

**Centro de Investigaciones Marinas
Universidad de La Habana**

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DEL MEIOBENTOS EN EL SUBLITORAL DE LA HABANA, CUBA

Tesis en Opción al Título Académico de Máster en Biología Marina y Acuicultura con
Mención en Ecología

Autor: Maickel Armenteros Almanza

Tutores: Dr. Gaspar González Sansón
Dr. Rogelio Lalana Rueda

La Habana
2002

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 2 |
| 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | 6 |
| 2.1 Muestreo y procesamiento de muestras..... | 6 |
| 2.2 Abundancia y composición | 8 |
| 2.3 Meiofauna como bioindicador ambiental | 14 |
| 3. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 18 |
| 3.1 Sitio de estudio | 18 |
| 3.2 Diseño de muestreo..... | 19 |
| 3.3 Procesamiento de las muestras | 19 |
| 3.4 Análisis de los datos | 20 |
| 4. RESULTADOS | 22 |
| 4.1 Tamaño de muestra..... | 22 |
| 4.2 Estructura de la comunidad | 23 |
| 5. DISCUSIÓN..... | 32 |
| 5.1 Tamaño de muestra..... | 32 |
| 5.2 Caracterización abiótica de las estaciones..... | 32 |
| 5.3 Transformación de los datos | 33 |
| 5.4 Análisis unidimensional de la estructura de la comunidad..... | 35 |
| 5.5 Análisis multidimensional de la estructura de la comunidad | 40 |
| 6. CONCLUSIONES | 46 |
| 7. RECOMENDACIONES..... | 48 |
| 8. BIBLIOGRAFIA..... | 49 |

1. INTRODUCCIÓN

La categorización de las comunidades del bentos sobre la base del tamaño de sus organismos tiene un punto de vista práctico, ya que cada categoría tiene sus métodos particulares de colecta y separación de los organismos (Platonova y Gal'tsova, 1985). Pero también tiene significado ecológico (Duplisea y Drgas, 1999) ya que existe un intervalo de tamaño para habitar en los espacios intersticiales del sustrato (meiofauna), por debajo de ese intervalo se habita sobre partículas individuales (microfauna), y por encima del intervalo aparecen organismos (macrofauna) capaces de hacer activamente su propio "espacio vital" y que no dependen del tamaño de los intersticios.

El término meiofauna fue introducido por Mare en 1942 para agrupar a todos los animales que atraviesan un tamiz de 1 mm de apertura de malla y quedan retenidos en un tamiz de 0.1 mm. En la actualidad el límite de tamaño inferior difiere ampliamente entre investigadores (Soltwedel, 2000) siendo los más comunes 74, 65, 50 y 42 μm . En específico, la meiofauna bentónica se puede definir como un complejo de organismos adaptados a la vida intersticial entre partículas del sedimento (Platonova y Gal'tsova, 1985; Duplisea y Hargrave, 1996).

El meibentos juega un papel esencial dentro de los ecosistemas marinos, fundamentalmente como grupo clave en el consumo del detrito y en la regeneración de nutrientes (Gerlach, 1971; Elmgren, 1976; Mann, 1982; Coull, 1999). De hecho este grupo incluye al grueso de los organismos detritívoros. La meiofauna constituye un eslabón vital en la trama trófica de los ecosistemas al actuar como vínculo entre el microbentos y el macrobentos (Emberton, 1981; Faubel, 1982; Platonova y Gal'tsova, 1985; Coull, 1999).

La estructura ecológica de la meiofauna, entiéndase la composición por grupos taxonómicos y la abundancia de cada uno de ellos, es una de las propiedades de las comunidades más analizadas (Gourbault *et al.*, 1995; Austen *et al.*, 1998; Moodley *et al.*, 2000; De Troch *et al.*, 2001). Esto se debe a la cantidad de información que contiene *per se*, a las posibles inferencias que de su análisis se pueden obtener y a los costos (en tiempo y dinero) relativamente bajos requeridos para su estudio.

La estructura ecológica de la meiofauna esta determinada por una compleja combinación de factores abióticos y bióticos que aparecen interrelacionados formando gradientes ambientales (Lampadariou *et al.*, 1997; Méndez *et al.*, 1998; Papadopoulou *et al.*, 1998; Rokicka-Praxmayer *et al.*, 1998; Yamamuro, 2000). La distribución de los organismos con relación a tales gradientes puede evidenciarse, en términos de la estructura de la comunidad, como variaciones en la abundancia de los individuos y/o de los grupos taxonómicos.

El meiobentos esta formado por animales con hábitos de vida epibentónicos (habitan en la interfase agua–sedimento) e intersticiales (habitan en el interior del sedimento), por lo que la estructura de sus comunidades esta determinada en parte por una mezcla de factores abióticos propios de la columna de agua (ejemplos: hidrodinámica, oxígeno disuelto, salinidad, temperatura) y del sedimento (ejemplos: porosidad, tamaño de partícula del sustrato, contenido de materia orgánica).

La comparación de los resultados de estudios sobre estructura de las comunidades entre diferentes autores es muchas veces imposible debido al uso de diferentes dispositivos de muestreo, estrategias de submuestreo y métodos de extracción (especialmente las diferencias en los límites inferiores de apertura de malla) (Elmgren, 1973; Soltwedel, 2000). Las estrategias de muestreo empleadas frecuentemente presentan dificultades (Findlay, 1982) debido entre otros aspectos al desconocimiento del grado de agregación de la meiofauna y a la extrapolación a grandes áreas (cientos o miles de m²) de resultados obtenidos en áreas de muestreo pequeñas (menos de un m² comúnmente). El conteo de los organismos del meiobentos en condiciones de laboratorio reduce significativamente los sesgos propios de los censos *in situ*, pero implica una elevada laboriosidad debido al pequeño tamaño de los organismos (menos de 1 mm) y a su abundancia (del orden de cientos por centímetro cuadrado).

La diversidad taxonómica de la meiofauna es alta, incluyendo 19 de los 34 phyla reconocidos dentro del reino Animalia, así como dos phyla del reino Protoctista. Ello dificulta la sistemática del grupo e implica que los organismos sean identificados comúnmente hasta niveles taxonómicos altos (phylum, clase). Algunos autores

(Lampadariou *et al.*, 1997; Olafsson y Elmgren, 1997; Moodley *et al.*, 2000) trabajan hasta niveles taxonómicos bajos (familia, género y especie), pero solo en los grupos más abundantes: nemátodos y copépodos.

Las respuestas de las comunidades del meiobentos ante cambios en el ambiente son poco conspicuas a simple vista, en comparación con las de otros grupos marinos, pero son bien definidas en términos de estructura de la comunidad. Por ello en años recientes se han incrementado los estudios orientados al uso de la meiofauna como indicadores de impacto antropogénico (Emberton, 1981; Lampadariou *et al.*, 1997). La elevada tasa de renovación de los organismos de la meiofauna permite esperar cambios rápidos en la abundancia y composición de las comunidades como respuesta a cambios ambientales ya sean de origen humano o natural. Ello unido a la elevada densidad que alcanza el meiobentos posibilita que este se emplee como indicador de contaminación.

En las regiones tropicales se han realizado estudios extensos sobre grupos conspicuos como peces, corales y macroalgas, pero existe poca información comparativa sobre la meiofauna (Gourbault *et al.*, 1995). En Cuba se han publicado varios trabajos sobre abundancia y distribución del meiobentos (Herrera y Del Valle, 1980; Herrera y Sánchez, 1982; Jiménez Ibarzábal, 1982; Herrera, 1983; Herrera y Amador, 1983; Lalana-Rueda y Gosselck, 1986; López-Cánovas, 1987), pero en la década pasada la ausencia de estos es notable.

En el sublitoral de La Habana se han realizado estudios de varias taxocenosis correspondientes a la megafauna (ejemplos: peces, corales y gorgonias); la complementación de tales estudios y el impacto que se ejerce sobre esta zona costera reclaman la realización de investigaciones orientadas al conocimiento de la ecología de la meiofauna.

Por ello se realiza la presente investigación que parte de la siguiente **hipótesis**: Existe variación espacial y temporal en la composición y abundancia del meiobentos y es posible aislar el efecto que sobre estas variaciones tienen los factores naturales (tamaño de partícula del sustrato, hidrodinámica) y los antropogénicos (enriquecimiento orgánico y residuales industriales tóxicos).

Para comprobar la mencionada hipótesis se plantean los siguientes **objetivos**:

- Determinar el tamaño de muestra óptimo para estudiar las comunidades del meiobentos.
- Comparar tres diferentes distancias para aplicar análisis multidimensionales a la estructura de las comunidades.
- Comparar la estructura de la meiofauna entre estaciones con diferente grado de impacto antropogénico y diferentes condiciones oceanográficas.
- Conocer si existe variación temporal en la abundancia y composición de la meiofauna e inferir su relación con el impacto antropogénico.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Muestreo y procesamiento de muestras

Se ha establecido (Elmgren, 1973; 1976) que los dispositivos de muestreo a distancia [ejemplos: jaibas y tubos sondas (= “corers”) por gravedad] subestiman la abundancia. Esto puede deberse a dos razones:

- La “onda de choque” que marcha frente al “corer” desplaza la capa superior de sedimento justo antes del impacto (Elmgren, 1973; Rudnick *et al.*, 1985; Soltwedel, 2000).
- El tubo al penetrar desplaza a los lados el sedimento, incluyendo menos organismos que el que puede contener realmente. Este último efecto se acentúa mientras mayor es la profundidad de penetración y subestima principalmente a los nemátodos, ya que estos habitan las capas más profundas del sedimento. La disminución del diámetro del tubo de muestreo intensifica este efecto “apartador” y esto es notable en la toma de submuestras con tubos estrechos y de paredes relativamente gruesas (Elmgren, 1973).

La colecta manual empleando buceo autónomo y tubos sonda parece ser la opción más efectiva para el muestreo del meiobentos con el objetivo de realizar estudios cuantitativos (Elmgren, 1973). Estos dispositivos son especialmente efectivos cuando se toman varias unidades de muestreo (UM) en una misma estación (Lalana y González-Sansón, 1978).

Esteves *et al.* (1997) en un estudio sobre eficiencia de varios tubos sonda de diferente diámetro encontró que para la estimación de la densidad de la meiofauna cualquier tubo es viable, pues todos proveen de estimados estadísticamente iguales. Sin embargo detectó que un tubo de 2.0 cm subestima la riqueza de taxa, por lo que la mejor opción es un tubo de 3.6 cm de diámetro que brinda estimados de densidad y riqueza similares a los de los muestreadores de mayor área. Estos últimos implican un mayor volumen de muestra a procesar y por ende mayor costo.

Findlay (1982) plantea que la escala de muestreo no afecta los estimados de abundancia, aunque si es de importancia capital cuando se analiza la distribución de

los organismos. Pero este resultado lo obtuvo con tubos sonda muy estrechos (menos de 1.5 cm de diámetro) y en un área muy pequeña (0.2 m²). Es de esperar que sus resultados no sean extrapolables a tubos de mayor diámetro y a muestras tomadas en áreas mayores.

En general se plantea que para comunidades sobredispersas o agregadas lo más adecuado es tomar varias UM pequeñas en vez de pocas UM grandes (Elliot, 1971; Downing, 1979). Muestras relativamente grandes (o sea de varias UM) minimizan los “ruidos” provocados por la variabilidad a pequeñas escalas (de cm o dm) facilitando la detección de patrones a escalas mayores (de cientos de m o Km) (Findlay, 1982).

El desechar el estrato más profundo del sedimento puede ser una fuente de error (Gerlach, 1971; Esteves *et al.*, 1997), ya que aun cuando la meiofauna se concentra en el estrato más superficial (~ 1 cm), también aparecen organismos en los estratos más profundos. Olafsson y Elmgren (1997) detectaron más del 98 % de los animales en los 4 cm superficiales del sedimento, y todos los grupos, excepto los nemátodos fueron encontrados en los primeros 2 cm.

Existen varias técnicas para la extracción de la meiofauna del sedimento pero ninguna separa todos los ejemplares de todos los taxa (Soltwedel, 2000). La metodología de agitación y decantación repetida de la arena con suficiente agua permite separar del sedimento la gran mayoría de los organismos presentes (Elmgren, 1973; Lalana y González-Sansón, 1978). Muchos estudios emplean como fase líquida, en vez de agua, soluciones de alta densidad como tetracloruro de carbono o azúcares. El empleo de azúcares parece ser una mejor opción desde el punto de vista de la eficiencia de separación que la agitación con agua, y tiene la ventaja sobre otras soluciones (ejemplos: Sílica, ludox, sorbitol) en que el procedimiento es más simple y barato (Esteves y Da Silva, 1998). El principal sesgo de las técnicas de flotación son las diferencias en el ritmo de sedimentación de los diferentes grupos (Platonova y Gal'tsova, 1985).

El empleo de volúmenes de muestra pequeños reduce la cantidad de extracciones (o procesos de agitación–decantación) necesarias para separar a los organismos del sedimento. Para un volumen de 94 cm³ de sedimento fino (correspondiente a un tubo

de 3.5 cm enterrado 10 cm) el número de extracciones necesarias según Esteves y Da Silva (1998) es tres.

Los foraminíferos son casi siempre excluidos de los estudios cuantitativos del meiobentos (Gerlach, 1971; Goubault *et al.*, 1995; Soltwedel, 2000), debido a que se necesitan tinciones especiales para distinguir a los ejemplares vivos de los muertos. Aunque pueden constituir de un 2 a un 7 % de la abundancia total de la meiofauna (Platonova y Gal'tsova, 1985), y un componente mucho mayor en estimaciones de biomasa.

