

**DENSIDAD Y BIOMASA DE LA MEIOFAUNA DEL TALUD
CONTINENTAL SUPERIOR EN DOS REGIONES DEL
GOLFO DE MÉXICO**

**DENSITY AND BIOMASS OF THE MEIOFAUNA OF THE UPPER
CONTINENTAL SLOPE IN TWO REGIONS OF THE GULF OF MEXICO**

E. Escobar^{1*}
M. López²
L.A. Soto^{1**}
M. Signoret²

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

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

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

² División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento El Hombre y su Ambiente
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco
Calz. del Hueso 1100, Col. Villa Quietud
04960 México, DF

Recibido en abril de 1997; aceptado en agosto de 1997

RESUMEN

Un estudio comparativo de la densidad y biomasa de la meiofauna distribuida en el talud continental superior de las zonas oeste y sur del Golfo de México se realizó a bordo del B/O *Justo Sierra*. Se obtuvo un total de 48 muestras con un nucleador de caja (*box corer*) tipo Gomex, a profundidades de 196 a 540 m frente a la costa de Tamaulipas y Yucatán. Ambas regiones tienen condiciones hidrográficas y sedimentarias diferentes, siendo la primera de naturaleza terrígena y la segunda, carbonatada. Los valores más elevados, tanto de densidad como de biomasa (promedio = $1,829,216 \pm 489,005$ ind/m² y 0.304 ± 0.082 gC/m², respectivamente), se reconocieron frente a Tamaulipas. Éstos fueron cinco a seis veces menores en orden de magnitud en el talud de Yucatán. Los valores de biomasa de la meiofauna estuvieron correlacionados con la densidad ($r^2 = 0.99$). Se reconocieron diferencias significativas en densidad [$F_c(1,46) = 38.51$, $P < 0.005$] y biomasa [$F_c(1,46) = 37.72$, $P < 0.005$] entre ambas áreas de estudio. No se reconocieron patrones espaciales ni batimétricos en los componentes identificados de la meiofauna de Tamaulipas. Esto se atribuyó a la variabilidad de las condiciones hidrográficas y diferentes fuentes de carbono presentes en la región occidental del Golfo de México. En contraste, la profundidad y naturaleza del carbono orgánico particulado a lo largo del talud de Yucatán ejercen una influencia significativa sobre la densidad y biomasa de la meiofauna. En esta región, la depredación por clases de talla mayores parece controlar la densidad. Los valores de biomasa y densidad reconocidos en ambas áreas estudiadas en el golfo caen dentro del intervalo de registros previos de meiofauna en el norte del Golfo de México y hábitats similares de talud continental del océano mundial.

Palabras clave: meiofauna, densidad, biomasa, talud continental, Golfo de México.

ABSTRACT

A comparative study of the density and biomass of the meiofauna distributed on the upper continental slope of the western and southern Gulf of Mexico was conducted on board the R/V *Justo Sierra*. A total of 48 samples were obtained with the aid of a Gomex box corer, at depths ranging from 196 to 540 m off the coast of Tamaulipas and Yucatán. Both regions have contrasting hydrographic and sedimentary conditions; the former is of terrigenous nature, while the latter is carbonaceous. The highest density and biomass values (mean = $1,829,216 \pm 489,005$ ind/m² and 0.304 ± 0.082 gC/m², respectively) were recorded off Tamaulipas. These parameters were five to six times lower in order of magnitude in the Yucatán slope. Meiofauna biomass values were significantly correlated with density ($r^2 = 0.99$). Significant differences in density [$F_{c(1,46)} = 38.51$, $P < 0.005$] and biomass [$F_{c(1,46)} = 37.72$, $P < 0.005$] were recognized between both areas studied. No clear spatial or bathymetric patterns were observed in the meiofaunal components identified in Tamaulipas. This pattern was attributed to the prevailing variable hydrographic conditions and the different organic carbon sources present in the western region of the Gulf of Mexico. In contrast, the depth and particulate organic carbon of the Yucatán slope exert a significant influence on meiofaunal density and biomass. In this region, predation by larger size classes seems to control the density. The density and biomass values recorded in both regions of the gulf studied fall within the range of previous meiofauna reports from the northern Gulf of Mexico and similar slope habitats of the world oceans.

Key words: meiofauna, density, biomass, continental slope, Gulf of Mexico.

INTRODUCCIÓN

El estudio del bentos marino en la última década ha reconocido la importancia de evaluar la biomasa de los diferentes componentes, el consumo por respiración y la producción secundaria que permiten estimar el balance del flujo de materia y energía en las comunidades asociadas con el sedimento. La evaluación de estos parámetros facilita la interpretación de la estructura y funcionamiento comunitario, así como su intercomparación. La información de esta naturaleza es escasa para los ambientes tropicales, tanto en la zona sublitoral como en el mar profundo (Alongi, 1989). Uno de los componentes del bentos al cual se le ha prestado poca atención en los ambientes tropicales es la meiofauna. Los registros sobre la densidad y biomasa de ésta en el talud continental en aguas mexicanas es prácticamente inexistente.

La meiofauna juega un papel ecológico importante ya que forma parte de la dieta de organismos de niveles tróficos superiores (Herman y Heip, 1985) y de interés comercial (Laserre, 1979), y contribuye al reciclaje de nutrientes en el sedimento superficial (Marinelli y Coull, 1987) y subsuperficial (McIntyre, 1969; Bell y Coull, 1978). Por su gran sensibilidad y rápida reacción a los cambios

INTRODUCTION

The study of marine benthos during the last decade has shown the importance of evaluating the biomass of different components, respiration consumption and secondary production in order to estimate the balance between the flow of matter and energy in sediment-associated communities. The evaluation of these parameters facilitates the interpretation of the community structure and function, as well as their intercomparison. This type of information is scarce for both the sublittoral and deep ocean of tropical environments (Alongi, 1989). One of the benthic components that has received little attention in tropical environments is the meiofauna. Records of meiofaunal density and biomass along the continental slope in Mexican waters are practically nonexistent.

The meiofauna has an important ecological role since it constitutes part of the diet of organisms of high trophic levels (Herman and Heip, 1985) and of commercial interest (Laserre, 1979), and contributes to the recycling of nutrients in the surface sediment (Marinelli and Coull, 1987) and subsurface sediment (McIntyre, 1969; Bell and Coull, 1978). Due to the high sensitivity and quick reaction to environmental changes of the meiofauna

ambientales (Radziejewska y Drzycimski, 1988), su reducida movilidad (Montagna *et al.*, 1986) y su estrategia reproductiva (Reish, 1959), la meiofauna permite caracterizar el efecto de las perturbaciones (Heip, 1980; Herman *et al.*, 1984a, b).

El estudio sobre el bentos en la Zona Económica Exclusiva del Golfo de México se ha enfocado a la descripción de la composición taxonómica y los patrones de distribución de los principales componentes de la megafauna y macrofauna (Miranda, 1993; Rodríguez, 1993; Solís *et al.*, 1994, 1995). Los primeros trabajos sobre la meiofauna en el Golfo de México inician en 1954 con Chitwood y Timm. La mayoría de los trabajos realizados posteriormente se concentran en el norte y noroeste del Golfo de México (Bedinger, 1981; Harper *et al.*, 1981; Powell *et al.*, 1983; Yingst y Rhoads, 1985). En el ambiente de la plataforma continental de la porción oriental del golfo, se puede citar el trabajo de Herrera y Sánchez (1982). Adicionalmente, cabe mencionar las diversas descripciones taxonómicas de componentes dominantes de la meiofauna (Hopper, 1967a, b; Keppner, 1986, 1987a, b, 1988; Castillo y Lambshed, 1990).

La información existente para la meiofauna en aguas mexicanas es de naturaleza descriptiva, enfocada a la composición taxonómica de nematodos de la Sonda de Campeche (Navarrete, 1993) y la distribución en tiempo y espacio en la plataforma continental de Veracruz y Tamaulipas (Gettleson, 1976; Maya, 1992). Un cuarto trabajo resalta la importancia de la interacción de los tres grupos de clases menores del bentos con las pesquerías demersales de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México (Soto y Escobar, 1995). En cuanto a estimaciones de biomasa bentónica provenientes de profundidades mayores que 200 m, hasta hace cinco años sólo se contaba con tres valores para las clases mayores de talla, obtenidos frente a la plataforma de Yucatán (Rowe y Menzel, 1971). Tras más de una década de estudios sobre el bentos en la plataforma continental, dos años se abocaron a caracterizar la porción occidental del Golfo de México, en la cual se reconoció la variabilidad

(Radziejewska and Drzycimski, 1988), as well as its reduced mobility (Montagna *et al.*, 1986) and reproductive strategy (Reish, 1959) the effects of disturbances can be characterized (Heip, 1980; Herman *et al.*, 1984a, b).

The study of benthos from the Exclusive Economic Zone of the Gulf of Mexico has focused on describing the taxonomic composition and distribution patterns of the principal components of the mega- and macrofauna (Miranda, 1993; Rodríguez, 1993; Solís *et al.*, 1994, 1995). The first study on the meiofauna of the Gulf of Mexico was that of Chitwood and Timm (1954). Most of the works that followed concentrated on the north and north-west Gulf of Mexico (Bedinger, 1981; Harper *et al.*, 1981; Powell *et al.*, 1983; Yingst and Rhoads, 1985). Herrera and Sánchez (1982) described the continental shelf of the eastern region of the gulf. There are many other taxonomic descriptions of the dominant components of the meiofauna that should also be mentioned (Hopper, 1967a, b; Keppner, 1986, 1987a, b, 1988; Castillo and Lambshed, 1990).

The existing information on the meiofauna of Mexican waters is descriptive in nature, and focuses on the taxonomic composition of the nematodes of Campeche Sound (Navarrete, 1993) and on the time-space distribution along the continental shelf of Veracruz and Tamaulipas (Gettleson, 1976; Maya, 1992). A fourth work discusses the importance of the interaction between three small-class benthos and the demersal fishery along the continental shelf of the southwest Gulf of Mexico (Soto and Escobar, 1995). With regard to benthic biomass estimates for depths greater than 200 m, until five years ago there were only three values for the large size classes, which were obtained off the Yucatán shelf (Rowe and Menzel, 1971). After more than a decade of studying the benthos of the continental shelf, two years were dedicated to characterizing the western portion of the Gulf of Mexico, during which time the spatial variability of the density and biomass was established (Maya, 1992; Escobar and Soto, 1997). These studies show that the input of organic carbon to the benthos is mainly pelagic in origin, and a study was proposed to

espacial de la densidad y biomasa (Maya, 1992; Escobar y Soto, 1997). Estos estudios mostraron que el aporte de carbono orgánico al bentos tiene origen pelágico predominantemente, con lo cual se propuso una investigación que permitiera obtener información comparativa a lo largo del talud continental superior en zonas diferentes. Su fundamento fue la dinámica hidrográfica compleja del sector occidental, su régimen sedimentario, la presencia de frentes oceánicos y fluviales, y el efecto de los giros ciclones y anticiclones sobre la producción secundaria. Se eligió a Yucatán como la zona con condiciones geomorfológicas e hidrográficas diferentes: plataforma amplia, ausencia de aportes costeros y productividad primaria pelágica escasa. La densidad y biomasa de la meiofauna en el talud continental superior se comparó considerando las diferencias en las condiciones y los procesos encontrados en ambas zonas. Los factores elegidos en este estudio han facilitado la intercomparación regional en el golfo (Rabalais y Boesch, 1987; Rabalais *et al.*, 1997) y con otras localidades del océano mundial. Los resultados de este estudio conforman la información base de la variabilidad espacial de la densidad y biomasa en la Zona Económica Exclusiva del Golfo de México.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio contempla la franja del margen continental comprendida entre los 196 y 540 m de profundidad (fig. 1) en las porciones terrígena y carbonatada (Antoine *et al.*, 1974) del Golfo de México. Las recolecciones en la zona oeste abarcan entre los 22° y 24° de latitud Norte y los 96° y 97° de longitud Oeste. Las recolecciones en la zona sur se ubican al norte de la península de Yucatán, sobre el Escarpe de Campeche (Logan *et al.*, 1969), entre los 21° y 24° de latitud Norte y los 89° y 93° de longitud Oeste. El área de estudio se localiza en los regímenes sedimentarios con tamaño de grano del sedimento y contenido orgánico diferente (Curry, 1965; Swift, 1970). Estos depósitos se encuentran en un estado avanzado de un gradiente climax con aportes alóctonos aislados frente a la costa de Tamaulipas y de naturaleza

obtain comparative information along the upper continental slope from different regions, based on the complex hydrographic dynamics of the western region, the sedimentary regime, the occurrence of oceanic and fluvial fronts and the effect of cyclonic and anticyclonic gyres on secondary production. Yucatán was selected because of its different geomorphologic and hydrographic conditions: a wide shelf, no coastal inputs and little pelagic primary production. The density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope was compared, taking into account the different conditions and processes found in both regions. The factors selected in this study have facilitated regional intercomparisons within the gulf (Rabalais and Boesch, 1987; Rabalais *et al.*, 1997) and with other locations of the world ocean. The results of this study provide the basic information on the spatial variability of density and biomass of the Exclusive Economic Zone of the Gulf of Mexico.

