



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA
ESCUELA DE POSGRADO

EFECTOS DE LA VARIABILIDAD DEL
CONTENIDO DE OXÍGENO DISUELTO
SOBRE LA ESTRUCTURA Y FUNCIÓN
DE LAS COMUNIDADES DEL
MACROBENTOS SUBLITORAL
FRENTE A CALLAO (12°S) Y
MEJILLONES (23°S)

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRO EN
CIENCIAS DEL MAR

KAREN VEGA FERIA

LIMA - PERÚ

2018

ASESOR DE TESIS

Dimitri Alexey Gutiérrez Aguilar

Doctor en Oceanografía

Coordinador del Programa de la Maestría en Ciencias del Mar - Universidad

Peruana Cayetano Heredia

Director General de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático -

IMARPE

CO-ASESOR DE TESIS

Aldo S. Pacheco Velásquez

Doctor en Ciencias Naturales

Profesor de la Facultad de Ciencias del Mar y Recursos Biológicos

- Universidad de Antofagasta

Instituto de Ciencias Naturales Alexander von Humboldt

- Universidad de Antofagasta

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de la presente tesis fue posible gracias al financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) a través de su programa de becas de postgrado en la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH), así como al Laboratorio de Ciencias del Mar por sus instalaciones.

Agradezco además el apoyo y financiamiento del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) y a la Universidad de Antofagasta en el marco del proyecto Fondecyt N° 1150042, gracias a las cuales se colectaron las muestras que hicieron posible esta investigación.

Al Dr. Dimitri Gutiérrez, en primera instancia por la confianza depositada en mí y en mis compañeros al aceptarnos como parte de este programa de maestría y por motivarnos a trabajar con compromiso por la ciencia en nuestro país; y por su dedicación en la asesoría de este trabajo, por su gran apoyo y comprensión, sus invaluable consejos y su constante crítica constructiva durante todos estos años.

A mi co-asesor, Dr. Aldo Pacheco, le agradezco profundamente todo su apoyo académico y personal, por sus palabras de aliento, por enseñarme a exigirme para superarme, por todas sus críticas y por compartir su pasión por la ciencia que me motivan a continuar con esta grata profesión. Y a su equipo de trabajo en el laboratorio CENSOR de la Universidad de Antofagasta, Maritza Malebran, Maritza Fajardo, gracias por su arduo trabajo a lo largo de este proyecto y por su valiosa amistad.

Al Dr. Chris Harrod y su gran equipo de trabajo, Felipe Docmac y Karina Gonzáles, del laboratorio de Ecología de peces que me han enseñado un gran

ejemplo de trabajo arduo y confianza mutua, que han compartido sus grandes conocimientos y experiencias fundamentales para el desarrollo de este trabajo. Gracias por su amistad y por sus mejores deseos.

Al equipo de investigadores del Laboratorio de Bentos Marino de IMARPE, Luis Quipuzcoa, Robert Marquina, Dennis Romero, Victor Aramayo y Analí Jiménez por su constante apoyo y amistad desde el inicio de este proyecto, por sus consejos y críticas que aportaron enormemente a este trabajo. Al laboratorio de Química y Geología, por permitirme usar sus instalaciones y por el aporte de datos que fueron indispensables en la realización de esta investigación. En especial al apoyo de Wilson Carhuapoma y Tony Anculle. Al laboratorio de Zooplancton, por permitirme realizar las mediciones y fotografías.

A Milena Pizarro, investigadora del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) y los laboratorios de Geología Marina de la Universidad de Antofagasta por el apoyo en el aporte de datos del agua y sedimento que fueron parte importante en la realización de esta investigación.

A mis compañeros y amigos de la promoción 2015 de Ciencias del Mar, por su gran compañía y apoyo en este viaje de dos años llenos de fraternidad y superación profesional y personal, especialmente a Claudia y Roger por una gran amistad y apoyo intelectual que nos llevaron finalmente al final de la meta, muchas gracias.

A mis padres y hermanas que son mi soporte en los momentos más difíciles, mis fuerzas cuando faltan y mi mayor motivación para seguir avanzando. A ustedes les debo todo.

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la variabilidad del oxígeno sobre la estructura y diversidad funcional del macrobentos sublitoral de Callao (12°S) y Mejillones (23°S), entre febrero-octubre 2016. El análisis histórico del oxígeno disuelto permitió identificar tres regímenes de oxígeno. En ambas localidades a 30m se observó un régimen de hipoxia estacional (<0.5ml/L); a 50m un régimen de hipoxia predominante, más intensa en Callao, con oxigenación invernal. Y en Callao (90m), el régimen fue de hipoxia persistente severa durante todo el año con oxigenación episódica. Los efectos del régimen sobre los parámetros de abundancia y biomasa no fueron significativos; en particular, la mayor biomasa en Mejillones estaría explicada por otros factores, como características sedimentológicas. La riqueza y diversidad evidenciaron una compleja interacción con el oxígeno y su variabilidad, que difiere entre ambas localidades. Además, se observó un gradiente de pérdida de diversidad funcional consecuente con la severidad de la hipoxia, observando, en el hábitat de hipoxia persistente, una comunidad limitada al reciclaje de nutrientes que indica un estadio de sucesión temprana. Por otro lado, la estructura de tallas de *Paraprionospio pinnata* fue más adulta en el régimen de 'hipoxia persistente' por reducida competencia entre especies y mayor estabilidad geoquímica.

Palabras clave

Macrobentos, diversidad funcional, espionidos, poblacional, variabilidad, El Niño

ABSTRACT

The effect of oxygen variability on the structure and functional diversity of the sublittoral macrobenthos of Callao (12 ° S) and Mejillones (23 ° S) was evaluated between February and October 2016. Analysis of historical dissolved oxygen allowed to identify three oxygen regimes at equivalent depths in both locations. At 30m the seasonal hypoxia regime was presented at a semiannual (Callao) or annual (Mejillones) cycle. At 50m there was a predominant hypoxic regime, more intense in Callao, with winter oxygenation. Additionally, in Callao (90m) the regime was characterized by persistent hypoxia, severe throughout the year, with rare episodic oxygenation. The effects on community parameters differ from location and evidenced a complex interaction with oxygen and its variability. The greater biomass found in Mejillones would be explained by other factors, such as sedimentological characteristics, since the hypoxia regimes were similar. A functional diversity loss gradient was observed, consistent with the severity of the hypoxia, the habitat of persistent hypoxia presented a community limited to the recycling of nutrients that indicates an early stage of ecological succession. In addition, the older-sized population of *Paraprionospio pinnata* in the regime of 'persistent hypoxic' is explained by reduced competition and more stable geochemistry.

Keywords

Macrobenthos, functional diversity, spionids, population, variability, El Niño

TABLA DE CONTENIDOS

INTRODUCCION	1
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	5
1. Planteamiento del problema.....	5
2. Marco teórico	8
2.1. Características y variabilidad del Sistema de la corriente de Humboldt..	8
2.1.1. Variabilidad del oxígeno	12
2.2. El sub-sistema bentónico del Sistema de la Corriente de Humboldt	15
2.2.1. Adaptaciones presentes en las comunidades de macrobentos.....	16
2.2.2. Variabilidad de la comunidad	19
2.2.3. Diversidad funcional del sub-sistema	22
3. Justificación	24
4. Objetivos	26
4.1. Objetivo general	26
4.2. Objetivos específicos	26
5. Hipótesis	26
METODOLOGÍA	27
1. Diseño del estudio.....	27
1.1. Área de estudio	28
1.2. Población de estudio	34
1.3. Muestra	34
1.4. Operacionalización de variables	34
2. Procedimientos y técnicas	36
2.1. Recolección de datos.....	36
2.2. Técnicas de procesamiento	37
2.2.1. Datos oceanográficos	37
2.2.1.1. Indicador de la variabilidad del oxígeno.....	38
2.2.1.2. Caracterización de la variabilidad del oxígeno.....	39
2.2.2. Materia orgánica en el sedimento	40
2.2.3. Procesamiento de muestras de macrobentos:.....	40

2.2.3.1. Mediciones de poliquetos para estructura de tallas.	40
3. Plan de análisis.....	42
3.1. Análisis de los datos oceanográficos	42
3.2. Análisis comunitario	42
3.3. Análisis de estructura de tallas.....	43
3.4. Análisis de la diversidad funcional	44
3.5. Análisis estadístico.....	47
RESULTADOS.....	49
1. Condiciones abióticas durante el estudio.....	49
1.1. Callao	49
1.1.1. Condiciones oceanográficas de la columna de agua (T° y O ₂)	49
1.1.2. Condiciones de fondo	51
1.1.3. Variabilidad del oxígeno de fondo.....	52
1.1.4. Materia orgánica en el sedimento superficial	53
1.2. Mejillones	54
1.2.1. Condiciones oceanográficas de la columna de agua (T° y O ₂)	54
1.2.2. Condiciones de fondo	57
1.2.3. Variabilidad del oxígeno de fondo.....	58
1.2.4. Materia orgánica del sedimento superficial	59
1.3. Estudio de la variabilidad del oxígeno disuelto	60
1.3.1. Estacionalidad	60
1.3.2. Clasificación y descripción de los hábitats en función de la variabilidad del oxígeno disuelto.	64
2. Parámetros comunitarios.....	65
2.1. Callao	65
2.1.1. Abundancia y biomasa	65
2.1.2. Esperado de la riqueza y diversidad.....	67
2.2. Mejillones	70
2.2.1. Abundancia y biomasa.....	70
2.2.2. Riqueza y diversidad.....	71
3. Estructura comunitaria	74
3.1. Callao	75

3.1.1.	Composición de especies	75
3.1.2.	Análisis comunitario	78
3.1.3.	Variabilidad de la composición de especies	80
3.1.4.	Estructura poblacional de las especies dominantes	81
3.2.	Mejillones	89
3.2.1.	Composición de especies	89
3.2.2.	Análisis comunitario	93
3.2.3.	Variabilidad de la composición de especies	94
4.	Diversidad funcional	95
4.1.	Composición funcional de las estaciones	95
4.2.	Análisis de correspondencia de la diversidad funcional	101
5.	Pruebas de hipótesis	107
5.1.	Caracterización de los hábitats.....	107
5.2.	Correlaciones no paramétricas entre las variables ambientales y biológicas de ambas localidades	109
5.3.	Correlaciones para la estructura poblacional de <i>Paraprionospio pinnata</i> en la localidad de Callao	114
	DISCUSIÓN	116
1.	Regímenes de variabilidad del oxígeno disuelto subsuperficial	116
2.	Contexto oceanográfico del periodo de estudio	118
3.	Efecto de la variabilidad del oxígeno en la composición y estructura comunitaria.....	123
4.	Efecto de la variabilidad de oxígeno en la composición y diversidad funcional del bentos	133
5.	Efecto del régimen de oxígeno en la estructura poblacional de <i>Paraprionospio pinnata</i>	139
6.	Mapa conceptual sobre los efectos de la variabilidad del oxígeno en la estructura comunitaria y funcional.....	144
	CONCLUSIONES	146
	RECOMENDACIONES	149
	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	150
	ANEXOS	166

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1: Esquema del funcionamiento de las sombras de surgencia en el norte de Chile. Tomado de Marín et al., 2003	9
Fig. 2: Cambios en la dinámica de las masas de agua durante un evento tipo El Niño. Tomado de Graco et al., 2007.	12
Fig. 3. Contenido de oxígeno disuelto (μmolL^{-1}) de la estación histórica C2 (94 m) frente a Callao. Isolínea de $22 \mu\text{molL}^{-1}$ engrosada. Tomado de Gutiérrez et al., 2008.....	14
Fig. 4: Contenido de oxígeno disuelto (mL^{-1}) de estación oceanográfica IFOP en la Bahía de Mejillones. Tomado de Braun et al., 2010.....	15
Fig. 5: Adaptaciones a hipoxia de los poliquetos a. número de ramificaciones branquiales y b. actividad enzimática de ALPDH y su relación al tamaño corporal. Tomado de Lamont & Gage, 2000; Gonzáles & Quiñones, 2000.	18
Fig. 6: Esquema de la sucesión de estados de la fauna bentónica debido a procesos de oxigenación. Tomado de Gutiérrez et al., 2008.	20
Fig. 7: Análisis nMDS de la similaridad de la comunidad bentónica mostrando un patrón cíclico de la comunidad. Tomado de Pacheco et al., 2012.	21
Fig. 8: Localidades de estudio: Callao (izquierda superior), y de Mejillones (izquierda inferior) en el Sistema de la Corriente de Humboldt. Los símbolos de estrella indican las estaciones históricas que se utilizaron para caracterizar la variabilidad del oxígeno. Estación Fija Callao (IMARPE) y Estación Fija Mejillones (IFOP).	29
Fig. 9: Variabilidad temporal de las condiciones de oxígeno disuelto (mL^{-1}) en la columna de agua de la estación histórica C2 en la localidad de Callao (arriba) del año 1993 al 2016 (fuente: IMARPE), y de la estación de monitoreo en la localidad de Mejillones (abajo) del año 1997 al 2016 (Fuente: IFOP). La línea gruesa representa la isolínea de oxígeno de 0.5 mL^{-1} , como límite superior de la ZMO33	
Fig. 10: Regresión lineal para calcular el valor de oxígeno disuelto de fondo para la C2 usando valores a 70 y 90 metros de profundidad.	39
Fig. 11: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación C2 durante setiembre de 2015 a diciembre de 2016. El periodo de estudio se resalta	

en el cuadro rojo sobre el eje x; las flechas indican las campañas para las que se cuentan con los perfiles de la C0 y C1. (Fuente: IMARPE)	50
Fig. 12: Condiciones abióticas de fondo en las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio. Los valores extrapolados de las estaciones C0 y C1 se muestran en símbolos vacíos.	51
Fig. 13: Indicadores de la variabilidad del oxígeno de fondo en las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio.	53
Fig. 14: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación M0 durante el periodo de estudio. En línea gruesa se resalta la isoterma de 15°C y la iso-oxígena de 0.5 mL ⁻¹	55
Fig. 15: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación M1 durante el periodo de estudio. En línea gruesa se resalta la isoterma de 15°C y la iso-oxígena de 0.5 mL ⁻¹	55
Fig. 16: Condiciones abióticas de fondo en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.	57
Fig. 17: Indicadores de la variabilidad del oxígeno de fondo en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.	59
Fig. 18: Análisis de estacionalidad a diferentes profundidades de las estaciones históricas de Callao y Mejillones. Periodos identificados a partir del análisis de varianza de la serie de tiempo. Línea roja indica el valor de 0.5 mL ⁻¹ ; línea azul 1mL ⁻¹	62
Fig. 19: Cluster por enlace completo de los hábitats evaluados para caracterizar las diferentes clases, en base a la frecuencia, duración y magnitud de los eventos de oxigenación e hipoxia.	65
Fig. 20: Abundancia (a la izquierda) y biomasa (a la derecha) de las muestras del macrobentos en las estaciones de la localidad de Callao en el periodo de muestreo.	66
Fig. 21: Riqueza esperada (superior), índice de diversidad de Shannon (en el medio) e índice de equidad de Simpson (inferior) calculados para las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de muestreo.	69
Fig. 22: Abundancia (a la izquierda) y biomasa (a la derecha) de las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de muestreo.	70

Fig. 23: Riqueza (superior), índice de diversidad de Shannon (medio) e índice de equidad de Simpson (inferior) calculados para las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de muestreo.	73
Fig. 24: Abundancia relativa de las especies a nivel de Orden de los principales grupos taxonómicos en las estaciones C0 (arriba), C1 (medio) y C2 (abajo) durante los meses de estudio.	77
Fig. 25: Análisis de nMDS basado en la abundancia de las especies de las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio.	79
Fig. 26: Estructura de tallas de los individuos de <i>Nephtys ferruginea</i> en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo.	82
Fig. 27: Estructura de tallas de los individuos de <i>Magelona phyllisae</i> en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo.	84
Fig. 28: Estructura de tallas de los individuos de <i>Paraprionospio pinnata</i> en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo.	87
Fig. 29: Gráfico de frecuencias acumuladas (izquierda), de la estructura de tallas de <i>Paraprionospio pinnata</i> , en las estaciones C0, C1, C2 (a la derecha arriba, en medio, abajo respectivamente).....	88
Fig. 30: Abundancia relativa de las especies a nivel de Orden de los principales grupos taxonómicos en las estaciones M0 (arriba), y M1 (abajo) durante los meses de estudio.	91
Fig. 31: Análisis de nMDS para las abundancias de las especies en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.	93
Fig. 32: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológico evaluados (BTA), que caracterizan la biología de las especies; ponderado con la abundancia de las mismas en cada estación.	97
Fig. 33: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológico evaluados (BTA), que caracterizan la ecología de las especies en el hábitat; ponderado con la abundancia de las mismas en cada estación.	98

Fig. 34: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológicos evaluados (BTA), que caracterizan la interacción de las especies con el hábitat y con otras especies; promedios de todo el periodo de estudio de los valores ponderados con la abundancia de las especies en cada estación.....	99
Fig. 35: Análisis de Correspondencias de cada rasgo biológico de las especies en las estaciones de las localidades de Callao y Mejillones. Plot simétrico.	103
Fig. 36: Análisis de Correspondencias de los rasgos biológicos de las especies en las estaciones de las localidades de Callao y Mejillones durante el periodo de estudio. Plot asimétrico, estaciones (filas) en coordenadas principales y categorías (columnas) en coordenadas estandarizadas.....	105
Fig. 37: Diagrama de los ejes PC1 y PC2 del Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables ambientales medidas y calculadas para el periodo de muestreo de todas las estaciones.	108
Fig. 38: Matriz de dispersión y valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para ambas localidades en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negrita.....	110
Fig. 39: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negrita.....	112
Fig. 40: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Mejillones en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negrita.....	113
Fig. 41: Climatología anual de oxígeno disuelto de la estación C2 de Callao (enero 2000 - noviembre 2010 y agosto 2013 - noviembre 2016, IMARPE) a una profundidad de 30, 50 y 90 metros, y la estación histórica de Mejillones (enero	

2000 – setiembre 2010 y setiembre 2014 – diciembre 2016, IFOP) a una profundidad de 30 y 50 metros.....	117
Fig. 42: Valores del Índice Costero El Niño para el periodo enero 2015 a octubre 2016, en el que se ve el desarrollo del evento El Niño del 2015-16 (periodo resaltado en rosa) en sus diferentes categorías. Fuente: IGP.	119
Fig. 43: Diagrama T-S de los valores de fondo de las estaciones C0, C1 y C2 para la localidad de Callao en el periodo de estudio. Los colores de los símbolos representan las categorías del ICEN, moderado (café), débil (ámbar) y neutro (azul). Se identifican en los rectángulos las masas de agua presentes: ASS: Aguas Subtropicales Superficiales, AESS: Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales y ACF: aguas frías costeras (Strub et al., 1998; Graco et al., 2007).....	120
Fig. 44:: Anomalías de oxígeno disuelto de fondo (a), (c) y de la profundidad de la oxiclina (b), (d) durante el periodo de estudio. Las anomalías se calcularon en base a la climatología del periodo 2000-2016 (Fuente: IMARPE, IFOP). La climatología de la oxiclina fue extraída de Graco et al., en prensa (b), y calculada del periodo 2000-2015 (IFOP).....	122
Fig. 45: Gráfico de dispersión de los valores de Índice de Shannon y (a) el Coeficiente de variabilidad del oxígeno disuelto en las estaciones C0 (negro), C1 (rojo) y C2 (verde); y (b) la media calculada de seis meses en las estaciones M0 (azul), M1 (ámbar).	126
Fig. 46: Diagramas de torta de la abundancia (izquierda) y biomasa (derecha) en las diferentes estaciones del estudio. El radio del círculo es proporcional a la abundancia (ind/m^2) y biomasa ($\text{g DW}/\text{m}^2$) promedio de cada estación. En las estaciones M0 y M1, los círculos de la biomasa han sido reducidos diez veces para su visualización.	128
Fig. 47: Análisis de nMDS para las muestras de macrobentos de las estaciones de Callao (triángulo) y Mejillones (cuadrados), identificando los regímenes de ‘Hipoxia estacional’ (verde), ‘Hipoxia predominante’ (azul) e ‘Hipoxia persistente’ (rojo) y la variabilidad temporal en el periodo de estudio.....	130
Fig. 48: Análisis de cluster de enlace completo para las muestras de macrobentos de las estaciones de Callao (triángulo) y Mejillones (cuadrados), identificando los	

regímenes de ‘Hipoxia estacional’ (verde), ‘Hipoxia predominante’ (azul) e ‘Hipoxia persistente’ (rojo) y la variabilidad temporal en el periodo de estudio.	132
Fig. 49: Abundancia de la especie <i>Paraprionospio pinnata</i> en el periodo de estudio.	140
Fig. 50: Correlación entre la abundancia de <i>P. pinnata</i> y la de los carnívoros/omnívoros durante el periodo de estudio en las localidades de Callao y Mejillones.	142
Fig. 51: Mapa conceptual resumen de los principales resultados obtenidos en el presente estudio. Abreviaturas: Abundancia = A; Biomasa = B; IF= alimentadores de interfase; FF= filtradores; CO= carnívoros/omnívoro; SDF= depositívoros de superficie; SSDF = depositívoros de sub-superficie.	145
Fig. 52: Series de oxígeno disuelto a 30, 50 y 90 metros de la localidad de Callao (arriba) y 30 y 50 metros en la Bahía de Mejillones (abajo). Fuente: IMARPE, IFOP.	167
Fig. 53: Interpolación de datos faltantes en la serie de oxígeno disuelto de la estación C2 a 30 m de profundidad (ejemplo).	167
Fig. 54: Perfiles batimétricos de la temperatura (°C) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016.	169
Fig. 55: Perfiles batimétricos del contenido de oxígeno disuelto (ml/L O ₂) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016. La línea cortada negra indica la oxiclina (1ml L ⁻¹) y la línea cortada roja indica el límite superior de la ZMO (iso-oxígena de 0.5 mL ⁻¹).	170
Fig. 56: Perfiles batimétricos de la temperatura (°C) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante los meses de febrero a octubre del 2016.	171
Fig. 57: Perfiles batimétricos de la salinidad (ups) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante los meses de febrero a octubre del 2016.	172
Fig. 58: Perfiles batimétricos del contenido de oxígeno disuelto (ml/L O ₂) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016. La línea cortada negra indica la oxiclina (1ml L ⁻¹) y la línea cortada roja indica el límite superior de la ZMO (iso-oxígena de 0.5 mL ⁻¹).	173
Fig. 59: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (LP) y el número total de setígeros en individuos enteros de <i>Paraprionospio pinnata</i> .	185

Fig. 60: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (LP) y el número total de setíferos en individuos de <i>Magelona phyllisae</i>	185
Fig. 61: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (arriba) y el Ancho del primer setífero (abajo) con el número total de setíferos en individuos de <i>Nephtys ferruginea</i>	186

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Estaciones de muestreo del estudio, con sus respectivas coordenadas...	28
Tabla 2: Caracterización del contenido de oxígeno disuelto (mL^{-1}) en las estaciones históricas de las localidades de Callao y Bahía de Mejillones a diferentes profundidades de la columna de agua.	30
Tabla 3: Análisis de frecuencia y duración de los eventos de hipoxia en las estaciones históricas de las localidades de Callao y Mejillones a 30, 50 y 90 metros de profundidad.....	31
Tabla 4: Lista de categorías y rasgos considerado para el análisis de diversidad funcional. Adaptado de Pacheco et al., 2011	45
Tabla 5: Contenido de Materia Orgánica Total (%) en el sedimento superficial de la localidad de Callao en el periodo de estudio y los valores promedios y desviación estándar.	54
Tabla 6: Valores de Materia Orgánica Total (%) en el sedimento superficial (0-5 cm) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante el periodo de estudio, y los valores promedios y desviación estándar.	60
Tabla 7: Análisis de varianzas entre los periodos identificados durante el análisis de estacionalidad a diferentes profundidades de las estaciones históricas de Callao y Mejillones.....	63
Tabla 8: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de biomasa de las muestras del macrobentos frente a Callao.	67
Tabla 9: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Shannon de las muestras del macrobentos frente a Callao.....	68
Tabla 10: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Simpson de las muestras del macrobentos frente a Callao.....	68
Tabla 11: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de abundancia de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.....	71

Tabla 12: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskall-Wallis y prueba post-hoc para los valores de riqueza esperada (S') de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones	73
Tabla 13: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskall-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Margalef (DMg) de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.	73
Tabla 14: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskall-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Shannon (H') de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.	73
Tabla 15: Resultados del análisis de varianzas ANOVA y prueba post-hoc de Tukey para los valores de índice de Simpson (λ) de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.....	74
Tabla 16: Análisis de PERMDISP en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.	80
Tabla 17: Análisis de PERMANOVA en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.	80
Tabla 18: Valores del estadístico D, y valores de p de las comparaciones Kolmogorov-Smirnov entre estaciones.....	89
Tabla 19: Análisis de PERMDISP en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.	94
Tabla 20: Análisis de PERMANOVA en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.	95
Tabla 21: Resultados del análisis BEST entre las matrices de factores abióticos y composición específica de las estaciones, en el periodo de estudio. Código para las variables, 1: Oxígeno disuelto; 2: OD promedio de 6 meses anteriores; 3: Coef. de variabilidad del OD de los 6 meses anteriores; 4: Temperatura; 5: Salinidad.	109
Tabla 22: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de muestreo y los estadísticos de la estructura poblacional de la especie <i>Paraprionospio pinnata</i>	114

Tabla 23: Análisis de Varianzas para los índices de diversidad funcional calculados por rasgo en las comunidades de las estaciones de la localidad Callao y prueba post-hoc para la identificación de grupos similares.	136
Tabla 24 Análisis de Varianzas de doble vía para los índices de Shannon de diversidad funcional calculados por rasgo en las comunidades de las estaciones de Callao y Mejillones, y prueba post-hoc para la identificación de grupos similares.	137
Tabla 25: Abundancia de las especies registrada en las localidades de Callao y Mejillones en el periodo de estudio en escala de dominancia (1): de 0-10; (2): de 11-100; (3): de 101-1000; (4): de 1001-10000 y (5): mayor a 10000. Las columnas sombreadas en color gris indica ausencia de muestras.	174
Tabla 26: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C0 en el periodo de estudio.....	176
Tabla 27: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C1 en el periodo de estudio.....	176
Tabla 28: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C2 en el periodo de estudio.....	176
Tabla 29: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación M0 en el periodo de estudio.....	177
Tabla 30: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación M1 en el periodo de estudio.....	177
Tabla 31: Matriz de contingencia de las especies utilizadas para el Análisis de Rasgos Biológicos (BTA) de las comunidades en el presente estudio.	179
Tabla 32: Taxonomía de las especies incluidas en el análisis de rasgos biológicos (BTA) y la bibliografía consultada para la elaboración de la tabla de contingencia.	181
Tabla 33: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para ambas localidades en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α))......	187
Tabla 34: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de	

muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α))..... 188

Tabla 35: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Mejillones en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α))..... 189

INTRODUCCION

Las áreas hipóxicas del mundo mantienen en la actualidad una tendencia positiva en su extensión e intensidad que amenaza la productividad secundaria de los océanos y los servicios ecológicos que brindan (Breitburg et al., 2018). El incremento en el importe de aguas cargadas de materia orgánica y nutrientes de origen antropogénico (Stramma et al., 2010; B) produce un agotamiento del oxígeno disuelto debido a la remineralización bacteriana; lo cual, sumado a una pobre ventilación, especialmente en zonas someras cerradas y sistemas de afloramiento costero, contribuye a la expansión de las zona de mínima de oxígeno (ZMO) que, al interceptar la plataforma y el talud continental, somete a más comunidades bentónicas a una hipoxia permanente (0.5 mL^{-1} , Helly & Levin, 2004).

La comunidad macrobentónica ($500 \mu\text{m}$) asociada a estas condiciones presenta bajos valores de diversidad y de biomasa, y una alta dominancia de especies que desarrollaron adaptaciones importantes tanto morfológicas como fisiológicas a la hipoxia permanente (Levin, 2003). Estas especies dominantes presentan ciclos de vida corto, por lo general hábitos de vida oportunista que afectan la economía energética y la función de la comunidad en el ecosistema reduciendo las vías de transferencia de energía al nivel microbiano (Díaz & Rosenberg, 2008).

En el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) la profundidad, amplitud e intensidad de la ZMO varía latitudinalmente y en menor escala, conforme a los patrones de circulación y productividad locales (Helly & Levin, 2004; Arntz et al., 2006). En general es somera e intensa; el límite superior se encuentra entre los 50-150 m (Perú 6°S y Chile central, 35°S respectivamente), pudiendo presentarse a

menor profundidad en áreas cerradas como bahías protegidas (Arntz et al., 2006). Temporalmente, el sistema varía también conforme a la latitud. La parte norte (4 – 16°S) tiene una fuerte señal interanual asociada a las fases cálidas y frías del ciclo ENSO (Chavez & Messié, 2009) y una mayor exposición a las ondas atrapadas a la costa (CTW) forzadas por ondas Kelvin Ecuatoriales (Echevin et al., 2014). En el centro (16 – 30°S), la señal de la variabilidad interdecadal e intraestacional remota disminuyen, e incrementa la forzada localmente (Bertrand et al., 2008; Echevin et al., 2014; Hormazabal et al., 2004; Morales et al., 1996; Ulloa et al., 2001) y hacia el sur del sistema (30 – 40°S), la hipoxia en zonas someras es estacional, durante el verano (Chavez & Messié, 2009).

La variabilidad oceanográfica influye de forma determinante en el contenido de oxígeno disuelto y la productividad, lo cual modifica el régimen de oxígeno en el fondo y el suministro de materia orgánica tanto en cantidad como en calidad (Guillén *et al.*, 1983; Arntz *et al.*, 1991). Los efectos que se presentan en la comunidad macrobentónica debido al incremento en el nivel de oxígeno son, por lo general, un aumento en la diversidad debido a la modificación en la composición de especies (Gutiérrez et al., 2008; Tarazona et al., 1988a; b), lo cual genera un reemplazo en la dominancia de las especies depositívoras, por algunas suspensívoras o filtradoras y cambios en el potencial de bio-perturbación (Gutiérrez et al., 2000). Estos efectos pueden perdurar aún después de que el oxígeno ha regresado a condiciones de hipoxia, dependiendo de otros factores ambientales (Arntz et al., 2006; 1991); y de las comunidades *per se*, en términos de la composición de especies y de las interacciones biológicas.

En la parte norte del sistema (~12°S) se ha identificado un patrón sucesional para el sistema bentónico que consiste en tres estados de la comunidad: meiofauna, tapices de *Thioploca* y un ensamble de macrofauna. Estos estados se observan en un ambiente sulfídico, subóxico y óxico, respectivamente, los cuales están determinados por la frecuencia y duración de los episodios de oxigenación (Gutiérrez et al., 2008).

Estas fluctuaciones entre condiciones normóxicas (valores de oxígeno sobre 0.5 mL⁻¹) e hipóxicas también influyen en la estructuración comunitaria y en la dinámica poblacional, al intervenir en estadios tempranos del desarrollo de las especies. En el grupo de los poliquetos los estadios más críticos en el desarrollo son la fase de reclutamiento, asentamiento larval y el crecimiento de juveniles (Bachelet, 1990). Se ha observado que las larvas de *Paraprionospio pinnata* pueden retrasar su desarrollo hasta encontrar condiciones óptimas de oxígeno por encima de 1mL⁻¹ (Powers et al., 2001). Esta característica le convierte en una especie colonizadora que interviene en los procesos de recolonización después de periodos de anoxia. Además, *P. pinnata* posee adaptaciones a la hipoxia que le permiten sobrevivir a las condiciones deficientes de oxígeno y dichas adaptaciones se desarrollan con la ontogenia (Lamont y Gage, 2000; Gonzáles y Quiñones, 2000; Quiroga et al., 2007).

Otras variables que pueden intervenir en la estructuración de la comunidad son las relaciones interespecificas como la competencia, facilitación y depredación (Peña et al., 2005) y su interacción con el sustrato (Gutiérrez et al., 2011).

A pesar que se ha desarrollado numerosas investigaciones sobre el bentos del SCH, estas han sido dirigidas mayormente a las comunidades intermareales,

hábitat de especies de importancia económica, y submareales, a profundidades mayores a 90 m sobre la plataforma y talud continentales; sin enfocarse en las comunidades que se encuentran bajo la influencia directa de la oxiclina en escalas estacionales e intraestacionales. Además, contando con una gran variabilidad física en el gradiente latitudinal del SCH, los estudios comparativos de la comunidad bentónica son limitados; en el año 1991 por Arntz et al. y la más actual revisión en el 2006, y muy pocos enfocan los análisis en describir el efecto de la variabilidad del oxígeno sobre la función de la comunidad (Pacheco et al., 2011). Por eso el presente trabajo tiene como objetivo conocer la respuesta poblacional y comunitaria del macrobentos ante diferentes regímenes de variabilidad del oxígeno disuelto, con énfasis en la estructura y función comunitaria, y la estructura poblacional del macrobentos de dos localidades en el gradiente latitudinal del SCH.

PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

1. Planteamiento del problema

En los sistemas marinos el oxígeno es esencial para el desarrollo de la vida aeróbica, por lo que su baja disponibilidad puede producir mortandad masiva de las especies, reduciendo los valores promedios de biomasa y riqueza total; y modificando la estructura y función de la comunidad (Díaz y Rosenberg, 1995; 2008; Levin, 2003). Los sistemas bentónicos costeros asociados a condiciones deficientes de oxígeno son singulares y aportan gran cantidad de conocimiento para entender las relaciones que se establecen entre el hábitat y los organismos que aquí se desarrollan (Levins y Lewontin, 1985). La variabilidad del régimen de oxígeno en estas zonas esta modulada por diferentes factores y a diferentes escalas temporales.

Se sabe que las variables ambientales afectan de forma diferencial a las poblaciones en los diferentes estadios del desarrollo, debido a las características fisiológicas de cada etapa; algunas de estas son especialmente sensibles y son críticas en el establecimiento de las comunidades (Thorson, 1966; Bachelet, 1990). Además, el desarrollo y eficiencia de las adaptaciones es dependiente de la edad del individuo, incrementándose la posibilidad de enfrentar condiciones adversas a mayores edades (Lamont y Gage, 2000; Gonzáles y Quiñones, 2000). Por ello es importante evaluar el efecto que podría tener la variabilidad de la hipoxia en el desarrollo de los juveniles reclutados en estos ecosistemas hasta llegar a las tallas adultas.

A nivel comunitario el oxígeno también induce cambios. Hasta el momento la mayoría de los estudios realizados han basado el análisis en las fluctuaciones de

los valores de diversidad, abundancia y biomasa de sus principales componentes. En algunos estudios se incorporó el enfoque de la diversidad funcional, a través del análisis de las relaciones tróficas y su influencia en la estructuración del hábitat. Por ejemplo, la transmisión de energía desde el detritus a lo largo de la cadena trófica en la comunidad del macrobentos ha sido analizada en función a la variabilidad de los grupos tróficos durante los eventos El Niño (EN) (Tarazona *et al.*, 1988a; Tarazona *et al.*, 1996; Gutiérrez *et al.*, 2000). Otras características funcionales fueron integradas en un análisis de rasgos biológicos (BTA por sus siglas en inglés, Bremner, 2008) de las especies en la comunidad bentónica del norte de Chile, identificando importantes diferencias entre el hábitat normóxico e hipóxico (Pacheco *et al.*, 2011). El BTA es una herramienta que permite caracterizar la diversidad funcional, permitiendo describir patrones temporales y espaciales de la comunidad y cómo estos son afectados por la variabilidad del ambiente, siendo también una herramienta para la comparación de diferentes hábitats superando la biogeografía de las especies (Bremner *et al.*, 2006).

La variabilidad temporal del ecosistema se observa en una gradiente latitudinal, tanto en la intensidad del forzante físico como en las características oceanográficas (Chávez y Messié, 2009). A pesar de que no se comprenden los procesos que fuerzan los cambios comunitarios en su totalidad, se han observado diferentes respuestas comunitarias ante la variabilidad abiótica del sistema. En Perú y Chile central se observan incrementos en la diversidad y abundancia durante los años cálidos del ciclo ENSO; sin embargo, en la zona norte de Chile no se han reportado respuestas comunitarias similares, ni se evidencian cambios

a nivel poblacional de los taxa dominantes (Laudien *et al.*, 2007, Carrasco y Moreno, 2006), pero al ser evaluado a una mayor escala temporal, la comunidad revela un ciclo decenal que implica una mayor complejidad de la respuesta comunitaria a la variabilidad abiótica y una importante diferencia en el gradiente latitudinal (Pacheco et al., 2012).

Por lo anterior la pregunta central de la investigación es: ¿Cuál es el efecto de la variabilidad del contenido de oxígeno disuelto sobre los parámetros comunitarios y estructura poblacional del macrobentos de dos localidades del Sistema de la Corriente de Humboldt?

2. Marco teórico

2.1. Características y variabilidad del Sistema de la corriente de Humboldt

El sistema de la corriente de Humboldt es uno de los ecosistemas más productivos del mundo, aportando ca.10% de la producción pesquera mundial en un área menor al 0.1% del océano (Chávez., 2008). Esto debido a la gran productividad primaria que es posible debido al proceso de afloramiento costero (Arntz y Fahrbach, 199; Pennington et al., 2006).

Existen diferentes centros de surgencia a lo largo de la costa del SCH con diferencias en la estacionalidad, que está determinada por la variabilidad temporal de los forzantes físicos. En la costa peruana estos centros han sido identificados por Zuta y Guillén (1970) quienes mencionan que la surgencia en las zonas de Pisco y Punta San Juan (14-16°S) es permanente durante todo el año con una mayor intensidad en el invierno. Otros centros de constante surgencia son Pimentel (7°S), Chimbote (9°S) y Callao (12°S).

Existen muchos trabajos que han caracterizado las condiciones oceanográficas en la región de Chile (Guillen *et al.*, 1983; Fonseca y Farias, 1987) y se han determinado como centros de surgencia: costa sur de Arica (18°10'S), Iquique (20°10'S), Antofagasta-Mejillones (23°30'S), Coquimbo - Punta Lengua de Vaca (30°S), Valparaíso (33°S), Talcahuano-golfo de Auraco (36°40'S) entre los más importantes. En el norte de Chile se ha observado una estacionalidad del viento favorable a la surgencia, siendo de mayor intensidad durante la primavera y verano que se traduce en una mayor productividad (Marin y Olivares, 1999).

A pesar de que estas aguas afloradas presentan grandes cantidades de nutrientes disueltos, la máxima productividad no se encuentra acoplada espacio-temporalmente, es decir, que se producen en los periodos de relajación del afloramiento o en áreas adyacentes donde la estratificación es favorable, esta última conocida como sombra de surgencia (Graham, 1993). Estas sombras de surgencia están determinadas principalmente por la morfología de la línea de costa que protegen algunas zonas de la influencia de los vientos favorables al afloramiento, como es el caso de la Bahía de Mejillones (Fig. 1), donde la formación de un frente térmico en la boca de la bahía favorece la estratificación y retiene el agua al interior de la bahía (Marín *et al.*, 2003).

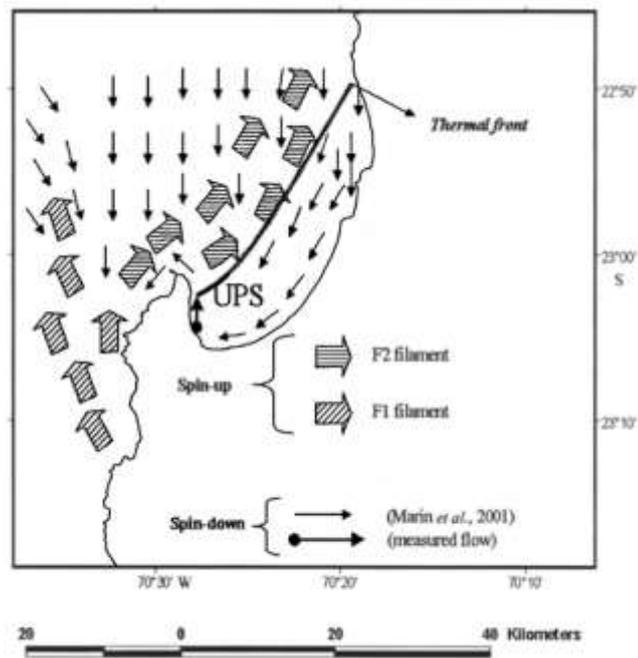


Fig. 1: Esquema del funcionamiento de las sombras de surgencia en el norte de Chile. Tomado de Marín *et al.*, 2003

Estos procesos favorecen una alta productividad y en algunos casos facilitan la formación de floraciones algales (Pitcher y Nelson, 2006). La productividad genera un gran flujo vertical de materia orgánica fuera de la capa de mezcla,

donde el oxígeno disuelto es consumido por procesos de respiración microbiana, y que por falta de reposición por la limitada circulación genera condiciones hipóxicas muy someras (Arntz *et al.*, 2006).

Chávez y Messié (2009) divide el sistema en diferentes provincias a partir de la variabilidad temporal que en cada una se presenta. Así en la zona entre los 4°S a 16°S se presentan vientos favorables al afloramiento todo el año y una constante alta productividad; la zona entre los 18-26°S pertenece a una provincia de productividad variable, mientras que, al sur hasta los 40°S, existe otra provincia, caracterizada por una fuerte estacionalidad.

Existen eventos y procesos que modifican las características del sistema de Humboldt de diferente forma, es decir, que modifican a su vez uno o varios forzantes de la surgencia a diferentes escalas temporales que pueden verse en su conjunto como eventos aleatorios haciendo muy difícil su predicción (Bohle-Carbonell, 1989). La variabilidad más importante que explica la varianza del sistema es de la escala interanual, representada principalmente por el ciclo ENSO en su fase fría (años tipo La Niña) y la fase cálida (años tipo El Niño) y en menor proporción en escalas estacional, intraestacional (Chávez y Messie, 2009). Chávez también señala que existe una importante variabilidad intraestacional en el sur del ecosistema ya que a estas latitudes los efectos del ENSO son menores.

En la escala interanual, durante La Niña (LN) las condiciones normales se intensifican, los vientos favorables son más fuertes conduciendo a un intenso afloramiento que superficializa la termoclina hacia la costa (Philander, 1990). Mientras que durante El Niño (EN) las condiciones se revierten; el

debilitamiento de los vientos alisios permite la formación y propagación de las ondas Kelvin a lo largo del Ecuador desde el Pacífico oeste, y con estas, las anomalías positivas en el nivel del mar, temperatura superficial del mar, y una profundización de la termoclina (Chávez y Messié, 2009). Al llegar a la costa estas ondas se propagan a lo largo de la plataforma con dirección sur como ondas atrapadas a la costa (CTW por sus siglas en inglés) que modifican a su paso la termoclina, disminuyendo su influencia hacia el sur del Sistema (Hormazabal et al., 2001).

Las ondas atrapadas a la costa (CTW) se presentan tanto a escalas inter- e intra-estacionales, ocasionadas tanto por el forzante remoto ecuatorial (ondas Kelvin), lo cual se da con una frecuencia de 3 meses aproximadamente, como por la influencia de vientos locales con una frecuencia menor de 20 a 30 días (Echevin *et al.*, 2014). Independientemente del forzante, la propagación de estas ondas puede afectar la nutriclina y la oxiclina, desplazándolas hacia arriba o hacia abajo (Echevin et al., 2008). Esta variabilidad es importante principalmente en la escala intraestacional de la productividad y por consiguiente del oxígeno.

En este contexto, las condiciones de oxígeno de fondo en la localidad de Callao (12°S) presentan una mayor variabilidad interanual debido a su cercanía al ecuador (Chávez y Messié, 2009), con oxigenaciones asociadas al forzante ecuatorial (ondas Kelvin) y que se presentan también en escala intra-estacional fuera de los eventos cálidos EN (Gutiérrez et al., 2008, Echevin et al., 2014); además, se ha reportado recientemente un componente de variabilidad estacional en el comportamiento de la oxiclina y que están asociados

principalmente a la estacionalidad de la productividad y el afloramiento (Graco et al., 2017). En la localidad de Mejillones, específicamente la bahía (23°S), la estacionalidad es la escala temporal de mayor variabilidad que afecta a numerosos factores abióticos como el viento, la temperatura y productividad (Pizarro et al., 1994; Marín y Olivares, 1999; Blanco et al., 2001); y la señal interanual asociada a forzantes ecuatoriales no es de gran importancia (Chávez & Messié, 2009).

2.1.1. Variabilidad del oxígeno

Según Wyrski (1962) existen tres factores importantes que determinan la condición de permanente hipoxia en el sistema marino y por consiguiente su variabilidad, estas son: (1) el contenido de oxígeno disuelto de la masa de agua fuente, (2) la tasa de renovación del agua, ya sea por procesos de turbulencia superficial o por advección vertical de aguas más oxigenadas, y (3) la productividad que determina la cantidad de oxígeno usado para respiración de la materia orgánica.

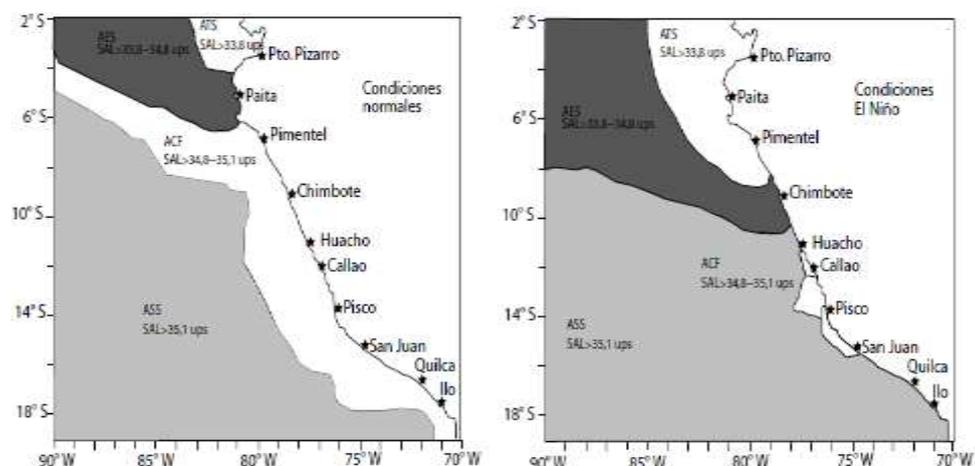


Fig. 2: Cambios en la dinámica de las masas de agua durante un evento tipo El Niño. Tomado de Graco et al., 2007.

En el sistema de la Corriente de Humboldt, la masa de agua que representa la principal fuente de oxígeno pertenece a las aguas de la Corriente Subsuperficial Perú-Chile que es formada en el norte del Perú a partir de la rama sur de la Corriente Submarina Ecuatorial y también por otras corrientes zonales ecuatoriales hacia el este. Estas aguas son más salinas y de bajo oxígeno disuelto (Strub *et al.*, 1998). A escala interanual, en el ciclo ENSO, esta masa de agua, fuente del afloramiento, es modificada. Durante LN, la masa de agua aflorada se extiende a la superficie hacia fuera de la costa, mientras que durante El Niño se observan desplazamientos de Aguas Subtropicales hacia la costa y desplazamiento de Aguas Ecuatoriales Superficiales y Aguas Tropicales Superficiales hacia el sur, las cuales se caracterizan por un bajo contenido de nutrientes (Fig. 2). A nivel subsuperficial se intensifica temporalmente la Corriente Peruana Subsuperficial, tendiendo a elevarse la concentración de oxígeno disuelto (Guillén *et al.*, 1983; Strub *et al.*, 1998; Graco *et al.*, 2007).

En cuanto a la renovación de estas aguas, esta se encuentra mediada por la advección asociada a las surgencias y a las convergencias o hundimiento de aguas. Las surgencias advectan aguas pobres en oxígeno a la superficie, proceso caracterizado por la superficialización de la isolínea de oxígeno de 1 mL^{-1} asociada en general a la oxiclina (Fig. 3) (Gutiérrez *et al.*, 2008). Las convergencias son características de la parte sur del SCH, debido al cambio estacional en la dirección de los vientos (Chávez y Messie, 2009).

También influencia al régimen de oxígeno la variabilidad de la productividad del sistema, que a su vez depende de los vientos, la estratificación y la disponibilidad de nutrientes (Pennington *et al.*, 2006).

Durante La Niña la productividad se incrementa debido a una mayor fertilización, la remineralización de esta materia orgánica desplaza el límite superior de la ZMO hacia menos profundidad y el núcleo se hace más intenso (Arntz *et al.*, 2006). El Niño, por el contrario, disminuye la productividad y por consiguiente un flujo menor de materia orgánica al sedimento. Esto ocasiona una oxigenación del sistema bentónico teniendo importantes consecuencias en la comunidad (Tarazona *et al.*, 1988a, 1988b).

