



Interciencia

ISSN: 0378-1844

interciencia@ivic.ve

Asociación Interciencia

Venezuela

Bone, David; Chollett, Iliana; Rodríguez, Carmen Teresa  
Macrobentos de aguas profundas en la costa atlántica venezolana  
Interciencia, vol. 32, núm. 7, julio, 2007, pp. 477-481  
Asociación Interciencia  
Caracas, Venezuela

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33932709>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

---

## MACROBENTOS DE AGUAS PROFUNDAS EN LA COSTA ATLÁNTICA VENEZOLANA

---

David Bone, Iliana Chollett y Carmen Teresa Rodríguez

---

### RESUMEN

En Venezuela, los estudios del bentos marino se han concentrado en zonas costeras someras. La presente investigación ha permitido conocer y cuantificar, por vez primera, la macrofauna bentónica de aguas profundas, ubicadas en la zona noreste del Delta del Orinoco. Muestras de sedimento fueron tomadas con el empleo de una draga tipo box-core (0,25m<sup>2</sup> de área) en 81 estaciones comprendidas entre los 50 y 1500m de profundidad. Se colectaron 1673 organismos pertenecientes a 11 phyla, siendo los anélidos los más abundantes (63,56%) y de ellos los poliquetos representaron el 60,73%. Siguen en abundancia los

crustáceos (15,42%), nemátodos (9,26%) y bivalvos (7,11%). El 70,47% de la fauna fue retenido en el tamiz de 0,5mm de apertura de malla. En general, esta comunidad bentónica se caracterizó por una elevada diversidad biológica, pero con una muy baja densidad de organismos (20,65 ±25,87ind/estación). Los mayores valores promedio (129 individuos) se obtuvieron en la zona somera de la plataforma, entre 0-200m, mientras que los valores más bajos se registraron a grandes profundidades (0-37 individuos).

### MACROBENTHOS FROM DEEP WATER IN THE VENEZUELAN ATLANTIC COAST

David Bone, Iliana Chollett and Carmen Teresa Rodríguez

### SUMMARY

The studies on marine benthos performed in Venezuela have concentrated on shallow coastal waters. The present study was focalized in the identification and quantification, for the first time, of the benthic macrofauna of deep waters. The study area is located at the Atlantic coast, northeast from the Orinoco River delta coast-line. Sediment samples were collected by means of a box-core type grab (0.25m<sup>2</sup> area) in a total of 81 stations, which ranged 50-1500m deep. A total of 1673 individuals were collected, representing 11 phyla, with annelids

as the most abundant (63.56%). Within this group, polychaetes represented 60.73%. Thereafter, crustaceans (15.42%), nematodes (9.26%) and bivalves (7.11%) represented the other main groups. Most of the fauna (70.49%) was retained in the 0.5mm sieve. The benthic community was characterized by a high biodiversity, but with a very low density (20.65 ±25.87ind/station). The greatest mean abundance (129 individuals) was found in the shallow zones, at 0-200m depth and the lowest value was recoded at greater depths (0-37 individuals).

### Introducción

Varios autores han definido al mar profundo como la región marina que se encuentra posterior a la plataforma continental, a profundidades >200m, debajo de la zona de penetración efectiva de luz solar (Nybakken, 1997). Esta región incluye tanto la zona batial (200-4000m) como la abisal (>4000m), según la terminología propuesta por Sanders y Hessler (1969). Esta

extensa zona, que comprende >80% del área de los océanos, es la más inexplorada debido principalmente a su inaccesibilidad, por lo que los estudios de bentos marino profundo han sido limitados.

