



Universidad Nacional Autónoma de México  
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología



# Patrones de diversidad de especies e intervalos batimétricos de distribución en anélidos poliquetos del sur del Golfo de México

T E S I S

Que para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias del Mar y Limnología

P r e s e n t a

**Biol. Benjamín Quiroz Martínez**

Co Director de Tesis: Dra. Vivianne Solís Weiss  
Co Director de Tesis: Dr. David Alberto Salas de León  
Dr. Alejandro Granados Barba  
Dra. Laura Sanvicente Añorve  
Dra. María Adela Monreal Gómez

México, D. F., 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

**Una vez más y siempre**

**A mis papás Amelia y Héctor**

**A mi hermano, a Sonia y al hermoso Alexis**

## **AGRADECIMIENTOS**

Primero que nada, agradezco a mis papás por todo.

A mi hermano Héctor.

Al nuevo miembro del Clan, el niño Alexis y a su madre Sonia.

A los Doctores David Salas de León y Vivianne Solís Weiss por haber aceptado dirigir esta tesis, por el apoyo, constante e incondicional, por sus valiosos comentarios.

Al Dr. David Salas de León por 5 años de trabajo (se dice fácil) por todo el apoyo que me ha dado y las oportunidades que me ha brindado, por aguantarme tanto tiempo con mis preguntas, dudas a cualquier hora. Por el tiempo de trabajo pero también por el tiempo en que nos hemos sentado a platicar de otras cosas no sólo de la tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Alejandro Granados Barba, Dra. Laura Sanvicente Añorve, Dra. Adela Monreal Gómez por su apoyo y sugerencias que ayudaron a enriquecer este trabajo

Al Dr. Don Pablo Hernández Alcántara por el tiempo que me permitió trabajar con él, por el apoyo, comentarios y sugerencias y por todo lo que aportó a este trabajo.

A mi novia, Sandra Heiras (minovia) por todo el apoyo incondicional, el amor, los regaños y las felicitaciones, por todo. Je t'adore.

Al Hippy, al Mishas, al Green, Mon Dieu y Carla, Enrique y Duncan, Christian, Nacho, Luis Desvignes, Márquez, Ana Carolia, Pau, Margara, Coa, Clara, Fer, Gajá y las niñas Elsa y Bárbara. A todos por tantos años de amistad y por todo el cariño que les tengo y que me han dado

A Doña Pau, que aparte de ser gran amiga también se aventó el paquete de revisar esta tesis.

A mi prima Karla por ser mi hermana. Por estar siempre conmigo.

A Ma. Esther.

A Bruno por todo el cariño y el apoyo.

A mi familia.

A los miembros del laboratorio de Ecología Costera del ICMYL

A la coordinación de posgrado del ICMYL, Dres. Martín Merino y Gloria Vilaclara, Lupita, Chantal, Gaby y Diana.

A la tripulación de los Buques Oceanográficos “Justo Sierra” y “El Puma”.

A CONACYT por la beca otorgada para la realización de esta tesis de maestría.

A Espergencia, Cipriano y a Gris (QEPD).

A la UNAM.

# ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVO	9
ÁREA DE ESTUDIO	10
Sedimentos	11
Hidrografía	12
Masas de agua	13
Circulación	14
Aspectos meteorológicos	15
Parámetros fisicoquímicos	16
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Análisis de datos	20
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	42
CONCLUSIONES	53
LITERATURA CITADA	54

## INTRODUCCIÓN

Los anélidos poliquetos están presentes prácticamente en todos los sedimentos marinos y estuarinos del orbe (Fauchald, 1977) y, a menudo, constituyen el componente dominante del macrobentos en cuanto a número de especies e individuos (Grassle y Macioleck, 1992; Ward y Hutchings, 1996). Más de 13000 especies pertenecientes a 83 familias han sido descritas, aunque sólo 8000 especies son consideradas como válidas (Glasby et al., 2000). Algunos autores (Snelgrove *et al.*, 1997) suponen que el total de las especies puede llegar a ser de entre 25000 y 30000.

Estos organismos constituyen un tema de interés dentro de la biología, especialmente para la ecología del bentos, ya que son fundamentales en la estructura, en la productividad y en la dinámica de los ambientes bentónicos (Mackie y Oliver, 1996; Mackie *et al.*, 1997; Giangrande, 1997). Debido a sus modos de vida y hábitos alimenticios, los poliquetos tienen gran importancia en ecología, llegando a modificar el sustrato en el que se desarrollan, de tal forma que pueden clasificarlo cambiando sus condiciones de oxigenación y heterogeneidad (Rhoads, 1974; Knox, 1977; Fauchald y Jumars, 1979; Mackie y Graham, 1996; Hutchings, 1998), es decir cambiando condiciones ambientales básicas para la fauna bentónica.

En sustratos duros forman tubos calcáreos que transforman el sustrato, influyen en la bioerosión, en el establecimiento de la flora arrecifal y en su fosilización (Vivien y Peirrot-Clausade, 1974; Taylor, 1976). En sustratos blandos forman galerías que propician el cambio de las condiciones ambientales del sedimento como la incorporación, depósito y remineralización de la materia orgánica y nutrientes, así como la oxigenación mediante el recambio de agua (Rhoads, 1974; Knox, 1977; Mackie y Graham, 1996; Hutchings, 1998; Soares-Gómes *et al.*, 2002). Juegan un papel importante en la producción secundaria de

las plataformas continentales (Paiva, 1993) y por tanto son eslabones vitales de las redes tróficas marinas. Estos organismos forman parte de la dieta de depredadores móviles, generalmente peces demersales (Alheit, 1979; Ben-Eliahu y Goliani, 1990; Varela-Romero, 1990; Amaral *et al.*, 1994); sus huevos y larvas planctónicas son ingeridos por animales pelágicos (Mackie y Oliver, 1996).

Desde el punto de vista taxonómico, el grupo de los anélidos poliquetos en el sur del Golfo de México se encuentra bien estudiado (Granados-Barba, 1991; 1994; Granados-Barba y Solís-Weiss, 1994; Solís-Weiss *et al.*, 1994; 1995 a-b; Rojas-López, 2004) y Domínguez-Castanedo (2004); para el Banco de Campeche se tiene el trabajo de Corona-Rodríguez (1997) quien estudió el grupo de los anélidos poliquetos en la Plataforma de Yucatán.

Granados-Barba (1991), López-Granados (1993), Rodríguez-Villanueva (1993) y Miranda-Vázquez (1993), estudiaron la abundancia, la diversidad y la distribución de los poliquetos en el Golfo de México. Los dos primeros autores trabajaron sólo con algunas familias de la región de extracción petrolera en la Sonda de Campeche, mientras que los dos últimos lo hicieron con todas las familias recolectadas en la Sonda y el Banco de Campeche. En estos estudios se destacó que el sedimento y la profundidad son los parámetros más importantes en la distribución de este grupo de anélidos. Los autores dividieron la plataforma continental en plataforma interna (somera) y plataforma externa (media y profunda) concluyendo que la mayor densidad, riqueza de especies y diversidad se encuentran en la plataforma somera. Esto se lo atribuyeron a los diferentes tipos de sedimento presentes en ésta. Asimismo dividieron la región en provincias sedimentarias y evidenciaron un gradiente (en sentido oeste-este) en los parámetros estructurales.

Granados Barba (2001) destaca también la profundidad como un factor que influye en la estructuración comunitaria de los poliquetos del Golfo de México ya que cuando ésta aumenta, la densidad, biomasa, riqueza de especies y diversidad



disminuyen paulatinamente. La profundidad tiene sus primeros efectos después de los 50 m, con efectos claros a 75 y 100 m y siendo muy importantes a 150 m. Con el incremento de la profundidad se afecta global y gradualmente la abundancia, la biomasa y la riqueza de especies (el efecto es mayor sobre la abundancia de las especies dominantes), favoreciendo una distribución más equitativa de la abundancia entre las especies; a los 150 m la abundancia y la biomasa tienden a permanecer constantes.

Este autor encontró que el tipo de sedimento afecta la estructura comunitaria de los poliquetos del área de estudio de la siguiente manera: los sedimentos lodo-arenosos de la región este favorecen la existencia de una mayor densidad, biomasa, riqueza y diversidad de especies, a diferencia de los sedimentos propiamente terrígenos de la región oeste. Los sedimentos indican una zona transicional sedimentaria la cual presenta una mayor heterogeneidad ambiental que permite la incorporación de especies de ambas provincias con lo que se eleva la riqueza de especies, densidad y biomasa.

Además del tipo de sedimento, otros factores como los regímenes de salinidad (Stephenson *et al.*, 1979), el contenido de materia orgánica en el sedimento, las asociaciones microbianas y la disponibilidad de alimento (Snelgrove y Butman, 1994) tienen influencia en el número total de especies y su abundancia, así como en la composición de especies. En la mayoría de los casos, la selección del hábitat ocurrirá en el momento del asentamiento larval (Butman y Grassle, 1992; Grassle *et al.*, 1992; Wu y Shin, 1997).

Dada la importancia de los anélidos poliquetos en los sistemas bentónicos, es importante conocer sus patrones de diversidad. Para realizar este tipo de estudios, se debe tener en cuenta las diferentes herramientas que se han utilizado en el análisis de patrones de distribución y diversidad. Entre éstas están los modelos nulos cuyo nombre fue propuesto por Colwell y Winkler en 1981 (Gotelli y Graves, 1996). Un modelo nulo es un generador de patrones basado en la

aleatorización de datos ecológicos o en una muestra aleatoria de una distribución conocida o inventada; éstos tienen una larga historia en la comunidad ecológica y biogeográfica (Gotelli y Graves, 1996) y son utilizados como una herramienta analítica (Gotelli, 2001).

El modelo nulo se diseña para estudiar algunos procesos ecológicos o evolutivos de interés. Algunos elementos de los datos se mantienen constantes mientras que a otros se les permite una variación estocástica para crear un nuevo conjunto de patrones. La aleatorización está diseñada para producir un patrón que pueda ser esperado en la ausencia de un mecanismo ecológico particular (Gotelli y Graves, 1996).

Un modelo nulo formaliza en ecología una hipótesis nula: *“Una hipótesis nula contempla la posibilidad de que nada suceda, que el proceso no ocurra o que un cambio no sea producido por la variable de interés. Las hipótesis nulas son puntos de referencia con las cuales deben ser contrastadas otras alternativas”* (Strong, 1980). Los modelos nulos predicen un patrón en la ausencia de gradientes ambientales (Colwell *et al.*, 2004; Rahbek, 2005), deliberadamente excluyen algún factor o mecanismo de interés y proveen una base para la comparación con los datos empíricos (Harvey *et al.*, 1983; Colwell y Winkler, 1984; Gotelli y Graves, 1996; Gotelli, 2001, Trejo, 2006).

Uno de los modelos nulos más utilizados en el análisis de patrones de diversidad y distribución de las especies, es el “Modelo de Dominio Medio”. Los Modelos de Dominio Medio analizan patrones continentales de la riqueza de especies, donde las áreas de distribución de las especies se sobreponen aleatoriamente (Colwell y Hurtt, 1994; Colwell y Lees, 2000; Zapata *et al.*, 2003; Colwell *et al.*, 2004; Pimm y Brown, 2004, Trejo, 2006). Si las especies tienen un arreglo al azar dentro de un dominio geográfico delimitado, libre de gradientes ambientales, las áreas de distribución se sobreponen en mayor medida en el

centro del dominio, generando un “dominio medio”, un pico en la riqueza de especies (Colwell *et al.*, 2004).

La delimitación del dominio tiene ciertas implicaciones, entre ellas que se produce un efecto de frontera, lo que significa que se encuentran menos especies cerca de las fronteras o límites del dominio que en el centro o parte media (Ney-Nifle y Mangel, 1999; McCain, 2003). El arreglo al azar de las distribuciones geográficas de las especies en un mapa delimitado produce un máximo en la riqueza de las especies cerca del centro, conocido como “Efecto de Dominio Medio” (Colwell y Hurtt, 1994; Colwell y Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004; Jetz y Rahbek, 2001, Trejo, 2006). Las predicciones de estos modelos se basan solamente en las restricciones geográficas y ofrecen predicciones contra las cuales uno puede comparar los patrones empíricos. Las desviaciones entre los patrones empíricos y las predicciones del modelo nulo permiten a los investigadores buscar los factores biológicos específicos que las producen (McCain, 2004).

Los modelos nulos sirven como una hipótesis nula estadística estándar para determinar patrones, en contraste con las hipótesis científicas que contienen un mecanismo explicativo de estos patrones (Gotelli y Ellison, 2004).

Estos modelos predicen una distribución unimodal de la riqueza de especies para gradientes elevacionales y batimétricos, con un pico de riqueza a la mitad del dominio (Colwell y Hurtt, 1994; Pineda y Caswell, 1998; Lees *et al.*, 1999). Esta idea se contrapone al dogma que ha prevalecido por mucho tiempo según el cual la riqueza de especies decrece monotónicamente con el aumento de la profundidad o la altitud (Stevens, 1992; Stevens, 1996). Datos y análisis recientes sugieren que los patrones de riqueza con un pico centrado pueden ser más una regla que una excepción para gradientes batimétricos (Pineda, 1993; Pineda y Caswell, 1998) y elevacionales (Rahbek, 1995; 1997; Lees *et al.*, 1999; Lyons y Willig, 1999).

Estos modelos son de gran utilidad para el análisis de los cambios en la diversidad con respecto a la profundidad. En el noroeste del Océano Atlántico, se han encontrado patrones parabólicos de diversidad de especies con respecto a la profundidad (Pineda, 1993; Pineda y Caswell, 1998). Sin embargo, el intervalo vertical de distribución y los patrones de la diversidad de los poliquetos del Golfo de México con respecto a la profundidad no han sido estudiados con estas herramientas. Esto es importante ya que se ha observado que la composición y la distribución de las poblaciones de poliquetos muestran diferencias cualitativas relacionadas con gradientes batimétricos. Pineda y Caswell (1998) y Levin *et al.* (2001) mostraron el efecto de las variaciones en la batimetría en la diversidad de especies y de los límites de frontera en el intervalo vertical de distribuciones que se encuentran en ambientes del mar profundo del Atlántico Noroeste.

## RESUMEN

Se analizó la distribución batimétrica de la riqueza de especies de poliquetos de la plataforma continental del sur del Golfo de México, así como la relación entre las variaciones en la diversidad local de poliquetos, usando modelos con restricciones geométricas a la distribución regional de los organismos. Se utilizaron 259 especies registradas en la base de datos de poliquetos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los intervalos de distribución de las especies de poliquetos bentónicos fueron estudiados a lo largo de un gradiente batimétrico, hasta una profundidad de 200 m sobre las plataformas terrígena y carbonatada del sur del Golfo de México. Los patrones de diversidad de especies se ajustan a distribuciones parabólicas y asimétricas en zonas poco profundas. El número de especies se incrementa en profundidades intermedias (30-60 m) y decrece hacia ambos límites de la plataforma continental. Los mejores ajustes fueron producidos por un modelo nulo basado en puntos medios de ocurrencia; las curvas de predicción generadas explican entre 91 y 94% de la varianza en los patrones de distribución de la riqueza de especies. Los diferentes tipos de sedimento de la región y la profundidad afectan también a estos patrones de distribución.

## **ABSTRACT**

The correlation between the number of benthic polychaetes and the regional-scale phenomena of boundary constraints were analysed in this study. From the 259 species of benthic polychaetes reported in the continental shelf of the Gulf of Mexico (<200 m depth), specially in the terrigenous and Carbonate shelves, most of the species showed a quasi-parabolic distribution. The larger density of benthic polychaetes were located at mid-depths (30-60 m depth) and decreased toward deeper and shallow depths. However, the diversity minimum value was not located at mid-depths, instead they were located between 120 to 140 m depth, this value increased toward shallow depths. The best fit of the species density distribution was obtained with a null model based on empirical midpoint ranges. The prediction curves generated can explain 91-94% of the species density distribution. Variation of species and the local distribution of sediment type, amongst other environmental factors, are the main factors affecting the distribution of benthic polychaetes, since they are associated with the low diversity in the outer continental shelf.

# OBJETIVO

## General

Analizar la relación entre las variaciones en la diversidad local de poliquetos con el modelaje de las restricciones geométricas a la distribución regional de los organismos.

## Particulares

- Elaborar una base de datos a partir de la información contenida en el “Atlas de Anélidos Poliquetos de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México” (Solís-Weiss *et al.*, 1995).
- Estudiar los intervalos geográficos de distribución y determinar los patrones de diversidad de las especies de poliquetos presentes en la región sur del Golfo de México, utilizando la base de datos de la Colección de Poliquetos del ICMYL DFE. IN. 061. 0598.
- Comparar los patrones empíricos de distribución con patrones simulados.
- Estudiar las variaciones de la riqueza de especies con respecto a la profundidad.
- Analizar los factores que determinan los patrones de distribución de los poliquetos del Golfo de México.
- Analizar el efecto de las provincias terrígena y carbonatada sobre los patrones de diversidad de especies de poliquetos.

Hipótesis Nula: La riqueza de especies decrece monotónicamente con el aumento de la profundidad o la altitud.

Hipótesis Alternativa: Hay una distribución unimodal de la riqueza de especies para gradientes elevacionales y batimétricos, con un pico de riqueza a la mitad del dominio

## ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México es uno de los ecosistemas marinos más interesantes ya que tiene características únicas en el mundo: en él se puede encontrar una enorme variedad de ambientes costeros entre los que se incluyen un gran número de ríos, lagunas costeras, islas coralinas, zonas de manglar y pastos marinos. Para nuestro país, el Golfo de México representa un sistema ecológico de gran importancia biológica, pesquera e industrial, debido a su alta diversidad de especies, su enorme potencial pesquero (escama, moluscos y crustáceos) y su gran explotación de hidrocarburos. Por esto, su zona costera es la más estudiada de nuestro país y una de las zonas más productivas del planeta (Solís-Weiss *et al.*, 1995).

El Golfo de México ocupa un área de más de 1.5 millones de km<sup>2</sup>, es una cuenca semicerrada, con una entrada de agua oceánica por el Canal de Yucatán y salida por el Estrecho de Florida. Está ubicado en la zona subtropical, entre 18° y 30° de latitud norte y 82° y 98° de longitud oeste; posee una plataforma continental muy amplia en las penínsulas de Yucatán y de Florida y muy angosta en la vertiente occidental, frente a Tamaulipas y Veracruz. El Golfo de México alcanza una profundidad máxima de 3782 m en su región central y consta de pendientes pronunciadas a lo largo de los escarpes de Campeche y Florida. A lo largo de su margen litoral, se encuentran áreas influenciadas, en mayor o menor medida, por los sistemas fluviales que ahí descargan, dentro de los que destaca el sistema deltaico Grijalva-Usumacinta (Solís-Weiss *et al.*, 1995).

La Bahía de Campeche está situada al sur del Golfo de México entre los 18° 6' y los 22° de latitud norte y entre los 90° 26' y los 97° 30' de longitud oeste y tiene una superficie de 66770 km<sup>2</sup>. En la parte noreste de esta zona se encuentra una región topográficamente compleja, de origen tectónico, llamada Cañón de Campeche que tiene una profundidad aproximada de 160 m en el talud y 2,800 m en las zonas más profundas (Salas-de-León *et al.*, 2004).



