

**CAPITULO 15**  
**ORGANISMOS DEL BENTOS MARINO SUBLITORAL:**  
**ALGUNOS ASPECTOS SOBRE ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN.**  
**Franklin D. Carrasco**

1. Introducción	315
2. El bentos marino y su entorno ambiental	317
3. Factores ambientales	318
4. El grano del sedimento	319
5. La materia orgánica	320
6. El estudio del macrobentos	321
7. Las asociaciones faunísticas del macrobentos	323
8. Patrón y estructura de la comunidad macrobentónica	324
9. Dinámica y estructura de la comunidad	326
10. La distribución vertical y la competencia	330
11. Estabilidad y variabilidad de la comunidad macrobentónica	330
12. Lecturas recomendadas	332



## CAPITULO 15

# ORGANISMOS DEL BENTOS MARINO SUBLITORAL: ALGUNOS ASPECTOS SOBRE ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN

Franklin D. Carrasco

### 1. Introducción

Los organismos marinos que viven asociados al sustrato de fondo, ya sea enterrados, sobre él, o que se desplazan o habitan en sus inmediaciones<sup>1</sup>, se dice que conforman el bentos marino (Fig. 15. 1). Aquellos que habitan dentro o enterrados en el sedimento, generalmente arena y/o fango, se les conoce como miembros de la infauna y por otro lado, los que prosperan sobre el sustrato se dice que integran la epifauna. En esta reseña, se considerará a los organismos del bentos que habitan el área de los océanos, comprendida entre el nivel más bajo de las mareas en la línea costera, hasta el borde de la plataforma continental, a una profundidad de aproximadamente 200 m. Esta zona se conoce como sublitoral y sobre ella están las aguas de la zona nerítica (Fig. 15. 2). La mayoría de esta zona está compuesta de sedimentos blandos, de arena o fango, y un área muy menor de sustrato duro. Sobre la base del área que comprende y la abundancia numérica, el fondo es dominado por los organismos de la infauna. Los organismos de la infauna se dividen en categorías basadas en el tamaño. Así se habla de macrofauna<sup>2</sup> cuando los organismos tienen un tamaño mayor que 0,5 mm. El término meiofauna se aplica a organis-

---

<sup>1</sup> Aquellos organismos que viven en las proximidades del fondo, pero sin habitar sobre el sustrato ni dentro de él, se les conoce también como organismos demersales. Algunos autores también los denominan nectobentónicos.

<sup>2</sup> En este capítulo se considerará principalmente la macrofauna bentónica.

mos que quedan dentro del rango de tamaño comprendido entre 0,5-0,062 mm. La microfauna es una clase de tamaño que incluye a los organismos bajo 0,062 mm., grupo principalmente compuesto de protozoarios y bacterias. El término megafauna se aplica a organismos bentónicos de talla mayor que el de la macrofauna, especialmente grandes moluscos (bivalvos, gastrópodos, etc.), crustáceos (como jaibas), equinodermos (estrellas), etc.

En una playa cualquiera, sobre todo si esta es plana o de poca pendiente, se puede observar que tanto en la arena más gruesa o fina o más fangosa, existe vida. Ello es evidente por las marcas de agujeros, orificios y pequeños montículos de sedimento producto de la actividad de sus habitantes. Más allá de las zonas de influencia de las mareas la presencia de diferentes formas de invertebrados es similar. Los animales de tamaño relativamente mayor y a simple vista más abundantes en los sedimentos, se dice que constituyen la macrofauna. Estos pueden separarse del sedimento al hacerlo pasar a través de un cedazo o tamiz, de modo que la distribución vertical de los diferentes organismos en el sustrato puede estudiarse si se separa el sedimento por estratos de profundidad. Los animales más comunes en estos estratos son los gusanos poliquetos, seguidos de moluscos (bivalvos y caracoles), crustáceos anfípodos y decápodos (jaibas), holoturias (equinodermos) excavadoras y algunos anémonas (celenterados) también excavadoras; asimismo es necesario señalar que la gran mayoría de los organismos se dispone en los primeros centímetros de la superficie del sedimento (Fig. 15. 3.).

La macrofauna es sólo una parte de la fauna de los sedimentos, ya que viviendo entre los granos de arena -en las playas de arena- o dentro del fango -en las playas fangosas- existe una completa variedad de pequeños invertebrados que pasan a través de los cedazos. Estos diminutos animales conforman la denominada fauna intersticial, puesto que ellos viven en los intersticios que existen en los granos de arena o fango; sin embargo existe una denominación más apropiada para todas animales pequeños que caen en esta categoría y que corresponde a los términos meiofauna y microfauna. El prefijo "meio" significa intermedio, así la meiofauna es intermedia en tamaño entre el macrofauna y la microfauna.

Las definiciones exactas de macro, meio y microfauna han suscitado controversia durante muchos años ya que algunos investigadores usan un cedazo de 1 mm para separar la macrofauna del sedimento y otros han optado por usar un tamiz de 0,5 mm. Esto trae consigo problemas al intentar estudios comparativos. Naturalmente, un cedazo más pequeño (i.e. de trama más pequeña) recolecta un mayor número de animales y este efecto puede incrementarse si se utiliza un cedazo más pequeño en épocas cuando ocurre el reclutamiento de larvas, y en consecuencia el cedazo recolectará muchos más juveniles que en otro momento del año (Tabla 15. 1). Por otra parte, los nemátodos no pueden muestrearse con un tamiz de 0,5 mm y tampoco muchos crustáceos, aunque estos dos grupos son lo que conforman mayoritariamente la categoría denominada meiofauna. En atención a esta situación, el límite inferior para el tamaño de la meiofauna esta definido mediante un cedazo de 0,062 mm -es decir, son componentes de este grupo aquellos animales que son retenidos por un cedazo de 62 micrones<sup>3</sup>- y a partir de esta separación de tamaño, la meiofauna se reconoce como constituida de nemátodos, crustáceos copépodos y harpacticóideos, además de turbelarios (planarias) y gastrotricos (Phylum Gastrotricha).

Debido a que la meiofauna se define por el tamaño del cedazo, los organismos incluidos en ella pueden corresponder también a miembros juveniles de la macrofauna, los que debido a su crecimiento y desarrollo pueden, durante un tiempo, estar dentro del rango del tamaño de la meiofauna. Se denomina a estos organismos meiofauna temporal e incluye especialmente larvas de poliquetos y de bivalvos, aunque la mayoría de los grupos zoológicos pueden estar representados. La meiofauna permanente, por su parte, la componen aquellos animales que siempre permanecen dentro del rango de tamaño de la meiofauna, y aquí es posible encontrar representantes de casi todos los phyla de invertebrados marinos. La última categoría de fauna del sedimento es la microfauna, definida como aquellos organismos que pasan a través de un cedazo de 0,062 mm y casi exclusivamente constituida de protozoos ciliados. En la práctica estos organismos no se extraen usando cedazos, sino que se utiliza otros métodos de remoción.

---

<sup>3</sup> Micrómetro o micrón ( $\mu\text{m}$ ) corresponde a la milésima parte de un milímetro.

La Figura 15.4 muestra datos de abundancia y biomasa de un sublitoral arenoso típico, donde los animales más pequeños, la microfauna, domina en el número de especies, pero la macrofauna domina en lo que se refiere a la biomasa. Las proporciones reales encontradas dependen del tipo de sedimento, por ejemplo, la microfauna es muy común en arena fina, pero más escasa en el fango, donde dominan la macrofauna y la meiofauna. Acerca de las especies encontradas, una playa de arena típica puede contener 20-40 especies que corresponden a la macrofauna y 200-300 especies de la meiofauna, y respecto de la microfauna, nadie todavía ha estimado el número de especies posibles de encontrar; esto último es derivado en parte al hecho que aún existen importantes problemas taxonómicos con los organismos de la meiofauna y microfauna y regularmente se están describiéndose nuevas especies en estos grupos. En términos generales, la estructura biótica del bentos se conoce mucho mejor en los ambientes de playas e intermareales, puesto que para acceder a ellos no se requiere operar una embarcación e instrumentos de recolección remotos, como ocurre en los ambientes submareales.

El número de especies de la macrofauna submareal, en una representación típica, es mucho más alta que en una muestra de tamaño equivalente, pero obtenida del intermareal. En Chile central, por ejemplo, en un estudio que considere unos 10 contenidos de draga (de 0,1 m<sup>2</sup>), se pueden recolectar alrededor de 60-70 especies, contra las 20-40 referidas previamente como la abundancia característica de especies en el intermareal de Chile. Respecto de la abundancia específica de la meiofauna y microfauna del submareal, no existe aún mucha información disponible para nuestro país.

## 2. El bentos marino y su entorno ambiental

Se sabe que la plataforma continental, exhibe una mayor variabilidad en sus condiciones medioambientales que la zona epipelágica del océano abierto o del mar profundo. Quizás el factor físico más importante que impacta a las comunidades que viven asociadas al fondo del mar, es la turbulencia o acción de las olas<sup>4</sup>. En estas aguas someras, la interacción de olas, corrientes y los afloramientos de aguas costeras actúan induciendo turbulencia y esta turbulencia evita que las aguas costeras estén térmicamente estratificadas, excepto por breves periodos en las zonas templadas. Como resultado, los nutrientes raramente están limitados o confinados al fondo, por lo que la productividad es generalmente más alta en aguas costeras someras, en parte también debido a la abundancia de nutrientes proveniente del escurrimiento del continente a través de los ríos y del reciclamiento de nutrientes. Esta alta productividad es en consecuencia, la encargada de mantener densas poblaciones de zooplancton y de organismos bentónicos.

La acción de las olas es un factor importante en la plataforma continental o zona nerítica. Olas de periodo largo y provocadas por tormentas tienen un efecto que puede extenderse hasta el fondo en estas aguas someras. En los fondos blandos, el paso de estas olas puede causar grandes movimientos de agua en el fondo afectando la estabilidad del substrato. Las partículas del substrato pueden moverse y resuspenderse, lo que tiene un profundo efecto en los animales de la infauna que habitan el sedimento. También la acción de las olas determina el tipo de partículas presentes, así la acción de olas grandes removerá las partículas finas, las que quedan en suspensión, dejando en el fondo principalmente la arena; por consiguiente, los sedimentos fangosos se presentan solamente en áreas donde la actividad de las olas es baja o donde el sedimento está a suficiente profundidad para que sea afectado por la acción de estas ondas.

La salinidad en esta región es más variable que en el océano abierto o en el mar profundo, sin embargo y con la excepción de regiones donde desembocan grandes ríos que descargan grandes cantidades de agua dulce, la salinidad no cambia lo suficiente como para que tenga un significado ecológico claro. La temperatura también es más variable en aguas costeras y presenta cambios estacionales en la zona templada. Estos cambios de temperatura pueden ser utilizados por los organismos como señales

<sup>4</sup> Ver capítulos 9 "Ondas y mareas" y 10 "Masas de agua y circulación marina"

para activar o concluir actividades de su ciclo vital, como la reproducción. Respecto de la penetración de la luz, en estas turbulentas aguas esta es menor que en las áreas del océano abierto; la combinación de grandes cantidades de restos, provenientes tanto del continente como de la descomposición de las algas marinas, más las altas densidades de plancton debido a nutrientes abundantes, reduce la penetración de la luz desde 10 a 20 m en aguas más oceánicas, a solo unos pocos metros en esta región.

El suministro de alimento es abundante en esta zona más costera, en parte debido a la alta productividad planctónica, pero también debido a la producción de algas y pastos marinos y además, aunque en menor grado, al escurrimiento de alimento desde la tierra. Resulta interesante destacar que ésta es una de las pocas áreas del mar dónde las plantas macroscópicas tienen alguna importancia en la producción. Puesto que en el sublitoral existen relativamente pocos animales pastoreadores de gran tamaño, las grandes plantas presentes en esta zona pueden pasar en forma más directa desde el litoral costero al mar. Sin embargo, el mayor uso de algas y pastos marinos como alimento solo va a ocurrir después de que estas hayan sido descompuestas, ya sea mediante procesos de descomposición mecánicos o biológicos, a partículas de detrito.

Los fondos blandos del sublitoral en general carecen de gran diversidad topográfica, por tanto apreciables extensiones de él se extienden monótonamente a través de largas distancias con sólo pequeñas modificaciones tales como ondulaciones en el sedimento ("ripple marks"), tubos de gusanos, concentraciones fecales, etc. Al no existir grandes relieves topográficos, la única diferencia clara entre un lugar a otro es el tamaño de los granos del sedimento y su composición. La carencia de un relieve topográfico mayor en las áreas de la infauna (áreas con sustratos blandos) significa para los animales menos hábitats que ocupar y menos maneras potenciales para vivir. El número de especies de la infauna generalmente es menor que el de la epifauna, porque hay menos nichos disponibles. Los animales infaunales más abundantes son los que se alimentan de depósitos o depositívoros, que ingieren el abundante detrito que cae de las capas superficiales del mar, o los que se nutren con partículas en suspensión o suspensívoros, que filtran del agua circundante el abundante plancton o las partículas de detrito suspendidas. Un número menor de especies son depredadoras, principalmente gusanos, crustáceos, moluscos y equinodermos y por otro lado, los peces bentónicos (o demersales) o asociados al fondo marino son predominantemente carnívoros. En el caso de los sustratos submareales duros, la situación es la opuesta ya que pueden tener un relieve considerable, lo que determina la presencia potencial de muchos diversos hábitats.

Se acostumbra a dividir la plataforma continental submareal en cuatro hábitats mayores que son topográficamente diferentes. Estas son i) los ambientes sedimentarios sin algas o pastos (la gran mayoría y objeto de esta reseña), ii) sustratos duros dominados por formas incrustantes animales y vegetales, iii) áreas con algas marinas abundantes como bosques y iv) áreas con pastos marinos.

### 3. Factores ambientales

La variable más importante en el ambiente bentónico de fondos blandos es, sin lugar a dudas, el tamaño del grano del sedimento. En una playa arenosa típica las partículas más grandes se distribuyen en la parte superior de la playa y los sedimentos más finos hacia la línea de agua. El sedimento grueso se dispone en la parte alta de la playa, puesto que cuando las olas rompen en la playa las partículas más pesadas del sedimento son las primeras en ser expelidas. Las partículas más finas permanecen en suspensión durante un tiempo más largo y son transportadas mar adentro por la resaca de las olas<sup>5</sup>. En el ambiente submareal las olas son importantes en distribuir los sedimentos hasta profundidades de 100 m, pero en el submareal las influencias dominantes en el transporte del sedimento son las corrientes. El tipo de depósito encontrado depende de muchos factores, incluyendo la velocidad de la corriente, la rugosidad de las partículas del sedimento, y el lapso de tiempo con condiciones adecuadas para sedimentar.

---

<sup>5</sup> Ver Capítulo 7 "Morfología del fondo oceánico y características de la línea de costa"

En la Figura 15. 5 se muestran las relaciones entre los factores más importantes que influyen en la movilidad de las partículas del sedimento. Un hecho curioso es que las partículas de 0,18 mm de diámetro sean las más fáciles de mover. Las partículas más gruesas que estas son difíciles de levantar y transportar, puesto que ellas son más densas, mientras que las partículas más finas que 0,18 mm se empaquetan en el fondo en una superficie lisa de donde son difíciles de resuspender. De esta manera, si un sedimento está mayoritariamente compuesto de partículas de alrededor de 0,18 mm puede esperarse que sea el más estable de todos, puesto que dónde se presentan estos sedimentos la acción de olas y corrientes debe ser mínima. Resulta entonces evidente que el tamaño del grano de sedimento, expresado como el diámetro promedio de las partículas, es una variable clave a medir para determinar la estabilidad de la superficie del fondo marino.

