

03085

1
25



**COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS
BENTONICOS EN EL SUROESTE
DEL GOLFO DE MEXICO**

ANA ROSA VAZQUEZ BADER

TESIS DOCTORAL

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Colegio de Ciencias y Humanidades

Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

Especialización, Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar

Oceanografía Biológica y Pesquera

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

UNAM



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 está 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.

A MIS HIJOS ADOLFO, ANDRES MAURICIO Y ADRIAN ENRIQUE QUE SON LO MAS HERMOSO DE MI VIDA, LES DEDICO ESTE TRABAJO CON EL MAS INMENSO AMOR

A ADOLFO POR SU GRAN AMOR Y APOYO DURANTE MIS ESTUDIOS Y EN PARTICULAR A LO LARGO DE LA ELABORACION DE LA PRESENTE TESIS

A MI MADRE CON MI MAS SINCERO AMOR Y AGRADECIMIENTO POR SUS ENSEÑANZAS

A MI PADRE QUIEN SIEMPRE ME CONTAGIO CON SU ENTUSIASMO Y SU GRAN AMOR A LA VIDA Y A SU FAMILIA SE LA DEDICO CON GRAN AMOR

A MIS HERMANOS SALVADOR, EDUARDO Y ENRIQUE CON MI MAS SINCERO CARINO

A TODA MI FAMILIA LE AGRADEZCO SU APOYO INCONDICIONAL, ESPECIALMENTE A IMELDA POR TODAS SUS ATENCIONES

A TODOS MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS CON GRAN AFECTO

AUNQUE NO SE CONOZCA, EXISTE EL NÚMERO DE LAS ESTRELLAS Y EL NUMERO DE LOS GRANOS DE ARENA. PERO LO QUE EXISTE Y NO SE PUEDE CONTAR Y SE SIENTE AQUÍ DENTRO, EXIGE UNA PALABRA PARA DECIRLO. ESTA PALABRA, EN ESTE CASO, SERÍA INMENSIDAD. ES COMO UNA PALABRA HÚMEDA DE MISTERIO. CON ELLA NO SE NECESITA CONTAR NI LAS ESTRELLAS NI LOS GRANOS DE ARENA. HEMOS CAMBIADO EL *CONOCIMIENTO* POR LA *EMOCIÓN*: QUE ES TAMBIÉN UNA MANERA DE PENETRAR EN LA VERDAD DE LAS COSAS.

DEL LIBRO CANEK DE EMILIO ABREU GÓMEZ

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCION	3
ANTECEDENTES	4
AREA DE ESTUDIO	9
MATERIAL Y METODOS	12
Análisis de la composición faunística	16
Análisis de ordenación	17
Interpretación de los ejes de ordenación	18
Análisis de los modelos de respuesta y variación de la abundancia de las especies dominantes en los ejes de ordenación	19
RESULTADOS	
Composición específica	21
Número de especies e individuos vs. profundidad	27
Patrones de abundancia	41
ANALISIS DE ORDENACION	48
Análisis de ordenación de las muestras	50
Análisis de ordenación de las especies	70
MODELOS DE RESPUESTA DE LAS ESPECIES A LAS VARIABLES AMBIENTALES	87
VARIACION DE LA ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES EN LOS DIAGRAMAS DE ORDENACION	125
DISCUSION	
Variación estacional y composición de la comunidad	240
Modelos de respuesta y patrones de abundancia	247

Analisis comparativo de la abundancia y composición de las comunidades	251
CONCLUSIONES	258
AGRADECIMIENTOS	261
LITERATURA CITADA	263

RESUMEN

Se analizaron las comunidades de macroinvertebrados bentónicos asociados a fondos suaves de la plataforma continental de la Bahía y Banco de Campeche, a partir de ocho campañas oceanográficas a bordo del B/O "Justo Sierra" a través de cuatro períodos estacionales. Se recolectó un total de 109 172 macroinvertebrados pertenecientes a 21 familias de crustáceos, 10 de moluscos y 3 de equinodermos. La mayor abundancia se presentó en la campaña oceanográfica de verano (MOPEED7) con un total de 20 421 individuos, mientras que la mayor riqueza específica se obtuvo en las campañas de primavera y verano (MOPEED2 y 5, respectivamente) con 59 especies cada una. En general los crustáceos fueron el grupo mejor representado en cuanto a número de especies (61) e individuos (75 531). El número de especies e individuos con respecto a la profundidad presentó un patrón de distribución general durante todas las estaciones del año, en el cual el número de individuos disminuyó y el número de especies aumentó conforme se incrementó la profundidad. La comunidad estuvo caracterizada por varias especies raras con baja abundancia, un gran número de especies con abundancias medias y pocas especies comunes con una alta abundancia. La composición de las comunidades se determinó mediante el análisis de ordenación directa de gradientes (ACC; análisis de correspondencias canónico). Con base en este método se definió a las variables ambientales profundidad y tipos de sedimentos (carbonatados y transicional) como los principales factores abióticos que determinaron la distribución de las comunidades. Asimismo con base en la profundidad se estableció una división de tres estratos batimétricos (somero de $15 < h \leq 45$ m; medio de $45 < h \leq 76$ m y profundo de $107 < h \leq 202$ m). En el estrato somero se observaron de tres a cuatro comunidades bentónicas las cuales se distribuyeron en relación al tipo de sedimento. El estrato medio se considera como una zona de transición en la que coinciden los intervalos batimétricos de las especies de los estratos somero y profundo. Además de ser una zona expuesta a perturbaciones crónica por contaminación por encontrarse en el área de plataformas petroleras. Por último, la comunidad del estrato profundo estuvo siempre definida por la profundidad.

Las fluctuaciones estacionales en la composición comunitaria detectadas a través de las diferentes campañas oceanográficas se refirieron primordialmente a la abundancia numérica de sus componentes más que a la composición específica de éstos. El análisis global de las asociaciones sugirió un cierto grado de sobreposición en los diferentes estratos de profundidad y en los diversos tipos de sustrato principalmente en el

estrato somero. Las comunidades observadas presentaron cambios estacionales, que fueron graduales a lo largo de los gradientes ambientales. Se detectó un cambio significativo en las abundancias entre los estudios de 1984 y los de 1992-93. Este cambio se refirió principalmente a un aumento general en la abundancia del conjunto de especies dominantes.

Abstract

Epibenthic macroinvertebrate assemblages associated to shrimp grounds in the continental shelf of the Campeche Bay and Campeche Bank were analyzed through 8 cruises conducted onboard of R/V Justo Sierra during four seasons. 109 172 macroinvertebrates specimens were collected. They belong to 21 families of crustaceans, 10 families of molluscs and 3 of echinoderms. Highest macroinvertebrate abundance was found during summer in the MOPEED7 cruise, when 210 421 individuals were collected, whereas the high species richness was registered during spring (MOPEED2) and summer (MOPEED3) cruises 59 each one. A general distribution depth-pattern of species number and individual-number was found along the different seasons. Number of species increased with depth, whereas the number of individuals decreased along depth gradient. Macroinvertebrate community composition, was characterized by several rare species with low abundance, many species with medium abundance and a few of them with high abundance. Community composition was analyzed using a canonical correspondence analysis. Depth and type of sediment carbonate and clay intermediate between terrigenous and carbonate, were defined as the main variables affecting macroinvertebrates associations. Three depth strata were also determined: shallow ($15 < h \leq 45$ m), medium ($45 < h \leq 76$) and deep ($107 < h \leq 202$). In the first stratum three to four macroinvertebrates communities associated to sediment type were found. The medium stratum was considered as a transitional area where the depth distribution range of shallow and deep species overlapped. This area is very particular as it is exposed to pollution derived from the oil industry. In the deep stratum the main determinat was always depth.

Observed community seasonal variations were related to abundance fluctuactions rather than species composition. There was a found a certain degrees of overlapping pattern in the different substrate types mainly in the shallow stratum.

INTRODUCCION

La Bahía y Banco de Campeche constituyen una región importante en el Golfo de México por los recursos pesqueros y petroleros que ahí se explotan. Desde el punto de vista pesquero es una de las áreas más importantes del Golfo de México con una gran cantidad de recursos entre los que sobresale el camarón. Tradicionalmente este recurso ha soportado una pesquería muy importante tanto por el volumen de captura como por su valor comercial. La actividad pesquera desde sus inicios en los años 1950, se ha llevado a cabo mediante redes de arrastre. El impacto que estas artes de pesca puedan tener sobre el ecosistema marino y particularmente sobre la fauna de acompañamiento ha sido una preocupación constante a nivel internacional que se ha acentuado en los últimos años. A pesar de este interés se conoce poco sobre el efecto de las actividades de arrastre en la biodiversidad del ambiente bentónico.

Por otro lado, la actividad petrolera representa un riesgo potencial de contaminación ya sea crónica o por eventos aislados. En la Sonda de Campeche se obtiene alrededor del 65% (Anónimo, 1987) de la producción de petróleo del país y además representa una de las áreas con mayor potencial de desarrollo para la industria petrolera. Por lo que el riesgo de contaminación se ve incrementado.

Ambas actividades pueden tener una repercusión sobre la composición y estructura de las comunidades del área, cuyos efectos no pueden preverse sin el marco adecuado de conocimiento básico. Resulta, entonces de especial relevancia

el definir la estructura y composición de las comunidades del área, con el fin de que sirvan de base para estudios futuros y también para el establecimiento de estrategias de manejo integral y conservación de los recursos bióticos.

El propósito de este trabajo es, por un lado, describir la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos (crustáceos, moluscos y equinodermos) que se presentan en el área de estudio y por otro analizar el patrón de variación de éstas en función de las variables ambientales que determinan su distribución, como son la profundidad y los tipos de sedimento a través de las cuatro estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno). También se hace un análisis comparativo de los resultados obtenidos en el presente estudio con los realizados para esta misma área en los años de 1983 (Vázquez-Bader, 1988; Vázquez-Bader y Gracia, 1994), con el fin de determinar si existen cambios en la composición y abundancia comunitaria.

ANTECEDENTES

Una de las regiones de mayor interés dentro del Golfo de México es el sector Suroeste (SO), ya que en éste se presentan dos ambientes contrastantes (deltáico y carbonatado), además de representar una zona de alta producción pesquera y petrolera; no obstante, es una de las regiones menos estudiadas desde el punto de vista biológico (Pequegnat, 1970; Powers, 1977; Serafy, 1979). En particular los estudios referentes a la composición y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en la Bahía y

Banco de Campeche son escasos. De hecho los únicos antecedentes con los que se cuenta son los estudios realizados por Vázquez-Bader (1988); Vázquez-Bader y Gracia (1994), en los que se hace un análisis de las principales comunidades y variables ambientales que las afectan. La escasez de información se debe a que la mayoría de los estudios sobre macroinvertebrados realizados en esta área, aunque en sí aportan información valiosa sobre la composición y distribución de las especies, está enfocada a especies de importancia comercial (Hildebrand, 1954 y 1955; Cedeño-Campos, 1976; García, 1985), listados faunísticos principalmente sobre crustáceos, editados por la Secretaría de Marina (Hernández-Aguilera y Villalobos-Hiriart, 1980; Hernández-Aguilera y Sosa-Herández, 1982; Villalobos-Hiriart et al., 1981) o trabajos aislados sobre algún grupo en particular (Caso, 1960 y 1961; Pérez-Rodríguez, 1980; Bozada y Páez, 1987); y en ellos no se hace un análisis integral de las comunidades. Aunado a esto, está el hecho de que en estos estudios tampoco se realizaron lances a profundidades mayores a los 50 m, por lo que no se tiene información sobre la composición y distribución de especies en aguas más profundas. Estas zonas profundas por estar poco estudiadas representan áreas de gran interés desde el punto de vista taxonómico, ya que a estas profundidades se han descubierto especies nuevas e incluso un género nuevo de crustáceos decápodos (Vázquez-Bader y Gracia, 1991; 1995 a y b).

En los estudios de comunidades bióticas uno de los principales problemas es el de tratar de explicar cómo un gran número de especies responden simultáneamente a diversos factores externos, como por ejemplo las variables ambientales. Para determinar el impacto de un cambio ambiental sobre las comunidades biológicas es necesario conocer las relaciones entre las variables ambientales y la

distribución de las especies, conocimiento que también es indispensable en estudios en los que se desea evaluar de una manera integral al ecosistema y sus recursos. La composición de las comunidades bióticas cambia a lo largo de gradientes ambientales y el reemplazo sucesivo de las especies que las componen se presenta en función de las variaciones ambientales, por lo que es muy importante en estos estudios tener un conocimiento sobre las preferencias ecológicas de cada una de las especies. Asimismo es importante determinar los parámetros ambientales en un intervalo espacial amplio, de forma que sea posible observar el recambio de especies.

Una herramienta útil para analizar esta complejidad en las comunidades la constituyen los análisis multivariados, de los cuales se han desarrollado una gran variedad de técnicas. Sin embargo, en la mayoría de los casos la aplicación de estas técnicas se ha enfocado principalmente a estudios de comunidades vegetales (Whittaker, 1956; Bray y Curtis, 1957; Hill, 1973, 1979; Goodall y Johnson, 1982; Gauch et al., 1974; Gauch, 1982; Austin et al., 1984; Ter Braak, 1986, 1987, entre otros). Hasta la fecha no se tiene conocimiento sobre la aplicación de estas técnicas en comunidades bentónicas marinas, en particular del método de ordenación directo empleado en el presente estudio (CCA: Análisis Canónico de Correspondencias, Ter Braak, 1986).

En general, en la mayoría de los estudios sobre comunidades, la información de que se dispone incluye numerosas especies, las cuales presentan una variabilidad alta cuando se trabaja con valores de abundancia, además de que con frecuencia muestran un sesgo en su distribución. Por otro lado, las relaciones entre especies y las variables ambientales son generalmente no lineares, es decir las abundancias de las especies se presentan con frecuencia como una función

unimodal en respuesta al medioambiente, lo que hace necesario utilizar métodos estadísticos no lineales.

Los ecólogos han adaptado diversas técnicas para analizar este tipo de información. Entre las técnicas mas utilizadas se encuentran los métodos de ordenación, los cuales son comúnmente empleados para reducir los numerosos datos de especies y muestras a unos pocos ejes de ordenación que faciliten su interpretación. Asimismo si lo que se busca es determinar la influencia de las variables ambientales a partir de la ordenación de las especies es necesario aplicar otro análisis de ordenación para las variables y compararlo con el obtenido para las especies. Esto presenta dos inconvenientes por un lado hace el análisis bastante complicado, y por otro, los valores de ordenación de las especies no son resultado de una relación directa con las variables ambientales. Este tipo de técnica se conoce como análisis de gradiente indirecto, ya que los parámetros físicos no son tomados en cuenta durante la ordenación de especies. En años recientes los métodos de regresión y de ordenación se han integrado en técnicas de análisis de gradiente directo, dentro de estas se incluyen las de Ordenación Canónica. En un sentido amplio, éstas últimas ayudan a la interpretación de la composición de la comunidad en términos de las respuestas de las especies a los gradientes ambientales, basadas en el hecho de que todas las especies se presentan en un intervalo limitado de hábitats característicos y que dentro de su intervalo éstas tienden a ser mas abundantes alrededor de su óptimo. Debido esto la composición de las comunidades bióticas cambia a lo largo de los gradientes ambientales, y de esta forma el reemplazo de especies se presenta en función de los cambios en estos mismos (Pickett, 1980; Peet y Loucks, 1977). Aunque los gradientes no tengan necesariamente una realidad física como

un continuo en el espacio o en el tiempo, son una herramienta útil para explicar las distribuciones de organismos en el espacio y tiempo (Austin, 1985). Por lo antes expuesto se optó por utilizar este tipo de técnicas multivariadas, en particular el análisis de correspondencias canónicas (CCA Canonical Correspondence Analysis) ya que esta es una técnica que permite relacionar el patrón de variación de la composición comunitaria con las variables ambientales de una manera directa (Gauch, 1982; Ter Braak, 1986). Las ventajas del empleo de este análisis, son por un lado que evita el efecto de dependencia no lineal entre los ejes de ordenación (Hill y Gauch, 1980), además de ser eficiente para caracterizar ejes ("gradientes") a lo largo de los cuales las especies presentan curvas de respuesta unimodal (forma de campana) (Ter Braak, 1985). De esta forma los ejes de ordenación pueden concebirse como gradientes hipotéticos y ser interpretados subsecuentemente en términos de variables ambientales. Este método es una herramienta útil que ayuda a visualizar el patrón de variación de la comunidad y las principales características de las distribuciones de las especies a lo largo de las variables ambientales.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la plataforma continental de la Bahía y Banco de Campeche, desde las Lagunas de Carmen y Machona, Tabasco hasta la porción oriental de la Laguna de Términos (Boca de Puerto Real) (Fig. 1), entre los 18° y 20° latitud norte y los 91° y 94° longitud oeste. Esta región se ubica en el sector Suroeste (SO) del Golfo de México y abarca parte de las provincias sedimentológicas Bahía de Campeche y Banco de Campeche (Bouma, 1971), las cuales presentan las siguientes características.

Bahía de Campeche.- Esta bahía es una extensión de la Cuenca Tabasco-Campeche y está limitada hacia el este por el Banco de Campeche y hacia el sur y suroeste por la Sierra Madre Oriental. La plataforma es angosta con una pendiente abrupta, y recibe un aporte importante de los sistemas fluviales Grijalva-Usuamcinta y los ríos San Pedro y San Pablo.

Banco de Campeche.- Se caracteriza por presentar un gran banco carbonatado limitado al oeste por sedimento clástico proveniente de la Cuenca Tabasco-Campeche y hacia el este por el estrecho de Yucatán; el borde oeste es una zona de transición entre sedimentos carbonatados y sedimentos terrígenos; la plataforma continental es amplia y con una pendiente suave.

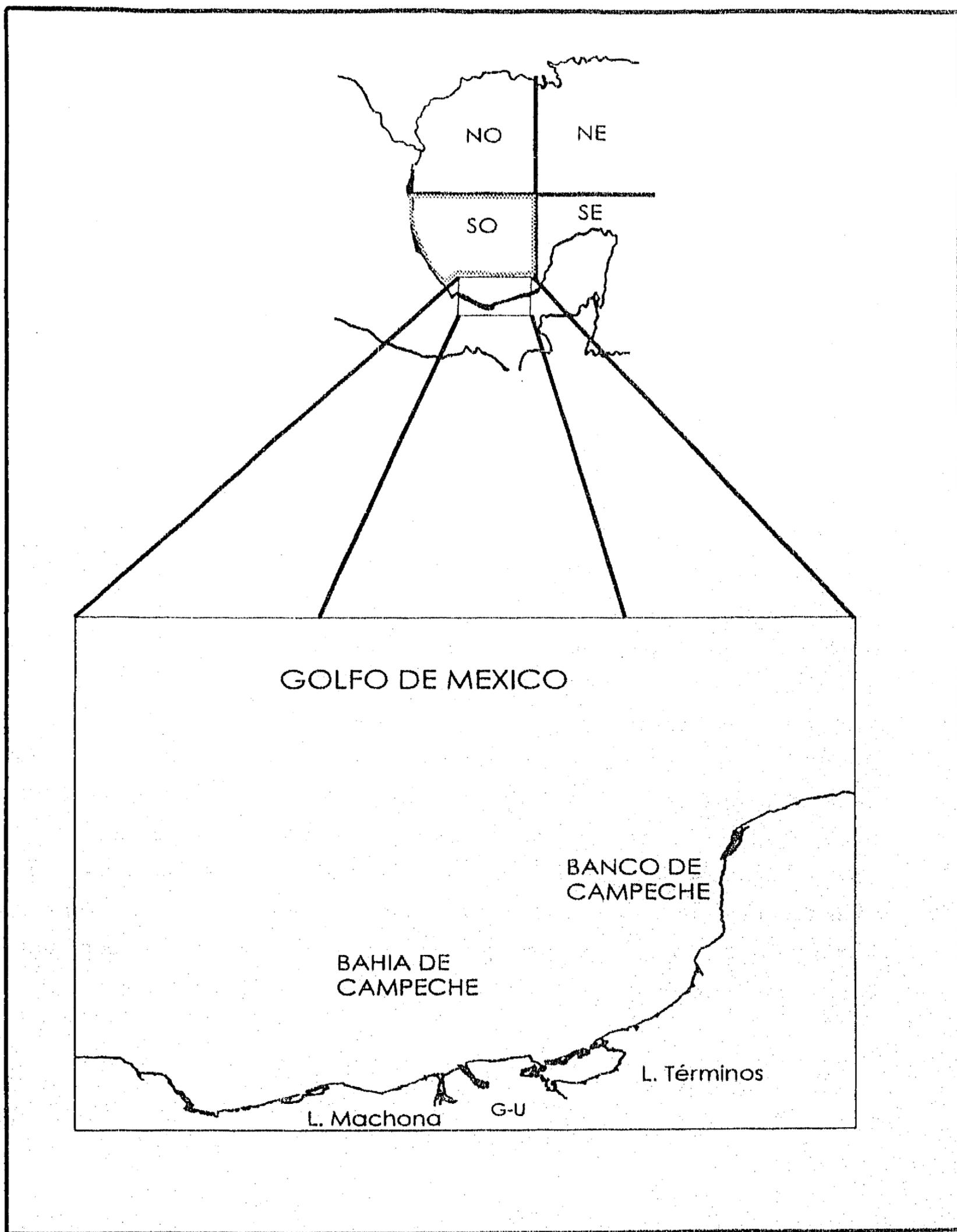


Fig. 1.- Area de estudio

En particular el Banco de Campeche se caracteriza por su alto potencial de recursos bióticos y energéticos y se destaca por presentar una alta diversidad de especies, una alta heterogenidad de hábitats, así como en su gran desarrollo industrial costero principalmente en cuanto al petróleo y la pesca.

La circulación en el Golfo de México presenta corrientes semipermanentes, entre las cuales destaca la corriente del "Lazo" en el noroeste del canal de Yucatán. En la Bahía de Campeche se presentan giros ciclónicos de diferente escala, los cuales han sido discutidos por varios autores (Cochrane, 1969; Nowlin, 1972; Merrel y Morrison, 1981; Salas de León y Monreal-Gómez, 1986) quienes los asocian a la corriente que entra al Golfo de México a través del canal de Yucatán, a la presencia de surgencias en la Plataforma de Yucatán y al esfuerzo del viento. Estos giros determinan la circulación en la Bahía de Campeche.

El clima predominante es Amw, cálido sub-húmedo con lluvias en verano (de junio a octubre), la temperatura promedio anual supera los 26° C y la precipitación anual varía entre 1,100 y 2,000 mm (Gutiérrez-Estrada, 1977); los vientos predominantes son de E a SE durante marzo-abril hasta agosto-septiembre y N a NO durante octubre y febrero, caracterizando la época de "nortes" (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1988).

MATERIAL Y METODOS

La presente investigación formó parte del Proyecto "MONITOREO DE LAS FASES DE PRE-RECLUTAMIENTO DE ESPECIES ESTUARINO-DEPENDIENTES DE IMPORTANCIA COMERCIAL FRENTE A LA LAGUNA DE TERMINOS." (MOPEED) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM, que se realizó en los años de 1992 y 1993. Dentro de este proyecto se llevaron a cabo 8 campañas oceanográficas las cuales abarcan las diferentes épocas del año: MOPEED 1 y 5 (invierno 92 y 93 respectivamente), MOPEED 2 y 6 (primavera 92 y 93), MOPEED 3 y 7 (verano 92 y 93) y MOPEED 4 y 8 (otoño 92 y 93). La localización de las estaciones de muestreo en el área de estudio se presenta en la Figura 2.

La colecta del material se obtuvo a través de lances con redes de arrastre comercial tipo camaronera de 18 metros (60 pies) de abertura de boca y una luz de malla de 2.5 cm. Cada lance (indicado en el texto y figuras por letras) y sus réplicas (indicadas como números subíndices) en la red de estaciones de muestreo tuvo una duración de 30 min en el fondo, en el cual se recorrió una distancia de 1.5 millas náuticas.

El trabajo de campo se llevó a cabo a bordo del B/O "Justo Sierra" y se estableció un diseño de muestreo sistemático con seis transectos que cubrieron desde las zonas mas someras (16 m) hasta el límite de la plataforma continental (202 m), excepto las campañas oceanográficas MOPEED5 y 8 en las cuales

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

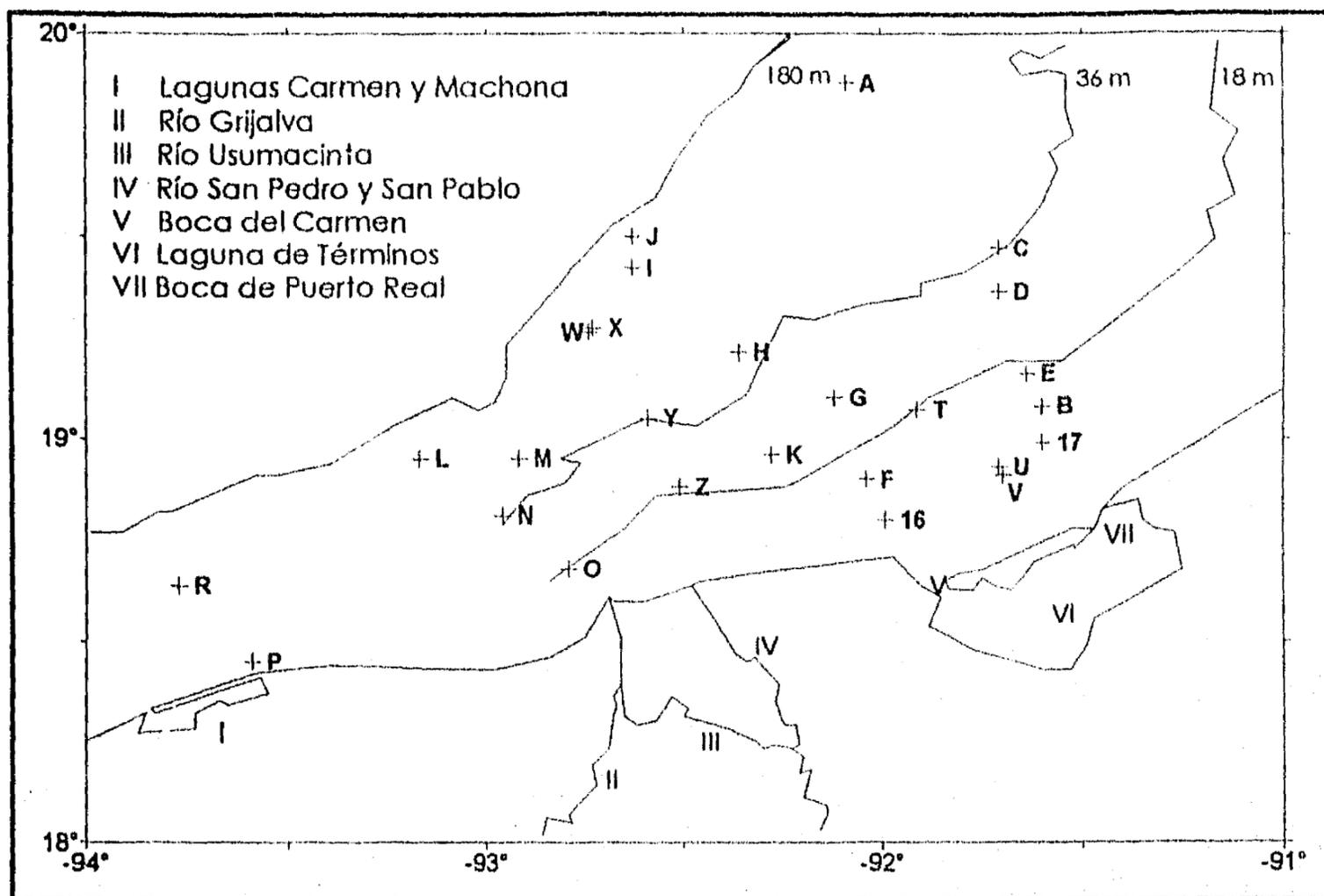


Fig. 2.- Estaciones de muestreo y toponimia (las letras indican la posición de los lances, no se muestran las réplicas).

no se realizaron lances a profundidades mayores a 70 m.

Transecto I.- Frente a las Lagunas de Carmen y Machona, Tab.

Transecto II.- Frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta

Transecto III.- Frente a los ríos San Pedro y San Pablo

Transecto IV.- Frente a la Boca del Carmen, Laguna de
Términos

Transecto V.- Frente a Isla del Carmen

Transecto VI.- Frente a la Boca de Puerto Real, Laguna de
Términos

El material biológico recolectado se separó y determinó abordo, los especímenes que presentaron dificultad en su determinación se fijaron en alcohol al 70 % para su posterior análisis en el laboratorio. Para cada especie se obtuvo información sobre la abundancia, frecuencia, peso, proporción de sexos y datos morfométricos. La obtención de las variables ambientales se obtuvo en el caso de la profundidad, directamente de la lectura de la ecosonda del buque. En lo que respecta al tipo de sedimento se tomó como referencia el estudio realizado por Ramos, 1996. Este autor, distingue en función de la variable carbonatos tres grupos de sedimentos: sedimentos terrígenos, en el cual el contenido de carbonatos es menor al 20%; transicionales, entre 20 y 50% y carbonatados, mayor al 50%. De acuerdo con esto, se determinaron para el área de estudio cuatro tipos de sedimento: sedimentos con limo y arena terrígena, sedimentos con limo y arcilla transicional, sedimentos carbonatados y sedimentos con arcilla terrígena (Fig. 3). Estas variables se consideran como una variable cualitativa (variable dummy) en el análisis de ordenación. La temperatura no se consideró en el presente estudio a pesar de que tanto en los PROGMEEX (Vázquez-Bader, 1988 y Vázquez-Bader y Gracia, 1994) como en los MOPEED, ésta mostró un gradiente vertical importante con registros de temperatura entre 27.8° y 14.5° C en un intervalo de profundidad entre 20 y 100 m. No obstante, esta variable presentó una alta colinearidad con la variable profundidad por lo que fue descartada del análisis.

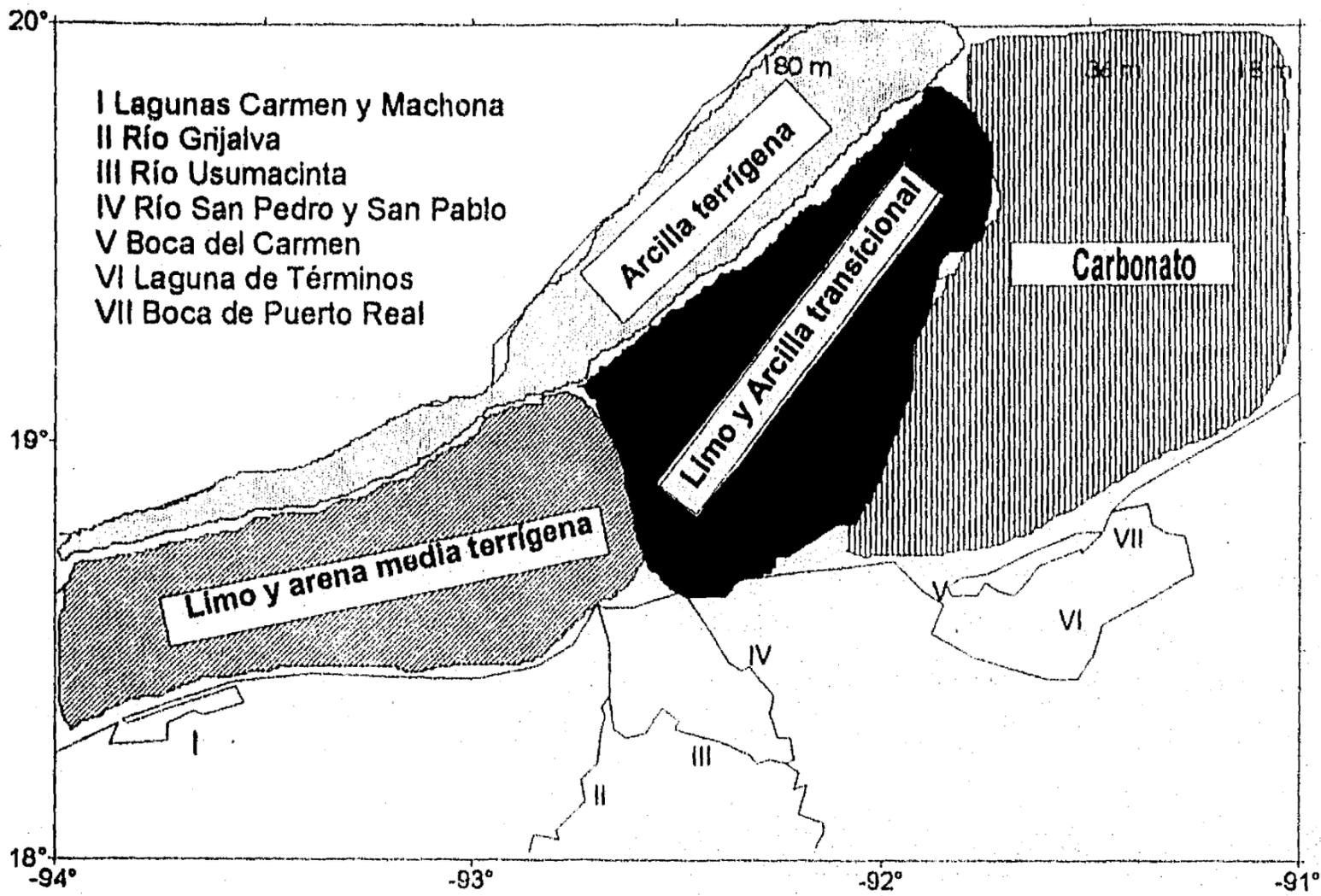


Fig.3.-Distribución de los tipos de sedimento en el área de estudio (basado en datos de Ramos, 1996)

Análisis de la composición faunística

Con el objeto de determinar la estructura y composición de la comunidad, se construyeron gráficas del número de individuos y de especies contra la variable profundidad, para analizar los cambios espacio-temporales de estos. Asimismo se elaboraron para cada campaña, gráficas de distribución logarítmico-normal, las cuales son una forma de estimación de patrones de respuesta funcionales de las especies a parámetros ambientales. Estas generalmente describen esta abundancia como una curva normal en la que a lo largo de la abcisa es posible distinguir en la porción izquierda a las "especies raras" (un gran número de especies con poca abundancia) y en la porción derecha a las "especies comunes" (pocas especies con una gran abundancia). Para la elaboración de éstas gráficas, la abundancia de individuos se transformó en una escala geométrica (logarítmica, \log_3), con lo cual se definieron 9 categorías.

CATEGORIA	NUMERO DE INDIVIDUOS
I	1
II	2-4
III	5-13
IV	14-40
V	41-21
VI	122-364
VII	365-1 093
VIII	1 094-3 280
IX	3 281-6 560

Con el objeto de comparar los resultados de abundancia entre el estudio de 1983 (PROGMEXI y III) y los obtenidos en el presente estudio, se realizaron pruebas de diferencia entre dos medias (prueba de distribución de t Student, Zar, 1974). Esta prueba se desarrolló en primer término para el conjunto de especies dominantes en los muestreos de primavera y verano

en ambos estudios con el objeto de analizar si existen diferencias en las abundancias y en segundo término se elaboró separadamente para cada especie y determinar si las diferencias en las abundancias entre ambos estudios son significativas.

Análisis de Ordenación

Previo al análisis de ordenación se realizó una reducción de especies y de muestras, se omitieron las especies con frecuencias menores a 3 y se eliminaron las muestras que después de la reducción presentaron menos de dos especies, estas reducciones fueron necesarias ya que las especies con baja presencia afectan el patrón de distribución (Boesch, 1973). En este estudio se emplearon datos de abundancia de las especies los cuales se estandarizaron mediante la transformación $\log(x+1)$, con el fin de que tanto las especies muy abundantes como las poco abundantes tuvieran el mismo peso en el análisis. Se incluyeron en el análisis de ordenación las variables profundidad y tipo de sedimento.

El análisis de ordenación de correspondencias canónicas, utiliza el algoritmo iterativo de promedios recíprocos de dos vías y de regresión múltiple. A continuación se enumeran de una manera somera, los principales pasos del programa (para mayores detalles ver el trabajo de Ter Braak, 1986).

- (1) comienza arbitrariamente con los valores de muestras originales
- (2) calcula los valores de las especies a partir de los pesos promedios de las muestras
- (3) calcula los nuevos valores de las muestras a partir de los pesos promedios de las especies

(4) obtiene los coeficientes de regresión a partir del promedio de la regresión múltiple de los valores de las muestras con las variables ambientales.

(5) calcula los nuevos valores de las muestras. Estos nuevos valores son de hecho los valores obtenidos de la regresión en el paso (4)

(6) centra y estandariza los datos de las muestras

(7) se detiene cuando alcanza una convergencia, es decir cuando los nuevos valores de las muestras son lo suficientemente cercanos a los valores de las muestras antes de la reiteración.

Los coeficientes finales de la regresión son los coeficientes canónicos y los coeficientes de correlación múltiple de la regresión final son los coeficientes de correlación de las especies con las variables ambientales. Los coeficientes de correlación son una medida de como la variación en la composición comunitaria está explicada por las variables ambientales y es igual a la correlación entre los valores de las muestras obtenidos del promedio de los valores de las especies y los valores de las muestras que son resultado de una combinación lineal de las variables ambientales.

Interpretación de los ejes de ordenación

Para la interpretación de los ejes de ordenación se utilizan los coeficientes canónicos (coeficientes de regresión) y los coeficientes de correlación. Los primeros definen a los ejes de ordenación como combinaciones lineales de las variables ambientales y los segundos son los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes de ordenación. La resultante del análisis de correspondencias canónicas, es un diagrama de dos dimensiones representado por los ejes de ordenación con los valores más altos

(generalmente los dos primeros ejes), y en el cual las especies y muestras están representadas por símbolos (cruz), mientras que las variables ambientales se representan por una línea. La distribución de los símbolos (especies y muestras) y de las líneas (variables ambientales), reflejan la distribución de especies y muestras a lo largo de cada uno de los parámetros ambientales. Por ejemplo cuando una línea se refiere a la profundidad, el diagrama permite inferir cuales especies o muestras se presentan a profundidades mayores, menores o intermedias. La longitud de la línea que representa el gradiente ambiental es igual a la tasa de recambio y por lo tanto es una medida de que tanto la distribución de las especies difieren a lo largo de la variable ambiental. Las variables más importantes tienden a estar representadas por líneas más largas que las que tienen líneas más cortas y de menor importancia.

Como los valores de las muestras son valores promediados de las especies, también se puede inferir del diagrama, cuales especies se presentan en una muestra particular.

El porcentaje de varianza explicada en cada diagrama se obtiene mediante la suma de los eigenvalores de los dos primeros ejes por 100 y entre la suma de todos los eigenvalores: $100 \times (\lambda_1 + \lambda_2) / \text{suma de todos los eigenvalores}$ (λ_1 y λ_2 = eigenvalor del eje 1 y 2 respectivamente).

Análisis de los modelos de respuesta y patrones de abundancia de las especies dominantes en los diagramas de ordenación.

Dos de las principales aplicaciones del análisis canónico (Smilauer, 1992), son la construcción de diagramas que permiten visualizar las relaciones de las abundancias de las especies con los ejes de ordenación y la elaboración de

gráficas en las que se puede observar la respuesta funcional de las especies a una variable ambiental particular. A partir de esto, se elaboraron curvas de respuesta de las especies, con el fin de estimar los patrones distribución y óptimos de éstas con respecto a la variable profundidad. Estas curvas de respuesta se obtienen a partir de los valores de las especies en los ejes de ordenación. Asimismo, con el fin de analizar las variaciones temporales y espaciales para cada una de las especies dominantes, se elaboraron diagramas de ordenación, en los que fue posible observar la distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables profundidad y tipos de sedimento. La diversidad (índice de Shanon) para cada campaña oceanográfica, se obtuvo a partir de los valores de ordenación de las especies y se representó en los diagramas de ordenación correspondientes (Smilauer, 1992).

RESULTADOS

Composición Específica

En las ocho campañas oceanográficas se recolectó un total de 109 172 macroinvertebrados, pertenecientes a 21 familias de crustáceos, 10 de moluscos y 3 de equinodermos. En la tabla 1, se presenta una lista en orden sistemático por familia de la abundancia total de los macroinvertebrados.

Phylum MOLLUSCA

FAMILIA	ESPECIES	Ab
STROMBIDAE	<i>Strombus alatus</i> Gmelin, 1791 (STR ALA)	759
TONNIDAE	<i>Tonna galea</i> (Linnaeus, 1758) (TON GAL)	85
MURICIDAE	<i>Siratus beaufi</i> Fisher y Bernardi, 1857 (SIR BEA)	23
MELONGENIDAE	<i>Busycon (Sinistrofulgur) contrarium</i> (Conrad) (BUS CON)	51
	<i>Busycon (Sinistrofulgur) perversum</i> Linnaeus, 1758 (BUS PER)	38
	<i>Busycon (Fulguropsis) spiratum spiratum</i> (Lamarck, 1816) (BUS SPI)	12
TURBINELLIDAE	<i>Turbinella angulata</i> (Lighthfoot, 1756) (TUR ANG)	61
VOLUTIDAE	<i>Scaphella (Aurinia) dubia</i> (Broderip) (SCA DUB)	222
CONIDAE	<i>Conus austini</i> Rehder y Abbott, 1951 (CON AUS)	4
	<i>Conus sp.</i> (CON SPP)	118
TURRIDAE	<i>Polystira albida</i> (Perry, 1811) (POL ALB)	25
PECTINIDAE	<i>Amusium papyraceum</i> (Gabb, 1873) (AMU PAP)	8
	<i>Aequipecten glyptus</i> (Verril, 1882) (AEQ GLY)	25
	<i>Argopecten gibbus</i> (Linnaeus, 1758) (ARG GIB)	1
	<i>Pecten ravenelli</i> Dall, 1898 (PEC RAV)	37
VENERACEA	<i>Mercenaria campechiensis</i> (Gmelin, 1791) (MER CAM)	23
	<i>Chione (Chione) intapurpurea</i> (Conrad, 1841) (CHI INT)	1
	<i>Chione (Lirophora) latilirata</i> (Conrad, 1841) (CHI LAT)	3

Tabla 1.- Lista sistemática por familia y abundancia total (Ab) por especie, entre paréntesis abreviatura utilizada en el análisis de ordenación.

continuación Tabla 1

Phyllum ECHINODERMATA

FAMILIA	ESPECIES	Ab
BRISSIDAE	<i>Brissopsis elongata elongata</i> Mortensen, 1907 (BRI ELO)	17
ASTROPECTINIDAE	<i>Astropecten duplicatus</i> Gray, 1840 (AST DUP)	628
	<i>Luidia clathrata</i> Say, 1825 (LUI CLA)	32,082
	<i>Tethyaster grandis</i> (Verril, 1899) (TET GRA)	45
MELLITADAE	<i>Encope michelini</i> L. Agassiz, 1841 (ENC MIC)	1

Phyllum ARTHROPODA

FAMILIA	ESPECIES	Ab
SQUILLIDAE	<i>Squilla empusa</i> Say, 1818 (SQU EMP)	12,124
	<i>Squilla chydrea</i> Manning, 1962 (SQU CHY)	1,559
	<i>Squilla edentata edentata</i> (Lunz, 1937) (SQU EDE)	33
PANDALIDAE	<i>Stenopus hispidus</i> (Olivier, 1811) (STE HIS)	1
PENAEIDAE	<i>Penaeus (Litopenaeus) setiferus</i> (Linnaeus, 1767) (PEN SET)	542
	<i>Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum</i> Burkenroad, 1939 (PEN DUO)	6,258
	<i>Penaeus (Farfantepenaeus) aztecus</i> Ives, 1891 (PEN AZT)	1,997
	<i>Trachypenaeus similis</i> (Smith, 1885) (TRA SIM)	4,556
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (Heller, 1862) (XIP KRO)	734
SOLENO CERIDAE	<i>Solenocera vioscai</i> Burkenroad, 1934 (SOL VIO)	1,810
SICYONIDAE	<i>Sicyonia brevirostris</i> Stimpson, 1871 (SIC BRE)	95
	<i>Sicyonia typica</i> (Boeck, 1864) (SIC TYP)	79
	<i>Sicyonia dorsalis</i> Kingsley, 1878 (SIC DOR)	4,945
	<i>Sicyonia burkenroadi</i> Bouvier, 1905 (SIC BUR)	176
DIOGENIDAE	<i>Petrochiurus diogenes</i> (Linnaeus, 1758) (PET DIO)	321
	<i>Paguristes lymani</i> A. Milne Edwards y Bouvier, 1893 (PAG LYM)	1
	<i>Dardanus fucosus</i> Biffar y Provenzano, 1972 (DAR FUC)	6
PAGURIDAE	<i>Pagurus bullisi</i> Wass, 1903 (PAG BUL)	63
GALATHEIDAE	<i>Munida forceps</i> A. Milne Edwards, 1880 (MUN FOR)	23
PORCELLANIDAE	<i>Porcellana sayana</i> (Leach, 1820) (POR SAY)	35
DROMIDAE	<i>Dromidia antillensis</i> Stimpson, 1859 (DRO ANT)	59
HOMOLIDAE	<i>Homola barbata</i> (Fabricius, 1793) (HOM BAR)	2
RANINIDAE	<i>Raninoides louisianensis</i> Rathbun, 1933 (RAN LUO)	167
	<i>Raninoides lamarcki</i> H. Milne Edwards, 1837 (RAN LAM)	36
DORIPPIDAE	<i>Ethusa microphthalma</i> Smith, 1881 (ETH MIC)	204
CALAPPIDAE	<i>Calappa sulcata</i> Rathbun, 1898 (CAL SUL)	56
	<i>Calappa flammea</i> (Herbst, 1794) (CAL FLA)	8
	<i>Acanthocarpus alexandri</i> Stimpson, 1871 (ACA ALE)	484
	<i>Hepatus epheliticus</i> (Linnaeus, 1763) (HEP EPH)	433
LEUCOSIDAE	<i>Myropsis quinquespinosa</i> Stimpson, 1871 (MYR QUI)	172
	<i>Persephona crinita</i> Rathbun, 1931 (PER CRI)	1,243
	<i>Persephona mediterranea</i> Herbst, 1794 (PER MED)	35
	<i>Iliacantha liodactylus</i> Rathbun, 1898 (ILI LIO)	170

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

continuación Tabla 1

FAMILIA	ESPECIES	Ab
MAJIIDAE	<i>Collodes robustus</i> Smith, 1883 (COL ROB)	41
	<i>Anasimus latus</i> Rathbun, 1894 (ANA LAT)	128
	<i>Podochella riisei</i> Stimpson, 1860 (POD RII)	44
	<i>Pyromaia arachna</i> Rathbun, 1924 (PYR ARA)	9
	<i>Stenorhynchus seticornis</i> (Herbst, 1788) (STE SET)	15
	<i>Sphenocarcinus corrosus</i> A. Milne Edwards, 1875 (SPH COR)	1
	<i>Libinia emarginata</i> Leach, 1815 (LIB EMA)	149
	<i>Stenocionops spinimana</i> (Rathbun, 1892) (STE SPI)	23
	<i>Stenocionops furcata coelata</i> (A. Milne Edwards, 1878) (STE FUR)	4
	<i>Metoporphaphis calcarata</i> (Say, 1818) (MET CAL)	9
PARTHENOPIDAE	<i>Parthenope (Platylambrus) pourtalesii</i> (Stimpson, 1871) (PAR POR)	1
	<i>Parthenope (Platylambrus) serrata</i> (H. Milne Edwards, 1834) (PAR SER)	13
	<i>Leiolumbrus nitidus</i> Rathbun, 1901 (LEI NIT)	985
PORTUNIDAE	<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896 (CAL SAP)	32
	<i>Callinectes similis</i> Williams, 1966 (CAL SIM)	28,788
	<i>Portunus gibbesii</i> (Stimpson, 1859) (POR GIB)	10
	<i>Portunus spinimanus</i> Latreille, 1819 (POR SPN)	170
	<i>Portunus spinicarpus</i> (Stimpson, 1871) (POR SPC)	5,563
XANTHIDAE	<i>Tetraxanthus rathbunae</i> Chace, 1939 (TET RAT)	81
GONEPLACIDAE	<i>Pseudorhombila quinotae</i> Hernández-Aguilera, 1982 (PESE GUI)	11
	<i>Pseudorhombila quadridentata</i> (Latreille, 1828) (PSE QUA)	8
	<i>Pseudorhombila ometlanti</i> Vázquez-Bader y Gracia, 1994 (PSE OME)	4
	<i>Euprhosynoplax clausa</i> Guinot, 1969 (EUP CLA)	25
	<i>Talassoplax angusta</i> Guinot, 1969 (TAL ANG)	35
	<i>Speocarcinus carolinensis</i> Stimpson, 1859 (SPE CAR)	2
	<i>Speocarcinus lobatus</i> Guinot, 1969 (SPE LOB)	6
	<i>Danielum ixbauchac</i> Vázquez-Bader y Gracia, 1995 (DAN IXB)	5
PALICIDAE	<i>Palicus obesa</i> H. Milne-Edwards, 1880 (PAL OBE)	142

La mayor abundancia se presentó en la campaña oceanográfica de verano (MOPEED7) con un total de 20 421 individuos, mientras que la mayor riqueza específica se obtuvo en las campañas de primavera y verano (MOPEED 2 y 3, respectivamente) con 59 especies cada una. Por otro lado, en invierno 92 (MOPEED 1) se observó el menor número de individuos (6 137), y en invierno MOPEED 5 el menor número de especies (32). En general los crustáceos son el grupo mejor representado en cuanto a número de especies (61) e individuos (75 531). Los equinodermos presentan una abundancia de 32 740

individuos y un total de 5 especies; los moluscos son el grupo con menor número de individuos (901); no obstante, presentan un número mayor de especies (18) en comparación con los equinodermos. La tabla 2, muestra el número de individuos y de especies por arrastre para cada uno de los grupos de macroinvertebrados considerados en este estudio.

ESTACION DEL AÑO	CAMPAÑA	MACROINVERTEBRADOS					
		MOLUSCOS		EQUINODERMOS		CRUSTACEOS	
		ESPECIE	INDIV.	ESPECIE	INDIV.	ESPECIE	INDIV.
INVIERNO	M1 (25)	0.40	31.44	0.08	40.52	1.76	173.52
	M5 (23)	0.17	7.34	0.13	273.21	1.08	394.56
	TOTAL	0.57	38.78	0.21	313.73	2.84	568.08
PRIMAVERA	M2 (26)	0.38	7.23	0.15	16.9	1.73	411.19
	M6 (28)	0.42	18.53	0.10	266.39	1.39	269.83
	TOTAL	0.80	25.76	0.25	283.29	3.12	681.02
VERANO	M3 (21)	0.19	8.04	0.14	299.23	2.28	652.85
	M7 (22)	0.40	13.40	0.13	156.81	2.04	758.0
	TOTAL	0.59	21.44	0.27	456.94	4.32	1410.85
OTOÑO	M4 (29)	0.17	0.96	0.10	121.03	1.55	293.44
	M8 (15)	0.33	3.33	0.33	342.60	2.13	400.06
	TOTAL	0.50	4.29	0.43	463.63	3.68	693.50

Tabla 2.- Número de especies e individuos por lance en cada grupo de Macroinvertebrados (M1-8 MOPEED 1-8, entre paréntesis número de lances en cada campaña).

En esta tabla se pueden apreciar algunas variaciones de la composición específica y numérica a través de los diferentes períodos climáticos; por ejemplo, los crustáceos y equinodermos presentan poca variación estacional en el número de especies por lance, observándose tal vez una pequeña disminución en invierno. En cuanto a los moluscos se detecta un aumento en verano. En lo que se refiere al número de individuos por lance en cada uno de los grupos faunísticos, los crustáceos presentan un aumento considerable de un promedio de 648 individuos en primavera, invierno y otoño a 1,410.85 en verano. Los equinodermos por su parte también muestran un aumento en verano con 456.94 individuos/arrastre

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

en comparación con invierno y primavera con valores de alrededor de 298 individuos. En los moluscos el mayor número de individuos por arrastre se presentó en invierno con 38.78, mientras que el menor (4.29) se observó en otoño.

Las 10 especies más abundantes, que representan el 91 % de la captura total fueron las siguientes:

Especie	Número total de individuos
<i>Luidia clathrata</i>	32 082
<i>Callinectes similis</i>	28 788
<i>Squilla empusa</i>	12 124
<i>Penaeus duorarum</i>	6 258
<i>Portunus spinicarpus</i>	5 563
<i>Sicyonia dorsalis</i>	4 945
<i>Trachypenaeus similis</i>	4 55
<i>Penaeus aztecus</i>	1 999
<i>Solenocera vioscai</i>	1 810
<i>Squilla chydacal</i>	559

Aunque estas 10 especies son las de mayor abundancia en el análisis general, se presentan variaciones en el orden de abundancia a través de cada una de las campañas oceanográficas. En la tabla 3, se muestra a las especies con mayor abundancia por campaña. A pesar de que *C. similis* y *L. clathrata* presentan variaciones en la orden abundancia (en primavera 92, así como en verano 93, *C. similis* es más abundante que *L. clathrata*), estas dos especies contribuyen con el 29.4 y 26.4 %, respectivamente del total capturado. En verano (92 y 93), *C. similis* es la especie con mayor número de individuos (370.6), mientras *L. clathrata* es más abundante (455.1) en otoño. El estomatópodo *S. empusa*, también es de las especies más abundantes; aunque, en invierno 92 y 93 su

abundancia esta por debajo de otras especies como son los peneidos *P. duorarum*, *T. similis* así como *S. dorsalis*, *P. spinicarpus* y *H. epheliticus*. Es de notarse que el portúnido *P. spinicarpus* a pesar de ser una de las 10 especies más abundantes en la tabla general (en primavera y verano 92 se colectó el mayor número de individuos) no se encuentra dentro de las especies más abundantes en la mayor parte de las campañas. Del grupo de los peneidos *P. duorarum* es más abundante en invierno del 93, *T. similis* en verano del 93 y *P. aztecus* y *S. vioscai* en verano del 93 y verano del 92, respectivamente. Por otro lado, el peneido *P. setiferus*, aunque no se encuentra dentro de las 10 especies más abundantes en la tabla general, es un componente importante de la fauna de macroinvertebrados entre las diferentes campañas. En otoño 92 este camarón contribuye con 0.8%, en invierno 93 con 1.28% y otoño 93 con 1.09% del total capturado. Por otra parte, *H. epheliticus* en invierno del 92 es una de las especies más abundantes y el asteroiideo *A. duplicatus* en verano y otoño 93, constituyen dos de las especies más abundantes. *P. crinita* es otra de las especies que durante las 4 campañas de 1993 forma parte importante (1.29, 1.91, 2.10 y 1.43%, respectivamente) de la abundancia total en cada una de las campañas.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

ESPECIE	NUMERO DE INDIVIDUOS/ARRASTRE							
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8
<i>L. clathrata</i>	109.3 (9)	18.1 (15)	361.9 (15)	403.0 (11)	346.5 (18)	310.6 (24)	284.5 (11)	507.0 (10)
<i>C. similis</i>	85.9 (14)	249.3 (15)	323.3 (15)	152.0 (23)	86.4 (21)	84.0 (25)	418.0 (18)	208.1 (15)
<i>S. empusa</i>	31.2 (13)	160.2 (16)	190.2 (16)	36.2 (25)	43.5 (22)	33.7 (25)	148.3 (16)	68.7 (15)
<i>P. duorarum</i>	87.2 (10)	70.1 (7)	73.2 (10)	26.9 (16)	92.9 (16)	45.1 (21)	62.2 (10)	52.2 (13)
<i>P. spinicarpus</i>	0.14 (7)	224.2 (11)	251.2 (9)	5.6 (5)	58.1 (7)	15.0 (6)	19.2 (13)	1.0 (1)
<i>S. dorsalis</i>	36.9 (8)	49.3 (3)	55.9 (10)	23.6 (8)	32.6 (14)	81.9 (13)	141.6 (14)	22.7 (11)
<i>T. similis</i>	58.0 (14)	14.0 (8)	61.0 (11)	11.3 (14)	43.0 (16)	41.6 (17)	91.2 (13)	20.2 (11)
<i>P. aztecus</i>	15.2 (6)	39.3 (6)	34.7 (3)	21.8 (5)	58.0 (6)	184.1 (7)	53.8 (6)	19.0 (3)
<i>S. vioscai</i>	12.3 (7)	12.4 (12)	73.7 (7)	67.8 (9)	12.2 (5)	7.7 (7)	38.0 (8)	30.0 (1)
<i>S. chydrea</i>	11.8 (9)	17.0 (10)	32.2 (9)	4.3 (6)	17.3 (7)	12.7 (10)	66.9 (10)	25.5 (2)
<i>P. crinita</i>	23.0 (7)	5.7 (10)	6.2 (6)	2.3 (12)	20.1 (20)	13.5 (22)	26.9 (16)	11.5 (14)
<i>H. epheliticus</i>	49.5 (2)	4.8 (5)	2.3 (3)	5.1 (10)	7.3 (9)	3.7 (15)	12.3 (10)	9.9 (10)
<i>A. duplicatus</i>	18.7 (3)	11.0 (12)	6.3 (3)	3.0 (5)	14.0 (3)	3.0 (1)	35.2 (9)	20.7 (3)

Tabla 3.- Número de individuos/ arrastre de las especies dominantes por campaña oceanográfica (entre paréntesis número de arrastres en los que se presentó la especie).

Número de especies e Individuos vs. Profundidad

La distribución del número de especies e individuos con respecto a la profundidad presenta un patrón más o menos constante a través de los diferentes períodos climáticos. Se observa que a profundidades mayores el número de individuos disminuye mientras que el número de especies aumenta. No obstante, este patrón presenta algunas variaciones a través de los diferentes estaciones del año.

Invierno

En invierno 92 (Fig. 4), las áreas con mayor número de especies se presentan a profundidades entre 20 y 40 metros frente a la Boca de Puerto Real y el río Grijalva; mientras que el menor número de especies se ubica frente al sistema lagunar de Carmen y Machona a la misma profundidad. En el área frente a Laguna de Términos a profundidades entre 40 y 60 m, se observa también otra gran abundancia en el número de especies la cual disminuye a profundidades mayores a los 120 m.

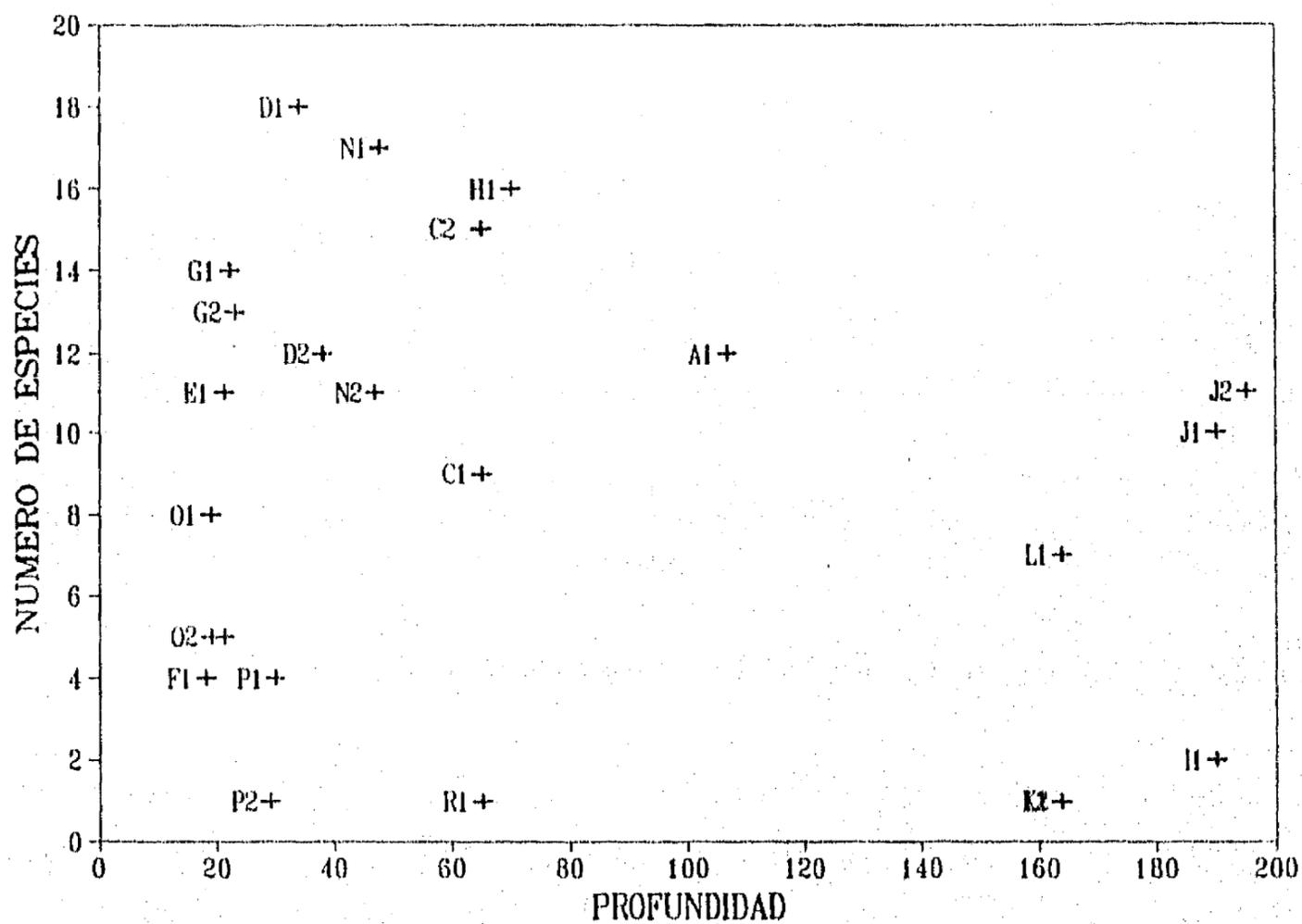


Fig.4.-Número de especies vs. profundidad (metros) Invierno-92 (las letras en la figura corresponden a los diferentes lances y los subíndices las réplicas).

En lo que se refiere al número de individuos (Fig. 5), la mayor abundancia (más de 1000 individuos) se observa a 20 y 40 m frente a las Bocas del Carmen y Puerto Real, lo cual se

debe en gran parte al alto porcentaje de individuos capturados de las especies *T. similis* (61%), *P. duorarum* y *C. similis* (39%), despues de los 60 m la abundancia disminuye de una manera conspicua a menos de 100 individuos.

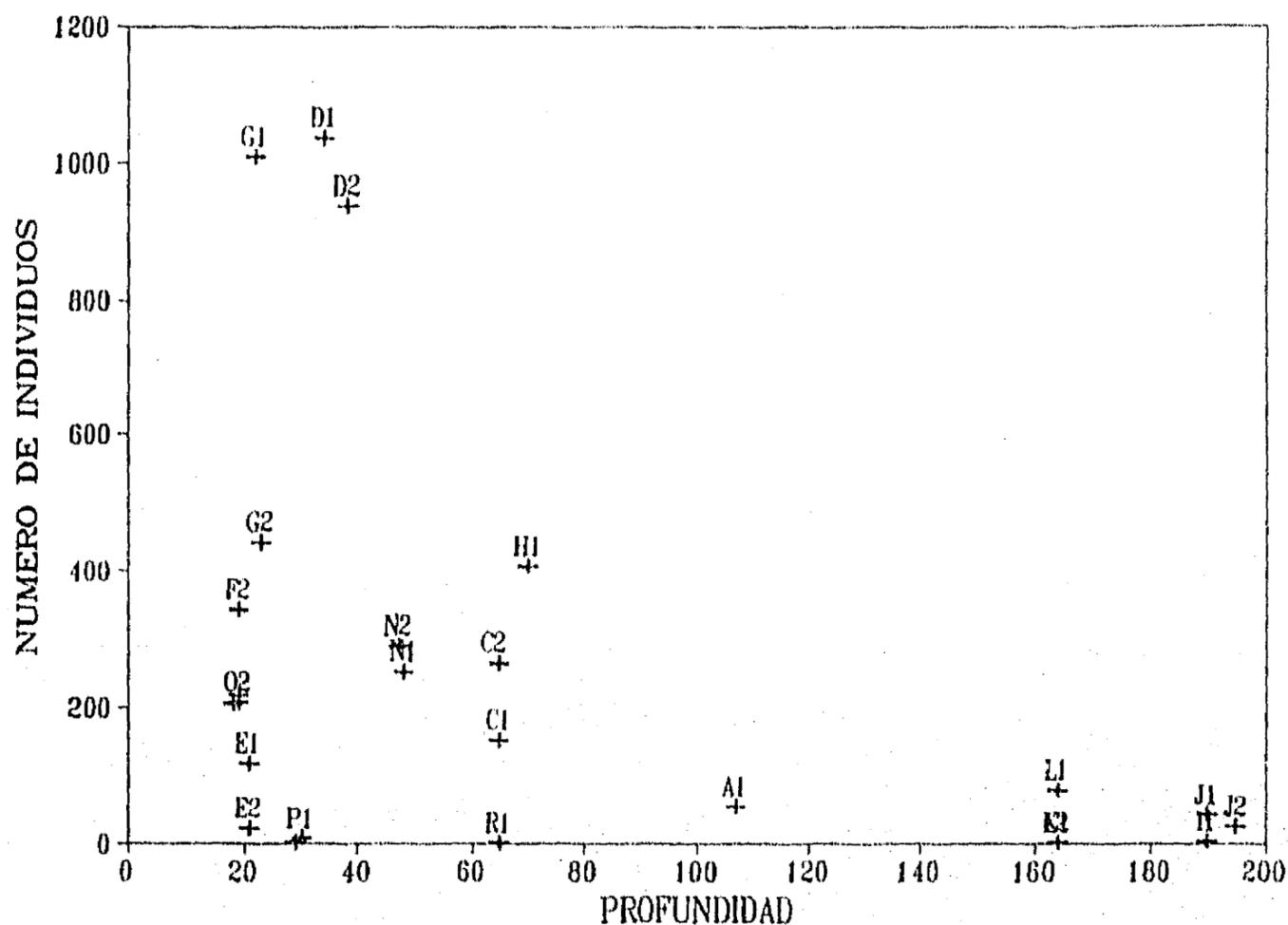


Fig.5.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Invierno-92.

En invierno 93 (Fig. 6), las localidades que conforman áreas de alta concentración de especies corresponden a las zonas frente a la Boca del Carmen entre 20 y 25 m, frente a Laguna de Términos entre 30 y 35 m, frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta entre 45 y 50 m y por último frente a los ríos San Pedro y San Pablo entre 55 y 60 m de profundidad. En este período se observan también las concentraciones mínimas en el número específico frente a las lagunas de Carmen y Machona.

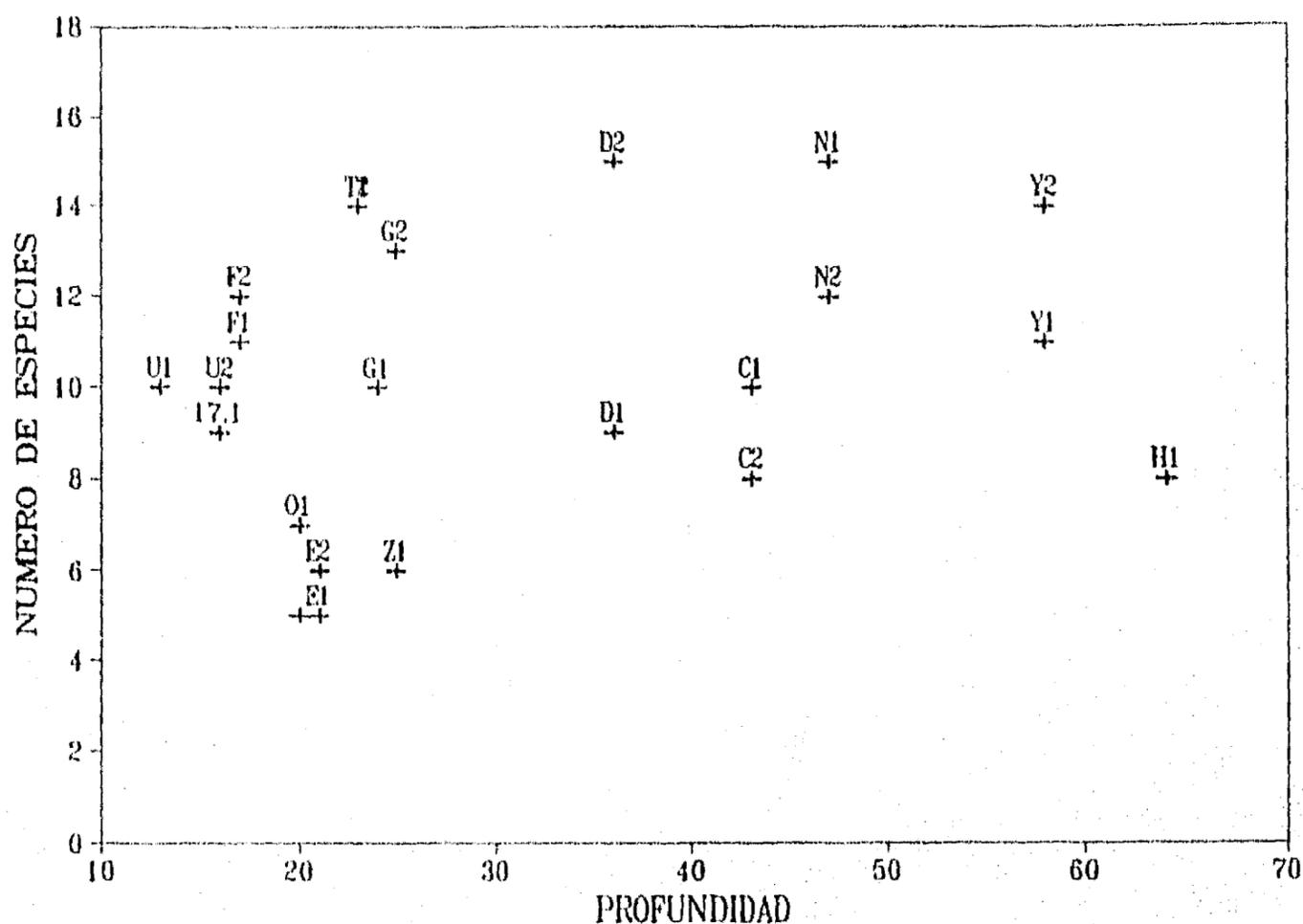


Fig. 6.-Número de especies vs. profundidad (metros) Invierno-93.

En lo que se refiere a las áreas de mayor concentración de individuos (Fig. 7), éstas se detectaron frente a la Boca del Carmen, en donde *L. clathrata* contribuye con el 70 % de la captura total; frente a Laguna de Términos y los ríos San Pedro y San Pablo entre 20 y 30 m en los que *L. clathrata* contribuye con 60 % de la captura para dichas áreas.

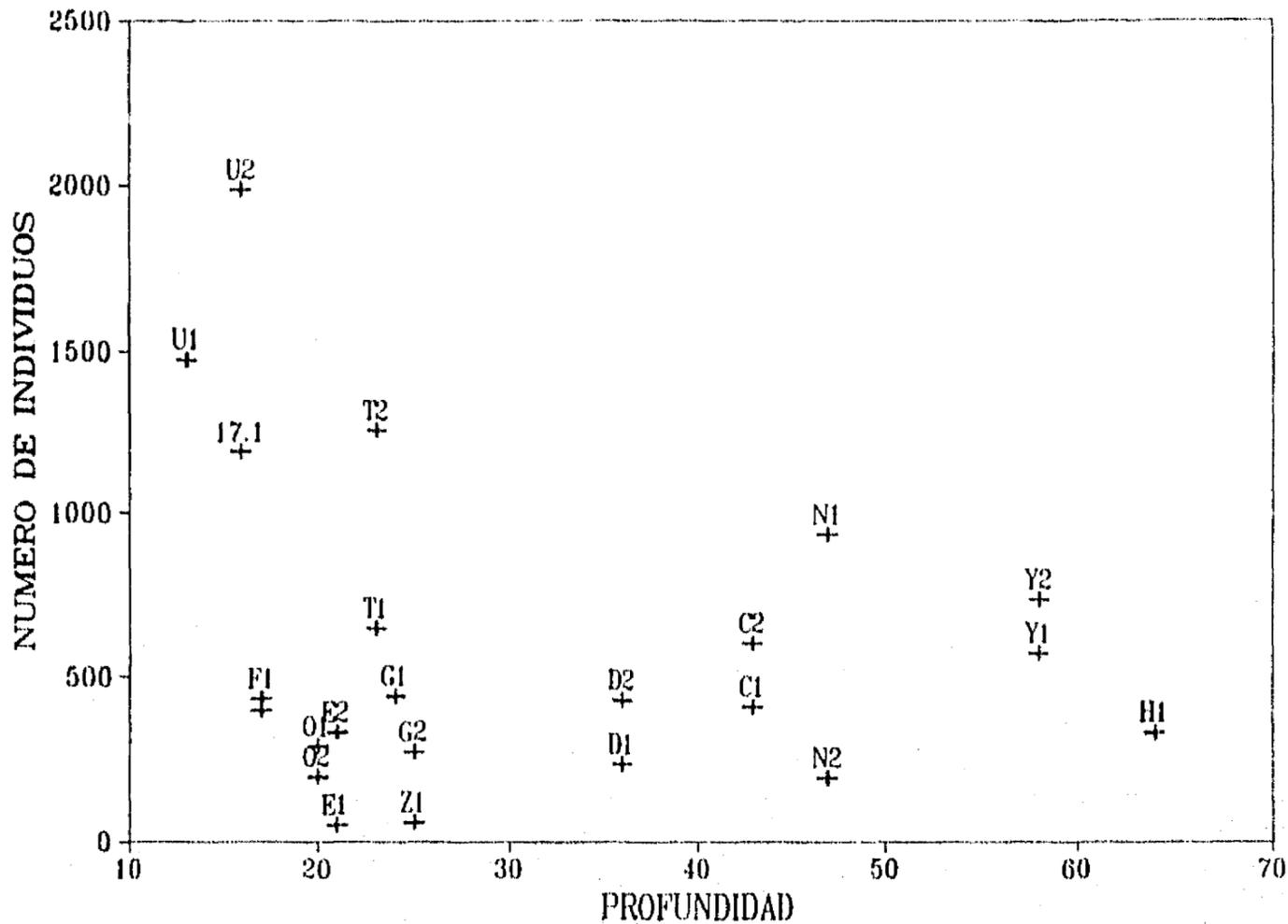


Fig.7.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Invierno-93.

Primavera

En primavera 92 (Fig. 8), se observan dos grandes concentraciones de especies, una entre 20 y 40 m frente a la Boca de Puerto Real y frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, y la otra a profundidades entre 100 y 180 m frente a los ríos San Pablo y San Pedro y Boca del Carmen. La distribución del número de individuos es muy similar, se presentan dos registros de abundancia altos el primero a profundidades entre 20 y 40 m (1400, Fig. 9), correspondiente al área frente a Laguna de Términos, donde *S. empusa* contribuye con un 90% de la captura total. El segundo frente a los ríos Grijalva-Usumacinta en un intervalo batimétrico c de 40 a 60 m, y en la cual *C. similis* aporta el 80% de la

captura. El número más bajo de individuos (menos de 200) se observa entre 100 y 200 m frente a los rios San Pedro y San Pablo.

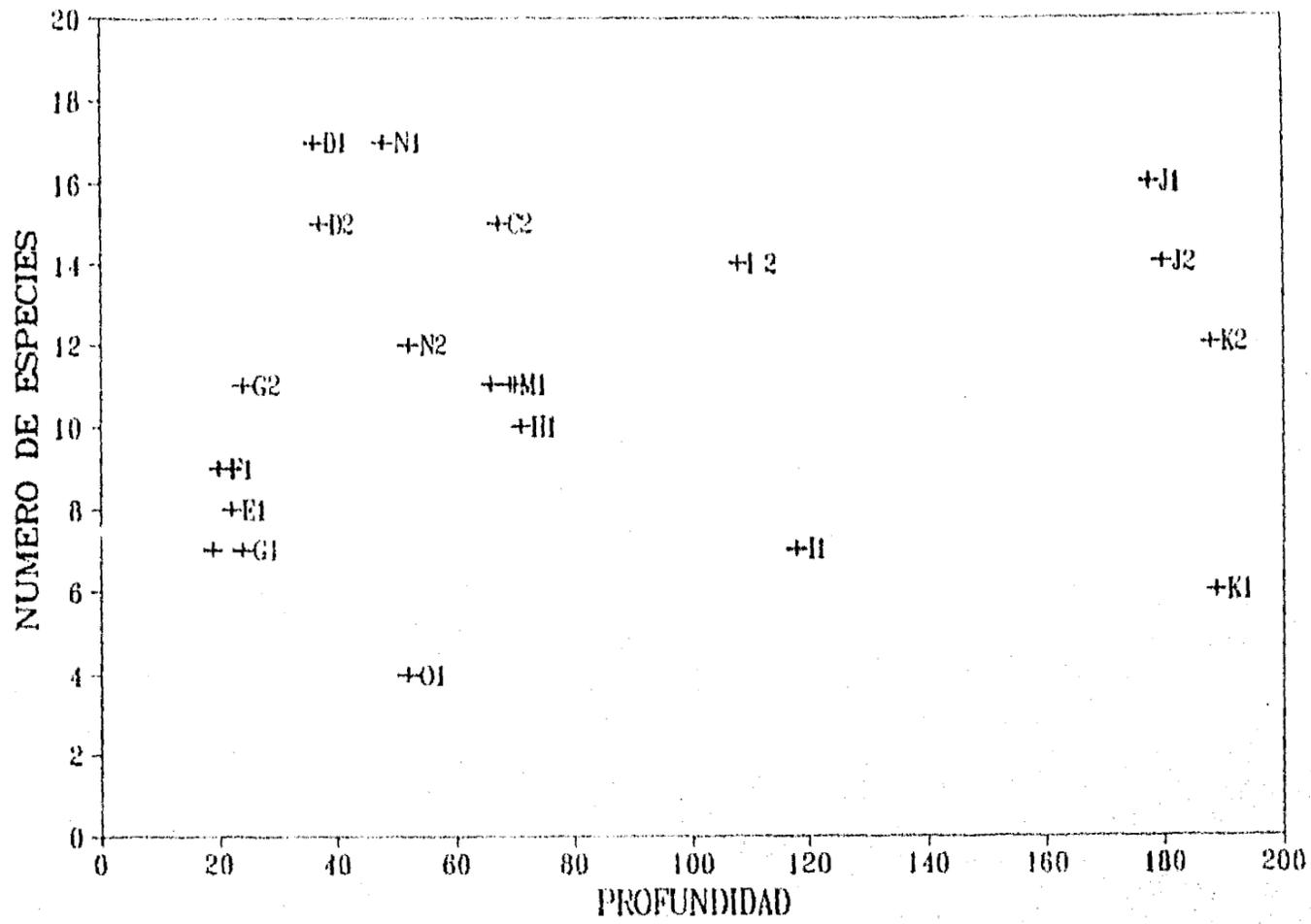


Fig.8.-Número de especies vs. profundidad (metros) Primavera-92.

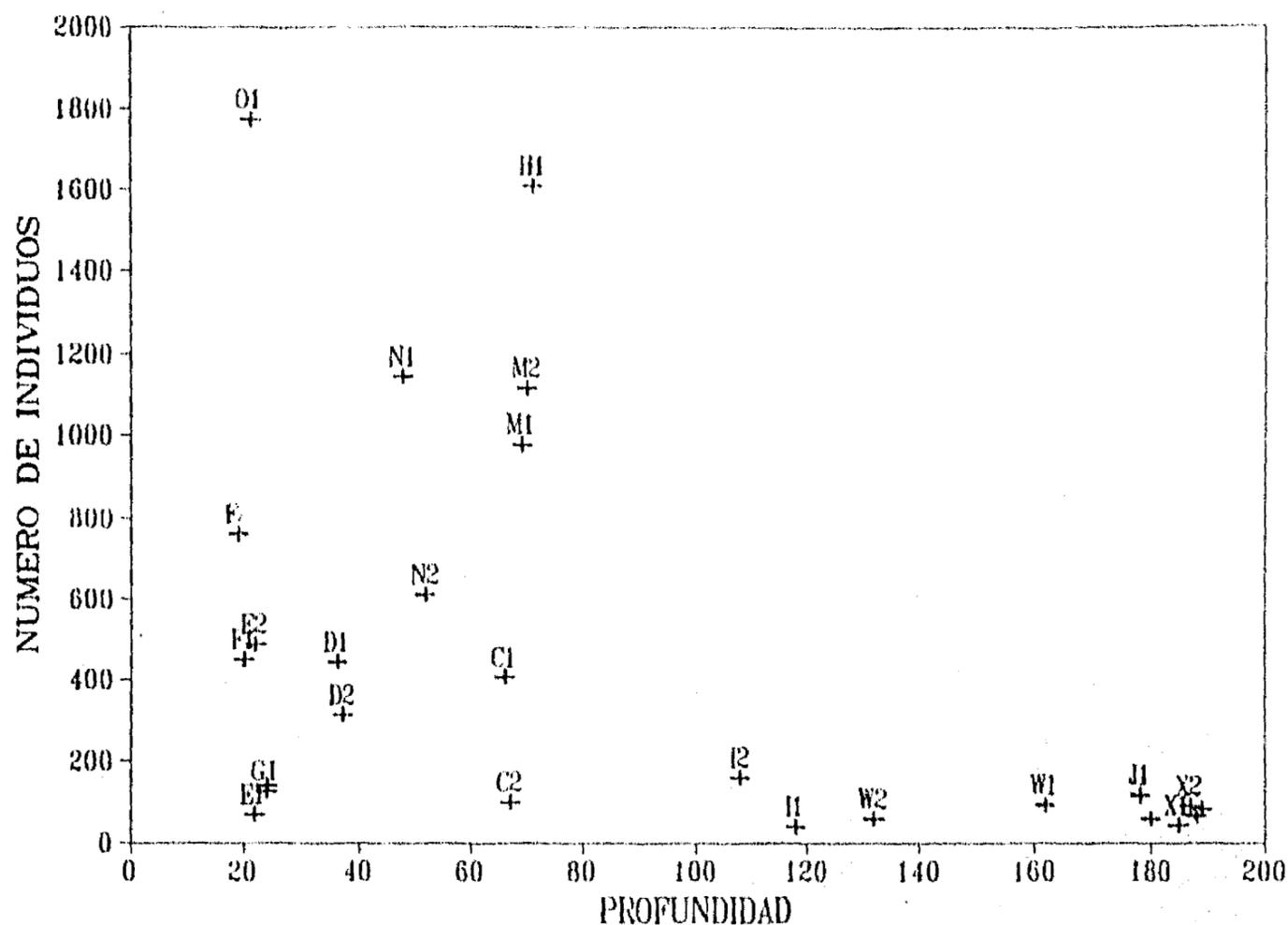


Fig.9.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Primavera-92.

En primavera 93 (Fig. 10), no se realizaron lances a profundidades mayores de 70 m, por lo que se observan abundancias altas a todo lo largo del eje que representa la profundidad (entre 20 y 65 m) y que se ubican frente a las Bocas de Isla de Carmen y los sistemas fluviales Grijalva-Usumacinta, y San Pedro y San Pablo.

La mayor abundancia en número de individuos (Fig. 11), se detecta a profundidades menores de 20 m en el transecto frente a Isla del Carmen (más de 2000 individuos) donde *L. clathrata* contribuye con el 70 % de la captura, otros registros de abundancia altos se observan entre 40 y 60 m (entre 800 y 1000 individuos) frente a los sistemas fluviales Grijalva-Usumacinta y Ríos San Pedro y San Pablo. En este

período climático el menor número de individuos y especies se observan frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta.

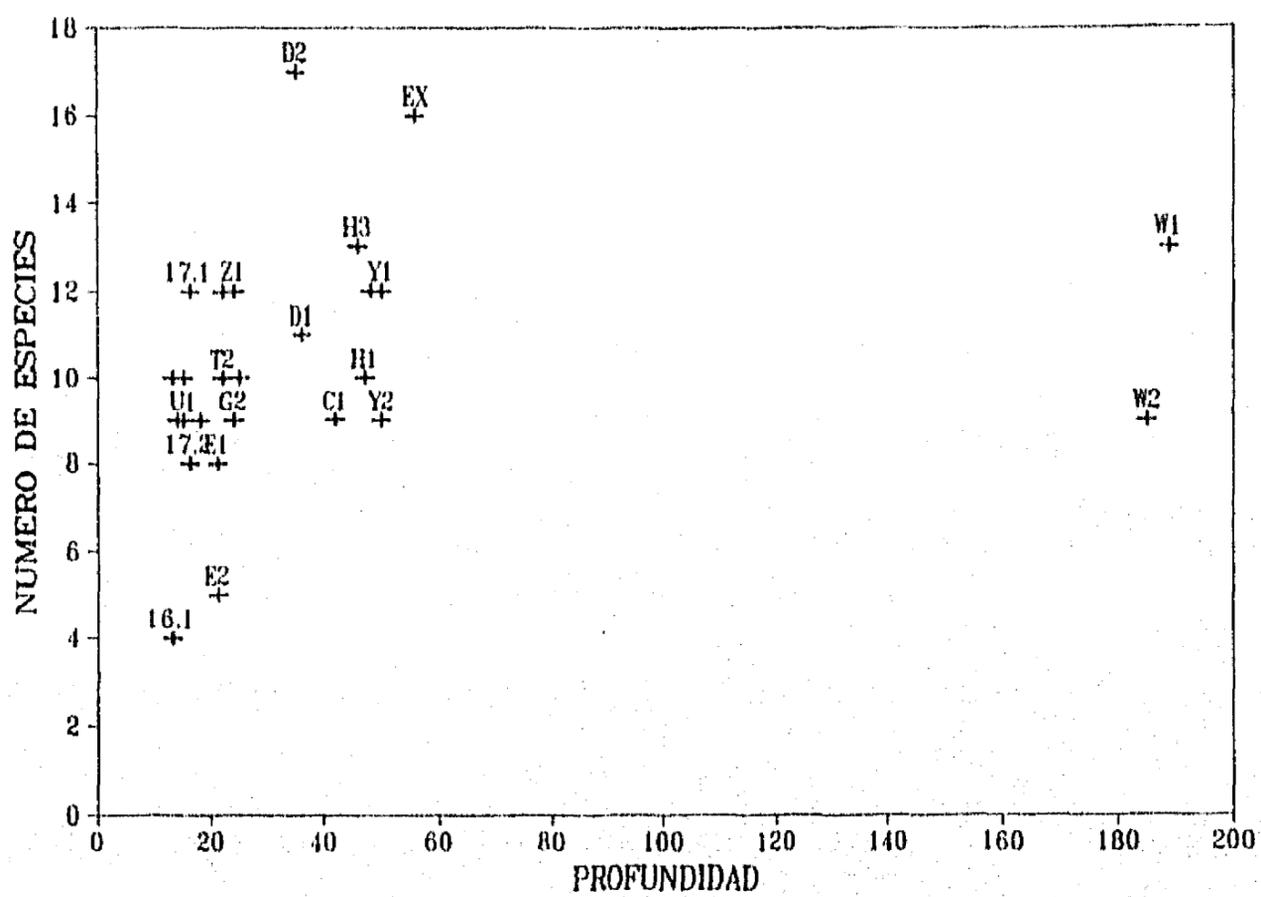


Fig.10.-Número de especies vs. profundidad (metros) Primavera-93.

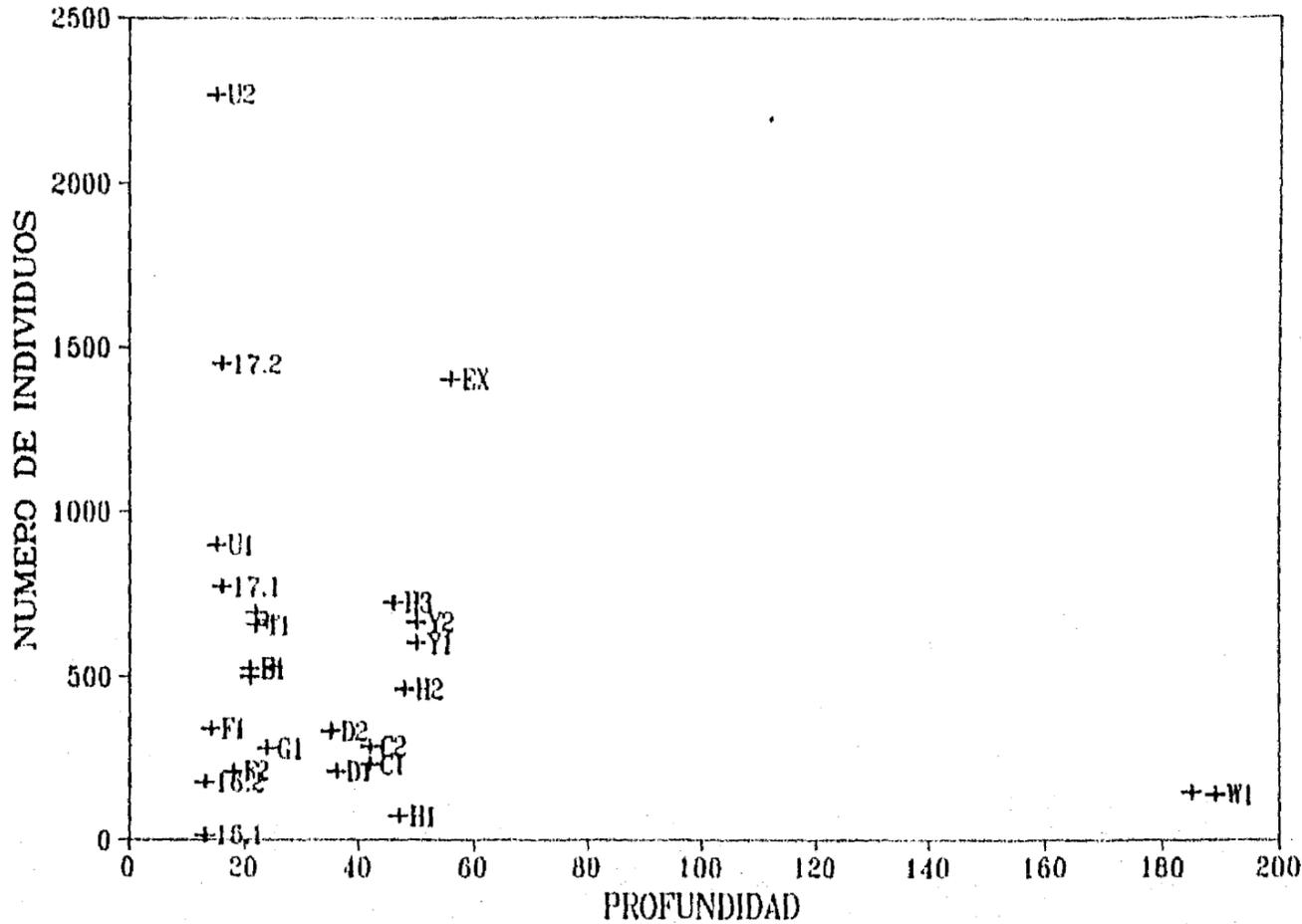


Fig.11.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Primavera-93.

Verano

Para verano 92 (Fig. 12), las localidades frente a la Boca de Puerto Real y los ríos Grijalva-Usumacinta, presentan el mayor número de especies en diferentes profundidades. El primer centro de alta abundancia se observa entre 20-40 m el segundo entre 60-80 m y el último entre 180-190 m.

El mayor número de individuos recolectados a través de todos los períodos climáticos corresponde a verano, y como puede observarse en la gráfica correspondiente (Fig. 13), los mayores registros de abundancia se presentan entre 20-40 m (2393 individuos) y entre 60-80 m (2384 individuos) ambos frente al río Grijalva. Los valores de abundancia más bajos se detectan frente a las dos bocas de la Isla del Carmen entre 180 y 190 m.

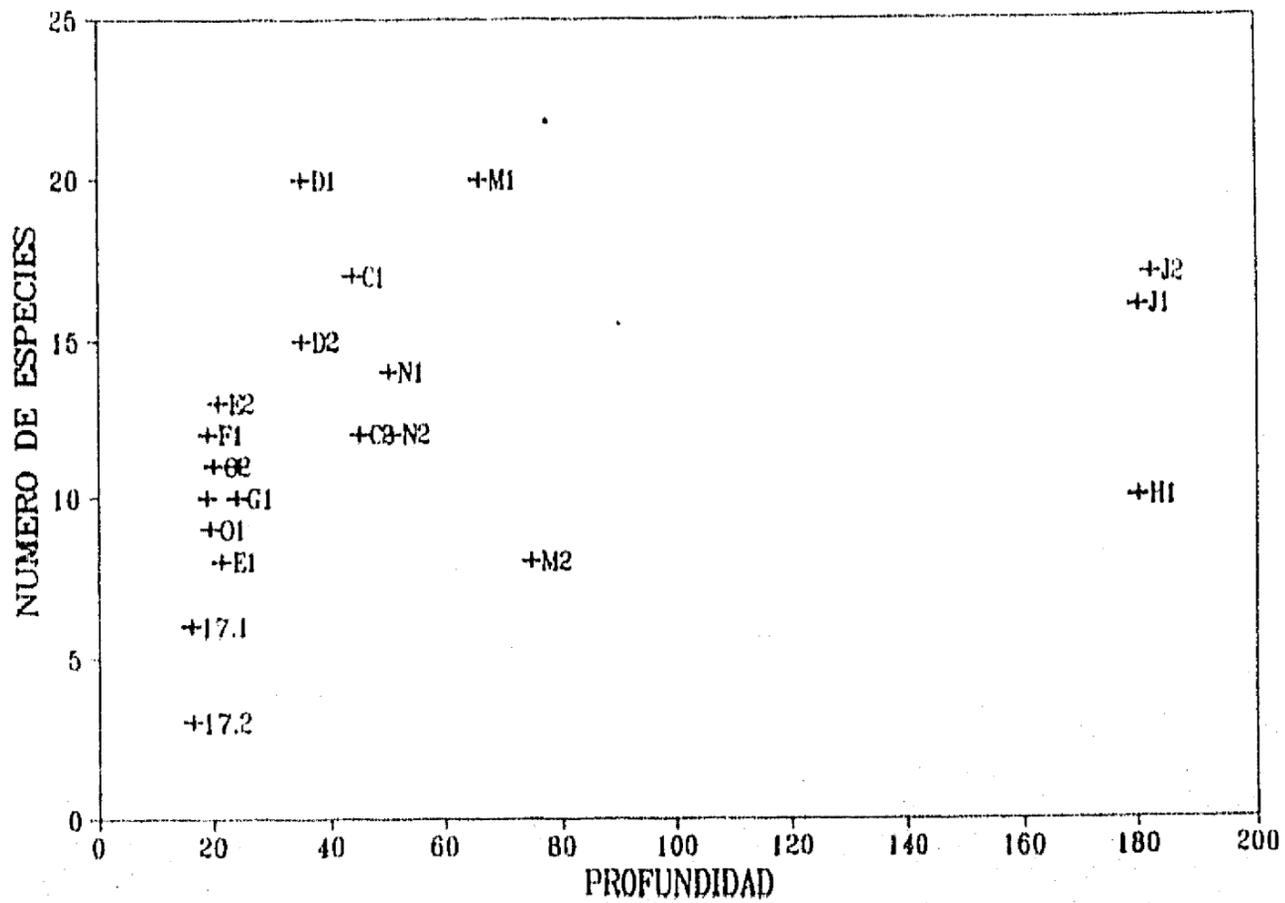


Fig.12.-Número de especies vs. profundidad (metros) Verano-92.

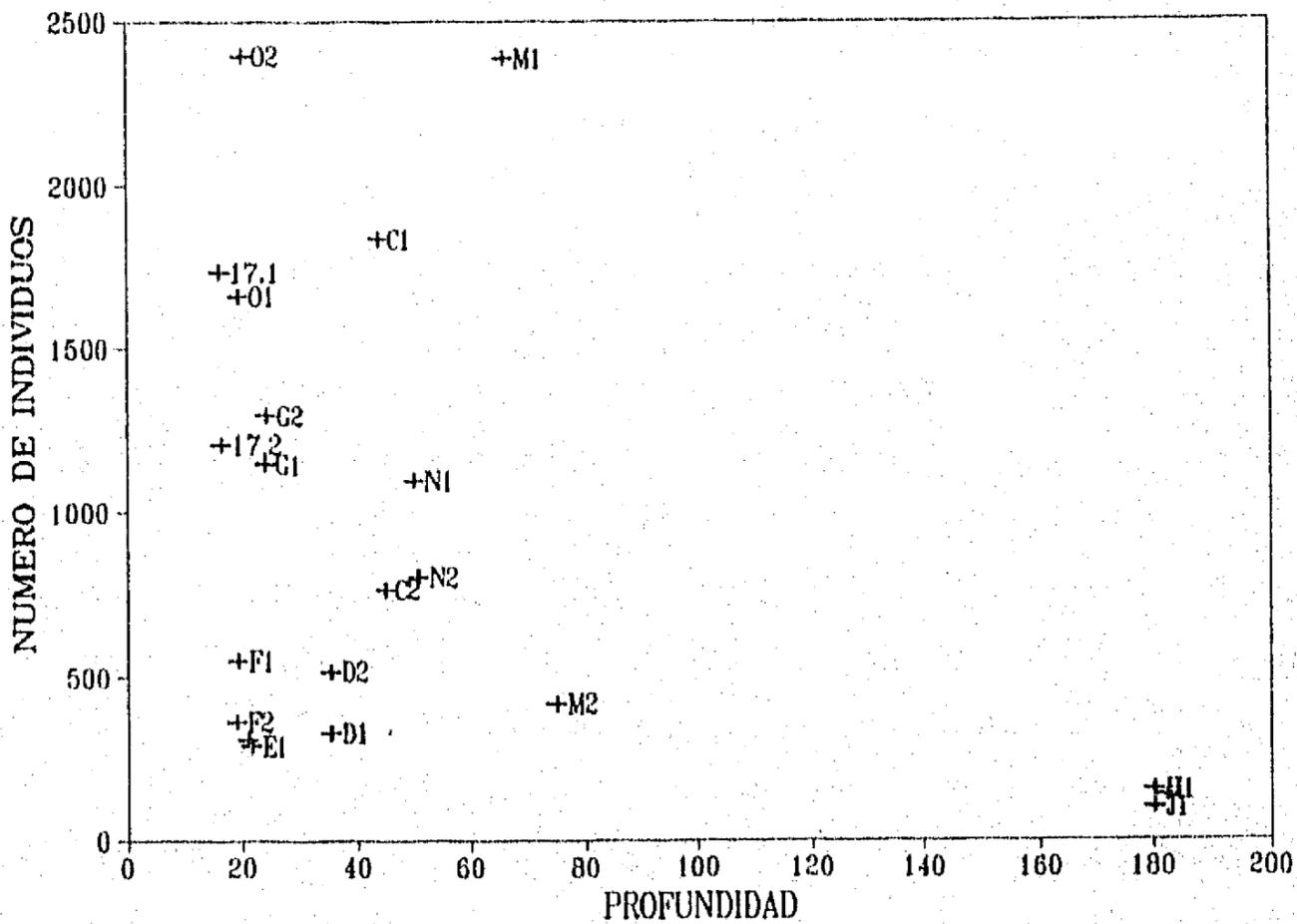


Fig.13.-Número de Individuos vs. profundidad (metros) Verano-92.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

En el MOPEED 7 (verano 93, Fig. 14), las mayores concentraciones de especies se presentan frente a la Boca de Puerto Real entre 40 y 60 m y frente al sistema fluvial San Pedro y San Pablo y la Boca del Carmen entre 160 y 200 m.

Las más altas concentraciones de individuos (Fig. 15), se localizan a las mismas profundidades que en verano 92, pero en distintas áreas, uno se detecta frente a los rios San Pedro y San Pablo (con 2 623 individuos) y otra frente a Laguna de Términos (con 2 274 individuos).

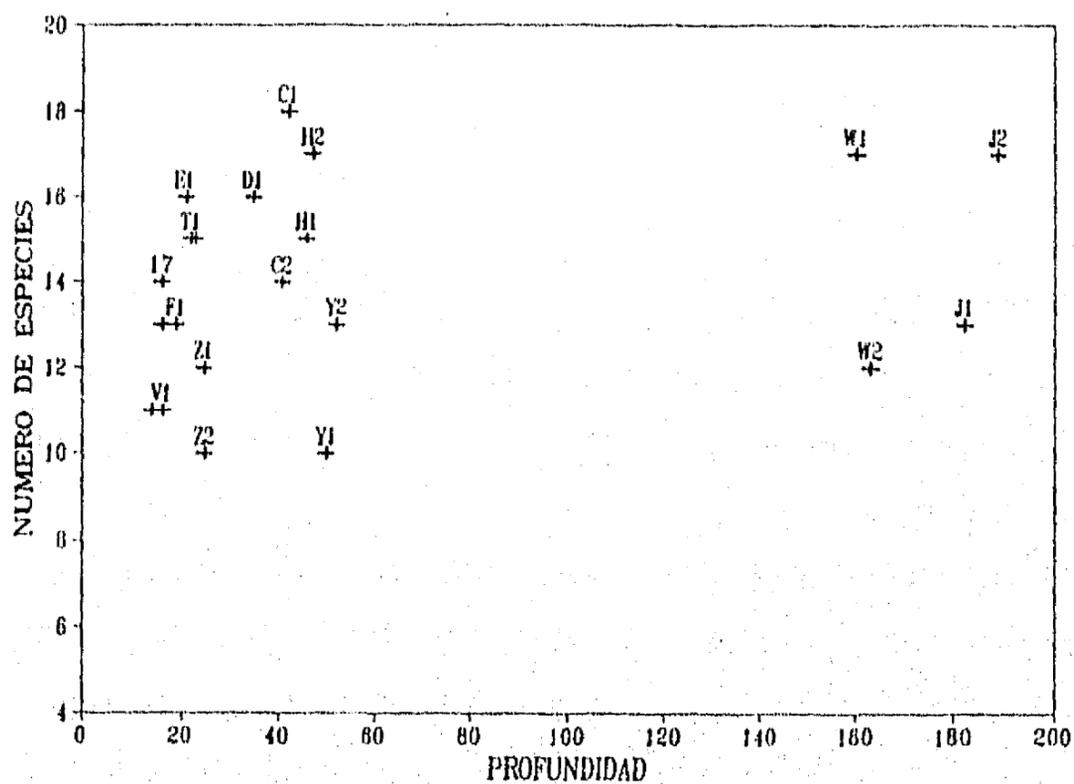


Fig.14.-Número de especies vs. profundidad (metros) Verano-93.

