

VARIACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA INFAUNA MACROBÉNTICA EN UN GRADIENTE BATIMÉTRICO: OESTE DEL GOLFO DE MÉXICO

VARIATION OF THE MACROBENTHIC INFAUNAL DENSITY IN A BATHYMETRIC GRADIENT: WESTERN GULF OF MEXICO

Elva Escobar-Briones^{1*}

Martha Signoret²

Diana Hernández¹

¹ Laboratorio de Ecología del Bentos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
04510 México, DF, México

* E-mail: escobri@mar.icmyl.unam.mx

² Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Xochimilco
Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud
04960 Coyoacán, DF, México

Recibido en marzo de 1998; aceptado en enero de 1999

RESUMEN

La variabilidad de la densidad de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico, desde el reborde continental hasta la planicie abisal, se analiza en el sector oeste del Golfo de México. Se obtuvieron muestras de 10 localidades en junio de 1997. Los resultados muestran una disminución de la densidad con el incremento de la profundidad. La densidad más elevada se registró sobre el talud continental a 1230 m (2713.6 ± 1469.6 ind m⁻²), justo por debajo de la capa mínima de oxígeno. Este valor de densidad es 1.5 veces más elevado que los valores observados en el reborde continental. La densidad sobre el talud continental disminuye al aumentar la profundidad y alcanza valores tres veces menores en la porción inferior del talud (880 ± 176.7 ind m⁻²). La densidad registrada en la planicie abisal muestra una variabilidad elevada (794.7 ± 343.7 a 1669.3 ± 536.3 ind m⁻²); los valores más elevados observados en la planicie abisal muestran gran similitud con los valores del reborde continental (1865.6 ± 1132.6 a 1932.8 ± 685.9 ind m⁻²). La densidad reconocida en este estudio es más elevada que la publicada previamente para el Golfo de México y está definida por la hidrodinámica y el aporte de materia orgánica de origen fotoautotrófico más que por los parámetros del sedimento. La concentración de clorofila *a* en la columna de agua es el factor que más estrechamente se relaciona con la variación de la densidad e influye en forma similar a la profundidad. Las localidades se asocian en tres grupos: el primer grupo incluye la zona abisal y elevación continental (>3000 m), el segundo grupo une las localidades ubicadas sobre el talud (>1500 a <3000 m) y el tercer grupo lo conforman las localidades menores a 1500 m. La baja concentración de oxígeno disuelto determina la densidad baja de las estaciones del reborde continental y talud superior. El tamaño de grano y el contenido de materia orgánica tienen un efecto menor sobre la densidad a esta profundidad. En contraste, las estaciones del talud continental inferior y de la zona abisal

son definidas por la concentración de materia orgánica en el sedimento superficial, que junto con el efecto de la profundidad actúan a diferentes escalas espaciales sobre la infauna macrobéntica.

Palabras clave: Golfo de México, macrobentos, Sigsbee, densidad, variabilidad.

ABSTRACT

The variability of the macrobenthic infaunal density is analyzed along a depth gradient, from the shelf break down to the abyssal plain in the western Gulf of Mexico. Samples were obtained at 10 sites in June 1997. Results show a decrease in density with increasing depth. Greatest density was recorded at 1230 m depth (2713.6 ± 1469.6 ind m^{-2}), just below the minimum oxygen layer. This value is 1.5 times higher than values observed at the shelf break. Density decreases with increasing depth, attaining values three times smaller (880 ± 176.7 ind m^{-2}) on the lower slope. The density recorded in the abyssal plain shows high variability (794.7 ± 343.7 to 1669.3 ± 536.3 ind m^{-2}); the highest values recorded in the abyssal plain are similar to those recorded at the shelf break (1865.6 ± 1132.6 to 1932.8 ± 685.9 ind m^{-2}). Density values recorded herein are higher than those previously published for the Gulf of Mexico and are more largely attributed to the hydrodynamics and input of organic matter than to the sediment factors. Chlorophyll *a* concentration in the water column is the parameter most closely related to density variability, having a similar effect as depth. The localities fall into three groups: the first includes the abyssal zone and continental rise (>3000 m), the second includes the sites located on the slope (>1500 to <3000 m) and the third includes the sites with depths less than 1500 m. The low concentration of dissolved oxygen defines the lower density on the shelf break and upper slope. Grain size and organic matter content in surficial sediment have a lesser effect on density at this depth. In contrast, the stations located on the lower slope and abyss were defined by the organic matter content in surficial sediment, which together with depth affect the macrobenthic infauna at different space scales.

Key words: Gulf of Mexico, macrobenthos, Sigsbee, density, variability.

INTRODUCCIÓN

La distribución de la fauna béntica en el gradiente batimétrico se ha descrito ampliamente para fondos lodosos de ambientes templados (Grassle *et al.*, 1979; Carney *et al.*, 1983; Blake y Grassle, 1994). La relación entre la densidad del bentos y la variabilidad ambiental ha sido documentada anteriormente (Rowe, 1971; Tselepides y Eleftheriou, 1992). Pocos estudios describen la variabilidad del bentos en ambientes tropicales (Sibuet *et al.*, 1984, 1993; Buat-Ménard *et al.*, 1993; Relaxans *et al.*, 1996; Sumida y Pires-Vanin, 1997).

Los resultados de estudios oceanográficos de casi tres décadas en la porción norte del Golfo de México y de casi una en la región sur han revelado una complejidad de los procesos que en él ocurren. La variabilidad de la producción espacial

INTRODUCTION

The bathymetric distribution of benthic fauna has been widely described for soft bottoms of temperate environments (Grassle *et al.*, 1979; Carney *et al.*, 1983; Blake and Grassle, 1994). The relationship between benthic density and environmental variability has also been reported (Rowe, 1971; Tselepides and Eleftheriou, 1992). However, few studies describe the benthic variability of tropical environments (Sibuet *et al.*, 1984, 1993; Buat-Ménard *et al.*, 1993; Relaxans *et al.*, 1996; Sumida and Pires-Vanin, 1997).

The results of almost three decades of oceanographic studies in the northern region of the Gulf of Mexico and almost one decade in the southern region reveal the complex processes that occur there. The variability in spatial and seasonal production of the benthos along the shelf and outer

y estacional del bentos de la plataforma y el borde externo reconoce como una propiedad conservativa para el aporte de materia orgánica a la estructura de la columna de agua (Soto y Escobar, 1995; Escobar y Soto, 1997). Estudios del bentos a mayor profundidad han reconocido que la materia lábil en el sedimento superficial depende de factores diversos, como son la profundidad (Rex, 1981), la proximidad a la costa y las fuentes de aporte (Relaxans *et al.*, 1996) y la productividad primaria (Graf, 1989), que generan gradientes ambientales que influyen sobre la variación de la densidad del bentos.

Los estudios sobre la infauna macrobéntica en la plataforma continental del Golfo de México han sido diversos en naturaleza. Los primeros estudios sobre el bentos en el ambiente de mar profundo se inician en 1867, con recolecciones de fauna e hidrografía realizadas por Agassiz en 1870. Es hasta 1930 que se realizó una prospección a lo largo del gradiente batimétrico por el Bureau of Commercial Fisheries, Fish and Wildlife Service. Las recolecciones de macroinvertebrados continuaron hasta los años cincuenta (Pequegnat, 1983). En la década de los sesenta, la Universidad de Texas A&M inició estudios sistemáticos en el ambiente de mar profundo del Golfo de México y el norte del Mar Caribe (Rowe, 1966; Pequegnat, 1983; Pequegnat *et al.*, 1990). El bentos en la región norte ha sido descrito más ampliamente, dada la importancia de la exploración petrolera en el talud y la zona abisal (Giammona y Darnell, 1990; MacDonald *et al.*, 1994), así como la necesidad de localizar sitios idóneos para el aislamiento de desechos (Valent y Young, 1995).

Comparativamente, el número de estudios realizados a más de 200 m de profundidad en la Zona Económica Exclusiva (ZEE) de México es menor. Seis trabajos demarcan el conocimiento actual de la región: el de Rowe y Menzel (1971) en el Escarpe de Campeche; el de Gettleson (1976) en el talud de Veracruz y Tamaulipas; el de Kennedy (1976) en la porción suroccidental; y los de Castañeda (1996), López (1996) y Escobar *et al.* (1997) en el margen continental y talud

margin identify the input of organic matter to the water column as a conservative property (Soto and Escobar, 1995; Escobar and Soto, 1997). Studies of benthos at greater depths indicate that labile matter in the surficial sediment depends on many factors, such as depth (Rex, 1981), proximity to the coast and effluents (Relaxans *et al.*, 1996) and primary productivity (Graf, 1989), which generate environmental gradients that affect the variation in benthic density.

