

EL DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA PERTENECE AL PADRÓN DE POSGRADOS DE EXCELENCIA DEL CONACYT Y ADEMÁS CUENTA CON APOYO DEL MISMO CONSEJO, CON EL CONVENIO PFP-20-93.

**EL PRESENTE TRABAJO CONTÓ CON EL APOYO DE UNA BECA
DE PARTE DEL CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
(CONACYT)
NO. DE REGISTRO: 229330**

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

Variación estacional y nictímera de los principales grupos del zooplancton, de la laguna La Mancha, Veracruz.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Biológicas y de la Salud

P R E S E N T A

M. en B. ANGELES MECALCO HERNÁNDEZ

Co-Directores

Dr. Manuel A. Castillo Rivera

Dra. Laura E. Sanvicente Añorve

Asesor

Dr. César Flores Coto






OCTUBRE 2018

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó:

ANGELES MECALCO HERNÁNDEZ

8 de octubre del 2018:

Jurado:

	Nombre	Firma
Co-director	Manuel A. Castillo Rivera	
Co-directora	Laura E. Sanvicente Añorve	
Asesor	Cesar Flores Coto	
Sinodal	M. del Rocío Zárate Hernández	
Sinodal	Francisco J. Gutiérrez Mendieta	

Dedicatoria

En primer lugar, éste logro se lo dedico a mis padres. La mejor herencia que puedo tener es la educación que me ayudó a forjar la persona que soy, además de seguir siendo mi ejemplo de fortaleza y dedicación. No me alcanzará la vida para agradecerles todo el apoyo que me han brindado. LOS AMO

A mis queridos hermanos, muy distintos de carácter, pero muy iguales de corazón. ¡Siempre juntos y hacia adelante!!!!

A mis nuevos compañeros de vida, Luis y Sebastian. Todo lo que hago es por y para ustedes. Gracias CORAZÓN, por estar conmigo en las buenas y en las malas. Gracias por llenar mis días de sonrisas HIJO. LOS AMO

‘

Agradecimientos

Al Dr. Manuel Castillo Rivera, quien confió en mí para realizar este proyecto y quien encabezó mi Comité Tutoral. Por la dedicación en la revisión de la tesis y sus derivados. Gracias por el tiempo invertido en mi formación profesional y también el invertido en lo personal, por tu solidaridad en mis peores momentos.

A la Dra. Laura Sanvicente, por aceptar ser mi Co-tutora, por las aportaciones y comentarios hechos durante el desarrollo de la presente tesis.

Al Dr. Cesar Flores, por formar parte del comité tutorial, por sus aportaciones y comentarios al proyecto de investigación.

Al Dr. Carlos Álvarez Silva[†], por el tiempo invertido en la identificación del zooplancton, particularmente de los copépodos, trabajo medular para esta tesis.

A la Dra. Rocío Zarate, por aceptar ser parte del jurado y una gran compañera de trabajo. Gracias por las aportaciones realizadas a la tesis y por el apoyo brindado dentro y fuera del laboratorio.

Al Dr. Francisco Gutiérrez, quien sigue siendo parte de mi formación académica, ahora como miembro del jurado. Gracias por los comentarios realizados al escrito y por iniciarme en el gusto por las lagunas costeras.

A los integrantes del Fish-Lab, por su valioso trabajo en la colecta de las muestras, por sus aportaciones al trabajo de investigación y su compañerismo.

A mi *Alma mater*, por proveerme de los medios físicos e intelectuales para lograr este objetivo, y darme ahora la oportunidad de retribuirle a otros con el conocimiento adquirido.

Resumen

La laguna costera La Mancha de acuerdo con los valores promedio anuales de concentración de salinidad y clorofila se caracteriza por ser un sistema mixohalino-eutrófico, con una fuerte influencia del estado intermitente de apertura-cierre de la boca de comunicación con el mar, que afecta la hidrología del sistema, sus procesos biológicos y ecológicos.

Se identificaron 57 taxa de zooplancton, 45 hasta especie y 19 de ellos se registran por primera vez para el sistema. Los organismos con mayor densidad fueron los copépodos *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus pelagicus* y larvas zoea de braquiura. Tanto la biomasa como la densidad del zooplancton registraron su máximo valor en el mes de marzo, mientras que a nivel nictímero ambos registraron sus máximos durante la noche. De acuerdo con el ACC el estado de la boca y la precipitación son las variables ambientales más importantes que actúan sobre la variación de la densidad del zooplancton. Tanto la curva de acumulación de especies como los estimadores de riqueza de especies reflejan el esfuerzo de muestreo tanto a nivel estacional como nictímero, lo cual permitió obtener un elenco sistemático fiable que represente adecuadamente la riqueza de especies del sistema. En cuanto a los parámetros de la comunidad, se registró una riqueza máxima de 31 taxa durante el periodo de boca abierta, reflejando la intrusión de especies del mar adyacente a la laguna. La dominancia y equidad estuvieron controladas por la presencia del ctenóforo *Pleurobrachia pileus*, el cual dominó la densidad del zooplancton durante el mes de enero. Tanto la riqueza, diversidad, equidad y dominancia reflejan un comportamiento nictímero con mayores valores durante la noche con respecto a los

registrados durante el día, lo cual comprueba los hábitos nocturnos de la mayoría de las especies y su correspondiente variación nictímera, así como el efecto de la marea en el transporte de especies del mar adyacente a la laguna.

Abstract

The La Mancha coastal lagoon is a mixohaline-eutrophic system according to its annual average of salinity and chlorophyll concentration, with a strong influence of the opening-closing dynamics of the bar, which affects its hydrological, biological and ecological cycles.

We identified 57 zooplankton taxa, 45 at the species level and 19 of them are new records for the lagoon. Copepods *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus pelagicus* and zoea larvae are the densest organisms. Biomass and density registered their maximum value in March, while a matrix, both recorded the maximum during the night. According to the ACC, the condition of the mouth and precipitation are the most important variables that act on the variation of the zooplankton density. The species accumulation curve and the species richness estimators reflect the sampling effort at the seasonal and diel levels, which allowed us to obtain a reliable systematic list that adequately represents the species richness of the system. In terms of community parameters, a maximum of 31 taxa were recorded during the open mouth period, reflecting the intrusion of marine species to the lagoon. Dominance and equity were controlled by the presence of *Pleurobrachia pileus*, which dominated the density of the zooplankton during January, coinciding with the highest values of this parameter and the minimum of uniformity. Wealth, diversity, uniformity and dominance reflect a diel behavior with higher values at night compared to those recorded during the day, which demonstrates the nocturnal habits of most species and their corresponding diel variation, as well as the effect of the tide on the transport of species from the sea to the lagoon.

Tabla de contenido

Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Antecedentes.....	12
Preguntas de investigación	16
Hipótesis.....	16
Objetivo General.....	17
Métodos	18
Área de estudio.....	18
Captura de material biológico.....	19
Trabajo de laboratorio.....	20
Análisis estadístico.....	22
Resultados	24
Variación de las condiciones ambientales del sistema.....	24
Elenco sistemático.....	29
Tolerancia fisiológica de las especies.....	31
Variación estacional y nictímera de la biomasa del zooplancton.....	33
Variación estacional y nictímera de la densidad del zooplancton.....	35
Influencia de las condiciones ambientales sobre el zooplancton.....	42
Parámetros de la comunidad.....	46
Discusión	52
Conclusiones	68
Referencias bibliográficas	70

Introducción

Los ecosistemas estuarino-lagunares tropicales se caracterizan por su alta tasa de producción primaria y secundaria, diversidad en sus tramas tróficas y gran variedad de hábitats (Day *et al.*, 1989). Esta última característica genera que estas zonas sean áreas de protección, reproducción, crecimiento y alimentación para una gran cantidad de especies marinas, estuarinas y dulceacuícolas (Yáñez- Arancibia, 1986).

La productividad de estos ecosistemas se debe a los subsidios que reciben a través de las descargas fluviales y los movimientos mareales, además de la vegetación circundante como manglares y pastos marinos, que determinan la magnitud de la producción secundaria (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993). La magnitud de la precipitación contribuye a la diferenciación entre la época de secas y lluvias, con sus consecuentes cambios en la temperatura y humedad, contribuyendo así a la heterogeneidad estacional de los ecosistemas (Contreras-Espinosa, 1993; Alongi, 1998; Eyre y Balls, 1999).

Las lagunas costeras se encuentran aisladas del océano de manera natural o artificial por una barrera arenosa la cual puede mostrar un patrón estacional de apertura/cierre, ocasionando el intercambio de agua marina y el incremento de salinidad. El tamaño y el cierre de la(s) boca(s) es efecto de la dinámica de dos procesos fundamentales: la transportación litoral y la descarga fluvial, y su tamaño se relaciona con el volumen de agua que involucran a una y otra (Contreras-Espinosa, 1985).

La conexión natural ocurre especialmente en periodos de lluvia o descarga de agua dulce. La apertura artificial de la barra puede obedecer a varias razones, por ejemplo,

el uso del sistema como una pesquería, bajo nivel del agua, aumento de concentración de oxígeno o reducción de concentración de nutrientes (Santangelo *et al.*, 2007). Particularmente en Australia y Sudáfrica ha aumentado el interés por los estudios en estuarios intermitentes, esto con el objetivo de determinar los factores ambientales más importantes que determinan la riqueza, composición, diversidad y abundancia de las especies, ya que la dinámica de apertura/cierre de la barra de comunicación con el mar, tiene un gran impacto sobre los procesos biológicos del ecosistema (Froneman, 2004; Deale *et al.*, 2013).

De esta manera las fluctuaciones debidas a la mezcla de aguas continentales y marinas, su intensidad y frecuencia determina de manera importante los cambios estacionales de las condiciones hidrológicas y de las poblaciones biológicas presentes en el sistema (Comín *et al.*, 1987).

Dentro de los factores ambientales que estacionalmente influyen en la estructura de las comunidades zooplanctónicas se encuentran la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, flujo de agua dulce y estratificación, así como por factores biológicos, entre los que se incluyen, limitación de alimento, depredación y competencia, o por la combinación de ambos tipos de factores (David *et al.* 2005, Takahashi *et al.* 2014).

Así, por ejemplo, el incremento de la salinidad cambia de manera dramática la composición de las comunidades biológicas, mostrando alternancia de especies marinas a estuarinas (Kibirige y Perissinotto, 2003), afectando también el estado trófico del sistema.

Asimismo, muchas especies del zooplancton pueden variar sus profundidades de residencia, durante diferentes estadios de desarrollo, presentando migraciones

ontogénicas, proceso en el cual a medida que las especies mudan y pasan de un estadio a otro, cambian su profundidad de residencia. Estos desplazamientos de distribución vertical ocurren estacionalmente, por lo que se les ha denominado también migraciones estacionales (Mujica *et al.* 2013).

La comunidad del zooplancton juega un papel importante en el funcionamiento y la productividad de los ecosistemas acuáticos, teniendo impacto sobre la dinámica de los nutrientes (Steinberg y Condon, 2009) y la cadena alimenticia. Constituye el segundo eslabón de la cadena trófica (Márquez *et al.*, 2006), transforma, retiene y transfiere la materia y energía que el fitoplancton fija a través de la fotosíntesis, poniéndola a disposición de los niveles tróficos superiores (Landry y Calbet, 2004) y regula la población fitoplanctónica a través del pastoreo que ejerce sobre estos organismos (Leite *et al.*, 2013), como consecuencia de la condición herbívoro-detrívoro de la mayoría del zooplancton (N'doua *et al.*, 2009). Debido a esto, es considerado un indicador de la producción secundaria (Márquez *et al.*, 2007).

El zooplancton constituye una fuente de alimento para los organismos de los niveles tróficos superiores tales como peces planctívoros e invertebrados carnívoros (N'doua *et al.*, 2009). Dentro de los primeros, destacan peces de alto potencial comercial, por ejemplo, los clupeidos y engraulidos, considerados de gran valor económico y nutricional (Marques *et al.*, 2006).

El zooplancton está compuesto de una gran variedad de organismos que incluyen estadios larvarios, juveniles y adultos de casi todas las taxas de la escala zoológica y al igual que otras comunidades del plancton, se encuentran suspendidos en la columna de agua y son transportados pasivamente por los movimientos de las masas

de agua (Gasca y Suárez-Morales, 1996).

El tamaño de los organismos pertenecientes al zooplancton es muy amplio, variando de organismos microscópicos como los ciliados y otros flagelados heterótrofos, hasta individuos muy grandes como la fragata portuguesa (*Physalia physalis*), cuyos tentáculos pueden alcanzar hasta 50m.

Una clasificación tradicional por talla del zooplancton incluye las categorías del micro-zooplancton (20-200 μ m), meso-zooplancton (0.2-20 mm) y mega-zooplancton (2-20 cm) (Sieburth *et al.*, 1978). La talla de los organismos zooplanctónicos determina a su vez el tamaño de las partículas ingeridas, la ruta en la que se transfiere el carbono en el ambiente acuático y las estrategias alimenticias de los organismos (Lavaniegos, 2007).

Las lagunas costeras, debido a sus características, permiten una mayor diversidad de organismos meroplanctónicos en comparación con el holoplancton compuesto por escasas especies (Pantaleón-López *et al.*, 2005), encontrándose una gran cantidad de organismos generalmente pequeños, algunos de los cuales representan especies que penetran al sistema estuarino buscando protección y para completar su ciclo de vida, caracterizándose en muchos casos por ser formas larvarias (Álvarez-Silva *et al.*, 2006).

Una característica sobresaliente del zooplancton es el hecho de que muchas especies pueden variar sus profundidades de residencia, tanto durante diferentes estadios de desarrollo, así como en cortos periodos, es decir, diariamente (Escribano y Castro, 2004). En el primer caso, se trata de migraciones ontogénicas, proceso en el cual a medida que las especies mudan y pasan de un estadio de desarrollo a otro,

van cambiando su profundidad de residencia. Dado que en algunos casos estos desplazamientos de distribución vertical ocurren estacionalmente, a veces se les ha denominado también "migraciones estacionales".

El segundo tipo de migraciones verticales corresponden a aquellas que ocurren con una frecuencia diaria, denominándoles migraciones "diurno-nocturnas". En este caso, lo normal es ascender al anochecer y descender al amanecer. A pesar de ser ésta última, el patrón general de migración, hay especies que realizan exactamente la migración opuesta a este patrón (ascenso al amanecer y descenso al anochecer), conociéndose como "migraciones verticales inversas" (Escribano y Castro, 2004).

El registro de los cambios en la composición y abundancia del zooplancton durante un ciclo nictímero, el cual se caracteriza por la alternancia de las fases del día y la noche durante 24 horas, es necesario ya que estos ciclos inciden en la variación de los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas acuáticos a escalas de tiempo cortas (Nakajima *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2009; Castillo-Rivera *et al.*, 2010; Muciño-Márquez *et al.*, 2011). Por otro lado, la migración vertical nictímera del zooplancton en la columna de agua está sujeta a la influencia de factores ambientales y biológicos (Morgado *et al.*, 2003).

En este sentido, en ambientes estuarinos, los cambios de marea (altura, dirección, velocidad y amplitud), son un fenómeno común, generalmente asociado al continuo movimiento del meroplancton o la permanencia del holoplancton en la columna de agua. Asimismo, los ciclos día/noche juegan un papel importante, relacionados con condiciones de luz favorables, evasión de la depredación, disponibilidad de alimento y reproducción (Gasca y Suárez-Morales, 1996; Ordóñez-López y Ornelas-Roa

2003). También la entrada de agua dulce y viento, son factores responsables de la redistribución de los organismos planctónicos, lo cual afecta la dispersión y el reclutamiento de especies estuarinas y costeras.

Las fluctuaciones en las variables fisicoquímicas y los factores biológicos limitan el número de especies en los ambientes estuarinos, modificando de la misma manera un conjunto de atributos de la comunidad, conocidos como propiedades emergentes, entre las que se encuentran la diversidad de especies, biomasa, interacción entre especies y estructura trófica (Begon *et al.*, 1996).

La estructura de las comunidades incluye la composición y abundancia de especies, la interacción entre estas y sus cambios a escalas espaciotemporales. La riqueza de especies y heterogeneidad se relacionan con la diversidad de especies, donde la riqueza hace referencia al número de especies de la comunidad, mientras que la heterogeneidad combina los criterios de riqueza de especies y la equidad con la que la abundancia de los individuos se reparte en cada una de las especies. La heterogeneidad puede medirse a través de índices de diversidad, donde el índice de Shannon-Wiener (susceptible a especies poco abundantes) y Simpson (susceptible a especies dominantes) son los más utilizados (Krebs, 1999).

Estos índices de diversidad contribuyen a la descripción de la comunidad, sin embargo, es necesaria la inclusión de técnicas multivariadas como lo son el Análisis de Componentes Principales para describir patrones de variación estacional y espacial de las comunidades.

La laguna La Mancha (centro-norte de Veracruz) es un sitio RAMSAR, es decir, humedales de importancia internacional debido a su riqueza biológica y que sirve de

refugio de un número significativo de especies acuáticas migratorias estacionales. Los sitios RAMSAR nacieron en la Convención RAMSAR y son parte de un convenio intergubernamental que proporciona el marco para la acción nacional y la cooperación internacional en beneficio de la conservación y el uso racional de los humedales en el mundo (Rodríguez-Vargas, 2007), por lo que el estudio de la comunidad del zooplancton constituye una herramienta sensible para el monitoreo de cambios ambientales en las lagunas costeras.

Antecedentes

Jerling y colaboradores (2010) trabajando en un estuario intermitente, encontraron que cuando la boca del estuario se mantuvo cerrada, el sistema alcanzó características dulceacuícolas, registrando así un pico en la densidad de copépodos estuarinos, mientras que cuando la boca se mantuvo abierta, el sistema fue dominado por agua y especies marinas. Asimismo, los resultados de Kibirige *et al.* (2006) mostraron que la abundancia y biomasa del zooplancton es más alta durante la fase de boca cerrada en dos estuarios de Sudáfrica.

Sin embargo, pocos estudios han sido llevados a cabo en estuarios mexicanos con una dinámica de apertura/cierre de la barra (Gasca y Castellanos, 1993). En peces se ha observado que la sucesión estacional de la composición de especies en estuarios tropicales, temporalmente comunicados con el mar, está determinada principalmente por la fluctuación de la salinidad causada por la estacionalidad de la lluvia y la apertura de la boca (Mendoza *et al.*, 2009).

En la laguna Imboassica (Brasil) la apertura de la boca del sistema tuvo un fuerte impacto en los factores abióticos y bióticos, por lo tanto, puede ser considerado como una intensa perturbación en el funcionamiento del ecosistema ya que la sustitución parcial de agua dulce por aguas marinas modifica rápidamente las condiciones del agua cerca de la boca de condiciones fuertemente eutróficas y oligohalinas a ligeramente eutróficas y eurihalinas. Comúnmente, los descensos simultáneos en la alcalinidad, el total de nitrógeno y concentración de clorofila *a* se observan en lagunas eutróficas después de la apertura de la boca (Suzuki *et al.*, 1998, 2002). A

pesar de la exportación al océano de nitrógeno y clorofila, la apertura de la boca sólo resulta en un pequeño cambio en el estado trófico de la laguna.

La diferencia en las condiciones hidrológicas de la laguna antes y después de la apertura de la barra, se reflejan fuertemente en la comunidad del zooplancton. Comúnmente, la comunidad del zooplancton de aguas eutróficas está dominada por grupos de tamaño pequeño tales como rotíferos y copépodos ciclopoideos. La salinidad puede de esta manera, ser considerado el factor determinante de la comunidad del zooplancton después de la apertura de la boca, señalando que cada pequeño incremento en la salinidad tiene importantes consecuencias en la comunidad del zooplancton en sistemas costeros (Kozlowsky-Suzuki y Bozelli, 2004; Schallenberg *et al.*, 2003). Aunado a esto, *Acartia tonsa* es frecuentemente registrada, por ser una especie eurihalina, desarrollándose y creciendo favorablemente bajo condiciones estuarinas (25).

La dinámica de apertura/cierre de la boca de comunicación ocasiona que, durante la fase de boca abierta, las especies de zooplancton marino entren al estuario, incrementando la diversidad, contrariamente, la biomasa y diversidad del zooplancton estuarino disminuye, ocasionando así que la dinámica de comunicación intermitente con el mar tenga un papel importante en el proceso de determinar la cadena alimenticia del estuario (Kibirige y Perissinotto, 2003).

