



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS



**DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LA  
MACROFAUNA EN EL SEDIMENTO  
SUPERFICIAL DE CUATRO  
LOCALIDADES EN EL  
MAR PROFUNDO  
DEL GOLFO DE MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

PRESENTA:

**SEBASTIÁN DARIÉN CABRERA PERALTA**

DIRECTORA DE TESIS:

**DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES**

2018

Página en blanco

# Dedicatoria

Página en blanco



# Índice

<b>Agradecimientos</b> .....	7
<b>Resumen</b> .....	8
<b>Abstract</b> .....	9
<b>1. Introducción</b> .....	10
<b>2. Área de estudio</b> .....	15
2.1 Geología y geofísica .....	15
2.2 Oceanografía física y química.....	17
2.3 Provincia biogeográfica y biología.....	18
<b>3. Antecedentes</b> .....	21
3.1 Composición, riqueza taxonómica y diversidad.....	22
3.2 Densidad.....	25
3.3 Biomasa.....	26
3.4 Relación de la comunidad de macrofauna con los factores ambientales.....	27
3.5 Distribución horizontal.....	28
3.6 Distribución vertical.....	29
<b>4. Justificación</b> .....	30
<b>5. Hipótesis</b> .....	31
<b>6. Objetivos</b> .....	33
<b>7. Materiales y métodos</b> .....	34
7.1 Trabajo de campo.....	34
7.1.1 Muestreo de los sedimentos.....	34
7.1.2 Muestreo de la columna de agua.....	37
7.2 Trabajo de laboratorio.....	37
7.2.1 Análisis granulométrico.....	37
7.2.2 Análisis elemental del sedimento.....	37
7.2.3 Concentración de clorofila <i>a</i> en el sedimento y en la columna de agua.....	38
7.2.4 Separación de la macrofauna del sedimento.....	39
7.2.5 Obtención del peso húmedo fijado de la macrofauna.....	39
7.3 Trabajo de gabinete.....	39
7.3.1 Cálculo de la riqueza taxonómica y la densidad.....	39
7.3.2 Transformación entre unidades de biomasa.....	40
7.3.3 Cálculo de la diversidad.....	41
7.3.4 Análisis de varianza (ANOVA) .....	42
7.3.5 Análisis de varianza multivariado (MANOVA) .....	42
7.3.6 Asociación de las variables ambientales con las variables biológicas.....	43
<b>8. Resultados</b> .....	44
8.1 Factores ambientales.....	44

8.1.1 Composición granulométrica del sedimento.....	44
8.1.2 Carbono orgánico y nitrógeno en el sedimento.....	46
8.1.3 Clorofila a.....	48
8.2 Distribución vertical de la comunidad de macrofauna.....	49
8.2.1 Composición y riqueza taxonómica.....	49
8.2.2 Diversidad.....	52
8.2.3 Abundancia y densidad.....	55
8.2.4 Biomasa.....	60
8.2.5 Relación de la estructura biológica con los factores ambientales.....	66
<b>9. Discusión.....</b>	<b>71</b>
9.1 Composición, riqueza taxonómica y diversidad.....	71
9.2 Abundancia y densidad.....	75
9.3 Biomasa.....	76
9.4 Factores ambientales que estructuran a la comunidad.....	77
9.4.1 Factores bióticos.....	77
9.4.2 Factores abióticos.....	80
9.4.3 Características fisiográficas e hidrodinámicas del golfo de México.....	83
<b>10. Conclusiones.....</b>	<b>87</b>
<b>11. Referencias.....</b>	<b>88</b>
<b>Apéndice A.....</b>	<b>100</b>
<b>Apéndice B.....</b>	<b>105</b>
<b>Apéndice C.....</b>	<b>111</b>

# Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

Al Laboratorio Nacional Buques Oceanográficos CONACyT

A las Campañas SIGSBEE financiadas por:

la Coordinación de la Investigación Científica

CONACyT

PAPIIT

A la tripulación de B/O Justo Sierra

.....

# Resumen

La macrofauna de mar profundo, como parte del bentos, juega un papel importante dentro de los ecosistemas, principalmente en los ciclos de nutrientes. Por esto, al ser el golfo de México un gran ecosistema marino, es de interés conocer la biota que contribuye a los procesos que lo sustentan, principalmente por ser una reserva importante de hidrocarburos. El presente estudio describe la distribución vertical de la riqueza taxonómica, diversidad, abundancia y biomasa de la macrofauna *sensu lato* en tres estratos (0-2, 2.1-5 y 5.1-10 cm) del sedimento superficial en un sitio del talud continental inferior y en tres sitios de la planicie abisal de Sigsbee. También, se evaluó la relación de las variables biológicas con las características del sedimento (%C<sub>org</sub>, %N, tamaño de grano, clorofila *a*) y con la producción en superficie (clorofila *a* en la zona eufótica), y se discutió el papel de la fisiografía e hidrodinámica del golfo de México sobre la estructura de la comunidad de macrofauna. Las muestras para el estudio se colectaron a bordo del B/O Justo Sierra durante la campaña oceanográfica SIGSBEE 14 en mayo del año 2011. En total, se separaron del sedimento 308 organismos, clasificados en 20 grandes grupos taxonómicos y 203 morfoespecies. Nematoda, Polychaeta y Harpacticoida fueron los taxones con la mayor contribución al número total de morfoespecies y a la abundancia total de los cuatro sitios. Polychaeta, Bryozoa e Isopoda contribuyeron con la mayor parte de la biomasa registrada en el estudio. La riqueza taxonómica, la diversidad y la densidad tendieron a disminuir con la profundidad del sedimento, no así la biomasa, que no presentó un patrón general. Los valores promedio de densidad entre sitios y estratos oscilaron entre 2641.97±2064.74 a 222.82±121.90 inds./m<sup>2</sup>, mientras los valores promedio de biomasa variaron de 23.55±31.07 a 0.24±0.05 mg C<sub>org</sub>/m<sup>2</sup>. El análisis de varianza univariado (ANOVA) mostró diferencias significativas entre sitios y estratos para la riqueza taxonómica y la densidad, y únicamente entre sitios para la biomasa. El análisis de varianza multivariado (MANOVA) arrojó diferencias significativas entre sitios y estratos del sedimento para la abundancia, y una interacción entre sitios y estratos para la biomasa. Los análisis de redundancia (RDA) mostraron una asociación baja entre los pigmentos cloroplásticos en el sedimento, el carbono orgánico, las arenas y las arcillas con la abundancia y la biomasa. Las diferencias fisiográficas y los procesos hidrodinámicos de la cuenca del golfo de México determinan la variabilidad en la estructura de la comunidad de los distintos sitios estudiados.

# Abstract

Formatted: English (US)

Deep-sea macrofauna, as a part of the benthos, plays an important role inside ecosystems, mostly in regard to nutrients cycles. Thus, being Gulf of Mexico a large marine ecosystem, it is of interest to know the biota contributing to processes that sustain the Gulf, mainly because it is an important hydrocarbon reservoir. This study describes the vertical distribution of taxonomic richness, diversity, abundance and biomass of macrofauna *sensu lato* in three layers (0-2, 2.1-5 y 5.1-10 cm) of surface sediment in one site on lower continental slope and in three sites on Sigsbee Abyssal Plain. Also, the association between biological variables, sediment characteristics (%C<sub>org</sub>, %N, grain size, chloroplast pigments) and the primary production in surface water (chlorophyll a in euphotic zone) was evaluated, in addition to role of Gulf of Mexico physiography and hydrodynamics upon community structure. The samples were collected on board R/V Justo Sierra during oceanographic campaign SIGSBEE 14 on May 2011. In total, 308 organisms were sorted from sediment, classified in 20 high taxonomic groups and 203 morphospecies. Nematoda, Polychaeta and Harpacticoida were the taxa with a higher contribution to total number of morphospecies and abundance in the four sites. Polychaeta, Bryozoa and Isopoda contribute with the most to total biomass in the study. Taxonomic richness, diversity and density tend to decrease with sediment depth, not in this way biomass, that it shows any general pattern. Mean density values among sites and sediment layers range from 2641.97±2064.74 to 222.82±121.90 inds./m<sup>2</sup>, and mean biomass values range from 23.55±31.07 to 0.24±0.05 mg C<sub>org</sub>/m<sup>2</sup>. Univariate variance analysis (ANOVA) show significant differences among sites and sediment layers to taxonomic richness and density, and only among sites to biomass. Multivariate variance analysis (MANOVA) also show significant differences in abundance among sites and layers, and a significant interaction among sites and layers for biomass. Redundancy analysis (RDA) show an association between chloroplast pigments in sediment, organic carbon, sand, and clay with abundance and biomass. Physiographic differences and hydrodynamic processes define variability in community structure among distinct study sites.

# 1

## Introducción

La ecología de comunidades o sinecología es una subdisciplina de la ecología que permite conocer la estructura de las comunidades biológicas. Una comunidad biológica está conformada por un conjunto de especies que interactúan directa o indirectamente en un área geográfica y un tiempo determinados. El estudio de las comunidades es importante para entender las relaciones entre las especies y los procesos de los ecosistemas de la Tierra. Existen dos visiones acerca de la comunidad biológica. El concepto holístico propone que las comunidades son entidades bien delimitadas y claramente definidas, donde las especies presentan estrechas relaciones entre sí (Clements, 1916). El concepto individualista propone que las comunidades no son unidades integradas claramente definidas, sino que forman parte de un continuo que se delimita de manera arbitraria, donde las especies presentan respuestas independientes al ambiente (Gleason, 1926). Aunque estos dos conceptos de comunidad son totalmente opuestos, en la actualidad se toman elementos de ambos puntos de vista para el entendimiento de las comunidades biológicas (Smith y Smith, 2001).

Todas las comunidades poseen una estructura particular. Esta estructura se encuentra definida por ciertos atributos o propiedades que solo cobran sentido con referencia al conjunto (Smith y Smith, 2007). De acuerdo con Smith y Smith (2001, 2007), en una comunidad se puede distinguir una estructura biológica y una estructura física. La estructura biológica se refiere a las propiedades relacionadas con el conjunto de especies que conforma una comunidad, tales como su número, su diversidad y sus interacciones, mientras que la estructura física se refiere a la conformación espacial de las especies dentro de la comunidad, en la cual influyen factores bióticos y abióticos. Dentro de la estructura física, se puede distinguir una estructura o distribución vertical y una estructura o distribución horizontal. La distribución vertical se refiere a la diferenciación en capas de una comunidad, mientras que la distribución horizontal se refiere al cambio espacial de las especies a lo largo del terreno de una comunidad. Por otro lado, cabe mencionar que la estructura de una comunidad también cambia a lo largo del tiempo, un proceso conocido como sucesión.

Generalmente, no se estudia una comunidad completa, sino un subsistema de especies, donde existen relaciones taxonómicas, de repuesta al ambiente o en el aprovechamiento de recursos (Smith y Smith, 2007). En el caso de las comunidades bentónicas, se pueden distinguir cuatro subsistemas de especies que en la literatura se consideran como comunidades propias: la megafauna, la macrofauna, la meiofauna y la microfauna. Estos grupos de bentos están definidos de acuerdo con su tamaño. La megafauna comprende a organismos que son fácilmente visibles sobre el fondo y que quedan capturados en fotografías del mismo. El resto de los grupos se clasifica de acuerdo con el tamaño mínimo que deben tener los organismos para quedar retenidos en la abertura de malla de un tamiz. Estos tamaños mínimos son variables de acuerdo con cada autor y se muestran en la Tabla 1. Esta división por tamaños no es del todo artificial, pues hay evidencia de que naturalmente existe una separación del bentos por tamaños con características ecológicas propias (Schwinghamer, 1981; Warwick, 1984, Sharma et al., 2011).

**Tabla 1.1.** Clasificación de los organismos bentónicos de acuerdo con su tamaño mínimo para quedar retenidos en la abertura de malla de un tamiz.

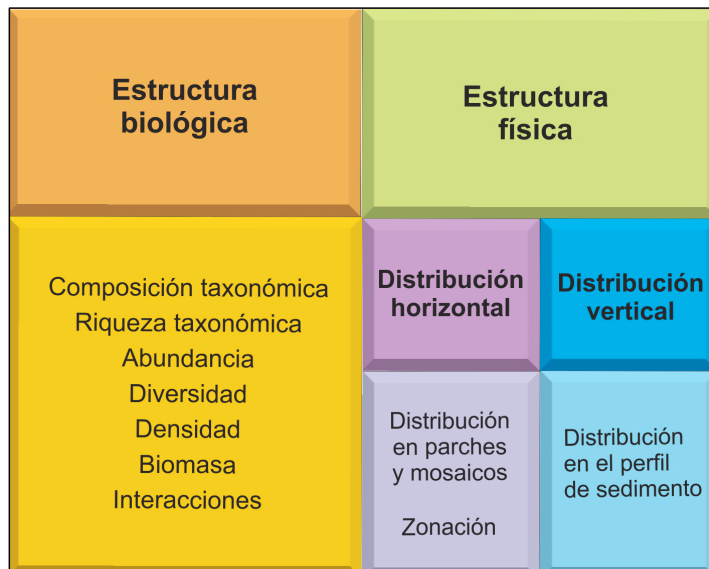
Categoría	Tamaño	Autor
Megafauna	Visible sobre el suelo marino en fotografías del fondo	Barhem et al., 1967 Hessler y Jumars, 1974 Rowe y Menzies, 1969 Grassle et al., 1975 Rice et al., 1982
Macrofauna	>1 mm, >1 mg >0.42 mm >0.5 mm >0.297 mm >0.25 mm >0.120mm	Mare, 1942 Sanders et al., 1965, etc. Frankenberg y Menzies, 1968 Hessler y Jumars, 1974 Khrpounoff et al., 1980 Paul y Menzies, 1974
Meiofauna	>0.1 mm, 0.05-0.001 mg/organismo >0.03-0.06 mm., excluyendo macrofauna	Mare, 1942 Hulings y Gray, 1971
Microfauna	<0.04 mm	Burnett, 1978

Formatted: English (US)

*Nota:* Adaptado de *The sea: Deep sea biology*, (p. 100), por G.T. Rowe (ed.), 1983, Nueva York, EE.UU: John Wiley & Sons.

El grupo bentónico de interés en este estudio es la macrofauna. Este grupo, junto con la meiofauna, es el componente más numeroso y diverso del bentos de mar profundo, con una riqueza de especies no esperada en un ambiente con pocas

entradas de nutrientes (Gage & Tyler, 1991). La composición de la macrofauna varía poco a lo largo de los océanos del mundo, y se pueden encontrar casi todos los phyla de animales descritos (Gage & Tyler, 1991). Los copépodos, ostrácodos y nemátodos son excluidos tradicionalmente de la macrofauna de mar profundo y son considerados parte de la meiofauna (Gage et al., 2002), no obstante, pueden ser retenidos por los tamices usados generalmente para separar macrofauna. Si se considera a estos tres grupos de invertebrados como parte de la macrofauna, esta se denomina *sensu lato*, si no, se denomina macrofauna *sensu stricto* (Gage et al., 2002). Sin embargo, esta distinción taxonómica podría no ser adecuada, pues, por ejemplo, se ha observado que en el mar profundo se puede distinguir una comunidad macrofaunal y una comunidad meiofaunal de nemátodos, donde cada una posee un espectro de tamaño corporal y una estructura particulares (Sharma y Bluhm, 2010; Sharma et al., 2011).



**Figura 1.1.** Estructura de una comunidad de macrofauna de mar profundo basada en la clasificación de la estructura de una comunidad de Smith y Smith (2001, 2007).

Las especies de macrofauna son organismos intersticiales, esto es, que viven entre los granos de sedimento. Sus adaptaciones consisten en la modificación del plan corporal, que se ha simplificado o se ha vuelto vermiforme —lo que les permite un



mejor movimiento entre los granos de sedimento, además de facilitar su ingesta de materia orgánica—, y en el desarrollo de estructuras de adhesión a las partículas del sedimento, como moco, ventosas y ganchos (Levinton, 2013). Además, la macrofauna del mar profundo es de talla reducida debido a la escasez y baja calidad del alimento a esas profundidades (Gage y Tyler, 1991).

La estructura de una comunidad de macrofauna de mar profundo puede abordarse desde la clasificación de Smith y Smith (2001, 2007) (Figura 1). Así, la estructura biológica de una comunidad de macrofauna está dada por la composición de especies, la riqueza de taxonómica, la abundancia, la diversidad, la biomasa y las interacciones entre especies. Por otra parte, la estructura física está definida por la distribución en el espacio de los componentes de la estructura biológica. Los factores que influyen en la distribución de estos componentes son de dos tipos: bióticos y abióticos (Smith y Smith, 2001, 2007). De acuerdo con Giere (2009), el conjunto de factores bióticos comprende desde la materia orgánica muerta y estructuras biogénicas, hasta agregados de mucosa, plancton sedimentado, bacterias y otros organismos vivos. Por otra parte, los factores abióticos incluyen a la fisiografía (tamaño y forma de las partículas, porosidad) y a las variables fisicoquímicas (p.e oxígeno, azufre, pH) de los sedimentos (Giere, 2009). La estructura física también está compuesta de una distribución vertical y horizontal. La distribución vertical de una comunidad de macrofauna está definida por la disposición espacial de los organismos en el perfil del sedimento, mientras que la distribución horizontal puede distinguirse en el agrupamiento de la macrofauna en parches, mosaicos o en patrones de zonación a mayor escala. Además, las comunidades de macrofauna no varían únicamente en el espacio sino también en el tiempo. Esta variación temporal, o sucesión, es el resultado de la respuesta de la comunidad a la estacionalidad del arribo de alimento al fondo marino, que depende de la estacionalidad de la producción primaria en la superficie (Morrissey et al., 2018).

Se ha observado que, en general, la mayoría de la macrofauna de sedimentos blandos se encuentra agregada en la superficie de estos, específicamente, en los primeros 5 cm (Josefson, 1989), y que las variables biológicas, como la abundancia y la biomasa, tienden a decrecer hacia las capas más profundas de los mismos (p.e Jumars, 1978; Shirayama y Horikoshi, 1982; Flach y Heip, 1996). Esta segregación vertical se puede atribuir a la influencia de factores abióticos en los sedimentos, como el tamaño de grano, la porosidad, la compactación, la saturación de agua y la concentración de oxígeno (Giere, 2009), que limitan la penetración de la fauna hacia capas más profundas. Sin embargo, de todos los factores abióticos, el oxígeno es el factor más importante, ya que determina las condiciones del hábitat en el sedimento, y la distribución de la fauna puede ser correlacionada con el suministro de oxígeno en el agua intersticial (Giere, 2009). Los factores bióticos también pueden influir en la distribución vertical de la fauna, como la bioturbación

(Giere, 2009; Levinton, 2013) y las interacciones competitivas (Jumars y Eckman, 1986).

Los organismos de macrofauna juegan un papel relevante en los procesos de los ecosistemas. Un primer rol es determinar de manera directa e indirecta el destino de la materia orgánica que llega a los sedimentos y cómo éste es enterrado (Flach y Heip, 1996). Así, se encargan de consumir la materia orgánica particulada que se encuentra en la columna de agua cercana a los sedimentos o la depositada en estos (Snelgrove, 1997). A su vez, estos organismos fragmentan los restos de materia orgánica y permiten una colonización más rápida por parte de los microbios (Levinton, 2013). Por otra parte, contribuyen a depositar los contaminantes en los sedimentos a partir de la bioturbación, o pueden consumirlos y metabolizarlos, lo que disminuye su concentración en la columna de agua, aunque, a partir de entonces, se integran a la red trófica (Snelgrove, 1997). En el golfo de México, la bioturbación provocada por la macrofauna está relacionada con la incorporación de isótopos de Pu y Pb dentro del sedimento (Yeaguer et al., 2004). Además, esta bioturbación permite la oxigenación de los sedimentos, proceso que regula los ciclos de nutrientes en los océanos (Aller, 1983), como los del nitrógeno, carbono y azufre, ya que el oxígeno determina la tasa a la que ocurren las reacciones en los sedimentos (Giblin, et al., 1995). Otro papel importante de los organismos de macrofauna es que pueden ser indicadores de perturbaciones ambientales, como los derrames de petróleo (Washburn et al., 2016).

# 2

## Área de estudio

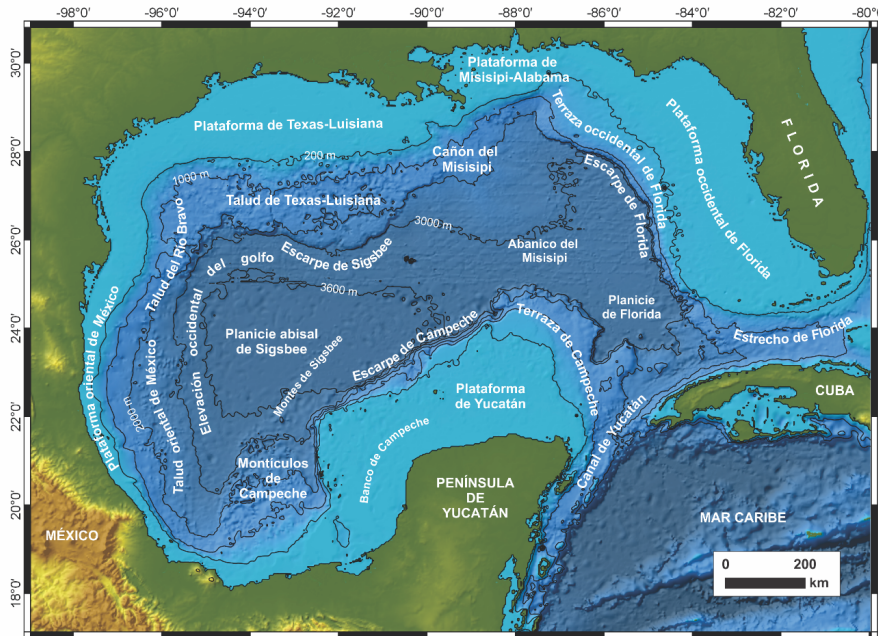
El golfo de México es una cuenca semicerrada comunicada al este con el océano Atlántico por el estrecho de Florida y al suroeste con el mar Caribe por el canal de Yucatán (Monreal-Gómez, et al., 2004). Se localiza entre 18° y 30° N, y 82 y 98° W, en una zona de transición entre clima tropical y subtropical (Lara-Lara et al., 2008). Se encuentra delimitado al sur y al occidente por los estados mexicanos de Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Tabasco, Veracruz y Tamaulipas; al norte por los estados norteamericanos de Texas, Luisiana, Misisipi, Alabama y Florida, y al oriente por la isla de Cuba. Cuenta con un área aproximada de 1 507 639 km<sup>2</sup>, con un volumen de 2 434 000 km<sup>3</sup> y con una profundidad promedio de 1615 m (Lara-Lara et al., 2008).

### 2.1 Geología y geofísica

El evento que precedió a la formación del actual golfo de México se remonta al Triásico Tardío, hace unos 230 millones de años, con fragmentación del supercontinente Pangea a lo largo de los montes Apalaches (Burke et al., 2003) y la separación de la placa de Norteamérica de Gondwana. Posterior a este evento, el bloque de Yucatán se desprendió de Norteamérica, hace 160 millones de años, y rotó hacia el sureste un total de 42° en contra de las manecillas del reloj, lo que condujo a la formación de la cuenca (Bird et al, 2011). Una vez formada, la cuenca comenzó un proceso de subsidencia en la parte central, debido al enfriamiento del piso oceánico y a los depósitos acumulados en los márgenes del recién formado golfo (Salvador, 1991).

La fisiografía actual del golfo de México es el resultado de varios procesos que contribuyeron al origen de la cuenca, como la expansión de piso oceánico, la subsidencia de la cuenca, el desarrollo de plataformas carbonatadas, los cambios en el nivel del mar, el diapirismo salino, los hundimientos gravitacionales y los flujos

de densidad (Bryant et al., 1991). Estos procesos han moldeado dos grandes provincias fisiográficas o geológicas en los márgenes del golfo de México: una provincia terrígena al oeste y una provincia carbonatada al este y al sur (Balsam y Beeson, 2003; Garrison y Martin, 1973; Uchupi, 1975). Además de estas dos grandes provincias, se pueden distinguir distintas subprovincias batimétricas y fisiográficas de acuerdo con Bryant et al. (1991) (Figura 2.1).



**Figura 2.1.** Algunas de las principales subprovincias fisiográficas del golfo de México de acuerdo con Bryant et al. (1991).

En cuanto a la composición sedimentaria, existen siete clases de sedimentos en el golfo de México (Balsam y Beeson, 2003): fangos calcáreos, arenas calcáreas, arcillas calcáreas, marga, arenas de cuarzo, limos terrígenos y arcillas terrígenas. Todos estos sedimentos siguen cuatro rutas principales desde el continente hasta su depósito en la cuenca del golfo, además de una quinta ruta no bien definida originada en el río Bravo que no se extiende hacia las profundidades del golfo (Ellwood et al., 2006).

La tectónica salina es un fenómeno característico del golfo de México. Los depósitos de sal existentes en el norte y en el sur, y la presión de los sedimentos acumulados

por millones de años sobre éstos (Antoine y Bryant, 1969) permiten la formación de estructuras halocinéticas, como los domos salinos y los diapiros. Estas estructuras son producidas por la acumulación y desplazamiento de las rocas salinas plásticas que levantan (domos salinos) o perforan (diapiros) las rocas suprayacentes hacia la superficie (Del Valle de Lersundi, 1987).

El golfo de México es una región rica en reservas de hidrocarburos, como el petróleo y el gas natural. Se ha reportado la presencia de hidratos de gas, de infiltraciones de hidrocarburos (Boswell et al., 2012; Brooks et al., 1986; MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016) y de depósitos y vulcanismo de asfalto (MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016).

El talud continental oriental de México se localiza en la región occidental del golfo de México. Esta subprovincia se caracteriza por la presencia de las cordilleras mexicanas, estructuras consistentes en series de pliegues paralelos y subparalelos a la línea de costa con una extensión, de norte a sur, de 500 km y una altura promedio de 500 m sobre el fondo (Bryant et al., 1991). Hacia la parte superior del talud, las cordilleras están cubiertas por capas de depósitos sedimentarios, mientras que, con dirección al talud inferior, las cordilleras cambian su pliegues abruptos y estrechos por ondulaciones suaves que indican la transición hacia la planicie abisal (Garrison y Martin, 1973).

La planicie abisal de Sigsbee se encuentra en el sector central-occidental del golfo de México. La planicie está comprendida entre 22° y 25° N, y 90° y 95° W (Figura 3.1), posee una longitud de 450 km y una anchura de 290 km, con un área de 103 600 km<sup>2</sup> (Bryant et al., 1991). La planicie abisal de Sigsbee es la región más profunda de la cuenca del golfo de México, con una profundidad máxima cercana a los 3700 m (Garrison y Martin, 1973). Esta subprovincia es una de las superficies más planas de la Tierra (Bryant et al., 1991) y las únicas irregularidades presentes en ella son los montículos de Sigsbee, estructuras diapíricas con alturas de 100 a 200 m sobre el fondo marino y más de 10 km de diámetro (Uchupi, 1975). La planicie abisal está formada por una capa de más de 9 km de sedimentos (Bryant et al., 1991), en su mayor parte por marga compuesta por sedimentos pelágicos carbonatados, con predominio de foraminíferos y cocolitos, y arcilla terrígena proveniente principalmente del río Misisipi, no obstante, hacia la parte occidental comienza el predominio de las arcillas calcáreas y terrígenas (Balsam y Beeson, 2003).

## **2.2 Oceanografía física y química**

El golfo de México es considerado oligotrófico y su productividad depende de la interacción costera de procesos terrestres y marinos, a su vez dependientes de

procesos climáticos, meteorológicos e hidrológicos (Lara-Lara et al., 2008). Por ejemplo, las tormentas tropicales, la frontogénesis y los giros ciclónicos y anticiclónicos favorecen la mezcla de las aguas y la producción primaria en el golfo de México (García-Villalobos y Escobar-Briones, 2007). Esta producción es sincrónica en todo el golfo de México, con los valores más altos de diciembre a febrero, y los más bajos de mayo a julio (Müller-Karger et al., 1991). Para la zona profunda del golfo de México, solo un pequeño porcentaje del total del carbono orgánico producido en la superficie alcanza los sedimentos, reportado en 1.5% para el mar abierto (como se cita en Seiter et al, 2004). El porcentaje de carbono orgánico promedio detectado en el sedimento superficial para profundidades abisales en el golfo de México es de 0.94% (García-Villalobos y Escobar-Briones, 2007).

La circulación superficial del golfo de México se origina por las aguas que penetran desde el mar Caribe a través el canal de Yucatán. Estas aguas forman la corriente de mayor importancia en el golfo, la corriente del Lazo, cuya variabilidad domina la circulación de la cuenca (Candela et al., 2002). Esta corriente ingresa por el canal de Yucatán y sale por el estrecho de Florida, donde se convierte en la corriente de Florida y posteriormente en la corriente del Golfo (Wilkinson et al., 2009).

De la corriente del Lazo se desprenden giros anticiclónicos (que circulan en el sentido de las manecillas del reloj) que viajan hacia el oeste y que provocan el ingreso, la dilución y la dispersión de las principales masas de agua del golfo (Vidal-Llorandi et al., 2003). De los giros anticiclónicos se derivan cuatro giros ciclónicos (que circulan en sentido contrario al de las manecillas del reloj), donde tres se presentan en las plataformas continentales de Texas-Luisiana, del oeste Florida y de la bahía de Campeche, y el cuarto se presenta al noreste de la laguna de Tamiahua, al norte de Veracruz (Vázquez de la Cerda, 2004).

En el golfo de México se pueden reconocer siete masas de agua (Vidal et al., 1990): Agua Común del Golfo (GCW), Agua Subtropical Subyacente (SUW), Agua de los 18° del Mar de los Sargazos, Agua Central del Atlántico Tropical (TACW), Agua Antártica Intermedia (AAIW), Agua Profunda del Atlántico Norte (NADW) y Mezcla de Agua Intermedia del Caribe con la porción superior del NADW. Las cuatro primeras masas de agua se ubican en la capa cálida superior (0 a 500m) y las tres restantes pertenecen a la capa fría inferior (500 a 3 650 m). La NADW es la masa de agua más profunda del golfo de México, registrada a profundidades de 1 500 a 3 600 m, y es la que se encuentra en contacto con el talud continental oriental y la planicie abisal de Sigsbee. Esta masa de agua cuenta con una salinidad promedio de 34.973, una temperatura media de 4.04 °C y una concentración promedio de oxígeno de 5.0 mL/L (Vidal et al., 1990).

### 2.3 Provincia biogeográfica y biología

El golfo de México es considerado un gran ecosistema marino y, como tal, provee distintos servicios ecosistémicos (Yoskowitz et al., 2010), divididos en las categorías de soporte, regulación, provisión y culturales, según la clasificación de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (Committee on the Effects of the *Deepwater Horizon* Mississippi Canyon-252 Oil Spill on Ecosystem Services in the Gulf of Mexico, 2013) (Tabla 2.1). Estos servicios ecosistémicos, por definición, otorgan beneficios a la humanidad y diversas especies dependen también de ellos.

**Tabla 2.1** Servicios ecosistémicos del golfo de México

Servicios de provisión	Servicios de regulación	Servicios culturales
Provisión de aire	Atenuación de la contaminación	Estéticos y existenciales
Cantidad de agua	Calidad de agua	Espirituales e históricos
Alimento	Regulación de gases	Educación y ciencia
Materias primas	Regulación del clima	Oportunidades recreacionales
Recursos medicinales	Atenuación de riesgos	
Recursos ornamentales		
Servicios de soporte		
Balance de nutrientes		
Balance hidrológico		
Interacciones biológicas		
Balance del suelo y de los sedimentos		

*Nota:* Adaptado de *An ecosystem services approach to assessing the impacts of the Deepwater Horizon oil spill in the Gulf of México*, por Committee on the Effects of the *Deepwater Horizon* Mississippi Canyon-252 Oil Spill on Ecosystem Services in the Gulf of Mexico, 2013, EE.UU: The National Academies Press, p. 104.

Formatted: English (US)

Como ecosistema, el golfo de México alberga una gran complejidad de hábitats y una alta biodiversidad (Ellis et al., 2011). Comprende diversas comunidades biológicas, como manglares, mantos de pastos marinos, arrecifes de ostras, arrecifes coralinos, montículos profundos del coral *Lophelia*, sistemas deltaicos, lagunas costeras, estuarios, marismas de sal, brazos de ríos, arrecifes de serpulidos (Wilkinson et al., 2009) y comunidades bentónicas basadas en quimiosíntesis asociadas a infiltraciones frías (Kennicutt et al., 1985; MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016). También es un sitio importante de anidación de tortugas (Márquez-M., 2004), el hábitat de mamíferos marinos (Ortega-Ortiz et al., 2004) y una zona importante para las rutas migratorias de aves, ya que en el golfo confluyen

las cuatro rutas migratorias de Norteamérica (Gallardo del Ángel et al, 2004). El golfo de México alberga cerca de 15 419 especies distribuidas en 40 phyla, de las cuales 1511 especies están reportadas como endémicas (Felder et al., 2009). Del total de especies registradas, los crustáceos ocupan el primer lugar, con 2579 especies, mientras que el segundo lugar pertenece a los moluscos, con 2455 especies. El tercer sitio corresponde a los vertebrados, con 1975 especies, de las cuales 1541 son de peces, 395 especies son de aves, 9 son de reptiles y 30 son de mamíferos marinos.