La plataforma de la Bahía de Campeche es angosta, el borde superior del talud se localiza a profundidades de 130 m, a una distancia de 45 a 65 km de la costa; mientras que el Banco de Campeche, presenta una plataforma carbonatada cuya topografía casi llana, alcanza una anchura promedio de 106 km hasta el borde superior del talud, el cual se puede localizar a 130 m de profundidad (Ayala-Castañares y Gutiérrez-Estrada, 1990). De acuerdo con Mendoza-Cantú (1994), la plataforma continental presenta tres superficies de nivelación o terrazas bien definidas en su topografía actual, localizadas entre 29-36 m, 51-63 m, y 90-134 m.

## **Sedimentos**

La distribución de los sedimentos en el Golfo de México está relacionada con la fisiografía costera y submarina, el clima, las corrientes y la composición de rocas; en él se pueden encontrar siete provincias sedimentarias, dos son depósitos de carbonatos biogénicos (plataformas de Yucatán y Florida) y las otras cinco provincias se componen de sedimentos detríticos de diversos orígenes (Davies, 1972; Antoine, 1972).

En el suroeste del Golfo de México los sedimentos son de origen terrígeno debido al aporte del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y del Coatzacoalcos (Saulwood y Morse, 1991). En la zona más profunda, los lodos terrígenos son el sedimento dominante y conforme se avanza hacia el este, en casi toda la plataforma continental de la Península de Yucatán dominan las arenas carbonatadas. Existen también zonas pequeñas de arenas limosas carbonatadas ubicadas en los extremos noroeste y noreste de la Bahía de Campeche (Lecuanda y Ramos, 1985).

La plataforma continental se subdivide en plataforma interna y en plataforma externa y se encuentra cubierta por un sustrato que va, de este a oeste, de arenas carbonatadas y lodo a arenas silicoclásticas y lodo (Lecuanda y Ramos, 1985), formándose una zona de transición a la altura de la Laguna de

Términos hacia mar adentro y hacia el este donde el contenido de carbonato de los sedimentos va desde valores menores de 25% a mayores de 50%. Esta transición representa las condiciones generales del área; hacia el este de la bahía, el agua es clara con sedimentos carbonatados y poco contenido de materia orgánica mientras que hacia el oeste, las aguas son más turbias, con un mayor contenido de materia orgánica y con sedimentos terrígenos (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

El tipo de sedimento de la provincia del Banco de Campeche va teniendo modificaciones texturales hacia el este del Golfo de México. En la parte noreste, se pueden encontrar sedimentos finos de tipo terrígeno, junto con los cuales se distribuyen los de tipo biogénico, en las regiones más someras, estos sedimentos carbonatados evidencian la influencia de comunidades arrecifales dominadas por algas y corales (Logan *et al.*, 1969).

Granados-Barba (2001) sustenta la existencia de una zona transicional natural con límites temporales variables a lo largo del año que provoca cambios importantes en la estructura comunitaria de los poliquetos bentónicos en la región este de la región de extracción petrolera del sur del Golfo de México.

La materia orgánica es un componente de los sedimentos marinos donde se presenta en pequeños porcentajes en la mayoría de los depósitos de mar profundo y en porcentajes mayores en zonas de surgencia. Por ello, las observaciones que refieren la relación entre los patrones de contenido orgánico de los sedimentos y los de productividad, son la base para el uso de estos como indicadores de productividad superficial (Berger y Herguera, 1992).

## **Hidrografía**

Los sistemas hidrográficos más importantes que drenan en la vertiente de la Bahía de Campeche aportan sedimentos terrígenos de granulometría variada

procedentes del continente. El complejo Grijalva-Usumacinta constituye una amplia red fluvial que ha formado en sus desembocaduras una llanura deltáica (Ayala-Castañares y Gutiérrez-Estrada, 1990). En esta zona que presenta una morfología de plataforma suavemente inclinada, los procesos y eventos dominantes son las descargas de los ríos sobre la plataforma continental y la estratificación de la columna de agua en verano (Shirasago-Germán, 1991; Soto y Escobar, 1995; Rabalais *et al.*, 1999).

La temporada de lluvias en verano provoca un gran aporte de agua dulce de los ríos que desembocan al Golfo de México principalmente del complejo Grijalva-Usumacinta (Carranza-Edwards *et al.*, 1993). El agua dulce provoca una disminución en la salinidad y una modificación en la temperatura de las aguas costeras. Esta mezcla de aguas dulce y salada da origen a la formación de un frente costero que se observa en verano (Czitrom *et al.*, 1986) y en otoño (Monreal-Gómez y Salas-de-León, 1992).

### **Masas de agua**

Las masas de agua dentro del Golfo de México son: Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (AStSsC) de alta salinidad (36.6) y temperatura (22.5° C) que va desde las capas superiores hasta los 250 m de profundidad. Ésta entra al golfo por el Canal de Yucatán para formar la Corriente de Lazo de la cual se desprende un giro anticiclónico, en cuyo núcleo queda atrapada agua salina y caliente característica del AStSsC. En la periferia del giro, se encuentran salinidades y temperaturas con valores de 36.40 y 22.0° C, que son las características típicas del Agua Subtropical Subsuperficial del Golfo de México (AstSsGM) (Nowlin, 1972). Estas dos masas de agua dan origen al Agua Común del Golfo (ACGM) cuyos valores de salinidad y temperatura son de 36.40 y 22.5° C, respectivamente.

El Agua Subtropical Subsuperficial (AstSs) y el Agua Común del Golfo (ACGM) se localizan generalmente en la capa superior de los 250 m (Monreal-Gómez y Salas-de-León, 1997). El Agua Intermedia Antártica (AIA) se ubica entre 250 y 900 m de profundidad, con valores de salinidad y temperatura de 34.88 y 6.2° C. Finalmente, a profundidades superiores a 900 m se encuentra el Agua Profunda NorAtlántica (APNA) con valores de salinidad de 34.96 y de temperatura de 4° C.

## **Circulación**

En la Bahía de Campeche, la circulación del agua es una resultante de la Corriente de Yucatán cuya rama occidental pasa por la bahía y continúa su recorrido en la zona con una circulación predominantemente ciclónica (Monreal-Gómez y Salas-de-León, 1990).

El giro ciclónico observado en la Bahía de Campeche presenta un desplazamiento a lo largo del año extendiéndose durante el mes de febrero sobre toda la bahía y persistiendo hasta el mes de marzo cuando se desplaza ligeramente hacia el oeste e incrementa la magnitud de la corriente litoral. En el mes de abril, el giro se debilita y provoca un decremento en la corriente en la costa sur de la bahía. En mayo, el giro desaparece completamente y la corriente se desplaza de este a oeste. Para junio, la corriente se intensifica; en el mes de julio el giro comienza a desarrollarse sobre la costa oeste de la península de Yucatán. Hacia los meses de agosto y septiembre el campo de las corrientes se modifica hasta llegar a formar el giro ciclónico que se extiende nuevamente en toda la bahía, persistiendo durante los meses de septiembre a diciembre. Durante este periodo, la ubicación del centro del giro es lo único que cambia, desplazándose de este a oeste (Monreal-Gómez y Salas-de-León, 1990).

Salas-de-León *et al.* (2004) evidencian la presencia de un giro anticiclónico subsuperficial de 70 km diámetro cuyo centro se localiza a 20° 39' N y 93° 00' W

sobre el Cañón de Campeche y de una surgencia topográfica subsuperficial en esa zona provocada por el choque de este giro con la plataforma continental que juegan un papel importante en la productividad biológica de la región. Registran también la presencia de corrientes costeras de oeste a este en la región frente a la desembocadura de los ríos Grijalva y Usumacinta y de norte a sur a lo largo de la Península de Yucatán. Ambas corrientes, la de oeste a este y la de norte a sur, establecen una línea de convergencia que desvía la circulación hacia el oeste. Esta línea de convergencia representa una zona de acumulación de materiales en suspensión y de advección hacia el noroeste.

### **Aspectos meteorológicos**

La región de suroeste del Golfo de México presenta un tipo de clima Am y Aw, cálido húmedo y subhúmedo respectivamente, con lluvias abundantes en verano y parte del otoño (García, 1987). Situado en el cinturón subtropical, el Golfo de México es una cuenca semicerrada, donde las condiciones atmosféricas son tales que el intercambio entre las masas de aire provenientes del continente y las masas de aire propias del golfo (de origen marítimo y tropical) provocan una fuerte frontogénesis, principalmente entre los meses de octubre y abril (Tápanes y González-Coya, 1980). Se pueden identificar tres condiciones climáticas bien definidas: secas (febrero a mayo), lluvias (junio a septiembre) y nortes (octubre a febrero) (Yáñez-Arancibia y Day, 1982).

## Parámetros fisicoquímicos

La concentración de oxígeno disuelto en la Sonda de Campeche es constante a lo largo del año, mantiene niveles superficiales de 4 a 4.5 ml L<sup>-1</sup>. Entre 200 y 300 m de profundidad estos valores se reducen dando lugar a una capa de oxígeno mínimo (2ml L<sup>-1</sup>) entre 200 y 700 m (Nowlin, 1972; Ponce-Vélez *et al.*, 1991).

En la zona de la Bahía de Campeche, los valores de salinidad se encuentran entre 36.4 y 36.6, siendo superiores a los del resto del golfo y de la Corriente del Caribe (Ponce-Vélez *et al.*, 1991). La salinidad en la Bahía de Campeche varía a lo largo de todo el año: en general, de mayo a junio se observan valores superiores a 36, en noviembre alrededor de 35 y en marzo de 35.5 (Czitrom *et al.*, 1986). Esto se debe a la evaporación o a la precipitación a la cual está sujeta la capa superficial del océano en esta región. En verano, durante la época de lluvias, se da el periodo de máxima influencia de los ríos sobre la salinidad de la capa superficial, la cual se puede detectar hasta 100 km mar adentro. Esto genera una capa delgada de baja salinidad (30) y temperatura de entre 27° y 28° C (Cahero-Mendoza, 1990; Licea y Luna, 1999).

## MATERIAL Y MÉTODOS

El material biológico se recolectó en el marco de los proyectos institucionales denominados “Determinación del impacto ambiental provocado por las actividades de extracción petrolera en la Sonda de Campeche, a través de estudios biológicos, geoquímicos y sedimentológicos” (IMCA) en sus campañas IMCA 1 a 4 y “Dinámica Oceánica y su relación con el deterioro ambiental en la porción sur del Golfo de México” (DINAMO) en sus campañas DINAMO 1 y 2, a bordo del B/O “Justo Sierra” de la UNAM (Tabla 1, figuras 1 a 7). Estos muestreos incluyeron un total de 111 estaciones.

Campaña	Fecha	Estaciones	Época
IMCA-1	7 a 14 de marzo de 1988	40	Secas
IMCA-2	19 a 29 de septiembre de 1988	55	Lluvias
IMCA-3	7 a 17 de marzo de 1989	16	Secas
IMCA-4	25 septiembre a 8 de octubre de 1989	27	Lluvias
DINAMO-1	7 a 22 de marzo de 1990	42	Secas
DINAMO-2	25 de octubre a 8 de noviembre de 1990	57	Lluvias

Tabla 1. Información general de las campañas oceanográficas en las cuales se recolectaron las muestras y número de estaciones.

Al estudiar los patrones de distribución de los poliquetos del Golfo de México se partió de toda la información que estaba concentrada en tres tomos del “Atlas de Anélidos Poliquetos de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México” elaborado por Solís-Weiss *et al.* (1995), por lo cual era imposible analizar los datos sin antes capturarlos en un programa de computadora que permitiera un análisis adecuado. Para esto, se buscó un programa que fuera de fácil manejo y se escogió Microsoft Access 2003, una aplicación de Microsoft Office 2003.

A partir de la información contenida en el “Atlas de Anélidos Poliquetos de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México” (Solís-Weiss *et al.*, 1995) se construyó, utilizando el programa Microsoft Access, una base de datos que incluye a todas las especies recolectadas, la localización geográfica de las estaciones de muestreo, así como su profundidad y los parámetros fisicoquímicos correspondientes tales como temperatura, salinidad, porcentaje de arena, grava y lodo.

Se elaboró una matriz de presencia-ausencia considerando todas las campañas como una sola gran campaña oceanográfica. Se analizaron 258 especies de poliquetos registradas para este estudio, considerado solamente las estaciones ubicadas en el Banco de Campeche y la Plataforma de Yucatán.

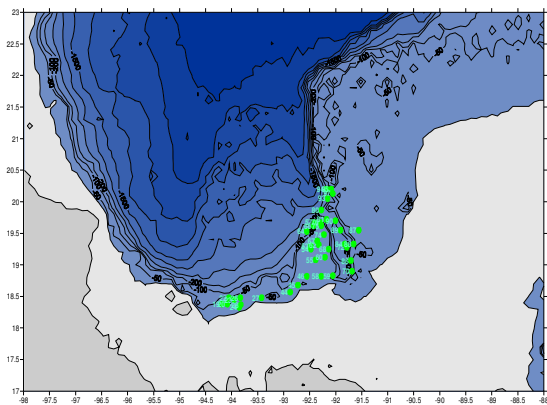


Figura 1. Estaciones Campaña IMCA 1

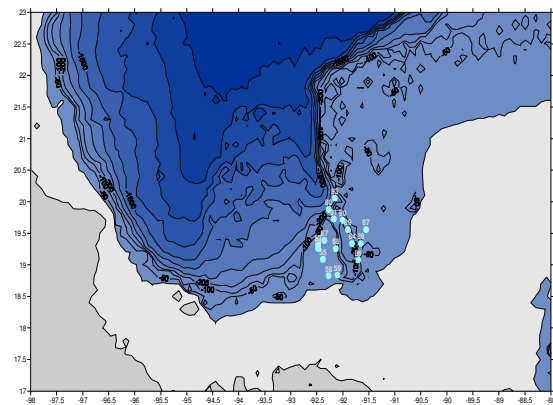


Figura 3. Estaciones Campaña IMCA 3

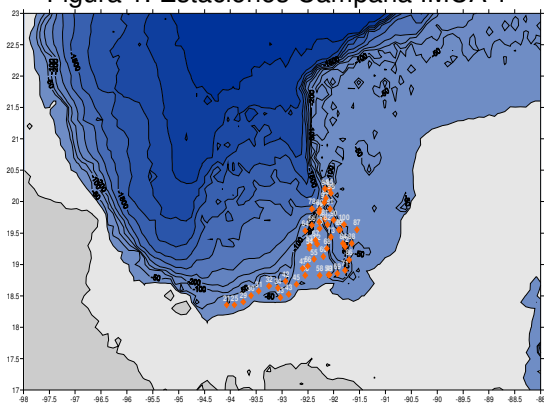


Figura 2. Estaciones Campaña IMCA 2

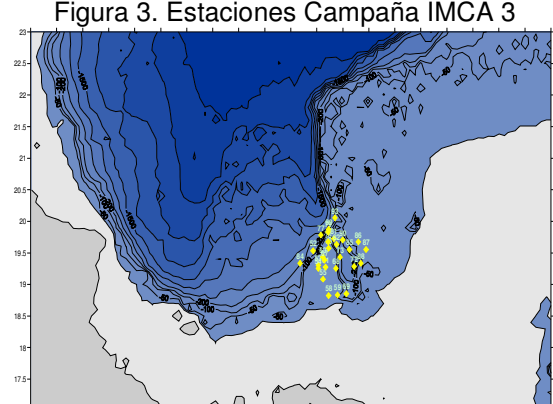


Figura 4. Estaciones Campaña IMCA 4



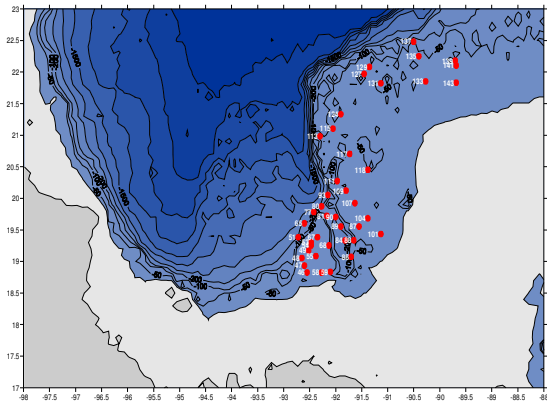


Figura 5. Estaciones Campaña Dinamo 1

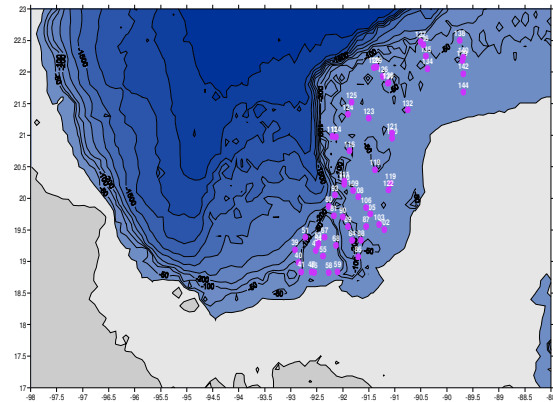


Figura 6. Estaciones Campaña Dinamo 2

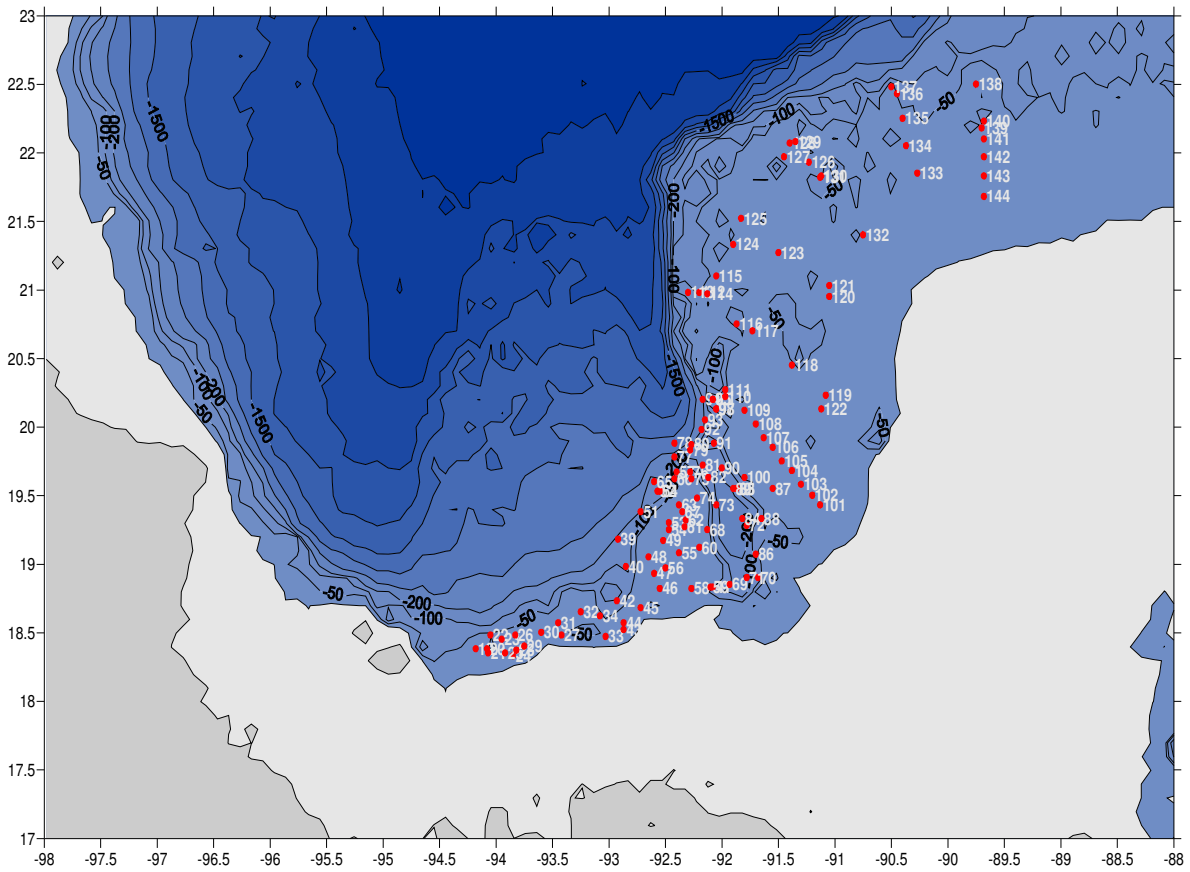


Figura 7. Total de estaciones analizadas

## Análisis de datos

El intervalo vertical de la especie ( $V_r$ ), fue calculado como la profundidad máxima de ocurrencia ( $m_x$ ) menos la profundidad mínima de ocurrencia ( $m_n$ ) (Pineda, 1993):

$$V_r = m_x - m_n$$

Se considera que las especies dentro del intervalo tendrán un centro de distribución vertical. Esa profundidad, sin embargo, difícilmente se conoce, por lo que fue estimada como la profundidad media de ocurrencia ( $M_d$ ) definida como:

$$M_d = \frac{1}{2}(m_x + m_n)$$

$M_d$  puede ser relacionada a una "profundidad óptima", con abundancia máxima. El centro vertical de la distribución y la profundidad de abundancia máxima son variables ecológicas importantes en la distribución de las especies bentónicas. En la plataforma continental y a profundidades mayores sobre el talud continental, el intervalo vertical de las especies ( $V_r$ ) parece verse influenciado por gradientes ambientales. En este caso, el límite superior se estableció a 10 m de profundidad y el límite inferior fue adoptado siguiendo el concepto de que la plataforma continental se extiende desde la línea de baja marea hasta la isobata de los 200 m (Emery, 1981).