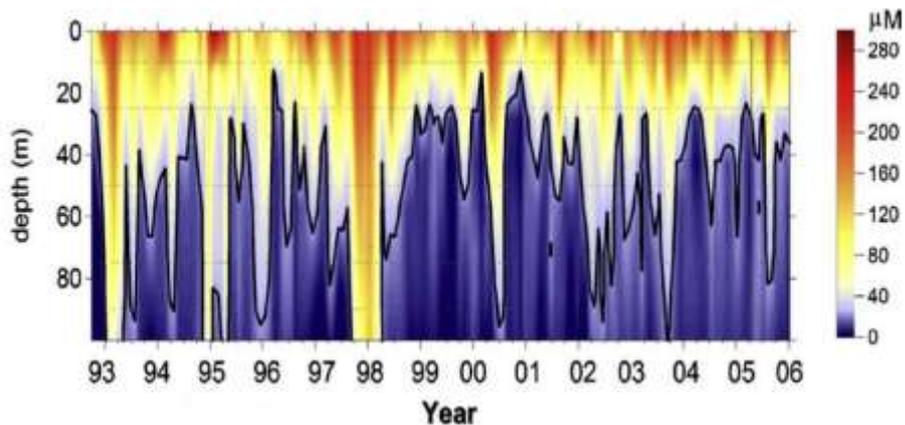


Fig. 3. Contenido de oxígeno disuelto (μmolL^{-1}) de la estación histórica C2 (94 m) frente a Callao. Isolínea de 22 μmolL^{-1} engrosada. Tomado de Gutiérrez *et al.*, 2008.

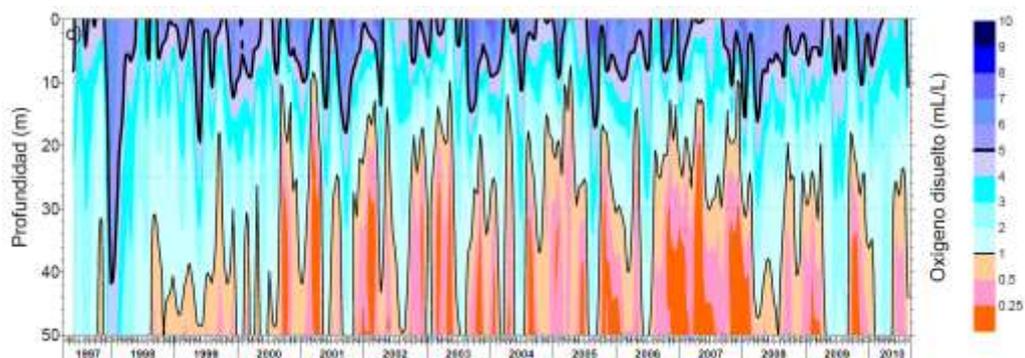


Fig. 4: Contenido de oxígeno disuelto (mL^{-1}) de estación oceanográfica IFOP en la Bahía de Mejillones. Tomado de Braun et al., 2010

La variabilidad intraestacional, sujeta a la llegada de las ondas atrapadas a la costa (Gutiérrez et al., 2008; Echevin *et al.*, 2014) disminuye a mayores latitudes, teniendo menor efecto en la parte sur del sistema (Ulloa et al., 2001) donde la variabilidad estacional de la productividad tiene un mayor efecto en el régimen de oxígeno (Morales *et al.*, 1996; Marín y Olivares, 1999).

Como se puede ver en las figuras 3 y 4 los regímenes de oxígeno en las localidades de Callao ($\sim 12^{\circ}\text{S}$) y Mejillones ($\sim 23^{\circ}\text{S}$) difieren en la frecuencia y duración de los eventos de oxigenación/hipoxia ($>/<0.5 \text{ mL}^{-1}$) en el tiempo. Analizando las series de tiempo se observa la localidad de Mejillones (50 m) presentó en condiciones de alta variabilidad con eventos de hipoxia ocasional durante el periodo 1998-2004 e hipoxia semipermanente del 2004 al 2008 (Braun et al., 2010). En la localidad de Callao (90 m) la hipoxia es permanente con eventos de oxigenación ocasional relacionados a la influencia de CTW (Gutiérrez et al., 2008).

2.2. El sub-sistema bentónico del Sistema de la Corriente de Humboldt

Los grupos dominantes en los sistemas bentónicos costeros asociados a condiciones hipóxicas son nematodos y foraminíferos, que pertenecen al grupo de la meiofauna; estos se presentan con densidades muy altas pero una baja diversidad. Los nematodos muestran un aumento exacerbado en su biomasa en las condiciones de hipoxia debido a la falta de competidores y depredadores principalmente (Neira et al., 2001a). Las principales

adaptaciones morfológicas de la meiofauna son amplias superficies respiratorias, forma del cuerpo globosa y delgada cubierta carbonatada en el caso de los foraminíferos (Levin, 2003).

Por lo general la macrofauna es poco diversa y de baja biomasa, con alta dominancia de poliquetos (Rosenberg *et al.*, 1983; Rowe, 1985), y presenta adaptaciones físicas y fisiológicas específicas (Levin, 2003). Las especies que se presentan pertenecen a los taxa Anellida, Mollusca, Echinodermata y Crustacea; sin embargo, el grupo más dominante es el de poliquetos, en especial de la familia Spionidae (Levin, 2003).

Un elemento importante del ecosistema bentónico es la presencia de tapices de la bacteria filamentosa gigante *Thioploca* spp., la cual ha sido asociada con valores de oxígeno disuelto de 0.4 ml⁻¹ (Arntz y Fahrback, 1996) y es afectada de forma similar por una intensa oxigenación o hipoxia severa durante las fases EN y LN del ENSO respectivamente (Gutiérrez *et al.*, 2008). Esta bacteria influye en los procesos biogeoquímicos del sedimento y del agua adyacente con una acción detoxificante, y cumple un rol en la estructura comunitaria (Rosenberg *et al.*, 1983; Tarazona *et al.*, 1988b; Gallardo *et al.*, 2002, Arntz *et al.*, 1991; Schulz *et al.*, 2000).

2.2.1. Adaptaciones presentes en las comunidades de macrobentos

La dinámica comunitaria del macrobentos depende de dos elementos importantes: el suministro de larvas para asentamiento y la mortalidad a lo largo del desarrollo de las especies (Thorson, 1950), ambos procesos influenciados por la biología de las especies, la variabilidad abiótica

natural del hábitat, perturbaciones físicas y químicas e interacción con otras especies (Lenihan & Micheli, 2001; Byers & Grabowski, 2013).

El reclutamiento de las larvas, a pesar de no ser considerado como una verdadera etapa en el desarrollo de las especies (Bachelet, 1990), es importante en la recuperación de las poblaciones después de una perturbación del hábitat de gran escala como los eventos de hipoxia/anoxia (Powers et al., 2001). La etapa “juvenil” del ciclo de vida de los poliquetos es determinante para la estructura de la comunidad, independientemente del tipo de desarrollo de la especie, entre el 70 al 99% de los individuos asentados no culminan su desarrollo hasta adultos (Bachelet, 1990).

En un sistema bentónico afectado permanentemente por la hipoxia y anoxia las especies han desarrollado adaptaciones en cada etapa del desarrollo. En la especie *Paraprionospio pinnata*, se reportó una adaptación a nivel de reclutamiento de larvas. Powers et al., (2001) observó que, en el golfo de México, durante la estación de verano que las larvas se distribuían en la columna de agua de manera uniforme y no eran afectadas por los cambios en el oxígeno disuelto ni estratificación, y además podían retrasar el asentamiento de la larva o regresar a la columna de agua si las condiciones de oxígeno eran menores a 1.4 ml L^{-1} .

Las adaptaciones fisiológicas de las especies dominantes están dirigidas a la optimización en la captura del oxígeno, disminución de las tasas de metabolismo aeróbico y a la utilización de metabolismo anaeróbico (Arntz et al., 1991; Levin, 2003). Las adaptaciones más observadas son el incremento de la superficie respiratoria a través de una mayor ramificación

de las branquias, la presencia de pigmentos en la sangre con mayor afinidad al oxígeno y la síntesis de enzimas piruvato oxido-reductasas (Levin, 2003; Lamont & Gage, 2000; González & Quiñones, 2000; Quiroga et al., 2007).

Para la especie *Paraprionospio pinnata* se reportó que luego del asentamiento, las adaptaciones fisiológicas son dependientes de la edad. El número de ramificaciones y longitud de las branquias, así como la efectividad de la enzima alanopina dehidrogenasa (ALPDH) tienen relación directa con la longitud del cuerpo (Fig. 5) (Lamont & Gage, 2000; González & Quiñones, 2000), lo cual resalta la importancia de los niveles de oxígeno en el desarrollo de los juveniles.

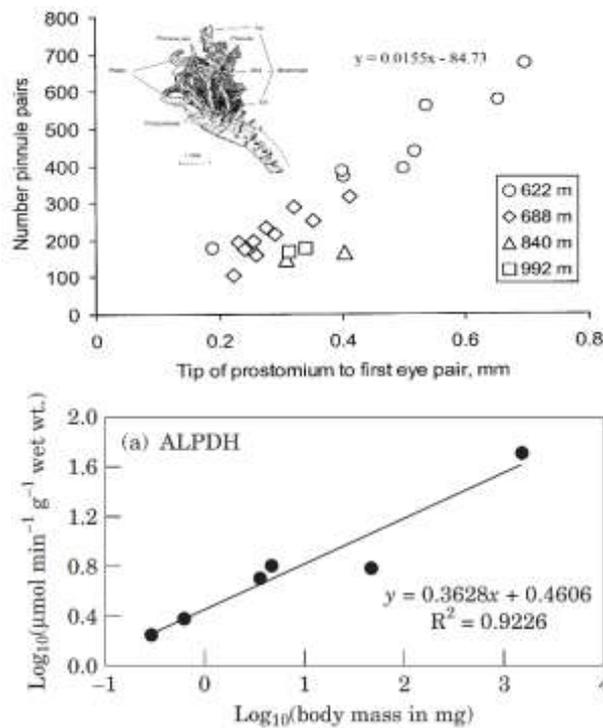


Fig. 5: Adaptaciones a hipoxia de los poliquetos a. número de ramificaciones branquiales y b. actividad enzimática de ALPDH y su relación al tamaño corporal. Tomado de Lamont & Gage, 2000; González & Quiñones, 2000.

2.2.2. Variabilidad de la comunidad

La variabilidad de los parámetros comunitarios se observa a diferentes escalas de tiempo y debido a la interacción entre los factores abióticos y bióticos. Las respuestas comunitarias y poblacionales ante un evento el Niño son siempre diferentes, incluso entre eventos de similar magnitud. Esto se debe a la interacción de diferentes factores, por ejemplo: las condiciones físicas propias del evento, su duración, el momento de inicio (Tarazona et al., 1996; Arntz et al., 2002; 2006); y por las interacciones biológicas como competencia, depredación, facilitación, etc. entre las poblaciones (Peña et al., 2006; Sellanes et al., 2007).

En general, el incremento en la temperatura y del oxígeno disuelto en el fondo induce un aumento de la densidad, biomasa y diversidad debido a la inmigración de algunas especies sub-tropicales o de hábitats más someros. Todo esto conlleva una reestructuración de la estructura trófica de los bentos, especialmente por la reducción de los mats de *Thioploca* spp. y de los cambios en las especies dominantes. (Tarazona et al., 1988a; b; Arntz et al., 1991; Tarazona et al., 1996; 2001)

En comunidades bentónicas de zonas más someras en el Norte de Chile (5-20 m) se ha observado que el Niño 97-98 no produjo los cambios en la estructura comunitaria que ha sido reportada para el resto del sistema, debido a que la temperatura no modificó la composición específica, además que en condiciones normales el oxígeno se mantiene por encima de los $0,7 \text{ mL}^{-1}$ la mayor parte del año. (Laudien et al., 2007).

Gutiérrez *et al.* (2008) propone una alternancia de estados ecológicos dentro del bentos asociados a la influencia de las ondas atrapadas a la costa frente a Callao, donde las respuestas varían de acuerdo a la intensidad y frecuencia de los periodos de oxigenación (Fig. 6).

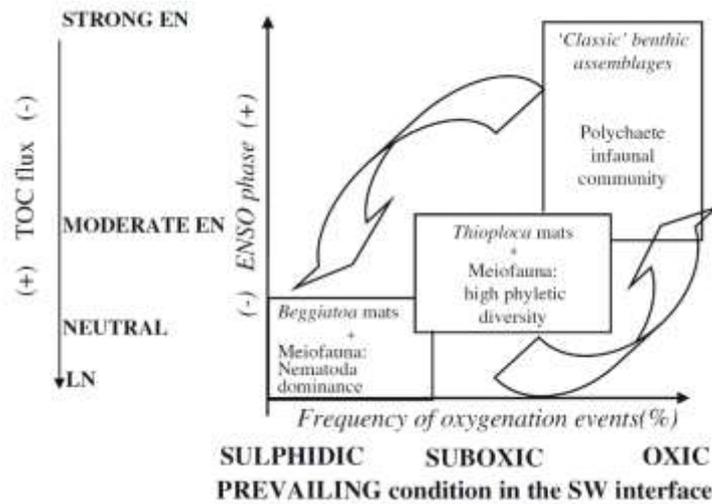


Fig. 6: Esquema de la sucesión de estados de la fauna bentónica debido a procesos de oxigenación. Tomado de Gutiérrez *et al.*, 2008.

En una condición de anoxia, se observa una defaunación de la macrofauna y tapices de *Thioploca* escasos, con una dominancia del meiobentos, en especial nemátodos; cuando existe una alternancia entre periodos de oxigenación y anoxia, se observa una dominancia de tapices de *Thioploca*, y cuando la oxigenación es intensa y frecuente ($> 40 \mu\text{mol L}^{-1}$) los sedimentos son colonizados por macrofauna (Gutiérrez *et al.*, 2008)

En el norte de Chile ($\sim 20\text{-}23^\circ\text{S}$) se ha identificado un patrón cíclico en la estructura de la comunidad a escala interdecenal, con la influencia de un evento EN y un evento LN en el quiebre del ciclo, y regresando hacia el estado inicial en un lapso de 17 años. Esto podría indicar una comunidad resiliente a la variabilidad ambiental en el marco de una oscilación decenal (Fig. 7; Pacheco *et al.*, 2012).

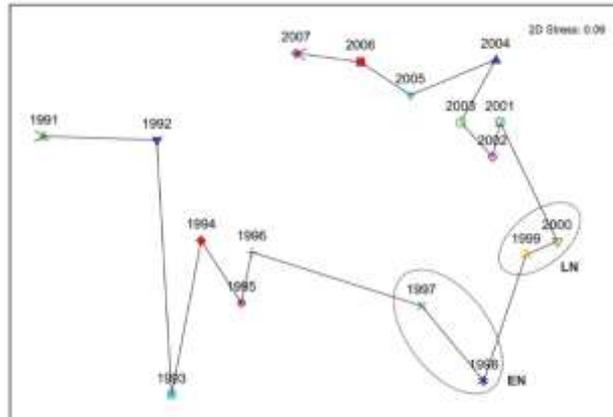


Fig. 7: Análisis nMDS de la similitud de la comunidad bentónica mostrando un patrón cíclico de la comunidad. Tomado de Pacheco et al., 2012.

A nivel poblacional también se ha observado variedad de respuestas ante los eventos El Niño. Para la especie *Sigambra bassi* (Polychaeta: Pilargidae) la interacción de los factores abióticos y bióticos dictan la respuesta poblacional. A través del modelamiento de la dinámica poblacional de este poliqueto en la bahía de Ancón (~11°S), Peña et al. (2005) identificó los factores bióticos que determinan esta respuesta: relaciones negativas densodensodependientes del asentamiento larval, menor capacidad de carga del sistema en presencia de otras especies y una relación positiva denso-dependiente de la supervivencia de los individuos adultos. De esta forma, en eventos de similar magnitud (i.e. similar anomalía de temperatura superficial del mar y oxígeno disuelto) son estos factores bióticos que explican las diferencias en la respuesta poblacional (Peña et al., 2006). En el caso del norte de Chile, esta vez en Punta Coloso (~23°S), el grupo de los poliquetos presenta una gran estabilidad ecológica que se observa en una alta persistencia durante el periodo de estudio a pesar de la variabilidad ambiental estacional y la producida por dos

eventos El Niño, del año 1991-92 y el particularmente fuerte 1997-98 (Carrasco y Moreno, 2006).

2.2.3. Diversidad funcional del sub-sistema

La función del ecosistema se refiere a los procesos que determinan el flujo de energía a través de los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas, modulando así los bienes y servicios prestados a la humanidad (Díaz y Cabido, 2001). Estas propiedades de la comunidad no son reflejadas en los estudios de diversidad con un enfoque comunitario tradicional, ya que se limita a la composición específica y no el papel de cada especie en el ecosistema. El concepto de diversidad funcional permite incorporar información sobre el uso de energía, materia, las relaciones tróficas inter-específicas y la relación con en el hábitat de cada especie que conforma la comunidad (Bremner, 2006).

En los primeros estudios sobre la macrofauna en la zona centro del Perú y la influencia de El Niño 1982-83 se exploró la variabilidad de los grupos tróficos como un acercamiento a entender la función del ecosistema, encontrando un reemplazo de las especies depositívoras representativas de la hipoxia, por especies de hábitos suspensívoros o filtradores que dominan la comunidad en condiciones oxigenadas (Tarazona et al., 1988a; 1988b; Arntz et al., 1991), ratificado por lo encontrado en eventos posteriores (Gutiérrez et al., 2008). Estos cambios en el sub-sistema bentónico modifican la transferencia de energía hacia los niveles tróficos superiores (Arntz et al., 1991), como lo reportado para la Bahía

Independencia (~14°S, <30m) en el que, durante el evento cálido, la eficiencia energética de todo el sistema se incrementa (Taylor et al., 2008).

En la zona centro de Chile las condiciones oxigenadas asociadas a El Niño 1997-98 modifican también el potencial de bioturbación, cambiando de una comunidad dominada por consumidores de interfase de hábito 'tube-dwelling' a depositívoros de hábito enterrador (Gutiérrez et al., 2000; Sellanes et al., 2007). En la bahía de Mejillones se observó durante condiciones normales variaciones en los grupos dominantes en el gradiente batimétrico, donde en condiciones de alta oxigenación (5m) los hábitos alimenticios predominantes fueron carnívoros y filtradores, mientras que en mayor profundidad (20m) se encuentra dominancia de sedimentívoros (Laudien et al., 2008).

Por último, en la localidad de Mejillones, Pacheco et al. (2011) incorporó el análisis de rasgos biológicos en el estudio del macrobentos somero (15m) y profundo (50m) encontrando que el hábitat normóxico soporta comunidades más diversas, taxonómica y funcionalmente, que conlleva a una mayor transferencia de energía a niveles superiores; a diferencia del hábitat hipóxico que, con una menor diversidad, la energía es restringida al componente microbiano (Pacheco et al., 2011).

3. Justificación

Las comunidades bentónicas de los sistemas altamente productivos representan una importante parte del sistema bentónico asociado a la ZMO, donde las especies presentan adaptaciones que han sido desarrolladas a través de procesos evolutivos. Estas comunidades son de importancia científica para el estudio de la diversidad y de las futuras respuestas ante el inminente cambio climático.

En el contexto del calentamiento global no solo se predice la desoxigenación de aguas superficiales por las propiedades inherentes de los gases, sino también una expansión e intensificación de estas zonas deficientes de oxígeno debido al aumento en la estratificación (Stramma et al., 2010; Breitburg et al., 2018). En las zonas costeras existe además una incertidumbre sobre el futuro régimen de oxígeno, debido principalmente al efecto de los cambios en el componente atmosférico asociado a la dinámica del afloramiento costero y al impacto antrópico (Stramma et al., 2010; Gutiérrez et al., 2011; Graco et al., 2017). Ya desde la década de 1960 se ha observado una expansión de las zonas hipóxicas existentes en el mundo (zonas muertas) y un incremento exponencial en el número de sistemas afectados (Díaz & Rosenberg, 2008).

En el Sistema de la Corriente de Humboldt -que es un hábitat hipóxico natural- se ha observado que, en las últimas décadas, el impacto del cambio climático presenta una variabilidad intra-regional, debida principalmente a las diferencias latitudinales de los forzantes atmosféricos (Gutiérrez et al., 2011). Este cambio en el régimen del oxígeno puede afectar la frecuencia y duración de los periodos de oxigenación repercutiendo en el sistema bentónico en cuanto a su composición, estructura, función trófica y a nivel de poblaciones (Díaz y Rosenberg, 2008)

Actualmente las áreas de Callao y Mejillones presentan diferencias en el régimen de oxígeno debido al gradiente latitudinal en el que se encuentran, ya que reciben una contribución diferencial de las escalas temporales. En la localidad de Callao el régimen de oxígeno presenta una componente episódica además de la fuerte señal interanual, mientras que en la localidad de Mejillones los eventos de hipoxia están asociados a una fuerte estacionalidad de la productividad.

Por tanto, estudiar el efecto de la variabilidad en dos áreas que actualmente cuentan con diferentes regímenes de oxígeno nos ayudará a entender las posibles respuestas a nivel poblacional y comunitario de las comunidades del macrobentos ante el cambio climático, donde el componente episódico puede ser importante (Levin et al., 2015).

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

Determinar si el efecto de la variabilidad del contenido de oxígeno disuelto (en términos de duración y frecuencia de los periodos de oxigenación e hipoxia) es el principal factor que controla la estructura y función de las comunidades del macrobentos sublitoral frente a Callao (12°S) y de Mejillones (23°S).

4.2. Objetivos específicos

- Determinar y caracterizar la variabilidad del oxígeno disuelto en cada estación del gradiente batimétrico de Callao y Mejillones.
- Describir y comparar el efecto de la variabilidad del oxígeno disuelto sobre la diversidad, abundancia, biomasa del macrobentos en Callao y Mejillones en el período febrero-octubre 2016.
- Describir y comparar el efecto de la variabilidad del oxígeno disuelto sobre la diversidad funcional del macrobentos en Callao y Mejillones en el período febrero-octubre 2016.
- Describir el efecto de la variabilidad del oxígeno disuelto en la estructura de tallas de las especies dominantes del macrobentos de Callao.

5. Hipótesis

El oxígeno es el principal factor que controla la estructura y función de las comunidades; por lo tanto, se espera que las diferencias o similitudes en la respuesta comunitaria, tanto entre como dentro de dos áreas de estudio de similar hipoxia, se expliquen por el régimen de variabilidad del oxígeno.

METODOLOGÍA

1. Diseño del estudio.

Para poner a prueba la hipótesis planteada se seleccionaron dos áreas de estudio que por la bibliografía consultada presentan diferencias en la variabilidad temporal del ambiente abiótico, además de una respuesta comunitaria diferente. Estas localidades se encuentran en la plataforma continental frente a Calla, Lima; y frente a Punta Chacaya en la localidad de Mejillones.

En estas localidades se realizaron muestreos mensuales durante un periodo de nueve (9) meses (de febrero a octubre del 2016) que abarcan un periodo de influencia del evento El Niño 2015-16 y un periodo posterior a este.

- (1) Para cumplir con los objetivos de caracterización de las variables ambientales se utilizaron los perfiles oceanográficos del CTD-O. Para calcular los indicadores de la variabilidad del oxígeno se utilizaron datos de un periodo mayor al de muestreo (a partir de Setiembre de 2015) en cada una de las estaciones.
- (2) Para realizar el análisis de los parámetros comunitarios se determinó la taxonomía, abundancia y biomasa de las especies en las muestras colectada. Además, se calcularon los índices de diversidad y equidad de cada una de las muestras. La determinación de la diversidad funcional se realizó mediante una revisión bibliográfica.
- (3) Para evaluar la estructura poblacional se realizó un análisis de estructura de tallas de las especies de poliquetos dominantes de las estaciones de Callao-Perú.

1.1. Área de estudio

El estudio se realizó en dos localidades ubicadas sobre la plataforma frente a Callao (12°S) y frente a Punta Chacaya en el norte de la bahía de Mejillones (23°S). Estas localidades se seleccionaron debido a su diferencia latitudinal, la cual condiciona la interacción de las diferentes escalas temporales de variabilidad, y en consecuencia determina el régimen de oxígeno; así como una respuesta comunitaria frente a esta variabilidad distinta.

Las estaciones de Callao pertenecen a una transecta de monitoreo oceanográfico conducido por el Instituto del Mar del Perú (Tabla N° 1). Las estaciones seleccionadas se encuentran dentro de la plataforma interna a 32, 48 y 92 metros de profundidad (estaciones C0, C1, C2 respectivamente). Las estaciones someras (C0, C1) se encontraron semi-protegidas por la morfología de la costa (La Punta) y la isla San Lorenzo (Fig. 8).

Las estaciones frente a la localidad de Mejillones pertenecen a la transecta Punta Chacaya en el lado norte de la bahía a 30 y 50 m de profundidad, como se muestran en la figura N° 8. Ambas estaciones se encuentran en el límite superior del frente térmico que se forma durante la fase activa del afloramiento, donde la retención de aguas es menor que en el centro de la bahía (Fig. 1).

Tabla 1: Estaciones de muestreo del estudio, con sus respectivas coordenadas.

Localidad	Estación	Latitud	Longitud	Prof. (m)
Callao	C0	-12.03127	-77.20343	32

	C1	-12.05217	-77.23103	48
	C2	-12.02943	-77.21430	92
Mejillones	M0	-23.01794	-70.344	30
	M1	-23.01054	-70.3583	50

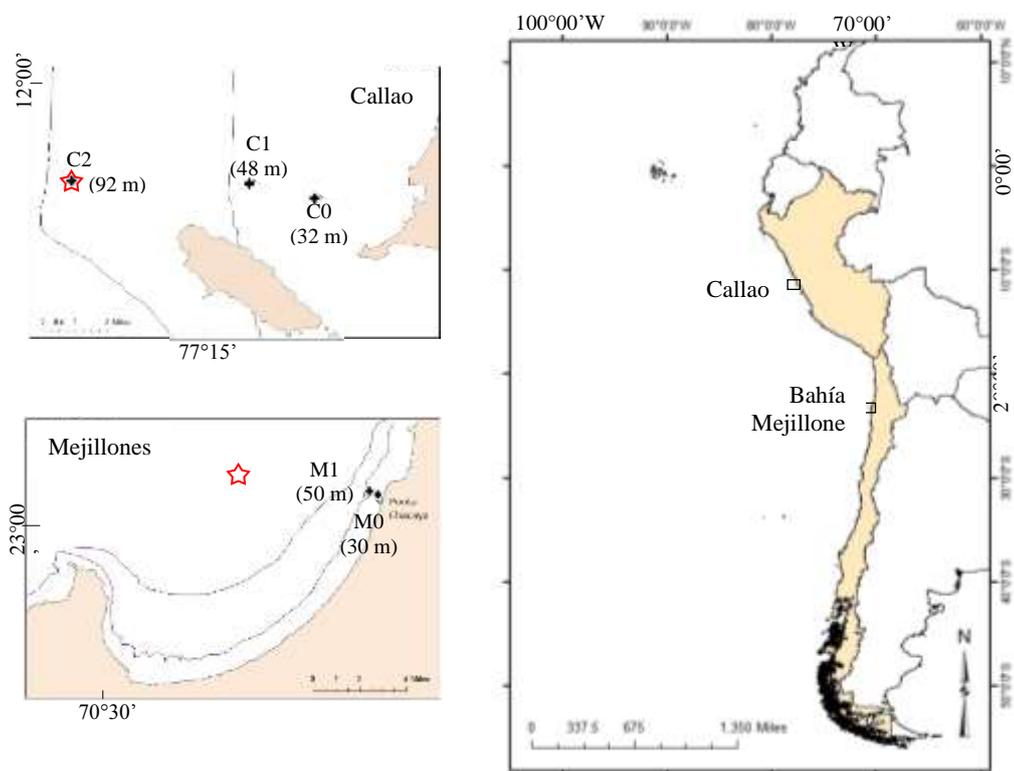


Fig. 8: Localidades de estudio: Callao (izquierda superior), y de Mejillones (izquierda inferior) en el Sistema de la Corriente de Humboldt. Los símbolos de estrella indican las estaciones históricas que se utilizaron para caracterizar la variabilidad del oxígeno. Estación Fija Callao (IMARPE) y Estación Fija Mejillones (IFOP).

Para la determinación de los regímenes de oxígeno se evaluaron las series de tiempo de las estaciones más profundas, provistas por la Dirección de Oceanografía de IMARPE - Perú y el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) - Chile. En la estación C2, Callao, se utilizó el periodo desde enero del año 2000 a noviembre de 2010 y agosto 2013 a diciembre 2016; y en la Estación

Mejillones el periodo desde enero 2000 a setiembre de 2010 y setiembre 2014 a diciembre 2016 (Fig. 9).

Primero se caracterizó los valores promedios de la serie de forma tradicional, para observar las diferencias entre las profundidades de la columna de agua. Como se muestra en la tabla N°2, a 30 m de profundidad ambas localidades presentan un promedio de OD por encima de los 0.5 mL^{-1} , muy cercanos al valor de 1 mL^{-1} , lo cual indica una mejor oxigenación de este ambiente. A los 50 metros el promedio del OD de la localidad de Mejillones se mantiene por encima del umbral de hipoxia, mientras que el de Callao disminuye aproximadamente a la mitad. Por las desviaciones estándar calculadas se puede deducir que la variabilidad en menores profundidades es mayor, probablemente por el efecto de la productividad y la mezcla vertical.

En la estación más profunda de Callao el promedio de OD es de 0.25 mL^{-1} , con una desviación estándar de 0.21 mL^{-1} , que es mucho menor a menores profundidades; sin embargo, también presenta valores extremos de hasta 1.23 mL^{-1} .

Tabla 2: Caracterización del contenido de oxígeno disuelto (mL^{-1}) en las estaciones históricas de las localidades de Callao y Bahía de Mejillones a diferentes profundidades de la columna de agua.

	Callao			B. de Mejillones	
Profundidad	30 m	50 m	90 m	30 m	50 m
# de datos	131	126	123	140	138
Rango	0.05 - 4.47	0.02 - 3.02	0 - 1.23	0.05 - 4.01	0.05 - 3.92
Media \pm ds	0.9 ± 0.88	0.47 ± 0.48	0.25 ± 0.21	0.98 ± 0.85	0.63 ± 0.55
Mediana	0.58	0.34	0.21	0.685	0.46

Se analizó la frecuencia y número de meses en los que se registró hipoxia u oxigenación a diferentes profundidades a lo largo de la serie (Ver tabla N°3).

Para ello se definió como ‘evento de hipoxia’ el número de meses consecutivos con registros $\leq 0,5$ mL/L y ‘evento de oxigenación’ al número de meses con registros ≥ 1 mL/L. Los registros que se limitaron a un solo mes fueron igualmente contabilizados como ‘evento’. La metodología explicada con mayor detalle se encuentra en el Anexo N°1.

Tabla 3: Análisis de frecuencia y duración de los eventos de hipoxia en las estaciones históricas de las localidades de Callao y Mejillones a 30, 50 y 90 metros de profundidad.

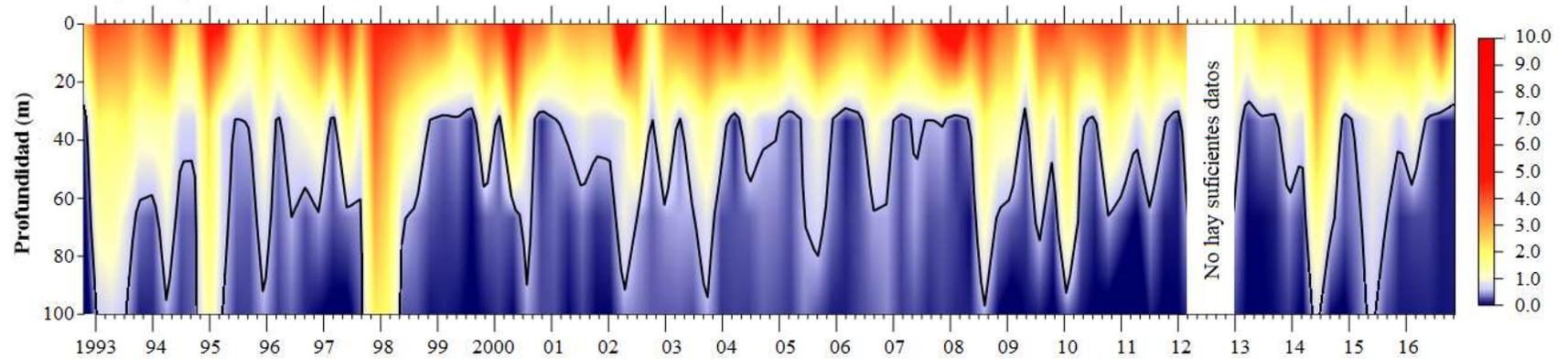
	Callao (N=168)*	Mejillones (N=157)**
~30 m (hipoxia episódica)		
# eventos de hipoxia	27	21
# de meses en hipoxia	72 (43%)	47 (30%)
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	2.7 ± 2.1	2.7 ± 1.8
# eventos de oxigenación	20	22
# de meses de oxigenación	52 (31%)	59 (38%)
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	2.6 ± 1.4	2.7 ± 1.5
~50 m (predominantemente hipóxico)		
# eventos de hipoxia	26	30
# de meses en hipoxia	119 (67%)	85 (54%)
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	4.6 ± 3.2	2.8 ± 2.6
# eventos de oxigenación	8	16
# de meses de oxigenación	19 (11%)	23 (15%)
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	2.4 ± 1.5	1.4 ± 0.7
~90 m (hipoxia persistente con oxigenación episódica)		
# eventos de hipoxia	12	-
# de meses en hipoxia	156 (93%)	-
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	13 ± 9.7	-

# eventos de oxigenación	3	-
# de meses de oxigenación	3 (2%)	-
Duración del evento ($\mu \pm sd$)	1 \pm 0	-

* Información obtenida de IMARPE. Periodo analizado: enero 2000 a noviembre de 2010 y agosto 2013 a diciembre 2016.

** Información obtenida de FONDEPESCA. Periodo analizado: enero 2000 a setiembre de 2010 y setiembre 2014 a diciembre 2016.

Callao (12°S)



Mejillones (23°S)

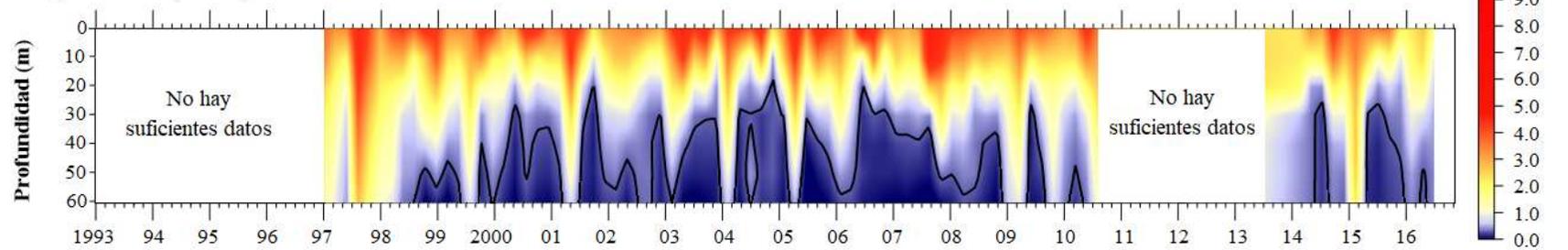


Fig. 9: Variabilidad temporal de las condiciones de oxígeno disuelto (mL-1) en la columna de agua de la estación histórica C2 en la localidad de Callao (arriba) del año 1993 al 2016 (fuente: IMARPE), y de la estación de monitoreo en la localidad de Mejillones (abajo) del año 1997 al 2016 (Fuente: IFOP). La línea gruesa representa la isolínea de oxígeno de 0.5 mL-1, como límite superior de la ZMO

En base a los registros de las estaciones de muestreo se identificaron preliminarmente tres categorías de la variabilidad del oxígeno de fondo: i) hipoxia estacional (menos del 50% del periodo está en condiciones de hipoxia); ii) predominantemente hipóxico (más del 50% del periodo bajo esta condición), e iii) hipoxia persistente (sensu Díaz y Rosenberg (1995), donde los periodos de hipoxia son mayores a un año) y oxigenación episódica y breve (ver Tabla N°3).

1.2. Población de estudio

La población objeto de este estudio fueron las comunidades de macrobentos de la plataforma de Callao-Perú y Mejillones-Chile de diferentes profundidades asociadas a la influencia de las oscilaciones de la oxiclina.

1.3. Muestra

Se tomaron muestras al azar con una draga Van Veen de 0.05 (0.1) m² de área, con dos (cuatro) réplicas en las estaciones de Callao (Mejillones) respectivamente.

1.4. Operacionalización de variables

A continuación, se presentan las variables del estudio y sus respectivas unidades.

VARIABLES INDEPENDIENTES

Las variables independientes que se utilizaron para caracterizar los hábitats fueron:

En la columna de agua:

- Oxígeno disuelto (2-4m sobre el fondo)..... mL/L

- Temperatura (2-4m sobre el fondo)..... °C
- Salinidad (2-4m sobre el fondo)UPS
- Profundidad de la oxiclina (1ml L⁻¹ O2)..... m
- Índice de variabilidad del oxígeno.....sin
unidad
- Categorías de variabilidad del OD de fondo

En el sedimento:

- | | | | | |
|--|---------|----------|-------|-------|
| | Materia | Orgánica | Total | (MOT) |
| |% | | | |

VARIABLES DEPENDIENTES

Las variables para evaluar los parámetros comunitarios del macrobentos fueron:

- Esperado de riqueza de especies (S₁₆₀).....sin
unidad
- Abundancia de individuos de las especies.....
ind/m²
- Biomasa de individuos de las especies
(DW).....mg/m²
- Disimilaridad de Bray-Curtis entre muestras..... %
- Índice de diversidad de Shannon, el índice de riqueza
de Margalef y el índice de Equitatividad de Simpson..... sin unidad

Las variables para evaluar los parámetros poblacionales del macrobentos fueron

- Media, mediana y moda de la longitud total de las especies dominantes....mm

2. Procedimientos y técnicas

2.1.Recolección de datos

Las campañas de muestreo se llevaron a cabo durante nueve (9) meses, entre febrero y octubre del 2016 en el marco de tres proyectos del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) para las estaciones de Callao: el proyecto de Interacción de la Zona de Mínima de Oxígeno con la sedimentación de carbono orgánico y procesos bentónicos (MiniOx), Crucero Intensivo Oceanográfico (CRIO) que se realizan de forma bimestral y el monitoreo de Estación Costera Fija – Callao de periodicidad mensual. Para las estaciones de la localidad de Mejillones se realizará bajo el proyecto N° 1150042 a cargo del Dr. Aldo Pacheco, financiado por FONDECYT de frecuencia mensual.

Los datos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto se obtuvieron a través de un CTDO Seabird en todo el perfil batimétrico de la columna de agua en cada una de las estaciones. Además, se utilizaron botellas Niskin para colectar muestras de agua profundidades estándar para determinar, clorofila, nitratos y oxígeno disuelto en el laboratorio.

Las muestras de la macrofauna fueron colectadas usando una draga Van Veen

de 0.05 m² (0.1 m²) para las estaciones de Callao (Mejillones) con dos (cuatro) réplicas. Las muestras obtenidas fueron tamizadas in situ con una malla de 500 micras y preservadas con formalina neutralizada al 10% (Callao) y alcohol 90% (Mejillones).

Se obtuvo una sub-muestra del sedimento superficial para el análisis de materia orgánica en el laboratorio.

2.2. Técnicas de procesamiento

Para el procesamiento de las muestras se siguieron los siguientes protocolos.

2.2.1. Datos oceanográficos

Con el CTD-O se registraron los perfiles batimétricos de temperatura, salinidad y oxígeno, se seleccionaron los tracks de bajada del CTD-O para el estudio de las variables.

En el caso de la temperatura y la salinidad se construyeron perfiles verticales para cada muestreo para la caracterización de las condiciones en la columna de agua. Para la variable oxígeno disuelto también se construyeron perfiles para cada campaña y se realizaron líneas de tiempo para observar la fluctuación de la oxiclina durante el periodo de estudio. Se utilizaron los datos registrados por el CTD-O durante las campañas, ya que las muestras del muestreo con botellas Niskin no fueron confiables para todas las estaciones. Los valores de profundidad de la oxiclina se tomaron como la profundidad a la cual el valor de oxígeno disuelto fuera igual o cercano a 1 mL⁻¹.

2.2.1.1. Indicador de la variabilidad del oxígeno

Se calcularon estadísticos de posición (media, mediana) y de dispersión (desviación estándar, coeficiente de variabilidad) de los valores de oxígeno disuelto del fondo registrados en los seis (06) meses anteriores al muestreo. Es decir, para el mes de febrero de 2016 se consideró como indicador de la variabilidad los estadísticos de media, mediana, etc. de los valores de oxígeno registrados entre setiembre 2015 y febrero de 2016.

Sin embargo, no todos los perfiles registrados por el CTD-O fueron completos debido a que las condiciones de la marea no fueron adecuadas en todas las campañas y estaciones. Para reducir el error del último dato en profundidad se uniformizó la profundidad de fondo a 90 m en las estaciones C0, C1 y C2 respectivamente. Para completar los valores de fondo en las campañas en las que no se obtuvo dato se realizó una regresión lineal con los valores de oxígeno disuelto de fondo y una profundidad menor cercana al fondo. Por ejemplo, para la C2 se usaron los valores de 70 y 90 m de los perfiles completos de los años 2015 y 2016, cuya fórmula de la línea de tendencia se utilizó para calcular los datos faltantes del oxígeno disuelto de fondo (Fig. 10).

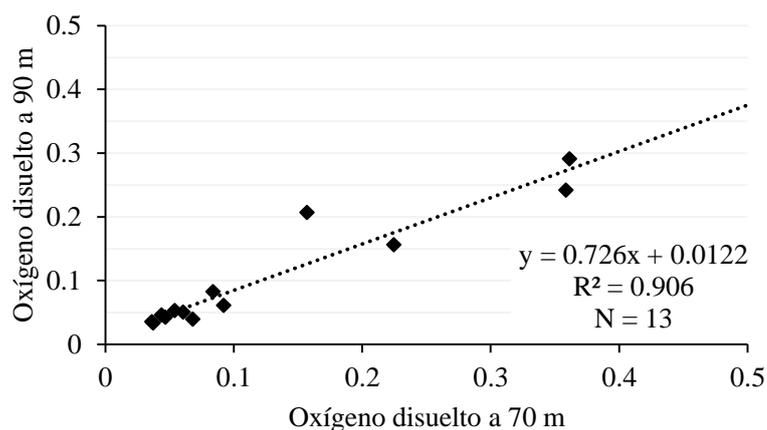


Fig. 10: Regresión lineal para calcular el valor de oxígeno disuelto de fondo para la C2 usando valores a 70 y 90 metros de profundidad.

2.2.1.2. Caracterización de la variabilidad del oxígeno

Se realizó un análisis de la variabilidad temporal del contenido de oxígeno disuelto en las series de tiempo y la influencia de la estacionalidad en la climatología anual del periodo estudiado. Para evaluar la estacionalidad se realizaron análisis de varianza (ANOVA, una vía) y su posterior análisis post-hoc Tukey para identificar y agrupar uno a uno los meses similares hasta formar cuatro periodos equivalentes a las estaciones.

En base al análisis previo sobre la frecuencia y duración de los eventos de oxigenación/hipoxia se realizó un análisis multivariado tipo Cluster con el método de agrupación de enlace completo para identificar la asociación entre las estaciones evaluadas.

Las variables seleccionadas caracterizaron la frecuencia (%meses, número de eventos), duración (promedio y coeficiente de variabilidad) y magnitud (contenido de oxígeno disuelto promedio) de los eventos de oxigenación e hipoxia.

2.2.2. Materia orgánica en el sedimento

Se utilizó la metodología de calcinación (Pacheco et al., 2011). El contenido de la Materia Orgánica Total fue calculado como el porcentaje de peso perdido, luego de la calcinación de una muestra de sedimento (10 gr. aproximadamente) a 550°C por 4 horas en un incinerador. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Geología del Instituto del Mar del Perú y en el Laboratorio de Sedimentología y Paleoambientes de la Universidad de Antofagasta en Chile.

2.2.3. Procesamiento de muestras de macrobentos:

Las muestras fueron lavadas a través de un tamiz de 500 micras para remover el preservante, se analizaron con la ayuda de estereoscopios en el laboratorio de Bentos Marinos (IMARPE). Los individuos de cada especie fueron identificados con la ayuda de claves taxonómicas de los diferentes grupos (Fauchald, 1977). Se registró el peso húmedo(WW)/seco(DW) en una balanza analítica de 0.0001 g de precisión. Posteriormente se realizaron conversiones WW a DW para los análisis estadísticos y a AFDW para comparaciones con bibliografía (Ricciardi & Bourget, 1998).

Para la evaluación de estructura de tallas se separaron los individuos de las especies: *Paraprionospio pinnata*, *Nephtys ferruginea* y *Magelona phyllisae*.

2.2.3.1. Mediciones de poliquetos para estructura de tallas.

Para la localidad de Callao se seleccionaron las especies más abundantes y persistentes durante el tiempo de estudio para poder observar los cambios en

el tiempo; estas especies fueron: *Paraprionospio pinnata*, *Nephtys ferruginea* y *Magelona phyllisae*.

Se utilizó un estereoscopio de la marca Zeiss modelo Discovery V.04 que cuenta con una cámara de modelo AxioCam ERc 5s acoplada y con el software Zen 2 Blue Edition se realizaron las mediciones en un ordenador portátil.

Se utilizó como ejemplo la metodología descrita en Lamont y Gage (2000) para poliquetos de la familia Spionidae.

Esta metodología se basa en el cálculo de la relación biométrica entre la Longitud del Prostomio (LP) y el número de setígeros como indicador de la longitud total. La Longitud del Prostomio (LP) se mide de diferente manera en las especies seleccionadas.

En *Paraprionospio pinnata* la LP es la distancia desde el extremo anterior del prostomio hasta una línea imaginaria que une el primer par de ojos.

En *Magelona phyllisae* la LP es la distancia desde el extremo anterior del prostomio hasta una línea imaginaria que une la inserción de los palpos.

En *Nephtys ferruginea* se midieron la longitud del prostomio (LP) y el ancho del primer setígero (APS) para probar relaciones biométricas.

El análisis estadístico se llevó a cabo a través de regresiones lineales para hallar el número de setígeros a partir de la medida biométrica (Anexo 7).

3. Plan de análisis

3.1. Análisis de los datos oceanográficos

Se realizó un Análisis de Componentes Principales basado en distancias Euclidianas sobre una matriz de datos estandarizada ($X_n = (X - \mu) / SD$) para identificar los factores que explican la mayor variabilidad y el asociamiento de las estaciones en diferentes grupos de hábitats. Para la exploración de los datos se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk y pruebas de homocedasticidad Levene o Fligner-Killen según la asunción de normalidad sea verdadera o falsa, respectivamente (Zar, 1996).

3.2. Análisis comunitario

Para comparar los valores de riqueza, se calculó la riqueza esperada (S') en base a la muestra más pequeña para eliminar el error por tamaño de muestra (Hurlbert, 1971),

A partir de la matriz de abundancia y biomasa se calcularon los índices de Riqueza de Margalef (d), índice de Diversidad de Shannon (H') y el Índice de equidad de Simpson; y se sometieron, junto con la densidad y la biomasa total, a un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para cada uno de los factores, y una prueba post-hoc para determinar el grupo o los grupos diferentes.

También se llevaron a cabo análisis de Escalamiento no métrico Multidimensional (nMDS por sus siglas en inglés) con las matrices normalizadas de abundancia para describir el comportamiento de la comunidad a lo largo del tiempo y a través del espacio.

Para observar la variabilidad de la composición de la comunidad entre las réplicas de cada muestreo, se utilizó la herramienta “PERMDISP” del programa Primer v. 7, con el que se evaluó la homogeneidad de la dispersión de las muestras (réplicas) dentro de los grupos (estaciones), sobre una matriz de medida de semejanza (Clarke & Gorley, 2015). Y se utilizó el análisis multivariado “PERMANOVA” para evaluar la respuesta de la estructura comunidad a los factores de “Estaciones” y “Meses”, en el diseño de estudio (Clarke & Gorley, 2015).

3.3. Análisis de estructura de tallas

Se utilizó el programa de libre acceso R project para calcular los valores estadísticos de media, desviación estándar, mediana y moda de cada una de las muestras que nos dan una idea de la distribución de los datos.

Para visualizar el cambio de esta distribución en el tiempo se utilizó un ‘dotplot’ con la herramienta “epicalc” que muestra cómo puntos todos los valores distribuidos en histogramas para cada uno de los meses. Se eligió esta herramienta ya que en casos como la especie *Nephtys ferruginea* el tamaño de la muestra ‘n’ era muy irregular y con valores menores a 5 en algunos casos.

Con las distribuciones obtenidas se realizó un análisis de Kolmogorov-Smirnov, por pares para identificar diferencias significativas entre las estaciones y los meses, usando la herramienta R, con el paquete ‘Matching’ y la función ks.boot, que permite además hipótesis alternativas de una cola (Sekhon, 2015).

