



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

RELACIÓN DEL pH Y OXÍGENO
DISUELTO DE FONDO CON LA
DISTRIBUCIÓN DEL BENTOS
CALCIFICANTE DE LA
PLATAFORMA CENTRO – NORTE
PERUANA

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR



ANDRE ARTURO AMPUERO LEON

LIMA – PERÚ

2018



ASESOR

DIMITRI ALEXEY GUTIERREZ AGUILAR

Agradecimientos

Un especial agradecimiento al Consejo Nacional, Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) a través de Cienciativa con el financiamiento de la beca que me permitió cursar el postgrado, así como a la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH) y al Instituto del Mar del Perú, sin los cuales el presente trabajo no hubiera sido realizado.

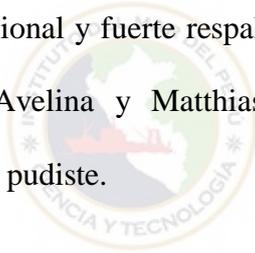
Al Dr. Dimitri Gutiérrez, quien fue mi asesor y me brindó su valioso tiempo, conocimiento y continua atención para la realización de este trabajo. Al Dr. Vincent Echevin por el apoyo en todo momento para la parte de la interpretación del modelado biogeoquímico y su disposición para resolver mis dudas. A Dante Espinoza por la comprensión, enseñanza y consejos durante todo el desarrollo de esta tesis.

A todas las personas del Laboratorio de Bentos Marino: Luis Quipúzcoa, Robert Marquina, Victor Aramayo y Dennis Romero por bríndame su amistad, ayuda y enseñanzas durante el análisis de la macrofauna. A los integrantes del Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y del Cambio Climático (LMOECC), en especial al Dr. Jorge Tam tanto por los conocimientos durante las clases de maestría, como por su constante apoyo durante mi estancia en el laboratorio; al Lic. Jorge Ramos por su colaboración con el servidor del laboratorio. Al Área Funcional de Investigaciones en Oceanografía Química y Geología, con una mención especial a la Dra. Michelle Graco por sus enseñanzas durante la maestría, y además junto al Lic. Jesús Ledesma y Wilson Carhuapoma por los datos brindados de pH.

Este trabajo fue realizado con el apoyo del IRD - JEAI EMACEP (Ecología Marina Cuantitativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano), cuyo financiamiento permitió presentar este trabajo a eventos científicos.

Un agradecimiento a todos mis compañeros de la maestría (mención especial a Claudia, Roger, Karen, Collin, Flavio, Zulita, Sergio y Rosario) por las constantes conversaciones y buenos momentos que pasamos durante las clases y viajes en la maestría. A Dennis, Analí, José, y Víctor por sus comentarios de la tesis, además de la larga amistad que tengo con ellos. A mis amigos Klauss, Fiorella, Romina, Lorena, Dominique, Amelia y Diego por la comprensión que han tenido durante este tiempo.

Y por último al incondicional y fuerte respaldo que me brindan todos los días Ana, Arturo, Ángela, Avelina y Matthias. Gracias Doggie por haberme acompañado hasta donde pudiste.



Resumen

El presente estudio busca conocer la influencia combinada de la deficiencia de oxígeno y bajo pH sobre los parámetros comunitarios y la composición del macrobentos calcificante, además de analizar su estructura espacial, entre los años 2007 al 2014 en la plataforma centro norte peruana (3°-9°S). También se evaluaron los cambios decenales del macrobentos calcificante ante el oxígeno disuelto de fondo entre los años 1976 al 2015. Para el pH de fondo se utilizaron datos simulados, validados y corregidos, del modelo ROMS-PISCES a una resolución espacial de 1/9°. La información fue clasificada en escenarios de alto/bajo oxígeno y alto/bajo pH en cuatro categorías combinadas, evaluándose los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante como variables dependientes. Las mayores abundancias del macrobentos calcificante se registraron hacia el sur de los 6°S, donde existe mayor enriquecimiento orgánico y deficiencia de oxígeno. La riqueza específica presentó los menores valores bajo escenarios de pH y oxígeno bajos. Asimismo, los índices de diversidad fueron mayores cuando el oxígeno fue elevado y el pH bajo. El bivalvo *Solemya* sp. fue la única especie tolerante tanto a condiciones hipóxicas como de bajo pH. Por último, el aumento de abundancias de crustáceos hacia el período 1995 – 2009 correspondió con la oxigenación de fondo registrada en dicho período. Se hace necesaria una revisión de la diversidad y adaptaciones del macrobentos calcificante asociado a zonas de afloramiento.

Palabras clave: costa peruana, pH modelado, oxígeno disuelto, macrobentos calcificante, afloramiento

Abstract

The present study aims to examine the combined influence of oxygen deficiency and low pH conditions on the community parameters and the composition of the calcifying macrobenthos, besides analyzing its spatial structure, between 2007 and 2014 in the north central Peruvian shelf (3 ° -9 ° S). The decadal changes of the calcifying macrobenthos were also evaluated against the bottom dissolved oxygen content between 1976 and 2015. For the bottom pH, simulated data from the ROMS-PISCES model, which was previously validated and corrected, were used at a spatial resolution of 1/9°. The oxygen and pH conditions were classified into four combined categories, evaluating the community parameters of the calcifying macrobenthos as dependent variables. The highest abundances of calcifying macrobenthos were recorded south of 6°S, where there is a greater organic enrichment and oxygen deficiency. Species richness of the calcifying macrobenthos showed the lowest values at both low pH and oxygen conditions. Also, diversity indexes were the highest when oxygen was high and pH low. The bivalve *Solemya* sp. was the only species that tolerated both hypoxic and low pH conditions. Finally, bottom oxygenation towards the period 1995 – 2009 corresponds to the increase of crustacean abundance. It is necessary to review the calcifying macrobenthos diversity and adaptations associated with upwelling areas.

Keywords: Peruvian coast, modeled pH, dissolved oxygen, calcifying macrobenthos, upwelling

Índice General

1. INTRODUCCIÓN	1
2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.....	5
2.1 Planteamiento del Problema	5
2.2 Hipótesis	7
2.3 Marco teórico.....	7
2.3.1. La calcificación en los principales grupos del macrobentos.....	7
2.3.2. Factores de estrés climáticos en el océano.....	10
2.3.3. Efectos de la deficiencia de oxígeno y bajo pH sobre el macrobentos calcificante	16
2.3.4. Variabilidad del sistema de afloramiento de Perú.....	20
2.4 Justificación del estudio	23
2.5 Objetivos.....	24
2.5.1. Objetivo general.....	24
2.5.2. Objetivos específicos	24
3. METODOLOGÍA.....	25
3.1 Diseño de Estudio.....	25
3.2 Población en estudio.....	27
3.3 Muestra en estudio.....	27
3.4 Operacionalización de las Variables	27
3.4.1. Variables dependientes.....	27
3.4.2. Variables independientes	27
3.5 Procedimientos y técnicas	28
3.5.1. Recolección de datos abióticos	30
3.5.2. Recolección de datos biológicos	31
3.6 Plan de análisis	31
4. RESULTADOS	36
4.1 Variabilidad de la capa subsuperficial del pH modelado	36
4.1.1. Variabilidad espacio - temporal del pH superficial modelado.....	36
4.1.2. Variabilidad espacio - temporal del pH subsuperficial modelado ...	37

4.1.3.	Relaciones del pH modelado con otros factores	42
4.2	Abundancia, composición taxonómica y categorías ecológicas del macrobentos calcificante de la plataforma continental centro - norte.....	45
4.3	Caracterización de las comunidades del macrobentos calcificante y su distribución espacial en relación a los factores abióticos del macrobentos calcificante.....	56
4.4	Relaciones del macrobentos calcificante con el oxígeno, pH y otras variables del fondo	62
4.4.1.	Relaciones entre el macrobentos calcificante y los parámetros abióticos a nivel específico	62
4.4.2.	Relaciones entre los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante con el pH y oxígeno de fondo	74
4.5	Variabilidad interanual a decenal de la abundancia del macrobentos calcificante en relación oxígeno de fondo	89
5.	DISCUSIÓN	99
5.1	Patrones espaciales y temporales del pH modelado.....	99
5.2	Biodiversidad de especies de macrobentos calcificante de la plataforma continental	105
5.3	Oxígeno y pH como factores que influyen en la variabilidad espacial y temporal del macrobentos calcificante	114
5.4	Adaptaciones del macrobentos calcificante asociadas a la deficiencia de oxígeno y bajo pH	125
6.	CONCLUSIONES	130
7.	RECOMENDACIONES	133
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	134
9.	ANEXOS.....	162
9.1	Modelado Biogeoquímico y Simulaciones de los parámetros del sistema carbonato	162
9.2	Validación de las simulaciones de pH con datos observados.....	166
9.3	Validación del pH simulado	166
9.3.1.	pH en la superficie	166
9.3.2.	Perfiles de pH.....	168

9.3.3. Corrección del modelo	168
------------------------------------	-----

Índice de Figuras

Figura 1. Localidades de muestreo durante el período 1976-2012	26
Figura 2. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial de la simulación ROM-PISCES en el período 2007-2014, dentro del límite de profundidad de 300m.	38
Figura 3. Mapas climatológicos estacionales de pH de fondo de la simulación ROM-PISCES en el período 2007-2014, con profundidades menores a los 300 m.....	39
Figura 4. Ciclo anual y latitudinal con promedios (arriba) y desviaciones estándar (abajo) del pH en la superficie (a, c) y la columna de agua a los 100m (b, d) entre los 03° – 09°S.	41
Figura 5. Gráfico de barras representando al pH promedio por estratos batimétricos y latitudinales. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico	42
Figura 6. Diagrama T-S de las estaciones de muestreo de bentos durante el período de estudio 2007 – 2014, asociados a valores de pH modelado en las coordenadas correspondientes (ver texto) donde se ha resaltado en un rectángulo a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS).	43
Figura 7. Diagrama donde se observan al lado izquierdo gráficos de dispersión entre todas las variables abióticas, con curvas de regresión de color rojo; en la línea diagonal, las barras turquesas representan las frecuencias de los datos; y en la parte derecha, el valor absoluto del coeficiente de las correlaciones de Pearson de las variables abióticas, debajo del respectivo p-value.	44
Figura 8. Proporción de grupos taxonómicos mayores (a) y de especies del bentos calcificante (B) del total de abundancia de las estaciones	46
Figura 9. Barras representando a la abundancia promedio de macrobentos calcificante por estratos batimétricos y latitudinales. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico	52
Figura 10. Barras representando a la proporción de crustáceos (a), equinodermos (b) y moluscos (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico	53
Figura 11. Barras representando a la proporción de categorías ecológicas de dieta: omnívoros (a), herbívoros (b) y carnívoros (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico.	54
Figura 12. Barras representando a la proporción de categorías ecológicas de movimiento: discretamente móviles (a) y móviles (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico.	55

Figura 13. Análisis de cluster (a) Dendrograma en modo Q para los 197 puntos de muestreo en el período 2007 – 2014. (b) Gráficos del nivel de fusión (c) Test de Mantel para determinar el número óptimo de grupos en el dendrograma.	59
Figura 14. Mapas de distribución de los grupos resultantes del análisis cluster, con esquemas de las especies representativas.....	60
Figura 15. Diagramas de dispersión de los parámetros comunitarios del bentos calcificante cuya correlación con el pH y oxígeno resultaron significativas ($p > 0.01$) y cuyo índice de correlación de Spearman fue mayor o igual a 0.25. Las líneas de color rojo representan líneas de tendencia suavizadas.	66
Figura 16. Tendencias de la abundancia promedio de las especies más frecuentes frente a los valores de pH y oxígeno disuelto. Los valores de abundancia se han transformado a logaritmo. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase.....	68
Figura 17. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al pH. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales de bajo pH usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente.....	70
Figura 18. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al pH. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales de bajo pH usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente.....	71
Figura 19. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al oxígeno. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales para deficiencia de oxígeno usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente	72
Figura 20. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al oxígeno. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales para deficiencia de oxígeno usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente	73
Figura 21. Distribución de las estaciones clasificadas por las combinaciones de pH y oxígeno disuelto de fondo. Categoría 1: pHHOH (alto pH y oxígeno), Categoría 2: pHHOL (alto pH y bajo oxígeno), Categoría 3: pHLOH (bajo pH y alto oxígeno) y Categoría 4: pHLOL (bajo pH y oxígeno).	79
Figura 22. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de organismos calcificantes transformadas a logaritmo (a), crustáceos (b), equinodermos (c) y moluscos (d) con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.	80
Figura 23. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH	

y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.	81
Figura 24. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.	82
Figura 25. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.	83
Figura 26. Cuadros de doble entrada con valores promedio del índice de diversidad Shannon (a), Simpson (b), Fisher – Alpha (c), riqueza (d), con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.	84
Figura 27. Diagramas de caja para abundancias de organismos calcificantes (a), crustáceos (b), equinodermos (c) y moluscos (d) con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto	85
Figura 28. Diagramas de caja para los valores de riqueza (a), índice de diversidad de Shannon (b), Simpson (c) y Fisher – Alpha (d) con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.	86
Figura 29. Diagramas de caja para los valores de abundancia para las categorías ecológicas de dieta (Omnívoros (a) y Carnívoros (b)), y de movimiento (Discretamente Móviles (c) y Móviles (d)) y, con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.	87
Figura 30. Serie de tiempo de oxígeno de fondo (a), y abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) promedio para la profundidad de 100 m dentro de 3°S a 9°S en el período 1976 – 2015. Las barras representan el error estándar.....	95
Figura 31. Serie de tiempo del oxígeno de fondo (a), y la abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) promedio para la zona norte (03°-06°S) y sur (06°S-09°S) en el período 1976 – 2015. Las barras representan el error estándar.....	96
Figura 32. Promedios de concentración de oxígeno de fondo (a), abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) entre los períodos 1976 – 1991 y 1995 – 2009 para la zona norte (03°-06°S) y sur (06°S-09°S). Las barras representan el error estándar.	97
Figura 33. Promedios de concentración de oxígeno de fondo (a), abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) para la profundidad de 100 m entre los períodos 1976 – 1991 y 1995 – 2009 para cada grado latitudinal entre 03° a 09°S. Las barras representan el error estándar.	98
Figura 34. Diagrama de las diferentes estructuras verticales del oxígeno disuelto y el pH (modificado de Silva (2008)).	101

Figura 35. Condiciones promedio del pH de fondo (<300 m) del modelo ROM – PISCES del período 2007 – 2014 (izquierda), y oxígeno disuelto entre 1976 – 2009 (condiciones no Niño) (derecha) modificado de Quipuzcoa et al (en prensa).....	104
Figura 36. Especies del macrobentos calcificante del Crucero 2015/ 05 – 06. (a) Ampelisca araucana, (b) Chaetoderma sp. (Chaetodermatidae), (c) Saccella sp. (Nuculanidae), (d) Cumacea, (e) Scaphopoda, (f) Solariorbis sp. (Tornidae), (g) Volvulella sp.1 (Rhizoridae), (h) Volvulella sp. 2 (Rhizoridae), (i) Turbonilla sp. (Pyramidellidae).....	113
Figura 37. Relación del macrobentos no calcificante con el oxígeno y pH. (a) Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados. (b) Diagramas de caja para abundancias de organismos no calcificantes respecto a las 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.	124
Figura 38. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial simulado del período 2007-2014	170
Figura 39. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial observado y grillado a la resolución de la simulación ROM-PISCES 2007-2014, con datos observados procedentes del mismo periodo de la simulación.	171
Figura 40. Ciclo anual del pH superficial en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, con los promedios mensuales de los datos observados (puntos azules) y los promedios mensuales de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.	172
Figura 41. Promedios longitudinales de pH estacional superficial (a, verano; b, otoño; c, invierno; d, primavera) en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios mensuales de los datos observados (puntos azules) y los promedios mensuales de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.	173
Figura 42. Perfiles de pH total en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios de los datos observados (puntos azules), y los promedios de la simulación correspondiente a las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.	174
Figura 43. Perfiles de pH estacional total (a, verano; b, otoño; c, invierno; d, primavera) en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios de los datos observados (puntos azules) y los promedios de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.....	175

Figura 44. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes transformadas a logaritmo, con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase.....181

Figura 45. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes con transformadas a logaritmo, respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase.....182

Figura 46. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes con transformadas a logaritmo, respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase.....183

Figura 47. Batimetría hasta los 300 m usadas por las simulaciones ROMS – PISCES de los períodos 2007-2014.187



Índice de Tablas

Tabla 1. Fechas de los cruceros, con el número de estaciones de muestreo, y los rangos de profundidad, temperatura, oxígeno y salinidad.	28
Tabla 2. Abundancias absolutas y relativas, con la desviación estándar y la frecuencia en las estaciones de muestreo de las especies de macrobentos calcificante del período 2007 – 2014.....	47
Tabla 3. Valores promedio y de desviación estándar de las abundancias (ind/m ²) de especies de macrobentos calcificante más frecuentes y parámetros abióticos para los 5 grupos resultantes del análisis de cluster	61
Tabla 4. Correlación de Spearman de los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante dentro del período 2007 – 2014 con el pH modelado y los parámetros abióticos observados.	64
Tabla 5. Correlación de Spearman de las especies más frecuentes del macrobentos calcificante dentro del período 2007 – 2014 con el pH modelado y los parámetros abióticos observados.	65
Tabla 6. Promedio y desviaciones estándar de las abundancias y los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante en el período 2007 – 2014	78
Tabla 7. Test de Kruskal Wallis para los datos de abundancia y parámetros comunitarios del macrobentos calcificante. Los grupos homogéneos fueron determinados con un test de Dunn ($p < 0.05$), con una corrección de Benjamini – Hochberg.	88
Tabla 8. Modelo GAM para el oxígeno de fondo	92
Tabla 9. Modelo GAM para la abundancia de crustáceos	93
Tabla 10. Modelo GAM para la abundancia de moluscos	94
Tabla 11. Número de especies y abundancias de organismos del macrobentos calcificante reportados en diferentes ambientes marinos.	107
Tabla 12. Respuesta de las especies más frecuentes del macrobentos calcificante en el período 2007 – 2014 ante niveles bajos de pH y oxígeno, así como sus rangos de distribución para con estas variables.....	125
Tabla 13. Modelo GAM para la corrección del pH simulado.....	169
Tabla 14. Especies del macrobentos calcificante con el tipo de motilidad y alimentación	176
Tabla 15. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para las abundancias del macrobentos calcificante, crustáceos y moluscos	184
Tabla 16. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para los índices de diversidad y riqueza del macrobentos calcificante.	185
Tabla 17. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para las categorías ecológicas de alimentación y movimiento	186

1. INTRODUCCIÓN

A lo largo de la existencia de la Tierra han existido grandes eventos geológicos y climáticos (Barnosky *et al.* 2011, Evans *et al.* 2013), los cuales se reflejaron en la aparición y extinción de especies (Lazarus *et al.* 2014, Schobben *et al.* 2015), además de la migración de las poblaciones ya existentes. A pesar de esto cambios, los ecosistemas marinos han presentado largos periodos de estabilidad ecológica y taxonómica, con breves momentos de perturbación generados por el aumento de temperatura, acidificación y anoxia (Blois *et al.* 2013). Sin embargo, la presión de las actividades humanas desde la revolución industrial ha contribuido en un aumento en la concentración de gases del CO₂ y otros gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, lo que está llevando al planeta a un nuevo cambio en relación al clima. La preocupación generada por el actual cambio climático radica en la velocidad que se está desarrollando en relación a los eventos pasados, dificultando la adaptación para los seres vivos (Alley *et al.* 2003, Wolff *et al.* 2014), tanto sobre los ecosistemas terrestres como sobre los ecosistemas marinos (Cheung *et al.* 2009, Borges 2011).

Uno de los efectos indirectos más importantes de la emisión antrópica de CO₂ a la atmósfera ha sido la acidificación del medio marino, debido a la absorción oceánica de este gas, que resulta en la alteración del equilibrio ácido-base del sistema del carbonato, resultando en la reducción del pH promedio y la estabilidad termodinámica del carbonato de calcio. Según predicciones provenientes de estudios experimentales (Kurihara *et al.* 2008, O'Donnell *et al.* 2009) se espera de que los organismos marinos calcificantes sean los más vulnerables a este descenso de pH (Fabry *et al.* 2008). Si bien es cierto que los organismos son capaces de alterar

su biología para poder lidiar con el descenso del pH, algunas funciones como el crecimiento o reproducción se verían afectadas (Findlay *et al.* 2009). Sumado a esto, el aumento de las zonas hipóxicas en el océano, lo cual está relacionado al calentamiento global debido a la disminución de la solubilidad del oxígeno ante el incremento de temperatura y la estratificación en el medio marino (Keeling *et al.* 2010, Melzner *et al.* 2013), representa también factores de estrés adicional importante (Levin 2003, Levin *et al.* 2009) en conjunto con la acidificación (Gruber 2011, Gunderson *et al.* 2016). En el caso especial del bentos, su naturaleza sésil o de escasa movilidad los hace más susceptibles a los cambios, independientemente del estadio ontogénico de las especies (Kurihara 2008), al no poder escapar a ambientes fisiológicamente más tolerables (Wicks & Roberts 2012).

En las comunidades del macrobentos, organismos del fondo marino que son retenidos por mallas de 0.5 mm (Mare 1942, Gage 2009), se encuentran una gran diversidad de taxa, entre moluscos, crustáceos y equinodermos, los cuales ocupan diferentes nichos ecológicos. En muchos de estos organismos se observan estructuras anatómicas provenientes de materiales inorgánicos como el carbonato de calcio, las cuales les proveen de sostén y protección, entre otras funciones (Gebeshuber 2015). El proceso de formación de estructuras calcáreas está en gran parte influenciado por las condiciones del ambiente, constituido por los ciclos del carbono y del carbonato, así como sus respectivos cambios (Van Cappellen 2003), los cuales influyen también en la fisiología del organismo. Ya que este tipo de biomineralización ha evolucionado de manera diferente en muchos clados de protistas, animales y plantas (Knoll 2003), con distintos costos metabólicos a los organismos, es de esperarse que cada categoría taxonómica e incluso especies

cercanamente emparentadas presenten una respuesta diferente a los cambios externos que afecten la tasa de calcificación (Ries *et al.* 2009), como los efectos del cambio climático previamente mencionados.

La acidificación del medio marino, por la adición de dióxido de carbono disuelto proveniente de la atmósfera, puede causar que los taxa antes mencionados, entre otros (corales, cocolitoforidos, foraminíferos, algas calcificantes) puedan ser sujetos a la disolución de sus estructuras de carbonato de calcio (Doney 2009), o en un efecto mínimo, incrementar los costos energéticos del mantenimiento y crecimiento de dichas estructuras (Carey *et al.* 2016). Por otro lado, la deficiencia de oxígeno afecta a todos los organismos calcificantes, no solo limitando su presupuesto energético y el crecimiento como la acidificación, sino eventualmente generando mortalidad (Steckbauer *et al.* 2011). Por último, hay indicios que la presencia de ambos factores de estrés sobre la macrofauna marina calcificante tienen efectos aditivos y sinérgicos (Gobler *et al.* 2014). Sin embargo muchos de los estudios experimentales acerca del efecto de la deficiencia de oxígeno y la acidificación sobre los organismos en el medio marino no replican la naturaleza de los ecosistemas, en especial en aquellos con una alta variabilidad, donde las fluctuaciones de los factores físicos, químicos y biológicos pueden llevar a niveles extremos a los factores de estrés en distintas escalas espacio temporales (Wernberg *et al.* 2012, Gunderson *et al.* 2016). Un ejemplo de esto son los ecosistemas de afloramiento, donde los organismos pueden estar sujetos en condiciones naturales a bajos niveles de pH y oxígeno a la vez.

Bajo este contexto, el presente estudio busca determinar la sensibilidad del macrobentos calcificante asociado al sistema de afloramiento costero del Perú

frente a los dos factores de estrés ya mencionados, a partir de la caracterización de los patrones de variación espacio – temporal de sus parámetros comunitarios y de sus especies más representativas.



2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

2.1 Planteamiento del Problema

Entre los principales efectos del cambio climático en el medio marino se encuentran la acidificación y la expansión de las zonas hipóxicas. Estos cambios se irán haciendo más progresivos en los futuros 100 años según estimaciones (Doney *et al.* 2012). Se conoce que el oxígeno es un factor ecológico dominante sobre la biomasa y la composición de especies en el bentos (Levin 2003). Por otra parte, existen estudios previos que muestran la sensibilidad de la fauna bentónica, especialmente de los organismos calcificantes, ante la disminución de los valores de pH, que además de afectar la formación de estructuras calcáreas, tiene un efecto negativo sobre otras funciones del organismo (Kroeker *et al.* 2013).

Muchos de los organismos calcificantes son especies claves en los ecosistemas bentónicos, por ejemplo, algunos moluscos juegan un rol de ingenieros ecosistémicos al proveer sustrato colonizable y de refugio para otros organismos, además de alterar el flujo, transporte y composición de los sedimentos (Gutiérrez *et al.* 2003, Sousa *et al.* 2009). Además en algunos casos las especies calcificantes conforman recursos importantes para países ribereños como Perú.

Gran parte de la costa se caracteriza por presentar áreas de afloramiento costero (Kämpf & Chapman 2016b). En estas áreas los niveles de dióxido de carbono y pH son extremos, ya que el agua aflorada que ha estado aislada de la atmósfera por un largo tiempo presenta altos niveles de CO₂. Al ser captado por el fitoplancton en la superficie, eventualmente el carbono es secuestrado y llevado a profundidad donde se dan altas tasas de respiración bacteriana, y combinada con la poca ventilación de

las masas de agua profundas, se origina una reducción del oxígeno en la columna de agua y los sedimentos (Capone & Hutchins 2013).

En este medio, los organismos del macrobentos calcificantes están expuestos a más de un solo factor de estrés, pudiendo afectar el desempeño de diferentes sistemas fisiológicos. Es importante saber si estos factores de estrés tienen influencias independientes (aditivos), o interactúan para reducir o aumentar el desempeño en una forma no linear (Todgham & Stillman 2013), sobretodo porque estos estresantes fluctúan a través del tiempo y sus relaciones temporales pueden estar fuera de fase (Gunderson *et al.* 2016).

Para el margen continental superior del Perú se conoce la influencia del oxígeno sobre los parámetros comunitarios e índices de diversidad del macrobentos (Frankenberg & Menzies 1968, Rowe 1971, Rosenberg *et al.* 1983, Gutiérrez *et al.* 2006, Gutiérrez *et al.* 2008). Cabe recalcar que gran parte de la abundancia y biomasa bentónica frente a la costa peruana se encuentra en la región de la plataforma continental al norte de los 10°S (Romanova 1972).

Además de la deficiencia natural de oxígeno por la alta demanda respiratoria, se ha observado que las concentraciones de CO₂ resultantes de este proceso están asociadas a bajos valores de pH (León *et al.* 2011), afectando a las comunidades macrobentónicas, especialmente calcificantes. Ante esta falta de conocimiento, la pregunta de investigación que motiva este proyecto es conocer la posible sensibilidad del macrobentos calcificante de la costa peruana a ambientes de bajo pH y deficientes en oxígeno, expresado en menores valores de riqueza, abundancia y diversidad ante ambos factores de estrés.

2.2 Hipótesis

El macrobentos calcificante en la plataforma centro norte peruana es más sensible a la combinación de la deficiencia de oxígeno y a las condiciones de bajo pH, por lo cual su abundancia y diversidad presentan menores valores bajo escenarios promedio de bajo pH y deficiencia de oxígeno respecto a otros escenarios combinados de pH o de oxígeno disuelto.

