



UNIVERSIDAD CENTRAL "MARTA ABREU" DE LAS VILLAS
VERITATE SOLA NOBIS IMPONETUR VIRILISTOGA. 1948

Facultad Ciencias Agropecuarias
Departamento de Biología

Trabajo de Diploma

Condiciones de hipoxia/anoxia en la bahía de
Cienfuegos, Cuba: consecuencias adversas para la
macrofauna bentónica

Autor: Dayneris Aparicio Jiménez

Tutor (es): MSc. Lisbet Díaz Asencio
MSc. Yusmila Helguera Pedraza

Consultante: DrC. Maickel Armenteros Almanza

TESIS PRESENTADA EN OPCIÓN AL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

2013

Pensamiento

“El mundo se encuentra en una crisis de insostenibilidad. Esta se manifiesta tanto en la imposibilidad de lograr el bienestar para todas las personas, como en la degradación y la destrucción de los ecosistemas. La conducta humana es la única causa de esta crisis y también su única fuente de solución”.

(Prescott-Allen, 1997)

Dedicatoria

A MIS PADRES:

*Que en mis alegrías y tristezas, en mis logros y fallos, en mis
anhelos y decepciones, han estado siempre a mi lado con tanto
amor, dedicación constante y entrega que, además de deberles
la existencia, son la razón que me impulsa a esforzarme para
merecerlos.*

Agradecimientos

A mis padres, abuela, y novio por su amor, comprensión y orientación.

A mis tutoras por la ayuda incondicional que me han brindado.

A mi tía Maricela y a toda mi familia de Santa Clara por su apoyo.

*A todos los trabajadores del Centro de Estudios Ambientales de
Cienfuegos.*

A Cacho por sus enseñanzas.

*A la Universidad Central Marta Abreu De Las Villas, por haberme
forjado en el campo de las Ciencias Biológicas.*

Resumen

En la presente investigación se estudiaron 10 estaciones fangosas de la bahía de Cienfuegos, en los meses de abril y noviembre de 2012 y febrero de 2013, con el objetivo de describir el efecto de la hipoxia en los patrones de distribución espacio temporal de las comunidades de la macrofauna en la bahía de Cienfuegos. Los resultados obtenidos en este estudio reafirman el comportamiento estacional de la temperatura y la salinidad característico de este ecosistema. Los valores de oxígeno disuelto en las aguas de fondo disminuyeron a escala de toda la bahía durante los muestreos de septiembre y noviembre, sin embargo, el desarrollo de condiciones hipóxicas ocurrió solo en ciertas estaciones. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la hidrodinámica característica de cada estación en particular. Las especies de poliquetos dominantes fueron *Armandia maculata*, *Stenoninereis martini* y *Prionospio steenstrupi* y de moluscos *Caecum pulchellum*, *Macoma tenta* y *Corbula contracta*, algunas de las cuales han sido reportadas como tolerantes a determinadas condiciones de stress. Las comunidades de la macrofauna mostraron bajos valores de densidad y riqueza de especies y una alta variabilidad temporal y espacial en su distribución a lo largo de todo el estudio. Estos bajos valores obtenidos y la ausencia de relaciones directas entre la fauna y el ambiente estudiado podrían estar dados por la lenta capacidad de recuperación de las comunidades de la macrofauna en la bahía de Cienfuegos ante eventos de hipoxia/anoxia espacialmente extensos y temporalmente recurrentes.

Palabras claves: bahía semicerrada, Cuba, hipoxia estacional, macrofauna, patrones de distribución.

Abstract

In the current research 10 muddy stations of the Cienfuegos Bay were studied. The study was carried out on April and November 2012 and on February 2013, with the objective of describing the effect of hypoxia in the spatial and temporal distribution patterns of the macrofaunal communities at Cienfuegos Bay. The results obtained reaffirm the seasonal behaviour of temperature and salinity which is characteristic in this ecosystem. During the samplings of September and November the dissolved oxygen values in the bottom water decreased in the whole bay, nevertheless the development of hypoxic conditions occurred only in certain stations. These differences could be related with the hydrodynamics characteristic of each station. The dominant polychaete species were *Armandia maculata*, *Stenoninereis martini*, and *Prionospio steenstrupi* and the dominant mollusc species were *Caecum pulchellum*, *Macoma tenta* and *Corbula contracta*; some of them have been reported as tolerant to stress conditions. The macrofaunal communities showed low values of density and richness of species and high temporal and spatial variability in their distribution along the whole study. These low values obtained and the lack of direct relationships between the fauna and the studied environment could be given by the slow recovery capacity of the macrofaunal communities at Cienfuegos Bay to hypoxia/anoxia events spatially extensive and temporally recurrent.

Keywords: semi enclosed bay, Cuba, seasonal hypoxia, macrofauna, distribution patterns.

Índice

1. Introducción	1
2. Revisión Bibliográfica	4
2.1 Definición de hipoxia y ocurrencia a nivel mundial	4
2.2 Hipoxia natural e hipoxia antropogénica. Ejemplos	5
2.3 Escalas espaciales y temporales en la ocurrencia de la hipoxia	8
2.4 Efecto de la hipoxia en el funcionamiento de los ecosistemas	8
2.5 Recuperación de las comunidades luego de ocurrido un disturbio	12
3. Materiales y Métodos	16
3.1 Características del área de estudio	16
3.2 Muestreo y mediciones <i>in situ</i>	17
3.3 Procesamientos de las muestras	19
3.4 Análisis de los datos	19
4. Resultados	21
4.1 Factores abióticos	21
4.2 Macrofauna	26
4.3 Relaciones entre la fauna y el ambiente	33
5. Discusión	35
6. Conclusiones	40
7. Recomendaciones	41
8. Referencias Bibliográficas	42
Anexos	

1. Introducción

En los últimos años la hipoxia/anoxia se ha convertido en uno de los factores más estresantes de los ecosistemas marinos y por consiguiente en una de las causas de mayor preocupación (Gray *et al.*, 2002; Díaz y Rosenberg, 2008). Este proceso ha sido relativamente poco estudiado en ecosistemas marinos tropicales (Jacinto *et al.*, 2011).

En la bahía de Cienfuegos y a partir de la implementación del Programa de Monitoreo Hidrológico de este ecosistema en 1991, se han reportado eventos de hipoxia recurrentes durante el verano en algunas de las estaciones (Seisdedo, 2006). Sin embargo, debido a su frecuencia trimestral este programa no ha permitido evaluar apropiadamente la variabilidad temporal de este proceso.

Con el objetivo de describir detalladamente el efecto de la hipoxia sobre los patrones de distribución observados por Helguera *et al.* (2011) en las comunidades macrofaunales de la bahía, se diseñó un programa de muestreo durante los años 2010 y 2011 (Díaz-Asencio *et al.*, in litt.). A través de la ejecución de muestreos mensuales, los autores estudiaron la dinámica temporal de la hipoxia y las causas determinantes de este proceso en la estación de Calisito, estación representativa del régimen oceanográfico y sedimentario predominante en la bahía. También se evaluaron los efectos de este fenómeno sobre la macrofauna bentónica y los sedimentos. Como resultado de esta investigación se pudo verificar la ocurrencia de estratificación de la columna de agua desde inicios del verano de ambos años y el reforzamiento de las condiciones de reducción y acumulación de materia orgánica con el consecuente desarrollo de condiciones de hipoxia. Las correlaciones realizadas y la interpretación de los cambios en las propiedades del agua y del sedimento indicaron que la hipoxia afectó la estructura ecológica de las comunidades de la macrofauna determinando

muy bajos valores de abundancia y riqueza de especies, e incluso defaunación de los sedimentos en la estación estudiada.

El conocimiento que ya se tiene de la fauna de fondos blandos en la bahía de Cienfuegos sugiere que los resultados obtenidos en la estación de Calisito pueden ser característicos de toda la bahía. Sin embargo, las diferencias en la profundidad y en la hidrodinámica particular de las diferentes estaciones de la red de monitoreo, así como las relativas a los aportes de nutrientes y materia orgánica a que están espacialmente expuestas, son factores que pueden modular la ocurrencia y duración de eventos de hipoxia a escala de toda la bahía. Así mismo, los efectos de este fenómeno sobre la fauna bentónica pudieran ser espacialmente diferentes.

En la presente investigación se muestrearon 10 estaciones fangosas de la bahía, seleccionadas sobre la base de los datos históricos de oxígeno disuelto disponibles. Las preguntas de investigación fueron las siguientes:

¿Existen diferencias entre las estaciones estudiadas en relación con las variables abióticas medidas (oxígeno disuelto en fondo y materia orgánica en los sedimentos)?

¿Existen diferencias entre las estaciones estudiadas en relación con los efectos de la hipoxia sobre la macrofauna bentónica?

Se formula la siguiente hipótesis de investigación:

H_0 : La hipoxia/anoxia determina la distribución espacio temporal de las comunidades de macrofauna en la bahía de Cienfuegos. Esto hace que exista correlación entre la estructura de las comunidades de la macrofauna y las variables oxígeno disuelto de fondo y contenido orgánico en los sedimentos.

H_1 : La distribución de las comunidades de la macrofauna depende de otros procesos ecológicos y/o oceanográficos (ejemplo: contaminación, hidrodinámica).

Objetivo general:

Describir el efecto de la hipoxia en los patrones de distribución espacio temporales de las comunidades de la macrofauna en la bahía de Cienfuegos.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar espacialmente el comportamiento del oxígeno disuelto en las aguas de fondo en el período de estudio.
2. Describir los patrones de distribución espacio temporales de las comunidades de la macrofauna.
3. Analizar la relación entre la hipoxia estacional y los patrones de distribución espacio temporales de las comunidades de la macrofauna.

2. Revisión Bibliográfica

2.1 Definición de hipoxia y ocurrencia a nivel mundial

El oxígeno es uno de los elementos más importante en el ciclo energético de los seres vivos, esencialmente en la respiración de los organismos aeróbicos. En ambientes terrestres el oxígeno representa aproximadamente el 20% de la composición atmosférica, pero en ambientes marinos la disponibilidad de este gas es mucho menor, siendo un factor limitante para las respuestas de los organismos al ambiente (Randall *et al.*, 1997).

Las concentraciones de oxígeno disuelto en las aguas son gobernadas por un equilibrio entre la producción, el consumo y el intercambio con la atmósfera. Este último tiende a mantener los niveles de oxígeno disuelto cerca de la saturación para una salinidad y temperatura dada. En los ambientes costeros, los procesos heterotróficos degradan la materia orgánica usando oxígeno disuelto como aceptor de electrones, en la columna de agua o en los sedimentos del fondo, o en ambos; el oxígeno también se consume durante la reoxidación de constituyentes reducidos como el sulfuro y el metano (Zhang *et al.*, 2010).

La hipoxia o déficit de oxígeno ocurre cuando la cantidad de oxígeno disuelto en la columna de agua disminuye por el proceso de respiración y otras reacciones químicas que consumen oxígeno, a una tasa más rápida que el resuministro proveniente del intercambio con la atmósfera, la producción fotosintética o la advección. Se define la hipoxia como la disminución del oxígeno disuelto en el agua por debajo de $2 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$ (<30% saturación o <2 mg/l= 62.5 μM). La hipoxia se asocia frecuentemente con una barrera de densidad causada por la temperatura, la salinidad o ambos factores, que evita la difusión del oxígeno desde una capa de mayor concentración a una capa de menor concentración (Rabalais *et al.*, 2010). Puede ser un fenómeno natural o influenciado por el hombre o resultado de las interacciones de procesos naturales y antropogénicos (Middelburg y Levin, 2009).

La hipoxia se ha convertido en un fenómeno mundial causando un notable deterioro en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas costeros a escala global. El número acumulado de sistemas hipóxicos reportados en la literatura se ha elevado exponencialmente con el tiempo, con un aumento considerable desde los años ochenta (Díaz y Rosenberg, 2008). Desde entonces han habido numerosos reportes de hipoxia en las regiones costeras mundiales, por ejemplo en el Golfo de México, el Mar Negro, el Mar Báltico, y más recientemente en la desembocadura de los grandes ríos en Asia Oriental (Zhang *et al.*, 2010).

2.2 Hipoxia natural e hipoxia antropogénica. Ejemplos

La hipoxia es un fenómeno que puede ocurrir naturalmente en las aguas de fondo de bahías profundas y fiordos con circulación restringida, como resultado del afloramiento de aguas subsuperficiales carentes de oxígeno, y en sistemas de plataforma o bahías costeras como los estuarios donde existe una intensa actividad heterotrófica sostenida por la entrada de materia orgánica terrestre a través de los ríos (Middelburg y Levin, 2009).