Studies on the macrobenthic infauna of the continental shelf of the Gulf of Mexico are diverse in nature. The first studies on benthos of the deep-sea environment began in 1867, with faunal and hydrographic samplings by Agassiz in 1870. In 1930, a survey along a depth gradient was conducted by the Bureau of Commercial Fisheries, Fish and Wildlife Service. Samplings of macroinvertebrates continued until the 1950s (Pequegnat, 1983). During the 1960s, Texas A&M University began systematic studies of the deep-sea environment of the Gulf of Mexico and the northern Caribbean Sea (Rowe, 1966; Pequegnat, 1983; Pequegnat *et al.*, 1990). The benthos of the northern region has been more widely described, due to the importance of petroleum explorations on the lower slope and abyssal region (Giammona and Darnell, 1990; MacDonald *et al.*, 1994), and the need to locate sites suitable for the isolation of wastes (Valent and Young, 1995).

Comparatively fewer studies have been conducted at depths greater than 200 m in the Exclusive Economic Zone (EEZ) of Mexico. Six studies denote the current knowledge of the region: that of Rowe and Menzel (1971) on the Campeche Escarpment; that of Gettleson (1976) on the slope of Veracruz and Tamaulipas; that of Kennedy (1976) on the southwestern region; and those of Castañeda (1996), López (1996) and Escobar *et al.* (1997) on the continental margin and upper slope of the western and southern regions of the Gulf of Mexico.

This study aims to define the parameters that determine the community structure of the benthos below 200 m depth in the Gulf of Mexico, where

superior de los sectores occidental y sur del Golfo de México.

Este estudio responde a la necesidad de reconocer los parámetros que determinan la estructura comunitaria del bentos por debajo de los 200 m de profundidad en el Golfo de México donde se ha descrito la existencia de recursos no renovables, como petróleo y gas, que prometen ser depósitos de grandes magnitudes (Vargas, 1996), y se ha sugerido como uno de los sitios potenciales para el aislamiento de desechos (Valent y Young, 1995). La información generada de este estudio, densidades de la infauna macrobéntica, provee valores que alimentarán modelos predictivos sobre el efecto del uso de estos fondos en la explotación de recursos. La estrategia de investigación del programa de estudio del bentos profundo en el Golfo de México contempla, a largo plazo, la caracterización de las comunidades bénticas en diferentes sectores y ambientes del Golfo de México. Este estudio es el primero en su género en aguas mexicanas y describe la variabilidad de la densidad de la infauna macrobéntica en el gradiente batimétrico desde el reborde continental hasta la zona abisal. Para ello se eligieron localidades que, por la dinámica oceánica de la región (Vidal *et al.*, 1994) y su distancia a la costa, son consideradas representativas de regímenes pelágicos en los cuales la producción primaria es la principal fuente de carbono orgánico al fondo marino. La producción primaria del Golfo de México varía en un gradiente que va de condiciones mesotróficas en el borde de la plataforma a oligotróficas en las porciones más oceánicas (Mueller-Karger *et al.*, 1991), por lo que se espera que la densidad de la infauna refleje en su patrón de distribución esta variabilidad de las condiciones tróficas de la columna de agua.

ÁREA DE ESTUDIO

Los resultados de este estudio se obtuvieron a lo largo de un transecto a profundidad que incluye el reborde y talud continental, la elevación continental y la zona abisal del sector noroeste del Golfo de México, frente al estado de Tamaulipas

nonrenewable resources, such as petroleum and gas, have been reported to exist (Vargas, 1996), which may prove to be large deposits, and there is the potential for isolating wastes (Valent and Young, 1995). The densities of macrobenthic infauna estimated in this study provide values that can be used in models to predict the effect of the use of these bottoms on the exploitation of resources. The research program for the study of deep benthos in the Gulf of Mexico involves the long-term characterization of the benthic communities in different sectors and environments of the Gulf of Mexico. This study is the first of its kind for Mexican waters and describes the variability of the bathymetric density of the macrobenthic infauna from the shelf break to the abyssal plain. Sites were chosen that, because of their ocean dynamics (Vidal *et al.*, 1994) and distance from the coast, are considered representative of the pelagic regimes in which primary production is the primary source of organic carbon to the sea floor. Primary production in the Gulf of Mexico ranges from mesotrophic conditions at the shelf break to oligotrophic conditions at the more oceanic sites (Mueller-Karger *et al.*, 1991); therefore, the infaunal density should reflect in its distribution pattern this variability of the trophic conditions of the water column.

STUDY AREA

The results of this study were obtained along a depth transect that includes the shelf break and continental slope, the continental rise and abyssal plain of the northwest sector of the Gulf of Mexico, off the state of Tamaulipas (fig. 1). This region has a narrow continental margin with an abrupt slope, characterized by longshore folds called the Mexican Ridges that extend between 24 and 19°N (Antoine *et al.*, 1974). These act as a barrier for the sediment of continental origin (Moore and del Castillo, 1974). To the east and south of the slope, there is a wide abyssal plain that separates the Mexican Ridges from the Sigsbee Knolls, to the southeast, and Campeche Knolls, to the south. This abyssal plain is part of

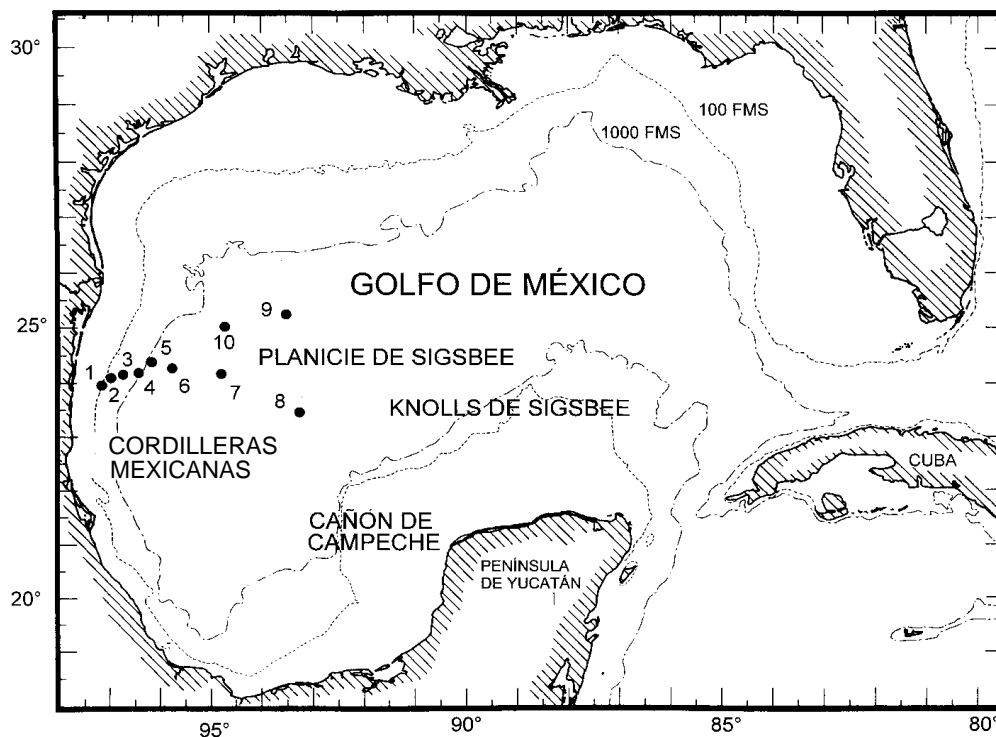


Figura 1. Área de estudio con localidades de muestreo (círculos sólidos). Mapa modificado de la figura de archivo de W.E. Pequegnat.

Figure 1. Study area with sampling sites (solid circles). Map modified from the figure of W.E. Pequegnat.

(fig. 1). Esta zona se caracteriza por un margen continental estrecho de talud abrupto, caracterizado por plegamientos paralelos a la línea de costa denominados Cordilleras Mexicanas que se extienden entre los 24 y 19°N (Antoine *et al.*, 1974). Éstas actúan como barrera del sedimento de origen continental (Moore y del Castillo, 1974). Hacia el este y sur del talud se extiende una amplia planicie abisal que separa las Cordilleras Mexicanas de los Knolls de Sigsbee, al sureste, y de los de Campeche, al sur. Esta planicie abisal es parte de la provincia terrígena (Uchupi, 1975). Entre esta planicie abisal y el talud se ha reconocido una elevación continental estrecha (Ewing y Antoine, 1966). En la zona

the terrigenous province (Uchupi, 1975). Between the abyssal plain and the slope, there is a narrow continental rise (Ewing and Antoine, 1966). In the abyssal zone there are saline diapirs under many kilometers of sediment, which continue south-southwest towards the Campeche Bank. The study area is characterized by terrigenous muds, deposited by the Rio Grande and mainly the Mississippi River (Antoine *et al.*, 1974).

