



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



ESTRUCTURA COMUNITARIA DE LOS MACROCRUSTÁCEOS BENTÓNICOS DEL SUROESTE DEL GOLFO DE MÉXICO

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias
(Biología Marina)

p r e s e n t a

TALINA RUIZ RODRÍGUEZ

Director de Tesis: DR. ADOLFO GRACIA GASCA
Comité Tutorial: DR. RAMIRO ROMÁN CONTRERAS
DR. MICHEL HENDRICKX RENERS
DR. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO
DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI

México D. F. 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

ESTE TRABAJO SE LO DEDICO A LAS PERSONAS QUE MÁS AMO:

A mi madre Magdalena por todo su apoyo y amor incondicional.

A mi hermano Luis Eduardo por ser de lo mejor.

A Marti y a mi hermano Daniel que son parte importante de mi vida.

A mi puma Juan José por compartir conmigo su vida y amor.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a:

Dios por haberme dado la fuerza para seguir adelante y haberme dado a la familia que tengo y amo.

Mi madre Magdalena por ser la mejor amiga y guía de mi vida. Por enseñarme y darme fuerza, aliento y consuelo siempre. Por ti Mac soy lo que soy y te lo agradezco mucho, no sé qué haría sin ti. Tú has sido mi mejor ejemplo.

Mi hermano Luis Eduardo por ser el mejor de los hermanos, por hacerme reír y darme consejos, te quiero mucho.

A Marti y Daniel por que sin ellos mi vida no sería la misma, no sería tan feliz por tenerlos a mi lado.

A Juan José Barajas Piña, mi puma, por estar a mi lado, por cuidarme y amarme, por ser mi compañero incondicional, por alentarme y no dejarme caer y porque sin su ayuda no hubiera podido culminar esto. Te amo mi amor muchas gracias.

Al Dr. Adolfo Gracia Gasca por haberme recibido en el Laboratorio de Ecología Pesquera de Crustáceos y haber aceptado ser mi director de tesis.

A la Dra. Ana Rosa Vázquez Bader por sus sugerencias y ayuda en el desarrollo de esta investigación.

A los miembros de mi comité tutorial y jurado de examen: Dr. Michel Hendrickx Reners, Dr. Ramiro Román Contreras, Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui y Dr. José Luis Carballo Cenizo por el tiempo invertido en la revisión de este trabajo y por todos sus consejos.

A mis amigos verdaderos Ethel, Yvette, Jazmin, Laura, Mario, Rafael, Iliana, Lourdes, Mireya y Jethro, que aunque no los veo continuamente siempre han estado conmigo.

A María, Israel, Magali, Yemin y Alejandro, por compartir buenos momentos en el laboratorio de Ecología Pesquera de Crustáceos.

A Paco Barajas por su ayuda en la solución de problemas técnicos en la realización de esta tesis.

Al profesor Margarito Álvarez Rubio por todos los conocimientos que sobre estadística me proporcionó y que fueron cruciales para la realización de este trabajo.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a CONACYT por proporcionarme la formación académica necesaria y el apoyo económico durante dos años de estudio.

A la Dra. Gloria Vilaclacra, Diana , Chantal y Lupita por su ayuda y paciencia en todo momento.

A milky y coby, seres maravillosos, por dame amor y alegría a cada momento.

ÍNDICE

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	4
ANTECEDENTES	5
OBJETIVOS	6
ÁREA DE ESTUDIO	7
MATERIAL Y MÉTODOS	9
▪ Análisis de la estructura comunitaria	10
▪ Análisis de ordenación	13
RESULTADOS	14
▪ Análisis de la estructura comunitaria: densidad, biomasa y riqueza específica	14
▪ Modelo de abundancia de especies	25
▪ Índices ecológicos	26
▪ Variación espacio-temporal: riqueza, densidad y biomasa	35
▪ Variación espacio-temporal: índices ecológicos	41
▪ Análisis de la estructura comunitaria y su relación con las variables ambientales	46
• Primavera	47
• Verano	48
• Otoño	50
• Invierno	52
• Análisis general	52
• Gradientes de riqueza y diversidad	54
○ Primavera	57
○ Verano	59
○ Otoño	60
○ Invierno	61
○ Análisis general	62
▪ Curvas de respuesta de las especies (densidad y biomasa) en el gradiente batimétrico	63
DISCUSIÓN	67
▪ Estructura comunitaria: densidad, riqueza, biomasa e índices ecológicos	67
▪ Modelo de abundancia de especies	73
▪ Estructura comunitaria y su relación con las variables ambientales	74
▪ Análisis comparativo de la comunidad	76
CONCLUSIONES	80
LITERATURA CITADA	82

RESUMEN

La información utilizada en este estudio, fue obtenida durante el proyecto denominado "MONITOREO DE LA FASES DE PRERECUTAMIENTO DE ESPECIES ESTUARINO-DEPENDIENTES DE IMPORTANCIA COMERCIAL FRENTE A LA LAGUNA DE TÉRMINOS." (MOPEED) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, que se realizó durante los años 1994 y 1995 a bordo del B/O "Justo Sierra". Durante este proyecto se llevaron a cabo siete campañas oceanográficas correspondientes a los meses de mayo, agosto, noviembre y febrero para cada año en el sector suroeste del Golfo de México. Se realizaron tres transectos frente a la Laguna de Términos.

Durante siete campañas oceanográficas se obtuvieron un total de 11,113 macrocrustáceos con un peso total de 173,278.83 gramos, pertenecientes a 55 especies y 23 familias. Se presentaron diferencias en la densidad, la biomasa y la riqueza, entre las campañas oceanográficas y los períodos climáticos, integrando los años de 1994 y 1995. La densidad y la biomasa por período climático, mostraron una tendencia a incrementar de primavera a verano y a disminuir de otoño a invierno; mientras que la riqueza presentó un comportamiento inverso en primavera, verano y otoño, lo cual puede dar indicio del cambio de la estructura comunitaria en función de un aumento o disminución del número de especies y número de individuos.

Los índices ecológicos obtenidos entre campañas oceanográficas y por período climático no presentaron fluctuaciones relevantes; sin embargo, en la primavera y el otoño, el índice de diversidad fue mayor comparado con el verano y el invierno.

La biomasa y la densidad relativas estuvieron determinadas por las familias Penaeidae y Portunidae en congruencia con las especies de mayor densidad y dominancia. *Callinectes similis* y *Farfantepenaeus duorarum* fueron las especies que, a lo largo de las diferentes estaciones climáticas, permanecieron como dominantes presentando porcentajes mayores respecto a las demás especies dominantes incluidas. La heterogeneidad en la abundancia de las especies, relacionada con su distribución, originó que su frecuencia fuera variable. De acuerdo a la proporción de la combinación de la dominancia y la frecuencia, la comunidad de macrocrustáceos bentónicos en esta zona de estudio estuvo compuesta por pocas especies dominantes y muy frecuentes; otras muy frecuentes y no dominantes; así como por varias especies poco frecuentes y no dominantes. Asimismo, esta comunidad se ajustó a un modelo de abundancia de series logarítmicas caracterizado por presentar muchas especies raras (uno o dos individuos), varias de abundancia intermedia y pocas especies comunes (de abundancias altas).

La densidad, la biomasa y la riqueza presentaron fluctuaciones espacio-temporales respecto al gradiente batimétrico registrado, teniendo una mayor cifra en estaciones entre los 40 y 60 m de profundidad, frente a la Boca de Puerto Real e Isla del Carmen, Laguna de Términos y frente a los ríos San Pedro y San Pablo; áreas de flujo de nutrientes y de localización de plataformas petroleras, que pueden incrementar la heterogeneidad espacial. Los índices ecológicos fluctuaron a lo largo del gradiente batimétrico de acuerdo a la variación entre la equitatividad y la riqueza específica.

De acuerdo al análisis multivariado, la profundidad fue la variable ambiental que explicó, de manera significativa, la mayor cantidad de variación en la densidad y biomasa de los macrocrustáceos, y en menor medida, el tipo de sedimento. Las asociaciones que se observaron a través de los diferentes períodos climáticos fueron variables en el intervalo batimétrico continuo registrado en este estudio (14 a 60 m), que según Vázquez-Bader (1988, 1996), corresponde al estrato somero-intermedio. La asociación del estrato profundo fue similar a la reportada por esta autora. La variabilidad registrada en el estrato somero puede ser una consecuencia de la heterogeneidad ambiental de dicho estrato, al presentar varios tipos de sedimentos y ser una zona

de transición; mientras que en el estrato profundo, donde además se observa un gran número de especies, la estabilidad ambiental puede jugar un papel importante.

Las curvas de respuesta de las especies dominantes obtenidas del análisis general mostraron comportamientos diferentes tanto en la biomasa como en la densidad, debido a que la mayoría de estas especies presentan intervalos batimétricos relativamente amplios que no fueron cubiertos en este estudio; sin embargo, se observó un traslape de estas curvas respecto a la profundidad que puede implicar la interacción de las especies.

El análisis comparativo de las comunidades de macrocrustáceos comprendidas en este estudio y los realizados anteriormente frente a la Laguna de Términos (Vázquez-Bader, 1988,1996), muestra diferencias a lo largo de los años comprendidos (1982-1983 y de 1992 a 1994), principalmente en la biomasa y la densidad, más que en la riqueza.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las comunidades bentónicas a largo plazo y de las relaciones con las variables ambientales, es indispensable para determinar el impacto de un cambio ambiental, evaluar los ecosistemas de manera integral y para establecer bases para su manejo y conservación. Uno de los problemas principales, es tratar de explicar cómo un gran número de especies responde simultáneamente a las variables ambientales. Según Péres (1961), la fauna asociada a los fondos responde a tres gradientes ambientales: el latitudinal, el batimétrico y el regional. Los gradientes están estrechamente vinculados a la variación de los factores ambientales, por lo que la distribución y la diversidad de la fauna bentónica, desde la costa hasta el mar profundo, está controlada por el cambio en la cantidad de luz, la variación en la disponibilidad de alimento, el descenso en la temperatura del agua con el aumento en la profundidad, y el cambio en la estabilidad física y morfológica del fondo marino. Además de estos factores, se sabe que la depredación (Frid *et al.*, 1999) o bien las actividades antropogénicas, pueden modificar la composición de las asociaciones de macroinvertebrados (Turner *et al.*, 1997; van Dalssen *et al.*, 2000; Johnson, 2002).

Bremner *et al.*, (2006) mencionan que, a escala global, los principales factores que determinan la composición de las especies son: la profundidad, la temperatura, la dinámica marina de la zona y el tipo de sedimento. Pero en escala regional, el tamaño de grano y la profundidad parecen ser los factores que inciden de manera importante en la estructura comunitaria (Vázquez-Bader, 1996; Brown *et al.*, 2002).

El Golfo de México posee una gran diversidad de ecosistemas y hábitats, cuyos componentes bentónicos están expuestos a diferentes factores de origen natural (ciclones de verano con mayor aporte de terrígenos, y nortes de invierno) o antropogénico (pesca e industria petrolera) que los pueden alterar. La explotación pesquera en esta zona incide de manera directa sobre los organismos bentónicos; no sólo sobre aquellos de importancia económica, sino también sobre los que comparten el ecosistema y son capturados como fauna de acompañamiento (e.g., peces, moluscos, equinodermos) (Flores-Hernández *et al.*, 1997). En aguas someras, el bentos es un componente relevante en la economía de los estados costeros del Golfo de México, donde diversas especies han contribuido históricamente como recursos pesqueros (e.g., camarones, langostas, jaibas, caracoles, almejas) (Escobar-Briones, 2004). Por otro lado, la industria petrolera representa otro riesgo continuo para la fauna marina, ya que es una fuente de contaminación directa y México es uno de los principales productores y exportadores de petróleo y de sus productos, siendo las terminales marítimas de Campeche, Tabasco y Veracruz las rutas de salida más importantes (Botello *et al.*, 1996).

Considerando las variables naturales y antropogénicas antes mencionadas, que pueden incidir de alguna forma en las comunidades bentónicas de macroinvertebrados en el Golfo de México, este estudio responde a la necesidad de documentar la estructura de las comunidades asociadas a los fondos en hábitats con perturbaciones continuas como el suroeste del Golfo de México. Además, pretende conocer las relaciones entre las variables ambientales y la riqueza, abundancia, composición y distribución batimétrica de las especies. Dado que las comunidades cambian a lo largo de gradientes ambientales y que el reemplazo sucesivo de las especies que la componen se presenta en función de las variaciones en el ambiente, es imprescindible tener un conocimiento sobre las preferencias ecológicas de las especies (Vázquez-Bader, 1996). Este estudio es, además, un complemento del trabajo realizado durante los años de 1992 y 1993 por Vázquez-Bader (1996), a fin de dar un seguimiento a largo plazo de la estructura comunitaria de los macrocrustáceos y determinar si existen diferencias entre ambos estudios.

ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios sobre macroinvertebrados realizados en el Golfo de México están enfocados a especies de importancia comercial (Hildebrand, 1954,1955; Cedeño-Campos, 1976; García, 1985); a la elaboración de listados faunísticos, principalmente enfocados a crustáceos (Hernández-Aguilera y Villalobos-Hiriart, 1980; Hernández-Aguilera y Sosa-Hernández, 1982); o representan trabajos aislados de taxa específicos o comunidades de menor tamaño (Caso, 1960, 1961; Pérez-Rodríguez, 1980; García-Montes *et al.*, 1988; Soto *et al.*, 1999; Díaz-Aguilar, 2001; Gaytán-Caballero, 2005).

Los estudios referentes a la composición y a la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en la Bahía y Banco de Campeche, se restringen específicamente a los estudios realizados por Vázquez-Bader (1988), Vázquez-Bader y Gracia (1994) y Vázquez-Bader (1996), en donde se realiza un análisis de las comunidades y la relación de éstas con las variables ambientales.

Vázquez-Bader (1996) estudió, en el Golfo de México, las comunidades de macroinvertebrados bentónicos asociados a fondos suaves de la plataforma continental de la Bahía y Banco de Campeche, durante 1992 y 1993 en los cuatro períodos climáticos. En este trabajo, se recolectó un total de 109, 172 macroinvertebrados pertenecientes a 21 familias de crustáceos, 10 de moluscos y 3 de equinodermos; mostrándose la mayor abundancia en verano y la mayor riqueza en primavera y verano. Los crustáceos fueron el grupo mejor representado en riqueza (51 especies) y abundancia (75, 531). Se observó que la abundancia disminuyó con el incremento de la profundidad y la riqueza aumentó. La comunidad en esta zona estuvo caracterizada por varias especies raras con baja abundancia, un gran número de especies con abundancia media, y pocas especies con abundancia alta (Vázquez-Bader, 1996).

Sobre la base de un análisis de correspondencia canónico, Vázquez-Bader (1996) determinó que la profundidad y el tipo de sedimento son los factores abióticos que inciden de manera directa, en la distribución de las comunidades bentónicas de macroinvertebrados. En este trabajo se establecieron tres estratos batimétricos: somero de 15 a 45 m, medio de 46 a 74 m y profundo de 107 a 202 m. El estrato somero se caracterizó por presentar tres o cuatro comunidades bentónicas que se distribuyeron en relación al tipo de sedimento; el estrato medio se consideró como una zona de transición entre el somero y profundo, donde se encontraron especies de ambos estratos; y el estrato profundo presentó comunidades definidas por la profundidad y por el tipo de sedimento. Vázquez-Bader (1996) encontró fluctuaciones estacionales en la composición comunitaria, definidas principalmente en la abundancia más que en la composición específica. Además, se encontró un solapamiento en los tres estratos y cambios estacionales en las comunidades que fueron graduales a lo largo de los gradientes ambientales.

OBJETIVOS

Objetivo General

Caracterizar la estructura comunitaria de los macrocrustáceos bentónicos y su relación con los parámetros ambientales en el sector suroeste del Golfo de México.

Objetivos particulares

1. Analizar la abundancia, la riqueza, la diversidad, la distribución batimétrica, la composición y las variaciones espacio-temporales de los crustáceos bentónicos en la plataforma continental frente a la Laguna de Términos.
2. Analizar la relación entre las variables abióticas profundidad y tipo de sedimento con la estructura de las comunidades de crustáceos.
3. Comparar los resultados del presente estudio con los obtenidos por Vázquez-Bader (1996) en esta zona.

ÁREA DE ESTUDIO

El área que comprende el presente estudio se encuentra entre los 18° y 20° N y los 91° y 93° O, frente a la Laguna de Términos, Campeche (Figura 1). Esta zona se encuentra en el sector suroeste del Golfo de México e incluye las provincias sedimentológicas: Bahía y Banco de Campeche.

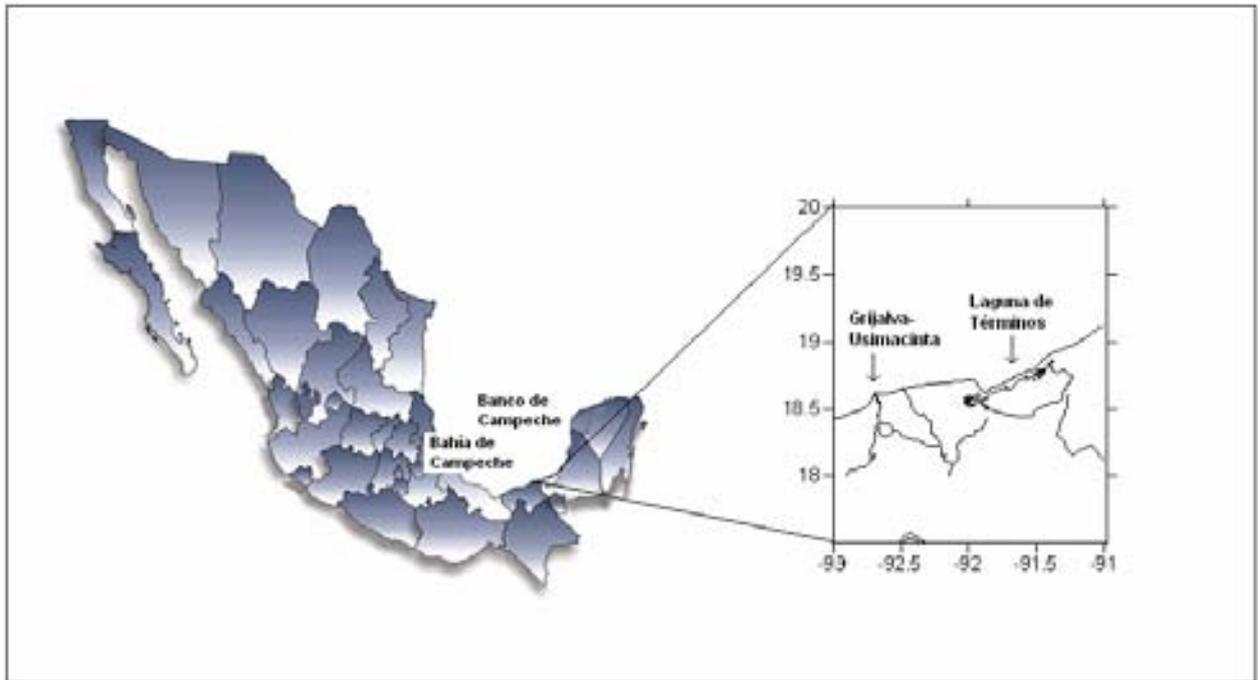


Figura 1. La zona de estudio donde se realizó el trabajo de muestreo se encuentra en el sector suroeste del Golfo de México, frente a la Laguna de Términos, donde se encuentran dos provincias sedimentológicas: Bahía y Banco de Campeche.

La Bahía de Campeche es una extensión de la cuenca Tabasco-Campeche y está limitada hacia el este por el Banco de Campeche y hacia el sur y suroeste, por la Sierra Madre Oriental. La plataforma es angosta con una pendiente abrupta, y recibe un aporte importante de los sistemas fluviales Grijalva Usumacinta y los ríos San Pedro y San Pablo (De la Lanza Espino, 1991).

El Banco de Campeche está definido desde la parte oriental de la Laguna de Términos hasta Isla Mujeres, y se caracteriza por presentar un gran banco carbonatado limitado al oeste, por sedimento clástico proveniente de la cuenca Tabasco-Campeche; y hacia el este por el estrecho de Yucatán, que es una zona de transición entre sedimentos carbonatados y sedimentos terrígenos. La plataforma continental es amplia y tiene una pendiente suave. En esta provincia los sedimentos carbonatados están compuestos principalmente de ooides (pterópodos y foraminíferos), fragmentos de esqueletos (moluscos, foraminíferos, algas, equinodermos, corales y briozoos), cúmulos de heces y clastos carbonatados (arenas calcáreas y lodos carbonatados) (Balsam y Beeson, 2003).

En el área de estudio, Ramos (1996) determinó los tipos de sedimento basándose en el contenido de carbonatos. De esta manera, los sedimentos terrígenos presentan un contenido de carbonatos menor al 20%; los sedimentos transicionales contienen entre el 20 y 50% y los sedimentos carbonatados muestran un contenido de carbonatos mayor al 50%. De acuerdo a esto, se establecieron cuatro tipos de sedimento para la zona de estudio: sedimentos con limo y arcilla transicional, sedimentos carbonatados, sedimentos de arcillas terrígenas y sedimentos de limo y arena media terrígena (Figura 2).

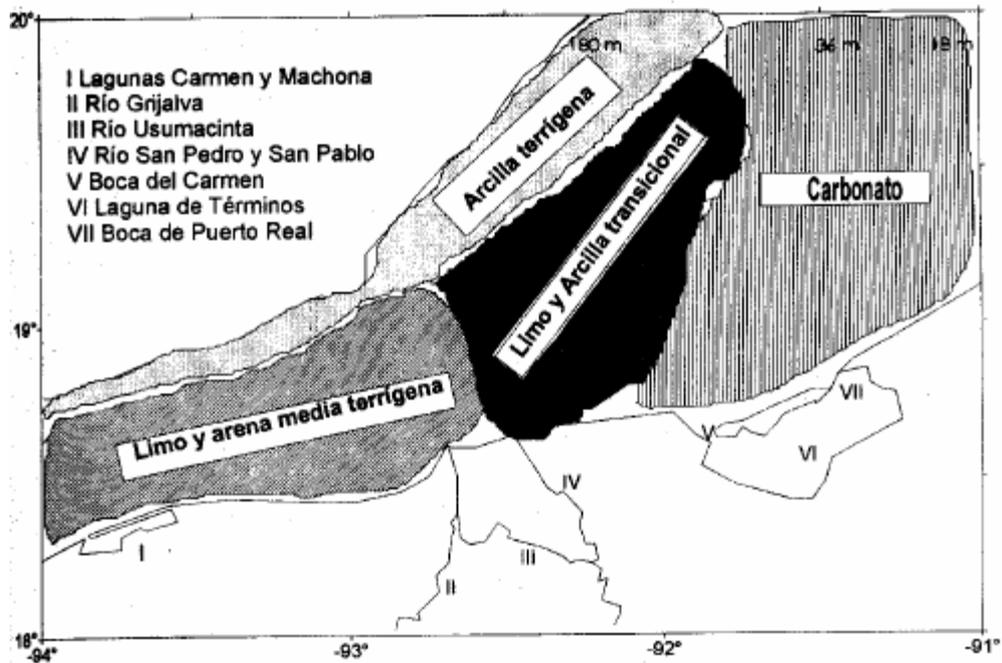


Figura 2. Tipos de sedimento encontrados en el suroeste del Golfo de México (según Ramos, 1996, tomado de Vázquez-Bader, 1996).

El aporte fluvial del sistema Grijalva-Usumacinta en esa región es importante, debido a que modifica la salinidad y la temperatura de la zona. La magnitud de la descarga de este sistema varía a lo largo del año siendo mayor en mayo y menor en octubre; meses que corresponden a las épocas de lluvias y secas, respectivamente (Czitrom *et al.*, 1986).

En la costa mexicana del Golfo la estacionalidad climática se caracteriza por un período de secas (de febrero a mayo) y uno de lluvias de verano (de junio a octubre), con presencia de depresiones tropicales y de frentes fríos anticiclónicos (nortes) de octubre a febrero. Este régimen corresponde a un clima Amw, cálido sub-húmedo predominantemente (Yañez- Arancibia y Sánchez-Gil, 1983).

Durante marzo y abril, los vientos provienen de E a SE y permanecen hasta agosto y septiembre; mientras que de octubre a febrero se presenta la época de nortes, donde los vientos provienen de N a NO. En el Golfo de México existe una estratificación térmica permanente en la masa de agua desde abril a septiembre. La termoclina se presenta a 18 metros en época de estratificación y llega de 80 a 175 metros en época de mezcla (Vidal *et al.*, 1987).

MATERIAL Y MÉTODOS

La información utilizada en el presente estudio fue obtenida durante el proyecto denominado "MONITOREO DE LA FASES DE PRERECLUTAMIENTO DE ESPECIES ESTUARINO-DEPENDIENTES DE IMPORTANCIA COMERCIAL FRENTE A LA LAGUNA DE TÉRMINOS" (MOPEED) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, que se realizó durante los años 1994 y 1995 a bordo del B/O "Justo Sierra". Durante este proyecto se llevaron a cabo siete campañas oceanográficas correspondientes a los meses de mayo, agosto, noviembre y febrero para cada año (Tabla 1).

Tabla 1. Campañas oceanográficas MOPEED (X-XVI) realizadas para cada período climático durante 1994 y 1995.

Período climático	1994	1995
Primavera	X	XIV
Verano	XI	XV
Otoño	XII	XVI
Invierno	XIII	---

Los meses en los cuales se llevó a cabo el muestreo comprenden los períodos de secas (primavera), lluvias (verano) y de nortes (otoño e invierno).

Para el muestreo se utilizó una red de arrastre camaronesa tipo comercial de 18.3 m (60 pies) de apertura de boca, con luz de malla de 4 cm y sobrecopo de 2.5 cm. La operación de arrastre se condujo a una velocidad media de tres nudos durante 30 minutos, recorriendo una distancia aproximada de 1.5 millas náuticas.

Se efectuaron tres transectos perpendiculares a la plataforma continental del sector suroeste del Golfo de México: Transecto I, Frente a los ríos San Pedro y San Pablo; Transecto II, frente a Boca del Carmen, Laguna de Términos y Transecto III, Frente a Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. A partir de éstos, se obtuvo un total de 82 arrastres (Figura 3) con un intervalo de profundidad de 14 a 215 m (Tabla 2).

El material biológico obtenido se separó y determinó a bordo. Los especímenes que mostraron cierta dificultad para determinar a bordo fueron fijados en alcohol al 70 % para su manejo en el laboratorio. Para cada especie se obtuvo el número de individuos, el peso, la proporción de sexos y datos morfométricos.

En cada estación se registraron, además, dos variables ambientales: profundidad y temperatura. El tipo de sedimento se obtuvo a partir del trabajo realizado por Ramos (1996) para esta zona de estudio.

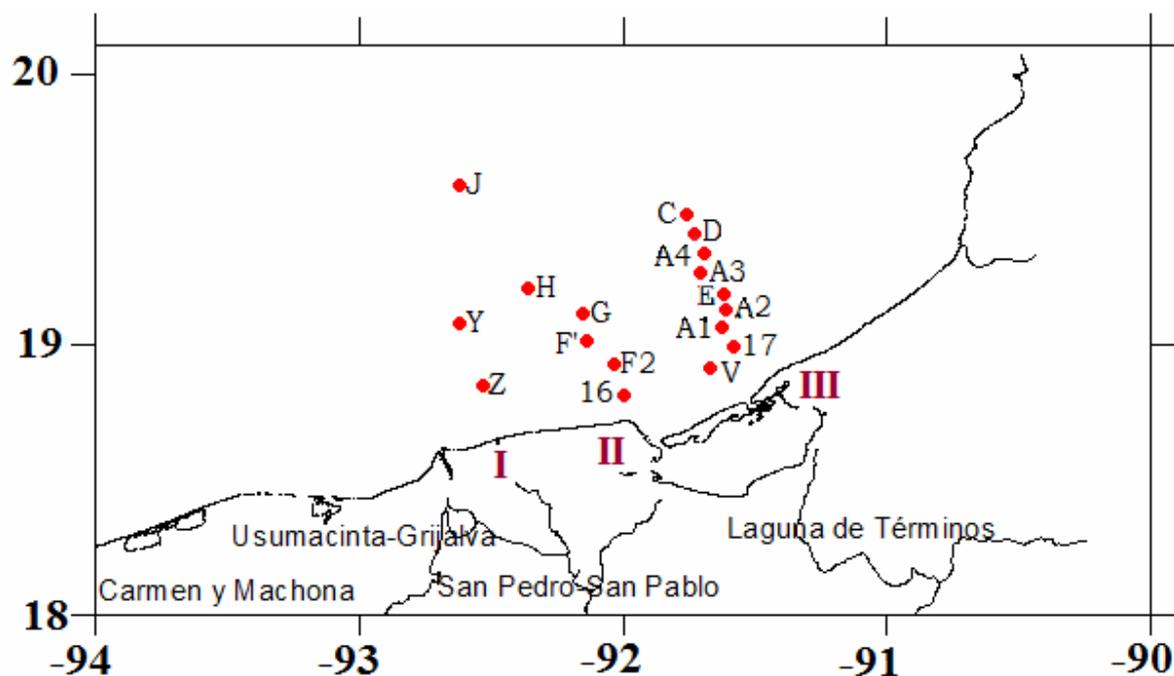


Figura 3. Estaciones de muestreo a lo largo de los transectos (números romanos) realizados. Transecto I, Frente a los ríos San Pedro y San Pablo; Transecto II, frente a Boca del Carmen, Laguna de Términos y Transecto III, Frente a Boca de Puerto Real, Laguna de Términos.

Tabla 2. Estaciones de muestreo y profundidad medias (m) medidas durante los MOPEED X al XVI en el suroeste del Golfo de México.

Estaciones	V	16	17	A1	A2	F2	E	F'	G	Z	A3	A4	D	C	H	Y	J
Profundidad (m)	15	15	15	16	18	19	21	22	23	24	26	29	36	42	45	60	192

Análisis de la Estructura comunitaria

Riqueza (S): Se determinó como el número de especies presentes en cada muestra por campaña y por estación climática total (incluyendo ambos años de estudio).

Abundancia (A): Fue determinada como el número de individuos por campaña y por estación climática.

Biomasa (B): Fue determinada como el número de gramos por unidad de área ($g\ ha^{-1}$), para cada campaña y por período climático por especie. Asimismo, se determinó la biomasa relativa por familia, es decir, el número de gramos de cada familia entre el total de gramos obtenidos por 100.

Densidad: Se determinó como el número de individuos por hectárea ($ind\ ha^{-1}$). Considerando que la red de arrastre barre un sector definido, su área es igual a la longitud del sector por el ancho de la red, es decir, el área de barrido o el sector de barrido efectivo. Para determinar el área de barrido se utilizó la siguiente fórmula (Sparre y Venema, 1997):

$$A_b = D * rs * X_2 \text{ y } D = v * t$$

Siendo D , la distancia recorrida; v , la velocidad a la que se desplaza la red de arrastre; rs la longitud de la relinga superior o la apertura de la boca de la red y X_2 la parte de la relinga superior que equivale al ancho del sector barrido por la red, o bien el porcentaje de apertura que en este caso es ($X_2=0.6$) 60 %. De esta forma $rs * X_2$ es la apertura de las alas.

La densidad fue calculada para cada campaña y estación climática total por especie. Además, se obtuvo la densidad relativa por familia, es decir ind ha⁻¹ por familia entre el total de individuos de todas las familias, por 100.

Dominancia: Fue determinada a partir del índice de dominancia media D_m (Piccard, 1965).

$$D_m = \left(\frac{n_i}{N} \right) * 100$$

Donde D_m es el índice de dominancia media para cada especie de manera individual (denotada como i); n_i el número de individuos para cada especie i y N , el número total de individuos para todas las especies.

Frecuencia: La frecuencia de aparición de las especies en las muestras fue calculada como:

$$Fr = \frac{m_i * 100}{M}$$

Donde m_i es el número de muestras en la que apareció cierta especie y M es el número total de muestras obtenidas (Glémarec, 1964).

Los criterios para determinar la dominancia y la frecuencia de una especie fueron $D_m \geq 1$ y en lo que respecta a Fr , se realizó una escala de acuerdo al número de muestras obtenidas para determinar si una especie era poco frecuente, frecuente o muy frecuente (Tabla 3).

Tabla 3. Escala de frecuencia de aparición de las especies de acuerdo al número de muestras obtenidas.

Número de muestras	Porcentaje equivalente	Frecuencia
0-30	36%	Poco frecuente
31-50	37-60%	Frecuente
51-82	61-100%	Muy frecuente

Índices ecológicos: Los valores de diversidad para cada campaña oceanográfica y período climático se obtuvieron a partir del índice de Shannon-Wiener ($H'n$), que se define como la cantidad de incertidumbre (información) necesaria para decidir si un nuevo individuo pertenece a cierta especie o no, en el total de especies encontradas. Entre más grande sea $H'n$, mayor será la incertidumbre y por lo tanto la diversidad (Gray, 1974).

La diversidad de Shannon-Wiener se determina por la siguiente ecuación:

$$H'n = \sum_{i=1}^n P_i * \ln P_i$$

Donde n es la riqueza de especies, P_i , la frecuencia o proporción de individuos ($P_i = n_i/N$), n_i es el número de individuos y N el total de individuos en una muestra. Debe cumplirse la relación $\sum P_i = 1$.

Lloyd y Ghelardi (1964) afirmaron que la fórmula de Shannon-Wiener se debe separar en dos elementos: equitatividad o uniformidad de especies abundantes (J) y riqueza de especies (S).

La expresión de equitatividad se enuncia como:

$$J' = H' / H \text{ max} = H' / \ln S$$

J' es una medida de la abundancia relativa y representa la proporción de la diversidad observada para cuando ésta tiene sus valores máximos posibles para un mismo número de especies, es decir, cuando todas son igualmente abundantes.

Contrario a la equitatividad, la ecuación: $1-J'$, es vista una medida de la heterogeneidad o dominancia.

Índice de biomasa: Es una modificación de la fórmula de Shannon-Wiener (1963) propuesta por Wilhm (1968), solo que ésta no utiliza individuos, sino peso, según la fórmula siguiente:

$$H'w = \sum_{i=1}^n P_i * \ln P_i; P_i = w_i / W$$

Donde w_i es el peso de los individuos de cada especie de manera individual y W corresponde al peso total obtenido de todos los individuos de todas las especies en la muestra.

Todos los cálculos de estos índices se efectuaron sobre la base de logaritmos naturales, por lo que las unidades son bel nat/ individuo ($H'n$) o gramo ($H'w$), según sea el caso.

Tanto el índice de biomasa $H'w$ como el de diversidad ($H'n$) se usaron de manera complementaria para describir el grado de entropía (orden) del sistema, ya que permitieron interpretaciones en relación a la estructura de la comunidad y la afinidad ecológica entre las estaciones de colecta.

Con los datos de la densidad, la biomasa y los índices ecológicos se realizaron pruebas de análisis de varianza entre campañas, entre períodos climáticos y entre años de estudio con el fin de determinar si existían diferencias. A los índices ecológicos se les aplicó un análisis de varianza paramétrico (ANOVA) con confirmación previa de los supuestos de homocedasticidad y normalidad de los datos. Debido a que la densidad y la biomasa no cumplieron con los supuestos del ANOVA paramétrico, se les aplicó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) (Zar, 1999).

Composición de la comunidad: Se determinó a partir de las especies existentes y su abundancia en cada muestra, para cada campaña oceanográfica y período climático, considerando ambos años de estudio (1994 y 1995).

Otra forma de observar la estructura de la comunidad, es a través del análisis de los modelos de abundancia (Magurran, 1988). Con el fin de determinar el modelo de abundancia que esta comunidad presenta, se construyeron curvas de abundancia de las especies. Para la elaboración de éstas, se utilizó el logaritmo de la abundancia (estandarizada a 3 ha) vs. el número de especies para

cada período climático. Una vez obtenidas las gráficas, se determinó el modelo de abundancia al cual se ajustaron a través de una prueba de bondad de ajuste (X^2).

A partir del índice de dominancia media (D_m) se determinaron las especies con un índice mayor a 1 por período climático. De estas especies se eligieron aquellas que se encontraban presentes en los cuatro períodos climáticos del año, y se elaboraron gráficas de la densidad contra la profundidad, a las que se les aplicó un análisis de correlación de Spearman, con el fin de determinar la variación espacio-temporal. Asimismo, se obtuvo el número de machos y hembras y se calculó la proporción de sexos.

Por otra parte, se crearon gráficas de la riqueza, la densidad, la biomasa y los índices ecológicos ($H'n$, J' , $1-J'$ y $H'w$) contra la variable "profundidad" para cada período climático, y se aplicó un análisis de correlación de Spearman (densidad, biomasa y riqueza) y de Pearson (índices ecológicos), con el fin de analizar los cambios espacio-temporales de los parámetros comunitarios.

Teniendo como antecedente los trabajos realizados por Vázquez-Bader (1988, 1996) correspondientes a los cruceros PROGMEEX de 1982 y 1983 y MOPEED de 1992 y 1993, y con el fin de establecer si existen diferencias en la densidad y la biomasa entre estos estudios y este trabajo, se realizaron pruebas de análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis), en virtud de que no se cumplieron los supuestos mencionados, para aplicar un análisis paramétrico.

Análisis de ordenación

El análisis de la relación entre la estructura comunitaria y los parámetros ambientales se llevó a cabo utilizando el análisis estadístico multivariado (CCA o RDA). El análisis de Redundancia (RDA) se realizó para gradientes menores a tres, que indica un comportamiento lineal de las especies respecto a la variable ambiental. El CCA (Análisis de Correspondencias Canónicas) fue utilizado para gradientes mayores a cuatro donde se supone que las especies muestran una respuesta unimodal ante la variable ambiental (Leps y Smilauer, 1999). Para el análisis de ordenación se empleó el programa CANOCO, 4.5 (Ter Braak, 1986).

Antes de realizar el análisis de ordenación, se realizó una reducción de especies y de muestras. Se omitieron las especies con frecuencias menores a dos, y se eliminaron también las muestras que después de la reducción presentaron menos de dos especies. Esto fue necesario debido a que las especies con baja frecuencia afectan al patrón de distribución de las especies como conjunto respecto a los ejes de ordenación dentro del análisis (Boesch, 1973).

El análisis de ordenación se realizó a partir de los datos de densidad y biomasa de las especies y de los datos de profundidad y tipo de sedimento. El análisis canónico se aplicó a las muestras y a las especies para cada período climático (considerando ambos años de estudio) y de manera general (suma de todos los periodos y años de estudio). Los datos de densidad y biomasa fueron estandarizados mediante la transformación $\log(x + 1)$, con el fin de darles el mismo peso tanto a las especies poco abundantes como a las muy abundantes.