En general, los sedimentos gruesos del intermareal se secan rápidamente y retienen poca agua y materia orgánica, y por consiguiente, no es el mejor hábitat o ambiente para soportar la vida. Por otro lado, sedimentos finos como el fango, que tiene los granos muy empaquetados, evitan la presencia de fauna intersticial y presentan escasa circulación del agua circundante, la que además es muy pobre en nutrientes y a menudo con un muy bajo contenido de oxígeno. Sin embargo, y puesto que es aquí en donde se presentan el mayor contenido de materia orgánica, es en este tipo de sedimentos en donde se encuentran las más altas abundancias de organismos, a pesar de que también en las arenas medias y finas se presenta, en general, un abundante contenido de organismos de la meiofauna y macrofauna. La Tabla 15. 2 muestra los tipos de sedimento basados en el diámetro promedio de la partícula.

#### 4. El grano del sedimento

Los sedimentos del fondo marino, nunca están conformados con un tipo homogéneo de partículas y por consiguiente en una muestra del piso marino la regla es la presencia de una mezcla de tamaños de grano. El grado de mezcla de los diferentes tipos puede representarse por un coeficiente de selección. Sedimentos bien seleccionados, es decir aquellos que tienden a ser más homogéneos, son típicos de áreas con alta actividad de olas y corrientes (áreas de alta energía), mientras que sedimentos con una pobre selección, es decir que son heterogéneos, son típicos de lugares con una baja actividad de olas y corrientes (áreas de baja energía).

En el fondo marino, el tamaño del grano del sedimento y la selección pueden variar dentro de unos pocos centímetros. La fracción limo-arcilla normalmente se separa de la arena mediante el uso de un cedazo de 0,062 mm, y diferentes métodos se utilizan para analizar las arenas (partículas mayores que 0,062 mm) y limos y arcillas (partículas menores que 0,062 mm). Las arenas se secan y se tamizan o ciernen a través de cedazos que normalmente siguen una escala geométrica decreciente. La columna de la izquierda de la Tabla 15.2 muestra la trama de los cedazos (en milímetros) más utilizados. Por convención éstos se expresan en escala phi ( $\Phi$ ), donde  $\Phi = -\log_2$  del tamaño de la partícula en mm. El sedimento más fino que 0,062 mm, se analiza usando un método basado en las tasas de sedimentación en cilindros que contienen el agua mantenida a una temperatura constante (método de la pipeta) o utilizando un contador electrónico de partículas.

La Figura 15. 6 muestra datos típicos, obtenidos al tamizar una muestra de arena en una serie de tamices. Las cantidades de sedimento obtenidas en cada uno de los cedazos se expresan primero (Fig. 15. 6 a) como porcentaje del peso seco de cada fracción, en relación al peso total del sedimento contenido en la muestra. Estos valores, como porcentajes acumulativos, se utilizan para trazar un gráfico, que en el caso de que los datos se aproximen a una distribución normal generarán una curva en forma de S (Fig. 15.6 b). A partir de este gráfico se obtiene la mediana del diámetro de la partícula, que corresponde al punto del 50%. Para calcular el coeficiente de selección es preferible transformar esta curva en una línea recta trazándola en una escala de probabilidades (Fig. 15.6 c). La media es igual  $M_\Phi = \Phi_{16} + \Phi_{84} / 2$  y un índice sencillo para calcular la selección es:  $\sigma = \Phi_{84} - \Phi_{16} / 2$ . Los valores  $\Phi_{16}$  y  $\Phi_{84}$  se obtienen

al interceptar el 16 y 84% de la ordenada sobre la recta de la última figura y su proyección sobre la abscisa en escala  $\Phi$ . Las clases de selección producidas por este índice son:

$< 0,35\Phi$	= muy bien seleccionado
$0,35 - 0,50\Phi$	= bien seleccionado
$0,50 - 0,71\Phi$	= moderadamente bien seleccionado
$0,71 - 1,00\Phi$	= moderadamente seleccionado
$1,00 - 2,00\Phi$	= pobremente seleccionado
$2,00 - 4,00\Phi$	= muy pobremente seleccionado
$> 4,00\Phi$	= extremadamente mal seleccionado.

Aunque el tamaño de grano y la selección sean probablemente las dos variables más importantes que pueden medirse en muestras de sedimento, otras propiedades biológicamente importantes incluyen la porosidad y permeabilidad, que son particularmente pertinentes para los estudios de la meiofauna. La porosidad mide la cantidad de espacio de poro disponible (espacio entre granos de sedimento) y la permeabilidad, la proporción de agua que filtra o pasa a través del sedimento; mientras que la acción de las olas y la velocidad de la corriente son las variables más importantes en relación con la distribución del tamaño de grano y de los coeficientes de selección en los sedimentos costeros. En estos ambientes costeros el contenido orgánico del sedimento aumenta típicamente con la fineza del depósito, ya que las partículas de materia orgánica que decantan hacia el fondo se comportan de acuerdo a como lo hacen las partículas del sedimento.

## 5. La materia orgánica

La materia orgánica en los sedimentos (excluyendo la fauna), deriva principalmente de la sedimentación desde la columna de agua suprayacente. En áreas costeras sobre la plataforma continental, donde la producción del plancton es más alta, la carga orgánica de los sedimentos es máxima. El contenido de materia orgánica<sup>6</sup> se mide normalmente como carbono o nitrógeno orgánico, y para ello se utiliza en forma muy difundida la proporción de C/N presente en el lugar de interés. En algunos sedimentos, sin embargo, la medida del contenido de carbono orgánico puede dar una impresión falsa de la productividad potencial, puesto que no todo el carbono presente puede ser utilizado directamente por las bacterias en la producción de nueva materia orgánica. Para superar este problema, se utiliza una técnica que permite estimar la materia orgánica que solo se presenta como proteína.

Cuando la materia orgánica llega a la superficie del sedimento, normalmente ya ha sido desdoblada por la acción bacteriana. En el ambiente marino, así como en el terrestre, operan los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo, y la productividad primaria está limitada por la disponibilidad de nitrógeno en lugar de fósforo, razón por la cual el ciclo de nitrógeno es muy importante. De importancia particular en los sedimentos marinos, sin embargo, es el ciclo del azufre. En las playas arenosas de poco drenaje y en casi todos los sedimentos fangosos es común la presencia de una capa negra de sedimento reducido que presenta un olor a huevos podridos<sup>7</sup>. Las proteínas de plantas y animales muertos son desdobladas en sus aminoácidos y enseguida transformadas a sulfatos y sulfuros. La reducción del sulfato-sulfuro es la reacción más importante en la química de los sedimentos, puesto que pH y el potencial redox (Eh) del sedimento son determinados por las bacterias responsables de la reducción del sulfato y por que a partir de esta reacción se produce el sulfuro de hidrógeno.

<sup>6</sup> El término orgánico u orgánica se utiliza para indicar que estos átomos se encuentran formando parte de una molécula que tiene su origen o son una consecuencia de una actividad biológica.

<sup>7</sup> Este olor es característico de la presencia de sulfuro de hidrógeno (o  $H_2S$ )

Si se examina detalladamente un perfil del sedimento, se observará la presencia de una capa café oxigenada que cambia a una capa gris inmediatamente sobre la capa negra del sulfuro. Esta capa gris marca la transición entre condiciones oxigenadas y anóxicas, o también denominadas como oxidadas y reducidas. El grado de oxigenación y reducción se mide por el potencial redox (Eh) del sedimento. En sedimentos oxigenados los valores de Eh pueden llegar hasta +400 mV; y bajar hasta -200mV en sedimentos fuertemente reducidos. La figura 15. 7 a muestra perfiles del potencial redox típicos para arena media y arena fina. La capa de cambio rápido del potencial redox con la profundidad corresponde a la capa gris. Esta se ha llamado capa de discontinuidad del potencial redox (DPR), y es un factor medioambiental importante a medir en los sedimentos. En sedimentos finos (Fig. 15.7 b), la capa de DPR queda más cerca a la superficie, que es donde el sedimento es más grueso. Puesto que los iones sulfuro son tóxicos a casi todas las especies aeróbicas, la capa de DPR marca para muchas especies, un importante límite inferior a la distribución en profundidad. Sin embargo y aunque la capa de DPR indica una barrera ecológica eficaz para la mayoría de las especies, no todos los organismos están ausentes en las capas negras de playas de arena, así por ejemplo, se ha encontrado un grupo entero de organismos especializados de la meiofauna (el thiobios), que habita exclusivamente en este ambiente. Existen otras variables ambientales también muy importantes de considerar, entre ellas la temperatura, la salinidad y el oxígeno.

En los sedimentos intermareales y submareales, donde la luz es abundante, se realiza un considerable aporte a la producción primaria "in situ". Probablemente el método más común para estimar este aporte corresponde a estimaciones de los pigmentos, particularmente de la clorofila<sup>8</sup>; aunque también la producción primaria ha sido frecuentemente medida usando una versión modificada del método del <sup>14</sup>C (carbono 14), que comúnmente se utiliza en estudios del fitoplancton. En estudios de producción y de flujo de energía se ha encontrado que la producción primaria del sedimento puede ser una fuente muy importante de alimento para el bentos; existen, sin embargo, relativamente pocos estudios que se han referido a este importante tema.

## 6. El estudio del macrobentos

Desde los esfuerzos pioneros de *Johannes Petersen*<sup>9</sup> hasta nuestros días, un método común para muestrear los organismos de los sedimentos blandos de la plataforma continental, ha consistido en el uso de una draga para recolectar el sedimento que contiene a los organismos. Para este fin se han diseñado y utilizado una gran variedad de este tipo de instrumentos, y cada uno de ellos con sus correspondientes ventajas y desventajas, en relación a estudios de esta naturaleza (Figs. 15. 8 y 15.9). La mayoría tiene la ventaja de ser cuantitativo; es decir, toman una muestra de un área conocida del fondo, y del contenido de estas muestras de draga se recuperan los animales mediante el uso de cedazos o tamices. Aunque este muestreo es cuantitativo y entrega una buena indicación de los tipos de organismos presentes y de su abundancia relativa, es un método remoto, es decir, el investigador realmente nunca ve directamente a la comunidad biológica; y tampoco es posible manipular experimentalmente la comunidad, aunque en forma alternativa se ha utilizado buceo autónomo, que permite investigar una comunidad de primera mano y emprender eventuales experimentos.

Corrientemente se utilizan dragas a profundidades mayores a 20-30 m, donde el buceo ya no es tan seguro. A profundidades más someras y cuando es posible, el buceo autónomo aparece bastante más práctico y productivo, aún cuando esta modalidad de trabajo presenta algunos problemas cuando se requiere muestrear y analizar la epifauna e infauna que habita sedimentos superficiales finos. Otras fuen-

<sup>8</sup> Para obtener mediciones de clorofila en el agua de mar se utiliza un sensor de fluorometría que mide la presencia de este pigmento mediante técnicas de fluorescencia. Los niveles de clorofila-a se utilizan como indicadores del estado trófico de las aguas.

<sup>9</sup> Investigador danés que inició los estudios de las comunidades bentónicas y utilizó una draga («draga de Petersen») la que entre 1910 y 1912, empleó para estudiar el bentos del Mar Báltico. Este instrumento fue de inmediato utilizado por muchos biólogos marinos, contribuyendo a modificar significativamente los conceptos básicos que en esa época se tenían sobre las comunidades biológicas bentónicas.

tes para recolectar información del bentos, incluyen cámaras remotas, sistemas del video y "side-scanners". El último es capaz de registrar, con mucho detalle, información de pequeña escala de la topografía del fondo.

En los primeros estudios de la fauna bentónica, la biodiversidad era el interés central y se preferían muestras grandes que dieran cuenta de la más amplia variedad posible de organismos. Las rastras triangulares eran y todavía son herramientas muy eficaces para obtener muestras cualitativas; sin embargo, en los estudios de la fauna del mar profundo, donde obtener una muestra puede tomar mucho tiempo debido a la gran cantidad de tiempo necesario para bajar y subir el instrumento, en la actualidad es muy utilizada una forma modificada de rastra triangular ("anchor-dredge") (Fig. 15.8). Esta tiene una placa basal que controla la profundidad de penetración del borde cortante y la bolsa tiene varios metros de largo, mientras que la utilizada en muestras más superficiales tiene un metro.

Cuando la atención se dirigió a estudios cuantitativos, a principios del siglo XX, se empezó a emplear profusamente dragados bentónicos realizados sobre un área conocida, normalmente 0,1 m<sup>2</sup>. Los instrumentos más utilizados al respecto han sido la draga de *van Veen* (Fig. 15.8 b,c) y la de *Petersen* (Fig. 15.9 a,e). Los últimos años un nuevo dispositivo, el "box-corer", ha ganado lugar. Los problemas con las dragas tradicionales, tipo Van Veen, es que la mordedura es a menudo asimétrica y que la profundidad de penetración varía grandemente con el tipo del sedimento. El "box-corer" toma una muestra rectangular a una profundidad principalmente determinada por la cantidad de peso adosado a él. Está provisto de un brazo de balance que cuando el "corer" es gatillado se activa un cierre por debajo y evita que la muestra se derrame (Fig. 15.9c,d). Ahora se usan ampliamente "box-corers" tanto en mar profundo y el agua poco profunda, tanto para los estudios biológicos como geológicos.

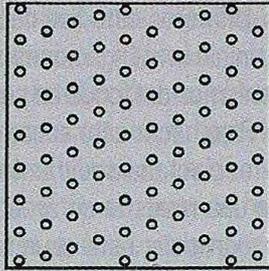
No fue hasta mediados del siglo XX, que se prestó atención al muestreo cuantitativo de la meiofauna y microfauna. La abundancia de la meiofauna y microfauna normalmente es en torno a dos órdenes de magnitud mayores que los de la macrofauna<sup>10</sup>. Claramente se necesitan entonces técnicas de muestreo especiales para estos componentes de la fauna. Muestras obtenidas de dragas de 0,1 m<sup>2</sup> requieren mucho tiempo para ser analizadas, por consiguiente se recolectan muestras mucho más pequeñas utilizándose un "corer" o sacatestigos. El tamaño del "corer" depende de la fauna a analizar y del patrón o modelo de dispersión espacial de los animales en el sustrato, y no existe ninguna regla general para determinar el tamaño ideal, sin embargo cabe señalar que el uso de un "corer" de 7 cm de diámetro es una práctica bastante extendida y aceptada. El muestreo de la fauna submareal puede hacerse tomando submuestras desde una draga, pero en general esta técnica no se recomienda porque el sedimento se perturba considerablemente al cerrarse las dragas, y puesto que el grueso de la meiofauna y microfauna habitan los primeros centímetros del sedimento, muchos especímenes pueden perderse. Sin embargo pueden utilizarse los "box-corer" ya que ellos no inducen una perturbación de la misma magnitud que las de las dragas. Si es posible es mejor tomar "corers" por medio de buzos, pero incluso aquí los problemas pueden ser severos ya que en sedimentos finos fangosos (qué es lo común) el buzo debe tener mucho cuidado para no resuspender la capas superficiales del sedimento. Por la misma razón se ha encontrado que los "corers" con mucho peso son bastante ineficaces, ya que la presión en el agua del sacatestigos al acercarse al fondo remueve o suelta una buena parte de la meiofauna antes de que el "corer" impacte el sedimento.

Los tamaños de muestra arriba indicados, son compromisos prácticos que involucran a la precisión estadística, la facilidad de manipulación de un instrumento pesado a bordo de un barco moviéndose y el tiempo requerido para el procesamiento de cantidades grandes de sedimento, en especial la separación de los organismos del sedimento o "sorting". Sin embargo, debe recordarse que un mismo y único tamaño de muestra no es el apropiado para todos los estudios ecológicos cuantitativos. Simplemente porque una draga esté disponible, no implica que muestras de 0,1 m<sup>2</sup> sean el tamaño muestral correcto para la comunidad o especie bajo el estudio. En general un número grande de muestras pequeñas es preferible a un número pequeño de muestras grandes, puesto que con el mismo esfuerzo se puede cubrir una mayor

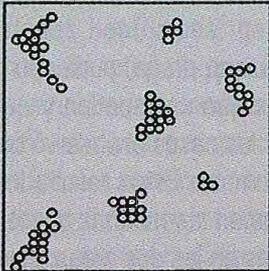
<sup>10</sup> Dos órdenes de magnitud significa que por cada 10 unidades de uno, el otro componente presentará valores en torno a 1000.