2.2. Abundancia y composición

Valores de densidad total (todos los grupos) de hasta 15000 individuos por 10 centímetros cuadrados ($\text{ind}/10 \text{ cm}^2$) son consignados por Emberton (1981); Elmgren (1976) encontró hasta 10000 $\text{ind}/10 \text{ cm}^2$ para fondos fangosos profundos (más de 20 m) en el Báltico. Según este último autor valores menores de 1000 $\text{ind}/10 \text{ cm}^2$ son raros y aparecen en fondos arenosos o con bajos niveles de oxígeno disuelto. Las mayores densidades de la meiofauna se deben generalmente a la presencia de grandes cantidades de nemátodos en las capas superficiales del sedimento (Boucher y Goubault, 1990). Esto implica que el tamaño del tamiz empleado en el estudio es crítico para estimar la densidad absoluta, dado que los nemátodos aparecen con elevados valores en todas las fracciones menores de 0.01 mm.

Quizás la generalización mejor fundamentada que se puede realizar sobre la estructura de las comunidades de la meiofauna es la dominancia mantenida por los nemátodos. Esta dominancia ha sido recogida en casi todas las publicaciones consultadas, en las cuales se han empleado tamices acordes con la definición de meiofauna (apertura de malla de 0.1 mm o menor). El predominio de los nemátodos en los estimados de abundancia respecto a otros taxa responde a la enorme radiación adaptativa de este grupo que les permite ocupar hábitats intersticiales en una amplia variedad de condiciones ambientales. El otro grupo de la meiofauna que ocupa el segundo lugar en cuanto a densidad es el de copépodos harpacticoides. Aunque la dominancia de estos últimos parece estar más restringida que la de nemátodos.

La abundancia y composición de las comunidades de la meiofauna están determinadas por una compleja asociación de variables ambientales. La mayoría de los estudios coinciden en mencionar algunos de los factores como los más importantes: composición granulométrica del sedimento, cantidad de oxígeno disuelto, temperatura, salinidad, movimiento de agua y contenido de materia orgánica en el sedimento.

2.2.1. Composición granulométrica del sedimento

El tamaño de partícula del sedimento es un factor físico que afecta la composición y abundancia de las comunidades de la meiofauna. Según Platonova y Gal'tsova (1985) no es el tamaño de partícula en sí mismo, sino el espacio intersticial entre estas quien limita a las comunidades de la meiofauna. Según Duplisea (2000) cada especie puede tener una respuesta distintiva al tamaño del poro dentro del sedimento.

Los nemátodos tienden a mostrar mayores densidades en sedimentos finos y muy finos (Esteves *et al.*, 1997; Moodley *et al.*, 2000), mientras que en sedimentos gruesos tienden a dominar los copépodos (Herrera y del Valle, 1980; Goubault *et al.*, 1995). Según estos últimos autores, otros grupos como ostrácodos y poliquetos tienden a aparecer en sedimentos heterogéneos gruesos. Esto coincide con lo planteado por Jiménez e Ibarzábal (1982) sobre que el aumento del tamaño de partícula incrementa el número de grupos presentes en la meiofauna. Herrera y Sánchez (1982) hallaron una correlación alta entre el diámetro de partícula del sedimento y la abundancia y el número de taxa ($r = 0.75$ y 0.74 respectivamente). Sin embargo Herrera (1983) no encontró una relación directa entre el diámetro medio de las partículas y la estructura de la meiofauna.

Duplisea y Drgas (1999) plantean que la respuesta de las comunidades del sedimento al tamaño de partícula puede ser equívoca. Esto se explica porque el tamaño de partícula esta correlacionado con otras variables (ej. porosidad, contenido de agua, carbono y nitrógeno orgánico, hidrodinámica) que también afectan a la meiofauna. Como resultado de esto puede ser difícil distinguir los efectos de la hidrodinámica de los efectos del tamaño de partícula. De todas formas, explicaciones

físicas simples que no toman en cuenta la capacidad adaptativa de la meiofauna, pueden fallar al intentar explicar sus patrones de abundancia y distribución (Duplisea, 2000).

2.2.2. Oxígeno disuelto

Se ha demostrado que los niveles de oxígeno disuelto en el agua determinan en parte la estructura de las comunidades de la meiofauna. Herrera y Sánchez (1982) obtuvieron que los niveles de oxígeno disuelto están correlacionados con la abundancia total de la meiofauna ($r=0.67$) y con el número de taxa ($r=0.61$).

En un estudio realizado en el Báltico por Elmgren (1976) se demostró que la disponibilidad de oxígeno determina una zonificación con la profundidad. Con el aumento de esta ocurre un deterioro de las condiciones aeróbicas lo que conlleva una disminución de la abundancia de la meiofauna. En la zona permanentemente hipóxica solo aparecen nemátodos en muy baja abundancia (20 a 50 ind/10 cm²).

Igualmente al aumentar la profundidad en el sedimento decrecen los niveles de oxígeno en el agua intersticial, lo que se refleja en un decrecimiento en la abundancia de organismos (Boucher y Goubault, 1990; Moodley *et al.*, 2000).

La actividad de la macrofauna altera las propiedades de la columna de sedimento, provocando disturbios que afectan la estructura de la comunidad (Austen *et al.*, 1998). En las capas profundas del sedimento la disponibilidad de oxígeno y la abundancia de materia orgánica dependen de la actividad bioturbadora o mezcladora de organismos de la macrofauna (Rudnick *et al.*, 1985; Moodley *et al.*, 2000). Según los últimos autores los animales cavadores y enterradores proveen trazas de oxígeno a las capas inferiores del sedimento donde pueden aparecer una parte sustancial de la agrupación de nemátodos, estos reciben entonces un impacto directo no tanto de la oxigenación como de la actividad del macrobentos.

Según Chen *et al.* (1999) y Moodley *et al.* (2000) los copépodos son más sensibles que los nemátodos al decrecimiento de las concentraciones de oxígeno, ya que estos últimos tienen capacidad para soportar aun condiciones anóxicas. Widbom y Elmgren (1988) plantean que además de los copépodos, los ostrácodos también son sensibles a las bajas concentraciones de oxígeno.

2.2.3. Temperatura

La temperatura del agua influye sobre la densidad del meio bentos, esto es especialmente notable en ambientes templados y boreales donde las diferencias de temperatura entre verano e invierno superan los 10 °C. En estos hábitats los valores máximos de densidad se alcanzan en primavera y verano debido a eventos reproductivos a gran escala (Platonova y Gal'tsova, 1985; Olafsson y Elmgren, 1997).

Santos *et al.* (1996) detectó ritmos elevados de reproducción (“blooms”) en varias especies de copépodos en primavera. El aumento de la irradiancia en esta estación, según este autor, actúa como señal de inicio de estos eventos aún semanas antes de que ocurra el calentamiento del agua. La presencia de máximos de reproducción de copépodos en los meses más cálidos del año ha sido señalada por Olafsson y Elmgren (1997).

El aumento de la temperatura puede disparar eventos reproductivos que incrementan la abundancia, pero también puede provocar disminución de esta, según plantea Yamamuro (2000). Este autor refleja en un estudio realizado en dos sistemas estuarinos, que el aumento de la temperatura en la época cálida provoca anoxia en el agua, lo que reduce la abundancia del meio bentos. Villora-Moreno *et al.* (1991) registró en una playa del Mediterráneo, mayor abundancia de la meiofauna en invierno que en verano, reflejando una tendencia igual en el grupo de los nemátodos, aunque no ofrece explicación a este hecho.

Olafsson y Elmgren (1997) en un estudio realizado en el Báltico hallaron que la presencia de densidades máximas en el meio bentos durante los meses cálidos se debe a un mayor suministro de alimento más que a la existencia de altos ritmos de reproducción y crecimiento. Coull (1999) refiere que los patrones de abundancia estacional pueden estar relacionados indirectamente con la temperatura, y deberse a controles inducidos por esta, como la disponibilidad de alimento, la bioturbación y la profundidad de la capa oxidada.

2.4. Salinidad

Muchas especies de la meiofauna (especialmente los nemátodos) han sido registradas como altamente tolerantes a las aguas salobres (Platonova y Gal'tsova, 1985; Santos *et al.*, 1996). Los oligoquetos tienden a ser abundantes en hábitats dulceacuícolas y estuarinos (Yamamuro, 2000). En hábitats estuarinos, con un gradiente de salinidad de la tierra al mar, Coull (1999) plantea que existe una tendencia a la disminución de la abundancia y del número de especies a medida que disminuye la distancia a la fuente de agua dulce.

El sustrato tiene la capacidad de retener agua intersticial con salinidad muy superior a la de la columna de agua (Platonova y Gal'tsova, 1985). Esta capacidad aumenta a medida que las partículas del sustrato son menores y es máxima en fondos arcillosos. Esta capacidad del sustrato de preservar la salinidad es un factor importante en la vida de organismos litorales y estuarinos y puede enmascarar la sensibilidad de las comunidades de la meiofauna a los cambios de salinidad.

En ambientes físicamente dinámicos el influjo de agua dulce y el intercambio de mareas puede enmascarar también el efecto de la salinidad, al ser los valores medidos en el agua no representativos del agua intersticial (Yamamuro, 2000).

2.2.5. Hidrodinámica

El grado de exposición del hábitat es un factor determinante de la estructura de la meiofauna. En hábitats sometidos a una fuerte hidrodinámica, la intensidad y frecuencia de las corrientes determinan los ritmos de erosión, transporte y redeposición del sedimento, constituyendo las principales fuentes de disturbios sobre la comunidades de la meiofauna (Chen *et al.*, 1999).

2.2.6. Materia orgánica en el sedimento

Las variaciones estacionales e interanuales en la producción primaria cambian la disponibilidad del alimento, y este puede ser el factor más importante que controla la abundancia y composición faunística a niveles taxonómicos altos (Rudnick *et al.*, 1985; Moodley *et al.*, 2000; Soltwedel, 2000).

Elmgren (1976) planteó que las comunidades bentónicas en el Báltico, incluyendo a la meiofauna, estarían limitadas en última instancia por el alimento, debido a la poca acumulación de materia orgánica que existe. Olafsson y Elmgren (1997) y Rudnick *et al.* (1985) encontraron que la sedimentación de materia orgánica derivada del “bloom” de fitoplancton de primavera es un factor determinante de la variación estacional de la meiofauna. Los nemátodos responden dramáticamente a la entrada del fitodetrito con cambios en la abundancia tanto total como de grupos tróficos. La entrada de materia orgánica disparó la actividad reproductiva de una de las especies de copépodos, sin que existiera la influencia directa de cambios en la temperatura (Olafsson y Elmgren, 1997).

En general la relación entre la producción primaria y las comunidades del meiobentos es compleja (Soltwedel, 2000) como resultado de la influencia combinada de factores abióticos (oxígeno, temperatura, granulometría) y procesos biológicos (descomposición bacteriana, interacciones competitivas y de depredación).

Rokicka-Praxmajer *et al.* (1998) refleja en un estudio en Bahía Pomerania (Mar Báltico) que las estaciones más cercanas a la boca de un río, por el que ocurre la entrada de materia orgánica al hábitat, sostienen la mayor abundancia del meiobentos. En este hábitat, según estos autores, la descarga del río y el enriquecimiento del sedimento con materia orgánica controla la distribución espacial de las comunidades meiobentónicas. Según Coull (1999) la abundancia de la meiofauna esta correlacionada positivamente con el contenido de carbono orgánico del sedimento.

Los escurrimientos y el movimiento del agua por las mareas permiten la entrada de materia orgánica a los sistemas estuarinos, pero no solo estos procesos físicos determinan la disponibilidad de esta al meiobentos. La actividad de bivalvos filtradores pertenecientes al macrobentos puede facilitar la sedimentación de la materia orgánica suspendida (incluyendo al fitoplancton) lo que promueve la abundancia de la meiofauna al incrementar los recursos tróficos disponibles (Yamamuro, 2000). Coull (1999) plantea también que los valores de densidad

tienden a ser más bajos en arenas “limpias” que en fango enriquecido orgánicamente.

Los resultados de Santos *et al.* (1996) demuestran que las comunidades de la meiofauna pueden estar controladas físicamente y no estar influenciadas significativamente por el detrito de origen algal (medido como concentraciones de clorofila a). Esto se debe a que este autor estudia un sistema estuarino, en el que los niveles de materia orgánica son elevados, y la salinidad y la temperatura son los principales factores limitantes. Otro caso de control físico ocurre en la zona litoral donde la desecación intermitente o el hielo invernal puede eliminar a las comunidades bentónicas.

La presencia de vegetación incrementa la productividad de un tipo de fondo, pudiendo entonces este sostener un mayor número de organismos de la meiofauna (Jiménez e Ibarzábal, 1982). Aunque la importancia nutricional de los pastizales para la meiofauna es probablemente indirecta y resultado de la interacción detrito-bacteria-meiofauna (De Troch *et al.*, 2001). Las bacterias asociadas al detrito parecen ser una fuente importante de alimento para la meiofauna tanto de aguas someras como profundas (Elmgren, 1976, Platonova y Gal'tsova, 1985). Estos microorganismos constituyen una fuente de alimento más importante para los detritívoros que los residuos pobres en nitrógeno de la macrovegetación (De Troch *et al.*, 2001).

Jiménez e Ibarzabal (1982) encontraron que sustratos de arena con vegetación presentan mayores densidades de la meiofauna que otros desprovistos de vegetación. Además de la consecuencia evidente del enriquecimiento orgánico del sedimento en los lechos de fanerógamas, estos pueden jugar un papel protector de la meiofauna (De Troch *et al.*, 2001). Según estos autores los copépodos harpacticoides pueden ser ingeridos directamente por larvas de peces, por lo que pueden buscar refugio en plantas grandes que brindan un hábitat más complejo físicamente.

2.3. Meiofauna como bioindicador ambiental

El contaminante más universal en el mar es la materia orgánica descargada por albañales, la cual puede influenciar la estructura de las comunidades del meiobentos en dos formas (Lampadariou *et al.*, 1997; Méndez *et al.*, 1998):

- Generando cambios en la cantidad de materia orgánica y en la concentración de nutrientes en el sedimento.
- Estimulando la actividad microbiana heterotrófica, lo que provoca hipoxia y aún anoxia en las aguas intersticiales.

