

# RESPUESTAS DEL BENTOS MARINO FRENTE A EL NIÑO COSTERO 2017 EN LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE PERÚ CENTRAL (CALLAO, 12°S)

## BENTHIC RESPONSES TO THE 2017 COASTAL EL NIÑO OFF CENTRAL PERU (CALLAO, 12°S)

Víctor Aramayo<sup>1</sup>, Dennis Romero<sup>1</sup>, Luis Quipúzcoa<sup>1</sup>, Michelle Graco<sup>2</sup>,  
Robert Marquina<sup>1</sup>, Juana Solís,<sup>3</sup> Federico Velazco<sup>3</sup>

<https://doi.org/10.53554/boletin.v36i2.349>

### RESUMEN

Se evaluó y comparó el comportamiento del bentos (en un amplio espectro de tamaños: macrofauna, meiofauna metazoaria, foraminíferos y bacterias heterótrofas gigantes) durante la evolución de El Niño Costero 2017 (ENC 2017), en base al análisis de muestras replicadas de sedimento (mediante draga y multisacatestigo), parámetros geoquímicos y oceanográficos del fondo, en tres estaciones (33, 94 y 178 m) localizadas frente a Callao (12°S). A pesar del fuerte calentamiento superficial observado y la anómala descarga de los ríos, el impacto de ENC 2017 sobre la distribución del oxígeno disuelto (OD), tanto en la columna de agua como cerca al fondo, no fue significativo; de hecho, la profundidad de la oxiclina se mantuvo cerca de la superficie (por encima de los 20 m, a 15 mn). Similarmente, la geoquímica del sedimento no exhibió cambios estacionales inusuales, por ejemplo, en la concentración de sulfuros (H<sub>2</sub>S, gradualmente más intenso con la profundidad). En la macrofauna (desde meses previos a ENC 2017), se observó un descenso progresivo en la abundancia del poliqueto espionido *Paraprionospio pinnata* y, por el contrario, un aumento de *Magelona phyllisae* (en menor magnitud que *P. pinnata*). A diferencia de estos anélidos, tanto moluscos bivalvos del género *Pitar* como bacterias del género compuesto *Candidatus* Marithioploca fueron relativamente frecuentes (especialmente en las estaciones más someras). De igual forma, nemátodos de vida libre acompañantes de la macrofauna y particularmente integrantes de la meiofauna (e.g. *Desmodora* sp., *Halalaimus* sp., *Dichromadora* sp., *Sabatieria* sp.) fueron hallados recurrentemente durante todo el período de estudio. Los foraminíferos calcáreos dominaron en la mayor parte del estudio, en tanto que los foraminíferos de testa blanda (alogramidos) y los aglutinados fueron importantes en los centímetros subsuperficiales y hacia la zona oceánica, respectivamente; esta comunidad no mostró mayores cambios en las tres estaciones estudiadas, aunque especies calcáreas como *Bolivina seminuda* y *Buliminella tenuata* tuvieron una mayor contribución en la estación intermedia (94 m). En contraste a otros eventos, la débil o inexistente profundización de la oxiclina frente a Callao durante ENC 2017, no perturbó las condiciones disóxicas habituales del bentos en la costa central peruana (e.g. OD < 0,1/0,5 mL.L<sup>-1</sup>). En este contexto, nuestro trabajo ilustra una respuesta poco conocida en relación con eventos El Niño, de acuerdo con su origen, evolución y alcance.

**PALABRAS CLAVE:** diversidad bentónica, El Niño Costero 2017, Zona de Mínimo Oxígeno, Callao, costa central de Perú

### ABSTRACT

We collected two replicated biological samples of sediment (van Veen grab and multicorer) in three stations (33, 94 and 178 m), and measure geochemical and oceanographic parameters of the bottom at the central Peruvian coast (Callao, 12° S), in order to analyze and compare the responses of benthos (in a wide benthic size spectrum: macrofauna, metazoan meiofauna, foraminifera and giant heterotrophic bacteria), during the atypical evolution of the 2017 coastal El Niño (2017 CEN). Despite the strong surface warming observed and the anomalous discharge of the rivers, the impact on the dissolved oxygen (DO) distribution (water column and near to the bottom), was non-significant; in fact, the oxygen minimum zone (OMZ) remained robust (above 20 m, at 15 nm). Similarly, sediment geochemistry did not exhibit unusual seasonal changes in its organic richness, nor in the concentration of sulfur (H<sub>2</sub>S) (gradually more intense with depth). From previous months, the macrofauna tended to a progressive decrease in the abundance of the spionid *Paraprionospio pinnata* and a slight increase of *Magelona phyllisae*. Unlike these annelids, bivalve molluscs of the genus *Pitar* and bacteria of the complex genus *Candidatus* Marithioploca were relatively frequent (especially in the shallower stations). Similarly, free-living nematodes being sieved with the macrofauna and particularly with the meiofauna (e.g. *Desmodora* sp., *Halalaimus* sp., *Dichromadora* sp., *Sabatieria* sp.) were found recurrently before, during and after the anomalous event. Calcareous species of benthic foraminifera showed no major changes, *contrary sensu*, species such as *Bolivina seminuda* and *Buliminella tenuata* extended its microhabitat towards the coast. In contrast to other events, the combination of a persistent OMZ during the study and a

1 Laboratorio de Bentos Marino, Dirección General de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático

2 Laboratorio de Hidroquímica, Dirección General de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático

3 Laboratorio de Geología Marina, Dirección General de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático

Correo electrónico: varamayo@imarpe.gob.pe

remarkably superficial impact of the 2017 cEN, preserved typical oceanographic conditions in terms of DO (e.g.  $< 0,1/0,5 \text{ ml.l}^{-1}$ ), favouring the maintaining of habitual conditions in this sector of the Peruvian coast. As far as we know, our work illustrates a relatively new benthic response regarding the influence of El Niño events in central Peru.

KEYWORDS: benthic diversity, the 2017 coastal El Niño, Oxygen Minimum Zone, Callao, central Peruvian coast.

## 1. INTRODUCCIÓN

Aún hoy, es difícil dilucidar el mecanismo exacto que gatilla el inicio de un evento El Niño (EN). De hecho, estudios contemporáneos sugieren que la dinámica general del ciclo El Niño – Oscilación del Sur (ENOS) ha sufrido profundos cambios tanto en su génesis como en su desarrollo, al menos desde inicios de la década de los años 2000 (ASHOK *et al.*, 2007; KUG *et al.*, 2009). Consecuentemente, esto ha generado que los clásicos modelos para explicar la formación y evolución de este tipo de eventos sean reconsiderados, en particular, tomando en cuenta el origen, núcleo de actividad y propagación de las anomalías de temperatura superficial del mar (en los últimos años, concentradas principalmente en el Pacífico Ecuatorial Central) (LEE y McPHADEN, 2010; TAKAHASHI *et al.*, 2011; DEWITTE *et al.*, 2012). El fuerte calentamiento anómalo frente a la costa norte peruana entre diciembre 2016 y mayo 2017 fue definido como El Niño Costero 2017 (ENFEN, 2017) y tuvo una evolución inusual en comparación a los registros históricos de EN, quizá sólo comparable con algunos eventos como el de 1925 (TAKAHASHI y MARTÍNEZ, 2017).

Aunque eventos de gran impacto como EN tienen larga data en la costa peruana, pocos estudios han explorado con cierta continuidad y exhaustividad las respuestas de los hábitats bentónicos y sus comunidades biológicas durante este tipo de fenómenos. En este sentido, las principales ideas y conceptos que actualmente explican dichas respuestas ecológicas del bentos de fondo blando frente a eventos de gran magnitud como EN (de diferentes intensidades, características generales e impactos), derivan de trabajos de mediano y largo plazo realizados tanto en áreas someras de la costa central (Ancón,  $\sim 11^{\circ}46'S$ , entre 15 y 35 m) como relativamente profundas (Callao,  $12^{\circ}S$ , 94 m), y además de la costa sur (profundidades entre 6 y 50 m, bahía Independencia,  $14^{\circ}15'S$ ) (TARAZONA, 1984, 1990; TARAZONA *et al.*, 1985a, 1988a,b, 1991, 1996; GUTIÉRREZ *et al.*, 2008). Similar esfuerzo de análisis ha sido puesto sobre las comunidades del intermareal, especialmente en playas arenosas al sur de Lima (Asia, Santa María y Lurín) y al norte (Ancón) (TARAZONA *et al.*, 1985b, 1986; ARNTZ *et al.*, 1987; TARAZONA, 1990; TARAZONA y PAREDES, 1992).

En tales estudios, el énfasis de análisis ha estado puesto sobre la macrofauna (e.g. poliquetos, moluscos bivalvos y gastrópodos, crustáceos), y muy secundariamente en organismos relativamente más grandes, integrantes de la megafauna. Asimismo, procariotas heterótrofos gigantes del género *Candidatus* Marithioploca (denominado genéricamente como *Thioploca*) también han sido descritos 'tapizando' el fondo marino en determinados períodos, tanto en fondos someros (TARAZONA, 1990) como en áreas más profundas de la plataforma central de la costa peruana (GUTIÉRREZ *et al.*, 2008; LEVIN *et al.*, 2002; LEVIN, 2003). Este género, el cual agrupa a más de un tipo de bacteria (filamentosa seriada, o de vida libre), ha sido habitualmente encontrado en el sedimento superficial de diversas áreas de estudio, caracterizadas por condiciones reducidas, altos sulfuros y altos nitratos, elementos indispensables para desarrollar su metabolismo (JØRGENSEN y GALLARDO, 1999), algunas veces junto a poliquetos, y generalmente junto a nemátodos de vida libre (TARAZONA, 1990; GUTIÉRREZ *et al.*, 2008; GALLARDO *et al.*, 2013; ARAMAYO, 2018a).

Por otro lado, el esquema generalizado de la respuesta del bentos frente a cambios en su entorno (como los promovidos por eventos EN de distinta intensidad) está fuertemente influenciado tanto por la resolución taxonómica en la determinación de los organismos, como por el enfoque operativo de análisis mismo (e.g. el rango de tamaño de organismos que decide priorizar arbitrariamente el investigador). Estas razones explican, al menos en parte, porqué la mayoría de los estudios se han centrado sobre los organismos macrofaunales (según el estudio, individuos retenidos en un tamiz de 1 mm ó 500  $\mu\text{m}$ ) (ARNTZ *et al.*, 1985; TARAZONA, 1990).

Sin embargo, grupos importantes como los nemátodos de vida libre (por definición, integrantes de la meiofauna metazoaria) han sido recurrentemente reportados en diversos estudios del bentos, asociados a la macrofauna de relativo mayor tamaño, e independientemente de alguna fase ENOS en particular (FRANKENBERG & MENZIES, 1968; ARNTZ *et al.*, 1985). Algo similar puede decirse sobre otros grupos numéricamente dominantes y muy diversos como los foraminíferos (meiofauna protozoaria), cuyo rango de hábitat también es extenso; no obstante, se sabe aún poco acerca de los cambios poblacionales de sus especies en relación a EN.

Con la finalidad de obtener una idea más completa acerca de la respuesta del bentos frente al evento El Niño Costero (en adelante, ENC) ocurrido en 2017, en este trabajo presentamos un análisis de los cambios experimentados en el ensamble bentónico, conformado por la macrofauna, meiofauna (metazoaria y protozoaria) y bacterias gigantes, en relación a parámetros oceanográficos y sedimentológicos. En este sentido, este estudio se desarrolla bajo la hipótesis de trabajo por la cual los eventos EN generan impactos significativos sobre el bentos marino (e.g. en términos de cambios en la composición comunitaria y aparición/desaparición de determinados taxones), cuyos efectos (positivos o negativos) dependen, en principio, de la intensidad del evento.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

Callao (12°S) es una de las áreas de afloramiento costero más importantes de la costa peruana (MAEDA & KISHIMOTO, 1970), por lo mismo, también está considerada como una importante área en términos pesqueros (tanto en invertebrados como especialmente en peces). Dicha producción pesquera es tanto artesanal como industrial y está focalizada en la plataforma somera y profunda.

Esta área está principalmente caracterizada por el desarrollo de una somera e intensa zona de mínimo oxígeno (ZMO), la cual intercepta la plataforma y parte del talud continental, desde la costa hasta la zona más oceánica (LEDESMA *et al.*, 2009), y genera una influencia biogeoquímica considerable en la

columna de agua y sobre el fondo (GRACO *et al.*, 2017). Los sedimentos superficiales recientes son mayoritariamente de tipo fangoso, de tendencia arcillosa-limosa, con alto aporte diatomeico, y alta riqueza orgánica (KRISSEK *et al.*, 1980; DELGADO *et al.*, 1987), y se extienden prácticamente de manera homogénea (desde fondos someros a profundos) en todo este sector del margen continental (a excepción de algunas zonas bien definidas como los alrededores de la Isla San Lorenzo y El Frontón, donde surge un substrato biogénico, de textura más gruesa, y de riqueza orgánica variable).

Asociado a las altas tasas de sedimentación, la ZMO condiciona fuertemente las características biogeoquímicas del fondo marino, y por lo tanto modula fuertemente el desarrollo de organismos que dependen del sedimento. Frente a Callao se sabe que el hábitat bentónico puede cambiar substancialmente durante eventos EN, asociado a episodios prolongados de oxigenación (e.g. impacto de Ondas Kelvin) (GUTIÉRREZ *et al.*, 2008) o a procesos de ventilación de mayor escala. Durante estos casos, la respuesta bentónica general más observada es el incremento de la riqueza específica.

### Muestreo general

A bordo del BIC Luis Flores Portugal (Instituto del Mar del Perú - IMARPE), se evaluaron las condiciones oceanográficas físicas, químicas y biológicas de la columna de agua y el fondo, a lo largo de un gradiente batimétrico ubicado frente a Callao (Fig. 1), conformado por tres estaciones ubicadas a diferente distancia de la costa (Tabla 1).

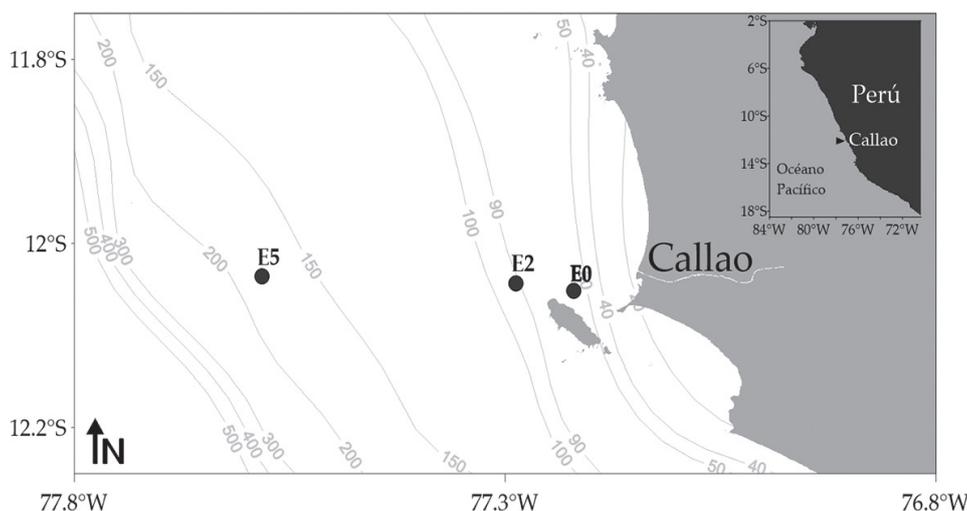


Figura 1.- Estaciones de estudio frente a Callao (12°S), Perú central

Tabla 1.- Información sobre las campañas de muestreo, estaciones evaluadas en el gradiente batimétrico frente a Callao (12° S) y grupo bentónico objetivo según campaña (número de réplicas indicado para cada caso). DC: distancia de costa, CM: *Candidatus* Marithioploca, MUC: Multisacatestigos, CRIO: Crucero Intensivo Oceanográfico, PF: Punto Fijo, LCallao: Línea Callao

Operación	Fecha	Estación	Latitud	Longitud	DC (mn)	Profundidad (m)	Tipo de Fondo	Equipos Empleados	Macrofauna + C M	Meiofauna	Foraminíferos
LCallao	26/02/2016	E0	12°03.13'	77°13.89'	1	33	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E2	12°02.80'	77°17.08'	8	94	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E5	12°02.40'	77°36.40'	30	178	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
PF	15/04/2016	E2	12°02.80'	77°17.08'	8	93,5	Fangoso	Draga	2		
PF	16/05/2016	E2	12°02.78'	77°17.06'	8	92,3	Fangoso	Draga	2		
LCallao	06/07/2016	E0	12°03.10'	77°13.54'	1	30	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E2	12°02.77'	77°17.22'	8	96	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E5	12°02.54'	77°38.93'	30	176	Fangoso	Draga y MUC	2	1	1
CRIO	09/08/2016	E0	12°03.14'	77°13.82'	1	32	Fangoso	Draga y MUC	3	3	3
		E2	12°02.88'	77°17.28'	8	93	Fangoso	Draga y MUC	3	3	3
	10/08/2016	E5	12°02.46'	77°39.11'	30	173	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
PF	19/09/2016	E0	12°03.07'	77°13.54'	1	36,2	Fangoso	Draga	2		
		E2	12°02.73'	77°17.26'	8	93	Fangoso	Draga	2		
PF	02/11/2016	E0	12°03.11'	77°13.95'	1	35,6	Fangoso	Draga	2		
		E2	12°02.66'	77°17.08'	8	93	Fangoso	Draga	2		
LCallao	16/12/2016	E0	12°03.11'	77°13.95'	1	35,6	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E2	12°02.66'	77°17.09'	8	93	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
PF	20/01/2017	E0	12°03.07'	77°13.95'	1	36	Fangoso	Draga	2		
		E2	12°03.02'	77°17.19'	8	94	Fangoso	Draga	2		
LCallao	17/02/2017	E0	12°03.08'	77°13.88'	1	34,2	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E2	12°02.79'	77°17.24'	8	94	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E5	12°02.42'	77°39.52'	30	178	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
CRIO	25/04/2017	E0	12°03.11'	77°13.91'	1	33,8	Fangoso	Draga y MUC	3	3	3
		E2	12°02.78'	77°17.07'	8	92	Fangoso	Draga y MUC	3	2	2
		E5	12°02.39'	77°39.56'	30	177	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
LCallao	14/06/2017	E0	12°03.08'	77°13.50'	1	35	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E2	12°02.34'	77°17.20'	8	90	Fangoso	Draga y MUC	2	2	2
		E5	12°02.33'	77°38.53'	30	175	Fangoso	Draga y MUC	2	1	1

La colecta del sedimento se realizó mediante una draga van Veen (0,05 m<sup>2</sup>) y el empleo de un multisacatestigo (MUC, por sus siglas en inglés) de cuatro tubos. Este último equipo permitió obtener núcleos de sedimento que fueron seccionados de acuerdo con protocolos específicos (IMARPE, 2017), según el parámetro de estudio (i.e. geoquímico o biológico).

En relación con el enfoque temporal del presente estudio, se decidió emplear datos fisicoquímicos, sedimentológicos y biológicos provenientes de muestreos realizados durante los meses anteriores al inicio de ENC 2017, durante el evento y después de este. Cuando no fue posible mostrar exactamente este rango de variabilidad temporal (como algunos datos geoquímicos del sedimento), se decidió mostrar nuestros datos con la periodicidad tal cual fueron colectados, por considerarlos, aun así, muy informativos acerca del escenario del fondo y útiles para realizar inferencias a partir de la comparación entre observaciones. En este mismo sentido, las diferencias en la temporalidad de

algunos parámetros medidos durante el estudio, no dificultaron la posibilidad de identificar, describir y analizar de manera general la evolución de cada uno de estos, independientemente y en conjunto.

### Parámetros fisicoquímicos del agua

La temperatura, salinidad y oxígeno disuelto (OD) del agua de mar fueron medidos empleando un equipo CTD (Sea-Bird SBE 19+). Esta información se utilizó para caracterizar las condiciones superficiales (5 m) y de fondo (aprox., a 10 m sobre los sedimentos), como también determinar en la columna de agua las profundidades de la ZMO (< 0,5 mL.L<sup>-1</sup>) y de la isoterma de 15 °C para las estaciones E2 (plataforma intermedia) y E5 (plataforma profunda).

Complementariamente, se colectaron muestras de agua de mar a profundidades estándar (0, 10, 25, 50, 75, 100 m) usando una botella Niskin con la finalidad de realizar las mediciones de OD a través de la metodología de Winkler (Carritt y Carpenter, 1966) como calibración del CTD.

## Mediciones y estimaciones geoquímicas del sedimento

Se analizaron testigos de sedimento para cada estación de estudio, las muestras fueron colectadas mediante un submuestreo (realizado sólo en los primeros centímetros superficiales de cada testigo, a diferente profundidad). En el caso del contenido de carbono total (CT) y nitrógeno total (NT), las muestras corresponden a los dos primeros centímetros superficiales de cada testigo. Los análisis de CT y NT se realizaron en un Analizador elemental Perkin Elmer, se emplearon estándares de sedimentos de acuerdo con la norma del *National Institute of Standards and Technology*. Dichos análisis fueron realizados por duplicado y los resultados se expresaron como porcentaje en peso.

En relación con la medición del pH, se hizo empleando un medidor marca Mettler Toledo, con un electrodo *Inlab*, calibrado previamente con soluciones *buffer* Mettler Toledo de pH 4,1; 7 y 10. Las mediciones se realizaron en el agua intersticial del sedimento, extraída mediante tubos capilares del testigo de sedimento, en los primeros diez centímetros superficiales, con una resolución de muestra de cada centímetro.

La colecta de muestras para mediciones del sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ) fue realizada a una resolución de cada centímetro, hasta los 10 cm de la columna de sedimento. Para determinar la concentración del  $H_2S$  en el agua intersticial, se aplicó el método colorimétrico de azul de metileno (STRICKLAND y PARSONS, 1972; GRASSHOFF *et al.* 1976).