**Cuadro 15.1.** *Los organismos al interior de una comunidad se presentan agrupados de diversas maneras:*

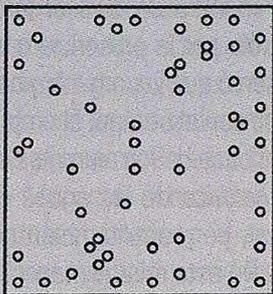
*Distribución uniforme: Los individuos se encuentran distribuidos de manera que se maximiza el espacio presente entre un individuo y otro.*



*Distribución agregada o en parches: Los individuos se encuentran distribuidos en pequeños grupos o agregaciones.*



*Distribución aleatoria o al azar: La posición de un individuo al interior de la comunidad no tiene ninguna relación con la posición de cualquiera de los otros.*



variedad de hábitats y aumenta el número de grados de libertad para las pruebas estadísticas lo que reduce la varianza del error. Sin embargo, si el tamaño de la muestra llega a ser demasiado pequeño, entonces el efecto borde del muestreador llega a ser importante. Así por lo tanto, el tamaño de la muestra es un compromiso entre todos estos factores.

De igual manera, el número de muestras a ser tomado forma parte también de los factores a ser considerados en este compromiso. Si se requiere una estimación de cuántas especies existen en un área dada y cuántas muestras se necesitan recolectar, una alternativa es la curva de área-especies. La figura 15.10 muestra una curva de área-especies obtenida agrupando las muestras sucesivas y determinando el número de especies en la muestra agrupada. En ella se pone en evidencia que con sólo dos muestras el número de especies variará de 15 a 25 y que la media de cinco pares de muestras sólo da un estimado del 60% del número total de especies. Siete muestras de draga, sin embargo, recolectan entre 29 y 34 especies y representan 90% del número total de especies en el área. El número real de muestras a recolectar será siempre un compromiso entre la mejor representación posible de las especies y el tiempo tomado en obtener y procesar las muestras.

También se ha señalado, que la estrategia de muestreo será dictada a menudo por los modelos o patrones de dispersión espacial de la fauna (Cuadro

15.1). Con repetidas muestras de un mismo lugar, un método simple de evaluar el modelo de dispersión de una especie es trazar la proporción  $\text{varianza} : \text{media}$ . Los valores menores que 1 indican una distribución uniforme o regular y puede encontrarse en algunas especies territoriales. Los valores de alrededor de 1 indican un modelo aleatorio que parece ser común en las especies del mar profundo. Valores mayores que 1 indican distribuciones contagiosas o agregadas y son los modelos más frecuentes encontrados en las especies del bentos marino. La mención de la escala utilizada en estudios de comunidades de mar profundo es importante ya que dependiendo del tamaño de la unidad muestral, estas comunidades pueden presentar modelos de distribución diferentes, y por consiguiente estas deben investigarse idealmente utilizando tamaños muestrales diferentes (esta situación desafortunadamente no es la común puesto que normalmente se está limitado por el instrumento disponible). Muestras cuantitativas del mar profundo con un "box-corer" grande (0,25 m<sup>2</sup>) muestra modelos aleatorios, pero puede haber modelos de agregación en una escala mayor, puesto que es escasamente probable que el alimento sea desigual o en parches en el mar profundo.

## 7. Las asociaciones faunísticas del macrobentos

Cuatro grupos de organismos dominan en los fondos sublitorales blandos: la Clase Polychaeta (gusanos poliquetos), el Subphylum Crustacea (crustáceos), el Phylum Echinodermata (equinodermos) y el Phylum Mollusca (moluscos). Los poliquetos son los más abundantes y están representados por numerosas especies constructoras de tubos y excavadoras. Los crustáceos dominantes son los anfípodos,

los ostrácodos, isópodos, tanaidáceos, mysidáceos y decápodos pequeños, que habitan principalmente la superficie de la arena y del fango. Los moluscos están representados por varias especies de bivalvos excavadores y algunos gastrópodos que viven en la superficie. Los equinodermos incluyen a ofiuros, estrellas de mar y holoturias o pepinos de mar.

La infauna bentónica sublitoral, fue el sujeto de los primeros estudios cuantitativos en ecología marina, cuando a principios del siglo XX el danés *Petersen*, inició investigaciones sobre el bentos de los mares de Dinamarca. Su interés era evaluar el papel de organismos del fondo en sostener poblaciones de peces de los cuales dependía la industria pesquera danesa. Para hacer esto sobre una base cuantitativa, él utilizó una draga, llamada después draga Petersen, que recolectaba sedimento del fondo de un área definida, generalmente 0,1 m<sup>2</sup>. Puesto que se contaba con una muestra de área de fondo conocida, él podía evaluar el número de organismos en las muestras y extrapolar esta abundancia al área de fondo entera. De esta manera, se tenía una estimación de la cantidad de alimento disponible para los peces y se podía estimar la biomasa que podía sostener.

*Petersen* estudió varios años muestras obtenidas con su draga, pudiendo observar que extensas áreas del fondo estaban ocupadas por grupos de especies que se repetían y que otras áreas estaban habitadas por asociaciones de especies diferentes. En todos los casos él observó que relativamente pocas especies constituían la mayoría de los individuos y de la biomasa. Estos resultados contrastaban con las muestras no cuantitativas tomadas con rastras recolectadas en las mismas aguas. En el último caso, las listas con las especies de la fauna tendían a ser casi idénticas en las dos áreas. El valor del estudio cuantitativo consistía en que, por primera vez, se mostraba una manera de evaluar las diferencias entre las comunidades, sobre la base de la abundancia relativa y no sólo por la presencia o ausencia de especies. *Petersen*, al evaluar durante años muestras cuantitativas, observó que los organismos dominantes de áreas diferentes, permanecían relativamente constantes y uniformes con el tiempo. Él propuso, entonces definir a estas asociaciones como comunidades y las nombró sobre la base de los animales dominantes. Por ejemplo, determinó la presencia de la comunidad de *Macoma balthica* de las aguas danesas interiores, en profundidades de 8-10 m, que era dominada por *M. balthica*, pero que también se caracterizaba por la presencia de *Arenicola marina*, *Mya arenaria* y *Cardium edule*. De esta misma manera, nombró y caracterizó una serie de comunidades del sublitoral presentes en aguas escandinavas (Fig. 15.11).

Después de *Petersen*, varios autores empezaron a investigar el bentos de otras áreas de aguas someras alrededor del mundo. Lideraba estos intentos el danés *Gunnar Thorson*<sup>11</sup>, quién en 1955 descubrió que las comunidades de organismos encontradas por *Petersen*, también se encontraban alrededor del mundo en hábitat similares y particularmente en las aguas de la zona templada. El concepto de comunidades de fondo (bentónicas) paralelas surgió de este descubrimiento. En este concepto ecológico se indica que sedimentos similares, del mismo tipo y a las mismas profundidades alrededor del mundo, contienen comunidades similares. Aunque las especies no son exactamente las mismas, son muy similares desde un punto de vista ecológico y taxonómico. Trabajo adicional de *Thorson* en aguas tropicales reveló, sin embargo, que este concepto no se extendía a tales áreas, por lo menos no de la misma manera. No obstante se ha señalado, que parece bien establecido que ciertos grupos recurrentes ocupan los mismos tipos de substrato sobre grandes áreas del océano mundial. Esto sugiere que las tales asociaciones no son aleatorias, sino que representan sistemas realmente interactuantes, en las cuales alguna combinación de factores asegura la persistencia de la comunidad.

## 8. Patrón y estructura de la comunidad macrobentónica

Puesto que en los estudios de *Petersen*, no todas las muestras exhibían las mismas especies o las mismas abundancias relativas y como también su contenido variaba con la estación, este investiga-

<sup>11</sup> Científico danés (1906 – 1971) que continuó los estudios iniciados por *Petersen* y cuyas completas publicaciones sobre las formas larvales de los invertebrados marinos no solo se circunscribieron a su descripción, sino que también enfocaron aspectos ecológicos, creando una nueva visión del componente planctónico del mar. Fue además el fundador y primer director del Laboratorio de Biología Marina de la Universidad de Copenhagen.

dor caracterizó sus comunidades principalmente sobre una base estadística, que implicó el examen de un gran número de muestras. En la actualidad se ha comprobado, en las comunidades analizadas por ese investigador, la existencia de un mosaico (en parches) de organismos el que no solo se presenta en el espacio, sino que también en el tiempo. Hoy se conoce fehacientemente que la mayoría de los organismos marinos tienen distribuciones espaciales en parches, o sea, que la presencia de especies muy agregadas en el fondo marino es lo más común. El origen de este tipo de distribución, así como de los diferentes patrones de distribución, es el resultado de la interrelación de variados factores físicos e interacciones de los organismos, como también de ciertos ciclos temporales, que pueden ocurrir en un día, en una estación, sobre una base anual o sobre un lapso de varios años. Un factor que complica aún más la comprensión de estos fenómenos, es que la variabilidad en las asociaciones de organismos bentónicos no solo ocurre en una escala horizontal, sino que también en una escala vertical, puesto que muchos de los habitantes de la infauna excavan a diferentes profundidades en el sustrato.

En las comunidades bentónicas, generalmente se presentan cientos de organismos de la macrofauna (>0,5 mm en tamaño), lo que dificulta el trabajo con especies individuales en cualquier intento por entender las variadas relaciones ecológicas. Aunque, como lo ha hecho *Woodin*<sup>12</sup>, los organismos pueden ser clasificados en un número limitado de categorías ecológicas. Se pueden utilizar entonces estos grupos funcionales para comparar los conjuntos de especies e intentar llegar a generalizaciones en vista a conocer como operan las comunidades. Un grupo funcional incluye a todas las especies de diferentes taxa animales que usan y afectan el medio ambiente de una manera similar. Alternativamente, los organismos presentes en el bentos se pueden clasificar en especies desestabilizadoras y estabilizadoras del sedimento. Las especies desestabilizadoras o bioperturbadoras, incluyen tanto a organismos móviles y sedentarios cuyas actividades, ya sea movimiento en el caso de los móviles o actividades biológicas en el caso de los sedentarios, causan que el sedimento se mueva, se resuspenda, se erosione o cambie. Los ejemplos de este tipo de organismos son las almejas depositóricas móviles, como *Nucula*, *Yoldia*, y *Macoma*, estudiadas por Rhoads y Young y la holoturia depositórica sedentaria *Molpadia oolitica* que desestabilizaban el sedimento a través de su alimentación y defecación<sup>13</sup> (Fig. 15.12). Los estabilizadores del sedimento incluyen varios pastos marinos cuyas raíces compactan los sedimentos y cuyas partes superiores cambian el régimen hidrográfico local. También incluyen a numerosos invertebrados constructores de tubos, que cuando están en altas densidades forman como una maraña o áreas en las cuales el sedimento es estable. Ejemplos de tubícolas que estabilizan los sedimentos incluyen los crustáceos anfípodos, gusanos forónidos y poliquetos (Fig. 15.13). Esta clasificación en estabilizadores y desestabilizadores del sedimento, es un avance respecto a una clasificación anterior de *Woodin*, que data de 1976, que consideraba la existencia de depositóricas excavadoras, constructores de tubos y suspensívoros.

La clasificación trófica más tradicional podría ser otra división funcional, la que consiste en diferenciar entre herbívoros, omnívoros y carnívoros. Aunque parece fácil clasificar la mayoría de los organismos de la infauna en tales divisiones funcionales, existen especies que son intermedias. Por ejemplo, los poliquetos maldánidos son constructores de tubos, pero también son depositóricas. Para situar a un organismo en una categoría estabilizadora o desestabilizadora se requiere más información sobre su efecto en el sustrato. También es importante notar que cualquier grupo funcional incluye un número de diferentes taxa de invertebrados y también puede incluir diferentes tipos nutricionales. Por ejemplo, pueden haber excavadores móviles que son depredadores, depositóricas o suspensívoros, y ellos también puede ser divididos en aquéllos que son oportunistas y aquéllos que han alcanzado el equilibrio en las características de su historia de vida. Consecuentemente, la categorización por grupos funcionales puede hacerse de varias maneras y necesariamente no excluye otros ciertos rasgos de la historia de vida del organismo. El único modo trófico de las comunidades sedimentarias abiertas es el macroautotrofia.

<sup>12</sup> *Woodin, S.A.*, ecóloga marina estadounidense, bien conocida por sus contribuciones a las interacciones entre larvas y adultos y a la ecología larval en general. Ver *Journal of Marine Research*, 1996, 34: 25-41.

<sup>13</sup> Estudios realizados por *Rhoads y Young* en 1970 (*Journal of Marine Research*, 28: 150-178).

No existen grandes plantas y cualquier herbívoro en este sistema debe alimentarse de materiales vegetales, ya sea en el plancton (suspensívoros) o microalgas bentónicas (diatomeas) o material que ha sido traído desde afuera como restos (depositívoros o carroñeros).

## 9. Dinámica y estructura de la comunidad

Los cambios en la estructura de la comunidad sedimentaria, se deben a factores físicos o factores biológicos, o alguna combinación de los dos. Los casos más simples involucran el dominio por factores físicos. Por ejemplo, a lo largo de la costa del Pacífico de California, las comunidades bentónicas submareales están divididas en zonas a lo largo de un gradiente de creciente perturbación por las olas que alcanza hasta el fondo<sup>14</sup>. En aguas someras (< 14 m), los sedimentos del fondo se alteran por la acción de las olas, y los habitantes dominantes son varios crustáceos pequeños y móviles. En las zonas más profundas (> 14 m), la fauna es dominada por poliquetos constructores de tubos. Aquí la acción de las olas previene el establecimiento de tubos de los gusanos en agua someras. Dondequiera que la acción de la ola disminuya, la zona de poliquetos era más somera y dondequiera que la acción de la ola era más fuerte, la zona con gusanos se profundizaba.

Una situación más complicada, en la cual interactúan tanto factores biológicos y físicos fue observada en Massachusetts (U.S.A.) en una zona arenosa, área que había sido durante algún tiempo dominada por el caracol *Ilyanassa obsoletus*<sup>15</sup>. Esta comunidad tenía una baja biomasa y bajos números de individuos de organismos asociados, probablemente debido a la perturbación mecánica de los sedimentos por los caracoles. Debido a la baja densidad de animales infaunales, este área arenosa se colonizó en primavera por el anfípodo tubícola *Ampelisca abdita*. *Ampelisca* rápidamente construyó una densa maraña de tubos que excluyó a *Ilyanassa*. La alimentación depositívora selectiva de *Ampelisca* permitió que se acumularan finas partículas de sedimento y también un aumento de la diversidad topográfica conformada por los tubos que cambió el ambiente físico del área. Esto llevó a un cambio en el ambiente biológico y la colonización de las marañas y los sedimentos por una abundancia de poliquetos que favorecen los sedimentos finos. Las marañas de tubos de *Ampelisca*, sin embargo, no son estables, y las tormentas particularmente en invierno, producen una profunda perturbación del fondo. Esto permite el retorno de *Ilyanassa*, y el ciclo puede otra vez volver a empezar.