STUDY AREA

The study area consists of the strip of continental slope between 196 and 540 m depth (fig. 1) in the terrigenous and carbonate regions (Antoine *et al.*, 1974) of the Gulf of Mexico. Samplings in the western region were conducted between 22° and 24° N and 96° and 97° W. Samplings in the southern region were conducted north of the Yucatán Peninsula along the Campeche Escarpment (Logan *et al.*, 1969), between 21° and 24° N and 89° and 93° W. The study area has sedimentary regimes of different sediment grain sizes and organic content (Curry, 1965; Swift, 1970). These deposits occur in an advanced state of climax grading with isolated allochthonous sediment input off the coast of Tamaulipas and autochthonous input off the Campeche Bank and Yucatán (Rabalais *et al.*, 1997).

The upper continental slope of the Gulf of Mexico is divided into two provinces, one sedimentological or terrigenous and another physiographic (Antoine *et al.*, 1974), which are physically separated by two canyons: the DeSoto Canyon in the northeast and the

autóctona en el Banco de Campeche y Yucatán (Rabalais *et al.*, 1997).

El talud continental superior del Golfo de México está dividido en dos provincias, una sedimentológica o terrígena y otra fisiográfica (Antoine *et al.*, 1974), que están separadas físicamente por dos cañones: el Cañón de DeSoto al noreste y el Cañón de Campeche en el suroeste, el segundo incluido en este estudio. La zona terrígena del área de estudio, localizada en el sector oeste del golfo, es el resultado de la actividad tectónica de la cuenca, relacionada con intrusiones salinas, la actividad de la corriente costera y el acarreo masivo de sedimentos de ríos que desembocan al golfo, predominantemente del Mississippi, seguido por el Bravo, Pánuco y Soto la Marina, que disminuyen progresivamente en el tamaño de grano con la profundidad; sus aportes alóctonos están aislados frente a los ríos Bravo, Soto la Marina y Pánuco, que contribuyen a la formación de una franja de limos arenosos de naturaleza terrígena, con un contenido de carbonatos menor al 25% (Pica-Granados *et al.*, 1991). El carácter kárstico de la zona sur, con la ausencia de ríos superficiales, muestra que el aporte continental tiene una influencia insignificante sobre la plataforma y el talud continental contiguos. La fuente de nutrientes y material particulado de origen orgánico es alóctona, generada en el ambiente oceánico. El tipo de sedimento en esta área se modifica conforme se avanza hacia el oeste (Bouma, 1972); Lecuanda y Ramos (1985) han descrito sedimentos finos de tipo terrígeno, junto a los cuales se distribuyen los de tipo biogénico y, en las regiones más someras, sedimentos limosos y carbonatados que evidencian la influencia de comunidades arrecifales dominadas por algas, corales y conchas. El contenido de carbonatos en esta zona es mayor al 70% (Pica-Granados *et al.*, 1991).

El patrón de circulación de las corrientes superficiales en el Golfo de México es controlado por la topografía, la velocidad y dirección del viento, los aportes de agua epicontinental y la Corriente de Lazo. Un anillo anticiclónico es el patrón característico en el oeste del golfo. En la región norte de Tampico, anualmente se presentan corrientes de gran intensidad durante

Campeche Canyon in the southwest; the latter is included in this study. The terrigenous region of the study area, located in the western part of the gulf, is the result of tectonic activity in the basin related to saline intrusions, coastal current activity and massive deposits of sediment from rivers that empty into the gulf, mainly the Mississippi, followed by the Bravo, Pánuco and Soto la Marina, which progressively decreases in grain size with depth; their allochthonous inputs are isolated off the Bravo, Soto la Marina and Pánuco rivers and contribute to the formation of a terrigenous sandy silt strip, with a carbonate content less than 25% (Pica-Granados *et al.*, 1991). The karstic nature of the southern region, with the absence of surface rivers, shows that the continental runoff has a negligible effect on the contiguous continental shelf and slope. The source of organic nutrients and particulate matter is allochthonous, and is generated in the ocean environment. The sediments of the area are modified as they move west (Bouma, 1972). Lecuanda and Ramos (1985) described fine terrigenous sediments distributed with biogenic sediments and, in the shallowest areas, silty and carbonate sediments that reflect the effect of reef communities dominated by algae, corals and shells. The carbonate content in the area is greater than 70% (Pica-Granados *et al.*, 1991).

The circulation pattern of the surface currents in the Gulf of Mexico is controlled by the topography, wind speed and direction, riverine input and the Lazo Current. The characteristic pattern of the western gulf is an anticyclonic ring. There are high-intensity currents north of Tampico during the winter (NOAA, 1985). The tangential force brought on by the northers during this period produces a mixing in the ocean layer that creates a water mass with a salinity of 36.3 to 36.4 psu and a temperature of 22.5°C, known as Common Gulf Water (CGW) when convective mixing is greatest (Nowlin and McLellan, 1967). Coastal waters of low temperature (12°C) and low salinity (13 psu) occur along the continental shelf of the northwest region of the gulf, as a result of river runoff (Vidal and Vidal, 1988) during the winter.

el invierno (NOAA, 1985). La fuerza tangencial, que durante esta época ejercen los vientos denominados nortes, origina una mezcla en la capa oceánica, que da origen a una masa de agua con una salinidad de 36.3 a 36.4 ups y una temperatura de 22.5°C, denominada Agua Común del Golfo (ACG), cuando la mezcla convectiva es máxima (Nowlin y McLellan, 1967). En la plataforma continental de la región noroeste del golfo se identifican aguas costeras de baja temperatura (12°C) y baja salinidad (31 ups), originadas por el aporte fluvial (Vidal y Vidal, 1988) durante el invierno.

En contraste, al sur del Golfo de México, la Corriente de Yucatán es variable en cuanto a su intensidad y posición geográfica. En primavera y verano suele ser relativamente rápida (de 3 m/s) y fluye próxima a la costa sobre el talud de la plataforma yucateca, mientras que en las otras estaciones del año fluye más alejada del talud continental; su longitud, ancho, grosor y patrón de trayectoria cambian. El transporte de esta masa de agua proveniente del Mar Caribe crea un florecimiento que afecta localmente la columna de agua. La Corriente de Yucatán, después de penetrar en el Golfo de México, vira y se convierte en la Corriente de Lazo, saliendo por el Estrecho de Florida. La trayectoria que describe es una curva pronunciada que puede llegar a formar un vórtice anticiclónico (Fernández *et al.*, 1992). El aspecto más relevante en el marco biológico es que los anillos anticiclónicos transportan calor, movimiento y agua procedente del Mar Caribe al interior del Golfo de México, contribuyendo a la renovación de las aguas del Golfo de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

Se recolectó un total de 48 muestras de meiofauna durante la campaña oceanográfica del programa multidisciplinario OGMEX-11, realizada a bordo del B/O *Justo Sierra* durante abril y mayo de 1993. El sedimento se recolectó en fondos blandos con un nucleador de caja (*box corer*) tipo Gomex (Boland y Rowe, 1991). El esfuerzo de recolección contempló

In contrast, south of the Gulf of Mexico, the Yucatán Current is variable with respect to its intensity and geographic position. In spring and summer it is relatively fast (3 m/s) and flows close to the coast along the slope of the Yucatán shelf, whereas during the other seasons it flows farther off the continental slope; there are changes in its length, width, depth and trajectory pattern. The transport of this water mass from the Caribbean Sea creates an upwelling that locally affects the water column. The Yucatán Current, after entering the Gulf of Mexico, becomes the Lazo Current, and exits through the Florida Straight. Its trajectory is a pronounced curve that can create an anti-cyclonic vortex (Fernández *et al.*, 1992). The most relevant biological aspect is that the anti-cyclonic rings transport heat, movement and water from the Caribbean Sea to the Gulf of Mexico, contributing to the water renewal of the Gulf of Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Biological matter

A total of 48 samples of meiofauna were collected during the oceanographic cruise of the multidisciplinary program OGMEX-11, aboard the R/V *Justo Sierra* during April and May 1993. The sediment was collected from soft bottoms with a Gomex box corer (Boland and Rowe, 1991). Sampling was conducted at four sites along the upper continental slope (at depths of 196 to 540 m) off Yucatán and at twelve sites off the coast of Tamaulipas (fig. 1, table 1). The meiofauna was obtained by subsampling the upper layer (upper 5 cm) of the sediment. Three replicate samples were taken from each site using a plastic syringe with the end cut off, 4 cm in diameter. On board, each replicate was placed in 10% formaldehyde containing Rose Bengal stain, after being washed with fresh water to separate the fauna from the sediment grains. The replicates were processed later in the laboratory to determine the density and biomass of the taxonomic components.

The samples were separated using sieves with mesh sizes of 175 and 54 μm . The matter

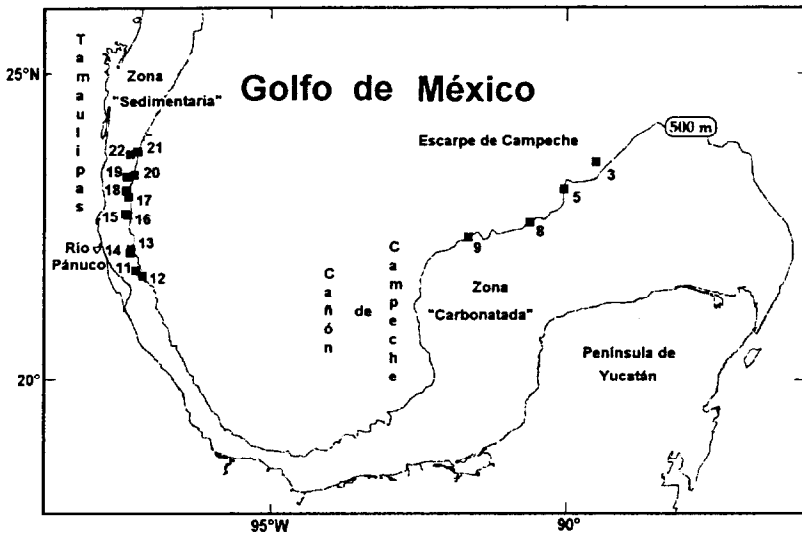


Figura 1. Área de estudio y toponimia regional. Los marcadores muestran las localidades muestreadas.