Por otro lado, para la medición de la concentración de pigmentos de origen fitoplanctónico sobre el fondo, las muestras de sedimento obtenidas para cada estación fueron congeladas a  $-20^{\circ}C$ . La estimación de clorofila-*a* (Cl-*a*) y feopigmentos (Feop) se realizó en el laboratorio, sobre muestras descongeladas previamente antes de la extracción. De 0,2 a 0,3 g de sedimento fueron mezclados con 5 ml de acetona al 90 % en un agitador tipo vórtex, luego fueron sonicados por 10 minutos y posteriormente se centrifugó la batería de muestras por 5 minutos a 3000 rpm. El procedimiento fue repetido dos veces. Luego de esto, se diluyó una alícuota del extracto para la lectura en el fluorómetro, la misma que se repite inmediatamente, luego de adicionar dos gotas de ácido clorhídrico al 10%.

## Muestreo biológico

### Macrofauna y *Candidatus* Marithioploca (CM)

Se realizaron lances replicados (en general, 2 réplicas) de draga (0,05 m<sup>2</sup>) en las tres estaciones de muestreo

con la finalidad de obtener muestras de organismos macrofaunales y del complejo de bacterias gigantes *Candidatus* Marithioploca (CM). Se emplearon lances independientes (> 50 % de llenado de draga) y el total de sedimento colectado fue tamizado a bordo con ayuda de una malla de 500  $\mu m$ . Tanto la fauna como las bacterias obtenidas se guardaron en frascos herméticos etiquetados y se fijaron con formaldehído al 4 % tamponado con tetraborato sódico a semisaturación. En el laboratorio, el material colectado fue nuevamente pasado a través de un tamiz de 500  $\mu m$  con la finalidad de lavar la muestra y realizar una separación más fina mediante el empleo de un microscopio estereoscópico.

### Meiofauna metazoaria

Este componente se obtuvo de los lances duplicados independientes de MUC que se realizaron en las estaciones de estudio. En la medida de lo posible, se trató de emplear únicamente núcleos de sedimentos que no mostraran perturbación superficial, al menos no en un grado que dificultara o invalidara el análisis comunitario y la descripción de la distribución vertical de la meiofauna.

Con ayuda de un tubo de 3,6 cm de diámetro interno se submuestreó el núcleo original del MUC y se seccionó dicho núcleo en los centímetros: 0-0,5; 0,5-1; 1-1,5; 1,5-2; 2-3; 3-4 y 4-5 cm. Las muestras fueron fijadas con formaldehído al 4% y almacenadas en frascos rotulados. El análisis de laboratorio consistió en lavar la muestra empleando inicialmente un tamiz de 500  $\mu m$  y luego otro de 63  $\mu m$ . Para trabajar esta última fracción retenida, cuando fue necesario, se empleó Rosa de Bengala para facilitar la separación y cuantificación de los individuos presentes en la muestra.

### Foraminíferos bentónicos

A diferencia de la meiofauna metazoaria, estos organismos no fueron colectados mediante submuestreo. En cambio, se empleó secciones completas del núcleo de sedimento en los mismos niveles señalados anteriormente para la meiofauna metazoaria (muestras obtenidas por duplicado). La preservación y tratamiento de estas muestras se realizó de acuerdo con el protocolo descrito en RATHBURN & CORLISS (1994). También se empleó Rosa de Bengala como metodología de tinción vital por ser una de las más aceptadas y practicadas en la observación de estos organismos (GOODAY & RATHBURN 1999).

Tras dos semanas, las muestras se tamizaron con ayuda de agua corriente a través de mallas de tamices especializados (> 63  $\mu m$ ). El tratamiento al húmedo permitió la observación de foraminíferos de testa aglutinada y blanda (tectinácea) (BERNHARD & SEN

GUPTA 1999), generalmente excluidos en los estudios ecológicos. De otro lado, para el reconocimiento de los individuos vivos al momento de la colecta se trabajó bajo el criterio de trabajos anteriores como TAPIA *et al.* (2008), CARDICH *et al.* (2012); CARDICH *et al.* (2015). En todas las campañas, se analizó la columna de sedimento hasta los cinco primeros centímetros, la densidad fue reportada en Ind.50 cm<sup>-3</sup>.

### Identificación taxonómica y cuantificación

**Macrofauna y CM.-** Las muestras de organismos macrofaunales se analizaron hasta el menor nivel taxonómico posible con ayuda de bibliografía especializada (e.g. para anélidos: FAUCHALD 1977, HOBSON y BANSE 1981; anfípodos: BARNARD y KARAMAN 1991; y moluscos: ALAMO y VALDIVIESO 1997). Cuando fue necesario evaluar en detalle un carácter taxonómico se empleó azul de metileno para resaltar algunos segmentos del cuerpo que definían género o especie. Los organismos de la macrofauna fueron contabilizados considerando únicamente aquellos individuos con región cefálica identificable. La densidad (nº individuos) y la biomasa húmeda (g) de cada grupo de especies fueron expresadas por metro cuadrado.

La identificación del complejo CM inició con la documentación fotográfica a bordo, dentro del mismo tubo de colecta. En el laboratorio, se pesaron sólo filamentos o paquetes bacterianos visiblemente llenos y no vainas vacías, estos valores fueron expresados también como biomasa húmeda (g.m<sup>-2</sup>). Los criterios de identificación y clasificación empleados en estas bacterias fueron los sugeridos por SALMAN *et al.* (2011) y GALLARDO *et al.* (2013).

**Meiofauna protozoaria y metazoaria.-** En ambos casos se realizó una identificación taxonómica hasta el menor nivel taxonómico posible empleando microscopios estereoscópico y compuesto (para la identificación de caracteres taxonómicos específicos). La sistemática de los foraminíferos se basó SEN GUPTA (1999), mientras que para la taxonomía se empleó algunas referencias bibliográficas para el margen peruano (RESIG 1981, 1990, MAYOR 1998, ROMERO 2014, CARDICH *et al.*, 2015). En el caso del componente metazoario de la meiofauna, especialmente en los nemátodos de vida libre, se empleó varias claves pictóricas (PLATT y WARWICK 1983, 1988), para identificar a todos los individuos, al menos, hasta el nivel de familia.

También, se consultaron artículos específicos sobre la taxonomía de nemátodos (e.g. Chromadoridae, Desmodoridae, Comesomatidae, Oxystominidae, etc.) (HOPE y MURPHY 1972, GERLACH y RIEMANN 1973, MARIA *et al.* 2009); en relación a la sistemática de los

nemátodos de vida libre, esta se basó en LORENZEN (1994) y HEIP *et al.* (1982). Para la identificación de otros grupos taxonómicos (a un nivel más general) se consultó a GIERE (1975, 1993, 2009) TODARO (1992), TODARO *et al.* (1992), TODARO y BALSAMO (1995).

### Procesamiento de los datos y análisis estadístico

En todos los casos, trabajamos con los valores promedio de cada parámetro (a excepción de los abióticos que fueron colectados de manera puntual); asimismo, dimos un pretratamiento a todos los valores (raíz cuarta, X<sup>0.25</sup>). Para explorar la influencia espacial (i.e. costa-océano) asignamos (*a priori*) el factor de cambio comunitario denominado "Estación", constituido por las observaciones en cada estación agrupada de la siguiente forma: Somera (E0, 33 m), Intermedia (E2, 94 m) y Profunda (E5, 178 m).

En relación a las temporadas de nuestras campañas de muestreo biológico, y tomando en cuenta la influencia de las ondas Kelvin (fría y cálida), empleamos el factor denominado "ENOS" para identificar cambios asociados a la variabilidad oceanográfica (ENFEN 2017), a saber: EN Moderado (febrero y marzo 2016), un período Neutro (abril-noviembre 2016; junio 2017), ENC Débil con impacto de onda Kelvin fría (ENC Débil (kf): diciembre 2016), ENC Moderado con impacto de onda Kelvin cálida (ENC Moderado (kc): febrero-abril 2017) y ENC Débil (mayo 2017). Contrastamos la certeza de estos factores y categorías empleando una prueba simple ANOSIM (CLARKE 1993), cruzada de dos vías y otra anidada para explorar la significancia de acuerdo con cada factor de trabajo.

Se elaboró una matriz de similaridad BRAY-CURTIS (1957) considerando un análisis entre muestras (períodos). Asumiendo condiciones homogéneas de distribución sobre el sedimento superficial, aplicamos un análisis de agrupamiento basado en las abundancias (densidades por metro cuadrado, para todos los grupos bentónicos) con la finalidad de comparar la similitud de los cambios temporales producidos en el ensamble bentónico según la estación. Posteriormente, para observar relaciones espaciales basadas en agrupamientos de similaridad, se utilizó el método de ajuste multidimensional (NMDS), adecuado para variables cuantitativas (LEGENDRE y LEGENDRE 2012).

Se evaluó la variabilidad de los aportes de cada taxón (%) al ensamble bentónico mediante la ejecución de un análisis de doble vía de similaridades (SIMPER) para contrastar (dentro de cada grupo y entre grupos) la composición comunitaria (Macrofauna, Meiofauna, Foraminífera) en relación al agrupamiento espacial (Somera, Intermedia, Profunda) y temporal (Neutro,

EN Moderado, ENC Moderado (kc), ENC Débil (kf), el análisis exceptuó a ENC Débil, por tener una única observación. Finalmente, estimamos un coeficiente de correlación no paramétrico (Spearman, R,  $\alpha=0.95$ ) para contrastar las variables por pares e identificar posibles asociaciones significativas.

### 3. RESULTADOS

#### Condiciones oceanográficas

La serie temporal de la variabilidad de la temperatura superficial es presentada en la Figura 2, los

valores respectivos de anomalía, la profundidad de la isoterma de 15 °C, de las isooxígenas de 0,5 mL.L<sup>-1</sup> y 1 mL.L<sup>-1</sup> (en colores rojo y negro, respectivamente) y la concentración del OD (mL.L<sup>-1</sup>) en el fondo para las estaciones E2 y E5, entre enero de 2016 y diciembre del 2017. A inicio del año 2016, se registraron altas temperaturas superficiales (> 22 °C) y anomalías positivas que se reflejaron en la profundización de la isoterma de 15 °C; después, los registros de temperatura fueron progresivamente descendiendo hasta alcanzar en mayo valores cercanos a 16 °C, y anomalías próximas a cero (Fig. 2).

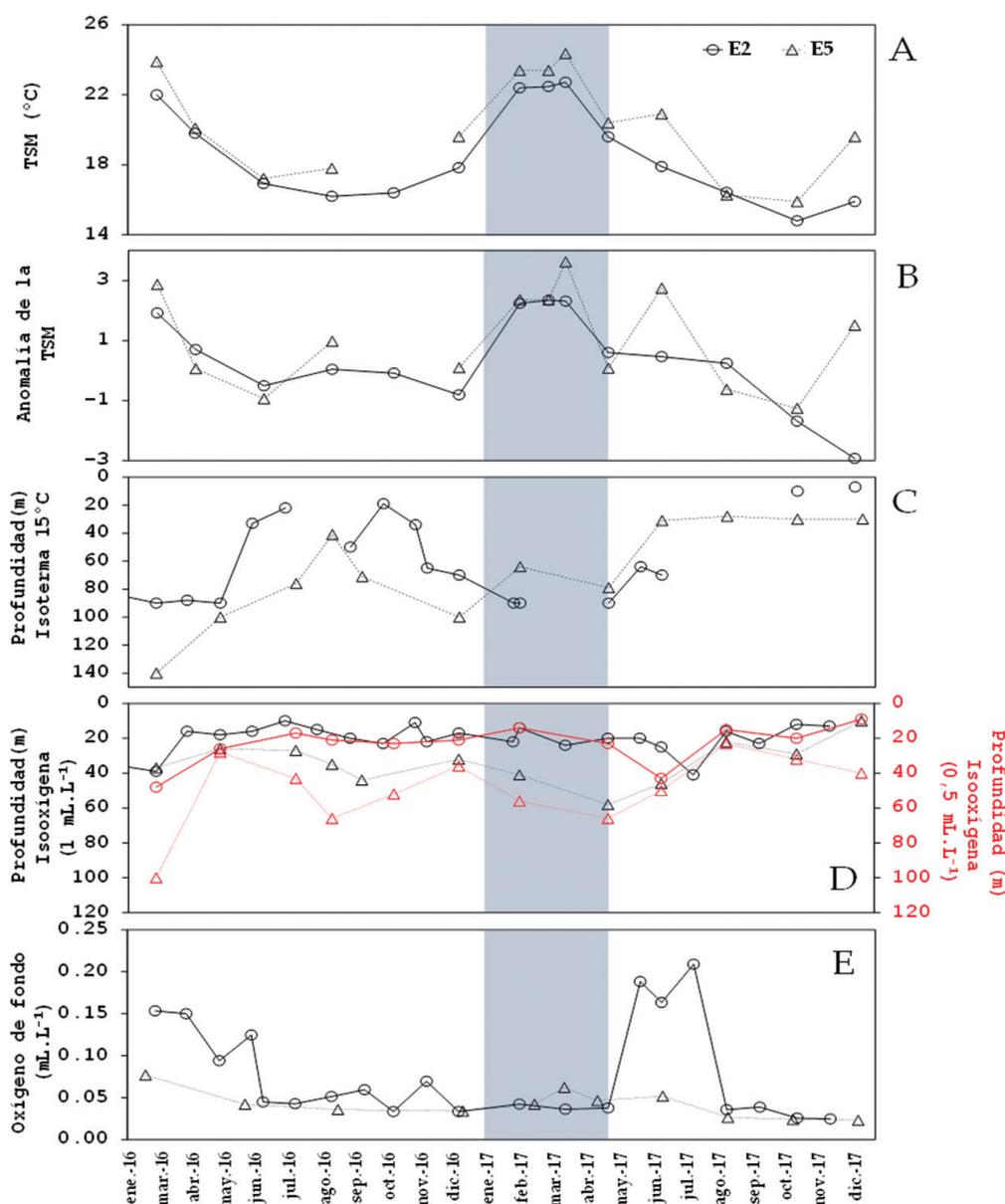


Figura 2.- Cambios temporales en la temperatura superficial del mar (TSM, °C) (A), anomalía de la TSM (B), profundidad de la isoterma de 15 °C (C, únicamente en los meses donde fue observada), profundidad de la isooxígena de 0,5 mL.L<sup>-1</sup> y 1 mL.L<sup>-1</sup> (D) y oxígeno del fondo (mL.L<sup>-1</sup>, E) frente a Callao (12°S). El área sombreada indica el período de mayor intensidad de ENC 2017

En general, entre mayo y diciembre 2016 se registraron bajas temperaturas superficiales ( $TSM < 18\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) con anomalías cercanas a cero y ligeramente negativas, indicando condiciones neutras a frías. Por su parte, entre enero y marzo de 2017 (período durante el cual se desarrolla el evento ENC), se observó un rango de anomalías positivas de  $+2,0$  y  $+3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$  frente a Callao, valores que coincidieron con el incremento general de la TSM en el área, alcanzando los  $24\text{ }^{\circ}\text{C}$  en ambas estaciones. Posterior a esto, cerca de la costa, se observó nuevamente un incremento entre mayo y junio que se refleja en una anomalía positiva ( $> 2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). En la parte oceánica (estación profunda), se observó la disminución progresiva de la temperatura superficial, lo cual se refleja en anomalías negativas (hasta  $3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

Por otro lado, a partir de mayo 2016 (tanto en los registros de la estación intermedia y profunda) empezó a registrarse la isoterma de  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  (utilizada para analizar el comportamiento de las aguas costeras frías) en estratos más someros (hasta los 20 m en la E2 y 80 m en la E5); no obstante, esto fue relativamente variable y tendió a disminuir hacia los meses finales de 2016. Hacia mediados de febrero de 2017, en ambas estaciones se registró la profundización de la isoterma de  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , durante el desarrollo de ENC 2017. Hacia agosto y durante el resto de 2017, este indicador térmico se observó más somero (por encima de los 20 m).

Un comportamiento diferente tuvo la profundidad de la isooxígeno de  $1\text{ mL.L}^{-1}$ , base de la oxiclina, cuyo cambio temporal fue significativamente menor, sin exhibir grandes variaciones en su rango de profundidad (por encima de los 20 m, en el caso de la estación intermedia E2, y por encima de los 60 m, en la estación profunda E5). También se observó una profundización en el límite superior de la ZMO ( $5\text{ mL.L}^{-1}$ ) en la estación costera E0 (verano 2016 y en junio 2017). Tal profundización fue igualmente observada en la estación profunda E5 (en julio 2016), y en menor medida, durante febrero de 2017 (aproximadamente hasta los 20 m), en pleno ENC 2017.

En el caso de la condición del OD en el agua de fondo (aproximadamente, entre los 10-15 m sobre el sedimento), podemos observar que en la estación E5 este parámetro se mantuvo muy estable (en valores cercanos a  $0,05\text{ mL.L}^{-1}$ ); mientras que en la estación E2, hubo mayor variabilidad. Los resultados obtenidos muestran que en la fase terminal de ENC 2017 ocurrió una leve oxigenación cerca del fondo (a concentraciones de  $0,2\text{ mL.L}^{-1}$ ) entre las estaciones intermedia y somera, condición que continuó hasta julio 2017.

## Geoquímica del sedimento y contenido orgánico

### Potencial de Iones Hidronio (pH) y $\text{H}_2\text{S}$ en el sedimento

La figura 3 muestra la distribución vertical del pH en las estaciones de estudio. En el caso de la estación somera (E0, 33 m), el valor de pH tendió a ser más alto en los primeros centímetros (hasta los 3 cm aprox.), y luego fluctuó dentro de un rango relativamente estrecho, en algunos casos aumentando ligeramente en los centímetros inferiores (e.g. abril y agosto 2017, meses en los cuales también se registró los valores más bajos en las capas superficiales de la columna del sedimento).

En términos de variación numérica, la estación intermedia (E2, 94 m) exhibió un comportamiento similar, particularmente en la distribución vertical (0-10 cm) observada durante los meses de abril y agosto 2017, con una tendencia hacia valores más altos a mayor profundidad en la columna del sedimento. Por su parte, los registros de pH en la estación profunda (E5, 178 m) fueron igualmente variables, valores  $\sim 7,2$  fueron observados en los primeros centímetros (menos que lo registrado en E0 y E2 en los mismos niveles) y también se observó una tendencia hacia valores mayores en las secciones más profundas del sedimento.

Sólo en abril y agosto 2017 se detectó una tendencia similar en la distribución del pH en las tres estaciones, mayores valores de  $\text{H}_2\text{S}$  tendieron a ser frecuentes en las secciones inferiores del sedimento y mostraron un aparente gradiente batimétrico en sentido inversamente proporcional a la profundidad de la estación evaluada.

Con relación al  $\text{H}_2\text{S}$ , la estación somera E0 fue la que exhibió la mayor variabilidad (y las concentraciones más altas) a lo largo del período de estudio, especialmente durante abril (con un valor máximo de  $\sim 500\text{ }\mu\text{M}$ , en la sección 8-9 cm) y agosto 2017 ( $> 820\text{ }\mu\text{M}$ , observado en las capas más profundas de la columna del sedimento, 9-10 cm). Tanto en febrero como en agosto 2016, la estación E2 mostró valores comparativamente bajos ( $< 40\text{ }\mu\text{M}$ ) de sulfuro de hidrógeno en sedimento, en cambio, abril y agosto 2017 mostraron incrementos relevantes (hasta valores  $\sim 100\text{ }\mu\text{M}$ ) en los centímetros inferiores de la columna de sedimento. La estación profunda E5 registró valores muy bajos en todos los meses estudiados, durante abril y agosto 2017 (a diferencia de las estaciones someras) dicha estación tendió a repetir el mismo comportamiento ya observado en los meses anteriores de estudio, con valores de  $\text{H}_2\text{S}$  por debajo de los  $20\text{ }\mu\text{M}$ .

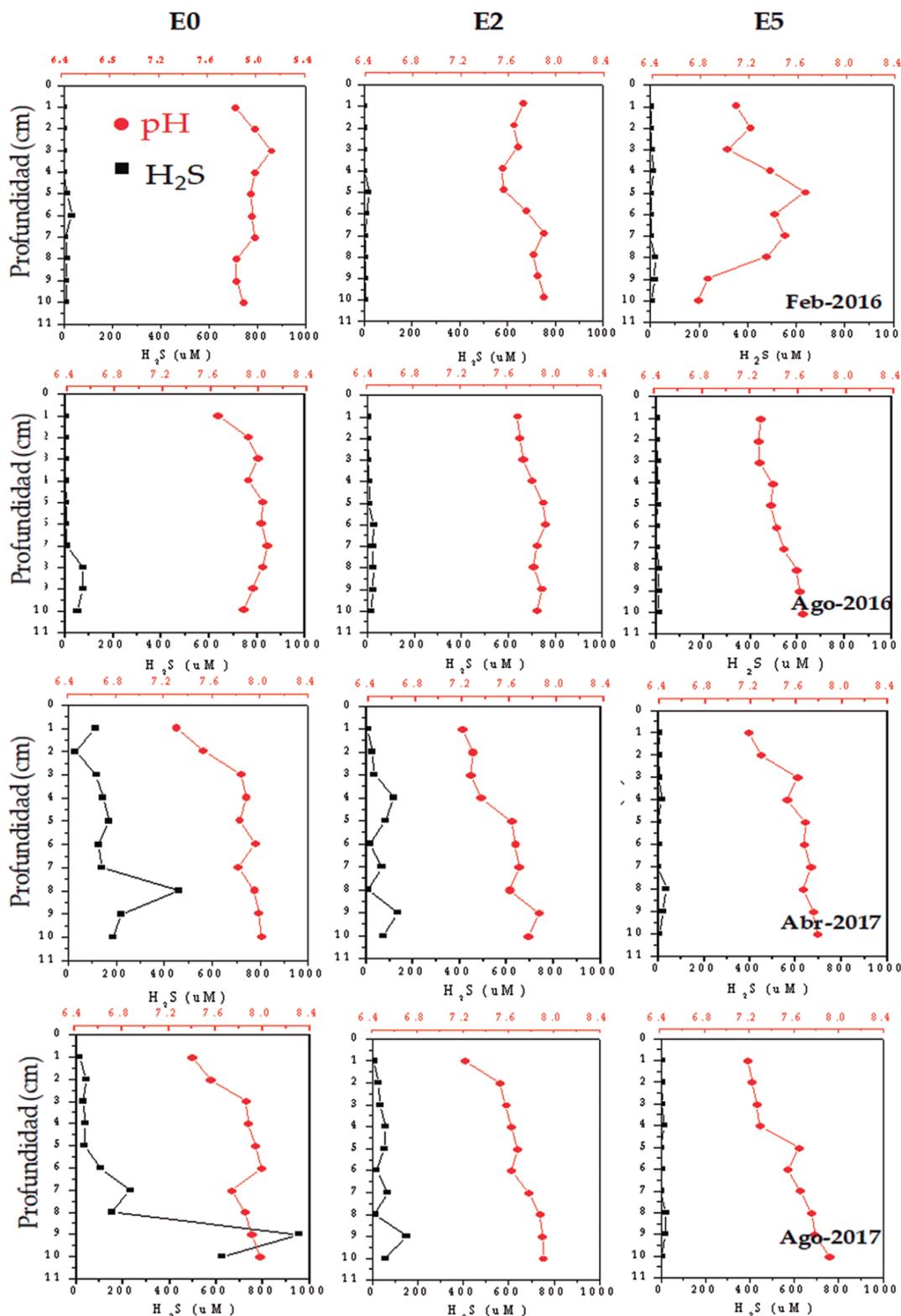


Figura 3.- Cambios temporales en la distribución vertical del pH y H<sub>2</sub>S en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

**CT, NT Y CL-A**

Para la estación E0, el rango de variación del CT estuvo entre 3.25% (abril 2016) y 7.75% (agosto 2016). En el caso de la estación de profundidad

intermedia (E2), la variación de este parámetro estuvo entre 2,10% (agosto 2016) y 4.81% (abril 2017). En tanto, la E5 presentó mínimos valores de CT en agosto 2016 (0,29%) y altos valores en abril 2017 (11,67%).

