



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

**“Ecología de las comunidades de peces del talud
continental del sur del Golfo de México”**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

José Martín Ramírez Gutiérrez

TUTOR

Dr. Adolfo Gracia Gasca

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

COMITÉ TUTOR

Dr. Xavier Chiappa Carrara

Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Mérida

Dra. Elaine Espino Barr

Instituto Nacional de la Pesca

Dr. Felipe Amezcua Martínez

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán

Dr. Felipe Omar Tapia Silva

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

ASESOR(A) EXTERNO(A):

Dr. Horacio Pérez España

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Unidad Veracruzana

Dr. Steve A. Murawski

Universidad del Sur de Florida

CD. MX., Julio, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



“Ecología de las comunidades de peces del talud continental del sur del Golfo de México”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

José Martín Ramírez Gutiérrez

TUTOR

Dr. Adolfo Gracia Gasca

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

COMITÉ TUTOR

Dr. Xavier Chiappa Carrara

Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Mérida

Dra. Elaine Espino Barr

Instituto Nacional de la Pesca

Dr. Felipe Amezcua Martínez

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán

Dr. Felipe Omar Tapia Silva

Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

ASESOR(A) EXTERNO(A):

Dr. Horacio Pérez España

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Unidad Veracruzana

Dr. Steve A. Murawski

Universidad del Sur de Florida

MÉXICO, CD. MX., Julio, 2019

Índice

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 1 |
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 3 |
| 2. ANTECEDENTES | 8 |
| 2.1. Comunidades de peces | 8 |
| 2.2. Factores ambientales | 9 |
| 3. JUSTIFICACIÓN..... | 11 |
| 4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS..... | 12 |
| 4.1. Hipótesis..... | 12 |
| 4.2. Objetivo general | 12 |
| 4.3. Objetivos específicos..... | 12 |
| 5. ÁREA DE ESTUDIO..... | 13 |
| 5.1. Oceanografía | 13 |
| 5.2. Características físico-químicas del Golfo de México..... | 14 |
| 5.3. Aspectos socioeconómicos..... | 15 |
| 6. MATERIAL Y MÉTODOS | 17 |
| 6.1. Actividades de campo | 17 |
| 6.2. Actividades de laboratorio..... | 18 |
| 6.3. Análisis de datos..... | 18 |
| 6.3.1. Análisis espacial..... | 19 |
| 6.3.1.1. Determinación de los parámetros comunitarios | 19 |
| 6.3.1.2. Análisis de la distribución de los parámetros comunitarios y estructura de las comunidades de peces | 21 |
| 6.3.2. Análisis temporal..... | 24 |
| 6.4. Relación entre la estructura de las comunidades de peces y las variables ambientales | 24 |
| 7. RESULTADOS | 27 |
| 7.1. Análisis latitudinal..... | 34 |
| 7.1.1 Parámetros comunitarios | 34 |

| | |
|--|----|
| 7.1.1.1. Especies dominantes..... | 34 |
| 7.1.1.2. Índices de diversidad..... | 35 |
| 7.1.1.3. Abundancia y biomasa..... | 38 |
| 7.1.1.4. Estructura de las comunidades de peces..... | 39 |
| 7.2. Análisis batimétrico..... | 42 |
| 7.2.1. Parámetros comunitarios..... | 42 |
| 7.2.1.1. Índices de diversidad..... | 42 |
| 7.2.1.2. Abundancia y biomasa..... | 43 |
| 7.2.1.3. Estructura batimétrica de las comunidades de peces..... | 44 |
| 7.3. Análisis temporal..... | 48 |
| 7.3.1. Parámetros comunitarios..... | 48 |
| 7.3.1.1. Índices de diversidad..... | 48 |
| 7.3.1.2. Abundancia y biomasa..... | 49 |
| 7.3.1.3. Estructura temporal de las comunidades de peces..... | 51 |
| 7.4. Relación entre las variables ambientales con la comunidad de peces..... | 52 |
| 8. DISCUSIÓN..... | 57 |
| 8.1. Análisis latitudinal..... | 60 |
| 8.2. Análisis batimétrico..... | 66 |
| 8.3. Análisis temporal..... | 70 |
| 8.4. Relación entre las variables ambientales con las comunidades de peces..... | 73 |
| 9. CONCLUSIONES..... | 77 |
| 10. LITERATURA CITADA..... | 78 |

Índice de figuras

- Figura 1.** Ubicación de los cruceros oceanográficos: zona 2 (abr/2011); zona 3 (nov/2011); zona 4 (ago/2012) y + zona 5 (ago/2013). Alb: Alabama; Atl: Atlántico; Bl: Belice; Camp: Campeche; Cub: Cuba; Fl: Florida; Lous: Louisiana; Mis: Misisipi; Mx: México; Pac: Pacífico; Q Roo: Quintana Roo; Tab: Tabasco; Tmlp: Tamaulipas; Tx: Texas; EU: Estados Unidos; Vrcz: Veracruz; Yuc: Yucatán. 13
- Figura 2.** Acumulación de especies en función de la ecuación de Clench ajustados a las curvas de la colecta para cada una de las zonas muestreadas (zona): **2:** S_{obs} : 103; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 148.58; *pendiente*: 1.13; **3:** S_{obs} : 95; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 173; *pendiente*: 2.04; **4:** S_{obs} : 96; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 150.87; *pendiente*: 1.73; **5:** S_{obs} : 97; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 126.79; *pendiente*: 0.99 y **6:** S_{obs} : 90; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 113.01; *pendiente*: 0.72. 34
- Figura 3.** Especies dominantes con base en su abundancia (**a**) y frecuencia relativa (**b**). 35
- Figura 4.** Diagrama de caja de los índices de diversidad en las distintas zonas de muestreo: **a**) número de especies; **b**) índice de Margalef (D); **c**) diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d**) equidad de Pielou (J). 36
- Figura 5.** Distribución de los valores de los índices de diversidad en cada lance: **a**) número de especies; **b**) riqueza de Margalef; **c**) diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d**) equidad de Pielou (J). 37
- Figura 6.** Diagramas de caja de las zonas de muestreo: **a**) abundancia (ind/ha); **b**) biomasa (kg/ha). 38
- Figura 7.** Distribución de los valores de abundancia en las zonas de muestreo: **a**) abundancia (ind/ha); **b**) biomasa (kg/ha). 39
- Figura 8.** Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) en cada lance. **a**): abundancia (ind/ha) y **b**): biomasa (kg/ha) en las distintas zonas de muestreo. 40
- Figura 9.** Análisis SIMPER para cada una de las zonas de muestreo basado en la abundancia de las especies: **a**) zona 2; **b**) zona 3; **c**) zona 4 y **d**) zona 5. Puntos rojos indican los arrastres en cada una de las zonas correspondientes. 41
- Figura 10.** Diagrama de caja de los índices de diversidad en los distintos niveles de profundidad: **a**) número de especies; **b**) índice de Margalef (D); **c**) diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d**) equidad de Pielou (J). 43
- Figura 11.** Diagrama de caja de los distintos niveles de profundidad: **a**) abundancia (ind/ha) y **b**) biomasa (kg/ha). 44

| | |
|---|----|
| Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances utilizando como variable la abundancia por especie (ind/ha), cada 100 m (a) y por nivel de profundidad (b)..... | 45 |
| Figura 13. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances utilizando como variable la biomasa por especie (kg/ha), cada 100 m (a) y por nivel de profundidad (b)..... | 45 |
| Figura 14. Análisis SIMPER para los distintos niveles de profundidad basado en la abundancia de las especies. a) nivel superior 300 - 500 m; b) nivel intermedio 500 - 800 m y c) nivel inferior 800 - 1200 m. | 47 |
| Figura 15. Diagramas de caja de los índices de diversidad en los distintos periodos climáticos del año: a) número de especies; b) índice de Margalef (D); c) diversidad de Shannon-Wiener (H') y d) equidad de Pielou (J). | 49 |
| Figura 16. Diagrama de caja en los distintos periodos climáticos: a) abundancia (ind/ha) y b) biomasa (kg/ha)..... | 50 |
| Figura 17. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances con base en la: a) abundancia (Ind/ha) y b) biomasa (kg/ha) de las especies en los distintos periodos climáticos del año: S = secas y Ll = lluvias. | 51 |
| Figura 18. Análisis SIMPER de la comunidad de peces en los distintos periodos climáticos del año: a) secas y b) lluvias..... | 52 |
| Figura 19. Relación entre los parámetros comunitarios con las variables ambientales. | 54 |
| Figura 20. Análisis de correspondencia canónica (ACC) para asociar a la comunidad de peces con las variables ambientales. Bemb_gob: <i>Bembrops gobioides</i> ; Chaul_sloa: <i>Chauliodus sloani</i> ; Chaun_suk: <i>Chaunax sukuttsi</i> ; Chlo_aga: <i>Chlorophthalmus agassizii</i> ; Cyt_ros: <i>Cyttopsis rosea</i> ; Dib_atl: <i>Dibranchus atlanticus</i> ; Etm_sch: <i>Etmopterus schultzi</i> ; Lae_barb: <i>Laemonema barbatulum</i> ; Mer_alb: <i>Merluccius albidus</i> ; Monom_ame: <i>Monomitopus americanus</i> ; Nez_aeq: <i>Nezumia aequalis</i> ; Para_truc: <i>Parasudis truculenta</i> ; Per_grey: <i>Peristedion greyae</i> ; Poeci_bean: <i>Poecilopsetta beanii</i> ; Polym_thae: <i>Polymetme thaeocoryla</i> ; Polymi_low: <i>Polymixia lowei</i> ; Pon_long: <i>Pontinus longispinis</i> ; Prio_ste: <i>Prionotus stearnsi</i> ; Scor_disp: <i>Scorpaena dispar</i> ; Syn bell: <i>Synagrops bellus</i> ; Syn_spin; <i>Synagrops spinosus</i> ; Urop_cirr: <i>Urophycis cirrata</i> ; Xenol_dalg: <i>Xenolepidichthys dalgleishi</i> ; Yar_black: <i>Yarella blackfordi</i> | 55 |

Índice de tablas

Tabla 1. Composición de la comunidad de peces del talud continental del sur del Golfo de México. Distribución basada en McEchran (2009) y recursos electrónicos: Eschmeyer (2017); Moretzsohn *et al.* (2017); FishNet 2 (2013); World Register of Marine Species (2017) y Froese y Pauly (2017); OBIS (2019; * Especies que extendieron su distribución al interior del sur del Golfo de México.; ne: Noreste; nw: Noroeste; se: Sureste; sw: Suroeste; Alb: Alabama; Atl: Atlántico; Bah: Bahamas; Bl: Belice; Camp: Campeche; Cb: Caribe; Cub: Cuba; Fl: Florida; Lous: Louisiana; Mis: Misisipi; Mx: México; Q Roo: Quintana Roo; Tab: Tabasco; Tx: Texas; Tmlp: Tamaulipas; EU: Estados Unidos; Vrcz: Veracruz; Yuc: Yucatan. ** Especies que extendieron su distribución batimétrica. 28

Tabla 2. Análisis de similitud (ANOSIM) de Bray-Curtis para comparar las distintas zonas, basado en la abundancia (ind/ha). *R* Global, 0.11; nivel de significancia, 0.1%; 999 permutaciones..... 40

Tabla 3. Análisis de similitud (ANOSIM) para comparar la estructura de las comunidades de peces en los distintos niveles de profundidad: superior, 300 - 500 m; intermedio, 500 - 800 m e inferior, 800 - 1200 m. *R* Global, 0.48; nivel de significancia, 0.1%; 999 permutaciones. 46

Tabla 4. Análisis PERMANOVA para comparar simultáneamente la estructura de las comunidades de peces en las distintas zonas de muestreo y niveles de profundidad. *F* = 1.46, *p* < 0.005%, 999 permutaciones. 48

Tabla 5. Prueba estadística Mann-Whitney para comparar los parámetros comunitarios entre los periodos climáticos: lluvias y secas. 50

Tabla 6. Coeficientes de correlación de Spearman para comprobar relación entre las variables ambientales con los parámetros comunitarios, con un nivel de confianza $\alpha < 0.01$ 53

Tabla 7. Valores de contribución de las variables ambientales respecto a los ejes canónicos y nivel de significancia entre las variables ambientales y la abundancia de las especies..... 56

Tabla 8. Porcentaje de contribución de las especies..... 56

RESUMEN

En esta investigación se describe la estructura de las comunidades de peces demersales en cuatro zonas del talud continental del sur del Golfo de México (GoM) con diferentes condiciones oceanográficas y en distintos periodos climáticos. Se realizaron cinco campañas oceanográficas entre los años 2011 y 2014, en las que se efectuaron 112 lances entre 300 y 1200 m de profundidad, dando un total de 225.97 hectáreas de área barrida. Se obtuvieron 13297 individuos, pertenecientes a 186 especies y 80 familias. La información permitió registrar un incremento en el ámbito de distribución de 18 especies al interior del GoM, y de 35 especies más su distribución batimétrica. La composición de especies y parámetros comunitarios (número de especies, riqueza de especies, diversidad, equidad, abundancia y biomasa) fueron comparados en las distintas áreas, profundidades y periodos climáticos. La riqueza de especies fue alta a lo largo de la zona de estudio, observando una sola estructura comunitaria. Sin embargo, la composición de especies mostró tres estructuras comunitarias de peces distintas respecto a la profundidad: superior (300 - 500 m); intermedio (500 - 800 m); inferior (> 800 m), lo que coincide con la distribución batimétrica de las masas de agua al interior del GoM. Aunque la diversidad de especies fue mayor durante el periodo de lluvias, la mayor abundancia se registró durante el periodo de secas. No se observó una relación significativa de los parámetros comunitarios con las variables ambientales medidas, por lo que los altos niveles de diversidad y abundancia registrados en la parte superior e inferior del talud continental podrían estar mayormente relacionados con la concentración de materia orgánica en estos niveles de profundidad.

ABSTRACT

This research describes the communities of demersal fish in four areas with different oceanographic condition and distinct weather seasons in the continental slope of the southern Gulf of Mexico (GoM). Five oceanographic cruises were carried out through 2011 and 2014.

A total of 112 trawls were done from 300 to 1200 m depth range, summing a 225.79 hectares swept area. A total of 13297 fishes belonging to 186 species and 80 families were recorded. Data allowed to extend the distribution of eighteen species into the southern GoM and 35 species increased its bathymetric range. Species composition and community parameters (number of species, species richness, diversity, evenness, abundance and biomass) were compared in the different areas, depths and weather seasons. Species richness was high throughout the research area and a single community was registered. However, three different communities of fishes related to depth were observed: upper level (300 - 500 m); middle level (500 - 800 m) and deep level (> 800 m), which coincides with the bathymetric distribution of water masses in the GoM. Although the species diversity was higher in the rainy season, the higher abundance was registered during the dry season. There were no significant relationship of the community parameters with the environmental variables measured, so that high diversity and abundance registered in the upper and deeper slope could be related to a high organic matter content in this depth levels.

1. INTRODUCCIÓN

La mayor parte del fondo oceánico se encuentra por debajo de 1000 m de profundidad, cubriendo una extensión cercana a 62% de la superficie total de la tierra (Davies *et al.*, 2007), convirtiéndolo en uno de los ecosistemas más vastos del planeta, en términos de área, número de individuos, biomasa y por lo tanto en la mayor comunidad de animales del planeta (Robinson, 2004). Sin embargo, en la actualidad es el hábitat menos estudiado (Steinberg y Hansell, 2010). Debido a sus condiciones ambientales como temperatura, oxígeno, salinidad, presión hidrostática, sedimentología, productividad, entre otros, han sido mejor documentadas que su biodiversidad, cuyos resultados, de acuerdo a Sanders (1968), mostraban un hábitat físicamente monótono, estable y pobre en especies (Grassle, 1991). Contradictoriamente, esta estabilidad ha permitido que la vida se diversifique localmente con base en las interacciones biológicas, permitiendo la coexistencia de un mayor número de especies (Grassle, 1989).

Estudios más recientes han revelado gran dinamismo en el fondo marino y una relación muy estrecha de especies con el tipo y tamaño del sedimento, con la productividad, el oxígeno y con las corrientes oceánicas, entre otros factores, además de las interacciones ecológicas locales que determinan la diversidad regional, la que a su vez está determinada por procesos oceanográficos (Levin *et al.*, 2001). La interconexión entre estas vastas regiones se da gracias a la gran continuidad geográfica de este hábitat y a la circulación termohalina de las masas de agua, lo que permite una amplia distribución de alimento y especies cosmopolitas (Levin *et al.*, 2001).

Las variaciones estacionales también influyen en las comunidades biológicas del mar profundo; por ejemplo, la productividad primaria de las aguas superficiales determina el flujo de material orgánico cuantitativa y cualitativamente hacia los estratos inferiores, del cual las especies son altamente dependientes (Glover y Smith, 2003). A mayor escala temporal, eventos como “El Niño” también influye en la productividad y consecuentemente en el descenso de material (Timmermann *et al.*, 1999). Recientemente se han documentado los efectos del calentamiento global, el cual puede provocar cambios drásticos en la circulación termohalina con una posterior anoxia del fondo marino (Kennett y Stott, 1991).

Investigaciones realizadas durante las últimas dos décadas han cambiado el concepto de hábitat aislado e imperturbable a uno más sensible y vulnerable a alteraciones naturales y humanas (Davies, *et al.*, 2007). El desarrollo de nuevas tecnologías ha permitido observar el mar profundo, descubriendo gran riqueza de especies y hábitats, lo que ha significado oportunidades para la explotación de nuevos recursos (POST, 2007). En el pasado, el lecho marino ya se utilizaba como depósito final a gran escala de grandes buques, que de la Segunda Guerra Mundial a 1990 sumaron 14.7 millones de toneladas de desperdicios militares (Glover y Smith, 2003). Al final de la guerra y hasta 1976 se depositaron varios millones de toneladas de armas químicas (Thiel *et al.*, 1998), además de gas pimienta y baterías radioactivas, las cuales sumaban 295 000 unidades en 1982, distribuidas en el fondo marino de Europa y EU. Otro tipo de desechos como el drenaje urbano (Thiel *et al.*, 1998), el dragado de sedimentos (Thiel, 2003), y últimamente la inyección de CO₂ son de consecuencias adversas para el fondo marino (Stephens y Van der Zwaan, 2005), especialmente en los ecosistemas bentónicos tales como las comunidades de corales y esponjas debido a los cambios bruscos del pH en su entorno (Reith *et al.*, 2016).

Por otro lado, la industria extractiva del petróleo genera desperdicios como escombros y lodos de origen sintético compuestos por metales pesados, sulfuros e hidrocarburos, los cuales ocasionan contaminación por enriquecimiento orgánico y químico (Grant y Briggs, 2002), lo que inhibe el establecimiento de organismos invertebrados (Raimondi *et al.*, 1997). Referente a la minería marina, se estima que tan solo alrededor de una mina se podría extraer nódulos de manganeso en un área entre 300 y 700 km² en un año, desapareciendo el único sustrato duro formado en millones de años, causando una mortandad de la fauna asociada directamente a estos nódulos (Ramírez-Llodra *et al.*, 2011). Aunque las perturbaciones a los ecosistemas del fondo marino son inciertas, dado la falta de información, se considera que esta actividad tienen múltiples efectos en los diferentes ecosistemas y componentes del hábitat marino (Kaikkonen *et al.*, 2018).

Sin embargo, la actividad pesquera por medio de arrastres del fondo marino es la causa principal de perturbación del lecho marino (Hiddink *et al.*, 2017). Cerca de un cuarto de la pesca marina a

nivel global provino de este tipo de pesca en el periodo 2011 - 2013 (FAO, 2016). Se tienen antecedentes que las especies de este hábitat se empezaron a extraer artesanalmente en los países nórdicos antes del año 1860 (Bergstad y Hareide, 1996) y en Portugal, España e Islas Azores (Gianni, 2003). No fue hasta a partir de 1950 con la invención de buques industriales lo que permitió la búsqueda de nuevas pesquerías a mayor profundidad y con mayor eficiencia (Glover y Smith, 2003). Esta eficiencia se logró con las redes de arrastre, considerada como la más nociva, ya que remueve de manera no selectiva, grandes cantidades de biomasa e impacta físicamente al fondo con la eliminación de sustratos vivos como corales y esponjas. De acuerdo a datos de la FAO, el desembarque de especies del mar profundo tuvo un total de 250.000 toneladas por año, con un esfuerzo pesquero de 285 embarcaciones (Oanta, 2018), sin embargo, estas cifras son difíciles de estimar con certeza dado que muchas de las pesquerías de mar profundo se realizan más allá de la jurisdicción de los países (Norse *et al.*, 2012).

Debido a la biología de estas especies como un lento crecimiento y madurez, así como una baja fecundidad (Koslow *et al.*, 2000), tienen una baja capacidad de recuperación que redundan en tasas de explotación comparativamente muy bajas (Berkes *et al.*, 2006), especialmente en el caso de los tiburones cuya recuperación poblacional después de ser explotadas tomaría décadas e incluso siglos (Sissenwine, 2003). Aunado a ello, la profundidad ya no representa refugio para los elasmobranchios en general, puesto que las pesquerías ya alcanzaron la profundidad máxima registrada para estas especies (Norse *et al.*, 2012). Los colapsos y reducciones de varias pesquerías son evidentes (Devine *et al.*, 2006), algunos ejemplos pertenecen a la familia Macrouridae. Al respecto, de las 400 especies de esta familia, solo en tres géneros recaen las principales capturas, cuyas poblaciones no se han recuperado (Norse *et al.*, 2012). De acuerdo a Devine *et al.* (2006) la reducción de estas poblaciones es de aproximadamente 98%, consideradas en peligro crítico por la UICN.

Algunas experiencias han demostrado que, debido a la falta de información sobre el fondo marino, se ha sobrestimado la productividad de las pesquerías. La conferencia del 2003 sobre gobernanza y manejo de las pesquerías del mar profundo (*Conference on the Governance and Management*

of Deep Sea Fisheries, siglas en inglés) resaltó la necesidad del incremento de información de la dinámica de estas poblaciones, así como las consecuencias ambientales de esta actividad para adecuar las estrategias de manejo, inapropiadas en la mayoría de los casos. Como resultado de esta conferencia se recomendó la generación de información esencial como:

- a) Series de tiempo de los índices de abundancia
- b) Estructura y distribución poblacional
- c) Edad máxima, fecundidad, tasa de crecimiento y mortandad
- d) Frecuencia de tallas
- e) Flujos de energía e interacciones ecológicas
- f) Datos actuales de captura
- g) Objetivos de manejo claros

En el caso de México, de acuerdo con la Carta Nacional Pesquera 2010 (DOF, 2010), la pesca en aguas profundas es excepcional y de manera artesanal. Aunque este tipo de explotación todavía no se ha desarrollado, el ecosistema del mar profundo del territorio ya ha sido impactado por actividades de otra naturaleza, como es el caso de la industria del petróleo. Actualmente se han descubierto siete provincias con potencial de explotación en el mar profundo del sur del GoM, y cuyas reservas de petróleo provenientes de estas aguas fue de 258 millones de barriles en 2016 (Hernández-Martínez, 2017).

Aunque la biodiversidad de los ecosistemas del mar profundo del territorio nacional no ha sido impactada directamente por las actividades productivas, la extracción de hidrocarburos del mar profundo ya es una realidad. Con la cada vez mayor reducción de los recursos biológicos y energéticos de la plataforma continental y la sofisticación tecnológica de las industrias extractivas en el mar profundo, la condición de las comunidades biológicas, especialmente de peces, del talud continental del sur del GoM son inciertas. El deterioro de los ecosistemas del mar profundo

causado por diversas actividades humanas es evidente en varias regiones del mundo. La escasa información acerca de la biodiversidad de este ecosistema trata principalmente sobre invertebrados y microorganismos de manera muy puntual. La diversidad de la comunidad de peces demersales del talud continental del sur GoM es todavía desconocida al igual que su dinámica a una escala espacial y temporal. De este hecho se desprende la importancia de esta investigación, ya que de una manera sistémica se está generando información inédita, nueva y actual de un ecosistema anteriormente inexplorado, lo que contribuirá al conocimiento de las condiciones biológicas en las que se encuentran las comunidades de peces del talud continental del sur del GoM, prístina en términos de explotación comercial, así como al estudio de la biogeografía de las especies, además de las condiciones ambientales que influyen en la dinámica de esta comunidad.

2. ANTECEDENTES

Los recursos biológicos del GoM empezaron a estudiarse a partir de 1850 (Darnell y Defenbaugh, 1990); sin embargo, las investigaciones enfocadas a las comunidades biológicas asociadas al talud y zona abisal iniciaron en la década pasada con la integración de un grupo interdisciplinario. Este grupo desarrolló un programa llamado *Deep Gulf of Mexico Benthos Program* (DGoBP), cuyo objetivo es entender la afectación de la industria del petróleo sobre estos hábitats. En estos trabajos se abordaron temas sobre la estructura de las comunidades y procesos biogeoquímicos (Rowe y Kennicut, 2008). Las investigaciones de este programa concernientes a la biota son referentes a los taxa inferiores como meiofauna y bacterias (Baguley *et al.*, 2006; Deming y Carpenter, 2008; Rowe *et al.*, 2008a), con excepción de Escobar-Briones *et al.* (2008a y 2008b) quienes han realizado trabajos comunitarios de la macrofauna en la zona profunda del sur del GoM.

2.1. Comunidades de peces

Los estudios de las comunidades de peces, considerando a las comunidades como el conjunto de organismos coincidiendo en un área (Krebs, 1985) y tiempos determinados (Begon *et al.*, 1986), en la zona del mar profundo de México son prácticamente inexistentes. La parte norte del GoM en territorio estadounidense, ha sido activamente estudiada durante los últimos años; sin embargo, las investigaciones acerca de las comunidades ícticas son muy escasas, con excepción del trabajo realizado por Ross *et al.* (2010), en el que se comparó la composición de especies en tres diferentes hábitats a más de 1000 m de profundidad, en donde registraron 126 especies. Pequegnat *et al.* (1990), Powell *et al.* (2003) y Wei *et al.* (2012) abordaron aspectos ecológicos de las comunidades de peces y del fondo en general, he hicieron comparaciones de la diversidad y biomasa de distintas secciones del talud continental en el norte del GoM. Entre otros trabajos relacionados con esta comunidad está el de Kendall y Haedrich (2006), en el que por medio de un modelo estimaron la riqueza de peces para el Atlántico. Sutton *et al.* (2008) investigaron la estructura vertical y biomasa relacionada con la topografía de una cordillera oceánica en el Atlántico. Estos mismos autores realizaron un trabajo de la diversidad de peces en el ambiente batipelágico en el mar de los Sargazos, en el que registró 127 especies (Sutton *et al.*, 2010). En el

mar Caribe se encuentra el trabajo realizado por Anderson *et al.* (1985) en el que registraron 35 especies de peces a 2000 m de profundidad.

2.2. Factores ambientales

Los trabajos llevados a cabo sobre la temperatura han sido bien documentados por Morrison y Nowlin (1977), De la Lanza-Espino (1991), Monreal-Gómez y Salas de León (1997), De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas (2004) y Monreal *et al.* (2004). Vidal *et al.* (1990), Biggs (1992) y De Lanza-Espino y Gómez-Rojas (2004) han realizado trabajos relacionados con la distribución vertical de la salinidad. Levin *et al.* (2001), Baguley *et al.* (2006) y Rowe y Kennicut (2008) abordaron la asociación de esta variable con comunidades biológicas de hábitats profundos.

Algunas de las investigaciones acerca de la concentración de oxígeno fueron realizados por la Secretaría de Marina (1972) frente a las costas de Campeche. De la Lanza-Espino (1991) estudió el efecto del anticiclón mexicano de Tamaulipas en el que destacó su influencia a 1000 m de profundidad. Morrison y Nowlin (1977) contribuyeron con el entendimiento de la capa mínima de oxígeno frente a las costas de Veracruz, Campeche y mar Caribe, y Vidal *et al.* (1990) realizaron una investigación en la que determinaron las causas del espesor de esta capa. Por otro lado, las investigaciones acerca de la asociación de esta variable con la diversidad biológica fueron abordadas por autores como Sanders (1968) quien afirmó que una baja diversidad de especies y alta dominancia fueron registradas en las zonas de mínimo oxígeno, no así el trabajo realizado por Levin y Gage (1998). Otros trabajos en los que se relaciona al oxígeno con las comunidades biológicas fueron realizados por Levin *et al.* (2000), Rogers (2000), Levin *et al.* (2001) y Rowe *et al.* (2008a). Rabalais *et al.* (2002) afirmaron que la segunda mayor zona hipóxica del mundo se encuentra en el GoM, adyacente a los ríos Misisipi y Atchafalaya.

Los estudios sobre el flujo de sedimento y materia orgánica hacia el mar profundo y variación estacional han sido realizados por Rowe *et al.* (2008b), Lampitt *et al.* (2010), Martin *et al.* (2010) y Strugnell *et al.* (2011). Entre los trabajos acerca de la distribución de sedimentos en el GoM se

encuentra el de Balsam y Beeson (2003). Sobre la relación entre la comunidad biológica y el tipo de sedimentos, Jumars y Eckman (1983) afirmaron que la mayoría de las especies que habitan el fondo marino se alimentan de los depósitos de detritos orgánicos. La naturaleza de los sedimentos son determinantes en la estructuración de estas comunidades (Levin *et al.*, 2001). La heterogeneidad del tamaño de grano está correlacionada con variaciones espacio-temporales de la diversidad de especies (Etter y Grassle, 1992). Morse y Beazley (2008) encontraron que la materia orgánica contenida en los sedimentos no es el único factor que estructura estas comunidades.

3. JUSTIFICACIÓN

La información acerca de las comunidades biológicas del mar profundo en el territorio mexicano es muy escasa. Con excepción de algunos listados, las investigaciones ecológicas sobre estas comunidades, específicamente de peces, son inéditas. Las especies de estas comunidades, en general, presentan lento crecimiento y madurez, bajas tasas de reproducción, así como la agregación de ciertas especies con fines reproductivos, lo que las hace altamente vulnerables ante las actividades pesqueras, lo cual está bien documentado en países con esta tradición. En México, la inaccesibilidad de este ecosistema, ha permitido una relativa salud de estas comunidades biológicas, al menos en términos de explotación comercial. Sin embargo, la progresiva disminución de los recursos pesqueros y energéticos de la plataforma continental estimulará la búsqueda de alternativas a mayor profundidad, la cual ya empezó con la exploración y perforación de los nuevos yacimientos de petróleo en México, así como en la probable rentabilidad comercial de algunas especies de camarones peneidos.