Sin embargo, la actividad del hombre también ha influido en el desarrollo de la hipoxia costera operando con carácter múltiple a diferentes escalas espaciales. El calentamiento global llevará a la reducción de la solubilidad del oxígeno y por tanto a la desgasificación de las aguas, al incremento de la estratificación y al cambio en los patrones de viento, afectando los procesos de transporte y mezcla del oxígeno. Las modificaciones en la hidrología pueden influir en la descarga de nutrientes y de materia orgánica desde la tierra a los sistemas costeros y por tanto al consumo de oxígeno en estos sistemas. Los cambios hidrológicos también pueden conducir al reforzamiento de la estratificación debido tanto a la evapotranspiración elevada en zonas áridas como al aumento de la entrada de agua dulce proveniente de lluvias excesivas o del escurrimiento desde la tierra (Turner *et al.*, 2008). Todos estos procesos naturales y

antropogénicos que influyen el balance del oxígeno en las aguas interactúan entre sí, y en conjunto, rigen la dinámica del oxígeno disuelto en los ecosistemas marinos (Middelburg y Levin, 2009).

Muchos son los ejemplos de hipoxia citados en la literatura, a continuación se exponen algunos de ellos.

Hipoxia en sistemas de afloramiento:

Los sistemas de afloramiento son típicos de corrientes marinas localizadas a lo largo de las costas del Pacífico Norte, Sur y Centro América, de la costa atlántica de África y de la costa oeste de la India. Estos sistemas tienden a ser estacionales y cíclicos a través de fases de alta disponibilidad de nutrientes que estimulan la productividad primaria y secundaria. La mayor parte del carbono orgánico que se produce en estas condiciones no es consumida por los herbívoros y cae por debajo de la piconclina, donde los procesos de respiración aerobia agotan el oxígeno y conducen al desarrollo de hipoxia y anoxia en los márgenes de las plataformas continentales (Rabalais *et al.*, 2010).

Donde el afloramiento es más o menos perenne, por ejemplo en las costas del Perú, las condiciones hipóxicas pueden persistir a lo largo del año. Con frecuencia, la intensidad del afloramiento varía estacionalmente, produciendo marcados cambios estacionales en la hipoxia costera, tal es el caso de las costas del sur de Chile, de Benguela y la India occidental (Zhang *et al.*, 2010).

Hipoxia en la desembocadura de los ríos y en estuarios:

La hipoxia que se desarrolla en las áreas costeras adyacentes a las desembocaduras de ríos se relaciona frecuentemente con actividades antropogénicas desarrolladas en sus cuencas. En particular, los cambios en la prácticas agrícolas y en el uso de la tierra (por ejemplo la aplicación y la pérdida considerable de fertilizantes químicos), la combustión de combustibles

fósiles y la descarga de desechos domésticos y animales al ambiente acuático, han producido un gran aumento en la carga de nutrientes (principalmente de nitrógeno y fósforo) de estos ríos y en la emergencia de áreas hipóxicas en estos ecosistemas a nivel mundial (Rabalais *et al.*, 2010).

El fenómeno de eutrofización costera ocurre a menudo en áreas que reciben la descarga de los ríos, donde la sobrecarga de nutrientes conlleva a un incremento en la productividad que a su vez aporta abundante materia orgánica para la degradación microbiana. La materia orgánica fotosintetizada bajo condiciones eutróficas es lábil y puede ser fácilmente degradada, mientras que la derivada de los suelos y de la vegetación terrestre tiende a ser mucho más refractaria debido a la degradación que experimenta durante el transporte de la tierra al mar. La entrada de agua dulce a través del escurrimiento de los ríos también refuerza la estratificación en cuerpos de agua marinos adyacentes, lo cual reduce la intensidad de la mezcla vertical y la penetración del oxígeno en las aguas subsuperficiales, y consecuentemente, bajos niveles de oxígeno en las aguas cercanas al fondo de estos cuerpos de agua (Turner *et al.*, 2008).

Hipoxia en bahías profundas cerradas y semicerradas

En las bahías semicerradas profundas, por lo general las aguas de fondo son siempre hipóxicas. Entre los procesos oceanográficos que regulan la hipoxia en estos sistemas se encuentran el intercambio reducido con el océano abierto y los prolongados tiempos de residencia de las aguas, combinados con la alta producción primaria en las aguas superficiales que favorece un flujo vertical reforzado de materia orgánica. Así, en todos estos sistemas y otros similares, los procesos físicos juegan un papel fundamental en el control de la estructura vertical de los parámetros hidrográficos y en el suministro de masas de agua con bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Zhang *et al.*, 2010). Entre estos sistemas se

encuentran el Mar Negro y la Bahía de Cariaco en Venezuela, cuyas aguas de fondo permanecen anóxicas durante todo el año (Müller-Karger *et al.*, 2004).

2.3 Escalas espaciales y temporales en la ocurrencia de la hipoxia

La hipoxia en los ecosistemas susceptibles presenta diferentes escalas espaciales y temporales de variabilidad. Las escalas temporales oscilan desde horas y días hasta eventos estacionales que duran de semanas a meses o eventos persistentes durante todo un año. Por su parte, las escalas espaciales oscilan desde estuarios, sistemas costeros hasta el océano abierto, en profundidades que van de entre uno y dos metros en los estuarios hasta 600 a 700 metros en el océano abierto, variando además en fisiografía, procesos físicos, carga orgánica y de nutrientes y estructura del ecosistema. La evaluación adecuada de este fenómeno implica la medición de múltiples escalas espaciales y temporales, lo cual no siempre es posible debido a la disponibilidad limitada de recursos. La definición de la extensión de la hipoxia, usualmente máxima a finales del verano e inicios del otoño, depende de un monitoreo casi continuo sobre una sólida red espacial. El muestreo de áreas representativas, dentro de la gran área afectada por este fenómeno, toma menos tiempo y reduce así los costos, de modo que es posible garantizar una cobertura temporal mayor en un ciclo anual. La variabilidad en las escalas temporales y espaciales de ocurrencia de la hipoxia ayuda al entendimiento de su dinámica, de los cambios relacionados con la influencia de factores antropogénicos y climáticos y del potencial de recuperación de los ecosistemas (Rabalais *et al.*, 2010).

2.4 Efectos de la hipoxia en el funcionamiento de los ecosistemas

Entre los efectos negativos de la hipoxia se incluyen la pérdida de hábitats apropiados y requeridos para muchos peces demersales y la fauna bentónica, la reducción de hábitats para peces pelágicos, la mortalidad directa, el incremento de la depredación, la disminución

del alimento, la alteración de tramas alimentarias, de la bioenergética (irregularidades fisiológicas y reproductivas y en el desarrollo y crecimiento de los organismos) y de los patrones migratorios. Todo esto provoca una reducción significativa de las pesquerías, incluyendo peces y crustáceos (Wu, 2002).

La vulnerabilidad a bajas concentraciones de oxígeno varía ampliamente entre los organismos marinos. Los cambios en la conducta y en el funcionamiento se observan generalmente a niveles de oxígeno disuelto más altos que los umbrales letales (Gray *et al.*, 2002). El alargamiento de los tubos o la extensión del cuerpo hacia la columna de agua ocurren en una variedad de poliquetos y anfípodos (Nilsson y Rosenberg, 1994). La disminución de la profundidad de enterramiento y la emergencia del sedimento son otras de las respuestas conductuales que manifiestan los organismos. Es importante señalar que las concentraciones umbrales son específicas para cada especie y varían con el tamaño del cuerpo, por lo que no existe una definición de hipoxia exacta que se corresponda con las respuestas fisiológicas y conductuales de todos los organismos expuestos (Levin *et al.*, 2009). Por ejemplo, según Zhang *et al.* (2010), en relación a la mortalidad, los equinodermos y los crustáceos son típicamente muy vulnerables, seguido por los moluscos; los poliquetos son el taxón de la macrofauna más resistente a los bajos niveles de oxígeno.

Otro factor importante que gobierna la sensibilidad de los organismos a la hipoxia es la duración de las condiciones hipóxicas, ya que los eventos hipóxicos de menor duración pueden ser sobrevividos o evitados por la migración (Levin *et al.*, 2009). El necton móvil, por ejemplo, evitará un área donde las concentraciones de oxígeno sean demasiado bajas, sin embargo, los invertebrados sésiles cerca de las aguas del fondo pueden sufrir mortalidad en masa al igual que los organismos que viven enterrados (Zhang *et al.*, 2010). La combinación de la sensibilidad a los niveles de oxígeno y la duración e intensidad de la hipoxia determinan la supervivencia y funcionamiento de los organismos bajo estas condiciones, por

lo que los umbrales de oxígeno deben ser considerados en un contexto dinámico (Middelburg y Levin, 2009).

Las consecuencias para los organismos bentónicos pueden ser muy complejas pues dependen de la estructura de las tramas tróficas y del ciclo de vida de las especies afectadas. Los estadios larvales son a menudo más sensibles que los individuos adultos y por lo tanto menos tolerantes a la hipoxia (Rabalais *et al.*, 2010).

Por otra parte, la hipoxia tiene un efecto significativo en el funcionamiento de todo el ecosistema al reducir la diversidad en los estilos de vida y de especies y favorecer aquellos animales que viven y se alimentan en la interfase agua-sedimento. La hipoxia reduce significativamente las actividades de bioturbación y bioirrigación de la macrofauna, y eventualmente, elimina estas funciones cuando los animales mueren, con grandes consecuencias para la biogeoquímica y las tasas de intercambio agua-sedimento (Middelburg y Levin, 2009).

La hipoxia permanente puede tener un impacto profundo en la composición de especies y en la biodiversidad a nivel de comunidad, en comparación con las áreas afectadas por eventos de hipoxia episódicos o periódicos, que causan daños principalmente a nivel de especie. Estas áreas hipóxicas muestran una tendencia hacia la disminución de la relación abundancia/biomasa de los organismos de gran tamaño, un sesgo hacia organismos de pequeña talla y ausencia de las especies de larga vida que comúnmente habitan zonas profundas (Zhang *et al.*, 2010).

Las especies de pequeña talla que persisten en ambientes hipóxicos tienden a ser oportunistas, con una disponibilidad larval alta, rápido crecimiento y tiempos de generación cortos (Wu, 2002). Las especies provistas de branquias con estructuras respiratorias bien desarrolladas como los poliquetos espiónidos, cirratúlidos y anfarétidos parecen tener ventajas tanto para la toma de oxígeno como para la alimentación en la superficie, pudiendo

explicar la predominancia de anélidos comedores de depósito superficiales en muchos ambientes hipóxicos enriquecidos orgánicamente (Levin *et al.*, 2009).

La diversidad es el atributo biológico más sensible a la hipoxia. La pérdida de grupos intolerantes conduce a la disminución de la riqueza de especies y de la uniformidad. Bajo condiciones hipóxicas extremas solo algunas especies persisten y la dominancia es siempre alta. Debido a que la hipoxia y la eutrofización a menudo ocurren simultáneamente es difícil separar sus efectos en la diversidad. El enriquecimiento orgánico también influencia la uniformidad y dominancia (Gray *et al.*, 2002). Además del estrés por la falta de oxígeno, la consecuente formación de sulfuro de hidrógeno en las aguas de fondo normalmente trae consigo la muerte de la mayoría de los metazoos, aunque algunos taxa están fisiológicamente adaptados (Zhang *et al.*, 2010). Otro factor que puede afectar a la fauna es que las aguas hipóxicas tienen típicamente un pH menor, debido en parte al CO₂ producido por la respiración. En ambientes permanentemente hipóxicos el pH puede llegar a ser menor de 7.5, por lo que en estas regiones, es difícil distinguir los efectos de la carencia de oxígeno de aquellos producidos por la disminución del pH en la composición taxonómica (Levin *et al.*, 2009).

En resumen los ecosistemas bentónicos experimentan cambios en los niveles de oxígeno disuelto en escalas temporales y espaciales variables y en numerosas etapas de la fisiología, el ciclo reproductor y la auto-ecología de los organismos. Cuando el oxígeno disuelto se agota en la porción inferior de la columna de agua, los organismos bentónicos exhiben un comportamiento estresado lo que resultará finalmente en la mortalidad y cambios en la estructura de la comunidad (Zhang *et al.*, 2010).

