BOLETÍN DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
VOLUMEN 36. NO. 1, 2002, PP. 26 - 56
UNIVERSIDAD DEL ZULIA, MARACAIBO, VENEZUELA

VARIABILIDAD ESPACIO TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA DE LAS ASOCIACIONES DE PECES DEMERSALES DE FONDOS BLANDOS DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE JALISCO Y COLIMA, MÉXICO

José Mariscal Romero

Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Gomez Farías No 82, San Patricio-Melaque, Jalisco. C.P. 48980, México.
Tel. (315) 355 63 30 Fax: (315) 355 63 31.
E-mail: mariscal@costera.melaque.udg.mx

Resumen. Se presenta la estructura de las asociaciones de peces demersales de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México y su variación a lo largo de un ciclo anual. 151 especies pertenecientes a 51 familias de peces fueron recolectadas en tres campañas de prospección ecológica, denominados Demersales (DEM), DEM I (primavera 95), II (verano 95) y III (otoño-invierno 95-96), la distribución en el tiempo de las campañas concuerda con las pautas de la dinámica oceanográfica superficial descritas para la zona. Las densidades (individuos/hectárea) de las 50 especies más abundantes en todo el ciclo fueron seleccionadas para someterlas a los análisis de agrupamiento (CA) y de correspondencia corregida (DCA). Los resultados de los dendrogramas del CA clasifican las 50 especies en 11 grupos como especies con alta incidencia en las bahías y/o sitios expuestos, en la plataforma interna, intermedia y externa, y de acuerdo a su aparición en las diferentes condiciones oceanográficas temporales de la zona. Por otro lado, los valores propios del ordenamiento del DCA definen cinco grupos que se separan de acuerdo con las diferencias de la heterogeneidad espacial, el gradiente termo/batimétrico y por el efecto dinámico de la termoclina somera del área. Se presentaron cambios temporales y espaciales en la estructura de las asociaciones pero estos son graduales, siendo el más agudo durante el tiempo en que se presenta la corriente de California. Las bahías del área (Tenacatita, Navidad y Manzanillo-Santiago) presentan patrones de composición específica bas-

tante diversos, relativamente homogéneos y con persistencia durante todo el ciclo del estudio. Las 10 especies más abundantes fueron: *Porichthys margaritatus*, *Scyacium latifrons*, *Scyacium ovale*, *Cynoscion phoxocephallus*, *Bothus leopardinus*, *Bothus* c.f. *constellatus*, *Diplectrum euryplectrum*, *Scorpaena russula*, *Engyophrys sanctilaurentia* y *Cyclopsetta querna*, la mayoría de las cuales son adultos de tallas pequeñas (no comerciales). *Recibido:* 03 Julio 2001, *aceptado:* 05 Noviembre 2001.

Palabras clave: Asociaciones, fondos blandos, Pacífico Oriental Mexicano, peces demersales.

SPATIAL-TEMPORAL VARIABILITY IN THE STRUCTURE OF ASSOCIATIONS OF DEMERSAL FISH IN THE SOFT FLOOR OF THE CONTINENTAL SHELF OF JALISCO AND COLIMA, MEXICO

Abstract. Structure of associations of demersal fish associations collected off Continental shelf of Jalisco and Colima, and its annual variation is shown. 151 species belonging to 51 families of fish were collected in three ecological voyages: Demersales (DEM), DEM I (Spring's 1995), DEM II (Fall's 1995) and DEM III (Winter's 1995-1996). This temporal distribution in sampling coincided with three dynamics patterns of oceanographic dynamics described in this zone. Densities (population /hectare) of 50 of the most abundant species were selected in order to analysis them with Cluster analysis (CA) and Corrected Correspondence Analysis (DCA). Dendogram results of CA classified the 50 fish species into 11 groups which had the highest presence levels in protected bays and/or exposed localities, in inner intermediate or outer zones of the continental shelf, and their appearance under different oceanic conditions. The DCA ordering defined five groups that were separated according to spatial heterogeneity, thermo/bathymetric gradients and due to the dynamic effect of shallow thermocline. Temporal and spatial changes were present in the structure of the associations, but they were gradual and the most pronounced changes occurred when the California current appeared. Tenacatita, Navidad and Manzanillo-Santiago Bays show very diverse patterns of specific composition which are relatively homogeneous and persistent along throughout the annual cycle. *Porichthys margaritatus*, *Scyacium latifrons*, *Scyacium ovale*, *Cynoscion phoxocephallus*, *Bothus leopardinus*, *Bothus* c.f. *constellatus*, *Diplectrum*

euryplectrum, *Scorpaena russula*, *Engyophrys sanctilaurentia* and *Cyclopsetta querna*, were the 10 most abundant species, almost all of them were adults of small size (not commercial). *Received:* 03 July 2001, *accepted:* 05 November 2001.

Key words: Associations, demersal fish, eastern Mexican Pacific, soft floor.

INTRODUCCIÓN

Tres patrones temporales de cambio en la circulación superficial prevalecen durante el año en la parte central del Pacífico Oriental Mexicano, en agosto-diciembre (verano-otoño) la contracorriente ecuatorial del norte se desarrolla totalmente, penetra al Domo de Costa Rica derivando en la corriente costanera de Costa Rica. Entre febrero y abril (invierno) la corriente de California es fuerte, y durante mayo a julio (primavera) la contracorriente se desarrolla de nuevo y la corriente de California es relativamente fuerte (Wyrtki 1965, Baumgartner y Christensen 1985). Otras características ambientales de la zona son: su plataforma estrecha, la presencia de una aguda termoclina somera (Mariscal Romero *et al.* 1998), la presencia de una capa de oxígeno mínimo (Hedgpeth 1957) y la alta frecuencia de presentación de las mareas de onda interna (Filonov *et al.* 1996). De acuerdo a la magnitud de estos fenómenos, se asume que el área es de interés biogeográfico especial dada la confluencia de grupos faunísticos tropicales, subtropicales y templados (Briggs 1974, Brusca y Wallerstein 1979, Hendrickx 1995).

Se ha establecido que la zona costera en general y particularmente las bahías, estuarios y lagunas costeras, son áreas de crianza y crecimiento de algunos peces e invertebrados (Caddy y Sharp 1986, Longhurst y Pauly 1987); sin embargo, los factores que influencian los movimientos, migraciones y la variación en las concentraciones temporales de las especies no han sido plenamente determinados para la zona.

El presente estudio se basa en los datos de abundancia de 151 especies recolectadas con redes de arrastre camaroneras, sobre los

fondos suaves "arrastrables" de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México, en tres campañas de prospección (DEM I: mayo-junio de 1995; DEM II: noviembre-diciembre de 1995; y DEM III: marzo de 1996) del Barco de Investigación Pesquera BIP-V del Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras, de la Universidad de Guadalajara. Tiene como objetivo principal, describir las diferentes asociaciones de peces con relación al gradiente profundidad/temperatura y tendencias de comportamiento generales en la distribución espacio/temporal de las asociaciones de peces de fondos blandos en la escala interanual.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de muestreo corresponde a una franja de 410 km^2 entre Jalisco y Colima, México (Fig. 1). En estudios anteriores (Aguilar Palomino *et al.* 1996, González Sansón *et al.* 1997, Mariscal Romero *et al.* 1998) se ofrece la localización geográfica de las estaciones de muestreo, la especificación de las medidas del arte de pesca y otros