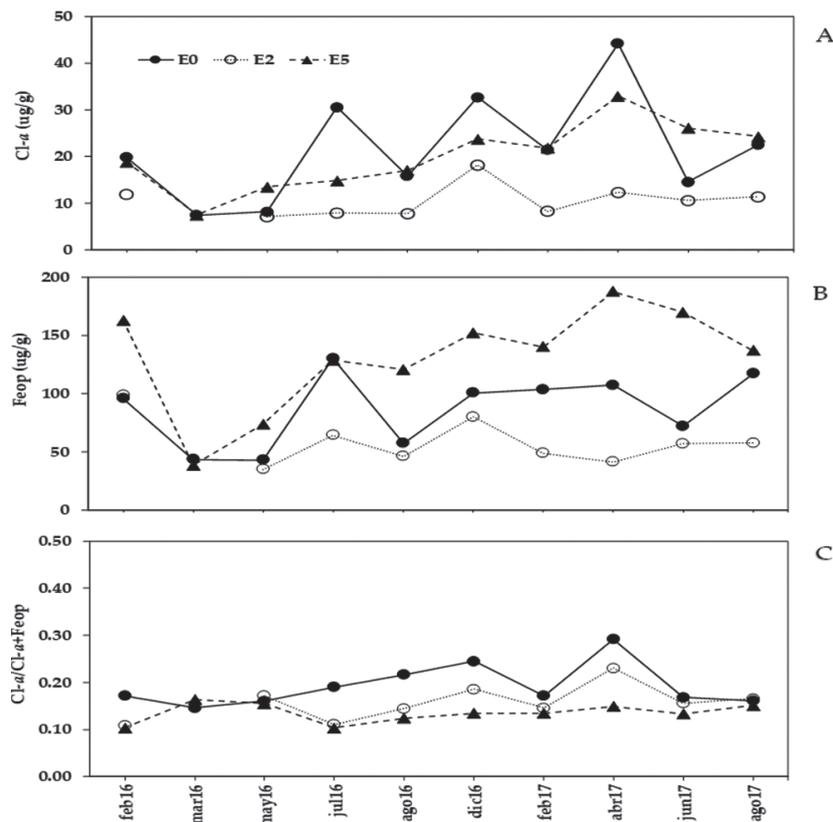


Figura 4.- Cambios temporales en la concentración de clorofila-*a* ( $\mu\text{g/g}$ ) (A), feopigmentos ( $\mu\text{g/g}$ ) (B) y razón  $\text{Cl-}a/\text{Cl-}a + \text{Feop}$  (C) en el sedimento superficial (0-1 cm) de las estaciones de estudio frente a Callao ( $12^{\circ}\text{S}$ )

En relación con el NT, la E0 mostró valores que fluctuaron entre 0,37% (abril 2017) y 1,10% (agosto 2016). El rango de valores observado en la estación E2 estuvo entre 0,42% (abril 2017) y 0,92% (agosto 2016). En el caso de la E5, sólo hubo estimaciones para agosto 2016 (0,29%) y abril 2017 (1,27%).

En cuanto a la concentración de la Cl-*a* (Fig. 4A), los valores encontrados fueron  $< 50 \mu\text{g Cl-}a/\text{g}$ . En la estación costera (E0), el contenido de este parámetro tendió a ser mayor y más variable en relación con las estaciones de plataforma media (E2) y profunda (E5); además, se observa claramente una tendencia al incremento, entre febrero 2016 y abril 2017, para luego descender entre junio y agosto 2017.

Contrariamente, en la E2 se registraron menores valores, los cuales estuvieron comprendidos entre 7 y  $18 \mu\text{g Cl-}a/\text{g}$ . Aquí se observó poca variabilidad estacional durante el estudio, con un pequeño incremento en diciembre 2016 (justo antes del inicio de ENC). La estación oceánica (E5), exhibió una tendencia relativamente similar a la estación E0, mostrando concentraciones más altas de clorofila, con un incremento más sostenido y menos variable.

Por otro lado, los feopigmentos (Fig. 4B) exhibieron un patrón de variabilidad temporal similar al de la Cl-*a*, con una estación somera más variable a lo largo del estudio y valores de concentración en la E2 que fluctuaron dentro de un estrecho margen (en general, siempre por debajo de los  $100 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Además, la variabilidad de la relación  $\text{Cl-}a/\text{Cl-}a + \text{Feop}$ , mostró un patrón bimodal durante el período de estudio (Fig. 4C), particularmente en la E0 y E2. La estación más profunda registró concentraciones por debajo de las dos anteriores.

## Comunidades bentónicas

### Macrofauna y CM

En la estación E0, durante 2016, la densidad macrofaunal total fluctuó entre  $1130 \text{ Ind}/\text{m}^2$  (diciembre) y  $17810 \text{ Ind}/\text{m}^2$  (agosto), mientras que la biomasa estuvo entre  $36,9 \text{ g}/\text{m}^2$  (marzo) y  $403,8 \text{ g}/\text{m}^2$  (agosto). Las especies que alcanzaron los más altos valores de abundancia fueron *Paraprionospio pinnata* Ehlers 1901, con  $11550 \pm 156 \text{ Ind}/\text{m}^2$  (agosto) y  $382,6 \pm 68,8 \text{ g}/\text{m}^2$  (agosto); seguida de *Pitar sp.*,  $5620 \pm 726 \text{ Ind}/\text{m}^2$  (julio) y  $382,6 \text{ g}/\text{m}^2$  (agosto). Algo similar se observó durante 2017 con *P. pinnata*,  $5873 \pm 1607 \text{ Ind}/\text{m}^2$  y  $11,1 \pm 4,6 \text{ g}/\text{m}^2$  (junio); seguido de *Pitar sp.*,  $3033 \pm 1051 \text{ Ind}/\text{m}^2$  y  $139,6 \pm 53 \text{ g}/\text{m}^2$  (junio).

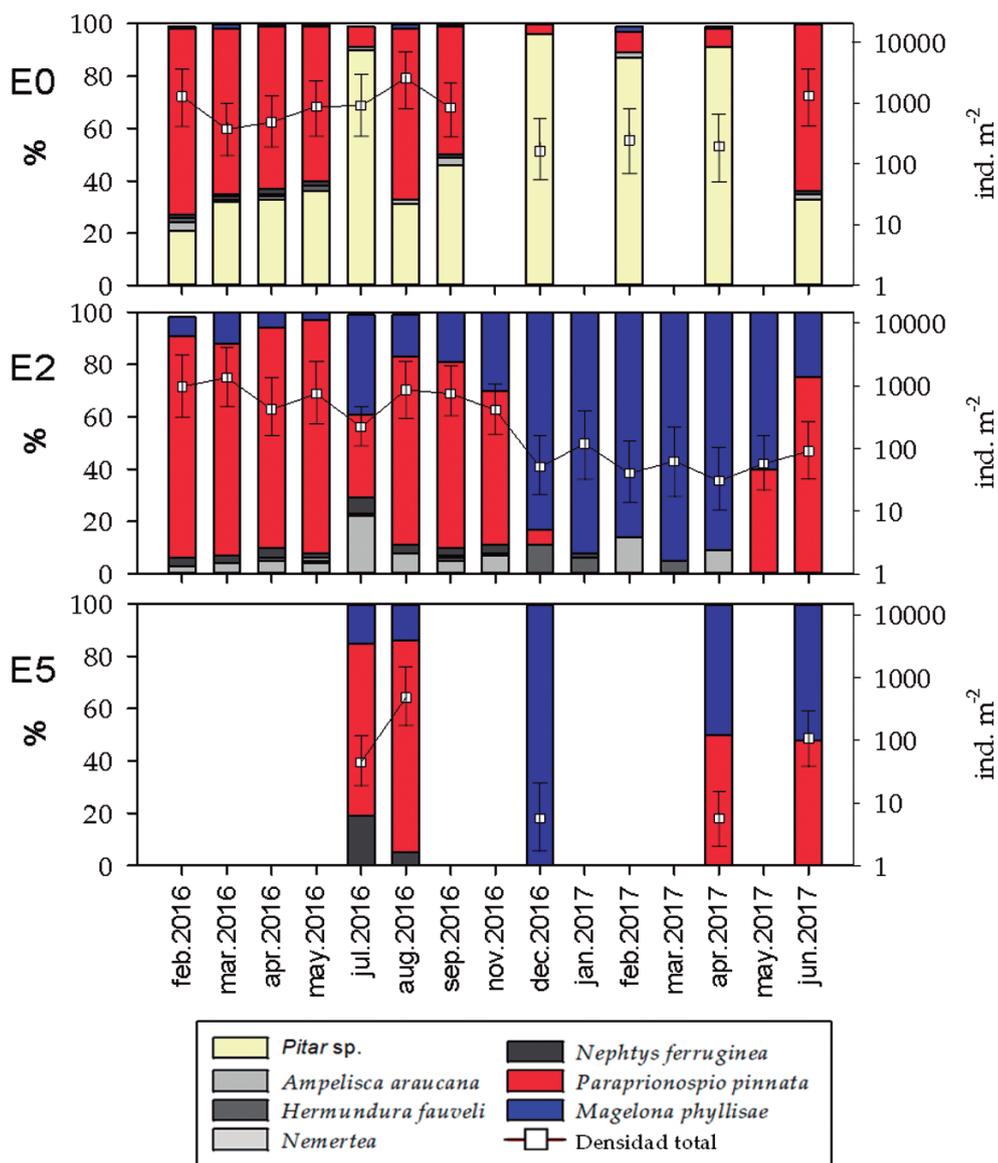


Figura 5.- Variabilidad temporal de la densidad relativa (%) y densidad total (Ind.m<sup>2</sup>, en escala logarítmica ± DS) de la macrofauna en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

En la estación E2, durante 2016 las especies *P. pinnata* (7660 Ind/m<sup>2</sup>; 29,6 g/m<sup>2</sup>) y *Magelona phyllisae* Jones 1963 (1140 Ind/m<sup>2</sup>; 0,35 g/m<sup>2</sup>) fueron las más importantes en abundancia total (ambos casos, marzo). En 2017, *M. phyllisae* (760 ± 396 Ind/m<sup>2</sup>; 0,24 ± 0,17 g/m<sup>2</sup>) y *P. pinnata* (473 Ind/m<sup>2</sup>; 0,10 g/m<sup>2</sup>) también fueron las más importantes en enero y junio, respectivamente. Aunque *Hermundura fauveli* Berkeley y Berkeley 1941, alcanzó el más alto valor de biomasa (0,44 ± 0,48 g/m<sup>2</sup>) en enero.

Por su parte, la E5 durante 2016 tuvo a *P. pinnata* (2730 ± 1174 Ind/m<sup>2</sup>; 6,74 ± 2,77 g/m<sup>2</sup>) y *M. phyllisae* (470 ± 382 Ind/m<sup>2</sup>) con los valores más altos en agosto. Sin embargo, en biomasa, *Nephtys ferruginea* Hartman 1940 alcanzó el segundo valor más alto

(0,89 ± 0,3 g/m<sup>2</sup>) también en agosto. En los meses de 2017 se observó una preponderancia similar a lo anteriormente descrito en las estaciones intermedia y somera, por parte de los poliquetos *P. pinnata* (360 Ind/m<sup>2</sup>) y *M. phyllisae* (390 Ind/m<sup>2</sup>) en el mes de junio, aunque con biomásas comparativamente menores 0,2 g/m<sup>2</sup> y 0,1 g/m<sup>2</sup>, respectivamente.

Con relación a la contribución (%) de la macrofauna (Fig. 5) en la estación somera (E0), el bivalvo *Pitar* sp. registró un aumento sostenido, con mayor dominancia entre diciembre 2016 (97%, 1080 ± 85 Ind/m<sup>2</sup>) y abril 2017 (90%, 1227 ± 942 Ind/m<sup>2</sup>), en contraste a lo observado con el poliqueto *P. pinnata* durante el mismo período (2,8% y 3,6%, respectivamente). Este espionido, tuvo mayores contribuciones a la densidad

total de la macrofauna durante el verano 2016 ( $6420 \pm 1913$  Ind/m<sup>2</sup> en febrero y  $1620 \pm 170$  Ind/m<sup>2</sup> en marzo), y después tendió a disminuir especialmente durante los meses de mayor incidencia de ENC 2017 (enero, febrero, marzo), mientras que *Magelona phyllisae* Jones 1963, mantuvo pobres contribuciones en la E0 durante prácticamente todo el estudio (en general,  $< 100$  Ind/m<sup>2</sup>). Otras especies de poliquetos como *H. fauveli* y *Nephtys ferruginea* Hartman, 1940, tuvieron porcentajes bajos. Asimismo, el crustáceo anfípodo *Ampelisca araucana* Gallardo, 1963 mostró porcentajes variables, en general por debajo del 5%, como lo observado en febrero 2017.

En la estación E2, se observó un comportamiento diferente; por ejemplo, *P. pinnata* estuvo presente casi todo el año 2016 (con rangos altos de densidad en verano:  $5807-7660$  Ind/m<sup>2</sup>) y sólo mostró un descenso a partir de diciembre 2016 ( $20$  Ind/m<sup>2</sup>), hasta estar ausente durante todo ENC 2017. En contraste, *M. phyllisae* incrementó rápidamente su contribución relativa en la comunidad hacia finales de 2016, de ~25% a 82% (noviembre y diciembre 2016, respectivamente), pero alcanzó mayores contribuciones durante la fase más intensa de ENC 2017, entre enero ( $760 \pm 396$  Ind/m<sup>2</sup>) y abril ( $193 \pm 122$  Ind/m<sup>2</sup>), fluctuando entre valores de 85 y 95%, respectivamente.

Estos porcentajes de dominancia macrofaunal no fueron observados en otro tramo del período de estudio. En términos generales, la abundancia total de los poliquetos estuvo mejor explicada por *P. pinnata* (durante 2016) y *M. phyllisae* (especialmente durante ENC 2017).

La densidad relativa de *A. araucana* durante el 2016 varió entre un 3% (febrero,  $233 \pm 61$  Ind/m<sup>2</sup>) y 22% (julio,  $347 \pm 83$  Ind/m<sup>2</sup>). Durante 2017, alcanzó un 15% del total, pero con mucha mayor intermitencia e incluso ausencia durante varios meses.

En la estación más profunda (E5), se observó un predominio muy marcado de *P. pinnata* durante otoño ( $207 \pm 136$  Ind/m<sup>2</sup>) e invierno ( $2730 \pm 1174$  Ind/m<sup>2</sup>) de 2016. Luego, en diciembre, *M. phyllisae* dominó la abundancia de la comunidad en este sitio de la plataforma (aunque con valores puntuales menores:  $40$  Ind/m<sup>2</sup>); mientras que en abril y junio 2017 se observó una codominancia de *P. pinnata* y *M. phyllisae*.

En relación a las contribuciones porcentuales de biomasa (Fig. 6), la estación somera (E0) estuvo marcadamente dominada por *Pitar* sp. en julio 2016 (100%,  $168 \pm 33$  Ind/m<sup>2</sup>) y tuvo la menor contribución en diciembre 2016 (55%,  $28 \pm 39$  Ind/m<sup>2</sup>); por su parte,

*P. pinnata* mostró un rango menor de aporte en este punto (1-45%).

En cambio, las contribuciones de biomasa en la estación E2 estuvieron compartidos entre más taxones; por ejemplo, especies como *H. fauveli* y *N. ferruginea*, pero principalmente *P. pinnata* cuya dominancia disminuyó notoriamente en diciembre 2016, mes durante el cual se observó un cambio hacia *M. phyllisae* como especie dominante de la macrofauna, esta aparente alternancia en la contribución fue mucho más clara durante 2017 (Fig. 6).

En el caso de la estación profunda (E5), esta fue ampliamente dominada por la biomasa de *P. pinnata*, exceptuando diciembre 2016, cuando se registró un incremento de *N. ferruginea*. En abril y junio 2017, tanto *P. pinnata* como *M. phyllisae* compartieron las contribuciones porcentuales, aunque el poliqueto espionido siempre exhibió mayores valores.

Es importante señalar la presencia recurrente de otros metazoarios como los nemátodos de vida libre de relativo mayor tamaño (presentes a lo largo del período de estudio, retenidos incidentalmente en las muestras de macrofauna), tanto en la estación somera (donde fue más significativa su presencia) como en las más profundas, con contribuciones tanto en la abundancia y en la biomasa total.

La presencia del bacteriobentos (Fig. 7) fue más notoria en la estación somera (E0). Así, entre febrero y abril de 2016 los valores de biomasa fueron menores a  $5$  g.m<sup>-2</sup>, luego se observó un incremento significativo, en el orden de dos magnitudes, en mayo ( $377,93$  g/m<sup>2</sup>) y julio 2016 ( $936,4$  g/m<sup>2</sup>). Durante la colecta de septiembre disminuyó este valor al menos en un orden de magnitud ( $94,2$  g/m<sup>2</sup>). Luego, en febrero y abril 2017, se registraron valores de biomasa húmeda de CM comparativamente mayores a lo observado durante el mismo período de 2016 (e.g.  $2,98$  g/m<sup>2</sup> y  $91,2$  g/m<sup>2</sup> en febrero de 2016 y 2017, respectivamente).

En la E2, todos los valores fueron superiores a  $15$  g/m<sup>2</sup> (a excepción de febrero de 2017, mes en el cual se registró el valor más bajo:  $7,02$  g/m<sup>2</sup>), y en general el rango de valores de biomasa húmeda para CM fluctuó dentro de un margen relativamente más estrecho ( $< 115$  g/m<sup>2</sup>), con niveles sostenidos de biomasa a lo largo del período de estudio, ligeramente más bajos durante febrero 2017.

Finalmente, en la estación profunda E5, con muestreos menos continuos, se observaron menores valores de biomasa (en general, por debajo de las dos estaciones anteriores), con un patrón mucho menos definido.

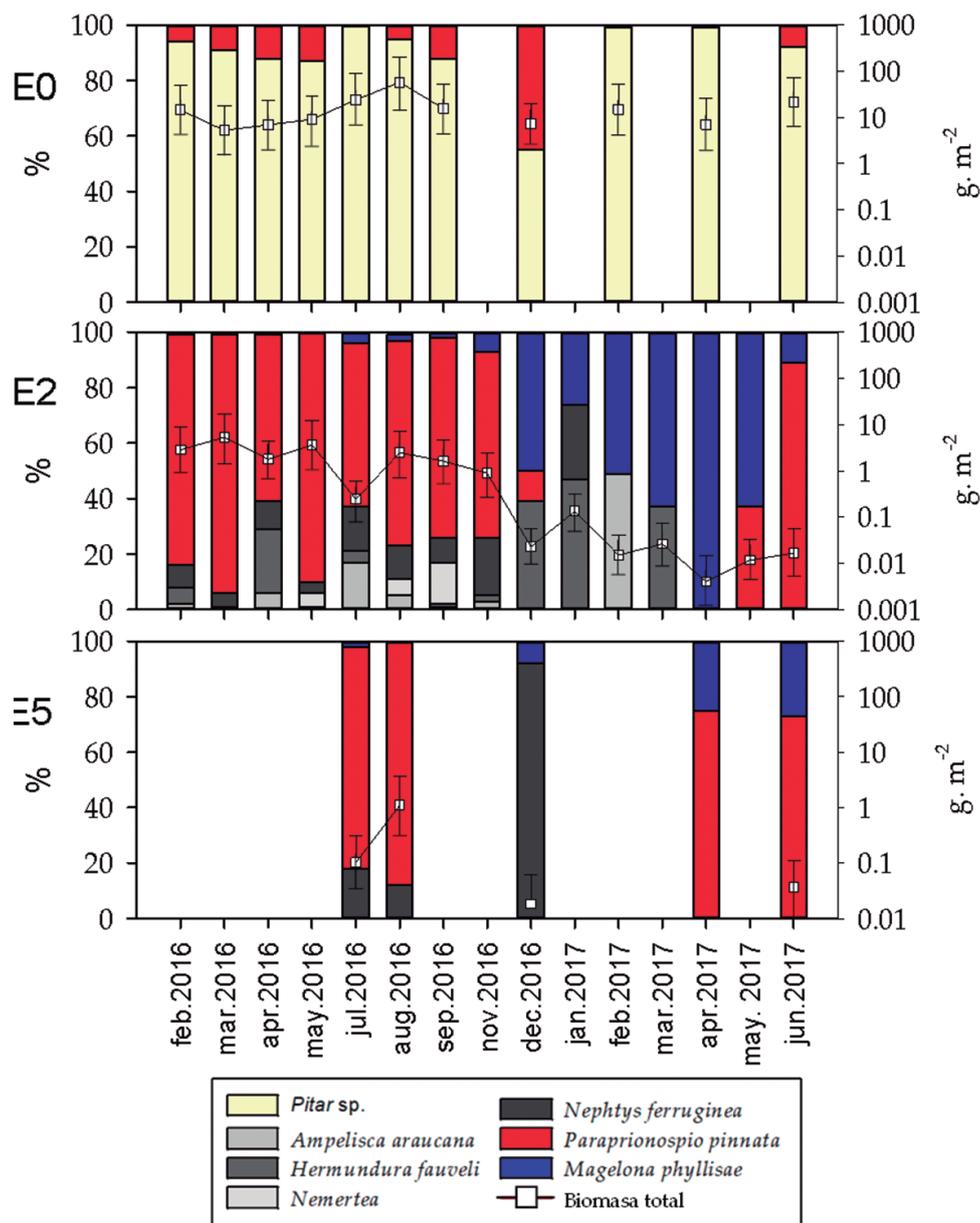


Figura 6.- Variabilidad temporal de la biomasa relativa (%) y biomasa total ( $g \cdot m^{-2}$ , en escala logarítmica  $\pm$  DS) de la macrofauna en las estaciones de estudio frente a Callao ( $12^{\circ}S$ )

**Meiofauna metazoaria**

Las densidades totales de meiofauna durante febrero 2017 fueron  $2572 \pm 444$  Ind/10cm<sup>2</sup> (E0),  $517 \pm 330$  Ind/10cm<sup>2</sup> (E2) y  $338 \pm 105$  Ind/10cm<sup>2</sup> (E5). El patrón de densidad observado fue inversamente proporcional a la profundidad de las estaciones, con una clara tendencia hacia densidades mayores en la plataforma somera.