El papel de los factores biológicos, decisivos en la estructuración de la comunidad es más complejo. Los factores biológicos dominantes que actúan alterando la estructura de la comunidad son la competencia y la predación. Las interacciones competitivas entre los organismos pueden ser directas o indirectas. La competencia directa involucra cualquier contacto entre organismos o la interferencia directa en algún aspecto del ciclo de vida del otro organismo. La competencia indirecta normalmente involucra un organismo interrumpiendo o previniendo el uso del recurso por el otro. Las interacciones directas, incluyendo a menudo aquellas observadas entre los organismos en sustratos duros, como el crecimiento excesivo de uno que excluye a otros organismos, no es tan común en los ambientes sedimentarios. Esto probablemente porque tal actividad involucra tener un sustrato sólido donde asentarse. También puede ser inherente en los organismos coloniales, visiblemente ausente en sustratos sedimentarios. La competencia directa, que involucra actividades agresivas que llevan a la exclusión, ha sido señalada para varios poliquetos y pequeños crustáceos, pero la mayoría de esos estudios se hicieron en condiciones de laboratorio, aunque modelos de distribuciones espaciales regulares encontrados a principios de la década de los 80s sugieren que estos tipos de acciones ocurren en ambientes naturales<sup>16</sup>. Algunas interacciones directas que desplazan a otras especies han sido también encontradas en el caso de un bivalvo móvil *Yoldia limatula*. El movimiento de este animal dentro del sustrato rompe las madrigueras

---

<sup>14</sup> Oliver, J.S. et al., 1979 (Fishery Bulletin, 78: 437-454).

<sup>15</sup> Mills, E.L., 1969 (Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 26: 1415-1428).

<sup>16</sup> Por ejemplo Levin, L.A., 1981 (Journal of Marine Research, 39: 99-117).

de otro bivalvo de hábitos más sedentarios (*Solemya velum*), lo que lleva a su reemplazo<sup>17</sup>. Una situación similar ocurre con una holoturia que al excavar hace lo mismo con bivalvos pequeños<sup>18</sup>.

En comunidades sedimentarias, parecen ser más comunes interacciones indirectas que llevan a cambios en la estructura de la comunidad y en la organización. Estas acciones indirectas normalmente involucran alguna clase de cambio en la condición del sedimento. Los depositívoros excavadores tienden a ser más abundantes en sedimentos blandos fangosos, lugares con una alta concentración de materia orgánica, mientras que en varias áreas en donde abundan los depositívoros excavadores, los suspensívoros son raros o están ausentes. Lo que sucede es que los depositívoros excavan en los primeros centímetros del fondo y generan una capa muy suelta de partículas finas inestables que incluyen a los "pellet" fecales. Esta capa es fácilmente resuspendida por cualquier ligero movimiento del agua y el sedimento resuspendido obstruye las finas estructuras filtradoras de los suspensívoros, haciendo imposible su alimentación. Además, la constante bioperturbación y depositación de las partículas resuspendidas, tiende a enterrar las larvas de los suspensívoros recién establecidas en el fondo, causando su muerte. Esto no afecta a las larvas de los depositívoros, porque ellas excavan en un sustrato más compacto. Esta exclusión de un grupo trófico por modificación del ambiente por otro ha sido denominada amensalismo trófico<sup>19</sup>, como ha sido puesto en evidencia en Buzzard's Bay, Massachusetts, en donde la bioperturbación de los sedimentos por tres almejas depositívoras *Nucula proxima*, *Macoma tenta* y *Yoldia limatula*, efectivamente excluye a los suspensívoros. De esta manera, los depositívoros mantienen sus propias comunidades y excluyen a los suspensívoros. Los suspensívoros parecen ser más abundantes cuando el sustrato es más arenoso, donde la materia orgánica es menor, y donde los depositívoros encuentran menos alimento y es más difícil excavar. En ausencia de depositívoros, los suspensívoros pueden establecerse en el sedimento. Una vez establecidos, ellos también pueden excluir cualquier potencial depositívoro filtrando sus larvas del agua.

Una situación más complicada ocurre en grandes áreas de Cape Cod Bay, Massachusetts, donde una holoturia de gran tamaño, *Molpadia oolitica*, se presenta en altas densidades (2-6 inds.·m<sup>-2</sup>) en fangos de limo-arcilla. Se trata de un depositívoro sedentario que vive en el sustrato verticalmente con la cabeza hacia abajo. Ingiere el sedimento a la profundidad que vive y libera depósitos de materia fecal en la superficie, formando un montón de tierra alrededor de la apertura anal. La bioperturbación del sedimento produce, en la superficie del sustrato con excepción de la vecindad del cono fecal, una capa de sedimento suelta con alto contenido de agua y fácilmente suspendible. Las áreas entre los conos son inestables y por consiguiente excluyen a los suspensívoros, resultando entonces una situación de amensalismo trófico. Por otro lado, las áreas estables de los conos atraen al poliqueto *Euchone incolor*, suspensívoro constructor de tubos y a otros poliquetos tubícolas (Fig. 15.14). Estos tubos, a su vez, ayudan a que se establezca el área del cono fecal y atraiga otros suspensívoros. Es importante notar en este ejemplo que *Molpadia* es un animal relativamente grande. Para efectuar cambios que influyan en otros animales, un animal debe ser lo bastante grande o abundante para cambiar o afectar grandes áreas de sedimento.

Los organismos tubícolas, tienen la habilidad de estabilizar el sustrato con sus tubos (Fig. 15.14) e incluso ejercer influencia en las capas subsuperficiales. Estabilizando el sustrato, ellos previenen la resuspensión de partículas finas y al mismo tiempo, la presencia de los tubos en el sustrato en densidades suficientemente altas, restringe el espacio disponible por los animales excavadores. Los excavadores no pueden excavar a través de los rígidos tubos, y así, los constructores de tubos actúan indirectamente restringiendo a los organismos excavadores. Tal exclusión por interferencia con las actividades normales se denomina interferencia competitiva. Aunque los depositívoros excavadores raramente coexisten con los suspensívoros o con tubícolas y viceversa, es posible encontrar a estos diferentes grupos funcionales en la misma área geográfica, normalmente con límites muy marcados entre ellos. Estos límites usual-

<sup>17</sup> Levinton, J.S., 1977 (In: Coull, B., Ecology of Marine Benthos, U. South Carolina Press, pp: 191-227).

<sup>18</sup> Myers, A.C., 1977 (Journal of Marine Research, 35: 633-647).

<sup>19</sup> Término utilizado por primera vez por D.C. Rhoads & D.K. Young en 1970 (Journal of Marine Research, 28: 150-178).

mente no coinciden con cualquier discontinuidad física y se supone que son el resultado ya sea de la predación o alguna otra perturbación física o biológica, que ha removido a los organismos residentes. Puesto que la mayoría de los animales sedimentarios son solitarios y no se reproducen asexualmente, cualquier parche creado por la perturbación debe ser reocupado por la inmigración de adultos o por el establecimiento de larvas.

La predación es el segundo factor biológico importante que determina la estructura de especies en las comunidades de la infauna. Tanto invertebrados y vertebrados depredadores se alimentan de organismos de la infauna. La actividad depredadora puede ser responsable de limpiar ciertas pequeñas áreas de macrofauna y por lo tanto, crear una perturbación que será seguida por una secuencia de recolonización. Ésta es una manera de cómo se producen las distribuciones en parches en el fondo. Tal despeje de áreas se conoce que es el resultado de actividades alimentarias de ciertos lenguados, rayas, ballenas, etc.

Los sedimentos son sustratos claramente tridimensionales, posibilitando que algunos de los organismos presas utilicen esta tridimensionalidad como refugio de los depredadores. Por ejemplo, si el depredador es incapaz de excavar en el sustrato detrás de su presa y la presa puede excavar profundamente, entonces la profundidad se vuelve un refugio para la presa. Sin embargo, si un depredador puede excavar bajo el sustrato como lo hace la presa, no hay entonces ningún refugio. Es más, el depredador en sus actividades excavadoras puede tener un efecto mucho más amplio sobre los otros miembros de la comunidad infaunal destruyendo o rompiendo los sedimentos circundantes. Así, en un área submareal frente a California del Sur, se ha demostrado que las grandes rayas hacen hoyos en la arena en el proceso de remover las almejas residentes<sup>20</sup>. Estos grandes hoyos tenían la mayor parte de la infauna destruida y había lugares en donde ya estaba tomando lugar el repoblamiento.

Los organismos depredadores, dependiendo de su posición y efecto sobre el sedimento, han sido clasificados por Woodin en 1983 en tres tipos básicos diferentes:

- 1) Los depredadores superficiales están expuestos en la superficie y capturan los organismos en o cerca de la superficie sin romper la estructura del sedimento (Fig. 15.15). Entre ellos están la mayoría de los peces y varios crustáceos (cangrejos), así como también ciertos invertebrados que pueden ser infaunales pero capturan y pueden ingerir a otros adultos, juveniles y larvas de la infauna (Fig. 15.16 a). Un grupo peculiar que necesita ser incluido aquí consiste en los ramoneadores ("browsers") que toman solamente una parte de la presa; un ejemplo sería el pellizcado de sifones de las almejas por varias especies de peces. Existe una interesante relación "caníbal" entre varios suspensívoros y sus propias larvas y ajenas. Estas larvas pueden ser capturadas e ingeridas así como ellas se establecen en el sustrato y son interceptadas por los dispositivos filtradores de los suspensívoros. Un caso especial incluye a aquellos depredadores tales como los poliquetos *Glycera*, que forman madrigueras en el sustrato pero se alimentan principalmente en la superficie, apareciendo de sus madrigueras para capturar las presas.
- 2) Los depredadores excavadores, incluyen a aquellos denominados depredadores "comadreja", los cuales se mueven hacia abajo en el sedimento, a través de tubos o canales proporcionados por presas que habitan a mayores profundidades en el sedimento, y las atacan. Algunos ejemplos de esta categoría corresponden a varios gusanos nemertinos y de algunos gastrópodos que tienen una probóscide larga que puede extenderse hacia abajo en los tubos. Un caso interesante es el de la estrella *Pisaster brevispinus*, la cual se alimenta de almejas que viven enterradas a bastante profundidad. La estrella, de algún modo, siente a las almejas y se desplaza por la superficie, extendiendo sus pies ambulacrales en el sedimento para alcanzar a la almeja y traerla a la superficie.
- 3) Los depredadores excavadores, excavan hoyos u orificios para alcanzar sus presas: como el cangrejo azul *Callinectes sapidus*, el gastrópodo *Buccinum undatum* y las rayas. Estos depredadores tienen, en general, un mayor efecto en organismos infaunales que los depredadores "comadreja", debido a que los primeros también perturban el sedimento.

---

<sup>20</sup> VanBlaricom, G.R., 1982 (Ecological Monographs, 52: 283-305).

Una última categoría incluiría depredadores que excavan a través del sustrato y viven siempre en él. Estos son los depredadores infaunales e incluyen organismos como los gusanos nemertinos y varios poliquetos carnívoros (Fig. 15.16 b).

Diferentes tipos de depredadores, tienen efectos diferentes en su ambiente y crean diversos patrones en las comunidades sedimentarias. En general, los depredadores excavadores tienen probablemente los efectos más amplios y reconocibles porque ellos provocan un cambio del sedimento. La acción de los depredadores superficiales probablemente afecta más las clases de tamaño de las presas, particularmente si existe un refugio profundo para los adultos, haciendo más vulnerables a los juveniles. Los que depredan sifones de bivalvos tendrían más efecto en el crecimiento de la presa. Los efectos de los otros depredadores es difícil de predecir a priori sin el conocimiento de las preferencias de la presa, densidades relativas de depredadores, y otros factores.

Es difícil de determinar el significado de las perturbaciones inducidas por los depredadores de la infauna sobre la estructura de las comunidades de fondos blandos. Esto principalmente porque ha sido difícil diseñar experimentos apropiados que excluyan a los depredadores de áreas del fondo. Recientemente se han diseñado varias jaulas que cuando cubren áreas del fondo, excluyen o incluyen a peces e invertebrados depredadores; estos experimentos han producido mayor número de organismos de la infauna dentro de la jaula que en el exterior (Fig. 15.17). Esto sugiere que la depredación es importante al determinar, al menos, la abundancia de organismos de la infauna presente y quizás también la composición de la especie. Como en estos experimentos es difícil diseñar la manera de excluir a los depredadores, además de que no se puede observar directamente, ha resultado particularmente complejo estimar la importancia de los depredadores de la infauna en la estructuración de la comunidad de bentónica. De hecho, la mayoría de los estudios de los efectos de la depredación en las comunidades sedimentarias se han basado en estudios de depredadores de la epifauna. Estudios sobre el particular han señalado que los depredadores infaunales son a menudo abundantes y que con pocas excepciones son capaces de reducir significativamente las poblaciones presas de la infauna. Además en buena parte de los casos, se ha encontrado que la presa es otro depredador, lo que sugiere que niveles tróficos múltiples pueden ser una característica de estas comunidades del fondo blandos<sup>21</sup>. Otra característica de estos depredadores infaunales es que ellos confinan sus principalmente actividades a las capas más superficiales, afectando a las formas que viven en las capas superiores por sobre aquellas que viven enterradas.

A pesar de los escasos estudios, que cuantifican la habilidad de los depredadores infaunales en reducir la abundancia de las presas, datos de estudios de largo plazo en el Mar de Wadden han demostrado que los nemertinos y los poliquetos depredadores pueden consumir entre el 20 al 50% de la biomasa de presas. Estas cifras también sugieren que la preferencia por estos depredadores infaunales puede ayudar a explicar la falta de un competidor dominante, como ha sido establecido en los experimentos donde los depredadores epifaunales han sido excluidos, pero los depredadores infaunales mantenidos. Quizás la exclusión de los depredadores epifaunales no siempre produce un aumento de las densidades de presas infaunales porque los depredadores infaunales toman el lugar de los depredadores epifaunales excluidos.

Consecuentemente, no existiría ninguna evidencia de que la predación y la competencia afecten la estructura de la comunidad, y tampoco ninguna evidencia de algún competidor dominante en cualquier sistema de fondos blandos. Aunque se ha progresado mucho en entender la organización de las comunidades infaunales en las últimas décadas, falta todavía desarrollar la habilidad de predecir los efectos, ya sea de la competencia o de la predación, y también se carece de conocimiento sobre las tasas de crecimiento, expectativas de vida, naturaleza de la alimentación y dinámica poblacional de los invertebrados de cuerpos blandos dominantes, particularmente depositívoros. Sin estos datos, es todavía demasiado temprano para generar cualquier teoría unificada.

La mayoría de los invertebrados bentónicos de la infauna y epifauna se reclutan a partir de larvas provenientes del plancton. Por consiguiente, un proceso primario que podría producir cambios en la

<sup>21</sup> Ambrose, WG, Jr. 1991. (American Zoologist, 31:849-860).

abundancia de adultos de la infauna y de la estructura de la comunidad, es el reclutamiento. A pesar de lo fundamental de esta relación, existen pocos estudios que analicen el papel del reclutamiento en determinar las abundancias de los adultos y la estructura de la comunidad. Esto probablemente porque es difícil aislar el efecto del reclutamiento, de las variadas fuentes de mortalidad que ocurren después del reclutamiento. Se ha sugerido que el reclutamiento puede tener una influencia en la estructuración de las comunidades adultas cuando uno o más de tres condiciones siguientes prevalecen. Primero, que los organismos reclutantes estén generalmente libres de otras fuentes de mortalidad, como la predación y competencia; segundo, que los organismos reclutantes se establezcan en un número tal que abrumen a los depredadores o sigan el ritmo de la tasa de predación; y finalmente, que las tasas de reclutamiento de todas las especies en la comunidad sean bajas y que ninguno de los organismos reclutándose sean dominantes competitivos. Se puede concluir que el reclutamiento tiene el potencial de influir en estas comunidades sedimentarias, o en cualquier comunidad bentónica, pero la carencia de estudios definitivos solo permite especular acerca de esta posibilidad.