2.5 Recuperación de las comunidades luego de ocurrido un disturbio

La perturbación del sedimento es una de los factores más importantes en la estructuración de las comunidades bentónicas y es uno de los procesos ecológicos más significativos en el manteniendo de la heterogeneidad espacio temporal de las comunidades de fondos blandos (Botter-Carvalho *et al.*, 2011). En un contexto ecológico, una perturbación se ha definido como cualquier evento discreto que rompe la estructura de un ecosistema, comunidad o población, que cambia la disponibilidad de recursos y del sustrato o el ambiente físico (Dernie *et al.*, 2003).

Después de las perturbaciones, los procesos de recolonización seguidos por la dinámica de la sucesión pueden restablecer la estructura de la comunidad de la macrofauna (Botter-Carvalho *et al.*, 2011). El grado, modo y velocidad de restauración de la estructura y funcionamiento de una comunidad inicial después de una perturbación (resiliencia) se relaciona con el tipo y magnitud de la perturbación, el ambiente físico, la composición y los rasgos de la historia de vida de las especies (Berge, 1990).

Los estudios de recuperación de comunidades macrobentónicas son frecuentes en ecosistemas de estuarios tropicales (Botter-Carvalho *et al.*, 2011), en zonas intermareales (Van Colen *et al.*, 2008), luego de la ocurrencia de un disturbio físico (Dernie *et al.*, 2003), seguido de un dragado (Stronkhorst *et al.*, 2003), en aguas subtropicales después de ocurrida la eutrofización (Cheung *et al.*, 2008) y en sedimentos contaminados con petróleo (Berge, 1990). Sin embargo, estos estudios son particularmente raros en bahías semicerradas tropicales.

La recuperación de las comunidades bentónicas ha sido explicada de diferentes formas pero todas toman como idea central el modelo de Pearson y Rosenberg (1978), el cual explica que la recuperación de una comunidad macrobentónica ocurre a través de una sucesión gradual cuando ha decrecido el disturbio, desde un pico en la abundancia dominada por una

comunidad de especies oportunistas que viven superficialmente, hasta alcanzar una comunidad con una abundancia estable y especies que viven enterradas en lo profundo de los sedimentos.

Este modelo de Pearson y Rosenberg (1978) ha sido fuertemente criticado por Gray *et al.* (2002), a pesar de ser el más citado en la literatura a nivel mundial de este tipo de estudios. Gray *et al.* (2002) afirman que éste es un modelo que describe las fases de un cambio (por ejemplo un aumento en el enriquecimiento orgánico), pero no refleja propiamente las causas de los cambios y por consiguiente no puede usarse como una herramienta predictiva.

Durante los procesos de sucesión, en las comunidades bentónicas surgen cambios en la dominancia de unas especies sobre otras de acuerdo con los rasgos de su historia de vida. Por lo que cuando existen condiciones ambientales estables, hay una relativa disminución de la diversidad de especies en la comunidad como resultado de una fuerte competencia interespecífica entre las especies dominantes (Warwick, 1986).

Estas especies dominantes son consideradas como especie equilibrio o K-selectiva ya que se caracterizan por el tamaño grande del cuerpo, un tiempo de vida largo, crecimiento lento y un tamaño de la población bastante constante que se acercan a la capacidad de carga del hábitat. Al mismo tiempo, están presentes las especies oportunistas o R-selectivas caracterizadas por el tamaño del cuerpo pequeño, un tiempo de vida corto, crecimiento rápido y un tamaño de la población inconstante sin tener en cuenta la disponibilidad del recurso. Para oportunistas bentónicos como los poliquetos, los rasgos de su historia de vida incluyen los siguientes: respuesta rápida a las condiciones perturbadas, habilidad para aumentar rápidamente la población, tamaño de la población grande, maduración temprana y mortalidad alta (Cheung *et al.*, 2008). Pearson y Rosenberg (1978) distinguen además los oportunistas marinos en dos tipos: las especies oportunistas generales que puede colonizar cualquier área sin tener en cuenta el volumen orgánico del sustrato y las especies

oportunistas enriquecidas que sólo pueden colonizar inicialmente en el sustrato orgánicamente enriquecido.

Sin embargo bajo las condiciones de perturbaciones frecuentes como la eutrofización, el equilibrio de la comunidad cambia, siendo la proporción de daño más rápida que la proporción de recuperación de la comunidad (Warwick, 1986). En estos casos las especies equilibrio son menos favorecidas mientras que las especies oportunistas se muestran dominantes en abundancia y biomasa. Pero si se intensifican aún más las perturbaciones, las poblaciones de especies oportunistas colapsan finalmente. Los organismos no son absolutamente especies equilibrio ni completamente especies oportunistas, sino que existe la tendencia a colocarse entre estos dos extremos (Cheung *et al.*, 2008).

Es por ello que fue desarrollado un modelo como bioindicador para estimar la calidad ecológica de las comunidades macrobentónicas. Este modelo clasificó las especies de la comunidad en cinco grupos ecológicos según sus rasgos de historia de vida y sensibilidad a lo largo de una pendiente creciente de enriquecimiento orgánico (Borja *et al.*, 2000).

Los cinco grupos quedaron resumidos de esta manera: Grupo I : especies que son muy sensibles al enriquecimiento orgánico y se presentan en condiciones normales; Grupo II: especies que son indiferentes al enriquecimiento orgánico y siempre presentan bajas densidades sin variación significativa con el tiempo; Grupo III: especies que son tolerantes al exceso de enriquecimiento de la materia orgánica que puede ocurrir bajo condiciones normales, pero sus poblaciones se estimulan poco al aumentar la carga orgánica en los sedimentos; Grupo IV: especies oportunistas de segundo orden que tienen tamaño del cuerpo pequeño, el ciclo de vida corto y proliferan en los sedimentos reducidos; Grupo V: especies oportunistas de primer orden que son comedores de depósito y abundantes en sedimentos que están cerca de la anoxia (Cheung *et al.*, 2008).

El análisis de la estructura trófica puede ser otra manera fundamental de evaluar el estado de una comunidad bentónica que responde al cese de una perturbación (Pearson y

Rosenberg, 1978). Según Fauchald y Jumars (1979), un grupo trófico se define como un conjunto de organismos que aprovechan los recursos alimenticios con un mecanismo de ingestión de los alimentos similar, independientemente de sus relaciones filogenéticas. Los grupos tróficos de una comunidad del bentos pueden ser divididos ampliamente en comedores de depósito o detritívoros, comedores de partículas en suspensión o suspensívoros, herbívoros, carnívoros y omnívoros. Para las familias de poliquetos, estos autores desarrollaron un esquema de clasificación detallado para grupos alimenticios basado en un conjunto de relaciones entre el tamaño de la partícula de la comida y la composición, los mecanismos para obtener e ingerir la comida y el modelo de motilidad asociado con el propio alimento.

3. Materiales y Métodos

3.1 Características del área de estudio

El estudio se realizó en la bahía de Cienfuegos (Fig. 1); una típica bahía de bolsa de 90 km² de área y 16 m de profundidad media, ubicada en el centro sur de Cuba y conectada al Mar Caribe por un estrecho canal (300 m de ancho). La bahía se encuentra dividida por un bajo submarino en dos lóbulos naturales bien diferenciados: lóbulo norte y lóbulo sur. El lóbulo norte está sujeto al impacto antropogénico de la Ciudad de Cienfuegos, de la zona industrial (que incluye una termoeléctrica y una refinería) y de la descarga de los ríos Damují y Salado. El lóbulo sur, con un impacto humano considerablemente menor, se encuentra influenciado por la descarga de dos ríos: Caonao y Arimao.

La bahía posee un régimen hidrodinámico relativamente lento, determinado fundamentalmente por la acción combinada de la marea, el viento y el aporte fluvial (Muñoz *et al.*, 2008). Los niveles de oxígeno disuelto presentan cambios estacionales, mostrando los menores valores en la estación de verano/lluvia (junio-noviembre) cuando la columna de agua se estratifica y se alcanzan los mayores valores de temperatura en el año. En la estación de seca (diciembre-mayo) la columna de agua permanece mayormente mezclada y el agua de fondo oxigenada (Seisdedo y Muñoz, 2004). Los fondos están compuestos en su mayoría por sedimentos finos que contienen un alto contenido de limo/arcilla y materia orgánica (Díaz-Asencio *et al.*, 2009).

La contaminación orgánica e inorgánica está extendida en la bahía, existiendo niveles relativamente altos de metales pesados (Armenteros *et al.*, 2009) e hidrocarburos (Tolosa *et al.*, 2009) en los sedimentos y eutrofización en la columna de agua (Seisdedo, 2006).

3.2 Muestreo y mediciones *in situ*

Se realizaron tres muestreos (abril y noviembre de 2012 y febrero de 2013), en los cuales se estudiaron 10 estaciones de la red de monitoreo ambiental implementada en la bahía de Cienfuegos (Fig. 1 y Tabla I).

Tabla I. Localización geográfica (grados decimales) y profundidad de las estaciones de muestreo en el presente estudio.

Estación	Latitud	Longitud	Profundidad (m)
2	N 22.08084°	W 80 45 122	20
4	N 22.10601°	W 80 47 553	15
5	N 22.13006°	W 80 49 887	9
7a	N 22.16944°	W 80 51 318	12
9	N 22.16310°	W 80 47 870	12
10	N 22.15530°	W 80 45 467	5
11	N 22.13991°	W 80 47 187	11
12	N 22.13214°	W 80 45 660	10
13	N 22.12037°	W 80 43 207	8
15	N 22.09251°	W 80 43 359	13

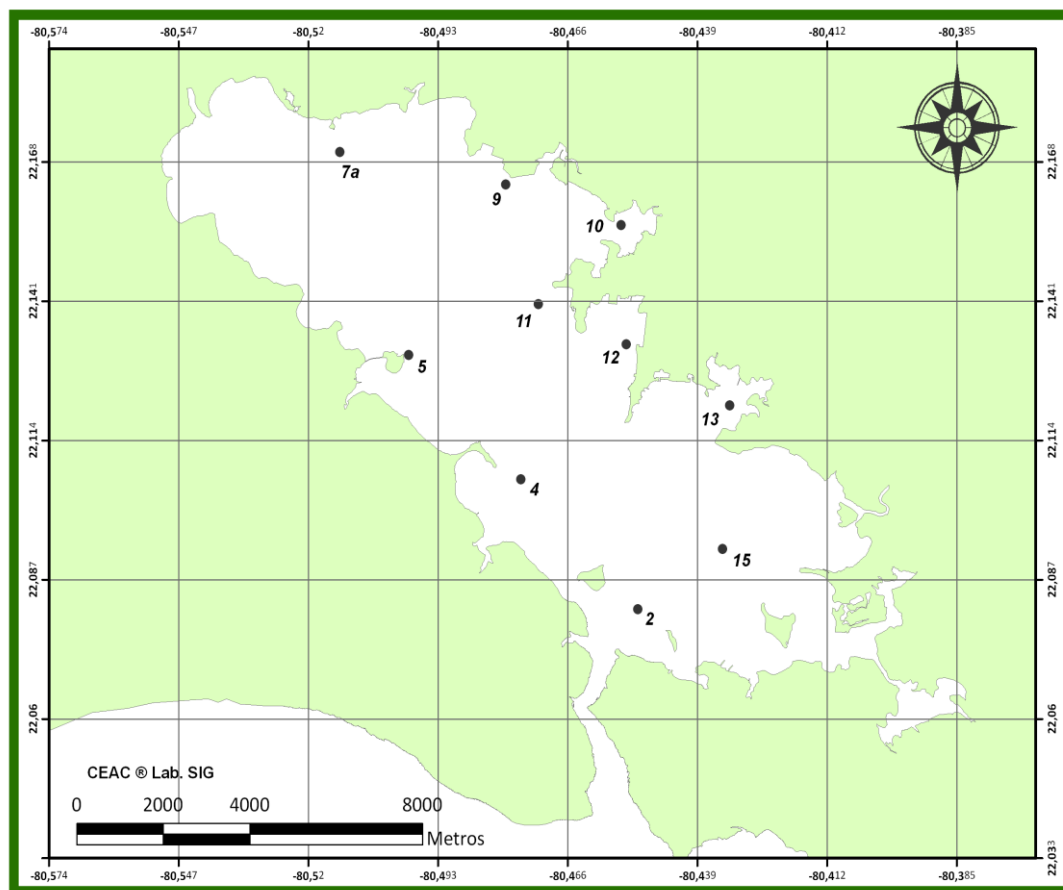


Figura1. Localización de las estaciones de muestreo en el área de estudio

En cada estación se registraron *in situ* los valores de temperatura y salinidad utilizando una sonda Hydrolab (con $\pm 0,1$ °C y 1 unidad de precisión respectivamente), la profundidad empleando una computadora de buceo y los valores de oxígeno disuelto, determinados mediante el método Winkler, modificado por Carriet y Carpenter (1996). Para la determinación de este último se tomaron dos muestras independientes de agua de fondo con una botella Niskin.