2.3 Marco teórico

2.3.1. La calcificación en los principales grupos del macrobentos

Muchos organismos construyen estructuras inorgánicas de varias formas y tamaños. La síntesis, así como el tamaño, morfología, composición y locación de estos materiales biogénicos esta genéticamente programada y controlada (Wilt *et al.* 2003). Los procesos de ensamblaje para la construcción de las estructuras biomineralizadas son aún desconocidos (Wilt 2005). Dentro de los cationes constituyentes en este proceso, los minerales del calcio constituyen cerca del 50% de todos los materiales biogénicos conocidos, teniendo este ión un papel privilegiado en la biomineralización y en la biología en general (Zolotoyabko & Pokroy 2007). El amplio uso del calcio por los organismos probablemente es un reflejo de que se pudo desarrollar formas de manipular este ion durante las etapas muy tempranas de la evolución, cuando las estructuras calcáreas aparecieron en el Neoproterozoico tardío (Bengston 2004), transformando una precipitación mediada por microorganismos a una controlada enteramente por el sistema biológico del organismo calcificante. Mediante características de los fósiles de dicho período, se ha planteado que la aparición de estas estructuras de calcio concuerda con una

mayor eficiencia de la alimentación, competencia y defensa ante la depredación (Cohen 2005, Wood 2011).

El término *calcificación*, ampliamente usado, refleja el hecho de que el calcio es predominante y abundante. Sin embargo este término estrictamente se refiere a la formación de calcio conteniendo fosfato, carbonato, oxalato y otros tipos de minerales (Weiner & Dove 2003). Los minerales de carbonato son los minerales biogénicos más abundantes, ambos en términos de cantidades producidas y por su amplia distribución en varios taxa (Lowenstam & Weiner 1989). Para que un organismo pueda formar biominerales, se requiere una región corporal localizada que alcance y mantenga una sobresaturación suficiente, además de contar con algún fluido adyacente que mantenga la electroneutralidad de los iones usados, y poder mantener un transporte pasivo o activo (Weiner & Dove 2003). Los organismos han desarrollado una gran variedad de estructuras anatómicas que les permitan esta electroneutralidad. Además, existen tipos de procesos de biomineralización basados en el grado de control biológico, que luego varían en cómo y donde los constituyentes son concentrados como iones o fases sólidas, los tipos de translocaciones que ocurren, y los lugares donde se depositan y transforman los productos finales (Weiner & Dove 2003, Falini & Fermani 2013). Esta complejidad radica en como los organismos controlan su ambiente local para construir una gran diversidad de minerales a través de diferentes estrategias.

Los moluscos han desarrollado estructuras calcificadas externas para soportar sus tejidos, protegerse de los depredadores y separar el sedimento de la cavidad del manto en el caso de las especies que se entierran. La calcificación de la concha ocurre en un pequeño compartimento, la cavidad extrapaleal, localizada entre el

manto externo calcificante y la concha en sí misma. Las conchas de los moluscos son inicialmente producidas durante el desarrollo de la etapa larvaria, al final de la fase de gastrulación, siguiendo con un incremento en grosor de las células epiteliales que definirán el espacio total de la concha. Cuando las células del espacio de la concha se invaginan para formar la glándula de la concha, las células superficiales remanentes empiezan a producir el periostraco. La mineralización primaria toma lugar entre el periostraco y el espacio total de la concha. (Marin *et al.* 2007). La calcificación ocurre en un compartimento donde los iones pueden difundirse o ser bombeados para incrementar sus concentraciones. El organismo produce compuestos orgánicos para ayudar a la síntesis de cristales, seleccionando el carbonato de calcio polimorfo (calcita o aragonita) y definiendo la morfología de la concha.

En los crustáceos la calcificación es compleja ya que poseen un metabolismo activo del calcio, además de formar cíclicamente un caparazón externo de calcio, y para algunas especies de decápodos, estructuras de almacén de calcio llamadas gastrolitos. Estos órganos están formados por epitelio no estratificado, a través del cual el calcio es depositado (Luquet & Marin 2004). En los crustáceos, una hipodermis de al menos tres capas se encuentra por debajo del caparazón. La capa externa es la responsable de la elaboración del exoesqueleto. Esta cutícula se compone de cuatro láminas, de externa a interna: epicutícula, exocutícula, endocutícula y la lámina membranosa (Roer & Dillaman 1984). Excepto por la capa más interna todas las demás capas son mineralizadas por precipitación de carbonato de calcio en su mayoría y fosfato de calcio amorfo en menor proporción, en una matriz de quitina (Giraud-Guille 1984).

Los equinodermos son organismos que presentan una fuerte calcificación y pueden tener dos episodios diferentes y contrastantes de esqueletogénesis: una en la fase larval, con oscículos de soporte, y otra en los adultos, correspondiendo a la testa, dientes y espinas (Dupont *et al.* 2010). Las estructuras en ambas fases están formadas por un precursor cristal amorfo de la calcita, que es la calcita de magnesio, también presente en los grupos mencionados previamente. Esta mineralización se lleva a cabo en un compartimento cuyos límites comprenden un sincitio de células mesenquimales primarias (larva), o esclerocitos (adulto). Es importante considerar que los equinodermos son el único grupo de invertebrados donde su soporte calcificado es endoesquelético, ya que estas estructuras están encerradas al menos en un integumento epitelial.

Los patrones de calcificación previamente mencionados son generales para cada taxón pero el grado de mineralización que presenta cada uno varía entre las especies, como algunas familias de bivalvos donde la concha es muy delgada (Coan & Valentich-Scott 2012) o los anfípodos los cuales poseen una cutícula poco calcificada (Byrne 2011), y que componen gran parte de la abundancia del macrobentos calcificante (Boeckner *et al.* 2009), inclusive en zonas de gran variabilidad en pH y oxígeno como los sistemas de afloramiento (Steffani *et al.* 2015). Además de la reducida calcificación, existen moluscos como los caudofoveata y nudibranchios, que no presentan concha sino una red interna de pequeñas espículas de aragonita a modo de esqueleto (Ehrlich 2010)

2.3.2. Factores de estrés climáticos en el océano

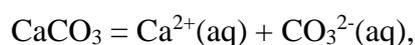
Se define como factor de estrés climático (*climatic stressor*) a un estímulo nocivo que genera una serie de mecanismos fisiológicos y de comportamiento por parte de

un organismo para lidiar con él (Romero 2004). El Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) define a los factores de estrés como eventos o tendencias, que pueden no estar relacionados al clima, y tienen un efecto sobre un sistema haciéndolo más vulnerable a riesgos climáticos (IPCC 2014). Los factores de estrés además de encontrarse en el medio natural, también son exacerbados por el cambio climático y el impacto antrópico (Harley *et al.* 2006). Cuando existe más de un factor de estrés, la sincronización es importante por el tipo y la magnitud de sus efectos, ya que los organismos pueden responder a estos usando los mismos mecanismos de protección, elevando la tolerancia a un segundo estresante (tolerancia cruzada) o haciéndolo más susceptible (susceptibilidad cruzada) (Todgham & Stillman 2013, Gunderson *et al.* 2016).

Bajo pH

El pH del agua de mar presenta en promedio un valor de 8.1, y es una función de la disociación del carbono inorgánico disuelto (DIC, por sus siglas en inglés), cuyas proporciones relativas en masa son de cerca de 0.5% de CO₂ en estado acuoso, 89% de bicarbonato, y 11% de iones carbonato; en el océano estos componentes suman una cantidad de aproximadamente 2200 μmol kg⁻¹ (Waldbusser & Salisbury 2014).

Las tres principales formas de carbonato biogénico que se encuentran en el agua de mar son: aragonita, calcita, y la calcita de magnesio. La aragonita es 1.5 veces más soluble que la calcita con iones de magnesio que sustituyen a iones de calcio. El equilibrio de la disolución es:



con una constante de equilibrio definida como el producto de solubilidad para la calcita o aragonita:

$$K_{sp}^* = [Ca^{2+}]_{sat}[CO_3^{2-}]_{sat}$$

El estado de saturación del carbonato de calcio es definido como la proporción entre el producto iónico observado y el producto iónico esperado cuando la solución está en equilibrio con un mineral particular de carbonato de calcio:

$$\Omega = [Ca^{2+}][CO_3^{2-}] / K_{sp}^*$$

El agua de mar está en equilibrio con respecto a un mineral cuando el estado de saturación es igual a 1, supersaturado cuando este es mayor a 1 y poco saturado cuando este es menor a uno, lo cual promueve la disolución del mineral (Gattuso & Hansson 2011).

La acidificación se refiere a la reducción en pH sobre un periodo extendido, causado por un ingreso de CO₂ desde la atmósfera, pero puede ser causado por adiciones o sustracciones químicas del océano. Una vez disuelto en el agua de mar, el CO₂ es un ácido débil el cual genera cambios en la química del océano, sobretodo en la química del carbonato. Esto incrementa el carbono inorgánico disuelto y la concentración de los iones bicarbonato, mientras que disminuye el pH, la concentración de iones carbonato y el estado de saturación de las tres formas de carbonato presentes en el mar, además de hacer somero el horizonte de saturación del carbonato de calcio y la lisoclina. La concentración de los protones, la cual es proporcional a la razón de bicarbonato y carbonato, se incrementa y el pH disminuye.

Para formar las estructuras de calcio de los organismos marinos, estos combinan los iones de calcio con iones carbonato. Si bien es cierto que el contenido de calcio es muy vasto en el mar, los iones carbonato pueden ser limitantes. Afortunadamente las aguas superficiales están sobresaturadas de calcita formada por los coccolitofóridos, foraminíferos y ostras, además de estar en un grado menor de saturación con respecto a la aragonita formada por las almejas, mejillones y corales. Por lo tanto existe un rango en el cual aún los organismos pueden formar estas estructuras calcáreas.

Los desechos antrópicos como los fertilizantes, aguas no tratadas y la propia deposición atmosférica del CO₂ proveniente de las maquinarias son la causa de la eutrofización en zonas costeras (Rabalais *et al.* 2014). El exceso de nutrientes provoca que se generen floraciones algales, y la consiguiente remineralización de la materia orgánica. En este proceso de respiración, se consume oxígeno y se genera CO₂, lo que disminuye el pH en las aguas subsuperficiales. Estas fluctuaciones de pH en las zonas costeras se dan bajo condiciones naturales en escalas diarias, estacionales e interanuales (Hofmann *et al.* 2011, Frieder *et al.* 2012), pero debido a la eutrofización, la disminución se hace mucho más severa (Cai *et al.* 2011). Por simulaciones de modelos biogeoquímicos se ha predicho que la disminución de valores de pH bajo esta modalidad de aumento de dióxido de carbono, estaría entre 0.25 a 1.1 unidades (Sunda & Cai 2012).

El ingreso de agua dulce al mar es un factor que afecta la química de los carbonatos, dependiendo de cuál sea el contenido de carbono de esta. La composición del aporte puede variar, pudiendo el estado de saturación disminuir por la contaminación humana o aumentar ligeramente por las condiciones estables del entorno

(Aufdenkampe *et al.* 2011). Por otro lado, el derretimiento de los glaciares, los cuales presentan incluso menores concentraciones de carbono inorgánico disuelto y alcalinidad que los ríos, diluyen las concentraciones en el mar, provocando una subsaturación de los carbonatos. Unido a esto, la desaparición de los hielos promovería un mayor intercambio de CO₂ desde la atmósfera al océano (Yamamoto-Kawai *et al.* 2009).

Una causa de la disminución natural de pH en el agua de mar es el afloramiento. Este fenómeno oceanográfico desplaza volúmenes de agua hacia la superficie a través de la columna de agua (Kämpf & Chapman 2016a). Estas masas de agua de profundidad además de presentar gran cantidad de nutrientes, tienen una alta concentración de CO₂, son insaturadas en aragonita y poseen bajos niveles de pH (Feely *et al.* 2008). Bakun (1990) sugirió que ante el aumento de los gases de efecto invernadero y el aumento de la temperatura, crearían un mayor gradiente entre la tierra y el océano, lo que elevaría la velocidad de los vientos y la intensidad del afloramiento costero. Esta teoría ha sido puesta a prueba en varios estudios, determinándose en algunos ecosistemas de afloramiento de borde oriental una intensificación de los vientos cerca a las latitudes altas (Narayan *et al.* 2010, Goubanova *et al.* 2011, Sydeman *et al.* 2014, Wang *et al.* 2015). Una de las consecuencias de la intensificación del afloramiento costero sería un aumento de la productividad primaria, que unida a cambios en las redes tróficas, provocaría un exceso de materia orgánica en el fondo (Bakun *et al.* 2010).

Deficiencia de Oxígeno

El oxígeno juega un rol vital en estructurar los ecosistemas marinos y controlar la distribución espacial y temporal de esencialmente todos los organismos marinos

(Levin *et al.* 2009). Debajo de la zona eufótica, la respiración microbiana consume oxígeno, causando el declive de éste. Sin embargo en zonas donde la producción primaria es elevada y la circulación profunda de las aguas ricas en oxígeno derivadas de las regiones polares es lenta, la respiración microbiana consume cantidades sustanciales de oxígeno, que son lentamente repuestas generando condiciones hipóxicas en la columna de agua. Las zonas deficientes en oxígeno en el océano son conocidas como zonas mínimas de oxígeno (ZMO) (Levin 2003).

Las ZMO en el Pacífico están caracterizadas por un nivel de saturación de oxígeno que es menor en 10% al de la superficie marina (Gilly *et al.* 2013). Esto corresponde a una concentración de menos de 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$, un valor cercano al que los procesos microbianos anaeróbicos se han vuelto dominantes. Niveles de oxígeno tan bajos son severamente hipóxicos para la mayoría de organismos. Los metazoos que habitan estas zonas muestran gran variedad de adaptaciones a la deficiencia de oxígeno, como un tamaño de cuerpo reducido, tasas de crecimiento rápidas, estructuras para el aprovechamiento eficiente de oxígeno y un modo de alimentación depositívoro (Levin *et al.* 2009). Se ha sugerido que las ZMO conforman una barrera para el flujo génico, lo que en una escala temporal mayor pueda favorecer los procesos de especialización y especiación (Rogers 2000). Las ZMO se han visto expandidas en su distribución horizontal y vertical, debido entre otros factores, a que el cambio climático causa que los océanos absorban más calor, resultando en una menor solubilidad del oxígeno disuelto. Las fluctuaciones de estas áreas en períodos pasados pueden haber llevado a especiaciones, las que tuvieron un impacto en las comunidades presentes (Gooday *et al.* 2010)

Los ambientes asociados con esta disminución del oxígeno disuelto dependen tanto de la exposición a un contenido bajo de oxígeno, así como el nivel de esta concentración. A concentraciones de oxígeno menores a 0.05 mg L^{-1} , el sulfuro de hidrógeno es liberado desde los sedimentos hacia el agua circundante (Rabalais *et al.* 2007). Esto se origina por la cantidad de materia orgánica acumulada en el fondo, lo que hace que el potencial de descomposición microbiana, su biomasa, y el consumo de oxígeno comunitario aumenten, siendo reemplazada la respiración de oxígeno por la de sulfatos. Al penetrar en un menor grado el oxígeno dentro de los sedimentos, se genera un efecto negativo sobre la fauna bentónica tanto por la falta de oxígeno como la toxicidad de los sulfuros (Rabalais *et al.* 2014).

El aumento de la temperatura superficial del mar provocada por el cambio climático disminuye la solubilidad del oxígeno en el agua en una relación no lineal (Truesdale *et al.* 1955), siendo el efecto mucho mayor en zonas de menor temperatura, como las latitudes altas (Altieri & Gedan 2015). Asimismo, la elevación de la temperatura en la superficie promueve la estratificación termohalina, la cual disminuye la mezcla vertical, y por consiguiente la oxigenación de las masas de agua de profundidad (Levin & Breitburg 2015), expandiendo también las zonas deficientes en oxígeno ya existentes (Stramma *et al.* 2010b).

2.3.3. Efectos de la deficiencia de oxígeno y bajo pH sobre el macrobentos calcificante

Conforme el nivel de oxígeno va decayendo de niveles óptimos hacia valores cercanos a 0, se dan respuestas fisiológicas de resistencia ante la deficiencia de oxígeno, que incluyen inactividad, disminución en la tasa de ventilación, reducción de las tasas de crecimiento y muda, aumento de la tasa de respiración, irrigación

aumentada, incremento de producción de proteínas que se unan al oxígeno, y migración al metabolismo anaeróbico (Rabalais *et al.* 2002). Estas respuestas varían dependiendo tanto de la motilidad para escapar del factor de estrés, como al taxón al que pertenezca (Vaquer-Sunyer & Duarte 2008), siendo los crustáceos y equinodermos los más sensibles, pero afectando inclusive a las especies más resistentes si la deficiencia de oxígeno es intensa y persiste en el tiempo (Diaz & Rosenberg 1995).

Como se ha mencionado anteriormente, en condiciones anóxicas las concentraciones de ácido sulfhídrico se incrementan alcanzando concentraciones tóxicas para la infauna. La toxicidad del H₂S se debe a que este es sustrato e inhibidor no competitivo de la citocromo oxidasa c con respecto al oxígeno (Cooper & Brown 2008). Existen algunos organismos calcificantes que son capaces de resistir este factor de estrés (Theede 1973), oxidando los sulfuros a tiosulfatos, y en algunos casos aprovechando esto como una fuente de energía (Hagerman 1998, Vaquer-Sunyer & Duarte 2010) e incluso acoplándolo al hierro en su cuerpo (Chen *et al.* 2015).

En cuanto al descenso de pH, las respuestas son específicas por cada taxón. Gazeau *et al.* (2013), revisaron estudios experimentales de varias especies de moluscos, centrados en el crecimiento de la concha y las tasas de calcificación en escenarios de disminución del pH ambiental en 0.4 unidades. La mayoría de las especies son capaces de regular la calcificación en escenarios de bajo pH, siendo los mitílidos los que tienen una mayor resiliencia (Rodolfo-Metalpa *et al.* 2011). Los efectos negativos en los adultos y juveniles se centran en la tasa de excreción, comportamiento y la respuesta inmune, debido al desarreglo en el presupuesto

energético y el equilibrio ácido base. Esto se debe a que el aumento de H^+ extracelular producto de un medio acidificado con una exposición más larga, exige el uso no solo de mecanismos tamponadores pasivos sino también el de activos que incluyen proteínas transportadoras de Na^+/H^+ y las ATPasas de H^+ (Pörtner *et al.* 2004). En los moluscos marinos sésiles o de escasa movilidad, el intercambio de iones activo está menos desarrollado, a la vez que no poseen un verdadero órgano regulador de iones, lo que disminuye su capacidad de compensar el pH extracelular (Melzner *et al.* 2009)

En los crustáceos, este ajuste de pH se da gracias a las proteínas de la hemolinfa y los iones bicarbonato. El cambio de iones está dominado por el último mecanismo, a través del epitelio branquial, viniendo la mayoría de buffer bicarbonato del medio marino y de estructuras internas (Whiteley 2011). Los pocos estudios realizados en especies de este taxón muestran que a bajos niveles de pH el crecimiento de los individuos disminuye, y si el tiempo de exposición se prolonga ningún animal en los experimentos sobrevive (Long *et al.* 2016, Page *et al.* 2016). Además el efecto de la acidificación es menor tanto en crustáceos con un ligero grado de calcificación (copépodos, anfípodos) (Byrne 2011), así como larvas de decápodos planctónicos (Anger 2001).

Con respecto a los equinodermos el desarrollo de las etapas larvarias ha sido la que más efectos negativos presenta frente a la acidificación (Dupont *et al.* 2010). Kurihara & Shirayama (2004) realizaron un estudio donde los resultados revelaron que un incremento en las concentraciones de CO_2 afecta las etapas tempranas del desarrollo de larvas de erizos de mar. La morfología triangular de las larvas pluteus sostenida por los oscículos calcáreos es vital para el nado, alimentación, soporte y

defensa, siendo una alteración en ésta una causa para mayor mortandad. Si bien es cierto que en la mayoría de especies del macrobentos calcificante se espera una disminución en la calcificación, existen casos en el estadio adulto como el de *Amphiura filiformis*, el cual no solo sobrevivió en un experimento con el ambiente acidificado, sino que fue capaz de regenerar los brazos perdidos durante el estudio, pero presentando una pérdida de músculos debido a la desdiferenciación de los miocitos (Wood *et al.* 2008).

Las diferentes respuestas intra e interespecíficas por parte de los organismos del macrobentos calcificantes a la disminución de pH en la literatura revisada varían en los distintos estudios experimentales realizados (Ries 2011), lo cual hace un poco difícil la interpretación y discusión de resultados. Esto es debido a que los estudios toman en cuenta muchas veces la calcificación neta que es la calcificación total menos la disolución, no tomando en cuenta el aporte independiente de cada una de ellas. Por ejemplo, se ha reportado una calcificación total mayor en moluscos y corales mientras el pH disminuía (Rodolfo-Metalpa *et al.* 2011). Por la gran diversidad de matrices, proteínas y genes implicados en la biomineralización, esta ha podido evolucionar independientemente en cada grupo (Sarashina & Endo 2006) y el efecto negativo sobre la calcificación por la acidificación se hace general por la existencia de componentes homólogos en el proceso, los cuales tuvieron otra función previa a la calcificación. Aun así el efecto aunque negativo termina siendo distinto para todos los taxa. En especies de coral de diferentes familias, Marubini *et al.* (2003) reportaron para un estudio experimental que si bien la respuesta ante un descenso en la concentración del ión carbonato fue negativa en todos los individuos,

el daño microestructural a las fibras de la matriz orgánica fue distinto tanto en tamaño como en forma.

Cuando tanto el oxígeno como el pH bajo actúan juntos, se ha sugerido que el efecto de ambos pueda reducir la ventana óptima del rendimiento aeróbico de los organismos (Pörtner *et al.* 2005), reduciendo la concentración de oxígeno en la sangre y disminuyendo la capacidad funcional de mecanismos fisiológicos sensibles al pH como los pigmentos como la hemoglobina o hemocianina (Gobler & Baumann 2016). Sin embargo, la cantidad de estudios aun es escasa, siendo un ejemplo de estos el de Gobler *et al.* (2014) que trabajaron con larvas de bivalvos, observándose efectos aditivos y sinérgicos de los dos factores de estrés, afectando la sobrevivencia (acidificación), el crecimiento y la metamorfosis (deficiencia de oxígeno) (Gobler *et al.* 2014). Además como antes se ha mencionado, es importante conocer las fluctuaciones de pH y oxígeno del medio natural, en especial donde son extremos como los sistemas de afloramiento, donde los organismos pueden o no resistir respuestas ante los factores de estrés (Steckbauer *et al.* 2015).

2.3.4. Variabilidad del sistema de afloramiento de Perú

El Sistema de la Corriente de Humboldt presenta la mayor producción pesquera por unidad de área de todos los sistemas de afloramiento de borde oriental (EBUS) (Chavez *et al.* 2008). Este sistema presenta tres provincias definidas: una parte al sur con una alta productividad estacional (30-40°S) otra central (18-26°S) con una productividad moderada a baja, y por último la parte norte, que cubre la mayor parte de la costa peruana (4-16°S), (Chavez & Messié 2009). Esta presenta un afloramiento perenne durante todo el año, con máximos de vientos durante el

invierno austral (Karstensen & Ulloa 2009) lo que le provee de cierta variabilidad estacional. Además, la localización próxima al ecuador de la costa peruana condiciona una mayor exposición a los efectos de las ondas Kelvin durante El Niño, las cuales profundizan la termoclina, nutriclina, y oxiclina (Pennington *et al.* 2006). Por otra parte, la Oscilación Decenal del Pacífico (PDO), genera fluctuaciones en el afloramiento y en la distribución de masas de agua en todo el Océano Pacífico, con períodos aproximados de 25 años entre fases frías y cálidas (McPhaden & Zhang 2002, Chavez *et al.* 2003).

Debido al afloramiento perenne, la productividad elevada, la gran demanda de oxígeno por la remineralización (Helly & Levin 2004), y la circulación profunda y lenta de las aguas del Pacífico (Karstensen *et al.* 2008), pobres en oxígeno, llevan a que el núcleo de la ZMO frente a la costa del Perú tenga el mayor grosor dentro del sistema de Humboldt (340 ± 160 m), además del menor valor promedio de oxígeno de las ZMO globales (13 ± 2 μM) (Paulmier & Ruiz-Pino 2009). Esta característica conlleva a que la composición de la fauna este influenciada por la concentración de oxígeno disuelto, y se componga de especies tolerantes y oportunistas (Rosenberg *et al.* 1983). El grosor y profundidad de la ZMO es variable a lo largo de la costa peruana, siendo más somera y ancha hacia el sur de los 5°S (Ledesma *et al.* 2011), donde interseca a gran parte del margen y la plataforma continental (Gutiérrez *et al.* 2006) y más profunda y delgada hacia el norte (3°S), donde también es influenciada por la ventilación de la Corriente Subsuperficial Ecuatorial (Helly & Levin 2004).

Unida a la generación de materia orgánica de la producción primaria también se encuentra la variabilidad de los parámetros de carbono (Suess 1980). A diferencia

de las masas de agua oceánicas, donde el pH permanece relativamente constante, los sistemas costeros (Wang *et al.* 2013), y en especial los sistemas de afloramiento poseen una actividad biológica, combinada con otros factores los cuales llevan a fluctuaciones del pH en escalas diarias, estacionales (Frieder *et al.* 2012), e interanuales como El Niño y La Niña (Takahashi *et al.* 2014). El afloramiento constante genera que las aguas frente a Perú se caractericen por un bajo pH (Simpson & Zirino 1980, León *et al.* 2011) y constituyan una fuente de dióxido de carbono hacia la atmósfera (Friederich *et al.* 2008). El problema global de la acidificación marina requiere caracterizar mejor las fluctuaciones naturales del pH en esta región, pues se cuentan con pocas bases de datos de la variabilidad del pH a corto y largo plazo (Dore *et al.* 2009).

Para el sistema de California ya se están llevando a cabo predicciones y seguimientos al efecto del bajo pH sobre la biodiversidad existente (Hofmann *et al.* 2014, Reum *et al.* 2016). En la costa peruana, aún existen pocos estudios que hayan medido el grado de vulnerabilidad de los organismos ante estos cambios conjuntos de pH y oxígeno disuelto (Manríquez *et al.* 2014, Aguirre-Velarde *et al.* 2016), principalmente en la zona norte, que posee un afloramiento continuo. La gran mayoría de estudios anteriores han sido enfocados sobre la importancia del oxígeno sobre la distribución de los organismos (Gutiérrez *et al.* 2008), además del efecto generado por fenómenos de variabilidad interanual como el Niño (Arntz *et al.* 1985, Tarazona *et al.* 1988, Arntz & Tarazona 1990, Arntz *et al.* 1991), siendo aún escasos con respecto al pH (León *et al.* 2011).

2.4 Justificación del estudio

El presente estudio permitirá determinar especies y grupos taxonómicos del bentos calcificante indicadores de cambios en pH y oxígeno. Con esto será posible aplicar un monitoreo a dichas especies para visualizar cambios temporales y espaciales de largo plazo en relación a los cambios de estos factores de estrés asociados al cambio climático. Asimismo, este estudio contribuye con el uso de las simulaciones biogeoquímicas para aumentar el conocimiento del sistema carbonato en la costa peruana, y contrastar estas mismas estimaciones con los datos de observaciones biológicas. Por último se aumentará el conocimiento taxonómico, ecológico y fisiológico acerca de las especies del macrobentos calcificante dentro del área de estudio.



2.5 Objetivos

2.5.1. Objetivo general

Conocer si los cambios de pH y oxígeno de fondo están relacionados con las variaciones espaciales y temporales de la composición, abundancia y distribución de los organismos calcificantes en la plataforma continental centro norte peruana.

2.5.2. Objetivos específicos

- Estimar la distribución espacial del pH en la capa superficial y subsuperficial en el período 2007 - 2014
- Describir la variación espacial de la composición taxonómica, diversidad, abundancia y composición trófica del macrobentos calcificante y no calcificante a través del período 2007-2014.
- Relacionar la abundancia y diversidad del macrobentos con el pH estimado y el oxígeno de fondo, además de otros factores abióticos, para el período 2007-2014.
- Describir los cambios los cambios decenales en la abundancia y distribución de los principales grupos del macrobentos calcificante en el período 1976-2008, así como su relación con la concentración de oxígeno subsuperficial.

3. METODOLOGÍA

3.1 Diseño de Estudio

El tipo de estudio a realizar será el descriptivo analítico ya que busca comparar y analizar los patrones espaciales y temporales del macrobentos calcificante a partir del comportamiento de los parámetros comunitarios frente al oxígeno disuelto y al pH. Para la información del pH, se analizaron y validaron las salidas de un modelo numérico biogeoquímico (ROMS-PISCES).