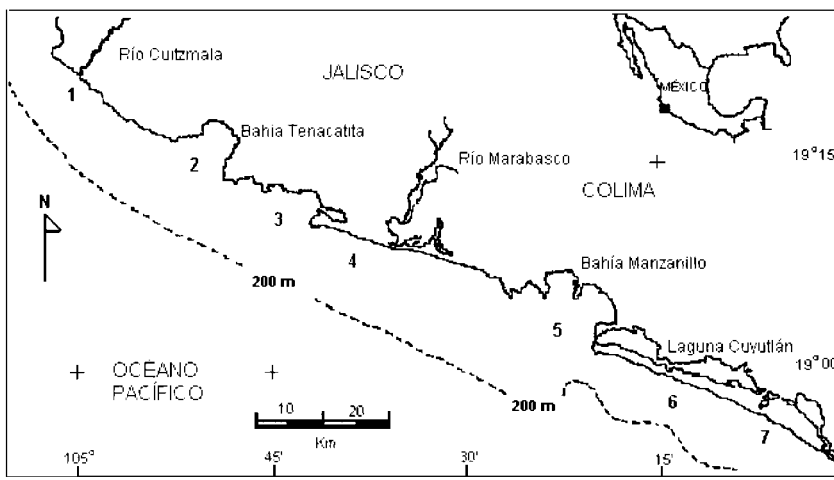

FIGURA 1. Área de estudio y localización de las localidades de muestreo: (1) Boca del Río Cuitzmala, (2) Bahía de Tenacatita, (3) Bahía de Navidad, (4) Playa El Coco, (5) Bahías de Manzanillo-Santiago, (6) Canal de Tepalcates, (7) Playa Cuyutlán.

detalles del muestreo. Se delimita de norte a sur por los 18° 55' y 19° 22' de latitud norte; por el oeste con la isobata de los 90 m, y por el este con la de 10 m adyacente a la línea litoral. La zona presenta una dinámica oceánica compleja, una línea litoral bastante accidentada y una estrecha plataforma continental (Calderón Riveroll y Ness 1987, Filonov *et al.* 1996). Su batimetría muestra diferencias pronunciadas con respecto a las otras zonas del Pacífico Mexicano (Calderón Riverol y Ness 1987), es un área con la plataforma relativamente estrecha con notables irregularidades, estas fallas alcanzan su máxima expresión en Cabo Corrientes, Jalisco y frente a Manzanillo, Colima, México. El talud continental es muy abrupto y su cercanía con la línea litoral, representa un punto de convergencias de influencias neríticas y oceánicas múltiples (Calderón Riverol y Ness 1987, Filonov *et al.*1996.). De acuerdo a los datos de este estudio la termoclina es somera y se localiza entre los 35 y 60 m de profundidad, ésta se presenta casi todo el año a excepción de la temporada fría DEM III, que corresponde a la segunda pauta del patrón de circulación de Wyrtki (1965), también durante este período han sido registradas surgencias costeras para la región con la consecuente alta productividad asociada con este tipo de fenómenos (Longhurst y Pauly 1987). Otra característica importante de la zona es la presencia de una capa mínima de oxígeno (Wyrtki 1967), los registros históricos de la zona la presentan como una de las zonas más desoxigenadas, en la cual el contenido de oxígeno es casi nulo y que se extiende de los 100 a los 1000 m y de los 10 a los 22° N (Richards 1957), se ha discutido que esta característica es una consecuencia de los débiles movimientos de agua en esas áreas donde la circulación anticiclónica subtropical no penetra (Wyrtki 1967).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sobre el área se realizaron tres campañas de muestreo denominadas DEM I, II y III, acopladas al patrón temporal de cambio ambiental anteriormente descrito. En cada campaña se realizaron un total de 28 lances con una red tipo semi-portuguesa pareada, la condición de estar apareadas ofrece mayor precisión en la estimación de

las abundancias, ya que permite estimar el error en cada lance, al funcionar la red par como una pseudoréplica y viceversa (Hurlburt 1984). Los lances de pesca se realizaron sobre fondos suaves (limo-arenosos, arena-limosa entre otros) en siete localidades y en cuatro diferentes estratos batimétricos 20, 40, 60 y 80 m. Previo a cada arrastre se registraron los datos ambientales de temperatura (°C), salinidad (ups) y oxígeno disuelto (mL/L), por medio de botellas Niskin en la superficie y el fondo durante la campaña DEM I, y con un CTD Seabird, modelo SBE 19-63, en DEM II y DEM III. En el laboratorio, el volumen total de la captura en cada red se separó por especie y cada espécimen fue contado y pesado en fresco. La identificación taxonómica del material se realizó principalmente, con la guía de identificación de la FAO (Fischer *et al.* 1995) y otras claves específicas para géneros y familias, mayores detalles de la identificación se pueden consultar en Aguilar Palomino *et al.* (1996).

La composición de la captura fue variable en cada lance, crucero y campaña, por lo que se utilizaron dos técnicas multivariadas de clasificación (Cluster Analysis: CA) y ordenamiento (Detrended Correspondence Analysis: DCA). Los análisis se realizaron para cada campaña por separado; y para probar la persistencia de las asociaciones, las técnicas se realizaron por segunda ocasión para el conjunto de las 50 especies más representativas de la abundancia del período anual. Para reducir los "ruidos" estadísticos y previo al corrimiento de los análisis, los datos de abundancia de cada una de las especies fueron estandarizados a unidades de captura por unidad de área (Número de organismos/ha), entonces cada una de las matrices correspondientes a cada campaña fue recortada al 95% del total acumulado, eliminando así las especies poco frecuentes y abundantes.

La clasificación (CA) se realizó en ambos modos: –normal– para el agrupamiento de los sitios e –inverso– para las especies, utilizando el porcentaje de similitud y la estrategia de los promedios aritméticos no ponderados (UPGMA: Ludwig y Reynolds 1988), después cada matriz se ordenó de acuerdo a los resultados del agrupamiento y se presenta como una tabla de dos vías (Boesch 1977) y por razones de espacio no se presentan los dendrogramas. Utilizando el

diseño de muestreo estratificado con pseudoréplicas del estudio (Hurlburt 1984) se calcularon los valores de constancia por profundidad de las asociaciones de especies a los sitios durante todo el período anual (Boesch 1977, Mahon y Smith 1989).

El ordenamiento se realizó utilizando las mismas matrices a través del análisis de correspondencia "corregido" (Detrended Correspondence Analysis: DCA), este análisis se resume dentro de las tablas bidimensionales que se basan en los valores de captura por unidad de área (Boesch 1977).

RESULTADOS

ESTRUCTURA ESPACIAL Y TEMPORAL

El análisis combinado de las 50 especies más abundantes de todos los sitios en los tres tiempos, dio como resultado 9 grupos de estaciones y 11 de especies en el CA (Tabla 1) y 4 grupos de estaciones y 7 de especies para el DCA. La definición de cada uno de ellos es subjetiva y no existe algún método confiable para probar el nivel en el cual el agrupamiento pudiera ser considerado funcionalmente no significativo (Mahon y Smith 1989, Ludwig y Reynolds 1988), aunque existen algunos estadísticos de prueba, éstos no fueron utilizados para eliminar la carga matemática del procesamiento, de manera que la interpretación "reducida" de las posibles interacciones entre los grupos, se basa en las cualidades biológicas de las especies (Anatomía y comportamiento de distribución según lo observado en el estudio).

El dendrograma de estaciones (no incluido) separó dos grandes grupos de estaciones I-IV y VII-IX, que confirma la persistencia en el tiempo del gradiente termo-batimétrico encontrado para la zona anteriormente (Mariscal Romero *et al.* 1998). Dentro de estos grandes grupos se observan las estaciones someras de la plataforma interna con profundidades de 20-40 m por un lado y las correspondientes a la plataforma intermedia y externa por el otro con 60 y 80 m respectivamente, además, dentro de estos grupos se observan las diferencias ambientales que existen entre los periodos DEM I y DEM III (Tablas 1 y 2).