Dos muestras de sedimento fueron tomadas en cada estación para analizar el contenido de materia orgánica y de limo/arcilla. Todas las muestras se conservaron en frío hasta que fueron analizadas. Para el análisis de la macrofauna se tomaron tres muestras de

sedimento usando una draga Van Veen de 0,026 m² de área efectiva. El programa de monitoreo permanente de la calidad de las aguas de la bahía de Cienfuegos permitió incorporar a nuestro análisis los datos correspondientes al muestreo de septiembre de 2012 (mes en el que se han reportado valores muy cercanos a cero de oxígeno disuelto en estudios anteriores), específicamente los valores de temperatura (en superficie y fondo), salinidad (en superficie y fondo) y oxígeno disuelto (una medición en fondo por cada estación).

3.3 Procesamiento de las muestras

El contenido de limo/arcilla se determinó por el método gravimétrico de Loring y Rantala (1992), tomando 5 g de sedimento húmedo y separando por filtración dos fracciones: > 63 µm (arena) y < 63 µm (limo/arcilla). Posteriormente se secaron ambas fracciones hasta alcanzar un peso constante y se reportó la masa de cada fracción como un porcentaje del peso total seco. El contenido de materia orgánica en los sedimentos se determinó por el método de pérdidas por ignición a 550 °C durante 4 h en un horno (mufla), y se expresó como el porcentaje del peso seco del sedimento (Heiri *et al.*, 2011).

Las muestras de macrofauna fueron tamizadas por 500 µm con agua filtrada (malla de 50 µm). El material retenido en el tamiz fue preservado en formol al 4% (ajustado con bórax a pH = 7) y teñido con eosina alcohólica al 1% hasta su identificación y conteo. Los organismos extraídos del sedimento se contaron e identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible utilizando un microscopio estereoscópico (máx. 56X) y un microscopio óptico (400X). Los poliquetos se identificaron hasta el nivel de especie según Foster (1971), Ewing (1984) y Salazar-Vallejo (1996) igualmente los moluscos según Abbott (1974), De Jong y Coomans (1988), Espinosa *et al.* (1995), Redfern (2001) y Rubio *et al.* (2011).

3.4 Análisis de los datos

El análisis estadístico de los datos se hizo empleando métodos uni- y multivariantes usando los programas PRIMER 6.0.2 (Clarke y Gorley, 2006) y STATISTICA 6.0 de StatSoft. Para probar diferencias estadísticas entre estaciones y meses se aplicó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA, según terminología inglesa) a los valores de densidad total de la macrofauna y densidad de poliquetos. En ambos casos los datos se transformaron como logaritmo para cumplir con las asunciones paramétricas. Las relaciones entre las medidas de las comunidades de la macrofauna y los factores abióticos se determinaron mediante el coeficiente de correlación de Pearson con los datos sin transformar.

Las tres réplicas de cada estación por mes muestreado fueron combinadas para el cálculo de la riqueza de especies utilizando el programa EstimateS. Para probar diferencias estadísticas entre los meses y las estaciones se calculó el intervalo de confianza para un 95% de probabilidad y se consideró el solapamiento de los intervalos como evidencia de diferencias no significativas (Gotelli y Colwell, 2011).

Los valores de densidad promedio fueron usados para realizar la ordenación de las muestras mediante un Escalado Multidimensional no Métrico (MDS, según terminología inglesa) usando el índice de Bray-Curtis como medida de similitud entre muestras. Se exploraron las relaciones entre los factores bióticos y abióticos aplicando el procedimiento BIOENV (Clarke y Gorley, 2006).

4. Resultados

4.1 Factores abióticos

La figura 2 muestra las variaciones espaciales y temporales de la temperatura y la salinidad. En los meses de abril de 2012 y febrero de 2013 no se observaron grandes diferencias en la temperatura entre las estaciones ni entre los valores de superficie y fondo, a excepción de la estación 10, que en todos los meses de muestreo los valores en superficie se mantuvieron aproximadamente 3°C por encima de los valores en fondo. Esta estación se encuentra ubicada muy cercana al canal de salida de la Central Termoeléctrica Carlos Manuel de Céspedes de Cienfuegos. En el mes de septiembre se registraron los mayores valores de temperatura, típicos del verano donde las radiaciones solares son más intensas. En noviembre se registró una estratificación de la columna de agua por temperatura bastante atípica ya que los valores de temperatura superficial disminuyeron con respecto a los del fondo. Los valores medios (rango) de los factores abióticos medidos en el estudio se muestran en el Anexo I.

No se registraron diferencias en los valores de salinidad entre los meses correspondientes al período seco (abril 2012 y febrero 2013), entre las estaciones ni entre los valores de superficie y fondo (Fig. 2). En el mes de septiembre de 2012 (período lluvioso) se observó una estratificación de la columna de agua por la salinidad para todas las estaciones excepto la estación 12, fenómeno que fue más agudo en el mes de noviembre.

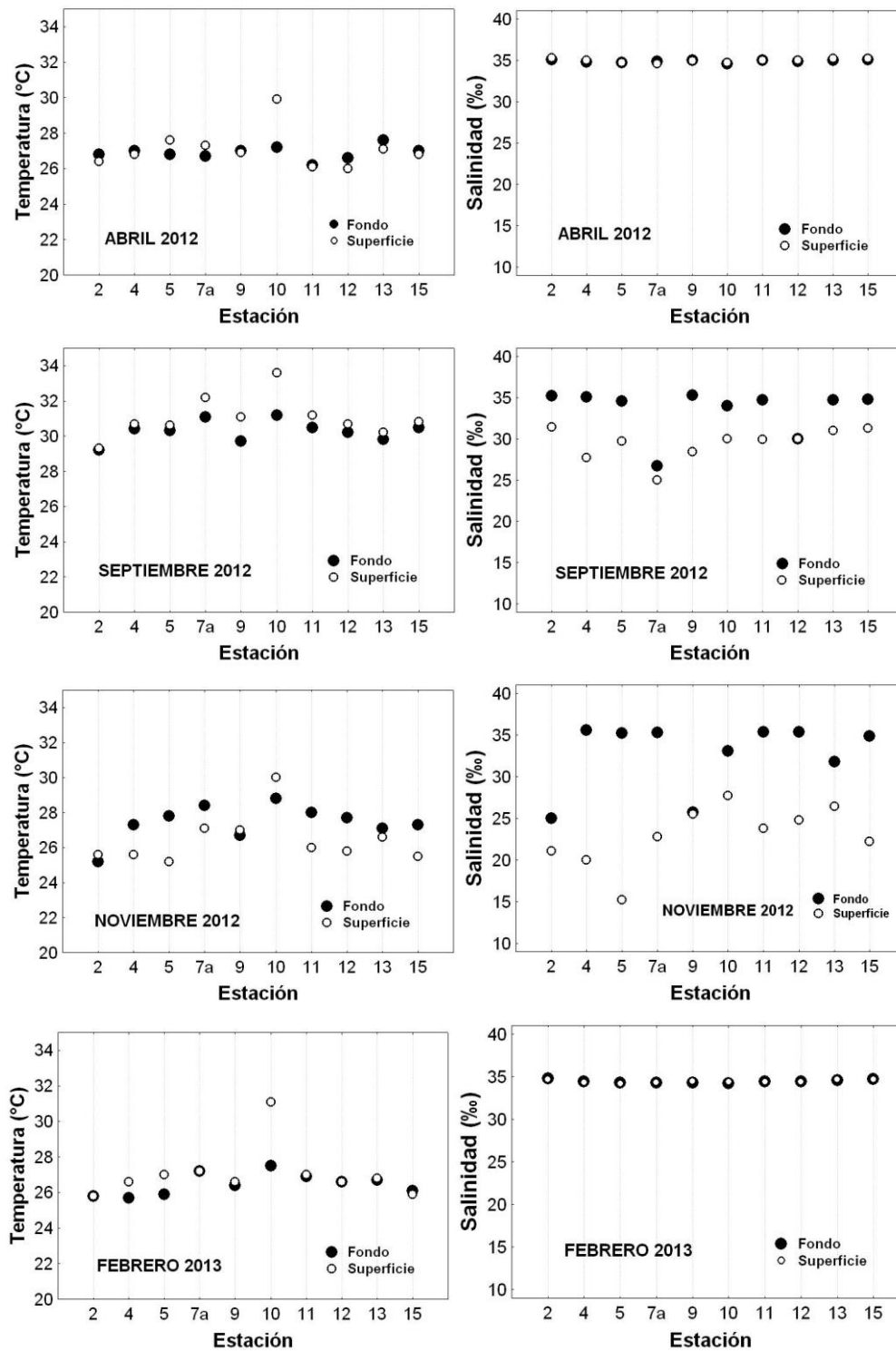


Figura 2. Variables abióticas (Temperatura y Salinidad) medidas en superficie y fondo en 10 estaciones localizadas en la bahía de Cienfuegos en los meses muestreados.

La figura 3 muestra las variaciones espaciales y temporales del oxígeno disuelto en el agua de fondo. Se detectaron diferencias entre las estaciones en relación con el oxígeno disuelto en fondo en los meses de abril de 2012 y febrero de 2013 aunque, por lo general, los valores fueron superiores a 5 mg/l. En el mes de septiembre de 2012, el oxígeno disuelto en el fondo disminuyó en todas las estaciones hasta valores inferiores a 4 mg/l, con excepción de la estación 12 donde se mantuvo un valor superior a los 5 mg/l. Para las estaciones 5, 7a, 9, 10, 11 y 13 los valores resultaron ser inferiores a 2,5 mg/l; en la estación 5 se reportó el valor más bajo con apenas 0,6 mg/l. En el mes de noviembre de 2012 se registraron valores ligeramente superiores aunque siempre menores que 5 mg/l; para las estaciones 5, 7a, 9, 10, 11 y 13 todavía se reportaron valores inferiores a 4 mg/l (Anexo I y Fig. 3).

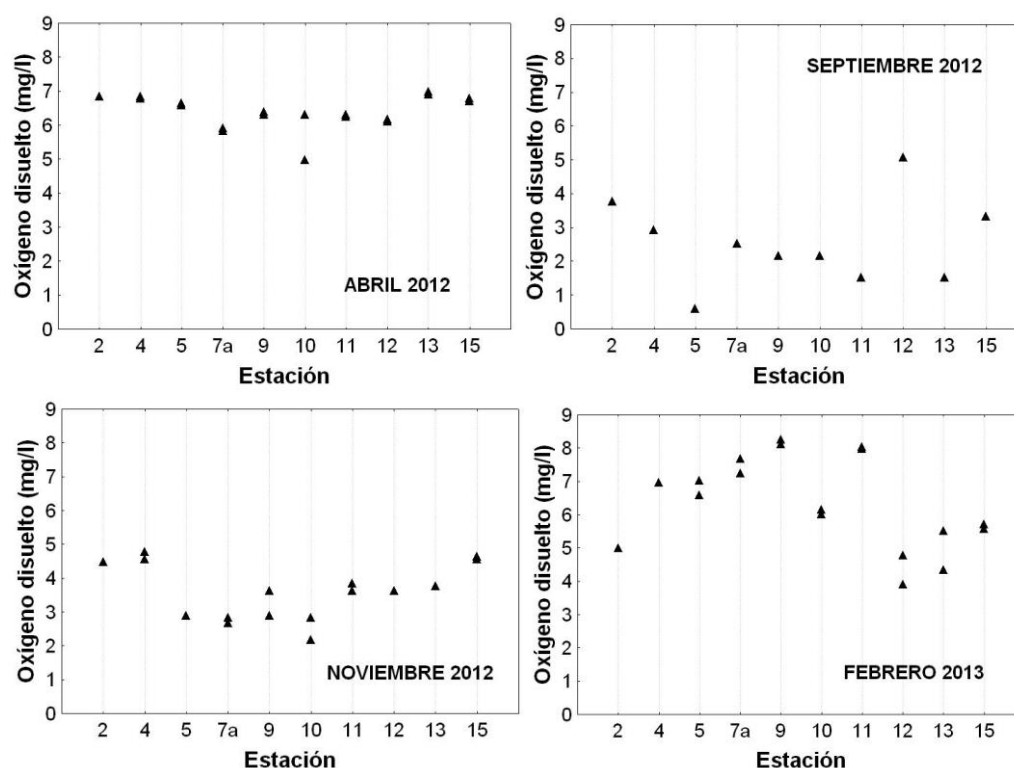


Figura 3. Oxígeno disuelto de fondo (mg/l) (N = 2) medido en 10 estaciones localizadas en la bahía de Cienfuegos en los meses muestreados. Los valores de septiembre (N = 1) corresponden a los resultados del programa de monitoreo de la calidad de las aguas de la bahía de Cienfuegos.