Con esta información, y con el fin de analizar las variaciones temporales y espaciales para cada una de las especies dominantes, se elaboraron diagramas de ordenación. A partir de los valores de las especies en el eje de ordenación del análisis canónico general se crearon curvas de respuesta de la densidad y biomasa de las especies dominantes, con el fin de estimar sus patrones de distribución respecto a la profundidad, y se llevó a cabo una comparación con la información obtenida por Vázquez-Bader (1988, 1996).

Tabla 4. Continuación.

Otoño 1994 (MOPEED XII)				Invierno 1995 (MOPEED XIII)				
Familia	Especie	ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹	Familia	Especie	ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹	
CALAPPIDAE	<i>Acanthocarpus alexandri</i>	34.69	351.35	ALPHEIDAE	<i>Alpheus floridanus</i>	0.99	0.33	
	<i>Calappa flammea</i>	0.94	71.88		<i>Calappa flammea</i>	0.33	20.93	
DIOGENIDAE	<i>Petrochirus diogenes</i>	5.79	1468.2	DIOGENIDAE	<i>Petrochirus diogenes</i>	6.6	3390.11	
DORIPPIDAE	<i>Ethusa microphthalmalma</i>	21.01	134.6	DORIPPIDAE	<i>Ethusa microphthalmalma</i>	4.29	43.89	
GONEPLACIDAE	<i>Thalassoplax angusta</i>	0.33	1.91	HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	0.66	7.01	
HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	2.27	24.68	INACHIDAE	<i>Stenorhynchus seticornis</i>	0.66	3.56	
INACHOIDIDAE	<i>Anasimus latus</i>	3.8	80.08	INACHOIDIDAE	<i>Pyromaia arachna</i>	0.33	3.86	
LEUCOSIIDAE	<i>Iliacantha subglobosa</i>	0.29	1.34	LEUCOSIIDAE	<i>Iliacantha liodactylus</i>	24.01	74.84	
	<i>Myropsis quinquespinosa</i>	15.25	144.11		<i>Iliacantha subglobosa</i>	1.32	3.69	
	<i>Persephona crinita</i>	1.66	5.73		<i>Myropsis quinquespinosa</i>	2.64	27.12	
	<i>Persephona mediterranea</i>	0.64	0.8		<i>Persephona crinita</i>	20.77	132.42	
MITHRACIDAE	<i>Stenocionops spinimanus</i>	2.62	1978.81	PAGURIDAE	<i>Pagurus bullisi</i>	1.65	22.08	
PAGURIDAE	<i>Pagurus bullisi</i>	3.55	24.67	PALICIDAE	<i>Palicus obesus</i>	5.61	16.44	
PALICIDAE	<i>Palicus obesus</i>	27.32	90.41	PARTHENOPIIDAE	<i>Leiolambrus nitidus</i>	7.26	7.72	
PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	1.96	21.02	PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	113.51	956.87	
	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	28.75	209		<i>Litopenaeus setiferus</i>	6.6	273.22	
	<i>Litopenaeus setiferus</i>	11.07	223.79		<i>Rimapenaeus similis</i>	14.85	81.61	
	<i>Rimapenaeus similis</i>	3.97	4.41		PISIDAE	<i>Libinia emarginata</i>	0.66	9.21
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.66	1.98		PORTUNIDAE	<i>Callinectes similis</i>	37.95	468.52
PISIDAE	<i>Libinia dubia</i>	1.93	29.61		<i>Portunus spinicarpus</i>	6.27	11.98	
	<i>Nibilia antilocapra</i>	0.65	2.28		<i>Portunus spinimanus</i>	2.97	12.04	
PORCELLANIDAE	<i>Porcellana sayana</i>	1.02	2.98	RANINIDAE	<i>Raninoides loevis</i>	0.66	3.39	
PORTUNIDAE	<i>Callinectes similis</i>	39.26	740.3		<i>Raninoides louisianensis</i>	0.99	10.39	
	<i>Portunus spinicarpus</i>	3.22	35.8	SICYONIIDAE	<i>Sicyonia dorsalis</i>	0.99	2.44	
	<i>Portunus spinimanus</i>	0.64	7.46	SOLENOCERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	12.21	106.48	
RANINIDAE	<i>Raninoides loevis</i>	2.66	22.57	SQUILLIDAE	<i>Squilla chydrea</i>	0.33	5.05	
SICYONIIDAE	<i>Sicyonia dorsalis</i>	1.36	1.32		<i>Squilla empusa</i>	75.9	401.95	
SOLENOCERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	19.01	167.38	XANTHOIDEA	<i>Speocarcinus carolinensis</i>	0.33	0.69	
SQUILLIDAE	<i>Squilla deceptrix</i>	0.61	27.66		<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	4.29	30.16	
	<i>Squilla edentata</i>	0.29	16.5					
	<i>Squilla empusa</i>	5.51	27.73					
	<i>Squilla rugosa</i>	0.29	4.08					
XANTHOIDEA	<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	18.72	112.62					
	Total	243	6037.07		Total	351.33	6128.01	
	Riqueza	33			Riqueza	29		

Tabla 4. Continuación.

Primavera 1995 (MOPEED XIV)				Verano 1995 (MOPEED XV)			
Familia	Especie	ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹	Familia	Especie	Ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹
CALAPPIDAE	<i>Acanthocarpus alexandri</i>	1.7	16.12	CALAPPIDAE	<i>Calappa flammea</i>	1.45	81.29
	<i>Calappa flammea</i>	0.33	33		<i>Calappa sulcata</i>	3.84	131.15
DIOGENIDAE	<i>Petrochirus diogenes</i>	12.42	3486.01	HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	2.46	18.55
HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	7.48	138.85	LEUCOSIIDAE	<i>Iliacantha liodactylus</i>	25.56	168.59
LEUCOSIIDAE	<i>Iliacantha liodactylus</i>	59.96	225.33	<i>Persephona crinita</i>	10.33	41.09	
	<i>Persephona crinita</i>	31.26	141.38	PATHENOPIIDAE	<i>Platylambrus serratus</i>	10.61	16.79
MITHRACIDAE	<i>Stenocionops spinimanus</i>	0.28	120.07	PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	99.88	1732.99
PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	8.24	104.85	<i>Litopenaeus setiferus</i>	2.3	79.97	
	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	84.33	1239.9	<i>Rimapenaeus similis</i>	52.3	222.76	
	<i>Litopenaeus setiferus</i>	27.37	1194.88	<i>Xiphopenaeus Kroyeri</i>	1.95	14.51	
	<i>Rimapenaeus similis</i>	4.35	15.19	PISIDAE	<i>Libinia dubia</i>	0.36	28.08
PISIDAE	<i>Libinia dubia</i>	1	52.1	PORTUNIDAE	<i>Callinectes similis</i>	8.77	95
PORTUNIDAE	<i>Callinectes similis</i>	79.86	496.46	<i>Portunus spinicarpus</i>	53.39	228.29	
	<i>Portunus spinicarpus</i>	12.54	6.07	<i>Portunus spinimanus</i>	1.99	16.07	
	<i>Portunus spinimanus</i>	1	22.68	SICYONIIDAE	<i>Sicyonia dorsalis</i>	4.96	13.53
RANINIDAE	<i>Raninoides loevis</i>	0.33	2.97	<i>Sicyonia burkenroadi</i>	0.35	10.61	
	<i>Raninoides lousianensis</i>	0.85	5.09	SOLENO CERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	5.21	33.84
SICYONIIDAE	<i>Sicyonia dorsalis</i>	0.33	0.53	SQULLIDAE	<i>Squilla chydrea</i>	5.79	51.29
SOLENO CERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	1.41	14.42	<i>Squilla empusa</i>	27.7	203.54	
SQULLIDAE	<i>Squilla chydrea</i>	4.2	29.77				
	<i>Squilla empusa</i>	33.21	188.48				
	Total	372.45	7534.15		Total	319.2	3187.93
	Riqueza	21			Riqueza	19	

La composición específica, la riqueza y la biomasa presentaron variaciones en las campañas oceanográficas (Tabla 4, Figura 4). Sin embargo, a partir de los análisis de varianza no paramétrica (Kruskal- Wallis) realizados entre las siete campañas oceanográficas, se encontró que las variaciones en la densidad y la biomasa de los organismos en cada campaña no fueron significativas ($P > 0.05$).

Tabla 4. Continuación.

Otoño 1995 (MOPEED XVI)			
Familia	Especie	ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹
CALAPPIDAE	<i>Acanthocarpus alexandri</i>	28.09	306.96
DIOGENIDAE	<i>Dardanus insignis</i>	0.98	78.82
	<i>Petrochirus Diógenes</i>	2.53	639.22
DORIPPIDAE	<i>Ethusa microphthalma</i>	13.13	77.65
GONEPLACIDAE	<i>Thalassoplax angusta</i>	0.64	2.63
HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	1.32	10.12
INACHIDAE	<i>Stenorhynchus seticornis</i>	0.65	2.95
INACHOIDIDAE	<i>Anasimus latus</i>	5.64	29.93
LEUCOSIIDAE	<i>Myropsis quinquespinosa</i>	7.12	59.24
	<i>Persephona crinita</i>	2.77	12.19
MITHRACIDAE	<i>Stenocionops spinimanus</i>	1.13	1084.7
PAGURIDAE	<i>Pagurus bullisi</i>	5.19	62.71
PALICIDAE	<i>Palicus faxoni</i>	5.02	16.72
PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	29.24	47.78
	<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	3.34	490.86
	<i>Litopenaeus setiferus</i>	0.32	12.45
	<i>Rimapenaeus similis</i>	12.07	47.72
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	28.91	296.98
PISIDAE	<i>Libinia dubia</i>	0.29	10.51
	<i>Nibilia antilocapra</i>	2.6	714.06
PORTUNIDAE	<i>Callinectes sapidus</i>	5.63	810.93
	<i>Callinectes similis</i>	64.01	1178.19
	<i>Portunus spinicarpus</i>	4.2	32.76
	<i>Portunus spinimanus</i>	0.6	0.6
PSEUDORHOMBILIDAE	<i>Euphrosynoplax campechiensis</i>	0.32	5.1
	<i>Euphrosynoplax clausa</i>	2.27	27.1
RANINIDAE	<i>Raninoides lamarcki</i>	0.65	4.02
	<i>Raninoides lousianensis</i>	1.13	8.57
SOLENCERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	4.04	29.69
SQULLIDAE	<i>Squilla empusa</i>	22.87	141.4
XANTHOIDEA	<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	7.45	40.47
Total		264.14	6283.04
Riqueza		31	

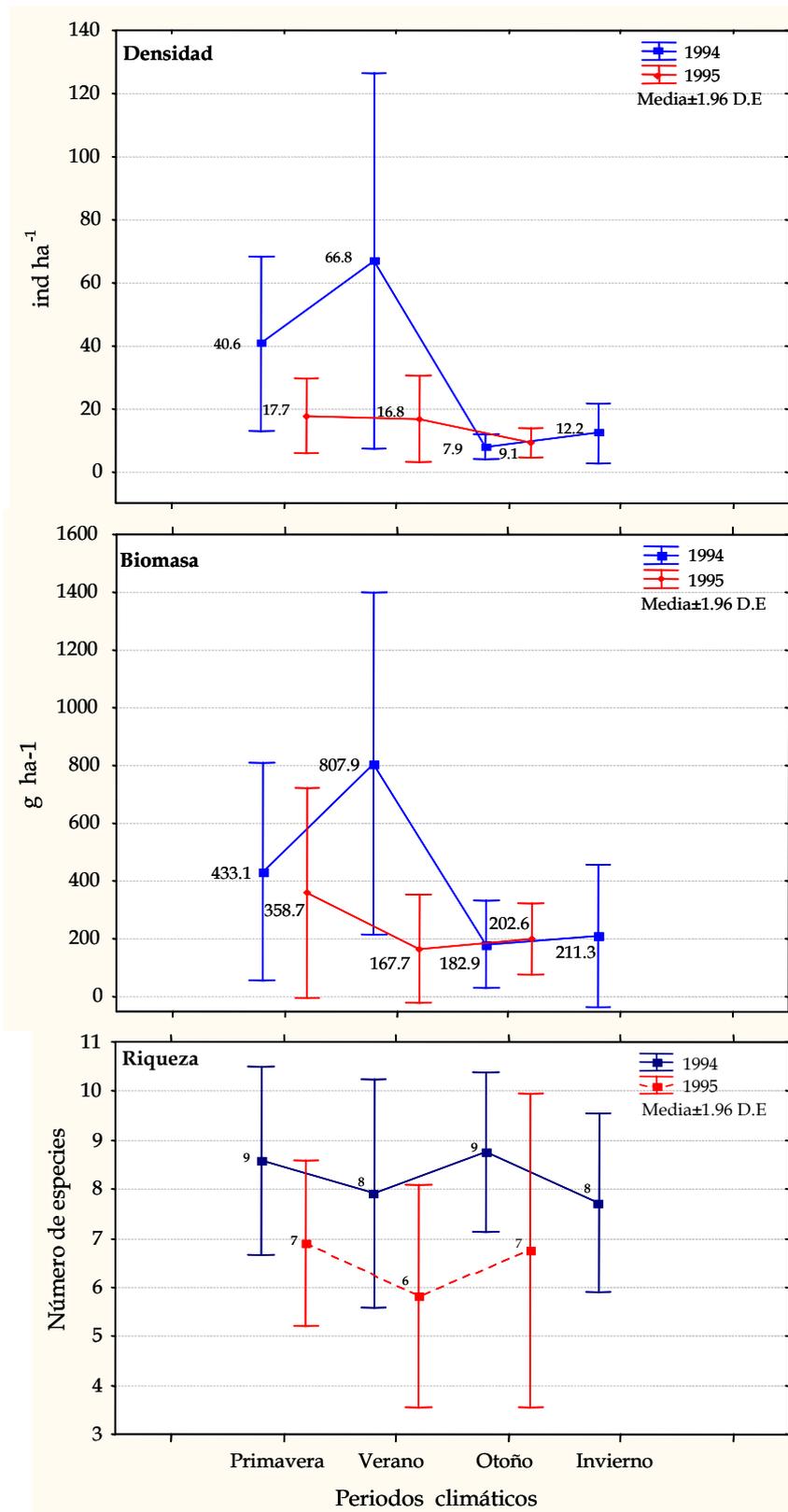


Figura 4. Densidad, biomasa y riqueza específica obtenidas en 1994 y 1995 para cada período climático en el suroeste del Golfo de México. Se muestra la media y la desviación estándar de la densidad, la biomasa y la riqueza por hectárea. El año 1994 (azul) presenta una mayor riqueza y densidad en primavera y verano respecto a 1995. La riqueza es fluctuante en ambos años, pero mayor en 1994.

En 1994, la mayor densidad y biomasa totales (1604.36 ind ha⁻¹, 19390.49 g ha⁻¹, Tabla 4) y medias por hectárea (66.8 ind ha⁻¹, 807.9 ind ha⁻¹, Figura 4), se observaron en verano; mientras que la mayor riqueza (total) y la menor densidad (total) se observaron en otoño, con 32 especies y 255 ind ha⁻¹ aproximadamente (Tabla 4), respectivamente. La riqueza media fue de 8 ó 9 especies (Figura 4).

La densidad total (Tabla 4) durante el año 1995 no presentó una variación entre períodos tan marcada como en el año 1994. Los períodos de primavera y verano mostraron una densidad total de 372 y 319 ind ha⁻¹, con un promedio similar de 17 ind ha⁻¹ aproximadamente. Respecto a la biomasa en este año, la primavera presenta el máximo total (7534.14 g ha⁻¹, Tabla 4) y medio por ha (358.7 g ha⁻¹, Figura 4), mientras que el verano presentó el mínimo total (3187.93 g ha⁻¹ Tabla 4) y medio por hectárea (167.7 g ha⁻¹, Figura 4). La riqueza total por campaña oceanográfica presentó una mayor variación con un pico máximo en otoño (31 especies) y un mínimo en verano (19 especies). Sin embargo, la media de especies presentes por hectárea se mantuvo entre 6 y 7 (Figura 4).

Calappa flammea, *Hepatus epheliticus*, *Persephona crinita*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Litopenaeus setiferus*, *Rimapenaeus similis*, *Portunus spinicarpus*, *Portunus spinimanus*, *Callinectes similis*, *Sicyonia dorsalis*, *Solenocera vioscai* y *Squilla empusa* fueron colectadas durante todo el año (Tabla 4). En cada campaña oceanográfica se observaron diferencias en las especies que contribuyeron con una mayor biomasa siendo *Callinectes similis*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Farfantepenaeus aztecus*, *Dardanus insignis* y en menor proporción *Stenocionops spinimanus*, las que mostraron mayor biomasa principalmente (Tabla 4).

Tabla 5. Densidad y biomasa de las especies de macrocrustáceos obtenidas durante las campañas oceanográficas MOPEED X-XVI para cada período climático.

Familia	Especie	Período climático							
		Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
		ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹						
ALPHEIDAE	<i>Alpheus floridanus</i>							0.99	0.33
CALAPPIDAE	<i>Acanthocarpus alexandri</i>	1.7	16.12			76.91	658.31		
	<i>Calappa flammea</i>	0.33	33	2.36	175.32	0.94	71.88	0.33	20.93
	<i>Calappa sulcata</i>	0.35	20.75	14.04	2875.29				
DIOGENIDAE	<i>Petrochirus diogenes</i>	12.42	3486.01	11.89	3410.2	8.33	2107.42	6.6	3390.11
	<i>Dardanus insignis</i>	14.23	1890.69			0.65	78.82		
DORIPPIDAE	<i>Ethusa microphthalma</i>					36.56	212.26	4.29	43.89
DROMIIDAE	<i>Moreiradromia antillensis</i>	0.4	1.43	0.33	3.4				
GONEPLACIDAE	<i>Thalassoplax angusta</i>					0.97	4.54		
HEPATIDAE	<i>Hepatus epheliticus</i>	15.24	215.54	9.02	111.75	3.59	34.8	0.66	7.01
INACHIDAE	<i>Stenorhynchus seticornis</i>					0.65	2.95	0.66	3.56
INACHOIDIDAE	<i>Anasimus latus</i>					13.49	110.02		
	<i>Pyromaia arachna</i>							0.33	3.86
LEUCOSIIDAE	<i>Myropsis quinquespinosa</i>					24.29	203.36	2.64	27.12
	<i>Persephona crinita</i>	63.19	210.02	17.84	65.87	4.43	16.33	18.15	132.42
	<i>Persephona mediterranea</i>	2.91	15.2	20.7	135.4	0.64	0.8		
	<i>Iliacantha liodactylus</i>	70.17	263.22	34.44	199.42			16.17	74.84
	<i>Iliacantha subglobosa</i>					0.29	1.34	1.32	3.69
MITHRACIDAE	<i>Stenocionops spinimanus</i>	0.28	120.07			3.75	3063.51		
PAGURIDAE	<i>Pagurus bullisi</i>					8.75	87.38	1.65	22.08

Tabla 5. Continuación.

Familia	Especie	Período climático							
		Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
		ind ha ⁻¹	g ha ⁻¹						
PALICIDAE	<i>Palicus obesus</i>					27.32	90.41	5.61	16.44
	<i>Palicus faxoni</i>					7.76	16.72		
PARTHENOPIIDAE	<i>Leiolumbrus nitidus</i>	8.49	25.48	15.84	20.85			6.93	7.72
	<i>Platylumbrus serratus</i>			10.61	16.79				
PENAEIDAE	<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	207.45	1741.6	116.47	3082.15	5.3	68.8		
	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	204.26	2550.65	168.43	2495.44	64.54	699.86	113.51	956.87
	<i>Litopenaeus setiferus</i>	30.19	1194.88	2.3	79.97	6.09	236.24	3.63	273.22
	<i>Rimapenaeus similis</i>	65.71	463.99	66.28	267.03	16.04	52.13	14.85	81.61
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>			466.73	1961.4	29.57	298.96		
PISIDAE	<i>Libinia dubia</i>	1	111.58	1.28	55.91	2.22	40.12		
	<i>Libinia emarginata</i>							0.66	9.21
	<i>Nibilia antilocapra</i>					3.25	716.34		
PORCELLANIDAE	<i>Porcellana lylliae</i>	0.61	0.34						
	<i>Porcellana sayana</i>	0.28	0.11			1.02	2.98		
	<i>Porcellana sigsbeiana</i>	0.33	0.07						
PORTUNIDAE	<i>Portunus spinicarpus</i>	40.04	68.95	581.59	1266.12	11.64	68.56	6.27	11.98
	<i>Portunus spinimanus</i>	2.42	26.57	1.99	16.07	1.25	40.22	2.97	12.04
	<i>Portunus gibbesii</i>			0.95	25.63				
	<i>Callinectes sapidus</i>			0.33	41.71	5.63	162.35		
	<i>Callinectes similis</i>	342.48	3808.41	230.93	5261.93	112.29	1755.82	37.95	468.52
PSEUDORHOMBILIDAE	<i>Euphrosynoplax clausa</i>					2.27	27.1		
	<i>Euphrosynoplax campechiensis</i>					0.32	5.1		
RANINIDAE	<i>Raninoides lamarcki</i>					0.65	4.02		
	<i>Raninoides loevis</i>	0.33	2.97			2.66	22.57	0.66	3.39
	<i>Raninoides lousianensis</i>	0.85	5.09			1.93	8.57	0.99	10.39
SICYONIIDAE	<i>Sicyonia dorsalis</i>	34.05	79.71	17.24	45.28	1.36	1.32	0.99	2.44
	<i>Sicyonia burkenroadi</i>			34.77	73.77				
SOLENOCERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i>	8.84	48.5	19.35	97.76	25.47	197.07	12.21	106.48
SQUILLIDAE	<i>Squilla chydrea</i>	42.29	128.34	24.8	173.85			0.33	5.05
	<i>Squilla empusa</i>	122.71	533.84	80.27	617	31.64	169.13	75.57	401.95
	<i>Squilla rugosa</i>					0.29	4.08		
	<i>Squilla edentata</i>					0.29	16.5		
	<i>Squilla deceptrix</i>					0.61	27.66		
XANTHOIDEA	<i>Speocarcinus carolinensis</i>			0.33	2.08		153.09	0.33	0.69
	<i>Tetraxanthus rathbunae</i>					26.17		4.29	30.16
	Total	1293.55	17063.12	1951.1	22577.4	571.79	11539.4	341.53	6128.01
	Riqueza	29		27		41		29	

Respecto a los períodos climáticos considerando ambos años de estudio, 1994 y 1995, se presentó asimismo, una variación en la riqueza específica a lo largo del año, así como en el número de individuos y en el peso de éstos de manera total (Tabla 5) y medio por hectárea (Figura 5). De acuerdo al análisis de varianza no paramétrica, la densidad y la biomasa no presentan diferencias significativas ($P>0.05$).

La densidad y la biomasa de manera total (Tabla 5) y en promedio por hectárea (Figura 5), presentaron una tendencia a incrementar de primavera a verano y a disminuir de otoño a invierno, mientras que la riqueza (total por período, Tabla 5) presentó un comportamiento inverso en primavera, verano y otoño, lo cual puede dar indicio del cambio de la estructura comunitaria en función de un aumento o disminución del número de especies y del número de individuos. En verano se hace evidente la presencia de una especie o especies dominantes, dada la alta densidad y la baja riqueza en esa época del año (Figura 5).

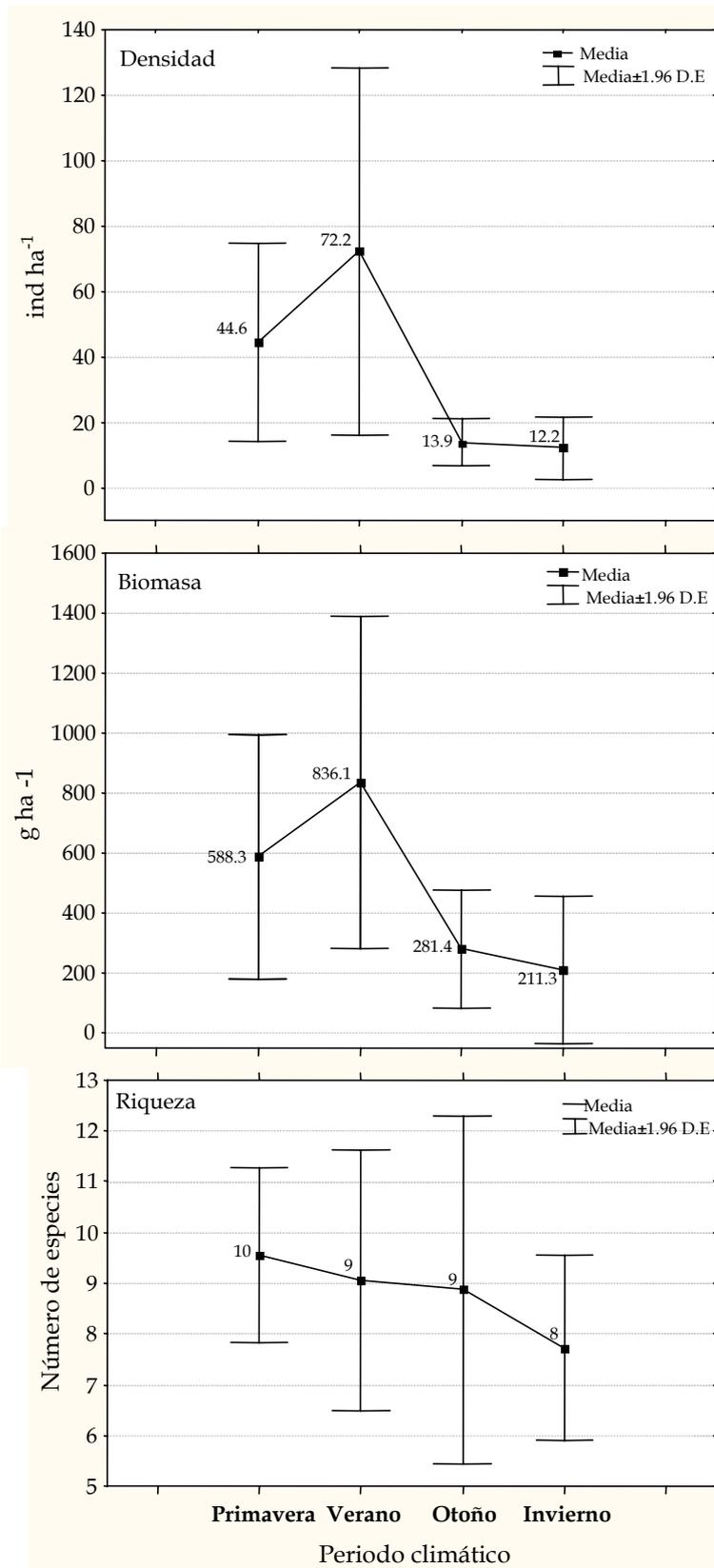


Figura 5. Densidad, biomasa y riqueza medias (años 1994 y 1995), obtenidas para cada período climático durante las campañas oceanográficas MOPEED. La densidad y biomasa en promedio por hectárea, muestran una tendencia a incrementar hacia el verano y a disminuir hacia invierno. La riqueza presenta una disminución hacia invierno.

La biomasa relativa de las familias en el total de las campañas se ve dominada por las familias Penaeidae, Portunidae y Diogenidae. Las familias Penaeidae y Portunidae presentan además, una densidad relativa alta (Tabla 6, Figuras 6 y 7). En el caso de las familias Penaeidae y Portunidae, la biomasa y la densidad relativa mayores son congruentes con las especies de mayor densidad y dominancia.

Tabla 6. Densidad y biomasa relativas por familia de macrocrustáceos obtenidas en el suroeste del Golfo de México.

Familia	Biomasa relativa (%)	Densidad relativa (%)
ALPHEIDAE	0.0006	0.02
CALAPPIDAE	6.75	2.33
DIOGENIDAE	25.051	1.30
DORIPPIDAE	0.45	0.98
DROMIIDAE	0.008	0.02
GONEPLACIDAE	0.008	0.02
HEPATIDAE	0.64	0.69
INACHIDAE	0.011	0.03
INACHOIDIDAE	0.20	0.33
LEUCOSIIDAE	2.35	6.67
MITHRACIDAE	5.55	0.09
PAGURIDAE	0.19	0.25
PALICIDAE	0.26	0.98
PARTHENOPIIDAE	0.12	1.01
PENAEIDAE	28.79	38.04
PISIDAE	1.63	0.20
PORCELLANIDAE	0.006	0.05
PORTUNIDAE	22.73	33.16
PSEUDORHOMBILIDAE	0.06	0.06
RANINIDAE	0.099	0.19
SICYONIIDAE	0.35	2.13
SOLENCERIDAE	0.78	1.58
SQUILLIDAE	3.62	9.11
XANTHOIDEA	0.32	0.75

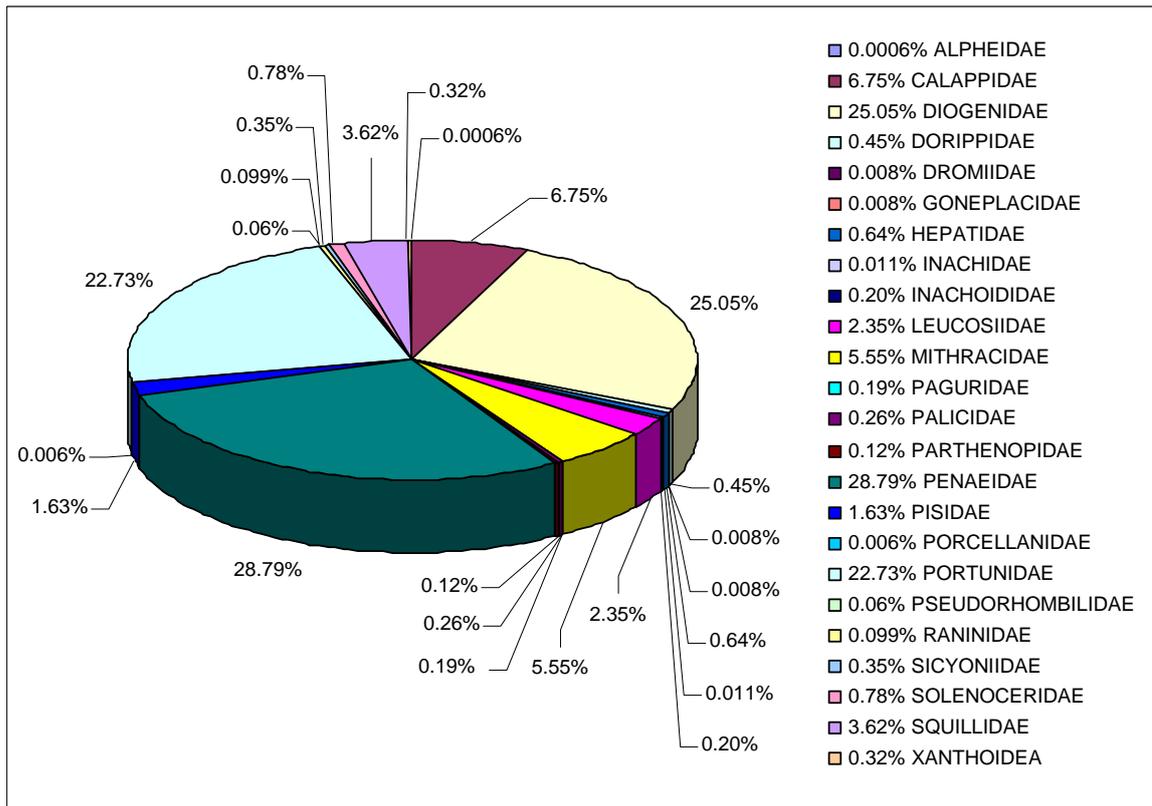


Figura 6. Biomasa relativa de las familias obtenidas durante las campañas oceanográficas (MOPEED) realizadas en el suroeste de México. Las familias Penaeidae y Portunidae son las que presentan un mayor porcentaje y es en estas familias donde se encuentran las especies dominantes.

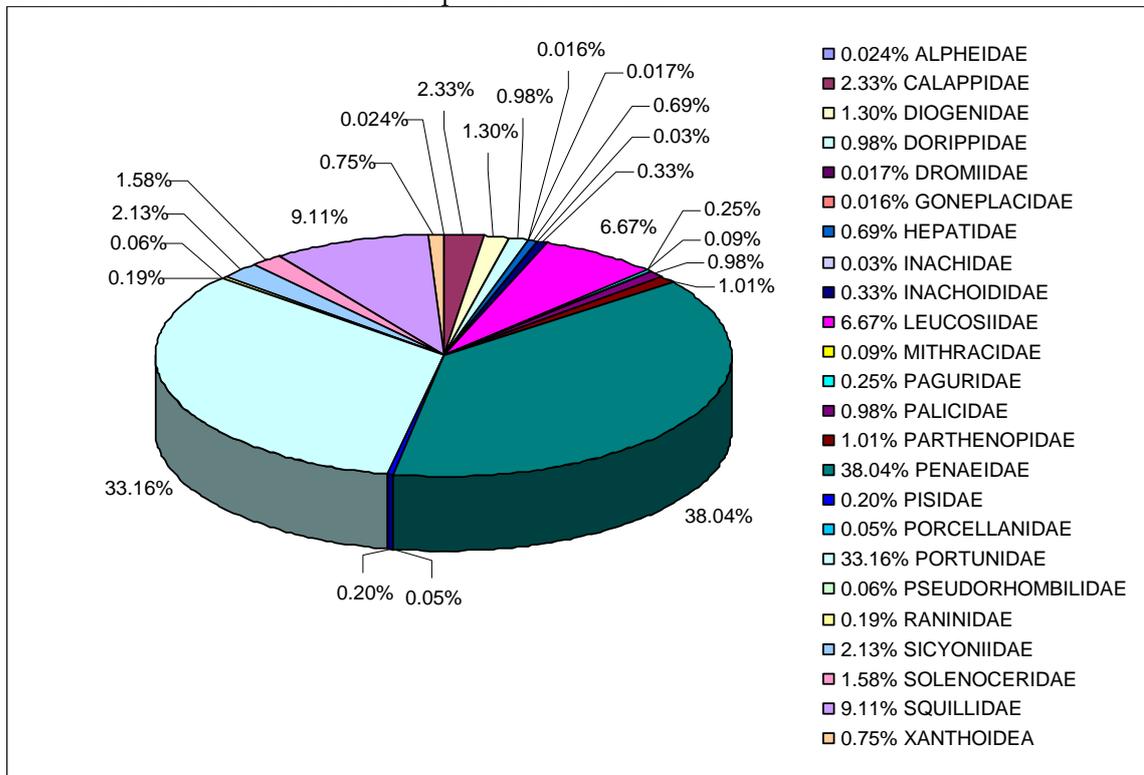


Figura 7. Densidad relativa de las familias obtenidas durante las campañas oceanográficas (MOPEED) realizadas en el suroeste de México. Las Familias Portunidae y Penaeidae muestran mayor densidad relativa, en concordancia con las familias que presentan mayor biomasa.

Modelo de abundancia de especies

Dentro de las comunidades las especies no se encuentran representadas de la misma forma. Comúnmente, al medir la abundancia de las especies en cierta comunidad se encuentra que está compuesta por pocas especies muy abundantes, algunas con muy pocos individuos y varias con abundancias intermedias. Bajo este supuesto, se establecieron curvas del número de especies contra el logaritmo de la abundancia para cada período climático, tomando en cuenta los dos años de estudio (1994 y 1995) (Figura 8).

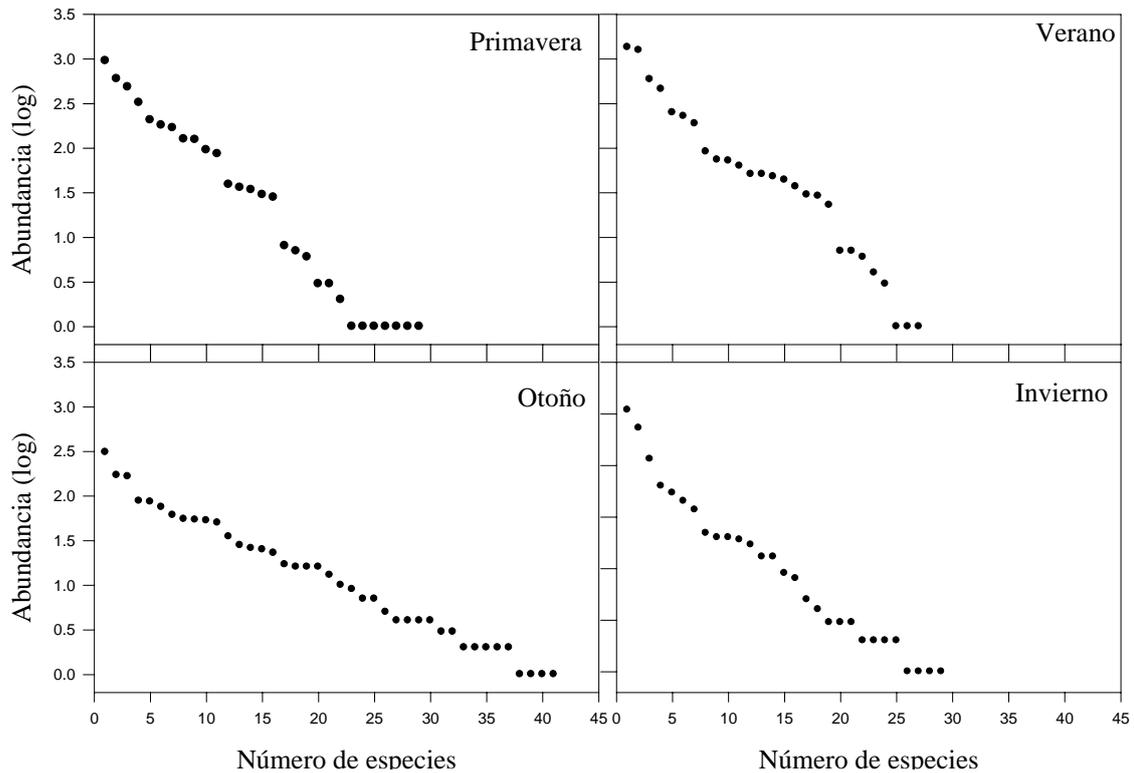


Figura 8. Curvas de abundancia obtenidas para cada período climático. Se presenta en el eje de las ordenadas el número de especies y en el eje de las abscisas el logaritmo de la abundancia (estandarizada a 3 ha) de esas especies. Del lado derecho de la curva se presentan las especies representadas con uno o dos individuos (raras) incrementándose el número de individuos hacia la parte izquierda de la gráfica.