El bentos profundo de los mares tropicales ha sido apreciado como una de las últimas fronteras en el estudio de la biodiversidad marina. Antes de los años 60 se consideró a esta zona biológicamente desierta: las bajas temperatu-

ras, presión hidrostática extrema, ausencia de luz solar y escasez de nutrientes, hizo suponer que este sería un lugar adverso para el desarrollo de la vida marina (Rex, 1981). Sin embargo, la intensificación de los esfuerzos de muestreo y la evolución de los artefactos utilizados para ello han permitido observar el mar profundo como una zona de gran diversidad biológica (Sanders, 1968; Sanders y Hessler, 1969; Grassle y Macio-

lek, 1992; Smith *et al.*, 1998; Aller *et al.*, 2001), donde se ha estimado que alberga, a escala global, entre 50000 y 5 millones de especies, únicamente de macrobentos (Smith *et al.*, 1998). Prácticamente todos los grupos taxonómicos tienen representantes en zonas marinas a grandes profundidades. Poliquetos y crustáceos suelen ser los más abundantes, pero son también comunes los equinodermos, cnidarios, esponjas, sipuncúli-

---

### PALABRAS CLAVE / Aguas Profundas / Bentos / Macrofauna Bentónica /

Recibido: 13/02/2006. Modificado: 21/05/2007. Aceptado: 30/05/2007.

**David Bone.** Ph.D. en Ecología Marina, Florida State University, EEUU. Profesor, Universidad Simón Bolívar (USB), Venezuela. Investigador, Instituto de Tecnología y Ciencias Marinas (INTECMAR-USB),

Venezuela. e-mail: dbone@usb.ve

**Iliana Chollett.** Licenciada en Ciencias Biológicas, USB, Venezuela. Estudiante de Maestría, Laboratorio de Bentos Marino. Instituto de Tecnología

y Ciencias Marinas (INTECMAR-USB), Venezuela..

**Carmen Teresa Rodríguez.** Doctorado en Ecología, UCV. Profesor, Universidad de Carabobo, Venezuela. Dirección:

Departamento de Biología, Universidad de Carabobo, Arco de Bárbula, Valencia, Venezuela. e-mail: ctrodrig@uc.edu.ve

## MACROBENTOS DE ÁGUAS PROFUNDAS NA COSTA ATLÂNTICA VENEZUELANA

David Bone, Iliana Chollett e Carmen Teresa Rodríguez

### RESUMO

Na Venezuela, os estudos do Bentos Marinho têm se concentrado em zonas costeiras rasas. A presente investigação tem permitido conhecer e quantificar, por primeira vez, a macrofauna bentônica de águas profundas, localizadas na zona nordeste do Delta do rio Orinoco. Amostras de sedimento foram tomadas mediante o uso de uma draga tipo box-core (0,25m<sup>2</sup> de área) em 81 estações compreendidas entre os 50 e 1.500m de profundidade. Recolheram-se 1.673 organismos pertencentes a 11 phyla, sendo os anelídeos os mais abundantes (63,56%) e deles os poliquetos representaram 60,73%. Seguem em abun-

dância os crustáceos (15,42%), nematódeos (9,26%) e bivalves (7,11%). 70,47% da fauna foi retida no tamis de 0,5mm de abertura de malha. Em geral, esta comunidade bentônica se caracterizou por uma elevada diversidade biológica, mas com uma muito baixa densidade de organismos (20,65 ±25,87ind/estação). Os maiores valores médios (0-129 indivíduos) se obtiveram na zona rasa da plataforma, entre 0-200m, enquanto que os valores mais baixos se registraram a grandes profundidades (0-37 indivíduos).

dos, equiúridos, tunicados y priapulidos, donde el común denominador parece ser el pequeño tamaño y la fragilidad de los especímenes (Sanders y Hessler, 1969). Sin embargo, la concepción ya generalizada de la alta diversidad en estas comunidades de bentos marino radica en una alta riqueza y equidad, basada ésta última en un bajo número total de organismos. Las densidades son bajas y la mayor parte de las especies son raras, en contraste con comunidades de aguas someras caracterizadas por una alta riqueza, pero dominadas por una o pocas especies que presentan elevados valores de abundancia (Sanders, 1968).

A pesar de su aparente estabilidad física, no es posible definir el mar profundo como un ambiente uniforme con cierta fauna característica; la predicción del complejo de especies resultante parece ser difícil en la mayor parte de los casos, y la estructura comunitaria, así como la importancia relativa de los factores físicos y biológicos que la determinan, muestra una considerable variación geográfica (Rex, 1981). Por esta razón los estudios de bentos marino profundo son de particular importancia, sobre todo en localidades tropicales donde estos sistemas han sido poco estudiados. Este trabajo pretende llevar a cabo una primera aproximación sobre la diversidad biológica, abundancia y composición de los grandes grupos taxonómicos

del macrobentos, presentes en una zona de aguas profundas de la Costa Atlántica venezolana.