Los valores de  $M_d$  y  $V_r$  de las especies de poliquetos registradas en el área de estudio se graficaron tomando  $M_d$  como valor de la abscisa y  $V_r$  como el valor de la ordenada, de esta manera se obtuvo la relación profundidad media de ocurrencia - intervalo vertical de la especie y así se observó el patrón de distribución de la diversidad de especies de poliquetos.

Los datos de  $M_d$  y  $V_r$  de poliquetos del Sur del Golfo de México fueron importados al programa RangeModel v.3.1 (Colwell, 2000) y se usaron para hacer simulaciones curvas de riqueza de especies utilizando datos de  $M_d$  y  $V_r$  empíricos.

RangeModel es un programa de simulación ó modelo que implementa las principales variables estocásticas, permite la introducción de datos empíricos de distribución de la riqueza de especie y simula intervalos de distribución y posición de puntos medios de ocurrencia de las especies estudiadas dentro de fronteras definidas. Estos mismos datos fueron comparados con predicciones que se hicieron aplicando modelos nulos utilizando la versión para Microsoft Excel del Mid-Domain Null, elaborada por McCain (2003). Este programa simula las curvas de riqueza de especies a partir de datos de  $M_d$  y  $V_r$  empíricos dentro de un dominio definido, basado en los modelos analítico-estocásticos de Colwell y Hurtt (1994) y Colwell y Lees (Caja 5, 2000).

Los modelos de dominio medio describen los patrones geométricos que resultan de la aleatorización de  $V_r$  y de la localización de  $M_d$  entre dos fronteras compartidas por todas las especies consideradas en el análisis. Por tanto, todos los intervalos de distribución batimétrica de las especies tienen que estar contenidas dentro del dominio definido por las fronteras y los intervalos grandes de distribución se encuentran en el centro del dominio debido a la restricción geométrica producida por las fronteras del dominio. Estas restricciones provocan un aumento en la riqueza de especies hacia el centro del dominio (Colwell y Hurtt, 1994; Lees *et al.*, 1999; Willig y Lyons, 1999; Colwell y Lees, 2000; McCain, 2003; 2004).

Los mejores ajustes fueron producidos por un modelo nulo basado en valores de  $M_d$  empíricos. Éste modelo analítico-estocástico (RangeModel; Colwell, 2000) muestrea con reemplazo a partir de datos importados de  $M_d$  y aleatoriza la posición de  $V_r$  de acuerdo a una distribución uniforme dentro de dos fronteras definidas para producir curvas de riqueza de especies. Mid-Domain Null (McCain,

2003), simula las curvas de riqueza de especies de la misma manera que RangeModel pero está también diseñado para hacer miles de simulaciones basado en el método Monte Carlo en una sola sesión, además ofrece varios resultados como curvas de riqueza de especies y curvas de simulación con 95% de confianza (McCain, 2004).

Se realizaron también análisis de regresión para determinar la similitud significativa entre las gráficas de riqueza de especies y las curvas de simulación con 95% de confianza.

Posteriormente, se dividió el área de estudio en dos provincias geológicamente diferentes con el fin de analizar su efecto sobre los patrones de diversidad de especies de poliquetos. La plataforma terrígena que contiene 25 estaciones tiene su límite en la frontera oeste de la Laguna de Términos (Salas-de-León, com pers.) mientras que la plataforma carbonatada se compone de 85 estaciones y se extiende hacia el este de la Laguna de Términos (Figura 8).

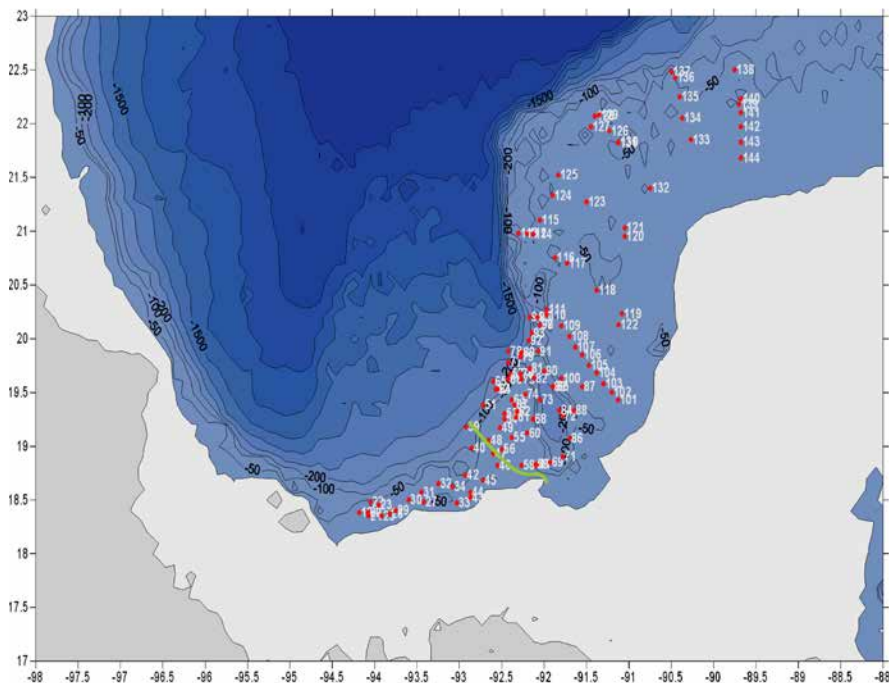


Figura 8. Localización del límite entre las plataformas terrígena y carbonatada (línea verde) y localización de las estaciones de muestreo.

Los análisis se hicieron, primero, para toda el área de estudio y posteriormente para las tres provincias por separado y de la misma forma se graficaron los valores de  $M_d$  y  $V_r$ .

# RESULTADOS

## Base de Datos

La información contenida en los tres tomos del atlas se capturó en una base de datos que consiste de 10 tablas interconectadas. Siete tablas corresponden a cada una de las campañas (IMCA 1-4 y Dinamo 1 y 2), ésta última dividida en dos tablas, una tabla (Estaciones) que contiene todas las estaciones de muestreo y sus características (coordenadas, profundidad), una tabla (Campañas) que contiene los nombres de todas las campañas y una tabla de unión entre las tablas Estaciones y Campañas que permite referenciar las estaciones de muestreo con las campañas a la que pertenecen.

Las campañas se numeraron del 1 al 6, posteriormente se introdujeron los números de todas las estaciones de muestreo asignándoseles el número de identificación de la campaña que les corresponde. Para estaciones que se encuentran en diferentes campañas, se hicieron entradas repetidas y se les asignó el número de la campaña correspondiente.

La base de datos incluye una serie de tablas de los datos correspondientes a las características de las variables ambientales medidas en las campañas oceanográficas: temperatura, salinidad, porcentaje de arena, grava, lodo, y la abundancia de cada una de las especies de poliquetos recolectadas. Un total de 13851 especímenes de poliquetos fueron registradas en este estudio, representando a 259 especies. Las tablas respectivas fueron relacionadas de la manera mostrada en la Figura 9:

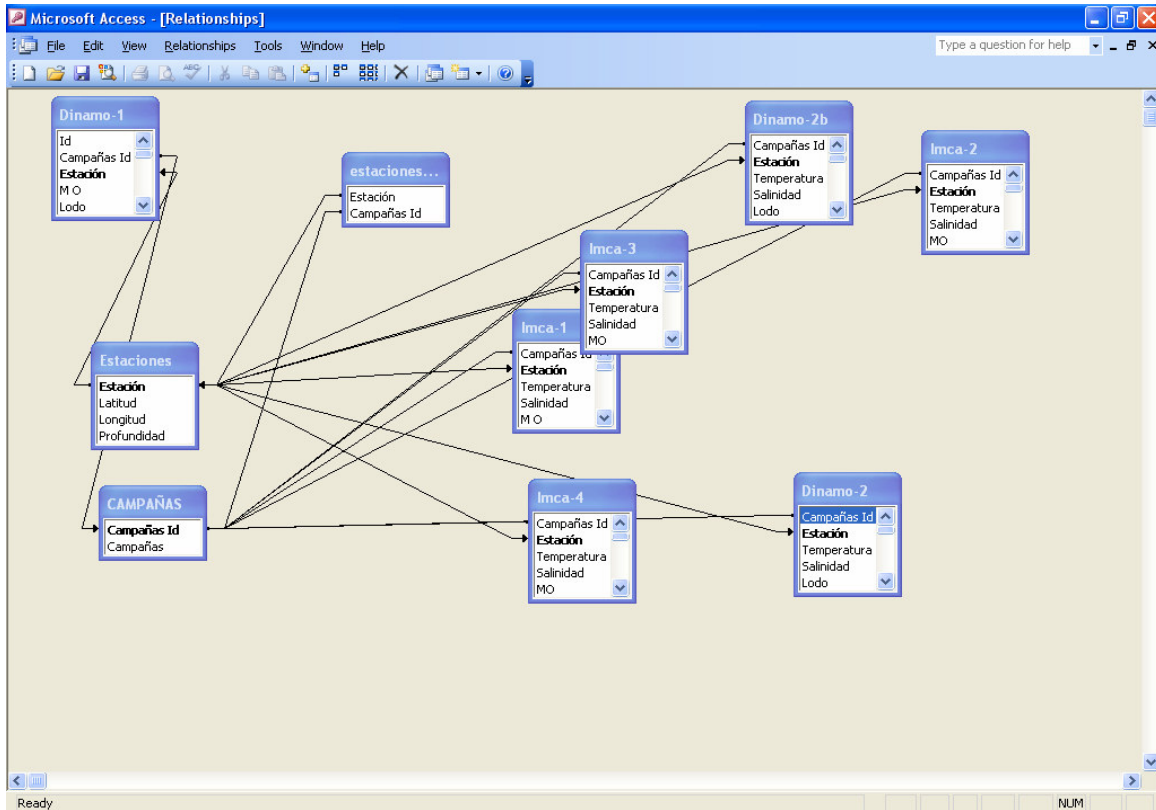


Figura 9. Estructura de las relaciones entre las tablas que integran la base de datos

Este diseño permite unir los campos repetidos en las tablas para poder llevar a cabo búsquedas prácticas de información que permiten el acceso rápido de datos o actualizaciones para estudios posteriores (Figura 10).

The screenshot shows a Microsoft Access window titled "Microsoft Access - [Imca-1]". The interface includes a menu bar (File, Edit, View, Insert, Format, Records, Tools, Window, Help) and a toolbar. The main area is a data entry form with the following fields:

- Campañas Id: [ ]
- Estación: 19
- Temperatura: 22.17
- Salinidad: 36.31
- M D: 0.1
- Lodo: 1.42
- Arena: 95.62
- Grava: 2.96
- Glycera americana: [ ]
- Phyllodoce mucosa: [ ]
- Ophioglycera lyra: [ ]
- Sigambra tentaculata: [ ]

Below these fields is a grid of species names and their counts:

Aglaophamus verrilli	0	Hyalinoecia tubicula	0	Ninoë brasiliensis	0
Nephtys incisa	0	Kinbergonuphis cedroensis	0	Ninoë lepognatha	0
Paralacydonia paradoxa	0	Kinbergonuphis simoni	0	Ninoë ningripes	0
Malmgreniella maccrayae	0	Onuphis eremita oculata	0	Paraninoë brevipes	0
Sithenelais sp	0	Paradiopatra hartmanae	0	Scoletoma ernesti	0
Chloea viridis	0	Eunice vittata	0	Scoletoma tenuis	0
Paramphinome jeffreysii	0	Marphysa belli	0	Scoletoma verrilli	0
Paramphinome	0	Marphysa kinbergi	0	Arabella incolor	0
Diopatra cuprea	0	Paraeuniphysa tridontesa	0	Orbinia riseri	0
Diopatra neotridens	0	Lumbinerides dayi	1	Scolopos (Leodamas) rubra	0
Diopatra tridentata	0	Lumbrineris cingulata	1	Scolopos treadwelli	0
Aricidea catherine	0	Magelona polydentata	0	Notomastus hemipodus	0
Aricidea simplex	0	Magelona sp	0	Clymenella torquata	0
Aricidea taylori	0	Chaetozone sp	0	Sabaco elongatus	0
Aricidea fragilis	0	Monticellina cf dorsobra	0	Ampharete lindstroemi	0
Aonidella dayi	1	Monticellina dorsobranc	0	Terebellides carmenensis	0
Malacoceros indicus	0	Cossura delta	0	Terebellides klemani	0
Parapionospio pinnata	0	Brada villosa	0	Pista cristata	0
Prionospio perkinsi	0	Armandia maculata	0	Megalomma bioculatum	0
Pronospio cristata	0	Sternaspis scutata	0		
Spiophanes duplex	0	Dasybranchus lumbricoides	0		
Spiophanes wigleyi	0	Notomastus dauveri	0		

At the bottom, the status bar shows "Record: 1 of 40" and "Form View".

Figura 10. Ejemplo de la información contenida en la base de datos para una estación de la campaña IMCA-1.

A partir de los datos del “Atlas de Anélidos Poliquetos de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México” (Solís-Weiss *et al.*, 1995), organizados en la base de datos, se calcularon la profundidad media de ocurrencia  $M_d$  y el intervalo de distribución vertical  $V_r$  de cada especie. Posteriormente se elaboró un diagrama de dispersión para el conjunto de las estaciones de muestreo: en el eje de las abscisas la profundidad media de ocurrencia  $M_d$  y en el eje de las ordenadas el intervalo vertical de distribución de las especies de poliquetos  $V_r$  (Figura 11).

La riqueza total de especies fue de 259, mientras que en la plataforma carbonatada se incluyeron 238 especies y en la plataforma terrígena de 122 especies con 101 especies en común.



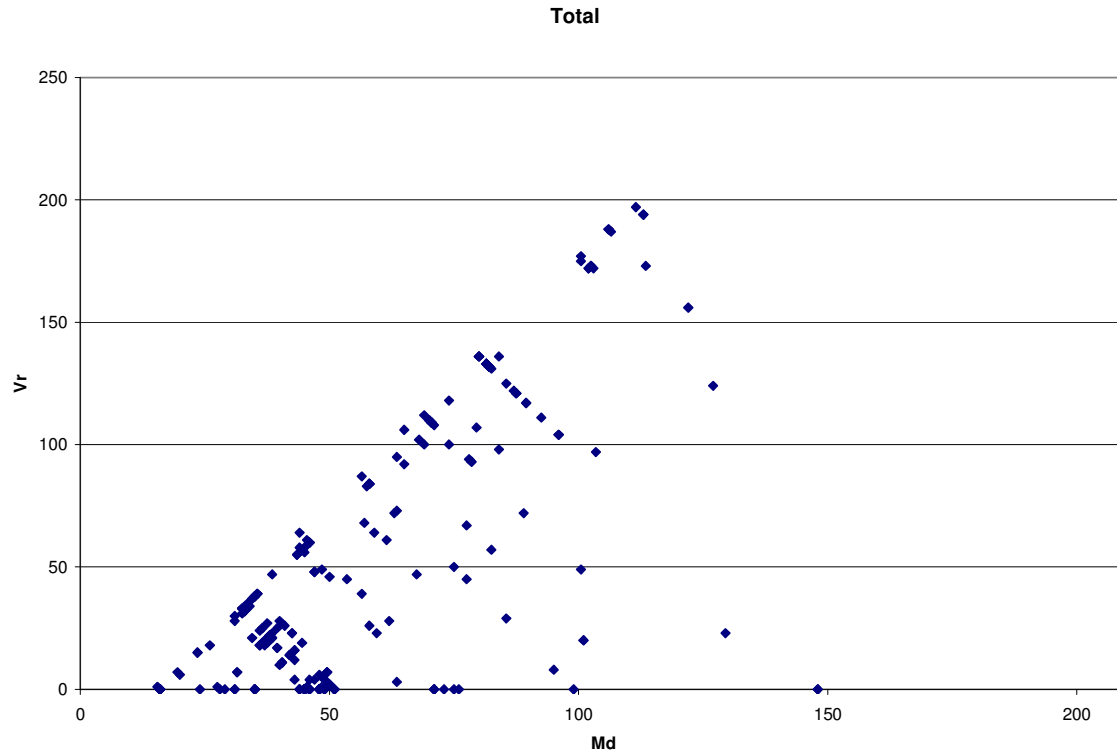


Figura 11. Intervalos de distribución de las especies de poliquetos ( $V_r$ ) en función de la profundidad media de ocurrencia ( $M_d$ ).

El intervalo batimétrico de distribución de las especies de poliquetos ( $V_r$ ) en función de la profundidad media de ocurrencia ( $M_d$ ) (Figura 11), muestra una mayor concentración de datos entre los 15 y 80 m de profundidad. Se observa también que la distribución de especies tiende a agruparse en una forma triangular truncada hacia mayores  $M_d$ , dentro de la cual se anidan tres formas triangulares más pequeñas. Esta gráfica, muestra una distribución asimétrica, concentrada hacia los valores menores de  $M_d$ . Esto indica que la mayoría de las especies de poliquetos se distribuyen en zonas someras, y que su punto medio de distribución se agrupa entre 20 y 60 m de profundidad. Se observa que pocos puntos se ubican en la parte superior de la gráfica, lo que significa que hay pocas especies de poliquetos que se distribuyen a todo lo largo del intervalo batimétrico definido como el dominio. En este caso, en el Golfo de México y para el dominio definido, predominan las especies de poliquetos con intervalos de distribución pequeños y

con puntos medios de distribución someros como lo muestran las distribuciones de frecuencias (Figura 12).