TABLA 1. Lista de las 50 especies de peces demersales de fondos blandos más abundantes en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México, en 1995. El orden de esta lista es de acuerdo a los resultados de la clasificación (Análisis de Agrupamiento).

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Porichthys margaritatus	Pmar	2691	23	3095	18	7003	28	12789	69	1	A	A	A	A
Cynoscion phoxocephallus	Cpho	215	15	3776	17	2170	16	6161	48	2	G	A	A	A
Engyophrys sanctilaurentia	Esan	300	14	307	9	676	10	1283	33	9	E	F	E	B
Diplectrum euryplectrum	Deur	625	14	245	6	294	14	1164	34	10	E	B	E	B
Cyclopsetta querna	Cque	552	19	187	13	36	9	775	41	12	E	D	X	B
Bellator xenisma	Bxen	44	6	83	2	20	7	147	15	24	F	B	X	B
Scyacium latifrons	Slat	2573	23	729	18	2320	16	5622	57	3	A	B	B	C

TABLA 1. (Cont.)

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Scyacium longidorsale	Slon	2780	19	1340	22	827	13	4947	54	4	B	B	C	C
Bothus c f leopardinus	Bleo	874	17	310	15	1976	14	3160	46	5	B	B	B	C
Bothus c f constellatus	Bcon	435	13	113	10	1991	15	2539	38	6	B	E	B	C
Scorpaena russula	Srus	283	19	165	10	926	7	1374	36	8	E	D	C	C
Apogon retrosella	Aret	492	6	18	7	423	2	933	15	11	B	X	C	C
Sphoeroides spp	Spsp	1341	20	377	10	77	9	1795	39	7	B	C	X	D
Urotrygon asterias	Uast	280	9	426	15	54	4	760	28	13	C	C	X	D
Urotrygon rogersi	Urog	367	19	117	11			484	30	14	C	C		D

TABLA 1. (Cont.)

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Haemulopsis axillaris	Haxi	163	5	9	2	96	1	268	8	15	D	X	D	E
Lutjanus peru	Lper	76	12	63	10	105	6	244	28	17	D	D	D	E
Pseudopeneus grandisquamis	Pgra	145	7	2	1	37	2	184	10	21	D	X	X	E
Microlepidotus brevipinnis	Mbre	120	9					120	9	26	D			E
Narcine vermiculata	Nver	35	7	80	6	4	2	119	15	27	X	D	X	F
Haemulom maculicauda	Hmac	43	4	57	6	11	2	111	12	30	D	D	X	F
Synodus sechurae	Ssec	60	13	9	3	9	3	78	19	35	D	X	X	F
Lutjanus guttatus	Lgut	36	5	26	2	1	1	63	8	37	X	X	X	F
Polydactylus approximans	Papr	53	13	4	1	4	1	61	15	38	D	X	X	F
Sebastes sp	Seba					57	3	57	3	39	X	X	X	F

TABLA 1. (Cont.)

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Ophioscion scierus	Osci	46	7			2	1	48	8	42	X	X	X	F
Diplobatis ommata	Doma	14	8	9	2	21	2	44	12	45	X	X	X	F
Chaetodon humeralis	Chum	35	4	2	2	6	4	43	10	46	X	X	X	F
Diodon hystrix	Dhys	112	12	75	12	1	1	188	25	20	D	E	X	G
Narcine entemedor	Nent	66	15	35	14	15	6	116	35	28	D	E	X	G
Prionotus ruscarius	Prus	38	12	50	12	25	5	113	29	29	D	E	X	G
Diplectrum rostrum	Dros	41	6	141	8	26	4	208	18	18	X	F	X	H
Citharichthys gilberti	Cgil			208	3			208	3	19	X	C	X	H
Prionotus stephanophrys	Pste	89	8	52	11	16	5	157	24	23	F	D	X	H

TABLA 1. (Cont.)

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Zapterix sp	Zapt	17	6	16	4	13	7	46	17	44	X	X	X	H
Lepophidion prorates	Lpro	24	7	11	2	2	1	37	10	48	X	X	X	H
Bellator loxias	Blox	13	2			23	3	36	5	49	X	X	X	H
Bollmannia spp	Boll	84	6	29	1	21	6	134	13	25	E	X	X	I
Diplectrum labarum	Dlab	58	10	1	1	32	8	91	19	32	E	X	X	I
Gymnothorax equatorialis	Gequ	30	9	39	8	18	7	87	24	34	X	E	X	I
Lophiodes caulinaris	Lcau	36	9	33	10	1	1	70	20	36	X	X	X	I
Xenichthys xanti	Xxan	38	9	5	1			43	10	47	X	X	X	I
Ophidion sp *moteado*	Ospm	64	3	14	7	10	6	88	16	33	G	X	X	J

TABLA 1. (Cont.)

Especie		DEM I		DEM II		DEM III		Total		Interv.	Grupos según Periodo			
	Clave	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Nº	F A	Abund	I	II	III	T
Diodon holocanthus	Dhol	23	4	16	4	15	3	54	11	40	H	X	X	J
Diplectrum eumelum	Deum	37	6			14	2	51	8	41	H	X	X	J
Rhinobatos glaucostigma	Rgla	27	7	14	4	7	2	48	13	43	X	X	X	J
Monolene assedae	Mass			132	8	121	8	253	16	16		G	F	K
Pontinus sp	Posp	39	6	84	6	39	6	162	18	22	X	G	X	K
Citharichthys platophrys	Cpla			12	2	99	4	111	6	31	X	X	F	K
Achirus scutum	Ascu	21	4	1	1	6	1	28	6	50	X	X	X	K

TABLA 2. Valores calculados del índice de constancia nodal, resultado del análisis de cluster en los modos normal e inverso, agrupamiento de las estaciones y de las especies respectivamente. Intervalo de los valores del índice de Constancia: Baja = 0-0,33; ~~Media = 0,33-0,66~~; Alta = 0,66-1,00.

		Grupos de Localidades Demersal I						Grupos de Localidades Demersal II					Grupos de Localidades Demersal III			
		I	II	III	IV	V		I	II	III	IV		I	II	III	IV
	A	~~0,50~~	**0,89**	**0,90**	**0,71**	**0,67**	A	~~0,40~~	0,30	**0,90**	**1,00**	A	**0,75**	**0,79**	**1,00**	~~0,63~~
	B	~~0,50~~	~~0,53~~	~~0,57~~	~~0,40~~	~~0,57~~	B	**0,90**	**0,90**	~~0,60~~	0,17	B	**0,75**	~~0,61~~	0,17	0,25
E	C	0,00	~~0,33~~	0,21	0,29	~~0,58~~	C	0,30	0,07	~~0,37~~	0,22	C	~~0,46~~	0,28	0,08	0,00
s	D	~~0,50~~	~~0,58~~	~~0,50~~	~~0,64~~	~~0,25~~	D	~~0,40~~	0,10	~~0,35~~	0,00	D	0,25	0,13	0,00	0,00
p	E	0,14	~~0,52~~	~~0,59~~	~~0,41~~	0,10	E	~~0,64~~	0,12	0,24	0,00	E	~~0,50~~	0,17	0,00	0,00
e	F	0,14	~~0,43~~	~~0,45~~	0,35	0,07	F	~~0,65~~	**0,80**	0,25	0,00	F	0,26	0,07	0,00	0,00
c	G	0,17	~~0,39~~	0,10	0,24	0,00	G	~~0,60~~	0,10	0,20	0,00	G	0,22	0,08	0,13	0,00
i	H	0,13	~~0,46~~	~~0,39~~	~~0,61~~	0,08	H	0,30	0,00	0,15	0,17	H	0,22	0,00	0,00	0,00
e	I	0,00	0,25	~~0,36~~	~~0,50~~	0,08	I	~~0,58~~	~~0,55~~	0,15	0,00	I	0,21	~~0,36~~	0,00	0,00
s	J	0,21	~~0,36~~	0,31	0,14	~~0,36~~	J	~~0,35~~	0,10	~~0,35~~	0,33	J	0,13	~~0,46~~	0,25	0,06
	K	0,00	0,21	0,25	0,21	0,13	K	~~0,50~~	0,15	0,03	0,00	K	0,06	0,23	~~0,44~~	0,06
							L	0,25	0,10	0,00	0,00					
							M	0,13	0,00	0,00	0,00					
							N	0,20	0,05	0,00	0,00					
							O	0,03	0,03	0,25	0,28					

