

ARTÍCULO

Variación estacional y nictímera en la distribución del zooplancton dominante en una laguna costera tropical

Seasonal and diel variation in the distribution of dominant zooplankton in a tropical coastal lagoon

Ángeles Mecalco-Hernández¹, Manuel Arnoldo Castillo-Rivera^{2*}, Laura Sanvicente-Añorve³, César Flores-Coto³ y Carlos Álvarez-Silva⁴

¹Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina C.P. 09340 Del. Iztapalapa, Ciudad de México, México

²Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina C.P. 09340 Del. Iztapalapa, Ciudad de México, México. *Autor para correspondencia: crma@xanum.uam.mx

³Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, C.P. 04510 Del. Coyoacán, Ciudad de México, México

⁴Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina C.P. 09340 Del. Iztapalapa, Ciudad de México, México

Abstract.- The dominant zooplankton of the La Mancha lagoon, Veracruz, Mexico, was analyzed with the objective of evaluating its seasonal and diel variability, as well as the influence of the main environmental variables on this variability. From May 2012 to April 2013, every month a 24-h cycle was completed, taking samples every 4 h, at the mouth of the lagoon. Simultaneously with zooplankton sampling, *in situ* environmental parameters such as temperature, dissolved oxygen, salinity, chlorophyll *a* and number of phytoplankton cells were recorded. We collected 54 taxa (mainly holoplankton) and 10 of them were considered dominant (total abundance > 0.5%). The zooplankton community was dominated mainly by two species of copepods (*Acartia tonsa* and *Pseudodiaptomus pelagicus*), as well as zoea larvae of brachyura (~85%). At seasonal level, the total abundance of zooplankton showed significant pulses throughout the year, one in February-March dominated by copepods and another in September-October, dominated by decapod larvae. On a diel scale, although total zooplankton abundance was significantly higher at night, only *P. pelagicus*, amphipods, megalopae, and other decapod larvae showed significant differences at this level. According to a Canonical Correspondence Analysis, the mouth stage (open/close), the number of cyanophytes and precipitation were the most important environmental factors in determining the abundance of the dominant zooplankton.

Key words: Zooplankton, canonical correspondence, ANOVA, intermittent, Veracruz

Resumen.- El zooplancton dominante de la laguna La Mancha, Veracruz, México, fue analizado con el objetivo de evaluar su variabilidad estacional y nictímera, así como la influencia que sobre él ejercen las principales variables ambientales. De mayo 2012 a abril 2013, cada mes se realizó un ciclo de 24 h, tomando muestras cada 4 h, en la boca de la laguna. Simultáneamente a la toma de muestras de zooplancton, se registraron parámetros ambientales *in situ* como la temperatura, oxígeno disuelto, salinidad, clorofila *a* y número de células fitoplanctónicas. Se capturaron 54 taxa (principalmente del holoplancton) y 10 de ellos fueron considerados dominantes (abundancia total > 0,5%). La comunidad estuvo dominada por dos especies de copépodos (*Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus pelagicus*), así como por larvas zoea de braquiuros (~85%). La abundancia total del zooplancton mostró pulsos significativos a lo largo del año, uno en febrero-marzo dominado por copépodos y otro en septiembre-octubre, dominado por larvas de decápodos. A pesar de que la abundancia total del zooplancton fue mayor en la noche, sólo *P. pelagicus*, anfípodos, megalopas y otras larvas de decápodo fueron significativos durante este período. De acuerdo con un Análisis de Correspondencia Canónica, el estado de la boca (abierto/cerrado), número de cianofitas y precipitación fueron los factores ambientales más importantes en la determinación de la abundancia del zooplancton dominante.

Palabras clave: Zooplancton, correspondencia canónica, ANOVA, intermitente, Veracruz

INTRODUCCIÓN

La comunidad del zooplancton está considerada entre los componentes más importantes de los ecosistemas

acuáticos, debido a su papel en la dinámica trófica y transferencia de carbono del fitoplancton a niveles tróficos superiores. Presenta una diversidad en su

estructura en términos de tamaño, dieta, forma de alimentarse y comportamiento (Raybaud *et al.* 2008), y suele ser utilizado como indicador de las condiciones prevalecientes en los cuerpos de agua, lo cual contribuye al mejor entendimiento de la función de los ecosistemas costeros (Primo *et al.* 2009, Araujo *et al.* 2017, Hemraj *et al.* 2017).

En sistemas someros que presentan una comunicación intermitente con el mar, la dinámica de las comunidades zooplanctónicas y de los mecanismos que influyen sobre la variación en su estructura, se ven intensamente afectados por dicho fenómeno, llegando a ser la condición de abierta o cerrada una variable reguladora importante (Deale *et al.* 2013). Asimismo, dichas variaciones ocurren a diferentes escalas de tiempo, como las nictímeras, estacionales e inter-anales (David *et al.* 2005).

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). 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).

Aunque las variaciones a escalas cortas de tiempo han sido principalmente documentadas para la comunidad del fitoplancton (Hall *et al.* 2015, Sin *et al.* 2015), se han observado cambios nictímeros en la composición y abundancia del zooplancton (Marques *et al.* 2009, Muciño-Márquez *et al.* 2011, Chew *et al.* 2015), los cuales se relacionan con condiciones de luz favorables, evasión de la depredación, disponibilidad de alimento y reproducción (Takahashi *et al.* 2014, Leach *et al.* 2015, Epifanio & Cohen 2016), lo que provoca movimientos verticales que ocurren con una frecuencia diaria (migraciones ‘diurno-nocturnas’), siendo el caso normal ascender al anochecer y descender al amanecer (Williamson *et al.* 2011, Chew *et al.* 2015, Vineetha *et al.* 2015).