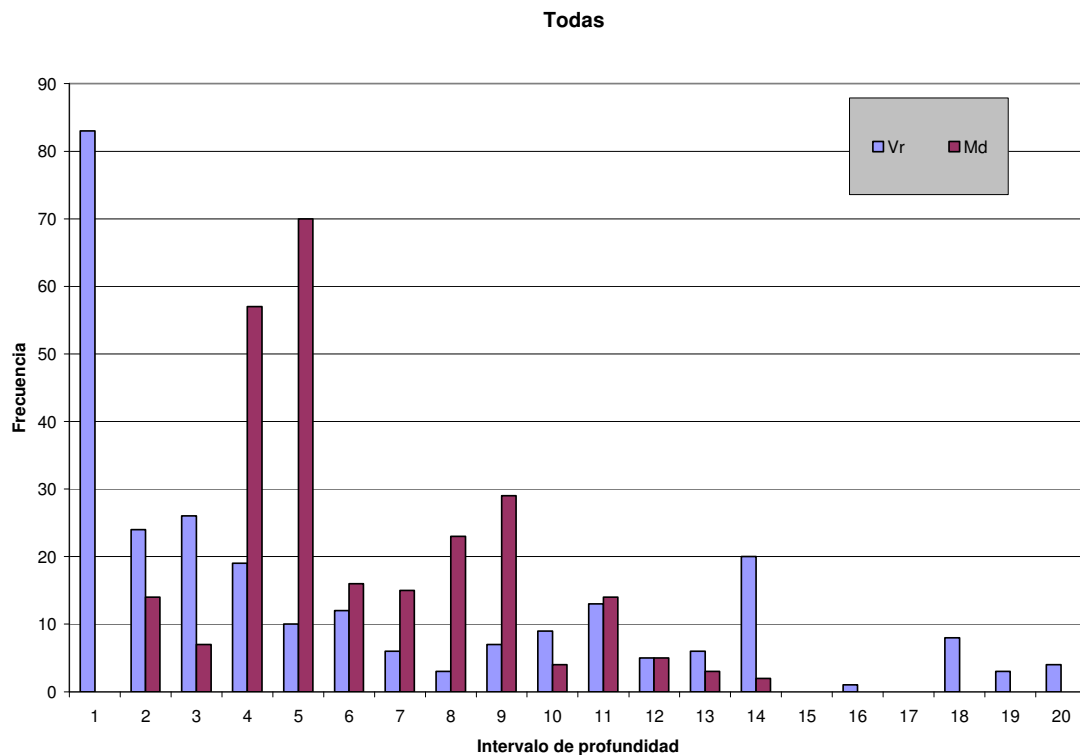


Figura 12. Distribución de frecuencias de los intervalos de distribución batimétrica y distribución de frecuencias de los puntos medios de ocurrencia.

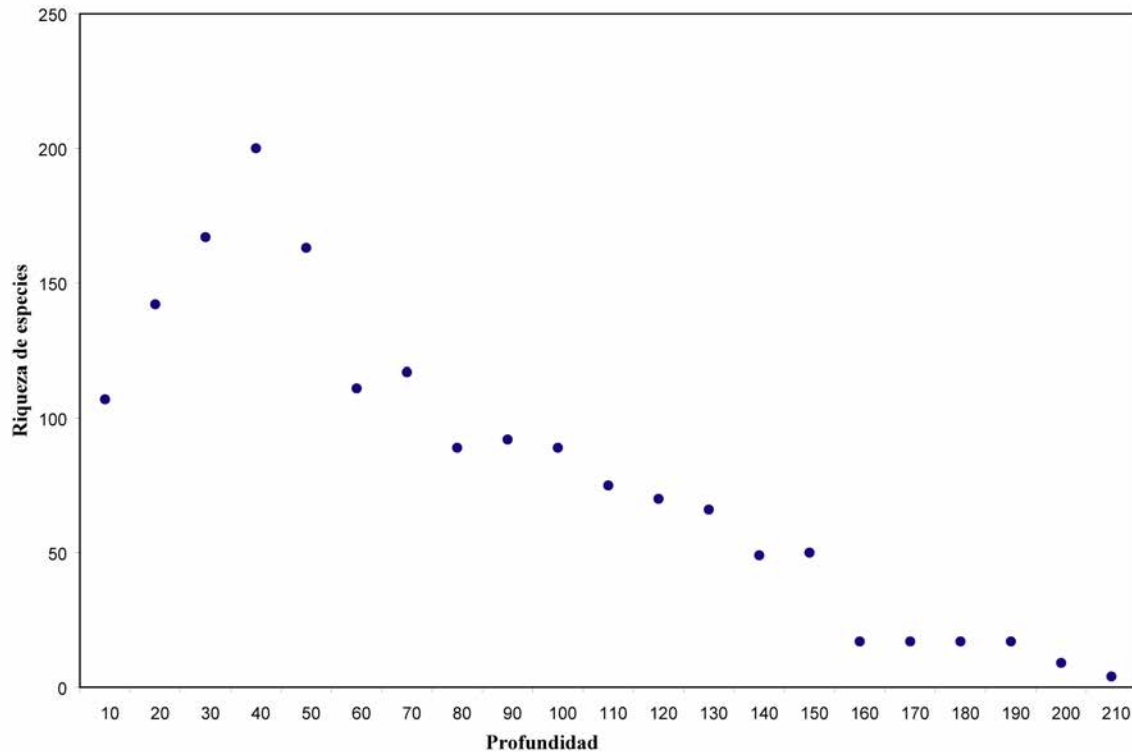


Figura 13. Distribución de la riqueza específica con respecto a la profundidad para los datos empíricos.

La distribución de riqueza de especies con respecto a la profundidad (Figura 13) muestra un máximo de riqueza de especies (200 especies) alrededor de los 50 m y posteriormente esta decrece conforme aumenta la profundidad. Este pico de riqueza no está localizado en el centro del dominio, como era de esperarse, sino que está sesgado hacia las zonas someras. Es importante notar que, inicialmente, entre los 10 y los 50 m hay un aumento gradual en la riqueza de especies.

Los datos de  $V_r$  y  $M_d$  de las especies estudiadas fueron importados al programa RangeModel que se usó para hacer 50000 simulaciones considerando los datos de  $M_d$  empíricos. Estas simulaciones se utilizaron para hacer curvas de predicción de  $V_r$  con 95% de confianza.

Los datos empíricos de  $V_r$  (Figura 13) fueron posteriormente comparados con los resultados generados por el modelo para evaluar la precisión de las predicciones del modelo nulo. La plataforma continental fue definida como el dominio en el cual se hizo este estudio. La envolvente de la distribución de la diversidad con respecto a la profundidad, muestra un aumento en la riqueza de especies entre los 10 y los 50 m, un pico de riqueza de especies alrededor de los 50 m y una disminución posterior conforme la profundidad se incrementa a más de 70 m.

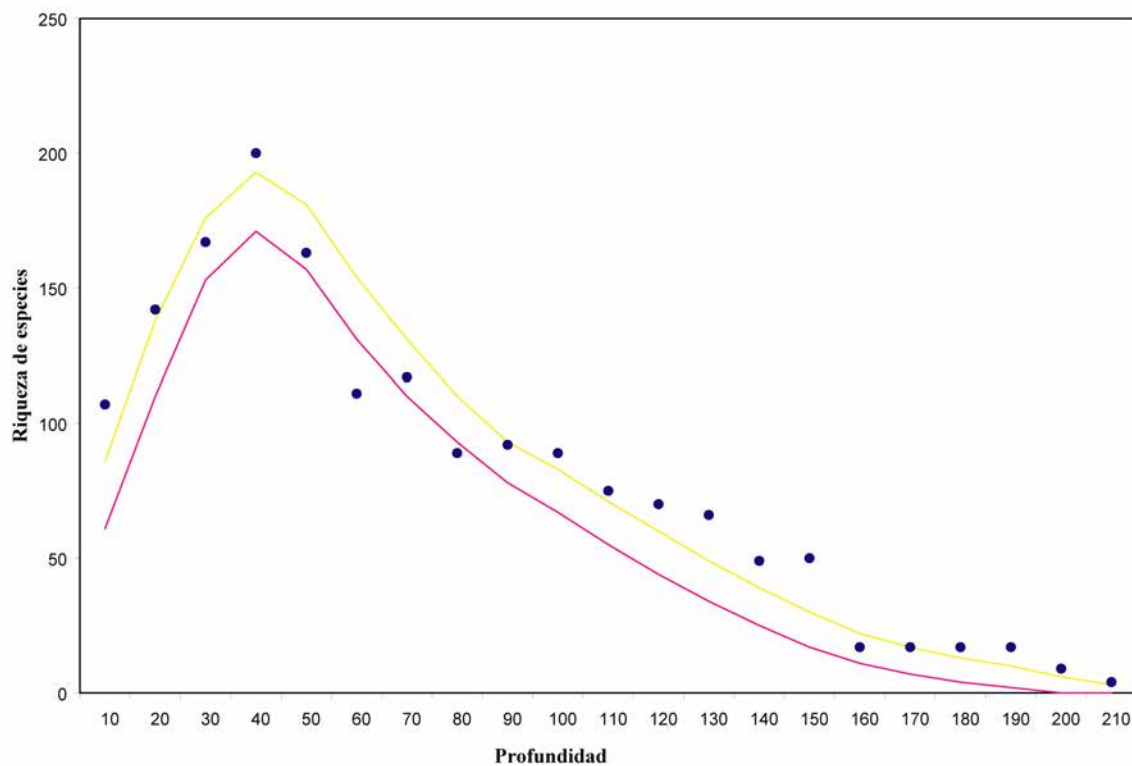


Figura 14. Distribución de la riqueza de especies (círculos) con respecto a la profundidad y las curvas de predicción generadas por el modelo nulo (amarillo y rosa representan el 95% de confianza).

Las curvas de predicción obtenidas al utilizar el modelo Mid-Domain Null y la distribución empírica de la riqueza de especies, muestran una tendencia similar (Figura 14).

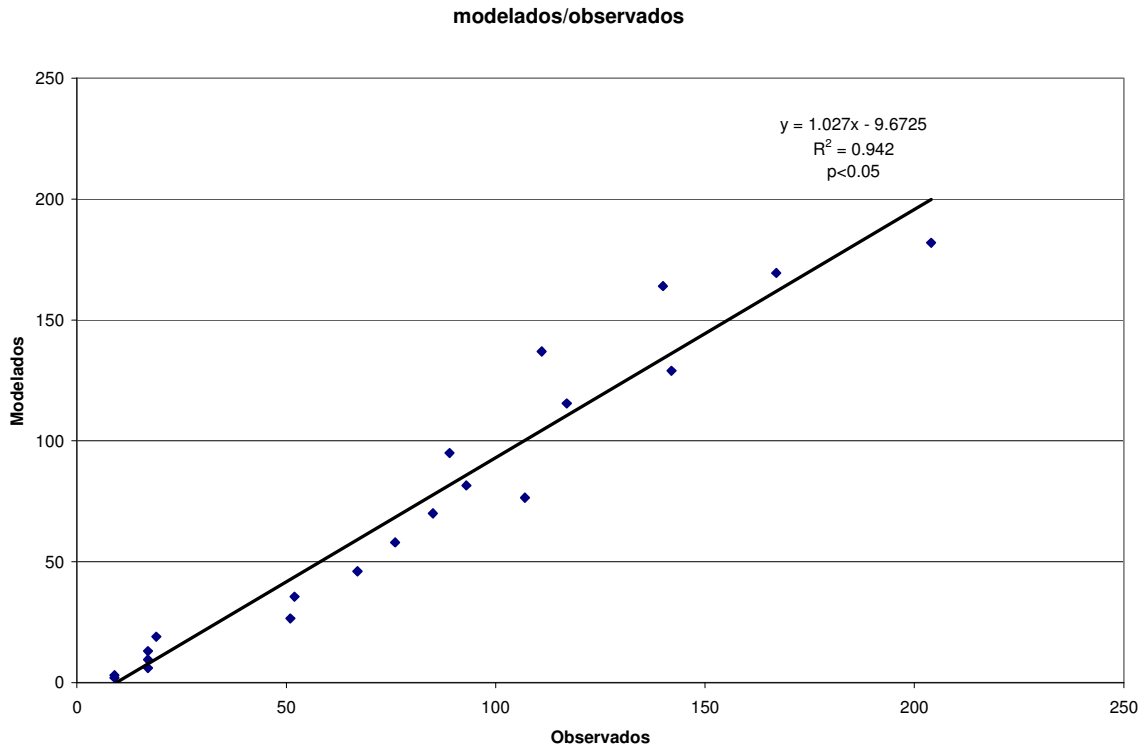


Figura 15. Curva de regresión lineal entre los valores observados y simulados de riqueza de especies para toda el área de estudio.

La comparación entre los datos observados y los generados por el modelo (Figura 15) muestra un coeficiente de correlación de Pearson ( $R^2$ ) del 0.942 ( $<0.05$ ).

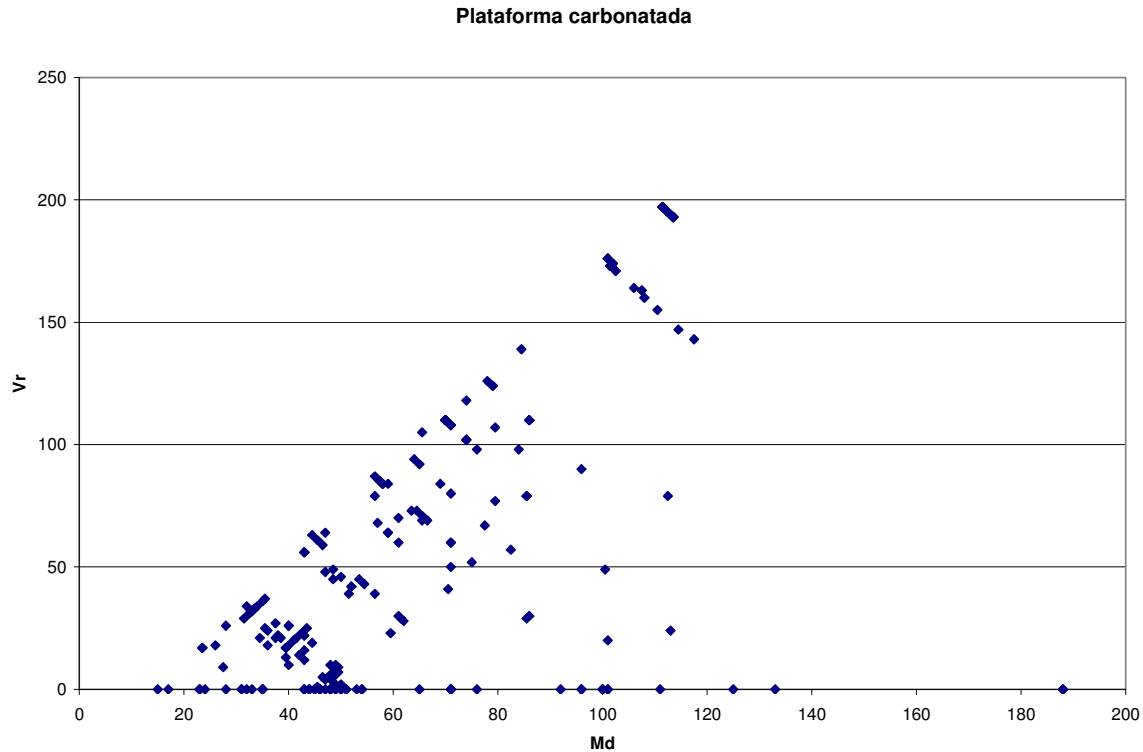


Figura 16. Distribución de las especies de poliquetos ( $V_r$ ) en función de la profundidad media de ocurrencia ( $M_d$ ) para la plataforma carbonatada.

La distribución de los intervalos batimétricos de las especies de poliquetos en la plataforma carbonatada muestra una tendencia similar a la observada en los resultados previos para toda el área de estudio (Figura 16), es decir, que existe un mayor número de especies entre los 15 y los 80 m de profundidad, se observa un agrupamiento semitriangular, asimétrico, sesgado hacia las zonas someras, que muestra especies con intervalos cortos de distribución y con puntos medios de ocurrencia en áreas someras, entre los 20 y los 60 m de profundidad. Son estas especies las que determinan los patrones de diversidad de los poliquetos en la plataforma carbonatada.

### Plataforma carbonatada

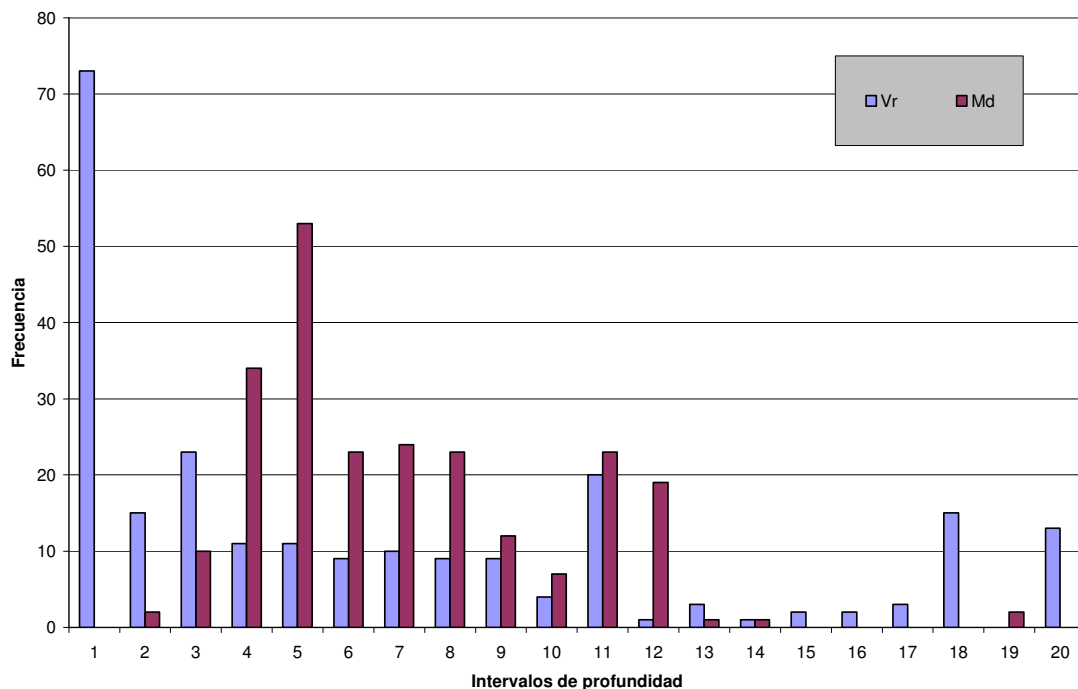


Figura 17. Distribución de frecuencias de los intervalos de distribución batimétrica y distribución de frecuencias de los puntos medios de ocurrencia.

Se encontraron pocos organismos cuyo intervalo de distribución se extienda a lo largo del dominio o cuyo intervalo es mayor a la mitad de la extensión total del dominio (Figura 17).

De nueva cuenta, predominan las especies de intervalos cortos y puntos medios de ocurrencia someros.