Desde la perspectiva del cambio temporal, los estaciones representadas en los grupos I-VI comparten las unidades de muestra obtenidas en el ambiente somero (20 m) del DEM III, particularmente, las que se localizan en el interior de las bahías (Tenacatita, Navidad y Manzanillo) y en las playas expuestas de la parte sur, (Tepalcates y Cuyutlán; Fig. 1). Por otro lado, las estaciones incluidas en los grupos VII-IX, comparten las unidades de la plataforma externa (80 m) del DEM I, particularmente las que se localizan frente a las tres bahías y las playas expuestas de la parte norte, este patrón coincide también con el diagrama de correspondencia (Figs. 2 y 3) y permite suponer que la escala temporal impone una segunda dimensión al gradiente del área, que puede deberse principalmente a la fortaleza de los flujos superficiales de cada una de las corrientes presentes en estos tiempos.

La evidencia anterior es confirmada con los resultados del análisis de correlación entre los factores ambientales profundidad (m), temperatura (°C), salinidad (ups) y oxígeno disuelto (mL/L) y los valores propios del DCA. En la Tabla 3, los valores de correlación entre profundidad-temperatura-salinidad y oxígeno disuelto, fueron altos(r^2 >60%) y significativos entre sí (p>0,05), los más altos se relacionan con la temperatura-profundidad, por lo que la explicación a las dimensiones del gradiente encontrado se reduce significativamente a este factor. En los dos primeros períodos (mayo y noviembre), los resultados de la correlación entre temperatura y los valores propios del eje primario fueron negativos y altos (r^2 = –0,76 y –0,88 respectivamente), es decir, las abundancias son mayores a menor temperatura y posteriormente la correlación disminuye y se invierte en marzo (r^2 = 0,55), esta secuencia dinámica de las abundancias se aprecia en la Figura 4.

De acuerdo con los resultados de la estructura espacial de la asociación completa de peces, cada grupo formado presenta una alta afinidad ecológica y los grupos someros presentan una alta coincidencia con los rasgos fisiográficos de la línea litoral del área, que se resumen a continuación: En la parte central del área se localizan tres bahías: Tenacatita, Navidad y el complejo Manzanillo-Santiago, és-

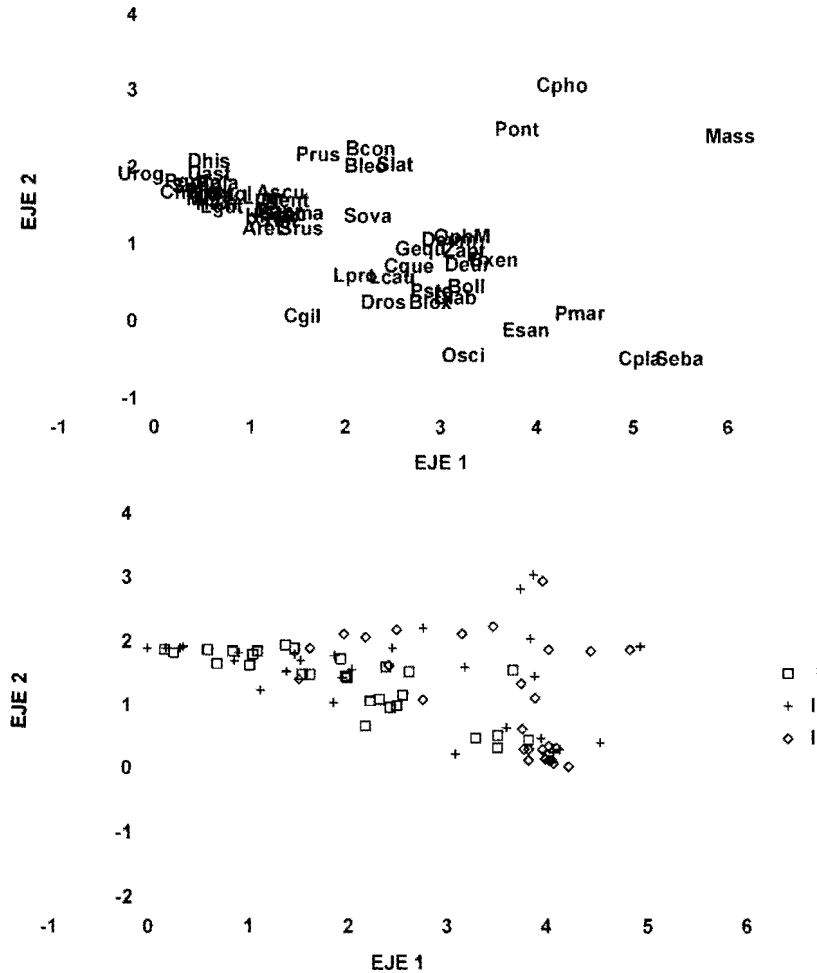

FIGURA 2. Representación gráfica del Ordenamiento 1ª dimensión para las tres campañas conjuntas, Análisis de Correspondencia Corregido (DCA). (a) Valores propios de las especies: Eje 1 contra 2. (b) Valores propios de las estaciones: Eje 1 contra 2.

tas son símiles entre sí en los siguientes aspectos ecológicos: a) poseen más o menos la misma orientación de exposición al flujo de las corrientes; b) se encuentran flanqueadas por ensenadas o arcos rocosos; c) presentan de alguna manera y en determinado tiempo un efecto estuarino y d) sus aguas se encuentran estratificadas. Por otro lado

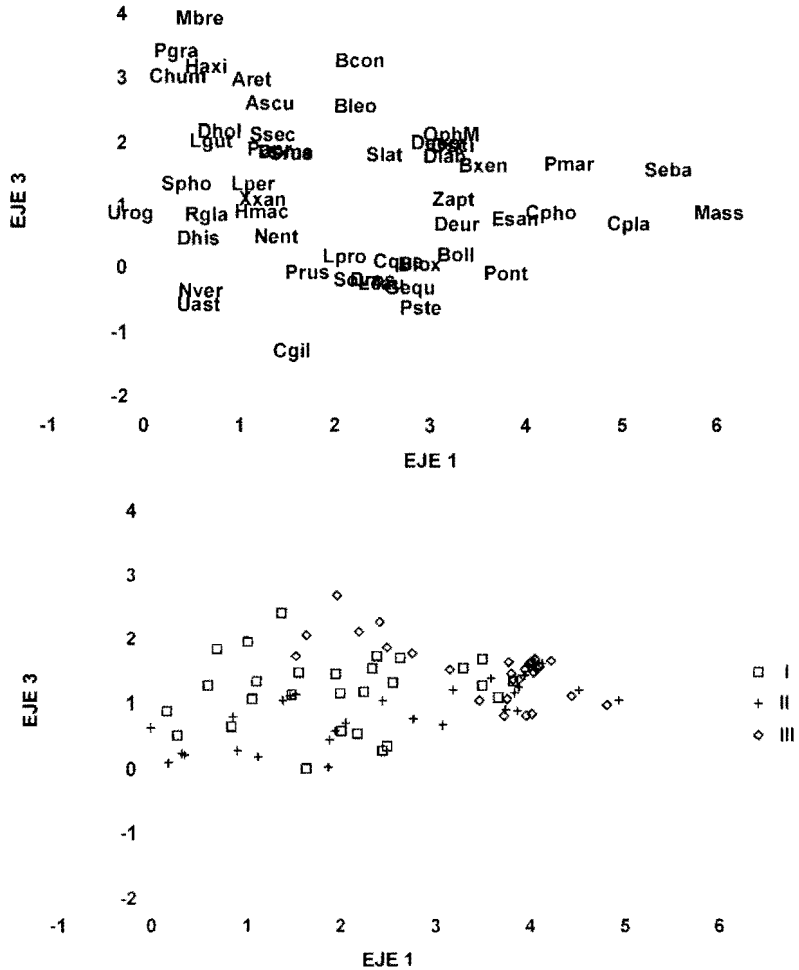

FIGURA 3. Representación gráfica del Ordenamiento 2ª dimensión para las tres campañas conjuntas, Análisis de Correspondencia Corregido (DCA). (a) Valores propios de las especies: eje 1 contra 3. (b) Valores propios de las estaciones: Eje 1 contra 3.