Figure 1. Study area and regional toponymy. The squares indicate the sites sampled.

cuatro localidades del talud continental superior (a profundidades de 196 a 540 m) frente a Yucatán y doce frente a Tamaulipas (fig. 1, tabla 1). La meiofauna se obtuvo por submuestreo de la capa superficial (5 cm superiores) del sedimento. Se obtuvieron tres réplicas para cada localidad por medio de una jeringa de plástico con la punta truncada, de 4 cm de diámetro. A bordo, cada réplica del sedimento con meiofauna se conservó en formol al 10% y Rosa de Bengala como tinción vital, previo impacto con agua dulce que libera la fauna de los granos de sedimento. Las réplicas fueron procesadas posteriormente en el laboratorio para determinar la densidad y biomasa de los componentes taxonómicos.

Las muestras se separaron mediante tamices con abertura de malla de 175 y 54 μm . El material retenido por el primer tamiz se consideró parte de la macrofauna, en tanto que el material retenido por el segundo tamiz correspondió a la meiofauna. Ésta se separó y se cuantificó bajo el microscopio estereoscópico en grandes grupos taxonómicos. La densidad se calculó a partir de los valores de abundancia en un área

retained in the first sieve was considered macrofauna, and in the second sieve, meiofauna. The matter was separated into large taxonomic groups and quantified under a stereoscopic microscope. Density was calculated from the abundance values for an initial area of 12.6 cm^2 for each replicate. The individual weight of the components of the meiofauna was estimated using the fixed wet weight constants proposed by Guttleson (1976), which are 9.8 μg for foraminifera, 6.9 μg for nematodes and 3.5 μg for harpacticoid copepods. The fixed wet weight values were transformed to carbon biomass, based on the constants proposed by Rowe (1983): 3.2% of the wet weight for nematodes, 3.7% for harpacticoid copepods and 5% of 33% of the total wet weight for foraminifera (Newton and Rowe, 1995).

Environmental parameters

Salinity, bottom temperature and depth were recorded with a CTD echo sounder (General Oceanics Mark III WOOCE) at each of the sampling stations. A sample was taken

inicial de 12.6 cm² para cada réplica. El peso individual de los componentes de la meiofauna se estimó a partir de las constantes para peso húmedo fijado por Gettleson (1976), siendo éstas de 9.8 µg para foraminíferos, de 6.9 µg para nematodos y 3.5 µg para copépodos harpacticoides. Los valores en peso húmedo fijado se transformaron a biomasa de carbono, con base en la constante propuesta por Rowe (1983) de 3.2% del peso húmedo para nematodos, 3.7% para los copépodos harpacticoides y 5% del 33% del peso húmedo total para los foraminíferos (Newton y Rowe, 1995).

Parámetros ambientales

La salinidad, temperatura de fondo y profundidad se registraron con una sonda CTD (General Oceanics Mark III WOOCE) en cada una de las localidades de muestreo. Del sedimento captado por el nucleador de caja (*box corer*) tipo Gomex se obtuvo una muestra que permitió evaluar la granulometría y el porcentaje de carbono y nitrógeno orgánicos en sedimento superficial. El análisis granulométrico del sedimento se realizó por tamizado de las arenas y por pipeteo para el análisis de las fracciones de limos y arcillas (Folk, 1968). La media gráfica (M_z) se calculó como medida de tendencia central y la desviación de phi como medida del grado de clasificación. El pH del sedimento se obtuvo de las muestras con cilindros de PVC. Los cilindros se abrieron a bordo y el pH se determinó a intervalos de 2 cm de los primeros 6 cm del sedimento superficial, con un potenciómetro con sensor para sedimento.

Las determinaciones de nitrógeno y carbono orgánico elemental requirieron de 3 mg de sedimento seco a 60°C y acidificación con solución 0.1N de HCl. La muestra se calcinó por triplicado (1,040°C) en presencia de oxígeno en viales de latón, en un analizador elemental Carlo Erba, modelo 1106. La calibración se hizo con soluciones estándar de acetanilido y blancos. El contenido de materia orgánica en sedimento se calculó de acuerdo con el procedimiento y constantes de conversión de Stetson y Trask (1953).

from the sediment obtained with the Gomex box corer for granulometric and sediment carbon-nitrogen analyses. Sediment texture was evaluated by wet (silt and clay) and dry (sand) analysis (Folk, 1968). The graphic mean (M_z) was calculated using the central tendency and phi deviation as the mean degree of classification. The pH of the sediment was obtained from the samples in the PVC tubes. The tubes were opened on board and the pH was determined at 2-cm intervals of the first 6 cm of the surface sediment using a potentiometer with a sediment sensor.

The nitrogen and elemental organic carbon estimates required 3 mg of the sediment, which were dried at 60°C and acidified with a 0.1 N solution of HCl. The sample was calcinated in triplicate (1,040°C) in the presence of oxygen, using brass vials in a Carlo Erba, model 1106, elemental analyzer. Calibration was made with standard solutions of acetanilide and blanks. The organic matter content in the sediment was calculated according to the procedure and conversion constants of Stetson and Trask (1953).

Data processing

The differences in the density and biomass values between the two study areas were statistically determined with an analysis of variance (two-way ANOVA with an unequal number of data). The variability in bottom temperature, grain size, organic matter content and pH of the surface sediment were also compared. The correlation of density and biomass with each parameter was determined for each independent area. The statistical programs SYSTAT (Wilkinson, 1990) and STATISTICA, version 4.5, were used for the statistical analyses.

RESULTS

Environmental characteristics

Both regions showed differences in the principal parameters of the bottom water and surface sediment. The maximum temperature of

Tratamiento de datos

Las diferencias de los valores de densidad y biomasa entre las dos zonas de estudio se determinaron estadísticamente con un análisis de varianza (ANDEVA de dos vías para número de datos desiguales). De igual forma, se comparó la variabilidad de la temperatura de fondo, tamaño de grano, contenido de materia orgánica y pH del sedimento superficial. La correlación de la densidad y biomasa con cada parámetro se determinó en cada zona independientemente. Los paquetes estadísticos SYSTAT (Wilkinson, 1990) y STATISTICA, versión 4.5, permitieron la aplicación de las pruebas estadísticas.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

Ambas zonas mostraron diferencias en los intervalos de los principales parámetros del agua de fondo y del sedimento superficial. La temperatura máxima del agua de fondo de la zona oeste fue de 17.1°C y la mínima de 8.3°C (tabla 1); la temperatura promedio fue de 11.8°C. La temperatura en esta zona se correlacionó inversamente con el incremento de la profundidad ($r^2 = -0.93$). La temperatura de la zona sur mostró valores en un intervalo de 12.1°C como máximo y 9.3°C como mínimo; la temperatura promedio de las estaciones en esta zona fue de 10.2°C. Al igual que en la zona oeste, se reconoció un decremento con la profundidad ($r^2 = -0.99$). La isoterma de los 10°C se localizó en ambas zonas por debajo de los 400 m.

La salinidad del agua de fondo fue menos variable en la zona sur, con valores entre 36.5 y 36.7 ups; mientras que la zona oeste mostró una variabilidad mayor, con valores de 36.5 a 37.3 ups, sin mostrar un patrón aparente (tabla 1).

El sedimento superficial de la zona oeste estuvo predominantemente compuesto de arcillas (68.7 a 81.4%); la presencia de las arenas tuvo los porcentajes más bajos (0.05 a 0.83%). Existe una menor heterogeneidad entre las proporciones de limos y arcillas con respecto a la zona sur (tabla 1, fig. 2a). En ésta, el sedimento

the bottom water in the western region was 17.1°C and the minimum was 8.3°C (table 1); the average temperature was 11.8°C. Here, temperature was inversely correlated with an increase in depth ($r^2 = -0.93$). The temperature in the southern region ranged from 12.1°C, maximum, to 9.3°C, minimum. The average temperature of the stations in this region was 10.2°C. As in the western region, there was a decrease with depth ($r^2 = -0.99$). The 10°C isotherm was below 400 m in both regions.

The salinity of the bottom water in the southern region showed little variation, with values between 36.5 and 36.7 psu. Greater variation was observed in the western region, with values from 36.5 to 37.3 psu, but it showed no apparent pattern (table 1).

The surface sediment of the western region was mainly composed of clay (68.7 to 81.4%); sand had the lowest percentages (0.05 to 0.83%). There is lesser heterogeneity between silt and clay, with respect to the southern region (table 1, fig. 2a). In the southern region, the sediment had a greater percentage of sand (1.4 to 2.2%) and greater heterogeneity between silt and clay. The proportion of smaller textural sizes was lower than in the western region (table 1, fig. 2a), ranging from 25.2 to 58.3% of clay.

The pH of the surface sediment (integration of the first 10 cm) varied little in the western region. The minimum value was 6.8 and the maximum was 7.8; the average was 7.4 ± 0.4 . The values recorded for the southern region were slightly lower than those for the western region. The minimum value recorded was 6.7 and the maximum value was 7.3, with an average of 7.1 ± 0.3 .

The organic carbon content in the surface sediment varied from 1.7 to 4.1%. The maximum value of carbon coincides with the minimum of nitrogen. The lowest values occurred at the stations located in the northern limit of the study area, regardless of whether they were close to important rivers. The organic carbon values of the southern region were notably higher than those of the western region, ranging from 9.1 to 10.7%, with an average of 9.7%. This difference is related to a greater biogenic carbonate input in the sediment.

Tabla 1. Número de estaciones de recolección de meiofauna, posición, profundidad, temperatura y salinidad de fondo, composición textural, porcentaje de materia orgánica, parámetros granulométricos y pH del sedimento superficial. Abreviaturas empleadas: Prof. = profundidad, Temp. = temperatura, Sal. = salinidad, ups = unidad práctica de salinidad, Mat. org. = materia orgánica, M_z = media gráfica, So = desviación del phi, Ca = carbonatos, n.d. = no disponible.

Table 1. Number of sampling stations of meiofauna, position, depth, bottom temperature and salinity, grain size composition, percentage of organic matter, granulometric parameters and pH of the surface sediment. Abbreviations used: Prof. = depth, Temp. = temperature, Sal. = salinity, ups = practical salinity unit, Mat. org. = organic matter, M_z = graphic mean, So = deviation of phi, Ca = carbonates, n.d. = not available.