En años recientes ha ocurrido un incremento en los estudios que consideran el uso de la meiofauna como potenciales indicadores de disturbios antropogénicos en ecosistemas acuáticos (Warwick, 1988; Olafsson *et al.*, 1995; Lampadariou *et al.*, 1997). Las ventajas del empleo de la meiofauna, con respecto a otros grupos (ejemplo: macrofauna), como indicadores de la calidad del ambiente son:

- Pequeño tamaño de sus organismos, lo que permite realizar estudios de respuesta de las comunidades a la contaminación a nivel experimental (micro y mesocosmos) (Frithsen *et al.*, 1985; Olafsson *et al.*, 1995).
- Muestreo cuantitativo fácil, pues implica pequeños volúmenes de muestra (Warwick, 1993).
- Cortos tiempos de renovación (usualmente meses) permiten respuestas potenciales rápidas (Frithsen *et al.*, 1985; Warwick, 1993; Lampadariou *et al.*, 1997).
- Presentan alta sensibilidad (Olafsson *et al.*, 1995; Lampadariou *et al.*, 1997).
- Usualmente tiene reproducción continua y ausencia de fase de vida planctónica, lo que mantiene una línea base temporal relativamente estable (Frithsen *et al.*, 1985; Warwick, 1993; Lampadariou *et al.*, 1997).

Las dificultades principales en la utilización del meiobentos para estimar impactos ambientales son:

- Taxonomía dificultosa, aunque existe la facilidad de que los análisis son muy robustos a niveles superiores a los de especie (Warwick, 1993).
- Respuestas a la polución no están bien documentadas (Warwick, 1993).
- Elevada resistencia al enriquecimiento orgánico y a las condiciones anóxicas resultantes (particularmente los nemátodos) que puede concretarse en respuestas de tipo umbral, con un cambio marcado en la abundancia solo en una pequeña parte del espectro de condiciones ambientales (Duplisea y Hargrave, 1996).

Según Duplisea y Hargrave (1996) la diversidad numérica del meiobentos es un pobre predictor de la contaminación orgánica, y si bien ocurren cambios en la composición de las comunidades ante cambios en el enriquecimiento orgánico del sedimento, no se detectan tendencias claras en cuanto a las variaciones en la abundancia. Estos autores plantean que para distinguir la respuesta del meiobentos a la contaminación orgánica se requiere analizar variables relevantes para el funcionamiento del ecosistema como: grupos funcionales, biomasa o respiración. En caso de estimaciones sobre el grado de eutrofización es aconsejable complementar los datos sobre el meiobentos con información sobre el macrobentos (Widbom y Elmgren, 1988).

A niveles taxonómicos altos (familia, orden, phylum) las variables ambientales naturales provocan un menor efecto de confusión en la estructura comunitaria que al nivel de especie, lo que permite detectar más claramente señales de impacto (Warwick, 1988, 1993). Sin embargo Olafsson *et al.* (1995) encontraron en una laguna tropical sometida al impacto de la piscicultura que las respuestas de la comunidad meiobentónica a cambios ambientales fueron difíciles de detectar a niveles taxonómicos por encima de familia.

Condiciones intermedias de enriquecimiento orgánico no parecen afectar notablemente la abundancia y estructura de las comunidades, aunque la gran cantidad de alimento disponible puede tener un efecto facilitador. La excesiva carga orgánica (aproximadamente 20 mgC/g) se asocia a condiciones anóxicas del

sedimento disminuyendo el número y la abundancia de taxa presentes (Papadopoulou *et al.*, 1998).

En general, los copépodos son más sensibles que los nemátodos a la contaminación (Santos *et al.*, 1996). Esto puede deberse a diferente grado de exposición ya que los copépodos son principalmente epibentónicos y tienen una distribución más superficial que los nemátodos, que son fundamentalmente intersticiales (Gourbault *et al.*, 1995; Duplisea y Hargrave, 1996; Lampadariou, 1997). El grado de exposición puede explicar también el hecho de que los copépodos bentónicos parecen ser la presa principal para los depredadores de la meiofauna (Coull, 1999). Otra consecuencia del grado de exposición puede ser el hecho de que en sedimentos enriquecidos copépodos y ostrácodos muestran una disminución significativa en su densidad (Mazzola *et al.* 1999). Algunas especies de copépodos harpacticoides son oportunistas, y pueden mostrar elevados ritmos de reproducción (Elmgren *et al.*, 1983).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Sitio de estudio

La investigación se realizó en el sublitoral de Ciudad de La Habana, Cuba, definiéndose en este cuatro estaciones de muestreo (figura 1). Cada estación se ubicó en el plano arenoso entre la primera terraza arrecifal (canto del veril) y el biotopo de camellones, muy próxima a este último. La profundidad en la estación Miramar 1 es 16 m, en las estaciones Miramar 2 y Río es 20 m y en la estación Bahía es 11 m. Durante los muestreos la temperatura del agua de fondo varió entre 23 y 26 °C en época de seca y entre 27 y 28 °C en época de lluvia.

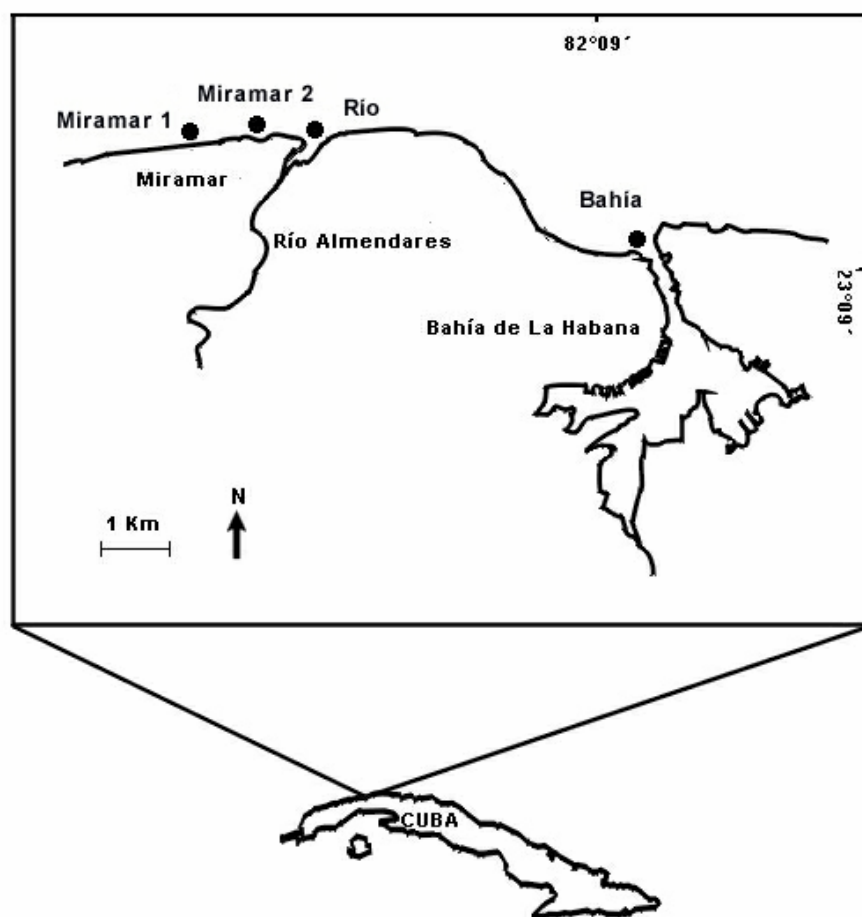


Figura 1. Estaciones de muestreo en el sublitoral de La Habana.

Las estaciones Miramar 1 y 2 se definieron como sitios de referencia por considerar que los niveles de contaminación en ellas son bajos. La estación Río se ubica en la pluma de descarga del mencionado río por lo que recibe una alta carga de contaminantes de origen industrial y urbano (aguas albañales). La estación Bahía se localiza en la entrada de la Bahía de La Habana y se define como un sitio contaminado, pero fundamentalmente por la descarga de hidrocarburos y metales pesados (Alepez *et al.*, 1984).

3.2. Diseño de muestreo

En cada estación se tomó una muestra a finales de la época de seca (febrero - abril del 2001) y otra a finales de la época de lluvia (septiembre - noviembre del 2001), para un total de ocho muestras (4 estaciones x dos épocas). Se muestreó a finales de cada época, donde las condiciones ambientales (ejemplos: temperatura, precipitación, movimiento de agua) típicas están bien implantadas. Aunque la época de lluvia se define hasta octubre, en el 2001 se extendió hasta noviembre debido al paso del huracán Michelle, que provocó intensas lluvias. En época de seca cada muestra esta formada por 12 unidades de muestreo (UM) y en época de lluvia por 6 UM, la reducción en el tamaño de muestra se realizó sobre la base de un análisis que se expone más adelante. Todas las UM fueron tomadas al azar dentro de cada estación, en un área de aproximadamente 16 m². Una UM consiste en una extracción de arena con un tubo sonda de 6.16 cm² de área, el cual se entierra 10 cm en el sustrato. El principal sesgo de esta metodología es la pérdida de organismos durante el pase, bajo el agua, del material extraído a una bolsa de nylon. Ello implica que los estimados de la meiofauna subestiman los valores reales de densidad, aunque ello no invalida la realización de comparaciones entre estaciones.

3.3. Procesamiento de las muestras

El material extraído se pasó a través de una columna de tamices de 1, 0.5 y 0.1 mm de abertura de malla, conservándose en formol al 4 % solo las fracciones retenidas en los dos últimos tamices mencionados. La separación de los organismos de la arena se realizó a través de sucesivos procesos de agitación y decantación (al

menos cuatro) con agua. Los ejemplares así separados se identificaron hasta el nivel de grandes grupos (cuales) y se contaron.

3.4. Análisis de los datos

A partir de los valores de presencia-ausencia de cada taxón en época de seca se confeccionaron curvas acumulativas para determinar el tamaño de muestra adecuado (González-Sansón *et al.*, 1997). Para la aplicación de las pruebas paramétricas se comprobó en los datos la presencia de correlación entre la media y la varianza. Los datos que presentan correlación se transforman según la ley de potencia de Taylor (Elliot, 1971), quedando como X^T . Donde: $T = 1 - b/2$; siendo $b =$ exponente de la relación de potencia dada por: $\text{varianza} = a (\text{media})^b$. Se aplican análisis de varianza bifactoriales de efecto fijo. Cuando estos son significativos se realizan pruebas *a posteriori* de comparación múltiple de medias de Student-Newman-Keuls (SNK).

Se aplicó un análisis de clasificación numérica para agrupar a las combinaciones estación-época. Para ello se emplearon tres índices de afinidad diferentes para realizar el agrupamiento:

- Coeficiente de Disimilitud Porcentual, definido como:

$$D_{ij} = 100 \{1 - [2 \sum \min(x_{ik}, x_{jk}) / \sum (x_{ik} + x_{jk})]\}$$

donde: i, j = combinaciones de estación-época a comparar

\min = mínimo de dos valores de abundancia

$x_{.k}$ = valor del k -ésimo taxón de la i o j -ésima combinación

- Una distancia basada en el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r), definida como:

$$1 - r_{ij} = 6 \sum (R_{ik} - R_{jk})^2 / n (n^2 - 1)$$

donde: i, j = combinaciones de estación-época a correlacionar

n = número de taxa en cada combinación

$R_{.k}$ = rango del k -ésimo taxón de la i o j -ésima combinación

- Una distancia basada en el índice de similitud de Sorensen (S), definida como:

$$1-S_{ij} = 1 - [2a / (2a + b + c)]$$

donde: a = frecuencia de doble presencia

b = frecuencia de presencia en i y ausencia en j

c = frecuencia de presencia en j y ausencia en i

Empleando los mismos índices de afinidad se realizó un análisis de ordenamiento empleando la técnica de Escalado Multidimensional No Métrico. Los análisis se realizaron en los programas MVSP (Kovach, 1990) y Statistica 5.0. Todas las pruebas estadísticas se aplicaron con un nivel de significación del 5 %.

4. RESULTADOS

4.1. Tamaño de muestra

La figura 2 muestra como se acumula el número de taxa registrados, para todas las estaciones en la época de seca, a medida que se toman unidades de muestreo (UM). Se evidencia una tendencia asintótica a partir de la UM número 6 en todas las estaciones, esta tendencia se mantiene sin cambio en la estación Bahía. En las estaciones Miramar 1 y Miramar 2 aparecen en las UM 12 y 10 respectivamente un taxón no registrado antes; en la estación Río aparecen en la UM 11 otros cuatro taxa no registrados.

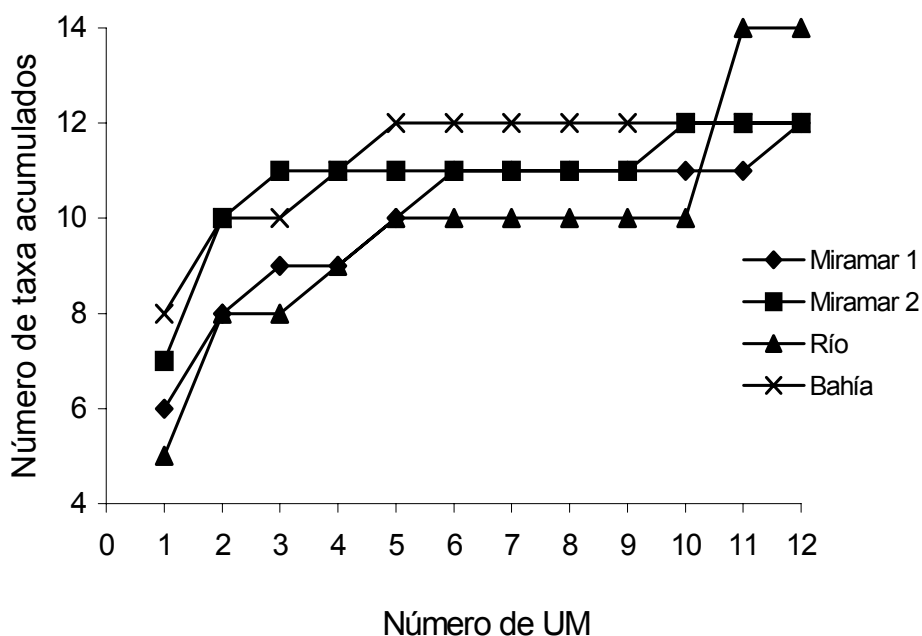


Figura 2. Valores acumulados del número de taxa para cada una de las estaciones en época de seca. UM = unidad de muestreo.