Para algunas regiones profundas del golfo de México, existen reportes una alta diversidad de especies de bentos. Para el megabentos se han reportado 63 especies de corales del orden Scleractinia (Cairns et al., 1993), entre las que se encuentran *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* y especies de gorgonias, antipatarios y corales bambú (Schroeder et al., 2005). En las comunidades basadas en quimosíntesis, existen reportes de diversas especies de peces, gusanos vestimentíferos, bivalvos, gastrópodos, carideos, hidrozooos, equinodermos, anémonas, corales, esponjas y galatéidos (Kennicutt et al., 1985; MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016). En la planicie abisal, se conoce que la riqueza de especies es similar a la reconocida en la plataforma continental, aunque no la composición de especies y la talla de los organismos, que tiende a ser menor (Escobar-Briones, 2004). No obstante, no se tiene aún una estimación de especies para las zonas más profundas del golfo, aunque los diversos estudios del bentos muestran que los grupos más abundantes son

Una división biogeográfica sobre el golfo de México, que incluye las zonas profundas, forma parte de la clasificación de Ecorregiones marinas de América del norte (Wilkinson et al., 2009), que divide al golfo de México en dos ecorregiones norte y sur con base en la diferencia de temperatura superficial del agua en invierno. Longhurst (2006) también propone una clasificación biogeográfica para el golfo de México donde considera a este y al norte del mar Caribe como una sola provincia, denominada provincia caribeña, debido a la circulación oceánica tan integrada que existe entre estos dos mares. Esta provincia se encuentra definida principalmente por la variación estacional de los vientos alisios en la región. Sutton et al. (2017) proponen un sistema de clasificación biogeográfica de la zona mesopelágica a nivel mundial, basado en patrones de distribución de especies y datos ambientales. Para el golfo de México, proponen una sola ecorregión dentro del bioma de los vientos alisios. Otra clasificación es la de Global Open Oceans Seabed (GOODS), que incluye provincias béntonicas divididas de acuerdo con la profundidad en batiales, abisales y hadales, además de provincias en sitios con ventilas hidrotermales. En esta clasificación, el golfo de México se encuentra en la provincia del Atlántico norte para las zonas batial y abisal.



# 3

## Antecedentes

Los estudios pioneros acerca del bentos del mar profundo del golfo de México se realizaron por investigadores estadounidenses. Destacan las expediciones de reportadas por Pequegnat et al. (1983) en los años sesenta a bordo del B/O Alaminos y los trabajos de Rowe y colaboradores en los setenta (Rowe y Menzel, 1971; Rowe, Polloni y Horner, 1974). Fue hasta la década de los noventa cuando las instituciones nacionales se involucraron en estas investigaciones (Escobar-Briones, 2004). Desde entonces, han continuado las contribuciones al conocimiento de las comunidades bentónicas del mar profundo del golfo por parte de instituciones nacionales y estadounidenses, en ocasiones con colaboración de instituciones internacionales.

Específicamente, la macrofauna de la zona abisal (que se considera aquí como el conjunto de la planicie abisal de Sigsbee, la zona del abanico del Mississippi, y la planicie abisal de Florida) se consideró por primera vez por Rowe y Menzel (1971) en su estudio comparativo sobre los mejores estimadores de la biomasa. Luego, Rowe et al. (1974) utilizaron los valores de densidad y biomasa de la macrofauna de la zona abisal para compararlos con valores de densidad y biomasa de profundidades similares en el Atlántico Norte. Más tarde, Kennedy (1976) identificó zonas faunísticas en el talud oriental de México y en la planicie abisal de Sigsbee, basadas en la composición de especies de la macrofauna del mar profundo del golfo. Después, Pequegnat et al. (1983) consideraron a la macrofauna (sólo poliquetos y moluscos) en su delimitación de asociaciones faunísticas, basada principalmente en megafauna, desde la plataforma continental hasta la planicie abisal de Sigsbee, en la zona norte del golfo de México.

A partir de entonces, se han publicado otros estudios que, si bien tienen enfoques distintos, describen la estructura de la comunidad de macrofauna de las zonas profundas del golfo de México. De estos estudios, los que consideran a la

macrofauna de la planicie abisal de Sigsbee y el talud occidental de México toman en cuenta algunos o varios elementos de la estructura de la comunidad, como la composición taxonómica, la riqueza taxonómica, la diversidad, la abundancia, la densidad y la biomasa. Algunos también consideran la distribución horizontal de la macrofauna y los patrones de zonación (véase Apéndice A).

### 3.1 Composición, riqueza taxonómica y diversidad

La complejidad de identificar a nivel de especie a los organismos de macrofauna conlleva a que la gran mayoría de autores reporte categorías taxonómicas altas, por arriba de suborden, generalmente. En conjunto, los estudios que consideran a la riqueza taxonómica reportan 18 phyla en total para la zona abisal (Tabla 3.1). Los phyla presentes en todos los estudios son Arthropoda, Annelida y Mollusca, además de Nematoda para los estudios de macrofauna *sensu lato*. El mayor número de taxones para la zona abisal lo reportaron Plaza (2006) y Arredondo (2012), con 17 phyla. Por otra parte, Wei (2006) menciona a tres especies de bivalvos, una especie de poliqueto y una especie de isópodo como claves para la diferenciación de la zona abisal de otras zonas del margen continental de norte del golfo de México; también, menciona que las especies de la porción norte de la zona abisal son de distribución amplia.

La riqueza taxonómica en la zona abisal es baja con respecto a los márgenes continentales de golfo de México (Haendrich, 2008; Muñoz, 2001; Pérez, 2005; Salas, 2005). Cuatro estudios reportan valores bajos de riqueza taxonómica en un estrecho intervalo de 3 734 a 3 740 m de profundidad (Guarneros, 2014; Martínez, 2007; Plaza, 2006; Velázquez, 2005). Por otro lado, Hernández (1999), en su estudio a lo largo de un gradiente de profundidad desde la plataforma continental hasta la planicie abisal de Sigsbee, encontró que la mayor riqueza taxonómica se presentó en ésta última a profundidades de 3 700 y 3 760 m. Plaza (2006) determinó que la zona de la planicie abisal de Sigsbee que presenta los valores más bajos de riqueza taxonómica es la región central, y que las zonas cercanas a los escarpes presentan los valores de riqueza taxonómica más altos de toda la planicie. Martínez (2007) observó que en la cima de un domo salino, en los montes de Sigsbee, la riqueza taxonómica es menor con respecto a la riqueza encontrada en localidades ubicadas en las inmediaciones del domo.

En cuanto al talud continental oriental de México, los estudios, en conjunto, reportan un menor número de phyla con respecto a la zona abisal (13 taxones; Tabla 3.2), principalmente por la menor cantidad de estudios y sitios de muestreo, sin embargo, se han observado valores altos de riqueza taxonómica en localidades de esta región. También, estacionalmente, se han detectado cambios en la composición taxonómica de la macrofauna para el talud continental oriental (Salcedo et al., 2017). Hernández (1999) y Salas (2005) reportaron valores altos de riqueza taxonómica en el talud continental medio, a 1 231 y 1 651 m, respectivamente,

aunque Hernández (1999) también reporta una riqueza taxonómica baja en el talud inferior, a 2 220 m. Por otra parte, Pérez (2005) registró los valores más altos de riqueza taxonómica en sitios del talud continental superior (600 m) e inferior (2 500 m). Además, en el estudio de Rodríguez (2000), se encontró una riqueza taxonómica alta en la transición del reborde continental al talud superior (302 a 600 m).

**Tabla 3.1** Phyla reportados por los estudios que consideran a la composición y riqueza taxonómica de la zona abisal del golfo de México.

	Hernández (1999)	Muñiz (2001)	Rowe et al. (2002)	Salas (2005)	Pérez (2005)	Velázquez (2005)	Plaza (2006)	Wei (2006)	Martínez (2007)	Haendrich (2008)	Arredondo (2012)	Guarneros (2014)
Profundidad (m)	3700-3760	3020-3200	3600	3780-3975	3660	3710-3740	3305-3759	2954-3732	3651-3740	3526-3732	3305-3759	3433-3761
Tamiz (mm)	1.0, 0.5, 0.25	1.0, 0.5, 0.25	1.0, 0.25	0.3, 0.25	1.0, 0.5, 0.25	1.0, 0.5, 0.25	0.25	0.3	0.25	–	0.25	0.25
Phylum												
Arthropoda	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Annelida	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Bryozoa	•			•			•		•		•	•
Chordata							•		•		•	
Cnidaria	•			•			•		•		•	•
Echinodermata	•			•			•				•	
Gastrotrichia												•
Hemichordata							•				•	
Kinorhyncha							•				•	
Mollusca	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Nematoda	•	•	•	•	•	•	•		•		•	•
Nemertea							•				•	
Phoronida							•				•	•
Platyhelminthes							•		•		•	
Porifera	•			•			•		•		•	•
Priapula				•			•		•		•	
Sipuncula	•			•			•		•		•	
Sarcomastigophora <sup>a</sup>					•	•	•				•	
<b>Total</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>17</b>	<b>3</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>17</b>	<b>8</b>

<sup>a</sup> Phylum de protozoarios considerado por otros autores como meiofauna.

**Tabla 3.2** Phyla reportados por los estudios que consideran a la composición y riqueza taxonómica del talud oriental de México.

	Hernández (1999)	Rodríguez (2000)	Pérez (2005)	Salas (2005)	Salcedo (2017)
<b>Profundidad (m)</b>	1231-2620	302-2230	600-2500	1103-1733	50-2600
<b>Tamiz (mm)</b>	1.0,0.5,0.25	1.0, 0.5,0.25	1.0,0.5,0.25	0.3, 0.25	0.25
<b>Phylum</b>					
Annelida	•	•	•	•	•
Arthropoda	•	•	•	•	•
Bryozoa	•			•	
Cnidaria	•				
Echinodermata	•				
Kinorryncha					•
Mollusca	•	•	•	•	
Nematoda	•	•	•	•	•
Nemertea					•
Porifera	•			•	
Priapula					•
Sarcomastigophora <sup>a</sup>			•		
Sipuncula	•	•		•	•
<b>Total</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>7</b>

<sup>a</sup> Phylum de protozoarios considerado por otros autores como meiofauna

Por las razones mencionadas anteriormente, el conocimiento sobre la diversidad de especies en la zona abisal y el talud continental oriental de México es reducido, y solamente un estudio considera este aspecto de la estructura de la comunidad en la zona abisal (Wei, 2006), Otro estudio (Velázquez, 2005), también considera la diversidad en la zona abisal, pero al nivel de grandes grupos taxonómicos. Wei (2006) calculó la diversidad alfa, beta y gamma para el norte del golfo de México, incluida la zona abisal, donde, ésta última, con respecto a otras zonas del norte del golfo de México, esta presentó los valores de diversidad alfa y gamma más bajos, y un valor de diversidad beta elevado. Velázquez (2005) evaluó la diversidad a 3 710, 3 720 y 3 740 metros de profundidad, y obtuvo los mayores valores en la profundidad intermedia.

Asimismo, se han reportado la dominancia y la rareza de ciertos taxones con base en la abundancia y frecuencia de ocurrencia. Los grupos dominantes para el talud continental y la zona abisal registrados son poliquetos, nemátodos, copépodos, tanaidáceos, isópodos, ostrácodos (Salas, 2005; Hernández, 1999), anfípodos, sipuncúlidos, leptostracos, bivalvos, briozoos (Hernández, 1999) y moluscos en general (Salas, 2005).

### 3.2 Densidad

La densidad en la zona abisal presenta valores bajos con respecto a otras regiones del golfo de México (Pérez, 2005; Salas, 2005; Wei, 2006; Wei, et al. 2012) y con respecto a zonas de profundidades similares en el Atlántico Norte (Rowe, et al., 1974). Por otra parte, se ha visto que no existen diferencias significativas entre el reborde continental, el talud continental y la planicie abisal del sector occidental del golfo (Hernández, 1999). Los valores más bajos de densidad se han reportado en el centro de la planicie abisal de Sigsbee, además de una variación de los valores abundancia entre latitudes (Plaza, 2006). La densidad presenta valores promedio más elevados por casi 2 veces en el norte de la planicie abisal de Sigsbee que en el sur, y en la región este que en la región oeste, sin embargo, no hay diferencias significativas (Rabiela, 2006). Otros estudios, sin embargo, señalan que los valores de densidad entre diferentes sitios de la zona abisal no presentan diferencias significativas (Guarneros, 2014; Hernández, 1999; Martínez, 2007; Velazquez, 2005). En el tiempo, la densidad presenta un patrón sinusoidal en la planicie abisal de Sigsbee, donde, entre 1997 y 2004, los valores más elevados se observaron en 1999 y los más bajos, por 5 veces, en 2002, en los sitios de monitoreo permanente evaluados en el largo plazo (Rabiela, 2006).

El grupo de los poliquetos se reporta como el más denso en la zona abisal por diversos autores (Guarneros, 2014; Muñiz, 2001; Pérez, 2005; Rowe et al., 2002; Salas, 2005). Los nemátodos, los artrópodos (Guarneros, 2014; Muñiz, 2001; Pérez, 2005; Rowe et al., 2002; Salas, 2005) y los moluscos (Pérez, 2005; Rowe et al., 2002) se reportan como los siguientes grupos más densos. Otro estudio registra a los nemátodos como el grupo dominante en abundancia, en general, para la zona abisal, seguido de los foraminíferos, los poliquetos, los copépodos, los oligoquetos y los bivalvos (Plaza, 2006). Al noroeste de la planicie abisal de Sigsbee, se encontró que los artrópodos son el taxón más denso con respecto a otros taxones (Hernández, 1999). Por otra parte, al suroeste de la planicie, los nemátodos contribuyeron con la mayor densidad, seguidos de los poliquetos (Velázquez, 2005). En la zona de los montes de Sigsbee, los nemátodos se registraron como el grupo más denso, y, por debajo de ellos, se hallan los copépodos y los poliquetos (Martínez, 2007). Además, si se toma en cuenta a los foraminíferos —no considerados convencionalmente como parte de la macrofauna— estos pueden llegar a presentar densidades mayores que los metazoarios (Pérez, 2005).

Para el talud continental oriental de México, algunos estudios reportan a la clase Polychaeta como la dominante en densidad, seguida de los phyla Nematoda y Arthropoda (Pérez, 2005; Salas, 2005). Hernández (1999), señala que los nemátodos son el grupo dominante, seguido de Polychaeta y Arthropoda, mientras que (Rodríguez, 2000) menciona que Arthropoda es el grupo más denso, junto con Annelida y Nematoda. Además, si se considera a los foraminíferos, estos presentan

la mayor desnidad, por arriba de los nemátodos y poliquetos (Pérez, 2005). De manera estacional, los nemátodos se reportan como dominantes en verano, mientras que los poliquetos se reportaron como dominantes en invierno (Salcedo et al., 2017).

### 3.3 Biomasa

Se han reportado valores bajos de biomasa en la zona abisal con respecto a otras zonas del golfo de México (Muñiz, 2001; Pérez, 2005; Rowe y Menzel, 1971; Rowe, et al., 1974; Salas, 2005; Wei, 2006, Wei et al. 2012), y con respecto a otras cuencas (Rowe y Menzel, 1971), además, la biomasa es diez veces menor que en profundidades similares en el Atlántico Norte (Rowe et al., 1974). Asimismo, la biomasa de la macrofauna es, en general, menor que la biomasa de la meiofauna por debajo de los 2 km de profundidad, pero cerca de un orden de magnitud mayor que la biomasa de la megafauna en todas las profundidades (Rowe et al., 2008). Por otro lado, se ha observado que la biomasa en la parte noroccidental de la planicie abisal de Sigsbee puede ser ligeramente más alta que en el talud continental adyacente (Hernández, 1999). El domo salino, en los montes de Sigsbee, presenta el valor más bajo de biomasa con respecto a otros puntos cercanos, sin embargo, las diferencias no son significativas (Martínez, 2007). El valor promedio de la biomasa en el talud continental superior puede llegar a ser menor que en la planicie abisal si se toman en cuenta los foraminíferos, de lo contrario, la zona abisal presenta el valor más bajo de biomasa (Pérez, 2005). En la zona se reconocen, con base en la similitud de los valores de biomasa, una región al este y otra al oeste (Arredondo, 2012). La biomasa de la región occidental de la zona abisal es 6 veces mayor que en la región oriental (Rowe y Menzel, 1971). Los sitios con valores más altos de biomasa se encuentran adyacentes a los escarpes de Sigsbee y de Campeche, a los montes de Sigsbee y de Campeche, y al cañón de Campeche (Arredondo, 2012).

De manera general, se reporta a los phyla Annelida, Arthropoda y Porifera como los grupos dominantes en biomasa para la zona abisal, principalmente en los sectores suroeste y noreste (Arredondo, 2012). En la zona noroccidental de la planicie abisal de Sigsbee, los artrópodos contribuyen con la mayor biomasa, seguidos de los poliquetos y los nemátodos (Hernández, 1999). En la parte suroeste de la planicie, los poliquetos son dominantes junto con nemátodos (Muñiz, 2001; Velázquez, 2005), copépodos (Muñiz, 2001) y bivalvos (Velázquez, 2005). En la zona occidental, los anélidos, moluscos, artrópodos (Pérez, 2005; Salas, 2005) y nemátodos (Pérez, 2005) contribuyen de manera importante a la biomasa. Los artrópodos, poliquetos y bivalvos aportan la mayor biomasa en el centro de la planicie abisal de Sigsbee (Guarneros, 2014).

La biomasa para el talud continental oriental de México tiene registros de valores altos en su porción inferior (Pérez, 2005). El grupo taxonómico con mayor aporte a la biomasa para esta provincia es Polychaeta (Hernández, 1999; Salas, 2005), seguido de Nematoda y Arthropoda (Hernández, 1999) o de Mollusca y Arthropoda (Salas, 2005). El phylum Arthropoda también es reportado como el taxón con mayor aporte a la biomasa, con los phyla Annelida y Nematoda como los siguientes grupos con mayor contribución (Pérez, 2005; Rodríguez, 2000).

### **3.4 Relación de la comunidad de macrofauna con los factores ambientales**

La profundidad está correlacionada con los componentes de la estructura de la comunidad de macrofauna y con su distribución en la zona profunda del golfo de México. De manera general, la riqueza taxonómica (Muñiz, 2001; Pérez, 2005), la densidad (Hernández, 1999; Muñiz, 2001; Pérez, 2005; Rabiela, 2006; Rodríguez, 2000; Rowe et al, 1974; Salas, 2005; Wei, 2006; Wei et al, 2012) y la biomasa (Hernández, 1999; Muñiz, 2001; Rowe y Menzel, 1971; Rowe et al, 1974; Velázquez, 2005; Wei, 2006; Wei et al, 2010; Wei, et al, 2012) decrecen con el aumento de la profundidad. La biomasa (Rowe y Menzel, 1971; Rowe et al, 1974; Rowe et al., 2008; Wei, 2006; Wei et al, 2010, 2012) y la abundancia (Rowe et al, 1974; Wei, 2006; Wei et al, 2010, 2012) disminuyen de forma logarítmica con el incremento de la profundidad. Este decremento es directamente proporcional al decremento de la producción primaria de la superficie y al transporte de materia orgánica al fondo de la cuenca (Rowe et al, 1974). Los valores de diversidad beta aumentan con la profundidad, mientras el número esperado de especies tiene una relación cuadrática con la profundidad, donde tiene un máximo en profundidades intermedias y declina hasta profundidades abisales (Wei, 2006; Wei et al, 2012).

Los factores ambientales de alimento (clorofila *a*, carbono orgánico particulado, biomasa de la meiofauna), hábitat (tamaño de grano), contaminación y ubicación (profundidad, latitud, longitud) presentan una correlación con la riqueza de especies y tienen una influencia distinta para cada grupo taxonómico (Haendrich, et al, 2008). De igual forma, el porcentaje de carbono, el de nitrógeno, la proporción de C:N (Guarneros, 2014; Plaza, 2006) y la clorofila *a* en los sedimentos (Guarneros, 2014) tienen efectos de manera distinta para diferentes taxones.

Rowe y Menzel (1971) no lograron relacionar a la biomasa y a las fuentes de carbono. Además, los autores se dieron cuenta de que la cantidad de carbono orgánico en la región oeste de la zona abisal aparentemente es mucho menor que la cantidad de carbono al este de la misma, condición inversa a los valores observados de biomasa. Otros estudios reportan una correlación positiva entre el carbono



orgánico en los sedimentos y la densidad y la biomasa (Arredondo, 2012; Muñiz, 2001; Velázquez, 2005).

En cuanto al nitrógeno en el sedimento, se ha observado que presenta una correlación positiva con la riqueza taxonómica (Salas, 2005), mientras que con la densidad y la biomasa presenta una correlación negativa (Velázquez, 2005).

La concentración de clorofila *a* en la columna de agua muestra una correlación positiva con la biomasa (Arredondo, 2012). La concentración de clorofila *a* en la zona eufótica se relaciona de forma directa con la densidad y la biomasa (Hernández, 1999), mientras que la concentración de este pigmento a 3500 m de profundidad se relaciona de manera baja e inversa con la densidad (Plaza, 2006). En los sedimentos, el aumento de la concentración de clorofila *a* está relacionado con un incremento de la densidad y la biomasa. (Muñiz, 2001).

Se ha descrito que a menor concentración de oxígeno disuelto en el agua de fondo, la densidad y la biomasa disminuyen (Hernández, 1999). La temperatura se correlaciona directamente con la riqueza taxonómica (Salas, 2005), la abundancia (Muñiz, 2001) la densidad (Hernández, 2001; Muñiz, 2001; Salas, 2005) y la biomasa (Hernández, 1999). Además, se ha observado que la densidad disminuye con el incremento de la salinidad (Salas, 2005).

La densidad y la biomasa tuvieron correlaciones positivas y altas con la proporción de arenas y limos (Velázquez, 2005). La biomasa con conteo de foraminíferos tuvo una correlación positiva con el limo grueso (Pérez, 2005). Por otra parte, la riqueza de especies y la densidad muestran correlaciones bajas con los limos gruesos (Plaza, 2006). También, se ha observado que la densidad presenta una correlación positiva con las arenas y una correlación negativa con los limos (Martínez, 2007). Salcedo et al. (2017) reporta una correlación baja de la macrofauna con el porcentaje de arenas.

Las estructuras fisiográficas tienen influencia en las variables biológicas de la comunidad. Se ha reportado, por ejemplo, que los montes de Sigsbee influyen sobre la biomasa (Arredondo, 2012), y que los domos salinos tienen una influencia en la distribución de los organismos a partir de la variación de los factores ambientales, como el contenido de carbono orgánico, la proporción de C:N y la concentración de clorofila *a* de la columna de agua del fondo (Martínez, 2007).

### **3.5 Distribución horizontal**

Pequegnat et al. (1983) proponen una zonación batimétrica en el norte del golfo de México para la megafauna y algunos taxones de macrofauna, a la cual han seguido

las de Kennedy (1976) y Wei (2006) basadas en la macrofauna. Por otra parte, Wei et al. (2012) modelaron la distribución de la biomasa para todo el golfo de México del año 2000 al 2010.

La zona abisal se ha dividido en este (Sigsbee) y oeste (abanico del Mississippi y planicie abisal de Florida), con base en los valores de biomasa (Arredondo, 2012; Guarneros, 2014; Rowe y Menzel, 1971) lo cual es consistente con las propuestas hidrográficas. Asimismo, en la planicie abisal de Sigsbee se ha descrito una variación espacial de la densidad entre las regiones norte, sur, este y oeste (Rabiela, 2006), junto con una variación latitudinal y una variación asociada con los escarpes para que se refleja en la riqueza de especies y la densidad, además de cuatro sectores diferenciados por la composición taxonómica (Plaza, 2006). Además, en los domos salinos, de forma similar que en los montes submarinos, se pueden reconocer patrones de zonación causados por la influencia hidrográfica (Martínez, 2007).

### **3.6 Distribución vertical**

La distribución vertical de la macrofauna en el sedimento superficial no se ha descrito para el mar profundo del golfo de México. Únicamente se ha descrito para la meiofauna asociada al volcán de asfalto Chapopote (Guzmán, 2015). En otras regiones del mundo se han realizado estudios que describen la distribución vertical de la macrofauna en los sedimentos del mar profundo, por ejemplo, Jumars (1978) en la fosa de San Diego, Pacífico Norte; Shirayama y Horikoshi (1982) en la Bahía de Suruga, Pacífico noroccidental; Blake (1994) en cabo Lookout, Atlántico noroccidental; Flach y Heip, (1996) en el área de Gobar Spur, Atlántico nororiental; Witte, (2000) en el mar Árabe, océano Índico; Galéron et al. (2001) en la planicie abisal Porcupine, Atlántico nororiental y Flach et al. (2002) en el margen continental ibérico y el área de Goban Spur, Atlántico nororiental.

# 4

## Justificación

El presente trabajo analiza y describe la estructura de la comunidad de macrofauna *sensu lato* del mar profundo del golfo de México con énfasis en su distribución vertical en el sedimento superficial. La investigación forma parte del proyecto ecológico a largo plazo “Factores que definen la variabilidad de la diversidad biológica y biomasa béntica en el mar profundo del golfo de México” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Este estudio se sustenta en:

- El rol de las comunidades de macrofauna en los procesos ecosistémicos.
- El golfo de México como un ecosistema de gran biodiversidad y proveedor de servicios ecosistémicos.
- El papel de los organismos de macrofauna en la incorporación de la materia orgánica dentro de los sedimentos.
- La contribución al conocimiento de la diversidad biológica del mar profundo del golfo de México.
- Los fondos marinos profundos del golfo de México como localidades de reserva y futura extracción de hidrocarburos.
- El papel de los organismos de macrofauna como indicadores de perturbaciones ambientales.

La toma de decisiones para el manejo y la conservación del golfo de México requiere de conocimiento científico. Este conocimiento contribuye a las líneas base acerca del bentos del golfo de México y será útil en el manejo de este gran ecosistema marino, principalmente en lo concerniente a la explotación de hidrocarburos en los fondos marinos de la cuenca.

# 5

## Hipótesis

En este estudio se plantearon las siguientes preguntas de investigación e hipótesis:

**¿Se puede distinguir algún patrón general en la distribución vertical para la macrofauna del mar profundo del golfo de México?**

**Si es así, ¿cuál es ese patrón?**

H<sub>i</sub>: Se distinguirá un patrón general de disminución con el aumento de la profundidad dentro del sedimento en los valores de riqueza taxonómica, diversidad, abundancia y biomasa de la macrofauna.

H<sub>0</sub>: No se distinguirá ningún patrón general de disminución con el aumento de la profundidad dentro del sedimento en los valores de riqueza taxonómica, diversidad, abundancia y biomasa de la macrofauna.

H<sub>a</sub>: Se distinguirá un patrón general distinto al de disminución con el aumento de la profundidad del sedimento en los valores de la riqueza taxonómica, diversidad, abundancia y biomasa de la macrofauna.

**¿Existe una asociación entre los factores ambientales y la estructura de la comunidad de macrofauna?**

H<sub>i</sub>: Se observará una asociación entre los factores ambientales y la comunidad de macrofauna.

H<sub>0</sub>: No se observará ninguna una asociación entre los factores ambientales y la comunidad de macrofauna.

**¿Las características fisiográficas e hidrodinámicas de la cuenca influyen en el sedimento superficial y, por lo tanto, en la estructura de la comunidad de macrofauna en cada localidad?**

H<sub>i</sub>: Las características fisiográficas e hidrodinámicas tienen influencia sobre las características del sedimento superficial y, por lo tanto, en la estructura de la comunidad de macrofauna.

H<sub>0</sub>: Las características fisiográficas e hidrodinámicas no tienen ninguna influencia sobre las características del sedimento superficial y, por ende, tampoco en la estructura de la comunidad de macrofauna.

# 6

## Objetivos

### 4.1 Objetivo general

Describir la distribución vertical de la macrofauna en los primeros 10 cm del sedimento superficial de tres localidades de la planicie abisal de Sigsbee y en una localidad del talud continental oriental de México.

### 4.2 Objetivos particulares

- Caracterizar el hábitat de la macrofauna con base en los factores ambientales.
- Describir la estructura biológica de la comunidad de macrofauna para cada sitio de estudio y estrato del sedimento: composición taxonómica, riqueza taxonómica, diversidad, abundancia y biomasa.
- Observar si existe una asociación entre los factores ambientales con los componentes de la estructura biológica de la macrofauna.
- Explicar las diferencias entre los sitios de estudio con base en las características fisiográficas e hidrodinámicas de la cuenca del golfo de México.

# 7

## Materiales y métodos

### 7.1. Trabajo de campo

El muestreo se llevó a cabo durante la campaña oceanográfica SIGSBEE 14, a bordo del B/O Justo Sierra, en los últimos días del mes de mayo del año 2011. Se colectaron muestras de sedimento superficial y de la columna de agua en la región inferior del talud oriental de México, a 2 855 metros de profundidad, y en tres sitios de la planicie abisal de Sigsbee, con profundidades entre 3 600 y más de 3 700 m (Tabla 7.1, Figura 7.1). Los cuatro sitios de muestreo recibieron los nombres de Estación 1, Estación 2 y Estación 3 en la planicie abisal, y de Prueba 1 en el talud continental. A partir de ahora en el texto, por brevedad, los sitios se denominarán como E1, E2, E3 y P1, respectivamente.

**Tabla 7.1.** Sitios de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

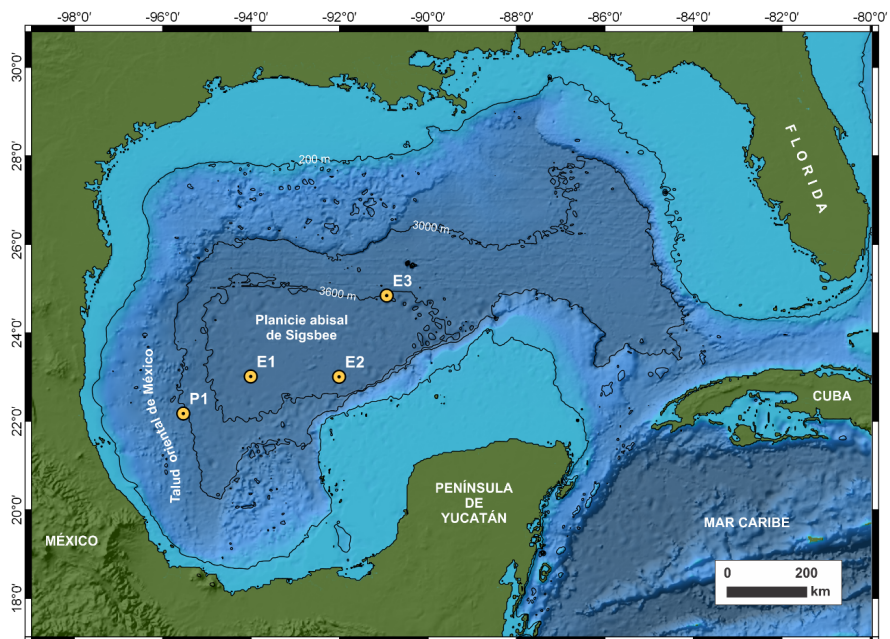
Subprovincia	Síto	Latitud N	Longitud O	Profundidad (m)
Planicie abisal de Sigsbee	Estación 1	23°00'50.257"	94°00'36.696"	3 740
	Estación 2	23°00'23.456"	92°00'42.715"	3 736
	Estación 3	24°50'32.550"	90°56'07.030"	3 625
Talud oriental de México	Prueba 1	22°09'95.282"	95°32'02.449"	2 855

#### 7.1.1 Muestreo de los sedimentos

Las muestras de sedimento superficial se colectaron en los cuatro sitios para la obtención de organismos de macrofauna y para realizar análisis de tamaño de grano, composición elemental (C, N), y pigmentos degradados depositados en el sedimento, aquí referido como concentración de clorofila *a*. La colecta de las muestras se llevó a cabo con un nucleador múltiple marca Oktopus con capacidad para 12 núcleos (Figura 7.2). Cada tubo del nucleador múltiple presentó una

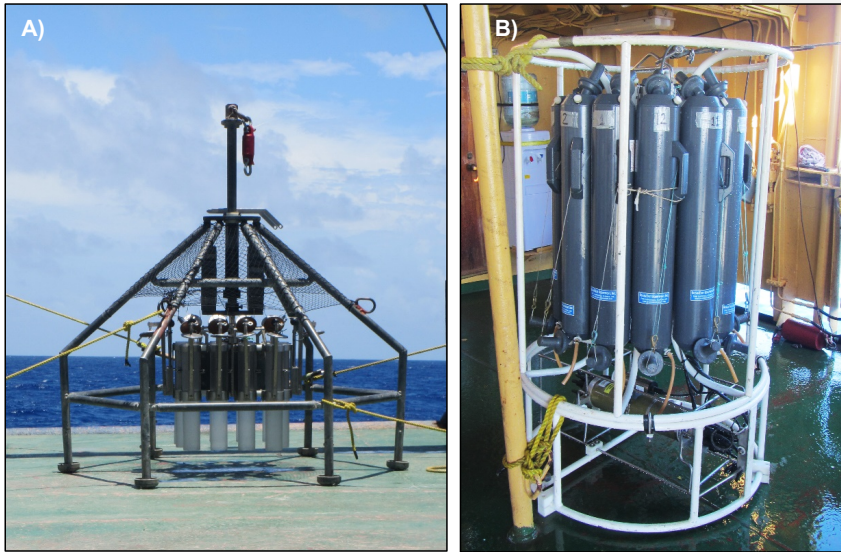
longitud de 80 cm y un diámetro interno de 10 cm. Para las muestras de macrofauna, se colectaron cuatro réplicas de sedimento en los tres sitios de la planicie abisal, y tres réplicas para el sitio en el talud continental. De cada réplica, se utilizó solamente la porción que comprende a los 10 primeros centímetros del núcleo de sedimento, ya que es una profundidad a la que, de acuerdo con estudios de distribución vertical en otras regiones del mundo, todavía es probable encontrar fauna. Esta porción se seccionó, utilizando una regla y dos espátulas metálicas, en tres estratos: el estrato 1, de 0 a 1 cm; el estrato 2, de 1.1 a 5 cm; y el estrato 3, de 5.1 a 10 cm. Cada estrato se depositó en un frasco de plástico con etanol al 96%, previamente enfriado a 4°C, se mezcló bien para que todo el sedimento quedara impregnado y fijado, y se le añadió colorante de rosa de Bengala para teñir a los organismos que hubieran estado vivos en el sedimento. Posteriormente, las submuestras de los tres estratos del sedimento se tamizaron a través de una malla con una abertura de 0.25 mm. El sedimento y los organismos retenidos por la malla se colocaron en frascos de plástico y se fijaron con etanol al 70%, con adición de colorante rosa de Bengala.