los sitios expuestos poseen extensas playas arenosas, se localizan en los límites extremos del área de estudio (Cuitzmala, Tepalcates y Cuyutlán), siendo la excepción el Coco que se encuentra en la parte central (Fig. 1) y dos de ellos (Cuitzmala y el Coco) presentan durante el período de lluvias el efecto estuarino. Por todos estos atributos la mayoría de los sitios al sur (desde Manzanillo a Cuyutlán), presentan

TABLA 3. Parámetros de la correlación por intervalos de Spearman entre los valores ambientales medidos y los valores propios calculados para cada campaña por separado. T (°C) 1 vs DCA 1,1= temperatura de la campaña DEM I y los valores propios del EJE 1 en esa campaña.

Variables Ambientales y Valores Propios	Coeficientes de Correlación r	Nivel de Probabilidad p	Nivel de Significación
T (°C) 1 vs DCA 1,1	-0,7676	<0,001	***
T (°C) 2 vs DCA 1,2	-0,8869	<0,001	***
T (°C) 3 vs DCA 1,3	0,5566	=0,003	**
S (ups) 1 vs DCA 1,1	0,059	=0,05	*
S (ups) 2 vs DCA 1,2	0,8119	<0,001	***
S (ups) 3 vs DCA 1,3	-0,5641	<0,001	***
T (°C) 1 vs S (ups) 1	-0,0429	=0,05	*
T (°C) 2 vs S (ups) 2	-0,8574	<0,001	***
T (°C) 3 vs S (ups) 3	-0,8899	<0,001	***
T (°C) 3 vs Ox (mL) 3	0,7974	<0,001	***
S (ups) 3 vs Ox (mL) 3	-0,7002	<0,001	***

cierta similitud ambiental al menos en las estaciones someras que explica el gradiente (norte-sur) y dado que la mayoría de las estaciones someras se localizan en el interior de las bahías a diferencia de las estaciones profundas de estos mismos sitios que son estaciones expuestas, con aguas no estratificadas, se explica simultáneamente el gradiente en su primera dimensión (Fig. 2a).

CLASIFICACIÓN DE LAS ESPECIES

Para evaluar la estabilidad y persistencia de las asociaciones de especies, los valores de coincidencia fueron comparados a los grupos que formaron en cada uno de los momentos de muestreo –DEM I, II y III– respectivamente (Tablas 1 y 2). Treinta y ocho (38) de ellas fueron dominantes, es decir se presentaron dentro del 95% de la

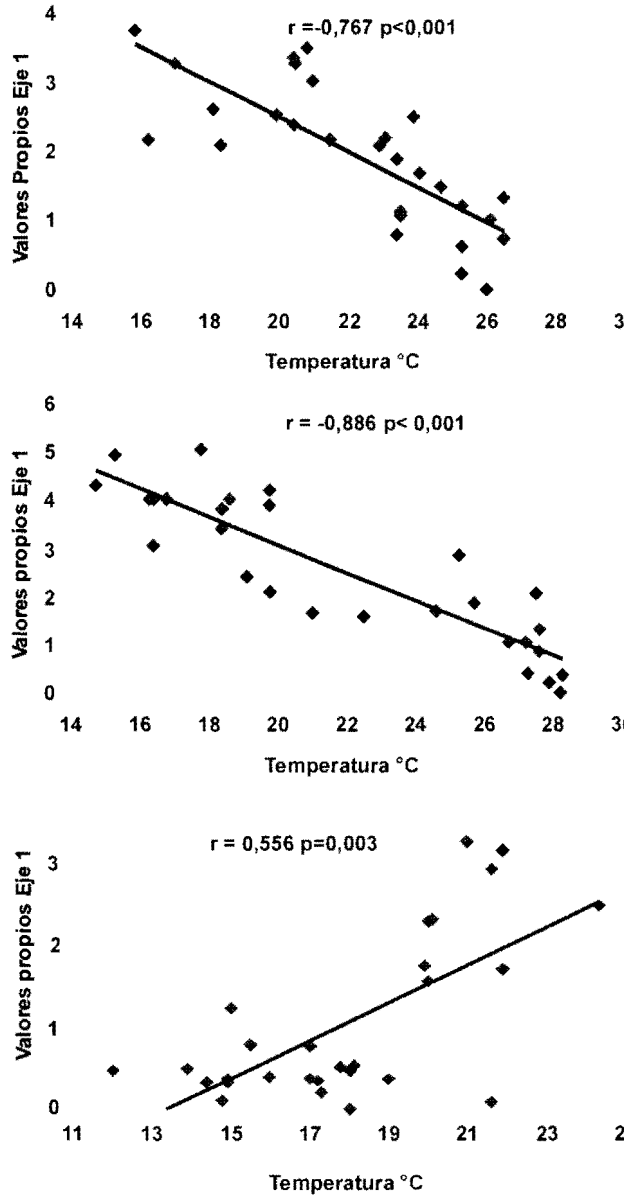

FIGURA 4. Representación gráfica del gradiente ambiental entre los valores propios de las unidades de muestra y la temperatura. Análisis de Correspondencia Corregido (DCA). (a) Campaña DEM I primavera 1995, (b) DEM II otoño 1995, (c) DEM III invierno 1995-96.

abundancia acumulada en al menos un tiempo del muestreo anual-, mientras las 12 restantes se presentaron como "raras" con menos del 5% de la abundancia acumulada en el tiempo de su presentación (Tablas 1 y 2).

El grupo A) se compone por las especies dominantes del área, representadas por *Porichthys margaritatus* y *Cynoscion phoxocephallus*, se presentan principalmente en los sitios expuestos (Cuitzmala, El Coco, Tepalcates y Cuyutlán) entre la plataforma intermedia y externa a profundidades de 60-80 m. Estas, mostraron una fuerte asociación durante DEM II y III.

El grupo B) se conformó por cuatro especies se presenta preferentemente en la parte sur, en sitios expuestos (Navidad, El Coco, Tepalcates y Cuyutlán) y en profundidades de 40-60 m (plataforma interna-profunda e intermedia). De acuerdo con la Tabla 1, *Engyophrys sanctilaurentia*, *Diplectrum euryplectrum* y *Cyclopsetta querna* son las representativas del grupo y mostraron una fuerte asociación durante DEM I y DEM III.

