

## ASOCIACIONES DE PECES DEMERSALES DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE COLIMA Y JALISCO, MÉXICO (PRIMAVERA, 1995)

## DEMERSAL FISH ASSEMBLAGES OF THE CONTINENTAL SHELF OFF COLIMA AND JALISCO, MEXICO (SPRING, 1995)

José Mariscal-Romero<sup>1\*</sup>  
Bernabé Aguilar-Palomino<sup>1</sup>  
Gabriela Lucano-Ramírez<sup>1</sup>  
Alma Rosa Raymundo-Huízar<sup>1</sup>  
Luz Estela Rodríguez-Ibarra<sup>1</sup>  
Salvador Ruiz-Ramírez<sup>1</sup>  
Gaspar González-Sansón<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centro de Ecología Costera  
Universidad de Guadalajara  
Gómez Farías 82  
San Patricio-Melaque, CP 48980, Jalisco, México  
\* E-mail: mariscal@costera.melaque.udg.mx

<sup>2</sup> Centro de Investigaciones Marinas  
Universidad de La Habana  
Avenida Primera 2008, Miramar  
Ciudad de La Habana, Cuba

*Recibido en marzo de 1997; aceptado en noviembre de 1997*

### RESUMEN

Se presenta la estructura de las asociaciones de peces demersales de fondos blandos de una superficie de 410 km<sup>2</sup> de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. La clasificación de las 32 especies más abundantes, a través del análisis de agrupamiento, muestra como resultado ocho grupos (tres en la plataforma somera, cuatro en la intermedia y uno en la profunda o borde del talud), mientras que el ordenamiento, a través del análisis de correspondencia corregido (DCA), define siete unidades de composición y comportamiento similar al de la clasificación. Los contrastes múltiples del análisis de varianza, utilizando los valores de temperatura y salinidad por profundidades, se relacionan significativamente con el agrupamiento de las estaciones y con los registros de los valores propios calculados para las especies por el DCA. Todo esto confirma la presencia de un gradiente térmico/batimétrico, cuya influencia, a través de la termoclina somera del área, separa y ejerce un efecto dinámico de las asociaciones de peces demersales.

*Palabras clave:* peces demersales, asociaciones, Pacífico central mexicano, fondos blandos.

### ABSTRACT

The structure of the soft-bottom demersal fish assemblages of the continental shelf off Jalisco and Colima, Mexico, was studied in an area of 410 km<sup>2</sup>. The classification of the 32 most abundant species resulting from the cluster analysis shows eight groups (three from the inner shelf, four from the intermediate shelf and one from the slope shelf). The ordination through detrended correspondence analysis (DCA) defined seven units; the affinity and composition of these units were similar to that

of the other technique. The multiple contrasts of the analysis of variance, using the depth/temperature/salinity scores, were significantly correlated with the group of stations and with the eigenvalues calculated for the species with the DCA. This confirms the presence of a bathymetric/thermic gradient and that the shallow thermocline has a segregation effect on the demersal assemblages of soft-bottom fishes.

**Key words:** demersal fishes, assemblages, central Mexican Pacific, soft bottoms.

## INTRODUCCIÓN

Las primeras aproximaciones en la descripción taxonómica, biológico-pesquera y ecológica de la plataforma continental en la región oriental del Pacífico mexicano, se han concentrado principalmente en el Golfo de California (Yáñez-Arancibia, 1985; van der Heiden y Findley, 1987; Plascencia-González, 1993), en el Golfo de Tehuantepec (Acal y Arias, 1990; Bianchi, 1991) y en los estados de Nayarit, Michoacán y Guerrero (Amezcu-Linares, 1996); no obstante estos estudios y después de una intensa búsqueda, los autores reconocen que existe un vacío de información al respecto del área que nos ocupa. La información que aquí se expresa es parte de una serie de artículos sobre la estructura de las asociaciones de peces demersales de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México (Aguilar-Palomino *et al.*, 1996; González-Sanson *et al.*, 1997).

El uso de los métodos multivariados para el análisis ecológico de los gradientes se ha intensificado durante los últimos años (Hill y Gauch, 1980; Gauch, 1982; Ter Braak, 1987; Jongman *et al.*, 1987); sus ventajas y desventajas han sido plenamente discutidas (Jongman *et al.*, 1987; Jackson y Sommers, 1991). El interés primordial de su uso en la ecología marina es describir los patrones de distribución de las asociaciones de peces o invertebrados en relación con la variabilidad ambiental de la plataforma; además, tienen un gran potencial de aplicaciones en el manejo de los recursos pesqueros (Pauly, 1980; Pauly y Murphy, 1982; Caddy y Sharp, 1986; Pauly y Morgan, 1987; Sainsbury, 1988; Safran, 1990; Rogers y Pikitch, 1992; Sánchez, 1993; Weinberg, 1994). El principal objetivo de este estudio en particular es describir la estructura taxonómica y detectar las tendencias generales en la distribución de las asociaciones de fondos blandos y su

## INTRODUCTION

The first approximations of the taxonomic, biological-fishery and ecological description of the continental shelf of the eastern Mexican Pacific have mainly centered on the Gulf of California (Yáñez-Arancibia, 1985; van der Heiden and Findley, 1987; Plascencia-González, 1993), on the Gulf of Tehuantepec (Acal and Arias, 1990; Bianchi, 1991) and on the states of Nayarit, Michoacán and Guerrero (Amezcu-Linares, 1996); despite these studies and after an intense search, the authors found a lack of information on the area studied herein. The information presented here is part of a series of articles on the structure of the demersal fish assemblages of the continental shelf off Jalisco and Colima, Mexico (Aguilar-Palomino *et al.*, 1996; González-Sanson *et al.*, 1997).

The use of multivariate methods for the ecological analysis of gradients has increased in the past years (Hill and Gauch, 1980; Gauch, 1982; Ter Braak, 1987; Jongman *et al.*, 1987); their advantages and disadvantages have been fully discussed (Jongman *et al.*, 1987; Jackson and Sommers, 1991). They are used in marine ecology to primarily describe the distribution patterns of fish and invertebrate assemblages in relation to the environmental variability of the shelf; furthermore, they have great potential in fishery management (Pauly, 1980; Pauly and Murphy, 1982; Caddy and Sharp, 1986; Pauly and Morgan, 1987; Sainsbury, 1988; Safran, 1990; Rogers and Pikitch, 1992; Sánchez, 1993; Weinberg, 1994). The principal objective of this particular study is to describe the taxonomic structure and detect the general tendencies in the distribution of the soft-bottom assemblages and their behavior in relation to the hydroclimatic conditions present during the study.

comportamiento en relación con el hidroclima presente durante ese tiempo.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área que abarca el estudio ( $410 \text{ km}^2$ ) se encuentra enmarcada dentro de los fondos con acceso a redes de arrastre de la plataforma continental del Pacífico oriental mexicano en su porción central. Se delimita de norte a sur por los  $18^{\circ}55'$  y  $19^{\circ}22'$  de latitud Norte, por el oeste con la isobata de los 90 m y por el este con la isobata de los 10 m adyacente a la línea litoral (fig. 1).

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-Riveroll y Ness, 1987). Es un área de la plataforma relativamente estrecha, con notables irregularidades (fallas) que alcanzan su máxima expresión en Cabo Corrientes, Jalisco, y frente a Manzanillo, Colima. 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-Riveroll y Ness, 1987; Filonov *et al.*, 1996). Su oceanografía sólo ha sido descrita con base en la temporalidad de los grandes procesos de circulación superficial por Wyrtki (1965). Desde el punto de vista faunístico, por las características particulares es considerada como parte de la provincia biogeográfica mexicana, formada con elementos de afinidad templada (Californiana), subtropical (Provincia de Cortez) y tropical (Panameña) (Briggs, 1974; Hendrickx, 1995).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Recolección de datos

Los muestreos se realizaron del 25 de mayo al 13 de julio de 1995, a bordo del barco de investigación pesquera *BIP-V* del Centro de Ecología Costera de la Universidad de Guadalajara. El material biológico fue recolectado por medio de dos redes de arrastre camaronesas de

## STUDY AREA

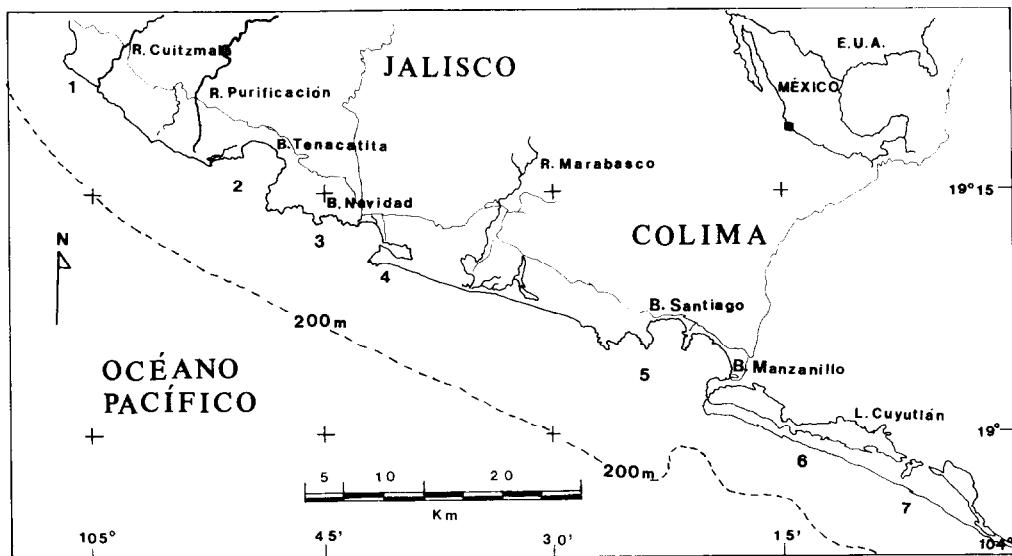
The study area ( $410 \text{ km}^2$ ) is accessible to trawl nets and consists of the bottom of the continental shelf in the central region of the eastern Mexican Pacific. It is delimited from north to south at  $18^{\circ}55'$  and  $19^{\circ}22'$ N and to the west by the 90-m isobath and to the east by the 10-m isobath, adjacent to the coastline (fig. 1).