El área de estudio corresponde a la plataforma continental, prolongación del continente que se extiende desde la costa hasta donde ocurre un cambio brusco de pendiente, en la región centro norte peruana, aproximadamente entre un rango de latitud 3° y 9°S (Fig. 1). De acuerdo a Schweigger (1964), la costa está dividida en tres áreas, de las cuales las dos primeras, norte y centro, están ubicadas hasta Punta Aguja, y entre Punta Aguja y la isla San Gallán respectivamente. En la zona norte, la plataforma es angosta con 3 a 6 millas náuticas (mn) de distancia a la costa, con un borde paralelo a esta. En el norte se extiende hasta 35 mn en Puerto Pizarro y Máncora. En el sur va disminuyendo su extensión hasta desaparecer entre Cabo Blanco y Punta Pariñas. Hacia Punta Aguja la plataforma se vuelve a extender en las Bahías de Paita (15 mn) y Sechura (20 mn) En la zona el ancho aumenta en Pimentel (55 mn) y Chimbote (70 mn), disminuyendo nuevamente hacia el sur en Huarmey (30 mn). En esta área ensanchada, el relieve de la plataforma es uniforme y los sedimentos presentan una alta cantidad de foraminíferos (Velazco *et al.* 2015). A lo largo de la extensión de la plataforma, la superficie de los fondos es irregular (Velazco & Sarmiento 2001), y al norte de los 10° se caracteriza como una provincia sedimentológica, con sedimentos arenosos de bajo contenido de materia

y carbono orgánico, fluctuando entre 32.12% y 0.49%, y con alto contenido de carbonatos en la plataforma exterior (Delgado & Gomero 1988). Los sedimentos de grano fino en esta área son escasos exceptuando algunos sectores. Además de tener focos afloramiento costero, ésta área es caracterizada por tener la mayor influencia de masas de agua cálidas durante los eventos El Niño (Morón 2000).

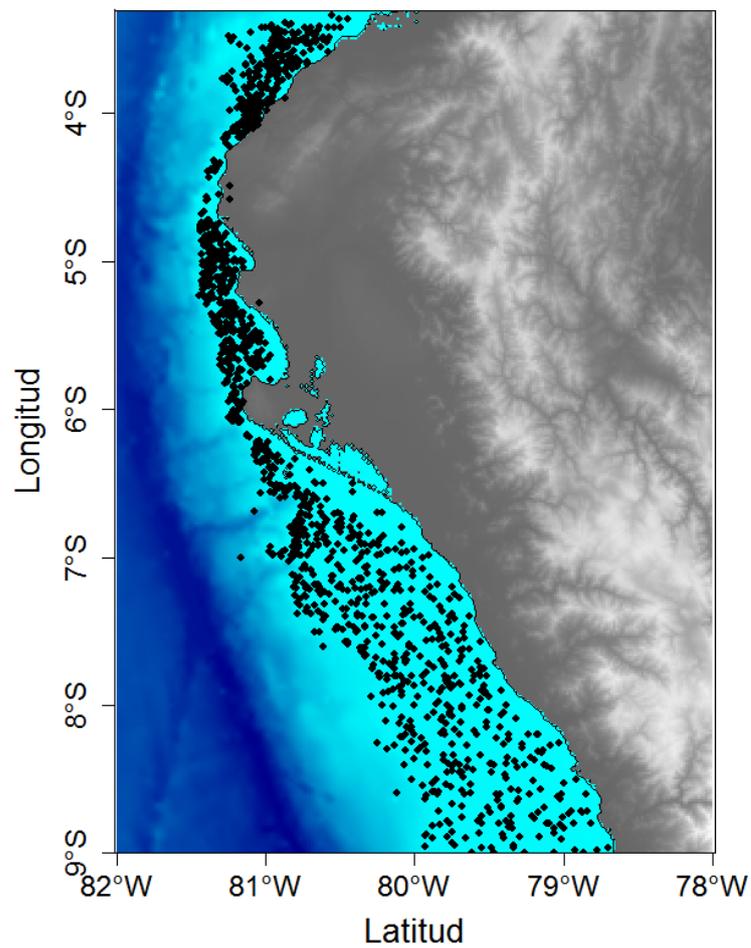


Figura 1. Localidades de muestreo durante el período 1976-2012

3.2 Población en estudio

La población en estudio engloba al macrobentos que posee estructuras calcáreas en sus diferentes estadios de vida, y que estén presentes a lo largo de la plataforma continental centro norte.

3.3 Muestra en estudio

La muestra en estudio corresponde al macrobentos que posee estructuras calcáreas en sus diferentes estadios de vida, y que estén presentes a lo largo de la plataforma continental (hasta los 200 m de profundidad) entre 3° a 9°S, en el periodo 1976 - 2015.

3.4 Operacionalización de las Variables

3.4.1. Variables dependientes

- Abundancia por especies y grupos taxonómicos mayores del macrobentos calcificante ind/m²
- Número de especies del macrobentos calcificante spp/m²
- Riqueza e índices de diversidad por especies y grupos taxonómicos mayores sin unidad
- Proporción del macrobentos calcificante por área y categoría ecológica y taxonómica porcentajes

3.4.2. Variables independientes

- pH (modelado) sin unidad
- Concentración de oxígeno disuelto ml/L
- Temperatura °C

- Salinidad ups
- Profundidad metros

3.5 Procedimientos y técnicas

Las observaciones provienen de los Cruceros de Evaluación de Recursos Demersales, así como de otros cruceros de investigación del Instituto del Mar del Perú del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), desde el año 1976 hasta el 2015; las estaciones de muestreo y sus características se detallan en la Figura 1 y Tabla 1. Estos muestreos se caracterizan por ser generalmente una vez al año, durante la temporada de verano-otoño. Se cuenta con información abiótica de fondo, como la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. En algunos muestreos también está disponible el tipo de sustrato y clorofila sedimentaria presente. El número de estaciones varía de un crucero a otro, así como la ubicación exacta de las mismas.

Tabla 1. Fechas de los cruceros, con el número de estaciones de muestreo, y los rangos de profundidad, temperatura, oxígeno y salinidad.

Crucero	N° Estaciones	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	Oxígeno (ml/L)	Salinidad (ups)
1976-11	31	5-175	11.7-21.8	0.20-5.10	34.68-35.55
1981-03/04	58	37-359	9.1-17.0	0.20-3.00	-
1983-01	54	54-500	14.6-25.9	0.20-3.90	34.74-35.21
1984-12	130	25-415	10.1-16.6	0-2.80	32.16-35.09
1985-03	51	25-300	10.9-16.9	0-1.50	34.61-35.19

1987-01/02	61	43-230	14.0-25.1	0.30-5.10	34.06-35.18
1988-02	64	38-235	13.1-17.2	0.30-1.60	34.89-34.93
1989-11/12	134	21-405	9.8-21.8	0-4.50	33.76-35.01
1990-05	59	50-270	12.4-17.8	0.40-3.70	35.04-35.26
1991-03	15	28-92	13.7-17.4	0.20-1.10	34.91-35.02
2000-04/05	41	37-239	13.70-18.80	0-3.62	34.82-34.99
2001-09	36	50-392	9.1-14.1	0-1.00	34.67-35.03
2001-01/02	53	21-540	10.3-26.2	0-4.10	34.01-35.10
2001-05/06	33	26-500	10.5-19.1	0.20-3.80	34.88-35.04
2002-05	47	27-324	11.4-18.3	0.10-2.90	34.83-35.12
2002-09	28	48-662	7.6-14.5	0.20-1.40	34.63-34.99
2003-05	46	24-500	8.5-18.8	0.30-1.20	34.67-35.08
2003-10	23	78-778	6.8-14.6	0.20-1.60	34.58-35.04
2003-01/02	53	28-353	11.0-24.8	0.20-4.60	34.68-35.18
2004-01	34	22-515	8.2-22.2	0.30-3.00	34.64-35.05
2004-06	42	43-363	10.1-16.3	0.20-1.80	34.66-35.06
2005-05/06	36	28-483	8.2-18.3	0.30-2.40	34.63-35.08
2006-05/06	25	37-240	14.8-19.1	0.50-2.00	34.93-35.09

2006-01	23	37-246	13.0-20.9	0.20-2.30	33.98-35.03
2007-02	29	37-470	8.4-19.3	0.10-2.70	34.62-35.10
2007-05/06	38	40-380	11.6-17.0	0.30-2.50	34.86-35.15
2008-01/02	30	35-233	12.5-15.3	0-2.70	34.91-35.14
2010-05/06	37	25-522	7.8-20.4	0.10-2.70	34.63-35.07
2008-05/06	31	22-325	12.1-21.4	0.20-2.90	34.84-35.10
2009-06/07	40	37-372	9.1-18.3	0.10-2.20	34.66-35.06
2010-01/02	19	12-167	14.7-18.8	0.10-1.80	34.96-35.06
2012-05/06	37	50-465	12.8-18.1	0-1.80	34.88-34.98
2014/05-06	54	32-258	13.7-23.3	0.20-3.60	34.88-35.15
2015/05-06	42	28-345	11.1-23.8	0.12-5.19	37.79-35.14

3.5.1.Recolección de datos abióticos

Se registraron datos de temperatura, salinidad y oxígeno con diversos instrumentos cada año, provenientes de perfiles de CTD y/o de lanzamientos de botellas Niskin para la toma de muestras para el análisis de salinidad y oxígeno a profundidades estándar hasta los 300 m de profundidad (0, 10, 25, 50, 75, 100, 150, 200 y 300 m y sobre el fondo marino). Los análisis de oxígeno se realizaron por el método de Winkler modificado por Carritt & Carpenter (1966). Los valores de pH se obtuvieron a partir de las simulaciones del modelo ROMS – PISCES, los cuales fueron validados y corregidos como se especifica en la sección Anexos

3.5.2.Recolección de datos biológicos

Las muestras de macrobentos se obtuvieron usando dragas van Veen de 0,05; 0,075 y 0,1m² de cobertura, las cuales se filtraron con una malla de 500 μ m, y se preservaron con formalina al 10%, y posteriormente alcohol al 70% en frascos de plástico. Se revisaron las bases de datos de correspondientes al bentos colectado en estaciones durante cruceros de investigación realizados por IMARPE, entre los años 1976 al 2014. Las determinaciones taxonómicas del período 1976 – 1987 están a nivel de grupos mayores como moluscos, crustáceos y equinodermos. En el período restante, las muestras están determinadas a la clasificación taxonómica más específica.

El análisis cualitativo y cuantitativo de la macrofauna bentónica calcificante perteneciente al 2015 fue realizado en el laboratorio con la ayuda de estereoscopios, previa separación del material con tamiz de 500 μ m, para la posterior identificación taxonómica (Keen 1971, Fauchald 1977, Coan & Valentich-Scott 2012, Moscoso 2012). Las muestras fueron identificadas al nivel taxonómico más específico.

3.6 Plan de análisis

Para cumplir el primer objetivo específico se extrajeron los datos de pH de fondo corregido de la simulación ROMS-PISCES del año 2007 al 2014 (detallada en la sección de Anexos), entre las latitudes 3° a 9°S, hasta los 300 m de profundidad. Se realizaron climatologías estacionales del pH de fondo, junto a gráficos para observar la variación latitudinal y mensual del pH en la capa de superficie y a los 100 m. Luego se obtuvieron los valores de los pixeles de pH correspondiente a las coordenadas de las estaciones de muestreo. Ya que la batimetría real es distinta a la

usada por el modelo, se usaron los datos de las estaciones para las relaciones con los parámetros bióticos y abióticos, cuyas profundidades no difirieran en más de 20 m de la batimetría del modelo. Se realizaron diagramas de temperatura y salinidad (T – S) para identificar las masas de aguas que se presentaron en la extensión del área, según las características descritas por Zuta & Guillen (1970) y Graco *et al.* (2007), junto al pH modelado. Se correlacionó el pH modelado y las variables abióticas restantes. Los gráficos de dispersión para verificar las correlaciones de Pearson fueron acompañados con una curva de regresión ponderada local no paramétrica, la cual no requiere una especificación de la relación de las variables, sino que sigue la concentración empírica de los puntos graficados (Cleveland & Devlin 1988, Jacoby 2000).

Para cumplir el segundo objetivo específico se extrajeron los datos dentro del rango latitudinal de 3° a 9°S, y a una profundidad menor o igual a 200 m. Las especies fueron asignadas en grupos taxonómicos mayores y categorías ecológicas (alimentación y motilidad) (Morris *et al.* 1980, Schiemer & Ott 2001, Ok Hwan *et al.* 2003, Duffy & Thiel 2007, Modica & Holford 2010, Scipione 2013). Para la categoría ecológica de dieta se tomaron en cuenta tres clasificaciones (Macdonald *et al.* 2010). Se colocaron bajo la etiqueta herbívoros a aquellos organismos que consumían exclusivamente algas o diatomeas. Los carnívoros englobaron a los animales predadores, parásitos succionadores y carroñeros. La sección de omnívoros incluyó mayoritariamente a los organismos que consumieron material particulado, sedimento y detritus. En lo que respecta a la categoría de tipo de movimiento (Macdonald *et al.* 2010), además de la clasificación de móviles y sésiles, los organismos discretamente móviles difirieron con los primeros por su

capacidad de poder alimentarse sin tener que moverse. Se calcularon los promedios de las abundancias totales, y los porcentajes de las abundancias totales de los distintos grupos taxonómicos mayores y categorías ecológicas, en tres niveles de profundidad (<50 m, 50-100 m, 100-200 m) y seis niveles latitudinales (3°-4°S, 4°-5°S, 5°-6°S, 6°-7°S, 7°-8°S, 8°-9°S). Para poder visualizar a las comunidades de macrobentos calcificante se llevó a cabo un análisis en modo Q de las abundancias por sitio. Se escogió el método de agrupamiento de mínima varianza de Ward, ya que implementa el criterio de maximizar la distancia entre los grupos y minimizarla dentro de los mismos (Murtagh & Legendre 2014, Strauss & von Maltitz 2017). Se aplicó una transformación Hellinger a las abundancias la cual es útil con matrices con muchos valores cero, además de mantener las similitudes en la abundancia de las especies entre los sitios (Legendre & Gallagher 2001). Se redujo el análisis con las especies que estuvieran al menos en el 93% del total de estaciones para disminuir el ruido generado por las especies raras (Cao *et al.* 2001, Marchant 2002, Siqueira *et al.* 2012). Para determinar la cantidad de grupos, se usaron análisis *cluster* basados en la similitud de Bray – Curtis, donde la cantidad de grupos óptimos se eligió con el dendrograma, y el gráfico de los niveles de fusión. Además de la determinación visual de la cantidad de grupos se usó una técnica empleando una correlación de Mantel, donde se compara la matriz original de distancias contra matrices binarias generadas al cortar el dendrograma a diferentes distancias, escogiéndose aquella matriz que tiene la mayor correlación, y la cual contiene el número de grupos resultantes en el dendrograma (Borcard *et al.* 2011). Los grupos resultantes se graficaron en un mapa correspondiente a la zona

de estudio. Las principales especies asociadas a cada grupo fueron identificadas con el indicador IndVal, desarrollado por Dufrêne & Legendre (1997).

Para cuantificar el grado de asociación que existen entre las variables biológicas, y el oxígeno y pH, entre otros parámetros ambientales, se realizaron correlaciones de Spearman por la distribución no normal de los datos biológicos (Domi *et al.* 2005), tanto para las abundancias de los grupos taxonómicos mayores y los índices de diversidad, como para las abundancias de las especies más frecuentes. Se trabajó con el valor mínimo del coeficiente de correlación de 0.25. Luego se hicieron análisis univariados centrándose en las variables oxígeno y pH, con curvas de abundancia promedio. Para estimar la tolerancia de las especies del macrobentos calcificante a estas mismas variables, se consideró tolerante a la especie cuya abundancia acumulada del 50% sobrepasara el umbral de bajo pH y oxígeno respectivamente (Zweig & Rabeni 2001). Tomando en cuenta umbrales para sistemas de surgencia, se consideró un ambiente deficiente de oxígeno aquel con una concentración de oxígeno menor de 0.5 ml/L (Chan *et al.* 2008, Ledesma *et al.* 2011, Keller *et al.* 2015) y un ambiente bajo en pH cuyos valores fueran menores a 7.75 (Feely *et al.* 2008). Se realizó también un gráfico de doble vía, donde los parámetros comunitarios y abundancias fueron promediados y agrupados por intervalos establecidos de pH y oxígeno. La hipótesis central se probó creando combinaciones en un solo factor para las condiciones de oxígeno y pH, tomando en cuenta los umbrales previamente mencionados, siendo estas pHHOH (alto pH y oxígeno), pHHOL (alto pH y bajo oxígeno), pHLOH (bajo pH y alto oxígeno) y pHLOL (bajo pH y oxígeno). Se determinaron las posibles diferencias entre las condiciones de oxígeno y pH para las abundancias y parámetros comunitarios del

macrobentos calcificante mediante la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, seguidas de un test de Dunn con una corrección de Benjamini – Hochberg (Pike 2011, Krzywinski & Altman 2014). Se realizó también este mismo análisis para las categorías ecológicas.

Con respecto al cuarto objetivo específico, se estimaron el oxígeno de fondo y las abundancias anuales promedio de moluscos y crustáceos en el período 1976 – 2015 dentro del estrato batimétrico de 50 a 200 m, que es donde se concentraron los mayores valores de organismos bentónicos calcificantes. A partir de estos datos se estimaron las medias para el estrato de profundidad de 100 m, usando los Modelos Aditivos Generalizados (GAM). Se eligió este método ya que el GAM es una técnica de regresión no paramétrica, no restringiéndose a relaciones lineales, además de poder ajustarse a las diversas distribuciones de los datos (Murase *et al.* 2009). Con los datos de abundancia las distribuciones alejadas de la normalidad son comunes debido a la tendencia de tener muchos valores cero, la sobredispersión y la heterogeneidad de varianzas (Katsanevakis *et al.* 2010). Se usaron las variables independientes grado latitudinal, período decenal (1976 – 1991, 1995 – 2009), año, zona (norte: 03° – 06°S, sur: 06° – 09°S), y la covariable profundidad. Se ajustaron los modelos a las diferentes distribuciones posibles, y se eligieron de acuerdo al criterio GVC/UBRE (Wood 2001). Se hicieron comparaciones entre la zona norte (03° – 06°S) y sur (06° – 09°S), los grados latitudinales y los períodos temporales.

4. RESULTADOS

4.1 Variabilidad de la capa subsuperficial del pH modelado

4.1.1. Variabilidad espacio - temporal del pH superficial modelado

El pH modelado y corregido con los datos observados mostró diferencias tanto en escala temporal (estacional) como espacial (Figura 2). En verano, se registraron dos núcleos de pH bajo al sur de 7°S cercanos a la costa, con un aumento en 0.1 unidades al norte de 6°S. En otoño, el pH promedio en gran parte del área estuvo alrededor de 8.05, a excepción de dos áreas: la primera al norte de 4°S con un pH mayor a 8.10, y una reducida área cercana a la costa en 9°S con un pH cerca de 8.00. Para invierno se generó una franja de pH bajo cercano a la costa, con valores que llegan a 7.95 unidades, manteniendo el área al norte de 4°S un pH elevado. En primavera, se generó una franja de bajo pH hasta 4°S, con algunos valores mínimos de 7.90 cercanos al borde de la costa al sur de 7°S.

El ciclo anual del pH modelado mostró tres zonas a lo largo de la costa peruana (Figura 4a), donde al sur de 7°S el pH fue bajo la mayor parte del año, con valores menores a 8.05, y mínimos de 7.95 unidades. Entre 7° a 4°S el rango de pH es mayor con dos estaciones marcadas de pH relativamente alto (mayor a 8.05, de enero a junio) y bajo (menores a 8.05, de julio a diciembre). Hacia el norte de 4°S, el pH presenta valores mayores a 8.05 en todo el año, especialmente de enero a abril. La variabilidad del pH superficial se hace mayor hacia la zona al sur de 7°S (Figura 4c).

4.1.2. Variabilidad espacio - temporal del pH subsuperficial modelado

Se graficó una climatología estacional del pH modelado de fondo hasta los 300 m (Figura 3) para poder divisar la variabilidad sobre la plataforma continental sobre el borde del talud. Los valores de pH de fondo estuvieron entre 7.63 y 7.93 a lo largo del ciclo estacional. Al borde de la extensión del área existe una banda de bajo pH que está presente durante todo el ciclo estacional. Esta banda ($\text{pH} < 7.75$) comienza a expandirse hacia la plataforma durante el invierno, manteniéndose valores de 7.8 cerca a la costa y al norte de 4° . También se observan dos focos costeros de pH entre 7.9 y 7.85 entre 8° y 7°S y 9°S . En primavera, los valores de bajo pH cubren incluso zonas cercanas a la costa, con excepción de las zonas al norte de 4°S y en 7°S . Hacia el verano, se repite el mismo patrón espacial de la primavera, con valores de pH mucho menores (alrededor de 7.70), mostrándose un leve aumento en el foco de la zona de 7°S , cerca de la costa. En el otoño, el pH de fondo tiene valores de cerca de 7.80 en gran parte de la extensión del área, con un foco de pH alto entre 7° y 8°S , además de una estrecha franja de bajo pH en el borde de la plataforma al sur de los 6°S .

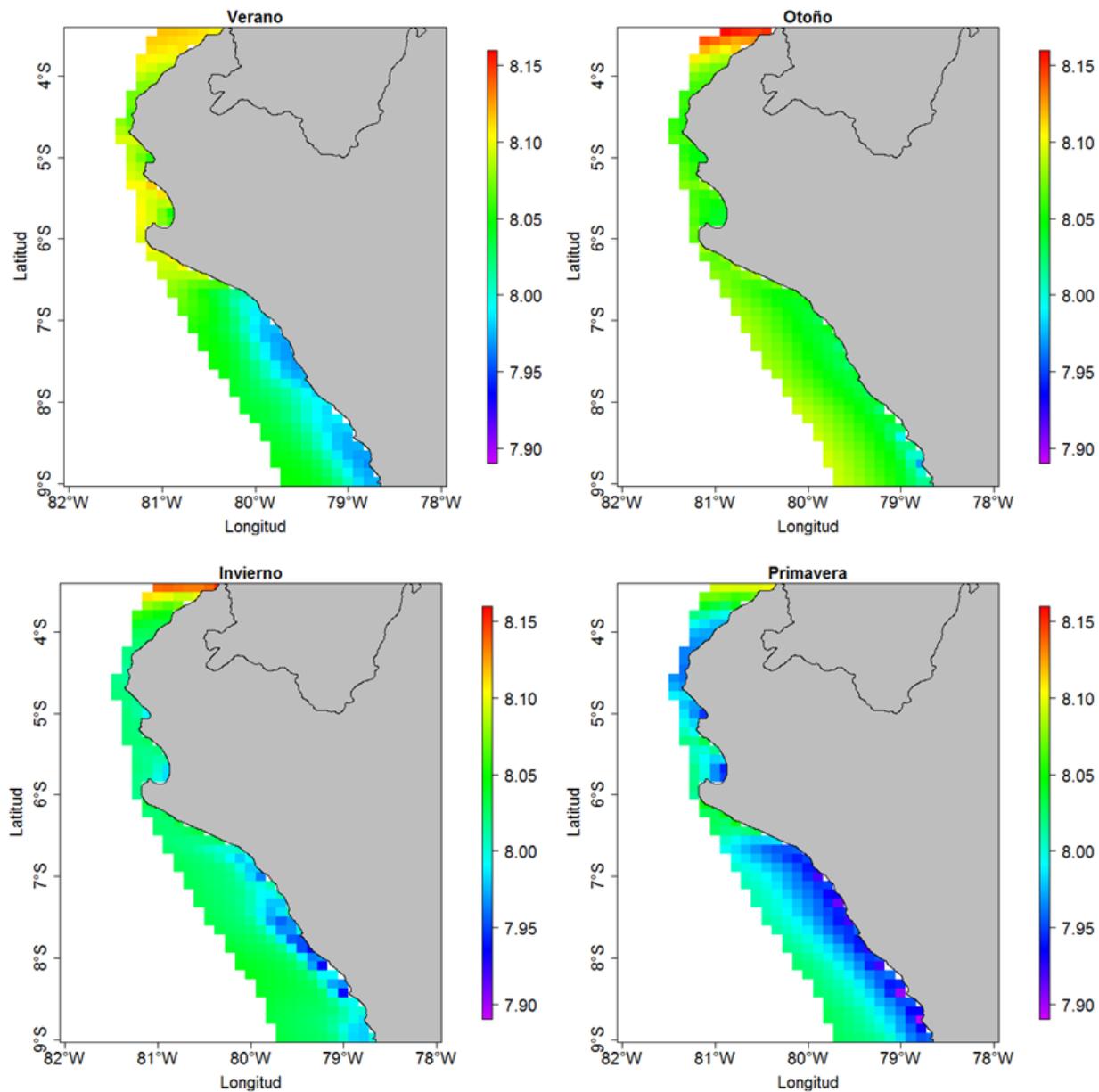


Figura 2. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial de la simulación ROM-PISCES en el período 2007-2014, dentro del límite de profundidad de 300m.

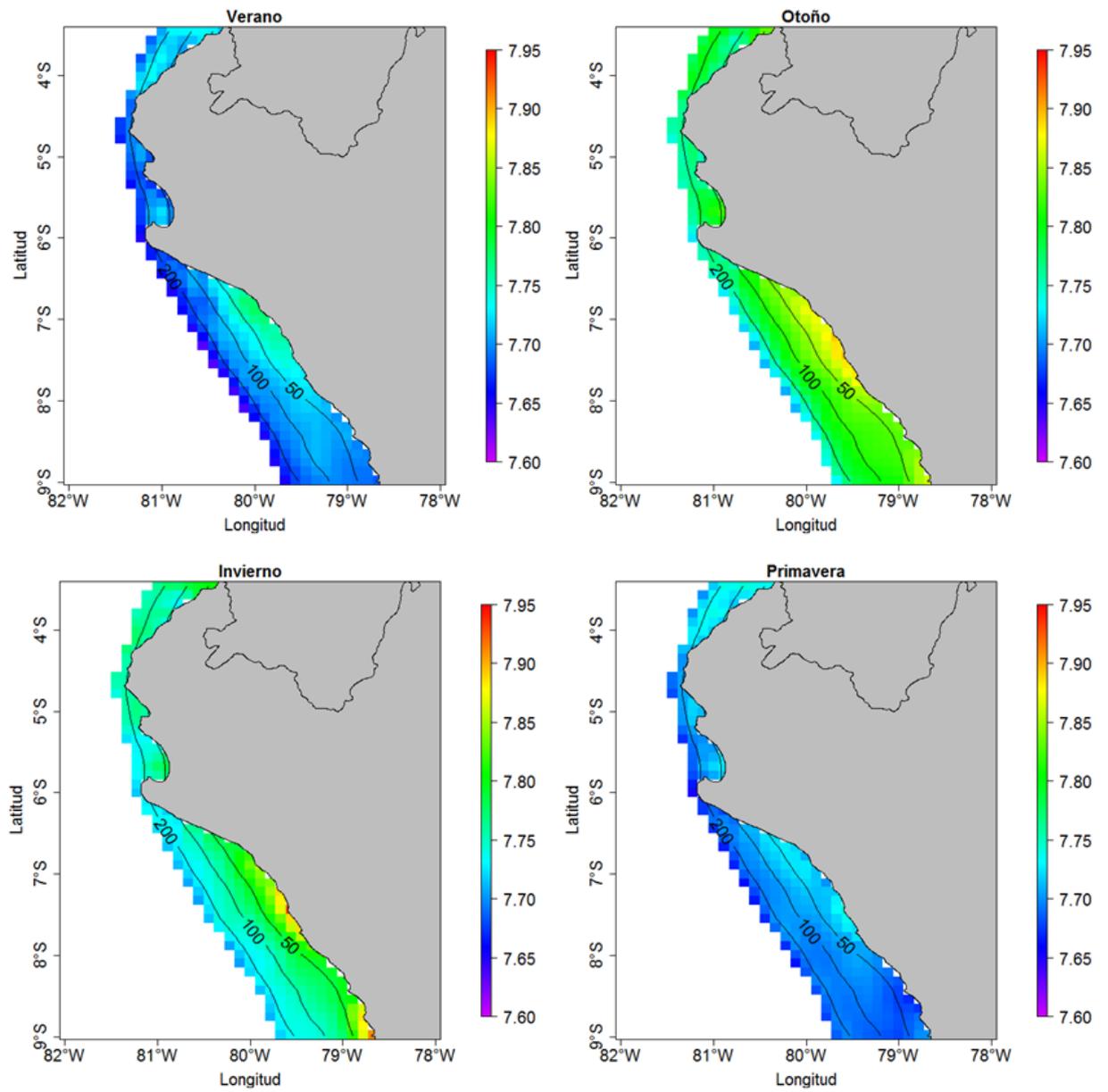


Figura 3. Mapas climatológicos estacionales de pH de fondo de la simulación ROM-PISCES en el período 2007-2014, con profundidades menores a los 300 m.