El grupo C) se formó por 6 especies que representaron el grupo dominante del ambiente bentónico somero (20-40 m), particularmente de los sitios protegidos (Tenacatita, Navidad y Manzanillo). Dominan este grupo formas inminentemente bentónicas como los lenguados de los géneros *Bothus* spp., *Scyacium* spp y otras especies de hábitos territoriales como *Scorpaena russula* y *Apogon retrosella*. La composición del grupo fue variable y mostró reemplazamientos sucesivos entre las distintas especies de lenguados de acuerdo con la distribución temporal del muestreo. Por otro lado *S. russula* y *A. retrosella*, sólo se asociaron con los lenguados durante la fase crítica del área, cuando se invierte el gradiente (DEM III).

Al Grupo D) lo definen las rayas *Urotrygon rogersi* y *U. asterias* y el género *Sphoeroides* spp, se presentaron particularmente en los sitios expuestos del sur (Tepalcates y Cuyutlán) en donde son dominantes, la co-aparición de ellas es fuerte en DEM I y DEM II, sin embargo, ambas cambian notablemente en DEM III en los tiempos en que *U. rogersi* desapareció del área.

El grupo E) estuvo compuesto por estadios juveniles de *Haemulopsis axillaris*, *Pseudopeneus grandisquamis*, *Lutjanus peru* y *Microlepidotus brevipinnis*, este grupo es de afinidad ecológica similar al C, la diferencia entre ambos son los hábitos en relación con el fondo, mientras los lenguados muestran características bentónicas; éstos son nadadores de fondo. El grupo presenta abundancias intermedias y alta fidelidad en los 20 m durante todo el año, es probable que este grupo presente conductas como comedores nocturnos de fondos blandos, debido a que sus abundancias son altas en ambientes rocosos.

El grupo F) fueron 9 especies sobresalen de este grupo *Haemulon maculicauda*, *Synodus sechurae*, *Polydactylus approximans* y *Narcine vermiculata* las cuales son de afinidad ecológica similar a los grupos E y C, sin embargo las coincidencias y abundancias fueron bajas.

El grupo G) es de afinidad similar al grupo D aunque sus abundancias son más bajas, su persistencia es fuerte durante todo el ciclo de estudio particularmente en DEM I y DEM II.

A excepción de *Prionotus stephanophrys* y *Diplectrum rostrum* el grupo H) se formó por especies poco abundantes con presencia en las zonas protegidas con baja persistencia (Sitios 2; 3 y 5 en la Figura 1).

El grupo I) se presentó en la parte central y sur del gradiente a profundidades de 40-60 m, comparativamente con el grupo B, las abundancias de este fueron bajas con excepciones para *Bollmannia* spp, *Diplectrum labarum* y *Gymnothorax equatorialis*.

El grupo J) estuvo compuesto de especies representativas de la parte intermedia de la plataforma 60 m, particularmente de los sitios expuestos (Cuitzmala, El Coco, Tepalcates y Cuyutlán) *Diplectrum eumelum*, *Rhynobatus glaucostigma, Diodon holocanthus* y *Ophidion* sp moteado, aparecieron en DEM I como especies con 95% de abundancia y posteriormente las dos primeras desaparecieron.

El grupo K) se formó por especies poco abundantes que presentaron sus máximos de abundancia durante DEM II cuando aparecieron numerosamente *Monolene assedae* y *Pontinus* sp. En DEM III es cuando llega el género *Sebastes*, este último tiene preferencia por las aguas frías y desde el punto de vista zoogeográfico se podría considerar como un indicador de la presencia de la fauna templada o californiana, todos presentan una alta afinidad por la plataforma expuesta en aguas profunda de 80 m sobre todo en sitios expuestos.

ORDENAMIENTO DE LAS ESPECIES

A diferencia de la clasificación la cual agrupa las entidades de una forma discreta (Ludwig y Reynolds 1988), durante el proceso de ordenamiento a través del DCA, existe una reducción considerable de los grupos, esto se debe fundamentalmente a que existen diferencias en el fundamento teórico de la estrategia empleada en cada técnica (Pielou 1984, Ludwig y Reynolds 1988). Aunque existe una notable variación en la abundancia de las especies a lo largo del tiempo, la estructura espacial prevalece en la primera dimensión del gráfico de DCA (Fig. 2), sin embargo en la segunda dimensión, existen evidencias de una estructura secundaria de comportamiento no lineal (efecto de arco) provocadas por la temporalidad de los cambios en las abundancias de las especies (Fig. 3). Las cinco unidades formadas por el ordenamiento, concuerdan con la posición del gradiente termo-batimétrico que se describe a continuación:

Peces Someros I: presentes fundamentalmente en las aguas estratificadas por encima de la termoclina. Se compone por aproximadamente 15 especies que tienen sus óptimos de abundancia en 20 m, incluye a las "rayas" *Urotrygon asterias*, *U. rogersi*, *Narcine vermiculata* y *Rhinobatos glaucostigma*, como componente bentónico se presentan principalmente en las localidades expuestas con sedimentos suaves de la parte sur del área. Ambos miembros del género *Urotrygon* presentan distribuciones traslapadas como evidencia de interacción, aunque U. *rogersi* desaparece con la llegada de las aguas frías. *Lutjanus guttatus*, *Sphoeroides* spp y *Diodon* spp, se presentan en zonas protegidas con fondos suaves y limosos,

son de una fuerte afinidad bentónica. El componente restante de esta unidad se compone por: *Microlepidotus brevipinnis*, *Haemulopsis axillaris*, *Chaetodon humeralis* y *Pseudopeneus grandisquamis*, se presentan también en localidades protegidas; la diferencia entre estos y el componente anterior radica en que estos, tienen una mayor afinidad a sustratos mixtos limo-pedregosos, a excepción de *L. guttatus* en que las abundancias de esta última presentan sus máximos durante la primavera.

Peces Someros II: estuvo formado por 12 especies con óptimos de abundancia en 40 m. En esta unidad se agrupan especies con estructuras anatómicas especializadas como apéndices en: *Prionotus ruscarius*, *Haemulon maculicauda*, *Xenichthys xanti*, *Polydactilus approximans Scorpaena* spp; otros con capacidades de mimetismo para asedio o protección como: *Achirus*, *Citharichthys*, *Scorpaena*, *Narcine*, *Diplobatis*, *Synodus*, estas características definen a la unidad como bentónica. La aparición de las estructuras y conductas adaptativas especializadas mencionadas anteriormente, mezcladas con especies que no presentan tal grado de "especialización" como: *Lutjanus peru*, y *X. xanti* a los 40 m constituyen la primera señal de adecuación de la comunidad de peces a la oscuridad del fondo. La zona disfótica de la plataforma de Jalisco y Colima, es un estrato que funciona como un área de transición entre las aguas estratificadas e iluminadas de la plataforma interna, y las frías y oscuras de la intermedia y externa (40-60 m). Cabe resaltar que *P. ruscarius* se asocia con los peces planos del siguiente grupo dado que es la especie cuyas abundancias dominan en este grupo.

Peces Planos Dominantes: Estas cuatro especies presentan alta frecuencia de aparición en las muestras extraídas del área de estudio, además sus abundancias son de las más altas dentro de las muestras. Se compone de dos géneros, con dos especies cada uno de ellos *Bothus leopardinus*, *Bothus* c. f. *constellatus*, *Scyacium longidorsale* y S. *Latifrons*, es un grupo especializado en explotar recursos del fondo por lo que no es extraño que los cogenéricos presenten evidencias de interacción, esta unidad presenta su óptimo de abundancia en 60 m, sin embargo son abundantes también en 40 m.

Peces de la Plataforma Intermedia: es una unidad miscelánea de 15 especies con óptimos de abundancia en 60 m pero con sesgos de distribución hacia 40 m por parte de *Lepophidion prorates*, *Lophiodes caulinaris*, *Cyclopsetta querna*, *Gymnothorax equatorialis*; y hacia 80 m de *Bellator* spp, *Diplectrum* spp, *Ophioscyon scierus*.