In the area, the dynamics of the ocean is complex; the coastline is accidented and the continental shelf is narrow (Calderón-Riveroll and Ness, 1987; Filonov *et al.*, 1996). The bathymetry shows pronounced differences with respect to other areas of the Mexican Pacific (Calderón-Riveroll and Ness, 1987). It is an area of the shelf that is relatively narrow, with marked irregularities (faults) that are most notable at Cabo Corrientes, Jalisco, and off Manzanillo, Colima. The continental slope is very abrupt and its proximity to the coastline represents a convergence point for many neritic and oceanic influences (Calderón-Riveroll and Ness, 1987; Filonov *et al.*, 1996). Its oceanography has been described based only on the temporality of the large surface circulation processes by Wyrtki (1965). From a faunistic standpoint, because of its particular characteristics it is considered part of the Mexican biogeographic province, made up of elements with temperate (Californian), subtropical (Cortez Province) and tropical (Panamanian) affinity (Briggs, 1974; Hendrickx, 1995).

## MATERIAL AND METHODS

### Collection of the data

The samplings were conducted from 25 May to 13 July 1995, aboard the research vessel *BIP-V* of the Coastal Ecology Center of the University of Guadalajara. The biological material was collected with two semi-Portuguese shrimp trawl nets, with a mouth opening of approximately 6.9 m and a mesh size of 38 mm (1.5 inches), at four bathymetric layers (20, 40, 60 and 80 m) at seven sites along the continental shelf off Jalisco and Colima (fig. 1). The simultaneous night trawls were conducted for 30 minutes, at an approximate average velocity



**Figura 1.** Área de estudio y nombre 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 y Santiago, (6) Playa Tepalcates, (7) Playa Cuyutlán.

**Figure 1.** Study area and names of the sampling sites: (1) mouth of the Cuitzmala River, (2) Tenacatita Bay, (3) Navidad Bay, (4) El Coco Beach, (5) Manzanillo and Santiago bays, (6) Tepalcates Beach, (7) Cuyutlán Beach.

tipo semiportuguesa, con una abertura de trabajo en la boca de aproximadamente 6.9 m y luz de malla de 38 mm (1.5 pulgadas), en cuatro estratos batimétricos (20, 40, 60 y 80 m) y siete localidades de la plataforma continental de Jalisco y Colima (fig. 1). Cada arrastre pareado y nocturno tuvo una duración de 30 minutos, a una velocidad promedio aproximada de 1.2 nudos. La captura de cada lance en cada red fue almacenada y preservada con hielo (González-Sansón *et al.*, 1997). Previo a cada arrastre, se registraron los datos ambientales de temperatura y salinidad, por medio de botellas Niskin en la superficie y el fondo, y la profundidad, a través de una videosonda. En el laboratorio, la captura se separó por especie en cada red y cada espécimen fue contado y pesado en fresco. La identificación taxonómica del material se realizó principalmente con las guías de identificación de la FAO (Fischer *et al.*, 1995) y otras claves específicas para géneros y familias;

of 1.2 knots. The catch from every cast of each net was stored on ice (González-Sansón *et al.*, 1997). Before each trawl, surface and bottom temperature and salinity were recorded using Niskin bottles; a videosounder was used to record depth. In the laboratory, the catch from each net was separated by species and each species was counted and weighed fresh. The taxonomic identification of the matter was based mainly on the identification keys of FAO (Fischer *et al.*, 1995) and other specific keys for genera and families; details of the identification can be found in Aguilar-Palomino *et al.* (1996).

#### Data analysis

The point environmental data of each collection site were submitted to an analysis of variance (Zar, 1996). The differences were then compared with Duncan's multiple range test (Zar, 1996); more details about the comparison

los detalles de la identificación pueden ser consultados en Aguilar-Palomino *et al.* (1996).

### Análisis de datos

Los datos ambientales puntuales de cada estación de recolección fueron sometidos al análisis de varianza (Zar, 1996). Posteriormente fueron contrastadas las diferencias mediante la prueba de intervalos múltiples de Duncan (Zar, 1996); mayores detalles acerca de la comparación de los parámetros ambientales son presentados por González-Sansón *et al.* (1997). Se utilizó una matriz de 106 especies × 28 lances pareados (7 sitios × 4 profundidades × 2 redes). Para describir el comportamiento observado, se utilizaron las técnicas multivariadas convencionales: análisis de clasificación (*cluster analysis*, CA) y de ordenamiento (análisis de correspondencia corregido).

### Clasificación

La clasificación se realizó en ambos modos (normal, para el agrupamiento de las estaciones, e inverso, para las especies), utilizando la estrategia aglomerativa de los promedios aritméticos no ponderados y el porcentaje de similitud (Ludwig y Reynolds, 1988). Una vez que se obtuvieron los dendrogramas, los datos fueron reagrupados de acuerdo con su similitud en ambos modos, para posteriormente calcular los índices de constancia entre nodos (IC):

$$IC_{jk} = a_{jk} / n_j n_k$$

donde  $a_{jk}$  es el número de ocurrencias de los miembros del grupo de especies  $j$  en el grupo de muestras  $k$  y  $n_j n_k$  el número de entidades en ambos grupos. Este atributo se presenta como tabla de dos vías y puede ser utilizado para resumir las relaciones entre los grupos de especies y estaciones (Boesch, 1977; Mahon y Smith, 1989).

Antes de la clasificación y el ordenamiento, para evitar los sesgos naturales de los datos y los impuestos por la naturaleza de los métodos multivariados empleados (Pielou, 1984), la matriz de 102 especies fue recortada al 95% de

of the environmental parameters can be found in González-Sansón *et al.* (1997). A matrix of 106 species × 28 simultaneous casts (7 sites × 4 depths × 2 nets) was used. The conventional multivariate techniques were used to describe the behavior observed: classification analysis (cluster analysis, CA) and ordination analysis (detrended correspondence analysis).

### Classification

The classification was conducted in both modes (normal, for the grouping of the stations, and inverse, for the species), using the unweighted pair group mean arithmetic (UPGMA) sorting strategy and the percentage of similarity (Ludwig and Reynolds, 1988). Once the dendograms were obtained, the data were regrouped according to their similarity in both modes, in order to calculate the constancy indexes (CI) between nodes:

$$CI_{jk} = a_{jk} / n_j n_k$$

where  $a_{jk}$  is the number of occurrences of members of the group of species  $j$  in the group of samples  $k$  and  $n_j n_k$  the number of entities in both groups. This attribute is presented as a two-way table and can be used to summarize the relations between groups of species and stations (Boesch, 1977; Mahon and Smith, 1989).

Before the classification and ordination, the matrix of 102 species was reduced to 95% of the accumulated frequency of abundance in order to avoid natural biases of the data and those imposed by the multivariate methods used (Pielou, 1984); after this reduction, only the 32 best represented species of the assemblage remained (Jongman *et al.*, 1987; Hamerlinck *et al.*, 1993; Sánchez, 1993). This matrix was then subjected to a process of homogenization (Jongman *et al.*, 1987), after obtaining the average density of the number per species at each sampling station with the following expression:

$$D_{jk} = [(n_c + n_b) / 2/qA]$$

la frecuencia acumulada de la abundancia; después de esta reducción quedaron las 32 especies de mayor representatividad de la asociación (Jongman *et al.*, 1987; Hamerlinck *et al.*, 1993; Sánchez, 1993). Posteriormente, dicha matriz se sometió a un proceso de homogeneización (Jongman *et al.*, 1987), al obtener la densidad promedio en número por especie en cada estación de muestreo, a partir de la siguiente expresión:

$$D_{jk} = [(n_e + n_b) / 2qA]$$

donde  $D$  es la densidad promedio de la especie  $j$  en el estrato  $k$  (individuos/hectárea);  $n$ , abundancia en cada red;  $e + b$ , estribor y babor;  $A$ , área barrida (hectáreas); y  $q$ , coeficiente de capturabilidad que se asume ser 1 para todas las especies al estar representadas en por lo menos una red (Fogarty, 1985; Sparre *et al.*, 1989; Bianchi, 1991; Bianchi y Hoisaeter, 1992; González-Sansón *et al.*, 1997).