El taxón que aparece después de la UM 6 en la estación Miramar 1 es Acarina con un ejemplar y en Miramar 2 es Priapulida con dos ejemplares. En la estación Río los taxa que aparecen en la UM 11 son (entre paréntesis el número de ejemplares): Brachiopoda (5), Priapulida (5), Cumacea (1) y Kynorhyncha (5). La aparición a partir de la UM 6 solo de taxa raros es el criterio que justifica la reducción del tamaño de muestra a seis UM en época de lluvia.

4.2. Estructura de la comunidad

Al analizar los valores medios de densidad para cada uno de los taxa (tabla 1) se observa una marcada dominancia numérica del phylum Nematoda en las estaciones Miramar 1 y 2 y Bahía, conformando sus individuos del 53 al 88 % de la densidad total. La estación Río muestra por el contrario una dominancia baja del taxón, con valores de 20 % en época de seca y 17 % en época de lluvia. En esta última estación (en ambas épocas) el taxón dominante es la clase Copepoda, la cual pasa a un segundo orden de dominancia en las tres primeras estaciones mencionadas (tabla 1).

Es notable el aumento en la dominancia de la clase Polychaeta en la estación Río en ambas épocas (de menos de un 6 % en cualquiera de las estaciones a más de 25 %). El número de taxa presentes en época de lluvia es menor que en seca en todas las estaciones, siendo las del Río y la Bahía las que poseen el menor número de grupos.

Se aplican análisis de varianza bifactoriales (tabla 2) a las siguientes variables: Nematoda, Copepoda, Polychaeta, Otros (agrupa al resto de los taxa que aparecen en menor densidad, incluye 13 taxa) y Total (todos los taxa combinados, incluye 16 taxa). Además se analiza si existe diferencia en la tasa Nematoda/Copepoda.

Las transformaciones calculadas eliminan la correlación existente entre la media y la varianza para cada una de las variables, excepción hecha de la variable Otros en la que la transformación incrementa dicha correlación. Por ello se realiza el análisis de varianza con los datos transformados de todas las variables excepto Otros. La correlación existente en esta última es baja y no significativa por lo que no se transforma.

Tabla 1. Valor medio de densidad \pm intervalo de confianza del 95 % (ind /10 cm²) para cada uno de los taxa en las cuatro estaciones y las dos épocas en estudio. N/C = tasa Nematoda/Copepoda.

| Taxón | Miramar 1 | | Miramar 2 | | Río | | Bahía | |
|-------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|
| | Seca | Lluvia | Seca | Lluvia | Seca | Lluvia | Seca | Lluvia |
| Nematoda | 662.7 \pm 92.7 | 530.0 \pm 88.8 | 334.1 \pm 70.5 | 322.0 \pm 31.2 | 19.8 \pm 8.5 | 21.4 \pm 5.9 | 138.1 \pm 58.4 | 278.1 \pm 30.5 |
| Copepoda | 61.3 \pm 17.7 | 122.3 \pm 27.3 | 97.4 \pm 19.3 | 229.2 \pm 47.6 | 39.9 \pm 8.2 | 57.9 \pm 23.9 | 94.2 \pm 27.8 | 26.5 \pm 10.0 |
| Polychaeta | 9.6 \pm 2.3 | 8.9 \pm 5.6 | 12.7 \pm 4.9 | 6.8 \pm 2.1 | 26.4 \pm 5.9 | 46.5 \pm 64.0 | 16.8 \pm 7.9 | 8.1 \pm 4.8 |
| Sipunculida | 6.8 \pm 4.5 | 2.4 \pm 4.3 | 11.1 \pm 7.9 | 3.5 \pm 1.3 | 2.7 \pm 2.0 | 0.8 \pm 0.7 | 1.5 \pm 1.8 | 1.1 \pm 1.1 |
| Ostracoda | 3.1 \pm 1.7 | 4.6 \pm 3.4 | 2.8 \pm 1.4 | 7.3 \pm 3.1 | 2.3 \pm 1.3 | 0.8 \pm 1.1 | 1.5 \pm 1.0 | 0.5 \pm 0.7 |
| Acarina | 0.1 \pm 0.3 | 1.9 \pm 1.0 | 1.4 \pm 1.2 | 1.6 \pm 1.5 | 0.9 \pm 1.4 | 0 | 3.2 \pm 2.4 | 0 |
| Oligochaeta | 0.3 \pm 0.4 | 0 | 0.7 \pm 0.5 | 0 | 0.8 \pm 0.7 | 0.5 \pm 0.7 | 3.0 \pm 1.2 | 1.1 \pm 1.6 |
| Brachiopoda | 0.9 \pm 0.8 | 0 | 0.4 \pm 0.4 | 0 | 0.7 \pm 1.4 | 0 | 1.4 \pm 1.0 | 1.6 \pm 2.1 |
| Priapulida | 1.8 \pm 2.1 | 3.0 \pm 2.6 | 0.7 \pm 0.7 | 0.5 \pm 0.7 | 0.7 \pm 1.4 | 0 | 0 | 0 |
| Gasteropoda | 0.3 \pm 0.4 | 0.5 \pm 0.7 | 1.4 \pm 1.0 | 0.3 \pm 0.5 | 0.9 \pm 1.4 | 0 | 0.4 \pm 0.4 | 0 |
| Cumacea | 1.1 \pm 0.7 | 0 | 0.1 \pm 0.3 | 0 | 0.1 \pm 0.3 | 0 | 1.1 \pm 1.3 | 0 |
| Kynorhyncha | 0.5 \pm 0.5 | 1.6 \pm 1.2 | 0.7 \pm 0.7 | 6.5 \pm 3.4 | 0.7 \pm 1.4 | 0 | 0.1 \pm 0.3 | 0 |
| Tanaidacea | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.8 \pm 0.7 | 0 | 0 | 0 |
| Amphipoda | 0 | 0 | 0 | 0.5 \pm 0.7 | 1.4 \pm 1.3 | 0 | 1.1 \pm 0.8 | 0 |
| Isopoda | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.3 \pm 0.4 | 0.3 \pm 0.5 | 0.1 \pm 0.3 | 0 |
| Echinoidea | 0 | 0 | 0 | 0.3 \pm 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| No. de taxa | 12 | 9 | 12 | 11 | 15 | 7 | 13 | 7 |
| N/C | 14.5 \pm 5.1 | 4.6 \pm 1.2 | 3.8 \pm 1.0 | 1.5 \pm 0.3 | 0.5 \pm 0.2 | 0.4 \pm 0.1 | 1.6 \pm 0.7 | 12.4 \pm 4.4 |
| Total | 748.5 \pm 104.4 | 675.3 \pm 96.6 | 463.5 \pm 80.2 | 578.5 \pm 68.5 | 98.3 \pm 18.8 | 128.2 \pm 82.6 | 262.4 \pm 64.9 | 317.1 \pm 35.9 |

Tabla 2. Análisis para la transformación de los datos según la Ley de Potencia de Taylor.

N/C = tasa Nematoda/Copepoda, r = coeficiente de correlación entre la media y la varianza, a y b = parámetros que definen la relación de potencia, T = valor de la transformación, r_T = coeficiente de correlación en los datos transformados, entre paréntesis la probabilidad asociada al valor de r , * = indica diferencia significativa a $p < 0.05$.

| Variable | r | a | b | T | r_T |
|------------|------------------|--------|------|-------|------------------|
| Nematoda | 0.79 (0.020*) | 4.07 | 1.40 | 0.30 | -0.15 (0.723) |
| Copepoda | 0.90 (0.002*) | 2.75 | 1.46 | 0.27 | -0.15 (0.724) |
| Polychaeta | 0.89 (0.003*) | 6.98 | 2.82 | -0.41 | 0.53 (0.173) |
| Otros | 0.33 (0.416) | - | - | - | - |
| Total | 0.67 (0.068) | 2041.7 | 0.98 | 0.51 | -0.33 (0.939) |
| N/C | 0.90 (0.002*) | 8.42 | 2.01 | 0 | -0.52 (0.180) |

El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre estaciones para todas las variables analizadas (tabla 3). El factor época del año solo introduce una componente de varianza significativa en el caso de la densidad de la clase Copepoda, en el resto de las variables analizadas no influye en la densidad ni en el valor de la tasa N/C.

Las variables Densidad Total y Otros no muestran interacción significativa entre factores (tabla 3), por lo que se aplica una prueba de comparación múltiple de medias entre estaciones para conocer cuales son las medias diferentes (figura 3). El valor de densidad media de todos los grupos combinados muestra marcadas diferencias entre las estaciones en estudio. Los mayores valores de densidad se alcanzan en las estaciones de Miramar, mientras que en la estación del río Almendares la densidad de organismos es la más baja.

Tabla 3. Resultados (valores de F) del análisis de varianza bifactorial entre estaciones y épocas del año para la densidad de Nematoda, Copepoda, Polychaeta, Otros (incluye el resto de los grupos combinados) y Total (incluye todos los grupos). Aparece también el resultado para la tasa Nematoda-Copepoda (N/C). gl = grados de libertad (gl del error = 64), entre paréntesis la probabilidad asociada al valor de F, * indica diferencia significativa a $p < 0.05$. Los datos de todas las variables excepto Otros están transformados.

| Factor | gl | Nematoda | Copepoda | Polychaeta | Otros | Total | N/C |
|-------------|----|---------------------------|--------------------------|------------------|------------------|--------------------------|--------------------------|
| Estación | 3 | 148.50 ($< 0.001^*$) | 25.03 ($< 0.001^*$) | 4.97 (0.004*) | 4.80 (0.005*) | 96.33 ($< 0.001^*$) | 74.54 ($< 0.001^*$) |
| Época | 1 | 2.76 (0.102) | 5.55 (0.022*) | 2.48 (0.121) | 3.11 (0.083) | 2.26 (0.138) | 0.26 (0.616) |
| Interacción | 3 | 5.66 (0.002*) | 17.92 ($< 0.001^*$) | 0.073 (0.974) | 1.20 (0.319) | 1.40 (0.250) | 26.53 ($< 0.001^*$) |

La prueba de comparación múltiple de medias de los grupos no dominantes (Otros) no permite distinguir entre que valores medios es que existen las diferencias entre estaciones (figura 3). En esta figura se observa la baja densidad de los grupos no dominantes (Otros) respecto a la densidad total, lo que demuestra la dominancia numérica de los tres grupos excluidos (Nematoda, Copepoda y Polychaeta).

Los phyla Nematoda y Copepoda presentan diferencias en la densidad debido a la interacción de los factores analizados (tabla 3). El phylum Nematoda muestra una tendencia similar en ambas épocas del año (figura 4), con los valores máximos de abundancia en la estación Miramar 1 y los mínimos en la estación Río. En la estación Bahía en época de lluvia ocurre un aumento de la densidad de nemátodos con respecto al valor en seca.

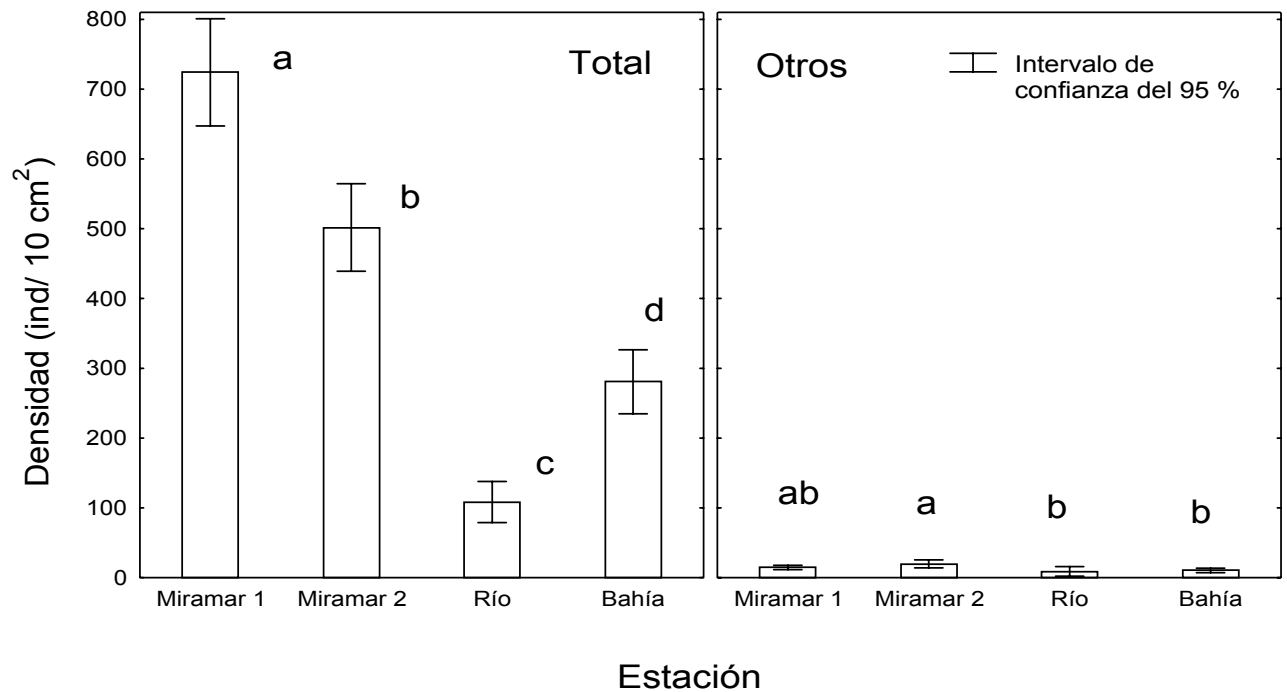


Figura 3. Valores medios e intervalos de confianza de la densidad total (todos los taxa combinados) y de Otros (sin los tres taxa dominantes) en las cuatro estaciones. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medias según la prueba SNK.