Algunos estudios que han analizado el cambio de la composición del zooplancton mencionan que es común que, en las lagunas costeras con fuerte influencia marina, la riqueza de zooplancton sea mayor particularmente en la boca, conformando una comunidad mixta de organismos neríticos y estuarinos (Ordóñez-López y Ornelas-

Roa, 2003; Pantaleón-López *et al.*, 2005).

En la mayoría de los trabajos realizados para analizar la variación en la abundancia del zooplancton, los copépodos son los organismos dominantes, aportando un 70-90% en promedio del total de biomasa zooplanctónica (Froneman, 2004; Jerling *et al.*, 2010), además de ser los más diversos (Marques *et al.*, 2009).

A pesar del incremento en el interés en la migración vertical diaria como un tema de investigación, pocos han sido los estudios que se han enfocado en determinar los patrones de distribución de la comunidad del zooplancton y los factores físicos e hidrológicos que afectan dicha variación. En este sentido Goncalves *et al.* (2012) examinaron la migración vertical y estacional, relacionados con el efecto de la marea sobre el zooplancton en el estuario Mondego de Portugal. Menos comunes son también aquellos estudios que han adoptado un enfoque continuo de muestreo, haciéndolo con mayor regularidad, por ejemplo, con intervalos de 2 a 3 horas, lo que permite una evaluación más precisa del ritmo diario de los cambios en la abundancia de las especies y la influencia de los factores ambientales sobre dichos cambios, en periodos de tiempo cortos (Castillo-Rivera *et al.*, 2010).

Durante ciclos nictímeros, se ha observado de manera general un aumento de la abundancia del zooplancton durante la noche (Morgado *et al.*, 2006), lo cual se debe a que durante el día la claridad del agua obliga a los individuos a refugiarse y escapar de sus depredadores, mientras que durante la noche salen de su refugio en busca de alimento (Goswami y Goswami, 1990; Heidelberg *et al.*, 2010). En este sentido, estudios sobre la variación en la abundancia y diversidad de la comunidad del zooplancton, han encontrado patrones de distribución característicos. Por un lado,

se observan formas dominantes durante la noche, mientras que un segundo patrón presenta un primer máximo durante la noche y un segundo máximo durante el periodo de inundación durante el día (Suárez-Morales, 1994).

La mayoría de los trabajos realizados se han enfocado en la distribución estacional de la comunidad del zooplancton (Vieira *et al.*, 2003; Marques *et al.*, 2007; Modéran *et al.*, 2010; Abu Hena *et al.*, 2016), mostrando la presencia o ausencia de algunos grupos durante determinados meses del año, asociándose con el patrón de circulación del agua durante la época de lluvias, lo cual provoca un acarreo de zooplancton por las corrientes marinas y dulceacuícolas en el complejo lagunar (Pantaleón-López *et al.*, 2005; Sterza *et al.*, 2008).

La laguna de La Mancha fue decretada sitio RAMSAR en el año 2005 y en ella se han desarrollado estudios variados que incluyen inventarios de flora y fauna, ecología de dunas costeras, interacciones planta-animal, efectos de la perturbación sobre la fauna, etc. Sin embargo, existe una limitada disponibilidad de información sobre zooplancton, ya que de las 85 referencias científicas sobre esta área (Castañeda y Contreras, 2001), solamente dos incluyen información respecto a esta comunidad (Álvarez-Silva y Gómez-Aguirre, 2000 y Moreno-Casasola, 2006).

Preguntas de investigación

¿Cuáles son los principales taxa que forman parte del zooplancton del sistema estuarino tropical La Mancha?

¿Cómo influye la variabilidad de las condiciones ambientales sobre el patrón estacional y nictímero del zooplancton?

Hipótesis

Siendo la laguna La Mancha, un sistema estuarino tropical, se espera encontrar un elevado número de taxa, también que la estructura de la comunidad zooplanctónica se vea afectada por los factores ambientales donde a nivel estacional, se registre un incremento de biomasa y diversidad durante el aumento de la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y biomasa fitoplanctónica, mientras que a nivel nictímero, este incremento se registre durante la noche.

Objetivo General

Analizar la composición de los principales grupos zooplanctónicos de la laguna La Mancha e identificar su relación con las variaciones a nivel estacional y nictímero de las variables físicoquímicas que caracterizan al sistema.

Objetivos Particulares

- i. Identificar los principales taxa del zooplancton de la laguna costera La Mancha durante un ciclo anual.
- ii. Determinar la variabilidad estacional en la biomasa total y composición de taxa, y la influencia que sobre ellos ejerce las condiciones ambientales.
- iii. Determinar la variabilidad nictímera en la biomasa total y composición de taxa, y la influencia que sobre ellos ejerce las condiciones ambientales.
- iv. Establecer el efecto de la dinámica de apertura/cierre de la boca sobre la biomasa total y composición de los principales taxa de zooplancton.

Métodos

Área de estudio

La laguna La Mancha se localiza en el litoral del Golfo de México, en la parte central del estado de Veracruz, a unos 30 kilómetros al noroeste de la ciudad de José Cardel en el municipio de Actopan (Castañeda y Contreras, 2001; Moreno-Casasola y Monroy, 2006), entre los 19°33'55"-19°35'44"N y 96°22'45"-96°23'39"O (Fig. 1). La extensión lagunar es de 1.58 km² con una longitud aproximada de 3 km. Recibe aporte continuo de agua dulce a través del río Caño Gallegos, así como por las escorrentías temporales y los aportes subterráneos (Travieso-Bello y Campos, 2006). El clima de la zona corresponde al tipo Aw₂ (cálido-subhúmedo) con régimen de lluvias en verano (García, 2004), definiéndose dos épocas climáticas, la de secas, extendiéndose de noviembre a mayo (con promedios de precipitación mensual menores a 60 mm) y la de lluvias de junio a octubre (con promedios de precipitación mensual mayores a 100 mm).

La laguna La Mancha mantiene comunicación estacional con el mar por medio de una barra localizada al noreste de la laguna, por lo que se considera un sistema de características intermitentes o efímeras debido a la apertura/cierre de la barra (Villalobos *et al.*, 1984, Legaria, 2003; Contreras-Espinosa *et al.*, 2005). El balance de agua está regulado por la marea (tipo mixta con predominancia diurna, con una amplitud que varía de 30-80 cm y una media anual de 50cm), por los vientos y la descarga de agua dulce (Lara-Domínguez *et al.*, 2006).

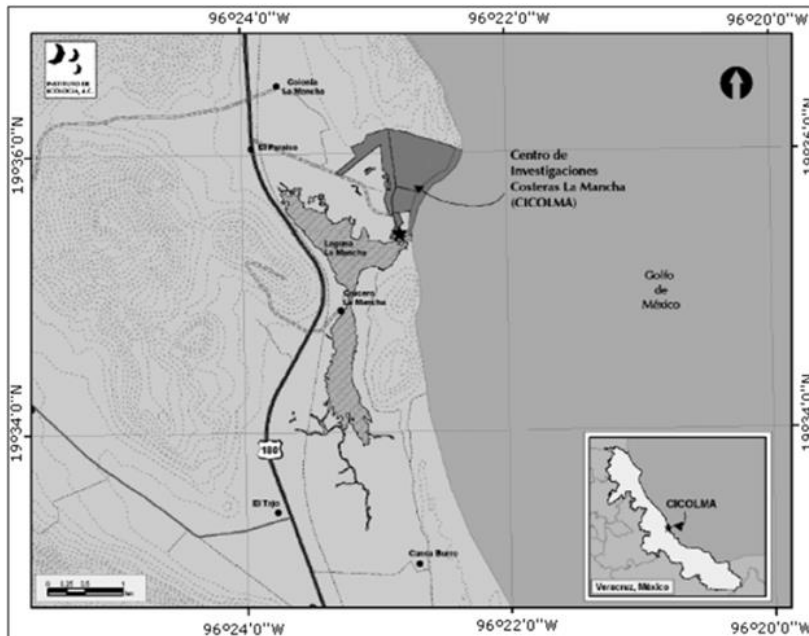


Figura 1. Laguna La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz, México (Moreno-Casasola y Monroy, 2006).

Captura de material biológico

Se realizaron muestreos mensuales durante el periodo de mayo del 2012 a abril del 2013. Durante cada mes se realizaron ciclos de 24 h, tomando muestras de zooplancton cada cuatro horas, para obtener un total de 68 colectas. En cada uno de los ciclos la fase lunar correspondió a luna nueva (sin luz nocturna), para maximizar el efecto luz/oscuridad (Castillo-Rivera *et al.*, 2010). Para el efecto se eligió un sitio de muestreo, localizado cerca de la boca de la laguna a unos 350m de la línea de costa, asegurándose así el registro de la entrada y salida del zooplancton como consecuencia de la entrada de agua marina como consecuencia del cambio en el nivel de la marea y la descarga de agua dulce.

Las muestras se obtuvieron mediante arrastres circulares utilizando una red estándar de 30cm de diámetro, 100cm de largo y luz de malla de 150 μ m; ésta fue arrastrada 160 metros durante 10 minutos a una velocidad aproximada de 0.5 nudos, a unos

15cm de la superficie. Las muestras se fijaron con formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio y posteriormente se conservaron en etanol al 70%.

Durante cada muestreo se registró la hora de colecta y se evaluaron simultáneamente las principales variables ambientales como: salinidad (Hand-Held refractrometer ATAGO 0~100 ‰), oxígeno disuelto y temperatura (YSI 550A). La biomasa fitoplanctónica se evaluó con la concentración de clorofila *a*, empleando la técnica propuesta por SCOR-UNESCO (1980), para lo cual se obtuvo una submuestra de 400ml de agua obtenida a profundidad media de la total registrada, por medio de una botella tipo Van Dorn. Cada submuestra fue filtrada a través de filtros Whatman GF/F de 47mm de diámetro y 0.7µm de apertura de poro; los filtros fueron colocados en silica gel en la obscuridad y mantenidos a 4°C hasta su análisis en el laboratorio. También se consideraron los principales grupos fitoplanctónicos, cuyas muestras se tomaron con una botella tipo Van Dorn y se fijaron *in situ* con lugol.

Se evaluó *in situ* la hora del amanecer y anochecer, y la altura de la marea se consultó en tablas del Servicio Mareográfico Nacional (2017). Asimismo, se consideraron los promedios mensuales (correspondientes a 60 años) de la temperatura ambiental y la precipitación.

Trabajo de laboratorio

La determinación de la biomasa del zooplancton se estimó utilizando el método de sedimentación, para lo cual se deja la muestra en una probeta durante 24 horas, tiempo en el que se anota la cantidad de plancton sedimentado, los valores se dividen entre el volumen de agua filtrada y se expresa en mL/m³ (Álvarez-Silva *et al.*,

2006). En los estudios del zooplancton, la determinación de la biomasa es muy importante y puede complementar la información de la composición, abundancia y estructura comunitaria (Gasca y Suárez-Morales 1996; Márquez *et al.*, 2007), sin embargo, un problema al efectuar dicho análisis es la metodología para su determinación, ya que depende de los objetivos de cada trabajo el método empleado y, por lo tanto, la comparación de los resultados de distintos autores puede resultar complicado, aun cuando el método sea el mismo, las unidades varían entre un trabajo y otro (Márquez *et al.*, 2006).

Para la elaboración del listado del elenco sistemático, se extrajo una alícuota correspondiente al 12% de la muestra total, la cual se revisó bajo el microscopio estereoscópico para determinar la identidad de cada uno de los individuos presentes, así como su densidad. La identificación se realizó hasta especie cuando fue posible, utilizando claves especializadas para el zooplancton en general (Trégouboff y Rose, 1957, Gosner 1971, Johnson y Allen, 2012), branquiuros (Suárez-Morales, *et al.*, 1998), copépodos (Campos y Suárez 1994), peracáridos (Price, 1982), larvas y juveniles de peces (McEachran y Fechhelm, 2005, Richards, 2006), validando los nombres científicos en FishBase para peces y WoRMS para el resto del zooplancton. La densidad del zooplancton expresada como número de individuo por metro cúbico (ind. m^{-3}), se calculó dividiendo el número de organismos estimados en cada muestra por el volumen de agua filtrada en cada arrastre, definido por el área de apertura neta y longitud de arrastre (Benítez-Díaz Mirón *et al.* 2014).

Para la obtención de la clorofila *a*, la extracción se realizó en acetona al 90% en la oscuridad a 4°C por 24 h y la cuantificación se hizo en un espectrofotómetro

Beckman® Du-65. Para calcular la abundancia de cada grupo de fitoplancton se utilizó el método de Utermöhl, analizando las muestras concentradas con ayuda de un microscopio invertido Motic AE31 (Ramos-Perestre, 2015).

Análisis Estadístico

Se evaluaron diferencias estacionales de la biomasa zooplanctónica a través de un análisis de varianza no paramétrico Kruskal Wallis (“H”); este análisis se aplica cuando las muestras provienen de una población no normal (Zar, 2010).

Con el fin de determinar diferencias entre muestreos, se aplicaron Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías para evaluar el efecto mes (estacional; mayo del 2012 a abril del 2013), día/noche (nictímero; 0 ausencia de luz y 1 presencia) y de la interacción entre ellos, sobre la variación individual de las densidades de las especies. Se aplicó también un Análisis de Varianza de una vía, con el estado de la boca como factor variable (0 cerrada y 1 abierta), para conocer la influencia de la dinámica apertura/cierre de la barra sobre las densidades de las especies.

Con el fin de dilucidar la relación entre el zooplancton dominante y las variables ambientales, se aplicó un análisis de correspondencia canónica (ACC) a la matriz de densidades del zooplancton dominante (variables dependientes; 10 especies) y a la de factores ambientales (variables independientes; 12 variables). El diagrama de ordenación resultante permite observar las preferencias ambientales de los taxa analizados. La importancia de cada variable ambiental en la determinación de la densidad se evaluó por medio de los valores “inter-set”, derivados de este análisis (McGarigal *et al.*, 2000). Para todos los análisis estadísticos, las densidades de los organismos fueron transformados a raíz cuadrada de acuerdo con Sokal y Rohlf

(2012).

Asimismo, se realizaron gráficas del número de especies acumuladas con respecto al número de muestreos ordenados cronológicamente (curvas especies-muestras), para determinar si las especies colectadas fueron representativas de la riqueza de especies presente en el sistema (Brower *et al.*, 1990), asimismo, cinco estimadores no paramétricos de riqueza de especies fueron calculados utilizando el paquete EstimateS 9.1.

Para el análisis de la comunidad, se determinaron los parámetros de la comunidad como riqueza de especies, diversidad, dominancia y equidad. La riqueza de especies (S) fue medida como el total del número de especies registradas durante cada ciclo de muestreo y la diversidad fue evaluada usando el índice de Simpson no sesgado ($1-D=1-\sum n(n-1)/N(N-1)$), el cual es menos sensible al tamaño de la muestra (Lande *et al.*, 2000). Se usó también el índice de equidad de Simpson ($E_{1/D}=(1/D) /S$) el cual es independiente de la riqueza de especies (Smith y Wilson, 1996) y la dominancia fue determinada de acuerdo con la función originalmente propuesta por Simpson ($\lambda=\sum p_i^2$); Pielou, 1975).

El Análisis de Correspondencia Canónica se realizó usando el programa MVSP versión 3.1, el resto de los análisis estadísticos se procesó con los paquetes SPSS versión 11 y NCSS, mientras que la graficas fueron elaboradas con el graficador SigmaPlot 12.3.

Resultados

Variación de las condiciones ambientales del sistema

La temperatura del agua varió de 21.1 a 33.4 °C durante el ciclo anual, con un promedio mensual mayor durante el mes de julio (Fig. 2). La concentración de oxígeno disuelto varió de 3.43 a 6.83 mg L⁻¹, registrándose la mayor concentración promedio durante el mes de junio (6.64 mg L⁻¹) mientras que en septiembre se registró la concentración promedio menor (3.43 mg L⁻¹). Estacionalmente, estas variables mostraron una relación inversa, con mayor concentración de oxígeno durante los periodos de bajas temperaturas.

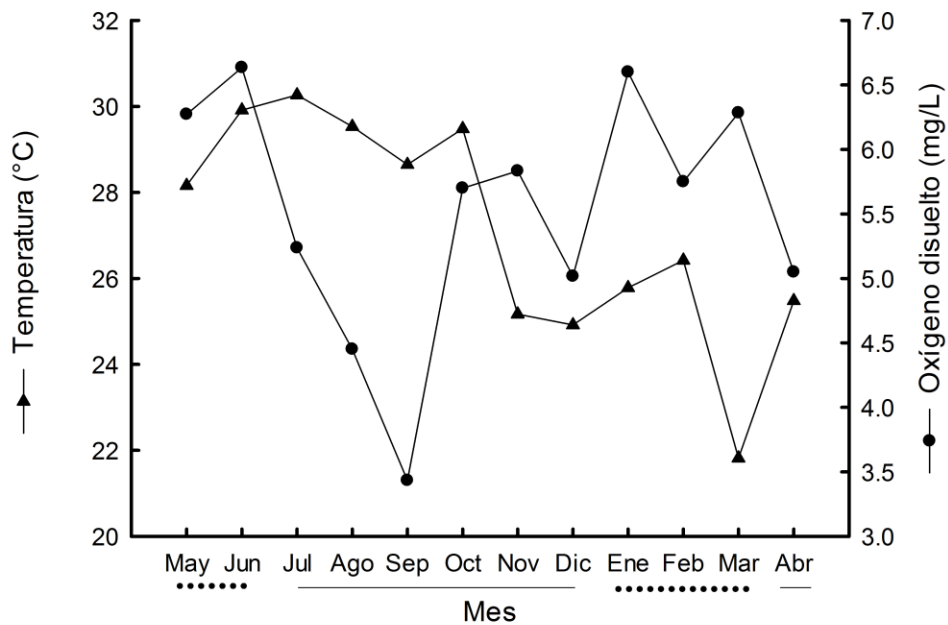


Figura 2. Variación mensual de los promedios de temperatura y oxígeno disuelto en la laguna La Mancha. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

El mismo patrón se registró con la biomasa fitoplanctónica, medida como concentración de clorofila *a*, alcanzando un promedio más alto durante el mes de

febrero (60.40 mg m^{-3}); mientras que la concentración de clorofila *a* fue considerablemente menor, con un promedio de 3.32 mg m^{-3} en el mes de mayo (Fig. 3).

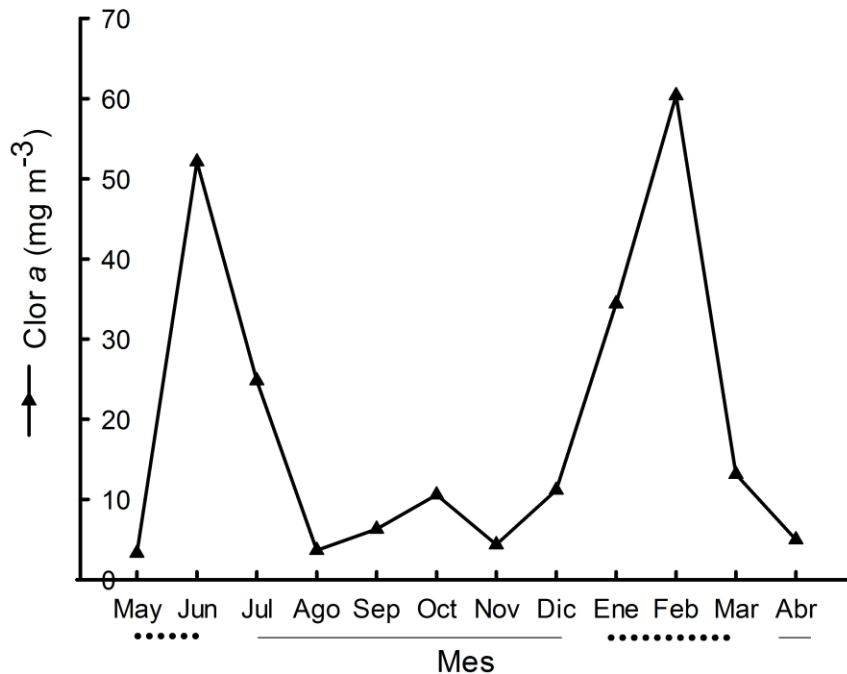


Figura 3. Variación mensual de los promedios de concentración de clorofila *a* en la Laguna La Mancha. Boca cerrada (---), boca abierta (—).