El porcentaje de limo/arcilla no mostró grandes diferencias entre los meses y de modo general los valores fueron superiores a un 80 % (Fig. 4). Del mismo modo no se detectaron diferencias notables entre estaciones, con excepción de la estación 10 que mostró siempre los valores más bajos. Los valores de materia orgánica fueron por lo general altos, superiores a un 15%. No se detectó una variación marcada de esta variable entre los meses, solo valores ligeramente superiores en el mes de abril de 2012. Así mismo entre las estaciones no se detectaron diferencias notables, solo en el mes de abril la estación 10 mostró los menores valores. Las diferencias entre réplicas en ambas variables denota la heterogeneidad del sedimento a escala de centímetros en algunas de las estaciones estudiadas.

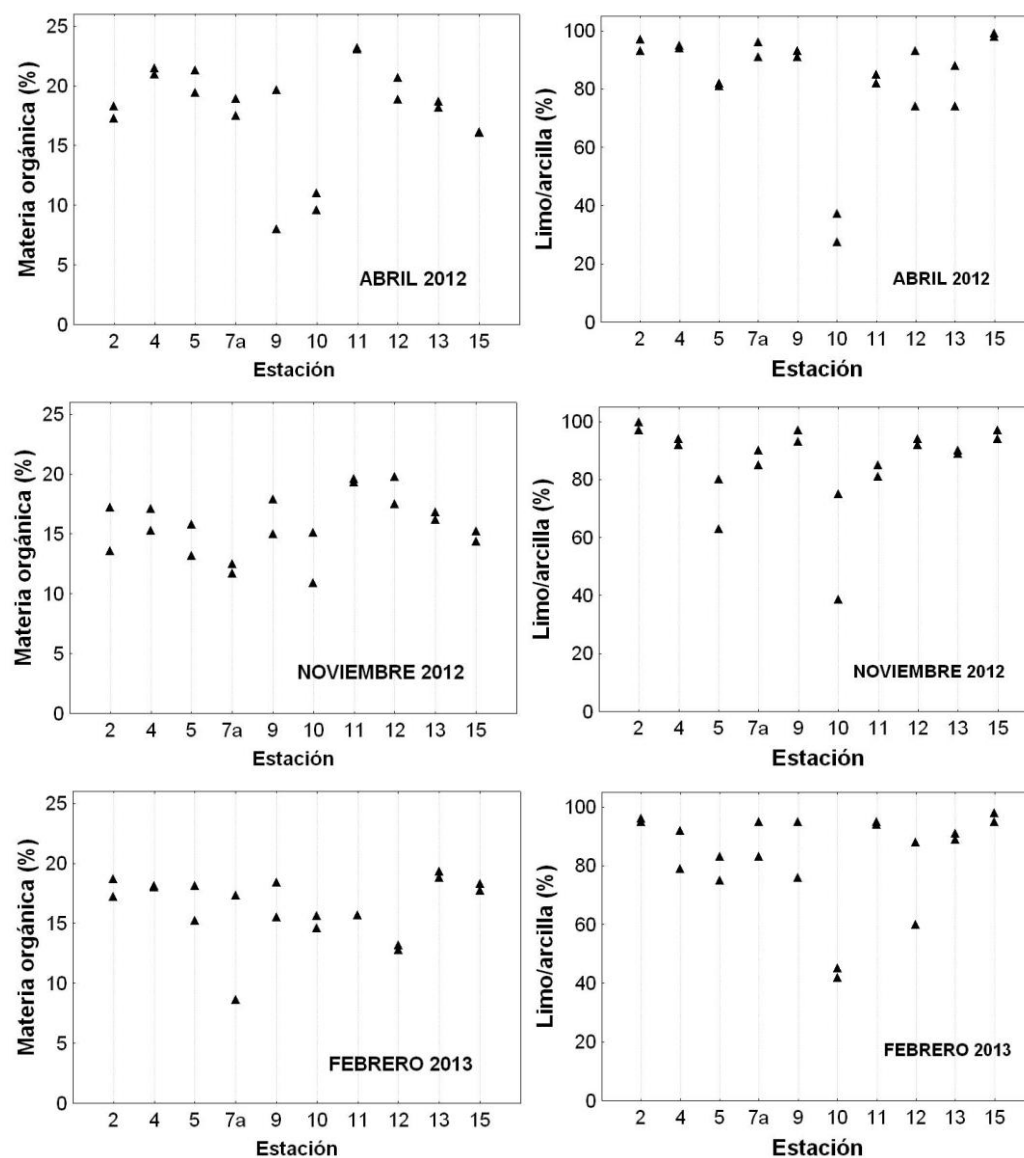


Figura 4. Variables abióticas (Limo/arcilla y Materia orgánica) medidas en los meses muestreados en 10 estaciones de la bahía de Cienfuegos.

Las correlaciones realizadas entre las variables medidas en la columna de agua ($N = 40$) mostraron valores significativos entre el oxígeno disuelto en el fondo y las temperaturas de fondo y superficie ($r_p = -0,7$ y $r_p = -0,5$, respectivamente; $p < 0,05$) y con la salinidad superficial ($r_p = 0,6$; $p < 0,05$). El porcentaje de limo/arcilla y de materia orgánica también mostraron una correlación significativa entre sí ($r_p = 0,4$; $p < 0,05$; $n = 30$) (Tabla II).

Tabla. II. Valores de correlación de Pearson entre las variables estudiadas. Ts (temperatura de superficie), Tf (temperatura de fondo), Ss (salinidad de superficie), Sf (salinidad de fondo), Odf (oxígeno disuelto en el fondo), L/A (Limo/arcilla), MO (materia orgánica), Nm (densidad de la macrofauna), RSm (riqueza de especies de la macrofauna) y Np (densidad de poliquetos), los valores significativos se muestran en negrita. Se utilizaron los datos de los cuatro muestreos para las correlaciones entre las variables de la columna de agua (Ts, Tf, Ss, Sf, Odf). El resto de las correlaciones se obtuvieron a partir de los muestreos de Abril y Noviembre de 2012 y Febrero de 2013.

	Ts	Tf	Ss	Sf	ODf	L/A	MO	Nm	RSm
Tf	0,9								
Ss	0,1	-0,3							
Sf	-0,1	0,1	0,3						
ODf	-0,5	-0,7	0,6	0,2					
L/A	-0,8	-0,4	-0,1	-0,1	0,1				
MO	-0,4	-0,3	0,3	0,1	0,3	0,4			
Nm	-0,2	-0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3		
RSm	-0,3	-0,3	0,2	0,1	0,1	0,3	0,4	0,7	
Np	-0,3	-0,2	0,1	-0,1	0,1	0,3	0,2	0,5	0,6

4.2 Macrofauna

Se registraron cuatro taxa de la macrofauna en la bahía: Polychaeta, Mollusca, Amphipoda y Ophiuroidea. En la tabla III se muestra una lista de las 43 especies colectadas en el estudio y sus valores de densidad por estación y mes. Los moluscos fueron los mejores representados con un total de 237 individuos (69 %), seguidos por los poliquetos con 93 (27 %) y los crustáceos y equinodermos representados sólo por 15 individuos (4 %), todos ellos para un total de 345 individuos. Las especies más abundantes en el estudio fueron los poliquetos *Stenoninereis martini*, *Armandia maculata* y *Prionospio steenstrupi* y los moluscos *Caecum pulchellum*, *Macoma tenta* y *Corbula contracta* (Tabla III).

Tabla III. Densidad total (individuos 0,1 m⁻²) de la macrofauna en 10 estaciones ubicadas dentro de la bahía de Cienfuegos en los meses muestreados.

Especies	Abril 2012									
	E2	E4	E5	E7a	E9	E10	E11	E12	E13	E15
<i>Stenoninereis martini</i>	3	0	3	1	0	0	0	0	4	3
<i>Armandia maculata</i>	0	0	4	0	0	0	0	1	3	0
<i>Sigambra sp</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Apoprionospio pygmaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hyponoe gaudichaudi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	8	0
<i>Prionospio steenstrupi</i>	0	0	1	1	0	0	0	3	1	0
<i>Poliqueto no identificado</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hermodice carunculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ophiuroidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Amphipoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerithium atratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bittium varium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caecum pulchellum</i>	0	1	1	0	15	1	0	0	4	0
<i>Meioceras cornucopiae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma biscaynense</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma parvicallum</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	1	1
<i>Eulima bilineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marshallora modesta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerithiopsis flava</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parvianachis crassilabris</i>	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Ithycthyra lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odostomia sp</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turbonilla elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Haminoea antillarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haminoea elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acteocina candeii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nuculana acuta</i>	0	1	0	0	0	0	0	3	1	5
<i>Musculus lamaralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Similipecten nanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Codakia muricata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Codakia orbiculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodonta nucleiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phacoides pectinatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pseudochama radians</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crassinella lunulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trigonocardia antillarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tellina consobrina</i>	0	0	5	0	0	0	1	1	0	0
<i>Tellina lineata</i>	0	0	9	0	1	0	6	0	0	0
<i>Macoma tenta</i>	3	3	25	0	1	0	5	0	0	1
<i>Tagelus divisus</i>	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chione cancellata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corbula caribaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corbula contracta</i>	0	0	8	0	0	0	0	3	4	0

Noviembre 2012										
Especies	E2	E4	E5	E7a	E9	E10	E11	E12	E13	E15
<i>Stenoninereis martini</i>	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Armandia maculata</i>	1	0	0	0	0	0	0	4	1	13
<i>Sigambra sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apoprionospio pygmaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypponoe gaudichaudi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prionospio steenstrupi</i>	4	1	1	0	1	0	1	1	3	0
<i>Poliqueto no identificado</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hermodice carunculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophiuroidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5
<i>Amphipoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerithium atratum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Bittium varium</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Caecum pulchellum</i>	0	1	4	6	5	0	14	27	0	0
<i>Meioceras cornucopiae</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma biscayense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma parvicallum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eulima bilineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marshallora modesta</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Cerithiopsis flava</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parvianachis crassilabris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ithycthyra lanceolata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Odostomia sp</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Turbonilla elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haminoea antillarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haminoea elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acteocina candeii</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Nuculana acuta</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Musculus lamaralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Similipecten nanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Codakia muricata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Codakia orbiculata</i>	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Diplodonta nucleiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phacoides pectinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudochama radians</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crassinella lunulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trigonocardia antillarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Tellina consobrina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tellina lineata</i>	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Macoma tenta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tagelus divisus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chione cancellata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corbula caribaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corbula contracta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Febrero 2013										
Especies	E2	E4	E5	E7a	E9	E10	E11	E12	E13	E15
<i>Stenoninereis martini</i>	1	3	1	0	4	1	0	8	1	1
<i>Armandia maculata</i>	6	1	0	0	0	0	1.2	0	0	1
<i>Sigambra sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apoprionospio pygmaea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypponoe gaudichaudi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Prionospio steenstrupi</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Poliqueto no identificado</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hermodice carunculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophiuroidea</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Amphipoda</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerithium atratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bittium varium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caecum pulchellum</i>	0	0	9	0	0	0	0	15	1	0
<i>Meioceras cornucopiae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma biscaynense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teinostoma parvicallum</i>	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Eulima bilineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marshallora modesta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerithiopsis flava</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parvianachis crassilabris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ithythythara lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odostomia sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turbonilla elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haminoea antillarum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haminoea elegans</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acteocina candeii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nuculana acuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1
<i>Musculus latalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Similipecten nanus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Codakia muricata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Codakia orbiculata</i>	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodonta nucleiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phacoides pectinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudochama radians</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crassinella lunulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trigonocardia antillarum</i>	3	1	0	0	0	0	0	3	0	1
<i>Tellina consobrina</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tellina lineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macoma tenta</i>	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Tagelus divisus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chione cancellata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Corbula caribaea</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corbula contracta</i>	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Los valores medios de densidad $\pm$ desviación estándar (DE) (rango) en el total de las muestras colectadas fueron de $14,7 \pm 17,8$ (0 – 103,8) individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$ (Fig. 5). En la estación 5 se registraron los valores medios más altos de densidad ($28,6 \pm 35,5$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$) y los valores medios más bajos fueron encontrados en la estación 10 con $5,1 \pm 6,6$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$. En el mes de abril se hallaron los mayores valores de densidad ($18,3 \pm 22,7$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$), mientras que los menores valores de densidad se reportaron en el mes de febrero de 2013 ($12,3 \pm 12,3$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$).