**Figura 7.1.** Sitios de muestreo de la campaña SIGSBEE 14.

En el caso de las réplicas destinadas a los análisis de factores ambientales, se colectó una réplica para el análisis elemental en todos los sitios, excepto en el sitio E2, donde se colectaron dos réplicas. Las muestras para los análisis granulométrico y de clorofila *a* contaron con una réplica para los sitios E1 y E3, y con dos réplicas para los sitios P1 y E2. En cada réplica destinada al análisis elemental y al análisis de tamaño de grano, se utilizaron jeringas sin punta de 30 mL, marcadas con tres divisiones, una por estrato, para colectar las submuestras de los tres estratos del sedimento, mientras que, en las réplicas para el análisis de clorofila *a*, se utilizaron jeringas sin punta de 10 mL, y solamente se tomó una submuestra de 1 mL para el estrato 1. Cada submuestra colectada se almacenó en un tubo de centrifuga. Únicamente, los tubos de las submuestras para el análisis de clorofila *a* se envolvieron con papel aluminio. Finalmente, todas la submuestras, a excepción de las de tamaño de grano, se congelaron a  $-20^{\circ}\text{C}$  para su análisis posterior.



**Figura 7.2.** Equipos de muestreo utilizados en la campaña SIGSBEE 14. A) nucleador múltiple para el muestreo de sedimentos del fondo marino. B) *Rosette* de botellas Niskin y sonda CTD (debajo de las botellas) para el muestreo y medición de las variables fisicoquímicas de la columna de agua.

### 7.1.2 Muestreo de la columna de agua

Las muestras de la columna de agua se colectaron mediante una *rosette* de 12 botellas Niskin (Figura 7.2) a cinco profundidades diferentes: capa de mezcla, techo de la termoclina, máximo profundo de clorofila, base de la termoclina y ~100 m sobre el fondo. Las variables fisicoquímicas profundidad, conductividad, oxígeno disuelto, temperatura y fluorescencia se midieron de manera continua con la sonda CTD que va anexa a la *rosette*, cuyo registro es continuo a lo largo de la columna de agua hasta alrededor de los 100 m sobre el fondo. Además, se utilizó un perfilador de fluorescencia Biospherical PNF300 A para medir, entre otras variables, la concentración de clorofila *a* en la zona eufótica.

El agua colectada en cada una de las botellas Niskin se vació en contenedores de plástico para su filtrado. Se filtraron de 4.45 a 16.5 L de agua por cada muestra de

agua, dependiendo de cada botella, a través de un filtro tipo GF-F de 47 mm con un poro nominal de 0.7  $\mu\text{m}$  para la obtención de clorofila a en la columna de agua. Los filtros obtenidos se envolvieron en papel aluminio y se congelaron a  $-20^{\circ}\text{C}$ .

## **7.2 Trabajo de laboratorio**

### **7.2.1 Análisis granulométrico del sedimento**

El análisis se realizó en el Laboratorio de Sedimentología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Se analizaron 5g de sedimento disueltos en agua por cada réplica en un equipo Beckman Coulter, modelo LS 230. El análisis consistió en la medición del tamaño de las partículas del sedimento por el método de difracción láser. En este método, un haz de luz láser atravesó las partículas y con base en la difracción del láser, el equipo de análisis obtuvo automáticamente la distribución de los tamaños de partículas, dentro de un intervalo de 0.04 a 2000  $\mu\text{m}$ . Para determinar el tipo de grano con base en el tamaño de la partícula, se utilizó la escala de Wentworth, que, por convención, se transforma a la escala phi ( $\phi$ ) (Gray y Elliot, 2009; Tabla 7.2). Posteriormente, se usó el esquema de clasificación de Shepard (USGS, 2013) para clasificar a los sedimentos con base en las proporciones del tamaño de grano.

### **7.2.2 Análisis elemental del sedimento**

El análisis se llevó a cabo en el Laboratorio de Análisis Elemental de la Facultad de Química de la UNAM mediante la técnica de análisis elemental por combustión. Esta técnica permite determinar el contenido de azufre, carbono, hidrógeno y nitrógeno de una muestra. Las submuestras destinadas al análisis fueron previamente aciduladas con ácido clorhídrico 0.5 N para remover el carbono inorgánico, además, fueron desecadas a  $60^{\circ}\text{C}$ , pesadas y trituradas en un mortero. Se analizaron 5 g de sedimento por cada réplica en un analizador elemental Perkin Elmer, modelo PE2400. El método consistió en introducir las muestras en el reactor de oxidación/reducción del equipo, con temperaturas de  $975^{\circ}\text{C}$  para el reactor de oxidación y de  $501^{\circ}\text{C}$  para el reactor de reducción. Para esto, se empleó oxígeno para la combustión, y helio como un gas de arrastre. Los componentes de la muestra se transformaron en los gases  $\text{SO}_2$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  y  $\text{N}_2$  que, después de la reducción, se separaron en una columna y se analizaron con un detector de conductividad térmica altamente sensible. Finalmente, se calculó el porcentaje de cada elemento orgánico (C y N) con base en el peso de la muestra y en los compuestos de calibración cistina, acetanilida y ácido sulfámico.

**Tabla 7.2.** Clasificación de los sedimentos de acuerdo con las escalas Wentworth y phi ( $\phi$ )

Descripción del sedimento	Límite inferior Escala Wentworth (mm)	Límite inferior Escala phi $\phi$ ( $-\log_2$ mm)
<b>Arena media</b>	0.50	1
<b>Arena fina</b>	0.25	2
<b>Arena muy fina</b>	0.125	3
<b>Limo</b>	0.0625	4
<b>Arcilla</b>	<0.0039	>8-14

Nota: Adaptado de *Ecology of marine sediments*, por J.S. Gray y M. Elliot, 2009, Nueva York, EE.UU: Oxford University Press, p.24.

### 7.2.3 Concentración de clorofila *a* en el sedimento y en la columna de agua

La concentración de clorofila *a* en la columna de agua y en el sedimento se determinó en el laboratorio del Programa de Investigación en Limnología Tropical, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, con base en la metodología propuesta por Arar y Collins (1997). Los filtros con los pigmentos de la filtración de agua se maceraron, y sus fragmentos se colocaron en tubos de centrifuga con acetona al 90%. En el caso de las submuestras de sedimento éstas únicamente se colocaron en tubos de centrifuga con acetona al 90%. Todos los tubos se refrigeraron por 24 horas. Posteriormente, los tubos se centrifugaron a 17 000 rpm por 15 minutos. Después de la centrifugación, se determinó la concentración de clorofila del sobrenadante por triplicado con un fluorómetro de mesa Turner modelo TD 10-AU. Finalmente, para calcular la concentración de clorofila *a* en cada una de las muestras de sedimento y de la columna de agua, se utilizó la Ecuación 7.1:

$$C = \frac{(c - b)sd}{V} \quad \text{Ecuación 7.1}$$

Donde la concentración de clorofila total en la muestra, *C*, se calcula con base en las lecturas para el fluorómetro con el promedio *c* de las *n* lecturas del sobrenadante, del blanco *b*, el volumen *s* del sobrenadante, el factor de dilución *d* del sobrenadante y el volumen total *V* de la muestra filtrada o, en el caso del sedimento, el volumen *V* del sedimento colectado.

### 7.2.4 Separación de la macrofauna del sedimento

La macrofauna se separó del sedimento manualmente utilizando un microscopio estereoscópico. Se separaron todos los organismos metazoarios encontrados en el sedimento, incluyendo nemátodos, ostrácodos y copépodos harpacticoides, es decir, macrofauna *sensu lato*. Los organismos separados se fotografiaron y se identificaron a la categoría taxonómica más baja posible de acuerdo con la clasificación de Brusca, et al. (2016) y del World register of Marine Species

(WoRMS). Finalmente, los especímenes se colocaron en viales de vidrio con etanol al 70%. Después, con base en las fotografías de los individuos, los organismos se clasificaron en morfoespecies de acuerdo con su similitud morfológica.

### **7.2.5 Obtención del peso húmedo fijado de la macrofauna**

Para la estimación de la biomasa, todos los organismos se pesaron por grandes grupos taxonómicos en una microbalanza Mettler Toledo, modelo MX5, con una precisión de  $\pm 0.001$  mg. Antes de pesar, en el caso de los moluscos bivalvos, se removió la concha y solamente se determinó el peso del tejido blando en los ejemplares más grandes. Además, previamente al pesaje, los organismos se depositaron en glicerina, el mismo líquido en el que se pesaron, para prevenir que, aunque pasan previamente por papel absorbente, quedara algún residuo de alcohol que después alterara la estabilidad de la balanza. Se utilizó glicerina porque evita que los organismos se dessequen mientras se pesan, no se evapora como el agua o el alcohol, y permite que la balanza permanezca más estable. Después de ser incluidos un momento en glicerina, los especímenes se colocaron brevemente en un trozo de papel absorbente, solamente para quitar el exceso de líquido de éstos. Luego, los organismos se depositaron en una pequeña tapa de tubo de microcentrífuga con unas gotas de glicerina, previamente colocada en la balanza y tarada, y se registró el peso, expresado en miligramos de peso húmedo fijado.

## **7.3 Trabajo de gabinete**

### **7.3.1 Cálculo de la riqueza taxonómica y de la densidad**

Debido a que los taxones identificados al nivel más bajo posible pertenecen a distintas categorías taxonómicas, no es posible obtener la riqueza taxonómica con ellos. Por tanto, la riqueza taxonómica se obtuvo a través de una tabla de presencia/ausencia de las morfoespecies identificadas por cada grupo taxonómico. Con esto, se calculó la riqueza taxonómica total y promedio por cada grupo taxonómico y estrato del sedimento de cada sitio de muestreo.

En el caso de la abundancia, se obtuvo el total de individuos por sitio y estrato del sedimento, y el promedio por cada grupo taxonómico por cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado. Además, los datos de abundancia se transformaron a valores de densidad o número de individuos por metro cuadrado (inds./m<sup>2</sup>).

### **7.3.2 Transformación de unidades de biomasa**

Los valores en miligramos de peso húmedo fijado obtenidos para la macrofauna se transformaron a valores en miligramos de carbono orgánico. Para esto, se utilizaron los factores de conversión propuestos por Rowe (1983) para diferentes grupos taxonómicos de macrofauna. Cada valor en miligramos de peso húmedo fijado de

cada grupo taxonómico se transformó a miligramos de carbono orgánico. En el caso de los grupos taxonómicos identificados en este estudio y que Rowe (1983) no consideró, se utilizó el promedio de los porcentajes de carbono orgánico de los todos grupos taxonómicos sí considerados por el autor. (Rowe 1983). Para realizar las conversiones, los porcentajes de Rowe (1983) se expresaron en miligramos de carbono orgánico por cada 100 miligramos de peso húmedo fijado (Ecuación 7.2):

$$\frac{\text{Carbono orgánico}}{\text{como porcentaje del}} = \frac{\text{mg carbono orgánico}}{100 \text{ mg peso húmedo fijado}} \quad \text{Ecuación 7.2}$$

Después, para realizar la conversión a miligramos de carbono orgánico, esta expresión se multiplicó por los valores de peso húmedo fijado obtenidos para cada organismo o conjunto de ellos (Ecuación 7.3):

$$\text{mg peso húmedo fijado} \times \frac{\text{mg carbono orgánico}}{100 \text{ mg peso húmedo fijado}} = \frac{\text{mg carbono}}{\text{orgánico}} \quad \text{Ecuación 7.3}$$

Con los valores obtenidos, se calculó el total para cada sitio y estrato, y el promedio de la biomasa por grupo taxonómico y por estrato del sedimento de cada sitio de muestreo. Los valores de biomasa obtenidos se transformaron a miligramos de carbono orgánico por metro cuadrado (mg C<sub>org</sub>/m<sup>2</sup>).

### 7.3.3 Cálculo de la diversidad

La diversidad se calculó con los valores de abundancia de las morfoespecies identificadas. Para esto se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Weiner (Ecuación 7.4) (Gray y Elliot, 2009):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i \quad \text{Ecuación 7.4}$$

Donde  $p_i = n_i/N$  ( $n_i$  es el número de individuos de la  $i$ -ésima especie y  $N$  el número total de individuos) y  $s$  es el número total de especies. Este índice relaciona la teoría

de la información a la ecología y es uno de los más usados en esta área (Magurran, 2004), incluyendo la ecología en los sedimentos marinos (Gray y Elliot, 2009). El índice toma en consideración tanto el número como la abundancia relativa de especies (Smith y Smith, 2001) y asume que las muestras de individuos son aleatorias, tomadas de una comunidad infinitamente grande donde todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 2004). Sin embargo, que sea el índice más usado no significa necesariamente que sea el adecuado, ya que es sensible al tamaño de muestra y es de difícil interpretación, no obstante, a pesar de esto, es posible que persista, ya que muchos investigadores lo han elegido como su medida de referencia (Magurran, 2004). Por la razón de que es muy común, se utilizó en el presente trabajo para que los valores de diversidad sean comparables con otros valores obtenidos con este índice.

A pesar de que el índice de Shannon-Weiner toma en consideración la equitatividad de especies, también es posible calcularla por separado (Magurran, 2004). Esto es útil para determinar si un cambio en la diversidad está dado número de especies o por una distribución equitativa de la abundancia por especie (Gray y Elliot, 2009). Para esto, se utilizó el índice de equitatividad de Pielou (Ecuación 7.5) (Gray y Elliot, 2009):

$$J = H' / H'_{max} \qquad \text{Ecuación 7.5}$$

Donde  $H'$  es la diversidad de Shannon-Weiner y  $H'_{max} = \ln S$ , donde  $S$  es el número de especies.

La diversidad de Shannon-Weiner y la equitatividad de Pielou se calcularon con la paquetería *Vegan*, en el programa estadístico *R*, con los valores de abundancia de las morfoespecies para todas las muestras de cada sitio y estrato del sedimento.

#### **7.3.4 Análisis de varianza (ANOVA)**

Los datos de riqueza taxonómica, abundancia y biomasa se sometieron a una prueba de análisis de varianza univariado de dos factores (ANOVA), mediante el programa estadístico *R*, para detectar diferencias entre sitios y estratos del sedimento. Para esto, los datos se transformaron previamente para cumplir con los requisitos de normalidad y de homogeneidad de varianzas. Los datos de riqueza taxonómica y abundancia se transformaron con raíz cuadrada, mientras que los datos de biomasa, con raíz cuarta. Además, para identificar las diferencias particulares entre las medias de los sitios y estratos, se realizaron pruebas de comparación múltiple con la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (Tukey HSD, por sus siglas en inglés).

### 7.3.5 Análisis de varianza multivariado (MANOVA)

Para evaluar si existían diferencias entre sitios y estratos tomando en cuenta la contribución de las morfoespecies y los grupos taxonómicos a la abundancia, y de los grupos taxonómicos a la biomasa, se llevaron a cabo análisis de varianza multivariados mediante un análisis de redundancia (RDA, por su siglas en inglés), como se expone en Borcard et al. (2011). El análisis de redundancia es una extensión de la regresión lineal múltiple a datos multivariados, donde se relacionan una matriz  $Y$  que contiene a las variables respuesta (p.e. abundancia de especies) y una matriz  $X$  con las variables explicativas (p.e. factores ambientales) (Legendre y Legendre, 2012). En el caso del MANOVA, las variables explicativas son los factores y su interacción, y las variables respuesta son los datos biológicos (Borcard et al., 2011). El MANOVA por RDA presenta distintas ventajas: no es necesaria la normalidad de los datos, ya que es una prueba por permutaciones, no es necesario que el número de variables respuesta sea más pequeño que el número de objetos menos el número de grupos, y permite graficar los resultados mediante un RDA (Borcard et al., 2011). Para realizar este análisis, se utilizó la paquetería *Vegan* en el programa estadístico *R*. Además, los datos biológicos tuvieron que ser previamente transformados mediante la transformación de *Hellinger* (Legendre y Gallagher, 2001) (Ecuación 7.6):

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

Ecuación 7.6

Donde el valor transformado  $y'_{ij}$  en el sitio  $i$  de la especie  $j$  es igual a la raíz cuadrada del valor inicial  $y_{ij}$  entre la suma  $y_{i+}$  de los valores de la especie  $j$  de todos los sitios. En otras palabras, esta transformación consiste en calcular los valores relativos de los datos biológicos en todos sitios, a los cuales se les extrae la raíz cuadrada para reducir el peso de los valores altos (Borcard et al., 2011).

### 7.3.6 Asociación de las variables ambientales con las variables biológicas

Las variables ambientales de interés fueron las relacionadas con el hábitat de la macrofauna: profundidad del sitio de muestreo, tamaño de partículas, contenido de carbono orgánico, nitrógeno y clorofila  $a$  en el sedimento superficial. Asimismo, se consideraron las concentraciones de clorofila  $a$  en la superficie y en el máximo profundo de clorofila, variables de la columna de agua, para observar si existía alguna asociación entre las variables biológicas y la producción primaria en la superficie. Cabe mencionar que, debido a que no se lograron obtener las



concentraciones de clorofila *a* en la columna de agua para el sitio E3, se utilizaron los datos de fluorescencia registrados por el equipo "Biospherical PNF300 A". Posteriormente, con todas las variables anteriores, se realizó un análisis de selección de variables, con base en el método descrito por Borcard et al. (2011), para detectar cuáles variables eran significativas para la abundancia y la biomasa de los grupos taxonómicos y la abundancia de las morfoespecies. Una vez seleccionadas las variables significativas, estas se asociaron con las variables biológicas mediante un análisis de redundancia (RDA). Para esto, los datos ambientales se estandarizaron, es decir, se restó la media de las variables en la muestra del valor de cada observación y se dividió el resultado entre la desviación estándar de la muestra (Gotelli y Ellison, 2012) (Ecuación 7.7):

$$Z = \frac{(Y_i - \bar{Y})}{s}$$

**Ecuación 7.7**

De igual forma, los datos biológicos se transformaron con la transformación de Hellinger (Ecuación 7.6). Tanto la selección de variables como los análisis de redundancia se realizaron con la paquetería *Vegan* en el programa estadístico *R*, como se describe en Borcard et al. (2011).

# 8

## Resultados

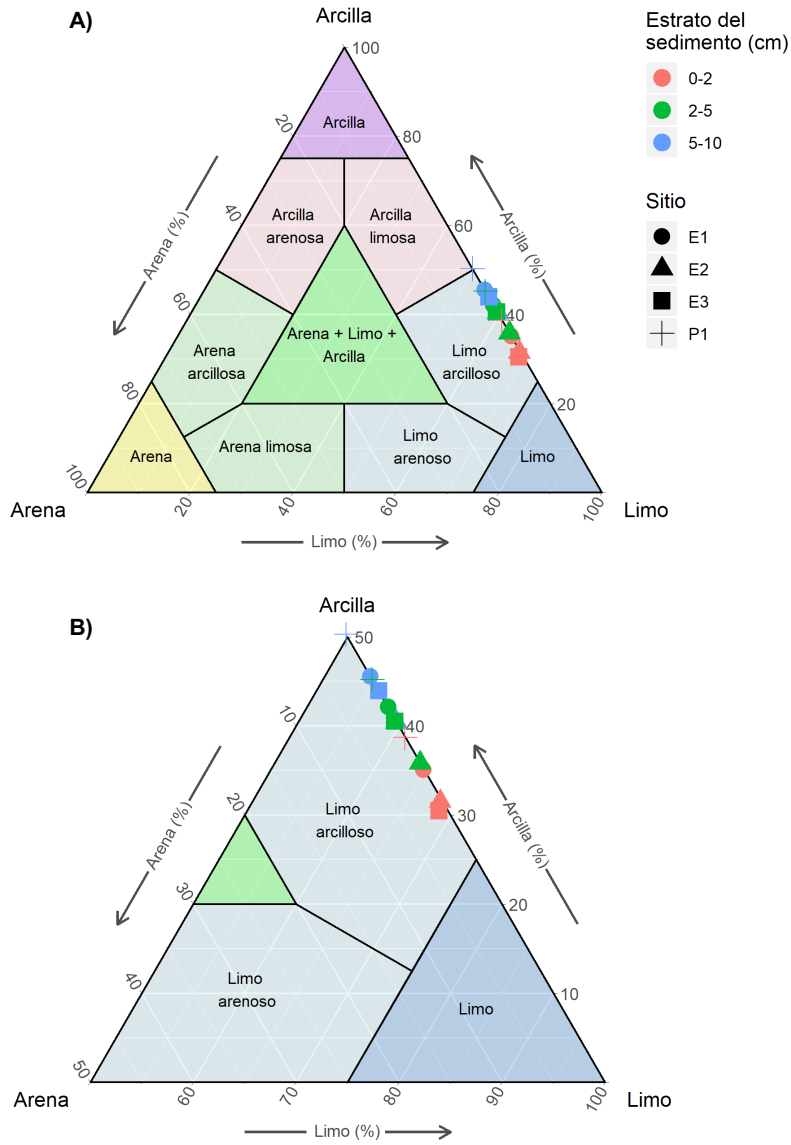
### 8.1 Factores ambientales

#### 8.1.1 Composición granulométrica del sedimento

De acuerdo con la clasificación textural de Shepard (Shepard, 1945; USGS, 2013) y los porcentajes de arena, limo y arcilla observados en el estudio, los sedimentos en las cuatro localidades de muestreo fueron del tipo limo-arcilloso. (Figura 8.1)

**Tabla 8.1.** Porcentaje de arenas, limos y arcillas para cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Tamaño de grano	Sitio	<i>n</i>	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
Arenas	E1	1	0.092	0.001	0.000
	E2	2	0.25	0.045	0.049
	E3	1	0.880	0.160	0.002
	P1	2	0.099	0.014	0.00
Limos	E1	1	64.80	57.85	54.43
	E2	2	68.21	64.13	59.54
	E3	1	68.63	59.31	56.05
	P1	2	61.21	54.76	49.70
Arcillas	E1	1	35.11	42.15	45.57
	E2	2	31.54	35.83	40.41
	E3	1	30.49	40.53	43.95
	P1	2	38.69	45.23	50.30



**Figura 8.1** A) Clasificación textural de Shepard para los sedimentos de cada estrato y sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14. B) Detalle de los porcentajes de arenas, limos y arcillas correspondientes a cada sitio y estrato del sedimento.

**Arenas.** Las arenas fueron el tipo de grano más escaso en el sedimento en todos los sitios de muestreo, con un porcentaje máximo de  $0.88 \pm 0.00\%$  en el estrato 1 del sitio E3 y su ausencia ( $0.00\%$ ) en el estrato 3 de los sitios E1 y P1. El porcentaje de arenas disminuyó con la profundidad dentro del sedimento (Tabla 8.1; Figura 8.1).

**Limos.** Los limos contribuyeron con el mayor porcentaje a la composición del sedimento en los cuatro sitios de muestreo. El porcentaje más alto de limos se observó en el estrato 1 del sitio E3 ( $68.63\%$ ), mientras que el más bajo se registró en el estrato 3 del sitio P1 ( $49.70 \pm 0.43\%$ ). Al igual que el porcentaje de arenas, el porcentaje de limos decreció con el aumento de la profundidad en el sedimento (Tabla 8.1; Figura 8.1).

**Arcillas.** Las arcillas, después de los limos, presentaron los porcentajes más altos para la composición del sedimento. El estrato 3 del sitio P1 presentó el porcentaje más alto ( $50.30 \pm 0.43\%$ ) de arcillas y el estrato 1 del sitio E3 presentó el porcentaje más bajo ( $30.49\%$ ). A diferencia de los otros dos tipos de grano, el porcentaje de arcillas incrementó con el aumento de la profundidad del sedimento (Tabla 8.1; Figura 8.1).

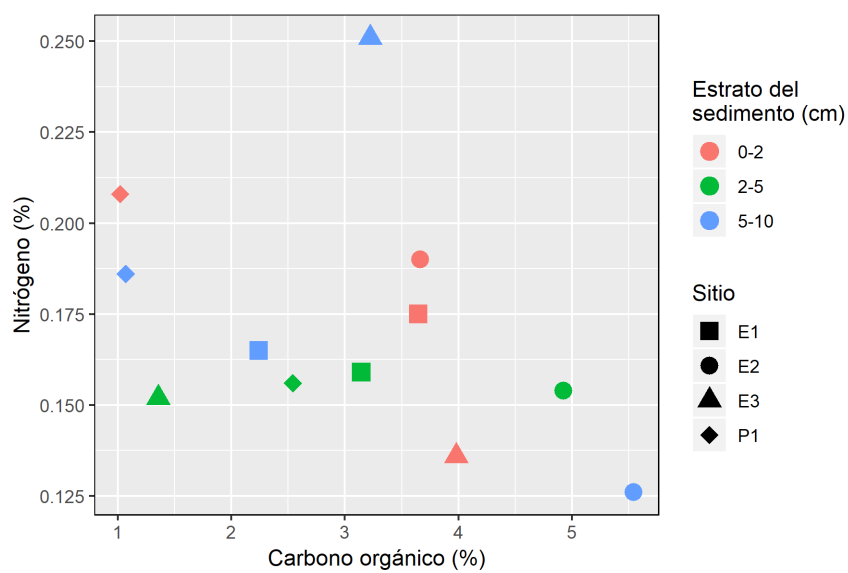
### 8.1.2 Carbono orgánico y nitrógeno en el sedimento

**Carbono orgánico.** El porcentaje de carbono orgánico en el sedimento mostró su valor más alto en el estrato 3 del sitio E2 ( $5.54 \pm 0.18\%$ ), y su valor más bajo en el estrato 1 del sitio P1 ( $1.02\%$ ). En el sitio E1, los valores porcentuales de carbono orgánico decrecieron con el aumento de la profundidad en el sedimento, mientras que en el sitio E2 se observó el patrón inverso. En el caso del sitio E3, los valores de carbono fueron altos en el estrato 1, disminuyeron en el estrato 2 y aumentaron de nuevo en el estrato 3. El carbono orgánico en el sitio P1 mostró un comportamiento contrario al del sitio E3, donde los porcentajes de carbono orgánico fueron bajos en los estratos 1 y 3, y el estrato 2 presentó un valor alto con respecto a los otros dos estratos (Tabla 8.2; Figura 8.2).

**Nitrógeno.** Se observaron valores porcentuales de nitrógeno mucho más bajos con respecto a los valores de carbono orgánico observados en todos los sitios. El porcentaje más bajo de nitrógeno se detectó en el estrato 3 del sitio E2 ( $0.13 \pm 0.0014\%$ ) y el valor más alto, en el estrato 3 del sitio E3 ( $0.25\%$ ). Para el sitio E1, los valores de nitrógeno mostraron una muy ligera variación entre estratos. El sitio E2 presentó una disminución de los valores porcentuales de nitrógeno con el aumento de la profundidad dentro del sedimento. En el sitio E3, se observó un aumento del porcentaje de nitrógeno con la profundidad en el sedimento. Para el sitio P1, el porcentaje de nitrógeno disminuyó en el estrato 2 con respecto al estrato 1, y aumentó en el estrato 3 con respecto al estrato 2 (Tabla 8.2; Figuras 8.2).

**Tabla 8.2.** Porcentaje de carbono orgánico y de nitrógeno para cada estrato del sedimento en cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Nutriente	Sitio	<i>n</i>	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
Carbono orgánico	E1	1	3.65	3.14	2.24
	E2	2	3.66	4.93	5.54
	E3	1	3.98	1.36	3.22
	P1	1	1.02	2.54	1.06
Nitrógeno	E1	1	0.18	0.16	0.17
	E2	2	0.19	0.15	0.13
	E3	1	0.14	0.15	0.25
	P1	1	0.21	0.16	0.19



**Figura 8.2.** Relación entre los porcentajes de carbono orgánico y nitrógeno para cada estrato del sedimento en cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14.

### 8.1.3 Clorofila a

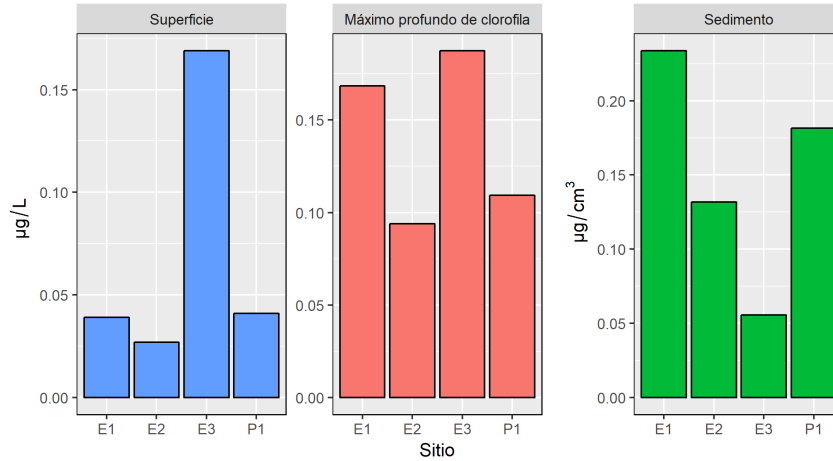
**Clorofila a en la superficie.** La concentración de clorofila a en la superficie de la columna osciló entre un valor máximo de  $0.17 \pm 0.089 \mu\text{g/L}$  en el sitio E3 y un valor mínimo de  $0.027 \mu\text{g/L}$  en el sitio E2 (Tabla 8.3, Figura 8.3).

**Máximo profundo de clorofila.** Las concentraciones de clorofila a para el máximo profundo presentaron su valor máximo en el sitio E3, con  $0.19 \pm 0.016 \mu\text{g/L}$  y su valor mínimo en el sitio E2, con  $0.093 \mu\text{g/L}$ .

**Clorofila a en el sedimento.** Las concentraciones de clorofila a dentro del sedimento fueron tres órdenes de magnitud más altas que las observadas para la superficie y el máximo profundo de clorofila. La concentración de clorofila a más alta observada fue de  $0.23 \mu\text{g/cm}^2$  en el sitio E1, mientras que la concentración más baja observada fue de  $0.056 \mu\text{g/cm}^3$  en el sitio E3.

**Tabla 8.3.** Valores de clorofila a en la columna de agua ( $\mu\text{g/L}$ ) y en el sedimento superficial ( $\mu\text{g/cm}^3$ ) en cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Zona	Sitio	Profundidad (m)	n	Concentración
Superficie	E1	3	1	0.039
	E2	4	1	0.027
	E3	2	2	0.170
	P1	4	1	0.041
Máximo profundo	E1	103	1	0.170
	E2	100	1	0.093
	E3	99	2	0.190
	P1	107	1	0.110
Sedimento superficial	E1	3 740	1	0.230
	E2	3 736	2	0.130
	E3	3 625	1	0.056
	P1	2 855	2	0.180



**Figura 8.3.** Concentración de clorofila *a* en la columna de agua y en los sedimentos de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14.