The area is influenced by the complex surface hydrodynamics, which reflects the rings shed by the Loop Current that propagate westward. A string of eddies characterizes the western portion of the study area, which through upwelling generate high primary productivity along the

abisal, bajo varios kilómetros de sedimento, se encuentran diapiros salinos que continúan en dirección sur y suroeste hacia el Banco de Campeche. El área de estudio se caracteriza por lodos de origen terrígeno que son depositados por los frentes del Río Grande y principalmente por el Mississippi (Antoine *et al.*, 1974).

La zona tiene influencia de la compleja hidrodinámica superficial, en la que se refleja el efecto de los anillos liberados de la Corriente del Lazo que se trasladan en dirección oeste. Una triada de giros es característica de la porción oeste del área de estudio, que generan por surgencia una productividad primaria elevada a lo largo del reborde continental (Vidal *et al.*, 1994). La capa de mezcla se extiende en un rango de 100 a 175 m, por debajo de la cual se reconoce una estratificación que es alterada por los frentes continentales en el invierno y anomalías climáticas ocasionales. Sobre el talud superior se ha reconocido una capa de concentración mínima de oxígeno disuelto que obedece a una de las bisecciones de la distribución del campo de circulación baroclínica (Vidal *et al.*, 1994).

En dirección este predominan condiciones oceánicas caracterizadas por un perfil térmico con tres zonas: de mezcla, la termoclina y profunda. El perfil térmico tiene un intervalo de 23 a 4°C. El máximo de salinidad se localiza por debajo de la zona de mezcla (36.7 ups) y disminuye para delinear la haloclina a los 400 m. A partir de este estrato, la salinidad disminuye y alcanza el mínimo (34.9 ups) localizado a los 750 m donde se reconoce el Agua Antártica Intermedia (Nowlin y McLellan, 1967). La masa de agua a 1500 m corresponde al agua profunda del Atlántico Norte; ésta se caracteriza por temperatura de 4.02°C y salinidad de 34.98 ups. El inicio del mar profundo se ha delimitado para el Golfo de México a partir de la zona transicional entre la plataforma y talud continental (Pequegnat, 1983).

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se realizó con muestras recolectadas a bordo del B/O *Justo Sierra* en junio de

continental shelf break (Vidal *et al.*, 1994). The mixed layer extends from 100 to 175 m, below which the stratified layer is altered by continental fronts in winter and occasional climatic anomalies. On the upper slope, there is a layer of minimum dissolved oxygen concentration that follows one of the bisections of the distribution of the baroclinic circulation field (Vidal *et al.*, 1994).

Eastward, the oceanic conditions are dominated by a thermal profile with three zones: mixed, thermocline and deep. The thermal profile ranges from 4 to 23°C. Maximum salinity is located under the mixing zone (36.7 psu) and decreases to delineate the halocline at 400 m. From here, salinity decreases to the minimum (34.9 psu), located at 750 m where the Antarctic Intermediate Water is located (Nowlin and McLellan, 1967). The water mass at 1500 m corresponds to the North Atlantic Deep Water, characterized by a temperature of 4.02°C and a salinity of 34.98 psu. The beginning of the deep sea has been delimited for the Gulf of Mexico from the transitional zone between the shelf and continental slope (Pequegnat, 1983).

MATERIAL AND METHODS

The study was conducted with samples collected on board the R/V *Justo Sierra* in June 1997 at 10 sites distributed along a depth gradient (fig. 1; table 1). The water column and surface sediment were characterized for each site and the variation of the macrobenthic infaunal density was described.

Characterization of the water column

A CTD (General Oceanics Mark III WOOCE) was used at each of the sampling sites. The data obtained from the continuous recording were used to generate profiles of temperature and salinity against depth that were used to determine the conditions of stratification or mixing in the upper water column. Bottom water was obtained with a rosette water sampler that was used to evaluate the concentration of dissolved oxygen, following

1997, en 10 localidades ubicadas a lo largo del gradiente batimétrico (fig. 1; tabla 1), en las cuales se caracterizó la columna de agua, el sedimento superficial y se describió la variación de la densidad de la infauna macrobentónica.

Caracterización de la columna de agua

Se empleó una sonda CTD (General Oceanics Mark III WOOCE) en cada una de las localidades de muestreo. Los datos obtenidos del registro continuo generaron perfiles de temperatura y salinidad con respecto a la profundidad y permitieron reconocer las condiciones de estratificación o mezcla en la columna de agua. Se recolectó agua de fondo con la roseta, en la cual se determinó la concentración de oxígeno disuelto siguiendo el método de Winkler (Strickland y Parsons, 1972), y se cotejó por la lectura con un oxímetro YSI, modelo 51B, y sensor YSI, modelo 5905, con exactitud de $\pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ (@ calibración de la temperatura ó 2% de la lectura). Se realizó un perfil de clorofila *a* con apoyo de un perfilador Biospherical, modelo PNF-300, que permitió conocer el patrón de distribución vertical y la profundidad de clorofila máxima en la capa eufótica de la columna de agua.

Toma de muestras de sedimento

El sedimento se recolectó en fondos blandos con un nucleador de caja (*boxcore*) tipo US-NEL, con 0.25 m^2 de área, a lo largo de un gradiente batimétrico a profundidades de 200 a 3760 m, frente a Soto la Marina en dirección a la planicie abisal y Knolls de Sigsbee. El tamaño de grano y el contenido de materia orgánica se obtuvieron del submuestreo de sedimento superficial. El análisis granulométrico se realizó reconociendo el porcentaje de las fracciones de arenas y lodos conforme a la técnica descrita por Folk (1968). La determinación de materia orgánica en el sedimento superficial se determinó a partir del contenido de nitrógeno orgánico en el sedimento superficial, con base en la constante de Stetson y Trask (1953).

the Winkler method (Strickland and Parsons, 1972). These readings were compared with the reading of a YSI oximeter, model 51B, and YSI sensor, model 5905, with $\pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ precision (@ temperature calibration or 2% of the reading). A profile of chlorophyll *a* was made with a Biospherical profiler, model PNF-300, which was used to determine the vertical distribution pattern and the depth of maximum chlorophyll in the euphotic zone of the water column.

Collection of the sediment samples

The sediment was collected from soft bottoms with a US-NEL boxcorer, with an area of 0.25 m^2 , along the bathymetric gradient at depths from 200 to 3760 m off Soto la Marina, towards the abyssal plain and the Sigsbee Knolls. The grain size and organic matter content were obtained by subsampling the surface sediment. A grain size analysis was conducted; the percentage of the sand and mud fractions was determined according to the technique described by Folk (1968). The organic matter content in the surface sediment was estimated from the organic nitrogen content in the surficial sediment, based on the constant of Stetson and Trask (1953).

Macrobenthic infauna

The macrobenthic infauna was collected and processed on board, sieving the top 10 cm of the sediment through meshes of 500, 250 and $125 \mu\text{m}$. The sediment accumulated in the meshes was fixed in 4% formaldehyde solution and processed in the laboratory. The fauna sorted during the sieving process was fixed on board in ethanol. A minimum of three replicates was collected per station; an attempt was made to increase the number of replicates at the deeper sites, due to the great dispersion that has been reported by many authors for the abyssal plain. The laboratory work consisted of sorting the fauna contained in the fixed sediment with a stereoscopic microscope, as well as counting and dividing the fauna into large taxonomic groups.

Tabla 1. Localización de las estaciones de muestreo, características ambientales y densidad de la infauna macrobentónica. Est. = estación, lat. = latitud, long. = longitud, prof. = profundidad, temp. = temperatura, sal. = salinidad, OD = oxígeno disuelto, chl. = clorofila *a*, MO = materia orgánica, prom. = promedio, SD = desviación estándar, rep. = réplicas.

Table 1. Location of the sampling stations, environmental characteristics and density of the macrobenthic infauna. Est. = station, lat. = latitude, long. = longitude, prof. = depth, temp. = temperature, sal. = salinity (ups = psu), OD = dissolved oxygen, chl. = chlorophyll *a*, MO = organic matter, arena = sand, prom. = average, SD = standard deviation, rep. = replicates.