Localidad	Latitud N	Longitud W	Prof. (m)	Temp. (°C)	Sal. (ups)	Mat. org. (%)	Tipo de sedimento	M_z	So	pH	Ca (%)
3	23°36.5	89°30.9	447	9.8	36.6	1.26	limo	7.79	2.52	7.2	90
5	23°06.1	90°03.1	528	9.3	36.5	1.02	arcilla	8.38	2.38	6.7	90
8	22°36.1	90°38.4	248	12.1	36.7	1.07	limo	7.11	2.41	7.3	90
9	22°21.5	91°39.8	450	9.2	36.5	1.68	limo	7.34	2.45	7.2	90
11	21°42.6	97°06.8	505	8.9	36.9	1.68	arcilla	9.07	1.86	6.8	75
12	21°48.2	97°13.9	227	15.9	36.5	1.63	arcilla	9.03	1.98	7.8	75
13	22°08.8	97°18.3	481	9.4	36.6	1.53	arcilla	9.3	1.84	7.1	75
14	22°05.5	97°19.9	204	16.7	37.2	1.58	arcilla	8.98	2.06	7.2	75
15	22°43.3	97°24.6	210	16.6	37.3	1.62	arcilla	8.89	2.11	7.7	75
16	22°42.6	97°21.8	501	8.9	36.5	1.43	arcilla	9.16	1.95	7.5	75
17	22°59.5	97°20.7	395	10.9	36.7	1.62	arcilla	9.27	1.91	7.1	75
18	23°00.3	97°23.8	198	16.7	37.3	1.58	arcilla	9.06	2.05	7.7	75
19	23°20.3	97°22.6	197	16.6	36.5	1.53	arcilla	9.47	1.75	7.6	75
20	23°21.1	97°16.6	540	8.3	37.3	1.62	arcilla	9.11	1.87	n.d.	75
21	23°43.3	97°12.7	387	11.1	37.3	1.53	arcilla	9.49	1.69	6.8	75
22	23°41.1	97°19.6	196	17.1	36.8	1.84	arcilla	9.45	1.75	7.9	75

se caracterizó por un incremento de la proporción de arenas (1.4 a 2.2%). Existe mayor heterogeneidad entre limos y arcillas. La proporción de tallas texturales menores fue más reducida que en la zona oeste (tabla 1, fig. 2a), con un intervalo de 25.2 a 58.3% de arcillas.

El pH en el sedimento superficial (integración de los primeros 10 cm) fue poco variable en la zona oeste. El valor mínimo fue de 6.8 y el máximo de 7.8; el promedio fue de 7.4 ± 0.4 . Los valores registrados en la zona sur fueron ligeramente menores que en la zona oeste. El valor mínimo registrado en la primera fue de 6.7 y el máximo de 7.3, con un promedio de 7.1 ± 0.3 .

El contenido de carbono orgánico en sedimento superficial fluctuó en un intervalo de 1.7 a 4.1%. El valor máximo de carbono coincide con el mínimo de nitrógeno. Los valores más bajos se localizan en las estaciones de alcance latitudinal mayor, indistinto si se ubican frente a ríos de importancia por su descarga. Los valores de carbono orgánico en la zona sur fueron notablemente más elevados que los de la zona oeste. Su intervalo fue de 9.1 a 10.7%, con un promedio de 9.7%. Esta diferencia se puede relacionar con la mayor incorporación de carbonatos en sedimento de origen biogénico.

Los valores de nitrógeno orgánico en el sedimento superficial de la zona oeste fluctuaron entre 0.09 y 0.12%. Se aprecia un decremento prácticamente imperceptible con el aumento de la profundidad. La media es el reflejo de la mayor frecuencia de nitrógeno orgánico en sedimento superficial, 0.11%. Los valores en la zona sur fueron ligeramente más reducidos, fluctuando entre 0.07 y 0.11%, con un promedio de 0.08%. Se apreció un incremento en dirección hacia la Sonda de Campeche.

El valor promedio de materia orgánica en sedimento superficial de la zona oeste, calculada a partir del nitrógeno, fue de $1.6 \pm 0.18\%$ para la zona oeste. Los valores más elevados se distribuyeron en las localidades de mayor profundidad, a excepción de aquellas estaciones que se localizaron frente a los ríos Soto la Marina y Pánuco. La zona sur tuvo menor concentración de materia orgánica, con un

The values of organic nitrogen in the sediment of the western region ranged from 0.09 to 0.12%. There is an almost unnoticeable decrease with an increase in depth. The mean is the reflection of the greatest frequency of organic nitrogen in the surface sediment, 0.11%. The values for the southern region were slightly lower, between 0.07 and 0.11%, with an average of 0.08%. There is an increase towards the Campeche Sound.

The average value of organic matter in the surface sediment of the western region, calculated from the nitrogen, was $1.6 \pm 0.18\%$. The highest values were located at the deepest sites, except for the stations around the Soto la Marina and Pánuco rivers. The southern region had a lower concentration of organic matter, with an average of 1.3%. The highest values occurred in the western part of this region (table 1, fig. 2a).

Density and biomass of the meiofauna

Along the upper continental slope of the western region, the density and biomass of the meiofauna reached values of 5 to 6 orders of magnitude, with respect to the values recorded for the southern region. Significant differences were observed between both regions (table 2). The foraminifera dominated in density and biomass in both regions.

The taxonomic groups identified in the western region were foraminifera, nematodes and harpacticoid copepods; the foraminifera were the most abundant. The average density in this region was $1,829,216 \pm 489,005$ ind/m² (table 2). The foraminifera represented 91% of the density, with an average of $557,395 \pm 260,592$ ind/m²; the nematodes 8%, with an average of $196,644 \pm 129,165$ ind/m²; and the copepods 1%, with an average of $28,648 \pm 10,557$ ind/m².

The average biomass in the western region was 0.304 ± 0.082 gC/m². The foraminifera represented 76.4 to 100% of the biomass, with average values of 0.54 ± 0.037 to 0.132 ± 0.024 gC/m²; the nematodes, 1.2 to 23.6%, with average values of 0.001 ± 0.0001 to 0.028 ± 0.014 gC/m²; and the harpacticoid copepods,

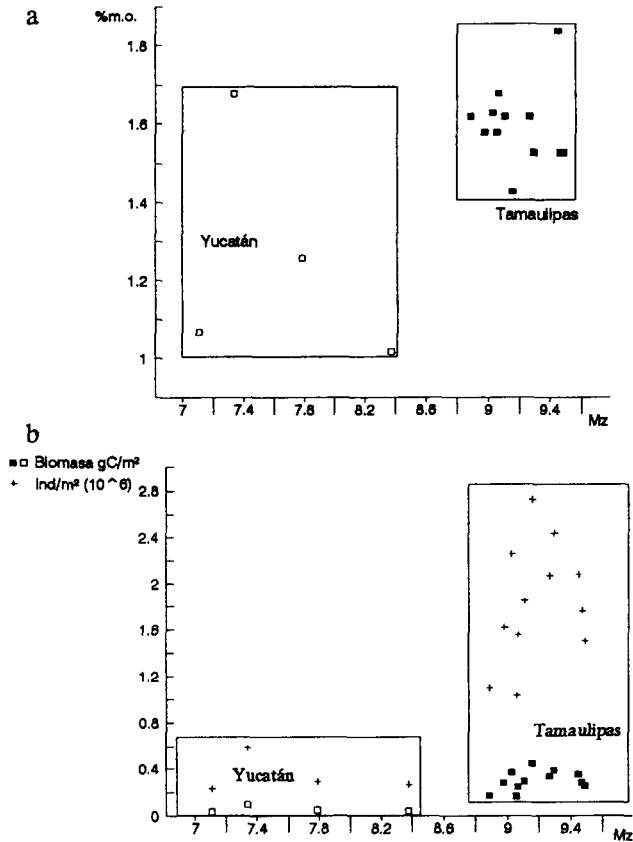


Figura 2. (a) Media gráfica (M_z) del tamaño de grano y contenido de materia orgánica (% m.o.) del sedimento superficial de cada una de las localidades muestreadas. Los marcadores blancos señalan las localidades de la zona sur y los marcadores negros agrupan las localidades de la zona oeste. Nótese que la localidad 9, ubicada en el sector occidente en la zona sur, se sobrelapa a los valores de contenido de materia orgánica de la zona oeste. **(b)** Media gráfica (M_z) del tamaño de grano y valores totales de biomasa (cuadrados, gC/m^2) y densidad (cruces, $ind/m^2 \times 1,000,000$). Las localidades de la zona sur (marcadores blancos) y de la zona oeste (marcadores negros) se delimitan con rectángulos.

Figure 2. (a) Graphic mean (M_z) of the grain size and organic matter content (% o.m.) of the surface sediment in each of the sites sampled. The blank squares indicate the sites of the southern region and the black squares those of the western region. Note that site 9 in the western part of the southern region overlaps with the values of organic matter content of the western region. **(b)** Graphic mean (M_z) of the grain size and total values of biomass (squares, gC/m^2) and of density (crosses, $ind/m^2 \times 1,000,000$). The sites of the southern region (blank squares) and of the western region (black squares) are delimited by rectangles.

promedio de 1.3%, estando los valores más elevados en la porción oeste de esta zona (tabla 1, fig. 2a).

Densidad y biomasa de la meiofauna

En el talud continental superior de la zona oeste, la densidad y biomasa de la meiofauna alcanzaron valores de 5 a 6 órdenes de magnitud con respecto a los valores registrados en la zona sur, reconociéndose diferencias significativas entre ambas zonas (tabla 2). En ambas zonas los foraminíferos fueron dominantes en densidad y biomasa.

Los grupos taxonómicos reconocidos en las muestras de la zona oeste fueron foraminíferos, nematodos y copépodos harpacticoides, siendo los primeros los más abundantes. La densidad promedio en esta zona fue de $1,829,216 \pm 489,005$ ind/m² (tabla 2). Los foraminíferos representaron el 91% de la densidad, con un promedio de $557,395 \pm 260,592$ ind/m²; los nematodos el 8%, con un promedio de $196,644 \pm 129,165$ ind/m²; y los copépodos el 1%, con un promedio de $28,648 \pm 10,557$ ind/m².

La biomasa promedio en la zona oeste fue de 0.304 ± 0.082 gC/m². Los foraminíferos representaron del 76.4 al 100% de la biomasa, con valores promedio de 0.54 ± 0.037 a 0.132 ± 0.024 gC/m²; los nematodos representaron del 1.2 al 23.6% de la biomasa, con valores promedio de 0.001 ± 0.0001 a 0.028 ± 0.014 gC/m²; y los copépodos harpacticoides representaron del 0.6 al 2.3%, con valores de 0.0005 ± 0.0001 a 0.0016 ± 0.0002 gC/m² (tabla 2). Dentro de los patrones que pueden reconocerse en esta zona se aprecia un incremento tanto de densidad como de biomasa (fig. 2b), con valores máximos frente a los ríos Soto la Marina y Pánuco. Los valores de densidad y de biomasa no muestran una disminución significativa con el incremento en profundidad. Los foraminíferos de la zona oeste presentan una talla más reducida que los de la zona sur y, por consiguiente, una menor biomasa individual.

La zona sur mostró valores más reducidos de densidad (fig. 2b). El promedio estimado fue $344,707 \pm 143,091$ ind/m² (tabla 2). Los foraminíferos representaron el 78% de la densidad

0.6 to 2.3%, with average values of 0.0005 ± 0.0001 to 0.0016 ± 0.0002 gC/m² (table 2). There is an increase in both density and biomass within the recognizable patterns of this region (fig. 2b), with maximum values off the Soto la Marina and Pánuco rivers. The density and biomass values did not show a significant decrease with an increase in depth. The foraminifera of the western region were smaller than those of the southern region, and consequently had a lower individual biomass.

The southern region showed lower density values (fig. 2b). The average estimated was $344,707 \pm 143,091$ ind/m² (table 2). The foraminifera represented 78% of the density, with an average of $270,563 \pm 139,875$ ind/m², and the nematodes 22%, with an average of $76,399 \pm 34,869$ ind/m². Only two taxa represented 100% of the density and biomass. There were no harpacticoid copepods in the samples of this region.

Total biomass in the southern region was significantly lower than in the western region (fig. 2b), with an average value of 0.061 ± 0.024 gC/m². The foraminifera comprised 56.5 to 85.7% of the biomass, with average values of 0.009 ± 0.007 to 0.027 ± 0.011 gC/m²; the nematodes, 4.3 to 43.5%, with average values of 0.003 ± 0.0004 to 0.009 ± 0.001 gC/m² (table 2). The highest density and biomass values occurred along the western portion of the Campeche Scarp. The upwelling of the Yucatán Current, close to the sites of the eastern portion, does not appear to have any increasing effect on total biomass of the meiofauna. However, the highest values of the southern region were recorded at a site located in the western section, and were associated with the highest values of organic matter in the surface sediment.