## 8.2 Distribución vertical de la comunidad de macrofauna

### 8.2.1 Composición y riqueza taxonómica

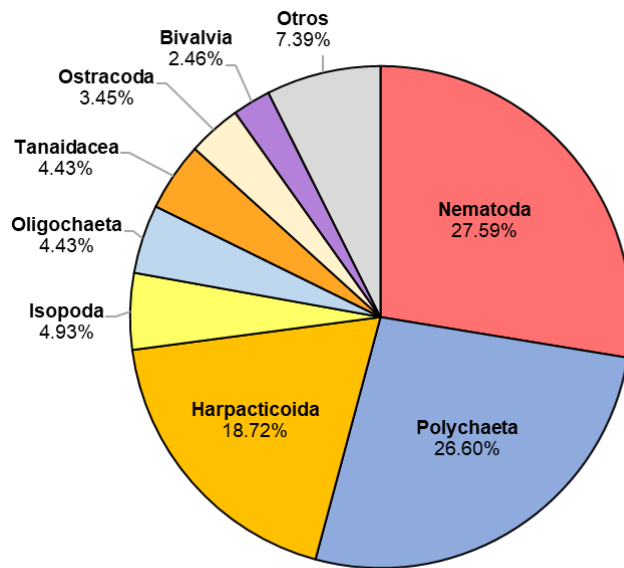
En conjunto, para los cuatro sitios de muestreo se identificaron ocho phyla de invertebrados de macrofauna *sensu lato*: Porifera, Mollusca, Annelida, Nematoda, Bryozoa, Brachiopoda, Priapula y Arthropoda (Tabla 8.4). Los phyla, Mollusca, Annelida, Nematoda y Arthropoda, estuvieron presentes en todas las estaciones. El phylum Brachiopoda se encontró exclusivamente en el sitio E1, el phylum Porifera se observó exclusivamente en el sitio E2 y los phyla Bryozoa y Priapula se encontraron únicamente en el sitio E3.

Por debajo del nivel de phylum, se identificaron otras nueve categorías taxonómicas (Tabla 8.4). Dentro de estas categorías, se reconocieron dos taxones a nivel de subphylum, 13 a nivel de clase, siete a nivel de subclase, tres a nivel de superorden, nueve a nivel de orden, cuatro a nivel de suborden, una a nivel de superfamilia, cinco a nivel de familia y tres a nivel de género, lo que arroja un total, al añadir la cantidad de taxones a nivel de phylum, de 55 taxones dentro de todas las categorías taxonómicas reconocidas.

De todos los taxones identificados en este estudio, se consideraron 20 grupos taxonómicos: Porifera, Caudofoveata, Bivalvia, Scaphopoda, Polychaeta, Oligochaeta, Nematoda, Bryozoa, Brachiopoda, Priapula, Tanaidacea, Isopoda,

Amphipoda, Cirripedia, Harpacticoida, Poecilostomatoida, Siphonostomatoida, Ostracoda y Acariformes, incluyendo a una larva nauplio, probablemente algún de un copépodo u ostrácodo. Asimismo, cabe mencionar que los especímenes identificados con los taxones Cirripedia y Priapula son únicamente larvas cypriis y loricadas, respectivamente.

Para estos grupos taxonómicos, se reconocieron 203 morfoespecies en los cuatro sitios de muestreo. De total de morfoespecies identificadas, el mayor número perteneció al phylum Nematoda con 56 morfoespecies (27.59%), seguido por Polychaeta, con 54 morfoespecies (26.60%) y por Harpacticoida, con 38 morfoespecies (18.72%). Los siguientes grupos taxonómicos con mayor número de morfoespecies fueron Isopoda, con 10 morfoespecies (4.93%); Oligochaeta, con 9 morfoespecies (4.43%); Tanaidacea, con 9 morfoespecies (4.43%); Ostracoda, con 7 morfoespecies (3.45%); y Bivalvia, con 5 morfoespecies (2.46%). Los taxones restantes contribuyeron, en conjunto, con el 7.39% de la riqueza taxonómica total (Figura 8.4). Para la riqueza taxonómica detallada por grupo taxonómico, véase el Apéndice B.



**Figura 8.4.** Contribución de los principales grupos taxonómicos al total de morfoespecies identificadas en los cuatro sitios de muestreo de la campaña SIGSBEE 14.



**Tabla 8.4.** Grupos taxonómicos de macrofauna *sensu lato* identificados en los cuatro sitios de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Phylum	Subphylum	Clase	Subclase	Superorden	Orden	Suborden	Superfamilia	Familia	Género				
Porifera		Demospongiae	Heteroscleromorpha		Poecilosclerida			Cladorhizidae					
Mollusca		Caudofoveata						Chaetodermatida			Prochaetodermatidae		
		Bivalvia											
		Scaphopoda											
Annelida <sup>a</sup>		Polychaeta			Oligochaeta								
		Clitellata											
Nematoda		Chromadorea	Chromadoria		Desmoscolecida			Desmoscolecina		Desmoscolecoida	Desmoscolecidae	<i>Desmoscolex</i>	
Bryozoa		Gymnolaemata											
Brachiopoda													
Priapula													
Arthropoda	Crustacea	Malacostraca	Eumalacostraca	Peracarida	Tanaidacea								
					Isopoda					Gnathiidea	Gnathiidae	<i>Gnathia</i>	
										Asellota			
					Amphipoda					Gammaridea	Colomastigidae	<i>Colomastix</i>	
		Thecostraca	Cirripedia	Podoplea	Harpacticoida								
		Copepoda	Neocopepoda		Poecilostomatoida								
					Siphonostomatoida								
		Ostracoda											
		Chelicerata	Euchelicerata	Arachnida	Acariformes								

Nota: Clasificación de Brusca et al. (2016), y de World Register of Marine Species (WoRMS).

<sup>a</sup> Clasificación de Annelida basada en Brusca y Brusca (2003) debido a que, por las recientes modificaciones en la filogenia de este grupo, Brusca et al. (2016) no otorgan categorías taxonómicas a los grupos que comprende.

El valor más alto de riqueza taxonómica para el estrato 1 se encontró en el sitio E3, con  $15.5 \pm 8.54$  morfoespecies, mientras que el valor más bajo lo presentaron los sitios E1 y P1, con  $6 \pm 5.03$  y  $6 \pm 4.58$  morfoespecies, respectivamente. En el caso del estrato 2, el mayor valor de riqueza taxonómica se encontró en el sitio E2, con  $7.00 \pm 2.94$  morfoespecies, y el menor, en el sitio P1 con  $2.67 \pm 1.53$  morfoespecies. El valor más promedio más alto de riqueza taxonómica para el estrato 3, de  $3.75 \pm 1.26$  morfoespecies, se observó en el sitio E3, mientras que en el sitio E2 se observó el valor más bajo, de  $1.75 \pm 0.96$  morfoespecies (Tabla 8.5).

La riqueza taxonómica presentó diferencias significativas entre sitios (ANOVA,  $p=0.00695$ ,  $\alpha=0.01$ ). Las diferencias en la riqueza taxonómicas se observaron en los sitios E1 y E3 (Tukey HSD,  $p=0.027$ ,  $\alpha=0.05$ ), y los sitios E3 y P1 (Tukey HSD,  $p=0.019$ ,  $\alpha=0.05$ ). Además, la riqueza taxonómica promedio tendió a disminuir con el aumento de la profundidad dentro del sedimento en las cuatro estaciones de muestreo (Figura 8.6), con diferencias significativas entre los estratos (ANOVA,  $p=0.011$ ,  $\alpha=0.05$ ) (Tabla 2.3). El estrato 1 fue significativamente diferente del estrato 2 (Tukey HSD,  $p=0.023$ ,  $\alpha=0.05$ ) y del estrato 3 (Tukey HSD,  $p=0.000041$ ,  $\alpha=0.05$ ), pero el estrato 2 no difirió significativamente del estrato 3 (Tukey HSD,  $p=0.068$ ,  $\alpha=0.05$ ) (Figura 8.6).

**Tabla 8.5.** Riqueza taxonómica (número de morfoespecies) promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) para cada estrato del sedimento en cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

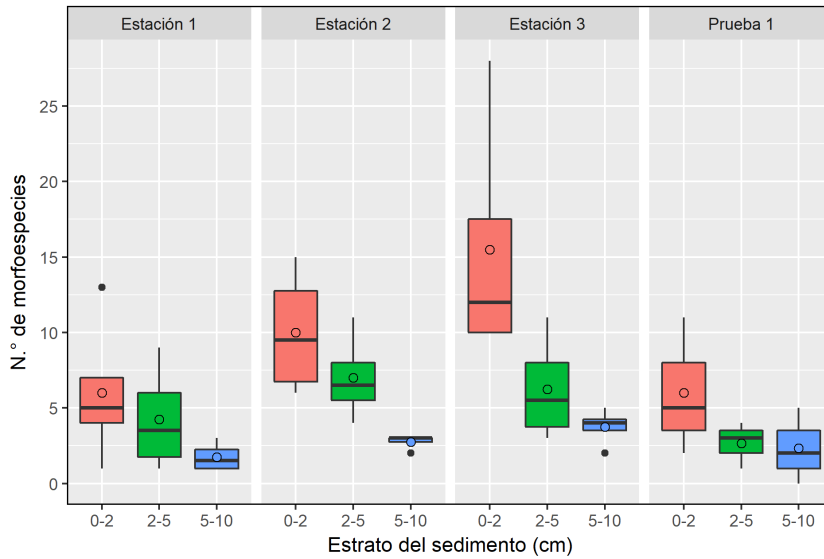
Sitio	<i>n</i>	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
E1	4	$6.00 \pm 5.03$	$4.25 \pm 3.59$	$1.75 \pm 0.96$
E2	4	$10.00 \pm 4.24$	$7.00 \pm 2.94$	$2.75 \pm 0.50$
E3	4	$15.50 \pm 8.54$	$6.25 \pm 3.59$	$3.75 \pm 1.26$
P1	3	$6.00 \pm 4.58$	$2.67 \pm 1.53$	$2.33 \pm 2.52$

### 8.2.2 Diversidad

**Diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ).** La diversidad de Shannon-Weiner mostró una disminución de los valores de diversidad con la profundidad del sedimento en todos los sitios, con excepción del sitio P1, donde presentó un aumento en el estrato 3 (Tabla 8.6). Se aprecia que, para el estrato 1, los valores de diversidad fueron los más altos de los cuatro sitios, con un valor máximo en el sitio E3 (5.58) y un valor mínimo en el sitio P1 (4.011). La diversidad en el estrato 2 mostró su valor más alto en el sitio E2 (4.72) y su valor más bajo en el sitio P1 (2.55). En el estrato 3, se

encontró la diversidad más baja para cada sitio, menos en el sitio P1, donde la diversidad fue mayor que en el estrato 2. La diversidad del estrato 3 osciló entre 3.73 en el sitio E3 a 2.81 en los sitios E1 y P1.

**Equitatividad de Pielou (J).** La equitatividad mostró valores altos para todos los sitios y estratos del sedimento, la mayoría por arriba de 0.95 (Tabla 8.6). Los valores más altos se observaron en el estrato 3 de los sitios E1 y P1, con 1.00, mientras que el valor más bajo se registró en el estrato 2 del sitio P1, con 0.91.

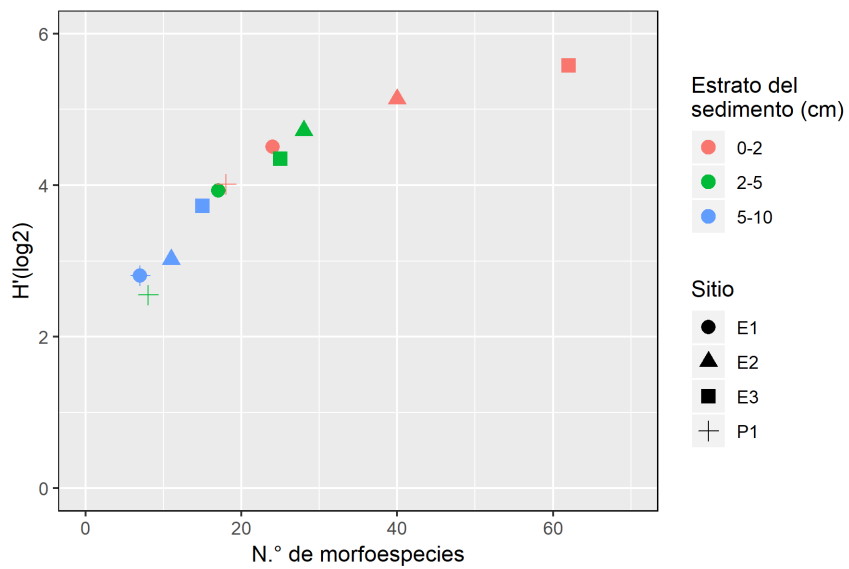


**Figura 8.6.** Variación de los datos de riqueza taxonómica (morfoespecies) para cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14. En la gráfica se muestran las medianas (líneas negras gruesas horizontales), las medias (puntos vacíos) y los valores extremos (puntos negros).

La Figura 8.6 muestra la relación entre el número de morfoespecies y la diversidad de Shannon-Weiner. Debido a que los valores de equitatividad en todas las muestras son cercanos o iguales a 1.00, las diferencias en los valores de diversidad están dadas principalmente por el número de morfoespecies más que por la abundancia relativa de las mismas.

**Tabla 8.6** Valores de diversidad en cada sitio de muestreo y estrato del sedimento de la campaña SIGSBEE 14

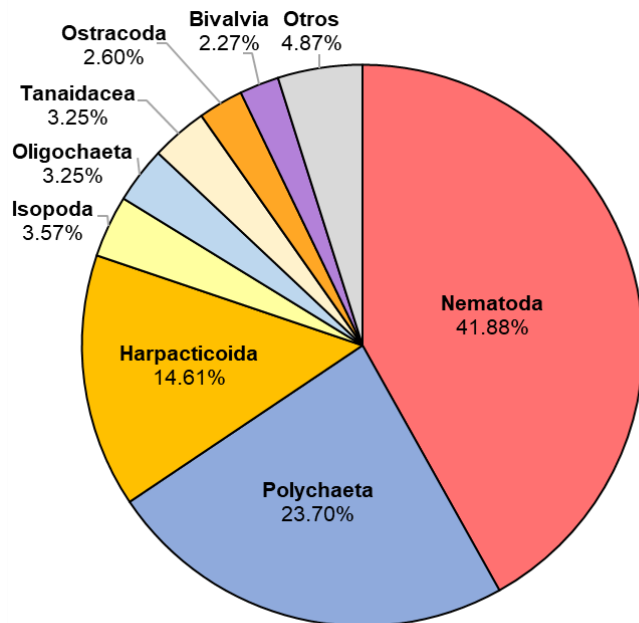
Índice de diversidad	Sitio	<i>n</i>	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
Shanon-Weiner ( <i>H'</i> )	E1	4	4.51	3.93	2.81
	E2	4	5.14	4.72	3.022
	E3	4	5.58	4.35	3.73
	P1	3	4.011	2.55	2.81
Pielou ( <i>J</i> )	E1	4	0.98	0.98	1.00
	E2	4	0.98	0.99	0.95
	E3	4	0.95	0.96	0.95
	P1	3	0.96	0.91	1.00



**Figura 8.7** Relación entre los valores de diversidad de Shannon-Weiner y el número de morfoespecies observadas en cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14.

### 6.2.3 Abundancia y densidad

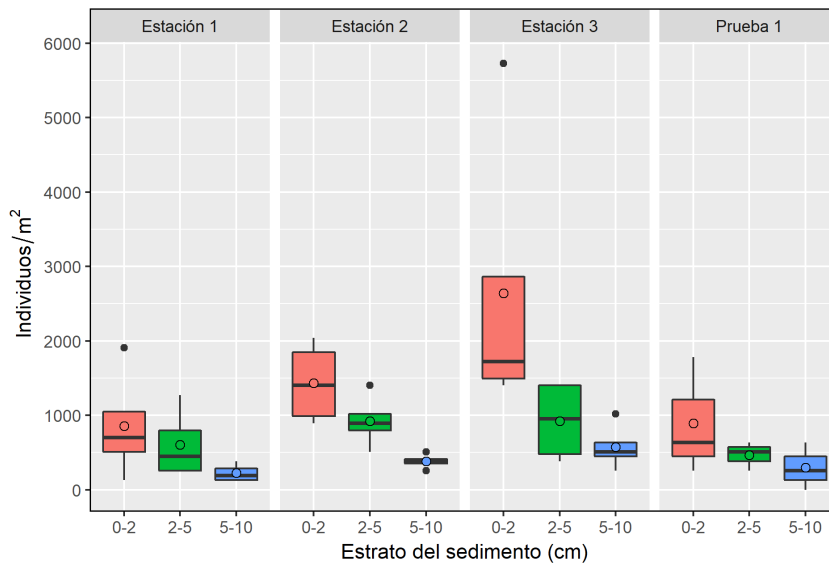
Se cuantificaron 308 individuos en total para los cuatro sitios de muestreo. De estos individuos, una colonia de briozoarios, considerada aquí como un solo individuo, estuvo conformada por alrededor de 626 zoides. De total de individuos colectados, la mayor parte perteneció al phylum Nematoda (41.88%), seguido por Polychaeta (23.70%) y por Harpacticoida (14.61%). Los siguientes grupos taxonómicos con mayor abundancia fueron Isopoda (3.57%), Oligochaeta (3.25%), Tanaidacea (3.25%), Ostracoda (2.60%), y Bivalvia (2.27%). El resto de los taxones contribuyó con el 4.87% de la abundancia total (Figura 8.8). Para la abundancia detallada de cada grupo taxonómico, véase el Apéndice B.



**Figura 8.8.** Abundancia relativa de los principales taxones con respecto al total de organismos colectados en los cuatro sitios de estudio de la campaña SIGSBEE 14.

**Tabla 8.7.** Densidad (individuos/m<sup>2</sup>) promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) para cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Sitio	n	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
E1	4	859.43±752.36	604.79±480.64	222.82±121.90
E2	4	1 432.39±563.45	923.10±365.71	381.97±103.96
E3	4	2 641.97±2069.74	923.10±553.77	572.96±320.42
P1	3	891.27±795.14	466.85±194.49	297.09±320.42



**Figura 8.9** Variación de los datos de densidad para cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14. En la gráfica se indican las medianas (líneas negras gruesas horizontales), las medias (puntos vacíos) y los valores extremos (puntos negros).

La densidad promedio (individuos/m<sup>2</sup>), disminuyó con cada estrato del sedimento en los cuatro sitios (Figura 8.9, Figura 8.20). La densidad en el estrato 1 para el sitio E3 fue la más alta registrada, con 2641.97±2069.74 inds./m<sup>2</sup>, y la densidad para el sitio E1, la más baja, con 859.43±752.36 inds./m<sup>2</sup>. Los valores de densidad en el estrato

2 de los sitios E2 y E3, los mayores para este estrato, presentaron el mismo valor promedio,  $923.10 \pm 365.71$  y  $923.10 \pm 553.77$  inds./m<sup>2</sup>, respectivamente. Por otro lado, el valor promedio de densidad más bajo para el estrato 2 se registró en el sitio P1, con  $466.85 \pm 194.49$  inds./m<sup>2</sup>. El estrato 3 mostró un intervalo de valores de  $572.96 \pm 320.42$  (sitio E3) a  $222.82 \pm 121.90$  inds./m<sup>2</sup> (sitio E1) (Tabla 2.4). La mayor parte de la densidad se concentró en el estrato 1 de todos los sitios, donde el 50.94% se observó en el sitio E1; el 52.33%, en el sitio E2; el 63.85%, en el sitio E3; y el 53.85%, en el sitio P1

Los taxones con la mayor contribución a la densidad promedio para el estrato 1 en los cuatro sitios fueron Nematoda, Polychaeta y Harpacticoida. En el caso del estrato 2, Nematoda y Polychaeta también presentaron valores altos de densidad con respecto a otros grupos taxonómicos, junto con los taxones Oligochaeta, en el sitio E1, y Harpacticoida, en el sitio E2. Como en los estratos 1 y 2, Nematoda y Polychaeta fueron los dos taxones con un alto aporte a la densidad para el estrato 3, excepto en el sitio E2, donde el orden Tanaidacea igualó en densidad a los dos taxones y la clase Bivalvia los superó (Figura 8.10). Para los valores de densidad promedio de cada grupo taxonómico, véase el Apéndice B.

La densidad promedio presentó diferencias significativas entre sitios (ANOVA,  $p=0.011$ ,  $\alpha=0.05$ ) y entre estratos (ANOVA,  $p=0.00012$ ,  $\alpha=0.001$ ). Las diferencias en los valores de densidad se presentaron entre los sitios E1 y E3 (Tukey HSD,  $p=0.023$ ,  $\alpha=0.05$ ), y entre los sitios E3 y P1 (Tukey HSD,  $p=0.028$ ,  $\alpha=0.05$ ). En cuanto a los estratos, el estrato 1 fue significativamente diferente del estrato 2 (Tukey HSD,  $p=0.033$ ,  $\alpha=0.05$ ) y del estrato 3 (Tukey HSD,  $p=0.023$ ,  $\alpha=0.05$ ); no se encontraron diferencias significativas entre los estratos 2 y 3 (Tukey HSD,  $p=0.074$ ,  $\alpha=0.05$ ) (Figura 8.9).

El análisis de varianza multivariado para la abundancia de los grandes grupos taxonómicos mostró únicamente diferencias significativas entre estratos (MANOVA,  $p=0.006$ ,  $\alpha=0.01$ ). La gráfica del RDA (Figura 8.11) muestra que hay una diferencia entre las medias multivariadas entre los tres estratos, sin embargo, los grupos de réplicas se encuentran superpuestos y se aprecia que varias réplicas del estrato 1 presentan cierta similitud con los estratos 2 y 3, salvo réplicas de E1, y que las réplicas del estrato 2 son mucho más similares a las réplicas del Estrato 3 que a las réplicas del estrato 1. Los taxones Ostracoda, Tanaidacea, Isopoda y Harpacticoida se muestran asociados al estrato 1, con una notable contribución de este último a la abundancia. Lo mismo sucede con los taxones Acari, Amphipoda Nematoda y Polychaeta para el estrato 2, donde Nematoda es visiblemente más relevante en cuanto a la abundancia, y con los taxones Bivalvia, Bryozoa, Cirripedia y Oligochaeta para el estrato 3.

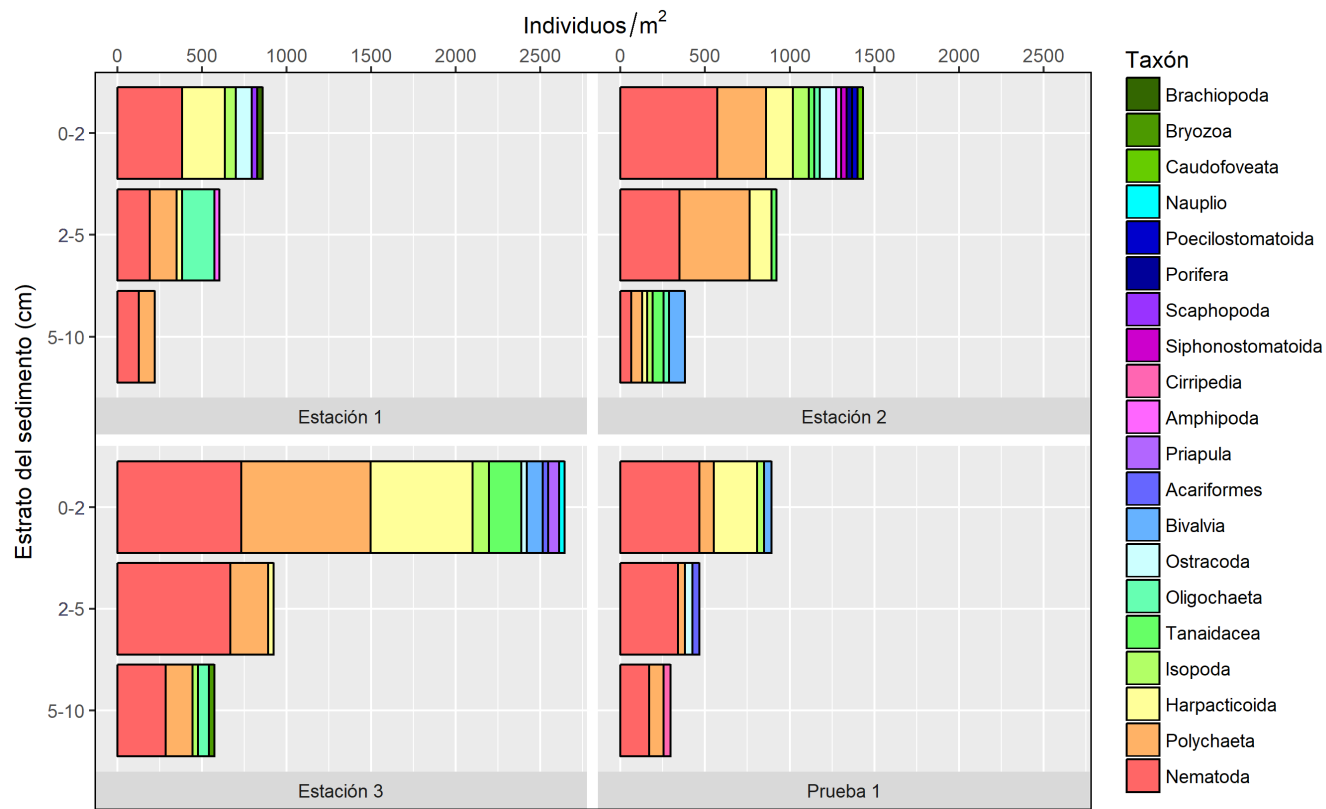
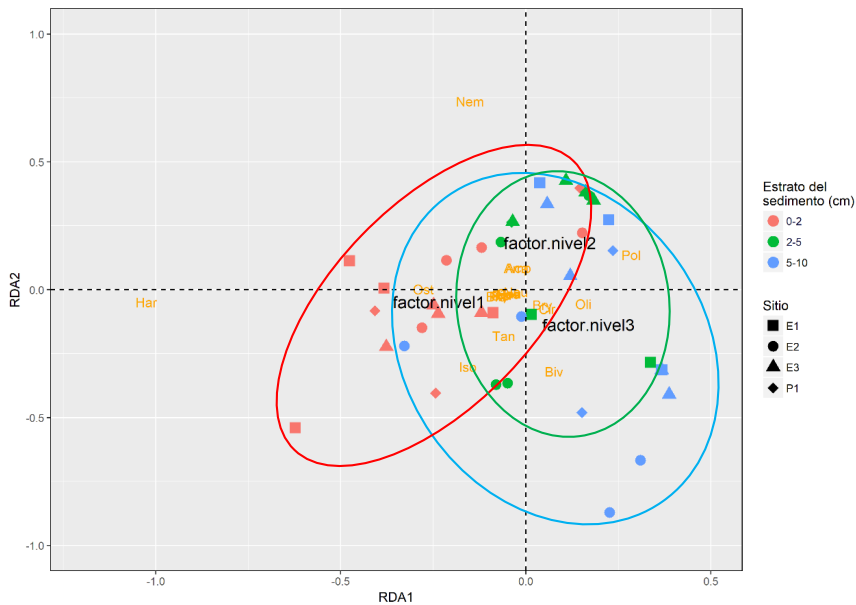


Figura 8.10. Contribución de cada grupo taxonómico a la densidad promedio de cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14.

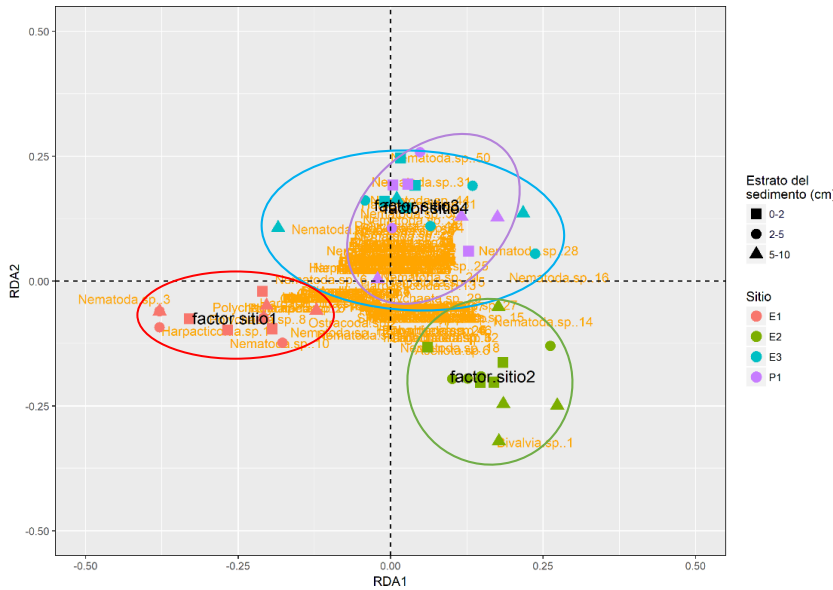




**Figura 8.11.** Análisis de redundancia para el análisis de varianza multivariado del factor significativo “Estrato” para la contribución de los grupos taxonómicos a la abundancia. En las gráficas, se indican las medias multivariadas (nombres de los niveles del factor) y con elipses los grupos formados por las réplicas en cada estrato del sedimento. Factor.nivel1= estrato 1, factor.nivel2=estrato 2, factor.nivel3=estrato 3. Para lista de abreviaturas veáse Apéndice A.

La contribución a la abundancia de las morfoespecies mostró diferencias significativas entre sitios (MANOVA,  $p=0.044$ ,  $\alpha=0.05$ ) y entre estratos (MANOVA,  $p=0.045$ ,  $\alpha=0.05$ ). La Figura 8.12 del análisis muestra que hay una clara diferencia entre las medias multivariadas del sitio E1 y el sitio E2, y entre las medias de estos dos sitios con los sitios E3 y P1. Además, de acuerdo con la gráfica, se observa que existe una superposición entre los grupos de réplicas de los sitios E3 y P1, y que las medias para estos sitios son muy similares, por lo que se puede interpretar que existe una gran similitud entre estos sitios en cuanto a la composición y a la contribución de las morfoespecies a la abundancia (Figura 8.12A). Por otro lado, las morfoespecies asociadas con el sitio E1 son morfoespecies de los taxones Harpacticoida, Nematoda, Ostracoda y Polychaeta y las asociadas con el sitio E2, son principalmente del phylum Nematoda y una morfoespecie de la clase Bivalvia. Las morfoespecies que contribuyen a la similitud entre los sitios E3 y P1 son, en su mayoría, morfoespecies del phylum Nematoda. En la figura 8.12B, al igual que con

los sitios, se observan diferencias entre las medias multivariadas para los tres estratos del sedimento. Las morfoespecies que contribuyeron a la diferenciación de los estratos pertenecieron a los taxones Nematoda y Harpacticoida para el Estrato 1, a los taxones Polychaeta y Nematoda para el Estrato 2, y a los taxones Bivalvia, Bryozoa (Gymnolaemata), Nematoda y Polychaeta para el Estrato 3.

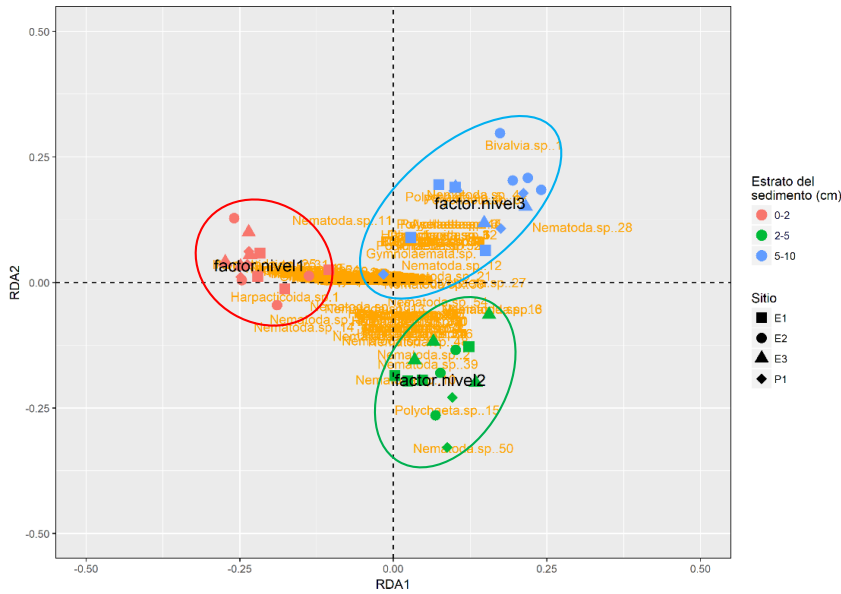


**Figura 8.12.** Análisis de redundancia para el factor “Sitio” del análisis de varianza multivariado de dos factores para la contribución de las morfoespecies a la abundancia. En las gráficas, se indican las medias multivariadas (nombres de los factores) y con elipses los grupos formados por las réplicas en cada sitio y estrato del sedimento. Factor.sitio1=Estación 1, factor.sitio2=Estación 2, factor.sitio3=Estación 3, factor.sitio4=Prueba 1.