Est. #	Lat. N	Long. W	Prof. (m)	Temp. (°C)	Sal. (ups)	OD (mg L ⁻¹)	Chl. <i>a</i> (mg m ⁻³)	MO (%)	Arena (%)	Ind. m ⁻²		Rep.
										Prom.	SD	
1	23°57.1	97°12.9	200	19.5	35.6	2.8	0.42	1.7	0.4	1932.8	685.9	5
2	24°03.2	97°01.7	500	12.0	34.8	3.0	0.43	0.9	44.1	1865.6	1132.6	5
3	24°03.9	96°44.4	1230	10.0	34.6	4.2	0.35	1.5	1.3	2713.6	1469.6	5
4	24°09.2	96°34.7	1700	8.0	34.8	5.8	0.31	1.4	3.2	1066.7	606.9	3
5	24°12.9	96°09.5	2220	5.0	24.7	4.8	0.27	1.2	1.1	880.0	176.7	3
6	24°23.8	96°00.7	2620	5.0	34.8	6.2	0.23	1.5	2.7	1274.7	208.3	3
7	24°03.8	94°42.6	3760	4.0	34.8	6.0	0.23	1.1	7.9	794.7	343.7	3
8	24°24.6	93°07.9	3760	4.0	36.2	5.6	0.21	1.2	13.7	1400.0	346.4	4
9	25°15.3	93°25.7	3640	4.0	34.8	6.0	0.17	1.3	3.8	1281.0	635.2	15
10	24°59.5	94°46.9	3700	4.0	35.9	6.0	0.18	1.4	5.2	1669.3	536.3	3

Infauna macrobéntica

La infauna macrobéntica se recolectó y se procesó a bordo, tamizando los 10 cm superficiales del sedimento a través de mallas de 500, 250 y 125 μm . El sedimento acumulado en las mallas se fijó con solución de formaldehído al 4% y se procesó en el laboratorio. La fauna que se separó durante el proceso de tamizado se fijó a bordo en etanol. El número de réplicas recolectado por estación fue un mínimo de tres; se intentó incrementar el número de éstas en las localidades de mayor profundidad en virtud a la dispersión mayor que se ha descrito por autores diversos en la planicie abisal. El trabajo de laboratorio incluyó la separación con ayuda del microscopio estereoscópico de fauna contenida en el sedimento fijado, así como la cuantificación y agrupación de la fauna a grandes grupos taxonómicos. La variabilidad espacial se describió con un análisis multivariado siguiendo los criterios de Smith *et al.* (1993), con una prueba de clasificación (unión simple y distancia euclidiana) y otra de ordenamiento (correlación y análisis de componentes principales), que permitieron identificar en los componentes principales los factores que influyen en el patrón de distribución. Los datos ambientales, a excepción de la materia orgánica, y los valores de densidad se transformaron ($\log n$) para realizar el análisis multivariado. Se empleó el paquete estadístico STATISTICA, versión 5.0.

RESULTADOS

La tendencia general observada a lo largo del gradiente batimétrico permitió reconocer una disminución de los valores de la densidad con el incremento de la profundidad. Los factores ambientales mostraron variaciones acordes al cambio de la profundidad, la dinámica de la columna de agua y la distancia a la costa.

Descripción ambiental

Los valores hidrográficos se sintetizan en la tabla 1. La tendencia de la temperatura de fondo

The spatial variability was determined with a multivariate analysis, based on the criteria of Smith *et al.* (1993), with a test of classification (simple union and Euclidean distance) and another of ordination (correlation and analysis of principal components), which identified the factors that influence the distribution pattern in the principal components. The environmental data, except for organic matter, and the density values were transformed ($\log n$) to conduct the multivariate analysis. The STATISTICA 5.0 program was used.

RESULTS

The bathymetric gradient presented a decreasing trend in the density values with increasing depth. The environmental factors showed variations related to changes in depth, the dynamics of the water column and the distance from the coast.

Environmental description

The hydrographic values are summarized in table 1. The bottom temperature tended to decrease with depth; the highest values, 19.5°C, were observed at the continental shelf break. The 10°C isotherm was found below 1200 m; the 4°C isotherm was lower than 3000 m. The correlation between temperature and depth was $r^2 = 0.82$. Salinity followed the pattern described for the study area, with values ranging from 34.6 to 36.2 psu. The concentration of dissolved oxygen on the bottom varied from 2.8 to 6 mg DO L⁻¹. Values similar to or lower than 3 mg DO L⁻¹ were recorded at the continental shelf break. Values greater than 4 mg DO L⁻¹ were observed along the slope, between 1000 and 2000 m depth, which increased towards the abyssal plain, where values of 6 mg DO L⁻¹ were observed. The correlation of dissolved oxygen with depth and temperature was $r^2 = 0.8$. The maximum concentration of chlorophyll *a* in the euphotic layer consistently occurred between 80 and 120 m depth, always above the nutricline. The maximum concentration of chlorophyll *a* decreased from the continental shelf break towards the oceanic region, from the highest

mostró un decremento de los valores a mayor profundidad; los valores más elevados se reconocieron en el reborde continental con 19.5°C. La isoterma de 10°C se encontró por debajo de los 1200 m; la isoterma de 4°C se alcanzó a más de 3000 m. La correlación entre la temperatura y profundidad fue $r^2 = 0.82$. La salinidad siguió el patrón descrito para el área de estudio; se registraron valores entre 34.6 y 36.2 ups. La concentración de oxígeno disuelto en el fondo varió en el rango de 2.8 a 6 mg OD L⁻¹. Los valores iguales o menores que 3 mg OD L⁻¹ se registraron en el reborde continental. Los valores mayores que 4 mg OD L⁻¹ se determinaron a lo largo del talud, entre los 1000 y 2000 m de profundidad, aumentando hacia la zona abisal, donde se registraron los valores de 6 mg OD L⁻¹. La correlación del oxígeno disuelto con la profundidad y la temperatura fue $r^2 = 0.8$. La concentración máxima de clorofila *a* en la capa eufótica ocurrió consistentemente entre 80 y 120 m de profundidad, siempre por encima de la nutriclina. La concentración máxima de clorofila *a* disminuye del reborde continental hacia la porción oceánica, siendo los valores más elevados de 0.43 mgChl m⁻³ y los más bajos de 0.17 mgChl m⁻³ en la porción más distante a la costa. La correlación con el incremento de la distancia a la costa fue $r^2 = 0.94$. Los valores observados corresponden a niveles meso y oligotróficos.

El sedimento superficial se caracterizó por lodos (>55%). Las arenas conformaron de 0.4 a 44.1% del total del sedimento. El contenido mayor de arena se registró en la localidad ubicada a 500 m, en la franja superior del talud, y estuvo conformada por frústulas de diatomeas. El sedimento de la zona abisal mostró un contenido de arena entre 3.8 y 13.7%; esta fracción estuvo conformada por testas de foraminíferos. Los valores de arena más bajos se registraron a 200 m de profundidad. El contenido de materia orgánica en el sedimento superficial fue consistente con los valores para profundidades similares; fluctuó de 0.9 a 1.7%. Se apreció una disminución con el incremento de profundidad, con la distancia a la costa y con la concentración de la clorofila *a* en la

values of 0.43. mgChl m⁻³ to the lowest of 0.17 mgChl m⁻³ in the area farthest from the coast. The correlation with the increase in distance from the coast was $r^2 = 0.94$. The values observed correspond to meso- and oligotrophic levels.

The surficial sediment was characterized by mud (>55%). Sands contributed 0.4 to 44.1% of the total sediment. The greatest sand content was recorded at the site located at 500 m, on the upper slope, and was made up of diatom frustules. The sediment of the abyssal zone had a sand content between 3.8 and 13.7%; this fraction was made up of foraminiferous testae. The lowest amounts of sand were recorded at 200 m depth. The organic matter content in the surface sediment was consistent with the values of similar depths; it fluctuated from 0.9 to 1.7%. A decrease was noted with depth, distance from the coast and with the concentration of chlorophyll *a* in the water column. Except for the station located at 500 m, with 0.9%, a good fit of the values was observed in this pattern. The correlation for the values of chlorophyll *a* and organic matter in the surficial sediment was $r^2 = 0.61$; that of organic matter content and depth was $r^2 = 0.54$.

Composition of the macrobenthic infauna

The macrobenthic infaunal community is made up of nine taxa represented by the phyla Porifera, Cnidaria, Nematoda, Annelida, Sipuncula, Arthropoda, Mollusca, Ectoprocta and Echinodermata. Both the sponges and echinoderms are poorly represented in the infauna and their occurrence was limited to two and four sites, respectively, with a density of 5 to 13 ind m⁻². The polychaete annelids, nematodes and arthropods contributed, on average, more than 90% of the total density; the variation per site was 82 to 99%. Peracarid crustaceans made up 90% of the arthropods. In proportion, the density of the polychaete annelids was greater than that of the arthropods at the sites less than 1500 m. The opposite occurred at the sites more than 1700 m, where the arthropods were most abundant. The nematodes

columna de agua. A excepción de la estación ubicada a 500 m, con 0.9%, se reconoció un buen ajuste de los valores a este patrón. La correlación para los valores de clorofila *a* y la materia orgánica en el sedimento superficial fue $r^2 = 0.61$; la del contenido de materia orgánica y la profundidad fue de $r^2 = 0.54$.