De estos hechos se desprende la necesidad de nuevos esfuerzos de investigación, que tiendan a llenar la necesidad de información sobre las condiciones actuales de estos recursos biológicos. Este proyecto puede traer nuevos resultados como: la composición y distribución de las especies, conocimiento de la biodiversidad, dinámica espacio-temporal de la comunidad de peces, interconexión de hábitats, áreas y temporadas de agregación con fines reproductivos o de desove, etc. Con ello se pueden generar nuevas líneas de investigación concernientes a las comunidades biológicas del talud continental, como el manejo de recursos biológicos, monitoreo de comunidades, conservación y protección de estos hábitats así como de cambio climático.

Debido al aparente buen estado de conservación de este hábitat, el momento es propicio para el desarrollo de investigaciones relevantes y adecuar una gestión óptima de estos recursos, en el caso de que se utilicen en un futuro, lo que es necesario ante la evidente escasez de los recursos presentes en la plataforma continental y a las experiencias de otros países.

4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

4.1. Hipótesis

Las comunidades de peces están influenciadas por condiciones ambientales como profundidad, temperatura, oxígeno y salinidad, por lo que se espera registrar variaciones espacio-temporales en la estructura de las comunidades de peces demersales en las distintas zonas del talud continental del sur del GoM.

4.2. Objetivo general

- Analizar las variaciones espacio-temporales de la estructura de las comunidades de peces demersales del talud continental del sur del GoM, así como su relación con las variables ambientales.

4.3. Objetivos específicos

- Determinar la diversidad, composición, abundancia y distribución de las comunidades de peces en un gradiente latitudinal, batimétrico y temporal.
- Establecer la relación entre la dinámica espacio-temporal de las comunidades de peces con las variables ambientales.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1. Oceanografía

El GoM es una cuenca semicerrada que se ubica en la zona subtropical, con influencia del océano Atlántico a través del canal de Yucatán y estrecho de Florida (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). Posee una longitud de 1600 km en la línea este-oeste y 1300 km en la línea norte-sur (Fig. 1). Entre 80% y 62% de agua dulce es descargada a través del territorio estadounidense y mexicano, respectivamente. Los aportes permanentes provienen principalmente de los ríos: Pánuco, Coatzacoalcos, Papaloapan, Grijalva-Usumacinta, Champotón, Bravo y Misisipi (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004).

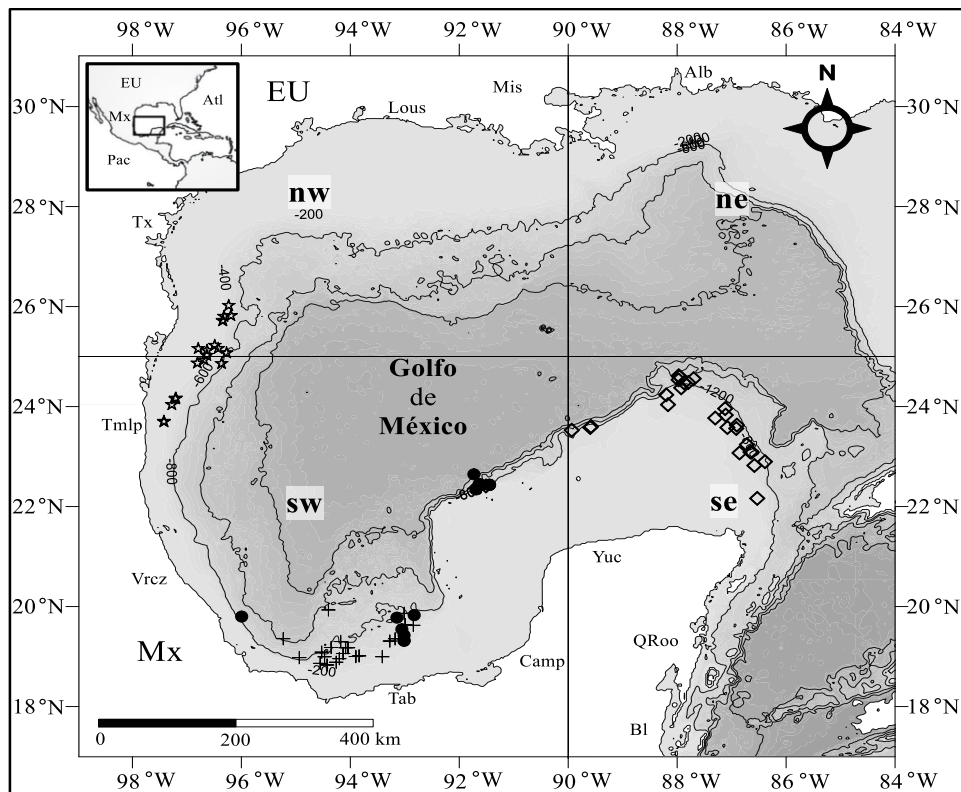


Figura 1. Ubicación de los cruceros oceanográficos: \diamond zona 2 (abr/2011) y zona 6 (ago/2014); \bullet zona 3 (nov/2011); \star zona 4 (ago/2012) y + zona 5 (ago/2013). Alb: Alabama; Atl: Atlántico; Bl: Belice; Camp: Campeche; Lous: Louisiana; Mis: Misisipi; Mx: México; Pac: Pacífico; Q Roo: Quintana Roo; Tab: Tabasco; Tmlp: Tamaulipas; Tx: Texas; EU: Estados Unidos; Vrcz: Veracruz; Yuc: Yucatán.

De abril a mayo se presenta la mayor descarga fluvial en las costas de Estados Unidos después de los deshielos y de septiembre a octubre en las costas de México después de las lluvias continentales (Day *et al.*, 2004).

La circulación oceánica en el GoM se debe principalmente al viento y al transporte de masas de agua a través del canal de Yucatán y del estrecho de Florida (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). En la zona más profunda, la circulación es dominada por la corriente de Lazo, y en la plataforma oeste de Florida por una circulación ciclónica. En el centro y oeste del golfo se encuentran los giros anticiclónicos que se desprenden de la corriente de Lazo. En la plataforma de Texas-Louisiana y Bahía de Campeche se presentan los giros ciclónicos (Day *et al.*, 2004). Los frentes oceánicos son otro factor importante en la circulación, identificados por un gran cambio de la temperatura en la superficie (Monreal-Gómez y Salas de León, 1997).

De acuerdo a autores como Nowlin Jr. (1971) y Vidal *et al.* (1990) se han identificado seis masas de agua en el GoM, de las cuales cuatro se ubican en la parte superficial y cálida (menores a 500 m de profundidad) y dos en la capa profunda y fría (entre 500 y 3650 m de profundidad). Estas masas ingresan al golfo a través del estrecho de Yucatán y de los giros anticiclónicos que migran hacia el oeste (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004).

5.2. Características físico-químicas del Golfo de México

La temperatura de las masas de agua está en función de la circulación local, de la dinámica de corrientes y estacionalidad. Se caracterizan por una temperatura superficial de 28 - 29 °C en verano, incrementándose de noroeste a sureste, debido a la intrusión de la corriente de Lazo. Esta disminuye a 19 °C durante el invierno, debido al viento frío proveniente del norte del continente (De la Lanza-Espino *et al.*, 2004). En un gradiente vertical, en la parte noroeste la termoclina se ubica aproximadamente a 200 m de profundidad, llegando a la profundidad de 1000 m y al este del GoM se estima a 50 m de profundidad hasta alcanzar 4.25 °C a 1600 m de profundidad (Morrison y Nowlin, 1977). La salinidad característica del GoM es de 36.5ups, influenciada por la mezcla de los giros anticiclónicos con la masa de Agua Subtropical Subsuperficial (Biggs, 1992). En las aguas costeras la salinidad es baja debido a la descarga de los ríos y lagunas. Vidal *et al.* (1990) afirmaron que el ingreso de las masas de agua y los giros ciclónico y anticiclónico

determinan la distribución vertical de la salinidad que diluyen las masas de agua desde las capas superiores hasta profundidades de 700 a 1000 m. Los mismos autores observaron una capa de mínima salinidad (34.8 a 34.9 ups) a una profundidad entre 500 y 1000 m, la cual tiene su origen en la masa de Agua Antártica Intermedia. La distribución vertical de la temperatura y salinidad permiten identificar las masas de agua que se introducen a la cuenca del golfo (De la Lanza-Espino *et al.*, 2004).

Al igual que la temperatura y salinidad, los giros ciclónicos y anticiclónicos ejercen una fuerza importante en la distribución espacial y temporal de las propiedades intrínsecas de las masas de agua. Frente a las costas de Campeche, al término de la temporada de lluvias, la concentración de oxígeno pueden llegar a 2.6 ml/l en la superficie, como resultado del ascenso de aguas de fondo, gracias al giro ciclónico (Secretaría de Marina, 1972). Debido al Anticiclón Mexicano de Tamaulipas se observa un hundimiento de aguas superficiales con alta concentración de oxígeno, 4.45 ml/l, hasta 1000 m de profundidad. En los límites del anticiclón y en el entro del ciclón se genera la ascensión de agua, con baja concentración de oxígeno, de 2.5 ml/l a partir de los 120 m de profundidad (De la Lanza-Espino, 1991). En la plataforma de Campeche, Veracruz y el Caribe la concentración de oxígeno es homogénea, con niveles de 4 a 5 ml/l, a partir de la superficie y hasta 250 m de profundidad. Una característica importante es la capa mínima de oxígeno, con concentraciones que van de 2.0 a 3.0 ml/l a una profundidad de 600 m (Morrison y Nowlin, 1977). El espesor de esta capa depende de las características locales de circulación, ya que asciende en los giros ciclónicos y desciende en los anticiclónicos (Vidal *et al.*, 1990).

5.3. Aspectos socioeconómicos

El GoM es un ecosistema compartido en donde habitan 55 millones de personas a ambos lados de la frontera política entre Estados Unidos y México. Es considerado como uno de los grandes ecosistemas marinos del planeta bajo un ámbito ecológico y económico. Al respecto, un rasgo trascendental del GoM es la existencia de 200 sistemas estuario-lagunares, los cuales brindan refugio para la crianza y alimentación de una gran variedad de fauna, muchas de ellas de importancia pesquera. Esta característica determina la productividad acuática de la plataforma continental, desde la Sonda del Misisipi hasta la de Campeche, siendo las plumas estuarinas el vector principal de la interconexión estuario-mar. Se estima que de todo el GoM se obtiene una

captura pesquera de más de 1×10^6 tons/año, sin considerar la pesca incidental, por lo que se le considera uno de los ecosistemas mas productivos del planeta. Sin embargo, históricamente se han desarrollado otro tipo de actividades productivas de importancia capital; algunas de las principales son la extracción de petróleo y gas, la petroquímica, transporte marítimo, la generación de energía eléctrica y turismo, entre otras. En nuestro país 95% de petróleo se extrae de las costas del GoM (Hernández-Martínez, 2017), cuya producción se espera se incremente sustancialmente debido a los hallazgos de nuevos campos petroleros y a la asignación de nuevos contratos para la exploración y extracción de crudo en aguas profundas en el territorio nacional. Por otro lado, 75% de embarque de gran tonelaje utiliza los puertos de esta costa (Day *et al.*, 2004) y 21% del volumen total de la pesca nacional se obtiene en este golfo (DOF, 2010). Paralelo a ello, estas actividades económicas han tenido una enorme repercusión en el deterioro de este ecosistema, de las cuales algunas de las mas graves son la pérdida de hábitat, contaminación del agua, aumento de nutrientes y disminución de descarga de agua dulce al mar, alteración de la dinámica costera, entre otras, lo que ha llevado a una pérdida de biodiversidad con repercusiones sobre estas actividades económicas. De acuerdo con Day *et al.* (2004), de las 551 especies de peces que se explotan en nuestro país, 264 se capturan en estas aguas, de las cuales la mayoría se encuentran al máximo de explotación o sobreexplotadas, experimentado un claro deterioro, superando incluso el promedio mundial (Díaz de León *et al.*, 2004). De esta manera, abordar la realidad de la situación de deterioro a la que se expone este ecosistema, a través de un enfoque técnico-científico, interinstitucional y multidisciplinario es prioritario para optimizar el costo-beneficio de estos recursos, así como robustecer el desarrollo social y económico de toda la región (Day *et al.*, 2004).

6. MATERIAL Y MÉTODOS

El proyecto de investigación contempló el desarrollo de cinco campañas oceanográficas entre los años 2011 a 2014 en el talud continental del sur del GoM. Las áreas para realizar los lances se definieron después de una inspección del fondo marino con la ayuda de ecosondas para ubicar los fondos apropiados a un intervalo de profundidad entre 300 y 1200 metros.

6.1. Actividades de campo

La localización exacta de las estaciones de muestreo en las campañas oceanográficas dependió de las características del fondo en cada una de las zonas muestreadas. Para determinar la batimetría y la existencia de fondos apropiados para los lances se hizo un reconocimiento previo del fondo con la ecosonda multihaz EM300 y la ecosonda de penetración TOPAS PS18 del B/O JUSTO SIERRA. Una vez ubicadas estas zonas se realizaron lances de 30 minutos en promedio, a una velocidad de 1.8 km/h (2 nudos), lo que equivale a poco menos de 2 km de arrastre. Las muestras fueron obtenidas con una red de arrastre camaronera semicomercial con abertura de boca de 18 m, una abertura de malla de 4.5 cm y un sobrepaño de 1.5 cm de abertura. La información hidrológica como profundidad, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto se obtuvieron en cada lance en un gradiente batimétrico por medio de un CTD SEABIRD SBE9 PLUS. Simultáneamente se registraron otros datos como fecha, posición inicial y final de maniobra, rumbo, tiempo de maniobra y arrastre, longitud y ángulo del cable, así como observaciones generales.

La captura total de peces obtenida en cada lance fue pesada con una balanza de reloj Esnova con capacidad de 10 kg y posteriormente depositados en bolsas de plástico con su respectiva etiqueta y fijados en formol al 10 %.

6.2. Actividades de laboratorio

Las muestras fueron hidratadas por 48 hrs para su identificación taxonómica. La determinación de las especies se realizó con las guías de identificación de Carpenter (2002) y literatura especializada (Bradbury, 1980; Das y Nelson, 1996; Nielsen *et al.*, 1999 y Franco *et al.*, 2009), así como en www.fishbase.org. Cada individuo identificado fue contabilizado y pesado con una balanza electrónica LG 501 A, con capacidad de 500 g y precisión de 0.1 g. Posterior a la identificación y procesado, las especies se conservaron en alcohol al 70% para la elaboración de una colección ictiológica. Con esta información se elaboró una matriz de abundancia de las especies para cada zona de muestreo, la cual fue procesada para determinar las características de la estructura de las comunidades de peces.

6.3. Análisis de datos

Con la información generada en las distintas zonas se evaluaron los datos ambientales y biológicos para cada uno de los lances en un gradiente espacial y temporal.

Suficiencia del muestreo

Para evaluar la consistencia del inventario ictiológico se utilizó el modelo de acumulación de especies de Clench. Este modelo permite predecir la riqueza de especies o conocer la eficiencia del esfuerzo aplicado al muestreo para adicionar un determinado número o porcentaje de especies a la muestra (Soberón y Llorente, 1993). La probabilidad de encontrar una nueva especie aumenta junto con el tiempo en campo, disminuyendo eventualmente conforme la experiencia en campo (Moreno, 2001). La acumulación consecutiva de individuos produce esta curva, la cual es suavizada por medio de una rarefacción basada en los individuos (Colwell *et al.*, 2004). Puede ser calculada mediante la siguiente ecuación 1:

$$E(S) = \frac{ax}{1+bx} \dots\dots\dots \text{Ecuación 1}$$

Donde:

a: Es la ordenada al origen (Y), representando la tasa de incremento de las especies al inicio del muestreo.

b: Es la pendiente de la curva

x: Es el número acumulativo de muestras.

De esta manera, conforme aumenta el esfuerzo de muestreo para encontrar nuevas especies la curva se aproxima a la asíntota o cuando la pendiente es cercana a < 0.1 , se considera un inventario confiable. Este modelo es el más utilizado y ha demostrado un buen ajuste a la mayoría de las situaciones reales, haciéndolo recomendable para investigaciones en sitios de áreas extensas (Soberón y Llorente, 1993). Por otro lado, este método permite estandarizar la riqueza de especies de distintos trabajos con distintas metodologías y niveles de esfuerzo haciéndolo de gran utilidad (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

6.3.1. Análisis espacial

6.3.1.1. Determinación de los parámetros comunitarios

Especies dominantes.

Tomando en cuenta el total de los lances, se determinaron las especies más representativas por medio de su abundancia y frecuencia relativa.

Índices de diversidad

Los siguientes índices proporcionan información acerca de la estructura de las comunidades al considerar el número de especies y abundancia de cada una de ellas (Magurran, 1988).

I. Índice de riqueza de especies de Margalef (*D*) (1958) (ecuación 2):

$$D = \frac{S - 1}{\log(N)} \dots\dots\dots \text{Ecuación 2}$$

Este índice se basa en la relación entre el número total de especies S en una comunidad y el número total de individuos observados N .

II. Índice de Shannon-Wiener (H') (1963, Moreno, 2001), de acuerdo con la ecuación 3:

$$H'_n = \frac{N \log N - \sum n_i \log n_i}{N} \dots\dots\dots \text{Ecuación 3}$$

Donde: N = número total de individuos observados y n_i = número de individuos de la especie i .

III. Equidad de Pielou (J') (1975, 1977) (ecuación 4):

$$J' = \frac{H'}{\log(S)} = \frac{H'}{H'_{max}} \dots\dots\dots \text{Ecuación 4}$$

En donde H' corresponde a la diversidad obtenida en el muestreo y H'_{max} es relativa al valor máximo que puede obtener cuando todas las especies en las muestras están perfectamente uniformes con los mismos individuos por especie.

Abundancia y biomasa

En cada uno de los lances se estimó la abundancia (ind/ha) y biomasa (kg/ha) basados en el área de barrido, la cual se determinó con la distancia recorrida por el buque por medio de un GPS y considerando un factor de abertura de la red de 0.6.

6.3.1.2. Análisis de la distribución de los parámetros comunitarios y estructura de las comunidades de peces

Con los valores obtenidos de los parámetros comunitarios se generaron representaciones gráficas por medio de un Sistema de Información Geográfica con el software Quantum-GIS versión 2.2, con el propósito de representar los patrones de distribución de las comunidades de peces en las diferentes zonas de estudio.

Posteriormente se evaluó las diferencias significativas de los índices de diversidad, así como de la abundancia y biomasa de las comunidades de peces en las diferentes zonas de estudio y profundidades, para lo cual se empleó la prueba de Kruskal-Wallis. Este es un método no paramétrico basado en rangos para comparar más de dos muestras (Whitlock y Schluter, 2009).

Para la determinación de la estructura de las comunidades de peces en las diferentes zonas y niveles de profundidad, se utilizaron los métodos estadísticos multivariados no paramétricos con el uso del software PRIMER V. 6. Algunas de las ventajas principales de los métodos no paramétricos es que no asumen ningún tipo de distribución de los datos a analizar, ya que construye sus propias distribuciones y valores críticos por medio de permutaciones, por lo que puede trabajar con un número de muestras pequeño sin afectar los niveles de significancia Legendre y Legendre (2000). Para ello, la matriz de datos de las especies, con base en el número de individuos así como en su abundancia y biomasa, fue transformada a raíz cuadrada para la elaboración de una matriz de similitud de Bray-Curtis. Esta matriz estandariza valores extremos, equilibrando las diferencias entre especies dominantes y raras, permitiendo visualizar patrones de las comunidades de estudio (Clarke y Ainsworth, 1993). Con ella se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMD), cuyo objetivo es detectar dimensiones que expliquen las similitudes o diferencias entre los elementos que se están analizando. Los elementos distantes entre sí serán más disímiles y de lo contrario, la cercanía entre ellos denota mayor similitud (Legendre y Legendre, 2000).

Para identificar diferencias significativas de la estructura de las comunidades de peces entre las zonas y niveles de profundidad, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) de una vía. Este método calcula los promedios de distancia a partir de la matriz de similitud de Bray-Curtis, entre cada par de muestras o sitios, dentro de cada una de ellas y los contrasta entre la distancia promedio del resto de los sitios (ecuación 5).

$$R = \frac{rB - rW}{\frac{1}{2}M} \dots\dots\dots \text{Ecuación 5}$$

Donde rB es la similitud promedio entre los diferentes sitios y rW es la similitud promedio dentro de cada sitio, ambos basados en rangos. $M = n(n - 1) / 2$, en donde n es el número muestras. El estadístico R , calculado por permutaciones, indica la existencia de diferencias en el modelo (R global), el cual adquiere valores entre 0 y 1, en donde valores cercanos o iguales a 0 representan la misma similitud dentro del grupo y entre los distintos grupos que se comparan, en cambio 1 denota mayor similitud dentro de los grupos que cualquier otro grupo distinto. Posteriormente se construye la distribución nula de R generando de manera aleatoria arreglos a los cuales se les calcula los valores de R . Con los valores calculados de manera aleatoria se construye la distribución de frecuencias contra los que se contrasta el valor de R de los datos. Si el R calculado para la agrupación propuesta es mayor que el R recalculado para el nivel de probabilidad elegido, entonces se rechaza la H_0 de similitud (Clarke y Warwick, 2001).

Para determinar las especies que contribuyen mayormente a las diferencias o similitudes entre las zonas y profundidades, se realizó el análisis de porcentaje de similitud, SIMPER, propuesto por Clarke y Ainsworth (1993). Este análisis se basa en los coeficientes de disimilitud de Bray-Curtis entre dos muestras (j y k), donde la contribución de las especies, $\delta_{jk}(i)$, se define por la expresión matemática (ecuación 6):

$$\delta_{jk}(i) = 100 \left| \delta_{ij} - \delta_{ik} \right| / \sum_i (\delta_{ij} + \delta_{ik}) \dots\dots\dots \text{Ecuación 6}$$

Donde: $\delta_{jk}(i)$, es el promedio de todos los pares (j como primero y k como segundo grupo), para obtener la contribución promedio de las especies $\bar{\delta}_i$ de la disimilitud total entre los grupos j y k . Se obtienen combinaciones de las muestras (j y k) para calcular el promedio $\bar{\delta}_i$, y una medida consistente de la contribución de las especies de todos los posibles pares que se forman es la desviación estándar $DE(\delta_i)$ de $\delta_{jk}(i)$. Por ejemplo, si la contribución de cada especie, $\bar{\delta}_i$, es grande y la desviación estándar $DE(\delta_i)$ pequeña ($\bar{\delta}_i / DE\bar{\delta}_i$) la contribución de la especie será mayor a la disimilitud entre ambos grupos j y k .

Para probar simultáneamente la respuesta de las comunidades de peces entre las zonas y profundidades se aplicó el análisis no paramétrico PERMANOVA. Una de las ventajas de este método es no requerir ningún tipo de distribución. Se utiliza cualquier distancia de similitud/distancia entre centroides, dentro y entre las distintas muestras. La distribución del estadístico F (*pseudo F*) se construye por medio de las permutaciones de estas similitudes para la comprobación de la hipótesis nula de no diferencia entre grupos (ecuación 7).

$$pseudo - F = \frac{SC_{entre}(g-1)}{SC_{dentro}(n-g)} \dots\dots\dots \text{Ecuación 7}$$

En donde SC entre, es la suma cuadrática de las similitudes de la matriz dividida entre el número de muestras. SC dentro, es la sumatoria cuadrática de las similitudes de cada grupo, dividida entre el número de muestras de cada grupo (Anderson, 2001). Suponiendo que la hipótesis nula es verdadera, no hay diferencia de composición o abundancia de las especies, (basados en las medidas de distancia de Bray-Curtis) entre los grupos que se comparan, entonces estos datos pueden ser intercambiables entre estos grupos con lo que es posible obtener por medio de permutaciones un nuevo estadístico F , llamado F^π . Esto origina una distribución de los estadísticos *pseudo F*. Al comparar los valores F obtenidos originalmente con la distribución generada por las permutaciones de la hipótesis nula el valor P es calculado (ecuación 8).

$$P = \frac{(No.deF^{\pi} \geq)}{(No.TotaldeF^{\pi})} \dots\dots\dots Ecuación 8$$

Es importante señalar que los valores originales de la distribución F fueron reutilizados para la nueva construcción de la distribución F^{π} por medio, nuevamente, de permutaciones. El nivel de significancia utilizado por convención es $\alpha=0.05$ para interpretar los resultados, en donde el valor P es la referencia para la interpretación de la hipótesis nula, cuya precisión es mayor al incrementarse las permutaciones. Para el nivel de significancia $\alpha=0.05$ se recomiendan al menos 1000 permutaciones. La hipótesis nula asume que al ser los datos intercambiables entre los distintos grupos que se comparan, son independientes y que tienen una distribución multivariada similar (Anderson, 2001).

6.3.2. Análisis temporal

Con el fin de realizar el análisis temporal, sólo fueron consideradas dos zonas: zonas 2 y 6, por ser la única zona con un muestreo con réplica en los distintos periodos climáticos del año, la primera durante el periodo de secas (mayo, 2013) y la segunda durante lluvias (agosto, 2014). Al igual que el análisis espacial, en función de cada uno de los periodos climáticos se analizaron el número de individuos, la riqueza de especies de Margalef (D) y los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y equidad de Pielou (J), así como también la densidad de las especies en términos de su abundancia (ind/ha) y biomasa (kg/ha). Para el ordenamiento de las comunidades de peces se aplicó un análisis EMD. Con el análisis SIMPER se determinaron las especies con mayor contribución para cada estación del año. Y para comprobar las diferencias significativas entre éstas, se realizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, alternativa a la prueba *t-Student*, cuando no se cumple algún tipo de distribución en específico.

6.4. Relación entre la estructura de las comunidades de peces y las variables ambientales

Para medir la magnitud y dirección con la que se asocian las variables biológicas con las ambientales, se utilizó el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman, el cual no asume

algún tipo de distribución de las variables, debido a que se basa en la ordenación de rangos para hacer predicciones de las probabilidades de distribución de los datos. Su uso es recomendable cuando se presentan valores extremos, puesto que los rangos no son afectados excesivamente por éstos (Whitlock y Schluter, 2009).

Para analizar la influencia de las variables ambientales sobre las especies se utilizó el análisis de correspondencia canónica (ACC). Éste es un método que asocia directamente a dos matrices de datos, una con los registros de abundancia y/o presencia-ausencia de las especies (Y) en diferentes sitios, y otra con las variables ambientales (X), las cuales se consideran explicativas de la abundancia de las especies, ya que describen dichos sitios por sus características ambientales. La información contenida en la matriz de las variables ambientales (X) es considerada en los cálculos de los datos de la matriz de las especies (Y), permitiendo que los ejes de máxima dispersión sean combinaciones lineales de las variables X.

El método ACC combina los conceptos de ordenación (ejes de máxima dispersión) y de regresión, de manera que se producen ejes ortogonales donde se proyectan los datos. La regresión lineal múltiple sirve para modelar una variable respuesta utilizando un grupo de variables explicativas, de manera que las variables ambientales son representadas por ejes, que a su vez provienen de valores teóricos canónicos (eigenvalues o valores propios), los cuales maximizan la asociación con la abundancia de las especies. De esta manera la correlación canónica identifica la estructura óptima de cada conjunto de variables que maximicen su relación (Adryanov, 2008). Cada eje canónico mide el porcentaje de variación de la abundancia de las especies (Legendre y Legendre, 2000). La variancia o inercia total explicada se divide en dos partes: la inercia del subespacio de proyección o el espacio de las variables ambientales, y la inercia del espacio ortogonal al espacio de proyección. Sin embargo, Cliff (1987) sugirió una interpretación basada principalmente en la estructura de los datos más que en sus ponderaciones. Para probar la significancia de las relaciones canónicas se realizó por medio de 1000 permutaciones al azar. Una de las ventajas de este método es que no asume ningún supuesto de normalidad aunque es deseada ya que estandariza la distribución permitiendo una mayor correlación entre las variables (Badii *et al.*,

2007). Además, de acuerdo a Legendre y Legendre (2000) éste es un método adecuado cuando no hay una tendencia lineal en los datos, por lo que asume una relación unimodal para explicar la correlación entre las variables biológicas con las ambientales (Jongman *et al.*, 1987).

7. RESULTADOS

Se consideraron cuatro zonas de muestreo (zonas 2 - 6) en donde se realizaron cinco campañas oceanográficas, dando por resultado 112 lances, sumando un total de 225.97 ha de área barrida. Se obtuvo un registro de 13297 individuos, pertenecientes a 186 especies y 80 familias (Tabla 1). El coeficiente de determinación mostró un buen ajuste del modelo de Clench a los datos del muestreo, con un valor $R^2=0.99$ en cada una de las zonas de muestreo (Fig. 2). A pesar de ello, la pendiente indicó que el inventario dista mucho de estar completo en cada una de las zonas, ya que los valores de la pendiente fueron superiores a 0.1 (zonas 2 - 6: 1.13, 2.04, 1.73, 0.99, 0.72, respectivamente), tal como se observó en el valor proporcional de las especies registradas, con porcentajes inferiores a 80% en cada zona (2 -6: 69.31%; 54.91%; 63.62%; 76.50% y 79.63%, respectivamente), lo cual indica el porcentaje de especies colectadas.

Dieciocho especies extendieron su distribución hacía el talud continental del sur del GoM: *Barbantus curvifrons*; *Benthodesmus simonyi*; *Bregmaceros cantori*; *B. houdei*; *Brotulotaenia nigra*; *Cruriraja atlantis*; *Eptatretus caribbeaus*; *Hoplostethus mediterraneus*; *Laemonema barbatulum*; *Lophiodes beroe*; *Macroramphosus scolopax*; *Neoscopelus michochir*; *Nezumia sclerorynchus*; *Peristedion ecuadorensis*; *P. thompsoni*; *Polyipnus asteroides*; *Rouleina maderensis* y *Ventrifossa mucocephalus*. Algunas de ellas registradas cerca del mar Caribe y al norte del GoM, pero no en el suroeste del mismo.