### Ordenamiento

Los datos fueron sujetos al ordenamiento a través del análisis de correspondencia corregido (DCA, por sus siglas en inglés), para conocer la variabilidad total del conjunto de asociaciones y comparar la escala de los registros entre estaciones y especies; posteriormente, se obtuvieron los parámetros de correlación de los datos ambientales de las estaciones, profundidad (m), temperatura (°C) y salinidad (ppm), combinados con los registros de los valores propios (*eigenvalues*) para especies en cada eje del DCA (Jongman *et al.*, 1987; Mahon y Smith, 1989; Hamerlinck *et al.*, 1993). De esta manera, se discriminaron los valores ambientales que carecieron de significancia.

### RESULTADOS

Se registraron un total de 34,236 individuos, con un total aproximado de 1858 kg de peso fresco, como resultado de 28 lances pareados que se realizaron en un área barrida de aproximadamente 33 ha de fondos blandos "arrastrables" (fig. 1); estos peces pertenecen a 105 especies, 93 géneros y 54 familias. En la

where  $D$  is the average density of species  $j$  in stratum  $k$  (individuals/hectares);  $n$ , abundance of each net;  $e + b$ , starboard and port;  $A$ , area swept (hectares); and  $q$ , catchability coefficient, which is assumed to be 1 for all the species represented in at least one net (Fogarty, 1985; Sparre *et al.*, 1989; Bianchi, 1991; Bianchi and Hoisaeter, 1992; González-Sansón *et al.*, 1997).

### Ordination

The data were subjected to ordination with a detrended correspondence analysis (DCA) in order to determine total variability of the group of assemblages and compare the scale of the records between stations and species; the correlation parameters were obtained for the environmental data of the stations, depth (m), temperature (°C) and salinity (ppt), combined with the records of the eigenvalues of the species on each axis of the DCA (Jongman *et al.*, 1987; Mahon and Smith, 1989; Hamerlinck *et al.*, 1993). In this manner, the environmental values that were not significant were discriminated.

### RESULTS

A total of 34,236 individuals were recorded, with an approximate total fresh weight of 1858 kg from 28 simultaneous casts made over the "sweepable" soft bottoms in an area of 33 ha (fig. 1); the fishes belong to 105 species, 93 genera and 54 families. Table 1 gives the names of the species and the keys used in the classification and ordination, the total abundance and weight accumulated and the frequency of occurrence of the 32 most representative species of the assemblage. The complete list of the other 72 species is given in Aguilar-Palomino *et al.* (1996); additional data on the distribution of the abundance and biomass can be found in González-Sansón *et al.* (1997). Table 2 shows the results of the analysis of variance and the comparisons of the environmental factors, which show significant differences. Table 3 shows the numeric values of constancy and fidelity for the fish assemblages; these are presented graphically in figure 2. Table 4 shows the discrimination of

tabla 1 se muestra la relación con los nombres de las especies y las claves empleadas en la clasificación y el ordenamiento, las abundancias y pesos totales acumulados y frecuencia de aparición de las 32 más representativas del conjunto. La lista completa con las 72 especies restantes se presenta en Aguilar-Palomino *et al.* (1996) y otros datos descriptivos de la distribución de la abundancia y biomasa se encuentran en González-Sansón *et al.* (1997). La tabla 2 se refiere a los resultados del análisis de varianza y las comparaciones de los factores ambientales, donde se obtuvieron diferencias significativas. En la tabla 3 se encuentran representados los valores numéricos de constancia y fidelidad de las asociaciones de peces; éstos se presentan de forma gráfica en la figura 2. La tabla 4 muestra la discriminación de los parámetros ambientales en función de sus coeficientes de correlación por rangos de Spearman, entre la temperatura y salinidad, combinados con los valores propios de los ejes 1 y 2 del DCA, que se presenta de forma gráfica en la figura 3.

## Clasificación

La clasificación de dos vías (estaciones y especies) definió cuatro grupos de estaciones y ocho de especies (fig. 2). La primera dicotomía del dendrograma de estaciones separa las estaciones con 80 m de profundidad (grupo IV) de las más someras, de 20 a 60 m (grupos III, II y I). Conforme desciende el nivel de similitud ( $>80\%$ ), se divide el último conjunto en otros subgrupos intermedios en las profundidades restantes: 20, 40 y 60 m (grupo I); 60 m (grupo II); 40 y 60 m (grupo III). Este patrón de agrupamiento por profundidades puede ser explicado a través de las evidencias en el comportamiento de los parámetros ambientales. Por ejemplo, los datos de temperatura presentaron diferencias entre las profundidades en el análisis de varianza ( $F_{3,27} = 17.7$ ;  $P < 0.001$ ); por medio de este factor se definen tres intervalos diferentes ( $80 \neq 60 \neq 40 = 20$  m; tabla 2).

El dendrograma de clasificación de las especies denota una separación a niveles altos de similitud de dos conjuntos de especies: el primero se caracteriza por ser un conjunto con afinidad a las aguas someras con estratificación

the environmental parameters in terms of their Spearman rank correlation coefficients, between temperature and salinity, combined with the eigenvalues of axes 1 and 2 of the DCA, which is presented graphically in figure 3.

## Classification

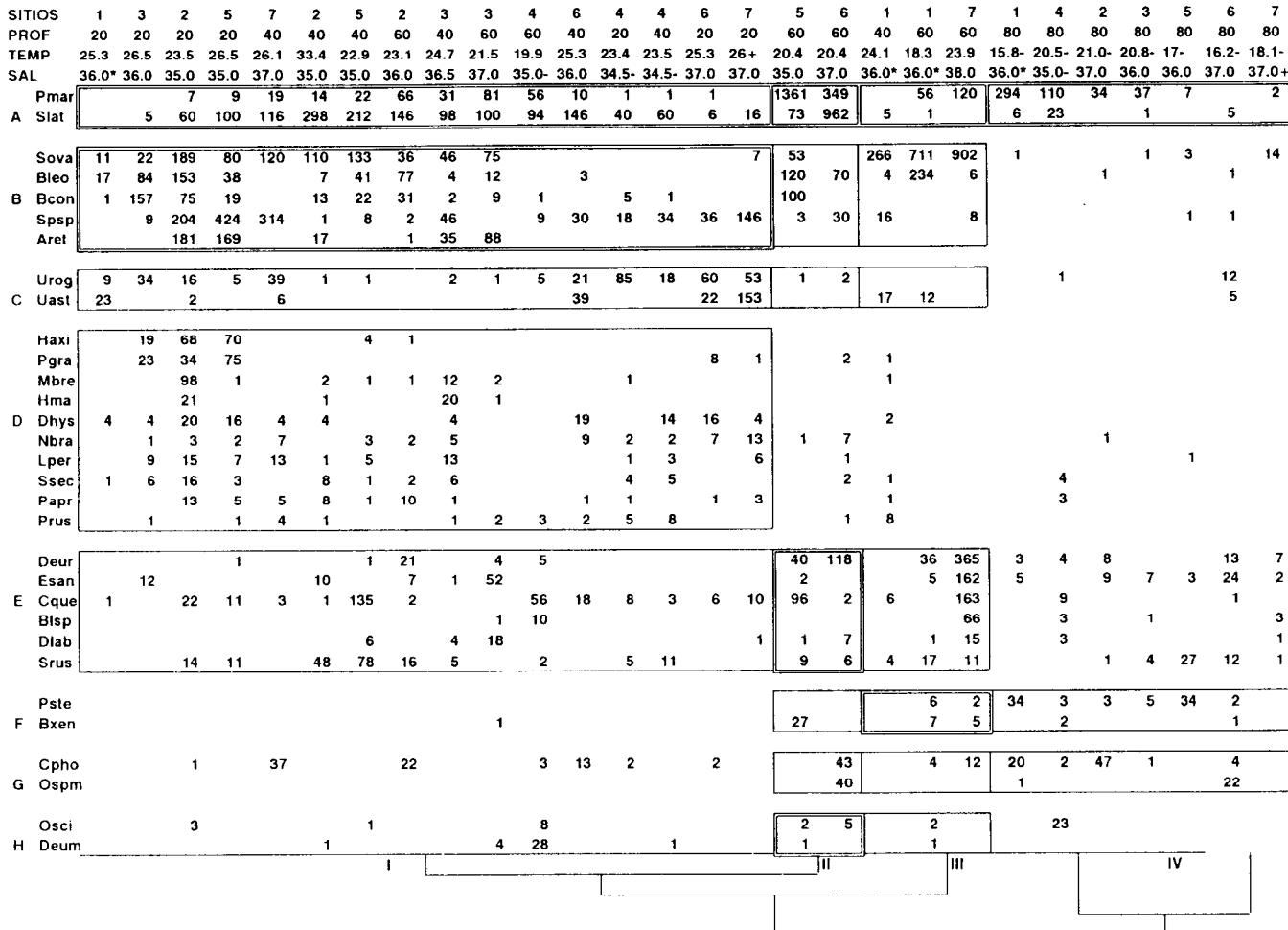
The two-way classification (stations and species) established four groups of stations and eight groups of species (fig. 2). The first dichotomy of the dendrogram of the stations separates the stations with 80 m depth (group IV) from the shallowest ones, 20 to 60 m depth (groups III, II and I). As the level of similarity decreases ( $>80\%$ ), the last group is divided into intermediate subgroups with the depths remaining: 20, 40 and 60 m (group I); 60 m (group II); 40 and 60 m (group III). This grouping pattern by depth can be explained by the behavior of the environmental parameters. For example, the temperature data showed differences among depths in the analysis of variance ( $F_{3,27} = 17.7$ ;  $P < 0.001$ ); with this factor, three different intervals are defined ( $80 \neq 60 \neq 40 = 20$  m; table 2).