### 8.2.4 Biomasa

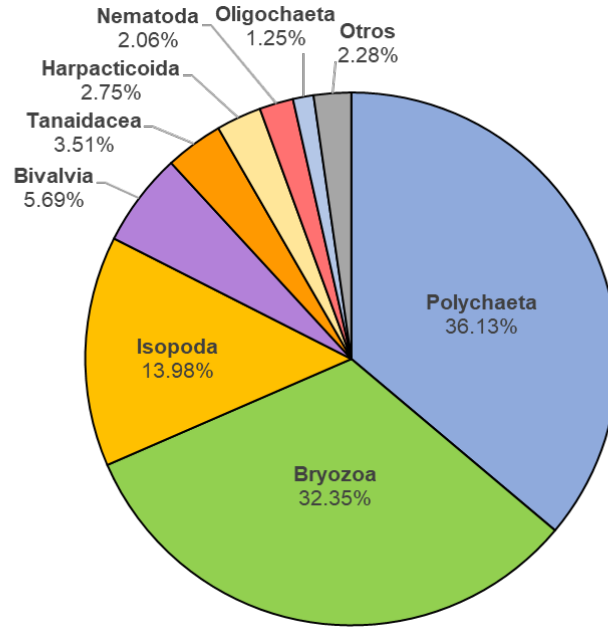
La cantidad de carbono orgánico para el total de organismos colectados en el estudio fue de 1.63 mg. El taxón Polychaeta aportó la mayor parte del carbono orgánico (36.13%), seguido de Bryozoa (32.35%) y de Isopoda (14.02%). Los siguientes grupos taxonómicos con mayor aporte a la biomasa fueron Bivalvia

(5.69%), Tanaidacea (3.51%), Harpacticoida (2.75%), Nematoda (2.06%), y Oligochaeta (1.25%). Los taxones restantes contribuyeron, en conjunto, solamente con el 2.28% de la biomasa total (Figura 2.9). Para la biomasa detallada de cada grupo taxonómico, véase el Apéndice B.



**Figura 8.13.** Análisis de redundancia para el factor “Estrato” del análisis de varianza multivariado para la contribución de las morfoespecies a la abundancia. En las gráficas, se indican las medias multivariadas (nombres de los factores) y con elipses los grupos formados por las réplicas en cada sitio y estrato del sedimento. Factor.nivel1= estrato 1, factor.nivel2=estrato 2, factor.nivel3=estrato 3.

El valor más alto de biomasa para el Estrato 1 se observó el sitio E3, con  $12.33 \pm 17.22 \text{ mg } C_{org}/m^2$ , mientras que el valor más bajo se observó en el sitio E1, con  $0.70 \pm 0.78 \text{ mg } C_{org}/m^2$ . En el caso del Estrato 2, la biomasa más alta se encontró en el sitio E2, con  $3.69 \pm 5.14 \text{ mg } C_{org}/m^2$ , y el menor, en el sitio P1 con  $0.34 \pm 0.20 \text{ mg } C_{org}/m^2$ . El valor más promedio más alto de biomasa para el Estrato 3,  $23.55 \pm 31.07 \text{ mg } C_{org}/m^2$ , se observó en el sitio E3, mientras que en el sitio E1 se observó el valor más bajo, de  $0.24 \pm 0.05 \text{ mg } C_{org}/m^2$  (Tabla 2.5).



**Figura 8.14.** Biomasa relativa de los principales taxones con respecto a la biomasa total de organismos colectados en los cuatro sitios de estudio de la campaña SIGSBEE 14.

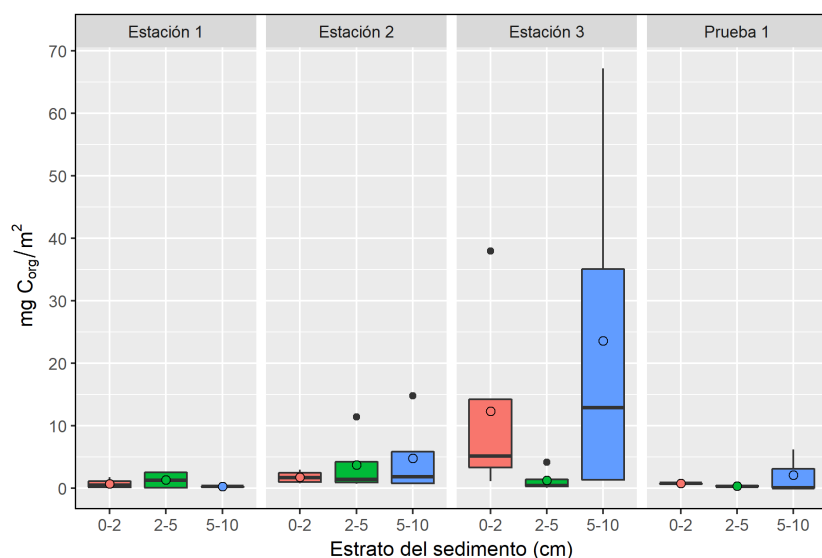
No se observó ningún patrón general de biomasa para los estratos del sedimento de todos los sitios (Figura 8.16). En el sitio E1, la biomasa mostró valores más altos en el Estrato 2 con respecto al Estrato 1 y al Estrato 3. La biomasa en el sitio E2 aumentó con el incremento de la profundidad del sedimento. Por otra parte, el Estrato 2 del sitio E3 presentó un valor de biomasa extremadamente bajo con respecto a los otros dos estratos. Para el sitio P1, la biomasa decreció del Estrato 1 al Estrato 2 y se incrementó en el Estrato 3 (Figura 8.16). En los sitios E1, E2, E3 y P1, los porcentajes de biomasa para el estrato superficial fueron de 31.23%, 17.16%, 33.22% y 22.88%, respectivamente.

En el estudio, se encontraron varios individuos de gran talla en los Estratos 2 y 3, lo que se observa en los valores altos de biomasa que la mayoría de estos estratos presenta (Figura 8.16, Figura 8.20). La clase Polychaeta fue el taxón que aportó una parte importante a la biomasa en la mayoría de los estratos. Sin embargo, en algunos estratos, taxones distintos a Polychaeta presentaron valores más altos. En

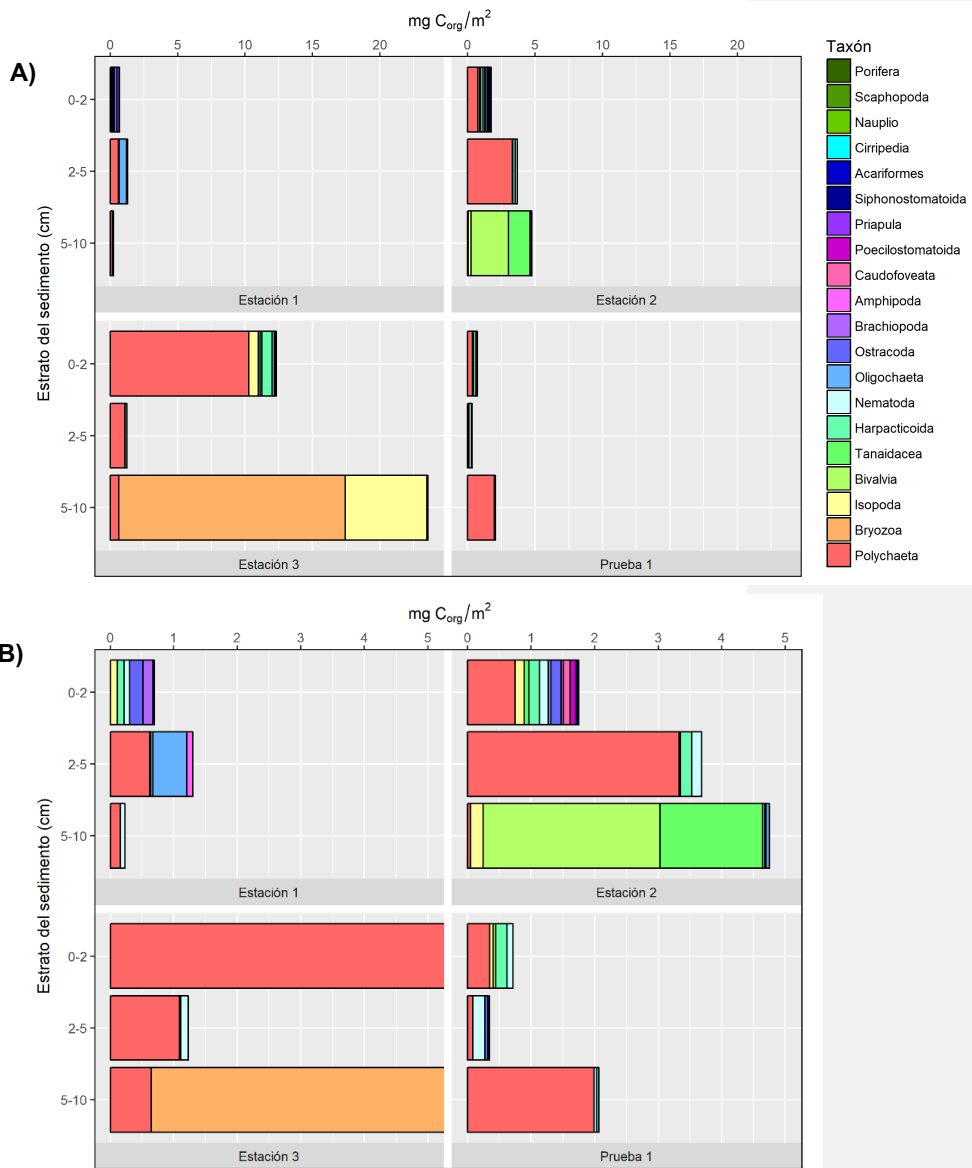
el Estrato 3 del sitio E3, el phylum Bryozoa tuvo el mayor aporte a la biomasa, seguido del orden Isopoda. En este mismo estrato, pero en el sitio E2, la mayor contribución a la biomasa observada la realizaron la clase Bivalvia y el orden Tanaidacea. Para los valores de biomasa promedio de cada grupo taxonómico, véase el Apéndice B.

**Tabla 8.8.** Biomasa ( $\text{mg } C_{\text{org}}/\text{m}^2$ ) promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) para cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14.

Sitio	<i>n</i>	Estrato 1 (0-2 cm)	Estrato 2 (2-5 cm)	Estrato 3 (5-10 cm)
E1	4	0.70±0.78	1.30±1.43	0.24±0.05
E2	4	1.75±1.02	3.69±5.14	4.75±6.75
E3	4	12.33±17.22	1.23±1.92	23.55±31.07
P1	3	0.72±0.12	0.34±0.20	2.07±3.53

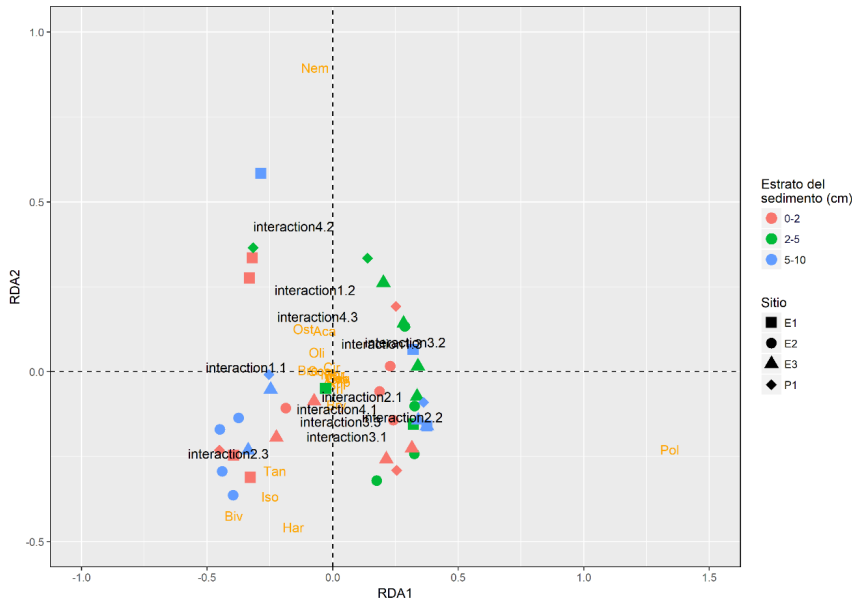


**Figura 8.15.** Variación de los datos de biomasa para cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14. En la gráfica se indican las medianas (líneas negras gruesas horizontales), las medias (puntos vacíos) y los valores extremos (puntos negros).



**Figura 8.16.** A) contribución de cada grupo taxonómico a la biomasa promedio de cada estrato del sedimento en cada sitio muestreado de la campaña SIGSBEE 14. B) detalle de la contribución de los grupos taxonómicos a la biomasa para los sitios Estación 1, Estación 2 y Prueba 1.

La biomasa promedio fue significativamente diferente entre sitios (ANOVA,  $p=0.0057$ ,  $\alpha=0.01$ ), pero no entre estratos o para la interacción de los factores sitio y estrato. Las diferencias en la biomasa se detectaron entre los sitios E1 y E3 (Tukey HSD,  $p=0.013$ ,  $\alpha=0.05$ ), y entre los sitios E3 y P1 (Tukey HSD,  $p=0.021$ ,  $\alpha=0.05$ ).



**Figura 8.16.** Análisis de redundancia para el análisis de varianza multivariado de dos factores para la contribución de los grupos taxonómicos a la biomasa. Se muestra en la gráfica la interacción entre los niveles de los factores sitio y estrato. Los primeros números, 1,2,3 y 4, en las etiquetas de la gráfica corresponden a los niveles que representan a los sitios E1, E2, E3 Y P1, respectivamente, para el factor sitio. Los números siguientes, 1,2 y 3, hacen referencia a los niveles del factor estrato y corresponden al Estrato 1, Estrato 2 y Estrato 3, respectivamente. Para lista de abreviaturas veáse Apéndice A.

El análisis de varianza multivariado para la biomasa arrojó diferencias significativas para la interacción de los factores sitio y estrato (MANOVA,  $p=0.017$ ,  $\alpha=0.05$ ). En la figura 8.16, aunque no se pueda distinguir un patrón claro para las réplicas, se muestra la relación existente entre las medias multivariadas de las distintas combinaciones de los niveles de los dos factores. Al igual que en los casos anteriores, hay que ser prudentes en la interpretación de la gráfica de RDA. En la

gráfica, se observa que las medias de los Estratos 2 y 3 del sitio Prueba 1, las medias de los Estratos 1 y 2 del sitio E1 y la media del Estrato 3 del sitio E2 son muy diferentes entre sí y entre las medias del resto de los estratos. Las medias del Estrato 1 del sitio E1 y del Estrato 2 del sitio E3 son bastante similares entre sí, pero con una diferencia notable del resto de las medias. Las medias restantes de los estratos se encuentran bastante cercanas entre ellas, pero claramente diferenciadas de las demás. No obstante, los puntos de las réplicas de los sitios se encuentran, en la mayoría de los casos, muy dispersas con respecto a su media, por lo que, aunque se distinguen claramente las separaciones entre las medias, no es así para los grupos de réplicas de los sitios, es decir, hay varias réplicas de distintos sitios y estratos muy similares entre sí.

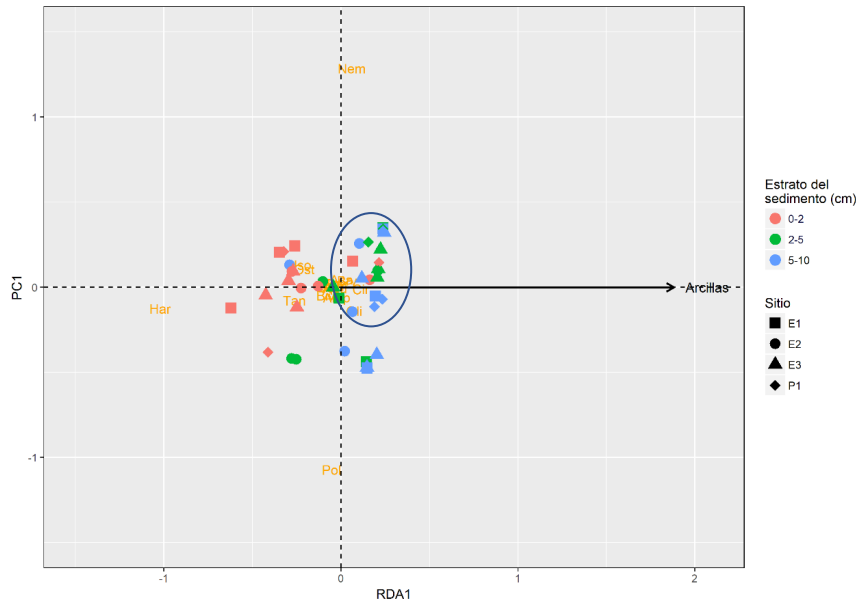
### 8.2.5 Relación de la estructura biológica con los factores ambientales

**Abundancia de los grupos taxonómicos.** El análisis de selección de variables ambientales mostró al porcentaje de arcillas en el sedimento como la única variable significativa para la abundancia de los grupos taxonómicos (ANOVA por permutaciones,  $p=0.01$ ,  $\alpha=0.05$ ). El análisis de redundancia para el porcentaje de arcillas fue significativo (ANOVA por permutaciones,  $p=0.008$ ,  $\alpha=0.01$ ). El modelo del análisis y el único eje de RDA presentaron un valor de  $R^2$  ajustada de 0.0531, es decir, explicaron solamente el 5.31% de la varianza de los datos. De acuerdo con la Figura 8.17, el porcentaje de arcillas parece tener asociación en la mayoría de las réplicas del Estrato 3 de todos los sitios, seguidas de réplicas del Estrato 2 para los sitios E1, E3 y P1, y réplicas del Estrato 1 para los sitios E1, E2 y P1. Los taxones Oligochaeta y Cirripedia muestran algo de afinidad con el porcentaje de arcillas, al contrario del taxón Harpacticoida, que muestra, prácticamente, una correlación inversa con la variable ambiental. Los taxones Nematoda y Polychaeta no se ven afectados por esta variable.

**Abundancia de las morfoespecies.** El análisis de selección de variables ambientales arrojó dos variables significativas para la abundancia de las morfoespecies: el porcentaje de arenas en el sedimento (ANOVA por permutaciones,  $p=0.027$ ,  $\alpha=0.05$ ) y la concentración de clorofila *a* en el sedimento superficial (ANOVA por permutaciones,  $p=0.030$ ,  $\alpha=0.05$ ). El análisis de redundancia para las dos variables fue significativo (ANOVA por permutaciones,  $p=0.006$ ,  $\alpha=0.01$ ). El modelo del análisis presentó un valor de  $R^2$  ajustada de 0.0108, es decir, explicó únicamente el 1.08% de la varianza total de los datos. Los ejes RDA1 y RDA2 explicaron el 0.58% y el 0.50% de la varianza total, respectivamente. En la Figura 8.18, se observa que el porcentaje de arenas afecta la abundancia de las morfoespecies en las cuatro réplicas del Estrato 1 del sitio E3 y en una réplica del mismo estrato del sitio E2. También, se observa que la clorofila *a* en el sedimento superficial influye, principalmente, en todas las réplicas de los tres estratos del sitio E1 y, en menor grado, en la mayoría de las réplicas de los tres



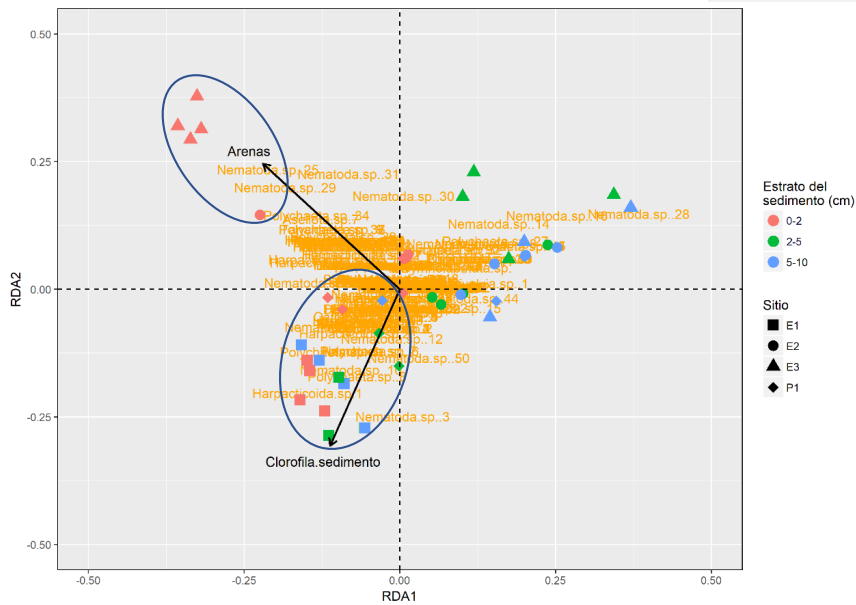
estratos del sitio P1. Las morfoespecies relacionadas positivamente con las dos variables son principalmente de los taxones Nematoda, Polychaeta y Harpacticoida, además de Ostracoda y Oligochaeta para la clorofila *a* en el sedimento superficial.



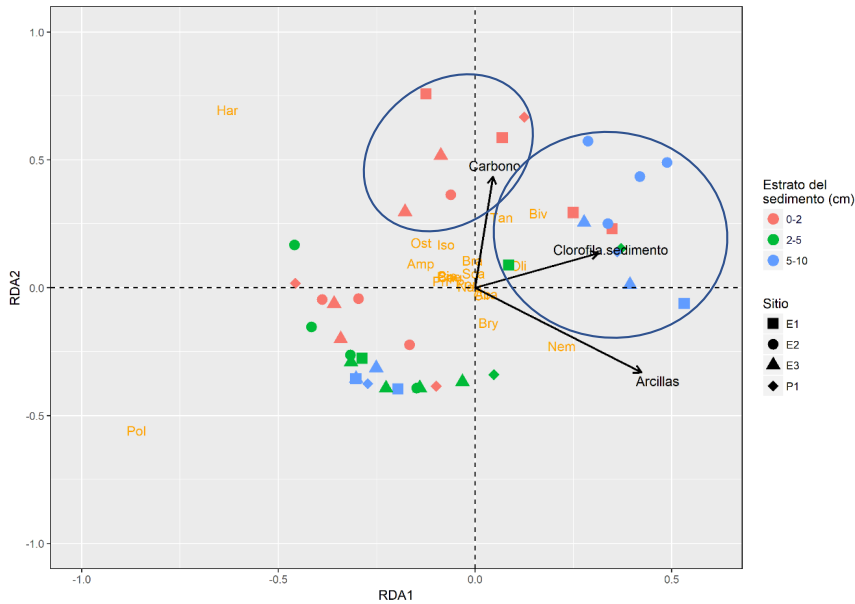
**Figura 8.17.** Análisis de redundancia para el porcentaje de arcillas y la abundancia de los grupos taxonómicos. La elipse indica los grupos de réplicas relacionadas con las variables significativas para el análisis. Para lista de abreviaturas veáse Apéndice A.

**Biomasa de los grupos taxonómicos.** El análisis de selección de variables ambientales detectó tres variables significativas para la biomasa de los grupos taxonómicos: el porcentaje de arcillas en el sedimento (ANOVA por permutaciones,  $p=0.019$ ,  $\alpha=0.05$ ), el porcentaje de carbono orgánico en el sedimento (ANOVA por permutaciones,  $p=0.032$ ,  $\alpha=0.05$ ) y la concentración de clorofila *a* en el sedimento superficial (ANOVA por permutaciones,  $p=0.047$ ,  $\alpha=0.05$ ). El análisis de redundancia para las tres variables fue significativo (ANOVA por permutaciones,  $p=0.002$ ,  $\alpha=0.01$ ). El modelo del análisis mostró un valor de  $R^2$  ajustada de 0.0913, es decir, explicó únicamente el 9.13% de la varianza total de los datos. Los ejes RDA1 y RDA2 explicaron el 0.37 % y el 0.28% de la varianza total, respectivamente. La Figura 8.19 muestra que el porcentaje de carbono orgánico afecta la biomasa en

algunas réplicas del Estrato 1 de los cuatro sitios. También, se aprecia que la concentración de clorofila *a* en el sedimento influye principalmente en la biomasa del Estrato 3, en todas las réplicas del sitio E2 y en algunas del resto de los sitios. Además, esta variable afecta en menor grado dos réplicas del Estrato 1 y una réplica del Estrato 2, todas de sitio E1. El porcentaje de arcillas no mostró relación con alguna réplica. En la figura es notorio que el taxón Tanaidacea presenta una correlación positiva con el porcentaje de carbono orgánico. Asimismo, el taxón Oligochaeta se correlacionó positivamente con la clorofila *a* en el sedimento, no así el taxón Polychaeta, que se correlacionó de manera inversa. Por otra parte, el taxón Bivalva muestra una correlación positiva con las dos variables anteriores. Los taxones Bryozoa y Nematoda se correlacionan positivamente con el porcentaje de arcillas, al contrario del taxón Harpacticoida, que muestra una correlación inversa.

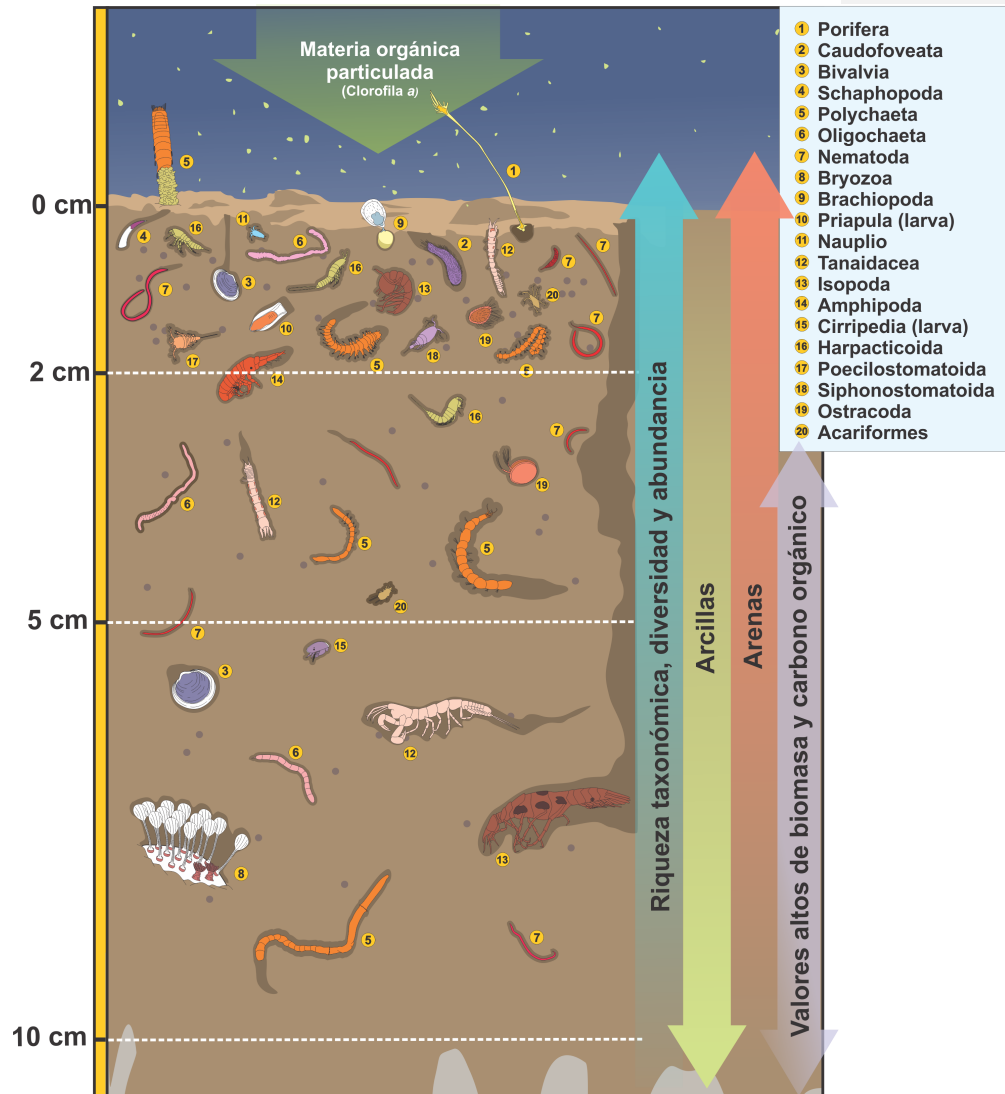


**Figura 8.18.** Análisis de redundancia para el porcentaje de arenas, la concentración de clorofila *a* en el sedimento superficial y la abundancia de las morfoespecies. Las elipses indican los grupos de réplicas relacionadas con las variables significativas para el análisis.



**Figura 8.19.** Análisis de redundancia para el porcentaje de arcillas, el porcentaje de carbono orgánico en el sedimento, la concentración de clorofila *a* en el sedimento superficial y la biomasa de los grupos taxonómicos. Las elipses indican los grupos de réplicas relacionadas con las variables significativas para el análisis. Para lista de abreviaturas veáse Apéndice A.

Finalmente, los resultados obtenidos para la estructura vertical de la macrofauna de los cuatro sitios del golfo de México puede resumirse en los siguientes puntos ilustrados en la Figura 8.20: 1) Más de la mitad de los individuos se encuentra en el primer estrato del sedimento. 2) Disminución de la riqueza taxonómica, la diversidad y la abundancia con la profundidad del sedimento. 3) Los estratos 2 y 3 no son muy distintos para la riqueza taxonómica, la abundancia total y de los grandes grupos taxonómicos. 4) Los tres estratos presentan combinaciones distintas de morfoespecies. 5) En general, los taxones más abundantes son Nematoda y Polychaeta para los tres estratos. 6) No hay un patrón general para la biomasa, pero presenta valores elevados en estratos profundos del sedimento debido a organismos de gran talla. 7) Bryozoa, Polycheta y Arthropoda contribuyen con valores altos de biomasa. 8) Las arcillas se encuentran levemente asociadas con la abundancia de los estratos 2 y 3 del sedimento. 9) Las arenas tienen cierta relación con la abundancia del primer estrato del sedimento. 10) La clorofila *a* presenta asociación con la abundancia y la biomasa. 11) El carbono orgánico muestra cierta relación con la biomasa del estrato 1.



**Figura 8.20.** Distribución vertical de la macrofauna en el mar profundo del golfo de México de acuerdo con la información obtenida en este estudio. Los organismos representados no se encuentran a escala.

# 9

## Discusión

### 9.1 Composición, riqueza taxonómica y diversidad

En la macrofauna de mar profundo, se encuentran representados la mayoría de los phyla típicos de invertebrados marinos (Rex, 1981). Esta composición taxonómica varía muy poco a lo largo del mar profundo en todo el mundo y es similar a la encontrada en aguas someras, especialmente en latitudes altas (Gage y Tyler, 1991). La zona más profunda del golfo de México no es la excepción, pues como ya se ha mencionado, cuenta con una gran variedad de phyla reportados comunes a nivel global.

El número de phyla para la planicie abisal de Sigsbee reportado aquí (8 phyla) es bajo comparado con el número máximo de phyla reportados para la zona abisal del golfo que, como se mencionó anteriormente, que es de 18. Lo anterior se explica por el menor esfuerzo de muestreo de la campaña SIGEBEE 14 (4 localidades), ya que, por ejemplo, fue mucho menor que el realizado en otras investigaciones, como en la campaña SIGSBEE 6 de Arredondo (2012) y Plaza (2006), con 17 phyla reportados en 17 sitios de muestreo distribuidos en toda el área de la planicie abisal de Sigsbee. Además, en este estudio no se consideró al phylum Sarcomastigophora—por ser protistas que comúnmente cuentan como parte de la meiofauna— como en otros estudios (p.e. Arredondo, 2012; Pérez, 2005; Plaza, 2006). Todos los phyla de macrofauna observados en este trabajo ya contaban con registros previos para la zona abisal del golfo de México, excepto el phylum Brachiopoda, observado por primera vez aquí—o por lo menos dada a conocer su existencia— en esta región.

El número máximo de phyla reportados en el talud oriental de México es mucho menor al reportado para la zona abisal debido al número reducido de estudios y sitios de muestreo en esa zona. Se ha reportado un máximo de 13 phyla para esta subprovincia, de los cuales cuatro se observaron en este estudio en un único sitio de muestreo. Como sucedió en la planicie abisal de Sigsbee, el esfuerzo de muestreo en la zona fue mucho menor que el realizado en otras investigaciones (p.e. Henández, 1999), por lo que el número de phyla observados fue reducido.