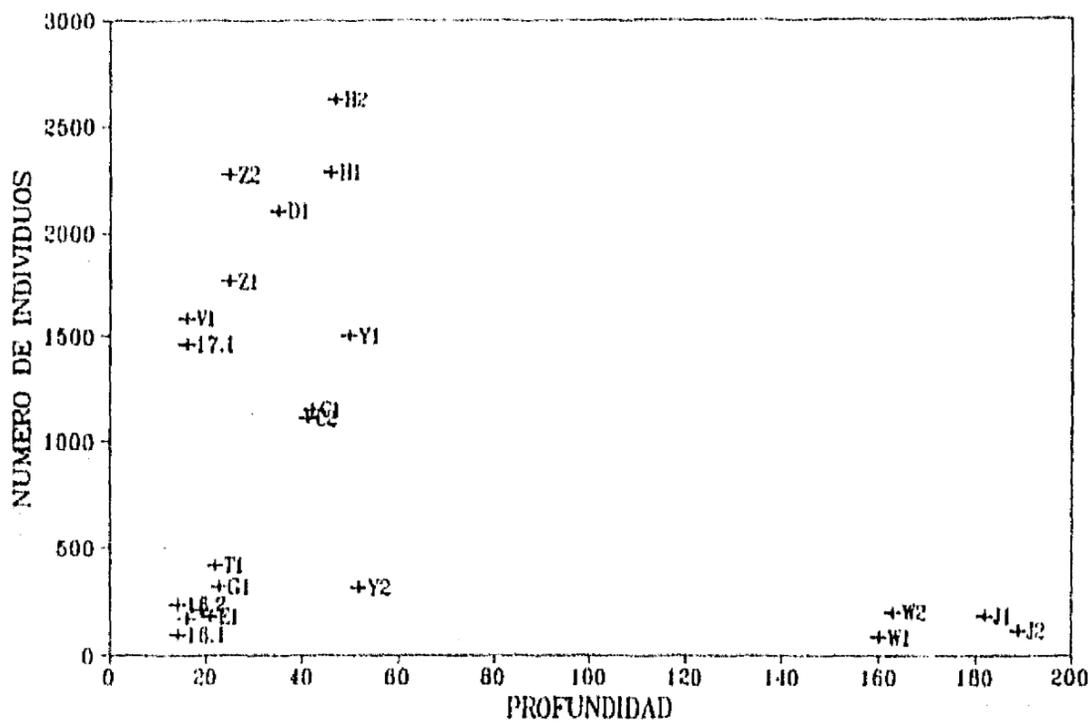


Fig.15.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Verano-93.

Otoño

En otoño 92 (Fig. 16), el mayor número de especies se encuentra entre 18 y 20 metros, frente a Laguna de Términos y entre 150 y 200 m frente a los ríos San Pedro y San Pablo y Laguna de Términos.

La mayor abundancia con más de 1200 individuos (Fig. 17), se localiza frente a la Boca de Puerto Real entre 15 y 18 m de profundidad, lo cual se debe a la gran captura de *L. clathrata* que en este intervalo de profundidad contribuye con un 79%. Las abundancias más bajas (menos de 200 individuos), se ubican entre 20 y 60 m. frente a la Boca del Carmen; a 50 m frente al sistema lagunar de Carmen y Machona y frente a los ríos San Pedro y San Pablo entre 160 y 200 m.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

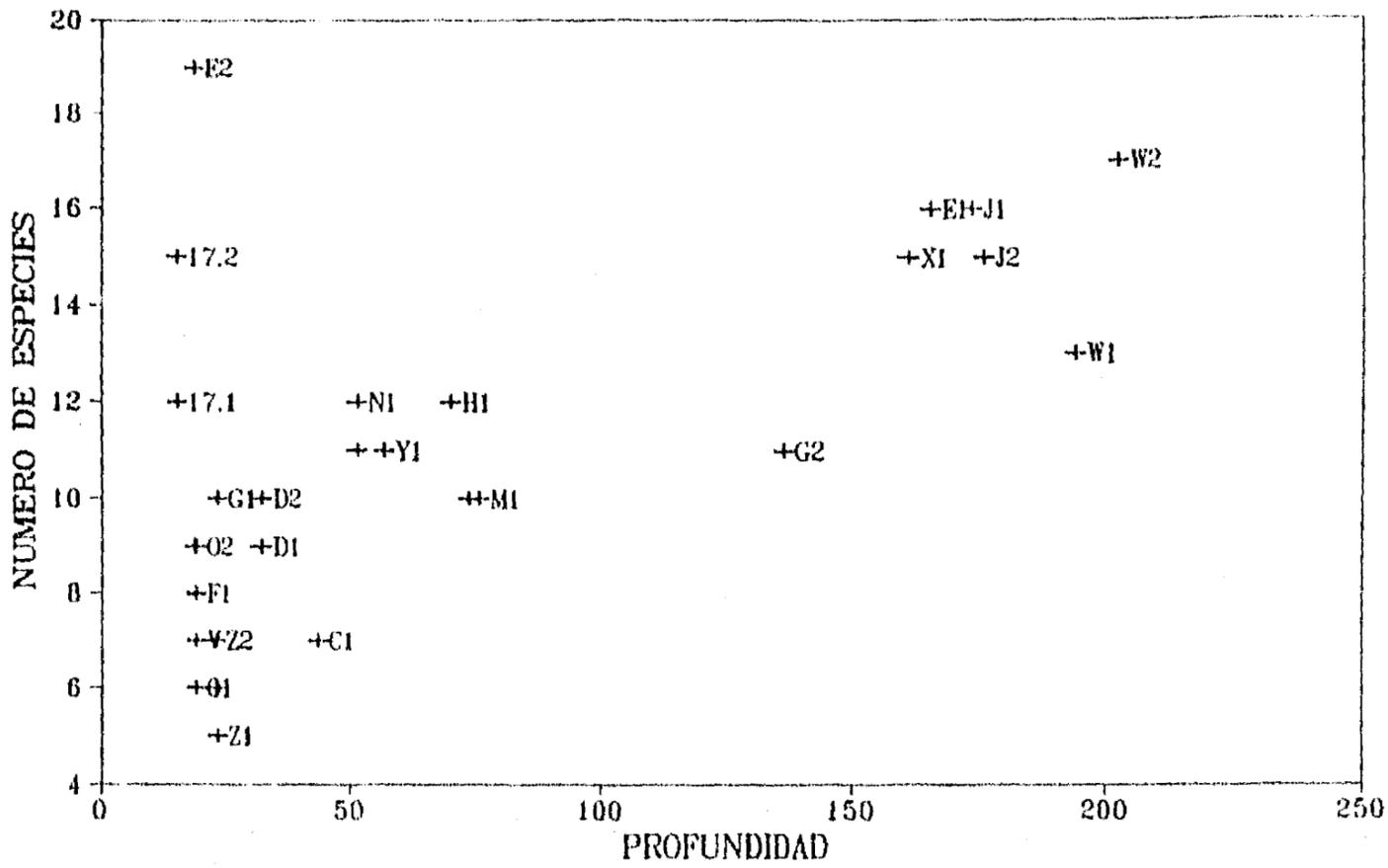


Fig.16.-Número de especies vs. profundidad (metros) Otoño-92.

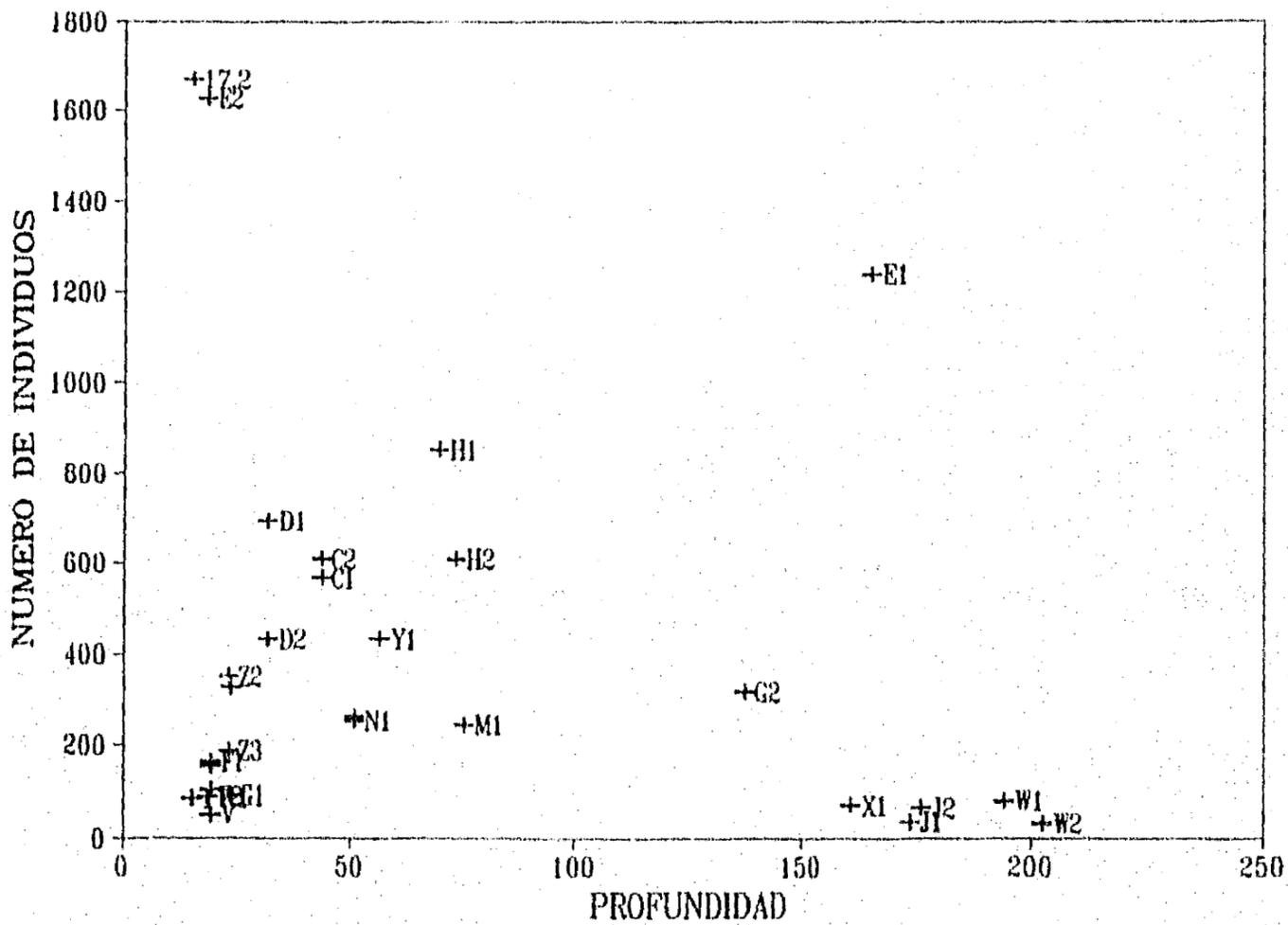


Fig.17.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Otoño-92.

Para otoño 93 (Fig. 18), la mayor abundancia de especies corresponde a profundidades entre 20 y 40 m y entre 40 y 60 m frente a ambas Bocas de Laguna de Términos.

La mayor parte de los lances realizados entre 20 y 60 m presentan una abundancia numérica baja (entre 100 y 500 individuos) (Fig. 19); no obstante, en el muestreo frente a la Isla del Carmen, se observa un máximo notable con 3 800 individuos, donde *L. clathrata* aporta el 93% de la captura total.

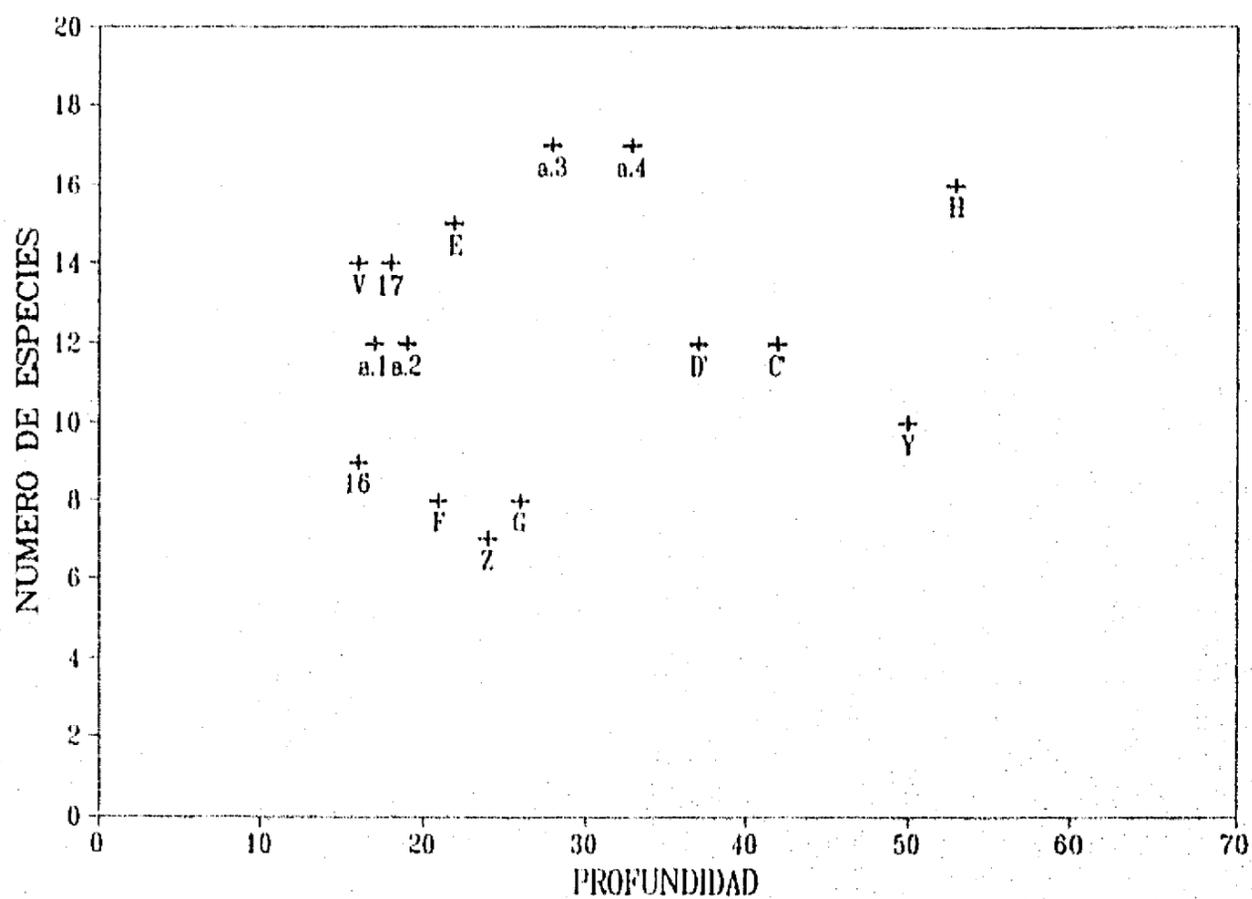


Fig.18.-Número de especies vs. profundidad (metros) Otoño-93.

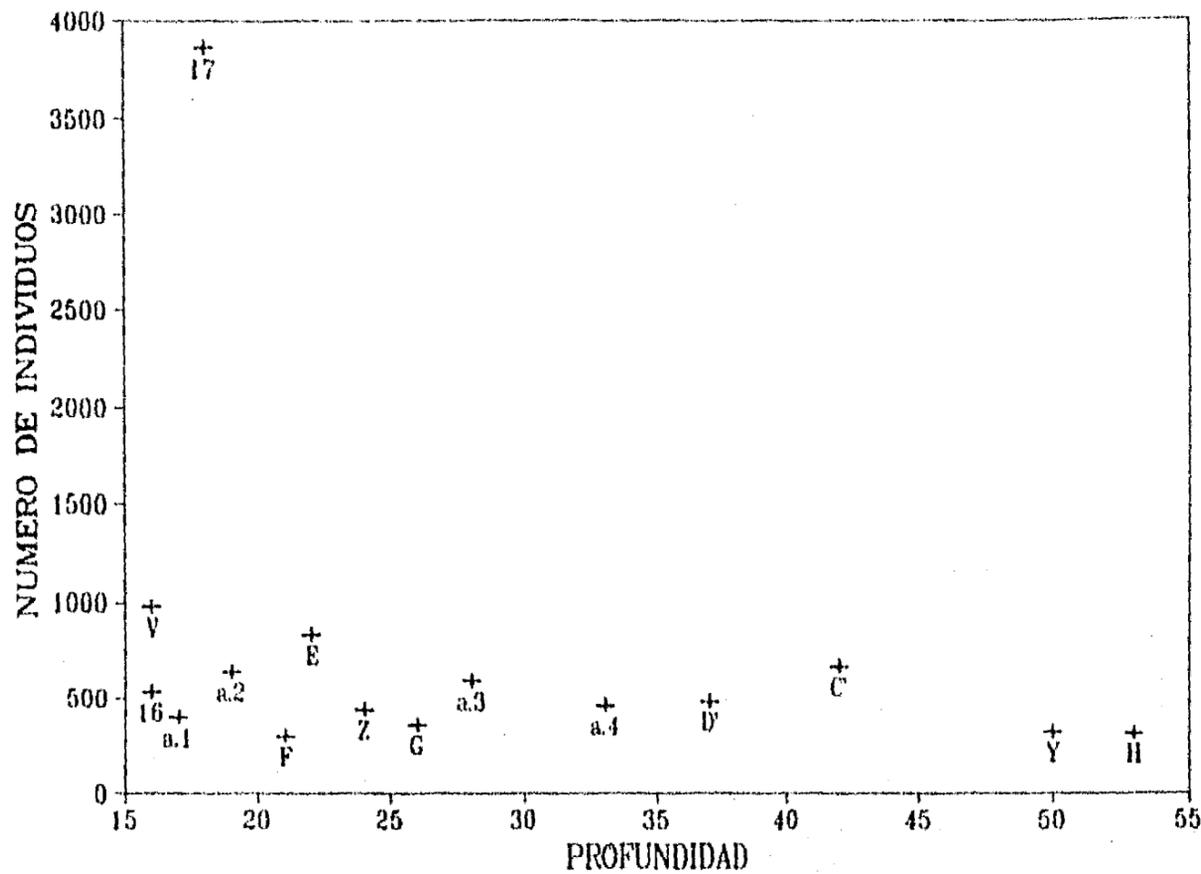


Fig.19.-Número de individuos vs. profundidad (metros) Otoño-93.

Patrones de Abundancia

La relación entre la abundancia y el número de especies es de interés fundamental en el estudio de las comunidades. De una manera general, si se mide la abundancia de las especies en una comunidad dada, se encontrará que ésta está compuesta por algunas especies raras, algunas comunes y muchas con grados intermedios. El empleo de curvas de distribución logarítmico normal es una herramienta común para este análisis, cuando se trabaja con comunidades que comprenden un gran número de especies que ocupan diferentes posiciones ecológicas (May, 1978).

Las curvas obtenidas en este estudio muestran una comunidad caracterizada por varias especies raras con poca abundancia, muchas especies con abundancia intermedia y pocas especies comunes con gran abundancia a través de los diferentes períodos climáticos.

En invierno 92 (Fig. 20), se observa una distribución de la comunidad en la que predominan las especies raras con baja abundancia entre 1 y 40 individuos, mientras que son pocas las especies comunes y gran abundancia entre 1094 y 3080 individuos.

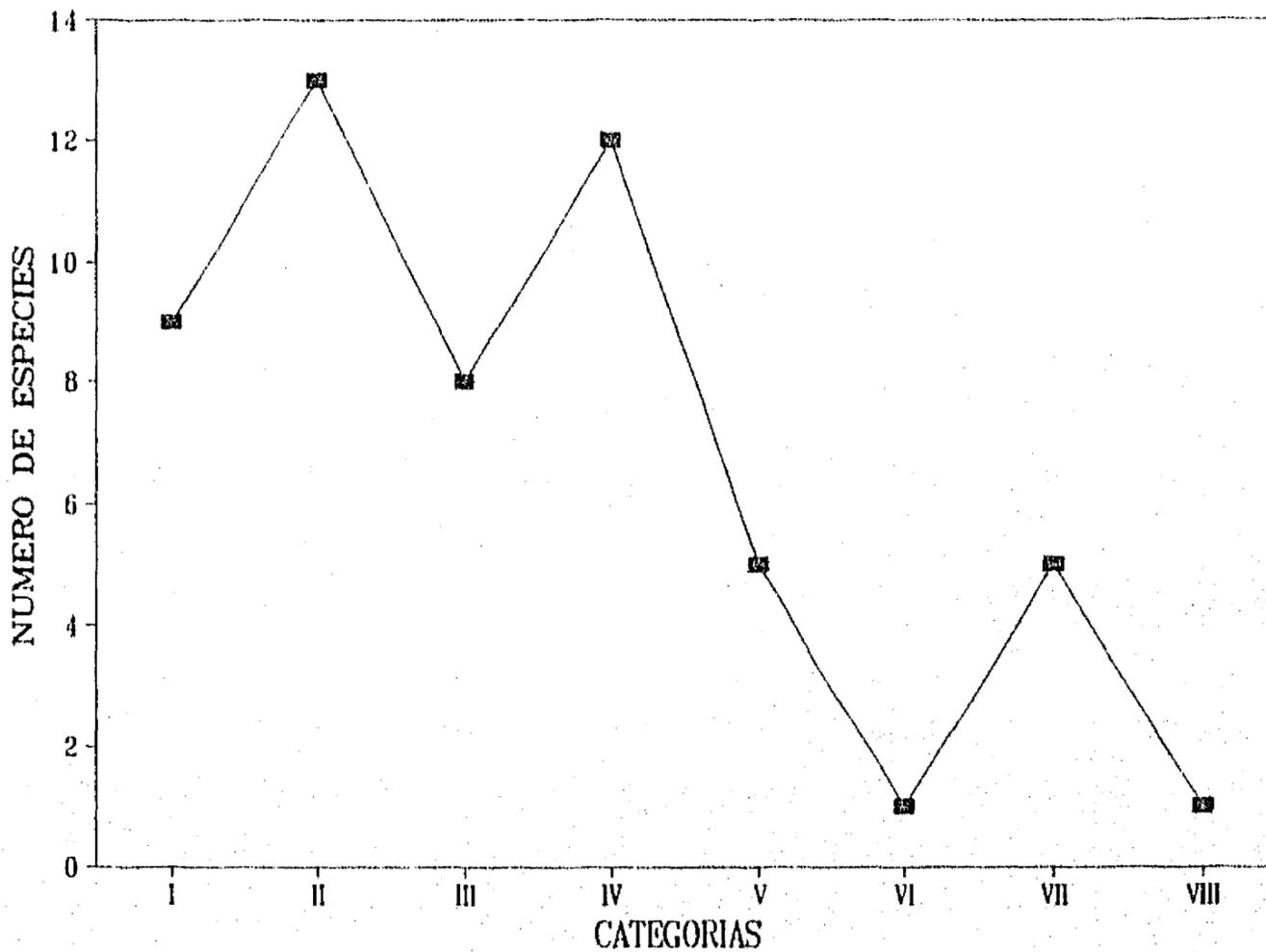


Fig.20 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Invierno 92 MOPEED 1.

Para invierno 93 (Fig. 21), no se tienen lances a profundidades mayores a 70 m, por lo que en la gráfica se aprecia una distribución uniforme de la abundancia, con varias especies con pocos individuos (2-4) y varias especies con abundancia intermedia (412-121).

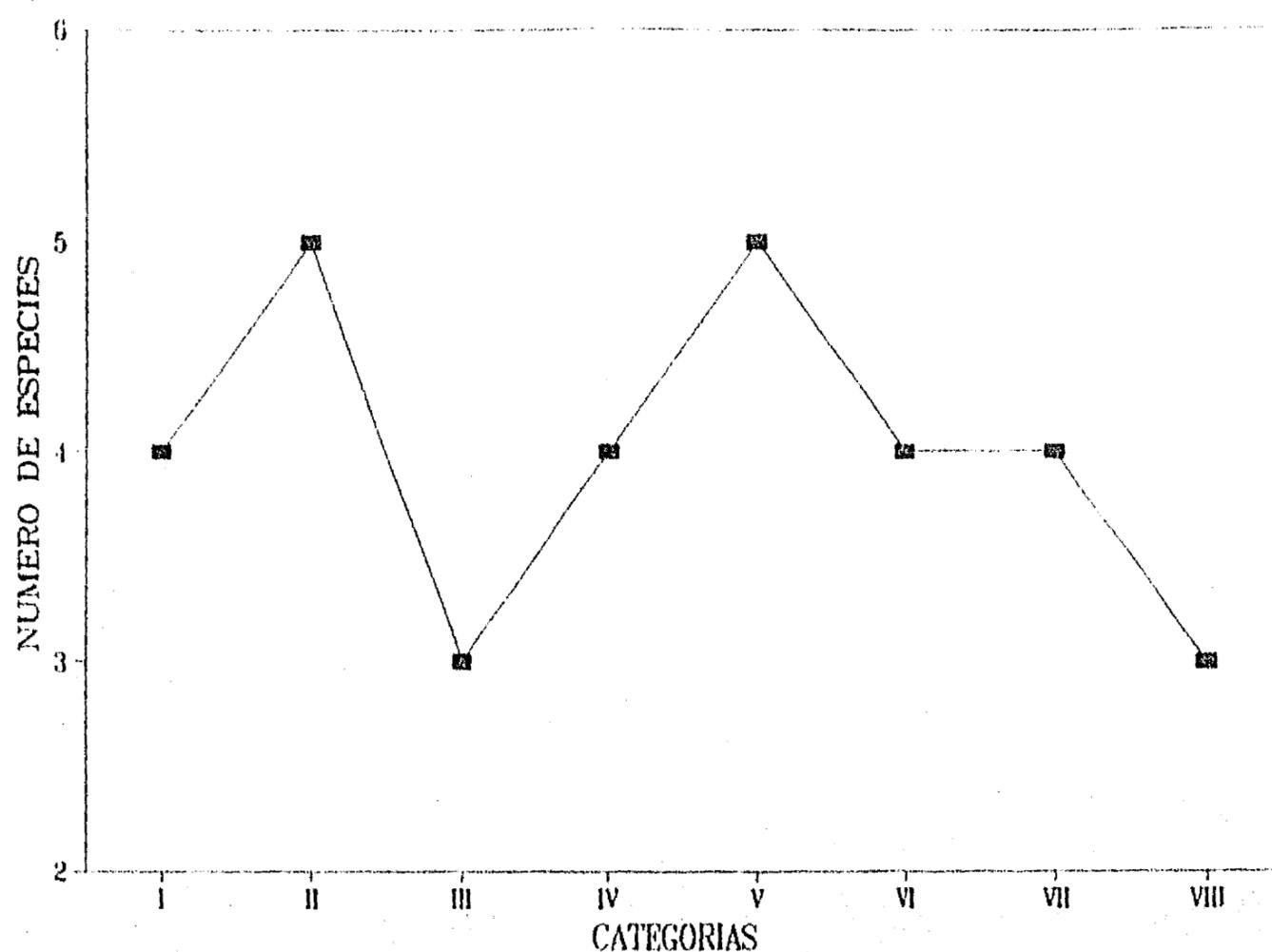


Fig.21 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Invierno 93 MOPEED 5.

En primavera 92 (Fig. 22), se puede observar al igual que en invierno, una distribución en la que predominan las especies raras con poca abundancia (1-4 individuos) y las especies con abundancia intermedia (14 a 40 individuos). El mínimo en el número de especies se presenta en las categorías con más de 1,000 individuos.

En primavera 93 (Fig. 23), el mayor número de especies corresponde a la categoría II con 4 a 41 individuos, y a la categoría V con 41 a 121 individuos. Las especies de la categoría VII con más de 1,500 individuos, representan a las especies comunes.

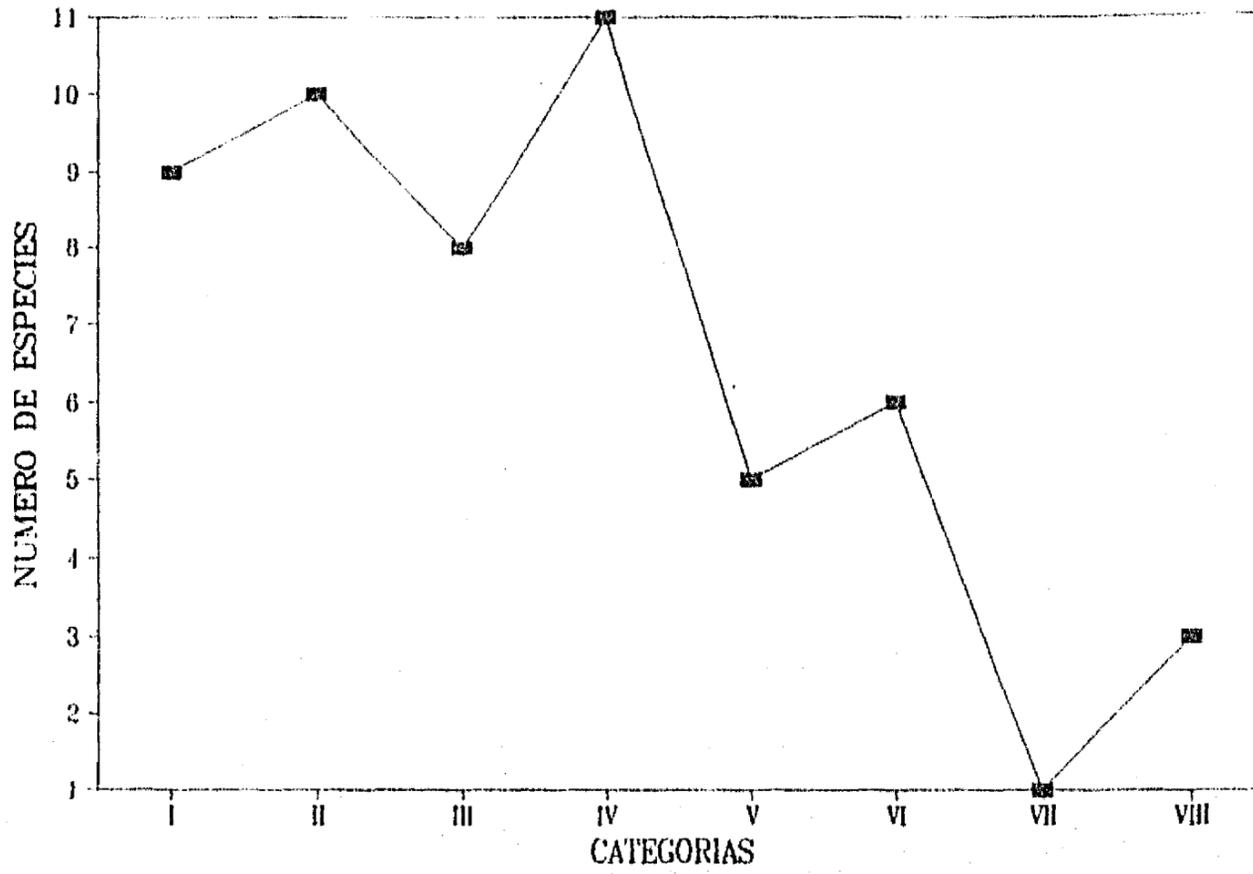


Fig.22 -Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Primavera 92 MOPEED 2.

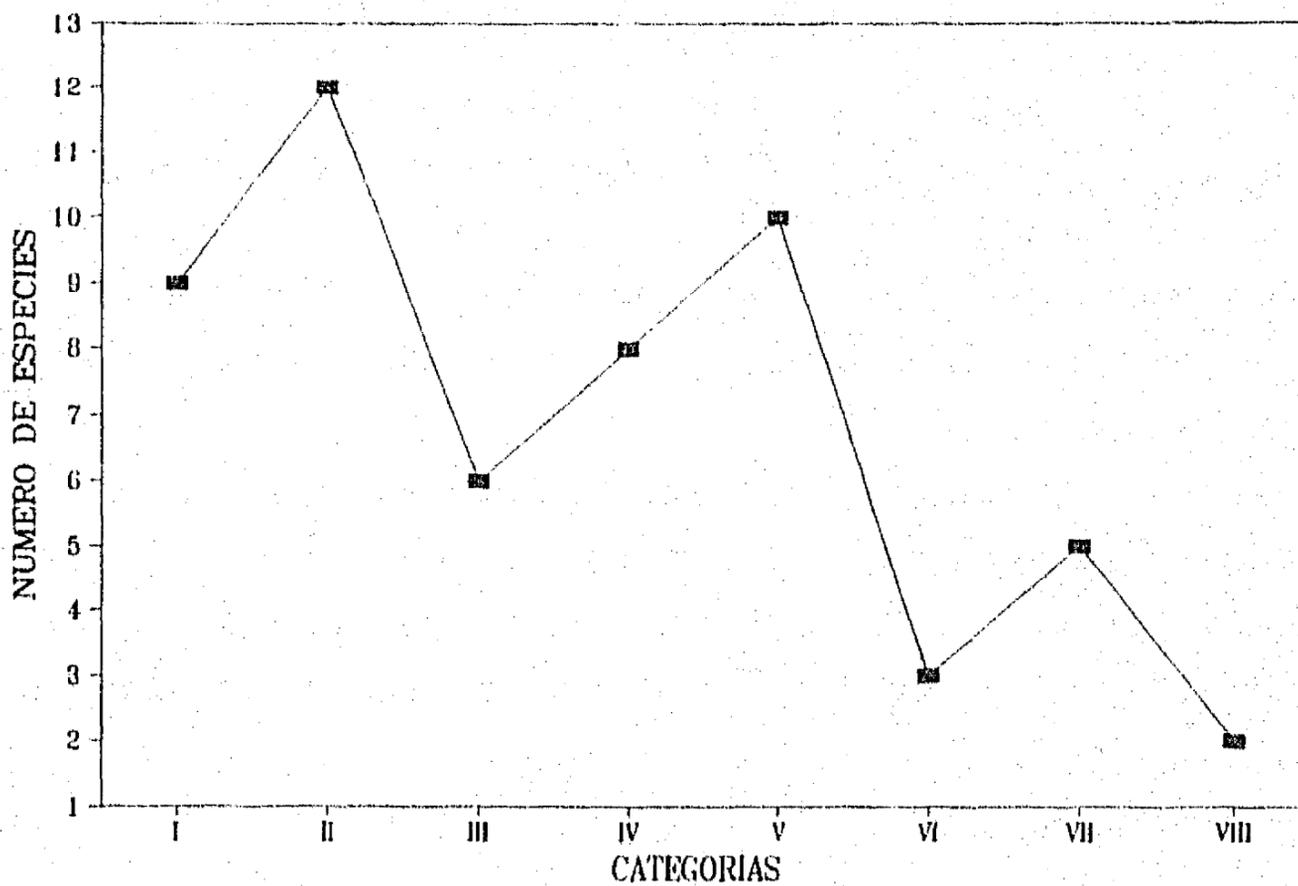


Fig.23 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Primavera 93 MOPEED 6.

En lo referente a verano 92 (Fig. 24), se observa que el número de especies disminuye en la primera categoría para después presentarse un máximo conspicuo correspondiente a la categoría II (entre 2 y 4 individuos), así mismo se detecta una rápida disminución en las demás categorías, por lo que se puede decir que en este período predominan las especies comunes (pocas especies con una gran abundancia).

En verano 93 (Fig. 25), el patrón de distribución no es tan evidente como en verano 92, ya que en este año los máximos en el número de especies se presenta en las categorías III (5-13 individuos) y VI (122-364 individuos), para luego mantenerse en un promedio de 1 a 4 especies con un gran número de especies.

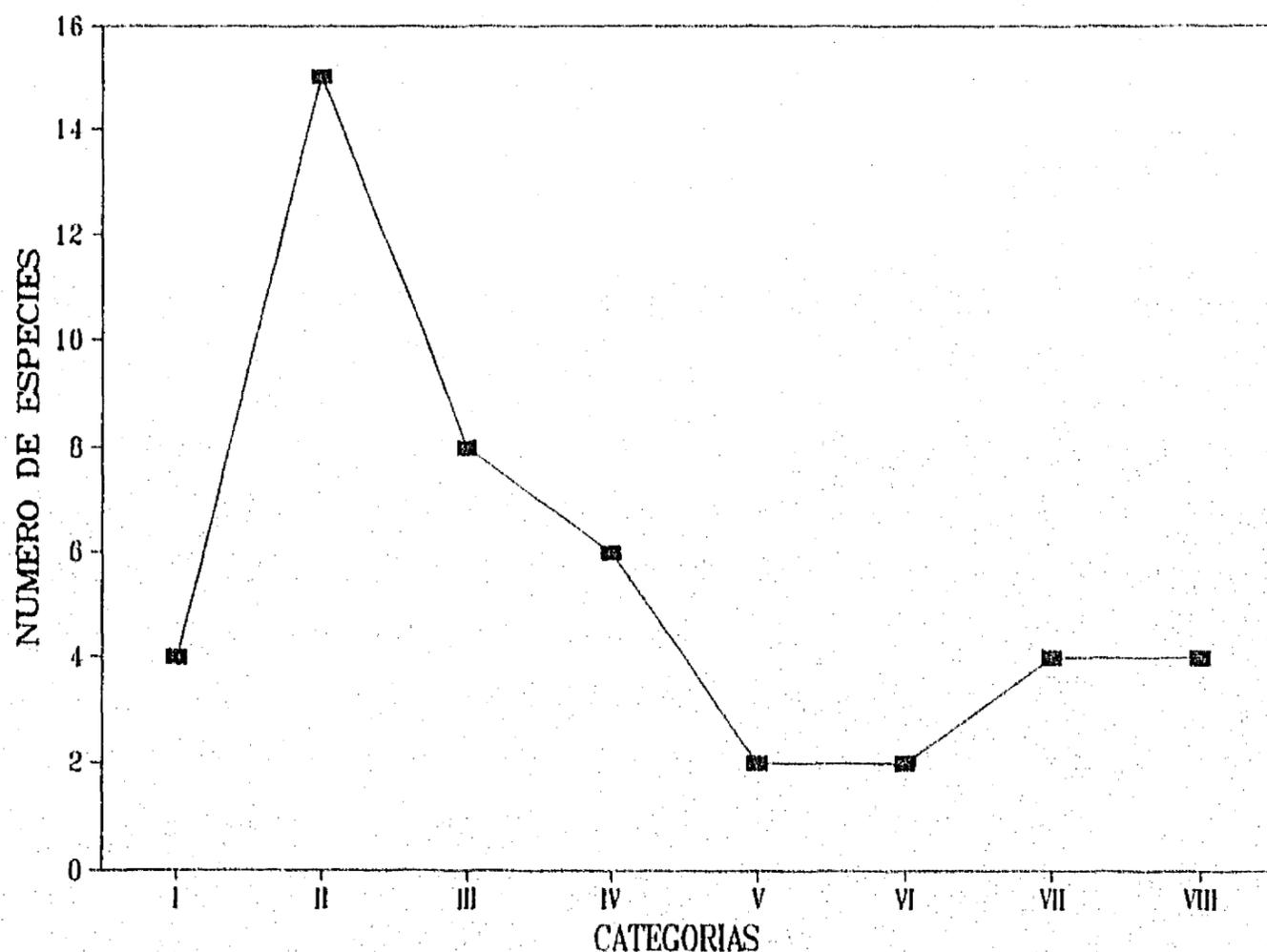


Fig.24 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3). Verano 92 MOPEED 3.

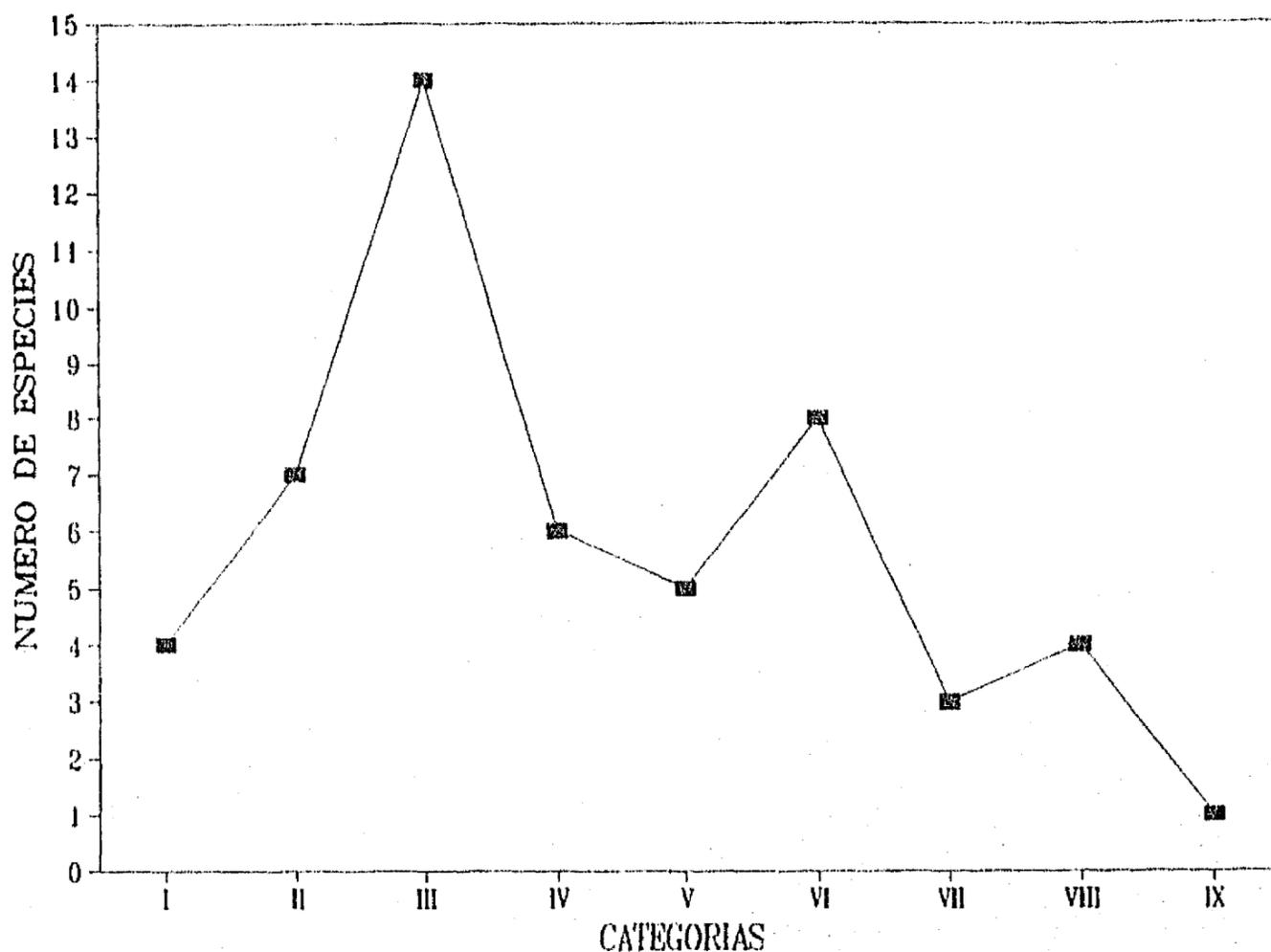


Fig.25 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Verano 93 MOPEED 7.

Para otoño 92 (Fig. 26), el mayor número de especies se presenta en las categorías II a la IV (entre 2 y 40 individuos) éstos máximos disminuyen abruptamente en las últimas categorías, por lo que se puede decir que predominan las especies con poca y mediana abundancia.

En otoño 93 (Fig. 27), al igual que en invierno de ese mismo año, no se tienen datos de lances a profundidades mayores a los 70 metros, por lo que la distribución del máximo en el número de especies es uniforme en las primeras categorías (1 a 40 individuos) para luego disminuir en las categorías con más de 1, 500 individuos.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

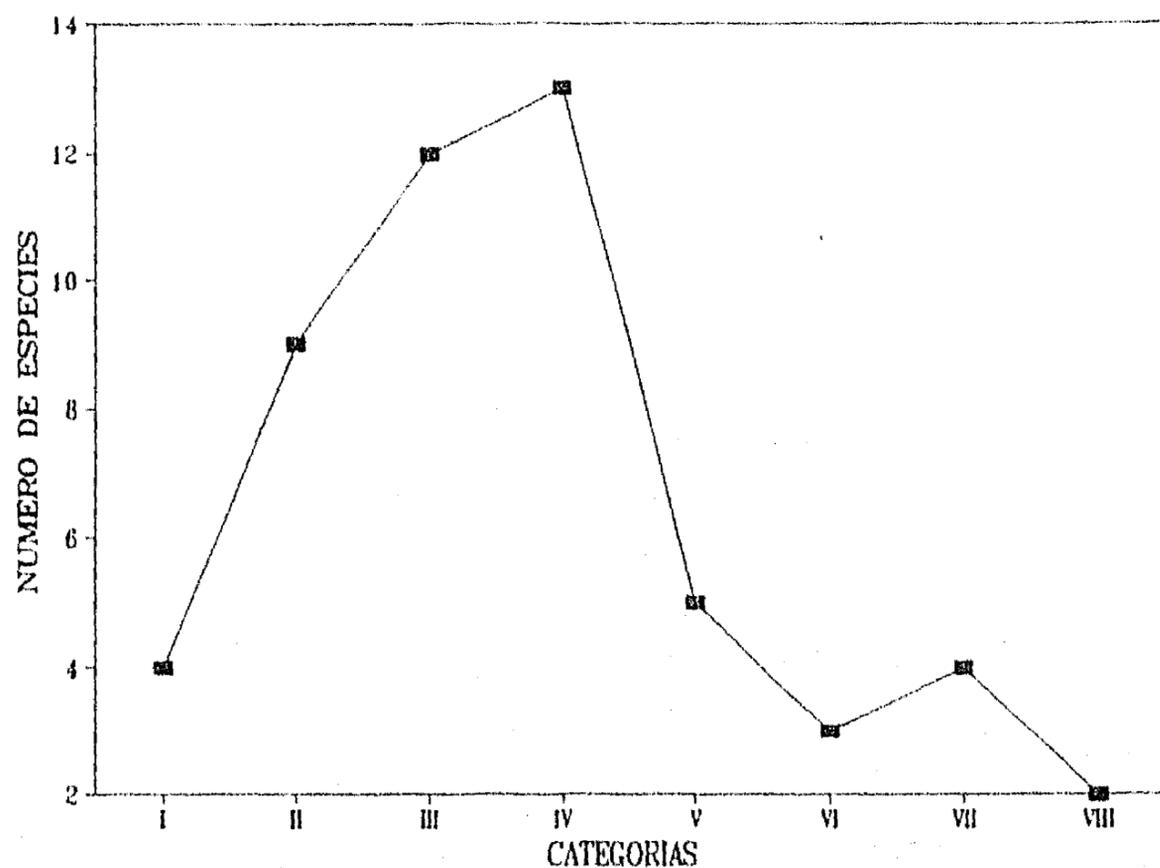


Fig.26 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Otoño 92 MOPEED 4.

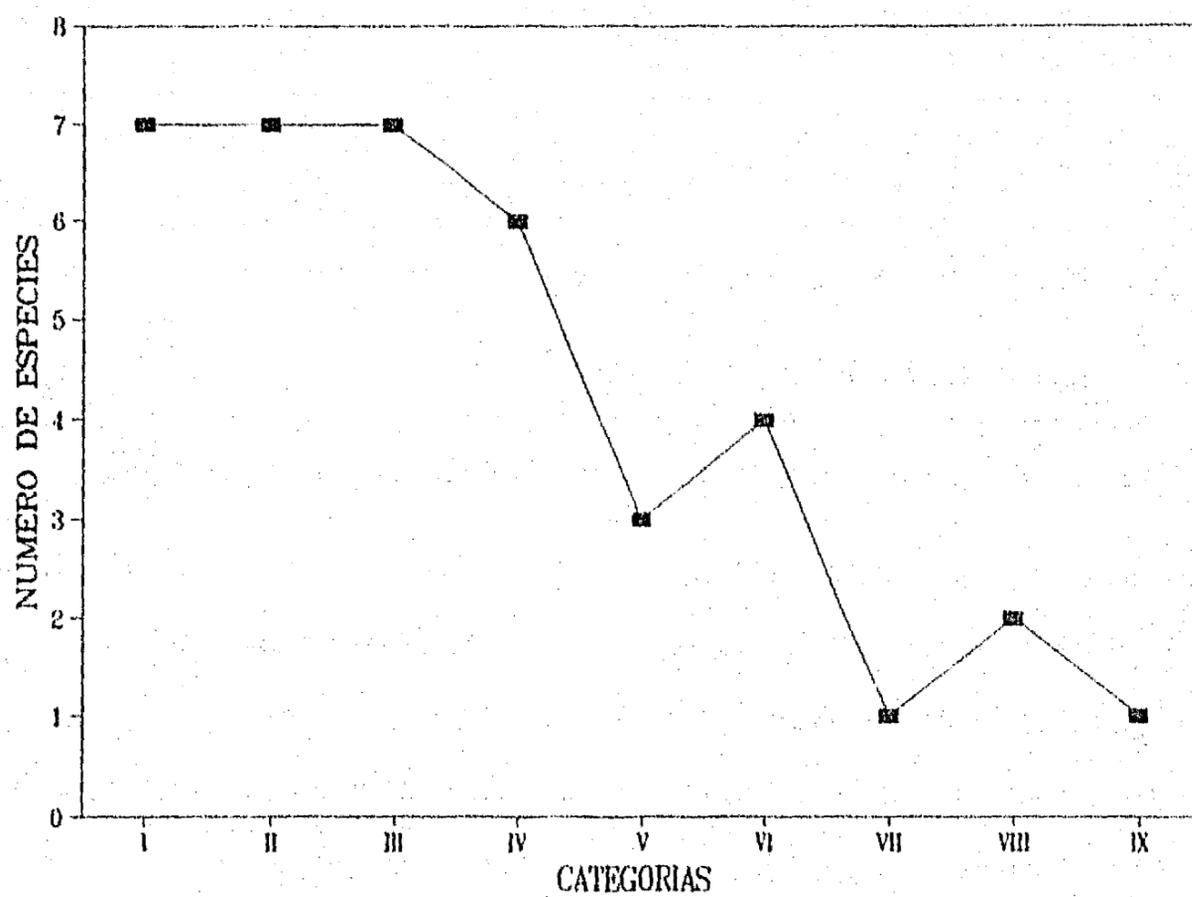


Fig.27 Número de especies vs. número de individuos (categorías en base log 3) Otoño 93 MOPEED 8.

ANALISIS DE ORDENACION

En el análisis de ordenación se toman en consideración los dos primeros ejes de ordenación, por ser éstos los que mayor información aportan para explicar la dispersión de muestras y especies (eigenvalores altos). Además, porque los coeficientes de correlación explican en gran medida la variabilidad en la distribución de las especies con respecto a las variables ambientales (Tabla 4).

CAMPANA OCEANOGRÁFICA	EJE 1		EJE 2	
	EIGENVALORES	CORRELACION ESPEC.-VAR.AMB.	EIGENVALORES	CORRELACION ESPEC.-VAR.AMB.
MOPEED 1	.681	.942	.358	.943
MOPEED 2	.679	.965	.258	.841
MOPEED 3	.724	.967	.282	.860
MOPEED 4	.805	.985	.313	.884
MOPEED 5	.281	.944	.118	.810
MOPEED 6	.844	.997	.282	.902
MOPEED 7	.764	.993	.249	.893
MOPEED 8	.299	.961	.105	.823

Tabla 4.- Coeficientes de correlación de las especies (ESPEC.) con las variables ambientales (VAR.AMB.) y eigenvalores de los dos ejes de ordenación por campaña oceanográfica.

Como se menciona en material y métodos el resultado del análisis CCA, es un diagrama de ordenación en el que se pueden definir los patrones dominantes en la composición comunitaria explicados por las variables ambientales, de acuerdo a las agrupaciones de muestras y especies representadas en el espacio bidimensional por puntos. Entre más importante es la correlación con los ejes de ordenación las variables ambientales representadas por líneas son más

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

largas y viceversa. La longitud de la línea es igual a la tasa de cambio en la composición de la comunidad, y la dirección de ésta determina en que sentido actúa la variable. De acuerdo con lo anterior, para la construcción de los diagramas de ordenación se toman en cuenta los dos primeros ejes ya que la mayor variabilidad se presenta en éstos. Por lo general, los ejes con eigenvalores considerablemente inferiores a los observados en los primeros ejes no son considerados en el análisis ya que son poco importantes en función de la variación que explican (Hill, 1979). La variabilidad en el eje 1 está explicada en gran medida por la profundidad y como puede observarse en los diagramas correspondientes (Fig. 28-43) estos revelan un gradiente batimétrico definido en el que los arrastres y especies de menor profundidad se agrupan en el extremo inferior y superior izquierdo y los de mayor profundidad en los extremos inferior y superior derecho. Por otro lado el tipo de sedimento, también es importante para explicar la dispersión a lo largo del eje 2 y aunque el gradiente no es tan evidente como en el caso de la profundidad, es posible observar que la distribución de las comunidades principalmente en el estrato de menor profundidad está explicada en gran parte por este parámetro.

A partir del análisis de la dispersión de muestras y especies en los diagramas de ordenación para los diferentes muestreos se definen tres estratos batimétricos: estrato somero ($15 < h \leq 45$ m); estrato medio ($45 < h \leq 76$ m) y estrato profundo ($107 < h \leq 202$ m). Estas divisiones, se determinaron con base a la distribución observada de las agrupaciones de muestras y especies a lo largo del gradiente profundidad. Los límites

entre cada estrato varían para cada campaña oceanográfica, ya que el esfuerzo de muestreo en cada una de ellas no fue constante debido a fluctuaciones ambientales. Esto último debido a problemas en la operatividad del buque y a la factibilidad de encontrar fondos arrastrables, tal es el caso de los MOPEED 5 y 8 en los cuales no fue posible realizar muestreos a profundidades mayores a 70 m. Sin embargo, se mantienen estas divisiones con el objeto de facilitar el análisis y la comparación entre los datos.

En lo que se refiere a la variable tipo de sedimento, su influencia es más notoria en el estrato somero, en éste se observa de una manera general 3 o 4 comunidades, que se encuentran en ambientes con limo y arena media terrígena, carbonatados y de transición; así como comunidades que se presentan en ambientes intermedios entre sedimento transicional-carbonato, sedimento carbonato-terrígeno y entre terrígeno-transicional.

ORDENACION DE LAS MUESTRAS

De manera global se puede señalar que las agrupaciones de las muestras presentan el mismo patrón en las ocho campañas, es decir las muestras de menor profundidad se localizan en el valor inferior del gradiente de profundidad (lado izquierdo del diagrama de dispersión) mientras que los de mayor profundidad se localizan en el valor superior del gradiente (lado derecho). Las comunidades en los diferentes tipos de sedimento se ubican principalmente en el extremo izquierdo (superior e inferior) del diagrama que corresponden al estrato somero.

Invierno de 92 (MOPEED 1)

En esta campaña oceanográfica la profundidad y sustrato con arcilla terrígena son las variables más importantes en el eje 1, mientras que en el eje 2 lo es el sedimento con limo y arcilla transicional (Tabla 5).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	879	333
ARCILLA TERRIGENA	-434	-537
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	-186	779
LIMO Y ARENA MEDIA TERRIGENA	-120	-53
CARBONATO	-173	-281

Tabla 5.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Invierno 92.

En el diagrama de ordenación de esta estación del año (Fig. 28), se observa en el extremo derecho la comunidad

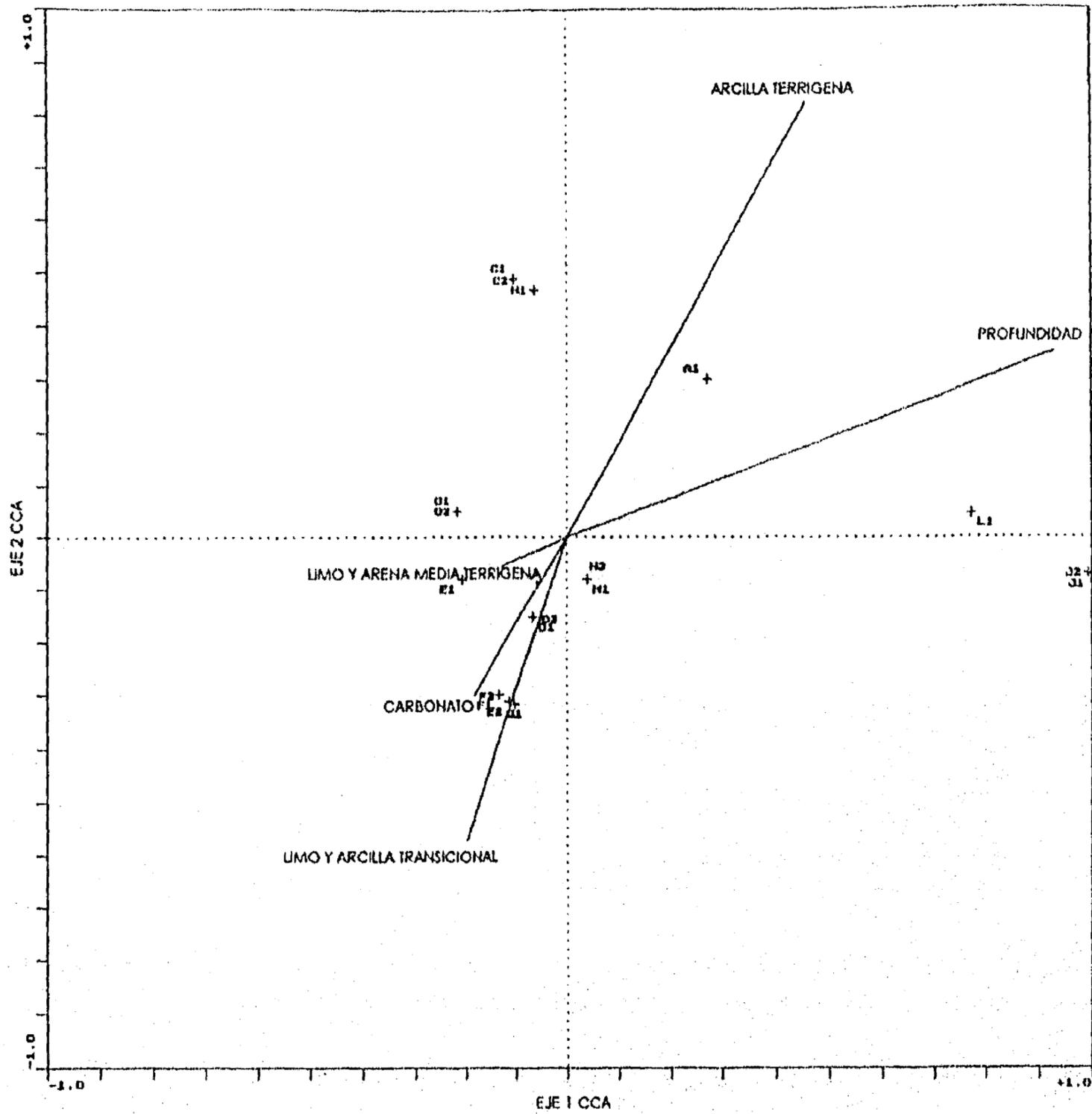


Fig. 28.-Ordenación de los muestras con respecto a las variables ambientales. Invierno 92 (MOPEED1) (Eje 1 vs. Eje 2)

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

correspondiente al estrato profundo (107-195 m) y ambientes de arcilla terrígena con bajo contenido de carbonatos. Esta está conformada por las muestras realizadas frente a la desembocadura de la Boca del Carmen, (J1 y J2), frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta (L1 y L2) y la muestra (A1) frente a la Boca de Puerto Real que se encuentra un poco más alejada de éstos. El estrato medio en esta campaña está definido por las muestras C1, C2, H1, N1, N2 (48-70 m) frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y Boca del Carmen. Las comunidades del estrato somero (18-40 m) localizadas en el extremo izquierdo (superior e inferior), se agrupan en comunidades de ambientes con limo y arena media terrígena (O1, O2, P1, frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y el sistema lagunar Carmen y Machona); las muestras E1, E2, D1, D2 frente a Laguna de Términos conforman la comunidad de ambientes carbonatados, mientras que las realizadas frente a la Boca del Carmen (F1, F2, G1 y G2) forman una comunidad característica de ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y carbonato.

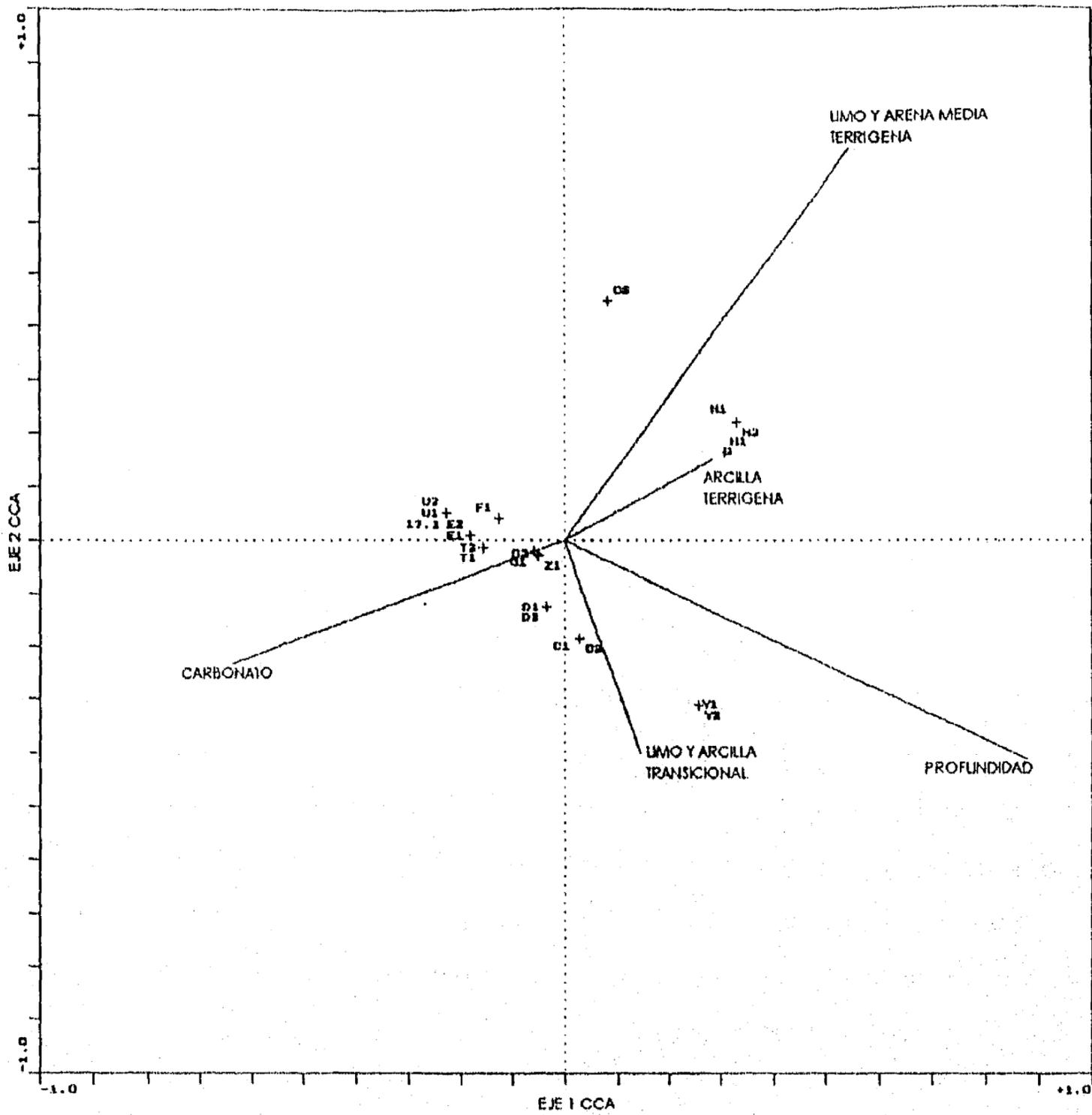


Fig. 29.-Ordenación de los muestras con respecto a las variables ambientales Invierno 93 (MOPEED5) (Eje 1 vs. Eje 2).

Invierno de 93 (MOPEED 5).

En ésta estación del año la profundidad y sedimento carbonatado son las variables de mayor importancia para el eje 1, mientras que para el eje 2 lo es el sedimento con limo y arena media terrígena (Tabla 6).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	827	-334
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	135	-325
ARCILLA TERRIGENA	269	122
LIMO Y ARENA MEDIA TERRIGENA	516	600
CARBONATO	-602	-188

Tabla 6.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Invierno 93.

En esta campaña oceanográfica no se tienen muestreos en el estrato profundo por lo que el diagrama (Fig. 29) no presenta un gradiente bien definido como en invierno 92.

Las comunidades del estrato medio (40-63 m), corresponden a las muestras realizadas en los transectos Grijalva-Usumacinta (N1 y N2), Boca de Puerto Real (C1 y C2), Boca del Carmen (H1) y San Pedro San Pablo (Y1 y Y2), que corresponden a ambientes con limo y arena media terrígena y limo y arcillas transicional. El estrato somero (16-36 m) esta definido por tres comunidades, la primera (muestras F1, F2, G1 y G2,

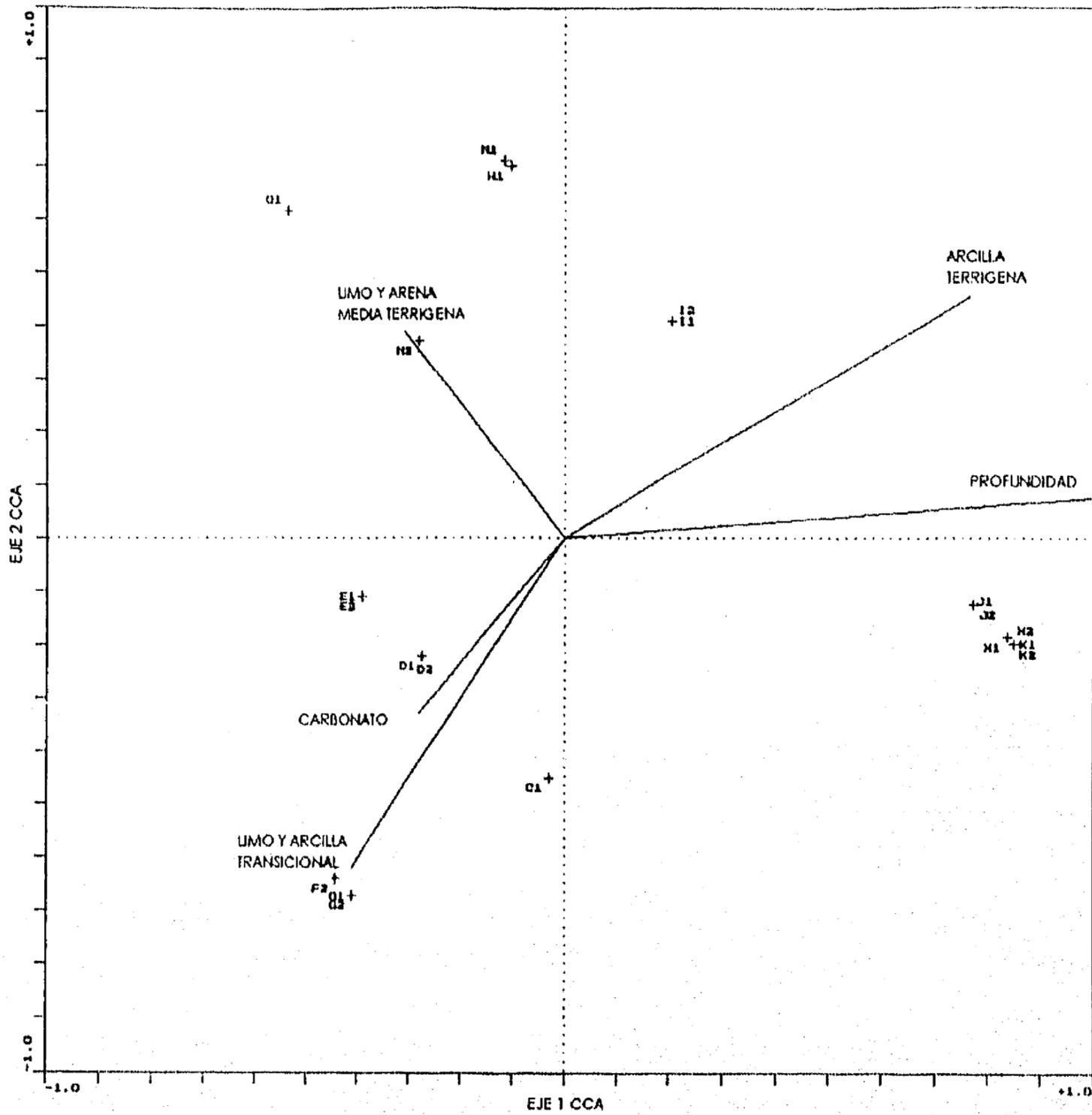


Fig. 30.-Ordenación de los muestras con respecto a las variables ambientales Primavera 92 (MOPEED2) (Eje 1 vs. Eje 2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

frente a Boca del Carmen) se ubica en los valores medios de los gradientes carbonato y limos y arcillas transicional; la segunda (T1, T2, D1, D2, V1, V2 y 17.1 frente a Isla del Carmen) está restringida a ambientes carbonatados y la última (O1, O2) se ubica en ambientes con limo y arena media terrígena.

Primavera de 92 (MOPEED 2)

El eje 1 esta explicado por la profundidad y el eje 2 por el sedimento limo y arena media terrígena (Tabla 7).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	960	62
LIMO Y ARCILLA TERRIGENA	-396	-520
ARCILLA TERRIGENA	738	385
LIMO Y ARENA MEDIA TERRIGENA	-297	330
CARBONATO	-269	-275

Tabla 7.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Primavera 92.

Como puede observarse en la Fig. 30 la comunidad del estrato profundo (108-190 m) y ambientes con arcilla terrígena está formada por las muestras realizadas frente a los ríos San Pedro y San Pablo (W1, W2, X1 y X2), sistema fluvial Grijalva-Usumacinta (K1 y K2) y Boca del Carmen (J1, J2, I1 e

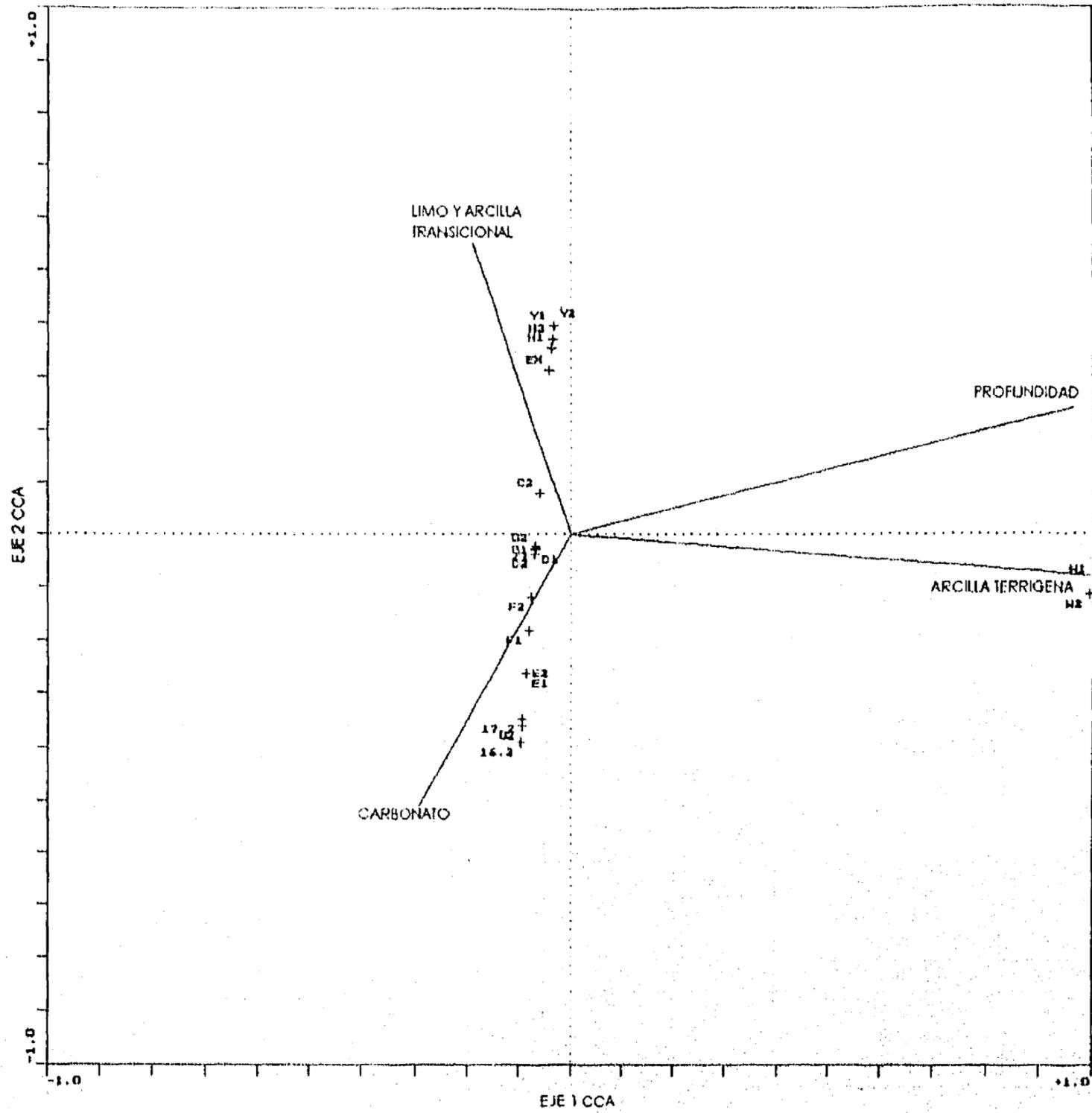


Fig. 31.-Ordenación de los muestras con respecto a las variables ambientales Primavera 93 (MOPEED6) (Eje 1 vs. Eje 2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

I2). Para el estrato intermedio (66-72 m), se observa la comunidad de las muestras M1, M2, H1, C1 y C2 (Grijalva-Usumacinta); ésta está restringida en su ubicación a los valores superiores del gradiente limo y arena media terrígena. En el estrato somero (19-52 m) se detectan tres comunidades, en el extremo inferior izquierdo se agrupan las muestras E1, E2, D1 y D2 (Boca de Puerto Real) características de ambientes carbonatados, mientras que F1, F2, G1 y G2 conforman otra comunidad que se ubica en los valores intermedios de los gradientes limo y arcilla transicional y carbonato, por último las muestras O1, O2, N1 y N2 están restringidas a ambientes con limo y arena media terrígena.

Primavera de 93 (MOPEED 6).

Para esta campaña oceanográfica el eje 1 está explicado por la variable profundidad y el tipo de sedimento arcilla transicional, y el eje 2 por las variables carbonato, limo y arcilla transicional (Tabla 8).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	961	218
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	-188	496
ARCILLA TERRIGENA	994	-71
CARBONATO	-289	-460

Tabla 8.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Primavera 93.

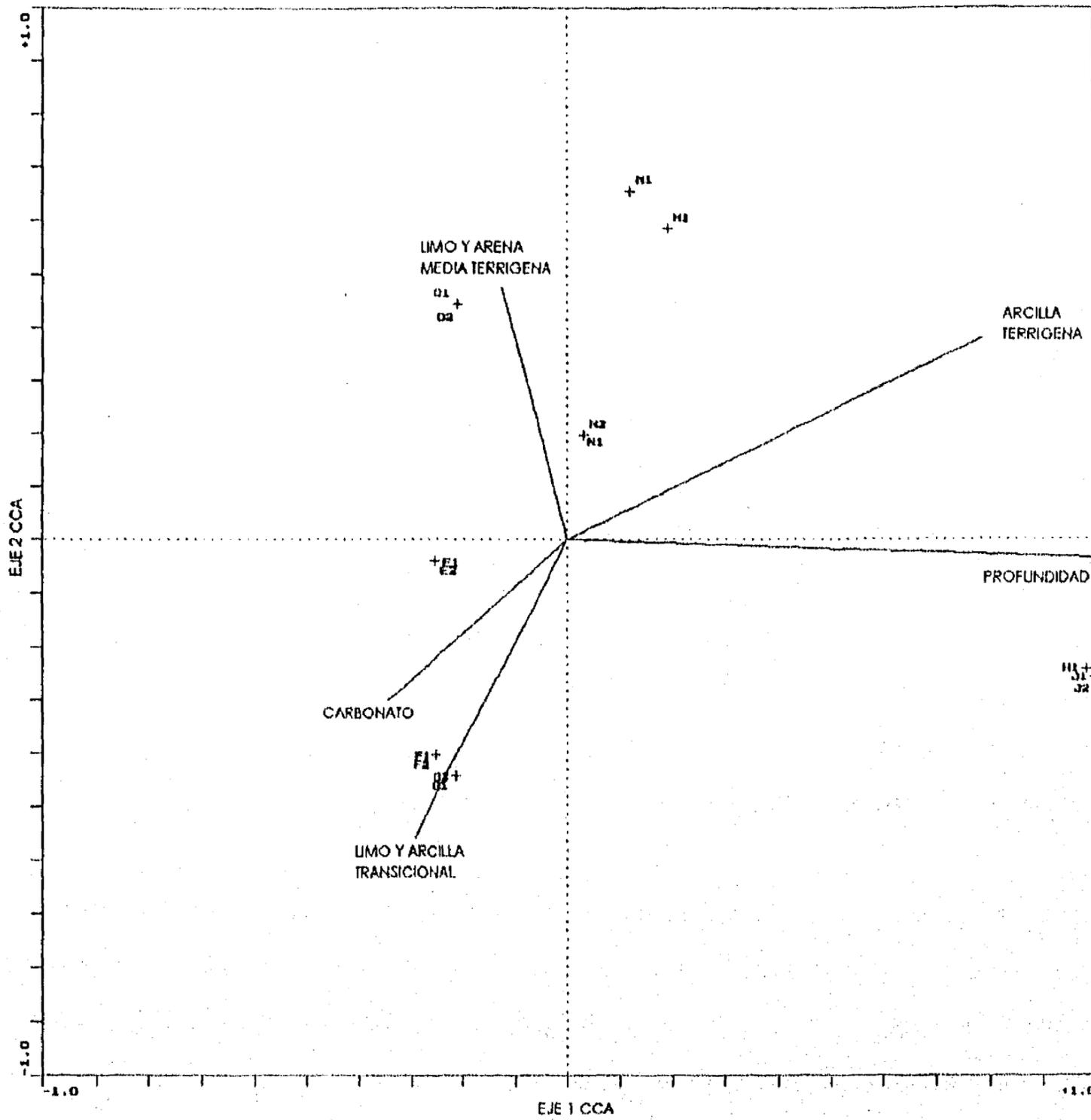


Fig.32-Ordenación de las muestras con respecto a las variables ambientales Verano 92 (MOPEED3) (Eje 1 vs. Eje 2).

En el análisis de diagrama de ordenación correspondiente (Fig. 31), se detecta la comunidad del estrato profundo (185-190 m) y ambiente con arcilla terrígena, que se ubica frente al sistema fluvial San Pedro y San Pablo (W1 y W2).

El estrato intermedio (42-56 m), presenta la comunidad formada por las muestras Y1, Y2, Ex, H1, H2, H3, frente a los ríos San Pedro y San Pablo y Boca del Carmen, característicos de ambientes con limo y arcilla transicional.

El estrato somero (14-21 m), presenta dos comunidades: la primera se ubica en valores intermedios de los gradientes limo y arcilla transicional y carbonato y corresponde a las muestras realizadas frente al sistema fluvial San Pedro y San Pablo (Z1, Z2, C1 y C2), la segunda es característica de ambientes carbonatados y corresponde a las muestras realizadas frente a Laguna de Términos.

Verano de 92 (MOPEED 3)

En la tabla 9, se puede observar que el primer eje de ordenación está explicado por las variables profundidad y arcilla terrígena y el segundo por el gradiente limo y arena media terrígena.

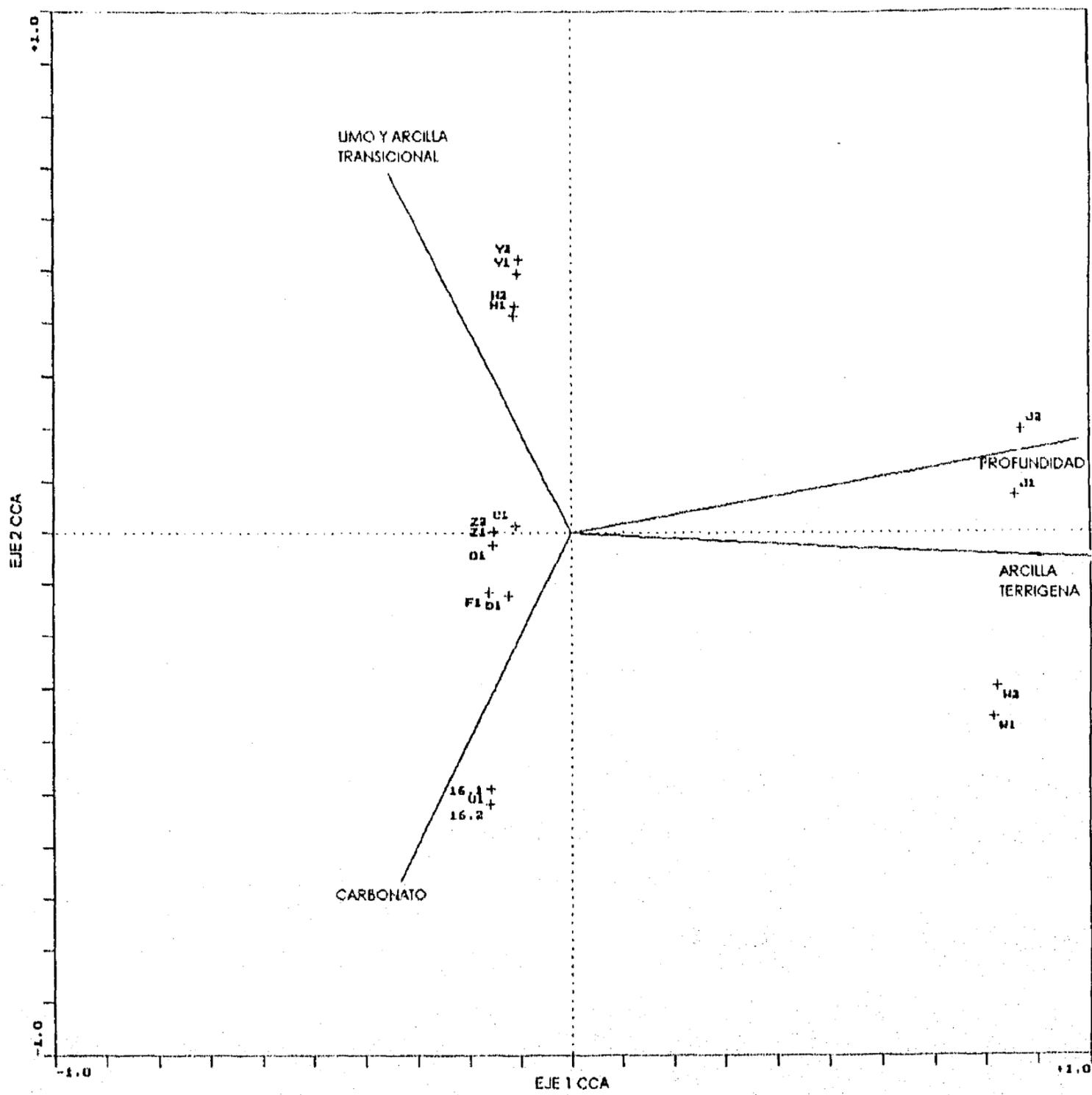


Fig.33-Ordenación de las muestras Verano 93 (MOPEED7) (Eje 1 vs. Eje 2).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	966	-30
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	-284	-481
ARCILLA TERRIGENA	760	325
LIMO Y ARENA MEDIA TERRIGENA	-121	411
CARBONATO	-331	-257

Tabla 9.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Verano 92.

Las muestras J1, J2 y H1, frente a Boca del Carmen, (Fig. 32) constituyen la comunidad del estrato profundo (183 m), característica de ambientes con arcilla terrígena.

El estrato medio (51-75 m), está definido por la comunidad de las muestras M1, M2, N1 y N2 frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta.

El estrato somero (16-45 m), está conformado por tres comunidades, la comunidad de ambientes limo y arena media terrígena (O1 y O2, frente a los ríos Grijalva y Usumacinta; la comunidad de ambientes carbonatados (D1, D2, E1, E2, 17.1, 17.2, frente a las bocas de la Isla del Carmen) y la de ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y carbonato (F1, F2, G1 y G2 frente a la Boca del Carmen).

En el diagrama correspondiente (Fig. 34) se puede observar en el extremo inferior derecho la comunidad del estrato profundo (161 a 202 m), conformada por las muestras X1, J1, W1 y W2 realizados frente a los ríos San Pedro y San Pablo y Boca del Carmen característica de ambientes con arcilla terrígena.

Las muestras N1, N2 y M1, frente a los ríos Grijalva-Usumacinta conforman la comunidad del estrato intermedio (51-76 m) y ambiente limo y arena media terrígena.

En el extremo superior e inferior izquierdo del diagrama se observan tres comunidades pertenecientes al estrato somero (15-44 m), la primera formada por las muestras realizadas frente a los ríos Grijalva-Usumacinta (O1 y O2) restringida a ambientes limo y arena media terrígena, la segunda se encuentra en ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y carbonato (F1, F2, G1, G2, Z1 y Z2) y se ubica en el área frente a los ríos San Pedro y San Pablo y la Boca

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

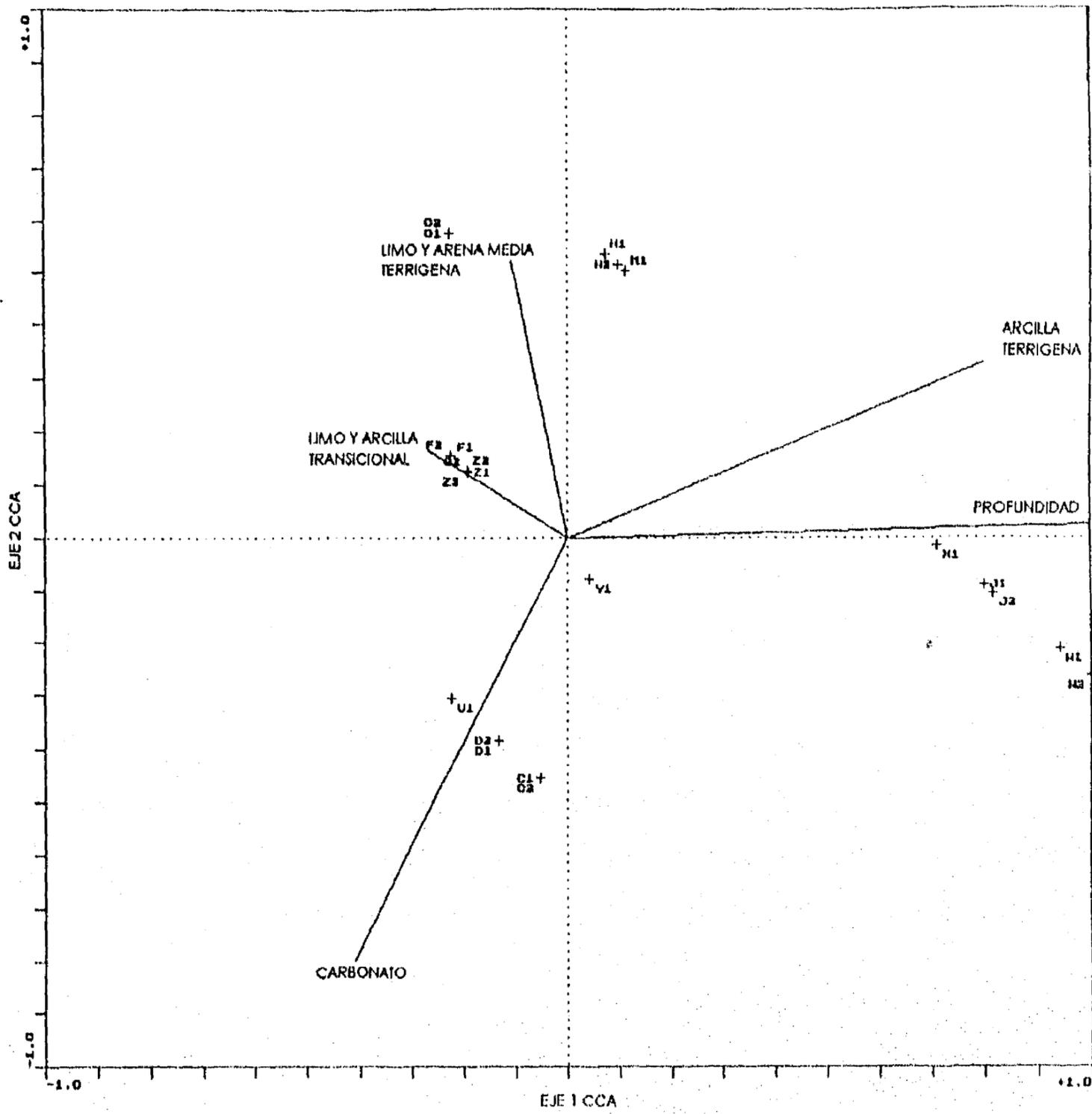


Fig.34.-Ordenación de las muestras con respecto a las variables ambientales Otoño 92 (MOPEED4) (Eje 1 vs. Eje 2).

los ríos San Pablo y San Pedro y la Boca del Carmen y se presenta en los valores más altos del gradiente limo y arcilla transicional. Las comunidades del estrato somero (14 a 40 m), se separan en grupos que se presentan en los valores intermedios de los gradientes limo y arcilla transicional y carbonato (muestreros Z1, Z2, C1 y C2) realizados frente a los ríos San Pedro y San Pablo y la Boca de Puerto Real, y una comunidad que se presenta en los valores más altos del gradiente carbonato (T1, E1, V1, 16.1, 16.2, 17 y 17.1) localizada frente a la Isla del Carmen.

Otoño de 92 (MOPEED 4)

Los valores de los coeficientes canónicos para las variables ambientales en esta campaña (Tabla 11) indican que la profundidad explica la variabilidad en el eje 1, mientras que en el eje 2 lo es el sedimento carbonatado.

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	984	22
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	-261	145
ARCILLA TERRIGENA	785	290
LIMO Y ARENA MEDIA TERRIGENA	-106	464
CARBONATO	-404	-705

Tabla 11.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Otoño 92.

Verano de 93 (MOPEED 7)

Para esta estación del año, el eje 1 de ordenación también es explicado por la variable ambiental profundidad y sedimento con arcilla terrígena, mientras que el sedimento carbonatado explica una gran parte de la dispersión en el eje 2 (Tabla 10).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	975	159
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	-352	618
ARCILLA TERRIGENA	991	-49
CARBONATO	-332	-594

Tabla 10.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Verano 93.

El patrón de distribución de muestras en esta campaña oceanográfica (Fig. 33) es muy similar al observado en las demás campañas. Las muestras del estrato profundo (160-189 m), se ubican en los valores más altos del gradiente profundidad y sedimento con arcilla terrígena, y corresponden al área frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y San Pedro y San Pablo (J1, J2, W1 y W2). Las muestras del estrato medio, no están bien definidos en esta campaña, aunque se observa una clara separación de la comunidad conformada por las muestras Y1, Y2, H1 y H2 en el extremo izquierdo superior. Esta asociación se ubica en un intervalo de profundidad de 46 a 55 m y se localiza en el área frente a

del Carmen, la última agrupa las muestras frente a la Isla del Carmen y la Boca de Puerto Real (E1, E2, D1, D2, C1, C2 y V1) característica de ambientes carbonatados.

Otoño de 93 (MOPEED 8)

En esta campaña oceanográfica, el eje 1 de ordenación esta explicado por la variable profundidad, mientras que el eje 2 lo está por sedimento con limo y arcilla transicional y carbonato (Tabla 12).

VARIABLES AMBIENTALES	EJES DE ORDENACION	
	EJE 1	EJE 2
PROFUNDIDAD	957	78
LIMO Y ARCILLA TRANSICIONAL	176	-809
CARBONATO	-176	809

Tabla 12.-Coeficientes canónicos de las variables ambientales con respecto a los ejes de ordenación Otoño 93.

En esta campaña, no se tienen muestreos a profundidades mayores a 100 m por lo que la dispersión de las muestras en los valores más altos del gradiente batimétrico en realidad corresponden a las muestras de profundidades medias.

Las muestras frente a la Boca de Puerto Real (C y D) (Fig. 35), así como las muestras H e Y frente a los ríos San Pedro y San Pablo y Boca del Carmen se pueden considerar como

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

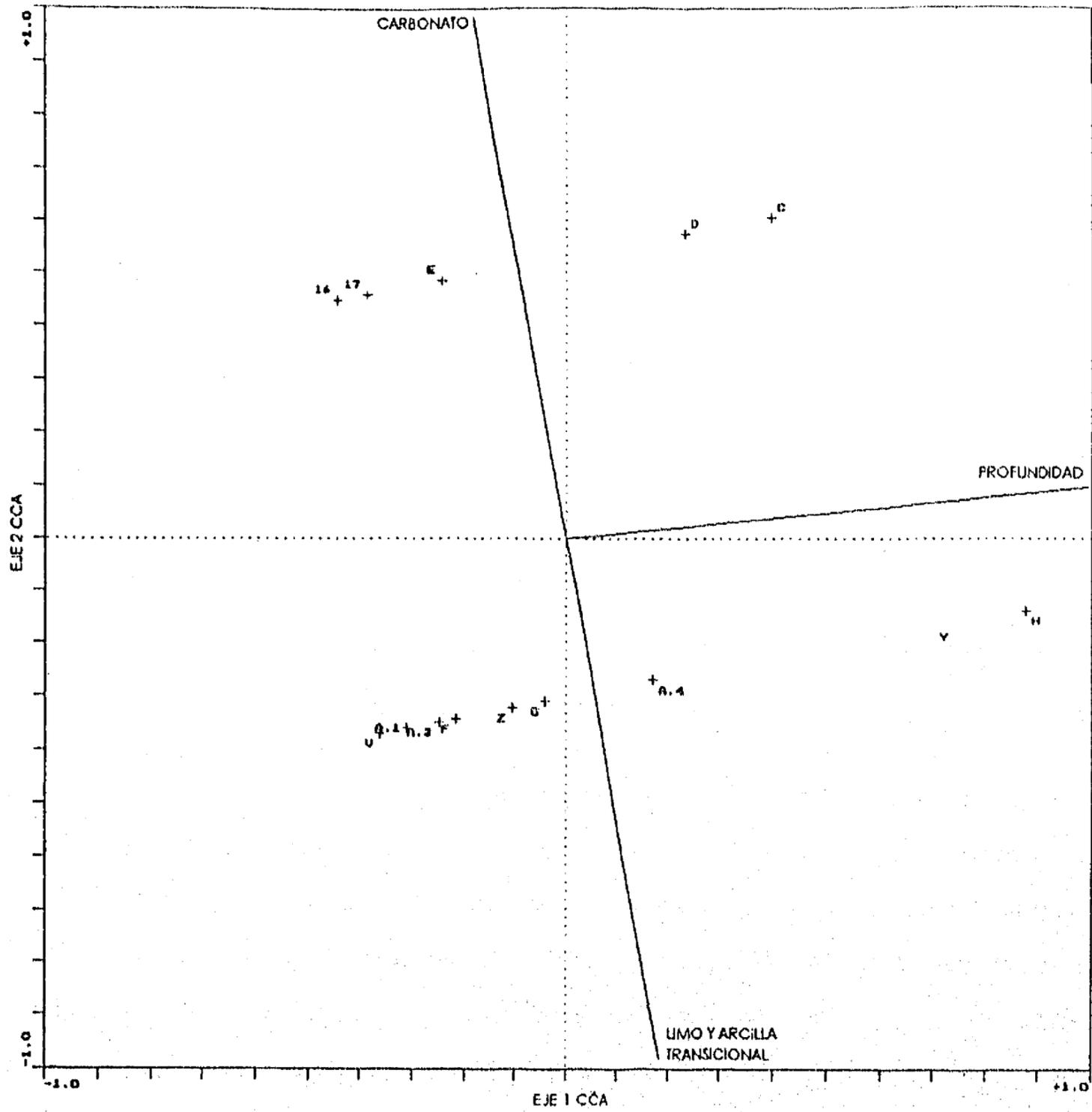


Fig. 35.-Ordenación de los muestras con respecto a las variables ambientales Otoño 93 (MOPEED8) (Eje 1 vs. Eje 2).

las comunidades representativas del estrato medio (37-53 m), donde predominan el ambiente con limo y arcilla transicional y el carbonatado. Sobre el eje 2 (extremo izquierdo superior e inferior del diagrama) se distinguen dos comunidades características de profundidades someras (16-33 m), y ambientes carbonatados (muestreos 16, 17 y E) en el área frente a la Boca de Puerto Real y la segunda formada por las muestras F, G, A1-3, y V, frente a la Isla del Carmen y Boca del Carmen.

ORDENACION DE ESPECIES

La interpretación de los ejes de ordenación de las especies depende en gran medida del conocimiento que se tenga de las preferencias ecológicas de éstas; aunado a esto, está el hecho de que los intervalos de tolerancia de cada una de las especies a las variables ambientales pueden ser amplios y responder a varios parámetros a la vez, por lo que resulta complejo determinar para cada uno de los componentes faunísticos su interacción con las variables ambientales (Gauch, 1982; Zavala, 1986). Sin embargo, es posible reconocer en los diagramas de ordenación la formación de varias comunidades de especies, que se distribuyen a lo largo de los ejes en respuesta a los gradientes ambientales profundidad y tipos de sedimento.

Invierno de 92 (MOPEED 1)

En el extremo derecho inferior del diagrama de ordenación (Fig. 36), se localiza la comunidad de especies del estrato profundo: *T. angulata*, *S. beauii*, *M. forceps*, *A. latus*, *C. robustus*, *M. quinquespinoso*, *A. alexandri*, *P. bullisi* y *D. fucosus*. Esta comunidad se presenta en los valores más altos de los gradientes profundidad y arcilla terrígena.

Las especies *T. similis*, *A. duplicatus*, *Conus sp.*, *L. emarginata*, *S. vioscai*, *Ch. intapurpurea*, *A. papyraceum*, *S. alatus*, *P. albida*, *R. luosianensis*, *M. campechiensis* y *C. sulcata* conforman la comunidad del estrato medio de profundidad y ambiente con limo y arcilla transicional.

En los valores inferiores del gradiente profundidad, se detectan tres comunidades que se distribuyen a lo largo del gradiente sedimento. En la primera se ubican *S. brevirostris*, *A. glyptus*, *C. sapidus*, *S. burkenroadi*, *P. spinimanus*, *S. chydaea*, *Ch. latilirata*, *P. spinicarpus* y *P. aztecus*.

Por su parte *P. duorarum*, *S. empusa*, *P. setiferus*, *P. diogenes*, *P. gibessii*, se ubican en los valores intermedios del gradiente limo y arena media terrígena. *S. dorsalis* y *S. dubia*, se encuentran preferentemente sobre sustratos carbonatados, mientras que *L. clathrata*, *S. typica*, *R. lamarki*, *P. crinita*, *H. epheliticus*, *P. sayana* y *D. antillensis* conforman la comunidad asociada a sedimento con limo y arcilla transicional.

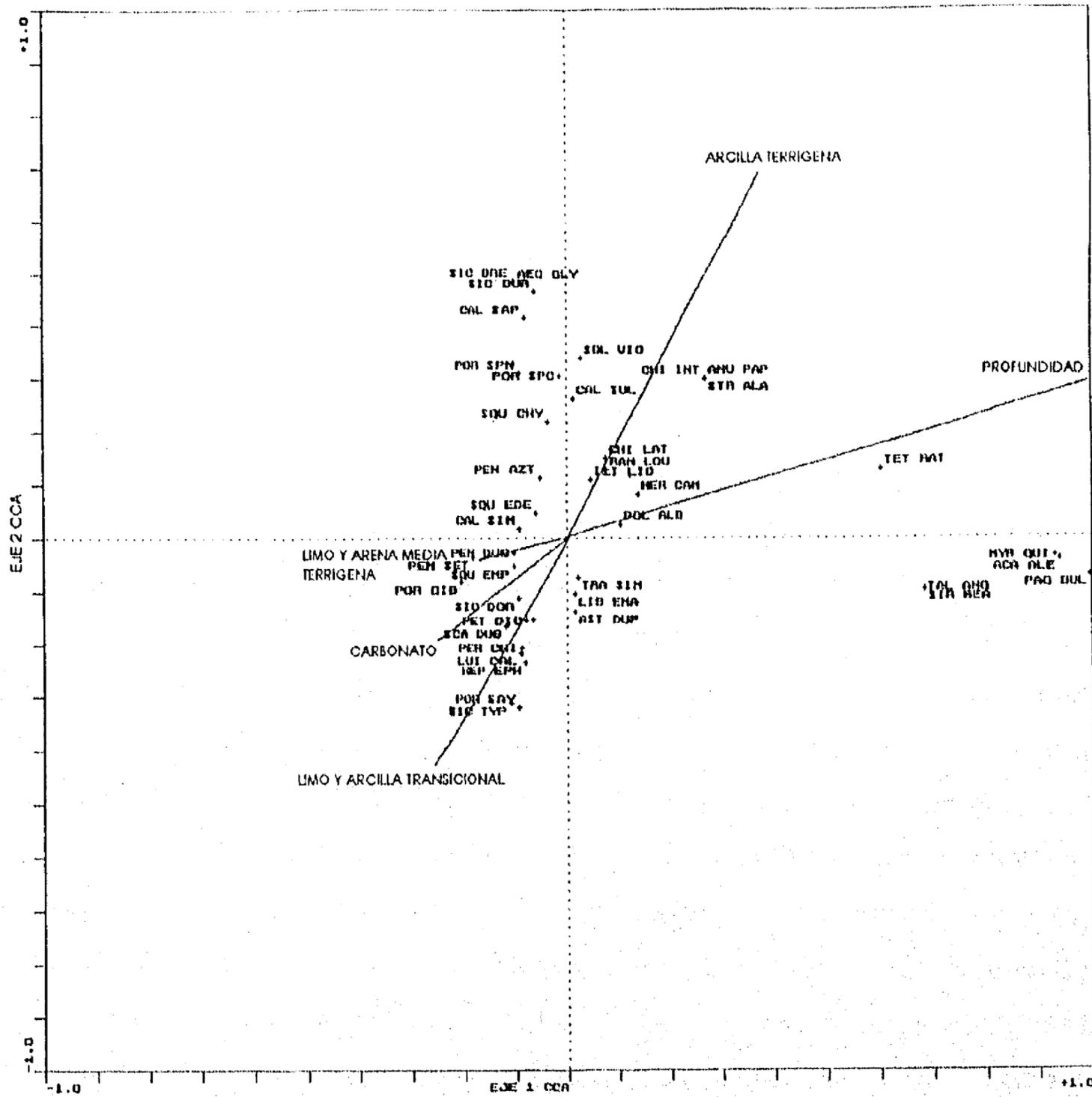


Fig.36-Ordenación de las especies Invierno 92 (MOPEED1) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 75.4%.