The dendrogram of the classification of the species shows a separation of two groups of species at high levels of similarity: the first group has high affinity to shallow, stratified waters (warmer and more saline), and the second consists of species with greater affinity to deep, unstratified waters (colder and less saline) (groups A–D, fig. 2). At intermediate levels of similarity, the shallow group is divided into four subgroups: two assemblages made up of pairs of species (A and D) and the other two (B and C) are multi-specific assemblages (with five and ten species, respectively). The other assemblage, with the greatest affinity to deep waters, is subdivided into four groups: one multiple association of five species (E) and the others (F, G and H) are made up of pairs of species.

Group A includes *Porichthys marginatus* (Richardson, 1844) and *Scyacium latifrons* Jordan and Gilbert, 1882; both species dominated the catches by up to 60%. They are small eurybathic species within the depth range of the

**Tabla 1.** Lista de las 32 especies más abundantes en el área de estudio. P = peso total acumulado, N = abundancia total acumulada, Frec. = frecuencia de aparición.**Table 1.** List of the 32 most abundant species in the study area. P = total weight accumulated, N = total abundance accumulated, Frec. = frequency of occurrence.

Especies	Clave	P (kg)	%	N	%	Frec.
<i>Porichthys marginatus</i> (Richardson, 1844)	Pmar	63.07	3.39	5966	17.43	25
<i>Syacium ovale</i> (Günther, 1864)	Sova	102.94	5.54	5932	17.33	20
<i>Scyacium latifrons</i> Jordan y Gilbert, 1882	Slat	164.07	8.83	5708	16.67	24
<i>Sphoeroides</i> spp.	Spsp	68.22	3.67	2793	8.16	22
<i>Bothus leopardinus</i> (Günther, 1862)	Bleo	12.17	0.65	1902	5.56	18
<i>Diplectrum euryplectrum</i> Jordan y Bollman, 1890	Deur	18.77	1.01	1276	3.73	15
<i>Cyclopsetta querna</i> (Jordan y Bollman, 1890)	Cquc	96.21	5.18	1204	3.52	21
<i>Bothus c.f. constellatus</i> (Jordan 1889)	Bcon	11.74	0.63	967	2.82	14
<i>Apogon retroscelta</i> (Gill, 1863)	Aret	3.62	0.19	958	2.80	8
<i>Urotrygon rogersi</i> (Jordan y Starks, 1898)	Urog	265.08	14.26	891	2.60	19
<i>Scorpaena russula</i> Jordan y Bollman, 1889	Srus	8.17	0.44	660	1.93	19
<i>Urotrygon asterias</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	Uast	253.50	13.64	641	1.87	9
<i>Engyophrys sanctilaurentia</i> Jordan y Bollman, 1890	Esan	2.37	0.13	612	1.79	14
<i>Cynoscion phoxocephalus</i> Jordan y Gilbert, 1881	Cpho	11.30	0.61	493	1.44	18
<i>Haemulopsis axillaris</i> (Steindachner, 1869)	Haxi	10.61	0.57	330	0.96	9
<i>Pseudopeneus grandisquamis</i> (Gill, 1863)	Pgra	11.09	0.60	299	0.87	9
<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	Dhys	230.57	12.41	257	0.75	12
<i>Microlepidotus brevipinnis</i> (Steindachner, 1869)	Mbre	8.40	0.45	243	0.71	9
<i>Prionotus stephanophrys</i> Lockington, 1881	Pste	1.31	0.07	226	0.66	8
<i>Bollmannia</i> sp.	Blsp	1.02	0.05	175	0.51	6
<i>Lutjanus peru</i> (Nichols y Murphy, 1922)	Lper	8.48	0.46	160	0.47	15
<i>Narcine entemedor</i> Jordan y Starks, 1895	Nbra	154.98	8.34	147	0.43	19
<i>Synodus sechurae</i> Hildebrand, 1946	Ssec	18.07	0.97	139	0.41	13
<i>Ophidion</i> sp. (en Allen y Robertson, 1994)	Opsp	0.57	0.03	138	0.40	4
<i>Polydactylus approximans</i> (Lay y Bennett, 1839)	Papr	3.50	0.19	122	0.36	14
<i>Ophiocion scierus</i> (Jordan y Gilbert, 1884)	Osci	7.59	0.41	120	0.35	10
<i>Diplectrum labarum</i> Rosenblatt y Johnson, 1974	Dlab	4.34	0.23	114	0.33	10
<i>Bellator xenisma</i> (Jordan y Bollman, 1889)	Bxen	0.60	0.03	97	0.28	7
<i>Diplectrum eumelum</i> Rosenblatt y Johnson, 1974	Deum	3.02	0.16	92	0.27	10
<i>Prionotus rusarius</i> Gilbert y Starks, 1904	Prus	7.93	0.43	90	0.26	14
<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1863)	Hmac	3.16	0.17	87	0.25	5



**Figura 2.** Representación del análisis nodal de agrupamiento; se omite el dendrograma de las especies. Marco doble = índice de constancia alto, sencillo = intermedio, sin marco = bajo. Los símbolos (+ < > -) asociados con los valores ambientales representan un intervalo en la comparación múltiple del análisis de varianza. Ver tabla 1 para la clave de las especies.

**Figure 2.** Representation of the nodal sorting analysis; the dendrogram of the species is omitted. Double border = high constancy index, single = intermediate, no border = low. The symbols (+ < -) associated with the environmental values represent an interval in the multiple comparison of the analysis of variance. See table 1 for the key to the species.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de varianza de la temperatura (°C) y la salinidad (ppt).  
**Table 2.** Results of the analysis of variance of temperature (°C) and salinity (ppt).

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Tasa <i>F</i>	<i>P</i>
<b>Temperatura</b>				
Sitios	6	9.001	1.911	0.1341
Profundidad	3	83.522	17.73	<0.0001
Residuo	18	4.711		
Total	27			
<b>Salinidad</b>				
Sitios	6	2.967	13.658	<0.0001
Profundidad	3	0.675	3.11	0.052
Residuo	18	0.217		
Total	27			

**Tabla 3.** Valores numéricos del índice de constancia entre grupos de estaciones y especies formados por la clasificación.

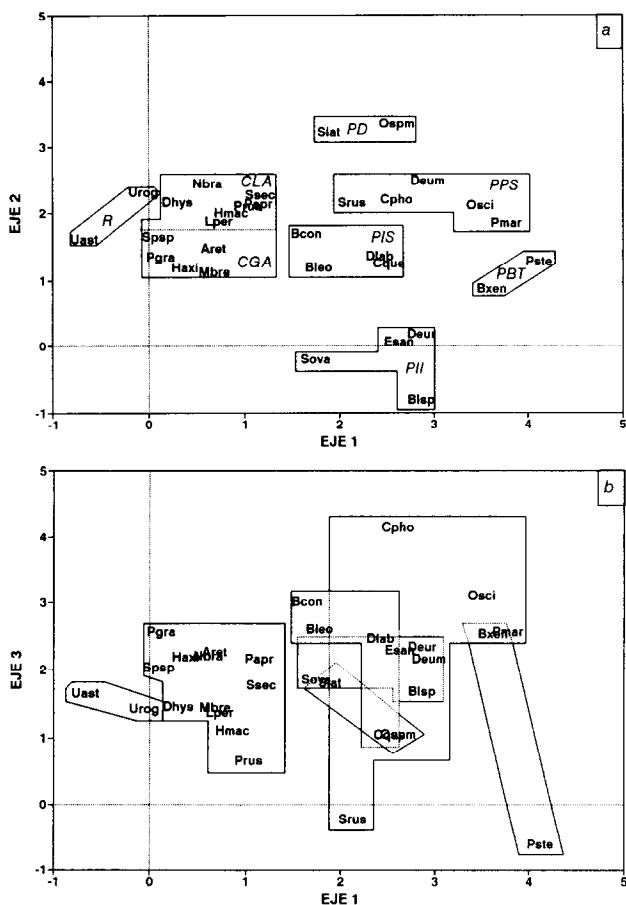
**Table 3.** Numeric values of the constancy index between groups of stations and species formed by the classification.

