximo grado de disimilitud. Es decir, el 0 indica la mayor similitud entre pares de estaciones, y el 1 la mínima. En este estudio se usó la primera escala, expresada en porcentaje (0 a 100).

Con la matriz de disimilitud resultante, se aplicaron dos métodos alternativos y complementarios para identificar los grupos de estaciones de muestreo definidos por las especies presentes y su número de representantes en cada estación. El primero de ellos es un método de agrupamiento o análisis cluster, del cual resulta un dendrograma que permite identificar grupos discretos relativamente homogéneos de elementos o variables. Sobre este método se aplicó un análisis SIMPROF para comprobar la existencia de una estructura en el conjunto de datos multivariado. Este método de agrupamiento consiste en calcular un valor de  $P_i$  a partir de la matriz original de datos; posteriormente aleatorizar los valores de cada variable sobre las diferentes muestras y calcular nuevamente el valor de  $P_i$  (nulo). El proceso se repite en cada nodo del dendrograma (de arriba hacia abajo), de tal forma que busca subgrupos; el proceso se detiene cuando ya no encuentra más subgrupos. La significancia de los grupos encontrados se mide comparando el valor de  $P_i$  observado contra la distribución de valores nulos, a un nivel de significancia de 0.05.

El segundo método es una técnica de ordenamiento o Escalamiento Multidimensional no Métrico (n-MDS), la cual consiste en la construcción de un “mapa” bidimensional que representa las distancias entre las muestras de forma que coincida de la mejor manera con el valor de similitud entre muestras. Es decir que, si las estaciones 1 y 2 son parecidas de acuerdo con los datos de especies presentes en ellas, aparecerán cerca en el mapa, mientras que si la estación 3 es diferente a las otras dos, se posicionará lejos de ellas (Clarke *et al.*, 2014). Esta técnica permite identificar gradientes en las muestras representadas.

Finalmente se aplicó un análisis SIMPER para conocer el aporte de cada especie a la disimilitud obtenida entre los grupos definidos. Este análisis se basa en descomponer el aporte de cada especie al valor total de disimilitud entre cada par de estaciones. Es decir, para una especie dada y un par de estaciones dado, entre mayor sea el numerador en el índice de Bray-Curtis ( $[x_{ij} - x_{ik}]$ ), mayor será el aporte a la disimilitud. Entonces, el aporte de cada especie a la disimilitud entre dos grupos de estaciones estará dado por el promedio de disimilitudes de cada especie entre cada par de estaciones, una de cada grupo considerado (Clarke *et al.*, 2014; Clarke y Gorley, 2015).

### *Riqueza y diversidad de especies*

Para cada época y estación de muestreo se calculó la riqueza de especies ( $S$ ) y el valor de diversidad de Shannon ( $H'$ ) mediante la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

$H'$  = índice de diversidad de Shannon

$p_i$  = proporción de individuos de la especie  $i$  con respecto al total de individuos en la muestra

$S$  = número total de especies

Es necesario destacar que este índice considera dos aspectos: la riqueza de especies ( $S$ ) y la uniformidad en la distribución del número de individuos de cada especie; por lo tanto, se muestra en valores de 0 (cuando se trata de una sola especie) al logaritmo de  $S$  (cuando las especies existentes tienen el mismo número de representantes).

### *Tasa de alimentación de quetognatos*

Finalmente, para conocer la tasa de alimentación de la especie dominante de quetognatos en el área de estudio se utilizará la fórmula de Bajkov (1935):

$$FR = \frac{NPC}{DT} \times 24$$

$FR$  = el número de presas (copépodos) ingeridas por quetognato en un día

$NPC$  = es el número promedio de copépodos encontrados en el tracto digestivo de los quetognatos en cada muestra

$DT$  = tiempo de digestión expresado en horas

Los tiempos de digestión  $DT$  de los quetognatos se calcularán de manera teórica según lo propuesto por Ohman (1986):

$$DT = 10.48e^{-0.086T}$$

$T$  = temperatura media integral de la columna de agua

En esta fórmula se utiliza la temperatura del agua como variable determinante en el tiempo de digestión debido a que es el factor ambiental dominante en el tiempo de residencia de las presas dentro del tracto digestivo de los quetognatos (Feigenbaum y Maris, 1984).

## RESULTADOS

### **Hidrología**

Se analizaron los parámetros ambientales (temperatura, salinidad y clorofila) en la capa superficial (a través de promedios integrales de 0 a 15 m de profundidad) de la columna de agua y en la capa de los primeros 50 metros durante las dos épocas muestreadas: nortes (crucero SAV I) y lluvias (crucero SAV II).

#### *Temperatura*

En los primeros 15 metros de la columna de agua la temperatura fue bastante homogénea durante el muestreo realizado en época de nortes, con valores entre 25.1 y 25.9 °C. En época de lluvias la variación fue mayor: 25.6 °C en aguas neríticas hasta 29.7 °C en aguas oceánicas (Fig. 5).

En el estrato de 50 metros, los valores registrados mantuvieron un patrón bastante similar a la temperatura superficial en ambas épocas de muestreo. En época de nortes la temperatura tuvo mínima variación (25.1 – 25.9 °C), mientras que en época de lluvias la mínima fue de 24.7 °C y se ubicó en la zona nerítica y la máxima fue de 28.3 °C en aguas oceánicas (Fig. 6).

#### *Salinidad*

De forma general, la salinidad en los primeros 15 metros fue ligeramente menor en aguas neríticas durante ambas épocas de muestreo. Durante época de nortes la salinidad osciló entre 30.9 y 36.3 ups con sus valores mínimos cerca de la Laguna de Alvarado, mientras que en temporada de lluvias los valores fueron un poco más altos y homogéneos en toda el área de estudio con valores entre 35.5 y 36.4 ups (Fig. 7).

En el estrato de los 50 metros se presentó un patrón bastante similar al anterior. En época de nortes es notoria una zona cerca de la Laguna de Alvarado de mínima salinidad (31.7 ups), mientras que el resto del área de estudio registró valores más altos hasta un máximo de 36.3 ups. En época de lluvias los valores registrados variaron entre 36.1 y 36.5 ups (Fig. 8).

### *Clorofila*

En ambas épocas de muestreo, la clorofila en la capa superficial mostró valores más altos en aguas neríticas. Durante época de nortes la clorofila osciló entre 0.00 y 1.6 mg m<sup>-3</sup> con sus valores más altos registrados al sur de la desembocadura del río La Antigua y frente a la Laguna de Alvarado, donde desemboca el río Papaloapan. Durante época de lluvias, los valores de clorofila estuvieron entre 0.05 y 0.7 mg m<sup>-3</sup>, con valores relativamente más altos al centro del área de estudio sobre aguas neríticas (Fig. 9).

En el estrato de 50 metros de profundidad, la clorofila se comportó de la misma forma que en la capa superficial. En época de nortes, los valores variaron entre 0 y 1.6 mg m<sup>-3</sup>, con los valores más altos en la zona nerítica, principalmente cerca de la desembocadura del río La Antigua. En época de lluvias la clorofila tuvo una menor variación (0.1 – 0.9 mg m<sup>-3</sup>), con los valores más altos registrados en la zona nerítica (Fig. 10).

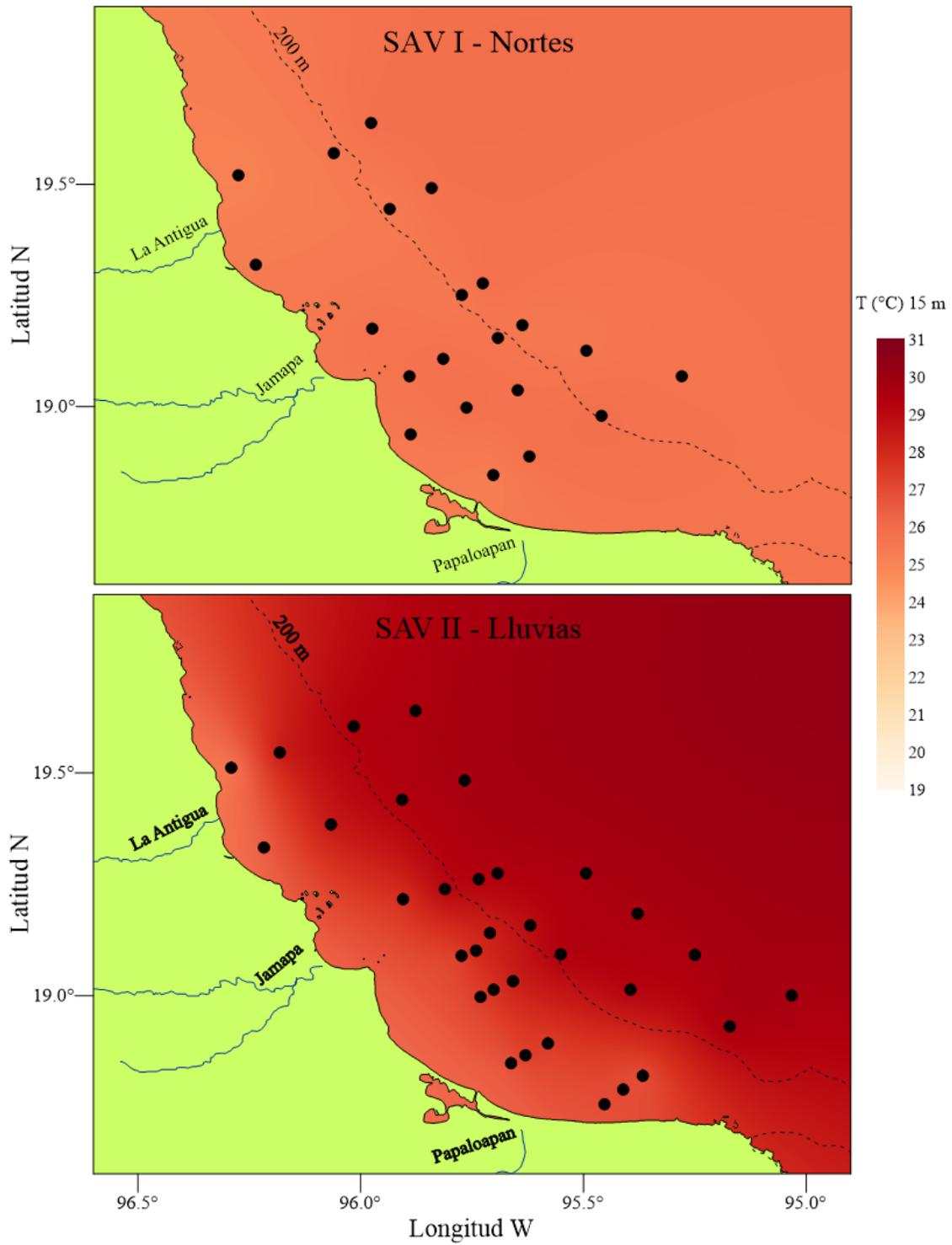


Figura 5. Temperatura media integral hasta 15 m de profundidad durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

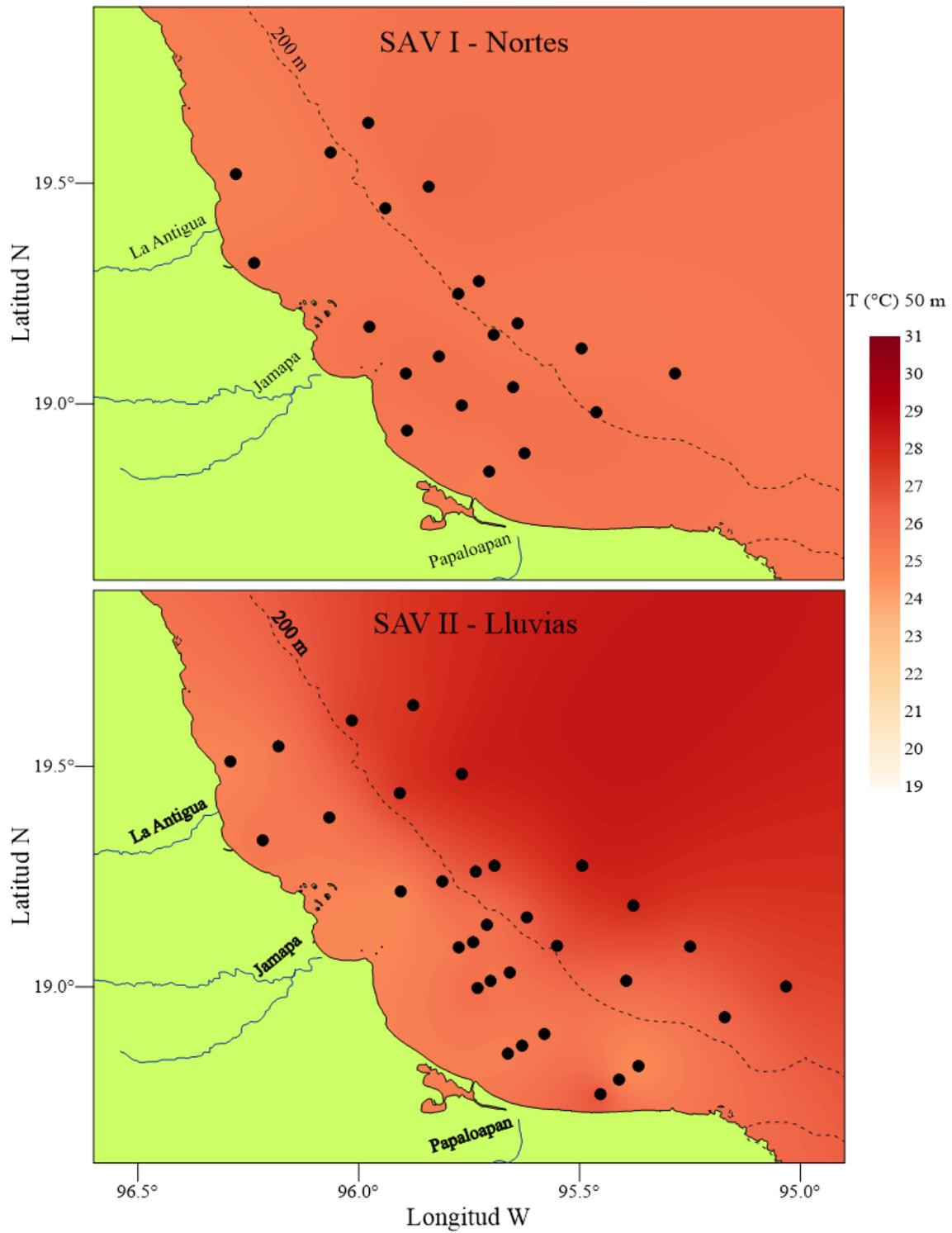


Figura 6. Temperatura media integral de los primeros 50 metros de la columna de agua durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

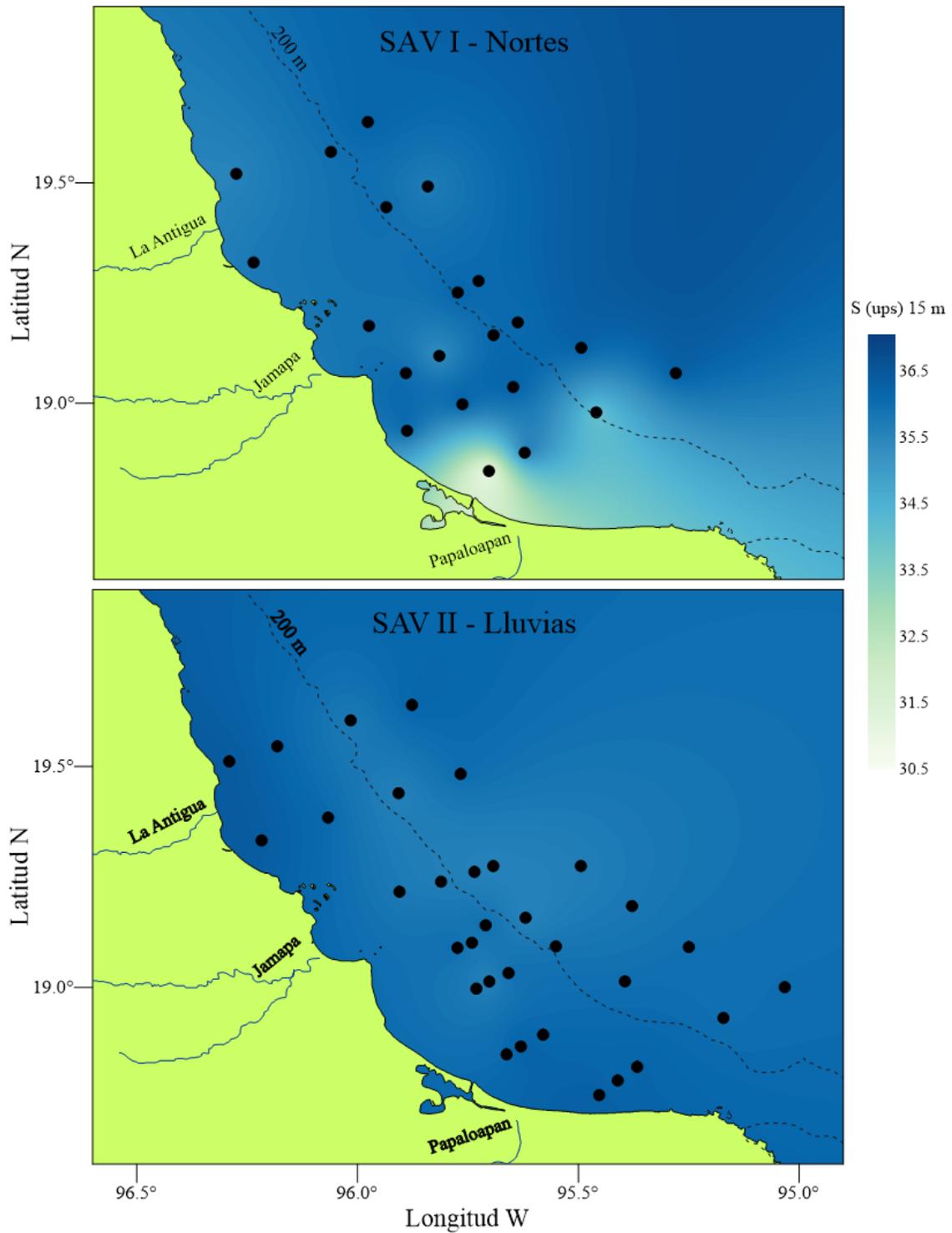


Figura 7. Salinidad media integral hasta 15 m de profundidad durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

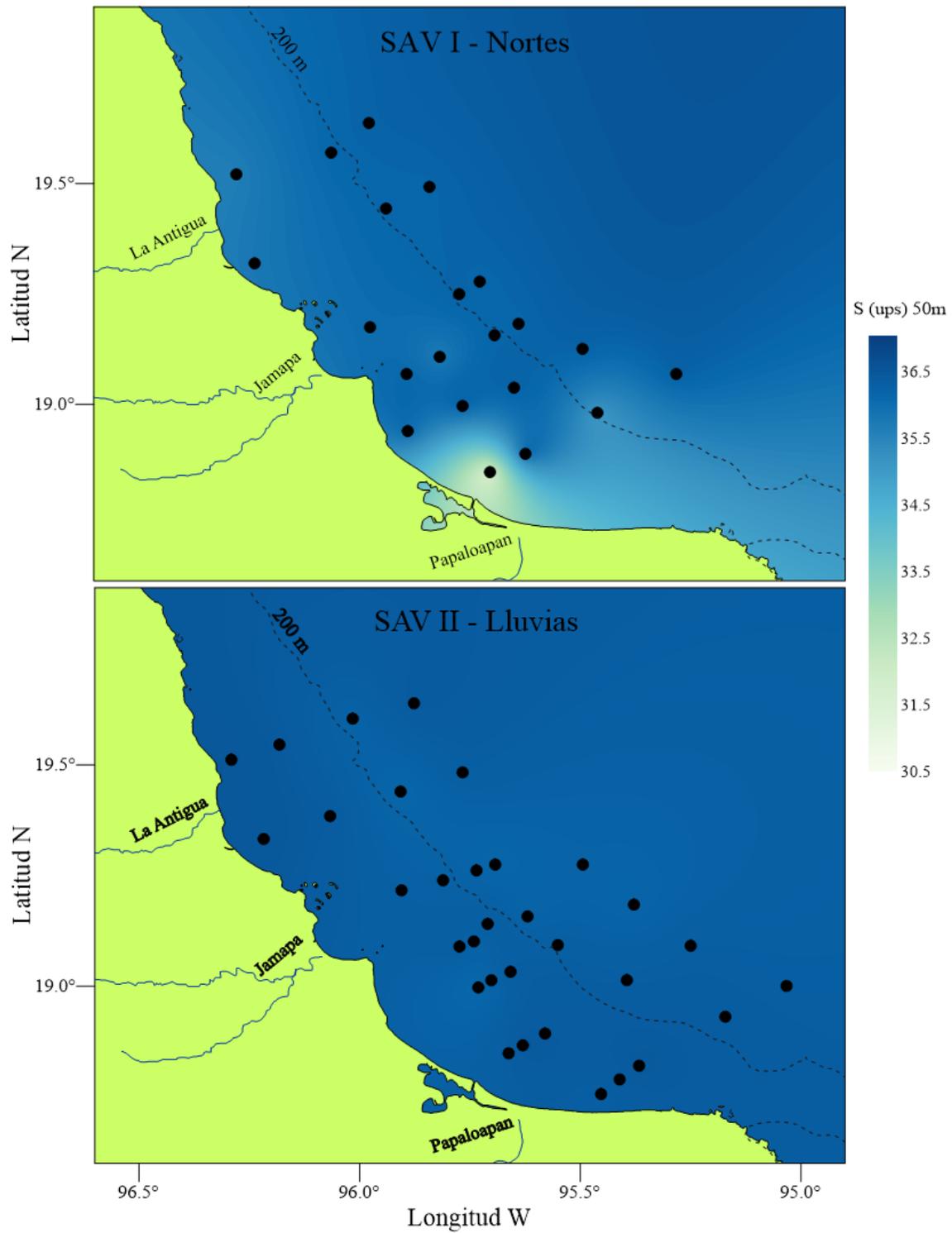


Figura 8. Salinidad media integral de los primeros 50 metros de la columna de agua durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

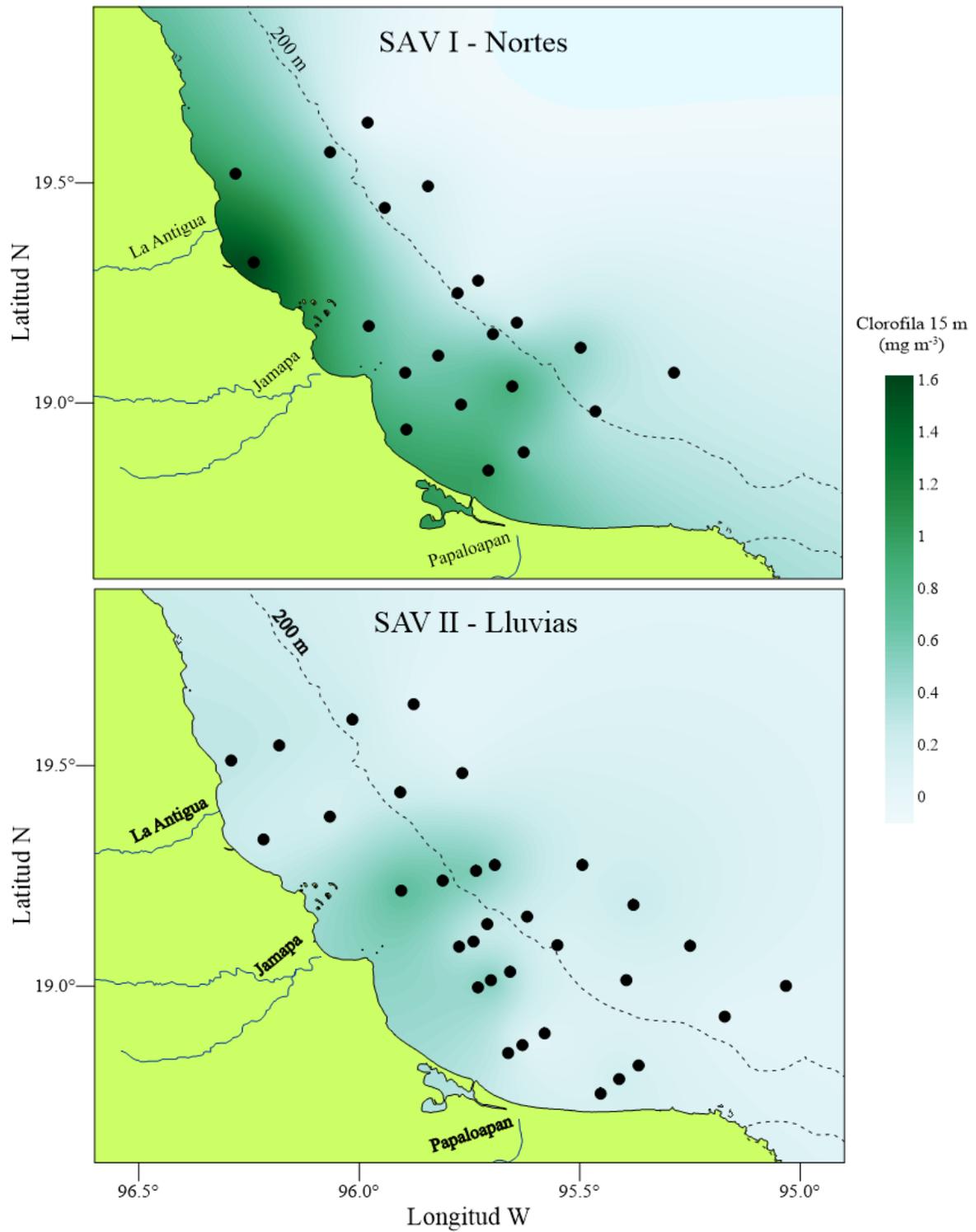


Figura 9. Clorofila media integral hasta 15 m de profundidad durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

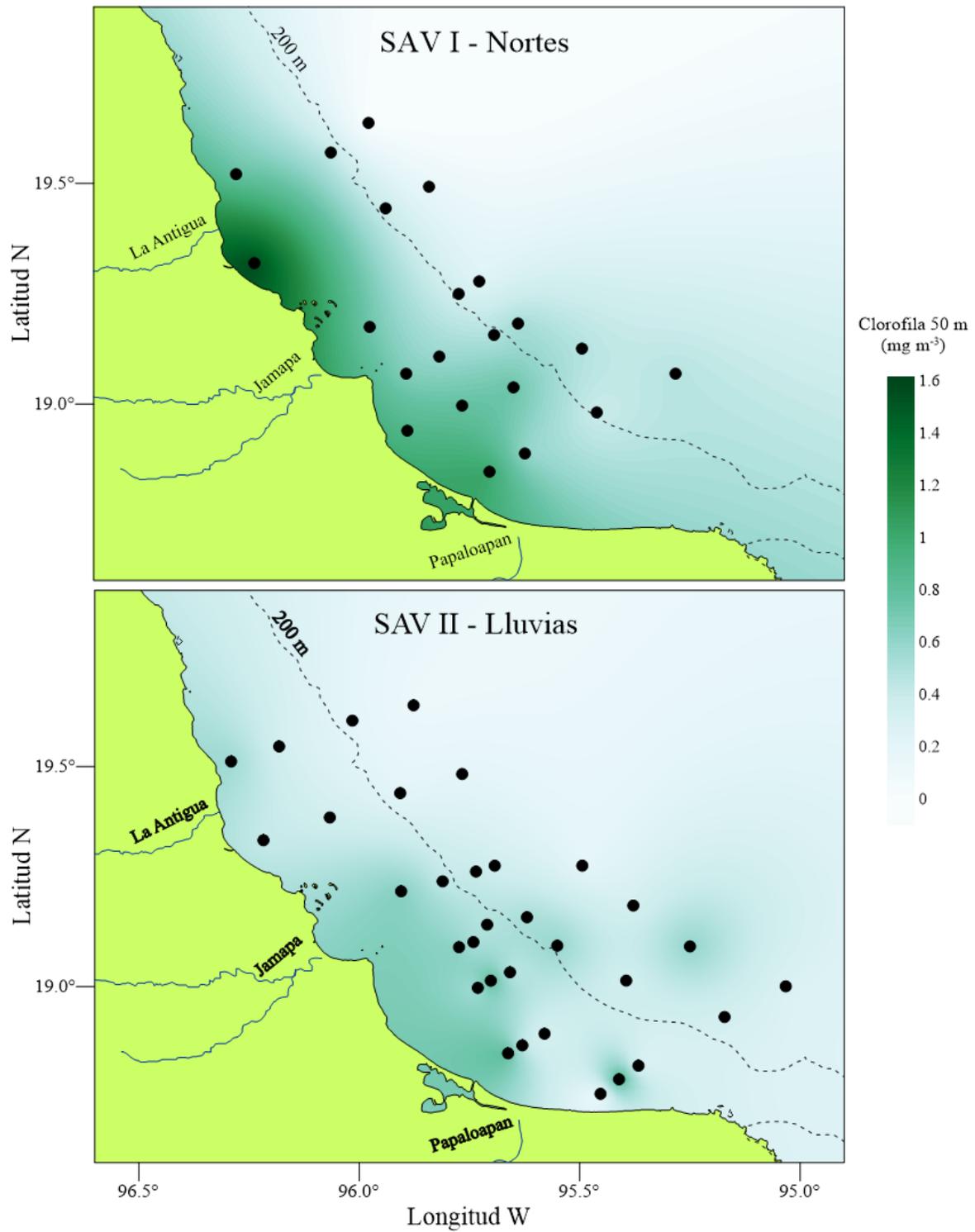


Figura 10. Clorofila media integral de los primeros 50 metros de la columna de agua durante época de nortes (arriba, SAV I) y época de lluvias (abajo, SAV II).

## **Biomasa y densidad de organismos**

### *Biomasa de zooplancton*

La biomasa de zooplancton durante temporada de nortes registró sus valores más altos en la zona nerítica, con un valor promedio de  $5.2 \pm 4.4 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ , mientras que en la zona oceánica la media fue de  $2.5 \pm 0.5 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ . Las estaciones cercanas a la Laguna de Alvarado y la desembocadura del río Jamapa registraron los valores más altos de toda la zona de estudio ( $6.2 - 15.1 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ ), mientras que en las demás estaciones se encontraron biomazas entre  $0.9$  y  $4.6 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 11).

Durante época de lluvias, el valor promedio de biomasa en aguas neríticas fue de  $7.9 \pm 5.2 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ , mientras que en la zona oceánica fue de  $2.3 \pm 1.1 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ . Las mayores biomazas se detectaron principalmente al sur de las desembocaduras de los ríos La Antigua, Jamapa y de la Laguna de Alvarado ( $10.2 - 21.3 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ ), mientras que en el resto de las estaciones se registraron valores entre  $1.1$  y  $9.1 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 11).

### *Biomasa de quetognatos*

La biomasa de quetognatos se estimó por el método de volumen desplazado. Durante época de nortes (crucero SAV I), este biovolumen registró valores entre  $0.2$  y  $2.2 \text{ mL } 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 12). El aporte de quetognatos al total de zooplancton durante esta época fue de  $5$  a  $42\%$  con un mayor aporte sobre aguas neríticas ( $\bar{X} = 20 \pm 11\%$ ) y en menor cantidad sobre aguas oceánicas ( $\bar{X} = 15 \pm 7\%$ ) (Fig. 13).

Durante época de lluvias (crucero SAV II), los biovolúmenes fueron más altos: entre  $0.1$  y  $6.8 \text{ mL } 100 \text{ m}^{-3}$  (Fig. 12). En términos de porcentaje, los quetognatos aportaron entre el  $6$  y el  $52\%$  al total del zooplancton recolectado en esta temporada, con el mayor aporte en aguas neríticas ( $\bar{X} = 28 \pm 14\%$ ) y el menor en la zona oceánica ( $\bar{X} = 19 \pm 6\%$ ) (Fig. 13).

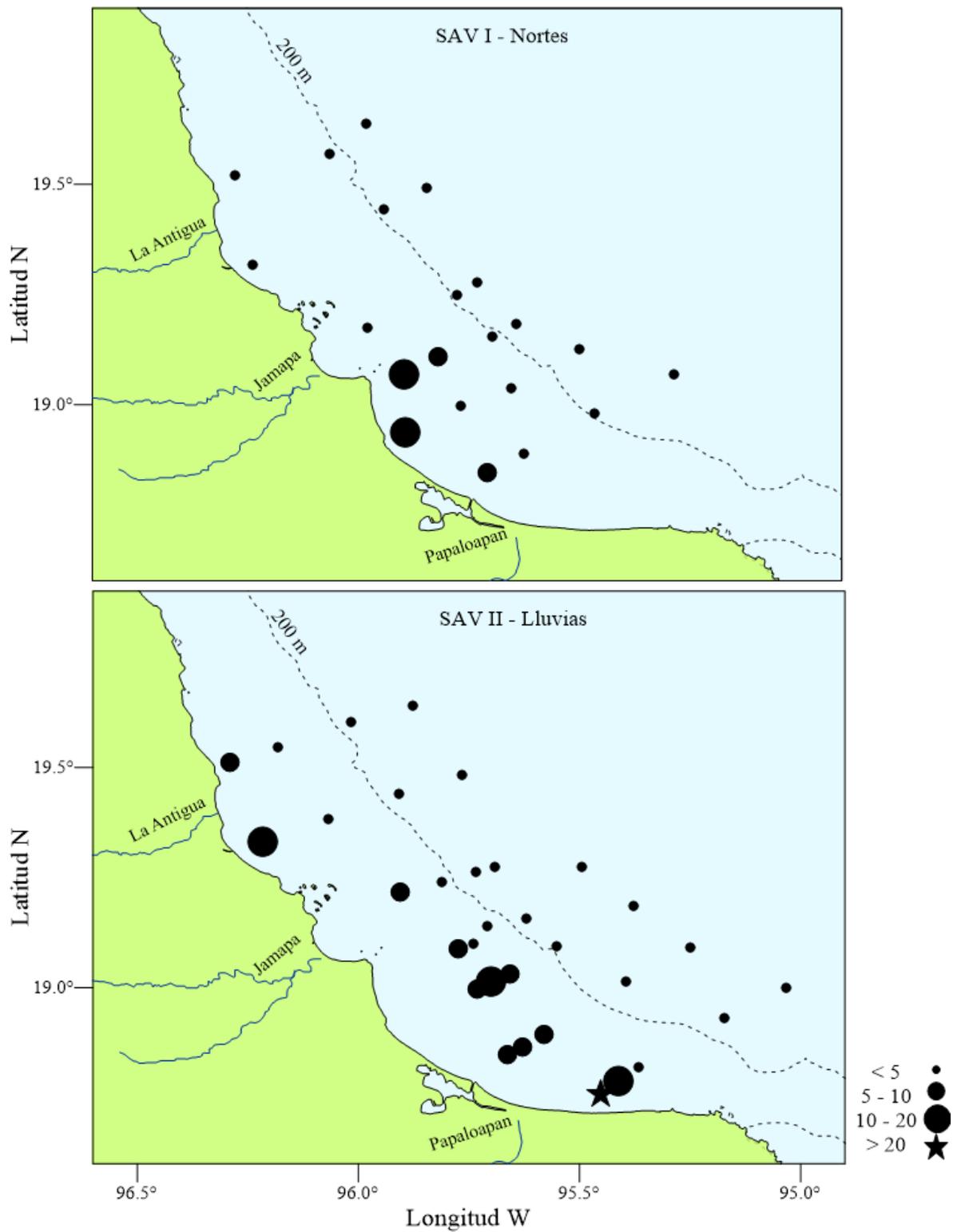


Figura 11. Biomasa de zooplancton en peso húmedo ( $\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$ ) obtenida para las campañas oceanográficas SAV I (época de nortes) y SAV II (época de lluvias).