## 10. La distribución vertical y la competencia

La competencia entre los invertebrados bentónicos generalmente se reduce al espacio y al alimento. En fondos blandos submareales, donde las especies dominantes son suspensívoras y depositívoras, la competencia es normalmente por el espacio, ya que el alimento, tanto a la forma de detrito o plancton, es abundante. Los suspensívoros deben tener, obviamente, sus estructuras alimentarias desplegadas y dispuestas en la columna de agua. Es posible, sin embargo, disponer de más suspensívoros en una área dada del fondo, si en vez de colocarse en la superficie, ellos se distribuyan verticalmente en el sustrato con sólo el órgano de alimentación en la superficie (Fig. 15.18). Los depositívoros pueden alimentarse no solamente en la superficie, sino a cualquier nivel en el sustrato que contenga materia orgánica. Tales animales, sin embargo, requieren una conexión con la superficie para obtener oxígeno del agua suprayacente. En forma similar, más depositívoros podrían acomodarse si las diferentes especies se distribuyeran verticalmente en el sustrato, ya que la competencia directa por el espacio se reduciría.

Esta distribución vertical de especies, es un rasgo muy conocido en los fondos blandos y se presenta en fango y arena y en suspensívoros y depositívoros (Fig. 15.19). Experimentos realizados en 1977 mostraron que la remoción de ciertas especies desde los estratos más profundos, produce un aumento en la abundancia de otras especies que ocupaban el mismo nivel de profundidad<sup>22</sup>. Además, en otras experiencias en las cuales se aumentó la densidad de ciertas especies por sobre los niveles naturales, se produjo una rápida emigración de las especies de las áreas de alta densidad. Estos experimentos sugieren que existe competencia por el espacio entre las especies, lo que no solamente resulta en espaciamiento vertical de las especies, sino también en el mantenimiento de ciertas densidades. La competencia por el espacio puede ser también la razón para la ocurrencia de comensalismo entre ciertas especies. La competencia es tan severa que selecciona a los organismos que comparten el espacio. Un ejemplo clásico es la almeja *Cryptomya californica* (Fig. 15.18), la cual vive en las madrigueras del crustáceo *Callinassa californiensis* o del gusano priapúlido *Urechis caupo*.

## 11. Estabilidad y variabilidad de la comunidad macrobentónica

La estructura de la comunidad macrobentónica en ambientes sedimentarios típicos, cambia en el tiempo y produce patrones o parches que se repiten sobre diferentes escalas de espacio y también de tiempo. Algunos ejemplos servirán para documentar los tipos de patrones, explicar cómo ellos podrían haberse producido, y porqué ellos cambian. La mayoría de los casos bien estudiados provienen de la

<sup>22</sup> Peterson, C.H., 1977 (Marine Biology, 43: 343-359).

costa templada del Pacífico de Norteamérica o de la costa templada Atlántica de Norteamérica y de Europa. Estas dos regiones tienen diferencias definidas en la abundancia de la infauna y de los depredadores, siendo la costa Pacífica más densa y en general, con una mayor cantidad comparativa de grandes depredadores que la costa Atlántica. Como resultado, la importancia relativa de la competencia y la predación en la estructuración de estas comunidades difiere entre las dos áreas.

Se han señalado algunos casos en los cuales y durante varios años las comunidades son muy estables. Esta estabilidad parece ser el resultado de la dominancia de uno o unos pocos factores físicos, o de un animal dominante que controla su propio ambiente y es de larga vida. Un buen ejemplo es la holoturia *Molpadia oolitica*. Esta, por sus actividades alimentarias, crea una topografía del fondo de conos o montones de tierra estables esparcidos con depresiones inestables. Al crear estas áreas inestables, *Molpadia* evita que otros organismos, principalmente suspensívoros se establezcan. La excepción es el área más estable de los conos fecales, donde los suspensívoros pueden y realmente se establecen y agregan estabilidad a los conos. Tales áreas, una vez establecidas, persisten durante años, tal vez debido a la expectativa de vida de *Molpadia*. Otro buen ejemplo ha sido observado en la costa del California del Sur, en donde una comunidad arenosa somera submareal dominada por nueve grandes invertebrados de la epifauna (dos anémonas, *Renilla*, una ofiura, tres caracoles, una estrella y un cangrejo ermitaño), ha permanecido constante por un período del seis años<sup>23</sup>. Las observaciones realizadas han indicado que esta comunidad carecía de una interacción interespecífica sustancial o verdadera, sugiriendo que la comunidad se estructuró exclusivamente por factores físicos.

Existen casos, en que las comunidades muestran oscilaciones cíclicas regulares entre estados alternantes. Así en Barnstahle Harbor, Massachusetts el área era dominada cada cierto tiempo por el gastrópodo *Ilyanassa obsoletus*, pero en otros momentos era reemplazada por el anfípodo tubícola *Ampelisca abdita*<sup>24</sup>. En este caso factores físicos y biológicos actuaban alternadamente. *Ampelisca* es al parecer un competidor dominante por el espacio. Interfiere con la alimentación de *Ilyanassa*, tanto que elimina a esta especie en épocas con baja actividad de tormentas, llevando al desarrollo de marañas de tubos. En tiempos invernales tormentosos, sin embargo, las marañas de tubos se deshacen por la acción del fuerte oleaje, liberando sustrato para *Ilyanassa*; por lo tanto esta comunidad alterna entre dos estados. Tales modelos regulares también pueden ser el resultado de pulsos de actividad reproductora y el subsecuente establecimiento de los juveniles. Típicamente, el modelo es tener elevados números de juveniles en primavera y verano. Esto es seguido por una, más o menos, masiva mortalidad producida por interacciones competitivas o predación; por esto es que existen menores números en invierno.

El significado de la predación en ambientes sedimentarios, se observa en un estudio de comunidades arenosas submareales en la Bahía de Chesapeake (U.S.A.)<sup>25</sup>. En este se excluyó con jaulas varios depredadores grandes, incluso el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*) y dos peces de fondo *Leiostomus xanthurus* y *Trinectes maculatus* y se observó que dentro de las jaulas, donde los depredadores estaban ausentes (al menos los epifaunales), los invertebrados de la infauna aumentaron en densidad y diversidad. Las especies que tenían los mayores aumentos poblacionales eran oportunistas someros, aquéllos que probablemente serían predados por los depredadores epifaunales. Las especies que vivían a mayor profundidad mostraron pocos cambios, principalmente porque por sus hábitos probablemente evitan la predación epifaunal.

A pesar de la carencia de información, acerca de los cambios multianuales en las comunidades sedimentarias, se sabe que en algunos casos hay cambios que ocurren en largos intervalos de tiempo. Una manera de obtener este patrón sería a través de éxitos de reclutamiento variables de los dominantes. Por ejemplo, si una especie dominante de vida larga produce muchos juveniles cada año, pero en la mayoría de los años todos o casi todos mueren, y entonces en un año todos o la mayoría viven y crecen, la población adulta resultante y la comunidad mostrarán oscilaciones espaciadas en años. Tal situación

<sup>23</sup> Fager, E.W., 1968 (Limnological and Oceanography, 13: 448-464).

<sup>24</sup> Mills, E.L., 1969 (Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 26: 1415-1428).

<sup>25</sup> Virnstein, R.W., 1977 (Ecology 58: 1199-1217).

parece presentarse en el anfípodo *Pontoporeia affinis* en el Mar Báltico (Fig. 15.20). Tal ciclo de largo término también puede afectar a otros dominantes. Por ejemplo, en el Mar Báltico *Macoma balthica* oscila en dominancia con *Pontoporeia*, porque a densidades altas de *Pontoporeia* los juveniles de *Macoma* son eliminados. El período oscilatorio es aproximadamente de seis a siete años.

La reseña anterior se centra en el papel de un solo factor, o de dos o más factores actuando alternadamente, para imponer un patrón de estabilidad. En la mayoría de los ambientes bentónicos sedimentarios, sin embargo, hay un mosaico de parches, cada uno con una estructura diferente de especies. Éstos generalmente son el resultado de varios de factores que actúan simultáneamente o en alguna secuencia o sucesión.

## 12. Lecturas recomendadas

Buller, A.T. & McManus, J. 1979. Sediment Sampling and Analysis. In: Estuarine Hydrography and Sedimentation. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 87-130.

Gray, J. S. 1981. The Ecology of Marine Sediments. Cambridge University Press, Cambridge. 185 pp.

Holme, N. & McIntyre, A.D. (eds.). 1971. Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell, Oxford. 334 pp.

Lalli, C. M. & Parsons, T. R. 1997. Biological Oceanography: An Introduction. Second Edition. The Open University Press. Butterworth – Heinemann, Oxford. 314 pp.

Levinton, J. S. 1982. Marine Ecology. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 526 pp.

Moore, H. B. 1958. Marine Ecology. John Wiley & Sons, New York. 493 pp.

Nybakken, J. W. 1997. Marine Biology – An Ecological Approach. Fourth Edition. Addison Wesley Longman, Inc., Menlo Park, California. 481 pp.

Reise, K. 1985. Tidal Flat Ecology. Springer-Verlag, Berlin. 191 pp.

Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublitoral or shallow shelf). In: The Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Vol. 1, Ecology. Geol. Soc. Amer. Memoir 67. pp. 461-534.

Tabla 15.1. Porcentaje de invertebrados retenidos por diferentes cedazos (1,0 y 0,5 mm de trama) (Modificado de Reish<sup>26</sup>).

Taxón	1,0 mm	0,5 mm	Residuo
Nematoda	0	1,5	98,5
Nemertea	69,2	30,8	0
(Polychaeta:)			
<i>Lumbrineris</i>	95,2	4,8	0
<i>Dorvillea articulata</i>	62,2	34,4	3,4
<i>Prionospio cirrifera</i>	42,8	57,0	0,2
<i>Capitita ambiseta</i>	45,8	53,6	0,6
<i>Costura candida</i>	1,4	75,2	23,4
Otros poliquetos	58,3	35,1	6,6
Crustacea	17,6	35,3	47,1
Mollusca	87,5	12,5	0
TOTAL	37,0	30,7	32,3

Tabla 15.2. Clasificación de los tamaños de grano del sedimento.

Tamaño del grano (mm)	Escala phi ( $\Phi$ )	Tipo de sedimento
256	-8	Guijarros
64	-6	"
16	-4	"
4	-2	"
2	-1	Gránulos
1	0	Arena muy gruesa
0,5	1,0	Arena gruesa
0,25	2,0	Arena media
0,125	3,0	Arena fina
0,0625	4,0	Arena muy fina
0,031	5,0	Limo grueso
0,0039	8,0	Limo
0,002	9,0	Arcilla
0,00006	14,0	Arcilla

<sup>26</sup> Reish. D.J., 1989 (Ecology 40: 307-309)

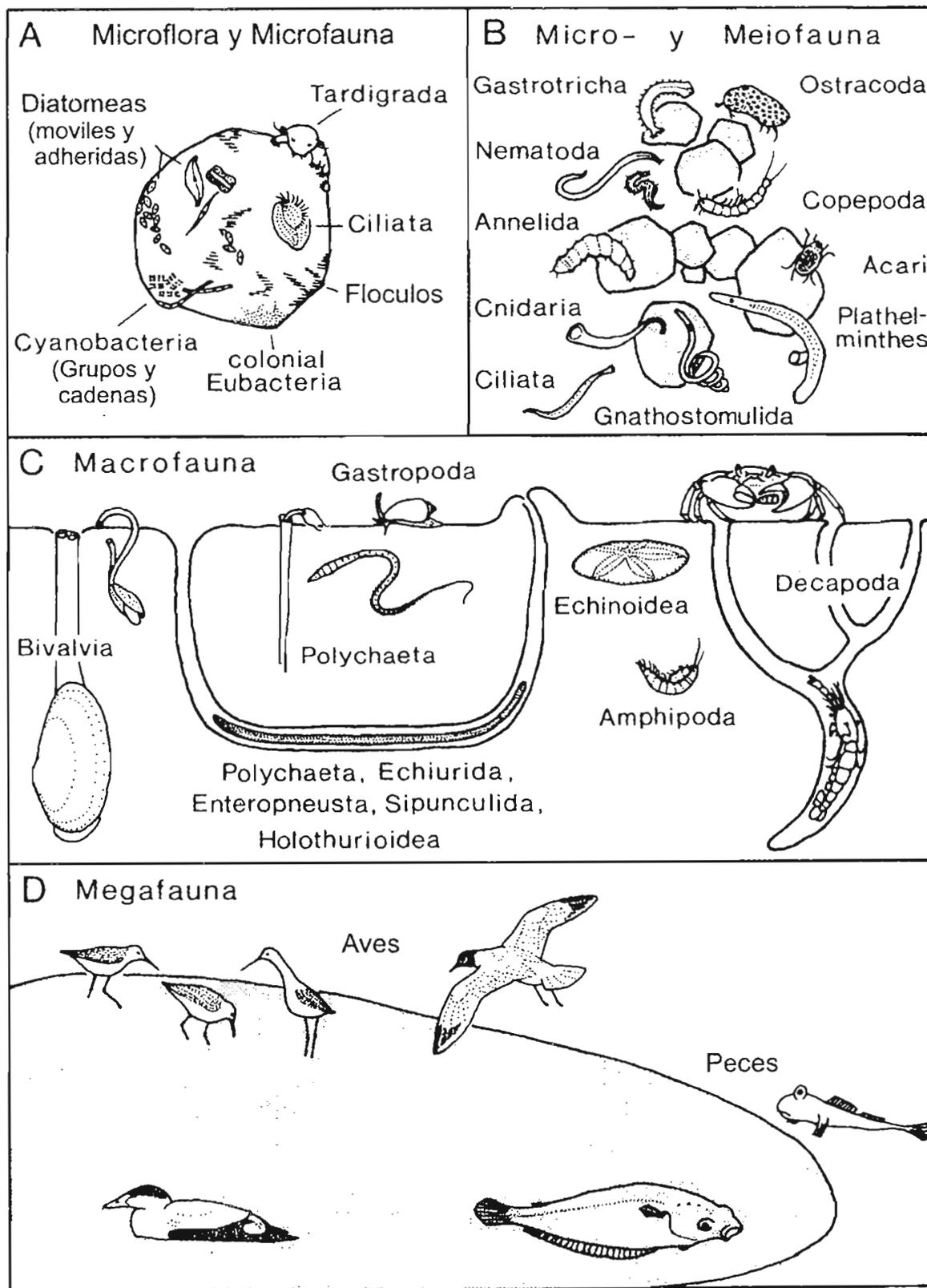


Figura 15. 1. Organismos representativos del bentos marino. A. Formas asociadas a los granos de sedimento (microfauna). B. Organismos que viven entre los granos del sedimento (meiofauna). C. Formas vivas que sobre e inmersos en el sedimento (macrofauna). D. Organismos de talla mayor asociados al sedimento del fondo marino (megafauna) (modificada de Reise, 1985)

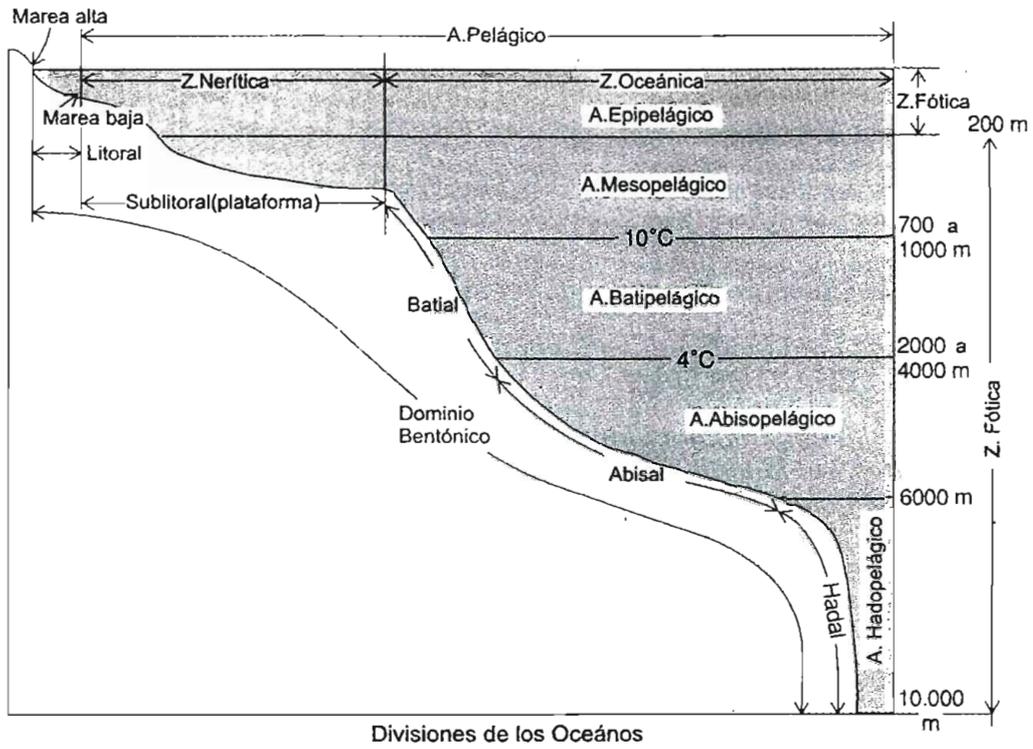


Figura 15. 2. Grandes divisiones de los océanos (modificado de Hedgpeth (1957) y Nybakken (1997)).