Con respecto a la distribución vertical de la densidad (Fig. 8), las capas superficiales exhibieron mayor variabilidad en la concentración de los organismos, especialmente en las secciones subsuperficiales e intermedias (E0: 0.5-1 cm, ~89 %. E2: 1-2 cm, ~100%. E5: 0-0.5 y 1-2 cm, con 48% y ~60%, respectivamente).

Entre los principales nemátodos observados (no mostrados) en el total de la meiofauna estuvieron *Desmodora* sp., *Dichromadora* sp., *Sabatieria punctata*. También se identificó fases tempranas (generalmente nectoquetas) de anélidos poliquetos de las familias Spionidae (*P. pinnata*, principalmente) y Orbiniidae; además, se identificaron individuos juveniles de las especies *M. phyllisae*, *Sigambra bassi* Hartmann 1945.

A pesar de no formar, parte de la meiofauna metazoaria (sino protozoaria), es relevante mencionar la alta frecuencia de aparición de foraminíferos no calcáreos de la familia Allogromiidae, los cuales estuvieron presentes en las tres estaciones de estudio.

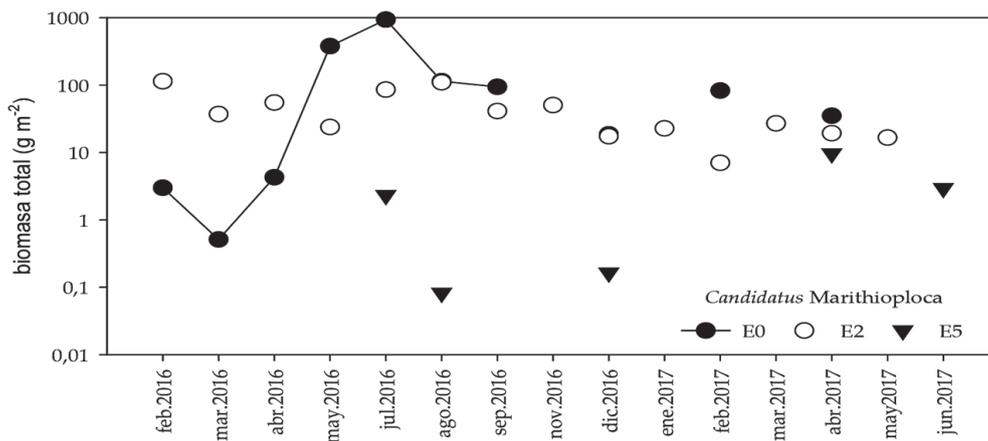


Figura 7.- Variabilidad temporal de la biomasa total húmeda (g.m<sup>-2</sup>, en escala logarítmica) de *Candidatus Marithioploca* en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

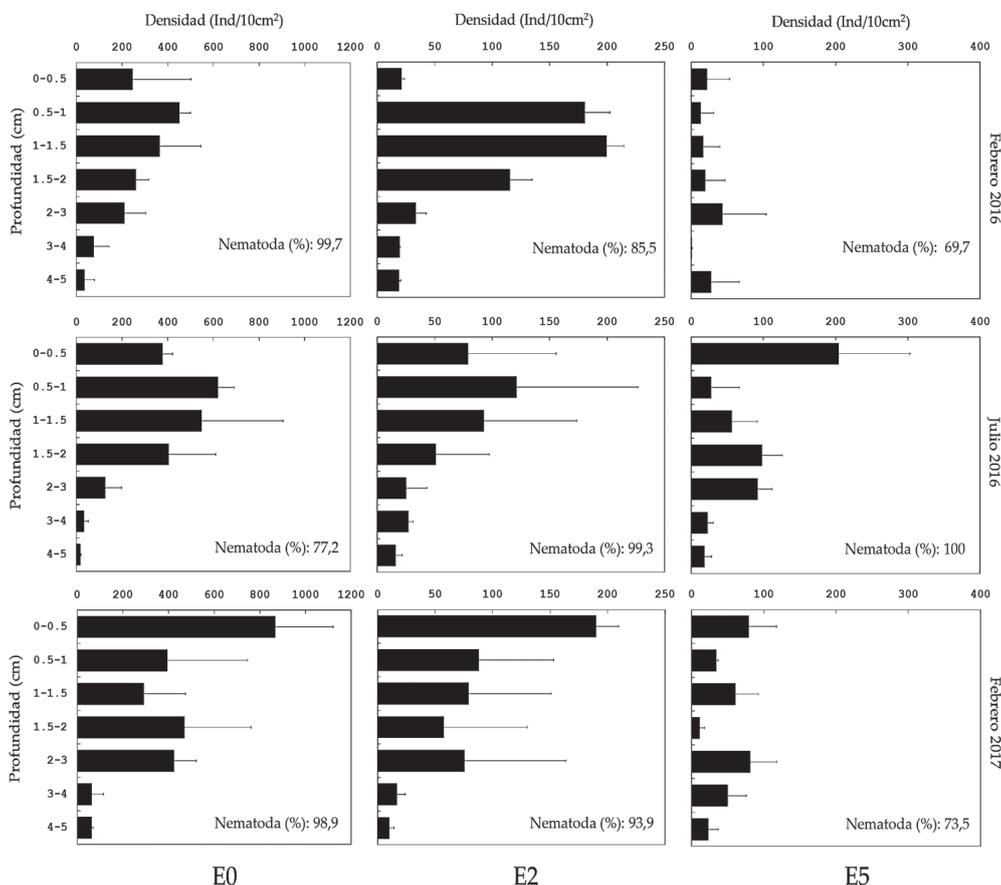


Figura 8.- Variabilidad temporal en la distribución vertical de la meiofauna en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S). Escala de abscisas asociada al rango específico de abundancia para cada estación

Comparando las densidades totales de la meiofauna metazoaria en las tres estaciones (Fig. 9), desde nuestros registros de febrero, julio y diciembre 2016, hasta febrero y abril 2017, se observa una clara dominancia numérica en la estación somera (E0) a lo largo del período de estudio, especialmente durante julio 2016 y febrero 2017, seguida (en casi todos los meses) de la dominancia en la estación intermedia (E2).

### Foraminíferos

Basado en las características estructurales y de composición de la concha o testa, pudimos comparar el patrón de distribución vertical de foraminíferos en la columna de sedimento (Figs. 10, 11). Nuestros resultados muestran que, en general, las especies calcáreas constituyen la mayor parte de los especímenes identificados. En la estación

somera (E0) por ejemplo, su aporte en la distribución vertical fluctuó entre un 60% y 98% (diciembre 2016), mientras que en febrero 2017 (80% y 98%) y abril 2017 (80% y 100%) el margen de dominancia de este grupo en la comunidad se incrementó (Figs. 10, 11).

En la estación intermedia de la plataforma (E2), aunque estuvieron mejor representados los tres grupos, tanto durante diciembre 2016 (30-90%) como en febrero 2017 (5-99%) los tectináceos mostraron un

aporte significativo en las diferentes secciones de la columna del sedimento. En el mes siguiente (abril 2017), se observó una disminución considerable en el aporte de los tectináceos en los centímetros superficiales, en las últimas secciones (3-4 y 4-5 cm) el patrón de dominancia se mantuvo. En esta misma estación, calcáreos (principalmente) y aglutinados (secundariamente) compartieron la dominancia y llegó a ser casi del 100% (abril 2017) en el caso de los calcáreos.

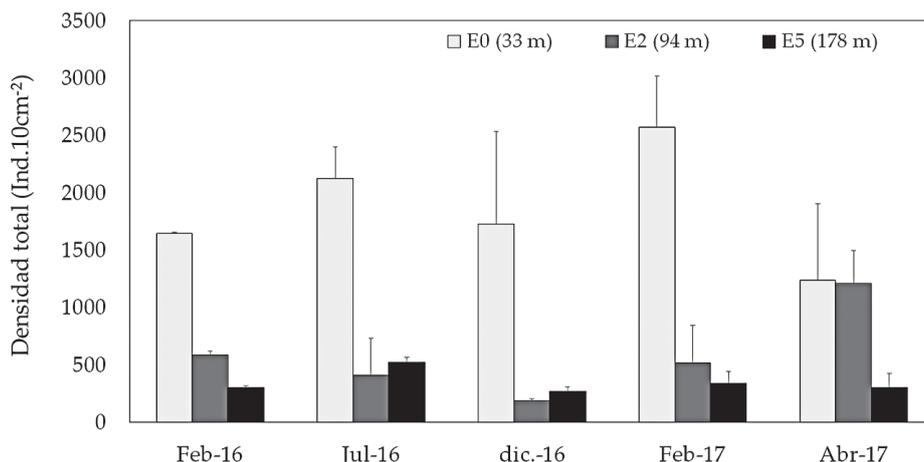


Figura 9.- Variabilidad temporal de la densidad meiofaunal total (Ind.10cm<sup>-2</sup>) en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

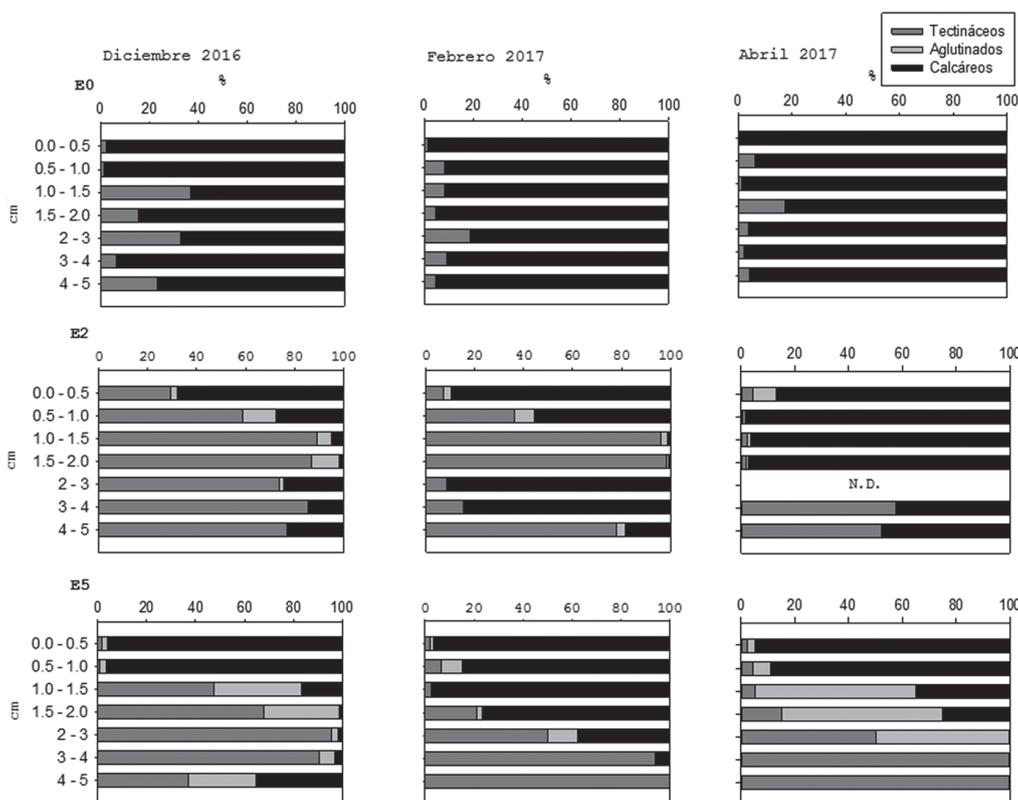


Figura 10.- Variabilidad temporal en la distribución vertical de la densidad relativa (%) de los grupos de foraminíferos bentónicos, de acuerdo con la composición de su testa, en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

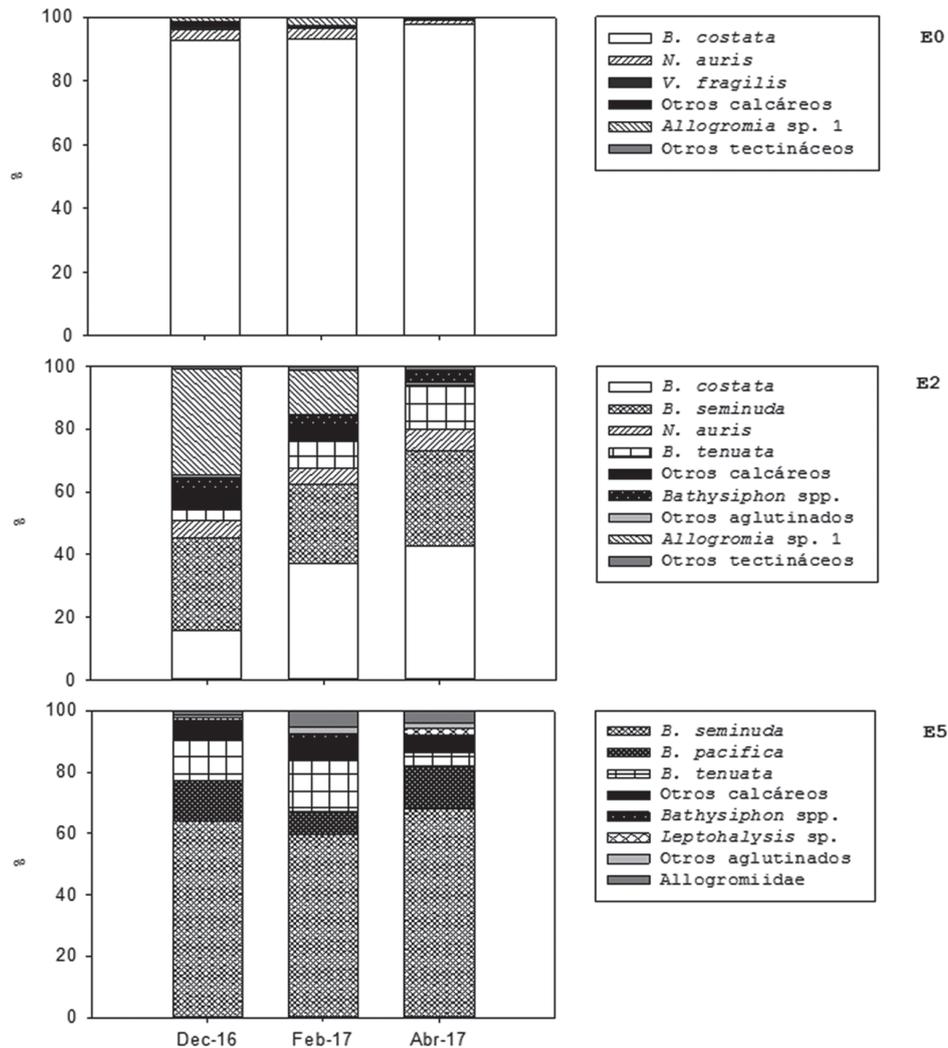


Figura 11.- Densidad relativa (%) de las principales especies de foraminíferos bentónicos en las estaciones de estudio frente a Callao (12°S)

En la estación E5 se observó la mayor variabilidad en los aportes de los foraminíferos calcáreos, aglutinados y tectináceos a lo largo del período de estudio. En diciembre 2016 se observó un poblamiento del centímetro 0-1 cm representado por calcáreos, y un posterior cambio a dominancia de tectináceos en las secciones inmediatamente posteriores (1-4 cm); el centímetro último (4-5 cm) estuvo compartido entre estos tres componentes protozoarios.

En febrero 2017, se registró una separación más clara en los aportes de tectináceos (mejor representados en los centímetros inferiores) y calcáreos (con mayores aportes en las capas superficiales), con una muy pobre presencia de aglutinados. Finalmente, en abril 2017 las diferencias entre tectináceos y calcáreos permanecieron consistentes, y los aglutinados incrementaron su aporte en los centímetros intermedios de la columna del sedimento.

## Análisis multivariado

### Similaridad en el ensamble bentónico

Basado en las abundancias, el dendrograma tendió a agrupar con mayor similaridad a las observaciones de la macrofauna de la estación somera, por un lado, y a aquellas de la estación intermedia y profunda, por el otro (Fig. 12A).

De los tres componentes del ensamble bentónico, la meiofauna (particularmente la metazoaria) mostró un grado relativamente mayor de similaridad comunitaria entre las observaciones, a lo largo del período de estudio; en tanto que la macrofauna exhibió un mayor número de agrupaciones y subagrupaciones, con un nivel de similaridad comunitaria más irregular (los valores más altos se presentaron en la evaluación de las estaciones Somera e Intermedia). El análisis de similaridad (ANOSIM doble vía, R Global: 0,283;  $\alpha$ : 0,2%)

para el factor Estación no mostró diferencias significativas, aunque sí para el factor ENOS (R Global: 0,187;  $\alpha$ : 3,8%) con un nivel de significancia de 0,6% para el contraste de los períodos Neutro y ENC Moderado (kc) (lo cual indica diferencias significativas entre uno y otro período). No obstante, las pruebas anidadas complementarias de ANOSIM no mostraron coherencia con estos últimos resultados, tanto para el factor ENOS (R Global: 0,283;  $\alpha$ : 0,4%, usando el factor Estaciones como muestras) como para el factor Estaciones (R Global: 0,266;  $\alpha$ : 3,4%, usando el factor ENOS como muestras).

Sobre el factor ENOS, en el caso de la macrofauna, los agrupamientos más claros se generaron para las estaciones Somera e Intermedia (>75% de similitud), mientras que las observaciones realizadas en la estación Profunda siempre mostraron un nivel de similitud comparativamente menor.

En general, los períodos Neutros parecen exhibir una relación más clara con respecto a las abundancias registradas (no obstante, es importante indicar que tenemos un sesgo asociado a un mayor número de observaciones realizadas durante tal período); en tanto que sólo durante ENC Moderado (kc) se observaron valores de alta similitud en la estación Intermedia. Nuestros datos no muestran algo concluyente con relación a los foraminíferos, sólo agrupaciones de más del 80% de similitud tanto para la estación Somera como la Intermedia, durante dos etapas diferentes de ENC 2017 (ver Figura 12A). Para el caso de la Meiofauna, sólo durante la fase más intensa de ENC 2017 se observó una importante similitud entre las abundancias cuantificadas en las estaciones Somera e Intermedia. El resto de las observaciones (principalmente períodos EN Moderado y Neutro) se dividieron en agrupaciones de abundancia para las estaciones Somera, Profunda e Intermedia (en orden ascendente de similitud comunitaria).

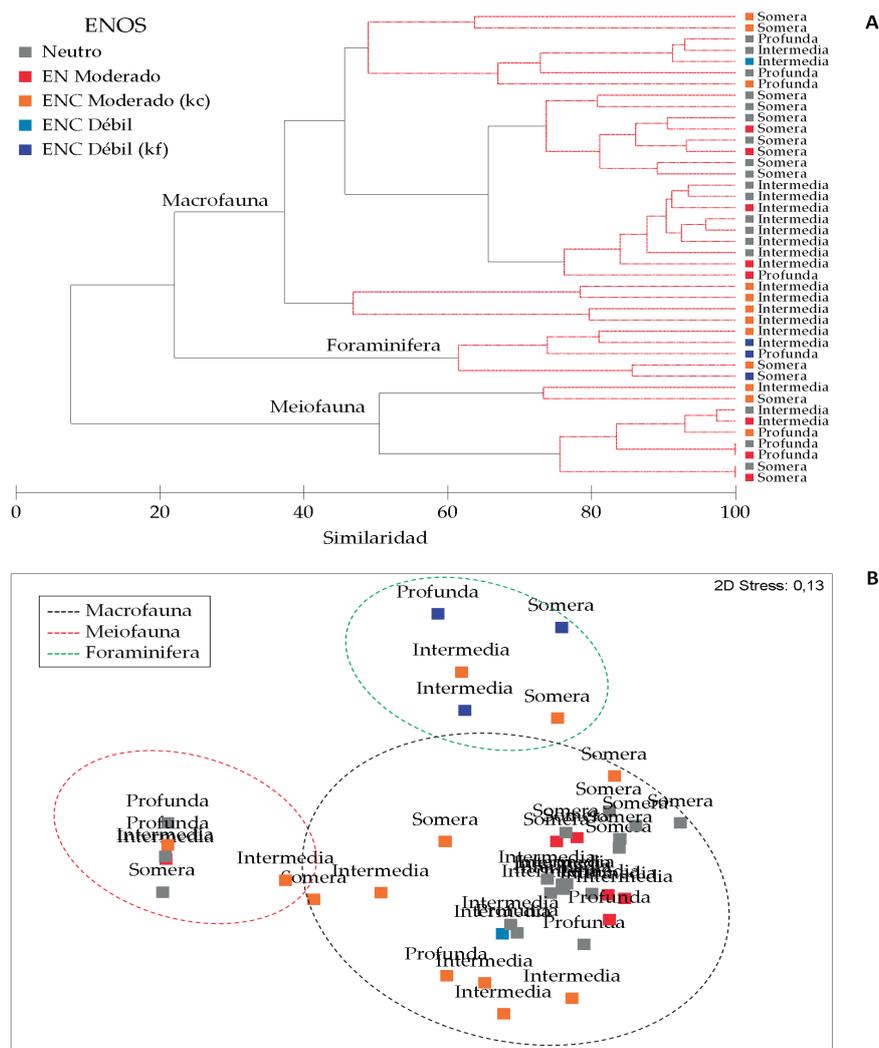


Figura 12.- (A) Dendrogramas de similitud basados en las densidades de la macrofauna, meiofauna y foraminíferos bentónicos, y visualización espacial (B) de dichas relaciones para cada estación de estudio frente a Callao (12°S). Somera: E0 (33 m), Intermedia: E2 (94 m), Profunda: E5 (178 m)

La disposición espacial de nuestras observaciones (Fig. 12B) muestra tres aspectos importantes. El primero es una clara agrupación de nuestros datos, asociados al período Neutro (mejor explicada por los datos de Macrofauna, y secundariamente por los de Meiofauna), tenemos también observaciones realizadas durante EN Moderado (aunque sin un patrón destacado), ENC Moderado (kc) (representado a lo largo del gradiente batimétrico) y nuestra única observación de ENC Débil. Nuestras observaciones sobre la Meiofauna estuvieron mejor representadas en la estación Intermedia, Profunda y Somera; pero en este último caso, la distribución de las observaciones no fue muy clara, en cambio, nuestro análisis muestra una aparente "intersección" de grupos (Macrofauna y Meiofauna) producida durante ENC Moderado (kc). La similaridad comunitaria entre la macrofauna y la meiofauna metazoaria (grupos que comparten taxones en diferentes estados ontogénicos) posiblemente explique la intersección entre ambos componentes.