Para caracterizar la variabilidad del pH subsuperficial se realizaron promedios latitudinales de 3° a 9°S, en la capa de 100 m dentro de la franja cuya profundidad era menor a 300m. (Figura 4b). Se registró un gradiente latitudinal, con mayores valores al norte, los cuales disminuyen hacia el sur. Existen dos períodos diferenciados en el área, el primero de octubre a marzo, donde el pH presenta valores menores a 7.80, principalmente entre octubre y noviembre en la latitud al sur de 6°S; y otro desde abril a setiembre donde el pH es mayor a 7.75, con un pico máximo entre abril y junio al norte de los 4°S. Espacialmente, el período con mayor variabilidad se encuentra al norte de los 5°S (Figura 4d), entre marzo y junio con áreas al norte de 4°S donde se observa una desviación estándar de 0.03 unidades durante todo el año, mientras al sur de los 6°S, la desviación estándar tiene valores cercanos a 0.01 unidades durante casi todo el año, incluso tornándose cercana a cero entre noviembre a diciembre.

Se representó el pH del fondo promedio de las estaciones de muestreo en estratos latitudinales y batimétricos (Figura 5). Al seleccionar solo las estaciones que tuvieran una diferencia mínima en profundidad entre los puntos de muestreo y el modelo, no se tienen datos someros en las latitudes de 4° a 6°, donde la plataforma continental es muy estrecha. En el estrato por encima de los 50 m, el mayor valor promedio de pH estuvo entre 3° a 4°S (7.87). Por debajo de los 50 m, los mayores valores de pH se ubicaron hacia el sur de los 6°S. Para los estratos más profundos se observaron los menores valores de pH, además de no existir variabilidad latitudinal.

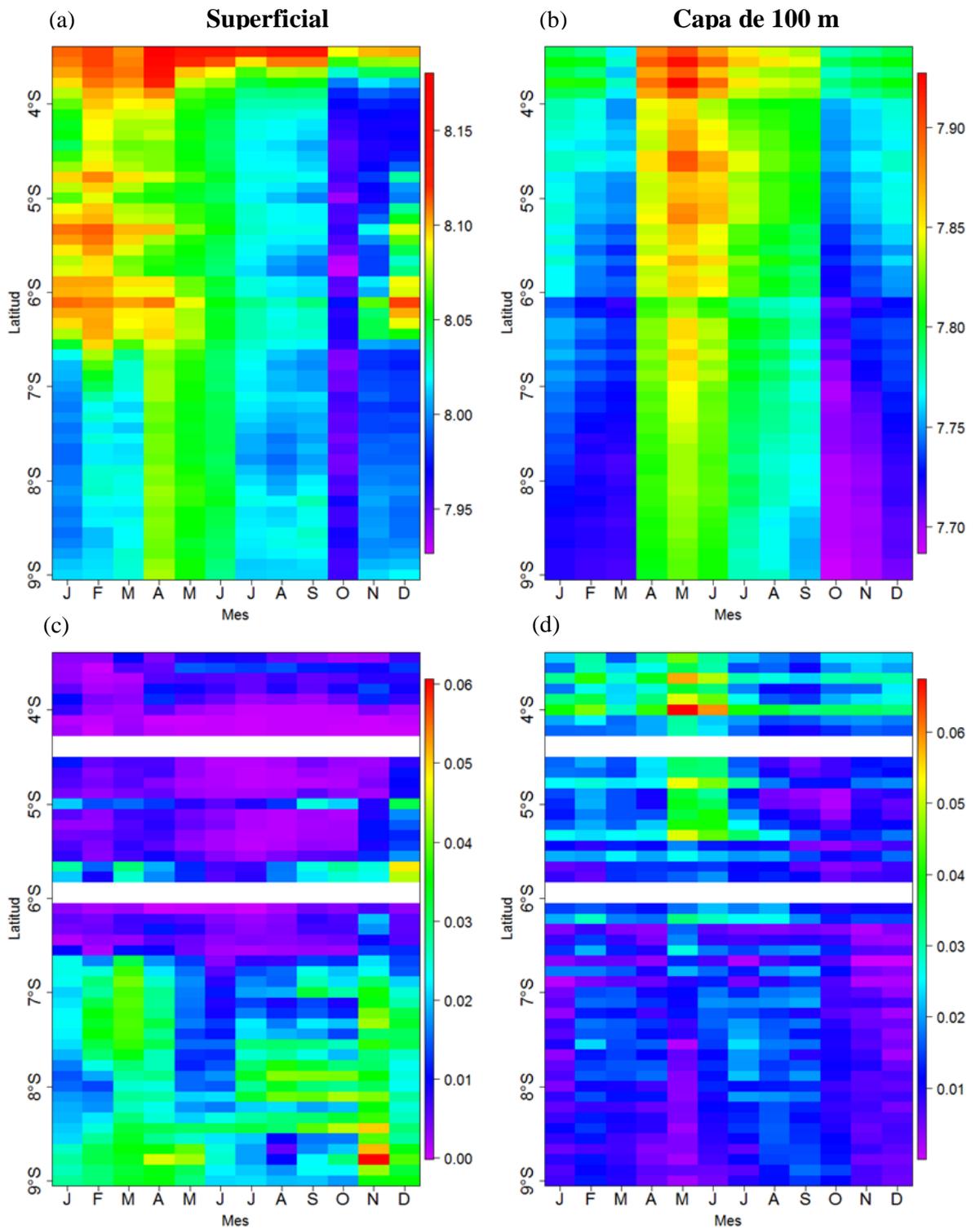


Figura 4. Ciclo anual y latitudinal con promedios (arriba) y desviaciones estándar (abajo) del pH en la superficie (a, c) y la columna de agua a los 100m (b, d) entre los 03° – 09°S.

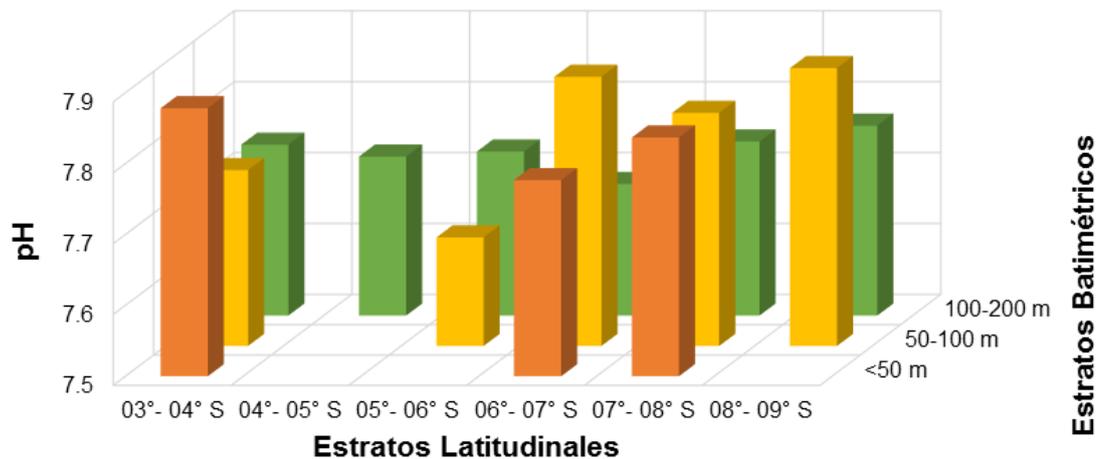


Figura 5. Gráfico de barras representando al pH promedio por estratos batimétricos y latitudinales. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico

4.1.3. Relaciones del pH modelado con otros factores

En el período de estudio 2007-2014 los valores modelados de pH de fondo correspondientes a las coordenadas de las estaciones de muestreo estuvieron entre 7.58 y 8.03 (ver punto 6.6). Se encontró valores termohalinos (Figura 6), que según las definiciones de Zuta & Guillen (1970) y Graco *et al.* (2007), corresponden a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS), las cuales son caracterizadas por bajas temperaturas y alta salinidad ($T=13 - 15^{\circ}\text{C}$, $S=34.9 - 35.1$), además de bajos niveles de oxígeno de disuelto, y una alta concentración de nutrientes (fosfatos y nitratos). Las AESS están asociadas a valores de pH menores de 7.8. Se observa que hacia los 18°C se registran valores de pH mayores a 8.0.

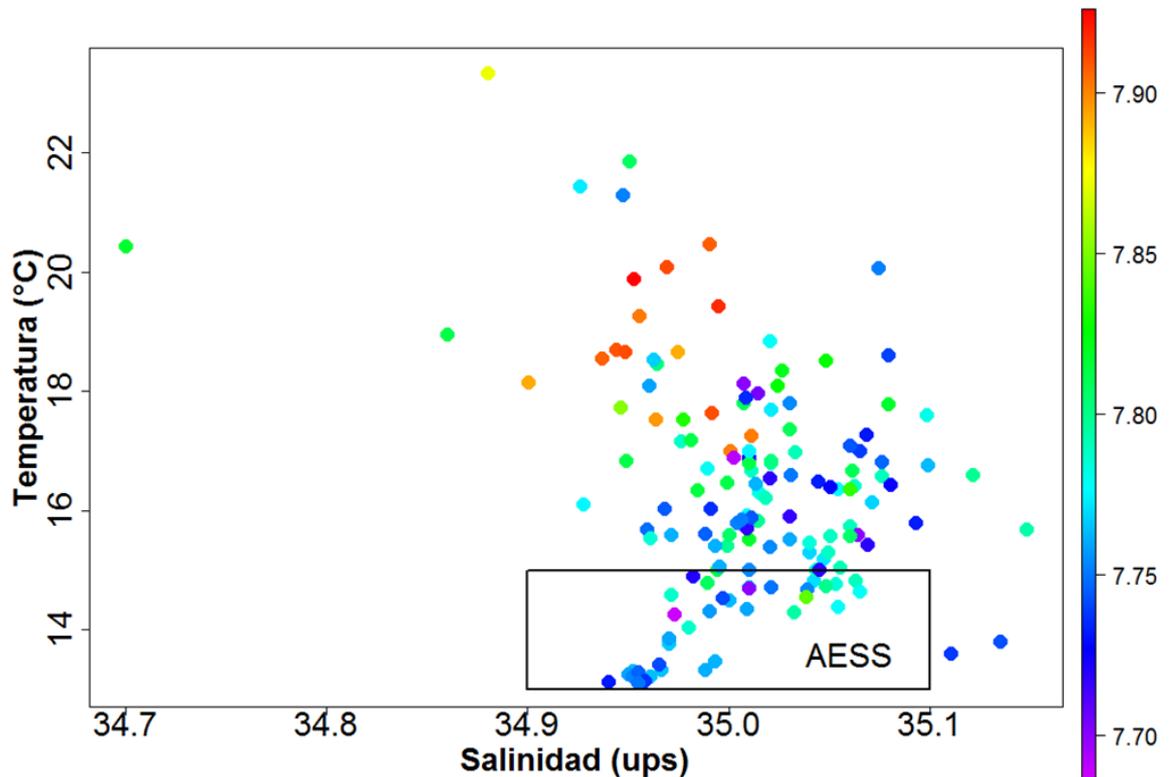


Figura 6. Diagrama T-S de las estaciones de muestreo de bentos durante el período de estudio 2007 – 2014, asociados a valores de pH modelado en las coordenadas correspondientes (ver texto) donde se ha resaltado en un rectángulo a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS).

Con respecto a las frecuencias de los datos de pH (Figura 7), la mayor cantidad de estaciones del período 2007-2014 tuvieron valores de pH de fondo cercanos a 7.7 unidades. En las correlaciones, el mayor valor positivo significativo con respecto al pH se observó con la temperatura ($r=0.47$, $p<0.001$), siguiéndole el oxígeno disuelto ($r=0.29$, $p<0.01$) y la salinidad ($r=0.27$, $p<0.01$). Con respecto a la profundidad, la correlación con el pH fue negativa ($r=-0.48$, $p<0.001$), y el pH disminuye linealmente a partir de los 50 m. Para las variables abióticas restantes, se registraron significativas mayores para la temperatura, principalmente con el oxígeno ($r=0.74$, $p<0.001$) y la profundidad ($r=0.61$, $p<0.001$).

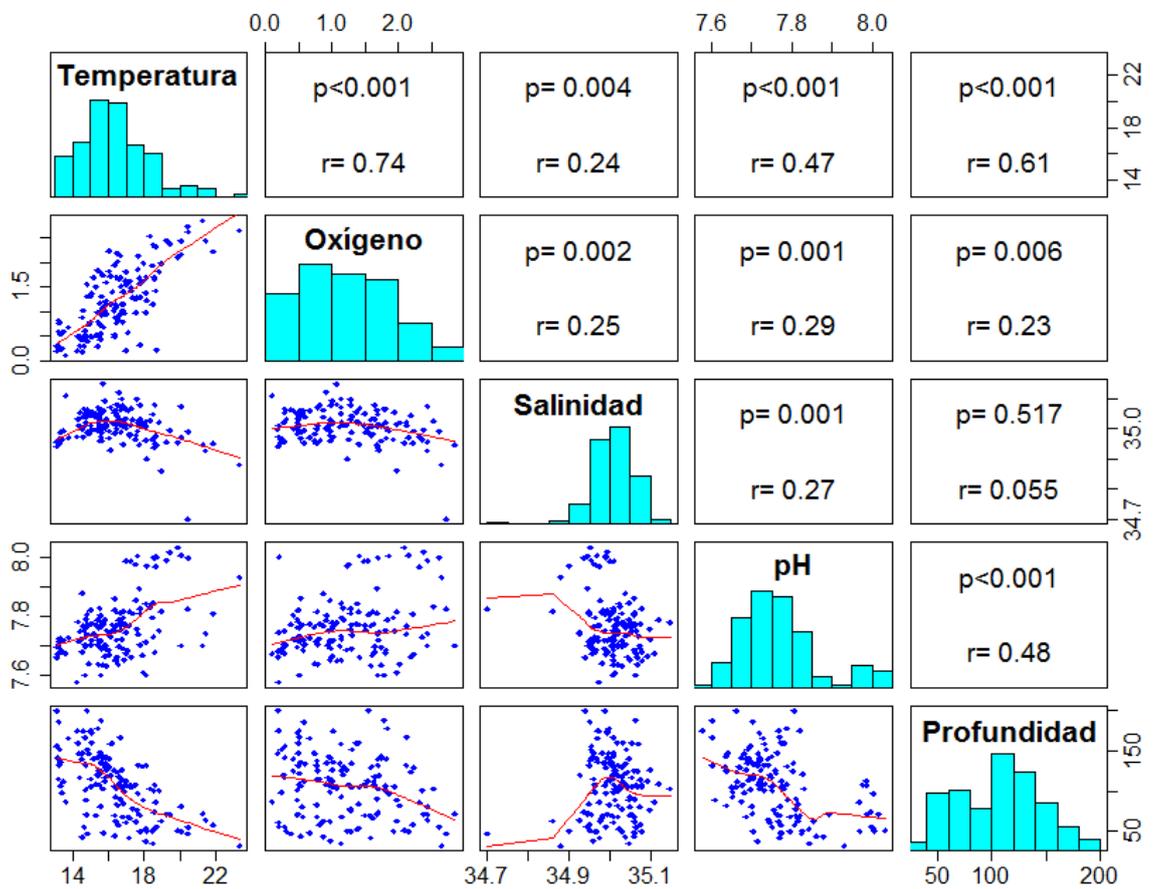
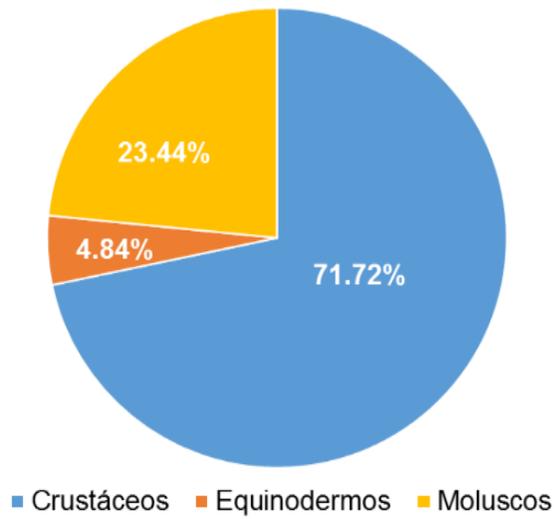


Figura 7. Diagrama donde se observan al lado izquierdo gráficos de dispersión entre todas las variables abióticas, con curvas de regresión de color rojo; en la línea diagonal, las barras turquesas representan las frecuencias de los datos; y en la parte derecha, el valor absoluto del coeficiente de las correlaciones de Pearson de las variables abióticas, debajo del respectivo p-value.

4.2 Abundancia, composición taxonómica y categorías ecológicas del macrobentos calcificante de la plataforma continental centro - norte

La composición taxonómica de la abundancia del macrobentos calcificante fue en su mayoría del grupo crustáceos con 71.72%, siguiéndole los moluscos con 23.44% y los equinodermos con un 4.84% (Figura 8a). El macrobentos calcificante estuvo compuesto por un total de 116 especies, siendo 66 especies de crustáceos, 2 de equinodermos y 48 de moluscos, con una abundancia total de 86700 individuos/m² y un promedio de 418 individuos/m² y 5 especies por estación. Con respecto a la identificación taxonómica de las especies del macrobentos calcificante, 31 estuvieron a nivel específico (26.72%), 36 a nivel de género (31.03%) y 43 (37.06%) a nivel de familia. Para la composición de especies (Figura 8b, Tabla 2), en crustáceos los anfípodos tuvieron las mayores abundancias, con *Ampelisca araucana* Gallardo, 1963, el cual fue representado con un 42.61% del total de abundancia, seguido de *Ampelisca mexicana* J.L. Barnard, 1954, con 6.9%. Por parte de los moluscos, las especies que mayores abundancias registraron fueron *Saccella* sp. Link, 1807 (5.14%) y *Salitra radwini* Marincovich, 1973 (4.21%). En equinodermos se registró la mayor abundancia en la clase Ophiuroidea Gray, 1840 (4.81%). Con respecto a la presencia en las estaciones, *A. araucana* tuvo la mayor frecuencia, con 73 estaciones. Luego estuvieron Ophiuroidea, *Chaetoderma* sp. Lovén, 1844, *A. mexicana* y la clase Cumacea Krøyer, 1846, con 58, 57, 52 y 43 estaciones respectivamente.

(a)



(b)

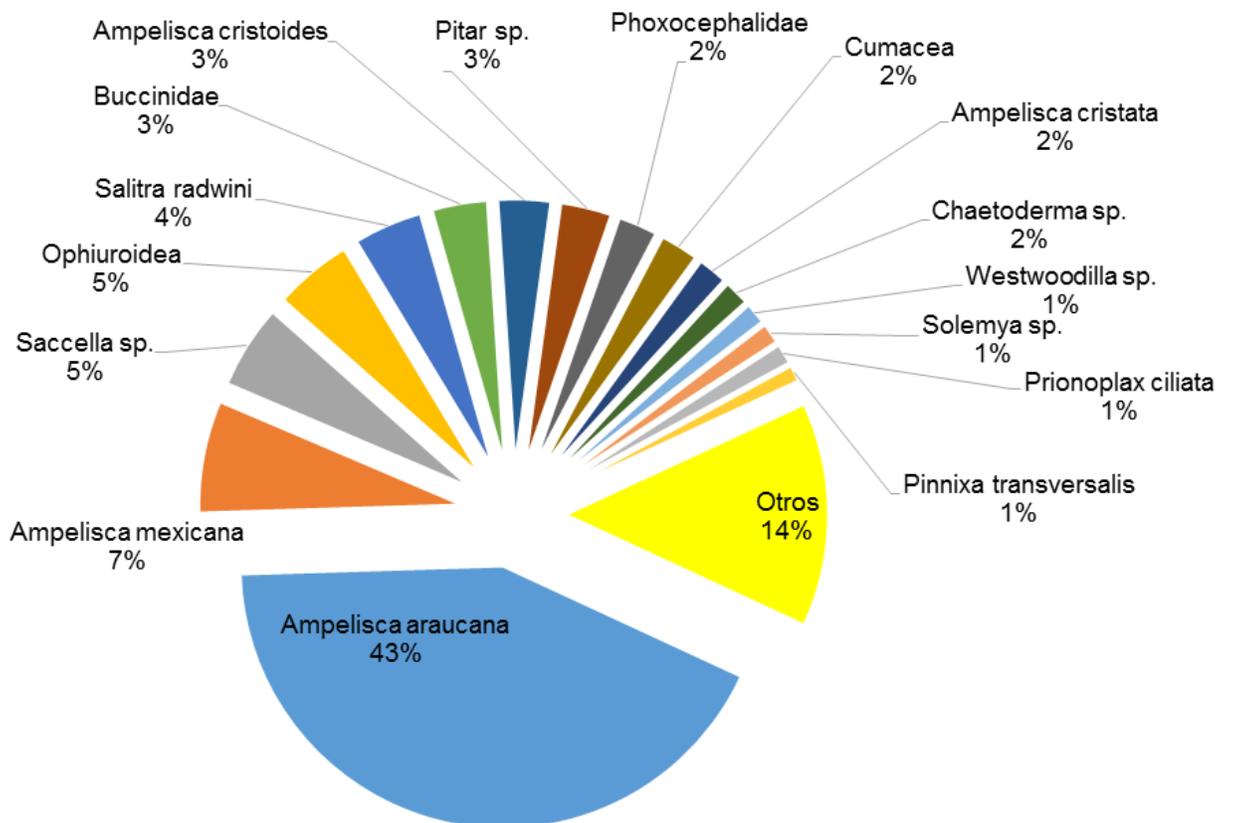


Figura 8. Proporción de grupos taxonómicos mayores (a) y de especies del bentos calcificante (B) del total de abundancia de las estaciones

Tabla 2. Abundancias absolutas y relativas, con la desviación estándar y la frecuencia en las estaciones de muestreo de las especies de macrobentos calcificante del período 2007 – 2014.

	Abundancia Promedio	Desviación Estándar	%	Frecuencia
Crustacea				
<i>Ampelisca araucana</i>	178.5	773.1	42.61	73
<i>Ampelisca brevisimulata</i>	3.3	34.7	0.79	2
<i>Ampelisca cristata</i>	7.5	84.9	1.79	13
<i>Ampelisca cristoides</i>	13.4	161.9	3.21	6
<i>Ampelisca hancocki</i>	0.1	0.9	0.01	1
<i>Ampelisca mexicana</i>	28.9	105.8	6.90	52
<i>Ampelisca pugetica</i>	0.7	5.6	0.18	5
<i>Ampelisca</i> sp.	0.7	5.9	0.16	6
Caprellidae	0.2	3.5	0.06	1
Corophiidae	1.8	10.7	0.44	12
Eusiridae	0.9	9.3	0.21	2
Gammaridae	1.6	8.6	0.39	11
Hyperiidae	0.5	3.6	0.12	5
Liljeborgiidae	0.5	4.2	0.12	4
Lysianassidae	0.5	6.9	0.12	1
Megaluropidae	1.4	10.8	0.34	6
Melitidae	0.1	1.8	0.03	1
Oedicerotidae	2.2	8.6	0.53	19
<i>Bathymedon</i> sp.	0.1	1.8	0.03	1
<i>Synchelidium</i> sp.	0.3	2.2	0.06	3
<i>Westwoodilla</i> sp.	5.4	39.2	1.29	10
Phoxocephalidae	10.1	33.8	2.40	38
<i>Heterophoxus oculatus</i>	3.3	28.5	0.78	8
<i>Photis</i> sp.	0.4	2.8	0.09	4
<i>Gammaropsis</i> sp.	0.1	0.9	0.01	1
<i>Syrrhoe</i> sp.	0.5	4.2	0.12	4
<i>Psammogammarus garthi</i>	0.3	2.5	0.06	2
Platyischnopidae	1.6	13.8	0.38	6
Stenothoidae	0.3	2.4	0.07	4
Cumacea	9.8	47.5	2.34	43
Dorippidae	0.1	0.9	0.01	1
<i>Hepatella peruviana</i>	0.1	2.1	0.03	1
<i>Hepatus</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1

Alpheidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Blepharipoda</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
<i>Callianassa</i> sp.	0.1	1.2	0.03	1
<i>Neotrypaea uncinata</i>	0.1	0.9	0.01	1
Calappidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Platymera gaudichaudii</i>	0.2	1.6	0.05	4
Galatheidae	0.1	1.4	0.02	1
Majidae	0.9	5.6	0.21	8
<i>Pleuroncodes monodon</i>	0.0	0.7	0.01	1
Paguridae	0.6	4.2	0.15	6
<i>Pagurus</i> sp.	0.4	2.5	0.08	4
<i>Eurypanopeus</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
Goneplacidae	5.2	16.9	1.23	43
Parthenopidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Leiolambrus punctatissimus</i>	0.0	0.7	0.01	1
Pasiphaeidae	0.1	0.9	0.01	1
Penaeidae	1.5	5.6	0.36	17
Pilumnidae	2.1	9.9	0.51	16
Pinnotheridae	0.4	3.2	0.08	3
<i>Pinnixa transversalis</i>	4.2	17.3	1.00	25
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	3.0	14.2	0.72	20
Portunus sp.	0.1	1.4	0.02	1
<i>Cyclograpsus</i> sp.	0.1	1.8	0.03	1
Xanthidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Cycloxanthops</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
Isopoda	3.5	18.3	0.83	19
<i>Gnathia</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
<i>Hemisquilla</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
<i>Pseudosquilla</i> sp.	0.0	0.7	0.01	1
<i>Squilla</i> sp.	1.5	6.9	0.37	18
Tanaidacea	0.1	0.9	0.01	1
Ostracoda	0.4	2.6	0.09	6
Cephalocarida	0.1	0.9	0.01	1
Echinodermata				
<i>Lovenia</i> sp.	0.1	2.1	0.03	1
Ophiuroidea	20.1	83.0	4.81	58
Mollusca				
Arcidae	0.0	0.7	0.01	1
Solecurtidae	0.3	2.3	0.08	5

<i>Tagelus</i> sp.	0.1	1.8	0.03	1
Tellinidae	0.9	8.5	0.21	6
<i>Tellina</i> sp.	3.6	13.4	0.86	28
Carditidae	0.1	1.1	0.03	2
<i>Thyasira flexuosa</i>	0.9	6.0	0.22	6
<i>Corbula</i> sp.	1.4	20.8	0.35	1
Pholadidae	0.1	0.9	0.01	1
Mytilidae	0.5	4.5	0.12	4
<i>Adrana</i> sp.	0.1	0.9	0.01	1
<i>Saccella</i> sp.	21.5	122.3	5.14	13
<i>Nucula</i> sp.	1.4	6.8	0.33	12
Pectinidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Solemya</i> sp.	5.2	20.3	1.25	24
Veneridae	2.9	13.4	0.69	16
<i>Agriopoma catharium</i>	0.4	4.4	0.09	2
<i>Hysteroconcha lupanaria</i>	0.0	0.7	0.01	1
<i>Pitar</i> sp.	13.0	102.4	3.11	27
Mactridae	1.8	19.6	0.44	7
<i>Chaetoderma</i> sp.	6.4	13.5	1.53	57
<i>Bulla</i> sp.	0.2	2.1	0.06	3
<i>Bufo rana</i>	0.1	1.0	0.02	2
<i>Crossata ventricosa</i>	0.2	2.0	0.05	2
<i>Crucibulum</i> sp.	0.2	2.8	0.05	1
Cymatiidae	0.4	6.2	0.10	1
Naticidae	0.3	3.5	0.07	2
<i>Natica</i> sp.	0.1	1.0	0.02	2
<i>Polinices uber</i>	0.1	1.2	0.03	3
<i>Polinices panamensis</i>	0.1	0.9	0.01	1
<i>Sinum cymba</i>	0.3	2.1	0.08	6
<i>Solenosteira gatesi</i>	0.1	1.1	0.03	2
Buccinidae	14.2	150.1	3.39	3
<i>Cancellaria</i> sp.	0.2	1.7	0.05	3
Collumbellidae	0.3	2.4	0.07	4
<i>Strombina</i> sp.	0.1	0.9	0.01	1
<i>Salitra radwini</i>	17.6	248.2	4.21	2
<i>Fusinus</i> sp.	0.2	1.3	0.04	3
Muricidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Nassarius dentifer</i>	0.2	1.3	0.04	3
<i>Nassarius</i> sp.	0.3	2.4	0.07	4

<i>Nassarius gayi</i>	0.8	7.8	0.19	3
Olividae	0.0	0.7	0.01	1
Turridae	0.1	1.4	0.02	1
<i>Architectonica nobilis</i>	0.0	0.7	0.01	1
Chitonidae	0.0	0.7	0.01	1
<i>Chiton cumingsii</i>	0.0	0.7	0.01	1
Dentaliidae	1.0	4.9	0.24	10

En los estratos latitudinales y batimétricos (Figura 9) se observa que de 3° a 4°S, la abundancia del macrobentos calcificante fue mayor entre 100 a 200 m (204 ind/m²). En las latitudes de 4° a 6°S las mayores abundancias se concentraron en profundidades menores a 50 m, donde los estratos de profundidad de 50 – 100 y 100 – 200 m presentaron valores relativamente similares. Al sur de 7° se observa en promedio valores superiores de abundancia en comparación a los otros estratos latitudinales por debajo de los 50 m de profundidad. De 8° a 9°S se ve un crecimiento de la abundancia promedio conforme aumenta la profundidad. No se registraron organismos calcificantes a menos de 50 m entre 8° a 9°S. A lo largo de la plataforma se observa un gradiente latitudinal en profundidades mayores a 50 m, con los valores de abundancia aumentando hacia el sur. En la composición de grupos taxonómicos mayores (Figura 10), los crustáceos tuvieron más del 80% de la abundancia total, principalmente en los estratos someros en los rangos latitudinales de 4° a 6°S. Los equinodermos se encontraron restringidos al norte de 7°S, donde los mayores porcentajes estuvieron entre los estratos de 50 a 200 m. Cabe resaltar que este último grupo estuvo presente en uno a dos estratos de profundidad al sur de 4°S, mientras que al norte se le registró en los tres rangos de profundidad. Los moluscos no

sobrepasaron más del 20% de la abundancia en la mayoría de estratos. Se observaron patrones latitudinales característicos de abundancia en cada estrato de profundidad, disminuyendo entre 4° a 6° en los estratos someros, aumentando entre 5° a 7° entre 50 – 100 m, y aumentando hacia el sur en los estratos más profundos.