Significant differences were observed between both regions in the density values [$F_c(1,46) = 38.511$, $P = 0.001$] and biomass values [$F_c(1,46) = 37.718$, $P = 0.001$]. Density and biomass were closely correlated, $r^2 = 0.99$. The highest density and biomass values were observed in the Tamaulipas region and the lowest in the Yucatán region (fig. 2b). They were associated with the variation in grain size

Tabla 2. Densidad y biomasa por componente taxonómico, valores totales y promedio para la meiofauna del talud continental superior de las regiones sur y oeste del Golfo de México. DE = desviación estándar.

Table 2. Density and biomass per taxonomic component, total and average values for the meiofauna of the upper continental slope of the southern and western regions of the Gulf of Mexico. DE = standard deviation.

Localidad	Foraminíferos			Nematodos			Copépodos harpacticoides			Densidad total (ind/m ²)	Biomasa total (gC/m ²)
	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%		
3	55,174 (42,015)	0.009 (0.007)	56.5	42,441 (5,020)	0.009 (0.001)	43.5	0	0	0.0	292,845	0.055
5	76,394 (36,013)	0.012 (0.006)	85.7	12,732 (1,806)	0.003 (0.0004)	14.3	0	0	0.0	267,380	0.046
8	59,418 (43,282)	0.010 (0.007)	77.8	16,976 (1,580)	0.004 (0.0003)	22.2	0	0	0.0	229,182	0.040
9	169,765 (69,220)	0.027 (0.011)	85.1	29,709 (4,201)	0.007 (0.001)	14.9	0	0	0.0	589,422	0.102
Yucatán, media (DE)										344,707 (143,091)	0.061 (0.024)
11	517,783 (311,242)	0.084 (0.050)	100.0	0	0	0.0	0	0	0.0	1,553,347	0.251
12	674,815 (173,646)	0.109 (0.028)	89.8	72,130 (31,760)	0.016 (0.007)	9.6	4,244 (602)	0.0005 (0.0001)	0.6	2,253,628	0.377
13	674,815 (173,646)	0.109 (0.028)	100.0	0	0	0.0	0	0	0.0	2,431,881	0.393
14	411,680 (244,765)	0.067 (0.040)	76.4	127,324 (62,376)	0.028 (0.014)	23.6	0	0	0.0	1,617,010	0.284
15	352,262 (42,014)	0.057 (0.007)	96.5	4,244 (602)	0.001 (0.0001)	1.2	8,488 (1,204)	0.0010 (0.0001)	2.3	1,094,983	0.177

Tabla 2 (Cont.)

Localidad	Foraminíferos			Nematodos			Copépodos harpacticoides			Densidad total (ind/m ²)	Biomasa total (gC/m ²)
	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%	Densidad (ind/m ²) Media (DE)	Biomasa (gC/m ²) Media (DE)	%		
16	819,116 (145,667)	0.132 (0.024)	90.2	76,394 (27,505)	0.017 (0.006)	8.4	12,732 (1,806)	0.0016 (0.0002)	1.4	2,724,727	0.453
17	615,397 (229,025)	0.100 (0.037)	89.5	72,150 (8,467)	0.016 (0.002)	10.5	0	0	0.0	2,062,643	0.346
18	335,286 (229,025)	0.054 (0.037)	97.5	8,488 (6,002)	0.002 (0.001)	2.5	0	0	0.0	1,031,322	0.168
19	551,736 (164,484)	0.089 (0.027)	94.2	21,221 (3,010)	0.005 (0.001)	3.6	12,732 (1,806)	0.0016 (0.0002)	2.2	1,757,067	0.286
20	615,398 (275,509)	0.100 (0.045)	100.0	0	0	0.0	0	0	0.0	1,846,193	0.299
21	415,924 (186,065)	0.067 (0.030)	83.1	84,882 (79,400)	0.019 (0.018)	16.9	0	0	0.0	1,502,419	0.258
22	568,712 (229,025)	0.092 (0.037)	82.2	123,080 (36,509)	0.027 (0.008)	17.8	0	0	0.0	2,075,375	0.357
Tamaulipas, media (DE)										1,829,216 (489,005)	0.304 (0.082)

en esta zona, con un promedio de $270,563 \pm 139,875$ ind/m², y los nematodos representaron el 22%, con un promedio de $76,399 \pm 34,869$ ind/m². Solamente dos *taxa* aportaron el 100% de la densidad y biomasa. Los copépodos harpacticoides estuvieron ausentes en las muestras de esta zona.

La biomasa total en la zona sur fue significativamente menor que la de la zona oeste (fig. 2b), con un valor promedio de 0.061 ± 0.024 gC/m². Los foraminíferos aportaron del 56.5 al 85.7% de la biomasa, con valores promedio de 0.009 ± 0.007 a 0.027 ± 0.011 gC/m²; los nematodos representaron del 4.3 al 43.5%, con valores de 0.003 ± 0.0004 a 0.009 ± 0.001 gC/m² (tabla 2). Los valores más elevados, tanto de densidad como de biomasa, se presentaron en la porción occidental del Escarpe de Campeche. La surgencia de la Corriente de Yucatán, inmediata a las localidades ubicadas en la porción oriental, no parece tener un efecto de incremento en la biomasa total de la meiofauna. Sin embargo, los valores más elevados de la zona sur se reconocieron para la localidad ubicada en el sector occidental asociados con los valores más altos de materia orgánica en sedimento superficial.

La diferencia entre ambas zonas es significativa, tanto en los valores de densidad [$F_c(1,46) = 38.511$, $P = 0.001$] como de biomasa [$F_c(1,46) = 37.718$, $P = 0.001$]. La densidad y la biomasa se correlacionaron estrechamente, $r^2 = 0.99$. Los valores más elevados de densidad y de biomasa se observaron en la región de Tamaulipas y los menores en la región de Yucatán (fig. 2b), y se asociaron con la variación del tamaño de grano (valores de media gráfica < 8.4 ; desviación del phi > 2.2) y de contenido de materia orgánica ($< 1.5\%$ m.o.) (fig. 2a, b). Es factible que el origen diverso de la materia orgánica generada en la zona oeste (frente fluvial, surgencias por giros y transporte lateral) sea determinante en los valores de densidad y biomasa reconocidos en esta zona.

DISCUSIÓN

La meiofauna del margen y talud continental ha sido estudiada cuantitativamente

(graphic mean < 8.4 ; phi deviation > 2.2) and the organic matter content ($< 1.5\%$ o.m.) (fig. 2a, b). It is possible that the different origin of the organic matter generated in the western region (fluvial fronts, upwellings from gyres and lateral transport) influences the density and biomass values recorded for this region.

DISCUSSION

The meiofauna of the continental margin and slope has been quantitatively studied since the 1950s, with efforts focused on the temperate-water communities. The variation in composition and abundance of the meiofauna is associated with space and time scales (Thiel, 1983), explained by the nature of the organic matter input (Rudnick *et al.*, 1985), from primary production in the continental margin and from river runoff along the coast (Mann and Lazier, 1991). The meiofauna is limited in its vertical movement (Walters and Bell, 1986) and, therefore, depends on the exogenous arrival of food particles from the bottom (Shanks and Edmonson, 1990).

The variability of the meiobenthos can have a spatial (Heip and Herman, 1985) and seasonal pattern (Herman and Heip, 1983; Jonczyk and Radziejewska, 1984), caused by physico-chemical factors (Alongi, 1987; Austen, 1989), such as temperature (Soyer, 1985), available oxygen in the sediment (Murrel and Fleeger, 1989) sediment texture (Coull *et al.*, 1982) and trophic factors (Hanson *et al.*, 1981; de Moraes and Bodiu, 1984). The results obtained in this study show that both regions have contrasting environmental conditions that affect the density and biomass of the meiofauna. The variation between these regions indicates a relationship between the organic content and texture of the surface sediment; the effects of the other parameters are lower. For the terrigenous region, an apparent combination of many factors associated with the sediment determines the density and biomass distribution. The availability of particulate organic carbon (POC) as food explains the quantitative distribution of the nematodes and the meiofauna (Heip *et al.*, 1985). There is evidence that the currents of the

desde los años cincuenta, con esfuerzos enfocados a las comunidades de aguas templadas. El reconocimiento de la variación de la composición y abundancia de la meiofauna se asocia con escalas de espacio y tiempo (Thiel, 1983), explicadas por la naturaleza de los aportes de materia orgánica (Rudnick *et al.*, 1985), tanto de la producción primaria en el margen continental como por los aportes fluviales en la costa (Mann y Lazier, 1991). La meiofauna está limitada en su capacidad de migrar verticalmente (Walters y Bell, 1986) y depende, por consiguiente, de la llegada exógena de partículas alimenticias al fondo (Shanks y Edmonson, 1990).

La variabilidad del meiobentos puede tener un patrón espacial (Heip y Herman, 1985) y estacional (Herman y Heip, 1983; Jonczyk y Radziejewska, 1984), inducido por factores físicos y químicos (Alongi, 1987; Austen, 1989), como la temperatura (Soyer, 1985), disponibilidad de oxígeno en el sedimento (Murrell y Fleeger, 1989) y la textura (Coull *et al.*, 1982), y factores tróficos (Hanson *et al.*, 1981; de Morais y Bodiú, 1984). De los resultados obtenidos en este estudio, podemos reconocer que cada una de las zonas comparadas tiene condiciones ambientales contrastantes que influyen en la densidad y la biomasa de la meiofauna. Se aprecia que la variación entre estas zonas muestra una relación con el contenido orgánico y la textura del sedimento superficial; la influencia de los otros parámetros es menor. Para la zona terrígena, se sugiere que es la combinación de factores diversos asociados con el sedimento los que determinan la distribución de la densidad y biomasa. La disponibilidad de carbono orgánico particulado (COP) como alimento explica la distribución cuantitativa de los nematodos y, en general, de la meiofauna (Heip *et al.*, 1985). Existe evidencia de que las corrientes en la capa eufótica y cerca del sedimento, la tasa de sedimentación de COP y el aporte, calidad y cantidad del mismo al sedimento influyen sobre la densidad de la meiofauna (Thiel, 1975).

La profundidad de la columna de agua, su dinámica y productividad (Thiel, 1979) controlan la exportación de la capa eufótica de materia orgánica en la meiofauna a profundidades mayores que 200 m (de Bovée *et al.*, 1990). La

euphotic layer and those close to the sediment, as well as the sedimentation rate of the POC, and the input, quality and quantity of the POC to the sediment affect the density of the meiofauna (Thiel, 1975).

The depth of the water column, its dynamics and productivity (Thiel, 1979) control the transfer of organic matter from the euphotic layer to the meiofauna at depths greater than 200 m (de Bovée *et al.*, 1990). The decrease in input with increasing depth between 100 and 1,000 m is easily noted (Shirayama, 1984a), whereas the variation between depths greater than 1,000 m and the abyssal zone is practically nil (Shirayama and Kojima, 1994). The empirical equation of Sanders and Hessler (1969) shows that density and biomass in marine benthos decrease with depth and distance from the coast. The effect of distance from the coastline is observed in this study; the sites of the terrigenous region are located closer to the coast and present greater density and biomass than the carbonate region, where the distance between the sites sampled and the coast is greater. The lateral transport of terrigenous and coastal detritus in the form of micro- and macroalgal remains (Hicks, 1986) and invertebrate molts are a quick source of matter and energy towards the ocean floor (Pfannkuche and Thiel, 1987). Both processes are very important in defining the structure and function of the benthic communities of the continental margin and slope.