Cinco especies capturadas son de relevancia comercial en otras partes del mundo. Estas fueron: *Merluccius albidus*, la cual registró una alta frecuencia de captura (50%) y la mayor biomasa de todas las especies, con un total de 72.29 kg, y tallas relativamente grandes (longitud total = 103 - 555 mm). Otras especies de interés comercial, principalmente en el Atlántico Norte (AN): *Hydrolagus mirabilis* con un registro de 13 individuos y *Helicolenus dactylopterus*, *Aphanopus carbo* y *Lophius gastrophysus* con un individuo capturado por especie.

Tabla 1. Composición de la comunidad de peces del talud continental del sur del golfo de México. Distribución basada en McEchran (2009) y recursos electrónicos: Eschmeyer (2017); Moretzsohn *et al.* (2017); FishNet 2 (2013); World Register of Marine Species (2017) y Froese y Pauly (2017); OBIS (2019). * Especies que extendieron su distribución al interior del sur del golfo de México. ne: Noreste; nw: Noroeste; se: Sureste; sw: Suroeste; Alb: Alabama; Atl: Atlántico; Bah: Bahamas; Bl: Belice; Camp: Campeche; Cb: Caribe; Cub: Cuba; Fl: Florida; Lous: Louisiana; Mis: Misisipi; Mx: México; Q Roo: Quintana Roo; Tab: Tabasco; Tx: Texas; Tmlp: Tamaulipas; EU: Estados Unidos; Vrcz: Veracruz; Yuc: Yucatan. ** Especies que extendieron su distribución batimétrica.

| Especie | Zonas (COBERPES) | | | | | Prof. (m) | Distribución y profundidad reportada/m |
|---|------------------|---|---|---|---|-----------|--|
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | |
| <i>Antigonia capros</i> Lowe, 1843 | | X | | | | 300 | Todo/50-900 |
| <i>Antigonia combatia</i> Berry y Rathjen, 1959 | X | | | | | 308 | Fl, Alb, Bl, Cub/68-585 |
| <i>Aphanopus carbo</i> Lowe, 1839 | | | X | | | 823 | Atl, Vrcz/200-2300 |
| <i>Apristurus laurussoni</i> (Saemundsson, 1922) | X | | | | | 562-937 | Mis, Alb, Tx, Fl, Mx/500-1000 |
| <i>Argentina georgei</i> Cohen y Atsaiades, 1969** | X | X | X | X | X | 300-825 | Todo/220-457 |
| <i>Argyrolepecus aculeatus</i> Valenciennes, 1850 | X | | X | X | X | 436-825 | Todo/100-2056 |
| <i>Aristomias tittmanni</i> Welsh, 1923 | X | | | | | 974 | Todo/100-2000 |
| <i>Astronesthes similus</i> Parr, 1927 | | X | | | | 650 | Todo/0-800 |
| <i>Atractodenchelys phirx</i> Robins y Robins, 1970** | | | | X | X | 534-600 | Cub, Fl, Cb, Vrcz/385-425 |
| <i>Baldwinella aurorubens</i> (Longley, 1935) | | X | | X | | 300-611 | ne, nw, Mx/91-610 |
| <i>Baldwinella vivanus</i> (Jordan y Swain, 1885) | | | X | X | | 300 | ne, Mx/20-430 |
| <i>Barathronus bicolor</i> Goode y Bean, 1886 | X | | | | | 904 | Todo/366-1561 |
| <i>Barbantus curvifrons</i> (Roule y Angel, 1931)* | | | X | | | 953 | ne, nw, Fl/0-4500 |
| <i>Bathyclupea argentea</i> Goode y Bean, 1896** | | | X | X | X | 300-677 | Todo/366-677 |
| <i>Bathycongrus dubius</i> (Breder, 1927) | | | | X | | 327 | Todo/120-886 |
| <i>Bathycongrus vicinalis</i> (Garman, 1899) | | | | | X | 477 | Mx, EU, Cb/101-503 |
| <i>Bathygadus favosus</i> Goode y Bean, 1885 | X | X | | | | 904-1068 | Todo/770-2745 |
| <i>Bathygadus macrops</i> Goode y Bean, 1886** | X | X | X | X | X | 494-1068 | Todo/200-777 |
| <i>Bathygadus melanobranchus</i> Vaillant, 1888 | X | X | X | X | | 602-1071 | Todo/400-2600 |
| <i>Bathypterois bigelowi</i> Mead, 1958 | X | | X | | X | 534-780 | Todo/377-986 |
| <i>Bathypterois grallator</i> (Goode y Bean, 1886) | | X | | | | 780 | Todo/878-3980 |
| <i>Bathypterois quadrifilis</i> Günther, 1878 | | X | | | | 939 | Todo/462-1408 |
| <i>Bathypterois viridensis</i> (Roule, 1916) | X | | X | X | X | 593-904 | Todo/476-1477 |
| <i>Bathyroconger vicinus</i> (Vaillant, 1888) | X | X | | | | 600-802 | ne, nw, Tmlp/0>1000 |
| <i>Bembrops anatirostris</i> Ginsburg, 1955** | X | X | X | X | X | 300-611 | Todo/82-538 |
| <i>Bembrops gobioides</i> (Goode, 1880)** | X | X | X | X | X | 300-825 | Todo/82-740 |
| <i>Benthodesmus simonyi</i> (Steindachner, 1891)* | | | | X | X | 436-500 | ne/200-900 |
| <i>Benthodesmus tenuis</i> (Günther, 1877) | | X | X | X | X | 300-825 | nw, ne, Mx/200-900 |
| <i>Bolinichthys supralateralis</i> (Parr, 1928) | | | X | X | X | 599-677 | Todo/40-850 |
| <i>Bregmaceros atlanticus</i> Goode y Bean, 1886 | | | | X | | 300-462 | Todo/50-2000 |
| <i>Bregmaceros cantori</i> Milliken y Houde, 1984* | X | | | | | 812 | ne/0<900 |
| <i>Bregmaceros houdei</i> Saksena y Richards, 1986*** | | | X | | X | 346-611 | ne/>50 |
| <i>Brotulotaenia nigra</i> Parr, 1933*** | | | X | X | | 800-953 | Atl/1000-1100 |
| <i>Caulolatilus cyanops</i> Poey, 1866 | | X | | | | 300-500 | Todo/45-495 |

| | | | | | | | |
|--|---|---|---|---|---------|--------------|----------------------------|
| <i>Centrophorus granulosus</i> (Bloch y Schneider, 1801) | | X | | | 427 | Todo/20-1440 | |
| <i>Chascanopsetta lugubris</i> Alcock, 1894 | X | | | X | 358-426 | Todo/60-3210 | |
| <i>Chauliodus sloani</i> Bloch y Schneider, 1801 | X | X | X | X | X | 300-953 | Todo/0-4700 |
| <i>Chaunax sutkusi</i> Caruso, 1989 | X | X | X | X | X | 321-865 | Todo/200<2000 |
| Chiasmodontidae sp | | | | | | | |
| <i>Chlorophthalmus agassizi</i> Bonaparte, 1840 | X | X | X | X | X | 300-825 | Todo/50-3000 |
| <i>Citharichthys dinoceros</i> Goode y Bean, 1886 | X | | | | X | 336-423 | ne, Qroo, Bl, Cub/180-2000 |
| <i>Coccorella atlantica</i> (Parr, 1928) | | | | | X | 995 | Todo/50-1000 |
| <i>Coelorinchus caelorhincus</i> (Risso, 1810) | X | | X | X | X | 436-800 | Todo/90-1485 |
| <i>Coelorinchus caribbaeus</i> (Goode y Bean, 1885)** | | X | X | X | | 300-825 | Todo/200-700 |
| <i>Coelorinchus occa</i> (Goode y Bean, 1885) | X | X | | X | | 321-820 | Todo/400-2200 |
| <i>Coelorinchus ventrilux</i> Marshall e Iwamoto, 1973** | X | X | X | X | | 300-534 | se, sw/300>500 |
| <i>Coloconger meadi</i> Kanazawa, 1957 | | X | X | | | 494-846 | Todo/366-925 |
| <i>Conocara macropterus</i> (Vaillant, 1888) | X | X | | X | | 354-1071 | Mx/800-2200 |
| <i>Coryphaenoides alateralis</i> Marsahl e Iwamoto, 1973 | X | | | | | 904 | Mx/1035-1116 |
| <i>Coryphaenoides mexicanus</i> (Parr, 1946)** | X | | | | | 534-937 | Mx/730-1600 |
| <i>Coryphaenoides zaniophorus</i> (Vaillant, 1888) | X | | X | X | | 677-1065 | Todo/400-2775 |
| <i>Cruriraja atlantis</i> Bigelow y Schroeder, 1948*** | X | | X | X | | 422-800 | Fl, EU/512-778 |
| <i>Cruriraja rugosa</i> Bigelow y Schroeder, 1958** | X | X | X | | X | 321-825 | Mx/366-1007 |
| <i>Cyttopsis rosea</i> (Lowe, 1843) | X | X | X | X | X | 300-825 | Mx/100>2000 |
| <i>Dactylobatus clarkii</i> (Bigelow y Schroeder, 1958) | X | | | | | 626 | Mx/366-1000 |
| <i>Diaphus dumerilii</i> (Bleeker, 1856) | X | | X | | | 423-823 | Mx/0-850 |
| <i>Diaphus fragilis</i> Taning, 1928 | | | | | X | 823 | Todo/15-1313 |
| <i>Dibranchius atlanticus</i> Peters, 1876 | X | X | X | X | X | 300-1071 | Todo/22-1300 |
| <i>Dicrolene intronigra</i> Goode y Bean, 1883 | | X | X | X | | 321-1071 | Todo/200-1785 |
| <i>Diplacanthopoma brachysoma</i> Günther, 1887 | | | X | | X | 494-766 | Todo/439-1670 |
| <i>Dipturus oregoni</i> (Bigelow y Schroeder, 1958) | X | | | | | 611 | Mx/369-1079 |
| <i>Dipturus teevani</i> (Bigelow y Schroeder, 1951) | | | | | X | 540-800 | Camp/311-840 |
| <i>Diretmoides pauciradiatus</i> (Woods, 1973) | X | X | X | X | X | 321-800 | Todo/0<600 |
| <i>Epigonus denticulatus</i> Dieuzeide, 1950 | | X | | X | X | 354-800 | Mx/130-830 |
| <i>Epigonus macrops</i> (Brauer, 1906) | | | X | | | 766-823 | Todo/550-1300 |
| <i>Epigonus occidentalis</i> Goode y Bean, 1896 | | | | X | X | 573-700 | Vcrz, Tmlp/360-737 |
| <i>Epigonus oligolepis</i> Mayer, 1974 | | | | | X | 540-619 | Mx/380-660 |
| <i>Epigonus pandionis</i> (Goode y Bean, 1881) | | X | X | X | | 419-494 | Camp/200-600 |
| <i>Epigonus pectinifer</i> Mayer, 1974 | | | X | | | 346-677 | Mx/100-1200 |
| <i>Eptatretus caribaeus</i> Fernholm, 1892*** | | | | | X | 597 | Cb/300-400 |
| <i>Etmopterus schultzi</i> Bigelow, Schroeder y Springer, 1953 | X | X | X | X | X | 300-852 | Todo/200-1000 |
| <i>Etmopterus virens</i> Bigelow, Schroeder y Springer, 1953 | X | X | X | X | X | 392-800 | Mx/100-1000 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|----------|------------------------|
| <i>Foetorepus dagmarae</i> (Fricke, 1985) | X | X | | | 336-426 | Todo/91-650 |
| <i>Gadella imberbis</i> (Vaillant, 1888) | X | X | X | X | 300-974 | Mx,Cb/0-2000 |
| <i>Gadomus arcuatus</i> (Goode y Bean, 1886) | X | X | X | X | 321-1068 | Todo/610-1370 |
| <i>Gadomus dispar</i> (Vaillant, 1888) | X | X | | | 611-677 | Tmlp/548-1105 |
| <i>Gadomus longifilis</i> (Goode y Bean, 1885)** | X | X | X | X | 321-1071 | Todo/630-2168 |
| <i>Galeus arae</i> (Nichols, 1927)** | X | X | | X | 358-780 | Mx/250-750 |
| <i>Gibberichthys pumilus</i> Parr, 1933 | X | | | | 746 | Todo/300-1100 |
| <i>Gigantura chuni</i> Brauer, 1901 | | | X | | 346 | Todo/0-1830 |
| <i>Gymthorax kolpos</i> Böhlke y Böhlke, 1980** | | | | X | 336 | Todo/30-300 |
| <i>Halieutichthys aculeatus</i> (Mitchill, 1818) | X | | | | 611 | Todo/8-820 |
| <i>Halosaurus ovenii</i> Johnson, 1864 | X | X | X | X | 321-1068 | Todo/300-2000 |
| <i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809) | | | | X | 426 | Todo/50-1100 |
| <i>Hemantias leptus</i> (Ginsburg, 1952) | X | | | | 611 | Todo/35-640 |
| <i>Heptranchias perlo</i> (Bonnaterre, 1788) | | | x | | 436 | Todo/0-1000 |
| <i>Hollandia hollandi</i> Poey, 1861 | X | X | X | | 300-800 | Mx/230-915 |
| <i>Hoplosthetus mediterraneus</i> Cuvier, 1829* | X | X | X | X | 354-800 | ne/100-1750 |
| <i>Hoplunnis tenuis</i> Ginsburg, 1951 | X | X | | | 302-611 | Todo/30-600 |
| <i>Hydrolagus alberti</i> Bigelow y Schroeder, 1951 | X | X | X | | 494-1068 | Todo/348-1470 |
| <i>Hydrolagus mirabilis</i> (Collett, 1904) | X | X | X | X | 462-812 | Todo/450-1933 |
| <i>Hygophum reinhardti</i> (Lütken, 1892) | X | | | | 427 | Todo/0-1100 |
| <i>Hymenocephalus aterrimus</i> Gilbert, 1905 | X | | | | 619 | Todo/340-1648 |
| <i>Hymenocephalus billsam</i> Marshall e Iwamoto, 1973 | X | | | X | 573-711 | Todo/400-900 |
| <i>Hymenocephalus italicus</i> Giglioli, 1884 | X | X | X | X | 428-800 | Todo/100-1400 |
| <i>Ijimaia antillarum</i> Howell Rivero, 1935** | X | X | X | X | 462-1068 | Todo/439-700 |
| <i>Laemonema barbatulum</i> Goode y Bean, 1883* | X | X | X | X | 426-937 | Q Roo/50-1620 |
| <i>Leptoderma macrops</i> Vaillant, 1886 | X | X | X | X | 700-1065 | Mx/500-2000 |
| <i>Leucoraja garmani</i> (Whitley, 1939)** | X | X | X | X | 300-800 | Mx/37-366 |
| <i>Leucoraja lentiginosa</i> (Bigelow y Schoeder, 1951)** | X | X | X | X | 346-852 | Todo/53-588 |
| <i>Lophiodes beroe</i> Caruso, 1981* | X | X | X | | 462-735 | ne/347-860 |
| <i>Lophiodes monodi</i> (Le Danois, 1971) | X | X | X | | 419-800 | ne, se/366-900 |
| <i>Lophiodes reticulatus</i> Caruso y Suttkus, 1979 | X | | | X | 590-619 | Todo/64-820 |
| <i>Lophius gastrophysus</i> Miranda Ribeiro, 1915 | | | | X | 599 | Todo/40-700 |
| <i>Luciobrotula corethromycter</i> Cohen, 1964 | X | | | X | 606-846 | Mx/220-1830 |
| <i>Macroramphosus scolopax</i> (Linnaeus, 1758)* | X | | | | 308 | ne, nw, Fl, Cub/25-600 |
| <i>Malacocephalus laevis</i> (Lowe, 1843) | X | X | X | X | 300-800 | Todo/200-1000 |
| <i>Malacocephalus occidentalis</i> Goode y Bean, 1885 | X | X | X | X | 308-800 | Todo/140-1495 |
| <i>Merluccius albidus</i> (Mitchill, 1818) | X | X | X | X | 300-852 | Todo/80-1170 |
| <i>Mixomyrophis pusillipinna</i> McCosker, 1985** | | | | X | 593 | Yuc, Fl/391-451 |
| <i>Monolene sessilicauda</i> Goode, 1880 | X | X | | X | 336-1046 | ne, nw, sw/0>3000 |
| <i>Monomitopus agassizii</i> (Nielsen, 1971) | X | X | X | X | 300-1071 | Todo/48-1125 |
| <i>Myctophum nitidulum</i> Garman, 1899 | | | X | | 823 | Todo/0-1537 |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---------|---------------------------|----------------------------|
| <i>Nemichthys scolopaceus</i> Richardson, 1848 | X | | | | 321 | ne, nw, Yuc, Cub/100-4337 | |
| <i>Neopinnula americana</i> (Grey, 1953) | | X | X | | 300-370 | Yuc/0-600 | |
| <i>Neoscopelus macrolepidotus</i> Johnson, 1863 | X | X | X | X | X | 300-852 | ne, nw, Cub, Tab/300-1180 |
| <i>Neoscopelus microchir</i> Matsubara, 1943* | X | | X | X | | 300-814 | ne, nw, Cub, Bah/60-900 |
| <i>Nettastoma melanurum</i> Rafinesque, 1810 | X | X | X | X | X | 300-852 | Todo/37-1647 |
| <i>Nezumia aequalis</i> (Günther, 1878) | X | X | X | X | X | 321-937 | Todo/200-2320 |
| <i>Nezumia cyrano</i> Marshall e Iwamoto, 1973 | X | X | X | X | | 321-1071 | Todo/400-1324 |
| <i>Nezumia sclerorhynchus</i> (Valenciennes, 1838)* | | | X | | | 823-947 | Fl, EU/130-3200 |
| <i>Nezumia suilla</i> Marsahll e Iwamoto, 1973 | X | | | | | 904-1046 | Todo/860-1500 |
| <i>Oxinotus caribbaeus</i> Cervigón, 1961** | | | X | | | 800 | Yuc/420-457 |
| <i>Parasudis truculenta</i> (Goode y Bean, 1896) | X | X | X | X | X | 300-846 | Todo/0>1000 |
| <i>Parazen pacificus</i> Kamohara, 1935 | X | | | | | 300 | Camp, Cub/146-512 |
| <i>Peristedion ecuadoreense</i> Teague, 1961* | X | X | | X | | 392-814 | ne, nw/324-910 |
| <i>Peristedion greyae</i> Miller, 1967** | X | X | X | X | X | 300-1071 | Todo/60-914 |
| <i>Peristedion longispatha</i> Goode y Bean, 1886 | | | X | X | | 302-553 | Todo/101-787 |
| <i>Peristedion miniatum</i> Goode, 1880 | | X | X | X | | 300-500 | Todo/64-910 |
| <i>Peristedion thompsoni</i> Fowler, 1952* | X | | | X | | 358-423 | ne, nw, Cub/115-475 |
| <i>Peristedion truncatum</i> (Günther, 1880) | X | X | X | | X | 336-852 | Vrcz/155-910 |
| <i>Peristedion unicuspis</i> Miller, 1967 | | | | X | | 392 | Mx, Fl, Cub/530 |
| <i>Photostomias guernei</i> Collett, 1889 | X | | | | | 814 | Todo/500-3100 |
| <i>Physiculus fulvus</i> Bean, 1884 | | | X | | | 318 | Tab, Vecz, Camp/200-1500 |
| <i>Poecilopsetta beanii</i> (Goode, 1881) | X | X | X | X | X | 300-825 | Todo/155-1639 |
| <i>Poecilopsetta inermis</i> (Breder, 1927) | X | | | | | 423 | Todo/100-700 |
| <i>Polyipnus asteroides</i> Schultz, 1938* | X | | X | X | | 300-820 | ne, nw/0>1000 |
| <i>Polymetme thaeocoryla</i> Parin y Borodulina, 1990 | X | X | X | X | X | 300-953 | Todo/165-1400 |
| <i>Polymixia lowei</i> Günther, 1859 | X | X | X | X | X | 300-825 | Todo/0>2000 |
| <i>Pontinus castor</i> Poey, 1860 | X | | | | | 300 | Cub, Fl, se/45-400 |
| <i>Pontinus longispinis</i> Goode y Bean, 1896** | X | X | X | | | 300-611 | Todo/50-440 |
| <i>Prionotus alatus</i> Goode y Bean, 1883** | X | | | | | 611 | Yuc/55-457 |
| <i>Prionotus stearnsi</i> Jordan y Swain, 1885 | X | X | X | | X | 308-346 | Todo/11-549 |
| <i>Pristipomoides macrophthalmus</i> (Müller y Jelks, 1848)** | | X | | | | 611 | ne, nw, Camp/110-550 |
| <i>Promethichthys prometheus</i> (Cuvier, 1832) | | | X | X | | 540-609 | ne, Cub, Yuc/80-800 |
| <i>Pseudomyrophis nimius</i> (Böhlke, 1960) | | X | | | | 494 | ne, nw, se/320-755 |
| <i>Pseudoraja fischeri</i> Bigelow y Schroeder, 1954 | X | | | X | | 534-580 | Yuc/412-576 |
| <i>Rinoctes nasutus</i> (Koefoed, 1927) | X | | | | | 500-1068 | ne, nw, Yuc, Cub/1000-4337 |
| <i>Rouleina maderensis</i> Maul, 1948* | X | X | X | | | 852-1068 | ne, Cub/595-1450 |
| <i>Saurida caribbae</i> Breder, 1927 | X | X | X | | | 308-422 | Todo/4-460 |
| <i>Saurida normani</i> Longley, 1935** | X | X | X | | | 300-611 | Todo/25-550 |
| <i>Scopelosaurus smithii</i> Bean, 1925 | | X | | | | 953 | ne, Vrcz/5>3000 |
| <i>Scorpaena dispar</i> Longley y Hildebrand, 1940** | X | X | X | X | X | 300-812 | Todo/0<500 |

| | | | | | | |
|--|---|---|---|---|----------|-----------------------------|
| <i>Scyliorhinus retifer</i> (Garman, 1881)** | X | | X | | 300-812 | Todo/36-550 |
| <i>Setarches guentheri</i> Johnson, 1862 | | | | X | 392 | ne, nw, Yuc, Q Roo/150-780 |
| <i>Sigmops elongatum</i> Günther, 1878 | X | X | X | X | 494-1068 | Todo/500-1200 |
| <i>Sphagemacrurus grenadae</i> (Parr, 1946) | X | X | X | X | 820-1071 | Todo/1000-1960 |
| <i>Squalogadus modificatus</i> Gilbert y Hubbs, 1916 | X | | X | | 865-995 | Todo/50-1740 |
| <i>Squalus cubensis</i> Howell Rivero, 1936** | X | X | X | X | 300-608 | Todo/60-500 |
| <i>Squatina dumeril</i> Lesueur, 1818 | | | X | | 354-370 | Todo/0-1375 |
| <i>Springeria folirostris</i> Bigelow y Schroeder, 1951** | | X | X | X | 354-800 | ne, nw, sw/50-700 |
| <i>Steindachneria argentea</i> Goode y Bean, 1886 | | | X | X | 300-370 | Todo/350-550 |
| <i>Stephanoberyx monae</i> Gill, 1883 | X | X | X | X | 609-1068 | Todo/945-4777 |
| <i>Sternoptyx diaphana</i> Hermann, 1781 | | X | X | X | 577-1065 | Todo/300-3676 |
| <i>Sternoptyx pseudobscura</i> Baird, 1971 | | | X | X | 628-953 | Todo/0>3000 |
| <i>Stomias affinis</i> Günther, 1887 | X | X | | | 611-772 | Todo/0-3180 |
| <i>Symbolophorus rufinus</i> (Tåning, 1928) | | | | X | 327 | Todo/0-3000 |
| <i>Synagrops bellus</i> (Goode y Bean, 1896) | X | X | X | X | 300-947 | Todo/0-2000 |
| <i>Synagrops spinosus</i> Schultz, 1940** | X | X | X | X | 300-825 | Todo/0-700 |
| <i>Synaphobranchus affinis</i> Günther, 1877 | | X | | | 420 | Todo/290-2400 |
| <i>Synaphobranchus oregoni</i> Castle, 1960 | X | X | X | X | 677-1071 | Todo/45-1900 |
| <i>Synchiropus goodenbeani</i> (Nakabo y Hartel, 1999)** | X | | | X | 351-423 | ne, nw, Yuc/47<400 |
| <i>Thaumatichthys binghami</i> Parr, 1927 | X | | | | 1068 | ne, nw, Cub/1000-4032 |
| <i>Torpedo nobiliana</i> Bonaparte, 1835 | | | | X | 540 | ne, nw, Camp, Yuc/0-530 |
| <i>Trachonurus sulcatus</i> (Goode y Bean, 1885) | X | X | X | X | 626-1068 | Todo/700-1500 |
| <i>Trachyscorpia cristulata</i> (Goode y Bean, 1896) | | | | X | 619-628 | ne, Cub, Mx/130-1100 |
| <i>Urophycis cirrata</i> (Goode y Bean, 1896)** | | X | X | X | 300-825 | Todo/27-700 |
| <i>Venefica procera</i> (Goode y Bean, 1883) | X | | X | X | 327-953 | ne, nw, Tmlp, Vrcz/326-2340 |
| <i>Ventrifossa macropogon</i> Marshall, 1973 | X | X | X | X | 300-846 | Tmlp, Yuc/439-1000 |
| <i>Ventrifossa mucocephalus</i> Marshall, 1973*** | X | X | X | X | 300-814 | ne, Cub/450-732 |
| <i>Xenocephalus egregius</i> (Jordan y Thompson, 1905) | X | | X | | 370-423 | Todo/180-440 |
| <i>Xenodermichthys copei</i> (Gill, 1884) | X | | X | X | 590-865 | ne, nw, Vrcz, Tab/100-2650 |
| <i>Xenolepidichthys dalgleishi</i> Gilchrist, 1922 | X | | X | X | 346-547 | Tmlp, Camp/90-900 |
| <i>Yarella blackfordii</i> Goode y Bean, 1896 | X | X | X | X | 321-1071 | Todo/60-2000 |
| <i>Zalieutes mcgintyi</i> (Fowler, 1952) | X | | | | 300 | Todo/70-500 |
| <i>Zenion hololepis</i> (Goode y Bean, 1896) | X | X | X | X | 300-825 | Camp, Tmlp/80<800 |

7.1. Análisis latitudinal

7.1.1 Parámetros comunitarios

7.1.1.1. Especies dominantes

Las especies más abundantes fueron: *Polymixia lowei*, *Parasudis truculenta*, *M. albidus*, *Chlorophthalmus agassizi*, *Dibranchius atlanticus*, *Nezumia aequalis*, *Yarrella blackfordi* y *L. barbatulum*. De las cuales sobresalen *P. lowei* y *C. agassizi*, con una abundancia relativa mayor a 10%, y *D. atlanticus* y *M. albidus* con una frecuencia relativa que rebasa 50% (Fig. 3).

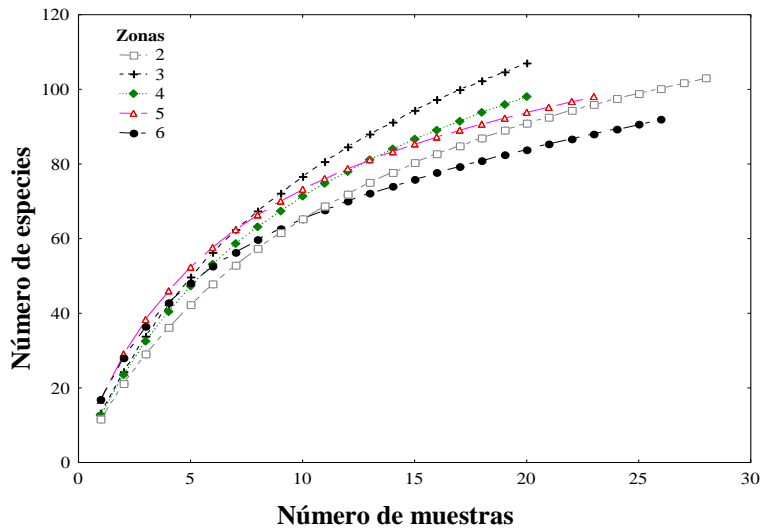


Figura 2. Acumulación de especies en función de la ecuación de Clench ajustados a las curvas de la colecta para cada una de las zonas muestreadas (zona): 2: S_{obs} : 103; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 148.58; pendiente: 1.13; 3: S_{obs} : 95; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 173; pendiente: 2.04; 4: S_{obs} : 96; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 150.87; pendiente: 1.73; 5: S_{obs} : 97; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 126.79; pendiente: 0.99 y 6: S_{obs} : 90; R^2 : 0.99; $S_{total} = a/b$: 113.01; pendiente: 0.72.

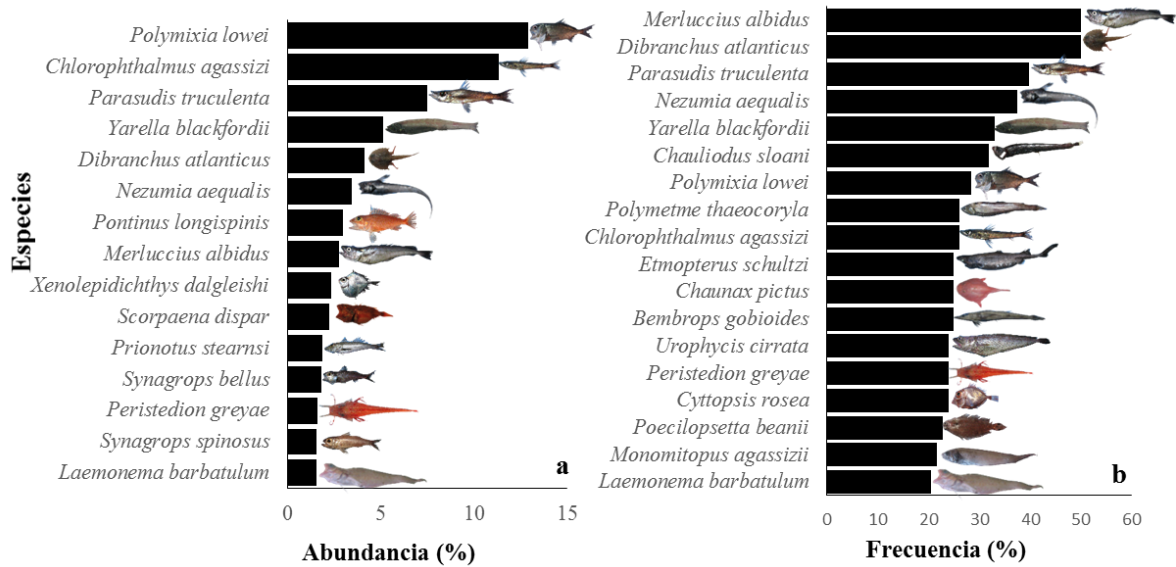


Figura 3: Especies dominantes con base en su abundancia (a) y frecuencia relativa (b).