Invierno de 93 (MOPEED 5)

En esta campaña oceanográfica, la longitud del gradiente profundidad es más corta en comparación con primavera 92, debido a que no se tienen muestreos a profundidades mayores a 70 m. En la Fig. 37, se puede apreciar que las especies *P. spinicarpus*, *T. similis*, *S. vioscai*, *S. burkenroadi*, *T. grandis* y *A. duplicatus* se caracterizan por conformar una comunidad característica de ambientes con limo y arcilla transicional y profundidades medias. En ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y limo y arena media terrígena y profundidades someras se observa la comunidad formada por *C. similis*, *S. chydaea*, *P. aztecus*, *P. riseii*, *R. lousianensis*, *C. sulcata* y *P. crinita*. Por otro lado, *B. contrarium*, ocupa una posición restringida a hábitats limo y arena media terrígena. En el mismo estrato de profundidad somera, se detectan otras dos comunidades, la primera la constituyen las especies *S. empusa*, *H. epheliticus*, *P. diogenes*, *L. emarginata*, *S. carolinensis*, *P. spinimanus*, *T. galea* y *S. brevirostris* en ambientes con limo y arcilla transicional. Mientras que *P. serrata*, *C. flamea*, *D. antillensis*, *P. duorarum*, *C. flammea*, *L. calthrata*, *S. alatus*, *T. angulata*, *S. dorsalis* y *M. campechiensis* se encuentran sobre los valores inferiores del gradiente carbonato.

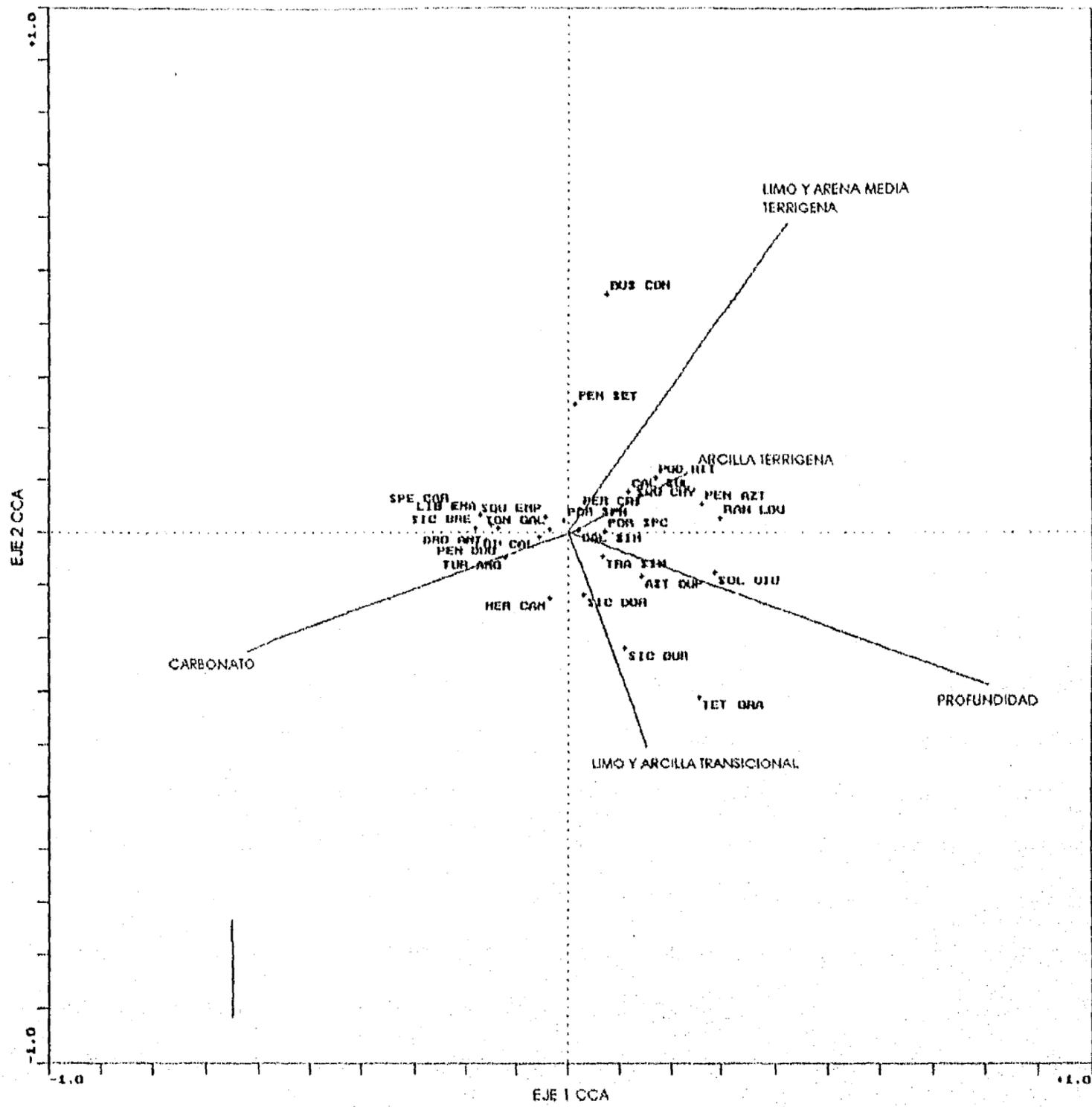


Fig.37-Ordenación de las especies Invierno 93 (MOPEED5) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 75.7%.

Primavera de 92 (MOPEED 2)

En la Fig. 38, se puede observar que en los valores más altos del gradiente profundidad (estrato profundo) y del gradiente arcilla terrígena, se separa de una manera evidente la comunidad de las especies *P. bullisi*, *T. rathbunae*, *E. clausa*, *M. forceps*, *A. glyptus*, *A. alexandri*, *P. faxoni*, *S. beauii*, *M. quinquespinoso*, *S. edentata edentata*, *S. dubia*, *D. fucosus*, *B. elongata elongata* y *M. forceps*.

En el extremo superior derecho, se localizan a las especies *A. latus*, *R. louisianensis*, *C. sulcata*, *S. vioscai*, *P. riisei*, *C. robustus*, *T. grandis* y *P. spinicarpus* las cuales habitan profundidades medias (estrato intermedio) y ambientes con limo y arcilla transicional.

En el estrato somero, se observan tres comunidades cuya distribución se ve afectada por la influencia de los diferentes tipos de sedimento. En ambientes intermedios, entre carbonatos y limo y arena media terrígena, se encuentra la comunidad de *S. dorsalis*, *L. nitidus*, *S. chydaea*, *C. similis*, *S. empusa*, *T. angulata*, *L. clathrata*, *S. brevirostris*, *S. alatus*, *T. angulata*, *P. setiferus*, *P. crinita*, *L. emarginata*, *P. spinimanus* y *P. diogenes*. El portúnido *C. sapidus* y el peneido *P. aztecus* se separan de este grupo en los valores más altos del gradiente limo y arena media terrígena. Por su parte *P. sayana*, *B. contrarium*, *H. epheliticus* y *P. mediterranea* se localizan en una posición intermedia entre las variables carbonato y limo y arcilla.

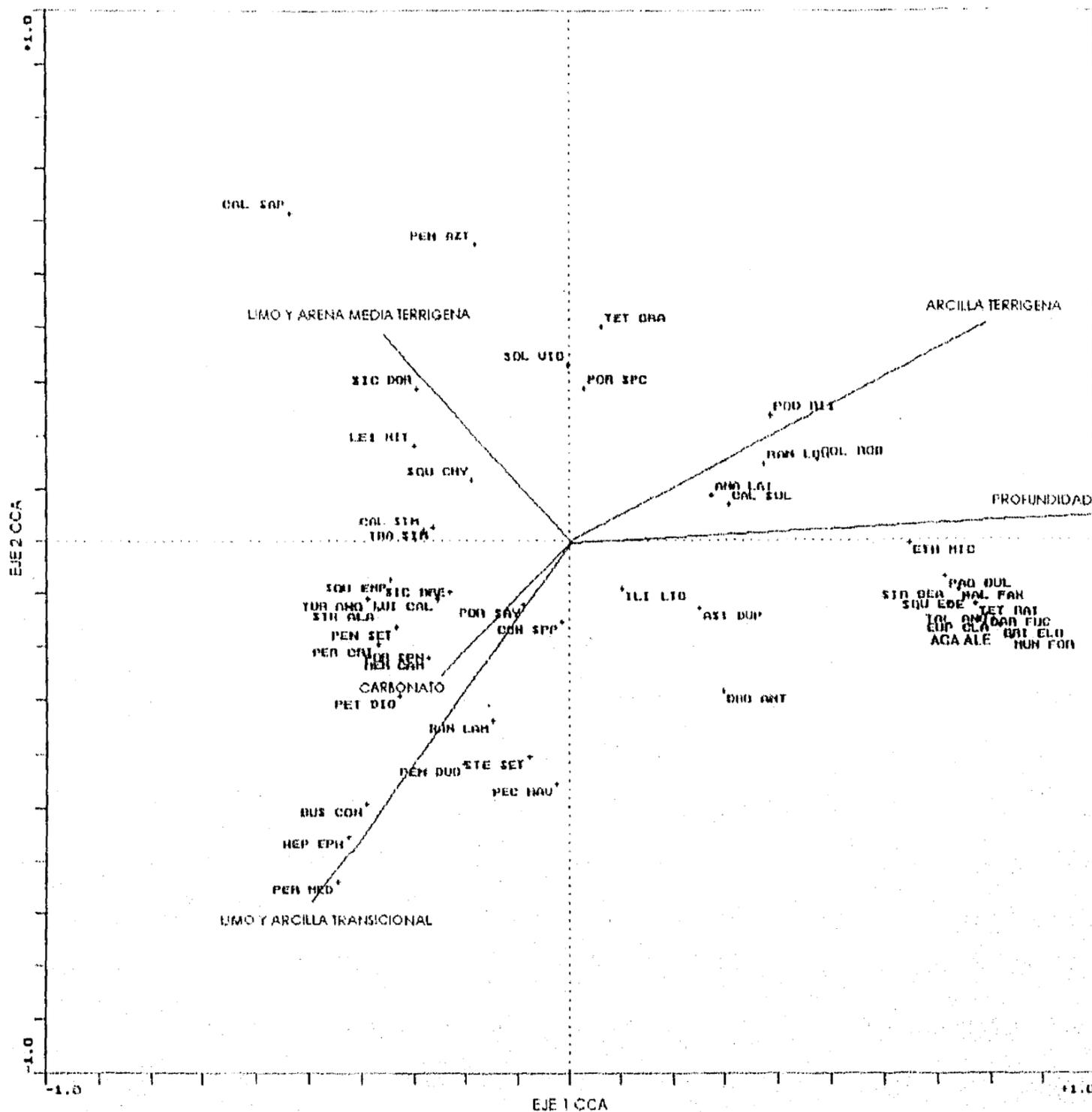


Fig.38-Ordenación de las especies Primavera 92 (MOPEED2) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 73.5%.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

transicional. *Conus* sp., *T. galea*, *M. campechiensis*, *S. seticornis*, *S. furcata coelata*, *P. duorarum* y *P. ravenelli* se caracterizan por presentarse en hábitats con limo y arcilla transicional.

Primavera de 93 (MOPEED 6)

Las especies *S. edentata edentata*, *S. beauii*, *E. clausa*, *A. alexandri*, *S. spinimanus*, *A. latus*, *M. forceps*, *M. quinquespinoso* y *T. rathbunae*, constituyen la comunidad del estrato profundo y ambientes con arcilla terrígena (Fig. 39). La comunidad de *S. vioscai*, *C. robustus*, *E. microphthalma* y *p. faxoni*, se ubica en los valores medios del gradiente profundidad (estrato intermedio).

Las comunidades del estrato somero se separan en tres grandes grupos, el primero se distribuye en ambientes con limo y arcilla transicional y esta formado por *P. spinicarpus*, *S. dorsalis*, *C. sulcata*, *R. louisianensis*, *S. seticornis*, *L. nitidus*, *P. aztecus* y *S. chydaea*. *C. similis*, *B. spiratum spiratum*, *Conus* sp., *Ch. latilirata*, *S. typica*, *I. liodactilus*, *A. duplicatus*, *T. similis*, *M. campechiensis*, *T. galea*, *P. setiferus*, *C. sapidus*, *X. kroyeri* y *C. austini*, se encuentran en hábitats intermedios entre limo y arcilla transicional y carbonato. Por último la comunidad de *L. clathrata*, *P. gibbesii*, *S. alatus*, *T. grandis*, *D. antillensis*, *B. contrarium*, *P. crinita* y *S. lobatus* se

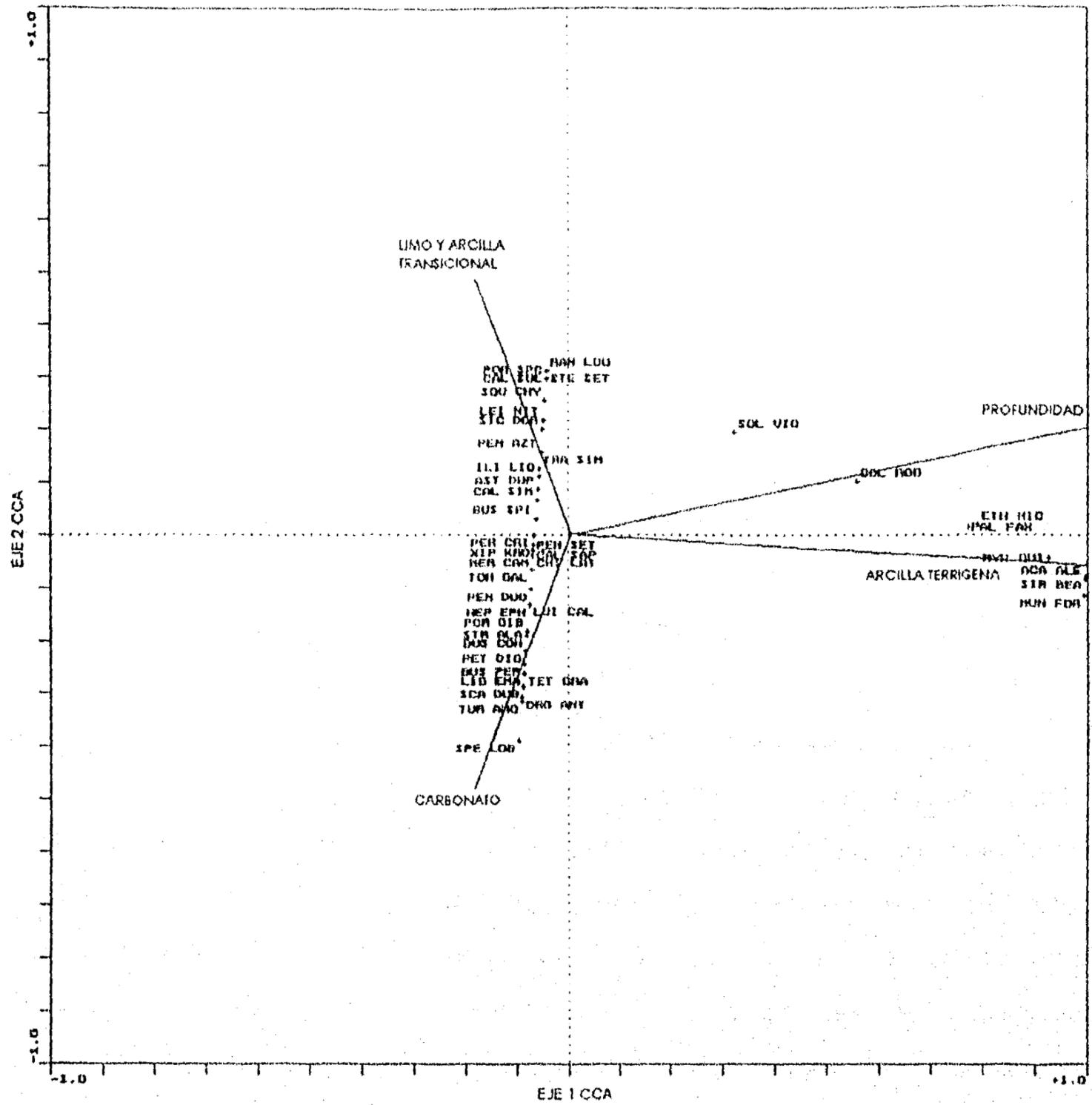


Fig. 39.-Ordenación de las especies Primavera 93 (MOPEED6) (Eje 1 vs. Eje 2).

presenta en hábitats con bajo contenido de limo y arcilla transicional y alto contenido de carbonatos.

Verano de 92 (MOPEED 3)

En la Fig. 40, se puede apreciar en el extremo inferior derecho, la comunidad formada por *A. latus*, *S. edentata edentata*, *T. angulata*, *P. bullisi*, *C. robustus*, *A. alexandri*, *E. clausa*, *T. rathbunae*, *P. faxoni*, *S. beauui* y *M. forceps*, la cual se ubica en los valores más altos del gradiente profundidad y del gradiente arcilla terrígena.

En el mismo extremo derecho pero en la porción superior, se localizan las especies que se distribuyen a profundidades medias (estrato intermedio), entre las cuales se pueden mencionar a *P. riisei*, *R. louisianensis*, *S. chydaea*, *P. spinicarpus*, *S. vioscai*, *Conus sp.*, *T. grandis*, *R. lamarcki*, *S. burkenroadi*, *B. elongata elongata* y *P. albida*.

Las comunidades del estrato somero (extremo superior izquierdo del diagrama) al igual que en las demás campañas oceanográficas se distribuyen en los diferentes tipos de sedimento. *X. kroyeri*, *C. austini*, *P. aztecus*, están restringidas a ambientes limo y arena media terrígena, mientras que *D. antillensis*, *T. angulata*, *B. contrarium*, *P. gibbesii*, *P. serrata*, *L. clathrata*, *L. emarginata*, *C. similis*, *S. dorsalis* y *P. diogenes* habitan sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y carbonato. *A. duplicatus*, *H. epheliticus*, *P. crinita* y *T. galea*, se

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

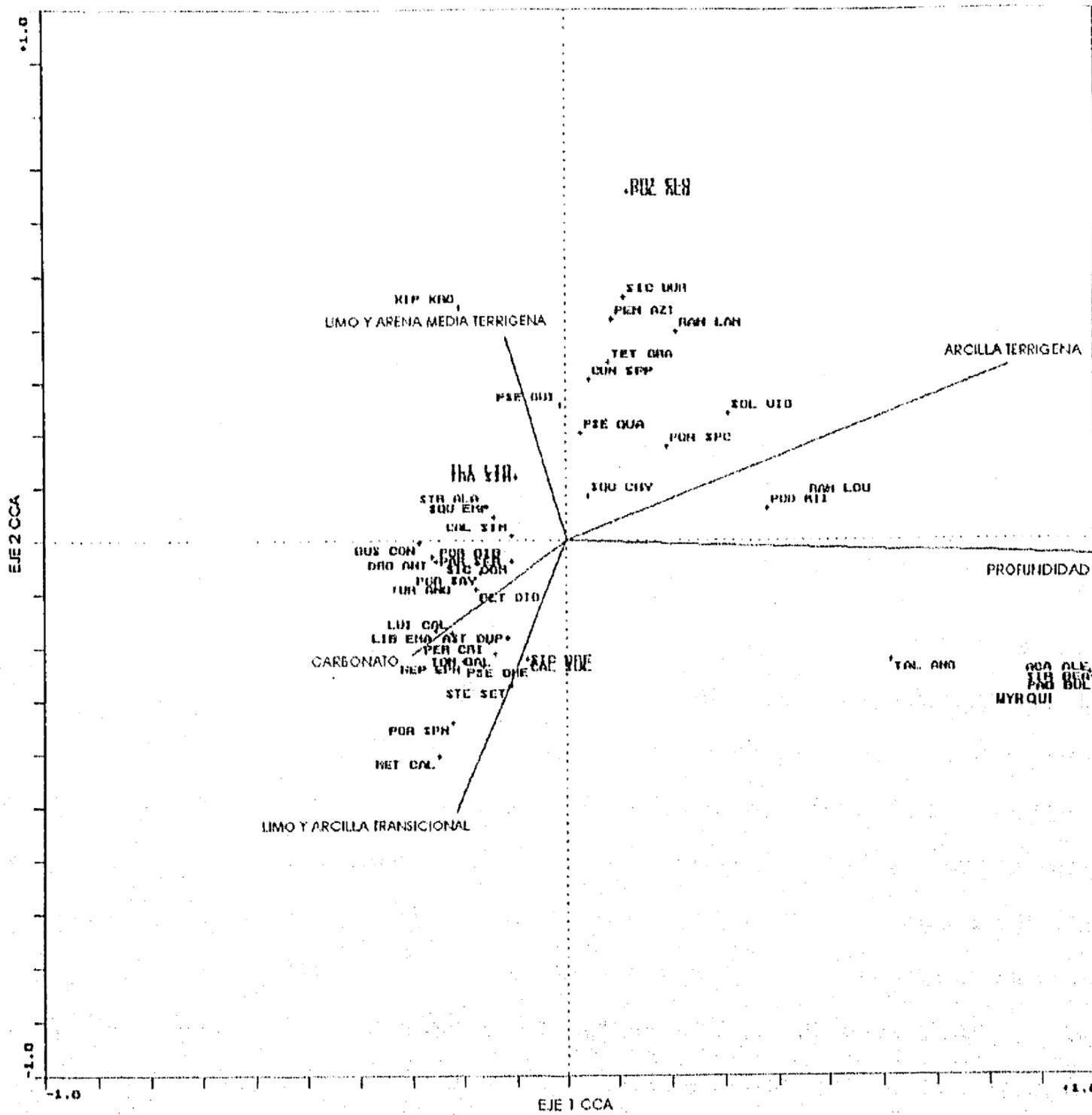


Fig.40-Ordenación de las especies Verano 92 (MOPEED3) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 72.6%.

localizan en una posición intermedia entre carbonatos y limo y arcilla transicional, el portúnido *P. spinimanus* y el májido *M. calcarata* se presentan en los valores extremos del gradiente carbonato. La comunidad característica de ambiente con limo y arcilla transicional está formada por las especies: *S. brevirostris*, *C. sulcata*, *S. hispidus*, *S. furcata coelata* y *P. ometlanti*.

Verano de 93 (MOPEED 7)

La comunidad del estrato profundo y ambiente con arcilla terrígena (Fig. 41), esta conformada por las siguientes especies: *S. beauii*, *E. clausa*, *B. elongata elongata*, *A. latus*, *S. spinimanus*, *R. louisianensis*, *P. faxoni*, *M. quinquespina* y *P. arachna*.

S. vioscai, *P. aztecus*, *P. spinicarpus* y *A. duplicatus* ocupan la porción media del gradiente batimétrico (estrato intermedio) y bajo contenido de carbonatos.

Las comunidades del estrato somero, se distribuyen en comunidades de ambientes con limo y arcilla transicional, intermedias entre limo y arcilla transicional y carbonato y las de sedimento carbonatado. En la primera se encuentran *S. burkenroadi*, *S. chydaea*, *L. nitidus*, *S. dorsalis*, *T. similis* y *T. galea*; mientras que *C. similis*, *Conus sp.*, *P. quadridentata*, *M. campechiensis*, *P. crinita*, *H. epheliticus*, *S. alatus*, *C. sulcata* y *P. setiferus*, se agrupan para formar la segunda comunidad. Por último *S. carolinensis*, *P. sayana*,

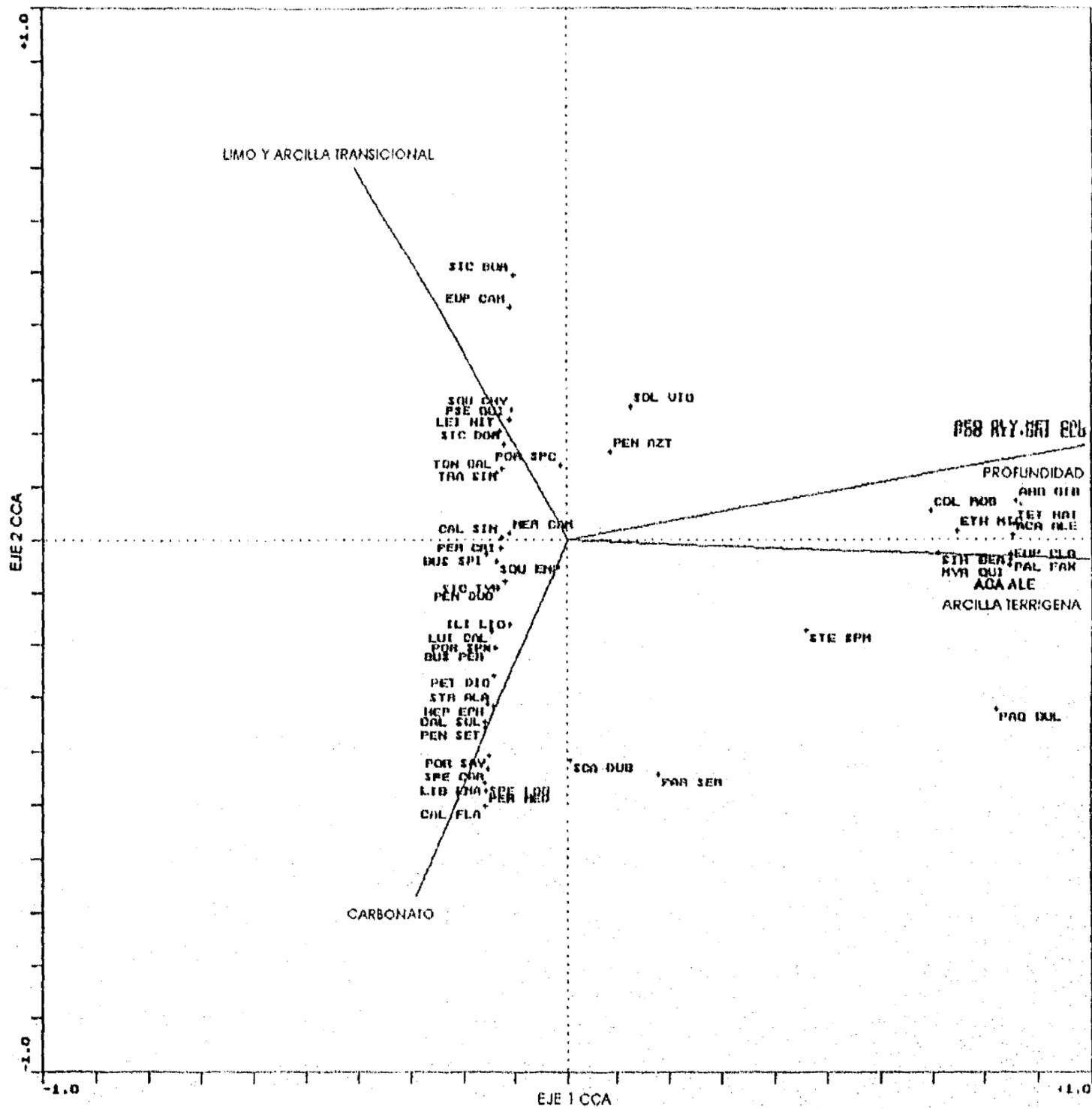


Fig.41-Ordenación de las especies Verano 93 (MOPEED7) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 89.7%.

L. emarginata y *C. flammea*, se distribuyen en los valores más altos del gradiente carbonato.

Otoño de 92 (MOPEED 4)

La comunidad del estrato profundo y ambiente con arcilla terrígena, se localiza en el extremo inferior derecho del diagrama de ordenación (Fig. 42) y esta definida por *S. beauii*, *P. faxoni*, *P. riseii*, *H. barbata*, *A. latus*, *T. angulata*, *A. alexandri*, *M. quinquespina*, *E. microphthalma*, *D. ixbauchac*, *T. rathbunae*, *S. edentata edentata*, *E. clausa*, *D. fucosus*, *P. arachna* y *C. robustus*.

Por su parte *S. chydaea*, *S. vioscai*, *P. spinicarpus*, *S. burkenroadi*, *C. sapidus*, *T. grandis*, *Conus sp.* y *P. sayana*, forman una comunidad que se ubica en los valores medios del gradiente batimétrico y en ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y limo y arena media terrígena.

En el estrato somero se detectan 3 comunidades, la primera característica de ambientes intermedios entre limo y arcilla transicional y limo y arena media terrígena, la cual está formada por los peneidos. *P. setiferus*, *X. kroyeri*, *T. similis* y *S. typica*. La segunda se localiza en ambientes intermedios entre carbonatos y limo y arcilla transicional, la conforman las siguientes especies: *P. crinita*, *L. emarginata*, *C. similis*, *T. galea*, *B. contrarium*, *L. clathrata*, *H. epheliticus*, *I. liodactylus*, *P. diogenes*, *P. mediterranea*, *P. gibbesii*, *P. serrata* y *C. flammea*. La

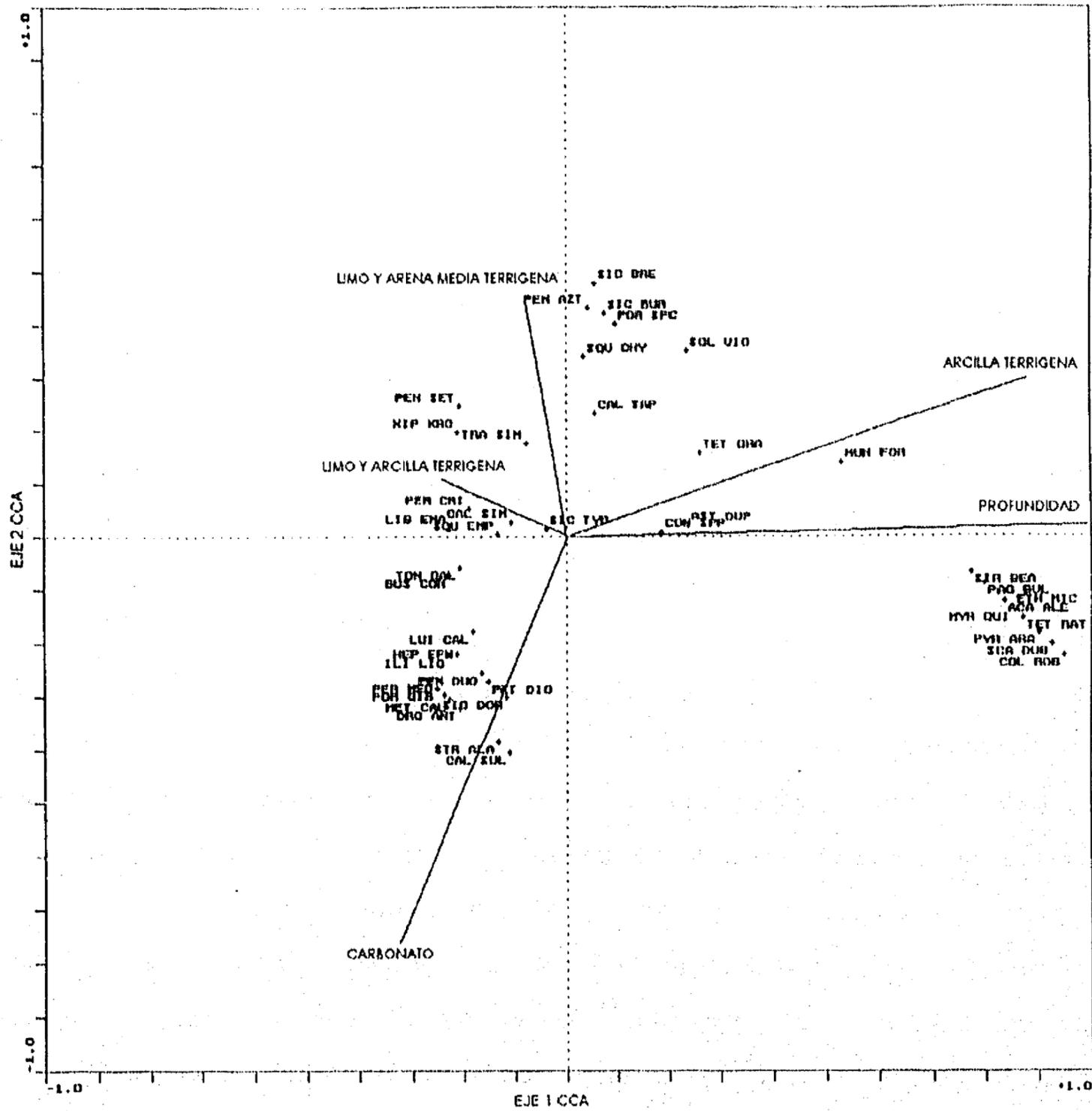


Fig.42-Ordenación de las especies Otoño 92 (MOPEED4) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 82.6%.

última de ambientes carbonatados está formada por *S. dorsalis*, *S. alatus* y *C. sulcata*.

Otoño de 93 (MOPEED 8)

En esta campaña oceanográfica al igual que en el MOPEED 5, no se tienen muestreos a profundidades mayores a 70 m, por lo que el diagrama de ordenación muestra en el extremo derecho inferior y superior a las comunidades de especies que en realidad corresponden al estrato medio.

En este estrato medio de profundidad, se observan dos comunidades, la primera se ubica en el extremo superior derecho del diagrama en los valores mínimos del gradiente carbonato (Fig. 43), y está formada por *C. sapidus*, *T. similis*, *P. crinita*, *S. dorsalis*, *C. sulcata*, *L. nitidus* y *P. sayana*, mientras que la segunda la conforman *P. spinicarpus*, *R. louisianensis*, *P. quadridentata*, *P. guinotae*, *P. aztecus*, *S. seticornis*, *S. vioscai* y *S. chydaea* y se localiza en el extremo derecho inferior del diagrama y en los valores más bajos del gradiente de limo y arcilla transicional.

Las dos comunidades del estrato somero se observan en el extremo izquierdo superior e inferior, la primera se presenta en ambientes carbonatados en la que se observa a *C. flammea*, *P. gibbesii*, *M. calcarata*, *X. kroyeri*, *L. emarginata*, *A. latus*, *P. duorarum* y *P. spinicarpus*. Por su parte, *P. setiferus*, *S. empusa*, *H. epheliticus*, *L. clathrata*, *B. perversum*, *B. contrarium* y *T. grandis* constituyen la comunidad característica de ambientes de limo y arcilla transicional.

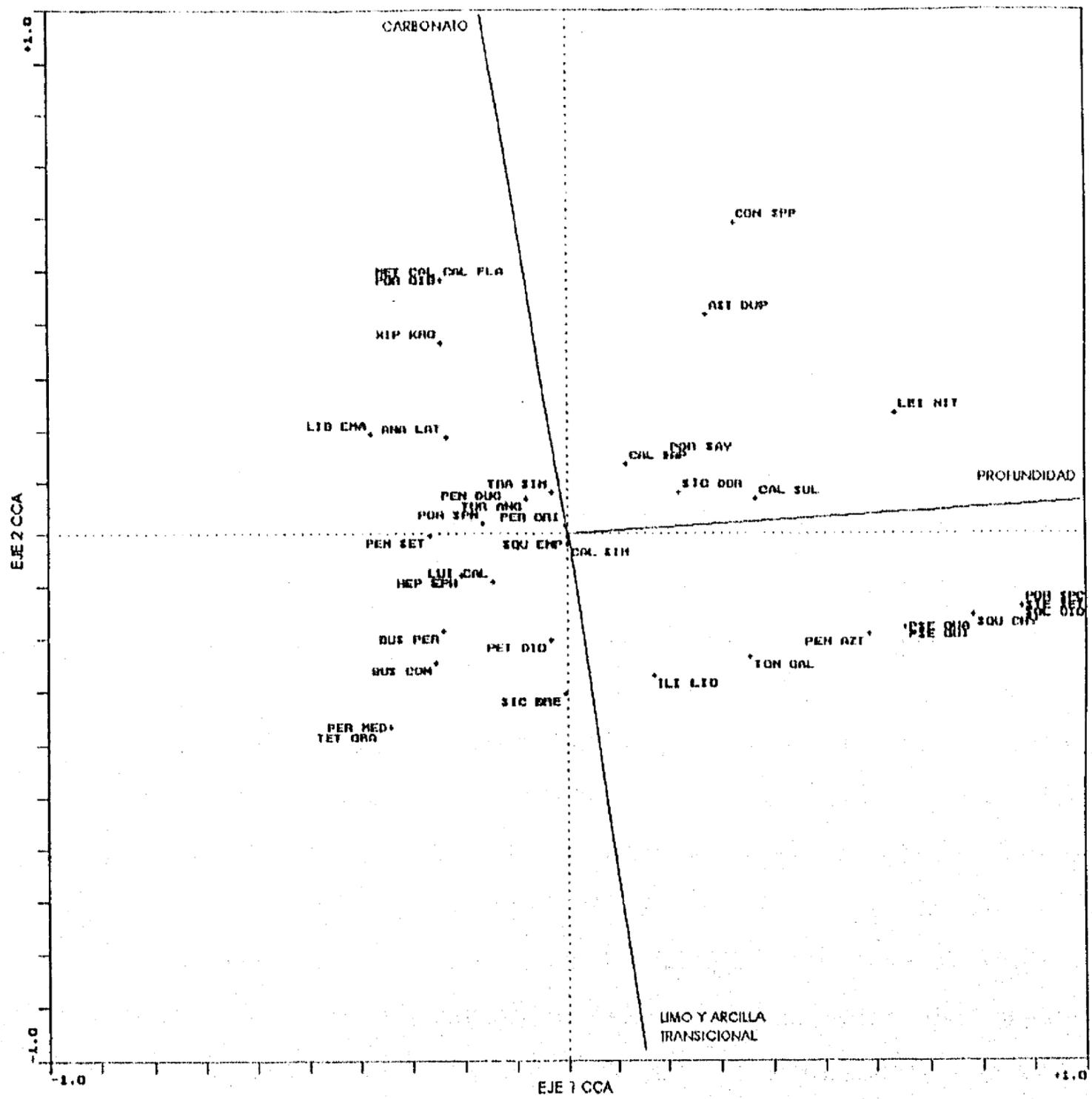


Fig.43-Ordenación de las especies Otoño 93 (MOPEED8) (Eje 1 vs. Eje 2) Varianza explicada 76.4%.

Modelos de respuesta de las especies a las variables ambientales.

Los modelos de respuesta de las especies a través de las diferentes campañas oceanográficas son analizadas principalmente en función de la variable ambiental profundidad en virtud de que este parámetro resultó ser el más importante para explicar la distribución y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos de la Sonda de Campeche. El sedimento, aunque también presentó cierta relevancia en la explicación de la distribución y abundancia, fue de menor grado y en muchas de las especies no se logró un buen ajuste de los modelos de respuesta a los diferentes tipos de sedimento.

Las curvas de respuesta se presentan en función de los valores de las especies obtenidos mediante el análisis de ordenación en el eje de la ordenada y en el eje de la abcisa a la profundidad.

Invierno de 92

En la Fig. 44 , se presentan las curvas de probabilidad de abundancia de *C. similis* y *L. clathrata*, con respecto al gradiente profundidad. En esta figura se puede apreciar que *L. clathrata* presenta una curva con una distribución amplia de 0 a 110 m cuyo óptimo se localiza entre 40-45 m, mientras que *C. similis* presenta una distribución de 0 a 125 m con un óptimo a 45 m. Por su parte *P. spinicarpus* (Fig. 44a) presenta una curva con una distribución también amplia de 0 a 170 m, y el óptimo a 100 m de profundidad, mientras que *S. empusa* presenta un intervalo de 0 a 120 m y el óptimo a 40

m. Los camarones *P. duorarum* y *S. dorsalis* (Fig. 45) presentan curvas con diversos intervalos batimétricos. La primera especie se ubica entre 0 y 110 m mientras que la segunda se presenta de 0 a 80 m, los óptimos de distribución se observan a profundidades menores a los 50 m. *P. aztecus* muestra una curva de distribución que abarca de los 0 a los 110 m y *S. vioscai* se presenta de los 20 a los 170 m (Fig. 45), con óptimos a profundidades de 60 y 100 m, respectivamente. *T. similis* presenta una distribución amplia que abarca todo el gradiente aunque no presenta un óptimo aparente. En contraste, *P. setiferus*, presenta una distribución más restringida (0-50 m), en la cual el óptimo aparece a profundidades menores a los 20 m.

Las especies del estrato profundo (Fig. 46), *M. quinquispinosa*, *C. robustus* y *A. alexandri*, presentan óptimos a profundidades de 150 m y *S. beauii*, presenta su óptimo a profundidades mayores a los 200 m; en estas especies las curvas de distribución abarcan un intervalo más restringido de 100 ó 150 a 200 m.

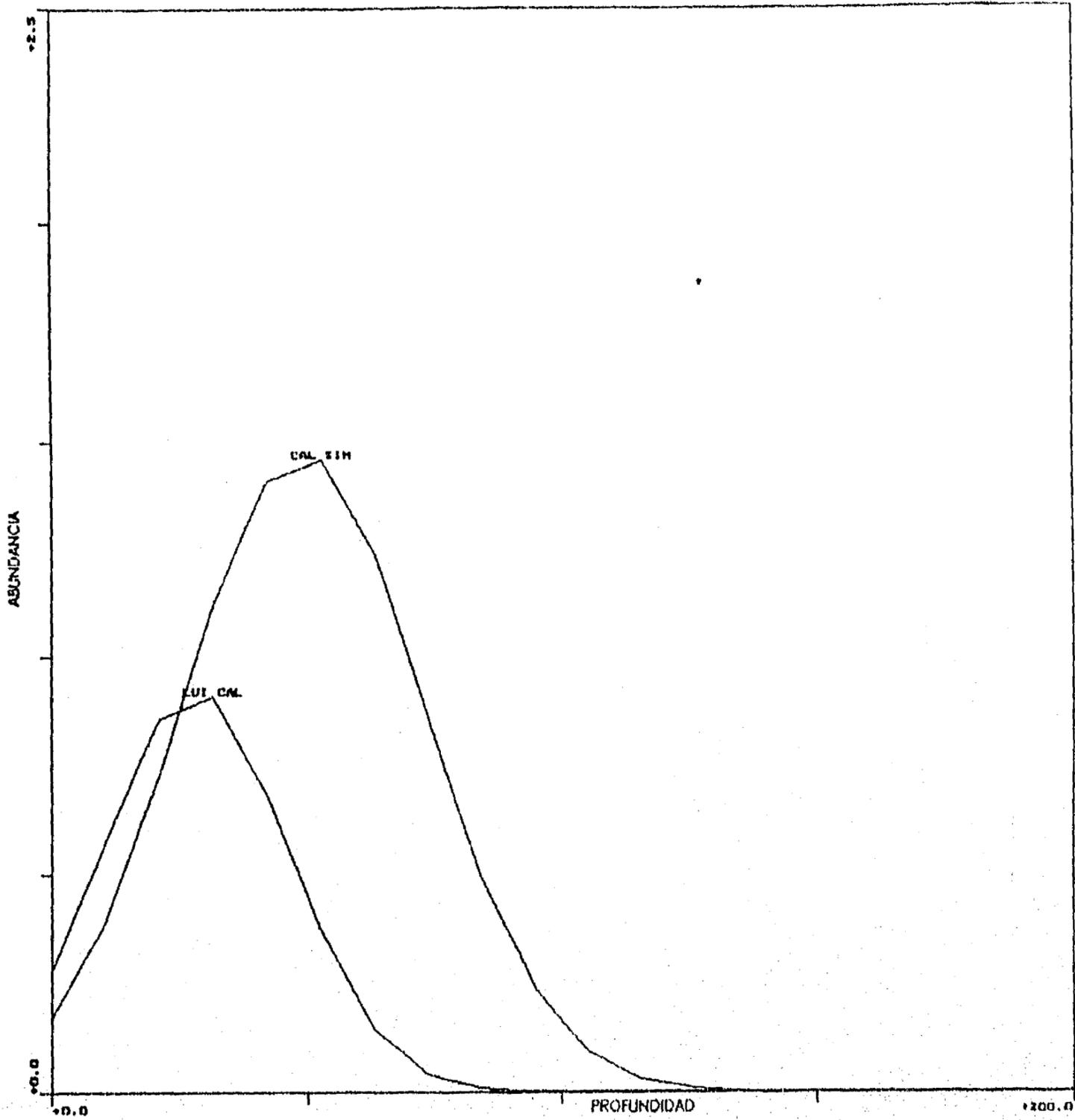


Fig. 44.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 92 (MOPEED1).

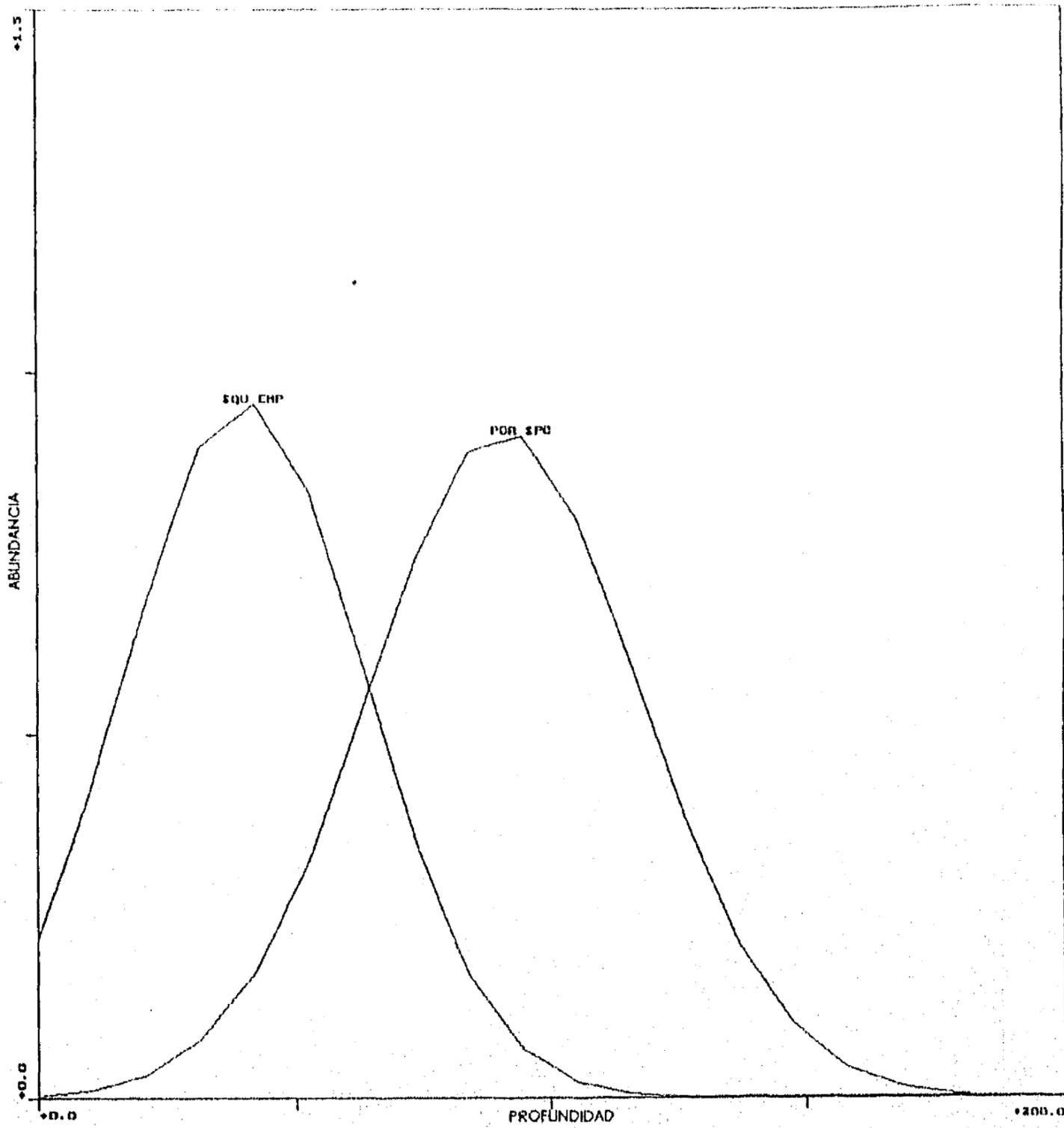


Fig. 44a.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

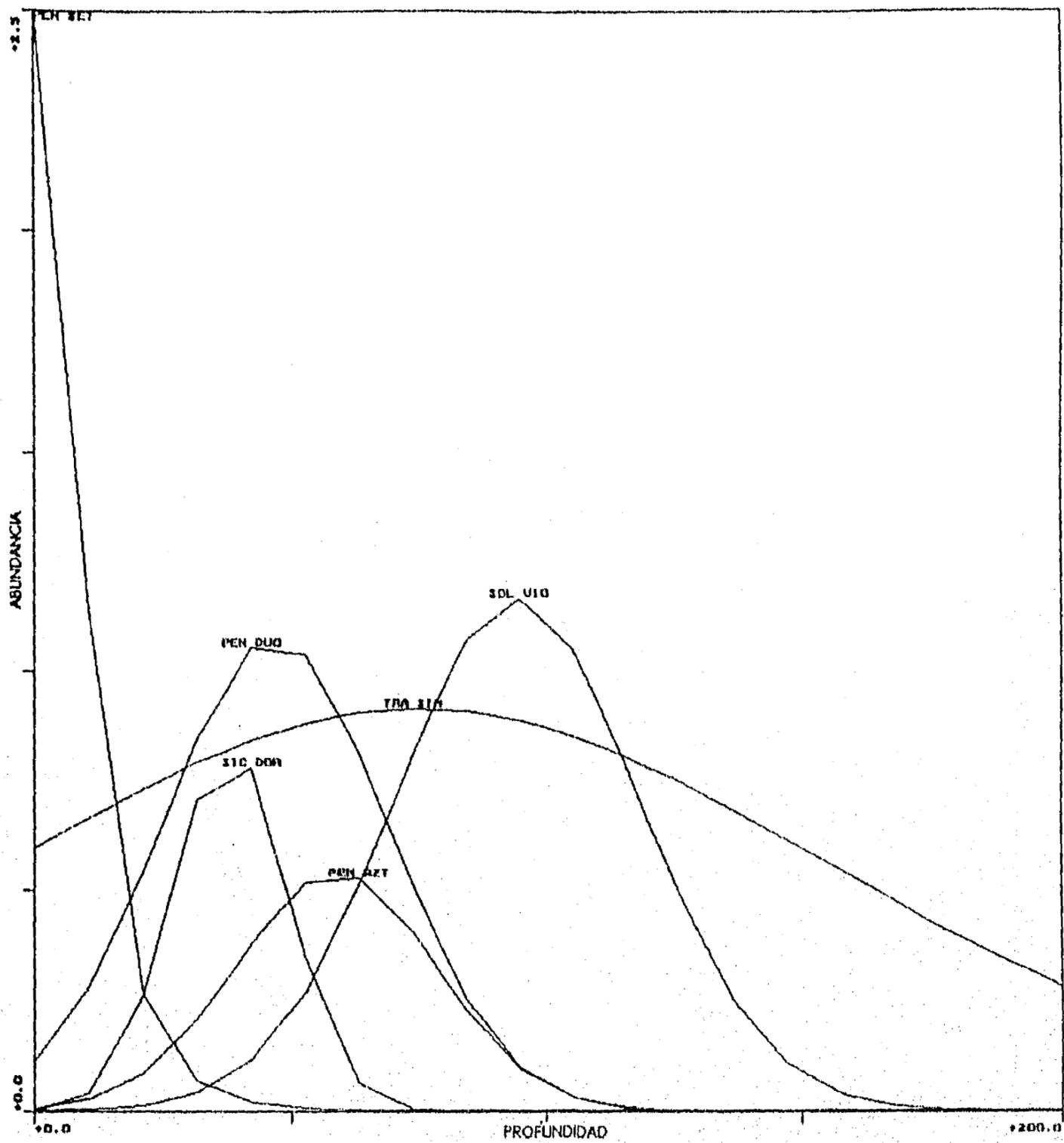


Fig. 45.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 92 (MOPEED1).

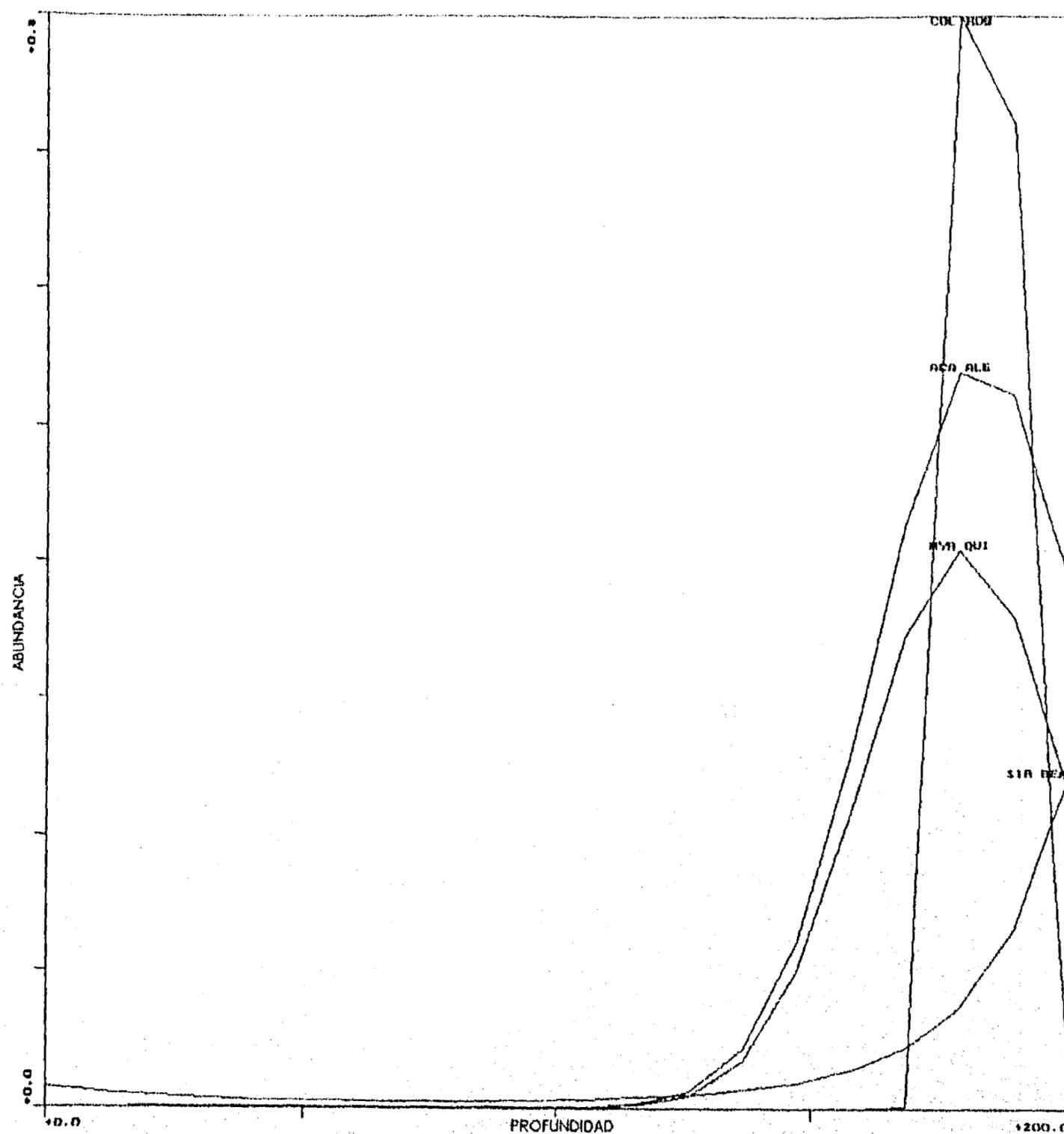


Fig.46.- Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 92 (MOPEED1).

Invierno de 93

En esta campaña oceanográfica no se tienen muestreos a profundidades mayores a los 70 m. Esto influye en las estimaciones del patrón de respuesta de los organismos, ya que se observa que todas las especies se presentan a todo lo largo del gradiente de profundidad (15 a 65 m), sin presentar un óptimo aparente, tal es el caso de *C. similis* y *P. spinicarpus* (Fig. 47), *P. aztecus* (Fig. 48) y *S. chydaea* (Fig. 49). Las especies *P. setiferus*, *P. duorarum* *T. similis* y *S. vioscai* presentan los óptimos de distribución a 15, 25, 45 y 60 m respectivamente. En el caso de *S. empusa* y *S. dorsalis*, los óptimos se localizan a 25 y 45 m (Fig. 49).

Primavera 92

En la Fig. 50, se observa que *L. clathrata* y *C. similis* presentan una distribución amplia (0 a 200 m) aunque el óptimo para la primera especie se ubica a profundidades menores a los 30 m mientras que la segunda lo presenta a 50 m. *S. dorsalis* (Fig. 51), presenta un modelo de respuesta restringido (0-80 m) cuyo óptimo se ubica a los 50 m. En esta misma figura *P. spinicarpus*, muestra un amplio intervalo (0-200 m); no obstante, el óptimo se localiza a los 100 m. *S. empusa* y *S. chydaea* presentan curvas con distribución amplia 0 a 150 m, aunque el óptimo de la primera se ubica a

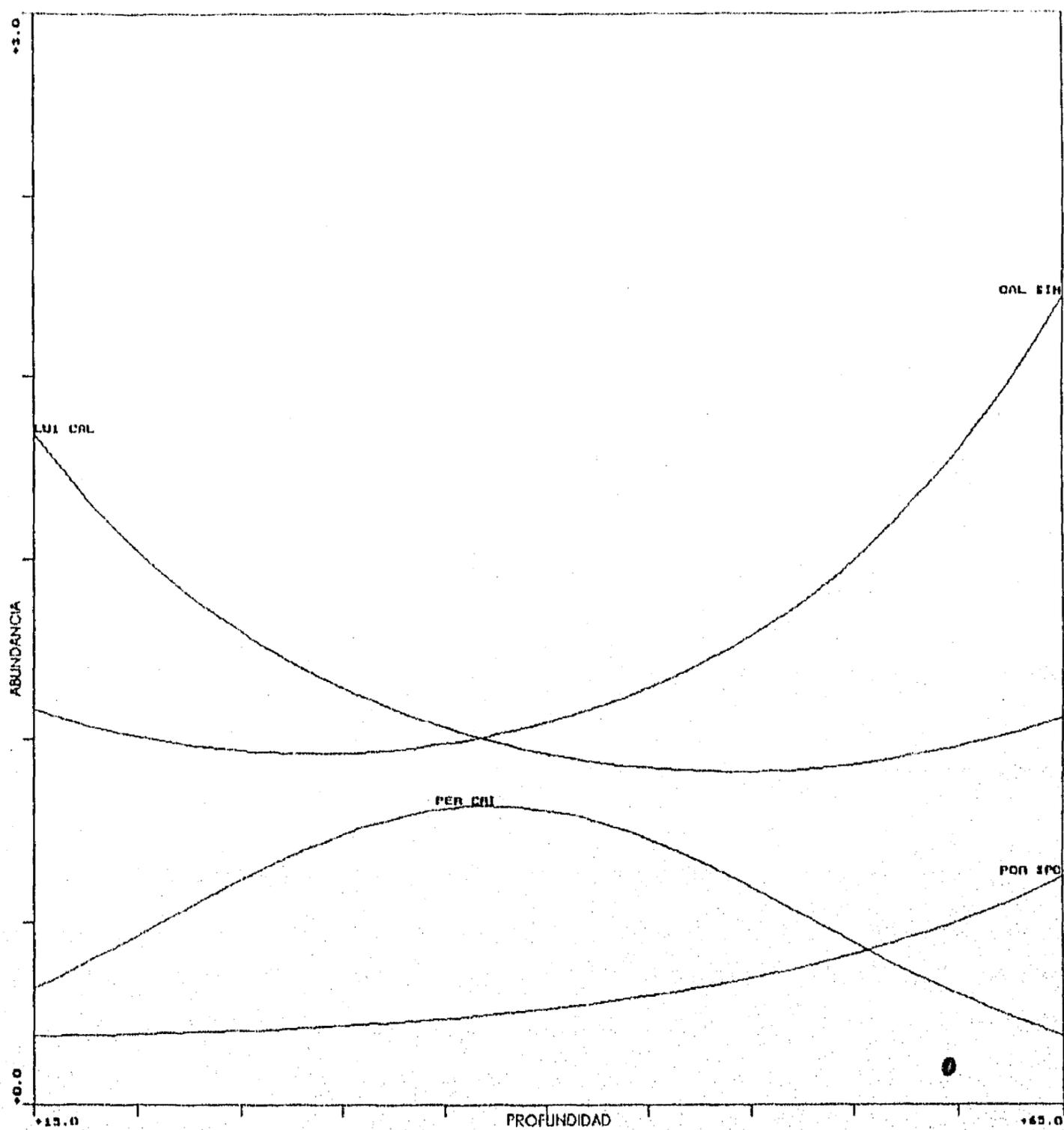


Fig.47.- Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 93 (MOPEED5).

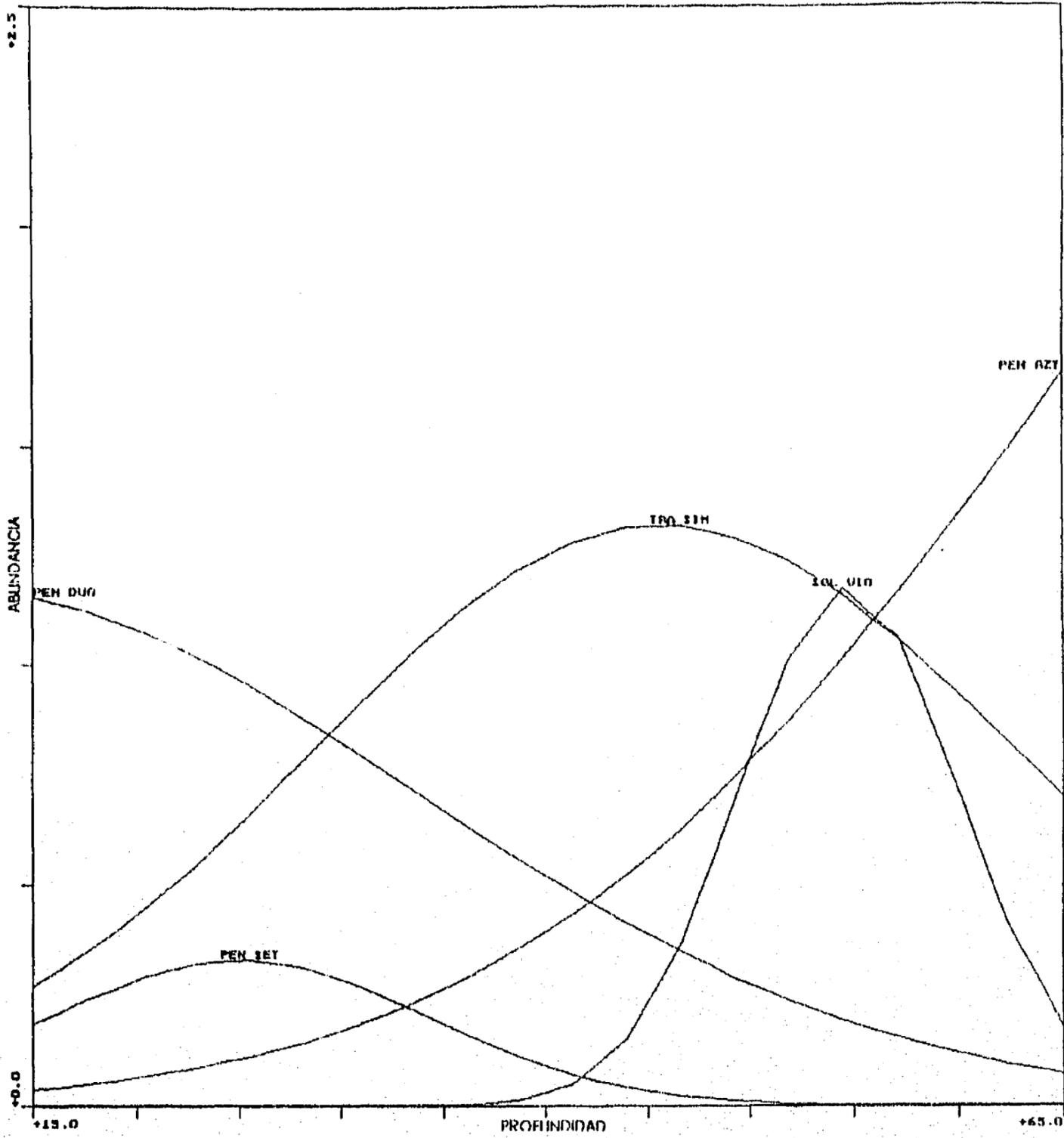


Fig. 48.- Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 93 (MOPEED5).

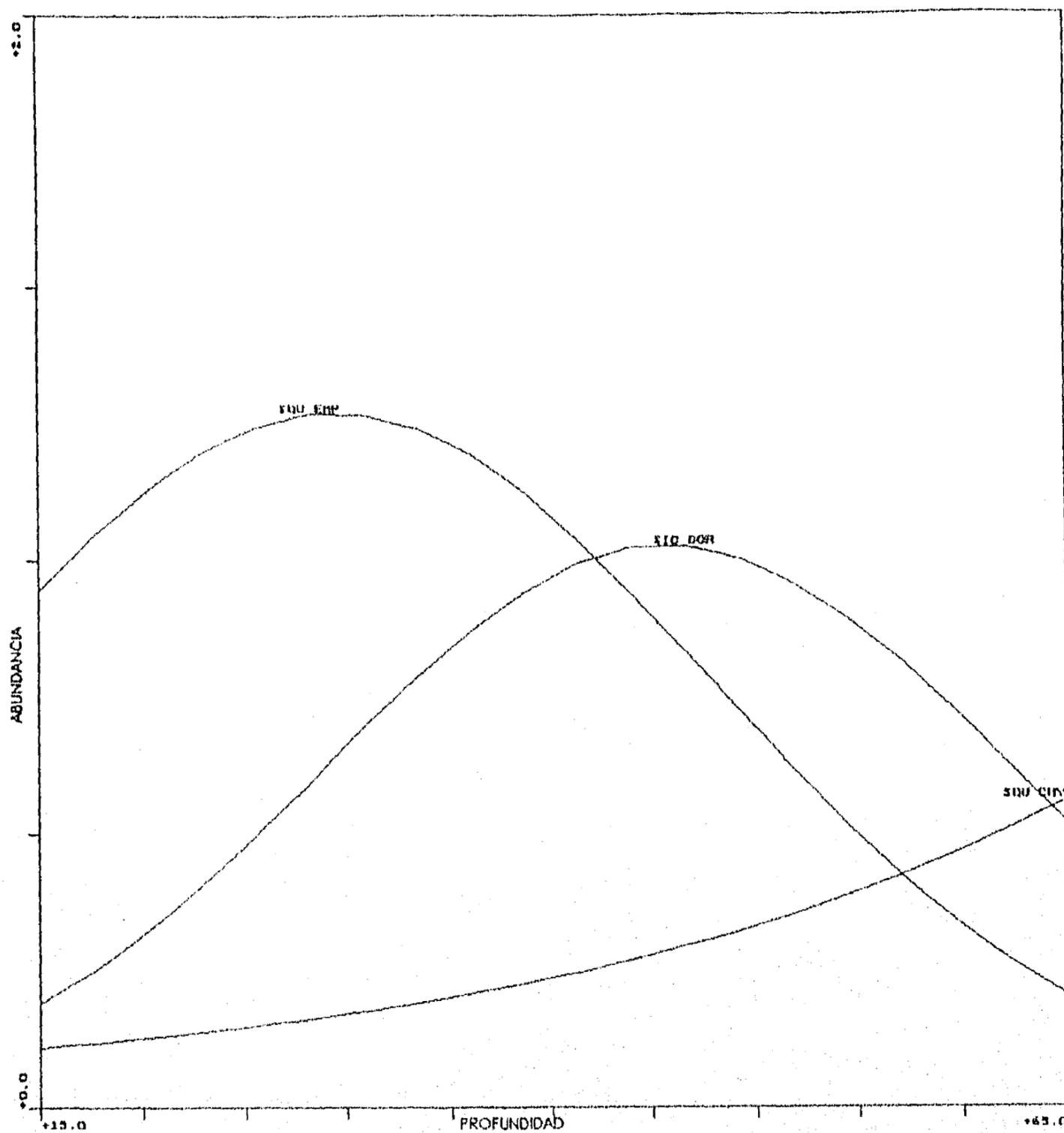


Fig. 49.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Invierno 93 (MOPEED5).

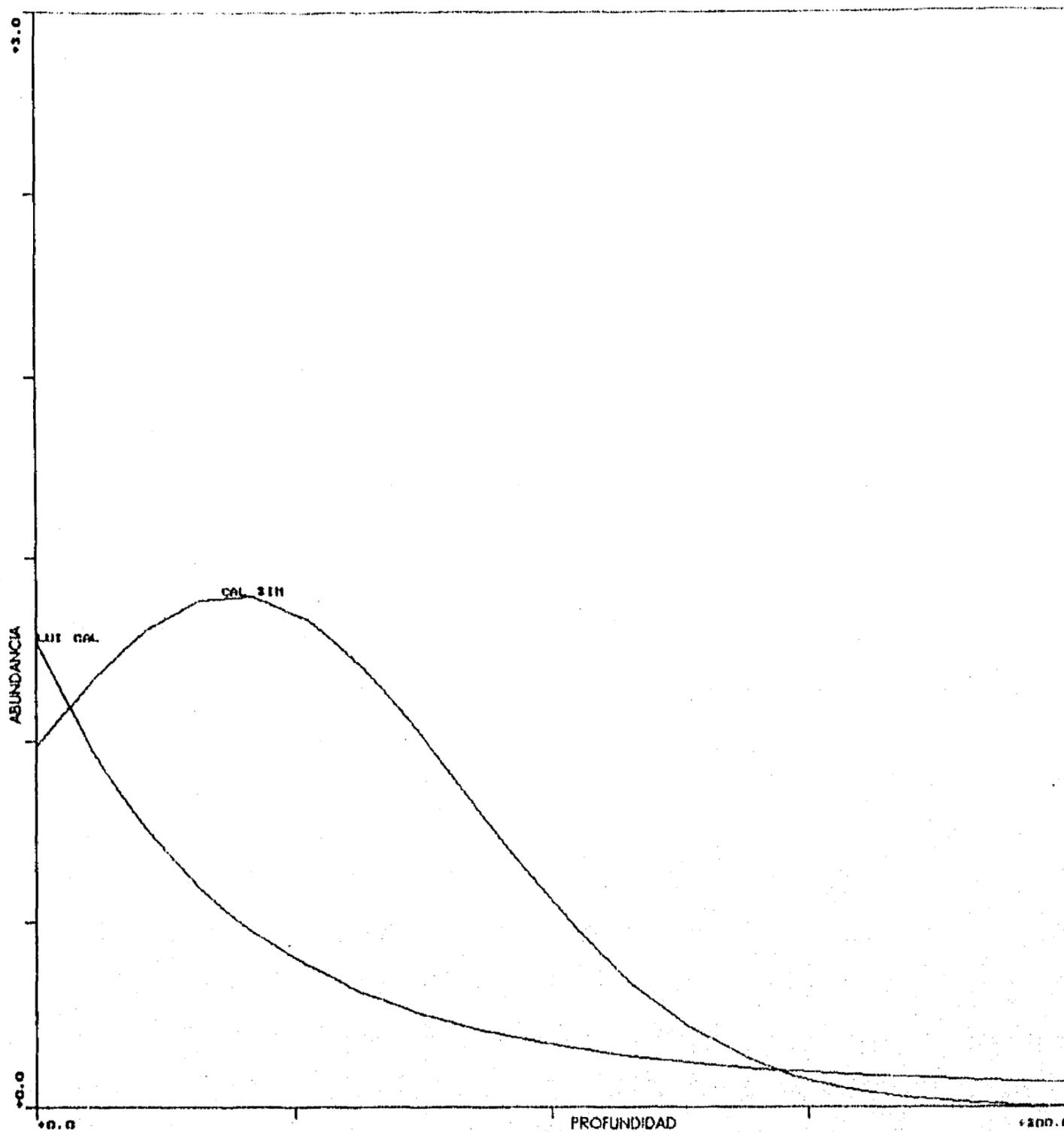


Fig. 50.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 92 (MOPEED2).

profundidades menores a los 50 m mientras que la segunda lo presenta a 70 m. *P. duorarum* (Fig. 52) no presenta un óptimo aparente aunque su distribución es amplia (0 a más de 200 m) mientras que *P. setiferus*; *T. similis* y *P. aztecus* (Fig. 52) a pesar de presentar intervalos más angostos (20-60; 20-80 y 20-90 m, respectivamente), presentan óptimos a los 30, 50 y 65 m. *S. vioscai* por su parte presenta una curva amplia (0 a 200 m) con un óptimo a los 100 m (Fig. 53). Las especies del estrato profundo (Fig. 52), presentan curvas más amplias que en invierno *A. alexandri* (50-220 m), *M. quinquespinoza* (130-200 m), *P. bullisi* (50 a 200 m) y *P. faxoni* (110-210 m), aunque los óptimos se localizan también a profundidades de 150 m, la excepción es *S. beauui* cuyo óptimo parece estar más allá de los 200 m.

Primavera 93

Para esta campaña oceanográfica, *C. similis* y *S. dorsalis* (Fig. 54) presentaron curvas muy amplias (0-200 m) con óptimos a los 100 m, *L. clathrata* no presenta una curva de respuesta definida a este gradiente; mientras que para *P. spinicarpus* se observa una curva restringida en el intervalo batimétrico (20-60 m) con un óptimo a los 50 m (Fig. 54). En ésta estación *P. duorarum* (Fig. 55) y *S. empusa* (Fig. 56) no presentan un óptimo aparente en relación a este gradiente. Las curvas para *P. aztecus* (Fig. 56) y *T. similis* (Fig. 55),

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

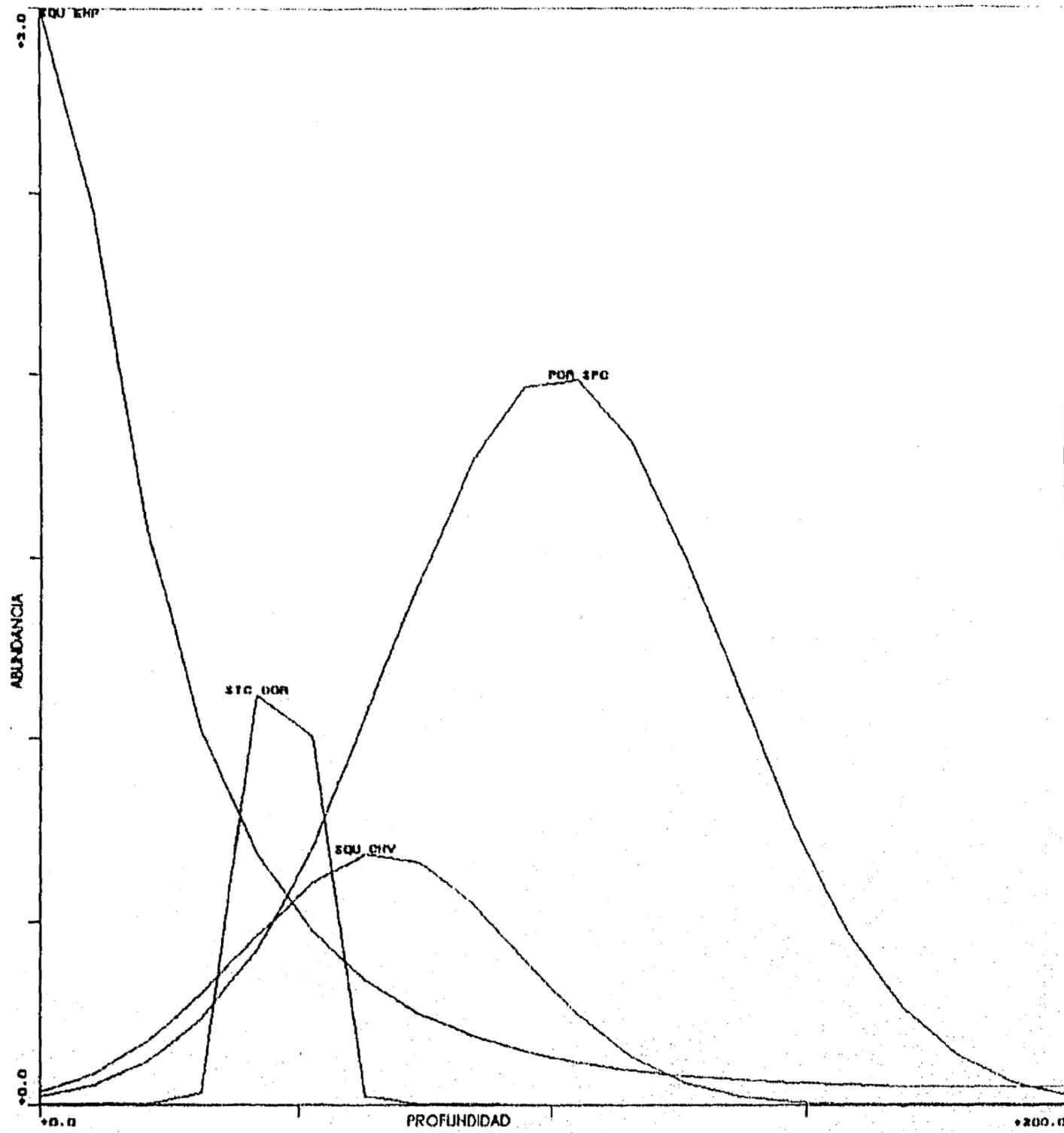


Fig. 51.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 92 (MOPEED2).

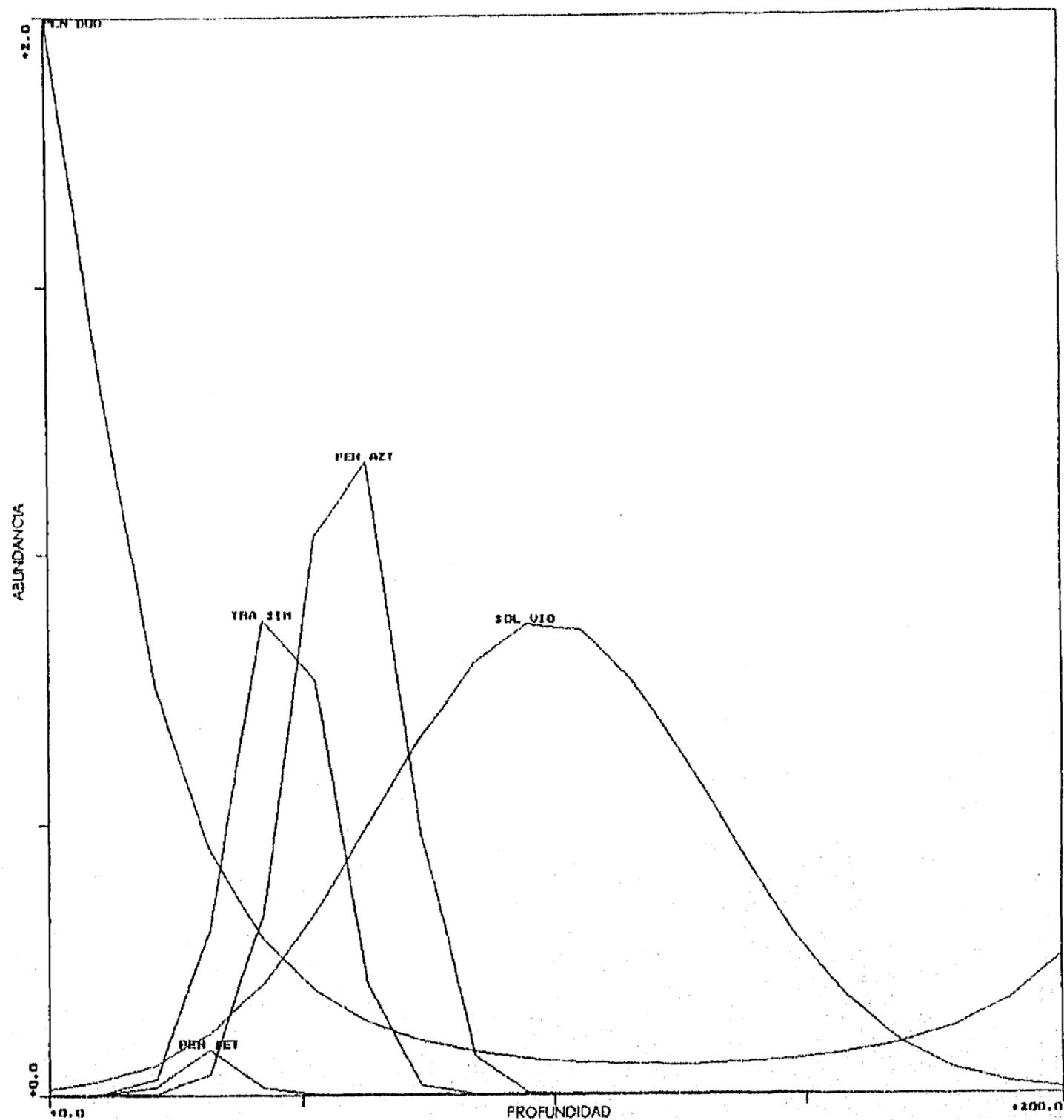


Fig. 52.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

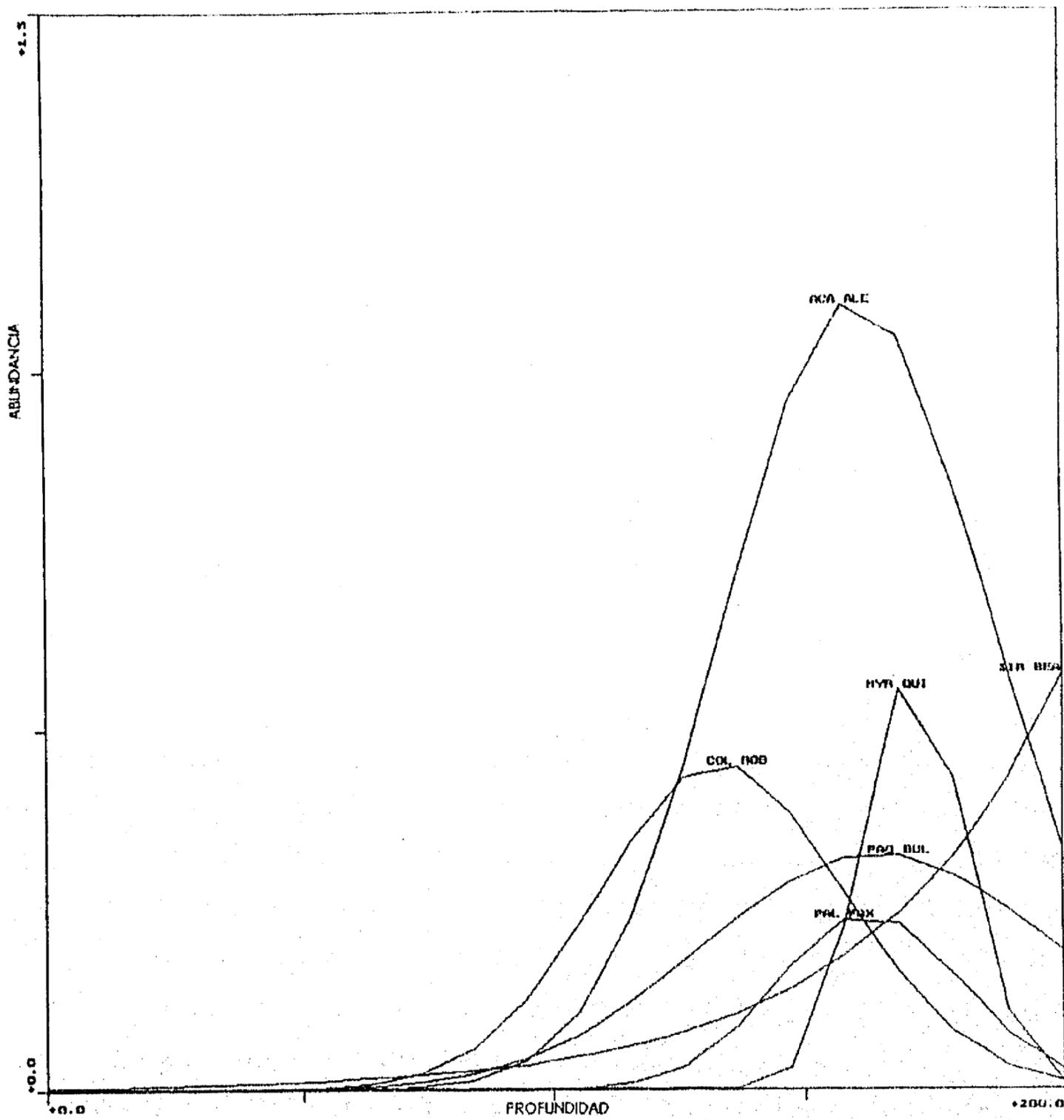


Fig. 53.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 92 (MOPEED2).

están truncadas en la parte superior, lo cual puede deberse a algún error en el programa o en los datos. *S. vioscai* (Fig. 56), presenta una curva de distribución (0-200 m) cuyo óptimo se detectó a los 70-80 m, aunque la curva para esta especie es menos alta en comparación con los demás períodos. Las especies del estrato profundo (Fig. 57), presentan modelos de respuesta con los intervalos batimétricos de distribución desplazados hacia profundidades más bajas. Las curvas que describen estas especies son más altas si se les compara con otras campañas, aunque los óptimos se ubican también a los 150 m. *S. beauii* presenta su óptimo a profundidades menores a los 200 m.

Verano 92

En esta estación del año se observa de manera general para todas las especies un aumento en la abundancia, aunque en algunas de ellas se detectan intervalos batimétricos de distribución menos amplios. El patrón de respuesta de *L. clathrata*, (Fig. 58) es amplio de 0 -150 m con un óptimo a profundidades de aproximadamente 30 m. En el caso de *C. similis* (Fig. 59), se observa una curva que abarca un intervalo más restringido (0-90 m); no obstante, el óptimo también se ubica a los 50-60 m. En lo que se refiere a los peneidos (Fig. 60), *P. setiferus* presenta una distribución batimétrica de 0 a 40 m cuyo óptimo se localiza a profundidades menores a los 30 m, mientras que *P. duorarum*,

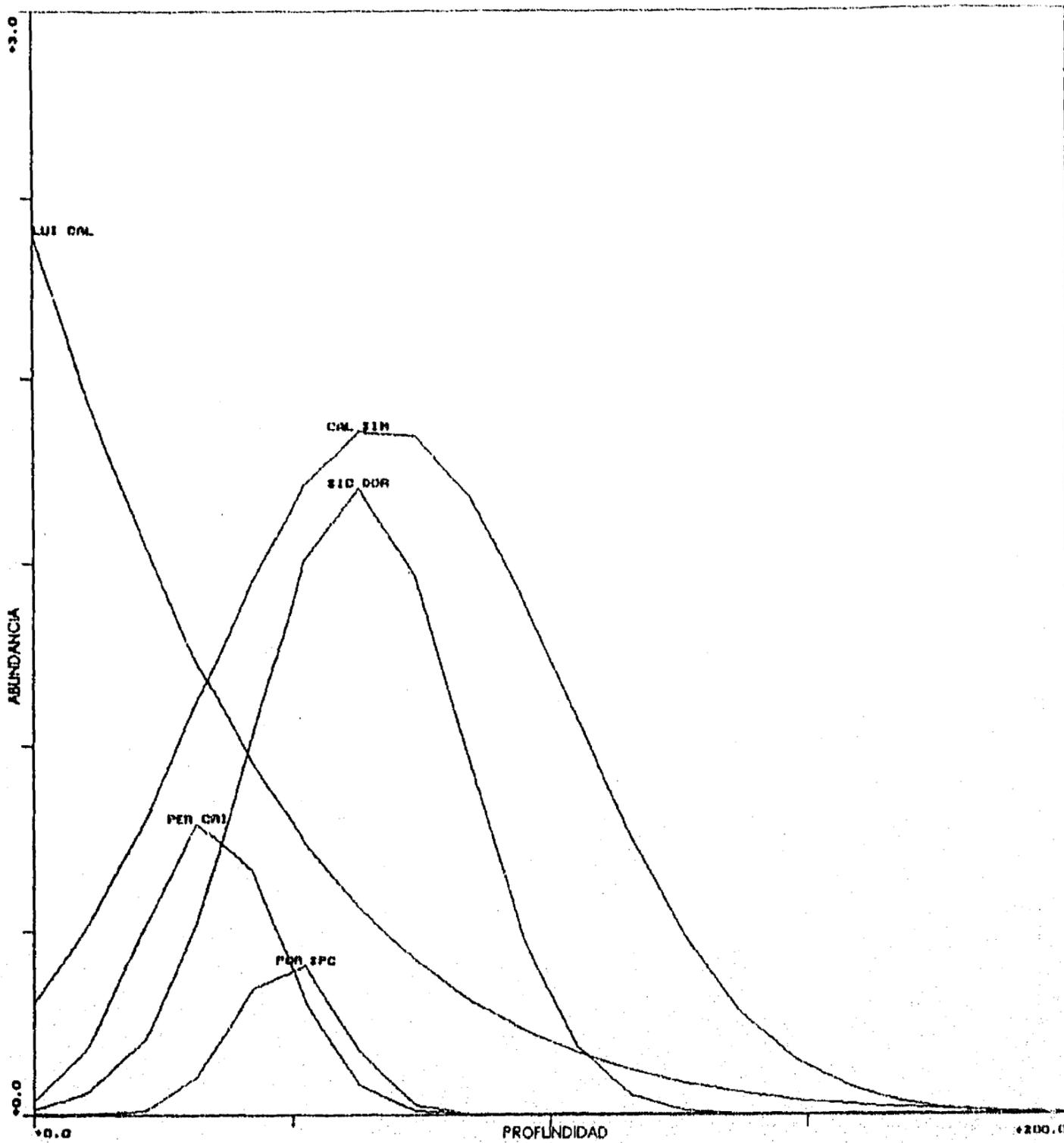


Fig. 54.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 93 (MOPEED6).

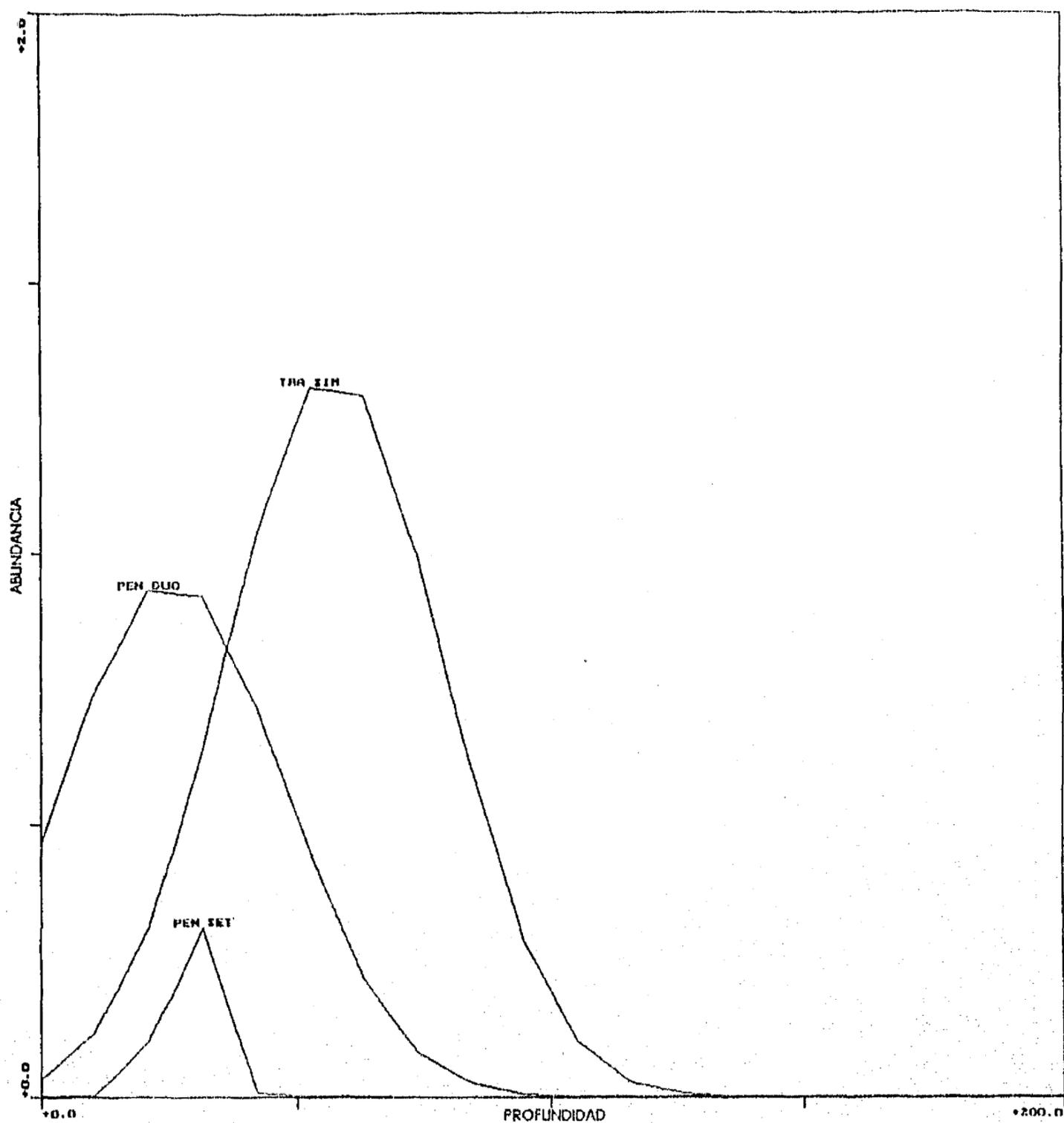


Fig. 55.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 93 (MOPEED6).

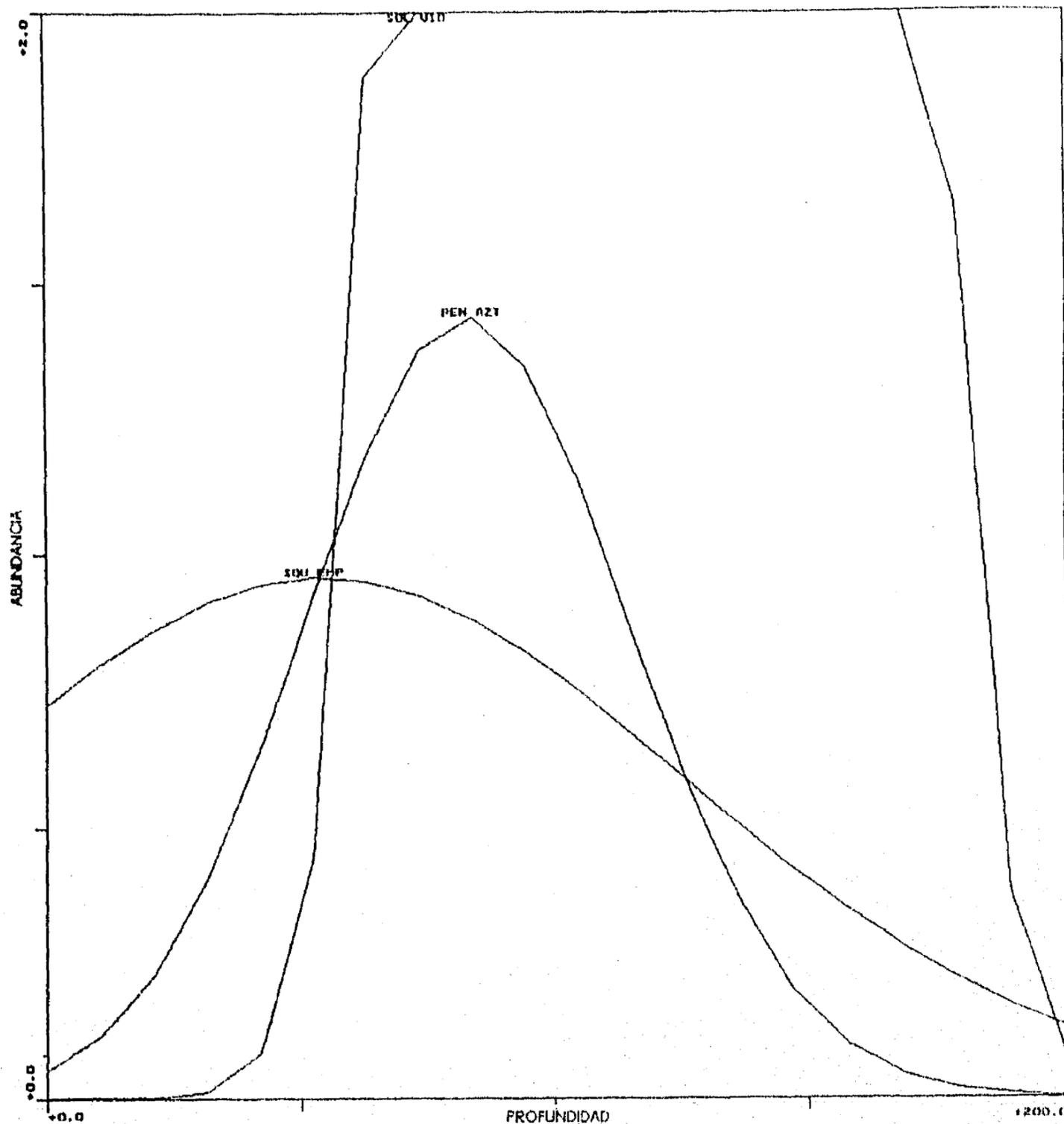


Fig. 56.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 93 (MOPEED6).

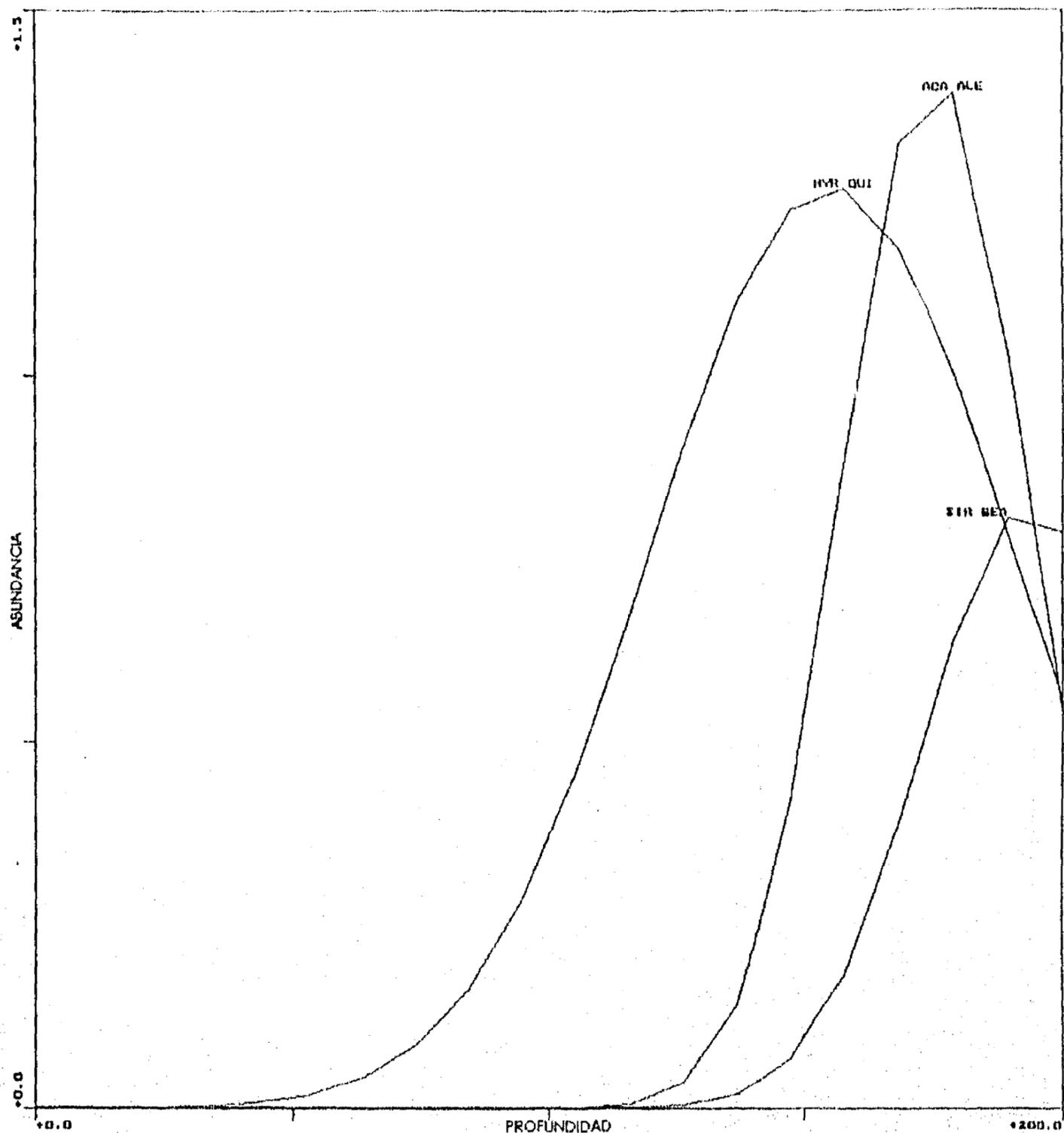


Fig. 57.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Primavera 93 (MOPEED6).

T. similis y *P. aztecus* presentan curvas con una distribución menos amplia (0-90 m, 0-110 m y 10-120 m, respectivamente) y cuyos óptimos se detectan a los 35, 50 y 70 m. *S. vioscai* (Fig. 60) presenta una curva con un amplio intervalo batimétrico (0-200 m) truncada en su parte superior que sugiere que el óptimo se presenta a profundidades mayores a los 100 m. Por su parte *S. empusa* y *S. dorsalis* (Fig. 61) presentan curvas con un intervalo restringido 0-80 m y con los óptimos a profundidades menores a los 50 m. Las especies del estrato profundo, *P. faxoni*, *M. quinquespinoso*, *S. beauii* y *P. bullisi* (Fig. 61), no presentan modelos de respuesta bien definidos al gradiente batimétrico. En *A. alexandri* (Fig. 62) se observa una curva restringida (170-200 m) con un óptimo a 190 m, por último *C. robustus* presenta una curva de distribución amplia (90-200 m) aunque no se detecta un óptimo aparente.