Debido a las restricciones impuestas por la variabilidad de las condiciones ambientales, sólo unas pocas especies son capaces de desarrollarse en estos ambientes (Licandro *et al.* 2001), las cuales tienden a ser las dominantes dentro de la comunidad.

En México, los estudios sobre la dinámica de las comunidades del zooplancton se han enfocado principalmente en el Caribe (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga 1998, Álvarez-Cadena *et al.* 2007, 2009; Vásquez-Yeomas *et al.* 2012), existiendo un solo estudio para la región oeste del Golfo de México (Benítez-Díaz Mirón *et al.* 2014). Particularmente para laguna costera de La Mancha (Golfo de México Occidental), a pesar de ser sitio RAMSAR y que sobre esta área existen 85 referencias científicas (Contreras 2010), sólo una incluye información sobre constituyentes zooplanctónicos (Álvarez-Silva & Gómez-Aguirre 2000).

Así, el objetivo del presente estudio fue evaluar la variación estacional y nictímera del zooplancton dominante en una laguna costera tropical intermitente, con la hipótesis que esta variación está influida por las fluctuaciones temporales de factores ambientales abióticos y bióticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

La laguna La Mancha es un sistema somero micro-mareal, que se localiza en la parte central del estado de Veracruz, entre los 19°33'55"-19°35'44"N y 96°22'45"-96°23'39"O. La extensión lagunar es de 1,58 km² con una longitud aproximada de 3 km y rodeada por bosque de manglar, mostrando un patrón estacional de apertura/cierre de la barrera arenosa, la cual es regulada por las mareas, el viento y la descarga de agua dulce, lo cual tiene influencia sobre los procesos hidrológicos, biológicos y ecológicos del sistema (Lara-Domínguez *et al.* 2006). El clima es cálido-subhúmedo (Aw₂), definiéndose 2 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).

Para evaluar la dinámica estacional y nictímera del zooplancton dominante, se realizaron ciclos nictímeros de muestreo de mayo 2012 a abril 2013. En cada mes se completó un ciclo de 24 h, tomando muestras cada 4 h (6 muestras por ciclo), en el período de luna nueva, con el fin de maximizar el efecto luz/oscuridad (Castillo-Rivera *et al.* 2010). Durante el período de estudio, la boca de comunicación con el mar permaneció cerrada 5 meses

(mayo-junio 2012 y enero-marzo 2013) y abierta 7 (julio-diciembre 2012 y abril 2013). Las muestras de zooplancton se obtuvieron mediante arrastres circulares superficiales con una duración de 10 min, a una profundidad mínima de 1,5 m. Para el efecto se utilizó una red estándar de 150 μm en el tamaño de apertura de malla, 30 cm en el diámetro de la boca y 1 m de longitud. Los organismos se fijaron con formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio y posteriormente se conservaron en etanol al 70%.

En el laboratorio, los organismos fueron identificados hasta el nivel taxonómico posible, utilizando claves especializadas para el zooplancton en general (Trégouboff & Rose 1957, Gosner 1971, Johnson & Allen 2012), branquiuros (Suárez-Morales *et al.* 1998), copépodos (Campos & Suárez 1994), peracáridos (Price 1982), larvas y juveniles de peces (McEachran & Fechhelm 2005, Richards 2006).

La abundancia 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). Simultáneamente a cada muestreo se evaluaron variables abióticas y bióticas. La temperatura, salinidad y oxígeno disuelto se registraron con una sonda multiparamétrica modelo YSI 550A. 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)¹. Asimismo, se consideraron los promedios mensuales (correspondientes a 60 años) de la temperatura ambiental y la precipitación. En relación con las variables bióticas, se cuantificó la clorofila *a*, empleando la técnica propuesta por SCOR-UNESCO (1980). 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. También se consideraron los principales grupos fitoplanctónicos, cuyas muestras se tomaron con una botella tipo Van Dorn a 1 m de profundidad y se fijaron *in situ* con lugol. Para calcular la abundancia de cada grupo se utilizó el método de Utermöhl, analizando las muestras concentradas con ayuda de un microscopio invertido Motic (AE31).

¹Servicio Mareográfico Nacional. 2017. Tabla de predicción de mareas. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México. <<http://www.mareografico.unam.mx/portal/docu/pronosticos>>

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores para comparar la respuesta de la abundancia del zooplancton entre mes y día/noche, así como de su interacción entre estos factores. Para evaluar el efecto del estado de la conexión de la laguna con el mar abierto, sobre la abundancia del zooplancton, se utilizó un ANOVA de una vía.

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 abundancias del zooplancton dominante (variables dependientes) y a la de factores ambientales (variables independientes). 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 abundancia se evaluó por medio de los valores 'inter-set', derivados de este análisis (McGarigal *et al.* 2000). Para todos los análisis estadísticos, las abundancias de los organismos fueron transformados a raíz cuadrada de acuerdo con Sokal & Rohlf (2012).