7.1.1.2. Índices de diversidad

Riqueza de especies

El mayor promedio del número especies por lance se registró en la zona 5, realizada en mayo en el talud de Tabasco y Campeche, zona que comprende la cuenca hidrológica Grijalva-Usumacinta, con un valor de 17.26 (± 9.06), sin registrar diferencias significativas por medio del análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$, $H = 5.56$, $p = 0.13$). En la misma zona el índice de riqueza de Margalef registró su valor máximo (6.55), con un promedio de 3.73 (± 3.52) (Fig. 4a y 4b), aunque la diferencia significativa sólo se encontró en la zona 2, próxima al mar Caribe, ($\alpha = 0.05$, $H = 13.09$, $p = 0.004$). Sin embargo, en varias localidades a lo largo del GoM se registraron valores elevados de riqueza de especies (Fig. 5a y 5b).

Diversidad y equidad

El mayor valor de diversidad fue 2.97, registrado en la zona 3 durante noviembre. En esta zona, ubicada en el talud de Yucatán (Fig. 4c), se registraron valores de diversidad elevados

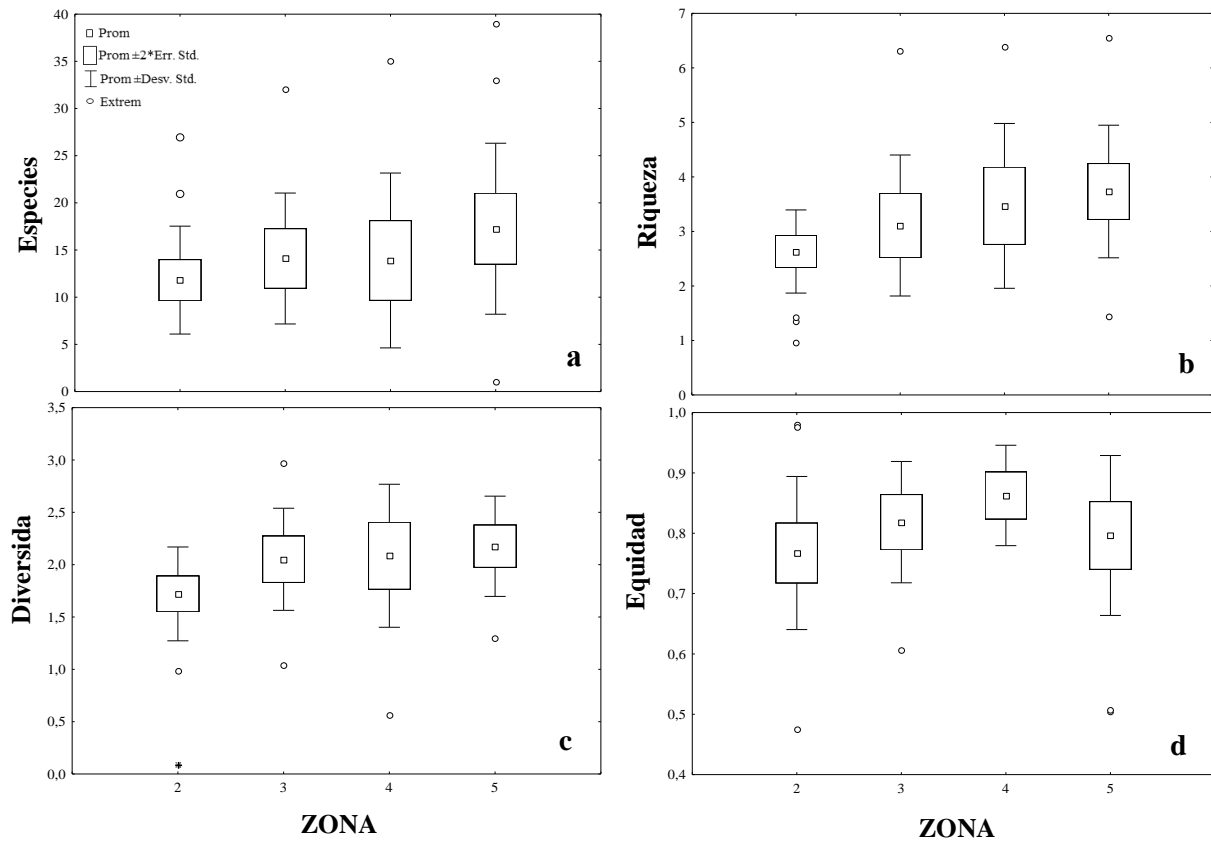


Figura 4. Diagrama de caja de los índices de diversidad en las distintas zonas de muestreo: **a)** número de especies; **b)** índice de Margalef (D); **c)** diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d)** equidad de Pielou (J).

en un número importante de localidades a lo largo del área de estudio (Fig. 5c). La diferencia significativa de este índice se registró nuevamente en la zona cercana al mar Caribe (zona 2) ($\alpha = 0.05$, $H = 12.73$, $p = 0.005$). En cuanto a la equidad, los valores fueron homogéneos y elevados a lo largo del GoM, con promedios que oscilaron entre 0.76 y 0.86 (Fig. 4d y 5d), sin observar diferencias entre las zonas de estudio ($\alpha = 0.05$, $H = 7.20$, $p = 0.06$).

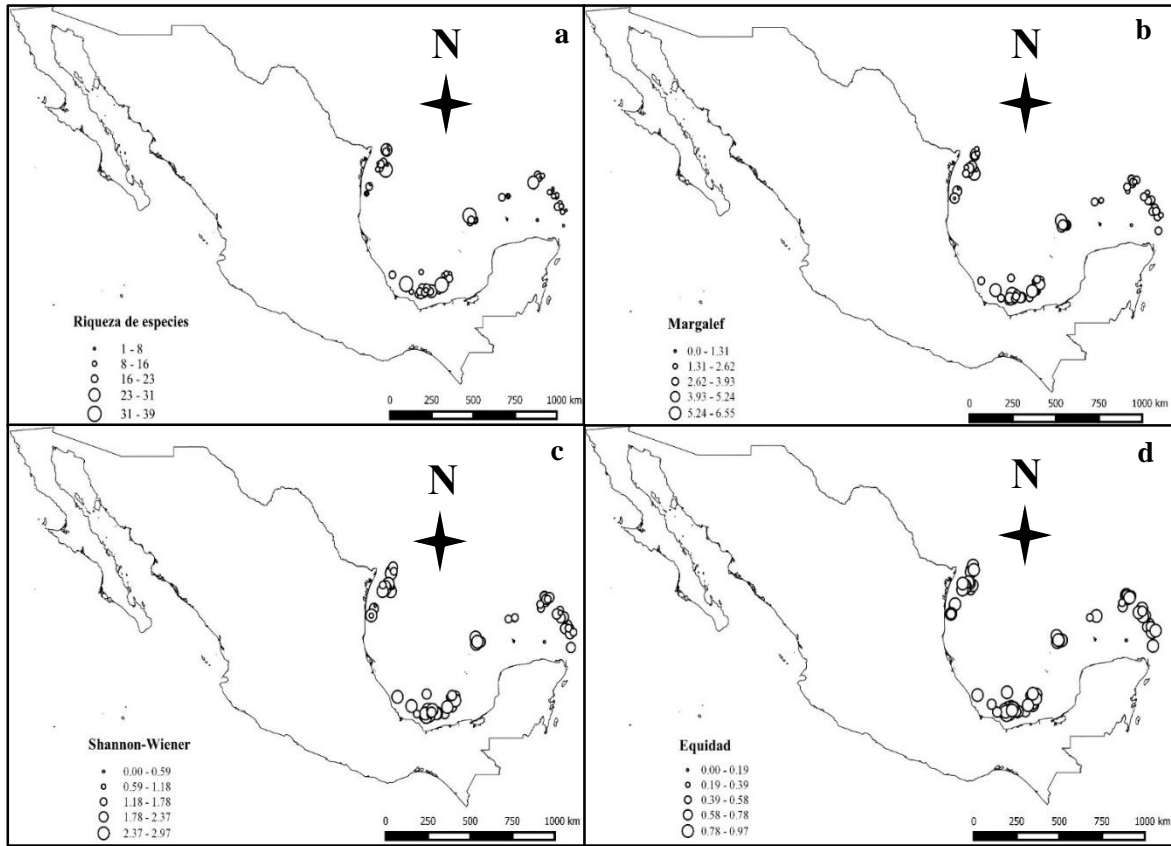


Figura 5. Distribución de los valores de los índices de diversidad en cada lance: **a)** número de especies; **b)** riqueza de Margalef; **c)** diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d)** equidad de Pielou (J).

7.1.1.3. Abundancia y biomasa

La abundancia (ind/ha) registró un valor máximo de 412.46 ind/ha y el mayor promedio con un valor de 76.83 ind/ha (± 113.61) cerca del mar Caribe (zona 2), en el mes de abril (Fig. 6a y Fig. 7a). La menor densidad fue de 0.74 ind/ha, frente a la desembocadura de la cuenca hidrográfica Grijalva-Usumacinta (zona 5), durante el mes de mayo. La mayoría de las localidades presentaron promedios de abundancia inferiores a 83 ind/ha. La mayor biomasa se registró en el mes de noviembre en el talud de Yucatán, en el interior del GoM (zona 3), con un promedio de 4.45 kg/ha (± 3.94) (Fig. 6b), aunque a lo largo del área de estudio se registraron valores de biomásas superiores a 9 kg/ha (Fig. 7b).

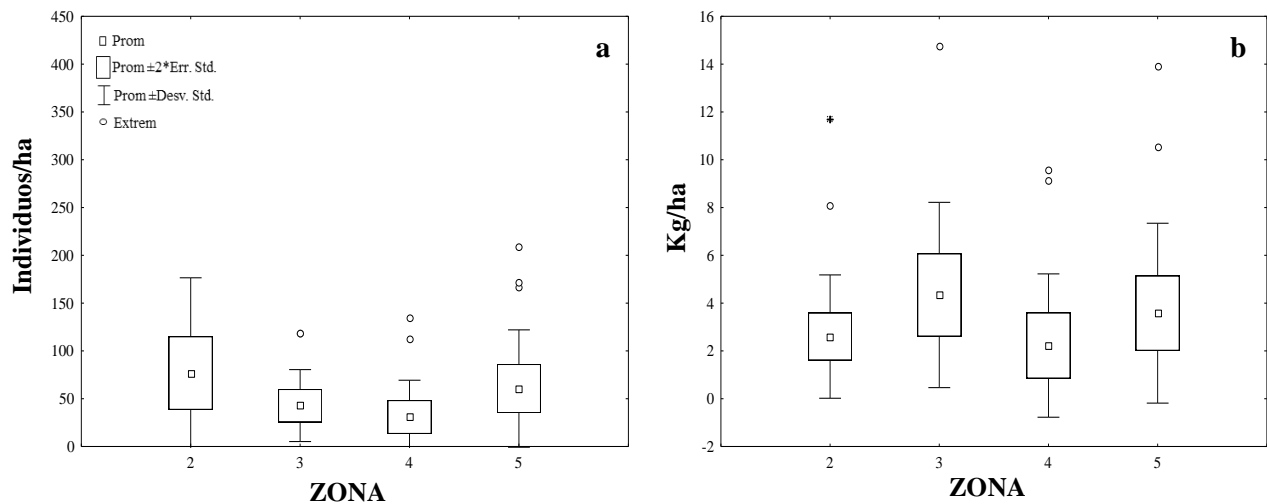


Figura 6. Diagramas de caja de las zonas de muestreo: **a)** abundancia (ind/ha); **b)** biomasa (kg/ha).

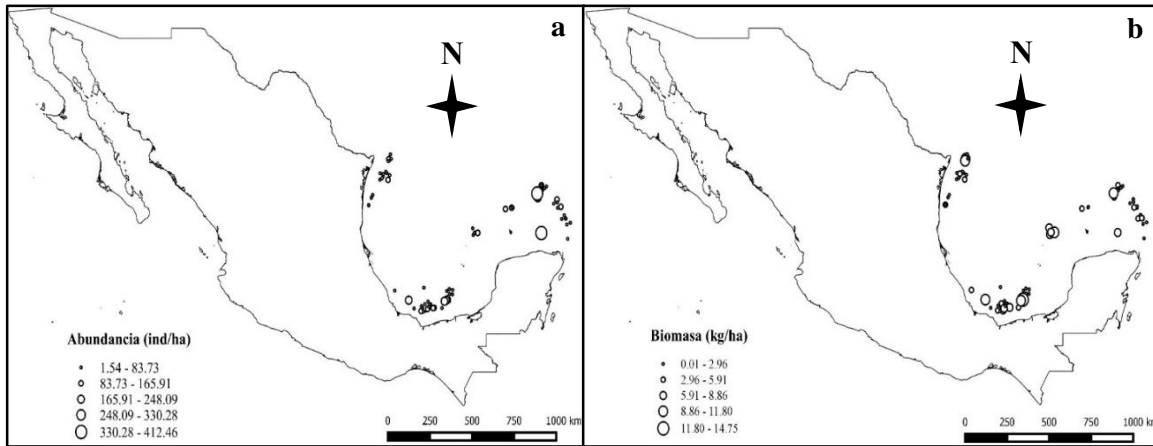


Figura 7. Distribución de los valores de abundancia en las zonas de muestreo: **a)** abundancia (ind/ha); **b)** biomasa (kg/ha).

7.1.1.4. Estructura de las comunidades de peces

El diagrama de escalamiento multidimensional (EMD) reflejó una baja similitud entre las distintas zonas (Fig. 8). Al contrastar la estructura de la comunidad de peces por medio del análisis de similitud (ANOSIM) entre las diferentes zonas (R Global = 0.113, $p < 0.1\%$), no se observaron diferencias significativas entre las distintas zonas, a excepción de la zona cercana al mar Caribe (zona 2) con respecto al resto de las zonas ubicadas al interior del GoM (zonas 3, 4 y 5) (Tabla 2), aunque estas diferencias fueron menores. Sin embargo, de acuerdo al porcentaje de similitud, SIMPER, las especies con mayor contribución son las mismas en toda el área de estudio, aunque su contribución en cada zona fue distinta (Fig. 9).

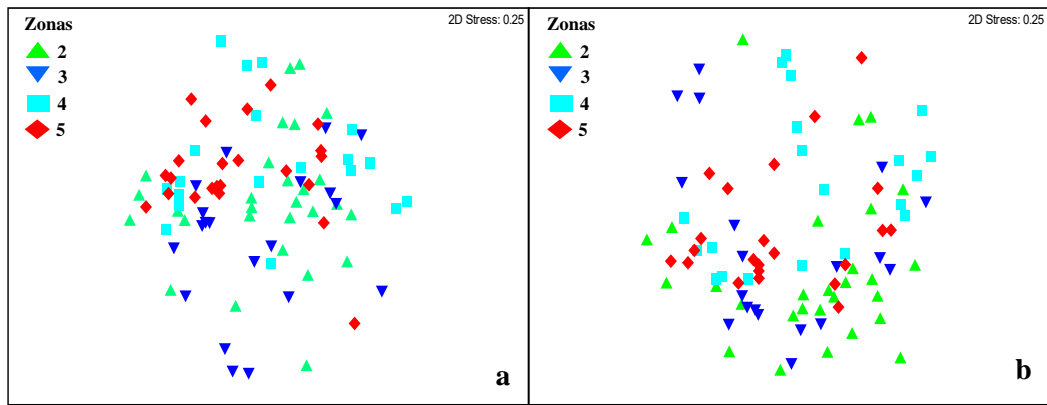


Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) en cada lance. **a)**: abundancia (ind/ha) y **b)**: biomasa (kg/ha) en las distintas zonas de muestreo.

Tabla 2. Análisis de similitud (ANOSIM) de Bray-Curtis para comparar las distintas zonas, basado en la abundancia (ind/ha). *R* Global, 0.11; nivel de significancia, 0.1%; 999 permutaciones.

| ZONAS | R | Significancia % | Perm. Observ. |
|-------|-------|-----------------|---------------|
| 2, 3 | 0.114 | 1 | 9 |
| 2, 4 | 0.16 | 0.2 | 1 |
| 2, 5 | 0.115 | 0.1 | 0 |
| 3, 4 | 0.109 | 0.5 | 4 |
| 4, 5 | 0.062 | 5.3 | 52 |

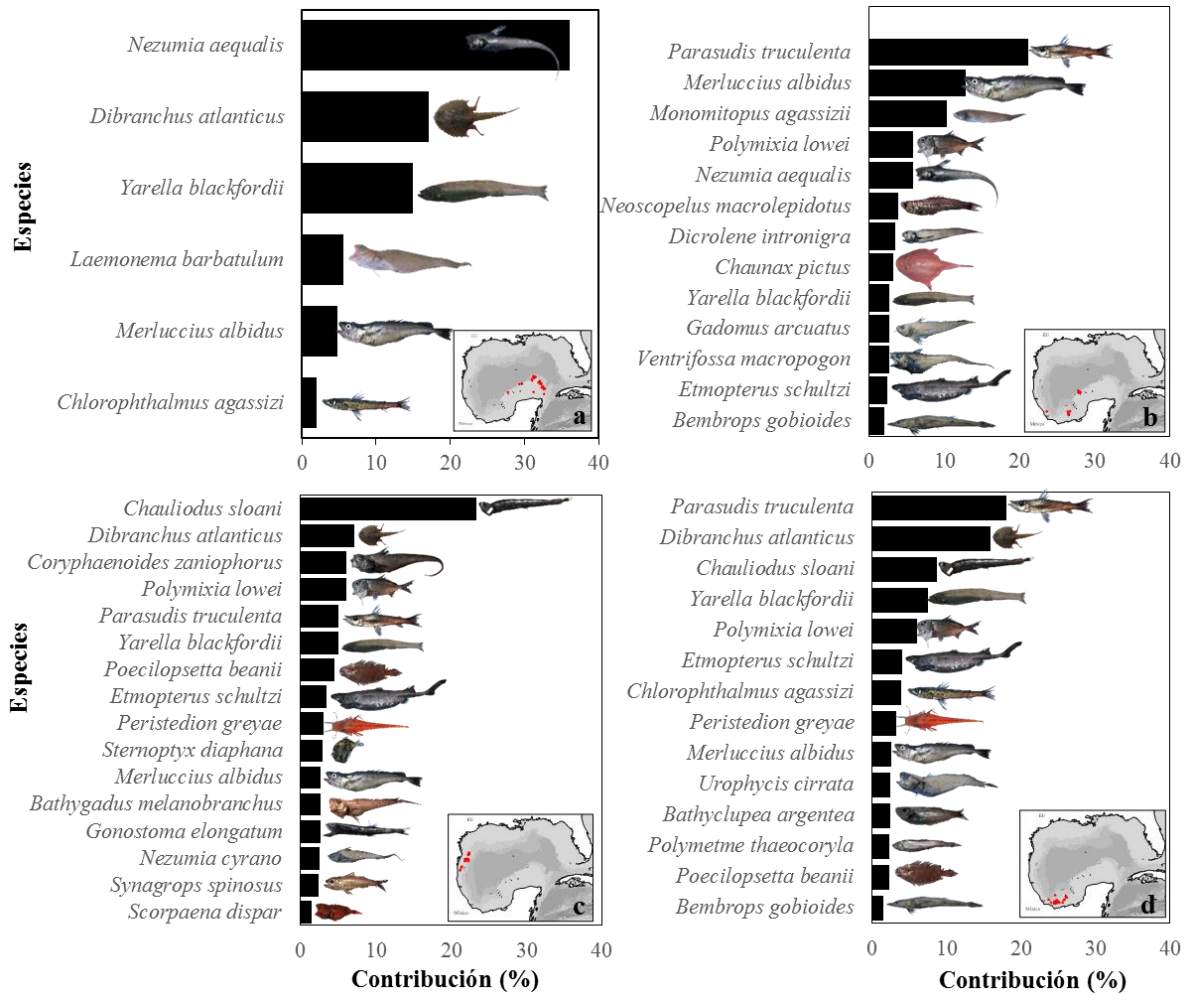


Figura 9. Análisis SIMPER para cada una de las zonas de muestreo basado en la abundancia de las especies: **a)** zona 2; **b)** zona 3; **c)** zona 4 y **d)** zona 5. Puntos rojos indican los arrastres en cada una de las zonas correspondientes.

7.2. Análisis batimétrico

7.2.1. Parámetros comunitarios

7.2.1.1. Índices de diversidad

Riqueza de especies

En un total de 35 especies se registró un incremento en su distribución batimétrica que lo reportado previamente en la literatura (Tabla 1), lo que equivale a 18.18% de las especies registradas en esta investigación y 10.05 % de las especies registradas en el norte y sur del GoM. El mayor número de especies por lance se registró a una profundidad de 400 m, con un promedio de 20 especies (± 9.93), disminuyendo con la profundidad y un ligero incremento de especies a 800 m (16.33 ± 9.94). Precisamente, en los estratos superiores del talud (300 - 400 m de profundidad) se registraron diferencias significativas ($\alpha = 0.05$, $H = 13.57$, $p = 0.059$). Las profundidades intermedias presentaron valores de riqueza de especies inferiores en comparación con los niveles somero y profundo del talud (Fig. 10a y 10b).

Diversidad y equidad

El índice de diversidad de Shannon-Wiener registró su valor máximo a 400 y 800 m de profundidad, con promedios de 2.13 (± 0.50) y 2.37 (± 0.37) respectivamente, sin embargo, la equidad aumentó con la profundidad, registrando un promedio de 0.91 (± 0.04) a 1000 m, en donde coincidió con la menor diversidad de especies (1.79 ± 0.68) (Fig. 10c y 10d). El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') no presentó diferencias significativas a lo largo del gradiente de profundidad, no así la equidad, cuya diferencia significativa se observó nuevamente en los estratos superiores del talud continental (300 - 400 m de profundidad) ($\alpha = 0.05$, $H = 16.35$, $p = 0.02$).

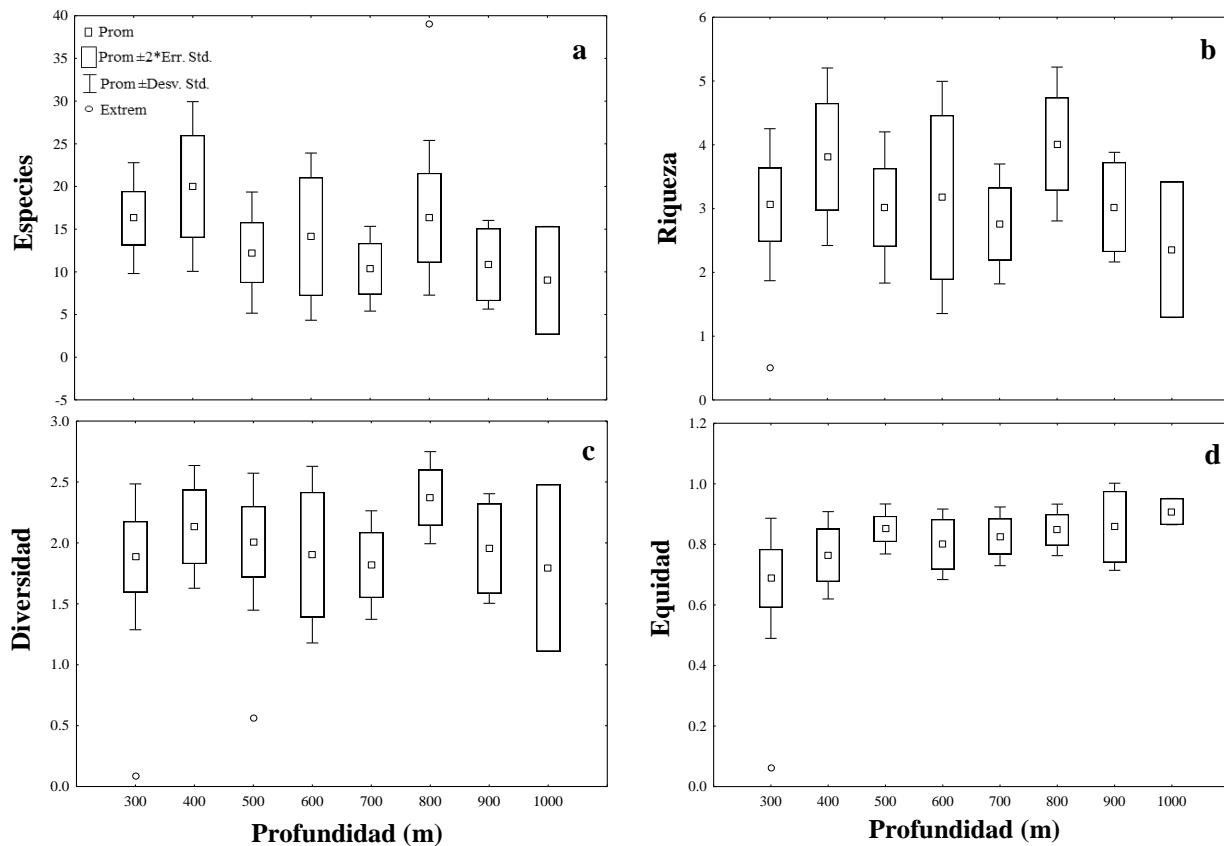


Figura 10. Diagrama de caja de los índices de diversidad en los distintos niveles de profundidad: **a)** número de especies; **b)** índice de Margalef (D); **c)** diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d)** equidad de Pielou (J).

7.2.1.2. Abundancia y biomasa

La mayor abundancia y biomasa se registró en el nivel superior del talud entre 300 y 400 m de profundidad, con un promedio de 104.20 (± 77.33) ind/ha y 5.27 (± 3.67) kg/ha, respectivamente. La abundancia promedio se incrementó ligeramente a 600 y 800 m, sin embargo, en ambos casos la tendencia en general fue de disminución conforme la profundidad se incrementaba. A 500 m de profundidad se registró el mayor valor de biomasa (14.75 kg/ha) aunque en el nivel superior de profundidad (300 - 400 m) la biomasa también fue elevada (Fig. 11).

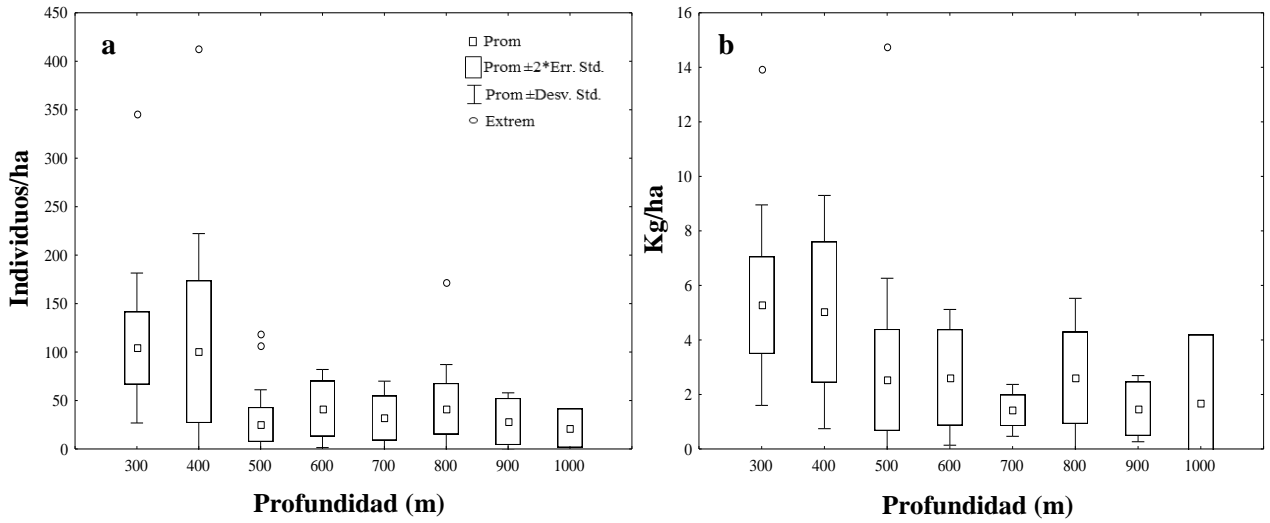


Figura 11. Diagrama de caja de los distintos niveles de profundidad: **a)** abundancia (ind/ha) y **b)** biomasa (kg/ha).

7.2.1.3. Estructura batimétrica de las comunidades de peces

En el diagrama EMD, considerando los valores de abundancia y biomasa se ordenaron tres grupos principalmente: 300 - 500 m (nivel superior); 500 - 800 m (nivel intermedio) y 800 - 1200 m (nivel inferior) (Fig. 12 y 13). Con el análisis de similitud ANOSIM (R Global = 0.408, $p < 0.1\%$) las diferencia significativa de la estructura de las comunidades de peces estuvo entre los niveles de profundidad superior (300 - 500) con el inferior (800 - 1200) (Tabla 3).

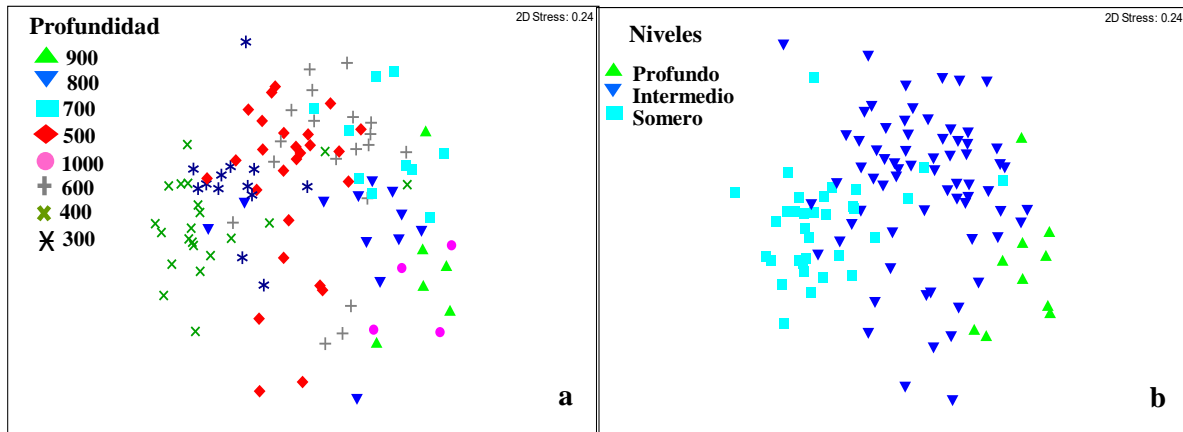


Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances utilizando como variable la abundancia por especie (ind/ha), cada 100 m (a) y por nivel de profundidad (b).