Durante el periodo de aislamiento de la laguna, las condiciones dominantes dentro del sistema tuvieron mayor influencia dulceacuícola, con salinidades promedio mínimas de 7, mientras que, durante periodos de comunicación con el mar, la salinidad alcanzó valores promedio de 32, misma que se registró durante la temporada de secas. La precipitación registró un valor promedio durante lluvias de 128.23 mm , mientras que para la temporada de secas el promedio fue de 66.96 mm . Estacionalmente, registró un promedio mensual máximo en agosto y mínimo de

diciembre de 2012 a abril de 2013. Al igual que la temperatura y el oxígeno, la precipitación y salinidad mostraron un patrón inverso, donde las salinidades más altas se registraron cuando la precipitación alcanzó sus niveles mínimos (Fig. 4).

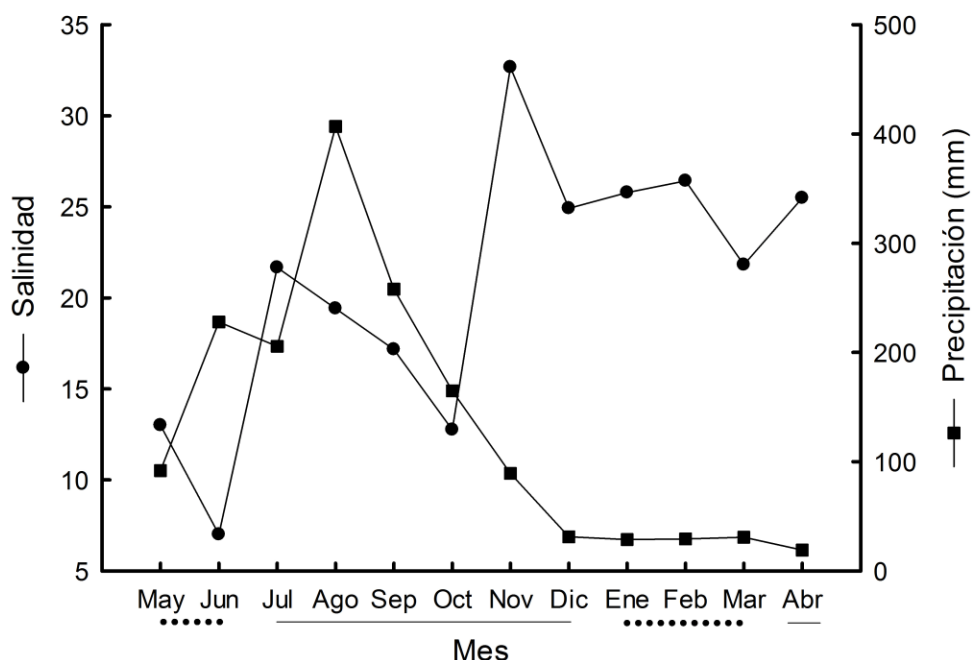


Figura 4. Variación mensual de los promedios de salinidad y precipitación en la laguna La Mancha. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

En cuanto a la variación nictémera de las variables ambientales, no se registraron diferencias significativas ($p > 0.05$), sin embargo, se puede observar que la salinidad, el nivel de agua y el oxígeno disuelto siguieron un patrón similar, con los promedios mayores de salinidad y nivel del agua a las 15 h (23°C y 34 cm respectivamente), mientras que la temperatura registró homogeneidad a lo largo del ciclo de 24 h, variando sólo de 25 a 28 grados en promedio (Fig. 5).

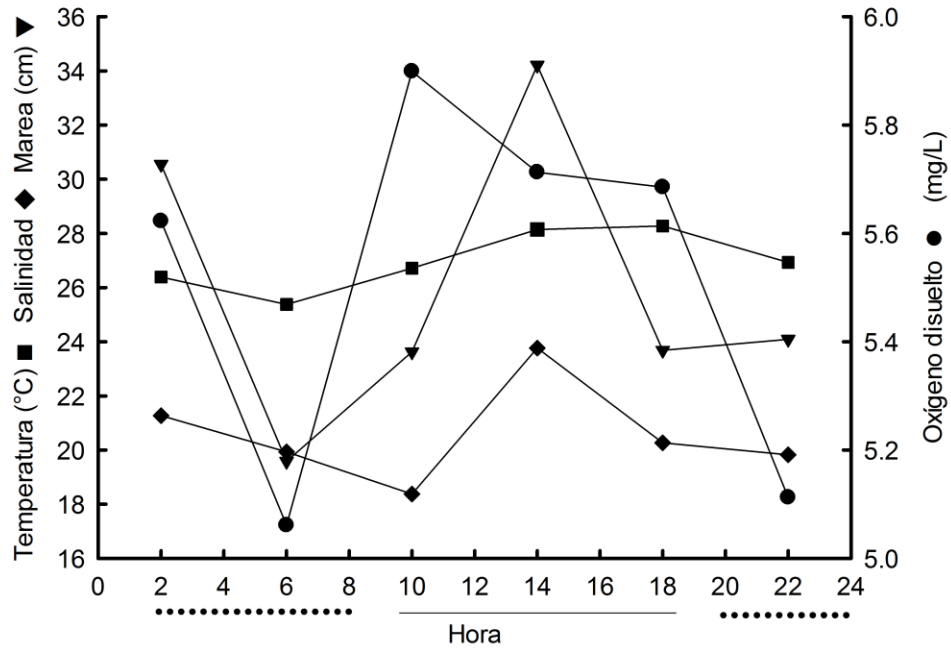


Figura 5. Variación nictímera de las variables ambientales. Día (—), noche (---).

La marea en la laguna La Mancha, registró un comportamiento diurno, con una pleamar y una bajamar durante el día, sin embargo, a nivel estacional se observó un cambio con respecto a las horas de entrada y salida del agua. En este sentido, de octubre a febrero la entrada se registró a las 16 h, la salida entre las 6 y las 8 h, mientras que de mayo a julio del 2012 y abril del 2013, la entrada fue entre las 4 y 6 h y la salida entre las 18 y 20 h, registrándose así una inversión en los patrones de entrada y salida de agua al sistema durante el ciclo de muestreo (Fig. 6).

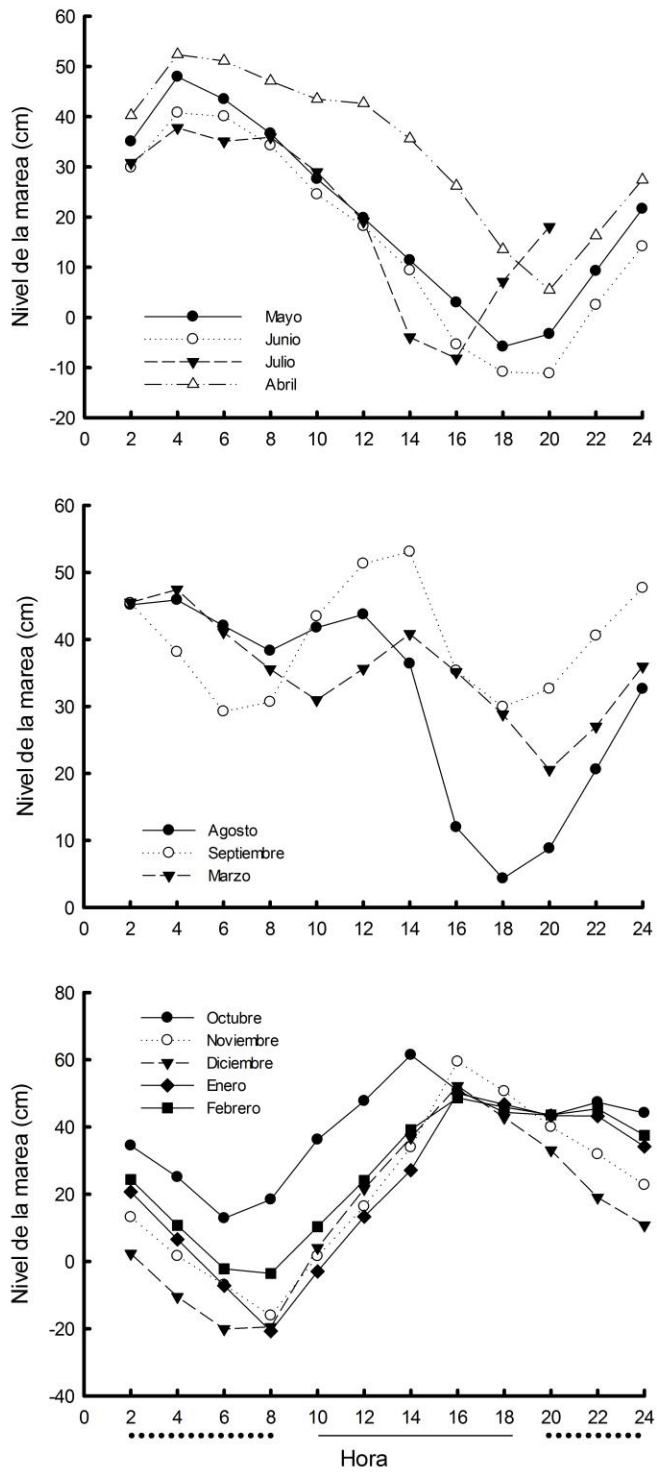


Figura 6. Variación mensual de los promedios por hora de la marea en la laguna La Mancha. Día (—), noche (---).

Elenco sistemático

Se revisaron 68 muestras, a partir de las cuales, se identificaron 57 taxa o estadios ontogénicos, 45 de ellos hasta especie, 10 hasta género y 2 como estadios ontogénicos. Del total de estos, 70% corresponde a grupos holoplanctónicos, mientras que el 30% restante corresponde a meroplancton (larvas en diferente estadio de decápodos y peces). La tabla 1 presenta la lista de las especies capturadas durante el ciclo de muestreo.

Tabla 1. Clasificación taxonómica de las especies identificadas. Los nuevos registros para el sistema son denotados con un “*”. Nombres científicos, autor y año, de acuerdo con WoRMS y FishBase

Phylum/Clase	Subclase	Orden	Familia	Especie	Autor y año	
Cnidaria Scyphozoa	Discomedusae	Semaeostomeae	Pelagiidae	<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	(Desor, 1848)	
			Ulmaridae	<i>Aurelia aurita</i>	(Linnaeus, 1758)	
Hydrozoa	Hydroidolina	Leptothecata	Campanulariidae	<i>Obelia</i> sp.*	Péron & Lesueur, 1810	
Ctenophora Tentaculata		Cydippida	Pleurobrachiidae	<i>Pleurobrachia pileus</i>	(O. F. Müller, 1776)	
Chaetognatha Sagittoidea		Aphragmophora	Sagittidae	<i>Flaccisagitta enflata</i> *	(Grassi, 1881)	
Annelida Polychaeta	Errantia	Phyllodocida	Nereididae	<i>Laeonereis culveri</i>	(Webster, 1879)	
				<i>Nereis pelágica occidentalis</i>	Hartman, 1945	
				<i>Platynereis dumerilii</i>	(Audouin & Milne-Edwards, 1833)	
	Eunicida	Oeonidae	<i>Arabella</i> sp.	Grube, 1850		
Artropoda Crustácea	Branchiura	Arguloida	Argulidae	<i>Argulus</i> sp.*	O.F. Müller, 1785	
			Copepoda	Calanoida	Acartiidae	<i>Acartia lilljeborgi</i>
		<i>Acartia tonsa</i>			Dana, 1849	
	Paracalanidae	<i>Paracalanus aculeatus</i>			Giesbrecht, 1888	
	Pontellidae	<i>Calanopia americana</i> *			Dahl, F. 1894	
		<i>Labidocera scotti</i>			Giesbrecht, 1897	
	Pseudodiaptomidae	<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i>			Herrick, 1884	
	Temoridae	<i>Temora stylifera</i> *			(Dana, 1849)	
		<i>Temora turbinata</i>			(Dana, 1849)	
	Tortanidae	<i>Tortanus setacaudatus</i>			Williams, 1906	
	Cyclopoida	Oithonidae			<i>Oithona nana</i>	Giesbrecht, 1893
		Corycaeidae			<i>Corycaeus lautus</i>	Dana, 1849
		Oncaeeidae	<i>Oncaea venusta</i> *	Philippi, 1843		
	Harpacticoida	Ectinosomatidae	<i>Microsetella</i> sp.*	Brady & Robertson D., 1873		
		Miraciidae	<i>Macrosetella</i> sp.*	Scott A., 1909		
		Tachidiidae	<i>Euterpina acutifrons</i>	(Dana, 1847)		

		Canuelloidea	Longipediidae	<i>Longipedia americana</i> *	Wells, 1980		
		Siphonostomatoida	Caligidae	<i>Caligus rapax</i> *	Milne-Edwards, 1840		
Malacostraca	Eumalacostraca	Cumacea	Leuconidae	<i>Leucon americanus</i> *	Zimmer, 1943		
		Tanaidacea	Tanaididae	<i>Tanais dulongii</i> *	(Audouin, 1826)		
		Isopoda	Cirolanidae	<i>Excirrolana</i> sp.*	Richardson, 1912		
			Idoteidae	<i>Edotia triloba</i> *	(Say, 1818)		
		Amphipoda	Sphaeromatidae	<i>Cassidinidea ovalis</i>	(Say, 1818)		
			Aoridae	<i>Grandidierella bonnieroides</i> *	Stephensen, 1947		
			Caprellidae	<i>Caprella</i> sp.*	Lamarck, 1801		
			Gammaridae	<i>Gammarus mucronatus</i>	Say, 1818		
				<i>Gammarus</i> sp.	Fabricius, 1775		
			Melitidae	<i>Melita nitida</i>	Smith, 1873		
			Mysidacea	Mysidae	<i>Americamysis almyra</i> *	(Bowman, 1964)	
			Eucarida	Decapoda	Luciferidae	<i>Belzebub faxoni</i> *	(Borradaile, 1915)
		Penaeidae			<i>Penaeus aztecus</i>	Ives, 1891	
				<i>Penaeus setiferus</i>	(Linnaeus, 1767)		
Portunidae	<i>Callinectes sapidus</i>			Rathbun, 1896			
				<i>Callinectes</i> sp.	Stimpson, 1860		
		Brachyura		Larva zoea			
Chordata	Actinopterygii	Elopiiforme	Megalopidae	<i>Megalops atlanticus</i>	Valenciennes, 1847		
		Clupeiforme	Engraulidae	<i>Anchoa mitchilli</i>	(Valenciennes, 1848)		
			Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i>	(Bloch, 1792)		
		Gobiiformes	Oxudercidae	<i>Eleotris pisonis</i>	(Gmelin, 1789)		
				<i>Ctenogobius boleosoma</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)		
			Gobiidae	<i>Gobionellus oceanicus</i>	(Pallas, 1770)		
				<i>Gobiosoma bosc</i>	(Lacepède, 1800)		
				<i>Microdesmus carri</i> *	Gilbert, 1966		
			Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Citharichthys spilopterus</i>	Günther 1862	
			Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Syngnathus louisianae</i>	Günther 1870	
	Perciformes	Gerreidae	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	(Bleeker, 1863)			
			<i>Eucinostomus</i> sp.	Baird & Girard, 1855			
			Huevo de pez				

Los crustáceos fueron los mejor representados dentro del elenco sistemático, con 35 taxa; de estos, el grupo más diverso fue el de los copépodos con 17 taxa, sobresaliendo el orden calanoida. Los peracáridos estuvieron representados por 11 taxa, mientras que los decápodos estuvieron representados por seis, constituidos principalmente por larvas zoea de braquiura, poslarvas de peneidos, larvas megalopa, además de un camarón fantasma. Nueve taxa corresponden a otros invertebrados pertenecientes al phyla Cnidaria, Ctenophora, Chaetognatha y

Annelida. Aunque en bajas densidades, larvas y juveniles de peces fueron representados por 12 taxa.

Del total de zooplancton contabilizado en las muestras, sólo diez grupos registraron una densidad relativa mayor al 0.5%, representando al elenco sistemático de la laguna (Tabla 2).

Tabla 2. Densidad promedio de los grupos dominantes del zooplancton durante el periodo de muestreo

	Densidad (Ind. m ⁻³)	Abundancia relativa (%)	Clave
<i>Acartia tonsa</i>	810,47	32,20	At
<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i>	580,90	23,08	Pp
<i>Tortanus setacaudatus</i>	121,31	4,82	Ts
<i>Temora turbinata</i>	19,66	0,78	Tt
Larva zoea braquiura	735,47	29,22	Lz
Otras larvas de decápodos	101,03	4,01	OI
Larva megalopa	21,46	1,71	Mg
Anfípodos	12,41	0,99	An
Huevo de pez	20,12	0,80	Hp
<i>Pleurobrachia pileus</i>	14,70	0,58	Pi
Zooplancton total	53.83	100	

La comunidad estuvo dominada por dos especies de copépodos (*Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus pelagicus*), así como por larvas zoea de braquiuros (~85%).

Tolerancia fisiológica de las especies

La Tabla 3 muestra el intervalo de variación en el cual se registraron cada uno de los taxa identificados, pudiéndose determinar que algunas especies presentan la capacidad de vivir en un amplio intervalo de salinidad (eurihalinas), mientras que otras, sólo son capaces de soportar un estrecho margen de variación (estenohalinas). Al igual que para la salinidad, algunas especies tienen mayor capacidad de soportar cambios en la temperatura y sobrevivir a una amplia variación de esta (euritermas), mientras que otras son solo tolerantes a una variación menor (estenotermas).

Tabla 3. Máximo, mínimo y promedio de la temperatura, salinidad y oxígeno registrada para la laguna La Mancha, así como los valores bajo los que fueron capturadas cada una de las especies registradas durante el periodo de estudio. Se señala el ambiente de cada especie, M: para marino, M-E: marino-estuarino y E: estuarino (WoRMS, 2018).