De hecho, la Tabla 2 muestra los aportes (%) de cada taxón al ensamble bentónico, de acuerdo con la estación, con resultados de similaridad consistentes con los agrupamientos generados por el dendrograma. Por ejemplo, las observaciones realizadas en la estación somera muestran un alto grado de similaridad comunitaria (71,38 %), principalmente explicado por dos especies clave como *Pitar* sp. y *P. pinnata* (ambas totalizan un 63,18 % de contribución acumulada), no obstante, otras especies como *A. araucana* y *M. phyllisae* también se muestran como características de este estrato de profundidad.

La estación Intermedia, en cambio, tuvo contribuciones más importantes en los poliquetos *M. phyllisae* y *P. pinnata* (ambos sumando un 65% de contribución a la similaridad). La estación Profunda tendió a exhibir fuerte dominancia en los taxones identificados, debido a esto, los nemátodos tienden a ser los más importantes en la contribución acumulada (41,49% del total), seguidos de *P. pinnata* (29,21%), contribuciones que muestran la importancia de estos taxones en este estrato de profundidad.

### Taxones discriminantes

La disimilaridad estimada a lo largo del estudio entre las estaciones (Tabla 3) somera e intermedia alcanzó un 49,74%, con especies como *Pitar* sp. (presente principalmente en la estación somera) y *P. pinnata* representado un poco más del 50% de tales diferencias en la comunidad. Algunas especies como *H. fauveli* y *N. ferruginea* mostraron pobres contribuciones (principalmente debido a su baja frecuencia de aparición y al hecho de no haber sido registradas siempre en todas las estaciones). De igual forma, cuando contrastamos a la estación somera con la profunda (el mayor grado de disimilaridad, 52,54%), observamos que el bivalvo *Pitar* sp. es claramente el taxón de mayor discrepancia en el ensamble bentónico (33,01% de contribución individual); otras especies como *P. pinnata*, *A. araucana* y los nemátodos exhibieron aportes menores a tal disimilaridad. En el caso de la comparación entre las estaciones intermedia y profunda (42,72%), entre *P. pinnata* (30,8%) y *A. araucana* (18,35%) totalizaron un 49,14%.

Tabla 2.- Aportes (similaridad, %) de cada taxón (datos de densidad transformados) al ensamble bentónico en cada estación durante el período de estudio

Estaciones	Densidad Promedio	Similaridad Promedio	Sim./SD	Contribución (%)	Contribución Acumulada (%)
<b>Somera (71,38 %)</b>					
<i>Pitar</i> sp.	5,15	23,98	2,79	33,59	33,59
<i>Paraprionospio pinnata</i>	4,91	21,12	2,54	29,59	63,18
<i>Ampelisca araucana</i>	2,01	8,12	1,53	11,38	74,56
<i>Magelona phyllisae</i>	1,93	7,77	1,58	10,88	85,44
Nematoda	1,05	4,78	0,27	6,7	92,15
<b>Intermedia (61,39 %)</b>					
<i>Magelona phyllisae</i>	3,82	26,32	2,34	42,87	42,87
<i>Paraprionospio pinnata</i>	3,78	13,69	0,92	22,29	65,17
<i>Ampelisca araucana</i>	2,05	7,62	0,92	12,41	77,58
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,56	5,3	0,77	8,64	86,22
<i>Hermundura fauveli</i>	1,26	4,6	0,73	7,5	93,72
<b>Profunda (73,94 %)</b>					
Nematoda	0,73	30,67	0,66	41,49	41,49
<i>Paraprionospio pinnata</i>	2,19	21,6	1,27	29,21	70,69
<i>Magelona phyllisae</i>	2,04	19,16	1,26	25,91	96,6

Tabla 3.- Taxones discriminantes (disimilaridad, %) del ensamble bentónico, estimados a partir de los datos de densidad transformados en cada estación, durante el período de estudio

	Densidad Promedio (E0)	Densidad Promedio (E2)	Disimilaridad Promedio	Dis/SD	Contribución (%)	Contribución Acumulada (%)
<b>Somera vs Intermedia (49,74%)</b>						
<i>Pitar sp.</i>	5,15	0	16,88	2,32	33,93	33,93
<i>Paraprionospio pinnata</i>	4,91	3,78	10,46	1,2	21,04	54,97
<i>Magelona phyllisae</i>	1,93	3,82	6,05	1,46	12,16	67,13
<i>Ampelisca araucana</i>	2,01	2,05	4,81	1,13	9,67	76,81
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,15	1,56	4,35	1,04	8,76	85,56
<i>Hermundura fauveli</i>	0,77	1,26	3,76	1,06	7,57	93,13
<b>Somera vs. Profunda (52,54%)</b>						
	Densidad Promedio (E0)	Densidad Promedio (E5)				
<i>Pitar sp.</i>	5,15	0	17,35	1,73	33,01	33,01
<i>Paraprionospio pinnata</i>	4,91	2,19	8,81	1,3	16,77	49,78
<i>Ampelisca araucana</i>	2,01	0	6,91	1,43	13,15	62,93
Nematoda	1,05	0,73	5,93	0,58	11,29	74,22
<i>Magelona phyllisae</i>	1,93	2,04	4,84	1,01	9,2	83,42
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,15	0,79	4,28	0,87	8,15	91,57
<b>Intermedia vs. Profunda (42,72%)</b>						
	Densidad Promedio (E2)	Densidad Promedio (E5)				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	3,78	2,19	13,16	1,34	30,8	30,8
<i>Ampelisca araucana</i>	2,05	0	7,84	1,18	18,35	49,14
<i>Magelona phyllisae</i>	3,82	2,04	6,26	1,17	14,66	63,8
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,56	0,79	6,19	0,93	14,48	78,28
<i>Hermundura fauveli</i>	1,26	0	4,91	0,96	11,5	89,78
Nematoda	0,8	0,73	3,41	0,65	7,98	97,76

Tabla 4. Aportes (similaridad, %) de cada taxón (datos de densidad transformados) al ensamble bentónico durante el período de estudio, en relación al factor ENOS

Factor	Densidad Promedio	Similaridad Promedio	Sim./SD	Contribución (%)	Contribución Acumulada (%)
<b>EN Moderado (35,61 %)</b>					
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,08	11,53	0,72	32,39	32,39
Nematoda	1,20	9,51	0,39	26,71	59,10
<i>Magelona phyllisae</i>	2,66	5,66	0,69	15,90	75,00
<i>Nephtys ferruginea</i>	2,11	4,65	0,69	13,07	88,06
<i>Ampelisca araucana</i>	1,83	2,61	0,49	7,34	95,40
<b>Neutro (47,46 %)</b>					
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,61	19,17	1,40	40,39	40,39
<i>Magelona phyllisae</i>	3,02	9,85	1,04	20,76	61,16
<i>Ampelisca araucana</i>	2,42	6,02	0,83	12,68	73,83
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,91	4,95	0,73	10,43	84,26
Nematoda	0,79	2,82	0,26	5,95	90,21
<b>ENC Débil (kf) (64,03 %)</b>					
Calcáreos	13,00	35,80	2,57	55,90	55,90
Tectináceos	5,98	17,79	11,79	27,79	83,69
Agglutinados	3,59	5,17	0,58	8,07	91,76
<b>ENC Moderado (kc) (30,30 %)</b>					
<i>Magelona phyllisae</i>	2,63	17,70	1,27	58,40	58,40
Nematoda	1,03	4,69	0,39	15,47	73,87
<i>Paraprionospio pinnata</i>	1,09	3,31	0,47	10,91	84,78
<i>Ampelisca araucana</i>	0,91	2,23	0,37	7,35	92,13

De otro lado, las observaciones de similaridad comunitaria en relación al factor ENOS (Tabla 4), muestran que ENC Débil (kf) (64,03%) estuvo principal representado por los foraminíferos, especialmente por el aporte de los calcáreos (los más abundantes en plataforma), seguido del período Neutro (47,46%) a lo largo del cual *P. pinnata* destacó como la especie de mayor aporte (40,39%) en la comunidad bentónica,

seguida de *M. phyllisae* (20,76%), por mencionar a los más importantes taxones (ambos totalizaron más del 60% de aporte en la comunidad durante este período). Durante EN Moderado (35,61%) se observó que *P. pinnata* (32,39%) representó los mayores aportes, seguido del grupo Nematoda (26,71%) y *M. phyllisae* (15,90%). En el caso de ENC Moderado (kc) (30,30%) se registró al poliqueto *M. phyllisae* (58,40%,

Tabla 5.- Comparación de aportes (disimilaridad, %) de cada taxón (datos de densidad transformados) al ensamble bentónico durante el período de estudio, en relación con el factor ENOS

EN Moderado vs. Neutro (56,79 %)	Densidad Promedio (EN Moderado)	Densidad Promedio (Neutro)	Disimilaridad Promedio	Dis/SD	Contribución (%)	Contribución Acumulada (%)
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,08	5,61	15,61	1,13	27,48	27,48
<i>Magelona phyllisae</i>	2,66	3,02	9,22	0,99	16,23	43,7
<i>Pitar</i> sp.	1,5	2,47	8,55	0,8	15,05	58,75
<i>Ampelisca araucana</i>	1,83	2,42	6,99	1,11	12,31	71,06
<i>Nephtys ferruginea</i>	2,11	1,91	6,37	1,02	11,22	82,28
Nematoda	1,2	0,79	6,08	0,81	10,7	92,98
EN Moderado vs. ENC Débil (kf) (87,87 %)	Densidad Promedio (EN Moderado)	Densidad Promedio (ENC Débil (kf))				
Calcareous	0,00	13,00	30,93	2,65	35,2	35,2
Tectinaceans	0,00	5,98	14,24	3,26	16,21	51,4
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,08	1,59	9,67	1,96	11,00	62,41
Aglutinados	0,00	3,59	8,6	1,22	9,79	72,2
<i>Pitar</i> sp.	1,5	1,91	5,53	0,81	6,29	78,49
<i>Magelona phyllisae</i>	2,66	2,22	5,44	1,23	6,19	84,68
<i>Nephtys ferruginea</i>	2,11	0,00	4,08	1,19	4,64	89,32
<i>Ampelisca araucana</i>	1,83	0,00	3,36	0,93	3,83	93,15
Neutro vs. ENC Débil (kf) (84,03 %)	Densidad Promedio (Neutro)	Densidad Promedio (ENC Débil (kf))				
Calcareous	0,00	13,00	29,03	2,86	34,54	34,54
Tectinaceans	0,00	5,98	13,36	3,63	15,9	50,45
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,61	1,59	9,26	2,22	11,02	61,47
Aglutinados	0,00	3,59	8,07	1,26	9,6	71,07
<i>Pitar</i> sp.	2,47	1,91	6,51	0,94	7,74	78,82
<i>Magelona phyllisae</i>	3,02	2,22	4,76	1,25	5,66	84,48
<i>Ampelisca araucana</i>	2,42	0,00	4,62	1,33	5,5	89,98
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,91	0,00	3,75	1,23	4,46	94,44
EN Moderado vs. ENC Moderado (kc) (73,16 %)	Densidad Promedio (EN Moderado)	Densidad Promedio (ENC Moderado (kc))				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,08	1,09	17,18	1,55	23,48	23,48
<i>Magelona phyllisae</i>	2,66	2,63	12,75	0,97	17,43	40,92
Nematoda	1,2	1,03	8,62	0,85	11,78	52,7
<i>Pitar</i> sp.	1,5	1,25	7,39	0,71	10,1	62,8
<i>Ampelisca araucana</i>	1,83	0,91	6,94	1,04	9,49	72,29
<i>Nephtys ferruginea</i>	2,11	0,18	6,91	1,13	9,44	81,73
Calcareous	0,00	1,93	4,43	0,43	6,05	87,78
<i>Hermundura fauveli</i>	0,96	0,4	4,09	0,69	5,59	93,38
Neutro vs. ENC Moderado (kc) (69,91 %)	Densidad Promedio (Neutro)	Densidad Promedio (ENC Moderado (kc))				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,61	1,09	17,6	1,88	25,18	25,18
<i>Magelona phyllisae</i>	3,02	2,63	9,63	0,93	13,77	38,94
<i>Pitar</i> sp.	2,47	1,25	9,54	0,82	13,65	52,59
<i>Ampelisca araucana</i>	2,42	0,91	7,65	1,27	10,95	63,54
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,91	0,18	6,34	1,13	9,07	72,61
Nematoda	0,79	1,03	6,32	0,78	9,04	81,65
<i>Hermundura fauveli</i>	1,13	0,4	4,26	0,82	6,09	87,74
Calcáreos	0,00	1,93	4,17	0,43	5,96	93,7

ENC Débil (kf) vs. ENC Moderado (kc) (76,71 %)	Densidad Promedio (ENC Débil (kf))	Densidad Promedio (ENC Moderado (kc))	Disimilaridad Promedio	Dis/SD	Contribución (%)	Contribución Acumulada (%)
Calcáreos	13,00	1,93	30,88	2,14	40,26	40,26
Tectináceos	5,98	1,00	14,00	2,24	18,25	58,51
Aglutinados	3,59	0,48	9,04	1,26	11,79	70,3
<i>Pitar</i> sp.	1,91	1,25	5,83	0,83	7,6	77,89
<i>Magelona phyllisae</i>	2,22	2,63	4,83	1,33	6,29	84,19
<i>Paraprionospio pinnata</i>	1,59	1,09	3,66	1,32	4,78	88,96
Nematoda	0,18	1,03	2,9	0,86	3,78	92,74
EN Moderado vs. ENC Débil (69,75 %)	Densidad Promedio (ENC Moderado)	Densidad Promedio (ENC Débil)				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,08	3,56	22,58	2,08	32,38	32,38
<i>Magelona phyllisae</i>	2,66	3,94	16,74	0,9	24,00	56,38
Nematoda	1,2	0,00	10,29	0,77	14,75	71,13
<i>Nephtys ferruginea</i>	2,11	0,00	7,13	1,11	10,22	81,35
<i>Ampelisca araucana</i>	1,83	0,00	5,64	0,89	8,08	89,44
<i>Pitar</i> sp.	1,5	0,00	4,47	0,54	6,41	95,85
Neutro vs. ENC Débil (56,58 %)	Densidad Promedio (Neutro)	Densidad Promedio (ENC Débil)				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	5,61	3,56	14,7	1,38	25,98	25,98
<i>Magelona phyllisae</i>	3,02	3,94	10,22	0,75	18,06	44,05
<i>Pitar</i> sp.	2,47	0,00	7,96	0,67	14,08	58,12
<i>Ampelisca araucana</i>	2,42	0,00	7,95	1,3	14,05	72,17
<i>Nephtys ferruginea</i>	1,91	0,00	6,67	1,17	11,78	83,96
Nematoda	0,79	0,00	5,38	0,55	9,5	93,46
ENC Débil (kf) vs. ENC Débil (79,65 %)	Densidad Promedio (ENC Débil (kf))	Densidad Promedio (ENC Débil)				
Calcáreos	13,00	0,00	35,31	3,1	44,33	44,33
Tectináceos	5,98	0,00	16,26	5,12	20,41	64,74
Aglutinados	3,59	0,00	9,83	1,11	12,34	77,08
<i>Paraprionospio pinnata</i>	1,59	3,56	5,37	1,38	6,74	83,82
<i>Pitar</i> sp.	1,91	0,00	5,12	0,58	6,43	90,25
ENC Moderado (kc) vs. ENC Débil (59,37 %)	Densidad Promedio (ENC Moderado (kc))	Densidad Promedio (ENC Débil)				
<i>Paraprionospio pinnata</i>	1,09	3,56	16,67	1,53	28,07	28,07
<i>Magelona phyllisae</i>	2,63	3,94	11,47	1,03	19,32	47,39
Nematoda	1,03	0,00	7,44	0,74	12,53	59,92
<i>Pitar</i> sp.	1,25	0,00	5,26	0,51	8,85	68,77
Calcáreos	1,93	0,00	5,04	0,43	8,49	77,27
<i>Ampelisca araucana</i>	0,91	0,00	4,44	0,74	7,47	84,74
Tectináceos	1,00	0,00	2,66	0,42	4,48	89,22
<i>Hermundura fauveli</i>	0,4	0,00	2,51	0,43	4,23	93,46

el mayor aporte registrado durante el estudio) como el más importante en la contribución, Nematoda (15,47%), *P. pinnata* (10,91%, el registro más bajo durante el estudio por parte de este poliqueto también dominante) y *A. araucana* (7,35%).

Comparando las diferencias comunitarias entre periodos (Tabla 5), se puede observar que *P. pinnata* y *M. phyllisae* fueron más importantes en cuanto a sus aportes especialmente durante EN Moderado-Neutro, Neutro-ENC Moderado y EN Moderado-ENC Moderado (kc), periodos cuya similaridad numérica fue 56,79%, 69,91% y 73,16%, respectivamente. En la práctica, esto evidenció la persistencia de ambas especies a lo largo del período total de estudio, especialmente durante fases transitorias entre uno y otro período oceanográfico.

Por su parte, cuando se contrastó los periodos Neutro-ENC Débil (kf) y EN Moderado-ENC Débil (kf), 84,03% y 87,87% de similaridad comunitaria,

respectivamente, los resultados mostraron que los foraminíferos tuvieron una mejor representatividad asociada a estos episodios, especialmente los calcáreos y tectináceos. Algo muy similar (i.e. los mismos taxones dominantes en representatividad) se observó cuando se contrastó los periodos ENC Débil (kf)-ENC Moderado (kc) y ENC Débil (kf)-ENC Débil, con un 76,71% y 79,65% de similaridad comunitaria, respectivamente. En tanto que los poliquetos numéricamente dominantes *P. pinnata* y *M. phyllisae* fueron los taxones más importantes cuando se realizó el contraste Neutro-ENC Débil, ENC Moderado (kc)-ENC Débil y EN Moderado-ENC Débil, con un 56,58%, 59,37% y 69,75% de similaridad comunitaria, respectivamente.

La persistencia de algunos otros taxones igualmente importantes como *Pitar* sp., también pudo ser observada en el análisis, con una importante contribución, especialmente cuando la rutina del contraste incluyó las etapas previas inmediatamente anteriores al ENC 2017, las de mayor intensidad y

las inmediatamente posteriores (i.e. ENC Débil de mayo 2017). Algo similar pudo observarse también con *A. araucana*, *N. ferruginea* (por mencionar sólo algunos otros taxones) y la prácticamente constante presencia de los nemátodos de vida libre, en especial *Desmodora* sp., *Halalaimus* sp., *Dichromadora* sp., entre varios otros (datos no mostrados en detalle).

#### 4. DISCUSIÓN

##### Impacto de ENC 2017: intensidad y alcance sobre las condiciones locales del fondo

La mayor intensidad de ENC 2017 se produjo entre enero y abril 2017, período calificado como moderado para la costa peruana, a diferencia de las condiciones neutras reportadas para el Pacífico Central. En la región Niño 1+2, la anomalía de la temperatura superficial del mar (ATSM) aumentó desde +0,4°C en promedio (diciembre 2016), a +0,9°C a mediados de enero 2017, alcanzando +2,0°C en los días finales de enero 2017. Este rápido incremento también se observó en otras localidades como Talara (+5°C) y Paita (+6°C), durante el mismo período. Sólo durante el mes de abril se inició el descenso progresivo de las ATSM en la región, en el orden de +1°C (ENFEN, 2017).

En comparación a otros eventos, ENC 2017 presentó forzantes predominantemente locales, sin una conexión clara con el Pacífico central y oriental (ENFEN 2017, ECHEVIN *et al.* 2018). En la costa central, frente a Callao (12°S), como resultado del debilitamiento de los vientos del sureste, se produjo la reducción del afloramiento costero, un cambio que favoreció la proyección de las Aguas Subtropicales Superficiales durante el verano de 2017, generando condiciones superficiales cálidas a nivel local y ATSM positivas en nuestra área de estudio. Asociado a estos cambios, la isoterma de 15°C fue registrada a profundidades entre 80 y 120 m desde febrero, producto de una condición más cálida a nivel superficial.