Basándose en la prueba de bondad de ajuste (χ^2 , $\alpha = 0.05$) en los cuatro períodos climáticos, el modelo de abundancia al que se ajusta la comunidad de macrocrustáceos es el de log-serie, que se caracteriza por la presencia de un número bajo de especies abundantes y una gran cantidad de especies raras. En los cuatro períodos climáticos se observa este patrón (Figura 8). En este modelo, las especies más frecuentes son las representadas por un individuo, las siguientes por dos y así sucesivamente (Magurran, 1988).

Tomando en cuenta que se presentó una discontinuidad en el gradiente batimétrico, se realizó la prueba de bondad de ajuste en estratos separados: somero (14 a 60 m) y profundo (153-214 m), encontrándose el mismo modelo por lo que se muestran las gráficas (Figura 8) considerando ambos estratos de manera conjunta.

Índices ecológicos

Utilizando los datos de la abundancia y de la biomasa se obtuvieron los índices ecológicos de diversidad ($H'n$), equitatividad (J'), dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$) por campaña oceanográfica y por período climático considerando ambos años de estudio.

De acuerdo a los resultados del ANOVA, ninguno de los índices presentó variaciones significativas, ni entre campañas oceanográficas, ni entre períodos climáticos considerando ambos años ($P>0.05$), por lo que se presentan únicamente los valores de los índices ecológicos totales por período climático (Tabla 7 y Figura 9).

Tabla 7. Valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener ($H'n$), de equitatividad (J'), de dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$) para cada estación climática tomando en cuenta ambos años de estudio.

Estación	$H'n$	J'	$1-J'$	$H'w$
Primavera	1.51	0.76	0.24	1.11
Verano	1.33	0.73	0.27	1.16
Otoño	1.45	0.77	0.23	1.14
Invierno	1.41	0.69	0.31	1.13

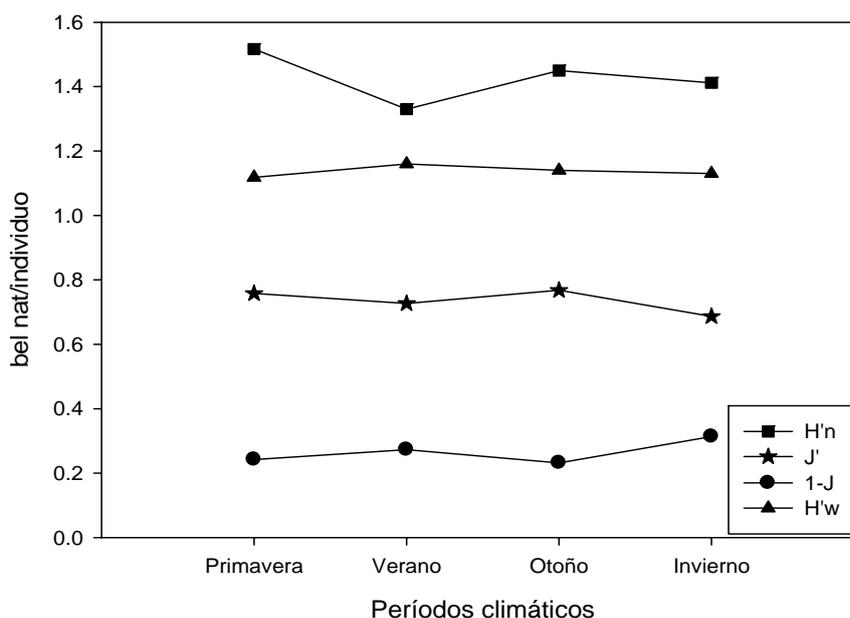


Figura 9. Índices ecológicos obtenidos para cada período climático considerando ambos años de estudio (1994 y 1995). Índice de diversidad de Shannon-Wiener ($H'n$), de equitatividad (J'), de dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$). Los períodos climáticos primavera y otoño presentan un índice de diversidad y de equitatividad mayores. El índice de biomasa permaneció casi constante a lo largo del año.

Los índices ecológicos no presentaron fluctuaciones relevantes. Sin embargo, en la primavera y el otoño el índice de diversidad es mayor (1.51 y 1.45 bel nat/ individuo, respectivamente) comparado con el verano y el invierno (1.33 y 1.41 bel nat/ individuo) que además, presentaron un aumento del índice de dominancia (Figura 9, Tabla 7).

Basándose en los datos de dominancia total de cada especie obtenidos por período climático, se obtuvieron las especies consideradas como dominantes de acuerdo al criterio $D_m > 1$ (Tabla 10). A lo largo del año se observa un cambio en la dominancia, tanto en el número de especies que presentan un $D_m > 1$, como en composición del grupo de especies dominantes.

En todos los períodos climáticos las tres primeras especies son las que presentan los porcentajes mayores de dominancia (D_m) (Tabla 8). En la primavera, las especies que presentan un mayor porcentaje son *Callinectes similis* (26.48), *Farfantepenaeus aztecus* (16.04) y *Farfantepenaeus duorarum* (15.79). En verano, se presenta un recambio en las especies dominantes, donde *Callinectes similis* (11.99) sigue presentando un alto porcentaje de dominancia pero menor a *Xiphopenaeus kroyeri* (23.26) y *Portunus spinicarpus* (30.21). En lo que respecta a otoño, se encuentran nuevamente *Callinectes similis* (19.7) y *Farfantepenaeus duorarum* (13.49), aunándose *Acanthocarpus alexandri* (13.49). Finalmente, en invierno, las especies dominantes son *Farfantepenaeus duorarum* (33.24), *Callinectes similis* (23.13) y *Squilla empusa* (11.11) (Tabla 8). De esta forma, se observa que *Callinectes similis* y *Farfantepenaeus duorarum* son las especies que a lo largo de las diferentes estaciones climáticas permanecen como dominantes, con porcentajes mayores respecto a las demás especies dominantes. Del total de especies dominantes, además de las ya mencionadas, se encuentran: *Rimapenaeus similis*, *Squilla empusa*, y *Portunus spinicarpus* en las cuatro estaciones climáticas.

Tabla 8. Especies dominantes en cada período climático total (suma de los años 1994 y 1995). D_m se refiere el índice de dominancia media y Fr a la frecuencia de aparición de las especies. Se presenta además su densidad (ind ha⁻¹) y su biomasa (g ha⁻¹).

PRIMAVERA	ind ha⁻¹	g ha⁻¹	Fr %	D_m %
<i>Callinectes similis</i>	342.48	3808.41	84.21	26.48
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	207.45	1741.60	36.84	16.04
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	204.26	2550.65	73.68	15.79
<i>Squilla empusa</i>	122.71	528.51	89.47	9.49
<i>Iliacantha liodactylus</i>	70.17	263.22	63.16	5.42
<i>Rimapenaeus similis</i>	65.71	463.99	52.63	5.08
<i>Persephona crinita</i>	63.19	210.02	73.68	4.88
<i>Squilla chydrea</i>	42.29	128.34	42.11	3.27
<i>Portunus spinicarpus</i>	40.04	71.46	36.84	3.10
<i>Sicyonia dorsalis</i>	34.05	77.81	31.58	2.63
<i>Litopenaeus setiferus</i>	30.19	1254.36	15.79	2.33
<i>Hepatus epheliticus</i>	15.24	215.54	52.63	1.18
<i>Dardanus insignis</i>	14.23	2868.15	42.11	1.10
VERANO	ind ha⁻¹	g ha⁻¹	Fr %	D_m %
<i>Portunus spinicarpus</i>	581.59	1275.00	36.84	29.80
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	466.73	1961.40	36.84	23.92
<i>Callinectes similis</i>	230.93	5296.35	84.21	11.83
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	168.43	2397.75	84.21	8.63
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	116.47	3096.57	21.05	5.97
<i>Squilla empusa</i>	80.27	558.72	84.21	4.11
<i>Rimapenaeus similis</i>	66.28	267.03	15.79	3.40
<i>Sicyonia burkenroadi</i>	34.77	73.77	5.26	1.78
<i>Iliacantha liodactylus</i>	34.44	196.89	52.63	1.77
<i>Squilla chydrea</i>	24.80	182.65	31.58	1.27
<i>Persephona mediterranea</i>	20.70	97.76	26.32	1.06

Tabla 8. Continuación.

OTOÑO	ind ha⁻¹	g ha⁻¹	Fr %	D_m %
<i>Callinectes similis</i>	112.29	1918.48	81.25	19.64
<i>Acanthocarpus alexandri</i>	76.91	658.31	18.75	13.45
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	64.54	699.86	68.75	11.29
<i>Ethusa microphthalma</i>	36.56	212.26	18.75	6.39
<i>Squilla empusa</i>	31.64	150.96	87.50	5.53
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	29.57	298.88	6.25	5.17
<i>Palicus obesus</i>	27.32	90.41	18.75	4.78
<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	26.17	153.09	18.75	4.58
<i>Solenocera vioscai</i>	25.47	197.07	18.75	4.45
<i>Myropsis quinquespinosa</i>	24.29	203.36	18.75	4.25
<i>Rimapenaeus similis</i>	16.04	52.13	50.00	2.81
<i>Anasimus latus</i>	13.49	110.02	18.75	2.36
<i>Portunus spinicarpus</i>	11.64	36.40	31.25	2.04
<i>Pagurus bullisi</i>	8.75	87.38	18.75	1.53
<i>Petrochirus diogenes</i>	8.33	2107.42	37.50	1.46
<i>Palicus faxoni</i>	7.76	16.72	12.50	1.36
<i>Litopenaeus setiferus</i>	6.09	236.19	6.25	1.07
INVIERNO	ind ha⁻¹	g ha⁻¹	Fr %	D_m %
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	113.51	956.87	90.91	33.24
<i>Squilla empusa</i>	75.57	399.70	90.91	22.13
<i>Callinectes similis</i>	37.95	468.52	72.73	11.11
<i>Persephona crinita</i>	18.15	115.36	45.45	5.31
<i>Iliacantha liodactylus</i>	16.17	69.99	18.18	4.73
<i>Rimapenaeus similis</i>	14.85	81.61	45.45	4.35
<i>Solenocera vioscai</i>	12.21	106.48	9.09	3.57
<i>Leiolambrus nitidus</i>	6.93	7.72	18.18	2.03
<i>Petrochirus diogenes</i>	6.60	3390.11	54.55	1.93
<i>Portunus spinicarpus</i>	6.27	11.98	18.18	1.84
<i>Palicus obesus</i>	5.61	11.98	18.18	1.64
<i>Ethusa microphthalma</i>	4.29	16.44	9.09	1.25
<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	4.29	43.89	9.09	1.25
<i>Litopenaeus setiferus</i>	3.63	30.16	27.27	1.06

En los cuatro períodos climáticos se presentaron diferencias en la frecuencia y dominancia de cada especie (Tabla 8, Figuras 10 y 11). Las especies *C. similis*, *F. aztecus* y *F. duorarum* fueron dominantes y muy frecuentes en las cuatro estaciones del año (Figuras 10 y 11).

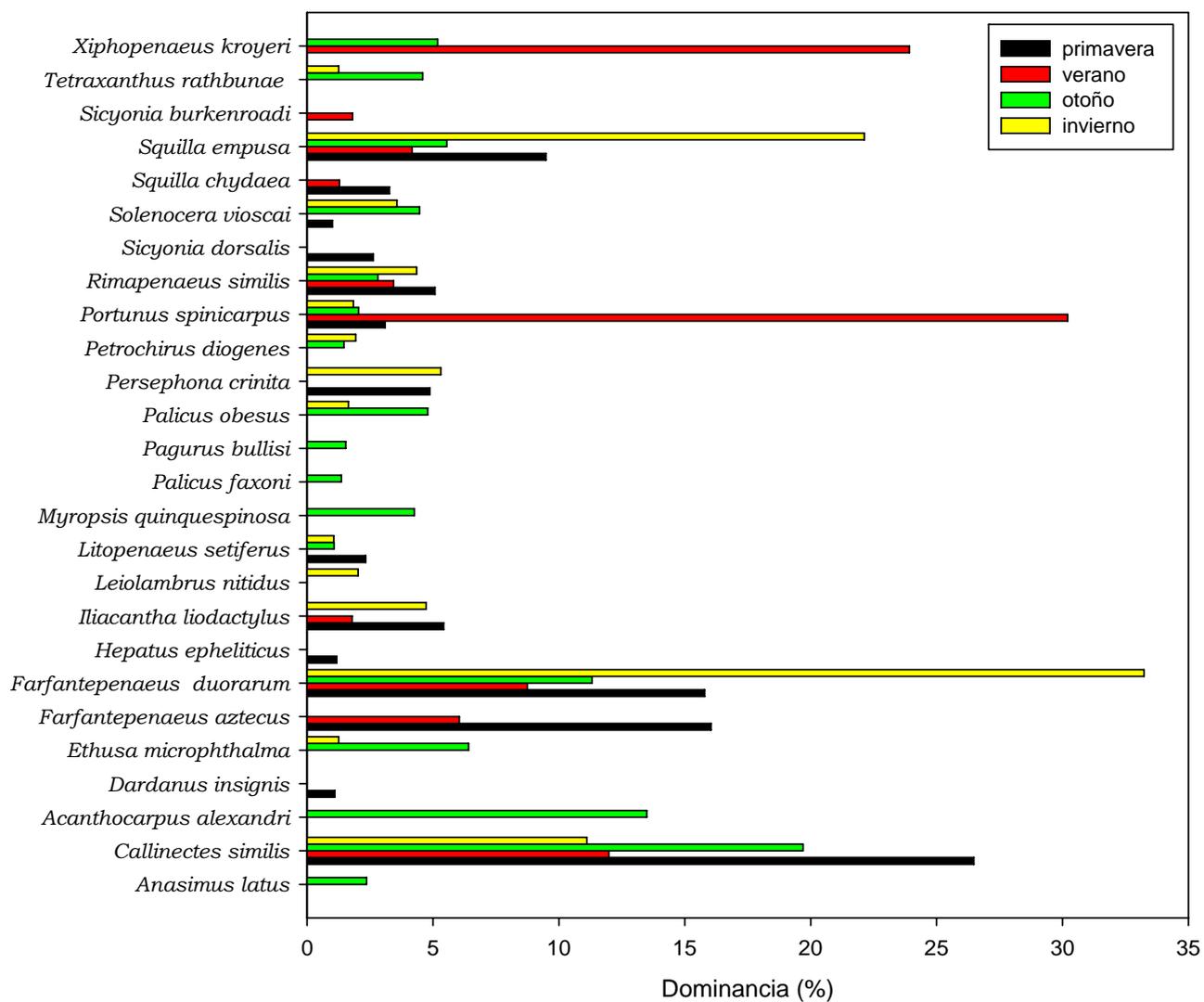


Figura 10. Porcentaje de dominancia para cada una de las especies consideradas como dominantes (Tabla 8) en los cuatro períodos climáticos. La dominancia de las especies fluctuó a lo largo del año, reflejando el cambio en las densidades de las poblaciones de estas especies en los períodos climáticos.

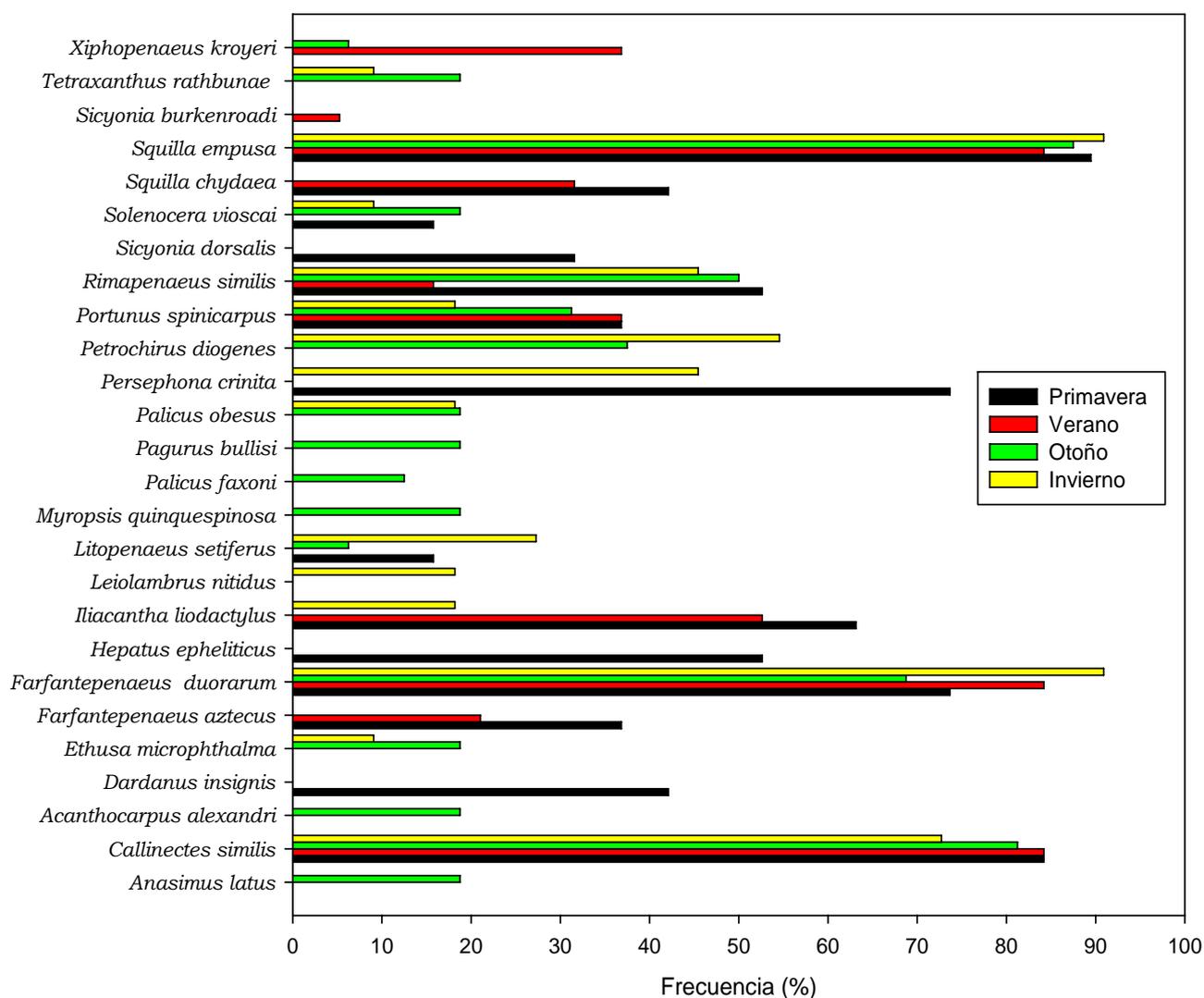


Figura 11. Frecuencia obtenida para cada una de las especies consideradas como dominantes (Tabla 8) en los cuatro períodos climáticos. La frecuencia de las especies fue variable; sin embargo, especies como *S. empusa*, *F. duorarum* y *C. similis* fueron muy frecuentes en los cuatro períodos climáticos.

La dominancia total fue obtenida para todas las especies encontradas en las siete campañas oceanográficas a partir de la unificación de los datos de densidad obtenidos en todos los períodos climáticos (análisis general), observándose que las especies dominantes, de acuerdo al criterio $D_m > 1$, fueron: *Callinectes similis*, *Portunus spinicarpus*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Farfantepenaeus aztecus*, *Squilla empusa*, *Rimapenaeus similis*, *Iliacantha liodactylus*, *Persephona crinita*, *Acanthocarpus alexandri*, *Squilla chydrea*, *Solenocera vioscai*, *Sicyonia dorsalis* y *Litopenaeus setiferus* (Tabla 9).

Tabla 9. Dominancia (D_m) y frecuencia (Fr) las especies encontradas en total de las campañas oceanográficas realizadas (MOPEED X-XVI) en el suroeste del Golfo de México.

Especie	Densidad Total	Fr (%)	D_m (%)
<i>Callinectes similis</i>	723.65	76.83	17.40
<i>Portunus spinicarpus</i>	639.54	24.39	15.38
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	550.74	75.61	13.25
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	496.30	10.98	11.94
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	329.22	18.29	7.92
<i>Squilla empusa</i>	310.18	82.93	7.46
<i>Rimapenaeus similis</i>	162.88	36.59	3.92
<i>Iliacantha liodactylus</i>	120.78	28.05	2.90
<i>Persephona crinita</i>	103.60	34.15	2.49
<i>Acanthocarpus alexandri</i>	78.61	8.54	1.89
<i>Squilla chydrea</i>	67.41	18.29	1.62
<i>Solenocera vioscai</i>	65.87	13.41	1.58
<i>Sicyonia dorsalis</i>	53.63	20.73	1.29
<i>Litopenaeus setiferus</i>	42.21	23.17	1.02
<i>Ethusa microphthalma</i>	40.85	8.54	0.98
<i>Petrochirus diogenes</i>	39.24	28.05	0.94
<i>Sicyonia burkenroadi</i>	34.77	1.22	0.84
<i>Palicus obesus</i>	32.93	7.32	0.79
<i>Leiolumbrus nitidus</i>	31.25	6.10	0.75
<i>Tetraxanthus rathbunae</i>	30.46	9.76	0.73
<i>Hepatus epheliticus</i>	28.51	35.37	0.69
<i>Myropsis quinquespinosa</i>	26.93	8.54	0.65
<i>Persephona mediterranea</i>	24.25	41.46	0.58
<i>Dardanus insignis</i>	14.87	10.98	0.36
<i>Calappa sulcata</i>	14.40	7.32	0.35
<i>Anasimus latus</i>	13.49	3.66	0.32
<i>Platylambrus serratus</i>	10.61	1.22	0.26
<i>Pagurus bullisi</i>	10.40	3.66	0.25
<i>Portunus spinimanus</i>	8.63	12.20	0.21
<i>Palicus faxoni</i>	7.76	2.44	0.19
<i>Callinectes sapidus</i>	5.96	3.66	0.14
<i>Libinia dubia</i>	4.50	10.98	0.11
<i>Stenocionops spinimanus</i>	4.03	6.10	0.10
<i>Calappa flammea</i>	3.97	12.20	0.10
<i>Raninoides louisianensis</i>	3.76	4.88	0.09
<i>Raninoides loevis</i>	3.64	8.54	0.09
<i>Nibilia antilocapra</i>	3.25	4.88	0.08
<i>Euphrosynoplax clausa</i>	2.27	2.44	0.05

Tabla 9. Continuación.

Especie	Densidad Total	Fr (%)	D_m (%)
<i>Iliacantha subglobosa</i>	1.61	2.44	0.04
<i>Stenorhynchus seticornis</i>	1.31	4.88	0.03
<i>Porcellana sayana</i>	1.30	3.66	0.03
<i>Alpheus floridanus</i>	0.99	2.44	0.02
<i>Thalassoplax angusta</i>	0.97	2.44	0.02
<i>Portunus gibbesii</i>	0.95	2.44	0.02
<i>Moreiradromia antillensis</i>	0.73	2.44	0.02
<i>Libinia emarginata</i>	0.66	2.44	0.02
<i>Speocarcinus carolinensis</i>	0.66	2.44	0.02
<i>Raninoides lamarcki</i>	0.65	2.44	0.02
<i>Porcellana lylliae</i>	0.61	2.44	0.01
<i>Squilla deceptrix</i>	0.61	2.44	0.01
<i>Pyromaia arachna</i>	0.33	1.22	0.01
<i>Porcellana sigsbeiana</i>	0.33	1.22	0.01
<i>Euphrosynoplax campechiensis</i>	0.32	1.22	0.01
<i>Squilla edentata</i>	0.29	1.22	0.01
<i>Squilla rugosa</i>	0.29	1.22	0.01

La dominancia de las especies, en este caso, no siempre se relacionó directamente con la frecuencia de aparición de éstas, como se mencionó anteriormente. La dominancia tiende a decrecer paulatinamente, pero la frecuencia fluctúa en virtud de la aparición de las especies en las estaciones de muestreo, que depende en gran medida de la distribución y agregación de los organismos. De esta forma, se encontraron especies muy frecuentes y dominantes (*Callinectes similis*, *Farfantepenaeus aztecus* y *Farfantepenaeus duorarum*), especies dominantes pero poco frecuentes en comparación de otras (*Portunus spinicarpus*), e incluso especies relativamente frecuentes pero no dominantes (*Persephona mediterranea*) (Tabla 10, Figura 12). La proporción de estas combinaciones (frecuencia y dominancia) indica que la comunidad de macrocrustáceos bentónicos en esta zona de estudio está compuesta por pocas especies dominantes ($D_m > 1$) y muy frecuentes, algunas especies muy frecuentes y no dominantes ($D_m < 1$) y por varias especies poco frecuentes y no dominantes ($D_m < 1$).

A partir de los datos de las especies dominantes por período climático (Tabla 8), se consideraron a las especies *Callinectes similis*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Squilla empusa*, *Rimapenaeus similis* y *Portunus spinicarpus*, para obtener la proporción de sexos con los datos de abundancia (previamente estandarizada a 3 ha) de los machos y de las hembras de cada especie, debido a que éstas se presentaron en las cuatro estaciones climáticas (Tabla 8).

En las cinco especies dominantes elegidas se observan fluctuaciones en la proporción de sexos a lo largo del año, que varían de acuerdo a la especie (Tabla 10, Figura 13).

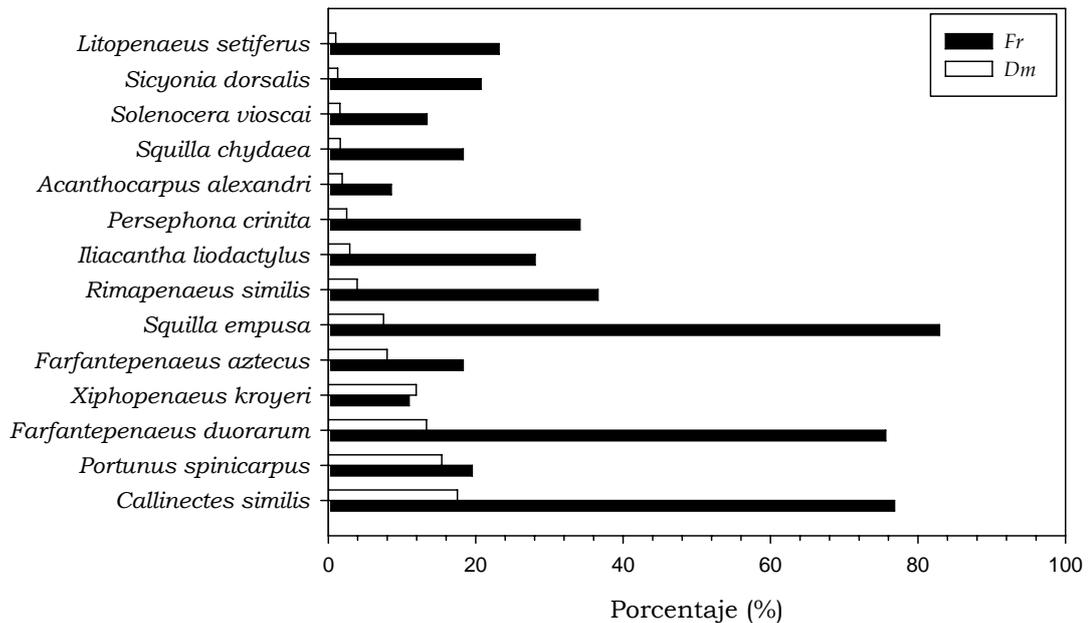


Figura 12. Dominancia (D_m) y frecuencia de aparición (Fr) de las especies que se consideran como dominantes ($D_m > 1$). La dominancia presenta una disminución gradual de *C. similis* a *L. setiferus*, pero la frecuencia fue variable entre las especies.

En el caso de las especies pertenecientes a la familia Portunidae (*C. similis* y *P. spinicarpus*) se observan fluctuaciones con cierto patrón estacional, en donde la proporción de machos respecto a las hembras es mayor en primavera y otoño en el caso de *C. similis*, y en verano e invierno para *P. spinicarpus*, invirtiéndose este patrón en los otros períodos climáticos. En el caso de *F. duorarum*, *R. similis* y *S. empusa*, las hembras muestran una mayor proporción a lo largo de todo el año, con la proporción de machos fluctuando de manera diferencial (Tabla 10, Figura 13).

Tabla 10. Razón de sexos, machos (m) y hembras (h), de las especies dominantes presentes en los cuatro períodos climáticos.

Razón m:h					
Período climático	<i>C. similis</i>	<i>F. duorarum</i>	<i>S. empusa</i>	<i>R. similis</i>	<i>P. spinicarpus</i>
Primavera	1.41:1	0.71:1	0.44:1	0.15:1	0.29:1
Verano	0.67:1	0.42:1	0.48:1	0.03:1	1.75:1
Otoño	1.40:1	0.23:1	0.45:1	0.48:1	01:01
Invierno	0.48:1	0.51:1	0.71:1	0.25:1	3.75:1

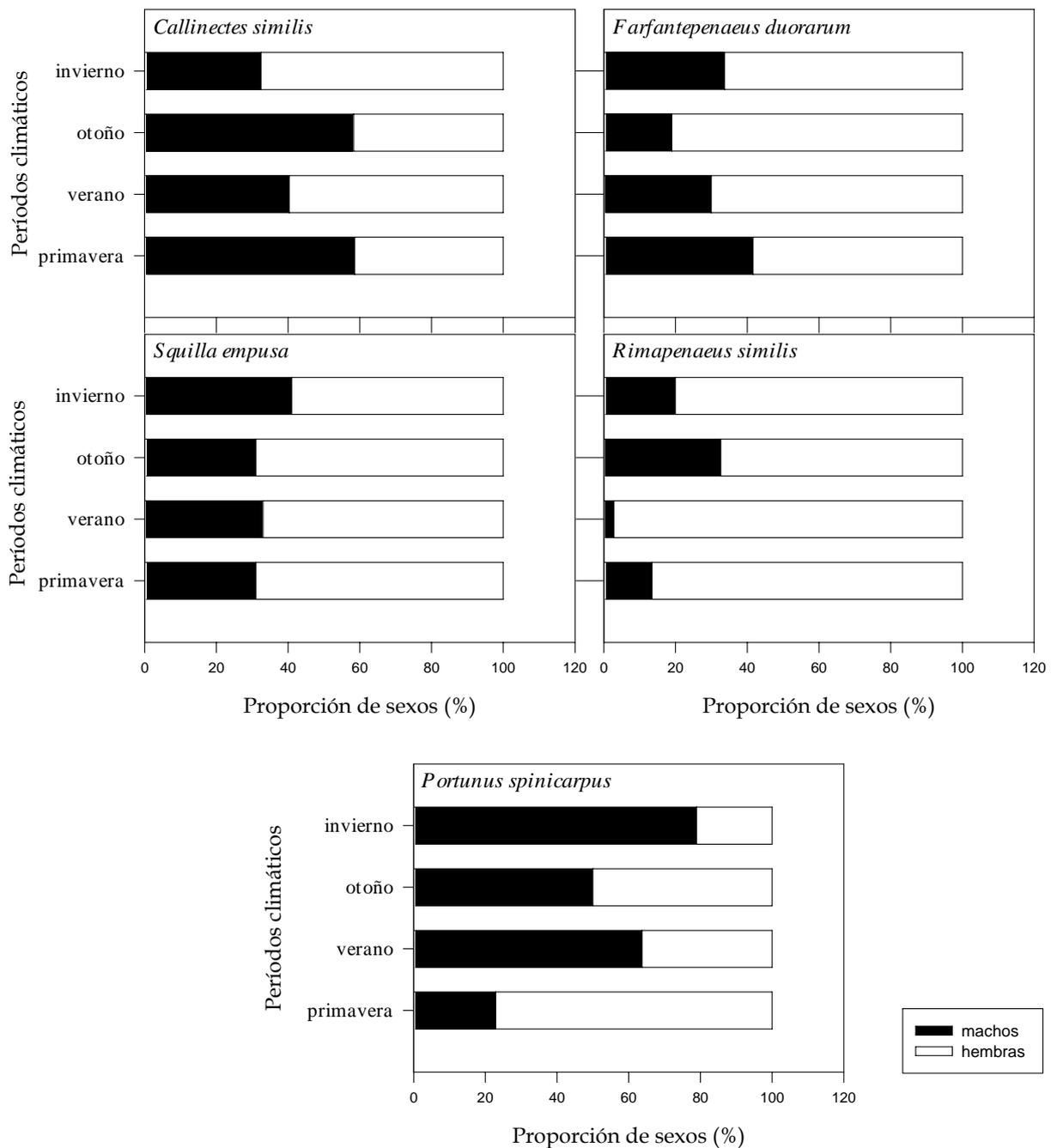


Figura 13. Proporción de sexos de las especies dominantes presentes en los cuatro períodos climáticos, presentada en la tabla 10. La abundancia de los machos y de las hembras fue estandarizada previamente. Se observa una fluctuación en la proporción de sexos que depende de las especies y del período de reproducción de las mismas.

La densidad de las especies dominantes *Callinectes similis*, *Farfantepenaeus duorarum* y *Squilla empusa* se graficó respecto a la profundidad (Figuras 14, 15 y 16). *Rimapenaeus similis* y *Portunus spinicarpus* no se incluyeron debido a que sólo se encontraron en pocas estaciones de muestreo, donde su densidad se concentró, siendo además baja en comparación con las especies antes mencionadas. La densidad de las tres especies presenta variaciones espacio-temporales, y muestra picos localizados a ciertas profundidades (Figuras 14, 15 y 16).

En primavera, *Callinectes similis* presentó una tendencia al aumento de la densidad con un incremento en la profundidad ($R=0.92$, $P= 0.00019$) sin considerar la estación Z, donde se localizó un pico máximo a los 25 m. En ciertos puntos, se observó una densidad alta además de la estación Z (estaciones C, H y Y). En el caso de las estaciones H, Z y Y, éstas se encontraron frente a la desembocadura de los ríos San Pedro y San Pablo y la estación C frente a la Laguna de Términos (Figura 14).

En lo que respecta al verano, se presentaron ciertos picos de densidad en las estaciones Z, H y Y y una disminución en las estaciones de muestreo restantes respecto a primavera. Se observó que la tendencia de la densidad es a incrementarse hacia zonas más profundas, presentándose un comportamiento casi lineal ($R=0.72$, $P=0.002$) de la densidad respecto a la profundidad (Figura 14).

Durante el otoño, *C. similis* mostró una densidad a lo largo del gradiente batimétrico similar entre las distintas estaciones de muestreo, observándose mayores concentraciones en profundidades más someras (14 a 20 m) frente a la Isla del Carmen y Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. En invierno, esta especie presentó de nuevo un incremento en la densidad con la profundidad ($R=0.91$, $P=2 \times 10^{-4}$) frente a la Boca de Puerto Real (estaciones C y D) (Figura 14).

Respecto a la especie *Farfantepenaeus duorarum*, en primavera y verano, esta especie mostró una tendencia a un incremento de la densidad al aumentar la profundidad ($R=0.94$, $P= 2 \times 10^{-4}$; $R=0.90$, $P= 0.002$; respectivamente) hasta los 40 m. Se observaron máximos de densidad frente a la Isla del Carmen (estación 16) y frente a la Boca de Puerto Real (estaciones A4, D y C). En otoño, la densidad fue similar entre las estaciones de muestreo, con un ligero incremento en estaciones someras cercanas a la laguna. Finalmente, en invierno se presentó una mayor densidad en estaciones más someras frente a la Boca de Puerto Real (Figura 15).

La densidad de *S. empusa* mostró un comportamiento similar a lo largo del gradiente batimétrico en primavera y verano, teniendo un incremento en el número de individuos/ha a una mayor profundidad ($R=0.63$, $P=0.008$, en ambos casos). Se observaron máximos de densidad en profundidades entre 30 y 50 m en estaciones localizadas frente a la desembocadura de los ríos San Pedro y San Pablo, y frente a la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos (estaciones Z, D, C, H y Y). En otoño, la densidad se mantuvo constante respecto al gradiente batimétrico, mientras que en invierno, se presentó esta misma constancia sin considerar la estación D1, en la que se observó un pico de densidad a los 32 m de profundidad, frente a la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos (Figura 16).

Variación espacio-temporal: riqueza, densidad y biomasa

La riqueza, la densidad y la biomasa de cada estación climática total (considerando la suma de los años, 1994 y 1995), fueron graficadas contra la profundidad para determinar su comportamiento ante el gradiente batimétrico (Figuras 17 y 18). Las estaciones más profundas (J) fueron incluidas en las gráficas, con el fin de tener una visión de la magnitud de la densidad, la riqueza, la biomasa y los índices ecológicos en las profundidades más altas registradas en este estudio (153 a 214 m).

En lo que respecta a la primavera, la densidad pareció incrementar con un aumento de la profundidad ($R= 0.66$, $P= 0.003$). La densidad máxima se presentó en las estaciones de muestreo H, Y y Z (Frente a los ríos San Pedro y San Pablo) y D y C (frente a la Laguna de Términos). En lo que respecta a la biomasa, ésta no presentó una tendencia tan marcada como la densidad; sin embargo, tuvo máximos en profundidades de 14, 22 y 30 a 50 m. La riqueza mostró cierta tendencia a un

incremento con la profundidad hasta los 40 m ($R= 0.59$, $P=0.01$), donde se observó un máximo y a partir del cual se presentó cierta disminución (Figura 17). La densidad, la biomasa y la riqueza en la profundidad máxima registrada (180 m, estación J) en este período, presentaron valores bajos similares a los observadas en estaciones someras ($S= 6$ especies; 12 ind ha^{-1} y 200 g ha^{-1}).