### Métodos

El muestreo se llevó a cabo al sur de la isla de Trinidad y Tobago y al noreste del Delta del río Orinoco, 10°16'-8°48'N y 60°33'-57°42'O (Figura 1). Se realizaron cuatro campañas entre octubre 2001 y finales del 2002, a bordo del buque oceanográfico "Punta Brava" de la Armada Venezolana. Un total de 81 muestras fueron extraídas en un área de unos 8000km<sup>2</sup> entre 50 y 1514m de profundidad, mediante el uso de un box-core de 0,25m<sup>2</sup>. Estas muestras corresponden a 81 estaciones ubicadas a lo largo de seis transectas, cinco de ellas perpendiculares a la costa: A (21 estaciones, 65-1514m de profundidad), B (19, 57-1478m), C (14, 76-398m), D (9, 70-170m) y E (10, 70-1216m) con una longitud entre 187-270km, y una transecta paralela: F (8 estaciones, 61-80m) de ~163km. A partir de la muestra de sedimento obtenida en cada estación se colectaron 2 sub-muestras para evaluar el bentos, con un cilindro de 10cm de diámetro. Las muestras fueron preservadas con una solución de formalina al 10%, y almacenadas en bolsas herméticamente cerradas y rotuladas.

En el laboratorio, las muestras de bentos fueron cernidas mediante el uso de tamices Tyler de 1 y 0,5mm de aper-

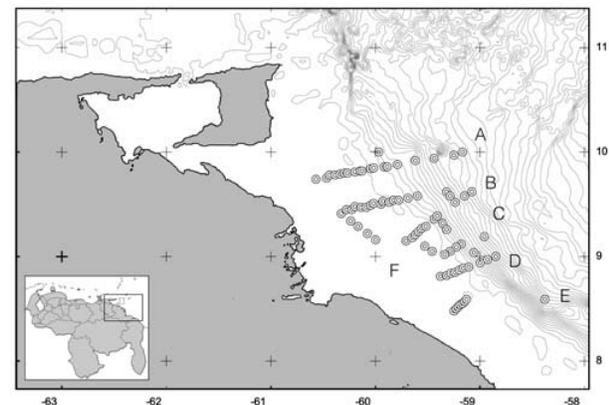


Figura 1. Localidades de estudio de la fauna bentónica en la Costa Atlántica venezolana.

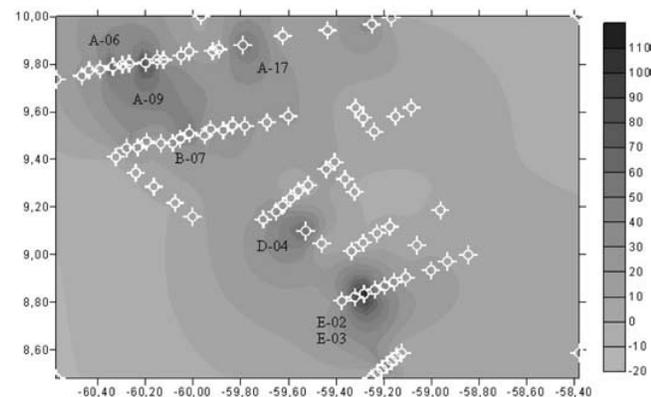


Figura 2. Abundancia total de fauna bentónica en la Costa Atlántica venezolana.

tura de malha, para la obtención de dos fracciones por muestra. Todos los organismos presentes fueron extraídos del sedimento usando una lupa estereoscópica, separados y preservados en etanol 70%. Posteriormente, se procedió a la identificación de los grupos taxonómicos presentes, y a su cuantificación.