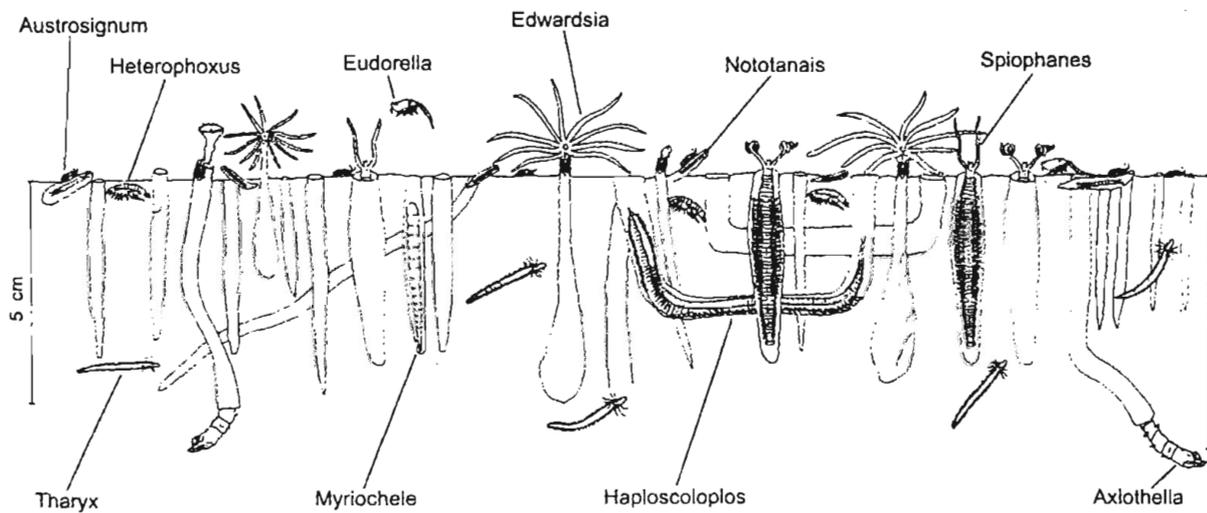


Figura 15. 3. Distribución típica de los organismos bentónicos en los primeros centímetros del sedimento marino (modificado de Oliver & Slattery).

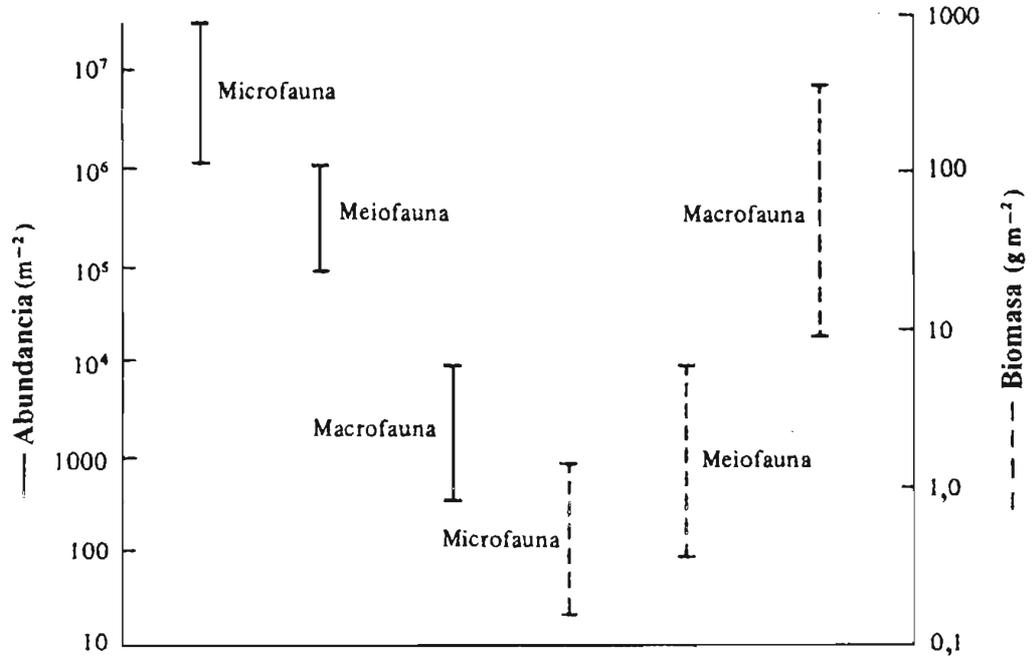


Figura 15. 4. Rangos de abundancia y biomasa de la microfauna, meiofauna y macrofauna en sedimentos intermareales arenosos (modificado de Fenchel, 1978).

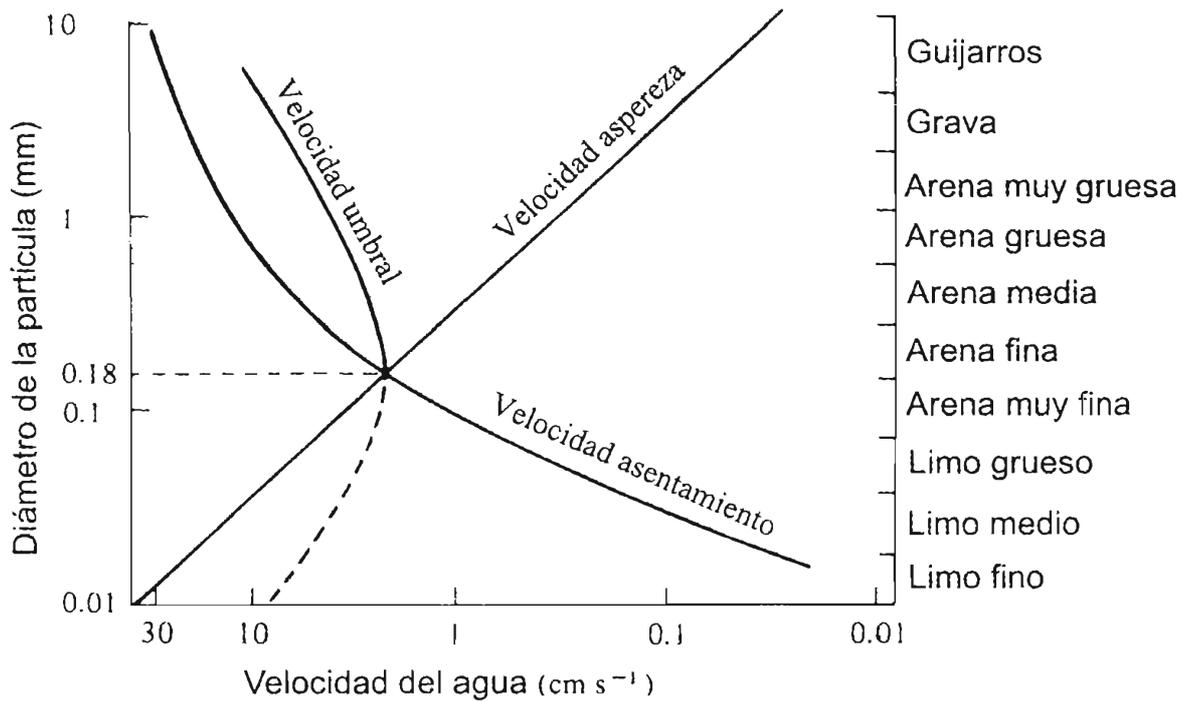


Figura 15. 5. Relación entre el tamaño de la partícula y la velocidad de la corriente para factores que afectan la distribución del tamaño del grano (modificado de Gray, 1981).

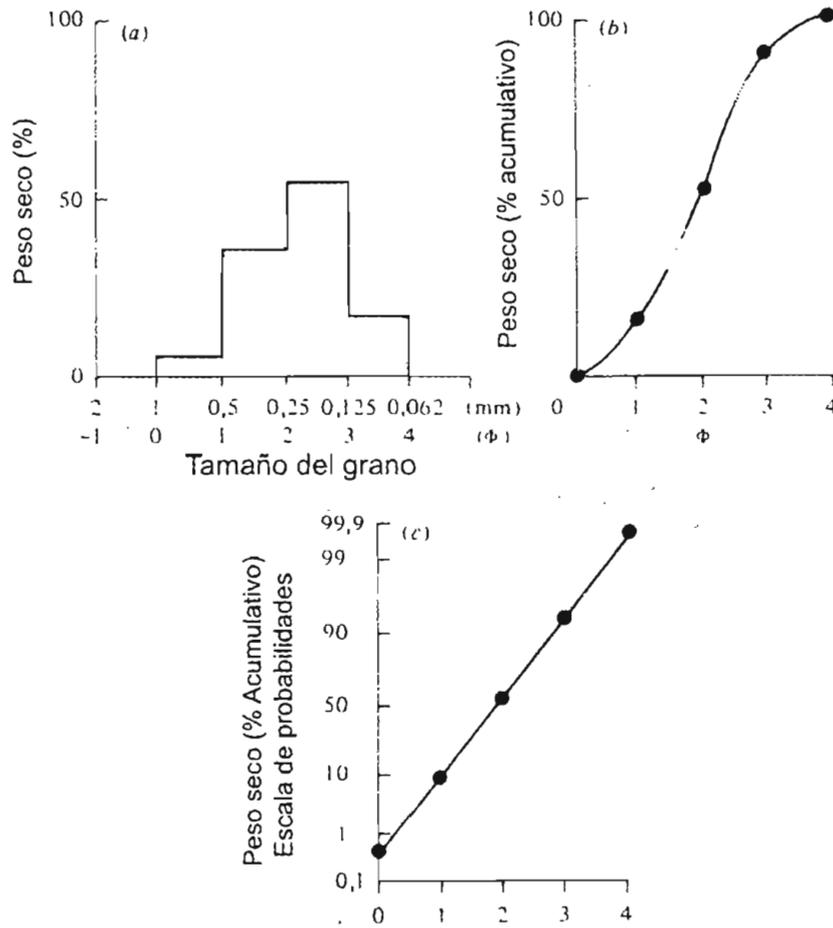


Figura 15. 6. Gráficas de los tamaños de grano para un sedimento de una playa arenoso. (a) Porcentaje de peso seco versus el tamaño del grano; (b) porcentajes acumulativos de los mismos datos; (c) porcentajes acumulativos sobre papel de probabilidades (modificado de Gray, 1981).

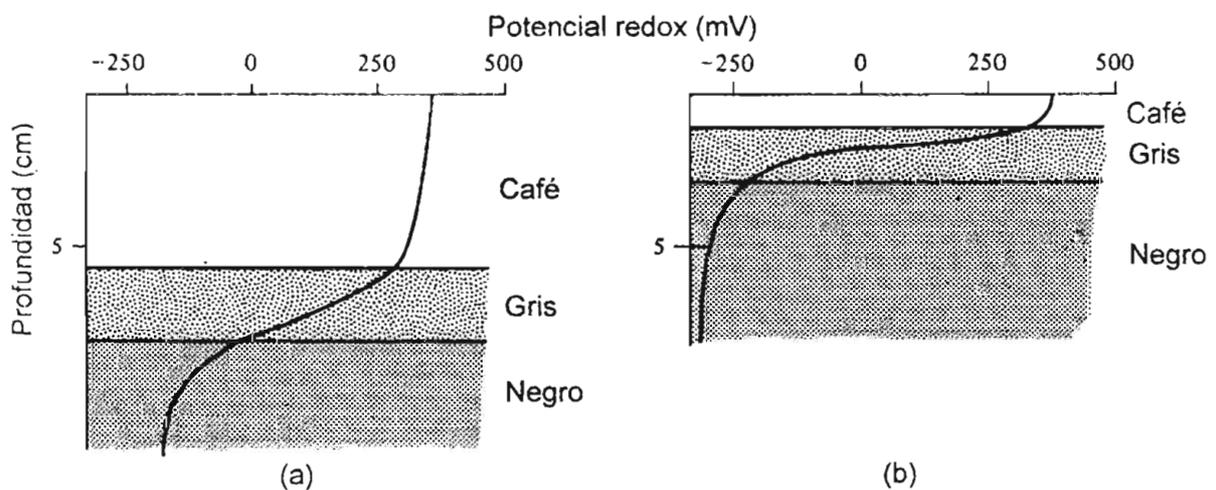


Figura 15. 7. Perfiles típicos de potencial redox para dos sedimentos intermareales: (a) arena media; (b) arena fina (modificado de Gray, 1981).

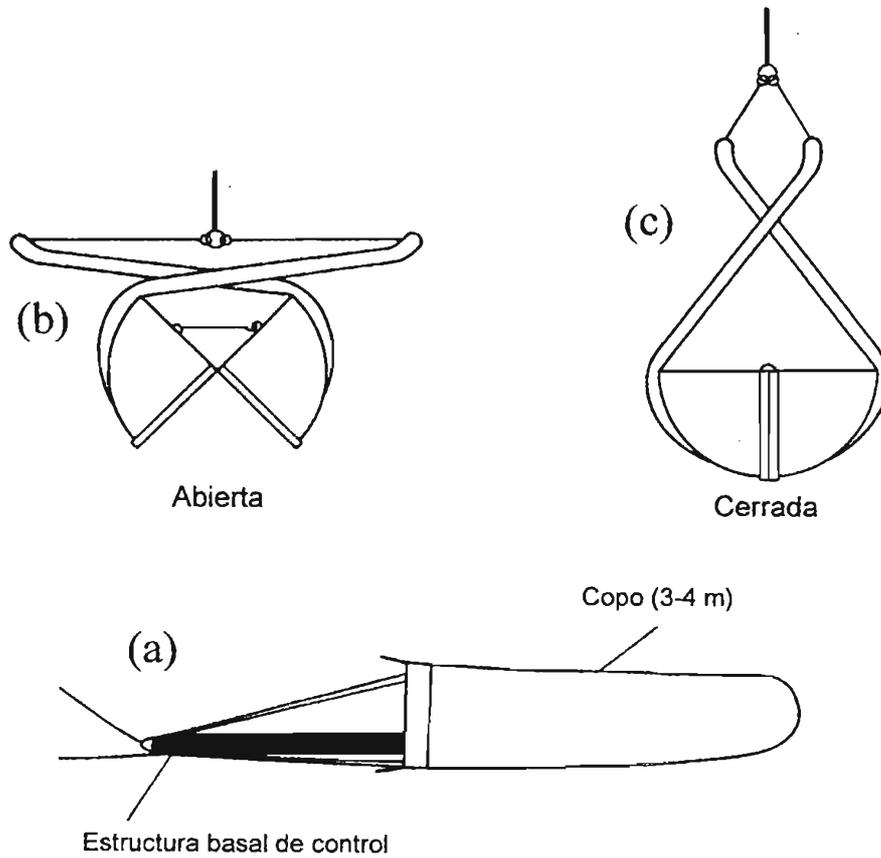


Figura 15. 8. Instrumentos utilizados para muestrear los sedimentos marinos: (a) rastra bentónica, (b) draga de van Veen abierta, (c) draga de van Veen cerrada (modificado de varias fuentes).