3.4. Análisis de la diversidad funcional

La diversidad funcional se evaluó a través de la metodología descrita por Bremner (2006) a través de un análisis de rasgos biológicos (Biological Traits Analysis, BTA), en el cual se utiliza diferentes rasgos de las especies como indicadores de la función del sistema y posterior descripción de patrones comunitarios frente a una variabilidad espacial y temporal del ecosistema (Bremner, 2008). El análisis de los rasgos biológicos de las especies aporta nuevas perspectivas para evaluar la función del sistema (Bremner et al., 2006). Al relacionar estos rasgos con funciones ecológicas, y asociarlas a su vez con servicios ecológicos, se perfecciona nuestro entendimiento de la importancia del bentos en el ecosistema marino y para el hombre (Frid, 2011).

Los rasgos que se consideraron fueron modificados de Pacheco *et al.* (2011) sensu Bremner (2006), y las categorías se adaptaron de acuerdo al hábitat de estudio. Los rasgos y sus respectivas categorías se listan en la Tabla N°4.

Tabla 4: Lista de categorías y rasgos considerado para el análisis de diversidad funcional. Adaptado de Pacheco et al., 2011

Rasgo	Categoría
	Pequeño (0.0001-001)
Tamaño (medido como masa [gr])	Mediano-pequeño (0.02 - 0.1) Mediano-grande (0.2 - 1) Grande (>2)
Longevidad (años)	0-3 4-7 8-11 >12
Modo reproductivo	Reproducción asexual Reproducción sexual – huevos no fecundados Reproducción sexual – huevos fecundados
Dispersión de propágulo	Dispersión pelágica Dispersión bentónica
Diseño del cuerpo	Blando Blando protegido (tubo/túnica cubierta) Exoesqueleto duro Concha dura
Hábito de vida	Tubo Enterrado permanentemente Enterrado temporalmente En grietas/hoyos/debajo de piedras Epizoico/epífito Libre
Posición en el suelo	Superficie Interface Infauna: 0-5 cm Infauna: 6-10 cm Infauna: >10 cm
Potencial de exposición	Bajo (infauna o 'flat interface') Moderado ('mound interface') Alto ('erect interface')

Grado de adhesión	Ninguno Temporal
Estrategia de alimentación	Carnívoro/Omnívoro (C) Filtradores (FF) De interface (IF) Depositívoros de superficie (SDF) Depositívoros de subsuperficie (SSDF)
Método de movimiento	Ninguno Natación Arrastre/reptar/trepar Excavar Saltar
Motilidad	Móvil Sésil
Estructuración del hábitat	Ninguno Establecer sitio de asentamiento/adherencia Formación de refugio Acreción del sedimento Remoción del sedimento

La asignación de los valores a cada categoría fue de la siguiente manera: 0 – Sin expresión. Esta categoría nunca es expresada por el taxón durante su vida bentónica; 1 – Expresión en bajo nivel. La categoría se exhibe de manera no frecuente, débilmente o existe poca evidencia sobre su expresión; 2 – Expresión moderada. La categoría se exhibe moderadamente o existe evidencia en cantidad moderada de su expresión; 3 – Alto nivel de expresión. La categoría se exhibe frecuentemente, o existe amplia evidencia acerca de su expresión (Bremner, 2006).

La bibliografía consultada se presenta en el anexo N°5, intentando consolidar información acerca del nivel más bajo de la especie registrada y en su defecto, a través de la consulta a especialistas.

El análisis de BTA se llevó a cabo en las especies más representativas de cada comunidad. Para esto se utilizó la herramienta “Similarity Percentage Analysis” (SIMPER) del programa de libre acceso PRIMER v. 7, la cual selecciona las especies que aportan significativamente a la disimilaridad entre muestras basados en la data de abundancia (Clarke & Gorley, 2015). Se realizó una transformación logarítmica ($\log(x+1)$) a la data debido a la gran cantidad de ceros y a el amplio rango de las abundancias, llegando a cuatro órdenes de magnitud; según lo recomendado por Bremner (2006) para análisis comunitarios.

3.5. Análisis estadístico

Para llevar a cabo los objetivos de la investigación se llevaron a cabo correlaciones de Spearman entre las variables abióticas y bióticas, tanto de los parámetros comunitarios (abundancia, diversidad alfa, esperado de la riqueza, etc.) como de los parámetros poblacionales de la estructura de tallas. Además, para probar las diferencias en las distribuciones *per se* se utilizó el test de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov comparando de dos en dos el pool de tallas de cada estación (diferencias espaciales), y cada mes (diferencias temporales).

Se eligió el Análisis de Correspondencias para evaluar los datos de diversidad funcional. Este análisis utiliza las distancias Euclidianas de los rasgos biológicos de cada especie ponderado por su abundancia normalizada para

identificar diferencias entre las muestras; además, ayuda a visualizar las diferencias y similitudes entre la composición funcional de las muestras (Chevenet et al. 1994). La significancia de esta ordenación se evaluó usando el estadístico chi-cuadrado (Quinn y Keough, 2002).

RESULTADOS

1. Condiciones abióticas durante el estudio.

1.1. Callao

1.1.1. Condiciones oceanográficas de la columna de agua (T° y O_2)

Durante el periodo de estudio se observó una disminución constante de la temperatura superficial del mar, así como una mayor uniformidad en la columna de agua (Fig. 11, Fig. 56 en Anexo N°2). El mes de febrero fue el más cálido del periodo, con una temperatura superficial de 22.2°C , y un promedio de 18.81°C . Se observa una termoclina en los primeros diez metros durante los primeros meses del periodo (febrero-abril), a partir del mes de julio se observa una columna mezclada, con una temperatura promedio entre 15.5°C (julio) y 14.6°C (octubre). La isoterma de 15°C aparece en el mes de junio, a los 84m y se eleva rápidamente a los 30 m en el mes de agosto, y alcanza los 20 m a final del periodo.

En la estación C0 y C1, las condiciones de temperatura superficial fueron menos cálidas, manteniendo la misma tendencia a lo largo del periodo. No se visualizó la isoterma de 15°C en estas estaciones en ningún momento del periodo.

En la C2, el oxígeno disuelto presenta una alta variabilidad de los valores superficiales que oscilan entre 2.8 mL^{-1} en el mes de mayo y 6.3 mL^{-1} en el mes de marzo. El mes de febrero fue el mes más oxigenado, con un promedio de 1.34 mL^{-1} en toda la columna de agua; aquí la oxiclina (1 mL^{-1}) se encontró a 39 m y el límite superior de la ZMO (0.5 mL^{-1}) a los 48 m (Fig. 11). En los siguientes meses la oxiclina se presentó a menor profundidad,

alrededor de los 13 m y en el mes de junio se aproximó a los 5 metros de la superficie. El agotamiento del oxígeno disuelto en el mes de junio fue notable, ya que el límite superior de la ZMO se localizó a los 6 m de profundidad, mientras que en promedio se ubicó a los 21.5 m.

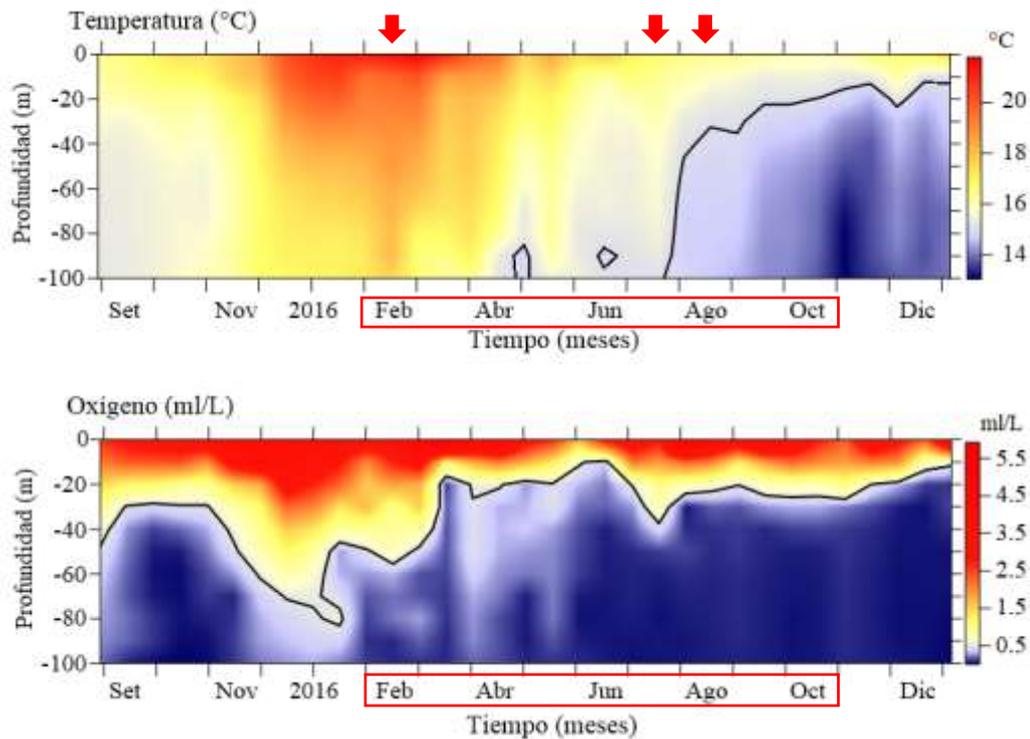


Fig. 11: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación C2 durante setiembre de 2015 a diciembre de 2016. El periodo de estudio se resalta en el cuadro rojo sobre el eje x; las flechas indican las campañas para las que se cuentan con los perfiles de la C0 y C1. (Fuente: IMARPE)

En la C0, el mes de febrero, se observaron valores mayores a 0.5mL^{-1} en toda la columna de agua, con un valor máximo de 4 mL^{-1} en la superficie y un promedio de 2.3 mL^{-1} . Durante los meses de julio y agosto los valores superficiales se mantuvieron similares (4.24 y 3.56 mL^{-1} respectivamente);

sin embargo, la oxiclina se encontró a los 10.5 m aproximadamente (ZMO, 11 y 14 m respectivamente).

1.1.2. Condiciones de fondo

La temperatura tuvo un descenso gradual en las tres estaciones como se observa en la figura N°12. El máximo se registró el mes de febrero con 18.9°C en la C0 y un mínimo de 14°C el mes de setiembre en la C2. A lo largo de todo el periodo se observó una condición más fría en la estación C2 (15.4°C), con respecto a la C0 y C1 que presentaron un promedio similar (16.2 y 16°C respectivamente).

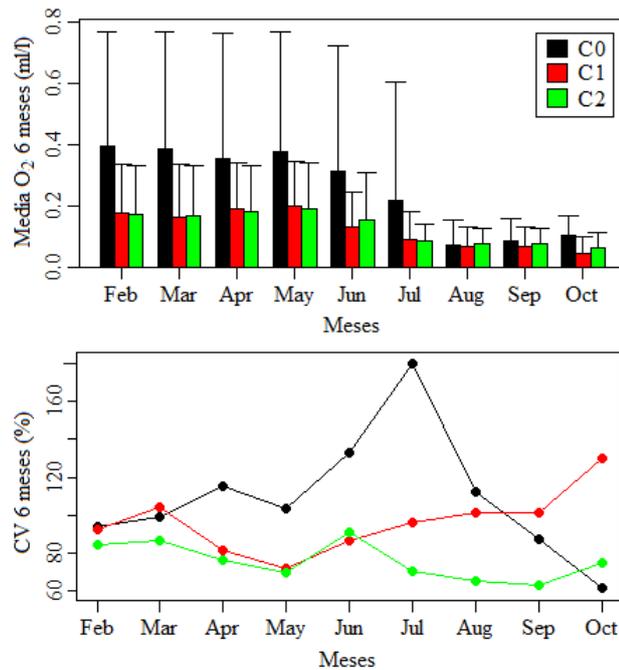


Fig. 12: Condiciones abióticas de fondo en las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio. Los valores extrapolados de las estaciones C0 y C1 se muestran en símbolos vacíos.

Para la C0, se observó una fuerte oxigenación del fondo el mes de febrero (1mL^{-1}), a diferencia del resto del periodo donde los valores oscilaron entre 0 y 0.2 mL^{-1} . En la C1 y C2 también se observó un mayor contenido de

oxígeno disuelto el mes de febrero, con un valor de 0.21 en ambas estaciones; sin embargo, no fue un valor muy alejado del promedio (0.07 y 0.08 respectivamente).

1.1.3. Variabilidad del oxígeno de fondo

Se construyó este índice de variabilidad promediando el contenido de oxígeno disuelto de los cinco meses anteriores al del muestreo. Se analizaron los promedios y desviaciones estándar para caracterizar las estaciones (Fig. 13).

En la C0, el promedio se mantiene alrededor de los 0.36 mL⁻¹ durante los primeros meses (de febrero a junio); el promedio más bajo se calculó para el mes de agosto con 0.07 mL⁻¹ y se mantuvo relativamente bajo hasta el fin del periodo (0.08 y 0.1 para setiembre y octubre). Las desviaciones estándar fueron de similar magnitud, lo que indica que durante los primeros meses (febrero a julio) las condiciones fluctuaron ampliamente, aunque con un promedio mayor al segundo periodo (agosto-octubre), donde la condición fue más cercana a la microxia y más persistente.

La estación C1 y C2 presentaron valores de promedios y desviación estándar muy similares. La C2 fue ligeramente más oxigenada que la C1 a lo largo del periodo, pero con una mayor constancia en las condiciones hipóxicas.

Al analizar el coeficiente de variabilidad se puede observar que tanto el promedio como el rango disminuye con la profundidad. En la C0, el coeficiente varía entre 61% en el mes de octubre a 180% en el mes de julio. En la C1 el rango disminuye, presentando un mínimo valor en el mes de mayo (71%) e incrementando hacia el final del periodo, alcanzando el máximo en el mes de octubre con 180%. En la C2, los valores oscilan

alrededor del promedio (75%), con un mínimo en el mes de setiembre de 63% y un máximo de 91% en el mes de junio.

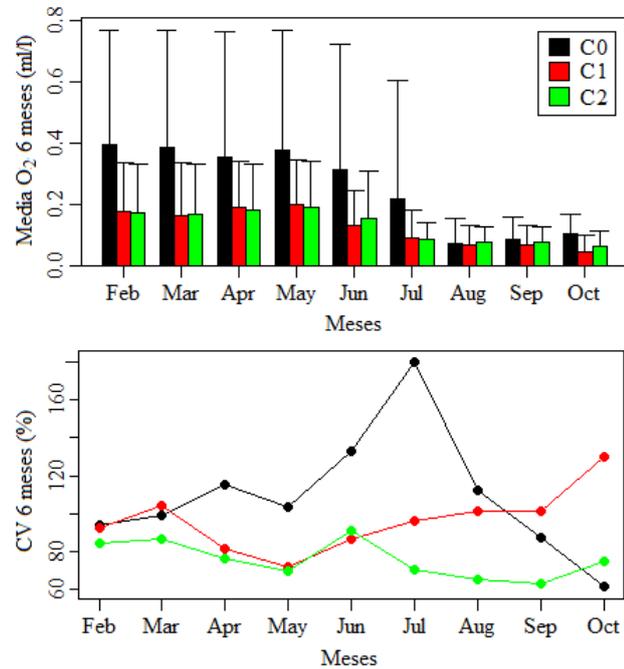


Fig. 13: Indicadores de la variabilidad del oxígeno de fondo en las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio.

1.1.4. Materia orgánica en el sedimento superficial

En el periodo de estudio se observó valores de Materia Orgánica Total (MOT) entre los 9.43% registrado en agosto en la C0 y un máximo de 15.19 en abril y mayo en la C2 (Tabla N°5).

Se encontraron diferencias significativas entre las estaciones, la estación C0 fue significativamente menor y C2 fue significativamente mayor ($p < 0.01$). Temporalmente no se encontraron diferencias significativas, ya que los valores fueron fluctuantes. En la estación C0 y C2, los mayores valores se registraron en abril y mayo, en la estación C1 fue registrado en el mes de febrero.

Tabla 5: Contenido de Materia Orgánica Total (%) en el sedimento superficial de la localidad de Callao en el periodo de estudio y los valores promedios y desviación estándar.

	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Set	Oct	$\mu \pm sd$
C0	9.96	-	11.15	11.15	-	9.62	9.43	-	-	10.26 ± 0.83
C1	13.16	-	10.74	10.74	-	11.53	-	-	-	11.54 ± 1.14
C2	13.58	-	15.19	15.19	-	15.09	12.8	-	-	14.37 ± 1.11

1.2. Mejillones

1.2.1. Condiciones oceanográficas de la columna de agua (T° y O_2)

En la localidad de Mejillones se observan temperaturas menores a Callao por influencia de la latitud. Durante el mes de febrero se aprecia una mayor temperatura superficial (20.3°C en M0, y 19.2°C en M1) que conlleva a una mayor estratificación de la columna de agua. Esta condición está acompañada de valores de oxígeno disuelto superficial relativamente altos, de 5.3 mL^{-1} en ambas estaciones; y un descenso abrupto con la profundidad, llegando a valores de 0.5 mL^{-1} en los 6.8 m y 14.5 m de profundidad en M0 y M1 respectivamente (Fig. 14 y 15).

En el mes de abril la estratificación es casi imperceptible, los valores de temperatura en la columna de agua oscilan entre 14.9 a 16.1°C en la M0 y entre $14.7 - 15.9^\circ\text{C}$ en la estación M1. Los valores de oxígeno disuelto disminuyeron notablemente a unos 2.3 y a 1.5 mL^{-1} en la M0 y M1 respectivamente; sin embargo, el consumo de oxígeno en la columna de agua no es muy rápido, el límite de la ZMO se encuentra a los 17.1 y 28.7 m (M0 y M1 respectivamente).

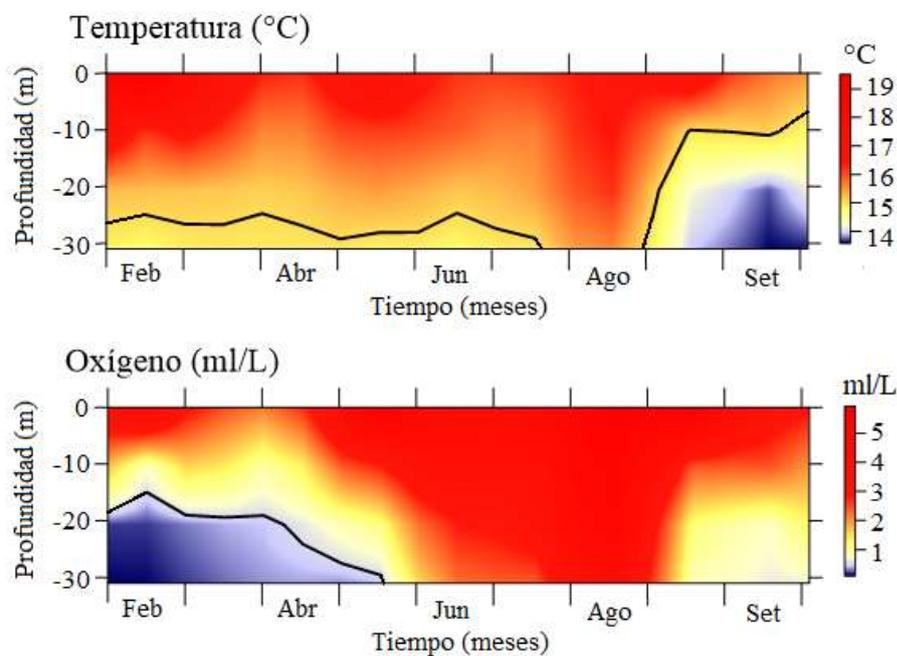


Fig. 14: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación M0 durante el periodo de estudio. En línea gruesa se resalta la isoterma de 15°C y la iso-oxígena de 0.5 mL⁻¹.

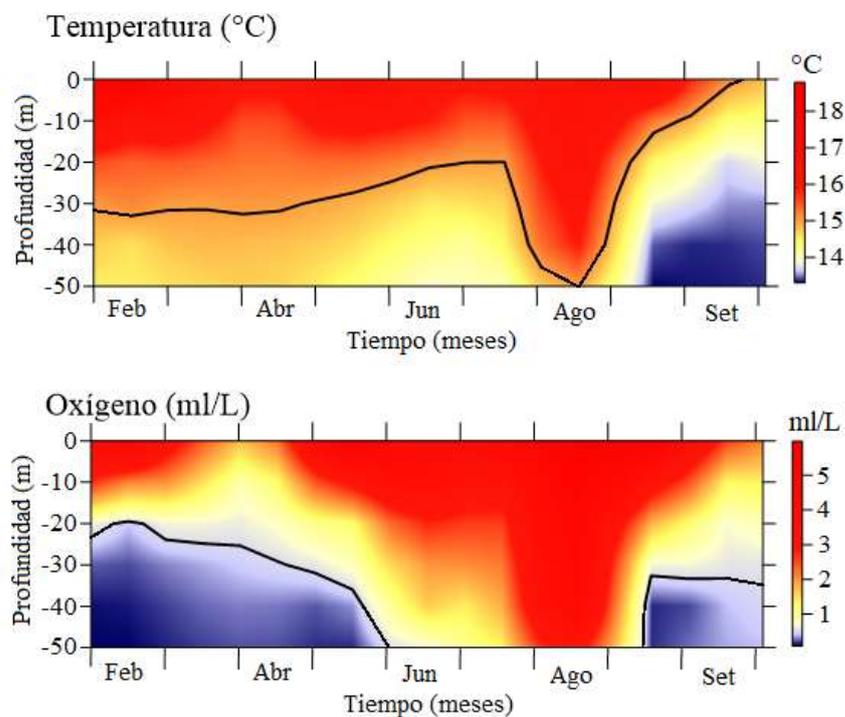


Fig. 15: Temperatura y oxígeno disuelto de la columna de agua de la estación M1 durante el periodo de estudio. En línea gruesa se resalta la isoterma de 15°C y la iso-oxígena de 0.5 mL⁻¹.

En el mes de mayo se observa un calentamiento ligero en la superficie, 17.5°C en la M0 y 17.6°C en la M1, llevando a una ligera estratificación. El oxígeno superficial registrado fue el más alto del periodo, de 6.3 mL⁻¹ en ambas estaciones. El consumo del oxígeno en la columna de agua fue gradual, la oxiclina se ubicó a los 20 y 19 m (M0 y M1) y el límite de la ZMO en los 25 y 32 m respectivamente.

En el mes de junio y julio las condiciones fueron muy similares. La temperatura superficial fue de 16.2°C en la M0 y de 16.1°C en la M1, y el promedio en la columna de agua rodeo los 15.5 y 14.9°C, respectivamente. Durante estos meses la columna de agua de la M0 se mantuvo oxigenada en su totalidad; con un promedio de 3.3 mL⁻¹ en ambos meses. La estación M1 presentó valores menores a 1mL⁻¹ a una profundidad mayor a 44 m en el mes de junio y de 49.5m en el mes de julio, manteniendo un promedio en la columna de agua de 2.6 y 2.4 mL⁻¹ respectivamente.

El mes de agosto se observa un ligero calentamiento en toda la columna de agua, los valores de temperatura oscilaron entre 15.6 y 16.5°C, con un promedio de 16.3°C. La oxigenación de la columna de agua es notable, ambas estaciones estuvieron bien oxigenada con un promedio de 5.27 y 3.34 mL⁻¹ en la M0 y M1 respectivamente (Fig. 60, Anexo N°3).

El mes de setiembre y octubre se observa una recuperación de la estratificación en los primeros 12 metros, la temperatura superficial alcanzó los 17°C en ambas estaciones. La oxiclina también se hace visible en estos meses, durante el mes de setiembre se observa el límite de la ZMO en los 31.3 m de la M1 (la M0 se encuentra completamente oxigenada). En el mes

de octubre la oxiclina se encuentra a una profundidad de 12.4 y 10.1 y el límite de la ZMO se ubica en los 15.1 y 36.2 m de la estación M0 y M1 respectivamente.

1.2.2. Condiciones de fondo

En la estación M0 se observó estabilidad en los valores de temperatura en el fondo durante los meses de febrero a julio, variando entre los 14.7°C (febrero) y 14.9°C (abril). La estación M1 la temperatura fue disminuyendo desde el mes de febrero con 14.7°C al mes de julio con 13.9°C (Fig. 16). En el mes de agosto presentó los máximos valores para la temperatura de fondo, en la M0 fue de 15.6°C y para la M1 de 15°C. En el mes de setiembre y octubre se registraron las temperaturas más bajas del periodo para ambas estaciones.

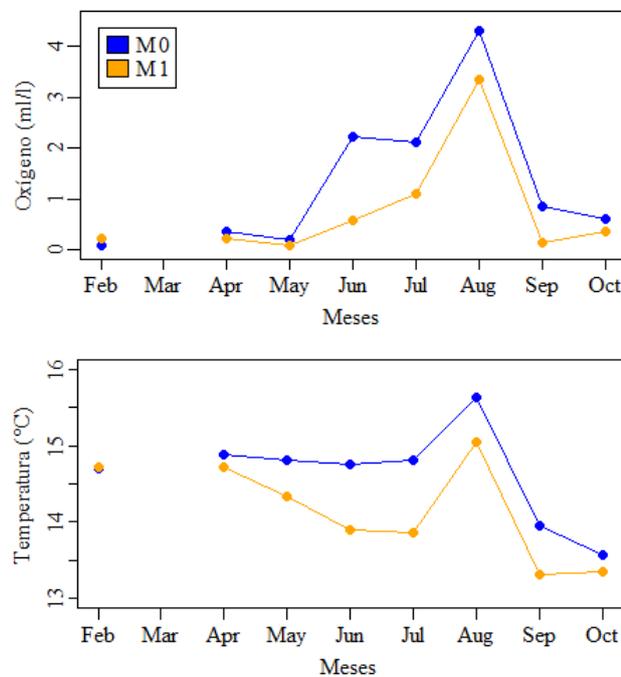


Fig. 16: Condiciones abióticas de fondo en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.

El oxígeno disuelto en el fondo de la estación M0 y M1 se mantuvieron por debajo de los 0.5 mL⁻¹ durante los meses de febrero a mayo. La estación M0 incrementó los valores rápidamente, registrando 2.21 mL⁻¹ en el mes de junio y alcanzando su máximo el mes de agosto con 4.3 mL⁻¹. Así mismo, en la M1 se observó un máximo de 3.3 mL⁻¹ en el mes de agosto. Las condiciones de hipoxia se reestablecieron los dos últimos meses en la estación M1.

1.2.3. Variabilidad del oxígeno de fondo

En la localidad de Mejillones se observó un patrón inverso a la localidad de Callao. Los promedios calculados para los primeros meses del periodo de estudio (febrero-julio) fueron los más bajos, alrededor de 0.72 mL⁻¹ en M0, 0.4 mL⁻¹ en M1; y los últimos meses con un promedio de 1.75 y 0.97 mL⁻¹ respectivamente. La alta variabilidad de los últimos tres meses en la M1 se debe principalmente a la alta oxigenación que se registró en el mes de agosto, donde los valores de oxígeno de fondo alcanzaron los 3.34 mL⁻¹, así mismo, en la M0 la variabilidad se incrementó el mes de junio donde se registró un valor de oxígeno disuelto alto de 2.21 mL⁻¹ como se describe en el apartado anterior.

Los coeficientes de variabilidad calculados para las M0 y M1 se muestran en la figura N°17. A diferencia de lo observado en Callao, la estación profunda (M1) es la que presenta el mayor promedio y el mayor rango del coeficiente de variabilidad.

Se puede observar en la M0 un coeficiente bajo durante los primeros meses del estudio (febrero y marzo) el cual va incrementando gradualmente hasta

alcanzar un máximo en el mes de junio y julio con 113 y 108% respectivamente, y luego se mantiene alrededor de los 90% hasta el final del periodo. El coeficiente promedio calculado para la M1 fue de 105% (frente a un 85% de la M0). Durante los primeros meses, se ve un incremento gradual del coeficiente hasta alcanzar un pico en el mes de mayo (85%), luego disminuye y vuelve a incrementar a partir del mes de agosto para alcanzar el máximo valor en el mes de octubre con 133%.

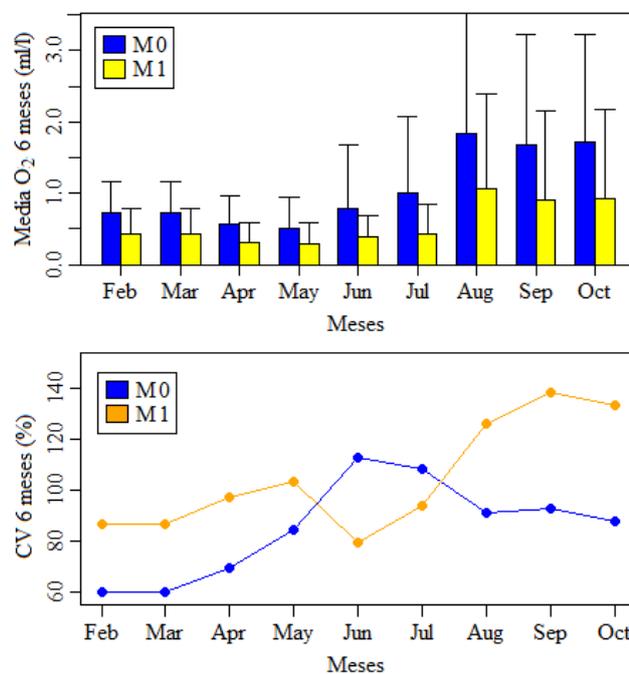


Fig. 17: Indicadores de la variabilidad del oxígeno de fondo en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.

1.2.4. Materia orgánica del sedimento superficial

En el periodo de estudio se observaron valores de Materia Orgánica Total (MOT) que variaron entre 1.03%, registrado en la estación M0 en el mes de junio, y 6.07% registrado en agosto en la M1. En general, la estación M1 fue significativamente mayor a la estación M0, por casi el doble en el

promedio (Tabla N°6). Temporalmente no se observaron diferencias significativas.

Tabla 6: Valores de Materia Orgánica Total (%) en el sedimento superficial (0-5 cm) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante el periodo de estudio, y los valores promedios y desviación estándar.

	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Set	Oct	$\mu \pm sd$
M0	2.32	-	2.53	2.87	1.03	1.96	2.27	2.13	1.75	2.11 \pm 0.55
M1	3.84	-	4.56	5.23	4.19	3.58	6.07	3.99	3.24	4.34 \pm 0.93

1.3. Estudio de la variabilidad del oxígeno disuelto

1.3.1. Estacionalidad

El análisis demostró que en ambas localidades la variabilidad del oxígeno disuelto presenta una importante señal estacional, condicionando la alternancia entre oxigenación e hipoxia.

A la profundidad de 30 metros se observa un ambiente predominantemente oxigenado; por lo menos durante $\frac{3}{4}$ partes del año el promedio en el contenido de oxígeno disuelto fue mayor a 0.5 mL^{-1} (Fig. 18).

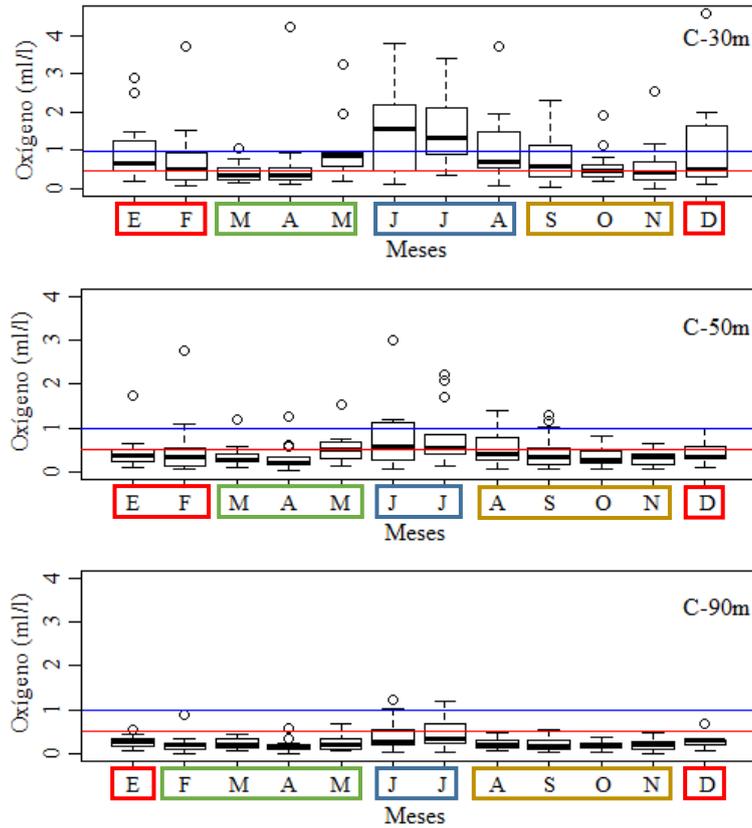
En la localidad de Callao, se observó un periodo de oxigenación ($>1 \text{ mL}^{-1}$) en los meses de junio, julio y agosto (invierno, “I”), que fue significativamente mayor a los periodos marzo-mayo (otoño, “O”) y setiembre-noviembre (primavera “P”) (ANOVA, $p < 0.5$, ver Tabla 7). La hipoxia se da en el mes de marzo durante el otoño y en primavera, los valores más bajos se registran en octubre y noviembre (0.6 mL^{-1}). El periodo correspondiente a verano que abarcó desde diciembre a febrero no fue significativamente menor, pero presentó un promedio mayor a los

periodos de primavera y otoño; que constituye un segundo pico en la climatología durante la fase cálida del año.

De forma similar en la localidad de Mejillones, el invierno (junio-julio) estuvo altamente oxigenado, pero no fue significativamente mayor al otoño (marzo-mayo) donde también se observó oxigenación. El periodo octubre-febrero (que abarcó la mayoría de la primavera y verano, “V”) fue significativamente menor a los periodos de otoño e invierno, presentando hipoxia en los meses de octubre y noviembre, con una ligera oxigenación en diciembre y enero, como parte del ciclo estacional.

A los 50 metros de profundidad se observaron condiciones predominantemente hipóxicas; donde, por lo menos, ocho meses se encuentran bajo los 0.5mL^{-1} . En la localidad de Callao se observó que la estación de invierno (junio-julio), fue significativamente mayor al resto del año (agosto-mayo), entre los cuales la condición hipóxica fue persistente.

Callao (12°S)



Mejillones (23°S)

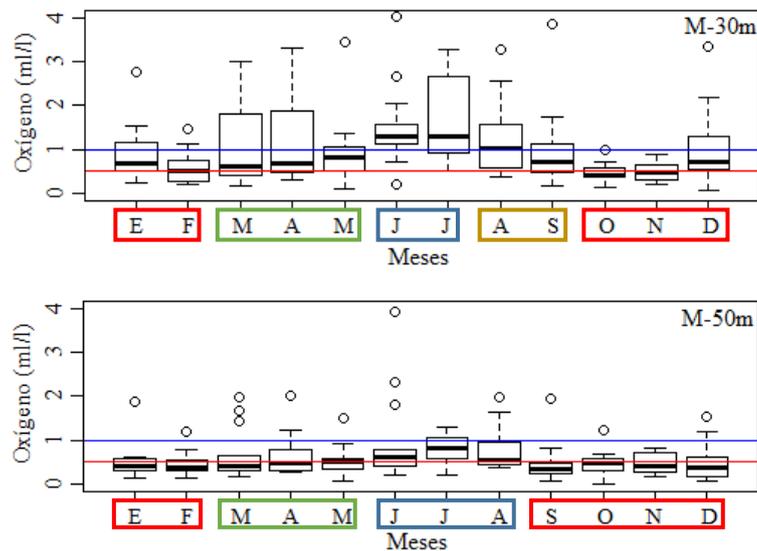


Fig. 18: Análisis de estacionalidad a diferentes profundidades de las estaciones históricas de Callao y Mejillones. Periodos identificados a partir del análisis de varianza de la serie de tiempo. Línea roja indica el valor de 0.5 mL^{-1} ; línea azul 1 mL^{-1} .

Tabla 7: Análisis de varianzas entre los periodos identificados durante el análisis de estacionalidad a diferentes profundidades de las estaciones históricas de Callao y Mejillones.

Profundidad	Localidad	GI	F-value	P-value	Grupos similares
30 m	Callao	3	6.68	0.000276***	<u>O</u> <u>P</u> <u>V</u> <u>I</u>
	Mejillones	3	8.88	1.85e-5***	<u>V</u> <u>P</u> <u>O</u> <u>I</u>
50 m	Callao	3	5.334	0.00156**	<u>O</u> <u>P</u> <u>V</u> <u>I</u>
	Mejillones	2	9.28	0.000157***	<u>PV</u> <u>O</u> <u>I</u>
90m	Callao	3	8.403	3.1e-5***	<u>P</u> <u>V</u> <u>O</u> <u>I</u>

Niveles de significancia

En grupos similares: línea discontinua $p < 0.1$. P: primavera, V: verano, O: otoño, I: invierno.

En la localidad de Mejillones la estación de invierno (junio-agosto) fue significativamente mayor a las estaciones de primavera-verano (setiembre-febrero) (ANOVA, $p < 0.05$); y mayor que la estación de otoño (marzo-mayo) (ANOVA, $p < 0.1$).

Los valores promedios de oxígeno durante el invierno no superan el umbral de oxigenación (1 mL^{-1}).

En la profundidad de 90 metros en Callao la condición de hipoxia se extiende todo el año, sólo la estación de invierno (junio-julio) presenta valores significativamente mayores al resto del año (ANOVA, $p < 0.05$).

Durante el invierno los valores de oxígeno que superan el umbral de oxigenación son excepcionales y poco frecuentes (outliers).

1.3.2. Clasificación y descripción de los hábitats en función de la variabilidad del oxígeno disuelto.

En base a la caracterización previa de frecuencia, duración y magnitud de los eventos de hipoxia/oxigenación de los hábitats evaluados se diferenciaron tres (3) clases (Fig. 19):

- Clase I: Hipoxia estacional

Es predominantemente oxigenado a lo largo del año con uno o dos periodos de hipoxia en un ciclo anual o semianual, respectivamente. En la localidad de Callao la hipoxia se da durante el otoño y la primavera (ciclo semianual); el invierno es bien oxigenado ($>1\text{mL}^{-1}$) con un pico menor en el verano. En Mejillones se observa un ciclo anual en donde la hipoxia se da en la temporada cálida, a mediados de la primavera y fines del verano.

- Clase II: Hipoxia predominante

La condición de hipoxia se da la mayor parte del año, a excepción de los meses de invierno, generalmente durante junio y julio. En la localidad de Callao la hipoxia es más intensa durante el otoño y primavera, pero no significativamente; mientras que, en la localidad de Mejillones se da en el verano.

- Clase III: Hipoxia persistente

La hipoxia es una situación constante durante todo el año, a excepción de breves periodos de oxigenación que suelen darse con mayor frecuencia durante el invierno. Esta condición se asemeja al concepto definido por Díaz y Rosenberg (1995).

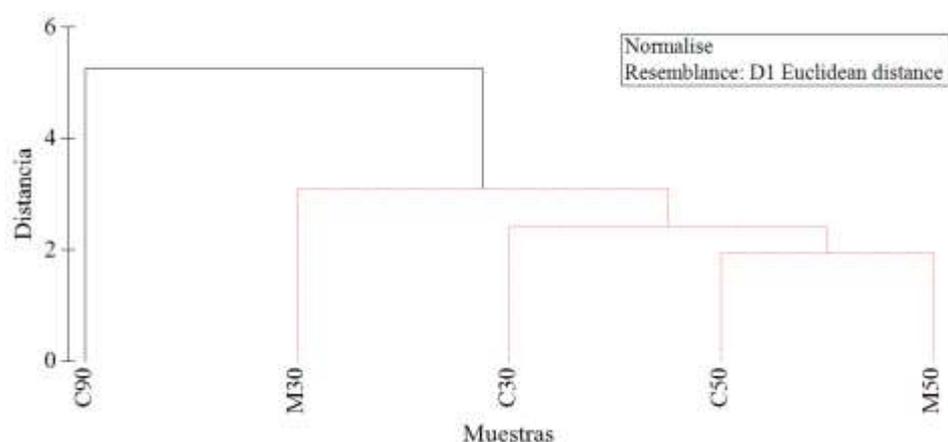


Fig. 19: Cluster por enlace completo de los hábitats evaluados para caracterizar las diferentes clases, en base a la frecuencia, duración y magnitud de los eventos de oxigenación e hipoxia.

2. Parámetros comunitarios

2.1. Callao

2.1.1. Abundancia y biomasa

Durante el periodo de estudio, los valores de abundancia variaron entre 160 ind/m², registrado en la estación C1 en el mes de setiembre, y 23 500 ind/m² en la estación C0, mes de agosto (Fig. 20).

Se observó diferencias significativas entre las estaciones (Kruskal-Wallis chi-value = 28.53, $p < 0.05$); la C0 y C2 registraron promedios similares de abundancia (9089.16 y 5276.91 ind/m²) y significativamente mayores a la estación C1, con un promedio de 1420.48 ind/m².

Temporalmente la C0 presentó valores similares durante todo el periodo (KW, $p > 0.05$); sin embargo, en el mes de agosto se registró un pico de abundancia de 23 500 ind/m².

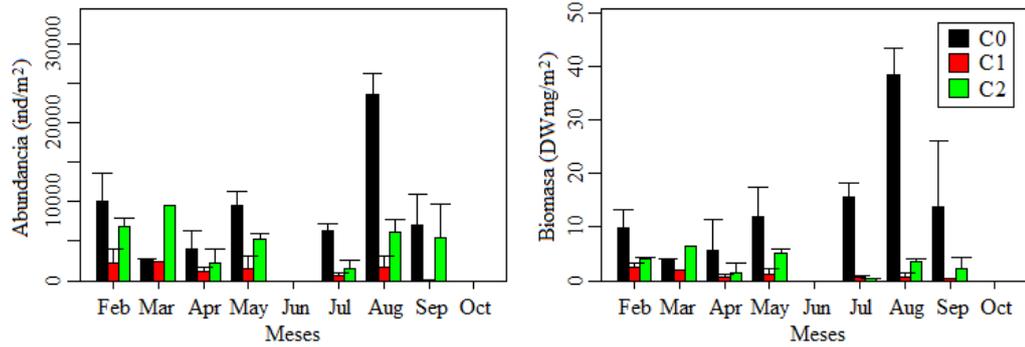


Fig. 20: Abundancia (a la izquierda) y biomasa (a la derecha) de las muestras del macrobentos en las estaciones de la localidad de Callao en el periodo de muestreo.

La C1 y C2 presentaron el máximo valor en el mes de marzo, con valores de 2360 y 9520 ind/m² respectivamente y los mínimos valores en el mes de setiembre (160 ind/m²) y abril (2285 ind/m²) sin diferencias significativas (KW, $p > 0.05$).

En cuanto a la biomasa muchas de las tendencias descritas anteriormente se mantienen (Fig. 20). Por ejemplo, existen diferencias significativas entre los promedios de las estaciones (KW, $\text{chi-value}=32.76$, $p < 0.05$), el grupo similar está conformado por las estaciones C1 y C2, con promedios de 1.18 y 3.31 mg/m²; y significativamente mayor la C0 con 14.18mg/m² (Tabla N°8).

Temporalmente no se observaron diferencias significativas en ninguna de las estaciones (KW, $p > 0.05$). En la C0 el mes de agosto registro la máxima biomasa, con respecto al resto del periodo de estudio. En la C1, el máximo se registró el mes de febrero (2.51 mg/m²) y el mínimo en el mes de julio (0.56 mg/m²). En la C2, el valor máximo fue registrado en el mes de marzo (6.37 mg/m²), y el mínimo valor en julio, al igual que la C1, con 0.32 mg/m².

Tabla 8: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de biomasa de las muestras del macrobentos frente a Callao.

Factor	G1	Valor chi	P-value	Grupos similares		
Estaciones	3	32.755	7.7 x e-8***	<u>C1</u>	<u>C2</u>	C0
Meses	6	6.42	0.378	-		
Meses x estación						
C0	6	11.987	0.062	-		
C1	6	9.865	0.13	-		
C2	6	14.312	0.026	NS		

2.1.2. Esperado de la riqueza y diversidad

Las estaciones de la localidad de Callao no mostraron diferencias significativas entre los valores esperados de la riqueza de las estaciones. La C0 mostró un valor promedio de $S'=8.18$ ($DMg=0.91$), frente a 5.96 ($DMg=0.71$) y 6.39 ($DMg=0.66$) de la C1 y C2 respectivamente.

Temporalmente en la C0, el mes de febrero presentó la mayor riqueza ($S'=9.13$, $DMg=1.45$), significativamente mayor a lo registrado en el mes de julio ($S'=4$, $DMg=0.46$) (KW, $p<0.05$). En la C1 y C2 no se encontraron diferencias significativas entre los meses de estudio (KW, $p>0.05$).

El índice de diversidad de Shannon y el índice de dominancia de Simpson mostraron diferencias significativas entre las estaciones (Kruskal-Wallis, $p<0.05$), para ambos parámetros el grupo similar estuvo conformado por las estaciones C0 ($H'=1.61$, $\lambda=0.45$) y C1 ($H'=1.6$, $\lambda=0.44$) y la C2 con un valor significativamente menor de H' (1.13) y mayor de λ (0.68) (Fig. 21; Tabla N°9 y 10). Estos parámetros representan características opuestas de la

comunidad, en general, un índice de diversidad de Shannon bajo está ligado a un índice de Simpson alto asociado a una mayor uniformidad de la comunidad, debido a la gran dominancia de las pocas especies presentes. Temporalmente la estación C0 mostró diferencias significativas (KW, $p < 0.05$).

Tabla 9: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Shannon de las muestras del macrobentos frente a Callao.

Factor	Gf	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones	2	17.498	0.0001**	C2 <u>C1</u> C0
Meses	6	3.195	0.784	-
Meses x estación				
C0	6	14.816	0.022	<u>6 2 1 7 8 3 4</u>
C1	6	4.333	0.632	-
C2	6	13.971	0.023	NS

Tabla 10: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Simpson de las muestras del macrobentos frente a Callao.

Factor	Gf	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones	2	16.414	0.0003**	<u>C1</u> C0 C2
Meses	6	4.17	0.654	-
Meses x estación				
C0	6	16.617	0.011	<u>4 3 7 8 2 1 6</u>
C1	6	6.813	0.338	-
C2	6	14.429	0.025	NS

En la C0, el mes de julio fue el menos diverso ($H'=0.45$, $\lambda=0.87$), y el mes de mayo el de mayor diversidad ($H'=1.45$, $\lambda=0.31$). La C1 y C2 muestran el patrón invertido de la estación más somera (C0), en estas estaciones el valor de diversidad más alto se registró en el mes de julio ($H'=1.82$, $\lambda=0.33$ en C1; $H'=1.48$, $\lambda=0.45$ en C2) y el menor en el mes de mayo ($H'=1.35$, $\lambda=0.53$ en C1; $H'=0.81$, $\lambda=0.77$ en C2).

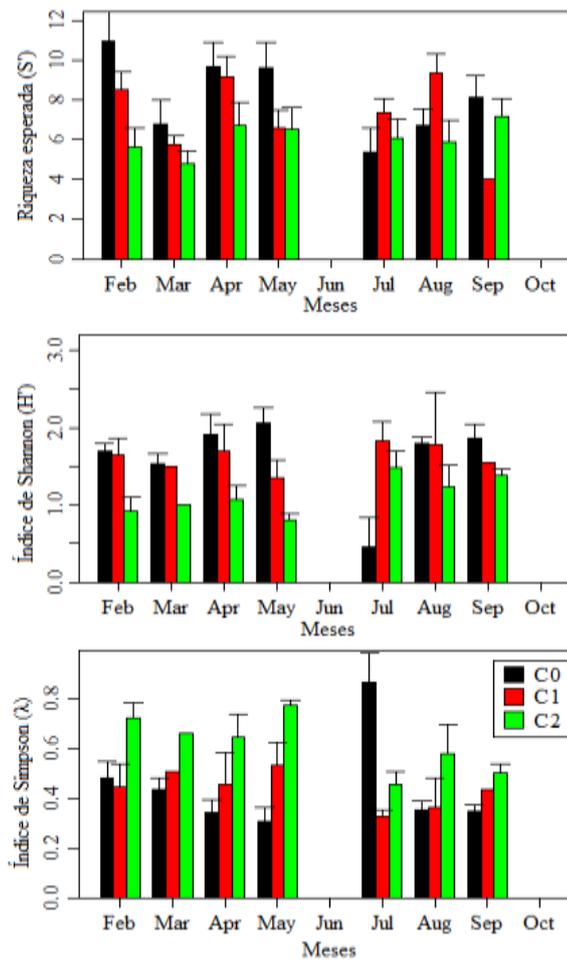


Fig. 21: Riqueza esperada (superior), índice de diversidad de Shannon (en el medio) e índice de equidad de Simpson (inferior) calculados para las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de muestreo.