En el caso de la clase Copepoda la prueba de comparación de medias no permite definir diferencias entre los valores medios de las combinaciones estación-época (figura 4). Excepción hecha del valor de densidad del taxón en la estación Bahía en lluvia, que es el menor de todos.

Los valores de la tasa Nematoda-Copepoda no muestran un patrón distintivo a través de las cuatro estaciones estudiadas (figura 5). Aunque los valores menores en ambas estaciones ocurren en la estación Río.

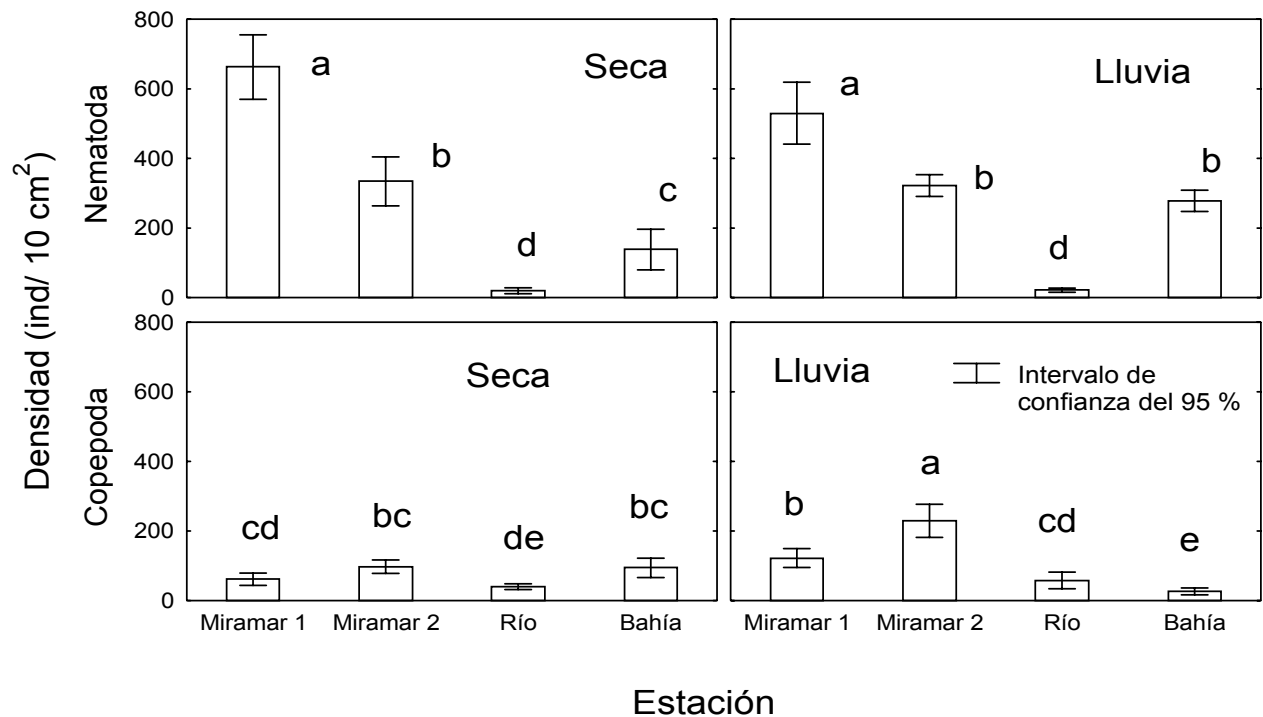


Figura 4. Valores medios e intervalos de confianza del 95 % de la densidad de los taxa Nematoda y Copepoda, para cada una de las épocas del año, en las cuatro estaciones. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medias según la prueba SNK.

Sobre la base del índice de disimilitud porcentual se forman tres grupos de estaciones (Figura 6A). El grupo A contiene a la estación del Río en ambas épocas, esta muestra una marcada diferencia (70 %) con el resto de las estaciones, fundamentalmente debido a que los taxa dominantes son Copepoda y Polychaeta, ocupando Nematoda la tercera posición.

El grupo C incluye a las estaciones de Miramar (ambas épocas) y a la Bahía en lluvia. En estas estaciones aparece una marcada dominancia de nemátodos y el segundo lugar lo ocupan los copéodos.

En base a la medida de disimilitud 1-r se definen tres grupos (Figura 6B): C incluye a las estaciones de Miramar, B está compuesto por la estación Río en seca y A incluye a las estaciones de la Bahía y el Río en lluvia. Obsérvese que el grado de disimilitud al que se forman los grupos es bajo, no sobrepasando el 35 %.

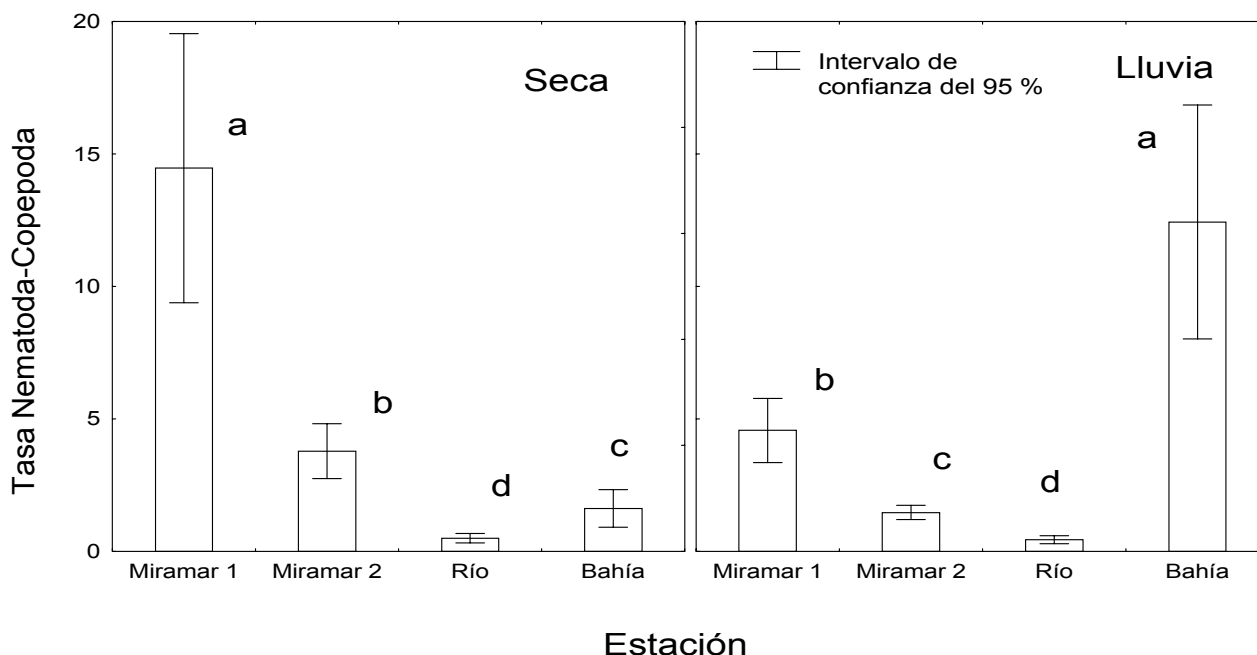


Figura 5. Valores medios e intervalos de confianza del 95 % de la tasa Nematoda-Copepoda para cada una de las épocas del año en las cuatro estaciones. Letras diferentes indican diferencia significativa ($p < 0.05$) entre las medias según la prueba SNK.

Con relación a la disimilitud cualitativa (1-S) se separan tres grupos (Figura 6C). Un grupo C que contiene a las estaciones en época de seca, todas con más de 12 taxa presentes. Las estaciones Río y Bahía, en época de lluvia, se agrupan en A, y poseen un número de taxa bajo (7). Las dos estaciones de Miramar, en lluvia, conforman el tercer grupo (C), con valores intermedios de número de taxa (11 y 9). En la agrupación obtenida de acuerdo a este índice los valores de disimilitud a los que se forman los grupos también son bajos, con una disimilitud máxima de 35 %.

En la ordenación obtenida a partir del coeficiente de disimilitud porcentual (Figura 7A) se identifican tres grupos diferentes de estaciones. Un grupo que contiene a las estaciones de Miramar (en ambas épocas) y a la estación de Bahía en lluvia, otro grupo que incluye a la estación de Bahía en seca y un tercer grupo con la estación Río. Esta ordenación refuerza el patrón de agrupación obtenido a partir del análisis de clasificación numérica.

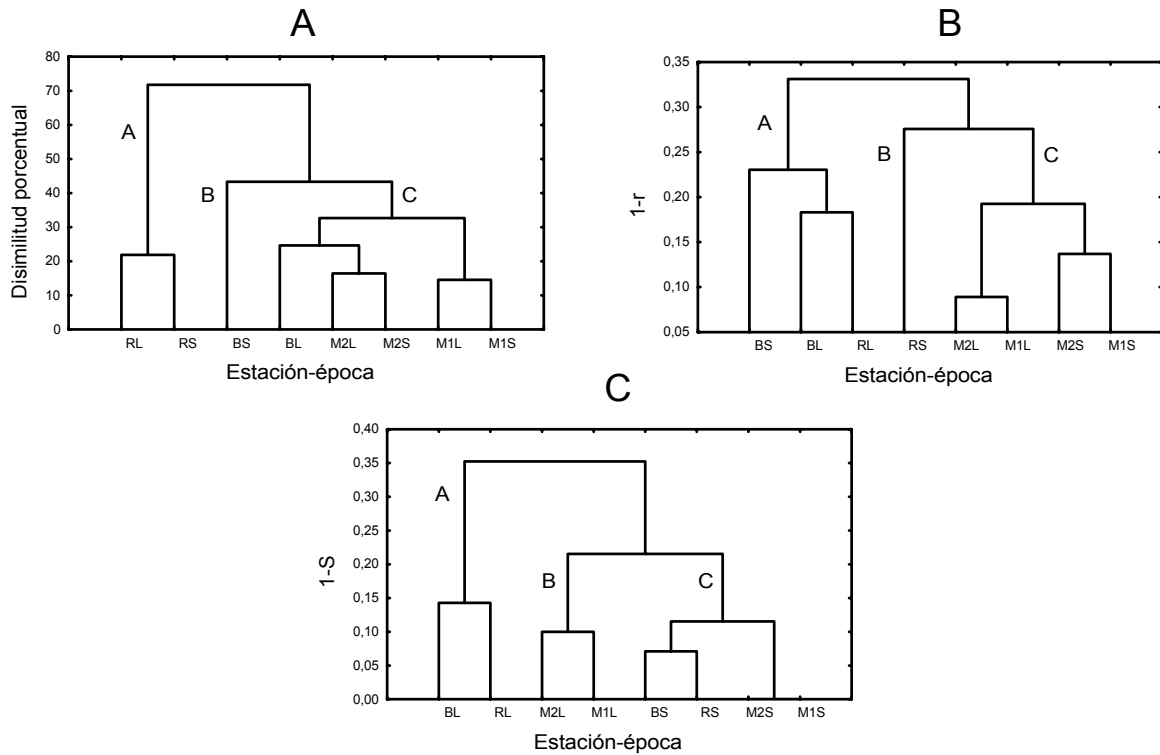


Figura 6. Análisis de clasificación numérica de las combinaciones estación-época, empleando tres índices diferentes de afinidad. (A): Coeficiente de Disimilitud Porcentual, (B): $1-r$, r = Coeficiente de Correlación por Rangos de Spearman y (C): $1-S$, S = Índice de Similitud de Sorensen. Las estaciones se representan como sigue: M1 = Miramar 1, M2 = Miramar 2, R = Río y B = Bahía. Las épocas: S = seca y L = lluvia.

La ordenación realizada a partir del índice basado en el coeficiente de correlación por rangos (figura 7B) coincide básicamente con la agrupación presente en la figura 6B. Aparece un grupo conteniendo a las estaciones de la Bahía (ambas) y al Río en lluvia, otro grupo ya menos definido que incluye a las estaciones de Miramar y un tercer grupo con la estación Río en época de seca.

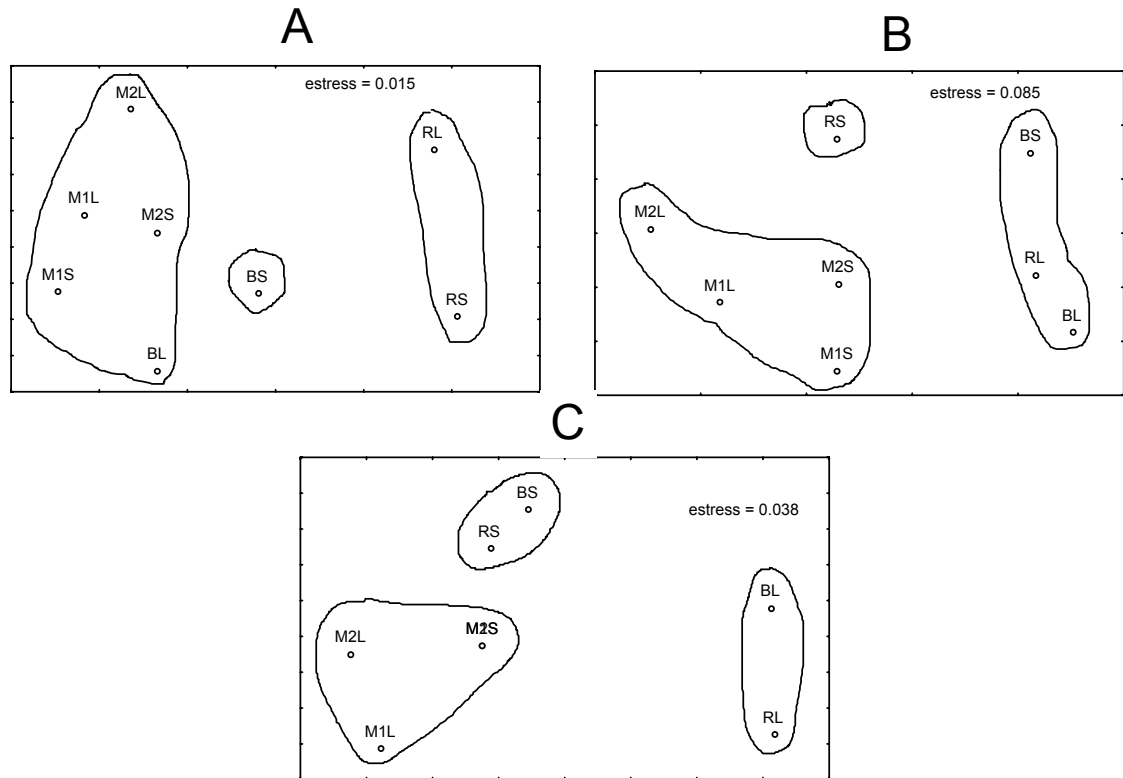


Figura 7. Ordenamiento de las combinaciones estación-época según un Escalado Multidimensional No Métrico (nmMDS) empleando tres índices diferentes de afinidad: (A): Coeficiente de disimilitud porcentual; (B): $1-r$, r = coeficiente de correlación por rangos de Spearman y (C): $1-S$, S = índice de Similitud de Sorensen. Las estaciones se representan como sigue: M1 = Miramar 1, M2 = Miramar 2, R = Río y B = Bahía. Las épocas: S = seca y L = lluvia.