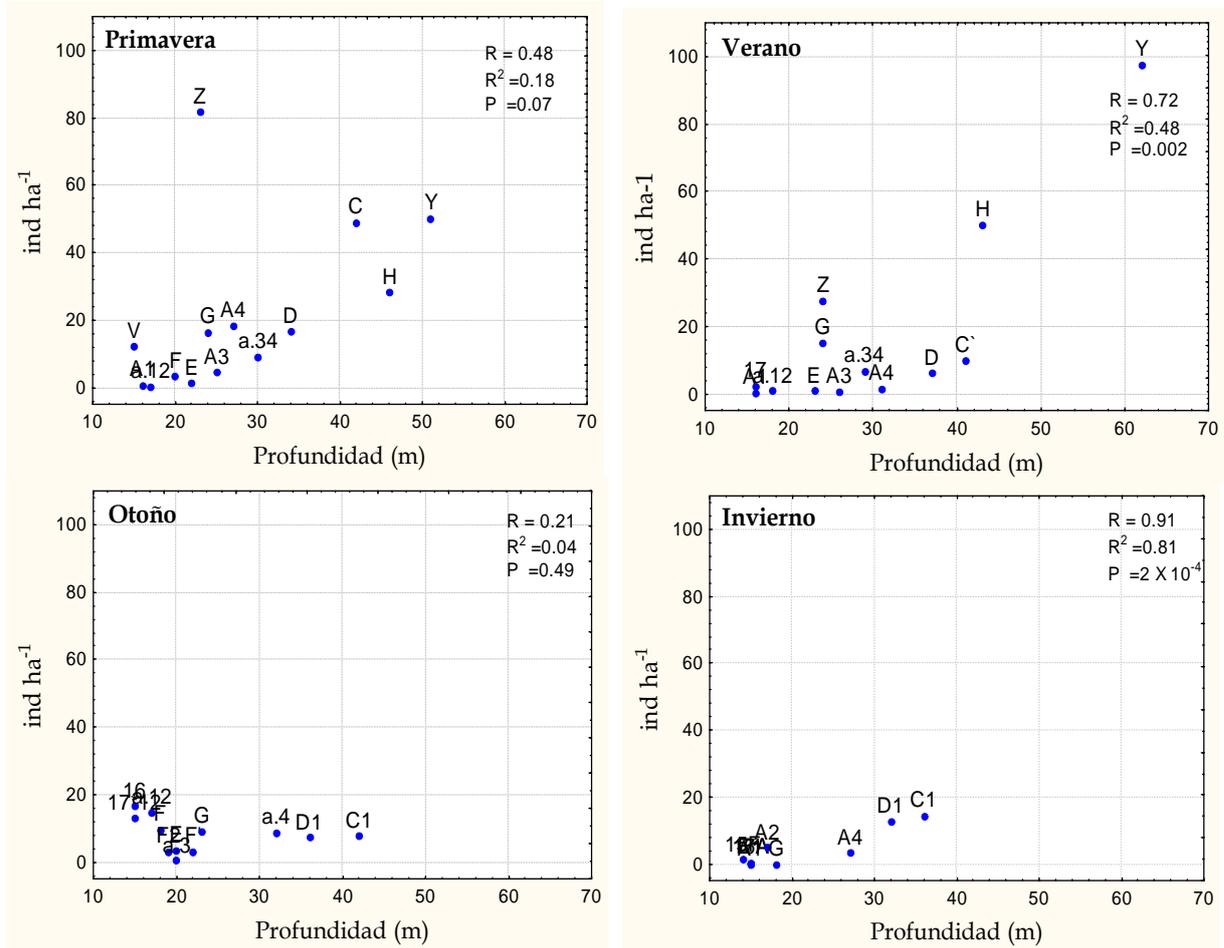


Figura 14. Densidad de *Callinectes similis* a lo largo del gradiente batimétrico en los cuatro períodos climáticos considerando ambos años de estudio. Las letras y números corresponden a las estaciones de muestreo realizadas. Esta especie presenta una mayor densidad en primavera, verano e invierno frente a los ríos San Pedro y San Pablo (Z, Y) y frente a la Laguna de Términos (C, D). En otoño la mayor concentración de individuos se presenta en estaciones de muestreo someras.

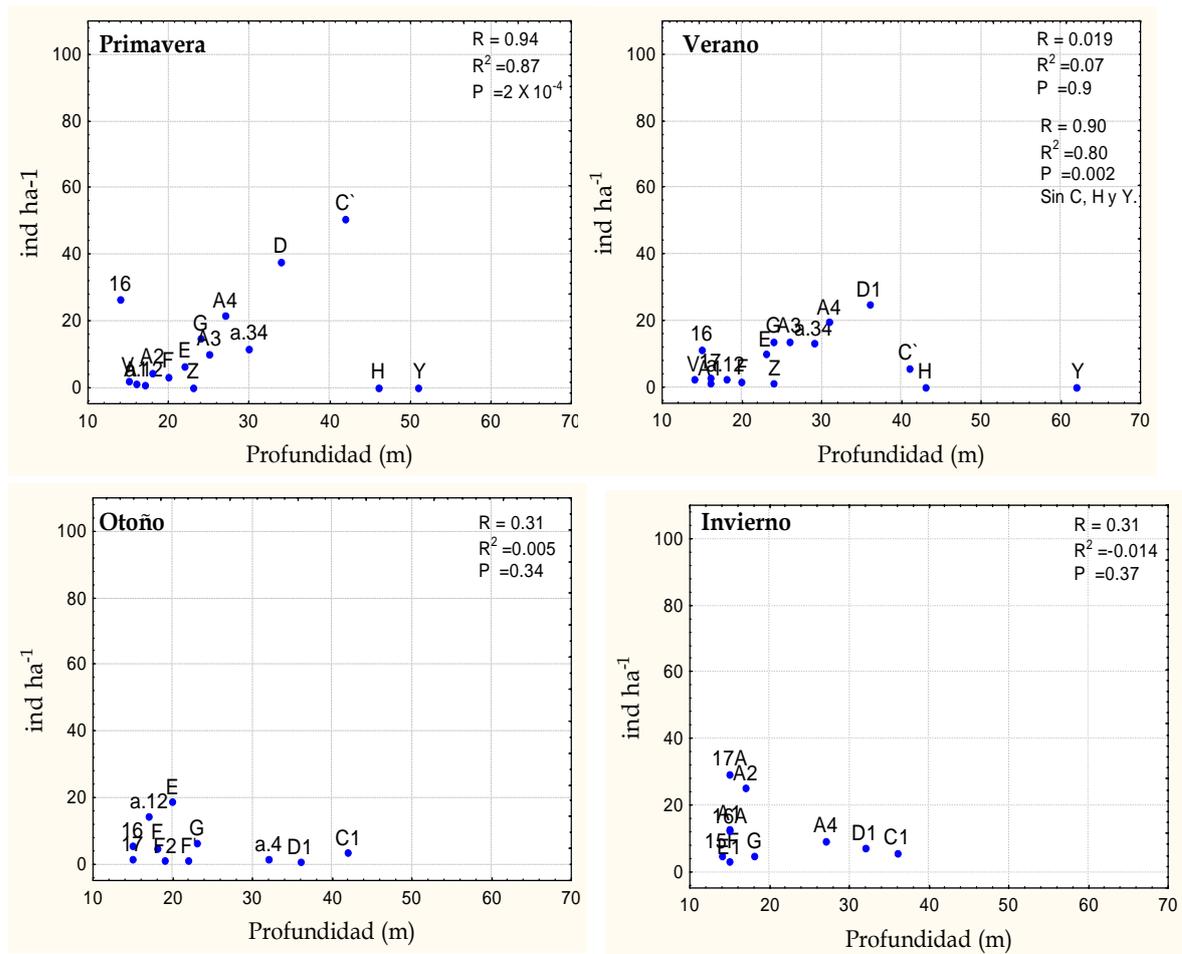


Figura 15. Densidad de *Farfantepenaeus duorarum* a lo largo del gradiente batimétrico en los cuatro períodos climáticos considerando ambos años de estudio. Las letras y números corresponden a las estaciones de muestreo realizadas. *F. duorarum* presenta una mayor densidad, en primavera y verano, en estaciones frente a la Laguna de Términos (C y D). En otoño la densidad es casi constante; mientras que en invierno la mayor densidad se encuentra en estaciones someras frente a las bocas de la Laguna de Términos.

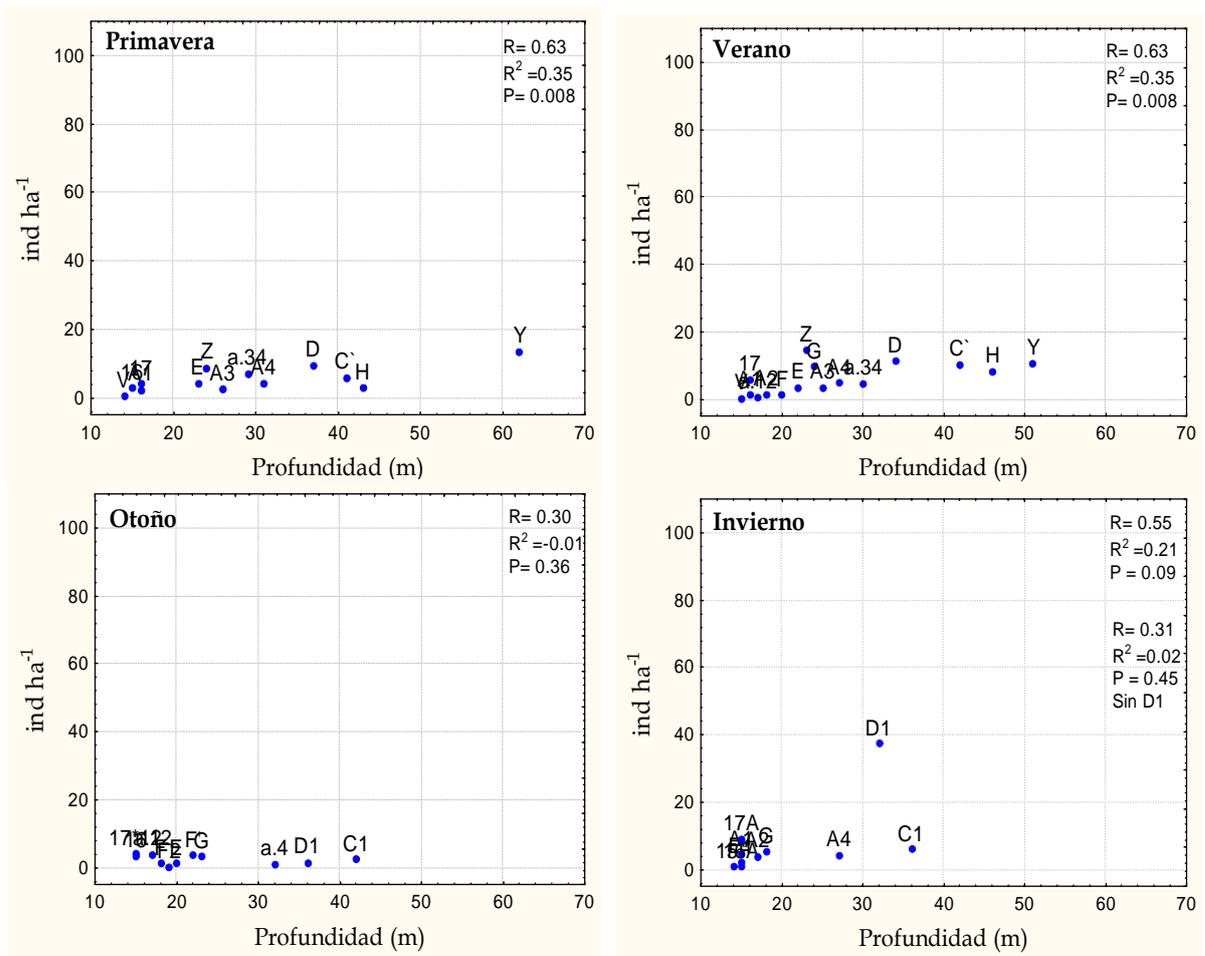


Figura 16. Densidad de *Squilla empusa* a lo largo del gradiente batimétrico en los cuatro períodos climáticos considerando ambos años de estudio. Las letras y números corresponden a las estaciones de muestreo realizadas. En primavera, verano y otoño se observa una densidad casi constante a lo largo del gradiente batimétrico, no así en invierno donde la mayor concentración se observa a los 32 m de profundidad frente a la Boca de Puerto Real.

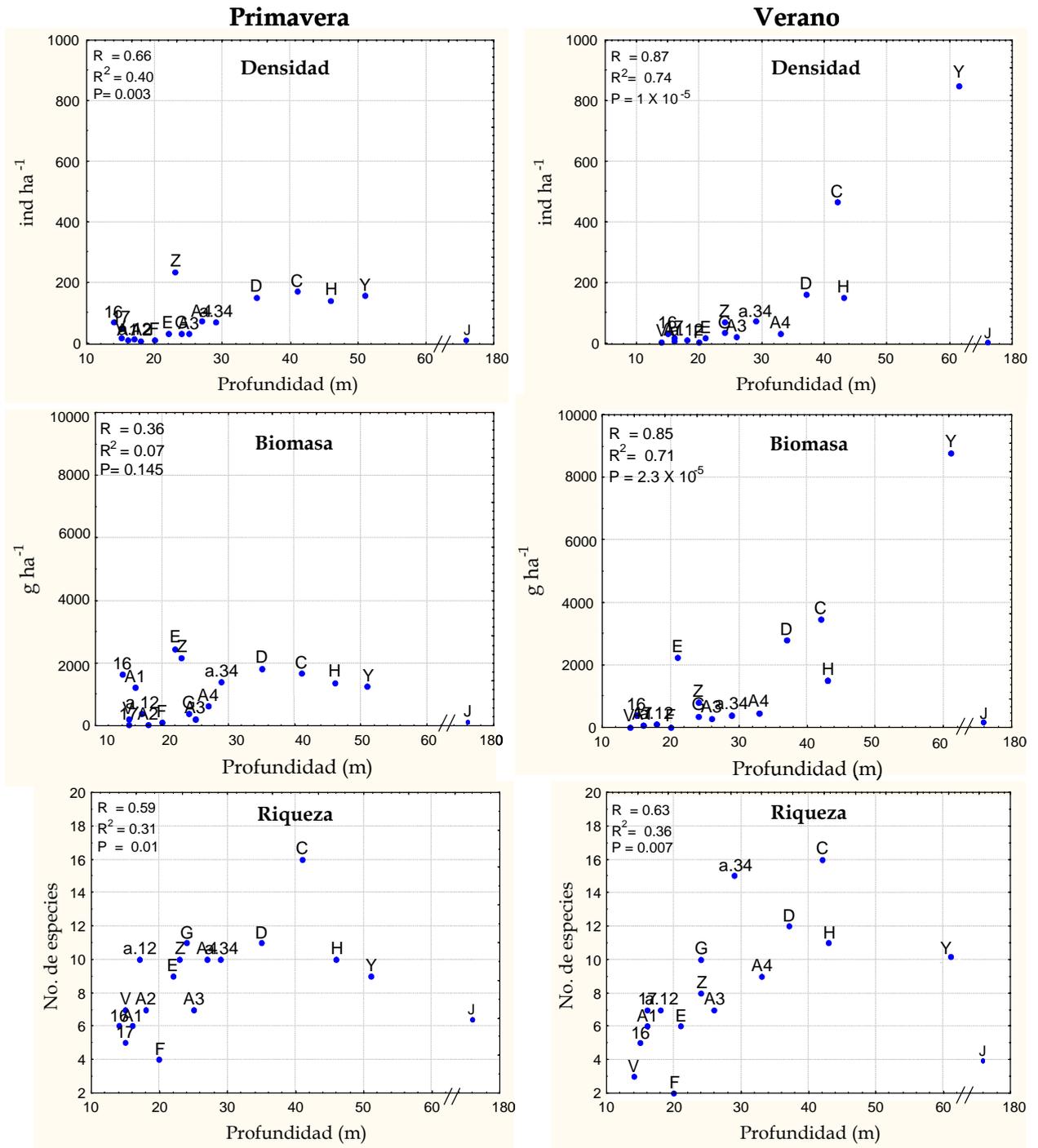


Figura 17. Densidad, biomasa y riqueza correspondientes a primavera y verano, obtenidas a lo largo del gradiente de profundidad en las diferentes estaciones de muestreo. Las estaciones de muestreo se presentan sobre los puntos. Las estaciones J fueron las más profundas (primavera: 175 m y verano: 179 m), pero tomando en cuenta que el gradiente batimétrico no fue muestreado de manera continua, en esta gráfica estas estaciones de muestreo se presentan con el fin de visualizarlas sin perder la dimensión de la variación en las estaciones más someras. En la primavera, la densidad, la biomasa y la riqueza presentan un comportamiento similar con un incremento hasta los 40 m de profundidad. La estación J presenta una densidad y biomasa bajas pero una riqueza similar a las estaciones más someras. En verano, la densidad y la biomasa muestran un incremento hacia la estación que se encuentra a los 60 m; sin embargo, la riqueza es menor en esta misma estación. La estación J presentó una biomasa, densidad y riqueza bajas respecto a las demás estaciones de muestreo.

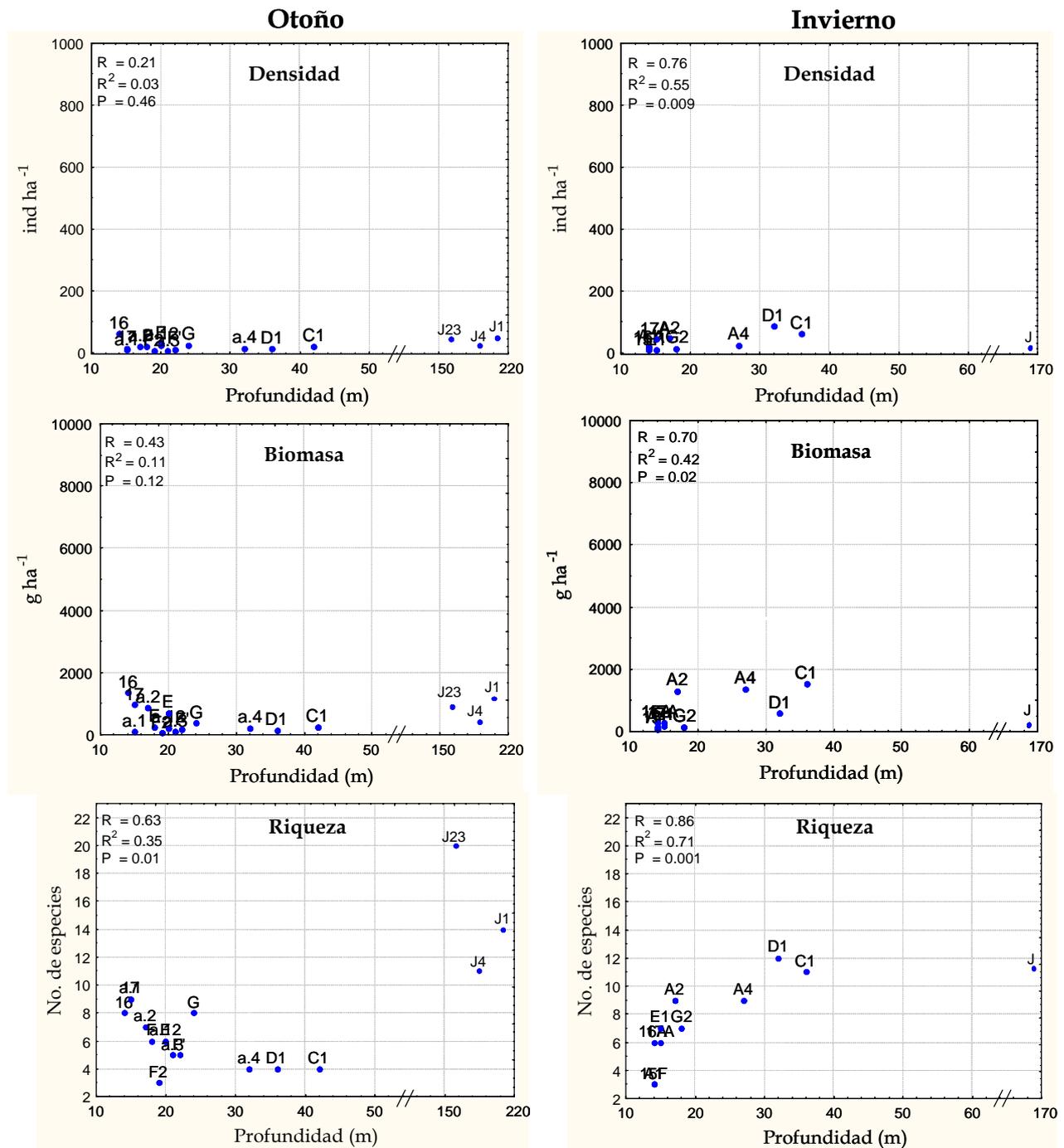


Figura 18. Densidad, biomasa y riqueza correspondientes a otoño e invierno obtenidas a lo largo del gradiente de profundidad en las diferentes estaciones de muestreo. Las estaciones de muestreo se presentan sobre los puntos. Las estaciones J fueron las más profundas (otoño: 153, 174 y 214 m; e invierno: 165 m) pero tomando en cuenta que el gradiente batimétrico no fue muestreado de manera continua, en esta gráfica estas estaciones de muestreo se presentan con el fin de visualizarlas sin perder la dimensión de la variación en las estaciones más someras. En otoño, la densidad y la biomasa permanecieron constantes pero la riqueza disminuyó desde las estaciones de muestreo más someras a las más profundas. Las estaciones más profundas presentaron una densidad y biomasa similares a las estaciones más someras, pero una riqueza mucho mayor respecto a éstas. En invierno, la densidad y la biomasa presentaron un ligero incremento en estaciones alrededor de los 30 m de profundidad. La riqueza mostró un incremento casi lineal respecto a la profundidad. La estación J presentó una densidad y biomasa bajas pero una riqueza alta.

En lo que respecta al verano, la densidad y la biomasa presentaron un incremento similar con un aumento en la profundidad ($R=0.87$, $P=1 \times 10^{-5}$; $R=0.85$, $P=1 \times 10^{-5}$, respectivamente), mostrando un máximo a los 60 m (estación Y) frente a los ríos San Pedro y San Pablo, mientras que la riqueza presentó una tendencia similar hasta los 40 m, con un máximo en esta profundidad ($R=0.63$, $P=0.007$) y a partir de la cual se observó una disminución. Esto parece indicar que, en la mayoría de las estaciones, el número de individuos y la riqueza determinan la biomasa; mientras que en la estación Y, son pocas especies con densidades y biomasa altas. En el caso de la estación más profunda (180 m, estación J) la densidad, la riqueza y la biomasa fueron similares a las estaciones someras, presentando 4 especies, 16 ind ha^{-1} y 125 g ha^{-1} (Figura 17).

La densidad en el otoño mostró una tendencia a permanecer constante en todas las profundidades, con un ligero incremento en la estación 16, comportamiento que la biomasa también presentó. Sin embargo, la riqueza en esta misma estación, descendió hasta los 20 metros de profundidad ($R=0.63$, $P=0.01$) para mantenerse constante (Figura 18). En este período climático, en las estaciones más profundas (153, 173 y 214 m, estaciones J23, J4 y J1), se registró el mayor número de especies (12 a 14) y un ligero incremento en la biomasa (2500 g ha^{-1}) respecto a las más someras (14 a 20 metros) pero la densidad (20 ind ha^{-1}) fue similar a éstas últimas.

En invierno, la densidad, la biomasa y la riqueza presentaron cierta tendencia a incrementar a mayor profundidad ($R=0.76$, $P=0.009$; $R=0.70$, $P=0.02$; $R=0.86$, $P=0.001$, respectivamente) (Figura 18). En el caso de la estación más profunda (160 m, estación J), la riqueza (10 especies), la densidad (20 ind ha^{-1}) y la biomasa (215 g ha^{-1}) fueron similares a las estaciones más someras (15 m). Esto parece indicar que en este período climático, aún cuando se presenta un aumento en el número de especies, el número de individuos y el peso de los mismos se regula de alguna forma.

Variación espacio-temporal: Índices ecológicos

Los índices ecológicos fueron calculados para cada período climático en el gradiente de profundidad. Se calcularon el índice de diversidad ($H'n$), el índice de equitatividad (J'), el índice de dominancia ($1-J'$) y el índice de biomasa ($H'w$). El índice de diversidad ($H'n$) fluctuó desde 1.09 hasta 2.14 bel nat/individuo , observándose la mayor diversidad en otoño en el intervalo de los 163 a los 214 m de profundidad. Se observaron además, índices de equitatividad relativamente altos e índices de dominancia bajos (Tabla 11, Figuras 19 y 20).

En los cuatro períodos climáticos se presentaron variaciones a lo largo del gradiente batimétrico, en las diferentes estaciones de muestreo (Figuras 19 y 20). En primavera, la diversidad fue similar en casi todas las estaciones de muestreo con un máximo a los 30 y 60 m de profundidad (estaciones a.34 y Y); mientras que la equitatividad y la dominancia, presentaron fluctuaciones más marcadas sin mostrar una tendencia en particular. El índice de biomasa en este período climático, presentó ciertas variaciones entre los 10 y 30 m de profundidad. A partir de los 32 m y hasta los 60 m, así como en la estación más profunda (J), el índice de biomasa tendió a ser constante (Figura 19).

Tabla 11. Índices de diversidad de Shannon ($H'n$), de equitatividad (J'), de dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$) obtenidos para cada estación del año considerando ambos años de estudio (1994 y 1995).

PRIMAVERA					
Estaciones	Profundidad (m)	$H' n$	J'	$1-J'$	$H' w$
16	14	1.49	0.83	0.17	1.01
17	15	0.98	0.61	0.39	1.17
V	15	1.09	0.56	0.44	1.45
A1	16	1.48	0.83	0.17	0.12
a.12	17	1.68	0.73	0.27	0.34
A2	18	0.77	0.40	0.60	0.96
F	20	0.86	0.62	0.38	0.57
E	21	1.62	0.74	0.26	0.74
G	23	1.54	0.67	0.33	1.53
Z	24	1.66	0.69	0.31	1.24
A3	26	1.63	0.84	0.16	1.45
a.34	28	2.13	0.93	0.07	1.01
A4	29	1.66	0.72	0.28	1.5
D1	36	1.66	0.69	0.31	1.3
C	42	1.7	0.61	0.39	1.53
H	45	1.7	0.74	0.26	1.39
Y	57	1.9	0.86	0.14	1.38
J	175	1.6	0.82	0.18	1.25
VERANO					
Estaciones	Profundidad (m)	$H' n$	J'	$1-J'$	$H' w$
V	14	0.8	0.73	0.27	0.89
16	15	0.99	0.62	0.38	0.94
17	16	1.32	0.68	0.32	1.36
A1	16	1.61	0.90	0.10	1.46
a.12	18	1.51	0.78	0.22	1.31
F	20	0.5	0.72	0.28	0.65
E	21	0.92	0.51	0.49	0.49
G	24	1.18	0.51	0.49	1.2
Z	24	1.42	0.68	0.32	1.05
A3	26	1.2	0.62	0.38	0.94
a.34	29	2.07	0.76	0.24	1.75
A4	33	1.32	0.60	0.40	0.66
D	37	1.36	0.55	0.45	1.29
C	42	1.49	0.54	0.46	1.71
H	43	1.61	0.67	0.33	1.06
Y	62	1.46	0.63	0.37	1.58
J	179	1.20	0.87	0.13	1.13

Respecto al verano, el índice de diversidad fluctuó de los 10 a los 40 m entre 0.5 y 2.7 bel nat/ind y después de los 30 m permaneció casi constante entre 1.4 y 1.6 bel nat/ind (Tabla 11, Figura 19). En este caso, la equitatividad no pareció mostrar un comportamiento similar a la diversidad como se esperaría, ya que varió en las diferentes estaciones de muestreo, así como la dominancia; por lo que la diversidad, puede estar determinada más por un aumento en el número de especies que por la equitatividad. El índice de biomasa presentó variaciones en todas las profundidades registradas. En

la estación más profunda (J) la diversidad es de 1.2 bel nat /ind y presentó una equitatividad alta (0.82), una dominancia baja (0.18) y un índice de biomasa de 1.2 bel nat/gramo.

En otoño, el índice de diversidad mostró cierta disminución de los 14 a 20 m de profundidad, con un ligero incremento en estaciones a 23 m, para volver a disminuir de los 30 a los 40 m de profundidad. En el caso de la equitatividad y la dominancia, éstas presentaron ciertas variaciones entre los 10 y 20 m, pero parecieron estar en concordancia con el índice de diversidad. El índice de biomasa presentó un comportamiento similar al índice de diversidad. En este período climático se observaron las mayores cifras en la diversidad (2 a 2.4 bel nat/ ind), equitatividad (0.84) e índice de biomasa (1.81 bel nat/gramo) (Tabla 11, Figura 20).

Tabla 11. Continuación.

OTOÑO					
Estaciones	Profundidad (m)	$H' n$	J'	$1-J'$	$H' w$
16	15	1.30	0.63	0.37	1.21
17	15	1.42	0.65	0.35	0.80
a.1	15	1.73	0.79	0.21	1.44
a.2	17	1.41	0.72	0.28	0.82
F	19	1.02	0.57	0.43	0.75
a.12	20	1.2	0.67	0.33	1.03
E	20	1.16	0.65	0.35	0.67
a.3	21	1.25	0.78	0.22	0.91
F'	22	1.36	0.85	0.15	1.11
G	23	1.55	0.75	0.25	1.28
a.4	32	1.02	0.74	0.26	0.72
D1	36	1.02	0.74	0.26	1.09
C1	42	1.29	0.93	0.07	1.14
J3	166	2.00	0.83	0.16	1.23
J1	167	2.01	0.78	0.21	2.23
J2	169	2.06	0.83	0.16	1.21
J23	153	2.35	0.78	0.21	1.80
J4	214	2.02	0.84	0.15	1.81
INVIERNO					
Estaciones	Profundidad (m)	$H' n$	J'	$1-J'$	$H' w$
A1	14	0.66	0.60	0.40	0.85
15F	14	1.14	0.71	0.29	0.6
16	14	0.78	0.44	0.56	1.43
E1	15	1.48	0.83	0.17	1.02
17	15	0.94	0.48	0.52	0.94
A2	17	1.39	0.63	0.37	0.36
G	18	1.49	0.77	0.23	1.35
A4	27	1.81	0.82	0.18	0.76
D1	32	1.75	0.70	0.30	1.74
C1	36	2.08	0.87	0.13	1.33
J	164	0.66	0.60	0.40	0.85

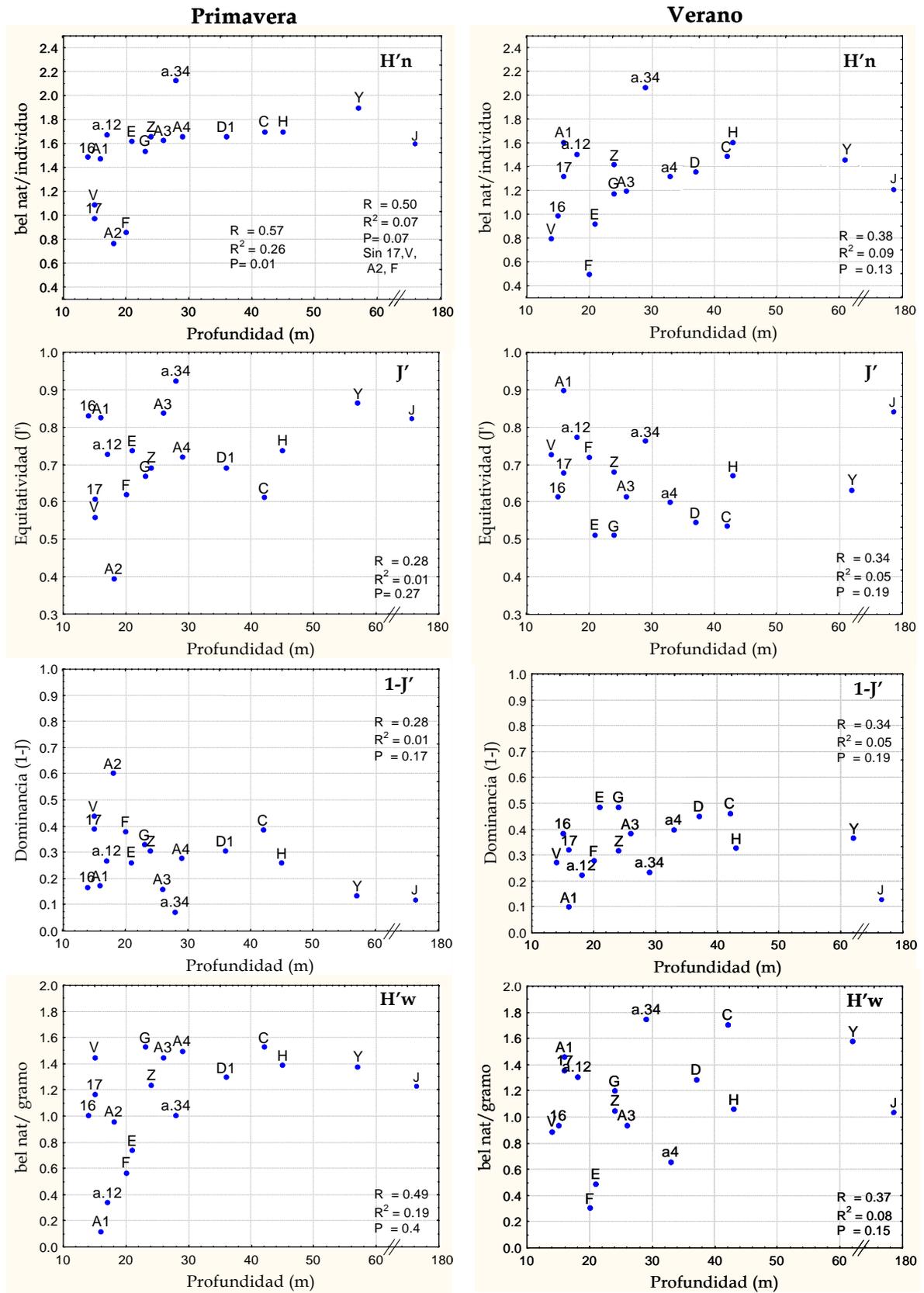


Figura 19. Índices ecológicos calculados para cada estación de muestreo en primavera y verano. Índices de diversidad de Shannon-Wiener ($H'n$), de equitatividad (J'), de dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$).

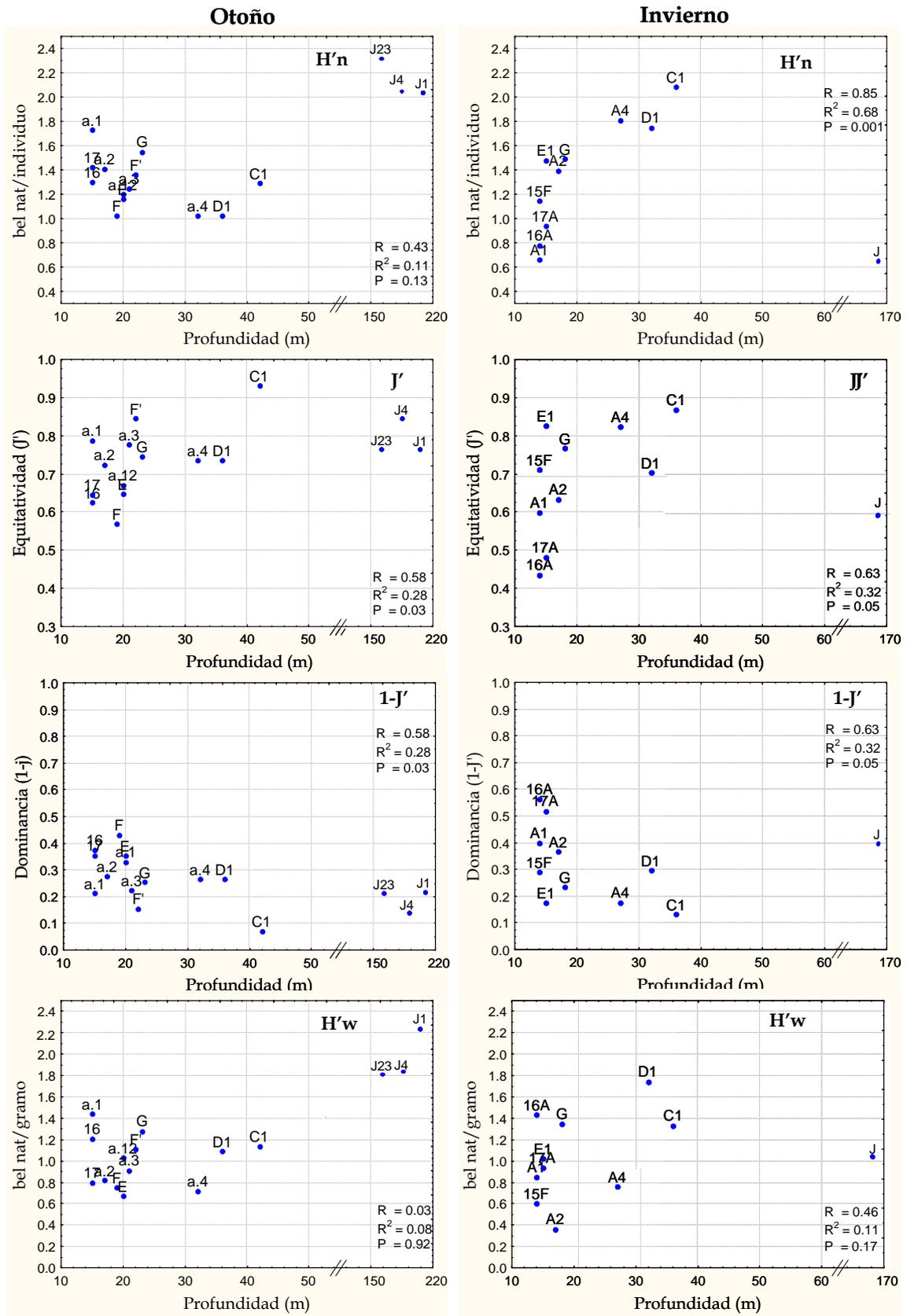


Figura 20. Índices ecológicos calculados para cada estación de muestreo en otoño e invierno. Índices de diversidad de Shannon-Wiener ($H'n$), de equitatividad (J'), de dominancia ($1-J'$) y de biomasa ($H'w$).

Análisis de la estructura comunitaria y su relación con las variables ambientales

El análisis de la relación entre las variables ambientales, profundidad y tipo de sedimento (carbonatado, limo y arcilla transicional y arcilla terrígena), se determinó a partir de análisis multivariado de acuerdo a la respuesta de las especies (lineal o unimodal), tomando en cuenta la densidad y la biomasa. Se realizó un Análisis de Redundancia (RDA) para los períodos climáticos primavera, verano e invierno, los cuales presentaron una respuesta lineal; y un Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) para el período climático otoño y para el análisis general (suma de todos los periodos climáticos y años de estudio), donde las especies presentaron una respuesta unimodal. En el caso de los períodos climáticos primavera, verano e invierno no se incluyeron las estaciones profundas y consecuentemente el tipo de sedimento arcilla terrígena, ya que sólo se contaba con una estación para cada período y presentaban pocas especies.

A partir de estos análisis se crearon diagramas de ordenación (Figuras 21 a 26). Las variables nominales, en este caso el tipo de sedimento, fueron codificadas previamente (variables Dummy) y son representadas en el diagrama como estrellas. La variable numérica profundidad, es representada por un vector que indica su variación y cuya dirección indica su incremento (Legendre y Legendre, 1998). Las especies en el CCA son mostradas como triángulos y las muestras como puntos. Los nombres de las especies fueron abreviados tomando en cuenta únicamente las tres primeras letras del género y de la especie (e.g., *Callinectes similis* se abrevió como Cal sim).