### Resultados

El 76,54% de las muestras (62) fueron extraídas de la zona de menor profundidad, comprendida entre 0 y 200m. El resto de las muestras (19) fueron extraídas de la segunda y tercera zona de profundidad: intermedia 200-1000m (12,35%; 10) y profunda

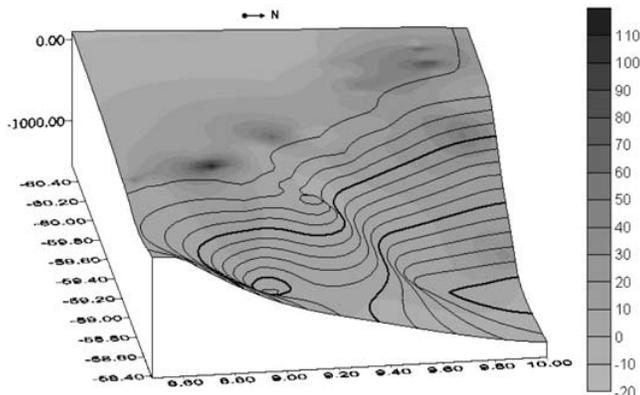


Figura 3. Abundancia total de fauna bentónica en la Costa Atlántica venezolana, según el gradiente de profundidad. Isolíneas de profundidad cada 100m.

1000-2000m (11,11%; 9). De las 81 muestras, 10 (12,35% del total) no contenían ningún individuo.

En total se colectaron 1673 individuos, con una media de  $20,65 \pm 25,87$  por estación, oscilando entre 0 y 129 indi-

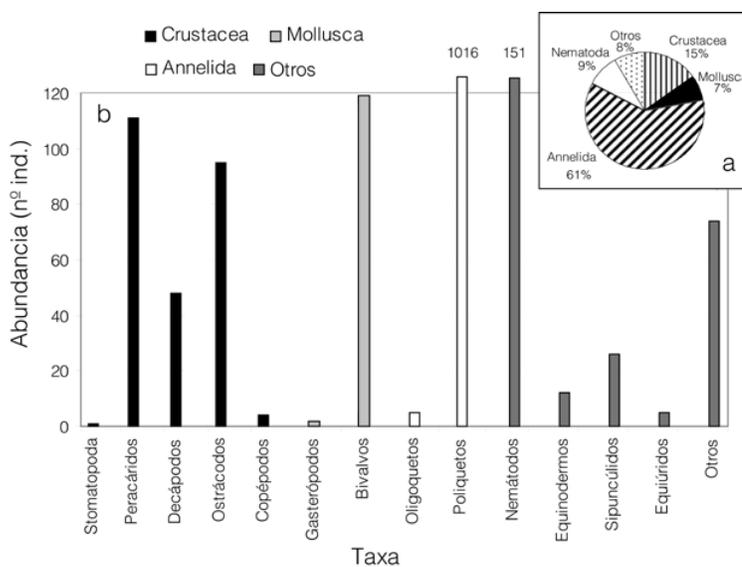


Figura 4. a. Abundancia relativa (%) de los principales grupos de la macrofauna. b. Abundancia (número de individuos) de los grupos presentes en cada Taxa: Crustacea, Mollusca, Annelida y otros grupos menores.

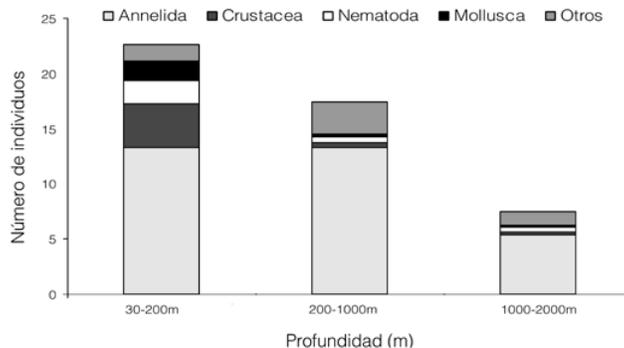


Figura 5. Abundancia promedio de los principales grupos taxonómicos presentes en las diferentes profundidades.

viduos por estación. Dado que el área total muestreada fue de  $20,25\text{m}^2$ , la densidad total del macrobentos encontrado en esta costa Atlántica equivaldría a  $82,62\text{ind}/\text{m}^2$ .