2.2. Mejillones

2.2.1. Abundancia y biomasa

En la localidad de Mejillones, los valores de abundancia variaron entre 3134 ind/m², registrado en la estación M1 en el mes de abril, y 25 405 ind/m² en la estación M1, mes de setiembre (Fig. 22). Se observó diferencias significativas entre las estaciones (KW, W = 14.5, p<0.05); la M0 con un promedio menor de 7442.9 ind/m² y la M1 con 14 516.29 ind/m²) (Tabla N°11).

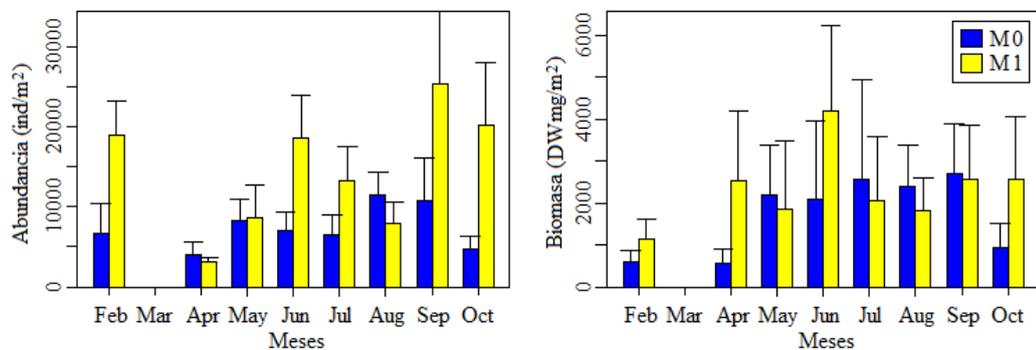


Fig. 22: Abundancia (a la izquierda) y biomasa (a la derecha) de las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de muestreo

Temporalmente la M0 presentó valores similares durante todo el periodo con excepción del mes de agosto en el que se registró la mayor abundancia de 11 487 ind/m² (KW, p < 0.05). En la M1 el máximo se registró el mes de setiembre (25 405.8 ind/m²) y el mínimo el mes de abril (3135 ind/m²).

En cuanto a la biomasa no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones (KW, chi=3.56, p>0.05), ni entre los meses de muestreo (post-hoc KW, p>0.05). En la M0 se observa un comportamiento estacional de la biomasa; durante los meses de febrero y abril se registraron las biomásas más bajas (597.6 y 569.6 mg/m² respectivamente), a partir del mes de mayo se

incrementaron y se mantuvieron variables hasta alcanzar el pico máximo el mes de setiembre con 2709.5 mg/m², después del cual disminuyó hasta los 924.7 g/m² en el mes de octubre. La estación M1 presentó una biomasa promedio de 2341.5 mg/m², con un máximo registrado el mes de junio (4198.2 mg/m²) y el menor valor el mes de febrero (1127.9 mg/m²).

Tabla 11: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de abundancia de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.

Factor	Gl	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones		14.522	0.0001***	M1 > M0
Meses	7	26.78	0.0004**	<u>3 4 7 6 9 1 5 8</u>
Meses x estación				
M0	7	18.962	0.008	<u>3 9 6 1 5 4 8 7</u>
M1	7	29.297	0.0001***	<u>3 7 4 6 5 1 9 8</u>

2.2.2. Riqueza y diversidad

Los valores de riqueza y diversidad en las estaciones de la localidad de Mejillones se muestran en la figura N°23 y fueron estadísticamente diferentes (KW, p<0.05). La estación M0 presentó mayores valores de riqueza y diversidad (S=13.21, DMg=1.09, H'=2.14) frente a la M1 (S=8.5, DMg=0.79, H'=1.85) (Ver tablas N°12, 13, 14). Para el índice de Simpson ambas estaciones obtuvieron promedios similares (M0=0.36, M1=0.37, KW, p>0.05). Temporalmente se observaron diferencias significativas en la

riqueza específica, los índices de diversidad y el Índice de Simpson (KW, $p < 0.05$).

La M0 mostró un patrón temporal similar a la biomasa con diferencias significativas entre los meses de febrero-marzo, que presentaron los menores valores ($S=7.8$ y 8 ; $DMg= 0.78$ y 0.84 ; $H'=1.22$ y 1.46) y agosto-setiembre entre los más altos ($S=13$; $DMg= 1.29$ y 1.3 ; $H'=2.25$ y 2.58) (post-hoc KW, $p < 0.1$). En la M1 se observó una amplia variabilidad temporal y los valores oscilaron entre 5 ssp ($DMg=0.5$, $H'=1.45$) en el mes de abril y 12 ssp ($DMg=1.09$, $H'=1.85$) en el mes de setiembre.

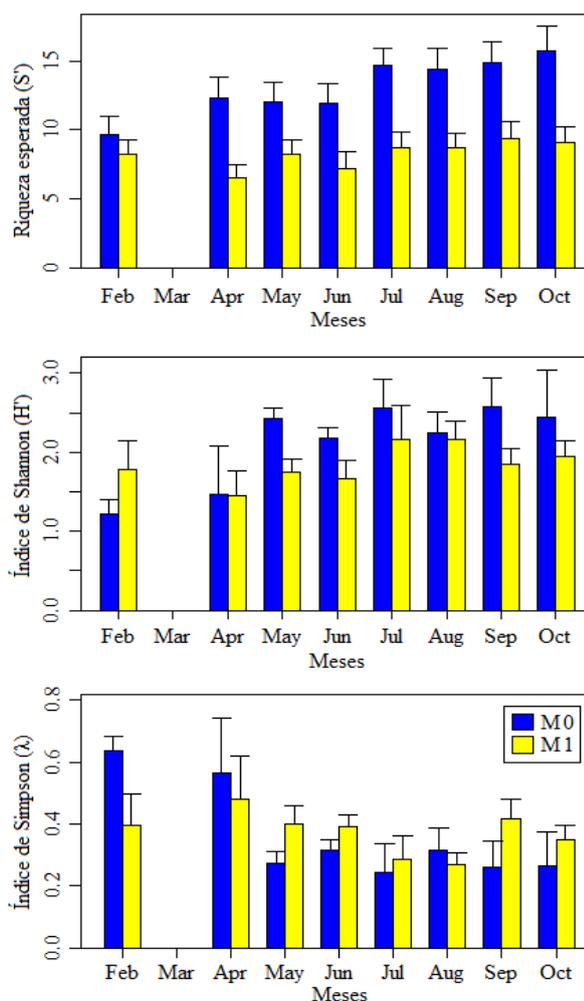


Fig. 23: Riqueza (superior), índice de diversidad de Shannon (medio) e índice de equidad de Simpson (inferior) calculados para las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de muestreo.

Tabla 12: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de riqueza esperada (S') de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones

Factor	Gf	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones		10.6	0.001*	M0 > M1
Meses	7	3.84	0.8	-

Tabla 13: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Margalef (DMg) de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.

Factor	Gf	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones	2	17.24	3.29 x e-5	M0 > M1
Meses	7	19.527	0.007**	<u>3 5 1 4 6 9 7 8</u>
Meses x estación				
M0	7	12.828	0.076	-
M1	7	21.942	0.003**	<u>3 5 4 6 7 1 9 8</u>

Tabla 14: Resultados del análisis de varianzas no paramétrico Kruskal-Wallis y prueba post-hoc para los valores de índice de Shannon (H') de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.

Factor	Gf	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones		9.72	0.002	M0 > M1
Meses	7	30.47	7.8 x e-5	<u>3 1 5 4 7 8 9 6</u>
Meses x estación				
M0	7	21.749	0.003**	<u>1 3 5 7 4 9 6 8</u>
M1	7	17.74	0.013*	NS

El índice de dominancia de Simpson mostró diferencias significativas entre los meses en ambas estaciones (Ver tabla N°15, ANOVA, $p < 0.05$). En la M0 se formaron dos periodos bien definidos, mayo-octubre con valores menores de uniformidad ($\lambda = 0.28 \pm 0.03$) y febrero-abril con valores más altos (0.64 y 0.56 respectivamente). En la M1 se observaron diferencias entre los meses de julio-agosto (0.24 y 0.32 respectivamente) y abril ($\lambda = 0.48$).

Tabla 15: Resultados del análisis de varianzas ANOVA y prueba post-hoc de Tukey para los valores de índice de Simpson (λ) de las muestras del macrobentos en la localidad de Mejillones.

Factor	G1	Valores	P-value	Grupos similares
Estaciones		2.707	0.1	M0 = M1
Meses	7	30.27	8.5 x e-5	<u>6 7 9 4 8 5 1 3</u>
Meses x estación				
M0	7	20.702	0.004**	NS
M1	7	18.407	0.01*	NS

3. Estructura comunitaria

Durante el periodo de estudio se registraron un total de 159 especies pertenecientes a los grupos Gastrópoda, Bivalva, Malacostraca, Hexanauplia, Polychaeta, Anthozoa, Ophiuroidea, Phoronida y Nemertea. Siendo los grupos más representativos Polychaeta (30 especies), Malacostraca (23 spp.), Gastrópoda (7 spp.) y Bivalva (6 spp.).

3.1. Callao

3.1.1. Composición de especies

En la localidad de Callao se identificaron un total de 34 especies, el grupo Polychaeta (con 17 spp.) representó el 75.98% de la abundancia total, seguido de Bivalvia (1 spp.) con un 14.77%, Malacostraca (6 spp.) con 8.22% y otros grupos (Anthozoa, Gastrópoda, Hexanauplia, Phoronida, Nemertea) con el restante 1.03% de la abundancia total.

Durante el mes de febrero, en la C0 el orden de poliquetos Spionida (Familia Spionidae, Magelonidae) contribuyó a la abundancia total en un 65.05% (Fig. 24), seguido del orden Venerida de la clase Bivalvia (*Agriopoma catharium*) con un 19.17%; los poliquetos de la infraclase Scolecida (*Leitoscoloplos chilensis*) con un 5.86%; los crustáceos del orden Amphipoda (Ampeliscidae, Gammaridae) con un 4.13% y en menor proporción los poliquetos del orden Phyllodacida (Familia Pilargidae, Nephtyidae) con un 3.2%. En la C1, el orden Spionida alcanzó un porcentaje de 59.94%, mientras que el orden Amphipoda incrementó su porcentaje al 10.69% de la abundancia total. En la C2 el orden Spionida constituye el 91.84% de la abundancia, específicamente la especie *Paraprionospio pinnata* (84.56%) y *Magelona phyllisae* (7.28%) fueron las más abundantes.

En el mes de marzo, se observó una proporción similar al mes anterior entre los grupos más abundantes. En la C0 el orden Spionida alcanzó el 59.29% de la abundancia total, seguido del orden Venerida (*A. catharium*) que incrementó a un porcentaje de 29.29%; la infraclase Scolecida (*L. chilensis*)

con un 8.93%; y el orden Phyllodacida (Familia Pilargidae, Nephtyidae) con un 1.43%. En la estación C1, el orden Spionida alcanzó un porcentaje de 69.49%, seguido de los grupos Scolecida (10.17%), Amphipoda y Veneridae (8.47% cada uno), y el orden Phyllodocida (2.54%). En la C2 el orden Spionida contribuye al 92.44% de la abundancia, siendo las especies más abundantes *P. pinnata* (80.46%) y *Magelona phyllisae* (11.97%).

Durante el mes de abril, en la estación C0 el orden Spionida representó el 49.72%, seguido del molusco *Agriopoma catharium* (Orden Venerida) con un 30.03%, la infraclase Scolecida, específicamente el poliqueto *Leitoscoloplos chilensis*, con un porcentaje de 13.69%; seguido de Phyllodocida (4.9%) y Amphipoda (2.76%). En la C1 el Orden Spionida representó el 62.17% de la abundancia total, seguido de Amphipoda (*Ampelisca araucana*, 14.35%), Venerida (*A. catharium*, 14.35%), Phyllodocida (3.91%) y la infraclase Scolecida (*L. chilensis*, 3.91%). En la estación C2, el orden Spionida (*P. pinnata*, *M. phyllisae* y *Spionidae sp.1*) aportó el 89.93% de la abundancia total, seguido de un 5.03% del orden Amphipoda (*A. araucana*) y un 3.94% del orden Phyllodocida (Fam. Pilargidae, Fam. Nephtyidae).

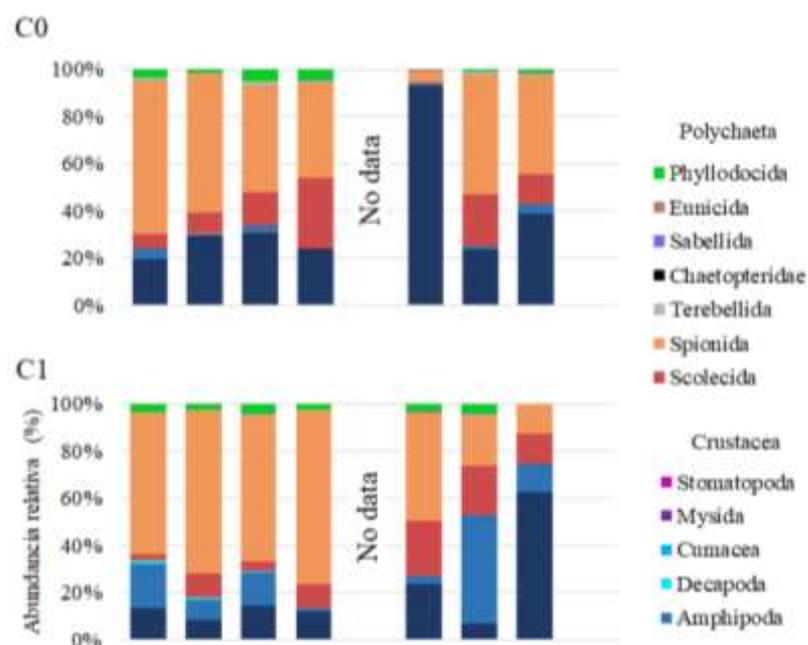


Fig. 24: Abundancia relativa de las especies a nivel de Orden de los principales grupos taxonómicos en las estaciones C0 (arriba), C1 (medio) y C2 (abajo) durante los meses de estudio.

En el mes de mayo, la estación C0 presenta una proporción similar de los grupos Spionida (38.92%), Scolecida (*L. chilensis*, 28.3%) y Venerida (*A. catharium*, 23%), y en menor proporción el orden Phyllodacida (4.21%). En C1 el orden Spionida (*P. pinnata*, 1180 ind/m²) aportó el 73.14% de la abundancia total, seguido de Venerida (*A. catharium*) y Scolecida (*L. chilensis*) con 11.57% y 10.33% respectivamente. En la estación C2 el grupo de mayor abundancia continúa siendo el grupo Spionida (90.99%), seguido de Amphipoda (*A. araucana*, 4.9%) y Phyllodecida (*Nephtys ferruginea*, 3.68%).

En el mes de julio observamos un cambio importante en el taxa dominante, el 92.51% de la abundancia total pertenece al orden Venerida, específicamente a *A. catharium*, y los espionidos representan sólo el 4.4%. En la estación C1, el grupo Spionida representa el 45.79%, seguido de Venerida y Scolecida con 23.36% cada uno. En la C2 la proporción del

grupo Spionida disminuyó a un 72.65%, incrementando la abundancia del orden Amphipoda (*A. araucana*) con 23.32%, y finalmente un 3.14% del orden Phyllodecida.

En el mes de agosto, en la estación C0, se re establecen las proporciones de las primeras campañas, el grupo Spionida con un 50.77%, Venerida (23.98%) y Scolecida (22%). En la estación C1 el grupo Amphipoda (*A. araucana*) alcanza su mayor abundancia relativa de todo el periodo con un porcentaje del 45.49%, seguido de Spionida y Scolecida con 21.18% y 20.78% respectivamente. En la C2 las proporciones también se restablecen, el orden Spionida representa el 87.94% de la abundancia total, seguido del orden Amphipoda (7.89%) y el orden Phyllodocida (3.18%).

Durante el mes de septiembre en la C0, existe una proporción similar entre los grupos Spionida (*P. pinnata*, *M.phyllisae*) y Venerida (*Agriopoma catharium*) de 41.23% y 37.83% respectivamente, seguido de Scolecida (*L. chilensis*, 11.98%) y Amphipoda (*Ampelisca araucana*, 4.15%). En la C1, dominó el bivalvo *Agriopoma catharium* con 62.5%, seguido de *Ampelisca araucana*, *L. chilensis* y *P. pinnata* con 12.5% cada una. En la C2, el orden Spionida representa el 86.8%, seguido del orden Phyllodocida (3.5%) y Amphipoda (3.3%).

3.1.2. Análisis comunitario

En la localidad de Callao se puede observar un notorio agrupamiento de las muestras de la estación C2 a la izquierda de la nube; mientras que las muestras pertenecientes a las estaciones C0 y C1 se dispersan y sobrelapan en algunos casos (Fig. 25).

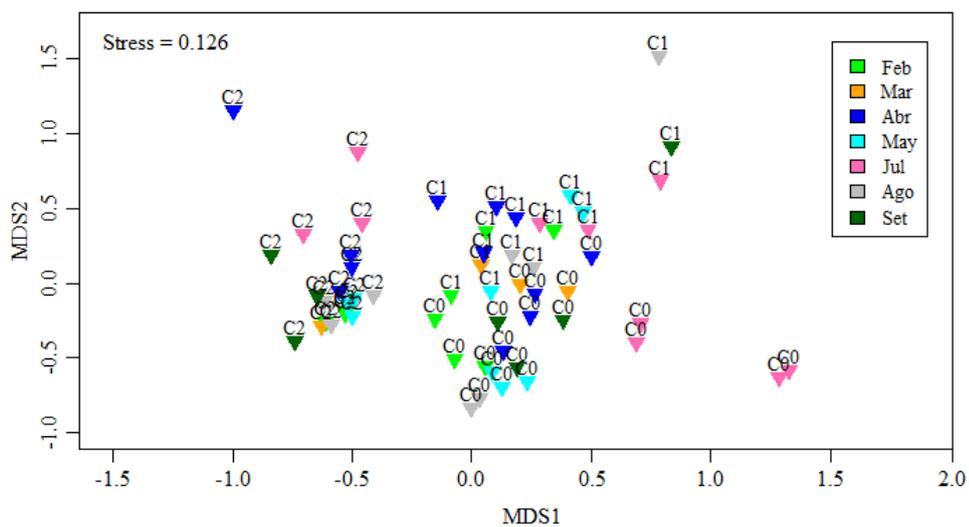


Fig. 25: Análisis de nMDS basado en la abundancia de las especies de las estaciones de la localidad de Callao durante el periodo de estudio.

En la estación C0, las muestras del mes de julio son disimilares al resto, se encuentran agrupadas hacia la derecha de la dispersión, mientras que las muestras de febrero-mayo-agosto y marzo-abril-setiembre se agrupan indistintamente, sin observarse patrones estacionales ni cíclicos. Algunas de las réplicas de los meses de febrero, abril y mayo son más similares a las muestras de la estación C1, de los meses de mayo, agosto y julio.

En la C1 la composición de especies a través de los meses es muy variable, las muestras se ven distribuidas ampliamente formando diferentes grupos sin patrones temporales. Especialmente el mes de agosto presentó una gran disimilaridad entre las réplicas.

En la estación C2 se observó una gran similaridad en la composición comunitaria a lo largo del periodo de estudio (>40%, aproximadamente), exceptuando una muestra del mes de julio y abril, que presentaron mayor similaridad con una muestra de abril de la estación C1. Sin embargo, la alta

similaridad nos indica una gran estabilidad de la comunidad a través del tiempo.

3.1.3. Variabilidad de la composición de especies

El análisis PERMDISP realizado revela una variabilidad intra-grupo no significativa ($p > 0.05$) en todas las estaciones (Tabla N°16). Sin embargo, se puede observar que la estación C0 fue la que mostró una mayor dispersión de las muestras, que se deduce de la distancia promedio de las muestras al centro de cada grupo, pero sin diferencias significativas entre estaciones.

Tabla 16: Análisis de PERMDISP en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.

Grupo	Promedio	Desv. Est.	F	p-value
C0	29.437	2.149	0.739	0.567
C1	28.797	3.038		
C2	25.141	2.994		

Con un análisis de PERMANOVA se puede observar que las estaciones y los meses son factores significativos ($p < 0.01$) que explican la distribución de las muestras en el espacio multidimensional (Fig. 25), siendo las estaciones la fuente que contribuyó a la mayor variación (Tabla N°17).

Tabla 17: Análisis de PERMANOVA en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.

Factor	Gl	Pseudo-F	p-value	Estimado de variación
Estaciones	2	29.96	0.001	1059.5
Meses	6	4.24	0.001	246.55

Es * Mes	12	2.13	0.002	250.78
-----------------	----	------	-------	--------

3.1.4. Estructura poblacional de las especies dominantes

A. Nephtys ferruginea

Durante el periodo de estudio se realizó la medición del ancho del primer setígero (APS) de cada individuo de la especie *N. ferruginea*. A partir de ella se calculó el número de setígeros como proxi de longitud total del individuo de un análisis previo en individuos completos ($R^2 = 0.48$, Anexo 7).

A pesar de ser una de las especies más abundantes y persistentes dentro de la comunidad, no se obtuvo un número de individuos constante o similar a lo largo del estudio, por lo que el análisis de esta especie será solamente descriptivo.

En la estación C0, durante los primeros meses se observó una disminución de la talla promedio, desde un valor de 54.12 setígeros (stg.) en el mes de febrero a 46.17 stg en mayo (Fig. N°26). En el mes de setiembre, se observó un promedio de 47.75 stg. similar al mes de mayo. En la C1 también se observó la misma tendencia en los primeros meses, los valores oscilaron entre 56 stg en febrero y gradualmente disminuyó a 47 stg en el mes de mayo; el mes de julio se observó un individuo de 47 stg y el siguiente mes se alcanzó el promedio más alto de 60 stg. En la C2, los valores oscilaron ampliamente entre 52.1 stg en el mes de febrero y 45.56 en el mes de marzo.

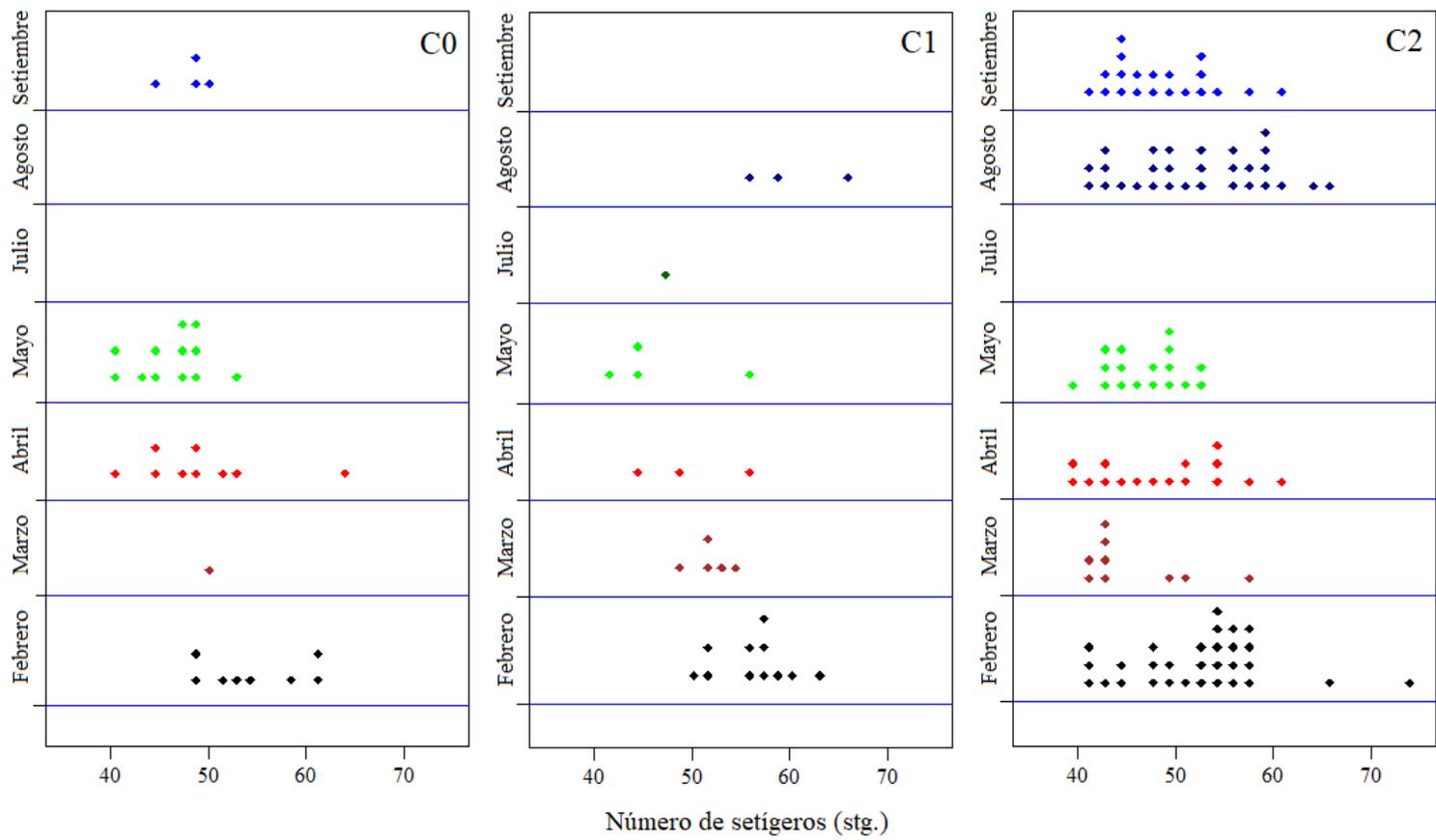


Fig. 26: Estructura de tallas de los individuos de *Nephtys ferruginea* en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo.

B. *Magelona phyllisae*

Para *M. phyllisae* se realizó la medición de la longitud del prostomio (LP) de cada individuo; sin embargo, no se logró establecer una relación biométrica con el número de setígeros debido a que no se encontraron suficiente número de individuos completos ($R^2 = 0.1$, Anexo 7). Por ello se consideró la medida de LP como proxy de longitud total para continuar con el análisis.

El número de individuos fue variable y bajo durante el periodo en las estaciones C0 y C1, por lo que el análisis se realizará solamente descriptivo para ellas.

Durante los primeros meses, en la C0, se observó una alta variabilidad de los valores promedios; en el mes de febrero se observó el promedio más alto con 0.22 mm de LP, disminuyendo en el mes de marzo a 0.19 mm. En el mes de agosto se observa una cohorte alrededor de los 0.21 mm de LP, que se desplaza a los 0.23 mm en el mes de setiembre, junto con una gran mortalidad de individuos (Fig. N°27).

En la C1, el número de individuos es muy bajo, el promedio que se registró el mes de setiembre fue de 0.22 mm de LP, con una moda de 0.24 mm.

En la C2, se observó un promedio variable, y una moda relativamente constante alrededor de los 0.20 mm de LP. Esto podría significar un constante crecimiento de los juveniles a tallas adultas con un incremento en la abundancia hacia el final del periodo; en el mes de julio sólo se registraron 4 individuos.

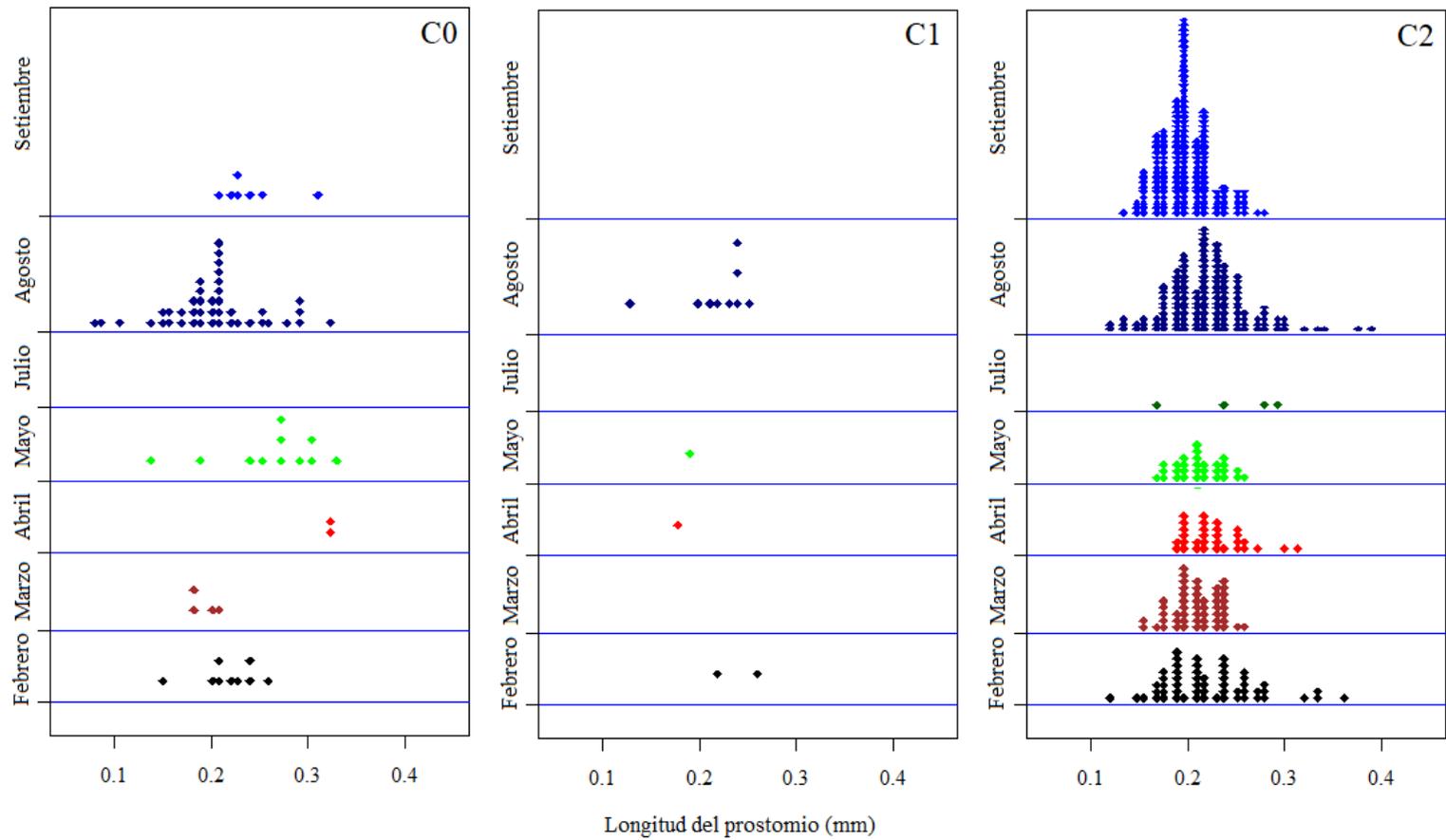


Fig. 27: Estructura de tallas de los individuos de *Magelona phyllisae* en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo.

C. *Paraprionospio pinnata*

Para la especie *P. pinnata* se realizó la medición de la longitud del prostomio (LP) y se estableció el número de setígeros como proxy de longitud total del individuo después de un análisis previo en individuos completos ($R^2 = 0.51$, Anexo 7).

A través del tiempo se observaron desplazamientos de los parámetros de posición cada dos meses. Se puede observar el primer bimestre (febrero-marzo) una moda de 39stg. ($X = 40.8$ stg) que se desplaza a 41 stg ($X = 46.6$ tg); el segundo bimestre (abril-mayo) la moda de 42 stg. ($X = 42.5$ stg) se desplazó a 47 stg ($X = 46.1$ tg); y en el último bimestre (agosto-setiembre) la moda de 38 stg. ($X = 42.5$ stg) se desplazó a 47 stg ($X = 47.3$ stg). No se identificaron cohortes que perduraran durante todo el periodo de estudio, ya que el mes de julio no se registraron individuos de esta especie; sin embargo, se pudo observar una rápida recuperación de la población, la cual podría deberse a una reclutación exitosa (por la presencia de clases de talla pequeña) como por un retorno de individuos de mayor talla después de la perturbación (clases mayores a 50 stg).

En la C1 se observa un comportamiento diferente de la población, la moda se mantiene en 38 stg durante los primeros meses, con una media de 39 stg (febrero y marzo) y 40.5 stg. (abril). Este comportamiento podría deberse a un crecimiento constante de los juveniles después de una mortandad de los individuos adultos de mayores tallas. En el mes de abril se observa una segunda moda alrededor de los 43 stg. que podría ser una cohorte anterior. En el mes de mayo el promedio incrementa a 45 stg., y la moda rodea los 44 stg,

con una abundancia mayor en las tallas menores de la moda. El mes de julio se observa una reducción en el número de individuos con una moda en los 43 stg y una media de 42.6 stg. En el mes de agosto, se observa nuevamente una mayor frecuencia de tallas menores ($X = 37.4$ stg, moda = 36), que pueden indicar un crecimiento de juveniles después de un evento de mortandad de las tallas adultas (Fig. N°28).

En la C2 se observaron en general mayores tallas a lo largo del periodo de estudio. Durante los primeros dos meses la distribución de las tallas fue muy similar, la moda se desplazó de 45 stg ($X = 46.5$ stg) en el mes de febrero a 48 ($X = 47.7$ stg) en marzo. El mes de abril las clases de tallas menores presentan las mayores frecuencias, con modas alrededor de los 38 y 40 stg ($X = 42.2$). Para el mes de mayo las frecuencias se desplazan a las tallas mayores, con una moda de 57 stg ($X = 53$ stg). En el mes de julio una nueva cohorte se encuentra en los 38 stg (43.7 stg), la cual se encontraría alrededor de los 45 stg en el mes de agosto; sin embargo, la moda en este mes es de 36 stg, que podría indicar una nueva cohorte. El mes de setiembre se observa una primera moda en los 51 stg, y una segunda moda en los 42 stg, que podrían pertenecer a las cohortes mencionadas el mes anterior.

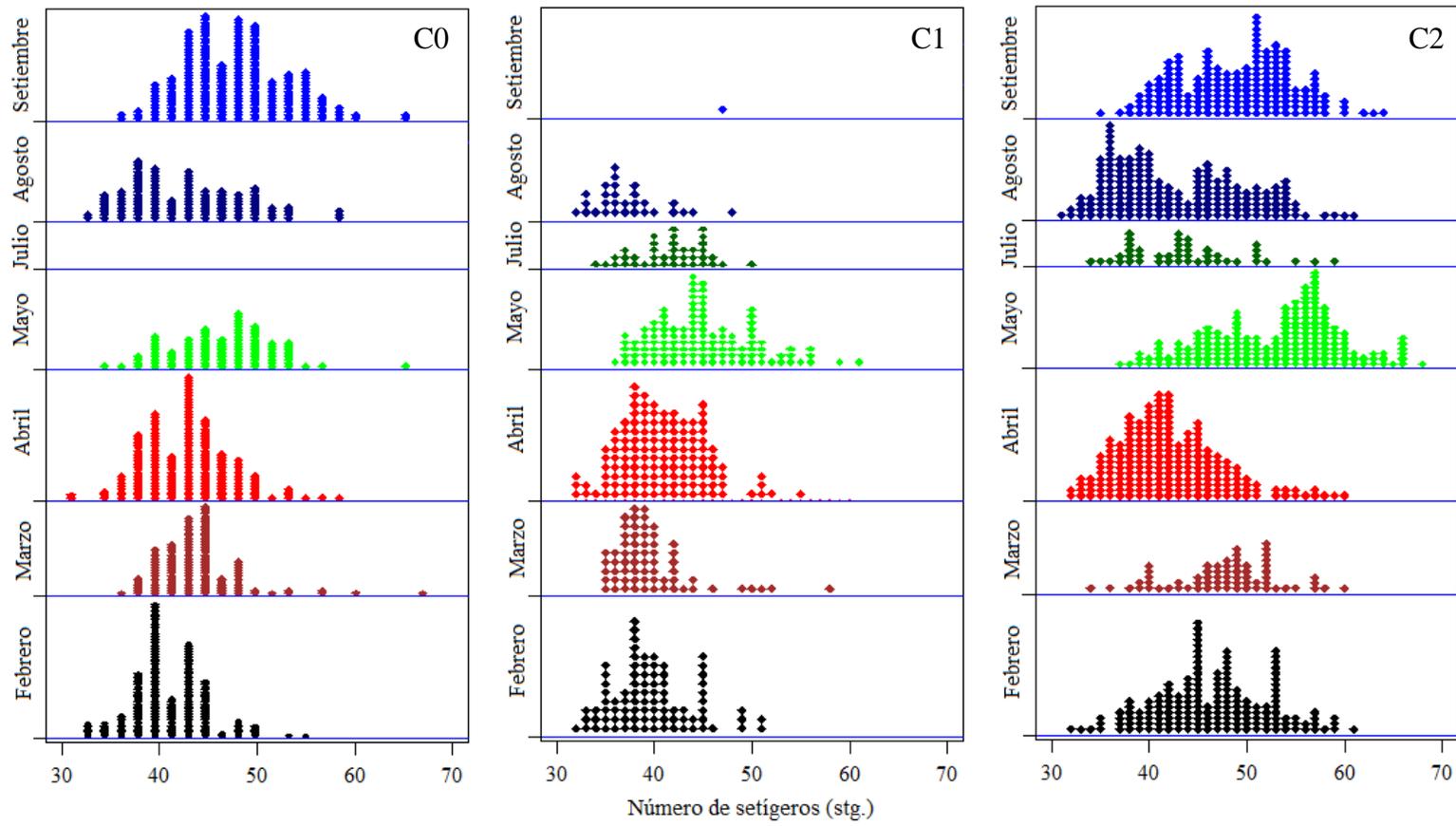


Fig. 28: Estructura de tallas de los individuos de *Paraprionospio pinnata* en las estaciones C0 (izquierda), C1 (medio) y C2 (derecha) durante los meses de muestreo

Para el análisis de Kolmogorov-Smirnov se identificaron dos periodos, de febrero a mayo y julio a setiembre, debido a los cambios en el índice costero El Niño y la abundancia de la especie misma; la cual presentó una alta mortandad en el mes de julio.

En la estación C0, el primer periodo presentó una estructura de tallas menores al segundo periodo ($D^+=0.26$, $p=1.2e-13$); en la estación C1 no hubo diferencias significativas ($D=0.1504$, $p>0.05$); mientras que en la estación C2, el segundo periodo mostró ligeramente una estructura mayor al primer periodo ($D^- = 0.099$, $p=0.01$).

Al comparar las tres estaciones se observaron las siguientes diferencias (Fig. 29).

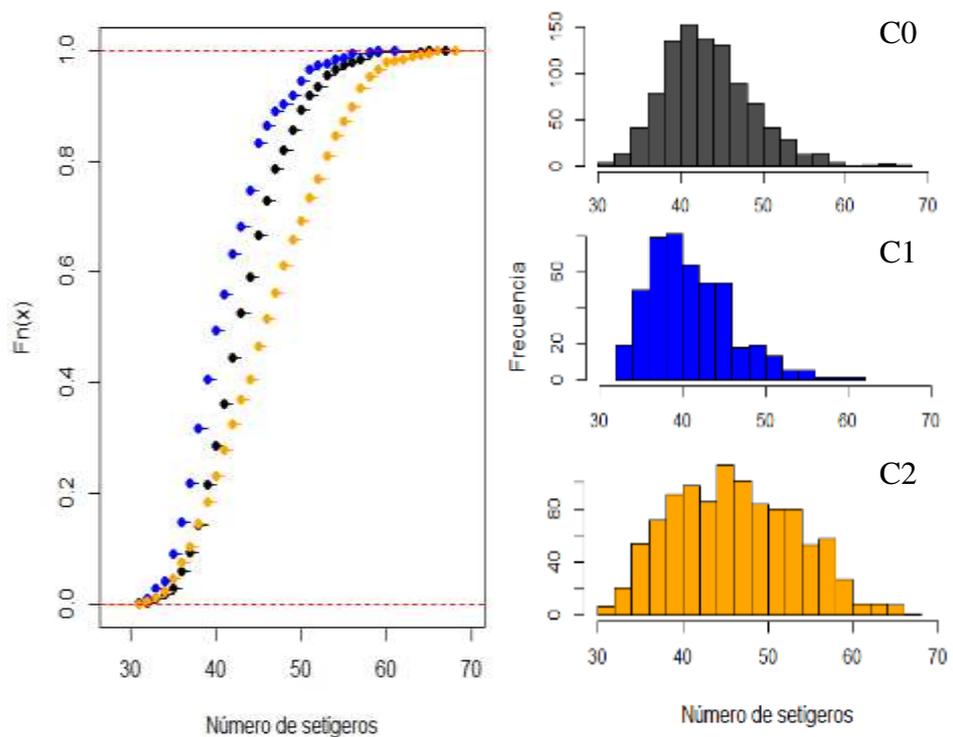


Fig. 29: Gráfico de frecuencias acumuladas (izquierda), de la estructura de tallas de *Paraprionospio pinntata*, en las estaciones C0, C1, C2 (a la derecha arriba, en medio, abajo respectivamente)

La población tuvo menores tallas en la estación C1; como se observa en la figura N° 29, la curva de frecuencias acumuladas se encuentra por encima de las siguientes estaciones (ver estadísticos en la Tabla N°18), lo que significa una población muy joven. En la estación C0, los individuos alcanzaron mayores tallas que la C1, pero menores que la C2; la moda aún se encuentra a la izquierda de la distribución. En la estación C2 la distribución de tallas es centrada; con tallas medianas abundantes.

Tabla 18: Valores del estadístico D, y valores de p de las comparaciones Kolmogorov-Smirnov entre estaciones.

Hipótesis alterna	Estadístico D	p-value
C0 < C1	0.207	<0.01
C0 > C2	0.223	<0.01
C1 > C2	0.366	<0.01

3.2. Mejillones

3.2.1. Composición de especies

En la localidad de Mejillones se registraron 54 especies en total, una riqueza específica significativamente mayor a la localidad de Callao (prueba de Mann-Whitney, p-value < 0.05). A pesar de esta diferencia en la riqueza, el grupo Polychaeta (24 spp.) fue el grupo que representó la mayor abundancia con un 89.20%, seguido del grupo Bivalvia (4 spp.) con 4.58%, Anthozoa (1spp.) con 2.35%, Malacostraca (8 spp.) con un 2.14%, y Gastropoda (4 spp.) con 1.72%.

Durante el mes de febrero, en la M0 está representada por el orden Spionida (Familia Spionidae, Fam. Magelonidae) en un 88.52 % de la abundancia total,

seguido del orden Terebellida (3.93%), Phyllodocida (2.99%), y las infraclases Scolocida (*L. chilensis*, 1.89%) y Euheterodonta (molusco *Pandora cornuta*, 1.41%). En la estación M1, el orden Spionida alcanzó un porcentaje de 88.77% de la abundancia total, específicamente las especies *Magelona phyllisae* con 9604.76 ind/m² (50.5%) y *Paraprionospio pinnata* con 6448.76 ind/m² (33.9%); seguidas por el bivalvo *Nuculana cuneata* (Fam. Nuculanidae) con 4.65%, y el anfípodo *Ampelisca araucana* (Fam. Ampeliscid M0

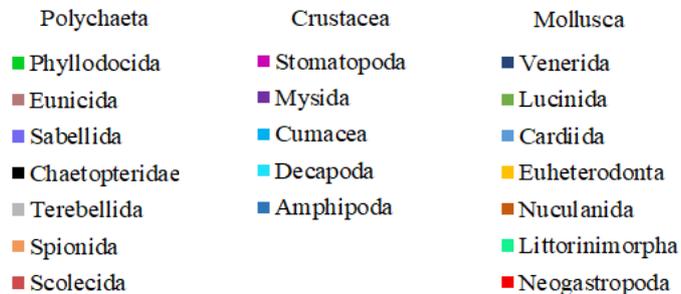
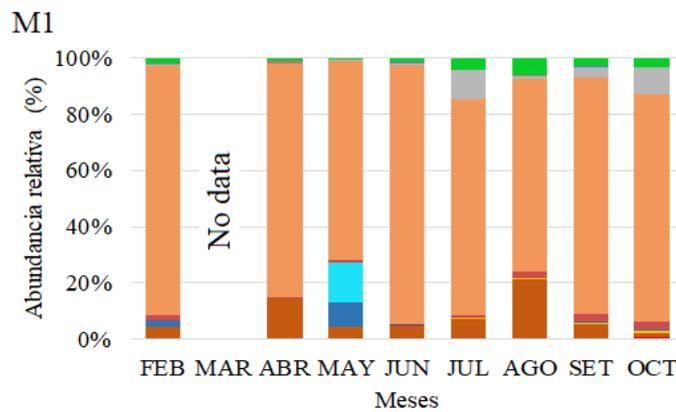
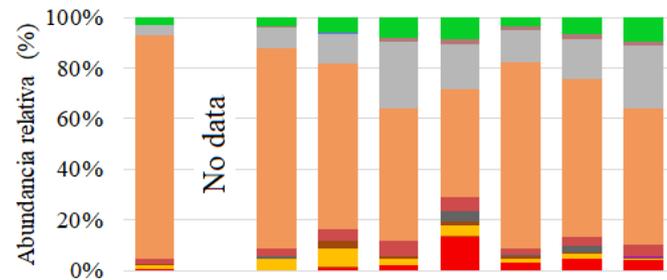


Fig. 30: Abundancia relativa de las especies a nivel de Orden de los principales grupos taxonómicos en las estaciones M0 (arriba), y M1 (abajo) durante los meses de estudio.

En el mes de marzo, no se muestrearon las estaciones en esta campaña.

Durante el mes de abril, en la estación M0, el 77.26% de la abundancia total perteneció al orden Spionida, específicamente a *Paraprionospio pinnata* (2798 ind/m²), *Prionospio peruana* (63.1 ind/m²), *P. orensanzi* (63.12 ind/m²) de la Fam. Spionida y *Magelona phyllisae* (220.92 ind/m²) de la Fam. Magelonidae; seguido del orden Terebellida (Fam. Cirratulidae) con 8.01%, la infraclase Euheterodonta (*Pandora cornuta*) con 4.13%, orden Phyllodocida (3.4%) e infraclase Scolecida (3.1%). En M1, el orden Spionida representa el 82.9% de la abundancia total, seguido de Nuculanida (*Nuculana cuneata*) con 14.43%.

En el mes de mayo, la M0 el orden Spionida aportó el 64.31% de la abundancia total, seguido de Terebellida (Cirratulidae *sp.1*, 12.07%), Euheterodonta (*P. cornuta*, 6.86%), Phyllodocida (5.84%), y la infraclase Scolecida (Fam. Maldanidae, Cossuridae, Orbiniidae; 4.32%). En la M1 se registró el orden Spionida con un 70.67%, seguido del orden Decapoda con un 14.23%, Amphipoda (*Ampelisca araucana*) con el 8.83%, y Terebellida con 4.29%.

En el mes de junio, estación M0 presenta una abundancia relativa de espionidos del 52.6%, seguido de Terebellida (Cirratulidae *sp.1*) con un 26.15%, y en menor proporción Phyllodocida (7.88%), Scolecida (6.09%), y otros grupos como Euheteroconta (*P. cornuta*), Neugastropoda (*Nassarius coppingeri*), y Eunicida (Fam. Onuphidae) con 2.83%, 2.23% y 1.78%

respectivamente. En la M1 el 91.8% de la abundancia total pertenece al orden Spionida, un 4.97% de Terebellidae y un 1.64% Phyllodocida.

En el mes de julio observamos un cambio importante en el taxa dominante, estación M0, la abundancia relativa del grupo Spionida se redujo hasta un 33.6%, el orden Terebellida disminuyó a un 13.96% con respecto al mes anterior; el siguiente grupo más abundante el Neogastropoda (Fam. Nassaridae) con un 10.55%; seguidos de Phyllodocida, Decapoda y Euheterodonta con 6.82%, 3.25% y 2.08% respectivamente. En M1 no se observó una reducción importante del grupo Spionida (76.36%), sin embargo, cobra importancia el grupo Terebellidae (Cirratulidae) con 10.75%, seguido de Nuculanida (6.96%) y Phyllodocida (4.19%).

En el mes de agosto, estación M0 el grupo Spionida recupera su abundancia relativa alcanzando el 68.96%, seguido de Terebellida (Cirratulidae) con un 12.09%, Phyllodocida (3.39%), Scolecida (2.66%), Neogastropoda (2.75%). En la estación M1 el grupo Nuculanida (*N. cuneata*) incrementa su abundancia relativa a un 25.45%.

Durante el mes de septiembre en la M0, el grupo Spionida representa el 59.17%, seguido de Terebellida con 14.65%, Phyllodocida (6.4%), Venerida (4.46%), Scolecida (3.39%) y Decapoda (2.13%). En M1, el 84.18% de la abundancia total estuvo conformada por el orden Spionida, y en menor proporción Nuculanida (*N. cuneata*, 5.55%), Terebellida (3.73%), Phyllodocida (2.89%) y Scolecida (2.48%).