The seasonal conditions of the euphotic zone of the water column and its primary productivity determine benthic density and biomass (Ryther, 1967). This physical control over the benthic communities occurs along the vertical axis due to the input of organic matter (Margalef, 1991). The seasonal pulses of POC as a food source determine the reproductive cycles of the meiobenthic components (Thiel *et al.*, 1987). The distribution of the meiobenthos along the continental margin depends on the availability of organic matter in the sediment and is controlled by the interaction with other trophic levels (Blake and Doyle, 1983) and the physicochemical factors mentioned above. Once the POC reaches the bottom, the variability in composition and abundance depends

disminución del aporte con el incremento de la profundidad entre 100 y 1,000 m se da comúnmente en forma contrastante (Shirayama, 1984a), mientras que la variación entre más de 1,000 m y la zona abisal es prácticamente nula (Shirayama y Kojima, 1994). La ecuación empírica de Sanders y Hessler (1969) muestra que la densidad y la biomasa en bentos marino decrecen con la profundidad y la distancia a la costa. El efecto de distancia de la línea de costa se reconoce en este estudio; las localidades muestreadas en la zona terrígena se ubican más cercanas a la costa y presentan mayor densidad y biomasa que en la zona carbonatada, donde la distancia entre las localidades muestreadas y la costa es mayor. El transporte lateral de terrígenos y detritus costero en forma de restos de micro y macroalgas (Hicks, 1986) y mudas de invertebrados constituyen una fuente rápida de materia y energía hacia el fondo marino (Pfannkuche y Thiel, 1987). Ambos procesos son de gran importancia en la definición de la estructura y funcionamiento de las comunidades bentónicas del margen y talud continental.

Las condiciones estacionales de la zona eufótica de la columna de agua y su productividad primaria determinan la densidad y biomasa béntica (Ryther, 1967). Este control físico sobre las comunidades bénticas predomina a lo largo del eje vertical por los aportes de materia orgánica (Margalef, 1991). Los pulsos estacionales de COP como recurso alimenticio determinan los ciclos de reproducción de los componentes meióbentónicos (Thiel *et al.*, 1987). La distribución del meióbentos en el margen continental depende de la disponibilidad de la materia orgánica en el sedimento y es controlada por la interacción con otros niveles tróficos (Blake y Doyle, 1983) y los factores físicos y químicos discutidos anteriormente. Una vez que el COP llega al fondo, la variabilidad de la composición y abundancia está en función de la heterogeneidad del sedimento (Gerlach, 1977), la cantidad (Wildbom y Elmgren, 1988) y la calidad de materia orgánica de la capa superficial (Radziejewska, 1984; Keller, 1985). La persistencia del alimento en el fondo es otro de los factores que intervienen en los cambios observados en la escala pequeña.

on the heterogeneity of the sediment (Gerlach, 1977), amount (Wildbom and Elmgren, 1988) and quality of the organic matter in the surface layer (Radziejewska, 1984; Keller, 1985). The amount of time the food remains on the bottom is another factor that affects the small-scale changes observed.

The structural complexity of the sediment and the prevailing conditions in the interstitial and overlying water are factors that also define the community structure and function. The lack of a correlation between density and biomass with the sediment texture indicates a homogeneous distribution of the sediment. The comparative values of this study are very similar with density and biomass values of the meiofauna of other soft-bottom areas of the Gulf of Mexico and other regions of the world (table 3). The reduced production ($25 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$) observed by Rowe and Menzel (1971) is attributed to the spatial variability of the meiofauna and the potential availability of its food.

Biological interactions affect both diversity (Gray, 1978) and trophic relations (Couch, 1989) and play a decisive role in the distribution patterns of meiobenthic density and biomass. Trophic control occurs in two ways: bottom up, controlled by the quantity and quality of the organic matter and foraging on the bacteria in the sediment and interstitial water (Rieper, 1978; Epstein, 1996); and top down, controlled by predation of the large size groups on the benthos (Marinelli and Coull, 1987). In shallow waters, organic enrichment is one of the factors that affects variability, which in turn is attributed to food sources, with a subsequent increase in bacteria and protozoa (Montagna *et al.*, 1989). The bacteria are a reservoir for organic carbon in places where herbivores are replaced by bacteriophages and detritivores (Alongi, 1989). Juvenile fish, macro- and megafauna control the downward control on the meiofauna. This type of control has been observed in the southwest Gulf of Mexico (Soto and Escobar, 1995), caused by macroinfauna, penaeid shrimp and demersal fish.

Appreciable differences in both regions may be due to the multiple association of

La complejidad estructural del sedimento y las condiciones imperantes en el agua intersticial y suprayacente son factores que definen la estructura y funcionamiento comunitario también. La ausencia de una correlación de la densidad y la biomasa con la textura del sedimento es indicativa de la distribución homogénea de los sedimentos. Valores comparativos de este estudio y los de otros autores muestran gran similitud con los valores de la densidad y biomasa de la meiofauna, tanto en otras zonas de fondos blandos del Golfo de México como en otras regiones del mundo (tabla 3). La producción reducida (25 gC/m²/año) reconocida por Rowe y Menzel (1971) se atribuyó a la variabilidad espacial de la meiofauna y de su alimento potencial.

Las interacciones biológicas influyen tanto en la diversidad (Gray, 1978) como en las relaciones tróficas (Couch, 1989) y juegan un papel decisivo en los patrones de distribución de la densidad y biomasa meiobéntica. El control trófico se da en dos sentidos en la meiofauna: de abajo hacia arriba, controlado por la cantidad y calidad de materia orgánica y el forrajeo sobre las asociaciones bacterianas del sedimento y agua intersticial (Rieper, 1978; Epstein, 1996); y de arriba hacia abajo, controlada por la depredación de los grupos de talla mayores en el bentos (Marinelli y Coull, 1987). En aguas someras el enriquecimiento orgánico ha sido uno de los factores responsables en la variabilidad que, en resumidas cuentas, se atribuye a fuentes alimenticias, con un consecuente incremento de bacterias y protozoos (Montagna *et al.*, 1989). Las bacterias son un reservorio del carbono orgánico en localidades donde los herbívoros son reemplazados por bacteriófagos y detritívoros (Alongi, 1989). Los peces juveniles y la macro y megafauna ejercen el control de arriba hacia abajo sobre la meiofauna. Este tipo de control se ha reconocido en el suroeste del Golfo de México (Soto y Escobar, 1995), ejercido por la macroinfauna, los camarones peneidos y peces demersales.

Diferencias apreciadas en ambas regiones pueden deberse a la asociación múltiple de factores; como ejemplo, el control biológico y la complejidad del hábitat. Un control selectivo se

factores, such as biological control and complexity of the habitat. A selective control occurs in complex habitats and is commonly directed towards the dominant components of the community. Harpacticoid copepods are the most affected in shallow environments, which make up 75% of the diet of sole fish (de Morais and Bodiu, 1984). The harpacticoid copepods are sensitive to changes in oxygen and substrate type (Alexander *et al.*, 1981); their presence characterizes the seasonal changes in the communities of the northern Gulf of Mexico (Murrel and Fleeger, 1989). The terrigenous region is characterized by constant low values (Escobar and Soto, 1997). This group is absent from the carbonate region of the margin and slope of Yucatán, which is attributed, in part, to the incipient input of POC of photoautotrophic origin; however, selective biological control should be considered a relevant factor.

Most of the studies conducted along the continental shelf and deep ocean recognize nematodes and foraminifera as the dominant components; in muddy bottoms they make up 60 to 80% of the abundance (Ansari *et al.*, 1980), and occasionally 90% (Murrel and Fleeger, 1989). Navarrete (1993) has considered the relative importance of the nematodes in Campeche Sound. The present study recognized the foraminifera as the dominant taxonomic group, followed by the nematodes and, in the terrigenous environment, the harpacticoid copepods. The predominance of foraminifera was due to the input of POC of photoautotrophic origin to the surface sediment of the terrigenous region. Many foraminifera are predominantly herbivores (Montagna and Bauer, 1988); their occurrence at equivalent depths (Gooday *et al.*, 1992; Levin and Gooday, 1992) and higher latitudes has been associated with the input of matter from new production to the sediment (Newton and Rowe, 1995). Their occurrence in deep waters has been underestimated, due to the difficulty in quantifying the fragile agglutinate forms, resulting in biased abundance estimates (Shirayama, 1984a). There are few studies from around the world that exceed 200 m of depth (Coull *et al.*, 1977; however, they do show an increase in the density of foraminifera and

Tabla 3. Datos comparativos de densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental para otras regiones del Golfo de México y localidades diversas del océano mundial. s.d. = sin datos.

Table 3. Comparative data of density and biomass of the meiofauna of the continental slope for other regions of the Gulf of Mexico and different sites of the world ocean. s.d. = no data.

Localidades	Profundidad (m)	Densidad (ind/0.001 m ²)	Biomasa (mgC/m ²)	Referencia
Valor promedio del mar profundo	70-4, 500	304.4	s.d.	Bett <i>et al.</i> , 1994
Golfo de México				
Louisiana	margen continental	72-2, 042	s.d.	Bedinger, 1981
SE Galveston, Texas	140	519-896	134-221	Gettleson, 1976
Frente a Galveston	535	190	169	Cruz-Kaegi, 1992
Frente a Tamaulipas	160-207	139-2, 810	16-42.2	Maya, 1992
Cordilleras mexicanas	101-224	s.d.	5-41	Escobar y Soto, 1997
Sonda de Campeche	150-260	s.d.	30-679	Soto y Escobar, 1995
Talud de Tamaulipas	170-540	1,031-2,725	177-453	Este estudio
Talud de Yucatán	200-528	229-589	55-102	Este estudio
Otras localidades del océano mundial				
Porcupine, Atlántico NE	500-1,000	1,000-2,640	329-512	Pfannkuche, 1985
Nueva Inglaterra	>100	117-537	s.d.	Wigley y McIntyre, 1964
Carolina N y S	>100	40-1, 174	s.d.	Tietjen, 1971
Carolina N	400-800	217-1,138	s.d.	Coull <i>et al.</i> , 1977
Georgia Bight	>100	<150	s.d.	Coull <i>et al.</i> , 1982
Georgia Bight	margen continental	314	s.d.	Hanson <i>et al.</i> , 1981

Tabla 3 (Cont.)

Localidades	Profundidad (m)	Densidad (ind/0.001 m ²)	Biomasa (mgC/m ²)	Referencia
Georgia Bight	500-550	170	s.d.	Hanson <i>et al.</i> , 1981
Estrecho de Malacca	80-320	7-200	306	Ansari y Parulekar, 1981
Mar de Arabia	10-250	s.d.	651	Rodríguez <i>et al.</i> , 1982
Mar de Andaman	10-250	s.d.	420	Rodríguez <i>et al.</i> , 1982
New Polynya, Mar de Groenlandia	285-330	135-257	s.d.	Newton y Rowe, 1995
Cuenca de Santa María	90-565	218-4, 040	s.d.	Montagna, 1991
Sanniku, Japón	120-776	>1,000	s.d.	Shirayama y Kojima, 1994
Pacífico occidental	talud continental	279-368	100-175	Shirayama, 1984a
Pacífico occidental	arriba de la CCD*	6-62	25-180	Shirayama, 1984b

* CCD: profundidad de la compensación de la calcita, en el Pacífico <500 m (Li *et al.*, 1969).

da en hábitats complejos y va comúnmente dirigido hacia los componentes dominantes de la comunidad. De los más afectados en ambientes someros son los copépodos harpacticoides, que representan hasta el 75% de la dieta de lenguados (de Morais y Bodiu, 1984). Los copépodos harpacticoides son, así mismo, sensibles a cambios de oxígeno y tipo de sustrato (Alexander *et al.*, 1981); su presencia caracteriza los cambios estacionales de las comunidades en la zona norte del Golfo de México (Murrel y Fleeger, 1989). La zona terrígena se caracteriza por valores bajos constantes (Escobar y Soto, 1997). Este grupo está ausente en la zona carbonatada del margen y talud de Yucatán y se atribuye, en parte, al aporte incipiente de COP de origen fotoautotrófico; sin embargo, el control biológico selectivo debe considerarse un factor relevante.