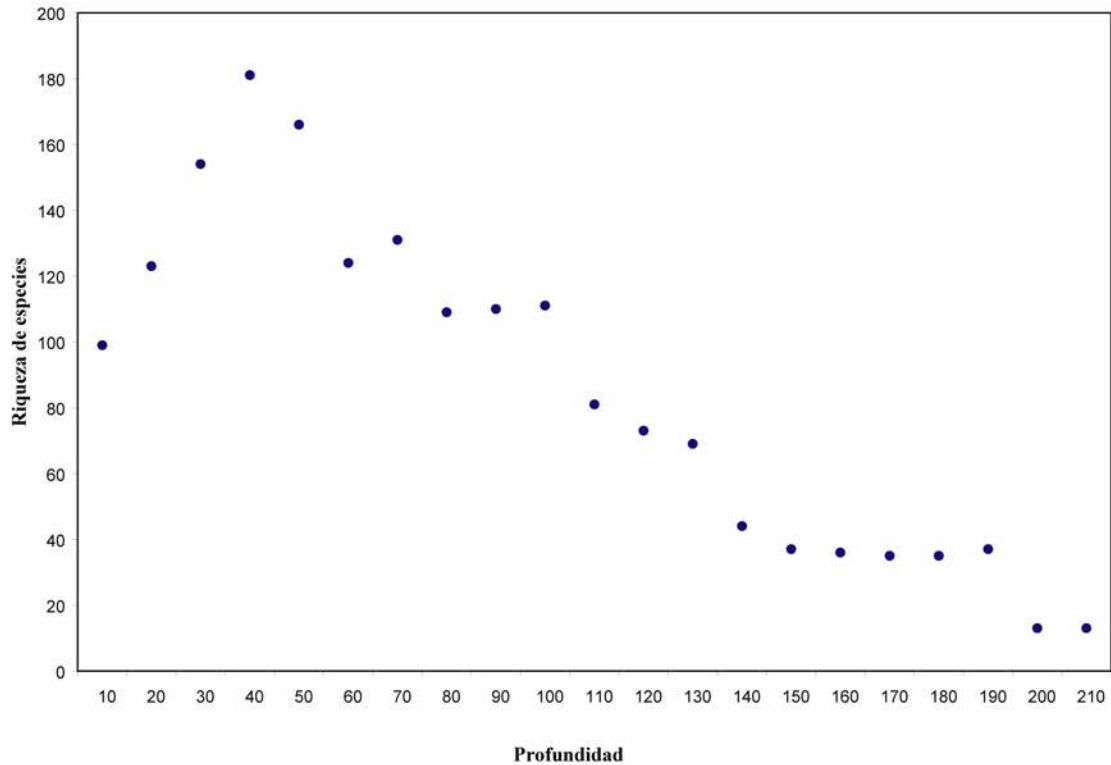


Figura 18. Distribución de la riqueza específica con respecto a la profundidad para los datos empíricos de la plataforma carbonatada.

Los valores de la riqueza de especies en la plataforma carbonatada (Figura 18), muestran un aumento gradual entre los 10 y los 30 m de profundidad, alcanzando un máximo (180 especies) cerca de los 30 m de profundidad, a partir de esta profundidad la riqueza disminuye. Se observan otros picos de riqueza de especies alrededor de 60 y 100 m pero de menor magnitud; a partir de los 130 m el número de especies parece estabilizarse alrededor de 40 especies, hasta llegar a los 190 m donde se observa un nuevo decremento en la riqueza de especies.



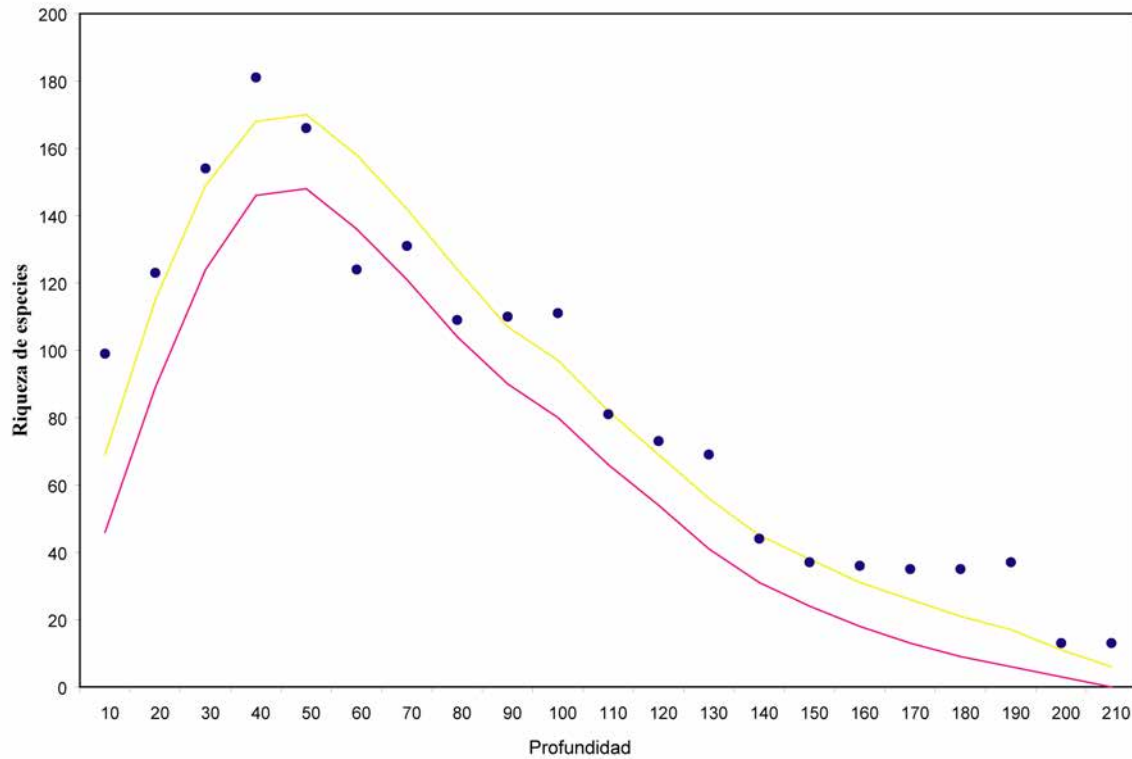


Figura 19. Distribución de la riqueza con respecto a la profundidad y curvas de predicción con 95% de confianza para la plataforma carbonatada.

Las curvas de predicción obtenidas al utilizar el modelo Mid-Domain Null y la distribución empírica de la riqueza de especies, muestran una tendencia similar (Figura 19).

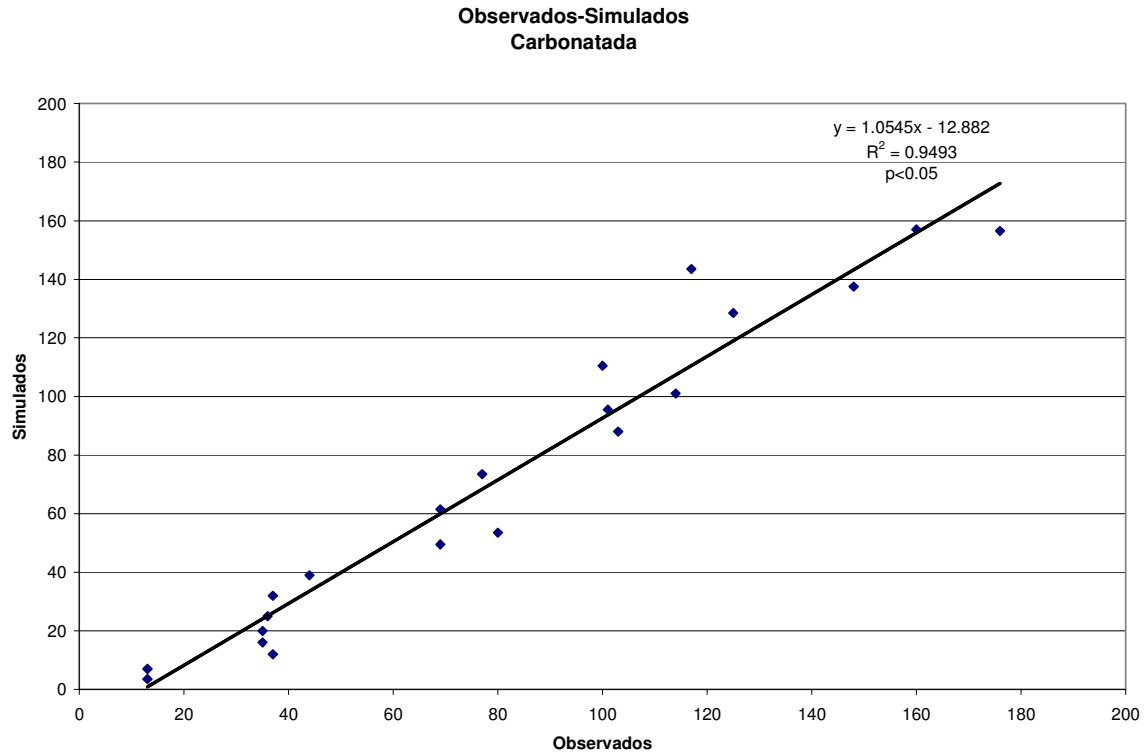


Figura 20. Regresión con ajuste lineal para los valores observados y simulados de riqueza de especies para la plataforma carbonatada.

La comparación entre los datos observados de riqueza de especies y los modelados (Figura 20) muestra un coeficiente de determinación  $R^2$  fue 0.95.

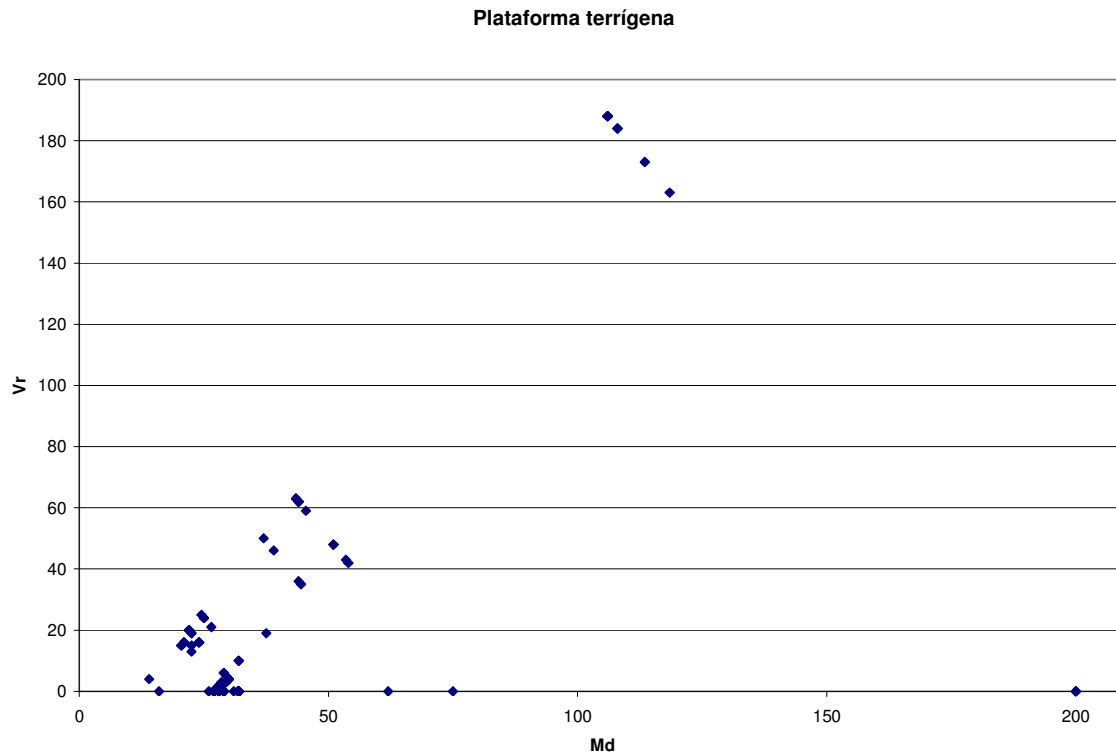


Figura 21. Distribución de las especies de poliquetos ( $V_r$ ) en función de la profundidad media de ocurrencia ( $M_d$ ) para la plataforma terrígena.

En el caso de la plataforma terrígena, aunque el número de especies y sus datos correspondientes  $V_r$  y  $M_d$  son menores, la tendencia observada no registra variaciones evidentes con respecto a los resultados mostrados previamente para el total del área de estudio y para la plataforma carbonatada. La mayoría de las especies poseen intervalos de distribución cortos y puntos medios de ocurrencia someros (Figura 21) y se observa una distribución asimétrica, claramente sesgada hacia zonas someras con un número reducido de puntos en la parte superior de la gráfica.

### Plataforma terrígena

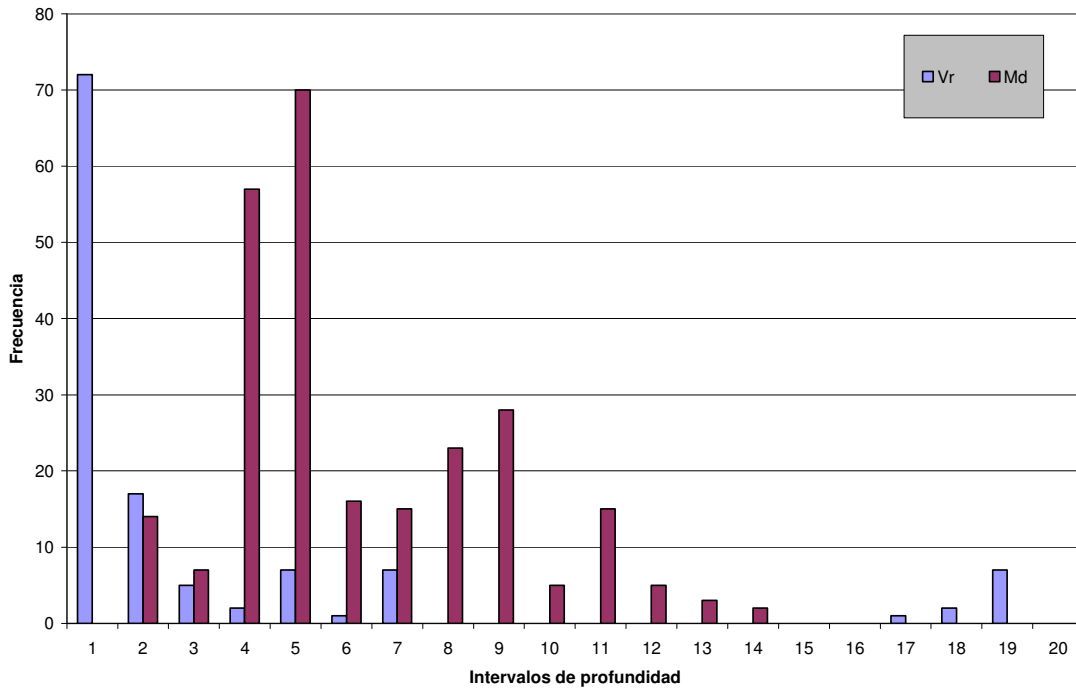


Figura 22. Distribución de frecuencias de los intervalos de distribución batimétrica y distribución de frecuencias de los puntos medios de ocurrencia.

La mayoría de las especies de poliquetos en esta región tienen puntos medios de ocurrencia inferiores a 50 m e intervalos verticales inferiores a 60 m, se observa también que no hay especies con puntos medios e intervalos de distribución intermedios, es por eso que los puntos se concentran en las partes superior e inferior de la gráfica (Figuras 21 y 22).

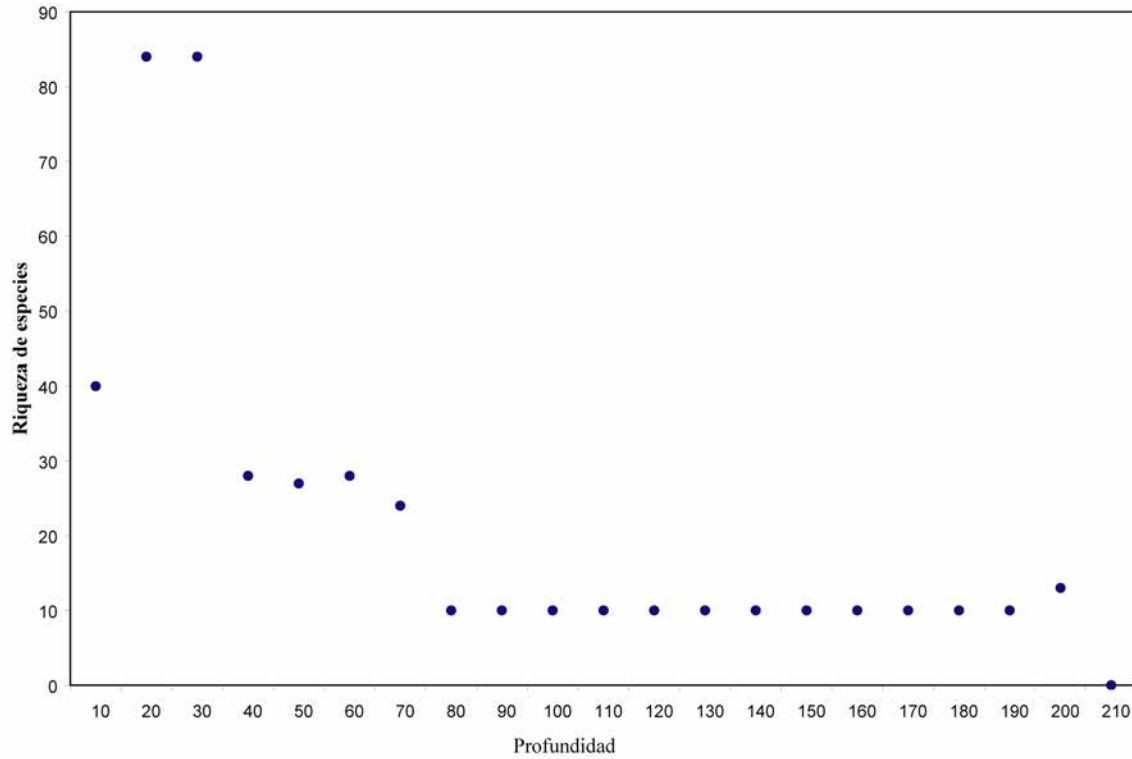


Figura 23. Distribución de la riqueza específica con respecto a la profundidad para los datos empíricos de la plataforma terrígena.

En la figura 23, se observa un máximo de riqueza de especies (85 especies) alrededor de los 20 m de profundidad y una reducción drástica de sus valores entre los 30 m y los 40 m, entre 40 y 70 m el número de especies permanece constante (alrededor de 30 especies) pero su número desciende hasta 10 especies entre los 80 y 190 m.