La ordenación según el coeficiente de Sorensen modificado (figura 7C) muestra la existencia de un grupo formado por las estaciones del Río y la Bahía en época de lluvia. Estas mismas estaciones se pueden agrupar en época de seca, quedando un tercer grupo formado por las estaciones de Miramar.

5. DISCUSIÓN

5.1. Tamaño de muestra

La construcción de curvas acumuladas es uno de los métodos para determinar el tamaño de muestra óptimo. Muchos investigadores emplean solo una o pocas unidades de muestreo en sus estimaciones de la densidad lo que disminuye considerablemente la exactitud de los datos (Esteves *et al.*, 1997; Soltwedel, 2000). La forma asintótica en que se acumula el número de taxa en la época de seca sugiere que un tamaño de muestra de 6 UM es representativo de las comunidades muestreadas. Los grupos que aparecen en las estaciones Miramar 1, Miramar 2 y Río después de la UM 6 son raros, como lo demuestra los pocos ejemplares contados de cada uno de ellos, los cuales conforman menos del 5 % de la densidad total en cada estación. Adoptar como tamaño de muestra el de 6 UM disminuye significativamente el costo en la toma y procesamiento de las muestras, aunque implica no registrar posibles grupos raros que puedan aparecer. Este resultado concuerda con Esteves *et al.* (1997), estos autores al calcular el mínimo tamaño de muestra hallaron que para un error del 10 % del valor de la media este es de 7 UM para un tubo de 2.0 cm de diámetro y de 6 UM para uno de 3.6 cm.

5.2. Caracterización abiótica de las estaciones

En la bahía de la Habana se han realizado varios estudios (Alepez *et al.*, 1984; Mederos *et al.*, 1984; Herrera, 1990; Fernández, 1995) que evalúan el grado de contaminación en este cuerpo de agua. La integración de los resultados de estos estudios muestra la existencia de marcadas condiciones de contaminación en el interior de la Bahía, dadas por un alto contenido de hidrocarburos, metales pesados y detergentes en los sedimentos. Estas condiciones se atenúan notablemente en la zona del canal de entrada (donde se ubica la estación Bahía) donde se establece una estratificación evidente de las aguas durante todo el año, definida por un estrato superficial de aguas contaminadas que circulan desde el interior hacia el exterior de la bahía. Por debajo de esta capa fluye una corriente de compensación cercana al fondo que traslada al interior de la bahía aguas

provenientes del mar abierto. En época de lluvia ocurre una fase de recuperación en los sedimentos debido a una mayor renovación de las aguas, determinada por el incremento del volumen de agua intercambiado entre el interior y el exterior de la Bahía en la zona del canal. El mayor volumen de agua intercambiada se debe al aumento durante la estación de lluvia de las entradas de agua a la bahía tanto debido a escurrimientos superficiales desde las alturas Morro-Cabaña como al drenaje del alcantarillado pluvial.

Los estudios realizados por Reyes *et al.* (1998) y Herrera (1990) caracterizan las condiciones de contaminación en la desembocadura del Río Almendares. En esta existen notables concentraciones de sólidos en suspensión y de las formas inorgánicas del nitrógeno (amonio, nitrato y nitrito) y del fósforo, lo que permite definir al área de la desembocadura como fuertemente eutrofizada. Las aguas del río reciben contaminantes provenientes de aproximadamente 20 fuentes, predominando los desechos de naturaleza orgánica que determinan un enriquecimiento notable en la zona de la desembocadura y que afecta las áreas adyacentes. Aparecen bajas concentraciones de hidrocarburos en el área, características de zonas costeras ligeramente contaminadas por petróleo. Debido a procesos de dilución y dispersión determinados por el movimiento de agua se establece un gradiente en el grado de eutrofización y enriquecimiento orgánico desde la desembocadura del río en dirección oeste hasta la zona de Miramar (incluye las estaciones Miramar 1 y 2).

Un punto de partida para el análisis de la componente biótica de estos ecosistemas sería aseverar que las estaciones definidas como contaminadas en este trabajo (Bahía y Río) presentan esencialmente diferente tipo de contaminación (hidrocarburos y metales pesados la primera, eutrofización y enriquecimiento orgánico la segunda).

5.3. Transformación de los datos

El criterio de decisión para realizar la transformación de los datos de abundancia de organismos es eliminar la correlación entre la media y la varianza, ya que la existencia de esta correlación constituye la principal limitante para aplicar análisis de varianza paramétricos (Zar, 1996). Después de la transformación en todos los casos (excepto uno) se elimina la mencionada correlación. En el caso de la variable Otros al realizar la transformación ocurre un aumento marcado de la correlación media–varianza por lo que se decide no transformar los datos. Los resultados de la transformación sostienen la validez de la relación empírica propuesta por Taylor como una buena herramienta para aplicar la estadística paramétrica.

La relación de potencia de Taylor permite a través del parámetro b , obtener una medida del grado de agregación de los organismos (Elliot, 1971; Downing, 1979). Aunque W. D. Taylor (1980b) expresa dudas sobre la utilidad de b como medida de la agregación y plantea que la relación entre ambas es ambigua. El parámetro b no es en sí una medida de la agregación sino que refleja la forma en que la agregación cambia con la densidad (L. R. Taylor, 1980a; W. D. Taylor, 1980b). De cualquier manera la ley de potencia de Taylor es probablemente una de las más completas medidas de la variabilidad espacial de los organismos (Downing, 1980) y b constituye entonces, al menos, un indicador de la agregación espacial (L. R. Taylor, 1980a). Por lo que se emplea en este estudio como un índice del grado de agregación de los taxa del meiobentos.

El grado de agregación (b) de los taxa Nematoda, Copepoda y Otros (grupos no dominantes combinados) oscila cerca de 1.5. Este valor de agregación ha sido reportado por Downing (1979) para varios componentes del bentos. El elevado valor de agregación de la clase Polychaeta ($b = 2.82$) puede expresar la respuesta adaptativa de este taxón a un ambiente poco favorable. Dentro de este los organismos tenderían a agregarse en aquellos microhábitat con condiciones más viables. La capacidad de mantener una elevada agregación puede favorecer a los poliquetos en un hábitat como la estación Río sometida a un elevado enriquecimiento orgánico.

5.4. Análisis unidimensional de la estructura de la comunidad

Existe una variación espacial significativa de la densidad total de la meiofauna lo que refleja la existencia de diferentes ambientes en las estaciones en estudio.

Las diferencias espaciales en la estructura de las comunidades están determinadas en este caso por la interacción de perturbaciones antropogénicas y naturales. Los principales disturbios antropogénicos son el enriquecimiento orgánico proveniente de la descarga del río Almendares y la contaminación por petróleo vertido en el interior de la bahía. Los factores naturales probablemente sean la hidrodinámica de los sistemas estuarinos del río y la bahía y el tamaño de partícula del sustrato. Estas interacciones hacen difícil determinar en que extensión las diferencias en la estructura entre comunidades son resultado de procesos naturales o de impactos humanos (Warwick, 1993; Lampadariou *et al.*, 1997).

Existe una notable diferencia en la estructura de las comunidades entre estaciones, aunque estas diferencias no permiten discernir las variaciones espaciales en la densidad de la variable Otros. Ello sugiere que los análisis de variación espacial deben incluir siempre los grupos dominantes (en este estudio: Nematoda, Copepoda y Polychaeta) así como el análisis particular de algún grupo raro relevante. La importancia de los grupos dominantes en determinar la densidad total de las comunidades del meiobentos se refleja en la figura 4. La variación espacial de la densidad del phylum Nematoda en ambas épocas del año es un reflejo de la variación de la densidad total, ello se debe al hecho de que los nemátodos conforman comúnmente más del 50 % de la densidad total de la meiofauna, lo que coincide con la inmensa mayoría de las publicaciones consultadas.

La tendencia en la densidad de nemátodos a disminuir desde la estación Miramar 1 hasta la estación Río se mantiene en ambas épocas del año y parece responder al gradiente de enriquecimiento orgánico presente en esa dirección. La profundidad de penetración del oxígeno en el sedimento está fuertemente relacionada con el contenido de materia orgánica en este, por lo que los

sedimentos costeros fuertemente enriquecidos limitan la profundidad de la capa oxidada (Moodley *et al.*, 2000; La Rosa *et al.*, 2001).

A pesar de que los nemátodos se asume que son muy resistentes a la carga orgánica y a las condiciones hipóxicas derivadas de esta, pueden mostrar marcadas variaciones en su abundancia como resultado del enriquecimiento orgánico (Mazzola *et al.*, 1999; Mirto *et al.*, 2000). El decremento en la densidad de nemátodos, debido a su sensibilidad a este tipo de disturbio, y en la densidad total provoca un aumento del porcentaje de copépodos, esto coincide con lo hallado por Mirto *et al.* (2000) en un estudio sobre respuesta del meiobentos a la biodeposición. Según estos autores los quinorrincos y ostrácodos también pueden representar útiles indicadores de disturbio por biodeposición, pero estos taxa no mostraron tendencias claras a través del gradiente de enriquecimiento orgánico.

Mirto *et al.* (2000) plantean que en ambientes de alta energía, donde los eventos de resuspensión reducen la acumulación de materia orgánica y facilita la penetración de O₂ en el sedimento puede ocurrir un aumento en la densidad de la meiofauna ante el enriquecimiento orgánico. También Papadopoulou *et al.* (1998) plantean que los nemátodos pueden aumentar su abundancia a través de gradientes de enriquecimiento orgánico hasta que las condiciones se deterioran excesivamente. El movimiento de agua (principalmente por corrientes) a que pueden estar sometidas las estaciones Miramar 1 y 2 y Río probablemente provocan en alguna medida el efecto reductor de la acumulación de materia orgánica mencionado. El tamaño de partícula relativamente grande (arena) en estas estaciones apoya la idea de un movimiento de agua apreciable. Por ello es probable que el enriquecimiento orgánico no sea el único factor que determine la densidad del meiobentos en las estaciones de Miramar y Río, sino la presencia de residuos industriales tóxicos en la descarga del río Almendares que afectan directamente la fisiología de los organismos de la infauna. El vertimiento por parte de papeleras y otras industrias de contaminantes alcalinos al río es probable que se adicione al enriquecimiento para generar el patrón observado. La reducción de

la densidad del meiobentos ante la descarga de residuales industriales ha sido reflejada por Herrera (1983) en un estudio en el litoral norte de La Habana.

La temperatura y la disponibilidad de alimento son los factores abióticos más invocados para explicar las variaciones estacionales en la abundancia del meiobentos (Olafsson y Elmgren, 1997). Sin embargo la ausencia de máximos estacionales de producción primaria (“blooms”) en las regiones tropicales hace que la disponibilidad de alimento no este acoplada estrechamente con los cambios estacionales en las comunidades, siendo probablemente la temperatura el factor determinante en los mismos. Herrera (1983) encontró en dos localidades no contaminadas del litoral norte, que la meiofauna muestra un patrón estacional marcado, con máximos de densidad en verano y mínimos en invierno, regidos al parecer por la temperatura.

Sin embargo, en el presente trabajo es notable la ausencia de variaciones estacionales en la densidad total del meiobentos, y en la de nemátodos, poliquetos y otros. Esta ausencia de fluctuaciones estacionales significativas de la densidad de la meiofauna probablemente refleja el efecto de la contaminación, que parece ser el factor fundamental que estructura las comunidades del meiobentos. La falta de fluctuaciones estacionales de la densidad en sitios contaminados ha sido reflejada por Herrera (1983).

Se observó una reducción del número de taxa en la época de lluvia respecto a la de seca en todas las estaciones. Ello puede deberse al aumento durante la época de lluvia de la descarga del río, con un aumento concomitante en la cantidad de contaminantes que son arrastrados hasta las estaciones en estudio. Los taxa que desaparecen en época de lluvia incluyen organismos de hábitos epibentónicos (cumáceos, braquiópodos, quinorrincos y anfípodos) que están mas expuestos a los efectos de los contaminantes. Las bajas densidades de estos taxa no introducen entonces cambios estacionales significativos en la densidad total.

Ocurre un aumento significativo de la densidad de nemátodos en la estación Bahía en lluvia, lo que puede obedecer al aumento en esta época del intercambio de agua en este sistema estuarino. Al aumentar el flujo de agua ocurre una

renovación de la capa de agua empobrecida en oxígeno en contacto con el fondo, lo que aumenta la profundidad de penetración del oxígeno en el sedimento. La resuspensión del sedimento más fino, provocado por la hidrodinámica intensa resulta en un aumento en el tamaño de partícula del sustrato, lo que favorece también una mayor penetración del O₂ en el sedimento y una consecuente distribución de la fauna hasta mayores profundidades (Coull, 1999).