La mayor parte de los estudios realizados sobre la plataforma continental y el mar profundo reconocen a nematodos y foraminíferos como componentes dominantes; en los fondos lodosos conforman del 60 al 80% de la abundancia (Ansari *et al.*, 1980), ocasionalmente el 90% (Murrel y Fleeger, 1989). Navarrete (1993) ha ponderado la importancia relativa de los nematodos en la Sonda de Campeche. El presente estudio reconoció a los foraminíferos como grupo taxonómico dominante, seguido de los nematodos y, en el ambiente terrígeno, a los copépodos harpacticoides. La predominancia de foraminíferos se sustentó en el aporte de COP de origen fotoautotrófico en el sedimento superficial en la zona terrígena. Muchos foraminíferos son predominantemente herbívoros (Montagna y Bauer, 1988); su presencia a profundidades equivalentes (Gooday *et al.*, 1992; Levin y Gooday, 1992) y en altas latitudes se ha asociado con los pulsos de materia al sedimento originada de la producción nueva (Newton y Rowe, 1995). En aguas profundas, su presencia se ha subvaluado por la dificultad que implica cuantificar las formas aglutinantes que, por su fragilidad, dan evaluaciones sesgadas de la abundancia (Shirayama, 1984a). A nivel mundial, los trabajos que exceden los 200 m de profundidad son escasos (Coull *et al.*, 1977); sin embargo, se aprecia en ellos un incremento

nematodes that indicates the transition of sandy to muddy sediments at depth (Tietjen, 1971).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was partially financed by the projects IN-208089 and IN-213197 of the Dirección General de Asuntos del Personal Académico, CONACYT-NSF and the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. We thank the crew of the R/V *Justo Sierra* and colleagues of the Laboratorio de Ecología del Bentos, A. Haro (IIMAS), A. Fernández, F. Ramos and C. Illescas (ICMyL-UNAM), and O. Castañeda (Fac. Ciencias) for their collaboration, analysis and technical support during different stages of this study, as well as R. Lecuanda (ICMyL-UNAM) for critical comments on a preliminary version.

English translation by Jennifer Davis.

en la densidad de foraminíferos y nematodos que indica la transición de los sedimentos arenosos a lodosos en la profundidad (Tietjen, 1971).

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado parcialmente por los proyectos IN-208089 y IN-213197 de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, CONACYT-NSF y el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los autores agradecen el apoyo prestado por la tripulación del B/O *Justo Sierra*; a los integrantes del Laboratorio de Ecología del Bentos, A. Haro (IIMAS), A. Fernández, F. Ramos y C. Illescas (ICMyL-UNAM) y O. Castañeda (Fac. Ciencias) su colaboración, análisis y soporte técnico en diversas fases del desarrollo de este trabajo; así como los comentarios críticos de R. Lecuanda (ICMyL-UNAM) en una versión preliminar.

REFERENCIAS

- Alexander, S.K., Bothe, P.N., Flint, R.W., Griam, C.S., Holland, J.S., Neff, G., Pequegnat, W.E., Powell, P., Rabalais, N.N., Schwarz, J.R., Szanislo, P.J., Venn, C., Wolhlschlag, D.E. and Yoshiyama, R. (1981). Benthic biota. In: W. Flint and N.N. Rabalais (eds.), *Environmental Studies of a Marine Ecosystem in South Texas*. University of Texas Press, Austin, pp. 83-136.
- Alongi, D.M. (1987). Intertidal zonation and seasonality of meiobenthos in tropical mangrove estuaries. *Mar. Biol.*, 95: 447-458.
- Alongi, D.M. (1989). Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. *Rev. Biol. Trop.*, 37: 85-100.
- Ansari, Z.A. and Parulekar, A.H. (1981). Meiofauna of the Andaman Sea. *Indian J. Mar. Sci.*, 10: 285-288.
- Ansari, Z.A., Parulekar, A.H. and Jagtap, T.G. (1980). Distribution of sub-litoral meiobenthos off Goa coast, India. *Hydrobiologia*, 74: 209-214.
- 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.
- Austen, M.C. (1989). Factors affecting estuarine meiobenthic assemblage structure: a multifactorial microcosm experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 130: 167-187.
- Bedinger, C.A. (1981). Ecological investigations of petroleum production platforms in the central Gulf of Mexico. Vol. 1, Part 6. Pollutant fate and effects studies. Report to Bureau of Land Management, Southwest Research Inst., San Antonio, Texas, for Contract No. AA551-CT8-17, 527 pp.
- Bell, S.S. and Coull, B.C. (1978). Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia (Berlin)*, 35: 141-148.
- Bett, B.J., Vanreusel, A., Vincx, M., Soltwedel, T., Pfannkuche, O., Lamshead, P.J.D., Gooday, A.J., Ferrero, T. and Dinert, A. (1994). Sampler bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 104: 197-203.
- Blake, N.J. and Doyle, L.J. (1983). Infaunal-sediment relationships at the shelf slope break. *Soc. Economic Paleontologists and Mineralogists Spec. Publ.*, 38: 381-379.
- Boland, G.S. and Rowe, G.T. (1991). Deep-sea benthic sampling with the Gomex box corer. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1015-1020.
- Bouma, H.A. (1972). Distribution of sediments and sedimentary structures in the Gulf of Mexico. In: R. Rezak and V.J. Henry (eds.), *Contribution on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Texas A&M University, Oceanography Studies, Vol. 3. Gulf Publ., Houston, Texas, pp. 35-65.
- Castillo, F.D. and Lamshead, P.J. (1990). Revision of the genus *Elzalia* Gerlach, 1957 (Nematoda: Xyalidae), including three new species from an oil producing zone in the Gulf of Mexico, with a discussion of sibling species problem. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 56: 63-71.
- Chitwood, B.C. and Timm, R.W. (1954). Free-living nematodes of the Gulf of Mexico. In: R.J. Livingston (ed.), *Ecological Processes in Coastal and Marine Ecosystems*. Plenum, New York, pp. 313-216.
- Couch, B.C. (1989). Carbon and nitrogen stable isotopes of meiofauna and their food resources. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 28: 433-441.
- Coull, B.C., Ellison, R.I., Fleegeer, J.W., Higgins, R., Hope, W.D., Hummon, W.D., Rieger, R.M., Sterrer, W.E, Thiel, H. and Tietjen, J.H. (1977). Quantitative estimates of the meiofauna from the deep-sea off North Carolina. *Mar. Biol.*, 39: 233-240.
- Coull, B.C., Zinntae, Z., Tietjen, J.H. and Williams, B.S. (1982). Meiofauna of the southeastern United States continental shelf. *Bull. Mar. Sci.*, 32(1): 139-150.
- Cruz-Kaegi, L. (1992). Microbial abundance and biomass on sediments of the Texas-Louisiana shelf. M.Sc. thesis, Texas A&M University, 59 pp.
- Curray, J.R. (1965). Quaternary history, continental shelves of the United States. In: H.E.

- Wright and G. Frey (eds.), The Quaternary of the United States. Princeton University Press, pp. 723-735.
- De Bovée, F., Laurence, D.G. and Soyer, J. (1990). Quantitative distribution of deep-sea meiobenthos in the northwestern Mediterranean (Gulf of Lions). *Continental Shelf Res.*, 10(9-11): 1123-1145.
- De Morais, L.T. and Bodiu, J.Y. (1984). Predation on meiofauna by juvenile fish in a western Mediterranean flatfish nursery ground. *Mar. Biol.*, 82(2): 209-215.
- Epstein, S.S. (1996). Microbial food webs in marine sediments: the role of proto- and micrometazoan grazing. *EOS Trans. AGU*, 77(3), Ocean Sciences Meeting Suppl., OS68.
- Escobar, E. and Soto, L.A. (1997). Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Res.*, 17(6): 585-604.
- Fernández, A.E., Gallegos, A.G. y Zavala, J.H. (1992). Oceanografía física de México. *Ciencia y Desarrollo*, 18(108): 24-35.
- Folk, R.P. (1968). Petrology of Sedimentary Rocks. *Hemphill's*, Austin, 182 pp.
- Gerlach, S. (1977). Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach. *Ophelia*, 16: 151-165.
- Gottleson, 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.
- Gooday, A.J., Levin, L.A., Linke, P. and Heeger, T. (1992). The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.), *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer Academic Publ., Netherlands, pp. 63-91.
- Gray, J.S. (1978). The structure of meiofauna communities. *Sarsia*, 64: 265-272.
- Hanson, R.B., Tenore, R.K., Bishop, S., Chamberlain, C.F., Patmatmat, M.M. and Tietjen, J.H. (1981). Benthic enrichment in the Georgia Bight related to the Gulf Stream intrusions and estuarine outwelling. *J. Mar. Res.*, 39: 417-441.
- Harper, D.E., McKinney, L.D., Salzer, R.R. and Case, R.J. (1981). The occurrence of hypoxic bottom water off the upper Texas coast and its effects on the benthic biota. *Contrib. Mar. Sci.*, 24: 53-79.
- Heip, C. (1980). Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapportes pour V Réunion de Conseil International pour l'Exploration sur Mer*, 179: 182-187.
- Heip, C. and Herman, P.M. (1985). The stability of a benthic copepod community. In: P.E. Gibbs (ed.), *Proc. 19th European Marine Biology Symp.* Cambridge University Press, pp. 255-264.
- Heip, C., Vincy, M. and Vranken, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 23: 399-489.
- Herman, P.M.J. and Heip, C. (1983). Long-term dynamics of meiobenthic populations. *Oceanologica Acta. Proc. 17th European Marine Biology Symp.*, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, pp. 109-112.
- Herman, P.M.J. and Heip, C. (1985). Secondary production of the harpacticoid copepod *Paronychocantus nanus* in a brackish-water habitat. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 1060-1066.
- Herman, P.M.J., Heip, C. and Guillemijn, B. (1984a). Production of *Tachidius discipes* (Copepoda: Harpacticoida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 271-178.
- Herman, P.M.J., Vranken, G. and Heip, C. (1984b). Problems in meiofauna energy-flow studies. *Hydrobiologia*, 118: 21-28.
- Herrera, A.M. y Sánchez, J. (1982). Características de la meiofauna bentónica en la Bahía de Cienfuegos y algunos aspectos de su ecología. *Ciencias Biológicas*, 7: 13-32.
- Hicks, G.R.F. (1986). Distribution and behaviour of meiofaunal copepods inside and outside seagrass beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 159-170.
- Hopper, B.E. (1967a). Free-living marine nematodes from Biscayne Bay, Florida. I. Comesomatidae: the male of *Laimella longicaudata* Cobb, 1920 and description of *Actarjania* new genus. *Mar. Biol.*, 1: 140-144.