RESULTADOS

Con relación a la variación de los factores ambientales, la temperatura alcanzó su máximo promedio mensual en julio (30,26°C), mientras que la mínima se registró en marzo (21,81°C), con un promedio mayor durante el día (27,97°C) que durante la noche (26,18°C). Los promedios mensuales de salinidad variaron de condiciones oligohalinas en junio (7), a condiciones euhalinas durante noviembre (32,7), con un promedio nocturno (21,0) mayor al diurno (19,93). El oxígeno registró su promedio mensual más alto en junio (6,63 mg l^{-1}), mientras que el mínimo fue registrado en septiembre (3,43 mg l^{-1}), con un valor promedio durante el día (5,84 mg l^{-1}) mayor al de la noche (5,24 mg l^{-1}). La altura de la marea registró su máximo promedio mensual en septiembre y el mínimo en diciembre (41,05 y 14,26 cm, respectivamente), con un promedio nocturno (26,82 cm) mayor al del día (25,30 cm). La clorofila *a* registró dos pulsos máximos, uno en febrero (60,39 mg l^{-1}) y otra en junio (52,12 mg l^{-1}), siendo mayor el promedio durante el día (22,53 mg l^{-1}) que en de la noche (12,95 mg l^{-1}). Siguiendo el mismo patrón estacional, las diatomeas registraron dos pulsos máximos, 845,25 cel l^{-1} en febrero y 667,83 cel l^{-1} en marzo, mientras que el promedio nocturno (541,25 cel l^{-1}) fue mayor que el diurno (523,21 cel l^{-1}). Las cianofitas también registraron dos pulsos de máxima

abundancia, uno en junio y otro en marzo (68,5 y 50,33 cel l⁻¹, respectivamente), siendo su abundancia promedio durante el día (14,46 cel l⁻¹) mayor que durante la noche (14,36 cel l⁻¹). Finalmente, los dinoflagelados se registraron solo en mayo (1,8 cel l⁻¹) y agosto (0,5 cel l⁻¹), y durante la noche (0,33 cel l⁻¹).

La comunidad zooplanctónica estuvo conformada por 54 taxa, de los cuales el 62% estuvo representado por grupos del holoplancton, mientras que el 38% restante consistió de grupos meroplanctónicos. Del total de taxa identificados, 44 no alcanzaron más del 0,5% de la abundancia total anual, por lo que sólo 10 fueron considerados dominantes en el presente estudio. Así, el zooplancton dominante comprendió 4 especies de copépodos (*Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus pelagicus*, *Tortanus setacaudatus* y *Temora turbinata*), presentando en conjunto una abundancia total de 104.220,64 ind. m⁻³. El resto del zooplancton dominante estuvo representado por larvas zoea de braquiura, larvas megalopa (principalmente *Callinectes* spp.), otras larvas de decápodo, anfípodos (principalmente *Gammarus* spp.), huevos de pez y ctenóforos (*Pleurobrachia pileus*) (Tabla 1).

A nivel estacional, los promedios mensuales de la abundancia total del zooplancton registraron un pulso máximo durante marzo con 12.737,71 ind. m⁻³, seguido por otro durante octubre y septiembre, con abundancias de 3.995,50 y 3.134,83 ind. m⁻³, respectivamente (Fig. 1A). En relación con el comportamiento del zooplancton dominante, los máximos pulsos de abundancia de cada uno de estos mostraron una sucesión a lo largo del año. Así, los copépodos *T. setacaudatus* alcanzaron el mayor número de individuos en febrero, seguido por los máximos de abundancia de los copépodos *A. tonsa* y *P. pelagicus* durante marzo (Fig. 1A). El mayor número de larvas zoea y otras larvas de decápodos se observó en septiembre y octubre, período durante el cual, la boca del sistema estuvo abierta, permitiendo una comunicación directa con el mar. Por su parte, el ctenóforo *P. pileus* fue capturado solo en enero y el mayor número huevos de peces se observó en diciembre y febrero (Fig. 1B). De acuerdo con los resultados del ANOVA de dos factores (Tabla 2), todos los pulsos mostraron diferencias significativas entre los meses del año de estudio. Asimismo, en todos los casos, excepto para el de otras larvas de decápodos, el patrón estacional observado fue independiente de la variabilidad nictímera (*i.e.*, interacciones entre factores no significativas, $P > 0,14$).

Tabla 1. Abundancias totales del zooplancton dominante durante el año de muestreo / Total abundances of dominant zooplankton during the sampling year

	Abundancia (ind. m ⁻³)	Abundancia relativa (%)	Clave
<i>Acartia tonsa</i>	55.126,30	32,20	At
<i>Pseudodiaptomus pelagicus</i>	39.507,96	23,08	Pp
<i>Tortanus setacaudatus</i>	8.249,14	4,82	Ts
<i>Temora turbinata</i>	1.337,24	0,78	Tt
Larva zoea braquiura	50.020,74	29,22	Lz
Otras larvas de decápodos	6.857,32	4,01	OI
Megalopa	2.917,88	1,71	Mg
Anfípodos	1.689,07	0,99	An
Huevo de pez	1.368,96	0,80	Hp
<i>Pleurobrachia pileus</i>	1.000,16	0,58	Pi
Zooplancton total	171.173,00	100	