Los disturbios físicos en la interfase agua-sedimento afectan también la distribución vertical del meiobentos, creando gradientes de abundancia y diversidad “inversos”, o sea mayor abundancia de grupos e individuos en las capas más profundas del sedimento (Boucher y Gourbault, 1990; Moodley *et al.*, 2000). Estos disturbios afectan notablemente a los taxa que incluyen organismos de hábitos epibentónicos como copépodos, cumáceos, quinorrincos y anfípodos provocando la resuspensión de estos y facilitando su ulterior depredación en la columna de agua (Chen *et al.*, 1999; Atilla y Fleeger, 2000). Otra posible fuente de disturbio sobre el sedimento, en zonas de bahía, es la inestabilidad física debido a la actividad de las embarcaciones, lo cual ha sido señalado por Papadopoulou *et al.* (1998).

Los nemátodos, al ser formas intersticiales en su mayoría, son afectados en menor proporción por estos disturbios. Además la remoción de los grupos epibentónicos disminuye posibles interacciones competitivas por el espacio y el alimento con los nemátodos, posibilitando la existencia de mayores poblaciones de estos. Villora-Moreno *et al.* (1991) sin embargo plantean que la baja intensidad en el movimiento de agua permite que las partículas de menor tamaño persistan, favoreciendo la presencia de nemátodos como grupo principal. Ha sido demostrado que los nemátodos tienden a mostrar mayores densidades en sedimentos finos y muy finos (Esteves *et al.*, 1997; Moodley *et al.*, 2000), mientras que en sedimentos gruesos tienden a dominar los copépodos (Herrera y del Valle, 1980; Gourbault *et al.*, 1995).

Las comunidades meiobentónicas de la estación Bahía parecen ser estructuradas principalmente por la intensa hidrodinámica que se establece en este sistema

estuarino, esta provoca la resuspensión de las capas superiores del sedimento y cambios en la granulometría de este. El efecto de la resuspensión parece ser el más importante, facilitando el incremento de los nemátodos a costa del decremento de los taxa epibentónicos.

Los cambios en la densidad de taxa intersticiales (Nematoda) y epibentónicos (Copepoda) se evidencian en el aumento significativo de la tasa Nematoda/Copepoda (N/C) en la estación Bahía entre épocas. La proporción N/C ha sido utilizada como medida de la perturbación antropogénica, pero esta relación sufre de dificultades de interpretación y se comporta en forma impredecible ante diferentes tipos de contaminación (Warwick, 1993). En teoría, mientras mayor es el enriquecimiento orgánico, mayor debe ser la proporción N/C. Widbom y Elmgren (1988) encontraron, sin embargo, incrementos en la densidad de copépodos con el aumento del enriquecimiento orgánico. Según estos autores una tasa N/C baja puede indicar un hábitat en las primeras etapas de recuperación de una perturbación severa, ya que los copépodos son especies oportunistas que actúan como colonizadoras pioneras. Igualmente Mazzola *et al.* (1999), en un estudio sobre el impacto del cultivo de peces sobre la meiofauna, encontraron que la proporción Nematoda/Copepoda es más alta en los sitios control que en los sitios sometidos a enriquecimiento orgánico demostrando una respuesta no unívoca de esta proporción al impacto orgánico.

Los resultados de este estudio coinciden con lo registrado por Widbom y Elmgren (1988) y Mazzola *et al.* (1999), al ocurrir una disminución de la proporción N/C en las estaciones de Miramar y Río a medida que aumenta el enriquecimiento orgánico, o sea a medida que disminuye la distancia a la fuente contaminante (río Almendares). Nótese que en las estaciones de Miramar 1 y 2 la tasa es menor en época de lluvia que en seca reflejando la ya mencionada sensibilidad de los nemátodos a los efectos de la descarga del río Almendares.

El incremento en la proporción en la estación Bahía en época de lluvia respecto a seca se debe al mencionado fenómeno de aumento del flujo de agua en el canal de entrada. El hecho de que un proceso físico natural como el movimiento de agua

afecta notablemente la tasa N/C, disminuye también la utilidad de esta proporción como predictora de contaminación orgánica.

5.5. Análisis multidimensional de la estructura de la comunidad

El empleo de tres índices de afinidad responde a que cada uno de estos se basa en un aspecto diferente de la estructura comunitaria. La selección del índice de afinidad apropiado constituye uno de los pasos fundamentales para detectar similitudes entre muestras (o comunidades) (González-Sansón y Aguilar, 1983).

El coeficiente de disimilitud porcentual se basa en comparar entre estaciones la proporción que de la densidad total representa cada taxón, y es el que hace un uso mayor de la información primaria (González-Sansón y Aguilar, 1983). En base a este índice se forma un grupo (A) conformado por las comunidades meiobentónicas de la estación Río, las cuales muestran una diferencia marcada con el resto. La exposición de esta estación al enriquecimiento orgánico y a la probable presencia de residuos industriales tóxicos determina una estructura comunitaria cuantitativamente diferente. La elevada proporción de poliquetos en ambas épocas del año se debe a la resistencia de este grupo al enriquecimiento orgánico y a la capacidad de mantener una mayor agregación que otros taxa, favoreciendo así la ubicación dentro de la misma estación en aquellos microhábitats (parches) menos contaminados. La resistencia de los poliquetos a las condiciones reducidas en el sedimento, debido al enriquecimiento orgánico ha sido planteada por Mazzola *et al.* (1999) y Mirto *et al.* (2000). En un experimento sobre los efectos de la contaminación por combustible, Frithsen *et al.* (1985) plantean que el único grupo del meiobentos que aumentó su densidad ante el impacto del combustible fueron los poliquetos (juveniles).

En la estación Río se observa una marcada reducción del número de taxa en época de lluvia lo que parece deberse al incremento de la carga orgánica vertida por el río en este período. También ocurre una disminución en la densidad de ostrácodos y la ausencia del resto de los grupos de crustáceos peracáridos. Esto se apoya en los planteamientos de que ostrácodos (Frithsen *et al.*, 1985) y anfípodos bénticos (Elmgren *et al.*, 1983) son muy sensibles al efecto de

combustibles. Herrera y del Valle (1980) en un estudio de contaminación en una laguna costera del sur de Cuba, hallaron que a excepción de los ostrácodos, los restantes grupos de crustáceos del meiobentos parecen manifestar una alta sensibilidad a los residuales industriales.

En un estudio sobre el efecto de la contaminación de la bahía de La Habana sobre el bentos, Herrera y Amador (1983) encontraron una abundancia muy baja de organismos y grupos. Según estos autores esto pudo deberse a las concentraciones altas de hidrocarburos presentes en el sedimento, a las variaciones bruscas del oxígeno disuelto, al grado bajo de consolidación de los sedimentos y a la posible presencia de otras sustancias tóxicas. Sin embargo las condiciones oceanográficas ya mencionadas que persisten en el canal de entrada de la bahía de La Habana determinan condiciones ambientales más favorables que las presentes en la desembocadura del río Almendares. Lo que se refleja en densidades mayores respecto a la estación Río, de los taxa Nematoda y Copepoda en esta estación en época de seca. Sin embargo no ocurren cambios definidos en la densidad de los grupos de crustáceos peracáridos.

El aumento de la hidrodinámica en la estación Bahía en época de lluvia la hace más semejante en términos de la estructura comunitaria a las estaciones de Miramar, sometidas durante todo el año a un movimiento de agua relativamente marcado. Esta semejanza se representa en el análisis de clasificación numérica al unirse en el grupo C tanto las estaciones de Miramar (en ambas épocas) como la de la Bahía en lluvia. En esta última aparece una ausencia notable también de los taxa con organismos de hábitos epibentónicos como quinorrincos, cumáceos y gasterópodos, los cuales son probablemente arrastrados por el movimiento del agua. La disminución notable de la densidad de copépodos también se debe probablemente al aumento del volumen de agua intercambiado por el canal en época de lluvia. Dentro de este grupo aparecen las estaciones de Miramar pareadas según su ubicación en el gradiente ambiental que existe desde la desembocadura del río Almendares hacia el oeste. Esta agrupación de estaciones que se forma en el análisis de clasificación numérica refuerza la idea de que en la

zona estudiada la variación espacial de la estructura de las comunidades del meio bentos es mucho más notable y determinante que la variación temporal.

El agrupamiento realizado sobre la base del coeficiente de correlación por rangos de Spearman modificado separa a los grupos en un valor de disimilitud relativamente bajo (35 %). Esto se debe a que este índice agrupa a los objetos (estaciones) de acuerdo al orden de rangos (en este caso de abundancia), y en el caso de las comunidades del meio bentos, el orden de los taxa es bastante conservativo. En la inmensa mayoría de los estudios el orden de dominancia es Nematoda, Copepoda, Polychaeta y posteriormente aparecen taxa raros. Este orden de dominancia hace que, en base a este índice, las estaciones sean similares entre sí, porque al menos tres de los taxa guardan un mismo orden. La respuesta del meio bentos al ambiente se detecta entonces más claramente en términos de abundancia de cada grupo (muestreados y contados con una eficiencia similar) que en base al orden de los grupos (el cual es bastante conservativo). Esto sugiere que la aplicación del coeficiente de correlación por rangos de Spearman para detectar el grado de afinidad entre comunidades del meio bentos es limitada, y que la opción más viable es emplear el índice de disimilitud porcentual.

Aun a pesar de las limitaciones del índice basado en el coeficiente de Spearman, se observa un patrón de agrupación de las estaciones con cierta coherencia, determinado por la respuesta de las comunidades al ambiente. Se separan las estaciones más expuestas a la contaminación (Grupo A y B) de las estaciones de Miramar expuestas a un grado menor de contaminación y con un orden de dominancia típico (Olafsson *et al.*, 1995). El grado de disimilitud entre estaciones es bajo, por lo que no es recomendable buscar las posibles causas de un patrón poco definido como este.

La distancia basada en el Índice de Sorensen analiza solo la presencia o ausencia de los taxa, por lo que no emplea toda la información presente en la matriz de datos primarios (González-Sansón y Aguilar, 1983). La principal limitante en la aplicación de este índice a las comunidades meio bentónicas es que se calcula con

un número bajo de taxa (no más de 15) lo que disminuye su capacidad de medir la disimilitud. La complejidad taxonómica de las comunidades del meiobentos (Warwick, 1993) implica que en muchos estudios se identifiquen los organismos solo hasta niveles taxonómicos altos (orden, clase, phylum) lo que disminuye el número de entidades presentes en los análisis y por tanto la robustez de cualquier índice cualitativo.

El patrón de agrupación obtenido separa a las estaciones Bahía y Río (ambas en época de lluvia) del resto a un nivel de disimilitud de 35 %. El número bajo de taxa (7) presente en estas dos estaciones probablemente se debe al aumento en esta época del año, de la hidrodinámica en la Bahía y de la descarga del río Almendares, fenómenos estos ya analizados anteriormente. Los grupos B y C se separan a un 20 % de disimilitud, conteniendo el primero a las estaciones de Miramar en época de lluvia, sometidas a la influencia de la descarga del río Almendares aunque en menor medida que la estación Río.

La ordenación numérica a través del escalado multidimensional se realiza en base a los tres mismos índices ya discutidos anteriormente. Por lo que cada patrón mantiene las mismas limitantes, siendo el más coherente el obtenido a partir del índice de disimilitud porcentual. Con este patrón se refuerzan los resultados del análisis de clasificación numérica, reafirmandose la presencia de marcadas diferencias en la estructura de las comunidades del meiobentos. Según Warwick (1988, 1993) las variaciones marcadas en la estructura de las comunidades, en términos de grandes taxa, se deben probablemente a efectos causados por la actividad humana. Los cambios en variables “naturales” como granulometría del sedimento y movimiento de agua generan probablemente cambios solo en la composición específica. En el estudio de una bahía, Papadopoulou *et al.*, (1998) concluyeron que el impacto antropogénico (dado por el enriquecimiento orgánico) parece ser el factor clave que determina la estructura de la meiofauna y que variables “naturales” como profundidad y granulometría no juegan un papel esencial.

En el presente estudio ocurre la interacción de disturbios físicos (hidrodinámica) y antropogénicos (contaminación por hidrocarburos y residuales industriales) lo que genera un patrón complejo en la comunidad bentónica (Méndez *et al.*, 1998). El efecto de variables combinadas como: concentración de oxígeno, estructura del sedimento y fuentes puntuales de materia orgánica determinan la variación espacial de la meiofauna (Rudnick *et al.*, 1985).

Las comunidades meiobentónicas en la estación Río reciben en ambas épocas del año el impacto del río Almendares, al ubicarse justo en medio de la pluma de descarga de este. Ello resulta en una estructura comunitaria en la que los poliquetos tienen una abundancia notable y en la que el grupo dominante son los copépodos. Sometida a una intensidad intermedia de disturbio se encuentra la estación Bahía en seca, pues a pesar de la elevada contaminación (fundamentalmente hidrocarburos y metales pesados) existente en el interior de la Bahía de La Habana las condiciones oceanográficas mantienen aguas de fondo provenientes del mar abierto y no del interior de esta. El incremento de la hidrodinámica en esta estación en la época de lluvia disminuye probablemente la exposición a la contaminación de sus sedimentos, lo que permite sostener una estructura comunitaria semejante a la de las estaciones de Miramar, más alejadas de la fuente contaminante que es el río Almendares.

6. CONCLUSIONES

- Una muestra de tamaño seis es el compromiso óptimo entre esfuerzo de muestreo y exactitud en la estimación de la estructura de la comunidad meiobentónica. El registro de taxa raros (por su baja abundancia) implica probablemente tomar muestras de 10 o más UM, por lo que el esfuerzo de muestreo se incrementa marcadamente, no siendo viable su aplicación a programas de investigación extensos.
- El coeficiente de disimilitud porcentual es el que refleja mejor la estructura de las comunidades del meiobentos en análisis multidimensionales, debido a que se basa en la proporción de abundancia de los taxa, los cuales son muestreados con una eficiencia similar. El coeficiente de correlación por rangos de Spearman esta limitado por el orden conservativo de abundancia de los taxa y el coeficiente de similitud de Sorensen esta limitado por el bajo número de taxa sobre el que se calcula.
- Existe una variación espacial significativa en la estructura de las comunidades del meiobentos, a medida que disminuye la distancia de las estaciones a la desembocadura del río Almendares ocurre un decremento en la densidad de organismos. Esto se debe principalmente a la disminución en la densidad de nemátodos, los cuales muestran una sensibilidad elevada al enriquecimiento orgánico.
- En la desembocadura del río Almendares se encontró una estructura de la comunidad marcadamente diferente al resto de las estaciones. Dicha estructura se caracteriza por una dominancia elevada de poliquetos y copépodos, una dominancia baja de nemátodos y por la ausencia de taxa con hábitos epibentónicos los cuales están más expuestos a la contaminación. Se considera que esto se debe a la elevada exposición a la contaminación orgánica e industrial en este sitio.