En cuanto a la riqueza de especies en la estación 15 se registraron los valores más altos, con 38 especies mientras que los valores más bajos se reportaron en la estación 2 con 16 especies. El mes de abril mostró los mayores valores de riqueza de especies con 26 especies y los menores valores se reportaron en el mes de noviembre con 18 especies.

Según el ANOVA de dos vías, la densidad de la macrofauna mostró diferencias significativas entre las estaciones ($F = 2,8$; $p = 0,006$) y en la interacción mes-estación ($F = 2,06$; $p = 0,019$). No se detectaron diferencias significativas entre los meses.

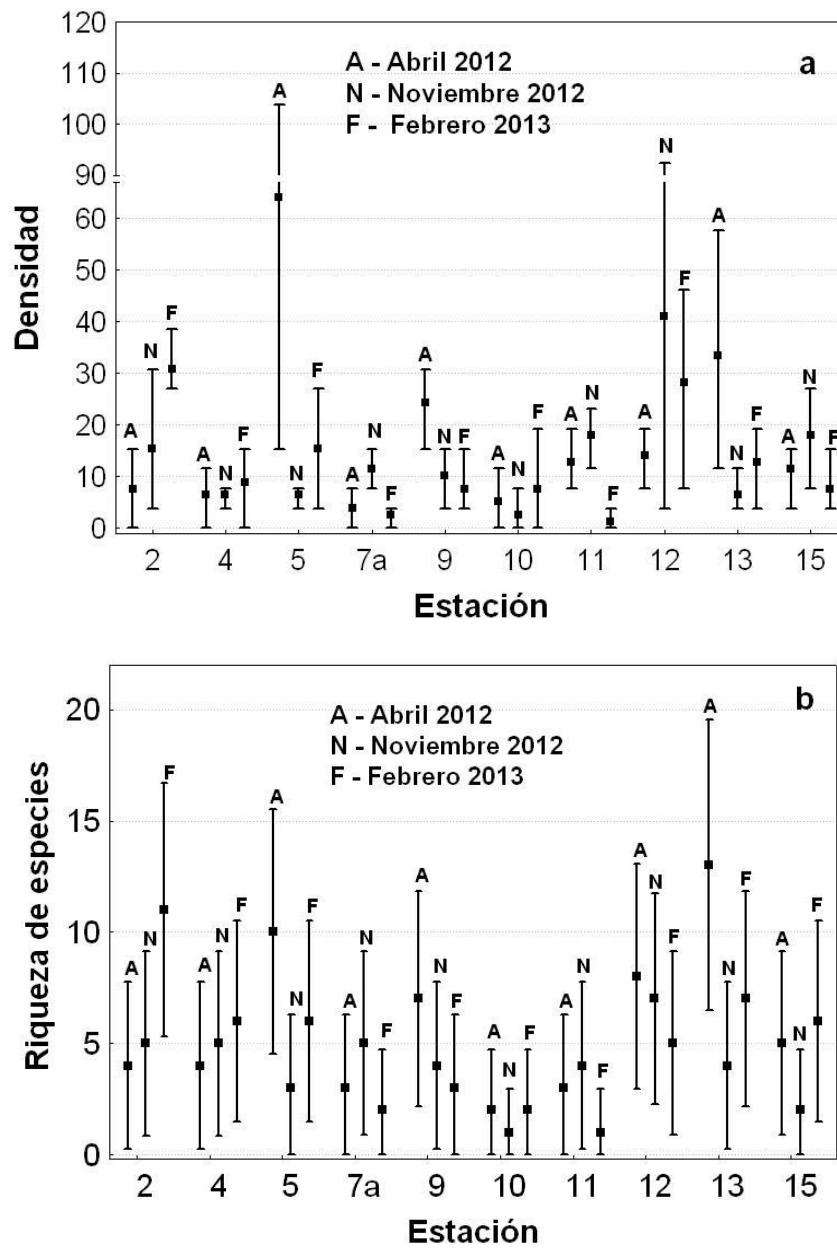


Figura 5. Densidad y riqueza de especies de la macrofauna en 10 estaciones de la bahía de Cienfuegos, en los meses muestreados. a: valor medio y rango de la densidad de la macrofauna (individuos 0,1m⁻²). b: riqueza de especies e intervalo de confianza para el 95 % de probabilidad.

Los poliquetos estuvieron poco representados en todas las muestras, el valor medio total de densidad $\pm$ desviación estándar (DE) (rango) fue de $3,9 \pm 6,4$ (0 – 42) individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$. En la estación 13 se registró el valor medio más alto de densidad de poliquetos con $8,5 \pm 13,2$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$ mientras que el valor medio más bajo se registró en la estación 10 con $0,4 \pm 1,2$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$. En los meses de abril y febrero se registraron los mayores valores de densidad de poliquetos ambos con $4,1 \pm 8,3$ y $4,1 \pm 4,7$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$ respectivamente, y en el mes de noviembre se reportaron los menores valores con $3,7 \pm 5,9$ individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$. Según el ANOVA de dos vías, la densidad de poliquetos mostró diferencias significativas entre las estaciones ($F = 2,9$; $p = 0,004$) pero no entre los meses ni en la interacción mes-estación.

Más del 50 % del total de las muestras colectadas estuvieron defaunadas de poliquetos, la mayor parte de ellas se correspondieron con los meses de abril y noviembre del 2012. Los moluscos estuvieron ausentes en un 35 % del total de muestras, la mayor parte de las muestras defaunadas de moluscos se colectaron en febrero de 2013.

La ordenación de las muestras por MDS mostró una notable variabilidad temporal y espacial a través de los meses y las estaciones (Fig.6).

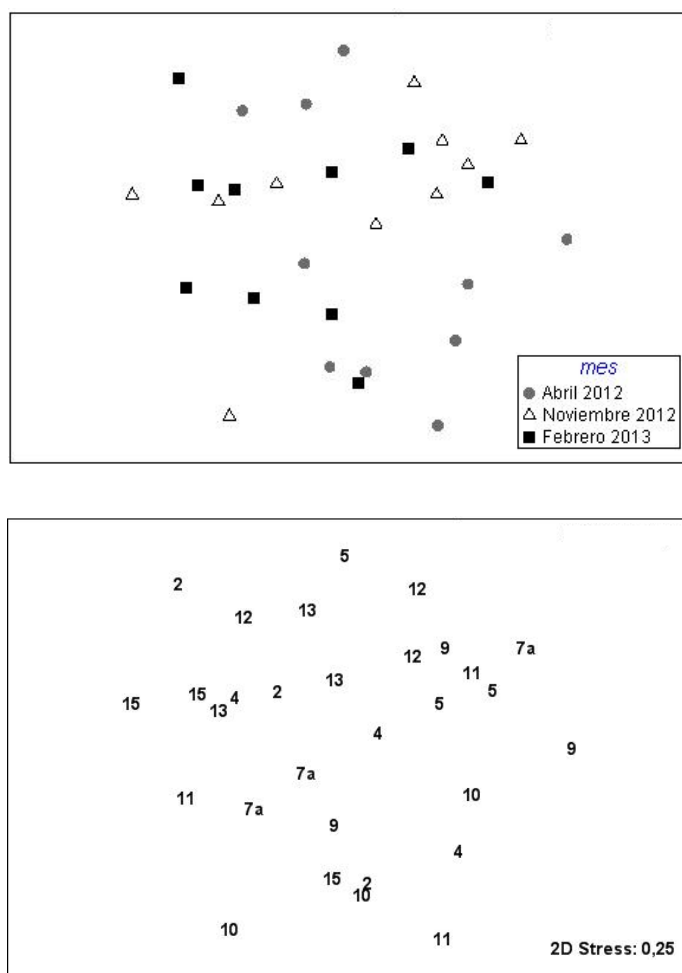


Figura 6. Ordenación por MDS de muestras de 10 estaciones y tres meses basado en los valores medios de densidad de la macrofauna transformados por raíz cuadrada. Las muestras se codifican por mes (gráfico superior) y estación (gráfico inferior).

4.3 Relaciones entre la fauna y el ambiente

Las correlaciones univariadas entre las medidas de la comunidad (densidad de la macrofauna, riqueza de especies de la macrofauna y densidad de poliquetos) y los factores abióticos, teniendo en cuenta el conjunto de datos correspondientes a los tres meses muestreados ($N = 30$), mostraron valores significativos entre la riqueza de especies de la macrofauna y el contenido de materia orgánica ($r_p = 0,40$; $p < 0,05$) solamente (Tabla II). Las

correlaciones mes a mes ($N = 10$) indicaron valores significativos solo entre el oxígeno disuelto en el fondo y la densidad de poliquetos ($r_p = 0,73$; $p < 0,05$) para el mes de noviembre de 2012. La correlación entre el patrón multivariable abiótico y el biológico, establecida por el procedimiento BIOENV, mostró valores bajos, el mayor de ellos de $r_s = 0,22$ para la combinación de las variables temperatura superficial, oxígeno disuelto en fondo y contenido de materia orgánica.

5. Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio reafirman el comportamiento estacional de la temperatura y la salinidad característico del ecosistema bahía de Cienfuegos. Los valores de temperatura aumentaron en el mes de septiembre tanto para las aguas de fondo como superficiales, no evidenciándose estratificación por esta variable en este mes. Sin embargo, en el mes de noviembre fue evidente un enfriamiento atípico de las aguas superficiales en toda la bahía. La estratificación por salinidad fue evidente desde el mes de septiembre haciéndose marcada en el mes de noviembre. Estos resultados pueden ser explicados por el paso del huracán Sandy durante los últimos días del mes de octubre, fenómeno meteorológico que trajo consigo abundantes precipitaciones en el área de la bahía y su cuenca adyacente. Este hecho, por una parte, probablemente contribuyó a disminuir los valores de temperatura de las masas de agua superficiales y por otra parte, a aumentar el escurrimiento de agua dulce hacia la bahía, reforzando así las condiciones de estratificación por salinidad en el mes de noviembre.

Como ha sido anteriormente reportado, durante el verano ocurre una disminución de los valores de oxígeno disuelto en las aguas de fondo a escala de toda la bahía (Seisdedo, 2006). Este hecho se constató durante los muestreos de septiembre y noviembre del presente estudio. Sin embargo, solo para algunas estaciones fueron reportados valores relacionados con la hipoxia ($\sim < 2$ mg/l). Según nuestros resultados, las estaciones 5, 7a, 9, 10, 11, 12 y 13 son más susceptibles a la ocurrencia de hipoxia que las estaciones 2, 4 y 15.

Estas diferencias no pueden ser explicadas por el contenido de materia orgánica en los sedimentos ya que, de modo general, no se detectaron diferencias entre las estaciones con relación a esta variable ni tampoco correlaciones significativas con otras variables. La descomposición heterotrófica de la materia orgánica acumulada en los sedimentos en condiciones aeróbicas es un proceso que tiende a disminuir las concentraciones de oxígeno

disuelto en las aguas de fondo de bahías tropicales semicerradas, sobre todo durante los meses de verano, cuando la fuerte estratificación vertical obstaculiza el intercambio con las masas de aguas más oxigenadas de la superficie (Zhang *et al.*, 2010). Por lo tanto, las diferencias antes mencionadas relacionadas con el oxígeno disuelto podrían estar en correspondencia con otros factores como la hidrodinámica característica de cada estación en particular. Este factor es quizás, según Gray *et al.* (2002), el elemento más crítico en la determinación de la ocurrencia o no de condiciones de hipoxia. Por ejemplo, la estación 2 está ubicada en una zona sujeta a un fuerte ambiente hidrodinámico (Muñoz *et al.*, 2010) por lo que no se establecen condiciones hipóxicas, independientemente del alto contenido de materia orgánica.