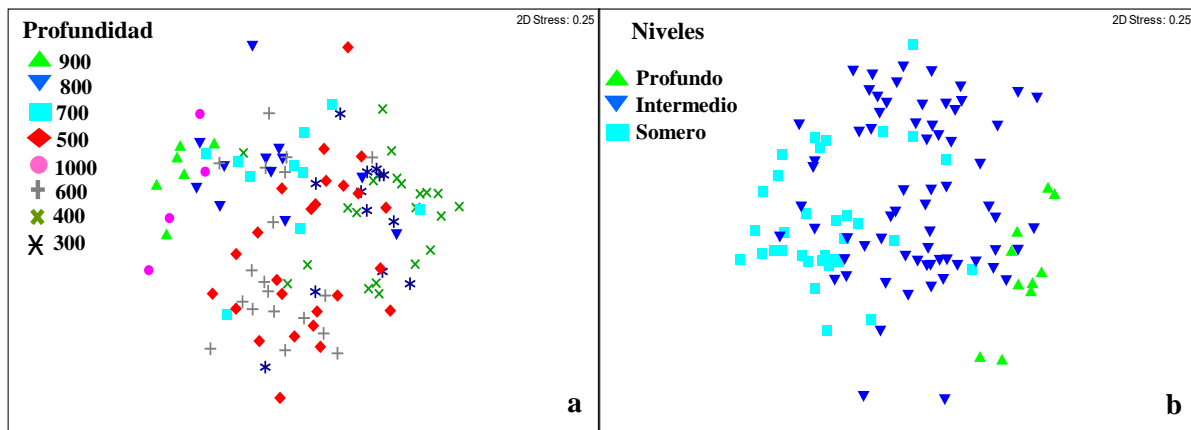


Figura 13. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances utilizando como variable la biomasa por especie (kg/ha), cada 100 m (a) y por nivel de profundidad (b).

Tabla 3. Análisis de similitud (ANOSIM) para comparar la estructura de las comunidades de peces en los distintos niveles de profundidad: superior, 300 - 500 m; intermedio, 500 - 800 m e inferior, 800 - 1200 m. *R* Global, 0.48; nivel de significancia, 0.1%; 999 permutaciones.

| Niveles | R | Significancia % | Permutaciones | Perm. Observ. |
|---------------------|-------|-----------------|---------------|---------------|
| Inferior-Intermedio | 0.318 | 0.3 | 999 | 2 |
| Inferior-Superior | 0.851 | 0.1 | 999 | 0 |
| Intermedio-Superior | 0.349 | 0.1 | 999 | 0 |

Por medio del análisis SIMPER, con un porcentaje acumulado de 80% se identificaron las especies que contribuyeron para la formación de cada uno de estos grupos. En el nivel superior (300 - 500 m) las especies que contribuyeron con más de 50% fueron *P. truculenta*, *P. lowei*, *M. albidus*, *Cyttopsis rosea* y *C. agassizi*; En el nivel intermedio (500 - 800 m): *N. aequalis*, *D. atlanticus*, *Y. blackfordii* y *M. albidus*, y en el nivel inferior (800 - 1200 m): *Bathygadus melanobranchus*, *Coryphaenoides zaniophorus*, *Y. blackfordii*, *Synaphobranchus oregoni* y *N. cyrano* (Fig. 14).

Al comparar la estructura comunitaria de peces en las distintas zonas muestreadas (zonas 2, 3, 4 y 5) con los niveles de profundidad (superior, intermedio e inferior) el análisis PERMANOVA sigue confirmando una estructura diferencial de las comunidades de peces con respecto a la profundidad ($F = 5.76$, $p < 0.001\%$) (Tabla 4).

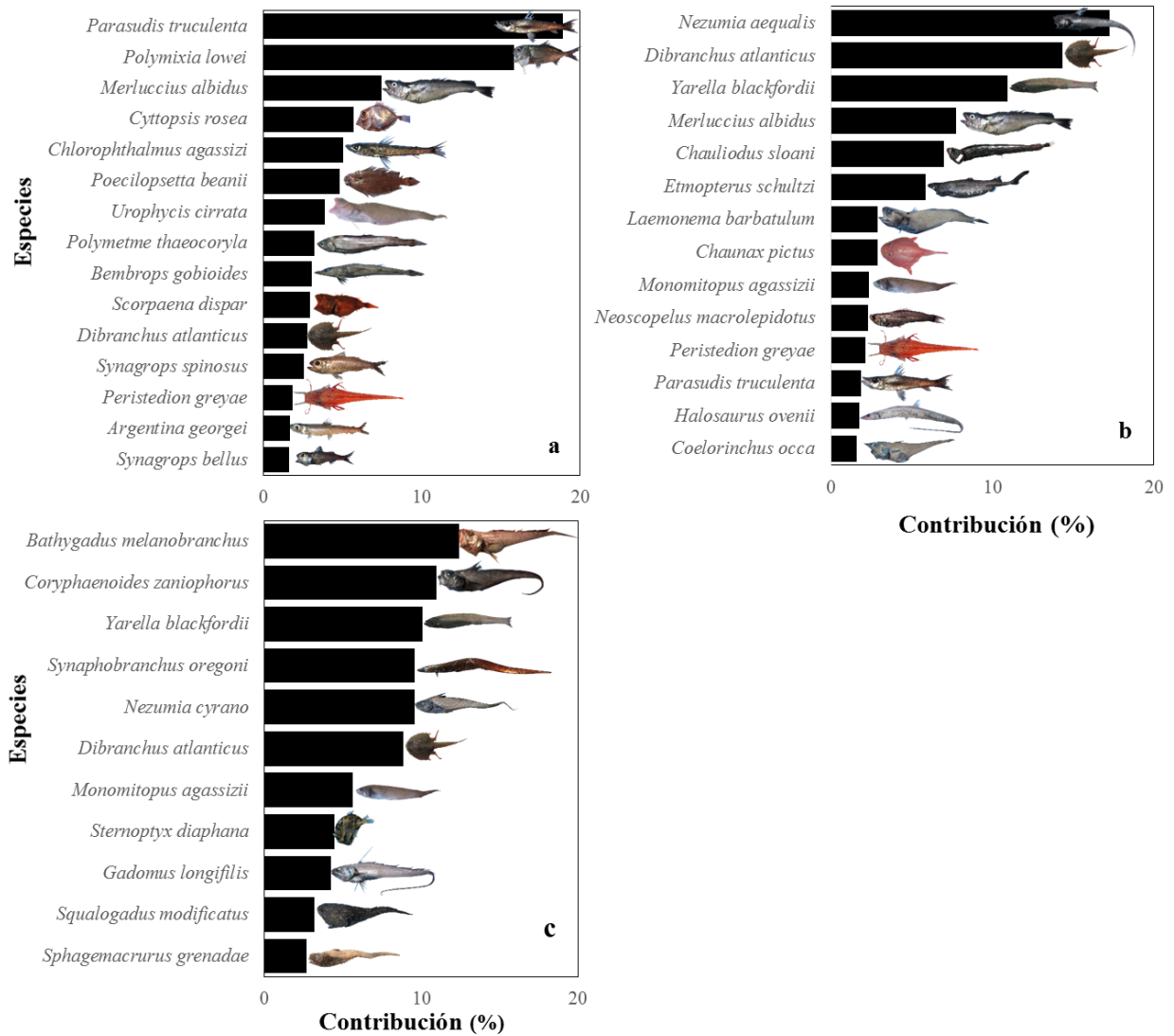


Figura 14. Análisis SIMPER para los distintos niveles de profundidad basado en la abundancia de las especies. **a)** nivel superior 300 - 500 m; **b)** nivel intermedio 500 - 800 m y **c)** nivel inferior 800 - 1200 m.

Tabla 4. Análisis PERMANOVA para comparar simultáneamente la estructura de las comunidades de peces en las distintas zonas de muestreo y niveles de profundidad. $F = 1.46$, $p < 0.005\%$, 999 permutaciones.

| Fuente de Variación | G. L. | SC | CM | Pseudo-F | p | # Perm. |
|----------------------------|--------------|-----------|-----------|-----------------|----------|----------------|
| Zonas | 3 | 16400 | 5466.8 | 1.7124 | 0.002 | 997 |
| Profundidad | 2 | 36837 | 18419 | 5.7693 | 0.001 | 998 |
| Zonas/Prof. | 6 | 28038 | 4673.1 | 1.4638 | 0.005 | 995 |
| Total | 84 | 3.30E+05 | | | | |

7.3. Análisis temporal

7.3.1. Parámetros comunitarios

7.3.1.1. Índices de diversidad

Riqueza de especies

Durante el periodo de lluvias se registraron los mayores promedios de número especies (18.21 ± 1.15) y riqueza de Margalef (3.35 ± 0.15), sin embargo, en ambos periodos se obtuvieron valores máximos semejantes con 27 y 28 especies, respectivamente (Fig. 15a y 15b), aunque en términos generales durante el periodo de secas los valores fueron menores en comparación con el de lluvias.

Diversidad y equidad

Los promedios de diversidad fueron similares en ambos periodos (secas = 1.72 ± 0.08 ; lluvias = 1.84 ± 0.03). En contraste, la equidad fue mayor durante el periodo de secas con un valor máximo de 0.97 (0.74 ± 0.03), lo que indica que a menor número de especies la abundancia proporcional de cada una de ellas es semejante (Fig. 15c y 15d). Al contrastar los índices de diversidad, la

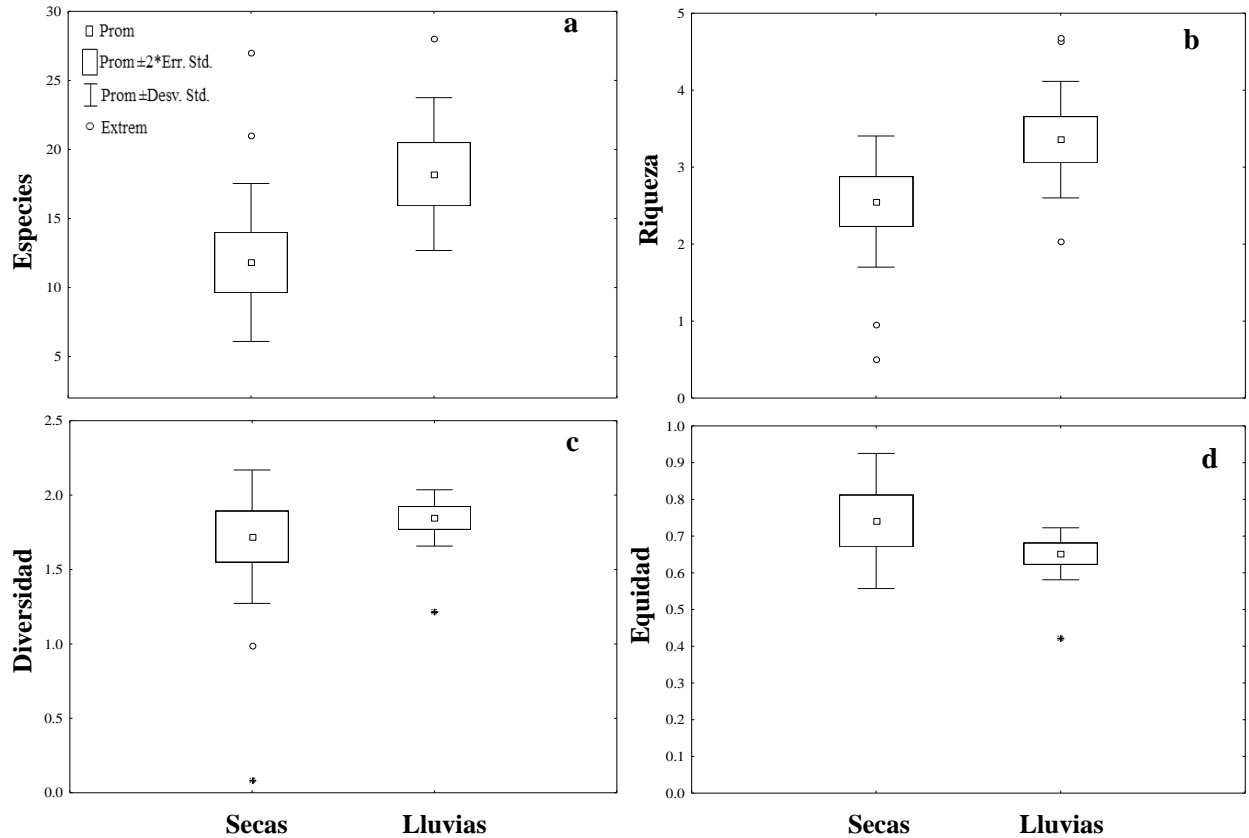


Figura 15. Diagramas de caja de los índices de diversidad en los distintos periodos climáticos del año: **a)** número de especies; **b)** índice de Margalef (D); **c)** diversidad de Shannon-Wiener (H') y **d)** equidad de Pielou (J).

prueba no paramétrica Mann-Whitney mostró diferencias significativas en el número de especies, el índice de riqueza de especies de Margalef y la equidad entre ambos periodos climáticos, con excepción del índice diversidad de Shannon-Wiener (Tabla 5), lo que sugiere que la diversidad de especies es similar tanto en secas como en lluvias.

7.3.1.2. Abundancia y biomasa

Aunque los valores de abundancia y biomasa fueron superiores durante el periodo de estiaje, en términos de promedio fueron semejantes en ambos periodos climáticos (Fig. 16), como se observó en la prueba Mann-Whitney (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba estadística Mann-Whitney para comparar los parámetros comunitarios entre los periodos climáticos: lluvias y secas.

| Índices | Mann-Whitney ($p < 0.05$) |
|---------------|-----------------------------|
| Núm. especies | 0.0004 |
| Riqueza | 0.0053 |
| Diversidad | 0.4136 |
| Equidad | 0.001 |
| Abundancia | 0.9024 |
| Biomasa | 0.3905 |

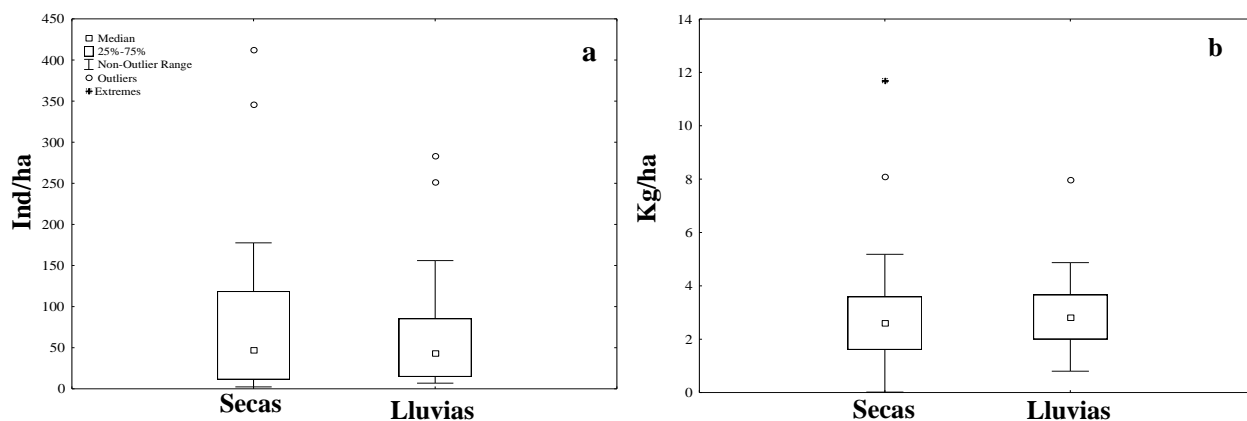


Figura 16. Diagrama de caja en los distintos periodos climáticos: **a)** abundancia (ind/ha) y **b)** biomasa (kg/ha).

7.3.1.3. Estructura temporal de las comunidades de peces

Con el análisis EMD, tanto para la abundancia como para la biomasa se observaron dos agrupaciones diferentes, correspondientes a los dos periodos climáticos (Fig. 17). Por medio del análisis SIMPER se registró una ligera diferencia en la composición de especies en cada periodo. Trece especies en secas y 16 en lluvias contribuyeron con 80% en cada periodo, sin embargo, durante el periodo de secas solo tres especies contribuyeron con poco más de 50%, mientras que en lluvias seis especies contribuyeron con el mismo porcentaje. (Fig. 18).

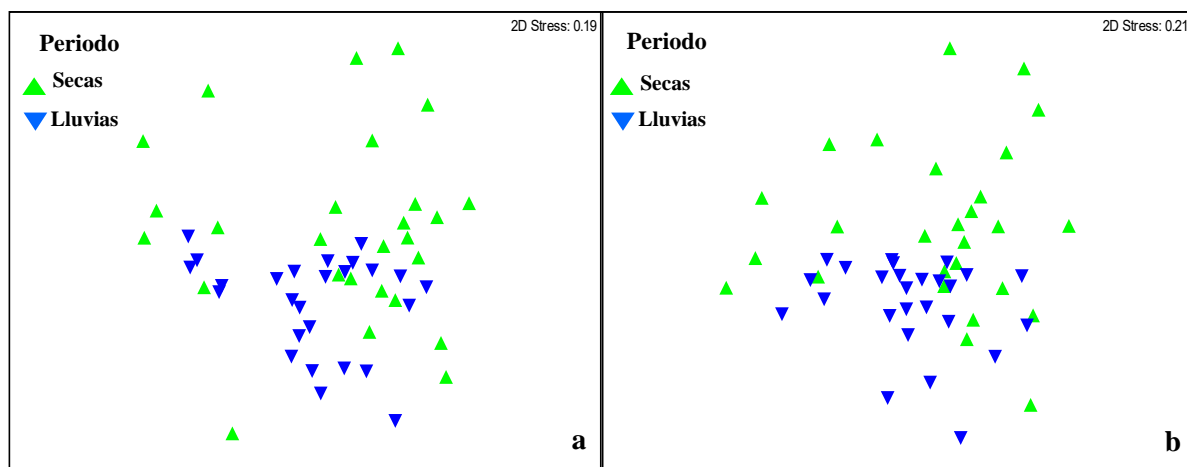


Figura 17. Análisis de escalamiento multidimensional (EMD) de los lances con base en la: **a)** abundancia (Ind/ha) y **b)** biomasa (kg/ha) de las especies en los distintos periodos climáticos del año: S = secas y Ll = lluvias.

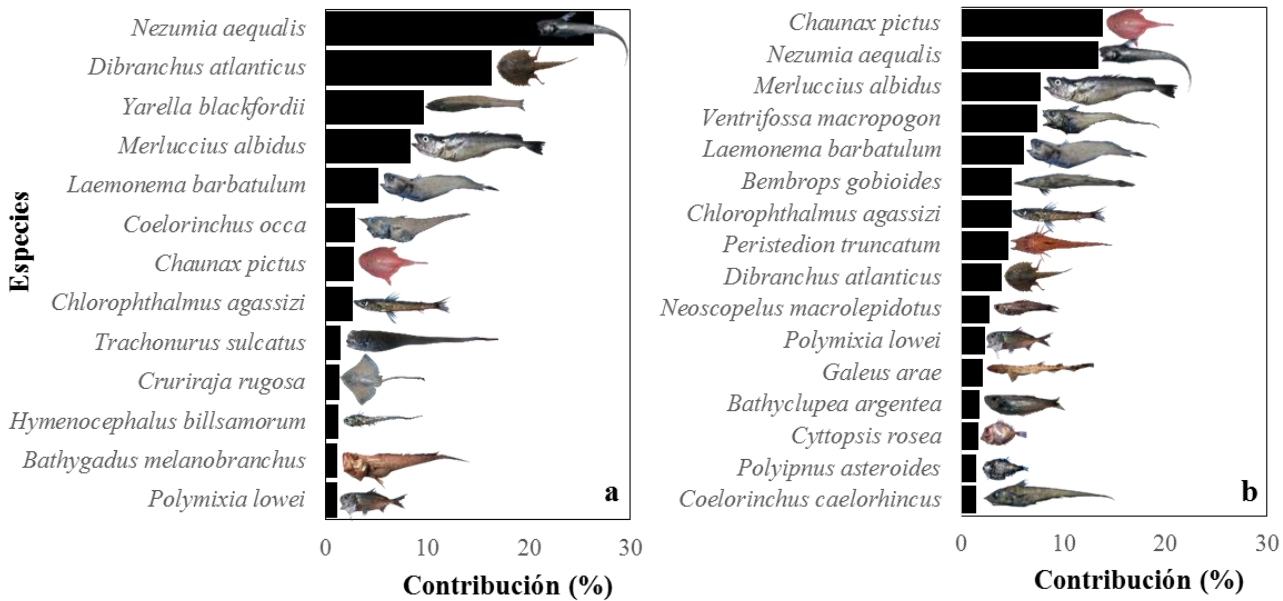


Figura 18. Análisis SIMPER de la comunidad de peces en los distintos periodos climáticos del año: **a)** secas y **b)** lluvias.

7.4. Relación entre las variable ambientales con las comunidades de peces

El coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman (Tabla 6), utilizado para analizar los factores ambientales que influyen la estructura de las comunidades de peces, no presentó valores significativos en la mayoría de las variables, excepto la biomasa con la temperatura. Sin embargo, los gráficos de dispersión mostraron ciertas tendencias en la distribución de los datos: En el caso de la riqueza de especies respecto a la profundidad no mostró una tendencia clara, aunque la mayor riqueza de especies se registró en todos los niveles de profundidad, e incluso la mayor riqueza de especies se presentó a temperaturas inferiores a 10°C. Por otro lado, la mayor riqueza de especies se encontró alrededor de una de salinidad de 35 ups. La abundancia y biomasa registraron los mayores valores entre 500 y 800 m de profundidad, aunque valores elevados se registraron entre 5 y 10°C, y a una salinidad menor a 35.4%. Con respecto al oxígeno, la mayor riqueza de especies y la mayor abundancia se observó en una concentración entre 2 y 4 ml/l (Fig. 19).

Tabla 6. Coeficientes de correlación de Spearman para comprobar relación entre las variables ambientales con los parámetros comunitarios, con un nivel de confianza $\alpha < 0.01$.

| Variable | Abundancia | | | | | |
|--------------------|---------------------|----------|---------------------|----------|-----------------|----------|
| | Riqueza de especies | | Abundancia (Ind/ha) | | Biomasa (kg/ha) | |
| Temperatura | 0.0345 | p=0.7537 | 0.1560 | p=0.1686 | 0.2285 | p=0.0354 |
| Profundidad | 0.0383 | p=0.7276 | -0.1374 | p=0.298 | -0.2219 | p=0.4912 |
| Salinidad | 0.0208 | p=0.8495 | 0.0481 | p=0.6619 | 0.07554 | p=0.4919 |
| O2 | 0.2042 | p=0.999 | 0.1068 | p=0.3933 | 0.1321 | p=0.1668 |

La asociación que guardan los factores ambientales y la magnitud con la que influyen sobre la comunidad de peces es explicado con el análisis de correspondencia canónica (ACC) (Fig. 20). La evaluación global de significancia del modelo mostró una relación significativa entre los datos ambientales con los biológicos ($p = 0.01$, permutaciones = 999). El eje 1 y 2 explicaron 48.09% y 18.03% de la variación, respectivamente. La inercia total tuvo un valor de 75.89% de variación explicada, aunque sólo el primer eje fue significativo ($p < 0.05$) (Tabla 7), sin evidenciar alguna correlación importante entre las variables ambientales con la abundancia de las especies (Tabla 8). Sin embargo, con la estructuración de los datos es posible observar ciertas relaciones: El primer eje ordenó a las especies que se correlacionan principalmente en el nivel superior (300 m), en donde la temperatura y salinidad fueron las variables principales que influyen en la estructura de la comunidad de peces a esta profundidad por un lado, y por el otro a las especies del nivel intermedio e inferior (500 - 1200 m), en donde la profundidad y el oxígeno son factores determinantes. Esto es reafirmado con la distribución de las especies respecto a las profundidades de los muestreos, ya que en el nivel superior *Pontinus longispinis*, *Pionotus stearnsi*, *P. lowei*, *Poecilopsetta beani*, entre otras, también son características de la plataforma continental, mientras que *M. albidus*, *P. truculeta*, *Bembrops gobioides*, *Chaunax pictus*, *Ch. agassizi*, *Xenolepidichthys dalglaeishi* y *Scorpaena dispar* son predominantes en el nivel intermedio (500 - 800 m) en donde el oxígeno disuelto es un factor limitante, el cual tiene una alta correlación con ambos ejes, aunque de baja magnitud respecto a las otras variables ambientales. Sin embargo, a partir del nivel intermedio la profundidad guarda una estrecha correlación con las especies más comunes resgistradas principalmente en los niveles inferiores del talud, como lo son *Y. blackfordi* y *Monomitopus americanus*.

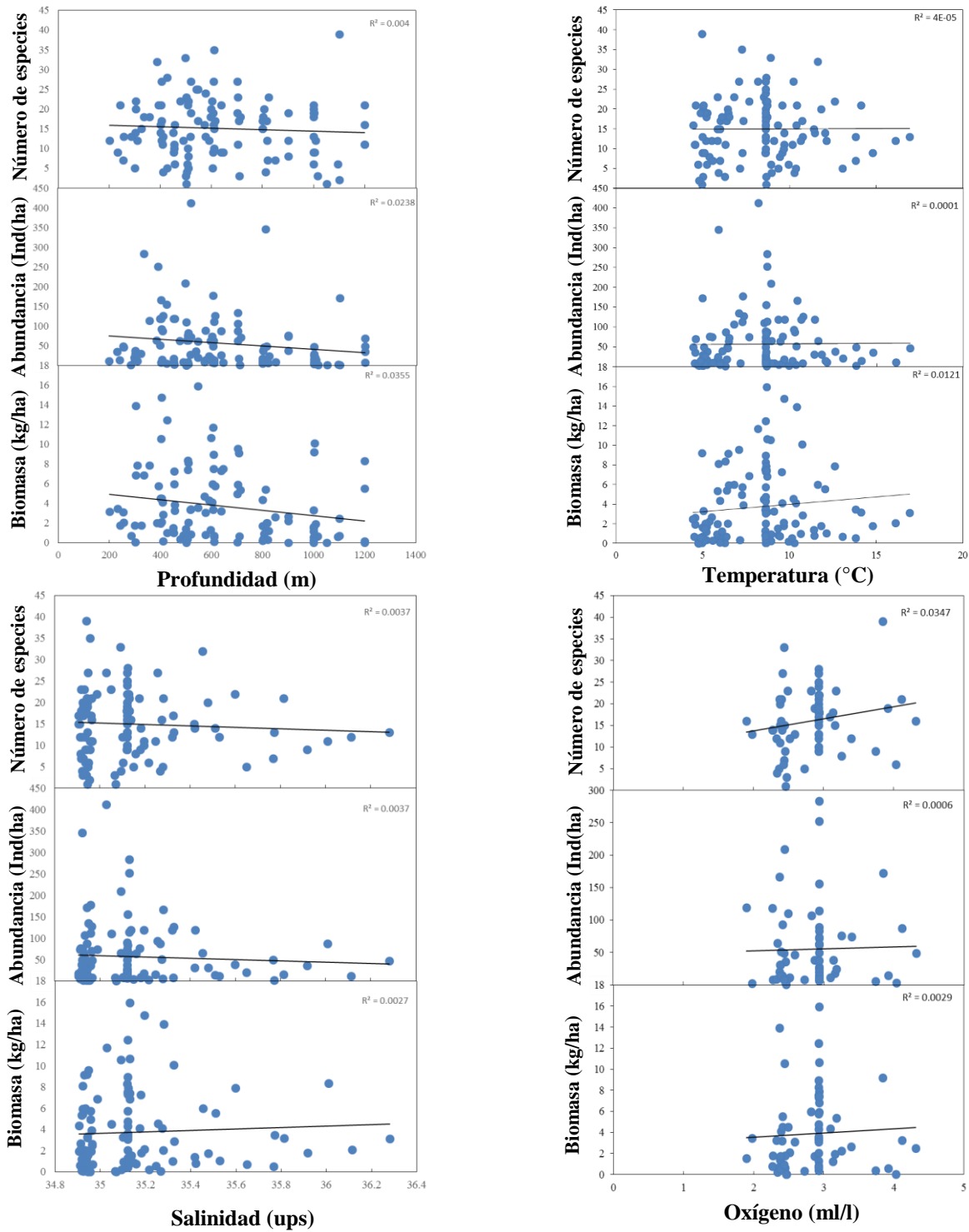


Figura 19. Relación entre los parámetros comunitarios con las variables ambientales.