Nuestros datos biológicos mostraron una respuesta coherente con los cambios en las condiciones oceanográficas locales durante ENC 2017, los cuales estuvieron principalmente focalizados en la capa superficial de la columna de agua, con poca o nula influencia sobre las condiciones locales del fondo (e.g. una mejora paulatina en la concentración de OD, como ha sido observado en anteriores eventos). De hecho, a nivel subsuperficial, no se observaron mayores cambios tal y como lo muestra la profundidad de la isooxígena de 1 mL.L<sup>-1</sup>, la cual no presentó fluctuaciones significativas en el período de estudio, a excepción de junio-julio 2017, donde se

observó una ligera profundización que coincidió con el arribo de ondas Kelvin a la costa (ENFEN, 2017).

Cambios substanciales en la columna de agua y el fondo, asociados a un fuerte mecanismo (clásico) de acoplamiento océano-atmósfera, han sido observados en la costa peruana, durante los Niños 1982/1983 (ARNTZ *et al.* 1985), 1986/1987 (ARNTZ y TARAZONA 1990), y especialmente durante 1997/1998 (TARAZONA *et al.* 1999, TARAZONA *et al.* 2002, LEVIN *et al.* 2002), cuando la costa central exhibió fluctuaciones oceanográficas mucho más drásticas, asociadas al marcado debilitamiento del afloramiento costero, y cuyo impacto moduló fuertemente el hábitat bentónico y sus condiciones oceanográficas locales.

Por ejemplo, a lo largo de la evolución de EN 1982/1983 se registró un aumento significativo y sostenido de la temperatura y la concentración del OD por debajo de los 50 m de profundidad (incluso hasta más allá de los 100 m de profundidad), tanto en la costa norte como en la central (ARNTZ *et al.* 1985, ARNTZ y TARAZONA 1990), todo lo cual provocó una importante transformación en las condiciones biogeoquímicas habituales sobre el sedimento, influenciando notablemente el entorno local para la vida bentónica.

Durante ENC 2017, nuestras observaciones muestran que los cambios oceanográficos en la costa central estuvieron restringidos fundamentalmente al estrato superficial de la columna de agua (a diferencia de lo registrado en la costa norte (ECHEVIN *et al.* 2018)), con poca o ninguna influencia sobre las condiciones oceanográficas del fondo, un comportamiento atípico si lo contrastamos con otros eventos EN. Por ejemplo, eventos anteriores registrados en Callao (EN débil 2002/2003) (GUTIÉRREZ *et al.* 2008) y de años recientes en el norte de la costa peruana (e.g. durante EN 2015/2016) (MORÓN *et al.* 2015; QUIPÚZCOA *et al.* 2017), provocaron cambios moderados en la columna de agua y el fondo. Tales cambios tuvieron como consecuencia una transformación temporal positiva (e.g. mayor concentración de OD sobre el fondo) en las condiciones habituales del ecosistema bentónico, favoreciendo a las comunidades del fondo (e.g. una composición comunitaria relativamente más diversa).

##### Condiciones sulfhídricas, riqueza orgánica del sedimento y disponibilidad de alimento

Nuestro análisis muestra una concentración importante de sulfuros en las capas más profundas de la columna del sedimento (en las tres estaciones evaluadas), con un aparente gradiente batimétrico (costa-océano), en proporción inversa a la profun-

didad. Los valores de pH fueron variables entre estaciones; no obstante, durante abril y agosto 2017 se observaron los cambios más importantes en los rangos de pH. En general, durante este último período, las condiciones del fondo estuvieron más alcalinizadas, posiblemente debido a la reducción del sulfato en las capas inferiores del sedimento. Efectivamente, nuestras observaciones de campo indican que en las diferentes campañas de muestreo el olor producido por el  $H_2S$  estuvo presente durante la mayor parte del tiempo de estudio (especialmente en las estaciones E0 y E2), tal y como es habitual en la plataforma de Callao.

Este comportamiento guarda relación con lo observado en la distribución superficial de  $Cl_a$ , también durante este mismo período, el cual sugiere no sólo una mayor sedimentación de material orgánico de origen fitoplanctónico hacia el fondo, sino también, un mayor aporte de carbono y nitrógeno al sedimento superficial. Nuestros datos muestran que las estaciones más someras (especialmente la E0) tendieron a mostrar más este tipo de condición sobre el sedimento (con una aparente mayor influencia positiva sobre los nemátodos:  $R=0,651$ ;  $p < 0,05$ ; Tabla 6), un hecho que ha sido también documentado en anteriores evaluaciones, en estaciones cercanas (GUTIÉRREZ *et al.* 2008, CARDICH *et al.* 2015). Aun cuando no contamos con observaciones de pH y  $H_2S$  durante las fases críticas de ENC 2017, la tendencia de los cambios antes de ENC y los posteriores, indican que este patrón observado permaneció relativamente similar.

En relación a CM, uno de los componentes bentónicos más asociados a las condiciones geoquímicas del sedimento superficial (y a pesar que nuestro análisis está limitado por el número de observaciones sobre sulfuros y mediciones redox a lo largo del estudio) tanto durante el trabajo de campo como en la posterior separación y cuantificación en el laboratorio no observamos una respuesta negativa (i.e. progresiva desaparición) por parte del bacteriobentos en relación a ENC 2017, un aspecto que está en concordancia con las condiciones de oxígeno explicadas anteriormente. Además, los datos obtenidos a partir de las colectas con draga para estas bacterias heterótrofas mostraron un crecimiento sostenido de la biomasa (diciembre 2016 – febrero 2017) en la estación somera (E0) durante el desarrollo mismo de ENC 2017, alcanzando valores mayores a  $50 \text{ g.m}^{-2}$ , aunque sin formar tapetes necesariamente (observación de campo), a diferencia de la estación E2 (la menos variable de todas) y E5, las cuales mostraron biomazas menores.

Consistente con nuestros datos de OD sobre el fondo (i.e. una nula oxigenación), el componente CM no fue realmente influenciado por los cambios superficiales de ENC 2017, en cambio, estuvo presente en las tres estaciones, con una distribución relativamente similar a lo observado por CARDICH *et al.* (2015) en la misma área de estudio. De otro lado, durante eventos EN débiles y extremos (GUTIÉRREZ *et al.* 2008), Callao ha exhibido cambios contrastantes en el bacteriobentos; por ejemplo, severa reducción de la biomasa durante el desarrollo del evento 1997/1998, y un incremento durante EN débil 2002/2003 (en ambos casos, en concordancia con la variabilidad de las vainas con/sin tricomas, asociada al estrés producido por el OD de fondo).

Es claro que las condiciones hipóxicas/anóxicas sobre el fondo, más las condiciones sulfhídricas del sedimento favorecieron al mantenimiento de un entorno fuertemente reductor, asociado a la deficiencia crónica de OD, un hábitat bentónico característico para este sector de la costa peruana. Sin embargo, algunos cambios en la apariencia del sedimento observado *in situ* (e.g., en la estación más costera), evidenciaron un aporte terrígeno de los ríos (Fig. 13). Tal fluctuación anómala fue observada a través de la formación de una capa reciente (entre 1 y 3 cm de espesor, en promedio), de color homogéneo (gris claro), observada en la E0 y en la E2, después del inicio y las fases más intensas de descarga de ríos en la costa central, en pleno auge de ENC 2017.

Las mediciones de CT y NT muestran que la proporción entre estos dos parámetros del sedimento fue variable, posiblemente debido a cambios en las distintas fuentes de materia orgánica disponibles, o cambios en el proceso de mineralización de la materia orgánica. Sobre esto, VELAZCO *et al.* (este volumen) también reportan un material fino y particulado, con las características ya mencionadas, muy disperso en la plataforma de Callao (siendo identificado en las estaciones somera e intermedia, principalmente), posiblemente gracias a la acción de las corrientes marinas, el mismo que se depositó relativamente rápido sobre el fondo de la bahía.

Adicionalmente, altas tasas CT/NT (mayores a 12) evidenciaron el origen continental del material orgánico analizado, con una notable cantidad de minerales terrígenos que tuvieron un efecto diluyente sobre dicho conglomerado orgánico. En contraste, durante evaluaciones realizadas en el invierno, razones CT/NT (menores a 5) evidencian siempre el origen marino de la materia orgánica y un menor contenido mineral. VELAZCO *et al.* (este volumen) explican en detalle las características de

dicho material proveniente del río Rímac, el cual produjo una elevada tasa de sedimentación y una anómala acumulación de sedimento terrígeno sobre el fondo (particularmente en el mes de marzo 2017).

Áreas oceanográficamente similares como Concepción-Chile (~36 S), han mostrado una respuesta relativamente más clara de las condiciones biogeoquímicas del sedimento al impacto de EN, expresada como una disminución progresiva en el aporte orgánico desde superficie, y un consecuente cambio en las condiciones "normales" de concentración de materia orgánica en el sedimento; por ejemplo, valores bajos de MO (~2,7%) durante la mayor parte de EN 2002/2003 y sólo ligeros incrementos hacia finales de este período anómalo (~5,2%) (CONTRERAS *et al.* 2007).

En Perú central se han documentado diversos cambios en el aporte orgánico general hacia el fondo (e.g. Callao, NEIRA *et al.* 2001; LEVIN *et al.* 2002; IGARZA *et al.* 2019), durante eventos EN fuertes y extraordinarios. Tales reportes muestran un cambio notorio en las condiciones generales de riqueza orgánica sobre el fondo, incluso a un nivel cualitativo (i.e. la calidad de la materia orgánica en términos de concentración de carbohidratos y/o lípidos) con

la consecuente repercusión en el aporte nutricional para las comunidades bentónicas.

No obstante, la disponibilidad del alimento de origen fitoplanctónico (Cl-a) observada en nuestro estudio y las altas razones Cl-a/Cl-a + Feop, particularmente en la estación E0 y E2 (la tasa de degradación acumulada del conglomerado orgánico en la E5 es posiblemente mayor debido al efecto de la profundidad, lo que explica valores menores), sugiere un importante ingreso de materia orgánica lábil hacia el fondo, esta señal ha sido especialmente fuerte (en ambos sitios de estudio, pero más notoria en la estación más somera) durante los meses de diciembre 2016 (inicios de verano) y abril 2017 (otoño).

Durante las etapas más fuertes de ENC 2017 (enero-abril) los valores de esta razón disminuyeron ostensiblemente; sin embargo, dicho comportamiento ya había sido observado previamente en el verano pasado. Aunque no es concluyente, esta variabilidad tendió a ser positiva ( $R=0,6513$ ;  $p=0,0046$ ) en relación con la densidad de los nemátodos (especialmente en la estación somera), y negativa en relación con la presencia de *P. pinnata* ( $R = -0,4271$ ;  $p = 0,0474$ ) y foraminíferos tectináceos ( $R = -0,9$ ;  $p = 0,0374$ ) (ver Tabla 6).

Tabla 6.- Coeficiente de correlación Spearman (R) para las variables abióticas y bióticas (se muestran sólo resultados significativos,  $p < 0,05$ ) aplicado al ensamble bentónico

	N	Spearman (R)	t(N-2)	valor p
<i>Paraprionospio pinnata</i>				
* pH (0-1 cm)	12	0.6957	3.0629	0.0120
* Cl-a	22	-0.4271	-2.1123	0.0474
<i>Hermundura fauveli</i>				
* MOT (%)	9	-0.7418	-2.9267	0.0221
<i>Ampelisca araucana</i>				
* pH (0-1 cm)	9	0.9322	6.8144	0.0002
* H <sub>2</sub> S (0-1 cm)	9	-0.6780	-2.4401	0.0447
* H <sub>2</sub> S (1-2 cm)	9	-0.7745	-3.2391	0.0143
<i>Magelona phyllisae</i>				
* Estación	33	0.3607	2.1535	0.0392
* CaCO <sub>3</sub> (%)	20	-0.4717	-2.2697	0.0357
* CT (%)	20	-0.5554	-2.8338	0.0110
Tectináceos				
* Cl-a	5	-0.9000	-3.5762	0.0374
Nematoda				
* CaCo <sub>3</sub> (%)	13	0.5890	2.4171	0.0342
* CT (%)	13	0.6028	2.5054	0.0292
* Cl-a	17	0.6513	3.3241	0.0046
<i>Candidatus Marithioploca</i>				
* Estación	37	-0.4247	-2.7752	0.0088
* NT (%)	25	0.5176	2.9014	0.0080
* Temperatura de Fondo	25	0.4062	2.1321	0.0439
* Salinidad de Fondo	25	0.4008	2.0984	0.0471

Otro indicador claro del ingreso progresivo de material orgánico al fondo durante ENC 2017, lo representan el gradiente colorimétrico y las laminaciones recientes observadas en la capa superficial de los núcleos de sedimento colectados (Figura 13). En abril 2017 la estación somera mostró una capa muy marcada de sedimento terrígeno en superficie (Fig. 13A), mientras que la estación E2 mostró algo similar, pero con irregularidades, sobre la cual se observó una capa superficial reducida, de color negro (Fig. 13B,

13C). Considerando que dicha capa se produce debido al aporte continuo de material orgánico, podemos inferir que el suministro de material orgánico desde superficie no experimentó una disrupción significativa en los meses anteriores. Incluso la presencia de bivalvos adultos (e.g. *Pitar* sp.) y bacterias del género CM cohabitando en el sedimento superficial (Fig. 13D), sugiere que estos organismos continuaron su desarrollo de forma continua (principalmente en la E0), posiblemente con poca o nula alteración.

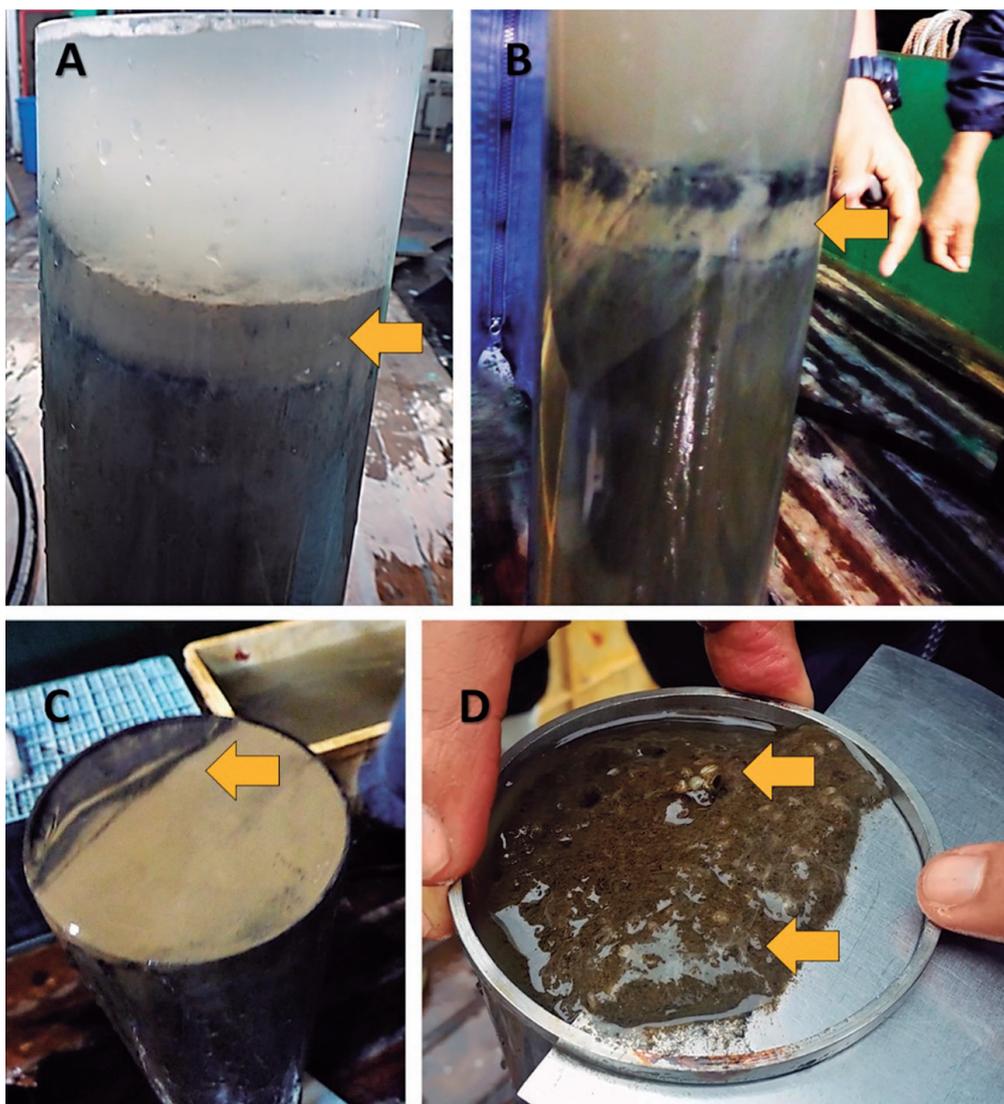


Figura 13.- Estratificación sedimentaria observada *in situ* en núcleos de sedimento independientes. Se observa una capa reciente de sedimento fino superficial (color gris claro) que muestra el aporte continental de los ríos en el área de estudio (febrero 2017), estación E0 (A). En la estación E2 (B), se observa una capa reducida superficial de color negro, por encima de otra de color gris-amarillo claro en subsuperficie (aporte terrígeno) (febrero 2017). En (C) se observa una irregularidad superficial entre la capa reciente de sedimento y la reducida (de color negro), durante febrero 2017 (E2). En (D) se observa a *Pitar* sp., habitando la capa superficial fina del sedimento (0-0,5 cm) de la E0, durante abril 2017

### Respuestas del ensamble bentónico: diversidad, abundancia y estabilidad de las comunidades

En el ensamble bentónico se observaron muy pocos cambios relacionados a ENC 2017. Uno de estos, el relativo incremento de nemátodos asociados al aporte de sedimentos terrígenos, provenientes de la descarga anómala de los ríos, y la tendencia hacia una riqueza diferenciada en las comunidades (relativamente mayor en las estaciones somera e intermedia y menor en la más profunda). A pesar que el análisis de agrupamiento aplicado a nuestros datos sugiere diferencias por estratos batimétricos (en particular, agrupando por separado observaciones de la estación somera e intermedia; Fig. 12), es importante resaltar que el bajo número de observaciones en la estación profunda puede haber influido en el resultado del ANOSIM, el cual es sensible al tamaño de la muestra y a la heterogeneidad de las varianzas.

A nivel específico, se observó baja riqueza macrofaunal, alta abundancia y relativa mayor riqueza en la meiofauna (protozoaria y metazoaria) durante el estudio. En conjunto, nuestras observaciones muestran una estabilidad comunitaria (i.e. una estructura comunitaria cuyo patrón de ordenamiento, y dominancia, se mantuvo en el tiempo) que, en general, fue registrada sostenidamente en el gradiente batimétrico y durante los meses de estudio (e.g. Fig. 14). Este escenario bentónico fue observado incluso meses después de registrarse las primeras descargas importantes de material terrígeno y material en suspensión (e.g. durante abril 2017), producto del incremento del caudal de los ríos.

Esto sugiere que la capa fina de sedimento formada (a pesar de haber cambiado localmente las condiciones sedimentarias superficiales) tuvo poca influencia en la vida bentónica, y no produjo un cambio dramático en la culminación de algunos procesos clave que sustentan la estabilidad de las comunidades; por ejemplo, la dispersión de huevos y larvas y, sobre todo, no interrumpió el asentamiento exitoso de las especies bentónicas.

Nuestro grado de resolución taxonómica en relación al espectro de tamaños del bentos nos permite reforzar esta interpretación. Tanto huevos como larvas tempranas y avanzadas de poliquetos fueron hallados en las muestras de meiofauna metazoaria en los meses inmediatamente posteriores al inicio de ENC 2017 (meses durante los cuales la tasa de sedimentación en la bahía de Callao aumentó críticamente, por las razones ya indicadas).

Estos registros sugieren un proceso de asentamiento continuo, un aspecto que se reflejó en individuos de la macrofauna (con excepción de especies menos

tolerantes a la deficiencia de oxígeno como *S. bassi* y *Leitoscoloplos chilensis* Hartmann-Schröder, 1965), especialmente en especies como *P. pinnata* y *M. phyllisae* cuya ocurrencia es frecuente, y aparentemente alternante en algunos períodos, en este sector de la costa (QUIPÚZCOA *et al.*, en prep.), una situación observada, con relativa similaridad, desde sus fases larvales (ARAMAYO 2018a).

Por su parte, los dos componentes más abundantes del bentos en esta área (a saber, nemátodos y foraminíferos) mostraron una estructura comunitaria habitual, con una relativamente alta riqueza de especies en ambos casos (ROMERO 2014, CARDICH *et al.* 2015, ARAMAYO 2018a).

Aunque es posible argüir un posible efecto de factores de mayor escala que hayan permitido 'asegurar el suministro' de huevos y larvas de especies bentónicas en nuestra área de estudio (por ejemplo, el aporte de las corrientes y su capacidad de transporte continuo desde otras áreas cercanas), tal idea en sí misma no explica la sobrevivencia local de los organismos, tampoco explica los rangos habituales de abundancia bentónica (de organismos adultos) reportados en el presente trabajo.

En este contexto, se espera que algunas especies bentónicas tengan más ventaja que otras, tanto para aprovechar recursos disponibles (e.g. el alimento), como incrementar su distribución espacial y vertical (i.e. en la columna del sedimento) asociada a su modo de vida. Por ejemplo, nemátodos de vida libre bien adaptados a condiciones de hipoxia/anoxia sobre el fondo (e.g. *Desmodora* sp., *Sabatieria* sp., *Dichromadora* sp., entre otros) estuvieron homogéneamente presentes a lo largo del gradiente batimétrico estudiado (no mostrado), y exhibieron una distribución vertical consistente, en términos de abundancia, hasta los 5 cm de profundidad. Aun así, nuestro análisis no es enteramente concluyente acerca del efecto (mayor) de la profundidad (y las condiciones del hábitat bentónico asociadas a este factor) sobre los cambios temporales observados.

Un ejemplo de esto es la estación somera (E0), cuya riqueza y abundancia nematofaunal tendió a ser mayor que las otras estaciones, independientemente de la temporalidad, y en gran parte asociada a su ubicación muy costera. Sin embargo, nuestros datos muestran una exacerbación de tal condición, producida durante ENC 2017. La abundancia meiofaunal en esta área de la plataforma alcanzó más del doble de lo registrado en las otras dos estaciones durante el mismo período, un hecho que fue particularmente notorio durante febrero 2017 (cuando se intensificó el aporte continental de material orgánico).