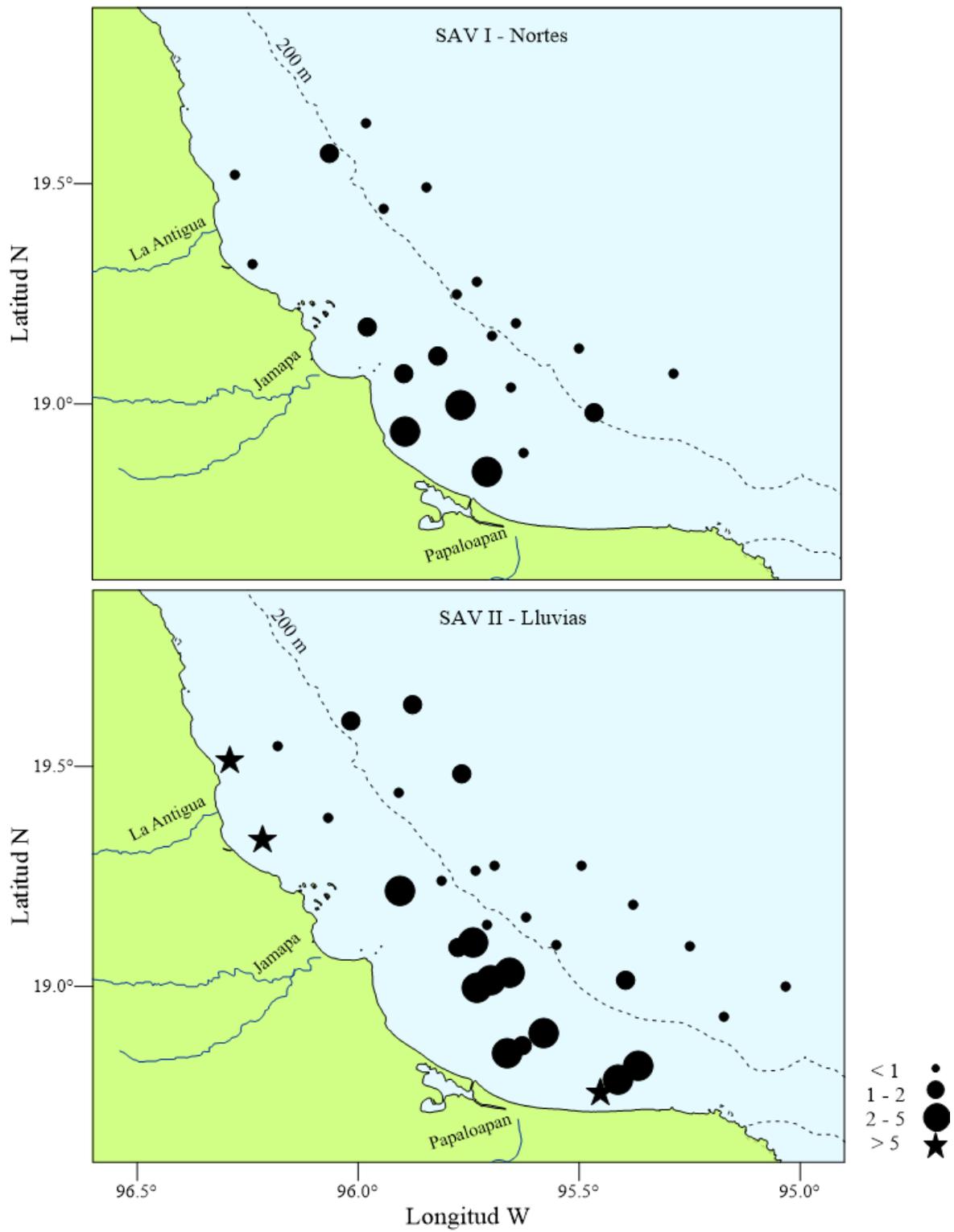


Figura 12. Biovolumen de quetognatos ( $\text{mL } 100 \text{ m}^{-3}$ ) obtenido para las campañas oceanográficas SAV I (época de nortes) y SAV II (época de lluvias).

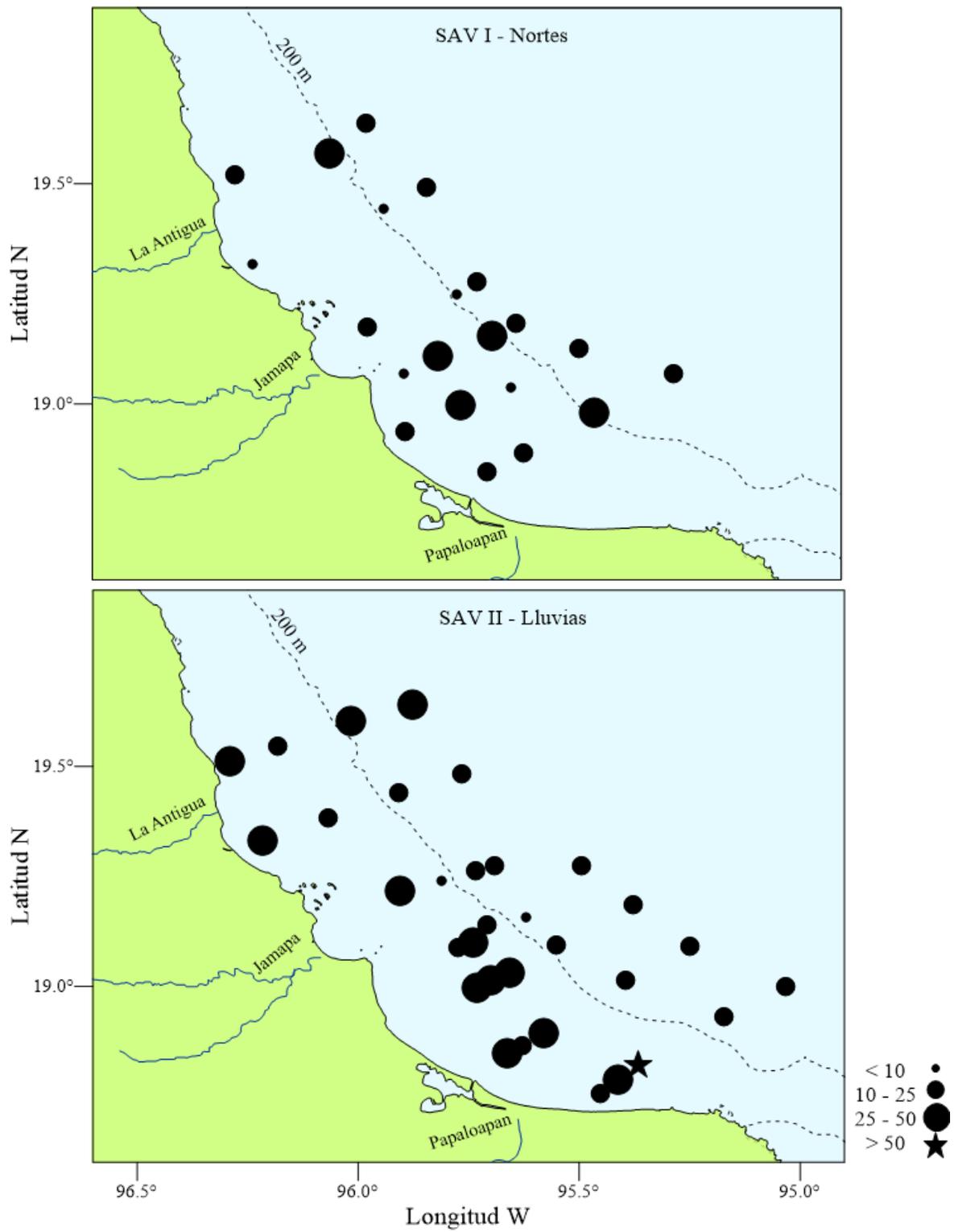


Figura 13. Aporte (%) de biomasa en términos de volumen desplazado generado por los quetognatos al total de zooplancton durante época de nortes (crucero SAV I) y época de lluvias (crucero SAV II).

### *Densidad de quetognatos*

La densidad de quetognatos registrada durante época de nortes varió entre 283.2 y 2,500.2 ind 100 m<sup>-3</sup>. Durante esta época, la distribución de los quetognatos mostró afinidad por aguas neríticas ( $\bar{X} = 1,466.6 \pm 683.3$  ind 100 m<sup>-3</sup>), principalmente en la zona sur entre las desembocaduras de los ríos Jamapa y Papaloapan, mientras que en aguas oceánicas la densidad promedio fue más baja ( $\bar{X} = 729.6 \pm 188.6$  ind 100 m<sup>-3</sup>) (Fig. 14).

Durante época de lluvias la densidad de quetognatos registró valores entre 176.5 y 5,700.3 ind 100 m<sup>-3</sup>. La distribución de quetognatos en esta época también estuvo relacionada con densidades mayores en aguas neríticas ( $\bar{X} = 2,683.7 \pm 1,399.8$  ind 100 m<sup>-3</sup>) y menores en aguas oceánicas ( $\bar{X} = 776.1 \pm 330.8$  ind 100 m<sup>-3</sup>) (Fig. 14).

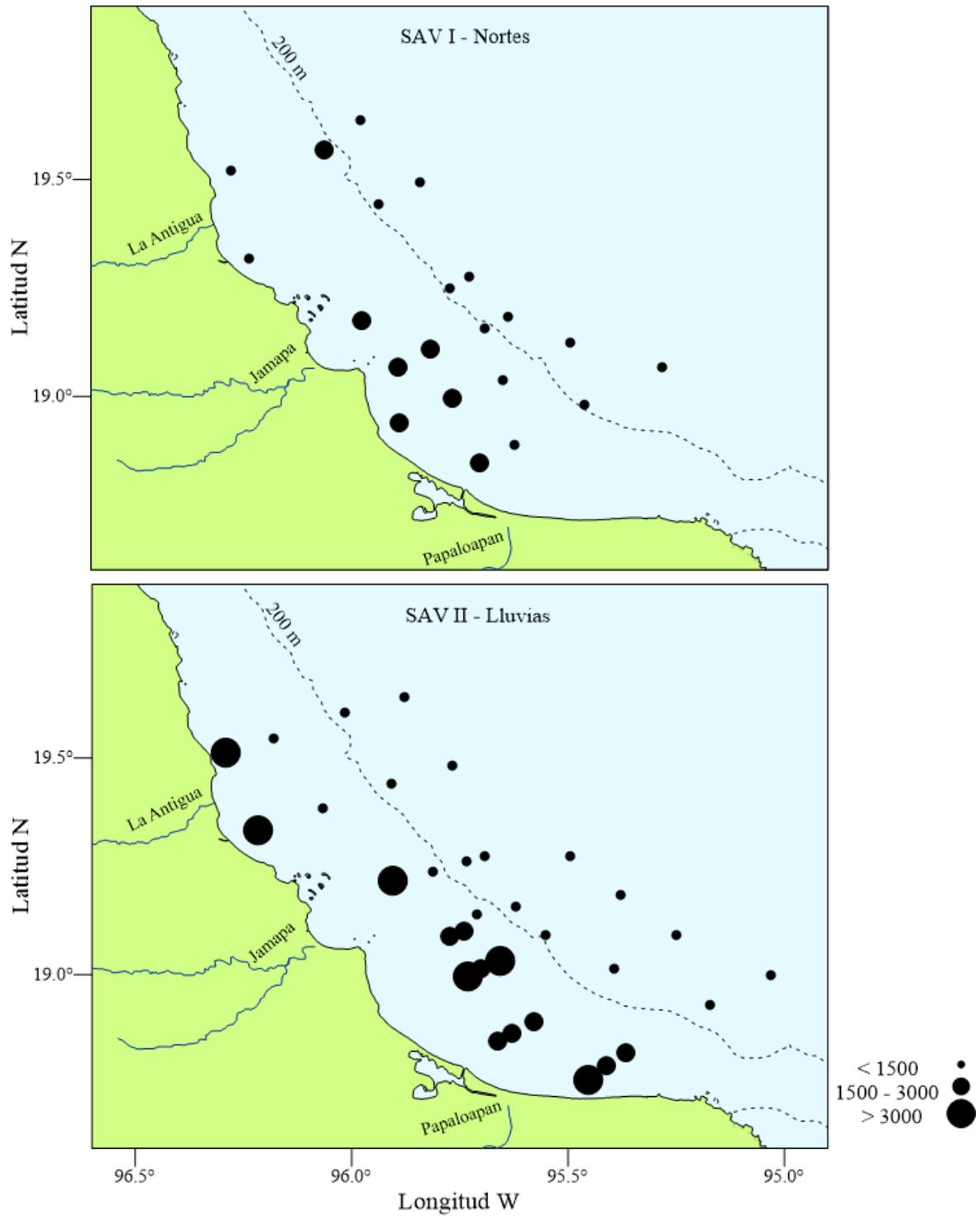


Figura 14. Distribución y abundancia (ind 100 m<sup>-3</sup>) de quetognatos durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

### Composición específica de los quetognatos

Se extrajo un total de 8,576 quetognatos de las 53 alícuotas obtenidas durante las dos campañas oceanográficas: SAV I en temporada de nortes y SAV II en lluvias. Del total de quetognatos separados, se identificó el 91.5% a nivel específico, el 2.5% a nivel de género y el 6% no fue identificado debido al mal estado de preservación de los organismos.

Los quetognatos identificados (8,055 individuos) de las muestras de ambos cruceros pertenecen al orden Aphragmophora y se representaron en tres familias, 11 géneros y 17 especies (Tabla 4). Cabe destacar que los organismos que no pudieron identificarse a nivel de especie pertenecen a la familia Sagittidae y a los géneros *Sagitta* (dentro del cual se puede tratar de las especies *S. bipunctata* o *S. helenae*), *Decipisagitta* (en este caso, los organismos pueden ser de las especies *D. sibogae* o *D. decipiens*) y *Parasagitta* (donde pueden pertenecer a las especies *P. friderici*, *P. megalophthalma* o *P. tenuis*).

A nivel de familia, la más diversa y abundante fue la familia Sagittidae, la cual representó el 82.4% de los organismos. Enseguida se posicionó la familia Krohnittidae con el 7.6% y finalmente la familia Pterosagittidae con el 3.9%.

En ambas épocas destacó la elevada densidad de la especie *Flaccisagitta enflata*, la cual aportó el mayor porcentaje a la densidad total de quetognatos, esto es, 57.2% en época de nortes y el 58.5% en lluvias. Respecto a las demás especies, durante nortes las más abundantes fueron *Krohnitta subtilis* (8.9%), *Parasagitta megalophthalma* (5.2%), *Pterosagitta draco* (4%), *Parasagitta friderici* (3.6%), *Parasagitta tenuis* (2.6%), *Ferosagitta hispida* (2.4%), *Mesosagitta minima* (2.2%) y *Serratosagitta serratodentata* (2.1%); las demás especies aportaron menos del 2% a la densidad total. En temporada de lluvias, las especies más abundantes después de *F. enflata* fueron *P. megalophthalma* (7.1%), *Decipisagitta decipiens* (3.5%), *S. serratodentata* (3.4%), *M. minima* (3.1%), *F. hispida* (2.9%), *K. subtilis* (2.5%) y *P. draco* (2.1%), mientras que las especies restantes aportaron menos del 2% a la densidad (Tabla 5).

Cabe destacar que *Caecosagitta macrocephala* sólo estuvo presente en las muestras de SAV II (lluvias) con el 0.1% de la densidad total (Tabla 5).

Tabla 4. Ubicación sistemática de las especies de quetognatos extraídos de 53 muestras de zooplancton recolectadas frente a las costas de Veracruz, Golfo de México, durante las campañas oceanográficas SAV I (noviembre y diciembre de 2007) y SAV II (agosto de 2008).

Phylum Chaetognatha Leuckart, 1854

Clase Sagittoidea Claus y Grobben, 1905

Orden Apherogastera Tokioka, 1965

Familia Krohnittidae Tokioka, 1965

Género *Krohnitta* Ritter-Zahony, 1910

*K. pacifica* (Aida, 1897)

*K. subtilis* (Grassi, 1881)

Familia Pterosagittidae Tokioka, 1965

Género *Pterosagitta* Costa, 1869

*P. draco* (Krohn, 1853)

Familia Sagittidae Claus and Grobben, 1905

Género *Caecosagitta* Tokioka, 1965

*C. macrocephala* (Fowler, 1905)

Género *Decipisagitta* Bieri, 1991

*D. decipiens* (Fowler, 1905)

*D. sibogae* (Fowler, 1906)

Género *Ferosagitta* Kassatkina, 1971

*F. hispida* (Conant, 1895)

Género *Flaccisagitta* Tokioka, 1965

*F. enflata* (Grassi, 1881)

*F. hexaptera* (d'Orbigny, 1843)

Género *Mesosagitta* Tokioka, 1965

*M. minima* (Grassi, 1881)

Género *Parasagitta* Tokioka, 1965

*P. friderici* (Ritter-Zahony, 1911)

*P. megalophthalma* (Dallot and Ducret, 1969)

*P. tenuis* (Conant, 1896)

Género *Sagitta* Quoy and Gaimard, 1827

*S. bipunctata* Quoy and Gaimard, 1827

*S. helenae* Ritter-Zahony, 1911

Género *Serratosagitta* Tokioka and Pathansali, 1963

*S. serratodentata* (Krohn, 1853)

Género *Solidosagitta* Tokioka, 1965

*S. planctonis* (Steinhaus, 1896)

Tabla 5. Abundancia relativa (AR, %), densidad promedio ( $\bar{X}$ , ind 100 m<sup>-3</sup>) y frecuencia de aparición (F) de las especies de quetognatos recolectados frente a la zona centro de Veracruz, Golfo de México durante los cruceros oceanográficos SAV I (nortes) y SAV II (lluvias).

TAXÓN	nortes (n = 21)			lluvias (n = 32)			Total (n = 53)		
	AR	$\bar{X}$	F	AR	$\bar{X}$	F	AR	$\bar{X}$	F
<i>Flaccisagitta enflata</i>	57.2	658.0	21	58.5	1,082.3	32	58.1	914.2	53
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	5.2	60.0	20	7.1	130.6	18	6.5	102.7	38
<i>Krohnitta subtilis</i>	8.9	102.3	21	2.5	46.2	26	4.4	68.4	47
<i>Serratosagitta serratodentata</i>	2.1	24.1	17	3.4	62.8	27	3.0	47.5	44
<i>Mesosagitta minima</i>	2.2	25.2	16	3.1	57.1	26	2.8	44.4	42
<i>Ferosagitta hispida</i>	2.4	27.1	19	2.9	54.5	21	2.8	43.7	40
<i>Decipisagitta decipiens</i>	0.8	9.5	13	3.5	65.5	26	2.8	43.3	39
<i>Pterosagitta draco</i>	4.0	46.3	19	2.1	39.0	23	2.7	41.9	42
<i>Parasagitta tenuis</i>	2.6	29.6	11	1.5	28.1	13	1.8	28.7	24
<i>Sagitta bipunctata</i>	1.4	15.8	16	1.8	32.8	15	1.7	26.0	31
<i>Parasagitta friderici</i>	3.6	41.0	15	0.5	9.3	11	1.4	21.8	26
<i>Sagitta</i> spp.	1.4	15.6	14	1.1	19.7	11	1.2	18.1	25
<i>Solidosagitta planctonis</i>	0.3	3.4	5	1.2	21.8	12	0.9	14.5	17
<i>Sagitta helenae</i>	1.2	14.0	15	0.8	14.0	10	0.9	14.0	25
<i>Krohnitta pacifica</i>	1.3	15.2	6	0.7	13.2	10	0.9	14.0	16
<i>Flaccisagitta hexaptera</i>	0.2	2.1	7	1.1	20.8	18	0.8	13.4	25
<i>Parasagitta</i> spp.	1.6	18.7	9	0.3	5.4	4	0.7	10.7	13
<i>Decipisagitta</i> spp.	0.1	1.4	2	0.3	6.0	4	0.3	4.1	6
<i>Decipisagitta sibogae</i>	0.1	0.8	3	0.2	3.3	5	0.1	2.3	8
<i>Caecosagitta macrocephala</i>	0.0	0.0	0	0.1	1.1	2	0.0	0.7	2
Indeterminados	3.5	40.7	21	7.3	135.8	30	6.2	98.1	51

### *Dificultades en la identificación de las especies*

Realizar la identificación taxonómica de cualquier organismo es una tarea que lleva un alto grado de complejidad y el conocimiento de ciertos caracteres morfológicos de ese organismo, que, cuando se trata de zooplancton suelen ser muy pequeños y frágiles. En esta sección se presenta una síntesis de los problemas que surgieron a lo largo de la identificación de los quetognatos. Sin embargo, para conocer estas dificultades es necesario hacer un recordatorio previo sobre la estructura corporal de los quetognatos.

Los quetognatos son animales alargados, de tonalidades transparentes a blancas, con simetría bilateral y su cuerpo se divide en tres regiones morfológicas: la cabeza, el tronco y

la cola (Fig. 15). En algunas especies, la proporción de estas regiones es un rasgo de carácter taxonómico (Michel, 1984; McLelland, 1989a).

La cabeza de los quetognatos posee en la zona antero-ventral entre una o dos hileras de dientes (Fig. 15A), aunque los géneros *Bathyspadella* y *Krohnitella* (no registrados en el Golfo de México) carecen de ellos (Boltovskoy, 1981). La boca (Fig. 15B) se ubica en la superficie ventral de la cabeza y en la superficie dorsal se ubica un par de ojos (Fig. 15C) que pueden tener pigmentación o no (McLelland, 1989a). En la zona lateral de la cabeza se encuentran los ganchos o garfios (Fig. 15D) ligeramente curvos hacia la superficie ventral y pueden tener aserramientos (Fig. 15D') en el margen interno (Boltovskoy, 1981; McLelland, 1989a; Kapp, 1991). Para la identificación de los quetognatos es necesario contar el número de dientes y observar si se ubican en una o dos hileras; si los ojos presentan pigmentación, es necesario observar detalladamente la forma del pigmento; y, en el caso de los garfios, es necesario contarlos y observar su forma y detalles de aserramiento (Boltovskoy, 1981; Michel, 1984; McLelland, 1989a; Kapp, 1991). Sobre esta región es posible distinguir uno de los problemas de identificación: algunas especies poseen un *capuchón* que cubre la cabeza y los garfios cuando el animal no se alimenta, lo que hace difícil la observación de los rasgos necesarios y se debe realizar un corte en dicha zona con la posibilidad de dañar al animal (Hernández-Martín, 1991).

El tronco comienza con un septo que lo separa de la cabeza, seguido del ganglio ventral (Fig. 15E), una pequeña estructura engrosada y opaca ubicada en la superficie ventral (Boltovskoy, 1981). En la parte externa del tronco, de forma lateral, se ubican las aletas que pueden presentarse en uno o dos pares y con variaciones morfológicas (Fig. 15F). Las aletas no son rígidas, sino que están formadas por extensiones de la epidermis del animal y poseen radios que les dan estabilidad, aunque la cobertura de estos radios puede variar de acuerdo con la especie (Boltovskoy, 1981; Michel, 1984; McLelland, 1989a). El tronco puede o no estar cubierto por un epitelio de células grandes de diferente extensión y grosor llamado collarete (Fig. 15G); este recubrimiento puede ser apenas visible y mantenerse únicamente sobre el cuello o alargarse hasta las aletas posteriores dependiendo de la especie (Michel, 1984; McLelland, 1989a). Dentro del tronco es posible visualizar el tubo digestivo que comienza en el septo cefálico y finaliza en el septo caudal. La intersección (Fig. 15H) entre el tubo digestivo y la cabeza puede estar diverticulada (Fig. 15H') en algunas especies

(Boltovskoy, 1981; Michel, 1984; McLelland, 1989a). En el tronco, a ambos lados del tubo digestivo, se extienden longitudinalmente los ovarios (Fig. 15I) que, cuando la especie está madura sexualmente, se llenan de óvulos de diferentes formas, tamaño y disposición, según la especie (Boltovskoy, 1981; Michel, 1984; McLelland, 1989a; Alvariño, 1990). Asimismo, algunas especies poseen setas (Fig. 15J) y manchas (Fig. 15K) sensoriales a lo largo de la epidermis (Boltovskoy, 1981; Kapp, 1991). Para la identificación de las especies, es necesario observar algunas características presentes en esta región del tronco. Por ejemplo, si poseen uno o dos pares de aletas, la longitud y forma de ellas y el grado de cobertura de los radios en cada aleta (McLelland, 1989a). Sin embargo, las aletas al ser demasiado delgadas suelen romperse o maltratarse durante el muestreo, lo que hace difícil su observación. En este caso se suele recomendar la tinción de los organismos, aunque en ocasiones los organismos están muy maltratados y han perdido incluso la totalidad de la aleta. Otra característica importante es la presencia o ausencia de divertículos intestinales, aunque en ocasiones la opacidad de ciertos organismos no permite su visualización. En el caso de los ovarios, el principal problema radica en que la distinción entre especies algunas veces se basa en el número y tamaño de óvulos en cada ovario o si éstos se desarrollan en una o más hileras; esto no es posible cuando los organismos encontrados son juveniles.

La región caudal tiene en su zona lateral un par de vesículas seminales (Fig. 15L), las cuales varían en tamaño y en forma conforme a la madurez del individuo y la especie (Boltovskoy, 1981; McLelland, 1989a). En el borde de la región caudal se ubica la aleta caudal (Fig. 15M), que tiene la misma ligereza de las aletas laterales, pero esta tiene una función de propulsión mientras que las otras son principalmente para estabilización (Boltovskoy, 1981; Hernández-Martín, 1991). Sobre este segmento la mayor parte de las especies se distinguen en parte por la forma, tamaño y posición de las vesículas seminales. Sin embargo, estos rasgos son visibles cuando el individuo ha alcanzado la madurez sexual, haciendo difícil la identificación de estos animales (Hernández-Martín, 1991). La aleta caudal no es un rasgo distintivo en la mayoría de las especies, aunque en las pocas donde juega un papel importante, algunas veces también señala dificultad debido a que al igual que las aletas laterales, la caudal suele dañarse mucho durante el muestreo y algunos cambios morfológicos ocasionados por algunas sustancias usadas para la fijación y preservación de los organismos (Conway y Robins, 1991; Hernández-Martín, 1991).

De forma general, Boltovskoy (1981) señala que el método de muestreo que garantiza una porción significativa de quetognatos es a través de redes, debido a que las botellas no suelen atrapar números adecuados de estos animales por su alta motilidad, mientras que las bombas de succión deterioran demasiado a estos animales. Sin embargo, también existe un ligero daño durante el muestreo con redes, aunque es el método más eficiente. El correcto envasado de las muestras y la fijación adecuada reduce la posibilidad de daños posteriores; aunque por ejemplo en el caso de la preservación con alcohol, actúa como disolvente de lípidos enturbiando la muestra y con el paso del tiempo genera modificaciones morfológicas en los organismos (Boltovskoy, 1981; Hernández-Martín, 1991). Durante el procesamiento de las muestras, los organismos también suelen dañarse, por ejemplo, al momento de realizar las mediciones de biomasa (Conway y Robins, 1991).

En el trabajo de identificación de este estudio, todas las muestras primero fueron observadas bajo el estereoscopio para separar a los individuos del género *Flaccisagitta* del resto de individuos. Este género está formado por *F. enflata* y *F. hexaptera* (Apéndice I: n, o), dos especies parecidas a simple vista que fueron diferenciadas observando la longitud de los dientes (*F. hexaptera* posee menos dientes anteriores y estos son más alargados que los de *F. enflata*) y la proporción del cuerpo (la región caudal de *F. hexaptera* es por lo general más larga que la de *F. enflata*) (McLelland, 1989a).

Posteriormente todos los individuos se observaron bajo el microscopio óptico y se identificaron siguiendo la clave dicotómica de McLelland (1989a). Cuando alguno de los caracteres mencionados en la clave no se pudo observar por daños o pérdida de visibilidad, se utilizaron las descripciones de McLelland (1989a), Michel (1984), Boltovskoy (1981) o artículos específicos de las especies.

Siguiendo la clave de McLelland (1989a), el primer rasgo distintivo son las aletas. Para este fin, la mayor parte de las muestras fueron teñidas con azul de metileno para poder observar los bordes de las aletas debido a que la mayoría se encontraban demasiado dañadas o incluso algunas se observaron enrolladas o dobladas hacia los pliegues del cuerpo. Si el individuo presenta un solo par de aletas, es necesario observar si tiene una o dos hileras de dientes. En el primer caso, en estas muestras se trató del género *Krohnitta* (Apéndice I: f, g) el cual se diferenció sobre todo observando la forma de los garfios (*K. pacifica* tiene garfios con un ángulo hacia adentro y *K. subtilis* los tiene redondeados) y el pigmento en los ojos

(como se muestra en el Apéndice I: f, g). En el segundo caso, se trata de *Pterosagitta draco* (Apéndice I: h), la cual antes de ver los dientes, es fácil de distinguir por el collarate prominente y ancho que en algunos casos se observó sólo en el cuello, roto y en pedazos; pero en ejemplares bien preservados pudo observarse extendido hacia el ganglio ventral. Sin embargo, ninguno de los organismos observados presentó el collarate extendido hasta las aletas laterales como debería ser en esa especie.

En el caso de que el individuo tenga dos pares de aletas, es necesario observar los garfios. Si los garfios están aserrados (Fig. 15D') se trata de *Serratosagitta serratodentata* (Apéndice I: w). En caso contrario se debe observar la presencia o ausencia de collarate. El collarate algunas veces se cae por el daño durante el muestreo y la preservación de los organismos; siendo así, es necesario observar el conjunto de otras características para determinar la especie. Ahora, asumiendo que el organismo no está dañado y siguiendo con la clave mencionada, si no tiene collarate es necesario observar el pigmento ocular. *Caecosagitta macrocephala* (Apéndice I: j) no tiene pigmento ocular ni collarate, y sus aletas están completamente rayadas (Fig. 15F''). En el caso de los dos organismos de esta especie encontrados en este trabajo, las aletas se encontraban completamente maltratadas por lo que fue necesario revisar las descripciones de McLelland (1989a) y Michel (1984) y los artículos de McLelland y Perry (1989) y Owre (1960) para determinar si realmente se trataba de esta especie. En el caso contrario, es decir, si el ejemplar no tiene collarate pero si tiene pigmentación ocular, se llega al género *Mesosagitta* en la clave de McLelland (1989a), que posteriormente fue dividido en *Mesosagitta* (Apéndice I: p) y *Decipisagitta* (Apéndice I: k, l) (Bieri, 1991), aunque siguiendo la clave mencionada, para identificar este género, es necesario observar los ovarios y la proporción del cuerpo. Sin embargo, la mayor parte de los individuos eran inmaduros, por lo que se recurrió a descripciones del número de dientes (que en algunos casos coincide entre especies) y del pigmento ocular (Michel, 1984; McLelland, 1989a).

Cuando los organismos poseen collarate (sin importar el grado de visibilidad de este) se debe observar la intersección del tubo digestivo y la cabeza (Fig. 15H). Si el tubo digestivo está diverticulado (Fig. 15H') se debe observar la forma de las aletas laterales y la cobertura de los radios (que como se mencionó anteriormente, suele representar un problema debido a que muchos organismos presentan aletas dañadas). También se puede observar si el tubo

digestivo posee células vacuolares que suelen verse como rugosidades adheridas a lo largo del tubo digestivo, pero son difíciles de distinguir del deterioro de los animales. *Solidosagitta planctonis* (Apéndice I: x) presenta este tipo de células asociadas a su tubo digestivo y aletas triangulares con una gran zona sin radios (McLelland, 1989a), por lo que la dificultad en su identificación casi siempre hizo necesario consultar descripciones de otros rasgos como el pigmento ocular, proporción corporal y número de dientes y garfios (David, 1956; Owre, 1960; Pierrot-Bults, 1975; Michel, 1984; McLelland, 1989a). En cambio, *Ferosagitta hispida* (Apéndice I: m) no posee las células digestivas mencionadas y posee aletas redondeadas y completamente rayadas, aunque en caso de deterioro masivo de las aletas se recurrió a la observación del pigmento ocular (McLelland, 1989a).

Cuando el tubo digestivo no está diverticulado (Fig. 15H'') la clave de McLelland (1989a) señala que se trata del género *Sagitta*, aunque algunas de estas especies fueron reubicadas años después dentro del género *Parasagitta* (Bieri, 1991). Siguiendo la clave de McLelland (1989a) es necesario observar la distancia entre las vesículas seminales (Fig. 15L) y la aleta lateral (Fig. 15F) posterior lo que significa un problema desde diferentes puntos: primero, si el organismo no está maduro sexualmente, no tendrá desarrolladas las vesículas seminales; segundo, si la aleta posterior está dañada puede generar confusión acerca del borde final de la misma. Por lo tanto, en la mayor parte de los casos, las especies que McLelland (1989a) agrupó dentro del género *Sagitta* se identificaron a través de las descripciones de otros rasgos como pigmento ocular, número de dientes y garfios, presencia/ausencia de manchas y setas sensoriales, y presencia/ausencia de vacuolas digestivas (Boltovskoy, 1981; Michel, 1984; McLelland, 1989a; Bieri, 1991; Daponte *et al.*, 2004). Dichos rasgos distintivos se encuentran agrupados en el Apéndice I para cada especie: *Sagitta bipunctata* (Apéndice I: u), *S. helenae* (Apéndice I: v), *Parasagitta friderici* (Apéndice I: q), *P. megalophthalma* (Apéndice I: r) y *P. tenuis* (Apéndice I: s). Específicamente hubo características de ciertas especies que hicieron más fácil su identificación a simple vista, por ejemplo, algunos especímenes de *S. bipunctata*, sobre todo ejemplares grandes, adultos y bien preservados, mantenían manchas (Fig. 15K) y setas (Fig. 15J) sensoriales que al teñirse con azul de metileno podían visualizarse fácilmente. Sin embargo, pocos ejemplares presentaron este rasgo y en caso de observarlo siempre se comprobó observando los demás rasgos del ejemplar. Las especies *P. tenuis* y *P. friderici*

son tan parecidas entre sí que algunos autores las han considerado como la misma especie con cambios morfo-ecológicos (Tokioaka, 1974; Michel, 1984). Sin embargo, otros autores han estudiado exhaustivamente ambas especies para determinar sus diferencias: el pigmento ocular es ligeramente diferente en especímenes bien conservados (Apéndice I: q, s) y, los ovarios de *P. friderici* muestran óvulos pequeños dispuestos en dos hileras, mientras que los de *P. tenuis* son menos en número y se disponen en una sola hilera. Este último carácter taxonómico es el más importante para diferenciar ambas especies, pero requiere que la especie esté madura. Daponte *et al.* (2004) señalan que *P. friderici* puede diferenciarse aun estando en desarrollo mediante la observación de los ovarios inmaduros. Sin embargo, en las muestras obtenidas para este estudio, en la mayoría de los casos no se presentó la visibilidad adecuada de los ovarios en organismos inmaduros para llegar a nivel de especie por lo que algunos organismos permanecieron identificados como género: *P. friderici* aportó el 1.4% a los quetognatos totales, *P. tenuis* el 1.8% y el género *Parasagitta* spp. formó el 0.7% (Tabla 5).