En los diagramas de ordenación correspondientes al RDA, la respuesta de las especies se considera lineal; por lo que las flechas pertenecientes a cada especie determinan el incremento de densidad o biomasa respecto a la variable que se observa en la misma dirección, y los ángulos entre las especies y la variable ambiental reflejan sus correlaciones. En el caso de las variables cualitativas, que funcionan como centroides, su relación con las especies se encuentra proyectando en ángulo recto el centroide hacia la especie o la muestra.

En el caso del CCA, la respuesta de las especies ante el gradiente se considera unimodal, por lo que los triángulos en los diagramas representan los óptimos (máximos obtenidos) de las especies a lo largo del gradiente, y su relación con éste se obtiene proyectando a las especies en ángulo recto con las variables ambientales (numéricas). En el caso de las variables nominales, la especie o las especies que se encuentran cerca de ellas presentan una mayor densidad o biomasa (Ter Braak, 1986; Legendre y Legendre, 1998).

Para la interpretación de los ejes de ordenación se utilizaron los coeficientes canónicos (coeficientes de regresión) y los coeficientes de correlación. Los coeficientes canónicos definen los ejes de ordenación como combinaciones lineales de las variables ambientales y los coeficientes de correlación son las correlaciones entre las variables ambientales y los ejes de ordenación. Además se utilizarán los eigenvalores que representan la variación explicada en cada eje (Ter Braak, 1986).

En el análisis de las asociaciones de macrocrustáceos bentónicos respecto a las variables ambientales, se debe tomar en cuenta que los organismos habitan en ambientes cuyos factores ambientales interactúan todo el tiempo, de manera que la respuesta de las especies a estas variables no puede ser determinada por un factor ambiental único.

En todos los análisis realizados se muestran únicamente los dos primeros ejes que explican mayoritariamente la variación de las especies.

Los resultados obtenidos a partir del Análisis de Redundancia (RDA) y del Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) basados en la biomasa, fueron similares a los obtenidos en la densidad. Las diferencias en la respuesta de las especies se presentaron principalmente en el ángulo entre las especies y las variables ambientales en el caso del RDA, y una ligera variación en los máximos de las especies en el CCA.

Primavera

De acuerdo con los resultados obtenidos en el RDA, tanto para la biomasa como para la densidad, el eje uno fue dictado mayoritariamente por un gradiente batimétrico y el eje dos por el tipo de sedimento carbonatado y limo y arcilla transicional. En conjunto, ambos ejes, explicaron un 30% (densidad) y 32% (biomasa) de la variación total que es significativa (Tabla 12).

Tabla 12. Coeficientes de correlación, eigenvalores y prueba de significancia para los ejes de ordenación obtenidos por el RDA, en primavera.

Coeficientes de correlación	Densidad		Biomasa	
	EJE 1	EJE 2	EJE 1	EJE 2
Variables ambientales				
Profundidad	0.9661	-0.2582	0.9473	-0.3203
Carbonatado	-0.6626	-0.749	-0.6747	-0.7381
Limo y arcilla transicional	0.6626	0.749	0.6747	0.7381
Eigenvalores	0.24	0.067	0.247	0.07
Correlaciones especies-ambientales	0.868	0.652	0.879	0.692
Prueba de significancia	EJE 1	EJES 1 Y 2	EJE 1	EJES 1 Y 2
F	4.431	3.105	4.58	3.234
P-value	0.005	0.004	0.001	0.001
Inercia total		1		1
Suma de los eigenvalores		0.307		0.316
Variación explicada		30%		32%

Las especies cuya respuesta fue al menos explicada en un 24% en el primer eje, y que por lo tanto mostraron un incremento de la densidad con la profundidad, fueron: *Farfantepenaeus aztecus*, *Squilla empusa*, *Rimapenaeus similis*, *Callinectes similis*, *Sicyonia dorsalis*, *Leiolambrus nitidus* y *Squilla chydrea*; y por el eje dos en un 6%, *Iliacantha liodactylus*. Las especies restantes fueron explicadas en un porcentaje menor. Se observa que *Farfantepenaeus duorarum*, *Dardanus insignis*, *Libinia dubia*, *Hepatus epheliticus* e *Iliacantha liodactylus* presentaron mayores densidades en el sedimento carbonatado, mientras que *Litopenaeus setiferus* mostró una mayor densidad en limo y arcilla transicional (Figura 21).

La respuesta de las especies respecto a la biomasa fue similar a la presentada en la densidad. Sin embargo, en este caso, *Callinectes similis* mostró una mayor relación con el eje uno; es decir, el ángulo entre la profundidad y la especie fue menor.

Verano

En lo que respecta a verano, al igual que en primavera, el eje uno (densidad y biomasa) estuvo determinado por la profundidad y el eje dos por el sedimento carbonatado y limo y arcilla transicional. Ambos ejes explicaron el 35% en densidad y el 36 % en biomasa de la variación total de forma significativa (Tabla 13).

Tabla 13. Coeficientes de correlación, eigenvalores y prueba de significancia para los ejes de ordenación obtenidos por el RDA, en el período climático verano.

Coeficientes de correlación	Densidad		Biomasa	
	EJE 1	EJE 2	EJE 1	EJE 2
Variables ambientales				
Profundidad	0.9946	-0.1038	0.981	0.1939
Carbonatado	-0.2815	-0.9596	-0.1325	-0.9912
Limo y arcilla transicional	0.2815	0.9596	0.1325	0.9912
Eigenvalores	0.27	0.082	0.28	0.08
Correlaciones especies-ambientales	0.922	0.791	0.916	0.779
Prueba de significancia	EJE 1	EJES 1 Y 2	EJE 1	EJES 1 Y 2
F	5.185	3.809	5.443	3.929
P-value	0.001	0.001	0.002	0.001
Inercia total		1		1
Suma de los eigenvalores		0.352		0.359
Variación explicada		35%		36%

En verano, las especies cuya respuesta se explicó en un 27% (densidad) y 28% (en biomasa) en el eje uno, fueron similares a las explicadas en primavera, siendo éstas: *Xiphopenaeus kroyeri*, *Squilla chydrea*, *Portunus spinicarpus*, *Callinectes similis*, *Sicyonia dorsalis*, *Calappa sulcata*, *Iliacantha liodactylus* y *Squilla empusa*; y en el eje dos: *Farfantepenaeus aztecus*, cuya mayor densidad y biomasa se presentaron en limo y arcilla transicional. Las especies que mostraron además mayor densidad y biomasa en el sedimento carbonatado, fueron: *Calappa flammea*, *Petrochirus diogenes*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Libinia dubia* y *Hepatus epheliticus*. En el caso de las especies: *Persephona crinita*, *Rimapenaeus similis* y *Persephona mediterranea*, se observó un ligero incremento con la profundidad (Figura 22).

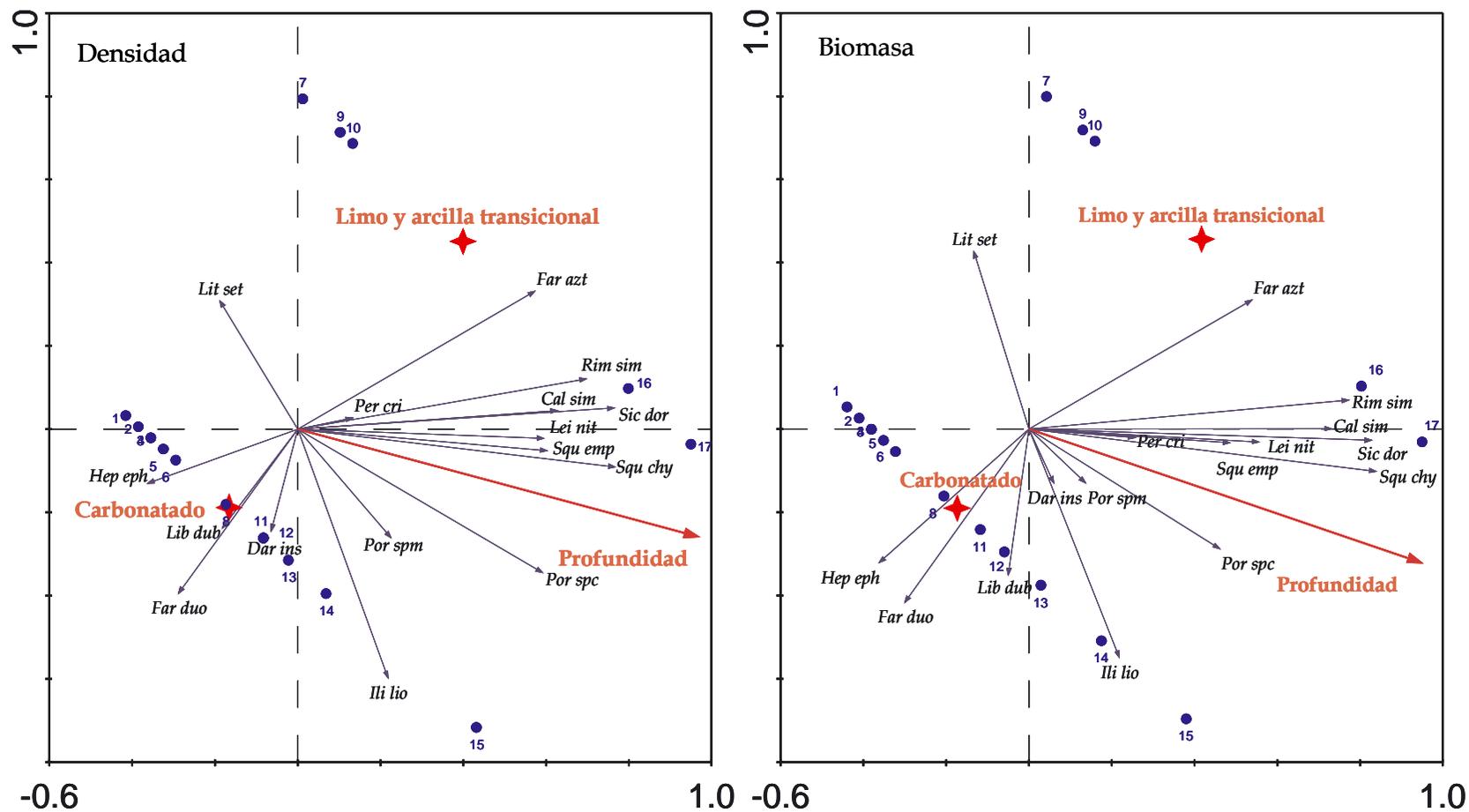


Figura 21. Diagrama de ordenación correspondiente a un RDA para el período climático primavera basado en la densidad y la biomasa de las especies. Los ejes uno y dos explicaron en conjunto el 30% (densidad) y 32% (biomasa). La profundidad fue la variable ambiental que determinó el eje uno y por lo tanto el incremento (flechas) de la densidad y la biomasa de la mayoría de las especies consideradas. En el eje dos, el tipo de sedimento influyó en las especies pero en menor grado.

Otoño

Basándose en los resultados obtenidos en el CCA, tanto para biomasa como para densidad, el eje uno fue determinado por la profundidad y la arcilla terrígena; y el eje dos por limo y arcilla transicional y por el sustrato carbonatado. Ambos ejes explicaron el 56% en densidad y el 54% en biomasa, de la variación total obtenida de manera significativa (Tabla 14).

En otoño la variación explicada fue mayor respecto a los otros períodos climáticos, siendo significativa en ambos ejes y en ambos casos.

Tabla 14. Coeficientes de correlación, eigenvalores y prueba de significancia para los ejes de ordenación obtenidos por el CCA, en otoño.

Coeficientes de correlación	Densidad		Biomasa	
	EJE 1	EJE 2	EJE 1	EJE 2
Variables ambientales				
Profundidad	0.9996	0.0289	0.9997	0.0242
Carbonatado	-0.7038	-0.7104	-0.7172	-0.6968
Limo y arcilla transicional	-0.4036	0.9149	-0.4105	0.9119
Arcilla	0.9996	0.0289	0.9997	0.0242
Eigenvalores	0.884	0.158	0.863	0.163
Correlaciones especies-ambientales	0.997	0.852	0.996	0.863
Porcentaje de varianza acumulada	47.6	56.3	45.3	53.9
Prueba de significancia	EJE 1	EJES 1 Y 2	EJE 1	EJES 1 Y 2
F	11.887	8.369	10.774	7.588
P -value	0.001	0.001	0.001	0.001
Inercia total		1.851		1.905
Suma de los eigenvalores		1.042		1.026
Variación explicada		56%		54%

En este período, las especies cuyo óptimo fue explicado por el eje uno en un 48% en densidad y 45 % en biomasa, fueron las encontradas a mayor profundidad en un sustrato arcilloso: *Stenocionops spinimanus*, *Raninoides lamarcki*, *Thalassoplax angusta*, *Acanthocarpus alexandri*, *Tetraxantus rathbunae*, *Squilla deceptrix*, *Solenocera vioscai*, *Pagurus bullisi*, *Ethusa microphthalma*, *Dardanus insignis*, *Anasimus latus*, *Euphrosynoplax clausa*, *Myropsis quinquespinosa*, *Nibilia antilocapra*, *Palicus faxoni*, *Raninoides louisianensis*, *Palicus obesus*, *Raninoides loevis* y *Stenorhynchus seticornis*; y por especies que se presentaron a menor profundidad como: *Farfantepenaeus duorarum*, *Callinectes similis* y *Squilla empusa*, en una zona de transición entre los sedimentos carbonatado y limo y arcilla transicional. En el eje dos se encontró mayoritariamente explicada la especie *Farfantepenaeus aztecus*. En el caso de las especies: *Libia dubia*, *Portunus spinicarpus* y *Petrochirus diogenes* sus óptimos se encontraron en el sedimento carbonatado (Figura 23).

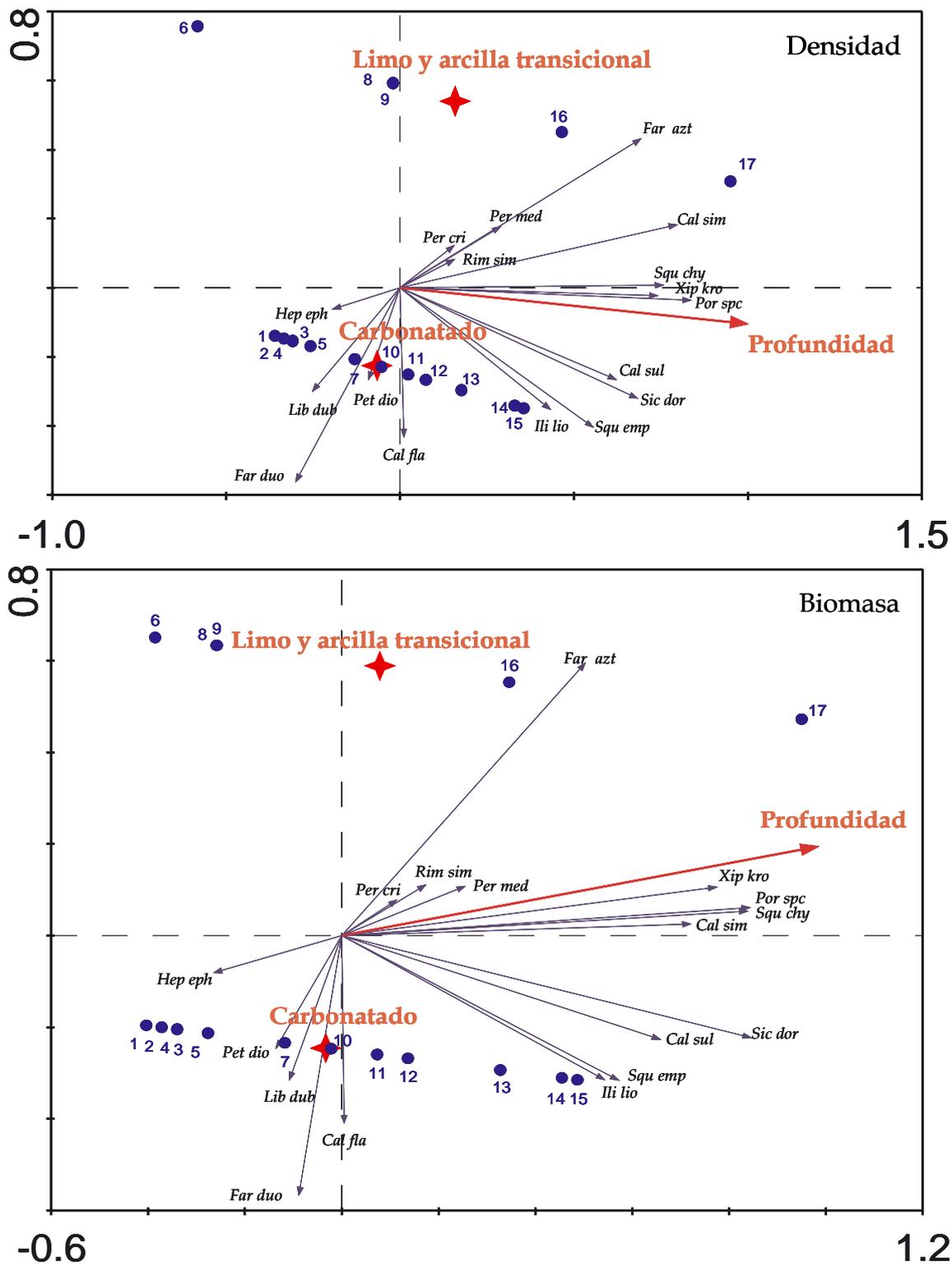


Figura 22. Diagrama de ordenación correspondiente a un RDA para el verano basado en la densidad y la biomasa de las especies. Ambos ejes explicaron en densidad el 35% y el 36% en biomasa. La profundidad fue la variable ambiental que determinó el eje uno en ambos casos y el tipo de sedimento el eje dos.

Invierno

En el caso de invierno, aún cuando se contó con una sola campaña oceanográfica, se incluyó en el análisis para ver la respuesta de las especies en este período climático correspondiente a la época de nortes. Los resultados obtenidos en el RDA mostraron que en invierno, así como en los otros períodos en el caso de la densidad y la biomasa, el gradiente batimétrico determinó el eje uno; y el tipo de sedimento el eje dos, explicando el 48% y el 45% de la variación total de manera significativa, respectivamente (Tabla 15).

Las especies cuyo incremento en densidad fue explicado por el gradiente batimétrico en un 37% en densidad y biomasa en el eje uno, fueron: *Alpheus floridanus*, *Portunus spinicarpus*, *Callinectes similis*, *Leiolambrus nitidus*, *Persephona crinita*, *Iliacantha liodactylus*, *Squilla empusa*, *Rimapenaeus similis* y *Petrochirus diogenes*, que presentaron un incremento de densidad y biomasa con la profundidad. En el eje dos, *Palicus obesus*, *Raninoides loevis*, *Hepatus epheliticus* y *Stenorhynchus seticornis* (en menor porcentaje) mostraron una mayor densidad y biomasa en limo y arcilla terrígena. En el caso de *Libinia emarginata* y *Portunus spinimanus* se presentó una mayor densidad en el sustrato carbonatado (Figura 24).

Tabla 15. Coeficientes de correlación, eigenvalores y prueba de significancia para los ejes de ordenación obtenidos por el RDA en invierno.

Coeficientes de correlación	Densidad		Biomasa	
	EJE 1	EJE 2	EJE 1	EJE 2
Variables ambientales				
Profundidad	0.9869	0.1613	0.9696	0.2448
Carbonatado	0.4357	-0.9001	0.5108	-0.8597
Limo y arcilla transicional	-0.4357	0.9001	-0.5108	0.8597
Eigenvalores	0.369	0.088	0.366	0.087
Correlaciones especies-ambientales	0.953	0.819	0.96	0.782
Prueba de significancia	EJE 1	EJES 1 Y 2	EJE 1	EJES 1 Y 2
F	4.102	2.946	4.04	2.896
P -value	0.003	0.007	0.001	0.002
Inercia total		1		1
Suma de los eigenvalores		0.457		0.453
Variación explicada		46%		45%

En este período climático, la respuesta de las especies, en cuanto a su biomasa, fue similar en la mayoría de ellas a la presentada en su densidad. La especie *Farfantepenaeus duorarum* mostró una respuesta mayoritariamente relacionada al eje dos, pero de manera positiva; lo que indica, que en este período climático la mayor biomasa de esta especie se relacionó más al limo y arcilla transicional (Figura 24).

Análisis General

En el análisis general (considerando la suma de todas las campañas oceanográficas) de la densidad y la biomasa, el eje uno fue determinado por la profundidad y por la arcilla terrígena; y el eje dos por el sedimento carbonatado de manera negativa, y por el limo y arcilla transicional de manera positiva. Ambos ejes explicaron el 48.5% en densidad y el 43.6 % en biomasa de la variación total, de manera significativa. El eje uno explicó el mayor porcentaje de variación, por lo que la profundidad y la arcilla fueron factores determinantes (Tabla 16).

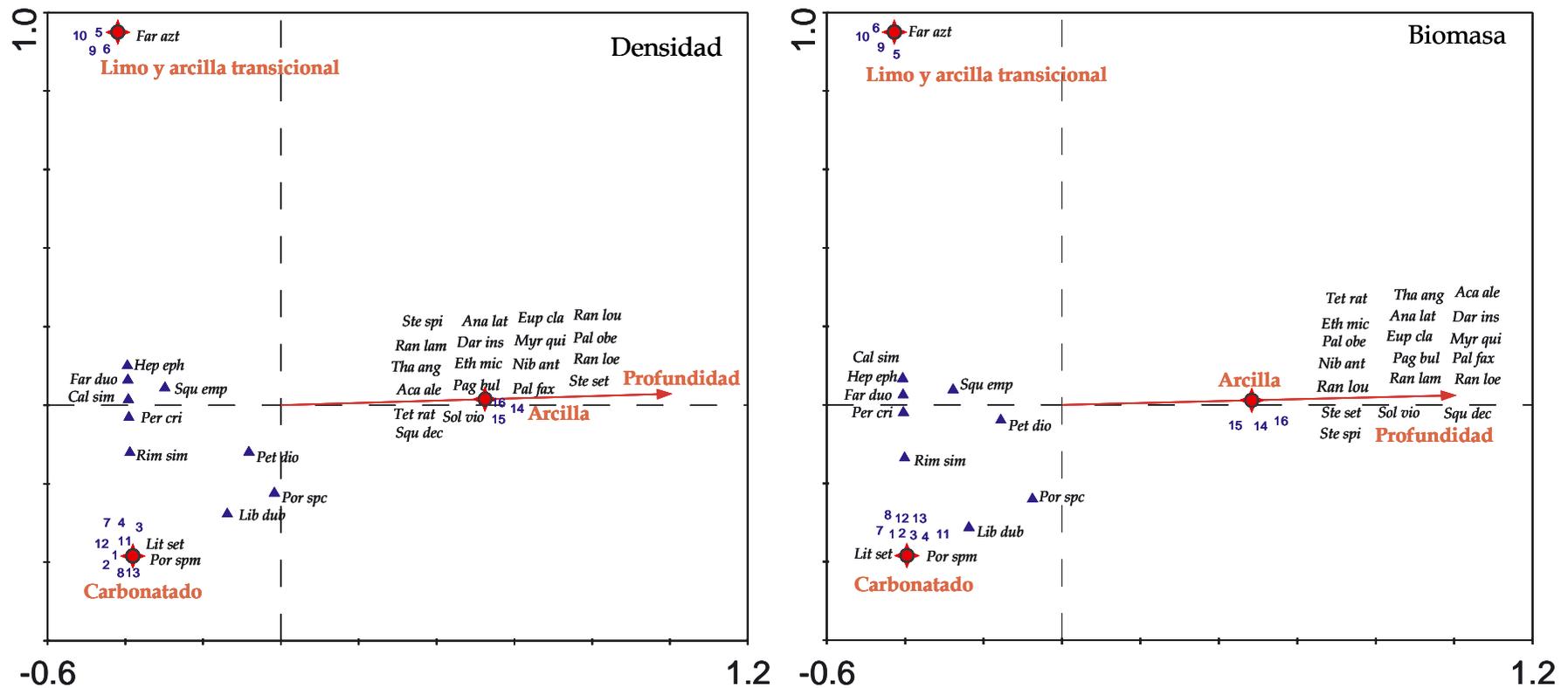


Figura 23. Diagrama de ordenación correspondiente a un CCA para el otoño basado en la densidad y la biomasa de las especies. En el CCA se supone que los símbolos de las especies representan sus valores máximos. En este caso, no se presentaron sus máximos ya que el gradiente batimétrico que explica el eje uno no fue continuo. En el eje uno se observa una composición distinta en las zonas más profundas respecto a las zonas someras. Ambos ejes explicaron el 54% (densidad) y el 56% (biomasa).

Tabla 16. Coeficientes de correlación, eigenvalores y prueba de significancia para los ejes de ordenación obtenidos por el CCA en el análisis general.

Coeficientes de correlación	Densidad		Biomasa	
	EJE 1	EJE 2	EJE 1	EJE 2
VARIABLES AMBIENTALES				
Profundidad	0.9996	-0.0298	0.9998	-0.0178
Carbonatado	-0.559	-0.8292	-0.5969	-0.8023
Limo y arcilla transicional	-0.2358	0.9718	-0.244	0.9698
Arcilla	0.9996	-0.0298	0.9998	-0.0178
Eigenvalores	0.772	0.1	0.732	0.091
Correlaciones especies-ambientales	0.99	0.783	0.991	0.757
Porcentaje de variación acumulada	42.9	48.5	38.7	43.6
PRUEBA DE SIGNIFICANCIA	EJE 1	EJES 1 Y 2	EJE 1	EJES 1 Y 2
F	20.305	12.697	17.072	10.418
P-value	0.001	0.001	0.001	0.001
Inercia total		1.799		1.89
Suma de los eigenvalores		0.872		0.823
Variación explicada		48.5%		43.6%

Las especies cuyo valores de densidad y biomasa máximas se observaron a mayores profundidades en arcilla, y fueron explicadas en un 43% y 39%, respectivamente son: *Stenocionops spinimanus*, *Raninoides lamarcki*, *Thalassoplax angusta*, *Acanthocarpus alexandri*, *Tetraxanthus rathbunae*, *Squilla deceptrix*, *Solenocera vioscai*, *Pagurus bullisi*, *Ethusa microphthalma*, *Anasimus latus*, *Euphrosynoplax clausa*, *Myropsis quinquespinosa*, *Nibilia antilocapra*, *Palicus faxoni*, *Raninoides louisianensis*, *Palicus obesus*, *Raninoides loevis* y *Stenorhynchus seticornis*, composición similar a la registrada en otoño. *Farfantepenaeus aztecus* fue la especie que estuvo explicada en un 5.6% (densidad) y en un 4.9% (biomasa) en el eje dos; por lo que su máximo valor se observó en un tipo de sustrato de limo y arcilla transicional. Las especies *P. spinimanus*, *P. diogenes*, *L. dubia*, *C. flammea*, *I. liodactylus*, *L. setiferus*, *F. duorarum*, *H. epheliticus*, *C. sulcata* y *D. insignis* mostraron sus valores mayores a profundidades bajas y asociadas a sustratos carbonatados. Las especies restantes presentaron sus máximos en zonas intermedias entre carbonato y limo y arcilla transicional (Figuras 25, 26).

Gradientes de riqueza y diversidad

Con ayuda del programa CANOCO 4.5, se obtuvieron los gradientes de riqueza y diversidad de Shannon, en los ejes de ordenación para cada período climático y para el análisis general sobre la base de los modelos de regresión lineal generalizados (GLM) con un $\alpha=0.05$. Las líneas negras sólidas representan los valores observados y las rojas punteadas, los valores estimados. La diversidad de Shannon fue calculada por este programa en \log_2 (Figuras 27-36).

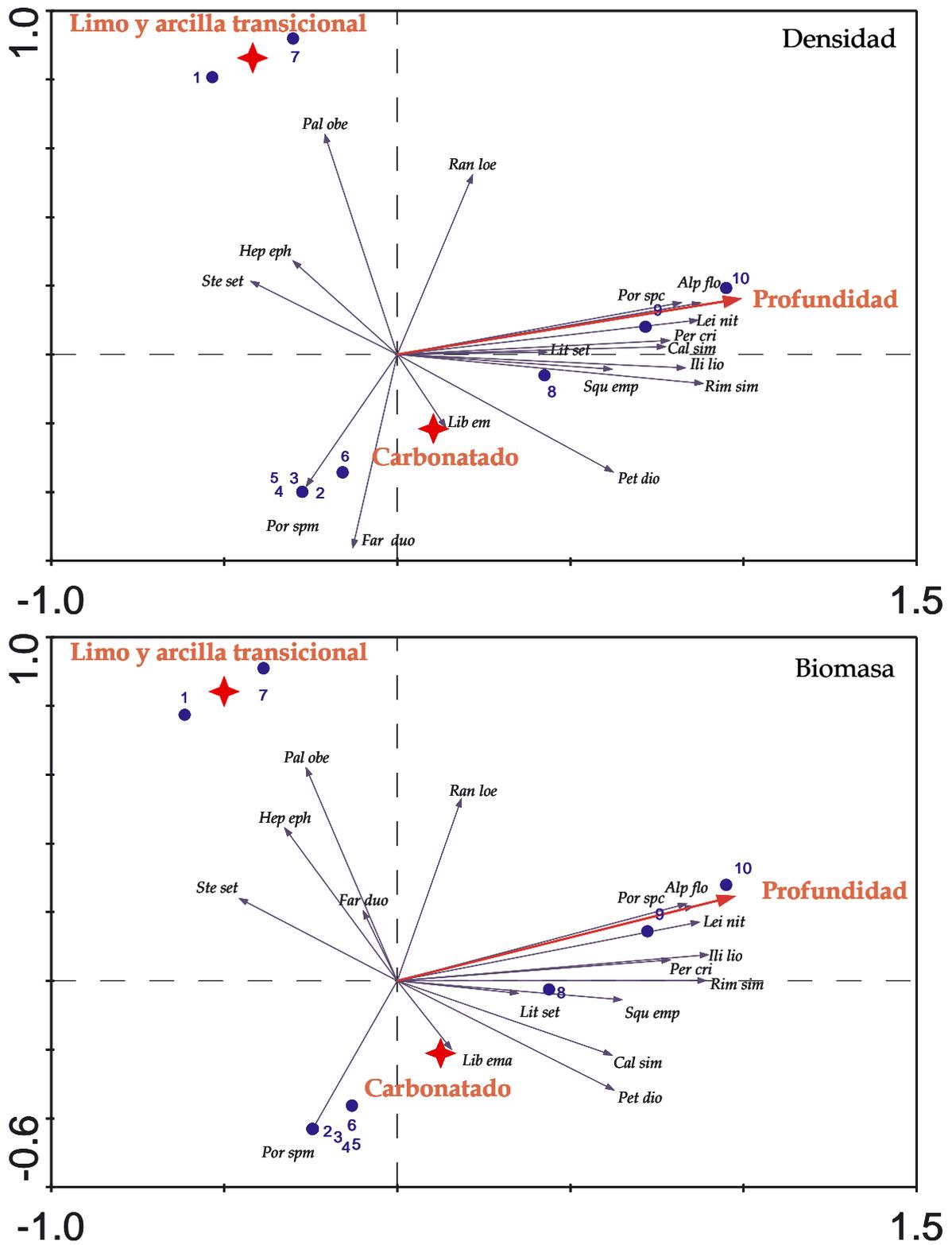


Figura 24. Diagrama de ordenación correspondiente a un RDA para invierno basado en la densidad y la biomasa de las especies. La profundidad y el tipo de sedimento explicaron un 45% (biomasa) y un 46 % (densidad) de la dispersión de las especies; mayor a lo explicado en primavera y verano.

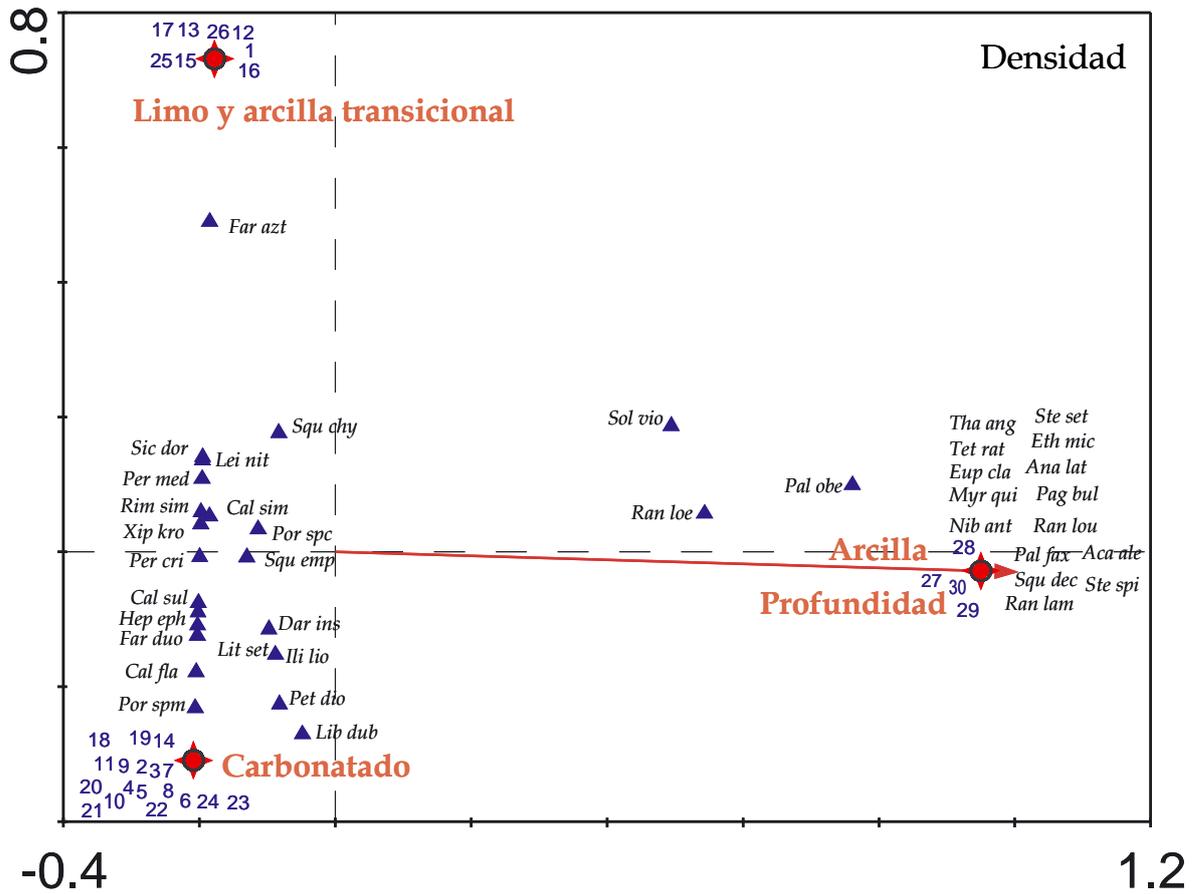


Figura 25. Diagrama de ordenación correspondiente a un CCA obtenido del análisis general basado en la densidad de las especies. En el análisis general ambos ejes explicaron alrededor de un 48.5%. El eje uno estuvo determinado por la profundidad y el eje dos por el tipo de sedimento. La composición de las estaciones más profundas fue diferente a las que se encontraron en estaciones más someras.

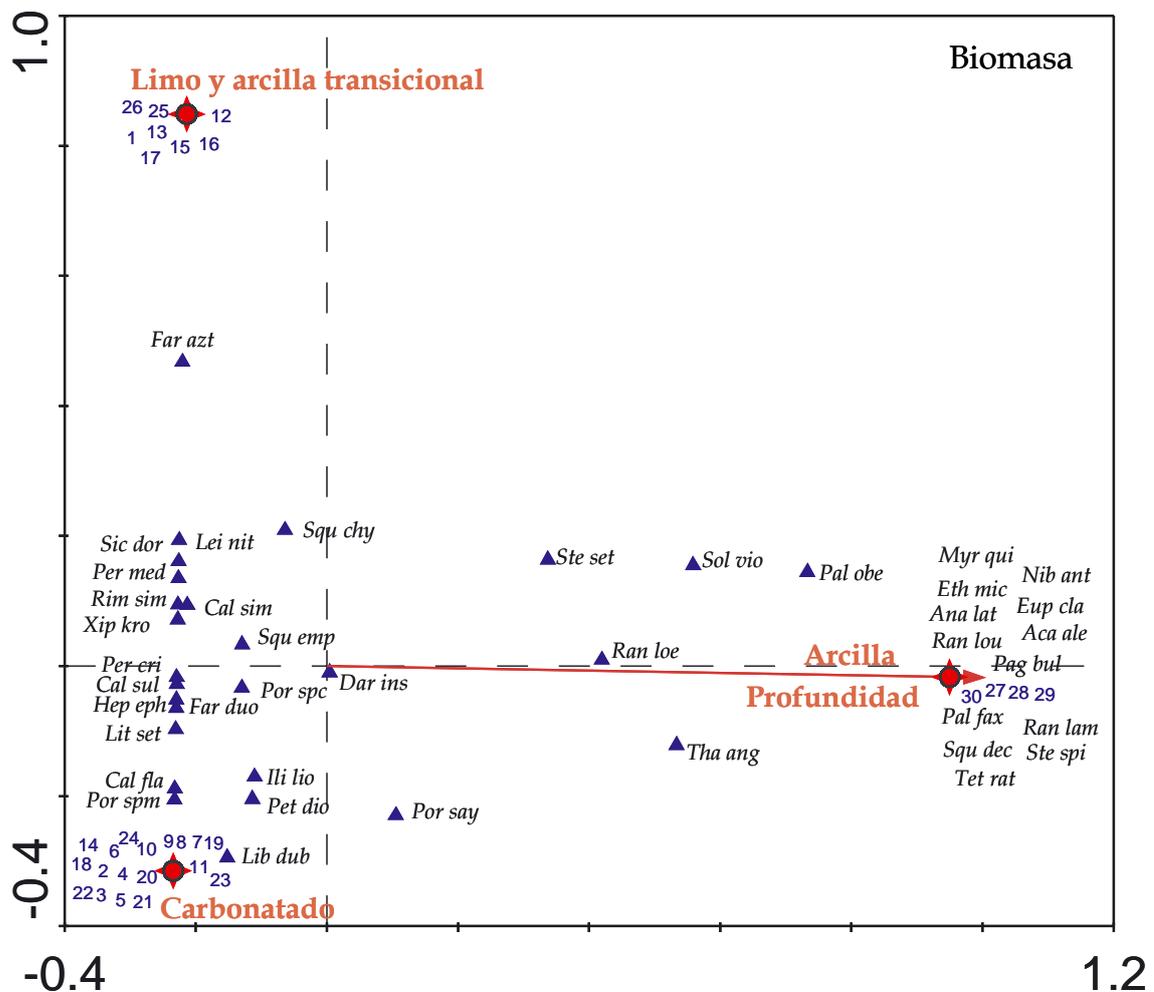


Figura 26. Diagrama de ordenación correspondiente a un CCA obtenido del análisis general basado en la biomasa de las especies. En cuanto a la biomasa en el análisis general ambos ejes explicaron el 43.6 %. El eje uno estuvo determinado por la profundidad y el dos por el tipo de sedimento.