Los valores de abundancia en una perspectiva espacial se muestran en la Figura 2. Los máximos se obtuvieron en las estaciones A-06 (105 individuos), A-09 (106), A-17 (61), B-07 (63), D-04 (73), E-02 (81), E-03 (129) y F-03 (71). Todas estas estaciones están ubicadas por debajo de 420m de profundidad, antes del talud marcado por el descenso abrupto de la plataforma (Figura 3).

El macrobentos colectado pertenece a once phyla: Protozoa, Porifera, Cnidaria, Nematoda, Nemertea,

Annélida, Sipuncula, Echiura, Mollusca, Crustacea y Echinodermata. Los anélidos los más abundantes y alcanzan a 61,03% de la abundancia total (Figura 4a), representando los poliquetos un 60,73% de la misma (Figura 4b). Le siguen los crustáceos, con un 15,42% de la abundancia, siendo los más importantes los peracaridos, con un 6,63%.

Posteriormente se encuentran los nemátodos (9,26%) y moluscos bivalvos (7,11%). El resto de los grupos tiene valores de abundancia relativa menores al 5%. Si se considera el gradiente de profundidad (Figura 5), el mayor valor de abundancia promedio se observa en la zona somera (23,48 individuos), seguido por la zona intermedia (14,5) y la profunda (8). Sin embargo, no existen diferencias estadísticamente significativas entre estos tres estratos de profundidad en cuanto a la abundancia total de organismos. Cuando se hace el análisis a nivel de grupo, se observa que la abundancia relativa de los mismos se mantiene aproximadamente constante, excepto para los crustáceos, cuyo valor disminuye de 17,29% en la zona somera (0-200m) a <5% en las zonas intermedia y profunda, siendo estas diferencias significativas (Kruskal-Wallis,  $p=0,0487$ ;  $H=2$ ;  $N=81$ ).

(7,11%). El resto de los grupos tiene valores de abundancia relativa menores al 5%.

De manera similar a la abundancia, los organismos más comunes en las muestras son los anélidos poliquetos, cuyos valores de frecuencia de aparición alcanzan el 91,55% (Figura 6), seguidos por los crustáceos (63,38%) y nemátodos (59,16%). Equiúridos, esponjas y cnidarios tienen frecuencias de aparición <5%, y no están reflejados en la figura.

Al evaluar la talla de estos organismos, el 70,47% de la fauna (1179 individuos) presenta tamaños <1mm, quedando retenidos sobre el tamiz de 0,5mm de apertura de malla

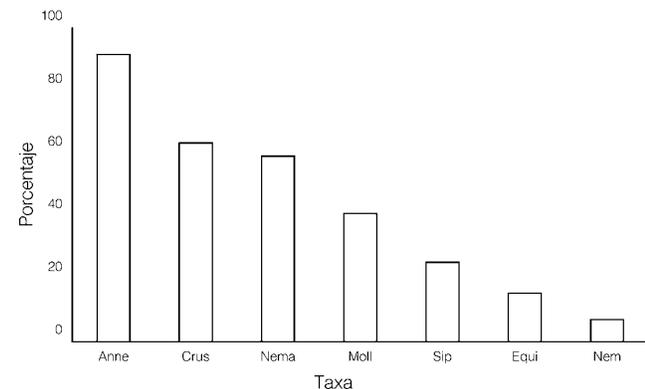


Figura 6. Frecuencia de aparición de los principales grupos taxonómicos presentes (Anne: Annelida, Crus: Crustacea, Nema: Nematoda, Moll: Mollusca, Sip: Sipunculida, Equi: Echinodermata, Nem: Nemertea).

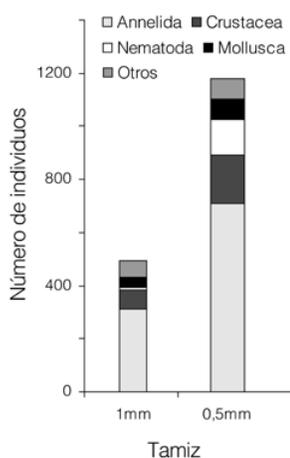


Figura 7. Abundancia de los cinco principales grupos de la macrofauna bentónica según el tamiz empleado.