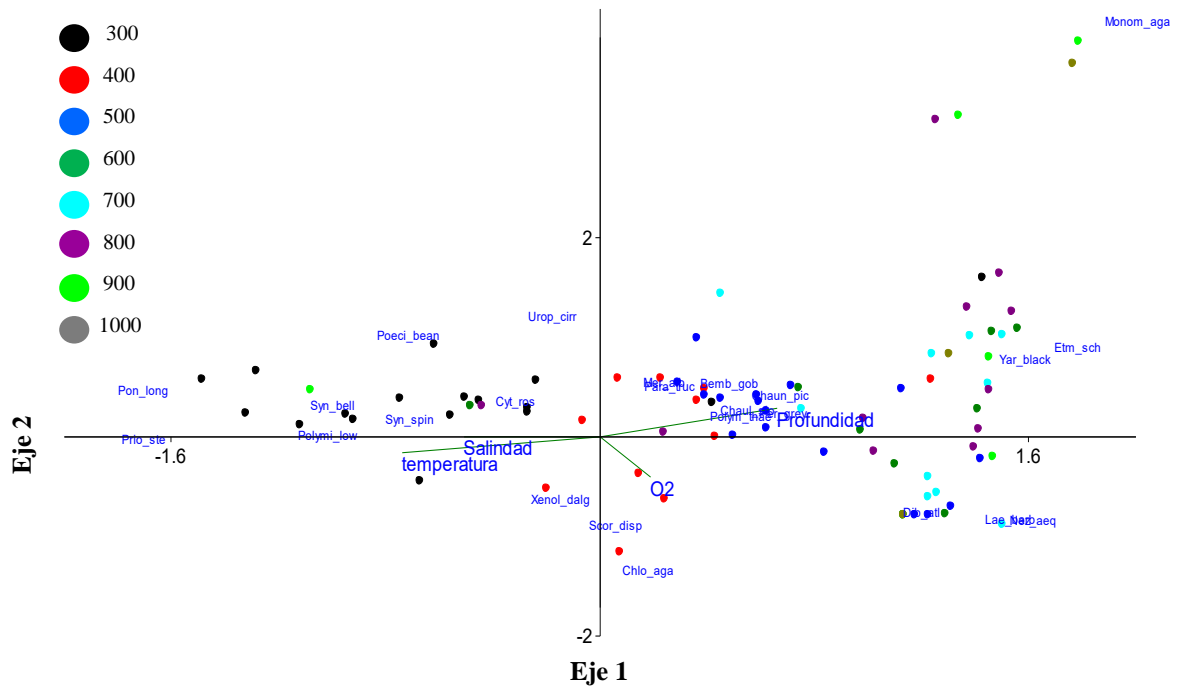


Figura 20. Análisis de correspondencia canónica (ACC) para asociar a la comunidad de peces con las variables ambientales. *Bemb_gob*: *Bembrops gobioides*; *Chaul_sloa*: *Chauliodus sloani*; *Chaun_suk*: *Chaunax sukuttsi*; *Chlo_aga*: *Chlorophthalmus agassizii*; *Cyt_ros*: *Cyttopsis rosea*; *Dib_atl*: *Dibranchius atlanticus*; *Etm_sch*: *Etmopterus schultzi*; *Lae_barb*: *Laemonema barbatulum*; *Mer_alb*: *Merluccius albidus*; *Monom_ame*: *Monomitopus americanus*; *Nez_aeq*: *Nezumia aequalis*; *Para_truc*: *Parasudis truculenta*; *Per_grey*: *Peristedion greyae*; *Poeci_bean*: *Poecilopsetta beanii*; *Polym_thae*: *Polymetme thaecoryla*; *Polymi_low*: *Polymixia lowei*; *Pon_long*: *Pontinus longispinis*; *Prio_ste*: *Prionotus stearnsi*; *Scor_disp*: *Scorpaena dispar*; *Syn_bell*: *Synagrops bellus*; *Syn_spin*: *Synagrops spinosus*; *Urop_cirr*: *Urophycis cirrata*; *Xenol_dalg*: *Xenolepidichthys dalgleishi*; *Yar_black*: *Yarella blackfordi*.

Tabla 7. Valores de contribución de las variables ambientales respecto a los ejes canónicos y nivel de significancia entre las variables ambientales y la abundancia de las especies.

| Variable | Eje 1 | Eje 2 | Eje 3 | Eje 4 |
|--------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Profundidad | 0.6592 | 0.2783 | 0.4853 | 0.1656 |
| temperatura | -0.7387 | -0.1641 | -0.3948 | -0.1294 |
| Salinidad | -0.5090 | 0.0005 | -0.2040 | -0.2312 |
| Oxígeno | 0.1895 | -0.4105 | 0.3535 | -0.0994 |
| p | 0.0010 | 0.4110 | 0.3170 | 0.4720 |
| Inercia p | 0.1900 | | | |

Tabla 8. Porcentaje de contribución de las especies

| Eje | % Inercia | Inercia acumulada |
|------------|------------------|--------------------------|
| 1 | 48.09 | 48.09 |
| 2 | 18.03 | 66.12 |
| 3 | 9.77 | 75.89 |
| 4 | 1.00E-04 | 75.89 |

8. DISCUSIÓN

La exploración biológica del GoM abarca dos siglos de investigación, la cual empezó formalmente a partir de 1850 con investigaciones realizadas en la plataforma y talud continental acerca de los camarones peneidos y peces, y cuyos resultados ya revelaban la interconexión de hábitats, particularmente entre los ecosistemas estuarinos y la plataforma continental. La relevancia económica y biológica de este ecosistema lo hace uno de los más estudiados del mundo (Darnell y Defenbaugh, 1990), aunque estos esfuerzos se han centrado principalmente en el aspecto comercial más que en el ecológico. Con la creación del programa The Deep Gulf of Mexico Benthos (DGoMB, sus siglas en inglés) se inició de una manera sistemática la investigación acerca de la estructura y funcionamiento de las comunidades biológicas del mar profundo (Rowe y Kennicut, 2008), sin embargo pocas investigaciones sobre la diversidad de peces se han llevado a cabo en el talud continental, además de haber sido únicamente realizadas en el norte del GoM (Pequegnat *et al.*, 1990; Powell *et al.*, 2003, Wei *et al.*, 2012).

De las 1541 especies de peces registradas en el GoM (Felder *et al.*, 2009), considerando los registros de McEchran (2009); Powell *et al.* (2003), Anderson *et al.* (1985), Saavedra-Díaz *et al.* (2004), Paramo *et al.* (2015) y de esta investigación, 338 especies de peces (22% del total) habitan en el talud continental del GoM y mar Caribe. Dada la escasa información sobre la comunidad de peces de este ecosistema, la riqueza de especies es menor que lo reportado por Bergstad *et al.* (2012) y Merret (1994) para otras regiones del mar profundo en el AN, con un registro de 593 y 505 especies de peces respectivamente, lo cual concuerda con la mayor intensidad de muestreo científico que se ha realizado en esa región marina con más de 6225 lances, en comparación con 370 entre el Caribe y GoM. La curva de acumulación de especies, por medio del método de Clench, es congruente con estos resultados, ya que no se alcanza la asíntota, por lo que es posible esperar nuevos registros, aunque no mayor a 10% del total de las especies resgistradas en esta investigación.

De los trece nuevos registros obtenidos en este estudio, *L. barbatulum* y *V. mucocephalus* presentaron una abundancia de 165 y 65 individuos, respectivamente. La primera reportada por

McEchran (2009) en el Atlántico, de Nueva Escocia a Brasil y en el mar Caribe, específicamente en Quintana Roo por Moretzsohn *et al.* (2017) y la segunda en Florida, Belice y Brasil (Moretzsohn *et al.*, 2017; Froese y Pauly, 2017; McEchran, 2009). Sin embargo, ambas fueron especies frecuentes con presencia a lo largo de todo el sur del GoM y con muchas probabilidades de ser encontrada en el resto del golfo. Otras especies como *H. mediterraneus* y *P. ecuadorensis* aunque con una abundancia mucho menor (12 y 6 individuos, respectivamente) estuvieron presentes en por lo menos tres de las cuatro zonas de muestreo.

Con relación a las especies registradas con potencial pesquero, cinco de ellas son utilizadas con fines comerciales, principalmente en el norte de Océano Atlántico. De acuerdo con el National Marine Fisheries Service de EU, *M. albidus* representó una pesquería relevante en el Atlántico de EU a principios de 1990, cuya producción disminuyó significativamente en un período de explotación de diez años (Traver *et al.*, 2012). En la presente investigación *M. albidus* fue la segunda más frecuente y la que registró la mayor biomasa de todas las especies con una captura total de 72.29 kg y tallas relativamente grandes (103-555 mm de longitud total). Otras especies registradas como *H. mirabilis* (con trece organismos) y *A. carbo* (un organismo), además de un ejemplar de *H. dactylopterus*, son de relevancia pesquera en el Atlántico Nororiental (Bensch *et al.*, 2009). En particular *A. carbo* representa una pesquería importante para la región central y nororiental del Océano Atlántico (Pajuelo *et al.*, 2010). También se registró en este trabajo la presencia de *L. gastrophysus*, que sostuvo una pesquería de mar profundo importante en Brasil durante los años 2000-2007 (Álvarez *et al.*, 2009).

A pesar del gran periodo de estabilidad geológica que ha existido en el GoM y mar Caribe desde su formación hace aproximadamente 140 millones de años (McEchran y Fechhelm, 1998), comparado con la histórica inestabilidad oceanográfica en altas latitudes, el intenso muestreo, especialmente en el AN, ha revelado una alta diversidad de peces en el mar profundo de esta región. Estos resultados contrastan con la teoría azoica de Forbes (1844) en donde afirmaba la existencia de una baja diversidad de especies a profundidades mayores a 500 m. Con más de 500 especies de peces registradas en el mar profundo del AN y a la expectativa de incremento de la

diversidad de peces para el sur del GoM, esta teoría no se ajusta a los ecosistemas del mar profundo, en donde la alta diversidad de peces y el bajo endemismo de especies, sugiere que las características y fuerzas que han regido a la diversidad marina de esta región del océano es distinta en comparación a los hábitats someros.

Una explicación sugerida por Sanders (1969) es la mayor estabilidad ambiental que se presenta en el mar profundo con relación a hábitats someros. La ausencia de alteraciones consecutivas se traduce en una mayor longevidad de los organismos, incluso mayor de 100 años (Turekian *et al.*, 1975). Esto conlleva a fuertes implicaciones biológicas, como por ejemplo una mayor sobrevivencia y longevidad de los organismos (Grassle y Sander, 1973), a relaciones simbióticas más estrechas entre especies y a una coexistencia entre un mayor número de especies. Sin embargo, aunque la estabilidad temporal y ambiental son factores importantes que han moldeado la biodiversidad del planeta, no es posible considerar a estos factores como únicos elementos forjadores de la alta biodiversidad registrada en el talud continental, cuya macrofauna bentónica, que comparable con la diversidad de las selvas tropicales, puede ser de 40 - 50 especies en 100 individuos (Rex, 1973), e incluso llegar a 300 especies de macrofauna por m⁻² para el occidente del AN (Levin *et al.* 2001). Debido a ello, la estabilidad ambiental en el talud continental se ve afectada por diversos factores físicos y biológicos. La teoría del desequilibrio puntualiza estas alteraciones las cuales pueden ser de pequeña y gran escala (Dayton y Hessler, 1972).

Algunas de ellas comprenden la actividad tectónica, así como los aportes terrígenos que generan las corrientes de turbidez, extendiéndose en algunos casos, por cientos de kilómetros mar adentro (Levin *et al.*, 2001). En este sentido, la topografía del relieve marino es de una relevancia importante, ya que a través de los cañones submarinos por donde fluyen los detritos costeros, se generan condiciones ideales para el desarrollo de otros subsistemas marinos como los corales y esponjas, generando una heterogeneidad ambiental apropiada para albergar organismos mayores (Levin y Dayton, 2009). Fabio *et al.* (2010) por medio de arrastres bentónicos e imágenes de video registraron 100 veces mayor biomasa que lo previamente reportado a profundidades

mayores a 500 m y una gran abundancia de peces de la familia Macrouridae, en comparación con áreas adyacentes a los cañones submarinos del mismo talud continental.

Por otro lado, la circulación de las enormes masas de agua, cada una con sus propias características, parecen influir en la distribución de los peces en aguas profundas (Koslow, 1993), al menos en su estado larvario (Carney, 2005). De acuerdo con Koslow (1993), el vínculo de la comunidad de peces demersales del talud entre latitudes templadas de Australia, Nueva Zelanda y el AN es consistente con la circulación de las masas de agua intermedias, como se refleja en el bajo endemismo de las zonas profundas y en la conexión evolutiva de las especies (Levin *et al.*, 2001). Sin embargo, los resultados no han sido los mismos en investigaciones que se concentran en áreas menos extensas (Haedrich y Merret, 1990), por lo que no existe una explicación ecológica satisfactoria que confirme estas conexiones. Un efecto relevante del desplazamiento de las masas de agua que recorren el fondo marino, aunque débiles regularmente, en varias regiones son lo suficientemente fuertes y persistentes para erosionar el suelo marino (Gross y William, 1991), además de transportar enormes cantidades de sedimentos, llegando a afectar la composición y estructura de las comunidades bentónicas (Hall, 1994), sobre áreas que van de decenas a cientos de kilómetros (Hollister *et al.*, 1984). Estas corrientes, al combinarse con la complejidad del relieve marino de cada región, generan otros fenómenos de carácter local. Algunos de ellos son las corrientes de frontera oeste, las surgencias, así como los giros ciclónicos y anticiclónicos, característicos del GoM. Estas mezclas de agua generan gradientes extremos de presión, temperatura, oxígeno y de abasto de alimento (Levin y Dayton, 2009), que estratifican la columna de agua, lo cual es de gran relevancia para las comunidades biológicas del fondo marino, ya que su distribución, diversidad y abundancia está en función de ello, tal como se describirá más adelante.

8.1. Análisis latitudinal

En el caso de las especies de peces más abundantes registradas en el talud continental del sur del GoM (*P. lowei*, *P. truculenta*, *M. albidus*, *C. agassizi*, *D. atlanticus*, *N. aequalis*, *Y. blackfordi* y *L. barbatulum*), sobresalen *P. lowei* y *C. agassizi* con una abundancia relativa mayor a 10%, así

como *D. atlanticus* y *M. albidus* con una frecuencia relativa superior a 50%. Al comparar a las especies dominantes con otras de investigaciones similares realizadas en el AN (Merret, 1994; Gordon y Duncan 1985; Menezes *et al.*, 2006; Haedreich y Merret, 1990; Bergstad, 1990; King *et al.*, 2006 y Koslow, 1993) y en el Mar Mediterráneo (Moranta *et al.*, 1998 y 2008), no hay dominancia de algunas especies en particular en esta parte del mar profundo. Sin embargo, algunas especies de la familia Merlucciidae han sido las de mayor abundancia en algunas regiones del AN, al igual que en el sur del GoM. Por otro lado, algunas de las familias más representativas a ambos lados de la parte central del Océano Atlántico son las mismas, tal como la familia Macrouridae con aproximadamente 28 especies en el GoM, al igual que las familias Ophiididae y Alepocephalidae, ambas consideradas características del mar profundo (Priede y Froese, 2013). Una posible explicación de acuerdo con Koslow (1993), es la confluencia de masas de agua subtropical y tropical, como sucede en el AN, propiciando que algunas especies de hábitos profundos tiendan a encontrarse a ambos lados del Atlántico. Al respecto, de las 338 especies bentopelágicas registradas en el talud continental del GoM, 103 de ellas (30%), fueron reportadas por Haedrich y Merret (1988) para el AN. De igual forma, Bowen *et al.* (2006) demostraron una conexión transatlántica de 112 especies de peces en estado larvario, en múltiples provincias tropicales, lo cual concuerda con la clasificación global de las masas de agua propuesta por Sutton *et al.* (2017), en donde define a ambos lados de la parte central del AN como una sola ecoregión marina dada sus mismas condiciones de temperatura, salinidad y oxígeno. En el mismo sentido, Briggs y Bowen (2012) sugieren una teoría similar, basados en la distribución de peces de plataforma, especialmente arrecifales, integrando a las regiones tropicales, templadas y frías del Océano Atlántico en una sola provincia: La Provincia Cálida.

Dado el número de especies registradas a ambos lados del Atlántico, la dispersión trasatlántica de las especies del talud continental sugiere una homogeneidad y estabilidad ambiental de vastas regiones del mar profundo, tal como lo propuesto por algunos autores (Gage y Tyler, 1991; Koslow, 1993; Menezes *et al.*, 2006 y Clark *et al.*, 2010), a pesar de la barrera geológica que representa la Dorsal Mesoatlántica.

Por otro lado, aunque existe una supuesta tendencia en la que al aumentar la latitud disminuye la riqueza de especies, tanto terrestres como marinas incluyendo a los peces (Tolimieri, 2007), las masas de agua no sólo son vector de dispersión de organismos a través de grandes distancias, sino también un factor limitante de distribución para algunas especies de peces (Galarza *et al.*, 2009). Sin embargo, otros factores de tipo regional como los regímenes de marea, corrientes y las zonas de oxígeno mínimo (ZOM), la heterogeneidad ambiental y principalmente la productividad son determinantes en la estructuración y distribución de las comunidades de peces que habitan el mar profundo (Willig *et al.*, 2003; Clark *et al.*, 2010; Priede *et al.*, 2010). Estas hipótesis son consistentes con la zonación en la humedad y red hidrológica de la parte terrestre, ya que influyen directamente en la productividad primaria del océano y en la distribución y composición de los sedimentos marinos y esto a su vez, en la red trófica del bentos en distintos niveles de profundidad (Okolodkov, 2010).

El GoM presenta una gran hidrodinámica como las enormes descargas pluviales frente al sistema hidrológico Grijalva-Usumacinta, los giros ciclónicos en el Banco de Campeche y el anticiclónico frente a Tamaulipas, las corrientes de frontera oeste, así como la surgencia de la plataforma de Yucatán, determinadas en gran medida por la corriente de Lazo, además de la gran variedad de hábitats costeros que dan características particulares a cada una de las regiones a lo largo del GoM. El talud continental también es influenciado por estas particularidades con consecuencias ecológicas determinantes en las comunidades de peces.

De las 338 especies de peces registradas en el talud continental, más del 96% se encuentran distribuidas en todo el GoM. Por otro lado, de las 69 especies registradas en aguas profundas del mar Caribe (Anderson *et al.* 1985; Saavedra-Díaz *et al.* 2004; Paramo *et al.* 2015), 63% de ellas también se encuentran al interior del GoM. Al respecto, Murawski *et al.* (2018) registraron un número significativo de especies distribuidas a todo lo largo de la plataforma continental del GoM, desde Yucatán hasta el norte de Cuba. McEachran (2009) afirma que este traslape de especies se debe a la corriente de Lazo, la cual fluye a partir del mar Caribe, conectando las corrientes de Yucatán y Florida (Monreal-Gómez *et al.*, 2004; NOAA, 2016). Esta circulación es

responsable de uno de los rasgos más sobresalientes en el GoM, la cual afecta en buena medida los procesos físicos, químicos y biológicos que son trascendentales para las comunidades marinas de la región (Lindo-Atichati *et al.*, 2012; Karnauskas *et al.*, 2015). Incluso la diversidad y riqueza de especies registradas a lo largo de talud continental del GoM es influenciada por la fauna del Atlántico Central, como las provincias biogeográficas templado-tropical (Carolina) y tropical (Brasileña) incluyendo las Bahamas y las Antillas Mayores y Menores (McEachran, 2009).

En esta investigación el mayor valor de riqueza y diversidad de especies se registró frente a sistema hidrológico Grijalva-Usumacinta (zona 5). Sin embargo, en las zonas al interior del GoM, con excepción de la zona influenciada por el mar Caribe (zona 2), se registró la mayor riqueza y diversidad de especies por lance. En el caso de la equidad, fue similarmente alta en toda la región de estudio, manifestando una proporción balanceada en la abundancia de las comunidades de peces, con una diversidad ligeramente mayor frente al sistema Grijalva-Usumacinta, al igual que lo registrado por Powell *et al.* (2003) al norte del GoM, frente al río Misisipi.

Las plumas estuarinas de los sistemas de humedales del río Misisipi y Grijalva-Usumacinta, pueden alcanzar varios cientos de kilómetros mar adentro y ser distribuidas posteriormente a lo largo del golfo por la circulación de las masas de agua. El sistema hidrológico Misisipi-Atchafalaya descarga anualmente 580 km³ (Rabalais, 2004) de agua continental de abril a mayo y el sistema Grijalva-Usumacinta descarga 68 km³ de agua continental entre junio y septiembre (Monreal-Gómez *et al.*, 2004). La alta productividad frente a las desembocaduras de estos sistemas hidrológicos es una explicación probable a la mayor diversidad y abundancia de peces registrada en zonas con estas características, tal como lo observado por Murawski *et al.* (2018) para la zona del Misisipi. Así mismo, Beaugrand *et al.* (2009) registraron en el AN cambios en la diversidad, dominancia y estructura de diferentes especies como resultado de una mayor exportación de material orgánico proveniente del continente. Así mismo, Yáñez-Arancibia *et al.* (2004) afirmó que los procesos que se dan en la zona costera, como resultado de la interconexión entre los ecosistemas terrestres con los marinos, son los principales responsables de la productividad primaria del GoM.

Por otro lado, con el giro ciclónico en la Bahía de Campeche emerge agua con bajas concentraciones de oxígeno y rica en nutrientes, mientras que el giro anticiclónico frente a Tamaulipas sumerge agua con altas concentraciones de oxígeno, pero pobre en nutrientes, hasta alcanzar una profundidad de 1000 m. Estos desplazamientos verticales pueden traer a consecuencia cambios en la mezcla de agua, en la productividad regional y en la distribución de nutrientes. Painter *et al.* (2010) registraron la mayor concentración de clorofila en el centro y en los filamentos de un giro ciclónico en el norte del Océano Atlántico, al igual que el giro ciclónico frente al Banco de Campeche (De la Lanza-Espino y Gómez-Rojas, 2004), lo que implica flujo de nutrientes hacia los estratos inferiores de la columna de agua para el consumo de los peces demersales.

Estos resultados coinciden con lo registrado en esta investigación, ya que frente al Banco de Campeche se obtuvo la mayor biomasa, justo al término del periodo de nortes e inicio de las lluvias, fecha durante la cual Durán-Campos *et al.* (2017) registraron concentraciones altas de clorofila como resultados de los efectos de los giros ciclónicos que ocurren en esta región. De la misma manera, la mayor abundancia de peces se registró en la zona localizada en el estrecho de Yucatán, colindando con el mar Caribe (zona 2), también al final del periodo de los nortes. Al respecto la alta abundancia y biomasa registrada en el talud de Yucatán pueden estar relacionados con la surgencia característica de la región, la cual es considerada como el afloramiento de aguas que aporta la mayor cantidad de nutrientes que cualquier otro dentro del GoM, con una duración de hasta medio año (Secretaría de Marina, 1972). Estos aportes son determinantes para las comunidades de peces del talud, ya que de acuerdo con Hama (2000), pueden llegar a conformar hasta 97% de la materia orgánica del suelo marino de todo los océanos, el cual puede ser rápidamente consumido o perdurar por cientos de años en el fondo (Ogawa y Tanoue, 2002).

Por el contrario, la subducción de las masas de agua, generada por el giro anticiclónico frente a Tamaulipas, parece influir adversamente en la comunidad de peces, ya que la menor abundancia y biomasa coincidió con este evento, durante el mes de agosto, a la mitad del periodo de lluvias que es cuando la corriente de Lazo es más intensa y de los cuales se desprenden estos giros. Esta masa de agua puede alcanzar hasta 1000 m de profundidad con altas concentraciones de oxígeno, pero pobre en nutrientes (Monreal-Gómez *et al.*, 2004), lo que puede explicar los bajos valores

de abundancia y biomasa en esta zona. Resultados similares en esta región fueron obtenidos por Murawski *et al.* (2018), los cuales registraron una baja captura por unidad de esfuerzo de peces demersales en la plataforma continental, por lo que al parecer, el giro anticiclónico tiene un efecto determinante en un intervalo amplio de profundidad sobre las comunidades de peces en esta región del GoM.

En cuanto a la estructura comunitaria, observada en el EMD, basado en la abundancia y biomasa de cada lance, no se observó un ordenamiento claro de las zonas en particular, sin embargo, por medio del ANOSIM se apreció una ligera diferencia de la estructura comunitaria de peces de la zona ubicada cerca al mar Caribe (zona 2) con respecto al resto de las zonas que se encuentran al interior del GoM (zonas 3, 4 y 5), ya que por medio del análisis SIMPER, con base en la contribución por especies en cada una de las zonas de estudio, mostró la misma composición de especies para todo el GoM. Sin embargo, varias especies sólo fueron registradas en la zona 2, aunque su contribución en el análisis SIMPER fue ínfima. La mayor contribución en la zona cercana al mar Caribe (zona 2) fue de *N. aequalis*, en la zona del Banco y Sonda de Campeche (zonas 3 y 5) fue de *P. truculenta*, y frente a Tamaulipas (zona 4) *Ch. sloani*, aunque la contribución de *D. atlanticus* fue importante a lo largo de toda la región de estudio. Esto refleja una composición de especies similar dentro del GoM, sin embargo, la abundancia de cada una de ellas fue distinta en cada una de las zonas de estudio, especialmente en la zona cercana al mar Caribe y Banco de Campeche, en donde se registró la mayor abundancia y biomasa, como consecuencia, probablemente, de los aportes de material continental provenientes del sistema Grijalva-Usumacinta y de los afloramientos de fitoplancton ocasionados por la surgencia de Yucatán, como se mencionó anteriormente.

Aunque a lo largo del sur del GoM se presentan diversos eventos oceanográficos, parecen no tener un efecto determinante en la diversidad de especies del talud continental, sin embargo, no así en la abundancia y biomasa de las especies, cuyos mayores valores coincidieron en las zonas donde ocurren unos de los principales eventos de productividad del territorio mexicano: la surgencia de Yucatán y los aportes pluviales al Banco de Campeche, tal como ha sido registrado en otras regiones del mundo, incluso en zonas de explotación pesquera (Bailey *et al.*, 2009; Priede *et al.*, 2011; Campbell *et al.*, 2011 y Godbold *et al.*, 2013).

8.2. Análisis batimétrico

Investigaciones en diversas regiones del mundo han demostrado variaciones importantes en la estructura comunitaria de los peces debido a diversos factores, sin embargo, la profundidad es uno de los que mayormente modulan la estructura de estas comunidades, la cual se ve influenciada por diversas masas de agua de acuerdo con su nivel de profundidad (Quattrini *et al.*, 2017). En el caso de la comunidad de peces del GoM, el mayor promedio de riqueza de especies fue registrado a 400 m de profundidad, mientras que por lance el mayor valor se obtuvo a 800 m con 39 especies. El menor número de especies se registró entre los 500 y 700 m y a 1000 m de profundidad. Es importante señalar que la equidad es mayor al disminuir el número de especies, conforme aumenta la profundidad, sin embargo, a 800 m, donde se registró el mayor número de especies, también lo fue en equidad, lo que sugiere que la abundancia de las especies es similarmente proporcional a esta profundidad. De lo contrario, en el estrato superior, a 300 m, donde la riqueza de especies también fue importante, no lo fue en equidad, es decir pocas especies son las mayormente abundantes, al igual que la abundancia y biomasa en donde los mayores valores promedio se registraron en los estratos superiores, 300 - 500 m de profundidad. En términos generales la tendencia de los parámetros comunitarios fue de disminuir a partir de una profundidad mayor a 500 m, con un incremento elevado en la diversidad y ligeramente de abundancia al alcanzar 800 m.

Generalmente el comportamiento de los parámetros comunitarios es similar al señalado en trabajos realizados en otras regiones del mundo, en donde la diversidad y abundancia disminuyen con la profundidad (Grassle *et al.*, 1975; Merret *et al.*, 1991; Moranta *et al.*, Moranta *et al.*, 1998, 2008; Menezes *et al.*, 2006), sin embargo, es importante resaltar la mayor riqueza de especies ($s = 39$) registrada a 800 m. Un resultado similar, con una metodología distinta, fue encontrado por McClatchie *et al.* (1997), quienes observaron un incremento de diversidad y equidad al aumentar la profundidad al sureste de Nueva Zelanda. Asimismo, en el AN Magnussen (2002) reportó 37 especies a profundidades mayores a 500 m. Por su parte, Powell *et al.* (2003), en un mayor intervalo de profundidad, 188 - 3075 m, con menor esfuerzo de muestreo, registraron también la mayor riqueza de especies ($s = 48$) y de abundancia entre 300 y 800 m de profundidad en el norte del GoM.

Aunque en la mayoría de las investigaciones, la mayor diversidad y abundancia coinciden en los estratos superiores del talud, que según algunos autores pueden estar relacionadas a distintos factores. Magnussen (2002) sugirió que el aumento en la diversidad de peces en los estratos superiores e intermedios del talud puede estar asociado a una mayor disponibilidad de hábitat debido al incremento de área a mayores profundidades, así como a la mayor estabilidad ambiental en el mar profundo con relación a hábitats someros (Sanders, 1969).

Stefanescu *et al.* (1993) y Moranta *et al.* (1998), ambos en el Mediterráneo, encontraron una relación entre la disminución de la abundancia de peces y de alimento conforme aumenta la profundidad. Al respecto, Morse y Beazley (2008) señalaron que la cantidad y calidad de los sedimentos orgánicos proporcionan la fuente primaria de alimento en los ecosistemas bentónicos, determinando la distribución, abundancia y composición de estas comunidades. Ogawa y Tanoue (2003) afirmaron que el mayor volumen de materia orgánica se encuentra en el mar profundo, por ser éste el mayor ecosistema marino, por lo tanto son los procesos sedimentarios, probablemente, los fenómenos de mayor relevancia que ocurren en esta zona, en términos de transferencia de energía hacia estratos marinos inferiores (Kennett, 1982).

La distribución de esta materia orgánica sedimentada no es homogénea, ya que existe una serie de gradientes espaciales que los redistribuyen sobre la superficie del fondo marino: Hay una disminución de la plataforma continental hacia la zona abisal (Rowe *et al.*, 1991), de la plataforma costera hacia mar abierto (Cosson *et al.*, 1997) y otra disminución de la columna somera hacia la zona abisal (Smith *et al.*, 1997). De acuerdo con Jumars y Eckman (1983), la mayoría de las especies del fondo marino se alimentan de los depósitos de detritos orgánicos, por lo que la naturaleza de los sedimentos es determinante en la estructuración de estas comunidades (Levin *et al.*, 2001).

De acuerdo con los diagramas EMD, basados en la abundancia y biomasa de la comunidad de peces, fue posible observar una estructura en la distribución batimétrica, con la formación de tres grupos principales: 300 - 500 m (nivel superior); 500 - 800 m (intermedio) y 800 - 1200 m (inferior). Con el análisis de similitud ANOSIM, sólo se observaron diferencias significativas entre los niveles de profundidad superior (300 - 500) con el inferior (800 - 1200). Al analizar la

composición de especies que contribuyen con estas diferencias por medio del método SIMPER, un pequeño grupo de especies es compartido entre los niveles superior e intermedio (*P. truculenta*, *M. albidus*, *D. atlanticus* y *P. greyae*). Sin embargo, el número de especies que componen el 80% de contribución fue mayor en el nivel intermedio respecto al superior, con 14 y 8 especies, respectivamente. Las especies más representativas en ambos casos fueron *P. truculenta*, *M. albidus* en el nivel somero y *N. aequalis*, *D. atlanticus* y *Y. blackfordi* en el nivel intermedio. De la misma manera *Y. blackfordi* y *M. americanus* fueron registradas entre el nivel intermedio e inferior. Solamente *D. atlanticus* estuvo dentro del 80% de contribución en los tres distintos niveles de profundidad. La composición de especies que caracterizó al nivel inferior es distinta al resto, en donde 6 de las 11 especies que conformaron el 80% pertenecen al orden de los Gadiformes, éstas fueron: *B. melanobranchus*, *C. zaniophorus*, *N. aequalis*, *G. longifilis*, *Squalogadus modificatus* y *Sphagemacrurus grenadae*, a diferencias de los niveles somero e intermedio en donde la composición a nivel de familia y orden fue más heterogénea.