- Hopper, B.E. (1967b). Free-living marine nematodes from Biscayne Bay, Florida. II. Oncholaimidae: description of five new species and a new genus (*Meyersia*). *Mar. Biol.*, 1: 145-151.
- Jonczyk, E. and Radziejewska, T. (1984). Temporal changes in sand meiofauna of a southern Baltic beach. *Limnologica (Berlin)*, 15: 421-423.
- Keller, M. (1985). Distribution quantitative de la méiofaune dans l'aire d'épandage de l'égout de Marseille. *Mar. Biol.*, 89: 293-302.
- Keppner, E.J. (1986). New species of free-living marine nematodes (Nematoda: Enoplida) from Bay County, Florida, USA. *Trans. Am. Microscopical Soc.*, 105: 319-337.
- Keppner, E.J. (1987a). Observations on three known free-living marine nematodes of the family Ironidae (Nematoda: Enoplida) and description of *Thalassironus lynnae*, n. sp. from northwestern Florida. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 100(4): 1023-1035.
- Keppner, E.J. (1987b). Five new species and one known species of free-living marine nematodes of the family Oncholaimidae (Nematoda: Enoplida) from northern Florida. *Trans. Am. Microscopical Soc.*, 107: 79-95.
- Keppner, E.J. (1988). Six new species of free-living marine nematodes from two estuaries in northwestern Florida, USA. *Trans. Am. Microscopical Soc.*, 107: 79-95.
- Laserre, P. (1979). Ecology of marine meiobenthos. In: *Mem. Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur, UNESCO (Montevideo, 9-12 mayo)*, pp. 269-275.
- Lecuanda, C.R. y Ramos, L.F. (1985). Distribución de sedimentos en la parte sur del Golfo de México. Informe Técnico No. 2, Lab. de Sedimentología, Inst. Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, pp. 1-23.
- Levin, L.A. and Gooday, A.J. (1992). Possible roles for xenophyophores in deep-sea carbon cycle. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.), *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer Academic Publ., Netherlands, pp. 94-104.
- Li, T.Y., Bischoff, J. and Mathieu, G. (1969). The migration of manganese in Arctic Basin sediment cores. *Earth and Planetary Sci. Lett.*, 7: 265-270.
- Logan, B.W., Hardin, J.L., Williams, W.M. and Sheerd, R.G. (1969). Carbonates, sediments and reefs of the Yucatan shelves in Mexico. *Am. Assoc. Petroleum Geologists*, 11: 1-198.
- Mann, K.H. and Lazier, R.N. (1991). Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Oceans. Blackwell Scientific Publ., 466 pp.
- Margalef, R. (1991). Teoría de los Sistemas Ecológicos. Universidad de Barcelona, 290 pp.
- Marinelli, R.L. and Coull, B.C. (1987). Structural complexity and juvenile fish predation on meiobenthos: an experimental approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 108: 67-81.
- Maya, E. (1992). Análisis de la distribución y la abundancia de la meiofauna e infauna de la plataforma continental de la región noroeste del Golfo de México. Informe final de servicio social de licenciatura en biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, México, DF, 28 pp.
- McIntyre, A.D. (1969). Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44: 245-290.
- Miranda, L.A. (1993). Estudio de las comunidades de poliquetos (Annelida: Polichaeta) de la plataforma continental externa del sur del Golfo de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 448 pp.
- Montagna, P.A. (1991). Meiobenthic communities of the Santa Martha Basin on the California continental shelf. *Continental Shelf Res.*, 11: 1355-1378.
- Montagna, P.A. and Bauer, J.E. (1988). Partitioning radiolabeled thymidine uptake by bacteria and meiofauna using metabolic blocks and poisons in benthic feeding studies. *Mar. Biol.*, 98: 101-110.
- Montagna, P.A., Bauer, J.E., Prieto, M.C., Hardin, D. and Spies, R.B. (1986). Benthic metabolism in natural coastal petroleum seep. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 31-40.

- Montagna, P.A., Bauer, J.E., Hardin, D. and Spies, R.B. (1989). Vertical distribution of microbial and meiofaunal populations in sediments of a natural coastal hydrocarbon seep. *J. Mar. Res.*, 47: 657-680.
- Murrell, M.C. and Fleeger, J.W. (1989). Meiofauna abundance on the Gulf of Mexico continental shelf affected by hypoxia. *Continental Shelf Res.*, 9: 1049-1062.
- Navarrete, A.J. (1993). Distribución, abundancia y diversidad de los nematodos (Phylum Nematoda) bénticos de la Sonda de Campeche, México. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 57-63.
- Newton, A. and Rowe, G.T. (1995). The abundance of benthic calcareous foraminifera and other meiofauna at a time series station in the Northeast Water Polynya, Greenland. *J. Geophys. Res.*, 100: 4423-4438.
- NOAA (1985). Gulf of Mexico. Coastal and ocean zones strategic assessment. National Ocean Service, Data Atlas, Department of Commerce, National and Atmospheric Administration, 65 pp.
- Nowlin, W.D. and McLellan, H.J. (1967). A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. *J. Mar. Res.*, 25(1): 29-59.
- Pfannkuche, O. (1985). The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabight and Abyssal Plain (NE Atlantic): Population structure, distribution and standing stock. *Oceanologica Acta*, 8: 343-353.
- Pfannkuche, O. and Thiel, H. (1987). meio-benthic stocks and benthic activity on the SE-Svalbard shelf and in Nansen Basin. *Polar Biol.*, 7: 253-266.
- Pica-Granados, Y., Ponce-Vélez, M.G. y Barrón-Echaury, M.A. (1991). Oceanografía geológica. En: G. de la Lanza-Espino (comp.), *Oceanografía de mares mexicanos*. A.G.T. Editor, México, pp. 3-29.
- Powell, E.N., Bright, T.J., Woods, A. and Gittings, S. (1983). Meiofauna and the thio-bios in the East Flower Gardens brine seep. *Mar. Biol.*, 73: 269-283.
- Rabalais, N.N. and Boesch, D.F. (1987). Dominant features and processes of continental shelf environments of the United States. In: D.F. Boesch and N.N. Rabalais (eds.), *Long term environmental effects of offshore oil and gas development*. Elsevier Applied Science, London, pp. 71-147.
- Rabalais, N.N., Carney, R.S. and Escobar, E.G. (1997). Continental shelf benthic communities of the Gulf of Mexico. *Proc. Symp. on the Gulf of Mexico: A Large Marine Ecosystem* (in press).
- Radziejewska, T. (1984). Meiofauna communities in organically enriched estuarine environments. *Limnologica* (Berlin), 15: 425-427.
- Radziejewska, T. and Drzycimski, I. (1988). Meiobenthic communities on the Szczecin Lagoon. *Kieler Meeresforschung Sonderheft*, 6: 162-172.
- Reish, D.J. (1959). An ecological study of pollution in Los Angeles, Long Beach harbors, California. *Allan Hancock Foundation, Publ. occasional papers*, 22: 1-119.
- Rieper, M. (1978). Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol.*, 45: 337-345.
- Rodríguez, L.V. (1993). Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental interna del sur del Golfo de México. Abundancia, distribución y diversidad. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 156 pp.
- Rodríguez, C.L., Harkantra, S.N. and Parulekar, A.H. (1982). Sublittoral meiobenthos of the northeastern Bay of Bengal. *Indian J. Mar. Sci.*, 11: 239-242.
- Rowe, G.T. (1983). Biomass and production of the deep sea macrobenthos. In: *The Sea*, J. Wiley (eds.), 8: 97-121.
- 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(2): 556-566.
- Rudnick, D.T., Elmgren, R. and Frithsen, J.B. (1985). Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia*, 67: 157-168.
- Ryther, J.H. (1967). Occurrence of red water off Peru. *Nature*, 214: 1318-1319.
- Sanders, H.L. and Hessler, R.R. (1969). Ecology of the deep sea benthos. *Science*, 163: 1419-1424.

- Shanks, A.L. and Edmonson, E.W. (1990). The vertical flux of metazoans (holoplankton, meiofauna, and larval invertebrates) due to their association with marine snow. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 455-463.
- Shirayama, Y. (1984a). The abundance of deep sea meiobenthos in the Western Pacific in relation to environmental factors. *Oceanologica Acta*, 7(1): 113-121.
- Shirayama, Y. (1984b). Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep-sea systems of the western Pacific. *Oceanologica Acta*, 7(1): 123-129.
- Shirayama, Y. and Kojima, S. (1994). Abundance of deep-sea meiobenthos off Sanriku, northeastern Japan. *J. Oceanogr.*, 50: 109-117.
- Solis, V., Rodríguez-Villanueva, L.V., Granados, A., Ochoa, V., Miranda, L. and Hernández, P. (1994). Annelid polychaete populations of the order Eunicida from the southern Gulf of Mexico. In: J.D. Davin, L. Laubier and D.J. Reish (eds.), *Actes de la 4^{ème} Conférence Internationale des Polychaetes*. Mem. Musée Nationale de Histoire Naturelle, 162: 559-566.
- Solis, V., Granados, A., Rodríguez-Villanueva, L.V., Miranda, L., Ochoa, V. and Hernández, P. (1995). The Lumbrineridae of the continental shelf in the Mexican portion of the Gulf of Mexico. *Mitteilungen des Hamburgisches Zool. Mus. Inst.*, 92: 61-75.
- Soto, L.A. and Escobar, E. (1995). Coupling mechanisms related to benthic production in the southwestern of Mexico. *EMBS Greece. Olsen & Olsen International Symp. Ser.*, pp. 233-242.
- Soyer, J. (1985). Mediterranean sea meiobenthos. In: M. Moraitou-Apostolopoulou and V. Kiortsis (eds.), *Mediterranean Marine Ecosystem*. Plenum, New York, 231 pp.
- Stetson, J.L. and Trask, P.D. (1953). The Sediments of the Western Gulf of Mexico. Part II. Chemical studies of sediments of the western Gulf of Mexico. *Am. Assoc. Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma*, 566 pp.
- Swift, D.J.P. (1970). Quarternary shelves and the return to grade. *Mar. Geol.*, 8: 5-30.
- Thiel, H. (1975). The size structure of deep benthos. *Hydrobiology*, 60: 576-606.
- Thiel, H. (1979). Structural aspects of the sea benthos. *Ambio Spec. Rep.*, 6: 25-31.
- Thiel, H. (1983). Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In: *The Sea*, J. Wiley (eds.), 8: 167-230.
- Thiel, H., Pfannkuche, O., Theeg, R. and Schriever, R.T. (1987). Benthic metabolism and standing stock in the central and northern deep Red Sea. *Mar. Ecol.*, 8: 1-20.
- Tietjen, J.H. (1971). Ecology and distribution of deep sea meiobenthos off North Carolina. *Deep-Sea Res.*, 18: 941-957.
- Vidal, M.V. y Vidal, M.M. (1988). *Atlas Oceanográfico del Golfo de México*. Centro de Estudios Oceanográficos, Instituto de Investigaciones Eléctricas, Morelos, México, Vol. 1, 415 pp.
- Walters, K. and Bell, S. (1986). Diel patterns of active vertical migration in seagrass meiofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 95-103.
- Wigley, R.L. and McIntyre, A.D. (1964). Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 485-493.
- Wildbom, B. and Elmgren, R. (1988). Response of benthic meiofauna to nutrient enrichment of experimental marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 257-268.
- Wilkinson, L. (1990). *SYSTAT: The system for statistics*. Systat, Inc., Evanston, Illinois.
- Yingst, J.Y. and Rhoads, D.C. (1985). The structure of soft-bottom benthic communities in the vicinity of the Texas Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 20: 569-592.