En el mes de octubre, en M0, el grupo Spionida representó el 53.29% de la abundancia total, seguido de Terebellida (Cirratulidae, 24.26%), Phyllodocida

(9.35%). En la estación M1, *Spionida* representa el 80.66%, específicamente *Magelona phyllisae* con 50.91% y *Paraprionospio pinnata* con 29.33%, seguido de *Terebellida* (9.72%).

3.2.2. Análisis comunitario

Mediante los análisis de ordenación y clasificación se observaron las diferencias en la composición comunitaria de las estaciones a través del tiempo (Fig. 31).

En la localidad de Mejillones se observó un importante agrupamiento de las muestras según las estaciones, no se produjo un solapamiento, a pesar que en algunos meses las muestras fueron similares.

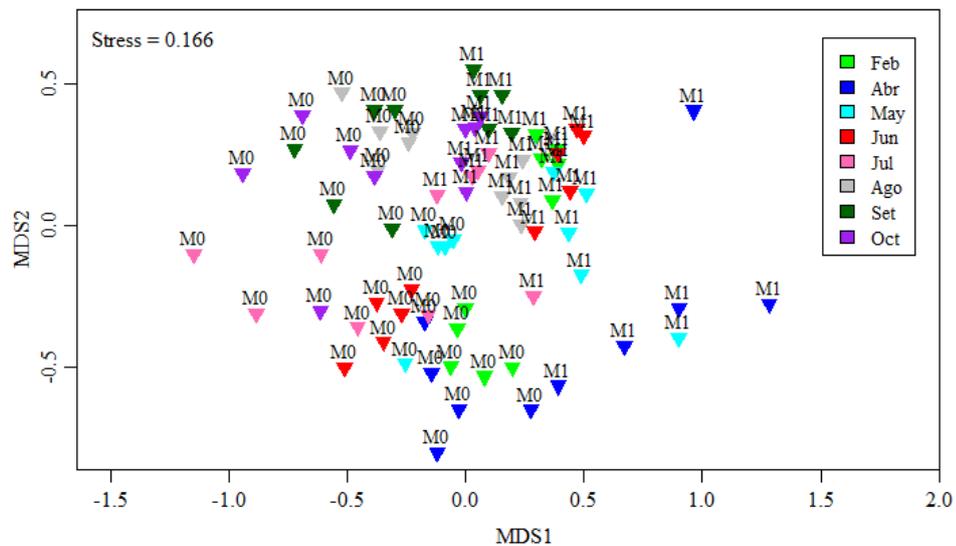


Fig. 31: Análisis de nMDS para las abundancias de las especies en las estaciones de la localidad de Mejillones durante el periodo de estudio.

En la estación M0, se observa mayor variabilidad intra-grupal, es decir entre las réplicas de un mismo muestreo. Sin embargo, se logra identificar la formación de un primer periodo que abarca los meses entre febrero y abril (similaridad: 30%), caracterizados por una baja diversidad; y un segundo

periodo entre los meses de agosto y octubre, donde se presentaron los mayores valores de riqueza y diversidad (similaridad: 40%); con los meses de mayo a julio a modo de un periodo de transición que presenta muestras dispersas entre los periodos principales.

En la estación M1, se observó una gran similaridad intra-grupo entre las réplicas de cada muestreo. Con la ayuda de un análisis Cluster (enlace completo) se logró identificar una gran similaridad entre los meses de julio y agosto (50%), setiembre y octubre (60%), febrero y junio (60%); los cuales se unen a un nivel de 40% de similaridad. Los meses de abril y mayo se unen a un 30% de similaridad.

3.2.3. Variabilidad de la composición de especies

El análisis PERMDISP realizado revela una variabilidad intra-grupo no significativa ($p > 0.05$) para las estaciones de Mejillones (Tabla N°19), siendo mayor en la estación M0.

Tabla 19: Análisis de PERMDISP en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.

Grupo	Promedio	Desv. Est.	F	p-value
M0	32.78	1.195	4.21	0.06
M1	28.76	1.583		

En el análisis de PERMANOVA se observa que las estaciones, los meses y su interacción son factores significativos ($p < 0.01$) en la distribución de las muestras mostrado en el nMDS (Fig. 31), siendo las “Estaciones” el mayor componente de variación (Tabla N°20).

Tabla 20: Análisis de PERMANOVA en las estaciones de Callao durante el periodo de estudio.

Factor	Gl	Pseudo-F	p-value	Estimado de variación
Estaciones	1	51.89	0.001	622.12
Meses	7	9.64	0.001	422.49
Es * Mes	7	5.19	0.001	409.87

4. Diversidad funcional

Tras un análisis de Similaridad Porcentual (SIMPER, 70%) se seleccionaron 31 especies para el análisis de diversidad funcional, con un total de 49 categorías pertenecientes a 13 rasgos biológicos. En el anexo N°5 se muestra la tabla de contingencia de la codificación BTA de las especies elegidas.

Se analizó la composición porcentual de las categorías en cada especie para cada rasgo y la ordenación de las muestras mediante un análisis de correspondencias (ACo) en donde las categorías y las muestras se plotean en los mismos ejes coordinados.

4.1. Composición funcional de las estaciones

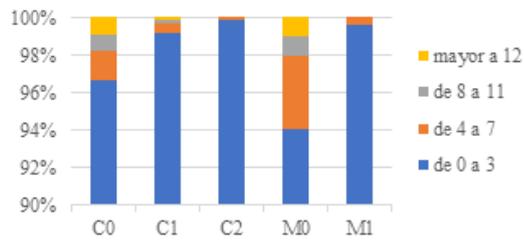
La caracterización funcional de las especies estuvo basada en 13 rasgos biológicos que se muestran en la tabla N°4 (Ver apartado 3.4 de Metodología). Cada uno de los rasgos contribuyen a una o más funciones dentro del ecosistema, como: productividad, ciclo de nutrientes, ciclo energético, uso del hábitat, la modificación del mismo, etc.

Los rasgos de tamaño del cuerpo y longevidad caracterizan la producción secundaria y el tiempo de residencia en el sub-sistema bentónico. Como se observa en la figura N° 32, a mayor profundidad (90m), las categorías de vida corta (de 0 a 3 años) y tamaño del cuerpo pequeño son representadas en un mayor porcentaje (>90%). Estas características son propias de las especies con estrategia tipo “r”, reportadas con frecuencia en ambientes hipóxicos. En las estaciones más someras (30-50m) se observa un mayor porcentaje de las categorías de vida más larga y mayor tamaño.

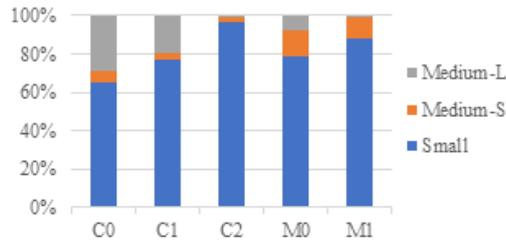
En cuanto al diseño del cuerpo, se observa que la categoría mejor representada fue el “cuerpo con protección blanda”, que es una característica del grupo Polychaeta principalmente, abundante en las estaciones estudiadas. La categoría de “concha dura” fue mejor representada en las estaciones someras (C0, M0 a 30m y C1, M1 a 50 m) que la estación profunda (C2 a 90m).

La reproducción sexual fue el modo reproductivo mejor representado en todas las estaciones, con un mayor porcentaje la reproducción por huevos con algún tipo de protección (“brood eggs”), que es común en los filos más abundantes como los poliquetos y crustáceos. El ciclo de vida con fase planctónica fue común para todas las estaciones, con una representatividad alrededor de un 80%.

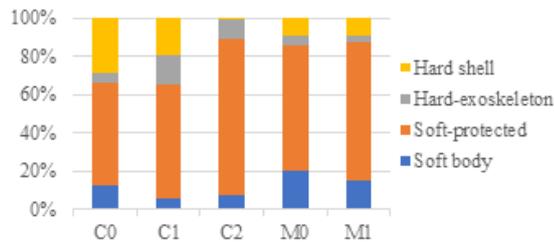
Longevidad (años)



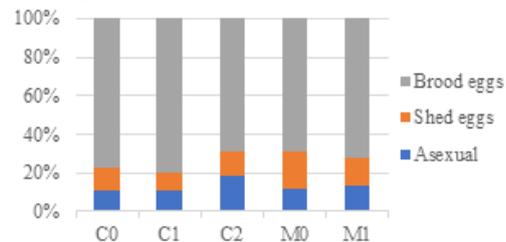
Tamaño del cuerpo



Diseño del cuerpo



Modo reproductivo



Dispersión del propágulo

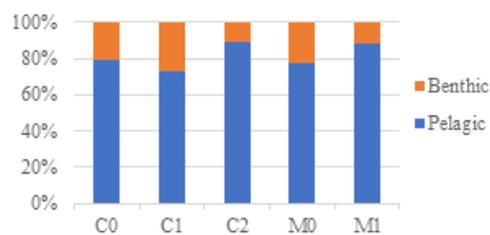
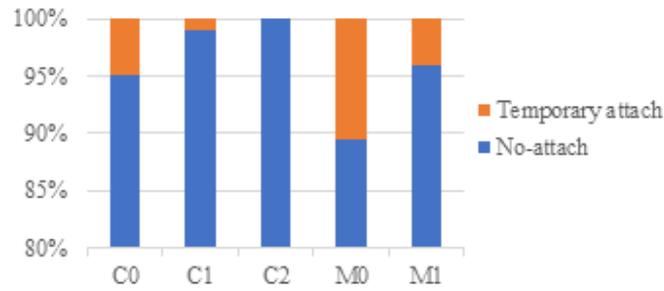
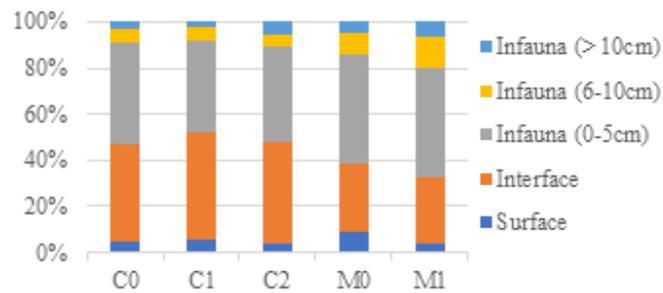


Fig. 32: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológico evaluados (BTA), que caracterizan la biología de las especies; ponderado con la abundancia de las mismas en cada estación.

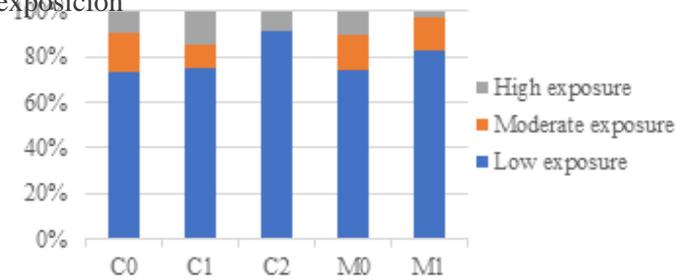
Grado de adhesión



Posición en el suelo



Potencial de exposición



Hábito de vida

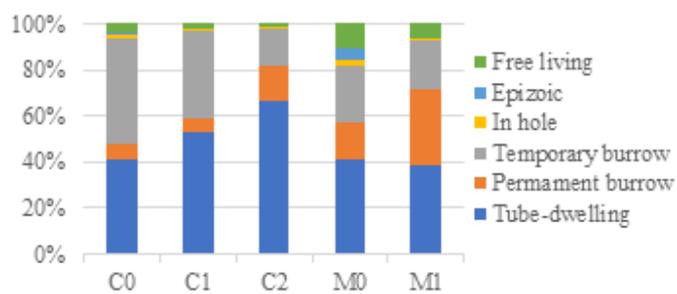
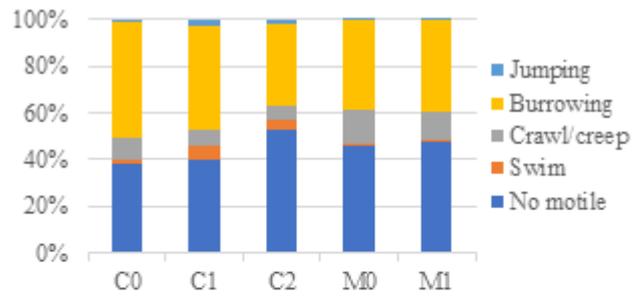
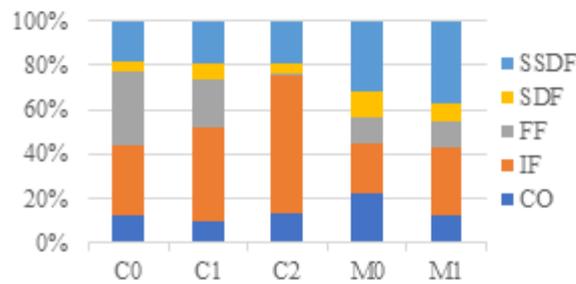


Fig. 33: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológico evaluados (BTA), que caracterizan la ecología de las especies en el hábitat; ponderado con la abundancia de las mismas en cada estación

Método de movimiento



Estrategia de alimentación



Estructuración del hábitat

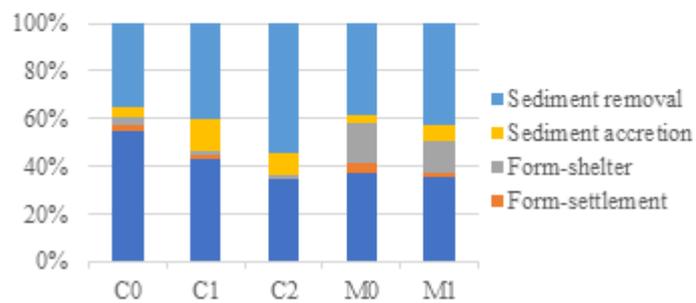


Fig. 34: Composición porcentual de las categorías de los rasgos biológicos evaluados (BTA), que caracterizan la interacción de las especies con el hábitat y con otras especies; promedios de todo el periodo de estudio de los valores ponderados con la abundancia de las especies en cada estación.

La posición en el sedimento y el potencial de exposición caracterizan la susceptibilidad que tiene la especie a ser predada o transportada, por disturbios físicos, fuera del sistema. En las estaciones evaluadas, el potencial de exposición fue generalmente bajo, debido a que la mayoría de especies pertenecen a la infauna y tienen hábito tube-dwelling, por lo que se mantienen enterradas en el sedimento (Fig. 33). Esto también propicia una buena representatividad de la categoría “burrowing” en el rasgo de tipo de movimiento, y “no motile” en el caso de las especies que permanecen en tubos durante gran parte de su vida.

Los demás hábitos de vida fueron mejor representados en las estaciones someras de la localidad de Mejillones (M0, M1); y en la estación de 30m de la localidad de Callao. En las estaciones C1 y C2, fueron mejor representados los hábitos “tube-dwelling” y “burrowed” al ser menos diversos.

Las estrategias de alimentación se distribuyeron de forma diferente entre las estaciones someras y profundas. Los “filtradores” fueron bien representados en las estaciones someras, con un mayor porcentaje en la localidad de Callao (Fig. 34). Los “consumidores de interfase” (IF) aumentan su porcentaje en relación directa con la profundidad, siendo la categoría dominante en la estación profunda (C2). El porcentaje de “detritívoros de sub-superficie” (SSDF) fue mayor en las estaciones de la localidad de Mejillones debido a la presencia de un mayor número de especies que expresaron este rasgo.

La categoría de “sediment removal” fue la mejor representada, ya que es característica de la Familia de Spionida que aporta el mayor porcentaje a la abundancia relativa en estos hábitats. En la localidad de Mejillones se observa

un mayor porcentaje de la categoría “form-shelter” que es propia de algunas especies tubícolas, abundantes en esta localidad.

4.2. Análisis de correspondencia de la diversidad funcional

Se analizaron por separado los rasgos biológicos ya que se observó una importante varianza en su composición porcentual. En la figura N°35 se observa el análisis de correspondencias de los rasgos que cuentan con más de dos categorías: tamaño del cuerpo, longevidad, modo reproductivo, diseño del cuerpo, hábito de vida, posición en el suelo, potencial de exposición, estrategia de alimentación, método de movimiento y estructuración del hábitat.

En los rasgos de tamaño del cuerpo, longevidad y diseño del cuerpo se observó un gran similitud entre casi todas las muestras alrededor de las categorías “Small”, “de 0-3” y “soft-body”, “soft-protected”; sólo algunas muestras, que anteriormente han sido identificadas como ‘outliers’ se asocian a categorías de mayor tamaño y diseño de “concha dura” especialmente en la localidad de Callao.

En el modo reproductivo no se distinguieron asociaciones específicas, entre estaciones o localidades; sin embargo, el carácter mejor expresado fue “brood eggs” y las muestras de Callao se dispersaron hacia el carácter “asexual” y las de Mejillones hacia el carácter “shed eggs”.

En los rasgos de hábito de vida y posición en el suelo, se observa una separación latitudinal de las muestras, para hábito de vida las muestras de

Callao se asocian con las categorías “tube-dwelling” y “temporary burrow”, y en el caso de posición del suelo con la categoría de “interface”.

Las muestras de ambas localidades se encontraron asociadas a un potencial de exposición bajo, especialmente las estaciones de 50 metros a más, mientras que las más someras (30 metros, C0 y M0) se dispersaron entre las categorías de mayor exposición.

En el rasgo de estrategia alimentaria se observan una asociación entre las muestras someras de Callao y la categoría de filtradores y de la estación más profunda (90m) con la categoría de alimentadoras de interfase, mientras que las muestras de Mejillones mantuvieron una mayor similaridad entre las profundidades y se asociaron con los hábitos depositívoros y la categoría carnívoro-omnívoro.

En cuanto al método del movimiento casi todas las muestras se encontraron asociadas a las categorías “no-motile”, “burrowing” y “crawl-creep”.

También se identificó disimilaridad entre las localidades en el rasgo de estructuración del hábitat, donde las muestras pertenecientes a la estación profunda de Callao (90m) se encontraron asociadas a la categoría “sediment accretion” y las estaciones someras a “no hábitat structuration”; las muestras de Mejillones se asociaron a “form-shelter”, “form-settlement” y “sediment removal”.

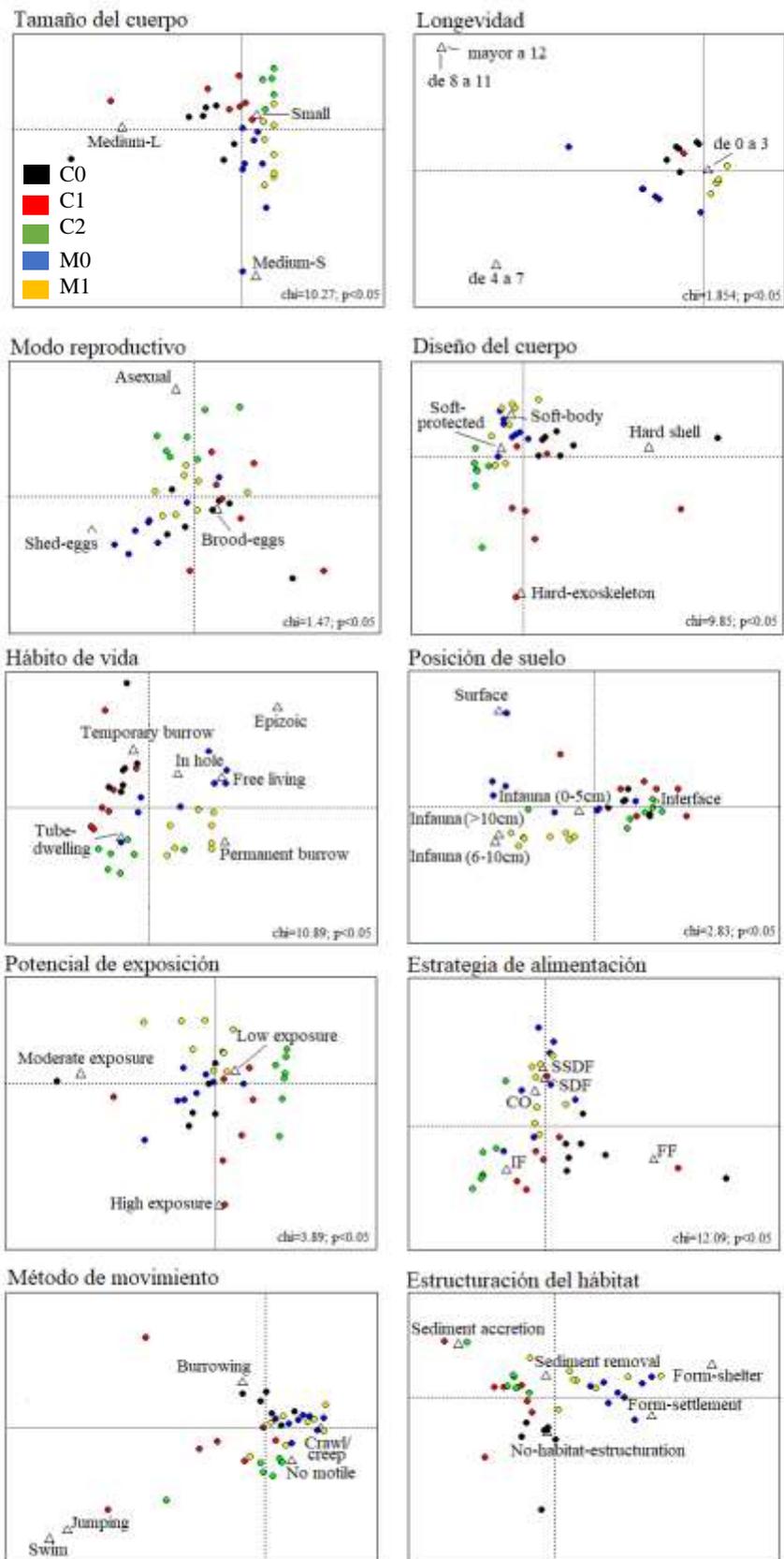


Fig. 35: Análisis de Correspondencias de cada rasgo biológico de las especies en las estaciones de las localidades de Callao y Mejillones. Plot simétrico.

En la figura N°36 se muestra el análisis de correspondencias global donde se observa el ordenamiento de las muestras y las categorías. El eje 1 representó el 49.3% de la variabilidad del set de datos y el segundo eje coordinado capturó un 28.7% (Fig. 36). La inercia total fue de 0.122, con un coeficiente de correlación entre muestras y categorías de 0.35 el cual es significativo sensu Bendixen (1995) ($\chi^2 = 34.928$, $gl = 1221$, $p\text{-value} > 0.1$).

Las categorías de estrategia alimenticia se distribuyeron de la siguiente forma: los filtradores (FF) se ubicaron en la izquierda del primer eje coordinado, mientras que los consumidores de interface (IF) se ubican a la derecha; en el eje coordinado dos (Dim2) se observan las categorías de depositívoros de superficie y sub-superficie (SDF, SSDF) y la categoría de carnívoros/omnívoros.

Caracterizando el diseño del cuerpo se observa la siguiente distribución de las categorías: en el eje 1, a la izquierda se ubica la categoría de concha calcificada (hard-shell) asociada a los filtradores (FF) y a la derecha los de cubierta suave (soft-protected); en el eje 2 el cuerpo suave (soft-body) está relacionado a la estrategia alimentaria de SSDF, y en la misma dirección se encuentran las categorías de SDF y CO. La categoría de baja exposición se ubicó en el segundo cuadrante, mientras que “exposición moderada” se ubicó en el cuadrante IV. Entre otros rasgos, las categorías que aportaron mayor inercia al eje 1 fueron: Medium-L a la izquierda del eje, y el hábito tubedwelling a la derecha del eje, este último asociado a la estrategia alimentaria IF.

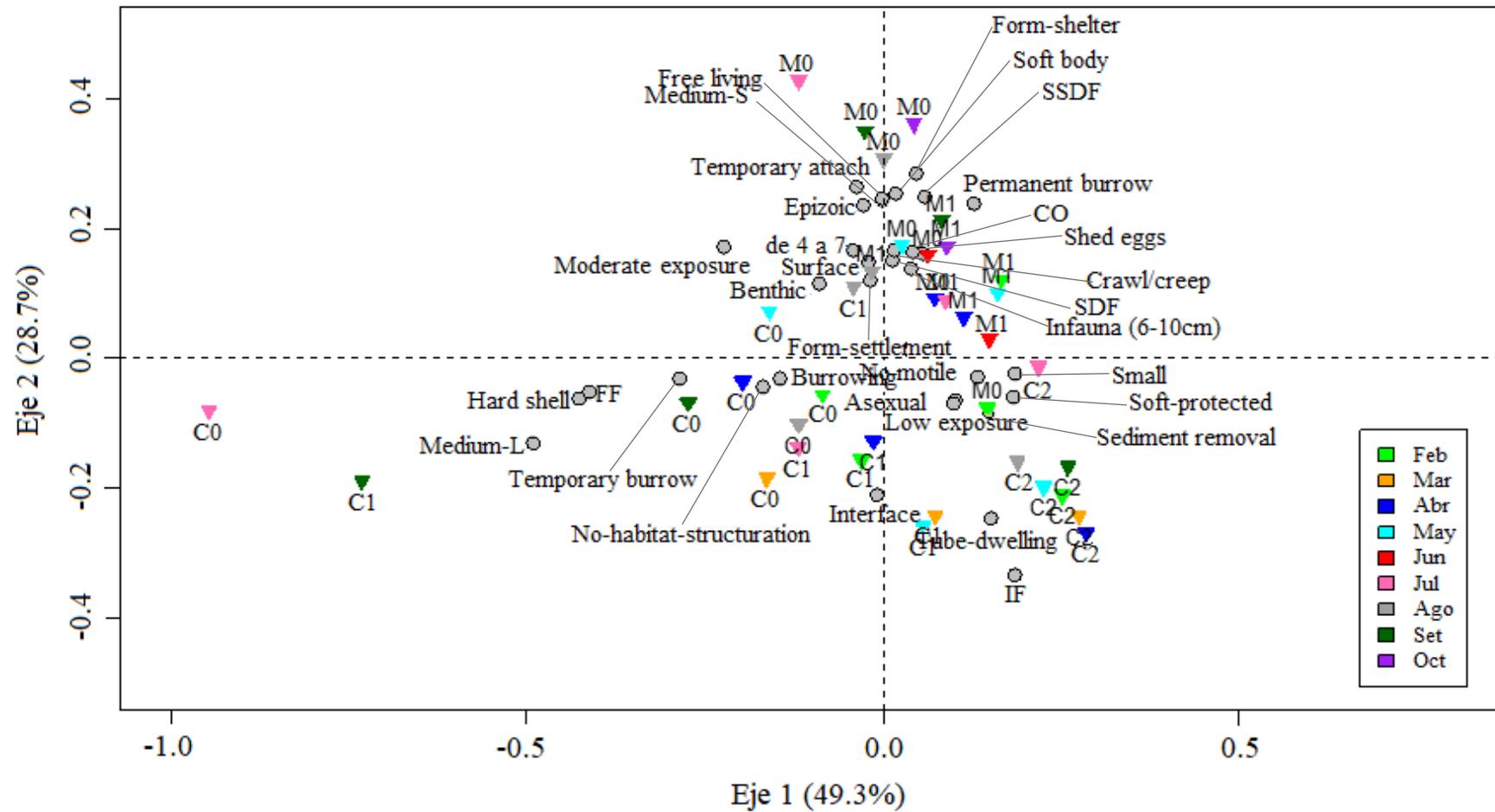


Fig. 36: Análisis de Correspondencias de los rasgos biológicos de las especies en las estaciones de las localidades de Callao y Mejillones durante el periodo de estudio. Plot asimétrico, estaciones (filas) en coordenadas principales y categorías (columnas) en coordenadas estandarizadas.

Las muestras de la localidad de Callao se distribuyeron por debajo del origen de la dimensión 2, de izquierda a derecha en el eje principal (Fig. 36), la estación C0, C1 y C2 con algunas variaciones temporales.

Las muestras que pertenecen a la estación 2 se encuentran reunidas en el cuadrante II, asociado a las categorías de IF (estrategia de alimentación), soft-protected (diseño del cuerpo), tube-dwelling (hábito), low-exposure (potencial de exposición), sediment-removal (estructuración del hábitat), que son característicos de las especies del orden Spionida, dominantes y abundantes durante la mayor parte del periodo. La muestra perteneciente al mes de julio se encuentra ligeramente alejada del resto, con mayor similitud a las muestras de la estación M1 de la localidad de Mejillones.

asociada a la categoría de SSDF (estrategia de alimentación), propia de la especie *Ampelisca araucana* que fue abundante en este mes.

Las muestras de la C1 se distribuyen con mayor variabilidad temporal. Las muestras de los meses marzo y mayo se ubican cercanas a las muestras de la C2 y a los rasgos de IF y “tube-dwelling”, mientras que la muestra de agosto se encuentra cercana a las muestras de la localidad de Mejillones; y la muestra del mes de setiembre alejado del resto, a la izquierda del eje 1, con influencia del rasgo alimenticio de filtradores, hard-shell y medium-L que son características propias de los bivalvos (e.g. *Agriopoma catharium*) presentes en esta localidad.

La C0 se encuentra distribuida a la izquierda del eje 1 cercano al origen, a excepción de la muestra del mes de julio que se encuentra alejada del origen,

asociada fuertemente a las categorías descritas para animales filtradores, que indica una dominancia de esta especie en el mes de julio.

Las muestras de las estaciones M0 y M1 presentaron un solapamiento y estuvieron asociadas a las estrategias alimenticias de carnívoros/omnívoros (CO), despositívoros (SDF y SSDF), principalmente. con mayor afinidad los meses de julio a octubre; y a los consumidores de interface (IF) durante los meses de febrero a abril. Estos últimos también estuvieron asociados a la categoría de habito tube-dwelling, que podría estar relacionado a una mayor expresión de los Spionidos. Los meses de junio y julio estuvieron asociados a otros rasgos como filtradores (FF), tamaño mediano (medium-S y medium-L), y alta exposición (high-exposure).

La estación M1 se asoció principalmente a las estrategias de consumidores de interface (IF) y los depositívoros de sub-superficie (SSDF), con una menor dispersión de las muestras.

5. Pruebas de hipótesis

5.1. Caracterización de los hábitats

A través de un análisis de Componentes Principales (ACP) se intentó caracterizar los hábitats en cada una de las estaciones muestreadas. En este análisis se observó que el 67.5% de la variabilidad ambiental fue retenida en los dos primeros ejes como se muestra en la figura N° 37. Las variables de contenido de oxígeno disuelto (O2 ml/L) y la media de oxígeno de los 6 meses anteriores (O2 (media)) estuvieron correlacionadas entre sí y aportaron la mayor inercia en el primer componente principal. El segundo eje estuvo correlacionado positivamente con el coeficiente de variación del oxígeno.

Las muestras pertenecientes a la localidad de Mejillones se encontraron a la izquierda de la distribución relacionadas a los mayores valores de oxígeno disuelto y a las más bajas temperaturas, especialmente los meses de agosto a octubre en ambas estaciones; y los meses de junio y julio de la estación M0. Este periodo también estuvo relacionado a un mayor coeficiente de variabilidad de los 6 meses anteriores al muestreo.

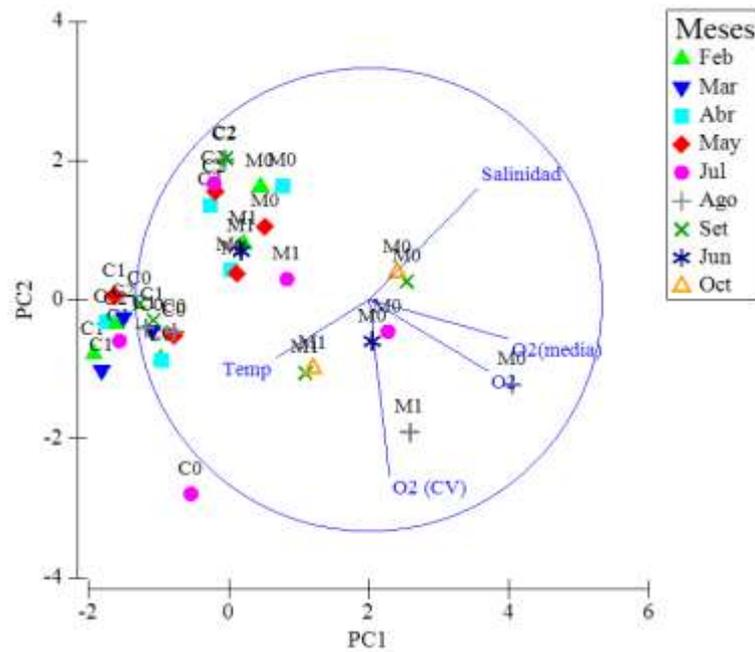


Fig. 37: Diagrama de los ejes PC1 y PC2 del Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables ambientales medidas y calculadas para el periodo de muestreo de todas las estaciones.

Las muestras de Callao también mostraron una marcada distribución en los ejes coordinados. A la izquierda del eje1 se agrupan las muestras de las estaciones someras C0 y C1, más los meses de febrero y marzo de la estación C2. En la C0, se observa una gran dispersión de las muestras; el mes de julio presentan una gran desviación del grupo debido a un mayor coeficiente de variabilidad de oxígeno. A partir del mes de abril, las muestras de la estación

C2 se agrupan en el extremo superior de la nube de puntos; debido a un menor CV y a un menor contenido de O₂.

Las variables que mejor representaron mejor la distribución de las muestras se presentan en la tabla N° 21 y fueron la temperatura (T°), el contenido de oxígeno promedio (O₂(media 6 meses)) y el coeficiente de variabilidad del oxígeno (O₂ (CV)), con una correlación de 0.425, resultado de un análisis de BEST (Primer & Permanova v.7, Clarke & Gorley, 2015).

Tabla 21: Resultados del análisis BEST entre las matrices de factores abióticos y composición específica de las estaciones, en el periodo de estudio. Código para las variables, 1: Oxígeno disuelto; 2: OD promedio de 6 meses anteriores; 3: Coef. de variabilidad del OD de los 6 meses anteriores; 4: Temperatura; 5: Salinidad.

No.Vars	Corr.	Selections
3	0.543	2;4;5
2	0.510	2;4
1	0.509	2
4	0.507	2-5
4	0.498	1;2;4;5
2	0.497	2;5
5	0.478	All
3	0.464	2-4
3	0.461	1;2;4
2	0.453	1;2

5.2. Correlaciones no paramétricas entre las variables ambientales y biológicas de ambas localidades

En la figura N°38 se muestran los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los parámetros comunitarios como la abundancia,

biomasa y riqueza y los índices de diversidad calculados de ambas localidades.

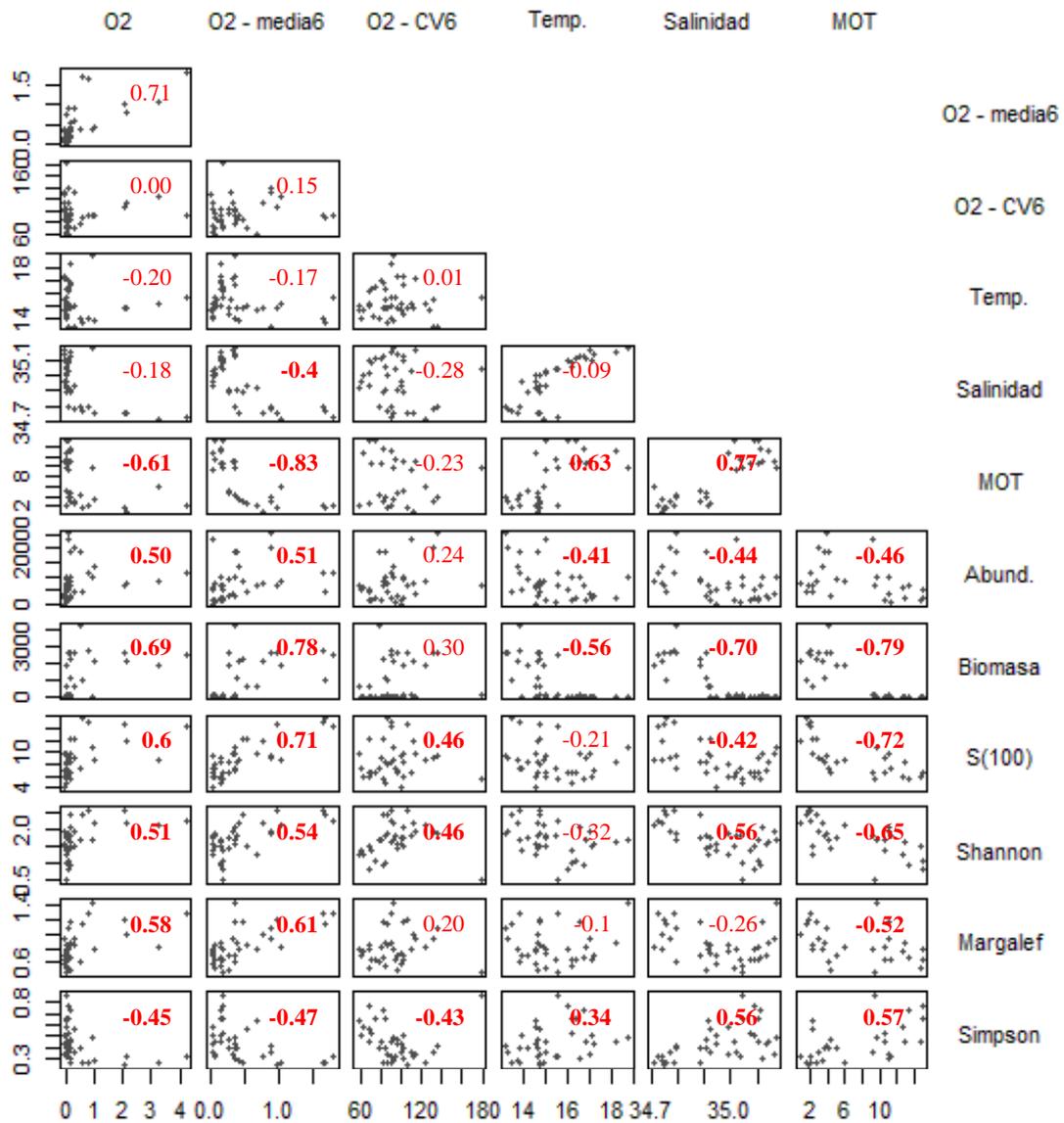


Fig. 38: Matriz de dispersión y valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para ambas localidades en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negra.

El promedio calculado de los seis meses anteriores a cada muestreo se correlacionó positivamente al oxígeno disuelto y negativamente a la profundidad ($p < 0.05$).

Las variables bióticas de abundancia y biomasa se correlacionaron significativamente a los valores de oxígeno disuelto y al promedio semestral calculado. Los parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa presentaron una relación directa, mientras que el índice de equidad de Simpson presentó una correlación inversa.

El coeficiente de variabilidad calculado se correlacionó positivamente con la riqueza esperada (S'), el índice de diversidad de Shannon e inversamente al índice de equidad de Simpson ($p < 0.05$). La abundancia y biomasa estuvo correlacionada negativamente a la salinidad, temperatura, y MOT mientras que el índice de Simpson se correlaciona positivamente.

Los valores del índice de Margalef se correlacionaron positivamente con el valor de O_2 disuelto y el del promedio del semestre anterior al muestreo, y de forma negativa con el contenido de Materia Orgánica.

Al evaluar las localidades por separado, se observa un comportamiento completamente distinto entre los parámetros comunitarios y el valor de oxígeno de muestreo, el promedio y el coeficiente de variabilidad calculada en el semestre anterior al muestreo. En la localidad de Callao (Fig. 39) los índices de Shannon y Simpson se correlacionaron significativamente con el coeficiente de variabilidad ($\rho = 0.47, 0.44$), mientras que en Mejillones estuvieron correlacionados con el oxígeno disuelto del momento y la media calculada para ese semestre.

El índice de Margalef, en cambio, estuvo correlacionado al contenido de oxígeno disuelto del momento en Callao ($\rho=0.49$) y con la media calculada de los seis meses en Mejillones ($\rho=0.76$).

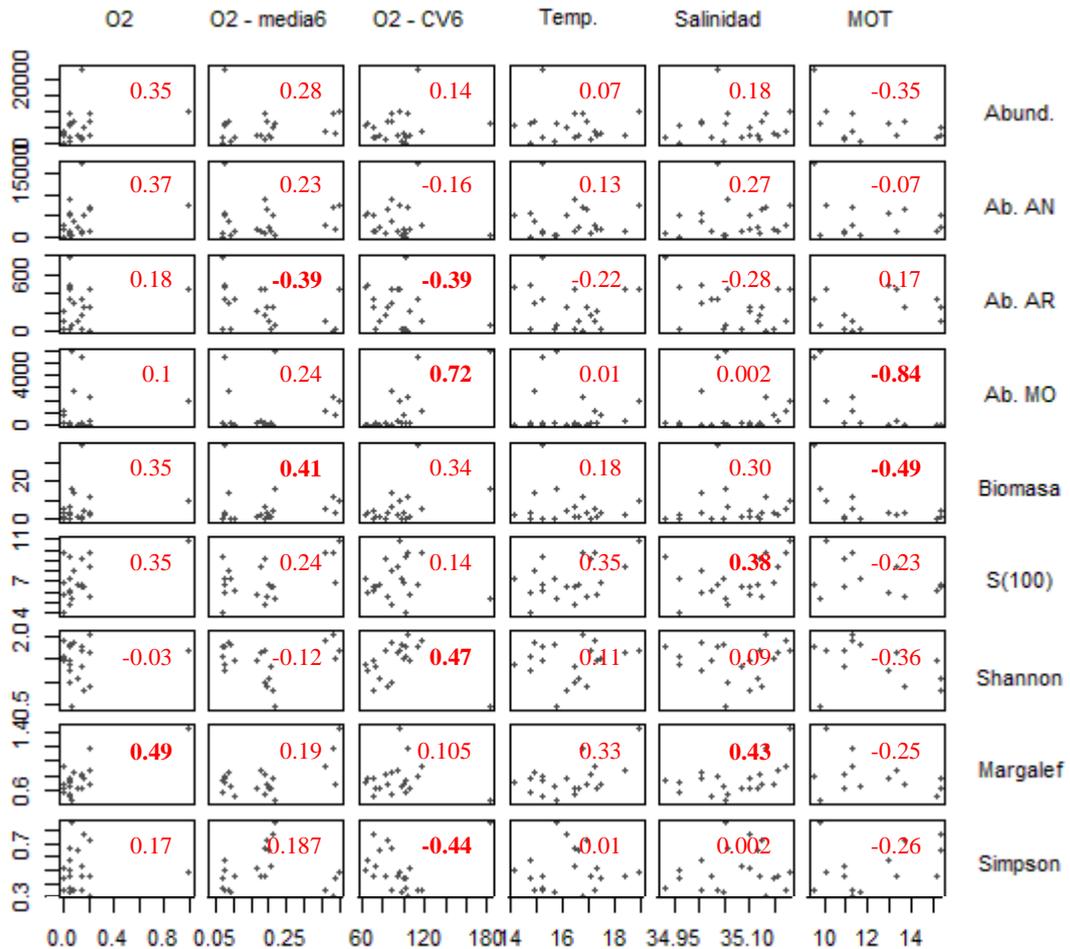


Fig. 39: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negrita.

En las muestras de Callao, las abundancias del Phylum Mollusca se correlacionaron significativamente con el coeficiente de variabilidad de O2 ($\rho=0.72$) y con el contenido de Materia Orgánica Total ($\rho=-0.84$).

En Mejillones (Fig. 40), las abundancias de los grupos taxonómicos principales no se correlacionaron significativamente a ninguno de los parámetros de oxigenación; pero se observó que el grupo Annelida se

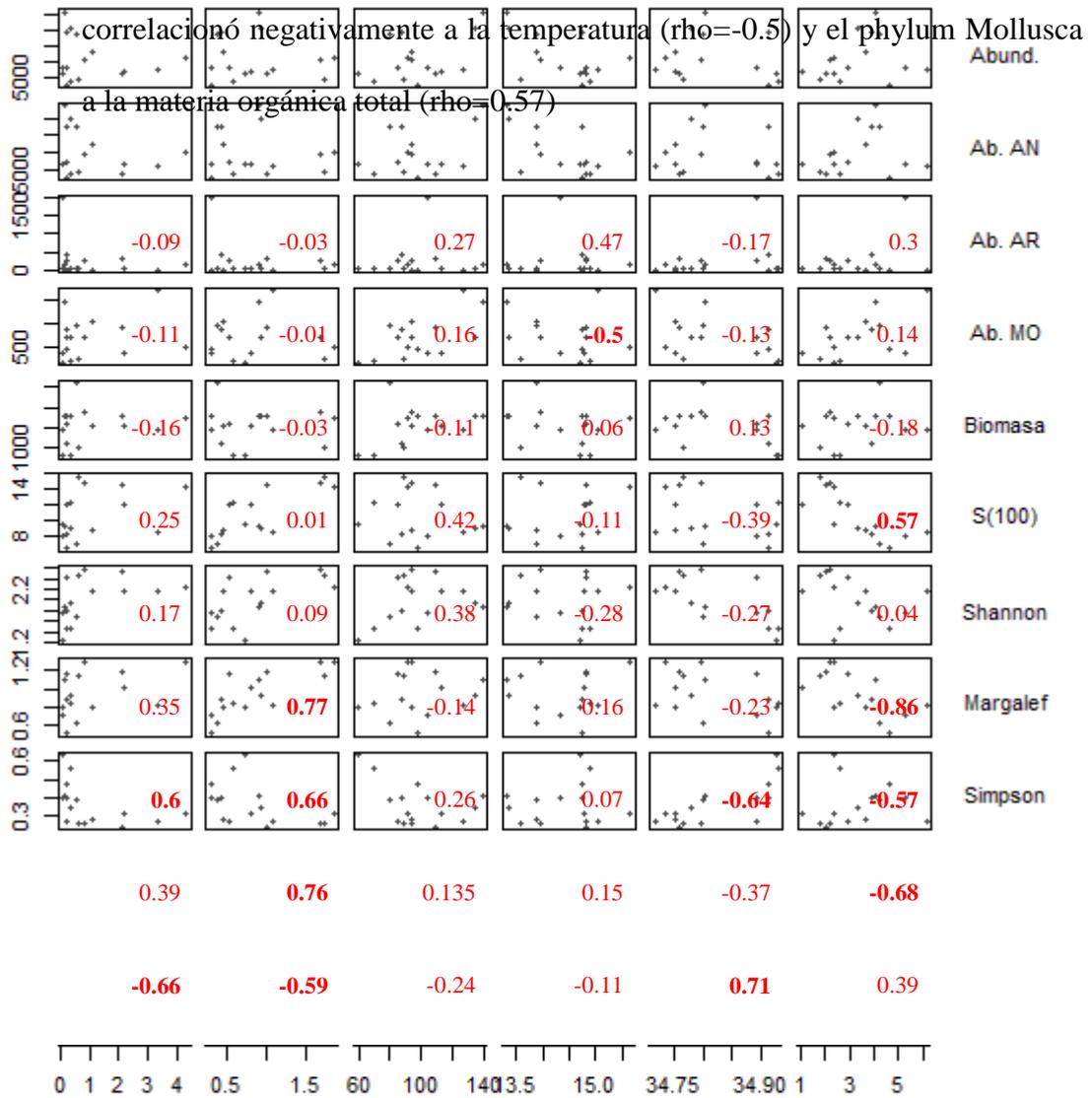


Fig. 40: Valores de correlación de Spearman (rho) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Mejillones en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)). Los coeficientes significativos ($p > 0.05$) se muestran en negrita.

5.3. Correlaciones para la estructura poblacional de *Paraprionospio pinnata* en la localidad de Callao

En la localidad de Callao se observó a correlación significativa muy fuerte entre la temperatura y el promedio semestral calculado ($\rho = 0.785$, $p < 0.05$), además se observa una correlación negativa entre el coeficiente de variabilidad calculado con la profundidad (Tabla N°22).

Tabla 22: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de muestreo y los estadísticos de la estructura poblacional de la especie *Paraprionospio pinnata*.

CALLAO		O ₂	O ₂ (media-6)	O ₂ (CV-6)	Temp.	Prof.	MOT
O ₂ (media-6)	rho	0.288					
	p	NS					
O ₂ (CV-6)	rho	-0.293	0.162				
	p	NS	NS				
Temperatura	rho	0.317	0.785	0.248			
	p	NS	<0.01	NS			
Profundidad	rho	0.005	-0.253	-0.582	-0.216		
	p	NS	NS	<0.01	NS	NS	
PP (N)	rho	0.38	0.148	-0.202	0.077	0.14	0.11
	p	0.09	NS	NS	NS	NS	NS
PP (media)	rho	-0.038	0.038	-0.414	-0.487	0.369	0.32
	p	NS	NS	0.069	<0.05	NS	NS
PP (moda)	rho	0.078	0.268	-0.275	-0.269	0.259	0.29
	p	NS	NS	NS	NS	NS	NS

A un nivel de significancia de $\alpha=0.05$ las únicas variables correlacionadas fueron la temperatura y la talla media de la especie *Paraprionospio pinnata*, de forma negativa; y el número de individuos de *P. pinnata* se correlacionó positivamente con el contenido de oxígeno disuelto. En un nivel de significancia menor ($\alpha=0.1$), el promedio de la talla se correlacionó

negativamente con el coeficiente de variación. La moda no se correlacionó con ninguna variable abiótica.