Verano 93

L. clathrata (Fig. 64), al igual que en otros períodos climáticos presenta una curva de distribución que abarca un amplio intervalo batimétrico (0-180 m); sin embargo, el óptimo para esta especie al parecer está en profundidades menores de 20 m. La curva para *C. similis*, muestra una distribución amplia (0-180 m) y con un óptimo que se ubica a los 60-70 m.

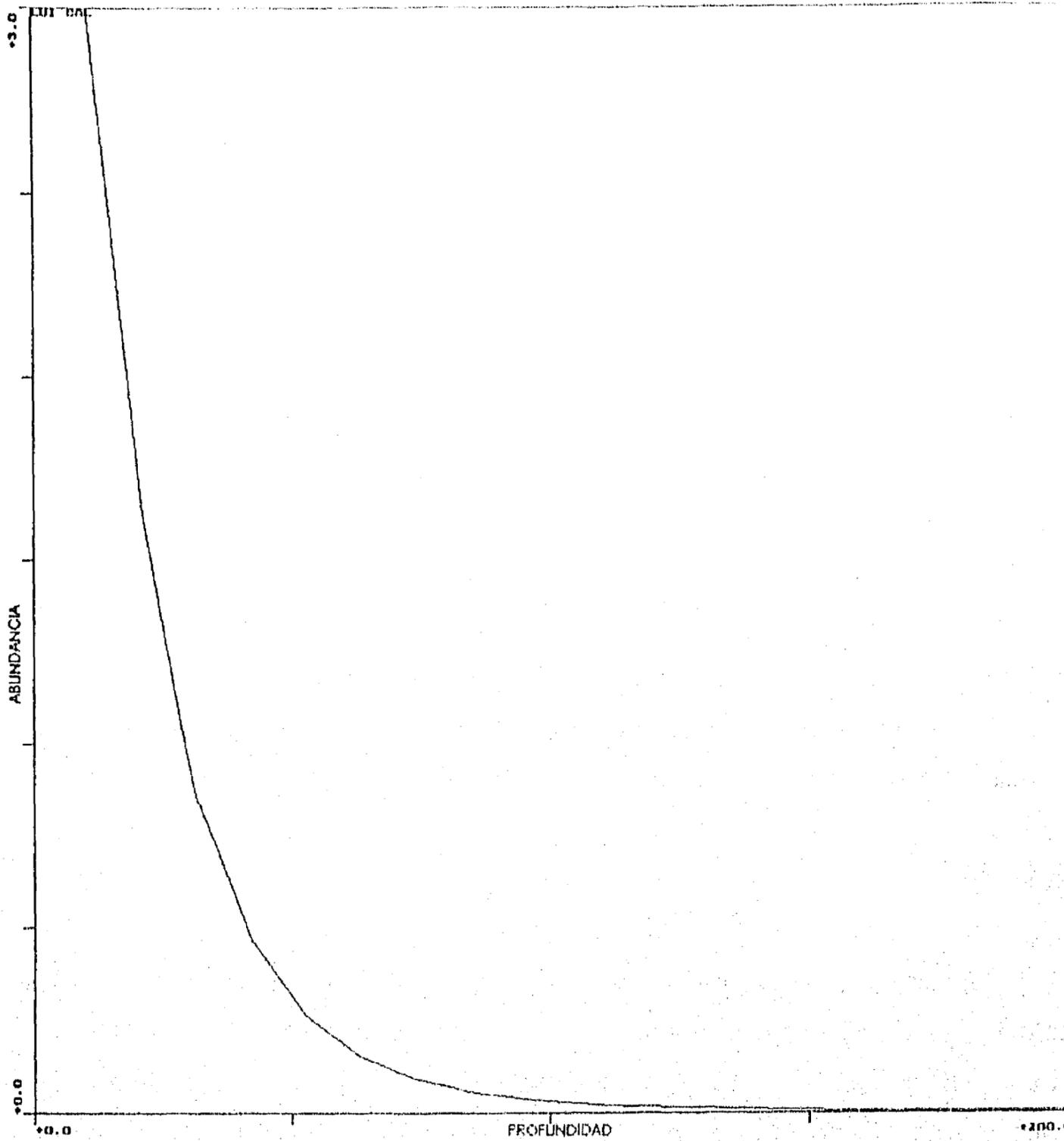


Fig. 58.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

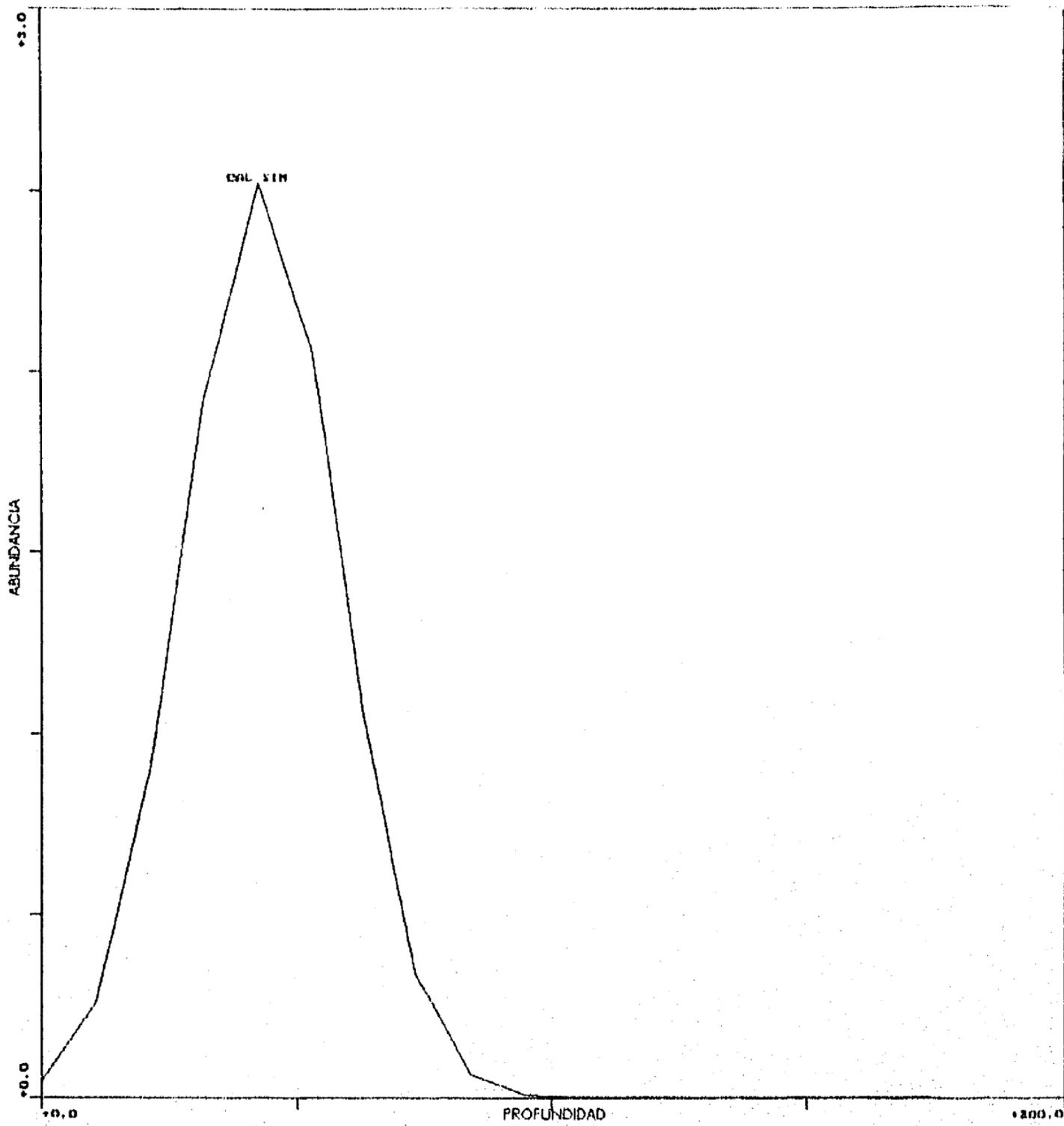


Fig. 59.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

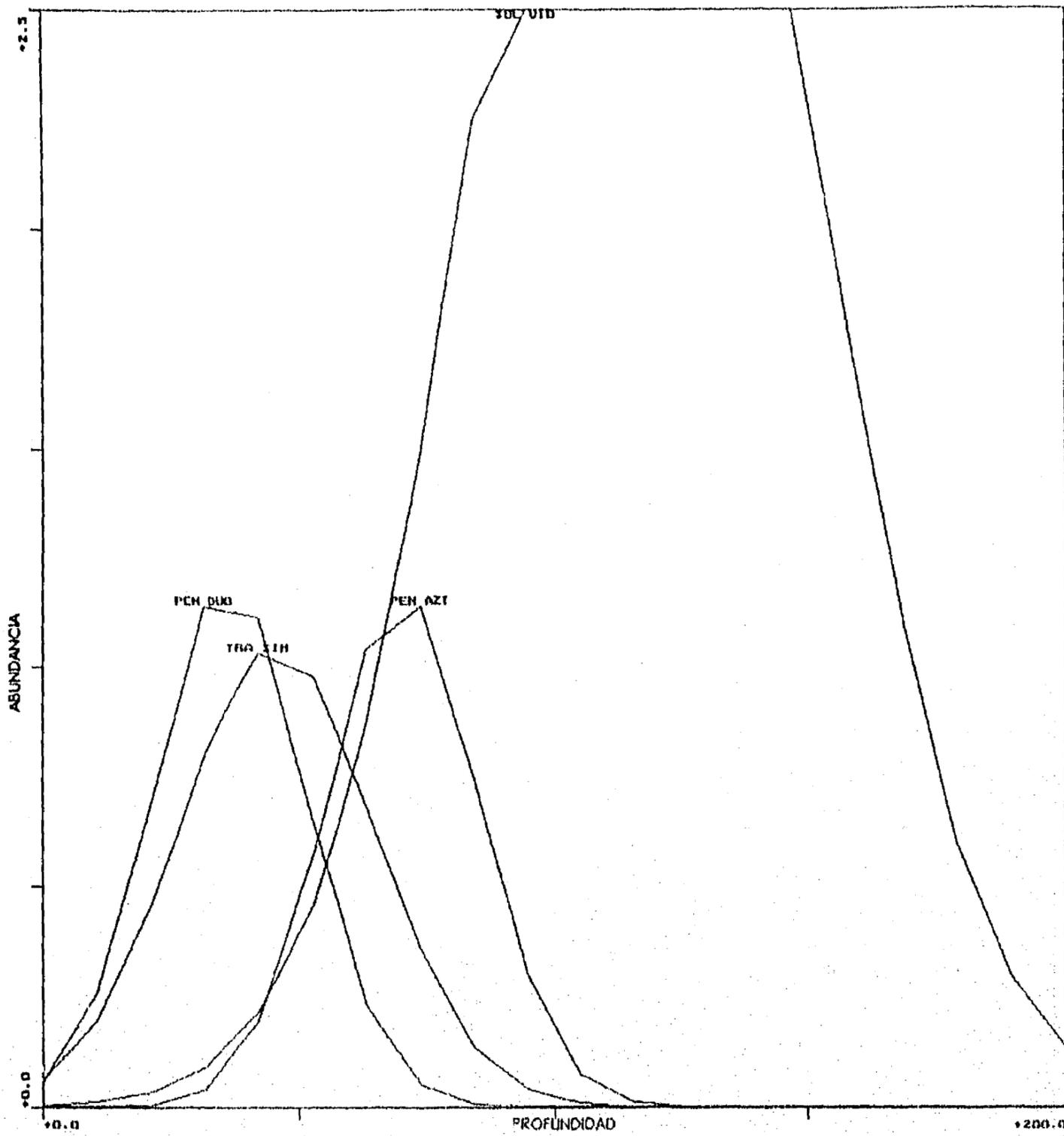


Fig. 60.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

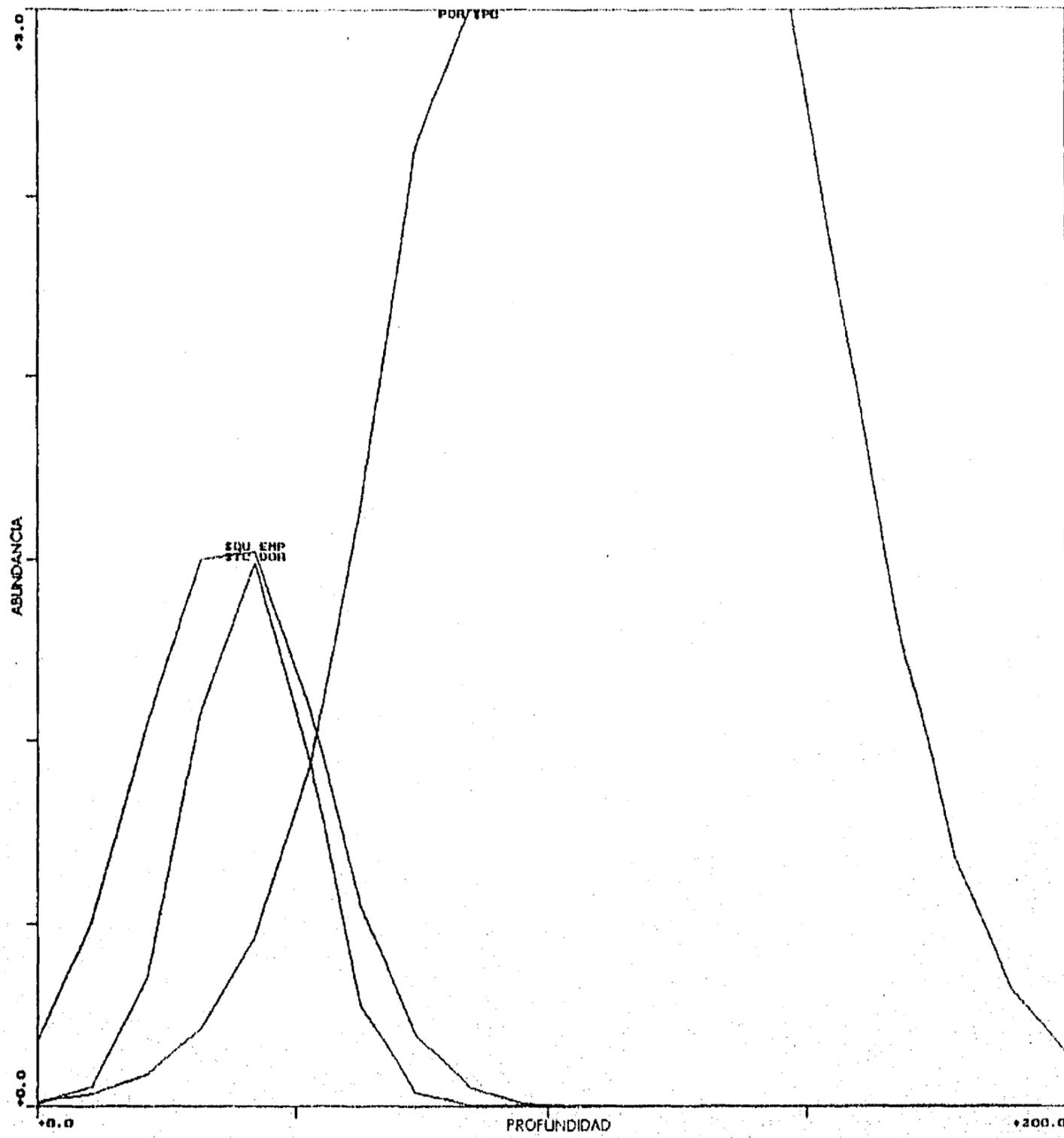


Fig. 61.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

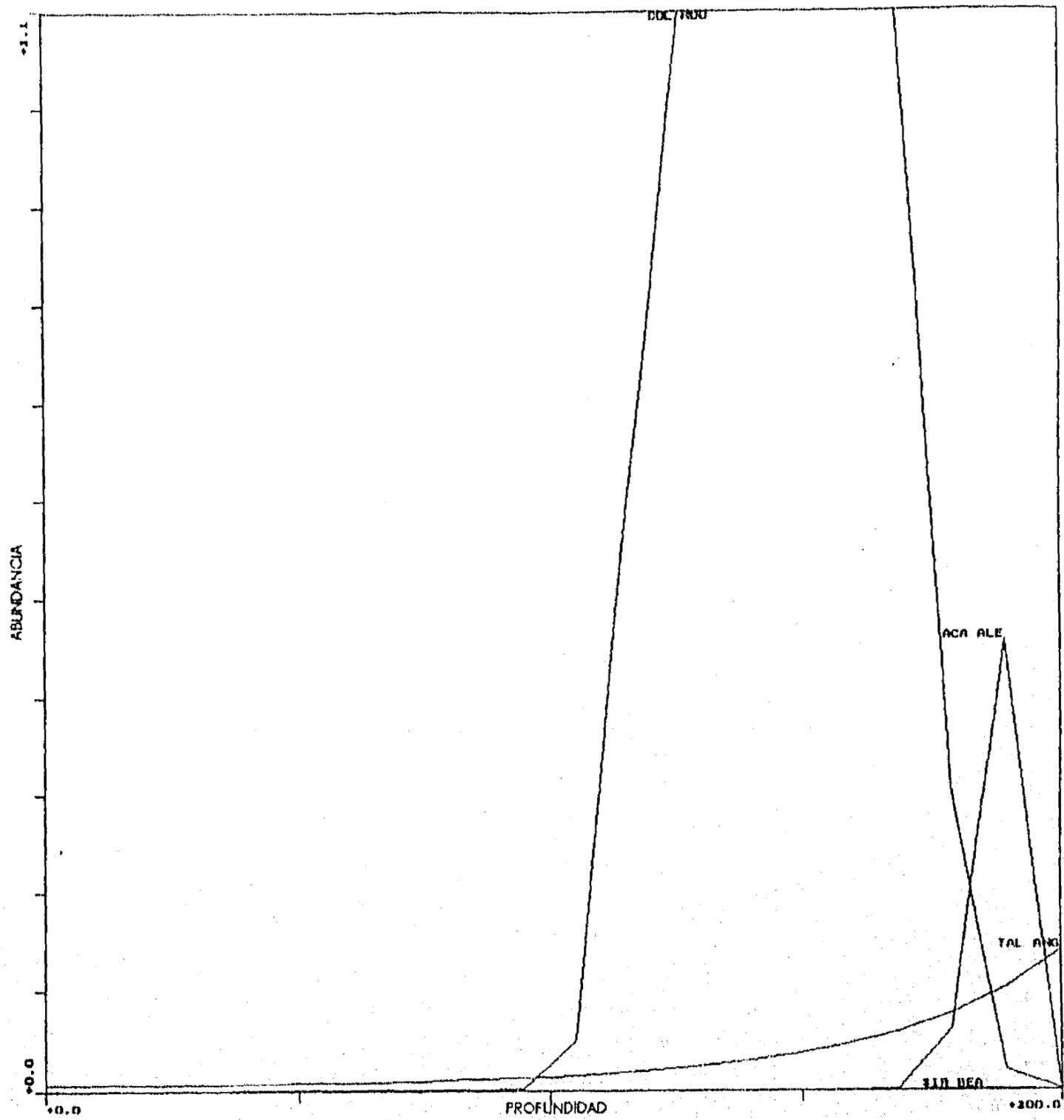


Fig. 62.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

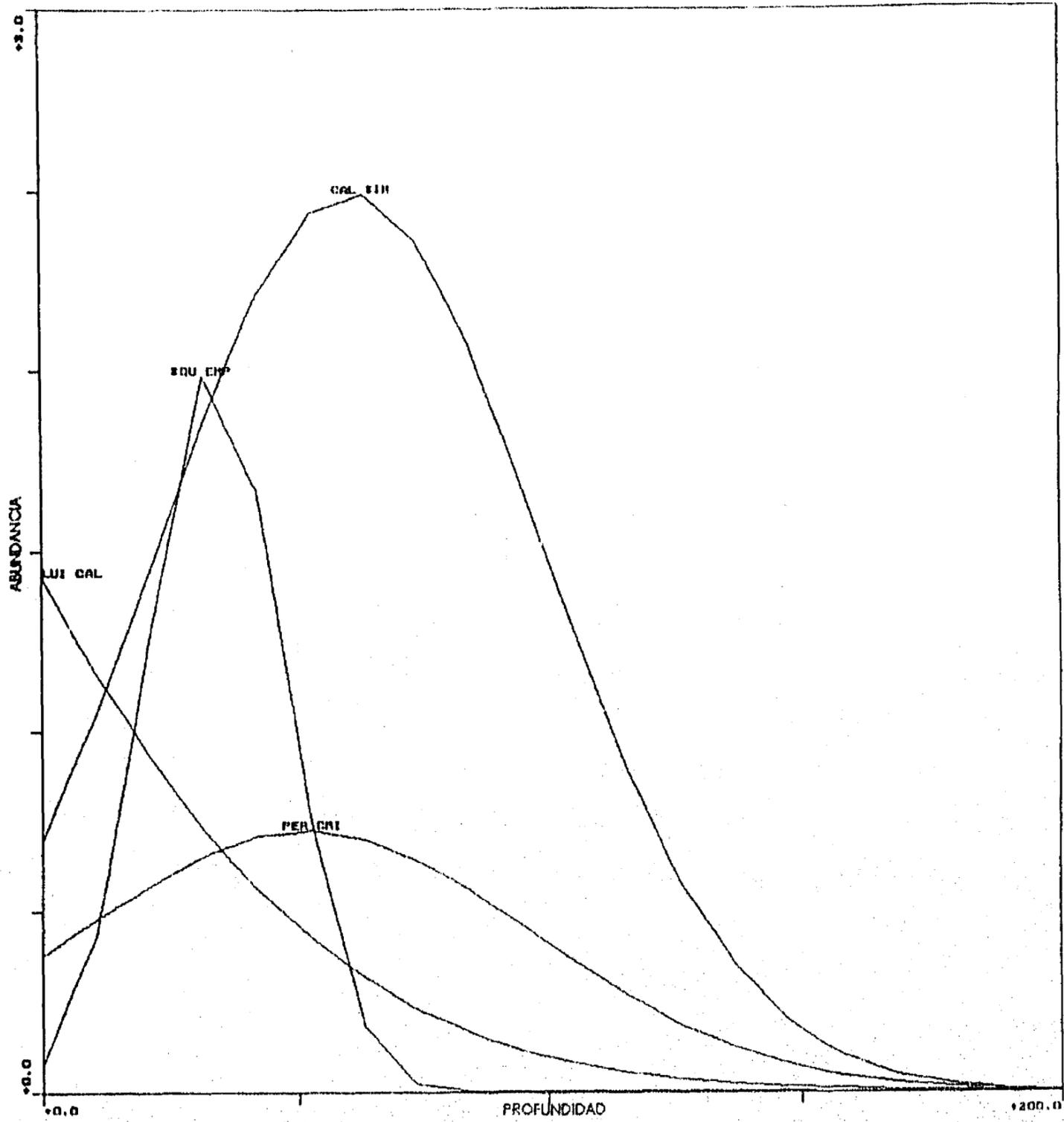


Fig. 63.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 92 (MOPEED3).

S. empusa (Fig. 64), presenta un patrón de respuesta que abarca profundidades máximas de 70 m con un óptimo a 40 m, mientras que para *S. chydaea* se observa una curva con una amplia distribución truncada en su porción superior, y un óptimo aparente a los 100 m. El óptimo para *P. spinicarpus* y *S. vioscai* (Fig. 65) se localiza a los 100 m. La mayor parte de los camarones *P. duorarum*, *T. similis* y *S. dorsalis*, (Fig. 66) presentan distribuciones restringidas a profundidades de 10-60 m, con sus óptimos entre 40 y 50 m. La excepción es el camarón blanco *P. setiferus* que presenta un intervalo batimétrico más reducido (0-40 m) y un óptimo a profundidades menores a los 20 m y el camarón café *P. aztecus* para el cual se obtiene una curva de respuesta amplia (0-200 m). Las especies del estrato profundo (Fig. 67), *A. alexandri*, *S. beaulti*, y *E. microphthalma* presentan curvas de distribución batimétrica muy semejantes con un intervalo de 80 a más de 200 m), *P. faxoni* y *M. quinquespinoso* presentan curvas menos altas cuyos óptimos se ubican a 180 m.

Otoño 92

C. similis (Fig. 68), presenta un intervalo batimétrico amplio (0-160 m) parecido al observado en primavera; sin embargo, en esta estación del año es evidente un óptimo a los 50 m. La curva que de respuesta para *L. clathrata* alcanza un intervalo de distribución batimétrico hasta los 160 m con

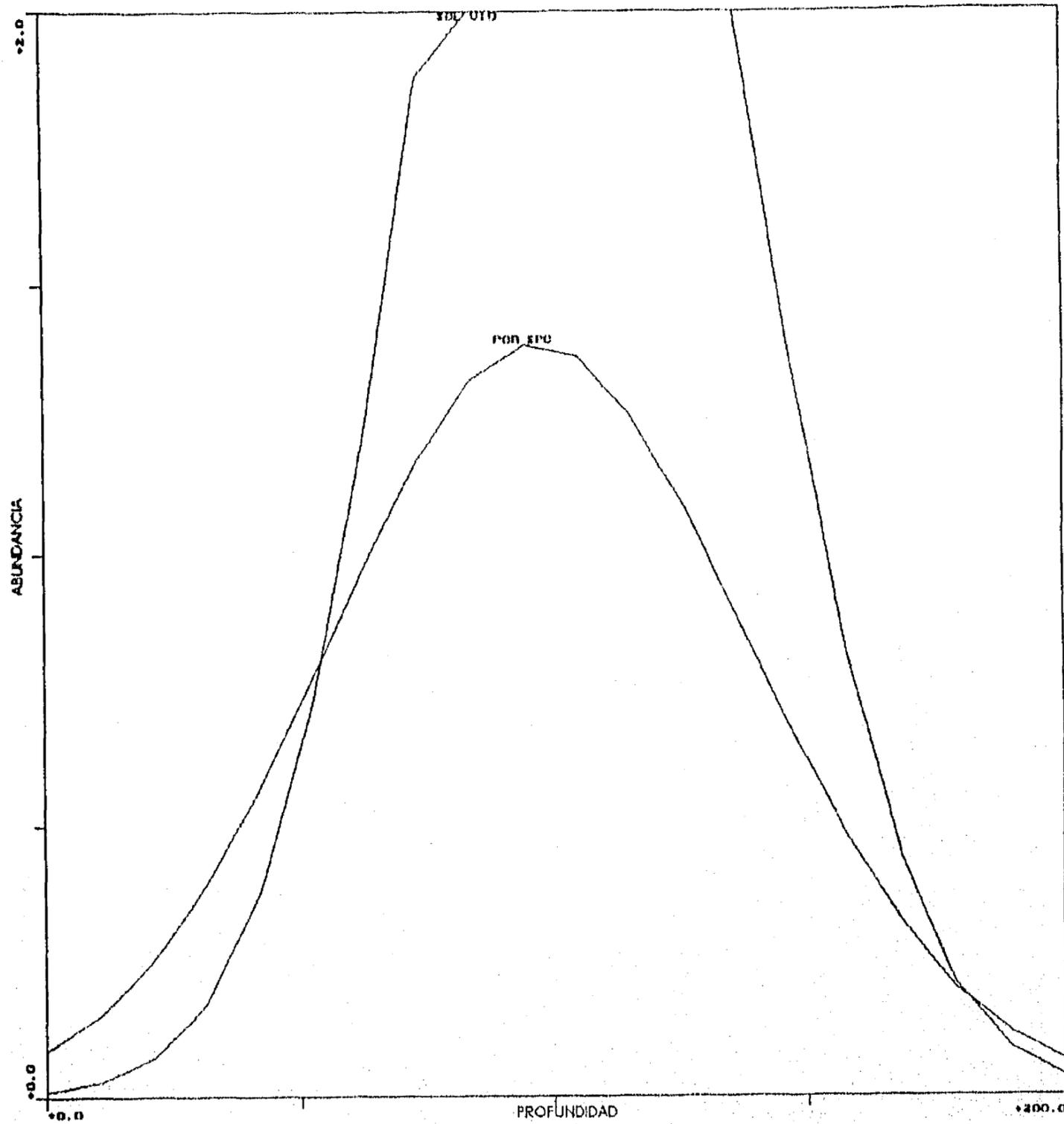


Fig. 64.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 93 (MOPEED7).

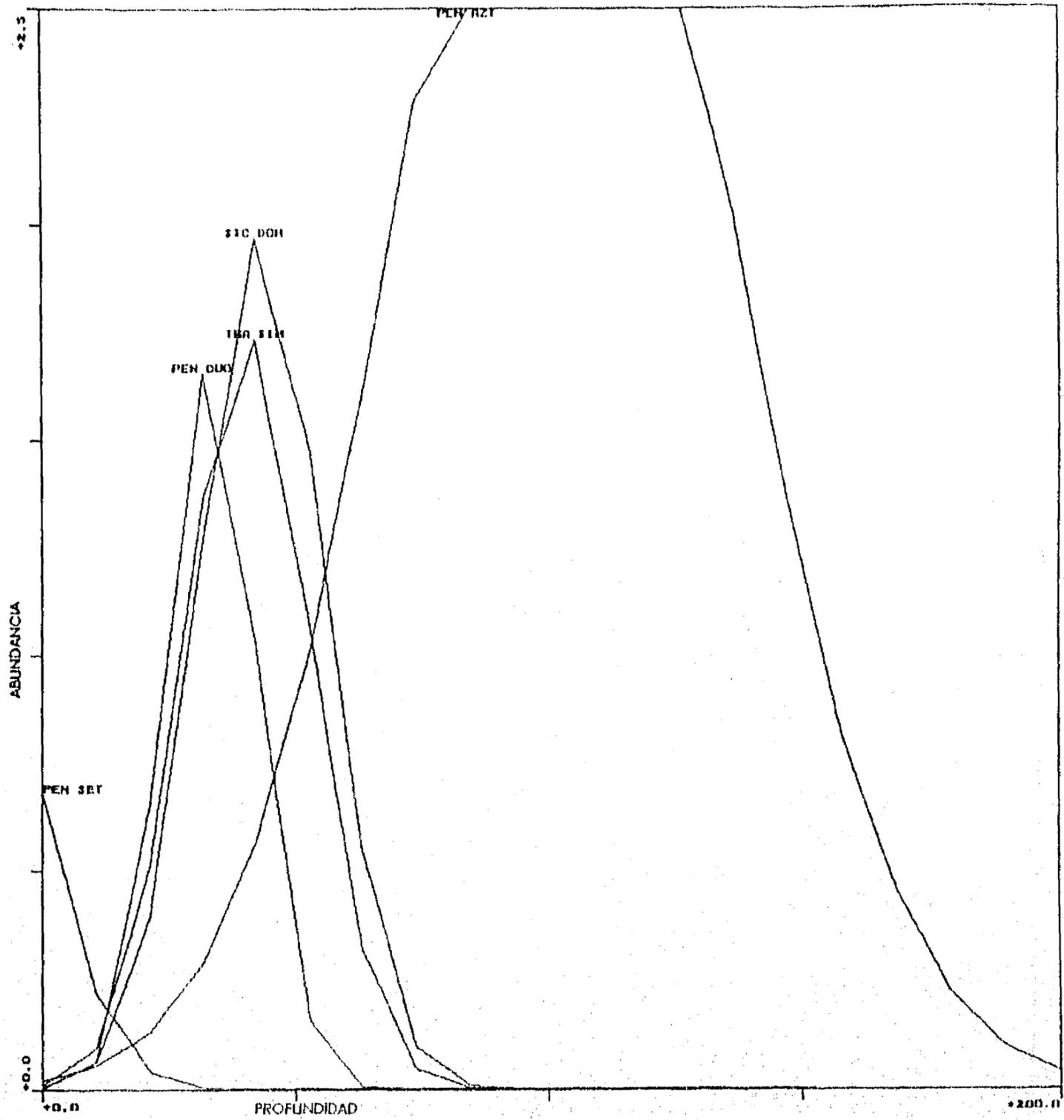


Fig. 65.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 93 (MOPEED7).

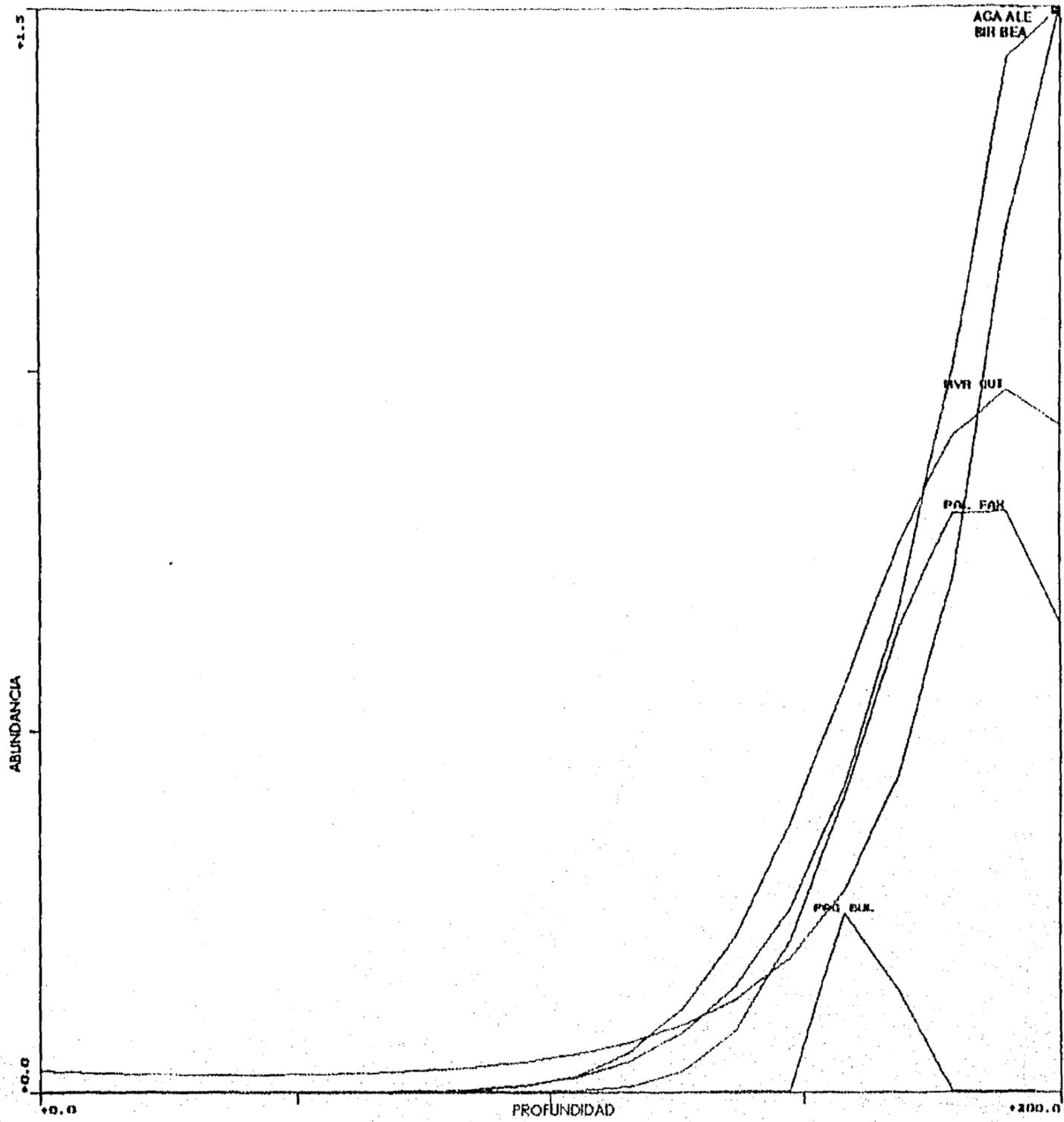


Fig. 66.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 93 (MOPEED7).

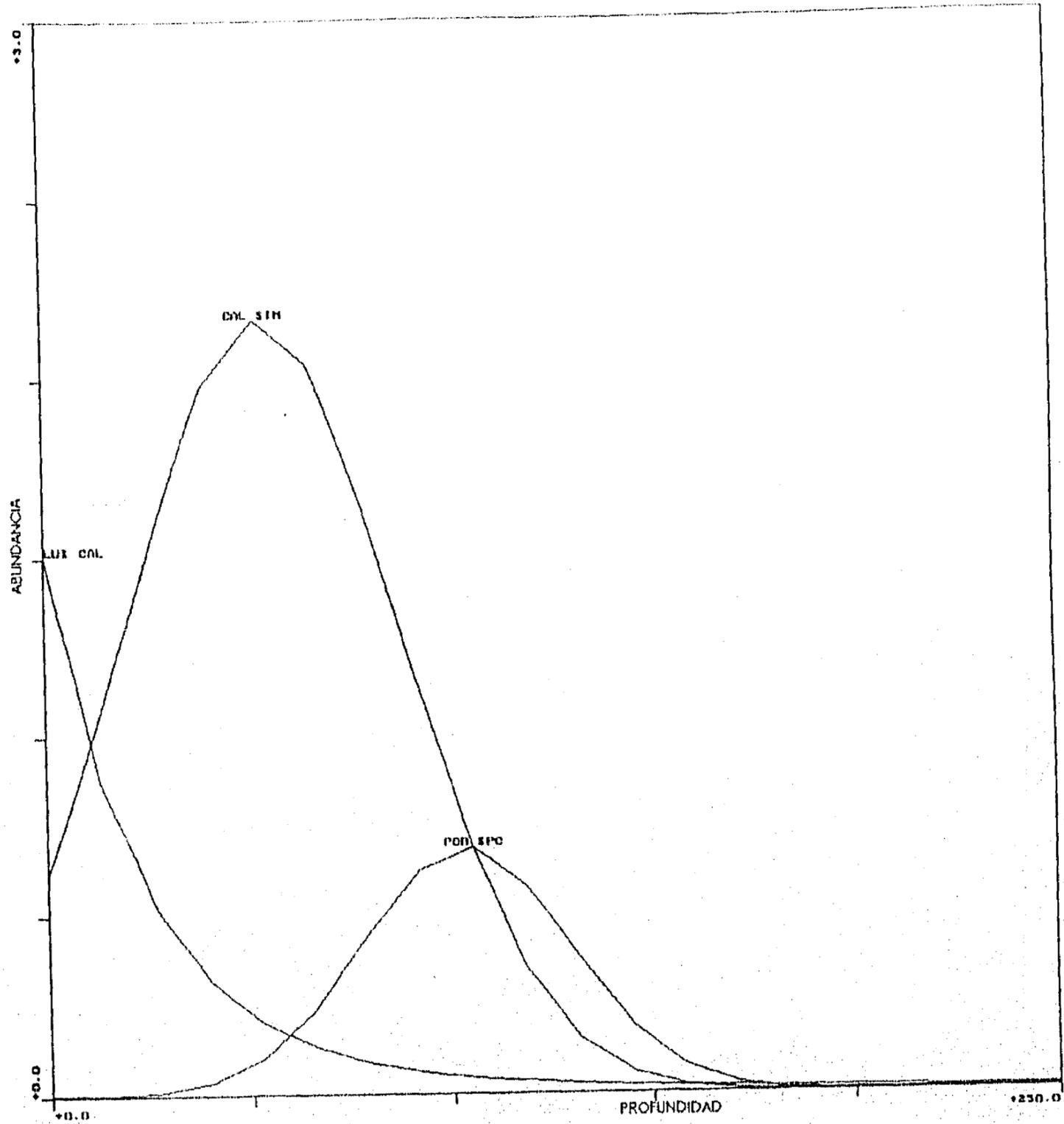


Fig. 67.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Verano 93 (MOPEED7).

un óptimo en profundidades menores a los 20 m, al igual que en las demás estaciones del año *S. chydæa* por su parte presenta un intervalo batimétrico más restringido (30-100 m) y cuyo óptimo se ubica a 60 m, en cambio el patrón de distribución de *S. empusa* no presenta un óptimo aparente aunque la abundancia disminuye después de los 80 m. *P. spinicarpus* también presenta un intervalo más restringido (70-160 m) aunque el óptimo se presenta como en casos anteriores a los 100 m. En los camarones (Fig. 69), *P. duorarum*, *P. setiferus*, *T. similis* y *S. dorsalis*, se observan intervalos batimétricos más restringidos, *P. setiferus* (0-40 m), *P. duorarum* (0-70 m) y *P. aztecus* (40-85 m) en comparación con los demás períodos, y los óptimos se localizan a profundidades entre los 20, 40 y 60 m, respectivamente. En el caso de *S. vioscai* no se observa una disminución en la amplitud del intervalo batimétrico y el óptimo al parecer se presenta a los 100 m. *S. dorsalis* y *T. similis* (Fig. 69), también muestran intervalos más reducidos (0-60 m y 0-100 m, respectivamente) con óptimos en su distribución a 40 m para la primera y 60 m para la segunda. En las especies del estrato profundo *M. quinquespinosa*, *A. alexandri*, *E. microphthalma* (Fig. 70), se detecta que el intervalo de la distribución batimétrica se amplía (60-250 m) en comparación con las demás estaciones del año, aunque sus óptimos se mantienen a profundidades de 150 m. Es de notarse que *S. beauii* que en las demás campañas oceanográficas

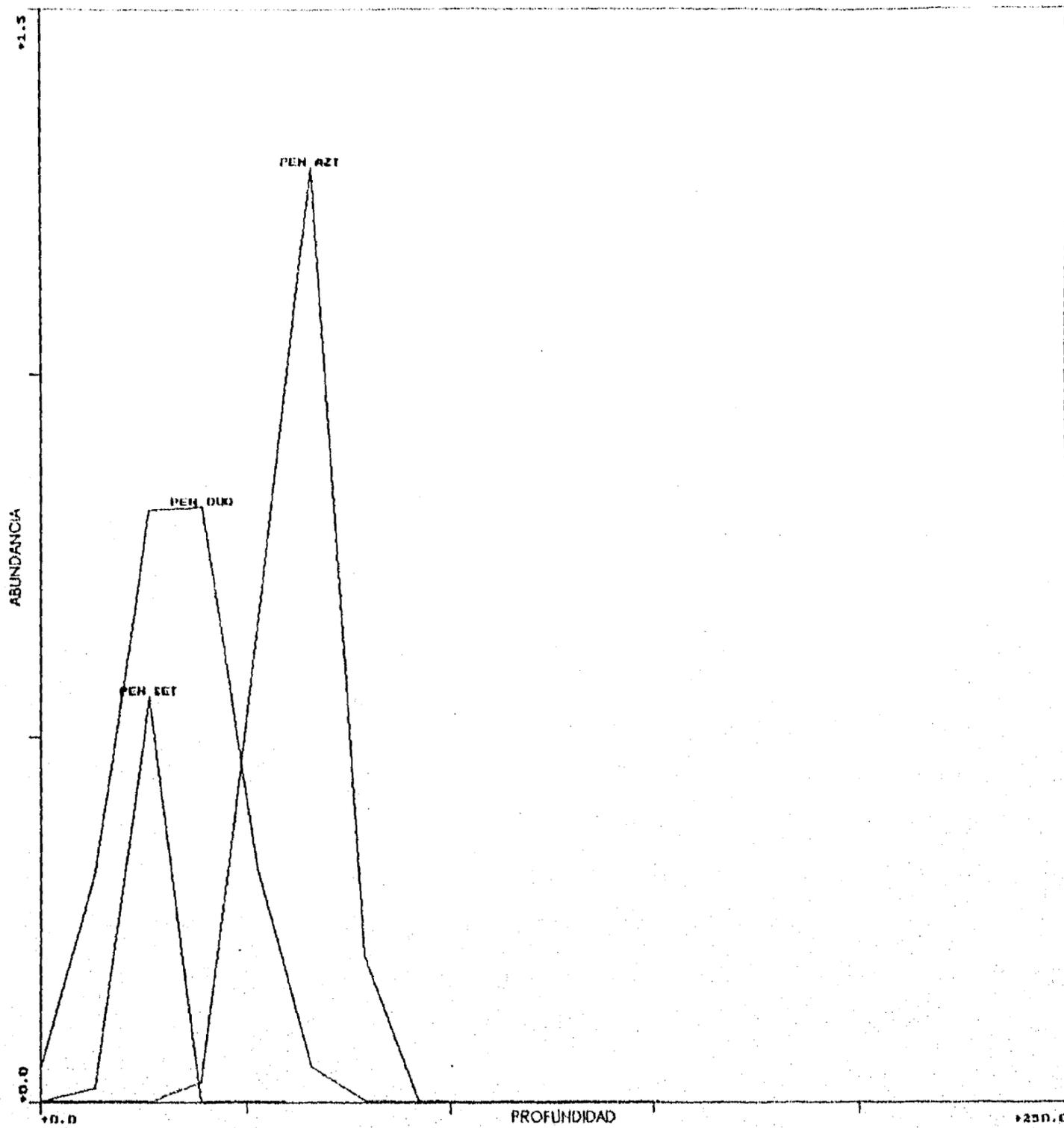


Fig. 68.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Otoño 92 (MOPEED4).

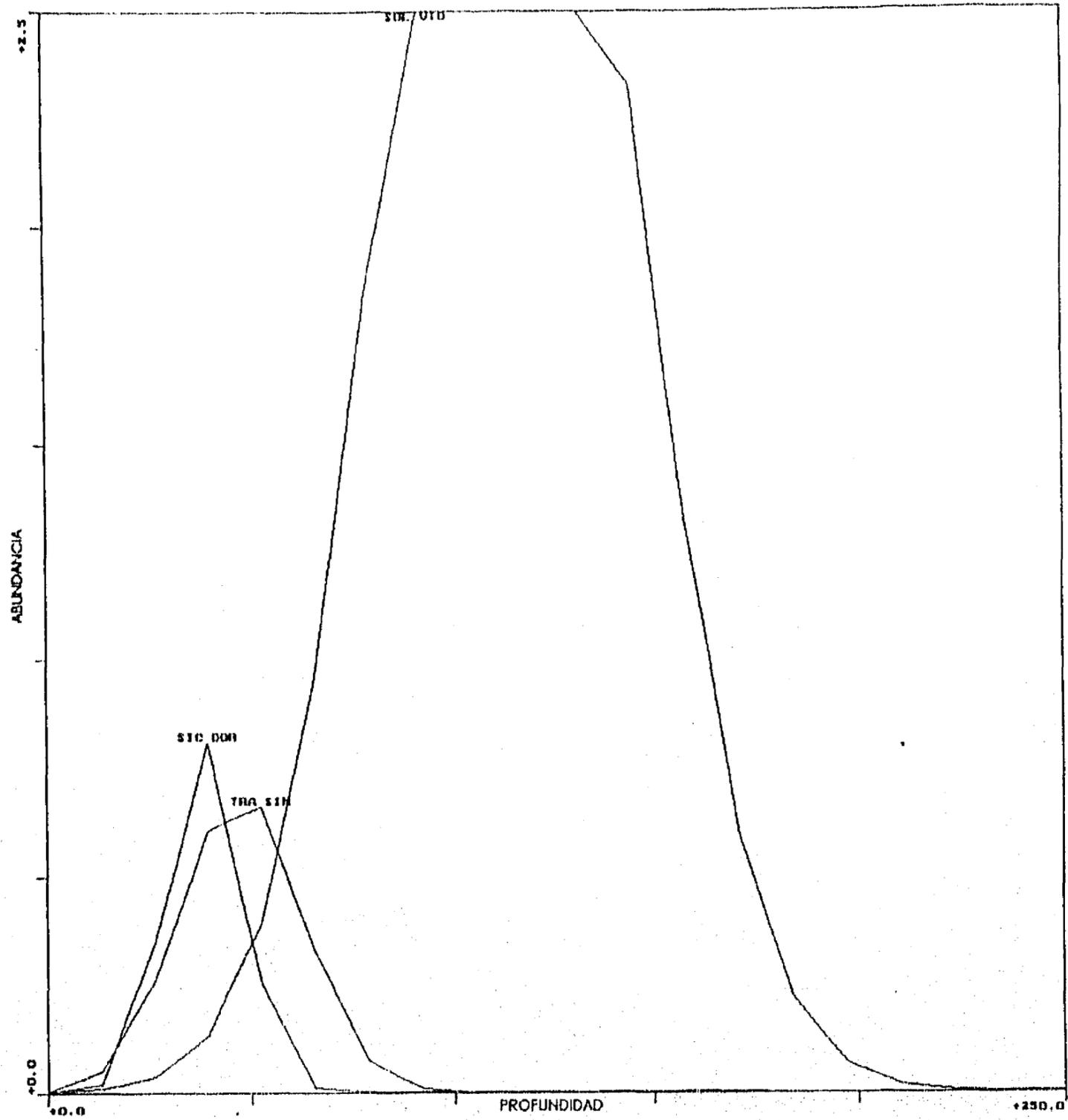


Fig. 69.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Otoño 92 (MOPEED4).

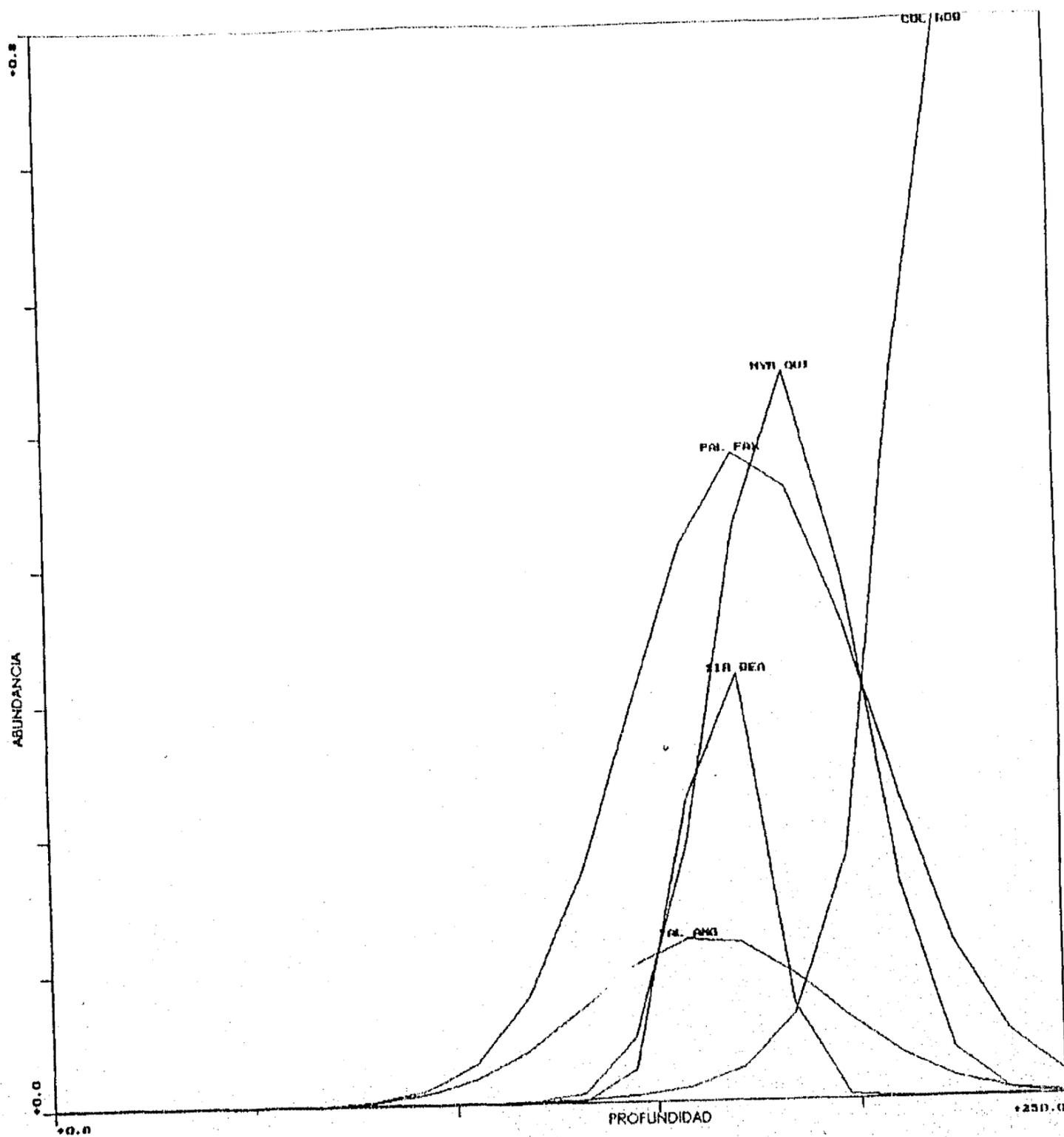


Fig. 70.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Otoño 92 (MOPEED4).

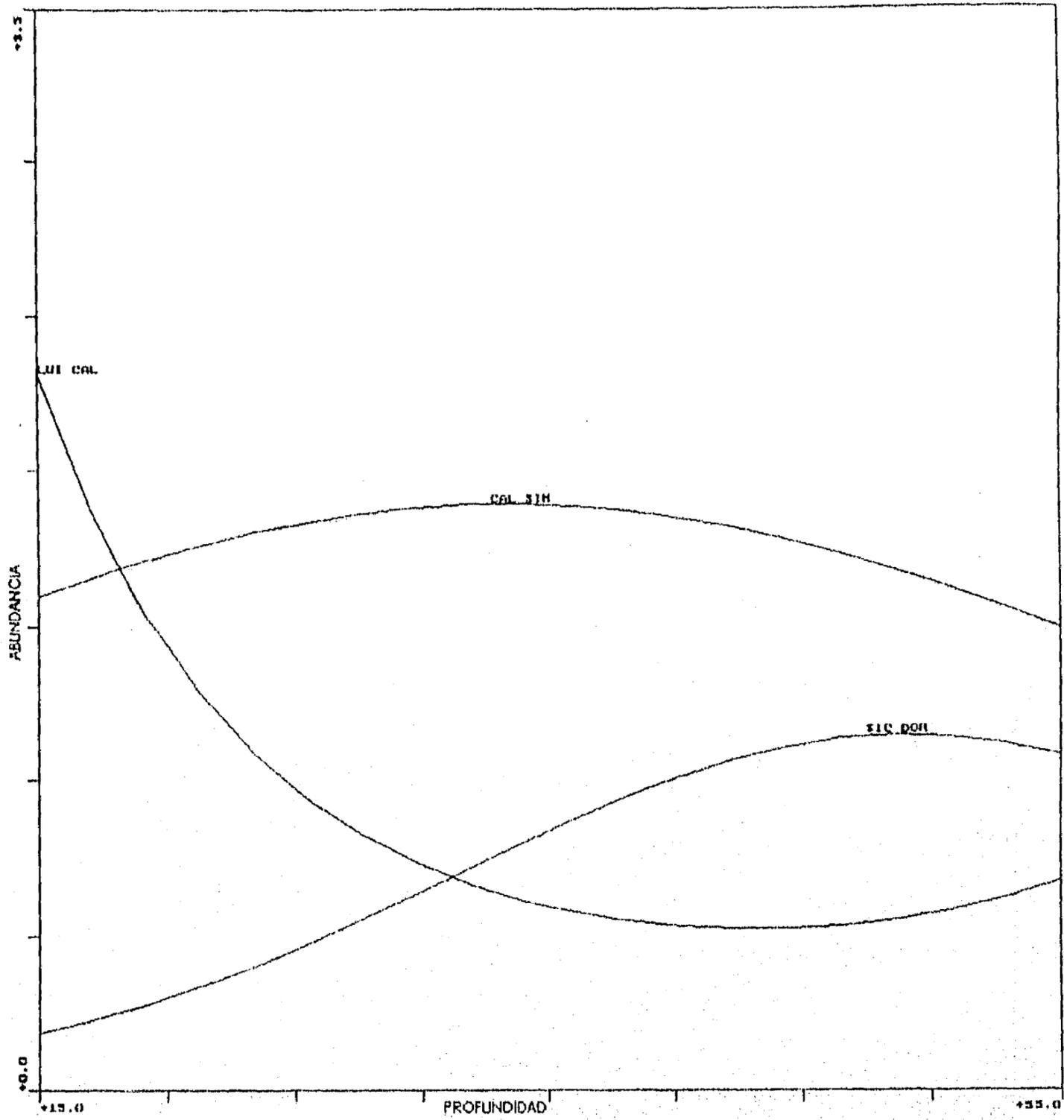


Fig. 71.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Otoño 93 (MOPEED8).

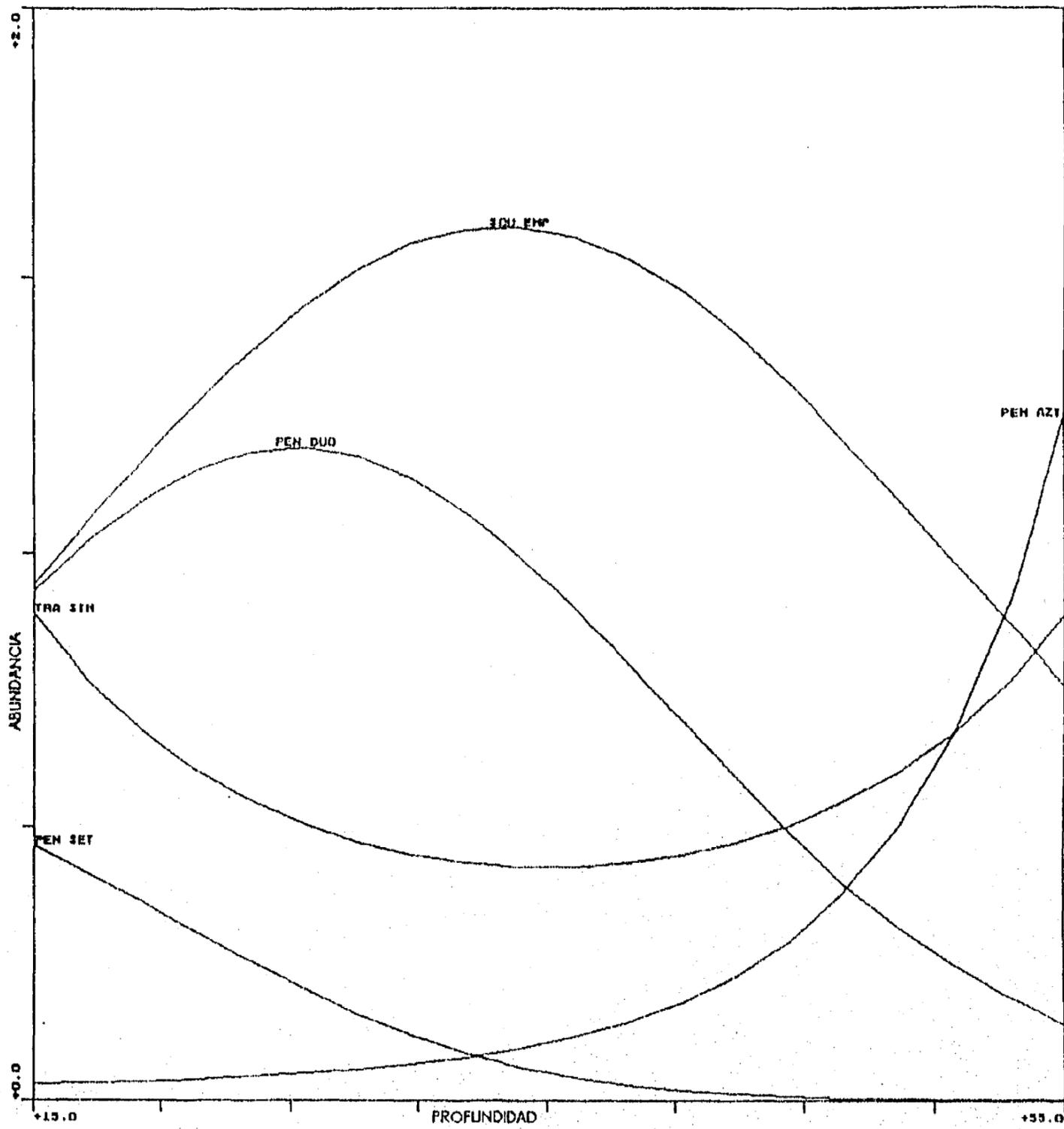


Fig. 72.-Modelos de respuesta de las especies con respecto al gradiente profundidad Otoño 93 (MOPEED8).

Variación de la abundancia de las especies en los diagramas de ordenación.

Con el objeto de analizar las variaciones de la abundancia con respecto a las variables ambientales se construyeron diagramas donde se representó la abundancia para cada especie con base en los valores de estas en el análisis de ordenación. Con este motivo, se consideraron únicamente a las especies más abundantes y para cada una de ella se analizaron las variaciones espacio-temporales.

Luidia clathrata

Esta especie es la más numerosa en todas las campañas oceanográficas y presenta diferencias en los valores de abundancia a través de los distintos períodos climáticos. En invierno (Fig. 73) este asteroideo, presenta valores de abundancia altos (3.5) en profundidades menores a los 50 m, principalmente sobre sustratos carbonatados, los más bajos (0.5) se observan en el estrato de profundidad media y en sustrato con limo y arcilla transicional.

En invierno 93 (Fig. 74), esta especie presenta valores de 4.2 en los estratos somero y medio sobre sustratos carbonatados y con limo y arcilla transicional, mientras que valores de 0.6 se registran en el estrato profundo.

En primavera 92 (Fig. 75), los valores disminuyen a 2.5 en el estrato somero sobre sustratos intermedios entre

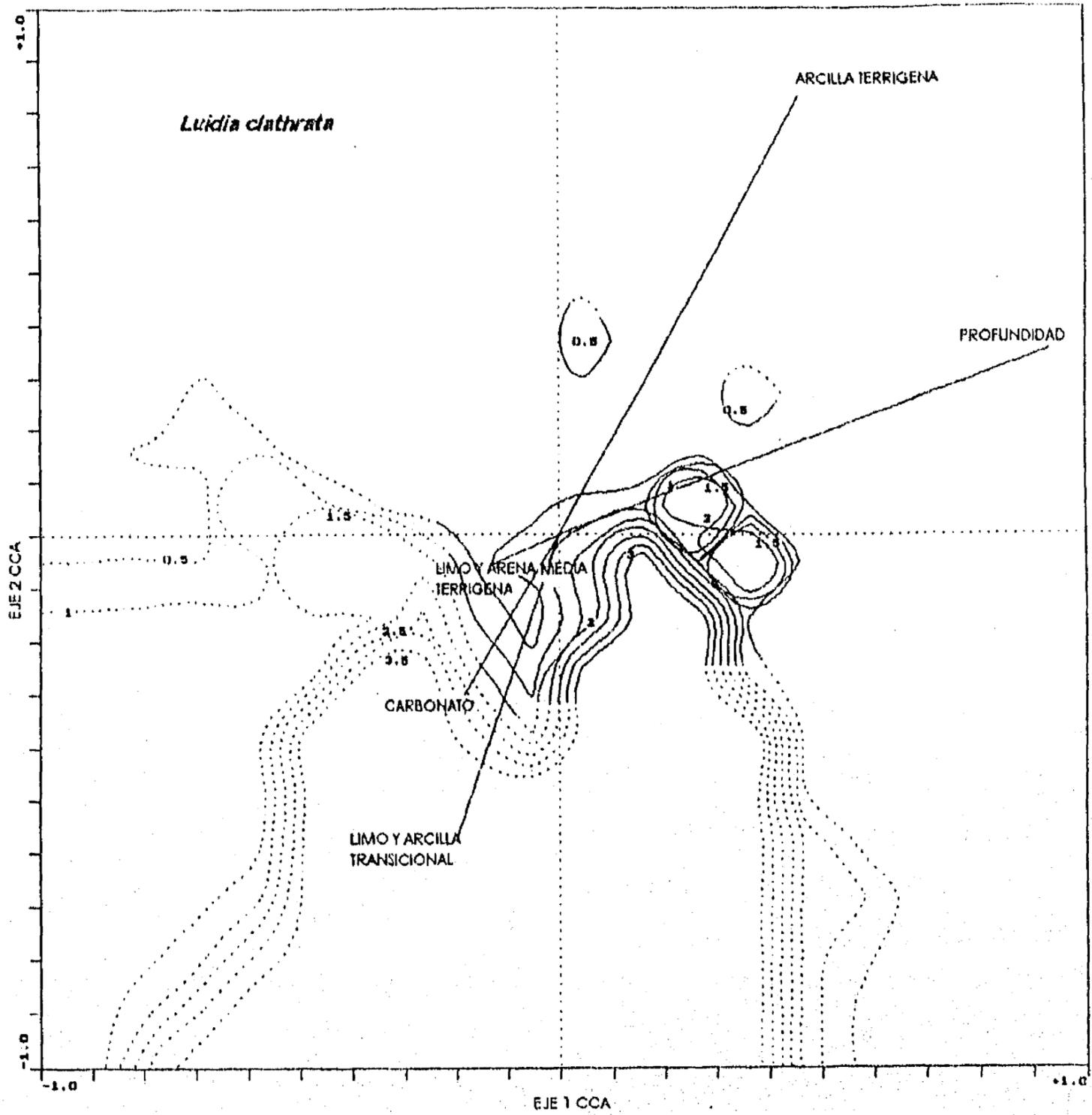


Fig. 73.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

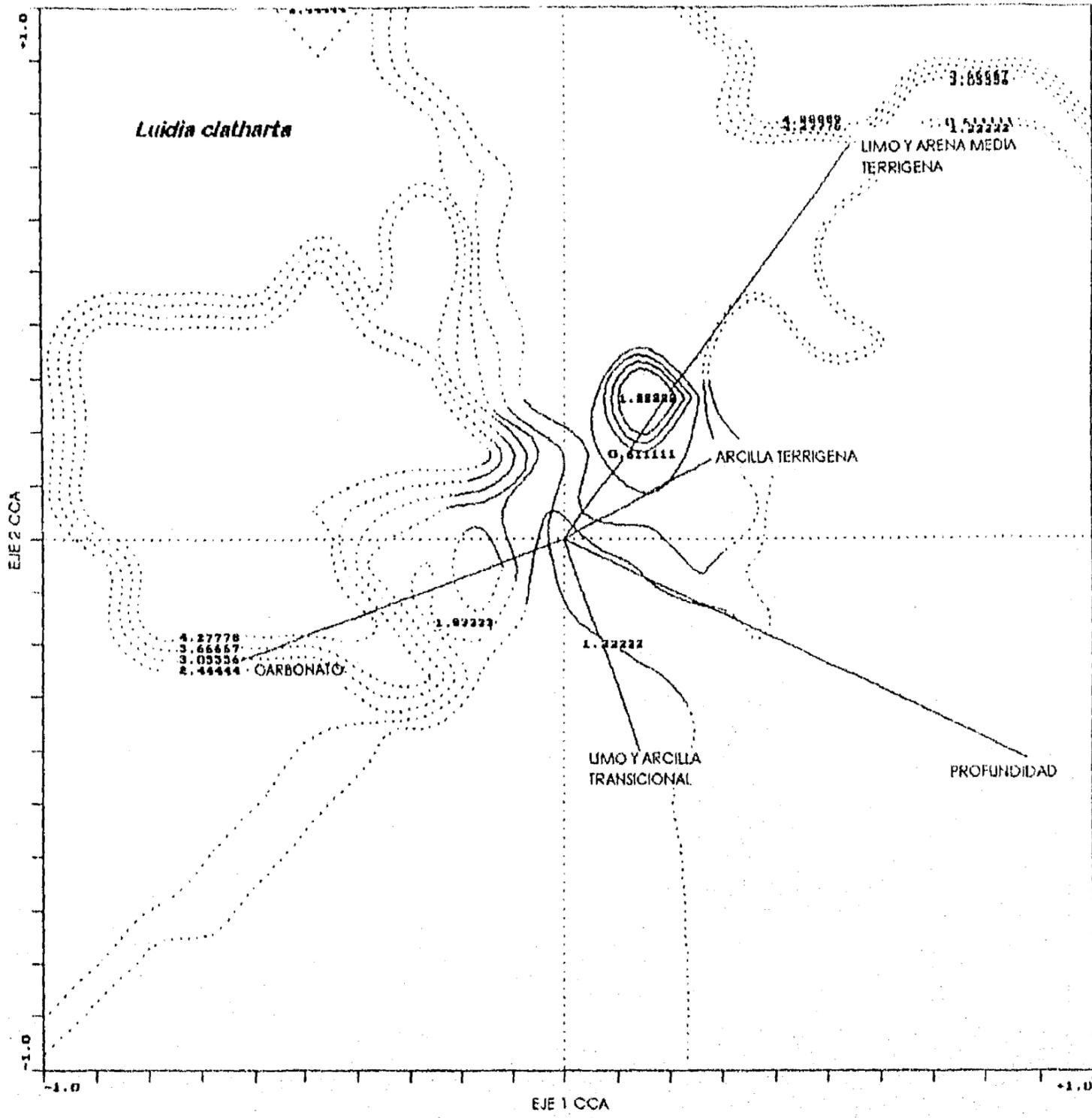


Fig. 74.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

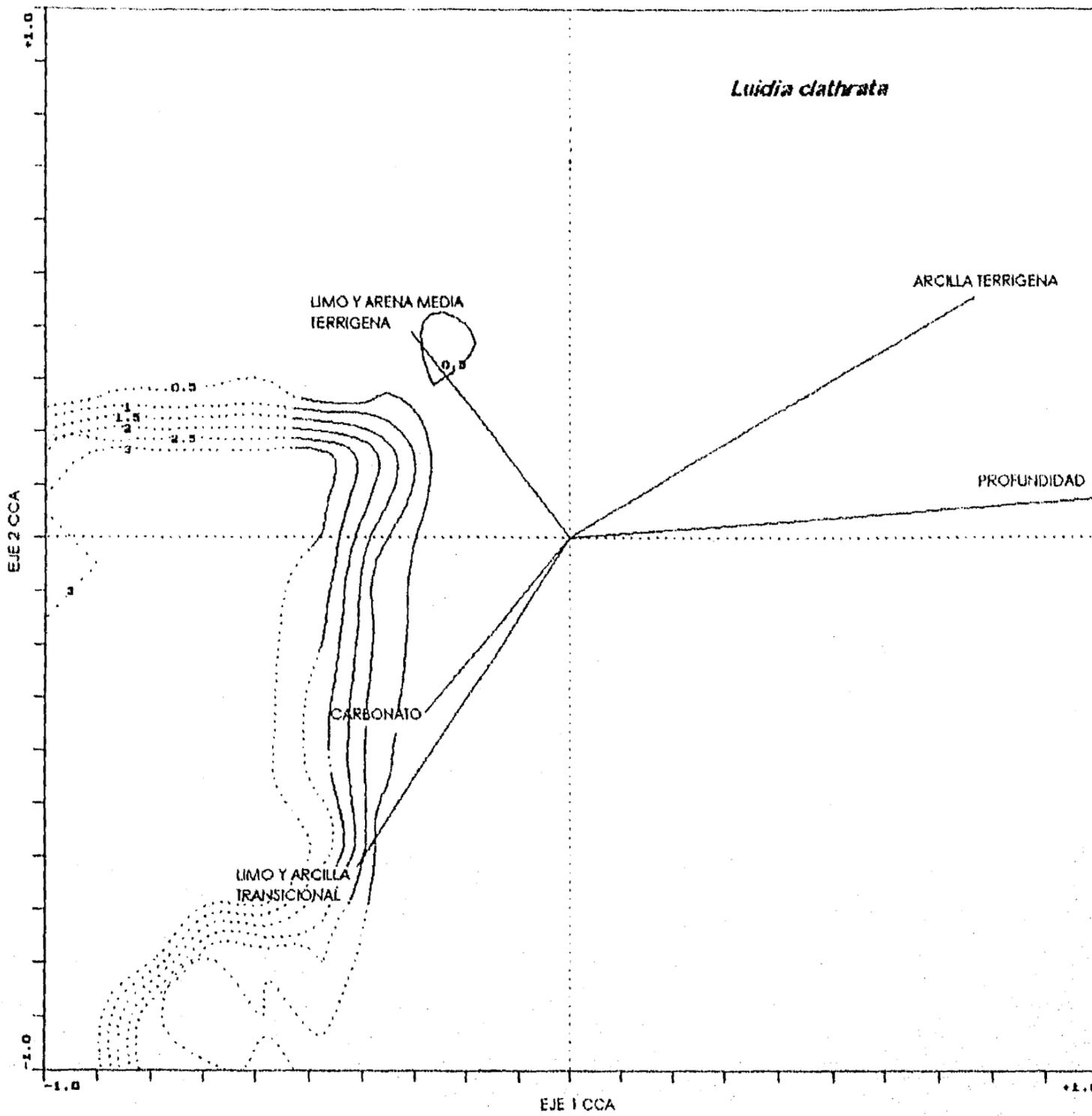


Fig. 75.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

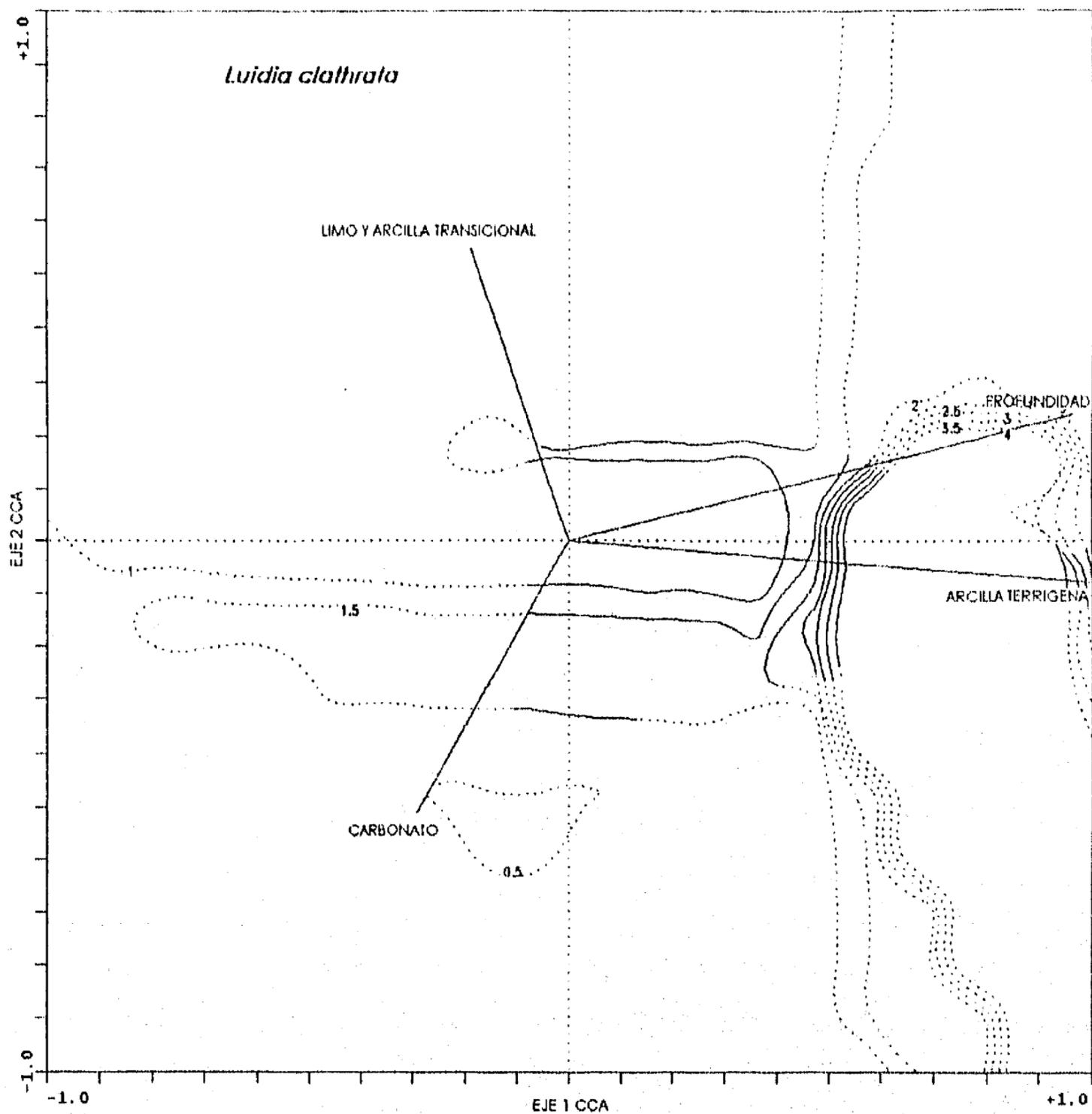


Fig. 76.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

carbonatos y limo y arena media terrígena, en los estratos de profundidad medio y profundo no se observa la presencia de esta especie; sin embargo, en primavera 93 (Fig. 76) valores de abundancia alta (3.0 a 4.0) se localizan en profundidades mayores a los 100 m y en sustrato con arcilla terrígena, mientras que los valores bajos (0.5) se observan en el estrato somero sobre sustrato carbonatado.

En verano 92 (Fig. 77) los valores más altos de abundancia (4.8) se ubican en el estrato somero sobre sustratos con limo y arcilla transicional; éstos disminuyen hasta valores de 1.2 en hábitats limo y arena media terrígena. Durante verano 93 (Fig. 78), los valores de abundancia para esta especie son más o menos constantes y se distribuyen a todo lo largo del gradiente profundidad, con cierta tendencia a presentar valores más altos (0.97) sobre sustratos con limo y arcilla transicional y carbonatados.

Para otoño 92 (Fig. 79), los valores de mayor abundancia (1.8) se localizan a profundidades someras y sobre sustratos con bajo contenido de carbonato. En otoño 93 (Fig. 80), las mayores abundancias (2.5 a 3.0) se ubican en el estrato medio de profundidad y sobre sustratos con alto contenido de carbonato.

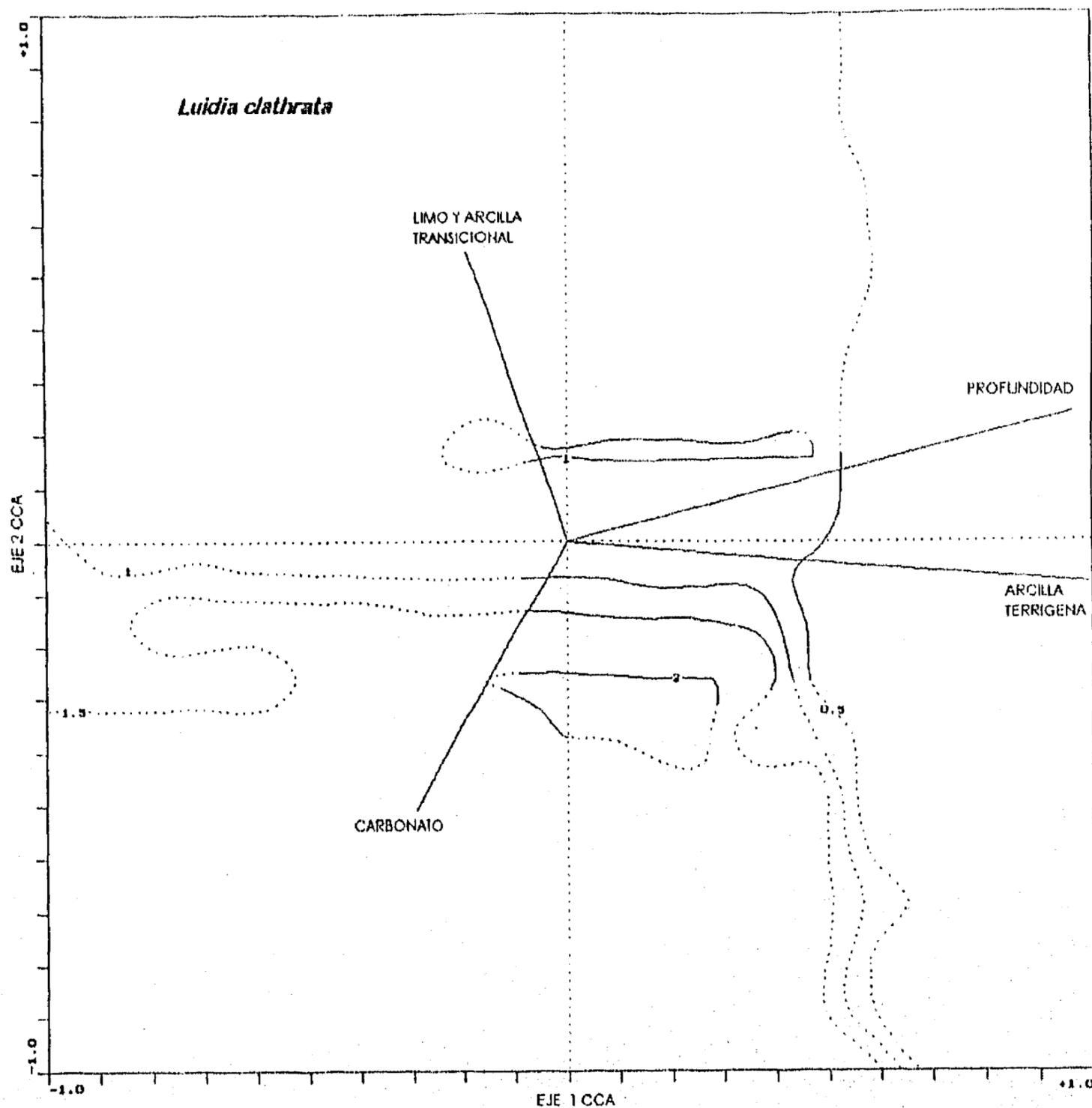


Fig. 77.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

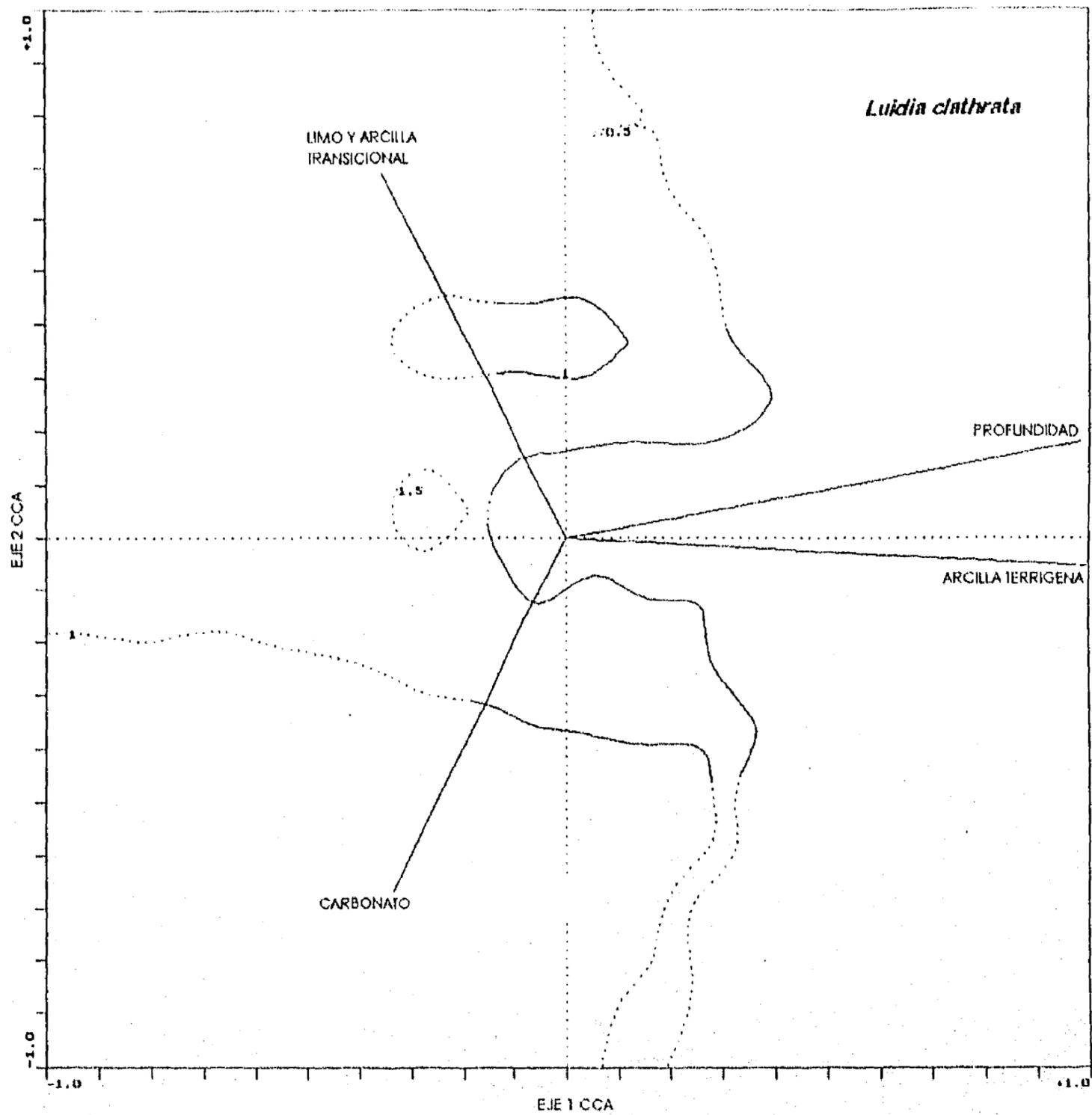


Fig. 78.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

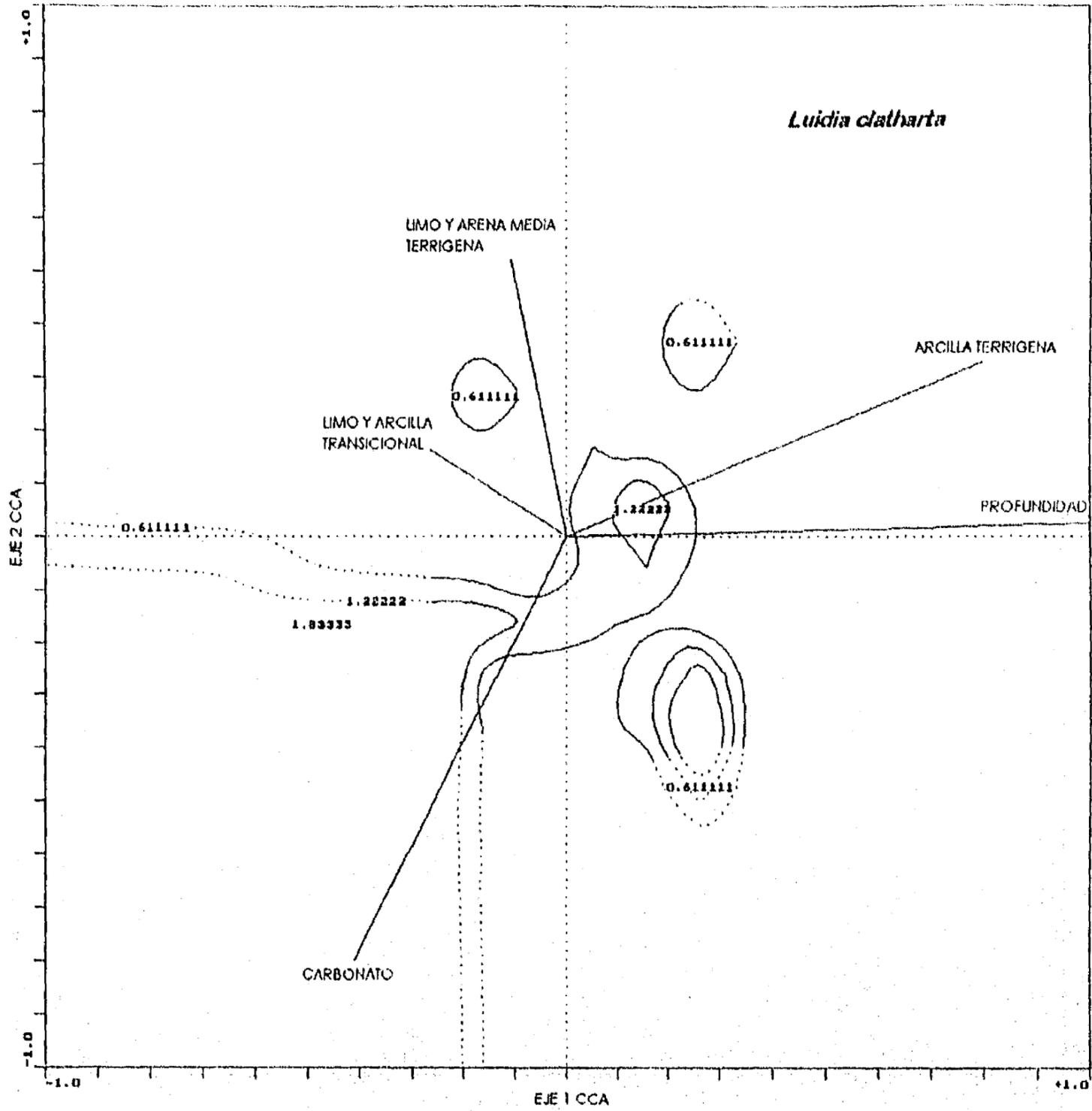


Fig. 79.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

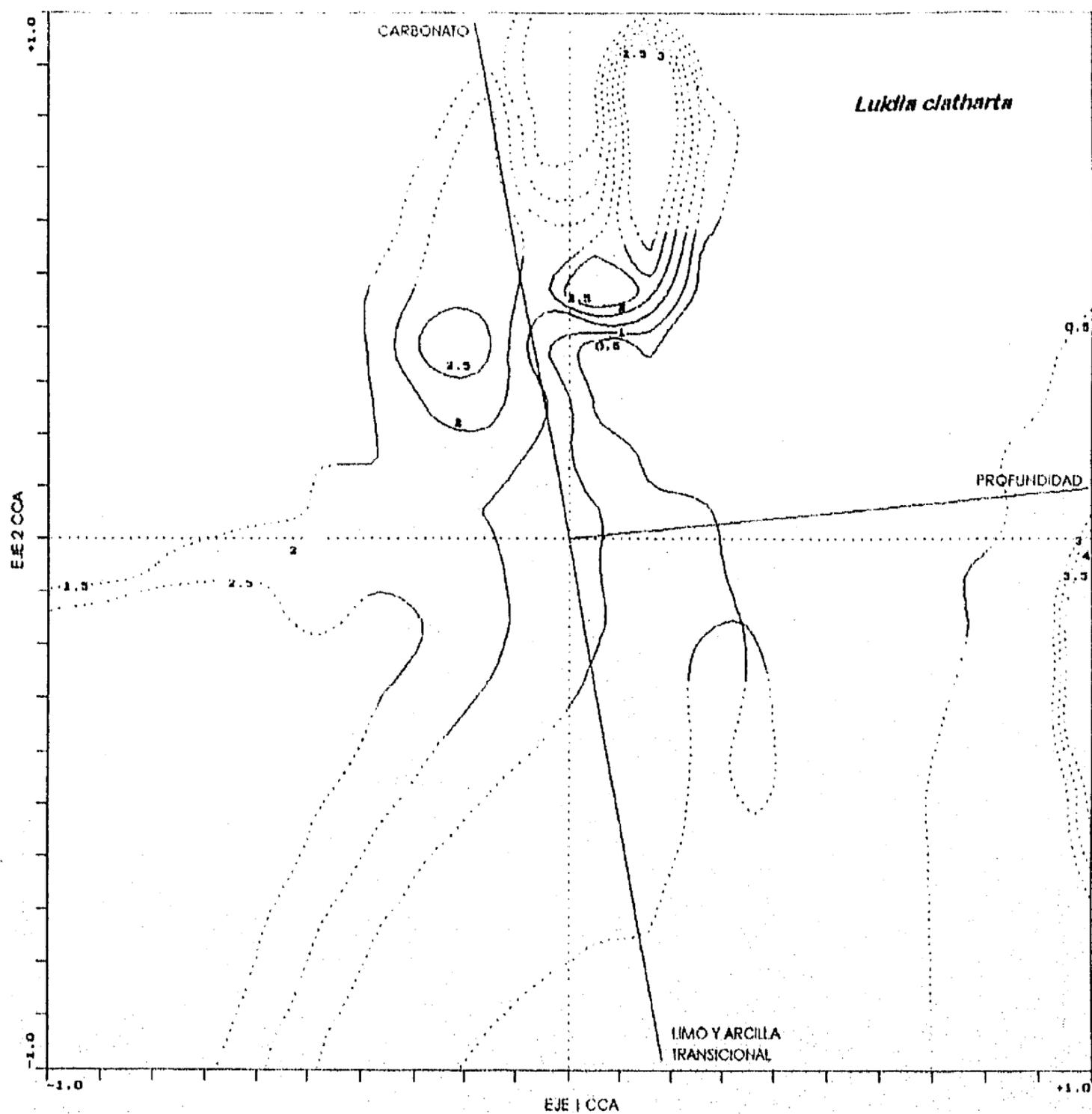


Fig. 80.-*Luidia clathrata* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

Callinectes similis

Este portúnido es la segunda especie en orden de abundancia y se localiza con mayor frecuencia a profundidades medias y en hábitats con limo y arcilla transicional. En invierno 92 (Fig. 81) esta especie presenta valores de mayor abundancia (1.5 a 2.5) en el estrato somero en sustratos con alto contenido de carbonato. En invierno 93 (Fig. 82), los valores más altos (1.5 a 2.0) se ubican en el estrato medio de profundidad y sobre sustratos con bajo contenido de carbonato, los más bajos (0.5) se detectan en el estrato somero y sustrato carbonatado.

Para primavera 92 (Fig. 83), las mayores abundancias (1.5 a 2.0), se ubican en los estratos de profundidad somero y medio sobre sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y carbonatados, las más bajas (0.5) se observan a profundidades medias y sobre sustratos con alto contenido de limo y arena media terrígena. Para primavera 93 (Fig. 84), los valores de abundancia no se agruparon en el estrato medio como en primavera 92, aunque el valor más alto (2.5) se localizó a profundidades medias con alto contenido de lodo.

En verano 92 (Fig. 85), se detectan las mayores abundancias (4.2) en el estrato medio y sobre sustratos preferentemente con arcilla terrígena, mientras que en el estrato somero los valores más altos (3.0) se presentan sobre sustratos intermedios entre carbonatos y lodos. Las abundancias más bajas (0.6) se ubican en el estrato

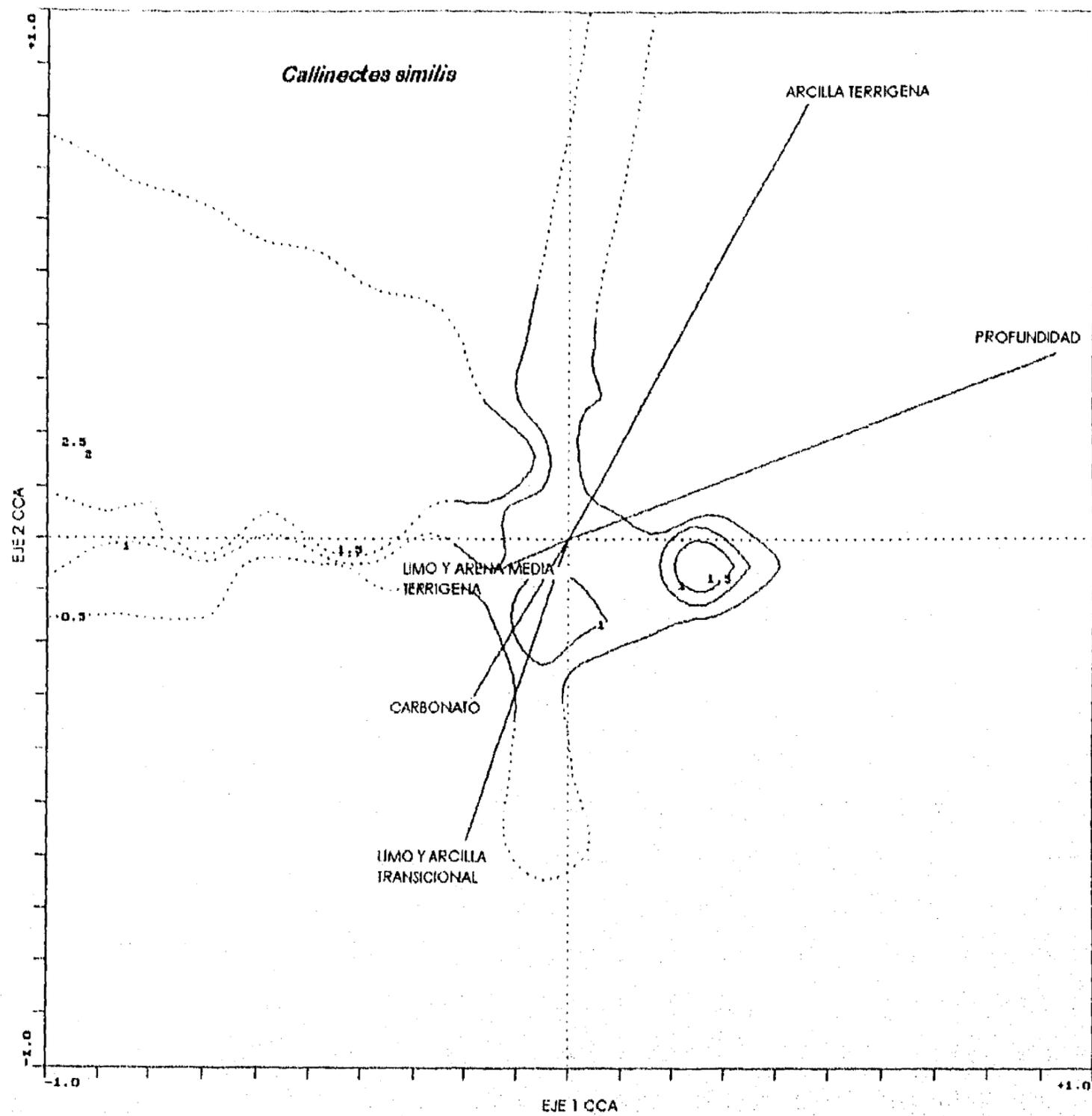


Fig. 81.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

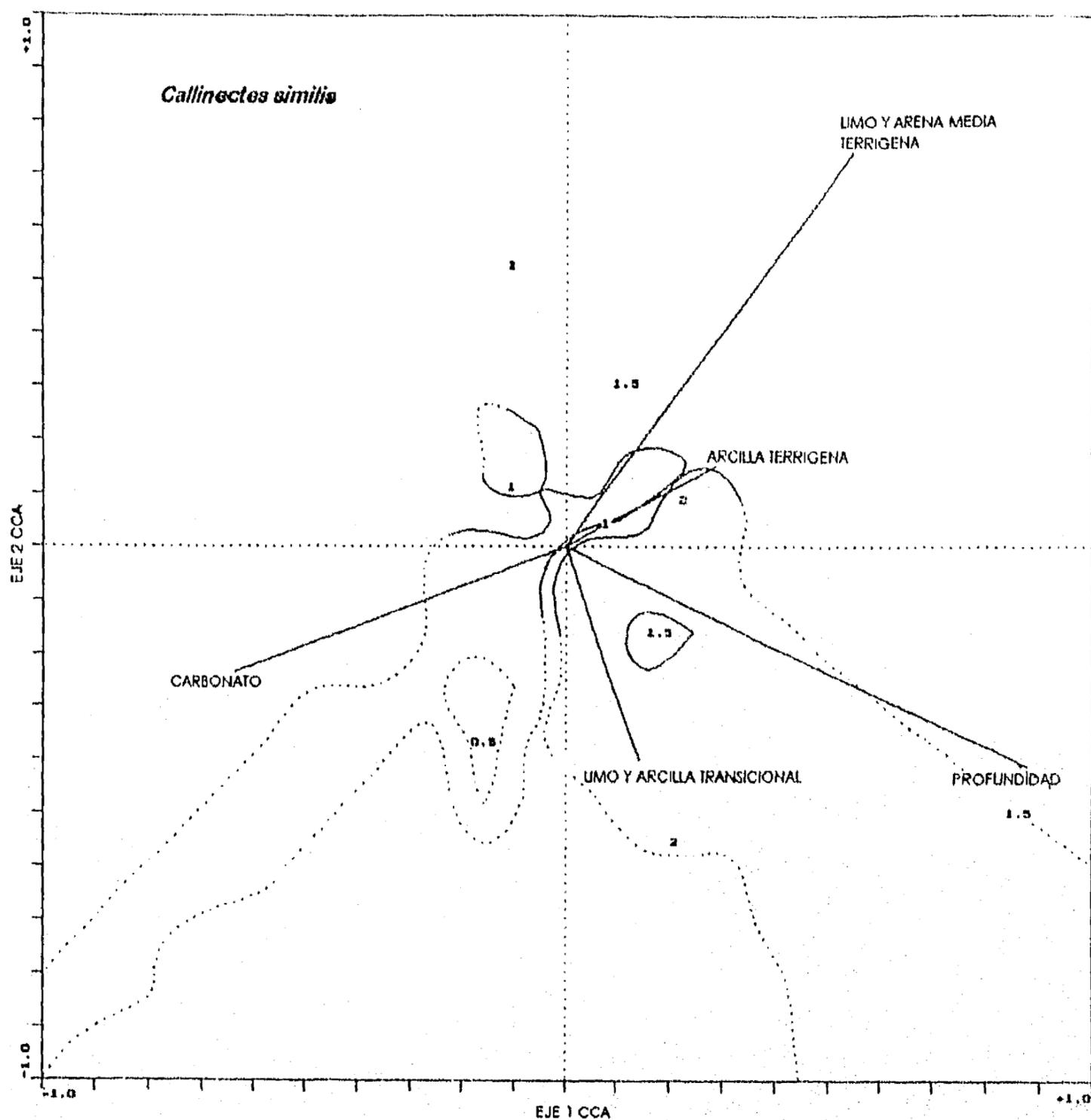


Fig. 82.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

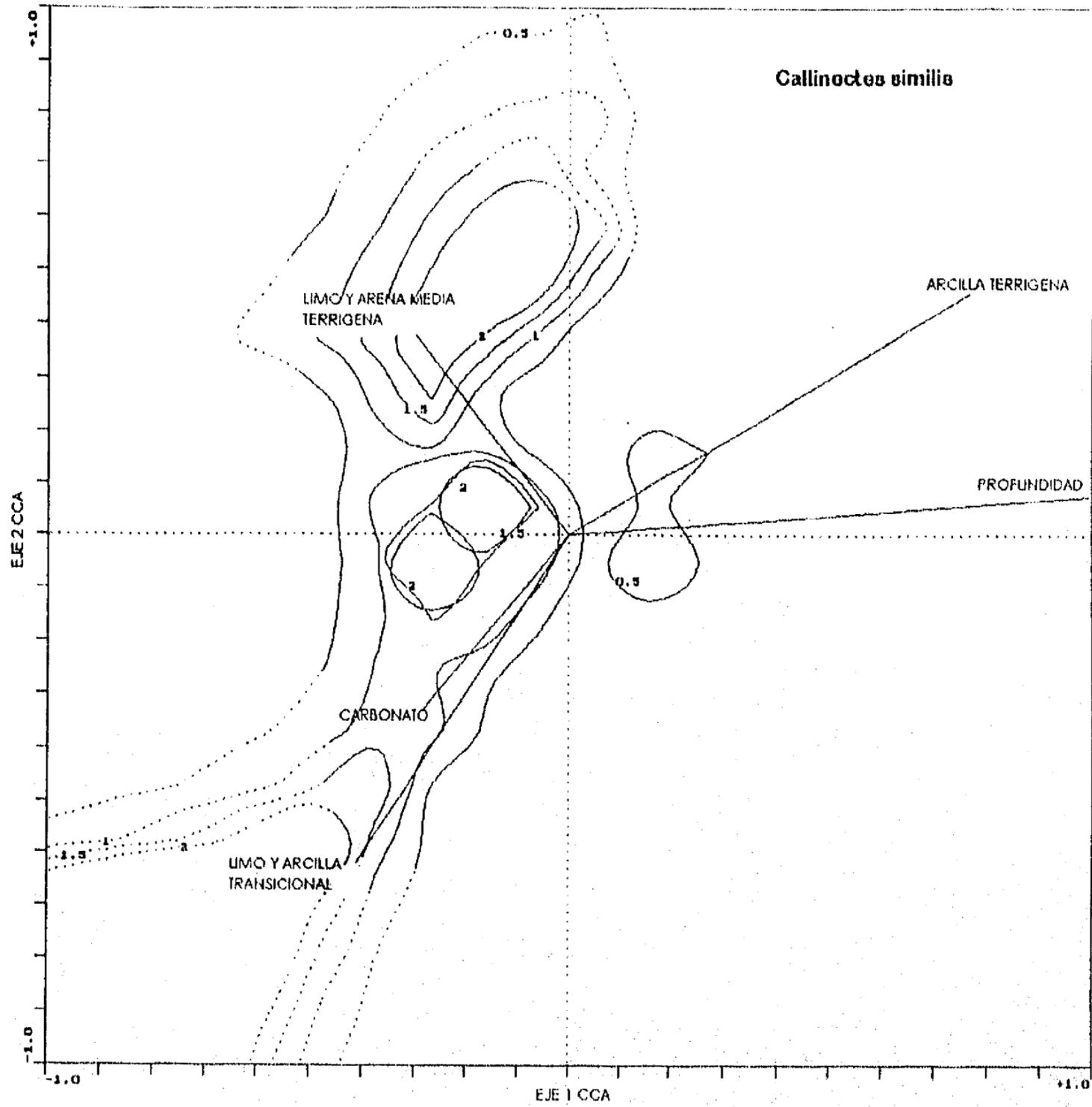


Fig. 83.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

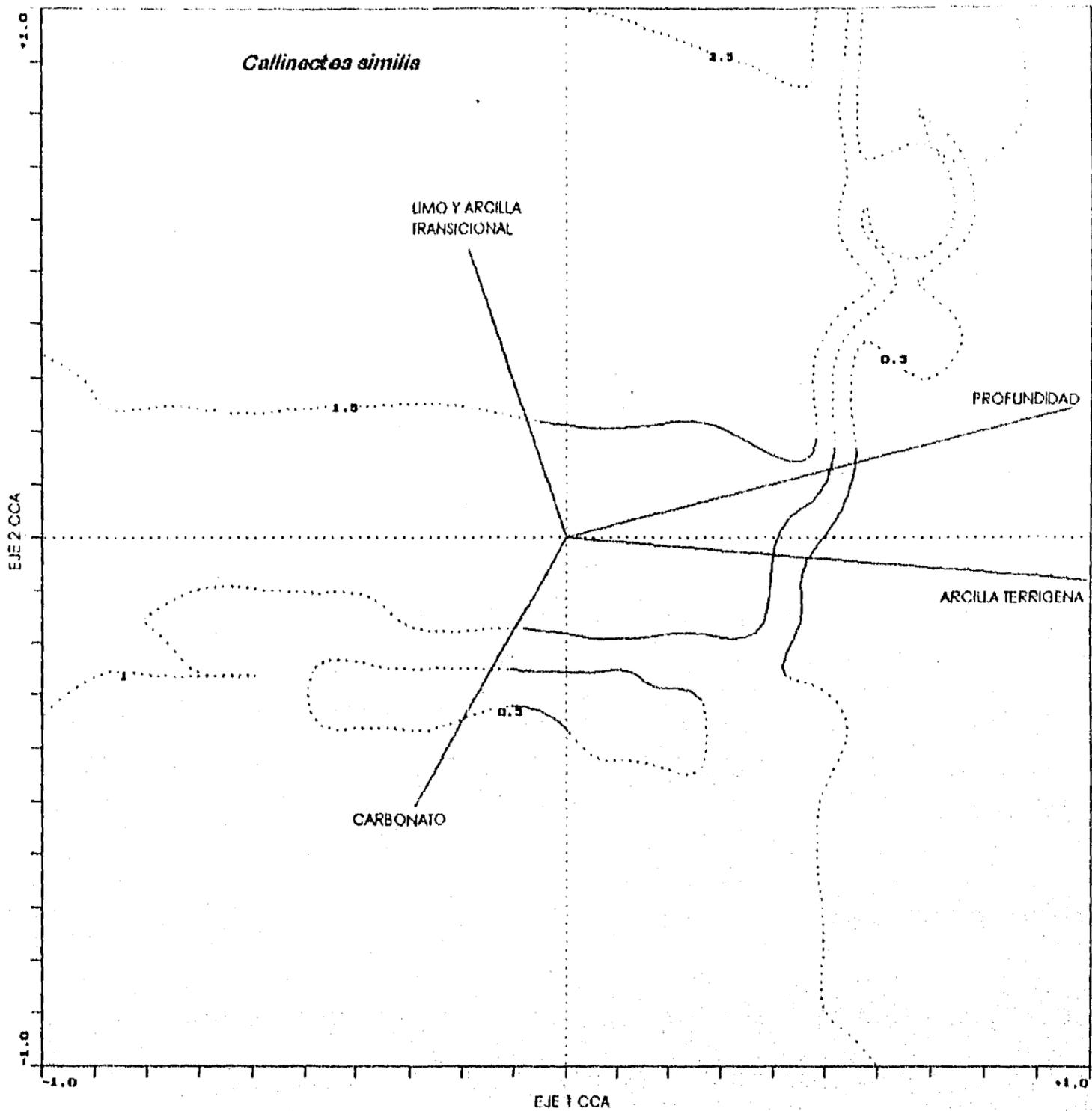


Fig. 84.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

profundo. Para verano 93 (Fig. 86), los valores de mayor abundancia (4.8) se localizaron en la porción media del gradiente batimétrico sobre sustratos principalmente carbonatados, los más bajos (0.6) se presentaron en el estrato somero y sobre sustratos con alto contenido de lodo.