En la categoría de dieta (Figura 11), los omnívoros dominaron en abundancia todos los estratos, llegando a representar más del 90% de las abundancias al sur de 7° en los estratos someros. En el caso de los herbívoros, tuvieron una proporción escasa en el norte, que fue haciéndose casi nula al sur de 7°. El macrobentos calcificante de dieta carnívora tuvo mayores proporciones al norte de 7°S, especialmente en los estratos profundos de 4° a 5°S, donde fueron representados con más del 40% de la abundancia. Se observó un patrón latitudinal entre 50 – 100 m, con menores proporciones hacia el sur. En la categoría del tipo de movimiento (Figura 12), se observó una tendencia latitudinal, donde los organismos del macrobentos calcificante que fueron discretamente móviles presentaron mayores abundancias hacia el sur, inversamente de lo que sucedía con los organismos móviles. El macrobentos de hábitos sésiles tuvo una proporción muy baja, presentándose principalmente en estratos de profundidad mayores a los 50 m.

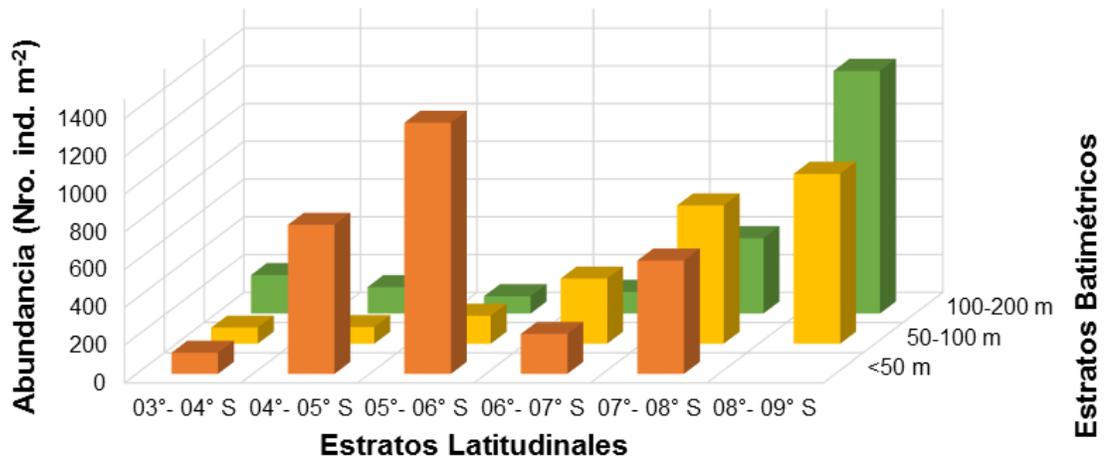


Figura 9. Barras representando a la abundancia promedio de macrobentos calcificante por estratos batimétricos y latitudinales. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico



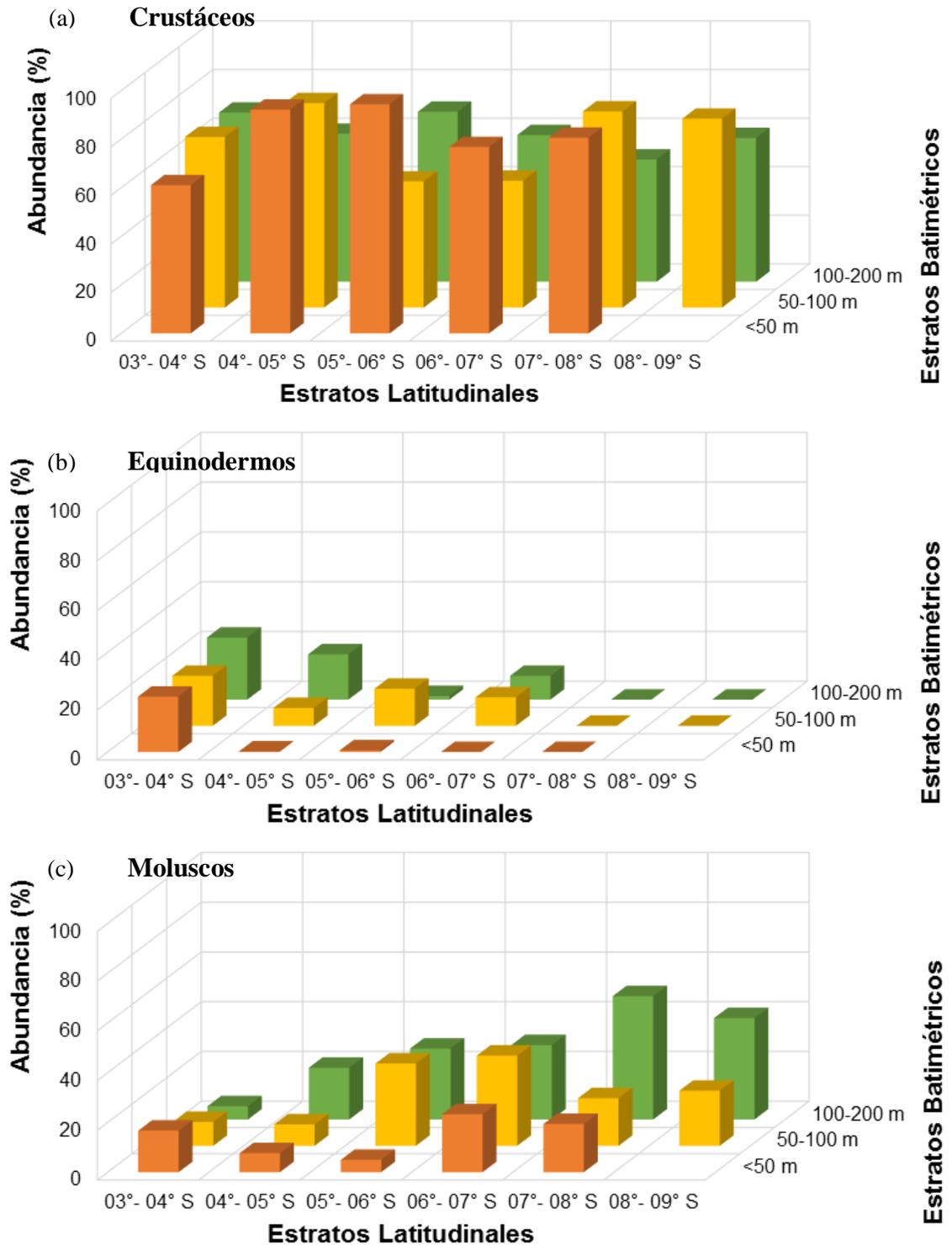


Figura 10. Barras representando a la proporción de crustáceos (a), equinodermos (b) y moluscos (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico

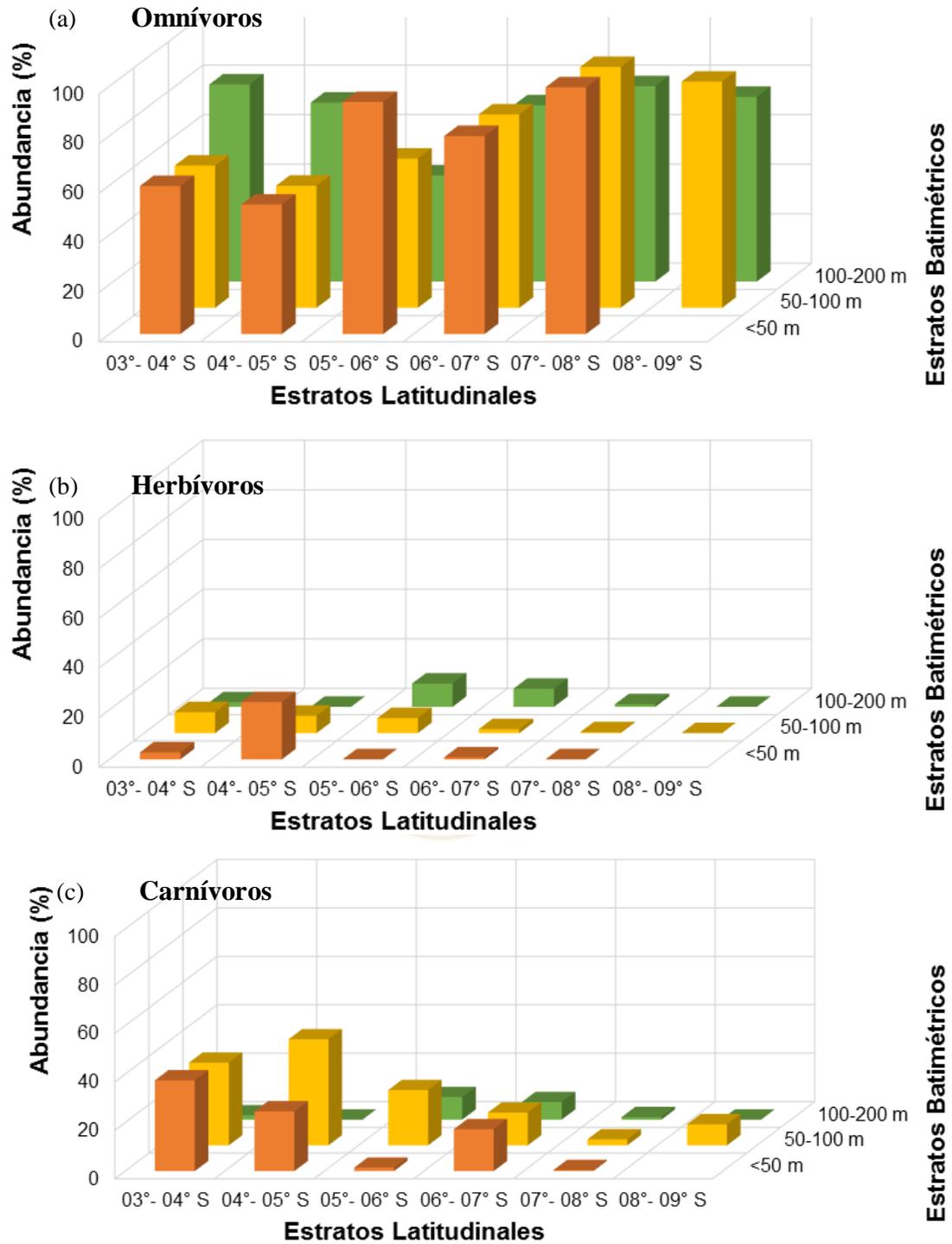


Figura 11. Barras representando a la proporción de categorías ecológicas de dieta: omnívoros (a), herbívoros (b) y carnívoros (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico.

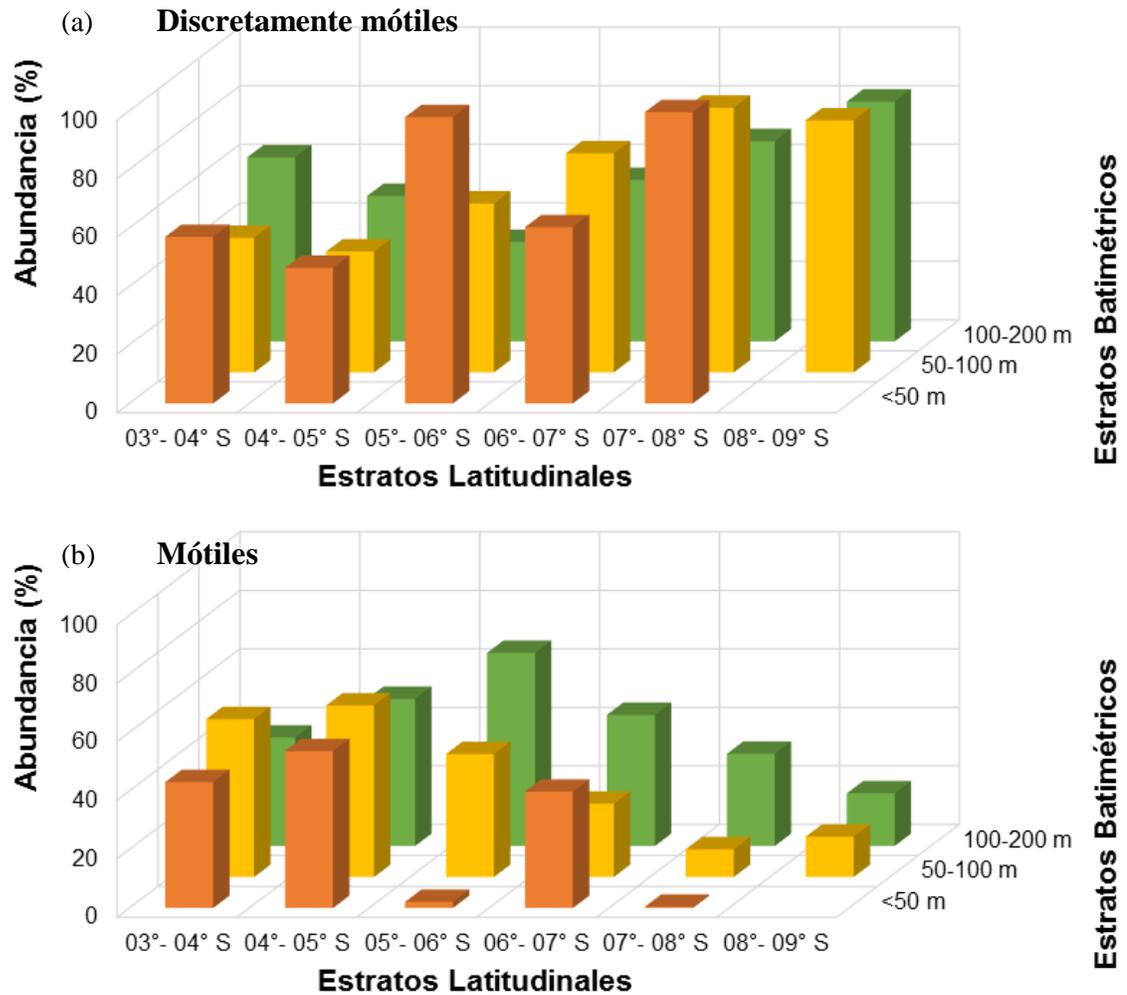


Figura 12. Barras representando a la proporción de categorías ecológicas de movimiento: discretamente móviles (a) y móviles (c) dentro de la abundancia de organismos calcificante en diferentes estratos latitudinales y batimétricos. No existieron datos en los estratos vacíos del gráfico.

4.3 Caracterización de las comunidades del macrobentos calcificante y su distribución espacial en relación a los factores abióticos del macrobentos calcificante

Tanto el dendrograma como los niveles de fusión, y la correlación de Mantel (Figura 13) resultaron en 5 grupos de las estaciones de muestreo. Se graficaron las distribuciones de los grupos resultantes (Figura 14), y se construyó una tabla resumiendo la composición taxonómica de las especies más frecuentes y los parámetros ambientales de cada grupo resultante (Tabla 3). Se describe a continuación los grupos resultantes.

Grupo 1: Caracterizado por *Chaetoderma* sp. y *Solemya* sp. este grupo se distribuyó en una parte de las estaciones más profundas a lo largo de la plataforma continental, teniendo las estaciones un promedio de 98.62 ± 43.6 m de profundidad y un rango de 22 a 200 m. Las estaciones están expuestas a aguas relativamente frías, con un rango de 11.96 a 20.41°C ($\bar{x} = 16.3 \pm 1.8^\circ\text{C}$), además de concentraciones de oxígeno entre 0.19 a 3.63 ml/L. A comparación de los otros grupos, el pH modelado sobre el fondo presentó los valores más bajos (7.58 – 7.83). La salinidad estuvo entre los valores de 34.85 a 35.10 ups. Además se encontraron otras especies en menor número como los bivalvos de la familia Veneridae y cangrejos de la familia Goneplacidae.

Grupo 2: Caracterizado por *Ampelisca mexicana* y anfípodos de la familia Phoxocephalidae, este grupo se restringió al norte de 8°S . Las temperaturas de fondo

asociadas alcanzaron en promedio $16.2 \pm 2.1^\circ\text{C}$ y un rango de 13.2 a 21.4°C , por debajo de las estaciones del primer grupo. El rango de salinidad fue el más amplio con respecto a las otras 4 comunidades (34.70 a 35.15 ups). Con respecto al pH, este varió entre 7.64 a 7.86 pH y el oxígeno estuvo en el rango de 0.29 a 2.85 ml/L. La profundidad promedio fue de 91.7 ± 37.5 m mientras que la estación más somera estuvo a 25 m, y la más profunda a 175 m. Entre las otras especies calcificantes se encontraron a los isópodos y los langostinos de la familia Penaeidae.

Grupo 3: Caracterizado por Ophiuroidea sus estaciones estuvieron ubicadas principalmente al norte de 7°S . La temperatura de fondo promedio asociada fue la mayor ($\bar{x}=17.11 \pm 2.3^\circ\text{C}$, $13.22 - 21.85^\circ\text{C}$). Asimismo, la concentración de oxígeno de fondo fue más elevada con un promedio de 1.63 ± 0.56 ml/L. La salinidad varió entre 34.95 a 35.08 ups, el pH estuvo en un rango de 7.61 a 7.83 y la profundidad varió de 58 a 186 m, con un promedio de 105.1 ± 41.5 m.

Grupo 4: Caracterizado por *Ampelisca araucana*, este grupo se localizó principalmente al sur de 5°S , registrando el rango más alto de pH modelado ($7.65 - 8.03$). La temperatura de fondo promedió $16.8 \pm 2.0^\circ\text{C}$, con un rango entre los 13.1 a 23.4°C , mientras que los niveles de oxígeno tuvieron un promedio de 1.20 ml/L, con un rango de 0.10 a 3.17 ml/L. La salinidad de fondo varió en un rango de 34.88 a 35.15 ups. Respecto a la profundidad de las estaciones, estas se ubicaron entre los 32 y 200 m, con una media de 93.6 ± 38.7 m. Esta comunidad tuvo las mayores abundancias de los cangrejos de la familia Pilumnidae y *Pinnixa valdiviensis*.

Grupo 5: Este grupo estuvo caracterizado por *Pinnixa transversalis*, *Tellina* sp. y *Pitar* sp. distribuyéndose en una de las áreas más someras (76.61 ± 30.4 m, 38 – 130 m), principalmente entre las latitudes de 5° y 9°S. La temperatura promedio fue de $17.1 \pm 1.5^\circ\text{C}$, variando entre 13.5 a 19.4°C , en tanto que el oxígeno varió en el rango de 0.24 a 2.44 ml/L, y la salinidad de 34.96 a 35.10 ups. Los niveles de pH estuvieron en el intervalo de 7.63 a 8.02.



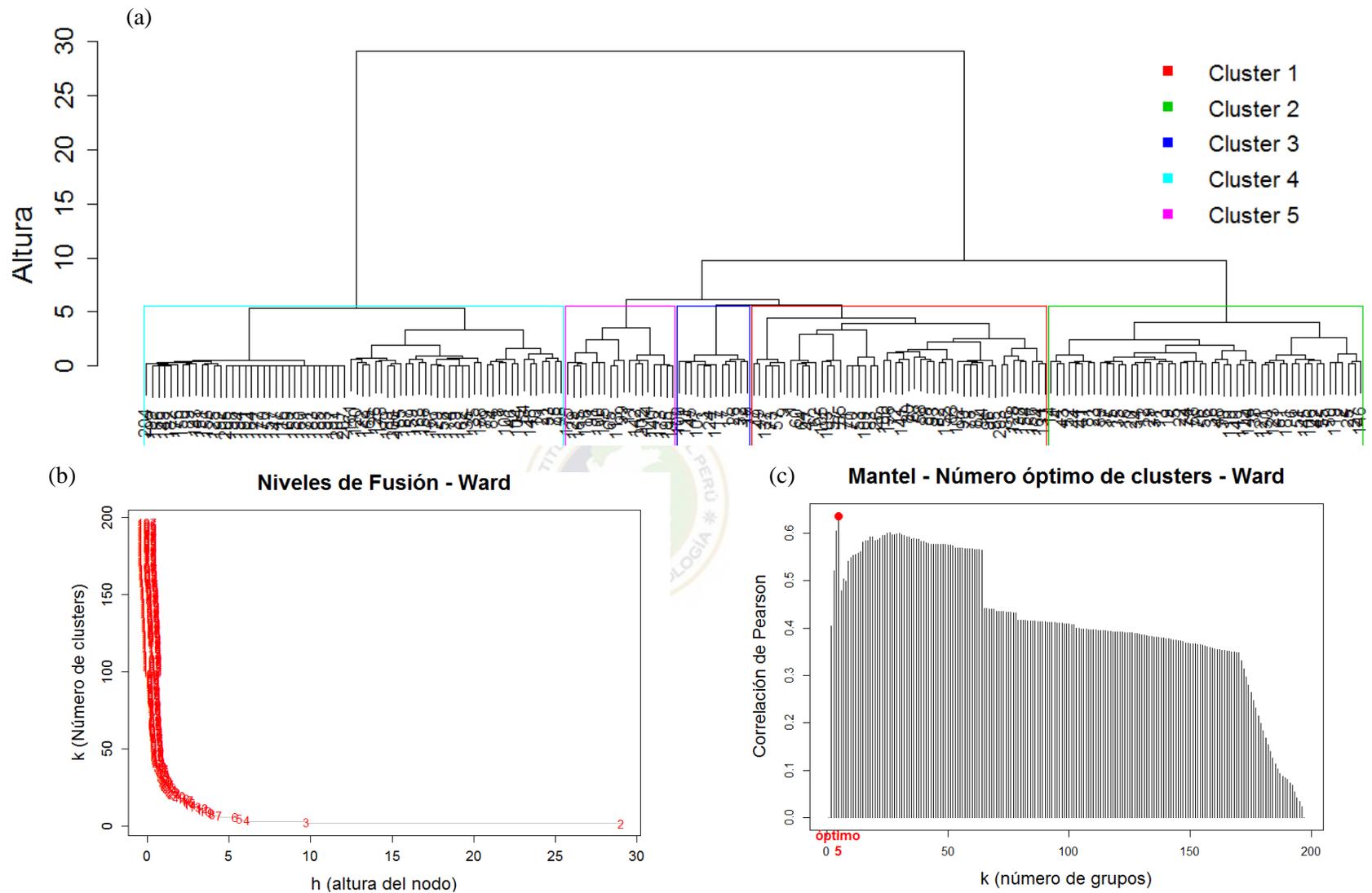


Figura 13. Análisis de cluster (a) Dendrograma en modo Q para los 197 puntos de muestreo en el período 2007 – 2014. (b) Gráficos del nivel de fusión (c) Test de Mantel para determinar el número óptimo de grupos en el dendrograma.

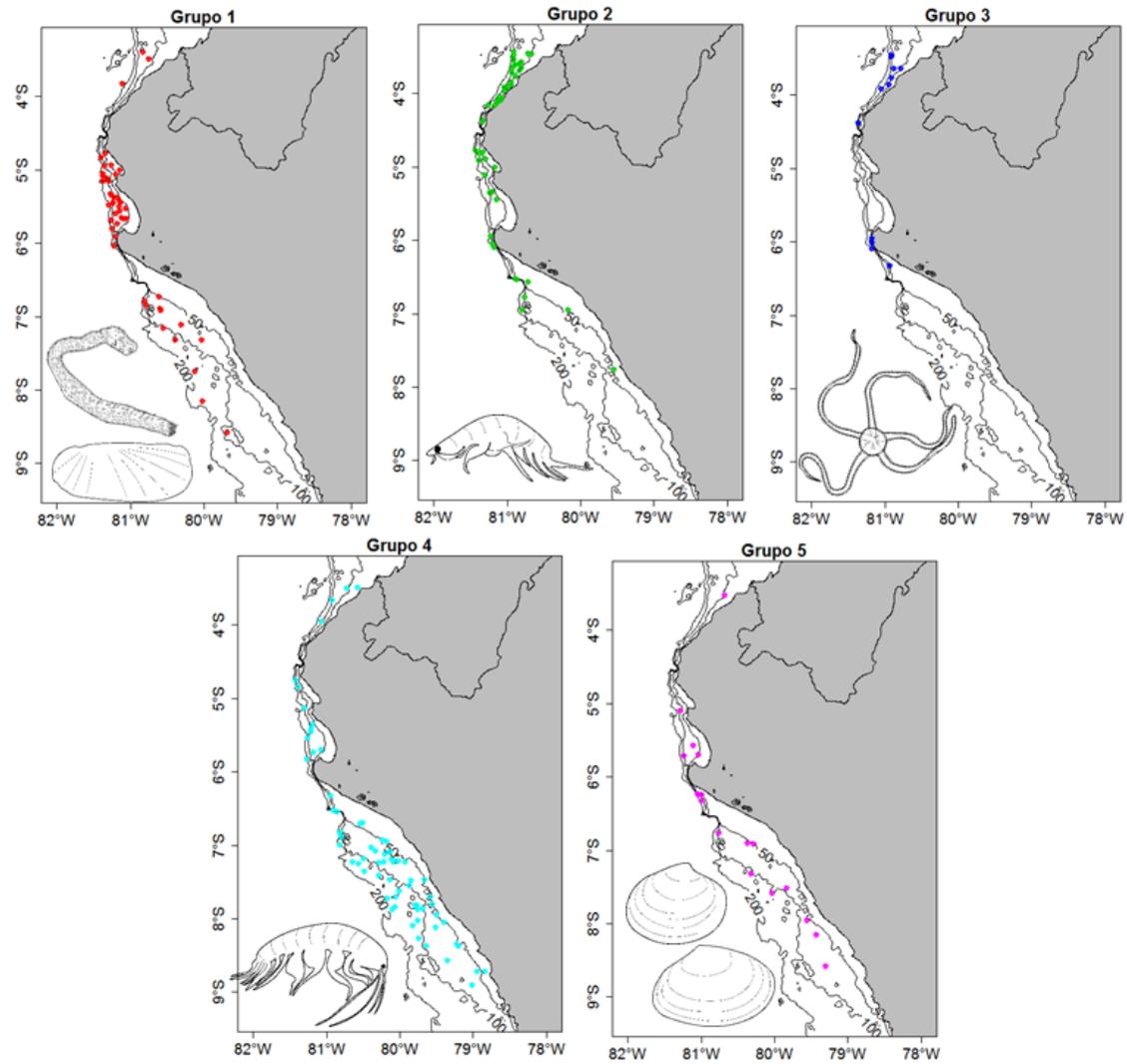


Figura 14. Mapas de distribución de los grupos resultantes del análisis cluster, con esquemas de las especies representativas.