Algunos otros organismos también permanecieron a nivel de género debido a que sus rasgos distintivos no pudieron visualizarse: *Sagitta* spp. aportó el 1.2% y *Decipisagitta* spp. el 0.3% (Tabla 5).

Finalmente, se catalogaron como “indeterminados” los organismos que se encontraban demasiado dañados, rotos, sin cabeza/cuerpo (en este caso se contaron solamente las cabezas para evitar conteos dobles), o de tamaños demasiado reducidos. Este grupo aportó el 6.2% al total de quetognatos debido al número de especímenes en mal estado.

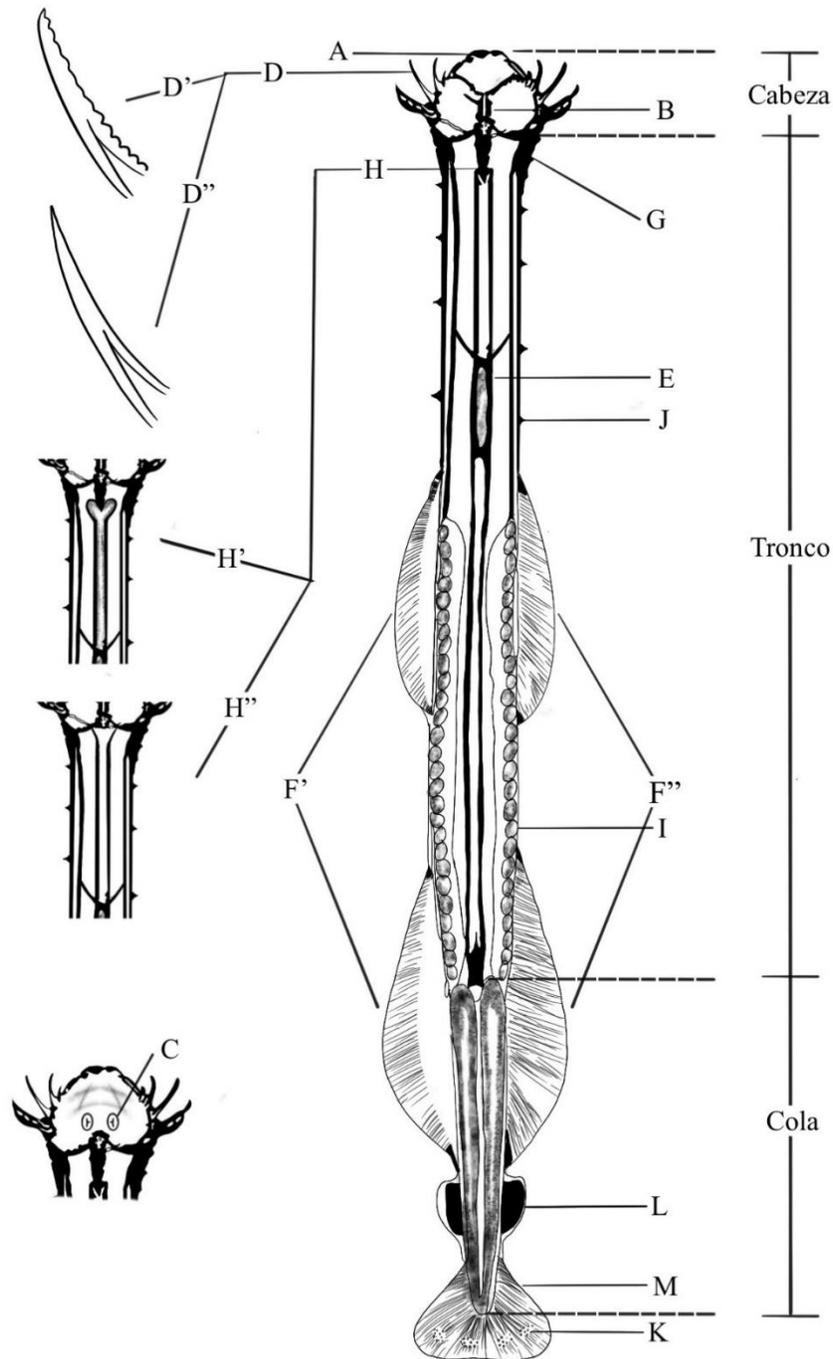


Figura 15. Diagrama de las estructuras morfológicas de un quetognato. A) Dientes anteriores y posteriores. B) Boca. C) Ojos. D) Garfios, D') Garfios aserrados, D'') Garfios no aserrados. E) Ganglio ventral. F) Aletas laterales (anterior y posterior), F') Aletas laterales parcialmente rayadas, F'') Aletas laterales completamente rayadas. G) Collarete. H) Intersección de tubo digestivo y cabeza, H') Tubo digestivo diverticulado, H'') Tubo digestivo no diverticulado. I) Ovarios. J) Setas sensoriales. K) Manchas sensoriales. L) Vesículas seminales. M) Aleta caudal.

## Patrones de distribución y abundancia de las especies

Familia Krohnittidae Tokioka, 1965

*Krohnitta pacifica*. Durante época de nortes, esta especie se encontró únicamente en la zona sur del área de muestreo, con mayor abundancia en la estación más cercana a la desembocadura del Papaloapan. En época de lluvias, se localizó en aguas oceánicas al norte y en aguas neríticas al sur, con su mayor abundancia en estaciones cercanas al río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 1).

*Krohnitta subtilis*. Durante época de nortes la distribución y abundancia de esta especie fue relativamente homogénea. En época de lluvias la mayor abundancia se registró en aguas neríticas, especialmente frente a la desembocadura del río Jamapa (Apéndice II: Fig. 2)

Familia Pterosagittidae Tokioka, 1965

*Pterosagitta draco*. En época de nortes mostró una mayor abundancia hacia aguas oceánicas, mientras que en época de lluvias su mayor abundancia se registró en aguas neríticas, principalmente frente a la desembocadura del río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 3).

Familia Sagittidae Claus y Grobben, 1905

*Caecosagitta macrocephala*. Esta especie sólo se recolectó en el muestreo realizado durante época de lluvias. Se encontró en dos estaciones al centro del área de estudio cerca del borde continental con una abundancia baja (Apéndice II: Fig. 4).

*Decipisagitta decipiens*. Durante temporada de nortes esta especie se encontró asociada mayormente a aguas oceánicas y con baja abundancia, mientras que en época de lluvias su mayor abundancia fue en aguas neríticas, principalmente en las estaciones cercanas a la desembocadura del río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 5).

*Decipisagitta sibogae*. Esta especie mantuvo abundancia baja y una distribución disminuida, en ambas épocas de muestreo se mostró mayormente asociada a aguas oceánicas (Apéndice II: Fig. 6).

*Ferosagitta hispida*. La distribución de esta especie estuvo mayormente asociada a aguas neríticas en ambas épocas de muestreo. Sin embargo, su abundancia fue considerablemente mayor en época de lluvias (Apéndice II: Fig. 7).

*Flaccisagitta enflata*. Fue la especie más abundante en ambas épocas de muestreo y de amplia distribución. Sus mayores densidades se registraron en la zona nerítica, especialmente durante la época de lluvias (Apéndice II: Fig. 8).

*Flaccisagitta hexaptera*. Durante época de nortes su distribución fue relativamente dispersa y su abundancia baja. Durante lluvias, su mayor abundancia se mostró en aguas neríticas, principalmente cerca de las desembocaduras de los ríos La Antigua y Papaloapan (Apéndice II: Fig. 9).

*Mesosagitta minima*. En época de nortes su mayor abundancia se dio en aguas oceánicas al norte del área de estudio, mientras que en temporada de lluvias su mayor abundancia fue en aguas neríticas, principalmente en áreas cercanas a la desembocadura del río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 10).

*Parasagitta friderici*. En ambos muestreos, esta especie mostró mayor afinidad por aguas neríticas y su abundancia fue más alta cerca del río Papaloapan, especialmente durante época de nortes (Apéndice II: Fig. 11).

*Parasagitta megalophthalma*. De amplia distribución en ambas épocas de muestreo, esta especie fue más abundante en aguas neríticas (Apéndice II: Fig. 12).

*Parasagitta tenuis*. En ambas épocas de muestreo, la densidad de esta especie fue más alta en aguas neríticas, principalmente cerca del río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 13).

*Sagitta bipunctata*. Durante época de nortes esta especie tuvo una distribución relativamente homogénea con abundancia baja, mientras que en época de lluvias su mayor densidad se realacionó con aguas neríticas (Apéndice II: Fig. 14).

*Sagitta helenae*. Durante época de nortes, la especie registró amplia distribución y densidad baja, a excepción de una estación de muestreo. Durante lluvias, la especie se localizó al sur de la zona de estudio, con su mayor densidad en la zona nerítica (Apéndice II: Fig. 15).

*Serratosagitta serratodentata*. Durante época de nortes su distribución fue amplia, con abundancias bajas a medias. En lluvias, se distribuyó de forma relativamente homogénea, con densidades elevadas tanto en la zona nerítica como oceánica (Apéndice II: Fig. 16).

*Solidosagitta planctonis*. En época de nortes, la especie se registró solo en cinco estaciones ubicadas al norte del área de estudio con densidad baja. Durante lluvias, se registró principalmente hacia el sur, con su mayor densidad en zonas aledañas a la desembocadura del río Papaloapan (Apéndice II: Fig. 17).

### **Parámetros ambientales influyentes en la distribución y abundancia de quetognatos**

Con el propósito de distinguir los parámetros ambientales (temperatura, salinidad y biomasa de zooplancton) que influyen en la distribución y abundancia de los quetognatos se realizó un Análisis de Regresión por Árboles (ARA). Se recordará que para este análisis se utilizaron como variables explicativas las medias integrales a 50 metros de profundidad de la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y la salinidad (ups), así como los datos de biomasa de zooplancton de la capa epipelágica ( $\text{g } 100 \text{ m}^{-3}$ ) considerándolos una medida indirecta de la disponibilidad de alimento. Como variable de respuesta se utilizó la densidad de quetognatos ( $\text{ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ). El ARA se aplicó para ambas épocas de muestreo (nortes y lluvias).

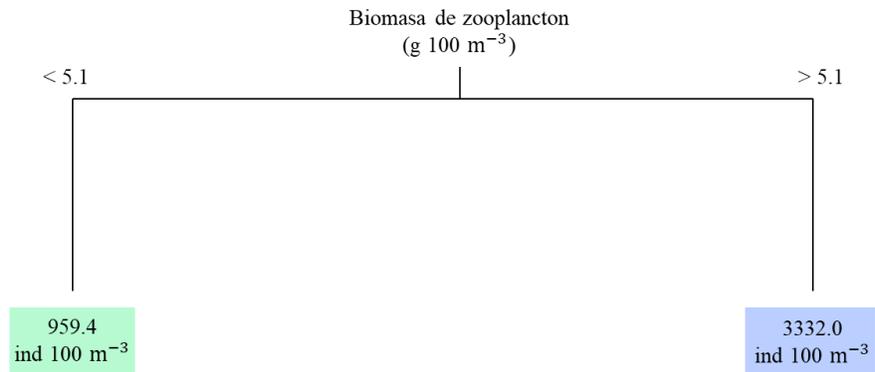
En ambos casos, los resultados de este análisis señalaron a la biomasa de zooplancton como la variable que más influye sobre la distribución de quetognatos, esto es, las mayores densidades de quetognatos corresponden también con los valores mayores de biomasa (Figs. 16 y 17).

Durante época de nortes la mayor densidad de quetognatos ( $\bar{X} = 1,971.0 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ) se asoció con valores de biomasa superiores a  $3.7 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$  y las estaciones con estas características se situaron en la zona nerítica, frente a las desembocaduras de los ríos Jamapa y Papaloapan. El resto de la zona de estudio obtuvo una densidad de quetognatos menor ( $\bar{X} = 822.6 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ) (Fig. 16).

De igual manera, durante la época de lluvias, la mayor densidad de quetognatos se localizó en aguas neríticas ( $\bar{X} = 3,332.0 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ) y la menor en la zona oceánica ( $\bar{X} = 959.4 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-3}$ ) y de acuerdo con el ARA, el valor de biomasa que fungió como nodo para separar a la variable de respuesta en dos grupos fue de  $5.1 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$ , es decir, la mayor densidad de quetognatos se relacionó con biomásas mayores a  $5.1 \text{ g } 100 \text{ m}^{-3}$  mientras que las menores densidades se asociaron a biomásas menores a dicho valor (Fig. 17).



A



B

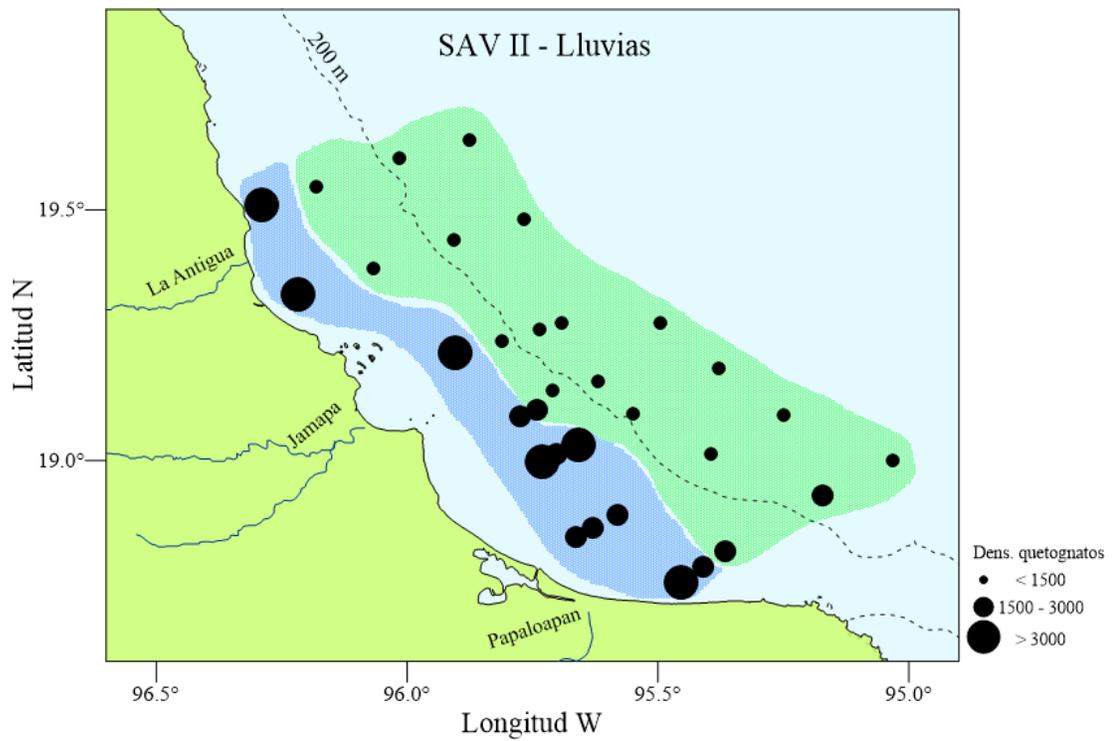


Figura 17. A. Resultados del Análisis de Regresión por Árboles aplicado a la densidad de quetognatos (ind 100 m<sup>-3</sup>) como variable de respuesta y temperatura (°C), salinidad (ups) y biomasa de zooplancton (g 100 m<sup>-3</sup>) como variables explicativas, durante época de lluvias (cruceiro SAV II).

B. Localización geográfica de la variable de respuesta de acuerdo con la partición del ARA.

### **Asociaciones faunísticas**

Para cada época de muestreo, se definieron asociaciones faunísticas que derivaron en grupos de estaciones con base en los métodos alternativos de agrupamiento tipo cluster y n-MDS, previa transformación de datos a raíz cuadrada. Como medida exploratoria para la definición de grupos durante la aplicación del agrupamiento cluster, se utilizó un análisis SIMPROF.

Durante la época de nortes (crucero SAV I), el análisis de agrupamiento cluster/SIMPROF definió cuatro grupos diferentes, y una estación (5) fuera de grupos. El valor observado ( $P_i = 4.26$ ) mediante el análisis SIMPROF mostró la alta significancia ( $p < 0.05$ ) (Fig. 18) de los grupos definidos. Como se explicó en la sección de Material y Métodos, el análisis SIMPROF consiste en encontrar un valor de  $P_i$  a partir de la matriz original de datos, y posteriormente aleatorizar la matriz  $n$  veces y volver a calcular valores nulos de  $P_i$  contra los cuales se calcula el observado. Si la diferencia es significativa, el proceso continúa en los nodos inferiores del dendrograma, hasta ya no encontrar diferencias significativas o subgrupos válidos. De esta forma, los grupos definidos por los nodos 5 y 6 (Fig. 19A) bien pueden asociarse a un solo grupo procedente del nodo común superior (el nodo 4) manteniendo su significancia (Fig. 19A). Ahora bien, si se observa desde un punto de vista más tradicional, el dendrograma puede cortarse a través de una línea invisible establecida por el investigador (Forina *et al.*, 2002; Altman y Krzywinski, 2017); en este caso, se traza una línea a una disimilitud de 35 y se obtienen los mismos grupos que se establecieron con el método anterior. Sin embargo, en este estudio preferimos destacar la importancia de la significancia que se conoce a través del análisis SIMPROF.

Por lo tanto, se definieron tres grupos: Alvarado, Nerítico y Oceánico. La similitud ecológica de dichos grupos también fue demostrada a través del análisis de ordenamiento n-MDS (Fig. 19B).

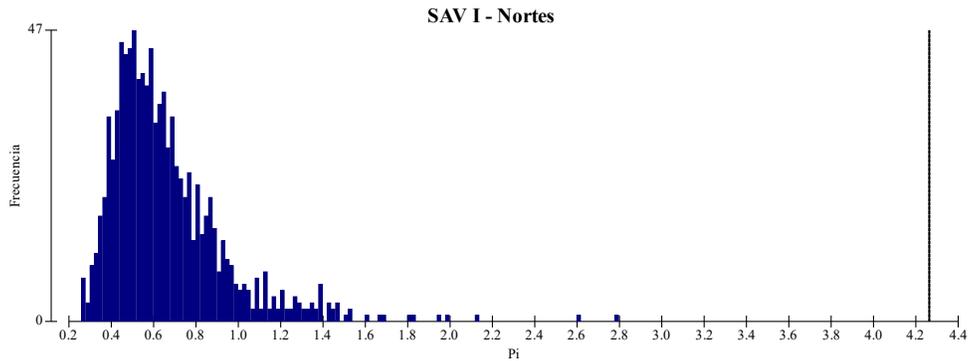


Figura 18. Localización del valor  $P_i$  observado respecto a la distribución de valores nulos obtenidos mediante el análisis SIMPROF aplicado a los tres grupos definidos durante la época de nortes (cruce SAV I).

Posteriormente, el análisis SIMPER reveló que las principales diferencias entre los grupos Nerítico y Oceánico fueron las densidades promedio de *F. enflata* y *K. subtilis*, la primera de estas fue la especie que más contribuyó (25.3%) a la disimilitud entre estos grupos con una mayor densidad en el grupo Nerítico (Fig. 20). Las diferencias entre Alvarado y los otros dos grupos las proporcionaron la densidad promedio de *P. tenuis* y *P. friderici*, ya que ambas especies tuvieron densidades altas dentro del grupo Alvarado y bajas en los otros dos grupos (Fig. 20). Estas especies aportaron el 16.1 y 15.5% a la disimilitud de Alvarado y Nerítico, y 17.5 y 17.1% entre Alvarado y Oceánico (Tabla 6).

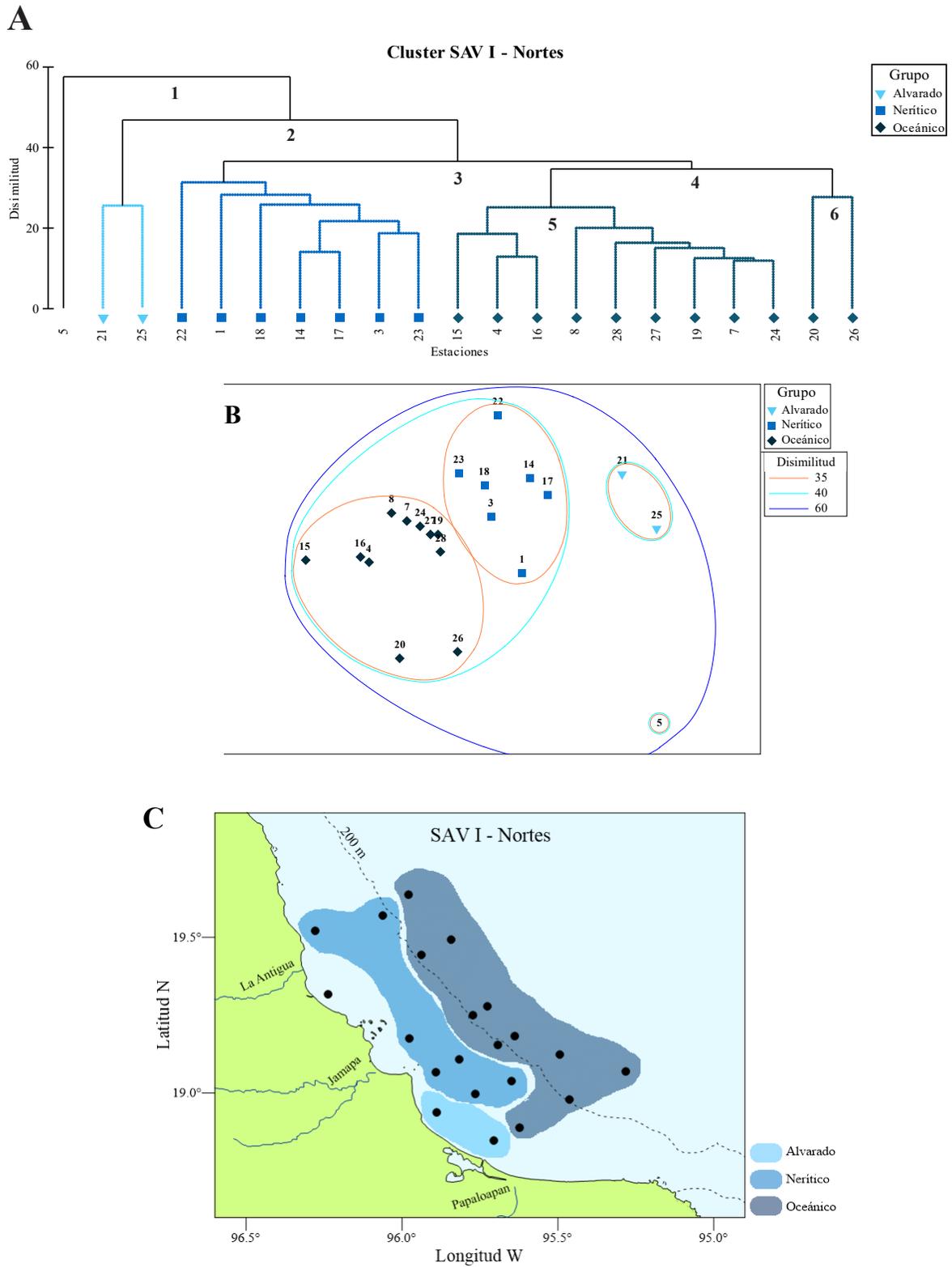


Figura 19. **A.** Análisis cluster aplicado a la matriz de especies/estaciones del crucero SAV I (nortes).

**B.** Resultado del n-MDS aplicado a la matriz de especies/estaciones del crucero SAV I (nortes).

**C.** Localización geográfica de los grupos definidos.

Tabla 6. Especies que contribuyen mayormente a las diferencias entre los grupos definidos (Alvarado, Nerítico y Oceánico) durante la época de nortes (crucero SAV I).  $\bar{X}$  = densidad promedio (estimada con datos transformados a raíz cuadrada), C = contribución de la especie a la disimilitud entre los grupos (%), C. acum. = contribución acumulada (%).

Grupos Alvarado y Nerítico				
Especies	Alvarado $\bar{X}$	Nerítico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Parasagitta tenuis</i>	15.8	3.1	16.1	16.1
<i>Parasagitta friderici</i>	17.0	4.8	15.5	31.6
<i>Krohnitta pacifica</i>	9.8	1.0	11.9	43.5
<i>Flaccisagitta enflata</i>	27.5	33.7	10.2	53.7
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	13.0	8.2	8.0	61.7
<i>Krohnitta subtilis</i>	7.4	11.6	7.3	68.9
<i>Pterosagitta draco</i>	2.2	6.8	6.2	75.1

Grupos Alvarado y Oceánico				
Especies	Alvarado $\bar{X}$	Oceánico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Parasagitta friderici</i>	17.0	1.5	17.5	17.5
<i>Parasagitta tenuis</i>	15.8	0.5	17.1	34.6
<i>Krohnitta pacifica</i>	9.8	1.0	10.2	44.9
<i>Flaccisagitta enflata</i>	27.5	19.0	9.8	54.7
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	13.0	4.4	9.5	64.2
<i>Mesosagitta minima</i>	0.0	5.6	6.2	70.4
<i>Pterosagitta draco</i>	2.2	7.0	5.6	76.0

Grupos Nerítico y Oceánico				
Especies	Nerítico $\bar{X}$	Oceánico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Flaccisagitta enflata</i>	33.7	19.0	25.3	25.3
<i>Krohnitta subtilis</i>	11.6	8.6	9.7	35.0
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	8.2	4.4	7.3	42.3
<i>Serratosagitta serratodentata</i>	2.4	5.9	6.8	49.1
<i>Parasagitta friderici</i>	4.8	1.5	6.7	55.8
<i>Mesosagitta minima</i>	3.5	5.6	5.7	61.5
<i>Ferosagitta hispida</i>	5.5	3.3	5.5	67.0

n-MDS SAV I - Nortes

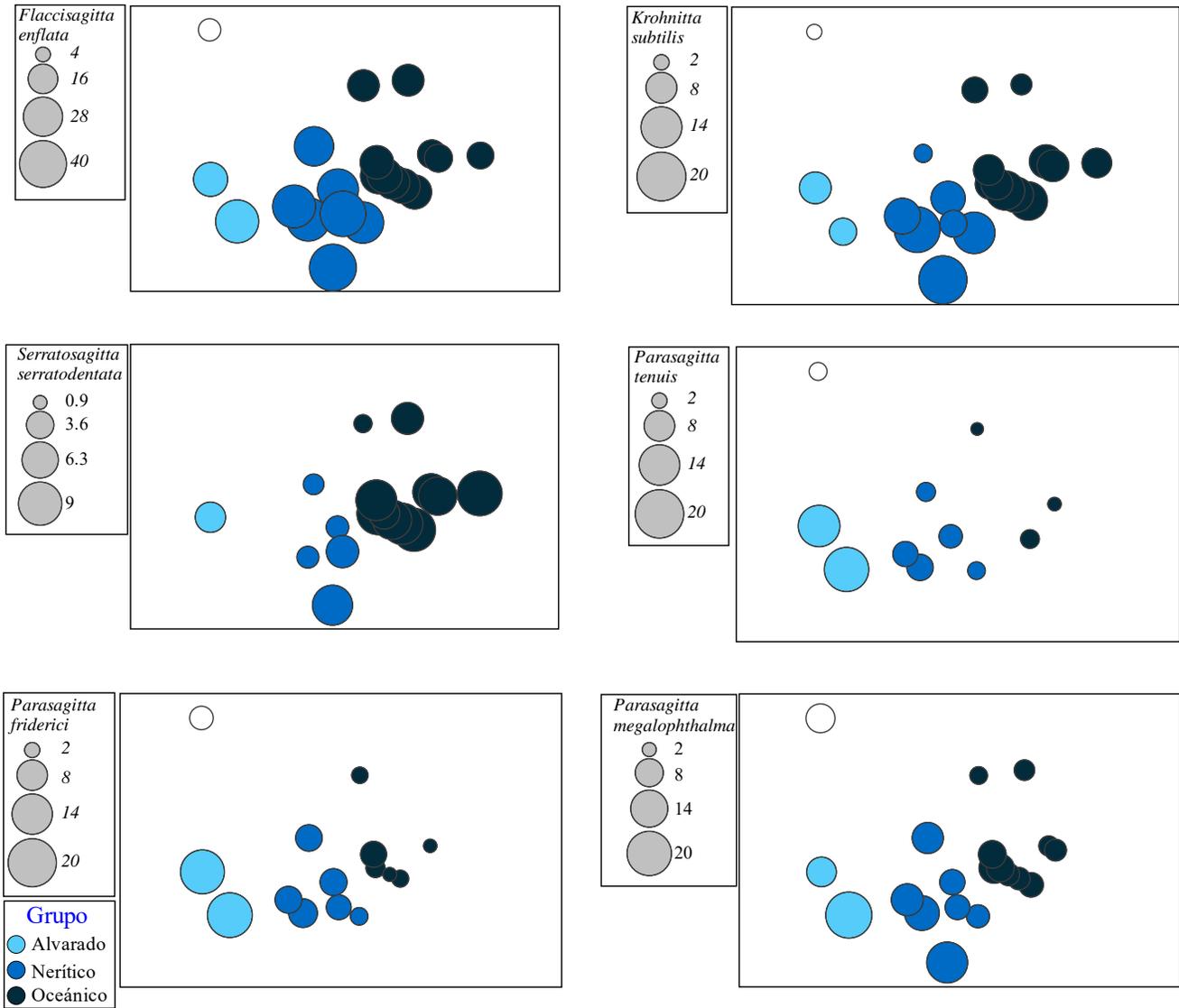


Figura 20. Análisis n-MDS y densidad (en raíz cuadrada) de las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los tres grupos considerados: Alvarado, Nerítico y Oceánico. Crucero SAV I, noviembre-diciembre de 2007.

En época de lluvias (crucero SAV II), los análisis cluster/SIMPROF definieron los mismos tres grupos: Nerítico, Oceánico y Alvarado. El valor de  $Pi$  observado (3.39) resultante del análisis SIMPROF mostró la alta significancia de los grupos definidos ( $p < 0.05$ ) (Figs. 21 y 22A).

El n-MDS demostró de forma gráfica la cercanía ecológica de estos tres grupos, geográficamente coherentes (Fig. 22B).

El análisis SIMPER mostró que las principales diferencias fueron dadas por *F. enflata* y *F. hispida*, la primera de ellas fue la que mayor disimilitud aportó a los grupos (27.1%) y presentó una mayor densidad en el grupo Nerítico (Fig. 23). La diferencia entre Alvarado y los otros dos grupos estuvo marcada por *P. megalophthalma*, quien aportó el 28.7% entre Alvarado y Nerítico y el 25.1% entre Alvarado y Oceánico (Tabla 7) y registró valores altos de densidad en el grupo Alvarado y bajos en los otros dos grupos (Fig. 23).

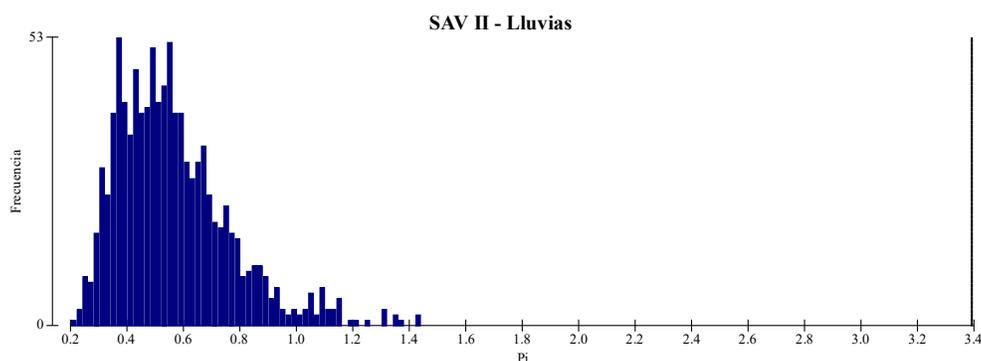


Figura 21. Localización del valor  $Pi$  observado respecto a la distribución de valores nulos obtenidos mediante el análisis SIMPROF aplicado a los tres grupos definidos durante la época de lluvias (crucero SAV II).

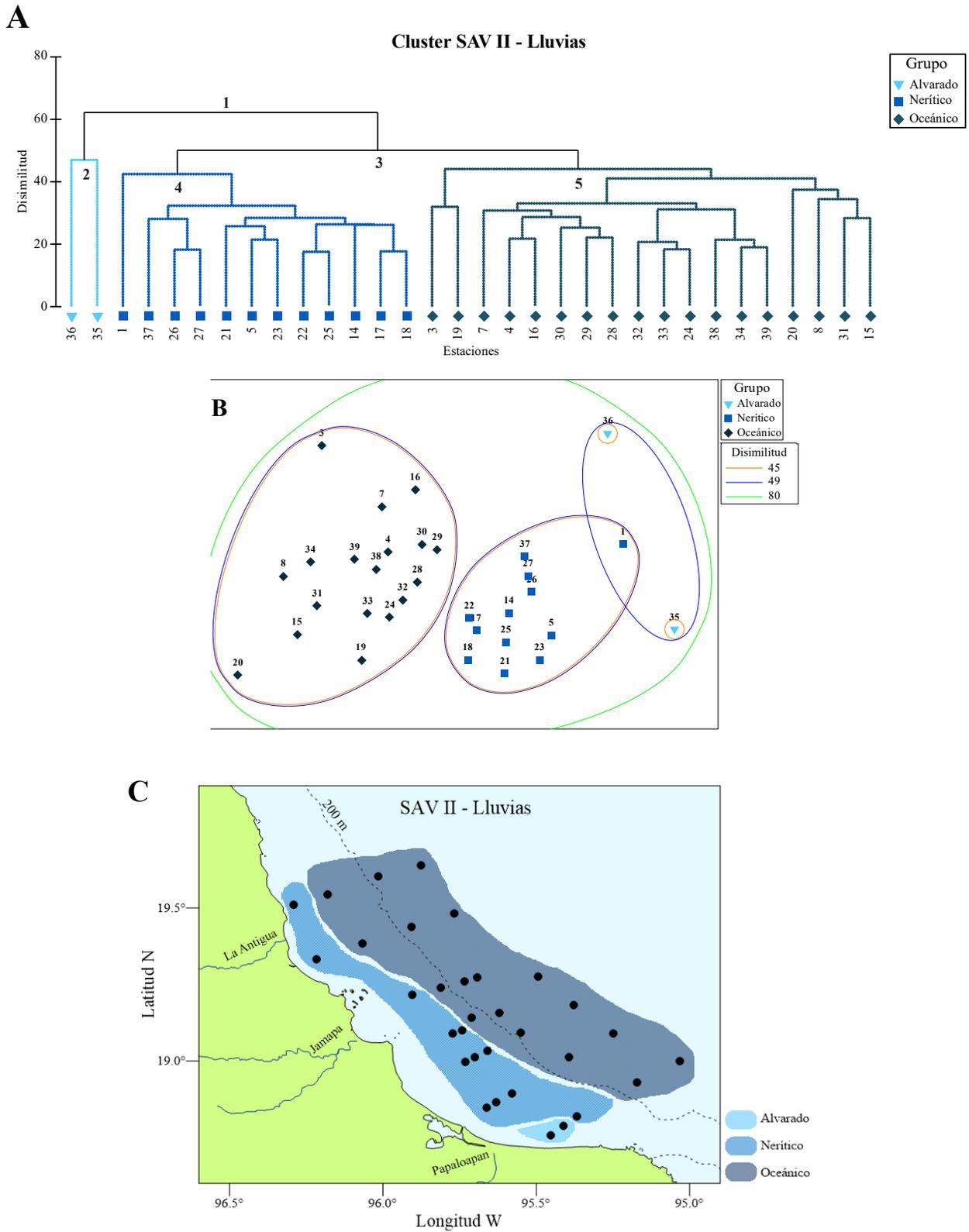


Figura 22. A. Análisis cluster aplicado a la matriz de especies/estaciones del crucero SAV II (lluvias).