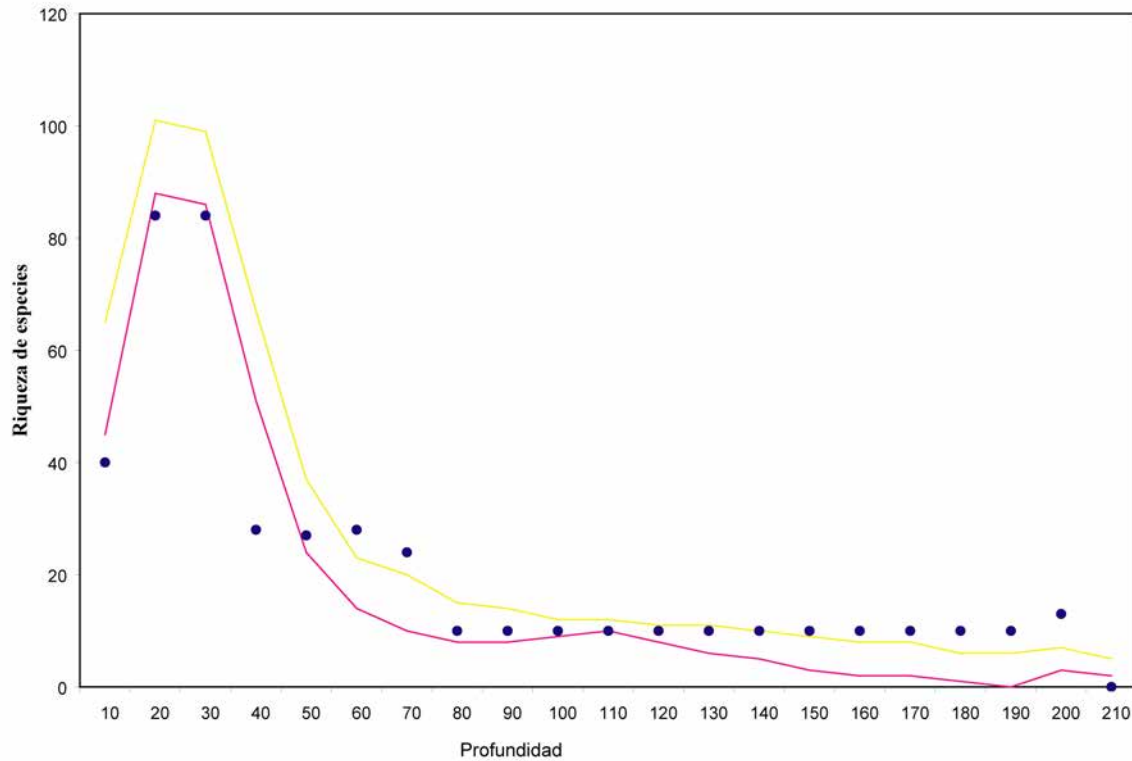


Figura 24. Distribución de la riqueza con respecto a la profundidad y curvas de predicción con 95% de confianza para la plataforma terrígena.

La distribución de los datos empíricos de riqueza de especies y las curvas de predicción con 95% de confianza (Figura 24) siguen tendencias similares, el valor del coeficiente de determinación  $R^2$  fue de 0.91 (Figura 25).

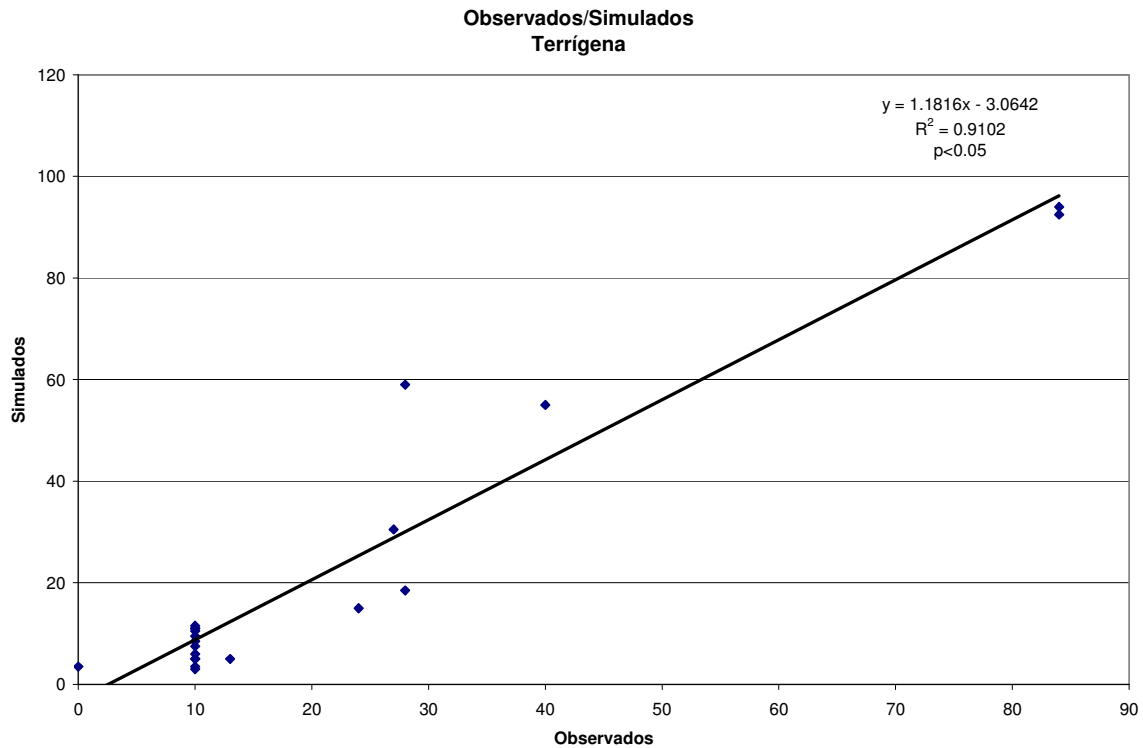


Figura 25. Regresión con ajuste lineal para los valores observados y simulados de riqueza de especies para la plataforma terrígena

Este mismo análisis se hizo para las especies de la zona de transición pero los resultados obtenidos no aportaron información confiable debido al bajo número de estaciones de muestreo. Por lo mismo se obtuvo un número pequeño de especies no permitió obtener resultados satisfactorios a través de los análisis.

## DISCUSIÓN

Los valores de riqueza de las especies registrada durante este estudio, 259 especies, de las cuales 238 se distribuyeron en la región carbonatada y 122 en la región terrígena, son mayores que los registrados previamente en el área de estudio por Granados-Barba (2001), Domínguez-Castanedo (2004) y Rojas-López (2004) que encontraron 145, 186 y 98 respectivamente, este último para la Sonda de Campeche, los datos utilizados en este estudio son una muestra representativa de la fauna de poliquetos de la zona de estudio.

Se observó una dominancia de las especies de poliquetos con intervalos de distribución estrechos, menores de 10 m (83 especies= 32%). La diferencia en los organismos que predominan se refleja en el comportamiento gráfico de los intervalos de distribución y en la posición de los puntos medios de ocurrencia que tienden a concentrarse principalmente en uno de los lados del triángulo. Es evidente que los intervalos de distribución y los puntos medios de ocurrencia están relacionados con la tolerancia de las especies a las condiciones sedimentológicas e hidrográficas de la región, en este caso son pocas las especies de poliquetos que pueden extender su intervalo de distribución a todo lo largo de la plataforma continental al tolerar las variaciones que los factores ambientales tienen con respecto a la profundidad.

Para la zona carbonatada, la tendencia es similar a la que se observó para los datos generales: predominan las especies de intervalos de distribución corto y de punto medio de ocurrencia somero, la distribución asimétrica semitriangular es similar a la gráfica del total de las estaciones. Se diferencian tres tipos de especies de poliquetos, las de intervalos pequeños con punto medio de ocurrencia poco profundo, las de intervalos y puntos medios de ocurrencia intermedios y las de intervalos de distribución amplios con puntos medios de ocurrencia profundos.



Para el caso de la plataforma terrígena, las especies de poliquetos se separan claramente en especies con intervalos pequeños y con punto medio de ocurrencia somero, que son las que predominan y las especies con intervalos de distribución amplios con puntos medios de ocurrencia profundos. En este caso, las especies con intervalos y puntos medios intermedios no están presentes. Esto puede deberse a los cambios ambientales abruptos que se dan por que la plataforma continental en esta región es muy estrecha.

En zonas someras, las especies de poliquetos que predominan son las que tienen intervalos de distribución cortos ya que la posición de los puntos medios cercana a la frontera condiciona la extensión del intervalo de distribución, mientras que en zonas más profundas las especies de poliquetos que predominan son las que tienen intervalos de distribución más amplios, que son tolerantes a los cambios en la batimetría y en las condiciones asociadas al aumento de la profundidad (presión, cambios en la productividad y tipo de sedimento entre otros) (Pineda, 1993).

La distribución de los intervalos batimétricos de las especies de acuerdo con el modelo de restricciones geométricas a la distribución de especies, indica que las especies de intervalos amplios de distribución se localizan en el área central del dominio, mientras que las de intervalos de distribución cortos se localizarán cerca de las fronteras del dominio. Esto se debe al supuesto de que en las fronteras los cambios en las condiciones ambientales son abruptos. El hecho que el intervalo vertical sea simétrico en relación con la profundidad media de ocurrencia indica que las especies con intervalo de distribución pequeño serán más numerosas cerca de las fronteras, aunque puedan distribuirse prácticamente a todo lo largo del dominio, mientras que las de intervalos largos se encontrarán a profundidades intermedias (Pineda, 1993).

La riqueza de especies con respecto a la profundidad tuvo un comportamiento similar en los tres casos: con aumentos en la riqueza de especies

desde valores comparativamente “bajos” de 100, 80 y 40 especies a 200, 180 y 80 especies en la profundidad donde se encontró la mayor riqueza. Es importante mencionar que los picos de riqueza de especies ocurren a diferentes profundidades para cada una de las regiones analizadas. Para la distribución de la riqueza de especies de toda el área de estudio el pico de riqueza se localizó a una profundidad de 50 m, mientras que en la plataforma carbonatada la mayor riqueza se localizó a una profundidad de 40 m y finalmente para la plataforma terrígena el valor más alto de riqueza se obtuvo alrededor de los 20 m de profundidad estos es debido a las diferencias de extensión entre ambas plataformas.

Se observa entonces un aumento inicial de la riqueza de especies hasta un pico localizado a profundidad variable dependiendo de las características de la plataforma continental (terrígena o carbonatada) y una disminución de la riqueza de especies conforme aumenta la profundidad. Esto concuerda con lo que concluyen Rodríguez-Villanueva (1993), Miranda-Vázquez (1993), Granados-Barba (2001) y Granados-Barba *et al.* (2003), el tipo de sedimento y la profundidad son los factores que explicativos, en mayor medida, de la distribución y abundancia de las especies de poliquetos. Además, Granados-Barba (2001) mostró que la profundidad influye en la estructura comunitaria de los poliquetos en el área de estudio ya que cuando ésta aumenta, la densidad, la biomasa, la riqueza de especies y la diversidad disminuyen paulatinamente los primeros efectos se observan después de los 50 m, los efectos son claros a 75 y 100 m y son muy importantes a 150 m de profundidad.

En lo que respecta al sedimento, el de tipo lodo-arenoso hacia el banco favorece la existencia de una mayor densidad, biomasa, riqueza de especies, a diferencia de los sedimentos propiamente terrígenos de la región oeste del área de estudio. Esta distribución, como lo han mostrado otros estudios (Gray, 1974; Rodríguez-Villanueva, 1993; Miranda-Vázquez, 1993; Snelgrove *et al.*, 1996; Granados-Barba, 2001; Granados-Barba *et al.*, 2003; Domínguez-Castanedo,

2004 y Rojas-López, 2004), parece tener relación con las características del sedimento.

Las variaciones texturales en el sedimento son importantes debido a que uno de los factores que determina la porosidad del sedimento es el tipo y tamaño de grano. La porosidad influye en la mineralogía de la zona, en el contenido de materia orgánica y en la concentración de gases y nutrientes (Gray, 1974; 1981) y las variaciones en todas estas características determinan el establecimiento de organismos como los poliquetos. El flujo de agua directamente superior a la interfase agua-sedimento determina el tamaño de las partículas del sedimento lo que afecta a su vez la facilidad de excavación y limita el número de especies que pueden sobrevivir (Díaz-Castañeda y Harris, 2004).

Capítoli y Bemvenuti (2004) mencionan que, en la mayor parte de las plataformas continentales, la distribución de las especies de macroinvertebrados bentónicos está principalmente relacionada con las variaciones que presenta el sustrato con el aumento de la profundidad (McClusky y McIntyre, 1988). El tipo de sustrato es considerado el principal factor que determina la distribución y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos (Thorson, 1955; 1957; Gray, 1981; McClusky y McIntyre, 1988). De modo general, en las aguas someras de las plataformas continentales, predominan los fondos arenosos y con el aumento de la profundidad aumenta progresivamente la proporción de lodos en los sedimentos; por ello, ambientes con mayor heterogeneidad de tipo de sustratos tienden a presentar mayor número de especies (Gray, 1981; Fresi *et al.*, 1983). Asocian el menor número de especies entre los 10 y los 20 m de profundidad a la homogeneidad del sustrato y la mayor intensidad y frecuencia de perturbaciones físicas (Capítoli y Bemvenuti, 2004). El aumento del número de especies con la profundidad puede ser atribuido a la disminución de la frecuencia de perturbaciones provocadas por la acción de ondas de fondo y por una mayor heterogeneidad de los sustratos. Para el caso del Golfo de México, Mendoza-Cantú (1994) menciona que el cambio en la composición del sedimento se da

alrededor de los 50 m de profundidad en el límite entre las plataformas interna y externa, profundidad alrededor de la cual comienza a decrecer la riqueza de especies.

Procesos biológicos tales como la competencia y la depredación pueden también afectar la distribución y composición de las comunidades de poliquetos bentónicos (Rex, 1976; Wang, 2004). Paiva (1993), en la región de Ubatuba en Brasil, atribuyó el aumento de la diversidad de poliquetos con el aumento de la profundidad a una disminución de las perturbaciones provocadas por las olas y de la depredación de los poliquetos por peces y cangrejos. En este sentido, en el área entre Río Grande y Chui (en el extremo sur de Brasil), Capítoli (2002) resaltó una mayor abundancia de crustáceos decápodos depredadores en los fondos arenosos entre 11 y 30 m de profundidad y su disminución a mayores profundidades. A partir de este hecho, se puede considerar que las perturbaciones (depredación, etc.) provocadas por los decápodos pudieran estar contribuyendo al menor número de especies encontrado a menores profundidades (Capítoli y Bemvenuti, 2004). En este sentido Vazquez-Bader (1996) menciona que la mayor abundancia de macroinvertebrados (principalmente crustáceos) en el Golfo de México se encuentra entre los 20 y los 40 m, profundidad a la que todavía no se llega al máximo de riqueza de especies de poliquetos en el área de estudio.

En ambientes marinos, si bien las causas que rigen las zonaciones verticales aún no están bien explicadas, la profundidad y sus variables asociadas son factores que regulan la distribución de organismos especializados. Estas variables incluyen parámetros físicos (penetración de la luz, temperatura, velocidad de la corriente, presión y salinidad), tipo de sedimento y cambios en la disponibilidad de recursos (Carney *et al.*, 1983; Wang, 2004).

El régimen hidrodinámico puede regular las comunidades bentónicas a través de diferentes mecanismos, dado que el tamaño de grano del sedimento (heterogeneidad del sedimento), el contenido de materia orgánica (indicador de

disponibilidad de alimento), la estabilidad química del agua intersticial (p.e. disponibilidad de oxígeno) y la dispersión larval están relacionadas directa o indirectamente con el flujo de fondo. Los efectos del régimen hidrodinámico en el ambiente bentónico y sus organismos muestran que los flujos de fondo ejercen una fuerza importante en el funcionamiento y estructura de las comunidades de los sedimentos blandos (Snelgrove y Butman, 1994). Esto sugiere que la energía hidrodinámica y la disponibilidad de materia orgánica son los factores primarios y la profundidad y el tipo de sedimento como variables secundarias correlacionadas (Wang, 2004).

Para el norte del Golfo de México, Hubbard (1995) argumentó que en la región este había un mayor número de especies que en la región oeste, debido a los sedimentos carbonatados que predominan en esta región en contraste con los sedimentos lodo-arcillosos del oeste. En cambio, en la región central la producción fue promovida por la influencia de la descarga del Río Mississippi. En el caso del Golfo de México, la zona ubicada frente a la Laguna de Términos, es más inestable por estar directamente influenciada por las descargas de los ríos y la Laguna, los cuales, afectan más las zonas costeras en temporada de nortes. Estos aportes, ocasionan inestabilidad en la columna de agua (Monreal-Gómez *et al.*, 1992), así como depositación de material terrígeno fino con alto contenido de materia orgánica y disminución en la cantidad de oxígeno presente (Hedges y Parker, 1976), por lo cual, las condiciones sedimentológicas son menos favorables causando una disminución en la diversidad de especies presentes y favoreciendo el aumento en la densidad de los organismos de unas cuantas especies dominantes (Hernández-Arana *et al.*, 2003).

El aporte de materiales terrígenos se mezcla en esta área, dando como resultado la presencia de sedimentos lodo-arenosos de la zona de transición, los cuales, presentan un ambiente menos favorable en el que menos especies se pueden adaptar (Ward, 1975), con respecto a la zona carbonatada. Esto puede deberse a que, la estabilidad del sedimento de acuerdo con el tamaño de

partículas en las corrientes del agua de fondo es menor, habiendo una mayor resuspensión del mismo (Buchanan *et al.*, 1974; Kamykowski *et al.*, 1977), lo cual, produce un sustrato relativamente inestable para la infauna (Fitzhugh, 1984).

Hernández-Arana (2003) menciona que las diferencias relativas observadas entre los ambientes sedimentarios carbonatado y transicional son similares a las que se observan en el norte del Golfo de México. Los valores altos de densidad en la plataforma carbonatada son similares a los de su contraparte en la región noreste del Golfo de México (Phillips *et al.*, 1990; Hernández-Arana, 2003). En contraste, el ambiente transicional exhibió bajas densidades y bajo número de familias, relacionado con la cantidad de lodos y arcillas asociadas probablemente a la descarga de los ríos. De la misma manera, los ambientes arcillosos del norte del Golfo de México tienen menores densidades y menor número de especies infaunales en comparación con las áreas de sedimentos más gruesos (Alexander *et al.*, 1981; Hernández-Arana, 2003). Como se observa en el gradiente de riqueza de especies que va de la plataforma carbonatada a la plataforma terrígena en el sur del Golfo de México.

Los sedimentos de la plataforma sujetos a la descarga de ríos suelen albergar comunidades con bajas densidades y pocos taxones, no solamente debido a la cantidad de material fino, sino también a la cantidad de materia orgánica refractaria asociada a las descargas (Aller y Stupakof, 1996; Albertelli *et al.*, 1999) como lo muestra el bajo número de especies que se registraron en la zona de transición.

La profundidad influye considerablemente en la distribución espacial y la composición de la macroinfauna de la plataforma de Campeche. En los dos ambientes sedimentarios las diferencias en la composición de la comunidad fueron evidentes entre los estratos someros y profundos de la plataforma principalmente para la plataforma terrígena. Los cambios en la composición de la macroinfauna con respecto a la profundidad son ampliamente reconocidos en las plataformas

continentales del Golfo de México (Darnell, 1990; Escobar-Briones y Soto, 1997; Rabalais *et al.*, 1999) y ha sido relacionado con cambios en la disponibilidad y calidad del alimento, estabilidad del agua y la reducción de la influencia de tormentas y del viento (Hyland *et al.*, 1991; Danovaro y Fabiano, 1997).