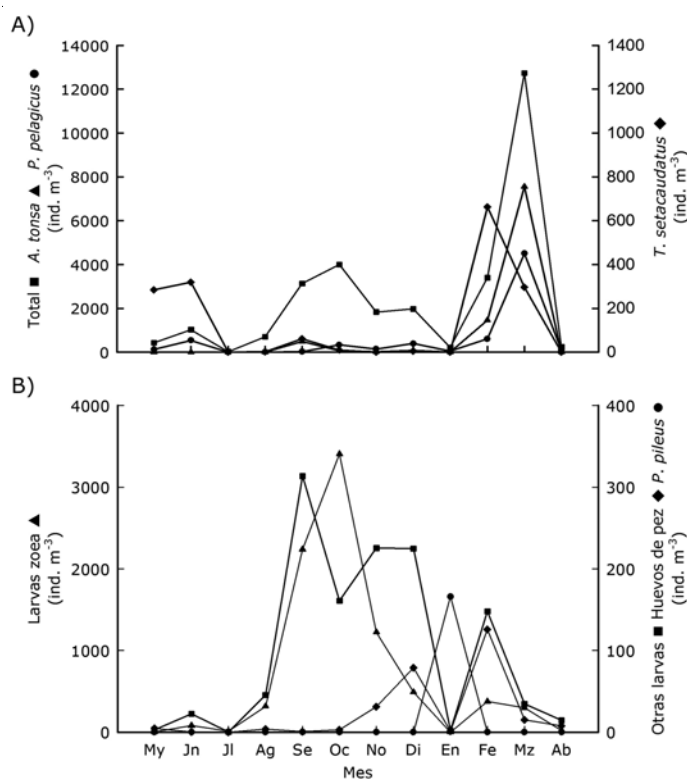


Figura 1. Variación de los promedios mensuales de las abundancias (ind. m⁻³) del zooplancton. A) zooplancton total y copépodos dominantes, B) otros componentes dominantes / Mean monthly variation in zooplankton abundances (ind. m⁻³). A) total zooplankton and dominant copepods, B) other dominant components

A nivel nictímero, el número total promedio de individuos capturados durante periodos de oscuridad fue mayor que en periodos de luz (3.673 y 1.217,03 ind. m⁻³ respectivamente), existiendo diferencias significativas entre la noche y el día (Tabla 2). Sin embargo, a nivel individual, el efecto día/noche tuvo influencia significativa solo para el copépodo *P. pelagicus*, megalopas, otras larvas y anfípodos, aunque para el caso de otras larvas, la variación nictímera no fue independiente de la variación estacional (*i.e.*, interacción entre factores significativas, $P = 0,007$). En todos estos casos, las abundancias promedio fueron menores durante las horas de luz y mayores en horas de penumbra (06:00 y

18:00 h) y media noche (22:00-02:00 h; Fig. 2). En el caso del copépodo *T. turbinata*, no se registraron diferencias significativas a nivel estacional ni nictímero (P 's > 0,05).

En cuanto a la ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica, ésta permitió determinar la relación entre las abundancias del zooplancton dominante y las variables ambientales. Los primeros dos ejes explicaron el 65,05% de la varianza acumulada, con correlaciones abundancias-variables ambientales relativamente altas (Tabla 3). De acuerdo con las correlaciones inter-set, para el primer eje, el estado de la boca, la precipitación, el oxígeno disuelto y la temperatura

Tabla 2. Resultados de la ANOVA de dos factores para evaluar el efecto estacional (mes) y nictímero (día/noche) sobre las abundancias de los componentes dominantes y del zooplancton total / Results of two-factor ANOVA to test seasonal (month) and diel (day/night) effects on the abundances of the dominant components and total zooplankton

	Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
Zooplancton total	Estacional	11	5.800,785	10,972	<0,001
	Nictímero	1	10.581,452	20,014	<0,001
	Interacción	11	755,997	1,430	0,194
	Error		528,704		
<i>A. tonsa</i>	Estacional	11	3.491,570	8,426	<0,001
	Nictímero	1	932,085	2,249	0,141
	Interacción	11	491,161	1,185	0,325
	Error		414,382		
<i>P. pelagicus</i>	Estacional	11	1.554,888	4,500	<0,001
	Nictímero	1	3.492,024	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		
Larvas zoea	Estacional	11	1.801,458	5,085	<0,001
	Nictímero	1	818,486	2,310	0,136
	Interacción	11	558,013	1,575	0,140
	Error		354,294		
Otras larvas	Estacional	11	143,999	3,756	<0,001
	Nictímero	1	776,268	20,245	<0,001
	Interacción	11	107,600	2,806	0,007
	Error		38,765		
Megalopas	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		
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		
<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		

ambiental fueron los factores ambientales más importantes sobre la variación de las abundancias del zooplancton; mientras que para el segundo eje fueron el número total de cianofitas, la temperatura ambiental y el estado de la boca. Asimismo, las correlaciones interset señalaron una baja incidencia de las diatomeas totales y la temperatura *in situ*, sobre el comportamiento de las abundancias (Tabla 3).

En el diagrama de ordenación, la longitud y dirección de las flechas indican la importancia relativa y dirección de cambio de las variables ambientales. Debido a que el estado de la boca y el efecto día/noche son variables categóricas binarias, los correspondientes vectores indican una tendencia a las horas luz y a la boca abierta en la dirección de las flechas (Fig. 3). En relación con esto, se observa que las tendencias de los gradientes

Tabla 3. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) aplicado a los datos de abundancia del zooplancton y parámetros ambientales / Results of Canonical Correspondence Analysis (CCA) applied to zooplankton and environmental data

	Eje 1	Eje 2
Porcentaje acumulado constreñido	42,189	65,046
Correlación especies-variables ambientales	0,909	0,679
Correlación interset 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	0,378	-0,354
Clorofila <i>a</i>	0,263	-0,102
Temperatura	-0,262	0,001
Salinidad	0,119	0,246
Dinoflagelados	0,094	-0,098
Marea	-0,056	0,005
Día/Noche	0,039	-0,217
Diatomeas	-0,023	-0,210