B. Resultado del n-MDS aplicado a la matriz de especies/estaciones del crucero SAV II (lluvias).

C. Localización geográfica de los grupos definidos.

Tabla 7. Especies que contribuyen mayormente a las diferencias entre los grupos definidos (Alvarado, Nerítico y Oceánico) durante la época de lluvias (crucero SAV II).  $\bar{X}$  = densidad promedio (estimada con datos transformados a raíz cuadrada), C = contribución de la especie a la disimilitud entre los grupos (%), C. acum. = contribución acumulada (%).

Grupos Alvarado y Nerítico				
Especies	Alvarado $\bar{X}$	Nerítico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	39.5	5.3	25.1	25.1
<i>Flaccisagitta enflata</i>	37.3	44.4	9.5	34.6
<i>Parasagitta tenuis</i>	12.0	3.9	6.9	41.5
<i>Decipisagitta decipiens</i>	8.6	10.1	6.7	48.3
<i>Solidosagitta planctonis</i>	8.6	3.5	6.0	54.3
<i>Ferosagitta hispida</i>	7.3	9.9	5.5	59.7
<i>Sagitta bipunctata</i>	0.0	7.2	5.4	65.1

Grupos Alvarado y Oceánico				
Especies	Alvarado $\bar{X}$	Oceánico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	39.5	1.9	28.7	28.7
<i>Flaccisagitta enflata</i>	37.3	19.7	12.9	41.6
<i>Parasagitta tenuis</i>	12.0	1.1	8.8	50.4
<i>Ferosagitta hispida</i>	7.3	2.1	6.7	57.0
<i>Serratosagitta serratodentata</i>	0.0	7.8	6.1	63.2
<i>Decipisagitta decipiens</i>	8.6	3.9	6.1	69.3
<i>Solidosagitta planctonis</i>	8.6	1.0	5.7	74.9

Grupos Nerítico y Oceánico				
Especies	Nerítico $\bar{X}$	Oceánico $\bar{X}$	C	C. acum.
<i>Flaccisagitta enflata</i>	44.4	19.7	27.1	27.1
<i>Ferosagitta hispida</i>	9.9	2.1	8.5	35.6
<i>Decipisagitta decipiens</i>	10.1	3.9	7.5	43.1
<i>Sagitta bipunctata</i>	7.2	1.6	7.0	50.1
<i>Mesosagitta minima</i>	8.4	4.8	6.2	56.3
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	5.3	1.9	5.4	61.6

m-MDS SAV II - Lluvias

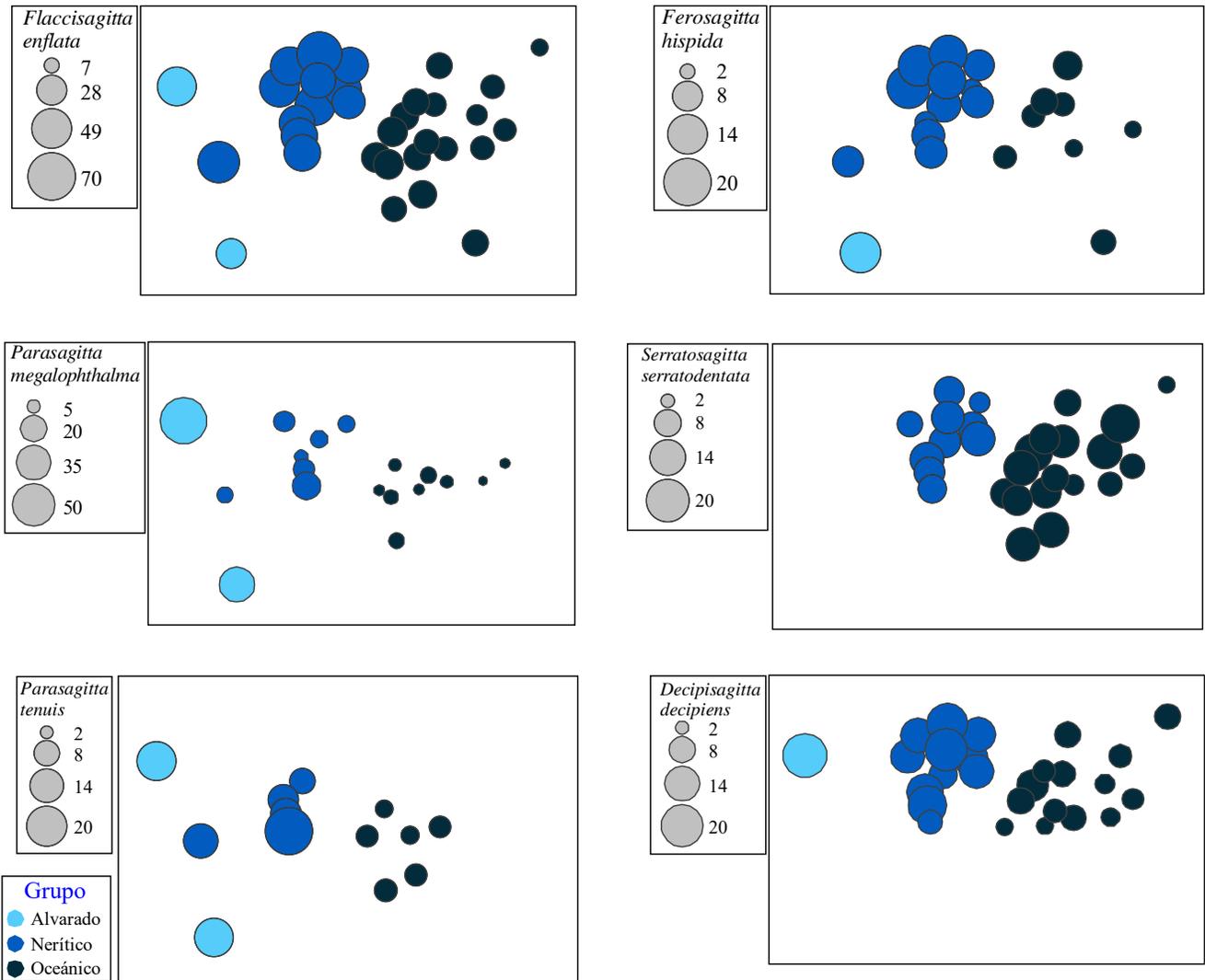


Figura 23. Análisis n-MDS y densidad (en raíz cuadrada) de las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los tres grupos considerados: Alvarado, Nerítico y Oceánico. Crucero SAV II, agosto de 2008.

### Riqueza y diversidad de especies

Los análisis de riqueza y diversidad de especies se realizaron sobre los grupos definidos anteriormente por los métodos cluster y n-MDS para ambas épocas de muestreo.

Durante la época de nortes, el grupo más diverso en términos del índice de Shannon fue Alvarado ( $H' = 2.3$  bits/ind), pero el que menor riqueza específica ( $S = 11$ ) registró. El grupo Oceánico registró la mayor riqueza ( $S = 16$ ) y una diversidad de Shannon intermedia (Tabla 8). La densidad promedio de organismos fue mayor en los grupos sobre la plataforma, contrastante con el grupo Oceánico. Durante época de lluvias, los tres grupos mostraron diversidad de Shannon bajas ( $< 2$  bits/ind). El grupo Alvarado registró la menor riqueza de especies ( $S = 9$ ), en tanto que en los dos grupos restantes, se encontró la máxima riqueza posible ( $S = 17$ ). La densidad promedio de Alvarado fue 1.4 veces mayor que la de Nerítico y 5.8 veces superior que la del grupo Oceánico (Tabla 8).

Tabla 8. Riqueza de especies ( $S$ ), índice de diversidad de Shannon ( $H'$ , bits ind<sup>-1</sup>) y densidad promedio ( $\bar{X}$ , ind 100 m<sup>-1</sup>) de los tres grupos obtenidos durante época de nortes (crucero SAV I) y época de lluvias (crucero SAV II).

	Nortes - SAV I			Lluvias - SAV II		
	Alvarado (n = 2)	Nerítico (n = 7)	Oceánico (n = 11)	Alvarado (n = 2)	Nerítico (n = 12)	Oceánico (n = 18)
$S$	11	15	16	9	17	17
$H'$	2.3	1.6	2.2	1.9	1.7	1.9
$\bar{X}$	1,798.7	1,612.2	678.2	3,869.7	2,836.5	669.8

En resumen, del total de 17 especies identificadas en toda la zona de estudio, sólo algunas se encontraron en los tres grupos establecidos: *Flaccisagitta enflata*, *Krohnitta pacifica*, *Decipisagitta decipiens*, *Parasagitta megalophthalma*, *Parasagitta tenuis* y *Ferosagitta hispida*. De estas seis especies, *K. pacifica*, *P. megalophthalma* y *P. tenuis* registraron sus mayores densidades en el grupo Alvarado durante ambas épocas de muestreo.

La presencia de algunas especies se consideró como rara debido a sus bajas densidades: *Decipisagitta sibogae* se registró en el grupo Nerítico durante época de nortes y en el grupo Oceánico durante ambas épocas; *Caecosagitta macrocephala* se encontró únicamente durante época de lluvias en los grupos Nerítico y Oceánico; y *Solidosagitta planctonis* se registró en Alvarado durante época de lluvias con la mayor de sus densidades y en los grupos Nerítico y Oceánico en ambas épocas de muestreo (Tabla 9).

Tabla 9. Taxones presentes en cada uno de los grupos de quetognatos establecidos frente a la zona centro del estado de Veracruz, México durante las dos épocas del año (nortes, SAV I y lluvias, SAV II).  $\bar{X}$  = densidad promedio (ind 100 m<sup>-3</sup>),  $F$  = frecuencia de aparición (%).

TAXONES	Nortes - SAV I						Lluvias - SAV II					
	Alvarado		Nerítico		Oceánico		Alvarado		Nerítico		Oceánico	
	(n = 2)		(n = 7)		(n = 11)		(n = 2)		(n = 12)		(n = 18)	
	$\bar{X}$	$F$	$\bar{X}$	$F$	$\bar{X}$	$F$	$\bar{X}$	$F$	$\bar{X}$	$F$	$\bar{X}$	$F$
<i>Krohnitta pacifica</i>	116.3	100.0	6.3	14.3	3.8	27.3	73.1	50.0	16.7	41.7	4.2	22.2
<i>Krohnitta subtilis</i>	55.7	100.0	164.5	100.0	80.2	100.0	-	-	56.3	75.0	44.5	94.4
<i>Pterosagitta draco</i>	9.7	50.0	50.3	100.0	54.6	100.0	-	-	66.9	83.3	24.7	72.2
<i>Caecosagitta macrocephala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	8.3	1.2	5.6
<i>Decipisagitta decipiens</i>	4.8	50.0	3.4	28.6	15.2	90.9	146.2	50.0	118.3	91.7	21.4	77.8
<i>Decipisagitta sibogae</i>	-	-	-	-	1.4	27.3	-	-	1.5	8.3	4.9	22.2
<i>Ferosagitta hispida</i>	67.8	100.0	35.9	85.7	13.9	90.9	105.5	50.0	111.5	100.0	10.9	44.4
<i>Flaccisagitta enflata</i>	796.3	100.0	1,146.6	100.0	374.3	100.0	1,482.9	100.0	2,022.4	100.0	410.9	100.0
<i>Flaccisagitta hexaptera</i>	-	-	1.9	28.6	2.8	45.5	-	-	39.4	58.3	10.7	61.1
<i>Mesosagitta minima</i>	-	-	18.5	71.4	36.4	100.0	73.1	50.0	92.8	83.3	31.5	83.3
<i>Parasagitta friderici</i>	288.2	100.0	28.7	85.7	5.5	54.5	-	-	21.8	58.3	2.0	22.2
<i>Parasagitta megalophthalma</i>	198.4	100.0	78.2	100.0	24.0	90.9	1,664.2	100.0	59.0	58.3	8.0	50.0
<i>Parasagitta tenuis</i>	249.4	100.0	14.6	71.4	1.2	27.3	143.4	100.0	45.0	41.7	4.0	33.3
<i>Sagitta bipunctata</i>	4.8	50.0	18.7	85.7	17.3	81.8	-	-	74.6	75.0	8.5	33.3
<i>Sagitta helenae</i>	-	-	28.2	71.4	8.8	90.9	35.2	50.0	24.1	25.0	5.0	33.3
<i>Serratosagitta serratodentata</i>	7.3	100.0	10.6	71.4	38.0	100.0	-	-	57.4	83.3	73.3	94.4
<i>Solidosagitta planctonis</i>	-	-	5.7	42.9	0.9	9.1	146.2	50.0	27.6	50.0	4.1	27.8

### Tasa de alimentación diaria de *Flaccisagitta enflata*

Se recordará que para calcular la tasa de alimentación se utilizó la especie dominante de los quetognatos que, en este caso, se trata de *Flaccisagitta enflata* la cual estuvo presente en todas las estaciones de ambas épocas de muestreo con una densidad alta.

Durante época de nortes, el promedio de presas (copépodos) ingeridas por individuo de *F. enflata* (*NPC*) varió entre 0 (ninguna presa) y 0.03. El tiempo de digestión teórico (*DT*) registró valores entre 1.1 y 1.2 horas. Finalmente, el cálculo de las tasas de alimentación mostró valores entre 0 y 0.5 copépodos ingeridos por individuo de *F. enflata* por día (presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup>) (Tabla 10).

En época de lluvias, los valores del *NPC* mostraron un mínimo de 0 (ninguna presa) y un máximo de 0.1 presas (copépodos) capturadas por cada individuo de *F. enflata*. El tiempo de digestión varió entre 0.9 y 1.3 horas. La tasa de alimentación fue de 0 a 1.8 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> (Tabla 10).

Tabla 10. Parámetros utilizados para la estimación de la alimentación de *F. enflata*. Temperatura (°C), tiempo de digestión (*DT*, horas), número de presas capturadas por quetognato (*NPC*) y tasa de alimentación (*FR*, presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup>).

	SAV I - Nortes				SAV II - Lluvias			
	Min	Max	Promedio ± Desv. St.		Min	Max	Promedio ± Desv. St.	
<i>T</i>	25.13	25.93	25.57 ± 0.18		24.68	28.34	26.27 ± 1.00	
<i>DT</i>	1.13	1.21	1.16 ± 0.02		0.92	1.25	1.10 ± 0.09	
<i>NPC</i>	0.00	0.03	0.005 ± 0.01		0.00	0.09	0.04 ± 0.02	
<i>FR</i>	0.00	0.53	0.09 ± 0.14		0.00	1.83	0.83 ± 0.50	

## DISCUSIÓN

### **Producción de la zona de estudio**

Para señalar de manera gruesa la cantidad de materia vegetal o animal, los textos de ecología marina refieren a ciertas zonas del océano como *muy productivas* (*i.e.* las surgencias) y a otras como *poco productivas* (*i.e.* el océano abierto). Se citan también los términos *producción* y *productividad*, a veces casi indistintamente, y ha bastado con expresar las unidades en cuestión para que el lector sepa de qué se trata. Por ejemplo, Tiselius *et al.* (2016) refieren a la *producción primaria* en  $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , aunque su trabajo, publicado en *Journal of Plankton Research*, lleva por nombre “Productividad Primaria en un Ecosistema Costero”. Por otro lado, Antony *et al.* (1997) señalaron a la cantidad de zooplancton como *producción secundaria* y fue expresada en unidades de  $\text{g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . En una revisión y crítica a medidas de *productividad primaria*, las unidades utilizadas también están en función del tiempo ( $\text{g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Holm-Hansen, 1974); es decir, ambas (producción y productividad) incluyen al tiempo. Desde mediados del siglo pasado MacFadyen (1948) analizó los términos producción y productividad introducidos por varios autores y observó que el concepto de producción podía o no incluir a la variable tiempo; su conclusión fue inclinarse por entender a la producción como la cantidad de materia orgánica en un espacio o ecosistema y a la productividad como una tasa de producción. Los recientes diccionarios en biología marina y ecología definen a la producción como el monto de materia orgánica producido por los organismos autótrofos (primaria) o heterótrofos (secundaria) y a la productividad como tasa de producción (Collin, 2010). Sin que se conozca un estudio formal analítico de la relación entre producción y productividad en el océano, intuitivamente se habla de una correspondencia directa entre ambas (Sigman y Hain, 2012), es decir, mayor producción es mayor productividad.

Con lo anterior, la cantidad de clorofila y zooplancton registrados en la zona de estudio pueden considerarse indicadores de la producción. Particularmente, el zooplancton es concebido como una pieza clave en el flujo de materia y energía desde los productores primarios a los niveles tróficos superiores (Lehman, 1988; Clark *et al.*, 2001; Steinberg *et al.*, 2008). En este trabajo ambos parámetros (clorofila en el estrato de 0 a 15 m y biomasa de zooplancton) registraron valores más altos en la zona nerítica (Figs. 9 y 11), lo que indica una correspondencia general entre ambos.

Los valores de clorofila aquí registrados (menores a  $2.60 \text{ mg m}^{-3}$ ) corresponden a un sistema oligotrófico (Carlson, 1977; Öterler, 2013). Müller-Karger *et al.* (1991) analizaron el comportamiento de clorofilas en todo el Golfo de México a través de imágenes satelitales. Los autores encontraron que este parámetro tiene un patrón estacional, con los valores máximos registrados durante los meses de diciembre a febrero y los mínimos de julio a septiembre. Analizando el patrón horizontal, la plataforma continental de todo el golfo registró los valores máximos (de  $0.7$  a  $1.6 \text{ mg m}^{-3}$ ) y en aguas oceánicas se encontraron las clorofilas más bajas ( $0.1$  a  $0.3 \text{ mg m}^{-3}$ ). En este estudio, la estacionalidad registrada coincide con las observaciones de Müller-Karger *et al.* (1991), ya que durante noviembre y diciembre de 2007 se encontraron valores más altos de clorofila, con un máximo de  $1.59 \text{ mg m}^{-3}$ , y en el mes de agosto de 2008 se registraron valores menores de clorofila, con un máximo de  $0.71 \text{ mg m}^{-3}$ . Asimismo, la variación geográfica también coincidió con lo reportado por dichos autores: en nuestro trabajo, la plataforma continental registró los valores más altos de clorofila en el estrato de 0 a 15 metros de profundidad ( $\bar{X} = 0.78 \text{ mg m}^{-3}$  en época de nortes y  $\bar{X} = 0.30 \text{ mg m}^{-3}$  en época de lluvias) y los valores más bajos se localizaron en aguas oceánicas ( $\bar{X} = 0.21 \text{ mg m}^{-3}$  en época de nortes y  $\bar{X} = 0.20 \text{ mg m}^{-3}$  en época de lluvias). En la plataforma de Veracruz, Manzano-Sarabia y Salinas-Zavala (2008) observaron valores (máximo promedio mensual de  $0.57 \text{ mg m}^{-3}$  durante el mes de octubre) similares a los aquí registrados. Cerca de la desembocadura del Grijalva-Usumacinta, Aguirre-Gómez (2002) encontró un valor de clorofila satelital de  $23.5 \text{ mg m}^{-3}$ . En contraste, al norte del golfo, cerca de la desembocadura del Río Mississippi, los valores de clorofila superficial ascienden a más de  $25 \text{ mg m}^{-3}$  (Grimes y Finucane, 1991) e incluso pueden tomar valores mayores a  $40 \text{ mg m}^{-3}$  en algunas épocas (Hitchcock *et al.*, 1997). Se sabe que el aporte de nutrientes hacia la zona costera proveniente de las descargas fluviales y precipitación inducen el proceso de producción primaria (Belabbassi *et al.*, 2005; Färber-Lorda *et al.*, 2019). En la presente investigación, los valores de clorofila fueron mayores durante la época de nortes (nov-dic de 2007) que durante lluvias (agosto 2008) (Fig. 9). Paradójicamente, el nivel de escurrimiento de los ríos Papaloapan, Antigua y Jamapa fue por lo general mayor en 2008 que en 2007 (CONAGUA, 2016), por lo que sería difícil atribuir estas diferencias a la descarga de los ríos. Zavala-Hidalgo *et al.* (2006) argumentan que los valores altos de clorofila en otoño-invierno pueden no ser originados *in situ*, sino deberse al transporte de aguas desde el norte.

Otra causa importante de los cambios en concentración de clorofilas, particularmente en las zonas costeras, es el factor antrópico. De acuerdo con la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2017), el Puerto de Veracruz es uno de los más importantes a nivel nacional por sus actividades comerciales. Veracruz es una ciudad altamente industrializada, donde se concentran actividades textiles, metalúrgicas, tabacaleras, azucareras, pesqueras y portuarias (INEGI, 2012; Aké-Castillo *et al.*, 2014; DOF, 2017). Según datos estadísticos, las plantas de tratamiento en Veracruz no son suficientes para la cantidad de aguas residuales que se producen, de tal forma que aproximadamente 11,758 litros de aguas residuales llegan al mar cada segundo contaminándola (Aké-Castillo *et al.*, 2014; DOF, 2017). Estas descargas altas en nutrientes pueden generar una mayor concentración de organismos del fitoplancton (Carpenter *et al.*, 1998) o incluso un cambio en la composición de las especies (de la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2005; Wong-Chang y Barrera-Escorcia, 2005). Estos antecedentes indican la posibilidad de causas múltiples en el aumento de producción primaria en la región de estudio, aunque dilucidar el grado en que cada uno actúa es difícil.

En general, los valores de biomasa de zooplancton fueron mayores durante la época de lluvias, esto es, agosto de 2008 (Fig. 11). Indirectamente, estos valores pueden deberse a una mayor descarga de los ríos y precipitación pluvial, los cuales acarrear nutrientes hacia la zona marina e inducen el florecimiento de fitoplancton, y por ende de zooplancton (Zavala-García *et al.*, 2016). La no correspondencia estacional entre clorofilas (indicador de biomasa de fitoplancton) y zooplancton puede deberse, por un lado, al pastoreo del zooplancton sobre el fitoplancton (Lampert *et al.*, 1986; Lohrenz *et al.*, 1990; Hitchcock *et al.*, 1997), y por otro, a diferencias en los ciclos de vida de ambos grupos (Heinrich, 1962; Lee *et al.*, 1992; Liu *et al.*, 1999).

Los registros de biomasa de zooplancton en este trabajo (1.1 a 21.3 g 100 m<sup>-3</sup> en lluvias, 0.9 a 15.1 g 100 m<sup>-3</sup> en nortes) corresponden con los datos observados por Zavala-García *et al.* (2016), quienes mencionan que, en la zona del Papaloapan, los valores promedio de biomasa fueron de 6.5 g 100 m<sup>-3</sup> durante otoño y de 9.3 g 100 m<sup>-3</sup> durante verano, mientras que cerca de la desembocadura del Grijalva-Usumacinta los valores promedio de biomasa ascienden a 31.4 g 100 m<sup>-3</sup> durante el verano y a 23.3 g 100 m<sup>-3</sup> en la misma época sobre el Banco de Campeche. No obstante, puntualmente se han llegado a registrar valores entre 110 y 150 g 100 m<sup>-3</sup> frente a la desembocadura del Grijalva-Usumacinta durante el verano

(Flores-Coto *et al.*, 1988; Sanvicente-Añorve, 1990). Esto significa que el máximo valor aquí observado es apenas una quinta parte de lo registrado en las zonas más productivas del sur del Golfo de México, lo cual podría deberse a la estrecha porción de plataforma que se presenta en la zona de estudio a comparación de las plataformas del Banco de Campeche o la zona de Yucatán.

### **Biomasa y densidad de quetognatos**

Los quetognatos son considerados cosmopolitas, es decir, que se distribuyen en los ambientes marinos de todo el planeta (Bone *et al.*, 1991; Terazaki, 1998) y regularmente son el segundo o tercer grupo más abundante del zooplancton en términos de biomasa (Boltovskoy, 1981; Terazaki, 1998; Hernández-Flores *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2018). Su alta abundancia y su rol como depredadores hacen de este grupo un eslabón importante dentro de las redes tróficas marinas (Boltovskoy, 1981; Bone *et al.*, 1991).

En este estudio, la biomasa de quetognatos (medida a través de biovolumen) fue mayor durante época de lluvias (agosto 2008) con valores entre 0.1 y 6.8 mL 100 m<sup>-3</sup>, mientras que en época de nortes fluctuó entre 0.2 y 2.2 mL 100 m<sup>-3</sup> (Fig. 12). Estos valores podrían ser considerados “bajos” al compararlos con algunos trabajos. Por ejemplo, Wang *et al.* (2018) registraron un rango de biomasa de quetognatos de 1.2 hasta 46.6 mL 100 m<sup>-3</sup> en el mar Amarillo en China a través de promedios anuales durante 7 años, mientras que, en el mar del sur de China, Liu *et al.* (2020) encontraron biomásas de 1.1 a 3.2 mL 100 m<sup>-3</sup>, valores parecidos a los encontrados en nuestro estudio. Sin embargo, cabe mencionar que en el primer caso (Wang *et al.*, 2018), los valores de biomasa de zooplancton ascienden hasta 148.0 mL 100 m<sup>-3</sup>, mientras que para el segundo caso (Liu *et al.*, 2020) se registraron valores máximos de 18.3 mL 100 m<sup>-3</sup>. En cambio, en el Golfo de México, Mille-Pagaza *et al.* (1997) realizaron un extenso estudio sobre el Banco de Campeche y registraron el valor más bajo de biomasa de quetognatos (6.9 mL 100 m<sup>-3</sup>) en una estación oceánica al norte de la Península de Yucatán, y el más alto (265.3 mL 100 m<sup>-3</sup>) en la parte media de la plataforma (265.3 mL 100 m<sup>-3</sup>) también del norte de la península, zona que también corresponde con una alta productividad primaria (Signoret *et al.*, 1998; Aguirre-Gómez, 2002). En el presente caso, los bajos niveles de biomasa tanto de zooplancton como de quetognatos pueden deberse

a una baja productividad primaria a comparación de las zonas en que se realizaron los trabajos mencionados.

En términos de porcentaje, los quetognatos suelen aportar entre el 30 y el 90% a la biomasa de zooplancton carnívoro (Pakhomov *et al.*, 1999; Giesecke y González, 2012) y entre el 10 y el 30% de la biomasa de copépodos (Bone *et al.*, 1991). En este trabajo, los quetognatos aportaron entre 5 y 42% de biomasa de zooplancton durante época de nortes y entre 6 y 52% en época de lluvias (Fig. 13). Este aporte de los quetognatos a la biomasa total de zooplancton se ha registrado con múltiples variaciones en todo el planeta: 14% en el Pacífico oeste (Dai *et al.*, 2016), 25 y 34% en el mar Amarillo (Wang *et al.*, 2018), más del 50% en el Atlántico noreste (Clark *et al.*, 2001), 64% en un estuario del mar del sur de China (Ke *et al.*, 2018). El motivo de estas variaciones es desconocido pero la disponibilidad de alimento (en este estudio medida a través de la biomasa de zooplancton) puede jugar un papel muy importante e influir en la presencia y abundancia de los quetognatos (Hyman, 1959; Alvariño, 1969; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2006).

La densidad de quetognatos aquí registrada fue mayor durante época de lluvias, con valores entre 176.5 y 5,700.3 ind 100 m<sup>-3</sup>, mientras que en época de nortes los valores registrados variaron entre 283.2 y 2,500.2 ind 100 m<sup>-3</sup> (Fig. 14). Este dato es bastante variable en distintas zonas del mundo. Por ejemplo, Resgalla (2008) encontró que los quetognatos de la plataforma sur de Brasil registraron abundancias promedio de ~170 ind 100 m<sup>-3</sup> durante el invierno de 1988 y ~500 ind 100 m<sup>-3</sup> durante el verano de 1990. En las costas de Ecuador, Naranjo (2009) comparó la densidad de quetognatos de forma mensual en dos lapsos de tiempo bianuales (1997-1998 y 2002-2003) y encontró densidades mensuales entre 6 y 3,724 ind 100 m<sup>-3</sup> para el primer periodo y entre 0 y 2,633 ind 100 m<sup>-3</sup> para el segundo periodo. Coston-Clements *et al.* (2009) observaron la máxima densidad promedio de quetognatos (386.2 ind 100 m<sup>-3</sup>) durante noviembre en la costa de Carolina del Norte. En cambio, en el Golfo de México Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna (2003) registraron densidades mayores (de 3,500 a 14,000 ind 100 m<sup>-3</sup>) en la plataforma y zona oceánica de Tamaulipas durante época de secas.

En la zona del Atlántico de Estados Unidos, las costas de Florida y el Golfo de México se ha reportado un patrón que parece indicar una preferencia de los quetognatos hacia aguas neríticas o costeras y las menores densidades se registran por lo general, en la zona oceánica.

Así, en la costa este de Estados Unidos, varios autores (Bumpus y Pierce, 1955; Pierce, 1958; Pierce y Wass, 1962) registraron un descenso en el número de quetognatos desde la costa al océano; en el norte y sur del Golfo de México, se observó un patrón muy similar en la distribución de estos animales (McLelland, 1984; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001, 2003). En el presente trabajo también se registró de forma clara el mismo patrón: la densidad promedio de los quetognatos fue mayor en la zona nerítica (1,466.6 ind 100 m<sup>-3</sup> en época de nortes y 2,683.7 ind 100 m<sup>-3</sup> en época de lluvias) a comparación de la zona oceánica (729.6 y 776.1 ind 100 m<sup>-3</sup> durante nortes y lluvias, respectivamente).

### **Parámetros ambientales influyentes en la distribución de quetognatos**

El Análisis de Regresión por Árboles que se aplicó en este estudio, indicó que los quetognatos muestran preferencia por aguas con altos niveles de biomasa de zooplancton, la cual se consideró en este caso como disponibilidad de alimento. De forma precisa, la mayor densidad de quetognatos se relacionó con biomásas de zooplancton superiores a 3.7 g 100 m<sup>-3</sup> durante época de nortes y a biomásas mayores a 5.1 g 100 m<sup>-3</sup> durante época de lluvias (Figs. 16 y 17).

Pierrot-Bults y Nair (1991) mencionan que los quetognatos, dado su papel como depredadores del zooplancton, tienen una fuerte dependencia hacia la abundancia de sus presas. Por esto, la alimentación de estos animales ha sido frecuentemente estudiada en todo el mundo y la mayor parte de las investigaciones concuerdan en que su principal presa son los copépodos, el grupo más abundante del zooplancton (Feigenbaum y Maris, 1984; Øresland, 1990; Terazaki, 1995; Giesecke y González, 2004; Baier y Terazaki, 2005). Sin embargo, en los tubos digestivos de los quetognatos también se han encontrado otros miembros del zooplancton como otros crustáceos, larvas de peces, moluscos e incluso otros quetognatos (Feigenbaum y Maris, 1984; Baier y Purcell, 1997a; Froneman y Pakhomov, 1998; Liang y Vega-Pérez, 2002; Vdodovich *et al.*, 2018). Esta variedad en las dietas de los quetognatos es el principal factor por el cual en este estudio se decidió considerar la biomasa de zooplancton como una medida de la disponibilidad de alimento en la zona. Asimismo, se utilizó la malla de apertura más pequeña (333 µm) con la finalidad de mantener la mayor cantidad de copépodos dentro del zooplancton al realizar las mediciones de biomasa.

De acuerdo con los resultados de la presente investigación, las estaciones que contuvieron la mayor disponibilidad de alimento (biomasa de zooplancton) se encontraron distribuidas sobre la plataforma continental, lo cual, como se mencionó anteriormente, se relaciona con la productividad primaria y el aporte de los ríos y puede explicar bastante bien los patrones de distribución de los quetognatos. Estos resultados concuerdan con lo reportado en otros trabajos acerca de la importancia de la disponibilidad de alimento para la distribución horizontal y vertical y la abundancia de los quetognatos (Marazzo y Nogueira, 1996; Terazaki, 1999; Ramírez-Ávila y Álvarez-Cadena, 1999; Kehayias y Ntakou, 2008; Ruiz-Boijseauneau *et al.*, 2004; Tönnesson y Tiselius, 2005).

### **Composición específica**

En todo el Golfo de México se han registrado un total de 24 especies de quetognatos (Michel, 1984; McLelland, 1989a; Casanova, 1999; Hernández-Flores *et al.*, 2009) mientras que, en la zona nerítica de Veracruz, Vega-Rodríguez (1964) encontró únicamente nueve de estas especies. En este trabajo se encontraron 17 especies, pertenecientes a tres familias y 11 géneros. La familia más abundante fue Sagittidae (82.4%), seguida de Krohnittidae (7.6%) y Pterosagittidae (3.9%).

Durante ambos muestreos, la especie más sobresaliente en términos de densidad fue *Flaccisagitta enflata*, quien formó el 57.2% de los quetognatos en época de nortes y el 58.5% durante lluvias, con un porcentaje total de ambas épocas del 58.1% (Tabla 5). Según McLelland (1989a), *F. enflata* es la especie más común en aguas tropicales y subtropicales. Por ejemplo, Giesecke y González (2004) registraron en Chile que esta especie aportó hasta el 82% al total de quetognatos; en África en el canal de Zanzibar, Øresland (2000) menciona que la especie aportó hasta el 77%; y en las costas del Atlántico en Florida, Pierce y Wass (1962) la especie constituyó el 36% de los quetognatos. En el Golfo de México, se ha señalado a esta especie como la más importante en términos de densidad (Vega-Rodríguez, 1964; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020). En cambio, en aguas cercanas a los polos, *F. enflata* ha aportado porcentajes muy bajos (Villenas *et al.*, 2009) o no ha sido encontrada (Giesecke y González, 2012). Respecto a sus preferencias ambientales, *F. enflata* ha sido reportada con poca tolerancia a bajas salinidades (Pierce, 1951; Owre, 1960; McLelland, 1989a).