	Ambiente	Temperatura			Salinidad			Oxígeno		
		Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom
Laguna La Mancha		33.40	21.1	26.9	39.00	6.00	20.57	8.80	2.30	5.5
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	M	31.30	24.30	27.80	27.00	24.30	25.65	4.80	4.40	4.60
<i>Aurelia aurita</i>	M	31.10	24.20	27.50	39.00	8.00	24.80	6.70	2.80	5.10
<i>Obelia</i> sp.*	M			26.20			26.20			6.10
<i>Pleurobrachia pileus</i>	M	27.60	24.50	25.70	27.60	24.50	25.70	7.40	6.10	6.60
<i>Flaccisagitta enflata</i> *	M	31.30	23.80	26.40	39.00	14.50	25.70	7.40	2.80	5.20
<i>Laeonereis culveri</i>	M	29.60	23.90	25.83	34.00	24.10	28.45	6.10	4.50	5.23
<i>Nereis occidentalis</i>	M	26.80	24.10	24.97	39.00	24.10	29.67	6.00	4.30	4.87
<i>Platynereis dumerilii</i>	M	27.50	24.20	26.10	39.00	14.00	26.43	6.20	5.00	5.76
<i>Arabella</i> sp.	M	29.60	23.80	25.70	39.00	14.00	27.60	6.20	4.30	5.20
<i>Argulus</i> sp.*	M-E-D			23.90			34.00			6.10
<i>Acartia lilljeborgii</i>	M-E	24.40	23.80	24.10	39.00	23.80	29.10	6.10	4.30	5.10
<i>Acartia tonsa</i>	M-E	31.60	21.10	26.00	39.00	8.50	23.50	7.30	2.80	5.20
<i>Paracalanus aculeatus</i>	M	31.30	24.20	26.30	39.00	24.30	30.40	6.70	4.40	5.50
<i>Calanopia americana</i> *	M	29.60	23.80	25.50	39.00	12.00	27.90	6.10	4.30	5.10
<i>Labidocera scotti</i>	M	28.70	23.80	26.10	27.00	12.00	21.00	6.20	2.80	4.80
<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i>	M-E	31.60	21.10	26.50	39.00	6.00	20.40	8.80	2.80	5.60
<i>Temora stylifera</i> *	M	29.60	24.00	25.90	30.00	24.00	26.00	5.30	4.20	4.70
<i>Temora turbinata</i>	M	33.40	21.60	26.50	39.00	10.00	24.70	7.30	2.30	5.00
<i>Tortanus setacaudatus</i>	M	31.80	21.10	26.70	39.00	6.00	19.60	8.80	2.80	5.80
<i>Macrosetella</i> sp.*	M			24.20			39.00			6.00
<i>Oithona nana</i>	M-E-D	31.60	23.80	26.40	38.00	10.00	22.30	7.30	4.20	5.40
<i>Microsetella</i> sp*	M	31.30	23.80	27.12	39.00	6.00	20.88	8.80	4.20	5.59
<i>Longipedia americana</i> *	M			24.10			24.10			4.50
<i>Euterpina acutifrons</i>	M-E	31.20	24.00	26.40	38.00	24.00	28.70	6.20	4.20	4.90
<i>Corycaeus lautus</i>	M	29.60	23.80	25.70	39.00	12.00	26.40	6.70	4.20	5.10
<i>Oncaea venusta</i> *	M	29.60	23.80	25.30	39.00	23.80	30.20	6.70	4.20	5.30
<i>Caligus rapax</i> *	M	30.20	23.80	25.32	39.00	14.50	25.14	6.00	4.40	4.82
<i>Leucon americanus</i> *	M-E	29.60	24.40	27.00	30.00	24.40	27.20	5.30	4.30	4.80
<i>Tanais dulongii</i> *	M	30.20	23.80	25.90	39.00	14.50	26.90	6.20	4.30	4.90
<i>Grandidierella bonnieroides</i> *	M	30.20	23.80	25.20	38.00	8.00	25.40	6.10	4.30	4.80
<i>Caprella</i> sp.*	M	29.60	23.90	26.75	34.00	30.00	32.00	6.10	5.30	5.70
<i>Gammarus mucronatus</i>	M	30.20	21.10	25.54	27.00	6.00	20.71	7.30	4.30	5.77
<i>Gammarus</i> sp.	M	30.20	21.10	26.01	39.00	6.00	20.83	7.14	2.80	5.10

<i>Excirolana</i> sp*	M	29.60	24.10	26.90	38.00	16.00	26.80	6.40	2.80	4.90
<i>Edotea triloba</i> *	M	29.60	21.10	25.40	30.00	13.00	23.90	7.10	2.80	5.20
<i>Cassidinidea ovalis</i>	M	31.80	27.90	29.90	25.00	8.00	17.30	5.30	4.30	4.90
<i>Melita nítida</i>	M	30.20	21.10	26.00	39.00	6.00	20.80	7.10	2.80	5.10
<i>Americamysis almyra</i> *	M	30.20	21.10	26.60	25.00	6.00	15.90	7.10	4.30	5.70
<i>Belzebug faxoni</i> *	M	33.40	24.20	27.90	39.00	12.00	23.40	6.20	2.30	4.30
<i>Penaeus setiferus</i>	M-E	33.40	21.10	27.00	39.00	6.00	20.10	8.80	2.30	5.30
<i>Penaeus aztecus</i>	M-E	29.60	24.60	27.66	38.00	10.00	22.90	5.50	4.60	5.08
<i>Callinectes sapidus</i>	M	31.80	23.90	26.90	39.00	9.50	22.80	6.10	2.80	4.70
<i>Callinectes</i> sp.	M	24.60	24.40	24.50	38.00	24.40	31.20	4.60	4.30	4.45
Larva zoea	M	33.40	21.10	27.10	39.00	6.00	20.00	8.80	2.30	5.40
<i>Megalops atlanticus</i>	M	27.90	23.90	25.90	34.00	25.00	29.50	6.10	5.00	5.50
<i>Anchoa mitchilli</i>	M-E-D	30.20	27.40	28.58	25.00	9.50	15.30	5.90	2.80	4.62
<i>Dormitator maculatus</i>	M-E-D	29.60	24.20	27.43	39.00	9.50	23.29	6.00	4.60	5.33
<i>Eleotris pisonis</i>	M-E-D	29.60	24.60	27.90	30.00	9.50	21.37	5.90	4.30	5.17
<i>Gobionellus oceanicus</i>	M-E-D	29.60	24.60	28.15	38.00	9.00	18.00	5.90	3.80	5.02
<i>Ctenogobius boleosoma</i>	M-E-D	30.20	24.40	28.20	30.00	9.50	17.80	5.90	2.80	4.50
<i>Gobiosoma bosc</i>	M-E	30.20	27.90	29.00	30.00	8.00	19.00	5.30	2.80	4.36
<i>Microdesmus carri</i> *	M-E	30.20	26.60	28.60	29.00	8.00	16.33	6.94	3.50	4.93
<i>Citharichthys spilopterus</i>	M-E-D	29.60	24.60	27.10	30.00	24.60	27.30	5.30	4.30	4.80
<i>Syngnathus louisiane</i>	M			27.90			25.00			5.00
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	M-E-D	29.60	26.60	27.88	30.00	12.00	20.75	5.30	2.80	4.15
<i>Eucinostomus</i> sp.	M-E-D	28.30	27.90	28.10	25.00	10.00	17.50	5.50	5.00	5.25
Huevo de pez	M-E-D	31.30	21.10	25.90	39.00	8.00	24.70	7.40	4.20	5.50

Variación estacional y nictímera de la biomasa del zooplancton

La biomasa del zooplancton a lo largo del ciclo anual (Fig. 7), mostró un aumento en tres periodos del año, uno en el mes de agosto, un incremento importante en el mes de enero y uno más en marzo. Las muestras correspondientes al mes de enero se encontraban compuestas principalmente de ctenóforos. Al remover los ctenóforos de las muestras, se observa que los máximos valores de biomasa del zooplancton se registran en el mes de febrero-marzo, (meses correspondientes a periodos de boca cerrada), seguido de agosto, con valores promedio de 7.23 y 11.65 ml/m³

respectivamente. Así, se registraron diferencias significativas entre meses en la biomasa del zooplancton ($H= 45.875$; $g.l. 11$; $p < 0.00001$). Cabe señalar que dicho análisis se realizó con los datos de biomasa sin tomar en cuenta la correspondiente a los ctenóforos.

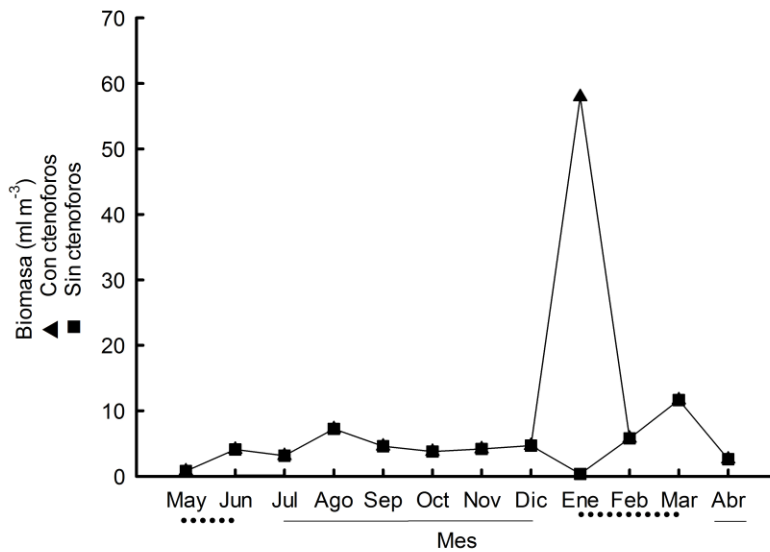


Figura 7. Variación promedio mensual de la biomasa del zooplancton durante el periodo de muestreo. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

La biomasa del zooplancton registró diferencias significativas entre el día y la noche ($H=14.211$; $g.l.=1$; $p=0.0001$). Las menores biomazas se registraron durante el día y las mayores durante la noche, con promedios máximos a las 6 h y mínimos a las 12 h (Fig. 8).

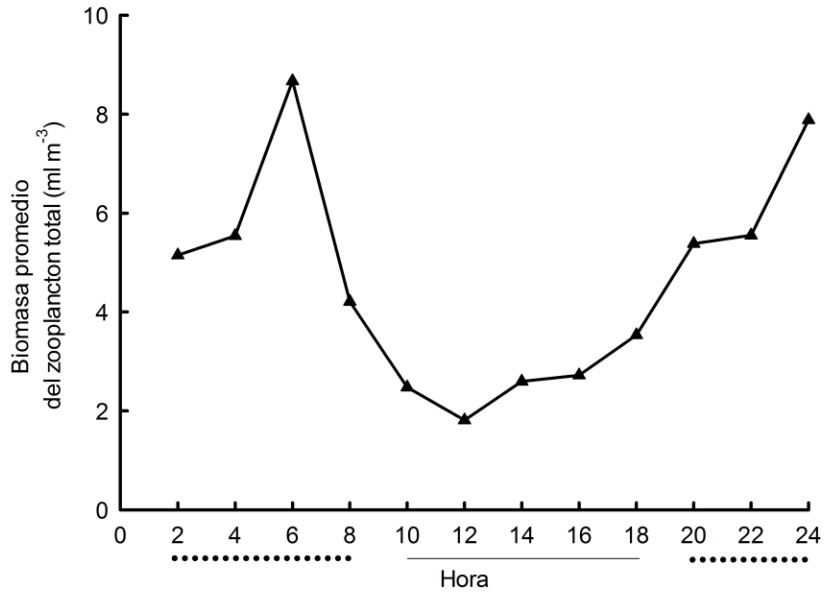


Figura 8. Variación nictímera de la biomasa promedio del zooplancton total. Día (—), noche (.....).

Variación estacional y nictímera de la densidad del zooplancton

La densidad promedio del zooplancton presentó diferencias estadísticamente significativas durante el ciclo de muestreo (Tabla 4). Se registraron pulsos de mayor densidad durante el mes de marzo del 2013 con un promedio de 12737.71 ind m⁻³, seguidos de octubre y septiembre con abundancias promedio de 3995.58 y 3134.83 ind m⁻³ respectivamente, mientras que las mínimas fueron en julio y enero (23.89 y 219.64 ind m⁻³) (Fig. 9).

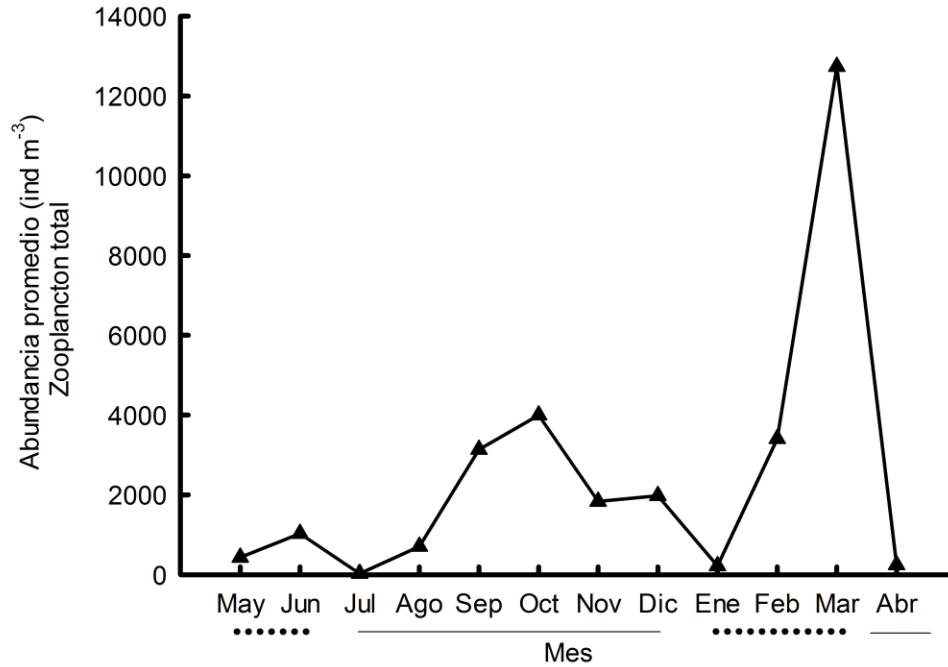


Figura 9. Variación de la densidad promedio mensual del zooplancton a lo largo del ciclo de muestreo. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

A nivel estacional, los máximos pulsos de densidad de cada uno de los grupos del zooplancton mostraron una sucesión a lo largo del periodo de estudio. El copépodo *Tortanus setacaudatus* alcanzó el mayor número de individuos (663.53 ind m⁻³) en febrero, seguido por los máximos de densidad de *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus pelagicus* durante marzo (7555.31 y 4505.53 ind m⁻³ respectivamente) (Fig. 10).

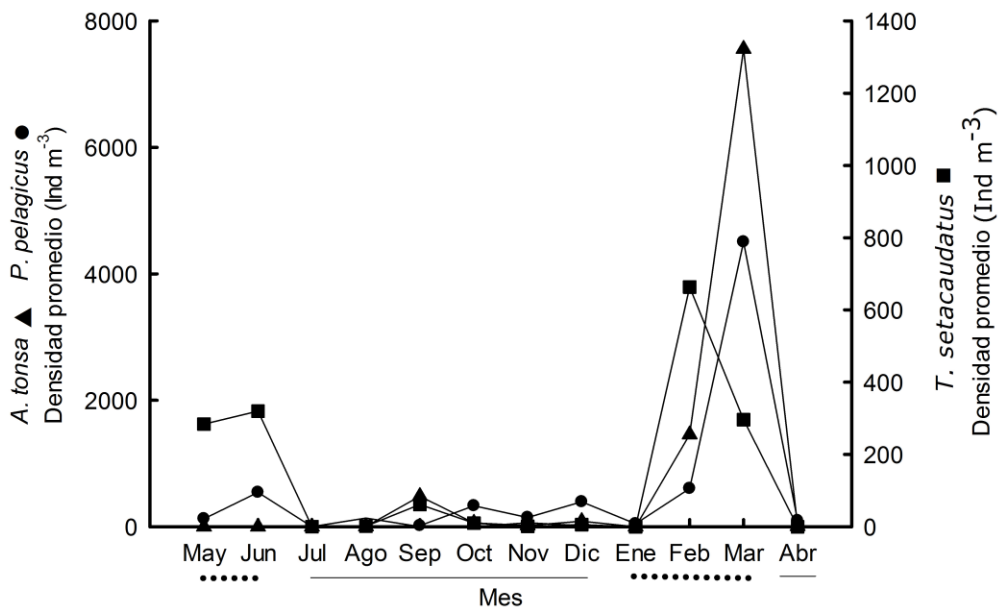


Figura 10. Variación de la densidad promedio mensual de copépodos dominantes. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

El mayor número promedio mensual de larvas de decápodos y larvas zoea de braquiura se observaron durante septiembre-octubre (313.54 ind m⁻³ y 2238.20 ind m⁻³ respectivamente), periodo durante el cual la boca se encontraba abierta. Por su parte, el ctenóforo *Pleurobrachia pileus* solamente fue capturado en el mes de enero (promedio mensual de 166 ind m⁻³), mientras que el mayor número huevos de peces (125.92 ind m⁻³ en promedio) se observó en febrero (Fig. 11).

De acuerdo con los resultados del ANOVA (Tabla 4), estos pulsos mostraron diferencias significativas a lo largo del año. En todos los casos, excepto para el de otras larvas de decápodos, estos pulsos estacionales también fueron independientes de la variabilidad nictímera (*i.e.* interacciones entre factores no significativas, P 's > 0.14).

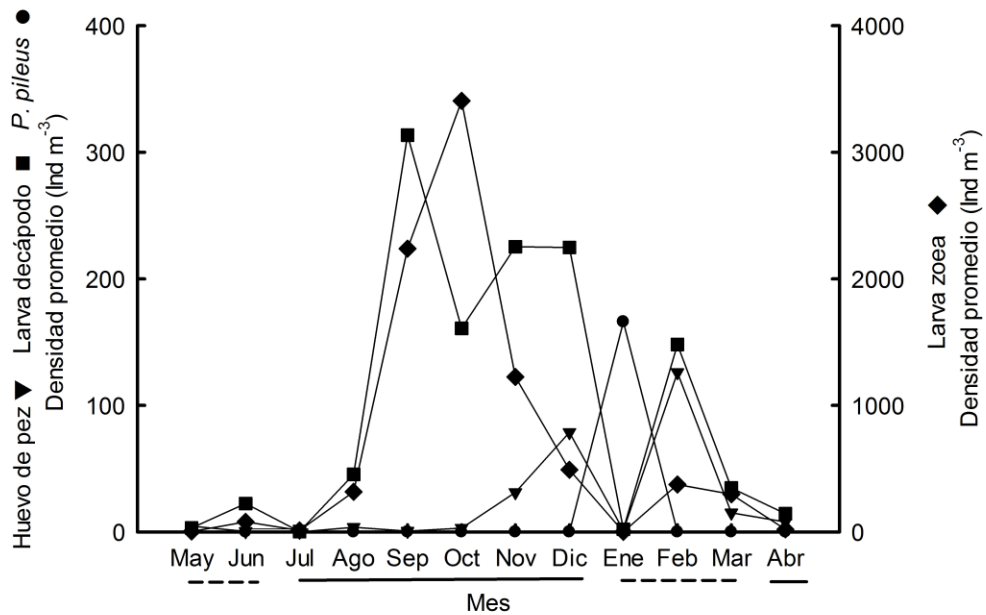


Figura 11. Variación mensual de la densidad promedio de larvas de decápodo, huevo de pez y *Pleurobrachia pileus*. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

Los anfípodos y larvas megalopas, registraron una densidad promedio mensual de 231.07 y 253.56 ind m⁻³ respectivamente, para ambos grupos el mayor número de individuos se registró en el mes de diciembre (Fig. 12), sin embargo, no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre meses (Tabla 4).

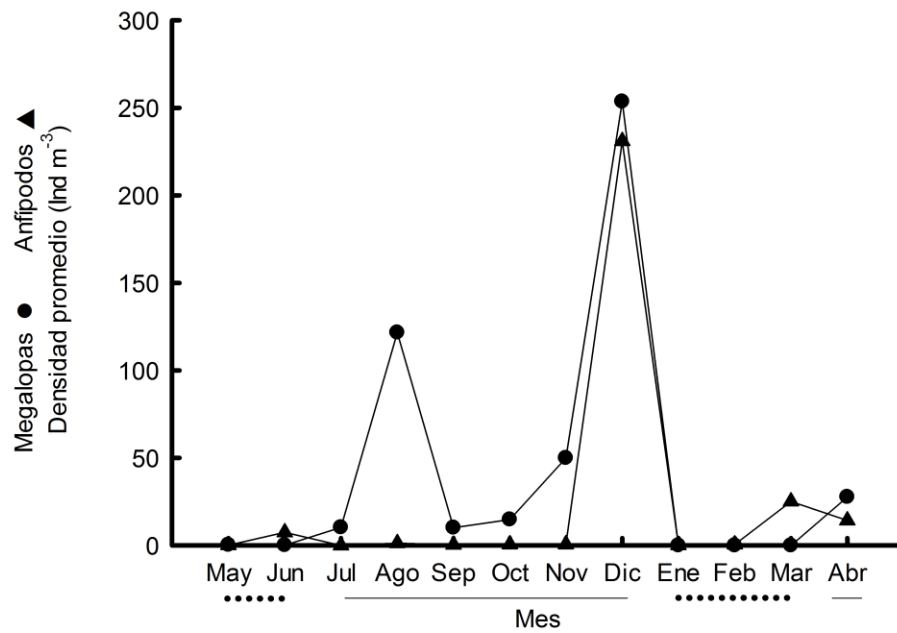


Figura 12. Variación mensual de la densidad promedio de anfípodos y megalopas. Boca cerrada (---), boca abierta (—).

En cuanto a la densidad de organismos capturados a nivel nictímero, se registró una densidad menor durante el día y mayor durante la noche (Fig. 13), con promedios de 593.32 y 5266.59 ind. m⁻³ respectivamente, siendo estas diferencias significativas (Tabla 4).

Tabla 4. Resultado de la ANOVA de dos vías para conocer el efecto estacional (mes) y nictímero (día-noche) sobre la abundancia de los principales grupos taxonómicos.