Composición de la infauna macrobéntica

La comunidad de la infauna macrobéntica está constituida por nueve taxa que representan a los *phyla* Porifera, Cnidaria, Nematoda, Annelida, Sipuncula, Arthropoda, Mollusca, Ectoprocta y Echinodermata. Tanto las esponjas como los equinodermos están pobremente representados en la infauna y su presencia se limitó a dos y cuatro localidades, respectivamente, con una densidad de 5 a 13 ind m^{-2} . Los anélidos poliquetos, los nemátodos y los artrópodos aportaron en promedio más del 90% de la densidad total; la variación por estación fue de 82 a 99%. Los artrópodos estuvieron representados a su vez por crustáceos peracáridos en un 90%. En proporción, la densidad de anélidos poliquetos predominó sobre la de los artrópodos en las localidades menores que 1500 m. Este patrón se invirtió en las localidades a más de 1700 m, donde los artrópodos alcanzaron la densidad mayor. Los nemátodos fueron más dominantes que los artrópodos en las localidades del reborde continental y del talud superior, y superaron numéricamente a los anélidos en el intervalo de 1200 a 2500 m.

Densidad de la infauna macrobéntica

La densidad de la infauna macrobéntica varió de 794.7 ± 343.7 ind m^{-2} a 2713.6 ± 1469.6 ind m^{-2} (tabla 1). Los valores más elevados se reconocieron a 1230 m (estación 3), por debajo de la capa mínima de oxígeno (fig. 2A). Este valor es 1.5 veces más elevado que la densidad en el reborde continental. La reducción de la densidad en el gradiente batimétrico es de casi 70% y refleja un patrón similar, con mayor distancia a la costa de la disminución en la concentración de

were more abundant than the arthropods at the sites of the continental shelf break and upper slope, and surpassed the annelids from 1200 to 2500 m.

Density of the macrobenthic infauna

The density of the macrobenthic infauna varied from 794.7 ± 343.7 ind m^{-2} to 2713.6 ± 1469.6 ind m^{-2} (table 1). The highest values were observed at 1230 m (station 3), below the minimum oxygen layer (fig. 2A). This value is 1.5 times higher than the density at the continental shelf break. The reduction in density along the bathymetric gradient is almost 70% and reflects a similar pattern, with a lower concentration of chlorophyll *a* in the water column and of organic matter in the sediment as distance from the coast increases. The variation of the density values from the central trend of the values shows a decrease with depth (fig. 2B). The density in the abyssal plain shows large variability (794.7 ± 343.7 to 1669.3 ± 536.3 ind m^{-2}), with values similar to those observed at the continental shelf break. The correlation between density and sand content was $r^2 = 0.76$, and organic matter content in the surface sediment, $r^2 = 0.61$. The correlation with dissolved oxygen, temperature and chlorophyll *a* was lower ($r^2 = 0.63, 0.51, 0.50$, respectively).

The classification analysis identified three groups (fig. 3A). The first group consisted of sites from the abyssal plain and continental rise with the shortest distance (>3000 m, stations 7 to 10). The second group included sites of the continental slope between 1500 and 3000 m (stations 4 to 6). The third group consisted of sites less than 1500 m in depth, with similar densities and high values of chlorophyll *a*, stations 1 and 2, located between 200 and 500 m; station 3 is also included in this group, but with lower similarity.

The principal component analysis grouped the sites by density based on the first three components with a variance of 99.87%. The grouping was defined in the first component by depth and in the second by the concentration of chlorophyll

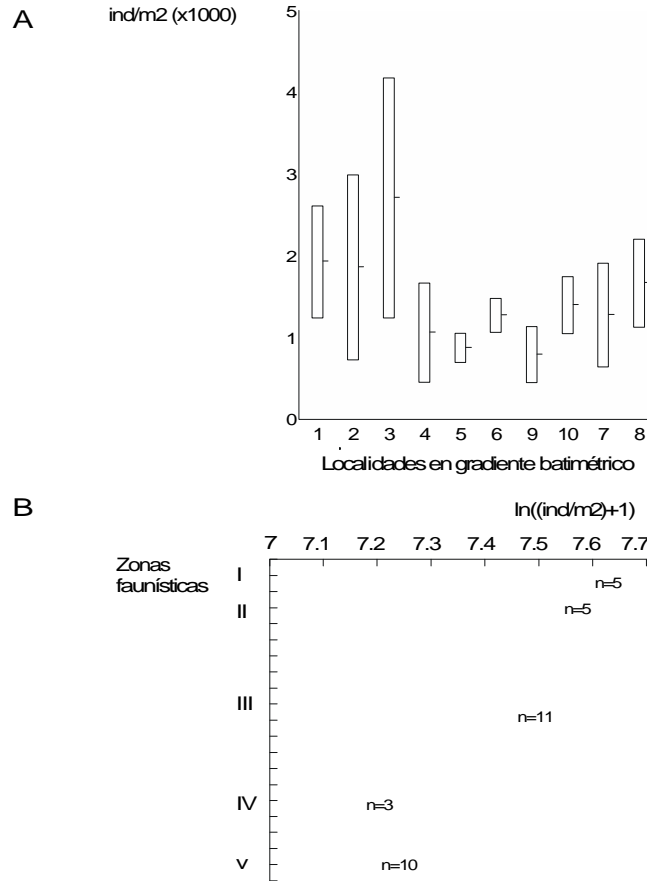


Figura 2. (A) Distribución de los valores promedio y desviación estándar de la densidad de la infauna macrobéntica en el perfil batimétrico. **(B)** Tendencia de la densidad promedio por estrato faunístico conforme la zonación de Pequegnat *et al.* (1990); *n* = número de réplicas para cada estrato.

Figure 2. (A) Distribution of the average values and standard deviation of the macrobenthic infaunal density in the bathymetric profile. **(B)** Trend of the average density by faunistic layer in accordance with the zonation of Pequegnat *et al.* (1990); *n* = number of replicates per layer.

clorofila *a* en la columna de agua y de la concentración de la materia orgánica en el sedimento. La variación de los valores de densidad a partir de la tendencia central de los valores muestra una disminución con la profundidad (fig. 2B). La densidad en la zona abisal muestra una variabilidad grande (794.7 ± 343.7 a 1669.3 ± 536.3 ind m⁻²), con valores similares a los reconocidos en el

a (fig. 3B). The dissolved oxygen content in the bottom water, the percentage of sand in the sediment and the organic matter content determined the grouping of the stations at the continental shelf break and the upper slope. The organic matter content in surficial sediment and the depth are the factors that determine the linkage of the sites of the lower slope and abyssal plain.

reborde continental. La correlación entre la densidad y el contenido de arena fue de $r^2 = 0.76$ y con el contenido de materia orgánica en el sedimento superficial fue $r^2 = 0.61$. La correlación con el oxígeno disuelto, la temperatura y la clorofila *a* fue menor ($r^2 = 0.63, 0.51$ y 0.50 , respectivamente).

El análisis de clasificación permitió reconocer tres grupos (fig. 3A). La distancia menor une las localidades de la zona abisal y elevación continental (>3000 m, estaciones 7 a 10) en el primer grupo. El segundo grupo incluyó localidades del talud continental entre 1500 y 3000 m (estaciones 4 a 6). El tercer grupo lo conformaron las localidades a menos de 1500 m de profundidad, unidas éstas por la similitud de la densidad y los valores elevados de clorofila *a*, las estaciones 1 y 2, ubicadas entre 200 y 500 m; a estas localidades se une con similitud menor la estación 3.

El análisis de componentes principales permitió agrupar las localidades por la densidad a partir de los tres primeros componentes que mostraron el 99.87% de la varianza. La agrupación estuvo definida en el primer componente por la profundidad y en el segundo por la concentración de clorofila *a* (fig. 3B). El contenido de oxígeno disuelto en el agua de fondo, el porcentaje de arena en el sedimento y el contenido de materia orgánica determinaron la agrupación de las estaciones en el reborde continental y talud superior. El contenido de materia orgánica en sedimento superficial y la profundidad son los factores que determinan la unión de las localidades del sector inferior del talud y la planicie abisal.