Una mayor riqueza de especies en la plataforma carbonatada puede deberse a que ésta se caracteriza por tener masas de agua transparentes y por la presencia de frecuentes surgencias al norte de la península de Yucatán (Ruiz-Rentería y Merino-Ibarra, 1989). Esto provee de un alimento de mejor calidad para la comunidad bentónica a través de la producción primaria y de procesos advectivos promovidos por el flujo unidireccional de una rama de la corriente de Yucatán (Hernández-Arana, 2003), esto se refleja indirectamente en una mayor riqueza de especies en esta región. En cambio, la provincia transicional se caracteriza por su agua de fondo turbia (Yañez-Arancibia y Sanchez-Gil, 1983), la inestabilidad de la columna de agua (Monreal-Gómez *et al.*, 1992), la depositación de material terrígeno con alto contenido de materia orgánica refractaria (Hedges y Parker, 1976) y los cambios estacionales en los patrones de circulación (Boicourt *et al.*, 1998; Rosales-Hoz *et al.*, 1999). Sanders (1986), Gray (1974) y Rhoads (1974) mencionan que en sedimentos finos existen menos individuos y menos especies que en sedimentos medios y gruesos de ahí que se observen valores de riqueza mayores en la plataforma carbonatada que en la plataforma terrígena.

Capítoli y Bemvenuti (2004) mencionan que la frecuencia de las perturbaciones físicas debida a la acción de las corrientes de fondo constituye otro factor que puede tener influencia en las variaciones de la diversidad en las plataformas interna y media; flujos de corrientes superiores a 100 cm/s representan disturbios que inhiben funciones alimentarias y el asentamiento de larvas (Hiscock, 1983; Word, 1987). Al respecto, Wang (2004) señala que en el norte del Golfo de México, la variabilidad de las corrientes de fondo puede tener efectos complejos en el bentos. Por ejemplo, corrientes moderadas pueden promover la densidad y la diversidad al aportar más materia orgánica y oxígeno, al

estimular la producción bacteriana, al dispersar estadios larvales y subadultos o al incrementar la heterogeneidad del sedimento. Por el contrario, corrientes fuertes ( $>20$  o  $25 \text{ cm s}^{-1}$ ) pueden reducir la heterogeneidad física, dispersar estadios juveniles y subadultos o llevarse algunas especies epifaúnicas y así reducir la diversidad (Levin y DiBacco, 1995). En el sur del Golfo de México, Expósito Díaz (2006) reporta velocidades de fondo entre  $20$  y  $40 \text{ cm s}^{-1}$  y de hasta  $50 \text{ cm s}^{-1}$ .

Los modelos parabólicos de la diversidad respecto a la profundidad han sido propuestos por varios autores para analizar diferentes taxones distribuidos sobre todo, en el talud y en zonas abisales (Vinogradova, 1962; Rex 1981; Etter y Grassle, 1992; Paterson y Lamshead, 1995; Pineda y Caswell, 1998). En la plataforma continental del golfo, los patrones de distribución de los poliquetos difieren del modelo parabólico clásico ya que se observa un mayor número de especies y un posterior decremento de ésta a mayores profundidades.

Estos patrones se han observado en grupos de invertebrados macrofáunísticos incluyendo poliquetos (Gage y Tyler, 1991) y se ha sugerido que son resultado de factores ambientales como la productividad y las interacciones depredador-presa (Kendall y Haedrich, 2006), alta productividad, temperatura, abundancia de alimento y una compleja dinámica depredador-presa, además de otros gradientes ambientales y biológicos, son explicaciones que han sido propuestas para explicar una mayor diversidad en aguas poco profundas (Gage y Tyler, 1991). Claramente, procesos biológicos como los arriba mencionados, son probablemente reflejados en el patrón general de disminución de la riqueza conforme aumenta la profundidad (Kendall y Haedrich, 2006). Así, una vez que el modelo nulo como hipótesis nula es rechazado, las explicaciones biológicas y ambientales particulares pueden ser razonablemente consideradas (Gotelli y Graves, 1996; Levin *et al.*, 2001)

Por otro lado, las curvas de predicción, al 95% de confianza, elaboradas con el programa Mid-Domain Null mostraron ajustes aceptables con las gráficas



hechas a partir de los datos observados. Las regresiones dieron valores de  $R^2$  de 0.94, 0.95, 0.91 para toda el área de estudio y las regiones carbonatada y terrígena respectivamente. Esto parecería dar apoyo a la idea de que las predicciones basadas sólo en las restricciones geométricas pueden explicar los patrones de diversidad observados en el golfo. Por otro lado, cuando los patrones de riqueza de especies son claramente asimétricos con respecto al centro del dominio, los modelos basados en valores de puntos medios de ocurrencia empíricos, tienden a reproducir los patrones de riqueza de especies observados (Koleff y Gaston, 2001; Zapata *et al.*, 2003; Colwell *et al.*, 2004).

En general, se espera que las restricciones geográficas afecten más la distribución de las especies que tienen intervalos de distribución grandes que las de especies con intervalos pequeños (Colwell y Hurtt, 1994; Pineda y Caswell, 1998; Lees *et al.*, 1999; Colwell *et al.*, 2004) ya que las especies con intervalos pequeños pueden distribuirse prácticamente en cualquier posición dentro del dominio, mientras que las de intervalos grandes tienen que agruparse cerca del dominio medio. Por lo tanto, se espera que los modelos de dominio medio sean mejores herramientas predictivas para especies con intervalos grandes de distribución y por lo mismo, los grupos de especies con intervalos pequeños (relativos al dominio que ocupan), son poco propensos a exhibir picos de riqueza de especies localizados en el centro del dominio medio, consistentes con las predicciones del Efecto de Dominio Medio (Colwell *et al.*, 2004).

Si bien la hipótesis nula puede ser rechazada, la importancia del modelo como una herramienta que ayuda en la descripción de los patrones no azarosos en la naturaleza no debe de ser pasada por alto. El modelo nulo, al excluir todos los factores que puedan determinar la extensión y ubicación de los intervalos de distribución de las especies, prueba si los patrones de diversidad pueden ser el resultado de procesos azarosos (Kendall y Haedrich, 2006); el modelo proporciona una medida de hasta qué punto estos procesos determinan la distribución de los poliquetos a lo largo del gradiente batimétrico. En la plataforma continental del

Golfo de México, las restricciones geométricas contribuyen a la aparición de un patrón parabólico de riqueza de especies pero los resultados sugieren que las comunidades de poliquetos de la plataforma no son asociaciones azarosas de especies. Están estructuradas por una variedad de procesos bióticos y abióticos que varían a lo largo del gradiente de profundidad si bien estos procesos no han sido totalmente descritos

Un punto fundamental del modelo del Efecto de Dominio Medio que es importante de considerar, antes de especular sobre las posibles causas de los patrones de riqueza, son los intervalos de distribución presentes en los datos. El modelo muestrea al azar los intervalos empíricos y los redistribuye en el dominio definido basándose en las restricciones impuestas por el punto medio con respecto al intervalo de distribución (Caja 5, Colwell y Lees, 2000). Intuitivamente, uno espera que si la mayoría de los intervalos de las especies son amplios con respecto al dominio, un máximo en el centro de éste necesariamente resultaría dado que los intervalos serían “forzados” a sobrelaparse hacia el centro del dominio. De igual manera, si todos los intervalos son pequeños un patrón menos distintivo aparecería (Kendall y Haedrich, 2006). Como los resultados de este estudio muestran, no se observa un máximo en el centro del dominio, 76.3% de las especies tiene intervalos menores o iguales a la mitad del dominio.

La presencia de valores máximos de diversidad a profundidades medias, el descenso drástico del número de especies en la plataforma continental externa, el dominio de especies con intervalos de distribución inferiores a 10 m, la distribución asimétrica de los puntos medios de ocurrencia y los intervalos de distribución hacia zonas someras podrían indicar que la profundidad de 200 m no es necesariamente un límite a la distribución de los poliquetos de la plataforma continental del sur del Golfo de México.

## CONCLUSIONES

Hay una dominancia de las especies con intervalos cortos de distribución y con puntos medios de ocurrencia situados en zonas someras en la plataforma continental del golfo, indicando que pocas especies pueden tolerar ampliar variaciones ambientales asociadas con los cambios de profundidad.

Se registraron dos tipos principales de poliquetos con bases en sus intervalos de distribución y sus puntos medios de ocurrencia. Los estenobáticos que se distribuyen principalmente en las zonas someras del golfo y los euribáticos que se distribuyen a lo largo de todo el dominio.

El comportamiento de la riqueza de especies con respecto a la profundidad es casi parabólico, con un pico de riqueza no localizado en el centro del dominio.

En la plataforma continental del Golfo de México, las restricciones geométricas contribuyen a la aparición de un patrón parabólico de riqueza de especies pero los resultados sugieren que las comunidades de poliquetos de la plataforma no son asociaciones azarosas de especies.

Hay un mayor número de especies (49 % mayor) en la plataforma carbonatada que en la plataforma terrígena.

## LITERATURA CITADA

- Agard, J. B., J. Gobin y R. M. Warwick. 1993. Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Marine Ecology Progress Series*. 92: 233-243.
- Albertelli, G., A. Covazzi-Harriague, R. Danovaro, M. Fabiano y S. Fraschetti. 1999. Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurean Sea, NW Mediterranean): role of food availability. *Journal of Sea Research*. 42: 11–26.
- Alexander, S.K., P.N. Boothe, R.W. Flint, C.S. Giam, J.S. Holland, G. Neff, W.E. Pequegnat, P. Powell, N.N. Rabalais, J.R. Schwarz, P.J. Szaniszlo, C. Venn, D.E. Wohlschlag y R. Yoshiyama. 1981. Benthic biota. In: Flint, R.W., y N.N. Rabalais, (Eds.). *Environmental Studies of a Marine Ecosystem South Texas Outer Continental Shelf*. University of Texas Press, Austin, pp. 83–136.
- Alheit, J. 1979. Long and short term population trends in the polychaete *Nephtys*. In: Alheit, J. (ed). *Cyclic phenomena in the marine plants and animals*. Pergamon Press. New York. pp 49-56.
- Aller, J.Y. y I. Stupakoff. 1996. The distribution and seasonal characteristics of benthic communities on the Amazon shelf as indicators of physical processes. *Continental Shelf Research*. 16: 717–751.
- Amaral A.C.Z. y E.F. Nonato. 1981. Anelídeos poliquetos da Costa Brasileira. *Conselho Nacional de desenvolvimento Científico e Tecnológico*. Brasil. 47 pp
- Amaral, A.C.Z., E.F. Nonato y M.A. Petti. 1994. Contribution of the polychaetous annelids to the diet of some Brazilian Fishes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Zoologie)*. 162:331-337.
- Antoine, J. 1972. Structure of the Gulf of Mexico. In: Rezaq & Henry (eds.). *Contribution on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Houston, USA. 3:1-34.
- Ayala-Castañares, A. y M. Gutiérrez-Estrada. 1990. Morfología y sedimentos superficiales de la plataforma continental frente a Tabasco y Campeche. México, *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. 17(2): 163-190.
- Blake, J.A. 1994. Introduction to the Polychaeta. In: Blake, J.A. y B. Hilbig (eds.). *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western*

*Santa Barbara Channel*. Vol. 6. Santa Barbara Museum of Natural History, California. pp. 39-113.

- Barrerio-Güemes, M.T., M. Signoret-Poillon y C. Bulit-Gámez. 2003. Patrones de distribución de biomasa y producción primaria fitopláctica en el Golfo de México. En: Barreiro-Güemes, M.T., M.E. Meave-del-Castillo, M. Signoret-Poillon y M.G. Figueroa-Torres. (Eds.) *Planctología Mexicana*, 300p. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. México. Cap. 6: 125-142.
- Ben-Eliahu. M.N. y D. Goliani. 1990. Polychaetes (Annelida) in the gut contents of goatfishes (Mullidae), with new polychaete records for the Mediterranean coasts of Israel y the Gulf of Elat (Red Sea). *Marine Ecology*. 11(3):193-205.
- Bergen, M., S. Weisberg, R. Smith, D. Cadien, A. Dalkey, D. Montagne, J. Stull, R. Velarde y J. Ranasinghe. 2001. Relationship between depth, sediment, latitude, and the structure of benthic infaunal assemblages on the mainland shelf of southern California. *Marine Biology*. 138: 637–647.
- Bokma, F., J. Bokma y M. Mönkkönen. 2001. Random process and geographic species richness patterns: why so few species in the north? *Ecography*. 24:43-49.
- Boicourt, W.C., W.J. Wiseman, A. Valle-Levinson y L.P. Atkinson. 1998. Continental shelf of the southeastern United States and the Gulf of Mexico: in the shadow of the western boundary current. In: Robinson, A.R., K.H. Brink, (Eds.). *The Sea. The Global Coastal Ocean. Regional Studies and Syntheses*. John Wiley and Sons Inc. New York. pp. 135–181.
- Botello, A.V., G. Ponce-Vélez, A. Toledo, G. Díaz-González y S. Villanueva. 1996. Ecología, recursos costeros y contaminación en el Golfo de México. In: Botello, A.V., J.L. Rojas-Galaviz, J.A. Benítez, D. Zárate-Lomelí. (Eds.). *Golfo de México, Contaminación e Impacto Ambiental: Tendencias y Diagnóstico*. Universidad Autónoma de Campeche, México. pp. 25–44.
- Bryant, W.R., J. Lugo, C. Córdova y A. Salvador. 1991. Physiography and Bathymetry. In: Salvador, A. (Ed.). *The Gulf of Mexico Basin*. Boulder, Colorado. Geological Society of America. The Geology of North America. Vol. J. pp. 13-30.
- Buchanan, J. B., P. F. Kingston y M. Sheader. 1974. Long-term population trends of the benthic macroinfauna in the offshore mud of the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 54: 785-795.
- Butman, C.A. y J.P. Grassle. 1992. Active habitat selection by *Capitella sp.1* larvae. Two-Choice experiments in still water and flume flows. *Journal of Marine Research*. 50, 669-715.

- Cahero-Mendoza, J. 1990. Variación estacional de los nutrimentos limitantes en el sureste del Golfo de México (1985-1986). Sría. de Marina, Dirección General de Oceanografía Naval. Est. Camp. 69 p.
- Capítoli, R.R. 2002. Distribuição e abundância dos macroinvertebrados bentônicos da Plataforma Continental e Talude Superior no extremo sul do Brasil. Tese de Doutorado- Fundação Universidade Federal de Rio Grande - FURG- 173p.
- Capítoli, R.R. y C. Bemvenuti. 2004. Distribuição batimétrica e variações de diversidade dos macroinvertebrados bentônicos da plataforma continental e talude superior no extremo sul do Brasil. *Atlântica (Rio Grande)*. 26(1): 27-43.
- Carney, R. S., R.L. Haedrich y G.T. Rowe. 1983. Zonation of fauna in the deep sea. In: Rowe. G.T. (Eds.), *The Sea*. Vol. 8, 371-398. Wiley. New York.
- Carranza-Edwards A., L. Rosales-Hoz, y M.A. Monreal-Gómez. 1993. Suspended sediments in the southeastern Gulf of Mexico. *Marine Geology*. 112, 257-259.
- Colwell, R.K. 2000. RangeModel: A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. Version 3.1. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel>.
- Colwell, R.K. y D.W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. In: D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele, y A.B. Thistle, (eds). *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. pp. 344-359. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Colwell, R.K. y G.C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*. 144:570-595.
- Colwell, R.K. y D.C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*.15: 70-76.
- Colwell, R.K., C. Rahbek y N.J. Gotelli. 2004. The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far? *The American Naturalist*. 163(3):1-23
- Corona-Rodríguez, A. 1997. Contribución al conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma de Yucatán. Tesis Profesional Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 163 pp.
- Czitrom, S.P.R., F. Ruiz, M.A. Alatorre y A.R. Padilla. 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México. In: Nihoul, J. C. J. (Ed.). *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam. 301-311.

- Danovaro, R. y M. Fabiano. 1997. Seasonal changes in quality and quantity of food available for benthic suspension-feeders in the Golfo Marconi (north-western Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44: 723–736.
- Darnell, R.M. 1990. Mapping of the biological resources of the continental shelf. *American Zoologist*. 30: 15–21.
- Davies, D.R. 1972. Deep-sea sediments and their sedimentation, Gulf of Mexico. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*. 56: 2212-2239.
- Day, J.H. 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I: Errantia. Part II Sedentaria. *Trustees of the British Museum of Natural History Publ. No. 656*, 878 pp.
- Díaz-Castañeda, V. y L.H. Harris. 2004. Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahía Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep-Sea Research II*. 51: 827-847.
- Domínguez-Castanedo, N. 2004. Estructura comunitaria de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados a sustratos blandos en el Banco de Campeche, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 98 pp.
- Durrett, R. y S. Levin. 1996. Spatial models for the species-area curve. *Journal of Theoretical Biology*. 179: 119-127.
- Escobar-Briones, E.G. y L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*. 17: 585–604.
- Esparza-Castillo, L. 1992. Variación estacional de la microfauna de Ostrácodos de la zona de Plataformas Petroleras del Sur del Golfo de México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 92 pp.
- Etter, R.J. y J.F. Grassle. 1992. Patterns of species diversity in deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature*. 360: 576-578.
- Expósito-Díaz, G. 2006. Corrientes inerciales al sur del Golfo de México. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 94 pp.
- Fauchald, K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*. 28:1-190.
- Fauchald, K. y G. Rouse. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica Scripta*. 26:71-138.