Primavera

En primavera, el gradiente de riqueza mostró un comportamiento unimodal con un máximo en el centro (12 especies), y una disminución al aumentar la profundidad (Figura 27). En este caso, la riqueza fue alta en sedimentos carbonatados.

El gradiente de diversidad en este período climático presentó un comportamiento lineal con un incremento con respecto al aumento de la profundidad; mostrando los valores más bajos en zonas con carbonato y limo y arcilla transicional (Figura 28).

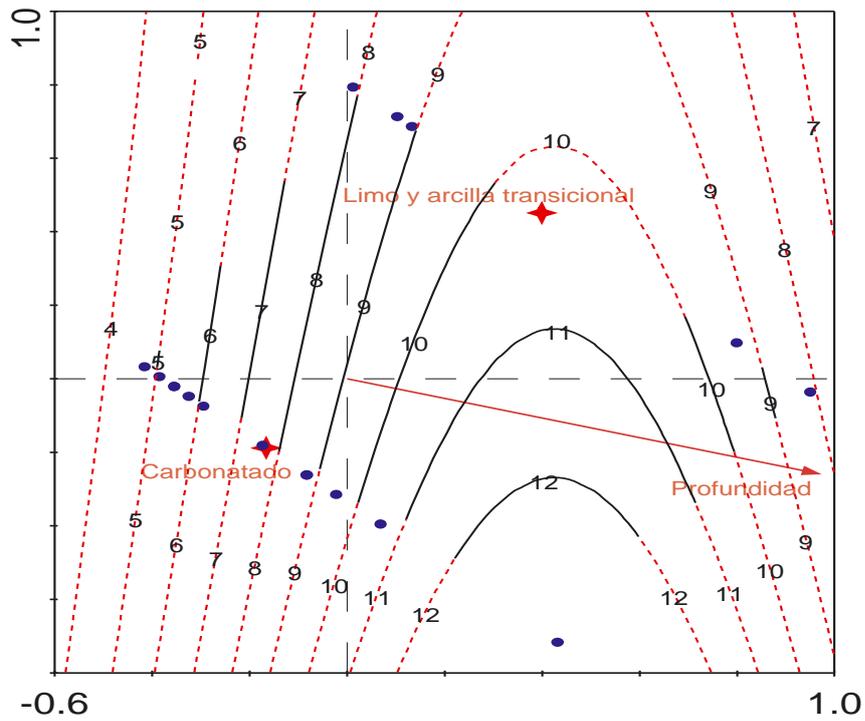


Figura 27. Gradiente de riqueza correspondiente a primavera. La riqueza presentó un comportamiento unimodal con estaciones de muestreo en profundidades intermedias (30-40 m) dentro del gradiente batimétrico muestreado (14 a 60 m), mostrando el mayor número de especies.

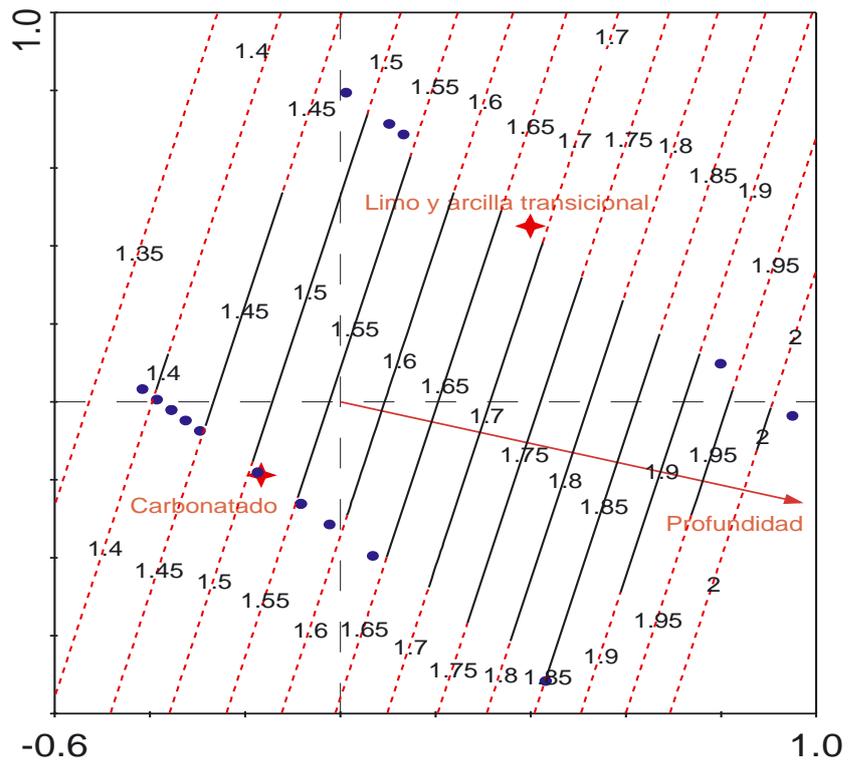


Figura 28. Gradiente de diversidad de Shannon correspondiente a primavera. El gradiente de diversidad fue lineal con respecto al aumento de la profundidad con estaciones a 60 m, presentando las mayores diversidades.

Verano

En verano tanto el gradiente de riqueza (Figura 29) como el de diversidad (Figura 30) fueron unimodales, con máximos en estaciones de profundidad intermedia (32 m), pertenecientes a limo y arcilla transicional y sedimento carbonatado, y con una disminución hacia las más someras carbonatadas y de limo y arcilla transicional.

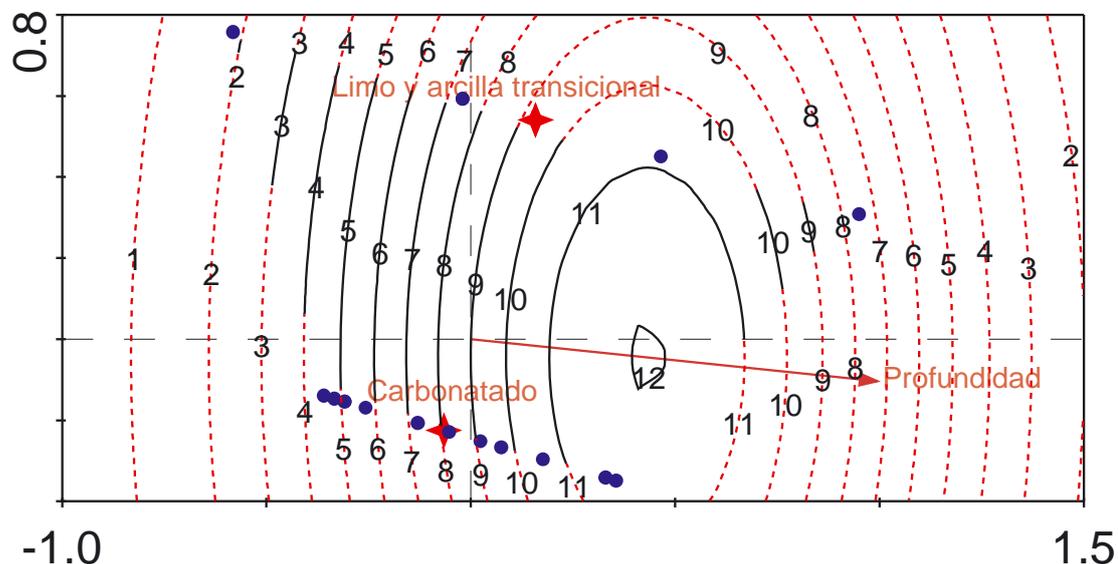


Figura 29. Gradiente de riqueza correspondiente a verano. El gradiente obtenido fue unimodal presentando la mayor riqueza en estaciones intermedias en carbonato y limo y arcilla transicional.

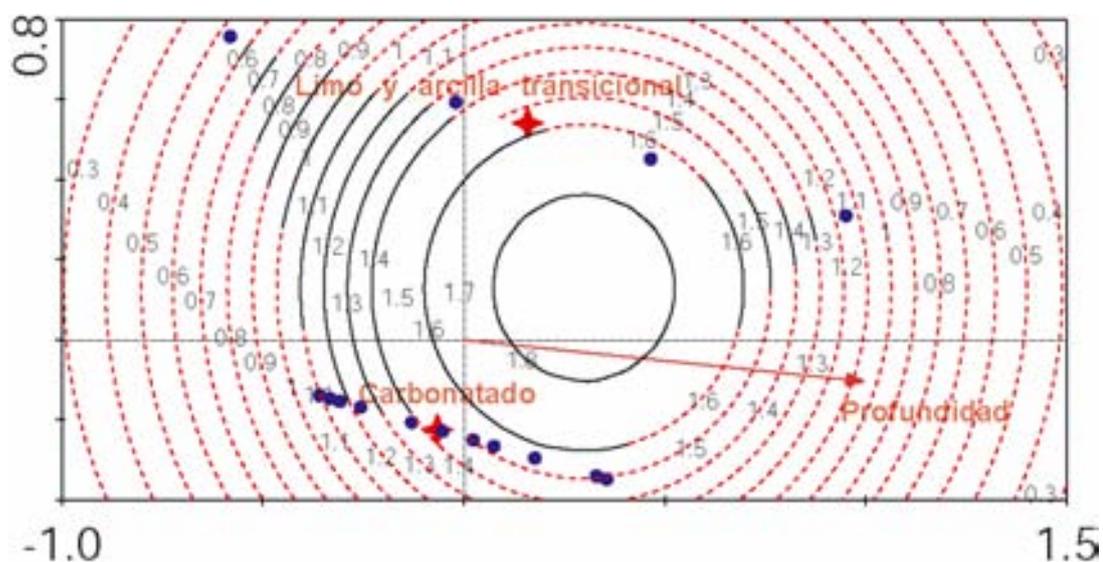


Figura 30. Gradiente de diversidad de Shannon correspondiente a verano. Al igual que la riqueza, el gradiente de diversidad fue unimodal con la mayor diversidad en estaciones intermedias en carbonato y limo y arcilla transicional.

Otoño

En este período la riqueza (Figura 31) y la diversidad (Figura 32) presentaron un gradiente lineal aumentando en dirección al gradiente de profundidad, mostrándose la mayor riqueza y diversidad en zonas más profundas, caracterizadas por arcilla; y la menor en zonas más someras con sustrato carbonatado y limo-arcilloso.

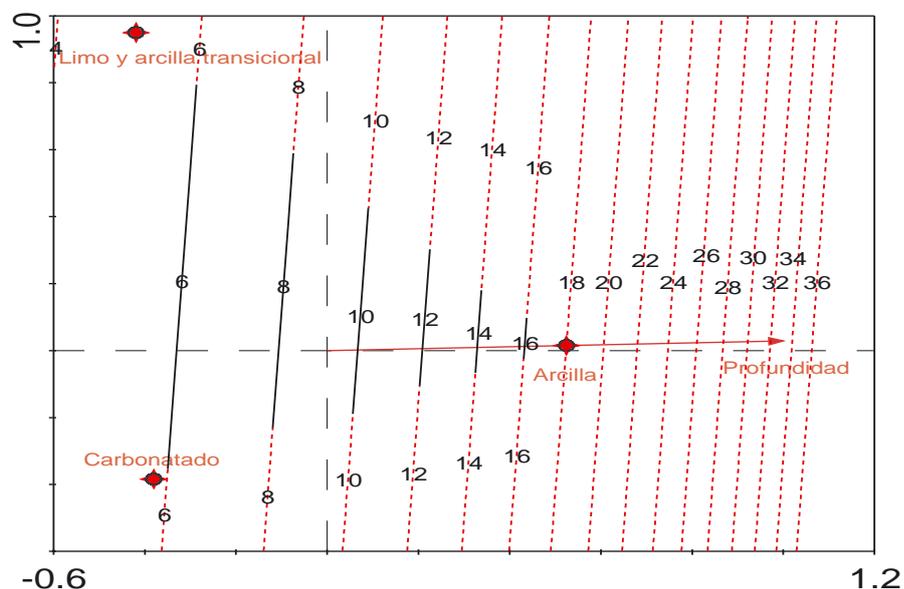


Figura 31. Gradiente de riqueza correspondiente a otoño. El gradiente de riqueza fue lineal presentando el mayor número de especies en las estaciones más profundas (153 a 214 m) en arcilla.

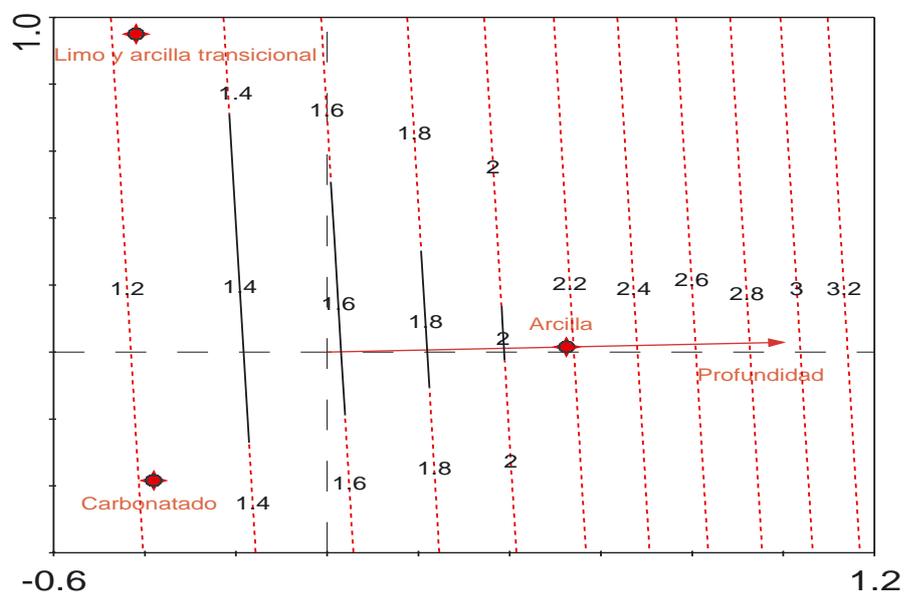


Figura 32. Gradiente de diversidad de Shannon correspondiente a otoño. El gradiente de diversidad en otoño fue lineal presentando el mayor índice en estaciones más profundas en arcilla (154 a 214 m de profundidad).

Invierno

En invierno el gradiente de riqueza (Figura 33) y el de diversidad de Shannon (Figura 34), mostraron un comportamiento lineal que incrementó con la profundidad en estaciones carbonatadas; y presentó los valores menores en limo y arcilla transicional, y carbonato en zonas más someras.

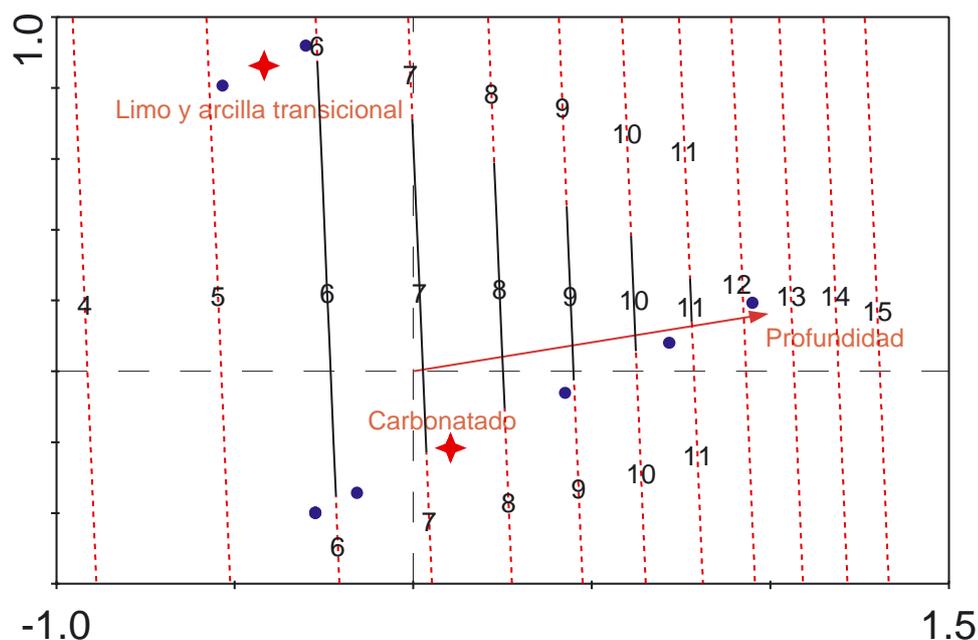


Figura 33. Gradiente de riqueza correspondiente a invierno. La riqueza presentó un incremento hacia las estaciones más profundas presentes en sedimento carbonatado.

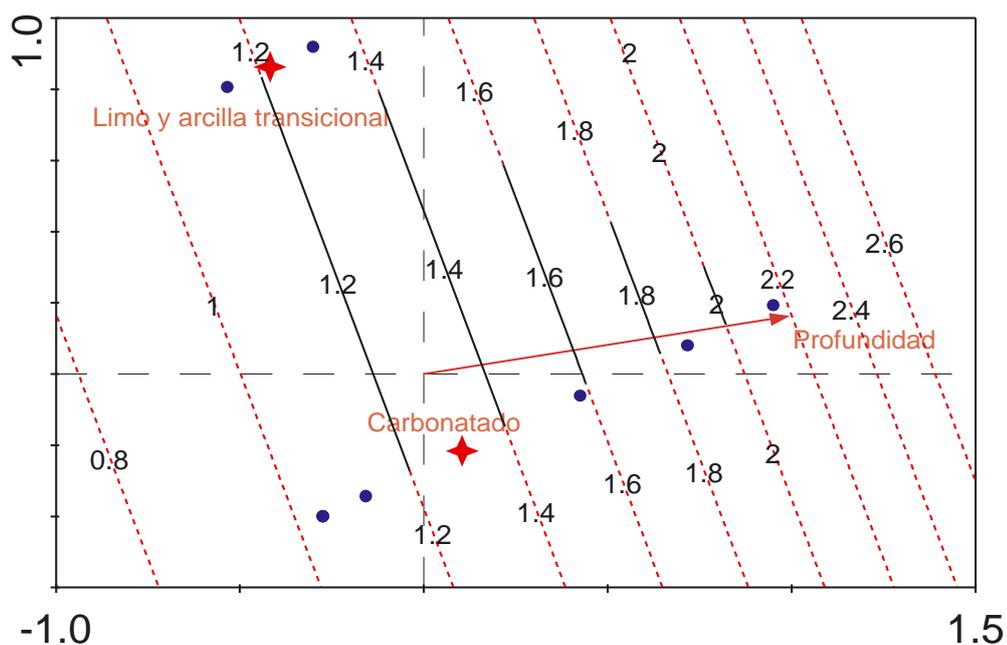


Figura 34. Gradiente de diversidad de Shannon correspondiente a invierno. La diversidad se presentó de manera lineal hacia la máxima profundidad detectada en el estrato somero (32 m) en el sedimento carbonatado.

Análisis general

En el análisis general se observó que tanto la riqueza (Figura 35) como la diversidad (Figura 36), respondieron a un gradiente lineal que incrementó con la profundidad.

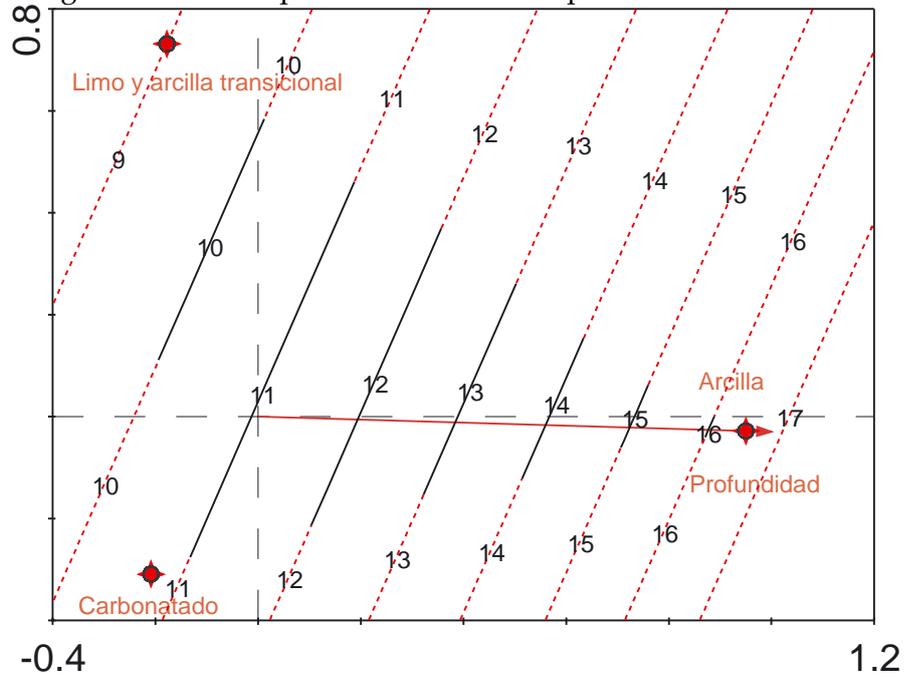


Figura 35. Gradiente de riqueza correspondiente al análisis general. Se observó un gradiente lineal con un mayor número de especies en las estaciones de muestreo más profundas (J) con un tipo de sedimento arcilloso.

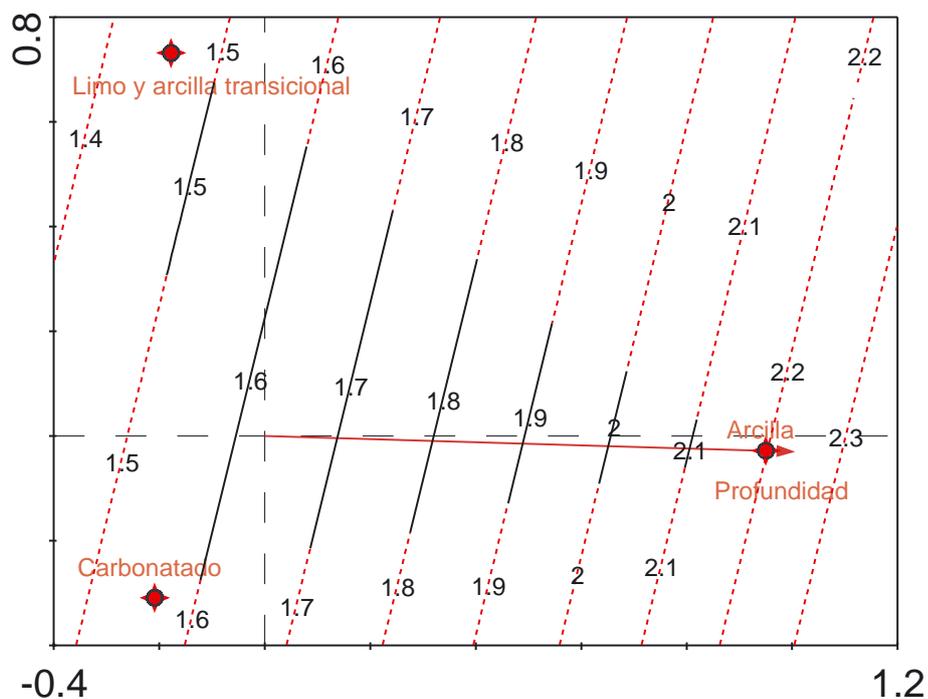


Figura 36. Gradiente de diversidad de Shannon correspondiente al análisis general. La diversidad de Shannon, fue mayor en estaciones de muestreo más profundas por lo que el gradiente fue lineal respecto a la profundidad.

Curvas de respuesta de las especies (densidad y biomasa) en el gradiente batimétrico

Con los valores obtenidos en los ejes de ordenación se crearon curvas de respuesta con respecto a la profundidad, de la densidad y la biomasa de las especies dominantes obtenidas a partir del análisis general (Figuras 37 a 40). Para la realización de las curvas se tomó en cuenta sólo el gradiente batimétrico que se registró de manera continua; es decir, se omitieron las estaciones más profundas para la mayoría de las especies a excepción de *A. alexandri*, puesto que es una especie de aguas profundas. Esto, debido a que la discontinuidad del gradiente puede modificar y sesgar la respuesta de las especies (Leps y Smilauer, 1999). Con excepción de *L. setiferus* (densidad y biomasa) y *F. aztecus* (biomasa), todas las curvas de respuesta presentadas fueron significativas ($P < 0.05$) (Tabla 17).

Tabla 17. Tipo de respuesta presentada por las especies dominantes obtenidas del análisis general.

Especie	Densidad			Biomasa		
	Modelo	F	P-value	Modelo	F	P-value
<i>A. alexandri</i> .	lineal	108.62	1 x 10 ⁻⁶	unimodal	85.49	1 x 10 ⁻⁶
<i>C. similis</i>	lineal	20.23	1.4 x 10 ⁻⁴	Lineal	18.98	2.1 x 10 ⁻⁴
<i>F. aztecus</i>	lineal	10.03	0.0041	Lineal	2.98	0.102*
<i>F. duorarum</i>	unimodal	7.49	0.0031	unimodal	10.7	5 x 10 ⁻⁴
<i>I. liodactylus</i>	unimodal	39.59	1 x 10 ⁻⁶	unimodal	30.9	1 x 10 ⁻⁶
<i>L. setiferus</i>	lineal	1.34	0.259*	Lineal	1.68	0.207*
<i>P. crinita</i>	unimodal	6.6	0.0054	unimodal	10.3	6.3 x 10 ⁻⁴
<i>P. spinicarpus</i>	lineal	292.66	1 x 10 ⁻⁶	unimodal	9.73	8 x 10 ⁻⁴
<i>R. similis</i>	unimodal	6.81	0.0047	unimodal	23.41	3 x 10 ⁻⁶
<i>S. chydaea</i>	lineal	32.17	8 x 10 ⁻⁶	unimodal	29.11	1 x 10 ⁻⁶
<i>S. dorsalis</i>	lineal	8.26	0.0083	Lineal	21.84	9.5 x 10 ⁻⁵
<i>S. empusa</i>	unimodal	9.75	8.5 x 10 ⁻³	unimodal	8.55	0.0016
<i>S. vioscai</i>	lineal	47.15	1 x 10 ⁻⁶	Lineal	5.65	0.01
<i>X. kroyeri</i>	lineal	23.19	6 x 10 ⁻⁵	Lineal	11.99	0.002

Las especies *Xiphopenaeus kroyeri*, *Callinectes similis*, *Farfantepenaeus aztecus* y *Solenocera vioscai* mostraron un comportamiento lineal en densidad y biomasa ante el gradiente batimétrico, con máximos registrados de manera diferencial para cada especie en la mayor profundidad obtenida. En densidad, *X. kroyeri* presenta el máximo en la curva; mientras que en biomasa *C. similis* mostró la mayor, respecto a las demás especies (Figura 37, Tabla 17).

En el caso de *F. duorarum*, *S. empusa* e *I. liodactylus*, el comportamiento que mostraron ante el gradiente batimétrico en cuanto a densidad fue unimodal con máximos presentes a los 33, 44 y 36 m de profundidad, respectivamente; presentando diferencias en amplitud y altura. *Squilla empusa* mostró una curva unimodal incompleta, pero de amplitud mayor comparada con *F. duorarum* e *I. liodactylus*. En *Squilla chydaea* se observó un comportamiento lineal en la densidad pero unimodal trunca en la biomasa. Las curvas de respuesta de estas especies respecto a la profundidad se trasladaron, ya que la tolerancia de estas especies ante las variables ambientales, en este caso

profundidad, fue diferencial, lo que genera amplitudes de las curvas diferentes. En el caso de la biomasa, *F. duorarum* e *I. liodactylus* presentaron una respuesta unimodal (con máximos a los 33 y 36 m de profundidad, respectivamente) y *S. chydrea* y *S. empusa* mostraron respuestas lineales, casi unimodales con máximos probables a los 55 y 45 m de profundidad (Figura 38).

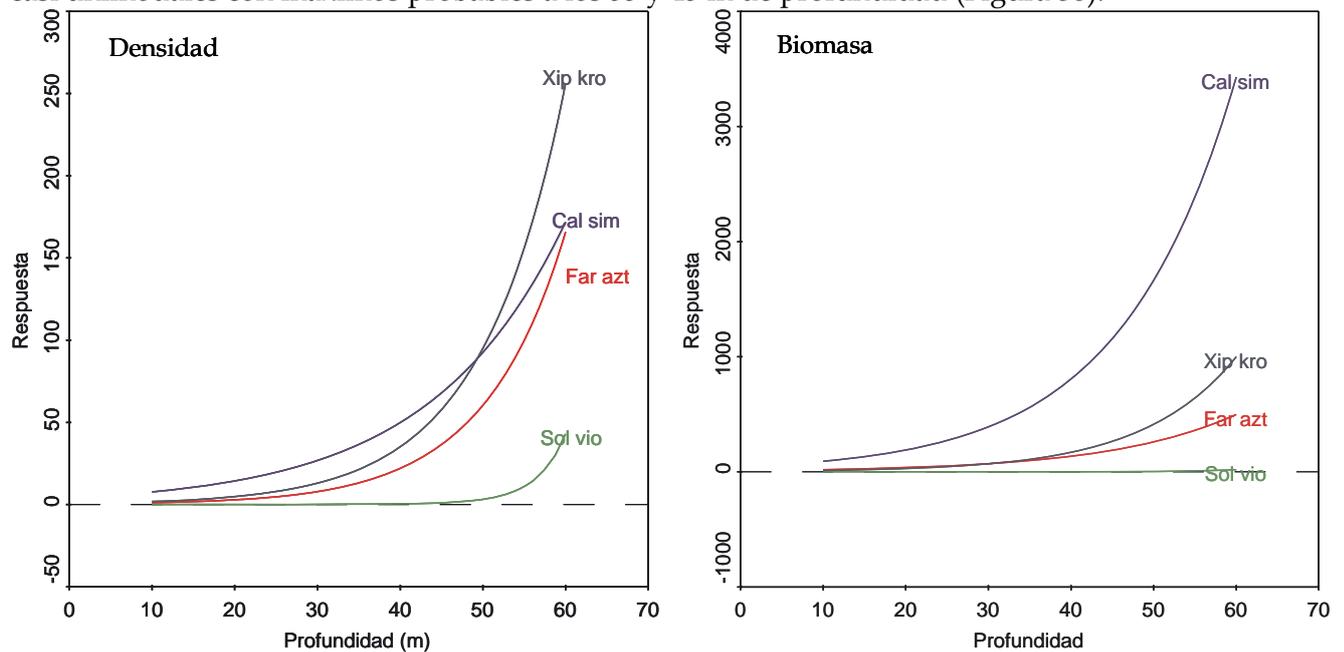


Figura 37. Curvas de respuesta de densidad y biomasa de las especies dominantes ante el gradiente batimétrico. Las especies *C. similis*, *F. aztecus*, *X. kroyeri* y *S. vioscai* presentaron un comportamiento lineal tanto en la densidad como en la biomasa de manera significativa ($P < 0.05$).

Las especies *R. similis* y *P. crinita* mostraron una respuesta unimodal en densidad y biomasa en el gradiente batimétrico, con máximos a los 48 y 32 m de profundidad, respectivamente. *Litopenaeus setiferus* y *S. dorsalis* presentaron una respuesta lineal tanto en densidad como en biomasa. En el caso de *P. spinicarpus*, respecto a la densidad la curva fue lineal pero, en el caso de la biomasa el ajuste fue hacia una curva unimodal, lo que muestra que, aún cuando en densidad esta especie puede presentarse en intervalos de profundidad mayores a los registrados en este estudio (Williams, 1988; Vázquez-Bader, 1988; Vázquez-Bader, 1996; Vázquez-Bader y Gracia, 1994), la biomasa en el intervalo de profundidad registrado podría mostrar un máximo a los 55 m (Figura 39). *Acanthocarpus alexandri* mostró una respuesta lineal en el gradiente batimétrico respecto a la densidad, pero unimodal en el caso de la biomasa con un máximo a los 154 m de profundidad (Figura 40).

De manera general, se puede observar que los intervalos de profundidad en los cuales las especies presentaron un máximo en densidad y biomasa en las curvas de ante el gradiente batimétrico registrado, son diferenciales mostrando amplitudes y alturas distintas con cierto traslape. Las curvas de respuesta de las especies dominantes obtenidas del análisis general mostraron comportamientos diferentes tanto en la biomasa como en la densidad, debido a que la mayoría de estas especies presentan intervalos batimétricos relativamente amplios que no fueron cubiertos en este estudio.

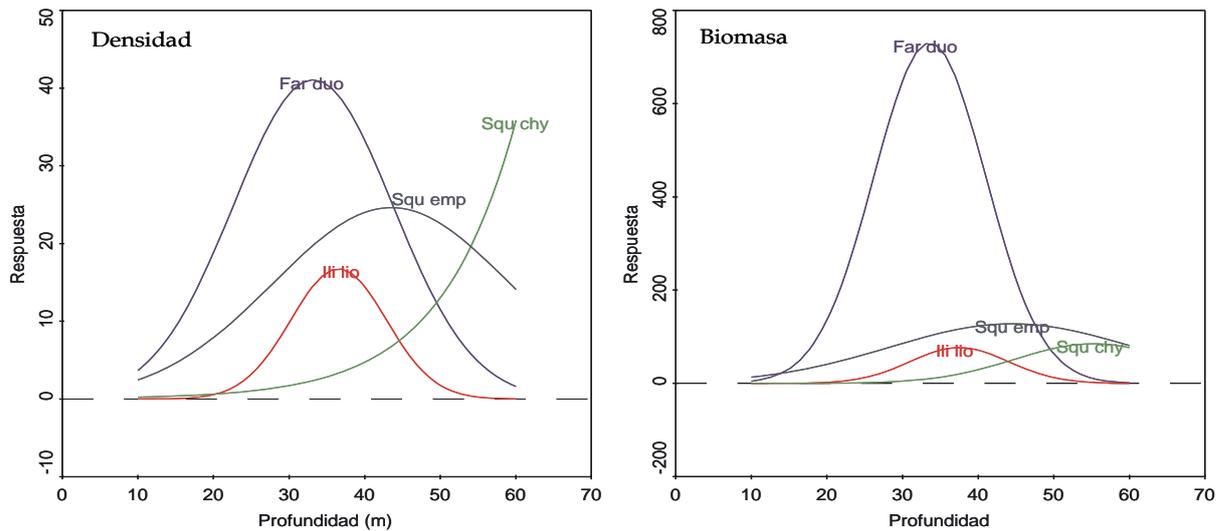


Figura 38. Curvas de respuesta de densidad y biomasa de las especies dominantes ante el gradiente batimétrico. Las especies *F. duorarum*, *I. liodactylus* y *S. empusa* mostraron un comportamiento unimodal en densidad y biomasa, mientras que *S. chydrea* mostró un comportamiento lineal en densidad pero unimodal en biomasa.

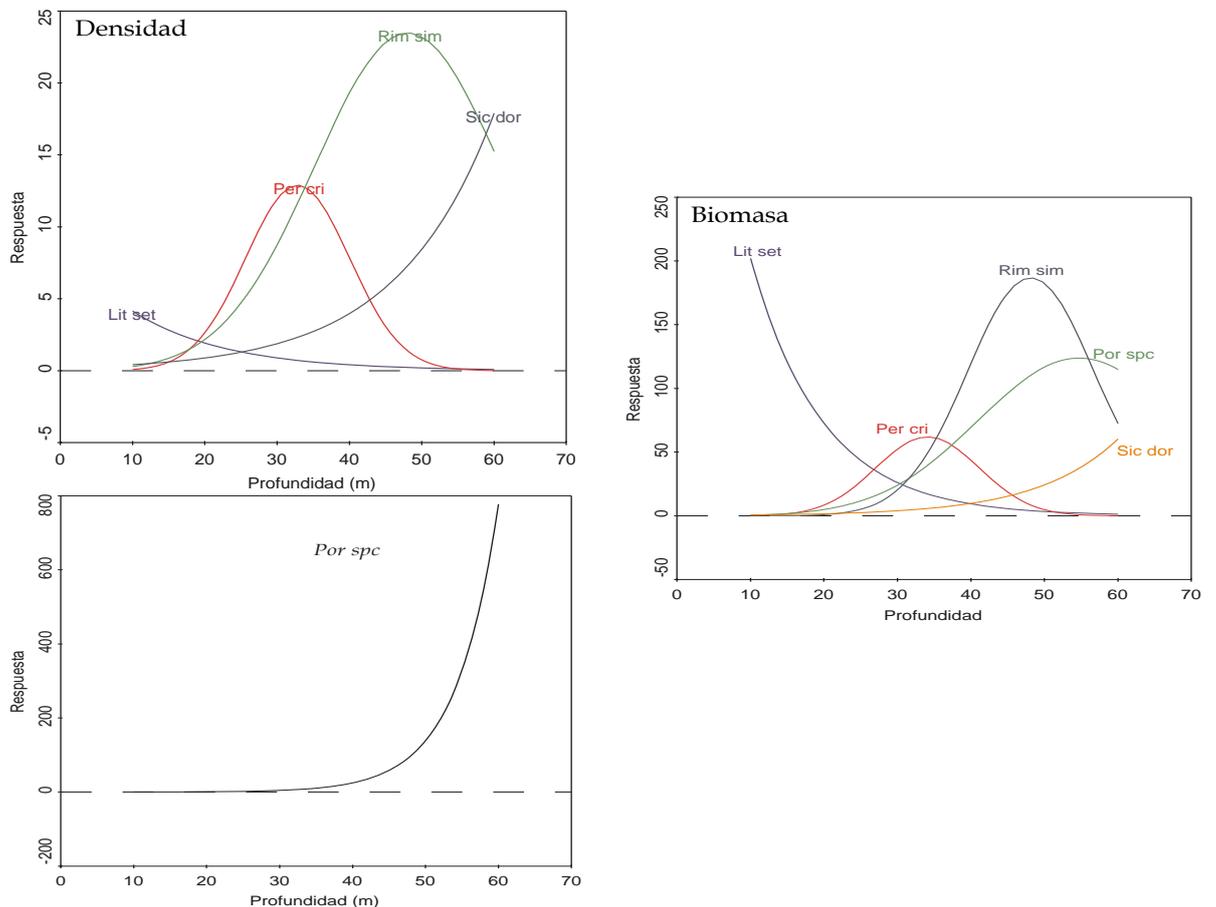


Figura 39. Curvas de respuesta de densidad y biomasa de las especies dominantes ante el gradiente batimétrico. *P. crinita* y *R. similis* presentaron un comportamiento unimodal en densidad y biomasa con máximos a diferentes profundidades (30 y 50 m). Especies como *S. dorsalis* y *L. setiferus* mostraron un comportamiento lineal en ambos casos. Respecto a *P. spinicarpus*, se observó un comportamiento lineal en densidad pero unimodal en biomasa con un máximo probable a los 50 m.