DISCUSIÓN

1. Regímenes de variabilidad del oxígeno disuelto subsuperficial

Si bien existen varios trabajos que caracterizan la extensión de la ZMO, tanto en el norte como en el sur del Sistema (Zuta y Guillén, 1970; Helly & Levin, 2004; Fuenzalida et al., 2009); los estudios de la zona costera influenciada por el límite superior de la ZMO y su variabilidad temporal son de menor número (Arntz et al., 1991; Morales et al., 1996; Gutiérrez et al., 2008; Graco et al., 2017).

Graco et al. (2017), reporta una señal estacional en las condiciones oceanográficas de temperatura y oxígeno en la localidad de Callao, en una estación cercana a la del presente estudio, aunque más lejana de la costa. La profundidad de la oxiclina ($44.6 \mu\text{mol kg}^{-1}$) también mostró un patrón semi-anual, con menores profundidades durante el verano-otoño y la primavera; con condiciones de grave hipoxia en el fondo en estos períodos (Graco et al., 2017). Esta señal semi-anual también fue detectada en el presente trabajo en el contenido de oxígeno disuelto a una profundidad de 30 metros (Fig. 41), con una hipoxia severa durante el otoño y la primavera. Durante el verano (diciembre a febrero) se observó una oxigenación ligera ($>0.5 \text{ mL}^{-1}$), y en el invierno (junio a agosto) una oxigenación importante ($>1 \text{ mL}^{-1}$). A una profundidad de 50 metros la señal semi-anual se debilita, dejando un ambiente predominantemente hipóxico con oxigenación durante el invierno debido a la mezcla vertical más intensa ocasionada por los vientos costeros (Echevin et al., 2004; Graco et al., 2017). Al mantenerse profunda la capa de mezcla se restringe el desarrollo de la productividad primaria (Echevin et al., 2008) y resultaría en una menor demanda de oxígeno para la remineralización,

con consecuentes valores de oxígeno más altos (Wyrski, 1962, Marín & Olivares, 1993).

En el fondo de la estación, a 90 metros de profundidad la señal semi-anual es imperceptible, el régimen de oxígeno para esta profundidad es caracterizado como hipoxia persistente, ya que los valores de oxígeno disuelto se encuentran - en promedio – bajo el límite de 0.5 mL^{-1} durante todo el año. Esta condición fue reportada anteriormente para los fondos marinos profundos de Perú y Chile (>300m) por Díaz y Rosenberg (1995, y referencias en él). Los breves episodios de oxigenación identificados son más probables a ocurrir durante la temporada de invierno (Fig. 18); en la que, como se explicó anteriormente, la mayor mezcla vertical producida por el viento costero impide el desarrollo de una abundante productividad primaria.

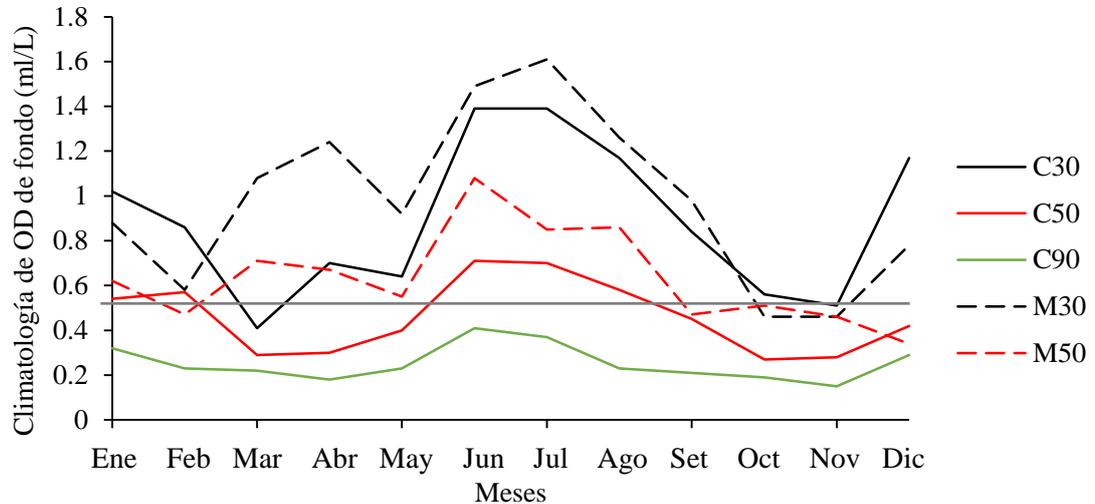


Fig. 41: Climatología anual de oxígeno disuelto de la estación C2 de Callao (enero 2000 - noviembre 2010 y agosto 2013 - noviembre 2016, IMARPE) a una profundidad de 30, 50 y 90 metros, y la estación histórica de Mejillones (enero 2000 – setiembre 2010 y setiembre 2014 – diciembre 2016, IFOP) a una profundidad de 30 y 50 metros.

En la localidad de Mejillones, la estacionalidad de las variables ambientales (oceanográficas) ha sido ampliamente reportada (Pizarro et al., 1994; Marín y Olivares, 1999; Blanco et al., 2001). El afloramiento y la productividad primaria se dan con mayor intensidad durante la primavera-verano (Navea y Miranda, 1980; Rodríguez et al., 1991, 1996; Marín y Olivares, 1999). Este acoplamiento temporal es posible gracias a la topografía de la bahía, que permite la formación de una sombra de afloramiento. Así, dentro de la bahía, se mantiene la estratificación de la columna de agua y al recibir el agua aflorada rica en nutrientes por la sub-superficie, permite pulsos de alta productividad e inclusive eventos de mareas rojas (Marín et al., 1993; Marín y Olivares, 1999). Ante tal demanda de oxígeno, se desarrolla una condición de hipoxia, más severa en las capas más cercanas al fondo (Parsons et al., 1984; Calienes et al., 1985; Pennington et al., 2006).

2. Contexto oceanográfico del periodo de estudio

El periodo de estudio abarcó el decaimiento del evento El Niño 2015-16 y meses después de su final. El evento El Niño 2015-16 fue un evento moderado-fuerte que se inició en el mes de abril con la llegada de la primera onda Kelvin a la costa Sudamericana en los últimos días de marzo del 2015 (ENFEN, 2015). En la figura 42 se muestra los valores del Índice Costero de El Niño (ICEN), en el que se observa el desarrollo del evento. En el mes de marzo del 2016 se observa la transición de la magnitud moderado a débil, debido al arribo de las primeras ondas Kelvin frías (ENFEN, 2016a), que condujo posteriormente a la normalización de las variables hasta alcanzar la condición neutral en el mes de julio, la cual se mantuvo hasta el final del periodo de estudio (ENFEN, 2016c).

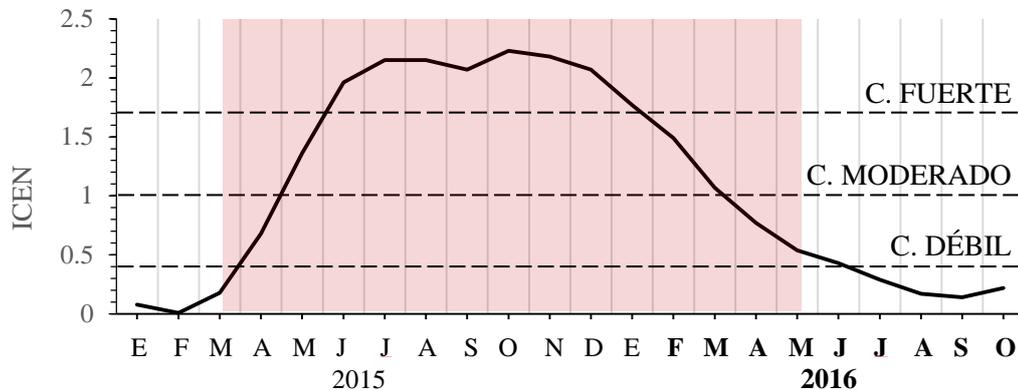


Fig. 42: Valores del Índice Costero El Niño para el periodo enero 2015 a octubre 2016, en el que se ve el desarrollo del evento El Niño del 2015-16 (periodo resaltado en rosa) en sus diferentes categorías. Fuente: IGP.

En la localidad de Callao, las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) predominaron en la columna de agua durante El Niño hasta el mes de mayo en el que se observó la presencia de aguas de mezcla con una salinidad de 35ups, y desde el mes de setiembre fueron reemplazadas por las aguas costeras frías (ACF) (ENFEN, 2016b, d). En el periodo de estudio se observó la presencia de las ASS en el fondo de las estaciones C0 y C1 en el mes de febrero (Fig. 43), en el que se observaron alta salinidad y temperatura; esta última disminuyó en los siguientes meses, hasta que en mayo también disminuyó la salinidad (<35.1). Estas características corresponden a la mezcla entre las ASS y las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AEES), que estuvieron presentes en la transición a condiciones neutras y que, para los meses de setiembre y octubre estuvieron presentes las AEES en su totalidad. Esta mezcla de las ASS y AEES son las llamadas aguas costeras frías, que alcanzan la superficie debido al proceso de afloramiento y se

caracterizan por sus bajas temperaturas y su riqueza en nutrientes (Zuta y Guillén, 1970; Strub et al., 1998; Graco et al., 2007).

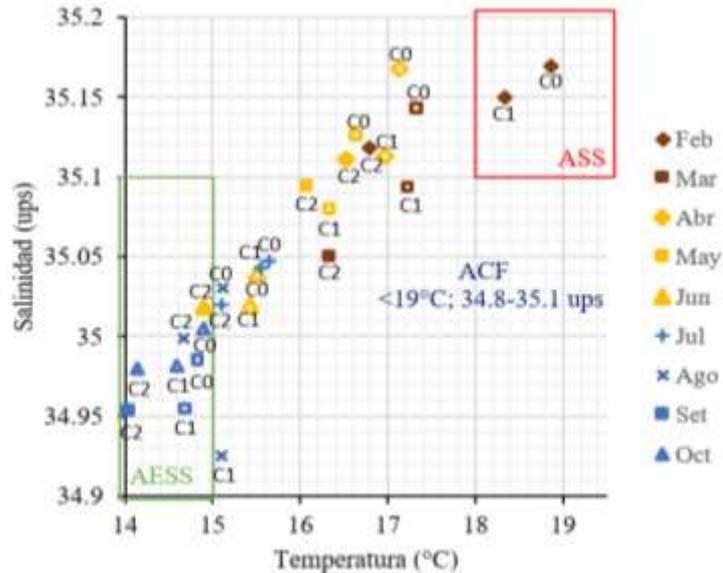


Fig. 43: Diagrama T-S de los valores de fondo de las estaciones C0, C1 y C2 para la localidad de Callao en el periodo de estudio. Los colores de los símbolos representan las categorías del ICEN, moderado (café), débil (ámbar) y neutro (azul). Se identifican en los rectángulos las masas de agua presentes: ASS: Aguas Subtropicales Superficiales, AESS: Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales y ACF: aguas frías costeras (Strub et al., 1998; Graco et al., 2007).

En cuanto a los valores de oxígeno disuelto, todas las estaciones de Callao se encontraron en condiciones hipóxicas durante todo el periodo de estudio; a excepción del mes de febrero, en la estación C0 (30m), cuyo valor de oxígeno fue de 0.9mL^{-1} (Fig. 12). En este mes el límite superior de la ZMO (0.5mL^{-1}) se encontraba alrededor de los 50 m, según lo reportado por el ENFEN (2016a), ya que se encontraba bajo la influencia de la Onda Kelvin que arribó en dicho mes. A partir del mes de marzo los valores de oxígeno disuelto regresaron a condiciones normales de hipoxia, incluso antes del término del evento EN. Esto difiere de los eventos anteriores, como el Niño del año 1982-83, donde los valores de oxígeno

permanecieron altos hasta un año luego de finalizado el evento; y El Niño 1986-87, en el que mantuvo una gran variabilidad hasta diciembre'87, alcanzando un máximo superior al periodo EN mismo, en setiembre de 1987 (Tarazona et al., 1988a, b; Arntz et al., 1991).

En la localidad de Mejillones, se observa que la influencia de El Niño en las condiciones térmicas se disipó en el mes de abril; donde, a pesar de mantenerse las anomalías positivas de Temperatura Superficial del Mar (ATSM $\sim 1^{\circ}\text{C}$) hasta el final del periodo de estudio, las anomalías del Nivel del Mar fueron producto de forzamiento local con la formación de giros ciclónicos (cerca a la costa, $\sim 23^{\circ}\text{S}$) y anticiclónicos (oceánica, $19-25^{\circ}\text{S}$) (IFOP, 2016a). Así mismo, no se observaron valores de OD elevados entre febrero y mayo (Fig. 16). La serie de oxígeno disuelto de fondo del periodo de estudio muestra valores elevados en los meses de julio y agosto, que corresponden a una mezcla vertical en la columna de agua, evidenciada por valores uniformes de temperatura y salinidad (Anexo N°3). Estas condiciones pudieron darse debido a una elevada productividad primaria en los primeros 30 m de la columna de agua (10 y $15 \mu\text{g/L}$, IFOP, 2016b, c). En estos meses, también se observó una importante disminución de la salinidad, la cual se encontró alrededor de los $34.6-34.8$ psu, en toda la columna de agua de ambas estaciones (Ver anexo N°3). Estos altos valores de oxígeno y baja salinidad son aportadas por las Aguas Intermedias del Este del Pacífico Sur (AIEPS), que ingresan por el sur por encima de los 120 m a las capas superficiales mediante el proceso de afloramiento (Schneider et al., 2003). Los valores de oxígeno disminuyen para los meses de primavera, hacia el final del periodo de estudio, en

los cuales se observa un calentamiento de las aguas superficiales y el restablecimiento de la termoclina (Anexo N°3).

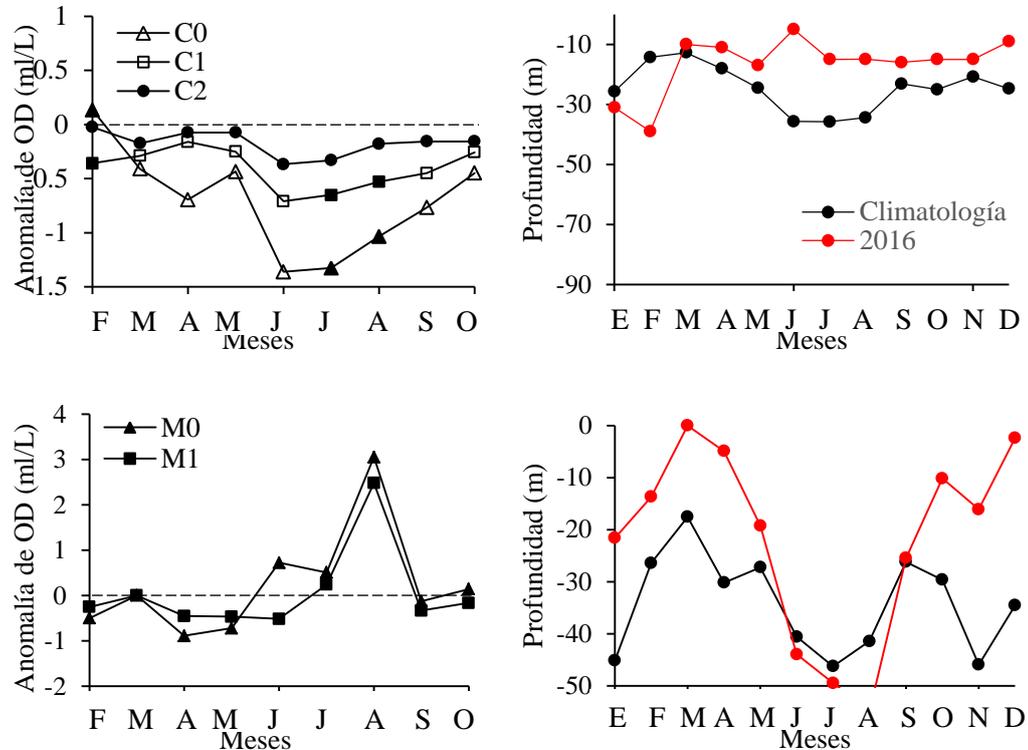


Fig. 44:: Anomalías de oxígeno disuelto de fondo (a), (c) y de la profundidad de la oxiclina (b), (d) durante el periodo de estudio. Las anomalías se calcularon en base a la climatología del periodo 2000-2016 (Fuente: IMARPE, IFOP). La climatología de la oxiclina fue extraída de Graco et al., en prensa (b), y calculada del periodo 2000-2015 (IFOP).

Al comparar los valores de OD obtenidos en el periodo de estudio con las climatologías calculadas para las localidades, se pueden analizar las anomalías del oxígeno disuelto durante el periodo de estudio (Fig. 44). En la localidad de Callao, se identifican dos periodos; el primero abarca de febrero a mayo, donde las anomalías se mantienen bajas ($<1 \text{ mL L}^{-1}$) y en su mayoría son anomalías negativas, a excepción del mes de febrero en la estación C0, donde se estimó una

anomalía de $+0.2 \text{ mL L}^{-1}$. Esto nos indica que, a pesar de haberse realizado el estudio en el contexto de un evento El Niño moderado-fuerte, se dieron condiciones de mayor hipoxia, en base a la climatología histórica de 2000-2016. A partir del mes de junio, se observan anomalías negativas importantes, alcanzando en el mes de junio un valor de -1.50 mL^{-1} en la estación C0. Lo mismo se evidencia cuando comparamos la profundidad de la oxiclina en el periodo de estudio; donde sólo el mes de febrero tuvo condiciones más oxigenadas que la climatología.

En la localidad de Mejillones se observa un escenario similar durante el primer periodo, con anomalías negativas ($<1 \text{ mL}^{-1}$) o positiva en el mes de mayo ($+0.7 \text{ mL}^{-1}$, M0). Una situación muy diferente para el segundo periodo; ya que para el mes de agosto las anomalías positivas alcanzan los 3 y 2.5 mL^{-1} en la estación M0 y M1, respectivamente.

3. Efecto de la variabilidad del oxígeno en la composición y estructura comunitaria

La comunidad del macrobentos de las localidades estudiadas presentan una riqueza, abundancia y biomasa que se encuentran dentro de los rangos reportados para condiciones post-El Niño en áreas costeras de similar profundidad y características abióticas de Perú (Arntz et al., 1991; Gutiérrez et al., 2008), y de las reportadas en condiciones normales en estaciones dentro de bahías de similar profundidad del norte de Chile (Zúñiga et al., 1983; Carrasco, 1997; Pacheco et al., 2011).

Los parámetros comunitarios de abundancia y biomasa estuvieron bien correlacionados con la evolución de los valores de oxígeno disuelto de fondo ($\rho=0.50$, 0.69 para abundancia y biomasa respectivamente), tal como fue reportado anteriormente por Tarazona et al., (2001). Esta correlación mejora cuando se compara con la media calculada del semestre anterior al muestreo ($\rho=0.51$, 0.78 , respectivamente), evidenciando la influencia/importancia de la duración de los períodos de oxigenación e hipoxia en la estructura de la comunidad (Ver Fig. 38).

Sin embargo, cuando analizamos independientemente la localidad de Callao y Mejillones, la abundancia y biomasa no se correlacionaron significativamente con ninguno de los parámetros abióticos. Solo se identificó una correlación positiva ($\rho=0.72$, $p<0.01$) entre la abundancia del grupo Mollusca con el coeficiente de variabilidad calculado en base al semestre anterior al muestreo en las muestras de Callao. En las estaciones más someras la mayor frecuencia y duración de los eventos de oxigenación estarían permitiendo el asentamiento y desarrollo de las especies de moluscos que en general son más sensibles a la hipoxia, siendo uno de los primeros en desaparecer bajo estas condiciones de estrés (Levin, 2003; Lenihan y Micheli, 2001). Durante el periodo de estudio, los valores de oxígeno para Callao se mantuvieron por largo tiempo debajo de los 0.2 mL^{-1} , aquí el coeficiente de variabilidad (CV) calculado captura el incremento del oxígeno disuelto en, al menos, uno de los seis meses anteriores al muestreo por influencia de El Niño 2015-16, esas condiciones pudieron permitir un mayor asentamiento de las especies de moluscos oportunistas (Tarazona et al., 1996). En la localidad de Mejillones, las condiciones para el desarrollo del grupo Mollusca persisten a lo

largo del tiempo en el periodo de estudio y por ello no se visualiza una correlación significativa entre los parámetros relacionados a la oxigenación o su variabilidad, pero sí con el contenido de materia orgánica ($\rho=0.57$, $p<0.05$), lo cual ha sido reportado en otras áreas similares como en la Bahía Natividad en México y presenta una fuerte relación con el tamaño de sedimento (Corgos et al., 2014).

Las correlaciones encontradas entre la riqueza esperada y los índices de diversidad con los parámetros de oxigenación y su variabilidad evidenciaron diferencias importantes del efecto del oxígeno en la comunidad. En Callao, los parámetros comunitarios asociados a la equitatividad/dominancia de las especies -índice de Shannon y Simpson- estuvieron correlacionados a la variabilidad del oxígeno en el semestre anterior al muestreo (Fig. 39). Los mayores coeficientes de variabilidad estuvieron asociados al hábitat con régimen de hipoxia estacional (C0, Fig. 45a), que presenta mayores periodos de oxigenación, y que en el periodo de estudio fue el más afectado por el evento El Niño 2015-16; y fueron disminuyendo en el gradiente batimétrico. Las condiciones de mayor oxigenación del hábitat más somero permitirían el reclutamiento frecuente de nuevos individuos conduciendo a una mayor diversidad de especies.

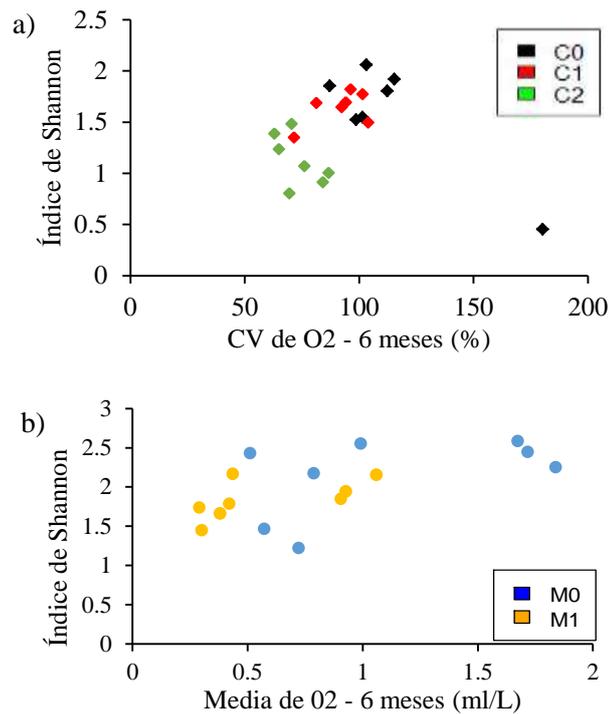


Fig. 45: Gráfico de dispersión de los valores de Índice de Shannon y (a) el Coeficiente de variabilidad del oxígeno disuelto en las estaciones C0 (negro), C1 (rojo) y C2 (verde); y (b) la media calculada de seis meses en las estaciones M0 (azul), M1 (ámbar).

En la localidad de Mejillones se encontró una correlación entre los Índices de Shannon y Simpson con el valor de oxígeno del momento y con la media calculada de los meses anteriores (Fig. 45b), pero ninguna correlación con el coeficiente de variabilidad. A diferencia de Callao, el coeficiente de variabilidad en Mejillones no capturó la variabilidad del régimen de oxígeno del hábitat, sino la de un evento inusual de intensa oxigenación en ambas estaciones, y que fue superior en el ambiente más profundo debido a que en este las condiciones anteriores al evento fueron más hipóxicas. En cambio, el valor de oxígeno disuelto del momento y de la media calculada del semestre anterior si representan el régimen de oxigenación característico de estos hábitats. En ambos casos las correlaciones significativas demuestran que la diversidad de la comunidad está influenciada por el régimen de oxígeno que característico de cada hábitat.

Cuando analizamos la biomasa vemos que el mayor aporte no es dado por el grupo Polychaeta (Fig. 46, Ver anexo N°5), al estar compuesto por especies principalmente de pequeño tamaño y cuerpo blando (Quiroga et al., 2005). En las estaciones de menos de 50 m los moluscos aportan alrededor del 50% de la biomasa total, llegando a un 80% en la localidad de Mejillones donde la riqueza en este grupo es mayor. La reducida diversidad de la estación profunda de Callao (C2) produce la dominancia de los poliquetos en la biomasa al igual que en la abundancia como ha sido reportado anteriormente para zonas de la ZMO de Perú y en el mar de Oman (Levin et al., 2000, 2002). En términos globales, la biomasa en las localidades de Mejillones fueron superiores a las de Callao en hasta dos órdenes de magnitud (Fig. 46), y coinciden con el rango reportado en anteriores trabajos de la misma zona y, en general, del norte de Chile (Gallardo et al., 1995; Carrasco et al., 1999; Quiroga et al., 2005), y son superiores a lo reportado para la zona centro del Perú (Tarazona et al., 1988a, b; Arntz et al., 1991; Gutiérrez et al., 2008).

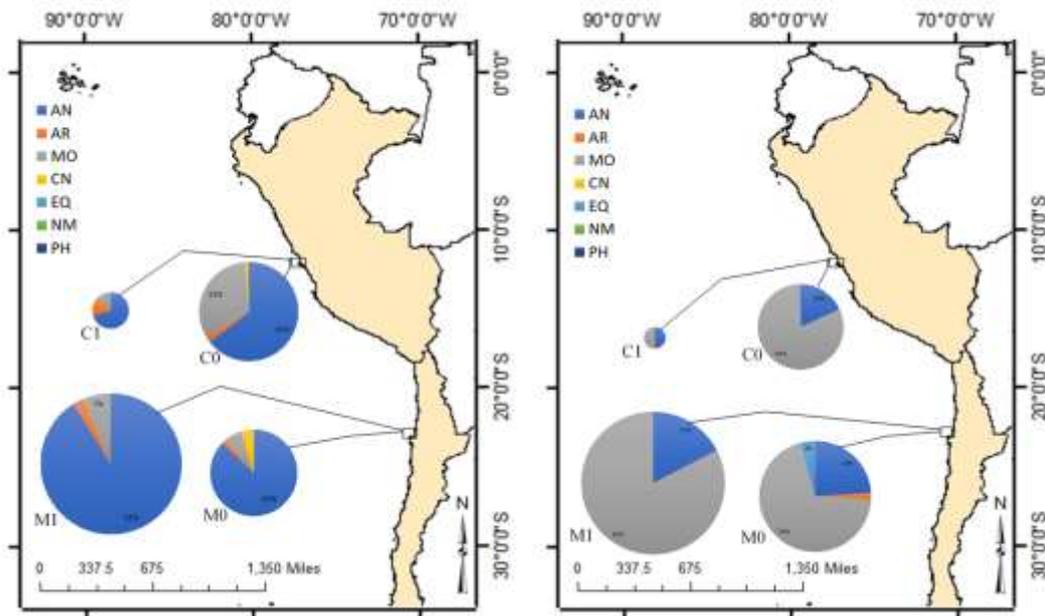


Fig. 46: Diagramas de torta de la abundancia (izquierda) y biomasa (derecha) en las diferentes estaciones del estudio. El radio del círculo es proporcional a la abundancia (ind/m^2) y biomasa (g DW/m^2) promedio de cada estación. En las estaciones M0 y M1, los círculos de la biomasa han sido reducidos diez veces para su visualización.

Los principales factores que afectan la biomasa bentónica son el oxígeno disuelto y la disponibilidad de alimento (Levin et al., 2002). Al ser comparables los valores de biomasa con lo anteriormente reportado para la misma localidad (Laudien et al., 2007; Zúñiga et al., 1983) los altos valores de biomasa no corresponden a una anomalía relacionada al evento de oxigenación en la segunda mitad del periodo de estudio (Fig. 16, 44). Además, según nuestra caracterización de los regímenes de oxígeno disuelto de fondo, ambas localidades son comparables a profundidades equivalentes. En este caso, las diferencias podrían estar explicadas por factores propios del sedimento que afectan el contenido de oxígeno disuelto en el agua intersticial. Así, en sedimentos limo-arcillosos como los que caracterizan a las estaciones de Callao (Cardich, 2013) con gran cantidad de materia orgánica acumulada (Tabla N°5), es más probable encontrar condiciones de anoxia y condiciones reducidas, con presencia de sulfuro de hidrógeno (Jiménez, 2016), que limita con mayor intensidad la distribución de los taxa y su supervivencia (Nilsson & Rosenberg, 1994; Levin, 2003). En Mejillones, sin embargo, los sedimentos son de mayor tamaño, entre arena fina y muy fina (Zúñiga et al, 1983; Pacheco et al., 2011 y *obs. pers*), y están relacionados a menores cantidades de materia orgánica (Tabla N°6); ambas características son indicadoras de un ambiente sedimentario menos inhóspito, que podría permitir el asentamiento de la comunidad de moluscos con grandes abundancias y con un constante aporte a la biomasa. Anteriormente se ha

reportado para la localidad de Antofagasta un constante aporte del grupo Mollusca a la biomasa, especialmente por la abundancia de la especie *Nuculana cuneata*, y es atribuido a las características sedimentarias y a su baja variabilidad (Jaramillo et al., 1998).

En la figura 47 se muestra un análisis de multi-escalamiento no dimensional de todas las muestras del presente estudio, en el que las réplicas fueron reducidas con el promedio del centroide de doble factor (Estaciones-Meses); con el que se pueden discutir los cambios temporales y espaciales de la estructura comunitaria. A pesar de que la caracterización de la variabilidad de oxígeno permitió identificar tres regímenes en el rango batimétrico, se advierte una importante separación latitudinal de las muestras por su composición y abundancias específicas. Diferencias latitudinales a nivel comunitario han sido discutidas anteriormente en diversos estudios sobre el macrobentos de la zona norte de Chile (20-23°S) de diferentes profundidades (0-100m) (Carrasco, 1997; Carrasco y Moreno, 2006; Laudien et al., 2007).

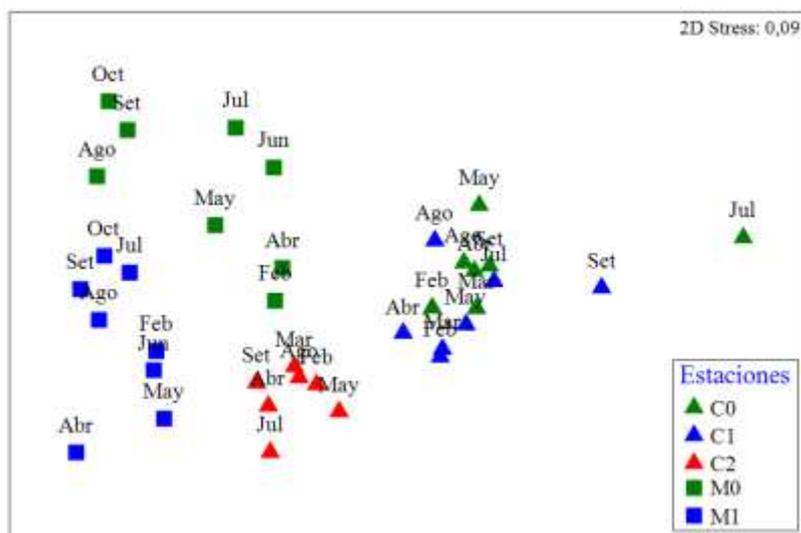


Fig. 47: Análisis de nMDS para las muestras de macrobentos de las estaciones de Callao (triángulo) y Mejillones (cuadrados), identificando los regímenes de ‘Hipoxia estacional’ (verde), ‘Hipoxia predominante’ (azul) e ‘Hipoxia persistente’ (rojo) y la variabilidad temporal en el periodo de estudio.

Las muestras de la estación más profunda (C2, 90m) frente a Callao se mantienen reunidas en una nube de puntos bien definida, y las estaciones más someras con una alta similaridad. En el gráfico de nMDS se observan casos extremos (*outliers*), tanto de la estación C0 como en la de la estación C1. En la estación C0 el punto correspondiente al mes de julio se aleja debido a sus bajas riquezas y por el reemplazo de la dominancia de *P. pinnata* por el bivalvo *Agriopoma catharium* (Fig. 23). En la estación C1 el mes de setiembre se alejó de la nube de puntos, ya que registró una riqueza muy baja (4 especies); no se puede discutir las causas de esta baja diversidad debido a la falta de representatividad de la muestra ya que existieron dificultades insuperables durante el muestreo que sólo permitieron obtener una réplica. En ambos casos (julio C0 y setiembre C1) no se registró la presencia de las especies carnívoras *Nephtys ferruginea*, *Sigambra bassi* y *Hermundura fauveli*, que estuvieron presentes en todo el periodo de estudio; las que anteriormente han sido reportadas como especies tolerantes de la condición de hipoxia en áreas someras de la costa central del Perú (Tarazona et al., 1996). Es sabido que los carnívoros en general son más sensibles en comparación de los otros grupos tróficos, ya que requieren gasto de energía para poder desplazarse en busca de alimento (Levin, 2003). La dominancia de las especies *P. pinnata* y *Magelona phyllisae* (Orden Spionida, Fig. 24) en las muestras de la estación más profunda (C2) alcanzaron un porcentaje promedio de 87.51% de la abundancia total; en consecuencia, el índice de uniformidad de Simpson ($\lambda=0.62$) en esta

estación fue significativamente mayor a las estaciones más someras. Estas especies caracterizan las comunidades hipóxicas de la costa central del Perú y del norte de Chile (Gallardo et al., 1995; Tarazona et al., 1996). Al haber sólo ligeros cambios en la composición específica de esta comunidad, se observó una gran similitud entre las muestras asociadas al régimen de hipoxia persistente (Fig. 48). La especie *P. pinnata* dominó la comunidad durante todo el periodo (Fig. 49), excepto el mes de julio, donde las abundancias disminuyeron de un promedio de 5000 ind.m⁻² a 500 ind.m⁻² (de 90% a 70%). Esto podría ser consecuencia de una severa mortalidad durante el mes de junio, en el que se registraron los menores valores de oxígeno sobre el fondo (0.04 mL⁻¹), siendo el mes de julio el inicio de la recuperación de la población de *P. pinnata* bajo un ligero incremento de la concentración de oxígeno disuelto.

En la misma figura (Fig. 47) se observa que, a diferencia de las estaciones de Callao, las muestras de Mejillones tienen una distribución más dispersa en el espacio multi-dimensional, que puede estar asociado al mayor rango de oxígeno que se presentó durante el periodo de estudio. Se identifican dos periodos en ambas localidades de Mejillones (febrero a junio y julio a octubre); donde los segundos se agrupan a un nivel de 50% de similitud (Fig. 48). Las muestras de estos períodos están caracterizadas por valores de riqueza, abundancia y diversidad mayores, asociados a un incremento importante en el nivel de oxígeno disuelto, el cual alcanzó los 4 mL⁻¹ en el mes de agosto (Fig. 18).

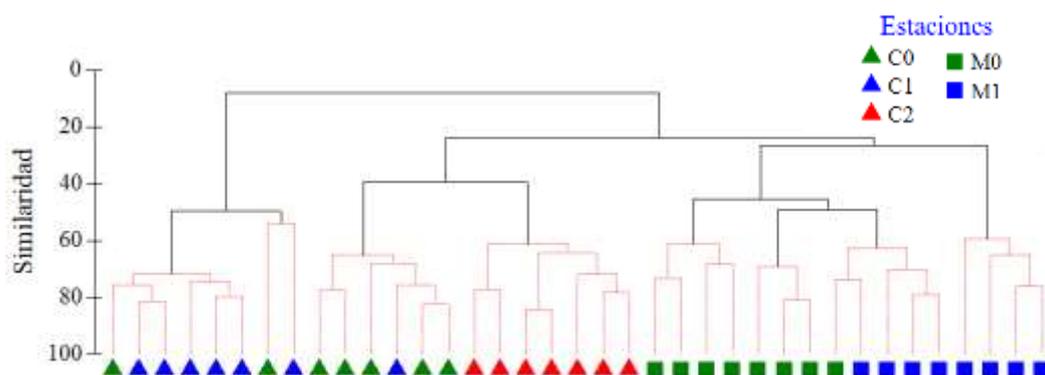


Fig. 48: Análisis de cluster de enlace completo para las muestras de macrobentos de las estaciones de Callao (triángulo) y Mejillones (cuadrados), identificando los regímenes de ‘Hipoxia estacional’ (verde), ‘Hipoxia predominante’ (azul) e ‘Hipoxia persistente’ (rojo) y la variabilidad temporal en el periodo de estudio.

Taxonómicamente, la composición específica de las comunidades frente a Callao y en la bahía de Mejillones difieren en las especies de mayor abundancia, que se traduce en una dispersión en el análisis de ordenamiento (Fig. 47). En el Phylum Mollusca la especie de mayor abundancia en las estaciones de Callao fue *Agriopoma catharium* (ex *Pitar*), lo cual concuerda con lo reportado anteriormente en estaciones someras (Tarazona et al., 1996), o estaciones profundas bajo la influencia de El-Niño (Gutiérrez et al., 2008). En la estación C0 fue muy abundante, especialmente en el mes de julio, donde representó más de 90% de la abundancia total; su rápido incremento en respuesta a un ligero aumento de oxígeno de fondo evidencia su comportamiento oportunista, registrado en anteriores eventos El Niño (Tarazona et al., 1996). En las estaciones de Mejillones la especie *Nuculana cuneata* es característica de este tipo de hábitat por su afinidad a fondos arenoso-fangosos (Zúñiga et al., 1983); y aunque estuvo presente durante todo el periodo de estudio, fue más abundante en los meses de agosto y setiembre, asociadas a condiciones oxigenadas que favorecen la

abundancia de grupos filtradores (Tarazona et al., 1988a). Además, la diversidad de este Phylum es mayor en la localidad de Mejillones, ampliamente reportado anteriormente (Jaramillo et al., 1998; Laudien et al., 2007; Moreno et al., 2008).

La especie *Ampelisca araucana* fue abundante tanto en Callao como en Mejillones, y estuvo presente durante todo el período en las estaciones hasta 50 m de profundidad, siendo una de las pocas especies del Phylum Arthropoda adaptadas a las condiciones de hipoxia (Zúñiga et al., 1983; Gutiérrez et al., 2008).

En el Phylum Polychaeta se compartieron un mayor número de especies como *Paraprionospio pinnata*, *Magelona phyllisae* y *Nephtys ferruginea*, que son características de fondos blandos deficientes de oxígeno (Levin, 2003). Algunas especies reportadas exclusivamente en la localidad de Callao fueron *Sigambra bassi*, *Hermundura fauveli* entre las más abundantes; y la localidad de Mejillones tuvo representantes de las familias Maldanidae, Oeonidae (Arabellidae), Terebellidae que no han sido reportadas en Perú (Tarazona et al., 1988a, b, 1996; Gutiérrez et al., 2008).

4. Efecto de la variabilidad de oxígeno en la composición y diversidad funcional del bentos

La distribución de las estaciones por rasgos funcionales en las dimensiones del Análisis de Correspondencias denota una separación entre las muestras tomadas frente a Callao y Mejillones (Fig. 36). En esta ordenación se observó una separación batimétrica de las muestras y en la localidad de Callao se identificó los mismos ‘outliers’ en las estaciones C0 y C1 como en la ordenación de la composición específica. Las muestras de la estación C0, caracterizada por un

régimen de hipoxia estacional, se encontraron asociadas a los rasgos de filtradores, de tamaño mediano a grande y cuerpo de concha dura. Estos rasgos son indicadores de los mecanismos de transporte del pelagos al bentos, fijación del carbono en el bentos, y fijación del calcio respectivamente, con los que las especies contribuyen al ciclo del carbono principalmente y de otros elementos como el calcio (Bremner et al., 2006). La expresión de estos rasgos ha sido asociada a hábitats oxigenados (Tarazona et al., 1996; Taylor et al., 2008) y en hábitats no perturbados similares a los del macrobentos somero (15m) de la Bahía de Mejillones (Pacheco et al., 2011 y las referencias en él). También se presentaron asociadas a un hábito enterrador temporal y al estar localizadas en la superficie o interfase del sedimento representan un alto valor como alimento para predadores móviles y la transferencia de energía llega a niveles tróficos superiores, asimilándose a un ambiente normóxico (Díaz y Rosenberg, 2008; Frid, 2011). La estación más profunda (C2), sometida a constante hipoxia, presenta rasgos de tamaño pequeño, vida corta y de hábito enterrador que son indicadores de especies r-estrategas características de estados tempranos del desarrollo sucesional (Díaz y Rosenberg, 2008). Cuando en la comunidad predominan estos rasgos, la comunidad cumple con una importante función ecológica de reciclaje del carbono, al estar asociados a una alta bioturbación transportan el carbono a capas inferiores del sedimento y viceversa (Bremner et al., 2008); este es un servicio ecológico importante que incrementa el valor ecológico de la comunidad (Frid, 2011). Las muestras de la estación C1 expresaron de forma moderada los rasgos de las estaciones C0 y C2, aunque se encontraron más cercanas a la estación más profunda y de menor oxigenación.

Las muestras de la localidad de Mejillones fueron similares a lo reportado por Pacheco et al. (2011) para hábitat profundo (50 m) en Bahía de Mejillones, con la estación de 30 metros presentando una mayor diversidad en la expresión de los rasgos de estrategias de alimentación (depositívoros, carnívoros, omnívoros) y formas de vida, sin presentar una fuerte asociación con los organismos filtradores o de concha dura. Podría decirse que esta estación se encuentra en el medio de un gradiente de pérdida de la diversidad comparado con la estación de 15 m en la misma localidad de Mejillones (Pacheco et al., 2011).

De acuerdo a la teoría ecológica de la “perspectiva ascendente”, a mayor diversidad de rasgos de alimentación mayor diversidad de rutas de energía y reciclaje de materia se esperan en la comunidad (Ulanowicz, 1986, 1997). Según esto las estaciones más someras de la localidad de Mejillones transfieren mayor energía a niveles superiores de la trama trófica y a predadores móviles que le dan un valor ecológico importante al ecosistema (Byers y Grabowski, 2013). En el caso de Callao, la estación C2 caracterizada por una hipoxia persistente, se encuentra tan perturbada que la transferencia de energía se limita al componente microbiano y juega un papel más importante en la remineralización de la materia orgánica (Díaz y Rosenberg, 2008).

Para una mejor comparación de la diversidad de categorías de cada rasgo expresadas en las estaciones se aplicó el índice de Diversidad de Shannon (H') y de Equidad de Simpson (λ), usando las categorías como especies. Con estos valores se realizaron análisis de varianzas para identificar diferencias significativas entre los regímenes de oxigenación (Tabla N°23) y su interacción con las diferencias latitudinales (Tabla N°24).

Los rasgos biológicos de tamaño del cuerpo, longevidad y potencial de exposición (Tabla 24) presentaron diferencias entre regímenes de oxígeno más importantes que las latitudinales observadas en la composición específica. Otros rasgos como el modo reproductivo, hábito de vida, localización en el sedimento y la estructuración del hábitat mantuvieron diferencias latitudinales significativas.

Esta conservación diferencial de las disimilitudes latitudinales al traducir la composición específica a funcional se debe a que algunos rasgos, como las estrategias de alimentación, pueden ser compartidas por especies de diferentes grupos taxonómicos. Por eso es importante considerar el análisis de BTA con la mayor cantidad de rasgos posible, para recuperar información de todas las funciones ecológicas claves que no se reconocen con el estudio de grupos tróficos clásicos como el ciclo de nutrientes (bioturbación; Jumars y Wheatcroft, 1989) y provisión del hábitat (estructuración del hábitat) entre otros (Pacheco et al., 2011).

Tabla 23: Análisis de Varianzas para los índices de diversidad funcional calculados por rasgo en las comunidades de las estaciones de la localidad Callao y prueba post-hoc para la identificación de grupos similares.

	Índice de Shannon		Índice de Simpson	
	Estadístico	Grupos similares	Estadístico	Grupos similares
Tamaño cuerpo	68.3 p<0.01	<u>C2</u> <u>C1</u> <u>C0</u>	54.6 p<0.01	<u>C0</u> <u>C1</u> <u>C2</u>
Longevidad	11.85 p<0.01	<u>C2</u> <u>C1</u> <u>C0</u>	10.61 p<0.05	<u>C0</u> <u>C1</u> <u>C2</u>
Modo reproductivo	3.55 p>0.05	-	4.24 p<0.05	<u>C2</u> <u>C0</u> <u>C1</u>
Modo propágulo	12.6 p<0.05	C2 <u>C0</u> <u>C1</u>	11.58 p<0.05	<u>C1</u> <u>C0</u> <u>C2</u>
Diseño de	21.2	C2 <u>C1</u> <u>C0</u>	17.65	<u>C0</u> <u>C1</u> <u>C2</u>

cuerpo	p<0.01		p<0.01	
Hábito de vida	3.19 p>0.05	-	2.31 p>0.05	-
Localización en sedimento	0.19 p>0.05	-	0.12 p>0.05	-
Potencial de exposición	22.84 p<0.01	C2 <u>C1</u> C0	14.5 p<0.05	<u>C0</u> <u>C1</u> C2
Grado de adhesión	11.3 p<0.05	<u>C2</u> <u>C1</u> C0	11.3 p<0.05	<u>C0</u> <u>C1</u> C2
Estrategia alimentaria	8.62 p<0.05	C2 <u>C1</u> C0	6.0 p<0.05	<u>C0</u> <u>C1</u> C2
Método de movimiento	1.4 p>0.05	-	0.5 p>0.05	-
Motilidad	0.78 p>0.05	-	0.77 p>0.05	-
Estructuración de hábitat	1.13 p>0.05	-	1.14 p>0.05	-

Tabla 24 Análisis de Varianzas de doble vía para los índices de Shannon de diversidad funcional calculados por rasgo en las comunidades de las estaciones de Callao y Mejillones, y prueba post-hoc para la identificación de grupos similares.

RASGO	Factor	F-value	p-value	Grupos similares
Tamaño cuerpo	Localidad	10.6	**	C > M
	Régimen	33.98	***	R1 > R2
	L-R	0.63	NS	-
Longevidad	Localidad	0.08	NS	-
	Régimen	14.15	***	R1 > R2
Modo reproductivo	Localidad	9.74	**	C < M
	Régimen	1.16	NS	-
	L-R	0.16	NS	-
Modo propágulo	Localidad	5.76	*	C > M
	Régimen	4.27	*	R1 > R2
	L-R	9.7	**	
Diseño de cuerpo	Localidad	5.92	*	C > M
	Régimen	5.4	*	R1 > R2
	L-R	0.39	NS	-
Hábito de vida	Localidad	29.1	***	C > M

	Régimen	6.6	*	R1 > R2
	L-R	0.06	NS	-
Localización en sedimento	Localidad	16.1	***	C < M
	Régimen	0.02	NS	-
	L-R	0.16	NS	-
Potencial de exposición	Localidad	3.23	NS	-
	Régimen	7.22	*	R1 > R2
	L-R	3.74	NS	-
Grado de adhesión	Localidad	16.9	***	C > M
	Régimen	24.7	***	R1 > R2
	L-R	0.15	NS	-
Estrategia alimentaria	Localidad	3.74	NS	-
	Régimen	1.0	NS	-
	L-R	0.01	NS	-
Método de movimiento	Localidad	0.25	NS	-
	Régimen	1.09	NS	-
	L-R	2.82	NS	-
Motilidad	Localidad	0.66	NS	-
	Régimen	0.41	NS	-
	L-R	0.99	NS	-
Estructuración de hábitat	Localidad	29.3	***	C < M
	Régimen	0	NS	-
	L-R	3.3	NS	-

No se logró identificar diferencias significativas en los rasgos de método de movimiento y motilidad. En todas las estaciones las categorías de ‘saltos’, ‘natación’ y ‘arrastre’ fueron pobremente representadas (Fig. 33), lo cual indica un bajo transporte horizontal de individuos reduciendo la exportación en el balance y ciclo de energía y elementos del sistema (Bremner et al., 2006, 2008).

La estación asociada al régimen de hipoxia persistente, que fue la estación con menor riqueza y diversidad de especies, también presentó los menores valores de diversidad funcional (Índice Shannon) y mayor uniformidad en la expresión de caracteres (índice de Simpson) en todos los rasgos (Tabla N°23).

Esta reducción de la diversidad de rasgos concuerda con uno de los procesos más importantes conocido como “filtración abiótica” en el que se selecciona ciertos

taxa individuales de un pool regional porque poseen ciertos rasgos adecuados para el dicho ambiente (Díaz et al., 1998; Shojaei et al., 2013), el cual afecta la distribución de los rasgos en el espacio y la batimetría. No sólo la hipoxia genera esta selección de caracteres de la comunidad, también las perturbaciones físicas como el dragado ocasionan este tipo de selección; así fue reportado para el área de Mejillones (Allan et al., 2008; Pacheco et al., 2011).