- Fauchald, K. y P. A. Jumars. 1979. The diet of the worms: A study of polychaeta feeding guilds. *Oceanographic. Marine Biology Annual Reviews*. 17: 193-284.
- Fitzhugh, K. 1984. Temporal and spatial patterns of the polychaete fauna on the central Northern Gulf of Mexico continental shelf. In: Hutchings, P. A. (ed.). *Proceedings of the First International Polychaete Conference*, Sydney. The Linnean Society of new South Wales, Australia. 211-225.
- Fresi, E., M.C. Gambi, S. Focardi, R. Bargagli, F. Baldi y L. Falliacci. 1983. Benthic community and sediment types: a structural analysis. *Marine Ecology*. 4 (2): 101-121.
- Gage, J.D. y P.A. Tyler. 1991. *Deep-Sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor*. Cambridge University Press, New York, 504 pp.
- García, E. (Ed). 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. UNAM. 3ª ed. México, 252 pp.
- Giangrande, A. 1997. Polychaete reproductive patterns, life cycles and life histories: An overview. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 35: 323-386.
- Glasby, C.J. y G. Read. 1998. Polychaete worms: a diverse yet poorly known group. *Water & Atmosphere*. 6(4):7-9.
- Gooday, A.J. y C.M. Turley. 1990. Responses by benthic organisms to inputs of organic material to the ocean floor: A review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. London. A331, 119-138.
- Gotelli, N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*. 10:337-347
- Gotelli, N.J. y G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 388 pp.
- Gotelli, N.J. y A.M. Ellison. 2004. *A Primer of ecological statistics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. 492 pp.
- Granados-Barba, A. 1991. Algunos aspectos ecológicos de los anélidos poliquetos (Orden: Eunicida), de la región de plataformas petroleras y áreas adyacentes en la Sonda de Campeche, Golfo de México. Tesis Profesional, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, 287 pp.
- Granados-Barba, A. 1994. Estudio sistemático de los anélidos poliquetos de la región de las plataformas petroleras del Sur del Golfo de México. Tesis de



- Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 99 pp.
- Granados-Barba, A. 2001. Los poliquetos bénticos de la región petrolera del suroeste del Golfo de México: Estructura comunitaria e impacto ambiental. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 149 pp.
- Granados-Barba, A. y V. Solís-Weiss. 1994. New records of polychaetous annelids (Order: Eunicida) from the southeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 54 (2): 420-427.
- Granados-Barba, A. y V. Solís-Weiss. 1997a. The polychaetous annelids from oil platforms areas in the southeastern Gulf of Mexico: Phyllodocidae, Glyceridae, Gonianidae, Hesionidae and Pilargidae, with description of *Ophioglycera lyra* a new species and comments on *Goniada distorta* Moore and *Scoloplos texana* Maciolek & Holland. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 110(3): 457-470.
- Granados-Barba, A. y V. Solís-Weiss. 1997b. The polychaetous annelids of the oil platforms area from the southeastern Gulf of Mexico: Ornibiidae and Cossuridae. *Bulletin of Marine Science*. 61(3):549-557.
- Granados-Barba, A. y V. Solís-Weiss. 1998. Les Spionidae (Annélides Polyèctes) de la zone des puits pétroliers de la région méridionale du Golfe du Mexique. *Vie et Milieu*. 48(2):111-119.
- Granados-Barba, A., V. Solís-Weiss, M. A. Tovar-Hernández y V. Ochoa-Rivera, 2003. Distribution and diversity of the Syllidae (Annelida: Polychaeta) from Mexican Gulf of Mexico and Caribbean. *Hydrobiologia*. 496:337-345.
- Grassle, J.F., C.A. Butman, y S.W. Mills. 1992. Active habitat selection by *Capitella sp.1* larvae. 11. Multiple Choice experiments in still water and flume flows. *Journal of Marine Research*. 50: 717-743.
- Grassle, J.F. y N.J. Maciolek. 1992. Deep-sea species richness; regional and local diversity estimates from quantitative bottom-sampling. *The American Naturalist*. 139: 313-341.
- Gray, J. S. 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology; an Annual Review*. 12: 223-261.
- Gray, J.S. 1981. *The ecology of Marine Sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge University Press. 184p.
- Gray, J.S. 1997. Marine biodiversity, patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation*. 6:153-175.

- Harvey, P.H., R.K. Colwell, J.W. Silvertown y R.M. May. 1983. Null models in Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 14; 189-211.
- Hedges, J.I. y P.L. Parker. 1976. Land-derived organic matter in surface sediments from the Gulf of Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 40, 1019–1029.
- Hernández-Alcántara, P. 2002. Composición y Estructura de las comunidades de poliquetos (*Annelida: Polychaeta*) bénticos de la plataforma continental del Golfo de California. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 193 pp.
- Hernández-Alcántara, P., L. González-Ortiz y V. Solís-Weiss. 1994. Los espiónidos (*Polychaeta: Spionidae*) del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de Biología Tropical*. 42(3): 567-577.
- Hernández-Arana, H.A., A.A. Rowden, M.J. Attrill, R.M. Warwick y G. Gold-Bouchot. 2003. Large-scale environmental influences on the benthic macroinfauna of the southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 58: 825-841.
- Hiscock, K. 1983. Water movement. pp 55-96. In: Earll, R. y D.C. Erwig (Eds). *Sublittoral Ecology: The ecology of the shallow sublittoral benthos*. Clarendon Press, Oxford. 200 pp.
- Hubbard, G.F. 1995. *Benthic polychaetes from the Northern Gulf of Mexico continental slope*. Ph.D. Dissertation, Texas A&M University. 194 pp.
- Hutchings, P. 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation*. 7: 1133-1145.
- Hyland, J., H. Baptiste, J. Campbell, J. Kennedy, R. Kropp y S. Williams. 1991. Macroinfaunal communities of the Santa Maria basin on the California outer continental shelf and slope. *Marine Ecology Progress Series*. 78: 147–161.
- Jetz, W. y C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*. 98:5661-5666.
- Jetz, W. y C. Rahbek. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*. 297:1548-1551.
- Kamykowski, D. L., W. M. Pulich y C. Van Baalen. 1977. Phytoplankton and productivity. In: Groover, R. D. (ed.) *Environmental studies, south Texas outer continental shelf, biology and chemistry*. Final report to the Bureau of Land Management, Washington, D. C., Contract AA550-CT-17.

- Kendall, V.J. y R.L. Haedrich. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep-Sea Research I*. 53: 506-515.
- Koleff, P. y K.J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*. 24:341–351.
- Lecuanda, R. y F. Ramos. 1985. Oceanografía Geológica. En: de la Lanza, G. E. (comp.). *Oceanografía de mares mexicanos. Golfo de México y Mar Caribe*. AGT de México, D. F. pp. 3-29.
- Lees, D. C., C. Kremen y L. Andriamampianina. 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*. 67: 529-584.
- Levin, L.A. y C. Dibacco. 1995. Influence of sediment transport on short-term recolonization by seamount infauna. *Marine Ecology Progress Series*. 123: 163-175.
- Levin, L. A., R. J. Etter, M. A. Rex, A. J. Gooday, C. R. Smith, J. Pineda, C. T. Stuart, R. R. Hessler y D. Pawson. 2001. Environmental influence on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology Systematics*. 32, 51-93.
- Licea, S. y R. Luna, 1999. Spatio-temporal variation of phytoplankton on the continental margin in the SW Gulf of México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 49: 83-99.
- Logan, B.W., J.L. Harding, W.M. Ahr, J.D. Williams y R.G. Shead. 1969. Carbonate Sediments and reefs, Yucatán shelf, México, Part I, Late Quaternary sediments. *Memoir of the American Association of Petroleum Geologists*. 11: 1-128.
- Longhurst, A. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press. (Ed.), San Diego, 398 p.
- López-Granados, E. M. 1993. Estudio Ecológico de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de las familias Spionidae, Nepthyidae y Nereididae de la Sonda de Campeche, México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, 90 pp.
- Mackie, A.S.Y. y P.G. Oliver. 1996. Marine macrofauna: polychaetes, mollusks and crustaceans. In: Hall, G. S. (ed). *Methods for examination of organismal diversity in soils and sediments*. CAB International: New York. Pp. 236-284.

- Mackie, A.S.Y., C. Parmiter y L.K.Y. Tong. 1997. Distribution and diversity of Polychaeta in the southern Irish Sea. *Bulletin of Marine Science*. 60(2):467-481.
- Martínez-López, B. y A. Parés-Sierra. 1998. Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas*. 24 (1): 65-93.
- McCain, C. M. 2003. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy*. 84 (3): 967-980.
- McCain C. M. 2004. The Mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*. 31:19-31.
- McLusky, D.S. y A.D. McIntyre. 1988. Characteristics of the Benthic fauna. In: Postma H. y J. J. Zijlstra. (eds) *Continental shelves of the world*. Elsevier, Amsterdam. 27: 131-154.
- Mendoza-Cantú, M. E. 1994. Estudio geomorfológico de la porción sureste del Golfo de México. Tesis Profesional, Facultad de Filosofía y Letras, Colegio de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 69 pp
- Minelli, A. 1993. *Biological Systematics: the state of the art*. London: Chapman & Hall.
- Miranda-Vázquez, L.A. 1993. Estudio de las comunidades de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Plataforma Continental externa del Sur del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 148 pp.
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A. Salas-de-León. 1990. Simulación de la circulación de la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*. 29, 2, 101-111
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A. Salas-de-León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. En: M. F. Lavín, (Ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana, p. 183-199.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas-de-León, A.R. Padilla-Pilotze y M.A. Alatorre-Mendieta. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el Sur de la Bahía de Campeche, México. *Ciencias Marinas*. 18 (4): 115-133.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas-de-León y A. Gracia-Gasca. 2004. Golfo de México, circulación y productividad. *Ciencias*. 76. p. 24-33.

- Ney-Nifle, M. y M. Mangel. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of Theoretical Biology*. 196:327-342
- Nowlin, W.D.Jr. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. In: L.R.A. Capurro y J.L. Reid. (Eds). *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of México*. Gulf Pub. Co. Houston, p. 3-15.
- Paiva, P.C. 1993. Trophic structure of the shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*. 35:39-55.
- Paiva, P.C. 1993. Anelídeos poliquetas da Plataforma continental norte do Estado de São Paulo: I – Padrões de densidade e diversidade específicas. *Bolletim do Instituto Oceanográfico da USP*. São Paulo. 41 (1-2): 69-80.
- Phillips, N.W., D.A. Gettleson y K.D. Spring. 1990. Benthic biological studies of the southwest Florida shelf. *American Zoologist*. 30: 65–75.
- Pimm, S. L. y J. H. Brown. 2004. Domains of diversity. *Science*, 304, 831-833.
- Pineda, J. 1993. Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research Part I* 40, 2179-2192.
- Pineda, J. y H Caswell. 1998. Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research Part II* 45, 83-101.
- Ponce-Vélez, M. G., R. Pineda-López y Y. Pica-Granados. 1991. Oceanografía Química. En: de la Lanza, G. E. (comp.). *Oceanografía de mares mexicanos. Golfo de México y Mar Caribe*. AGT de México, D.F., pp. 79-111.
- Rabalais, N.N., R.S. Carney y E.G. Escobar-Briones. 1999. Overview of Continental Shelf Benthic Communities of the Gulf of México. In: Kumpf, H.K. Steidinger y K. Sherman, (Eds.). *The Gulf of México, Large Marine Ecosystem. Assessment, sustainability and management*. Blackwell Science. Cap. 10.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*. 19: 200-205
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*. 149: 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecology Letters*. 8: 224-339.

- Rex, M.A. 1976. Biological accommodation in the deep-sea benthos: comparative evidence on the importance of predation and productivity. *Deep-sea Research* 23: 975-987.
- Rhoads, D. C. 1974. Organism-Sediment Relations on the Muddy Sea Floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 12: 263-300.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15
- Roberts, H.H., R.A. McBride y J.M. Coleman. 1999. Outer Shelf and slope geology of the Gulf of México: An overview. In: Kumpf, H.K. Steidinger y K. Sherman, (Eds.). *The Gulf of México, Large Marine Ecosystem. Assessment, sustainability and management*. Blackwell Science. Cap. 6. pp. 99-112.
- Rodríguez-Villanueva, L.V. 1993. Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental interna del sur del Golfo de México; abundancia, distribución y diversidad. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 128 pp.
- Rojas-López, R. 2004. Los Anélidos Poliquetos asociados a sustratos blandos de la Bahía de Campeche, Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 97 pp.
- Rosales-Hoz, L., A. Carranza-Edwards, C. Méndez-Jaime y M.A. Monreal-Gómez. 1999. Metals in shelf sediments and their association with continental discharges in a tropical zone. *Marine and Freshwater Research*. 50: 189–196.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rowe, G.T. 1983. Biomass and production of the deep sea macrobenthos. In: Rowe, G.T. (Ed.). *Deep Sea Biology. The Sea*. Vol. 8. Wiley-Interscience. N.Y. pp. 97-121.
- Ruiz-Rentería, F. y M. Merino-Ibarra. 1989. Upwelling off the North coast of the Yucatan Peninsula. In: Chavez, E.A. (Ed.). *Proceedings of the Workshop Mexico–Australia on Marine Sciences*. CINVESTAV-IPN, Mexico, pp. 149–160.
- Salas-de-Léon, D.A., M.A. Monreal-Gómez, L. Sanvicente-Añorve y C. Flores-Coto. 1996. Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica Acta*. 21, (1): 87-93.
- Salas-de-León, D.A., M.A. Monreal-Gómez, M. Signoret-Poillon y J. Aldeco-Ramírez. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface

Chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of México. *Journal of Geophysical Research*. 109, doi: 10.1029/2000JC0011614.

Salas-de-León, D.A., M.A. Monreal-Gómez, H. Velasco-Mendoza, M.A. Díaz-Flores y J. Aldeco-Ramírez. 2005. Modelación hidrodinámica y trayectoria de partículas en suspensión en el Sur del Golfo de México. En: Soto, L. A. (Ed.). *PEMEX y la Salud Ambiental de la Sonda de Campeche*. I.M.P.- PEMEX (En Prensa).

Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*. 102: 243-282.

Saulwood, L. y J.W. Morse. 1991. Sulfate reduction and iron sulfide mineral formation in the Gulf of México anoxic sediments. *American Journal of Science*. 291: 55-89.

Shirisago-Germán, B. 1991. Hidrografía y análisis frontogenético en el sur de la Bahía de Campeche. Tesis de Maestría, UACPyP-CCH-UNAM. México. 141 pp.

Smith, K.L. y K.R. Hinga. 1983. Sediment community respiration in the deep sea. In: Rowe, G.T. (Ed.). *Deep Sea Biology. The Sea*. Vol. 8. Wiley-Interscience, N.Y. pp. 331-371.

Snelgrove, P.V.H., T.H. Blackburn, P.A. Hutchings, D.M. Alongi, J.F. Grassle, H. Hummel, G. King, I. Koike, P.J.D. Lamshead, N.B. Ramsing y V. Solís-Weiss. 1997. The importance of Marine Sediment Biodiversity in Ecosystem Processes. *Ambio*. 26(8): 578-583.

Snelgrove, P.V.R. y C.A. Butman. 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: An annual review*. 32: 111-77.

Solís-Weiss, V., L.V. Rodríguez-Villanueva, A. Granados-Barba, A. Ochoa-Rivera, L. Miranda-Vázquez y P. Hernández-Alcántara. 1994. Annelid Polychaete populations of the Order Eunicida from the southern Gulf of Mexico. *Mémoires du Muséum National d' Histoire Naturelle*. 162:559-566.

Solís-Weiss, V., A. Granados-Barba, L. V. Rodríguez-Villanueva, L. Miranda-Vázquez, A. Ochoa-Rivera y P. Hernández-Alcántara. 1995a. The Lumbrineridae of the continental shelf in the Mexican portion of the Gulf of Mexico. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. Band 92, Ergbd S. 61-75.

- Solís-Weiss, V., P. Hernández-Alcántara, A. Granados-Barba, A. Ochoa-Rivera y I. Palomar-Morales. 1995b. Atlas de Anélidos Poliquetos de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México. Informe Final. Proyecto PO/52 CONABIO.
- Stephenson, W., P. Saenger y S.D. Cook. 1979. Problems in establishing a benthic baseline during a macrobenthos survey near Gladstone, Queensland. *Proceedings of the Royal Society of London. Qd.* 90: 21-32.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist.* 140: 893-911.
- Stevens, G.C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography.* 23: 149-154
- Strickland, J.H.D. y T.R. Parsons. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis. *Fisheries Research Board of Canada Bulletin.* 167: 310 p.
- Strong, Jr, D.R. 1980. Null hypotheses in ecology. *Synthese.* 43: 271-285.
- Suess, E. 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans surface productivity and oxygen utilisation. *Nature.* 288, 260-263.
- Tápanes, J.J. y F. González-Coya, 1980. Hidrometeorología del Golfo de México y Banco de Campeche. *Geofísica Internacional*, 19(4), 335-354.
- Taylor, J.D., 1976. Habitats, Abundance and Diets of muricacean gastropods at Aldabra Atoll. *Journal of the Linnean Society. London.* 59:155-193.
- Thorson, G. 1955. Modern aspects of marine level bottom animal communities. *Journal of Marine Research.* 14: 387-397.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallows shelf). In: J.W. Hedgpeth. (ed). *Treatise on Marine Ecology and Palaeoecology, vol.1, Ecology.* Memoirs of the Geological Society of America. 67: 461-534.
- Tovar-Hernández, M. A., A. Granados-Barba y V. Solís-Weiss, 2002. *Typosyllis papillosus*, a new species, (Annelida: Polychaeta: Syllidae) from southwestern Gulf of Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115(4):760-768.
- Trejo-Barocio, P. 2006. Predicción de la relación especies-área para distribuciones aleatorias. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 pp.



- Vázquez, F.G., V.K. Sharma y L. Pérez-Cruz. 2002. Concentrations of elements and metals in sediments of the southeastern Gulf of México. *Environmental Geology*. 42. Doi: 10.1007/s 00254-001-0522-7.
- Vidal, V.M.V. y F.V. Vidal. 1997. La importancia de los Estudios Regionales de Circulación Oceánica en el Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 47: 191-200.
- Vidal, F.V., V.M.V. Vidal, P.F. Rodríguez, L. Zambrano, J. Portilla, J.R. Rendón y B. Jaimes. 1998. Circulación del Golfo de México *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 49:1-15.
- Vivien, M. L. & M. Pierrot Clausade. 1974. Comparative Study of the feeding behavior of three coral reef. Fishes (Holocentridae), with special reference to the Polychaeta of the reef cryptofauna as prey. *Proceedings of the Second International Symposium on Coral Reefs*. 2: 179-192.
- Wang, Y. 2004. *Patterns in biodiversity and distribution of benthic polychaeta in the Mississippi Canyon, Northern Gulf of Mexico*. PhD Dissertation. Texas A&M University, 176p.
- Ward, A. R. 1975. Studies on the subtidal free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes. *Marine Biology*. 30: 217-225.
- Ward, T. y P.A. Hutchings. 1996. Effects of zinc, lead and cadmium on the species composition of the infauna of polluted intertidal and subtidal marine sediments near a lead smelter, Spencer Gulf, SA. *Journal of Experimental Marine Ecology Progress Series*. 135: 123-135.
- Warwick, R.M. 1988a. The level taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*. 19: 259-268.
- Warwick, R.M. 1988b. Analysis of community attributes of the macrobenthos of Frierfjord/Langesundfjord at taxonomic levels higher than species. *Marine Ecology Progress Series*. 46: 167-170.
- Warwick, R.M. 1988c. Effects on community structure of pollutant gradient-summary. *Marine Ecology Progress Series*. 46: 207-211.
- Webb, T.J. y K.J. Gaston. 2000. Geographic range size and evolutionary age in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B (Biological Sciences)*. 267, 1843-1850

- Willig, M.R. y S.K. Lyons. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of specie richness with an empirical test for marsupials y bats in the New World. *Oikos*. 81, 93-98.
- Wiseman, W.J.Jr. y W. Sturges. 1999. Physical Oceanography of the Gulf of México: Processes that Regulate its Biology. In: H. Kumpf, K. Steidinger y K. Sherman, (Eds.). *The Gulf of México, Large Marine Ecosystem. Assessment, sustainability y management*. Blackwell Science. Cap. 5. pp. 77-92.
- Wood, E. 1987. *Subtidal Ecology*. Edward Arnold Ltd. London, 125p.
- Wu, R.S. y P.K.S. Shin. 1997 Sediment characteristics and colonization of soft-bottom benthos: a field manipulation experiment. *Marine Biology*. 128: 475-487.
- Yáñez-Arancibia, A. y J.W. Day Jr. 1982. Ecological Characterization of the Terminos Lagoon: a tropical Lagoon estuarine system in the Southern Gulf of México. *Oceanologica Acta*. 5: 431-500.
- Yáñez-Arancibia, A. y P. Sánchez-Gil. 1986. Los peces demersales de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México. 1. Caracterización ambiental, ecología y evaluación de especies, poblaciones y comunidades. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM. México. Publ. Esp. 9: 1-230.
- Zapata, F.A., K.J. Gaston y S.L. Chown. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*. 72: 77-690.