En otoño 92 (Fig. 87), las mayores abundancias (2.0 a 2.5) se ubicaron al igual que en las demás campañas a profundidades medias sobre sustratos intermedios entre carbonatos y lodos. Los registros de abundancia más bajos (0.5) se localizan en los estratos medio y profundo. En otoño 93 (Fig. 88), los valores de abundancia son en general bajos y no se cuenta con registros suficientes sobre la presencia de esta especie, aunque los valores más altos (2.0 a 2.5) se presentan en profundidades medias y sobre sustratos con bajo contenido de carbonatos.

Penaeus duorarum

P. duorarum dentro de los peneidos es el más abundante, se localiza en zonas someras y hábitats intermedios entre carbonatos y lodos.

En invierno 92 (Fig. 89), los valores de mayor abundancia (2.5 a 3.5) se localizan a profundidades someras y sustratos con limo y arcilla transicional. Las menores abundancias (0.5 a 1.0) se detectan a profundidades medias, y sobre sustratos que varían entre limo y arena media terrígena y lodos. Durante invierno 93 (Fig. 90),

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

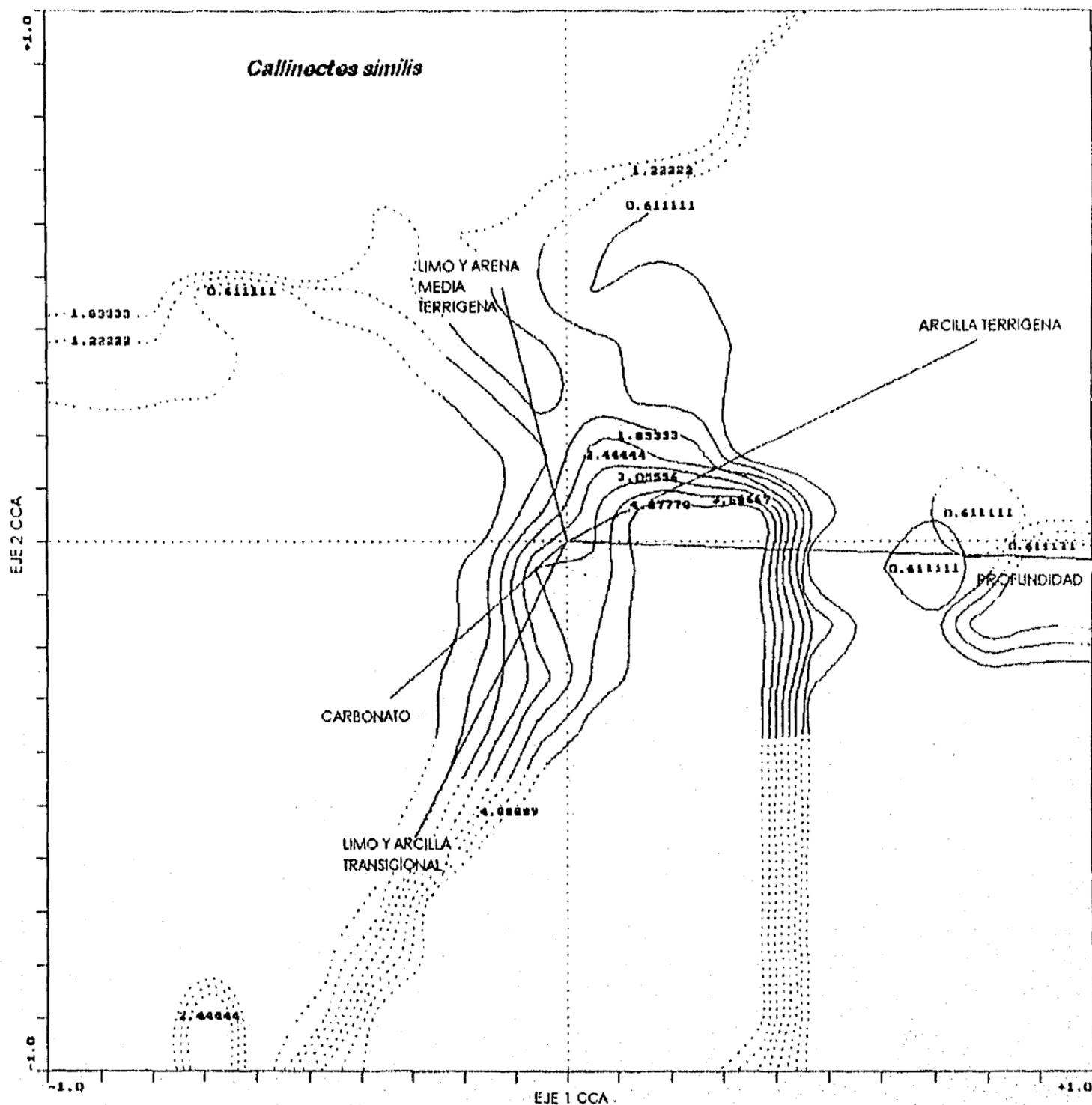


Fig. 85.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

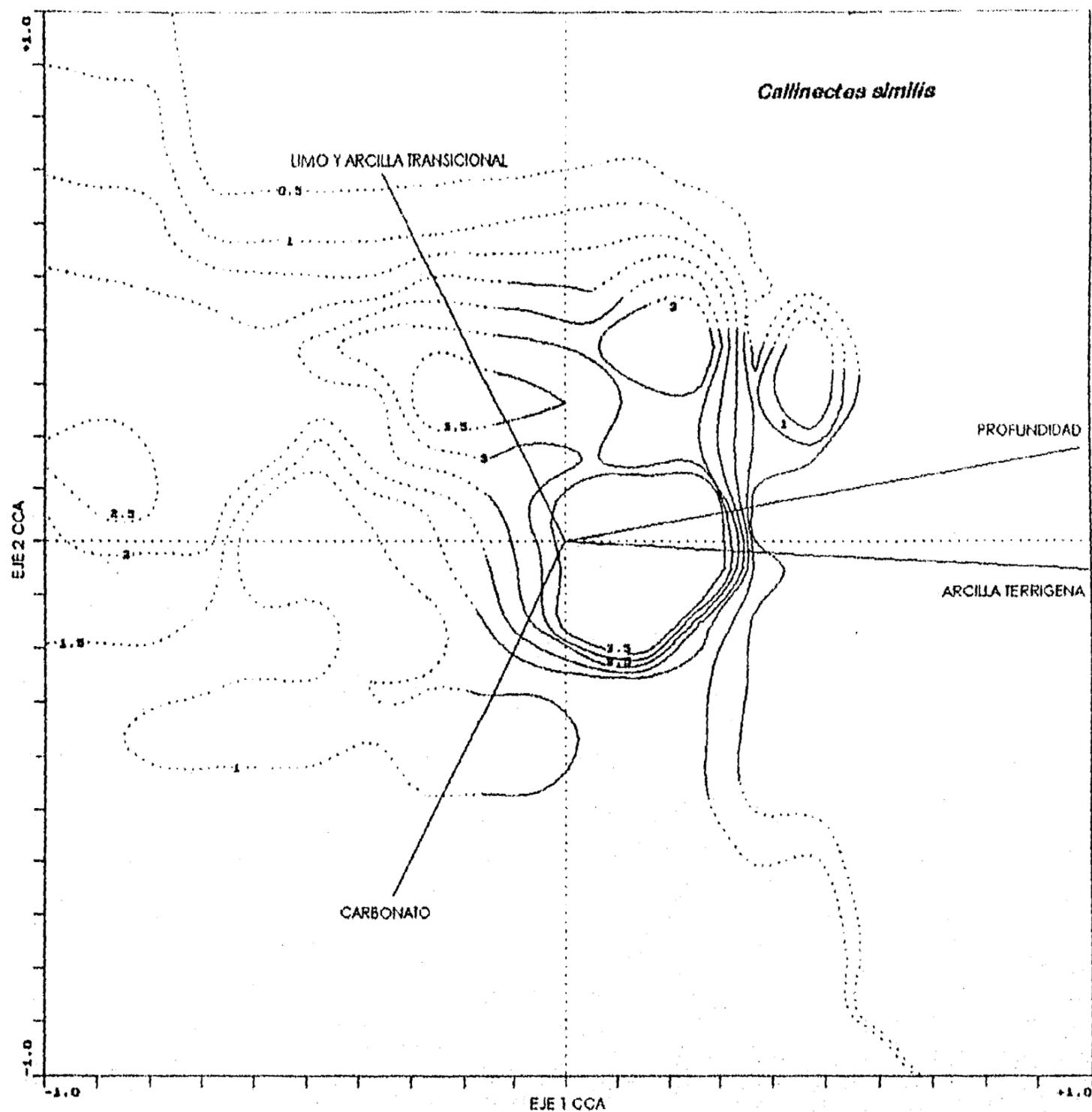


Fig. 86.-*Callinectes similis* Williams distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

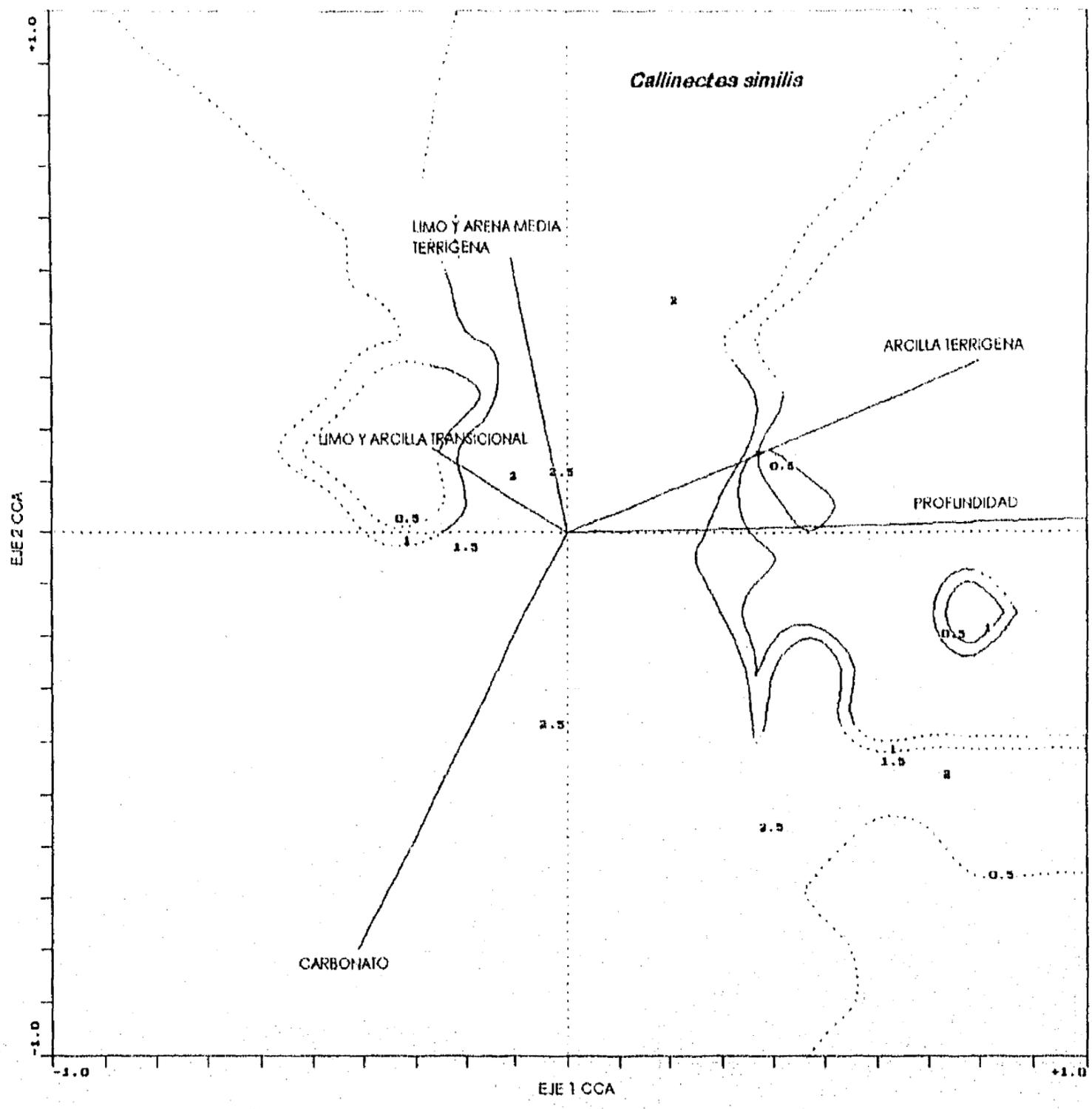


Fig. 87.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

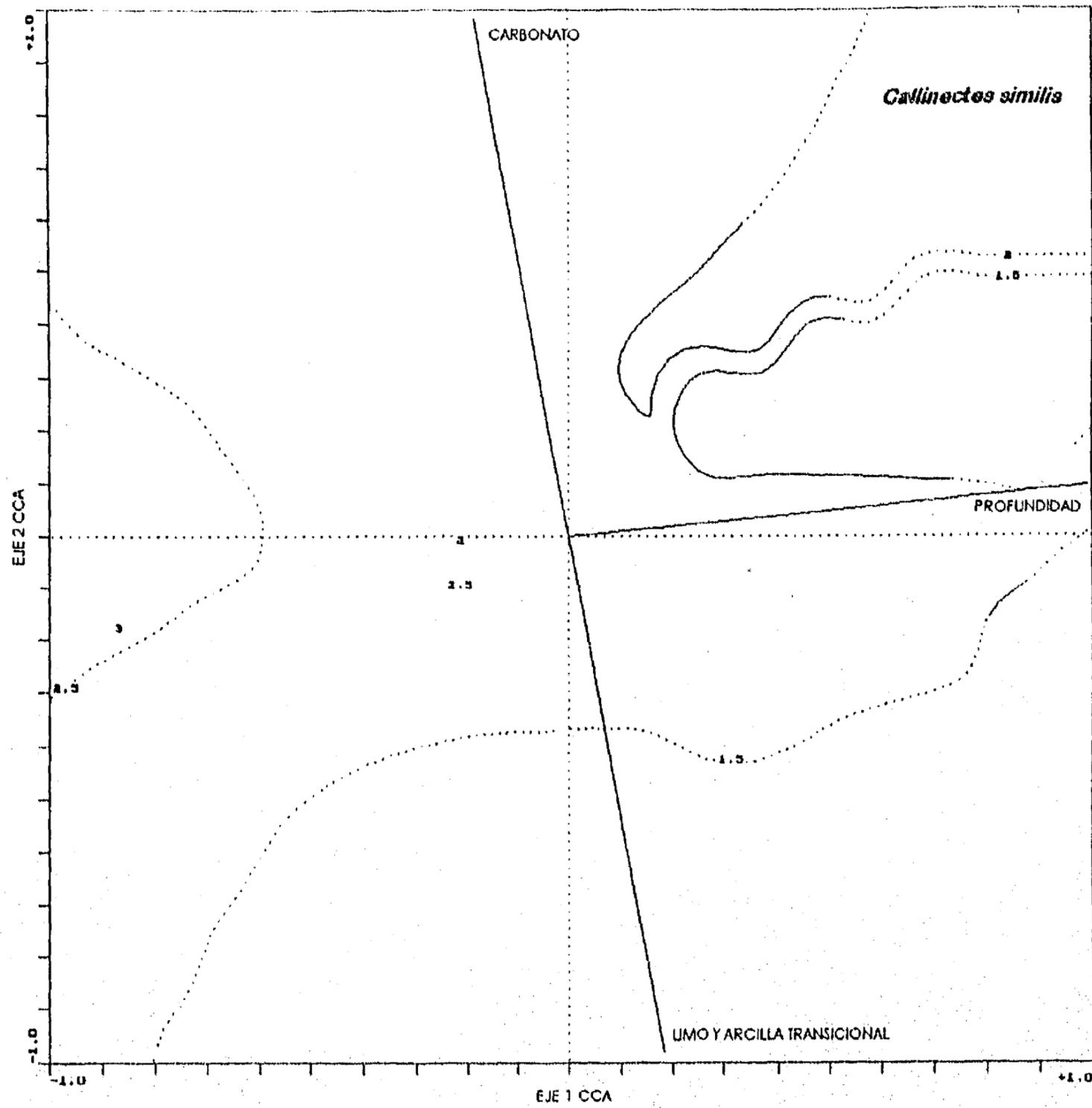


Fig. 88.-*Callinectes similis* Williams, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

al igual que en primavera 92, las mayores abundancias (3.0 a 4.0) se ubican a profundidades someras pero sobre sustratos carbonatados; por otro lado, los valores más bajos se observaron en el estrato profundo.

En primavera 92 (Fig. 91), se observan valores de abundancia más bajos (0.5) en comparación con invierno, aunque los valores más altos (1.5) se presentan sobre sustratos carbonatados y a profundidades someras. En primavera 93 (Fig. 92), estos máximos de abundancia se localizan en el estrato profundo sobre sustratos con arcilla terrígena.

Para verano 92 (Fig. 93), los registros de mayor abundancia (2.5) se ubican a profundidades medias y hábitats con limo y arcilla transicional, los menores (0.5 a 1.0) se presentan a profundidades someras y en sustrato carbonatado. Durante verano 93 (Fig. 94), se observan valores de abundancia menores a los de verano 92, aunque la dispersión de estos valores se ubica a todo lo largo del gradiente batimétrico, en donde los valores más altos (0.6 a 0.8) se presentan a profundidades someras y en sustratos carbonatados.

En otoño 92 (Fig. 95), se tienen pocos registros de abundancia; sin embargo se observa que los valores más altos (1.0) se presentan a profundidades someras y sustratos intermedios entre lodos y limo y arena media terrígena. Para otoño 93 (Fig. 96) se observa un patrón semejante al descrito para otoño 92, aunque los valores de abundancia son un poco más altos (3.5) en el estrato de profundidad somero.

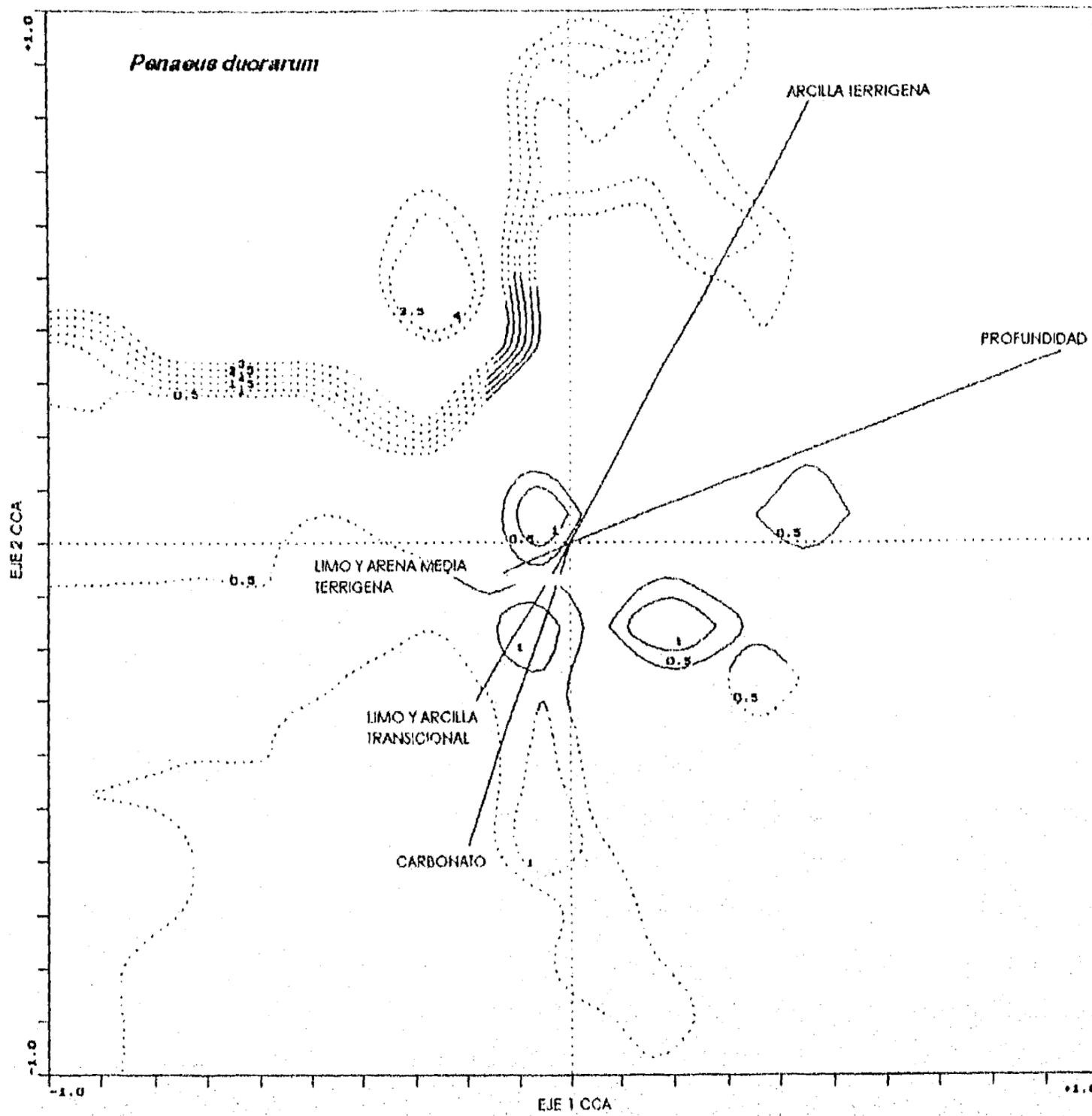


Fig. 89.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

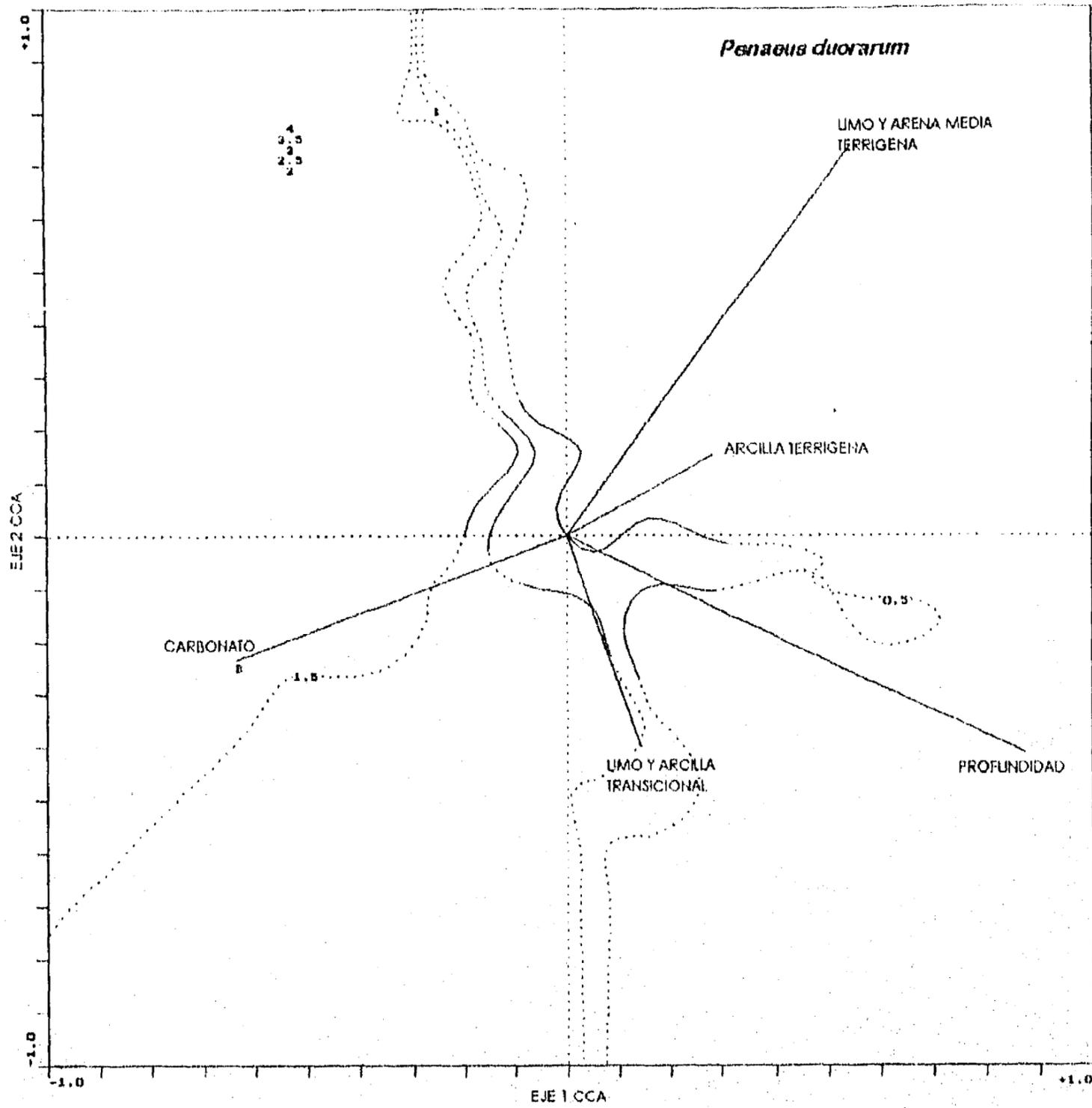


Fig. 90.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

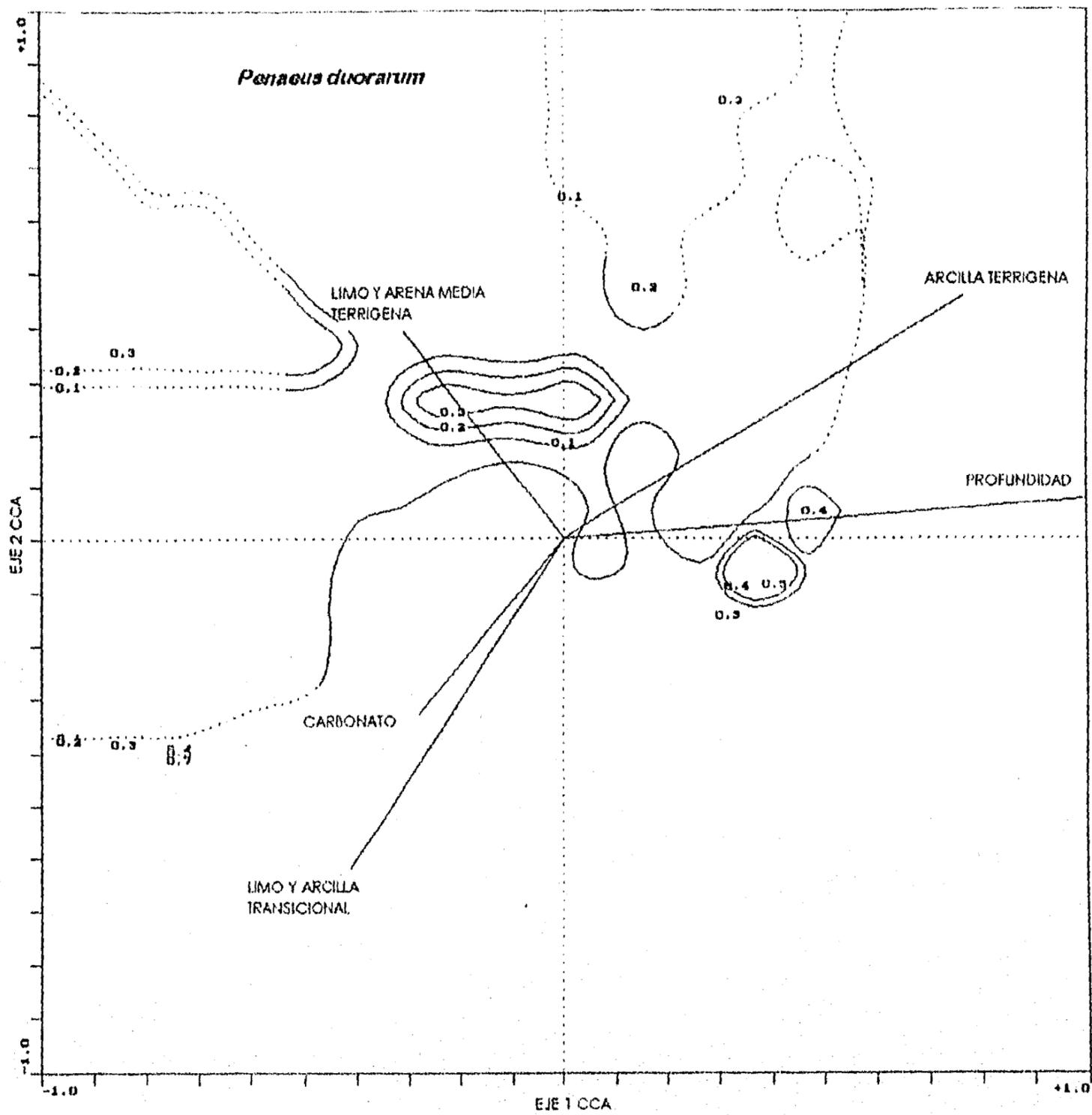


Fig. 91.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

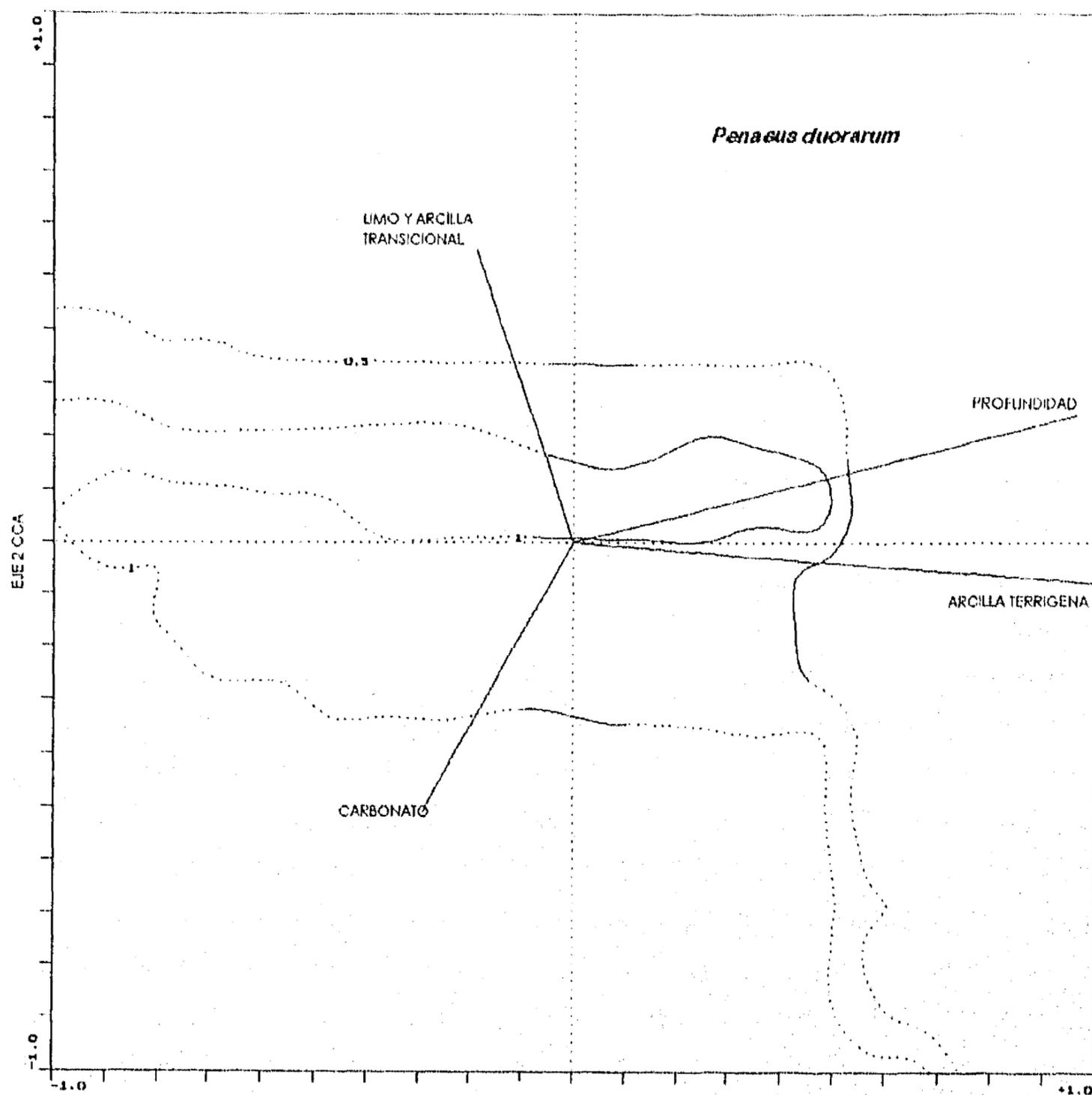


Fig. 92.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

Squilla empusa

Esta especie se presenta preferentemente en profundidades someras y sustratos intermedios entre lodos y limo y arena media terrígena.

S. empusa en invierno 92 (Fig. 97), presenta valores de mayor abundancia (2.5) a profundidades medias y sustratos con arcilla terrígena. Estos valores disminuyen hasta 0.5 conforme aumenta la profundidad, mientras que en invierno 93 (Fig. 98) los máximos (1.5 a 2.0) se detectan a profundidades someras y en hábitats intermedios entre limo y arena media terrígena y limo y arcilla transicional.

En primavera 92 (Fig. 99), las mayores abundancias (3.0 a 5.0) se localizan a profundidades someras y en sustratos carbonatados, no se tienen registros sobre la presencia de este esquilido en los estratos medio ni profundo. En primavera 93 (Fig. 100), no se observan abundancias tan altas como en el 92; no obstante, la dispersión de los valores de abundancia a lo largo del gradiente profundidad es mayor. Los valores más altos (1.4) se presentaron en el estrato de mayor profundidad y sobre sustrato con arcilla terrígena, mientras que los más bajos (0.6 a 0.7) se detectan en los estratos medio y somero.

En verano 92 (Fig. 101), los máximos de abundancia (3.0 a 5.0), se detectan a profundidades medias y hábitats con arcilla terrígena. En profundidades someras se observan valores de 1.0 a 2.0 sobre sustratos limo y arena media

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

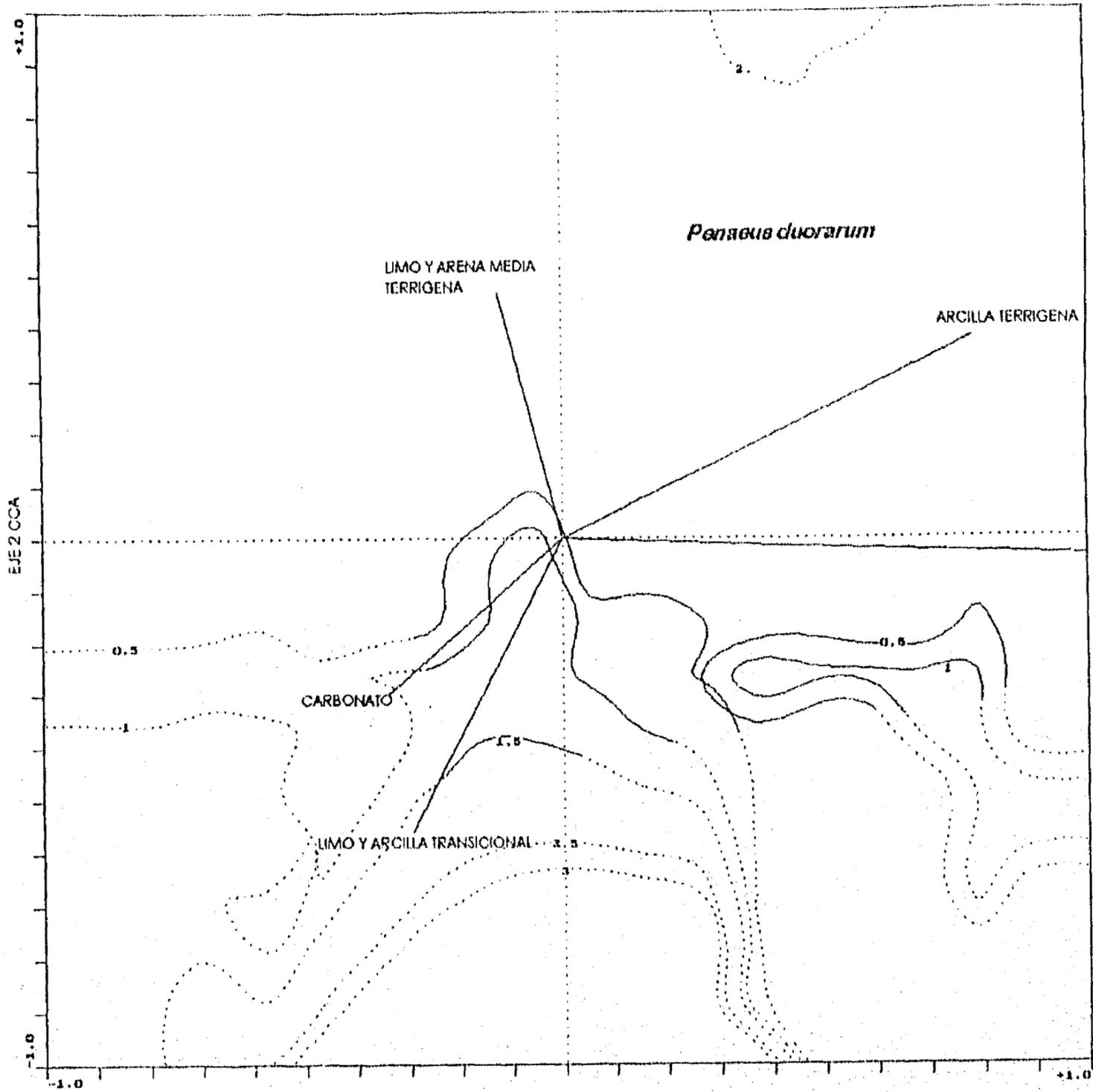


Fig. 93.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

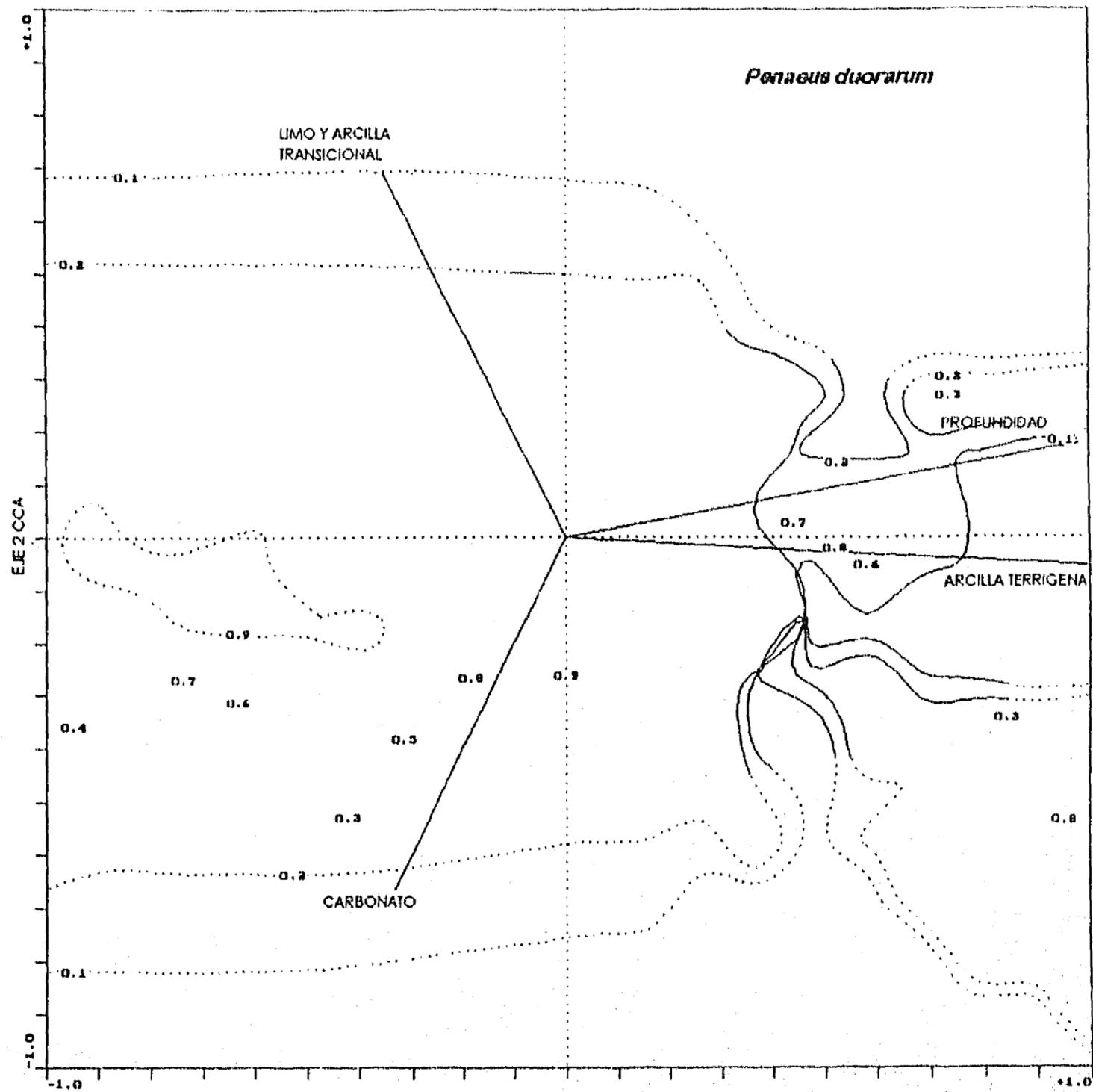


Fig. 94.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

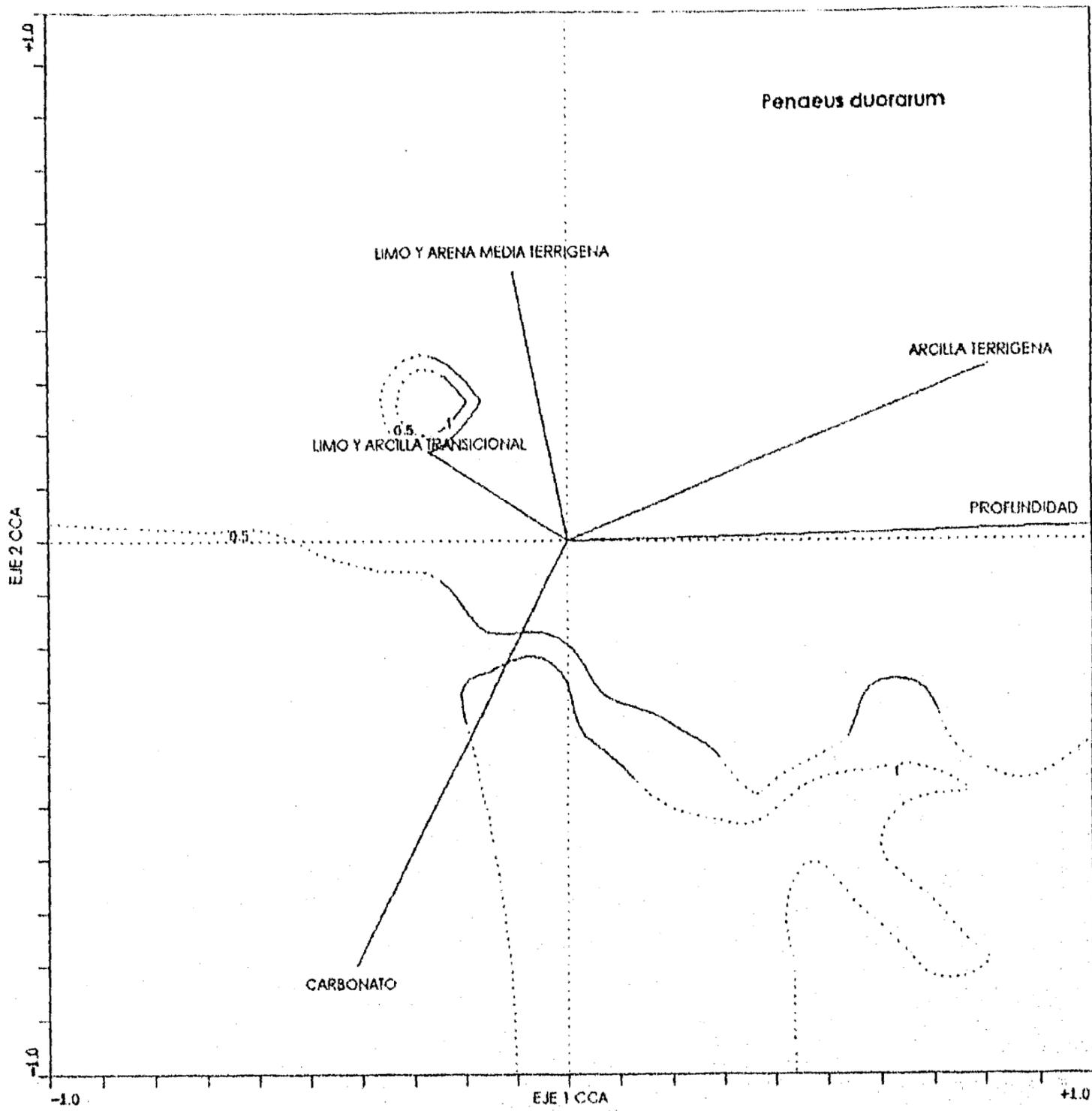


Fig. 95.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

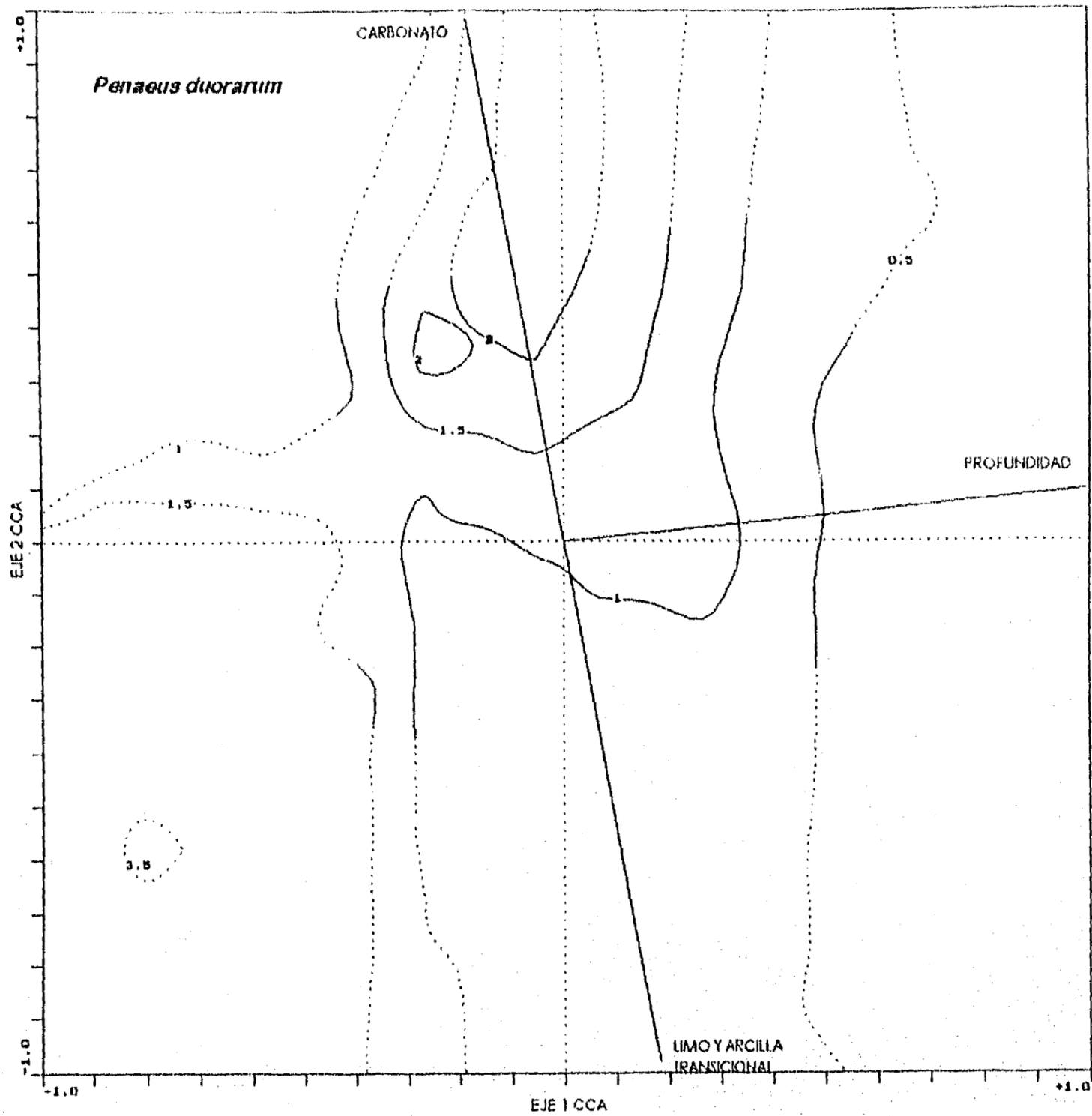


Fig. 96.-*Penaeus duorarum* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

terrígena. En verano 93 (Fig. 102), las mayores abundancias (2.0 a 4.0), se presentan en profundidades medias y sobre sustratos con arcilla terrígena, como carbonatados.

Para otoño 92 (Fig. 103), se observan los valores más bajos de abundancia (0.5) a profundidades someras y sustratos limo y arena media terrígena. En otoño 93 (Fig. 104), el máximo de abundancia (2.0) se encuentra a profundidades medias y sustratos con bajo contenido de carbonato.

Portunus spinicarpus

Esta es la especie más numerosa dentro de los crustáceos braquiuros, y es característica de profundidades medias y sustratos compuestos principalmente de lodo. Las mayores abundancias (1.5) en invierno 92 (Fig. 105) se ubican en hábitats con arcilla terrígena y profundidades medias, estos valores disminuyen a 0.5 en el estrato profundo. En invierno 93 (Fig. 106), se observan los valores más altos (3.5 a 4.0) los cuales se ubican en el estrato de mayor profundidad sobre sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y lodo, al contrario de invierno 92, estos valores registran sus valores más bajos (0.5) a profundidades medias y someras.

En primavera 92 (Fig. 107), los máximos de abundancia (2.4) se presentan a profundidades medias y hábitats con limo y arcilla transicional, mientras que para la misma

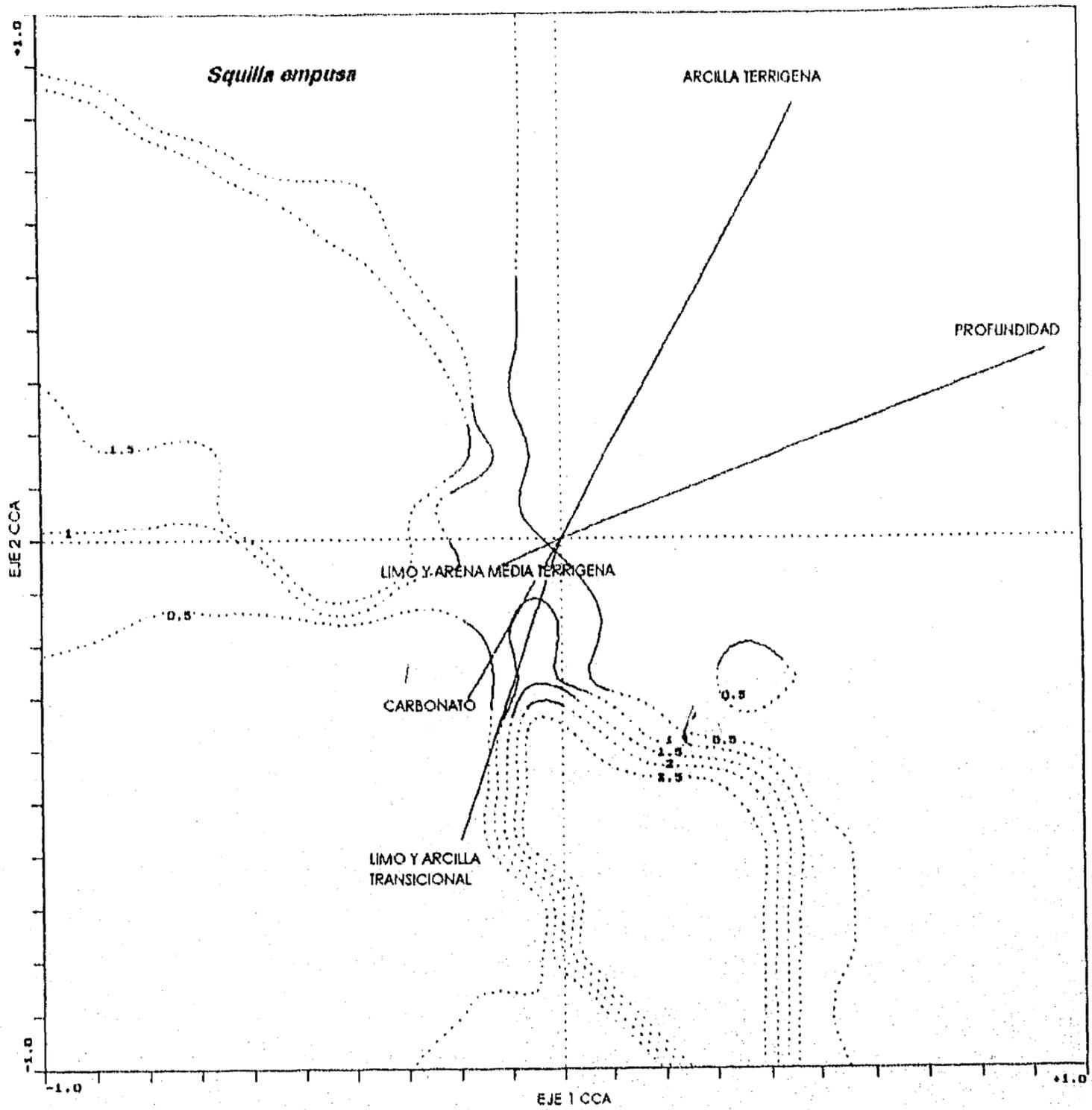


Fig. 97.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

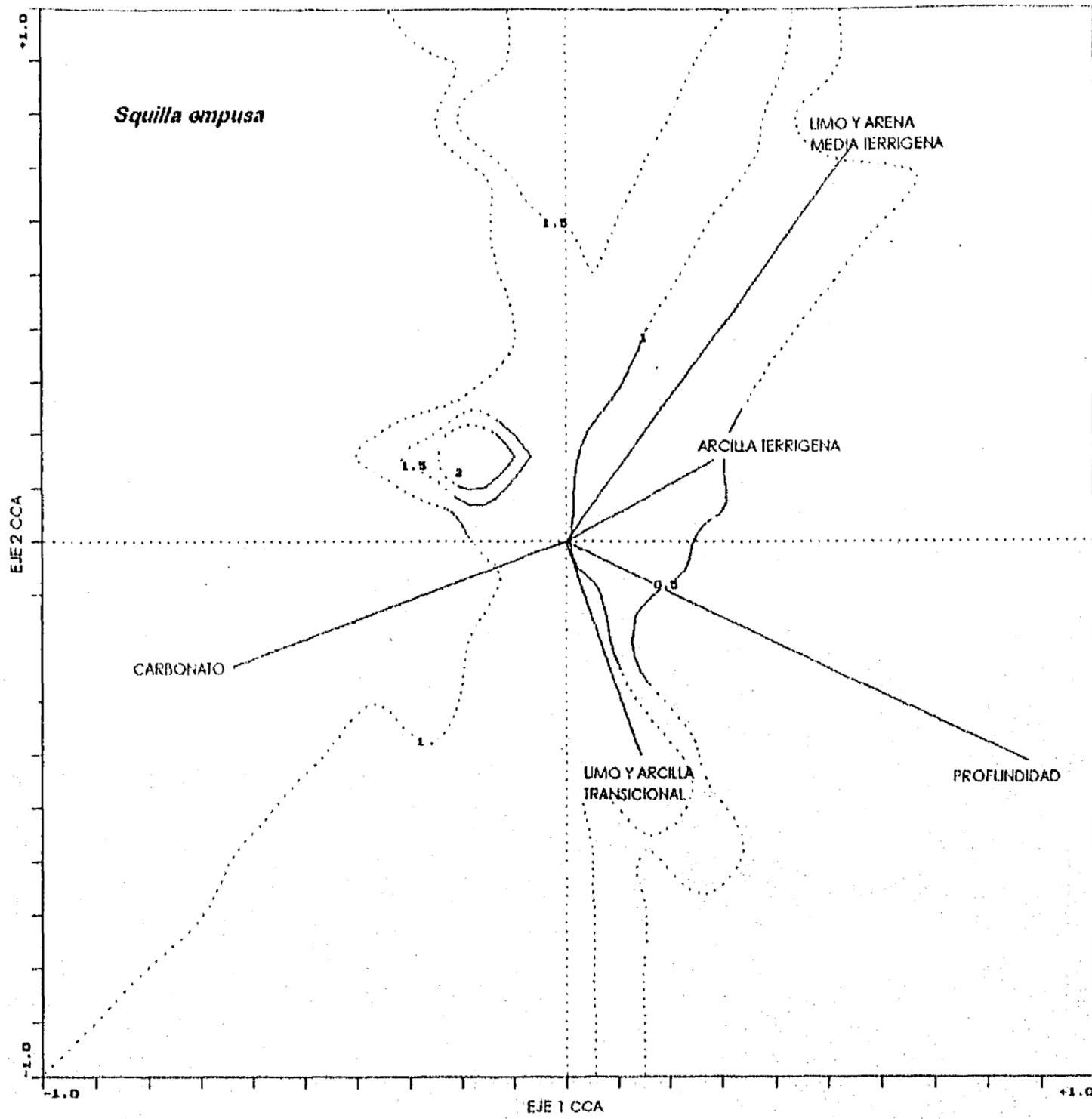


Fig. 98.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

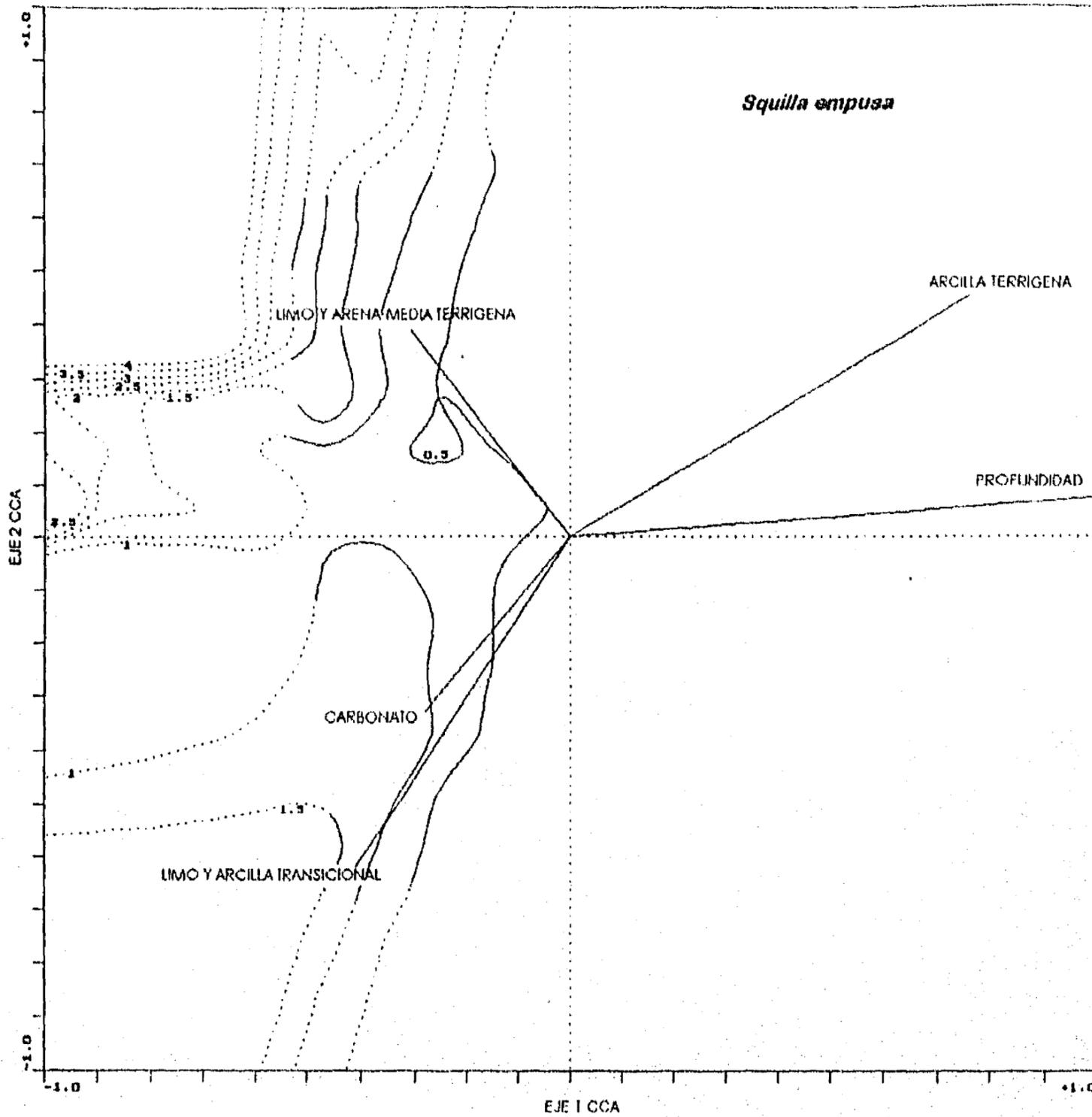


Fig. 99.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

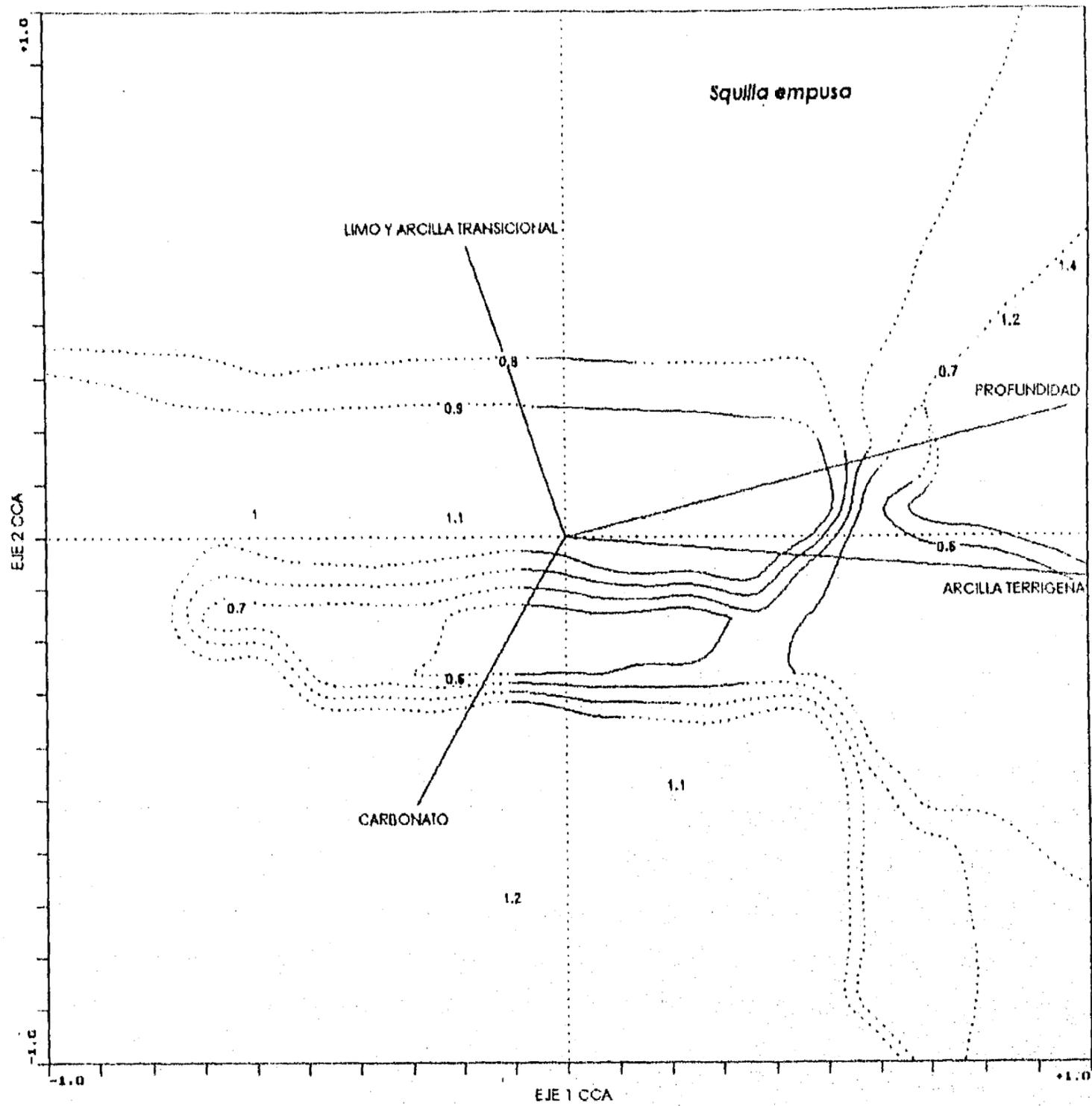


Fig. 100.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

estación un año después los valores más altos (1.0) se ubican a

profundidades someras sobre sustratos con limo y arcilla transicional.

En verano 92 (Fig. 109), los máximos de abundancia (4.0 a 5.0) se localizan a profundidades medias y hábitats con limo y arcilla transicional, estos disminuyen hasta valores de 1.0 hacia zonas con menor contenido de lodo y profundidades más altas. En verano 93 (Fig. 110), los valores de abundancia son menores que en el 92, las mayores abundancias (1.0) se ubicaron a profundidades someras y sobre sustratos con limo y arcilla transicional.

En otoño 92 (Fig. 111), las mayores abundancias (0.5 a 0.7) se presentan en el estrato de profundidad media y en hábitats intermedios entre limo y arena media terrígena y lodos. Valores bajos de abundancia (0.3) se detectan sobre sustratos carbonatados. Durante otoño 93 (Fig. 112) los valores de abundancia son inferiores (0.1 a 0.2) estos se presentan sobre sustratos con limo y arcilla transicional y carbonatados en el estrato de profundidad media.

Sicyonia dorsalis

Dentro de los siciónidos es la especie más abundante y se presenta con mayor frecuencia en profundidades someras y en hábitats limo y arena media terrígena.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

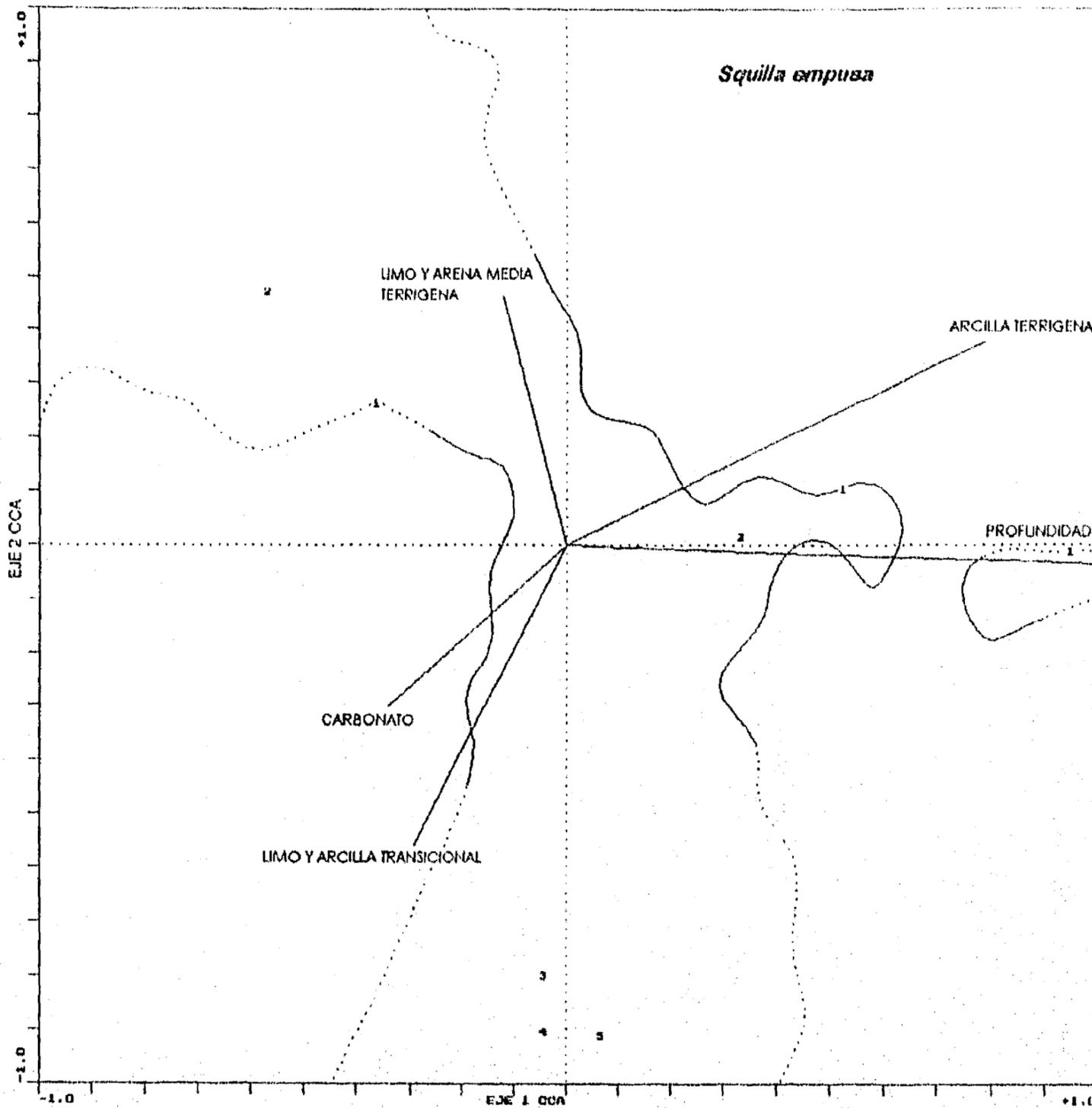


Fig. 101.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

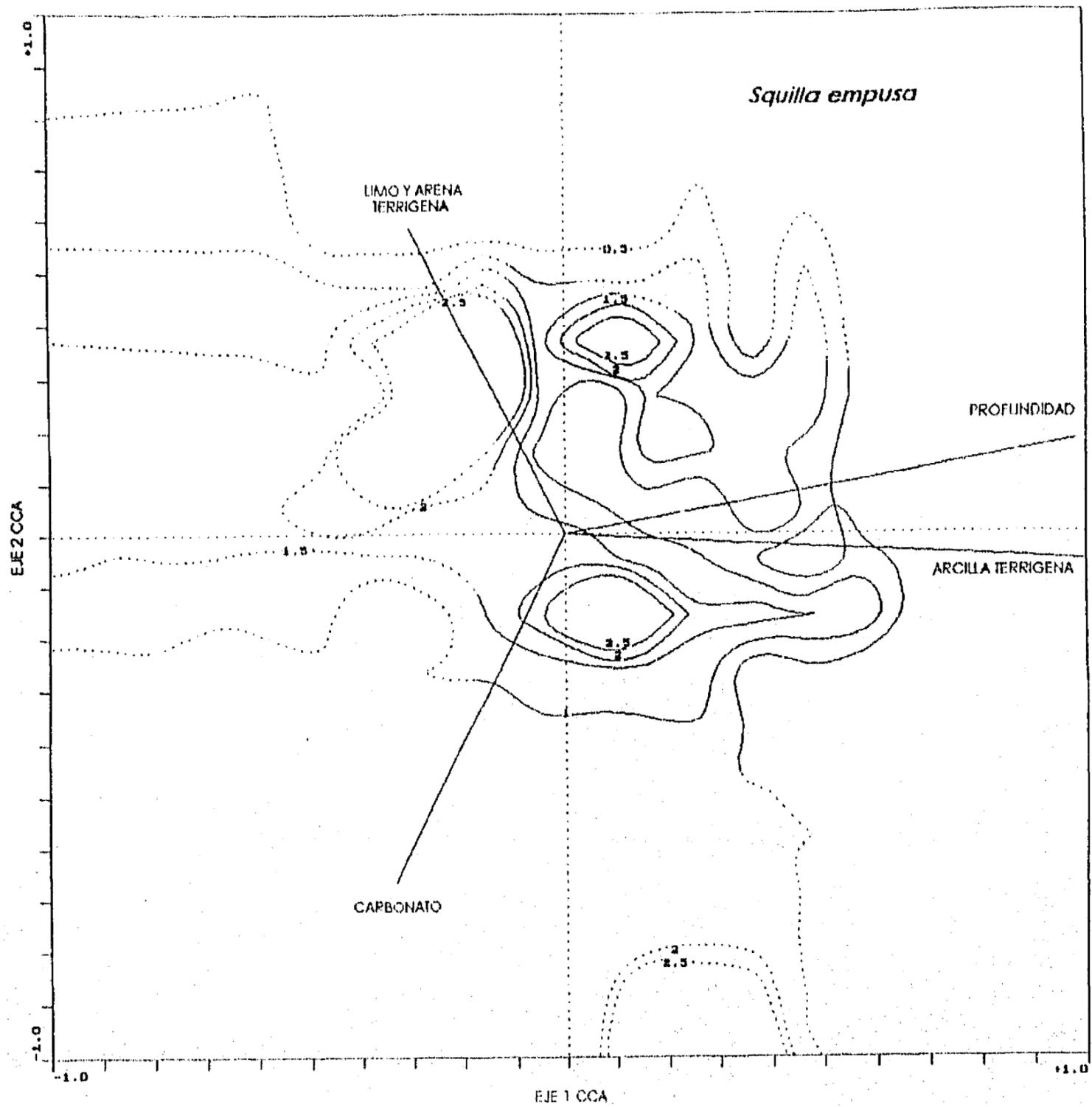


Fig. 102.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

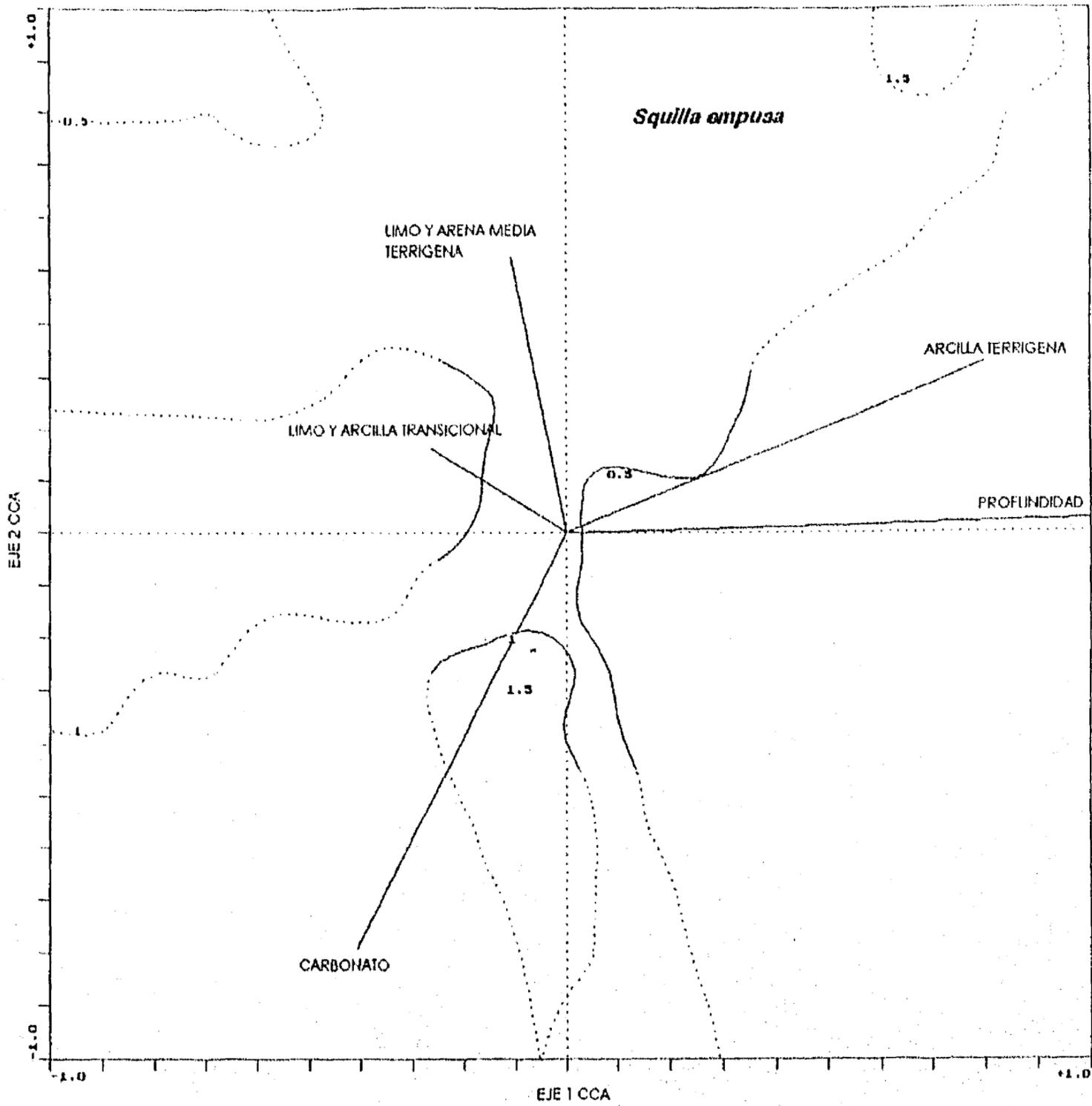


Fig.103-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

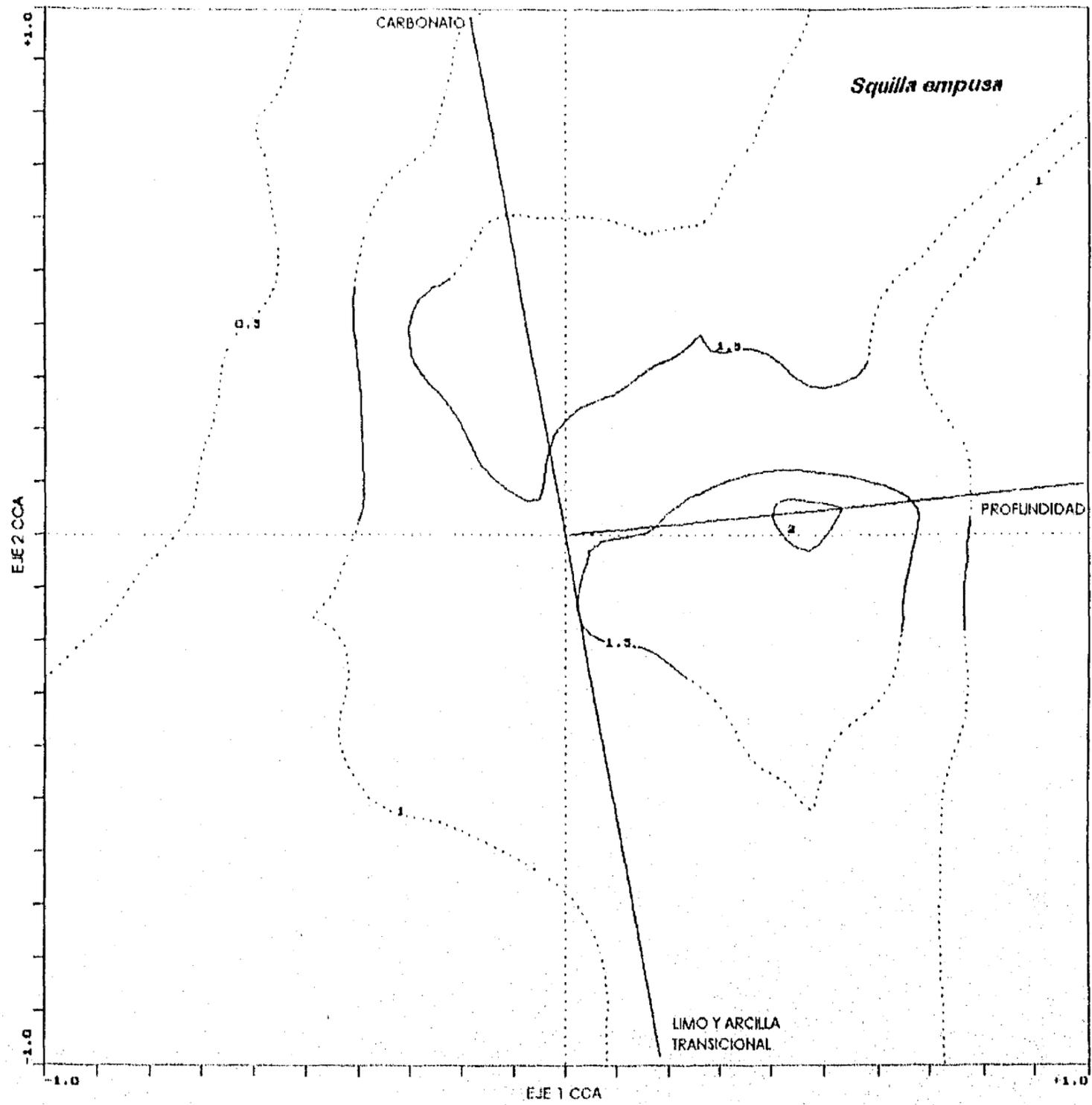


Fig. 104.-*Squilla empusa* Say, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

estación del año se detectan en profundidades medias. En invierno 93 (Fig. 114) los máximos de abundancia (2.0 a 2.5) se presentan en profundidades medias y sobre sustratos limo y arena media terrígena.

En primavera 92 (Fig. 115), los valores de abundancia son menores que los observados en invierno 93. Las abundancias más altas (0.3), se encuentran en profundidades someras y medias en hábitats tanto limo y arena media terrígena como carbonatados. Durante primavera 93 (Fig. 116) se tienen pocos valores de abundancia para esta especie y los valores máximos de 1.0 que se observan son en profundidades someras sobre sustrato con limo y arcilla transicional.

En verano 92 (Fig. 117), los registros de abundancia muestran una amplia dispersión a lo largo del gradiente profundidad. Las abundancias más altas (2.5 a 3.5) se ubican en profundidades someras sobre sustratos limo y arena media terrígena y en profundidades medias sobre sustratos con limo y arcilla transicional, valores de 0.5 se detectan en profundidades someras sobre sustrato carbonatado y en el estrato profundo sobre sustrato con arcilla terrígena. En verano 93 (Fig. 118), también se observan las máximas abundancias en profundidades someras y hábitats con limo y arcilla transicional y en profundidades medias y hábitats con bajo contenido de carbonatos.

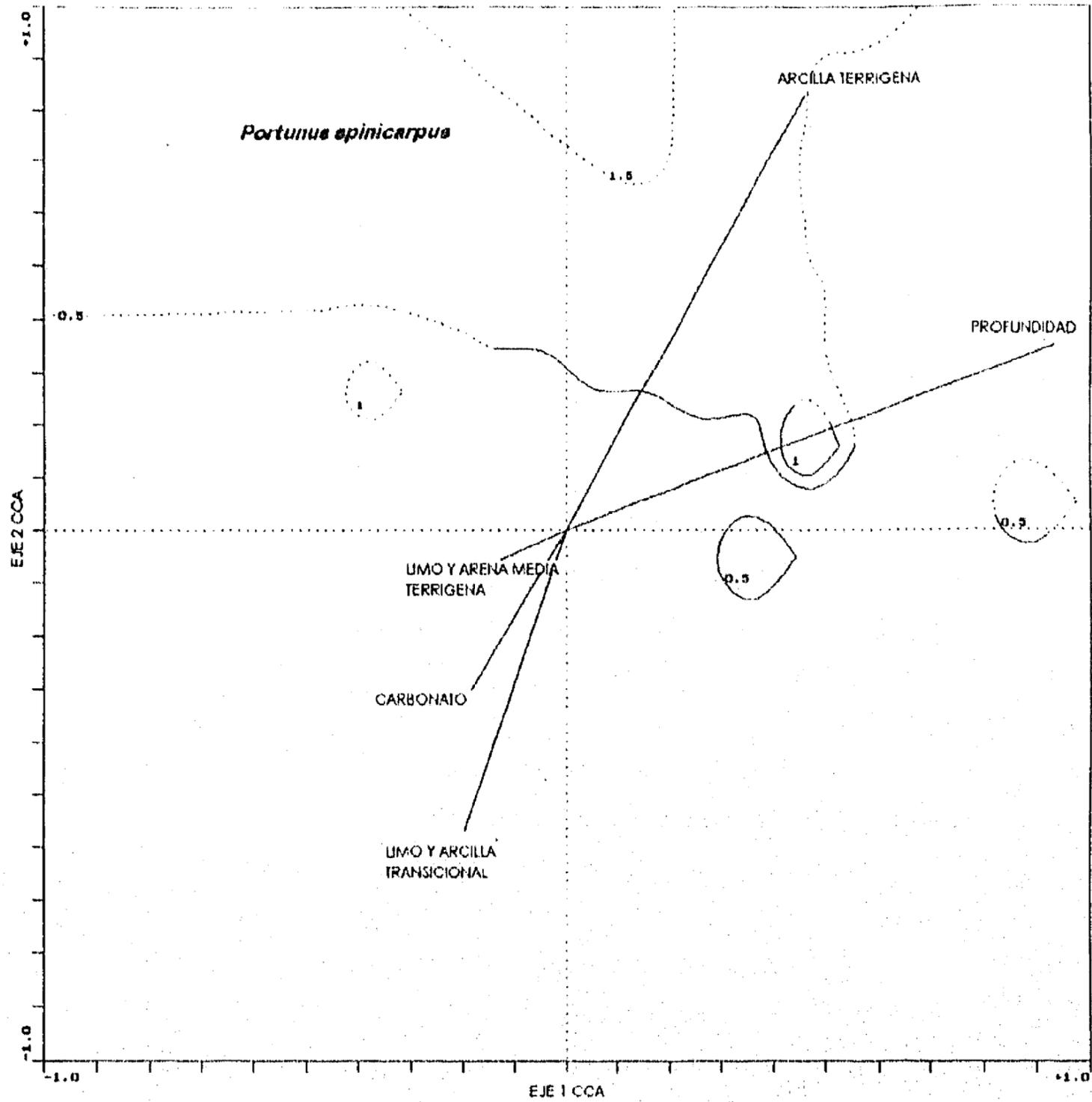


Fig. 105.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

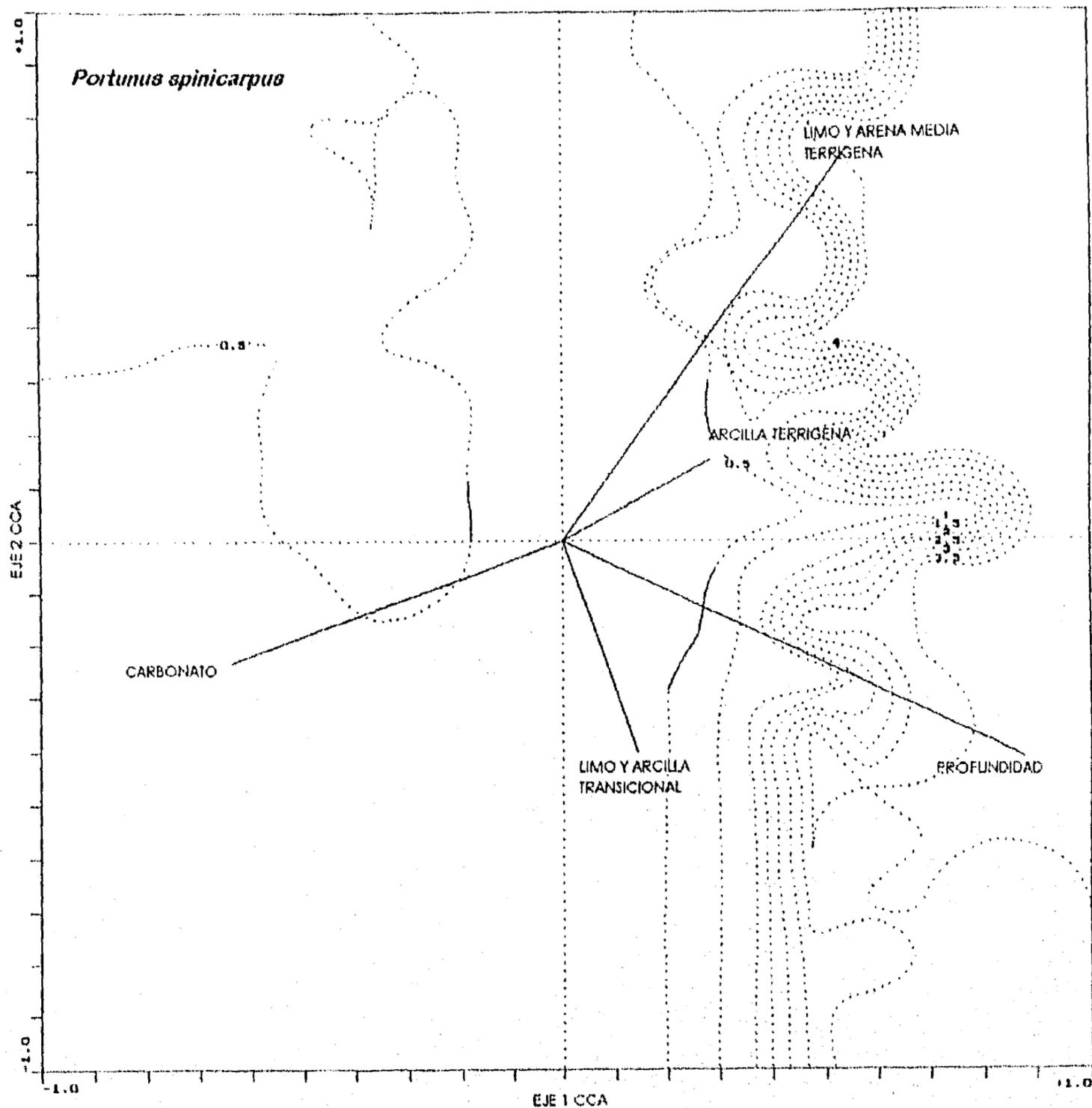


Fig. 106.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

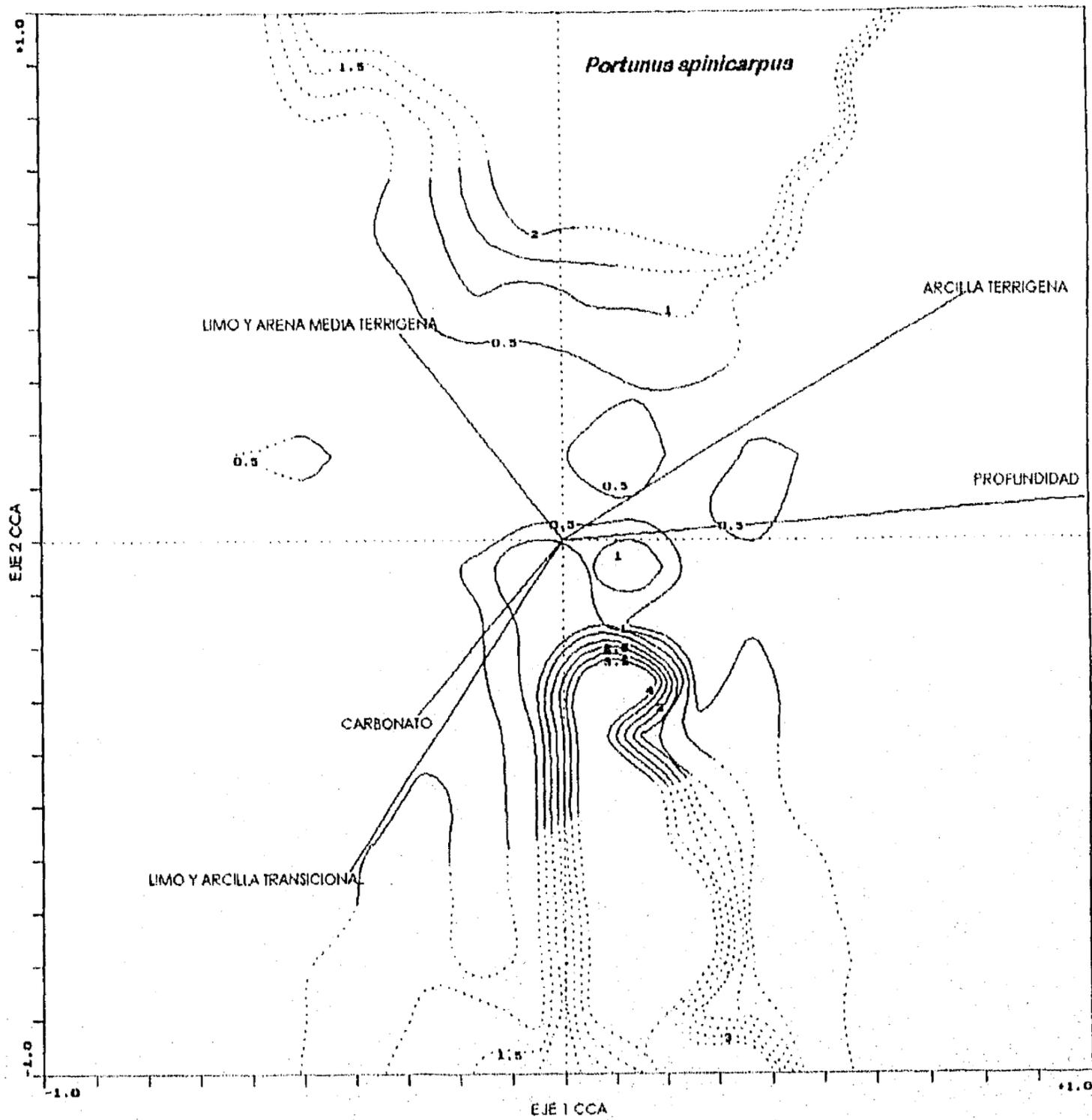


Fig. 107.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

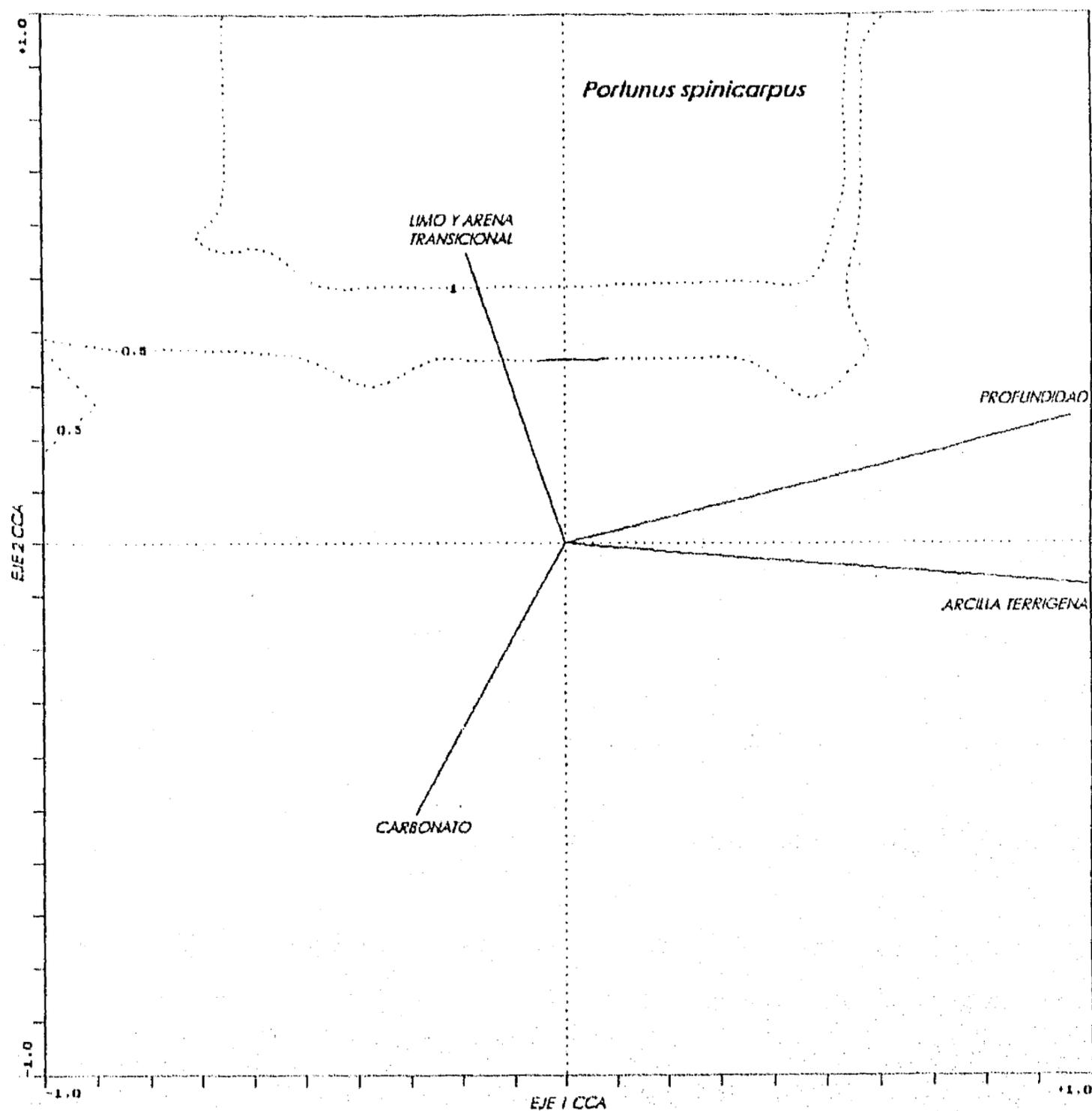


Fig. 108. *Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

En otoño 92 (Fig. 119), aunque los valores de abundancia son inferiores a los observados en los demás períodos climáticos, se observa una gran dispersión de éstos a lo largo del gradiente profundidad. En esta campaña los valores más altos (0.5 a 0.6) se presentan sobre sustratos carbonatados en profundidades medias. Estos disminuyen a valores de 0.1 sobre sustratos limo y arena media terrígena y también hacia el estrato de mayor profundidad.