Específicamente, McLelland (1984) muestra que la menor abundancia de esta especie se ubica con salinidades bajas (24.9 – 29.9 ups), mientras que la mayor abundancia se relaciona con salinidades mayores (entre 34 y 35.9 ups). Además, *F. enflata* ha sido descrita como una especie principalmente oceánica y semi-nerítica en zonas de mezcla de aguas costeras y oceánicas (Michel, 1984; McLelland, 1984, 1989a). En este estudio y otros realizados en el Golfo de México, *F. enflata* presenta altas abundancias en aguas neríticas y menores hacia aguas oceánicas (Apéndice II: Fig. 8) (Pierce, 1951; Owre, 1960; Vega-Rodríguez, 1964; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999; 2003), lo que puede indicar la presencia de una zona de mezcla en el área de estudio.

La segunda especie más abundante fue *Parasagitta megalophthalma*, la cual aportó el 6.5% al total de quetognatos (Tabla 5). Esta especie fue originalmente descrita en el mar Mediterráneo en profundidades de 100 a 800 metros y fue catalogada como mesopelágica (Dallot y Ducret, 1969). Michel (1984) encontró a esta especie en aguas epi- y mesopelágicas en el mar Caribe y asume que la especie puede ser indicadora de masas de agua que viajan desde el Atlántico norte. Más tarde, McLelland y Perry (1989) la registraron en el noroeste del Golfo de México entre los 200 y 500 metros de profundidad. Recientemente, Gilmartin *et al.* (2020) la encontraron en el noreste del Golfo de México como una de las especies dominantes. En este trabajo, *P. megalophthalma* mostró preferencia por aguas neríticas, sobre todo, aguas cercanas a las desembocaduras de los ríos (Apéndice II: Fig. 12) lo cual podría deberse a la alta disponibilidad de alimento y nutrientes que se observan en esta zona.

Las especies *Krohnitta subtilis*, *Serratosagitta serratodentata*, *Mesosagitta minima*, *Ferosagitta hispida*, *Decipisagitta decipiens*, *Pterosagitta draco*, *Parasagitta tenuis*, *Sagitta bipunctata* y *Parasagitta friderici* representaron entre el 1 y el 5% de la abundancia total (Tabla 5). Estas especies han sido registradas con anterioridad en la zona sur del Golfo de México (Vega-Rodríguez, 1964; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna 1999, 2001, 2003). En cuanto a su distribución, *F. hispida*, *P. friderici* y *P. tenuis* son consideradas especies típicamente neríticas y epipelágicas (McLelland, 1989a), característica que coincide con los resultados de este estudio (Apéndice II: Figs. 7, 11 y 13). *Krohnitta subtilis* se considerada una especie oceánica y epipelágica (McLelland, 1989a). Sin embargo, en el Golfo de México esta especie ha sido registrada tanto en aguas neríticas (McLelland, 1984; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2003) como en aguas

oceánicas (Fagetti, 1968; McLelland y Perry, 1989). En el presente trabajo, *K. subtilis* se ubicó tanto en estaciones neríticas como oceánicas (Apéndice II: Fig. 2). *Serratosagitta serratodentata* es una especie oceánica y epipelágica (McLelland, 1989a) capaz de tolerar bajas salinidades (Pierce y Wass, 1962). Aquí fue encontrada en aguas neríticas y oceánicas, pero con mayor abundancia hacia la parte oceánica (Apéndice II: Fig. 16). Otros estudios en el Golfo de México han registrado resultados similares (McLelland, 1984; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020). *Mesosagitta minima* es considerada principalmente oceánica y semi-nerítica cuando se tiene presencia de mezcla de aguas costeras y oceánicas (Boltovskoy, 1981) y epi a mesopelágica con afinidad por bajas temperaturas (McLelland, 1989a). McLelland (1984) en el noreste del Golfo de México y Pierce y Wass (1962) en la costa este de Florida, encontraron esta especie con alta abundancia en aguas oceánicas; mientras que en el sur del Golfo se ha registrado, de forma inversa, con valores mayores de abundancia en la zona nerítica (Mille-Pagaza *et al.*, 1997, Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999). De acuerdo con los resultados de este trabajo, su densidad fue mayor en la zona oceánica durante época de nortes y en la nerítica durante lluvias (Apéndice II: Fig. 10). *Decipisagitta decipiens* se considera en la literatura como oceánica y epi a mesopelágica (Owre, 1960; McLelland, 1989a). En el norte del golfo, esta especie se ha registrado en el estrato mesopelágico (McLelland 1984; McLelland y Perry, 1989), mientras que en el sur del golfo se ha encontrado en la capa epipelágica, tanto en aguas neríticas como oceánicas (Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001, 2003). En este estudio, su distribución fue principalmente oceánica durante época de nortes mientras que, en lluvias se presentó tanto en aguas neríticas como oceánicas con una mayor densidad hacia aguas neríticas (Apéndice II: Fig. 5). *Pterosagitta draco* es considerada una especie principalmente oceánica y epipelágica (McLelland, 1989a). Sus registros en el Golfo de México han sido tanto en aguas neríticas como oceánicas (McLelland, 1984; McLelland y Perry, 1989; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020). De forma similar, en este trabajo su densidad fue mayor en aguas oceánicas durante época de nortes, pero en lluvias sus mayores densidades fueron sobre aguas neríticas frente a la Laguna de Alvarado (Apéndice II: Fig. 3). *Sagitta bipunctata* es una especie oceánica, típicamente epi a mesopelágica (McLelland, 1989a). En el Golfo de México se presenta de manera frecuente no sólo en la parte oceánica, sino también en aguas

neríticas, sobre todo al sur del Golfo (McLelland, 1984; McLelland y Perry, 1989; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020). Aquí, sus mayores densidades fueron sobre aguas neríticas (Apéndice II: Fig. 14).

Las especies que aportaron menos del 1% al total de quetognatos fueron *Solidosagitta planctonis*, *Sagitta helenae*, *Krohnitta pacifica*, *Flaccisagitta hexaptera*, *Decipisagitta sibogae* y *Caecosagitta macrocephala* (Tabla 5). *Solidosagitta planctonis* es una especie típicamente oceánica y meso a batipelágica (McLelland, 1989a). Anteriormente se ha encontrado en el Caribe y noreste del Golfo de México (Michel, 1984; McLelland y Perry, 1989). En este trabajo sus densidades no fueron altas, pero su distribución fue mayormente nerítica, principalmente al norte en época de nortes y al sur en época de lluvias (Apéndice II: Fig. 17). *Sagitta helenae* se describe en la literatura como epipelágica, nerítica y con afinidad por aguas con alta salinidad (McLelland, 1989a). En el Golfo de México, la especie se ha encontrado en la zona noreste (Tokioika, 1955; Kelly y Dragovich, 1967; McLelland 1989b), en la zona cercana al Grijalva-Usumacinta (González-Flores, 2005) y en el Caribe (Rodríguez-Hernández, 2009). Aquí se encontró en aguas neríticas y oceánicas, con mayor densidad en la primera (Apéndice II: Fig. 15). *Krohnitta pacifica* y *F. hexaptera* son especies relativamente comunes en el sur del Golfo de México, consideradas como especies epiplanctónicas y semi-neríticas (McLelland, 1989a; Vega-Rodríguez, 1964; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003). Esto concuerda con la distribución observada en la presente investigación, dado que ambas especies se registraron tanto en zonas nerítica y oceánica, con mayor densidad en la nerítica (Apéndice II: Figs. 1 y 9). *Decipisagitta sibogae*, es considerada como una especie mesopelágica (con distribución entre 200 y 1000 metros) y principalmente oceánica (McLelland, 1989a). En este estudio se registró en la capa epipelágica de algunas estaciones oceánicas con una densidad muy baja (Apéndice II: Fig. 6). En el norte del Golfo de México la especie fue registrada como la especie dominante entre los 200 y 1000 metros (McLelland y Perry, 1989); en el centro del Golfo se encontró en una estación epipelágica con baja densidad (Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2001) y en la costa de Tamaulipas fue considerada una especie accidental debido a sus bajas densidades (Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 2003). Finalmente, *C. macrocephala* aparece en la literatura como una especie cosmopolita y meso a batipelágica (Boltovskoy, 1981; McLelland, 1989a), la cual tiene registros en el noreste del Golfo de México entre 200

y 2000 metros de profundidad (McLelland y Perry, 1989; Fagetti, 1968; Owre, 1973) y en el norte del Golfo en los primeros 100 metros de la columna de agua (Gilmartin *et al.*, 2020). En el presente trabajo, *C. macrocephala* sólo se encontró durante época de lluvias en dos estaciones ubicadas al borde de la plataforma continental, con un individuo en cada estación (Apéndice II: Fig. 4).

En otras áreas del mundo, la presencia de ciertas especies típicas de zonas más profundas (*C. macrocephala*, *K. subtilis*, *M. decipiens*, *M. sibogae*, *S. planctonis*) en la capa epipelágica ha sido considerado un indicador de surgencias (Srinivasan, 1974, Noblezada y Campos, 2008; Resgalla, 2008; Bohatá y Koppelman, 2013). Frente a Veracruz, el patrón de vientos predominante de abril a agosto puede provocar eventos de surgencias (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003); no obstante, el patrón de temperaturas aquí registrado (Figs. 5 y 6) no parece indicar indicios de tal evento. Por lo tanto, no puede establecerse con exactitud el origen de estas especies en la zona de estudio.

### **Asociación de las especies de quetognatos**

De acuerdo con las especies presentes y su número de representantes en cada estación, los análisis de agrupamiento cluster/SIMPROF y n-MDS definieron tres grupos de estaciones durante las dos épocas de muestreo, denominados Alvarado, Nerítico y Oceánico. El grupo Alvarado se localizó cerca la laguna de Alvarado, donde desemboca el río Papaloapan. Esto significa que es un grupo con influencia fluvio-lagunar y cambios notables de salinidad; el grupo Nerítico se localizó sobre la plataforma continental (< 200 m de profundidad) y el Oceánico, en aguas oceánicas (> 200 m de profundidad) (Figs. 19 y 22).

El análisis SIMPER reveló que durante época de nortes las especies que más contribuyeron a la disimilitud de Alvarado con los grupos Nerítico y Oceánico fueron *Parasagitta tenuis* y *P. friderici* (Fig. 20, Tabla 6). Durante esta temporada, la densidad de estas especies fue un orden de magnitud mayor que en el grupo Nerítico y dos que en el Oceánico (Fig. 20, Tabla 9). McLelland, (1980, 1989a) señala que los hábitos de estas especies son neríticos con amplia tolerancia a bajas salinidades, lo que explica su alta abundancia en el grupo Alvarado. Durante época de lluvias, la disimilitud entre Alvarado y los otros dos grupos fue aportada principalmente por *P. megalophthalma*, muy abundante dentro de este grupo, con densidad decreciente hacia la zona oceánica (Fig. 23, Tabla 9). Es

una especie poco conocida a nivel mundial, con sólo 29 registros en el portal de OBIS (<https://obis.org/>). McLelland (1989a) la refiere como una especie oceánica y mesopelágica, aunque Michel (1984) la registró en aguas epipelágicas del Caribe. Con ello, valdría la pena aquí preguntarse si la especie está bien identificada. Al respecto, las características de los organismos aquí encontrados son la presencia de collarete, células vacuolares intestinales y en especímenes maduros, óvulos redondos dispuestos en tres hileras y vesículas seminales ovoides, bien separadas de las aletas laterales posteriores (Fig. 15, Apéndice I: r). Ello significa que, con este hallazgo, se amplía notablemente el conocimiento acerca de la distribución de esta especie y sus tolerancias ambientales de la especie.

En cuanto a los grupos Nerítico y Oceánico, la especie que más aportó a las diferencias entre ambos fue *F. enflata* (Figs. 20 y 23, Tabla 9). La mayor abundancia de esta especie en la zona nerítica concuerda ampliamente con los antecedentes de la especie en el Golfo de México (Pierce, 1951; Owre, 1960; Vega-Rodríguez, 1964; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020) y en otras partes del mundo (Segura *et al.*, 1992; Baier y Purcell, 1997a; Øresland, 2000; Liang y Vega-Pérez, 2002; Batistić, 2003; De Souza *et al.*, 2014). La segunda especie con mayor aporte a las diferencias entre estos dos grupos fue *K. subtilis*. Los registros previos de esta especie indican su amplia distribución en ambas provincias, aunque suele ser más abundante en la zona nerítica (Fagetti, 1968; Michel, 1984; McLelland, 1984, 1989a; McLelland y Perry, 1989; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2003). En contraste, *S. serratodentata* registró su mayor abundancia en la zona oceánica (Fig. 23, Tabla 9), al igual que en otros estudios (McLelland, 1984; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna, 1999, 2001, 2003; Gilmartin *et al.*, 2020).

En términos de riqueza, el grupo Alvarado registró los valores más bajos durante ambas épocas de muestreo, mientras que los grupos Nerítico y Oceánico tuvieron valores ligeramente mayores, pero similares entre sí (Tabla 8). El bajo número de especies registrado en el grupo Alvarado puede atribuirse a que sólo pocas especies son capaces de tolerar el estrés ambiental inducido por la descarga del Papaloapan en la Laguna de Alvarado y, finalmente, hacia el Golfo de México. En concordancia, algunos autores (Hossfeld, 1996; Mille-Pagaza *et al.*, 1997; Liang y Vega-Pérez, 2002) han registrado la existencia de un gradiente de mayor riqueza hacia aguas oceánicas. En cuanto a la diversidad de Shannon, las

estimaciones de este estudio (entre 1.6 y 2.3 bits ind<sup>-1</sup>) son muy similares a las registradas en otras regiones del Atlántico mexicano. En el Caribe, Hernández-Flores (2003) registró una diversidad mayor (2.2 bits ind<sup>-1</sup>) dentro del atolón de banco Chinchorro y menor (1.3 bits ind<sup>-1</sup>) por fuera de él y Rodríguez-Hernández (2009) encontró valores de diversidad entre 0 (con riqueza de una especie) y 2.1 bits ind<sup>-1</sup> en la Laguna de Majahual. Frente a Tamaulipas, Mille-Pagaza y Carrillo-Laguna (2003) estimaron 2.4 bits ind<sup>-1</sup>. En todos los casos, la dominancia de *F. enflata* no permite obtener valores altos de diversidad.

En general, la disposición geográfica de los grupos corresponde con las características fisiográficas de la zona, así como a alteraciones sobre la zona costera inducidas por las principales descargas fluvio-lagunares. Llama la atención el grupo Alvarado, el cual en época de lluvias se localizó hacia el sureste de la laguna, aun cuando el patrón general de corrientes en la zona para esa época es hacia el noroeste (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). No obstante, este patrón puede ser afectado en zonas muy costeras por eventos locales que provoquen una inversión en el sentido de las corrientes (Allende-Arandía *et al.*, 2016), lo que explicaría el patrón observado.

### **Tasa de alimentación de *Flaccisagitta enflata***

Todas las especies de quetognatos holoplanctónicos son carnívoros, y de acuerdo con su alta abundancia en los sistemas marinos, juegan un papel importante como depredadores del zooplancton marino (Feigenbaum y Maris, 1984; Feigenbaum, 1979, 1991; Giesecke y González, 2004). Asimismo, se ha estudiado que los quetognatos suelen tener preferencia por alimentarse de copépodos (Feigenbaum y Maris, 1984; Terazaki, 1995; Baier y Terazaki, 2005). Específicamente, Giesecke y González (2008) señalan que el 94% de las presas encontradas en *F. enflata* fueron copépodos; mientras que en la investigación de Øresland (2000) menciona que los copépodos formaron por lo menos el 50% de la dieta de los quetognatos.

La importancia trófica de este grupo del zooplancton ha llevado al estudio de su alimentación en diferentes partes del mundo. Sin embargo, numerosos problemas surgieron sobre todo al momento de mantener quetognatos en condiciones de laboratorio (Feigenbaum y Maris, 1984). Reeve (1964) fue el primero en lograr el mantenimiento y supervivencia de quetognatos para observar el ciclo completo de alimentación de la especie *Ferosagitta*

*hispida*. Sin embargo, los estudios de la alimentación de quetognatos se limitaban únicamente a observaciones directas en laboratorio, hasta que Pearre (1981) generó una fórmula que predecía el tiempo de digestión de *Sagitta elegans* de acuerdo con los datos de temperatura. Posteriormente Ohman (1986) ajustó dicha curva con los datos de otros autores que analizaron los tiempos de digestión observados de diferentes especies, entre ellas *F. enflata* (Reeve, 1980).

En este trabajo el promedio de presas capturadas (*NPC*) fue de 0.005 presas durante época de nortes y 0.04 presas en lluvias (Tabla 10). Sobre este parámetro, Feigenbaum (1979) encontró de 0.2 a 0.4 presas por individuo de *F. enflata* en Florida. Baier y Purcell (1997a) encontraron valores de hasta 0.1 presas en Carolina del Norte analizando toda la comunidad de quetognatos, aunque cabe destacar que *F. enflata* fue la especie dominante. Por su parte, Øresland (2000) encontró valores de 0.5 para *F. enflata* en el Canal de Zanzíbar, India. Duró y Saiz (2000) encontraron valores entre 0.02 presas por individuo de *F. enflata* y 0.1 presas un año después en el Mar Mediterráneo. En este caso, Duró y Saiz (2000) señalan haber seguido la recomendación de Baier y Purcell (1997b) acerca de multiplicar por 2 el *NPC* para evitar la pérdida de datos por regurgitamiento durante el muestreo. Esa recomendación no se siguió aquí debido a que la mayor parte de estudios publicados no realizan ese ajuste y de esta forma, es posible generar comparaciones más acertadas.

Respecto a los tiempos de digestión teóricos calculados en este trabajo, se obtuvieron valores promedio de 1.2 horas (basados en temperatura promedio de 25.57 °C) durante época de nortes y 1.1 horas (basados en temperaturas promedio de 26.27 °C) durante época de lluvias (Tabla 10). El tiempo promedio de digestión de *F. enflata* registrado por Feigenbaum (1979) fue de 3.17 horas y señala que el tiempo de digestión es mayor cuando el depredador es más grande. Giesecke y González (2008) encontraron tiempos de digestión de 3.5 y 4.2 horas de acuerdo con las temperaturas más bajas y altas de su estudio, respectivamente; contrario a lo encontrado por Baier y Purcell (1997a), quienes encontraron tiempos de digestión mayores (7.2 horas) relacionados con temperaturas más bajas (12 – 15 °C) y tiempos de digestión menores (1 hora) asociados a temperaturas mayores (24 – 26 °C).

Finalmente, a través del número promedio de presas capturadas por quetognato (*NPC*) y los tiempos de digestión calculados (*DT*), se obtuvo la tasa de alimentación de *F. enflata* sobre los copépodos, la cual registró valores entre 0 y 0.5 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> durante

época de nortes y entre 0 y 1.8 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> en lluvias (Tabla 10). Sobre este parámetro, Szyper (1976) encontró tasas de alimentación de 6.9 presas.depredador<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup> en Hawai; mientras que Feigenbaum (1979) encontró valores de 2.2 en Miami, Florida; Baier y Purcell (1997a) encontraron valores de 0.9 a 1.1 en Carolina del Norte; Duró y Saiz (2000) encontraron tasas de alimentación de 0.1 a 0.6 y un año después de 0.2 a 1.9 en el Mar Mediterráneo; en cambio, Øresland (2000) encontró valores hasta de 4.7 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> en el Canal de Zanzíbar, India. Los valores registrados en este estudio son más parecidos a los registrados por Duró y Saiz (2000) y Baier y Purcell (1997a); los últimos señalan que *F. enflata* tuvo las tasas de alimentación más bajas comparada con otras especies de quetognatos en su investigación. Sin embargo, los tiempos de digestión reportados por Duró y Saiz (2000) se comportan de forma contraria a lo registrado en este trabajo y por Baier y Purcell (1997a).

De forma general, la alimentación de los quetognatos es uno de los parámetros más estudiados de este grupo. Sin embargo, no se logra definir porqué existe tanta variabilidad en sus resultados; Feigenbaum y Maris (1984) señalan que los tiempos de digestión y por ende, la tasa de alimentación, dependen del tamaño de las presas; mientras que Reeve (1980) lo atribuye al número de presas consumidas y al tamaño del depredador. Por otro lado, Casanova *et al.* (2012) señalan que los quetognatos no solo satisfacen sus necesidades alimenticias a través de la depredación, sino que también ingieren partículas de materia orgánica disueltas como mecanismo alterno de nutrición.

## CONCLUSIONES

La investigación aquí presentada muestra resultados importantes acerca de la estructura de la comunidad de quetognatos en aguas neríticas y oceánicas de Veracruz, Golfo de México, así como el análisis de la tasa de alimentación de la especie dominante (*Flaccisagitta enflata*) sobre los copépodos.

El zooplancton, cuantificado a través de su biomasa, mostró afinidad por la zona nerítica, y registró sus valores más altos durante época de lluvias, lo cual coincide con la mayor descarga continental de los tres ríos presentes: La Antigua, Jamapa y Papaloapan (a través de la Laguna de Alvarado como su conexión con el Golfo de México). En el presente trabajo se atribuyó este factor a los altos niveles de nutrientes que descargan los ríos sobre la zona costera, generando un aumento en la comunidad de fitoplancton y, por ende, en la comunidad de zooplancton.

Dentro del zooplancton, los quetognatos conformaron entre el 5 y el 42% durante época de nortes y entre el 4 y el 52% durante época de lluvias. Similar a lo encontrado respecto al zooplancton total, los quetognatos también mostraron mayor afinidad por la zona nerítica durante ambas épocas de muestreo. El Análisis de Regresión por Árboles aplicado demostró que los quetognatos tienen preferencia por aguas con una alta disponibilidad de alimento (biomasa de zooplancton), lo cual explica la alta densidad de quetognatos en la zona nerítica.

En el Golfo de México y Mar Caribe se tiene un registro de 24 especies de quetognatos. Los resultados de este estudio muestran que la comunidad de quetognatos estuvo formada por tres familias, 11 géneros y 17 especies.

La especie dominante fue *F. enflata*, la cual representó el 57.2% de los quetognatos durante época de nortes y el 58.1% durante época de lluvias. La segunda especie más abundante fue *Parasagitta megalophthalma*, la cual es una especie con registros principalmente mesopelágicos y anteriormente no había sido registrada en el sur del Golfo de México, lo cual proporciona valiosa información sobre su distribución y tolerancias ambientales con el registro en este estudio. Las especies que aportaron entre el 1 y el 5% a los quetognatos fueron *Krohnitta subtilis*, *Serratosagitta serratodentata*, *Mesosagitta minima*, *Ferosagitta hispida*, *Decipisagitta decipiens*, *Pterosagitta draco*, *Parasagitta tenuis*, *Sagitta bipunctata* y *Parasagitta friderici*. Finalmente, las especies que formaron

menos del 1% de los quetognatos fueron *Solidosagitta planctonis*, *Sagitta helenae*, *Krohnitta pacifica*, *Flaccisagitta hexaptera*, *Decipisagitta sibogae* y *Caecosagitta macrocephala*.

En este estudio se tuvo la presencia de algunas especies que han sido catalogadas en otras partes del mundo como indicadoras de surgencias (*C. macrocephala*, *K. subtilis*, *M. decipiens*, *M. sibogae*, *S. planctonis*). Sin embargo, las características hidrológicas del sitio no coinciden con condiciones típicas de surgencias, por lo que no es posible determinar la causa de la presencia de estas especies.

En el presente trabajo se definieron tres grupos de estaciones de acuerdo con sus asociaciones faunísticas: Alvarado, Nerítico y Oceánico. El grupo Alvarado se localizó frente a la Laguna de Alvarado (donde desemboca el Papaloapan), lo que significa que es un grupo con influencia de aguas continentales y fuertes cambios de salinidad; el grupo Nerítico se localizó sobre la plataforma continental y el Oceánico, en aguas oceánicas.

El grupo Alvarado fue definido principalmente por las especies *P. friderici* y *P. tenuis* que tuvieron su mayor abundancia en este grupo durante la época de nortes, en tanto que *P. megalophthalma* lo fue durante lluvias. Esta última especie ha sido catalogada como oceánica y mesopelágica principalmente, con escasos registros en la región epipelágica. Destaca aquí la presencia de esta última especie en aguas costeras con fuerte influencia continental, por lo ideal sería hacer un monitoreo de áreas con influencia fluvio-lagunar a fin de hacer un seguimiento anual de las especies tolerantes a este estrés.

Por otro lado, *F. enflata* fue la principal especie que marcó la diferenciación entre los grupos Nerítico y Oceánico. La especie fue más abundante en la zona nerítica, corroborando hallazgos anteriores acerca de su distribución. En contraste, *S. serratodentata* fue más abundante en el grupo Oceánico.

La riqueza de especies fue menor en el grupo Alvarado, lo cual se atribuye al estrés ambiental que provocan las aguas continentales sobre las neríticas adyacentes y que sólo pocas especies pueden soportar. La diversidad de Shannon registró valores intermedios (hasta 2.3 bits ind<sup>-1</sup> durante época de nortes y hasta 1.9 bits ind<sup>-1</sup> durante época de lluvias), los cuales podrían considerarse típicos entre la comunidad de quetognatos en otras áreas del Golfo de México y Caribe, en donde existe una fuerte dominancia de *F. enflata*.

Dada la dominancia de *F. enflata* en este trabajo, se analizó su tasa de alimentación sobre los copépodos. El número de presas capturadas por quetognato fue de 0 a 0.03 presas

durante nortes y de 0 a 0.1 en época de lluvias. Los tiempos de digestión se calcularon teóricamente y fluctuaron entre 1.1 y 1.2 horas durante nortes y entre 0.9 y 1.3 horas durante lluvias. Finalmente, la tasa de alimentación fluctuó entre 0 y 0.5 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> durante época de la nortes y de 0 a 1.8 presas.depredador<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup> durante la época de lluvias. Aunque estos valores pueden parecer bajos, otros estudios han registrado valores similares para la misma especie y recientemente se han descubierto mecanismos alternos de nutrición en los quetognatos.

Este estudio proporciona nuevos conocimientos sobre la distribución de algunas especies de quetognatos y el comportamiento alimenticio de *F. enflata* en el sur del Golfo de México. Sin embargo, es necesario hacer más investigaciones en el sur del Golfo de México para conocer a fondo las preferencias ambientales de especies poco comunes en esta zona y cómo afecta a este grupo el factor antrópico a través de contaminantes y eutrofización de aguas costeras.

## LITERATURA CITADA

- Aguirre-Gómez, R., 2002. Primary production in the southern Gulf of Mexico estimated from solar-stimulated natural fluorescence. *Hidrobiológica* 12(1): 21-28.
- Aké-Castillo, J.A., Y.B. Okolodkov, C.F. Rodríguez-Gómez y G. Campos-Bautista, 2014. Florecimientos algales nocivos en Veracruz: especies y posibles causas (2002-2012), Pp. 133-146. In: A.V. Botello, J. Rendón von Osten, J. A. Benítez y G. Gold-Bouchot (Eds.), *Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias*. UAC, UNAM-ICMyL, CINVESTAV-Unidad Mérida, 1174 p.
- Allende-Arandía, M.E., J. Zavala-Hidalgo, R. Romero-Centeno, A. Mateos-Jasso, J.M. Vargas-Hernández y L. Zamudio, 2016. Analysis of ocean current observations in the northern Veracruz Coral Reef System, Mexico: 2007–12. *Journal of Coastal Research*, 32(1): 46-55.
- Altman, N., y M. Krzywinski, 2017. Points of significance: clustering. *Nature Methods* 14(6): 545-546.
- Alvariño, A., 1964. Bathymetric distributions of Chaetognatha. *Pacific Science* 8: 64-82.
- Alvariño, A., 1965. Chaetognaths. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 3: 115-194.
- Alvariño, A., 1969. Los quetognatos del Atlántico: distribución y notas esenciales de sistemática. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía No. 37*, Madrid, 290 p.
- Alvariño, A., 1990. Chaetognatha. Pp: 255-282. In: K.G. Adiyodi y R.G. Adiyodi (Eds.), *Reproductive biology of invertebrates: Fertilization, development, and parental care 4*. Wiley, Nueva Jersey, 552 p.
- Antony, G., K.N. Kurup, T.S. Naomi, K. Solomon y K.J. Mathew, 1997. Zooplankton abundance and secondary production in the seas around Andaman-Nicobar Islands. *Indian Journal of Fisheries* 44(2): 141-154.
- Baier, C.T. y J.E. Purcell, 1997a. Trophic interactions of chaetognaths, larval fish, and zooplankton in the South Atlantic Bight. *Marine Ecology Progress Series*: 43-53.
- Baier, C.T. y J.E. Purcell, 1997b. Effects of sampling and preservation on apparent feeding by chaetognaths. *Marine Ecology Progress Series*: 37-42.

- Baier, C.T. y M. Terazaki, 2005. Interannual variability in a predator–prey interaction: climate, chaetognaths and copepods in the southeastern Bering Sea. *Journal of Plankton Research* 27(11): 1113-1125.
- Bajkov, A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Transactions of the American Fisheries Society* 65: 288–289.
- Barthélémy, R.M., y J.P. Casanova, 2019. Progress in the knowledge of the phylogeny of the Chaetognatha needs both molecular biology and zoology. *International Journal of Fauna and Biological Studies* 6(2A): 21-26.
- Batistić, M., 2003. Abundance, biomass, C- and N- content of *Flaccisagitta enflata* and *Mesosagitta minima* (Chaetognatha). *Marine Ecology* 24(1): 1-13.
- Beers, J.R., 1976. Determination of zooplankton biomass. Pp: 35-86. In: H.F. Steedman, (Ed.), *Monograph on Oceanography Methodology, Vol. 4: Zooplankton Fixation and Preservation*, UNESCO, 350 p.
- Belabbassi, L., P. Chapman, W.D. Nowlin Jr, A.E. Jochens y D.C. Biggs, 2005. Summertime nutrient supply to near-surface waters of the northeastern Gulf of Mexico: 1998, 1999, and 2000. *Gulf of Mexico Science* 23(2): 1.
- Bieri, R. 1991. Systematics of the Chaetognatha. Pp. 122–136. In: Q. Bone, H. Kapp, y A.C. Pierrot-Bults (Eds.), *The Biology of Chaetognatha*. Oxford University Press, Reino Unido, 168 p.
- Bieri, R., 1959. The Distribution of the Planktonic Chaetognatha in the Pacific and their Relationship to the Water Masses 1. *Limnology and Oceanography* 4(1): 1-28.
- Bohatá, K. y R. Koppelman, 2013. Chaetognatha of the Namibian upwelling region: taxonomy, distribution and trophic position. *PloS one* 8(1): e53839.
- Boltovskoy, D., 1981. Chaetognatha. Pp. 759-791. In: D. Boltovskoy (Ed.), *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP, Mar de Plata, Argentina, 936 p.
- Bone, Q., H. Kapp, y A.C. Pierrot-Bults, 1991. *The Biology of Chaetognaths*. Oxford University Press, Reino Unido, 184 p.
- Bray, J.R. y J.T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs* 27(4): 326-349.

- Breiman, L., J.H. Friedman, R. Olshen, y C.J. Stone, 1984. *Classification and Regression Trees*. Watsworth International Group, Belmont, 358 p.
- Bumpus, D.F. y E.L. Pierce, 1955. The hydrography and the distribution of chaetognaths over the continental shelf off North Carolina. *Papers in Marine Biology and Oceanography Deep-Sea Research Supply* 3: 92-109.
- Caballero-Rosas, A., 1990. *Modelación hidrodinámica numérica de la circulación por viento en la zona costera del Puerto de Veracruz y sus proximidades*. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, 70 p.
- Canino, M.F. y G.C. Grant, 1984. The feeding and diet of *Sagitta tenuis* (Chaetognatha) in the lower Chesapeake Bay. *Journal of plankton research* 7(2): 175-188.
- Carlson, R.E., 1977. A trophic state index for lakes 1. *Limnology and oceanography* 22(2): 361-369.
- Carpenter, S., N. Caraco, D. Correll, R. Howarth, A. Sharpley y V. Smith, 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8(3): 559-568.
- Casanova, J.P., 1996. A new genus and species of deep-benthic chaetognath from the Atlantic: a probable link between the families Heterokrohniidae and Spadellidae. *Journal of Natural History* 30(8): 1239-1245.
- Casanova, J.P., 1999. Chaetognatha. Pp. 1353-1374. In: D. Boltovskoy (Ed.), *South Atlantic Zooplankton. Vol. 2*. Backhuys Publishers, Leiden, 1706 p.
- Casanova, J.P., R. Barthelemy, M. Duvert y E. Faure, 2012. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs. *Hypotheses in the Life Sciences* 2(1): 20-29.
- Clark, D.R., K.V. Aazem y G.C. Hays, 2001. Zooplankton abundance and community structure over a 4000 km transect in the north-east Atlantic. *Journal of Plankton Research* 23(4): 365-372.
- Clarke, K.R., R.N. Gorley, P.J. Somerfield y R.M. Warwick, 2014. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E, Plymouth, 262 p.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley, 2015. *PRIMER v7 User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 296 p.

- Collin, P., 2010. *Dictionary of Environment and Ecology: Over 7,000 terms clearly defined*. A&C Black, 264 p.
- CONAGUA, 2008. *Estadísticas del agua en México*. SEMARNAT, 228 p.
- CONAGUA, 2011. *Estadísticas del agua en México*. SEMARNAT, 182 p.
- CONAGUA, 2013. *Programa de medidas preventivas y de mitigación de la sequía*. Consejo de Cuenca Río Papaloapan, 163 p.
- CONAGUA, 2015. *Estadísticas del agua en México*. Coordinación General de Comunicación y Cultura del Agua de la Comisión Nacional del Agua, 296 p.
- CONAGUA, 2016. *Banco Nacional de Datos de Aguas Superficiales (Bandas)*. <https://app.conagua.gob.mx/bandas/>
- CONAGUA, 2018. *Estadísticas del agua en México*. Coordinación General de Comunicación y Cultura del Agua de la Comisión Nacional del Agua, 304 p.
- CONANP, 2017. Programa de Manejo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. SEMARNAT, 349 p.
- Conway, D.V.P. y D.B. Robins, 1991. Collection and chemical análisis of chaetognaths and changes due to preservation. Pp: 137-146. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (Eds.), *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, Reino Unido, 184 p.
- Coston-Clements, L., R.J. Waggett y P.A. Tester, 2009. Chaetognaths of the United States South Atlantic Bight: Distribution, abundance and potential interactions with newly spawned larval fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 373(2): 111-123.
- Dai, L., C. Li, G. Yang y X. Sun, 2016. Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012. *Journal of Marine Systems* 155: 73-83.
- Dallot, S. y F. Ducret, 1969. Un chaetognathe mésoplanctonique nouveau: *Sagitta megalophthalma* sp. n. *Beaufortia* 17(224): 13-20.
- Daponte, M.C., F.L. Capitanio, D.E. Nahabedian, M.D. Viñas y R.M. Negri, 2004. *Sagitta friderici* Ritter-Záhony (Chaetognatha) from South Atlantic waters: abundance, population structure, and life cycle. *ICES Journal of Marine Science* 61(4): 680-686.