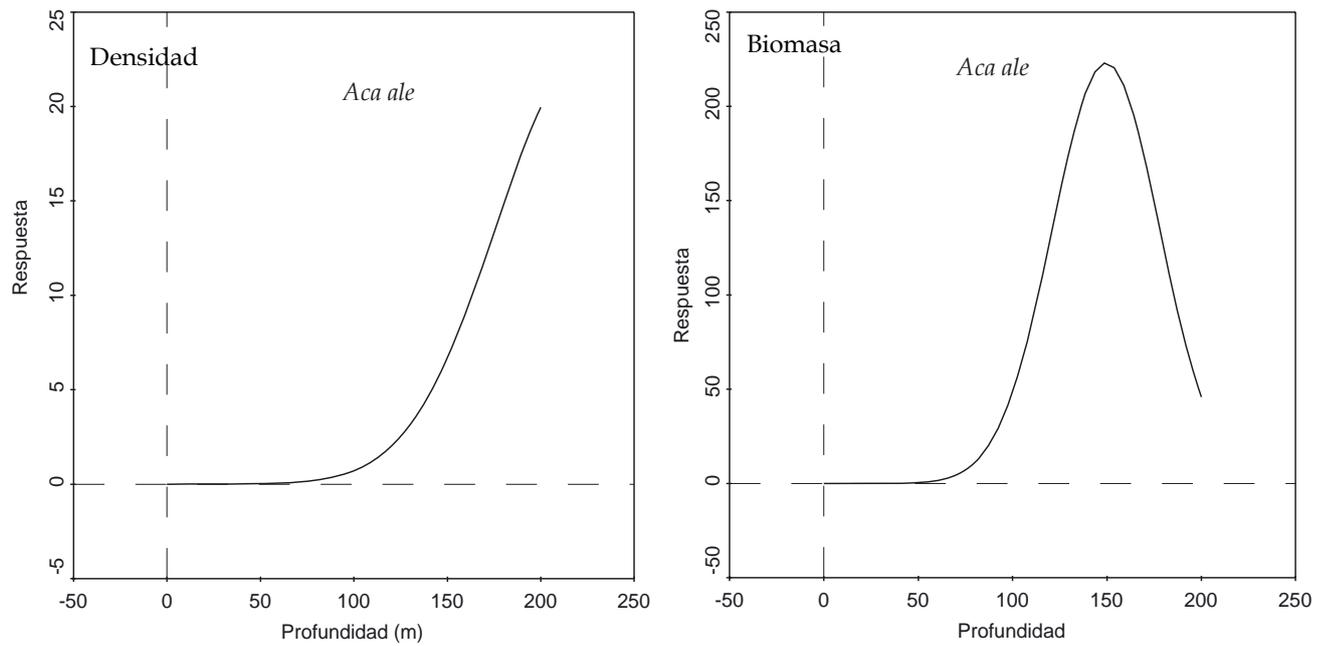


Figura 40. Curvas de respuesta de densidad y biomasa de las especies dominantes ante el gradiente batimétrico. *Acanthocarpus alexandri* mostró un comportamiento lineal en la densidad respecto a la profundidad, mientras que en biomasa fue unimodal. Esto refleja que su mayor biomasa se encontró alrededor de los 150 m de profundidad pero la mayor densidad podría estar alrededor de los 200 m de profundidad.

DISCUSIÓN

Estructura comunitaria: densidad, riqueza, biomasa e índices ecológicos

En este estudio, la estructura comunitaria basada en la composición, la riqueza, la densidad y la biomasa de los macrocrustáceos bentónicos presentó variaciones estacionales tanto entre campañas oceanográficas como entre períodos climáticos considerando ambos años de estudio (1994 y 1995), las cuales no fueron estadísticamente significativas.

De la misma manera, estos parámetros no presentaron variaciones significativas al ser comparados con los obtenidos en trabajos previos en esta zona de estudio (Vázquez-Bader, 1988, 1996). El comportamiento de la densidad y la biomasa reflejados en esta investigación es similar al obtenido en los estudios realizados por Vázquez-Bader (1988, 1996) en los años de 1982-1983 y 1992-1993, con un máximo en verano y un mínimo en invierno después de delimitar y acotar el área de estudio, ya que los estudios mencionados se realizaron en una zona geográficamente mayor. En este análisis se observó un incremento importante en la densidad del período de 1982-1983 al de 1993-1994 y una disminución en el año de 1995.

Las fluctuaciones observadas en este trabajo pueden ser debidas, por un lado, al ciclo de vida anual que presentan estos organismos con máximos de abundancia en ciertos períodos del año, aunado a las variaciones climáticas que se presentan en la región de estudio (ciclones de verano y nortes); o bien, por un esfuerzo diferencial de muestreo a lo largo de las campañas oceanográficas.

Las oscilaciones que se presentaron entre los años de estudio (1994 y 1995) en cuanto a biomasa y densidad, principalmente en primavera y verano (Figura 6), pueden estar explicadas en gran medida por un esfuerzo de muestreo diferencial, ya que en el año de 1995 algunas de las estaciones que mostraron las mayores densidades y biomasa (C, D, H, Y y Z) no fueron cubiertas (H, Y y Z), generando así una diferencia importante entre los años en estos períodos climáticos. Si eliminamos estas estaciones en el análisis, la divergencia entre años es mucho menor a la encontrada en densidad (Tabla 18). La riqueza, por el contrario, permaneció igual. Es importante resaltar que aún cuando el esfuerzo de muestreo disminuye estas diferencias, el verano de 1994 presenta mayor biomasa, densidad y riqueza que el verano de 1995. Este comportamiento pudo haber sido generado tal vez por el efecto de la pesca sobre las especies de importancia comercial y por la presencia de fenómenos naturales.

Tabla 8. Comparación de la densidad y biomasa obtenidas considerando todas las estaciones de muestreo y sin las estaciones H, Y y Z.

Año	Densidad (ind ha ⁻¹)			Biomasa (g ha ⁻¹)		
	1994		1995	1994		1995
	Todas estaciones	Sin estaciones		Todas estaciones	Sin estaciones	
Primavera	894	400	372	9528	4000	7534
Verano	1604	600	319	19390	9000	3187

En el Golfo de México existen tres regiones conocidas como campos camaróneros: frente a Tamaulipas y Veracruz, la sonda de Campeche y Yucatán. Las especies que son comercializadas son *F. duorarum*, *F. aztecus* y *L. setiferus* y secundariamente *T. constrictus*, *X. kroyeri*, *S. brevirostris* y *S. dorsalis*. La actividad pesquera puede tener un efecto perturbador y causar cambios en la estructura de las comunidades por la remoción selectiva de las especies de camarón (Gracia *et al.*, 1997) y de la fauna de acompañamiento, ya que por una y media a tres toneladas que se obtienen

de camarón por viaje, se capturan alrededor de 4 a 20 toneladas de fauna de acompañamiento (Semarnap, 2001). Entre los años de 1980 y 1982, se presentó una pesca excesiva de *F. duorarum* y *F. aztecus* y en juveniles de *L. setiferus*, cuyos efectos se observaron primariamente en las poblaciones de estas especies en la Sonda de Campeche, al presentar una disminución; lo que condujo al establecimiento de la veda formal espacial y temporal entre 1993 y 1998 (Castrejón *et al.*, 2005). Hasta 1992, la captura se efectuaba todo el año, pero con la veda, la pesca en altamar se suspendió en verano en un período que varió para 1993 y 1994 entre finales de mayo y principios de julio-agosto (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1997). Es probable que el establecimiento de esta regulación en verano haya contribuido al incremento de la densidad, biomasa y riqueza en el verano de 1994, no sólo en las especies de importancia comercial sino también en la fauna de acompañamiento, ya que la remoción de las especies que comparten el hábitat de las especies comerciales es alta.

Las variaciones que se observaron en cuanto a la densidad y la biomasa a través del año considerando la suma de los dos años de estudio 1994 y 1995 (Figura 5, Tabla 5) presentaron un tendencia a incrementar de primavera a verano y a disminuir de otoño a invierno, mostrando un máximo en el período climático verano. Sin embargo, la riqueza total obtenida mostró un patrón inverso con el mínimo número de especies en verano e invierno y el máximo en otoño. Este pico en biomasa y densidad que comienza en primavera y se acentúa en verano, concuerda con lo reportado por Vázquez-Bader (1996) en el área de estudio. La tendencia observada en este trabajo puede deberse en gran medida al ciclo de vida de los crustáceos y a las condiciones físicas de la región influenciadas por los patrones de circulación, las condiciones ambientales y el aporte de los ríos (Escobar-Briones y Soto, 1997).

El período climático de verano corresponde a la época de lluvias en el Golfo de México (Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983) durante la cual, la descarga de los ríos aumenta. En el Golfo de México, el sistema Grijalva-Usumacinta es uno de los más importantes en México (Carranza-Edwards *et al.*, 1993), presentando una descarga de $2.1 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, con un máximo en lluvias de $4.09 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (CNA, 2005). El incremento en la descarga de este sistema, aunado a la descarga de los ríos San Pedro y San Pablo, ocasiona un incremento en el aporte de agua dulce y de sedimentos hacia el mar en este período respecto a otoño e invierno (secas y nortes, respectivamente) (Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983; Czitrom *et al.*, 1986; De Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 1997). Cuando el aporte de los ríos es alto, se presenta además un aporte de nutrientes, induciendo el crecimiento en el fitoplancton (Signoret *et al.*, 2006). Además de esto, la Bahía de Campeche presenta una circulación ciclónica (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; Monreal-Gómez y Salas de León, 1990, Salas-de-León *et al.*, 1998) que favorece el aumento de nutrientes. El giro ciclónico que se observa en la bahía se encuentra frente a la Laguna de Términos en el mes de agosto y permanece hasta diciembre; período durante el cual, se desplaza hacia el oeste (Monreal-Gómez y Salas de León, 1990). Dado este carácter ciclónico, que también se presenta en el oeste de Florida y en la plataforma de Texas-Louisiana, las concentraciones de fitoplancton pueden aumentar (Monreal-Gómez y Salas de León, 1997) como se ha observado en esta zona (Licea y Santoyo, 1991). En el suroeste del Golfo de México, la mayor parte de la producción primaria es exportada como detritus, que forma la base de la cadena trófica (Soto *et al.*, 1999) favoreciendo a los organismos bentónicos, ya que el aporte alto de los ríos puede soportar una alta producción primaria que es la principal fuente de carbono al sedimento (Cruz-Kaegi y Rowe, 1992 en Escobar-Briones y Soto, 1997).

Los crustáceos han desarrollado, a lo largo de su evolución ciclos de vida acoplados a las diferencias estacionales a las que se encuentran sujetos. De esta forma, su crecimiento y reproducción están asociados a meses cálidos, donde las condiciones son más favorables (alimento abundante, temperaturas altas, días de mayor duración) (Whiteley *et al.*, 1997). En verano se presentan las temperaturas más altas del año (28-29°C) y mayor aporte de nutrientes, por lo que se encuentran las condiciones favorables para la reproducción de los crustáceos, y es en

este período climático donde se ha observado la mayor actividad reproductiva en estos organismos (Gracia *et al.*, 1997; Gómez-Ponce, 1994; Bauer y Lin, 1994; García y Mendoza, 2006) lo que podría explicar la mayor densidad y biomasa obtenidas en este estudio y que corrobora lo reportado en trabajos previos (Jones, 1986; Vázquez-Bader, 1988, 1996; Reiss y Kröncke, 2004).

En otoño, la densidad y la biomasa fueron menores al verano. La mayor riqueza en este período climático puede deberse al esfuerzo de muestreo, ya que la cantidad de arrastres realizados en estaciones profundas fue mayor comparado con los otros períodos. Se ha observado que en aguas más profundas el número de especies se incrementa (Sanders, 1968; Vázquez-Bader, 1996; Gage, 1996) lo que podría explicar estas diferencias.

Es importante resaltar que en el invierno sólo se cubrió una campaña oceanográfica; lo que puede explicar en gran medida la densidad y la riqueza menores, respecto a los períodos climáticos restantes. Sin embargo, si se compara sólo con el año de estudio que corresponde (1994) (Figura 4), en el invierno se presenta ligeramente una densidad ligeramente mayor que en otoño, una riqueza menor y una biomasa similar.

El incremento en la densidad, la riqueza y la biomasa que se observa en primavera correspondiente al período de secas, puede ser debido a un aporte de nutrientes. Se ha observado en el oeste del Golfo de México un florecimiento a principios de primavera, iniciado por las tormentas de invierno que, acopladas con el aporte de agua dulce y los frentes subsuperficiales periódicos, crea condiciones estables con una capa de mezcla superficial rica en nutrientes (Escobar-Briones y Soto, 1997). Estas condiciones podrían explicar el incremento observado en este período en el suroeste del Golfo de México, lo cual, además, puede ser favorecido por la influencia de la corriente y surgencia de Yucatán que se extiende a partir del banco de Campeche hacia el oeste (Hernández-Téllez *et al.*, 1992; Salas de León *et al.*, 1998), ya que el giro ciclónico desaparece (Monreal-Gómez y Salas de León, 1990). Este período climático podría considerarse un período de transición entre lluvias (máximos) y nortes (mínimos). Los florecimientos que se presentan a principios de primavera, que consecuentemente aportan materia orgánica al fondo marino, pueden promover la producción de alimento para los organismos bentónicos y favorecer su crecimiento y sobrevivencia. Se ha reportado, además, que el patrón de abundancia anual de los peneidos presenta una relación significativa y positiva con la descarga fluvial en períodos desfasados de 4 y 8 meses previos (Gracia, 1989). De ser así, es posible que el incremento en la densidad, la riqueza y la biomasa en este período climático sea el resultado de la descarga fluvial proveniente de la época de nortes; o bien, de fines del período de lluvias.

Los cambios estacionales en la temperatura y duración del día pueden ocasionar cambios en la productividad primaria y variaciones estacionales en las características físico-químicas del agua; los cuales pueden determinar la reproducción, la migración y la conducta de los crustáceos (Jones, 1986; Dall, 1990; Bauer y Lin, 1994); por lo que durante el invierno, cuando la temperatura disminuye, los crustáceos pueden mantener su actividad o algunos de ellos evitar el estrés térmico ya sea por respuestas conductuales mostrando emersión o sumersión (Dall, 1990; Hendrickx y Salgado, 1991; Beyst, *et al.*, 2001), o por respuestas fisiológicas (Whiteley *et al.*, 1997). Es posible que el aporte de los ríos, el estrés del viento y el cambio en la temperatura en este período, puedan considerarse como factores importantes que ocasionan que la densidad y la biomasa sean menores comparadas con el verano y la primavera. La disminución en la biomasa en invierno se ha observado también en el epibentos y la macroinfauna en el sureste del Golfo de México (Escobar-Briones y Soto, 1997; Soto *et al.*, 1999).

Sin embargo, el aumento en la densidad y la biomasa durante el invierno con respecto a otoño, puede deberse al proceso de mezcla ocasionada por los nortes que llega hasta los 175 m de profundidad (Vidal, *et al.*, 1994) y destruye la estratificación presente en otoño; y a la formación de un giro ciclónico en este período que abarca toda la bahía de Campeche (Monreal-Gómez y Salas

de León, 1990). El estrés del viento afecta principalmente la plataforma cerca de la costa, mayoritariamente los primeros 30 m (Czitrom *et al.*, 1996; De Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 1997); profundidad que fue cubierta en este estudio (14 a 36 m) (Figura 21). En Moreton Bay, Jones (1986) observó que la densidad de los macrocrustáceos disminuye marcadamente de forma estacional, siendo el invierno un período de escasez, comportamiento que en este trabajo no se presentó. La presencia de los ríos en esta área confiere una variabilidad distinta al ambiente ya que el aporte de los ríos incrementa tanto en época de lluvias como de nortes, y este aporte de agua dulce, sedimentos y nutrientes, aunado a la mezcla generada por los nortes, pueden conferir un patrón estacional distinto. Además de esto, es en invierno cuando se presenta el patrón de reclutamiento y los máximos de abundancia de algunas especies de crustáceos (Gracia *et al.*, 1997).

Los cambios estacionales observados en la comunidad fueron determinados mayoritariamente por las especies dominantes en cada período climático y en el análisis general (Tablas 8 y 9), i.e., las familias Penaeidae, Portunidae y Diogenidae (Tabla 6, Figuras 6 y 7). Las familias Penaeidae y Portunidae correspondieron al 70% de la densidad y al 51.52% de la biomasa totales obtenidas; mientras que la familia Diogenidae comprendió el 25.05% de la biomasa total. Estas mayores densidad y biomasa en las familias Penaeidae y Portunidae se debe a las especies *F. duorarum*, *F. aztecus* y *X. kroyeri* principalmente, y medianamente a *R. similis* y *L. setiferus* en el caso de los peneidos; y por *C. similis* y *P. spinicarpus* en el caso de los portúnidos. Los resultados referentes a la densidad son similares a los obtenidos en otros países en el Atlántico oeste (De Léo y Pires-Vanin, 2006) y del Pacífico (Rojas-Beltrán, 1983; Wei-Rung *et al.*, 1999) y en esta misma zona de estudio (García-Montes *et al.*, 1988; Vázquez-Bader, 1988, 1996), mostrando a estas especies como de gran abundancia. La biomasa por otro lado, se comportó de forma similar en el caso de portúnidos y peneidos.

La dominancia de las especies mencionadas y de las que fueron consideradas dominantes ($D_m > 1$) varió a lo largo de los períodos climáticos (Tabla 8, Figuras 10 y 11), siendo las tres primeras especies de cada período climático las que conformaron entre el 50 y 67% de la abundancia obtenida en cada estación climática (primavera: *C. similis*-26.48%, *F. aztecus*-16.04%, *F. duorarum*-15.79%; verano: *P. spinicarpus*-29.80%, *X. kroyeri*-23.92%, *C. similis*-11.83%; otoño: *C. similis*-19.64%, *A. alexanri*-13.45%, *F. duorarum*-11.29%; invierno: *F. duorarum*- 33.24%, *S. empusa*-22.13%, *C. similis*-11.11%). En verano y en invierno estas especies cubrieron el mayor porcentaje en densidad de la captura total (65.55% y 66.48%, respectivamente), lo que puede explicar los bajos índices de diversidad y los altos índices de dominancia en estos períodos respecto a la primavera y el otoño (Tabla 7, Figura 9). Estas diferencias pueden reflejar, por un lado, las fluctuaciones en la abundancia de las especies de acuerdo a sus ciclos de vida (migración, reclutamiento y reproducción) y variaciones ambientales ligados a cambios de temperatura y disponibilidad de nutrientes; y por otro lado, a un esfuerzo de muestreo diferencial en las estaciones climáticas, aunado al patrón de dispersión de las especies e interacciones interespecíficas.

Debido a la variación de la abundancia de las especies dominantes, que se observa claramente en su variación espacio-temporal (Figuras 14 a 16), se presentó una fluctuación en su frecuencia. Esta gran variabilidad en el epibentos coincide con el modelo de distribución por parches de las comunidades; en el cual, la limitación impuesta por los factores ambientales fragmenta el ambiente causando parches más que gradientes lineales (Péres, 1982). De acuerdo a diversos estudios, se ha demostrado que los factores ambientales juegan un papel importante en la distribución de los crustáceos. En el caso de especies como *F. aztecus*, *F. duorarum* y *X. kroyeri* se han observado preferencias por el tipo de sedimento (Williams, 1958; Vázquez-Bader, 1988, 1996), una diferenciación batimétrica tanto entre especies como en estadios de desarrollo y una distribución en parches (Rojas-Beltrán, 1983; Soto y Gracia, 1987; Castrejón, 2005). La distribución en parches se ha observado también en *P. spinicarpus* (García y Mendoza, 2006), *C. similis* y *P. spinimanus* (García-Montes *et al.*, 1987). Incluso, de acuerdo a la heterogeneidad en la abundancia de estas especies, se ha planteado la posibilidad de una interacción directa por competencia entre

L. setiferus y *F. aztecus*-*F. duorarum* (García-Montes *et al.*, 1988; Arreguín-Sánchez, 1997) y de estas especies con organismos de otras especies de tallas y hábitos alimenticios similares por alimento y espacio (Gracia *et al.*, 1997); o bien, la existencia de algún tipo de relación directa entre *F. duorarum* y *F. aztecus* (Sánchez, 1986 en Arreguín-Sánchez *et al.*, 1997).

La densidad, la riqueza y la biomasa mostraron un patrón espacial, temporal y batimétrico en primavera, verano (Figura 17) e invierno (Figura 18) incrementando sus valores con un aumento en la profundidad. Este comportamiento podría explicarse por: las variaciones ambientales y la modificación del patrón de circulación de la Bahía de Campeche, los patrones de reproducción y reclutamiento de las especies, así como por la distribución diferencial de éstas. Las especies dominantes (portúnidos y peneidos) son especies estuarino-dependientes que a lo largo de su ciclo de vida, realizan migraciones entre los estuarios y mar abierto. Se ha mostrado que estas especies presentan estadios de vida con distribuciones batimétricas preferenciales (Rojas-Beltrán, 1983; Soto y Gracia, 1987; García-Montes *et al.*, 1988; Castrejón *et al.*, 2005) encontrándose un incremento en talla y densidad desde las áreas más someras cercanas a la costa hacia zonas más profundas (alrededor de los 35 a 60 m) (García-Montes *et al.*, 1988; Castrejón *et al.*, 2005); lo que puede reflejar el movimiento migratorio de subadultos y adultos hacia las áreas de desove en mar abierto (Castrejón *et al.*, 2005). Esto concuerda con lo encontrado en este estudio, donde especies como *C. similis*, *F. duorarum* y *S. empusa*, mostraron mayores densidades en estaciones más profundas (40-60 m) cuyas magnitudes variaron de acuerdo a la estación de año (Figuras 14 a 16).

Aunado a esto, se sabe que algunas especies de crustáceos, de acuerdo a sus necesidades en su desarrollo, tienen preferencias por ciertos tipos de sedimento (Williams, 1958; Vázquez-Bader, 1996) e intervalos de profundidad definidos (Williams, 1984; Vázquez-Bader, 1988; Vázquez-Bader y Gracia, 1994; Spivak, 1997). Estas preferencias de hábitat pueden inducir a la agregación de los individuos (Moreno, 2001) y originar una distribución en parches como se ha observado en el epibentos en general (Serrano *et al.*, 2006) y específicamente en peneidos (Rojas-Beltrán, 1983; Soto y Gracia, 1987; Arreguín-Sánchez, 1997; Castrejón, 2005;) y portúnidos (García-Montes *et al.*, 1988; García y Mendoza, 2006). Esta distribución en parches puede modificar la densidad, la biomasa y la riqueza encontradas en cada estación de muestreo ya que, además de presentar este patrón de distribución, las especies encontradas en este estudio tienen distribuciones batimétricas amplias, lo que podría permitirles una mayor movilidad como lo reporta Reaka (1980).

Las estaciones de muestreo frente a la Boca de Puerto Real (C, D, A4), frente a la Isla del Carmen (H) y frente a los ríos San Pedro y San Pablo (Y y Z), presentaron los valores mayores de densidad, biomasa y riqueza (Figuras 17 y 18). En otoño, por el contrario, las mayores cifras se presentaron en estaciones más someras. Estas estaciones (a excepción de la estación Z que se encuentra a 20 m) se localizan a profundidades de 36 a 60 m. Esto coincide con otros estudios donde se ha encontrado mayor densidad y diversidad de crustáceos en profundidades someras (15-50 m) o medias (59 a 79 m) (Soto y Gracia, 1987; García-Montes *et al.*, 1988; Thouzeau *et al.*, 1991; Vázquez-Bader, 1996).

Es importante hacer notar que estas estaciones de muestreo (A4, C, D, H, Y y Z), se encuentran frente a las áreas de aporte de nutrientes, derivados del flujo de las bocas de la Laguna de Términos (Mancilla y Vargas, 1980; Graham *et al.*, 1981; Yañez-Arancibia *et al.*, 1983) y de los ríos San Pedro, San Pablo y principalmente del sistema Grijalva-Usumacinta (Signoret *et al.*, 2006). En estas áreas se han reportado alta densidad de crustáceos (Vázquez-Bader, 1996) y biomasa epibentónica (Escobar-Briones y Soto, 1997). Aunado a esto, la localización de estas estaciones de muestreo es en la plataforma media, donde existe una gran actividad de las plataformas petroleras, y donde se ha encontrado la existencia de una alta densidad y diversidad de crustáceos (Soto y Gracia, 1987; Vázquez-Bader, 1996). Se ha sugerido que este comportamiento se debe a que, por un lado, esta zona se encuentra libre de actividades pesqueras y por otro, a que las plataformas petroleras pueden aumentar la heterogeneidad ambiental además de que son áreas

abiertas a las corrientes, lo que favorece la inmigración de las especies y que se encuentra en una zona de transición entre dos ambientes (Soto y Gracia, 1987). Según Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil (1983), en esta zona de estudio se presentan dos subsistemas: una zona "A", frente a los ríos Grijalva-Usumacinta, San Pedro y San Pablo, altamente heterogénea e influenciada por la descarga de estos ríos con presencia de aguas turbias, sedimentos limo-arcillosos y alto contenido orgánico; y una zona "B", típicamente marina situada en el banco de Campeche, homogénea, con aguas claras y transparentes, sedimento arenoso con contenido de CaCO_3 de un 70 a 90% y bajo contenido orgánico. Las estaciones H, Y y Z se encuentran, según la clasificación de estos autores, en el subsistema "A" y las estaciones D, C y A4 en el subsistema "B".

Las estaciones de muestreo mencionadas se encontraron en el límite del estrato somero (15-45 m de profundidad) y principios del estrato medio (46-74 m de profundidad) establecidos por Vázquez-Bader (1996) quien define al estrato somero como un ambiente con alta diversidad por su heterogeneidad ambiental; y al estrato medio, como una zona de transición entre el estrato somero y el profundo. Esto puede contribuir a que en estas áreas se presenten esta alta densidad y diversidad de organismos.

Las estaciones de muestreo más profundas (J) se caracterizaron por tener varias especies con densidades y biomasa bajas, y una diversidad y equitatividad altas (Tabla 11). Lo anterior concuerda con los trabajos de Vázquez-Bader (1988, 1996) donde reporta que esto puede estar relacionado con la estabilidad ambiental. De acuerdo a la hipótesis de Sanders (1968), el número de especies incrementa cuando las condiciones ambientales son constantes por largos períodos de tiempo, por lo que la influencia de los factores físicos decrece. Bajo estas condiciones el estrés biológico (derivado de la competencia intensa, desequilibrio en la relación depredador-presa, cadenas tróficas, etc.) es mediado a través de las interacciones biológicas, resultando en una comunidad denominada por Sanders (1968) como biológicamente controlada.

Los índices ecológicos mostraron mayores variaciones espaciales (gradiente batimétrico) que temporales (Figuras 19 y 20), reflejando las variaciones en el número de especies y de individuos. Cabe resaltar, que la diversidad es una característica importante de las comunidades relacionada con otras propiedades, y con los factores ambientales que inciden sobre ella y su estabilidad (Pielou, 1975 y 1977, Pianka, 2000). Los parámetros ecológicos ($H'n$, J' , $1-J'$ y $H'w$) no siempre generan información dentro de un patrón establecido, ya que se encuentran influenciados por diversos factores espacio-temporales y propios de las especies.

La diversidad ($H'n$) se determina a partir de la proporción de individuos por especie y puede reflejar la tendencia de las asociaciones muestreadas. De esta manera $H'n$ presenta una relación directa con el número de especies e individuos; por lo que $H'n$ puede variar de acuerdo a la riqueza (S) y la equitatividad (J') de las especies (Lloyd y Ghelardi, 1964). Esta relación entre $H'n$, J' y S , puede explicar las variaciones presentes en este estudio donde se observa que en algunas estaciones de muestreo, $H'n$ se ve más influenciada por la riqueza que por la equitatividad y viceversa, o por ambas. En el caso del índice de biomasa ($H'w$) cabe mencionar que no todas las estaciones de muestreo que presentaron la mayor biomasa (Figuras 19 y 20), coincidieron con las que mostraron el mayor $H'w$, ni la mayor $H'n$. Según Wilhm (1968), cuando se tiene un $H'w$ alto y un $H'n$ bajo, esto indica la abundancia en peso de algunas especies dominantes en lugares caracterizados por presentar condiciones fluctuantes (Odum, 1972). Las estaciones de muestreo que presentan este comportamiento (A1, A2, V, 16 y 17 en primavera) se localizan frente a las bocas de la Laguna de Términos, que son zonas de flujo continuo.

Modelo de abundancia de especies

En este estudio los macrocrustáceos bentónicos encontrados frente a la Laguna de Términos presentaron una relación de abundancia que correspondió, en los cuatro períodos climáticos

estudiados, al modelo de series logarítmicas o log-series. Este modelo se caracteriza por presentar pocas especies abundantes y un gran número de especies raras (especialmente las representadas por un individuo), lo que se observa claramente en la parte derecha de las curvas de abundancia (Figura 8), presentándose un mayor número de especies raras en primavera respecto a los otros períodos climáticos. Este modelo concuerda, además, con el bajo número de especies consideradas como dominantes ($D_m > 1$) (Tabla 8) en cada período climático.

La explicación biológica inicial de este tipo de comportamiento sugiere que las series geométricas o la hipótesis de apropiación de nicho, se adapta a situaciones en las que el hábitat se va ocupando secuencialmente, suponiendo que las especies alcanzaran dicho hábitat a intervalos uniformes de tiempo; mientras que la aparición de la serie logarítmica tiene lugar cuando estas especies llegan al azar (May, 1975). Se supone que este modelo es la fase intermedia entre los modelos de series geométricas, que representa la fase inicial de una comunidad, o una comunidad bajo condiciones adversas; y el de vara rota, que indica condiciones ambientales estables y una comunidad madura (Magurran, 1988). Si tomamos en cuenta este supuesto y consideramos los diferentes factores (naturales y antropogénicos) que inciden sobre el área de estudio, es probable que este comportamiento en la relación de la abundancia de las especies de los macrocrustáceos bentónicos sea generado por la presencia de perturbaciones frecuentes que pueden incidir de manera importante sobre las especies y generar esta estructura, puesto que este modelo caracteriza muestras de comunidades pequeñas, inestables, sometidas a estrés o pioneras (Moreno, 2001). Dicho comportamiento se detectó de la misma forma, en la comunidad de macrocrustáceos bentónicos en Taiwán, donde existe una alta incidencia de la actividad humana en actividades petroleras, pesca y contaminación (Wei-Rung *et al.*, 1999), condiciones similares a las que se encuentran en el suroeste del Golfo de México.

Las perturbaciones bajo las cuales estos organismos están sujetos podrían ser los nortes, la pesca excesiva a la que ha estado sujeta el área de estudio, la contaminación por las actividades petroleras (Botello *et al.*, 1996) y la contaminación por descargas terrígenas y urbanas (Rosales-Hoz *et al.*, 1994), ya que en el suroeste del Golfo de México, la Sonda de Campeche es una de las principales provincias petroleras en producción y procesamiento del hemisferio occidental (Botello, *et al.*, 1996), además de ser una área importante de pesca de camarón (Gracia *et al.*, 1997). Sin embargo, el efecto de estos factores sobre la comunidad por separado y/o en conjunto, es muy difícil de establecer y delimitar de la variabilidad propia de la comunidad, por lo que es necesario llevar a cabo más estudios encaminados a dilucidar este punto. Se ha demostrado en varios estudios que algunas comunidades bentónicas muestran un comportamiento logarítmico en la distribución de la abundancia de las especies (Pielou, 1975; Gray, 1978); sin embargo, y aún cuando esta hipótesis pareciera ser la adecuada, dadas las condiciones ambientales a las cuales se encuentran expuestos estos organismos en el suroeste del Golfo de México, existen otros mecanismos a través de los cuales se puede generar este tipo de distribución en las comunidades y que no prueba la existencia de un mecanismo en particular o de procesos subyacentes que lo expliquen (Pielou, 1975; McGill *et al.*, 2007). Es por esto que al modelo de series logarítmicas se le ha descrito como puramente estadístico (McGill *et al.*, 2007). La distribución log-series así como la log-normal pueden resultar de un efecto aleatorio (Boswell y Patil, 1971) o por un efecto de muestreo. Routledge (1980) demostró que un esfuerzo de muestreo insuficiente de una comunidad que sea log-normal, puede generar un modelo de log-series. Esto está directamente relacionado con la escala a la cual se realiza el estudio (local o regional) y con el patrón de dispersión que pueden presentar los organismos (uniforme, conglomerado o azaroso) (Zar, 1996).

En este sentido, el patrón de distribución log-series obtenido en este estudio bien podría ser un efecto de la escala de estudio con un esfuerzo de muestreo insuficiente, debido al patrón de dispersión de las especies que por preferencias a ciertas condiciones (Williams, 1984; Vázquez-Bader, 1988, 1996; Vázquez-Bader y Gracia, 1994) se distribuyen en parches (Rojas-Beltrán, 1983; Soto y Gracia, 1987; García-Montes *et al.*, 1988; Arreguín-Sánchez, 1997; Castrejón, 2005; García y

Mendoza, 2006). Cuando el muestreo se realiza sobre una comunidad caracterizada por poblaciones que se agrupan, es altamente probable tener un gran número de especies raras y algunas comunes, debido a que existe mayor posibilidad de coleccionar o perder un grupo de individuos en una muestra, dando como resultado una distribución sesgada (Green y Plotkin, 2007), con varianzas máximas, como el caso de las distribuciones tipo gamma de las cuales la log-series es una aproximación. Como se mencionó en un principio, el muestreo se realizó básicamente frente a la Laguna de Términos con un esfuerzo de muestreo diferencial para cada uno de los tipos de sedimento analizados en este estudio (mayor en sedimento carbonatado) y con un muestreo discontinuo respecto a la profundidad (de 14 a 60 m y de 154 a 214 m). Aunado a esto, las estaciones de muestreo de los 45 a 60 metros de profundidad sólo se realizaron en primavera y verano. Esta discontinuidad y esfuerzo diferencial en el muestreo, tanto en la profundidad como en los tipos de sedimento, así como la agregación de los individuos, pudo originar este tipo de comportamiento ya que las especies que se consideraron como raras (uno o dos individuos) en este estudio (*S. rugosa*, *S. deceptrix*, *S. edentata*, *S. burkenroadi*, *P. sayana*, *P. sigsbeiana*, *P. arachna*, *S. seticornis*, *N. antilocapra*, *L. emarginata*, *P. gibbesii* y *E. clausa*), presentaron una mayor abundancia en un área más grande a la cubierta en la presente investigación en estudios previos en este sector del Golfo de México (Vázquez-Bader, 1988; Vázquez-Bader, 1996).

Aún cuando la escala de estudio, el esfuerzo de muestreo y la dispersión propia de los organismos pueden en gran medida dar una explicación al modelo de log-series, es necesario considerar que si bien el área de estudio cubierta fue menor en este trabajo, la mayoría de las especies raras encontradas en los modelos parecen presentar, de acuerdo a las investigaciones previas mencionadas, poblaciones con un bajo número de individuos.

Estructura comunitaria y su relación con las variables ambientales

Estudios referentes a las variables ambientales que influyen en las comunidades bentónicas consideran a la profundidad como uno de los factores más importantes que inciden en la comunidad, ya sea directamente sobre ciertas especies o sobre la comunidad (Vázquez-Bader 1988, 1996; Sumida y Pires-Vanin, 1997; Wei-Rung *et al.*, 1999; Serrano *et al.*, 2006; De Léo y Pires-Vanin, 2006) de la cual los crustáceos son una parte importante. Además, mencionan al tipo de sedimento (Williams, 1958; Rulifson, 1981; Rojas-Beltrán, 1983; Dall, *et al.*, 1990; Thouzeau *et al.*, 1991; Gracia *et al.*, 1997; Soto *et al.*, 1998; Wei-Rung *et al.*, 1999; Vinuesa, 2005; Hartnoll, 1983, en Serrano *et al.*, 2006; Ward *et al.*, 2006), la temperatura (Vinuesa, 2005) y la influencia de las masas de agua (De Léo y Pires-Vanin, 2006) como otras variables importantes.

Los resultados obtenidos a partir de los análisis multivariados (CCA Y RDA) mostraron que la profundidad y el tipo de sedimento explicaron de un 32% (primavera, verano, invierno) a un 54% (otoño) de la variación obtenida de la dispersión de las especies, respecto a su densidad y biomasa (Figuras 21 a 26); siendo la profundidad la que tuvo un mayor aporte a la variación mencionada, lo que concuerda con estudios previos. Vázquez-Bader (1988, 1996), quien realizó trabajos en la misma área de estudio donde se llevó a cabo esta investigación, reportó que la profundidad y el tipo de sedimento explicaron cerca del 90% de la dispersión de las especies, cifra que sobrepasa lo encontrado en esta investigación; sin embargo, aún cuando el porcentaje explicado es menor, es significativo estadísticamente. Es importante mencionar que los análisis multivariados dependen del muestreo realizado; esto es, si el gradiente que se registra es lo suficientemente amplio y continuo para cubrir las preferencias de las especies; por lo que, mientras más grande y continuo sea de acuerdo a las especies estudiadas, es probable que se pueda obtener una buena explicación de la dispersión de las muestras y de las especies (Leps y Smilauer, 1999). Los estudios de Vázquez-Bader (1988, 1996) fueron llevados a cabo en una zona mayor en el sector suroeste del Golfo de México, que abarcó desde Veracruz hasta Yucatán, incluyendo cuatro tipos de sedimento y con un intervalo de profundidad relativamente continuo. Mientras que en este trabajo se efectuó en una zona más pequeña, con un intervalo batimétrico discontinuo, tomando en cuenta tres tipos

de sedimento y con esfuerzo de muestreo diferente para cada tipo de sustrato, siendo el carbonato el de mayor esfuerzo. Cabe mencionar que debido a que el gradiente batimétrico cubierto de manera continua fue muy pequeño, no fue posible observar con claridad los puntos de mayor abundancia de las especies. Sin embargo, sí pudo observarse la tendencia de su biomasa y densidad, de acuerdo a las variables ambientales consideradas.