Tabla 3. Valores promedio y de desviación estándar de las abundancias (ind/m²) de especies de macrobentos calcificante más frecuentes y parámetros abióticos para los 5 grupos resultantes del análisis de cluster

Grupo	1	2	3	4	5
Número de sitios	22	42	42	22	69
<i>Ampelisca araucana</i>	0.2±1.4	0±0	4.9±12.2	536.9±1285.2	20.7±44.2
<i>Ampelisca mexicana</i>	3.9±9.8	113.3±191.1	0.8±2.9	0±0	0±0
Oedicerotidae	2.7±8.9	5.1±14.1	3.3±6.5	0.4±2.7	0±0
Phoxocephalidae	2.5±9.5	36.5±59.8	1.6±3.9	1.2±9.5	0±0
Cumacea	25.1±92.5	6.1±11.6	2.1±5.1	4.2±14.4	11.1±39.9
Goneplacidae	11.4±26.9	9.0±19.7	0.8±2.9	0.4±2.1	1.1±3.2
Penaeidae	1.8±6.7	3.7±7.7	0±0	0.4±3.6	0±0
Pilumnidae	0.5±9.7	0±0	0±0	6.1±16.4	0±0
<i>Pinnixa transversalis</i>	2.2±7.2	3.5±17.1	0.8±2.9	3.7±18.9	17.8±31.7
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	3.4±17.3	1.7±6.8	1.1±3.8	4.2±18.6	3.9±8.5
Isopoda	2.2±14.4	6.8±17.2	2.5±8.6	3.3±25.3	0.6±2.4
<i>Squilla</i> sp.	2.3±5.6	2.9±12.1	0±0	0.7±3.2	0.6±2.4
Ophiuroidea	5.1±14.3	16.1±21.9	212.2±283.3	7.8±22.9	1.1±4.7
<i>Tellina</i> sp.	2.2±13.1	1.3±3.4	1.6±5.7	2.1±5.8	22.2±33.2
<i>Solemya</i> sp.	15±35.4	4.5±17.7	3.3±11.5	0.7±3.9	2.2±9.4
<i>Pitar</i> sp.	0.2±1.4	0.9±3.6	0±0	4.8±19.4	128.3±332.7
Veneridae	7.2±19.8	3.3±17.4	0±0	0.9±5.2	0.6±2.4
<i>Chaetoderma</i> sp.	12.4±18.1	2.9±8.1	10.2±11.9	6.5±14.4	0.6±2.4
Factores abióticos					
Profundidad (m.)	98.6±43.6	91.7±37.5	105.1±41.5	93.6±38.7	76.6±30.4
Temperatura (°C)	16.3±1.8	16.2±2.1	17.1±2.3	16.8±2.0	17.1±1.5
Oxígeno (ml/L)	1.34±0.77	1.32±0.74	1.63±0.56	1.20±0.76	1.42±0.58
Salinidad (ups)	35.03±0.05	35.00±0.07	35.01±0.04	35.01±0.05	35.03±0.05
pH (sin unidad)	7.72±0.06	7.74±0.05	7.72±0.09	7.81±0.11	7.78±0.12

4.4 Relaciones del macrobentos calcificante con el oxígeno, pH y otras variables del fondo

4.4.1. Relaciones entre el macrobentos calcificante y los parámetros abióticos a nivel específico

Para las relaciones del pH modelado con los parámetros biológicos (Tabla 4), este tuvo una correlación positiva significativa con las abundancias del macrobentos calcificante ($r_s=0.31$, $P<0.001$) y de los crustáceos ($r_s=0.34$, $P<0.001$), mientras que fue negativa para el índice de diversidad de Simpson ($r_s=-0.18$, $P<0.01$) y la abundancia de moluscos ($r_s=-0.18$, $P<0.01$). En el caso del oxígeno (Figura 15), este tuvo una correlación positiva con la abundancia de todos los organismos del macrobentos calcificante y sus parámetros comunitarios, siendo esta significativa para la riqueza del macrobentos calcificante ($r_s=0.29$, $P<0.001$) y el índice de Fisher Alpha ($r_s=0.25$, $P<0.01$). Para la temperatura, todas las correlaciones con excepción de los moluscos fueron positivas, pero solo significativa para la abundancia total de macrobentos calcificante. La salinidad no tuvo significancia en su correlación con la abundancia y los parámetros comunitarios. Para el caso de la profundidad, los parámetros biológicos tuvieron una relación inversa a la del oxígeno, con correlaciones negativas por parte de la riqueza ($r_s=-0.25$), el índice de diversidad de Fisher Alpha ($r_s=-0.18$) y Shannon ($r_s=-0.16$) y la abundancia total de macrobentos calcificante ($r_s=-0.31$), siendo solo significativa las dos primeras.

Para las respuestas específicas (Tabla 5), se observaron diferentes patrones con el pH modelado (Figura 15), siendo las correlaciones positivas significativas aquellas con el anfípodo *Ampelisca araucana* ($r_s=0.38$, $P<0.001$) y con la familia Pilumnidae

($r_s=0.18$, $P<0.001$). La única correlación negativa significativa se dio con *Chaetoderma* sp. ($r_s=-0.36$, $P<0.01$). Los cangrejos de la familia Pilumnidae ($r_s=0.23$, $P<0.01$) y los cumáceos ($r_s=0.13$, $P<0.01$) se correlacionaron significativamente con condiciones oxigenadas. Con respecto a la temperatura se registró una correlación positiva media entre los cangrejos de la familia Pilumnidae ($r_s=0.28$, $P<0.001$). Con el parámetro de salinidad no existieron correlaciones significativas para ninguna de las especies. La batimetría tuvo una influencia negativa en la mayoría de las especies calcificantes como en *P. transversalis* ($r_s=-0.21$), *P. valdiviensis* ($r_s=-0.38$), y Goneplacidae ($r_s=-0.17$), pero solo significativa para estas dos últimas especies.



Tabla 4. Correlación de Spearman de los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante dentro del período 2007 – 2014 con el pH modelado y los parámetros abióticos observados.

	pH		Oxígeno		Temperatura		Salinidad		Profundidad	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Parámetros Comunitarios										
Shannon	-0.16	0.023	0.19	0.011	0.07	0.268	0.14	0.299	-0.16	0.014
Simpson	-0.18	0.009	0.15	0.056	0.04	0.606	0.12	0.344	-0.13	0.097
Fisher Alpha	-0.13	0.073	0.25	0.002	0.11	0.08	0.17	0.101	-0.19	0.002
Riqueza	0.01	0.9	0.29	0	0.16	0.015	0.14	0.149	-0.25	0
Abundancias										
Crustáceos	0.34	0	0.09	0.434	0.16	0.029	-0.01	0.259	-0.36	0.072
Equinodermos	-0.10	0.137	0.28	0.118	0.12	0.104	-0.02	0.676	0.00	0.868
Moluscos	-0.08	0.007	0.06	0.062	-0.04	0.082	0.13	0.769	-0.05	0.179
Calcificantes	0.31	0	0.16	0.108	0.18	0.004	-0.02	0.375	-0.32	0.029

Tabla 5. Correlación de Spearman de las especies más frecuentes del macrobentos calcificante dentro del período 2007 – 2014 con el pH modelado y los parámetros abióticos observados.

	pH		Oxígeno		Temperatura		Salinidad		Profundidad	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Especies										
<i>Solemya</i> sp.	-0.12	0.364	-0.02	0.413	-0.05	0.337	0.15	0.649	-0.134	0.653
<i>Ampelisca araucana</i>	0.38	0	-0.12	0.493	0.10	0.116	-0.22	0.067	-0.073	0.466
<i>Ampelisca mexicana</i>	-0.08	0.765	-0.02	0.878	-0.13	0.347	0.01	0.313	-0.100	0.041
<i>Chaetoderma</i> sp.	-0.36	0	0.02	0.899	-0.14	0.116	0.10	0.364	0.219	0.041
Cumacea	-0.06	0.685	0.13	0.002	0.09	0.019	0.16	0.585	-0.076	0.02
<i>Pitar</i> sp.	0.15	0.309	-0.01	0.984	0.01	0.477	0.00	0.283	-0.160	0.086
Isopoda	-0.08	0.538	0.01	0.836	-0.15	0.426	-0.11	0.488	0.132	0.2
Oedicerotidae	-0.11	0.094	0.02	0.686	-0.04	0.853	-0.01	0.524	0.051	0.616
Ophiuroidea	-0.12	0.117	0.33	0.088	0.17	0.065	-0.01	0.65	0.004	0.883
Penaeidae	-0.11	0.235	-0.07	0.645	-0.08	0.679	-0.09	0.182	0.044	0.673
Phoxocephalidae	-0.15	0.32	0.04	0.613	-0.12	0.353	-0.12	0.729	0.103	0.908
Pilumnidae	0.18	0.009	0.23	0.001	0.28	0	-0.10	0.857	-0.057	0.246
<i>Pinnixa transversalis</i>	0.03	0.787	0.04	0.319	0.03	0.363	0.16	0.07	-0.211	0.013
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	0.22	0.02	0.00	0.712	0.08	0.511	0.17	0.151	-0.383	0.001
Goneplacidae	-0.05	0.817	0.09	0.215	0.05	0.313	0.03	0.847	-0.173	0.005
<i>Squilla</i> sp.	-0.03	0.682	0.01	0.271	-0.05	0.935	0.05	0.672	-0.030	0.329
<i>Tellina</i> sp.	-0.13	0.145	0.09	0.249	0.04	0.245	0.10	0.243	0.006	0.355
Veneridae	-0.02	0.63	-0.08	0.086	-0.13	0.056	0.14	0.204	0.007	0.208

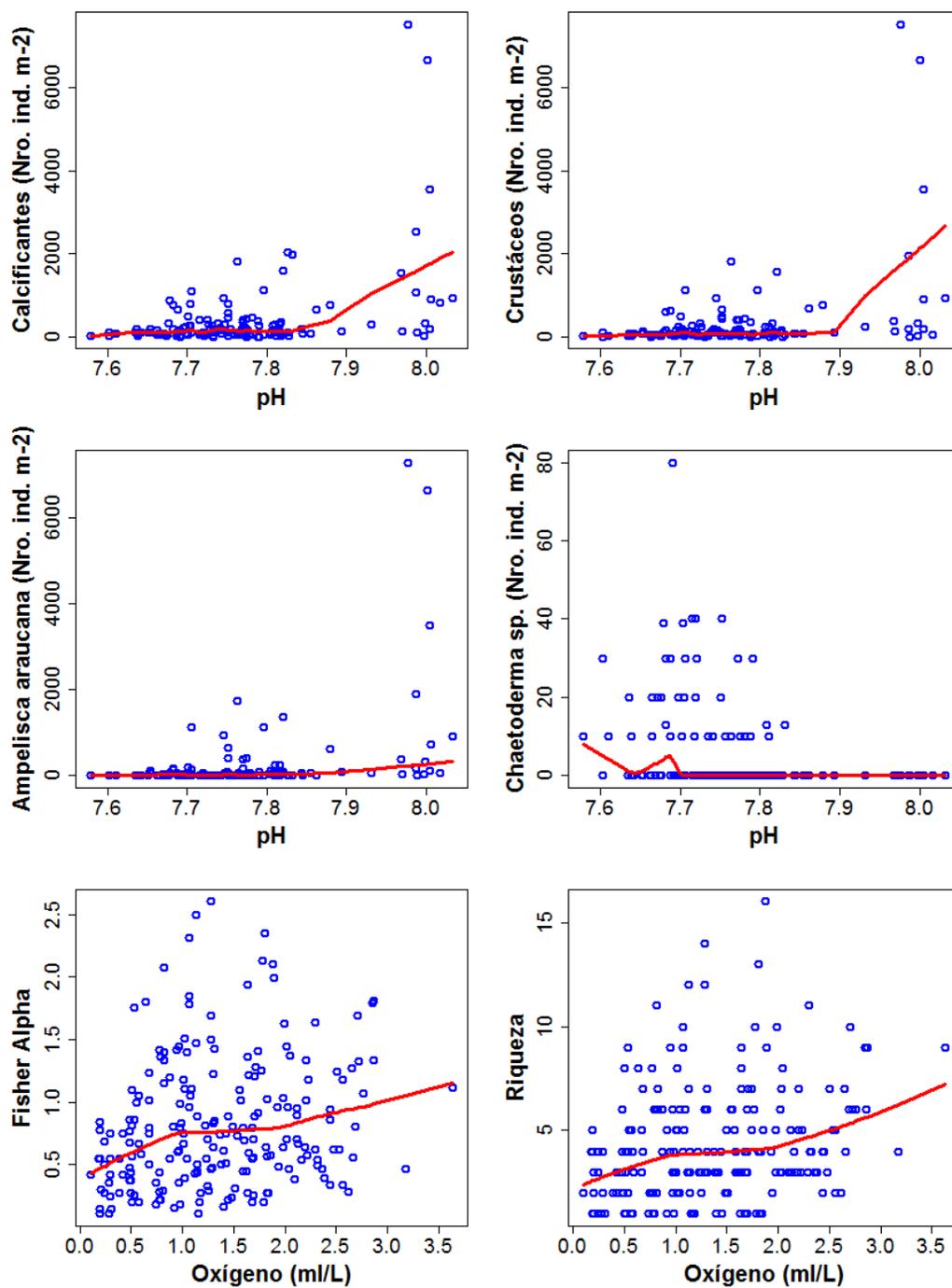


Figura 15. Diagramas de dispersión de los parámetros comunitarios del bentos calcificante cuya correlación con el pH y oxígeno resultaron significativas ($p > 0.01$) y cuyo índice de correlación de Spearman fue mayor o igual a 0.25. Las líneas de color rojo representan líneas de tendencia suavizadas.

Se observó la relación que tienen las especies independientemente con el pH y el oxígeno con curvas del promedio de las abundancias sobre intervalos de clase de estos dos parámetros. Solo se graficaron los taxa que tuvieron una determinación genérica o específica (Figura 16). Para el pH, *A. araucana* e *Pitar* sp. mostraron un aumento de las abundancias promedio con una tendencia lineal hacia condiciones de mayor pH. El anfípodo *A. mexicana*, el cangrejo *P. ciliata* y el camarón bruja *Squilla* sp. registraron sus mayores abundancias promedio en el intervalo de 7.8 a 7.9 de pH. En el caso del bivalvo del género *Solemya*, la abundancia se concentró en intervalos de pH menores a 7.9. La abundancia promedio del molusco *Chaetoderma* sp. tuvo su máximo valor en condiciones de bajo pH menores a 7.6 unidades y fue disminuyendo hasta 8.0.

La mayoría de especies del macrobentos calcificante concentraron sus mayores abundancias promedio en concentraciones de oxígeno de 0.75 ml/L en adelante, con valores mínimos a nulos por debajo de ese umbral. En el caso del anfípodo *A. araucana* y los moluscos *Solemya* sp. y *Chaetoderma* sp, sus abundancias promedio máximas se ubicaron en condiciones deficientes de oxígeno, cercanas a 0.25 ml/L

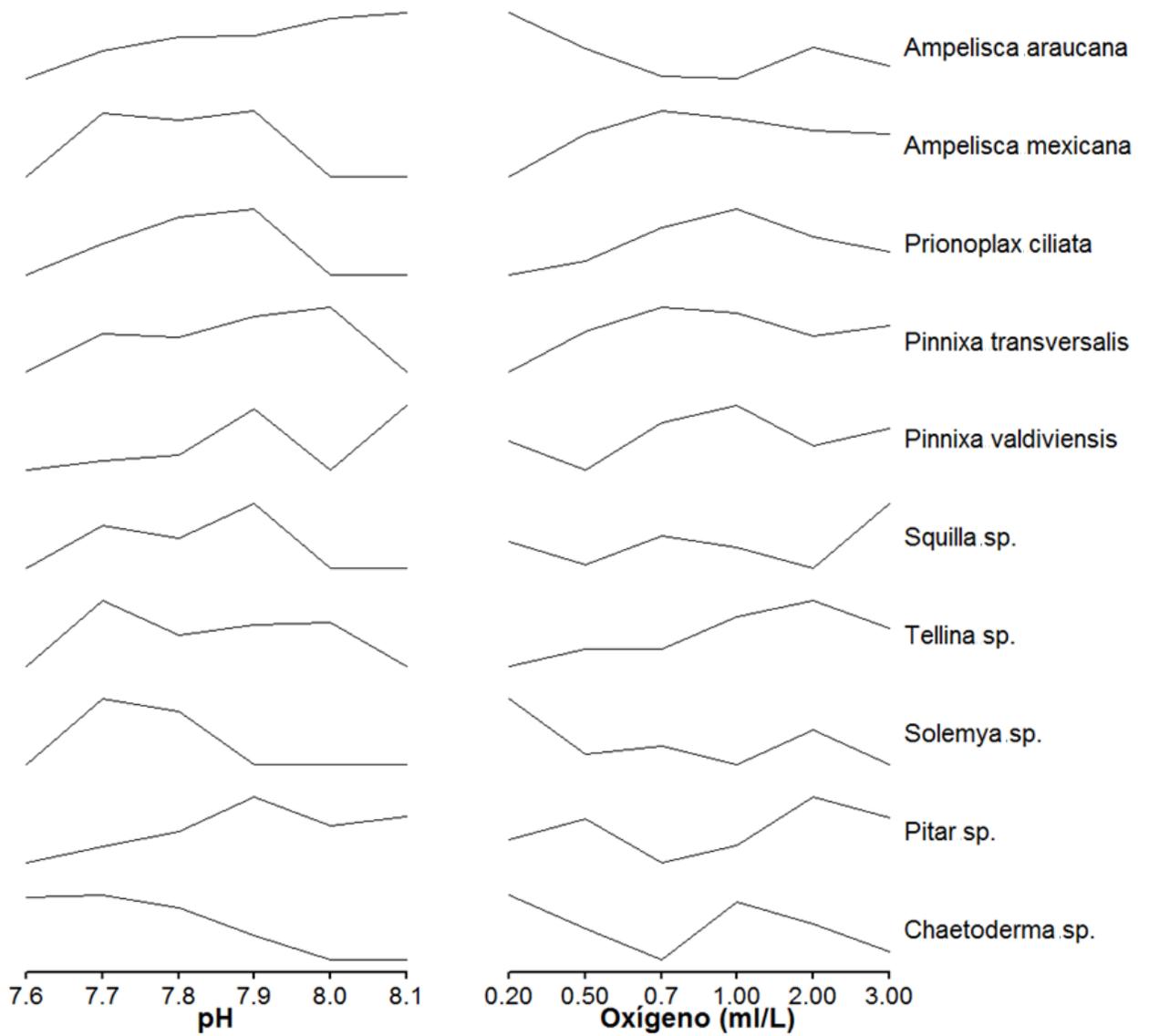


Figura 16. Tendencias de la abundancia promedio de las especies más frecuentes frente a los valores de pH y oxígeno disuelto. Los valores de abundancia se han transformado a logaritmo. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase.

Se graficaron curvas de acumulación de la abundancia promedio sobre los intervalos de oxígeno y pH para las especies calcificantes más frecuentes del período 2007 – 2014 para evaluar la tolerancia o sensibilidad de los taxa. Además de los umbrales tomados en el presente estudio (Sección 6.6.), se usaron también para comparación las referencias para sistemas deficientes en oxígeno (<1.4 ml/L) y de bajo pH (<7.8) adoptadas por el IPCC (Pörtner *et al.* 2014). Para el caso del pH, ninguna especie de crustáceos presentó tolerancia a los ambientes de bajo pH en los sistemas de afloramiento (Figura 17). Para el umbral del IPCC, solo *Squilla* sp. se mostró tolerante. Para las especies de moluscos (Figura 18), se observó tolerancia en *Solemya* sp. y *Tellina* sp., llegando incluso en el caso de *Chaetoderma* sp. a tener más del 80% de abundancia acumulada antes de acercarse la curva al valor de 7.75 unidades de pH.

Todas las especies analizadas, a excepción de *Solemya* sp. mostraron sensibilidad a condiciones debajo del umbral de 0.5 ml/L (Figura 19 y 20), mostrando un porcentaje de abundancia promedio acumulada cercano a cero. En el caso de *Ampelisca araucana*, por debajo del umbral de 0.5 ml/L de oxígeno se observó un valor de abundancia cercano a 30%. La curva de abundancia acumulada del caudofoveata *Chaetoderma* sp. por debajo del umbral de bajo oxígeno estuvo por encima del 20%, además de presentar un crecimiento lineal por contar con abundancias similares en todos los intervalos de oxígeno disuelto. Para los estándares del IPCC para ambientes de baja concentración de oxígeno, además de las especies anteriormente mencionadas, se suman *P. ciliata*, *Pinnixa valdiviensis* e *Pitar* sp.

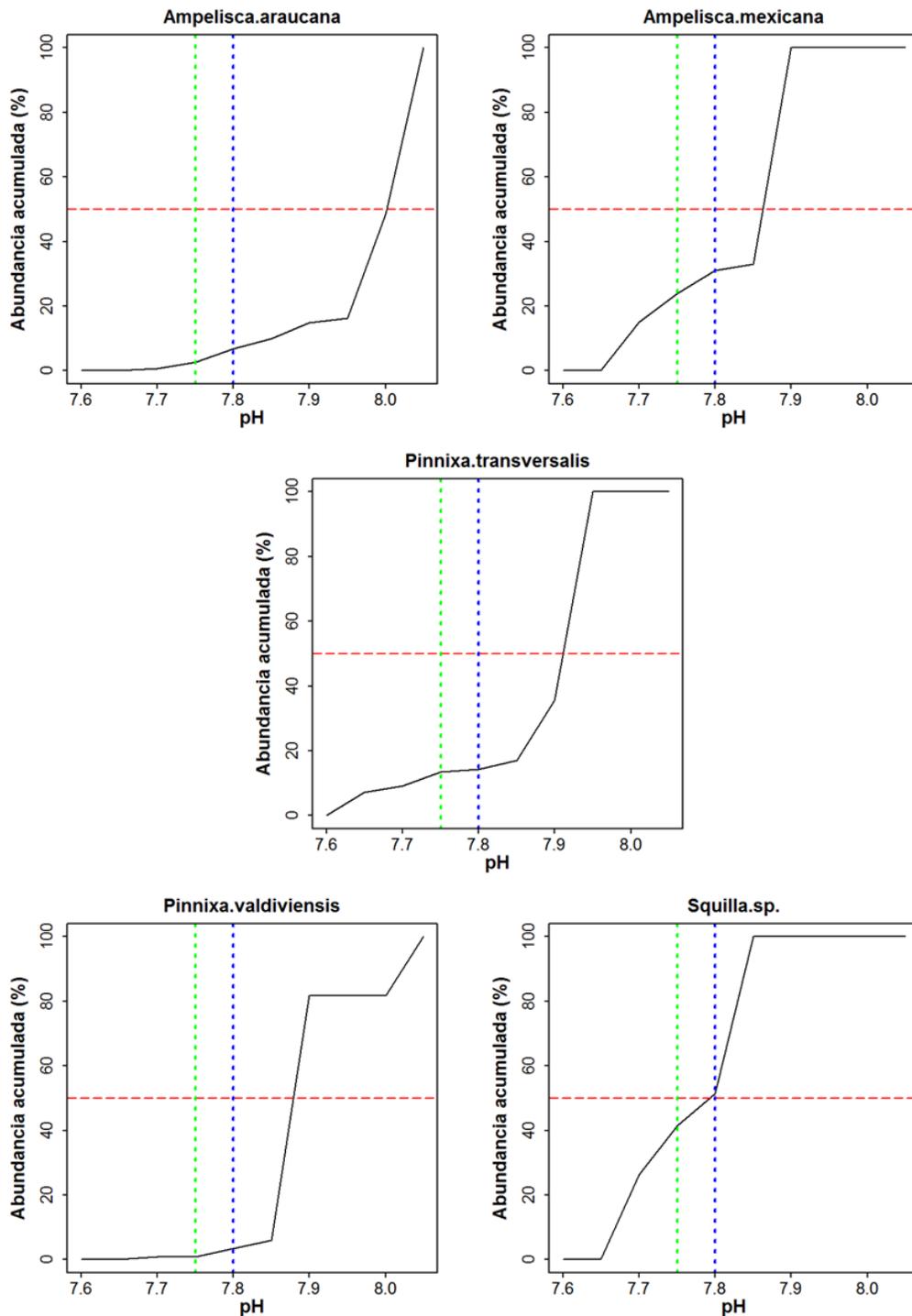


Figura 17. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al pH. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales de bajo pH usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente

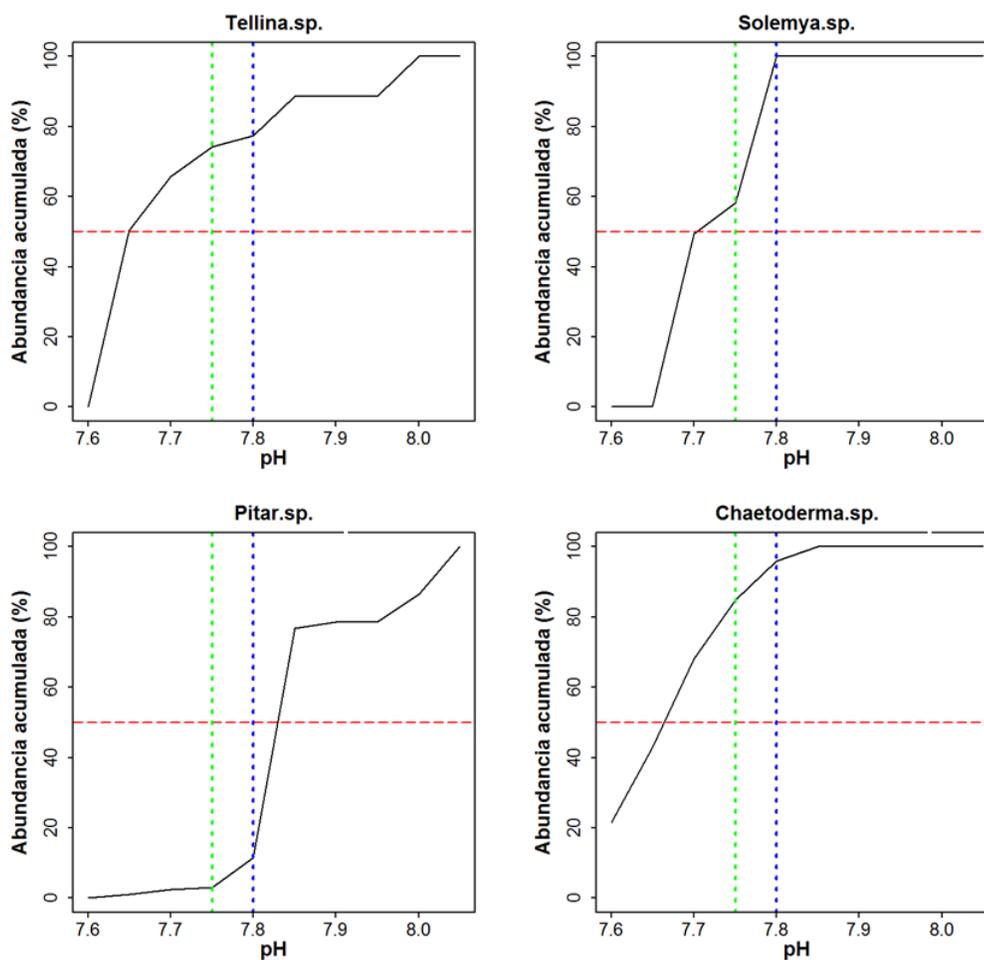


Figura 18. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al pH. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales de bajo pH usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente

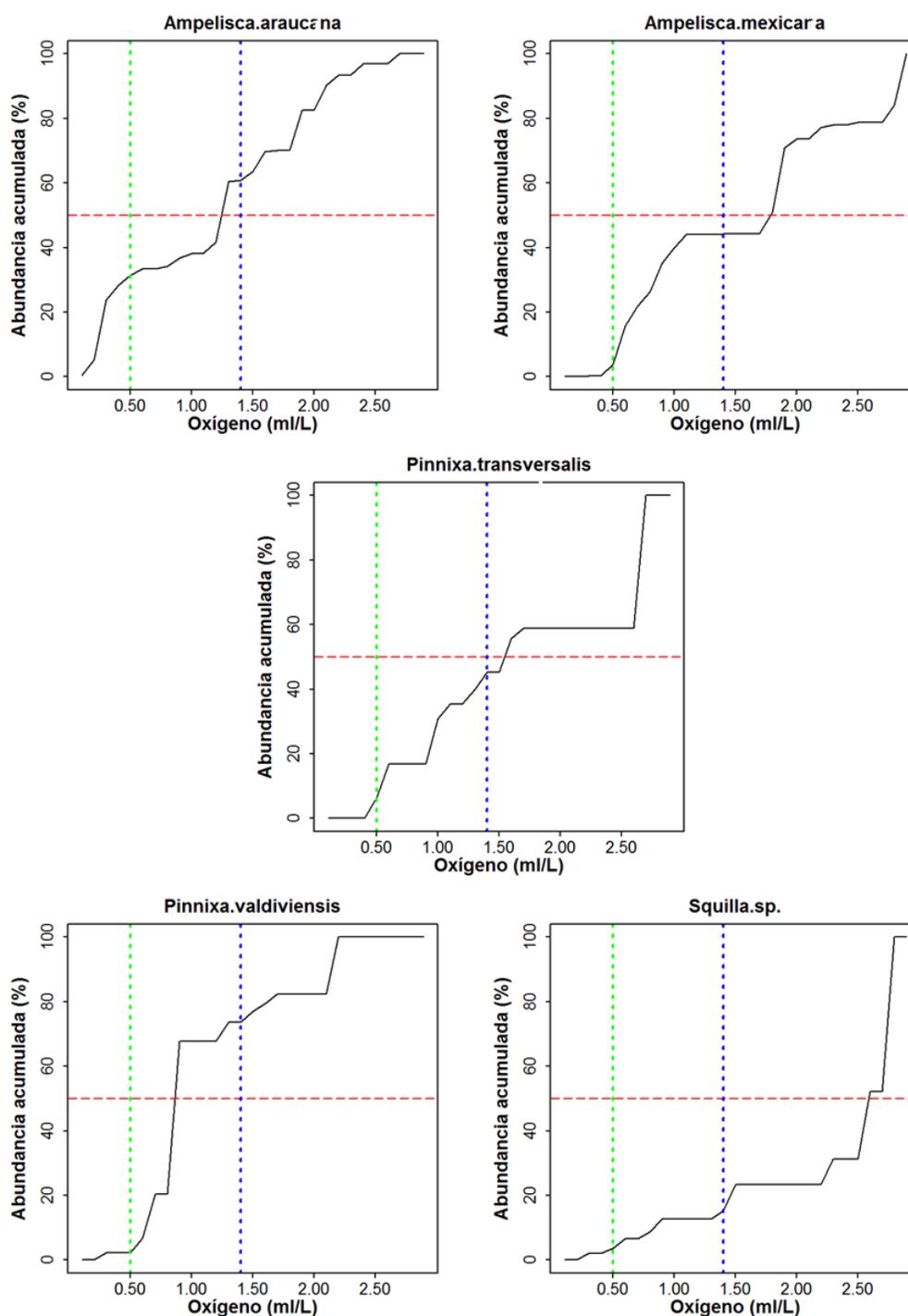


Figura 19. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al oxígeno. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales para deficiencia de oxígeno usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente

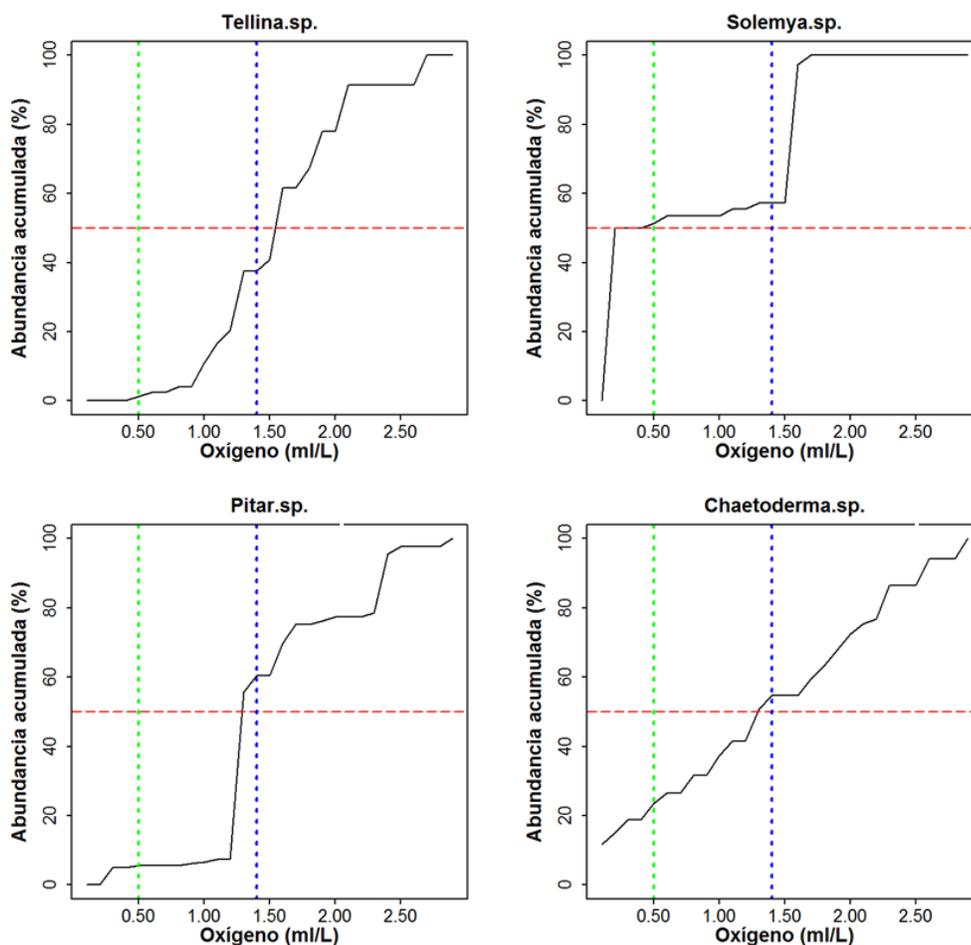


Figura 20. Curvas de abundancia acumulada para las especies más frecuentes del macrobentos calcificante con respecto al oxígeno. La línea roja horizontal representa el 50% de la abundancia, mientras la línea verde y azul vertical, los umbrales para deficiencia de oxígeno usados en el presente estudio y establecidos por el IPCC (Pörtner et al. 2014) respectivamente

4.4.2. Relaciones entre los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante con el pH y oxígeno de fondo

Como se mencionó en la metodología, se observó la relación que existe entre el oxígeno y pH con la abundancia y los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante con gráficos de doble entrada, usando los valores promedio de las estaciones con intervalos específicos de oxígeno y pH. Para las abundancias se aplicó una transformación a logaritmo para mejorar la observación de la escala de colores. En el caso del macrobentos calcificante (Figura 22a) se observó que existió una tendencia a aumentar conforme aumentaban los valores de pH y oxígeno, existiendo mayores abundancias cuando las condiciones del ambiente eran más oxigenadas y de menor pH. Se observa un registro de abundancia alto en el mínimo de oxígeno y máximo de pH, que corresponde a un solo dato de 6656 ind/m², y que está representado por el anfípodo *Ampelisca araucana*. Para ver una respuesta específica, se hizo el mismo gráfico para cada grupo taxonómico de invertebrados. En los crustáceos (Figura 22b), existe un gradiente de mayores abundancias conforme el pH aumenta, mientras que en equinodermos (Figura 22c) por la ausencia de individuos en gran número de estaciones, no se puede diferenciar un patrón claro, más que la presencia a niveles de oxígeno superiores a 0.25 ml/L. Con respecto a los moluscos (Figura 22d), la respuesta es mixta, ya que si bien se aprecia la misma tendencia que en los calcificantes, en condiciones de deficiencia de oxígeno (<0.25 ml/L) y bajo pH (<7.7) se observan abundancias similares a las presentes en algunos intervalos con mayor oxígeno y pH.

En las respuestas por especie, se trabajó con los taxa que tuvieron la mayor frecuencia en las estaciones de muestreo. La abundancia del anfípodo *Ampelisca araucana* (Figura 23a) fue aumentando conforme el pH se iba tornando más alcalino, incluso siendo numeroso en intervalos de oxígeno por debajo de 0.25 ml/L. En tanto, *A. mexicana* (Figura 23b) estuvo presente en condiciones de pH menores a 7.9, y en concentraciones de oxígeno por encima de 0.50 ml/L. Los bivalvos del género *Tellina* (Figura 24c) se encontraron en las estaciones de muestreo con más de 0.75 ml/L de oxígeno y en ambientes de bajo pH (<7.7 unidades de pH). Con los caudofoveata del género *Chaetoderma* (Figura 25b) se registraron abundancias similares a lo largo de todo el eje de intervalo de oxígeno disuelto, restringiéndose a ambientes con un rango de pH menor a 7.9.

Con respecto a la diversidad de Shannon (Figura 26a), se observa claramente una relación con el oxígeno disuelto, estando índices cercanos a 0.2 en niveles menores de 0.5ml/L. A partir de los 2 ml/L de O₂, se nota un aumento de la diversidad en intervalos de pH más alcalinos. Este patrón se vuelve a repetir con el índice de diversidad de Fisher – Alpha y la riqueza (Figura 26c, d). En tanto, el índice de Simpson muestra valores mayores valores en intervalos de oxígeno alto y condiciones de menor pH (Figura 26b).

Para determinar diferencias significativas entre las combinaciones de pH y oxígeno disuelto de fondo se realizaron análisis estadísticos con las abundancias e índices de diversidad de las estaciones entre las categorías mencionadas (Figura 21). Los valores de significancia del test de Kruskal Wallis se encuentran en la Tabla 7, mientras que

los valores p sin ajustar para el test de Dunn están en la sección Anexos (Tabla A3-A5). Con las abundancias del macrobentos calcificante en las categorías de pH y oxígeno disuelto (Figura 27), no se encontraron diferencias significativas entre las categorías. Las abundancias de crustáceos disminuyeron de ambientes oxigenados y con alto pH, hacia aquellos de bajo pH (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=1021$, $P<0.05$; test de Dunn $Z=2.723$, $P<0.01$). En el caso de los equinodermos no se pudieron obtener resultados por la gran ausencia de individuos en algunas categorías. Con los moluscos, al igual que el total del macrobentos calcificante, no se observaron diferencias significativas entre las categorías de pH y oxígeno.

Para los índices de diversidad (Figura 28), los valores de Shannon fueron mayores en la categoría pHLOH en comparación a pHLOL (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=14.18$, $P<0.01$; test de Dunn $Z=2.96$, $P<0.01$), pHHOH ($Z=-2.31$, $P<0.05$), y pHHOL ($Z=-2.61$, $P<0.05$). Los valores del índice de Simpson de la categoría pHLOH fueron mayores que pHHOL (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=12.09$, $P<0.01$; test de Dunn $Z=-2.39$, $P<0.05$) y pHHOH (test de Dunn $Z=-2.49$, $P<0.05$). Para el índice de Alpha Fisher se encontraron diferencias significativas, teniendo pHLOH mayores valores que pHHOL (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=15.49$, $P<0.01$; test de Dunn $Z=-2.48$, $P<0.05$) y pHLOL (test de Dunn $Z=3.41$, $P<0.001$). Con respecto a la riqueza, se registraron un menor número de especies en ambientes de bajo pH y poco oxigenados que en ambientes óptimos (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=12.85$, $P<0.01$; test de Dunn $Z=2.76$, $P<0.01$). En cuanto a la abundancia del macrobentos calcificante móvil (Figura 28c)

existieron diferencias significativas solo entre la categoría pHLOH y pHLOL (test de Kruskal Wallis $H_{3, 142}=10.88$, $P<0.05$; test de Dunn $Z=2.48$, $P<0.05$).



Tabla 6. Promedio y desviaciones estándar de las abundancias y los parámetros comunitarios del macrobentos calcificante en el período 2007 – 2014

	pHHOH pH \geq 7.75 O ₂ \geq 0.5ml/L n=63		pHHOL pH \geq 7.75 O ₂ <0.5ml/L n=9		pHLOH pH<7.75 O ₂ \geq 0.5ml/L n=55		pHLOL pH<7.75 O ₂ <0.5ml/L n=15	
Abundancias	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar
Calcificantes	556.4	1116.8	1138.4	2147.9	173.8	186.1	258.47	362.2
<i>Categorías taxonómicas</i>								
Crustáceos	408.4	1066.1	1089.6	2163.9	88.2	113.3	223.2	358.9
Equinodermos	7.6	16.4	-	-	33.05	103.81	2.7	10.3
Moluscos	140.4	390.9	48.9	70.6	52.2	109.2	32.6	54.9
<i>Categorías de alimentación</i>								
Omnívoros	480.46	1080.61	1126.2	2151.4	125.9	168.3	204.3	345.9
Carnívoros	68.7	251.6	12.2	13.9	43.5	49.0	42.8	111.3
Herbívoros	4.3	16.5	-	-	3.5	8.7	0.7	2.6
<i>Categorías de motilidad</i>								
Móviles	87.22	254.7	14.8	15	61.8	61.9	46.1	111.7
Discretamente Móviles	468.3	1077.9	1123.7	2146.9	109.9	161.8	211	344.2
Sésiles	0.9	4.7	-	-	2	7.0	1.3	5.2
Parámetros comunitarios	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar
Shannon	0.74	0.55	0.48	0.32	0.9	0.5	0.5	0.4
Simpson	0.38	0.27	0.28	0.20	0.5	0.3	0.3	0.3
Fisher – Alpha	0.67	0.44	0.44	0.20	0.8	0.5	0.4	0.2
Riqueza	3.78	2.48	2.8	1.3	4.1	2.4	2.1	1.1

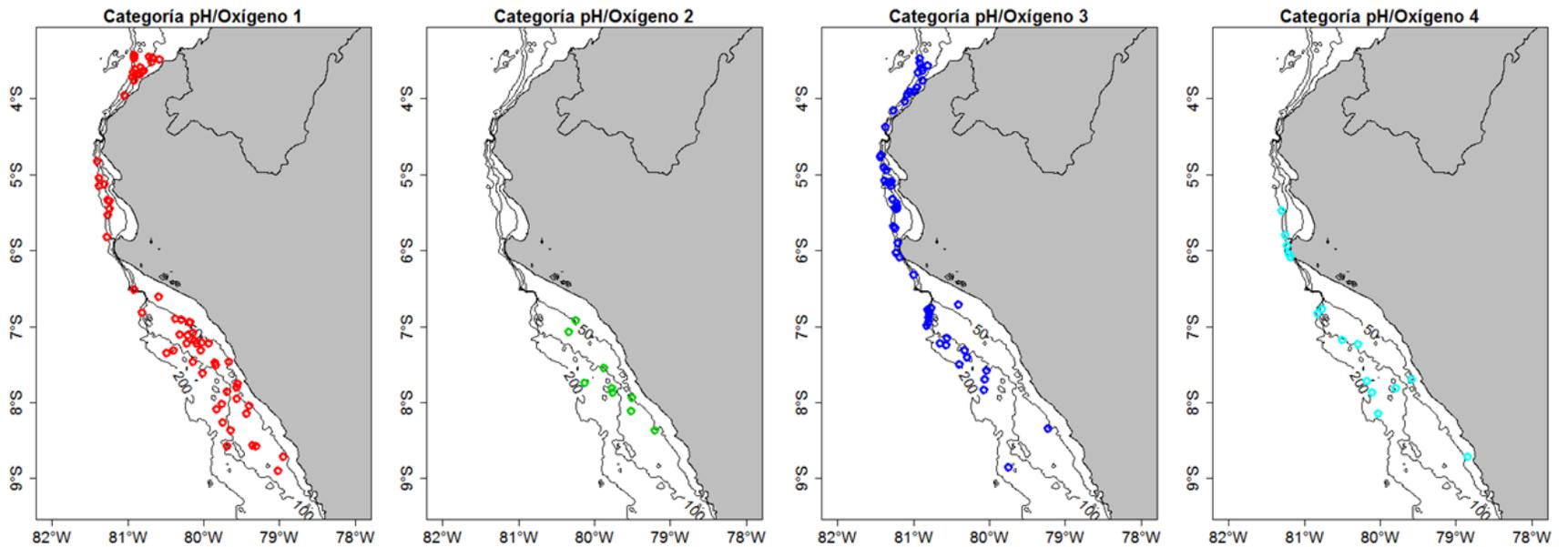


Figura 21. Distribución de las estaciones clasificadas por las combinaciones de pH y oxígeno disuelto de fondo. Categoría 1: pHHOH (alto pH y oxígeno), Categoría 2: pHHOL (alto pH y bajo oxígeno), Categoría 3: pHLOH (bajo pH y alto oxígeno) y Categoría 4: pHLLOL (bajo pH y oxígeno).

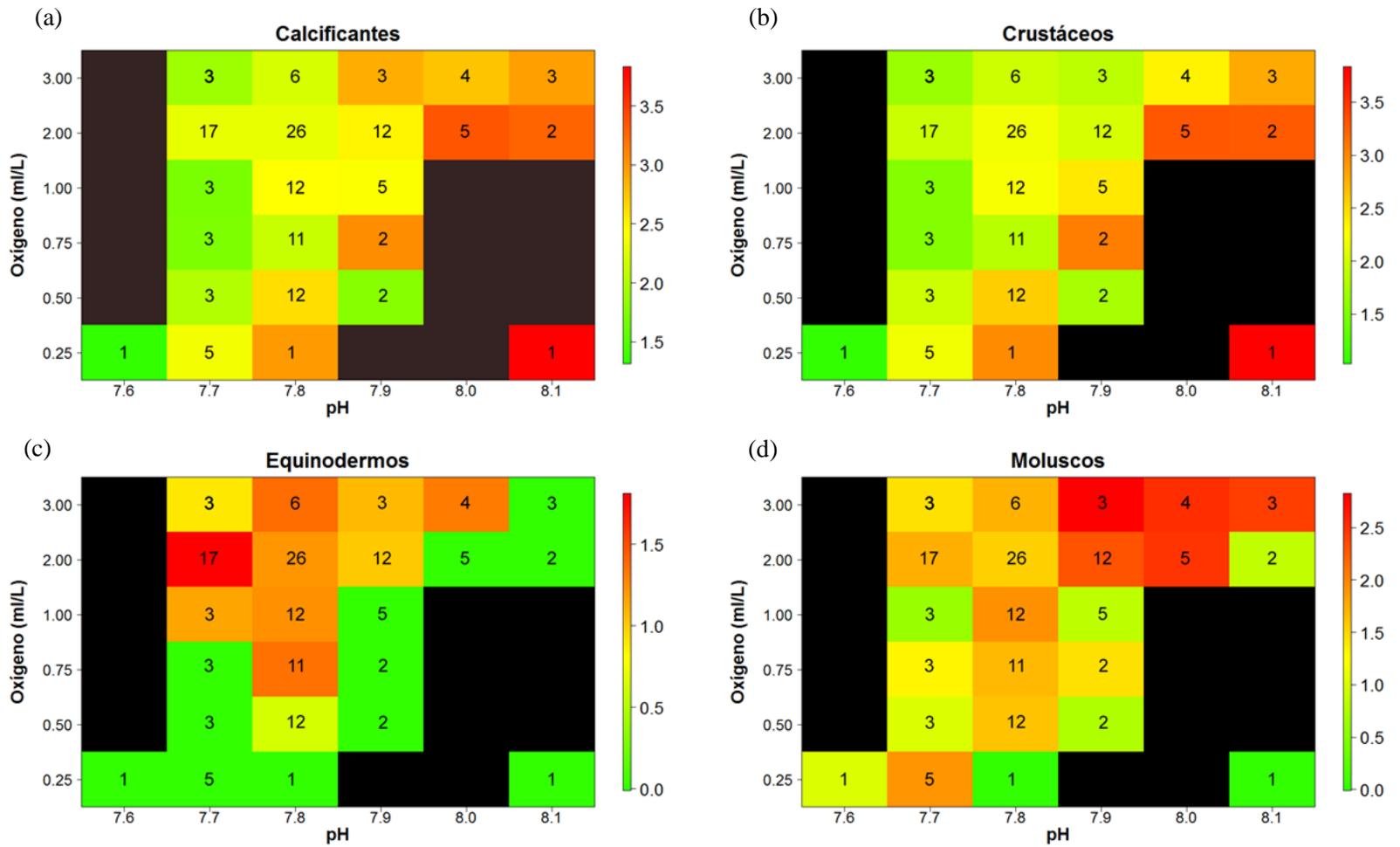


Figura 22. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de organismos calcificantes transformadas a logaritmo (a), crustáceos (b), equinodermos (c) y moluscos (d) con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.

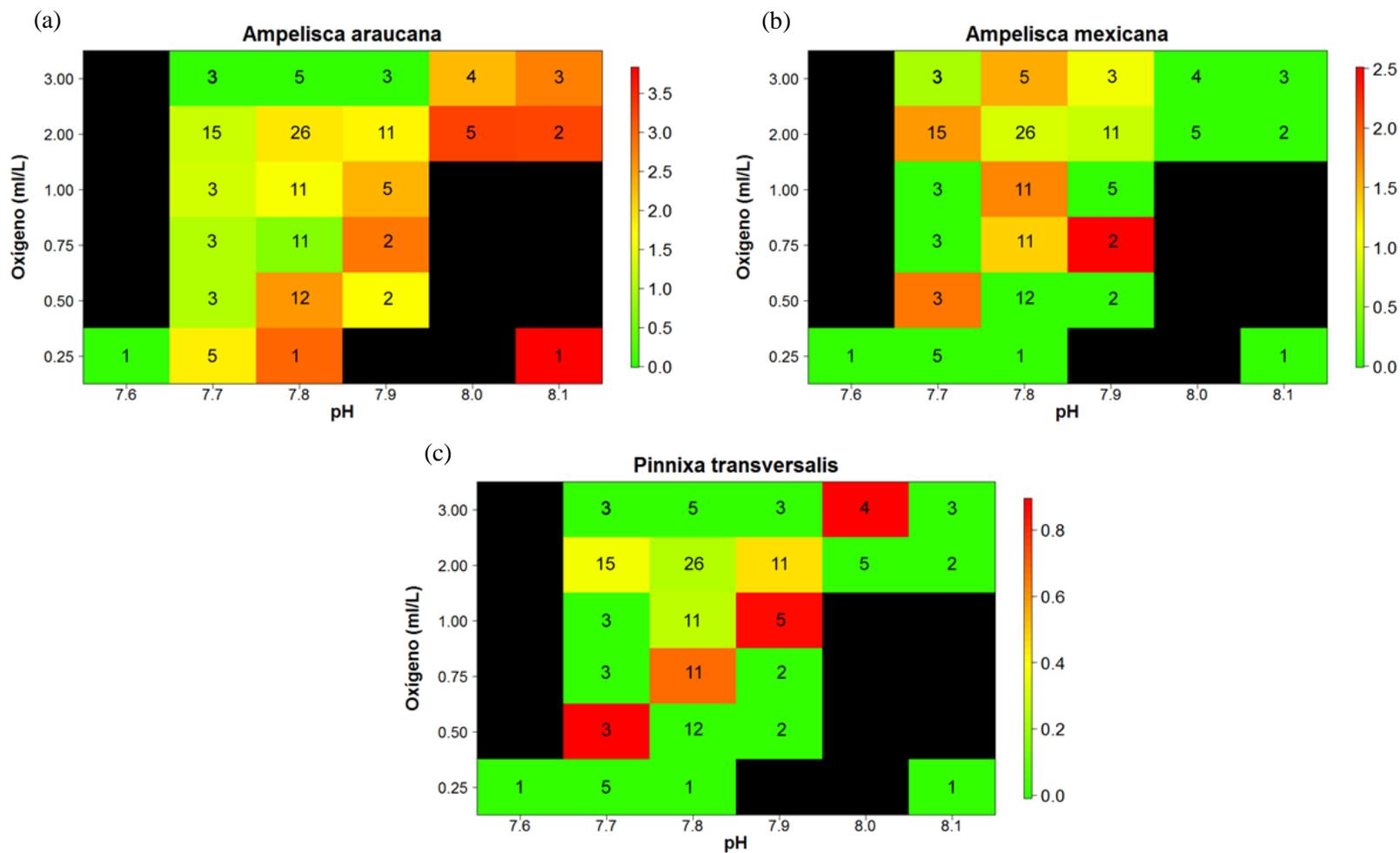


Figura 23. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.

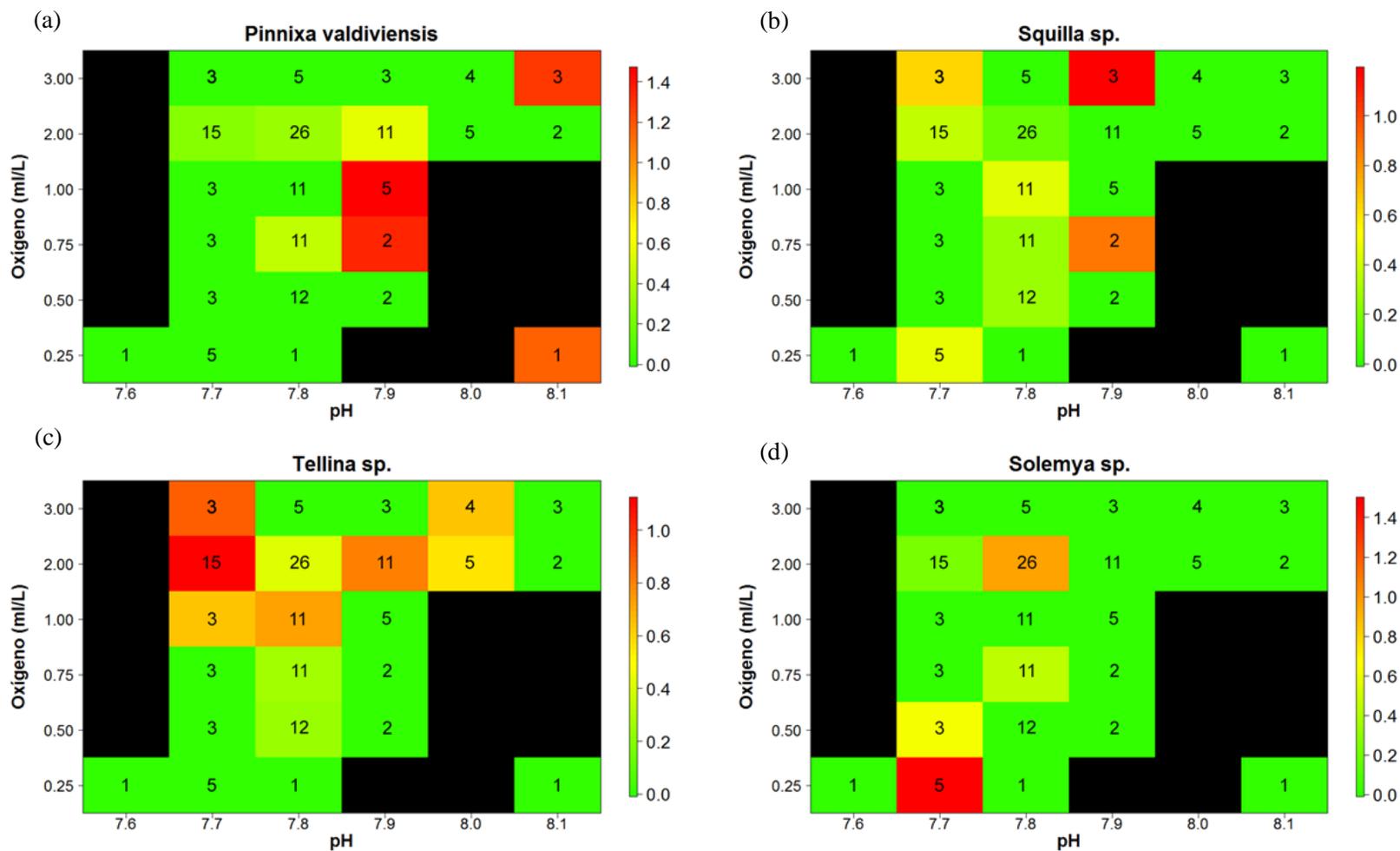


Figura 24. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.