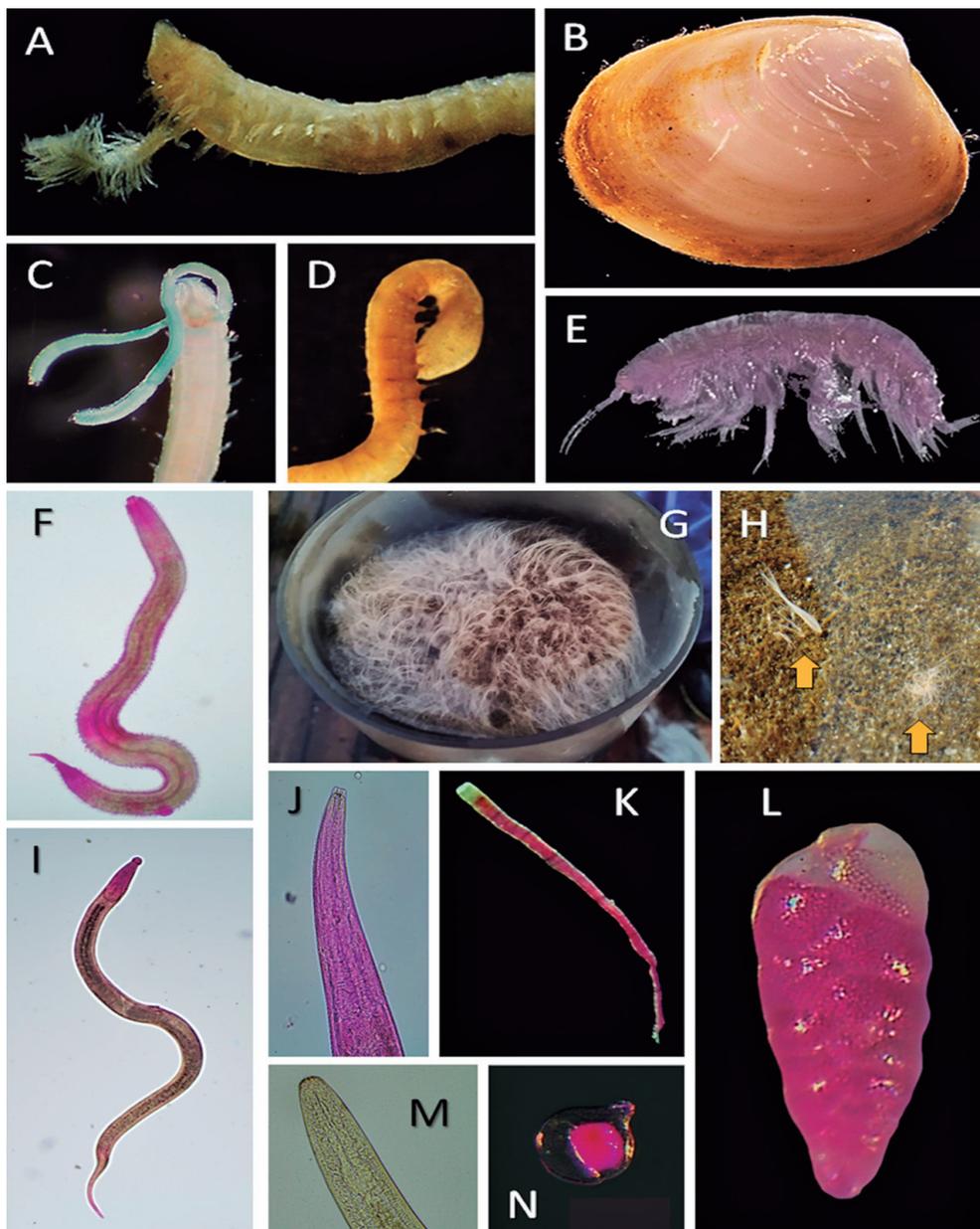


Figura 14.- Fotografías referenciales de algunos integrantes del ensamble bentónico (sin escalas de comparación) en las estaciones de estudio frente a Callao (12° S). A. *Paraprionospio pinnata*, B. *Pitar* sp., C. *Magelona phyllisae*, D. *Hermundura fauveli*, E. *Ampelisca araucana*, F. *Desmotersia leviniae*, cobertura superficial de *Candidatus* Marithioploca formando 'tapices' (G) y dispuestas individualmente (H), I. *Desmodora* sp., J *Sabatieria* sp., K. *Bathysiphon* spp., L. *Bolivina seminuda*, M. *Spirinia* sp., N. *Allogromia* sp1

Este tipo de respuestas rápidas ya han sido observadas en el grupo Nematoda (el cual explica más del 90% de la abundancia meiofaunal), usualmente dominante en áreas de plataforma con alta productividad primaria como Callao (NEIRA *et al.*, 2001; LEVIN, 2003; ARAMAYO 2018a,b). La preponderancia está asociada a su alta capacidad adaptativa para tolerar eventos extremos sobre el fondo marino (que incluye aspectos básicos de su fisiología, plasticidad trófica, etc.) Muy altos aportes de material orgánico desde la superficie hacia el fondo pueden gatillar un rápido incremento

en la densidad de nemátodos de vida libre, debido a su muy alta tasa de renovación poblacional, fluctuaciones que pueden reflejar fehacientemente lo que sucede en su entorno, incluyendo la sobrecarga orgánica en el sedimento superficial (MOENS *et al.* 2013).

Otro aspecto fundamental que ayuda a entender posibles cambios observados en estas poblaciones estriba en el origen y calidad del conglomerado orgánico que ingresó brusca y continuamente a la bahía de Callao (afectando principalmente a las

estaciones más someras). Altas razones CT/NT sugieren no sólo el origen continental del material orgánico (i.e. el aporte de los ríos) disponible durante nuestro estudio, sino también, podrían parcialmente reflejar el acarreo de otros compuestos orgánicos y nutrientes empleados cercanamente en actividades antrópicas (e.g. agricultura) y su influencia en la carga orgánica del sedimento, algo típicamente observado en áreas costeras urbanas. Esto es un aporte no cuantificado en nuestro estudio; no obstante, planteamos que puede haber favorecido, al menos temporalmente, el desarrollo de algunas especies generalistas y de comportamiento oportunista (como muchas especies de nemátodos).

Algo similar puede suponerse para los foraminíferos bentónicos y la intermitencia entre especies calcáreas dominantes (e.g. *Bolivina seminuda* Cushman 1911), tectináceos, y la reducida presencia de aglutinados en las muestras, especialmente en la estación somera. Al respecto, CARDICH *et al.* (2012) habían previamente confirmado la presencia de dos comunidades distintas de foraminíferos bentónicos en la estación intermedia (E2), cuya estructura comunitaria estaba dominada por *Bolivina costata* d'Orbigny 1839, *Nonionella auris* d'Orbigny 1839 y *Allogromia* sp1., y *B. seminuda*, *Buliminella tenuata* Cushman 1927 y *Bolivina pacifica* Cushman y McCulloch 1942 en la estación profunda (E5).

Tal configuración (similaridad comunitaria) ya venía siendo observada desde etapas previas al inicio de ENC 2017 (ver Figura 11), y no reflejó algún cambio brusco o significativo asociado a dicho evento. No obstante, en nuestro caso destacaron *B. seminuda* y *B. tenuata*, las cuales llegaron a tener una importante presencia en la estación intermedia (E2). Por el contrario, *B. costata* fue claramente dominante en la estación somera (E0), como ocurre en otros ecosistemas marinos costeros (MERMA-MORA 2019) y en concordancia con los registros de VERANO (1974) y MAYOR (1998) para profundidades muy someras.

Asimismo, el aporte global de los foraminíferos bentónicos durante el estudio fue relevante para el ensamble bentónico, tanto en la estación somera como en la profunda. Los niveles de abundancia (densidad y biomasa) encontrados también han sido reportados en años anteriores, durante períodos 'normales' (e incluso muy fríos), frente a la costa central de Perú (CARDICH 2012, ROMERO 2014). Anteriores evaluaciones han mostrado un notorio poblamiento temporal de algunas especies calcáreas de foraminíferos bentónicos en relación a las capas superficiales del sedimento (0-1 cm), incluso bajo diferentes condiciones rédox modulando este

microhábitat (CARDICH *et al.* 2015). Ello ha sido explicado debido a una mejor respuesta (asimilación) del aporte orgánico por parte del grupo calcáreo comparado a otros grupos (e.g. aglutinados) en tales ecosistemas (KOHO *et al.* 2008). Finalmente, la disminución progresiva de los algrómidos no puede ser atribuida solamente al ENC 2017, sino también a una respuesta prolongada a eventos como EN 2015-2016 (ROMERO *et al.*, en prep.).

Con respecto a otros taxones, *A. araucana* fue la especie que mostró una relación negativa con las condiciones sulfurosas del entorno ( $R=-0.678$ ,  $p < 0,05$ ); no obstante, también detectamos algunos incrementos importantes (expresados como porcentaje) del bivalvo *Pitar* sp. (un molusco que usualmente aparece en Callao, pero en bajas densidades, debido al fuerte entorno ácido de esta área). En general, en el verano 2017, la abundancia de este molusco venéreo aumentó en la parte más somera de la bahía; de hecho, fue una de las principales especies discriminantes en el ensamble bentónico observado entre la estación somera e intermedia.

Es importante destacar que, a pesar de la enorme cantidad de material en suspensión que fue continuamente vertido por el río Rímac durante ENC 2017 (VELAZCO *et al.*, este volumen), nosotros continuamos encontrando a este bivalvo en los meses inmediatamente posteriores al evento costero (identificable, a simple vista, en los núcleos de sedimento, Figura 13D). Postulamos que la presencia sostenida de *Pitar* sp. durante esta etapa, pudo haber estado relacionada con la ingente cantidad de material en suspensión en la parte más costera y especialmente durante las primeras etapas del evento, lo cual pudo favorecer tanto su alimentación como la disminución local de las condiciones acidificantes, un aspecto crítico que dificulta el desarrollo de algunas poblaciones de organismos bentónicos calcáreos en el área.

Al menos en las primeras etapas de eventos drásticos, esta parece ser una posible respuesta por parte de algunos moluscos filtradores. Por ejemplo, en el sur de Perú, Paracas (Playa Atenas, 13°45'S), tras el enorme impacto del tsunami 2007, también se produjo un cambio brusco en las condiciones sedimentarias, afectando principalmente las características granulométricas del fondo (además de haberse generado alta carga de material en suspensión), un escenario que aparentemente favoreció el desarrollo e incremento de biomasa de moluscos filtradores pectínidos de mayor tamaño (LOMOVASKY *et al.* 2011), especialmente durante el período inmediatamente posterior al evento forzante.

A nivel comunitario, eventos precedentes como EN 2015/2016, cuya influencia alcanzó nuestra área de estudio, sólo generaron cambios ‘ligeros’ sobre la riqueza de especies, una situación muy similar a lo observado a lo largo de ENC 2017, y parcialmente similar a observaciones previas durante eventos débiles (EN 2002/2003, con cambios favorables en la comunidad, pero no muy prolongados en el tiempo). En cambio, eventos como EN 1997/1998 generaron respuestas más ‘clásicas’ influyendo sobre especies muy dependientes del OD como los poliquetos (GUTIÉRREZ *et al.* 2008). Estas diferencias representan un aspecto clave y central sobre cómo hemos entendido hasta ahora el impacto biológico producido por este tipo de fenómenos en el bentos marino, y cómo ha evolucionado la respuesta de este componente en los últimos años.

Niños pasados, de la década de los 80 y 90 (e.g. ARNTZ *et al.* 1985; TARAZONA *et al.* 1996, 1999, LEVIN *et al.* 2002; GUTIÉRREZ *et al.* 2008), han servido de base para definir algunas de las respuestas del bentos frente a cambios de gran escala en el ecosistema marino peruano. Observaciones detalladas de campo durante el desarrollo de EN extraordinario 1997/1998 frente al Callao (L. QUIPÚZCOA, com. per.) también sugieren una respuesta coherente en relación a tales definiciones sobre la variabilidad dentro de la comunidad; por ejemplo, generando una significativa mejora en la riqueza bentónica, reflejada en la aparición generalizada de taxones muy poco comunes en el área (e.g. enteropneustos, pequeños cangrejos pinnotéridos, poliquetos escamosos), y una ausencia notoria del bacteriobentos.

Es relevante indicar que nuestro enfoque actual considera a CM (anteriormente denominada sólo como *Thioploca*) realmente como un complejo bacteriano (que incluye bacterias que forman tapetes o no), un aspecto que puede ayudar a mejorar la interpretación acerca de la respuesta de este componente bentónico. Por ejemplo, en Callao, CM exhibe un poblamiento diferenciado en el sedimento, tanto formando tapetes, filamentos dispuestos individualmente, o en paquetes muy pequeños, dispersos en el sedimento, y muy diferentes a los casos anteriores ya mencionados (Obs. per.), compuestos posiblemente por *Beggiatoa* u otras bacterias gigantes. Es relevante tomar en cuenta esto último en futuros estudios que requieran comparaciones directas con otros componentes metazoarios del bentos marino, cuya distribución sobre el sedimento no es necesariamente la misma.

En el marco de nuestra hipótesis central de trabajo, durante ENC 2017 esperábamos no sólo una disrupción significativa en las condiciones locales del hábitat bentónico, sino también, un cambio muy marcado en la estructura comunitaria del bentos, tal y como se ha observado en algunos eventos previos de extraordinaria, alta, moderada y débil intensidad (Tabla 7). No obstante, nuestro trabajo reporta un escenario relativamente diferente, asociado a una coexistencia entre componentes eucarióticos (macrofauna, meiofauna, foraminíferos) y procarióticos (bacterias gigantes), la cual ilustra claramente la persistencia del ensamble bentónico (i.e. la continuidad de las comunidades bentónicas que allí habitan) a lo largo del período de estudio, y con muy poca influencia por los cambios oceanográficos producidos durante ENC 2017.

Esto también representa un ejemplo de adaptación y diversificación de estos organismos bajo un entorno extremo permanente (LEVIN *et al.* 2002; LEDESMA *et al.* 2009), es decir, ‘maduro’ en términos ecológicos (Odum, 1969), regido por la fuerte influencia de la ZMO. Considerando estos diferentes patrones de respuesta comunitaria, podemos definir (de forma sinóptica) el estado del ensamble bentónico en Callao durante ENC 2017, de acuerdo con los siguientes puntos:

- Riqueza reducida del componente macrofaunal (i.e. coherente con períodos ‘normales’ y fríos), con una presencia dominante, intermitente, de especies principales como *P. pinnata* y *M. phyllisae*.
- Presencia frecuente de las bacterias gigantes del género complejo CM, típicas de condiciones deficientes de OD, especialmente en la estación somera (~33 m) e intermedia (~94 m), no siempre formando tapetes microbianos, y en directa coexistencia con grupos metazoarios del bentos.
- Riqueza moderada a alta del componente meiofaunal, con una clara dominancia de nemátodos de vida libre en las tres estaciones de estudio.
- Riqueza moderada a alta de los foraminíferos bentónicos, con dominancia de los calcáreos (principalmente) y tectináceos, en las tres estaciones de estudio.

Diversos estudios en la plataforma central de Perú coinciden parcial o totalmente con algunas de nuestras observaciones hechas para grupos específicos del bentos marino (TARAZONA *et al.* 1988a,b, LEVIN *et al.* 2002; QUIPÚZCOA *et al.* 2006; GUTIÉRREZ *et al.* 2008, CARDICH 2012, ROMERO 2014, ARAMAYO 2018a,b). Integrando nuestros hallazgos a lo que ya conocemos,

Tabla 7. Comparación de respuestas bentónicas en la costa central de Perú durante eventos El Niño

Año	Inicio/Fin del Evento	Fase/Intensidad	Área Estudiada	Tipo de hábitat y sedimento	Rango de Profundidad (m)	Grupo Beniótico Estudiado	Observaciones más destacadas	Referencia
1976	may-76/oct-76	EN Débil	Ancón; Asia	Playa arenosa	5-15	Mega fauna, Macrofauna	Incremento progresivo de <i>Emerita anidloga</i> . Disminución de la abundancia de <i>Mesodasma domacium</i> . Abundancias erráticas de <i>Donax obesulus</i> .	Tarazona et al., 1985; Tarazona, 1990; Tarazona y Paredes, 1992
1982/1983	jul-82/nov-83	EN Extraordinario	Ancón; Santa María del Mar	Bahía somera, arenofangosa; playa arenosa	5-30	Mega fauna, Macrofauna	Incremento en la abundancia macrofaunal. Incremento en el tamaño de hábitat (ejm plares en áreas más someras, y más al sur de lo habitual) y en la abundancia de <i>Argopecten purpuratus</i> . Desaparición progresiva de <i>M. domacium</i> y <i>E. anidloga</i> en playa arenosa.	Tarazona et al., 1988c; 1996; Amtz et al., 1991; Amtz y Fahrbach, 1996
1991/1992	oct-91/jun-92	EN Moderado	Ancón	Bahía somera, arenofangosa	15-35	Bacterias gigantes, Macrofauna	Incremento de la abundancia macrofaunal, relativo mejoramiento de la riqueza. Frecuente presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca	Tarazona et al., 1996
1993	mar-93/sep-93	EN Débil	Ancón	Bahía somera, arenofangosa	15-35	Bacterias gigantes, Macrofauna	Incremento de la abundancia macrofaunal, relativo mejoramiento de la riqueza. Frecuente presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca	Tarazona et al., 2001
1994/1995	nov-94/ene-95	EN Débil	Ancón	Bahía somera, arenofangosa	15-35	Bacterias gigantes, Macrofauna	Tendencia al descenso de la abundancia y riqueza macrofaunal. Pobre presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca	Tarazona et al., 2001
1997/1998	mar-97/sep-98	EN Extraordinario	Callao	Plataforma somera y profunda, fangosa	100 y 305	Bacterias gigantes, Macrofauna, Meiofauna metazoaria y protozoaria (foraminíferos calcáreos y aglutinados)	Mejoramiento del asentamiento larval de grupos bentónicos, la perturbación superficial y la riqueza macrofaunal (100 m). Presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca principalmente en subsuperficie (<1-2 cm). Altas densidades meiofaunales a 305 m	Amtz et al., 2006; Levin et al., 2002; Gutiérrez et al., 2008; Quipúzcoa com. per.
2002/2003	sep-02/ene-03	EN Débil	Callao	Plataforma somera y profunda, fangosa	94	Bacterias gigantes, Macrofauna, Meiofauna metazoaria	Mayor diversidad filética en la meiofauna y macrofauna. Pobre presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca	Gutiérrez et al., 2008; 2011. Aramayo et al., en prep.
2006/2007	ago-06/feb-07	EN Moderado	Callao	Plataforma somera y profunda, fangosa	48-178	Meiofauna Metazoaria	Incremento de la riqueza meiofaunal y macrofaunal	Enriquez et al., 2008; Aramayo et al., 2008
2009	may-09/oct-09	EN Débil	Callao	Plataforma somera y profunda, fangosa	48-178	Meiofauna Metazoaria y Protozoaria (Foraminíferos calcáreos)	Abundancia macrofaunal y meiofaunal sin mayores cambios. Relativa alta abundancia y riqueza de foraminíferos bentónicos antes de EN, durante este y después de este. Presencia frecuente de <i>Candidatus</i> Marthioploca en diferentes profundidades	Cardich 2012; Romero, 2014; Aramayo, in prep.
2014	may-14/oct-14	EN Moderado	Miraflores	Plataforma somera, arenosa	6-15	Meiofauna Metazoaria y Protozoaria (Foraminíferos Alogrómidos)	Riqueza meiofaunal relativamente alta.	Aramayo, 2018b
2015	abr-15/abr-16	EN Moderado	Callao	Plataforma somera, fangosa	94-178	Bacterias gigantes, Meiofauna Metazoaria	Incremento de la riqueza meiofaunal, frecuente presencia de larvas de especies macrofaunales. Pobre presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca	Aramayo, 2018a
2016	feb-16/abr-16	EN Moderado	Callao	Plataforma somera a profunda, fangosa	33-178	Bacterias gigantes, Macrofauna, Meiofauna Metazoaria y Protozoaria (foraminíferos, calcáreos, tectináceos y aglutinados)	Reducida riqueza macrofaunal, moderada a alta en la meiofauna (metazoaria y protozoaria). Reducida presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca, en coexistencia con el componente faunal.	Este estudio
2017	feb-17/abr-17	ENC Moderado	Callao	Plataforma somera a profunda, fangosa	33-178	Bacterias gigantes, Macrofauna, Meiofauna Metazoaria y Protozoaria (foraminíferos, calcáreos, tectináceos y aglutinados)	Reducida riqueza macrofaunal, moderada a alta en la meiofauna (metazoaria y protozoaria). Frecuente presencia de <i>Candidatus</i> Marthioploca (especialmente en el área somera de la plataforma), en superficie (0-1 cm) y subsuperficie (1-2 cm), en coexistencia con el componente faunal.	Este estudio

podemos finalmente colegir que la influencia de EN sobre el hábitat bentónico y sus comunidades biológicas depende de: (1) los atributos físicos y geoquímicos dominantes del hábitat; (2) el origen, intensidad, extensión espacial/temporal y duración del evento; (3) las características biológicas intrínsecas de la comunidad evaluada (y la resolución taxonómica en cuyo contexto se identifican, estudian e interpretan tales respuestas); (4) la madurez ecológica y, por lo tanto, el grado de adaptación biológica preexistente.

## 5. CONCLUSIONES

La continuidad de las características del hábitat bentónico durante ENC 2017 y la persistencia del ensamble bentónico son, en síntesis, las principales conclusiones derivadas del presente trabajo; el cual es, hasta donde sabemos, el primer estudio que documenta la influencia de un Niño Costero sobre la comunidad bentónica en la costa central peruana. Por lo tanto, ofrece elementos de juicio y evidencia reciente para analizar y entender un escenario relativamente nuevo, diferente a lo observado previamente en la literatura científica.