En otoño 93 (Fig. 120), las mayores abundancias (1.0 a 1.5) se presentan también sobre hábitats carbonatados pero en profundidades someras.

Trachypenaeus similis

T. similis del grupo de los peneidos que es característica de profundidades someras a medias y sustratos con limo y arcilla transicional es la segunda especie en orden de abundancia. En invierno 92 (Fig. 121) y verano 92 se observan los valores más altos en comparación con las demás campañas oceanográficas. Las mayores abundancias (2.5 a 3.5) se presentan en los estratos batimétricos medio y profundo y sustratos con arcilla terrígena, mientras que los valores mínimos (0.5) se registran hacia profundidades someras y sedimentos carbonatados. En invierno 93 (Fig. 122) la dispersión de los valores de abundancia es menor y los máximos (2.0) se observan en

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

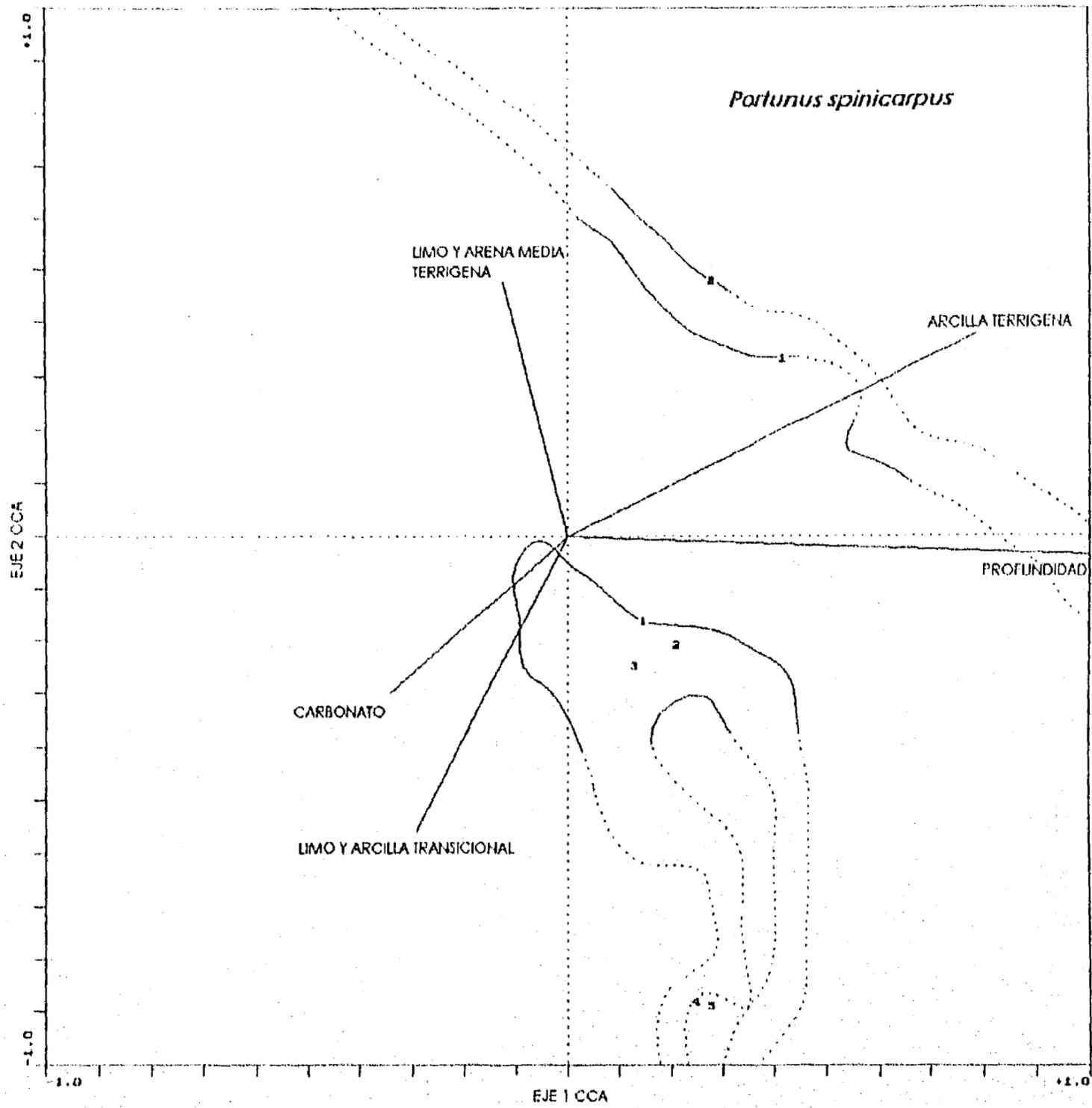


Fig. 109.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

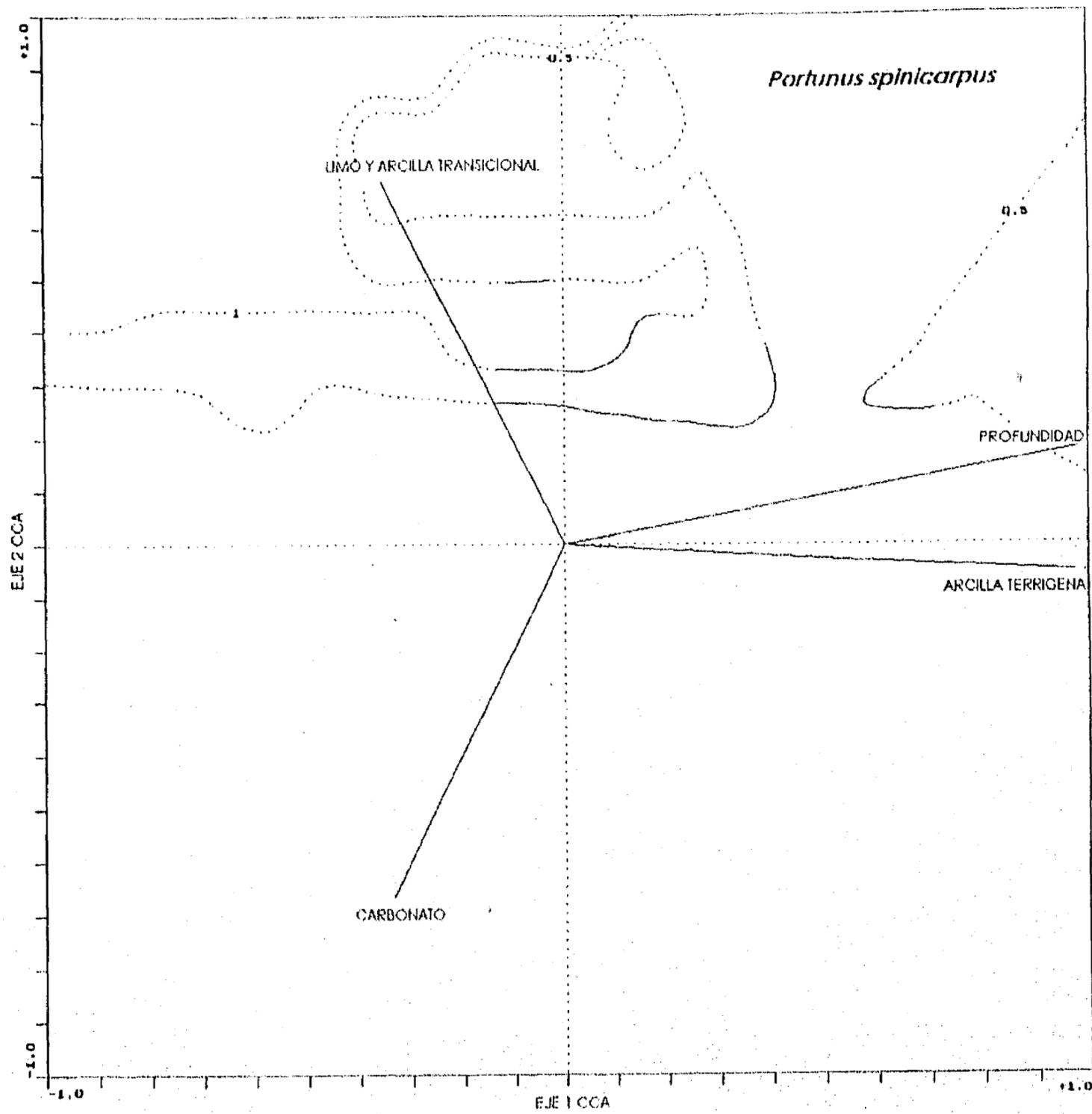


Fig. 110.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

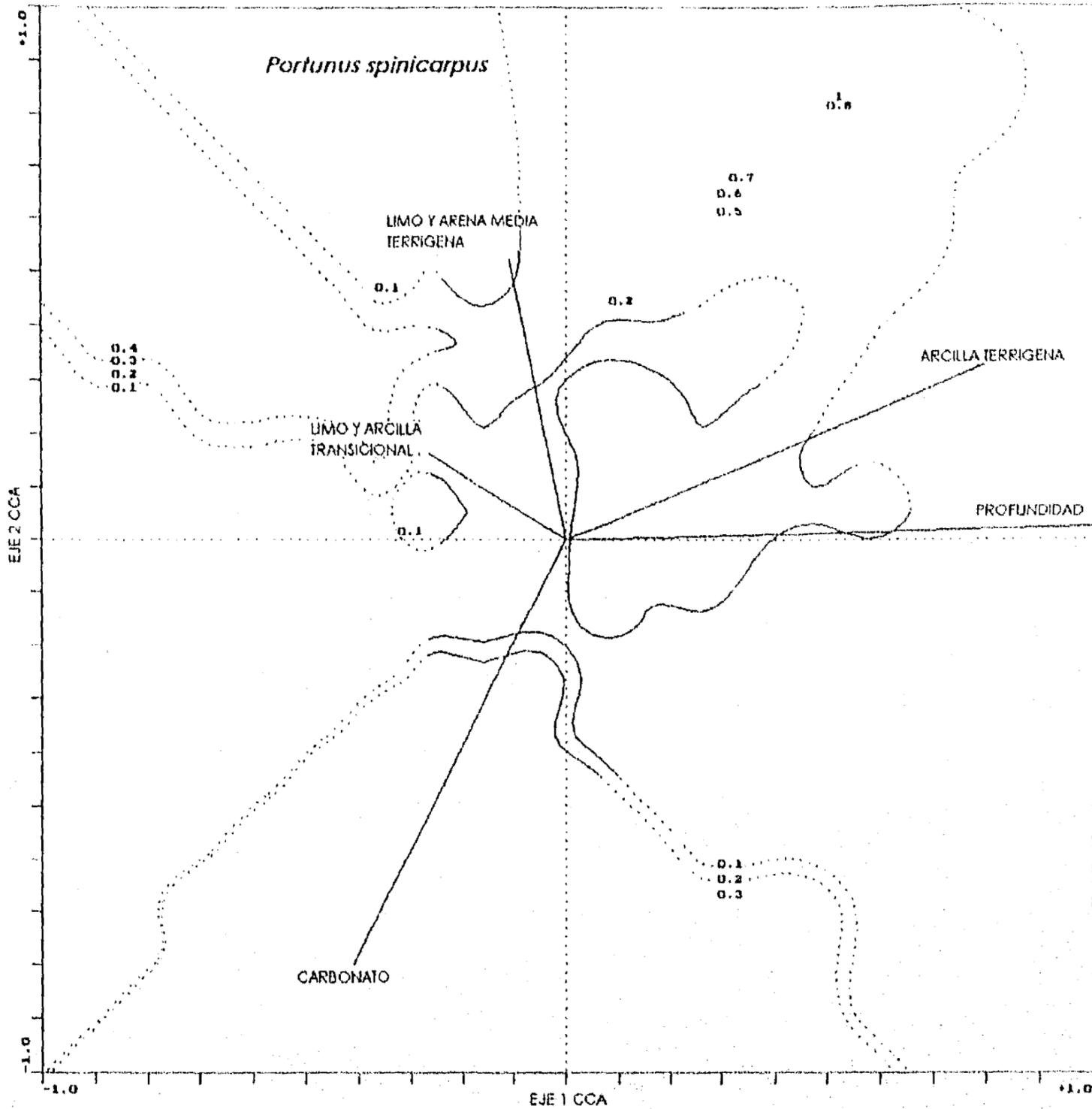


Fig. 111.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

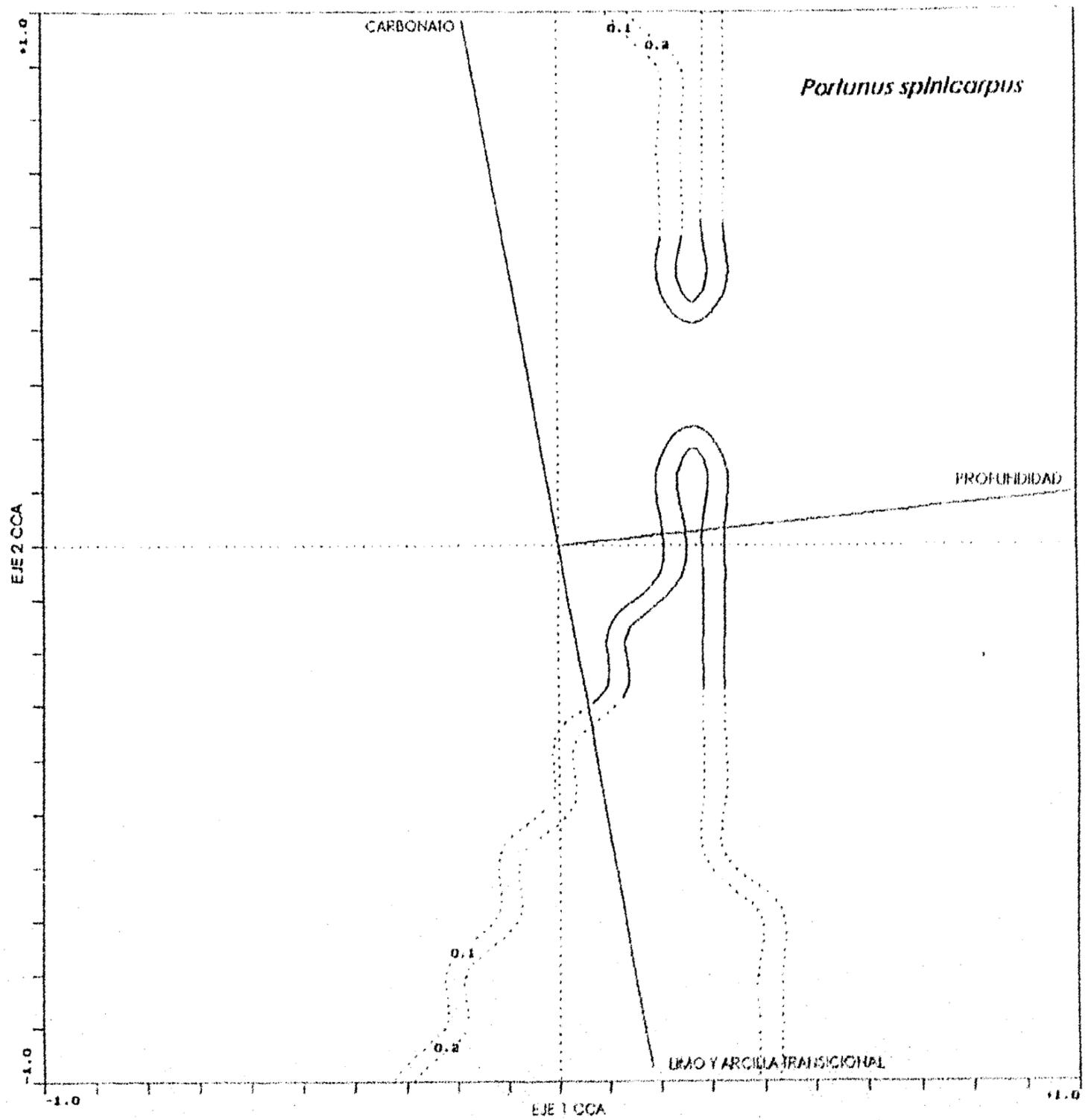


Fig. 112.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

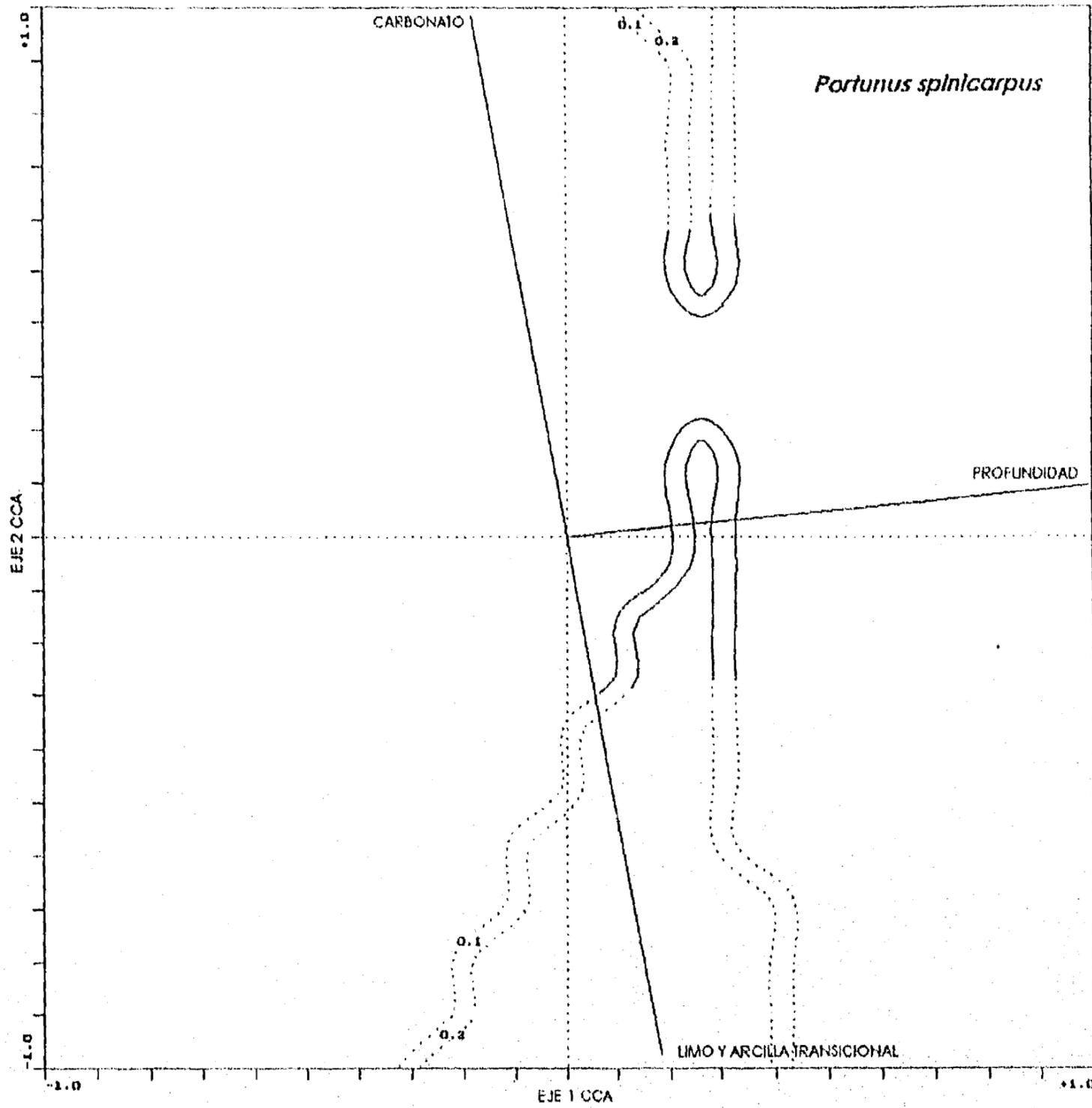


Fig. 112.-*Portunus spinicarpus* (Stimpson), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

profundidades someras y hábitats con limo y arcilla transicional.

En primavera 92 (Fig. 123), los valores de abundancia se concentran en la porción media del gradiente profundidad con los valores más altos (1.0) sobre sustratos con limo y arcilla transicional y limo y arena media terrígena. Estos valores disminuyen (0.1) hacia zonas de mayor profundidad. En primavera 93 (Fig. 124) se tienen pocos registros de abundancia, aunque el máximo valor (1.0) se observa en profundidades someras y sustratos con limo y arcilla transicional.

En verano 92 (Fig. 125) *T. similis* presenta las mayores abundancias (3.5) a profundidades medias y hábitats con limo y arcilla transicional, mientras que las menores (0.5) se observaron en los estratos somero y profundo sobre sustratos limo y arena media terrígena y arcilla terrígena. En verano 93 (Fig. 126), se presentan valores de abundancia altos (3.5) a profundidades medias y hábitats intermedios entre lodo y carbonato. Los valores mínimos se detectan a profundidades someras y sobre sustratos con alto contenido de carbonatos.

En otoño 92 (Fig. 127) se presentan los valores más bajos de abundancia (0.1 a 0.7), aunque los máximos se registran también en profundidades medias y sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y limo y arcilla transicional. En otoño 93 (Fig. 128), los registros de

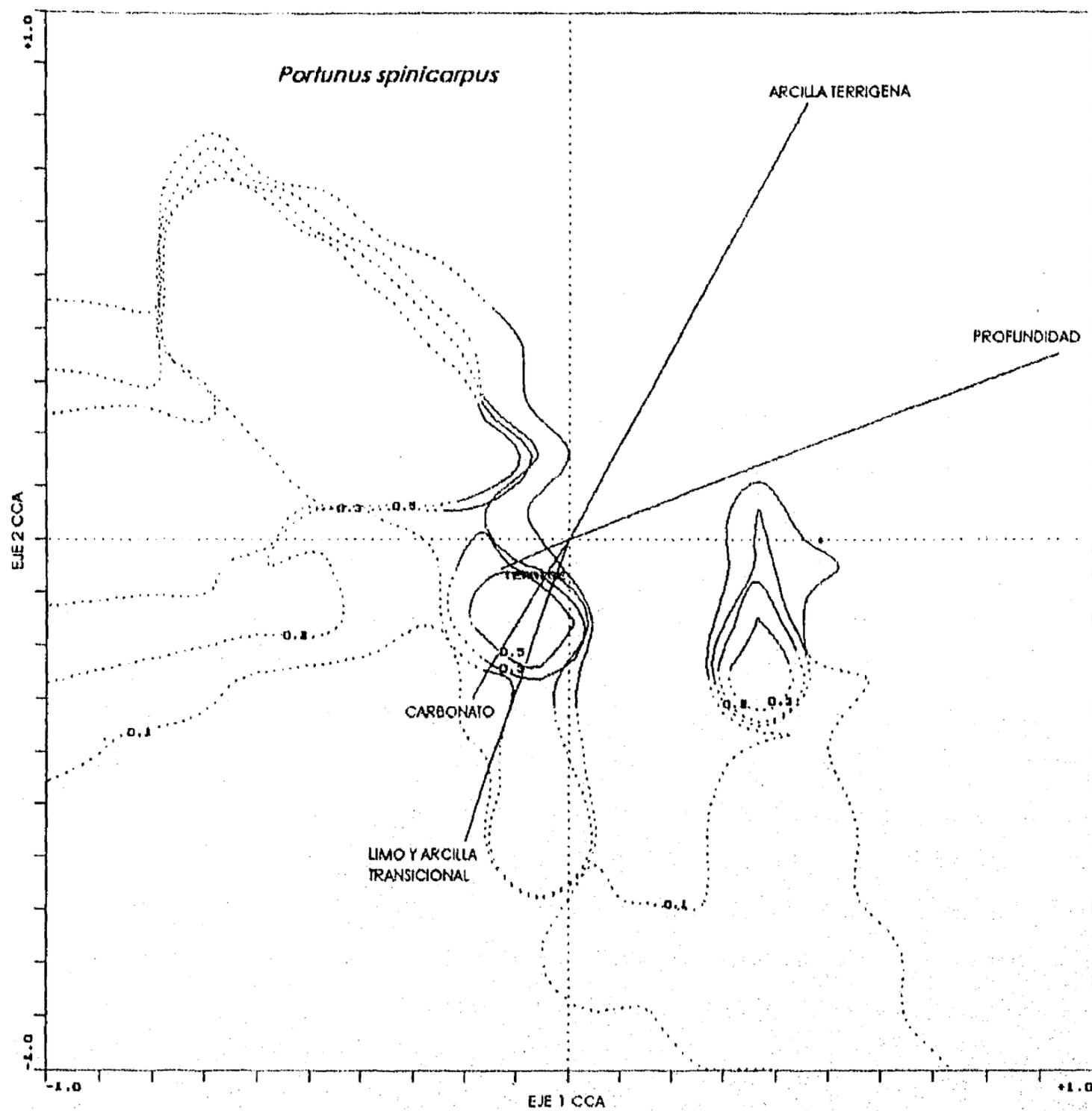


Fig. 113.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

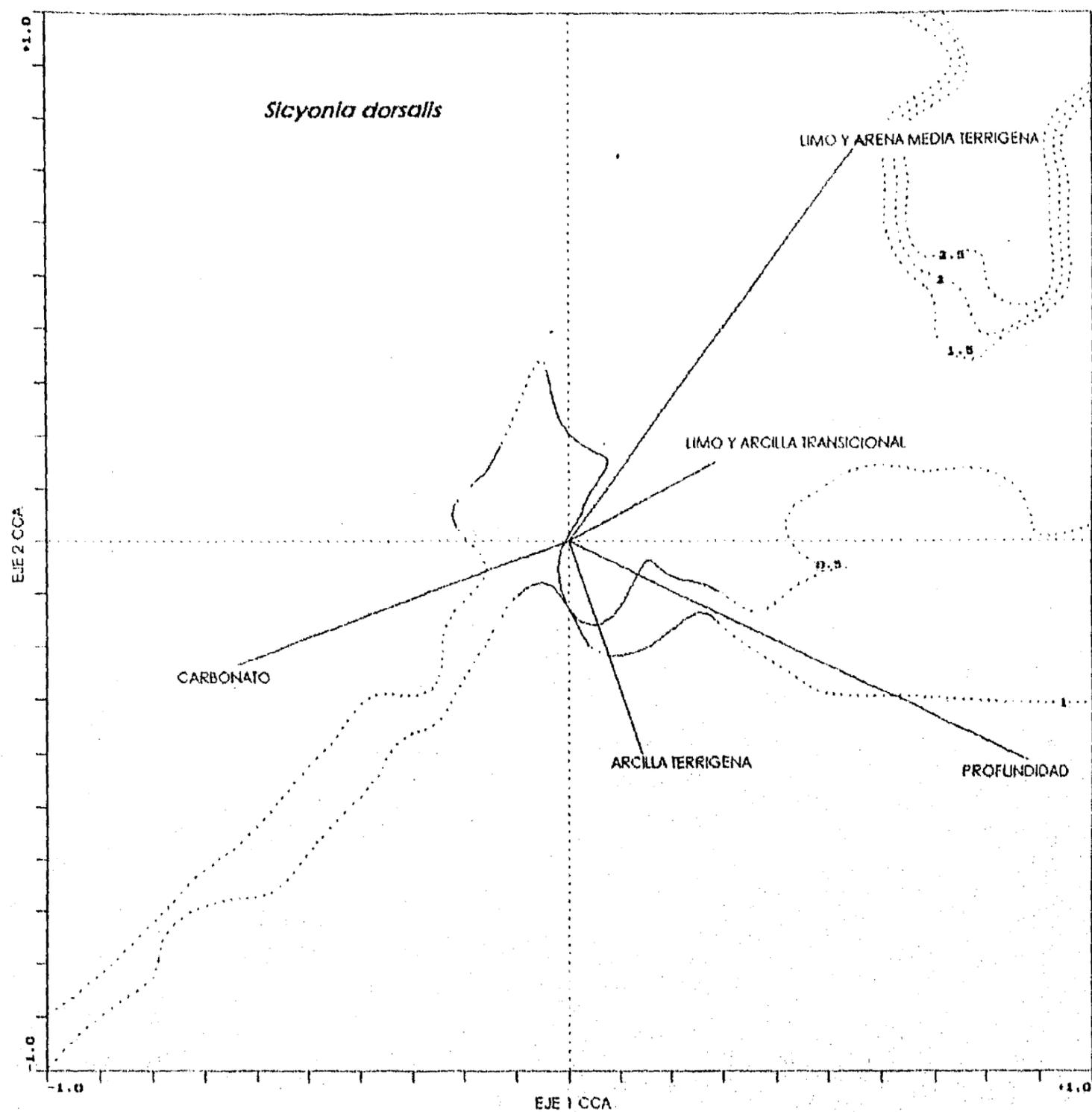


Fig. 114.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

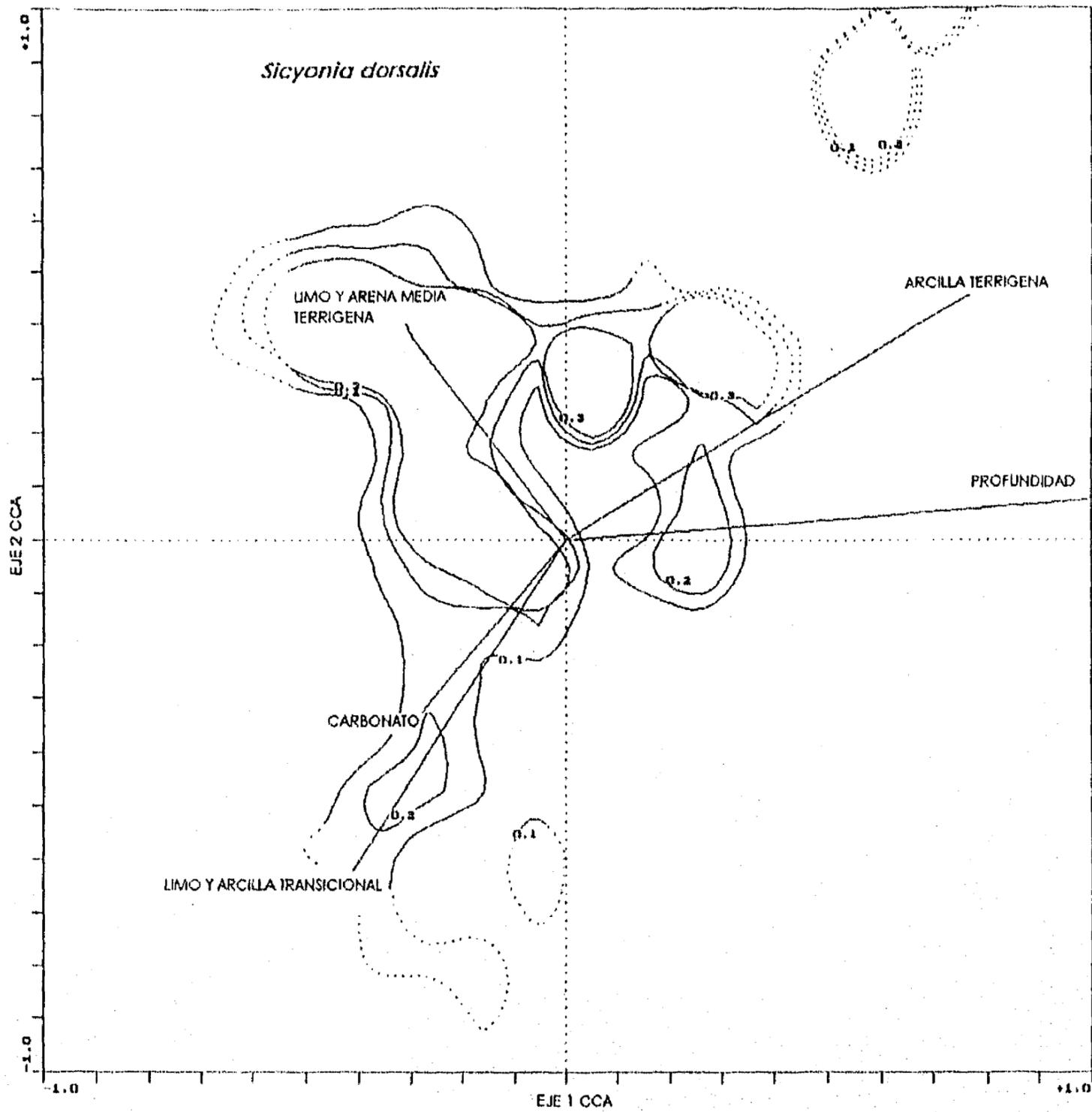


Fig. 115.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

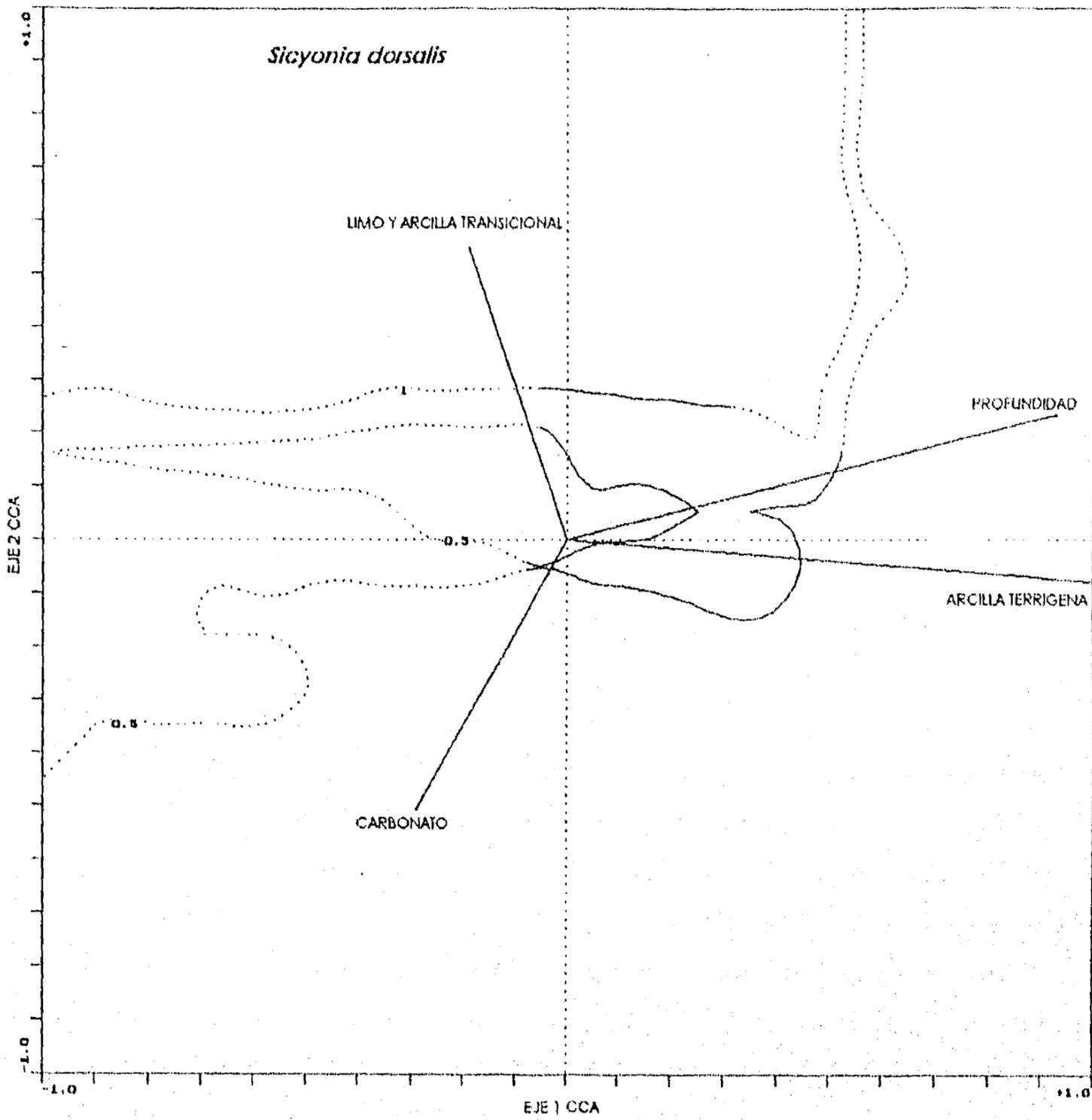


Fig. 116.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

abundancia son pocos, sólo se observa una abundancia máxima (1.0) en profundidades medias.

Penaeus aztecus

P. aztecus del grupo de los peneidos, es la tercera especie más abundante, se presenta con mayor frecuencia en profundidades medias. En invierno 92 (Fig. 129) se observa una abundancia baja (0.1) en el estrato de profundidad media y sustratos limo y arcilla transicional. Los valores de abundancia máximos (0.5) se ubican en profundidades someras y sobre sustratos intermedios entre carbonatos y lodos. Para la misma estación pero un año después (Fig. 130), el máximo de abundancia (1.5 a 2.0) se observa en profundidades medias y hábitats limo y arcilla transicional. Estos valores de abundancia disminuyen en profundidades someras.

En primavera 92 (Fig. 131), los valores de abundancia de esta especie presentan poca dispersión a lo largo del gradiente profundidad; valores de 1.0 se observan en profundidades someras sobre sustrato limo y arena media terrígena, mientras que para primavera 93 (Fig. 132), la dispersión de la abundancia lo largo del gradiente profundidad fue mayor. Los valores máximos (0.8 a 1.0) se ubican en profundidades medias y en hábitats con limo y arcilla transicional, mientras que valores más bajos de 0.4

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

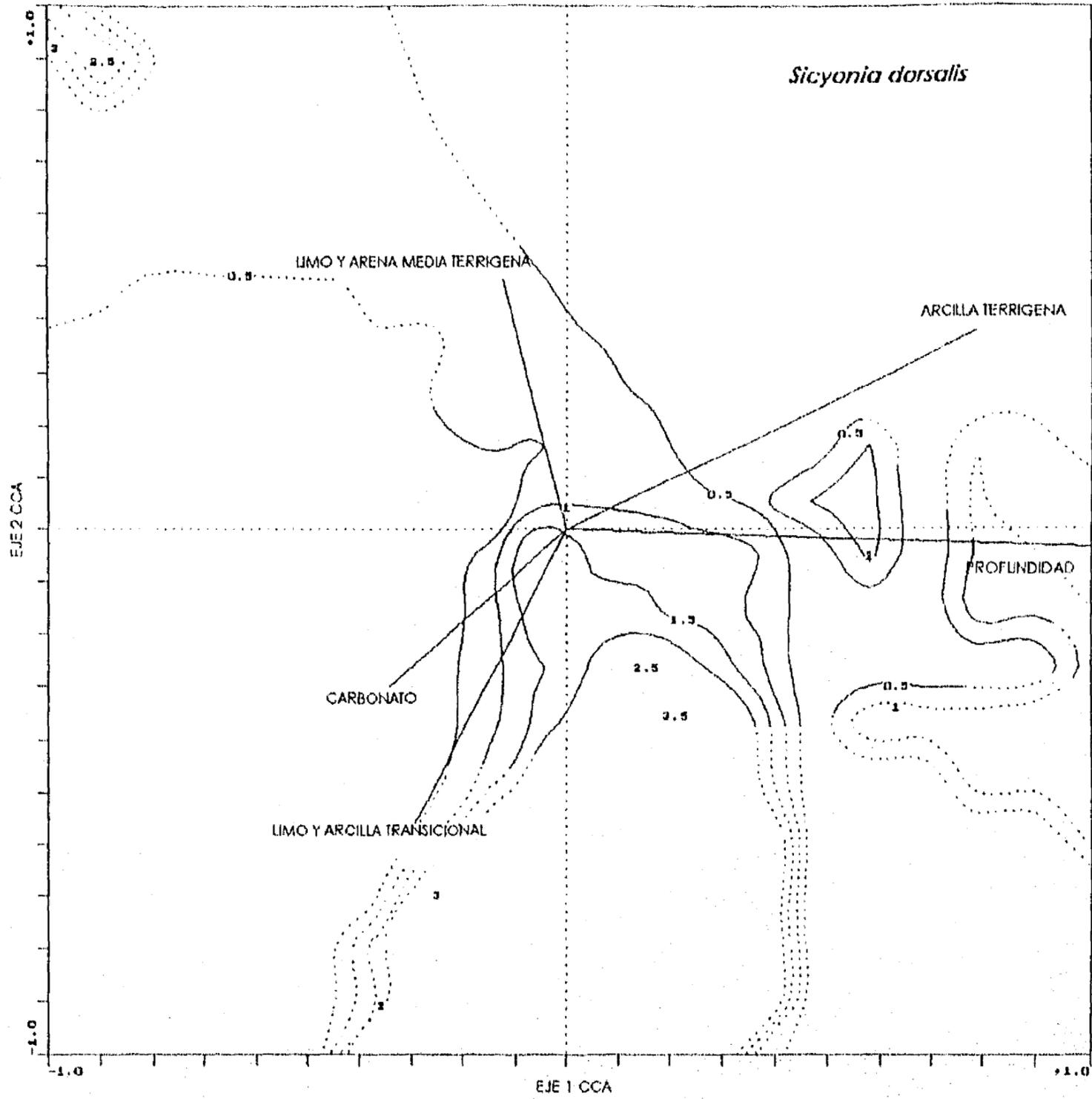


Fig. 117.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

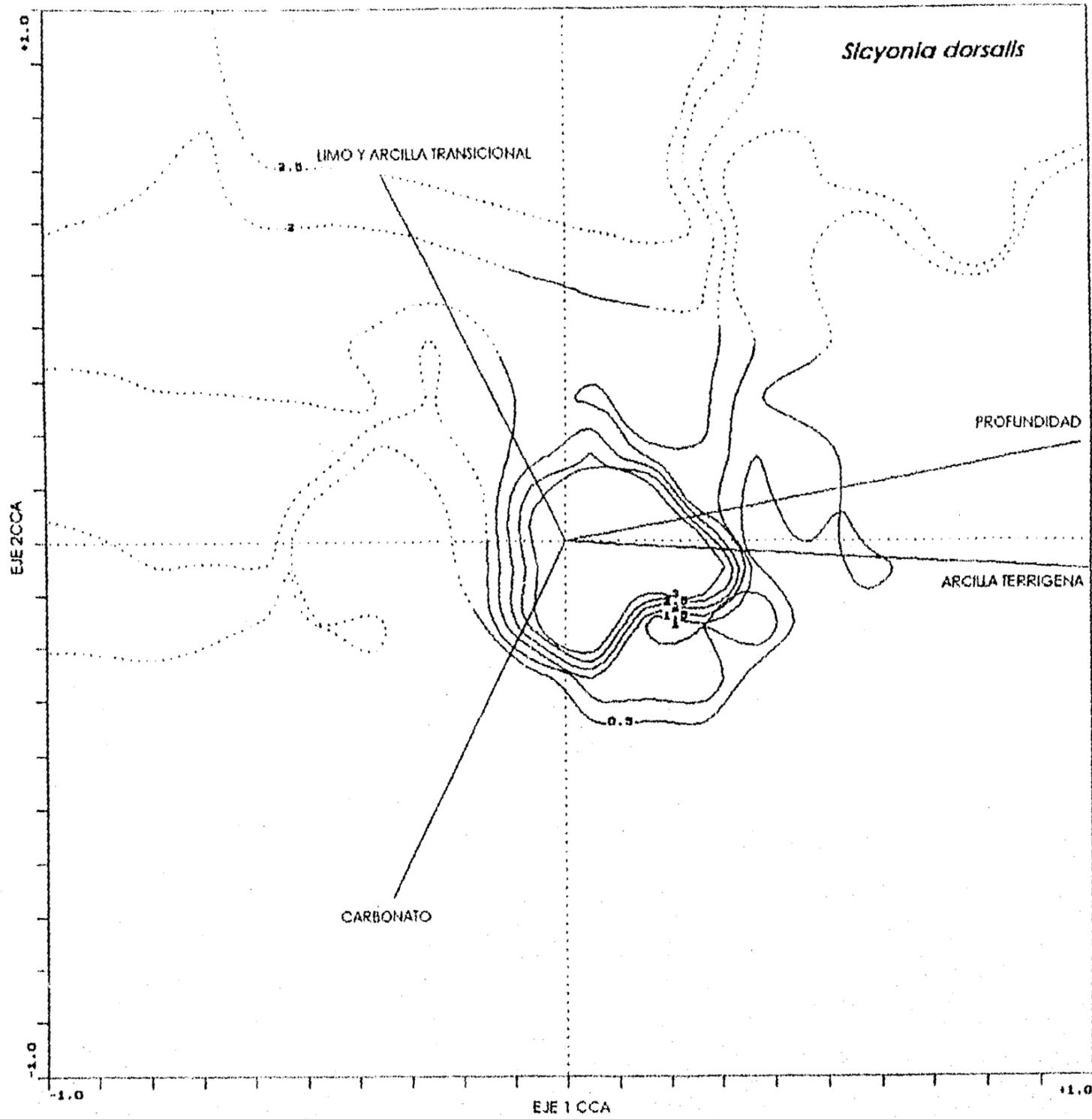


Fig. 118.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

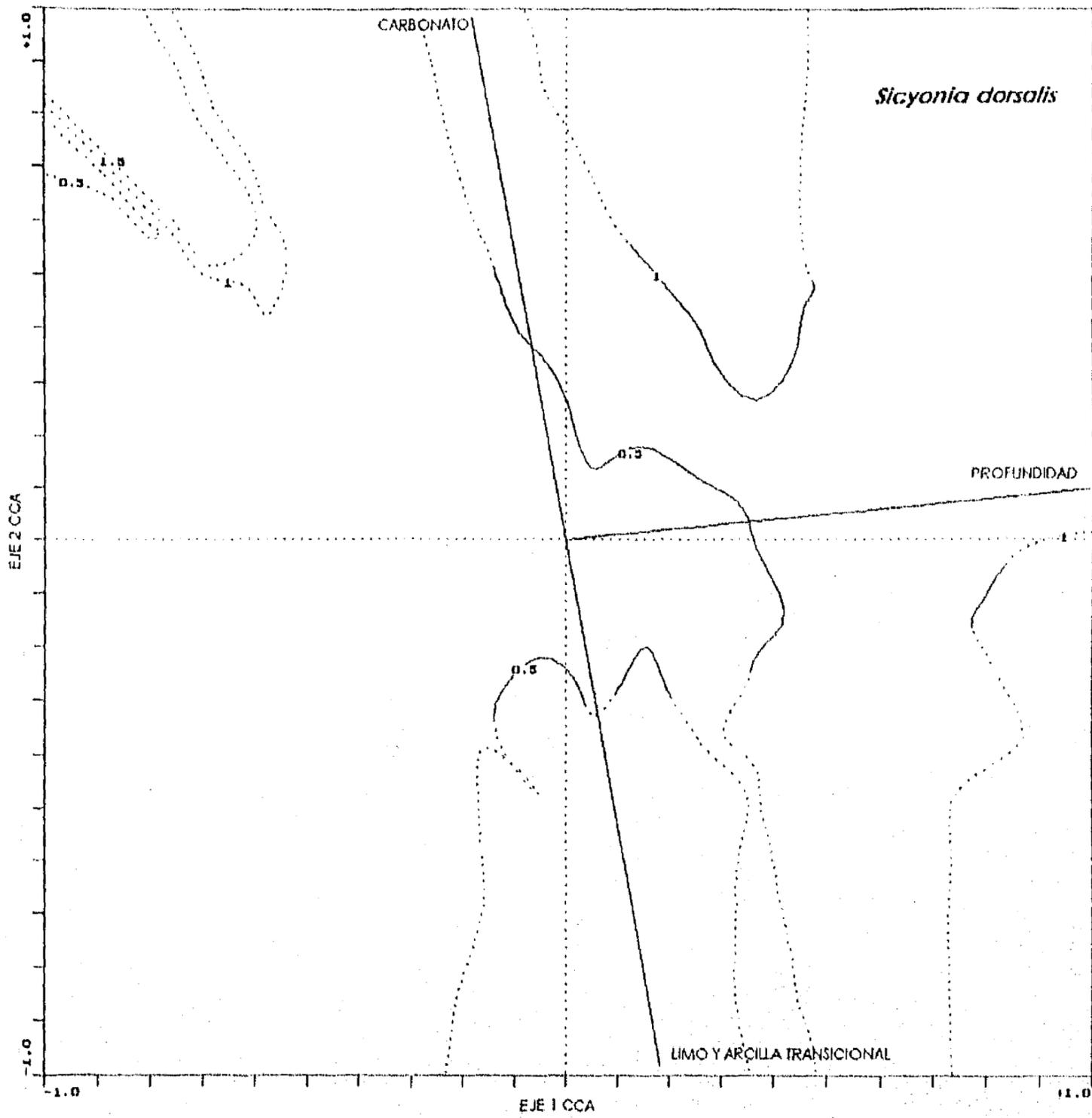


Fig. 119.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

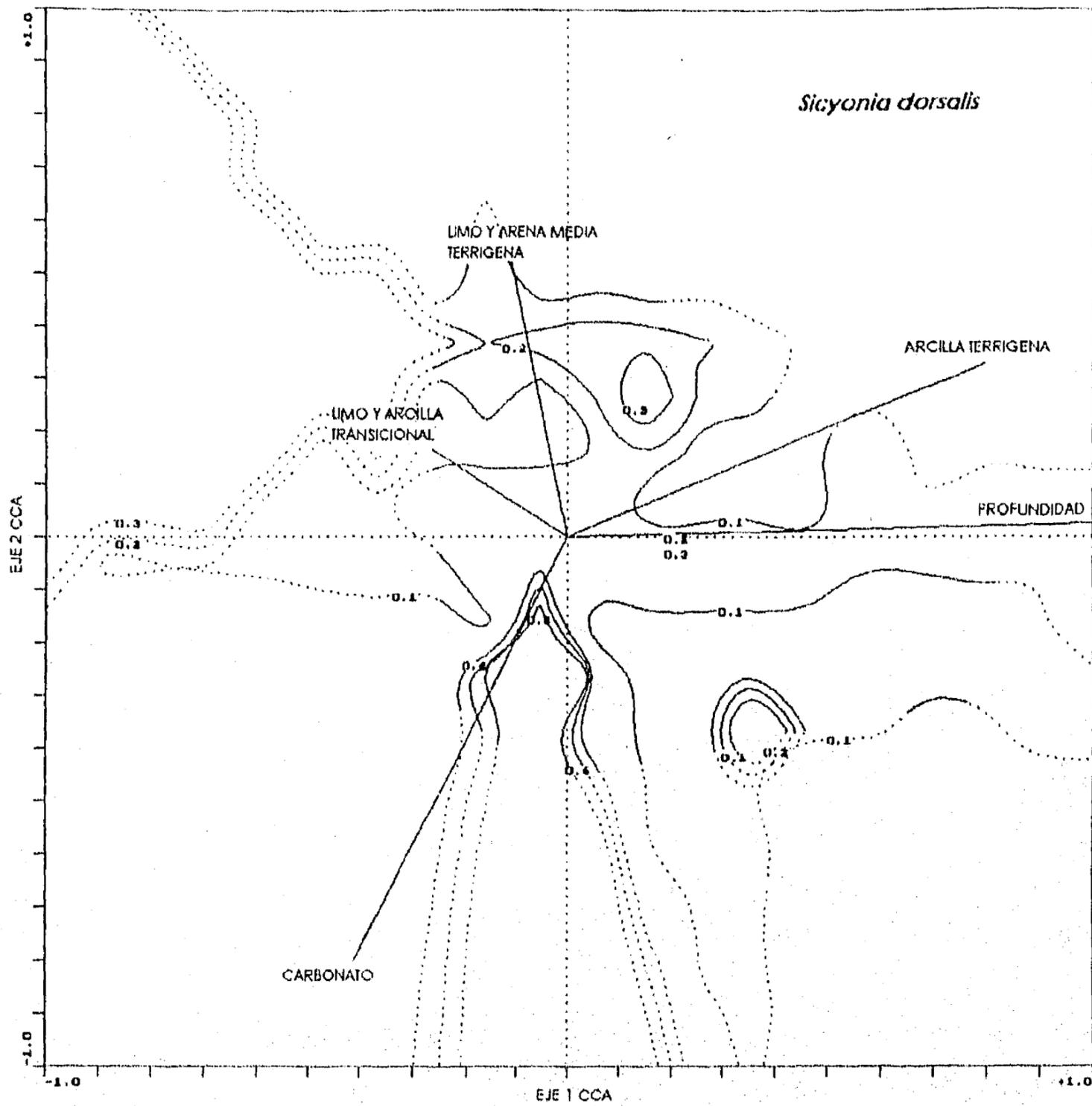


Fig. 119.-*Sicyonia dorsalis* Kingsley, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

e detectan en profundidades someras y sobre sustrato carbonatado.

En verano 92 (Fig. 133), valores de abundancia de 1.0 a 1.5 se ubican en el estrato de mayor profundidad y hábitats con arcilla terrígena. A profundidades medias no se tienen registros de la presencia de este peneido. En verano 93 (Fig. 134), el máximo de abundancia (1.5), se presenta también en el estrato profundo y sobre sustrato con arcilla terrígena, registros de abundancia con valores de 0.5 se observan en los estratos somero y medio y en hábitats con limo y arcilla transicional.

En otoño 92 (Fig. 135), los valores de abundancia son menores que en los demás períodos y se observa una gran dispersión a lo largo de los gradientes profundidad y tipo de sustrato, la mayores abundancias (0.6-0.7) se concentran en profundidades medias sobre sustratos con alto contenido de limo y arena media terrígena. Abundancias menores (0.1-0.3) se presentan hacia profundidades someras y sustrato carbonatado. Por último para otoño 93 (Fig. 136), los registros de abundancia están restringidos al estrato de profundidad media y hábitats con limo y arcilla transicional.

Solenocera vioscai

S. vioscai fue una de las 10 especies más numerosas en todas las campañas oceanográficas, particularmente en

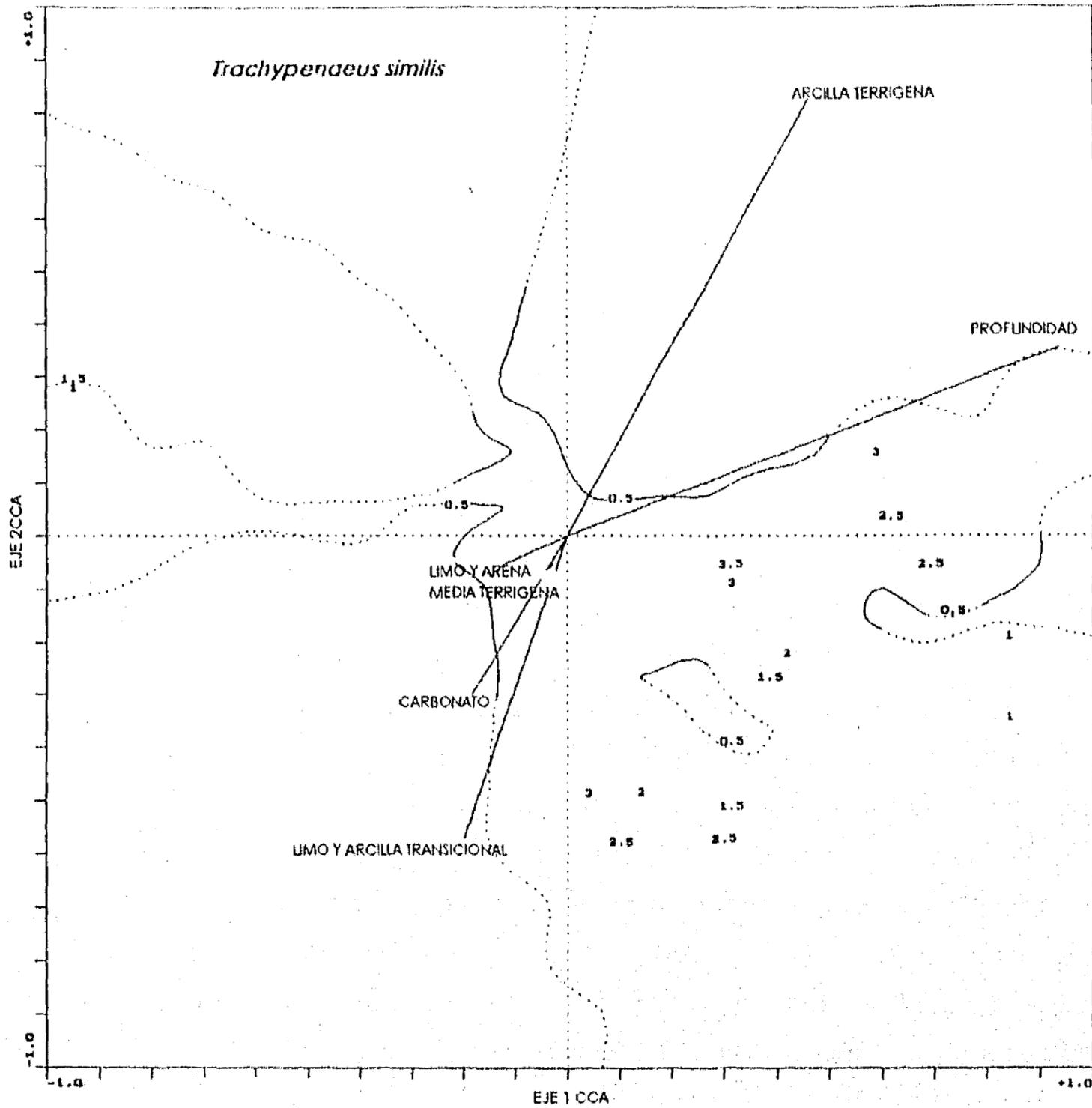


Fig. 121.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

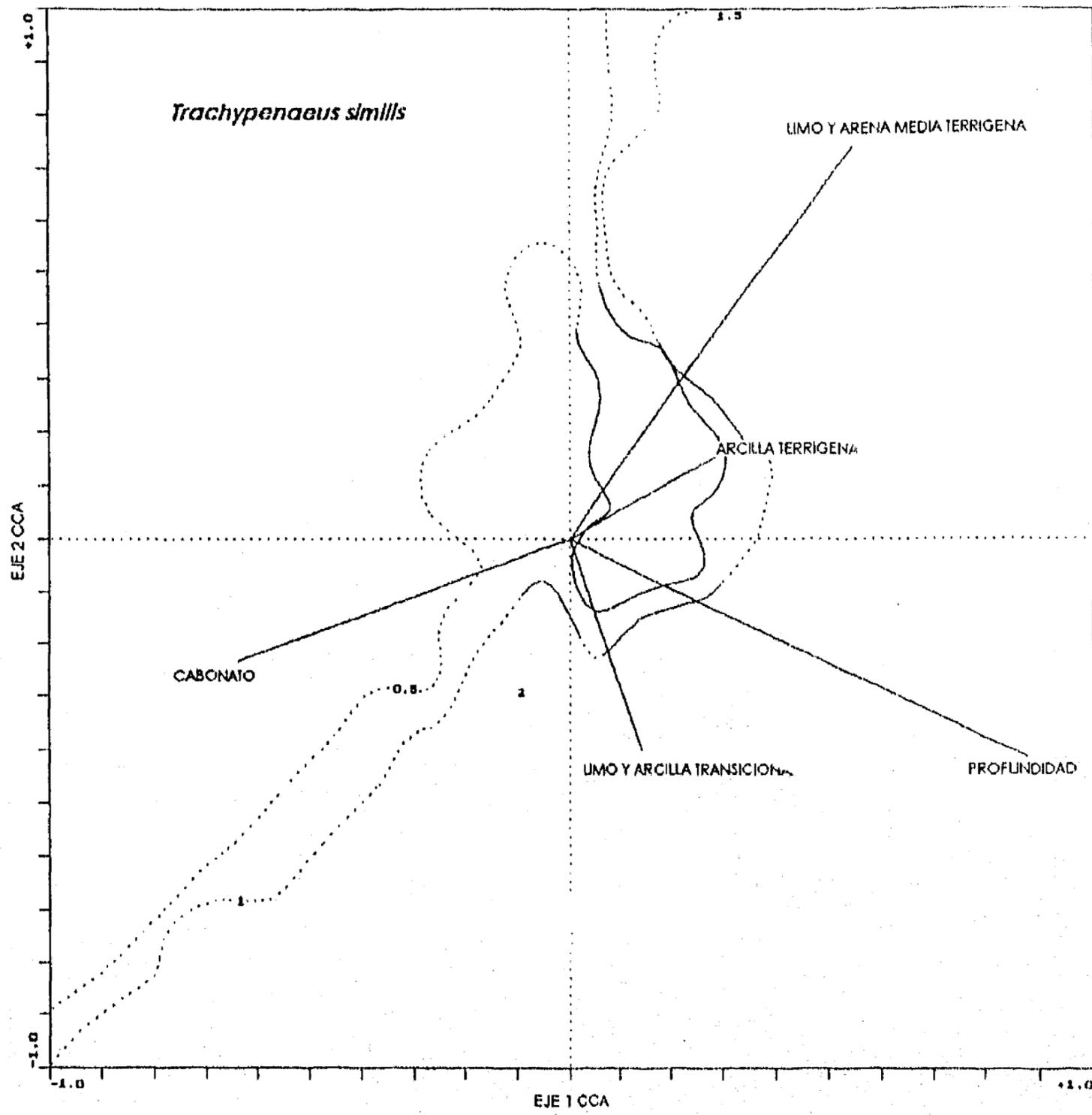


Fig. 122.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

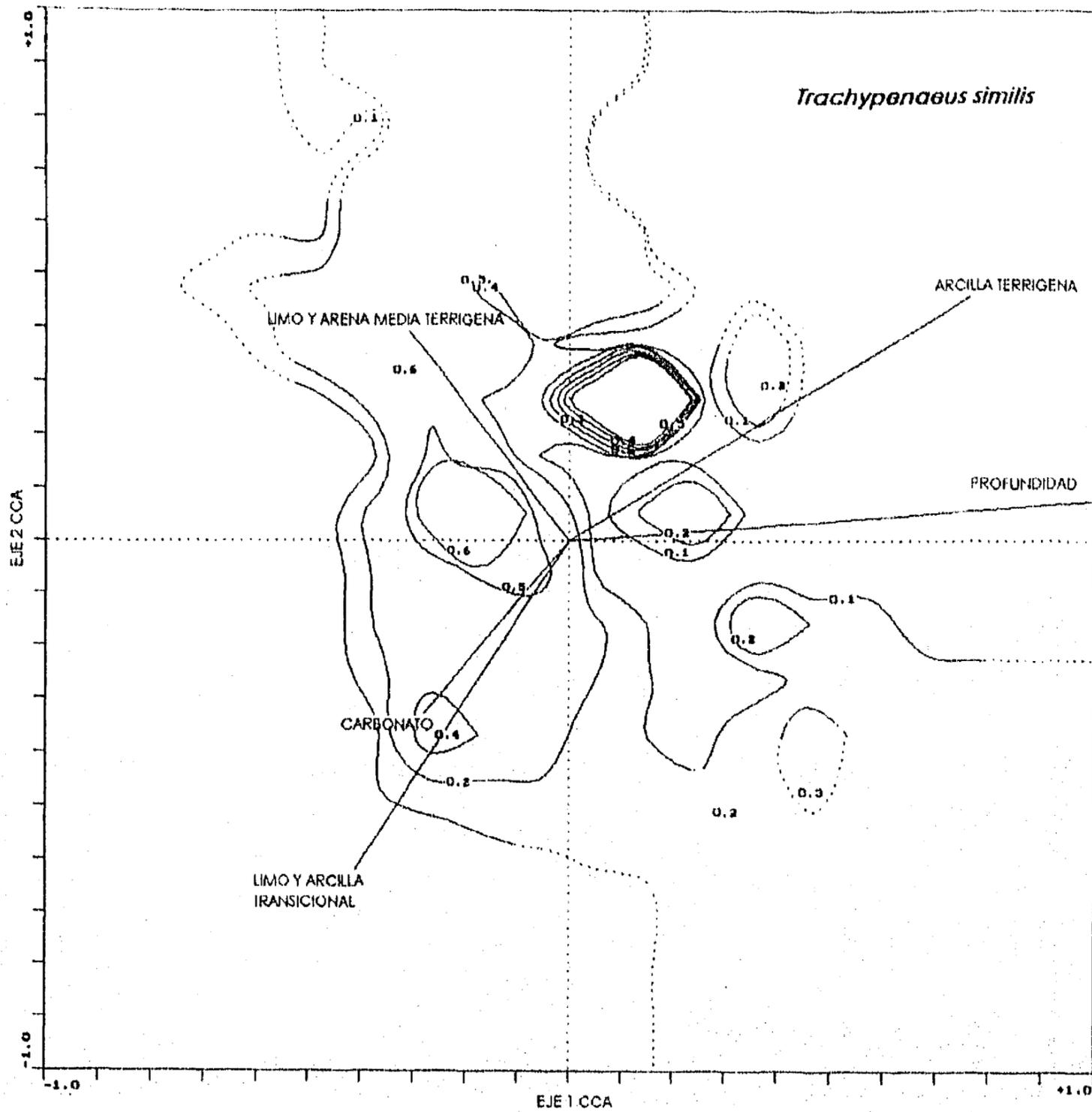


Fig. 123.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

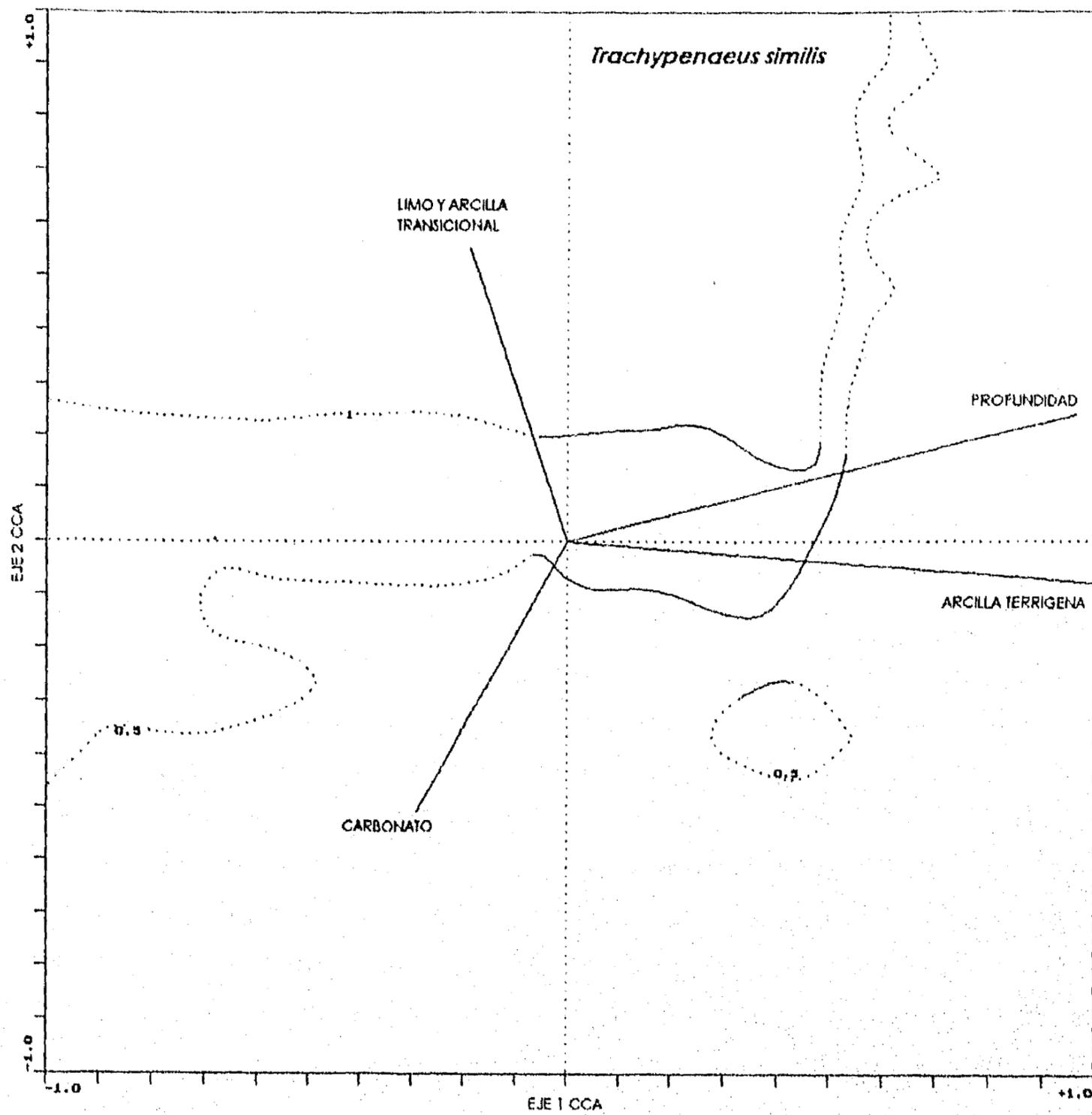


Fig. 124.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

verano 93. Se le encontró preferentemente en el estrato medio de profundidad sobre sustratos con arcilla terrígena.

En verano 92 (Fig. 137), se distribución se concentra principalmente en profundidades medias con los valores de abundancia más altos (0.9) sobre sustrato con arcilla terrígena, los valores más bajos (0.1) se detectan en hábitats carbonatados. En invierno 93 (Fig. 138), se observan valores de abundancia de 0.5 a 1.5 sobre sustratos con arcilla terrígena y en el extremo derecho del diagrama de ordenación que en esta campaña corresponde al estrato batimétrico medio.

Para primavera 92 (Fig. 139), los valores de abundancia para esta especie son pocos, aunque éstos se observan al igual que en invierno a profundidades medias. Los valores más altos (1.5 a 2.0) se presentan en hábitats con arcilla terrígena, mientras que los más bajos se encuentran en hábitats limo y arena media terrígena. En primavera 93 (Fig. 140), la distribución es amplia a lo largo del gradiente batimétrico aunque los valores son de baja magnitud. En el estrato somero y medio se detectan valores de abundancia de 0.3 sobre sustratos con arcilla terrígena.

En verano 92 (Fig. 141), la distribución se presenta tanto en el estrato medio como profundo; sin embargo, en este último se observan los valores más bajos (0.5) sobre sustratos con limo y arcilla transicional, por otro lado en el primero se encuentran los valores más altos (1.0 a 1.5) en hábitats limo y arena media terrígena. En verano 93

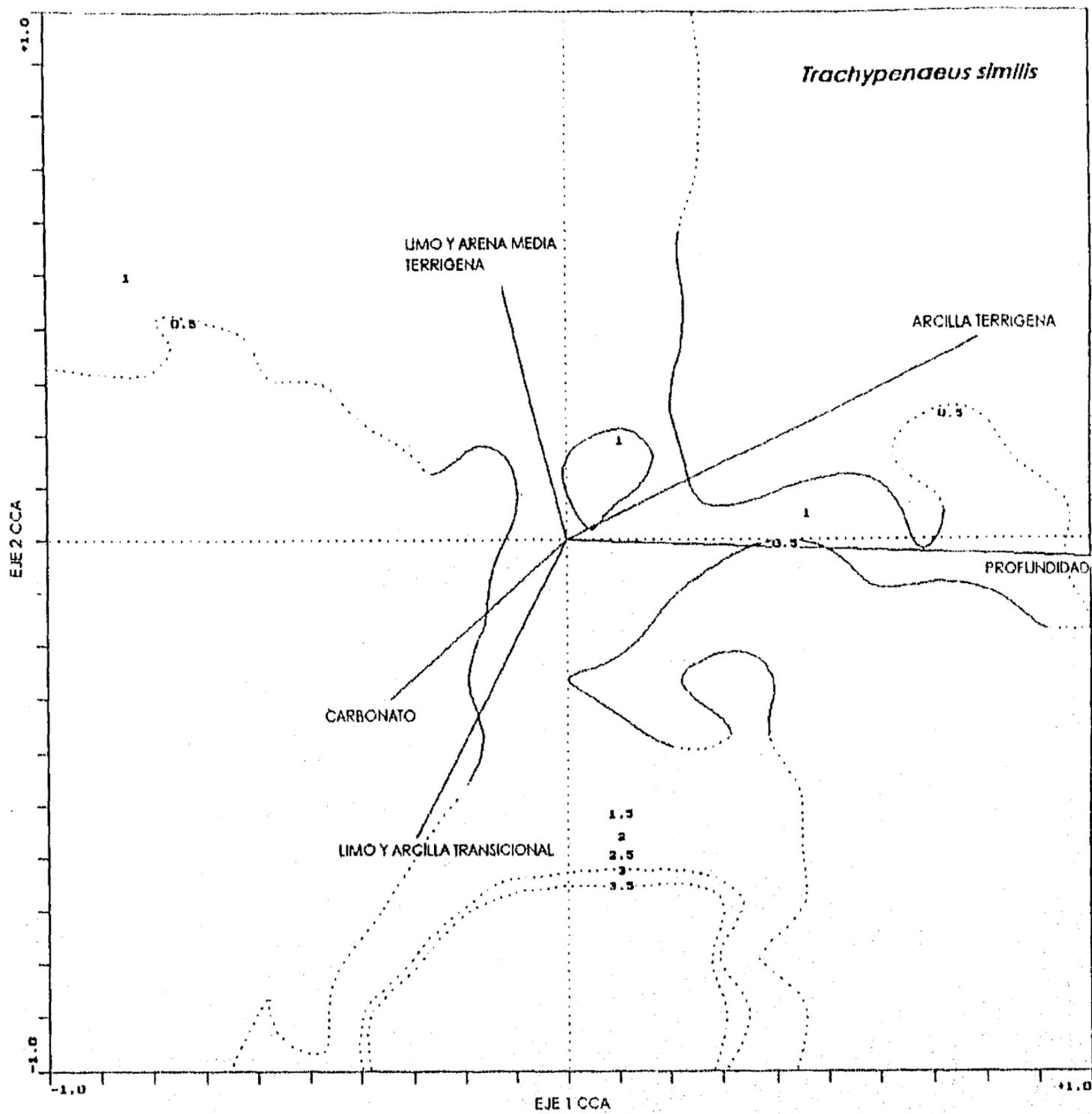


Fig. 125.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

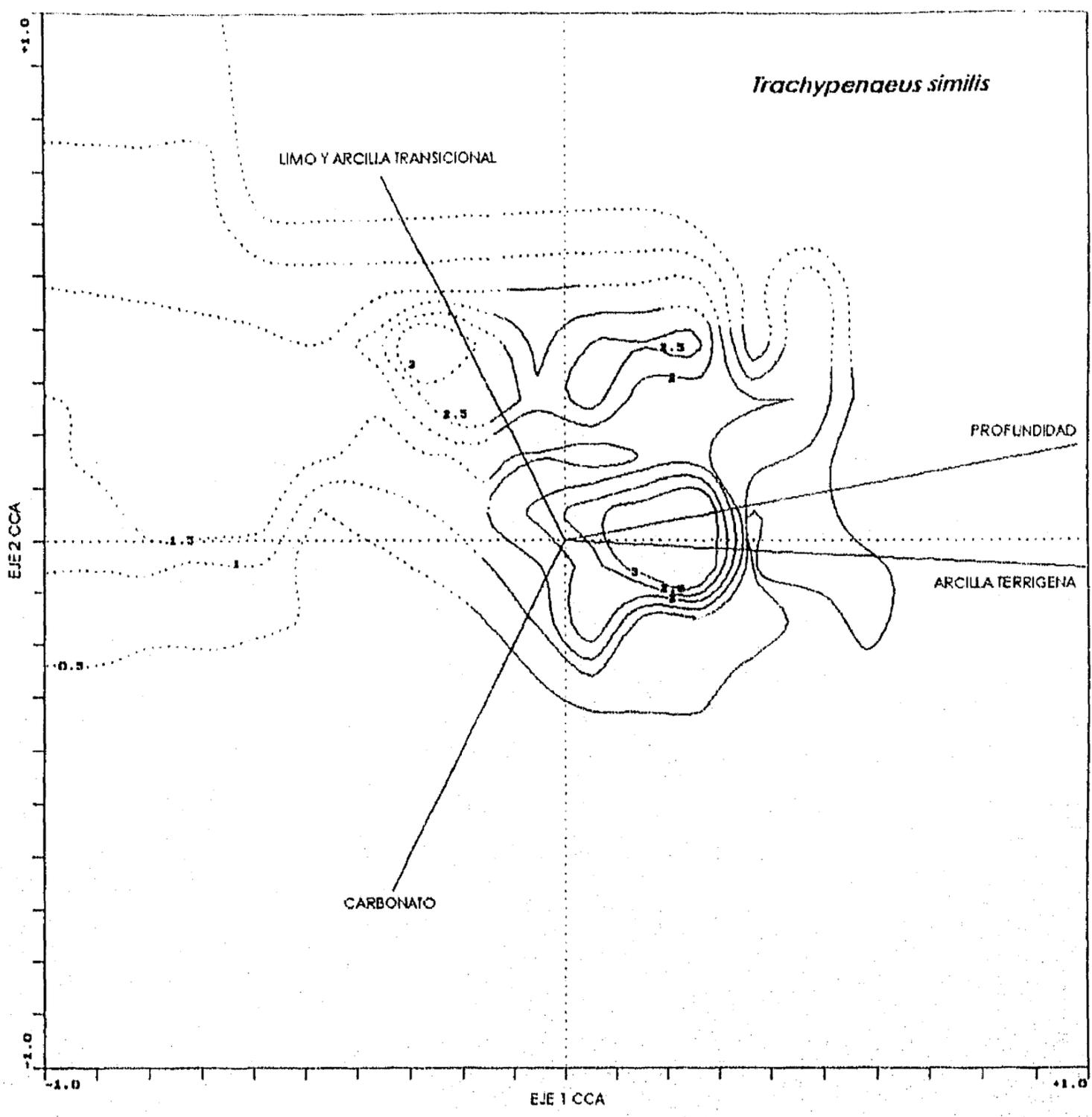


Fig. 126.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

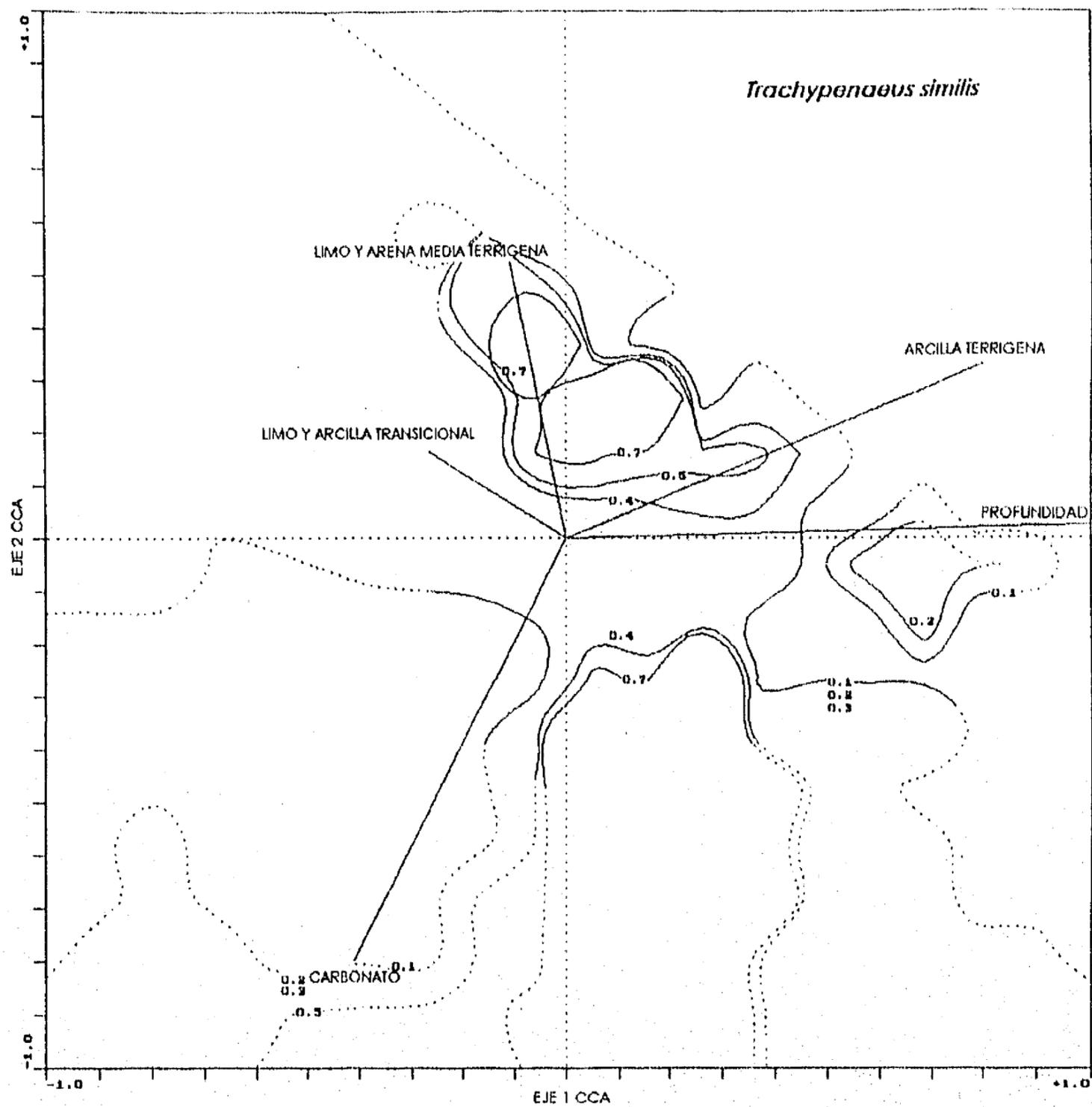


Fig. 127.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

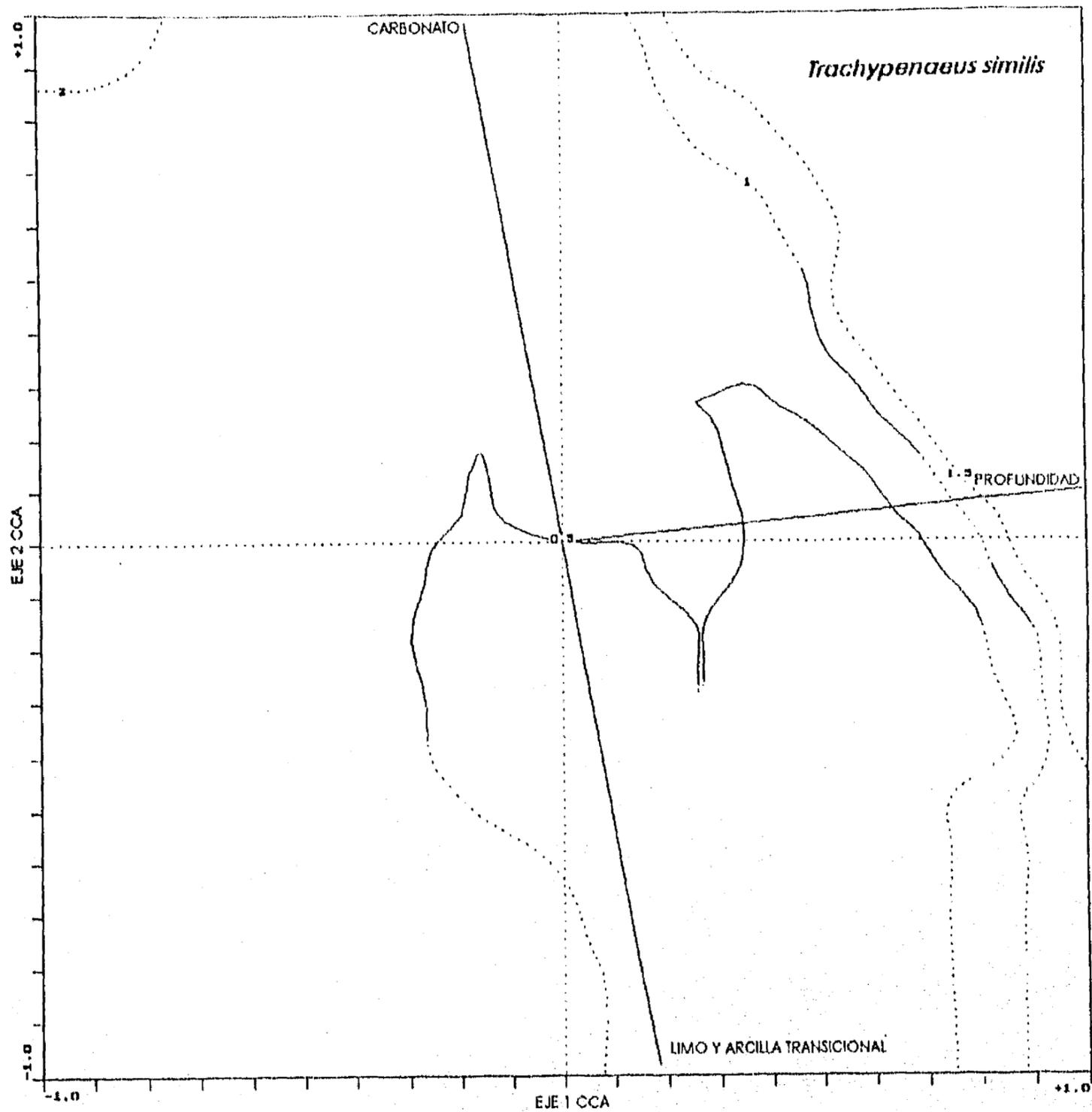


Fig. 128.-*Trachypenaeus similis* (Smith), distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

(Fig. 142), aunque se observan valores de abundancia de menor magnitud que en verano 92, la distribución de esta especie a lo largo del gradiente profundidad es muy amplia. Los valores más altos (0.8 a 0.9), se ubican a profundidades medias en hábitats con arcilla terrígena. Estos disminuyen hasta valores de 0.1 a profundidades someras sobre sustratos carbonatados.

En otoño 92 (Fig. 143), valores de abundancia de 0.5 a 1.5 se presentan en profundidades medias sobre sustrato con arcilla terrígena. Para otoño 93 (Fig. 144), los valores de abundancia son escasos y de baja magnitud (0.5 a 1.0). Estos únicamente se observan en el extremo derecho del gradiente profundidad que al igual que en invierno 93 corresponde al estrato medio.

Penaeus setiferus

El camarón blanco *P. setiferus* del grupo de los peneidos es la especie menos numerosa si se comparan los datos de abundancia de éste peneido con los obtenidos para *P. duorarum*, *P. aztecus* y *T. similis*, sin embargo, se considera en el análisis por la importancia comercial que representa. Este peneido se presenta preferentemente en profundidades someras y sobre sustratos limo y arena media terrígena. En invierno 92 (Fig. 145), la distribución es amplia a lo largo del gradiente profundidad; no obstante, los valores máximos (0.6) se observan en el estrato de

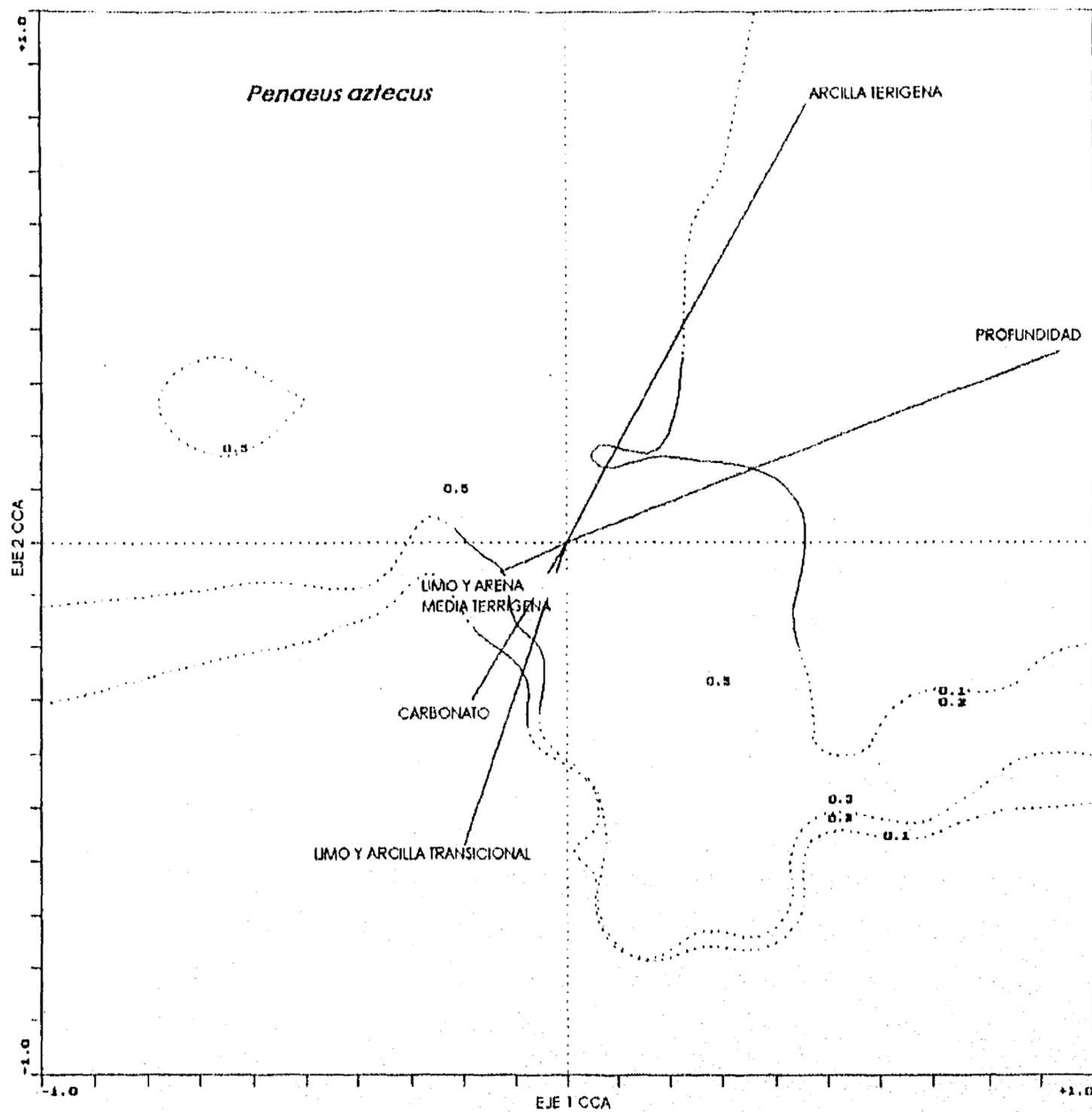


Fig. 129.-*Peneus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

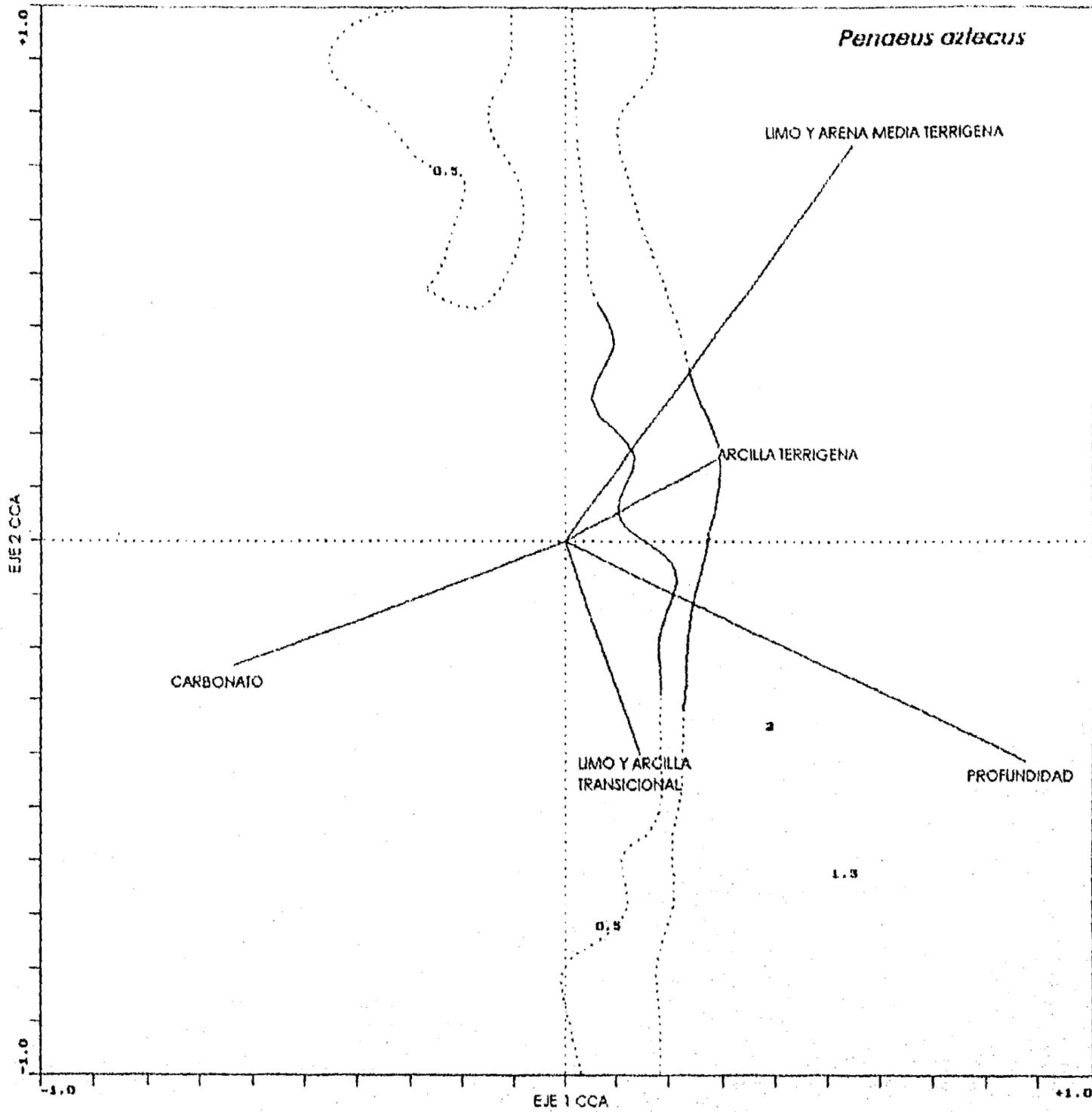


Fig. 130.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

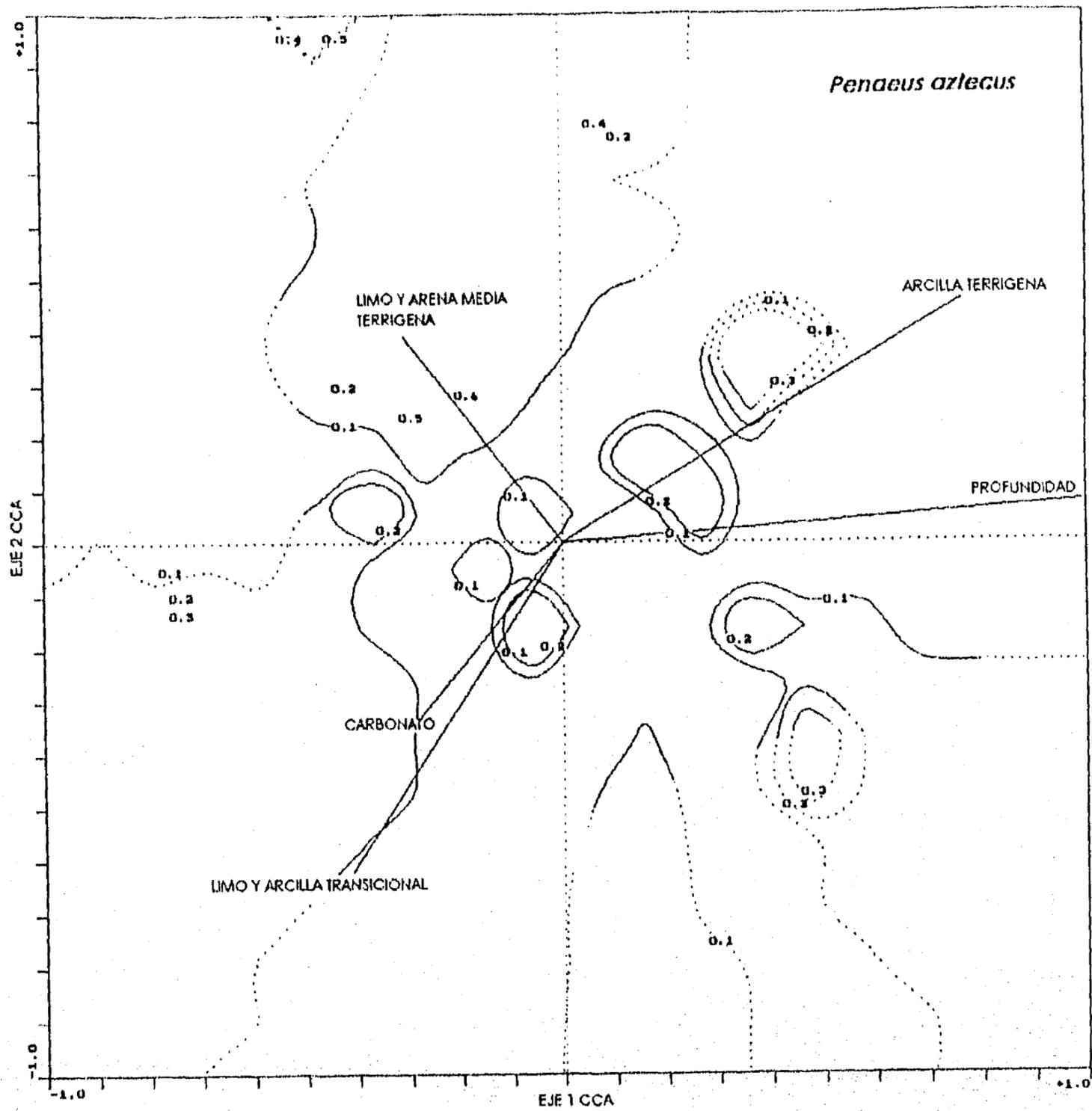


Fig. 131.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

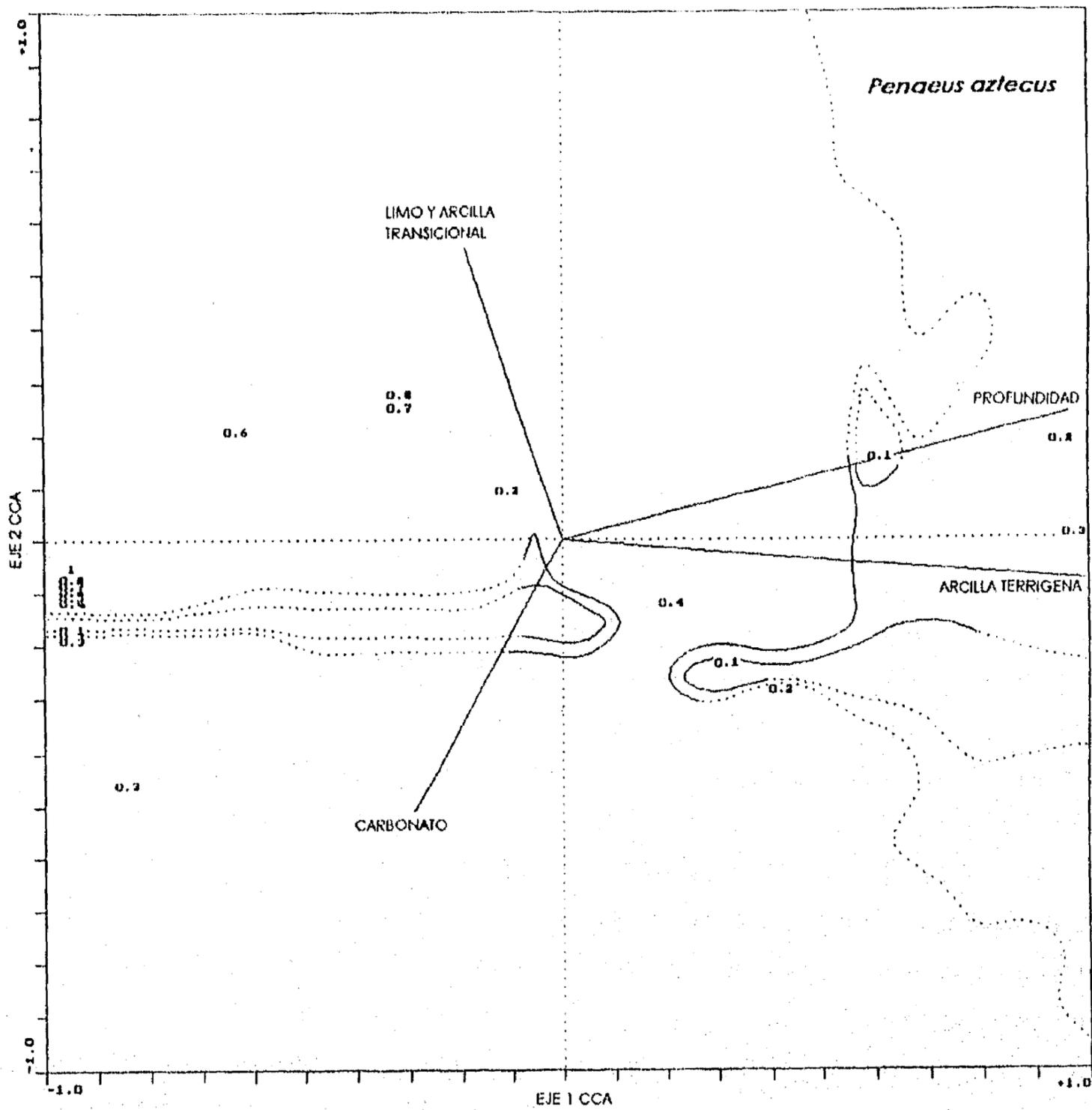


Fig. 132.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

profundidad somero y hábitats preferentemente carbonatados. En invierno 93 (Fig. 146), abundancias de 1.0 a 1.5 se ubican en profundidades someras y hábitats limo y arena media terrígena.