(Figura 7). Esta proporción se observa para todos los grupos identificados, con valores de 66-71%, a excepción de los nemátodos cuya abundancia en este tamiz de 0,5mm alcanzó 94%. Este alto porcentaje de organismos con tallas entre 0,5 y 1mm se mantiene en los tres estratos de profundidad, oscilando entre 69,64% en la zona somera y 77,53% a profundidades intermedias.

La composición de grupos taxonómicos principales es similar a la observada con anterioridad: los poliquetos son los más abundantes en todos los estratos de profundidad, con una abundancia entre 56,91 y 81,88%, donde el segundo grupo en importancia numérica no alcanza valores superiores al 18 % (Figura 8).

En cuanto a la distribución espacial de esta fauna bentónica (Figura 9a), en la transecta E se cuantificó la mayor cantidad de organismos promedio por estación ( $38,5 \pm 38,75$  individuos/estación), seguido por la transecta A ( $27,57 \pm 29,77$ ), la B ( $19,1 \pm 15,66$ ), la D ( $12,22 \pm 24,34$ ), la F ( $10,88 \pm 24,42$ ) y la C ( $10,64 \pm 12,25$ ). La composición de grupos taxonómicos por transecta (Figura 9b) es similar a las tendencias ya descritas; los poliquetos son los más abundantes a excepción de la transecta F, con valores que oscilan entre 72,54%

(A) y 47,79% (E). Los nemátodos son el segundo grupo en importancia numérica en B (15,15%) y C (13,42%), mientras que en A son los crustáceos (8,12%) y en la E los bivalvos (17,40%). En la transecta F los crustáceos son los más abundantes (83,91%) debido a la elevada presencia de ostrácodos (79,31%), seguidos por los poliquetos (12,64%).

### Discusión y Conclusiones

El bentos de aguas profundas ha sido caracterizado por poseer una alta diversidad biológica debido a la presencia de un elevado número de especies raras, y una baja densidad (Sanders y Hessler, 1969). Los grupos taxonómicos (11 en total) encontrados en la Costa Atlántica venezolana coinciden con los reportados para otros estudios de bentos en aguas profundas, siendo invariablemente los anélidos poliquetos los más abundantes. En los trabajos de Sanders y Hessler (1969) y de Grassle y Maciolek (1992) se señala a este grupo como el más común en fondos blandos profundos, conformando entre el 40-80% de la fauna colectada en el Atlántico, porcentaje similar al observado en la Costa Atlántica venezolana. En importancia numérica siguen los crustáceos, semejante a lo reportado en otros trabajos, 23% (Grassle y Maciolek, 1992) y 30-50% (Sanders y Hessler, 1969).

La ausencia de organismos de gran tamaño en el presente estudio, como los holotúridos y ofiuros, que han sido señalados como un componente primordial en la comunidad de aguas profundas (Nybakken, 1997; Sanders y Hessler, 1969), está relacionada principalmente con diferencias en los equipos de muestreo empleados. El uso de rastras permite la captura de organismos de gran tamaño, principalmente de la epifauna asociada a estos fondos, que no son capturados por las dragas debido a su movilidad, tamaño y formas

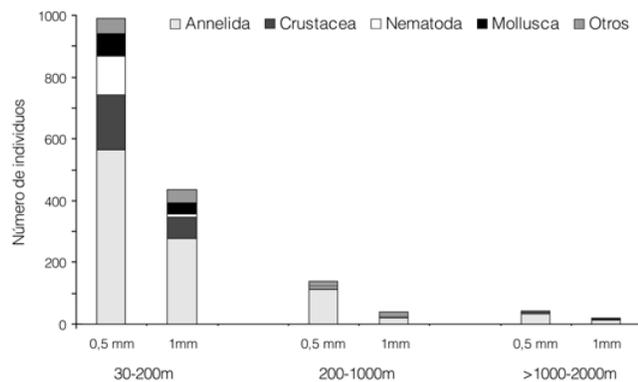


Figura 8. Abundancia de los cinco principales grupos de la macrofauna bentónica según el tamiz empleado (0,5 y 1mm) y la zona de profundidad (m).