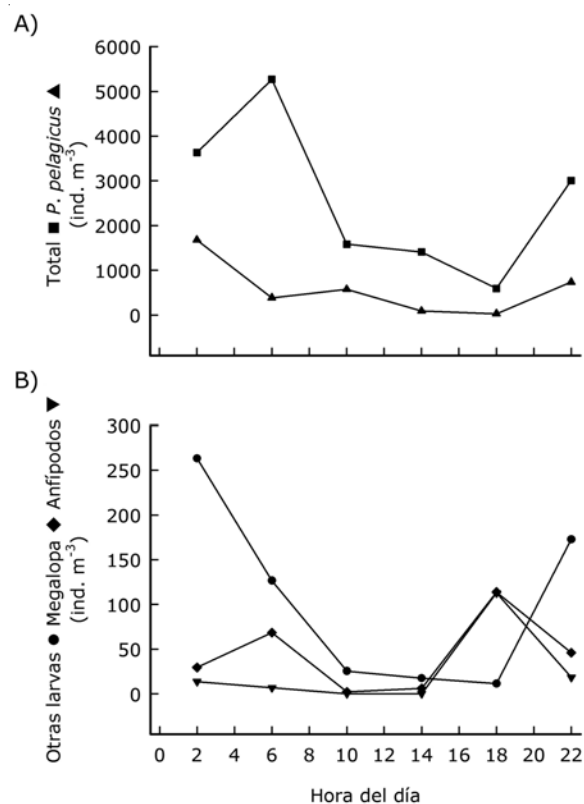


Figura 2. Variación nictímera de los promedios de las abundancias (ind. m⁻³) del zooplancton. A) zooplancton total y *P. pelagicus*, B) megalopas, anfípodos y otras larvas / Mean diel variation in zooplankton abundances (ind. m⁻³). A) total zooplankton and *P. pelagicus*, B) megalopae, amphipods and other larvae

ambientales más importantes están relacionadas simultáneamente con ambos ejes. Así, hay un gradiente principal que va de los valores negativos en el eje 1 y positivos en el eje 2, hacia los valores positivos en el eje 1 y negativos 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 desde los valores negativos hacia los valores positivos en ambos ejes, el cual se relaciona con la precipitación y la temperatura ambiental, y en sentido contrario con la salinidad (Fig. 3).

En relación con las preferencias diferenciales de hábitat (nichos), las especies *T. setacaudatus*, *A. tonsa* y *P. pelagicus*, se ubican entre los valores positivos del eje 1 y los negativos del eje 2, predominando bajo condiciones de boca cerrada, alta concentración de cianofitas y altas concentraciones de oxígeno disuelto. Por el contrario, *T. turbinata*, larvas zoea, megalopas y otras larvas, se localizan entre los valores negativos del eje 1 y los positivos del eje 2, relacionándose con las condiciones de boca abierta, precipitaciones relativamente altas y mareas altas. Un tercer conjunto de componentes zooplanctónicos fue conformado por *P. pileus*, huevos de pez y anfípodos, los cuales se localizan entre los valores positivos en ambos ejes y están principalmente influenciados por temperaturas ambientales y precipitación bajas, con correspondientes salinidades altas.

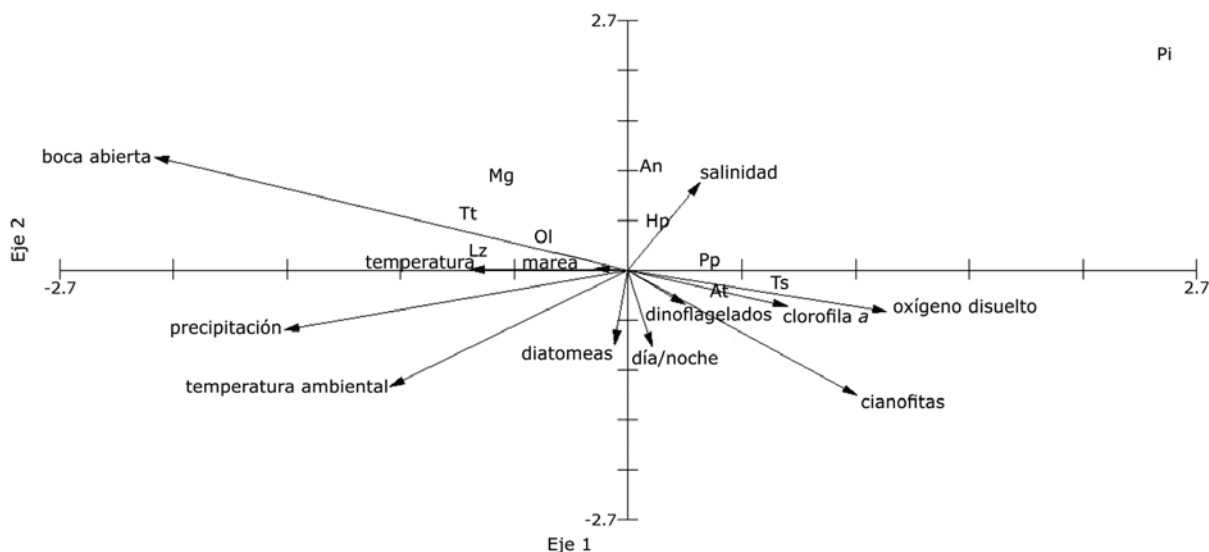


Figura 3. Diagrama de ordenación del ACP aplicado a las matrices de datos de los grupos de zooplancton y variables ambientales. Se muestran las preferencias diferenciales de hábitat (nichos) del zooplancton dominante, de acuerdo con claves de la Tabla 1 / Canonical correspondence analysis bi-plot applied to data matrices of zooplankton groups and environmental variables. The differential habitat preferences (niches) of the dominant zooplankton are also indicated by the codes in Table 1

De acuerdo a los resultados del ACC, el estado de la boca de comunicación con el mar mostró una fuerte influencia en la ordenación de la abundancia del zooplancton. En este sentido, el ANOVA de una vía reveló diferencias significantes entre los estados de la boca (abierta/cerrada), para 7 de los taxa 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.