A lo largo del año se presentaron variaciones en la composición específica; sin embargo, algunas especies estuvieron presentes en todos los períodos climáticos. Especies como *C. similis* y *S. empusa* estuvieron presentes en primavera y verano con mayores densidades y biomasa a 60 m en limo y arcilla transicional; en invierno en carbonato; y en otoño y en el análisis general, se observaron entre limo y arcilla transicional y carbonato. Otras especies como *S. dorsalis*, *P. spinicarpus*, *S. chydaea*, *R. similis* y *X. kroyeri*, aunque no se observan en todos los períodos climáticos, su dispersión se ve influenciada mayoritariamente por la profundidad. Esto se debe a que los máximos de densidad y biomasa de estas especies se han observado entre 20 y 50 metros para *C. similis*, *S. empusa*, *S. dorsalis* y *R. similis*; y entre 50 y 90 m para *P. spinicarpus* y *S. chydaea* (Vázquez-Bader, 1996), por lo que la profundidad en estas especies tiene mayor influencia en su dispersión. La presencia de estas especies y su variabilidad en los tipos de sustrato, de acuerdo a la estación climática, concuerda con lo encontrado por Vázquez-Bader (1996).

La influencia del tipo de sedimento en las especies y sus asociaciones también mostró variaciones, por lo que no fue posible encontrar asociaciones constantes a lo largo del año. Sin embargo, en primavera, verano y otoño, *F. duorarum* y *H. epheliticus* mostraron una tendencia a asociarse con el carbonato, pero en invierno *H. epheliticus* se observó en limo y arcilla transicional. Por otro lado, algunas especies como *F. aztecus* y *F. duorarum* fueron constantes en un tipo de sedimento: limo y arcilla transicional y carbonato, respectivamente. El comportamiento de estas especies fue similar al reportado por Vázquez-Bader (1988) en 1983 y 1984, pero en el estudio realizado en los años 1992 y 1993 por esta misma autora (Vázquez-Bader, 1996) *F. duorarum* presentó variaciones estacionales por el tipo de sedimento y *F. aztecus* presentó su máximo en limo y arena terrígena, sustrato que no fue cubierto en la presente investigación.

En otoño y en el análisis general, se observó una diferencia en la composición entre las estaciones someras y las profundas mostrando dos comunidades diferentes, por lo que se corrobora lo reportado por Vázquez-Bader (1988, 1996) encontrándose una comunidad muy variable en el estrato somero (15-45 m de profundidad), medio (46-70 m) y una más estable en el estrato profundo (107-202 m). El estrato somero se caracteriza por presentar condiciones variables debido a la atribución de los sistemas fluviales que influyen en la composición de los sedimentos (Yañez-Arancibia, 1983), teniéndose de esta forma limos-arcillas y carbonatos. Por otro lado, el estrato profundo presenta una mayor estabilidad al presentar un solo tipo de sedimento (arcilla) y un mínimo aporte terrígeno, por lo que dadas estas condiciones, la profundidad es la variable que determina la presencia de las especies en este estrato, como lo menciona Vázquez-Bader (1996).

Los gradientes de riqueza y diversidad (Figuras 27 a 36) presentan un patrón similar a los del análisis multivariado, con un aumento de ambos índices al incrementar la profundidad de forma lineal (excepto en verano donde fue unimodal) que concuerda con lo encontrado respecto a las variaciones espacio-temporales obtenidas en este estudio (Figuras 17 a 20), por lo que son significativas estadísticamente.

Los cambios observados en este trabajo en la asociación de las especies respecto a las variables ambientales pueden deberse a que las especies a lo largo de la evolución, para coexistir, han desarrollado diferentes estrategias y preferencias ante las condiciones ambientales. Los parámetros ambientales pueden afectar los límites de los nichos de las especies pero no ser limitantes en su distribución (Patrick, 1978; Vázquez-Bader, 1996), lo que se observa de manera clara en la variabilidad del estrato somero.

Con respecto a las curvas de respuesta, éstas fueron obtenidas a partir del análisis general, ya que el gradiente batimétrico era muy corto y no se pudieron realizar curvas de manera estacional. Las curvas de respuesta de las especies dominantes en el gradiente batimétrico (Figuras 39 a 42) en densidad y biomasa, fueron, en algunos casos, lineales (*S. vioscai*, *F. aztecus*, *C. similis*, *X. kroyeri*, *S. chydaea*, *S. dorsalis*, *P. spinicarpus*, *L. setiferus* y *A. alexandri*); y en otros unimodales (*F. duorarum*, *I. liodactylus*, *S. empusa*, *R. similis* y *P. crinita*). Esto se debe a que el gradiente batimétrico cubierto en este estudio fue muy pequeño (14-60 m), ocasionando que el comportamiento de la curva de respuesta fuera lineal en aquellas especies que presentan su máximo más allá de este intervalo. En el caso de las especies que presentaron respuestas unimodales, éstas mostraron su máximo dentro de este intervalo de profundidad que coincide con lo reportado por Vázquez-Bader (1996) en cuanto a densidad, aunque se ha observado que la amplitud de las curvas y el máximo de la densidad y biomasa de las especies puede modificarse de acuerdo a la estación del año, ya que son especies que presentan intervalos de profundidad amplios (Williams, 1984; Vázquez-Bader, 1996; Spivak, 1997). En el caso de *A. alexandri* y *P. spinicarpus*, presentaron un comportamiento lineal en la densidad y un comportamiento unimodal en la biomasa, lo que refleja que en este estudio la mayor biomasa registrada para estas especies se presentó a una menor profundidad que la mayor densidad (Figuras 39 y 40).

Las curvas de respuesta de las especies presentaron cierto grado de traslape, lo cual es común en ambientes tropicales donde la amplitud de los nichos es menor y el traslape mayor (Pianka, 2000). Este traslape puede indicar que las relaciones interespecíficas puedan influir de manera importante en la distribución, abundancia y recambio de especies, sumado a la influencia de los factores ambientales (Vázquez-Bader, 1996), como se ha planteado con *P. spinicarpus* y *C. similis* (García-Montes *et al.*, 1988) y *L. setiferus* y *F. duorarum*-*F. aztecus* (Arreguín-Sánchez, 1997).

Análisis comparativo de la comunidad

Con los datos de densidad y biomasa obtenidos para cada campaña oceanográfica correspondientes a este trabajo y los obtenidos en las ocho campañas oceanográficas MOPEED (primavera, verano, otoño e invierno) en los años 1992 y 1993, además de tres correspondientes al PROGMEX (primavera 1982 y verano 1983) (Vázquez-Bader, 1988 y 1996), se realizó un análisis de varianza no paramétrico. Considerando que los datos obtenidos en campañas anteriores a este trabajo fueron generados a partir de un área de estudio mayor a la que se presenta en este estudio, se acotó el área de estos trabajos a una similar a la de esta investigación, con el fin de realizar las comparaciones. De acuerdo con los resultados del ANOVA no paramétrico, las variaciones entre las campañas oceanográficas no fueron significativas ni en la biomasa ($P=0.1$), ni en la densidad ($P=0.5$), aún cuando se presentaron fluctuaciones de manera total (Tabla 19) y en el promedio obtenido por hectárea (Figura 43).

De manera general, se observa un incremento en la densidad, principalmente en el verano de 1982-1983 a 1993-1994, y una disminución hacia 1995 (Tabla 19). En el caso de la biomasa a través de los años la diferencia no es tan marcada como en la densidad, mostrando sólo un máximo marcado en el verano de 1992 ($143640.53 \text{ g ha}^{-1}$; $\bar{x}=82 \text{ g ha}^{-1}$). Por otro lado, la densidad, mostró su máximo en el verano de 1993 ($3427.50 \text{ ind ha}^{-1}$; $\bar{x}=82 \text{ ind ha}^{-1}$), tanto en el total de especies por campaña (Tabla 19) como en el promedio por hectárea (Figura 43).

Respecto a la riqueza, ésta presentó variaciones entre los diferentes años de estudio considerando el total de especies por campaña oceanográfica fluctuando entre 19 (otoño de 1995) y 40 (verano de 1993). Estas variaciones fueron menos evidentes, tomando en cuenta el promedio de especies presentes por estación de muestreo, el cual se mantuvo entre ocho y nueve especies en la mayoría de los casos, observándose un máximo de 11 especies en verano de 1993.

Tabla 19. Comparación anual de la densidad biomasa y riqueza obtenidas en las campañas oceanográficas PROGMEX (1982-82) y MOPEED (1992-1993, 1994-1995).

	Densidad (ind ha⁻¹)				
Año	1982-1983	1992	1993	1994	1995
Primavera	1824.2	2308.34	911.91	894.35	372.45
Verano	855.84	1629.39	3427.5	1604.37	319.2
Otoño		946.03	1531.87	243	264.14
Invierno		567.25	571.39	351.33	
	Biomasa (g ha⁻¹)				
Año	1982-1983	1992	1993	1994	1995
Primavera	35995.49	22738.2	10828.69	9528.98	7534.15
Verano	12342.94	143640.53	31625.93	19390.5	3187.93
Otoño		23000.73	29288.31	6037.07	6283.05
Invierno		9520.29	14116.36	6128.01	
	Riqueza (No. de especies)				
Año	1982-1983	1992	1993	1994	1995
Primavera	33	38	25	22	21
Verano	37	37	40	24	19
Otoño		36	25	33	31
Invierno		42	23	29	

Aún con estas variaciones, a lo largo de los años comprendidos en este estudio y los anteriores (Vázquez-Bader, 1988, 1996), las especies dominantes de los estudios antes mencionados fueron similares a las reportadas en este trabajo a partir del análisis general: *C. similis*, *F. aztecus*, *F. duorarum*, *S. empusa*, *P. spinicarpus* y *S. chydrea*.

Las diferencias encontradas entre los estudios anteriores y el presente, pueden ser debidas por un lado, a la escala del estudio y por otro, quizá al esfuerzo pesquero, ya que fue en el verano de 1993 cuando se establecieron las vedas en la pesca de especies de importancia comercial, específicamente peneidos (Castrejón, 2005), como se mencionó anteriormente. Sin embargo, es difícil delimitar las variaciones debidas a la pesca y aquellas intrínsecas de la comunidad, por lo que es necesario realizar más estudios que ayuden a solucionar este problema.

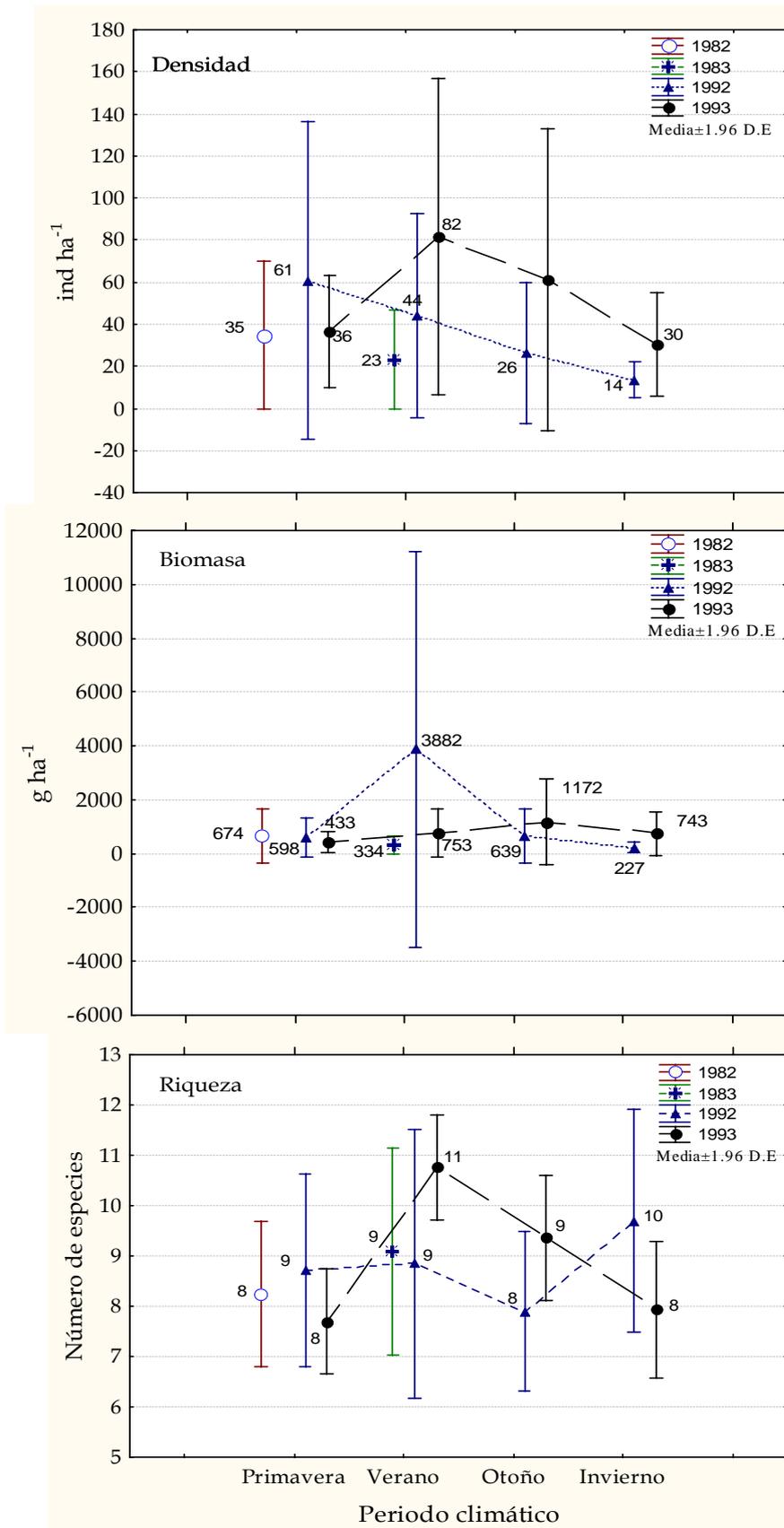


Figura 41. Comparación anual de la densidad, la biomasa y la riqueza obtenidas en las campañas oceanográficas PROGMEEX (1982-83) y MOPEED (1992-1993).

CONCLUSIONES

- 1) La densidad y la biomasa de los macrocrustáceos bentónicos presentaron una tendencia a incrementar de primavera a verano y a disminuir de otoño a invierno, con un máximo en verano y un mínimo en invierno. La tendencia observada se debió, posiblemente, a las variaciones ambientales y a las variaciones propias de la comunidad relacionadas al ciclo de vida de los organismos, aunado a las condiciones ambientales que modifican la disponibilidad de alimento.
- 2) La riqueza presentó una tendencia contraria a la densidad y la biomasa en primavera, verano y otoño, que pudo ser una consecuencia de la distribución y patrón de dispersión de las especies.
- 3) La comunidad de macrocrustáceos en esta zona de estudio estuvo compuesta por pocas especies dominantes (comunes, de densidades altas) y muy frecuentes; algunas especies muy frecuentes y no dominantes (especies de abundancias intermedias); y por varias especies poco frecuentes y no dominantes (especies raras, de baja abundancia), ajustándose a un modelo de abundancia de log-series.
- 4) La densidad presentó variaciones espacio-temporales mostrándose el mayor número de individuos en áreas a profundidades entre 36 a 60 m, en estaciones de muestreo frente a las bocas de la Laguna de Términos y los ríos San Pedro y San Pablo, áreas de flujo de nutrientes. En esta zona se encuentran las plataformas petroleras que pueden incrementar la heterogeneidad, además de servir como refugio para estos organismos.
- 5) Los índices ecológicos fueron fluctuantes en el gradiente batimétrico debido a la variación en la abundancia, la riqueza y el peso en las diferentes estaciones de muestreo a lo largo de los períodos climáticos; mostrándose las mayores cifras en las estaciones de muestreo entre el límite de los estratos somero y medio (según Vázquez-Bader, 1996) y en el estrato profundo (153-200 m) de este estudio, que concuerda con lo encontrado por Vázquez-Bader (1996), en donde establece que esta mayor diversidad se debe, en el estrato somero, a la heterogeneidad ambiental; y en el profundo, a la estabilidad del ambiente.
- 6) Dadas las preferencias de hábitat de algunos macrocrustáceos bentónicos, los factores ambientales pueden determinar la dispersión y la abundancia de los organismos, siendo en este caso la profundidad y el tipo de sedimento las variables ambientales que presentan una influencia en las comunidades de macrocrustáceos bentónicos del área estudiada. La profundidad es el factor ambiental que explicó la mayor dispersión de las especies en cuanto a su abundancia y densidad como se ha observado en estudios anteriores (Vázquez-Bader, 1988, 1996; Vázquez-Bader y Gracia, 1994).
- 7) Se presentaron dos comunidades diferentes en composición de acuerdo al gradiente batimétrico muestreado: la del estrato somero-medio y la del estrato profundo, lo que coincide con los estudios de Vázquez-Bader (1988, 1996) en esta zona de estudio.
- 8) La comunidad del estrato somero, de acuerdo a Vázquez-Bader (1988, 1996), se caracterizó por especies que presentaron mayores variaciones en las preferencias de sustrato; mientras que las especies del estrato profundo fueron más estables al mostrar una preferencia por la arcilla.

9) Las diferencias entre este estudio y los realizados por Vázquez-Bader (1988 y 1996) en la zona frente a la Laguna de Términos, se debieron principalmente a la densidad y a la biomasa más que a la riqueza, debido, en gran medida, a la escala de estudio, al esfuerzo de muestreo y tal vez, al esfuerzo pesquero.

LITERATURA CITADA

- Arreguín-Sánchez, F., Schultz-Ruiz, L. E., Gracia, A., Sánchez, J. A., Alarcón, T. A., 1997. Las Pesquerías de Camarón de Altamar: Explotación, Dinámica y Evaluación. In: Flores-Hernández, D., Sánchez-Gil, P., Seijo, J.C., Arreguín-Sánchez, F. (Eds.), Análisis y Diagnósticos de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica, 7, pp. 145-172.
- Balsam, W. L., Beeson, J. P., 2003. Sea-floor sediment distribution in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research I* 50, 1421-1444.
- Bauer, R. T, Lin, J., 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the Northcentral Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 182, 205-222
- Beyst, B., Hostens, K., Mees, J., 2001. Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium: temporal variation. *Journal of Sea Research* 46, 281-294.
- Boesch, D. E., 1973. Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Road area, Virginia. *Marine Biology* 21, 226-244.
- Boswell, M. T., Patil, G. P., 1971. Chance mechanisms generating the logarithmic series distribution used in the analysis of number of species and individuals. In: Patil, G.P., Pielou, E.C., Waters, W.E. (Eds.), *Statistical Ecology: Spatial Patterns and Statistical Distributions*. Pennsylvania State University Press, University Park, pp. 99-130.
- Botello, A.V., Ponce-Vélez.G., Toledo, A., Díaz-González G., Villanueva, S, 1992. Ecología, Recursos Costeros y Contaminación en el Golfo de México. In: Botello, A. V., Rojas, G, J., Benítez, J.A., Zárate, L. (Eds.), *Golfo de México, Contaminación e Impacto ambiental: Diagnóstico y Tendencias*. EPOMEX Serie científica, 5, pp. 73-98.
- Botello, A.V., Ponce-Velez, G., Toledo, A., Díaz-González, G., Villanueva, S., 1996. Ecología, recursos costeros y contaminación en el Golfo de México. In: Botello, A.V., Rojas-Galaviz, J.L., Benitez, J.A., Zárate-Lomeli, D. (Eds.), *Golfo de México, Contaminación e Impacto Ambiental: Tendencias y Diagnóstico*. Universidad Autónoma de Campeche, México, pp. 25-44.
- Bremner, J., Rogers, S., Frid, C., 2006. Matching Biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems* 60, 302-316.
- Brown, C. J., Cooper, K. M., Meadows, W. J., Limpenny, D. S., Rees, E. I., 2002. Small scale mapping of sea-bed assemblages in the eastern English Channel using sidescan sonar and remote sampling techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54, 263-278.
- Carranza-Edwards, A., Rosales-Hoz, L., Monreal-Gómez, A., 1993. Suspended sediment in the southeastern Gulf of Mexico. *Marine Geology* 112, 257-269.
- Castrejón, H., Pérez-Castañeda, R., Defeo, O., 2005. Spatial structure and bathymetric patterns of penaeoid shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Fisheries Research* 72, 291-300.

- Cedeño-Campos, R., 1976. Contribución al conocimiento de los portúnidos (Crustácea-Decápoda-Brachyura) de las costas mexicanas del Golfo de México y de las costas orientales de Venezuela. Tesis Maestría-UNAM, Facultad de Ciencias. 424 pp.
- CNA (Comisión Nacional del Agua de México), 2005. Situación de los recursos hídricos. Gerencia de aguas superficiales e ingeniería de ríos. Comisión Nacional del Agua, México, Mexico City, Technical Report, 38 pp.
- Connell, J.H., 1975. Ecology and Evolution of Communities. Some mechanisms producing structure in natural communities. In: Cudy, M.L., Diamond, J.M. (Eds.), Belknap Press Cambridge Mass, USA, pp. 460-490.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O.W., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111, 1119-1144.
- Czitrom, S., Ruiz F., Alatorre, M., Padilla, A., 1986. Preliminary study of a front in the Bay of Campeche, México. In: Nihoul J. (Ed.), *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier, Oceanography Series, Amsterdam, 42, pp. 301-311.
- Dall, W., Hill, B. J., Rothlisberg, P. C., Staples, D. J., 1990. The biology of the Penaeidae. In: Blaxter, J.H.S., Southward, A.J., (Eds.), *Advances in Marine Biology*, Academic Press, London, 27, pp. 489-550.
- De Lanza Espino, G., Gómez-Rojas, J. C., 1997. Características físicas y químicas del Golfo de México. In: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Compiladores), *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. INE-SEMARNAT, México, 1, pp. 626-657.
- De la Lanza Espino, G., 1991. *Oceanografía de Mares Mexicanos*. AGT Editor, México, D.F. 569 p.
- De Léo, F. C., Pires-Vanin, A. M. S., 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems* 60, 268-284.
- Díaz-Aguilar, C., 2001. Patrón de distribución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la meiofauna en un gradiente batimétrico del sector occidental del Golfo de México. Tesis Licenciatura (Biólogo)-UNAM, Facultad de Ciencias. 67 p.
- Díaz-Flores, M. A. 2004. Estudio de las corrientes en la Bahía de Campeche utilizando un perfilador acústico Doppler (ADCP). Tesis de Maestría-UNAM. Facultad de Ciencias, México D.F. 66 p.
- Elliot, B., 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* 12, 1292-1309.
- Escobar-Briones, E. G., Soto, L., 1997. Continental Shelf biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 17(6), 585-604.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., Williams, C. B. M., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12, 42-58.

- Flores-Hernández, D., Sánchez-Gil, P., Seijo, J., Arreguín-Sánchez, F., 1997. Análisis y Diagnóstico de recursos pesqueros críticos del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche, SEP FOMES. 445 p.
- Frid, C. L. J., Hansson S., Ragnarsson S., Rijnsdorp, A., Steingrímsson, S., 1999. Changing levels of predation on benthos as a result of exploitation of fish populations. *Ambio* 28(7), 578-582.
- Gage, J. D., 1996. Why are there so many species in deep-sea sediments?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200, 257-286.
- García, C. B., Mendoza, N., 2006. Aspectos de la biología de *Portunus spinicarpus* Stimpson 1871 (decapoda: portunidae) en el Golfo de Salamanca, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas Costeras* 35, 235-239.
- García-Montes, J. F., Soto, L. A., Gracia, A., 1988. Cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México: aspectos pesqueros y ecológicos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 52(1), 13-23.
- García, M., 1985. Aspectos biológicos de las especies de los cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México. Tesis Licenciatura (Biólogo). ENEP Iztacala, México, D.F. 105 p.
- Gaytán-Caballero, A., 2005. Estructura comunitaria de los megacrústáceos (órdenes Lophogastrida, Isópoda y Decápoda) del Sur del Golfo de México. Tesis Licenciatura (Biología)-UNAM. Facultad de Ciencias. 125 p.
- Giller, P. S., 1984. *Community structure and the Niche*. Chapman and Hall. New York. 176 p.
- Glémarec, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihand. *Cahiers de Biologie Marine* 5, 33-96.
- Gracia, A., Vázquez-Bader, A. R., Arreguín-Sánchez, F., Schultz-Ruiz, L. E., Sánchez, J. A., 1997. Ecología de camarones peneidos. In; Flores-Hernández, D., Sánchez-Gil, P., Seijo, J.C., Arreguín-Sánchez, F. (Eds.), *Análisis y Diagnósticos de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. Universidad Nacional Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica ,7, P.127-14. 496 p.
- Graham, D. S., Daniels, J. P., Hill, J. M., Day, J. W., 1981. A preliminary model of the circulation of Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México, México 8 (1), 51-62.
- Gómez-Ponce, M. A., 1994. Distribución y abundancia de larvas de *Solenocera* Lucas (Crustacea, Decapada, Solenoceridae) en el suroeste del Golfo de México. Tesis Licenciatura (Biólogo)-UNAM. Facultad de Ciencias, México, D.F., 79 p.
- Gracia, A., 1989. Ecología y Pesquería del Camarón Blanco *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767), en la Laguna de Términos-Sonda de Campeche. Tesis Doctoral-UNAM. Facultad de Ciencias, México. 127 p.
- Gray, J. S., 1974. Animal sediment relationship. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12, 223-261.

- Gray, J., 1981. *The Ecology of Marine Sediments*. 1a Ed. Cambridge University Press, 185 p.
- Green, J. L., Joshua, B. P., 2007. A statistical theory for sampling species abundances. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01101.
- Hendrickx, M. E., Salgado-Barragán, J., 1991. Los estomatópodos (Crustacea: Holplocarida) del Pacífico Mexicano. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del mar y Limnología, Publicaciones especiales 10, 1-200.
- Hernández-Aguilera J., Villalobos-Hiriart, J., 1980. Contribución al conocimiento de los crustáceos decápodos y estomatópodos de la Sonda de Campeche. Secretaría de Marina, México, D.F. Investigaciones Oceanográficas B-80, 1-47.
- Hernández-Aguilera, J., Sosa-Hernández, P., 1982. Crustáceos decápodos y estomatópodos en las costas de Tabasco y Campeche. Secretaría de Marina, México D.F., Investigaciones Oceanográficas B 1 (5), 1-17.
- Hernández Arana, H. A., Rowden, A. A., Attrill, M. J., Warwick, R. M., Gould-Bouchot, G., 2003. Large-scale environmental influences on the benthic macroinfauna of the southern Gulf of Mexico. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 58, 825-841.
- Hernández-Téllez, J., Aldeco, J., Salas de León, D. A., 1993. Cooling and heating due to latent and sensible heat over the Yucatán Continental shelf. *Atmósfera*. 6(4), 223-233.
- Hildebrand, H., 1954. A study of the brown shrimp (*Panaeus aztecus*) grounds in the western Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 3 (2), 223-336.
- Hildebrand, H., 1955. A study of the fauna of the pink shrimp (*Panaeus dourarum*, Burkenroad) Grounds in the Gulf of Campeche. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 4(1), 169-232.
- Hughes, R. G., 1984. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* 15,1-11.
- Johnson, K., 2002. A Review of national and international literature on the effects of fishing on benthic habitats. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO-57. US Department of Commerce. National Oceanic and Atmospheric Administration. National Marine Fisheries Service.
- Jones, A. R., 1986. Spatial and Temporal Variations in a Community of Nektobenthic Invertebrates from Moreton Bay, Queensland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 23, 131-146.
- Jordan-Dahlgren, E., 2004. Los arrecifes coralinos del Golfo de México: Caracterización y Diagnóstico. En: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Compiladores), *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. INE-SEMARNAT. México, 1, 626 p.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. 2nd Edition. Elsevier Science, 853 p.
- Leps, J., Smilauer, P., 1999. *Multivariate Analysis of Ecological data*. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, 110 p.

- Licea, S., Santoyo, H., 1991. Algunas características ecológicas del fitoplancton de la región central de la Bahía de Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, México, D.F. 18(2), 157-167.
- Lloyd, M., Ghelardi, J., 1964. A Table for Calculating the Equitability Component of Species Diversity. *The Journal of Animal Ecology*, 33 (2), 217-225.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. 2a. ed. Princetown University Press, New Jersey. 179 p.
- Mancilla Peraza, M., Vargas Flores, M., 1980. Los primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *Anales de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México 7 (2), 1-12.
- May, R. M., 1975. Patterns of Species Abundance and Diversity. In: Cody, M.L., Diamond, J. (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, U.S.A. 543 p.
- McArthur, R.H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the Natural Academy of Science, U.S.A.* 43, 293-295.
- McGill, B. J., Rampal, S. E., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, H. A., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., White, E. P., 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10, 995-1015.
- Mills, E.L., 1969. The community concept in marine zoology with comments on continua and instability in some marine communities: a review. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26(6), 1415-1428.
- Monreal-Gómez, M. A., Salas de León, D. A., 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. In: Lavín, M.F. (Ed.), *Contribuciones a la oceanografía Física en México*. Unión Geofísica Mexicana, México, D.F., 3, pp. 47-68.
- Monreal-Gómez, A., Salas-de-León, D. A., Velasco-Mendoza, H., 2004. La hidrodinámica del Golfo de México. In: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Compiladores), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. INE. México, pp. 47-69.
- Monreal-Gómez, M.A., Salas de León, D.A., 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional* 29(2), 101-111.
- Moreno, C. E., 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA Zaragoza, España, 1, 84 pp.
- Morin, P.J., 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science Ltd., England, 424 p.
- Odum, E.P., 1972. *Ecología*. 3a. ed. Interamericana, México. 639 p.

- Patrick, R. 1978. The structure of stream communities. In: Cudy, M.L., Diamond, J.M. (Eds.), Belknap Press Cambridge Mass, USA, pp. 445-459.
- Péres , J., (1961). Océanographie Biologique et Biologie Marine. Tomo 1. La vie bentique. Presses Univ. Francia.
- Pianka, E.R., 2000. Evolutionary Ecology. 6a ed. Benjamin/Cummings, San Francisco. 512 p.
- Piccard, J., 1965. Recherches Qualitatives sur les Biocenosis Marines des Subtrats Muebles Dragable de la région marseillaise. Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume 36, 1-160.
- Pielou, E.C., 1975. Ecological Diversity. Interscience, John Wiley and Sons, New York. 165 p.
- Pielou, E.C., 1977. Mathematical Ecology. John Wiley and Sons, New York. 385 p.
- Preston, F.W., 1948. The commonness and rarity of species. Ecology 29, 254-283.
- Ramos, L. 1996. Distribución de Sedimentos en la parte sur del Golfo de México. Informe Técnico No. 2. Laboratorio de Sedimentología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. U.N.A.M México, D.F., 33p.
- Reaka, M. L., 1980. Geographic Range, Life History Patterns, and Body Size in a Guild of Coral-Dwelling Mantis Shrimps. Evolution, 34 (5), 1019-1030.
- Redalje, D.G., Lohrenz, S.E., Fahnenstiel, G.L., 1992. The Relationship between Primary Production and the Export of POM from the Photic Zone in the Mississippi River Plume and Inner Gulf of Mexico Shelf Regions. Texas A & M University Sea Grant College Publications 92-109, 105-110.
- Reiss, H., Kröncke, I., 2004. Seasonal variability of epibenthic communities in different areas of the southern North Sea. ICES Journal of Marine Science 61, 882-905.
- Rojas- Beltrán, R., 1983. Naturaleza de los fondos y fauna asociada a los camarones: *Penaeus (Melicertus) duorarum notialis* Pérez-Farfante, 1967 y *P. (Litopenaeus) schmitti* Burkenroad, 1936 del Caribe Colombiano. Caribbean Journal of Science 19(1-2), 92-96.
- Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A., Santiago-Pérez, S., Méndez-Jaime, C., Doger-Badillo, R., 1994. Study of anthropogenically induced trace metals on the continental shelf in the southeastern part of the Gulf of Mexico. Revista Internacional de Contaminación Ambiental 10(1), 9-13.
- Routledge, R.D., 1980. The Form of Species-Abundance Distributions. Journal of Theoretical Biology 82, 547-558.
- Rulifson, R.A., 1981. Substrates preferences of juvenile penaeid shrimps in estuarine habitats. Contributions in Marine Science 24,35-52.
- Salas de León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Ramírez J.A., 1992. Períodos característicos en las oscilaciones de parámetros meteorológicos en Cayo Arcos, México. Atmósfera 5, 193-205.

- Salas de León, D. A., Monreal-Gómez, M. A., Sanvicente-Añorve, L., Flores-Coto, C., 1998. 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.
- Sanders, H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*. 102, 243-282.
- Semarnap, 2001. Anuario estadístico de pesca. México. Sagarpa. Instituto Nacional de Pesca, Anuario estadístico de Pesca 2000, México.
- Serrano, A., Sánchez, F., García-Castrillo, G., 2006. Epibenthic communities of trawlable grounds of the Cantabrian Sea. *Scientia Marina*, 149-159.
- Shanon, E.C., Wiener, N., 1963. The mathematical theory of communication. 1a. ed. University of Illinois Press, Urbana, 117 p.
- Signoret, M., Monreal-Gómez, M. A., Aldeco, J., Salas-de-León, D. A., 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter, and chlorophyll-a fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69, 153-164.
- Soto, L., Gracia, A.G., 1987. Evaluación de los efectos de hidrocarburos fósiles sobre las poblaciones de camarones peneidos en el Banco de Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 14 (2), 133-146.
- Soto, L., Manickchand-Heileman, S., Flores, E., Licea, S., 1999. Processes that promote decapod diversity and abundance on the upper continental slope of the SW Gulf of Mexico. In: Von Paupel, K., Schram, F.R. (Eds.), *Crustacean Issues*, vol. II. Balkema Publ., pp. 385-400.
- Sparre, P., Venema, S.C., 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. №. 306.1 Rev. 2. Impresos Universitaria, Chile. 420 pp.
- Spivak, E.D., 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55 ° S), distribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas* 25, 69-91.
- Sumida, P. Y. G., Pires-Vanin, A. M. S., 1997. Benthic Associations of the Shelfbreak and Upper Slope off Ubatuba-SP, South-eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 779-784.
- Ter Braak, J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67(5), 1167-1179.
- Thouzeau, G., Robert, G., Ugarte, R., 1991. Faunal assemblages of benthic megainvertebrates inhabiting sea scallop grounds from eastern Georges Bank, in relation to environmental factors. *Marine Ecology Progress Series* 74, 61-82.
- Turner, S., Thrush, S., Cummings, V., Hewitt J., Wilkinson, M., Lee, D., 1997. Changes in epifaunal assemblages in response to marina operations and boating activities. *Marine Environmental Research*, 43 (3), 181-197.

- van Dalssen, J., Essink, K., Tokvig, M., Birklund, J., Romero, J., Manzanera, M., 2000. Differential response of macrozoobenthos to marine sand extraction in the North Sea and Western Mediterranean. *Journal of Marine Science*. ICES 57, 1439-1445.
- Vázquez-Bader, A.R., 1988. Comunidades de macroinvertebrados bénticos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México: Abundancia, distribución y asociaciones faunísticas. Tesis de Maestría-UNAM. Especialización, Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar, U.A.C.P.Y.P., del C.C.H., México, D.F. 141 p.
- Vázquez- Bader, A.R., Gracia-Gasca, A., 1994. Macroinvertebrados bentónicos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *Anales del Instituto de Biología, Publicación especial*. Universidad Nacional Autónoma de México, 12. 113 p.
- Vázquez- Bader, A.R., 1996. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en el suroeste del Golfo de México. Tesis Doctoral-UNAM. Especialización, Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar Oceanografía Biológica y Pesquera. C.C.H. Unidad Académica de los ciclos profesional y de Posgrado. México, D.F. 279 p.
- Vázquez de la Cerda, A.M., 1979. Circulación del agua en el suroeste del Golfo de México. Dirección General de Oceanografía, Secretaría de Marina. México. 26 p.
- Vidal-Lorandi, F., Vidal-Lorandi, V., Rodríguez-Espinosa, P., Zambrano Salgado, L., Portilla-Casillas, J., Rendón-Villalobos, J., Jaimes-de-la-Cruz, B., 1999. Circulación del Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 49, 1-15.
- Vidal, V.M. V., Vidal, F.V., Morales, R., Hernández, A., Pérez-Molero, J.M., 1987. On the influence of cyclonic-anticyclonic ring interactions on the distribution of hydrographic properties in the Gulf of Mexico during the fallo of 1986. *Transaction, American Geophysical Union, EOS* 68 (44), 1-134.
- Vidal, V.M.V., Vidal, V.F., Hernandez, F.A., Meza, E., Zambrano, L., 1994. Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Ocenaography* 50, 559-588.
- Vinuesa, H.J., 2005. Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40(1), 7-21.
- Ward, T.M., Sorokin, J.S., Currie, D.R., Rogers, P.J., McLeay, J.L., 2006. Epifaunal assemblages of the eastern Great Australian Bight: Effectiveness of a benthic protection zone in representing regional diversity. *Continental Shelf Research* 26, 25-40.
- Wei-Rung C., Sen-Hung L., Lee-Shing, F., 1999. Benthic Crustacean Communities in Waters of Southwestern Taiwan and Their Relationships to Environmental Characteristics. *Acta Zoologica Taiwanica* 10(1), 25-33.
- Whiteley, N. M., Taylor E. W., El Haj A. J., 1997. Seasonal and latitudinal adaptation to temperature in crustaceans. *Journal of Thermal Biology* 22 (6), 419-427.
- Wihlm, J. L., 1968. Ecology, Use of biomass unites in Shannon's formula. John Wiley and Sons 153p.

Williams, A.B., 1958. Substrates as a Factor in Shrimp Distribution. *Limnology and Oceanography* 3(3), 283-290.

Williams, A.B., 1984. *Shrimps, Lobsters and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institute Press. Washington D.C., U.S.A. 550 p.

Yañez-Arancibia, A. P., Sánchez Gil, P., 1983. Environmental behaviour of Campeche Sound ecological system off Términos Lagoon, México: preliminary results. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México 10 (1), 117-136.

Yañez-Arancibia, A., Lara-Dominguez, A.L., Flores-Hernández, D., Chavance, P., 1983. Environmental behavior of Terminos Lagoon ecological system, Campeche, Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México 10 (1), 137-149.

Yañez-Arancibia, A., Rojas -Galviz, J., 1990. El Golfo de México una prioridad nacional. *Jaina* 1 (1), 2-4.

Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Jersey. 662 p.

Página de internet consultada:

www.semarnat.gob.mx:app1.semarnat.gob.mx/dgeia/estadisticas_2000/estadisticas_ambientales_2000/