Fuente de varianza	df	Cuadrados medios	F	P
Total				
Estacional	11	5800.785	10.972	<0.001
Nictímero	1	10581.452	20.014	<0.001
Interacción	11	755.997	1.430	0.194
Error		528.704		
<i>A.tonsa</i>				
Estacional	11	3491.570	8.426	<0.001
Nictímero	1	932.085	2.249	0.141
Interacción	11	491.161	1.185	0.325
Error		414.382		
Larva zoea braquiura				
Estacional	11	1801.458	5.085	<0.001
Nictímero	1	818.486	2.31	0.136
Interacción	11	558.013	1.575	0.140
Error		354.294		
Huevo de pez				
Estacional	11	43.388	5.453	<0.001
Nictímero	1	23.199	2.916	0.095
Interacción	11	5.663	0.712	0.721
Error		7.956		
Larva decápodos				
Estacional	11	143.999	3.756	0.001
Nictímero	1	776.268	20.245	<0.001
Interacción	11	107.6	2.806	0.007
Error		38.765		
<i>P. pelagicus</i>				
Estacional	11	1554.888	4.5	<0.001
Nictímero	1	3492.024	10.105	0.003
Interacción	11	347.102	1.004	0.458
Error		345.567		
<i>T. setacaudatus</i>				
Estacional	11	504.377	10.343	<0.001
Nictímero	1	2.058	0.042	0.838
Interacción	11	24.47	0.502	0.892
Error		48.765		
<i>P. pileus</i>				
Estacional	11	82.626	27.373	<0.001
Nictímero	1	1.301	0.431	0.515
Interacción	11	1.292	0.428	0.935
Error		3.019		
Megalopa				
Estacional	11	46.799	1.922	0.620
Nictímero	1	181.195	7.443	0.009
Interacción	11	31.204	1.282	0.267
Error		24.345		
Anfípodos				
Estacional	11	20.517	1.139	0.356
Nictímero	1	89.390	4.961	0.031
Interacción	11	19.281	1.070	0.406
Error		18.017		
<i>T. turbinata</i>				
Estacional	11	37.257	1.994	0.052
Nictímero	1	46.905	2.510	0.120
Interacción	11	14.217	0.761	0.676
Error				

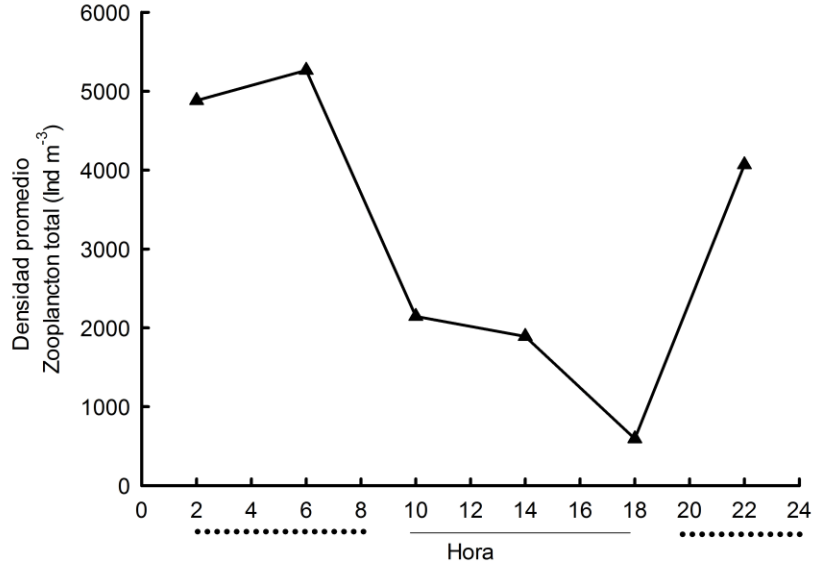


Figura 13. Variación nictémera de la densidad promedio del zooplankton total. Día (—), noche (- - -).

A nivel individual, el efecto día/noche tuvo influencia significativa solo para el copépodo *P. pelagicus*, larva megalopa, otras larvas y anfípodos (Fig. 14), aunque para el caso de otras larvas, la variación nictémera no fue independiente de la variación estacional (*i.e.* interacción entre factores significativas, $p = 0,007$). En el caso del copépodo *T. turbinata*, no se registraron diferencias significativas a nivel estacional ni nictémero ($P's > 0,05$).

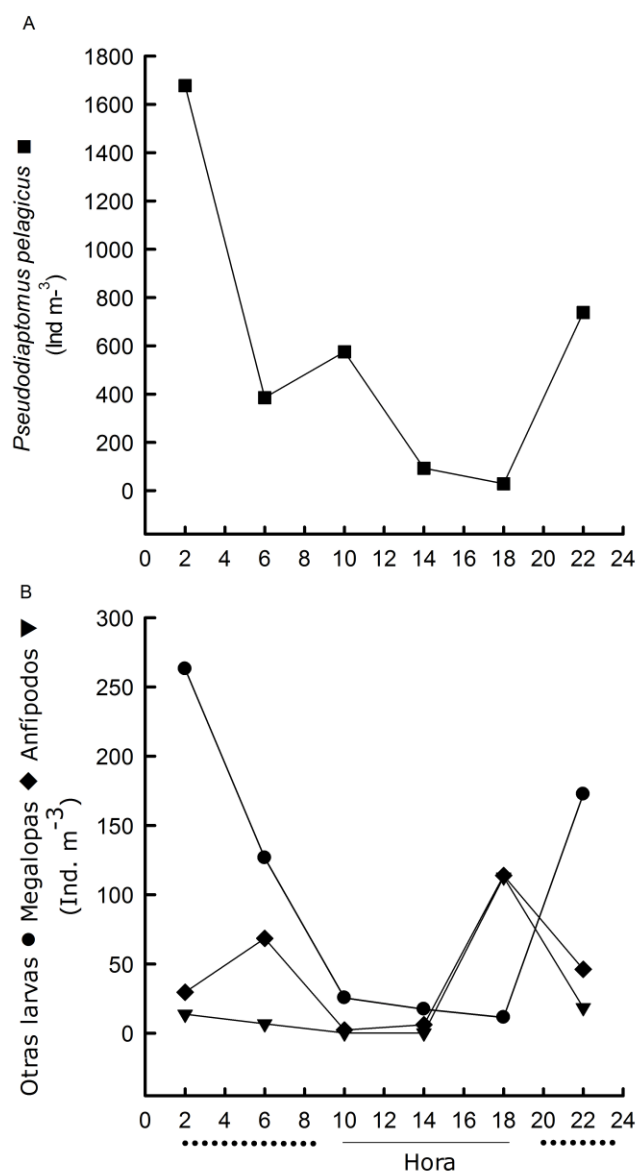


Figura 14. Variación nictímera de los grupos que registraron diferencias significativas. Día (—), noche (----).

Influencia de las condiciones ambientales sobre el zooplancton

El (ACC) permitió cuantificar la relación especies-ambiente. Los primeros dos ejes explican el 65.046% de la varianza acumulada de la densidad de especies de zooplancton, además, la correlación densidad de zooplancton-ambientales, son

relativamente altas (0.909 y 0.679 para el eje 1 y el eje 2 respectivamente). De acuerdo con la correlación interser, para el primer eje, el estado de la boca (-0.785) y la precipitación (-0.569) son las variables ambientales más importantes que actúan sobre la variación de la densidad del zooplancton; para el segundo eje son el número total de cianofitas (-0.354) y la temperatura ambiental (-0.329). Asimismo, las correlaciones interser señalaron una baja incidencia de las diatomeas totales y la temperatura *in situ*, sobre el comportamiento de las densidades (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a los datos de densidad del zooplancton y variables ambientales.

	Eje 1	Eje 2
Porcentaje acumulado constreñido	42.189	65.046
Correlación especies-variables ambientales	0.909	0.679
Correlación interser entre variables ambientales y especies		
Estado de la boca	-0.785	0.319
Precipitación	-0.569	-0.169
Oxígeno disuelto	0.428	-0.116
Temperatura ambiental	-0.395	-0.329
Cianofitas totales	0.378	-0.354
Clorofila <i>a</i>	0.263	-0.102
Temperatura	-0.262	0.001
Salinidad	0.119	0.246
Dinoflagelados totales	0.094	-0.098
Marea	-0.056	0.005
Día/Noche	0.039	-0.217
Diatomeas totales	-0.023	-0.210

En el diagrama de ordenación se observa un gradiente principal que va del cuarto cuadrante (valores positivos en el eje 1 y negativos en el eje 2) al segundo cuadrante (valores negativos en el eje 1 y positivos en el eje 2) el cual se relaciona con el estado de la boca y en sentido contrario con el número total de cianofitas y la concentración de oxígeno. Otro gradiente importante, casi perpendicular al primero, se extiende del primer cuadrante de ordenación (valores positivos en ambos ejes) al tercer cuadrante (valores negativos en ambos ejes), el cual se relaciona con la

De acuerdo con los resultados del ACC, el estado de la boca de comunicación con el mar mostró una fuerte influencia en la ordenación de la densidad del zooplancton. En este sentido, el ANOVA de una vía reveló diferencias significantes entre los estados de la boca (abierta/cerrada), para siete de los grupos analizados ($F_{(1, 71)} > 4,550$, $p < 0,038$), de los cuales las larvas zoea, megalopa y otras larvas fueron más abundantes durante el período de boca abierta, mientras que *T. setacaudatus*, *A. tonsa*, *P. pelagicus* y *P. pileus*, lo fueron durante el período de boca cerrada (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de la ANOVA de una vía para evaluar el efecto estado de la boca (abierta/cerrada) sobre la densidad del zooplancton.

	Fuente de varianza	Suma de cuadrados	df	Cuadrados medios	F	Sig.
<i>A. tonsa</i>	Entre grupos	5797.950	1	5797.950	6.657	0.012
	Dentro del grupo	57479.873	66	870.907		
	Total	63277.823	67			
Larva zoea	Entre grupos	4618.464	1	4618.464	7.850	0.007
	Dentro del grupo	38829.987	66	588.333		
	Total	43448.451	67			
Huevo de pez	Entre grupos	3.528	1	3.528	0.174	0.678
	Dentro del grupo	1319.109	65	20.294		
	Total	1322.636	66			
Gammaridos	Entre grupos	25102.834	1	25102.834	0.597	0.442
	Dentro del grupo	2773094.049	66	42016.576		
	Total	2798196.882	67			
Megalopas	Entre grupos	151366.724	1	151366.724	3.643	0.061
	Dentro del grupo	2742475.158	66	41552.654		
	Total	2893841.882	67			
Larva decápodos	Entre grupos	366.288	1	366.288	4.551	.037
	Dentro del grupo	5312.300	66	80.489		
	Total	5678.588	67			
<i>P. pelagicus</i>	Entre grupos	3776.118	1	3776.118	6.895	.011
	Dentro del grupo	36144.413	66	547.643		
	Total	39920.531	67			
<i>T. turbinata</i>	Entre grupos	169.575	1	169.575	8.177	.006
	Dentro del grupo	1368.666	66	20.737		
	Total	1538.240	67			
<i>T. setacaudatus</i>	Entre grupos	3255.624	1	3255.624	45.416	.000
	Dentro del grupo	4731.153	66	71.684		
	Total	7986.777	67			

<i>P. pileus</i>	Entre grupos	161.818	1	161.818	9.820	.003
	Dentro del grupo	1087.619	66	16.479		
	Total	1249.437	67			

Parámetros de la comunidad

El número acumulado de especies colectadas con respecto a los muestreos ordenados cronológicamente (curvas especies-muestras) se muestra en la Figura 16.

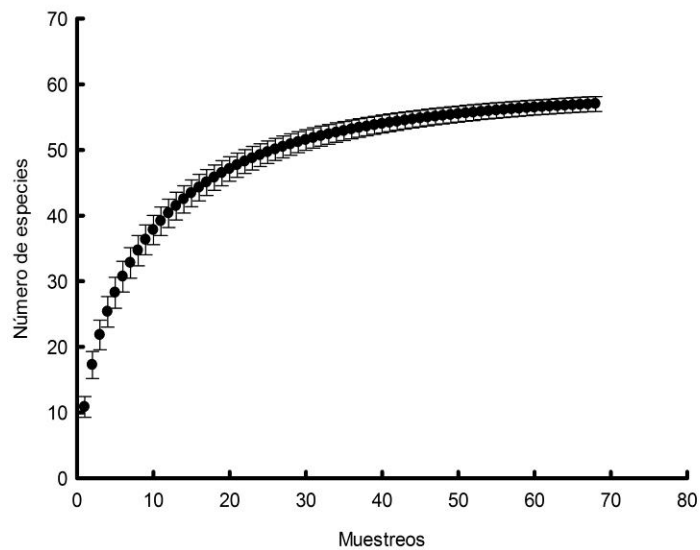


Figura 16. Curva de acumulación de especies del muestreo realizado en la laguna La Mancha.

El número total de especies esperadas según cada uno de los estimadores no paramétricos calculados fue: Chao 1: 57, Chao 2: 57.84, Jackknife 1: 60.94, Jackknife 2: 59.09 y Bootstrap: 59.52 (Fig. 17).

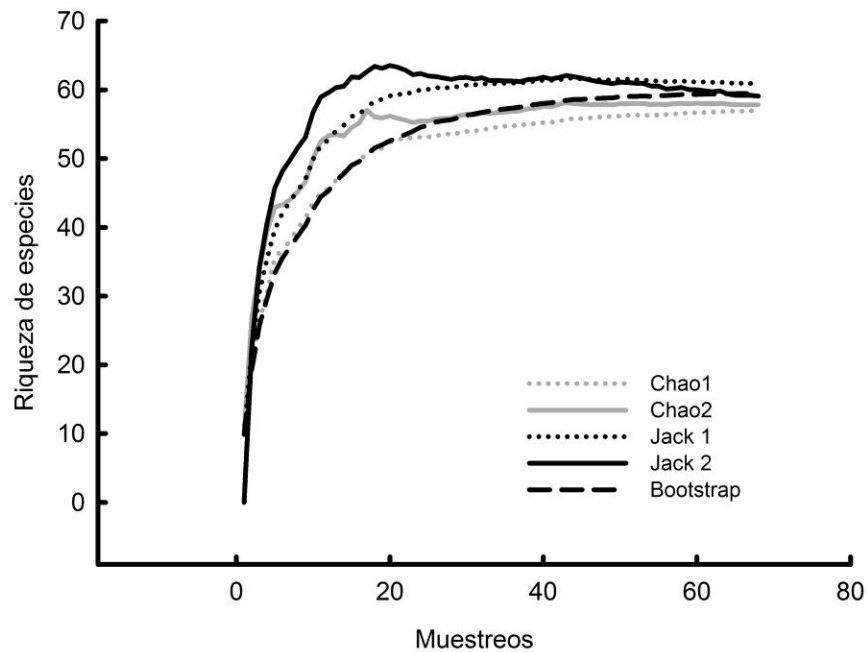


Figura 17. Representación de los estimadores de riqueza de especies.

La riqueza, diversidad, dominancia y equidad mostraron diferencias estadísticas significativas a nivel estacional ($F= 4.5, 4.05, 2.54, 5.14; g.l.=11; p<0.001$). Los promedios mensuales se muestran en la figura 18, en la que se observa que tanto para la riqueza como para la diversidad, agosto y abril son los meses que registran los máximos valores promedio. Los promedios mínimos de diversidad, se registraron durante enero y febrero, mientras que para la riqueza lo fue el mes de noviembre.

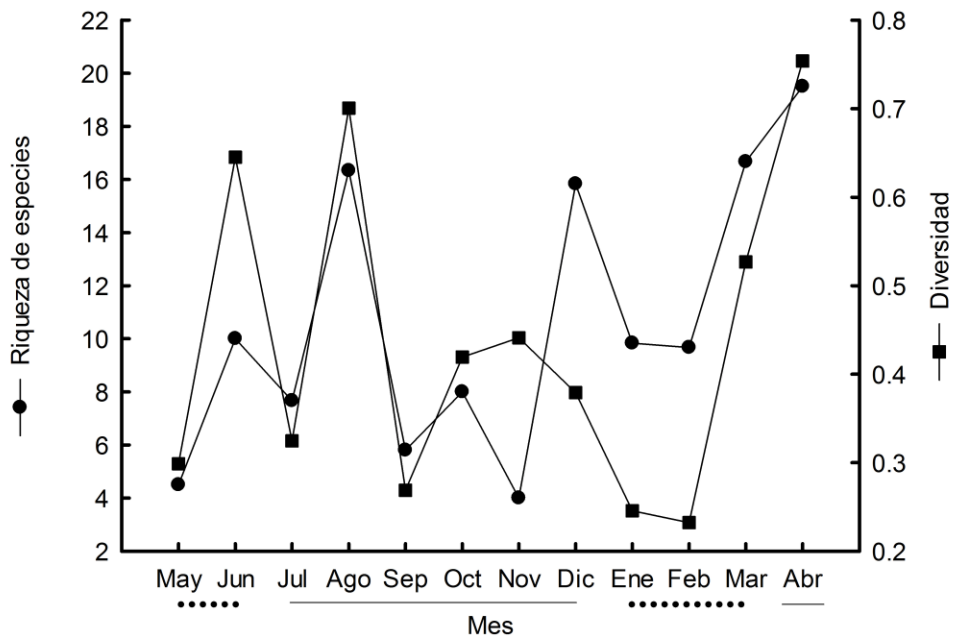


Figura 18. Variación mensual promedio de la riqueza y diversidad a lo largo del ciclo de muestreo. Boca cerrada (-----), boca abierta (—).

La variación anual de la dominancia y equidad, mostraron como es de esperarse un comportamiento inverso, donde la dominancia promedio más alta se registró durante los meses de enero y febrero, mismos meses donde se registraron los mínimos promedios de equidad (Fig. 19).

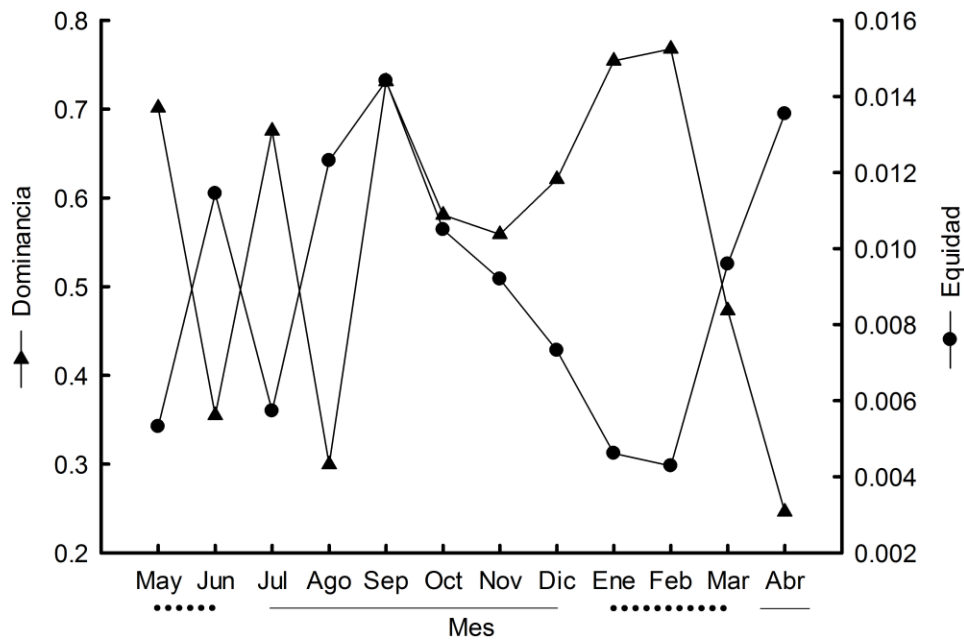


Figura 19. Variación mensual promedio de la dominancia y equidad a lo largo del ciclo de muestreo. Boca cerrada (- - - -), boca abierta (—).

A nivel nictímero, sólo la riqueza tuvo diferencias significativas entre día y noche ($F=2.29$; $g.l.=5$; $p<0.05$), observándose que la mayor riqueza promedio se registró a las 2 y 22 h respectivamente, la mínima diversidad entre las 6 y 14 h mientras que la menor riqueza se registró a las 10 h (Fig. 20).