De manera general, los resultados de la fauna muestran valores de densidad y riqueza de especies muy bajos; en la mayoría de las muestras analizadas se observaron valores de densidad inferiores a 30 individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$ y de riqueza de especies inferiores a 10 especies. La defaunación de las muestras fue un rasgo que caracterizó este estudio a lo largo de los meses. Otro rasgo general evidente fue la notable variabilidad entre réplicas, lo cual denota la heterogeneidad a escala de centímetros que caracteriza a la fauna de este ecosistema (Díaz-Asencio *et al.*, 2009; Helguera *et al.*, 2011).

Los efectos negativos de la hipoxia sobre la fauna bentónica están bien documentados en la literatura (ejemplo: Nilsson y Rosenberg, 1994; Turner, 2001; Levin *et al.*, 2009). La reducción de la biomasa y la abundancia y la muerte de la infauna bentónica pueden ser efectos de la deficiencia de oxígeno (Zhang *et al.*, 2010). Estudios realizados en ecosistemas similares, o sea expuestos a hipoxia recurrentemente, reportan valores medios de densidad de especies de la macrofauna superiores a los reportados en la presente investigación, 0 - 943 individuos $0,1 \text{ m}^{-2}$ (bahía Perdido, Golfo de México; Flemer *et al.*, 1999); 0 - 6611 individuos m^{-2} (bahía de

Chesapeake, USA; Seitz *et al.*, 2009); poliquetos (32,700 ind. m⁻²) y crustáceos (13,400 ind. m⁻²), en la costa de Chile (Veas *et al.*, 2012).

Aún cuando en el mes de septiembre se constató la ocurrencia de bajos valores de oxígeno disuelto en varias de las estaciones estudiadas, la ausencia de datos relativos a la fauna en este mes impidió tener evidencias directas de los efectos de la hipoxia sobre las comunidades de la macrofauna a escala de toda la bahía. No se detectaron valores de correlación significativos entre el oxígeno disuelto y ninguna medida de la comunidad teniendo en cuenta los meses muestreados (abril y noviembre de 2012 y febrero de 2013), lo cual pudiera estar indicando que la macrofauna en las estaciones estudiadas no es afectada por las variaciones en el oxígeno disuelto. Sin embargo, en el mes de noviembre, cuando las concentraciones de oxígeno disuelto en el fondo resultaron ser aún adversas aunque no hipóxicas (señalando un período de hipoxia en decline), se obtuvieron valores de correlación significativos entre esta variable y la densidad de poliquetos, lo cual indica una mayor afectación a la fauna de poliquetos en aquellas estaciones con un mayor déficit de oxígeno. A pesar de todo ello, hay que tener en consideración que los valores de densidad y riqueza de especies de la macrofauna fueron bastante bajos (como se verá a continuación) por lo que los coeficientes de correlación obtenidos deben ser interpretados con mucha cautela.

Los valores medios de densidad de poliquetos obtenidos en el presente estudio fueron menores que los reportados en estudios previos realizados entre los años 2006 y 2007 (Helguera *et al.*, 2011; 35 ± 74 individuos 0,1 m⁻²). Fueron también menores los valores medios de densidad de la macrofauna obtenidos en el presente estudio en la estación 5, respecto a aquellos obtenidos en esta misma estación en un estudio temporal realizado durante los años 2010-2011 (Fig. 7). Este estudio temporal evidenció cómo los sedimentos defaunados en esta estación, luego de un período prolongado de hipoxia, son recolonizados primeramente por especies oportunistas con una gran abundancia seguido de una brusca disminución en la

abundancia media (Díaz-Asencio *et al.*, in litt.). Las especies oportunistas tienen la capacidad de tomar ganancia inmediata de los cambios ambientales favorables y responden rápidamente con su ventajoso sistema reproductor y crecimiento acelerado en hábitats inexplorados (Cheung *et al.*, 2008). Estas especies tienen también una alta tasa de mortalidad (Grassle y Grassle, 1974) y posteriormente son sucedidas por otras especies tardías con abundancias más estables (Pearson y Rosenberg, 1978). Aún cuando el diseño de muestreo del presente estudio no permitió captar el pico de oportunistas, podemos hipotetizar que el mismo pudo haber ocurrido durante los meses de diciembre de 2012 y enero de 2013 y que las bajas densidades registradas en febrero podrían entonces estar relacionadas con la muerte de estas especies oportunistas, como ocurrió por ejemplo en enero de 2011 (Fig. 7).

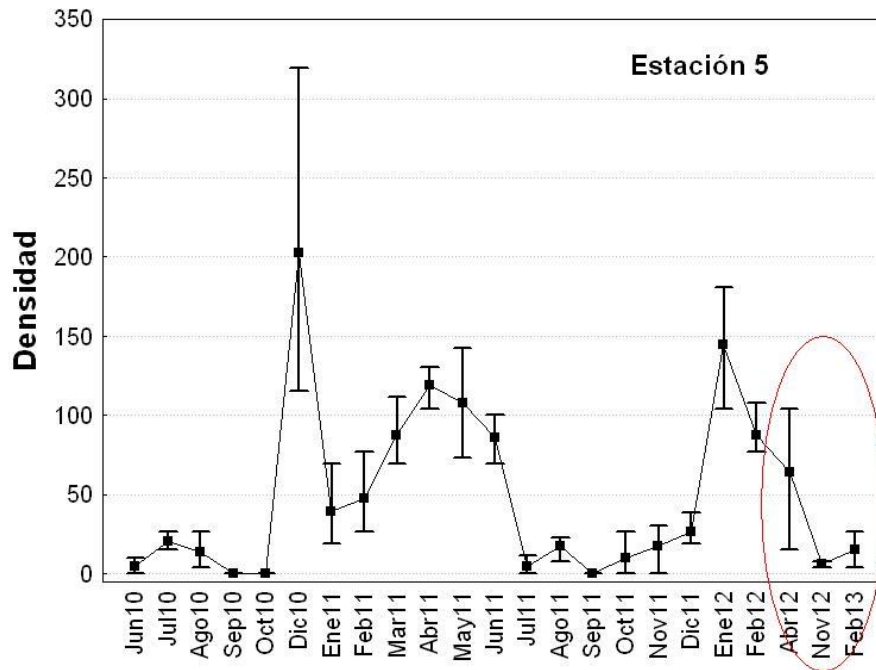


Figura 7. Valores medios y rango de la densidad de la macrofauna (individuos 0,1m⁻²) compilados a partir del estudio temporal realizado en la estación 5 durante los años 2010-2011 y del presente estudio. La elipse encierra los tres meses de este estudio.

Algunas de las especies dominantes en este estudio han sido reportadas como tolerantes a diferentes condiciones de stress. Según Lanza *et al.* (2000) *Stenoninereis martini* indica condiciones de hipoxia/anoxia y soporta la presencia de sulfuro de hidrógeno. Pearson y Rosenberg (1978) clasifican a *Armandia maculata* como especie dominante en zonas con fondos contaminados. *Prionospio steenstrupi* pertenece la familia Spionidae, la cual agrupa a muchas especies reportadas como rápidas colonizadoras en ambientes perturbados (Grassle y Grassle, 1974; Dix *et al.*, 2004). De los moluscos más abundantes *Macoma tenta* ha sido encontrada en poblaciones numerosas durante la recolonización de áreas inicialmente anóxicas seguido por una disminución de la densidad (Pearson y Rosenberg, 1978).

De cualquier modo, estos resultados se suman a los anteriormente reportados (Armenteros *et al.*, 2009; Helguera *et al.* 2011; Díaz-Asencio, in litt.) y reafirman que los períodos de hipoxia/anoxia que se suceden anualmente en la bahía de Cienfuegos constituyen un disturbio severo que permite solo una recuperación muy limitada de las comunidades de la macrofauna en todas las estaciones. Según Lundquist *et al.* (2004), los disturbios a gran escala reducen la proporción de hábitats dominados por comunidades en estadios sucesionales tardíos (especies de colonización lenta o tardía) y por tanto, la recuperación de las áreas disturbadas es muy lenta y limitada en extensión ya que todas las áreas están igualmente impactadas por la desaparición de colonizadores tardíos.

Por tanto, los resultados obtenidos en esta investigación no permiten rechazar la hipótesis nula: la hipoxia/anoxia determina la distribución espacio temporal de las comunidades de macrofauna en la bahía de Cienfuegos. Los bajos valores de densidad y riqueza de especies obtenidos a lo largo de todo el estudio y la ausencia de relaciones directas entre la fauna y el ambiente estudiado podrían estar dadas por la lenta capacidad de recuperación las comunidades de la macrofauna en la bahía de Cienfuegos ante eventos de hipoxia/anoxia espacialmente extensos y temporalmente recurrentes.

6. Conclusiones

1. Durante el verano ocurre una disminución de los valores de oxígeno disuelto en las aguas de fondo a escala de toda la bahía. Sin embargo, el desarrollo de condiciones hipóxicas ocurre solo en ciertas estaciones. La hidrodinámica característica de cada estación en particular parece ser el factor determinante.
2. Los valores de densidad y riqueza de especies de la macrofauna reportados en este estudio fueron muy bajos y menores en comparación con estudios previos recientes en la bahía de Cienfuegos. Es notable la alta variabilidad a escala local detectada en este estudio.
3. Los períodos de hipoxia/anoxia que se suceden anualmente en la bahía de Cienfuegos constituyen un disturbio severo que permite solo una recuperación muy limitada de las comunidades de la macrofauna en la bahía de Cienfuegos.

7. Recomendaciones

1. Se recomienda estudiar los patrones de distribución espacio-temporal de la megafauna bentónica en la bahía de Cienfuegos y su relación con la hipoxia estacional.
2. Crear un modelo que a partir de datos de temperatura, salinidad y posición geográfica (estación) indique la probabilidad de que ocurra hipoxia y el efecto sobre el bentos en la bahía de Cienfuegos.

8. Referencias Bibliográficas

- Armenteros, M., A. Ruiz-Abierno, R. Fernández-Garcés, J. A. Pérez-García, L. Díaz-Asencio, M. Vincx y W. Decraemer (2009): Biodiversity patterns of free-living marine nematodes in a tropical bay: Cienfuegos, Caribbean Sea. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 85: 179-189.
- Abbott, R. (1974): **American Seashells**. 2nd edition Van Nostrand Reinhold: New York. 663 pp
- Berge, J. A. (1990): Macrofauna recolonization of subtidal sediments. Experimental studies on defaunated sediment contaminated with crude oil in two Norwegian fjords with unequal eutrophication status. I. Community responses. **Marine Ecology Progress Series**. 66: 103-115.
- Borja, A., J. Franco y V. Pérez (2000): A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. **Marine Pollution Bulletin**. 40: 1100-1114.
- Botter-Carvalho, M.L., P.V.V.C. Carvalho y P.J.P. Santos (2011): Recovery of macrobenthos in defaunated tropical estuarine sediments. **Marine Pollution Bulletin**. 62: 1867-1876.
- Cheung, S. G., N.W.Y. Lam, R.S.S. Wu y P.K.S. Shin (2008): Spatio-temporal changes of marine macrobenthic community in sub-tropical waters upon recovery from eutrophication. II. Life-history traits and feeding guilds of polychaete community. **Marine Pollution Bulletin**. 56: 297-307.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley (2006): Primer v6: User manual/tutorial. Primer-E, Ltd, Plymouth.
- Carriert, D.E. y J.H. Carpenter (1996): Comparison and evaluation of the Winkler method for determining of dissolved oxygen in sea water. **Journal of Marine Research**. 24: 286-318.
- De Jong, KM., y H.E. Coomans (1988): **Marine Gastropod from Curacao, Aruba, and Bonaire**. E.J. Brill: Leiden, 261pp.
- Dernie, K. M., M. J. Kaiser, E.A. Richardson y R.M Warwick (2003): Recovery of soft sediment communities and habitats following physical disturbance. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 285–286: 415– 434.
- Díaz-Asencio L., M. Armenteros, M. Díaz-Asencio, R. Fernández-Garcés, M. Gómez-Batista y C. Alonso-Hernández (2009): Spatial and temporal variations of meiofaunal communities in Cienfuegos Bay, Cuba. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**. 44: 13-22.
- Díaz, R. J. y R. Rosenberg (2008): Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. **Science**. 321: 926-929.