- David, P.M., 1956. *Sagitta planctonis* and related forms. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 4(8): 435-451.
- De la Lanza Espino, G. y J.C. Gómez-Rojas, 2005. Calidad de agua e indicadores fitoplanctónicos en tres ambientes acuáticos costeros al noroeste del Golfo de México. Pp: 565-574. In: A.V. Botello, J. Rendón-von Osten, G. Gold-Bouchot y C. Agraz-Hernández (Eds.), *Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias*. Instituto Nacional de Ecología, México, 696 p.
- De Souza, C.S., J.A.G. Luz y P.O. Mafalda-Junior, 2014. Relationship between spatial distribution of chaetognaths and hydrographic conditions around seamounts and islands of the tropical southwestern Atlantic. *Annals of the Brazilian Academy of Science* 86(3): 1151-1165.
- DOF, 2017. *Carta Nacional Pesquera*. SAGARPA, 268 p.
- Duró, A. y E. Saiz, 2000. Distribution and trophic ecology of chaetognaths in the western Mediterranean in relation to an inshore–offshore gradient. *Journal of Plankton Research* 22(2): 339-361.
- Espinosa-Fuentes, M.L., 2004. *Dinámica espacio-temporal de las comunidades ictioplanctónicas durante diferentes épocas climáticas en el sur del Golfo de México*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 112 p.
- Fagetti, G., 1968. New Record of *Eukrohnia bathyantarctica* David, 1958, from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science* 18(2): 383-387.
- Färber-Lorda, J., G. Athié, V.C. Ibar, L.W. Daessle y O. Molina, 2019. The relationship between zooplankton distribution and hydrography in oceanic waters of the Southern Gulf of Mexico. *Journal of Marine Systems* 192: 28-41.
- Faure E. y R.M. Barthélémy, 2019. Specific mitochondrial ss-tRNAs in phylum Chaetognatha. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 7: 304-315.
- Feigenbaum, D., 1979. Daily ration and specific daily ration of the chaetognath *Sagitta enflata*. *Marine Biology* 54(1): 75-82.
- Feigenbaum, D., 1982. Feeding by the chaetognath, *Sagitta elegans*, at low temperatures in Vineyard Sound, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* 27: 699-706.

- Feigenbaum, D., 1991. Food and feeding behavior. Pp. 45-54. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (Eds.), *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, Reino Unido, 182 p.
- Feigenbaum, D.L. y R.C. Maris, 1984. Feeding in the Chaetognatha. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 22: 343-392.
- Flores-Coto, C., L. Sanvicente-Añorve, R. Pineda-López y M.A. Rodríguez-Vanlier, 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia*, 5(9): 65-84.
- Forina, M., C. Armanino y V. Raggio, 2002. Clustering with dendrograms on interpretation variables. *Analytica Chimica Acta* 454(1): 13-19.
- Froneman, P.W. y E.A. Pakhomov, 1998. Trophic importance of the chaetognaths *Eukrohnia hamata* and *Sagitta gazellae* in the pelagic system of the Prince Edward Islands (Southern Ocean). *Polar Biology* 19(4): 242-249.
- Giesecke, R. y H.E. González, 2004. Feeding of *Sagitta enflata* and vertical distribution of chaetognaths in relation to low oxygen concentrations. *Journal of Plankton Research* 26(4): 475-486.
- Giesecke, R. y H.E. González, 2008. Reproduction and feeding of *Sagitta enflata* in the Humboldt Current system off Chile. *ICES Journal of Marine Science* 65(3): 361-370.
- Giesecke, R. y H.E. González, 2012. Distribution and feeding of chaetognaths in the epipelagic zone of the Lazarev Sea (Antarctica) during austral summer. *Polar biology* 35(5): 689-703.
- Gilmartin, J., Q. Yang y H. Liu, 2020. Seasonal abundance and distribution of chaetognaths in the northern Gulf of Mexico: The effects of the Loop Current and Mississippi River plume. *Continental Shelf Research* 203: 104146.
- González-Flores, E., 2005. *Distribución y abundancia vertical de Chaetognatha frente a la desembocadura de los ríos Grijalva-Usumacinta en el sur del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 81 p.
- Granados-Barba, A., L.G. Abarca-Arenas, y J.M. Vargas-Hernández (Eds.), 2007. *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, México, 304 p.

- Grimes, C.B. y J.H. Finucane, 1991. Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. *Marine ecology progress series. Oldendorf* 75(2): 109-119.
- Harding, B.M., 1984. *Chaetognatha of the Caribbean Sea and adjacent areas*. NOAA Technical Report. NOAA, 33 p.
- Heinrich, A.K., 1962. The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 27(1): 15-24.
- Hernández-Flores, R.M., 2003. Report on a collection of chaetognaths from Banco Chinchorro, Mexican Caribbean Sea. *Bulletin of marine science* 73(1): 123-131.
- Hernández-Flores, R.M., J.A. McLelland, y E. Suárez-Morales, 2009. Planktonic Chaetognatha of the Gulf of Mexico. Pp. 1165–1171. *In: Felder, D.L. y D.K. Camp (Eds.), Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity*. Texas A&M University Press, Texas, 1312 p.
- Hernández-Martín, F., 1991. *Los quetognatos de las Islas Canarias*. Publicaciones científicas del Cabildo de Tenerife, 101 p.
- Hernández-Téllez J. y J. Salgado-Rivero, 1996. Masas de agua en la costa de la Ciudad de Veracruz, Ver. (MACCV), enero 1995 a febrero 1996. *Secretaría de Marina. D.G.O.M.*, México, 39 p.
- Hitchcock, G.L., W.J. Wiseman Jr, W.C. Boicourt, A.J. Mariano, N. Walker, T.A. Nelsen y E. Ryan, 1997. Property fields in an effluent plume of the Mississippi River. *Journal of Marine Systems* 12(1-4): 109-126.
- Holm-Hansen, O., 1974. Review and critique of primary productivity measurements. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 17: 53-56.
- Hopkins, T.L., 1982. The vertical distribution of zooplankton in the eastern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research* 30: 1069-1083.
- Hopkins, T.L., M.E. Flock, J.V. Gratner Jr y J.J. Torres, 1994. Structure and trophic ecology of a low latitude midwater decapod and mysid assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 109(2-3): 143-156.

- Hossfeld, B., 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognatha) in Golfo de Nicoya and Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 157-172.
- Hyman, L.H., 1959. The enterocoelous coelomates – Phylum Chaetognatha. In: L. H. Hyman (Ed.), *The invertebrates: smaller coelomate groups (Vol. V)*. McGraw-Hill Book Company, Nueva York, 783 p.
- INECC-FGM, 2018a. *Plan de Acción para el Manejo Integral de Cuencas Hídricas: Cuenca del río La Antigua*. Proyecto: Conservación de Cuencas Costeras en el Contexto del Cambio Climático, 156 p.
- INECC-FGM, 2018b. *Plan de Acción para el Manejo Integral de Cuencas Hídricas: Cuenca del río Jamapa*. Proyecto: Conservación de Cuencas Costeras en el Contexto del Cambio Climático, 151p.
- INEGI, 2012. Perspectiva estadística. Veracruz de Ignacio de la Llave, 103 p.
- Jennings, R.M., A. Bucklin y A. Pierrot-Bults, 2010. Barcoding of arrow worms (Phylum Chaetognatha) from three oceans: genetic diversity and evolution within an enigmatic phylum. *PLoS ONE* 5(4): e9949.
- Johnson, T.B. y M. Terazaki, 2004. Chaetognath ecology in relation to hydrographic conditions in the Australian sector of the Antarctic Ocean. *Polar Bioscience* 17: 1-15.
- Kapp, H., 1991. Morphology and anatomy. Pp: 5-17. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (Eds.), *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, Reino Unido, 182 p.
- Kassatkina, A.P., 2007. Review of the genera of the family Sagittidae with separation of a new subfamily and description of a new species of the genus Sagitta from the Sea of Japan (Chaetognatha). *Zoosystematica Rossica* 16(2): 157-162.
- Ke, Z., Y. Tan, L. Huang, J. Liu y H. Liu, 2018. Community structure and biovolume size spectra of mesozooplankton in the Pearl River estuary. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 21(1): 30-40.
- Kehayias, G. y E. Ntakou, 2008. Abundance, vertical distribution and feeding of chaetognaths in the upper 50 m layer of the eastern Aegean Sea. *Journal of Natural History* 42(5-8): 633-648.
- Kelly Jr, J.A. y A. Dragovich, 1967. Occurrence of macrozooplankton in Tampa Bay, Florida, and the adjacent Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 66(2): 209-221.

- Lampert, W., W. Fleckner, H. Rai, H. y B.E. Taylor, 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase 1. *Limnology and oceanography* 31(3): 478-490.
- Leben, R.R., 2005. Altimeter-derived loop current metrics. *Geophysical Monograph-American Geophysical Union* 161: 181.
- Lee, W.Y., M. Omori y R.W. Peck, 1992. Growth, reproduction and feeding behavior of the planktonic shrimp, *Lucifer faxoni* Borradaile, off the Texas coast. *Journal of Plankton Research* 14(1): 61-69.
- Lehman, J.T., 1988. Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments 1. *Limnology and Oceanography* 33(4-2): 931-945.
- Leipper, D.F., 1970. A sequence of current patterns in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 75(3): 637-657.
- Lewis, R.J., 2000. An introduction to classification and regression tree (CART) analysis. In *Annual meeting of the society for academic emergency medicine in San Francisco, California*.
- Liang, T.H. y L.A. Vega-Perez, 2002. Distribution, abundance and biomass of Chaetognaths off São Sebastião region, Brazil in February 1994. *Revista Brasileira de Oceanografia* 50: 01-12.
- Liang, T. H., K. Ara, L.B. Miranda, A.L. Bérghamo y M. Bernardes, 2003. On the variability of the chaetognath *Sagitta friderici* ritter-záhony at Cananéia Lagoon Estuarine system, sao Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 510(1-3): 91-102.
- Liu, H., R.R. Bidigare, E. Laws, M.R. Landry y L. Campbell, 1999. Cell cycle and physiological characteristics of *Synechococcus* (WH7803) in chemostat culture. *Marine Ecology Progress Series* 189: 17-25.
- Liu, H., M. Zhu, S. Guo, X. Zhao y X. Sun, 2020. Effects of an anticyclonic eddy on the distribution and community structure of zooplankton in the South China Sea northern slope. *Journal of Marine Systems* 205: 103311.
- Loeb, V.J., 1979. Larval fishes in the zooplankton community of the North Pacific Central Gyre. *Marine Biology* 53(2): 173-191.

- Lohrenz, S. E., D.G. Redalje, W.J. Cai, J. Acker y M. Dagg, 2008. A retrospective analysis of nutrients and phytoplankton productivity in the Mississippi River plume. *Continental Shelf Research*, 28(12): 1466-1475.
- Macfadyen, A., 1948. The meaning of productivity in biological systems. *Journal of Animal Ecology* 17(1): 75-80.
- Manzano-Sarabia, M.M. y C.A. Salinas-Zavala, 2008. Variabilidad estacional e interanual de la concentración de clorofila ay temperatura superficial del mar en la región occidental del Golfo de México: 1996-2007. *Interciencia* 33(9): 628-634.
- Marazzo, A. y C.S.R. Nogueira, 1996. Composition, spatial and temporal variations of Chaetognatha in Guanabara Bay, Brazil. *Journal of Plankton Research* 18(12): 2367-2376.
- McLaren, I.A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 20(3): 685-727.
- McLelland, J.A., 1980. Notes on the northern Gulf of Mexico occurrence of *Sagitta friderici* Ritter-Zahony (Chaetognatha). *Gulf Research Reports* 6: 343–348.
- McLelland, J.A., 1984. Observations on chaetognath distributions in the northeastern Gulf of Mexico during the summer of 1974. *Northeast Gulf Science* 7: 177–185.
- McLelland, J.A. 1989a. An illustrated key to the Chaetognatha of the northern Gulf of Mexico with notes on their distribution. *Gulf Research Reports* 8: 145–172.
- McLelland, J.A., 1989b. *Eukrohnia calliops*, a new species of Chaetognatha from the northern Gulf of Mexico with notes on related species. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102(1): 33-44.
- McLelland, J.A. y H.M. Perry, 1989. Records of deep-water chaetognaths from the Northern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 8(2): 181-187.
- Michel, H.B., 1984. *Chaetognatha of the Caribbean Sea and adjacent areas*. NOAA Technical Report NMFS 15, 33 p.
- Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 1999. Los quetognatos (Chaetognatha) del banco de Campeche en abril-mayo de 1986. *Revista de biología tropical* 47(1-2): 101-108.
- Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 2001. The Chaetognatha of the southwestern Gulf of Mexico during April-May, 1986. *Gulf and Caribbean Research* 13: 59-65.

- Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 2003. Distribución y abundancia de los quetognatos de la plataforma Tamaulipeca y océano adyacente en abril de 1987. *Hidrobiológica* 13(3): 223-229.
- Mille-Pagaza, S., R. Reyes-Martínez y M.E. Sánchez-Salazar, 1997. Distribution and abundance of Chaetognatha on the Yucatan Shelf during May, 1986. *Gulf Research Reports* 9(4): 263-275.
- Müller, C.H.G., S. Harzsch y Y. Perez, 2018. Chaetognatha. Pp. 163-282. In: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed.), *Miscellaneous Invertebrates*. De Gruyter, Berlin, 332 p.
- Müller-Karger, F.E., J.J. Walsh, R.H. Evans y M.B. Meyers, 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 96(C7): 12645-12665.
- Naranjo, C., 2009. Variaciones temporales del phylum Quetognatos en las estaciones fijas La Libertad y Manta, Ecuador durante el Evento el Niño 1997-1998 y años 2002-2003. *Acta Oceanográfica del Pacífico* 15: 67-96.
- Noblezada, M.M.P. y W.L. Campos, 2008. Spatial distribution of chaetognaths off the northern Bicol Shelf, Philippines (Pacific coast). *ICES Journal of Marine Science* 65(3): 484-494.
- Ohman, M. D. 1986. Predator-limited population growth of the copepod *Pseudocalanus* sp. *Journal of Plankton Research* 8: 673-713.
- Øresland, V., 1990. Feeding and predation impact of the chaetognath *Eukrohnia hamata* in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 63(2): 201-209.
- Øresland, V., 2000. Diel feeding of the chaetognath *Sagitta enflata* in the Zanzibar Channel, western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 193: 11-123.
- Öterler, B., 2013. The phytoplankton composition of Kadikoy dam lake (Keşan-Edirne). *Trakya University Journal of Natural Sciences* 14(2): 69-76.
- Owre, H.B., 1960. Plankton of the Florida Current. Part VI. The Chaetognatha. *Bulletin of Marine Science* 10(3): 255-322.
- Owre, H.B., 1973. A new chaetognath genus and species, with remarks on the taxonomy and distribution of others. *Bulletin of Marine Science* 23(4): 948-963.

- Pakhomov, E.A., R. Perissinotto y P.W. Froneman, 1999. Predation impact of carnivorous macrozooplankton and micronekton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 19(1-3): 47-64.
- Pearre Jr, S., 1981. Feeding by Chaetognatha: Energy balance and importance of various components of the diet of *Sagitta elegans*. *Marine Ecology Progress Series* 5: 45-54.
- Pearre Jr, S., 1982. Feeding by Chaetognatha: aspects of inter- and intra-specific predation. *Marine Ecology Progress Series* 7(1): 33-45.
- Pérez-Brunius, P., P. García-Carrillo, J. Dubranna, J. Sheinbaum y J. Candela, 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.
- Pierce, E.L., 1951. The Chaetognatha of the west coast of Florida. *The Biological Bulletin* 100(3): 206-228.
- Pierce, E.L., 1958. The Chaetognatha of the Inshore Waters of North Carolina 1. *Limnology and Oceanography* 3(2): 166-170.
- Pierce, E. L. y M.L. Wass, 1962. Chaetognatha from the Florida Current and coastal water of the southeastern Atlantic states. *Bulletin of Marine Science* 12(3): 403-431.
- Pierrot-Bults A.C y V.R. Nair, 1991. Distribution patterns in Chaetognatha. Pp: 86-116. In: Bone Q, Kapp H, Pierrot-Bults AC (Eds.), *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, Reino Unido, 182 p.
- Pierrot-Bults, A.C., 1975. Taxonomy and zoogeography of *Sagitta planctonis* Steinhaus, 1896 (Chaetognatha) in the Atlantic Ocean. *Beaufortia* 23(297): 27-51.
- Postel, L., H. Fock y W. Hagen, 2000. Biomass and abundance. Pp: 83-192. In: R. Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal y M. Huntley (Eds.), *ICES zooplankton methodology manual*. Academic Press, 684 p.
- Ramírez-Ávila, Y. y J.N. Álvarez-Cadena, 1999. Chaetognath species composition from a coral reef lagoon in the Mexican Caribbean Sea. *Revista de Biología Tropical*: 157-163.
- Reeve, M.R., 1964. Feeding of zooplankton, with special reference to some experiments with *Sagitta*. *Nature* 201(4915): 211-213.

- Reeve, M.R., 1970. The biology of Chaetognatha I. Quantitative aspects of growth and egg production in *Sagitta hispida*. Pp. 168-189. In: J.H. Steele (Ed.), *Marine food chains*. Oliver and Boyd, Edinburgo, 320 p.
- Reeve, M.R., 1980. Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores. *Journal of Plankton Research* 2(4): 381-393.
- Resgalla Jr, C., 2008. Pteropoda, Cladocera, and Chaetognatha associations as hydrological indicators in the southern Brazilian Shelf. *Latin American Journal of Aquatic Research* 36(2): 271-282.
- Rodríguez-Hernández, K.J., 2009. *Aspectos ecológicos de la comunidad de quetognatos epiplanctónicos en la costa sur del Mar Caribe*. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 90 p.
- Ruiz-Boijseauneau, I., L. Sanvicente-Añorve y M.A. Fernández-Álamo, 2004. Chaetognath assemblages in Bahía de Banderas, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 75(1): 51-61.
- Salas-Pérez, J.D.J., D. Salas-Monreal, M.A. Monreal-Gómez, M.L. Riveron-Enzastiga y C. Llasat, 2012. Seasonal absolute acoustic intensity, atmospheric forcing and currents in a tropical coral reef system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 100: 102-112.
- Sanvicente-Añorve, L. E., 1990. *Comunidades ictioplanctónicas en el suroeste del Golfo de México*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 58 p.
- Sanvicente-Añorve, L., L. A. Soto, M. L. Espinosa-Fuentes y C. Flores-Coto, 2006. Relationship patterns between ichthyoplankton and zooplankton: a conceptual model. *Hydrobiologica* 559(1): 11-22.
- Sanvicente-Añorve, L., M. A. Alatorre, C. Flores-Coto, y C. Alba, 2007. Relationships between fish larvae and siphonophores in the water column: effect of wind-induced turbulence and thermocline depth. *ICES Journal of Marine Science* 64(5): 878-888.
- Sanvicente-Añorve, L., C. Alba, C. Flores-Coto, y M. Castillo-Rivera, 2009. Siphonophores off a riverine system in the southern Gulf of Mexico: factors affecting their distribution and spatial niche breadth and overlap. *Aquatic Ecology* 43(2): 423-435.

- Sanvicente-Añorve, L., J. Zavala-Hidalgo, M. E. Allende-Arandía y M. Hermoso-Salazar, 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 498: 27-41.
- Segura, L., R.M. Hernández y L. Morones, 1992. Distribución y abundancia de los quetognatos (Chaetognatha) en la región del Domo de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 40(1): 35-42.
- SEMARNAT, 2017. *Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 348 p.
- Sigman, D.M. y M.P. Hain, 2012. The biological productivity of the ocean. *Nature Education Knowledge* 3(6): 1-16.
- Signoret, M., C. Bulit y R. Pérez, 1998. Patrones de distribución de clorofila ay producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica* 8(2): 81-88.
- Srinivasan, M., 1974. Distribution of chaetognaths, with special reference to *Sagitta decipiens* as an indicator of upwelling along the west coast of India. *Journal of the Marine Biological Association of India* 16(1): 126-142.
- Steinberg, D.K., J.S. Cope, S.E. Wilson y T. Kobari, 2008. A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep-Sea research II* 55: 1615-1635.
- Szyper, J.P., 1976. *The role of Sagitta enflata in the southern Kaneohe Bay ecosystem*. Tesis de Doctorado, Universidad de Hawaii, 147 p.
- Terazaki, M., 1995. The role of carnivorous zooplankton, particularly chaetognaths in ocean flux. *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific* 319-330.
- Terazaki, M., 1998. Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review. *Plankton Biology and Ecology* 45(1): 1-17.
- Terazaki, M., 1999. Mass occurrence of bathypelagic chaetognath *Eukrohnia fowleri* from the Arabian Sea and Bay of Bengal. *Indian Journal of Marine Sciences* 28: 163-168.
- Tiselius, P., A. Belgrano, L. Andersson y O. Lindahl, 2016. Primary productivity in a coastal ecosystem: a trophic perspective on a long-term time series. *Journal of Plankton Research* 38(4): 1092-1102.

- Tokioka, T., 1955. Notes on some chaetognaths from the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 5(1): 52-65.
- Tokioka, T., 1965. The taxonomical outline of Chaetognatha. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 12(5): 335-357.
- Tokioka, T., 1974. On the specific validity in species pairs or trios of plankton animals, distributed respectively in different but adjoining water masses, as seen in chaetognaths. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 21(5-6): 393-408.
- Tönnesson, K. y P. Tiselius, 2005. Diet of the chaetognaths *Sagitta setosa* and *S. elegans* in relation to prey abundance and vertical distribution. *Marine Ecology Progress Series* 289: 177-190.
- Vázquez-de la Cerda, A.M., 2004. Análisis descriptivo de las masas de agua oceánicas que arriban al Golfo de México. Pp. 65-105. In: M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Vol. 1*. Instituto Nacional de Ecología, Distrito Federal, 627 p.
- Vázquez-de la Cerda, A.M., R.O. Reid, S.F. Di Marco y A.E. Jochens, 2005. Bay of Campeche circulation: An Update. *Geophysical Monograph Series – American Geophysical Union* 161: 279-289.
- Vdodovich, I.V., P.S. Podrezova y T.N. Klimova, 2018. Fish larvae as food item of planktonic predator (Chaetognatha). *Marine Biological Journal* 3(3): 94-96.
- Vega-Rodríguez, F., 1964. *Sistemática y consideraciones sobre la distribución de Chaetognatha, en Veracruz, Ver. México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 61 p.
- Vega-Rodríguez, F., 1965. Distribución de Chaetognatha en Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 36(12): 229-247.
- Vidal, V.M., F.V. Vidal y J.M. Pérez-Molero, 1992. Collision of a Loop Current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 97(C2): 2155-2172.
- Villenas, F., S. Palma y D. Soto, 2009. Chaetognath spatial distribution and how egg-carrying affects the vertical distribution of *Sagitta tasmanica* off southern Chile. *Scientia Marina* 73(1): 29-38.

- Wang, W., S. Sun, F. Zhang, X. Sun, X. y G. Zhang, 2018. Zooplankton community structure, abundance and biovolume in Jiaozhou Bay and the adjacent coastal Yellow Sea during summers of 2005–2012: relationships with increasing water temperature. *Journal of Oceanology and Limnology* 36(5): 1655-1670.
- Wong-Chang, I. y G. Barrera-Escorcia, 2005. Estado actual de la contaminación microbiológicas en el Golfo de México. Pp: 487-504. In: A.V. Botello, J. Rendón-von Osten, G. Gold-Bouchot y C. Agraz-Hernández (Eds.), *Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias*. Instituto Nacional de Ecología, México, 696 p.
- Yáñez-Arancibia A. y J.W. Day, 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon: a tropical lagoon estuarine system in the southern Gulf of Mexico. *Oceanologica Acta* 5: 431-440.
- Zavala-García, F., C. Flores-Coto y M. L. Espinosa-Fuentes, 2016. Relationship between zooplankton biomass and continental water discharges in the southern Gulf of Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(1): 21-31.
- Zavala-Hidalgo, J., A. Parés-Sierra y J. Ochoa, 2002. Seasonal variability of the temperature and heat fluxes in the Gulf of Mexico. *Atmósfera* 15: 81-104.
- Zavala-Hidalgo, J., S. L. Morey y J. J. O'Brien, 2003. Seasonal circulation on the western shelf of Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108: C12.
- Zavala-Hidalgo, J., A. Gallegos-García, B. Martínez-López, S.L. Morey y J.J. O'Brien, 2006. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean dynamics* 56(3): 333-338.

## APÉNDICE I

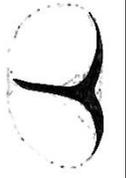
Tabla de caracteres específicos de los  
quetognatos registrados en el Golfo de  
México

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
a	<i>Eukrohnia bathyantarctica</i>	Una sola hilera de 11 a 16 dientes	Entre 11 y 14 garfios ligerament e curvos con puntas planas	Sin pigmentación ocular	Un solo par de aletas que se extienden hasta el límite anterior del ganglio ventral	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Ovarios cortos con óvulos pequeños	Ovoides, adyacentes a las aletas laterales		Oceánica, meso a batiplanctónica	Golfo noreste, Golfo sur	3, 6, 7, 13, 14
b	<i>Eukrohnia bathypelagica</i>	Una sola hilera de 17 a 22 dientes	Entre 7 y 10 garfios con puntas dobladas de 45 a 90°	Sin pigmentación ocular	Un solo par que se extiende desde el medio del ganglio ventral hasta el segmento caudal	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Las puntas de los ovarios parecen enrolladas	Ovoides, separadas de las aletas	Algunos especímenes jóvenes poseen denticulación en los bordes internos de los garfios	Oceánica, meso a batiplanctónica	Golfo noreste	6, 7, 14
c	<i>Eukrohnia calliops</i>	Una sola hilera de más de 21 dientes	Entre 11 y 13 garfios con la punta doblada hacia adentro	Ojos en forma de gota con pigmento oscuro en forma de luna Ojo izquierdo: 	Un solo par que se extiende desde el final del ganglio ventral hasta el segmento caudal. Con radios en el borde externo. La aleta caudal es larga, triangular y angulosa.	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Ovarios cortos con óvulos largos y redondos en dos hileras	Ovoides alargados, separados de la aleta caudal		Oceánica, mesoplanctónica. Encontrada comúnmente cerca del talud continental.	Golfo noreste	6, 7, 11

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
d	<i>Eukrohnia fowleri</i>	Más de 30 dientes en una sola hilera	De 9 a 13 garfios con puntas dobladas. Algunos de los garfios están denticulados	Pigmento ocular pequeño en el centro del ojo. 	Un solo par de aletas rayadas únicamente en el último tercio del segmento caudal	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores			En especímenes bien conservados, una capa de epidermis recubre el cuerpo hasta el ganglio ventral. Cuello prominente con rugosidades	Oceánica, meso a batiplanctónica	Golfo noreste, Golfo sur	4, 6, 7, 11
e	<i>Eukrohnia proboscidea</i>	De 8 a 25 dientes en una sola hilera	De 10 a 13 con las puntas dobladas hacia adentro	Pigmento ocular alargado de color ligero, en el segmento posterior del ojo. 	Desde el extremo posterior del ganglio ventral hasta el segmento caudal	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Ovarios cortos con más de 14 óvulos en dos hileras	Ovoides alargadas con el segmento anterior superpuesto con aletas laterales		Oceánica, meso a batiplanctónica	Golfo noreste, Caribe	6, 7, 14
f	<i>Krohnia pacifica</i>	Una sola hilera de 11 a 14 dientes delgados, largos y transparentes	De 8 a 10. Con un ángulo pronunciado hacia adentro	Ojos pigmentados en forma circular pequeña. 	Un solo par de aletas laterales con gran porción sin radios	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Óvulos redondos o cuboidales en una sola y larga hilera	Pequeñas y ovaladas, usualmente superpuestas con las aletas laterales y caudal		Cosmopolita en aguas tropicales y subtropicales, semimerítica y epiplanctónica. Alta tolerancia a cambios de salinidad. Considerada como indicadora de surgencias.	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 8, 9, 12, 16, 18, 19

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
g	<i>Krohmitia subtilis</i>	Una sola hilera de 9 a 12 dientes delgados, largos y transparentes	Entre 7 y 8, redondeados	Ojos pigmentados en forma de T 	Un solo par de aletas laterales casi totalmente sin radios, se encuentran en el segmento caudal y una parte del tronco	Sin collarete	Ausencia de divertículos intestinales anteriores	Óvulos redondos u ovales en dos pequeñas hileras que no sobrepasan las aletas laterales	Pequeñas y redondas, usualmente sobrelapadas con las aletas laterales y caudal	Más grande que <i>K. pacifica</i>	Oceánica, epi a mesoplanctónica	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 19
h	<i>Pterosagitta draco</i>	Dientes anteriores más de 8 y posteriores más de 16	De 7 a 10	Ojos pigmentados con forma elongada 	Un solo par de aletas laterales rayadas que se extienden únicamente en el segmento caudal	Voluminoso con células grandes, se puede extender hasta las aletas laterales, comúnmente se pierde gran parte durante el muestreo	Presencia de divertículos intestinales anteriores	Ovarios que se pueden extender en todo el segmento troncal, con óvulos grandes y redondos en dos hileras	Vesículas seminales elongadas en contacto con las aletas laterales		Cosmopolita en aguas tropicales y subtropicales, oceánica y epiplanctónica. Alta tolerancia a cambios de salinidad.	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19
i	<i>Bathybelos typhlops</i>	Una sola hilera de dientes. Alrededor de 13 dientes alargados.	De 9 a 10	Sin pigmentación ocular	Dos pares de aletas rayadas	Sin collarete	Sin información	Alrededor de 10 óvulos medianos. Ovarios en una sola hilera.	Vesículas seminales bien separadas de aleta caudal pero probablemente en contacto con aleta posterior	Una especie sumamente rara con un solo espécimen registrado en el centro del Golfo de México por Owre (1973) a 2500 m		Centro del Golfo	6, 14

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
j	<i>Caecosagitta macrocephala</i>	Dientes anteriores de 3 a 10, dientes posteriores hasta 30	De 10 a 13	Sin pigmentación ocular	Aletas anteriores pequeñas y rayadas. Posteriores con extremo anterior sin radios.	Sin collarete	Ausencia de divertículo intestinal	Los ovarios pueden llegar hasta el ganglio ventral con óvulos pequeños en múltiples hileras	Vesículas seminales ovaladas, separadas de las aletas	Se ha registrado bioluminiscencia en esta especie.	Oceánico, cosmopolita, meso a batiplanctónica	Golfo Noreste a 400 m de profundidad	4, 6, 7, 12
k	<i>Decipisagitta decipiens</i>	De 7 a 9 anteriores y de 13 a 20 posteriores	De 6 a 7	Muy alargados en forma de T 	Dos pares de aletas rayadas	Sin collarete	Divertículo intestinal	Ovarios largos con óvulos grandes en una sola hilera	Largas y puntiagudas	Muy similar a <i>M. sibogae</i>	Oceánica, epi a mesoplanctónica. Asociada a bajos niveles de luz y temperatura	Golfo Noreste, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 15
l	<i>Decipisagitta sibogae</i>	De 7 a 9 anteriores y de 14 a 20 posteriores	6	Muy alargados en forma de T 	Dos pares de aletas rayadas	Sin collarete	Divertículo intestinal	Ovarios largos con óvulos en una sola hilera	Con un bulbo en su extremo anterior	Muy similar a <i>M. decipiens</i>	Oceánica, mesoplanctónica	Golfo Noreste, Golfo sur	6, 7, 9, 10

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
<i>m</i>	<i>Ferosagitta hispida</i>	De 5 a 9 anteriores, de 10 a 14 posteriores	De 6 a 8	Pigmento cuadrado con borde central hacia atrás 	Dos pares de aletas, completamente rayadas	Collarete pronunciado con células pequeñas	Presencia de divertículos intestinales anteriores	Ovarios largos con óvulos en dos hileras	VS alargadas, ovales o rectangulares		Nerítica, epipelágica. Algunos autores lo han asociado con praderas de <i>Thalassia</i>	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19
<i>n</i>	<i>Flaccisagitta enflata</i>	De 6 a 11 anteriores y posteriores tienen más de 16	De 8 a 11	Con "forma de estrella" 	Dos pares de aletas. Anteriores cortas. Ambas rayadas	Sin collarete	Ausencia de divertículo intestinal	Ovarios hasta las aletas anteriores, óvulos en 2 o 3 hileras	Pequeñas, redondas, en contacto con la aleta caudal	Cuerpo blando y transparente	Oceánica, semi-nerítica, cosmopolita, epipelágica. Considerada la especie más abundante en aguas tropicales	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19
<i>o</i>	<i>Flaccisagitta hexaptera</i>	De 2 a 6 anteriores, alargados, sobresalen de la cabeza a simple vista. De 3 a 8 posteriores.	De 6 a 10	Con forma de T, alargados 	Aletas anteriores cortas y rayadas, posteriores con centro sin radios	Sin collarete	Ausencia de divertículo intestinal	Pueden ser largos, con óvulos pequeños en tres hileras	Pequeñas, redondas, cerca de la aleta caudal	Cuerpo blando y transparente. Segmento caudal más alargado	Oceánica, cosmopolita, epipelágica. Asociado a mayor salinidad y profundidad que <i>F. enflata</i> .	Cuba, Florida, Golfo noreste, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
p	<i>Mesosagitta minima</i>	Anteriores de 3 a 5 y más de 12 posteriores	De 7 a 8	Ligeramente alargados en forma de T un poco ancha 	Dos pares de aletas laterales mayormente sin radios	Sin collarete	Divertículo intestinal	Ovarios cortos con 3 o 4 óvulos en una hilera	Ovaladas, tocando la aleta caudal		Oceánica a semi-nerítica, epi a mesoplanctónica	Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 16
	<i>Parasagitta friderici</i>	De 5 a 9 anteriores y más de 22 posteriores	De 7 a 9	Cuadrados, con forma de T 	Dos pares de aletas rayadas	Collarete limitado al cuello	Sin divertículo intestinal	Ovarios con óvulos pequeños en dos hileras	En contacto con las aletas posteriores y caudal	Algunos autores consideran la misma especie que <i>S. tenuis</i>	Nerítica, epiplanctónica Altas salinidades y bajas temperaturas en el Golfo Noreste	Golfo noreste, Golfo sur	1, 5, 6, 9,
r	<i>Parasagitta megalophthalma</i>	De 5 a 8 anteriores y de 13 a 21 posteriores	De 7 a 8	Rectangulares con borde recto en el extremo de la T 	Dos pares de aletas rayadas	Collarete bien desarrollado en el cuello	Sin divertículo intestinal. Posee células vacuolares en las paredes intestinales	Ovarios con óvulos redondos en tres hileras	Ovoides, bien separadas de las aletas posteriores	Se ha registrado presencia de células intestinales absorbentes	Mesoplanctónica	Caribe	6, 7, 15

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
s	<i>Parasagitta tenuis</i>	De 5 a 7 anteriores y de 10 a 16 posteriores	De 7 a 8	Cuadrados 	Dos pares de aletas rayadas	Collarete limitado al cuello	Sin divertículo intestinal	Ovarios con pocos óvulos largos en una hilera	En contacto con aletas laterales y caudal	Algunos autores consideran la misma especie que <i>S. friderici</i>	Nerítica, epiplanctónica Altas salinidades y bajas temperaturas en el Golfo Noreste	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 8, 9, 10, 16, 18, 19
t	<i>Pseudosagitta lyra</i>	De 3 a 8 anteriores y más de 10 posteriores	De 3 a 9	Alargados en forma de Y 	Dos pares de aletas laterales con zonas sin radios. Aleta caudal bilobulada	Sin collarete	Ausencia de divertículo intestinal	Ovarios largos, con óvulos pequeños en 4 hileras	Pequeñas, ovaladas, cerca de las aletas posteriores	Cuerpo blando y transparente Tienden a perder dientes y garfios cuando son muy maduros.	Oceánica, cosmopolita, epi a mesoplanctónica	Texas, Golfo Noreste, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16
u	<i>Sagitta bipunctata</i>	De 5 a 7 anteriores y más de 17 posteriores	De 8 a 11	Alargados y delgados, en forma de T 	Dos pares de aletas rayadas	Collarete pronunciado y se extiende hasta el ganglio ventral	Sin divertículo intestinal	Ovarios largos con óvulos grandes en 1 o 2 hileras	Con un bulbo en la porción anterior		Oceánica, epi a mesoplanctónica Considerada como indicadora de salinidad.	Cuba, Florida, Golfo Noreste, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 16, 18, 19

Caracteres		Dientes	Garfios	Ojos	Aletas	Collarete	Tubo intestinal	Ovarios	Vesículas seminales	Otras características	Ecología	Distribución en el GMx	Referencias
Especie													
v	<i>Sagitta helenae</i>	Más de 19 anteriores y más de 15 posteriores	De 7 a 8	Cuadrados, con forma de T 	Dos pares de aletas rayadas	Collarete pronunciado	Sin divertículo intestinal	Ovarios llegan al ganglio ventral con dos hileras de óvulos cilíndricos	Ovaladas, en contacto con aletas laterales y caudal		Nerítica, epipelágica	Florida, Golfo noreste, Texas	5, 6, 12, 16, 18
w	<i>Serratosagitta serratodentata</i>	De 6 a 10 anteriores y de 15 a 20 posteriores	De 5 a 8, finamente aserradas en el borde interno 	Alargados en forma de T invertida 	Dos pares de aletas con la zona interna sin radios	Collarete vestigial	Sin divertículo intestinal	Ovarios con una hilera de óvulos redondos o cúbicos	En contacto con aletas posteriores con dos papilas anterolaterales		Oceánica, epipelágica Alta tolerancia a cambios de salinidad.	Cuba, Florida, Golfo noreste, Texas, Golfo sur	5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19
x	<i>Solidosagitta planctonis</i>	De 5 a 10 anteriores y de 10 a 22 posteriores	De 8 a 11	Pequeños, cuadrados en forma de Y 	Dos pares de aletas con zona interna sin radios	Collarete bien desarrollado	Divertículo intestinal	Ovarios largos, con pequeños óvulos en tres hileras	Ovaladas, adyacentes a las aletas posteriores		Oceánica, mesoplanctónica	Golfo noreste	2, 6, 7, 12, 17

## LITERATURA CITADA

1. Daponte, M.C., F.L. Capitanio, D.E. Nahabedian, M.D. Viñas y R.M. Negri, 2004. *Sagitta friderici* Ritter-Záhony (Chaetognatha) from South Atlantic waters: abundance, population structure, and life cycle. *ICES Journal of Marine Science* 61(4): 680-686.
2. David, P.M., 1956. *Sagitta planctonis* and related forms. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 4: 437-451.
3. Fagetti, G., 1968. New Record of *Eukrohnia bathyantartica* David, 1958, from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science* 18(2): 383-387.
4. Martini, S., L. Kuhnz, J. Mallefet y S.H. Haddock, 2019. Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos. *Scientific reports* 9(1): 1-11.
5. McLelland, J.A., 1984. Observations on chaetognath distributions in the northeastern Gulf of Mexico during the summer of 1974. *Northeast Gulf Science* 7: 177-185.
6. McLelland, J.A., 1989. An illustrated key to the Chaetognatha of the northern Gulf of Mexico with notes on their distribution. *Gulf Research Reports* 8: 145-172.
7. McLelland, J.A., y H.M. Perry, 1989. Records of deep-water chaetognaths from the Northern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 8(2): 181-187.
8. Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 1999. Los chaetognatos (Chaetognatha) del banco de Campeche en abril-mayo de 1986. *Revista de Biología Tropical* 47(1-2): 101-108.
9. Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 2001. The Chaetognatha of the southwestern Gulf of Mexico during April-May, 1986. *Gulf and Caribbean Research* 13: 59-65.
10. Mille-Pagaza, S. y J. Carrillo-Laguna, 2003. Distribución y abundancia de los chaetognatos de la plataforma Tamaulipeca y océano adyacente en abril de 1987. *Hidrobiológica* 13(3): 223-229.