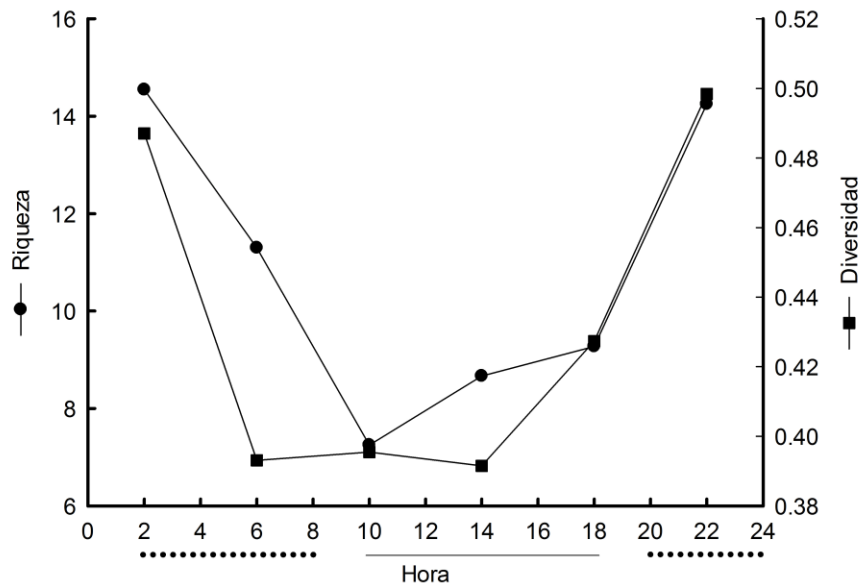


Figura 20. Variación nictímera de la riqueza y diversidad de especies en la laguna La Mancha. Día (—), noche (----).

En cuanto a la dominancia y equidad a nivel nictímero, observamos un patrón inverso entre ambos parámetros de la comunidad. Los mayores promedios de dominancia se registraron durante el día, entre las 6 y 14 h, mientras que de manera contraria, esas mismas horas registraron los mínimos valores promedio de equidad. Asimismo, los valores mínimos promedio de dominancia se registraron durante la noche, horas durante las cuales la equidad registró sus máximos valores promedio (Fig. 21).

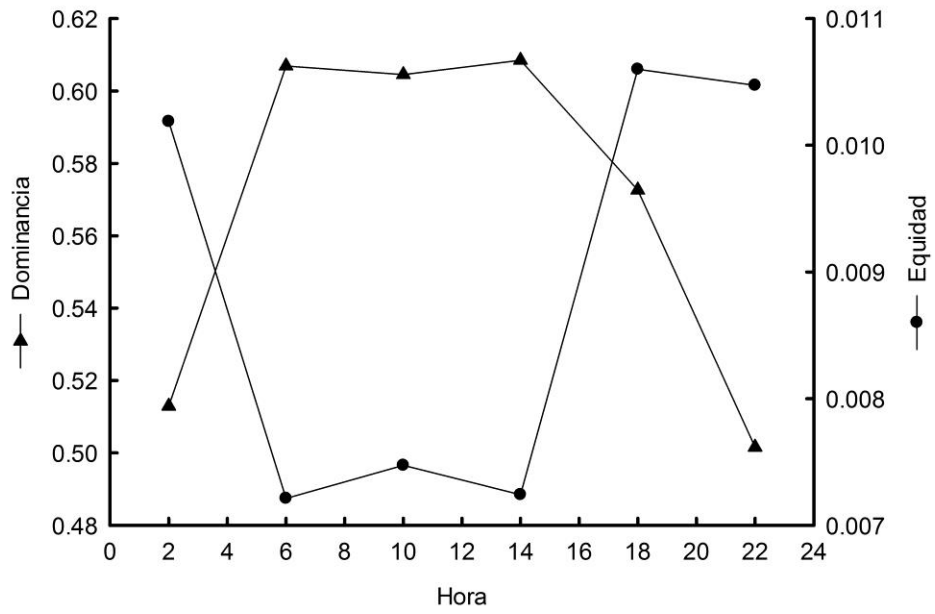


Figura 21. Variación nictémera de la dominancia y equidad de especies en la laguna La Mancha. Día (—), noche (---).

Discusión

Diversos estudios han sugerido que el principal factor que controla la abundancia y biomasa de zooplancton en ambientes estuarinos son el estado de la boca, salinidad, nutrientes y disponibilidad de alimento (Kibirige y Perissinotto 2003; Kibirige *et al.*, 2006; Deale *et al.*, 2013), mientras que, cambios en la composición de especies, han sido considerados entre las respuestas más tempranas ante el estrés ambiental debido a que la comunidad es muy sensible a modificaciones en las condiciones ambientales, como consecuencia de sus cortos ciclos de vida (Beaugrand *et al.*, 2000), respondiendo rápidamente a modificaciones en las variables bióticas y abióticas (Attayde y Bozelli, 1998; David *et al.*, 2005), considerándose así indicadores importantes para la evaluación ecológica de estos sistemas.

Del total de especies registradas en el presente trabajo, se observaron variaciones en su densidad a lo largo del ciclo de muestreo, reflejando tolerancia a diferentes características fisicoquímicas (Ahmad *et al.*, 2014). De los 57 taxa reportados, 37 corresponden a ambientes marinos, 11 podemos encontrarlos en sistemas marinos, estuarinos y dulceacuícolas, mientras que sólo 9 presentan características marino-estuarinas, lo cual explicaría la alternancia de especies a lo largo del año bajo diferentes condiciones hidrológicas del sistema.

La tolerancia a diferentes condiciones explica también el hecho de que algunas especies aumentan lentamente o de manera uniforme su densidad hasta llegar a un punto máximo, mientras que otras muestran un súbito desarrollo máximo, desde una aparente ausencia, hasta un dominio numérico en un periodo de tiempo corto (Ahmad *et al.*, 2014), ejemplos claros de dicho comportamiento sería la dominancia

del ctenóforo *Pleurobrachia pileus* durante el mes de enero, la presencia efímera del copépodo *Tortanus setacaudatus* y de anfípodos en el mes de diciembre en la laguna.

En el mismo sentido, la máxima biomasa y densidad de zooplancton registrada a nivel estacional durante marzo y agosto coinciden con lo expuesto por Contreras (1993), quien menciona que el zooplancton muestra de manera general dos máximos: uno en primavera y otra en verano. Dicho comportamiento también estaría relacionado a que marzo corresponde a un mes de periodo de boca cerrada (temporada seca), por lo que el bajo flujo de agua trae consigo estabilidad al ecosistema y más variabilidad de alimento (alta densidad de fitoplancton) debido a la producción y descomposición de materia orgánica (Ahmad *et al.*, 2014).

Del total de individuos contabilizados, dos especies de copépodos junto con las larvas zoea de braquiura registraron la mayor densidad, coincidiendo con lo expuesto en otros estudios, quienes mencionan que comúnmente el grupo dominante dentro de esta fauna ha sido el de los copépodos, representando hasta un 90% del total para muchas áreas, entre ellas, aguas neríticas y oceánicas (Raymond, 1983; Bernal y Zea 2000). Cabe mencionar que los copépodos son considerados una importante fuente de alimento de varios tipos de peces y juegan un rol clave en la transformación de energía a diferentes niveles tróficos, asimismo los copépodos como una naturaleza inherente a su ecología prefieren ambientes eutrofizados para desarrollarse en grandes números (Ghosh y Kumar, 2015), lo cual coincidiría con su mayor densidad durante los meses de febrero y marzo, correspondiendo a periodos de boca cerrada, pudiéndose generar en el interior del sistema dichas condiciones.

La dinámica de apertura/cierre de la boca de comunicación con el mar es un factor clave en la presencia o ausencia de especies consideradas estuarinas y marinas, esto como consecuencia de que variaciones en la salinidad cambian de manera dramática la composición de las comunidades biológicas generando así su alternancia (Kibirige y Perissinotto, 2003) y afectando de la misma manera el estado trófico del sistema. En este sentido, el zooplancton estuarino tiende a ocupar intervalos de salinidad relativamente bien definidos en relación con su tolerancia y capacidad osmoreguladoras y/o de otras características ecológicas.

En cuanto al elenco sistemático, de las especies de copépodos registrados en este estudio, 10 ya habían sido reportados para la laguna La Mancha, mientras que *Calanopia americana*, *Temora stylifera*, *Macrosetella* sp., *Microsetella* sp., *Longipedia americana*, *Oncaea venusta* y *Caligus rapax*, así como el parásito branquiuro *Argulus* sp. representan nuevos registros para el sistema.

Otro tipo de crustáceos, como lo son el superorden peracárida, presentó nuevos registros para la laguna la Mancha, entre los que se encuentran un cumáceo (*Leucon americanus*), un tanaidáceo (*Tanais dulongii*), dos isópodos (*Edotea triloba* y *Exorilana* sp.) dos anfípodos (*Grandidierella bonnieroides* y *Caprella* sp.).

El misidáceo *Americamysis almyra*, el sergestido *Belzebub faxoni*, la medusa hidrozoa *Obelia* sp., el quetognato *Flaccisagitta enflata* y la larva de la especie de pez *Microdesmus carri* representan el primer registro para la laguna.

A pesar de que las densidades documentadas en los diversos estudios podrían no ser comparables, debido por ejemplo al uso de mallas con un tamaño diferente de luz, la densidad del zooplancton registrada en este estudio se encuentra dentro de

los intervalos reportados para otros sistemas estuarinos (Li-Lee y Chong, 2011).

En la laguna La Mancha la densidad del copépodo *Acartia tonsa* dominó sobre el resto de los grupos, lo cual ha sido reportado para muchos otros sistemas estuarinos y áreas costeras (Baretta y Malschaert 1988; Taylor 1993; Sautour y Castel 1995; Mouny y Dauvin 2002; Marques *et al.*, 2006; Modéran *et al.*, 2010). *A. tonsa* es considerada una especie cosmopolita y exhibe un amplio grado de tolerancia a cambios ambientales, considerándose así, como una especie eurihalina (Cervetto *et al.*, 1999) y en ecosistemas costeros a menudo es asociado con aguas costeras contaminadas (Bianchi *et al.*, 2003).

De acuerdo con Ianora (1998), esta especie encuentra un beneficio en el florecimiento fitoplanctónico en términos de rendimiento reproductivo, su máxima tasa anual en la producción de huevos se produce en febrero, con un número creciente de jóvenes y adultos en primavera, lo cual explica su mayor densidad durante el mes de marzo.

Seguido de *Acartia tonsa* encontramos a *Pseudodiaptomus pelagicus*, quien ocupó el segundo lugar en densidad; mismo patrón encontrado por Perissinotto *et al* (2000) y Froneman (2004). Ambas especies son consideradas especies estuarinas (Álvarez-Silva, 2007; Rhyne *et al.*, 2009), que toleran un amplio rango de variables ambientales. La mayor densidad de ambas especies durante el mes de marzo coincide con lo encontrado por Primo (2009) para el estuario de Mondego en Portugal y puede relacionarse al aprovechamiento de clorofila *a* (Li-Lee y Chong, 2011).

Rhyne y colaboradores (2009), mencionan que las especies del género

Pseudodiaptomus son copépodos calanoides semi-bénticos, lo cual puede explicar su comportamiento nocturno, lo cual puede ser una estrategia para evitar la competencia con *A. tonsa*, al mostrar densidades nictímeras inversas a través del ciclo de muestreo.

Cabe mencionar que, en diversos estudios, se subestima la presencia de especies nocturnas debido al carácter diurno de los muestreos, por lo que Li-Lee y Chong (2011) mencionan que en su estudio no observaron copépodos del género *Pseudodiaptomus* durante sus muestreos diurnos, pero sí en los nocturnos, lo cual sugiere su marcado comportamiento nocturno como respuesta a fenómenos de depredación.

La presencia de la especie marina *Tortanus setacaudatus* en el mes de febrero, puede ser consecuencia de su intrusión al sistema durante el periodo de boca abierta y, al igual que *A. tonsa* y *P. pelagicus*, aprovechar las condiciones estables asociadas a la boca cerrada para alcanzar su mayor densidad.

En estuarios temporalmente abiertos, la máxima densidad y biomasa de zooplancton es generalmente registrada durante condiciones de boca cerrada (Kibirige y Perissinotto 2003, Carrasco *et al.*, 2010), dicho patrón ha sido observado en estuarios de Sudáfrica (Kibirige *et al.*, 2006), lo cual estaría relacionado a una combinación de condiciones estables, resultado de la disminución de entrada de agua dulce y un mínimo de intercambio de agua con el mar (Gaughan y Potter 1995, Perissinotto *et al.* 2000). Este comportamiento puede ser ejemplo de que la composición del zooplancton cambia gradualmente a través del año, como respuesta

a cambios en factores ambientales, generando sucesiones anuales (Gaughan y Potter 1995; Modéran *et al.*, 2010).

Específicamente para la laguna La Mancha se ha determinado que, durante el periodo de boca cerrada, la zona norte de la laguna se caracteriza por altas concentraciones de oxígeno y bajas de nitrógeno total y ortofosfatos, a pesar de dichas condiciones, se registran altos niveles de productividad (Varona-Cordero *et al.*, 2014), esto como consecuencia de la estabilidad en la columna de agua (Guzmán y Obando, 1988) resultado de la disminución de la precipitación y descarga de ríos y un aumento en el tiempo de residencia (30 días, Varona-Cordero *et al.*, 2014).

Dichas condiciones favorecerían florecimientos de fitoplancton e incrementarían la producción primaria como resultado de la retención de nutrientes dentro del sistema (Suzuki *et al.*, 2002; Modéran *et al.*, 2010), lo cual coincide con los resultados encontrados en este estudio, pues la mayor biomasa fitoplanctónica (Clor *a*) se registró en los meses de junio del 2012 y febrero del 2013.

Durante periodos de boca abierta, la baja densidad y biomasa están ligadas a la exportación de gran cantidad de materia orgánica, nutrientes y biomasa estuarina hacia el mar adyacente (Suzuki *et al.*, 2002; Froneman, 2004), fenómeno que también explica la mínima concentración de clorofila durante el periodo.

La precipitación juega, después del estado de la boca un papel importante en la variación de la densidad del zooplancton, esta relación inversa entre el estado de la boca y la precipitación ha sido reportado como el factor que regula la dinámica apertura/cierre de la barra de comunicación, pues como se observa en este tipo de sistemas intermitentes, el periodo de aislación del océano ocurre cuando la

precipitación alcanza sus niveles más bajos o es nula, desarrollándose la barrera arenosa, seguida de periodos de alta precipitación y descarga de ríos, lo que provoca el aumento del volumen de agua dentro del sistema hasta sobrepasar la altura de la barra, ocasionando de nueva cuenta la conexión con el mar (Carrasco *et al.*, 2010; Perissinotto *et al.*, 2010).

Después de los copépodos, el segundo componente en importancia de los grupos del zooplancton fueron las larvas de decápodos (zoea, megalopa y otras larvas). Este grupo constituye un importante componente de la fracción meroplanctónica y su mayor densidad en las zonas neríticas es resultado de que la mayor parte de los adultos habitan estas regiones, lo cual explicaría su proporción (30%) dentro del zooplancton del sistema.

Estacionalmente, la mayor densidad de otras larvas en septiembre y de zoea en octubre se relaciona con eventos de desove, los cuales a su vez pueden estar acoplados con un segundo pulso de producción primaria, fortalecido por el aporte de nutrimentos vía escurrimiento durante la época lluviosa. Lo anterior provee una línea base para la interpretación del acoplamiento de los eventos ambientales y el patrón de crecimiento estacional de los organismos (Ríos-Jara *et al.*, 1996).

A pesar de que la boca del sistema se encontraba cerrada en enero, el ctenóforo *Pleurobrachia pileus* fue el más abundante durante este mes, dominando la biomasa del zooplancton. Debido a que esta especie puede reproducirse dentro de las 3 semanas después de su eclosión (Fraser, 1970), su desove pudo haber ocurrido en el océano durante diciembre, penetrando inmediatamente después al sistema, antes que la boca se cerrara. Similarmente, Palma y Rosales (1995) lo reportan como el

más abundante con un 1% del total del macroplancton, encontrándolo principalmente de mediados de invierno a primavera. Cabe señalar que, durante su presencia en el sistema, la densidad del resto de los grupos zooplanctónicos disminuyó. A pesar de que el promedio de impacto de *P. pileus* sobre las poblaciones es baja, variando de 0.6 al 8.8% de la biomasa de copépodos por día, la restringida circulación en algunas zonas, puede permitir que las poblaciones del ctenóforo se desarrollen dentro del sistema y pueda convertirse en un importante depredador (Gibbons *et al.* 1992, 2003), de manera que, la permanencia de la boca cerrada durante este mes, pudo generar las condiciones antes mencionadas, propiciando la disminución en la densidad del resto de las poblaciones.

En relación con la máxima densidad de huevos de peces, se ha observado que muchas especies de peces estuarino-dependientes alcanzan sus máximos desoves en ambientes tropicales, entre noviembre y marzo (época seca) (Araujo y Santos 1999; Blaber 2000; Silvano *et al.*, 2006), fenómeno consistente con los resultados obtenidos en el presente estudio, donde se alcanzó la mayor densidad de este grupo durante diciembre y febrero.

De manera particular, se ha reportado que para *D. rhombeus*, especie abundante en la laguna La Mancha, los individuos maduros se mueven hacia zonas someras, alcanzando sus máximos desoves entre septiembre y diciembre en aguas de Puerto Rico y Venezuela (Austin 1971; Etchevers 1978), mientras que Araujo y Santos (1999) para la costa de Brasil, observaron que los individuos maduros se mueven hacia la plataforma somera adyacente para desovar entre noviembre y marzo y el reclutamiento a zonas protegidas se lleva a cabo de febrero a mayo.

La ocurrencia de larvas de decápodos y huevos de pez en el sistema acentúa la importancia de los sistemas estuarinos como sitios de reproducción y crianza (Munro *et al.*, 1973; Sarkar *et al.*, 1986).

Los poliquetos son una parte importante de la comunidad dentro del zooplancton marino, forman parte del meroplancton en su fase larval, juvenil o estadios reproductores o pueden ser también habitantes permanentes (holoplancton), sin embargo, son desconocidos muchos aspectos biológicos de este grupo, a pesar del papel primordial que tienen en la ecología marina. Dentro de las cadenas tróficas constituyen un alimento primordial para los peces de importancia comercial, y varias especies del holoplancton son consideradas como indicadores de ciertas masas de agua por lo que su investigación puede ser básica para complementar los estudios ecológicos de los sistemas acuáticos de México (Fernández-Álamo, 1994).

Las especies de poliquetos registradas en este estudio han sido reportadas como parte de los sustratos marinos. Por ejemplo, *Laeonereis culveri* es reportada como depredador errante y considerada una especie útil para el monitoreo ambiental, dado que son indicadores de la calidad del agua (de León-González, 1997), de la misma manera, forma parte de la dieta de peces de importancia económica y macroinvertebrados bentófagos. (Uc-Peraza y Delgado-Blas, 2012). *Platynereis dumerilli* es considerada especie cosmopolita (Cano y García, 1982; Aguirrezabalaga, 1984), mientras que *Nereis occidentalis* ha sido reportada como especie asociada a bancos de ostiones (Ruiz-Guerrero y López-Portillo, 2006).

La inclusión de dichas especies dentro del listado de zooplancton de la laguna La Mancha, es el resultado de su captura en la capa superficial del agua, lo cual puede

relacionarse con el hecho de que en aguas someras estuarinas, la relación entre el plancton y el bentos es muy estrecha, ya que dichos organismos ascienden a la columna de agua por movimientos migratorios verticales, por transporte de agua de fondo hacia la superficie o por efecto de la turbulencia del agua y/o por remoción del fondo por la acción del instrumento de muestreo (Gasca y Castellanos, 1993).

Entre los decápodos, la familia *Portunidae* es una de las mejor representadas en los ecosistemas costeros, dicha familia incluye las jaibas (cangrejos nadadores), que se distribuyen a lo largo de las costas tropicales y templadas de aguas marinas y salobres. En México se capturan alrededor de 18 especies de las cuales 10 forman parte del género *Callinectes*, predominando en el Golfo de México las especies *Callinectes rathbunae* llamada “jaiba prieta”, *Callinectes similis* llamada “jaiba enana” y *Callinectes sapidus* nombrada “jaiba azul”. La jaiba azul es la especie principal en cuanto a explotación comercial (Velazquez de la Cruz *et al.*, 2012).

La distribución de las larvas megalopas realizada en este estudio tanto a nivel estacional como nictímero puede obedecer a varias condiciones relacionadas con la ecología y reproducción de dichas especies, que, sin haber sido divididas por especie, se puede inferir un comportamiento general de dichos organismos.