Grupos	Constancia				Fidelidad			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
A	0.88	1.00	0.67	0.71	1.07	1.22	0.81	0.87
B	0.66	0.60	0.53	0.23	1.24	1.12	1.00	0.43
C	0.66	0.50	0.33	0.21	1.31	1.00	0.67	0.43
D	0.54	0.30	0.20	0.06	1.48	0.82	0.55	0.16
E	0.40	0.75	0.67	0.55	0.81	1.54	1.37	1.12
F	0.03	0.25	0.67	0.57	0.13	1.00	2.67	2.29
G	0.22	0.50	0.33	0.50	0.68	1.56	1.04	1.56
H	0.22	0.75	0.33	0.07	0.94	3.23	1.44	0.31

**Tabla 4.** Parámetros de la correlación por intervalos de Spearman. Los valores se refieren al coeficiente de correlación y los números incluidos en paréntesis al nivel de significancia.

**Table 4.** Parameters of the Spearman correlation intervals. The values refer to the correlation coefficient and the numbers in parenthesis to the level of significance.

	Salinidad	Eje 1	Eje 2
Temperatura	-0.04 (0.82)	-0.76 (<0.001)	0.08 (0.64)
Salinidad		0.03 (0.84)	-0.31 (0.10)
Eje 1			0.05 (0.79)



**Figura 3.** Representación gráfica del ordenamiento de las especies. Análisis de correspondencia corregido (DCA): (a) eje 1 contra 2; (b) eje 1 contra 3. Las especificaciones de las claves para cada unidad se localizan en el texto y para las especies en la tabla 1.

**Figure 3.** Graphic representation of the ordination of the species. Detrended correspondence analysis (DCA): (a) axis 1 against 2; (b) axis 1 against 3. The specifications of the keys for each unit are located in the text and for the species in table 1.

(más tibias y con mayor salinidad), mientras que el segundo se forma por las de mayor afinidad a las aguas profundas sin estratificación (más frías y menos salinas) (grupos A–D, fig. 2). A niveles intermedios de similitud, el grupo somero se divide en cuatro subgrupos: dos asociaciones formadas por pares de especies (A y D) y las dos restantes (B y C) son complejos multiespecíficos (con cinco y diez especies,

study. They occurred throughout the depth gradient with high coincidences. They are very abundant and have a benthic affinity; the first was best represented between 60 and 80 m, and the second, between 20 and 40 m of depth.

Group B consists of *Scyacium ovale* (Günther, 1864), *Bothus leopardinus* (Günther, 1862), *Bothus* c.f. *constellatus* (Jordan, 1889), *Apogon retrosella* (Gill, 1863) and *Sphoeroides*

respectivamente). El otro conjunto, que es de mayor afinidad a las aguas profundas, se subdivide en cuatro grupos: una asociación múltiple de cinco especies (E) y las restantes (F, G y H) que se forman por pares de especies.

El grupo A se compone por *Porichthys margaritatus* (Richardson, 1844) y *Scyacium latifrons* Jordan y Gilbert, 1882; ambas dominan las capturas hasta en un 60%. Son especies pequeñas y euribáticas dentro del intervalo de profundidad del estudio. Se presentaron a todo lo largo del gradiente de profundidad con altas coincidencias. Son muy abundantes y de afinidad bentónica; la primera estuvo mejor representada entre los 60 y 80 m, mientras que la segunda entre los 20 y 40 m de profundidad.

El grupo B se formó por *Scyacium ovale* (Günther, 1864), *Bothus leopardinus* (Günther, 1862), *Bothus c.f. constellatus* (Jordan, 1889), *Apogon retrosella* (Gill, 1863) y *Sphoeroides* spp. (que incluye a tres especies siempre mezcladas, *S. sechurae*, *S. lobatus* y *S. annulatus*). Al igual que el grupo anterior, se caracterizó por presentar tallas relativamente pequeñas y abundantes. La mayoría de las especies que componen este grupo son de hábitos estrictamente bentónicos y se localizan preferencialmente en la plataforma somera entre los 20 y 40 m. La diferencia fundamental entre este grupo y el anterior es su patrón de distribución: el grupo A no se restringe a ningún sitio específico, mientras que el B habita preferencialmente las aguas protegidas dentro de las bahías del área.

El grupo C se formó por dos rayas: *Urotrygon asterias* (Jordan y Gilbert, 1882) y *Urotrygon rogersi* (Jordan y Starks, 1898); éstas presentan una distribución complementaria en las aguas someras, entre 20 y 60 m. Su coincidencia es intermedia; se presentaron en la parte sur del área de estudio y son preferencialmente de hábitos bentónicos.

El grupo D es el más robusto y se forma por diez especies: *Haemulopsis axillaris* (Steindachner, 1869); *Pseudopeneus grandisquamis* (Gill, 1863); *Microlepidotus brevipinnis* (Steindachner, 1869); *Haemulon maculicauda* (Gill, 1863); *Diodon hystrix* (Linnaeus, 1758); *Narcine entemedor* Jordan y Starks, 1895; *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922);

spp. (which includes three species that are always mixed, *S. sechurae*, *S. lobatus* and *S. annulatus*). As with group A, this group was also relatively abundant and of small sizes. Most of the species that make up this group have strictly benthic habits and prefer the waters of the shallow shelf, between 20 and 40 m. The fundamental difference between this group and group A is in the distribution pattern: group A is not restricted to any particular site, and B preferably inhabits the protected waters of the bays in the area.

Group C consists of two rays: *Urotrygon asterias* (Jordan and Gilbert, 1882) and *Urotrygon rogersi* (Jordan and Starks, 1898); they present a similar distribution in the shallow waters, between 20 and 60 m. Their coincidence is intermediate; they occurred in the southern region of the study area and they favor benthic habits.

Group D is the largest, consisting of ten species: *Haemulopsis axillaris* (Steindachner, 1869); *Pseudopeneus grandisquamis* (Gill, 1863); *Microlepidotus brevipinnis* (Steindachner, 1869); *Haemulon maculicauda* (Gill, 1863); *Diodon hystrix* (Linnaeus, 1758); *Narcine entemedor* Jordan and Starks, 1895; *Lutjanus peru* (Nichols and Murphy, 1922); *Synodus sechurae* Hildebrand, 1946; *Polydactylus approximans* (Lay and Bennett, 1839); and *Prionotus ruscarius* Gilbert and Starks, 1904. This group consists of individuals of medium size that can be exploited commercially; they present intermediate abundance in the more accessible shallow layers (20-40 m), with regular constancy.

Group E includes *Diplectrum euryplectrum* Jordan and Bollman, 1890; *Engyophrys sanctilaurentia* Jordan and Bollman, 1890; *Cyclopsetta querna* (Jordan and Bollman, 1890); *Bollmannia* sp.; *Diplectrum labarum* Rosenblatt and Johnson, 1974; and *Scorpaena russula* Jordan and Bollman, 1889. They are of small size and occur in the intermediate zone of the shelf, between 40 and 60 m, with high constancy. The demersal pelagic habits, mobile tendency and frequency of occurrence of some members of the group cause the index to reflect intermediate constancy in the shallow shelf and low constancy deeper than 60 m.

*Synodus sechurae* Hildebrand, 1946; *Polydactylus approximans* (Lay y Bennett, 1839); y *Prionotus ruscarius* Gilbert y Starks, 1904. Este grupo se encuentra formado por miembros de talla mediana, con potencial de explotación comercial; presentan abundancias intermedias en los estratos sómeros más accesibles (20–40 m), con constancias regulares.

El grupo E se define por *Diplectrum euryplectrum* Jordan y Bollman, 1890; *Engyophrys sanctilaurentia* Jordan y Bollman, 1890; *Cyclopetta querna* (Jordan y Bollman, 1890); *Bollmannia* sp.; *Diplectrum labarum* Rosenblatt y Johnson, 1974; y *Scorpaena russula* Jordan y Bollman, 1889. Son de talla pequeña y se presentan en la zona intermedia de la plataforma, entre los 40 y 60 m, con constancia alta. Los hábitos demersopelágicos, la tendencia móvil y la frecuencia de ocurrencia de algunos miembros del grupo hacen que el índice refleje constancias intermedias en la plataforma somera y bajas más allá de los 60 m.

El grupo F se forma por *Prionotus stephanophrys* Lockington, 1881 y *Bellator xenisma* (Jordan y Bollman, 1889); son de hábitos bentónicos y de tallas relativamente pequeñas y escazas. En el área representan la fauna profunda, entre la plataforma y el borde del talud más allá de donde se presenta la termoclina.

El grupo G se forma por *Cynoscion phoxocephalus* Jordan y Gilbert, 1881 y *Ophidion* sp. (en Allen y Robertson, 1994). Presentan una distribución similar a la anterior; sin embargo, la diferencia estriba en que la frecuencia de ocurrencia y las abundancias del ciánido son mayores respecto al otro grupo.