11. Müller, C.H.G., S. Harzsch y Y. Perez, 2018. Chaetognatha. Pp. 163-282. *In*: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed.), *Miscellaneous Invertebrates*. De Gruyter, Berlin. 332 p.
12. Owre, H.B., 1960. Plankton of the Florida Current. Part VI. The Chaetognatha. *Bulletin of Marine Science* 10(3): 255-322.
13. Owre, H.B., 1972. Some temperatures, salinities, and depths of collection of *Eukrohnia bathyantartica* (Chaetognatha) in the Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science* 22(1): 94-99.
14. Owre, H.B., 1973. A new chaetognath genus and species with remarks on the taxonomy and distribution of others. *Bulletin of Marine Science*, 23: 948-963.
15. Perez, Y., J.P. Casanova y J. Mazza, 2001. Degrees of vacuolation of the absorptive intestinal cells of five *Sagitta* (Chaetognatha) species: possible ecophysiological implications. *Marine Biology* 138(1): 125-133.
16. Pierce, E. L. y M.L. Wass, 1962. Chaetognatha from the Florida Current and coastal water of the southeastern Atlantic states. *Bulletin of Marine Science* 12(3): 403-431.
17. Pierrot-Bults, A.C., 1975. Taxonomy and zoogeography of *Sagitta planctonis* Steinhaus, 1896 (Chaetognatha) in the Atlantic Ocean. *Beaufortia* 23(297): 27-51.
18. Ramírez-Ávila, Y. y J.N. Álvarez-Cadena, 1999. Chaetognath species composition from a coral reef lagoon in the Mexican Caribbean Sea. *Revista de Biología Tropical* 157-163.
19. Vega-Rodríguez, F., 1964. *Sistemática y consideraciones sobre la distribución de Chaetognatha, en Veracruz, Ver. México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 61 p.

## APÉNDICE II

### Mapas de distribución de las especies

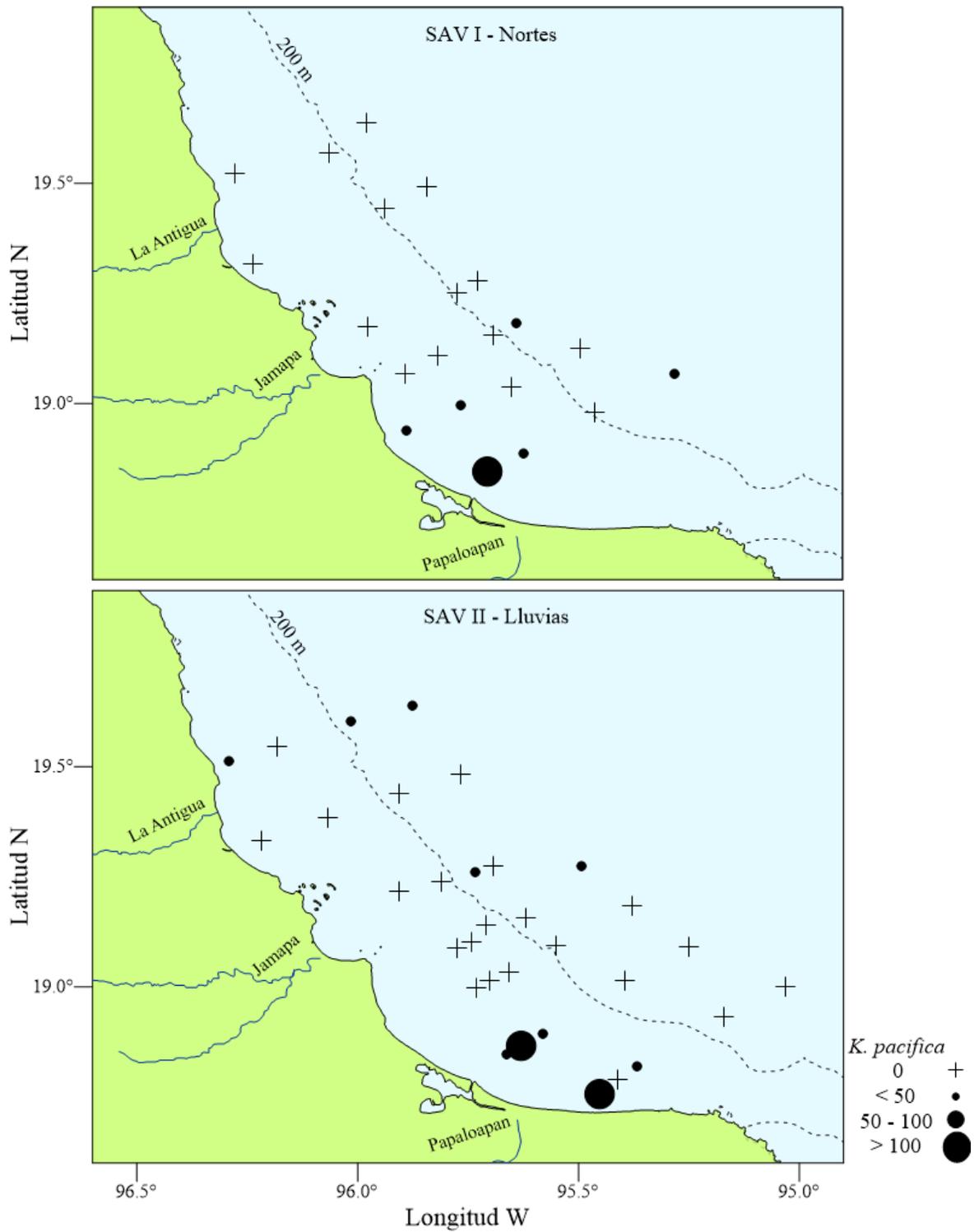


Figura 1. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Krohnitta pacifica* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

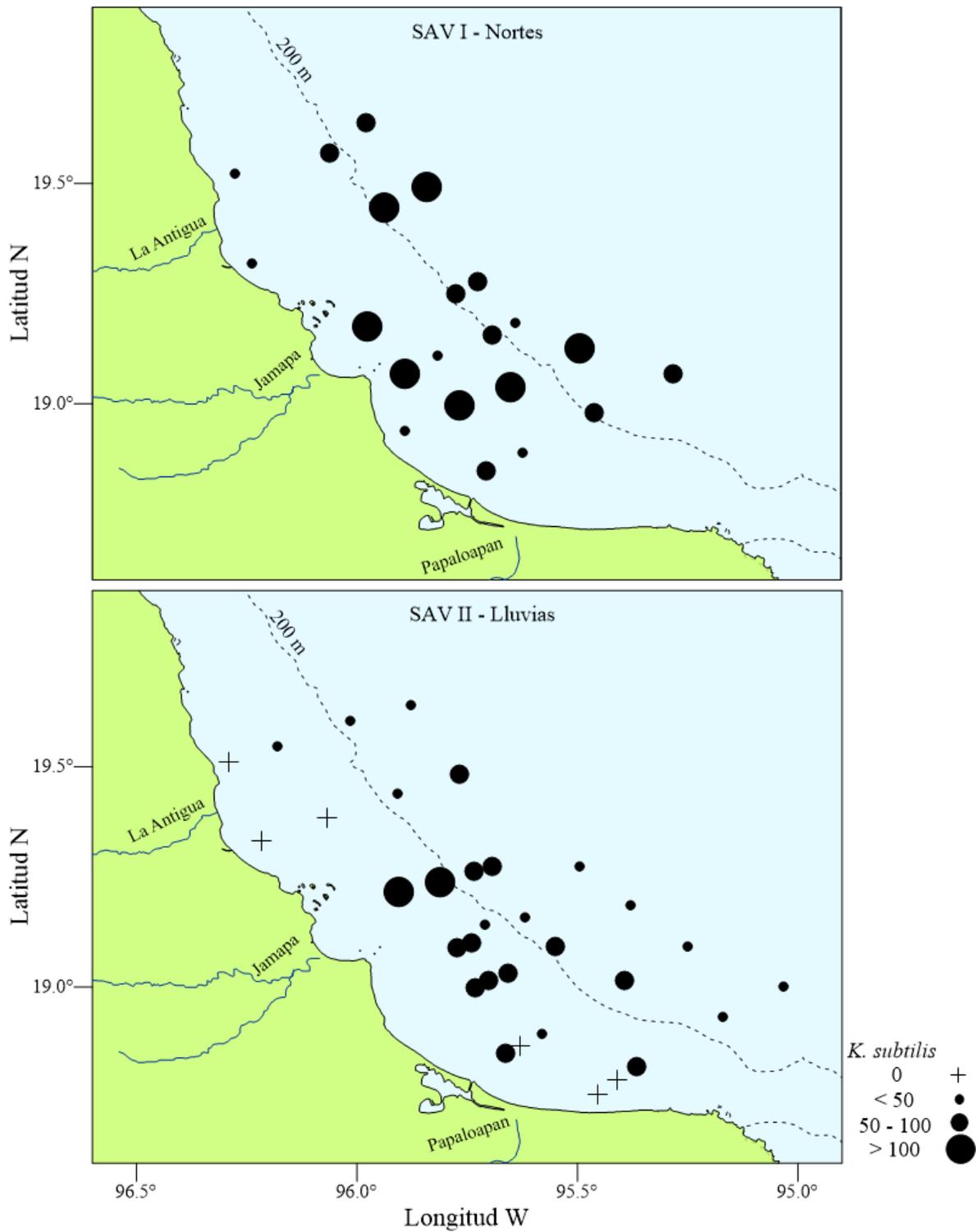


Figura 2. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Krohnitta subtilis* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

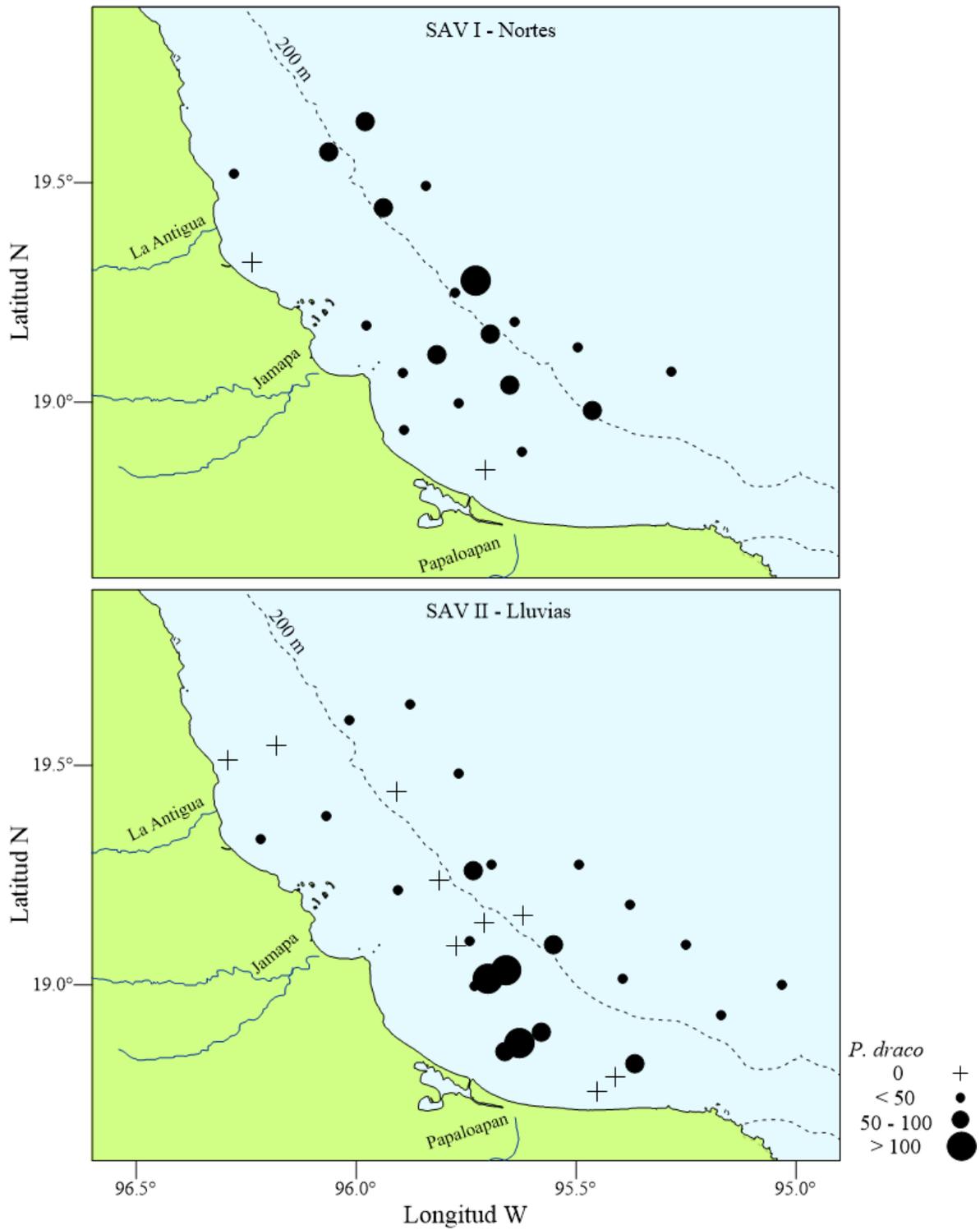


Figura 3. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Pterosagitta draco* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

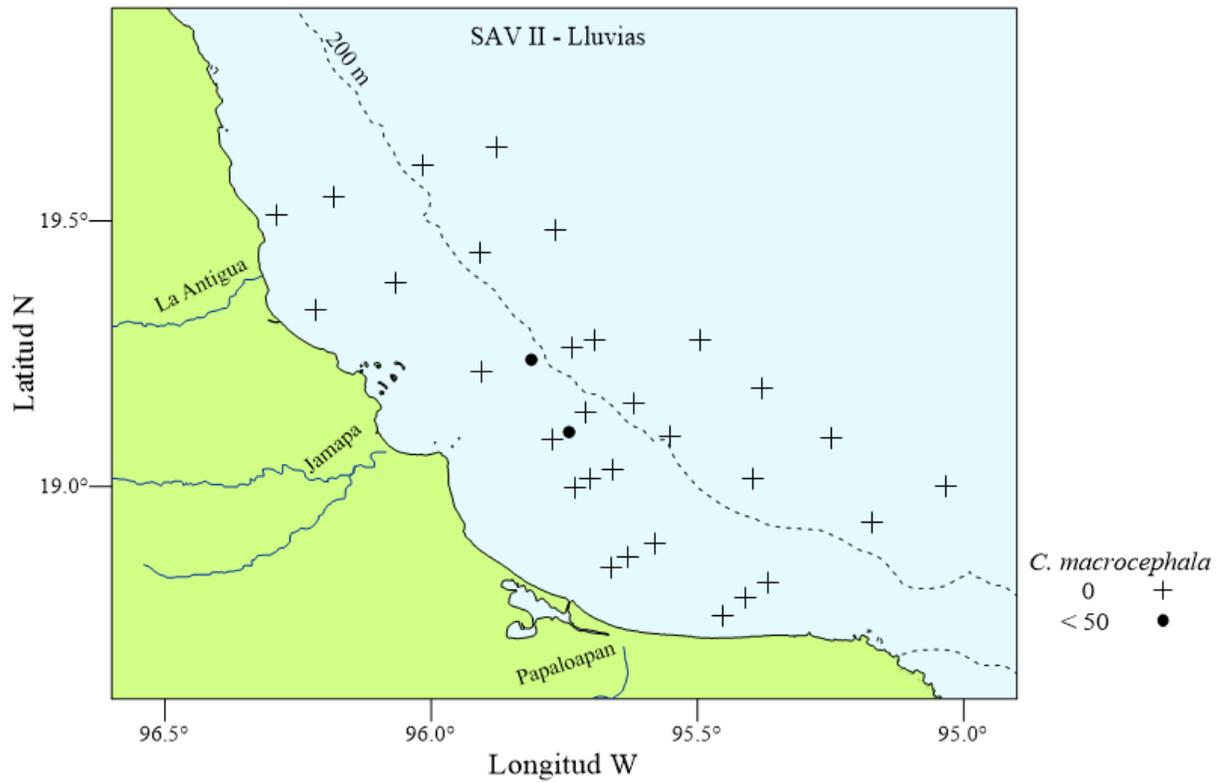


Figura 4. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Caecosagitta macrocephala* durante época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

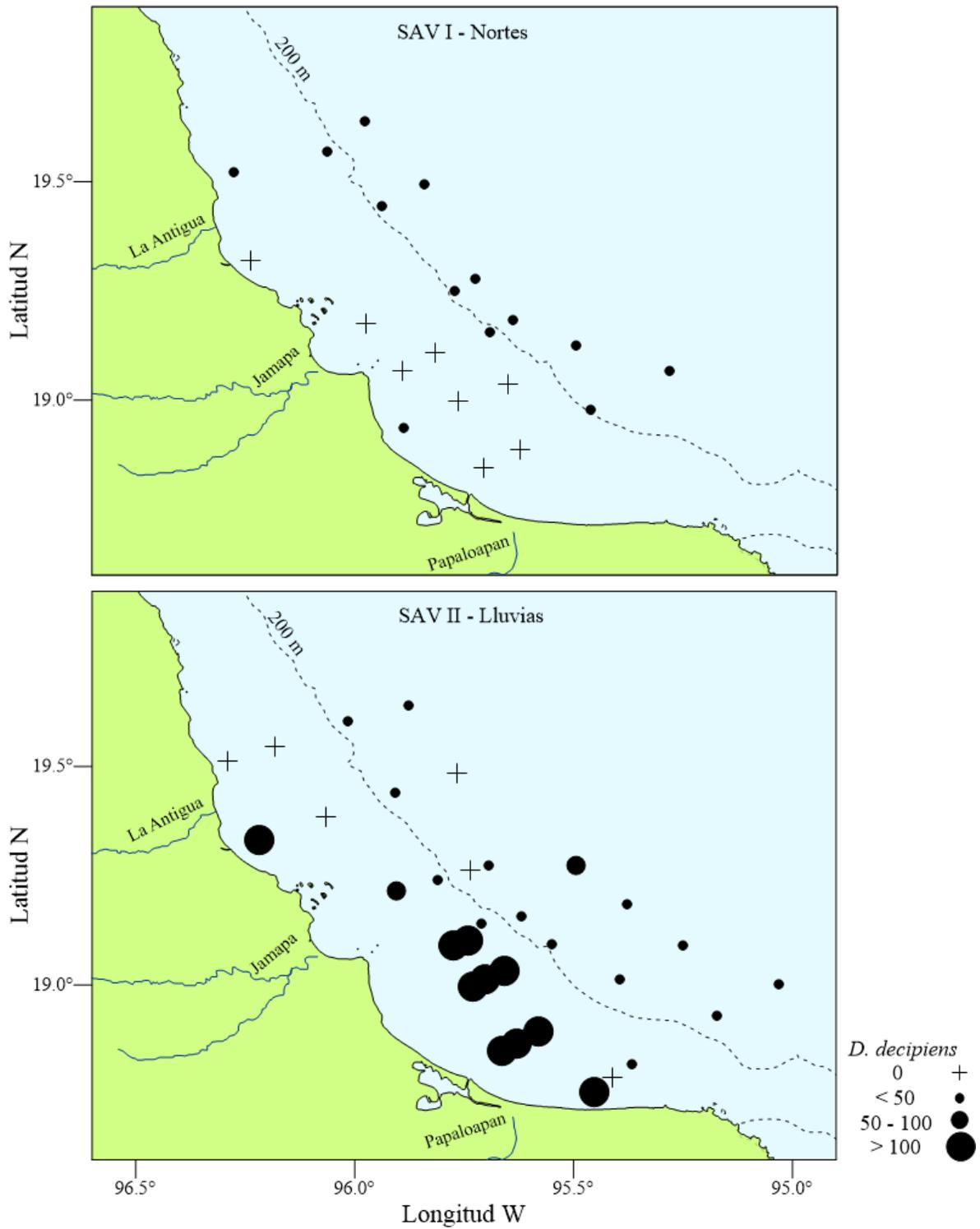


Figura 5. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Decipisagitta decipiens* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

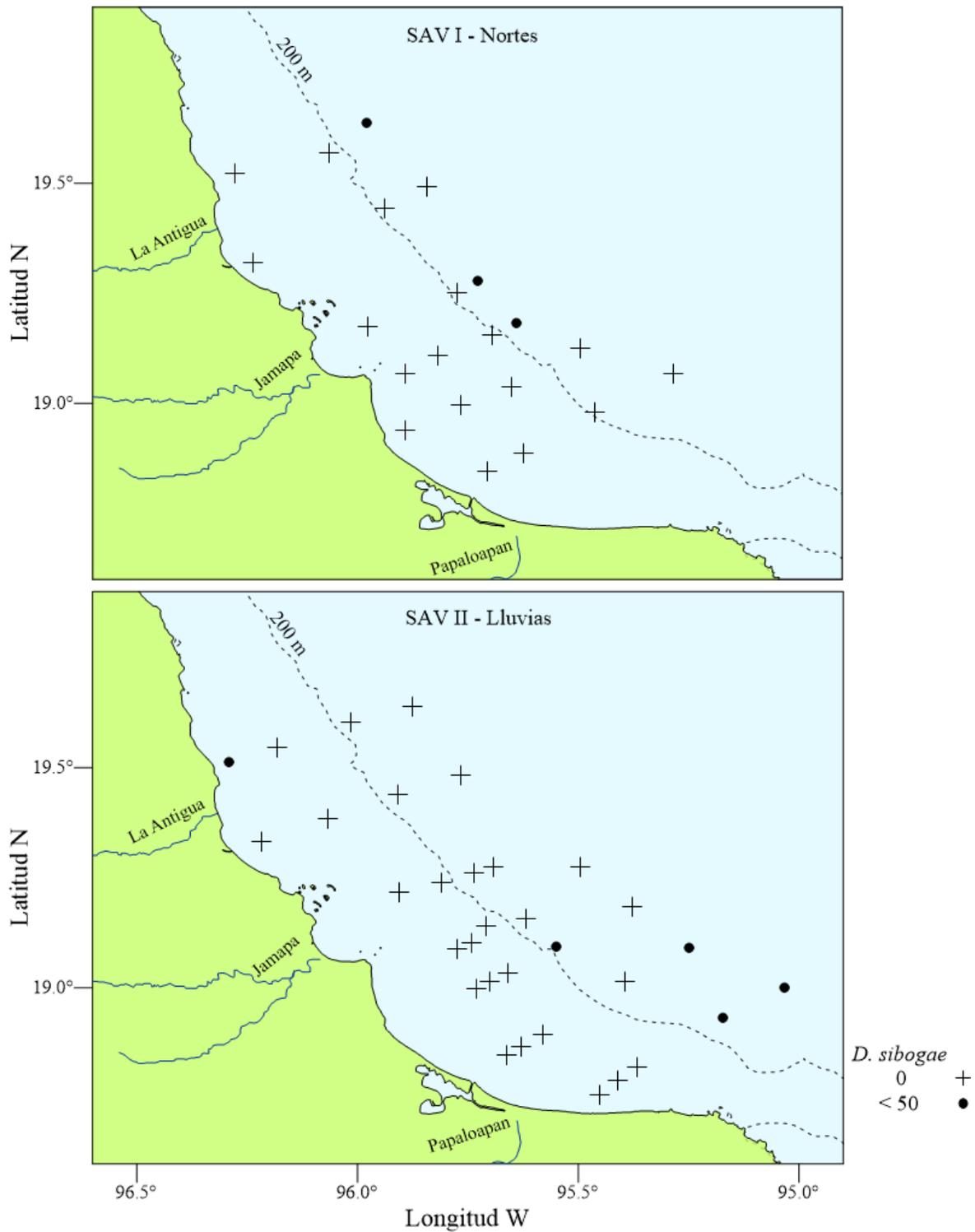


Figura 6. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Decipisagitta sibogae* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

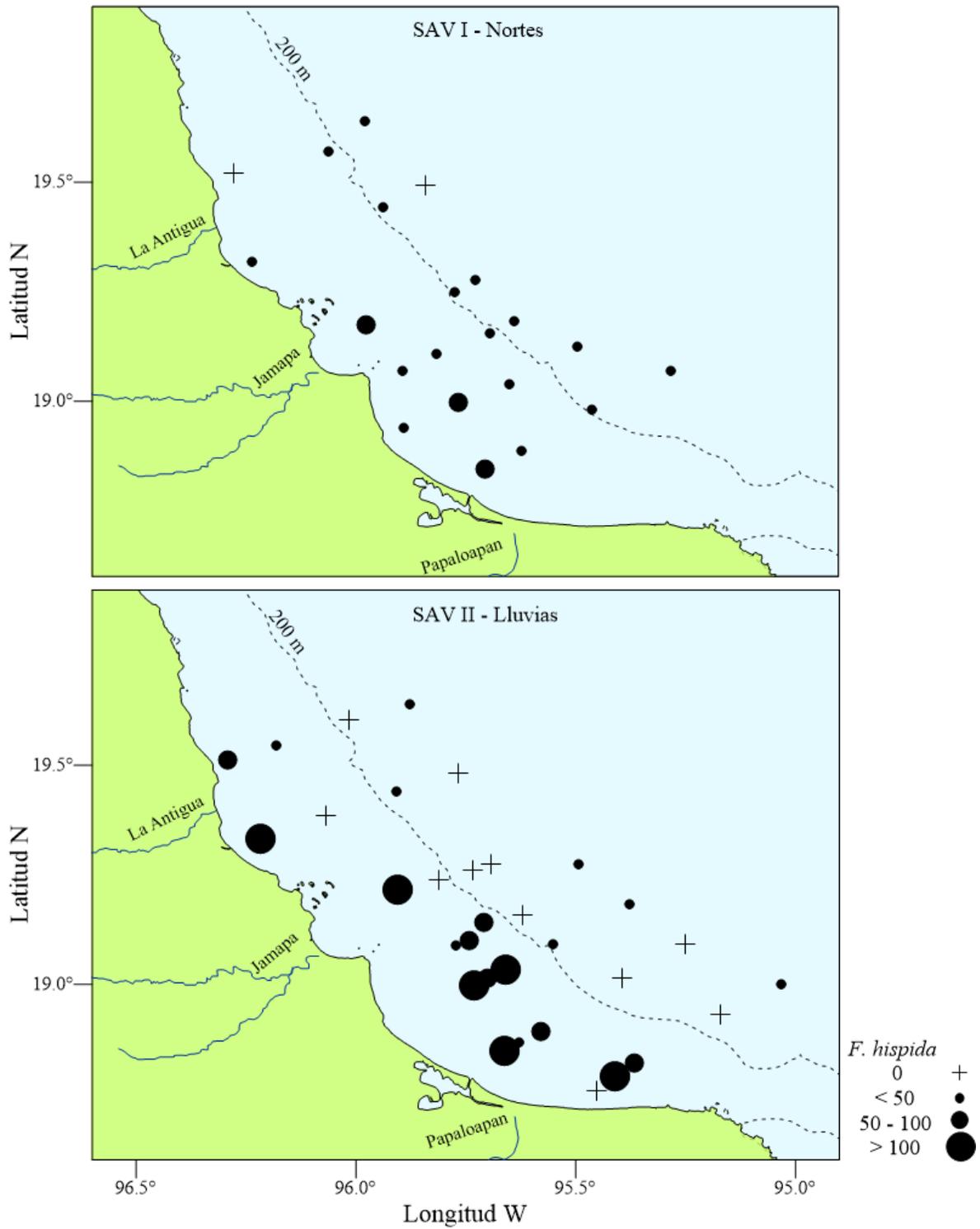


Figura 7. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Ferosagitta hispida* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

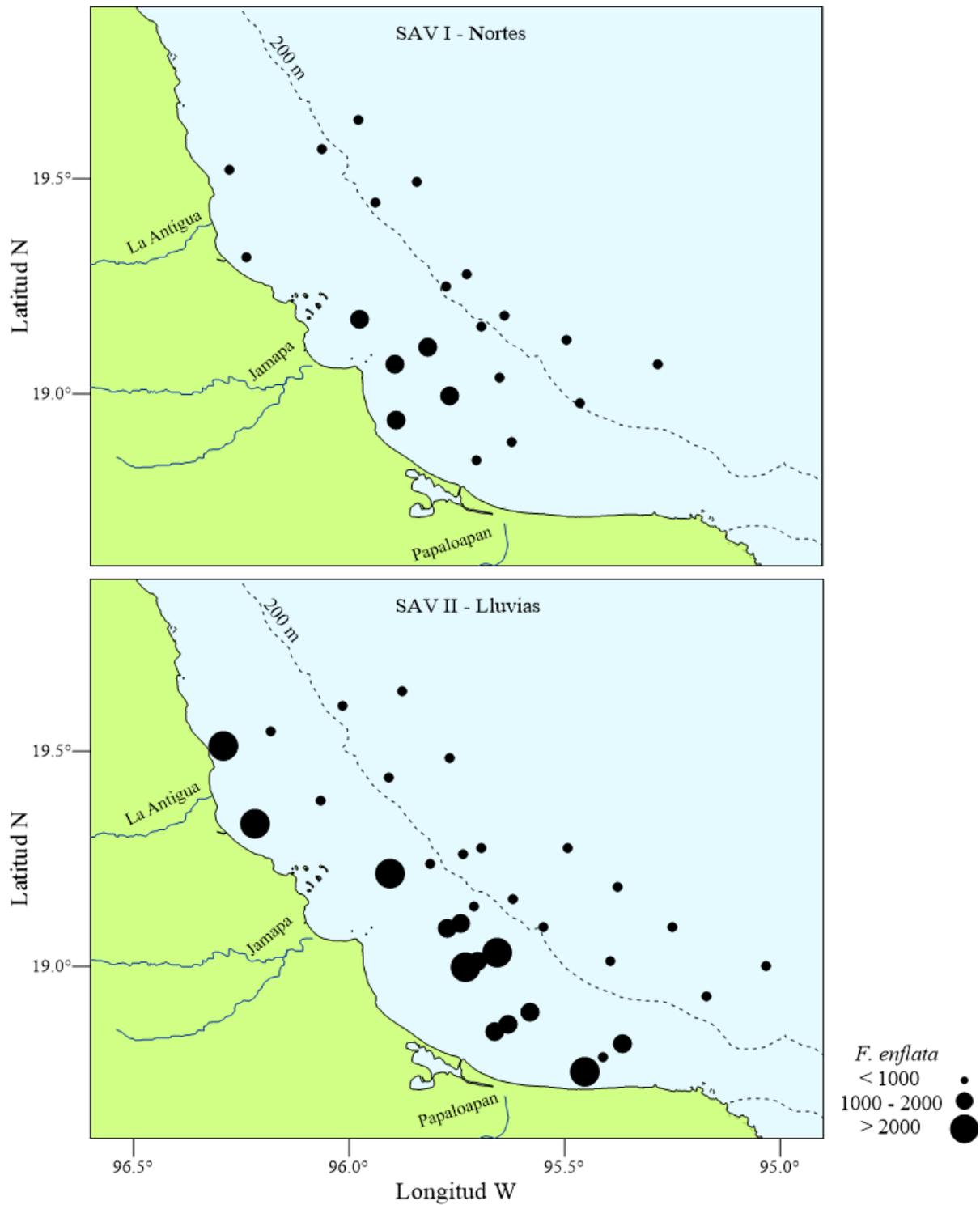


Figura 8. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Flaccisagitta enflata* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