La mayor densidad de megalopas registrada durante los meses de diciembre, puede relacionarse a que las hembras de dichas especies migran hacia las zonas más salinas después del apareamiento, el cual se da en los meses cálidos del año, entre abril y octubre, aunque la migración dentro del estuario está relacionada con su ciclo de vida, temporada y búsqueda de condiciones ambientales favorables para su desarrollo (Velazquez de la Cruz *et al.*, 2012). Asimismo, Rocha-Ramírez y

colaboradores (1992) señalan que al considerar los ciclos de vida de la jaiba azul y de la jaiba prieta, se puede deducir que el ingreso y la salida ecológicos de larvas megalopas a los ambientes estuarinos están sujetos a la dinámica hidrológica particular de cada sistema, efecto directo de la dinámica de apertura/cierre de la boca de comunicación.

En relación con la variación nictímera, varios estudios de zooplancton en ambientes tropicales, subtropicales y templados de aguas someras han mostrado que las capturas nocturnas son más abundantes (Grindley 1972; Buskey 1993), siendo este el patrón que presentó la densidad del zooplancton total en el presente estudio. Sin embargo, individualmente el efecto día/noche fue significativo sólo para el copépodo *P. pelagicus*, larvas megalopa, otras larvas y anfípodos.

Este comportamiento concuerda con las marcadas migraciones diurnas que realizan algunos grupos del zooplancton, pues es razonable esperar que, durante gran parte del día, los organismos eviten la columna de agua, con el fin de evadir la depredación o la competencia interespecífica, así como por sus hábitos de alimentación y reproducción (Gasca y Suárez-Morales 1996; Ordóñez-López y Ornelas-Roa 2003; Escribano y Castro, 2004; Rhyne *et al.*, 2009).

A pesar de que el zooplancton puede modificar sus ritmos diarios de migración siguiendo los factores ambientales presentes, existen para cada especie patrones diferentes, haciéndolo parte de una estrategia de máxima recolección de energía con un costo mínimo (Daro, 1985).

En este sentido, la diferencias en la densidad de las larvas megalopas durante el ciclo nictímero puede relacionarse con pulsos de segregación de las diferentes

especies identificadas en etapas juveniles y maduras, ya que cada especie registró preferencia por diferentes horarios a lo largo del día, por ejemplo *C. similis*, especie mejor representada, registró mayor densidad durante la tarde-noche, mientras que *C. sapidus*, a partir de las 16:00 h y finalmente *C. rathbunae* registró un comportamiento nocturno.

De acuerdo con los resultados del ACC, las principales variables ambientales que regulan la estructuración de la densidad de los grupos del zooplancton fueron el estado de la boca, cianofitas totales, temperatura ambiental y régimen de precipitación. Estos factores ambientales definieron la formación de 3 conjuntos de zooplancton. El primero de ellos lo constituyeron los copépodos, que predominan en condiciones de boca cerrada y altas concentraciones de cianofitas y clorofila *a*. Aunque el porcentaje de contribución de las clases del fitoplancton al total de clorofila *a* puede variar de acuerdo con las condiciones físicas y químicas del agua, en la zona costera de Baja California, la cianofita *Prochlorococcus* sp. contribuyó hasta un 40% del total de la clorofila *a* registrada en la región, confirmando que las células pequeñas también pueden contribuir de manera importante a la concentración de clorofila *a* (Millán-Núñez *et al.*, 2004). Similarmente, en el presente estudio, a pesar de que las cianofitas solo contribuyeron con aproximadamente el 2.2% del total de células fitoplanctónicas, fueron el segundo factor en importancia sobre la determinación de la densidad de los grupos del zooplancton, siendo superior su incidencia a la de las diatomeas, las cuales constituyeron cerca del 96% del número total de células fitoplanctónicas.

Un segundo conjunto de componentes zooplanctónicos fue constituido por diferentes

estados de desarrollo de larvas de decápodos, las cuales predominan bajo condiciones de boca abierta, precipitaciones relativamente altas y mareas altas. Suárez-Morales y Rivera-Arraiga (1998) consideran que las mareas son los principales mecanismos transportadores de plancton en las zonas costeras, lo cual explicaría la mayor densidad de estos grupos durante meses correspondientes a boca abierta. Esto coincide con lo expuesto por Fusté (1987) y Gómez (1994) sobre el meroplancton, quienes señalan que, a finales de la estación lluviosa, entre los meses de otoño e invierno, se presenta el reclutamiento de las larvas de crustáceos. Finalmente, el tercer conjunto incluye a *P. pileus*, anfípodos y huevos de pez que están principalmente influenciados por temperaturas ambientales y precipitaciones bajas. En este sentido y de acuerdo con nuestros resultados, variables histórico-regionales como la temperatura ambiental y precipitación fueron más importantes en la determinación de la distribución de los grupos del zooplancton que las variables consideradas en campo (como la temperatura *in situ*). Esto implica que la consideración de escalas espacio temporales más amplias en los factores ambientales, pueden explicar de mejor manera la distribución de los organismos que los datos ambientales considerados en el trabajo de campo.

Con respecto a los parámetros de la comunidad, la curva de acumulación de especies permite estimar el esfuerzo de muestreo requerido para conseguir inventarios biológicos fiables y extrapolar el número de especies observado en un inventario para estimar el total de especies que estarían presentes en la zona (Soberón y Llorente, 1993; Gotelli y Colwell, 2001). En este sentido, la curva de acumulación de especies realizada en este trabajo muestra un comportamiento

asintótico, es decir, que un incremento en el esfuerzo de muestreo no causaría aumentos sustanciales en la riqueza de especies, resaltando así que la combinación del esfuerzo de muestreo realizado tanto a nivel estacional como nictímero fue lo suficiente para tener representada adecuadamente la riqueza de especies de zooplancton en la laguna La Mancha.

De la misma manera, de acuerdo con métodos no paramétricos para la estimación de la riqueza de especies, se concluye que las especies registradas en el presente estudio se acercan al número total de especies calculadas para la riqueza total del sistema (diferencia máxima de alrededor de 4 especies), pudiéndose encontrar entre 60 y 61, corroborando el exhaustivo trabajo de muestreo que se realizó.

En algunos trabajos se ha evaluado la influencia de las variables ambientales sobre los parámetros de la comunidad (Castillo-Rivera, 2005; Gaygusuz y Dorak, 2013; Ahmad *et al.*, 2014; Gholap, 2014; Ghosh y Kumar, 2015), encontrando que factores como la temperatura y oxígeno disuelto juegan un importante papel en controlar la densidad y diversidad del zooplancton.

Los índices de diversidad están basados en dos supuestos: 1) comunidades estables tienen valores altos de diversidad y 2) estabilidad en la diversidad refleja integridad ambiental y bienestar (Magurran, 1988). Aunque se ha relacionado la disminución de la diversidad con la degradación ambiental o contaminación (Ahmad *et al.*, 2014), en el presente estudio se observó que, a nivel estacional, la mayor riqueza y diversidad se registraron en el mes de agosto y abril, coincidiendo con periodos de boca abierta, lo cual aunque no representa estabilidad en la columna de agua por la mezcla constante de masas de agua de diferentes características, reflejaría el reclutamiento

de especies marinas neríticas dentro del estuario (Kibirige y Perissinotto, 2003; Froneman, 2004; Kibirige *et al.*, 2006; Deale *et al.*, 2013, asimismo la entrada de agua marina al sistema estaría propiciando una dilución de nutrientes y materia orgánica lo cual en buena parte ayudaría a depurar el sistema volviéndolo de manera transitoria en un sistema menos eutrófico. De manera contraria la disminución de ambos parámetros durante enero y febrero, correspondiendo a periodos de boca cerrada confirma la nula entrada de especies al sistema durante este periodo.

A nivel nictímero la mayor riqueza y diversidad de especies durante la noche reflejaría la variación nictímera y hábitos nocturnos de la mayoría de las especies, al mismo tiempo que coincide con los puntos más altos en el nivel del agua (Fig. 6) lo cual de la misma manera que a nivel estacional revelaría la intrusión de las especies del mar adyacente hacia la laguna.

En cuanto a la dominancia y equidad, su comportamiento fue inverso, la dominancia alcanzó su punto máximo durante enero y febrero, mismos meses en los que la equidad registró sus mínimos valores, lo cual estaría explicado por la presencia en el mes de enero del ctenóforo *Pleurobrachia pileus*, que como se ha mencionado con anterioridad, dominó la biomasa y densidad de zooplancton, provocando una caída en la biomasa y densidad del resto de la comunidad.

A nivel nictímero se observa una baja en la equidad durante el día, lo cual está relacionado nuevamente con la migración vertical de los organismos, ya que sólo un número reducido de individuos presentan actividad diurna, por lo que dominan durante el día, mientras que por la noche la mayoría de las especies salen de sus zonas de protección en busca de alimento o reproducción, registrando así un valor

mayor de equidad. Es importante mencionar que las especies dominantes han sido reportadas como los indicadores ecológicos más importantes, ya que reciben el impacto total de los cambios en el hábitat, manifestando diferentes niveles de sensibilidad (Gaygusuz y Dorak, 2013).

CONCLUSIONES

El presente trabajo es el primer inventario de zooplancton de la laguna La Mancha, el cual refleja la diversidad de organismos presentes en el sistema (57 taxa) y el patrón de variación estacional y nictímera de la densidad del zooplancton en respuesta a la variación de las variables ambientales.

Los resultados del estudio comprueban la hipótesis de la influencia que ejerce la variabilidad de las condiciones ambientales, tanto a nivel estacional como nictímero sobre el patrón de distribución del zooplancton, registrándose mayor diversidad de taxa durante los periodos de comunicación con el mar (mayor salinidad), así como durante el periodo nocturno, comprobando su migración vertical, y una respuesta desfasada con respecto a la biomasa fitoplanctónica.

Por otro lado, la influencia de la dinámica de apertura/cierre, genera dos escenarios dentro de la laguna (Fig. 22), propiciados por las condiciones dominantes bajo periodos de boca abierta y cerrada. Durante periodos de boca cerrada, las especies dominantes en la laguna son los copépodos estuarinos *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus pelagicus*, adaptados a una gran variación en las variables ambientales, mientras que, durante el periodo de boca abierta, la entrada de agua marina genera el acarreo de especies del mar hacia la laguna, generando una dominancia de diversas larvas de decápodo, las cuales entran al sistema con la finalidad de encontrar zonas de protección para completar su ciclo de vida.

El estudio del zooplancton es importante ya que proporciona formas de predecir la productividad y es uno de los enlaces principales en la cadena alimentaria, generando información útil para el manejo sustentable de los ecosistemas.

De la misma manera, el presente trabajo refleja la importancia de la aplicación de muestreos en escalas cortas de tiempo debido a que, la rápida modificación de la comunidad planctónica en respuesta a estrés ambiental confirma la fuerte inestabilidad de ecosistemas tropicales someros y refuerza el interés en su monitoreo ecológico, pudiéndose considerar una herramienta útil en temas de contaminación, calidad de agua y eutrofización, al ser usados como indicadores biológicos. Asimismo, el análisis de la riqueza de especies e índices de diversidad contribuyen a un entendimiento del estatus ambiental de un cuerpo de agua.

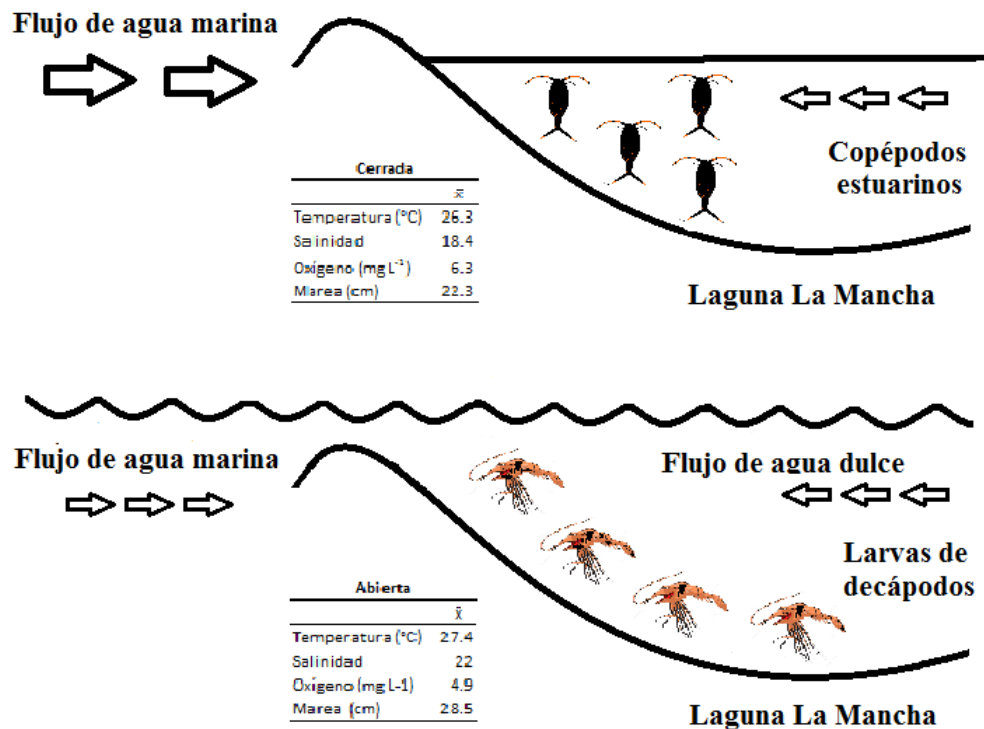


Figura 22. Modelo conceptual del comportamiento de la laguna La Mancha durante un ciclo anual.

Referencias Bibliográficas

- Abu Hena, M.K., Japar Sidik, B. Idris, M.H., Johan, I., Nesarul, N.H., Aysha, A. y M. Islam. 2016. Seasonal distribution of zooplankton composition and abundance in a sub-tropical mangrove and salt marsh estuary. *Malaysian Journal of Science*. 35(2): 275-289.
- Aguirrezabalaga, F. 1984. Contribución al estudio de los Anélidos Poliquetos de la Costa de Guipúzcoa. *Sociedad de Ciencias Aranzadi*. 36: 119-130.
- Ahmad, N.B., Wanganeo, A. y R. Rajni. 2014. The composition and diversity of net zooplankton species in a tropical water body (Bhoj Wetland) of Bhopal, India. *International Journal of Biodiversity and Conservation*. 6(5): 373-381.
- Alongi, D.M. 1998. *Coastal Ecosystem Processes*. CRC PRESS. Estados Unidos. 419p.
- Álvarez-Silva, C. 2007. Copépodos pláncnicos de la Bahía de la Ventosa, Oaxaca, México. Tesis Doctoral, Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, México Distrito Federal, 251 pp.
- Álvarez-Silva, C., y S. Gómez-Aguirre. 2000. Listado actualizado de la fauna de Copépodos (Crustácea) de las Lagunas Costeras de Veracruz. *Hidrobiológica*. 10(2):161-164.
- Álvarez-Silva, C., Miranda Arce, G., De Lara-Isassi, G. y S. Gómez-Aguirre. 2006. Zooplankton of estuarine systems of Chantuto and Panzacola, Chiapas, in dry and rainy seasons. *Hidrobiológica*. 16(2): 175-182.
- Araujo, F.G. y A.C.A. Santos. 1999. Distribution and recruitment of mojarras (Perciformes, Gerreidae) in the continental margin of Sepetiba Bay, Brazil. *Bulletin*

of Marine Science. 65: 431-439.

Attayde, J.L. y R.L. Bozelli. 1998. Assessing the indicator properties of zooplankton assemblages to disturbance gradients by canonical correspondence analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55: 1789-1797.

Austin, H.M. 1971. Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 21: 886-903.

Baretta, J.W. y J.F.P. Malschaert. 1988. Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (NorthSea). *Netherlands Journal of Sea Research*. 22: 69-81.

Beaugrand, G., Ibanez, F. y P. Reid. 2000. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*. 200: 93-102.

Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. 3ra Ed. Blackwell Sci. USA. 945 p.

Benítez-Díaz Mirón, M.I., M.E. Castellanos-Páez, G. Garza-Mouriño, M.J. Ferrara-Gerrero y M. Pagano. 2014. Spatiotemporal variations of zooplankton community in a shallow tropical brackish lagoon (Sontecomapan, Veracruz, Mexico). *Zoological Studies*. 53:59.

Bernal, A. y S. Zea. 2000. Estructura de la comunidad de zooplancton en condiciones de descarga continental y de afloramiento costero en Santa Marta, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 29: 3-26.

- Bianchi, F., Acri, F., Aubry, F.B., Berton, A., Boldrin, A., Camatti, E., Cassin, D. y A. Comaschi. 2003. Can plankton communities be considered as bio-indicators of water quality in the Lagoon of Venice? *Marine Pollution Bulletin*. 46(8): 964–971.
- Blaber, S.J.M. 2000. *Tropical estuarine fishes: Ecology, exploitation and conservation*, 372 pp. Blackwell Science, Oxford.
- Brower, J.E., Zar, J.H. y C.N. von Ende. 1990. *Field and laboratory methods for General Ecology*. Wm. C. Brown. USA.
- Buskey, E.J. 1993. Annual pattern of micro- and mesozooplankton abundance and biomass in a subtropical estuary. *Journal of Plankton Research*. 15: 907-924.
- Campos, A. y E. Suárez. 1994. *Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe: Biología y sistemática*. CIQRO, CONACYT, Regina de los Angeles SA. México. 353 p.
- Cano, J. y M.T. García. 1982. Resultados preliminares del estudio del bentos en la bahía de Málaga. *Oecologia aquatica*. 6: 107-117.
- Castañeda, L.O. y F. Contreras, E. 2001. *Serie bibliográfica comentada sobre ecosistemas costeros mexicanos*. Disco Compacto. UAMI-CDELM. México, D.F.
- Castillo-Rivera, M., Zarate-Hernández, R., Ortiz-Burgos S. y J. Zavala-Hurtado. 2010. Diel and seasonal variability in the fish community structure of a mud-bottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. 31: 633-642.
- Carrasco, N.K., Perissinotto, R. y D. Pillay. 2010. Zooplankton of the St. Lucia Estuary during the current drought cycle: a comparison between open- and closed-mouth conditions. *Marine Ecology Progress Series*. 399: 157–171.

- Cervetto, G., Gaudy, R. y M. Pagano. 1999. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 239: 33 - 45.
- Comín, F.A., Menéndez, M. y E. Forés. 1987. Salinidad y nutrientes en las lagunas costeras del Delta del Ebro. *Limnética*. 3: 1-8.
- Contreras-Espinosa, F. 1985. *Las lagunas costeras mexicanas*. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, México, D.F. 253p.
- Contreras-Espinosa, F. 1993. *Ecosistemas Costeros Mexicanos*. CONABIO-UAMI. México. 415p.
- Contreras-Espinosa, F., Rivera-Guzmán, N.E. y R. Segura-Aguilar. 2005. Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 15(3): 299-310.
- Daro, M.H. 1985. Feeding rhythms and vertical distribution of marine copepods. *Bulletin of Marine Science*. 37(2): 487-497.
- David, V., Sautour, S., Pierre, C. y M. Leconte. 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 64: 171-184.
- Day, J.W., Hall, C.A.S., Kemp, W.M. y A. Yáñez-Arancibia. 1989. *Estuarine Ecology*. John Wiley, New York, 558p.
- De León-González, J.A. 1997. Nereidos (Polychaeta: Nereididae) de los litorales mexicanos: Sistemática, Biogeografía y Alimentación (Tesis Doctoral). Universidad

Autónoma de Nuevo León, Monterrey.

- Deale, M., Perissinotto, R. y N.K. Carrasco. 2013. Recovery dynamics of zooplankton following mouth-breaching in the temporarily open/closed Mdloti estuary, South Africa. *African Journal of Aquatic Science*. 38(1): 67-78.
- Escribano y Castro, 2004. Plancton y productividad. En: Werlinger C., Alveal, K. y H. Romo. *Biología Marina y Oceanografía: Conceptos y Procesos*. Gobierno de Chile. Consejo Nacional del libro y la lectura. 696p.
- Etchevers, S.L. 1978. Maturity, spawning, growth and ectoparasites of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombes* (Cuvier) (Pisces: Gerreidae) South of Margarita Island, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*. 28: 385-3912.
- Eyre, R. y P. Balls. 1999. A comparative study of nutrient behavior along the salinity gradient of tropical and temperate estuaries. *Estuaries*. 22: 313-326.
- Fernández-Álamo, M.A. 1994. Reseña del estudio de la Clase Polychaeta (Annelida) en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 44: 177-189.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2018).
- Fraser, J.H. 1970. The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 33(2): 149-168.
- Froneman, P. W. 2004. Zooplankton community structure and biomass in a southern African temporarily open/closed estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 60(1): 125-132.