En resumen, considerando los resultados globales de este estudio, las expresiones de rasgos en el régimen de ‘hipoxia estacional’ se asocian a estados de mayor desarrollo sucesional de la comunidad, como mayor tamaño y tiempo de vida y mayor diversidad en las estrategias alimentarias. En el régimen de ‘hipoxia predominante’ la diversidad disminuye en la mayoría de los rasgos y en el régimen de ‘hipoxia persistente’ el pequeño tamaño, corta vida y baja diversidad de hábitos alimenticios caracterizan a la comunidad en un estado temprano de desarrollo. Estos hallazgos son consistentes con los patrones esperados de acuerdo a las teorías ecológicas relacionadas a la función de la comunidad en ecosistemas con influencia de la hipoxia (Ulanowicz, 1986; 1997; Díaz et al., 1998; Díaz & Rosenberg, 2008; Shojaei et al., 2013).

5. Efecto del régimen de oxígeno en la estructura poblacional de *Paraprionospio pinnata*

La familia de poliquetos Spionidae, en especial la especie *Paraprionospio pinnata*, es la más abundante del periodo de estudio en ambas localidades, por lo que su variabilidad es determinante en la estructuración de la comunidad (Quiroga et al., 1999).

Para la zona norte de Chile (Puna Coloso, 23°S) existen una serie de trabajos que explican la importancia de la población de esta familia en la estabilidad de la comunidad macrobentónica a pesar de la variabilidad estacional e interanual reportada en el área (Carrasco, 1997; Quiroga et al., 1999; Carrasco y Moreno, 2006). La población de *P. pinnata* en estos trabajos presenta fluctuaciones estacionales en la abundancia relativa entre el 76% en otoño a 30% durante primavera y verano (Quiroga et al., 1999; Carrasco, 1997) que coinciden con el ciclo anual de reproducción propio de la especie y con una alta tasa de reclutamiento durante la temporada cálida (Powers et al., 2001).

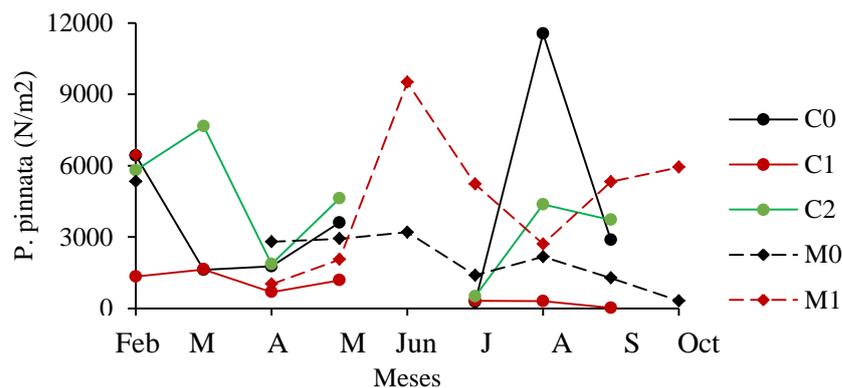


Fig. 49: Abundancia de la especie *Paraprionospio pinnata* en el periodo de estudio.

En el presente estudio no se encontró dicha estacionalidad en la abundancia de *P. pinnata* (Fig. 49), ni correlaciones significativas con el oxígeno disuelto ($\rho=0.25$, $p>0.05$), ya que los valores tuvieron grandes fluctuaciones en el periodo. Estas fluctuaciones pueden ser explicadas por características propias de la especie, su interacción con el oxígeno y con otras especies. Por ejemplo, se ha reportado una interacción de esta especie con el oxígeno disuelto relacionado a la influencia del evento EN 1997-98, donde se observó que el incremento de valores

de oxígeno disuelto de fondo y en sedimentos oxidados, el reclutamiento de verano fracasa y la población sólo se recupera cuando se reestablecen las condiciones de hipoxia que disminuyen la competencia por el espacio (Sellanes et al., 2007). Anteriormente se ha categorizado a esta especie como oportunista ya que incrementa su abundancia rápidamente frente a episodios de oxigenación (Tarazona et al., 1988a, b, 1996); además, gracias a los estudios sobre su fisiología, se han descrito importantes y muy sofisticadas adaptaciones a la hipoxia (González & Quiñonez, 2000; Lamont & Gage, 2000; Powers et al., 2001). Estas adaptaciones le otorgan ventaja sobre otras especies durante el estrés hipóxico - el cual pueden tolerar por largos periodos de tiempo- y le da la posibilidad de ser más abundante en estas condiciones (como de hipoxia persistente en la estación C2) comparado con regímenes de oxígeno menos severos en las estaciones más someras donde el incremento de la diversidad genera competencia por espacio, por ejemplo con las especies enterradoras, especialmente de hábito depositívoro (Sellanes et al., 2007).

La depredación es una de las relaciones biológicas más importantes que se establecen en la comunidad, y aunque no se tiene información específica de las relaciones depredador-presa para el área de estudio (Peña et al., 2005) se ha reportado un efecto indirecto de la actividad excavadora de los carnívoros sobre las actividades biogénicas de los espiónidos, esto es la pérdida de los palpos usados en la alimentación (Quiroga et al., 1999) que pueden conducir a la disminución de la población. Para identificar esta interacción en el presente estudio se construyó la figura N°50, en la que se puede visualizar una dispersión no lineal de los datos. Si separamos los datos que fueron registrados durante la

hipoxia ($<0.5 \text{ mL}^{-1}$) se observa una fuerte correlación positiva lineal ($\rho=0.75$, $p<0.01$) entre las poblaciones de *P. pinnata* y del grupo trófico de carnívoros. Esto nos indica que, en condiciones de hipoxia, ambas poblaciones están afectadas negativamente por el ambiente y por ello presentan bajas densidades. Los puntos en los que la hipoxia fue superada ($>0.5 \text{ mL}^{-1}$), aparece una ligera relación negativa ($r=-0.39$, $p<0.3$) entre las poblaciones, que podría estar dada por el mecanismo descrito anteriormente. Este comportamiento poblacional se ha observado ampliamente en el estudio de la ecología de los sistemas bentónicos: cuando el estresante ambiental desaparece en la comunidad se establecen relaciones interespecíficas que determinan la estructura comunitaria (Byers y Grabowski, 2013).

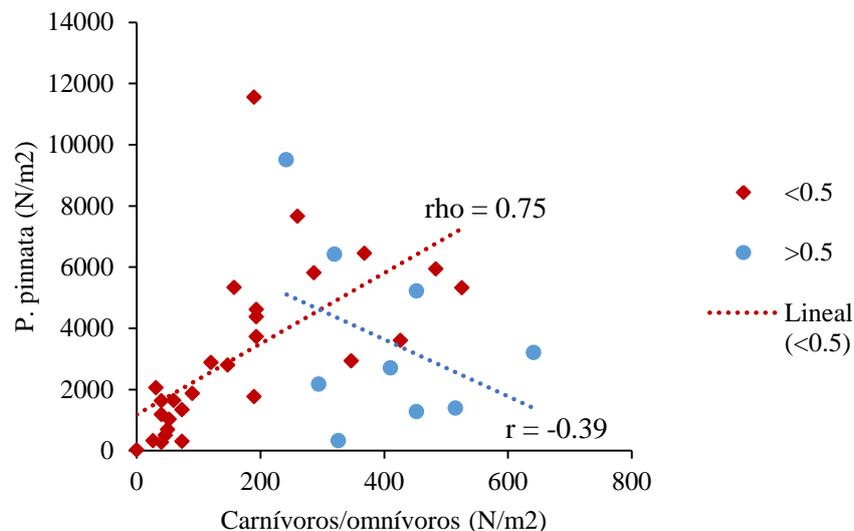


Fig. 50: Correlación entre la abundancia de *P. pinnata* y la de los carnívoros/omnívoros durante el periodo de estudio en las localidades de Callao y Mejillones.

En cuanto a la estructura de tallas evaluada en la localidad de Callao, se observó una ligera correlación negativa entre la talla promedio y el coeficiente de variabilidad del oxígeno ($\rho=-0.41$, $p<0.1$). Esto podría deberse principalmente a

que los procesos que determinan la estructura de tallas suceden en escalas de tiempo menores, como el reclutamiento y las interacciones con otras especies (Powers et al., 2000; Peña et al., 2005) que no se identifican en este estudio debido a su resolución temporal mensual.

Del análisis de estructura de tallas también se puede observar que a pesar de la severidad y persistencia de la hipoxia en la estación más profunda (C2), la especie *P. pinnata* alcanzó una estructura de tallas mayores que las estaciones más someras (Fig. 31). De acuerdo a los estudios existentes la especie posee una mayor efectividad enzimática y área de respiración en sus tallas más adultas (Lamont y Gage, 2000; González y Quiñones, 2000) y puede desarrollarse en presencia de H₂S (Jiménez, 2016). No se ha podido determinar la razón por la que no se encuentran individuos de mayores tallas en las estaciones más someras; pero es posible que, a pesar de que los eventos de oxigenación son más largos, un régimen de oxígeno más variable produzca efectos negativos en la calidad de la materia orgánica fresca, modificando las condiciones reductoras del sedimento (Gutiérrez et al., 2008) y limite el éxito del reclutamiento de juveniles (Jiménez et al., 2016). Esta situación no sería un limitante en los sedimentos de estaciones más profundas, donde la persistencia de la hipoxia permite una acumulación de materia orgánica de buena calidad (Gutiérrez et al., 2000) y condiciones reducidas del sedimento (Middelburg & Levin, 2009).

En la estación C1 se observó una renovación constante de tallas pequeñas de *P. pinnata*, que acompañado de grandes fluctuaciones de los valores de abundancia indican una constante oferta de larvas en la columna de agua como ya ha sido reportado para la estación C0 (Jiménez., 2016), y a pesar de que presenta un

régimen de hipoxia predominante, los episodios de oxigenación dan la posibilidad al reclutamiento de nuevas cohortes aunque sean menos frecuentes que en la estación C0, como lo indica Powers et al. (2001), las larvas de *P. pinnata* pueden retrasar su asentamiento hasta encontrar una ventana de oxigenación (0.3mL^{-1}).

6. Mapa conceptual sobre los efectos de la variabilidad del oxígeno en la estructura comunitaria y funcional

El resumen de los principales resultados de esta investigación se presenta en la siguiente figura (Fig. 51), en el que se puede observar la disminución de los principales rasgos biológicos de diversidad funcional a través del gradiente de severidad de hipoxia que caracterizó el gradiente batimétrico de ambas localidades. En los esquemas inferiores se representaron los hábitos alimenticios más importantes y como se posicionan en el sedimento afectando la estructura del mismo. Además, se puede observar que los cambios en los parámetros comunitarios de abundancia y biomasa no presentan las mismas tendencias de oxigenación e hipoxia y de las diferencias entre localidades.

La diversidad de formas de vida y funciones de la comunidad bajo el régimen de hipoxia estacional, semeja el estadio de desarrollo sucesional II, según Díaz & Rosenberg (2008), el cual podría llegar a un estadio sucesional III en los eventos de oxigenación ya que, bajo esta categoría de hipoxia la mortalidad no es severa y las posibilidades de recuperación de la comunidad son más altas, mientras que la comunidad bajo el régimen de hipoxia persistente se encuentran más cercanos a la defaunación (Díaz & Rosenberg, 2008).

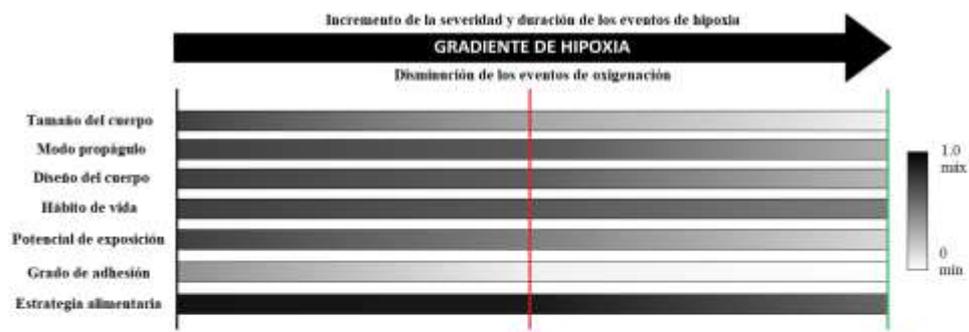


Fig. 51: Mapa conceptual resumen de los principales resultados obtenidos en el presente estudio. Abreviaturas: Abundancia = A; Biomasa = B; IF= alimentadores de interfase; FF= filtradores; CO= carnívoros/omnívoro; SDF= depositívoros de superficie; SSDF = depositívoros de sub-superficie.

CONCLUSIONES

La variabilidad del oxígeno disuelto es el principal factor que determina la estructura y función de las comunidades de Callao y Mejillones en el gradiente batimétrico que coincidió con un gradiente de severidad de hipoxia, mas no explicó las diferencias entre localidades. Con los resultados de este estudio no se pudo determinar los factores que explican estas diferencias entre las localidades, pero constituye un primer intento en identificar la interacción entre los regímenes de oxígeno y los parámetros comunitarios en cada localidad. Por lo tanto, nos es posible verificar parcialmente la hipótesis planteada en el inicio de esta investigación.

En relación a cada objetivo específico, nuestras conclusiones son:

1. La caracterización de la frecuencia y duración de los eventos de oxigenación y el análisis de la estacionalidad en los valores de oxígeno disuelto de las estaciones históricas permitió caracterizar el régimen de oxígeno frente a Callao y Mejillones. Las áreas más someras de ambas localidades (~30 m) presentaron regímenes de 'hipoxia estacional' con ciclos semi-anual y anual respectivamente; a los ~50m se presentó el régimen de 'hipoxia predominante' con oxigenación durante el invierno; mientras que el régimen de 'hipoxia persistente' caracterizó el área ubicada en la plataforma continental de Callao (90 m).
2. Los resultados sobre la estructura comunitaria nos demuestran que el régimen de oxígeno no explica toda la variabilidad de los parámetros comunitarios globales, como la abundancia y biomasa, ni de la composición específica de la macrofauna. Además, se observa una disminución de la riqueza y diversidad de la comunidad en el gradiente batimétrico. Las diferencias encontradas entre las

localidades se explican por propiedades sedimentológicas, físicas y geoquímicas, exclusivas para cada localidad como consecuencia de patrones de circulación locales y sobre la biogeografía de las especies.

3. Los rasgos de diversidad funcional disminuyen en el gradiente de severidad de la hipoxia; del régimen de ‘hipoxia estacional’, donde se asocian a estados de mayor desarrollo sucesional de la comunidad, como mayor tamaño, tiempo de vida y mayor diversidad en las estrategias alimentarias, al régimen de ‘hipoxia predominante’ y por último el régimen de ‘hipoxia persistente’ con tamaño pequeño, corta vida y baja diversidad de hábitos alimenticios que caracterizan a la comunidad en un estado temprano de desarrollo. En tal sentido, nuestros resultados apoyan parcialmente la hipótesis, ya que, efectivamente, la variabilidad del oxígeno determina la función de la comunidad modificando la diversidad funcional.

4. El análisis de estructura poblacional de *Paraprionospio pinnata* nos ha permitido observar la importancia de un ambiente estable en el desarrollo poblacional de esta especie, ya que a pesar de que la estación C2 presenta un régimen de hipoxia persistente, la población alcanza mayores tallas, sumado a una disminución en la competencia entre especies. En los regímenes de mayor variabilidad y mayores valores de oxígeno las tallas son pequeñas, que podría ser explicado por las características sedimentarias fisicoquímicas del momento de estudio. Aunque no se pudo evaluar diferencias latitudinales, al ser un proceso de escala menor, es probable que la variabilidad del oxígeno sea el factor determinante en la estructura poblacional de *P. pinnata*, seguido de la disponibilidad de alimento.

RECOMENDACIONES

Es recomendable integrar la evaluación de la diversidad funcional en los futuros muestreos, y en retrospectiva, en las mismas localidades para monitorear los cambios en la función del ecosistema ante un inminente cambio climático y extender el estudio a otras localidades en el gradiente latitudinal.

Es la primera vez que se realiza un estudio de la estructura poblacional de *P. pinnata* en el Perú, y se han encontrado interesantes relaciones con las variables abióticas del momento. Es necesario realizar una nueva investigación que incluya la población juvenil a una resolución temporal mayor, entre diaria a semanal; y que se evalúen las características sedimentarias que no se pudieron evaluar en el presente estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, S., Ramírez, C., & Vásquez, J. A. (2008). Effects of dredging on subtidal macrobenthic community structure in Mejillones Bay, Chile. *Int. J. Environment and Health*, 2(1), 64–81. <https://doi.org/10.1504/IJENVH.2008.018673>
- Arntz, W. E., Gallardo, V. A., Gutiérrez, D., Isla, E., Levin, L. A., Mendo, J., ... Wolff, M. (2006). El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt , California , and Benguela Current upwelling ecosystems. *Advances in Geosciences*, 6, 243–265.
- Arntz, W. & Fahrbach, E. (1996). El Niño Experimento climático de la naturaleza Causas físicas y efectos biológicos. Trad. de C. Wosnitza-Mendo, J. Mendo. Fondo de Cultura Económica, Mexico, 312 p.
- Arntz, W. E., Tarazona, J., Gallardo, V. A., Flores, L. A., & Salzwedel, H. (1991). Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. *Geological Society*, 58(Special Publications), 131–154. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1991.058.01.10>
- Bachelet, G. (1990). Recruitment of soft-sediment infaunal invertebrates: the importance of juvenile benthic stages. *La Mer*, 28, 199–210.
- Bertrand, S., Dewitte, B., Tam, J., Diaz, E., & Bertrand, A. (2008). Impact of Kelvin wave forcing in the Peru Humboldt Current system : Scenarios of spatial reorganization from physics to fishers . *Progress in Oceanography*, 79, 278–289. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.017>
- Blanco, J. L., Thomas, A. C., Carr, M.-E., & Strub, P. T. (2001). Seasonal

climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. *Journal of Geophysical Research*, 106(C6), 11451–11467. <https://doi.org/10.1029/2000JC000540>

Bohle-Carbonell, M. (1989). On the variability of the Peruvian upwelling system. In P. M. Pauly, J. Mendo, & I. Tsukayama (Eds.), *The Peruvian Upwelling Ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings* (pp. 14–32). Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú (IMARPE); Deutsch Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.

Braun M, Valenzuela V, Reyes H, Cañón JR, Pizarro M, Espíndola F. Proyecto FIP N° 2009-38: Monitoreo de las condiciones bio-oceanográficas entre la XV y IV Regiones, Año 2009. Boletín N°11. 2010. 23 pp.

Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., ... Zhang, J. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters, 7240(January). <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>

Bremner, J. (2006). *Developing a methodology for incorporating Ecological Structure and Functioning into designation of Special Areas of Conservation (SAC) in the 0-12 nautical mile zone*. University of Liverpool.

Bremner, J. (2008). Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.007>

Byers, J. E., & Grabowski, J. H. (2013). Soft-Sediment Communities. In *Marine Community Ecology and Conservation* (pp. 227–249). Sinauer Associates

Inc.

- Calienes, R., Guillén, O., & Lostaunau, N. (1985). *Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana*. Callao, Perú.
- Cardich, J. (2013). Foraminíferos Bentónicos de la plataforma frente a Callao: variación espacial de la estructura comunitaria en relación a factores ambientales, disponibilidad de alimento y otros componentes del bentos. Universidad Nacional de San Marcos.
- Carrasco, F. D. (1997). Sublittoral macrobenthic fauna off Punta Coloso, antofagasta, northern Chile: High persistence of the polychaete assemblage. In *Bulletin of Marine Science*.
- Carrasco, F. D., Gallardo, V. A., & Baltazar, M. (1999). The structure of the benthic macrofauna collected across a transect at the central Chile shelf and relationships with giant sulfur bacteria *Thioploca* spp. mats. *Cahiers de Biologie Marine*, 40(2), 195–202.
- Carrasco, F. D., & Moreno, R. A. (2006). Long-term dynamics (1990 to 2004) of the polychaete fauna from the sublittoral soft-bottoms off Punta Coloso (Antofagasta), northern Chile. *Scientific Advances in Polychaete Research*, 169–178.
- Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83(1–4), 80–96. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31, 295–309.

- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2015). PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Corgos, A., Godínez-Domínguez, E., Flores-Ortega, J. R., & Rojo-Vásquez, J. A. (2014). Comunidades de fondos blandos submareales de la bahía de Navidad (Jalisco , México): patrones espaciales y temporales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(4), 1171–1183. <https://doi.org/10.7550/rmb.41419>
- Diaz, R. J., & Rosenberg, R. (1995). Marine Benthic Hypoxia : a Review of Its Ecological Effects and the Behavioural Responses of Benthic Macrofauna. *Annual Review*, 33, 245–303.
- Diaz, R. J., & Rosenberg, R. (2008). Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1156401>
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem process. *Trends in Ecology & Evolution*, 16 (11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Echevin, V., Albert, A., Lévy, M., Graco, M., Aumont, O., Piétri, A., & Garric, G. (2014). Intraseasonal variability of nearshore productivity in the Northern Humboldt Current System : The role of coastal trapped waves. *Continental Shelf Research*, 73, 14–30. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.11.015>
- Echevin, V., Aumont, O., Ledesma, J., & Flores, G. (2008). The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling study. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 167–176.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.026>

Echevin, V., Puillat, I., Grados, C., & Dewitte, B. (2004). Seasonal and mesoscale variability in the Peru upwelling system from in situ data during the years 2000 to 2004. *Gayana*, 68(2), 167–173.

ENFEN. (2015). Informe Técnico ENFEN Año 1 N°1 Abril de 2015. Callao, Perú.

ENFEN. (2016a). Informe Técnico ENFEN Año 2 N°1 Setiembre de 2016. Callao, Perú.

ENFEN. (2016b). Informe Técnico ENFEN Año 2 N°3 Marzo de 2016. Callao, Perú.

ENFEN. (2016c). Informe Técnico ENFEN Año 2 N°5 Mayo de 2016. Callao, Perú.

ENFEN. (2016d). Informe Técnico ENFEN Año 2 N°7 Julio de 2016. Callao, Perú.

Fauchald, K. (1977). The Polychaete Worms. Definitions and Keys to the Orders, Families and Genera, Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series, 28, 188 pp.

Fonseca, T. R., & Farías, M. (1987). *Estudio del proceso de surgencia en la costa de Chile utilizando percepción remota*. Chile.

Frid, C. L. J. (2011). Temporal variability in the benthos: Does the sea floor function differently over time? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.024>

Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., & Lange, C. (2009). Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern

- South Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II*, 56, 1027–1038.
<https://doi.org/10.4067/S0717-65382006000300016>
- Gallardo, V. A., Carrasco, F. D., Roa, R., & Cañete, J. I. (1995). Ecological patterns in the benthic macrobiota across the continental shelf off central Chile. *Ophelia*, 40(3), 167–188.
<https://doi.org/10.1080/00785326.1995.10430583>
- Gallardo, V. A., Levin, L. A., & Gutiérrez, D. (2002). Comparing the Effects of El Niño/La Niña Phases of ENSO on the Continental Margin Benthos of the California and the Humboldt Current Systems. *Investig. Mar.*, 30(1, Supl. Symp), 125–126.
- González, R., & Quiñones, R. A. (2000). Pyruvate oxidoreductases Involved in glycolytic anaerobic metabolism of polychaetes from the continental shelf off central-south Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4), 507–519. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0693>
- Graco, M., Ledesma, J., Flores, G., & Girón, M. (2007). Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Rev. Peru. Biol*, 14(1), 117–128.
- Graco, M., Purca, S., Dewitte, B., Castro, C., Morón, O., Ledesma, J., Flores, G. & Gutiérrez, D. (2017). The OMZ and nutrients features as a signature of interannual and low frequency variability off the peruvian upwelling system. *Biogeosciences*, 14(20), 4601–4617. <https://doi.org/10.5194/bg-14-4601-2017>.
- Graham, W. M. (1993). Spatio-Temporal Scale Assessment of an “Upwelling Shadow” in Northern Monterey Bay, California. *Estuaries*, 16(1), 83–91.

<https://doi.org/10.2307/1352766>

Guillen O. (1983). Condiciones oceanográficas y sus fluctuaciones en el Pacífico Sur-Oriental. En: Sharp GD y Csirke J (Eds.) Actas de la consulta de expertos para examinar cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. San José, Costa Rica. FAO Inf. Pesca (291). Vol. 3:607:658.

Gutiérrez, D., Bertrand, A., Wosnitza-Mendo, C., Dewitte, B., Purca, S., Peña, C., ... Guevara-Carrasco, R. (2011). Sensibilidad del sistema de afloramiento costero del Perú al cambio climático e implicancias ecológicas. *Revista Peruana Geo Atmosférica*, 26(3), 1–24.

Gutiérrez, D., Enríquez, E., Purca, S., Quipúzcoa, L., Marquina, R., Flores, G., & Graco, M. (2008). Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 177–189.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.025>

Gutierrez, D., Gallardo, V. A., Mayor, S., Neira, C., Vasquez, C., Sellanes, J., ... Baltazar, M. (2000). Effects of dissolved oxygen and fresh organic matter on the bioturbation potential of macrofauna in sublittoral sediments off Central Chile during the 1997/1998 El Niño. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 81–99. <https://doi.org/10.3354/meps202081>

Helly, J. J., & Levin, L. A. (2004). Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(9), 1159–1168.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009>

- Hormazabal, S., Shaffer, G., Letelier, J., & Ulloa, O. (2001). Local and remote forcing of sea surface temperature in the coastal upwelling system off Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C8), 16657–16671. <https://doi.org/10.1029/2001JC900008>
- Hormazabal, S., Shaffer, G., & Leth, O. (2004). Coastal transition zone off Chile. *Journal of Geophysical Research*, 109(C01021), 1–13. <https://doi.org/10.1029/2003JC001956>
- Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577–586.
- IFOP. (2016a). Boletín bio-oceanográfico: Zona norte (18°-26°S) N°11 - Julio 2016. Chile.
- IFOP. (2016b). Boletín bio-oceanográfico N°12 - Agosto 2016. Chile.
- IFOP. (2016c). Boletín bio-oceanográfico N°8: Abril 2016. Chile.
- Jaramillo, E., Carrasco, F. D., Quijon, P., Pino, M., & Contreras, H. (1998). Distribución y estructura comunitaria de la macroinfauna bentónica en la costa del norte de Chile. *Revista Chilna de Historia Natural*, 71, 459–478.
- Jiménez, A. (2016). Asentamiento y reclutamiento de poliquetos bentónicos en la Plataforma Continental frente a Callao desde verano a invierno de 2015. Universidad Peruana Cayetano Heredia.
- Jumars, P., & Wheatcroft, R. (1989). Responses of benthos to changing food quality and quantity, with a focus on deposit feeding and bioturbation. In W. H. Berger, V. S. Smetacek, & G. Wefer (Eds.), *Productivity of the oceans: present and past*. (pp. 235–253). S. Bernhard, Dahlem Konferenzen: John Wiley & Sons Limited.

- Lamont, P. A., & Gage, J. D. (2000). Morphological responses of macrobenthic polychaetes to low oxygen on the Oman continental slope , NW Arabian Sea, *47*, 9–24.
- Laudien, J., Rojo, M. E., Oliva, M. E., Arntz, W. E., & Thatje, S. (2007). Sublittoral soft bottom communities and diversity of Mejillones Bay in northern Chile (Humboldt Current upwelling system). *Helgoland Marine Research*, *61*, 103–116. <https://doi.org/10.1007/s10152-007-0057-8>
- Lenihan, H. S., & Micheli, F. (2001). Soft-Sediment Communities. In M. . Bertness, S. . Gaines, & M. . Hay (Eds.), *Marine Community Ecology* (pp. 253–286). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- Levin, L. A. (2003). Oxygen Minimum Zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, *41*, 1–45.
- Levin, L. A., Gage, J. D., Martin, C., & Lamont, P. A. (2000). Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II*, *47*(1), 189–226. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00103-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00103-4)
- Levin, L. A., Gutiérrez, D., Rathburn, A., Neira, C., Sellanes, J., Muñoz, P., ... Salamanca, M. (2002). Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997 – 98 El Niño. *Progress in Oceanography*, *53*, 1–27.
- Levins R, Lewontin R. (1985). The dialectical biologist. Harvard University Press, Cambridge.
- Magurran, A. (1988). Ecological Diversity and its Measurement. Chapman &

Hall, London.

- Marin, V. H., Delgado, L. E., & Escribano, R. (2003). Upwelling shadows at Mejillones Bay (northern Chilean coast): a remote sensing in situ analysis. *Invest. Mar., Valparaíso*, 31(2), 47–55.
- Marin, V. H., & Olivares, G. (1999). Estacionalidad de la productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso-funcional. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 629–641.
- Marin, V., Rodriguez, L., Vallej, L., Fuenteseca, J., & Arce, O. Y. (1993). Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, 479–491.
- Middelburg, J. J., & Levin, L. A. (2009). Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry. *Biogeosciences*, 6(2), 3655–3706. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-3655-2009>
- Morales, C. E., Blanco, J. L., Braun, M., Reyes, H., & Silva, N. (1996). Chlorophyll-a distribution and associated oceanographic conditions in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 43(3), 267–289. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00015-5](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00015-5)
- Moreno, R. A., Sepúlveda, R. D., Badano, E. I., Thatje, S., Rozbaczylo, N., & Carrasco, F. D. (2008). Subtidal macrozoobenthos communities from northern Chile during and post El Niño 1997-1998. *Helgoland Marine Research*, 62(2 SUPPL.1), 45–55. [https://doi.org/10.1007/s10152-007-0095-](https://doi.org/10.1007/s10152-007-0095-2)

- Navea, E., & Miranda, O. (1980). Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). *Rev. Biol. Mar. Del. Oceanol. Univ. Chile*, 17, 97–133.
- Neira, C., Sellanes, J., Levin, L. A., & Arntz, W. E. (2001). Meiofaunal distributions on the Peru margin : relationship to oxygen and organic matter availability, 48, 2453–2472.
- Nilsson, H. C., & Rosenberg, R. (1994). Hypoxic response of two marine benthic communities, 115, 209–217.
- Pacheco, A. S., González, M. T., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J., & Riascos, J. M. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65(3), 413–424. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0238-8>
- Pacheco, A. S., Riascos, J. M., Orellana, F., & Oliva, M. E. (2012). El Niño-Southern Oscillation cyclical modulation of macrobenthic community structure in the Humboldt Current ecosystem. *Oikos*, 121, 2097–2109. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20257.x>
- Parsons, T. R., Maita, Y. & Lalli, C. M. (1984). A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis, Pergamon Press, Oxford, UK, 173 p.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), 285–317. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>

- Peña, T. S., Johst, K., Grimm, V., Arntz, W. E., & Tarazona, J. (2006). Disentangling the effects of El Niño on a population of the polychaete *Sigambra bassi* in the Bay of Ancón, Peru. *Advances in Geosciences*, *6*, 161–166. <https://doi.org/10.5194/adgeo-6-161-2006>
- Peña, T. S., Johst, K., Grimm, V., Arntz, W., & Tarazona, J. (2005). Population dynamics of a polychaete during three El Niño events: disentangling biotic and abiotic factors. *Oiko*, *111*, 253–258.
- Philander, S.E. (1990) El Niño, la Niña and the Southern Oscillation. Academic, San Diego.
- Pizarro, O., Hormazabal, S., Gonzalez, A., & Yañez, E. (1994). Variabilidad del viento, nivel del mar y temperatura en la costa norte de Chile. *Investigaciones Marinas*, *22*, 85–101. <https://doi.org/10.4067/S0717-71781994002200007>
- Powers, S. P., Harper, D. E., & Rabalais, N. N. (2001). Effect of Hypoxia / Anoxia on the Supply and Settlement of Benthic Invertebrate Larvae, 185–210.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge: Cambridge University Press. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00278-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00278-2)
- Quiroga, E., Quin, R., Gallardo, A., Gerdes, D., & Rowe, G. (2005). Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile, *62*, 217–231. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.08.020>
- Quiroga, E., Soto, R., & Rozbaczylo, N. (1999). Los poliquetos espionidos (Polychaeta: Spionidae) y su importancia en la estructura de una comunidad:

- Un caso estudio en Bahía Iquique, norte de Chile (20°11'S; 70°10'W). *Gayana*, 63(1), 1–16.
- Ricciardi, A., & Bourget, E. (1998). Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 163, 245–251. <https://doi.org/10.3354/Meps163245>
- Rodriguez, L., Escribano, R., Grone, G., Irribarren, C., & Castro, H. (1996). Ecología del fitoplancton en la bahía de Antofagasta (23° S), Chile. *Revista Biología Marina*, 31(2), 65–80.
- Rodriguez, L., Marín, V., Farías, M., & Oyarce, E. (1991). Identification of an upwelling zone by remote sensing and in situ measurements. Mejillones del Sur Bay (Antofagasta-Chile). *Sci. Mar.*, 55(3), 467–473.
- Rosenberg, R., Amtz, W. E., Chuman de Flores, E., Flores, L. A., Carbajal, G., Finger, I., & Tarazona, J. (1983). Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *Journal of Marine Research*, 41, 263–279.
- Rowe, G. (1985). Benthic Production and Processes off Baja California, Northwest Africa and Peru: A classification of benthic subsystems in upwelling ecosystems. In *Simposio Internacional sobre las Áreas de afloramiento más importantes del Oeste Africano* (pp. 589–612). Barcelona: Instituto de Investigaciones pesqueras.
- Schneider, W., Fuenzalida, R., Rodríguez-Rubio, E., & Garcés-Vargas, J. (2003). Characteristics and formation of Eastern South Pacific Intermediate Water. *Geophysical Research Letters*. <https://doi.org/10.1029/2003GL017086>
- Schulz, H. N., Strotmann, B., Gallardo, V. A., & Jorgensen, B. B. (2000). Population study of the filamentous sulfur bacteria *Thioploca* spp. off the

- Bay of Concepcion, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 200, 117–126.
<https://doi.org/10.3354/meps200117>
- Sekhon, J. S. (2015). Multivariate and Propensity Score Matching with Balance Optimization. *R Package Version*. CRAN repository.
- Sellanes, J., Quiroga, E., Neira, C., & Gutiérrez, D. (2007). Changes of macrobenthos composition under different ENSO cycle conditions on the continental shelf off central Chile. *Continental Shelf Research*, 27(7), 1002–1016. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.01.001>
- Shojaei, M. G., Gutow, L., Dannheim, J., Pehlke, H., & Brey, T. (2015). Functional diversity and traits assembly patterns of Benthic Macrofaunal Communities in the Southern North Sea. *Towards an Interdisciplinary Approach in Earth System Science*, 1–251. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-13865-7>
- Stramma, L., Schmidtko, S., Levin, L. A., & Johnson, G. C. (2010). Deep-Sea Research I Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research Part I*, 57(4), 587–595. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>
- Strub, P., Mesías, J., Montecino, V., Rutlant, J., & Salinas, S. (1998). Coastal ocean circulation off western South America. In *The sea* (Vol. 11, pp. 273–314).
- Tarazona, J., Arntz, W. E., & Canahuire, E. (1996). Impact of Two “El Niño” Events of Different Intensity on the Hypoxic Soft Bottom Macrobenthos off the Central Peruvian coast. *Marine Ecology*, 17(1–3), 425–446.
- Tarazona, J., Salzwedel, H., & Arntz, W. E. (1988). Oscillations of macrobenthos

- in shallow waters of the Peruvian central coast induced by El Niño 1982-83. *Journal of Marine Research*, 46, 593–611.
- Tarazona, J., Salzwedel, H., & Arntz, W. E. (1988). Positive effects of “El Niño” on macrozoobenthos inhabiting hypoxic areas of the Peruvian upwelling system. *Oecologia*, 76, 184–190.
- Tarazona, J.; Arntz, W.; Valle, S. & Peña, T. (2001): Los índices de la variabilidad de El Niño en América Latina y del impacto biológico sobre las comunidades bentónicas. El Niño en América Latina. Impactos biológicos-sociales. (Tarazona, J., Arntz, W. E., Castillo de Maruenda, E., eds.), CONCYTEC, Lima.
- Taylor, M. H., Wolff, M., Mendo, J., & Yamashiro, C. (2008). Changes in trophic flow structure of Independence Bay (Peru) over an ENSO cycle. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 336–351. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.006>
- Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25(1), 1–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>
- Thorson, G. (1966). Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands Journal of Sea Research*, 3(2), 267–293.
- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendent perspective. Columbia University Press, New York
- Ulanowicz RE (1986) Growth & development: ecosystems phenom- enology. Springer, New York

- Ulloa, O., Escribano, R., Hormazabal, S., Quiñones, R. A., González, R., & Ramos, M. (2001). Evolution and biological effects of the 1997–98 El Niño in the upwelling ecosystem off northern Chile. *Geophysical Research Letters*, 28(8), 1591–1594. <https://doi.org/10.1029/2000GL011548>
- Wyrtki, K. (1962). The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep Sea Research*, 9, 11–23. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(62\)90243-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(62)90243-7)
- Zar J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*. 3ra ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.
- Zúñiga, O., Baeza, H., & Castro, R. (1983). Análisis de la macrofauna bentónica del sublitoral de la Bahía de Mejillones del Sur. *Estud. Oceanol.*, 3(1), 41–62.
- Zuta, S., & Guillén, O. (1970). *Oceanografía de las aguas costeras del Perú*. Callao, Perú.

ANEXOS

Anexo N°1: Metodología para la caracterización preliminar de la duración y frecuencia de los periodos de hipoxia.

Los datos utilizados para la determinación de los regímenes de oxígeno fueron proporcionados por la Dirección de Oceanografía de IMARPE - Perú y el instituto FONDEPESCA - Chile. Las estaciones históricas, como las llamaremos, se encuentran señaladas en el mapa del área de estudio en el apartado de metodología (Fig. 11).

Se analizó la data a partir del año 2000, para eliminar la influencia de los eventos El Niño 1997-98 y La Niña 1998-99; además, por el cambio de régimen decadal ya que el PDO ingresó a la fase cálida en ese año.

Para la evaluación de frecuencia y duración de los eventos de hipoxia y oxigenación se requirió una resolución mensual en los datos. Por ello, los periodos que tuvieron muchos datos faltantes se excluyeron del análisis (Fig. 54). Para completar los datos se utilizó la herramienta de R proyect con la función ‘interp’ del paquete ‘pracma’. Después de una evaluación con los modelos ‘spline’, ‘linear’, ‘cubic’ y ‘nearest’ se seleccionó el método lineal ya que fue el que mejor se desarrolló en las interpolaciones (Fig. 55).

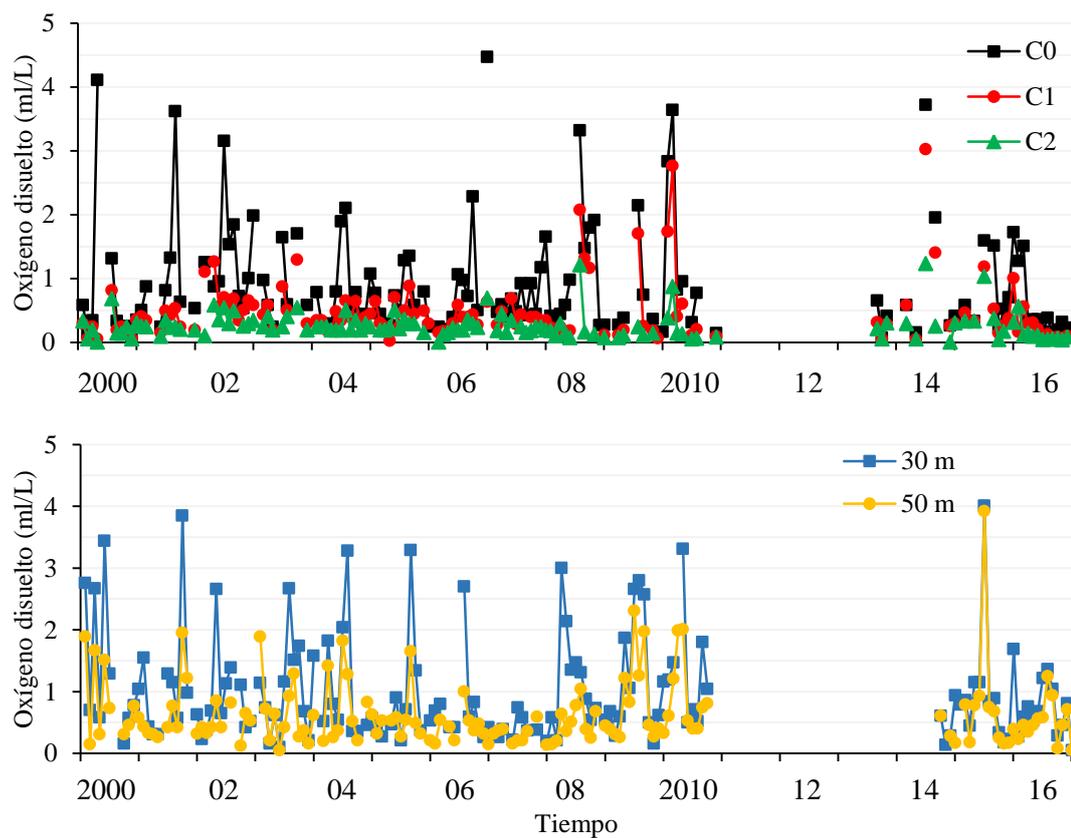


Fig. 52: Series de oxígeno disuelto a 30, 50 y 90 metros de la localidad de Callao (arriba) y 30 y 50 metros en la Bahía de Mejillones (abajo). Fuente: IMARPE, IFOP.

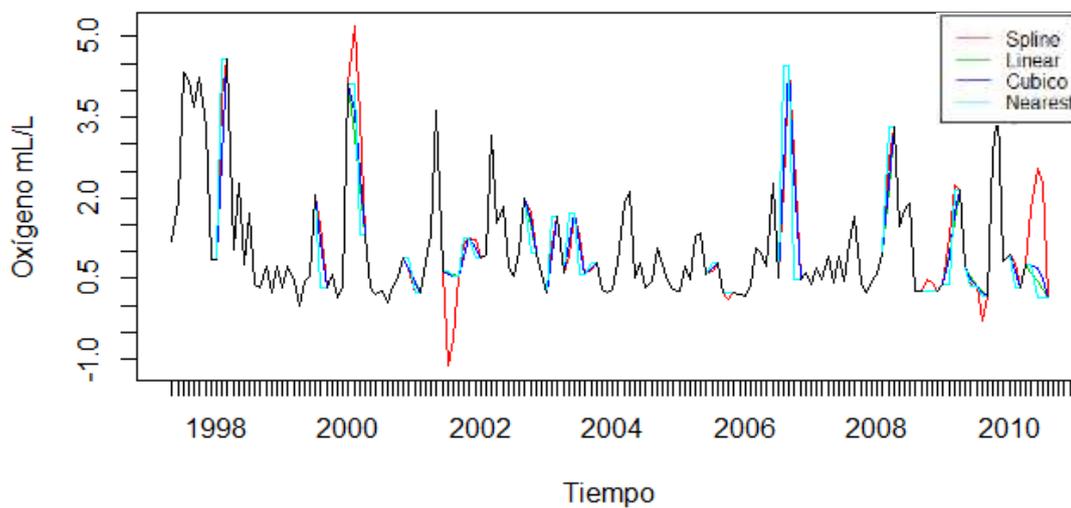


Fig. 53: Interpolación de datos faltantes en la serie de oxígeno disuelto de la estación C2 a 30 m de profundidad (ejemplo).

Desde el inicio de la serie se contabilizó los ‘eventos de hipoxia’ como el número de ocasiones en las que se registraba uno o más meses consecutivos valores de oxígeno disuelto $\leq 0,5$ mL/L y ‘eventos de oxigenación’ al número de ocasiones en las que se registraba uno o más meses consecutivos valores ≥ 1 mL/L. Los registros que se limitaron a un solo mes fueron igualmente contabilizados como ‘evento’.

Los resultados se presentan en la caracterización del área de estudio (Ver apartado 1.1 en Metodología)

Anexo N° 2: Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto de la localidad de Callao durante el periodo de estudio

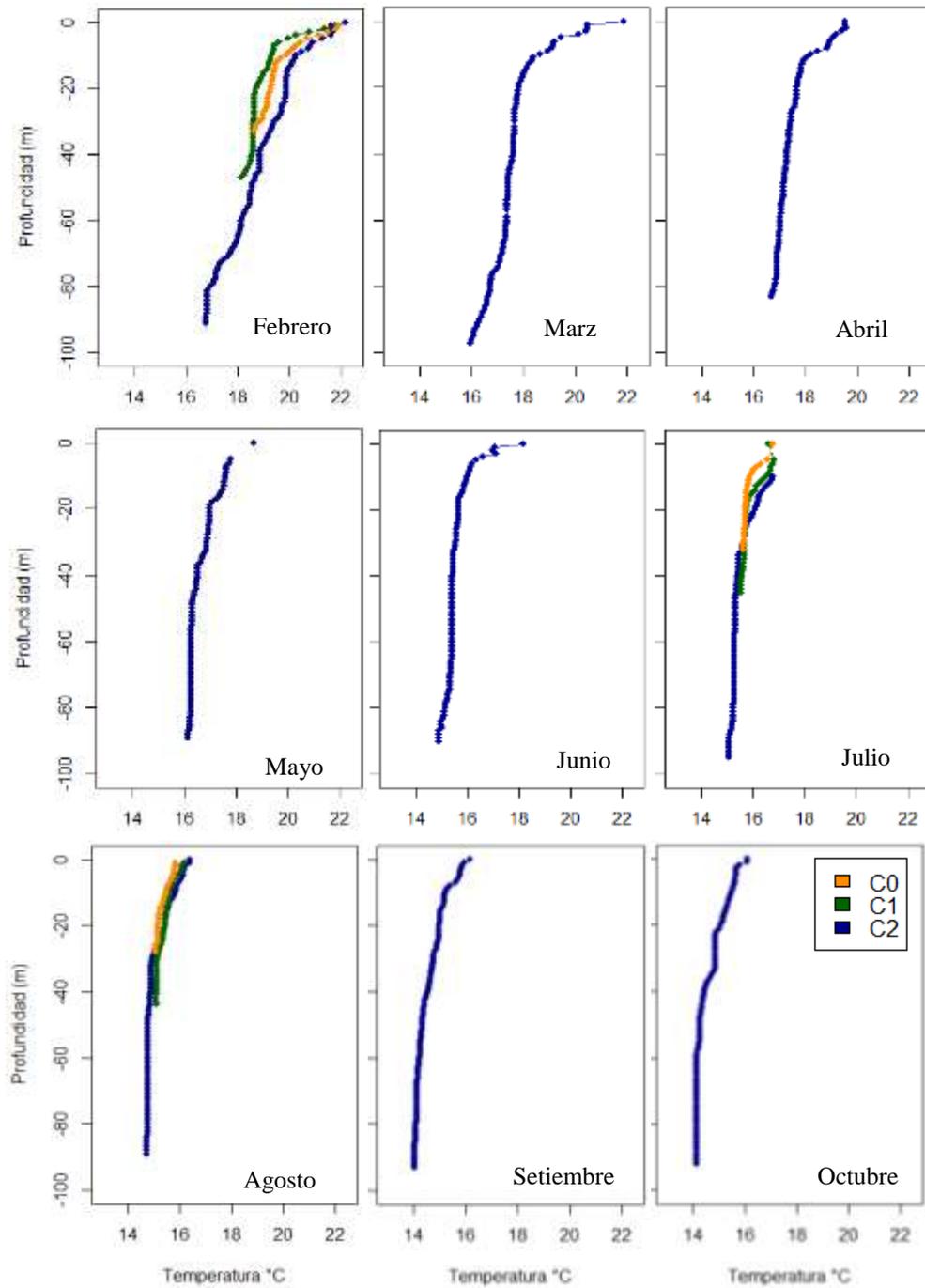


Fig. 54: Perfiles batimétricos de la temperatura (°C) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016.