Tres organismos registrados como infaunales en este estudio requieren una aclaración acerca de por qué fueron observados dentro del sedimento: una larva nauplio, una larva cypris y una colonia de briozoarios. Las larvas nauplio han sido

retenidas por varios grupos de crustáceos como la primera fase de su ciclo de vida, y en la mayoría de los grupos son planctónicas. No obstante, las larvas nauplio de los grupos Cephalocarida, Mystacocarida, Ostracoda y Copepoda/Harpacticoida son béntónicas (Dahms, 1993), por lo que, probablemente, la larva observada aquí pertenezca a alguno de estos grupos. En el caso de las larvas cipris, se sabe que éstas son pelágicas y, cuando encuentran las condiciones adecuadas, se establecen en un sitio permanente en el fondo (Morrisey et al., 2018). De hecho, estas larvas se han reportado como parte de la meiofauna (Arroyo et al., 2004; Vinogradov et al., 2017). La posición de la larva cipris en el estrato 3 puede deberse a alguno de estos factores: a) que ese estrato en realidad sea una zona de actividad para la larva o b) que haya sido desplazada desde la superficie por efectos de la bioturbación no mucho tiempo antes de la colecta del sedimento. Con respecto a la colonia de briozoarios, se tiene registrado que la mayoría de briozoarios son bentónicos y están sujetos a sustratos duros (Fernández-Alamo y Rivas, 2007). Sin embargo, existen colonias que habitan sobre sedimentos blandos (O'Dea, 2009). Estas colonias son propensas a quedar enterradas por los sedimentos, por lo que han desarrollado un modo de vida libre y la capacidad de desplazarse a través del sustrato, lo que, en caso de ser enterradas, les permite regresar a la superficie (O'Dea, 2009). La colonia de briozoarios observada en el estrato 3 de este estudio probablemente es de vida libre y móvil, por la forma de los zooides que la componen (vibráculos con setas largas). Su posición se pudo deber a que la colonia sufrió un enterramiento de por lo menos 5 cm o tal vez no hay que descartar que verdaderamente sea allí su zona de actividad.

Debido a la gran asociación entre los conceptos de diversidad y riqueza taxonómica o riqueza de especies, aquí se discutirán en conjunto estos dos componentes de la comunidad de macrofauna. En la presente investigación, los organismos se clasificaron en morfoespecies para estimar la riqueza taxonómica y la diversidad (riqueza taxonómica+abundancia relativa). La identificación de morfoespecies es un proceso basado únicamente en la forma de los individuos, sin considerar la literatura sistemática (Morrone, 2013), lo que hace al proceso subjetivo. Este proceso se conoce como clasificación parataxonómica (Krell, 2004). Esta clasificación en ningún momento debe tomarse como una cuantificación de la riqueza de especies, podría sobreestimar el número de especies, no distingue el dimorfismo sexual, los estadios del desarrollo, u otros tipos de variación individual. Aunque este procedimiento parataxonómico no satisface los criterios del método científico, puede ser una herramienta propedéutica y heurísticamente útil para encontrar patrones de grupos taxonómicos abandonados (Krell, 2004), como los de mar profundo.

De acuerdo con Rex (1981), se ha observado, contrariamente a lo esperado, que en el mar profundo existe una gran diversidad de especies. Esta diversidad presenta un patrón latitudinal (Rex et al., 1993) y un patrón a lo largo de un gradiente de profundidad (Rex, 1981). Para este último, el número de especies se incrementa desde la plataforma continental, alcanza su pico máximo en el talud y disminuye hacia la zona abisal. En el caso de la macrofauna, Rex (1981) reporta que el pico máximo de especies se encuentra alrededor de los 2300 a 2800 m de profundidad

para el Atlántico Norte. Por otro lado, Wei (2006) observó este mismo patrón para la macrofauna del norte del golfo de México, con valores máximos de diversidad a los 1315-1382 m de profundidad, y una disminución hacia la zona abisal con 18 a 48 especies entre 2 954 y 3732 m de profundidad. En un intervalo de profundidad similar, de 2 855 a 3 740 m, este estudio reconoció valores de riqueza taxonómica total de 32 a 90 morfoespecies (Apéndice B), intervalo que rebasa los valores reportados por Wei (2012) y que podría deberse a una sobreestimación en la identificación de morfoespecies. Otros factores que explican esta diferencia incluyen las distintas características de los dos estudios, por ejemplo, el tipo de macrofauna identificada (*sensu stricto* y *sensu lato*) o la apertura de malla (300  $\mu\text{m}$  y 250  $\mu\text{m}$ ) al separar la macrofauna.

Las diferencias en la diversidad de Shannon-Weiner dependieron principalmente del número de morfoespecies colectadas en cada muestra. Los valores altos de equitatividad de Pielou indicaron que la abundancia relativa de las morfoespecies en las muestras es muy parecida, es decir, que las morfoespecies contribuyen de manera muy similar a la abundancia total, ya que en la mayoría de los casos se observó un solo individuo por morfoespecie. Este patrón se ha observado en comunidades no perturbadas, donde la mayoría de las especies son raras (Gray y Elliot, 2009). Por ejemplo, en los sedimentos arenosos de las costas de Noruega, el 70% de las especies se encuentran como individuos únicos, sin importar el tamaño de la muestra (Gray y Elliot, 2009). En el caso del mar profundo, Grassle y Maciolek (1992) registraron una alta proporción de especies representadas por un único individuo en todas las escalas de muestreo.

## 9.2 Abundancia y densidad

Los grupos taxonómicos registrados como dominantes en este estudio son un factor común para el mar profundo del golfo de México y el resto del mundo. La clase Polychaeta es el grupo dominante para la macrofauna en aguas profundas a nivel mundial, con una abundancia de la mitad a tres cuartos del total (Gage y Tyler, 1991). Por otro lado, el phylum Nematoda y el orden Harpacticoida, taxones dominantes para la meiofauna (Giere, 2009), se encuentran también presentes en la macrofauna. Otros grupos de macrofauna reportados como abundantes son los miembros del superorden Peracarida, tales como Cumacea, Tanaidacea, Amphipoda e Isopoda, además de miembros del phylum Mollusca (Gage y Tyler, 1991). Para el golfo de México, en la zona abisal y el talud continental oriental de México, la mayoría de los estudios coincide en que los tres grupos con la mayor contribución a la abundancia son Nematoda, Polychaeta, y Arthropoda, aunque no necesariamente en ese orden, pues varía de acuerdo con lo reportado por cada autor.

La densidad promedio fue significativamente diferente entre sitios y estratos del sedimento. Los valores observados para la abundancia en los sitios presentaron los

valores más altos en los sitios E2 y E3, y los más bajos en los sitios E1 y P1. Los valores en los cuatro sitios, en su mayoría, son cercanos a otros valores registrados en localidades con ubicaciones o profundidades similares a las de este estudio. La excepción es el sitio E3, que supera por mucho (más de dos veces) la abundancia promedio del sitio con el registro más alto (Apéndice A, Tabla A2).

Los sitios también presentaron diferencias al tomar en cuenta la abundancia de las morfoespecies, pero no fueron distintos al considerar a los grandes grupos taxonómicos. Lo primero se explica porque en cada sitio se presentó una asociación particular de morfoespecies que lo caracterizó, excepto entre los sitios E3 y P1 que, a pesar de tener morfoespecies particulares, mostraron una gran similitud. Esto se explica por la presencia de siete morfoespecies del phylum Nematoda y una morfoespecie del orden Harpacticoida en ambos sitios, especies que pueden estar asociadas a sitios con elevada producción primaria en la superficie y a la perturbación del sedimento por turbiditas. Por otro lado, cuando se consideró la abundancia de los grupos taxonómicos, los sitios no presentaron diferencias. Lo anterior se debe a que varios grupos taxonómicos abundantes estuvieron presentes en los distintos sitios, es decir, su composición y su contribución a la abundancia en los sitios, aunque no igual, fue bastante similar.

Estudios de distribución vertical de la macrofauna en el mar profundo de otras regiones del mundo han reportado un gran porcentaje de agregación de la fauna en el estrato superficial del sedimento, además del patrón de disminución de la abundancia hacia capas más profundas del mismo (Blake, 1994; Flach y Heip, 1996; Flach, et al., 2002; Galéron et al., 2001; Galéron et al., 2009; Jumars, 1978; Schaff et al. 1992; Shirayama y Horikoshi, 1982; Snider et al., 1984; Witte, 2002). Para el estrato superficial, los estudios muestran porcentajes altos, por arriba del 50%. Estos valores son consistentes con los arrojados en este estudio (Tabla 9.2), lo que indica que el golfo de México no es la excepción en lo que respecta a la distribución vertical de la macrofauna para la abundancia. Sin embargo, cabe mencionar que, aunque los valores son concordantes entre regiones, también son variables entre y dentro de éstas, pues, si bien existen valores altos, también se reportan valores relativamente bajos, menores al 50%, donde la fauna se distribuye de manera más homogénea o se concentra en un estrato inferior. Por ejemplo, Flach y Heip observaron en el área de Goban Spur que los porcentajes más bajos para la primera capa del sedimento se encontraron en las localidades más someras y más profundas, mientras que los más altos se observaron en las localidades de profundidades intermedias, no obstante, aclaran que esta tendencia es variable entre otros estudios, por lo que no se observa un patrón general para la variación de la importancia de la capa superficial del sedimento entre diferentes localidades. Otro aspecto importante de mencionar es que, de acuerdo con Jumars (1978), el reasignar al primer estrato a organismos con un modo de alimentación que, presumiblemente, está adaptado a la superficie y que se observaron en estrato profundos hace un cambio substancial en la abundancia del sedimento superficial



**Tabla 9.1** Comparación del porcentaje de abundancia de la macrofauna encontrada en el estrato superficial del sedimento en investigaciones realizadas en el mar profundo en distintas regiones del mundo.

Región	Localidad	Zona	Profundidad (m)	Tamiz (mm)	Estrato superficial (cm)	Porcentaje de abundancia	Autor(es)
<b>Océano Pacífico</b>							
Subtropical	Fosa de San Diego	Talud medio	1218-1223	0.42	0-1	58.2%	Jumars (1978)
Templada	Bahía de Suruga	Plataforma/ Talud superior	115-472	1.0 y 0.5	0-1	~50 a ~70% <sup>a</sup>	Shirayama y Horikoshi (1982)
	Pacífico Norte central	Abisal inferior	5821-5874	0.3, 0.15, 0.042 <sup>b</sup>	0-1	100%	Snider et al. (1984)
<b>Océano Atlántico</b>							
Templada	Estrecho de Skagerrak	Plataforma/ talud superior	30-620	1.0	0-2	30 a <70% <sup>a</sup>	Josefson (1989)
	Talud continental de Carolina	Talud superior	850	0.3	0-2	46.1 a 67.1%	Schaff et al. (1992)
	Cabo Lookout	Talud superior/inferior	583-3000	-	0-2	53.3%	Blake (1994)
	Goban Spur	Talud medio/ abisal inferior	2290-4460	0.5	0-1	40 a ~50% <sup>a</sup>	Flach y Heip (1996)
	Planicie abisal Porcupine	Abisal inferior	4850	1, 0.5, 0.3, 0.25	0-1	40-80% <sup>c</sup>	Galéron et al. (2001)
	Margen ibérico	Talud inferior/ Abisal inferior	2626-4915	0.5	0-1	>40 a ~50% <sup>a</sup>	Flach et al. (2002)
Tropical	Golfo de Guinea	Talud inferior/abisal inferior	3150-4000	1, 0.5, 0.3, 0.25	0-1	64%	Galéron et al. (2009)
Tropical/subtropical	Golfo de México	Talud inferior/ abisal inferior	2855-3740	0.25	0-2	50.9 a 63.8%	Este estudio
<b>Océano Índico</b>							
Tropical	Mar Árabe	Talud inferior/ abisal inferior	3187-4426	0.5	0-1	34 a 70%	Witte (2000)

<sup>a</sup> Estimación realizada con base en gráfica reportada por el autor, ya que no reporta todos los valores.

<sup>b</sup> Para distinguir a la macrofauna, el autor consideró principalmente la composición taxonómica más que el tamaño de los organismos.

### 9.3 Biomasa

El interés en los flujos de energía en los océanos ha conducido a la investigación de la distribución del carbono orgánico en los mismos (Rowe y Menzel, 1971). Para el bentos de mar profundo, la biomasa es un estimador confiable de la producción (Rowe, 1983) que permite entender cómo es el ciclo de la materia orgánica en las comunidades (Rowe et al., 2008). La biomasa expresada en unidades de carbono permite una comparación entre las tasas de respiración de los organismos, los flujos de carbono orgánico particulado y el secuestro de carbono orgánico en los sedimentos, lo que permite estimar el presupuesto de carbono y la transferencia trófica entre distintos grupos de bentos (Rowe et al., 2002; Rowe et al., 2008).

La clase Polychaeta fue el taxón con la mayor contribución a la biomasa total en este estudio, observación reconocida previamente para el mar profundo del golfo de México (Arredondo, 2012, Muñoz, 2001; Pérez, 2005; Salas, 2005; Velázquez, 2005). El segundo taxón dominante para la biomasa, Bryozoa, no ha sido reportado como tal para esta zona. Su valor de biomasa se concentró únicamente en una colonia relativamente grande de individuos. Además, es posible que este valor de biomasa se esté sobrestimado debido a la alta composición de carbonato de calcio de la colonia, sustancia difícil de eliminar sin dañar al tejido blando. El tercer taxón con mayor contribución a la biomasa fue Isopoda, y concentró la mayor parte de ésta en un solo individuo de grandes dimensiones del género *Gnathia*. El subphylum Crustacea como parte de los grupos dominantes ya se había reportado por todos los autores como uno de los tres primeros para la biomasa en el mar profundo del golfo de México.

La biomasa promedio fue significativamente diferente entre sitios. Al igual que la abundancia, los valores observados para la biomasa presentaron los valores más altos en los sitios E2 y E3, y los más bajos en los sitios E1 y P1. Algunos de los valores de los cuatro sitios son consistentes con valores registrados en localidades con ubicaciones o profundidades similares a las de este estudio, mientras que otros difieren considerablemente (Apéndice A, Tabla A3).

De todos los estudios aquí considerados que abordan la distribución vertical de la comunidad de macrofauna en otras regiones del mundo, solamente unos cuantos consideran la distribución vertical de la biomasa (Tabla 9.4). Flach y Heip (1996) y Witte (2000) observaron valores altos, del 50 y 80%, respectivamente, en sus sitios de muestreo. En el presente estudio, el rango de valores para el estrato superficial del sedimento fue bajo, con un valor inferior cercano a los reportados por la mayoría de los estudios, pero con un valor superior muy por debajo a los observados por los mismos. En este estudio no se logró determinar un patrón general para la biomasa

debido al comportamiento variable que presentó entre sitios y estratos. De hecho, para la contribución a la biomasa de los grupos taxonómicos, se observó la interacción entre sitios y estratos, donde se ubicaron posibles diferencias entre algunos estratos por sitio. En otros estudios, el patrón para la biomasa tampoco no fue tan marcado como el de la abundancia. Si bien en algunos casos la biomasa disminuyó claramente junto con el incremento de la profundidad del sedimento, en muchos otros la distribución de la biomasa fue más equitativa entre estratos o con valores altos en estratos inferiores. Este último caso lo reportan explícitamente Flach y Heip (1996), que en la mayoría de los sitios observaron valores relativamente bajos de biomasa en el primer centímetro del sedimento y, además, detectaron organismos de gran talla en capas subsuperficiales. Este caso fue similar al del presente estudio, en donde se observaron organismos de gran tamaño en capas inferiores el sedimento.

**Tabla 9.2.** Comparación del porcentaje de biomasa de la macrofauna encontrada en el estrato superficial del sedimento en investigaciones realizadas en el mar profundo en distintas regiones del mundo.

Región	Localidad	Zona	Profundidad (m)	Tamiz (mm)	Estrato superficial (cm)	Porcentaje de biomasa	Autor(es)
<b>Océano Pacífico</b>							
Templada	Bahía de Suruga	Plataforma/ Talud superior	115-472	1.0 y 0.5	0-1	~15 a ~44% <sup>a</sup>	Shirayama y Horikoshi (1982)
	Pacífico Norte central	Abisal inferior	5821-5874	0.3, 0.15, 0.042 <sup>b</sup>	0-1	100%	Snider et al. (1984)
<b>Océano Atlántico</b>							
Templada	Goban Spur	Talud medio/ abisal inferior	208-4460	0.5	0-1	~20 a ~80% <sup>a</sup>	Flach y Heip (1996)
Tropical/subtropical	Golfo de México	Talud inferior/ abisal inferior	2855-3740	0.25	0-2	17.1 a 33.2%	Este estudio
<b>Océano Índico</b>							
Tropical	Mar Árábigo	Talud inferior/ abisal inferior	3187-4426	0.5	0-1	~20 a ~50% <sup>a</sup>	Witte (2000)

<sup>a</sup> Estimación realizada con base en gráficas reportada por el autor, ya que no reporta valores.

<sup>b</sup> Para distinguir a la macrofauna, se consideró principalmente la composición taxonómica más que el tamaño de los organismos.

<sup>c</sup> Rangos basados en porcentajes de abundancia por grupo taxonómico de macrofauna.

## 9.4 Factores ambientales que estructuran a la comunidad

### 9.4.1 Factores bióticos

La macrofauna, al igual que el resto del bentos en el mar profundo, depende para su nutrición, en su mayor parte, del material alóctono (Escobar-Briones y Soto, 1993). Este material es de origen principalmente marino (Chester, 2000) y proviene inicialmente de la producción primaria de la superficie. La materia orgánica que alcanza el fondo es generalmente muy refractaria debido a su descomposición a lo largo de su descenso (Levinton, 2013), aunque, ocasionalmente, pueden llegar pulsos de materia orgánica lábil (Jumars et al. 1990). El carbono orgánico y la clorofila *a* puede utilizarse como medida de la producción primaria que alcanza el fondo y del alimento disponible para el bentos. La concentración de clorofila *a* en el sedimento superficial se relacionó con la abundancia de las morfoespecies en los tres estratos de los sitios E1 y P1, y con la biomasa, principalmente del estrato 3 de los sitios E2 y E3. Debido a que los pigmentos cloroplásticos tienen una vida media del orden de varias semanas a meses, indican la entrada de materia orgánica algal en escalas de tiempo muy cortas (Duinevel et al., 2001). Esto implica que altas concentraciones de pigmentos cloroplásticos indican un aporte relativamente reciente de materia orgánica al fondo y bajas concentraciones indican un aporte más antiguo. Considerando esto, se podrían explicar las diferencias entre los cuatro sitios de muestreo, ya que las concentraciones de clorofila *a* en el sedimento superficial fueron opuestas a los valores de las variables biológicas de los cuatro sitios. Esto implicaría que los organismos en los sitios con valores bajos de las variables biológicas y concentraciones altas de pigmentos cloroplásticos en sedimento se encontrarían en la fase inicial de respuesta a un aporte de materia orgánica reciente, por lo que las poblaciones de macrofauna estarían en una fase inicial de crecimiento. Por el contrario, en los sitios con valores altos de las variables biológicas y concentraciones bajas de clorofila *a*, los organismos ya habrían consumido gran parte de la materia orgánica disponible proveniente de un flujo más antiguo, por lo que las poblaciones se mostrarían una fase avanzada de crecimiento. Además, de acuerdo con el modelo trófico propuesto por Rowe et al. (2002) para la planicie abisal de Sigsbee, los organismos presentan una respuesta retardada al ingreso de materia orgánica a los sedimentos.

El carbono orgánico generalmente se utiliza como una medida del alimento que alcanza el fondo marino. De acuerdo con Sibuet et al. (1985), el flujo de carbono orgánico depositado en la interfase agua-sedimento es el factor que controló la biomasa en el mar profundo del Atlántico Norte. Asimismo, Sibuet et al. (1985) mencionan que cerca del 85% del carbono en el sedimento superficial ha sido utilizado antes de su secuestro en los sedimentos, por lo que el carbono dentro del sedimento superficial principalmente representa lo que no fue incorporado a la biomasa y no lo que está disponible para ser consumido, no obstante, el carbono preservado en los sedimentos aún se puede relacionar con el flujo de carbono hacia el fondo. En el presente estudio, el carbono orgánico mostró una relación con la biomasa del primer estrado del sedimento, lo que sugiere que el carbono orgánico

podría reflejar cuánto carbono se ha incorporado a la biomasa de la macrofauna en ese estrato.

La riqueza taxonómica y la abundancia promedio disminuyeron con el incremento de la profundidad del sedimento. Este patrón en la distribución de la riqueza taxonómica y la abundancia puede representar un mecanismo de repartición de recursos (Jumars, 1978), donde algunas especies menos abundantes han sido desplazadas a capas más profundas del sedimento, más allá de la fuente de alimento de sedimentación gradual (Jumars y Eckman, 1983). Esto parece estar relacionado con la reducción de la competencia interespecífica cuando un recurso es limitante (como es el caso del alimento en mar profundo), ya que ésta favorece el estrechamiento o la modificación de los nichos ecológicos y puede llevar a la especialización en el aprovechamiento de los recursos (Smith y Smith, 2001). Esta idea podría verse apoyada en el hecho de que la composición y la contribución de las morfoespecies para cada estrato del sedimento fue claramente distinta en este estudio. Por esto, sería razonable suponer que podrían existir distintas especies adaptadas para vivir en distintas capas del sedimento. Sin embargo, Josefson (1989) no encontró evidencia para la hipótesis de que los patrones de distribución vertical de la macrofauna, en particular para los depositívoros subsuperficiales, se deben a una segregación por la disminución de las interacciones competitivas, y menciona las causas probables de este resultado.

La distribución vertical de la biomasa promedio no presentó un patrón general en este estudio como en el caso de la riqueza taxonómica o la abundancia. Esto fue debido a la presencia de organismos de talla relativamente grande en los estratos subsuperficiales. Teóricamente, se esperaría que la mayor parte de la biomasa se encontrara en el primer estrato del sedimento, pues es en esta capa donde se deposita el material orgánico proveniente de las aguas más someras. Sin embargo, como se observó en este estudio y en otros (p.e Flach y Heip, 1996), esto no necesariamente ocurre. Aquí se plantean dos posibles explicaciones. En primer lugar, los organismos de gran talla que se observaron en los estratos inferiores pertenecen a grupos que frecuentemente viven en tubos, como en el caso de los poliquetos (Brusca et al., 2016); en madrigueras o tubos, como los tanaidáceos (Brusca et al., 2016); o son excavadores y viven madrigueras, como es el caso de isópodos como *Gnathia* (Cohen y Poore., 1994; Ota et al., 2007) o de los bivalvos (Brusca et al., 2016). Por lo anterior, es posible que los estratos profundos sean un lugar frecuente de actividad para este tipo de organismos y que por su gran talla les sea más fácil desplazarse a través de las capas del sedimento en comparación con organismos más pequeños. La otra posibilidad radica en la dificultad de preservar fielmente las posiciones originales de los organismos dentro del sedimento, debido a que el método de muestreo puede provocar la migración de los organismos a través de este (Giere, 2009) y no existe un dispositivo que los retenga de manera precisa en la capa del sedimento en la cual está su región normal de actividad (Jumars, 1978). Esto puede esperarse, particularmente, en los organismos que viven en tubos o en madrigueras, cuya actividad puede llevarse a cabo en la superficie del sedimento, pero que, como respuesta natural a la depredación, llegan a ocultarse

dentro de sus refugios a profundidades mayores en el sedimento. Esta reacción, de acuerdo con Jumars (1978) puede ser desencadenada por la perturbación del dispositivo de muestreo en el momento de la coleta de los núcleos, o de los cambios de presión y temperatura al momento del ascenso de las muestras.

La excavación y construcción de tubos y madrigueras conduce a otro factor importante en la estructuración vertical de las comunidades de macrofauna: la biomodificación. La biomodificación es el cambio en el hábitat sedimentario debido a la acción que ejercen los organismos sobre él (Gray y Elliot, 2009). De acuerdo con Gray y Elliot (2009) existen cuatro tipos de biomodificación: biodeposición, bioerosión, bioestabilización y bioturbación. De los cuatro tipos, la bioturbación es de gran importancia para la estructura vertical de la macrofauna. La bioturbación es causada por la egestión, perturbación y mezcla del sedimento por parte de la infauna, lo que extiende la capa superficial a una profundidad mayor (Gray y Elliot, 2009). De esto son responsables los organismos que crean madrigueras o habitan en tubos, ya que pueden transportar el oxígeno a estratos profundos por medio de la perturbación del sedimento o de la irrigación de sus madrigueras (Gray y Elliot, 2009; Levinton, 2013). También, la bioturbación es importante en el enterramiento de materia orgánica particulada que alcanza el fondo marino (Reichardt, 1987). Esto tiene grandes implicaciones en la distribución vertical, pues se ha observado que la infauna puede migrar a los estratos donde hay mayor cantidad de alimento disponible (Witbaard et al., 2000). Además, muchos depositívoros proporcionan a los sedimentos lodosos inestabilidad y un mayor contenido de agua (Levinton, 2013). En adición, se ha observado que los pequeños montículos alrededor de las aberturas creadas por crustáceos en sedimentos blandos parecen tener una influencia en la hidrodinámica a microescala, que afecta el flujo de oxígeno y de agua dentro de los sedimentos (Giere, 2009). Por otro lado, estas estructuras también influyen en la agregación de la fauna. Por ejemplo, se ha reportado que la abundancia de nemátodos puede ser cinco veces más alta alrededor de los tubos de los poliquetos con respecto a la abundancia de áreas sin estas estructuras (Giere, 2009).

#### **9.4.2 Factores abióticos**

El tamaño de grano es un factor clave para la infauna, ya que en los sedimentos determina las condiciones estructurales y espaciales de manera directa, y las características físicas y químicas de manera indirecta (Giere, 2009). El mar profundo se caracteriza por la presencia de fondos lodosos debido a su régimen de corrientes débiles comparado con el de las aguas litorales, ya que permite la deposición de partículas finas desde la columna de agua, que permanecen sin ser en gran parte erosionadas (Levinton, 2013). Los sedimentos de la planicie abisal del golfo de México son del tipo lodoso, especialmente de los denominados lodos pelágicos biogénicos, que contienen una porción importante (>30%) de restos de esqueletos carbonatados pelágicos (García-Villalobos y Escobar-Briones, 2007). La mayoría de los estudios aquí considerados que han evaluado el tamaño de grano para el talud y

la planicie abisal del golfo de México coinciden en que los sedimentos del fondo marino son de esta clase, con los limos como el tamaño de grano predominante, seguido de limos gruesos (Arredondo, 2012; Pérez, 2005; Plaza, 2006; Velázquez, 2006) o de arcillas (Guarneros, 2014; Martínez, 2007), y con las arenas como la clase de partículas con menor contribución al sedimento (Arredondo, 2012; Guarneros, 2014; Hernández, 1999; Martínez, 2007; Pérez, 2005; Plaza, 2006; Rodríguez, 2000; Salas, 2005; Velázquez, 2006). En contraste con los estudios anteriores y con este estudio, Pequegnat et al. (1990) reportan para el norte del golfo de México, con base en la clasificación de Shepard, un sedimento compuesto predominantemente por arcillas.

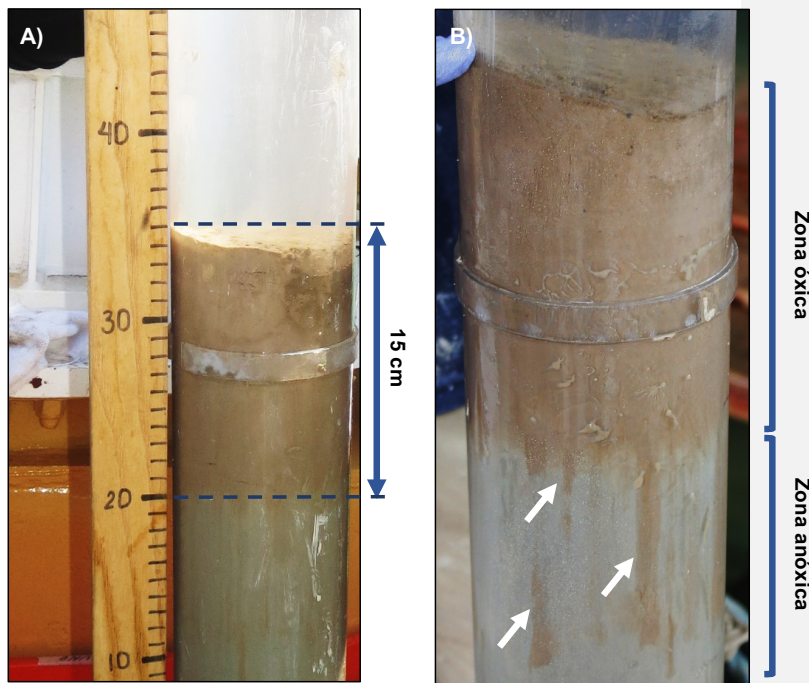
El porcentaje de arcillas mostró una mayor asociación con la abundancia de los grupos taxonómicos en el estrato 3 y en el estrato 2, y muy poco en el estrato 1. Esto se encuentra relacionado con el aumento de la proporción de arcillas con la profundidad del sedimento. Por el contrario, el porcentaje de arenas se encontró relacionado con la abundancia de las morfoespecies en el estrato 1, particularmente en el sitio E3, el estrato y el sitio donde se observaron los porcentajes más altos de esta clase de grano y los valores más altos de abundancia. Es de notar que el taxón Harpacticoida se observó asociado de manera negativa con las arcillas para la abundancia y la biomasa de los grupos taxonómicos. Esto se debió a que Harpacticoida se observó principalmente en el primer estrato, el estrato con un menor porcentaje de arcillas con respecto a los otros dos. Lo anterior refleja la preferencia de los copépodos harpacticoides por el estrato superficial del sedimento (Giere, 2009) y, como organismos intersticiales, por los sedimentos con partículas gruesas (Coull, 1985). Por otro lado, la biomasa del phylum Nematoda presentó afinidad por las arcillas, posiblemente por la preferencia de los nemátodos por los sedimentos finos, en especial de los nemátodos “excavadores” (Giere, 2009).

El oxígeno es el factor predominante entre los factores abióticos, ya que determina las condiciones el hábitat en el sedimento y la distribución de la fauna puede ser correlacionada con el suministro de oxígeno en el agua intersticial (Giere, 2009). Aunque este factor es muy importante para la distribución vertical de la macrofauna en el sedimento, no pudo ser evaluado en este estudio porque no se consideró en la toma de muestras de variables fisicoquímicas. No obstante, se hará mención del papel que puede jugar en la distribución vertical de la macrofauna en el golfo de México.

Cerca de la interface agua-sedimento, el oxígeno se difunde dentro del agua intersticial, proceso que puede ser favorecido por la bioturbación (Levinton, 2013). La penetración del oxígeno dentro del sedimento es variable de acuerdo con el ambiente en cuestión, y se ha observado que en la mayoría de los fondos lodosos y arenosos no supera unos cuantos milímetros de penetración (Giere, 2009). Sin embargo, en los fondos del mar profundo con un bajo contenido de materia orgánica, el sedimento puede estar oxigenado hasta debajo de los 10 cm de

profundidad (Giere, 2009). Debajo de la capa del sedimento bien oxigenada, se encuentra una capa de sedimento anóxica, oscura y químicamente reducida, que contiene sulfuro de hidrógeno, principalmente por la presencia de bacterias sulfuroreductoras. Ambas capas, óxica y anóxica, están separadas por una capa transicional denominada *discontinuidad del potencial redox* (RPD por sus siglas en inglés) (Levinton, 2013). Debido a sus características anóxicas, se esperaría que la infauna no pudiera habitar en esta capa. No obstante, se han reportado organismos que pueden penetrar en la capa anóxica del sedimento (p.e. nemátodos) en aguas someras, lo que también podría esperarse que suceda en el ambiente de mar profundo dentro de la RPD (Gage y Tyler, 1991).

En las campañas oceanográficas SIGSBEE realizadas en el mar profundo del golfo de México se ha observado que la capa óxica del sedimento alcanza, e incluso llega a sobrepasar, los 15 cm de profundidad, probablemente debido a la bioturbación, pues se han observado las clásicas bandas que producen los organismos excavadores al alterar la oxigenación del sedimento (Figura 9.1) Lo anterior se ha determinado con base en observaciones cualitativas de los núcleos colectados durante las campañas.



**Figura 9.1** Núcleos de sedimento colectados durante las campañas oceanográficas SIGSBEE en el mar profundo del golfo de México. A) Profundidad observada de penetración del oxígeno dentro del sedimento. B) Bandas producidas por la bioturbación de organismos excavadores (flechas) que muestran la alteración de la oxigenación del sedimento y su penetración en la zona anóxica. Fotografías por Adriana Gaytán Caballero e Itzel Rosales Limón.



Si se realiza la suposición de que los primeros 15 cm se encuentran bien oxigenados, el oxígeno en los sedimentos del mar profundo del golfo de México no sería un factor limitante para la estructura vertical de la fauna, como lo podría ser la materia orgánica. Sin embargo, habría que considerar aspectos como la compactación del sedimento en las capas más profundas y su contenido de agua, que puede afectar el oxígeno disuelto que puede contener (Giere, 2008). Por ejemplo, Witbaard et al. (2000) mostraron que para la planicie abisal de Porcupine el oxígeno no fue un factor limitante por arriba de los 5 cm. Sin embargo, si el oxígeno es limitante en el mar profundo del golfo de México y hasta qué profundidad, únicamente se podrá determinar cuando se realicen mediciones de oxígeno dentro del sedimento y se asocien con la infauna. Por otra parte, de lo que sí se tiene certeza es de que, hasta una profundidad de 5 a 10 cm, como se demostró en este estudio, se puede encontrar fauna, aunque escasa. En otros estudios (p.e. Jumars, 1978) se ha llegado a encontrar macrofauna en estratos de 10 a 20 cm de profundidad.