DISCUSIÓN

Factores como la temperatura (Carney *et al.*, 1983) y la profundidad (Shin y Koh, 1990), así como procesos que influyen en el transporte lateral (Rowe y Menzel, 1971; Kojima y Ohta, 1989) y la exportación (Graf, 1989; Tselepides y Eleftheriou, 1992), se han considerado determinantes de la variación de la densidad en el bentos. Los primeros actúan sobre la tasa metabólica y los dos últimos se asocian con la cantidad de alimento

DISCUSSION

Factors such as temperature (Carney *et al.*, 1983) and depth (Shin and Koh, 1990), as well as processes that affect lateral transport (Rowe and Menzel, 1971; Kojima and Ohta, 1989) and transfer (Graf, 1989; Tselepides and Eleftheriou, 1992) have been shown to affect the variation of benthic density. The former affect the metabolic rate and the latter two are associated with the amount of available food in the sediment (Sibuet *et al.*, 1984). With depth and greater distance from the coast, there is a zonation of benthic communities that is relevant on small spatial scales (Grassle *et al.*, 1979; Schaff *et al.*, 1992; Blake and Grassle, 1994). The zonation that exists for the benthos of the Gulf of Mexico includes five faunistic zones (Pequegnat, 1983), based on the variability of habitat and where the changes in density described by Pequegnat *et al.* (1990) are of almost one order of magnitude between the slope and abyssal plain. The maximum density reported between 620 and 1400 m in the northern section of the gulf is attributed to the infiltration of hydrocarbons and methane, whereas in this study it was associated with processes of the water column, which concurs with other studies of the world ocean where maximum density is associated with upwelling along the continental margin (Kojima and Ohta, 1989; Shin and Koh, 1990; Blake and Grassle, 1994; Sumida and Pires-Vanin, 1997).

Low densities have been related to low concentrations of dissolved oxygen. Many studies indicate this same pattern, irregardless of latitude, and show that there are few invertebrate species associated with sediment that tolerate low concentrations of oxygen (Wishner *et al.*, 1990). The low density in the abyssal plain is associated with the reduced concentration of labile organic matter available in the surficial sediment, a pattern consistent with other abyssal regions (Choi and Koh, 1990). The variations in density at a same depth have been attributed to grain size and organic matter content. The change in sediment type, exemplified in the **mud line** concept of Gage and

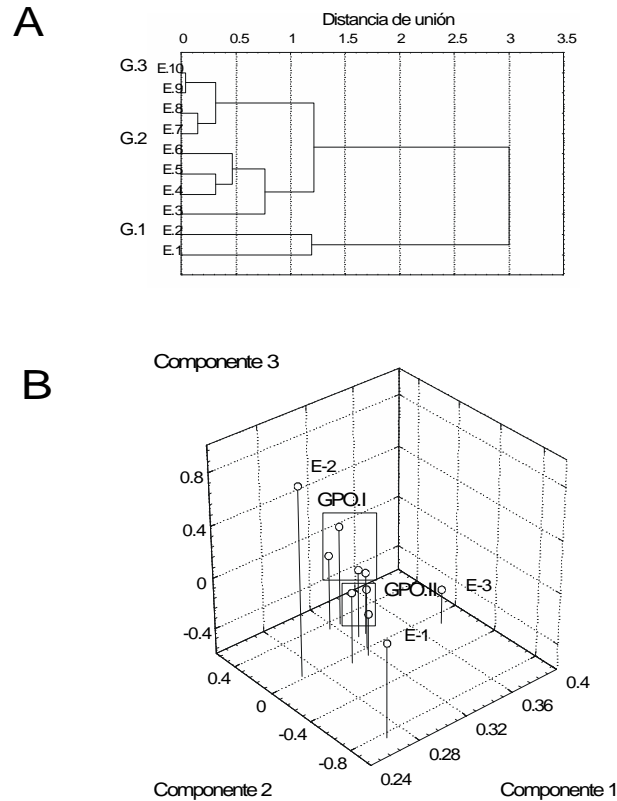


Figura 3. (A) Dendrograma elaborado por el método de agrupamiento de unión simple y distancia euclidiana como medida de disimilitud. (B) Proyección de las 10 estaciones en el espacio de los tres primeros componentes que muestra los grupos o cúmulos generados a partir de los factores ambientales y la densidad. Véase el texto para una explicación detallada. E = estaciones en el área de estudio; G = grupo o cúmulo.

Figure 3. (A) Dendrogram made from the method of simple union and Euclidian distance clustering as a measure of dissimilitud. (B) Projection of the 10 stations in the space of the first three components that shows the groups or clusters generated with the environmental and density factors. See text for a detailed explanation. E = stations in the study area; G = group or cluster.

disponible en el sedimento (Sibuet *et al.*, 1984). En el gradiente de profundidad y de incremento de la distancia a la costa se genera una zonación de las comunidades bénticas que tiene relevancia en las escalas espaciales pequeñas (Grassle *et al.*, 1979; Schaff *et al.*, 1992; Blake y Grassle, 1994).

Tyler (1991), has been shown to affect the zonation of the Gulf of Mexico (Blake and Doyle, 1983; Pequignat *et al.*, 1990). The consistency in grain size of the abyssal sediment, because of its pelagic origin, suggests a homogeneous distribution along the bottom; it is, however, the export of

La zonación existente para el bentos del Golfo de México contempla cinco zonas faunísticas (Pequegnat, 1983), fundamentadas en la variabilidad del hábitat y donde los cambios de densidad descritos por Pequegnat *et al.* (1990) son de casi una orden de magnitud entre el talud y la zona abisal. La densidad máxima reconocida entre 620 y 1400 m en el sector norte del golfo se atribuye a la infiltración de hidrocarburos y metano, mientras que en nuestro estudio se asoció con los procesos de la columna de agua en forma consistente con otros estudios del océano mundial donde la densidad máxima se ha asociado con las surgencias sobre el margen continental (Kojima y Ohta, 1989; Shin y Koh, 1990; Blake y Grassle, 1994; Sumida y Pires-Vanin, 1997).

Las densidades bajas se han relacionado con la baja concentración de oxígeno disuelto. Diversos estudios muestran este mismo patrón, indistinta la latitud en cuestión, y señalan que las especies de invertebrados asociados al sedimento con tolerancia a las bajas concentraciones de oxígeno son escasas (Wishner *et al.*, 1990). La densidad baja en la planicie abisal se asocia con la concentración reducida de materia orgánica lábil disponible en el sedimento superficial, patrón consistente con otras regiones abisales (Choi y Koh, 1990). Las variaciones en densidad a una misma profundidad se han atribuido al tamaño de grano y al contenido de materia orgánica. La transición del tipo de sedimento, ejemplificada en el concepto de **línea de lodo** de Gage y Tyler (1991), se ha reconocido así mismo como un factor determinante de la zonación en el Golfo de México (Blake y Doyle, 1983; Pequegnat *et al.*, 1990). La constancia en el tamaño de grano del sedimento abisal, por su origen pelágico, sugiere una distribución homogénea en los fondos; es, sin embargo, la exportación de materia orgánica y los mecanismos hidrodinámicos involucrados los que influyen en la variabilidad espacial (Relaxans *et al.*, 1996). La densidad elevada reconocida a más de 2000 m en el área de estudio se asocia con la disponibilidad de alimento.

La comparación de densidad de la infauna a lo largo de gradientes batimétricos en los trópicos es

organic matter and the hydrodynamic mechanisms involved that affect the spatial variability (Relaxans *et al.*, 1996). The high density observed below 2000 m in the study area is associated with food availability.

The comparison of infaunal density along bathymetric gradients in the Tropics is limited to the few works that study both the water column and the parameters that describe the sediment. Most of the works on the Gulf of Mexico have shown density to decrease significantly with depth (Kennedy, 1976; Pequegnat *et al.*, 1990). The difference between the continental margin and the abyssal zone cited in the studies is of one or two orders of magnitude (table 2), which places it within oligotrophic basins (Rowe and Menzel, 1971; Rowe *et al.*, 1974). The comparative analysis presented in table 2, using the zonation scheme of Pequegnat *et al.* (1990), shows that the difference between the northern and western sections is not significant, given the eutrophic conditions generated by the input of the Mississippi River (Blake and Doyle, 1983; Pequegnat, 1983; Pequegnat *et al.*, 1990) or fertilization resulting from the collision of the eddies on the continental shelf break (Escobar and Soto, 1997; Escobar *et al.*, 1997). This situation is different from the southern section that lacks processes to fertilize its surface waters (Rowe and Menzel, 1971), where the density values of the macrobenthic infauna in each one of the depth layers are one to three orders of magnitude lower than those observed in the northern section (table 2). The accumulation of organic matter from the Mississippi Delta and its transport by turbidity currents could be cited as alternative mechanisms that sustain the high densities observed, as well as the possible infiltration of hydrocarbons in the abyssal plain. Both require further study.

The Gulf of Mexico has been compared to the Mediterranean Sea because of its low primary productivity and benthic density. Based on the results of this study, it is possible to observe that the density of the gulf is three to six times greater than that observed for the Mediterranean (table 2). A determining factor is the greater concentration

Tabla 2. Valores comparativos de densidad de la infauna macrobentónica, a diferentes intervalos de profundidad (metros), en diversas regiones del Golfo de México y del océano mundial tropical. P/T = transición plataforma/talud, ZA = zona archibentónica, AS = abisal superior, AM = abisal medio, AI = abisal inferior, n.d. = no disponible.