Esta estructuración podría estar determinada por diversos factores como la zonación vertical de distintas masas de agua, lo cual está bien documentado para el AN (Koslow, 1993; Menezes *et al.*, 2015). En el caso del GoM, la distribución de las masas de agua propuesta por Vásquez de la Cerda (2004) concuerda en parte con la estructura vertical de la comunidad de peces, en donde es posible relacionar la composición de especies del nivel superior con el Agua Tropical Central entre 300 y 500 de profundidad; el nivel intermedio con el Agua Tropical del Atlántico entre 500 y 700 m, y la composición de especies del nivel inferior con el Agua Intermedia Antártica ente 700 y 1000 m de profundidad.

Al respecto, es importante señalar la gran hidrodinámica que se desarrolla dentro del GoM como resultado de la corriente de Lazo, además de los vientos invernales (Nortes), lo cuales son determinantes en la estructuración y distribución de estas masas de agua y por ende afectan las comunidades biológicas del fondo marino en general. Al respecto, en la parte noroeste del GoM, la termoclina se ubica aproximadamente a 200 m y al este se estima a 50 m de profundidad hasta alcanzar 4.25 °C a 1600 m de profundidad (Morrison y Nowlin, 1977). Otra característica importante es el ingreso continental de las masas de agua y los giros ciclónico y anticiclónico, los

cuales determinan la distribución vertical de la salinidad ya que diluyen las masas de agua desde las capas superiores hasta profundidades de 1000 m (Vidal *et al.*, 1990). Por otro lado, al término de la temporada de lluvias frente a las costas de Campeche, la superficie puede llegar a condiciones de hipoxia ya que la concentración de oxígeno alcanza 2.6 ml/l, como resultado del ascenso de masas de agua gracias al giro ciclónico (Secretaría de Marina, 1972). Al contrario, debido al anticiclón mexicano de Tamaulipas hay un hundimiento de masa de agua superficial con alta concentración de oxígeno, 4.45 ml/l, hasta alcanzar 1000 m de profundidad. Los desplazamientos verticales de los giros ciclónicos y anticiclónicos traen cambios en la mezcla de agua y ejercen una fuerza importante en la productividad del GoM. En algunas regiones la productividad es de tal magnitud que llegan a consumir el oxígeno del suelo marino, generando zonas de hipoxia-anoxia, conocidas como zonas de mínimo oxígeno (ZMO) (Rogers, 2000), con lo que es posible establecer perfiles de distribución vertical del oxígeno (Riley y Chester, 1989).

Estos episodios de productividad y subsecuente hipoxia son trascendentales para las comunidades de peces del fondo marino debido a que la circulación y distribución del oxígeno a lo largo de la columna de agua regula las reacciones de oxidación y reducción, así como los ciclos biogeoquímicos de elementos esenciales para los organismos, afectando en consecuencia la actividad metabólica, comportamiento, crecimiento, distribución, diversidad y abundancia de las especies. Rogers (2000) considera que las características de las ZMO tienen consecuencias considerables en la estructura de las comunidades biológicas del fondo marino. Al respecto, los altos valores de diversidad y abundancia de la comunidad de peces en los estratos superiores del talud en el GoM, pudiera responder a la proximidad con la zona fótica (< 200) que es donde se genera la producción primaria y por lo tanto de abasto de alimento hacia las comunidades de peces en los estratos superiores del talud continental (> 300 m de profundidad). Por debajo de esta profundidad se registraron los menores valores de diversidad y abundancia lo cual coincide con la profundidad de la ZMO, hasta alcanzar la mayor riqueza de especies y equidad a 800 m de profundidad, justo por debajo de la ZMO, en donde se incrementa la concentración de oxígeno. Resultados similares fueron obtenidos por McClatchie *et al.* (1997) al sureste de Nueva Zelanda, por Magnussen (2002) en el AN y por Powell *et al.* (2003) en el norte del GoM, con lo que es posible apreciar lo determinante de la ZMO y de la termoclina en la estructuración de las comunidades biológicas de talud continental. Estos patrones de diversidad y abundancia de la

comunidad de peces pueden ser atribuidos, probablemente, a la disponibilidad de materia orgánica o a la ventilación de estas regiones a través de los cañones y canales submarinos, en donde las corrientes transportan alimento y oxígeno desde la plataforma hasta el talud y cuencas oceánicas (Shultz y Hubbard, 2005; Wetzel, 2008). Probablemente, como consecuencia de la baja diversidad y abundancia registrada en la ZMO, existe un reducido consumo de alimento, lo cual resulta en un gran abasto de alimento para las comunidades biológicas del fondo marino, ya que la alta concentración de oxígeno y alimento por arriba y debajo de la interface de la ZMO conduce a una estructuración en la distribución de las especies y son responsables de los picos de diversidad y abundancia que se registraron en los límites superior e inferior del talud continental.

De esta manera es posible observar que dos factores son complementarios y determinantes en la estructuración de la comunidad de peces entre los estratos superficiales y profundos: La productividad y la termoclina. Debido a ello estos dos factores tienen un fuerte componente temporal, los cuales en su conjunto imprimen una dinámica en la composición y distribución de las comunidades de peces del mar profundo, especialmente en su abundancia.

8.3. Análisis temporal

Aunque en términos físicos el mar profundo es relativamente más estable que los ambientes litorales y costeros, las comunidades bentopelágicas son altamente dependientes de los aportes orgánicos provenientes de la zona eufótica, cuyos flujos son transferidos por pulsos estacionales regularmente definidos, con un fuerte impacto en estas comunidades a una magnitud que puede ser de días, décadas e incluso a escalas mayores (Gooday, 2002). De acuerdo con Tyler (1988), tanto en el Atlántico como en el Pacífico se han registrado fluctuaciones estacionales en la precipitación de material relacionados con los ciclos de productividad primaria. Investigaciones subsecuentes han confirmado que las variaciones temporales de productividad primaria son transferidas hacia el fondo a una velocidad de 80 m por día (Escobar-Briones, 2004), e incluso a 100 y 200 m por día (Lampitt, 1985), a lo que los ecosistemas profundos responden rápidamente, por lo que la dinámica de los procesos biológicos del fondo marino se relacionan fuertemente a los pulsos estacionales de material orgánico generados en el ambiente pelágico (Company *et al.*, 2008).

En el caso del GoM los mayores promedios de diversidad se registraron durante el periodo de lluvias, mayo-octubre. En el periodo de secas (noviembre-abril) se obtuvo la menor riqueza de especies, lo cual coincidió con la mayor equidad, abundancia y biomasa, en tanto que los promedios de abundancia y biomasa en ambos periodos fueron muy similares. La diferencia en la diversidad de la comunidad de peces entre los periodos climáticos probablemente puede estar siendo influenciada por el evento de la surgencia estacional de la plataforma de Yucatán, con su mayor intensidad durante el periodo de lluvias.

Sin embargo, la influencia de la surgencia no explica la mayor abundancia y biomasa registrada durante el periodo de secas, por lo que otros factores tales como los nortes pueden estar implícitos. Estos ocurren durante el periodo de secas y también juegan un papel determinante en la productividad primaria. Las masas de aire frío tienen efecto sobre los estratos superficiales de las masas de agua, disminuyendo su temperatura al igual que el espesor de la termoclina, presente todavía en otoño, favoreciendo la mezcla y una mayor homogeneidad de la columna de agua (Merino-Ibarra, 1992). De acuerdo con Yáñez-Arancibia *et al.* (1991), al final del periodo de lluvias (septiembre-octubre) ocurre la principal sincronización entre la mayor productividad primaria y los nortes. Tal como lo observado en esta investigación, con las mayores abundancias durante el estiaje, posterior a la surgencia de Yucatán, la respuesta de la comunidad de peces a estos estímulos tróficos no se ve reflejada de una manera inmediata en su abundancia y biomasa, ya que su dieta no se basa de los flujos de detritos provenientes de la zona eufótica (Drazen *et al.*, 2001). Estos materiales al ser más frescos se asocian fácilmente con bacterias las cuales reaccionan rápidamente formando agregados, con efectos en cascada que son determinantes sobre grupos taxonómicos mayores a nivel de especie, poblacional y comunitario (Gooday, 2002). Al respecto, Cartes (1998) encontró una asociación muy estrecha entre los mayores flujos de material orgánico y la densidad más alta de copépodos durante el verano en el Mediterráneo, los cuales se alimentan de una gran variedad de partículas y detritos (Keppler, 1993). Más aún, en esa misma región, las mayores abundancias de varias especies de decápodos coincidieron también durante el verano, cuando se observan los mayores picos de abundancia de copépodos, de los que especialmente se alimentan (Sardá *et al.*, 1997), con un subsecuente aumento de biomasa en la comunidad de peces para el otoño (Cartes 1998), los cuales, a su vez, se alimentan de los decápodos.

Los peces de profundidad son depredadores de consumidores primarios como invertebrados, cefalópodos, crustáceos e incluso de otros peces (Pearcy y Ambler, 1974), además de ser carroñeros, por lo que Bailey *et al.* (2006) no observaron una relación significativa entre la abundancia de especies de la familia Macrouridae y el flujo de material particulado, pero sí una correlación significativa con la abundancia de equinodermos en el AN. Debido a su alta abundancia, los invertebrados son un elemento fundamental en la dieta de los peces, lo que los hace un enlace de gran relevancia entre la productividad primaria y la megafauna del mar profundo. Al respecto, estos resultados son congruentes con lo encontrado en esta investigación, ya que considerando lo reportado por Galván-Palmerín (2012) para el sur del GoM, en donde la mayor abundancia y diversidad de larvas de decápodos fueron obtenidas durante el verano, coincide con la mayor abundancia y biomasa de la comunidad de peces para la subsecuente temporada de secas. Aunque no hubo diferencias significativas de abundancia y biomasa entre los dos periodos climáticos, valores superiores se registraron durante el periodo de secas. Con el análisis EMD, basado en la abundancia y biomasa, es posible observar una estructura comunitaria distinta para cada periodo climático, sin embargo, el análisis SIMPER indicó que la composición de especies es similar en ambos casos, por lo que la diferencia entre éstos se debe principalmente a la abundancia y biomasa de las especies en general. Estos resultados podrían estar reflejando una respuesta biológica a los pulsos estacionales provenientes de los estratos superiores, ya que resultados similares han sido reportados para el mar Mediterráneo, en donde se ha registrado reclutamiento de individuos durante los principales pulsos de productividad de la región (Moranta *et al.*, 2008), y aumento de talla de algunas especies de peces durante el otoño (Sardá *et al.*, 1994; Moranta *et al.*, 2008). De la misma manera, Massutí *et al.* (2004) sugirieron que la biomasa tiene un comportamiento estacional en algunas regiones del Atlántico.

Por otro lado, el efecto temporal que juegan los nortes sobre la estratificación de la termoclina en el GoM, no sólo es determinante para el abasto de alimento, sino también para la ventilación del fondo marino. Una mayor estratificación representa menor intercambio de oxígeno entre los distintos estratos oceánicos con una subsecuente expansión de las ZMO (Oschiles *et al.*, 2008) y por lo tanto una contracción de las regiones oxigenadas. Esto representa una reducción de hábitats, restringiendo la distribución de los peces, principalmente de hábitos pelágicos, hacia la superficie, lo que implica mayor vulnerabilidad por las actividades pesqueras (Prince y Goodyear, 2006), lo que ha llevado a

una pérdida de diversidad entre 10 y 50% de especies de peces en varias regiones marinas alrededor del mundo (Worm *et al.*, 2005).

De la misma manera, se podrían afectar las migraciones verticales que realizan ciertos organismos diariamente, como el caso de algunos crustáceos y peces, especialmente de la familia Sternoptychidae, cuyas migraciones pueden estar entre los 100 y 600 m de profundidad (Badcock, 1984), y Myctophidae, distribuyéndose desde la superficie y alcanzar 1500 m de profundidad (Chen, 2002). Una disminución de diversidad y cambios en la estructura de las comunidades de organismos que realizan estas migraciones podría afectar la productividad primaria y remineralización del carbón orgánico (Rivkin y Legendre, 2001), con consecuencias adversas en toda la trama trófica, especialmente de las comunidades que dependen de estos abastos, como las comunidades de peces de hábitos béntonicos del talud continental y del fondo marino en general. Con base en estos antecedentes y con los resultados obtenidos en esta investigación, nuevamente pone de manifiesto que en el caso del GoM, la diferencia de productividad entre los periodos climáticos, se refleja durante las lluvias principalmente en una mayor abundancia, y en menor grado en la biomasa, y no en la composición de especies de la comunidad de peces demersales, como resultado del efecto en cascada del flujo estacional de los materiales orgánicos sobre las comunidades de invertebrados y subsecuentemente en la comunidad de peces, tal como ha sido registrado en otras investigaciones realizadas especialmente en el mar Mediterráneo.

8.4. Relación entre las variables ambientales con las comunidades de peces

De acuerdo con los análisis de correlación no es posible observar una tendencia lineal entre las variables ambientales con la comunidad de peces del talud continental, sino que en algunos casos, como la abundancia y biomasa respecto a la temperatura, sugiere cierto comportamiento unimodal, al igual que lo registrado entre la riqueza de especies respecto a la profundidad por otros autores en distintas regiones marinas del talud continental (Rex, 1981; Gage y Tyler, 1991; Powell *et al.*, 2003). Es importante señalar que sus metodologías empleadas han comprendido intervalos de profundidad mayores (200 - 3000 m) y artes de pesca diferentes que esta investigación. Sin embargo, estos resultados son contradictorios, ya que otras investigaciones han encontrado un patrón distinto para la riqueza de especies de diversos grupos taxonómicos como poliquetos, gasterópodos, bivalvos e incluso peces (Kendall y Haedrich 2006), por lo que las variables ambientales responsables de este

comportamiento han sido difíciles de identificar, y una comparación entre estos resultados podría llevar a malas interpretaciones. En esta investigación, este comportamiento podría estar dado por el escaso número de muestras a profundidades mayores a 1000 m (N = 9), las cuales demandan un gran esfuerzo de maniobra. Por otro lado, los picos de abundancia en los niveles de profundidad superior e intermedio (Fig. 19) pueden estar relacionados a la gran disponibilidad de materia orgánica en estas regiones (Rex *et al.*, 1993), como se mencionó anteriormente, y a la tolerancia de las especies a las condiciones de hipoxia, además de su capacidad para competir con otras por alimento, ya que simplemente estos recursos son inaccesibles para los organismos de la plataforma continental, incapaces de adaptarse a tales condiciones (Díaz y Rosenberg, 1995). La temperatura parece no ser un factor determinante, puesto que la mayor riqueza de especies fue registrada en los extremos de la termoclina, en la parte superior e inferior del talud continental (300 - 400 y > 800m de profundidad, respectivamente). Una posible explicación a este comportamiento podría estar dada por la ventilación de las masas de agua a profundidades mayores a 800 m, ya que la concentración promedio de oxígeno presentó valores máximos a partir de esta profundidad. De lo contrario, el incremento de la abundancia en los niveles intermedios de profundidad respecto al nivel inferior (Fig. 19), incidió principalmente en donde persiste el cambio brusco de temperatura de la termoclina. Estos resultados son similares con otras investigaciones realizadas en otras regiones, en donde han registrado una mayor abundancia pero menor riqueza de macrofauna en condiciones de hipoxia (Levin *et al.*, 1991; Levin y Gage, 1998; Rogers, 2000; Menezes *et al.*, 2006), es decir, mayor dominancia y menor riqueza de especies bajo estas condiciones (Levin *et al.*, 2000). Levin y Gage (1998) concluyen que el oxígeno influye en los niveles de diversidad de especies, mientras el contenido de materia orgánica a la dominancia. Otra teoría alternativa a este patrón es el traslape de distribución de las especies alrededor de los bordes de las masas de agua, lo que estimula una mayor riqueza, también llamada *mid-domain effect* (MED) (Colwell y Hurr, 1994; Colwell y Lees, 2000). Ésta considera los extremos de los límites de los ambientes y centra la distribución de las especies dentro de un área determinada (del borde continental a la zona abisal), concibiendo la forma que toma la riqueza de especies. Aunque los resultados de esta investigación coinciden con esta teoría, Kendall y Haedrich (2006) han registrado datos contradictorios.

En el caso de la salinidad, no se observó un gradiente relevante, por lo que parece no ser un factor determinante en la estructuración de la comunidad de peces, pero registrando la mayor riqueza de

especies y abundancia alrededor de 35 ups. De esta manera, las especies que guardan mayor asociación con la salinidad y temperatura fueron las dominantes en el nivel superior del talud continental, las cuales también son comunes en la plataforma continental. Esto puede obedecer a una mayor tolerancia de las especies a estos gradientes, ya que esa zona es afectada por los movimientos verticales de las masas de agua, como la surgencia de Yucatán y los giros ciclónicos y anticiclónicos del Banco de Campeche y Tamaulipas, respectivamente. Además los aportes pluviales, especialmente del sistema hidrológico Grijalva-Usumacinta, generan una heterogeneidad ambiental en la parte superior del talud continental, lo que es determinante para la distribución de las comunidades de peces que habitan en este ecosistema. De igual forma, la profundidad y la concentración de oxígeno son los factores ambientales determinantes a una profundidad mayor de 400 m. El O₂, aunque de menor magnitud, puede ser el principal factor regulador en el nivel intermedio del talud continental, ya que los niveles inferiores del talud continental son ventilados por la subducción de las masas de agua, ricas en O₂.

Dado que la identidad de las masas de agua depende de sus propiedades físicas como la temperatura y salinidad, su distribución vertical parece guardar cierta consistencia con la estructura de la comunidad de peces bentónicos del talud continental. Sin embargo, debido a la gran cantidad de factores ambientales como la temperatura, el oxígeno, la salinidad, la materia orgánica, la alcalinidad, los nutrientes, los sedimentos, etc., la identificación de las variables ambientales que principalmente influyen sobre la comunidad de peces es difícil de determinar (Menezes *et al.*, 2006). Por lo tanto, estos resultados no son concluyentes, ya que en otras investigaciones se han registrado mayores valores de diversidad y abundancia de especies a mayores profundidades (Gage y Tyler, 1991; McClatchie *et al.*, 1997; Moranta *et al.*, 1998). Esta situación aumenta su complejidad cuando se considera la capacidad de movilidad de los peces (Campbell *et al.*, 2011).

La mayoría de estas investigaciones han sido realizadas en el AN en donde el clima es templado, por lo que es necesario considerar las características de las regiones tropicales (Crabtree *et al.*, 1991), como es el caso del GoM, ya que diferencias en la composición de especies entre las regiones templadas con las tropicales han sido descritas por varios autores (Merret y Marshall, 1981; Merret, 1987 y Anderson *et al.*, 1985). La comparación es aún más desproporcionada al comparar el número de investigaciones entre estas regiones marinas. Al respecto, los trabajos realizados en el mar Caribe

se han limitado a la parte superior del talud continental (Saavedra-Díaz *et al.*, 2004; Paramo *et al.*, 2015) además de tratarse de descripciones taxonómicas. Por otra parte, Powell *et al.* (2003) y Wei *et al.* (2012) son los únicos antecedentes para la comunidad de peces del talud continental, cuya investigación centrada al norte del GoM coinciden parcialmente con los resultados obtenidos en esta investigación, ya que en ambos trabajos se registró la mayor abundancia en la parte central del talud continental, pero no la riqueza de especies, la cual fue mayor a mayores profundidades en esta investigación. La menor riqueza de especies registrada por Powell *et al.* (2003) al norte del GoM podría estar relacionada con las condiciones de hipoxia que prevalecen en esa región, especialmente frente a la región de Texas y Louisiana que comprende el sistema hidrológico más caudaloso del GoM: Misisipi-Atchafalaya (Rabalais, 2004).

De acuerdo con los resultados obtenidos, aunque es posible observar coincidencias entre las estructuras de la comunidad de peces con la distribución vertical de las masas de agua, el carácter multifactorial que inciden sobre estos ecosistemas hace difícil obtener relaciones causales entre las variables ambientales más importantes que moldean a las comunidades del talud continental.

Debido a la escasa información de la comunidad de peces del talud continental del sur del GoM, ésta investigación sienta un antecedente importante de este recurso y de sus condiciones en el que se encuentra, además de enriquecer el inventario faunístico y proporcionar información básica de biogeografía y determinar su relevancia dentro de este ecosistema, lo cual es básico para desarrollar medidas de manejo y prevención, no sólo en términos de explotación, sino de deterioro ambiental debido a la contaminación generada por las múltiples actividades industriales que se desarrollan dentro de este gran ecosistema. Por otro lado, los cambios de las condiciones ambientales que ya vivimos, como consecuencia del calentamiento global, el monitoreo de estas comunidades se vuelve imprescindible, por lo que la información generada de esta investigación se vuelve relevante.

9. CONCLUSIONES

En comparación con investigaciones similares realizadas en el talud continental del GoM, el número de especies registradas en este estudio es elevado, con la expectativa de continuar incrementando el inventario de especies.

Un alto porcentaje de especies (96%) registradas en esta investigación se encuentran distribuidas en todo el GoM, indicando una elevada similitud en composición de especies en este ecosistema.

La similitud de especies del talud continental del GoM con el AN y mar Caribe reafirma la hipótesis de una sola provincia marina para la parte central del Océano Atlántico.

La composición de especies sugiere una comunidad de peces similar en las distintas zonas de estudio en el talud continental del sur del GoM.

Se registraron tres diversas comunidades de peces en el talud continental respecto con la profundidad: superior (300 - 500 m); intermedio (500 - 800 m) e inferior (> 800 m).

La composición de especies en los periodos climáticos estudiados (secas y lluvias) fue similar, sin embargo, una abundancia significativamente mayor se observó durante el periodo de secas.

La abundancia y biomasa presentaron cierto patrón unimodal respecto a la temperatura y el oxígeno.

El análisis canónico de correspondencia mostró que la temperatura y salinidad fueron los factores con mayor peso en la estructura de la comunidad de peces del nivel superior, mientras que el oxígeno lo fue en la comunidad de peces del nivel intermedio y la profundidad fue el factor preponderante en la comunidad de nivel inferior del talud continental del sur del GoM.

10. LITERATURA CITADA

- Adriyanov, B. K. 2008. Aportación del análisis canónico de correspondencia al análisis textual. Universidad Politécnica de Catalunya, Matemáticas y Estadísticas. Catalunya, España. 67 pp.
- Álvarez, J. A. P., P. R. Pezzuto, R. Wahrlich y A. L. S. Souza. 2009. Deep-water fisheries: History, status and perspectives. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 37(3): 513-541.
- Anderson, M. E., R. E. Crabtree, H. J. Carter, K. J. Sulak y M. D. Richardson. 1985. Distribution of demersal fishes of the Caribbean Sea found below 2000 meters. *Bulletin of Marine Science*. 37: 749-807.
- Anderson, J. M. 2001. A new method for no-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26: 32-46.
- Badcock, J. 1984. Sternoptychidae. Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. p: 302-317. En: Whitehead, P. J. P., M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen y E. Tortonese (Eds.). Volumen 1. UNESCO. Paris.
- Badii, M. H., J. Castillo, K. Cortéz, A. Wong y P. Villalpando. 2007. Análisis de correlación canónica (ACC) e investigación científica. *InnOvaciOnes de NegOciOs*. 4(2): 405-422.
- Baguley, G. J., A. P. Montagna, L. J. Hyde, R. D. Kalke y G. T. Rowe. 2006. Metazoan meiofauna abundance in relation to environmental variables in the northern Gulf of Mexico deep sea. *Deep-Sea Research I*. 53: 1344-1362.
- Bailey, D. M., H. A. Ruhl y K. L. Smith Jr. 2006. Long-term change in benthopelagic fish abundance in the abyssal northeast Pacific Ocean. *Ecology*. 87(3): 549-555.
- Bailey, D. M., M. A. Collins, J. D. M. Gordon, A. F. Zuur e I. G. Priede. 2009. Long-term changes in deep-water fish population in the North East Atlantic: Deeper-reaching effect of fisheries? *Proceedings of Royal Society B*. 275: 1965-1969.
- Balsam, L. W. y P. J. Beeson. 2003. Sea-floor sediment distribution in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research I*. 50: 1421-1444.
- Beaugrand, G., Ch. Luczak y M. Edwards. 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. 2009. *Global Change Biology*. 15: 1790-1803.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, populations and communities, 3 ra edición. Blackwell Science. Turin, Italia. 1068 p.

- Bensch, A., M. Gianni, D. Gréboval, J. S. Sanders y A. Hjort. 2009. *Worldwide review of bottom fisheries in the high seas. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. No. 522, Rev. 1, Roma, 145 p.
- Bergstad, O. A. 1990. Ecology of the fishes of the Norwegian Deep: distribution and species assemblage. *Netherland Journal of Sea Research*. 25: 237-266.
- Bergstad, O. A. y N. R. Hareide. 1996. Ling, blue ling and tusk of the north-east Atlantic. *Fiskenoghavet*. 15: 126.
- Bergstad, O. D., G. M. M. Menezes, Å. S. Høines, J. D. M. Gordon y J. K. Galbraith. 2012. Patterns of distribution of deepwater demersal fishes of the North Atlantic mid-ocean ridge, continental slopes, islands and seamounts. *Deep-Sea Research I*. 61: 74-83.
- Berkes, F., T. P. Hughes, R. S. Steneck, J. A. Wilson, D. R. Bellwood, B. Crona, C. Folke, L. H. Gunderson, H. M. Leslie, J. Norberg, M. Nyström, P. Olsson, H. Österblom, M. Scheffer y B. Worm. 2006. Globalization, roving bandits, and marine resources. *Science*. 311: 1557-1558.
- Biggs, D. C. 1992. Nutrients, plankton, and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*. 97(C2): 2,143-2,154.
- Bowen, B. W., A. L. Bass, A. J. Muss, J. Carlin y D. R. Robertson. 2006. Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (family: Holocentridae): Exploring pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology*. 149: 899-913.
- Bradbury, M. G. 1980. Revision of the fish genus *Ogcocephalus* with description of the new species of the Western Atlantic Ocean (Ogcocephalidae: Lophiiformes). *Proceedings of the National Academy of Science*. 42(7): 229-285.
- Briggs J. C. y B. W. Bowen. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*. 39: 12-30.
- Campbell, N., F. Neat, F. Buns y P. Kunzlik. 2011. Species richness, taxonomic diversity, and taxonomic distinctness of the deep-water demersal fish community on the Northeast Atlantic continental slope. *ICES Journal of Marine Science*. 68: 365-376.
- Carney, R. S. 2005. Zonation of deep biota on continental margins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 47: 211-278.

- Carpenter, K. E. 2002. The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic. Roma, FAO. 2015 p.
- Cartes, J. E. 1998. Dynamics of the bathyal Benthic Boundary Layer in the northwestern Mediterranean: Depth and temporal variation in macrofaunal-megafaunal communities and their possible connection within deep-sea trophic webs. *Progress in Oceanography*. 41: 111-139.
- Chen, S. 2002. Fauna Sinica, Osteichthyes. Myctophiformes, Cetomimiformes, Osteoglossiformes. Fauna Sinica Series. *Science Press*. Beijing. 349 p.
- Clark, M. R., F. Althaus, A. Williams, E. Niklitschek, G. M. Menezes, N. R. Hareide, P. Sutton y C. O'Donnell. 2010. Are deep-sea demersal fish assemblage globally homogenous? Insights from seamounts. *Marine Ecology*. 31: 39-51.
- Clarke, K. R. y M. Ainsworth. 1993. A method linking multivariate community structure to environmental biology. *Marine Ecology Progress Series*. 92: 205-219.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. Changes in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation, 2da edición. PRIMER-E: Plymouth.
- Cliff, N. 1987. *Analyzing Multivariate Data*. Harcourt Colleague Pub. San Diego, Cal. 484 p.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist*. 144: 570-595.
- Colwell, R. K. y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: Geometric constraints on the biogeography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 70-76.
- Colwell, R. K., Ch. X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. *Ecology*. 85(10): 2717-2727.
- Company, J. B., P. Puig, F. Sardá, A. Palanques, M. Latasa y R. Scharek. 2008. Climate influence on deep sea populations. *Plos One*. 3(1): e1431.
- Cosson, N., M. Sibuet y J. Galeron. 1997. Community structure and spatial heterogeneity of the deep sea macrofauna at three contrasting station in the tropical northeast Atlantic. *Deep Sea Research*. 44: 247-269.