- Dix, T.L., D.J. Karlen, S.A. Grabe, B.K. Goetting, C.M. Holden y S.E. Markham, (2004): Spionid polychaetes as environmental indicators: an example from Tampa Bay, Florida. Chapter 18. En: S.A. Bortone (Ed.), **Estuarine Indicators**. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 277-295.
- Espinosa, J., R. Fernández y E. Rolán (1995): **Catálogo actualizado de los moluscos marinos actuales de Cuba**. Sociedad española de Malacología, 90 pp.
- Ewing, R.M. (1984): Familia Cossuridae Day, 1963. Volume I Chapter 4. En: Uebelacker, J.M. y P.G. Johnson (eds), **Taxonomic Guide to the Polychaeta of the Northern Gulf of Mexico**. pp 4: 1.1-1.12. Mobile Alabama: U.S. Dept. of Interior, Minerals Managements Services, Barry Vittor and Associates.
- Fauchald, K. y P. A. Jumars (1979): The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. **Oceanography and Marine Biology**. An Annual Review 17: 193-284.
- Foster N.M. (1971): Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. **Studies of the fauna of Curacao and other Caribbean Islands**. 37: 1-138
- Flemer, D.A., W.L. Kruczynski, B.F. Ruth y C.M. Bundrick (1999): The relative influence of hypoxia, anoxia, and associated environmental factors as determinants of macrobenthic community structure in a Northern Gulf of Mexico estuary. **Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery**. 6: 311-328.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell (2011): Estimating species richness. Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment. A. E. Magurran and B. J. McGill. Oxford, Oxford University Press.
- Grassle, J.F. y J.P. Grassle (1974): Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. **Journal of Marine Research**. 32: 253-284.
- Gray, J.S., Wu. R. Shiu-sun y Or. Y. Ying (2002): Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. **Marine Ecology Progress Series**. 238: 249-279.
- Heiri, O., A.F. Lotter y G. Lemcke (2001): Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. **Journal of Paleolimnology**. 25:101–110.
- Helguera, Y., L. Díaz-Asencio, R. Fernández-Garcés, M. Gómez-Batista, A. Guillén, M. Díaz-Asencio y M. Armenteros (2011): Distribution patterns of macrofaunal polychaete assemblages in a polluted semi-enclosed bay: Cienfuegos, Caribbean Sea. **Marine Biology Research**. 7: 757-768.
- Jacinto, G.S., L.P.A. Sotto, M.I.S. Senal, M.L. San Diego-McGlone, M.T.L. Escobar, A. Amano y T.W. Miller (2011): Hypoxia in Manila Bay, Philippines during the northeast monsoon. **Marine Pollution Bulletin**. 63: 243-248.
- Lanza, E. G., S. Hernández y J.L. Carvajal, (2000): **Organismos indicadores de la calidad del agua y de la contaminación**. Editorial Plaza y Valdez; S.A. de C.V. México, 633 pp.

- Levin, L. A., W. Ekau, A.J. Gooday, F. Jorissen, J.J. Middelburg, W. Naqvi, C. Neira, N.N. Rabalais y J. Zhang (2009): Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. **Biogeosciences Discussions**. 6: 3563-3654.
- Loring, D.H. y R.T.T. Rantala (1992): Manual for the geochemical analysis of marine sediments and suspended particulate matter. **Earth Science Review**. 32:235-83.
- Lundquist, C.J., S.F. Thrush, J.W. Oldman y A.K. Senior (2004): Limited transport and recolonization potential in shallow tidal estuaries. **Limnology and Oceanography**. 49: 386-395.
- Middelburg, J.J. y Y.L.A. Levin (2009): Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry. **Biogeosciences** . 6: 1273-1293.
- Muller-Karger, F., R. Varela, R. Thunell, Y. Astor, H. Zhang, R. Luerssen y C. Hu (2004): Processes of coastal upwelling and carbon flux in the Cariaco Basin. **Deep-Sea Research II**. 51: 927-943.
- Muñoz, A., P. Douillet, O. Díaz-García, S. Ouillon y R. Fichez (2008): Influencia de la marea, el viento y el aporte fluvial en la circulación de las aguas de la Bahía de Cienfuegos, Cuba. **Revista de Investigaciones Marinas**. 29:101-112.
- Muñoz, A., R. H. Herrera-Marrero, R. Fichez, P. Douillet, O. Díaz-García y J.M. Fernández (2010). Influencia de las características hidrodinámicas y morfométricas en la distribución de ²¹⁰Pb en los sedimentos superficiales de la Bahía de Cienfuegos, Cuba. **Revista de Investigaciones Marinas**. Universidad de La Habana 31(1): 11-21.
- Nilsson, H. C. y R. Rosenberg (1994): Hypoxic response of two marine benthic communities. **Marine Ecology Progress Series**. 115: 209-217.
- Pearson, T. H. y R. Rosenberg (1978): Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. **Oceanography and Marine Biology. An Annual Review**. 16: 229-311.
- Rabalais, N.N., R.J. Diaz, L.A. Levin, R.E. Turner, D. Gilbert y J. Zhang (2010): Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. **Biogeosciences**. 7: 585-619.
- Randall D., W. Burggren y K. French (1997): **Animal Physiology: mechanisms and adaptation**. WH Freeman & Company, Nueva York. 727 pp.
- Redfern, C. (2001): **Bahamian seashells. A thousand Species from Abaco, Bahamas**. Bahamian shells. Boca Raton, 280 pp.
- Rubio, F., R. Fernández-Garcés y E. Rolán (2011): La familia TORNIDAE (GASTROPODA, RISSOOIDEA) en el Caribe y áreas vecinas. **Iberus**. 29: 1 – 230.
- Salazar-Vallejo S.I. (1996): Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. **Anuales del Instituto Biología Universidad Nacional Autónoma México, Serie Zoológica**. 67: 11-50

- Seisdedo, M. (2006): Variaciones espaciales y temporales en indicadores de la calidad ambiental de las aguas de la Bahía de Cienfuegos, Cuba. **Revista Investigaciones Marinas**. 27: 159-164.
- Seisdedo, M., A. Muñoz, (2004): Influencia de la estacionalidad en el comportamiento físico-químico de las aguas de la Bahía de Cienfuegos. **Revista Investigaciones Pesqueras**. 1: 1-7.
- Seitz, R.D., D.M. Dauer, R.J. Llansó y C. Long (2009): Broad-scale effects of hypoxia on benthic community structure in Chesapeake Bay, USA. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 381: S4-S12.
- Stronkhorst, J., F. Ariese, B. van Hattum, J.F. Postma, M. de Kluijver, P.J. Den Besten, M.J.N. Bergman, R. Daan, A.J. Murk y A.D. Vethaak (2003): Environmental impact and recovery at two dumping sites for dredged material in the North Sea. **Environmental Pollution**. 124: 17-31.
- Tolosa, I., M. Mesa-Albernas y C.M. Alonso-Hernández, (2009): Inputs and sources of hydrocarbons in sediments from Cienfuegos bay, Cuba. **Marine Pollution Bulletin**. 58: 1624-1634.
- Turner, H., P. Hovenkamp y P.C. van Welzenm (2001): Biogeography of Southeast Asia and the West Pacific. **Journal of Biogeography** 28: 217-230.
- Turner, R. E., N. N. Rabalais y D. Justic (2008): Gulf of Mexico hypoxia: Alternate states and a legacy. **Environmental Science and Technology**. 42: 2323-2327.
- Van Colen, C., F. Montserrat, M. Vincx, P.M.J. Herman, T. Ysebaert y S. Degraer (2008): Macrobenthic recovery from hypoxia in an estuarine tidal mudflat. **Marine Ecology Progress Series**. 372: 31-42.
- Veas, R., E. Hernández-Miranda, R.A. Quiñones y F.D. Carrasco (2012): Spatio-temporal biodiversity of soft bottom macrofaunal assemblages in shallow coastal waters exposed to episodic hypoxic events. **Marine Environmental Research**. 78: 1-14.
- Warwick, R. M. (1986): A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. **Marine Biology**. 92: 557-562.
- Wu, R. S. S. (2002): Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. **Marine Pollution Bulletin**. 45: 35-45.
- Zhang, J., D. Gilbert, A.J. Gooday, L.A. Levin, S.W.A. Naqvi, J.J. Middelburg, M. Scranton, W. Ekau, A. Peña, B. Dewitte, T. Oguz, P.M.S. Monteiro, E.R. Urban, N.N. Rabalais, V. Ittekkot, W.M. Kemp, O. Ulloa, R. Elmgren, E. Escobar-Briones y A.K. Van der Plas (2010): Natural and human-induced hypoxia and consequences for coastal areas: synthesis and future development. **Biogeosciences**. 7: 1443-1467.

Anexos

Anexo I. Valores medios y rango por estaciones y meses de los factores abióticos muestreados. Ts (temperatura superficie), Tf (temperatura fondo), Ss (salinidad superficie), Sf (salinidad fondo), Odf (oxígeno disuelto en fondo), L/A (Limo/arcilla), MO (materia orgánica), A (abril 2012), S (septiembre 2012), N (noviembre 2012), F (febrero 2013).

ESTACIÓN Y MESES	2	4	5	7a	9	10	11	12	13	15	A	S	N	F
Variables														
Ts (°C)	26,8 (25,6-29,3)	27,4 (25,6-30,7)	27,6 (25,2-30,6)	28,5 (27,1-32,2)	27,9 (26,6-31,1)	31,2 (29,9-33,6)	27,6 (26-31,2)	27,3 (25,8-30,7)	27,7 (26,6-30,2)	27,3 (25,5-30,8)	27 (26-29,9)	31 (29,3-33,6)	26,4 (30-32,7)	27 (31,1-34,4)
Tf (°C)	26,8 (25,2-29,2)	27,6 (25,7-30,4)	27,7 (25,9-30,3)	28,4 (26,7-31,1)	27,5 (26,4-29,7)	28,7 (27,2-31,2)	27,9 (26,2-30,5)	27,8 (26,6-30,2)	27,8 (26,7-29,8)	27,7 (26,1-30,5)	26,8 (26,2-27,6)	30,2 (29,2-31,2)	27,4 (25,2-28,8)	26,4 (25,7-27,5)
Ss (‰)	30,6 (21,1-35,3)	29,3 (20-35)	28,5 (15,2-34,7)	29,2 (22,8-34,6)	30,8 (25,5-34,9)	31,7 (27,7-34,7)	30,8 (23,8-35)	31 (24,8-35)	31,8 (26,4-35,2)	30,9 (22,2-35,2)	34,9 (34,6-35,3)	29,4 (25-31,4)	22,9 (15,2-27,7)	34,4 (34,2-34,7)
Sf (‰)	32,5 (25-35,2)	35 (34,4-35,6)	34,7 (34,3-35,2)	32,8 (26,7-35,3)	32,6 (25,7-35,3)	34 (33,1-34,6)	34,9 (34,4-35,4)	33,7 (30-35,4)	34 (31,8-35)	34,9 (34,7-35,1)	34,9 (34,6-35,1)	33,5 (26,7-35,3)	32,7 (25-35,6)	34,4 (34,2-34,8)
ODf(mg/l)	5 (3,7-6,8)	5,3 (2,9-6,9)	4,1 (0,6-6,8)	4,6 (2,5-7,4)	4,9 (2,1-8,1)	3,9 (2,1-6)	4,9 (1,5-8)	4,8 (3,6-6,2)	4,2 (1,5-7)	5 (3,3-6,7)	6,4 (5-7)	2,5 (0,6-5,1)	3,5 (2,5-4,7)	6,3 (4,3-8,2)
L/A (%)	96,3 (95-96)	91 (79-99)	77,3 (75-83)	90 (83-95)	90,8 (76-95)	44,1 (41,8-45)	87 (94-95)	83,5 (60-88)	86,8 (89-91)	96,8 (95-98)	83,5 (27,4-99)	—	86,3 (38,7-99,8)	83,3 (41,8-98)
MO (%)	17 (17,2-18,7)	18,4 (18-18,1)	17,1 (15,2-18,1)	14,4 (8,6-17,3)	15,7 (15,5-18,4)	12,8 (14,6-15,6)	19,4 (15,7)	17,1 (12,8-13,2)	17,9 (18,8-19,3)	16,3 (17,7-18,3)	17,9 (7,9-23,2)	—	15,7 (10,9-19,8)	16,3 (8,6-19,3)