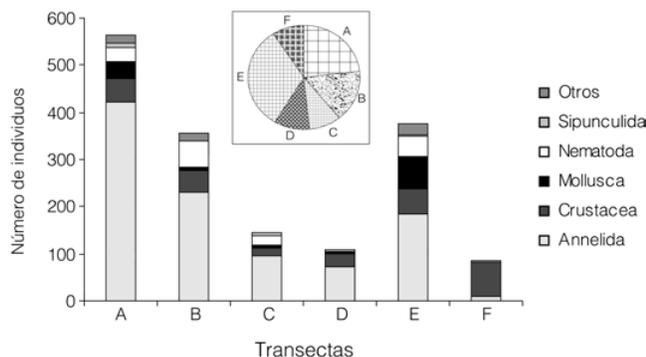


Figura 9. a) Abundancia promedio de individuos en cada transecta. b) Abundancia de los principales grupos de la macrofauna bentónica según la transecta.

de vida. En nuevas investigaciones se ha complementado el uso de equipos como el *box-core* con la inspección visual detallada y colección de especímenes con un vehículo operado por vía remota (ROV) para la toma de organismos de mayor talla, tales como el *Ocean Explorer* de la NOAA (Aller *et al.*, 2001). El empleo de un equipo en particular dependerá de los objetivos planteados por el investigador, su disponibilidad, y las probabilidades de logística para su empleo. El uso de dragas o *box-core*, como en el presente estudio, permite la captura de organismos de la infauna principalmente, y de especies de menor tamaño que las capturadas con las rastras con aperturas de malla de 1mm, o mayor tamaño para evitar la pérdida de la muestra por reflujo.

El empleo del *box-core* y el tamizado sobre una malla de 0,5mm permitió la colección de organismos de muy pequeño tamaño (e.g., nemátodos y foraminíferos) que no son reportados por trabajos clásicos en el área. Dado el valor de las muestras colectadas en esta primera expedición sobre estudios del bentos profundo venezolano, es de interés hacer uso de la mayor cantidad de información posible, así como proveer los estimados de abundancia absoluta más aproximados, solo posible mediante el uso de tamices de 0,5mm (Reish, 1959). Sin el empleo de esta malla fina se hubiese perdido el 70,47% de los organismos colectados, tal como se aprecia en los resultados. Una primera evaluación indica que no hay diferencias en la composición

de grupos taxonómicos entre la fauna colectada con los dos tamaños de malla. Sin embargo, es necesaria una evaluación taxonómica más detallada a fin de identificar si existen diferencias a nivel de especies.

La abundancia total y promedio de poliquetos por estación (1021 individuos; 50,4ind/m<sup>2</sup>) es menor a la reportada para el Golfo de México por Pérez *et al.* (2003), quienes encontraron 287 poliquetos en 10 estaciones (83,24ind/m<sup>2</sup>). Estos investigadores señalan que esta baja abundancia de poliquetos respecto a otros estudios en zonas templadas al noreste del Atlántico (258-342ind/m<sup>2</sup>; Glover *et al.*, 2001) se debe a las bajas concentraciones de materia orgánica encontrada en los sedimentos. Asimismo, la densidad total de organismos encontrados en este estudio (82,62ind/m<sup>2</sup>) fue bastante menor a la reportada para la costa este de los EEUU, de 4317,95ind/m<sup>2</sup> a 1500-2500m de profundidad (Grassle y Maciolek, 1992). Estos bajos valores de densidad de organismos bentónicos en las aguas profundas del oriente venezolano parece ser una característica de la zona, tal como lo sugiere la presencia de un elevado número de muestras que no contenían individuo alguno (12,35%).