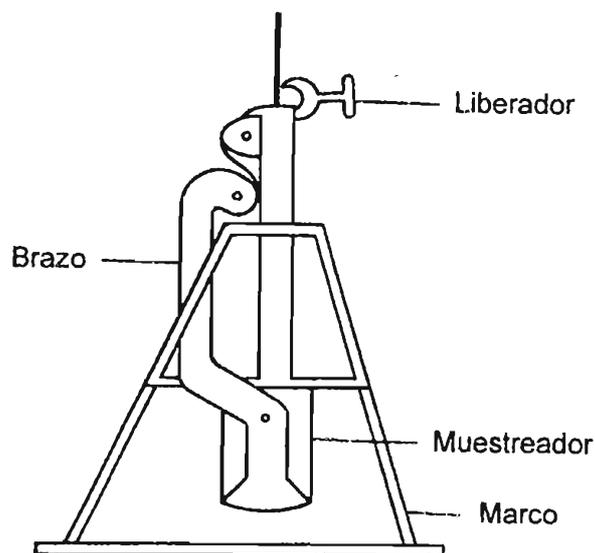


Figura 15. 9. Instrumentos utilizados para muestrear los sedimentos marinos: "box-corer" (modificado de varias fuentes).

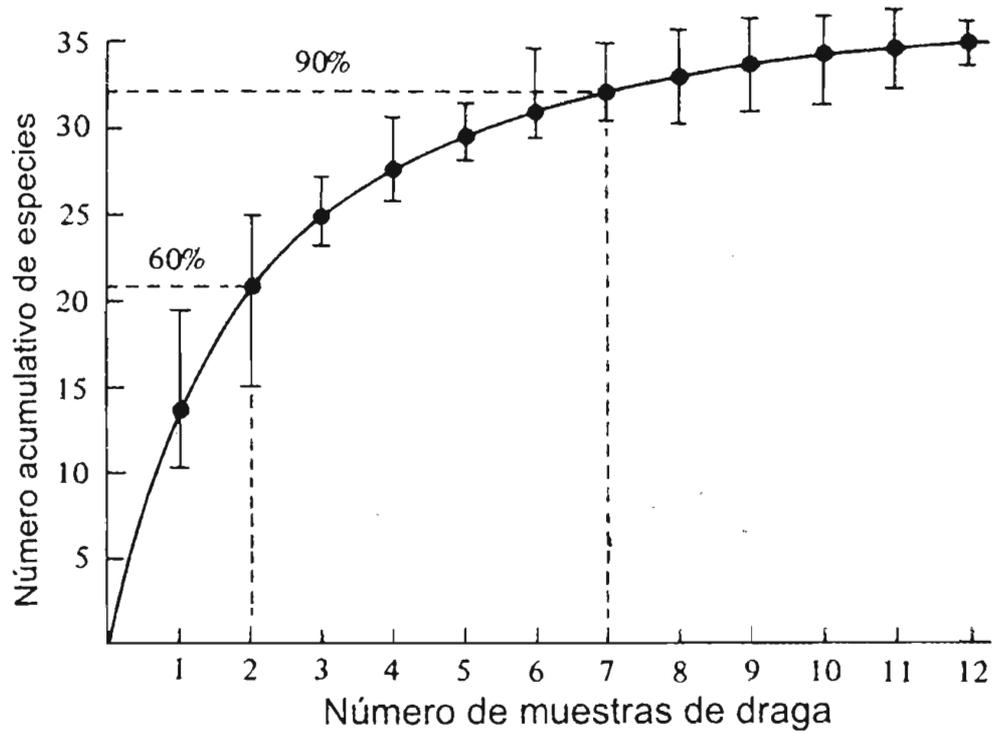


Figura 15. 10. Curva de especies-área para la macrofauna de Helgöland, Alemania (modificado de Gerlach, 1972).

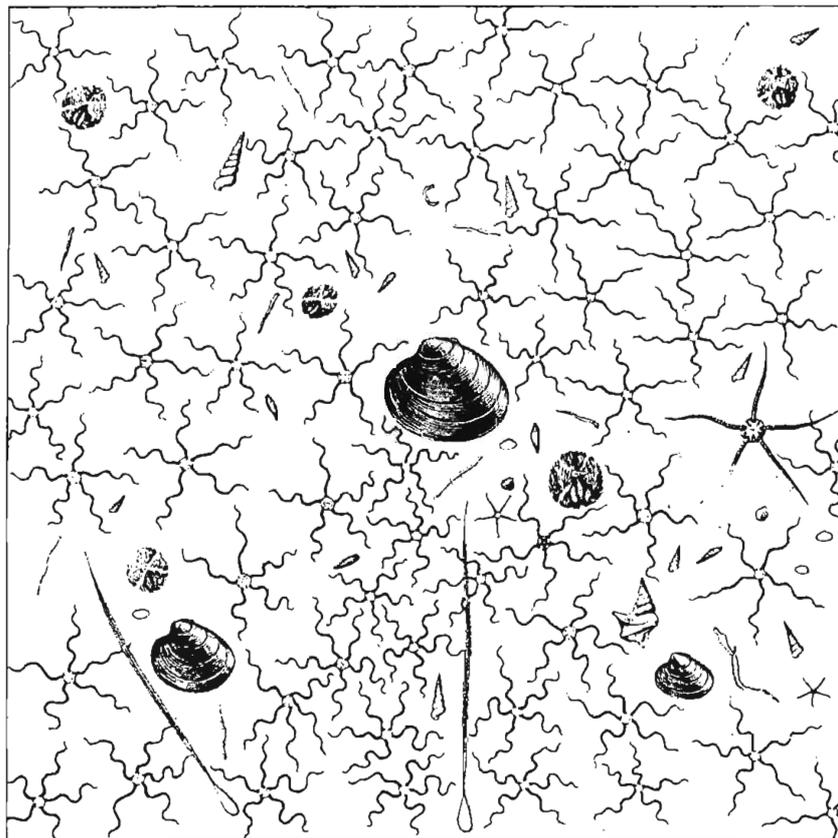


Figura 15. 11. Fauna presente en 0,25 m<sup>2</sup> de un fondo marino de fango y arena con una típica comunidad "Echinocardium-filiformis" (modificado de Moore, 1958).

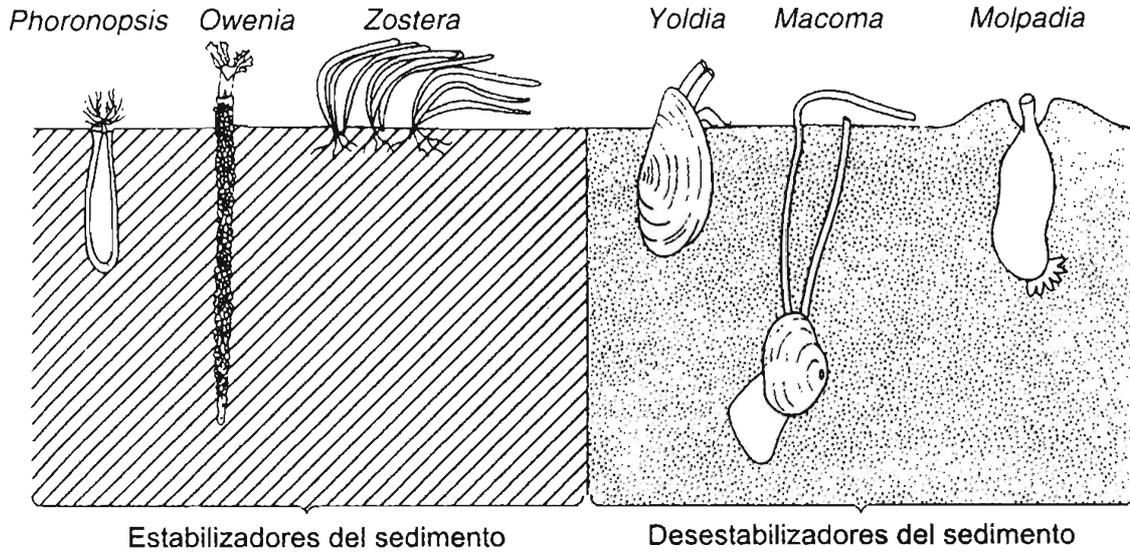


Figura 15. 12. Representantes de los dos grupos funcionales de organismos sedimentarios: estabilizadores del sedimento y desestabilizadores del sedimento (o bioperturbadores) (modificado de Nybakken, 1997).

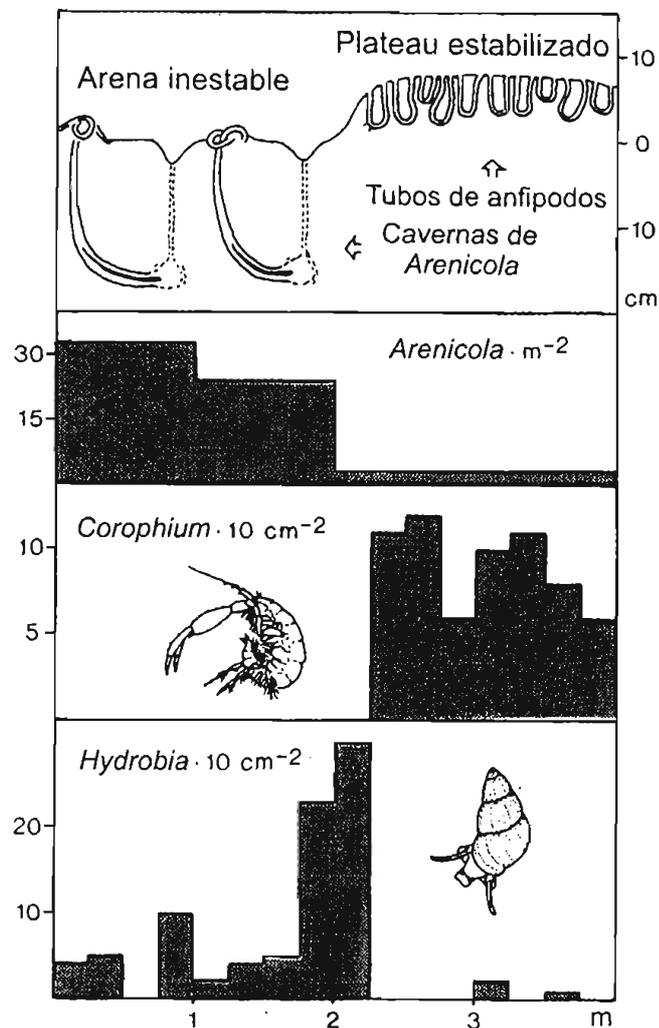


Figura 15. 13. Interferencia entre organismos bentónicos. El poliqueto *Arenicola* desestabiliza el sedimento, mientras que el anfipodo *Corophium* estabiliza el sedimento. El caracol *Hydrobia* se distribuye en el margen de la población de *Corophium* (modificado de Reise, 1985).

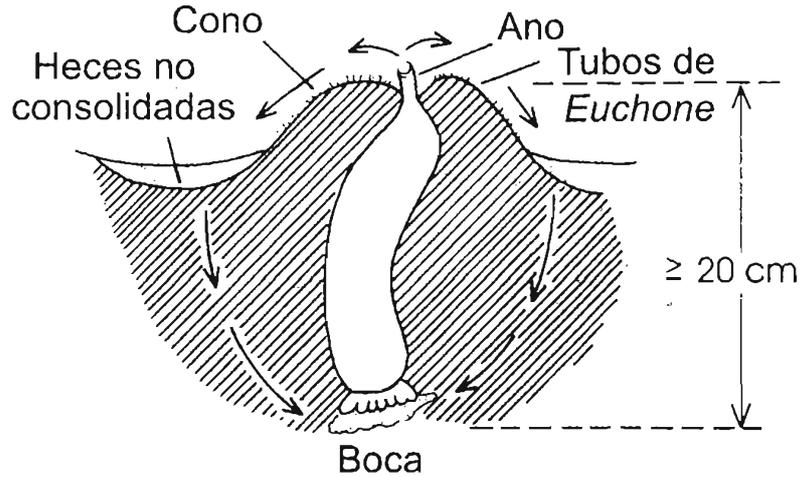


Figura 15. 14. Sección del sedimento con la holoturia *Molpadia oolitica*: su posición de alimentación, cono superficial y microtopografía. Se esbozan también los tubos del poliqueto *Euchone* (modificado de Levinton, 1982).

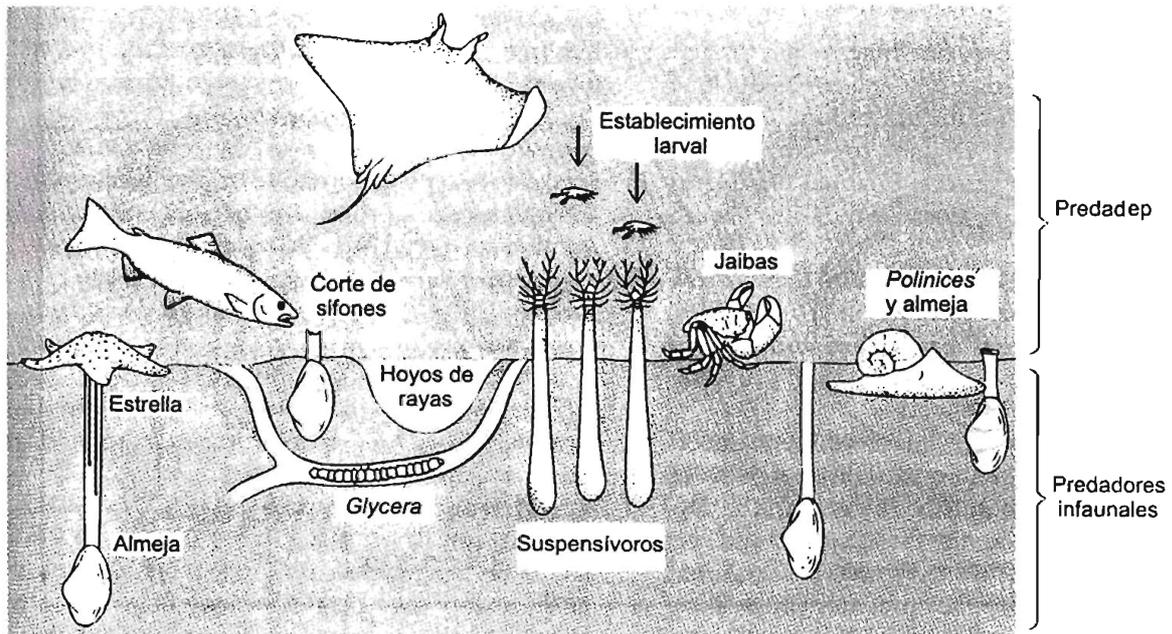


Figura 15. 15. Diferentes tipos de depredadores y sus efectos sobre las comunidades bentónicas de aguas someras (modificado de Nybakken, 1997).