Peces de la Plataforma Externa: esta se compone por dos componentes: permanente y temporal. Ambos grupos presentan sus óptimos de abundancia entre los 80 m del gradiente. Dentro de esta unidad se encuentran las especies más abundantes *Cynoscion phoxocephallus*, *Porichthys margaritatus*, *Monolene assaedae* y *Engyophrys sanctilaurentia*, estas además de *Pontinus* sp, son el componente permanente; mientras que *Citharichthys platophrys* y *Sebastes* sp., sólo se presentan con la llegada de las aguas frías.

DISCUSIÓN

Los hábitats son variables y se encuentran constituidos por parches, cada uno de los cuales puede presentar una diferente dinámica, debido, a que se encuentran en estadios de sucesión distintos, a causa de la diferente edad del parche, del grado de perturbación o porque momentáneamente difirieron las especies que estuvieron disponibles en el momento del reclutamiento del sitio (Caddy y Sharp 1986, Valiela 1995). Esta variabilidad supone un funcionamiento distinto e individual en cada uno de los parches y dependerá de la extensión, composición específica y tipo de sedimento. Esto explica que los valores propios del ordenamiento, constancia y fidelidad fueran relativamente bajos (Hamerlynck *et al.* 1993). Debido a esto, a las cambiantes condiciones ambientales y al grado de explotación de las asociaciones demersales tropicales es difícil evaluar la estabilidad y persistencia de las comunidades (Pauly 1979, Mahon y Smith 1989) De acuerdo con Mahon y Smith (1989), Bianchi (1992) y otros autores, la temperatura es el principal factor que impone restricciones fisiológicas en invertebrados y peces, como lo demuestran los altos valores de correlación de este estudio entre los valores propios de las estaciones y la temperatura. Además de que hubo un significativo cambio

temporal en el factor temperatura de 6°C, y la asociación completa de especies tuvo una respuesta conductual importante. La respuesta varía en magnitud en cada uno de los componentes dependiendo del grado de adaptación y de la severidad de cambio de este factor, pero los peces como organismos móviles tuvieron una respuesta conductual importante (Poxton y Allouse 1982, Mahon y Smith 1989, Bianchi 1991, 1992) y esto explica el cambio de signo de la correlación entre temperatura y valores propios del ordenamiento. Algunas poblaciones en nuestra área fueron persistentes aun con el cambio de temperatura entre ellas las de los géneros: *Scyacium*, *Bothus*, *Lutjanus*, *Diodon*, *Diplectrum*, *Urotrygon*, entre otras, esto ha sido reportado para otras áreas (Van der Veer 1986, Mahon y Smith 1989, Safran 1990, Bianchi 1991, 1992, Hamerlynck *et al.* 1993).

Algunos grupos se presentan con una mayor afinidad y son persistentes en los sitios expuestos en los diferentes tiempos aun con el cambio ambiental, por lo que se consideran que son especies adecuadas al rigor de la Plataforma externa cuyas abundancias pueden estar sesgadas hacia mayores profundidades. Se considera que el grado de migración puede relacionarse con los niveles de concentración de oxígeno, de esta forma, las áreas que experimentan períodos de hipoxia pueden ser buenas áreas de crianza para las pesquerías, dado que en estas zonas peces e invertebrados se encuentran en un delicado balance (Poxton y Allouse 1982, Pihl *et al.* 1991, Hamerlynck *et al.* 1993). Por otro lado, también se discute que las agregaciones masivas de biomasa bentónica tienden a presentarse en zonas con florecimientos continuos de diatomeas, en profundidades donde se presenta la capa mínima de oxígeno, dado que la baja concentración puede reducir el número de taxa presentes y reducir la competencia (Longhurst y Pauly 1987, Bianchi 1991, Valiela 1995), favoreciendo las condiciones para el desarrollo de especies oportunistas como: *Cynoscion phoxocephallus* y *Porichthys margaritatus* en ésta zona. El cambio temporal en la temperatura del agua provocado por el paso de la corriente de California, produjo cambios considerables en la distribución del oxígeno que favorecen los movimientos de las especies, encontrándose lo valores más altos (3,94 mL/L en promedio) en

las zonas someras y estratificadas (20 m), sobretodo en las bahías del área. Estos cambios por debajo de los 4,5 mL/L provocan estrés severo entre los peces marinos (Poxton y Allouse 1982, Pihl 1994), por lo que se consideró que este período de hipoxia concentró los peces tolerantes en el interior de las bahías y estimuló los movimientos migratorios de los no tolerantes, haciendo cambiar la composición de manera notable.

En el Pacífico Oriental tropical donde la termoclina es cercana a la superficie (20-50 m) la productividad de clorofila y zooplancton es más alta que en áreas con termoclina profunda, esto se debe probablemente a la acción de dos factores, al enriquecimiento de nutrientes por debajo de la capa de mezcla que es favorecido por las mareas de onda interna que chocan contra el borde de la plataforma en las zonas de plataforma angosta y la productividad significativamente alta en las aguas bien iluminadas debajo de la capa de mezcla en las zonas con plataforma extensa del área (Brandhorts 1958, Bianchi 1991). Esto junto con el grado de heterogeneidad espacial de los sitios someros cercanos al litoral, explican un tanto la distribución de la relativamente alta riqueza de especies dentro de las bahías de Navidad, Tenacatita y Manzanillo, en la parte intermedia de la plataforma 40-60 m, y la dominancia en frecuencia de aparición y abundancia de *Cynocion phoxocephallus*, *Porichthys margaritatus*, *Engyophrys sanctilaurentia*, *Scyacium longidorsale* y *S. latifrons* en la plataforma intermedia entre 60-80 m.

De acuerdo con nuestros datos el cambio temporal en la temperatura con sus consecuentes cambios en la concentración de los gases disueltos en el medio liquido (Poxton y Allouse 1982, Pihl *et al.* 1991) explica que: 1) las correlaciones entre temperatura-profundidad sean altas (Bianchi 1991; 1992, Mahon y Smith 1989); 2) la severidad de cambio en la temperatura entre los tres tiempos de muestreo invierte el sentido de la correlación (Bianchi 1992) debido al cambio de 6°C durante el período de paso de la corriente de California, sea considerada como una fase crítica del ambiente, por la hipoxia que produce; 3) la estructura espacial sea relativamente débil, es decir que se obtengan bajos valores propios en el análisis de corres-

pondencia (Hamerlynck *et al.* 1993). De esta forma la estabilidad de la estructura de las asociaciones de peces de esta área depende fuertemente de la temperatura (Bianchi 1991).

Aunque en este estudio, se presentaron evidencias de control físico sobre la estructura de las asociaciones, se debe considerar que el alimento es uno de los principales mecanismos que sustentan la segregación ecológica, éste junto con la ocupación del hábitat y su variación en el tiempo (Gerkins 1994) generan los patrones agregados que de acuerdo con los hábitos ecológicos de las especies, deberán considerarse estrictamente como asociaciones si aparecen con gran frecuencia en la muestra o gremios sí comparten algún recurso (Caddy y Sharp 1986).

Por otro lado, aunque se presentaron evidencias de coexistencia en la clasificación y el ordenamiento donde se agrupan los competidores potenciales y los virtuales depredadores y presas, los resultados no son tan concluyentes e indican quizás una activa repartición de recursos, pero no se debe descartar la idea de que la estructura de la comunidad debe al menos estar parcialmente determinada por interacciones específicas (Grossman 1982, Le Mao 1986, Gerkins 1994). Bajo esta perspectiva y tomando el cambio de temperatura como una perturbación recurrente a lo largo del tiempo geológico y que las condiciones cambiantes del área pudieran prever un marcado grado de heterogeneidad en la distribución espacial que evitaría la competencia directa de muchas especies (Valiela 1995), se ha demostrado que la misma severidad de cambio de este factor puede imponer reducciones importantes del hábitat-nicho, que generan improvisados escenarios competitivos temporales de corto plazo, finalmente la suma de esta condición sostenida en el tiempo geológico puede ser la explicación última a la reducida talla que presentan las poblaciones de esta área y al bajo potencial de recursos demersales de fondos blandos que presenta esta zona.