DISCUSIÓN

Los factores ambientales mostraron una variación estacional y nictímera principalmente relacionada con el estado de la boca (abierta/cerrada), régimen de precipitación y ciclo luz/oscuridad. En este sentido, la comunidad del zooplancton es fuertemente influenciada por parámetros hidro-dinámicos, debido a sus ciclos de vida cortos (Kelly *et al.* 2016), por lo que responden rápidamente a cambios en los parámetros abióticos y bióticos (David *et al.* 2005).

En la laguna La Mancha, del total de individuos contabilizados, los copépodos fueron el grupo dominante (>60%), coincidiendo con lo expuesto en otros estudios, donde se menciona que generalmente éste es el grupo dominante dentro de las comunidades zooplanctónicas

(Johnson & Allen 2012). Dentro de los copépodos, las especies *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus pelagicus*, ambas consideradas como estuarinas (Rhyne *et al.* 2009), fueron las más abundantes, lo cual también es relativamente común para muchos otros estuarios y áreas costeras (Marques *et al.* 2006, Modéran *et al.* 2010, Liu *et al.* 2017, Teixeira-Amaral *et al.* 2017).

La mayor abundancia de ambas especies durante marzo coincide con lo encontrado por Primo *et al.* (2009) para el estuario de Mondego en Portugal y puede relacionarse con el mayor promedio mensual de clorofila *a* en febrero y con un segundo pulso de cianofitas en marzo.

La presencia del copépodo marino *Tortanus setacaudatus* en 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 y alta productividad, para alcanzar su mayor abundancia. La dinámica de apertura/cierre de la boca de comunicación con el mar es un factor clave en la presencia o ausencia de estas especies, debido a que variaciones en la salinidad cambia de manera dramática la composición de las comunidades biológicas, mostrando alternancia de especies marinas a estuarinas (Kibirige & Perissinotto 2003). Este patrón de mayor abundancia de copépodos durante periodos cerrados del sistema ha sido también observado en estuarios de Sudáfrica (Kibirige *et al.* 2006)

y puede ser ejemplo de que la composición del zooplancton cambia gradualmente a través del año, como respuesta a cambios en factores ambientales, generando sucesiones estacionales (Modéran *et al.* 2010, Magalhaes *et al.* 2015).

El segundo componente en importancia del zooplancton fueron las larvas de decápodo (zoea, megalopa y otras larvas). Estacionalmente, la mayor abundancia 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.

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 cierre. Similarmente, Palma & Rosales (1995) lo reportan como el más abundante con un 1% del total del macroplankton, encontrándolo principalmente de mediados de invierno a primavera. Cabe señalar que, durante su presencia en el sistema, la abundancia 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.* 2003).

En relación con la máxima abundancia 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) (Blaber 2000, Silvano *et al.* 2006), fenómeno consistente con los resultados obtenidos en el presente estudio, donde se alcanzó la mayor abundancia de este grupo durante diciembre y febrero.

La ocurrencia de larvas de decápodos y huevos de pez durante casi todo el año acentúa la importancia de las lagunas costeras como sitios de reproducción y crianza

para muchas especies de importancia ecológica y/o comercial (Day *et al.* 2013).

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 (Williamson *et al.* 2011, Chew *et al.* 2015, Vineetha *et al.* 2015), siendo este el patrón que presentó la abundancia total de zooplancton en el presente estudio. Sin embargo, individualmente el efecto día/noche fue significativo sólo para el copépodo *P. pelagicus*, larvas megalopa, otras larvas y anfipodos. En el caso particular de *P. pelagicus* se ha observado que las especies de este género se asocian al sustrato en el día y durante la noche se puede incrementar su presencia en la columna de agua (Johnson & Allen 2012). Este comportamiento principalmente nictímero también se puede relacionar con estrategias para evitar competencia inter-específica, evasión de depredadores y reproducción, así como con la disponibilidad de alimento (Rhyne *et al.* 2009, Leach *et al.* 2015, Epifanio & Cohen 2016).

De acuerdo con los resultados del ACC, las principales variables ambientales en regular la estructuración de la abundancia del zooplancton dominante fueron el estado de la boca, cianofitas totales, temperatura ambiental y régimen de precipitación. Estos factores ambientales definieron la formación de 3 conjuntos del 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 a 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 las abundancias del zooplancton dominante, 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. En este sentido, la precipitación ha sido reportada 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 aislamiento con el océano ocurre cuando la precipitación alcanza sus niveles más bajos o es nula, desarrollándose la barrera arenosa, seguido 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, provocando de nueva cuenta la conexión con el mar (Carrasco *et al.* 2010, Perissinotto *et al.* 2010). Por otra parte, se ha considerado que las mareas son los principales mecanismos transportadores de plancton en las zonas costeras (Borgianini *et al.* 2012), lo cual explicaría la mayor abundancia de larvas durante meses correspondientes a boca abierta. Esto coincide con lo expuesto por Qin *et al.* (2015), quienes señalan que, durante la estación lluviosa, se presenta el reclutamiento de larvas de crustáceos.

Finalmente, el tercer conjunto incluye a *P. pileus*, anfipodos y huevos de pez que están principalmente influidos por temperaturas ambientales y precipitaciones bajas. En este sentido y de acuerdo con los resultados, variables histórico-regionales como la temperatura ambiental y precipitación fueron más importantes en la determinación de la distribución de las abundancias del zooplancton que las variables consideradas en campo (como la temperatura *in situ*). Esto implica que la consideración de escalas espaciotemporales 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.