Al observar la distribución de los valores de abundancia en el área de estudio es posible constatar que los máximos se registran en las zonas más someras, antes

del inicio del talud continental, después del cual la abundancia disminuye. A este respecto es necesario acotar que en el presente estudio la superficie del fondo marino más intensamente muestreada fue la zona más somera, por lo que la mayor parte de la información colectada hace referencia a la abundancia de macrobentos presente en la plataforma continental. Solo el 23,45% de las muestras y el 22,5% de los organismos fueron extraídos de profundidades >200m. En esta zona de estudio el descenso abrupto de la plataforma y el inicio del talud está a los 400m de profundidad, disminuyendo el número de muestras de bentos efectivamente tomadas (16,05%) y, por lo tanto, el número de organismos colectados, que desciende a 11,36%.

Sin embargo, está disminución de la fauna bentónica con la profundidad es semejante a lo reportado por Sanders y Hessler (1969). En el presente estudio se observó un mayor valor de abundancia promedio en la zona somera a <200m (23,48 individuos), la cual disminuye hasta 8 individuos en profundidades >1000m; encontrándose una correlación negativa entre estos valores de abundancia y la profundidad. Este último es el parámetro ambiental con mayor importancia en determinar las diferencias de densidad de la fauna bentónica, debido a que condiciona la distribución diferencial en la cantidad y calidad de alimento disponible

para los organismos del bentos profundo; la distribución de biomasa en estas zonas está correlacionada con la producción primaria en la superficie (Paterson *et al.*, 1998). Esta baja densidad ha sido asociada con la baja cantidad de alimento de origen eufótico (en la capa superior provista de luz) que logra alcanzar las zonas profundas (Sanders y Hessler, 1969). Por ello, a fin de determinar relaciones más directas sería conveniente explorar las posibles asociaciones entre los valores de abundancia y otra serie de variables, tanto ambientales como biológicas, tales como la producción primaria de las primeras capas de la columna de agua.

A pesar de las diferencias observadas en la abundancia total promedio de organismos entre las diferentes profundidades, la abundancia relativa de los distintos grupos taxonómicos se mantiene relativamente constante, independientemente de la estación, transecta o profundidad; con excepción de la disminución significativa en la abundancia relativa de los crustáceos. Sin embargo, es necesario avanzar a un nivel de identificación taxonómica más detallado a fin de establecer si los cambios batimétricos condicionan la composición de esta macrofauna bentónica.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a PDVSA-INTEVEP el financiamiento recibido.

#### REFERENCIAS

- Aller JY, Woodin S, Aller RC (Eds.) (2001) *Organism-Sediment Interactions*. University of South Carolina Press. Columbia, SC, EEUU. 403 pp.
- Glover A, Paterson G, Bett B, Gage J, Sibuet M, Shearer M, Hawkins L (2001) Patterns in polychaete abundance and diversity from the Madeira Abyssal Plain, northeast Atlantic. *Deep-Sea Res.* 48: 217-236
- Grassle JF, Maciolek NJ (1992) Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am. Naturalist.* 139: 313-341
- Nybakken JW (1997) *Marine Biology: An Ecological approach*. Addison Wesley Longman. San Francisco, CA, EEUU. 481 pp.
- Paterson GL, Wilson GD, Cosson N, Lamont PA (1998) Hessler and Jumars (1974) revisited: abyssal polychaete assemblages from the Atlantic and Pacific. *Deep Sea Res. II* 45: 225-251
- Pérez A, Hernández-Alcántara P, Solís-Weiss V (2003) Bathymetric distribution and diversity of deep water polychaetous annelids in the Sigsbee Basin, northwestern Gulf of México. *Hydrobiologia* 496: 361-370
- Reish DJ (1959) A discussion of the importance of screen size in washing quantitative marine bottom samples. *Ecology* 40: 307-309
- Rex MA (1981) Community structure in the deep sea benthos. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 331-353
- Sanders HL (1968) Marine benthic diversity, a comparative study. *Am. Naturalist* 102: 243-282
- Sanders HL, Hessler RR (1969) Ecology of the deep-sea benthos. *Science* 163: 1419-1424
- Smith CR, Levin LA, Mullineaux LS (1998) Deep-sea biodiversity: a tribute to Robert R. Hessler. *Deep Sea Res II* 45: 1-11.