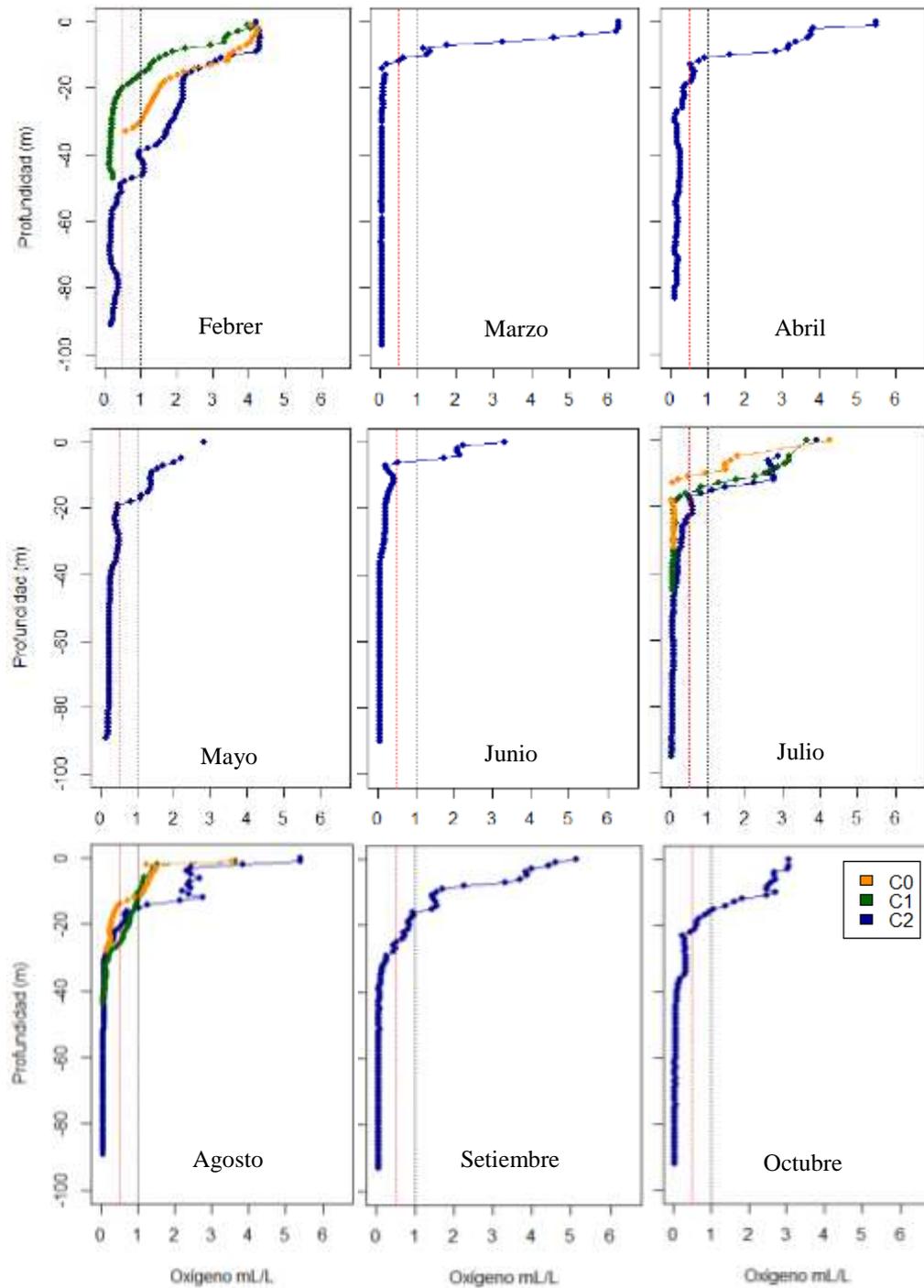


Fig. 55: Perfiles batimétricos del contenido de oxígeno disuelto (ml/L O_2) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016. La línea cortada negra indica la oxiclina (1ml L^{-1}) y la línea cortada roja indica el límite superior de la ZMO (iso-oxígena de 0.5ml L^{-1})

Anexo N°3: Perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto de Mejillones

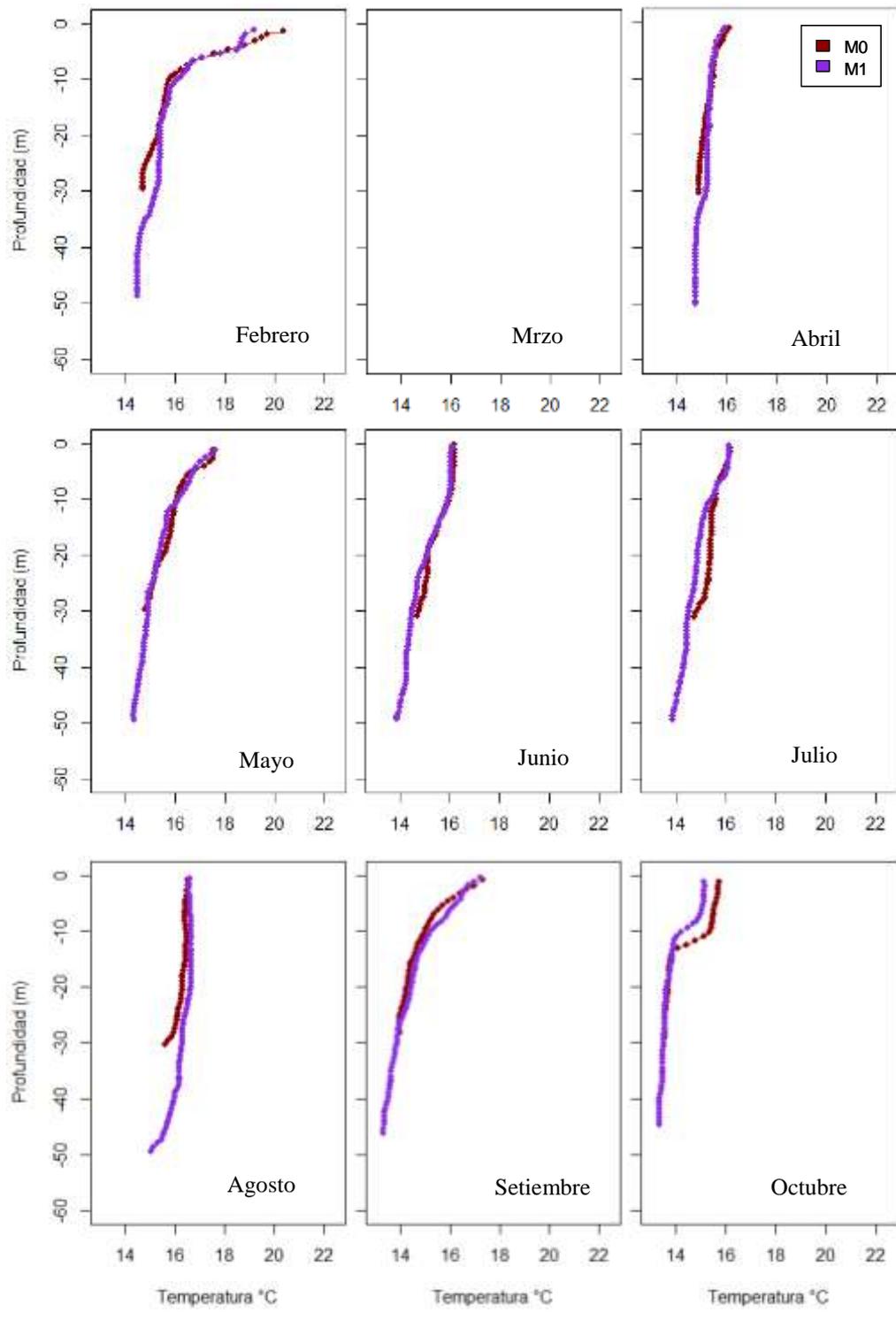


Fig. 56: Perfiles batimétricos de la temperatura (°C) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante los meses de febrero a octubre del 2016.

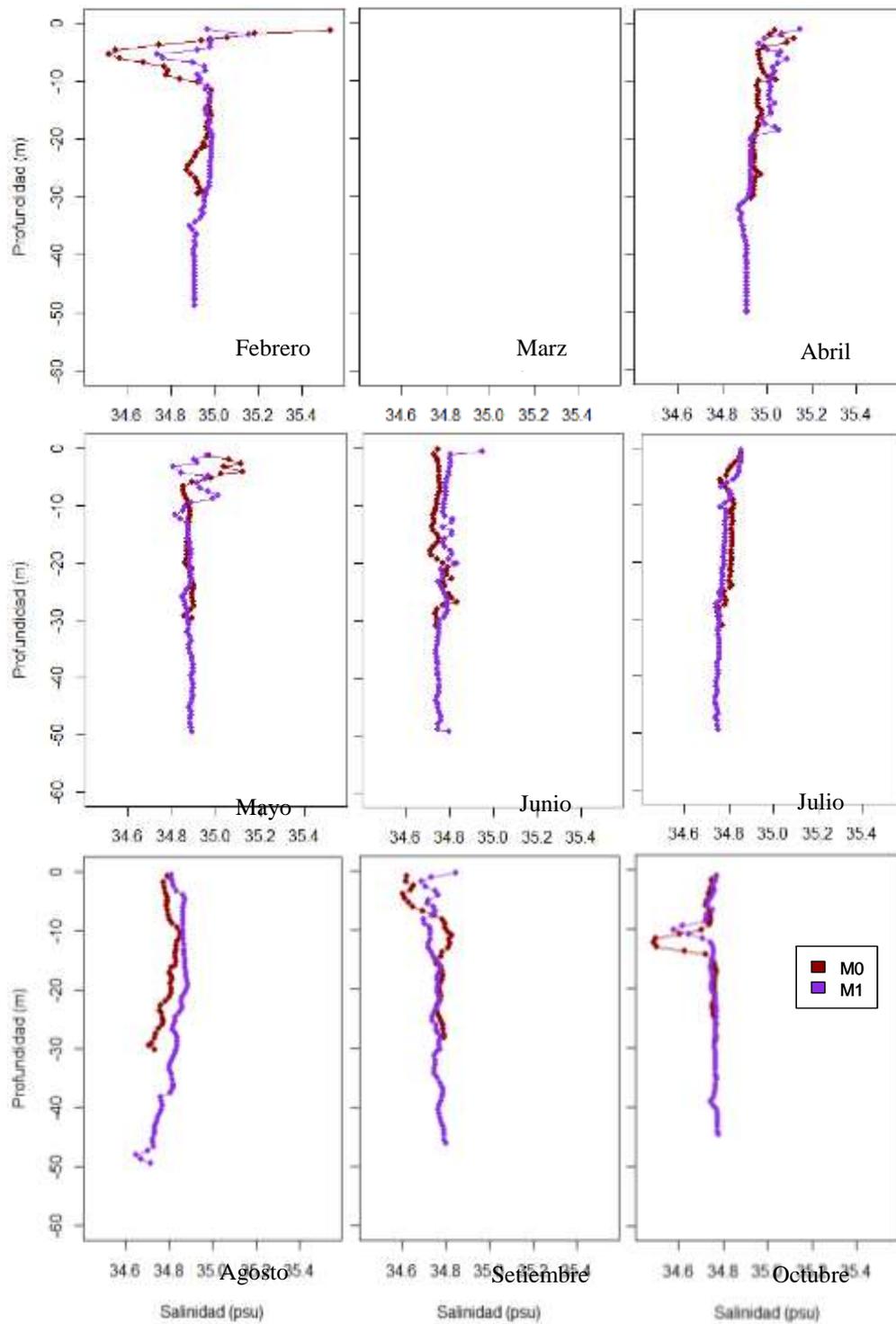


Fig. 57: Perfiles batimétricos de la salinidad (ups) de las estaciones de muestreo de Mejillones durante los meses de febrero a octubre del 2016.

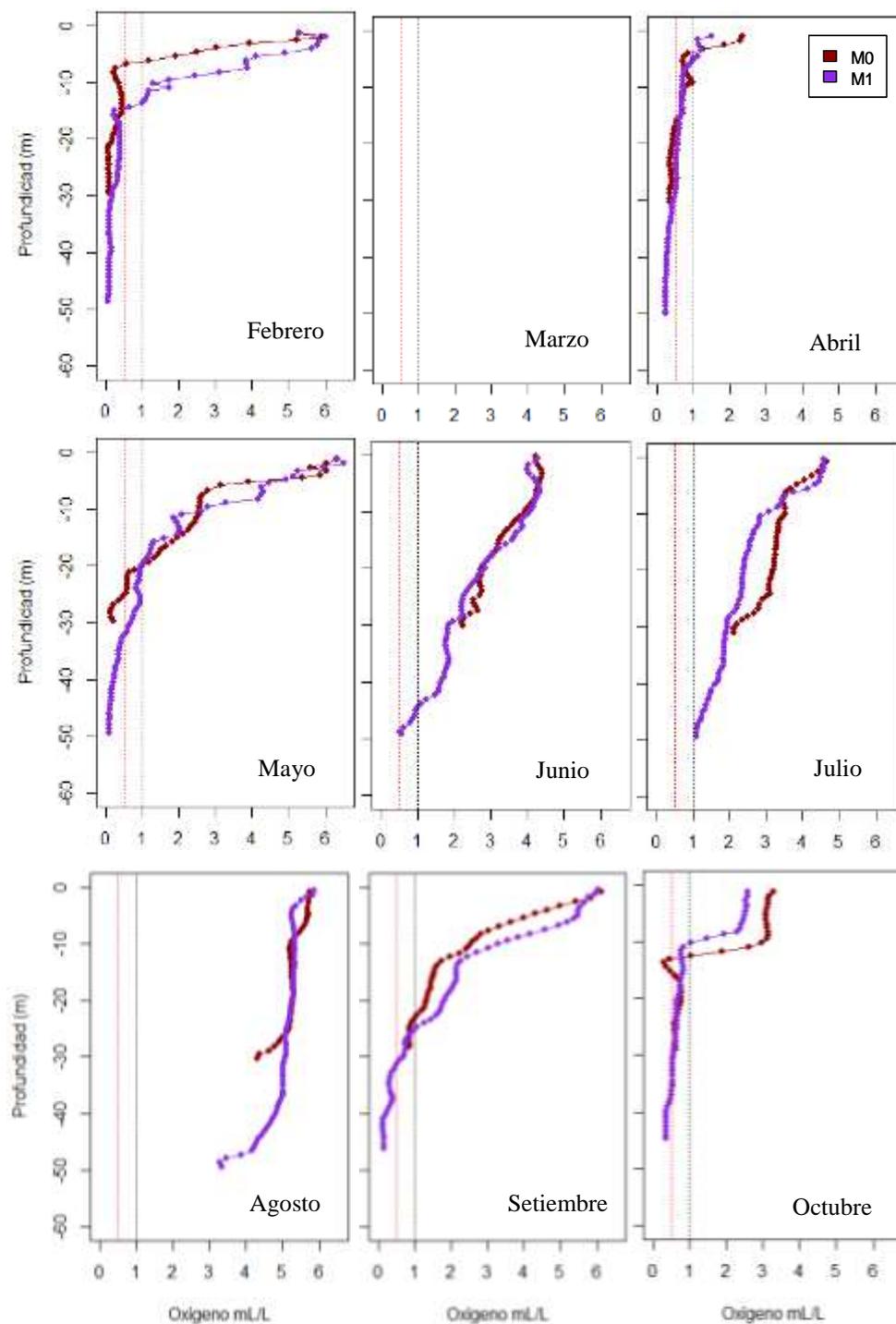


Fig. 58: Perfiles batimétricos del contenido de oxígeno disuelto (ml/L O₂) de las estaciones de muestreo de Callao durante los meses de febrero a octubre del 2016. La línea cortada negra indica la oxiclina (1ml L⁻¹) y la línea cortada roja indica el límite superior de la ZMO (iso-oxígena de 0.5 mL⁻¹)

Anexo N°4:

Tabla 25: Abundancia de las especies registrada en las localidades de Callao y Mejillones en el periodo de estudio en escala de dominancia (1): de 0-10; (2): de 11-100; (3): de 101-1000; (4): de 1001-10000 y (5): mayor a 10000. Las columnas sombreadas en color gris indica ausencia de muestras.

MES	Febrero					Marzo					Abril					Mayo					Junio					Julio					Agosto					Setiembre					Octubre										
ESPECIE/ESTACIÓN	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'	0	1	2	0'	1'						
<i>Nassarius coppingeri</i>				2															2					3						2					2	2				2										2	3
<i>Alia unifasciata</i>																													3					3					3											2	
<i>Nuculana cuneata</i>					3									2	3				2	3				3					2	3					4					4					3						
<i>Pandora cornuta</i>				2										3					3					3	2				3	2				3	2				3	2					3						
<i>Agriopoma catharium</i>	4	3				3	3				4	3				4	3									4	3				4	3	2			4	3														
<i>Ampelisca araucana</i>	3	3	3	2	3	2	3	3	3		3	3	3			1	2	3	3	3				2		2	2	3	2		3	3	3			3	2	3		3					2						
<i>Pagurus edwardsii</i>													2																3					2					3	2					2						
Copepoda						2										1																				3															
<i>Cossura sp.</i>					3								2	2					2	2				2					2					2	3				2	3					2	3					
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	3	2	1	3	2	3	3	2			3	2	3			4	3		3	2				3		2	3		3	2	4	3	1	2	2	3	2		3	2					3						
Maldanidae																			2					2										3					2						2	2					
<i>Prionospio orensanzi</i>				2									2											2					3					2											2						
<i>Prionospio cirrifera</i>				2	3								2	3					2	3				2	4																										
<i>Paraprionospio pinnata</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4		4	3	4	4	4	4	4	4	4	4				4	4	4	4	3	3	3	4	4	5	3	4	4	4	4	2	4	4	4	4		3	4					
<i>Minuspio sp.</i>																													3	4				3	3				3	3					2	2					
<i>Magelona phyllisae</i>	2	2	3	3	4	2		4			2	2	3	3	3	3	4	4						3	4	2	1	3	3	4	3	2	3	4	4	2		4	4	5					4	5					
Cirratullidae	2			3	2						2	1	3		2				3	2				4	2	2			3	4	3	1		4	2	2			4	3					4	4					

Anexo N°5

Abundancia y biomasa parciales por grupos taxonómicos de las estaciones en el periodo de estudio.

Tabla 26: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C0 en el periodo de estudio

	Abundancia (N/m2)							Biomasa (mg DW/m2)						
	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH
Febrero	7513	453	1947	40	0	20	40	1.41	0.13	8.27	0.01	0	0.01	0.00
Marzo	1950	30	820	0	0	0	0	0.77	0.01	2.92	0	0	0	0
Abril	2570	110	1195	105	0	0	0	1.25	0.01	4.01	0.08	0	0	0
Mayo	6880	13	2193	340	0	0	80	5.43	0.02	4.82	0.27	0	0	0.13
Junio	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Julio	390	70	5930	20	0	0	0	0.17	0.00	15.37	0.01	0	0	0
Agosto	17600	340	5530	10	0	20	0	5.02	0.05	33.33	0	0	0.03	0
Setiembre	3933	293	2680	153	0	0	7	3.36	0.02	8.64	0.32	0	0	0.00
Octubre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 27: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C1 en el periodo de estudio

	Abundancia (N/m2)							Biomasa (mg DW/m2)						
	AN	A R	M O	C N	E Q	N M	P H	AN	AR	M O	CN	E Q	N M	PH
Febrero	148 0	45 3	29 3	0	0	0	20	1.6 9	0.1 3	0.6 8	0	0	0	0.01
Marzo	194 0	22 0	20 0	0	0	0	0	0.8 5	0.0 9	0.9 3	0	0	0	0
Abril	815	17 0	16 5	0	0	0	0	0.4 6	0.0 2	0.3 3	0	0	0	0
Mayo	138 7	33	18 7	0	0	0	7	0.7 5	0.0 1	0.5 6	0	0	0	0.00
Junio	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Julio	520	27	16 7	0	0	0	0	0.0 6	0.0 0	0.5 0	0	0	0	0
Agosto	793	77 3	11 3	20	0	0	0	0.1 3	0.1 1	0.3 8	0.0 3	0	0	0
Setiembre	40	20	10 0	0	0	0	0	0.0 2	0.0 0	0.4 1	0	0	0	0
Octubre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 28: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación C2 en el periodo de estudio.

	Abundancia (N/m2)							Biomasa (mg DW/m2)						
	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH
Febrero	6600	260	0	0	0	7	0	3.83	0.13	0	0	0	0.01	0

Marzo	9080	440	0	0	0	0	0	6.26	0.11	0	0	0	0	0
Abril	2160	115	10	0	0	0	0	1.47	0.11	0.00	0	0	0	0
Mayo	4980	253	0	0	0	20	0	4.82	0.06	0	0	0	0.18	0
Junio	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Julio	1127	347	13	0	0	0	0	0.24	0.06	0.02	0	0	0	0
Agosto	5547	480	27	0	0	27	0	3.05	0.19	0.01	0	0	0.36	0
Setiembre	4920	460	0	0	0	67	0	1.90	0.02	0	0	0	0.34	0
Octubre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 29: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación M0 en el periodo de estudio

	Abundancia (N/m ²)							Biomasa (mg DW/m ²)						
	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH
Febrero	6522	32	137	0	0	0	0	216	2	380	0	0	0	0
Marzo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abril	3766	42	179	84	0	0	0	303	13	235	19	0	0	0
Mayo	7290	263	715	0	11	0	0	285	1	1903	0	1	0	0
Junio	6691	53	337	0	0	0	0	723	4	1378	0	0	0	0
Julio	3892	305	894	1378	0	0	0	350	97	1948	189	0	0	0
Agosto	10152	168	484	673	0	0	0	812	24	1429	149	0	0	0
Setiembre	9268	274	694	600	0	0	0	414	120	1959	216	0	0	0
Octubre	4324	53	200	63	0	0	0	287	13	580	45	0	0	0

Tabla 30: Abundancia y biomasa total de los grupos taxonómicos en la estación M1 en el periodo de estudio

	Abundancia (N/m ²)							Biomasa (mg DW/m ²)						
	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH	AN	AR	MO	CN	EQ	NM	PH
Febrero	17705	431	884	0	0	0	0	321	6	800	0	0	0	0
Marzo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abril	2683	0	452	0	0	0	0	135	0	2395	0	0	0	0
Mayo	6228	1978	368	0	0	0	0	133	18	1714	0	0	0	0
Junio	17610	63	936	0	0	0	0	485	1	3713	0	0	0	0
Julio	12266	11	1031	0	0	0	0	469	0	1575	0	0	0	0
Agosto	6133	0	1715	0	0	0	0	237	0	1592	0	0	0	0
Setiembre	23775	158	1473	0	0	0	0	566	1	1986	0	0	0	0

Octubre	19536	21	673	0	0	0	0	911	3	1670	0	0	0	0
----------------	-------	----	-----	---	---	---	---	-----	---	------	---	---	---	---

Anexo N°6: Diversidad funcional.

Tabla 31: Matriz de contingencia de las especies utilizadas para el Análisis de Rasgos Biológicos (BTA) de las comunidades en el presente estudio.

Especies	Tamaño (gr.)	Long. (años)	Modo rep.	Disp	Diseño del cuerpo	Hábito de vida	Localización en sedimento	Poten. Expo.	Grado adhes.	Estrategia alimenticia	Método de movimiento	Motilidad	Estruct. de hábitat
	Small (0,0001-0,01) Medium-S (0,01-0,1) Medium-L (0,1-1) Large (1+)	de 0 a 3 de 4 a 7 de 8 a 11 de 12+	Asexual reproduction Sexual -shed eggs Sexual -brood eggs	Pelagic Benthic	Soft Soft-protected (tube/tunic) Hard-exoskeleton Hard shell	Tube Permanent burrow Temporary burrow Crevice/hole/under stone Epizoic/epiphytic Free	Surface Interface Infauna: 0-5cm Infauna: 6-10cm Infauna: > 10cm	Low (infauna/flat interface) Moderate (mound interface) High (erect interface)	None Temporary Permanent	Carnivore/Omnivore Interface Feeders Filter Feeders Surf. Deposit Feeder Subsurf. Deposit Feeders	None Swim Crawl/creep/climb Burrowing Jumping Sessile Motile	None Form-settlement/attachment si Form-shelter Action-sed.accretion Action-sed.removal	
ANNELIDAE													
<i>Diopatra chilensis</i>	1 3	3 1	3 3	3 3	3	3	3 2 2 2	3	3	3	3	3 2	3 2
<i>Lumbrineris sp.</i>	3	3 1	1 1	3 3	3 2	3	3 1 2	2	3	3	2 2	3 3	3 3
<i>Indeterminado</i>	3	3	1	1 3	3	3	3 3	2 2	3	3	3 3	3 3	2
<i>Nereis sp.</i>	3	3	3 3	2 3	2	3	3 2	3	3	3	3 3	3 3	2
<i>Hermundura fauveli</i>	3	3	3 3	3 3	3	3	3	3	3	3	3 3	3 3	
<i>Sigambra bassi</i>	3	3	3 3	3 3	3	3	2 2 2 3	3	3	3	3 3	3 3	2
<i>Nephtys ferruginea</i>	3	3	3 3	1 2	3 1	3 1	3 1 2 2 3	3	3	3	2 1 2	2 3 1	1 2
<i>Phyllodoce citrina</i>	3	3	3 3	3 2	3	3	2 3 3	3	3	3	2 3	3 2	2
<i>Magelona phyllisae</i>	3	3	1 3 3	3 3	3	3	3 1 1 3	3	3		3 2	2 1 1	2
<i>Paraprionospio pinnata</i>	3	3	1 3 3	3 3	3	3	3 2 3	3	3	3	2 1	2 1 1	2
<i>Prionospio oreanszi</i>	3	3	3 3	3 3	3	3	2 3 3	3	3	3	2 1	2 1	2
<i>Prionospio cirrifera</i>	3	3	3 3	1 3	3	3	2 3 3	3	3	3	2 1	2 1	2
<i>Prionospio sp.</i>	3	3	3 3	3 3	3	3	2 3 3	3	3	3	2 1	2 1	2
<i>Cirratulidae indet.</i>	3	3	1 2 1 3	2 2	2 2	2 2	3 3	3	3 2		2 2 2	2 1 2	2 2
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	3	3	3 3	3 3	3	1 1 2	3 1 1 3	3	3		3 3 1	3 1	2
<i>Cossura sp.</i>	3	3	1 2 1	3 2	3	3	2 3	3	3		3 3	3	2
<i>Maldanidae indet.</i>	3	3 1	1 2 3	3 3	3 3	3 3	1 2 2 3	2 2 3	3	1 3 3	2 3 3	3 2	3
<i>Sabellidae indet.</i>	3	3	1 1 3 3	3 1	3 3	3 2	3 1 1 3	3 2 3	3	3 1	2 1 3	3	3

Continúa (siguiente página)...

Especies	Tamaño (gr.)	Long. (años)	Modo rep.	Disp	Diseño del cuerpo	Hábito de vida	Localización en sedimento	Poten. Expo.	Grado adhes.	Estrategia alimenticia	Método de movimiento	Motilidad	Estruct. de hábitat
	Small (0,0001-0,01) Medium-S (0,01-0,1) Medium-L (0,1-1) Large (1+)	de 0 a 3 de 4 a 7 de 8 a 11 de 12+	Asexual reproduction Sexual -shed eggs Sexual -brood eggs	Pelagic Benthic	Soft Soft-protected (tube/tunic) Hard-exoskeleton Hard shell	Tube Permanent burrow Temporary burrow Crevice/hole/under stone Epizoic/epiphytic Free	Surface Interface Infauna: 0-5cm Infauna: 6-10cm Infauna: > 10cm	Low (infauna/flat interface) Moderate (mound interface) High (erect interface)	None Temporary Permanent	Carnivore/Omnivore Interface Feeders Filter Feeders Surf. Deposit Feeder Subsurf. Deposit Feeders	None Swim Crawl/creep/climb Burrowing Jumping	Sessile Motile	None Form-settlement/attachment si Form-shelter Action-sed.accretion Action-sed.removeal
ARTHROPODA													
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	3	3	3	3	3	2 2	2 2 2	3	3	2 2	3 2	3	3
<i>Pagurus edwardsii</i>	3	2 2	3	3	3	3	2 2 2	3	3	1 3	3 2	3	3 1
<i>Ampelisca araucana</i>	3	3	3	3	3	3	2 2 2	1 3	3	2 3 2	2 2 1	3	3
<i>Tryphosites sp.</i>	3	3	3	3	3	3	2	2	3	3	2 2	3	3
CNIDARIA													
<i>Anthotoe sp.(chilensis)</i>	1 3	1 1 1 1	2 2 2	2 2	3		2 1 3	3 1 1 1 1	2 2 3	3	3 1 1	3 1	3
MOLLUSCA													
<i>Agriopoma catharium</i>	3	3	3	3	3	3		2 3	3	3	3	2 1	3
<i>Pandora cornuta</i>	3	3	3	3	3	3		2 3	3	3	3	2 1	3
<i>Nuculana cunata</i>	1 3	3	3	3	1	3	2 2	1 2 1 1	3	3	3 1	2 1	3
Naticidae indet.	3	3	3	3	3	3		3 2	3	3	3 2	3	3
<i>Alia unifaciata</i>	3	3	3	3	1	3		3	3	3	3	3	3
<i>Nassarius coppingeri</i>	3	3	3	3	1	3	2 1 1	2 2 3	3	3	3 1	3	3
NEMERTEA													
	3 2 1	3	3	3	2 3	3		3	3	3	3	3	3
PHORONIDA													
<i>Phoronis sp.</i>	3	3	2 2	3	3	3		3	3	3	3 2	3	2

Tabla 32: Taxonomía de las especies incluidas en el análisis de rasgos biológicos (BTA) y la bibliografía consultada para la elaboración de la tabla de contingencia.

Subclase	Orden	Familia	Especies	Bibliografía
ANNELIDAE				
Errantia	Eunicida	Onuphidae	<i>Diopatra chilensis</i>	1, 2, 3
Errantia	Eunicida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris sp.</i>	2, 4, 5, 6, 7, 8.
Errantia	Eunicida	Arabellidae	<i>Indeterminado</i>	4, 5, 7, 8, 9
Errantia	Phyllodocida	Nereididae	<i>Nereis sp.</i>	2, 3, 4, 5, 10
Errantia	Phyllodocida	Pilargidae	<i>Hermundura fauveli</i>	2, 4, 5, 11, 12, 13, 14, 15
Errantia	Phyllodocida	Pilargidae	<i>Sigambra bassi</i>	2, 4, 5, 11, 12, 16, 17, 18
Errantia	Phyllodocida	Nephtyidae	<i>Nephtys ferruginea</i>	1, 2, 4, 10, 18
Errantia	Phyllodocida	Phyllodoceidae	<i>Phyllodoce citrina</i>	2, 4
Sedentaria	Spionida	Magelonidae	<i>Magelona phyllisae</i>	1, 2, 3, 5,
Sedentaria	Spionida	Spionidae	<i>Paraprionospio pinnata</i>	1, 2, 3, 5, 18
Sedentaria	Spionida	Spionidae	<i>Prionospio orensanzi</i>	2, 3, 5,
Sedentaria	Spionida	Spionidae	<i>Prionospio cirrifera</i>	2, 3, 5,
Sedentaria	Spionida	Spionidae	<i>Prionospio sp.</i>	2, 3, 5,
Sedentaria	Terebellidae	Cirratulidae	<i>Indeterminado</i>	2, 4, 5, 7, 19, 20
Sedentaria	Scolocida	Orbiniidae	<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	1, 2, 3, 5
Sedentaria	Scolocida	Cossuridae	<i>Cossura sp.</i>	2, 4, 5, 6, 7, 13, 18
Sedentaria	Scolocida	Maldanidae	<i>Indeterminado</i>	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8
Sedentaria	Sabellida	Sabellidae	<i>Indeterminado</i>	1, 2, 3, 5, 8
ARTHROPODA				
Eumalacostraca	Decapoda	Pinnotheridae	<i>Pinnixa valdiviensis</i>	22, 23, 24
Eumalacostraca	Decapoda	Paguridae	<i>Pagurus edwardsii</i>	1, 10, 23
Eumalacostraca	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca araucana</i>	1, 18, 23, 26, 27, 28
Eumalacostraca	Amphipoda	Lysianassidae	<i>Tryphosites sp.</i>	23, 28, 29, 30
CNIDARIA				
Hexacorallia	Actinaria	Sagartiidae	<i>Anthotoe sp.(chilensis)</i>	1, 10
MOLLUSCA				
Heterodonta	Venerida	Veneridae	<i>Agriopoma catharium</i>	25, 31, 32, 33
Heterodonta		Pandoridae	<i>Pandora cornuta</i>	25, 33
Protobranchia	Nuculanida	Nuculanidae	<i>Nuculana cunata</i>	1, 25
Caenogastropoda	Littorinimorpha	Naticidae	<i>Indeterminado</i>	34, 35, 36, 37
Caenogastropoda	Neogastropoda	Columbellidae	<i>Alia unifaciata</i>	1, 10, 25
Caenogastropoda	Neogastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius coppingeri</i>	1, 10, 25
NEMERTEA	-	-	Nemertea	38, 39, 40, 41
PHORONIDA	-	Phoronidae	<i>Phoronis sp.</i>	41

- (1) Pacheco et al., 2011
- (2) Fauchald, K., Granados-Barba, A., y Solís-Weiss, V. (2009). Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico (pp. 751– 788). En: D.L., Felder and D.K. Camp (eds.) Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota: Biodiversity. College Station, Texas. Texas A&M University Press.
- (3) Giangrande, A., 2002. Polychaete reproduction patterns, life cycles and life histories: an overview. En: R. N. Gibson, Margaret Barnes. Oceanography And Marine Biology, Volumen 35. CRC Press, 11 set. 2002 - 600 páginas.
- (4) Jumars et al., 2015
- (5) Uebelacker, J . M., y Johnson P.G. (eds.) (1984). Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico (7 vols). Barry A. Vittor & Associates. Alabama, USA.
- (6) Glasby, C.J.; Hutchings, P.A.; Fauchald, K.; Paxton, H.; Rouse, G.W.; Russell, C.W. & Wilson, R.S. (2000). Class Polychaeta. En: P.L. Beesley; G.L.B. Ross y C.J. Glasby (eds.) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaetes, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. (pp. 1-298). Australia. CSIRO Publishing.
- (7) Fauchald, K. & P.A. Jumars. (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Bio.l Annu. Rev., 17: 191–284.
- (8) Knight-Jones, E.W.; Knight-Jones, P. y Nelson-Smith, A. (1995). Annelids (Phylum Annelida). En: P.J. Hayward, P.J. Ryland (eds.) Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. New York, USA. Oxford University Press.
- (9) Raymond R. E. (1974) A new species of polychaetous annelid (Arabellidae) parasitic in Diopatra ornata (Onuphidae) from southern California. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences. Volume 73: 1.
- (10) Laudien et al., 2007
- (11) Blake, J.A. (1997). Family Pilargidae Saint Joseph, 1899. En: Blake, J.A. y Hilbig, B. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 4 - The Annelida Part 1: Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida (Phyllodocidae to Paralacydoniidae). Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California. pp: 261-284
- (12) Rouse, G. W., y Pleijel, F. (2001). Polychaetes. Oxford University Press, U.K. 354 pp.
- (13) Jimenez, 2016
- (14) pers.obs.
- (15) Berkeley, E. y Berkeley, C. (1936). Notes on Polychaeta from the coast of Western Canada. Pt. 2. Syllidae. Ann. Mag. Natur. Hist. (10) 18: 468-476.
- (16) Pettibone, M.H. (1966). Revision of the Pilargidae (Annelida: Polychaeta), including descriptions of new species, and redescriptions of the pelagic Podarmus ploa Chamberlain (Polynoidae). Proceedings of the United States National Museum 118(3525): 155-208

- (17) Viéitez, J.M.; Alós, C.; Parapar, J.; Besteiro, C.; Moreira, J.; Núñez, J.; Laborda, A.J. y San Martín, G. (2004). Annelida Polychaeta I. En: Fauna Ibérica, vol. 25. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales Madrid.
- (18) Gutiérrez, D. (2000). Bioperturbación y Macrofauna en fondos sublitorales de un área de surgencias frente a Chile central (36° 30'S): variación espacial y temporal en el periodo 1997-1999. Universidad de Concepción. 241 pp.
- (19) Jumars, P. A., (1975). Zool. J. Linn. Soc. Land., 57, 341-348.
- (20) Sanders, H. L., Goudsmit, E. M., Mills, E. L. & Hampson, G. E., (1962). Limnol. Oceanogr., 7, 63-79.
- (21) Holtmann, S.E.; Groenewold, A.; Schrader, K.H.M.; Asjes, J.; Craeymeersch, J.A.; Duineveld, G.C.A.; van Bostelen, A.J.; van der Meer, J. (1996). Atlas of the zoobenthos of the Dutch continental shelf. Ministry of Transport, Public Works and Water Management: Rijswijk, The Netherlands. ISBN 90-369-4301-9. 243 pp.
- (22) Castro, Peter. Symbiotic Brachyura. En: Castro, Peter; Davie, Peter; Guinot, Danièle; Schram, Frederick; von Vaupel Klein, Carel. (eds.). 2015. The Crustacea: Complementary to the *Traité de Zoologie*. Vol 9, part C-I. BRILL Leiden-Boston. 543-583 pp.
- (23) Thiel, M. (2009). Subphylum Crustacea. En: V. Häussermann; G. Försterra. Fauna marina bentónica de la Patagonia Chilena: guía de identificación ilustrada. Nature in Focus: Santiago de Chile. ISBN 978-956-332-244-6.
- (24) Baeza, J.A. y Hernáez, P. (2015). Population distribution, sexual dimorphism, and reproductive parameters in the crab *Pinnixa valdiviensis* Rathbun, 1907 (Decapoda: Pinnotheridae), a symbiont of the ghost shrimp *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) in the Southeastern Pacific. *Journal of Crustacean Biology* 35(1): 68-75.
- (25) Rosenberg, G., Moretzsohn, F. y García, E. F. (2009). Gastropoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico. En: D.L. Felder y D.K. Camp (eds.) Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity (pp. 579–699). College Station, Texas. Texas A&M University Press.
- (26) Sellanes et al., 2007
- (27) Dauwe, B.; Herman, P. y Heip, C. (1998). Community structure and bioturbation potential at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine Ecology Progress Series*, 173: 67–83.
- (28) Thiel, M., & Hinojosa, I. (2009). Peracarida – Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos & Cumáceos. En: V. Häussermann; G. Försterra. Fauna marina bentónica de la Patagonia Chilena: guía de identificación ilustrada. Nature in Focus: Santiago de Chile. ISBN 978-956-332-244-6.
- (29) Lincoln, R.J. (1979). British marine Amphipoda: Gammaridea. British Museum (Natural History): London, UK. ISBN 0-565-00818-8. vi, 658 pp.
- (30) Enequist P. (1949). Studies on the soft-bottom amphipods of the Skagerak. *Zoologiska Bidrag Fran Uppsala*, 28, 297-492.
- (31) Tarazona et al., 1996
- (32) Gutiérrez et al., 2008

- (33) Edelman-Furstenberg, Y. (2008). Ecological Trends Across A Human-Impact Organic Load Gradient Along the Mediterranean Shore: Benthic Macrofaunal Evidence. Jerusalem, October 2008. The Ministry of National Infrastructures. Geological Survey of Israel.
- (34) Huelsken, T.; Marek, C.; Schreiber, S.; Schmidt, I.; Hollmann, M. (2008) The Naticidae (Mollusca: Gastropoda) of Giglio Island (Tuscany, Italy): Shell characters, live animals, and a molecular analysis of egg masses. *Zootaxa* 1770:1-40.
- (35) Doneddu, M. y Manunza, B. (1989). La familia Naticidae Forbes, 1838 en el mar Mediterráneo. *Argonauta* V. 3-4 (27-28), 55-60.
- (36) Covarrubias, A. A. y Romero, M. S. (2009). Anatomía del sistema reproductor femenino y masculino de *Sinum cymba* (Menke, 1828) (Gastropoda: Naticidae). *Revista de biología marina y oceanografía*, 44(3), 673-683.
- (37) Cernohorsky, W. (1971). The family Naticidae (Mollusca: Gastropoda) in the Fiji Islands. *Records of the Auckland Institute and Museum*, 8, 169-208.
- (38) Norenburg, J. L. (2009). Nemertea of the Gulf of Mexico. En: D.L. Felder y D.K. Camp (eds.) *Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity* (pp. 553–558). College Station, Texas. Texas A&M University Press.
- (39) Thiel, M., y Norenburg, J. (2009). Nemertea—Gusanos Cintiformes. En: V. Häussermann; G. Försterra. *Fauna marina bentónica de la Patagonia Chilena: guía de identificación ilustrada. Nature in Focus: Santiago de Chile*. ISBN 978-956-332-244-6.
- (40) Barnes, R. (1982) *Invertebrate Zoology*. Philadelphia, PA: Holt-Saunders International.
- Brusca, R.; Brusca, G. (2003) *Invertebrates*. (2nd Edition). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- (41) Gibson, R. (1995). Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution. *Journal of Natural History* 29: 271–561.
- (42) Emig, C. (1982). The biology of Phoronida. *Advances in Marine Biology* 19: 1–89.

Anexo N°7: Determinación de las relaciones biométricas para la estimación de la longitud del cuerpo en las especies *Paraprionospio pinnata*, *Magelona phyllisae* y *Nephtys ferruginea*.

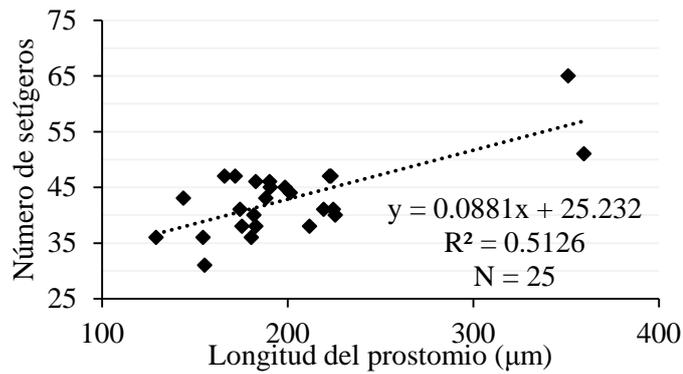


Fig. 59: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (LP) y el número total de setígeros en individuos enteros de *Paraprionospio pinnata*.

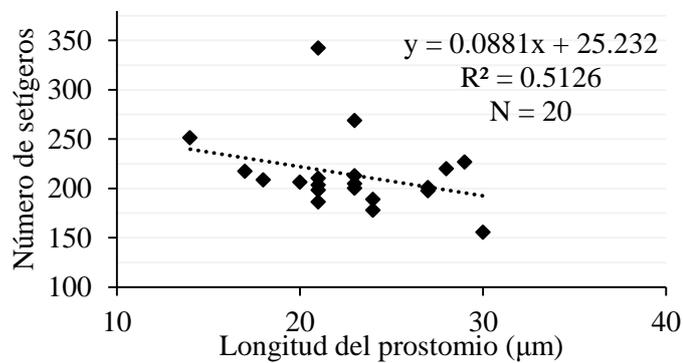


Fig. 60: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (LP) y el número total de setígeros en individuos de *Magelona phyllisae*.

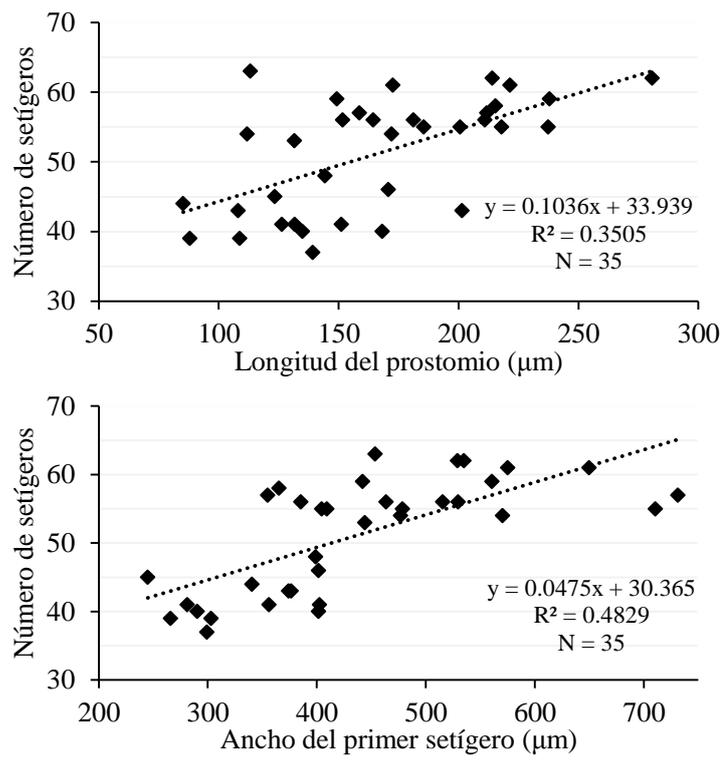


Fig. 61: Regresión lineal entre la longitud del prostomio (arriba) y el Ancho del primer setígero (abajo) con el número total de setígeros en individuos de *Nephtys ferruginea*.

Anexo N°8:

Tablas de correlación entre las variables abióticas y bióticas.

Tabla 33: Valores de correlación de Spearman (rho) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para ambas localidades en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α)).

		O₂	O₂(media-6)	O₂ (CV-6)	Temp.	Sal.	MOT
O₂(media)	rho	0.710					
	p	<0.01					
O₂ (CV)	rho	0.003	0.152				
	p	NS	NS				
Temp.	rho	-0.196	-0.167	0.010			
	p	NS	NS	NS			
Salinidad	rho	-0.185	-0.398	-0.283	-0.088		
	p	NS	0.007	0.06	NS		
MOT	rho	-0.61	-0.83	-0.23	0.63	0.77	
	p	<0.01	<0.01	NS	<0.01	<0.01	
Abundancia	rho	0.503	0.510	0.238	-0.406	-0.445	-0.46
	p	<0.01	<0.01	NS	<0.05	<0.01	<0.05
Biomasa	rho	0.689	0.781	0.296	-0.561	-0.699	-0.79
	p	<0.01	<0.01	0.08	<0.01	<0.01	<0.01
α: Riqueza (S')	rho	0.6	0.71	0.46	-0.21	-0.42	-0.72
	p	<0.01	<0.01	<0.01	NS	<0.01	<0.01
α: Shannon	rho	0.507	0.541	0.458	-0.324	0.558	-0.65
	p	<0.01	<0.01	<0.01	0.05	<0.01	<0.01
α: Margalef	rho	0.585	0.608	0.197	-0.099	-0.26	-0.52
	p	<0.01	<0.01	NS	NS	NS	<0.01
α: Simpson	rho	-0.449	-0.468	-0.435	0.337	0.562	0.57
	p	<0.01	<0.01	<0.01	<0.05	<0.01	<0.01

Tabla 34: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Callao en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α))

		O₂	O₂(media-6)	O₂ (CV-6)	Temp.	Sal.	MOT
Abun. Total	rho	0.352	0.28	0.14	0.07	0.18	-0.35
	p	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Abun. AN	rho	0.37	0.23	-0.16	0.13	0.27	-0.07
	p	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Abun. AR	rho	0.18	-0.39	-0.39	-0.22	-0.28	0.17
	p	NS	0.08	0.08	NS	NS	NS
Abund. MO	rho	0.1	0.24	0.72	0.01	0.002	-0.84
	p	NS	NS	<0.01	NS	NS	<0.01
Biomasa	rho	0.35	0.41	0.343	0.18	0.303	-0.49
	p	NS	0.06	NS	NS	NS	0.07
α: Riqueza (S')	rho	0.35	0.24	0.14	0.35	0.38	-0.23
	p	NS	NS	NS	NS	0.09	NS
α: Shannon	rho	-0.03	-0.12	0.47	0.11	0.09	-0.36
	p	NS	NS	<0.05	NS	NS	NS
α: Margalef	rho	0.49	0.19	0.105	0.33	0.43	-0.25
	p	<0.05	NS	NS	NS	0.05	NS
α: Simpson	rho	0.17	0.187	-0.44	0.01	0.002	-0.26
	p	NS	NS	<0.05	NS	NS	NS
	p	<0.01	NS	NS	NS	NS	NS

Tabla 35: Valores de correlación de Spearman (ρ) entre los parámetros ambientales medidos y calculados para la localidad de Mejillones en el periodo de muestreo y las variables biológicas (parámetros comunitarios e índices de diversidad alfa (α))

		O₂	O₂(media-6)	O₂ (CV-6)	Temp.	Sal.	MOT
Abun. Total	rho	-0.09	-0.03	0.27	0.47	-0.17	0.3
	p	NS	NS	NS	0.067	NS	NS
Abun. AN	rho	-0.11	-0.01	0.16	-0.5	-0.13	0.14
	p	NS	NS	NS	<0.05	NS	NS
Abun. AR	rho	-0.16	-0.03	-0.11	0.06	0.13	-0.18
	p	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Abund. MO	rho	0.25	0.01	0.42	-0.11	-0.39	0.57
	p	NS	NS	0.11	NS	NS	<0.05
Biomasa	rho	0.169	0.09	0.385	-0.28	-0.27	0.04
	p	NS	NS	NS	NS	NS	NS
α: Riqueza (S')	rho	0.35	0.77	-0.14	0.16	-0.23	-0.86
	p	NS	<0.01	NS	NS	NS	<0.01
α: Shannon	rho	0.6	0.665	0.26	0.07	-0.64	-0.57
	p	<0.05	<0.01	NS	NS	<0.01	<0.05
α: Margalef	rho	0.393	0.76	0.135	0.15	-0.37	-0.68
	p	NS	<0.01	NS	NS	NS	<0.01
α: Simpson	rho	-0.66	-0.59	-0.24	-0.11	0.71	0.39
	p	<0.01	<0.05	NS	NS	<0.01	NS