El grupo H presenta otro par de especies: *Diplectrum eumelum* Rosenblatt y Johnson, 1974 y *Ophioscion scierus* (Jordan y Gilbert, 1884); son de comportamiento similar a las dos últimas, con cierta tendencia a presentar patrones de distribución complementarias respecto a las anteriores.

### Ordenamiento

El ordenamiento de las estaciones realizado bajo el DCA confirma los resultados de la clasificación; los valores propios para los cuatro

Group F includes *Prionotus stephanophrys* Lockington, 1881 and *Bellator xenisma* (Jordan and Bollman, 1889; they have benthic habits and are of relatively small and scarce sizes. They represent the deep fauna, between the shelf and border of the slope, farther removed from the thermocline.

Group G is composed of *Cynoscion phoxocephalus* Jordan and Gilbert, 1881 and *Ophidion* sp. (in Allen and Robertson, 1994). Their distribution is similar to that of group F; however, the frequency of occurrence and the abundance of the sciaenids are greater in this group than in the other.

Group H has another pair of species: *Diplectrum eumelum* Rosenblatt and Johnson, 1974 and *Ophioscion scierus* (Jordan and Gilbert, 1884); their behavior is similar to the last two groups, with a tendency to present complementary distribution patterns with respect to those above.

### Ordination

The ordination of the stations with the DCA confirms the results of the classification; the eigenvalues of the first four axes of the DCA were 0.57, 0.39, 0.174 and 0.119. The significant correlation of the values with temperature and depth (table 4) discriminate the extreme groups (shallow, 20–40 m; deep, 60–80 m). However, there is a mixture of sites in the middle part of the gradient. Another anomaly in the comparison of classification (CA) and ordination (DCA) occurs in the extreme sites, Cuitzmala and Cuyutlán (figs. 1 and 2; sites 1 and 7; 40–60 and 60–80 m, respectively).

With respect to the classification (CA), the ordination (DCA) of the species was slightly better defined taking into account the ecological habits of the components. Furthermore, the DCA recognizes only seven units and the composition of their members differs slightly with respect to the other technique (fig. 3).

A subunit is observed in the first unit, consisting of the rays *U. rogersi* and *U. asterias* (R in the ordination) (fig. 3).

primeros ejes del DCA fueron 0.57, 0.39, 0.174 y 0.119. La correlación significativa de los valores con la temperatura y profundidad (tabla 4) discrimina los grupos extremos (someros, 20–40 m; profundos, 60–80 m). Sin embargo, en la parte intermedia del gradiente se observa una mezcla de localidades. Otra anomalía de la comparación entre la clasificación (CA) y el ordenamiento (DCA) se presenta en las localidades extremas, Cuitzmalá y Cuyutlán (figs. 1 y 2; localidades 1 y 7; 40–60 y 60–80 m, respectivamente).

El ordenamiento (DCA) de las especies se definió ligeramente mejor considerando los hábitos ecológicos de los componentes, con respecto a la clasificación (CA). Además, el DCA reconoce sólo siete unidades y la composición de los miembros que las integran difieren ligeramente respecto de la otra técnica (fig. 3).

En la primera unidad se observa una subunidad definida por las rayas *U. rogersi* y *U. asterias* (R en el ordenamiento) (fig. 3).

El grupo D del CA sólo difiere de la unidad de ordenamiento de los peces someros en dos componentes, *A. retroSELLA* y el género *Sphoeroides* spp. Sin embargo, el DCA distingue dos subunidades dentro de ella: el grupo A de la clasificación, que son los peces someros de afinidad a los fondos de arena o lodo (CLA en el ordenamiento) e incluye a *N. entemedor*, *S. sechurae*, *P. approximans*, *H. maculicauda*, *P. ruscarius* y *L. peru*; y el grupo B, que corresponde a peces someros de afinidad a los fondos mixtos con grava y arena (CGA), como *A. retroSELLA*, *P. approximans*, *M. brevipinnis*, *H. axillaris* y *Sphoeroides* sp. (fig. 3a).

Las unidades restantes se definen mejor a través de atributos de utilización del hábitat, dado que tienen una mayor relación con el tercer eje del ordenamiento (fig. 3a, b).

Una unidad comprende tres especies de lenguados pequeños y un serránido, que explotan la plataforma intermedia superior (PIS) del área: *C. querna*, *B. leopardinus*, *Bothus* sp. y *D. labarum*, respectivamente.

Otra unidad se localiza geográficamente en la parte inferior de la plataforma (PII). Ésta se compone por dos lenguados, un serránido y un górido: *S. ovale*, *E. sanctilaurentia*, *D. euryplectrum* y *Bollmannia* sp. respectivamente.

Only two components of the ordination unit of shallow fish are different in group D of the CA: *A. retroSELLA* and the genus *Sphoeroides* spp. However, the DCA establishes two subunits within this unit: group A of the classification, which are the shallow fish with affinity to sandy and muddy bottoms (CLA in the ordination), including *N. entemedor*, *S. sechurae*, *P. approximans*, *H. maculicauda*, *P. ruscarius* and *L. peru*; group B, which corresponds to shallow fish with affinity to mixed bottoms of gravel and sand (CGA), such as *A. retroSELLA*, *P. approximans*, *M. brevipinnis*, *H. axillaris* and *Sphoeroides* sp. (fig. 3a).

The remaining units are better defined by the attributes of habitat use, since they are more related to the third axis of the ordination (fig. 3a, b).

One unit consists of three species of small flounder and one serranid that exploit the upper intermediate shelf (PIS) of the area: *C. querna*, *B. leopardinus*, *Bothus* sp. and *D. labarum*, respectively.

Another unit is geographically located on the lower part of the shelf (PII). It consists of two flounders, one serranid and one goby: *S. ovale*, *E. sanctilaurentia*, *D. euryplectrum* and *Bollmannia* sp., respectively. The group is characterized as having benthic affinity, with preference to slightly colder, deep waters, and its aggregation is observed with greater definition in the second dimension of the gradient (fig. 3b).

Within the unit of dominant fish (PD), the flounder, *S. latifrons*, and a small eel, *Ophidion* sp., were observed, both with benthic and eurybathic or tolerant affinities within the scale of the study.

Below this one, is a miscellaneous group of relatively small species of demersal activity (PPS). Among them are the sciaenids *C. phoxocephalus* and *O. scierus*, the scorpaenids *S. russula*, *D. eumelum* and *P. margaritatus*; this unit is the assemblage with affinity to cold waters at 80 m depth.

The unit remaining (PBT) is defined by a pair of species, *P. stephanophrys* and *B. xenisma*; they have benthic affinity at 80 m and are a probable complement to the previous association.

El grupo se caracteriza por ser de afinidad bentónica con preferencias a las aguas profundas, ligeramente más frías, y su agrupación se observa con mayor definición en la segunda dimensión del gradiente (fig. 3b).

En la unidad de peces dominantes (PD) se observa al lenguado dominante, *S. latifrons*, y un pequeño anguiliforme, *Ophidion* sp., ambos de afinidades bentónicas y euribáticos o tolerantes en la escala del estudio.

Inferior a ésta, se localiza un grupo misceláneo de especies relativamente pequeñas de actividad demersal (PPS). Sobresalen entre ellas los ciánidos *C. phoxocephalus* y *O. scierus*, el escorpénido *S. russula*, *D. eumelum* y *P. margaritatus*; virtualmente, esta unidad es la asociación de afinidad a las aguas frías a los 80 m de profundidad.

Por último, un par de especies definen la unidad restante (PBT), formada por *P. stephanophrys* y *B. xenisma*; son de afinidad bentónica en los 80 m y un probable complemento de la asociación inmediata anterior.

## DISCUSIÓN

Las explicaciones tradicionales de la alta diversidad encontrada en los sistemas tropicales establecen que en estas latitudes, de acuerdo con la estabilidad ambiental y los componentes biológicos presentes, en cada área se pueden presentar condiciones de equilibrio en el cual las especies compiten y comparten un número de recursos limitantes (Grossman, 1982; Pauly y Murphy, 1982; Caddy y Sharp, 1986; Galzin y Legendre, 1987; Christensen y Pauly, 1995).

De acuerdo con esta hipótesis, la estrechez de la plataforma en el área, la agudeza de la termoclinia y dado que los peces costeros demersales poseen ciclos de vida bipartitas, con estadios larvales pelágico-dispersivos, seguidos de fases semisedentarias como juveniles y adultos (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Caddy y Sharp, 1986; Galzin y Legendre, 1987; Auster, 1988; Bianchi y Hoisaeter, 1992), es lógico pensar que las interconexiones a nivel poblacional pueden existir entre cada uno de los miembros de las diferentes unidades (Safran, 1990; Christensen y Pauly, 1995).

## DISCUSSION

The traditional explanations for the high diversity reported for tropical systems establish that at these latitudes, depending on the environmental stability and biological components present, there can be conditions of equilibrium in each area, in which the species compete for and share a number of limited resources (Grossman, 1982; Pauly and Murphy, 1982; Caddy and Sharp, 1986; Galzin and Legendre, 1987; Christensen and Pauly, 1995).