En primavera 92 (Fig. 147), los registros de abundancia para esta especie son pocos, de baja magnitud (0.1 a 0.2) y éstos se presentan en profundidades medias y sobre sustratos intermedios entre lodos y limo y arena media terrígena, mientras que para primavera 93 (Fig. 148), los máximos (0.3) se localizan sobre sustratos intermedios entre lodos y carbonatos en profundidades someras.

En verano 92 (Fig. 149), los valores de abundancia se observan a lo largo de ambos gradientes, presentándose los valores más altos (0.6) a profundidades someras y en hábitats limo y arena media terrígena; los valores de abundancia más bajos (0.1) se ubican a profundidades medias y en hábitats con bajo contenido de limo y arena media terrígena. En verano 93 (Fig. 150) los valores de abundancia son bajos (0.1-0.3) y se ubican en profundidades medias y sustratos con limo y arcilla transicional.

En otoño 92 (Fig. 151), *P. setiferus*, presenta una gran dispersión en los valores de abundancia principalmente a profundidades someras y sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y lodos, en donde se observan las abundancias más altas (1.1), las más bajas se detectan hacia zonas con mayor contenido de carbonato. Por su parte en otoño 93 (Fig. 152) no se tienen suficientes datos para

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

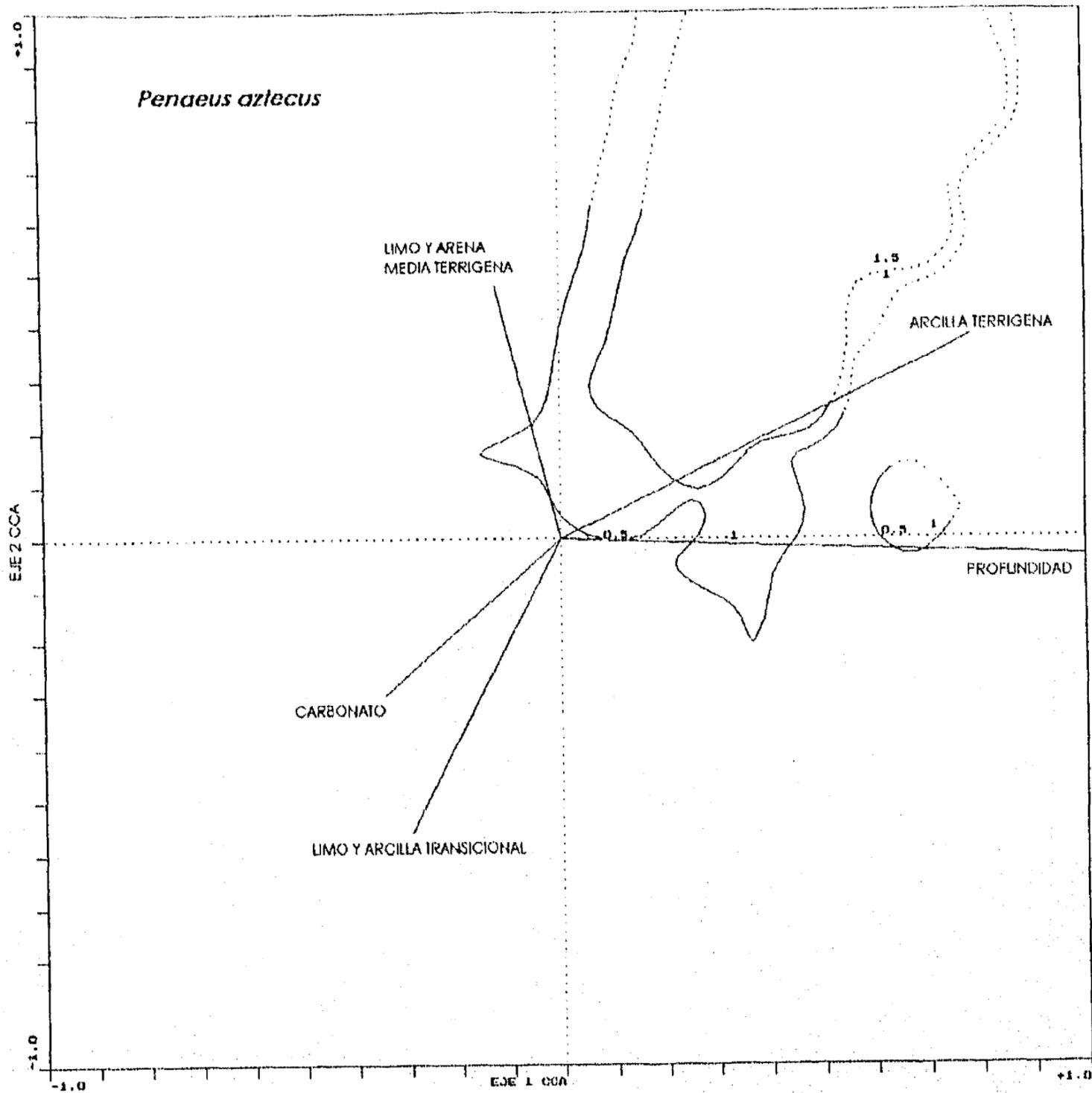


Fig. 133.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

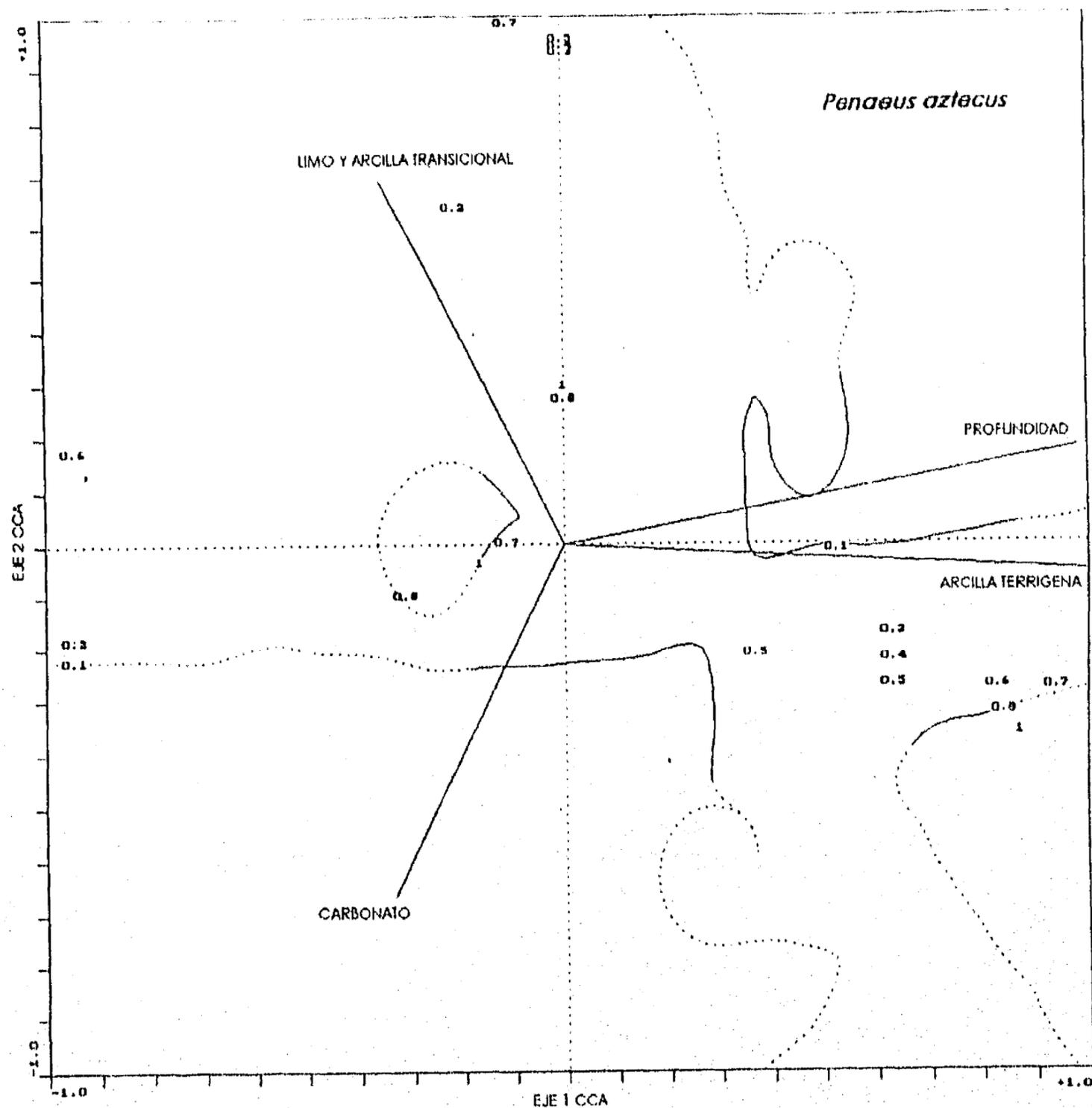


Fig. 134.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

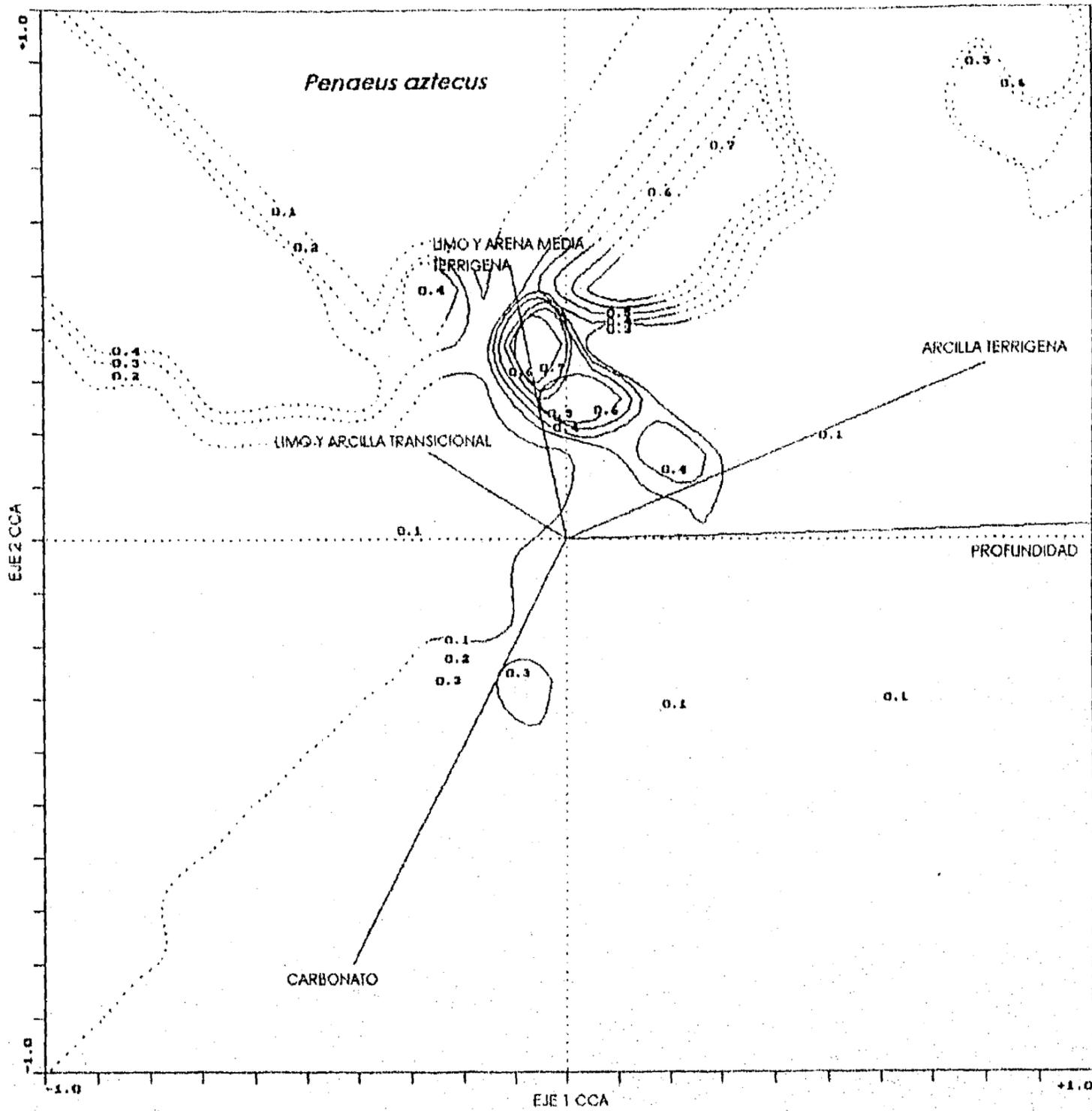


Fig. 135.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

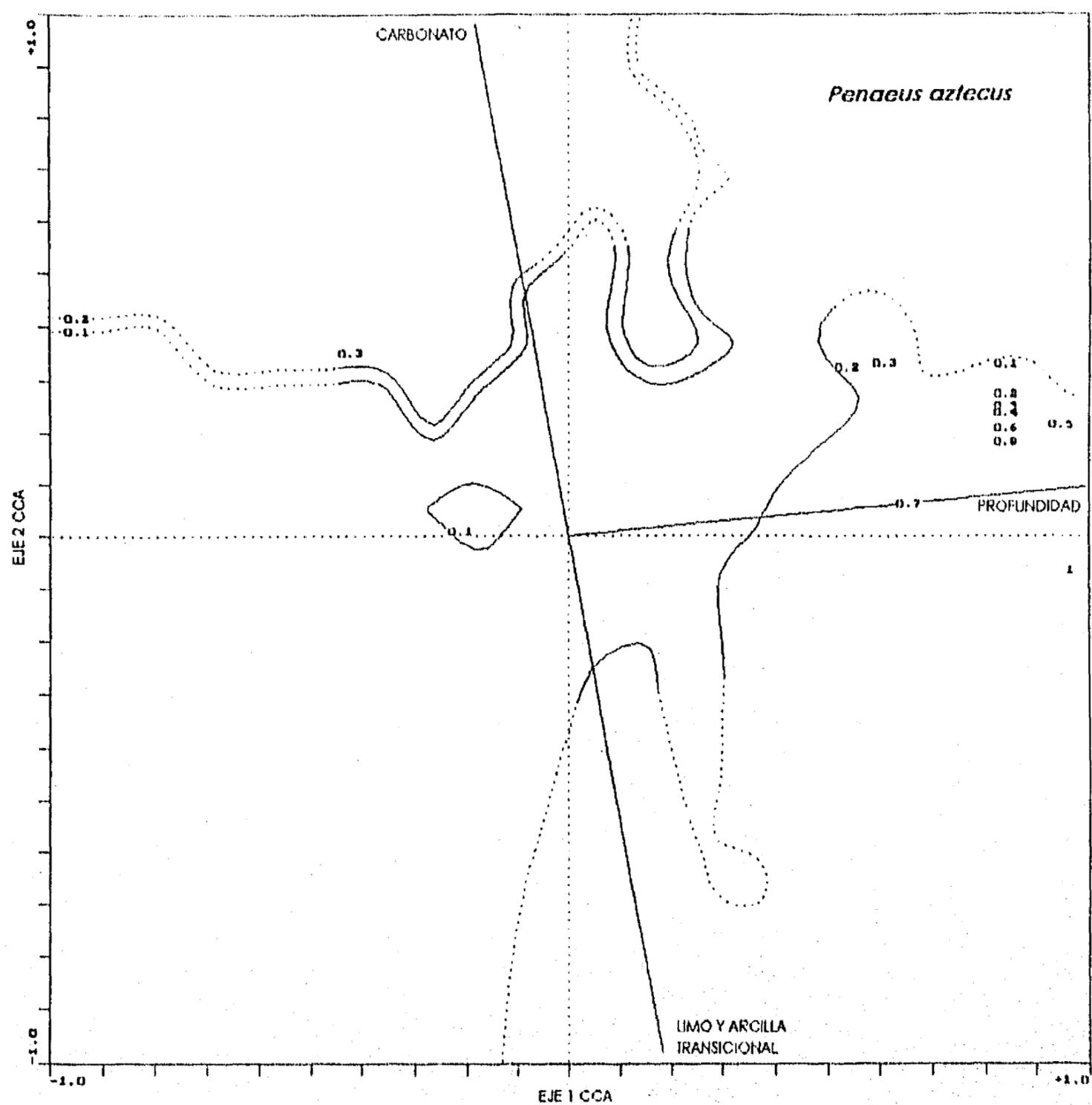


Fig. 136.-*Penaeus aztecus* Ives, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

hacer un análisis, aunque los valores de abundancia observados se comportan al igual que las demás campañas, en profundidades someras y sobre sustratos con bajo contenido de carbonatos.

DIVERSIDAD

La diversidad y riqueza específica de los macroinvertebrados bentónicos se obtuvo en base a los resultados de ordenación de las especies, por lo que tanto la diversidad como la riqueza específica son presentados en los diagramas de ordenación y relacionados con las variables ambientales. En general se observan valores de diversidad alta en los estratos batimétricos somero y profundo; en el primero los valores máximos se presentan en áreas donde existe una mezcla de diversos tipos de sedimento, mientras que en el segundo, éstos se detectan en áreas donde el sedimento es homogéneo. En invierno 92 (Fig. 153), valores bajos de diversidad (1.5) se encuentran en profundidades someras y sustrato con limo y arcilla transicional, mientras que los más altos (2.5 a 3.0) se observan en el estrato medio de profundidad y sustrato con arcilla terrígena. La riqueza específica (Fig. 154) también presenta valores altos (3.0-3.5) en el estrato de profundidad media y sobre sustrato con arcilla terrígena, estos valores disminuyen en el

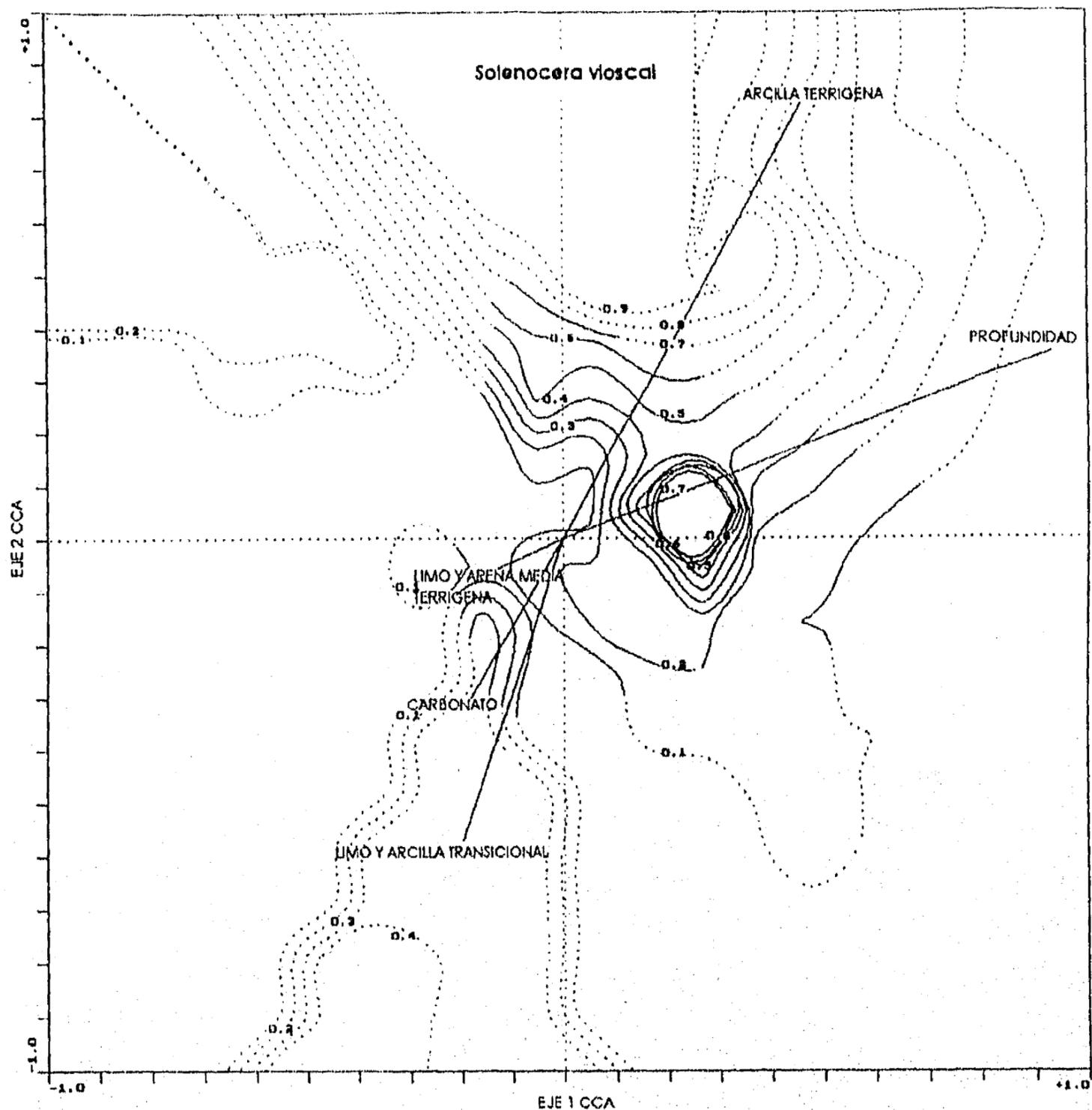


Fig. 137.-*Solenocera vioscai* Burkenroad distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

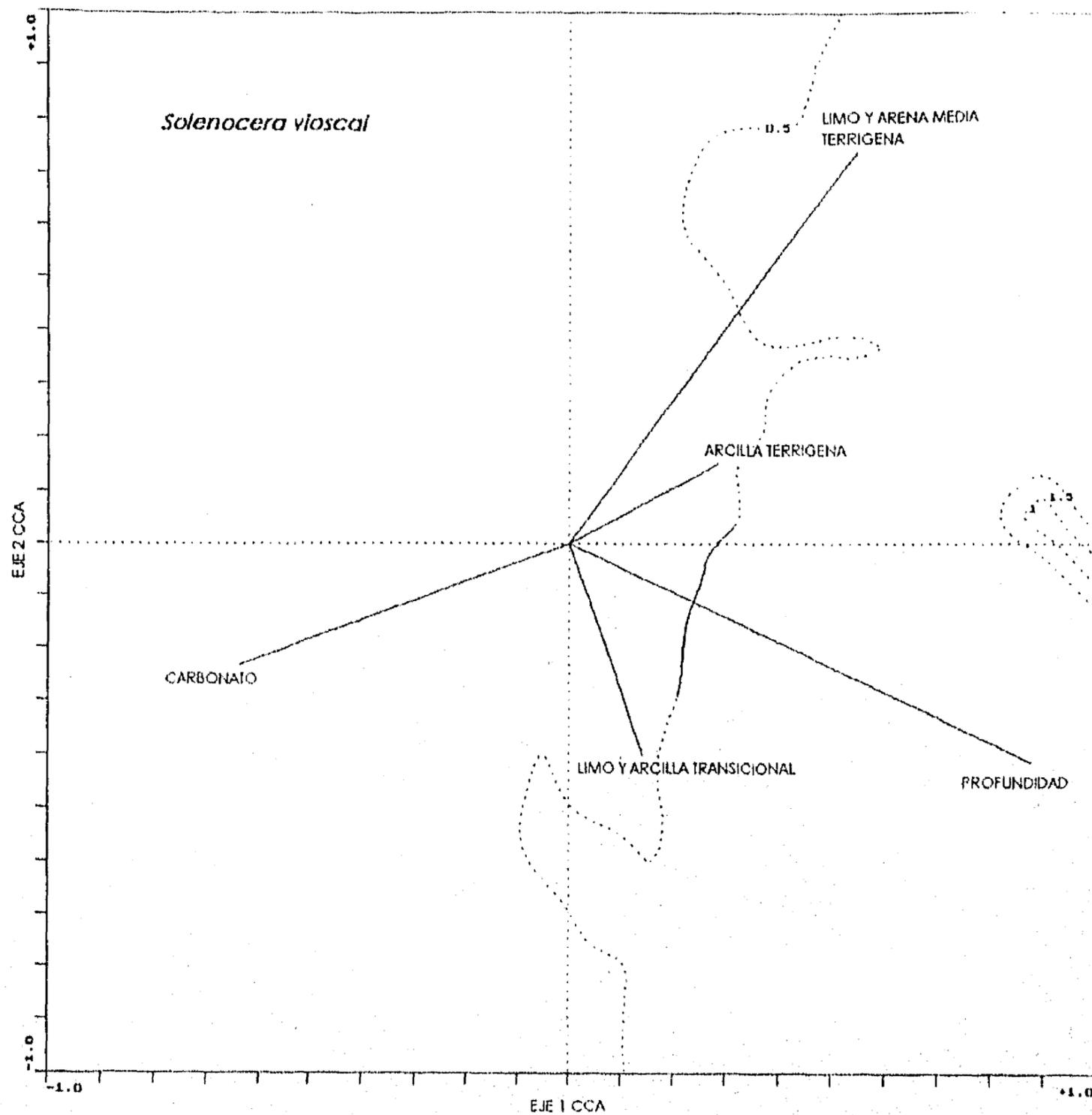


Fig. 138.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

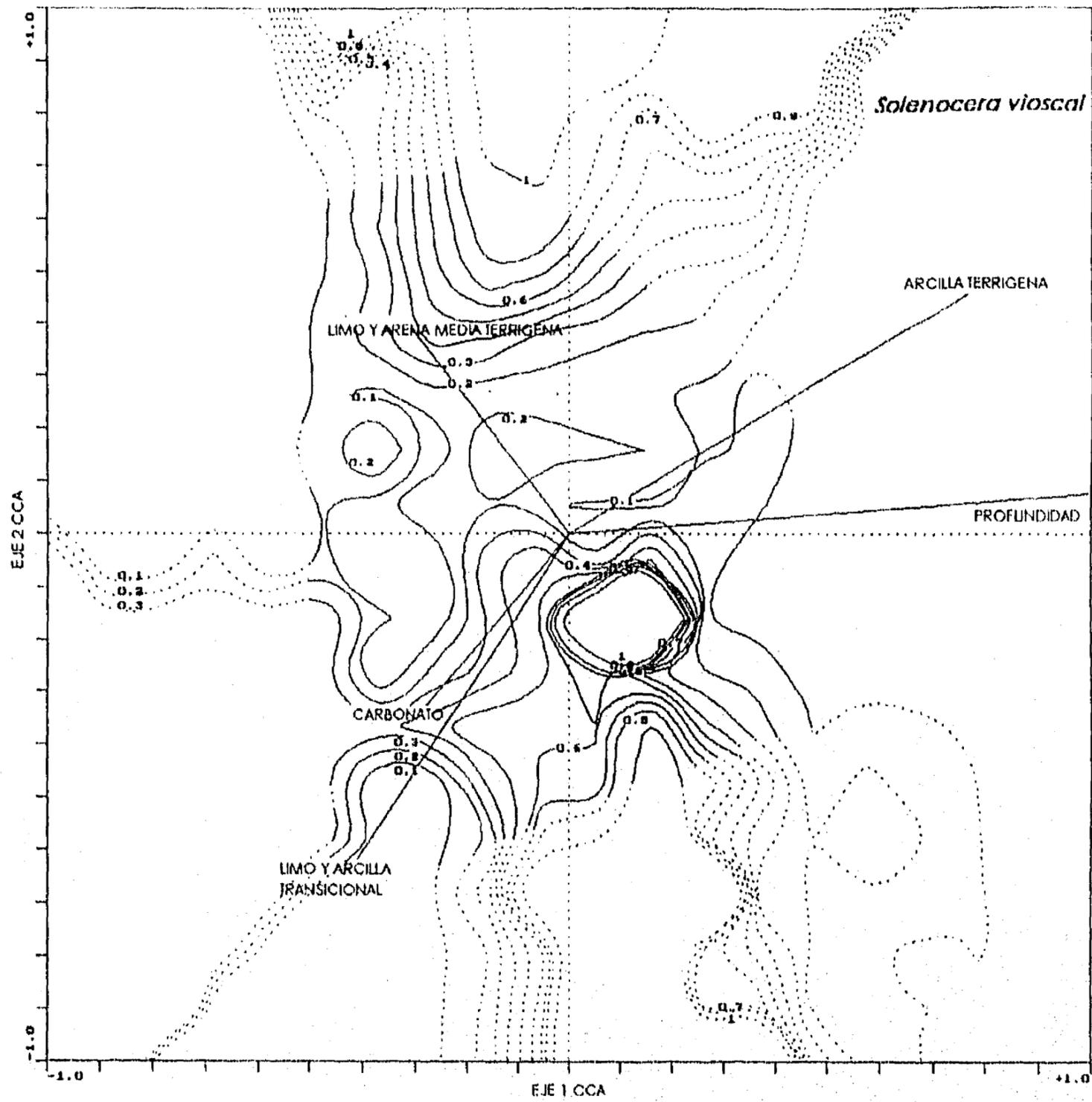


Fig. 139.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

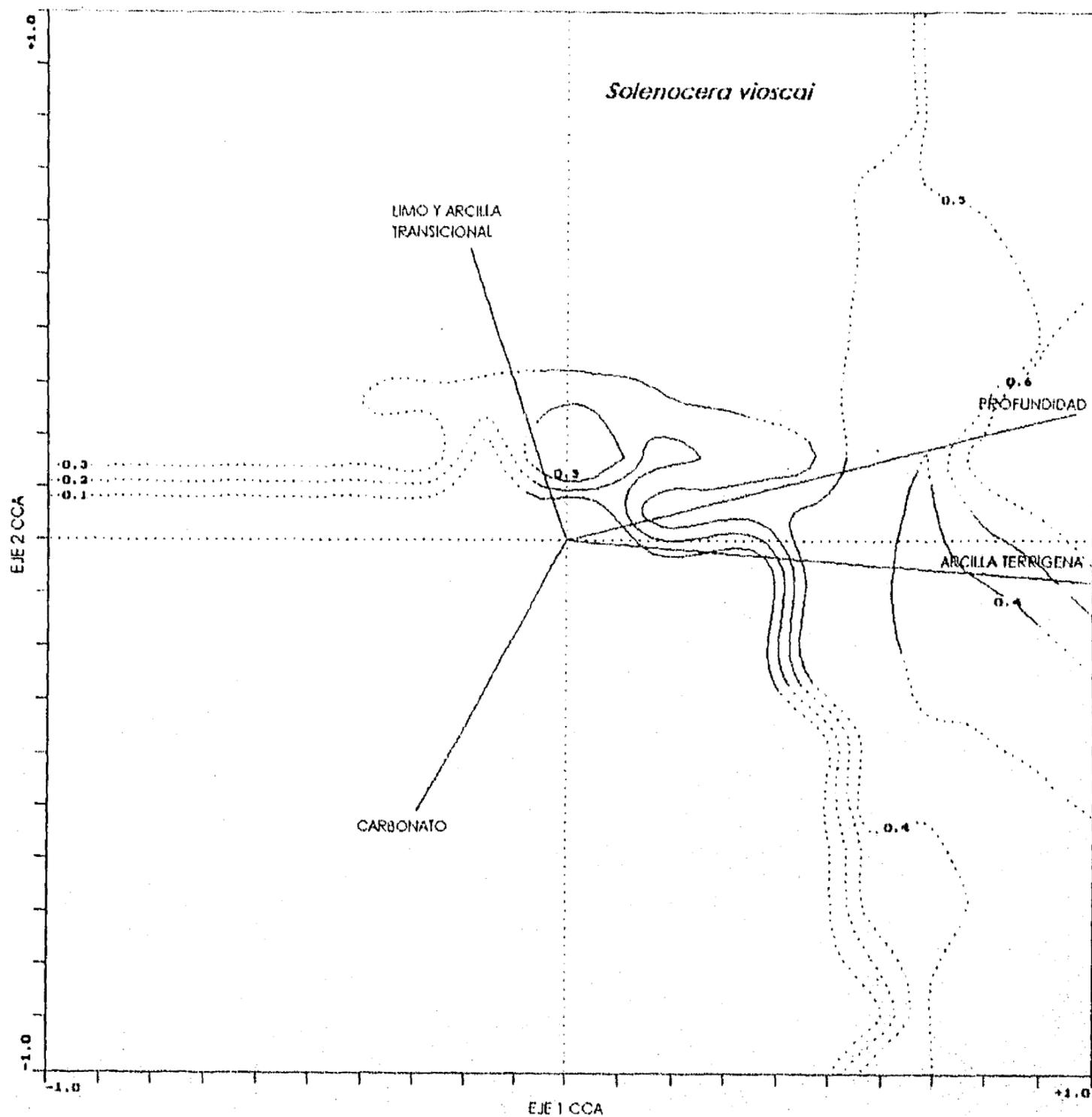


Fig. 140.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

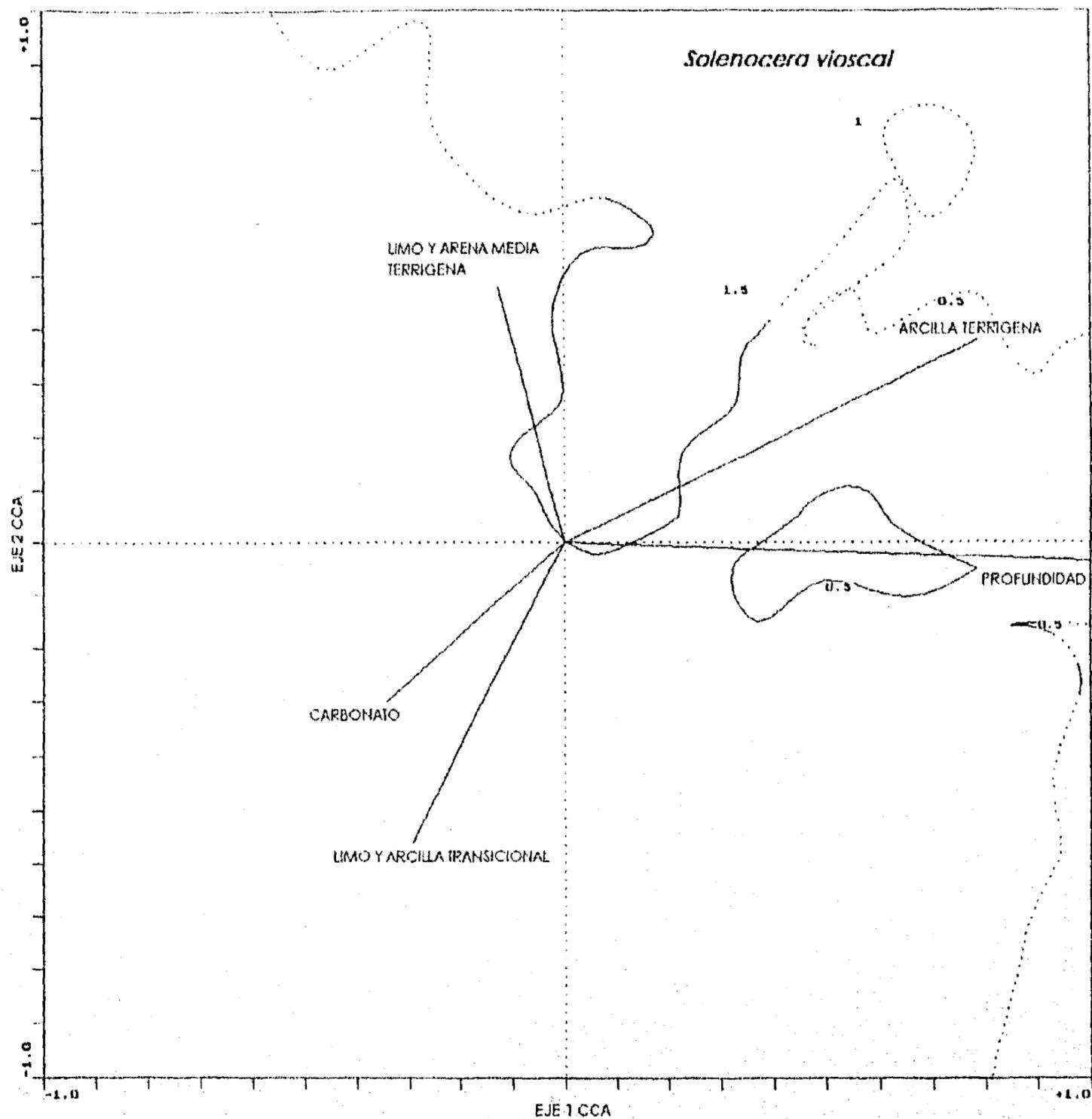


Fig. 141.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

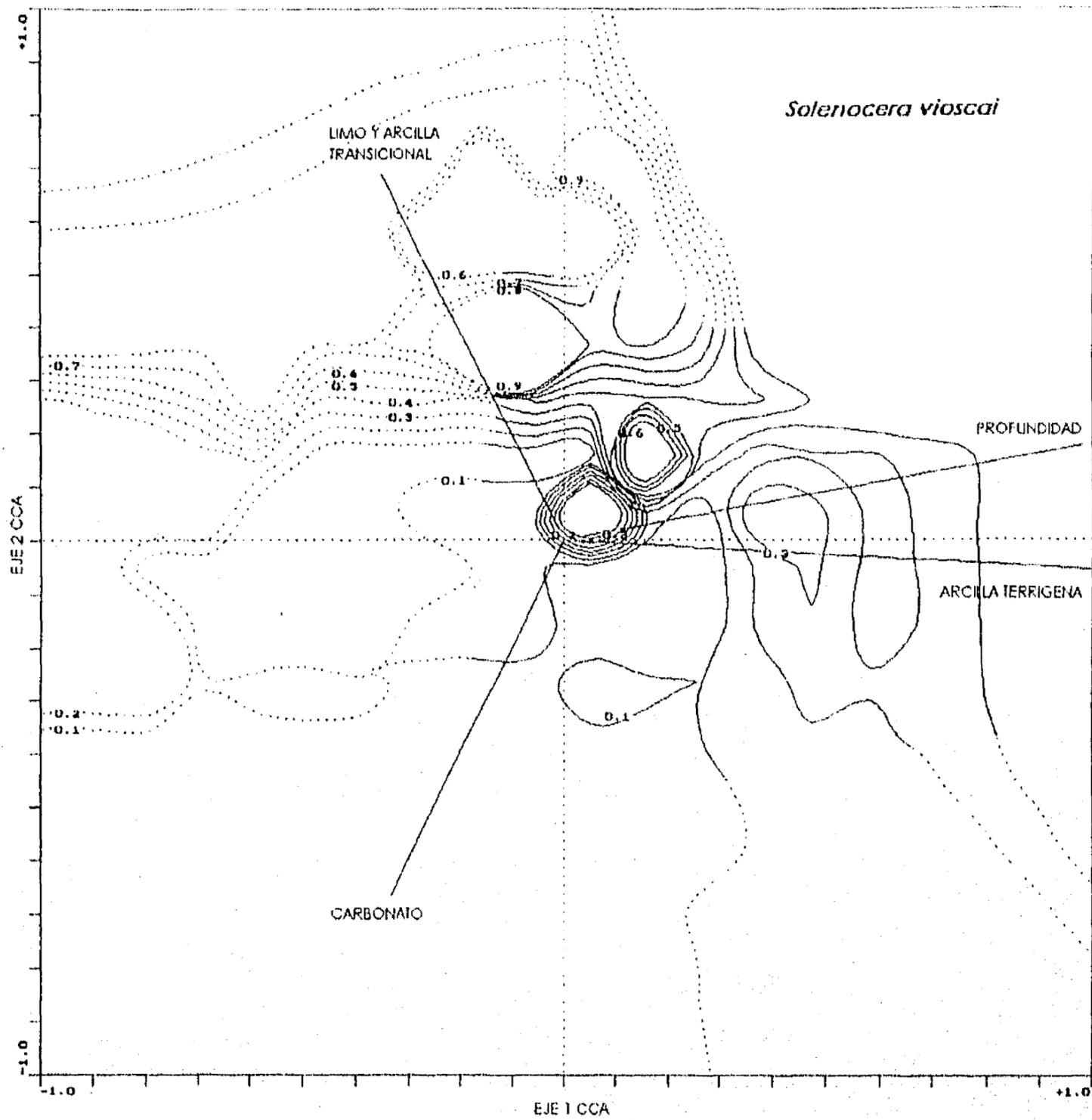


Fig. 142.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

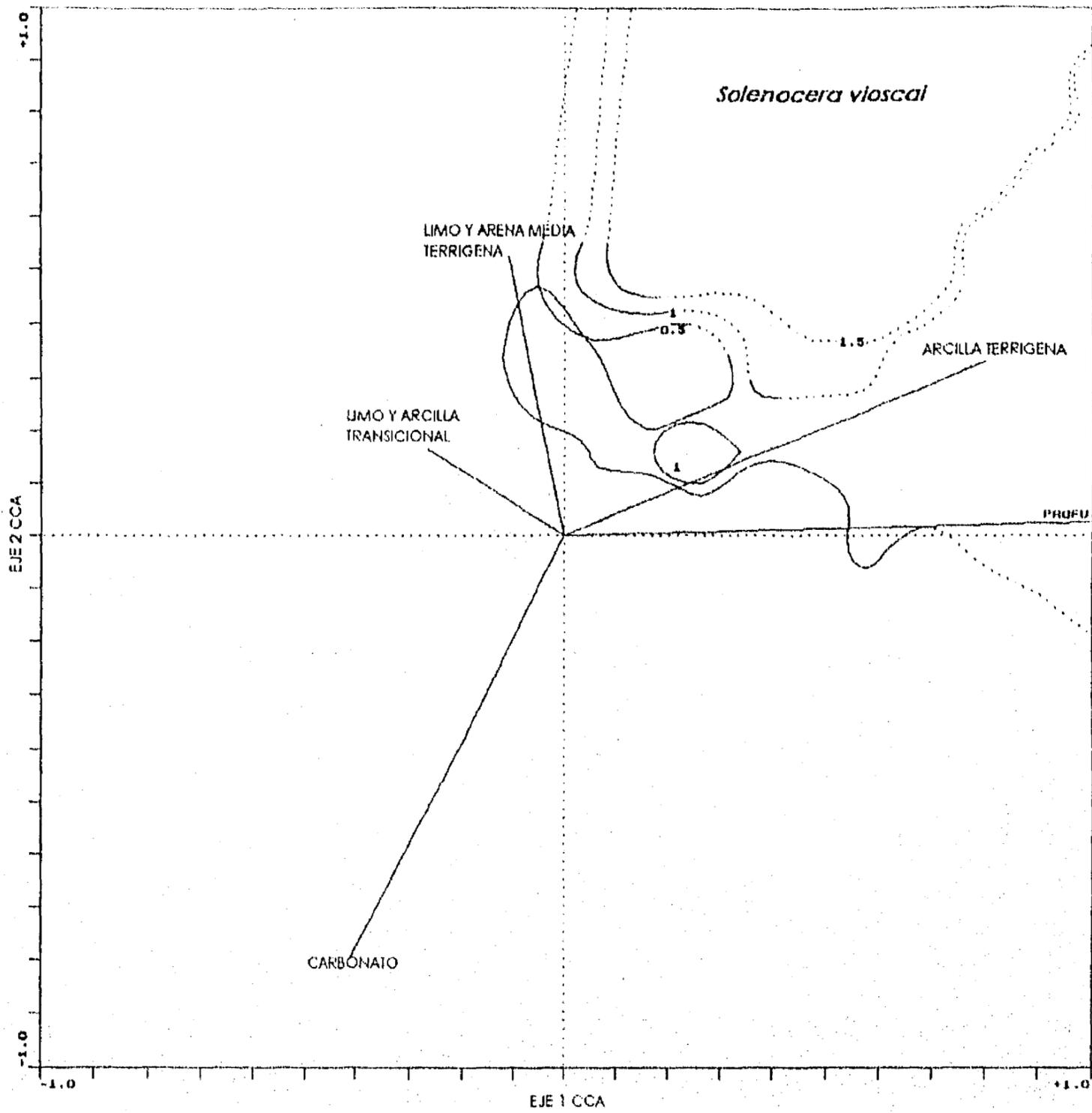


Fig. 143.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

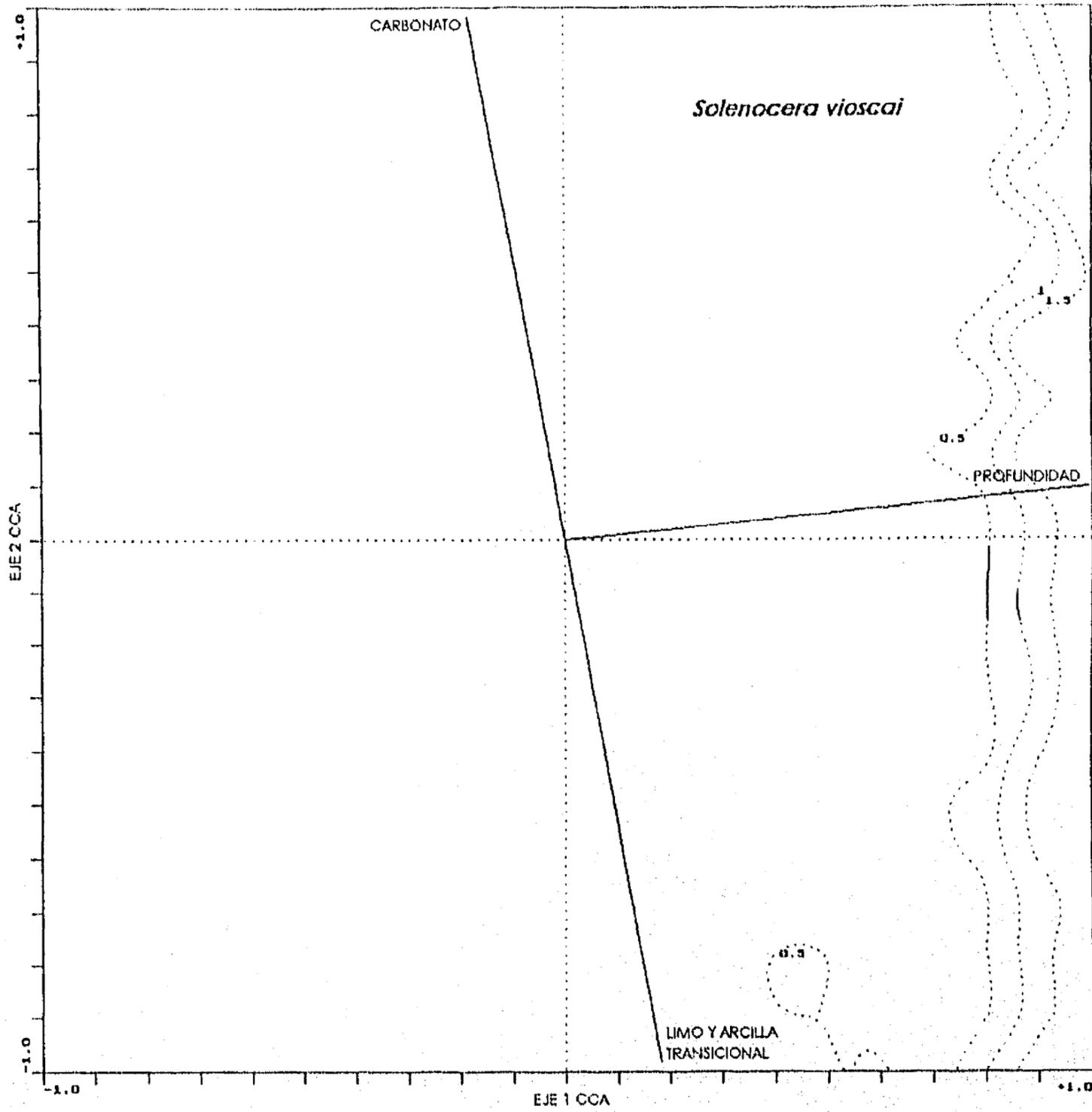


Fig. 144.-*Solenocera vioscai* Burkenroad, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

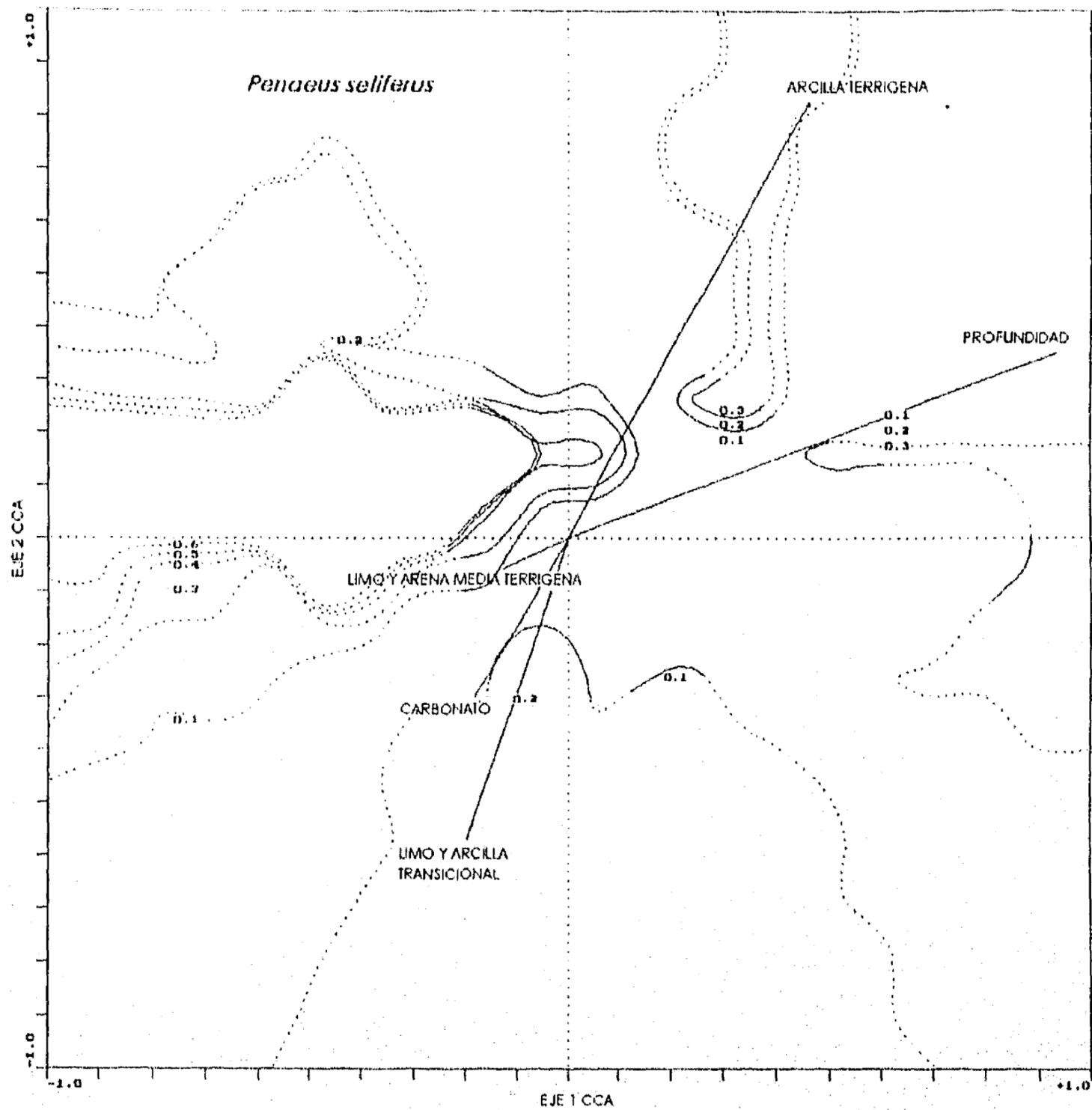


Fig. 145.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

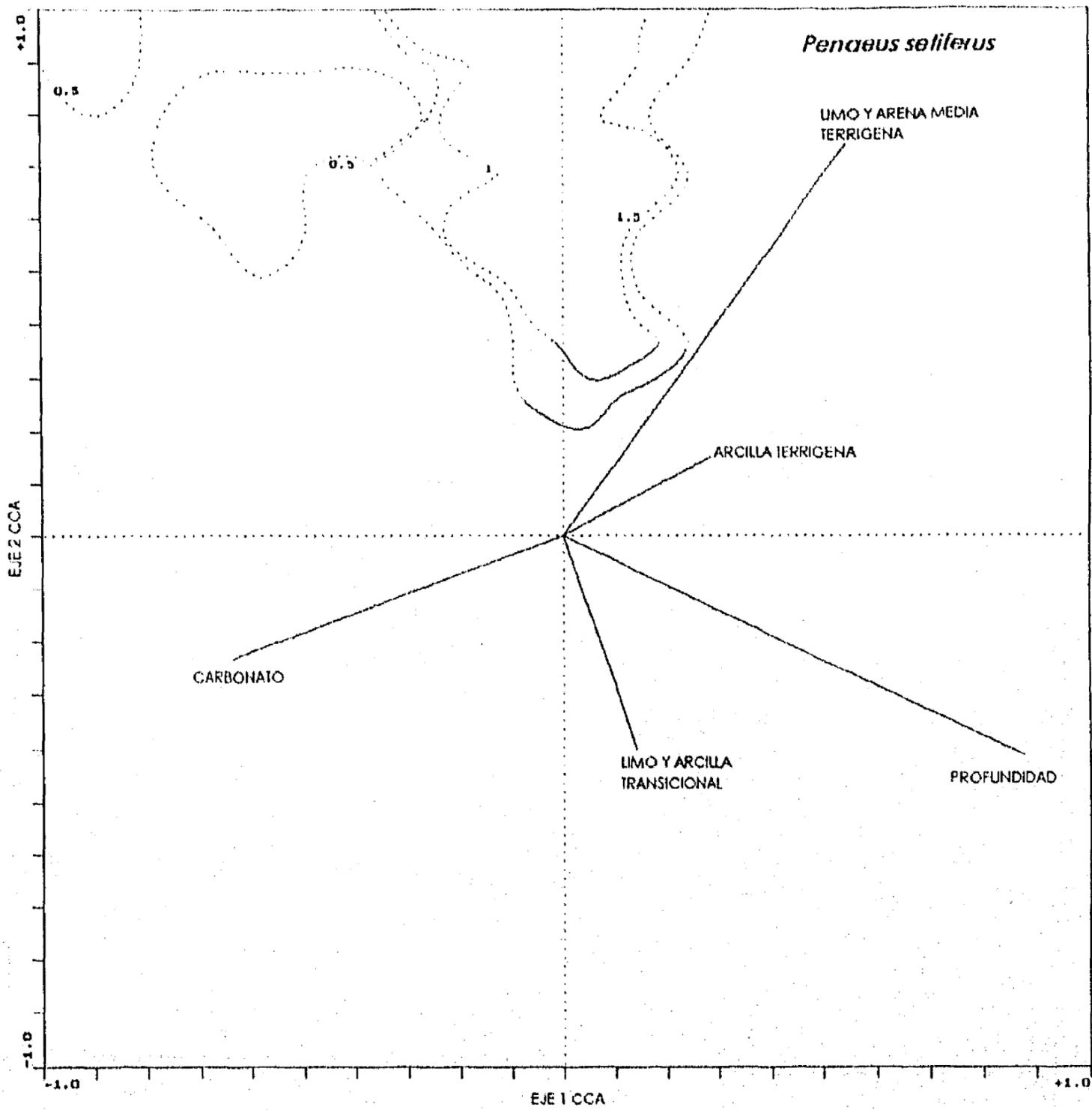


Fig. 146.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

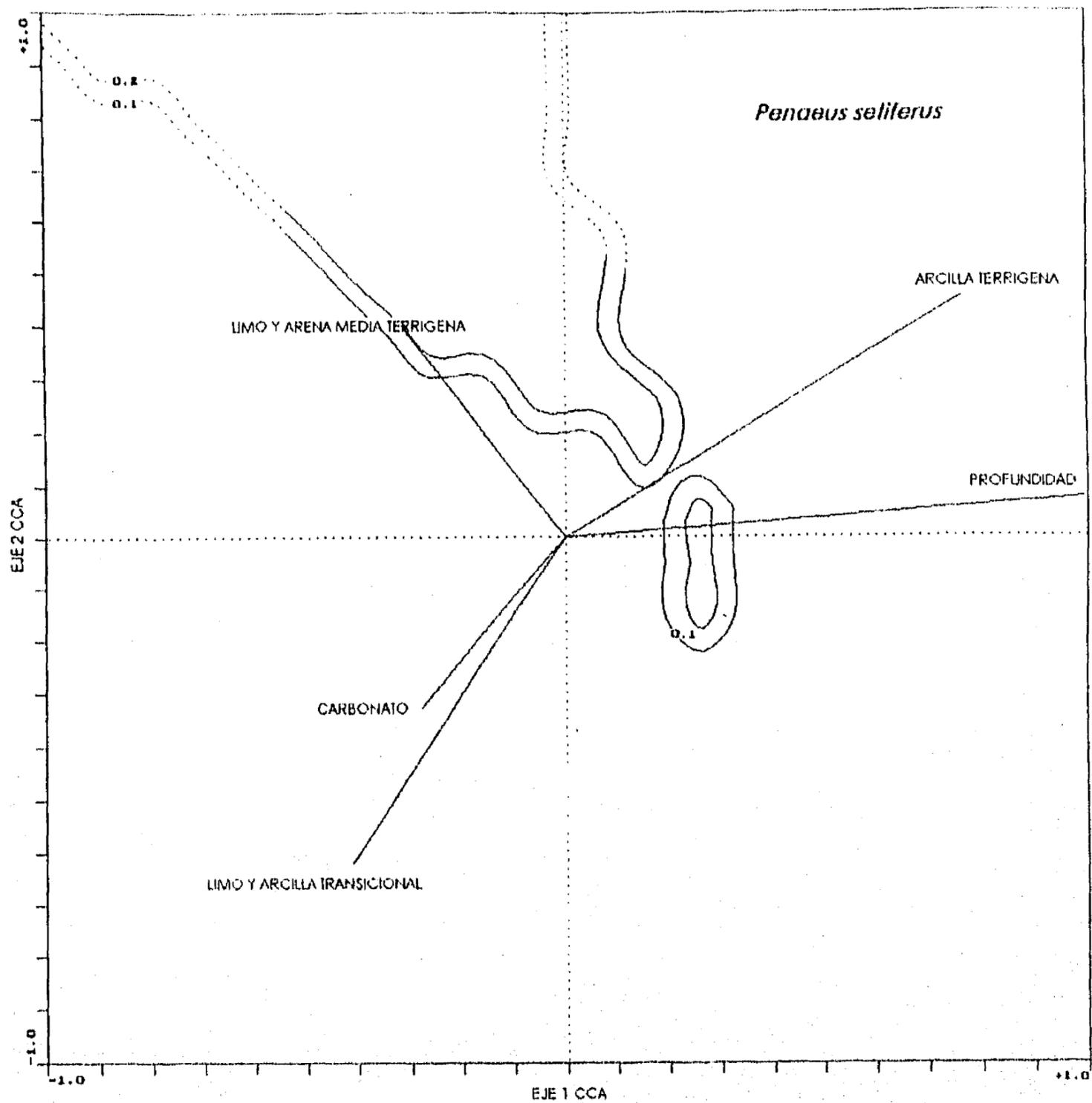


Fig. 147.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

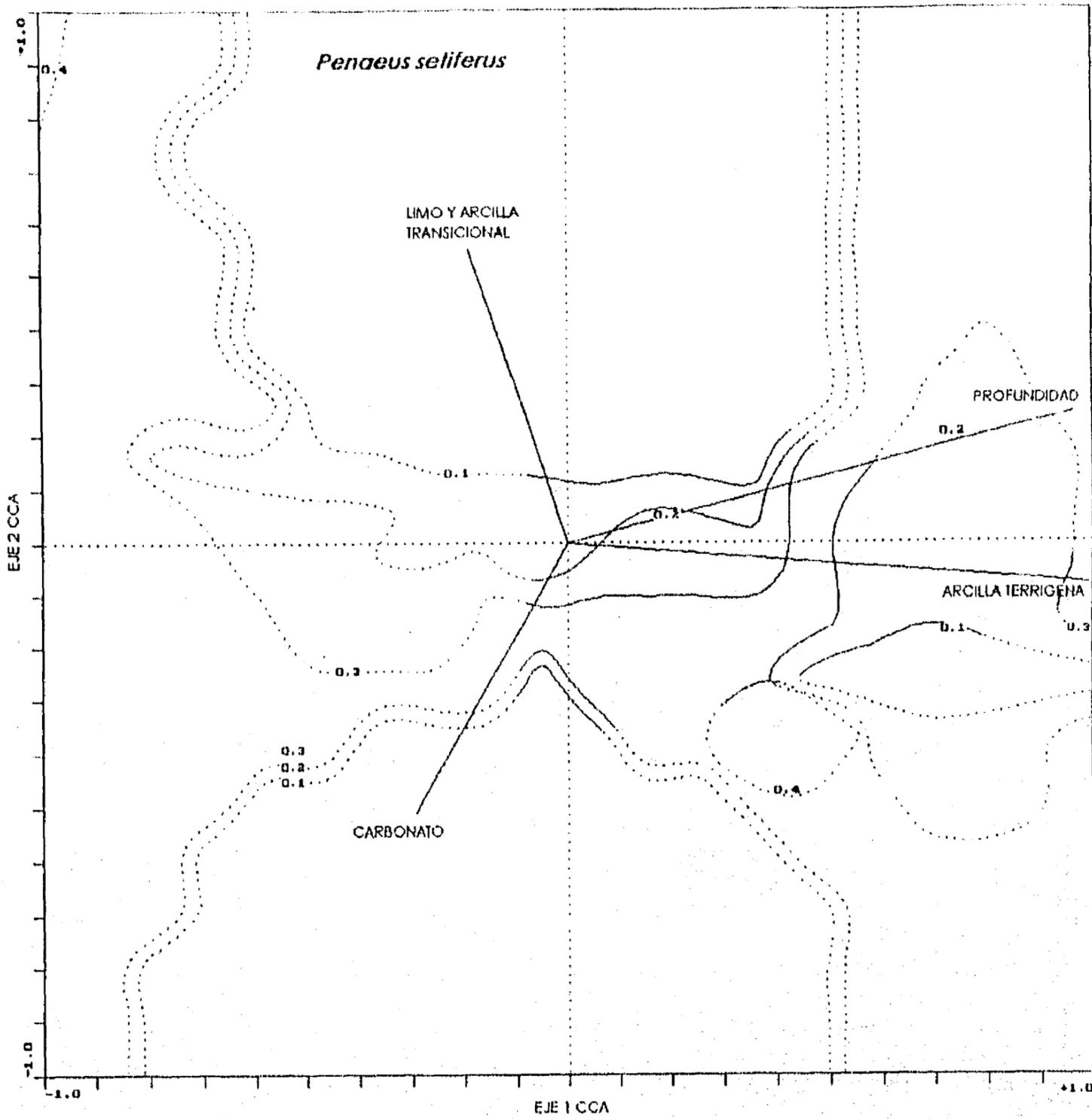


Fig. 148.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

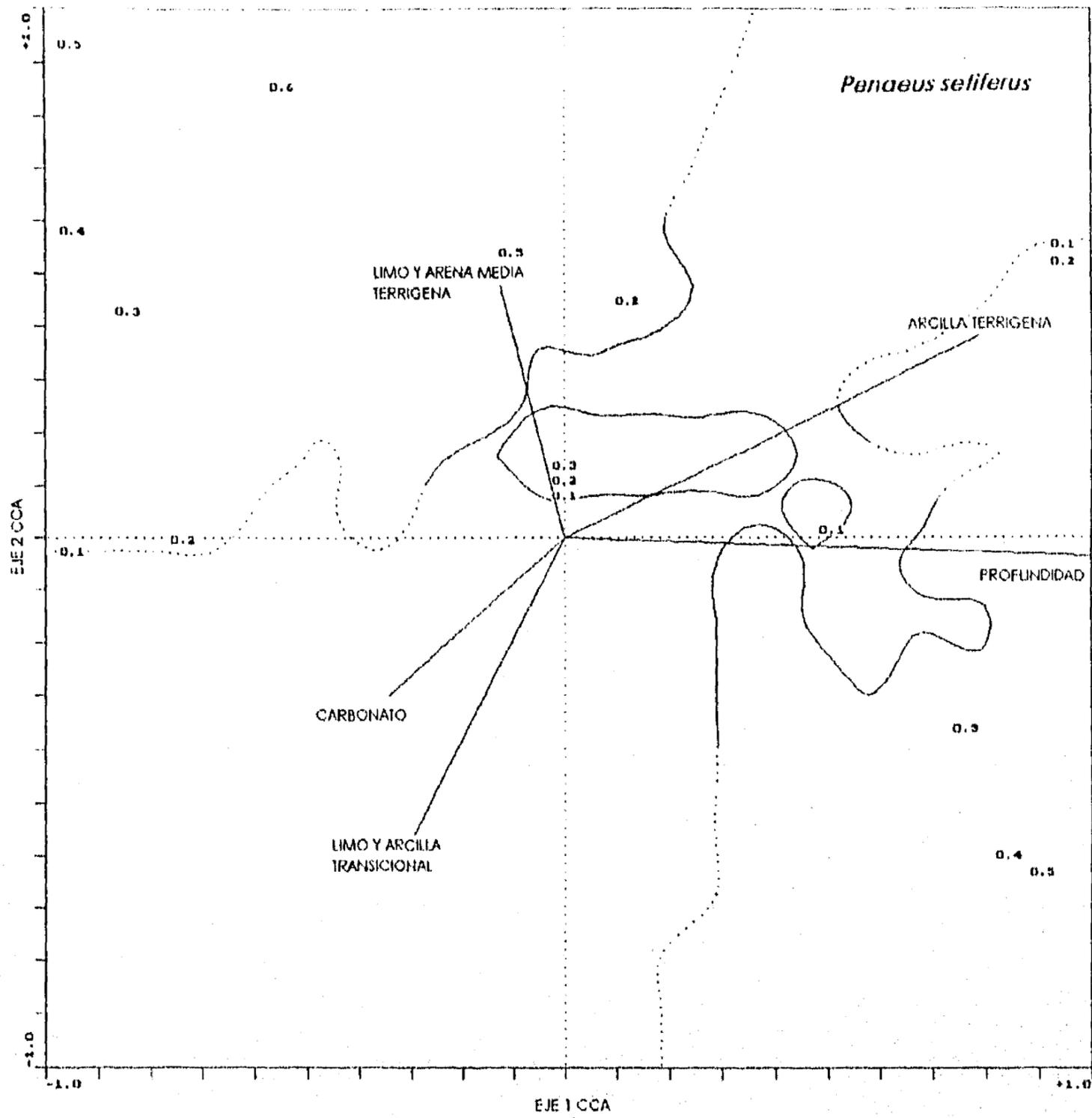


Fig. 149.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

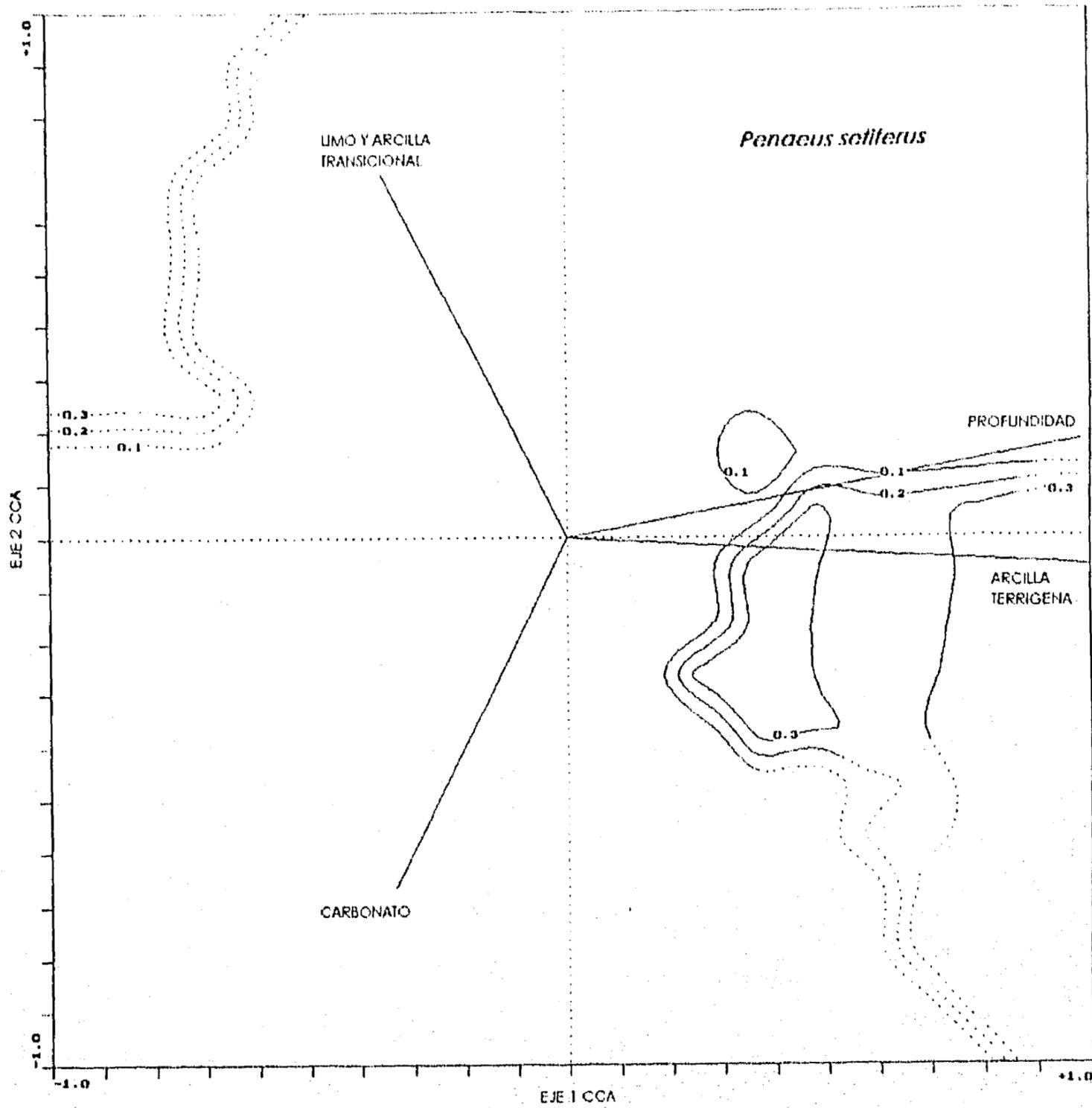


Fig. 150.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

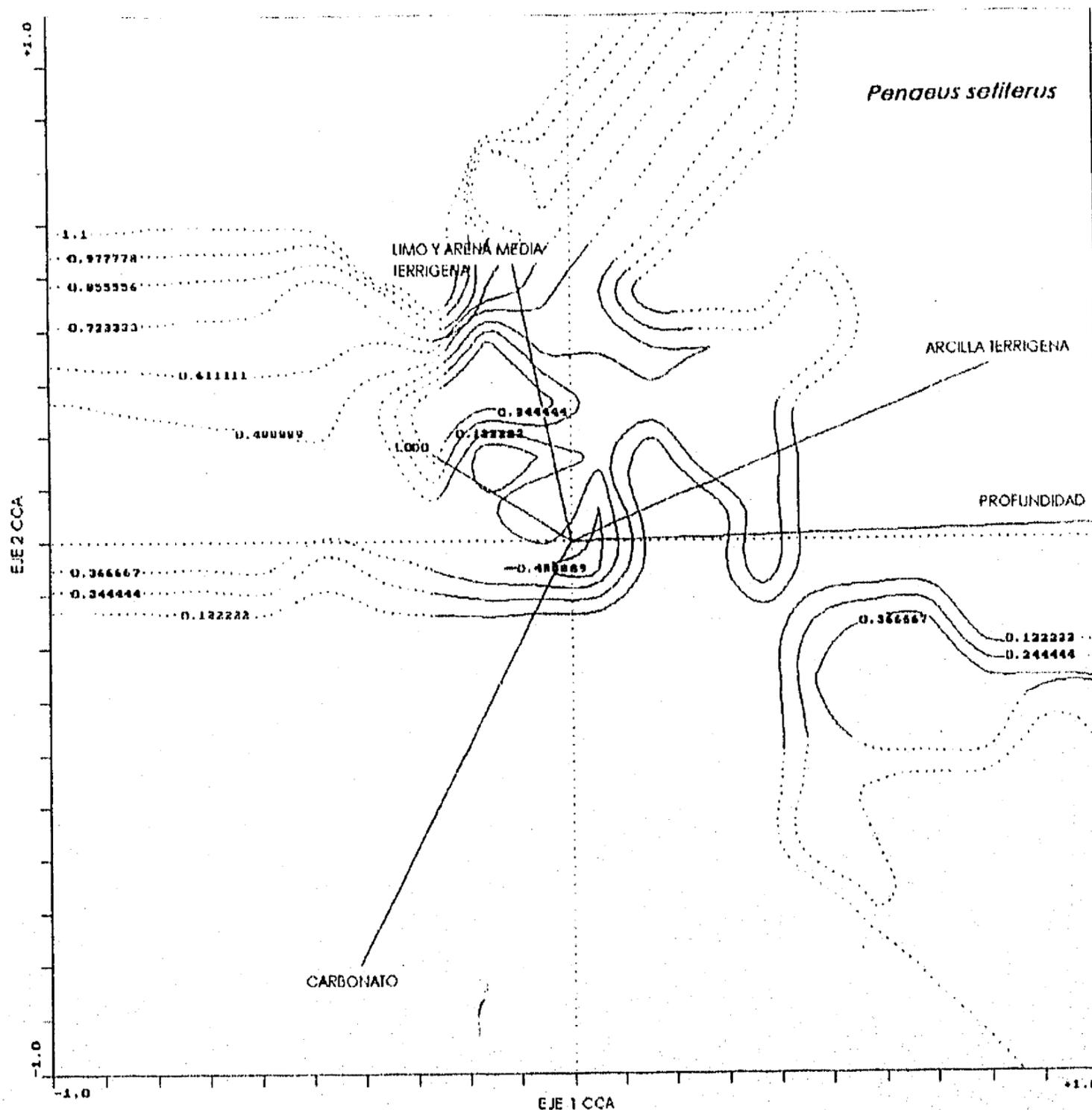


Fig. 151.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

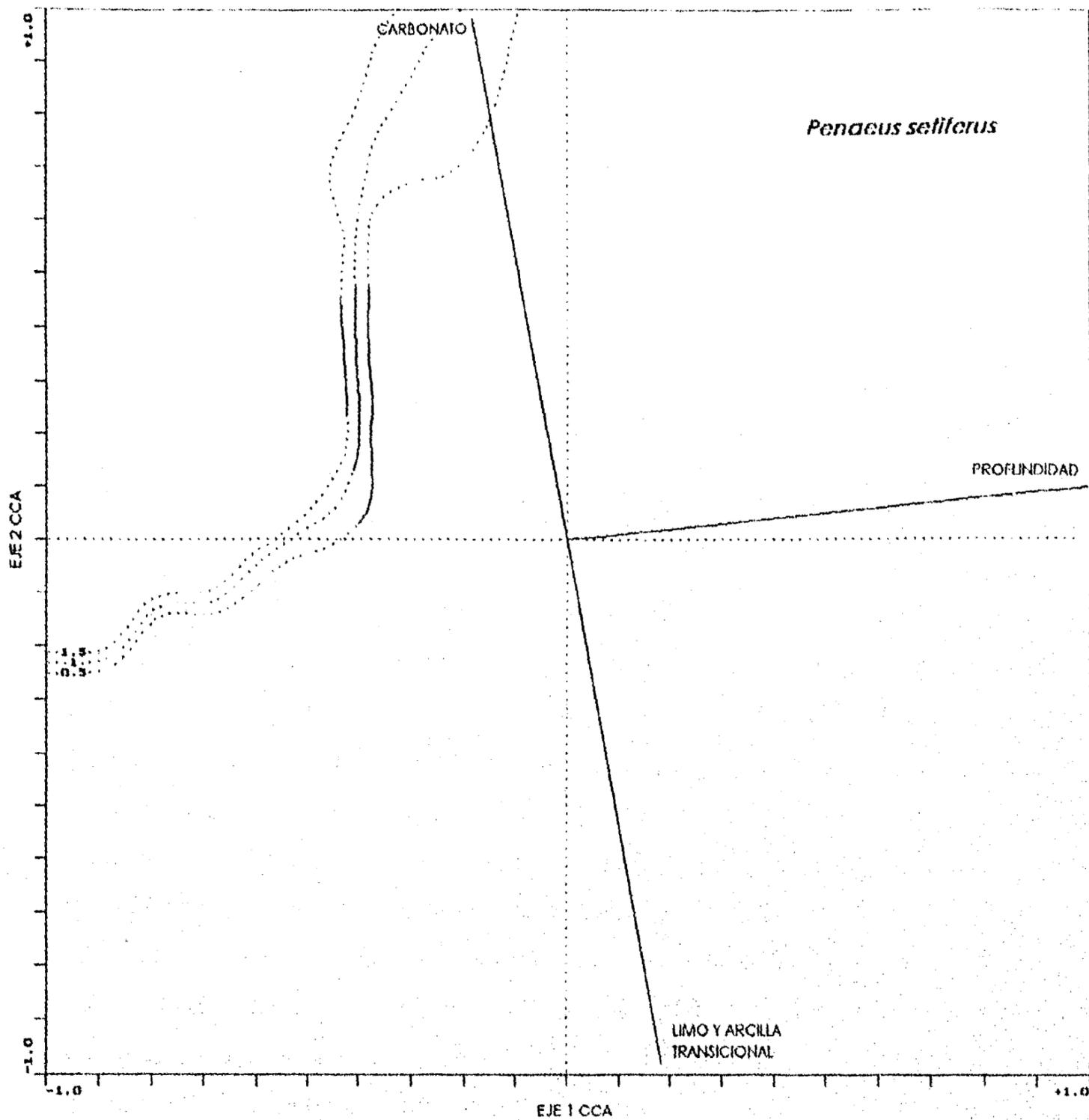


Fig. 152.-*Penaeus setiferus* Linnaeus, distribución de los valores de abundancia con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

estrato somero con sedimento carbonatado. En invierno 93 (Fig. 155), la diversidad presenta valores más bajos (1.5-2.0) en comparación con invierno 92, éstos se observan en el estrato medio de profundidad sobre sustrato con arcilla terrígena. La riqueza específica (Fig. 156) es más alta en el estrato somero (2.5-3.0) sobre sedimento carbonatado.

En primavera 92 (Fig. 157), se observan valores de diversidad alta (2.5) en el estrato somero y en hábitats intermedios entre sedimento carbonatado y sedimento con limo y arcilla transicional, mientras que los más bajos se registran tanto en hábitats limo y arena media terrígena en el estrato somero como en hábitats con arcilla terrígena en el estrato profundo. La riqueza específica (Fig. 158), es mayor (3.0) en el estrato somero en sustratos intermedios entre lodo y carbonato, mientras que valores menores se presentan en hábitats limo y arena media terrígena en el estrato somero. Para la estación del año climático de primavera 93 (Fig. 159), se observa una tendencia de la diversidad a aumentar de valores de 1.8 en el estrato medio y en hábitats carbonatados a valores de 2.3 en el estrato profundo y hábitats con arcilla terrígena. Por otro lado, la riqueza específica (Fig. 160), es más alta en hábitats con arcilla terrígena en el estrato profundo.

En verano 92 (Fig. 161) se observa un gradiente que va de menor (1.5) a mayor (3.0) diversidad con respecto a la profundidad, en relación con el sedimento los valores más altos (2.5) se detectan en sustratos con limo y arcilla

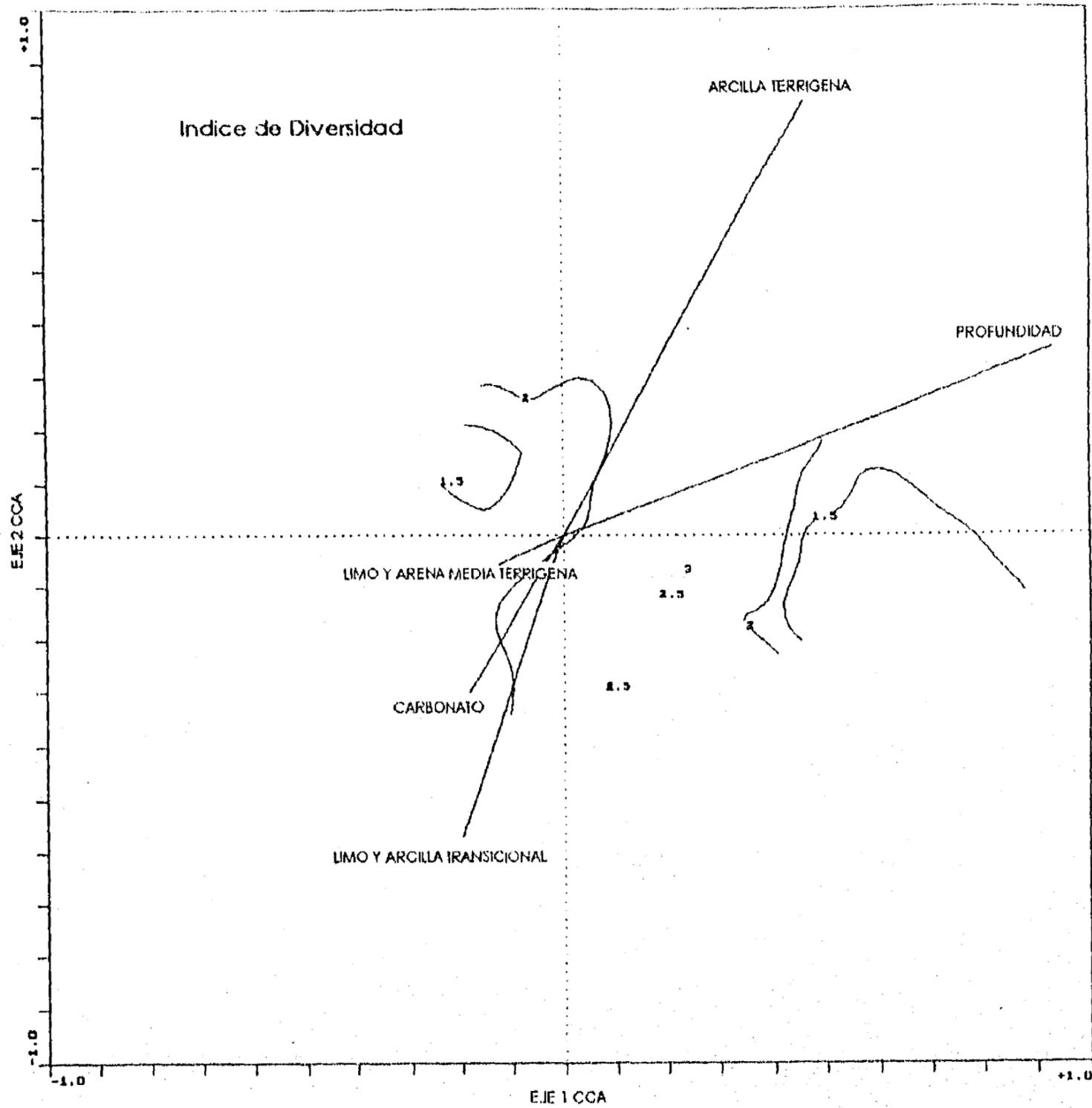


Fig. 153.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shanon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

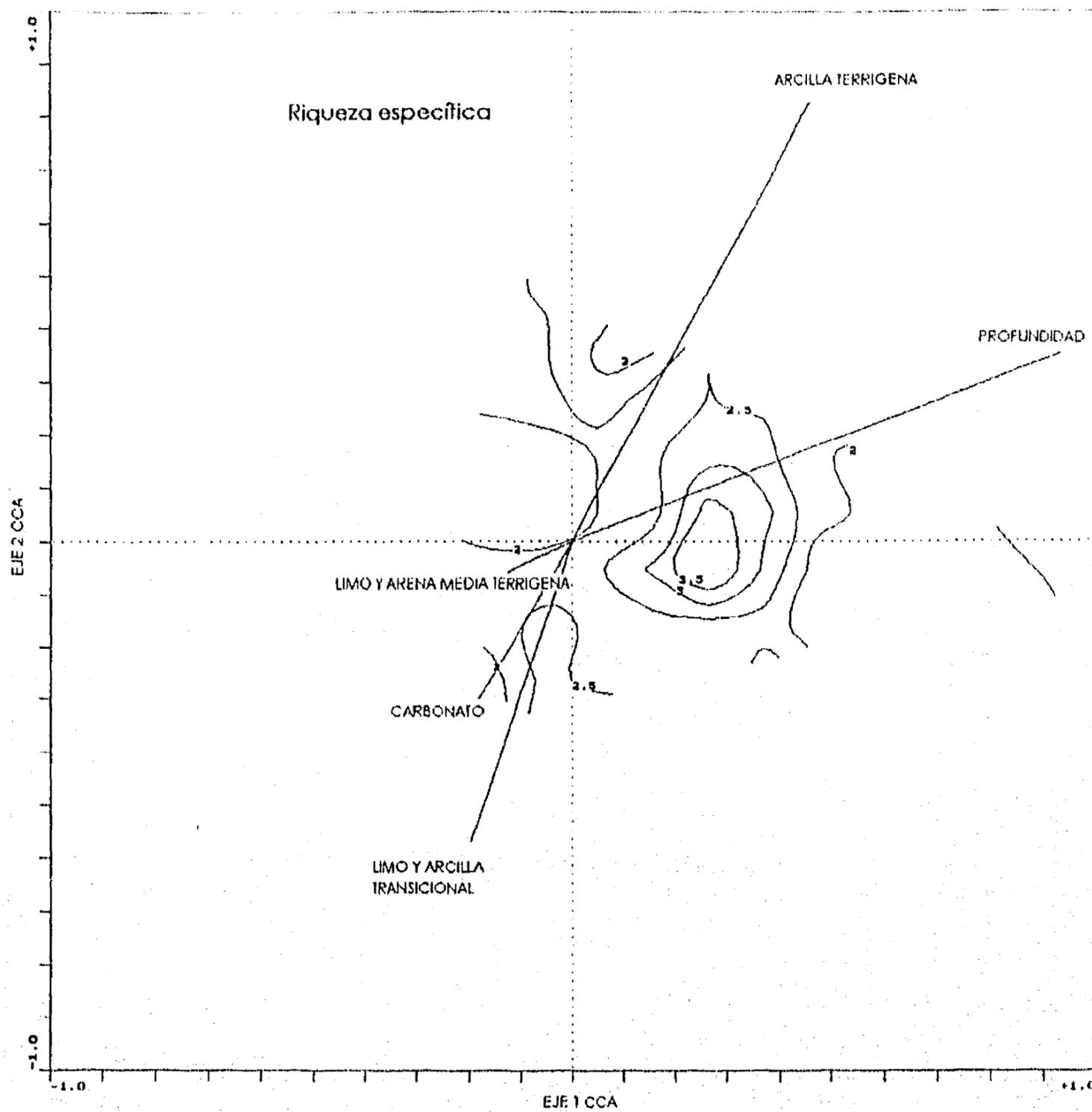


Fig. 154.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 92 (MOPEED1).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

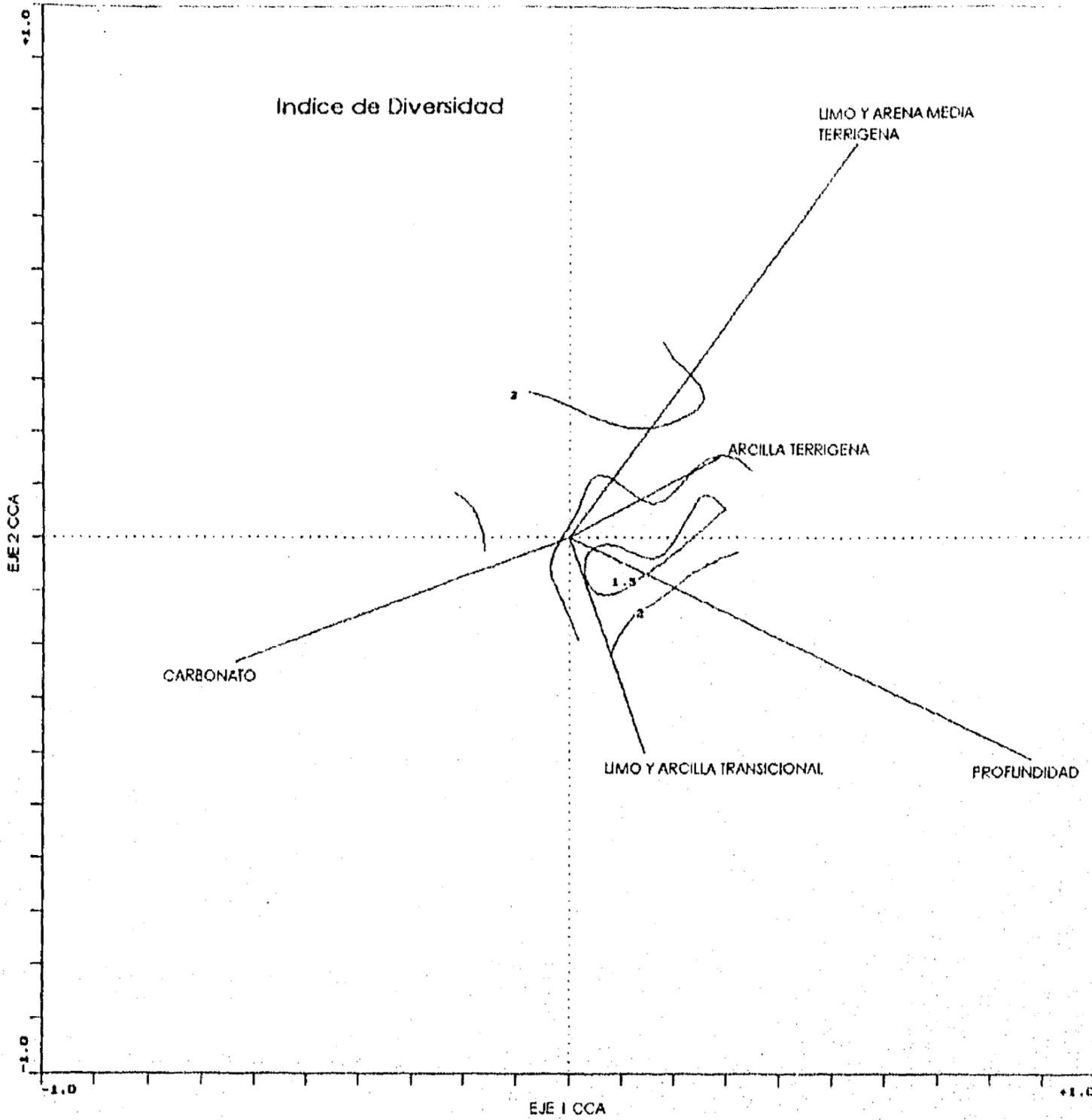


Fig. 155.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shanon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

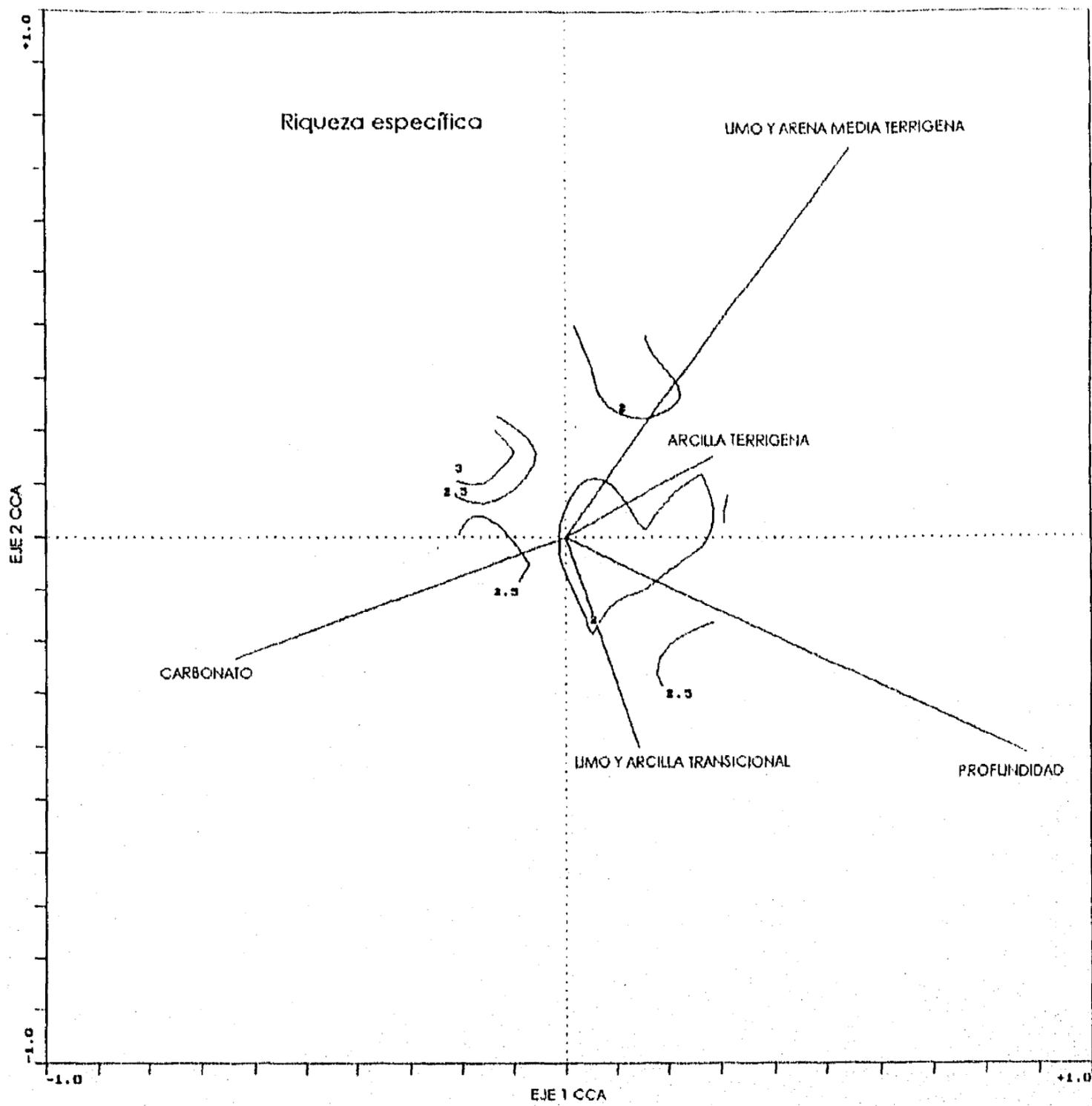


Fig. 156.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Invierno 93 (MOPEED5).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

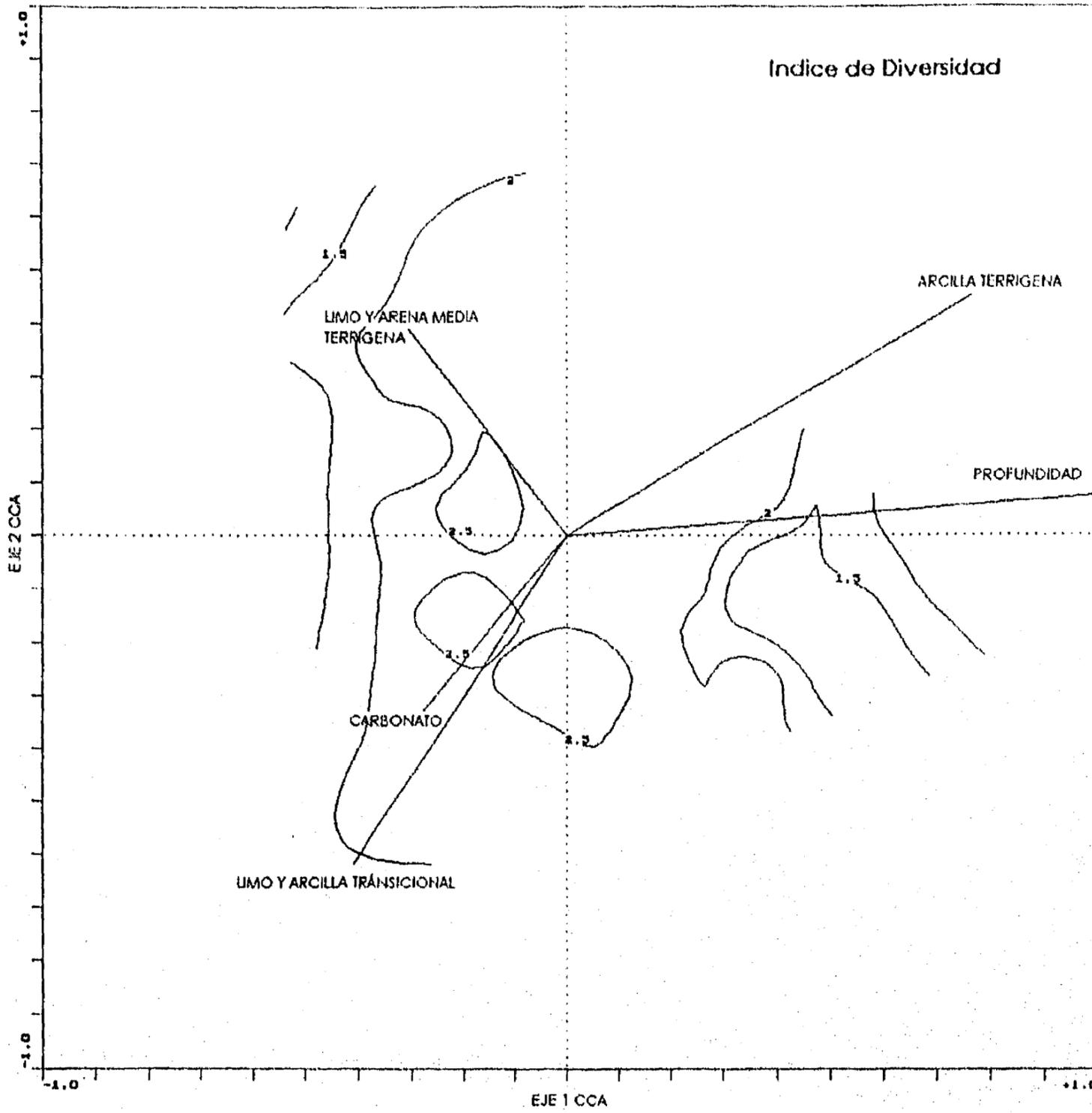


Fig. 157.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shannon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

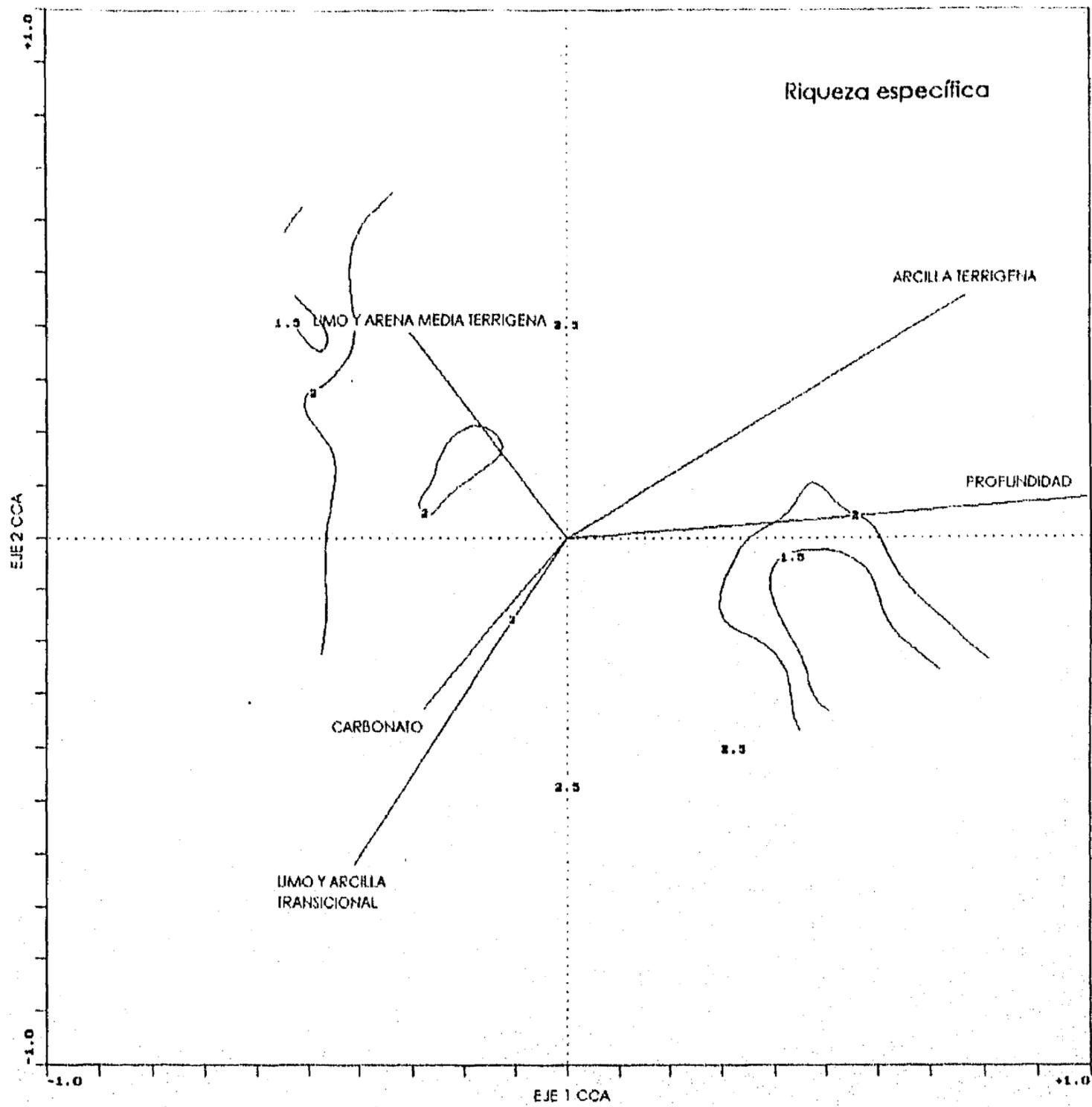


Fig. 158.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 92 (MOPEED2).