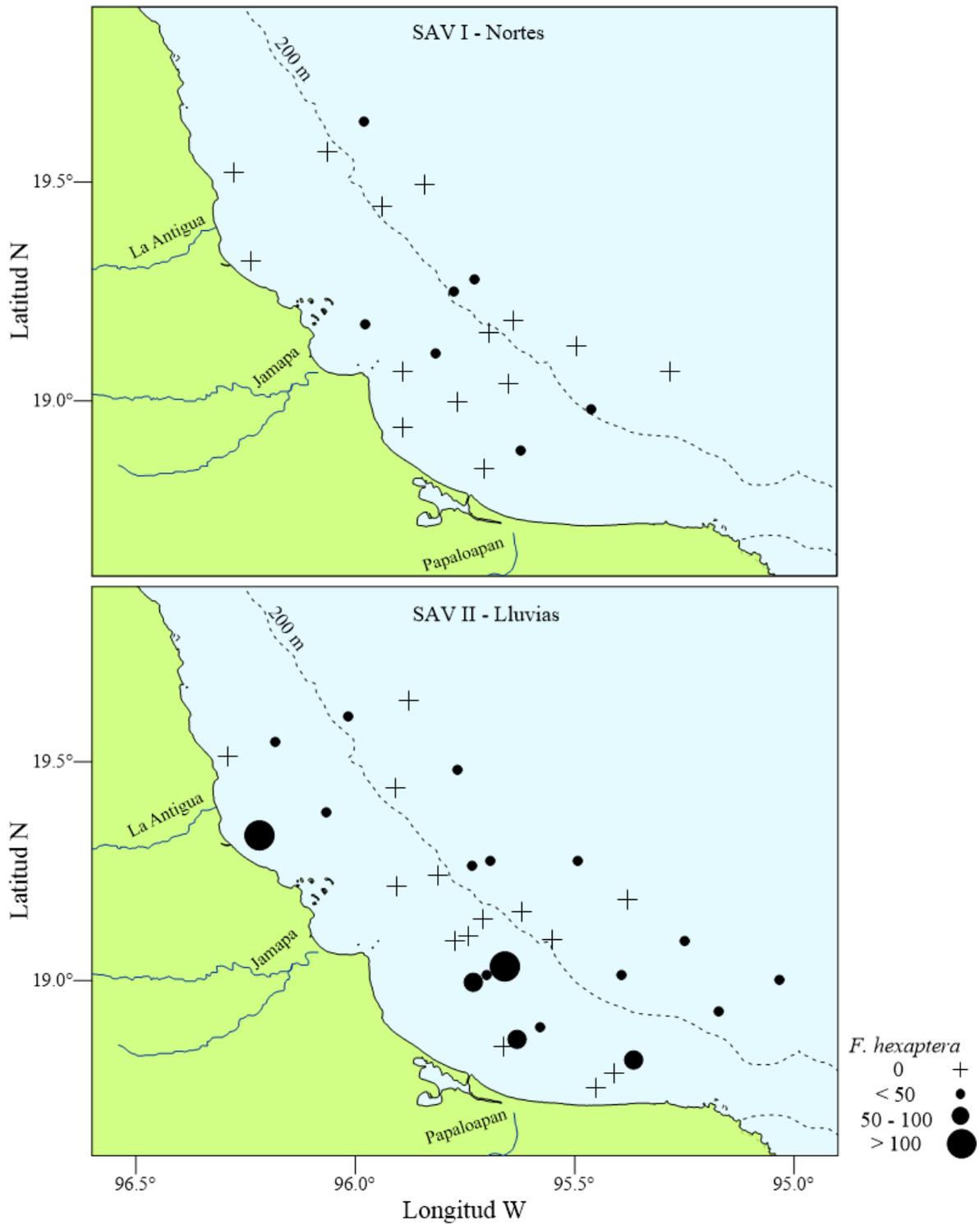


Figura 9. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Flaccisagitta hexaptera* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

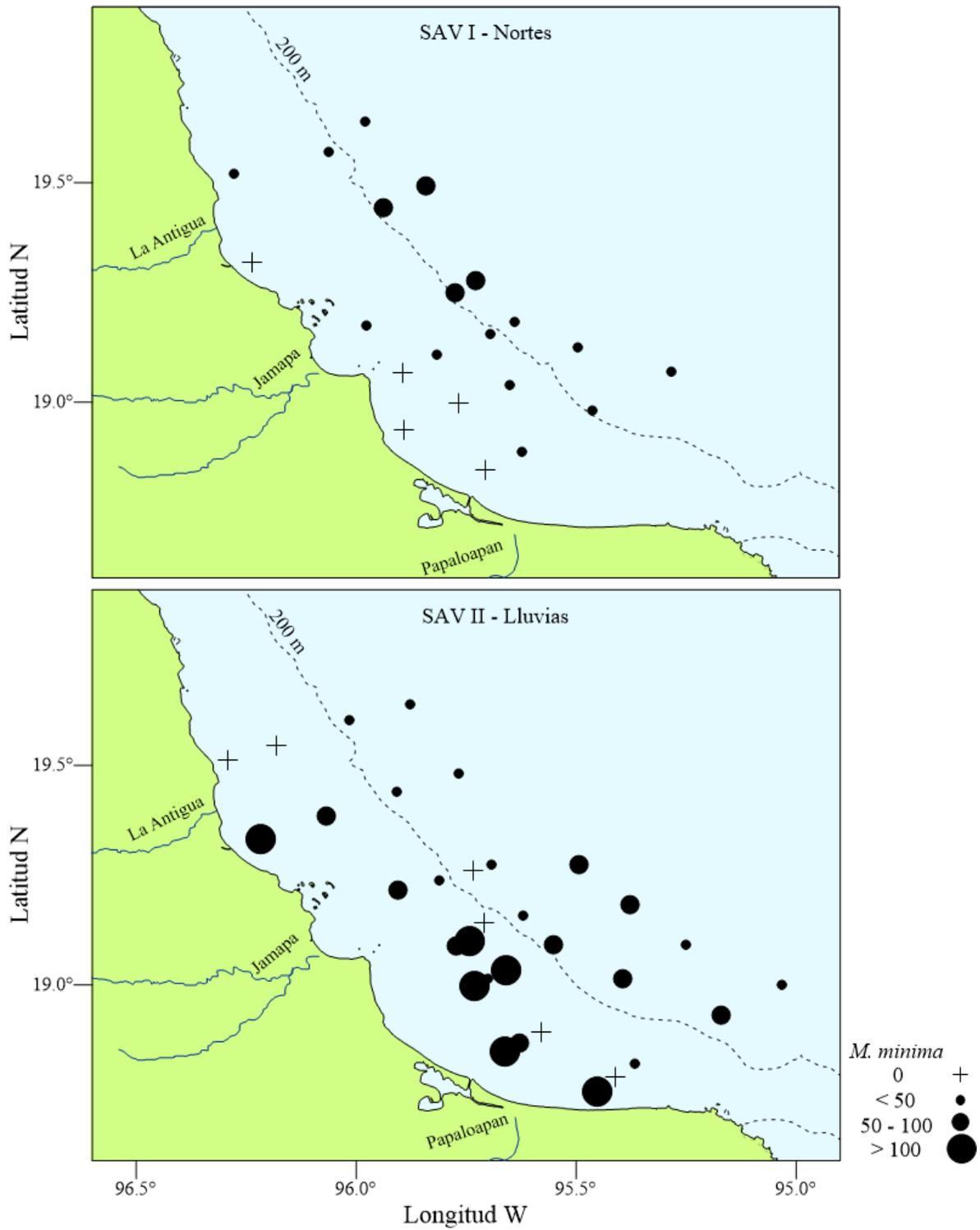


Figura 10. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Mesosagitta minima* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

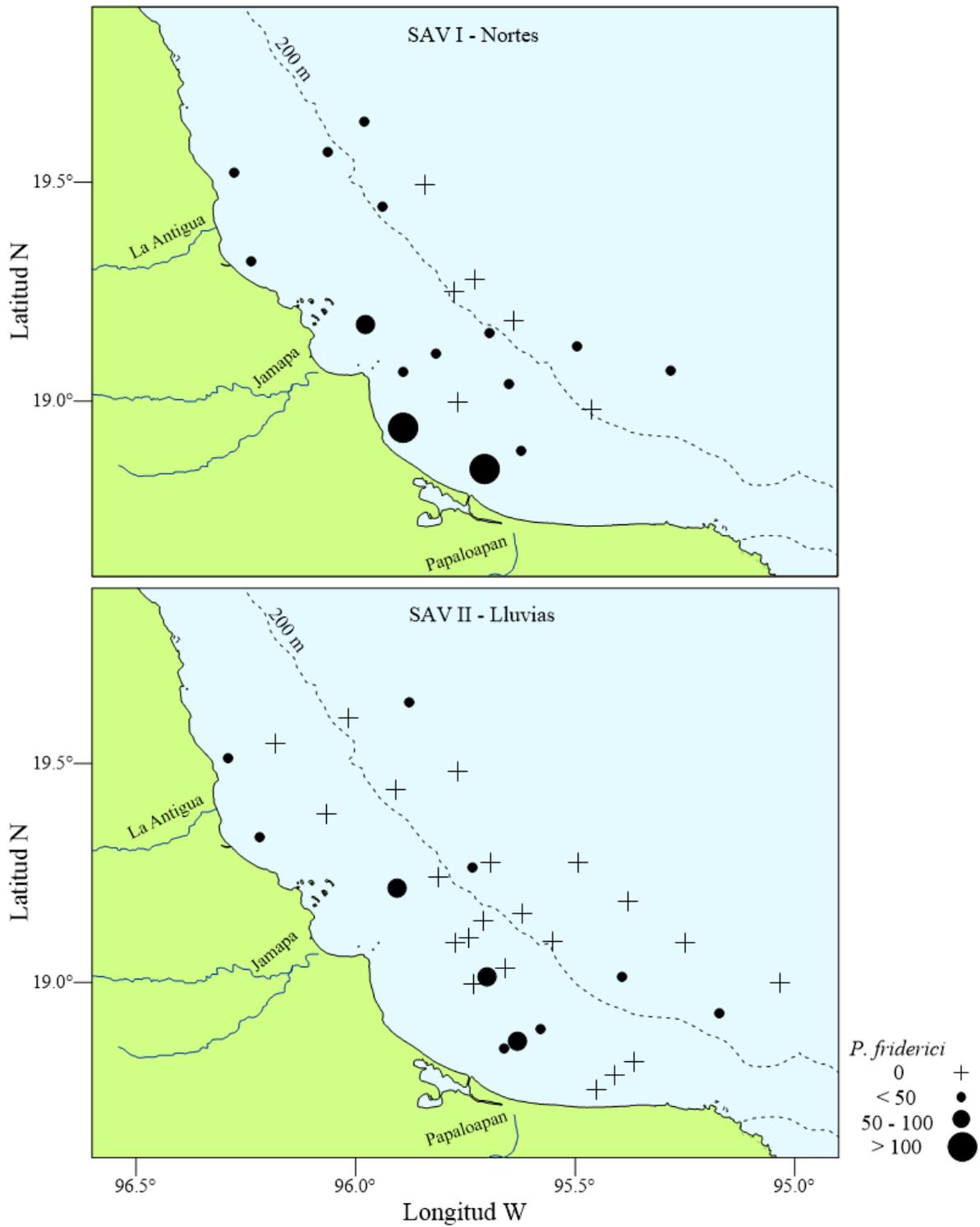


Figura 11. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Parasagitta friderici* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

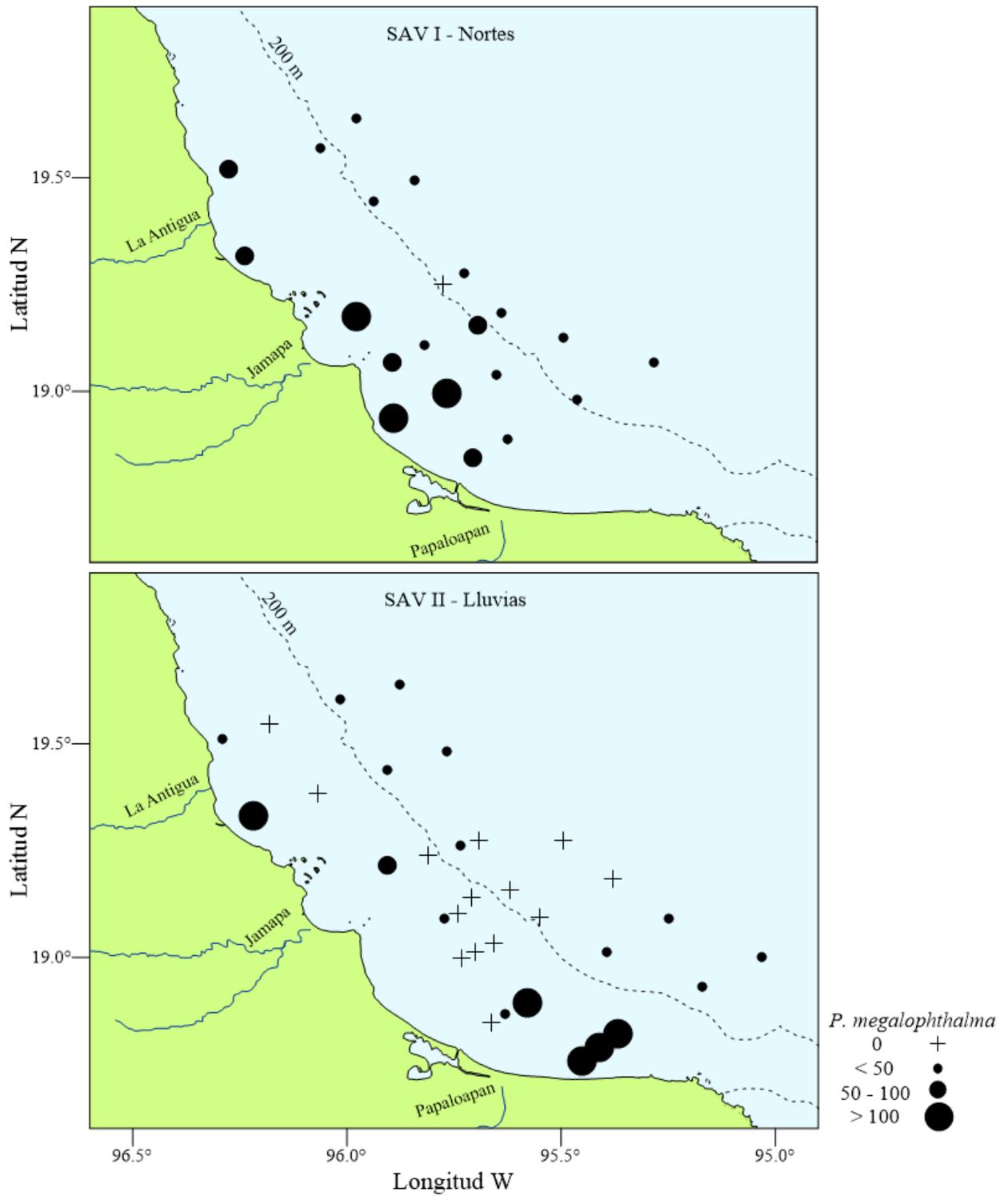


Figura 12. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Parasagitta megalophthalma* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

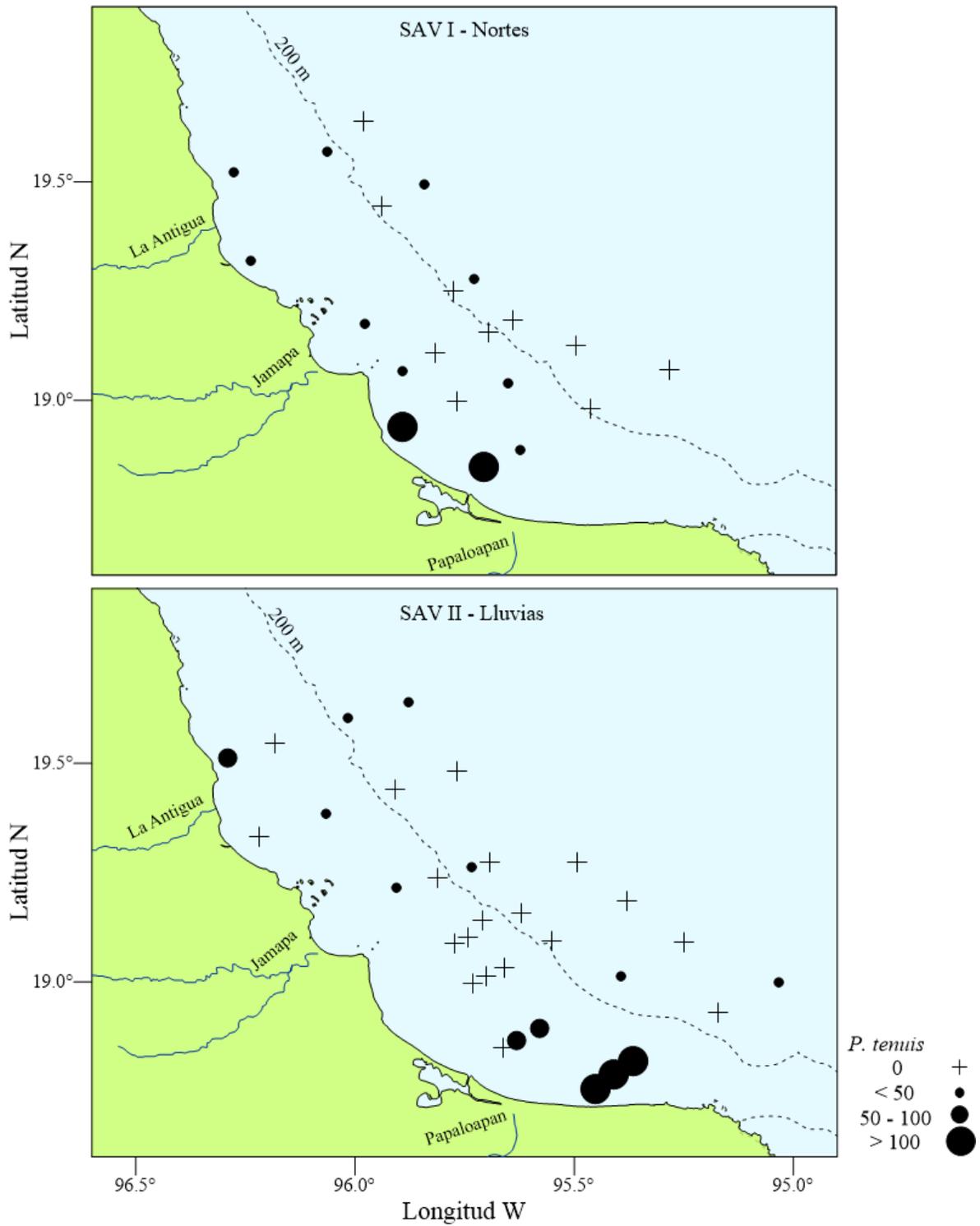


Figura 13. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Parasagitta tenuis* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

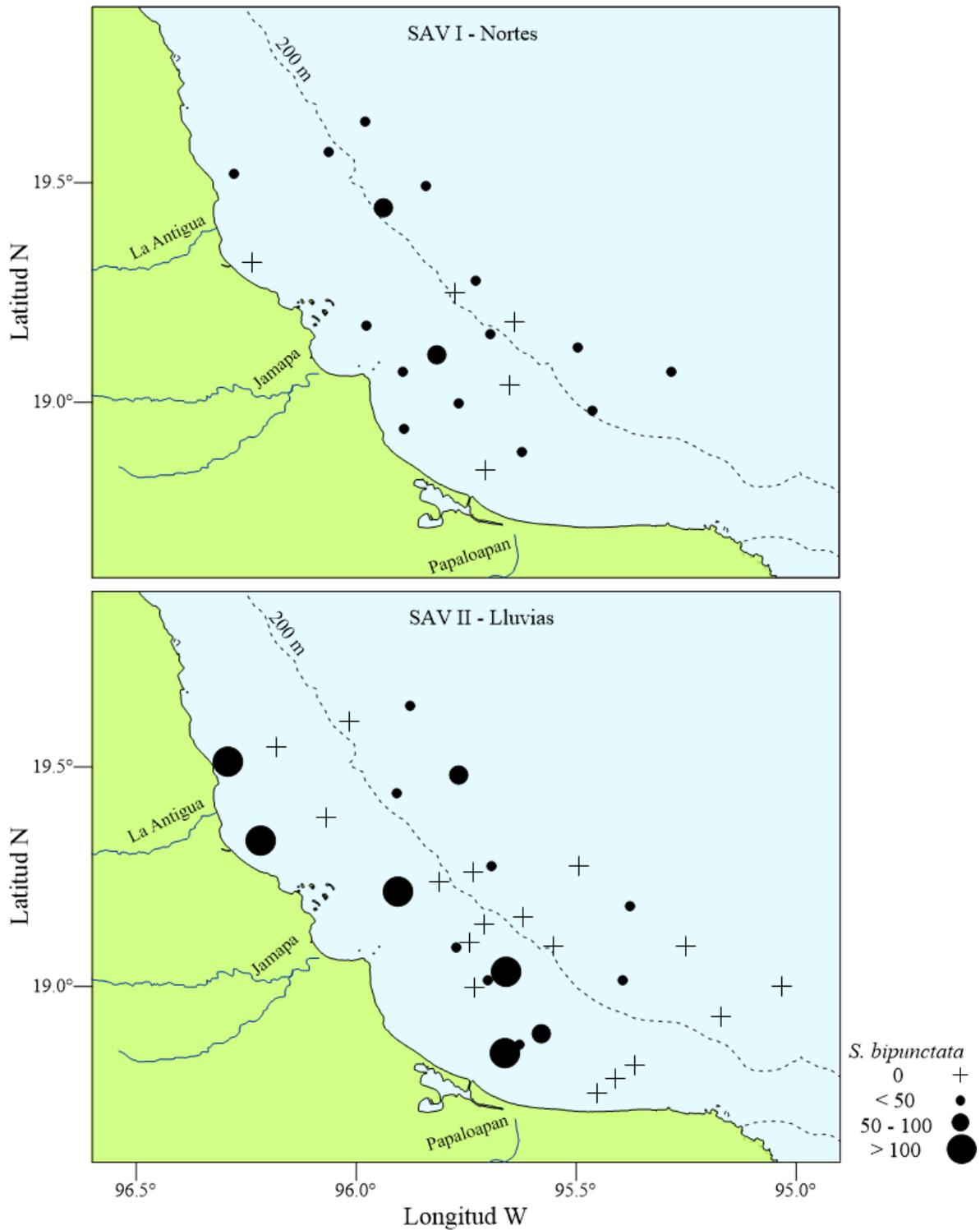


Figura 14. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Sagitta bipunctata* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

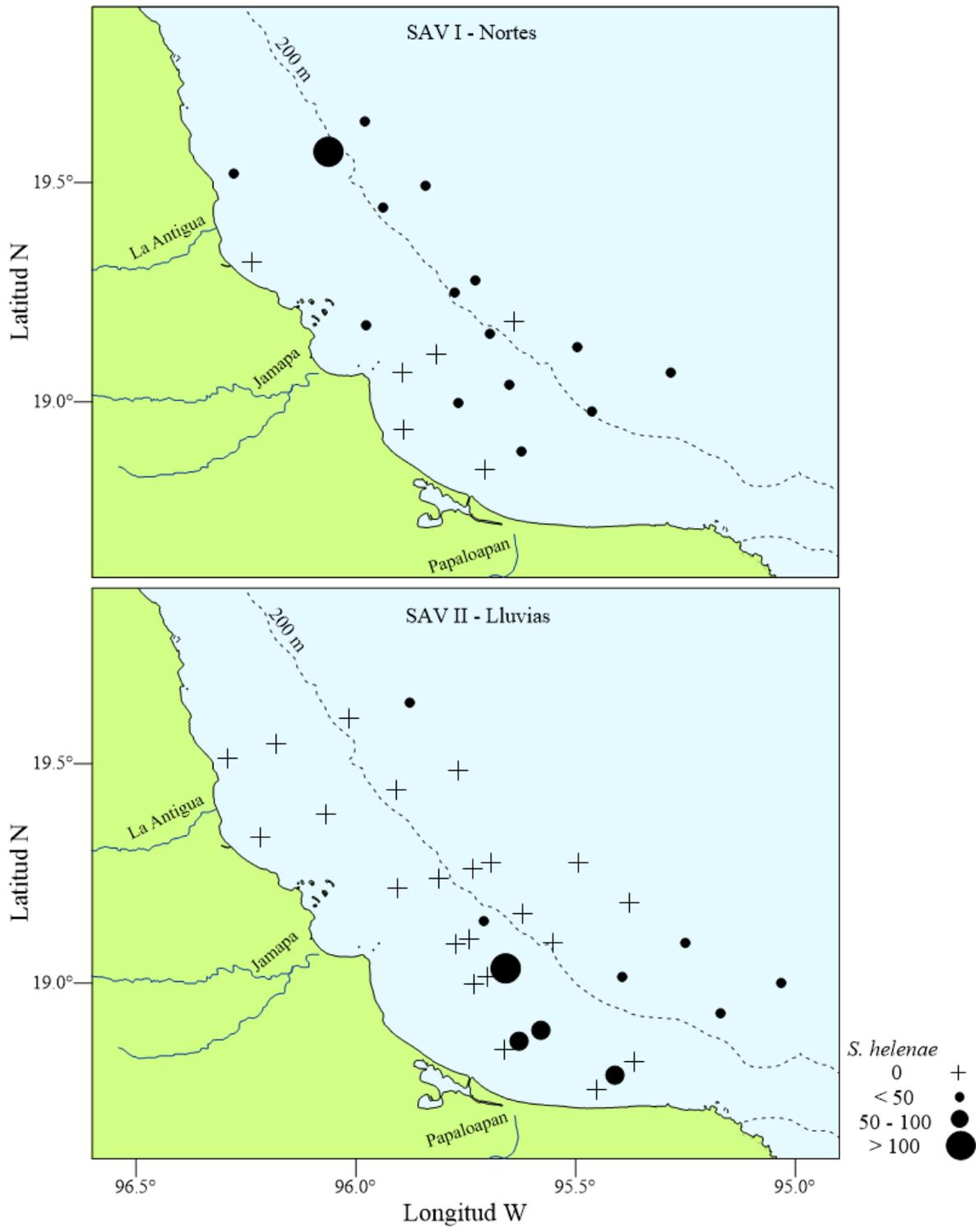


Figura 15. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Sagitta helenae* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

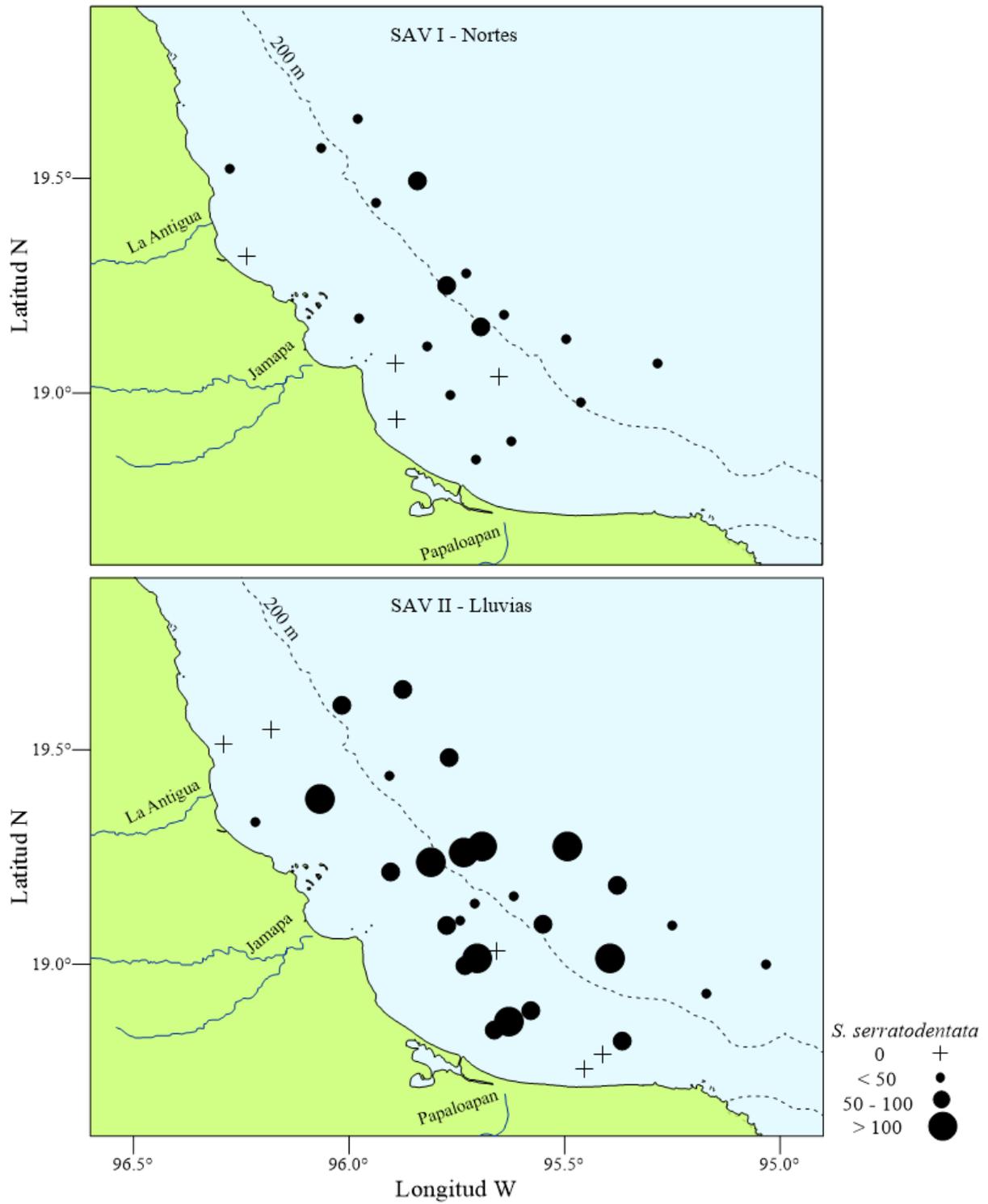


Figura 16. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Serratosagitta serratodentata* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.

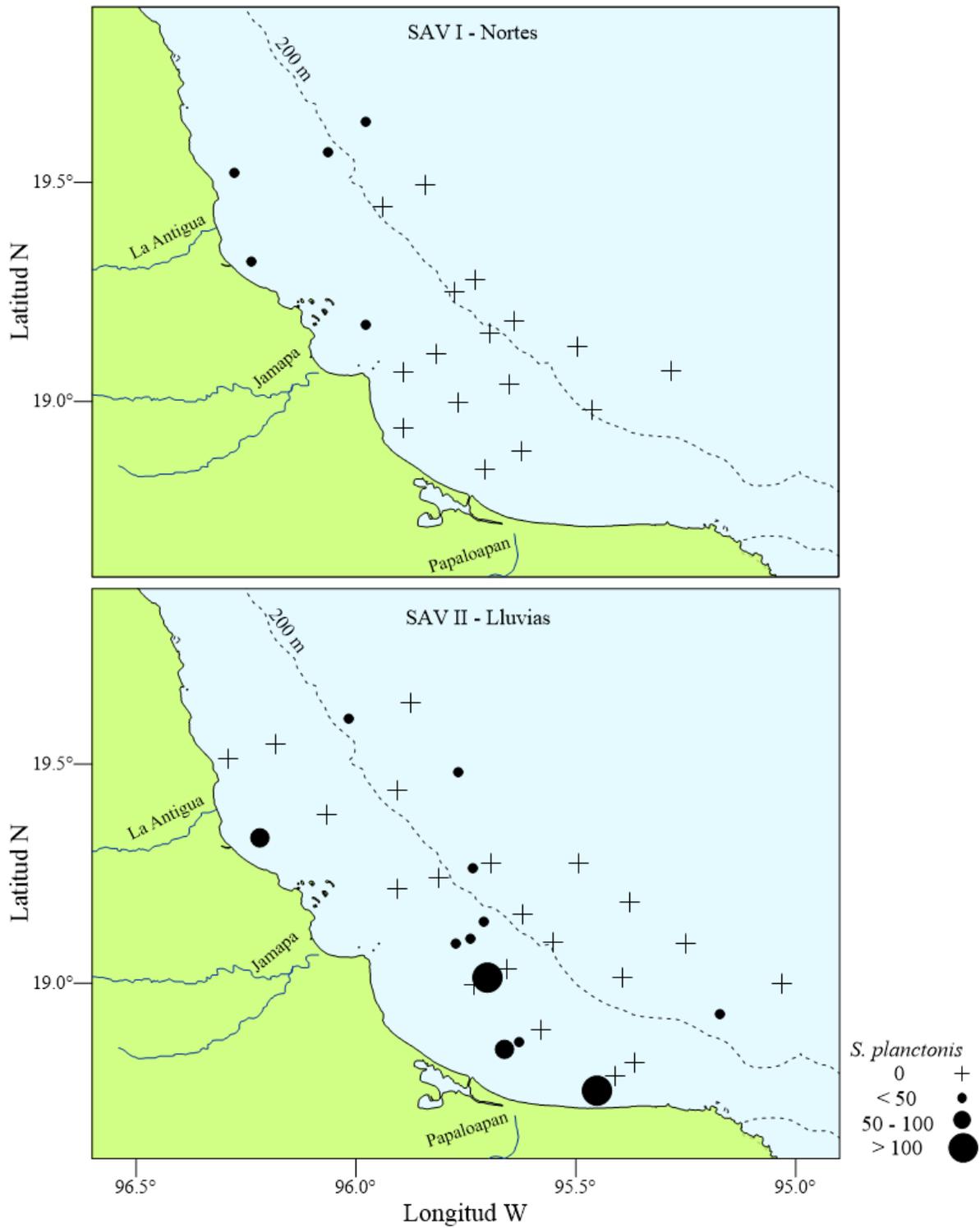


Figura 17. Distribución y abundancia (ind/100 m<sup>3</sup>) de la especie *Solidosagitta planctonis* durante época de nortes (SAV I) y época de lluvias (SAV II) frente a la zona centro del Estado de Veracruz, México.