In accordance with this hypothesis, it is logical to assume that, because of the narrow shelf, sharp thermocline and the fact that demersal coastal fishes have bipartite life cycles, with pelagic-dispersive larval stages followed by semi-sedentary juvenile and adult stages (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Caddy and Sharp, 1986; Galzin and Legendre, 1987; Auster, 1988; Bianchi and Hoisaeter, 1992), there can be interconnections at the population level between each one of the members of the different units (Safran, 1990; Christensen and Pauly, 1995).

Even though conclusions on the degree of contribution that the interactions present in the patterns observed could not be drawn from the analysis, the low correlations between the groups of shallow fish and the first and second axes of the DCA and between the intermediate fish and the third, do provide some evidence that the structure is a result of environmental variability and interspecific relationships (Hamerlinck *et al.*, 1993). In this manner, the following provides the basis for future research that would prove this.

The two techniques used (DCA and CA) coincide in the separation of two large groups or assemblages, even with the 95% reduction of species in the total abundance accumulated. Because of its high correlation (DCA: axis 1 with temperature; CA: with aggregations coinciding with the analysis of variance of this same factor), it can be assumed from this separation that the gradient is affected by a sharp thermocline with differences in temperature between 6 and 7°C (table 1), which separates two environments or different sub-systems: the

Aunque el análisis no permite conclusiones acerca del grado de contribución que las interacciones juegan en los patrones observados, las bajas correlaciones entre las unidades de los peces someros, al primer y segundo eje del DCA, y de los peces intermedios, al tercero, son una probable evidencia de que la estructura sea el resultado de la variabilidad ambiental en primer término y posteriormente de las relaciones interespecíficas (Hamerlinck *et al.*, 1993); de esta forma, las siguientes evidencias los seleccionan como candidatos a futuras investigaciones que lo demuestren.

Para el área, ambas técnicas empleadas (DCA y CA), aun con la reducción de las especies al 95% de la abundancia acumulada total, coinciden en la separación de dos grandes grupos o asociaciones. Esta separación, por su alta correlación (DCA: eje 1 con la temperatura; CA: con agrupamientos coincidentes al análisis de varianza de este mismo factor), permite suponer que el gradiente se encuentra influenciado por una aguda termoclina con diferencias de temperatura de entre 6 y 7°C (tabla 1), que separa dos ambientes o subsistemas distintos: la zona infralitoral o somera y la plataforma intermedia profunda. Esta termoclina somera posee un fuerte efecto de segregación en la diversidad de las asociaciones de peces y esto coincide plenamente con otros estudios realizados en el Golfo de Tehuantepec y Centroamérica (Bianchi, 1992a) y el Golfo de California (Plascencia-González, 1993).

A gran escala, según las evidencias de alta similitud en el comportamiento faunístico de este estudio con los anteriores, más allá de las diferencias latitudinales, debe existir un acoplamiento entre la dinámica de las asociaciones y los grandes procesos de circulación superficial e interna (Ter Braak, 1987; Longhurst y Pauly, 1987).

Esta característica dinámica puede ser la principal causa de la disruptión entre las dos grandes asociaciones o subsistemas del estudio: peces someros con habilidades competitivas (como mayor tamaño, bajas abundancias y menor movilidad) en ambientes más estables, contra los de profundidades intermedias y profundas más tolerantes a las cambiantes temperaturas y concentraciones de oxígeno (Bianchi y

infralitoral or shallow zone and the intermediate deep shelf. The shallow thermocline has a strong effect of segregation on the diversity of the fish assemblages, which clearly coincides with other studies conducted in the Gulf of Tehuantepec and Central America (Bianchi, 1992a) and the Gulf of California (Plascencia-González, 1993).

Due to the high similarity in faunistic behavior of this study with the previous studies, in spite of the latitudinal differences, the dynamics of the assemblages should be related to the large processes of surface and internal circulation (Ter Braak, 1987; Longhurst and Pauly, 1987).

This dynamic characteristic may be the main cause of the disruption between the two large assemblages or subsystems in the study: shallow fish with competitive habits (such as larger size, low abundance and less mobility) in more stable environments, and those of intermediate and deep depths, which are more tolerant to changes in temperature and oxygen concentrations (Bianchi and Hoisaeter, 1992), have smaller, more hydrodynamic shapes and are quite numerous.

On the other hand, this dynamics may also be responsible for the coexistence; this variation, upon destabilizing the environment, should generate temporary scenarios of isolation that function together to reduce or eliminate the competitive interactions (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Auster, 1988; Safran, 1990). For example, there are reports of scenarios of interference between congeneric species of *Sebastodes* (Larson, 1980; Hallacher and Roberts, 1985) and of coexistence between Pleuronectiformes of the genera *Limanda*, *Pleuronectes* and *Solea* (Safran, 1990), in demersal species of warm and boreal latitudes. From these examples and the pattern of association related to axis 3 of the DCA of the genera *Bothus*, *Scyacium* and *Diplectrum* from the intermediate and deep shelf, it can be assumed that there are conditions of interspecific connection in short-scale environmental stability and/or of coexistence due to the disturbance provoked by the great oceanic dynamics and the resulting mobility of the shallow thermocline. Both conditions may be the result of

Hoisaeter, 1992), más pequeños, de forma más hidrodinámica que los anteriores y bastante numerosos.

Por otro lado, esta dinámica puede ser también la responsable de la coexistencia; esta variación, al desestabilizar el ambiente, debe generar escenarios temporales de aislamiento, que funcionan en concierto para reducir o eliminar las interacciones competitivas (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Auster, 1988; Safran, 1990). Por ejemplo, se han demostrado escenarios de interferencia entre congéneres de *Sebastodes* (Larson, 1980; Hallacher y Roberts, 1985) y de coexistencia entre Pleuronectiformes de los géneros *Limanda*, *Pleuronectes* y *Solea* (Safran, 1990), en especies demersales de latitudes templadas y boreales. A partir de estos ejemplos y según el patrón de asociación relacionado con el eje 3 del DCA de los géneros *Bothus*, *Scyacium* y *Diplectrum* en la plataforma intermedia y profunda, se pueden suponer condiciones de conexión interespecífica en la estabilidad ambiental de corta escala y/o coexistencia por el disturbio provocado por la alta dinámica oceánica y la consecuente movilidad de la termoclinia somera. Ambas condiciones pueden ser producto de escenarios competitivos que, sostenidos a largo plazo, han moldeado la naturaleza de la interacción, que se refleja en la talla pequeña de las poblaciones (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Safran, 1990; Rogers y Pikitch, 1992; Sánchez, 1993; Hamerlinck *et al.*, 1993).

Por otra parte, a pequeña escala, el subsistema somero del área y particularmente las bahías poseen una estratificación más estable; sin embargo, la diversidad de la conformación topográfica y de los sedimentos proporcionan un variado mosaico de recursos alimenticios para los peces que ahí habitan, lo que permite, de acuerdo con los patrones de movilidad y grado de especialización de los mismos, explotar una mayor cantidad de recursos (Whitefield, 1983; Auster, 1988; MacPherson y Duarte, 1991; Grossman, 1992; Hamerlinck *et al.*, 1993).

Desde esta perspectiva de estabilidad ambiental y heterogeneidad espacial, se puede suponer que los grupos presentes en cada subsistema funcionan como unidades tróficamente

competitive scenarios that, when maintained for a long period of time, shape the nature of the interaction. This is reflected in the small size of the populations (Grossman, 1982; Grossman *et al.*, 1982; Safran, 1990; Rogers and Pikitch, 1992; Sánchez, 1993, Hamerlinck *et al.*, 1993).

On the other hand, the small scale, shallow subsystem of the area, particularly the bays, have a more stable stratification; however, the diversity of the topographic conformation and of the sediments provides a wide variety of food for the fish that inhabit the areas which, according to the patterns of mobility and their degree of specialization, permits more resources to be exploited (Whitefield, 1983; Auster, 1988; MacPherson and Duarte, 1991; Grossman, 1992; Hamerlinck *et al.*, 1993).

From the perspective of environmental stability and spatial heterogeneity, it can be assumed that the groups present in each subsystem function as trophically aggregated units (Caddy and Sharp, 1986; Mahon and Smith, 1989; Safran, 1990; Rogers and Pikitch, 1992; Christensen and Pauly, 1995), since within the shallow subsystem, there are two groups of species with similar composition that present overlapping distribution patterns (*Haemulon*, *Haemulopsis*, *Microlepidotus*); members of other families usually occur with them (Bianchi, 1991, 1992a, b).