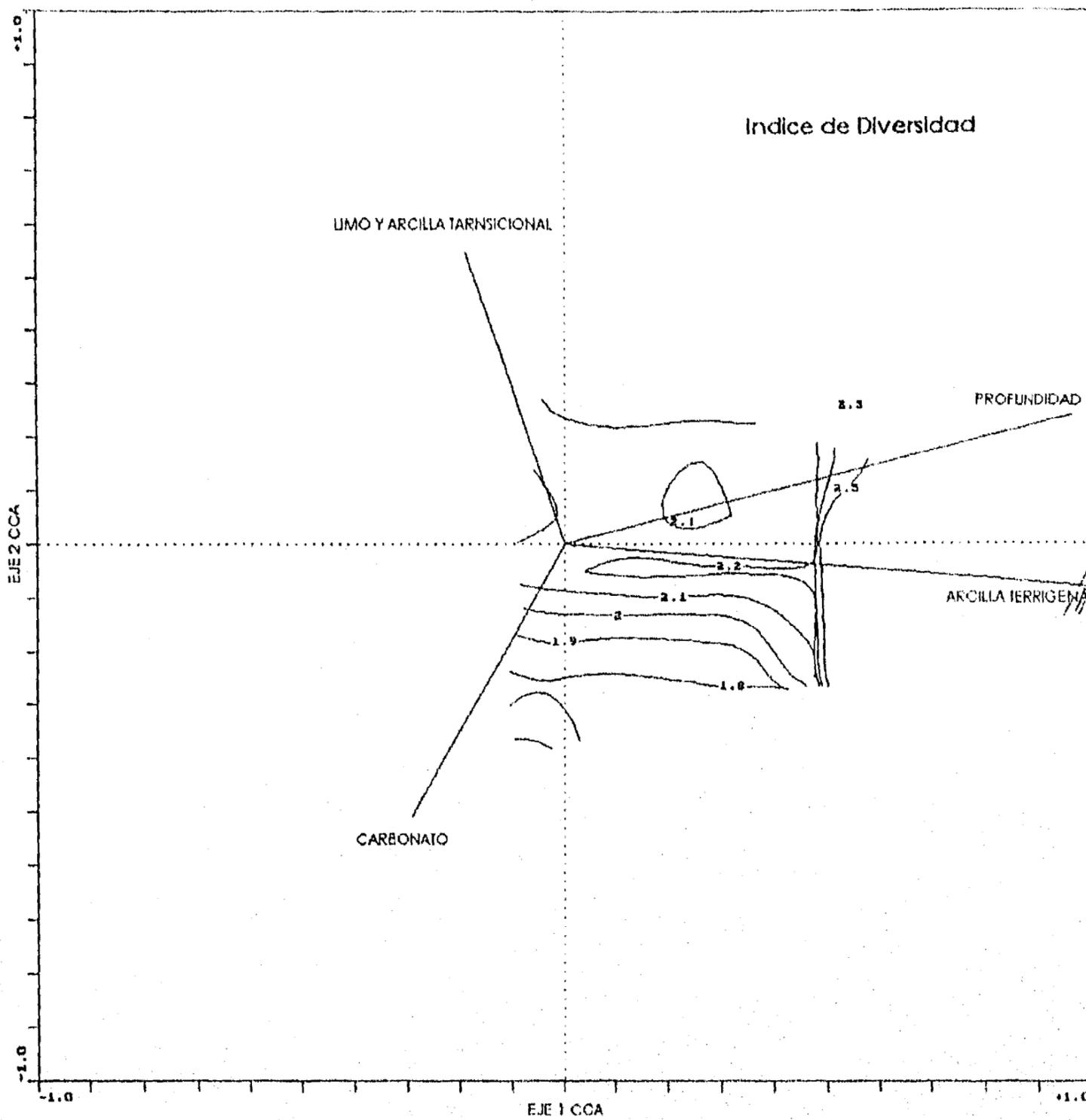


Fig. 159.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shanon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

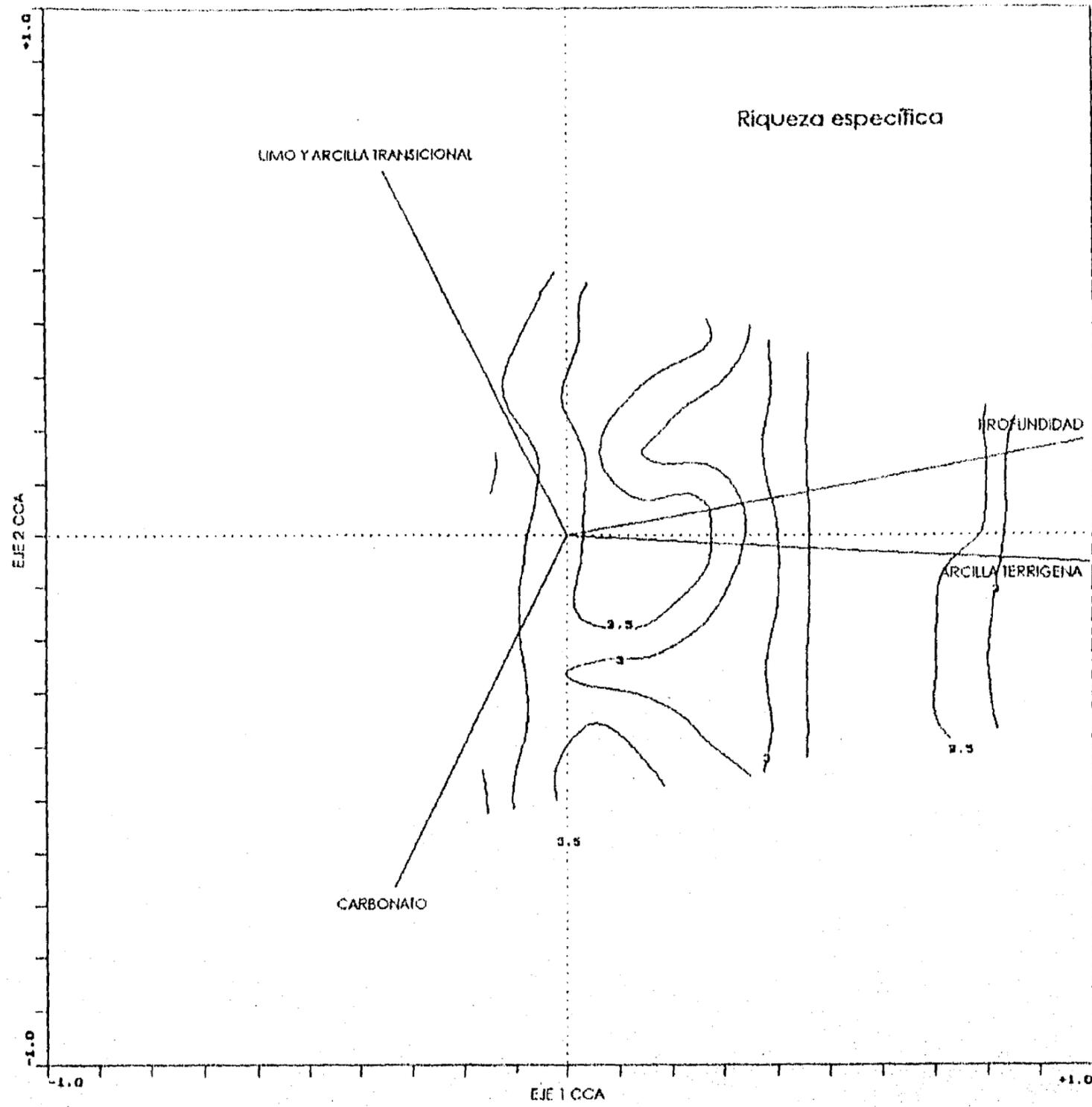


Fig. 160.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Primavera 93 (MOPEED6).

transicional y los más bajos (1.5) en sustrato carbonatado. La riqueza específica (Fig. 162) es alta (2.5-3.0) en el estrato somero y hábitats carbonatados y limo y arena media terrígena; estos valores disminuyen a 1.5, en el estrato medio, y aumentan hasta sus valores máximos (4.0) en el estrato profundo y hábitats con arcilla terrígena. En verano 93 (Fig. 163), los valores de diversidad son más o menos constantes desde el estrato medio al profundo, mientras que en el estrato somero se observan valores un poco más bajos (2.5). La riqueza específica (Fig. 164) presenta el mismo patrón que la diversidad, con valores de 3.0 a 3.5 en los estratos medio y profundo y hábitats con arcilla terrígena.

Para otoño 92 (Fig. 165), se observan en el estrato somero valores de diversidad de 2.0 a lo largo del gradiente tipo de sustrato, mientras que en el estrato profundo y en hábitats con arcilla terrígena, los valores son de 2.5. La riqueza específica (Fig. 166) presenta los valores más altos (3.0) en hábitats carbonatados en el estrato somero, éste valor disminuye a 2.0 en el estrato medio para aumentar en el estrato profundo a valores de 3.0. Por último en otoño 93 (Fig. 167), la diversidad presenta valores de 2.5 a 3.0 en los estratos somero y medio en hábitats con limo y arcilla transicional y carbonatados. La riqueza específica (Fig. 168), también presenta valores altos (3.5) en los estratos somero y medio en hábitats con limo y arcilla transicional y carbonatados.

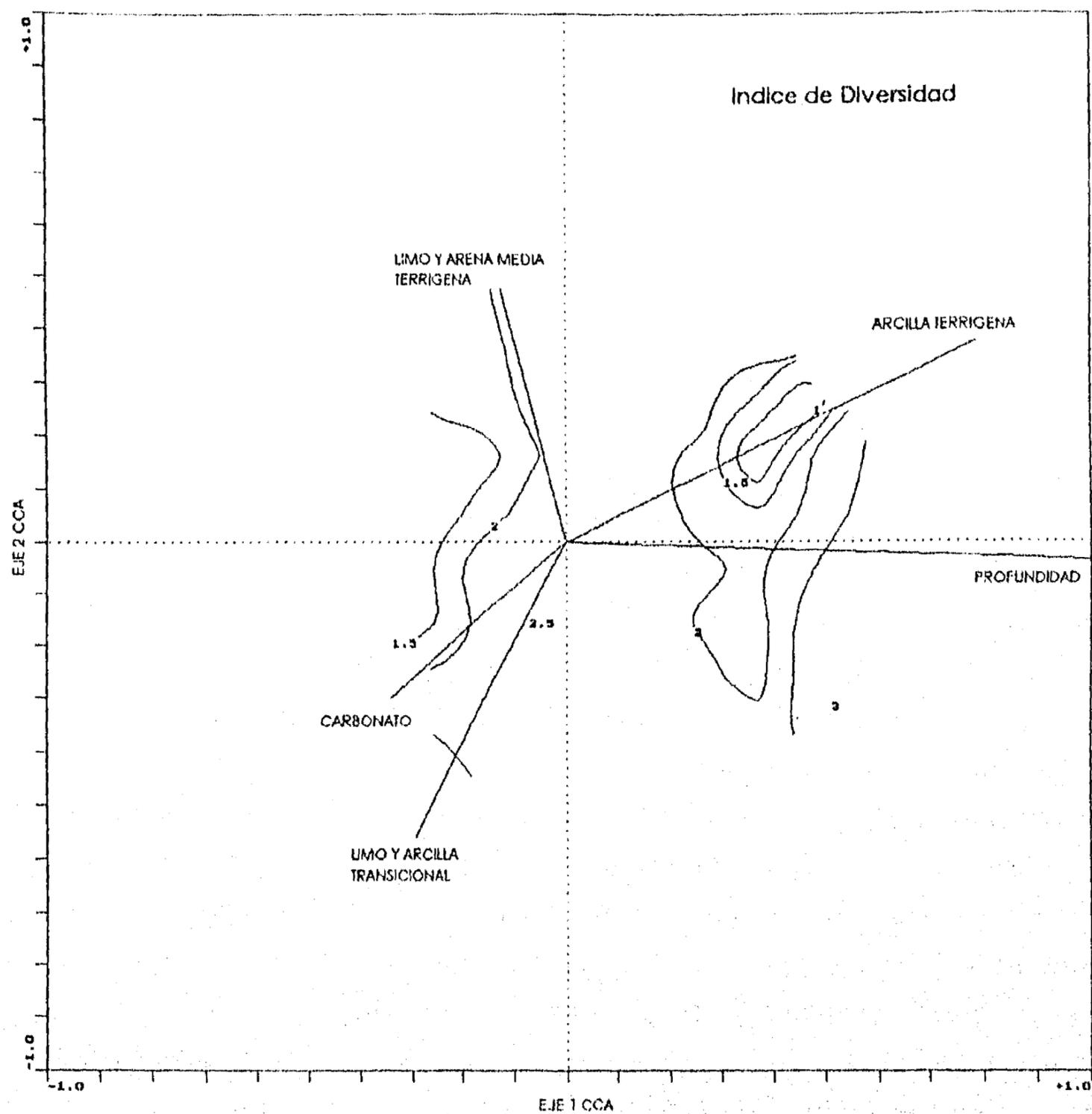


Fig. 161.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shannon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

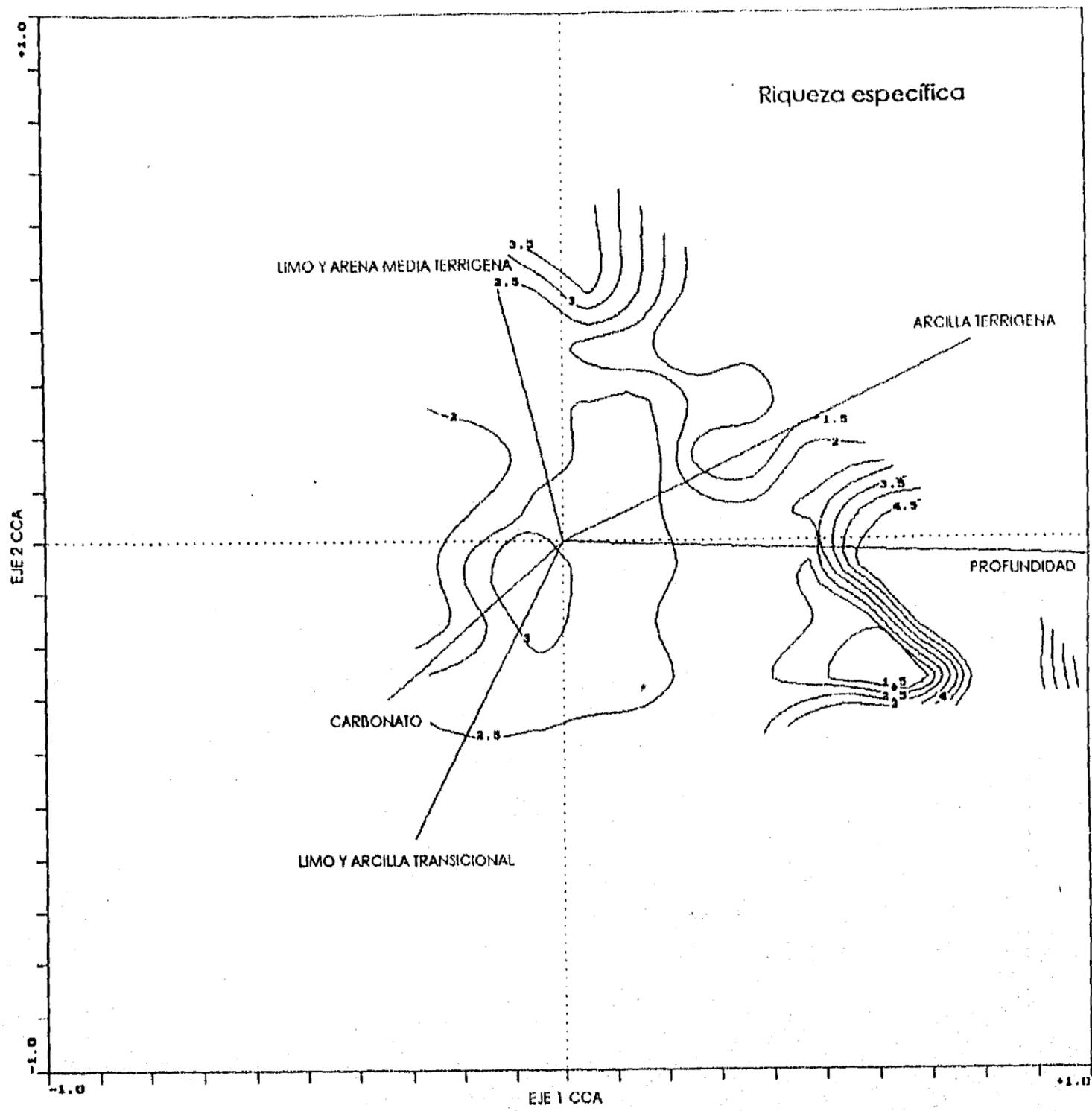


Fig. 162.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 92 (MOPEED3).

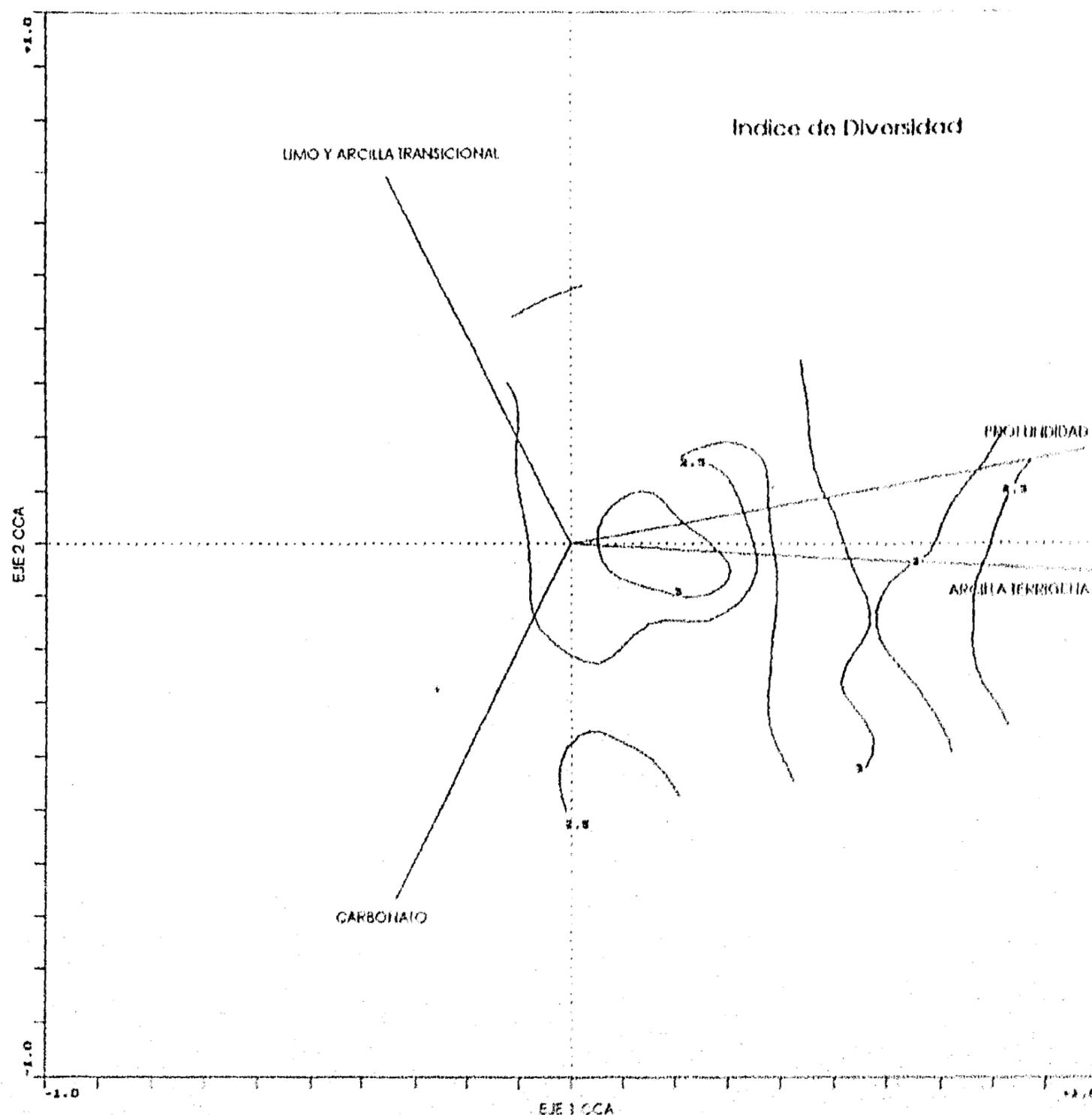


Fig. 163.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shannon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verono 93 (MOPEED7).

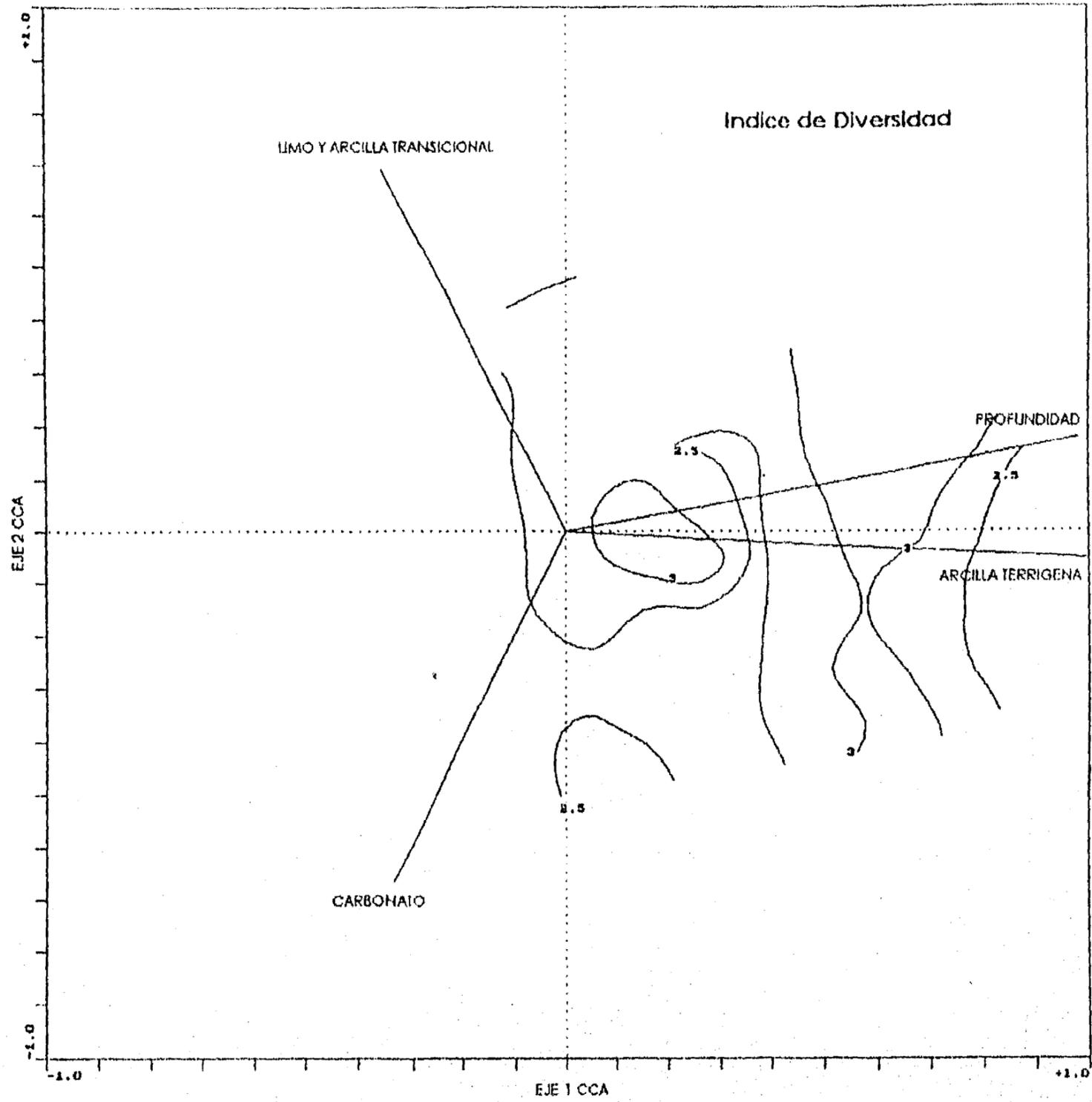


Fig. 163.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shanon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

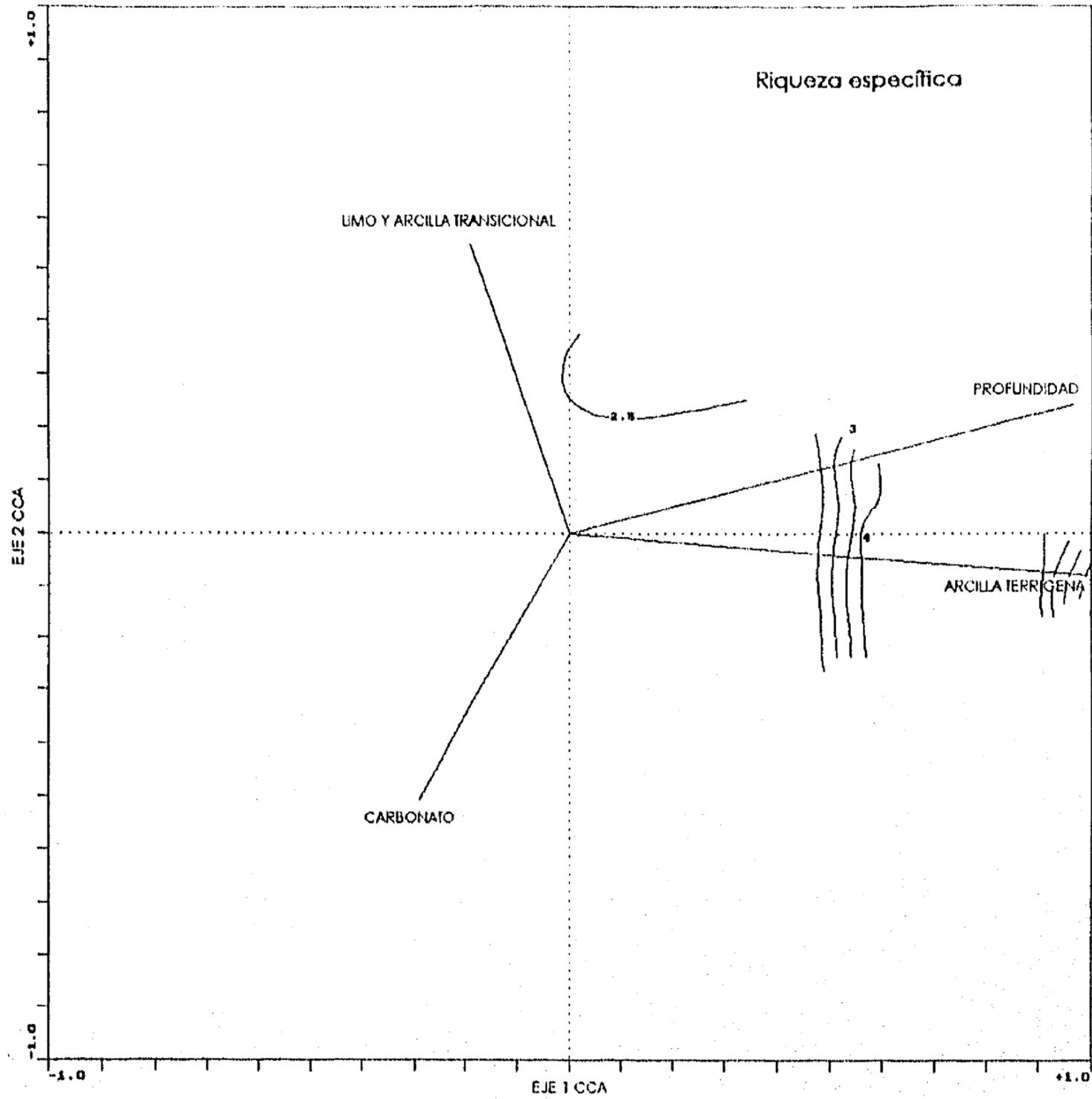


Fig. 164.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Verano 93 (MOPEED7).

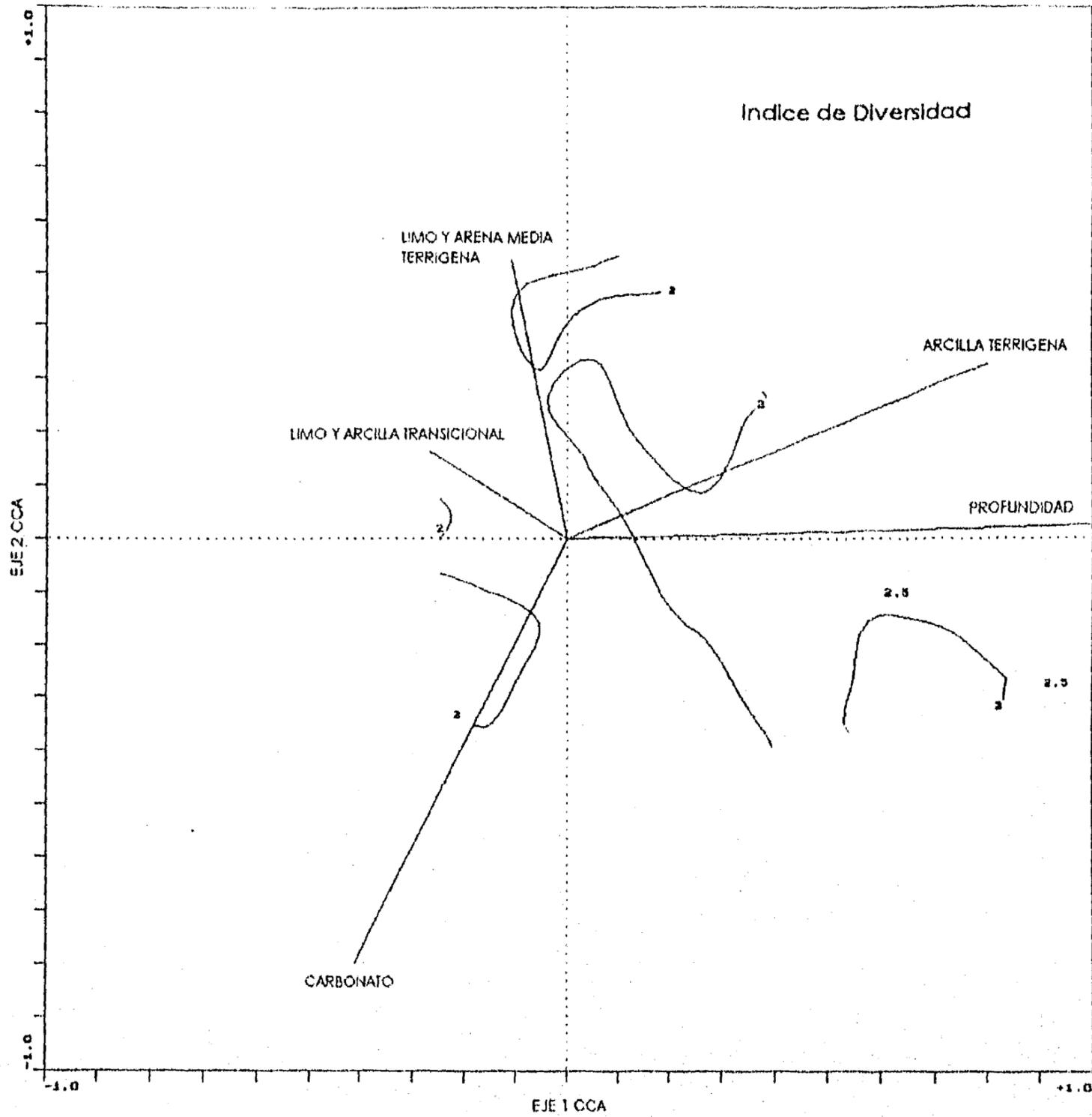


Fig. 165.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shannon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

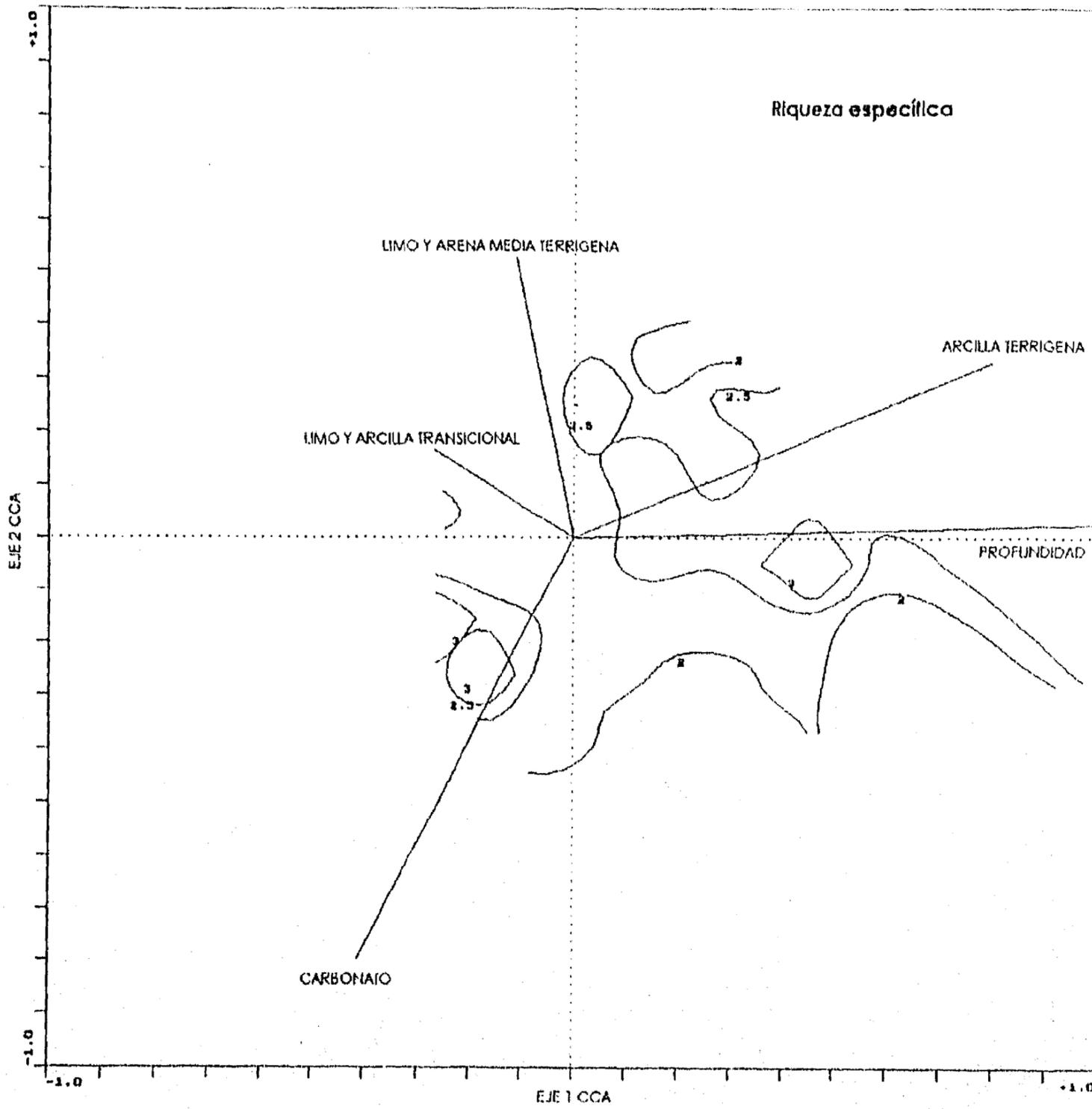


Fig. 166.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 92 (MOPEED4).

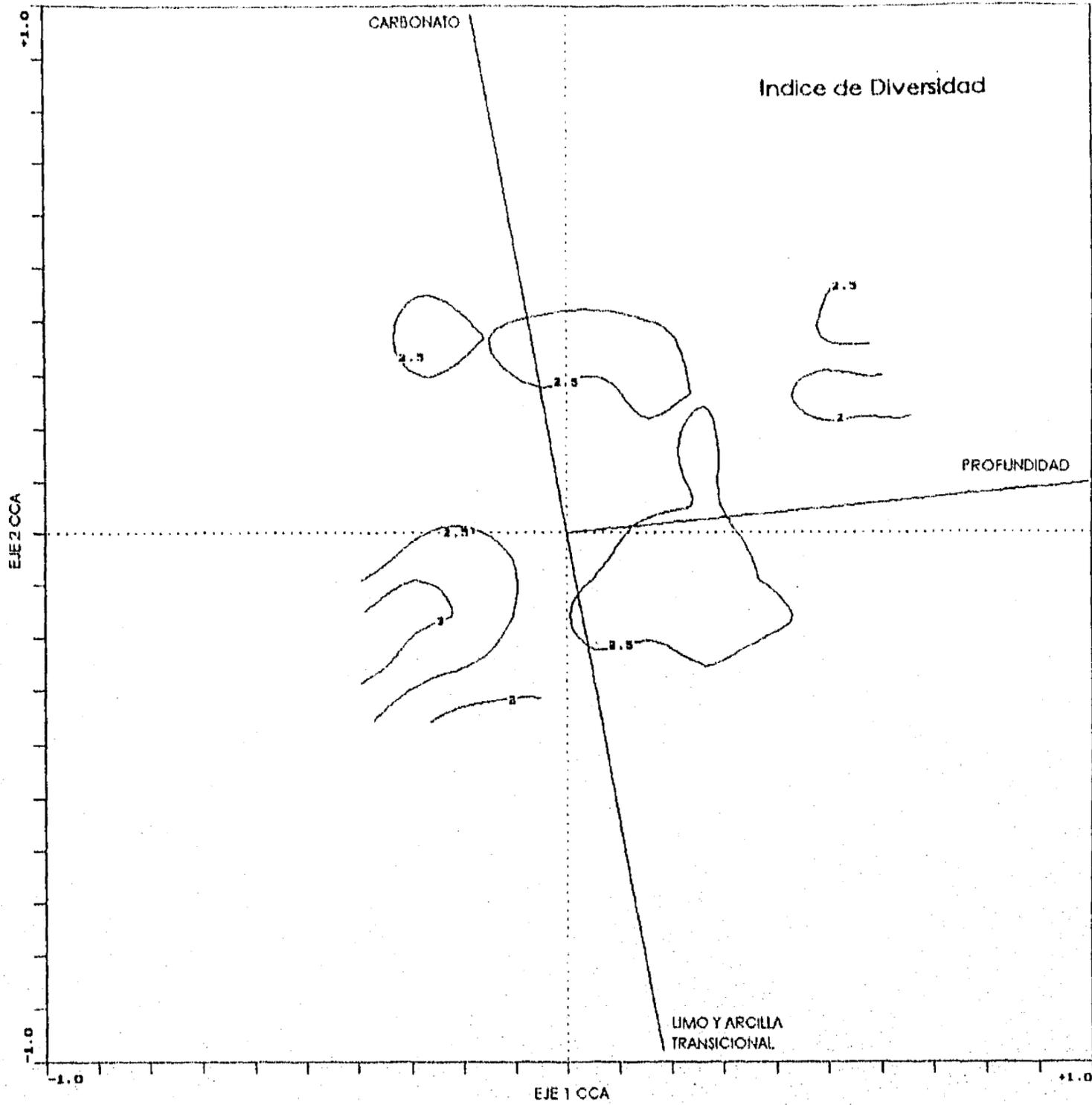


Fig. 167.-Distribución de los valores de diversidad (índice de Shanon) con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

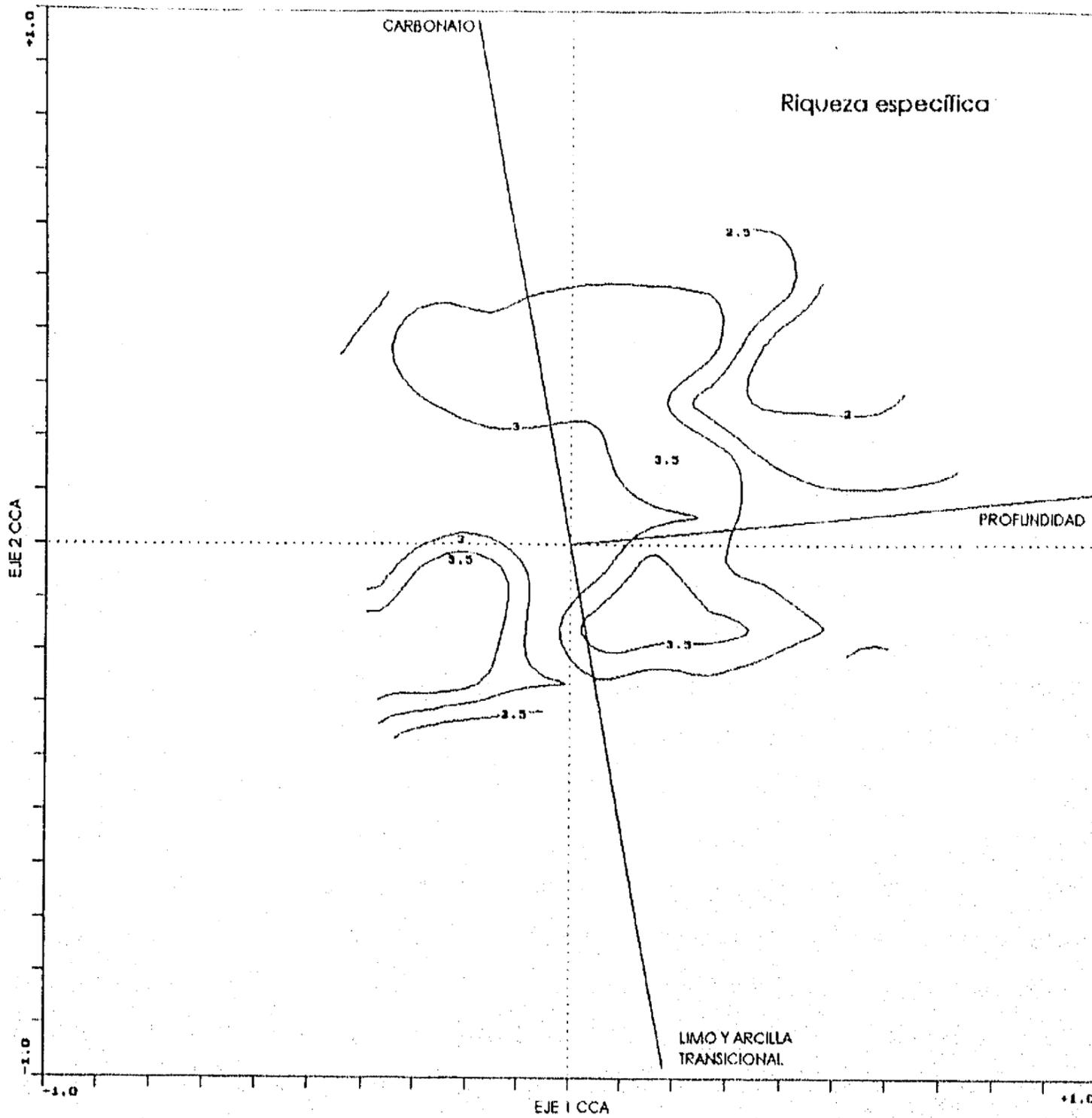


Fig. 168.-Distribución de los valores de riqueza específica con respecto a las variables ambientales en los diagramas de ordenación Otoño 93 (MOPEED8).

DISCUSION

Variación estacional y composición de las comunidades

Los diagramas de ordenación de las muestras muestran variaciones ligeras entre las estaciones de año. No obstante, la variable ambiental profundidad es la más importante a través de todas las estaciones del año y en consecuencia a lo largo de ella se presenta el mayor recambio de especies o la mayor variación en la composición de la comunidad. Esta característica concuerda con diversos estudios que al respecto se han desarrollado con relación a la distribución de comunidades bentónicas (Haedrich et al. 1975; Wenner y Boesch, 1979; Alexander et al., 1981; Wenner y Read, 1982) en los que se ha mencionado a la profundidad como uno de los factores ambientales más importantes que controlan la dispersión de la epifauna. Asimismo se han enumerado otras variables como la temperatura y la salinidad y en menor grado al tipo de sedimento como determinantes en la distribución de los organismos. La variable tipo de sedimento (lodos, carbonatos y con limo y arena terrígena), aunque contribuye en menor grado explica parte de la dispersión en el eje 2 de ordenación.

A pesar de que se observan ligeras variaciones entre las campañas y entre las estaciones del año, se puede considerar que las variables ambientales profundidad y tipo de sedimento explican en gran medida la dispersión de muestras y especies ya que los resultados de la ordenación explican entre un 73 a un 91% de la variabilidad. Estas cifras respaldan fuertemente el hecho de que las comunidades resultantes se acerquen a la realidad.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

Con base en los resultados presentados se definen tres estratos batimétricos en función de la profundidad: somero ($15 < h \leq 45$ m), medio ($45 < h \leq 76$ m) y profundo ($107 < h \leq 202$ m). Estas divisiones obedecen al hecho que en la franja de 70 a 100 m, existe un cambio brusco en la profundidad y en donde se encuentra una orografía submarina que impide poder realizar muestreos con redes de arrastre. Por otro lado para el tipo de sedimento se definen de tres a cuatro grupos principales y aunque se presentan variaciones entre cada una de las campañas, estas divisiones son un elemento útil para el análisis comparativo.

En lo que se refiere a los límites de los estratos de profundidad las variaciones no son muy evidentes. Cabe mencionar que en verano se observa que el estrato somero presenta un intervalo más amplio en comparación con las demás estaciones. Por otro lado en otoño 93, se observa el intervalo más estrecho; el estrato medio por su parte, es menos constante y en ocasiones no se diferencia de una manera tan clara del estrato somero. Por último el estrato profundo se diferencia de los demás estratos de una forma evidente a través de todas las campañas.

En cuanto al tipo de sedimento, el hábitat carbonatado resulta ser uno de los más constantes, ya que en casi todas las estaciones del año se observan comunidades restringidas a este tipo de sustrato. En este sentido se puede afirmar que el sedimento es la variable que presenta mayor influencia en la determinación de las comunidades en el estrato somero. En dicho estrato se observa que las comunidades de las muestras correspondientes a sedimentos con limo y arena terrígena y limo y arcilla transicional se ubican en los transectos realizados frente a las desembocaduras de los principales sistemas fluviales de la zona, Grijalva-Usumacinta y San Pedro y San Pablo; mientras que las comunidades del hábitat

carbonatado se localizan en las áreas frente a la Laguna de Términos (Boca del Carmen y Boca de Puerto Real).

La distribución de especies a lo largo de los ejes de ordenación en las diferentes estaciones del año presenta cierta variación en el estrato somero donde los diversos. Aunque el mayor recambio de especies como se mencionó anteriormente se debe en gran medida al gradiente profundidad.

La composición de la comunidad en el estrato profundo (107-202 m), permanece constante a través de todas las campañas. En este estrato, las especies *S. beauii*, *M. quinquespinosa*, *A. alexandri* y *P. bullisi* representan una comunidad característica, ya que se presentan a lo largo de todas las estaciones del año, aunque su abundancia relativa varía ligeramente. Otras especies como *D. fucosus*, *M. forceps*, *A. latus*, *E. microphthalma*, *T. rathbunae*, *P. faxoni* y *S. edentata edentata*, también se presentan en el estrato profundo, aunque en algunos muestreos no se detecta su presencia; por ejemplo, *S. edentata edentata*, *P. faxoni* y *T. rathbunae* están ausentes en verano del 92. Este estrato de profundidad presenta valores de diversidad altos (entre 1.5 y 3.0), y es en verano cuando se observan los índices de diversidad más altos (3.0), mientras que en invierno y primavera estos se presentan entre 1.5 y 2.0. La alta diversidad observada en este estrato, puede estar relacionada con los aspectos de estabilidad y predictibilidad ambiental; esta teoría establece que el número de especies aumenta conforme se incrementa la estabilidad de los parámetros ambientales. A estas profundidades (100 a 200 m) no se presentan grandes cambios de los factores físicos temperatura y salinidad, asimismo el sedimento es homogéneo. Tomando en consideración la hipótesis manejada por diversos autores (Sanders, 1968, Pianka, 1978), una probable explicación de la alta diversidad en esta zona

en la cual predominan principalmente las relaciones biológicas más que los factores físicos, es que esto podría permitir adaptaciones y especializaciones más finas que en áreas donde no existe tanta estabilidad o predictibilidad ambiental, lo que da por resultado nichos más pequeños y especializados, con lo cual se puede soportar un mayor número de especies. Otros autores (McLaughlin y Roughgarden, 1993), mencionan que los ambientes con gradientes continuos permiten movimientos e interacciones a través del espacio entre las comunidades (inmigración de especies de una comunidad a otra), lo cual puede contribuir a aumentar la diversidad.

En lo que se refiere al estrato medio, es difícil determinar una comunidad característica; sin embargo, los asteroideos *A. duplicatus*, *T. grandis*, los peneidos *S. vioscai*, *T. similis* y el portúnido *P. spinicarpus* conforman una comunidad que se presenta con frecuencia a través de las diferentes estaciones de año.

Este estrato se podría considerar como una zona de transición, en la que coinciden los intervalos batimétricos de distribución de las especies tanto del estrato somero como del profundo y en la que las variaciones estacionales de las especies con respecto al gradiente profundidad afectan la delimitación de estas comunidades. Aunado a esto, cabe señalar que ésta zona queda incluida dentro del área de plataformas petroleras las cuales se localizan entre los 36 y 71 m de profundidad. Esto la constituye en una zona expuesta a perturbaciones crónicas causadas por la contaminación generada por las operaciones de extracción del petróleo. La reducción de las actividades pesqueras debido a la presencia de estas plataformas disminuye el efecto perturbador de las operaciones de arrastre, el cual puede repercutir directamente sobre las comunidades bentónicas principalmente en la estructura y composición de éstas. Bergman y Hup (1992), mencionan que el simple paso de la red sobre el fondo

puede causar daño a la epifauna como a la infauna, lo cual provoca cambios en la densidad de los organismos. Estos cambios pueden expresarse tanto en la composición como en la tasa de producción. Por otro lado, de forma indirecta, se estaría propiciando la formación de un área de protección o reserva en la Sonda de Campeche tanto para las comunidades bentónicas de ese estrato de profundidad como para los recursos pesqueros del área.

La comparación entre las diferentes estaciones del año se ve además complicada, por las diferencias del esfuerzo de muestreo en las distintas campañas y por la factibilidad de encontrar fondos arrastrables a estas profundidades.

Las comunidades del estrato somero (16-45 m), presentan una variación mayor en comparación con los estratos profundo y medio, ya que a menor profundidad se observa una mayor complejidad en la composición comunitaria, debido al aumento en la heterogeneidad y la complejidad del medio ambiente. En estas profundidades no se observa un patrón constante de distribución en la composición de las comunidades de macroinvertebrados, ya que a lo largo de las distintas estaciones del año se observa que las mismas especies se presentan sobre diferentes tipos de sedimento. Tal es el caso de los peneidos *P. duorarum* y *P. setiferus* que en invierno se localizan sobre sustratos con limo y arena terrígena, en primavera en sedimentos intermedios entre limo y arena terrígena y carbonatos, en verano entre limo y arcilla transicional y carbonato. *P. aztecus* que es otra de las especies más abundantes, se presenta en invierno, verano y otoño en el estrato medio de profundidad mientras que en primavera su distribución esta restringida a profundidades someras. Esto puede estar relacionado con los patrones de migración de estos peneidos cuyo ciclo de vida abarca tanto lagunas costeras como el ambiente marino. Una vez en el ambiente marino los camarones peneidos emigran a diferentes

áreas y profundidades, según la especie, para llevara cabo actividades reproductivas (Gracia, 1989 y 1992; Gracia et al., 1996). Este patrón de movimiento aunado a los patrones de reclutamiento de cada una de las tres especies de camarón puede explicar su distribución diferencial en el estrato somero.

L. clathrata y *C. similis* que son los componentes faunísticos más abundantes y comunes en todas las estaciones del año, se localizan sobre sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y carbonato en invierno, primavera y verano y sobre sustrato intermedio entre limo y arena media terrígena y limo y arcilla transicional en otoño. *S. empusa*, en invierno se ubica sobre sustratos intermedios entre limo y arena media terrígena y carbonato; mientras que en los demás estaciones se localiza en sedimentos intermedios entre limo y arcilla transicional y carbonato. El siciónido *S. dorsalis*, se presenta preferentemente sobre sustratos con limo y arcilla transicional, aunque en primavera se observa entre limo y arena media terrígena y carbonatos. Como se mencionó anteriormente, aunque la mayoría de las especies en este estrato somero no representan comunidades características, algunas se presentan con mayor frecuencia en algún tipo de sedimento sin que se observe que el sedimento sea un factor determinante en su distribución. Por ejemplo las especies *X. kroyeri*, *P. aztecus*, *C. sapidus* y *P. gibbesii* conforman la comunidad cuya distribución se observó con mayor frecuencia en hábitats con limo y arena terrígena; por su parte *H. epheliticus*, *R. lamarcki*, *L. nitidus*, *P. crinita*, *P. diogenes*, *S. alatus*, *C. sulcata*, *P. ometlanti*, *P. guinotae* y *T. galea* entre otras, constituyen la comunidad correspondiente a hábitats de limo y arcilla transicional; por último, en hábitats carbonatados, se identifica la comunidad de *S. brevirostris*, *P. sayana*, *S. dorsalis*, *C.*

flammea, *L. emarginata* y *T. grandis*. En el estrato somero, la complejidad de las comunidades faunísticas es mayor si se le compara con la observada en los otros estratos. En esta profundidad se detecta una mayor intergradación en el tipo de sedimento, que da como resultado un ambiente con una mayor heterogeneidad espacial. Esta heterogeneidad es uno de los factores importantes que determinan mayor diversidad en las comunidades (Underwood y Petraitis, 1993), así lo demuestran los valores altos de diversidad registrados en este estrato (entre 2.5 y 3.0). Esto puede explicarse por el hecho de que los diferentes tipos de sedimento proporcionan un mayor número de hábitats que pueden ser ocupados por un mayor número de especies. Asimismo los cambios estacionales de las descargas fluviales tienen una influencia directa en la sedimentación en la plataforma interna.

El patrón de distribución de las comunidades está definido en primer término por el gradiente profundidad a través del cual se presenta el mayor recambio de especies y en segundo término por el tipo de sedimento, el cual tiene una influencia clara sobre este arreglo en el estrato somero donde se detecta cierto grado de sobreposición en las distribuciones de las especies. Los estudios sedimentológicos realizados en esta zona por Shirasago, 1991 y Carranza-Edwards et al., 1993, permiten reforzar las observaciones sobre el patrón de distribución de las comunidades faunísticas, ya que la información aportada por estos autores muestra que la Bahía de Campeche esta formada por dos componentes: sedimento lodoso (arcilla y lodo) y sedimento carbonatado. El gradiente observado se presenta desde valores por debajo de un 25% de carbonatos frente al sistema fluvial Grijalva-Usumacinta a valores intermedios con un 50% frente a la Boca del Carmen que es considerada una zona de transición, hasta valores con un 75% hacia el este donde se encuentra la provincia carbonatada. Esta tendencia también se observa en

el análisis de sedimentos suspendidos y contenido de metales en estos, realizado en esta misma área (Rosales-Hoz *et al.*, 1994), cuyas concentraciones siguen el mismo patrón de distribución influenciados por las características ambientales entre las dos zonas sediementológicas.

La salinidad, aunque presenta un gradiente vertical fuerte cerca de la superficie y la capa entre los 10 y 15 m (32.5 a 36.30 ppm), deja de ser importante a capas más profundas donde se observa una gran homogeneidad vertical la cual es debida a que es una zona somera donde la evaporación juega un papel destacado y el efecto de los ríos no se deja sentir. Asimismo en el trabajo de investigación de 1983, la salinidad presentó valores mínimos de 36.2 ppm a 228 m y valores máximos de 36.7 ppm a 20 m, por lo que no se considera como un factor determinante en la distribución de las comunidades determinadas en este estudio. La temperatura también mostró poca variación, en superficie y a 10 m entre 25.25° y 25.75°C y a 30 m de 25.00° a 25.75°C (Monreal *et al.*, 1992); aunque si se observa un gradiente vertical, en el estudio Prospección Oceanográfica del Golfo de México de 1983, la temperatura presenta valores entre 15° y 20°C a profundidades mayores de 90 m (Vázquez-Bader, 1988; Vázquez-Bader y Gracia, 1994); sin embargo, tampoco se considera dentro de las variables ambientales determinantes ya que muestra colinearidad con la variable profundidad.

Modelos de respuesta y patrones de abundancia

La sobreposición en los modelos de respuesta de las especies con respecto a las variables ambientales sugiere una fuerte influencia de las relaciones interespecíficas en el recambio

de especies y en las variaciones de la distribución y abundancia, las cuales a su vez se ven afectadas por las variaciones estacionales en los parámetros abióticos en un ciclo anual. En invierno las especies tienden a presentar curvas de respuesta con menor altitud y amplitud; es decir, las especies presentan una menor abundancia y un intervalo batimétrico reducido. La excepción en este caso es *L. clathrata* que presenta una distribución batimétrica mayor en comparación con las demás campañas oceanográficas.

Los peneidos muestran una distribución diferencial en la cual *P. setiferus* siempre se localiza a profundidades someras (menos de 50 m), *P. duorarum* y *P. aztecus* se ubican a profundidades medias (60-70 m); aunque la segunda especie tiende a presentar sus óptimos a profundidades más altas que la primera. *T. similis* en invierno, presenta un nivel de abundancia más o menos constante a través del gradiente profundidad y en el cual no se observa un óptimo evidente. De hecho las curvas de respuesta de los demás peneidos quedan incluidas dentro de la curva de esta especie. *S. vioscai* por su parte presenta sus óptimos a profundidades de 100 m.

Las especies del estrato profundo presentan curvas de respuesta sesgadas hacia la porción izquierda del gradiente batimétrico (hacia profundidades mayores) y en las que se observaron los óptimos a profundidades de 180 m, la excepción es *S. beauii* cuyo óptimo se ubica a más de 200 m. Para primavera, las curvas de respuesta tienden a ser más amplias (mayor intervalo batimétrico) y altas (mayor abundancia). El asteroideo *L. clathrata* aunque presenta un intervalo de distribución más amplio tiende a disminuir en abundancia después de los 20 m, por su parte *C. similis* y *P. spinicarpus* presentan sus óptimos en un intervalo batimétrico más amplio en comparación con las demás campañas. Las curvas de respuesta de los peneidos muestra una ligera separación,

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

aunque los óptimos se presentan a las mismas profundidades a través del año, aquí cabe hacer la observación de que *P. duorarum* presenta una distribución sesgada hacia profundidades someras mientras que *P. setiferus* tiende a presentarse a profundidades mayores al igual que en otoño. En lo que se refiere a las especies del estrato profundo, las curvas de respuesta en esta estación del año son también más amplias y en algunas especies como *A. alexandri*, el óptimo se desplaza hacia profundidades menores (140 m). *S. beauui* aunque presenta un intervalo de distribución más amplio su óptimo se presenta al igual que en invierno a profundidades mayores a los 200 m. En verano, las especies presentan su mayor abundancia en comparación con las demás estaciones, por lo que sus curvas de respuesta son más altas; sin embargo, sus intervalos batimétricos tienden a ser más estrechos, tal es el caso de *L. clathrata* y *C. similis*. Especies como *S. vioscai* y *P. aztecus* en esta temporada presentan sus óptimos desplazados a profundidades mayores. Para otoño, las especies tienden a presentar curvas de respuesta más estrechas las cuales abarcan un intervalo batimétrico menor en comparación con las demás estaciones del año. Especies como *L. clathrata* y *C. símiles* presentan curvas de respuesta amplias cuyos óptimos se localizan al igual que en primavera y verano a profundidades someras y medias, por su parte *P. spinicarpus* en esta temporada presenta una curva de respuesta amplia que abarca una gran parte del gradiente batimétrico y en la cual queda incluida la curva de respuesta de *C. similis*. Los peneidos en otoño presentan curvas de respuesta restringidas a un intervalo batimétrico más estrecho y en las que se observa un mayor traslape. Las especies del estrato profundo como *A. alexandri*, *M. quinquespínosa* y *P. faxoni* también presentan curvas de respuesta con mayor traslape, es de notarse que *S. beauui* en esta temporada presenta una curva de

respuesta restringida a un intervalo batimétrico más estrecho cuyo óptimo se ubica a los 160 m, mientras que en las demás estaciones del año su óptimo se localiza a profundidades mayores a los 200 m.

En general los modelos de respuesta de las especies con relación al gradiente profundidad, muestran un cierto grado de traslape importante. Esta condición era de esperarse ya que se trata de un ambiente tropical en donde el traslape de nichos comunmente es mayor y la amplitud de éstos es menor (Pianka, 1978). La magnitud del traslape en las curvas de respuesta de las diferentes especies varía en función de las condiciones ambientales a través del año. En verano por ejemplo, se observa que la mayoría de las especies amplían su intervalo batimétrico, tal vez debido a que esta estación del año corresponde a la época de "lluvias" (Yañez-Arancibia, 1982) durante la cual se registra la precipitación más alta, esto puede tener influencia a través de un mayor aporte de nutrientes provenientes del continente, lo cual puede permitir a las especies ampliar sus intervalos batimétricos por una mayor disponibilidad de alimento. En otoño, las curvas de respuesta de las especies presentan intervalos batimétricos más restringidos y desplazados hacia zonas con menor profundidad. En esta temporada la precipitación es menor, por lo que el aporte de nutrientes del continente también puede ser menor lo que puede dar como resultado que los óptimos de las especies se desplacen a profundidades menores y al mismo tiempo presenten intervalos batimétricos más restringidos. La temporada de invierno queda incluida dentro de la época de "nortes", que son los responsables de las bajas temperaturas que se presentan en esta temporada, por otro lado los fuertes vientos afectan el oleaje y las corrientes a lo largo de la costa. Esto podría tener alguna influencia en los cambios en las respuestas de las especies, ya que tienden a presentar sus óptimos desplazados hacia

profundidades más bajas en comparación con las demás estaciones del año, lo cual podría estar relacionado también con la disponibilidad de alimento y posiblemente con la temperatura. A diferencia de otoño, las curvas de respuesta de las especies al gradiente profundidad son más amplias y se observa una mayor abundancia, esto último puede estar relacionado con que en esta época se presente un mayor reclutamiento de individuos a las poblaciones adultas.

La localización de las mayores abundancias de las especies a lo largo de los ejes de ordenación (profundidad y sedimento), también presentan variaciones importantes a través de las diferentes temporadas. En general se puede decir que las comunidades del estrato somero se presentan en intervalos batimétricos amplios, así como en los diversos tipos de sustrato, por lo que no se puede hablar de que éstas estén restringidas a algún tipo de sustrato o alguna profundidad, excepto tal vez las comunidades del estrato profundo, las cuales se encuentran en áreas con poca heterogeneidad espacial (el sustrato siempre está compuesto de limo y arcilla transicional y la salinidad y temperatura presentan poca variación). Las variables ambientales de hecho son las que determinan cambios en los óptimos de abundancia y de distribución de cada una de las especies pero sin llegar a determinantes.

Análisis comparativo de la abundancia y composición de las comunidades.

En términos generales se puede decir que los macroinvertebrados bentónicos en el área de la Bahía y Banco de Campeche, presentan variaciones en la composición numérica más que en la específica a través de las estaciones del año

como se refleja en los resultados. Al comparar éstos con los obtenidos en el estudio realizado en 1983 (Vázquez-Bader, 1988 y Vázquez-Bader y Gracia, 1994), se puede observar que se presenta un cambio en las comunidades; éste cambio se refiere principalmente a variaciones en la abundancia. Sin embargo, no se pueden ignorar los cambios en la composición específica, primordialmente en las especies con baja abundancia y frecuencia. En el estudio de 1983, el total de especies de macroinvertebrados identificadas fue de 136 en comparación con las 85 de los años 92 y 93. De éstas, al grupo de los crustáceos le correspondieron 70 y 62, respectivamente, en ambos estudios este grupo presentó una mayor riqueza en la temporada de verano. En cuanto a la composición específica, 16 especies presentes en el 83 están ausentes en las campañas de 92 y 93, mientras que en éstos se presentan 8 especies que no se detectaron en el 83, aunque de estas últimas el 62.5% correspondió a especies que habitan el estrato de mayor profundidad. Los moluscos y equinodermos por su parte, en ambos estudios, se presentan como los de mayor riqueza en primavera. De los primeros se capturaron en 1983 25 especies contra 11 en los muestreos del 92 y 93, de estas, 10 especies presentes en 1983 están ausentes en el presente estudio. En los equinodermos se identificaron 18 y 5 especies, respectivamente, 5 especies no están presentes en el 92 y 93.

En términos de abundancia total de los principales grupos de macroinvertebrados determinados en ambos estudios, se observó que mientras que en el 83 se obtuvo un total de 11,117 individuos, con una mayor abundancia en primavera (5,615 individuos), en la cual los crustáceos contribuyeron con un 76 %; en el presente estudio la captura total fue de 109,170 individuos, con una mayor abundancia en verano (39,919) y el mayor porcentaje (70.1) correspondió también al grupo de los crustáceos. En ambos estudios, los moluscos presentaron

porcentajes bajos de abundancia (0.98 y 2.01), aunque la mayor abundancia se detectó en primavera. El grupo de los equinodermos presenta porcentajes parecidos en ambos estudios (22.4 y 30.8 %), con las mayores abundancias en verano.

Con el fin de hacer un análisis comparativo entre estos dos estudios, se tomó en cuenta el número de individuos por arrastre, ya que existen diferencias en el esfuerzo de muestreo entre estos dos. En ambos estudios la mayor abundancia individuo/arrastre y de especies/arrastre se presenta en verano, y salvo algunas excepciones, la riqueza de especies en 1983 es menor que la observada en 1992-93.

Las especies dominantes en los dos proyectos son casi las mismas (Tablas 3 y 13), con excepción del asteroideo *A. duplicatus* y el peneido *X. kroyeri* que no figuran entre las especies más abundantes en los muestreos de 92 y 93 y de *P. crinita* que no es un elemento abundante del año 1983. De cualquier forma entre los dos estudios se observan algunas variaciones en la composición de las comunidades. No obstante que *C. similis* y *L. clathrata* fueron los componentes faunísticos de mayor importancia numérica en ambos estudios, éstas especies muestran un aumento considerable entre un estudio y otro, por ejemplo *C. similis* en 1983, no obstante de ser la especie que ocupó el primer lugar en abundancia con 120.2 individuos/arrastre, en los años del 92-93 este valor casi se duplica (250.2). Por otro lado, *L. clathrata* en el primero ocupó el segundo lugar en abundancia (60.3 individuos/arrastre) cuando en las campañas del 92-93, de esta especie se recolectaron 243.8 individuos/arrastre. El asteroideo *A. duplicatus* se presentó en 1983 como la tercera especie más abundante con 54.5 individuos/arrastre en comparación con 13.9 en el presente estudio. En el estomatópodo *S. empusa* se observaron cambios evidentes en la captura, en 1983 se recolectaron 46.3 mientras que en los

años del 92-93 este valor fue de 133.2. En los peneidos también se observó un aumento en la abundancia para el presente estudio. *P. aztecus* de un total de 18.9 en 1983, aumentó a 62.7, *P. duorarum* de 27.8 a 62.7, *T. similis* de 16.6 a 52.0 y para *S. vioscai* se detectó un aumento más evidente de 4.5 a 33.0. También vale la pena mencionar al leucósido *P. crinita* que de un valor de 2.6 individuos/arrastre en 1983, aumentó a 13.9 en el presente estudio.

ESPECIE	NUMERO DE INDIVIDUOS/ARRASTRE	
	PRIMAVERA	VERANO
<i>Callinectes similis</i>	94.8	146.4
<i>Portunus spinicarpus</i>	36.9	19.4
<i>Sicyonia dorsalis</i>	77.0	29.3
<i>Penaeus duorarum</i>	34.5	21.1
<i>Astropecten duplicatus</i>	82.0	42.8
<i>Luidia clathrata</i>	16.5	104.1
<i>Squilla empusa</i>	40.1	52.5
<i>Penaeus aztecus</i>	17.6	20.2
<i>Trachypenaeus similis</i>	23.1	18.8
<i>Solenocera vioscai</i>	5.3	3.6
<i>Squilla chydrea</i>	7.1	11.4
<i>Penaeus setiferus</i>	25.6	3.0
<i>Persephona crinita</i>	1.4	3.7

Tabla 13.- Número de individuos/arrastre de las especies más abundantes en los muestreos de primavera y verano 83 (PROGMEX I y III).

En el análisis estadístico prueba de t, se observa que las abundancias de las especies más dominantes, presentan diferencias significativas entre primavera de 83 y los de primavera de 92 y de 93 ($t_{0.05(1),84} = 2.313$ y $t_{0.05(1),84} = 1.968$ respectivamente). En verano también se detecta una diferencia significativa del muestreo de 1983 vs. los muestreos del 92 y 93 ($t_{0.05(1),62} = -3.77$ y $t_{0.05(1),62} = -3.613$).

Este mismo análisis se realiza por separado en cada una de las especies dominantes, y se observa que las mayores diferencias se presentan en la temporada de primavera. Tal es

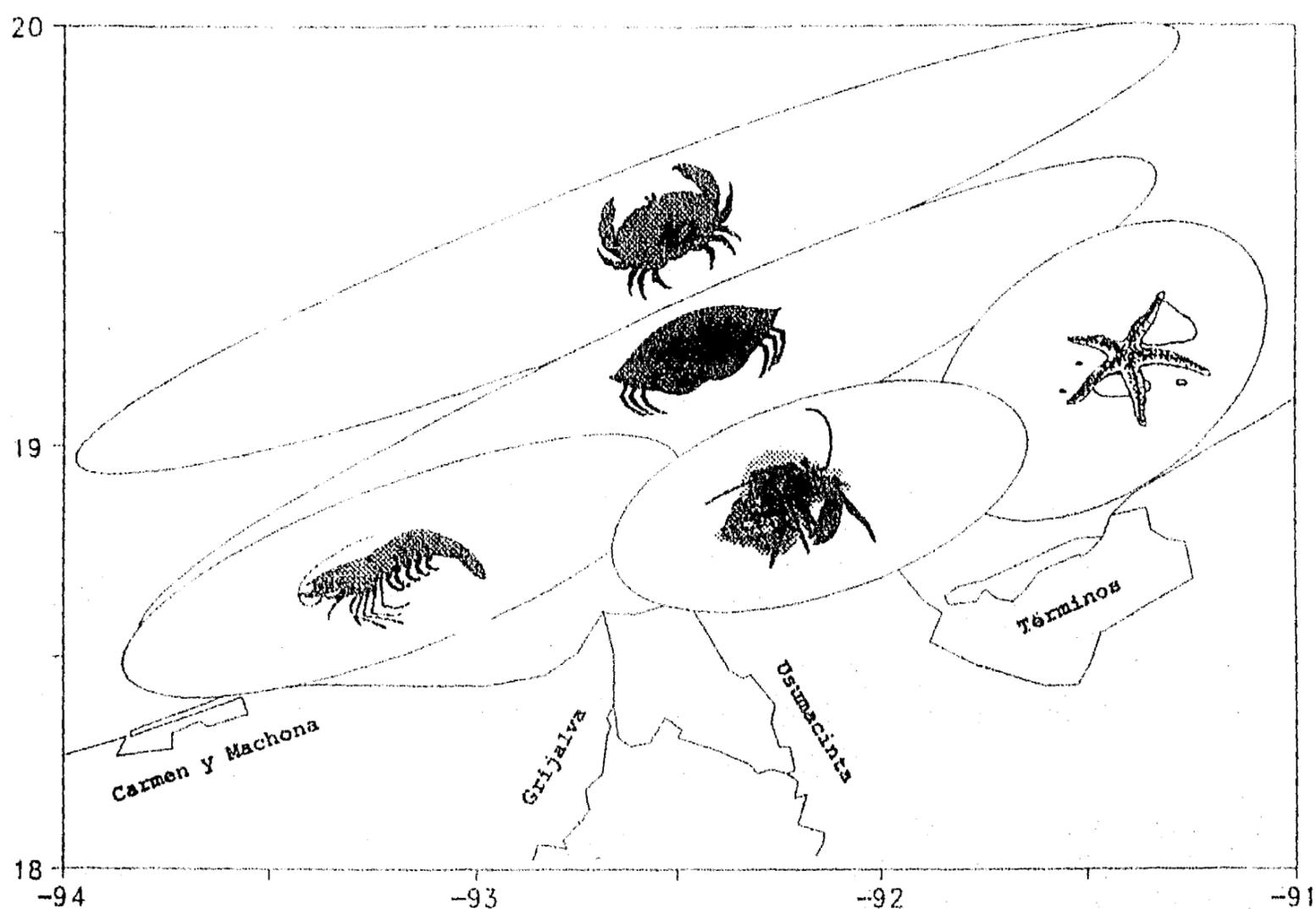
el caso de *P. aztecus*, ($t_{0.05(1),5} = 3.368$), *T. similis* ($t_{0.05(1),7} = 1.899$), y *S. vioscai* ($t_{0.05(1),3} = 3.175$), que son más abundantes en los muestreos de primavera de los años 92 y 93. En verano, sólo las especies *S. dorsalis* ($t_{0.05(1),3} = 3.419$) y *C. similis* ($t_{0.05(1),6} = 3.637$), presentan diferencias significativas entre los muestreos de 83 y los de 92 y 93. A pesar de que las diferencias en las demás especies no son significativas en las pruebas estadísticas, los cambios en la abundancia son evidentes.

Aunque en ambos estudios se observan variaciones en la composición numérica, la composición específica de las comunidades en ambas investigaciones son muy semejantes.

En lo que respecta a la composición de las comunidades, se observan ciertas diferencias que podrían ser reflejo de los cambios en la abundancia; no obstante, las especies *S. beauii*, *P. faxoni*, *T. rathbunae*, *E. microphthalma*, *A. alexandri*, *M. quinquespinosa* y *P. bullisi* conformaron la comunidad característica de aguas profundas (Fig. 169), mientras que en el estrato somero (Fig. 169) la comunidad estuvo constituida por *C. similis*, *L. clathrata*, *S. dorsalis*, *P. setiferus*, *P. aztecus*, *P. duorarum*, *T. similis*, *P. crinita*, *S. empusa* y *H. epheliticus* entre otras. Tal vez las mayores diferencias se observen en el estrato medio, donde coinciden varias especies tanto del estrato somero como profundo, y este constituya un área de transición, aunque las diferencias en las muestras en esta zona hace difícil hacer una comparación más clara. Especies como *P. spinicarpus*, *S. vioscai*, *P. aztecus*, *A. duplicatus* y *S. chydaea*, conforman un grupo que se presenta con frecuencia a esta profundidad en ambos estudios.

El análisis global de las comunidades presentes, sugieren un cierto grado de sobreposición en los diferentes estratos de profundidad y en los diversos tipos de sustrato,

principalmente en el estrato batimétrico somero. Los principales cambios en la composición por especies se detectan después de los 100 m donde se observa un recambio evidente en la composición específica. Las fluctuaciones estacionales en la composición comunitaria detectadas a través de las diferentes campañas oceanográficas se refieren primordialmente a la abundancia numérica de sus componentes más que a la composición específica de estos, estas diferencias son también evidentes incluso al compararlas con lapsos o intervalos de tiempo más largos. Las diferencias en la composición de las comunidades se pueden presentar entre hábitats similares en áreas diferentes o aún entre hábitats similares en áreas que estén en contacto inmediato constituyendo secciones artificiales de un *continuum*. Este fenómeno es notoriamente evidente en las comunidades de los trópicos como lo establece Diamond (1978), por lo que puede establecerse, que las comunidades observadas en este estudio a pesar de presentar cambios estacionales, estos cambios son graduales a lo largo de los gradientes ambientales. En otras comunidades (Patrick, 1978) se ha observado, como en este caso, que los cambios en las comunidades se pueden deber a que las especies para coexistir desarrollan diferentes preferencias y estrategias a los diversos parámetros medio-ambientales, los cuales afectarían los límites de los nichos sin ser determinantes para su distribución.



Estrato profundo.- *A. alexandri*, *M. quinquespinosa*, *S. beaulti*.



Estrato medio.- *P. spinicarpus*, *A. duplicatus*, *S. vioscai*



Estrato somero-sedimento terrigeno.- *P. aztecus*, *X. kroyeri*,
P. gibbesii



Estrato somero-sedimento transicional.- *H. epheliticus*, *P. crinita*,
P. diogenes



Estrato somero-sedimento carbonato.- *S. brevirostris*, *C. flammea*,
L. emarginata

Figura 169.- Distribución de las comunidades de macroinvertebrados en el área de estudio.

CONCLUSIONES

- La mayor abundancia de macroinvertebrados se presenta en la estación del año de verano de 93, mientras que el mayor número de especies se detecta en primavera de 92 y verano de 92
- El grupo de los crustáceos es el mejor representado en cuanto al número de individuos y de especies.
- La comunidad de macroinvertebrados de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México, está caracterizada por pocas especies comunes con gran abundancia, varias especies con abundancia media y muchas especies raras con poca abundancia.
- Las variaciones espaciales y temporales de las comunidades se refieren principalmente a cambios en la abundancia mas que a cambios en la composición específica.
- La profundidad y el tipo de sustrato son las variables ambientales que mayor influencia tienen sobre la distribución y abundancia de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos.
- Las comunidades de macroinvertebrados con relación a la profundidad se separan en comunidades del estrato somero, comunidades del estrato medio y comunidades del estrato profundo.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

- Las comunidades de macroinvertebrados del estrato somero, presentan una complejidad mayor en comparación con los otros estratos.
- En el estrato somero el patrón de distribución de las comunidades presenta una gran variabilidad debido a la intergradación del tipo de sedimento
- El estrato medio se podría considerar una zona de transición entre las comunidades del estrato somero y profundo.
- El área cubierta por las plataformas petroleras por sus características engloban parte de la distribución de las especies de macroinvertebrados y podría constituir una región de protección o reserva.
- Las comunidades del estrato profundo presentan baja variación durante las diferentes estaciones del año.
- Los máximos valores de diversidad se detectan en los estratos somero y profundo, en primavera y verano.
- Los parámetros físicos son los que determinan cambios en los óptimos de abundancia y de distribución de cada una de las especies pero sin llegar a ser factores limitantes.
- La composición numérica de las comunidades entre los dos estudios (PROGMEX y MOPEED) presenta variación; sin embargo, la composición específica entre ambos estudios es similar.
- Los principales cambios en la composición por especies se detectan después de los 100 m.

- Los cambios estacionales en las comunidades de macroinvertebrados son graduales y sugieren un cierto grado de sobreposición en los diferentes estratos de profundidad.

AGRADECIMIENTOS

Muy especialmente al Dr. Adolfo Gracia Gasca director del trabajo de tesis, por su apoyo incondicional, valiosas sugerencias y críticas a través del desarrollo de la investigación, de igual manera le agradezco el haberme asesorado al lo largo de mis estudios de posgrado.

A los miembros del jurado Dr. Virgilio Arenas Fuentes, Dr. Fernando Alvarez Noguera, Dra. Ma. Luisa Machain Castillo, Dra. Leticia Rosales Hoz, Dra. Adela Monreal Gómez y Dr. Manuel Uribe Alcocer por su amable interés en la revisión crítica del manuscrito y por sus acertados comentarios.

Al Dr. César Flores Coto por su constante apoyo y al que le agradezco infinitamente el haberme proporcionado un espacio de trabajo en su Laboratorio.

En particular deseo agradecer al M. en C. Faustino Zavala **García** por su valiosa y desinteresada ayuda en todo lo relacionado con los programas de computación, así como por su constante apoyo y paciencia.

A mis compañeros, Jorge Castro, Patricia Figueroa, Fernando Flores, Alejandro Gómez, Rocío Martínez, Arturo Sánchez, Marina Sánchez y Balbina Suárez, por su colaboración en el trabajo de campo y obtención del material de estudio.

A la autoridades del ICMYL así como a la tripulación del B/O "Justo Sierra" por las facilidades brindadas.

A la Maestra Imelda Uscanga Gracia le agradezco infinitamente su gran apoyo durante la realización de este trabajo.

Este estudio se realizó en sus diferentes etapas con el apoyo de las siguientes becas y proyectos de investigación: IN202092-PAPIID, IN203893-PAPIIT, 030334-PADEP de la D.G.A.P.A. de la UNAM, y 347931 del CONACYT.

LITERATURA CITADA

Agassiz, L. 1841.- *Monographies d'echinodermes vivants et fossiles des scutelles*. 151 pp.

Alexander, S.K., P.N. Boothe, R.W. Flint, C.S. Giam, J.S. Holland, G. Neff, W.E. Pequegnat, P. Powell, N.N. Rabalais, J.R. Schwarz, P.J. Czanizzlo, C. Venn, D.E. Wohlschalg y R. Yoshiyama 1981.- Benthic Biota. In: R.W. Flint y N.N. Rabalais (eds.) *Environmental Studies of a Marine Ecosystem South Texas Outer Continental Shelf*: 83-136.

Austin, M.P. 1985.- Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**, 39-61.

Austin, M.P., R.B. Cunningham y P.M. Fleming 1984.- New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* **55**: 11-27.

Bergman, M.J.N. y M. Hup 1992.- Direct effects of beamtrawling on macrofauna in a sandy sediment in the southern North Sea. *ICES J. mar. Sci.* **49**: 5-11.

Biffar, T.A. y A. Provenzano 1972.- A reexamination of *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards) and *D. imperator* (Miers) with a description of a new species of *Dardanus* from the Western Atlantic (Crustacea, Decapoda, Diogenidae). *Bull. Mar. Sci.* **22** (4): 777-805.

Boeck, A. 1864.- Beskrivelse og fregmlagde Tegninger af 4 norske Decapoder, undersøgte af Overleage Danielssen of ham. Forhandlinger Videnskabs-Selkskabet I. *Christiania* 189-190.

Boesch, D.E. 1973.- Clasification and community structure of macrobenthos in the Hampton Road area, Virginia. *Mar. Biol.* 21: 226-244.

Bouma, A.H. 1971.- Distributions of sediments and sedimentary structures in the Gulf of Mexico. In: R. Rezak (ed.). *Contributions on the geological and geophysical oceanography of the Gulf of Mexico*. Gulf Publishing Co., Texas, pp. 35-66.

Bouvier, E.L. 1905.- Sur les macroures nageurs (abstraction faites des carides) recueillis par les expeditions americanes du Hassler et du Blake. *Comptes Rendus Hebdomadaires de Seances de l'Academie des Sciences, Paris* 141: 746-749.

Bozada, L. y M. Paéz 1987.- *La fauna acuática del litoral. Medio-ambiente en Coatzacoalcos*. Centro de Ecodesarrollo Univ. Ver. No.4 156 pp.

Bray, J.R. y J.I. Curtis 1957.- An ordination of upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.

Burkenroad, M.D. 1934.- Litoral Penaeidae chiefly from the Bingham Oceanographic Collection. With a revision of *Penaeopsis* and description of two genera and eleven new American species. *Bull. Bingham Ocean. Coll.* 4 (7): 1-109.

Burkenroad, M.D. 1939.- Further observations on Penaeidae of the northern Gulf of Mexico. *Bull. Bingham Ocean. Coll.* 6 (6): 1-62.

Caso, M.E. 1960. Estudios sobre asteroideos de México. Observaciones sobre especies de *Tethyaster* de las costas de México. *Anales Inst. Biól. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 31 (1-2): 449-461.

Caso, M. E. 1961.- *Los equinodermos de México.* Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 338 pp.

Carranza-Edwards, A. , L. Rosales-Hoz y A. Monreal-Gómez 1993.- Suspended sediments in the southeastern Gulf of Mexico. *Mar. Geol.* 112: 257-269.

Cedeño-Campos, A. 1976.- *Contribución al conocimiento de los portúnidos (Crustacea-Decapoda-Brachyura) de las costas mexicanas del Golfo de México y de las costas orientales de Venezuela.* Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 424 pp.

Chace, F.A. Jr. 1939.- Reports on the scientific results of the first Atlantis expedition to the West Indies, under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University. Preliminary descriptions of one new genus and seventeen new species of decapod and stomatopod Crustacea. *Mem. Soc. Cubana de Historia Natural* 13 (1): 31-54.

Cochrane, J.D. 1969.- *Currents and waters of the Eastern Gulf of Mexico and Western Caribbean of the Western Tropical*

Atlantic. Ocean. Rept. 69-9t, Dept. of Oceanography, Texas A & M University.

Conrad, I.A. 1841.- *American marine conchology; or descriptions and colored figures of the shells of the Atlantic coast of North America.* Philadelphia 72 pp.

Dall, W.H. 1890-1903.- Contributions to the Tertiary fauna of Florida. *Trans. Wagner Free Inst. Sci. Phila.*, 3 (1): 1-200, 3 (3): 201-473, 3 (3): 483-570, 3 (4): 571-847, 3 (5): 949-1218, 3 (6): 1219-1654.

Diamond, J.M. 1978.- Assembly of Species Communities. In: *Ecology and Evolution of Communities.* Cody y Diamond (Eds.). The Belknap Press of Harvard University of Harvard. pp. 342-444.

Fabricius, J.C. 1793.- *Entomologia systematica emendata et aucta secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus descriptionibus.* Hafniae 2, VIII + 519 pp.

Fischer, P. y A. Bernardi 1857.- Descriptions d' especes nouvelles. *J. de Conchyl.* 5: 292-300.

Gabb, W.M. 1873.- On the topography and geology of Santo Domingo. *Trans. Amer. Phila. Soc.* 15: 49-259.

García, M.J. 1985.- *Aspectos biológicos de las especies de cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México.* Tesis, ENEP Iztacala, México, D.F. 105 pp.

Gauch, H.G. 1982.- *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.

Gauch, H.G., G.B. Chase y R.H. Whittaker 1974.- Ordination of vegetation samples by gaussian species distributions. *Ecology* 55: 1382-1390.

Gmelin, J.F. 1791-1792.- *Carolia Linne systema Naturae per Regna tria Naturae*. 13 th de. *Leipzig* 6: 3021-3910.

Goodall, D.W. y R.W. Johnson 1982.- Nonlinear ordination in several dimensions. A maximum likelihood approach. *Vegetatio* 48: 197-208.

Gracia, G.A. 1989- *Ecología y pesquería del camarón blanco Penaeus setiferus (Linnaeus, 1767) en el área de Laguna de Términos, Sonda de Campeche*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 127 pp.

Gracia, G.A. 1992.- Explotación y manejo del recurso camarón. *Ciencia y Desarrollo*, Vol. XVIII, No. 106: 82-95.

Gracia, A. , A.R. Vázquez-Bader, F. Arreguín-Sánchez, L. Shultz-Ruiz, J. Sánchez-Chávez y T. Alarcón 1996.- *Ecología de Camarones Peneidos en el Golfo de México*. In: D. Flores-Hernández, P. Sánchez-Gil, J.C. Seijo y F. Arreguín (eds.). *Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. EPOMEX Serie Científica 4. Universidad Autónoma de Campeche (en prensa).

Gray, J.E. 1840.- A synopsis of the genera and species, of the of the Class Hypostomata (Asterias, Linnaeus). *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser 1 6: 175-184, 275-290.

Guinot, D. 1969.- Recherches preliminaires sur les groupments naturels chez les crustaces Decapodes Brachyours. VII. Les Goneplacidae (suite et fin). *Bull. Mus. natl. Hist. Nat. Paris*, series 2-4 (3): 688-724.

Gutiérrez-Estrada, M. 1977.- *Sedimentología del área de transición entre las provincias terrígenas y carbonatadas del sureste del golfo de México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 175 pp.

Haedrich, R., G.I. Rowe y P.T. Polloni 1975.- Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England. *J. Mar. Res.* 33: 191-212.

Heller, C. 1862.- Beitrage sur naheren Kenntniss der Macrouren. *Sitzungsberitche Akademie der Wissenschaften, Wien* 54 (1): 389-426.

Herbst, J.F.W. 1782-1804.- *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten*. Vol. 1 (1782-1790) pp. 1-274, Vol. 3 (1799-1804) pp. 1-66.

Hernández-Aguilera, J.L. 1982.- *Pseudorhombila guinotae* un nuevo crustáceo (Decapoda: Goneplacidae) en la costa este de México. *Secretaría de Marina, México D.F. Inv. Ocean. B.* 1 (5): 1-117.

COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS

Hernández-Aguilera, J.L. y J.L. Villalobos-Hiriart 1980.- Contribución al conocimiento de los crustáceos decápodos y estomatópodos de la Sonda de Campeche, Secretaría de Marina, México, D.F. *Inv. Ocean.* B-80-07, 1-47.

Hernández-Aguilera, J.L. y P. Sosa-Hernández 1982.- Crustáceos decápodos y estomatópodos en las costas de Tabasco y Campeche. *Secretaría de Marina, México D.F. Inv. Ocean.* B 1 (5): 1-117.

Hildebrand, H.H. 1954.- A study of the brown shrimp (*Penaeus aztecus*, Ives) grounds in the western Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 3 (2): 223-366.

Hildebrand, H.H. 1955.- A study of the fauna of the pink shrimp (*Penaeus duorarum*, Burkenroad). Grounds in the Gulf of Campeche. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 4 (1): 169-232.

Hill, M.O. 1973.- Reciprocal averaging: An eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* 61: 237-249.

Hill, M.O. 1979.- *DECORANA: A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging.* Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, Nueva York, E.U.A.

Hill, M.O. y H.G. Gauch 1980.- Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42, : 47-58.

Ives, J.E. 1891.- Crustacea from the northern coast of Yucatan, the harbor of Veracruz, the west coast of Florida and the Bahamas Islands. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 337-341.

Kingsley, J.S. 1878.- Notes on North American Caridea in the museum of the Peabody Academy of Science at Salem, Mass. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila* 30: 89-98.

Lamarck, J.B.P.A. de N. 1815-1822.- *Histoire naturelle des animaux sans vertebres...* Paris, Vols. 1-7, pp. 1-711.

Latreille, P.A. 1817-1819.- *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle appliques aux arts, a l'agriculture, a l'economie rural et domestique, a l'medicine, etc. nouvelle edition presqu'entierement refoude et considerablement augmente; avec des figures tirees des trois regnes de la nature*, Vol. 25 (1817) pp. 1-610', Vol. 28 (1819) pp. 1-570.

Latreille, P.A. 1828.- *Squille, Squilla. Encyclopedie Methodique Histoire Naturelle...* Asasee, Paris, Vol. 10 pp. 467-475.

Leach, H. 1815.- *The zoological miscellany; being descriptions on new or interesting animals*. Vol. 2, 1-543 pp.

Leach, H. 1820.- *Galatheadees. Dictionnaire des Sciencies Naturelles*, Paris 18: 49-56.

Lighthfoot, J. 1756.- *A catalogue of the Portland Museum*. Londres 194 pp.

Linnaeus, C. 1758.- *Systema naturae per regna tria naturae*. 10 th. de. L. Salvii, Stockolm 1, 824 pp.

Linnaeus, C. 1763.- *Amoenitates academicae; seu dissertationes variae, physicae, medicae, botanicae, antehac seorsim editae, nunc collectae an auctae*, Vol. 6: 384-415.

Linnaeus, C. 1767.- *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis synonymis, locis*. 12 th. Vol. 1, pp.1-1327.

Lunz, G.R.Jr. 1937.- Stomatopoda of the Bingham Oceanographic Collection. *Bull. Bingham Ocea. Coll.* 5 (5): 1-19.

MacLaughlin, J.F. y J. Roughgarden 1993.- Species Interactions in Space. In: R. Ricklefs y D. Shluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press 415 pp.

Manning, R.B. 1962.- A new species of *Parasquilla* (Stomatopoda) from the Gulf of Mexico, with a redescription of *Squilla ferussaci* Roux. *Crustaceana* 4(3): 180-190.

May, R.M. 1978.- Environmental Fluctuations and Species Diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities*. Cody y Diamond (Eds.). The Belknap Press of Harvard University Press. pp. 81-120.

Merrel, W.J. Jr. y J.M. Morrison 1981.- On the circulation of the Gulf of Mexico with observations from April 1978. *Jour. Geophys. Res.* 86 (5): 4181-4185.

Milne Edwards, A. 1873-1881.- Etudes sur les Xiophosures et les Crusraces de la region Mexicaine. In: *Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale*, part 5, 368 pp.

Milne Edwards, A. 1880.- Reports of the results of dredging under supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, 1877, 1878, 1879 by the United States Coast Survey Steamer "Blake"...VIII.- Etudes preliminaires sur les crustaces. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 8 (1): 1-68.

Milne Edwards, H. 1834-40.- *Histoire naturelle des crustaces compendant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux.* Vol. 1, 1834, XXXV + 468 pp., 1837, 532 pp., Vol. 3, 1840, 638 pp.

Milne, A. y E.L. Bouvier 1893.- Reports of the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878) in the Caribbean Sea (1878-1879) and along the Atlantic coast of the United States (1880) by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake"...XXXIII. Description des Crustaces de la Famille des Paguriens recueillis pendant l'expedition. *Mem. Mus. Cop. Zool. Harv. Coll.* 14 (3): 1-172.

Monreal-Gómez, A. y D.A. Salas de León 1990.- Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofís.Int.* 29 (2): 101-11.

Mortensen, I. 1907.- The Danish Ingolf Expedition. Echinoidea. *Bianco Luno, Copenhagen* 3 (1): 1-200.

Nowlin, W.D. 1972.- Winter circulation patterns and property distributions. In: *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico.* L.R.A. Capurro and J. L. Reids (eds.), Gulf Publishing Co., Texas A & M University.

Olivier, M. 1811.- *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle* Paris 8: 1-722.

Patrick, R. 1978.- Structure of Stream Communities. In: *Ecology and Evolution of Communities*. Cody y Diamond (Eds.). The Belknap Press of Harvard University Press. pp. 445-459.

Peet, R.K. y O.L. Loucks 1977.- A gradient analysis of southern Wisconsin forests. *Ecology* 58: 485-499.

Pequegnat, L.H. 1970.- Deep-water brachyuran crabs In: W.E. Pequegnat y F.A. Chace Jr. (eds.) Texas A & M University, Oceanographic Studies. *Contributions on the biology of the Gulf of Mexico* 1 (6): 171-204.

Pérez-Rodríguez, R. 1980.- *Moluscos de la plataforma continental del Golfo de México y Caribe mexicano*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 338 pp.

Perry, G. 1811.- *Conchology, or the natural history of the snails*. Miller Londres 4 pp.

Pianka, E.R. 1978.- *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.

Pickett, S.T.A. 1980.- Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey bot. Club* 107: 238-248.

Powers, L.W. 1977.- A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci. Suppl.* 20: 1-90.

Rathbun, M. J. 1930.- The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 152: i-xvi + 609.

Rathbun, M.J. 1892.- Catalogue of the crabs of the family Periceridae in the U. S. National Museum. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 15 (901): 231-277.

Rathbun, M.J. 1894.- Notes on the crabs of the family Inachidae in the U.S. National Museum. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 15 (984): 43-75.

Rathbun, M.J. 1896.- The genus *Callinectes*. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 18 (1070): 349-375.

Rathbun, M.J. 1898.- The Brachyura of the biological expedition to the Florida Keys and the Bahamas in 1893. *Bull from the Laboratoires of natural History of the State University of Iowa* 4 (3): 250-294.

Rathbun, M.J. 1901.- The Brachyura and Macrura of Porto rico. *Bull. U. S. Fish. Comm.* 20 (2): 1-127.

Rathbun, M.J. 1924.- New species and subspecies of spider crabs. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 64 (14): 1-5.

Rathbun, M.J. 1931.- New crabs from the Gulf of Mexico. *J. Wash. Acad. Sci.* 21: 125-129.

Rathbun, M.J. 1933.- Preliminary descriptions of nine new species of oxystomatous and allied crabs. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 40: 183-186.

Rehder, H.A. y R.I. Abbott 1951.- Some new and interesting mollusks from the deeper waters of the Gulf of Mexico. *Proc. Biol. Soc. Washington* 90 (4): 831-838.

Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A., Santiago-Pérez, S., Méndez-Jaime, C., Doger-Badillo, R. 1994.- Study of anthropogenically induced trace metals on the continental shelf in the southeastern part of the Gulf of Mexico. *Rev. Contam. Ambient.* 10 (1): 9-13.

Salas de León, D.A. y M.A. Monreal-Gómez 1986.- The role of the Loop Current in the Gulf of Mexico fronts. In: J.C.J. Nihoul (ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics* Elsevier Oceanogr. series 295-300.

Sanders, H.L. 1968.- Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.* 102: 243-282.

Say, T. 1818.- An account of the crustacea of the United States. *J. Acad. Nat. Sci. Phila.* 1: 235-253.

Say, T. 1825.- On the species of the Linnean genus *Asterias*, inhabiting the coast of the United States. *J. Acad. Nat. Sci. Phila.* 5: 141-154.

Serafy, D.K. 1979.- Echinoids (Echinodermata, Echinoidea). *Mem. Hourglass Cruises, Vol. V, part. III, pp 1-119.*

Shirasago, G.G. 1991.- *Hidrografía y análisis en el sur de la Bahía de Campeche*. Tesis de Maestría. Especialización, Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar, U.A.C.P.Y.P. del C.C.H., Univ. Nal. Autón. México, México D.F. 141 pp.

Smilauer, P. 1992.- *CanoDraw. User's Guide v.3.0*. Environmental Change Research Centre University College Londres. Microcomputer Power Pub. Ithaca, Nueva York E.U.A. 118 pp.

Smith, S.I. 1881.- Preliminary notice of the Crustacea dredged in 64 to 325 fathoms, of the south coast of New England, by the United States Fish Commission in 1880. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 3: 413-452.

Smith, S.I. 1883.- Preliminary report on the Brachyura and Anomura dredged in deep water of the south coast of New England, by the U. S. Fish Commission in 1880, 1881 and 1882. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 6 (1): 1-57.

Smith, S.I. 1885.- On some genera and species of Penaeidae, mostly from recent dredgings of the United States Fish Commission. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 8 (12): 1-92.

Stimpson, W. 1857-1860.- *Prodromus descriptionis animalium evertibratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Proc. Acad. Natural Sciences of Philadelphia (4), Crustacea Cancroidea et Corystoidea: 31-40.*

Stimpson, W. 1871.- Preliminary report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida by L. F. de

Pourtales, assistant United States Coast Survey. Part 1. Brachyura. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 2 (2): 109-160.

Ter Braak, C.J.F. 1985.- Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41: 859-873.

Ter Braak, C.J.F. 1986.- Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

Ter Braak, C.J.F. 1987.- *Unimodal models to relate species to environment*. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 152 pp.

Ter Braak, C.J.F. 1988.- CANOCO- a Fortran program for canonical community ordination by..., (version 2.1). Technical Report: LWA-88-02, Glw, Wageningen, 95 pp.

Underwood, A.J. y P.S. Petraitis 1993.- Structure of intertidal assemblages in different locations: How can local processes be compared? In: R. Ricklefs y D. Shluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press 415 pp.

Vázquez-Bader, A.R. 1988.- *Comunidades de macroinvertebrados bénticos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México: Abundancia, distribución y asociaciones faunísticas*. Tesis de Maestría. Especialización, Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar, U.A.C.P.Y.P. del C.C.H., Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 141 pp.

Vázquez-Bader, A.R. y A. Gracia 1991.- *Euphosynoplax campechiensis*, new species (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Goneplacidae) from the continental shelf of the southwestern Gulf of México. *Bull. Mus. natl. Hist. Nat., París 4a. ser. 13 (3-4): 433-438.*

Vázquez-Bader, A.R. y A. Gracia 1994.- Macroinvertebrados bentónicos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *Pub. Esp. An. Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. México, 12 : 113 pp.*

Vázquez-Bader, A.R. y A. Gracia 1995a.- A new crab species of genus *Pseudorhombila* H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea: Decapoda: Goneplacidae). *Proc. Biol. Soc. Wash., 108 (2): 254-265.*

Vázquez-Bader, A.R. y A. Gracia 1995b.- A new genus and species of pilumnid (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from the Gulf of Mexico. *Bull. Mus. natl. Hist. Nat, París, 4^a sér., 17, section A, n^a 3-4: 259-272.*

Verril, A.E. 1882.- Notice of the remarkable marine fauna occupying the outer banks off the southern coast of New England, No. 4. *Amer. J. Sci. ser 3 (23): 216-225.*

Verril, A.E. 1899.- Revision of certain genera and species of starfishes. *Trans. Contr. Acad. Arts Sci 10: 145-324.*

Villalobos-Hiriart, J.L., J.L. Hernández-Aguilera y P. Sosa-Hernández 1981.- Algunos registros de los crustáceos, decápodos y estomatópodos del litoral de Tamaulipas, México, Secretaría de Marina, México D.F., *Inv. Ocean./ B-81-05: 1-44.*

Wass, M.L. 1963.- New species of hermit crabs (Decapoda, Paguridae) from the western Atlantic. *Crustaceana* 6 (2): 133-157.

Wenner, E. y D.F. Boesch 1979.- Distributions patterns of epibenthic decapod crustacea along the shelf-slope coenocline middle Atlantic Bigth, USA. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 3: 107-133.

Wenner, E. y I.H. Read 1982.- Seasonal composition and abundance of decapod crustaceans assemblages from the South Atlantic Bigth, USA. *Bull. Mar. Sci.* 32 (1): 181-206.

Williams, A.B. 1966.- The Western Atlantic swiming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda; Portunidae). *Fish. Bull.* 72 (3): 685-798.

Whittaker, R.H. 1956.- Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1-80.

Yañez-Arancibia, A. y P. Sánchez-Gil 1988.- Caracterización ambiental de la Sonda de Campeche frente a la Laguna de Términos. In: A. Yañez-Arancibia y J.W. Day (eds.) *Ecología de los Ecosistemas Costeros en el sur del Golfo de México*. Universidad Nacional Autónoma de México 41-50 p.

Zar, J.H. 1974.- *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. 620 pp.

Zavala, H.J.A. 1986.- Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. *Cuadernos de Divulgación INIREB* No. 26 Xalapa, Veracruz, 58 pp.