La variabilidad en la abundancia del zooplancton en la laguna La Mancha se encuentra condicionada por la interacción de factores tanto bióticos como abióticos a diferentes escalas de tiempo, lo cual pudo ser registrado gracias a la consideración simultánea de la variación estacional y nictímera. El zooplancton estuvo dominado por los copépodos *A. tonsa* y *P. pelagicus*, y por larvas zoea de braquiura, existiendo una combinación de especies propias de aguas estuarinas con especies introducidas del mar adyacente, como consecuencia de la dinámica apertura/cierre de la boca de comunicación con el mar. Esta dinámica también permite la sincronización de fases de desarrollo larval de organismos meroplactónicos, con condiciones locales de la laguna, lo que les permite acceder a condiciones apropiadas de alimentación y reproducción. Esto justifica que a nivel

mundial las aguas estuarinas sean consideradas como áreas de protección para un gran número de especies de invertebrados.

AGRADECIMIENTOS

Los autores hacen un reconocimiento y agradecen a los miembros del Laboratorio de Peces, de la Universidad Autónoma Metropolitana por el valioso apoyo en el trabajo de campo. Se agradece a CONACYT por la beca de estudios de doctorado otorgada a Ángeles Mecalco Hernández. Se agradece también el aporte de los evaluadores anónimos del manuscrito por sus pertinentes sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Cadena JN, U Ordóñez-López, D Valdés-Lozano, AR Almaral-Mendivil & A Uicab-Sabido. 2007.** Estudio anual del zooplancton: composición, abundancia, biomasa e hidrología del norte de Quintana Roo, mar Caribe de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 421-430.
- Álvarez-Cadena JN, U Ordóñez-López, AR Almaral-Mendivil & A Uicab-Sabido. 2009.** Composition and abundance of zooplankton groups from a coral reef lagoon in Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico, during an annual cycle. *Revista de Biología Tropical* 57: 647-658.
- Álvarez-Silva C & S Gómez-Aguirre. 2000.** Listado actualizado de la fauna de copépodos (Crustacea) de las Lagunas Costeras de Veracruz. *Hidrobiológica* 10: 161-164.
- Araujo AV, CO Dias & LC Bonecker. 2017.** Effects of environmental and water quality parameters on the functioning of copepod assemblages in tropical estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 194: 150-161.
- Benítez-Díaz Mirón MI, ME Castellanos-Páez, G Garza-Mouriño, MJ Ferrara-Gerrero & M Pagano. 2014.** Spatiotemporal variations of zooplankton community in a shallow tropical brackish lagoon (Sontecomapan, Veracruz, Mexico). *Zoological Studies* 53:59. <<https://doi.org/10.1186/s40555-014-0059-6>>
- Blaber SJM. 2000.** Tropical estuarine fishes: Ecology, exploitation and conservation, 372 pp. Blackwell Science, Oxford.
- Borgianini S, R Styles & RJ Brodie. 2012.** Simple model of megalopal transport in narrow river-dominated estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 452: 179-191.
- Campos A & E Suárez. 1994.** Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe: Biología y sistemática, 352 pp. CIQRO-CONACYT, México.
- Carrasco NK, R Perissinotto & 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.