Table 2. Comparative density values of macrobenthic infauna, at different depth ranges (meters), in different regions of the Gulf of Mexico and the tropical world ocean. P/T = shelf/slope transition, ZA = archibenthical zone, AS = upper abyssal, AM = mesoabyssal, AI = lower abyssal, n.d. = not available.

	150–450 m	474–950 m	975–2250 m	2275–3200 m	3225–3850 m	Referencia
	P/T	ZA	AS	AM	AI	
Golfo de México						
E	1989	722	548	n.d.	19	Rowe <i>et al.</i> , 1974
S	680	417	282	59	20	Rowe y Menzel, 1971
W	1933	1866	1553	1275	1286	Este estudio (this study)
NW	n.d.	502	n.d.	n.d.	112	Rowe <i>et al.</i> , 1974
N	1982	1787	1441	482	n.d.	Pequegnat <i>et al.</i> , 1990
N central	2430	1600	n.d.	358	82	Blake y Doyle, 1983
Central	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	113	Rowe y Menzel, 1971
Otras regiones						
Golfo de México	1803	1149	956	544	272	Promedio (average)
Caribe	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	470	Richardson <i>et al.</i> , 1985
Atlántico tropical NE	n.d.	n.d.	5403	1856	n.d.	Cosson <i>et al.</i> , 1997
Mediterráneo N central	550	223	n.d.	n.d.	n.d.	Emig, 1997
Mediterráneo NW	516	213	n.d.	n.d.	n.d.	Tselepidis y Eleftheriou, 1992
Pacífico tropical E	n.d.	3857	2833	n.d.	n.d.	Wishner <i>et al.</i> , 1990
Mar del Japón SW	375	227	193	n.d.	n.d.	Choi y Koh, 1990
Océano Índico	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	8704	Parulekar <i>et al.</i> , 1982

una tarea limitada por el número reducido de trabajos que contemplan tanto los valores de la columna de agua como los parámetros que describen al sedimento. La mayoría de los trabajos para el Golfo de México han mostrado que la densidad disminuye significativamente con la profundidad (Kennedy, 1976; Pequegnat *et al.*, 1990). La diferencia entre el margen continental y la zona abisal citada en los estudios es de una a dos órdenes de magnitud (tabla 2), lo que le ha valido su ubicación dentro de las cuencas oligotróficas (Rowe y Menzel, 1971; Rowe *et al.*, 1974). El análisis comparativo presentado en la tabla 2, empleando el esquema de zonación de Pequegnat *et al.* (1990), muestra que la diferencia entre los sectores norte y oeste no es significativa dadas las condiciones de eutrofia generadas por los aportes del Mississippi (Blake y Doyle, 1983; Pequegnat 1983; Pequegnat *et al.*, 1990) o la fertilización por la colisión de los giros en el reborde continental (Escobar y Soto, 1997; Escobar *et al.*, 1997). Esta situación es contrastante con el sector sur que carece de procesos que fertilicen sus aguas superficiales (Rowe y Menzel, 1971), donde los valores de densidad de la infauna macrobéntica en cada uno de los estratos de profundidad son de una a tres órdenes de magnitud menores que los observados en el sector norte (tabla 2). Como mecanismos alternos que pueden sostener las densidades elevadas reconocidas en este estudio, se podría citar el acumulo de materia orgánica por el delta del Mississippi y su acarreo por corrientes de turbidez, así como la posible infiltración de hidrocarburos en la planicie abisal. Ambos requieren de mayor estudio.

Se ha comparado al Golfo de México con el Mar Mediterráneo por su baja productividad primaria y baja densidad bentónica. De los resultados de este estudio, es factible visualizar que la densidad del golfo es de tres a seis veces mayor que la reconocida en el Mediterráneo (tabla 2). Un factor determinante es la concentración de oxígeno disuelto mayor en el Golfo de México en la zona abisal (5 a 6 mg L⁻¹ vs 2 a 3 mg L⁻¹), así como la dinámica de las masas de agua. La

of dissolved oxygen in the abyssal zone of the Gulf of Mexico (5 to 6 mg L⁻¹ vs 2 to 3 mg L⁻¹), as well as the dynamics of the water masses. The variation in density also appears to be directly related to the concentration of chlorophyll *a* in the euphotic layer in each region. It is clear that low macrofaunal densities occur in oligotrophic environments, such as the Caribbean Sea (Richardson *et al.*, 1985) and the Mediterranean (Wishner *et al.*, 1990; Tselepides and Eleftheriou, 1992; Emig, 1997; Cosson *et al.*, 1997), and high densities in eutrophic environments (Paruleker *et al.*, 1982).

The results indicate that, from a trophic point of view, the study area benefits from the dissipation of upwelling generated by the collision of rings along the slope, which generates a productivity gradient that decreases towards the central portion of the gulf. This system of eddies in the gulf and their transport are apparently mechanisms that facilitate transfer below the euphotic layer, enriching diverse zones in the abyssal plain during isolated periods. There are many parameters that have not been studied that will clarify the quantitative bonds between trophic conditions and benthic responses in the Gulf of Mexico.

ACKNOWLEDGEMENTS

To the ICML and crew of the R/V *Justo Sierra* for their support. To C. Illescas (ICML), A. Haro (IIMAS) and L. Peralta (ENEP-I) for their help in the field, and L. Oseguera (Facultad de Ciencias) for the data processing. This study was financed by ICML, DGAPA UNAM (IN 213197, 217298, "Procesos que definen la estructura de la comunidad bentónica del Golfo de México en un gradiente batimétrico"), and CONACYT (0004V-T, "Comunidades bentónicas del mar profundo en el Golfo de México").

English translation by Jennifer Davis.

variación de la densidad también parece estar estrechamente vinculada a la de la concentración de clorofila *a* en la capa eufótica en cada región. Es claro que en ambientes oligotróficos, como son el Mar Caribe (Richardson *et al.*, 1985) y el Mediterráneo, se reconocen densidades bajas de macrofauna (Wishner *et al.*, 1990; Tselepides y Eleftheriou, 1992; Emig, 1997; Cosson *et al.*, 1997) y que en los eutróficos, comúnmente ocurren densidades elevadas (Parulekar *et al.*, 1982).

Nuestros resultados sugieren que la región de estudio se beneficia, en el marco trófico, de la disipación de la surgencia generada por la colisión de anillos sobre el talud, generando un gradiente de productividad que decrece en dirección de la porción central del golfo. El sistema de giros en el golfo y su traslación son, al parecer, un mecanismo que facilita la exportación por debajo de la capa eufótica, enriqueciendo en periodos aislados de tiempo, diversas zonas de la planicie abisal. Existen diversos parámetros que aún quedan por ser evaluados y que permitirán clarificar los lazos cuantitativos entre las condiciones tróficas y la respuesta béntica en el Golfo de México.

AGRADECIMIENTOS

Al ICML y a la tripulación del B/O *Justo Sierra* por su apoyo constante. Por el trabajo en el campo a C. Illescas (ICML), A. Haro (IIMAS) y L. Peralta (ENEP-I). L. Oseguera (Facultad de Ciencias) contribuyó con el procesado de datos. Este proyecto fue financiado por el ICML, DGAPA UNAM (IN 213197, 217298, "Procesos que definen la estructura de la comunidad bentónica del Golfo de México en un gradiente batimétrico"), y CONACYT (0004V-T, "Comunidades bentónicas del mar profundo en el Golfo de México").