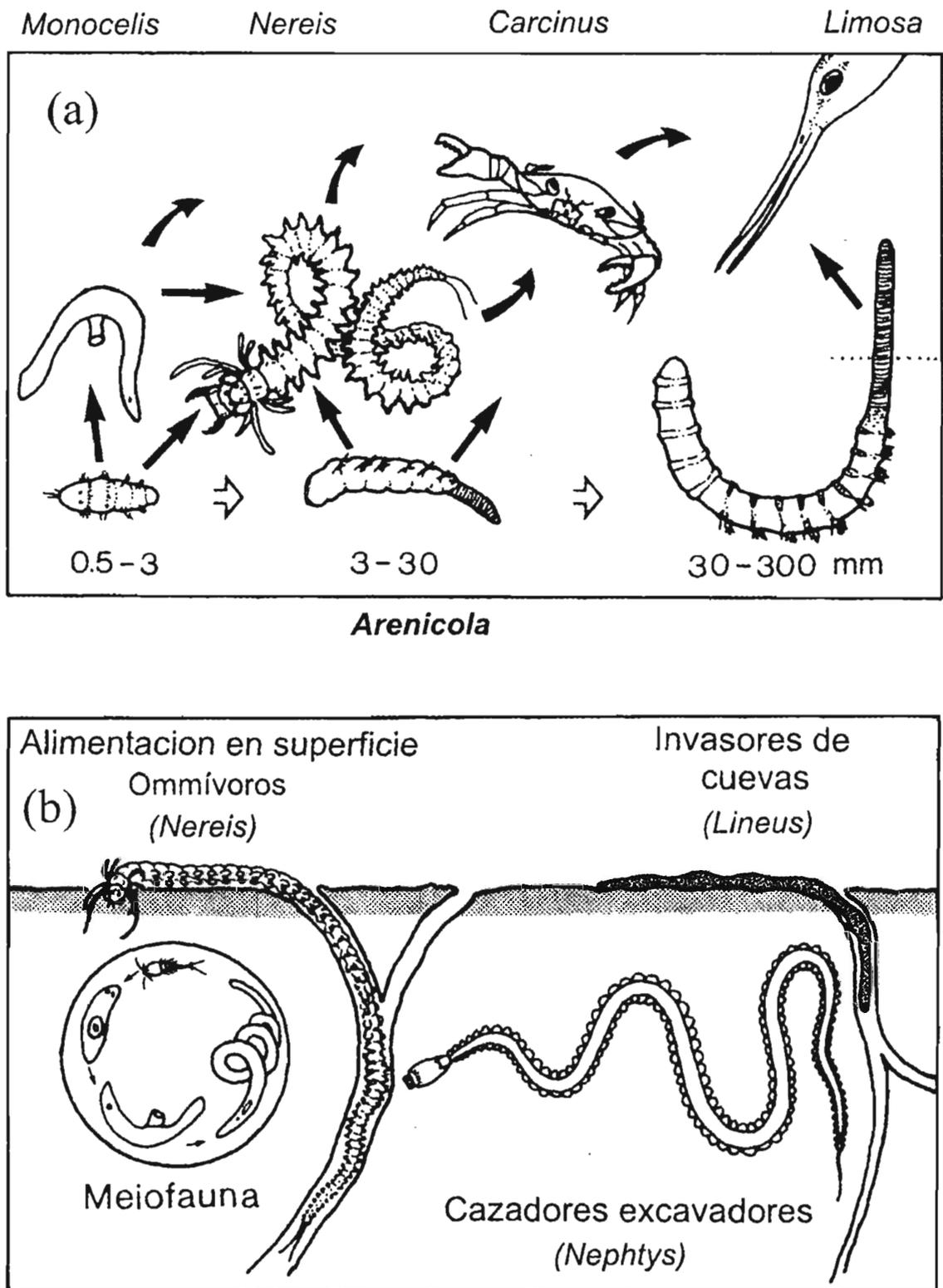


Figura 15. 16. (a) Espectro de depredadores para el poliqueto *Arenicola marina*, desde juvenil bentónico hasta adulto; (b) Carnívoros endobentónicos, en marismas de Königshafen (modificado de Reise, 1985).

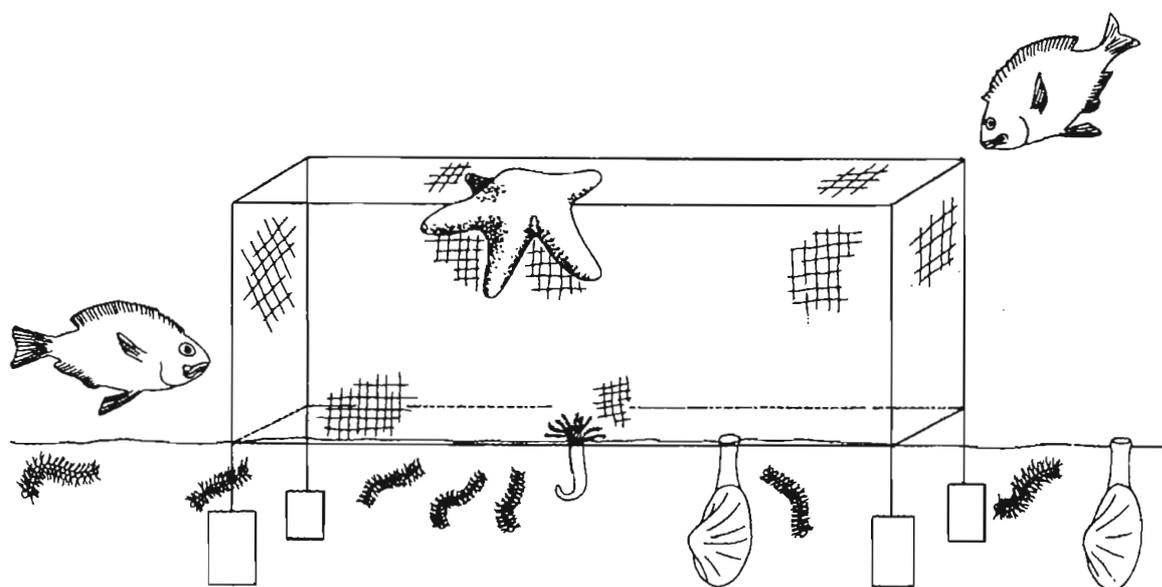


Figura 15. 17. Efectos de una jaula, que excluye a los depredadores, sobre la infauna la cual aparece con una mayor abundancia numérica (modificado de Nybakken, 1997).

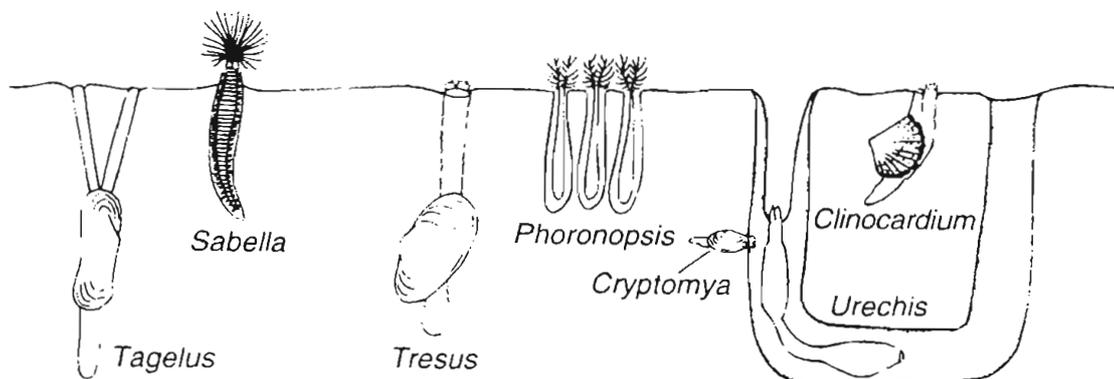
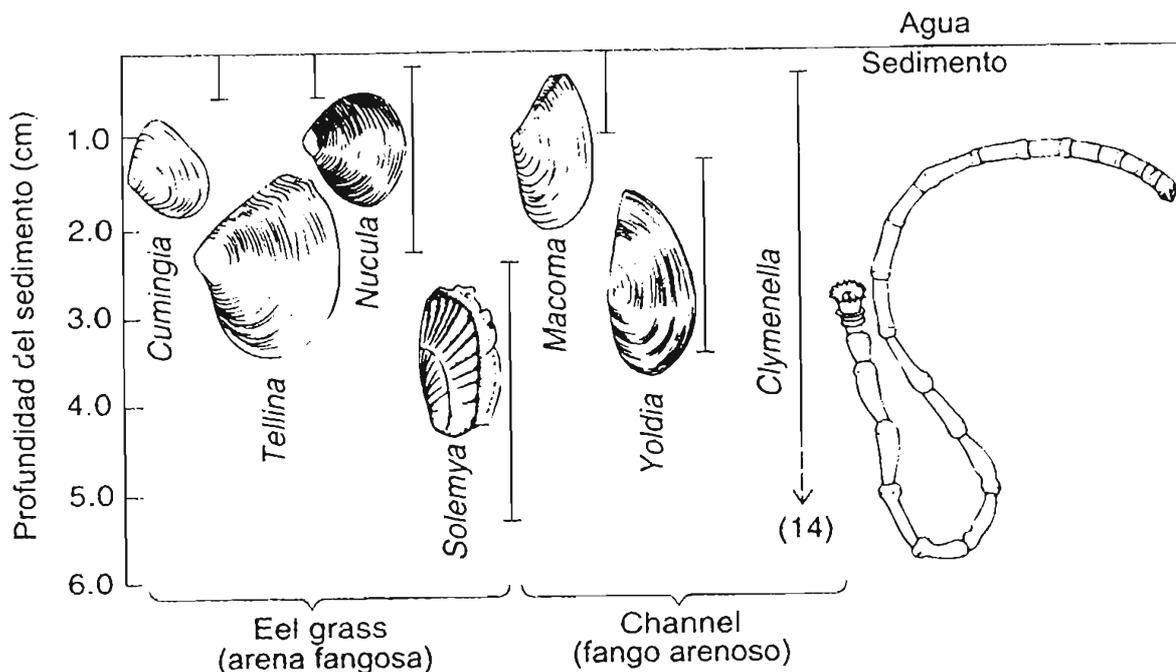
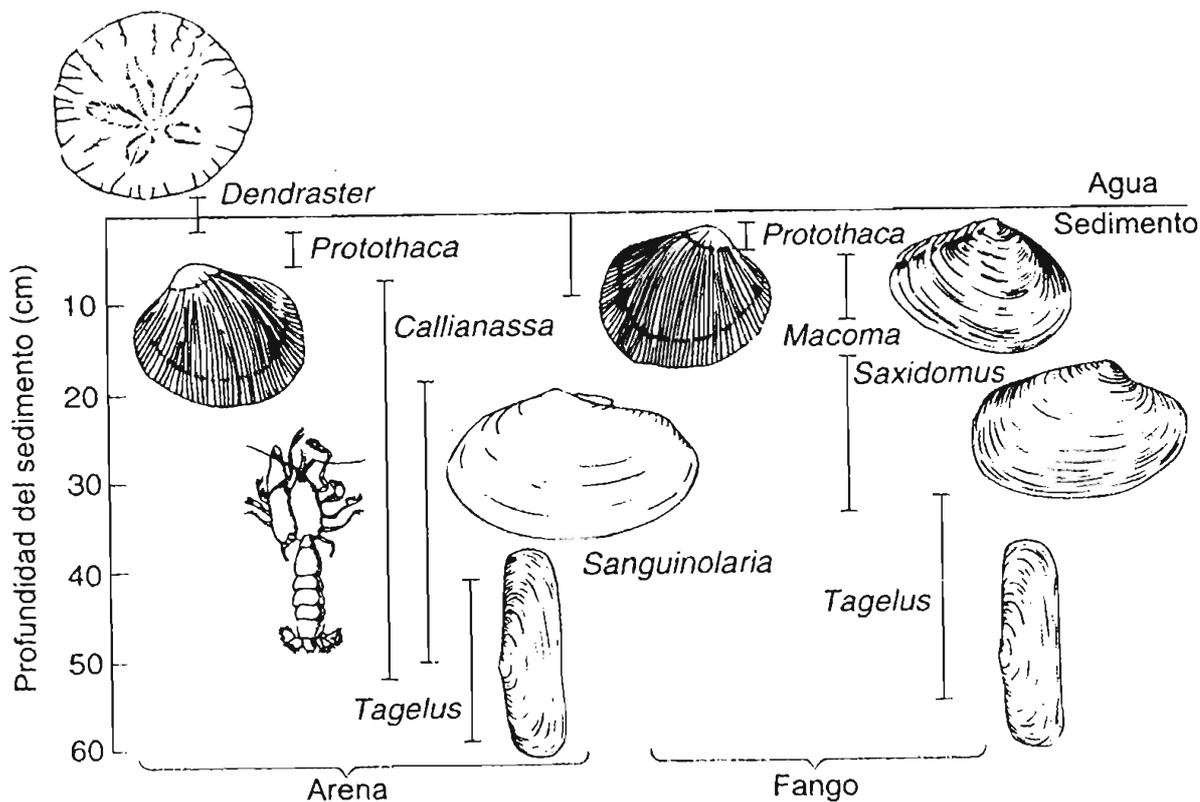


Figura 15. 18. Diferentes tipos de suspensívoros infaunales distribuidos a diferentes profundidades en el sustrato (modificado de Nybakken, 1997).



(a) Costa Este



(b) Costa Oeste

Figura 15. 19. Distribución vertical de la infauna bentónica en (a) la costa atlántica (Massachussets) y en la (b) costa pacífica (California) de Norteamérica (modificado de Levinton, 1977).

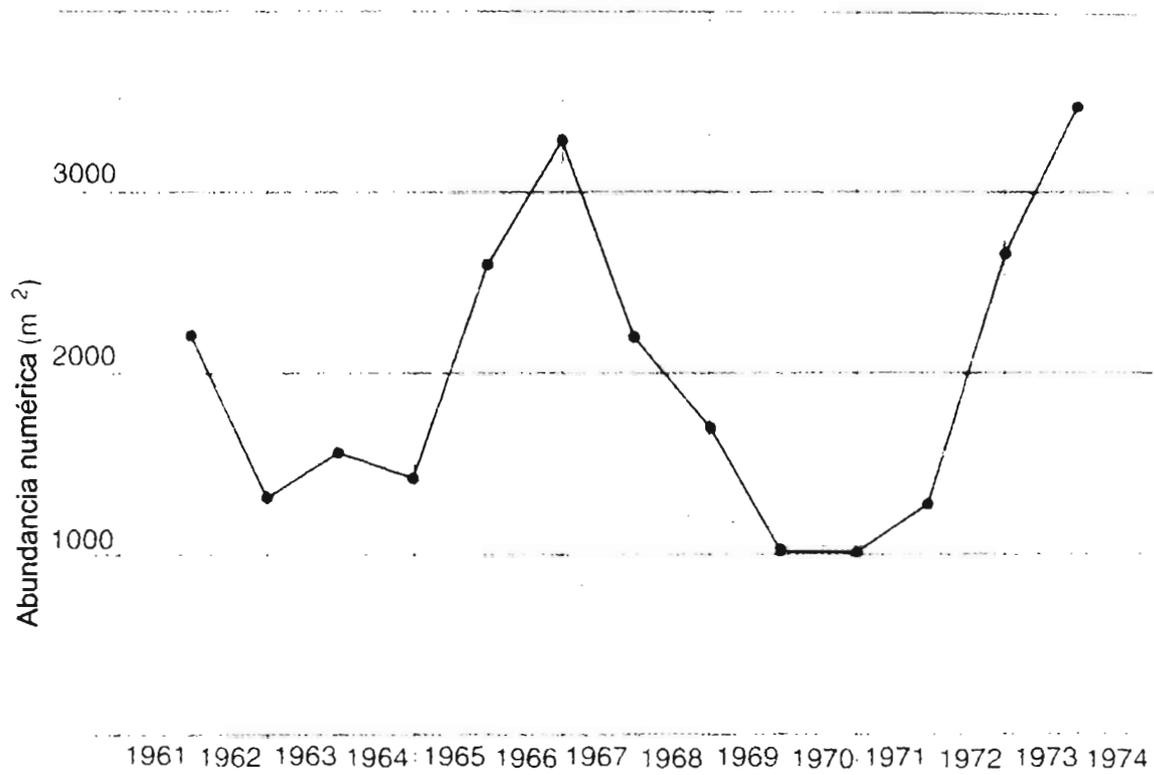


Figura 15. 20. Fluctuaciones en el tiempo de la abundancia numérica del crustáceo anfípodo *Pontoporeia affinis* en el Mar Báltico (modificado Gray, 1981).