- Castillo-Rivera M, R Zarate-Hernández, S Ortiz-Burgos & 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.
- Chew LL, VC Chong, AL Ooi & A Sasekumar. 2015.** Vertical migration and positioning behavior of copepods in a mangrove estuary: Interactions between tidal, diel light and lunar cycles. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 152: 142-152.
- Contreras F. 2010.** Ecosistemas costeros mexicanos una actualización, 514 pp. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México.
- David V, S Sautour, C Pierre & 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 JW, WM Kemp, A Yáñez-Arancibia & BC Crump. 2013.** *Estuarine ecology*, 568 pp. Wiley-Blackwell, New York.
- Deale M, R Perissinotto & NK 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.
- Epifanio CE & JH Cohen. 2016.** Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: A review. *Journal of Experimental of Marine Biology and Ecology* 482: 85-105.
- Fraser JH. 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.
- Gibbons MJ, E Buecher & 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.
- Gosner KL. 1971.** Guide to identification of marine and estuarine invertebrates, 693 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Hall NS, AC Whipple & HW Paerl. 2015.** Vertical spatio-temporal patterns of phytoplankton due to migration behaviors in two shallow, microtidal estuaries: Influence on phytoplankton function and structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 162: 7-21.
- Hemraj DA, MA Hossain, QF Ye, JG Qin & SC Leterme. 2017.** Plankton bioindicators of environmental conditions in coastal lagoons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 184: 102-114.
- Johnson WS & DM Allen. 2012.** Zooplankton of the Atlantic and Gulf Coast: A guide to their identification and ecology, 452 pp. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Kelly P, L Clementson, C Davies, S Corney & K Swadling. 2016.** Zooplankton responses to increasing sea surface temperatures in the southeastern Australia global marine hotspot. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 180: 242-257.
- Kibirige I & 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, R Perissinotto & X Thwala. 2006.** A comparative study of zooplankton dynamics in two subtropical temporarily open/closed estuaries, South Africa. *Marine Biology* 148(6): 1307-1324.
- Lara-Domínguez AL, JW Day, A Yáñez-Arancibia & E Sáinz-Hernández. 2006.** A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha, Gulf of México. In: Singh VP & YJ Xu (eds). *Coastal hydrology processes*, pp. 413-422. Water Resources Publications, Highlands Ranch.
- Leach TH, CE Williamson, N Theodore, JM Fischer & MH Olson. 2015.** The role of ultraviolet radiation in the diel vertical migration of zooplankton: An experimental test of the transparency-regulator hypothesis. *Journal of Plankton Research* 37(5): 886-896.
- Licandro P, A Conversi, F Ibañez & J Jossi. 2001.** Time series analysis of interrupted long-term data set (1961-1991) of zooplankton abundance in Gulf of Maine (northern Atlantic, USA). *Oceanologica Acta* 24: 453-466.
- Liu H, X Zhang, Q Yang, T Zuo & A Quigg. 2017.** Mesozooplankton dynamics in relation to environmental factors and juvenile fish in a subtropical estuary of the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research* 33(5): 1038-1050.
- Magalhães A, LCC Pereira & RM da Costa. 2015.** Relationships between copepod community structure, rainfall regimes, and hydrological variables in a tropical mangrove estuary (Amazon coast, Brazil). *Helgoland Marine Research* 69: 123-136.
- Marques SC, UM Azeiteiro, JC Marques, JM Neto & MA Pardal. 2006.** Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research* 28: 297-312.
- Marques SC, U Azeiteiro, F Martinho, I Viegas & MA 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.
- McEachran JD & JD Fechhelm. 2005.** Fishes of the Gulf of Mexico, 1014 pp. University of Texas, Austin.
- McGarigal K, S Cushman & S Stafford. 2000.** Multivariate statistics for wildlife and ecology research, 283 pp. Springer-Verlag, New York.
- Millán-Núñez R, E Millán-Núñez, S Álvarez-Borrego, CC Trees & 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, P Bouvais, D Valérie, S LeNoc, B Simon-Bouhet, N Niquil, P Miramand & 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.
- Muciño-Márquez RE, MG Figueroa-Torres & 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 Océanides* 26(1): 19-31.
- Mujica A, ML Nava, M Saavedra, J Pereira & 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.
- Palma S & S Rosales. 1995.** Composición, distribución y abundancia estacional del macroplankton de la bahía de Valparaíso. *Investigaciones Marinas* 23: 49-66.
- Perissinotto R, DD Stretch, AK Whitfield, JB Adams, AT Forbes & NT Demetriades. 2010.** Temporarily open/closed estuaries in South Africa, 145 pp. Nova Science Publishers, New York.
- Price WW. 1982.** Key to the shallow water Mysidacea of the Texas coast with notes on their ecology. *Hydrobiologia* 93: 9-21.
- Primo A, U Azeiteiro, S Cotrim-Marques, F Martinho & 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.
- Qin H, S Qiang, T Chu, S Wang & J Wu. 2015.** Import and export fluxes of macrozooplankton are taxa- and season-dependent at Jiuduansha marsh, Yangtze River estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 163: 254-264.
- Raybaud V, P Nival, L Mousseau, A Gubanova, D Altukhov, S Khvorov, F Ibanez & V Andersen. 2008.** Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: Species composition, abundance and diversity. *Biogeosciences* 5: 1765-1782.
- Rhyné A, C Ohs & E Stenn. 2009.** Effects of temperature on reproduction and survival of the calanoid copepod *Pseudodiaptomus pelagicus*. *Aquaculture* 292: 53-59.
- Richards WJ. 2006.** Early stages of Atlantic fishes. An identification guide for the western central North Atlantic, 1312 pp. CRC Press, Florida.
- SCOR-UNESCO. 1980.** Determination of photosynthetic pigments in sea water, 69 pp. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology, Paris.
- Silvano RAM, PFL MacCord, RV Lima & 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.
- Sin Y, B Jeong & C Park. 2015.** Semidiurnal dynamics of phytoplankton size structure and taxonomic composition in a macrotidal temperate estuary. *Estuaries and Coasts* 38(2): 546-557.
- Sokal RR & F Rohlf. 2012.** Biometry: The principles and practice of statistics in biological research, 937 pp. W.H. Freeman, New York.
- Suárez-Morales E, R Gasca, IH Kim & I Castellanos. 1998.** A new geographic and host record for *Argulus flavescens* Wilson, 1916 (Crustacea, Arguloida), from southeastern Mexico. *Bulletin of Marine Science* 62: 293-296.
- Takahashi E, A Lansac-Tôha, J Dias & 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.
- Teixeira-Amaral P, WJA Amaral, DO de Ortiz, VO Agostini & E Muxagata. 2017.** The mesozooplankton of the Patos Lagoon Estuary, Brazil: Trends in community structure and secondary production. *Marine Biology Research* 13: 48-61.
- Trégouboff G & M Rose. 1957.** Manuel de planctologie Méditerranéenne. Illustrations, 128 pp. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Vásquez-Yeomas L, I Castellanos, E Suárez-Morales & R Gasca. 2012.** Variación espaciotemporal de la biomasa de zooplankton en un sistema estuarino del Caribe Occidental durante dos ciclos anuales. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 47: 213-225.
- Vineetha G, R Jyothibabu, NV Madhu, KK Kusum, PM Sooria, A Shivanrasad, PD Reny & MP Deepak. 2015.** Tidal influence on the diel vertical migration pattern of zooplankton in a Tropical Monsoonal Estuary. *Wetlands* 35(3): 597-610.
- Williamson CE, JM Fischer, SM Bollens, EP Overholt & JK Breckenridge. 2011.** Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography* 56(5): 1603-1623.

Recibido el 11 de diciembre de 2017 y aceptado el 5 de marzo de 2018

Editor: Claudia Bustos D.