Nuestro trabajo también resalta la importancia de la intensidad con la cual algunos factores clave como el régimen de oxígeno (e.g. la anoxia/hipoxia sobre el fondo) y la disponibilidad del alimento (i.e. el nivel de productividad primaria local y su influencia sobre el bentos) caracterizan y modulan el hábitat marino, determinando su condición habitual en espacio y tiempo (esto último, asociado a la madurez ecológica del ecosistema), aspectos que contribuyen, por ejemplo, a la capacidad del entorno para enfrentar el impacto de eventos extremos tales como ENC.

Un cambio sustantivo en el mecanismo clásico mediante el cual EN impacta sobre las comunidades bentónicas (observado, particularmente, en las últimas dos décadas) requiere también un análisis taxonómico exhaustivo, para entender mejor la señal de cambio en el bentos marino y sus respuestas ecológicas. En este sentido, la inclusión de un espectro de tamaños más amplio (e.g. que incluya a la meiofauna protozoaria y metazoaria) claramente ofrece elementos de interpretación que complementan y mejoran substancialmente nuestro enfoque de estudio, en relación a definir el alcance real de los impactos biológicos sobre la fauna que habita el sedimento, y brinda información valiosa acerca de otros procesos adaptativos y evolutivos que están intrínsecamente ligados a su presencia (y tolerancia) en este tipo de condiciones oceanográficas, así como su coexistencia (simbiótica, *lato sensu*) con grupos microbianos. Futuros

trabajos deberán tomar en cuenta esta complejidad de relaciones claves, para entender aspectos fundamentales en el desarrollo de la biota bentónica y dimensionar adecuadamente su real importancia en el ecosistema marino peruano.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco de las actividades de investigación del Proyecto: "Estudio Integrado del Afloramiento Costero frente a Perú", conducido desde la Dirección de Oceanografía y Cambio Climático, y financiado por el IMARPE.

## 6. REFERENCIAS

- ALAMO V, V VALDIVIESO. 1997. Lista Sistemática de Moluscos Marinos del Perú. Inst. Mar Perú, Boletín Volumen Extraordinario. 205 pp.
- ARAMAYO V, E ENRÍQUEZ, D GUTIÉRREZ. 2008. Organic matter input, oxygenation episodes and sublittoral meiobenthos off the Central Peruvian coast. Censor EndTerm Symposium p 86-87.
- ARAMAYO V. 2018a. Diversidad, densidad y distribución vertical de la meiofauna bentónica en sedimentos fangosos frente a Perú central (12°S). Bol Inst Mar Perú. 33(1), p.90-97.
- ARAMAYO V. 2018b. Abundancia meiofaunal en sedimentos arenosos de una bahía somera, costa central peruana. Bol Inst Mar Perú. 33(1), p. 98-107.
- ARNTZ WE, J TARAZONA. 1990. Effects of El Niño 1982-83 on benthos, fish and fisheries off the South American Pacific Coast. En: Glynn, PW (Ed.), Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation, Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, (52): 323-360.
- ARNTZ WE, LA FLORES, M MALDONADO, G CARBAJAL. 1985. Cambios en los factores ambientales, macrobentos y bacterias filamentosas en la zona de mínimo oxígeno frente a Perú durante "El Niño" 1982-1983. En: Arntz WE, A Landa, J Tarazona (Eds.) El Niño, su impacto en la fauna marina. Bol., Vol. Ext. Inst. Mar Perú, 65-77.
- ARNTZ WE, T BREY, J TARAZONA, A ROBLES. 1987. Changes in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an El Niño event. En: Payne, AIL; JA, Gulland; KH, Brink (Eds.), The Benguela and comparable ecosystems, S. Afr. J. Mar. Sci., 5: 645-658.
- ASHOK K, SK BEHERA, SA RAO, H WENG, T YAMAGATA. 2007. El Niño Modoki and its possible teleconnection, J. Geophys. Res., 112, C11007, doi: 10.1029/2006JC003798.
- BARNARD JL, G KARAMAN. 1991. The Families and genera of Marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). Parts I and II. Rec. Austral. Mus., Suppl. 13 (Part 2): 1-866.
- BERNHARD JM, BK SEN GUPTA. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments. En: Sen Gupta BK, ed. Modern Foraminifera. Great Britain: Kluwer Academic. 371 p.
- BRAY JR, JT CURTIS. 1957. An Ordination of Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr., 27: 325-349.
- CARDICH J. 2012. Especies de foraminíferos bentónicos indicadoras del estado de óxido reducción del sedimento

- superficial en el margen continental central del Perú. Tesis para optar el título de magíster. Universidad Peruana Cayetano Heredia, 140 p.
- CARDICH J, M MORALES, L QUIPUZCOA, A SIFEDDINE, D GUTIERREZ. 2012. Benthic foraminiferal communities and microhabitat selection on the continental shelf off central Peru, A.V. Altenbach *et al.*, (eds), en: Anoxia: Evidence for Eukaryote survival and paleontological Strategies, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology 21, 323–340.
- CARDICH J, D GUTIÉRREZ, D ROMERO, A PÉREZ, L QUIPUZCOA, R MARQUINA, W YUPANQUI, J SOLÍS, W CARHUAPOMA, A SIFEDDINE, A RATHBURN. 2015. Calcareous benthic foraminifera from the upper central Peruvian margin: control of the assemblage by pore water redox and sedimentary organic matter. *Mar Ecol Prog Ser* 535:63–87. <https://doi.org/10.3354/meps11409>
- CARRITT DE, JH CARPENTER. 1966. Comparison and evaluation of currently modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea water. A NASCO report. *J. Mar. Res* (24). 3: 286 - 318.
- CLARKE KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*. 18 (1): 117–143.
- CONTRERAS S, S PANTOJA, C NEIRA, CB LANGE. 2007. Biogeochemistry of surface sediments off Concepción (36°S), Chile: El Niño vs. non-El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 75 (3): 576–585.
- DELGADO C, R GOMERO, H SALZWEDEL, L FLORES, G CARBAJAL. 1987. Distribución de los sedimentos en el margen continental peruano mapa textural. *Bol. Inst. Mar Perú*. vol. 11, nº 5, p. 182–190.
- DEWITTE B, J VAZQUEZ-CUERVO, K GOUBANOVA, S ILLIG, K TAKAHASHI, G CAMBON, S PURCA, D CORREA, D GUTIÉRREZ, A SIFEDDINE, L ORTLIEB. 2012. Change in El Niño flavours over 1958–2008: Implications for the long-term trend of the upwelling off Peru, *Deep-Sea Research Part II*, 77–80, 143–156, doi:10.1016/j.dsr2.2012.04.011.
- ECHÉVIN V, COLAS F, ESPINOZA-MORRIBERON D, VÁSQUEZ L, ANCULLE T AND GUTIERREZ D. 2018. Forcings and Evolution of the 2017 Coastal El Niño Off Northern Peru and Ecuador. *Front. Mar. Sci.* 5:367. doi: 10.3389/fmars.2018.00367
- ENFEN. 2012. Nota Técnica N° 1. Definición operacional de los eventos El Niño y La Niña y sus magnitudes en la costa de Perú. Comité multisectorial encargado del Estudio Nacional del Fenómeno El Niño. 3 pp.
- ENFEN. 2017. Informe Técnico Extraordinario N°001-2017/ENFEN, El Niño Costero 2017, 31 pp.
- ENRÍQUEZ E, D GUTIÉRREZ, L QUIPUZCOA, W SERRANO, D CUADRA, R MARQUINA, V ARAMAYO, W YUPANQUI. 2008. Microbenthic to macrobenthic biomass responses to changes of organic matter fluxes induced by ENSO off central Peru. *Conserv Biol* 22: 34–35.
- FAUCHALD K. 1977. The Polychaete worms. Definitions and keys to the order, families and genera. University of Southern California. *Science, Series* 28: 1–188.
- FRANKENBERG, D, RJ MENZIES. 1968. Some quantitative analysis of deep-sea benthos off Peru. *Deep-Sea Research* 15, 623–626.
- GALLARDO VA, C ESPINOZA, A FONSECA, S MUSLEH. 2013. Las grandes bacterias del Sulfuro de Humboldt. *Gayana (Concepción)*, 77(2), 136–170. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382013000200008>
- GERLACH SA, F RIEMANN. 1973. The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Supplement* 4, 1973 Heft, 1. S. 1–404.
- GIERE O. 1975. Population structure, food relations and ecological role of marine oligochaetes. With special reference to meiobenthic species. *Mar Biol* 31: 13 9–15 6
- GIERE O. 1993. Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin. 328 pp.
- GIERE O. 2009. Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin. Pp: 527.
- GOODAY AJ, AE RATHBURN. 1999. Temporal variability in living deep-sea benthic foraminifera: a review. *Earth-Sci Rev.* 46:187–212.
- GRACO M, S PURCA, B DEWITTE, CG CASTRO, O MORÓN, J LEDESMA, G FLORES, D GUTIÉRREZ. 2017. The OMZ and nutrient features as a signature of interannual and low-frequency variability in the Peruvian upwelling system. *Biogeosciences*, 14, 4601–4617 <https://doi.org/10.5194/bg-14-4601-2017>
- GRASSHOFF K, K KREMLING, E MANFRED. 1976. *Methods of Seawater Analysis*, Third Edition. DOI:10.1002/9783527613984
- GUTIÉRREZ D, E ENRÍQUEZ, S PURCA, L QUIPUZCOA, R MARQUINA, G FLORES, M GRACO. 2008. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Prog. Oceanogr.*, 79, 177–189, 2008.
- HEIP C, M VINCX, N SMOL, G VRANKEN. 1982. The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helminthological Abstracts Series B, Plant Nematology*, 51(1), 1–31.
- HOBSON K, K BANSE. 1981. Sedentary and archiannelid Polychaetes of British Columbia and Washington. *Bull. Fish. Aquat. Sci.* 209: 1–144.
- HOPE WD, DG MURPHY. 1972. A Taxonomic Hierarchy and Checklist of the Genera and Higher Taxa of Marine Nematodes. *Smithsonian Contributions to Zoology* Number 137. Smithsonian Institution Press, 112 pp.
- IGARZA M, DITTMAR T, GRACO M, NIGGEMANN J. 2019. Dissolved Organic Matter Cycling in the Coastal Upwelling System Off Central Peru During an “El Niño” Year. *Front. Mar. Sci.* 6:198. doi: 10.3389/fmars.2019.00198
- IMARPE. 2017. Compendio de procedimientos técnicos para la investigación científica en el IMARPE. 431 pp.
- JØRGENSEN BB, VA GALLARDO. 1999. *Thioploca* spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiology Ecology*, 28: 301–313.
- KOHO KA, R GARCÍA, HC DE STIGTER, E EPPING, E KONING, TJ KOUWENHOVEN, GJ VAN DER ZWAAN. 2008. Sedimentary labile organic carbon and pore water redox control on species distribution of benthic foraminifera: a case study from Lisbon-Setúbal Canyon (southern Portugal). *Prog Oceanogr* 79: 55–82.
- KRISSEK LA, KF SCHEIDEGGER, LD KULM. 1980. Surface sediments of the Peru-Chile continental-margin and the Nazca Plate. *Geol. Soc. Am. Bull.* 91 (6), 321–331.
- KUG JS, FF JIN, SI AN. 2009. Two types of El Niño events: cold tongue El Niño and warm pool El Niño. *J. Clim.*, 22, 1499–1515.
- LEDESMA J, J TAM, M GRACO, V LEÓN, G FLORES, O MORÓN. 2009. Caracterización de la Zona de Mínimo Oxígeno

- (ZMO) frente a la costa peruana entre 3°N y 14°S, 1999-2009. Bol. Inst. Mar Perú, 26 (1, 2): 49-57.
- LEE T, MJ MCPHADEN. 2010. Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific, Geophys. Res. Lett., 37, L14603, doi:10.1029/2010GL044007
- LEGENDRE P, L LEGENDRE. 2012. Numerical ecology, Tercera Edición. Elsevier Science BV, Amsterdam, 990 pp.
- LEVIN LA. 2003. Oxygen Minimum Zone Benthos: Adaptation and community response to hypoxia. Oceanography and Marine Biology. Annual Rev. 41, 1-45.
- LEVIN LA, D GUTIÉRREZ, AE RATHBURN, C NEIRA, JR SELLANE, P MUÑOS, V GALLARDO, M SALAMANCA. 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.
- LOMOVASKY BJ, F FIRSTATER, A GAMARRA, J MENDO, O IRIBARNE. 2011. Macro benthic community assemblage before and after the 2007 tsunami and earthquake at Paracas Bay, Peru. Journal of Sea Research, Volume 65 (2): 205-212.
- LORENZEN S. 1994. The Phylogenetic Systematics of Free-living Nematodes. 383 pp. London: The Ray Society.
- MAEDA S, R KISHIMOTO. 1970. Upwelling off the coast of Peru. Journal of Oceanographical Society of Japan. 26 (5): 300-309.
- MARIA T, A MORGADO ESTEVES, N SMOL, A VANREUSEL, W DECRAEMER. 2009. *Chromaspirina guanabarensis* sp. n. (Nematoda: Desmodoridae) and a new illustrated dichotomous key to Chromaspirina species
- MAYOR S. 1998. Foraminíferos calcáreos bénticos de la plataforma continental del norte peruano. Informe IMARPE; n° 136, 1998, p. 161-176.
- MERMA-MORA L. 2019. Estructura comunitaria de foraminíferos bénticos en relación a factores ambientales en sedimentos marino costeros de la costa central del Perú. Tesis para optar el título de Biólogo, Universidad Nacional Agraria La Molina, 76 p.
- MOENS T, BRAECKMAN U, DERYCKE S, FONSECA G, GALLUCCI F, INGELS J, LEDUC D, VANAUVERBEKE J, COLEN CV, VANREUSEL A, VINCX M. 2013. Ecology of free-living marine nematodes. En: Schmidt-Rhaesa A, editor. Handbook of zoology: Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera, vol. 2: Nematoda. Berlin, Germany: De Gruyter. p. 109-152.
- MORÓN O, D GUTIÉRREZ, T ANCULLE, J LEDESMA. 2015. Variabilidad de las condiciones oceanográficas en el punto fijo Paita (05°04'S – 81°16'W), abril 2014 – octubre 2015. Boletín Trimestral Oceanográfico; Vol. 1, N° 1-4.
- NEIRA C, J SELLANES, L LEVIN, W ARNTZ. 2001. Meiofaunal distributions on the Peru margin: relationship to oxygen and organic matter availability. Deep-Sea Research. N° 48, p. 2453-2472.
- ODUM, EP. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 10:262-270.
- PLATT, HM, RM WARWICK. 1983. Free-living Marine Nematodes. Part I (British Enoplids), Cambridge University Press, Cambridge, 307 pp.
- PLATT, HM, RM, WARWICK. 1988. Free-living Marine Nematodes (Part II British Chromadorids) Synopses of the British Fauna (New series) No 38.
- QUIPÚZCOA L, D GUTIÉRREZ, E ENRÍQUEZ, R MARQUINA. 2006. Seasonal to decadal variations of the macrobenthic biomass and diversity in the upper Peruvian continental margin influenced by the Oxygen Minimum Zone (1976– 2005). Libro Resúmenes, Conferencia Sistema de la Corriente de Humboldt. Noviembre – diciembre de 2006.
- QUIPÚZCOA L, D ROMERO, V ARAMAYO, R MARQUINA, D GUTIÉRREZ. 2017. Cambios en el macrobentos en una estación fija frente a Chicama y su relación con la variabilidad oceanográfica. Inf. Inst. Mar. Perú Vol. 44, Nro 1, 20-27.
- RATHBURN AE, BH CORLISS. 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. Paleoceanogr.; 9:87-150.
- RESIG JM. 1981. Biogeography of benthic foraminifera of the northern Nazca plate and adjacent continental margin. Geol Soc Am Mem. 154:619-666.
- RESIG JM. 1990. Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Peru, Leg 112. Proc of the Ocean Drill Program, Sci Results 112:263-296.
- ROMERO D. 2014. Variación de la biomasa de foraminíferos bénticos en respuesta a gradientes de materia orgánica y de condiciones de óxidoreducción frente a la costa central del Perú. Tesis para optar el grado académico de Biólogo, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, 143 p.
- SALMAN V, R AMANN, AC GIRNTH, L POLERECKY, JV BAILEY, S HØGSLUND, J JESSEN, S PANTOJA, HN SCHULZ-VOGT. 2011. A single-cell sequencing approach to the classification of large, vacuolated sulfur bacteria. Systematic and Applied Microbiology 34, 243-259.
- SEN GUPTA BK. 1999. Modern Foraminifera. Gran Bretaña, Kluwer Academic. 371 p.
- STRICKLAND, TR PARSONS. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis. Fisheries Research Board of Canada Bulletin 167. The Quarterly Review of Biology 44, no. 3.
- TAKAHASHI K, A MARTÍNEZ. 2017. The very strong coastal El Niño in 1925 in the far-eastern Pacific. Climate Dynamics, doi: 10.1007/s00382-017-3702-1.
- TAKAHASHI K, A MONTECINOS, K GOUBANOVA, B DEWITTE. 2011. ENSO regimes: Reinterpreting the canonical and Modoki El Niño. Geophysical Research Letters, vol. 38, doi: 10.1029/2011GL047364.
- TAPIA R, CB LANGE, M MARCHANT. 2008. Living (stained) calcareous benthic foraminifera from recent sediments off Concepción, central-southern Chile (~36° S) Rev Chil Hist Nat. 81:403-416.
- TARAZONA J. 1984. Modificaciones en la infauna bentónica de una bahía con deficiencia de oxígeno durante El Niño 1982-83. Revista de la Comisión Permanente del Pacifico Sur. 1984, n° 15, p. 223-228.
- TARAZONA J. 1990. Disturbance and stress associated to El Niño and their significance for the macrobenthos of shallow areas of the Peruvian upwelling ecosystem. Tesis Doctoral, Universidad de Bremen, 181 pp.
- TARAZONA J, C PAREDES. 1992. Impacto de los eventos El Niño sobre las comunidades bentónicas de playas arenosas durante 1976-1986. Libro de Resúmenes Extendidos, Orlieb, L; J, Macharé (Eds.) ORSTOM – CONCYTEC, Lima, p. 299-303.
- TARAZONA J, C PAREDES, L ROMERO, V BLASCOVICH, S GUZMÁN. 1985a. Características de la vida planctónica y colonización de los organismos epilíticos durante el fenómeno "El Niño". En: Arntz WE, A Landa, J Tarazona (Eds), El Fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina. Bol Inst. Mar Perú, volumen especial, p. 55-63.

- TARAZONA J, WE ARNTZ, E CANAHUIRE, Z AYALA, A ROBLES. 1985b. Modificaciones producidas durante "El Niño" en la infauna bentónica de áreas someras del ecosistema de surgencia peruano. En: Arntz WE, A Landa, J Tarazona (Eds), *El Fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina*. Bol Inst. Mar Perú, volumen especial, p. 41-49.
- TARAZONA, J; C, PAREDES; M, IGEDA. 1986. Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima, Perú. *Rev. Ciencias U.N.M.S.M.*, 74: 103-116.
- TARAZONA J, H SALZWEDEL, WE ARNTZ. 1988a. Positive effects of 'El Niño' on macrozoobenthos inhabiting hypoxic areas of the Peruvian upwelling system. *Oecologia*, n° 76, p. 184-190.
- TARAZONA J, H SALZWEDEL, WE ARNTZ. 1988b. Oscillations of macrobenthos in shallow waters of the Peruvian central coast induced by El Niño 1982-83. *Journal of Marine Research*, n° 46, p. 593-611.
- TARAZONA J, C PAREDES, L ROMERO, S GUZMÁN. 1988c. La recolonización de las comunidades de mitílidos en la costa central de Perú después de El Niño 1982-83. *Bol Inst. Mar Perú, Volumen Extraordinario: Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano, Tomo I*, Salzwedel H, A Landa (Eds), 1-7.
- TARAZONA J, E CANAHUIRE, H SALZWEDEL, T JERÍ, WE ARNTZ; L, CID. 1991. Macrozoobenthos in two shallow areas of the Peruvian upwelling ecosystem. En: Elliott M, JP Ducrotoy, O Olsen (Eds.) *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*, 251-258.
- TARAZONA J, WE ARNTZ, E CANAHUIRE. 1996. Impact of two 'El Niño' events of the different intensity on the hypoxic soft bottom macrobenthos off Central Peruvian Coast. *Marine Ecology*, vol. 17, n° (1-3), p. 425-446.
- TARAZONA J, A INDACOCHEA, S VALLE, C CÓRDOVA, N OCHOA, W SERRANO, T PEÑA. 1999. Impacto de El Niño 1997-98 sobre el ecosistema marino somero de la costa central del Perú. En: *El Niño 1997-98 y su impacto sobre los ecosistemas marino y terrestre*. Tarazona J, E Castillo (Eds). *Rev Peru. Biol*, vol. extraordinario, p. 18-31.
- TARAZONA J, WE ARNTZ, S VALLE. 2002. Impacts of the El Niño events on the coastal benthos of the Eastern Pacific upwelling systems. *Investigaciones Marinas*, 30(1): 127-128.
- TODARO MA. 1992. Contribution to the study of the Mediterranean meiofauna: Gastrotricha from the Island of Ponza, Italy. *Boll. Zool.* (59): 321-333.
- TODARO MA, M BALSAMO. 1995. Marine gastrotrichs from Sicily (Italy). *Biol. Gallo-Hellenica*. (22): 291-292.
- TODARO MA, M BALSAMO, P TONGIORGI. 1992. Marine gastrotrichs from the Tuscan Archipelago (Tyrrhenian Sea): I. Macrodasyida, with description of three new species. *Boll. Zool.* (59): 471-485.
- VELAZCO F, U MENDOZA, J SOLÍS, E FERNANDEZ, S CAQUINEAU, A SIFEDDINE, M GRACO, I BOULOUBASSI, B TURCQ, B LEIGH, M SÓCOLA, W CARHUAPOMA, E CARRASCO, D GUTIÉRREZ. 2021. Flujos de material particulado y formación de una lámina de sedimentos en la Plataforma Continental interna frente a Callao durante El Niño Costero 2017. *Bol Inst Mar Perú*. 36(2): 428-451.
- VERANO R. 1974. Foraminíferos del litoral del departamento de Lima. *Rev. Peru. Biol.*, 1: 63-80