#### **9.4.3 Características fisiográficas e hidrodinámicas del golfo de México**

Las diferencias de profundidad entre las dos subprovincias fisiográficas no mostraron ninguna relación con la estructura de la comunidad de macrofauna, situación contraria a lo esperado, pues se ha registrado que los valores de las variables biológicas tienden a decrecer con la profundidad debido a la limitación de alimento (Thiel, 1979), ya que el flujo vertical de materia orgánica y energía hacia el fondo generalmente disminuye con el aumento de la profundidad de la columna de agua (Rowe y Starenesic, 1979). Sin embargo, la profundidad y el transporte vertical no son los únicos factores que afectan el contenido de materia orgánica del fondo marino, pues también influyen la topografía del ambiente de deposición, la textura de los sedimentos y el tiempo de residencia en la columna de agua (como se cita en Escobar-Briones y Soto, 1997), además del transporte lateral de materia orgánica (p.e. corrientes de turbidez), que ha sido documentado como una fuente de alimento hacia el fondo marino (Reichardt, 1987; Rowe y Starenesic, 1979).

Las diferencias fisiográficas entre las distintas zonas de la cuenca del golfo de México pueden ejercer una influencia en la estructura de la comunidad de los sitios de muestreo, ya que se ha registrado que las estructuras fisiográficas presentan una influencia en el aporte continental, el transporte de sedimentos (Escobar-Briones y García-Villalobos, 2009), la distribución de los sedimentos y en la agregación de la materia orgánica, lo que impacta en la fauna del fondo marino (Martínez, 2007). Además, la variabilidad entre subprovincias fisiográficas ha sido corroborada por Escobar-Briones y García-Villalobos (2009) para el contenido de materia orgánica en los sedimentos. En este estudio, tres localidades de muestreo se encontraron cercanas a por lo menos a una estructura fisiográfica: P1, E2 y E3. El sitio P1 se encontró cerca de las cordilleras mexicanas en el talud continental. El sitio E2 se

localizó en la región nororiental de los montes de Sigsbee y adyacente al escarpe de Campeche. Y el sitio E3 se ubicó en la parte norte de la planicie abisal en contacto con el abanico del Misisipi.

Si bien el sitio E2 no se encontró dentro de los montículos de Campeche, éstos podrían encontrarse distribuyendo los sedimentos y la materia orgánica en sus inmediaciones, como ya se ha observado previamente para estas estructuras (Martínez, 2007). Por otro lado, el escarpe de Campeche influiría en el sitio E2 mediante aporte de materia orgánica hacia el fondo, pues los escarpes pueden ser principales vías de materia orgánica al fondo marino desde el continente (Plaza 2006). Rowe y Menzel (1971) reportaron abundantes fibras de celulosa provenientes de aguas someras en el sedimento de un sitio aledaño al escarpe de Campeche, posiblemente desplazadas hacia el fondo desde éste. Además, en esta región, se han observado valores altos de densidad, riqueza taxonómica (Plaza, 2006) y biomasa (Arredondo, 2012; Rowe y Menzel, 1971) para el golfo de México. Asimismo, la actividad quimiosintética registrada en los montículos y el escarpe de Campeche (MacDonald et al., 2004; Naehr et al., 2007) podría contribuir con materia orgánica de origen autóctono en la zona.

El sistema de río Misisipi es de gran importancia ecológica para el golfo de México, pues le brinda grandes cantidades de agua dulce, material vegetal, hidrocarburos y sedimentos finos (Pequegnat et al., 1990). Además, muchos de los sedimentos aportados por el río son transportados hacia la planicie abisal (Balsam y Beeson, 2003; Pequegnat et al. 1990). De esta forma, el Misisipi podría proporcionar un importante aporte de pigmentos fotosintéticos, indicadores de materia orgánica, desde las aguas más someras al sedimento abisal (Plaza, 2006). Esto podría afectar directamente al sitio E3, que se localiza en la entrada del aporte sedimentario del Misisipi a la planicie abisal. Rowe y Menzel (1971) mencionan que corrientes de turbidez emanantes del abanico del Misisipi podrían ser una fuente de materia orgánica para el fondo marino en la planicie, sin embargo, aclaran que esto es difícil de evaluar.

Aunque el sitio P1 se localice cerca de las cordilleras mexicanas, es difícil determinar si éstas pueden tener algún efecto sobre la localidad, ya que no hay registros publicados acerca de su influencia en las comunidades bentónicas. Sin embargo, es posible que corrientes de turbidez puedan afectar las características del sedimento en la zona, pues se tienen observaciones no publicadas de su presencia en las cercanías de las cordilleras (Escobar-Briones, 2018, comunicación personal). Los sedimentos en estas corrientes provienen de la plataforma continental y se caracterizan por presentar partículas gruesas y un contenido alto de materia orgánica (Rowe y Starenesic, 1979), características no observadas en sedimento superficial del sitio P1 en este estudio.

Comment [A1]: Así se escribe?

Comment [D2R1]: Sí, en español así se escribe:  
<http://lema.rae.es/dpd/srv/search?key=Misisipi>

Junto con las características fisiográficas, la circulación del golfo de México juega un papel importante en las propiedades de los sedimentos. Como se mencionó anteriormente, la corriente del Lazo es la corriente de mayor importancia en el golfo, cuya variabilidad domina la circulación en la cuenca (Candela et al., 2002). Los giros ciclónicos y anticiclónicos derivados de esta corriente favorecen la mezcla de las aguas y la producción primaria en el golfo de México (García-Villalobos y Escobar-Briones, 2007). Lo anterior es relevante, ya que, además de la profundidad, la dinámica y la productividad de la columna de agua controlan la exportación de materia orgánica desde la zona eufótica por debajo de los 200 m (como se cita en Escobar et al, 1997). La corriente del Lazo, a pesar de encontrarse al oriente del golfo, puede afectar de manera indirecta a la región occidental, pues los giros anticiclónicos migran hacia el oeste, hacia el suroeste y, con menor frecuencia, hacia el noroeste de la cuenca (Vukovich y Crissman, 1986). Por lo tanto, los cuatro sitios de muestreo en este estudio son afectados por el sistema de circulación producido por la corriente del Lazo.

Durante su desplazamiento hacia el oeste, los giros anticiclónicos transfieren energía, lo que provoca su degradación gradual y la producción de giros ciclónicos más pequeños ricos en nutrientes y clorofila *a* (Biggs y Müller-Karger, 1994). Los giros anticiclónicos chocan con el talud continental en la región norte y oeste del golfo, e introducen agua de la plataforma continental dentro del mar profundo, además de generar un giro ciclónico (Wiseman y Sturges, 1999). Este fenómeno transporta nutrientes desde la plataforma continental y provoca plumas de clorofila *a* que se extienden más allá del talud continental, las cuales han sido observadas en imágenes de satélite (Biggs y Müller-Karger, 1994). En aguas mexicanas, la zona de influencia de los giros anticiclónicos es el norte del litoral veracruzano y sur tamaulipeco (Signoret et al. 2006). Lo anterior podrá tener implicaciones para los sitios P1 y E1, debido a que, con este fenómeno, se favorece la producción primaria sobre el talud continental y algo más allá, en la región adyacente de la planicie abisal, zonas donde se encuentran estas localidades.

De acuerdo con Signoret et al. (2006), en general, se piensa que la biomasa fitoplanctónica disminuye desde la costa hacia mar adentro, sin embargo, puede existir una subestimación de esta biomasa mar adentro, debido a que no se consideran todos los estratos de la distribución del fitoplancton en la columna de agua. Además, los patrones de distribución de la productividad primaria en el golfo de México son modificados por los procesos hidrodinámicos y climáticos a meso y macroescala, como los giros ciclónicos y anticiclónicos, y no únicamente por procesos de escala local, como las descargas fluviales. Así, mencionan Signoret et al. (2006), parece ser que los procesos hidrodinámicos presentes en cada localidad son los que determinan la cantidad de fitoplancton, independientemente de la distancia a la costa. Por lo anterior, sitios muy alejados de la costa, como lo son E1,

E2 y E3 en este estudio, podrían recibir un mayor aporte de materia orgánica del esperado debido a los cambios en la distribución de la productividad primaria en la columna de agua. Por ejemplo, Signoret et al. (2006) sugieren que sitios cercanos al talud de Yucatán, donde se localiza aproximadamente el sitio E2 de este estudio, probablemente reciben afloramientos del norte de la plataforma continental de Yucatán debido a la corriente anticiclónica, lo que podría explicar las altas concentraciones de clorofila *a* observadas en esa zona, mar adentro.

# 10

## Conclusiones

Luego de haber analizado y discutido los aspectos concernientes a la distribución vertical de la macrofauna en sedimentos superficiales del mar profundo en el golfo de México, se puede concluir lo siguiente:

1. La hipótesis propuesta se corroboró para la riqueza taxonómica, la diversidad y la abundancia, ya que se observó un patrón descendente de las variables biológicas con una mayor profundidad en el sedimento. Esta hipótesis se rechazó para la biomasa.
2. La fisiografía y la hidrodinámica del golfo de México influyen en las características del sedimento superficial y, por consiguiente, en la estructura de la comunidad de macrofauna.
3. Las características del sedimento (arenas, arcillas, carbono orgánico y clorofila *a* en el sedimento superficial) mostraron una asociación con la estructura de la comunidad de macrofauna. Cada una explicó poco de la varianza total de los datos, lo que sugiere que otras variables tienen un papel mayor en la estructuración de la comunidad de macrofauna.
4. En general, se observaron diferencias significativas entre sitios y estratos del sedimento para la riqueza taxonómica, la abundancia y la biomasa.
5. La fauna tiende a agregarse en el estrato superficial del sedimento, donde se encontró a más del 50% de los organismos de macrofauna.
6. Los taxones con la mayor riqueza taxonómica y abundancia fueron Nematoda, Polychaeta y Harpacticoida.
7. Los taxones que aportaron más a la biomasa en el estudio fueron Polychaeta, Bryozoa e Isopoda.
8. El mar profundo del golfo de México se caracteriza por la presencia de morfoespecies con bajas abundancias, representadas, en su mayoría, por un solo individuo.

# Referencias

- Aller, R.C., 1983. The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry, *Journal of Marine Research*, 41, 299-322.
- Antoine, J.W, Bryant, W.R., 1969. Distribution of salt and salt structures in Gulf of Mexico. *AAPG Bulletin* 53 (12), 2543-2550.
- Arar, E.J., Collins, G.B., 1997. *In vitro* determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. National Exposure Research Laboratory, Ohio.
- Arredondo, I., 2012. Variabilidad de la biomasa de la comunidad bentónica de la macroinfauna de la planicie abisal de Sigsbee en el sector central del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Arroyo, N.L., Maldonado, M., Pérez-Portela, R., Benito, J., 2004. Distribution patterns of meiofauna associated with a sublittoral *Laminaria* bed in Cantabrian sea (north-eastern Atlantic). *Marine Biology* 144, 231-242.
- Balsam, W.L., Beeson, J.P., 2003. Sea-floor sediment distribution in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research I* 50, 1421-1444.
- Biggs, D. C., Müller-Karger, F. E., 1994. Ship and satellite observations of chlorophyll stocks in interacting cyclone-anticyclone eddy pairs in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 99(C4), 7371-7384.
- Bird, D.E., Burke, K., Hall, S.A., Casey, J.F., 2011. Tectonic evolution of the Gulf of Mexico basin, en: Buster, N.A., Holmes, C.W. (Eds.), *Gulf of Mexico origin, waters and biota: Geology*. Texas A&M University Press, pp. 3-16.
- Blake, J.A., 1994. Vertical distribution of benthic infauna in continental slope sediments off Cape Lookout, North Carolina. *Deep-Sea Research Part II* 41, 919-927.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical ecology with R*. Springer, Nueva York.
- Boswell, R., Collett, T.S., Frye, M., Shedd, W., McConnell, D.R., Shelander, D., 2012. Subsurface gas hydrates in the northern Gulf of Mexico. *Marine and Petroleum Geology* 34, 4-30.

- Brooks, J.M., Cox, H.B., Bryant, W.R., Kennicutt II, M.C., Mann, R.G., McDonald, T.J., 1986. Association of gas hydrates and oil seepage in the Gulf of Mexico. *Advances in Organic Geochemistry* 10, 221–234.
- Brusca, R., Moore, W., Shuster, S., 2016. *Invertebrates*, tercera ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Bryant, W. R., Lugo, J., Cordova, C., Salvador, A., 1991. Physiography and bathymetry, en: Salvador, A., (Ed.), *The geology of North America: Vol. J. Gulf of Mexico Basin*. Geological Society of America, Colorado, pp. 13-30.
- Burke, K., MacGregor, D.S., Cameron, N.R., 2003. Africa's petroleum systems : four tectonic "aces" in the past 600 million years, en: Arthur, T.J., MacGregor, D.S., Cameron, N.R. (Eds.), *Petroleum geology of Africa: New themes and developing technologies*. Geological Society, Londres, pp. 21–60.
- Cairns, S.D., Opresko, D.M., Hopkins, T.S., Schroeder, W.W., 1993. New records of deep-water Cnidaria (Scleractinia & Antipatharia) from the Gulf of Mexico. *Northeast Gulf Science* 13, 1–11.
- Candela, J., Sheinbaum, J., Ochoa, J., Badan,, A., Leben, R., 2002. The potential vorticity through the Yucatan Channel and the Loop Current in the Gulf of Mexico. *Geophysical Research Letters* 29(22), 16-1, 16-4.
- Chester, R., 2000. *Marine geochemistry*. Blackwell Science, Londres.
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Cohen, B.F., Poore, C.B., 1994. Phylogeny and biogeography of the Gnathiidae (Crustacea:Isopoda) with descriptions of new genera and species, most from south-eastern Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 54(2), 271-397.
- Committee on the Effects of the *Deepwater Horizon* Mississippi Canyon-252 Oil Spill on Ecosystem Services in the Gulf of Mexico, 2013. *An ecosystem services approach to assessing the impacts of the Deepwater Horizon oil spill in the Gulf of México*. The National Academies Press, Whashington, D.C.
- Coull, B.C., 1985. Long-term variability of estuarine meiobenthos: an 11 year study. *Marine Ecology Progress Series* 24, 205-218.
- Dahms, U, 1993. Pictorial keys for the identification of crustacean nauplii from the marine meiobenthos. *Journal of Crustacean Biology* 13(3), 609-616.
- Del Valle de Lersundi, J., 1987. Estructuras halocinéticas, en: España, Instituto de Geológico y Minero de España (Ed.), *Riesgos geológicos*. Instiuto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 115–120.

- Duineveld, G., Lavaleye, M., Berghuis, E., De Wilde, P., 2000. Activity and composition of the benthic fauna in the Whittard Canyon and the adjacent continental slope (NE Atlantic). *Oceanologica Acta* 24(1), 69-83.
- Ellis, S.L., Incze, L.S., Lawton, P., Ojaveer, H., MacKenzie, B.R., Pitcher, C.R., Shirley, T.C., Eero, M., Tunnell, J.W., Doherty, P.J., Zeller, B.M., 2011. Four regional marine biodiversity studies: Approaches and contributions to ecosystem-based management. *PLoS ONE* 6 (4), 1-21.
- Ellwood, B.B., Balsam, W.L., Roberts, H.H., 2006. Gulf of Mexico sediment sources and sediment transport trends from magnetic susceptibility measurements of surface samples. *Marine Geology* 230, 237-248.
- Escobar, E., López, M., Soto, L.A., Signoret, M., 1997. Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del golfo de México. *Ciencias Marinas* 23(4), 463-489.
- Escobar-Briones, E., 2004. Estado del conocimiento de las comunidades bénticas del golfo de México, en: Caso, M. Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 49-68.
- Escobar-Briones, E., García-Villalobos, F.J., 2009. Distribution of total organic carbon and total nitrogen in deep-sea sediments from the southwestern Gulf of Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61(1), 73-86.
- Escobar-Briones, E., Signoret, M., Hernández, D.R., 1999. Variación de la densidad de la infauna macrobéntica en un gradiente batimétrico: oeste del golfo de México. *Ciencias Marinas* 25 (2), 193-212.
- Escobar-Briones, E., Soto, L.A., 1993. Bentos del mar profundo en México, en: Salazar-Vallejo, S., Gonzáles, N.E. (Eds.), *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CIQRO, México, pp.106-116.
- Escobar-Briones, E., Soto, L.A., 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 17(6), 585-604.
- Felder, D.L., Camp, D.K., Tunnell Jr., J.W., 2009. An introduction to Gulf of Mexico Biodiversity Assessment, en: Felder, D.L., Camp, D.K. (Eds.), *Gulf of Mexico origin, waters and biota: Biodiversity*. Texas A&M University Press, pp. 1-13.
- Fernández-Álamo, M.A., Rivas, G., 2007. Ectoprocta, en: Fernández-Álamo, M.A., Rivas, G. (Eds.), *Niveles de organización en animales*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, pp. 284-291.



- Flach, E., Heip, C., 1996. Vertical distribution of macrozoobenthos within the sediment on the continental slope of the Goban Spur area (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series* 141, 55–66.
- Flach, E., Muthumbi, A., Heip, C., 2002. Meiofauna and macrofauna community structure in relation to sediment composition at the Iberian margin compared to the Goban Spur (NE Atlantic). *Prog. Oceanogr.* 52, 433–457.
- Gage, J.D., Hughes, D.J., González-Vecino, J.L., 2002. Sieve size influence in estimating biomass, abundance and diversity in samples of deep-sea macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 225, 97-107.
- Gage, J.D., Tyler, P.A., 1991. *Deep-sea biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Galéron, J., Menot, L., Renaud, N., Crassous, P., Khripounoff, A., Treignier, C., Sibuet, M., 2009. Spatial and temporal patterns of benthic macrofaunal communities on the deep continental margin in the Gulf of Guinea. *Deep sea Research Part II* 56(23), 2299-2312.
- Galéron, J., Sibuet, M., Vanreusel, A., Mackenzie, K., Gooday, A.J., Dinet, A., Wolff, G.A., 2001. Temporal patterns among meiofauna and macrofauna taxa related to changes in sediment geochemistry at an abyssal NE Atlantic site. *Progress in Oceanography* 50, 303-324.
- Gallardo del Ángel, J.C., Velarde, E., Arreola, R., 2004. Aves del Golfo de México y las áreas prioritarias para su conservación, en: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 301-322.
- García-Villalobos, F.J., Escobar-Briones, E., 2007. Distribución espacial del carbono orgánico total en el sedimento superficial de la planicie abisal del golfo de México, en Hernández, B., Gaxiola, G. (Eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 117-128.
- Garrison, L.E., Martin, R.J., 1973. *Geologic structures in the Gulf of Mexico basin*. United States Department of the Interior, Washington D.C.
- Giblin, A.E., Foreman, K.H., Banta, G.T., 1995. Biogeochemical processes and marine benthic Community structure: Which follows which?, en: Jones, G.C., Lawton, J.H. (Eds.), *Linking species and ecosystems*, Chapman and Hall, Nueva York, pp. 29-36.
- Giere, O., 2009. *Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments*, segunda ed. Springer-Verlag, Berlín.

- Gleason, H.A., 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1), 7-26.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2012. *A primer of ecological statistics*, segunda ed. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Grassle, J.F., 1977. Slow recolonization of deep-sea sediment. *Nature* 265, 618-619.
- Grassle, J.F., Maciolek, N.J., 1992. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *American Naturalist* 139, 313-341.
- Gray, J.S, Elliot, M., 2009. *Ecology of marine sediments. From science to management*, segunda ed. Oxford University Press, Nueva York.
- Guarneros, P.V., 2014. Variabilidad de la riqueza biológica, densidad y biomasa en la macrofauna bentónica de la planicie abisal del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Guzman, L.O., 2015. Estructura comunitaria del meiobentos abisal asociado al volcán de asfalto "Chapopote", ubicado al suroeste del golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Haendrich, R.L., Devine, J.A., Kendall, V.J., 2008. Predictors of species richness in the deep-benthic fauna of the northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research II* 55, 2650-2656.
- Hernández, D.R., 1999. Riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico en el sector occidental del golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Josefson, A.B., 1986. Do subsurface deposit-feeders partition resources by vertical stratification in the sediment? *Topics In Marine Biology* 53(2-3), 307-313.
- Jumars, P.A., 1978. Spatial auto correlation with remote under water manipulator vertical and horizontal structure of a bathyal benthic community. *Deep-Sea Research* 25, 589-604.
- Jumars, P.A., Eckman, J.E., 1983. Spatial structure within deep-sea benthic communities, en: Rowe, G.T. (Ed.), *Deep-sea biology, The sea. Ideas and observations of progress in the study of the seas*. John Wiley & Sons, Nueva York, pp. 97-121.
- Jumars, P.A., Mayer, L.M., Deming, J.W., Baross, J.A., Wheatcroft, R.A, 1990. Deep-sea deposit-feeding strategies suggested by environmental and feeding

constraints. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London* 331, 85-101.

Kennedy, E.A., 1976. A distribution study of deep-sea macrobenthos collected from western Gulf of Mexico. Texas A & M University, College Station.

Kennicutt, M.C., Brooks, J.M., Bidigare, R.R., Fay, R.R., Wade, T.L., McDonald, T.J., 1985. Vent-type taxa in a hydrocarbon seep region on the Louisiana slope. *Nature* 317, 351–353.

Krell, F.T., 2004. Parataxonomy vs. Taxonomy in biodiversity studies—Pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation*, 13, 795-812.

Lara-Lara, J.R., Arenas, V., Bazán, C., Díaz, V., Escobar, E., García, M., Valdez, J.E., 2008. Los ecosistemas marinos, en Sarukhán, J., Soberón, J., Halffter, G. y Llorente-Bousquets, J. (Eds.), *Capital natural de México: Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Ciudad de México*, pp. 135-159.

Legendre, P., Gallagher, E. D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.

Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical ecology*, tercera ed. Elsevier, Amsterdam.

Levinton, S.J., 2013. *Marine biology*, cuarta ed. Oxford University Press, Nueva York.

MacDonald, I.R., Bohrmann, G., Escobar, E., Abegg, F., Blanchon, P., Blinova, V., Brückmann, W., Drews, M., Eisenhauer, A., Han, X., Heeschen, K., Meler, F., Mortera, C., Naehr, T., Orcutt, B., Bernard, B., Brooks, J., De Faragó, M., 2004. Asphalt volcanism and chemosynthetic life in the Campeche Knolls, Gulf of Mexico. *Science* 304, 999–1002.

Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford.

Marquez-M., R., 2004. Las tortugas marinas del Golfo de México. abundancia, distribución y protección, en: Caso, M. Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), *Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México*, pp. 175-200.

Martínez, M.L., 2007. Estructura del macrobentos abisal y su variación en presencia de un domo salino en el golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

- Monreal-Gómez, M.A., Salas de León, D.A. y Velasco-Mendoza, H., 2004. La hidrodinámica del Golfo de México, en: Caso, M. Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 49-68.
- Moretzsohn, F., Sánchez-Chávez, J.A. y Turnell, J.W. (Eds.), 2015. General facts about Gulf of Mexico. Recuperado de <http://www.gulfbase.org/facts.php>
- Morrissey, J.F., Sumich, J.L., Pinkard-Meier, D.R., 2018. Introduction to the biology of marine life. Jones & Bartlett Learning, Burlington, MA.
- Morrone, J.J., 2013. Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Müller-Karger, F.E., Walsh, J.J., 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research* 96 (C7), 12 645-12 665.
- Muñiz, C.G., 2001. Variación de la estructura comunitaria de la infauna macrobéntica en el gradiente batimétrico del sector occidental del escarpe de Campeche, suroeste del golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Naehr, T.H., MacDonald, I.R., Bohrmann, G., Briones, E.E., 2007. Biogeochemistry of hydrocarbon seeps on the Campeche Escarpment, southern Gulf of Mexico. *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions* 27, 599-604.
- O'Dea, A., 2009. Relation of form to life habit in free-living cupuladriid bryozoans. *Aquatic Biology* 7, 1-18.
- Ortega-Ortiz, J.G., Delgado-Estrella, A., Ortega-Argueta, A., 2004. Mamíferos marinos del Golfo de México: Estado actual del conocimiento y recomendaciones para su conservación, en: Caso, M. Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 135-160.
- Ota, Y., Tanaka, K., Hirose, E., 2007. A new species of *Gnathia* (Isopoda:Cymothoidea:Gnathiidae) from Okinawajima Island, Ryukyu Archipelago, southwestern Japan. *Zoological Science* 24, 1266-1277.
- Pequegnat, W.E., Pequegnat, L.H., Kleypas, J.A., James, B.M., Kennedy, E.A., Hubbard, G.F., 1983. The ecological communities of the continental slope and adjacent regimes of the northern Gulf of Mexico. Minerals Management Service, Luisiana.

- Pérez, D.P., 2005. Evaluación de la distribución, densidad y biomasa de la macrofauna béntica en el talud continental, elevación continental y planicie abisal en el suroeste del golfo de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México.
- Plaza, I. P., 2006. Variación de la estructura comunitaria béntica de la planicie abisal del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Rabiela, D., 2006. Variación espacio temporal de la densidad de la macrofauna béntica de la planicie abisal en el Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Reichardt, W.T., 1987. Burial of antarctic macroalgal debris in bioturbated deep-sea sediments. *Deep-Sea Research* 34(10), 1761-1770.
- Rex, M.A., 1981. Community structure in the deep sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 331-353.
- Rodriguez, P., 2000. Variación de la densidad y la biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo del gradiente batimétrico en el SW del golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Rowe, G. T., Staresinic, N., 1979. Sources of organic matter to the deep-sea benthos. *Ambio Special Report* 6, 19-23.
- Rowe, G.T., 1983. Biomass and production of the deep-sea macrobenthos, en: Rowe, G.T. (Ed.), *Deep-sea biology, The sea*, vol.8. John Wiley & Sons, Nueva York, pp. 97-121.
- Rowe, G.T., 1983. Biomass and production of the deep-sea macrobenthos, en: Rowe, G.T. (Ed.), *Deep-sea biology, The sea*, vol.8. John Wiley & Sons, Nueva York, pp. 97-121.
- Rowe, G.T., Lohse, A., Hubbard, F., Boland, G.S., Escobar-Briones, E., Deming, J., 2002. Preliminary trophodynamic carbon budget for the Sigsbee deep benthos, northern Gulf of Mexico. *American Fisheries Society Symposium* 33, 2145-228.
- Rowe, G.T., Menzel, D.W., 1971. Quantitative benthic samples from the deep Gulf of Mexico with some comments on the measurement of the deep-sea biomass. *Bulletin of Marine Science* 21 (2), 556-566.
- Rowe, G.T., Morse, J., Nunnally, C., Boland, G.S., 2008. Sediment oxygen consumption in the deep Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research II* 55, 2686-2691.

- Rowe, G.T., Polloni, P.T., Horner, S.G., 1974. Benthic biomass estimates from the northwestern Atlantic Ocean and the northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research* 21, 641-650.
- Sahling, H., Borowski, C., Escobar-Briones, E., Gaytán-Caballero, A., Hsu, C.W., Loher, M., MacDonald, I., Marcon, Y., Pape, T., Römer, M., Rubin-Blum, M., Schubotz, F., Smrzka, D., Wegener, G., Bohrmann, G., 2016. Massive asphalt deposits, oil seepage, and gas venting support abundant chemosynthetic communities at the Campeche Knolls, southern Gulf of Mexico. *Biogeosciences* 13, 4491–4512.
- Salas, J.A., 2005. Importancia del tamaño de malla sobre la estructura comunitaria de la macrofauna de mar profundo en el Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Salcedo, D.L., Soto, L.A., Estradas-Romero, A., Botello, V.A., 2017. Interannual variability of soft-bottom macrobenthic communities of the NW Gulf of Mexico in relationship to the Deepwater Horizon oil spill. *Marine Pollution Bulletin* 114(2), 987-994.
- Salvador, A., 1991. The geology of North America: Vol. J. Gulf of Mexico Basin. Geological Society of America, Colorado.
- Scaff, T., Levin, L., Blair, N., DeMaster, D., Pope, R., Boehme, S., 1992. Spatial heterogeneity of benthos on the Carolina continental slope: large (100 km)-scale variation. *Marine Ecology Progress Series* 88, 143-160.
- Schroeder, W.W., Brooke, S.D., Olson, J.B., Phaneuf, B., McDonough, J.J., Etnoyer, P., 2005. Occurrence of deepwater *Lophelia pertusa* and *Madrepora oculata* in the Gulf of Mexico, en: Freiwald, A, Roberts, J.M. (Eds), *Cold-water Corals and Ecosystems*. Springer, Berlín, pp. 297–307.
- Schwinghamer, P., 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1255–1263.
- Seiter, K., Hensen, C., Schröter, J., Zabel, M., 2004. Organic carbon content in surface sediments—defining regional provinces. *Deep Sea Research I* 51, 2001-2026.
- Sharma, J., Baguley, J., Bluhm, B.A., Rowe, G., 2011. Do meio- and macrobenthic nematodes differ in community composition and body weight trends with Deep? *PLoS ONE* 6(1), e14491, 1-8.

- Sharma, J., Bluhm, B.A., 2010. Diversity of larger free-living nematodes from macrobenthos (>250 µm) in the Arctic deep-sea Canada Basin. *Marine Biodiversity* 41(3), 455-465.
- Shirayama, Y., Horikoshi, M., 1982. Vertical distribution of smaller macrobenthos and larger meiobenthos in the sediment profile in the deep-sea system of Suruga Bay (central Japan). *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 38, 273-280.
- Sibuet, M., Lambert, C.E., Chesselet, R., Laubier, L., 1989. Density of the major size groups of benthic fauna and trophic input in deep basins of the Atlantic Ocean. *Journal of Marine Research* 47, 851-867.
- Signoret, M., Aldeco, J., Barreiro, M.T., 2006. Variabilidad de perfiles de clorofila a obtenidos por fluorescencia natural en el oeste y centro del golfo de México en junio de 1999. *Hidrobiológica* 16(3), 221-232.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- Smith, R.L. y Smith, T.M., 2001. *Ecología*, cuarta ed. Pearson, Madrid.
- Smith, R.L. y Smith, T.M., 2007. *Ecología*, sexta ed. Pearson, Madrid.
- Snelgrove, P.V.R., 1997. The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. *Ambio* 26 (8), 578-583.
- Snider, D.J., Burnett, B.R., Hessler, R.R., 1984. The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. *Deep-Sea Research* 33(10), 1225-1249.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57 (7), 573-583.
- Sutton et al., 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep-Sea Research Part 1* 126, 85-102.
- Thiel, H., 1979. Structural aspects of the deep-sea benthos. *Ambio Special Report* 6, 25-31.
- Uchupi, E., 1975. Physiography of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, en: Nairn, A.E.M., Stehli, F.G. (Eds.), *The oceans basins and margins: Vol. 3. The Gulf of Mexico and the Caribbean*. Plenum Press, Nueva York, pp. 1-64.
- United States Geological Survey, 2013. Nomenclature. Disponible en <https://pubs.usgs.gov/of/2006/1195/html/docs/nomenclature.htm>.

- Vázquez de la Cerda, A. M., 2004. Análisis descriptivo de las masas de agua oceánica que arriban al Golfo de México, en: Caso, M., Pisanty, I. y Ezcurra, E. (Eds.), Diagnóstico ambiental del Golfo de México: Vol. 1. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, pp. 49-68.
- Velázquez, R.G., 2005. Variación de las comunidades de la macrofauna béntica de tres localidades de la zona abisal del suroeste del golfo de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México.
- Vidal, V.M.V., Vidal, F.V., Hernández, O.A.F., 1990. Atlas oceanográfico del golfo de México: Vol.2. Instituto de Investigaciones Eléctricas. Grupo de Estudios Oceanográficos, Cuernavaca.
- Vidal-Llorandi, V.M.V., Vidal-Llorandi, F.V., Zambrano, L. Portilla-Casillas, J, 2003. Oceanografía física del golfo de México, en: Soto, L. (Ed.), Agustín Ayala-Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica. Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, Ciudad de México, pp. 139-154.
- Vinogradov, A.K., Vogatova, Y.I., Synegeub, I.A., 2018. Ecology of marine ports of the Black and Azov Sea Basin. Springer, Scham, Suiza.
- Vukovich, F.M., Crissman, B.W., 1986. Aspects of warm rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 91(C2), 2645-2660.
- Warwick, R.M., 1984. Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia* 6, 32-41.
- Wei, C.-L., 2006. The bathymetric zonation and community structure of deep-sea macrobenthos in the northern Gulf of Mexico. Texas A & M University, College Station.
- Wei, C.-L., Rowe, G.T., Escobar-Briones, E., Nunnally, C., Soliman, Y., Ellis, N., 2012. Standing stocks and body size of deep-sea macrofauna: Predicting the baseline of 2010 Deepwater Horizon oil spill in the northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research I* 69, 82-99.
- Wei, C.-L., Rowe, G.T., Hubbard, F., Scheltema, A.H., Wilson, G.D.F., Petrescu, I., Foster, J.M., Wicks-ten, M.K., Chen, M., Davenport, R., Soliman, Y., Wang, Y., 2010. Bathymetric zonation of deep-sea macrofauna in relation to export of surface phytoplankton production. *Marine Ecology Progress Series* 399, 1-14.
- Wilkinson, T., Wiken, E., Bezaury, J., Hourigan, T., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski L.... Padilla, M., 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal.
- Wiseman, W.J., Sturges, W., 1999. *Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*:



Process that regulate its biology, en: Kumpf, H., Steidinger, K., y Sherman, K. (Eds.), The Gulf of Mexico, large marine ecosystem. Assessment, sustainability and management, Blackwell Science, pp. 77-91.