LITERATURA CITADA

AGUILAR PALOMINO, B., J. MARISCAL ROMERO, G. GONZÁLEZ SANSÓN y L. E. RODRÍGUEZ IBARRA. 1996. Ictiofauna Demersal de Fondos Blandos de la Plataforma Continental de Jalisco y Colima, México, en la Primavera de 1995. Ciencias Marinas 22(4): 469-481.

BAUMGARTNER, T. R. y J. CHRISTENSEN. 1985. Coupling of the Gulf of California to Large Scale Interannual Climatic Variability. J. Mar. Res. 43:825-848.

BIANCHI, G. 1991. Demersal Assemblages of the Continental Shelf and Slope Edge between the Gulf of Tehuantepec (México) And Gulf Of Papagayo (Costa Rica). Marine Ecology Prog. Series 73: 121-140.

BIANCHI, G. 1992. Demersal Assemblages of the Continental Shelf and Upper Slope of Angola. Marine Ecology Prog. Series 81: 101-120.

BOESCH, D. F. 1977. Application of Numerical Classification in Ecological Investigations of Water Pollution. Virginia Institute of Marine Science, Special Scientific Report 77: ix+113.

BRANDHORTS, W. 1958. Thermocline Topography, Zooplankton Standing Crop, and Mechanisms of Fertilization in the Eastern Tropical Pacific. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 24:16-31.

BRIGGS, J. C. 1974. Marine Zoogeography. Mc Graw-Hill. New York. 475 pp.

BRUSCA, R. C. y B. R. WALLERSTEIN. 1979. Zoogeographic Patterns of Idoiteid Isopods in the Northeast Pacific, with a Review of Shallow Water Zoogeography of the Area. Bull. Biol. Soc. Wash. (3): 67-105.

CADDY, J. F. y G. D. SHARP. 1986. An Ecological Framework for Marine Fishery Investigations FAO Fish. Tech. Pap. 283:152 pp.

CALDERÓN RIVEROLL, G. y G. E. NESS. 1987. Atlas/memoria del Levantamiento Geofísico de la Zona Económica Exclusiva y Margen Continental Oeste de México. Gravedad. Magnetismo y Batimetría. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía Naval, México, 65 pp.

FILONOV, A. E., C. MONZÓN y I. TERESHCHENCO. 1996. Acerca de las Condiciones de Generación de las Ondas Internas de Marea en la Costa Occidental de México. Ciencias Marinas 22(3): 255-272.

FISCHER, W., F. KRUPP, W. SCHNEIDER, C. SOMMER, K. E. CARPENTER y V. H. NIEM. 1995. Guías de FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. PACIFICO CENTRO-ORIENTAL. FAO-CEE-FIS-NORAD. 1813 pp.

GERKINS, S. D. 1994. Feeding Ecology Of Fishes. Academic Press. Inc. 416 pp.

GONZÁLEZ SANSÓN, G., B. AGUILAR PALOMINO, J. ARCINIEGA FLORES, R. GARCÍA DE QUEVEDO MACHAIN, E. GODÍNEZ DOMÍNGUEZ, V. LANDA JAIME, J. MARISCAL ROMERO, J. E. MICHEL MORFÍN y M. SAUCEDO LOZANO. 1997. Variación Espacial de la abundancia de la fauna de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México en la Primavera de 1995. Ciencias Marinas 23(1): 93-110.

GROSSMAN, G. D. 1982. Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblages: The persistence and resilience of taxocene structure. Am. Zool. 19(5): 611-637.

HAMERLYNCK, O., K. HOSTENS, V. R. ARELLANO, J. MESS y P. A. VAN DAMME. 1993. The Mobile Epibenthic Fauna of Soft Bottoms in the Dutch Delta (South-West Netherlands): Spatial Structure. Netherlands J. Aqua. Ecol. 27(2-4): 343-358.

HEDGPETH, J. W. 1957. Treatise on Marine Ecology and Paleoecology Memoir 67. The Geological Society of America. Vol. 1. 1296 pp.

HENDRICKX, M. E. 1995. Introducción. Pp. 1-7, *in* Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter, V. H. Niem. Guías de FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. PACIFICO CENTRO-ORIENTAL FAO-CE-FIS-NORAD. 1813 pp.

HURLBURT, S. H. 1984. Pseudoreplication on the Design of Ecological Field Experiments. Ecol. Monogr. 54: 187-211.

LE MAO, P. 1986. Feedings Relationships Between the Benthic Infauna and the Dominant Benthic Fish of the Rance Estuary (France). J. Mar. Biol. Ass. U. K. 66:391-401.

LONGHURST, A. R. y D. PAULY. 1987. Ecology of Tropical Oceans. Academic Press. Inc. 407 pp.

LUDWIG, J. A. y J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology: A primer on methods and computing. Wiley-Interscience Pub. xviii-337 pp.

MAHON, R. y R. W. SMITH. 1989. Demersal Fish Assemblages on the Scotian Shelf Northwest Atlantic: Spatial Distribution and Persistence. Can. J. Fish. Aqua. Sci. 46(1): 134-152.

MARISCAL ROMERO, J., B. AGUILAR PALOMINO, G. LUCANO RAMÍREZ, A. R. RAYMUNDO HUÍZAR, S. RUÍZ RAMÍREZ y L. E. RODRÍGUEZ IBARRA. 1998. Asociaciones de Peces Demersales de la Plataforma Continental de Colima y Jalisco, México. Primavera de 1995. Ciencias Marinas, 24(1): 35-54.

PAULY, D. 1979. Theory and Management of Tropical Multispecies Stocks: A Review, With Emphasis on the Southeast Asian Demersal Fisheries. ICLARM Stud. Rev. (1): 35 pp.

PIELOU, E. C. 1984. The Interpretation of Ecological Data. Wiley, New York, 286 pp.

PIHL, L. 1994. Changes In The Diet Of Demersal Fish Due To Eutrophication-Induced Hypoxia In The Kattegat, Sweden. Can. J. Fish. Aquat. Sci. (51): 321-336.

PIHL, L., S. P. BADEN y R. J. DIAZ. 1991. Effects of Periodic Hypoxia on Distribution of Demersal Fish and Crustaceans. Mar. Biol. (108): 349-360.

POXTON, M. G. y S. B. ALLOUSE. 1982. Water Quality Criteria for Marine Fishes. Aqua. Eng. 1:153-191.

RICHARDS, F. A. 1957. Oxygen in the Oceans. Chap 9:185-238Pp., *in* Hedgpeth, J. W. (Ed.). Treatise on Marine Ecology and Paleoecology Memoir 67. The Ecological Society of America. Vol. 1. 1296 pp.

SAFRAN, P. 1990. Spatio-Temporal Variability in the Structure of a Nectobenthic Fish Nursery: a Descriptive Study. Oceanologica Acta. 13(1): 97-106.

VALIELA, I. 1995. Marine Ecological Processes. Springer-Verlag. New York, Inc. 686 pp.

VAN DER VEER, H. W. 1986. Inmigration Settlement and Density-Dependent Mortality of a Larval and Early Poslarval 0-Group Plaice (Pleuronectes Platessa) Population in the Western Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29:223-236.

WYRTKI, K. 1965. Surface Currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Vol. IX (5): 271-303.

WYRTKI, K. 1967. Circulation and Water Masses in the Eastern Pacific Ocean. J. Oceanology And Limnology 1:117-147.