- La hidrodinámica intensa que se establece en la estación Bahía parece disminuir el efecto de la contaminación sobre el meio bentos y provocar en alguna medida la resuspensión de los organismos epibentónicos, facilitando la existencia de organismos enterradores como los nemátodos. En esta estación este debe ser el principal factor que determina la estructura de la comunidad.
- No existe variación estacional significativa en la densidad de la meiofauna, lo que señala a la contaminación como el principal factor que determina la variación temporal en la estructura de la comunidad. Existe, sin embargo, una reducción del número de taxa epibentónicos en época de lluvia, debido probablemente al aumento de la descarga del río Almendares que incrementa la cantidad de contaminantes vertidos sobre el área costera. En la entrada de la bahía la reducción se asocia al incremento de la hidrodinámica respecto a la época de seca.
- La proporción Nematoda/Copepoda no constituye un predictor útil del enriquecimiento orgánico. Esto se debe a que, contrariamente a lo planteado por varios autores, los nemátodos se muestran sensibles al enriquecimiento orgánico. Además, la proporción N/C se ve notablemente influida por al menos una variable natural: La hidrodinámica.

7. RECOMENDACIONES

- Analizar la variación espacial y temporal en la estructura de las comunidades del macrobentos, para conformar un cuadro completo de la respuesta de los componentes de la infauna al ambiente particular de las estaciones estudiadas.
- Evaluar la respuesta de la meiofauna al ambiente en términos de funcionamiento de sus comunidades, a través del análisis de biomasa, respiración, tasa de renovación o espectro de tamaño.
- Conducir estudios experimentales en las condiciones particulares de los ecosistemas costeros cubanos para aislar el efecto individual de las variables temperatura, granulometría, enriquecimiento orgánico e hidrodinámica.

8. BIBLIOGRAFIA

- Alepuz, M., N. Jaime, A. Villasol, M. A. Espinosa, R. Mederos, L. Cabañas, G. Díaz, M. Armengol, F. Palacios y A. Blanca (1984): Investigación y control de la contaminación de la Bahía de La Habana. Vol. III. Instituto de Investigaciones del Transporte. Ministerio de transporte. 66 pp.
- Atila, N. and J. W. Fleeger (2000): Meiofaunal colonization of artificial substrates in an estuarine embayment. *Mar. Ecol.* 21 (1): 69-83.
- Austen, M. C., S. Widdicombe and N. Villano-Pitacco (1998): Effects of biological disturbance on diversity and structure of meiobenthic Nematode communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 233-246.
- Boucher, G. and N. Gourbault (1990): Sublittoral meiofauna and diversity of Nematode assemblages off Guadeloupe Islands (French West Indies). *Bull. Mar. Sci.* 47 (2): 448-463.
- Chen, G. T., R. L. Herman and M. Vincx (1999): Meiofauna communities from the Straits of Magellan and the Beagle Channel. *Sci. Mar.* 63 (1): 123-132.
- Coull, B. C. (1999): Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Austral. J. Ecol.* 24: 327-343.
- De Troch, M., S. Gurdebeke, F. Fiers and M. Vincx (2001): Zonation and structuring factors of meiofauna communities in a tropical seagrass bed (Gazi Bay, Kenya). *Journal of Sea Research* 45: 45-61.
- Downing, J. A. (1979): Aggregation, transformation and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1454-1463.
- Downing, J. A. (1980): Precision vs. generality: A reply. *In: Comment on aggregation, transformations and the design of benthos sampling programs. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (8): 1328-1333.
- Duplisea, D. E. (2000): Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the sediment environment. *Limnol. Oceanogr.* 45 (3): 558-568.
- Duplisea, D. E. and A. Drgas (1999): Sensivity of a benthic, matozoan, biomass size spectrum to differences in sediment granulometry. *Mar. Ecol. Prog. Series* 177: 73-81.
- Duplisea, D. E. and B. T. Hargrave (1996): Response of meiobenthic size-structure, biomass and respiration to sediment organic enrichment. *Hydrobiologia* 339: 161-170.
- Elliot, J. M. (1971): **Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates.** Freshwater Biological Association, Scientific Publication No 25: 144 pp.
- Elmgren, R. (1973): Methods of sampling sublittoral soft bottom meiofauna. *OIKOS supplementum* 15: 112-120.

- Elmgren, R. (1976): Baltic benthos communities and the role of the meiofauna. *Contributions of Asko Laboratory* 14: 1-31.
- Elmgren, R., S. Hansson, U. Larsson, B. Sundelin and P. Boehm (1983): The "Tsesis" oil spill: Acute and long-term impact on the benthos. *Mar. Biol.* 73: 51-65.
- Emberton, K. C. (1981): Season-depth relations in subtidal meiofauna of Cape Cod Bay. *Estuaries* 4 (2): 121-126.
- Esteves, A. M. and V. M. A. P. Da Silva (1998): The behavior of sugar flotation technique in meiofauna extraction from different sand types. *Trop. Ecol.* 39 (2): 283-284.
- Esteves, A. M., R. S. Absalao and V. M. A. P. Da Silva (1997): The importance of cost-effectiveness sampling in the study of intertidal sandy beach meiofauna. *Trop. Ecol.* 38 (1): 47-53.
- Faubel, A. (1982): Determination of individual meiofauna dry weight values in relation to definite size classes. *Cah. Biol. Mar.* XXIII: 339-345.
- Fernández, L. J. (1995): Corrientes marinas en el canal de entrada de la bahía de La Habana. Informe Científico Técnico, Archivo GEOCUBA Estudios Marinos. 17 pp.
- Findlay, S. E., G. (1982): Influence of sampling scale on apparent distribution of meiofauna on a sandflat. *Estuaries* 5 (4): 322-324.
- Frithsen, J. B., R. Elmgren and D. T. Rudnick (1985): Responses of benthic meiofauna to long-term, low-level additions of No. 2 fuel oil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 1-14.
- Gerlach, S. A. (1971): On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6: 176-190.
- González-Sansón, G. y C. Aguilar (1983): Análisis del coeficiente de correlación por rangos de Spearman como índice de similitud en los estudios sobre comunidades de peces. *Rev. Invest. Mar.* 4 (3): 123-133.
- González-Sansón, G., C. Aguilar, J. Angulo y C. Gándara (1997): Variación espacial y estacional de la ictiofauna en un arrecife de coral costero de la región noroccidental de Cuba II. Diversidad. *Rev. Invest. Mar.* 18 (3): 249-259.
- Gourbault, N. E., R. M. Warwick and M. Helléouet (1995): A survey of intertidal meiobenthos (especially Nematoda) in coral sandy beaches of Moorea (French Polynesia). *Bull. Mar. Sci.* 57 (2): 476-488.
- Herrera, A. (1983): Efecto de residuales industriales sobre el patrón estacional y las características del meiobentos en Santa Cruz del Norte. Reporte de Investigación No. 20, Instituto de Oceanología, ACC.

- Herrera, A. (1990): Efectos de la contaminación sobre las características de las comunidades bentónicas: El arrecife coralino. Tesis en Opción al Grado de Candidato a Doctor en Ciencias Biológicas. Instituto de Oceanología, ACC.
- Herrera, A. y S. Amador (1983): Efectos de la contaminación sobre el bentos de la Bahía de La Habana. *Cienc. Biol.* 10: 87-101.
- Herrera, A. y J. Sánchez (1982): Características de la meiofauna bentónica en la Bahía de Cienfuegos y algunos aspectos de su ecología. *Cienc. Biol.* 7: 13-32.
- Herrera, A. y R. del Valle (1980): Características de la meiofauna bentónica en la laguna y zona costera de Guayabal, en relación con el grado de contaminación. *Cienc. Biol.* 5: 29-45.
- Jiménez, C. y D. Ibarzabal (1982): Evaluación cuantitativa del mesobentos en la plataforma nororiental de Cuba. *Cienc. Biol.* 7 : 54-69.
- La Rosa, T., S. Mirto, A. Mazzola and R. Danovaro (2001): Differential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments. *Environmental Pollution* 112: 427-434.
- Lalana, R. y G. González-Sansón (1978): Estudio comparativo de dos métodos de muestreo del micro y mesobentos con una descripción de un nuevo modelo de un tubo muestreador. *Rev. Invest. Mar.* 8 (40): 31-48.
- Lalana-Rueda, R. and F. Gosselck (1986): Investigations on the benthos of mangrove coastal lagoons in southern Cuba. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 71 (6): 779-794.
- Lampadariou, R., M. C. Austen, N. Robertson and G. Vlachonis (1997): Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion Harbour, Greece. *Vie et Milieu* 47 (1): 9-24.
- López-Cánovas, C. (1987): Características generales del meiobentos de la macrolaguna del golfo de Batabanó. En: P. M. Alcolado (Ed.), **El bentos de la macrolaguna del golfo de Batabanó**. p. 100-111. Academia, La Habana.
- Mann, K. H. (1982): **Ecology of coastal waters: A systems approach**. University of California. Berkeley and Los Angeles. 322 pp.
- Mare, M. F. (1942): A study of a marine benthic community with special reference to microorganism. *J. Mar. Biol. Assoc.* 25: 517-554. *Citado por:* Elmgren, R. (1976): Baltic benthos communities and the role of the meiofauna. *Contributions of Asko Laboratory* 14: 1-31.
- Mazzola, A., S. Mirto and R. Danovaro (1999): Initial fish-farm impact on meiofaunal assemblages in coastal sediments of the western Mediterranean. *Mar. Poll. Bull.* 38 (12): 1126-1133.
- Mederos, R., N. J. Casanova, A. Villasol, L. Shabalina y M. A. Espinosa (1984): Investigación y control de la contaminación marina en la bahía de La

- Habana. Vol. IV. Integración de los resultados y síntesis. Instituto de Investigaciones del Transporte. 59 pp.
- Mendez, N., J. Flos and J. Romero (1998): Littoral soft-bottom Polychaetes communities in a pollution gradient in front of Barcelona (western Mediterranean, Spain). *Bull. Mar. Sci.* 63 (1): 167-178.
- Mirto, S, T. La Rosa and A. Mazzola (2000): Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the western Mediterranean. *Mar. Poll. Bull.* 40 (3): 244-252.
- Moodley, L., G. Chen, C. Heip and M. Vincx (2000): Vertical distribution of meiofauna in sediments from contrasting sites in the Adriatic Sea: Clues to the role of abiotic versus biotic control. *Ophelia* 53 (3): 203-212.
- Olafsson, E. and R. Elmgren (1997): Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to phytoplankton sedimentation in the Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 45: 149-164.
- Olafsson, E., R. W. Johnstone and S. G. M. Ndaro (1995): Effects of intensive seaweed farming on the meiobenthos in a tropical lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 191: 101-117.
- Papadopoulou, K. N., I. Karakassis y A. Otegui (1998): Harbour meiofaunal communities and organic enrichment effects. *Fresenius Envir. Bull.* 7: 34-41.
- Platonova, T. A. and V. V. Gal'tsova (1985): **Nematodes and their role in the meiobenthos**. Oxonian Press Ltd. New Delhi. 366 pp.
- Reyes, I., J. C. Cordero, F. M. Vega, H. Rondón, R. Téllez, A. Martín y J. Beltrán (1998): Caracterización oceanográfica del tramo del litoral norte habanero entre la ensenada de La Chorrera y la Calle 30 (Miramar) para la construcción de un emisario submarino (primera etapa). Informe Científico Técnico, Archivo GEOCUBA Estudios Marinos. 51 pp.
- Rokicka-Praxmayer, J., T. Radziejewska and H. Dworzarczyk (1998): Meiobenthic communities of the Pomeranian Bay (southern Baltic): Effects of proximity to river discharge. *Oceanologia* 40 (3): 243-260.
- Rudnick, D. T., R. Elmgren and J. B. Frithsen (1985): Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia (Berlin)* 67: 157-168.
- Santos, P. J. P., J. Castel and L. P. Souza-Santos (1996): Seasonal variability of meiofaunal abundance in the oligo-mesohaline area of the Gironde Estuary, France. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 43: 549-563.
- Soltwedel, T. (2000): Metazoan meiobenthos along continental margins: A review. *Progress in Oceanography* 46: 59-84.
- Taylor, L. R. (1980a): New light on the variance/mean view of aggregation and transformation: Comment. *In: Comment on aggregation, transformations and*

- the design of benthos sampling programs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (8): 1328-1333.
- Taylor, W. D. (1980b): Comment. *In*: Comment on aggregation, transformations and the design of benthos sampling programs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37 (8): 1328-1333.
- Villora-Moreno, S., R. Capaccioni-Azzati and A. M. Carrascosa (1991): Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): Ecology of interstitial polychaetes. *Bull. Mar. Sci.* 48 (2): 376-385.
- Warwick, R. M. (1988): The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Mar. Poll. Bull.* 19 (6): 259-268.
- Warwick, R. M. (1993): Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations. *Austral. J. Ecol.* 18: 63-80.
- Widbom, B. and R. Elmgren (1988): Response of benthic meiofauna to nutrient enrichment of experimental marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42: 257-268.
- Yamamuro, M. (2000): Abundance and size distribution of sublittoral meiobenthos along estuarine salinity gradients. *Journal of Marine Systems* 26: 135-143.
- Zar, J. H. (1996): **Biostatistical analysis**. 3rd ed. Prentice Hall Inc. New Jersey. 659 pp.