Witbaard, R., Duineveld, G.C.A., Van der Weele, J.A., Berghuis, E.M., Reyss, J.P., 2000. *Journal of Sea Research* 43, 15-31.

Witte, U., 2000. Vertical distribution of metazoan macrofauna within the sediment at four sites with contrasting food supply in the deep Arabian Sea. *Deep-Sea Research Part II* 47, 2979–2997.

WoRMS Editorial Board, 2018. World Register of Marine Species. Disponible en <http://www.marinespecies.org>.

Yeager, K.M., Santschi, P.H., Rowe, G.T., 2004. Sediment accumulation and radionuclide inventories ( $^{239,240}\text{Pu}$ ,  $^{210}\text{Pb}$  and  $^{234}\text{Th}$ ) in the northern Gulf of Mexico, as influenced by organic matter and macrofaunal density. *Marine Chemistry* 91, 1-14.

Yozkowitz, D., Santos, C., Allee, B., Carollo, C., Henderson, J., Jordan, S., Ritchie, J., 2010. *Proceeding of the Gulf of Mexico Ecosystem Services Workshop: Bay St. Louis, Mississippi, June 16-18, 2010*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University-Corpus Christi.

# Apéndice A

**Tabla A1.** Estudios que consideran la estructura de la comunidad de macrofauna en la planicie abisal de Sigsbee y el talud continental oriental de México

Año	Autor(es)	Estudio
1971	Rowe y Menzel	Comparación de estimadores de la biomasa en la zona abisal.
1974	Rowe, Polloni y Horner	Comparación de la biomasa y la abundancia de la macrofauna de la zona abisal del golfo de México con la biomasa y la abundancia de la macrofauna de una región del Atlántico Norte.
1976	Kennedy	Identificación de 5 zonas faunísticas basadas en la composición taxonómica a lo largo de un gradiente de profundidad desde el talud continental hasta la planicie abisal.
1983	Pequegnat et al.	Identificación de asociaciones faunísticas en un gradiente de profundidad desde la plataforma continental hasta la planicie abisal.
1999	Hernández Escobar-Briones et al.	Descripción de la comunidad a lo largo de un gradiente de profundidad desde el talud continental hasta la planicie abisal.
2000	Rodríguez	Descripción de la comunidad en un gradiente de profundidad desde la plataforma continental al talud continental.

<b>2001</b>	<b>Muñiz</b>	Descripción de la comunidad a lo largo de un gradiente de profundidad.
<b>2002</b>	<b>Rowe et al.</b>	Estimación del contenido de carbono orgánico, tasa de remineralización de carbono y metabolismo de la macrofauna de la planicie abisal de Sigsbee.
<b>2004</b>	<b>Yeaguer et al.</b>	Influencia de la densidad de la macrofauna en la acumulación de isótopos de Pb, Th, Pu en los sedimentos.
<b>2005</b>	<b>Salas</b>	Determinación de diferencias significativas entre el uso de tamices de 300 $\mu\text{m}$ y 250 $\mu\text{m}$ para estimar la riqueza taxonómica, la densidad y la biomasa en el talud continental y la planicie abisal.
	<b>Velázquez</b>	Variación espacial en la composición taxonómica, densidad y biomasa debido a las condiciones físicoquímicas en tres localidades de la planicie abisal de Sigsbee.
	<b>Pérez</b>	Variación espacial de la densidad y la biomasa de la macrofauna en un gradiente de profundidad desde el talud continental hasta la planicie abisal.
<b>2006</b>	<b>Rabiela</b>	Cambios temporales y espaciales de la densidad en la planicie abisal de Sigsbee de 1997 a 2004.
	<b>Plaza</b>	Patrón geográfico de la riqueza taxonómica y densidad de la planicie abisal de Sigsbee.
	<b>Wei</b>	Zonación batimétrica desde el talud continental hasta la zona abisal con base en la similitud de la composición faunística.

<b>2007</b>	<b>Martínez</b>	Influencia de un domo salino en la estructura de la comunidad en los montes de Sigsbee.
<b>2008</b>	<b>Haedrich et al.</b>	Modelos para determinar el origen de los patrones de riqueza de especies.
	<b>Rowe et al.</b>	Contribución de la macrofauna al flujo de carbono en el mar profundo del golfo.
<b>2010</b>	<b>Wei et al.</b>	Relación de la zonación batimétrica en el norte del golfo de México con la producción primaria de la superficie.
<b>2012</b>	<b>Arredondo</b>	Variabilidad geográfica de la biomasa en la planicie abisal de Sigsbee.
	<b>Wei et al.</b>	Creación de una línea base a partir de la distribución de la densidad y biomasa obtenida en estudios realizados antes del derrame de petróleo de la plataforma <i>Deepwater Horizon</i> en 2010 para comparaciones con evaluaciones posteriores al incidente.
<b>2014</b>	<b>Guarneros</b>	Variabilidad de la abundancia, densidad y riqueza taxonómica en dos regiones de la zona abisal.
<b>2017</b>	<b>Salcedo et al.</b>	Variación interanual de la comunidad de macrofauna en la plataforma continental y el talud continental después del evento de la plataforma <i>Deepwater Horizon</i> .



**Tabla A2.** Comparación de los valores de densidad promedio (inds./m<sup>2</sup>) por sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14 con valores de densidad promedio reportados previamente en sitios con una ubicación similar

Sitio	Abundancia	Sitios similares	Campaña	Latitud N y Longitud O	Profundidad	Abundancia en sitios similares	Autores
E1	1687.039± 846.97	E14	SIGSBEE 3	23°00.00' 94°31.00'	3720	2307.33±3927.14	Rabiela (2006)
		E10	SIGSBEE 6	22°59.86' 94°00.87'	3742	2981.42 ± 1049.00	Plaza (2006)
		E6	SIGSBEE 7	22°59.15' 94°01.08'	3734	2069.01 ± 846.97	Rabiela (2006)
		E12	SIGSBEE 12	23°00.9454' 94°00.9380'	3761	1114.65±420.90	Guarneros (2014)
E2	2737.46± 788.31	E15	SIGSBEE 2	23°00.72' 92°46.32'	3780	677.33 ± 288.15	Rabiela (2006)
		E16	SIGSBEE 2	23°32.09' 92°17.22'	3795	373.33±296.04	Rabiela (2006)
		E3	SIGSBEE 4	23°30.84' 92°17.25'	3784	672.00±461.93	Rabiela (2006), Salas (2005)
		E4	SIGSBEE 4	23°27.24' 92°20.40'	3875	678.00±258.14	Rabiela (2006), Salas (2005)
		E5	SIGSBEE 4	23°24.60' 92°24.15'	3810	1360.00±242.39	Rabiela (2006), Salas (2005)
		E6	SIGSBEE 4	23°30.52' 92°26.34'	3848	956.00±206.27	Rabiela (2006), Salas (2005)
		E7	SIGSBEE 4	23°12.50' 92°50.97'	3877	646.00±58.35	Rabiela (2006), Salas (2005)
		E1	SIGSBEE 5	23°34.84' 92°01.07'	3710	975.00 ± 164.00	Velázquez (2005)
		E2	SIGSBEE 5	23°30.23' 92°17.72'	3740	758.00 ± 240.00	Velázquez (2005)
		E3	SIGSBEE 5	23°20.53' 92°17.63'	3720	917.00 ± 489.00	Velázquez (2005)
		E4	SIGSBEE 6	22°59.83' 92°00.54'	3739	2573.00 ± 1060.00	Plaza (2006),
		E2	SIGSBEE 7	23°11.93' 92°50.48'	3732	1273.24 ± 241.02	Rabiela (2006)
		E3	SIGSBEE 7	23°21.46' 92°40.28'	3664	2069.01 ± 727.72	Rabiela (2006)
		E4	SIGSBEE 7	23°21.35' 92°41.89'	3651	1750.70 ± 480.64	Rabiela (2006)
E5	SIGSBEE 7	23°19.68' 92°39.98'	3654	1750.70 ± 513.26	Rabiela (2006)		
E1	SIGSBEE 12	22°59.0858' 92°01.8734'	3737	382.17	Guarneros (2014)		
E3	4138.019± 2233.31	E1	SIGSBEE 6	25°00.11' 90°59.53'	3600	1529.00 ± 622.00	Plaza (2006)
		S3	DGoMB	24°45'19.44" 90°45'17.64"	3670	348.00	Wei (2010)
		jssd3	DGoMB	24°45'27.36" 90°45'43.2"	3672	833.82 ± 494.52	Rabiela (2006)
P1 <sup>a</sup>	1655.21± 795.14	E6	SIGSBEE	24°23'08" 95°00'07"	2620	1125.00±260.00	Hernández (1999)
		E10	SIGSBEE 5	21°36.3' 95°52.2'	2500	1241.00±275.00	Pérez (2005)

<sup>a</sup> Debido a que no existen registros de muestreos anteriores en localidades similares al sitio P1, se realizó la comparación en sitios con una profundidad similar.

**Tabla A3.** Comparación de los valores de biomasa promedio (mg C<sub>org</sub>/m<sup>2</sup>) por sitio de muestreo de la campaña IGSBEE 14 con valores de biomasa promedio reportados previamente en sitios con una ubicación similar

Site	Biomasa	Sitios similares	Campaña	Latitud N y Longitud O	Profundidad	Biomasa en sitios similares	Autores
1	2.24±1.80	E10	SIGSBEE 6	22°59.86' 94°00.87'	3742	7.32±2.49	Arredondo (2012)
		E12	SIGSBEE 12	23° 00.9454' 94° 00.9380'	3761	2.12±0.66	Guarneros (2014)
2	10.19±8.39	E3	SIGSBEE 4	23°30.84' 92°17.25'	3784	0.18±0.19	Salas (2005)
		E4	SIGSBEE 4	23°27.24' 92°20.40'	3875	7.11±11.29	Salas (2005)
		E5	SIGSBEE 4	23°24.60' 92°24.15'	3810	7.85±9.22	Salas (2005)
		E6	SIGSBEE 4	23°30.52' 92°26.34'	3848	10.61±10.19	Salas (2005)
		E7	SIGSBEE 4	23°12.50' 92°50.97'	3877	3.56±2.90	Salas (2005)
		E1	SIGSBEE 5	23°34.84' 92°01.07'	3710	26.00±6.00	Velázquez (2005)
		E2	SIGSBEE 5	23°30.23' 92°17.72'	3740	14.00±3.00	Velázquez (2005)
		E3	SIGSBEE 5	23°20.53' 92°17.63'	3720	18.00±15.00	Velázquez (2005)
		S2	DGoMB	23°30'2.16" 92°0'11.16"	3732	200 <sup>a</sup>	Wei (2006)
		E4	SIGSBEE 6	22°59.83' 92°00.54'	3739	10.98±5.50	Arredondo (2012)
3	37.11±29.05	E1	SIGSBEE 6	25°00.11' 90°59.53'	3600	4.71±1.91	Arredondo (2012)
		S3	DGoMB	24°45'19.44" 90°45'17.64"	3670	200 <sup>a</sup>	Wei (2010)
		E6	SIGSBEE	24°23'08" 95°00'07"	2620	38.00±17.00	Hernández (1999)
1 <sup>b</sup>	3.13±3.36	E10	SIGSBEE 5	21°36.3' 95°52.2'	2500	50.00±5.00	Pérez (2005)

Valores reportados en miligramos de peso húmedo fijado por metro cuadrado.

Debido a que no existen registros de muestreos anteriores en localidades similares al sitio P1, se realizó la comparación en sitios con una profundidad similar.

**Tabla A4.** Abreviaturas para los grupos taxonómicos utilizadas en las gráficas de RDA

Taxón	Abreviatura	Taxón	Abreviatura
Porífera	Por	Nauplio	Nau
Caudofoveata	Cau	Tanaidacea	Tan
Bivalvia	Biv	Isopoda	Iso
Scaphopoda	Sca	Amphipoda	Amp
Polychaeta	Pol	Cirripedia	Cir
Oligochaeta	Oli	Harpacticoida	Har
Nematoda	Nem	Poecilostomatoida	Poe
Bryozoa	Bry	Siphonostomatoida	Sip
Brachiopoda	Bra	Ostracoda	Ost
Priapula	Pri	Acari	Aca

# Apéndice B

**Tabla B1.** Presencia-ausencia de cada grupo taxonómico identificado en cada estrato del sedimento por cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Taxón	E1			E2			E3			P1		
	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3
Porifera	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudofoveata	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
Scaphopoda	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Oligochaeta	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
Nematoda	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bryozoa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Brachiopoda	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Priapula	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Nauplio	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Tanaidacea	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Isopoda	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0
Amphipoda	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirripedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Harpacticoida	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Poecilotomatoida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Siphonostomatoida	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
Acariformes	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0



**Tabla B2.** Numero de morfoespecies identificadas para cada grupo taxonómico en la campaña SIGSBEE 14

Taxón	N°. de morfoespecies
Porífera	1
Caudofoveata	1
Bivalvia	5
Scaphopoda	1
Polychaeta	54
Oligochaeta	9
Nematoda	56
Bryozoa	1
Brachiopoda	1
Priapula	2
Nauplio	1
Tanaidacea	9
Isopoda	10
Amphipoda	2
Cirripedia	1
Harpacticoida	38
Poecilotomatoidea	1
Siphonostomatoidea	1
Ostracoda	7
Acariformes	2
<b>Total</b>	<b>203</b>

**Tabla B3.** Numero de individuos colectados para cada grupo taxonómico en la campaña SIGSBEE 14

Taxón	N°. de individuos
Porífera	1
Caudofoveata	1
Bivalvia	7
Scaphopoda	1
Polychaeta	73
Oligochaeta	10
Nematoda	129
Bryozoa	1
Brachiopoda	1
Priapula	2
Nauplio	1
Tanaidacea	10
Isopoda	11
Amphipoda	2
Cirripedia	1
Harpacticoida	45
Poecilotomatoidea	1
Siphonostomatoidea	1
Ostracoda	8
Acariformes	2
<b>Total</b>	<b>308</b>

**Tabla B4.** Miligramos de carbono orgánico obtenidos para cada grupo taxonómico en la campaña SIGSBEE 14

Taxón	mg Corg
Porífera	0.00016
Caudofoveata	0.0034
Bivalvia	0.093
Scaphopoda	0.00072
Polychaeta	0.59
Oligochaeta	0.020
Nematoda	0.033
Bryozoa	0.53
Brachiopoda	0.0050
Priapula	0.0022
Nauplio	0.00098
Tanaidacea	0.057
Isopoda	0.23
Amphipoda	0.0044
Cirripedia	0.00074
Harpacticoida	0.045
Poecilotomatoidea	0.0029
Siphonostomatoidea	0.0011
Ostracoda	0.015
Acariformes	0.00088
<b>Total</b>	<b>1.63</b>

**Tabla B5.** Número total de morfoespecies de cada grupo taxonómico identificado en cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Taxón	E1			E2			E3			P1		
	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3
Porifera	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudofoveata	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0	0	0	0	0	3	3	0	0	1	0	0
Scaphopoda	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	5	3	9	13	1	12	7	5	2	1	2
Oligochaeta	0	5	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0
Nematoda	10	5	4	13	10	2	17	17	6	8	5	4
Bryozoa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Brachiopoda	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Priapula	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Nauplio	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Tanaidacea	0	0	0	1	1	2	5	0	0	0	0	0
Isopoda	2	0	0	3	0	1	2	0	1	1	0	0
Amphipoda	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirripedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Harpacticoida	7	1	0	5	4	1	18	1	0	6	0	0
Poecilostomatoida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Siphonostomatoida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	3	0	0	3	0	0	1	0	0	0	1	0
Acariformes	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<b>Total por estrato</b>	24	17	7	40	28	11	62	25	15	18	8	7
<b>Total por sitio</b>	43			69			90			32		

**Tabla B6.** Número de morfoespecies promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) de cada grupo taxonómico identificado en cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Taxón	E1			E2			E3			P1		
	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3
Porifera	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudofoveata	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0	0	0	0	0	0.75±0.50	0.75±96	0	0	0.33±0.58	0	0
Scaphopoda	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	1.25±1.89	0.75±0.50	2.25±1.26	3.25±1.26	0.25±0.50	3.00±2.71	1.75±1.50	1.25±0.96	0.67±0.58	0.33±0.58	0.67±1.15
Oligochaeta	0	1.25±2.50	0	0.25±0.50	0	0.25±0.50	0	0	0.50±1.00	0	0	0
Nematoda	2.50±2.65	1.25±0.96	1.00±1.41	3.25±1.50	2.50±3.00	0.50±0.58	4.25±2.22	4.25±2.06	1.50±1.91	2.67±2.31	1.67±0.58	1.33±1.15
Bryozoa	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0
Brachiopoda	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Priapula	0	0	0	0	0	0	0.50±0.58	0	0	0	0	0
Nauplio	0	0	0	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0
Tanaidacea	0	0	0	0.25±0.50	0.25±0.50	0.50±0.58	1.25±0.96	0	0	0	0	0
Isopoda	0.50±1.00	0	0	0.75±1.50	0	0.25±0.50	0.50±0.58	0	0.25±0.50	0.33±0.58	0	0
Amphipoda	0	0.25±0.50	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirripedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.33±0.58
Harpacticoida	1.75±1.71	0.25±0.50	0	1.25±0.96	1.00±0.82	0.25±0.50	4.5±2.65	0.25±0.50	0	2.00±2.65	0	0
Poecilomatoida	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0
Siphonostomatoida	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	0.75±1.50	0	0	0.75±0.96	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0.33±0.58	0
Acariformes	0	0	0	0	0	0	0.25±0.50	0	0	0	0.33±0.58	0
<b>Promedio por estrato</b>	<b>6.00±5.03</b>	<b>4.25±3.59</b>	<b>1.75±0.96</b>	<b>10.00±4.24</b>	<b>7.00±2.94</b>	<b>2.75±0.50</b>	<b>15.5±8.54</b>	<b>6.25±3.59</b>	<b>3.75±1.26</b>	<b>6.00±4.58</b>	<b>2.67±1.53</b>	<b>2.33±2.52</b>
<b>Promedio por sitio</b>	<b>11.5±5.57</b>			<b>19.25±6.34</b>			<b>25±10.74</b>			<b>11±5.20</b>		

**Tabla B7.** Densidad (inds./m<sup>2</sup>) promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) de cada grupo taxonómico identificado en cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Taxón	E1			E2			E3			P1		
	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3
Porifera	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudofoveata	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0	0	0	0	0	95.49±63.66	95.49±121.90	0	0	42.44±73.51	0	0
Scaphopoda	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	159.15±241.02	95.49±63.66	286.48±160.21	413.80±160.21	63.66±127.32	763.94±1105.10	222.82±190.99	159.15±121.90	84.88±73.51	42.44±73.51	84.88±147.021
Oligochaeta	0	190.99±381.97	0	31.83±63.66	0	31.83±63.66	0	0	63.66±127.32	0	0	0
Nematoda	381.97±453.15	190.99±127.32	127.32±180.06	572.96±243.81	350.14±407.63	63.66±73.51	732.11±480.64	668.45±457.60	286.48±420.68	466.85±447.15	339.53±73.51	169.76±147.021
Bryozoa	0	0	0	0	0	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0
Brachiopoda	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Priapula	0	0	0	0	0	0	63.66±73.51	0	0	0	0	0
Nauplio	0	0	0	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0
Tanaidacea	0	0	0	31.83±63.66	31.83±63.66	63.66±73.51	190.99±164.37	0	0	0	0	0
Isopoda	63.66±127.32	0	0	95.49±190.99	0	31.83±63.66	95.49±121.90	0	31.83±63.66	42.44±73.51	0	0
Amphipoda	0	31.83±63.66	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirripedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42.44±73.51
Harpacticoida	254.65±232.46	31.83±63.66	0	159.15±121.90	127.32±103.96	31.83±63.66	604.79±394.16	31.83±63.66	0	254.65±336.87	0	0
Poecilotomatoida	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0
Siphonostomatoida	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	95.49±190.99	0	0	95.49±121.90	0	0	31.83±63.66	0	0	0	42.44±73.51	0
Acariformes	0	0	0	0	0	0	31.83±63.66	0	0	0	42.44±73.51	0
<b>Promedio por estrato</b>	859.43±752.36	604.79±480.64	222.82±121.90	1432.39±563.45	923.10±365.71	381.97±103.96	2641.97±2069.74	923.10±553.77	572.96±320.42	891.27±795.14	466.85±194.49	297.09±320.42
<b>Promedio por sitio</b>	1687.04±846.97			2737.46±788.31			4138.02±2233.31			1655.21±795.14		

**Tabla B8.** Biomasa (mg C<sub>org</sub>/m<sup>2</sup>) promedio ( $\bar{x} \pm s$ ) de cada grupo taxonómico identificado en cada estrato del sedimento de cada sitio de muestreo de la campaña SIGSBEE 14

Taxón	E1			E2			E3			P1		
	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3	Estrato 1	Estrato 2	Estrato 3
Porifera	0	0	0	0.0051±0.010	0	0	0	0	0	0	0	0
Caudofoveata	0	0	0	0.11±0.22	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0	0	0	0	0	2.79±4.88	0.13±0.19	0	0	0.048±0.082	0	0
Scaphopoda	0.023±0.046	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	0.62±0.95	0.16±0.11	0.75±0.53	3.33±4.86	0.045±0.091	10.29±17.16	1.094±1.82	0.65±0.71	0.35±0.32	0.084±0.15	1.99±3.45
Oligochaeta	0	0.53±1.05	0	0.042±0.084	0	0.054±0.11	0	0	0.026±0.052	0	0	0
Nematoda	0.088±0.11	0.037±0.039	0.078±0.14	0.14±0.13	0.16±0.21	0.025±0.035	0.15±0.14	0.12±0.093	0.032±0.037	0.092±0.090	0.19±0.13	0.048±0.042
Bryozoa	0	0	0	0	0	0	0	0	16.79±33.57	0	0	0
Brachiopoda	0.16±0.32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Priapula	0	0	0	0	0	0	0.070±0.084	0	0	0	0	0
Nauplio	0	0	0	0	0	0	0.031±0.062	0	0	0	0	0
Tanaidacea	0	0	0	0.069±0.14	0.020±0.041	1.61±2.13	0.12±0.14	0	0	0	0	0
Isopoda	0.12±0.23	0	0	0.15±0.29	0	0.20±0.39	0.70±0.87	0	6.05±12.12	0.050±0.087	0	0
Amphipoda	0	0.10±0.21	0	0.037±0.074	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirripedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.031±0.054
Harpacticoida	0.10±0.14	0.019±0.038	0	0.17±0.15	0.18±0.13	0.034±0.068	0.77±0.38	0.022±0.045	0	0.18±0.17	0	0
Poecilotomatoidea	0	0	0	0.092±0.18	0	0	0	0	0	0	0	0
Siphonostomatoidea	0	0	0	0.034±0.068	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	0.21±0.42	0	0	0.16±0.22	0	0	0.061±0.12	0	0	0	0.050±0.087	0
Acariformes	0	0	0	0	0	0	0.013±0.026	0	0	0	0.020±0.035	0
<b>Promedio por estrato</b>	0.70±0.78	1.30±1.43	0.24±0.050	1.75±1.02	3.69±5.14	4.75±6.75	12.33±17.22	1.23±1.92	23.55±31.07	0.72±0.12	0.34±0.20	2.07±3.53
<b>Promedio por sitio</b>	2.24±1.80			10.19±8.36			37.11±29.05			3.13±3.36		

# Apéndice C

## C1. Resultados ANOVA para la riqueza taxonómica

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Sitio	7.9923	3	4.8034	0.00695 **
Nivel	14.4308	2	13.0095	6.825e-05 ***
Sitio:Nivel	1.7971	6	0.5400	0.77387
Residuals	18.3026	33		

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

## C2. Resultados Tukey HSD para la riqueza taxonómica

Tukey multiple comparisons of means  
95% family-wise confidence level

\$`Sitio`

	diff	lwr	upr	p adj
2-1	0.6316937	-0.19070578	1.4540932	0.1814588
3-1	0.9023492	0.07994972	1.7247487	0.0270547
4-1	-0.1173818	-1.00567478	0.7709112	0.9840758
3-2	0.2706555	-0.55174401	1.0930550	0.8099298
4-2	-0.7490755	-1.63736851	0.1392175	0.1232086
4-3	-1.0197310	-1.90802400	-0.1314380	0.0193579

\$Estrato

	diff	lwr	upr	p adj
2-1	-0.7564007	-1.423679	-0.08912208	0.0234902
3-1	-1.3851628	-2.052441	-0.71788420	0.0000408
3-2	-0.6287621	-1.296041	0.03851646	0.0680150

## C3. Resultados ANOVA para la abundancia

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Sitio	10.0668	3	4.3441	0.0109760 *
Estrato	18.6160	2	12.0499	0.0001178 ***
Sitio:Nivel	2.7399	6	0.5912	0.7349609
Residuals	25.4910	33		

#### C4. Resultados Tukey HSD para la abundancia

Tukey multiple comparisons of means  
95% family-wise confidence level

```
$`Sitio`  
      diff      lwr      upr      p adj  
2-1 0.6475584 -0.3229953 1.61811203 0.2892416  
3-1 1.0865230 0.1159694 2.05707673 0.0233843  
4-1 -0.0562424 -1.1045602 0.99207539 0.9988872  
3-2 0.4389647 -0.5315890 1.40951838 0.6167512  
4-2 -0.7038008 -1.7521185 0.34451704 0.2841072  
4-3 -1.1427655 -2.1910832 -0.09444766 0.0283349
```

```
$Estrato  
      diff      lwr      upr      p adj  
2-1 -0.8451832 -1.632671 -0.05769524 0.0332725  
3-1 -1.5740485 -2.361536 -0.78656059 0.0000710  
3-2 -0.7288654 -1.516353 0.05862256 0.0741851
```

#### C5. Resultados ANOVA para la biomasa

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Sitio	0.30334	3	4.9977	0.005747 **
Nivel	0.03385	2	0.8367	0.442133
Sitio:Nivel	0.15982	6	1.3166	0.277450
Residuals	0.66764	33		

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

#### C6. Resultados Tukey HSD para la biomasa

Tukey multiple comparisons of means  
95% family-wise confidence level

```
$`Sitio`  
      diff      lwr      upr      p adj  
2-1 0.121630874 -0.03544075 0.27870249 0.1759238  
3-1 0.189861616 0.03279000 0.34693323 0.0128173  
4-1 -0.002462324 -0.17211906 0.16719441 0.9999778  
3-2 0.068230743 -0.08884088 0.22530236 0.6465209  
4-2 -0.124093197 -0.29374994 0.04556354 0.2165666  
4-3 -0.192323940 -0.36198068 -0.02266720 0.0213006
```

## C7. Resultados MANOVA para la abundancia de los grupos taxonómicos

### C7.1 Estrato

Permutation test for rda under reduced model

Blocks: strata

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	2	0.05359	2.7431	0.006 **
Residual	33	0.32235		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

RDA

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.48399	1.00000	
Constrained	0.05513	0.11390	2
Unconstrained	0.42886	0.88610	20

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1 RDA2  
0.03983 0.01530

Eigenvalues for unconstrained axes:

PC1 PC2 PC3 PC4 PC5 PC6 PC7 PC8  
0.18466 0.07369 0.04659 0.02954 0.02533 0.02385 0.01074 0.00768  
(Showed only 8 of all 20 unconstrained eigenvalues)

## C8. Resultados MANOVA para la abundancia de las morfoespecies

### C8.1Sitio

Permutation test for rda under reduced model

Blocks: strata

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	3	0.07287	1.145	0.044 *
Residual	33	0.70012		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



## RDA

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.95567	1.00000	
Constrained	0.07287	0.07625	3
Unconstrained	0.88280	0.92375	41

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1	RDA2	RDA3
0.031050	0.021581	0.020242

Eigenvalues for unconstrained axes:

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
0.05420	0.04470	0.04198	0.03722	0.03407	0.03291	0.03111	0.02808

(Showed only 8 of all 41 unconstrained eigenvalues)

## C8.2 Estrato

Blocks: strata

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	2	0.04873	1.1485	0.045 *
Residual	33	0.70012		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

## RDA

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.95567	1.00000	
Constrained	0.04821	0.05044	2
Unconstrained	0.90746	0.94956	42

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1	RDA2
0.027384	0.020824

Eigenvalues for unconstrained axes:

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
0.05746	0.04753	0.04389	0.03772	0.03522	0.03266	0.03057	0.02847

(Showed only 8 of all 42 unconstrained eigenvalues)

## C9. Resultados MANOVA para la biomasa

### C8.1Sitio:Estrato

Permutation test for rda under reduced model

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	6	0.11960	1.7524	0.017 *
Residual	33	0.37536		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

RDA

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.6024	1.0000	
Conditional	0.1074	0.1783	5
Constrained	0.1196	0.1985	6
Unconstrained	0.3754	0.6231	19

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA5	RDA6
0.07838	0.01563	0.01370	0.00700	0.00289	0.00200

Eigenvalues for unconstrained axes:

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
0.13420	0.06150	0.05031	0.03999	0.01960	0.01797	0.01393	0.01172

(Showed only 8 of all 19 unconstrained eigenvalues)

## C10. Resultados RDA para la abundancia de los grupos taxonómicos

Variables	order	R2	R2Cum	AdjR2Cum	F	pvalue
1 Arcillas	4	0.0746649	0.0746649	0.05314548	3.469652	0.01

Permutation test for rda under reduced model

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	1	0.03614	3.4697	0.008 **
Residual	43	0.44785		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Inertia Proportion Rank

Total 0.48399 1.00000  
 Constrained 0.03614 0.07466 1  
 Unconstrained 0.44785 0.92534 20  
 Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1  
 0.03614

Eigenvalues for unconstrained axes:

PC1 PC2 PC3 PC4 PC5 PC6 PC7 PC8  
 0.18916 0.08176 0.05079 0.03028 0.02593 0.02477 0.00982 0.00828

(Showed only 8 of all 20 unconstrained eigenvalues)

\$r.squared`  
 [1] 0.0746649

\$adj.r.squared  
 [1] 0.05314548

### C11. Resultados RDA para la abundancia de las morfoespecies

variables	order	R2	R2Cum	AdjR2Cum
1 Arenas	2	0.02763233	0.02763233	0.005019133
2 Clorofila.sedimento	9	0.02821023	0.05584256	0.010882687

	F	pvalue
1	1.221956	0.027
2	1.254907	0.030

Permutation test for rda under reduced model

Permutation: free

Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	2	0.05337	1.2421	0.006 **
Residual	42	0.90230		

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.95567	1.00000	
Constrained	0.05337	0.05584	2
Unconstrained	0.90230	0.94416	42

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:

RDA1 RDA2  
 0.028561 0.024807

Eigenvalues for unconstrained axes:  
 PC1 PC2 PC3 PC4 PC5 PC6 PC7 PC8  
 0.05387 0.04634 0.04255 0.03716 0.03593 0.03372 0.03178 0.02817  
 (Showed only 8 of all 42 unconstrained eigenvalues)

\$r.squared`  
 [1] 0.05584256

\$adj.r.squared  
 [1] 0.01088269

### C12. Resultados RDA para la biomasa

variables	order	R2	R2Cum	AdjR2Cum
1 Arcillas	4	0.05682968	0.05682968	0.03489549
2 Carbono	5	0.05033612	0.10716581	0.06464989
3 Clorofila.sedimento	9	0.04611478	0.15328059	0.09132551

	F	pvalue
1	2.590917	0.019
2	2.367872	0.032
3	2.232978	0.047

Permutation test for rda under reduced model  
 Permutation: free  
 Number of permutations: 999

	Df	Variance	F	Pr(>F)
Model	3	0.09233	2.4741	0.002 **
Residual	41	0.51004		

---  
 Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

	Inertia	Proportion	Rank
Total	0.60237	1.00000	
Constrained	0.09233	0.15328	3
Unconstrained	0.51004	0.84672	20

Inertia is variance

Eigenvalues for constrained axes:  
 RDA1 RDA2 RDA3  
 0.03812 0.02876 0.02545

Eigenvalues for unconstrained axes:  
 PC1 PC2 PC3 PC4 PC5 PC6 PC7 PC8  
 0.19279 0.09063 0.05694 0.04439 0.03214 0.02374 0.01901 0.01469  
 (Showed only 8 of all 20 unconstrained eigenvalues)

$\hat{r}^2$   
[1] 0.1532806

$\hat{r}_{adj}^2$   
[1] 0.09132551