- Crabtree, R. E., J. Carter y J. A. Musick. 1991. The comparative feeding ecology of temperate and tropical deep-sea fishes from the western North Atlantic. *Deep-Sea Research*. 38(10): 1277-1298.
- Darnell, M. R. y E. R. Defenbaugh. 1990. Gulf of Mexico: Environmental overview and history of environmental research. *American Zoologist*. 30: 3-6.
- Das, M. K. y J. S. Nelson. 1996. Revision of the Percophidae genus *Bembrops* (Actinopterygii: Perciformes). *Bulletin of Marine Science*. 59 (1): 9-44.
- Davies, A. J., J. M. Roberts y J. Hall-Spencer. 2007. Preserving deep-sea natural heritage: Emerging issues in offshore conservation and management. *Biological Conservation*. 138: 299-312.
- Day, W. J., A. Díaz de León, G. González-Sansón, P. Moreno-Casasola y A. Yáñez-Arancibia. 2004. Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Resumen ejecutivo. p: 15-46. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Dayton, P. K. y R. R. Hessler. 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-sea Research I*. 47: 259-275.
- De Lanza-Espino, G. 1991. *Oceanografía de los mares mexicanos*. AGT editor, S.A. México. 569 p.
- De Lanza-Espino, G. y J. E. Gómez-Rojas. 2004. Características físicas del Golfo de México. p: 103-132. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Deming, W. J. y D. S. Carpenter. 2008. Factors influencing benthic bacterial abundance, biomass, and activity on the northern continental margin and deep basin of the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research II*. 55: 2617-2626.
- Devine, J. A., K. D. Baker y R. L. Haedrich. 2006. Deep-sea fishes qualify as endangered. *Nature*. 439: 29.
- Díaz de León, A., J. I. Fernández, P. Álvarez-Torres, O. Ramírez-Flores y L. G. López-Lemus. 2004. La sustentabilidad de las pesquerías del Golfo de México. p: 727-756. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p

- Diaz, R. J. y R. Rosenberg. 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 33: 245-303.
- DOF. 2010. Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*, 2 de diciembre, SAGARPA, INAPESCA, 2ª Sección, 85 p.
- Drazen, J. C. T., W. Buckley y G. R. Hoff. 2001. The feeding habits of slope dwelling macrourid fishes in the eastern North Pacific. *Deep-Sea Research I*. 48: 909-935.
- Durán-Campos, E., D. A. Salas-de-León, M. A. Monreal-Gómez y E. Coria-Monter. 2017. Patterns of chlorophyll-a distribution linked to mesoscale structure in two contrasting areas Campeche Canyon and Bank, Southern Gulf of Mexico. *Journal of Sea Research*. 123: 30-38.
- Escobar-Briones, E. 2004. Estado del conocimiento de las comunidades bénticas del Golfo de México. p: 201-247. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Escobar-Briones, G. E., A. Gaytán-Caballero y P. Legendre. 2008a. Epibenthic megacrustaceans from the continental margin, slope and abyssal plain of the Southwestern Gulf of Mexico: Factors responsible for variability in species composition and diversity. *Deep Sea Research II*. 55: 2667-2678.
- Escobar-Briones, G. E., L. E. Estrada-Santillán y P. Legendre. 2008b. Macrofaunal density and biomass in the Campeche Canyon, Southwestern Gulf of Mexico. *Deep Sea Research II*. 55: 2679-2685.
- Etter, R. J. y F. J. Grassle. 1992. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature*. 360: 576- 578.
- Fabio. C. De L., R. S. Craig, A. A. Rowden, D. A. Bowden y M. R. Clark. 2010. Submarine canyons: Hotspots of benthic biomass and productivity in the deep sea. *Proceedings of the Royal British Society*. 277: 2783-2792.
- FAO. 2016. *The State of World Fisheries and Aquaculture 2016*. FAO, Roma. <http://www.fao.org/3/a-i5555e.pdf>
- Felder, D. L., D. K. Camp y J. W. Tunnell Jr. 2009. An Introduction to Gulf of Mexico Biodiversity Assessment. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (Eds.). *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota*. Texas A & M University Press, USA, pp. 1-13.

- Forbes, E. 1844. Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, on their distribution, considered as bearing on geology. *Report of the British Association for the Advancement of Science*. 1843: 129-193.
- Franco, M. A. L., A. C. Braga, G. W. A. Nunan y P. A. S. Costa. 2009. Fishes of the family Ipnopidae (Teleostei: Aulopiformes) collected on the Brazilian continental slope between 11° and 23° S. *Journal of Fish Biology*. 75: 797-815.
- Froese, R. y D. Pauly. 2017 Fishbase. World Wide Web electronic publication. Disponible en: <http://www.fishbase.org>, versión (06/2017).
- Gage, J. D. y P. A. Tyler. 1991. *A natural history of organism at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 p.
- Galarza, J. A., J. Carreras-Carbonell, E. Macpherson, M. Pascual, S. Roques, G. F. Turner y C. Rico. 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proceedings of the National Academy of Science*. 106(5): 1473-1478.
- Galván-Palmerín, M. 2012. Distribución y abundancia de larvas del orden decapoda en el talud del Golfo de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 105 pp.
- Gianni, M. 2003. High-seas bottom fisheries and their impact on the biodiversity of vulnerable deep-sea ecosystems: Preliminary findings. p: 53-61. En: Shotton, R. (Ed.). Deep Sea 2003. Conference on the Governance and Management of Deep Sea Fisheries, Queenstown, Nueva Zelanda. 718 p.
- Glover G. A. y R. C. Smith. 2003. The deep-sea floor ecosystem: Current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025. *Environmental Conservation*. 30: 219-241.
- Godbold, J. A., D. M. Bailey, M. A. Collins, J. D. Gordon, W. A. Spallek e I. G. Priede. 2013. Putative fishery induced changes in biomass and population size structure of demersal deep-sea fishes in ICES Sub-area VII, Northeast Atlantic Ocean. *Biogeosciences*. 10: 529-539.
- Gooday, J. A. 2002. Biological response to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor: A review. *Journal of Oceanography*. 58: 305-332.
- Gordon, J. D. M. y J. A. R. Duncan. 1985. The ecology of the deep-sea benthic and benthopelagic fish on the slopes of the Rockall Trough, northeastern Atlantic. *Progress in Oceanography*. 161: 74-83.

- Grant, A. y A. D. Briggs. 2002. Toxicity of sediments from around a North Sea oil platform: Are metal or hydrocarbons responsible for ecological impacts? *Marine Environmental Research*. 53: 95-116.
- Grassle, J. F. y H. L. Sanders. 1973. Life histories and role disturbance. *Deep-Sea Research*. 20: 643-659.
- Grassle, J. F., H. L. Sanders, R. R. Hessler, G. T. Rowe y T. McLellan. 1975. Patterns and zonation-a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep Sea Research*. 22: 457-481.
- Grassle, J. F. 1989. Species diversity in deep sea communities. *TREE*. 4: 12-15.
- Grassle, J. F. 1991. Deep sea benthic biodiversity. *Bioscience*. 41: 464-469.
- Gross, T. F. y A. J. Williams. 1991. Characterization of deep sea storms. *Marine Geology*. 99: 281-301.
- Haedrich, H. L. y N. R. Merret. 1988. Summary atlas of deep-living demersal fishes in the North Atlantic Basin. *Journal of Natural History*. 22: 1325-1362.
- Haedrich, H. L. y N. R. Merret. 1990. Little evidence for faunal zonation or communities in deep demersal fish faunas. *Progress in Oceanography*. 24: 234-250.
- Hall, S. J. 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: Life in unconsolidated sediments. *Oceanography Marine Biology: An Annual Review*. 32: 179-239.
- Hama, T. 2000. Production and turnover of organic compounds through phytoplankton photosynthesis. p: 1-38. En: Handa, N., E. Tanoue y T. Hama (Eds.). *Dynamics and Characterization of Marine Organic Matter*. Terra Scientific Publishing Company/Kluwer Academic Publishers. Tokyo. 560 p.
- Hernández-Martínez, D. 2017. La producción petrolera mexicana: Análisis histórico y producción a futuro. Tesis de maestría. Ciencias de la Tierra, Centro de Geociencias. UNAM. 152 p.
- Hiddink, J. G., S. Jennings, M. Sciberras, C. L. Szoztek, K. M. Hughes, N. Ellis, A. D. Rijnsdorp, R. A. McConnaughey, T. Mator, R. Hilborn, J. S. Collie, C. R. Pitcher, R. O. Amoroso, A. M. Parma, P. Suuronen y M. J. Kaiser. 2017. Global analysis of depletion and recovery of seabed biota after bottom trawling disturbance. *PNAS*. 114: 8301-8306. [Pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1618858114](https://doi.org/10.1073/pnas.1618858114).

- Hollister, C. D., A. R. M. Nowell y P. A. Jumars. 1984. The dynamic abyss. *Scientific American*. 250: 42-53.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 31(8): 151-161.
- Jongman, R. H., C. J. F. ter Braak y O. F. R. von Tongeren. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Center for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc). Wageningen, Holanda. 299 pp.
- Jumars, P. A. y J. E. Eckman. 1983. Spatial structure within deep-sea benthic communities. p: 399-452. En: Rowe, G. T. (Ed.). *The Sea*. Wiley, Nueva York.
- Kaikkonen, L., R. Venesjärvi, H. Nygård y Kuikka, S. 2018. Assessing the impacts of seabed mineral extraction in the deep sea and coastal marine environments: Current method and recommendations for environmental risk assessment. *Marine Pollution Bulletin*. 135: 1183-1197. doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.055
- Karnauskas, M., M. J. Schirripa, J. K. Craig, G. S. Cook, C. R. Kelble, J. J. Agar, B. A. Black, D. B. Enfield, D. Lindo-Atichati, B. A. Muhling, K. M. Purcell, P. M. Richards y C. Z. Wang. 2015. Evidence of climate-driven ecosystem reorganization in the Gulf of Mexico. *Global Change Biology*. 21: 2554-2568.
- Kendall, J. V. y R. L. Haedrich. 2006. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep Sea Research I*. 53: 506-515.
- Kennett, J. P. 1982. *Marine Geology*. Prentice Hall. Nueva Jersey. 813 p.
- Kennett, J. P. y L. D. Stott. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*. 353: 225-229.
- Keppler, G. S. 1993. On the diet of Calanoid Copepods. *Marine Ecology Progress Series*. 99: 183-195.
- King, N. J., P. M. Bagley y I. G. Priede. 2006. Depth zonation and latitudinal distribution of deep sea scavenging demersal fishes of the Mid-Atlantic Ridge, 42-53°N. *Marine Ecology Progress Series*. 319: 263-274.
- Koslow, J. A. 1993. Community structure in the North Atlantic deep-sea fishes. *Progress in Oceanography*. 31: 321-338.

- Koslow, J. A., G. W. Boehlert, J. D. M. Gordon, R. L. Haedrich, P. Lorance y N. Parin. 2000. Continental slope and deep-sea fisheries: Implications for a fragile ecosystem. *Journal of Marine Science*. 57: 548-557.
- Krebs, Ch. J. 1985. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 3 ra edición. Harper y Row, Nueva York. 800 p.
- Lampitt, R. S. 1985. Evidence for seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Research*. 32: 885-897.
- Lampitt, S. R., I. Salter, A. B. de Cuevas, S. Hartman, E. K. Larkin y A. C. Pebody. 2010. Long-term variability of downward particle flux in the deep northeast Atlantic: Causes and trends. *Deep Sea Research II*. 57: 1346-1361.
- Legendre, P. y L. Legendre. 2000. *Numerical Ecology*. Elsevier Science. Amsterdam. 853 p.
- Levin, L. A., C. L. Hugget y K. F. Wishner. 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research*. 49: 763-800.
- Levin, L. A. y J. D. Gage. 1998. Relationships between oxygen, organic matter and the diversity of bathyal macrofauna. *Deep Sea Research II*. 45:129-63.
- Levin, L. A., J. D. Gage, C. Martin y P. A. Lamont. 2000. Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep Sea Research II*. 47: 189-226.
- Levin, L., J. R. Etter, A. M. Rex, J. A. Gooday, R. C. Smith, J. Pineda, T. C. Stuart, R. R. Hessler y D. Pawson. 2001. Environmental influence on regional deep sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 32: 51-93.
- Levin, L. A. y P. K. Dayton. 2009. Ecological Theory and continental margins: Where shallow meets deep. *Trends in Ecology and Evolution*. 24(11): 606-617.
- Lindo-Atichati D., F. Bringas, F. Goni, B. Muhling, F. Muller-Karger y S. Habtes. 2012. Varying mesoscale structures influence larval fish distribution in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*. 463: 245-257.
- Magnussen E. 2002. Demersal fish assemblage of Faroe Bank: Species composition distribution, biomass spectrum and diversity. *Deep-Sea Research II*. 238: 211-225.

- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Limited, London. 179 p.
- Margalef, R. 1958. *Perspectives in ecological theory*. Univ. Press, Chicago, 240 p.
- Martin, P. A., I. M. Lucas, C. S. Painter, R. Pidcock, H. Prandke, H. Prandke y C. M. Stinchcombe. 2010. The supply of nutrients due to vertical turbulent mixing: A study at the Porcupine Abyssal Plain study site in the northeast Atlantic. *Deep Sea Research II*. 57: 1293-1302.
- Massutí, E., J. D. M. Gordon, J. Moranta, S. C. Swan, C. Stefanescu y N. R. Merrett. 2004. Mediterranean and Atlantic deep-sea fish assemblages: Difference in biomass composition and size-related structure. *Scientia Marina*. 68: 101-115.
- McClatchie, S., R. B. Millar, F. Webster, P. J. Lester, R. Hurst y N. Bagley. 1997. Demersal fish community diversity off New Zealand: Is it related to depth, latitude and regional surface phytoplankton? *Deep Sea Research*. 44: 647-667.
- McEachran, J. D. y J. D. Fechhelm. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico*. (Vol. 1) Myxiniiformes to Gasterosteiformes. University of Texas Press, USA, 1004 pp.
- McEachran, J. D. 2009. Fishes (Vertebrata: Pisces) of the Gulf of Mexico. En: Felder, D. L. y D. K. Camp (Eds.), *Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota*. Texas A & M University Press, USA, 1223-1316 pp.
- Menezes, G. M., M. Sigler, H. M. Silva y M. R. Pinho. 2006. Structure and zonation of demersal fish assemblages off the Azores Archipelago (Mid-Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*. 324: 241-260.
- Menezes, G. M., O. Tariche, M. R. Pinho, M. F. Sigler y H. M. Silva. 2015. Structure and zonation of demersal fish assemblages off the Cabo Verde archipelago, (northeast-Atlantic) as sampled by baited longlines. *Deep-Sea Research I*. 102: 118-134.
- Merino-Ibarra, M. 1992. Afloramiento en la plataforma de Yucatán: Estructura y fertilización. Tesis Doctoral UACPyP-CCH. UNAM. México, D. F. 285 pp.
- Merret, N. R. y N. B. Marshall. 1981. Observations on the ecology of deep-sea bottom living fishes collected off northwest Africa (08-27°N). *Progress in Oceanography*. 9: 185-244.

- Merret, N. R. 1987. A zone of faunal change in assemblage of abyssal demersal fish in the eastern North Atlantic: A response to seasonally in production? *Biological Oceanography*. 5: 137-151.
- Merret, N. R., J. D. M. Gordon, M. Stehmann y R. L. Haedrich. 1991. Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Seabight (eastern North Atlantic): Slope sampling by three different trawls compared. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 71: 329-358.
- Merret, N. R. 1994. Reproduction in North Atlantic ichthyofauna and the relationship between fecundity and species size. *Environmental Biology of Fishes*. 41: 207-245.
- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. p: 183-199. En: M. F. Lavín (Ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. México, D. F.
- Monreal-Gómez, M. A., D. A. Salas de León y H. Velasco-Mendoza. 2004. La hidrodinámica del Golfo de México. p: 47-68. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Moranta, J., C. Stefanescus, E. Massuti, B. Morales-Nin y D. Lloris. 1998. Fish community structure and depth related trends on the continental slope of the Balearic Islands (Algerian Basin, western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*. 171: 247-259.
- Moranta, J., E. Massutí, C. Stefanescu, M. Palmer y B. Morales-Nin. 2008. Short-term temporal variability in fish community structure at two western Mediterranean slope locations. *Deep-Sea Research I*. 55: 866-880.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y tesis SEA. 1. Zaragoza. 84 p.
- Moretzsohn, F., J. Brenner, P. Michaud, J. W. Tunnell Jr y T. Shirley. 2017. Biodiversity of the Gulf of Mexico Database (BioGoMx). Version 1.0. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies (HRI), Texas A & M University-Corpus Christi (TAMUCC), Corpus Christi, Texas. Disponible en: <http://e-gulf.org>.
- Morrison J. M. y W. D. Nowlin Jr. 1977. Repeated nutrient, oxygen, and density sections through the Loop Current. *Journal of Marine Research*. 35(1): 105-128.

- Morse, W. J. y J. M. Beazley. 2008. Organic matter in deep water sediments of the northern Gulf of Mexico and its relationship to the distribution of benthic organisms. *Deep Sea Research II*. 55: 2563-2571.
- Murawski, S. A., E. B. Peebles, A. Gracia, J. W. Tunell Jr. y M. Armenteros. 2018. Comparative abundance, species composition, and demographics of continental shelf fish assemblages throughout the Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*. 10: 325-346.
- Nielsen, J. G., D. M. Cohen, D. F. Markle y C. R. Robins. 1999. *Ophidiiform fishes of the world (Order Ophidiiformes)*. An annotated and illustrated catalogue of pearlfishes, cusk-eels, brotulas and other ophidiiform fishes known to date. Roma. FAO. 178p.
- NOAA. 2016. Gulf of Mexico Regional Action Plan. 43 p. https://www.st.nmfs.noaa.gov/Assets/ecosystems/climate/documents/raps/tech_memos/GOM_Regional_Action_Plan.pdf.
- Norse, E. A., S. Broke, W. W. L. Cheung, M. R. Clark, I. Ekeland, R. Froese, K. M. Gjerde, R. L. Haedrich, S. S. Heppell, T. Morato, L. E. Morgan, D. Pauly, R. Sumaia y R. Watson. 2012. Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy*. 36:307-320.
- Nowlin Jr, W. D. 1971. Winter circulation patterns and property distributions. p: 3-51. En: Capurro, L. R. A. y J. L. Reid (Eds.). *Contributions on the physical oceanography of the Gulf of Mexico*. Gulf Publishing Co., Houston, EU.
- Oanta, G. A. 2018. International organization and deep-sea fisheries: Current status and future prospects. *Marine Policy*. 87: 51-59.
- OBIS. 2019. Ocean Biogeographic Information System. Disponible en: <https://obis.org>
- Ogawa, H. y E. Tanoue. 2002. Dissolved organic matter in oceanic waters. *Journal of Oceanography*. 59: 129-147.
- Okolodkov, Y. B. 2010. *Biogeografía Marina*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 217 p.
- Oschlies, A., K. G. Schultz, U. Riebesell y A. Schmittner. 2008. Simulated 21 century's increase in oceanic suboxia in CO₂-enhanced biotic carbon export. *Global Biogeochemical Cycles*. 22: GB4008.

- Painter, S. C., M. I. Licas, M. C. Stinchcombe, T. S. Bibby y A. J. Poulton. 2010. Summertime trends in pelagic biogeochemistry at Porcupine abyssal plain study site in the northeast Atlantic. *Deep Sea Research II*. 57: 1313-1323.
- Pajuelo, J.G., J. A. González y J. I. Santana. 2010. Bycatch and incidental catch of the black scabbardfish (*Aphanopus spp.*) fishery off the Canary Islands. *Fisheries Research*. 106: 448-453.
- Paramo, J., D. Pérez y A. Acero. 2015. Estructura y distribución de los conductivos de aguas profundas en el Caribe colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 43 (4): 691-699.
- Pearcy, W. G. y J. W. Ambler. 1974. Food habits of deep-sea macrourid fishes off the Oregon coast. *Deep-Sea Research*. 21: 745-759.
- Pequegnat, W. E., B. J. Gallaway y L. H. Pequegnat. 1990. Aspects of the ecology of the deep-water fauna of the Gulf of Mexico. *American Zoologist*. 30: 45-64.
- Pielou, E. C. 1975. *Mathematical Diversity*. Wiley. Nueva York. 165 p.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. Wiley. Nueva York. 385 p.
- POST. 2007. New industries in the deep sea. *Parliamentary office of Science and Technology*. 288: 1-4.
- Powell, M. S., R. L. Haedrich y J. D. McEchran. 2003. The deep-sea demersal fish fauna of the northern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science*. 31: 19-33.
- Priede, I. G., J. A. Godbold, N. J. King, M. A. Collins, D. M. Bailey y J. D. M. Gordon. 2010. Deep-sea demersal fish species richness in the porcupine seabight, NE. Atlantic Ocean: Global and regional patterns. *Marine Ecology*. 31: 247-260.
- Priede, I. G., J. A. Godbold, T. Niedzielski, M. A. Collins, D. M. Bailey, J. D. M. Gordon y A. F. Zuur. 2011. A review of the spatial extent of fishery effects and species vulnerability of the deep-sea demersal fish assemblage of the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic Ocean (ICE Subarea VII). *ICES Journal of Marine Science*. 68: 281-289.
- Priede, I. y R. Froese. 2013. Colonization of the deep sea by fishes. *Journal of Fish Biology*. 83: 1528-1550.

- Prince, E. D. y C. P. Goodyear. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. *Fisheries Oceanography*. 15: 451-464.
- Quattrini, A. M., A. E. J. Demopoulos, S. Randal, A. Roa-Varón y J. D. Chaytor. 2017. Demersal fish assemblages on seamounts and other features in the northeastern Caribbean. *Deep-Sea Research I*. 123: 90-104.
- Rabalais, N. N., E. R. Turner y J. W. Wiseman Jr. 2002. Gulf of Mexico Hypoxia, a. k. a. "The Dead Zone". *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33: 235-263.
- Rabalais, N. N. 2004. Hipoxia en el Golfo de México. p: 773-790. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Raimondi, P. T., A. M. Barnett y P. R. Krause. 1997. The effects of drilling muds on marine invertebrate larvae and adults. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 16: 1218-1228.
- Ramírez-Llodra, E., A. P. Tyler, M. C. Baker, O. K. Bergstad, M. R. Clark, E. Escobar, L. A. Levin, L. Menot, A. A. Rowden, C. R. Smith y C. L. Van Dover. 2011. Man and the Last Great Wilderness: Human Impact on the Deep Sea. *PLoS ONE*, 6(7): e22588. Doi:10.1371/journal.pone.0022588.
- Reith, F., D. P. Keller y A. Oschlies. 2016. Revisiting ocean carbon sequestration by direct injection: A global carbon budget perspective. *Earth System Dynamics*. 7(7): 797-812.
- Rex, M. A. 1973. Deep-sea species diversity: Decreased gastropod diversity at abyssal depths. *Science*. 181: 1051-1053.
- Rex, M. A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12: 331-353.
- Rex, M. A., C. T. Stuart, R. R. Hessler, J. A. Allen, H. L. Sanders y G. D. F. Wilson. 1993. Global-scale and latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature*. 365: 636-639.
- Riley, J. P. y R. Chester. 1989. *Introducción a la Química Marina*. 1ra Ed. AGT. México. 459 p.
- Rivkin, R. B. y L. Legendre. 2001. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: Effects of microbial respiration. *Science*. 291: 2398-2400.

- Robinson, B. H. 2004. Deep pelagic biology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 300: 253-272.
- Rogers, D. A. 2000. The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep Sea Research II*. 47: 119-148.
- Ross, W. S., M. A. Quattrini, Y. A. Roa-Varón y P. J. Mc Clain. 2010. Species composition and distribution of mesopelagic fishes over the slope of the north-central Gulf of Mexico. *Deep Sea Research II*. 57: 1926-1956.
- Rowe, G. T., M. Sibuet, J. Deming, A. Khripounoff y J. Tietjen. 1991. Total sediment biomass and preliminary estimates of organic carbon residence time in deep sea benthos. *Marine Ecology Progress Series*. 79: 99-114.
- Rowe, T. G. y C. M. Kennicut. 2008. Introduction to the deep sea benthos program. *Deep Sea Research II*. 55: 2356-2540.
- Rowe, T. G., C. Wei, C. Nunnally, R. Haedrich, P. Montagna, G. J. Baguley, M. J. Bernhard, M. Wicksten, A. Ammons, E. Escobar-Briones, Y. Soliman y W. J. Deming. 2008a. Comparative biomass structure and estimated carbon flow in food webs in the deep Gulf of Mexico. *Deep Sea Research II*. 55: 2699-2711.
- Rowe, T. G., J. Morse, C. Nunnaly y S. G. Boland. 2008b. Sediment community oxygen consumption in the deep Gulf of Mexico. *Deep Sea Research II*. 55: 2686-2691.
- Saavedra-Díaz, L. M., A. Roa-Varón, P. A. Acero y L. S. Mejía. 2004. Nuevos Registros ícticos en el talud superior del Caribe Colombiano (Órdenes: Albuliformes, Anguilliformes, Osmeriformes, Stomiiformes, Atelopodiformes, Aulopiformes y Pleuronectiformes). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 33: 181-207.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: A comparative study. *The American Naturalist*. 102: 243-282.
- Sanders, H. L. 1969. Benthic marine diversity and the time-stability hypothesis. *Brookhaven Symposium in Biology*. 22: 71-81
- Sardá, F., J. E. Cartes y J. B. Company. 1994. Spatio-temporal variations in megabenthos abundance on three different habitats of the Catalan deep-sea (western Mediterranean). *Marine Biology*. 120: 211-219.

- Sardá, F., F. Maynour y L. Talló. 1997. Seasonal and spatial mobility patterns of rose shrimps *Aristeus antennatus* in the western Mediterranean: Results of a long term study. *Marine Ecology Progress Series*. 159: 133-141.
- Secretaría de Marina. 1972. Informe de datos oceanográficos IV crucero VU/71-20. Instituto Nacional de Pesca y Secretaría de Marina.
- Shannon, C. E. y W. Wiener, 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois. Chicago, USA, 117 p.
- Shultz, M. R. y S. M. Hubbard. 2005. Sedimentology, stratigraphic architecture and ichnology of gravity flow deposits partially ponded in a growth-controlled slope minibasin. Tres Pasos formation (Cretaceous), southern Chile. *Journal of Sedimentary Research*. 75: 440-453.
- Sissenwine, M. 2003. Important science and governance issues. p: 9-10. En: R. Shotton, (Ed.). Deep Sea 2003. Conference on the Governance and Management of Deep Sea Fisheries, Queenstown, Nueva Zelanda. 718 p.
- Smith, C. R., W. Berelson, D. J. Demaster, F. C. Dobbs y D. Hammond. 1997. Latitudinal variation in benthic processes in the abyssal equatorial Pacific: Control by biogenic particle flux. *Deep Sea Research II*. 2295-2317.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480-488.
- Stefanescu, C., D. Lloris y J. Rucabado. 1993. Deep-sea fish assemblage in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000. *Deep Sea Research*. 40: 695-707.
- Steinberg, D. K. y D. A. Hansell. 2010. Introduction to ecological and biogeochemical interactions in the dark ocean. *Deep Sea Research II*. 57: 1429-1432.
- Stephens, J. C. y B. Van der Zwaan. 2005. The case for carbon capture and storage. *Issues in Science and Technology*. 22: 68-76
- Strugnell, M. J., Y. Cherel, R. I. Cooke, G. I. Gleadall, G. F. Hochberg, M. C. Ibañez, E. Jorgensen, V. V. Laptikhovsky, K. Linse, M. Norman, M. Vecchione, R. J. Voight y L. A. Allcock. 2011. The Southern Ocean: Source and sink? *Deep Sea Research II*. 58: 196-204.
- Sutton, T. T., F. M. Porteiro, M. Heino, I. Byrkjedal, G. Langhelle, C. I. H. Anderson, J. Horne, H. Sjøiland, T. Falkenhaus, O. R. Godø y O. A. Bergstad. 2008. Vertical structure, biomass

and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep-Sea Research II*. 55: 161-184.

Sutton, T. T., H. P. Wiebe, L. Madin y A. Bucklin. 2010. Diversity and community structure of pelagic fishes to 5000 depth in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research II*. 57: 2220-2233.

Sutton, T. T., M. R. Clark, D. C. Dunn, P. N. Halpin, A. D. Rogers, J. Guinotte, S. J. Bograd, M. V. Angel, J. A. A. Perez, K. Wishner, R. L. Haedrich, D. J. Lindsay, J. C. Drazen, A. Vereshchaka, U. Piatkowski, T. Morato, K. Blachowiak-Samolyk, B. H. Robinson, K. M. Gjerde, A. Pierrot-Bults, P. Bernal, G. Reygondeau y M. Heino. 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep-Sea Research Part I*. 126: 85-102.

Thiel, H., M. V. Angel, E. J. Foell, A. L. Rice y G. Schriever. 1998. *Environmental risks from large-scale ecological research in the deep sea*. Report for the Commission of the European Communities. Directorate-General for Science, Research and Development, Bremerhaven, Germany, 210 p.

Thiel, H. 2003. Anthropogenic impacts on the deep sea. p: 427-471 En: P. A. Tyler (Ed.). *Ecosystems of the Deep Ocean. Ecosystems of the World*. Elsevier. Amsterdam, 557 p.

Timmermann, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif y E. Roeckner. 1999. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*. 398: 694-696.

Tolimieri, N. 2007. Patterns in species richness, species diversity, and evenness in groundfish assemblage on the continental slope of the U. S. Pacific coast. *Environmental Biology of Fishes*. 78: 241-256.

Traver, M. L., L. Alade y K. A. Sosebee. 2012. Population biology of a data poor species, offshore hake (*Merluccius albidus*) in the northwest Atlantic, United States. *Fisheries Research*. 114: 42-51.

Turekian, K. K., J. K. Cochran, D. P. Kharkar, R. M. Cerrato, J. R. Vaisnys, H. I. Sanders, J. F. Grassle y J. A. Allen. 1975. Slow growth rate of a deep sea clam determined by ²²⁸Ra chronology. *Proceeding of the National Academy of Science*. 72: 2829-2832.

Tyler, P. A. 1988. Seasonally in the deep sea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 26: 227-258.

- Vásquez de la Cerda, A. M. 2004. Análisis descriptivo de las masas de agua oceánica que arriban al golfo de México. p: 69-104. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.
- Vidal, V. M. V., F. V. Vidal y O. A. F. Hernández. 1990. *Atlas Oceanográfico del Golfo de México*, Volumen III; Instituto de Investigaciones Eléctricas. Grupo de Estudios Oceanográficos. Cuernavaca, Morelos.
- Wei, Ch. L., G. T. Rowe, R. L. Haedrich y G. S. Boland. 2012. Long-term observation of epibenthic fish zonation in the deep northern Gulf of Mexico. *PloS ONE*. 7(10): e76707.
- Wetzel, A. 2008. Recent bioturbation in the deep South China Sea: An uniformitarian ichnological approach. *Palaios*. 23: 47-69.
- Whitlock, M. C. y D. Schluter. 2009. *The analysis of biological data*. Roberts and Company Publishers. Colorado. 700 p.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 34: 273-309.
- Worm, B., M. Sandow, A. Oschiles, H. K. Lotze y R. A. Myers. 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science*. 308: 1365-1369.
- Yáñez-Arancibia, A., P. Sánchez-Gil y A. L. Lara-Domínguez. 1991. Interacciones ecológicas estuario-mar: Estructura funcional de bocas estuarinas y su efecto en la productividad del ecosistema. *Academia de Ciencias Sao Paulo Brasil*. ACIESP 71(4): 49-83.
- Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil y J. W. Day. 2004. Interacciones ecológicas estuario-mar: Marco conceptual para el manejo ambiental costero. p: 431-490. En: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. SEMARNAT. 1083 p.