Since there is an absence of information on feeding, Whitefield (1983) and Hamerlinck *et al.* (1993) indicate that morphological specialization can confirm the separation of groups. Using examples from the area, *Polydactylus approximans* has an active hydrodynamic shape, with sensors (barbs) that detect soft prey and/or prey buried in turbid environments of fine sediments (silt), whereas *Pseudopeneus grandisquamis* has the same shape, but no sensors. These sensors are replaced with a strong dental structure capable of grinding, opening and eating the soft parts of hard-shelled prey that occur in less turbid environments of sand and gravel. The specialization of the buccal anatomy of these species, their complementary distribution and association with some haemulids confirm the separation of niches in the area, which is also indicated by

agregadas (Caddy y Sharp, 1986; Mahon y Smith, 1989; Safran, 1990; Rogers y Pikitch, 1992; Christensen y Pauly, 1995), ya que dentro del subsistema somero, dos grupos de especies, con composición similar, muestran solapamiento en los patrones de distribución (*Haemulon*, *Haemulopsis*, *Microlepidotus*); a éstos generalmente los acompañan miembros de otras familias (Bianchi, 1991, 1992a, b).

Ante la ausencia de detalles sobre la alimentación, Whitefield (1983) y Hamerlinck *et al.* (1993) señalan que las especializaciones morfológicas pueden confirmar la separación de los grupos. Tomando ejemplos del área, *Polydactylus approximans* presenta una forma hidrodinámica activa, con ápexes sensoriales (barbas) para la detección de presas blandas y/o enterradas en ambientes turbios con sedimentos finos (limosos), mientras que *Pseudopeneus grandisquamis*, con la misma forma, carece de los ápexes y en sustitución su estructura dental es fuerte para triturar, abrir y comer partes blandas de presas con caparazón duro presentes en ambientes menos turbios de arena y grava. La especialización de la anatomía bucal de estas especies, la distribución complementaria de las mismas y su asociación con algún hemúlico confirman la separación de nichos en el área, encontrada por otros autores en ambientes similares (Whitefield, 1983; Galzin y Legendre, 1987; Fischer *et al.*, 1995).

## REFERENCIAS

- Acal, D.D. y Arias A. (1990). Evaluación de los recursos demerso-pelágicos vulnerables a redes de arrastre de fondo en el sur del Pacífico de México. Ciencias Marinas, 16(3): 93-129.
- Aguilar-Palomino, B., Mariscal-Romero, J., González-Sansón, G. y Rodríguez-Ibarra, L.E. (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.
- Allen, G.R. and Robertson, R. (1994). Fishes of the Tropical Eastern Pacific. Univ. of Hawaii Press, 380 pp.
- Amezcu-Linares, F. (1996). Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central de México. Inst. Cien. del Mar y Limnol., UNAM. CONABIO. México, DF, 184 pp.
- other authors for similar environments (Whitefield, 1983; Galzin and Legendre, 1987; Fischer *et al.*, 1995).
- English translation by Jennifer Davis.
- Auster, P.J. (1988). A review of present state of understanding of marine fish communities. J. Northwest Atl. Fish. Sci., 8: 67-75.
- Bianchi, G. (1991). Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). Mar. Ecol. Prog. Ser., 73: 121-140.
- Bianchi, G. (1992a). Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope off Angola. Mar. Ecol. Prog. Ser., 81: 101-120.
- Bianchi, G. (1992b). Study of the demersal assemblages of the continental shelf and upper slope off Congo and Gabon, based on the trawl surveys of the R.V. Dr. Fridtjof Nansen. Mar. Ecol. Prog. Ser., 85: 9-23.
- Bianchi, G. and Hoisaeter, T. (1992). Relative merits of using numbers and biomass in fish community studies. Mar. Ecol. Prog. Ser., 85: 25-33.
- Boesch, D.F. (1977). Application of numerical classification in ecological investigations of water pollution. Virginia Institute of Marine Science, Spec. Sci. Rep., 77: 113 pp.
- Briggs, J.C. (1974). Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York, 475 pp.
- Caddy, J.F. and Sharp, G.D. (1986). An ecological framework for marine fishery investigations. FAO Fish. Tech. Paper, 283: 152 pp.
- Calderón-Riveroll, G. y Ness, G.E. (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.
- Christensen, V. and Pauly, D. (eds.) (1995). Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc., 26: 390 pp.
- Filonov, A.E., Monzón, C. y Tereshchenko, I. (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., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E. y Niem, V.H. (1995). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. FAO-CEE-FIS-NORAD, 1813 pp.

- Fogarty, M.J. (1985). Statistical consideration in the design of trawl surveys. FAO Fish. Circ., 786: 21 pp.
- Galzin, R. and Legendre, P. (1987). The fish communities of a coral reef transect. Pac. Sci., 41(1-4): 158-165.
- Gauch, H.G. (1982). Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge Univ. Press, 250 pp.
- González-Sansón, G., Aguilar-Palomino, B., Arciniega-Flores, J., García de Quevedo-Machain, R., Godínez-Domínguez, E., Landa-Jaime, V., Mariscal-Romero, J., Michel-Morfin, J. y Saucedo-Lozano, M. (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 assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. Am. Zool., 19(5): 611-637.
- Grossman, G.D., Moyle, P.B. and Whitaker, J.O. (1982). Stochasticity in structural functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: A test of community theory. Am. Zool., 12(4): 423-434.
- Hallacher, L.E. and Roberts, D.A. (1985). Differential utilization of space and food by the inshore rockfishes (*Scorpaenoides*: *Sebastidae*) of Carmel Bay, California. Environ. Biol. Fishes, 12: 91-110.
- Hamerlinck, O., Hosten, K., Arellano, R.V., Mees, J. and Van Damme, P.A. (1993). The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch delta (South-West Netherlands): Spatial structure. Netherlands J. Aquat. Sci., 27(2-4): 343-358.
- Hendrickx, M. (1995). En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-oriental. FAO-CEE-FIS-NORAD, 1813 pp.
- Hill, M.O. and Gauch, H.G. (1980). Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetation, 42: 47-58.
- Jackson, D.A. and Sommers, K.M. (1991). Putting things in order: the ups and downs of detrended correspondence analysis. Am. Nat., 137(5): 704-712.
- Jongman, R.H., Ter Braak, C.J.F. and Van Tongeren, D.F.R. (1987). Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Pudoc, Wageningen, 299 pp.
- Larson, R.J. (1980). Competition, habitat selection and the bathymetric segregation of two rockfish (*Sebastodes*) species. Ecol. Monogr., 50: 221-234.
- Longhurst, A.R. and Pauly, D. (1987). Ecology of Tropical Oceans. Academic Press, 407 pp.
- Ludwig, J.A. and Reynolds, J.F. (1988). Statistical Ecology: A primer on methods and computing. Wiley-Interscience, 337 pp.
- Mahon, R. and Smith, R.W. (1989). Demersal fish assemblages on the Scotian Shelf Northwest Atlantic: spatial distribution and persistence. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46(1): 134-152.
- MacPherson, E. and Duarte, C.M. (1991). Bathymetric trends in demersal fish size: Is there a general relationship? Mar. Ecol. Prog. Ser., 71: 103-112.
- Pauly, D. (1980). A selection of simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO Fish. Circ., (729): 54 pp.
- Pauly, D. and Murphy, G.I. (eds.) (1982). Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc., 9: 360 pp.
- Pauly, D. and Morgan, G.R. (1987). Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc., 13: 468 pp.
- Pielou, E.C. (1984). The Interpretation of Ecological Data. Wiley, New York, 286 pp.
- Plascencia-González, H.G. (1993). Contribución al conocimiento de las comunidades de peces asociados a los fondos blandos de la plataforma continental del sur de Sinaloa (proyecto SIPCO). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, 200 pp.
- Rogers, J.B. and Pikitch, E.K. (1992). Numerical definition of groundfish assemblages caught off the coasts of Oregon and Washington using commercial fishing strategies. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49(12): 2648-2656.
- Safran, P. (1990). Spatio-temporal variability in the structure of a neustobenthic fish nursery: A descriptive study. Oceanologica Acta, 13(1): 97-106.
- Sánchez, F. (1993). Las comunidades de peces de la plataforma del cantábrico. Publicaciones especiales, Instituto Español de Oceanografía, 12: 137 pp. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Sainsbury, K.J. (1988). The ecological basis of multi-species fisheries, and management of a demersal fishery in tropical Australia. Chapter 14. In: J.A. Gulland (ed.), Fish Population Dynamics. 2nd ed. John Wiley, Chichester, pp. 349-382.

- Sparre, P., Ursin, E. and Venema, S.C. (1989). Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fish. Tech. Paper, 306(1): 337 pp.
- Ter Braak, C.J.F. (1987). Unimodal Models to Relate Species to Environment. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, Netherlands, 150 pp.
- Van der Heiden, A.M. y Findley, L.T. (1987). Lista de los peces marinos del sur de Sinaloa, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., UNAM, 15(2): 209-224.
- Whitefield, A.K. (1983). Factors influencing the utilization of Southern African estuaries by fishes. S. Afr. J. Sci., 79: 362-365.
- Weinberg, K.L. (1994). Rockfish assemblages of the middle shelf and upper slope off Oregon and Washington. Fish. Bull., 92: 620-632.
- Wyrtki, K. (1965). Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull., IX(5): 271-294.
- Yáñez-Arancibia, A. (ed.) (1985). Recursos pesqueros potenciales de México: La pesca acompañante del camarón. Prog. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca, UNAM, México, DF, 748 pp.
- Zar, J.H. (1996). Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey, 662 pp.