REFERENCIAS

- Antoine, J.W., Martin, R.G., Pyle, T.G. and Bryant, W.R. (1974). Continental margins of the Gulf of Mexico. In: C.A. Burk and C.L. Drake (eds.), *The Geology of Continental Margins*. Springer Verlag, New York, pp. 683–693.
- Blake, J.N. and Doyle, L.J. (1983). Infaunal relationships at the shelf-slope break. *SEPM Spec. Publ.*, 33: 381–389.
- Blake, J.A. and Grassle, J.F. (1994). Benthic community structure on the US South Atlantic slope off the Carolinas: spatial heterogeneity in a current dominated system. *Deep-Sea Res.*, 41: 835–874.
- Buat-Ménard, P., Jacques, G., Morel, A. and Sibuet, M. (1993). L'opération EUMELI dans la zone tropicale de l'Atlantique nord. *Le Courrier de JGOFS-France*, 1: 7–11.
- Carney, R.S., Haedrich, R.L. and Rowe, G.T. (1983). Zonation of fauna in the deep-sea. In: G.T. Rowe (ed.), *The Sea*. Vol. 8. *Deep-Sea Biology*. Wiley, New York, pp. 371–398.
- Castañeda, O. (1996). Contribución al conocimiento del macrobentos de la infauna del margen continental del Golfo de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 80 pp.
- Choi, J.W. and Koh, C.H. (1990). Distribution pattern of polychaete worms on the continental shelf and slope of the East Sea (southwestern Sea of Japan), Korea. *J. Oceanol. Soc. Korea*, 25(1): 36–48.
- Cosson, N., Sibuet, M. and Galeron, J. (1997). Community structure and spatial heterogeneity of the deep-sea macrofauna at three contrasting stations in the tropical northeast Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 44(2): 247–260.
- Emig, C.C. (1997). Bathyal zones of the Mediterranean continental slope: An attempt. *Publ. Esp. del Inst. de Oceanografía (España)*, 23: 23–33.
- Escobar, E. and Soto, L.A. (1997). Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Res.*, 17(6): 585–604.
- Escobar, E., López, M., Soto, L.A. y Signoret, M. (1997). Comparación de la densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos zonas del Golfo de México. *Ciencias Marinas*, 23(4): 463–487.
- Ewing, M. and Antoine, J.W. (1966). New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 50(3): 479–504.
- Folk, R.P. (1968). *Petrology of Sedimentary Rocks*. Hemphill's, Austin, 182 pp.

- Gage, G.D. and Tyler, P.A. (1991). *Deep-Sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-sea Floor*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 504 pp.
- Gettleson, D.A. (1976). An ecological study of the benthic meiofauna and macrofauna of a soft bottom area on the Texas outer continental shelf. Ph.D. thesis, Texas A&M University, 256 pp.
- Giammona, C.P. and Darnell, R.M. (1990). Environmental effects of the strategic petroleum reserve program on Louisiana continental shelf communities. *Am. Zool.*, 30: 37–44.
- Graf, G. (1989). Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature*, 341(6241): 437–439.
- Grassle, J.F., Sanders, H.L. and Smith, W.K. (1979). Faunal changes with depth in the deep-sea benthos. *Ambio Spec. Rep.*, 6: 47–50.
- Kennedy, E.A. (1976). A distribution study of deep-sea macrobenthos collected from the western Gulf of Mexico. Ph.D. thesis, Texas A&M University, 200 pp.
- Kojima, S. and Ohta, S. (1989). Patterns of bottom environments and macrobenthos communities along the depth gradient in the bathyal zone off Sanriku, northwestern Pacific. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 45: 95–105.
- López, M. (1996). *Meiofauna de dos ambientes: terrígeno (Tamaulipas) y carbonatado (Yucatán) del margen continental en el Golfo de México*. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma Metropolitana, México, 62 pp.
- MacDonald, I.R., Guinasso, N.L., Sassen, R., Brooks, J.M., Lee, L. and Scott, K.T. (1994). Gas hydrate that breaches the sea floor on the continental slope of the Gulf of Mexico. *Geology*, 22: 699–702.
- Moore, G.W. and del Castillo, L. (1974). Tectonic evolution of the southern Gulf of Mexico. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 85(4): 607–618.
- Mueller-Karger, F.E., Walsh, J.J., Evans, R.H. and Meyers, M.B. (1991). On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *J. Geophys. Res.*, 96(C7): 12645–12665.
- Nowlin, W.D. and McLellan, H.J. (1967). A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. *J. Mar. Res.*, 25(1): 29–59.
- Parulekar, A.H., Hankantra, S.N., Ansari, Z.A. and Matondkar, S.G.P. (1982). Abyssal benthos of the central Indian Ocean. *Deep-Sea Res.*, 29(12A): 1531–1537.
- Pequegnat, W.E. (1983). The ecological communities of the continental slope and adjacent regimes of the northern Gulf of Mexico. Report of Contract AA851-CTI-12. Mineral Management Service, USA, 398 pp.
- Pequegnat, W.E., Gallaway, B.J. and Pequegnat, L.H. (1990). Aspects of ecology of the deep-water fauna of the Gulf of Mexico. *Am. Zool.*, 30: 45–64.
- Relaxans, J.C., Deming, J., Dinet, A., Gailards, J.F. and Sibuet, M. (1996). Sedimentary organic matter and micro-meiofauna with relation to trophic conditions in the tropical northeast Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 43(8): 1343–1368.
- Rex, M.A. (1981). Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, 12: 331–353.
- Richardson, M.D., Briggs, K.B. and Young, D.K. (1985). Effects of biological activity by abyssal benthic macroinvertebrates on a sedimentary structure in the Venezuela Basin. *Mar. Geol.*, 68: 243–267.
- Rowe, G.T. (1966). A study of the deep water benthos of the northwestern Gulf of Mexico. M.Sc. thesis, Texas A&M University, 134 pp.
- Rowe, G.T. (1971). Benthic biomass and surface productivity. In: J.D. Costlow (ed.), *Fertility of the Sea*, Vol. 2. Gordon and Breach, pp. 441–454.
- Rowe, G.T. and Menzel, D.W. (1971). Quantitative benthic samples from the deep Gulf of Mexico with some comments on the measurement of deep-sea biomass. *Bull. Mar. Sci.*, 21: 556–566.
- Rowe, G.T., Polloni, P.T. and Horner, S.G. (1974). Benthic biomass estimates from the NW Atlantic Ocean and the northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res.*, 21: 641–650.
- Schaff, T., Levin, L., Blair, N., DeMaster, D., Pope, R. and Boehme, S. (1992). Spatial heterogeneity of benthos on the Carolina continental slope: Large-scale (100 km) variation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 88: 143–160.
- Shin, H.C. and Koh, C.H. (1990). Distribution and abundance of ophiuroids on the continental shelf and slope of the East Sea (southwestern Sea of Japan), Korea. *J. Oceanol. Soc. Korea*, 25(4): 22–31.
- Sibuet, M., Monniot, C., Desbruyeres, D., Dinet, A., Khrifounoff, A., Rowe, G.T. and Segonzac, M. (1984). Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demara. *Oceanol. Acta*, 7: 345–358.

- Sibuet, M., Albert, P., Charmasson, S., Deming, J., Dinet, A., Galeron, J., Guidi-Guilvard, L. and Mahaut, M.L. (1993). The benthic ecosystem in the three EUMELI sites in the northeast tropical Atlantic: General perspectives and initial results on biological abundance and activities. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 69: 21–33.
- Smith, R.W., Bernstein, B.B. and Cimberg, R.L. (1993). Community environmental relationships in the benthos: Applications of multivariate analytical techniques. Chapter 11. In: D.C. Schneider (ed.), *Quantitative Ecology: Spatial and Temporal Scaling*. Academic Press, pp. 247–326.
- Soto, L.A. and Escobar, E. (1995). Coupling mechanisms related to benthic production in the southwestern Gulf of Mexico. In: A. Eleftheriou, A.D. Ansell and C.C. Smith (eds.), *Proc. 28th European Marine Biology Symposium Series*. Olsen & Olsen, Denmark, pp. 233–242.
- Stetson, J.L. and Trask, P.D. (1953). The sediments of the western Gulf of Mexico. Part II. Chemical studies of the western Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geophysics*, Tulsa, Oklahoma, 566 pp.
- Strickland, J.H.D. and Parsons, T.R. (1972). Determination of particulate carbon. In: *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Fish. Res. Board Canada, Ottawa, 167: 1–311.
- Sumida, P.Y.G. and Pires-Vanin, A.M.S. (1997). Benthic associations of the shelfbreak and upper slope off Ubatuba-SP, southeastern Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 44: 779–784.
- Tselepidis, A. and Eleftheriou, A. (1992). South Aegean (eastern Mediterranean) continental slope benthos: macroinfaunal/environmental relationships. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.), *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer Academic, Netherlands, pp. 139–156.
- Uchupi, E. (1975). Physiography of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. In: A.E.M. Nairn (ed.), *The Ocean Basins and Margins*. Vol. 3. The Gulf of Mexico and the Caribbean. Plenum Press, pp. 1–64.
- Valent, P.J. and Young, D.K. (1995). Abyssal seafloor waste isolation environmental report. NRL/MR/7401-95-7576. Naval Research Laboratory, Stennis Space Center, MS, 477 pp.
- Vargas, J.A. (1996). Oil and gas. A legal dispute brewing in the Gulf of Mexico. *Voices of Mexico*, 36: 76–80.
- Vidal, M.V., Vidal, F.V., Hernández, A.F., Meza, E. and Zambrano, L. (1994). Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *J. Oceanogr.*, 50: 559–588.
- Wishner, K., Levin, L., Gowing, M. and Mullineaux, L. (1990). Involvement of the oxygen minimum in benthic zonation on a deep seamount. *Nature*, 346(6279): 57–59.