- Fusté, X. 1987. Distribución de larvas de Crustáceos Decápodos de la costa de Cataluña. *Investigaciones Pesqueras*. 51(1): 277-284.
- García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 5ta Ed. Instituto de Geografía –UNAM. 90p.
- Gasca, R. y I. Castellanos, I. 1993. Zooplankton of Chetumal Bay, Caribbean of Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 41(3): 619-625.
- Gasca, R. y E. Suárez-Morales. (Eds.) 1996. *Introducción al estudio del zooplancton marino*. CONACYT/ECOSUR. México, D.F. 711p.
- Gaughan, D.J. e I.C. Potter. 1995. Composition, Distribution and Seasonal abundance of zooplankton in a shallow, seasonally closed estuary in temperate Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 41: 117–135.
- Gaygusuz, Ö. y Z.Dorak. 2013. Species composition and diversity of the zooplankton fauna of Darlik stream (Istanbul-Turkey) and its tributaries. *Journal of Fisheries Sciences*. 7(4):329-343.
- Gholap, A.B. 2014. Species diversity indices of zooplankton from Sadatpur reservoir, Ahmednagar, Maharashtra. *Annals of Biological Research*. 5(4):58-61.
- Ghosh, D. y J. Kumar. 2015. Zooplankton diversity índices: Assessment o fan Ox-Bow Lake ecosystem for sustainable management in West Bengal. *International Journal of Advanced Biotechnology and Research*. 6(1): 37-43.
- Gibbons, M.J., Stuart, V. y H.M. Verheye. 1992. Trophic ecology of carnivorous zooplankton in the Benguela. Benguela Trophic Functioning. *South Africa Journal*

of Marine Science. 12: 421-437.

Gibbons, M.J., Buecher, E. y D. Thibault-Botha. 2003. Observations on the ecology of *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora) in the southern Benguela Ecosystem. *African Journal of Marine Science*. 25: 253-261.

Gómez, J. 1994. El Meroplancton. *Scientia*. 8(2): 118-126.

Goncalves, A., Pardal, M.A., Marques, S.C., Mendes, S., Fernández-Gómez, M., Galindo-Villardón, M., y U. M. Azeiteiro. 2012. Diel vertical behavior of copepoda community (naupliar, copepodites and adults) at the boundary of a temperate estuary and coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 98: 16-30.

Gosner, K.I. 1971. *Guide to Identification of marine and estuarine invertebrates*. John y Sons, Inc. Estados Unidos. 693 p.

Goswami, S.C. y U. Goswami. 1990. Diel variation in zooplankton in Minicoy lagoon and Kavarati atoll (Lakshadweep islands). *Indian Journal of Marine Sciences*. 19: 120-124.

Gotelli, N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4: 379-391.

Grindley, J.R. 1972. The vertical migration behaviour of estuarine plankton. *Zoological African*. 7: 13-20.

Guzmán H. y V. Obando. 1988. Diversidad y abundancia diaria y estacional del zooplancton marino de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 36: 139-150.

- Heidelberg, K.B., O'Neil, K.L., Bythell, J.C. y K.P. Sebens. 2010. Vertical distribution and diel patterns of zooplankton abundance and biomass at Conch Reef, Florida Keys (USA). *Journal of Plankton Research*. 32(1): 75-91.
- lanora, A. 1998. Copepod life history traits in subtemperate regions. *Journal of Marine Systems*. 15: 337-349.
- Jerling, H. L., Vivier, L., Cyrus, D.P. y R.K. Owen. 2010. Initial characterization of the mesozooplankton community of the Mfolozi- Msunduzi estuarine system, KwaZulu-natal, South Africa, during a low-flow period. *African Journal of Aquatic Science*. 35(2): 117-122.
- Johnson, W.S. y D.M. Allen. 2012. *Zooplankton of the Atlantic and Gulf Coast: A Guide to Their Identification and Ecology*. 2da Ed. JHU Press. UK. 452 p.
- Kibirige, I., y R. Perissinotto. 2003. The zooplankton community of the Mpenjati estuary, a south african temporarily open/closed system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 58(4): 727-741.
- Kibirige, I., Perissinotto, R. y X. Thwala. 2006. A comparative study of zooplankton dynamics in two subtropical temporarily open/closed estuaries, South Africa. *Marine Biology*. 148(6): 1307-1324.
- Kozlowsky-Suzuki, S. y R.L. Bozelli. 2004. Resilience of a zooplankton community subjected to marine intrusion in a tropical coastal lagoon. *Hydrobiologia*. 522: 165–177.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd ed. Addison-Wesley. Educational Publishers, Inc. 620 p.

- Lande R., DeVries P.J. y T.R. Walla. 2000. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos*. 89: 601–605.
- Landry, M.R. y A. Calbet. 2004. Microzooplankton production in the oceans. *ICES Journal of Marine Science*. 61: 501–507.
- Lara-Domínguez, A.L., Day, J.W., Yáñez-Arancibia A. y E. Sáinz-Hernández. 2006. A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha lagoon, Gulf of Mexico. En: V.P. Singh y Y. Jun Xu (Eds). *Coastal Hydrology and Processes*. 413-422. USA: Water Resources Publications, LLC.
- Lavaniegos, B.E. 2007. El papel del zooplancton en la transferencia del carbono en el Océano. En: Hernández de la Torre Benigno y Gaxiola Castro Gilberto (Ed.) "*Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*". Instituto Nacional de Ecología. 129-139p.
- Legaria, M.L. 2003. Dinámica del fitoplancton y su relación con variables fisicoquímicas en la laguna costera La Mancha, Ver, México. Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología.
- Leite, N., Magalhães, A., Borges-Palma, M., Flores-Montes, M., Cajueiro, C.P. y R. Marinho da Costa. 2013. Diel variation in the zooplankton of a highly dynamic Amazonian estuary. *Journal of Coastal Research*. 65: 1146-1151.
- Li-Lee C. y V.C. Chong. 2011. Copepod community structure and abundance in a tropical mangrove estuary, with comparisons to coastal waters. *Hydrobiologia*. 666: 127 – 143.
- Marques, S.C., Pardal, M.A., Pereira, M.J., Goncalves, F., Marques, J.C. y U.M.

- Azeiteiro. 2007. Zooplankton distribution and dynamics in a temperate shallow estuary. *Hydrobiologia*. 587: 213-223.
- Marques, S.C., Azeiteiro, U.M., Martinho, F., Viegas, I. y M.A. Pardal. 2009. Evaluation of estuarine mesozooplankton dynamics at a fine temporal scale: The role of seasonal, lunar and diel cycles. *Journal of Plankton Research*. 31(10): 1249-1263.
- Marques, S.C., Azeiteiro U.M., Marques J.C., Neto, J. y M.A. Pardal. 2006. Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research*. 28: 297-312.
- Márquez, B., Marín, B., Zoppi E. y C. Moreno. 2006. Zooplankton del Golfo de Cariaco. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*. 44(1): 61 – 78.
- Márquez, B., Baumar, M., Díaz-Ramos, J.R., Troccoli, L. y S. Subero-Pino. 2007. Seasonal and vertical variation of macrozooplankton biomass in the Mochima Bay, Sucre State, Venezuela, during 1997-1998. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 42(3): 241-252.
- McEachran, J.D. y J.D. Fechhelm. 2005. *Fishes of the Gulf of Mexico*. Scorpaeniformes to Tetraodontiformes. University of Texas Press. 1014 pp.
- Mendoza, E., Castillo-Rivera, M., Zarate-Hernández, R. y S. Ortiz-Burgos. 2009. Seasonal variations in the diversity, abundance and composition of species in an estuarine fish community in the Tropical Eastern Pacific, Mexico. *Ichthyol Research*. 56: 330-339.
- McGarigal, K., Cushman, S. y S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York: 283 pp.

- Millán-Núñez, R., Millán-Núñez, E., Álvarez-Borrego, S., Trees, C.C. y E. Santamaría del Ángel. 2004. Variabilidad de la comunidad del fitoplancton en Bahía San Quintín estimada mediante el análisis de pigmentos. *Ciencias Marinas*. 30(1A): 145-153.
- Modéran, J., Bouvais, P., Valérie, D., LeNoc, S., Simon-Bouhet, B., Niquil, N., Miramand, P. y D. Fichet. 2010. Zooplankton community structure in a highly turbid environment (Charente estuary, France): Spatio-temporal patterns and environmental control. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 88: 219-232.
- Moreno-Casasola P. (Ed.) *Entornos Veracruzanos: la Costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver, México. 574p.
- Moreno-Casasola, P. y R. Monroy. 2006. Introducción. 17-22. En: Moreno-Casasola P. (Ed.) *Entornos Veracruzanos: la Costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver, México. 574p.
- Morgado, F., Queiroga, H., Melo, F. y J.C. Sorbe. 2003. Zooplankton abundance in a coastal station off the Ria de Aveiro inlet (north-western Portugal): relation with tidal and day-night cycles. *Acta Oecologica*. 24(1): 175-181.
- Morgado, F., Pastorinho, M.R., Quintaneiro, C., y P. Re. 2006. Vertical distribution and trophic structure of the macrozooplankton in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Portugal). *Scientia Marina*. 70(2): 177-188.
- Mouny, P. y J. Dauvin. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta*. 25: 13-22.
- Muciño-Márquez, R.E., Figueroa-Torres, M.G. y A. Esquivel-Herrera. 2011. Variación

nictemeral de la comunidad fitoplanctónica y su relación con las especies formadoras de florecimientos algales nocivos en la boca de la laguna costera de Sontecomapan, Veracruz, México. *CICIMAR Oceanides*. 26(1): 19-31.

Mujica A, ML Nava, M Saavedra, J Pereira y A. Vargas. 2013. Distribución y abundancia de larvas de *Munida gregaria* (Fabricius, 1793), *Sergestes arcticus* Kröyer, 1855 y *Neotrypaea uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) entre Puerto Montt (41°30'S) y Laguna San Rafael (46°30'S), sur de Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 41(5): 828-838.

Munro, J., Caunt, V., Thompson, R. y P. Reason. 1973. The spawning seasons of Caribbean reef fishes. *Journal of Fish Biology*. 5: 69-84.

Nakajima, R., Teruaki, Y., Othman, B.H.R. y T. Toda. 2008. Diel variation in abundance, biomass and size composition of zooplankton community over a coral-reef in Redang Island, Malaysia. *Plankton and Benthos Research*. 3(4): 216-226.

N'doua, R., Marcel, A., N'guessan, M., Pagano, M., N'douba, V. y J. N'guessan. 2009. Spatio-temporal variations of the zooplankton abundance and composition in a West African tropical coastal lagoon (Grand-Lahou, Cote d'Ivoire). *Hydrobiologia*. 624(1): 171 – 189.

Ordóñez-López, U. y M. Ornelas-Roa. 2003. Variaciones de la comunidad de copépodos pláncnicos en el gradiente estuarino-costero de Celestún, Yucatán, México. *Hidrobiológica*. 13(3): 231-238.

Palma, S. y S. Rosales. 1995. Composición, distribución y abundancia estacional del macroplankton de la bahía de Valparaíso. *Investigaciones Marinas*. 23: 49-66.

Pantaleón-López, B., Aceves G. e I.A. Castellanos. 2005. Distribución y abundancia

del zooplancton del complejo lagunar Chacahua-La Pastoría, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76: 63-60.

Perissinotto, R., Walkerb, D.R., Webb, P., Wooldridge, T.H. y R. Bally. 2000. Relationships between zoo- and phytoplankton in a warm-temperate, semi-permanently closed estuary, South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 51: 1–11.

Perissinotto, R., Stretch, D.D., Whitfield, A.K., Adams, J.B., Forbes, A.T. y N.T. Demetriades. 2010. *Temporarily open/closed estuaries in South Africa*. New York: Nova Science Publishers.

Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley. USA.

Price, W.W. 1982. Key to the shallow water Mysidacea of the Texas coast with notes on their ecology. *Hydrobiologia*. 93: 9-21.

Primo, A., Azeiteiro, U., Cotrim Marques, S., Martinho, F. y M. Pardal. 2009. Changes in zooplankton diversity and distribution pattern under varying precipitation regimes in a southern temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 82: 341-347.

Ramos-Percastre, J.A. 2015. "Variación nictímera y mensual de la abundancia fitoplanctónica de la laguna La Mancha, Ver., durante un ciclo anual (mayo 2012 a mayo 2013)". Tesis profesional. FES-Zaragoza, UNAM. Examen profesional: 17 de marzo del 2015.

Raymond, J.E. 1983. *Plankton and productivity in the ocean*, 824 pp. Pergamon Pres, New York.

- Rhyne, A., Ohs, C. y E. Stenn. 2009. Effects of temperature on reproduction and survive of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus pelagicus*. *Aquaculture*. 292: 53-59.
- Richards, W.J. 2006. *Early Stages of Atlantic Fishes: An Identification Guide for the Western Central North Atlantic*, Two Volume Set, Volumen 2. CRC Press. 1312 pp.
- Ríos-Jara, E., Pérez-Peña, M., Lizárraga-Chávez, L. y J.E. Michel-Morfín. 1996. Nuevos registros de gasterópodos de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas*. 22(3): 347-359.
- Rocha-Ramírez, A., Cházaro-Olvera, S. y M. Mueller-Meier. 1992. Ecología del Género *Callinectes* (Brachyura: Portunidae) en seis cuerpos de agua costeros del estado de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*.
- Rodríguez-Vargas, A.R. 2007. Los Sitios RAMSAR de Panamá o Humedales de Importancia Internacional. Centro de Estudios de Recursos Bióticos, Universidad de Panamá.
- Ruiz-Guerrero, M. y J. López-Portillo Guzmán. 2006. Los invertebrados. 341-361. En: Moreno-Casasola P. (Ed.) *Entornos Veracruzanos: la Costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver, México. 574p.
- Santangelo, J.M., Rocha, A., Bozelli, R.L., Carneiro, L.S. y F. de A. Esteves. 2007. Zooplankton responses to sandbar opening in a tropical eutrophic coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 71: 657-668.
- Sarkar, S.K., Singh, B.N. y A. Choudhury. 1986. Composition and variations in the abundance of zooplankton in the Hooghly estuary, West Bengal, India. *Proceedings of the Indian Academy of Science, Animal Sciences*. 95: 125-134.

- Sautour, B. y J. Castel. 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia*. 311: 139-151.
- Schallenberg, M., Hall, C.J. y C.W. Burns. 2003. Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Marine Ecology Progress Series*. 251: 181–189.
- SCOR-UNESCO. 1980. Determination of photosynthetic pigments in sea water, 69 pp. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology, Paris.
- Servicio Mareográfico Nacional. 2017. Tabla de predicción de mareas. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. < <http://www.mareografico.unam.mx/portal/docu/pronosticos>>
- Sieburth, J.M., Smetacek, C.N. y J.V. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*. 23:1256-1263.
- Silvano, R.A.M., MacCord, P.F.L., Lima, R.V. y A. Begossi. 2006. When does this fish spawn? Fishermen's local knowledge of migration and reproduction of Brazilian coastal fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 76(2-4): 371-386.
- Smith, B. y J.B. Wilson. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*. 76: 70–82.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480-488.

- Sokal, R.R. y F. Rohlf. 2012. *Biometry*: The principles and practice of statistics in biological research, 937 pp. W.H. Freeman, New York.
- Steinberg, D.K., y R.H. Condon. 2009. Zooplankton of the York River. *Journal of Coastal Research*. 57: 66-79.
- Sterza, J M., Ovalle, A. y L. Loureiro-Fernandes. 2008. Zooplankton distribution and abundance related to the hydrochemistry in a tropical Bay (south-east Brazil). *Cahiers De Biologie Marine*. 49(3): 229-245.
- Suárez-Morales, E. 1994. Copépodos pláncnicos de la Bahía de Chetumal, México (1990-1991). *Caribbean Journal of Science*. 30: 181-188.
- Suárez-Morales, E. y E. Rivera-Arriaga. 1998. Zooplankton e hidrodinámica en zonas litorales y arrecifales de Quintana Roo. *Hidrobiologia* 8: 19-32.
- Suarez-Morales, E., Gasca, R., Kim, I. H. e I. Castellanos. 1998. A new geographic and host record for *Argulus flavescens* Wilson, 1916 (Crustacea, Arguloida), from southeastern Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 62: 293-6.
- Suzuki, M.S., Ovalle, A.R.C. y E.A. Pereira. 1998. Effects of sand bar openings on some limnological variables in a hypertrophic tropical coastal lagoon of Brazil. *Hydrobiologia*. 368: 111–122.
- Suzuki, M.S., Figueiredo, R.O., Castro, S.C., Silva, C.F., Pereira, E.A., Silva, J.A. y G.T. Aragon. 2002. Sand bar opening in a coastal lagoon (Iquipari) in the northern region of Rio de Janeiro State: Hydrological and hydrochemical changes. *Brazilian Journal Biology*. 62(1): 51-62.

- Takahashi E, A Lansac-Tôha, J Dias y C Bonecker. 2014. Daily variation of zooplankton abundance and evenness in the Rosana reservoir, Brazil: biotic and abiotic inferences. *Iheringia, Série Zoologia*. 104(1): 21-31.
- Travieso-Bello, A.C. y A. Campos. 2006. Los componentes del paisaje. 139-150. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.) *Entornos Veracruzanos: la Costa La Mancha*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Ver, México. 574p.
- Taylor, C. 1993. The zooplankton of the forth estuary. *Aquatic Ecology*. 27: 87-99.
- Trégouboff, G. y M. Rose. 1957. *Manual de planctonologie Méditerranéenne*. Illustrations. Centre National de la Recherche Scientifique. París 128 p.
- Uc-Peraza, R.G. y V.H. Delgado-Blas. 2012. Determinación de la Concentración letal media (CL50) de cuatro detergentes domésticos biodegradables en *Laeonereis culveri* (Webster 1879) (Polychaeta: Annelida). *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*. 28: 137 – 144.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera. Análisis de siete tópicos*. A.G.T. Editor, México. 189p.
- Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez A.L. y J.W. Day. 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitat mediated by estuarine newton assemblages: Coupling of primary and secondary production. *Hidrobiology*. 264: 1-12.
- Varona-Cordero, F., Gutiérrez-Mendieta, F.J. y V.H. Rivera-Monroy. 2014. *In situ* response of phytoplankton to nutrient additions in a Tropical Coastal Lagoon, (La Mancha, Veracruz, Mexico). *Estuaries and Coasts*. 37: 1353-1375.
- Velazquez de la Cruz, G., Ramírez de León, J.A., Pérez-Castañeda, R., Reyes-López,

M.A. y A.V. Martínez-Vázquez. 2012. *Aprovechamiento de la Jaiba azul (Callinectes sapidus) en la Laguna Madre Tamaulipas*. Plaza y Valdez Editores. México.

Vieira, L., Azeiteiro, U., Ré, P., Pastorinho, R., Marques, J.C. y F. Morgado. 2003. Zooplankton distribution in a temperate estuary (Mondego estuary southern arm: Western Portugal). *Acta Oecologica*. 24: 163-173.

Villalobos F.A., De La Parra, V.R., Galván B.E., Cacho O.J. y M.A. Izaguirre., 1984. Estudio hidrobiológico de la laguna de la Mancha, Municipio de Actopan, Ver. 1979-1980. Cuadernos de divulgación. INIREB 15. 51p.

WoRMS Editorial Board. 2017. World Register of Marine Species. Available at: <http://www.marinespecies.org>

Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ta edición. Prentice Hall. 944 pp.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00067

Matrícula: 2141800993

VARIACIÓN ESTACIONAL Y NICTÍMERA DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DEL ZOOPLANCTON, DE LA LAGUNA LA MANCHA, VERACRUZ

En la Ciudad de México, se presentaron a las 13:00 horas del día 8 del mes de octubre del año 2018 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA
- DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ MENDIETA
- DRA. MARIA DEL ROCIO ZARATE HERNANDEZ
- DR. CESAR FLORES COTO
- DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: ANGELES MECALCO HERNANDEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



ANGELES MECALCO HERNANDEZ
ALUMNA

REVISÓ

LIC. JULIO CÉSAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA

VOCAL

DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ MENDIETA

VOCAL

DRA. MARIA DEL ROCIO ZARATE HERNANDEZ

VOCAL

DR. CÉSAR FLORES COTO

SECRETARIA

DRA. LAURA ELENA SANVICENTE AÑORVE