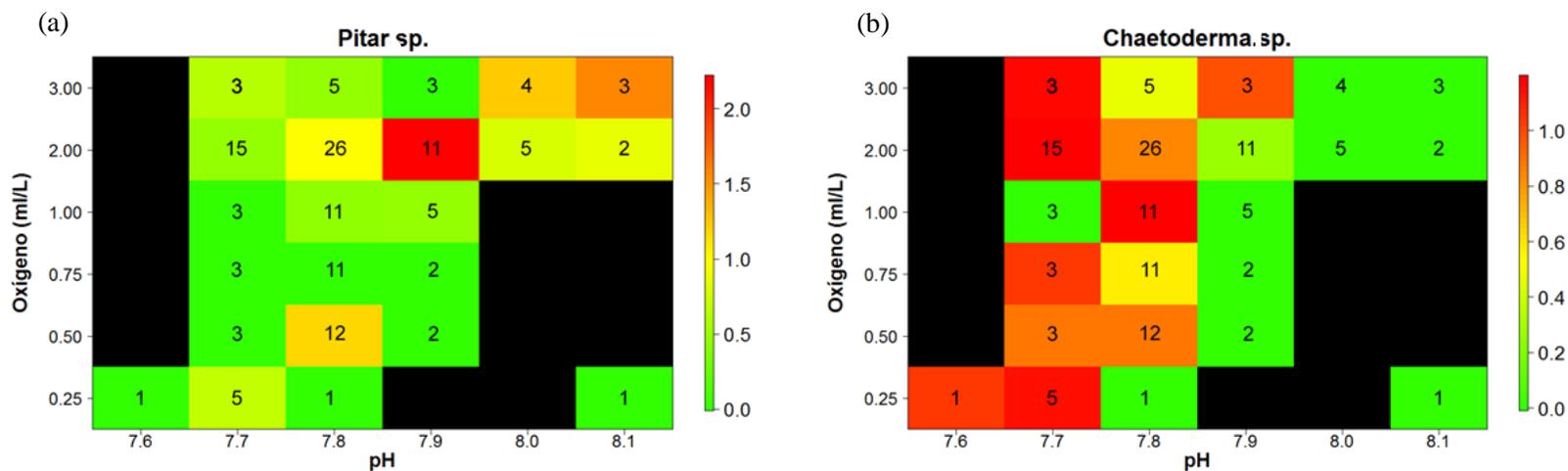


Figura 25. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo de especies del macrobentos calcificantes con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.

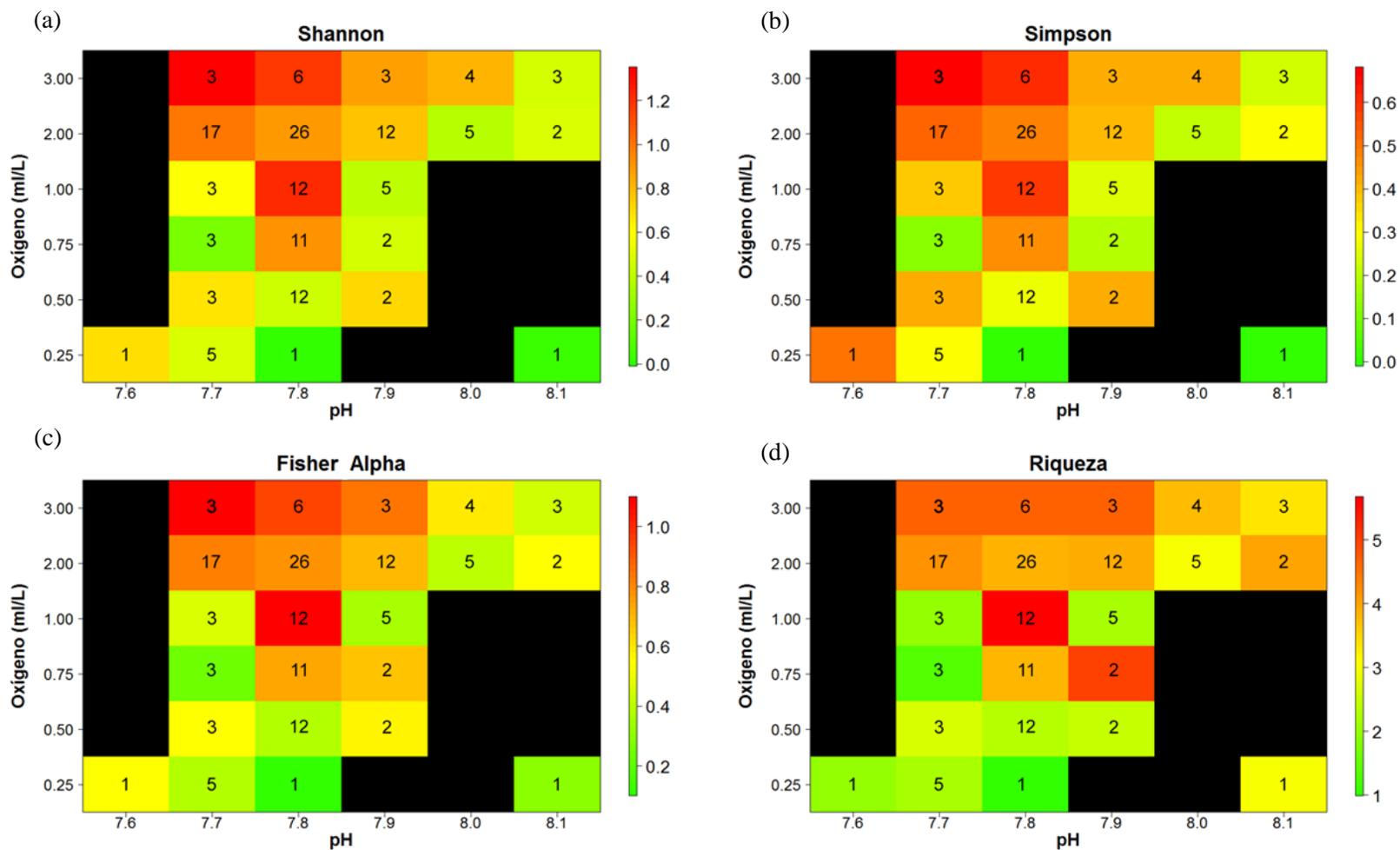


Figura 26. Cuadros de doble entrada con valores promedio del índice de diversidad Shannon (a), Simpson (b), Fisher–Alpha (c), riqueza (d), con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados.

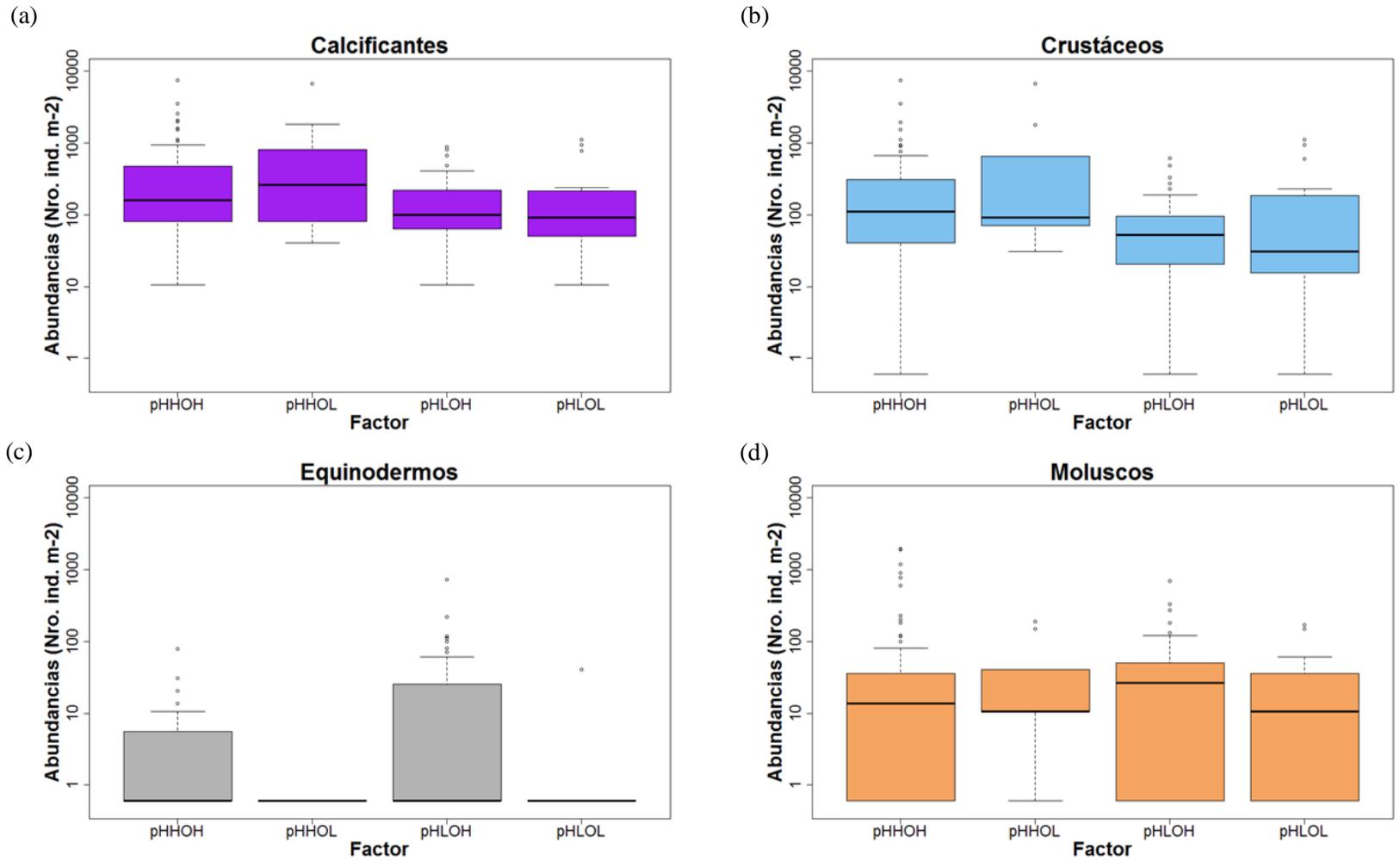


Figura 27. Diagramas de caja para abundancias de organismos calcificantes (a), crustáceos (b), equinodermos (c) y moluscos (d) con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto

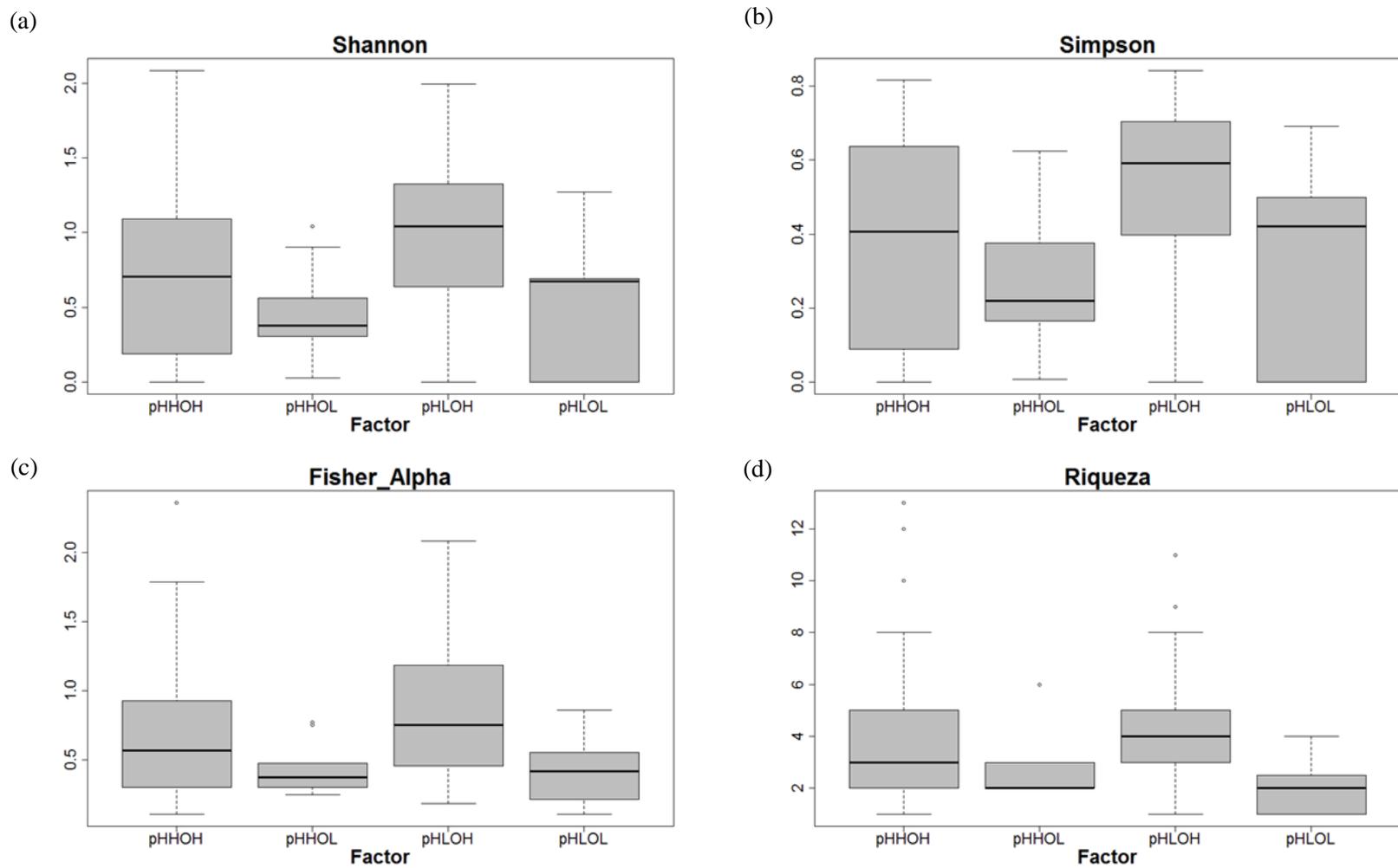


Figura 28. Diagramas de caja para los valores de riqueza (a), índice de diversidad de Shannon (b), Simpson (c) y Fisher – Alpha (d) con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.

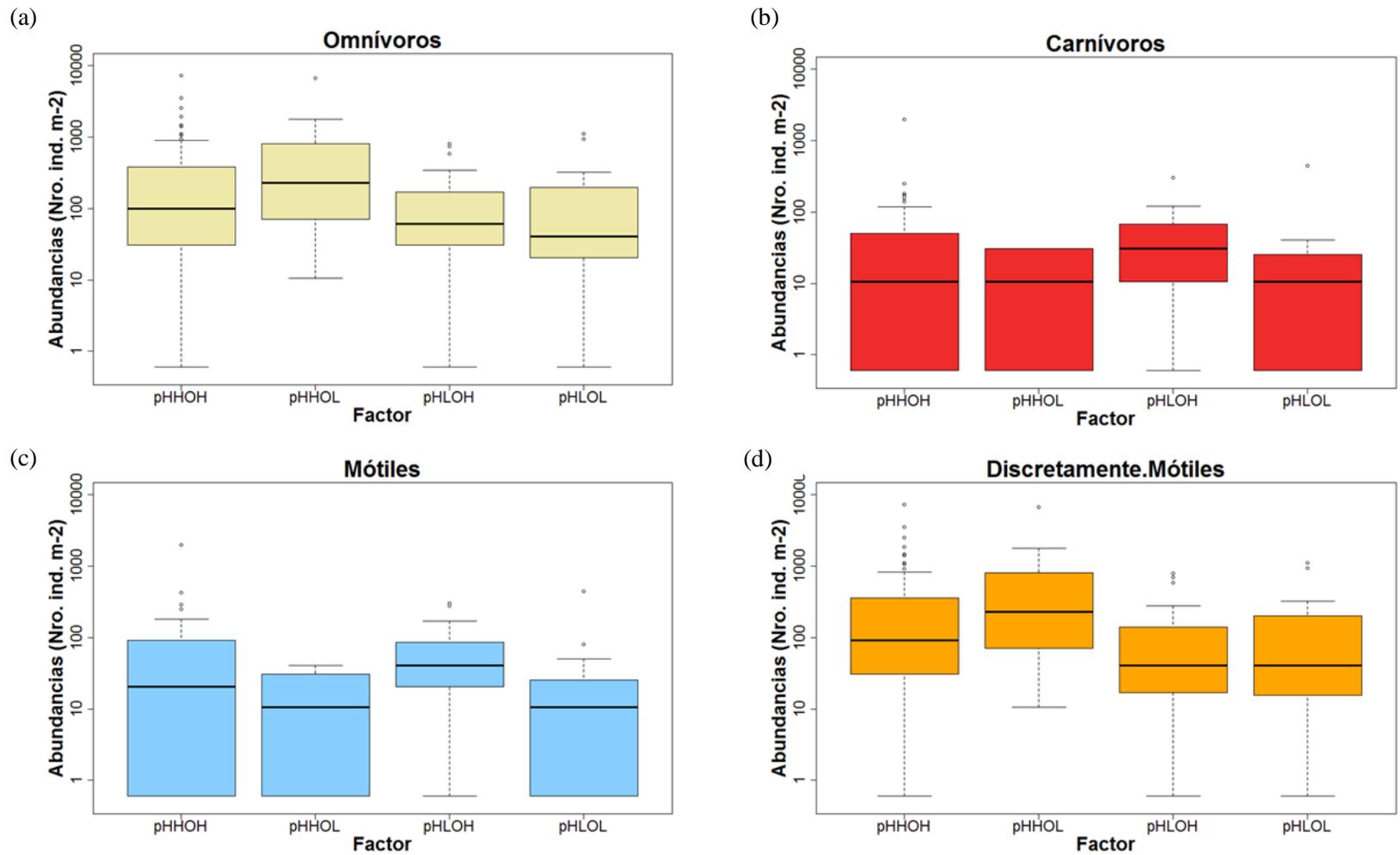


Figura 29. Diagramas de caja para los valores de abundancia para las categorías ecológicas de dieta (Omnívoros (a) y Carnívoros (b)), y de movimiento (Discretamente Móviles (c) y Móviles (d)) y, con respecto a 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.

Tabla 7. Test de Kruskal Wallis para los datos de abundancia y parámetros comunitarios del macrobentos calcificante. Los grupos homogéneos fueron determinados con un test de Dunn ($p < 0.05$), con una corrección de Benjamini – Hochberg.

Kruskal - Wallis	$H_{(3)}$	p	Grupos homogéneos ($\alpha < 0.05$)
Calcificantes	6.21	0.1	n.s.
<i>Categorías taxonómicas</i>			
Crustáceos	10.21	0.01	<u>pHHOH</u> <u>pHHOL</u> <u>pHLOL</u> <u>pHLOH</u>
Moluscos	2.19	0.53	n.s.
<i>Parámetros comunitarios</i>			
Shannon	14.18	0.002	pHLOH <u>pHHOH</u> <u>pHLOL</u> <u>pHHOL</u>
Simpson	12.09	0.007	<u>pHLOH</u> <u>pHLOL</u> <u>pHHOH</u> <u>pHHOL</u>
Alpha - Fisher	15.49	0.001	<u>pHLOH</u> <u>pHHOH</u> <u>pHLOL</u> <u>pHHOL</u>
Riqueza	12.85	0.004	<u>pHLOH</u> <u>pHHOH</u> <u>pHHOL</u> <u>pHLOL</u>
<i>Categorías de alimentación</i>			
Omnívoros	7.25	0.064	n.s.
Carnívoros	8.68	0.033	n.s.
<i>Categorías de motilidad</i>			
Móviles	10.88	0.012	<u>pHLOH</u> <u>pHHOH</u> <u>pHLOL</u> <u>pHHOL</u>
Discretamente Móviles	9.701	0.021	n.s.

4.5 Variabilidad interanual a decenal de la abundancia del macrobentos calcificante en relación oxígeno de fondo

De acuerdo a la metodología se ajustaron los modelos de regresión usando las variables dependientes oxígeno de fondo y abundancia de crustáceos y moluscos. Los GAMs seleccionados están resumidos en las tablas 9 (oxígeno), 10 (crustáceos) y 11 (moluscos). Se seleccionaron los modelos que tuvieron un mayor porcentaje de desviación explicada y el menor valor de GCV/UBRE. Los modelos para el oxígeno disuelto (Tabla 8) tuvieron un mayor poder de predicción a diferencia de las variables bióticas, con una máxima desviación explicada frente a la interacción de las variables predictoras año y zona de 57.4%. Para la abundancia de crustáceos (Tabla 9) la desviación explicada varió entre 40.3% para la interacción entre año y zona, y 7.8% para la interacción período zona. Se obtuvieron bajos valores de desviación explicada para la abundancia de moluscos (Tabla 10), estando por debajo de 26.4% con respecto a la variable predictora año. Se estimaron los valores promedio tanto para las variables bióticas como las abióticas a la profundidad de 100 m.

En el caso de la variabilidad anual del oxígeno (Figura 30a), se registraron los valores mínimos (0.35 ml/L) y máximos (2.24 ml/L) previos al año 2000. A partir del año 2000 se observa una tendencia más estable, con valores entre 0.81 y 1.73 ml/L. Para las abundancias de crustáceos y moluscos (Figura 30b, 30c) los promedios superiores se concentraron posteriores al año 2000. Los valores máximos de abundancia promedio en el período 1976 – 2015 ubicados en los años 2002 y 2014 fueron explicados por el anfípodo *A. araucana*, mientras que en los moluscos un gran aumento de la abundancia

hacia los dos últimos años se debe a la presencia en gran número del bivalvo *Saccella* sp.

Para observar la variación espacial a una escala anual con el oxígeno y las abundancias del macrobentos calcificante, se dividió la serie de tiempo en una zona norte y sur (Figura 31a). La zona norte en concentraciones de oxígeno disuelto tuvo mayores valores que la zona sur durante la serie de tiempo con excepción de los años 1983 y 2014. La abundancia de crustáceos (Figura 31b) tuvo sus mayores valores promedio en la zona norte hasta el 2003, y a partir del 2004 se ve un aumento en la zona sur hasta el 2014. Se observa un patrón similar en la serie de tiempo de moluscos (Figura 31c), con un pico máximo hacia el 2015 en la zona norte.

Para observar si existió respuesta del oxígeno de fondo y la abundancia de dos de los principales taxa de macrobentos calcificante (crustáceos y moluscos) frente al cambio de régimen observado para la sardina y anchoveta (Chavez *et al.* 2003, Gutiérrez *et al.* 2012), se dividió a la serie de tiempo en dos períodos. Debido a la previa exploración de datos, se mantuvo la separación del área en dos zonas, y además se redujo la escala espacial para ver la variación entre grados latitudinales. Las concentraciones del oxígeno han aumentado desde el período de 1976 – 1991 en ambas zonas, registrándose el mayor cambio promedio en la zona sur, con un aumento de 0.53 ± 0.03 ml/L a 0.87 ± 0.04 ml/L (Figura 32a). Para la variación interdecenal en la abundancia de crustáceos, se observó una tendencia de aumento en ambas zonas, pero invirtiéndose el área de mayor abundancia de norte a sur (Figura 32b). Este mismo caso fue observado en los moluscos (Figura 32c).

A una escala espacial menor, se observó una oxigenación a los 100 m hacia el último periodo al sur de 4°S, y la cual se hace más pronunciada entre 5° a 7°S (Figura 33a). En los crustáceos (Figura 33b) se observa el mismo patrón de aumento que el oxígeno, manteniéndose el núcleo de mayor abundancia entre 4° a 5°S y aumentando considerablemente el número de crustáceos entre 7° y 8°S. En los moluscos, no se observó un cambio significativo entre los periodos temporales en gran parte de las latitudes, moviéndose el área de mayor abundancia de moluscos de 5° y 6°S a 6° y 7°S (Figura 33c).



Tabla 8. Modelo GAM para el oxígeno de fondo

Parámetro	Oxígeno							
	Profundidad + Año		Profundidad + Año*Zona		Profundidad + Período*Zona		Profundidad + Período*Grado Latitudinal	
Fórmula	Gaussiana		Gaussiana		Gaussiana		Gaussiana	
GCV/UBRE	0.38		0.28		0.31		0.3	
R2	0.38		0.55		0.27		0.29	
Desviación explicada (%)	39.7		57.4		27.2		30.2	
Factor	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p
Año	24	<0.001	23	<0.001	-	-	-	-
Zona	-	-	1	<0.001	1	<0.001	-	-
Período	-	-	-	-	1	<0.001	1	n.s.
Grado Latitudinal	-	-	-	-	-	-	5	<0.001
Año*Zona	-	-	23	<0.001	-	-	-	-
Período*Zona	-	-	-	-	1	<0.01	-	-
Período*Grado Latitudinal	-	-	-	-	-	-	5	<0.001
Profundidad	2.439	<0.001	3.5	<0.001	1.856	<0.01	8.964	<0.001

Tabla 9. Modelo GAM para la abundancia de crustáceos

Parámetro	Crustáceos							
	Profundidad + Año		Profundidad + Año*Zona		Profundidad + Período*Zona		Profundidad + Período*Grado Latitudinal	
Fórmula	Poisson		Poisson		Poisson		Poisson	
Familia	436.34		361.76		505.11		327.51	
GCV/UBRE	0.11		0.22		0.01		0.222	
R ²	28		40.3		7.8		39.5	
Desviación explicada (%)	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p
Factor								
Año	24	<0.001	24	<0.001	-	-	-	-
Zona	-	-	1	n.s.	1	<0.001	-	-
Período	-	-	-	-	1	<0.001	1	<0.001
Grado Latitudinal	-	-	-	-	-	-	5	<0.001
Año*Zona	-	-	23	<0.001	-	-	-	-
Período*Zona	-	-	-	-	1	<0.001	-	-
Período*Grado Latitudinal	-	-	-	-	-	-	5	<0.001
Profundidad	8.947	<0.001	8.957	<0.001	8.957	<0.001	8.964	<0.001

Tabla 10. Modelo GAM para la abundancia de moluscos

Parámetro	Moluscos							
	Profundidad + Año		Profundidad + Año*Zona		Profundidad + Período*Zona		Profundidad + Período*Grado Latitudinal	
Fórmula	Cuasi Poisson		Gaussiana		Cuasi Poisson		Cuasi Poisson	
Familia	Cuasi Poisson		Gaussiana		Cuasi Poisson		Cuasi Poisson	
GCV/UBRE	180.42		56188		149.3		139.7	
R ²	0.12		0.18		0.03		0.06	
Desviación explicada (%)	26.4		21.8		9.1		16.5	
	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p	g.l.	p
Factor								
Año	24	<0.001	24	<0.001	-	-		
Zona	-	-	1	<0.05	1	<0.01		
Período	-	-	-	-	1	<0.05	1	n.s.
Grado Latitudinal	-	-	-	-			5	<0.001
Año*Zona	-	-	23	<0.001	-	-		
Período*Zona	-	-	-	-	1	<0.01	-	-
Período*Grado Latitudinal	-	-	-	-			5	<0.001
Profundidad	7.556	<0.001	8.941	<0.001	7.063	<0.01	7.257	<0.01

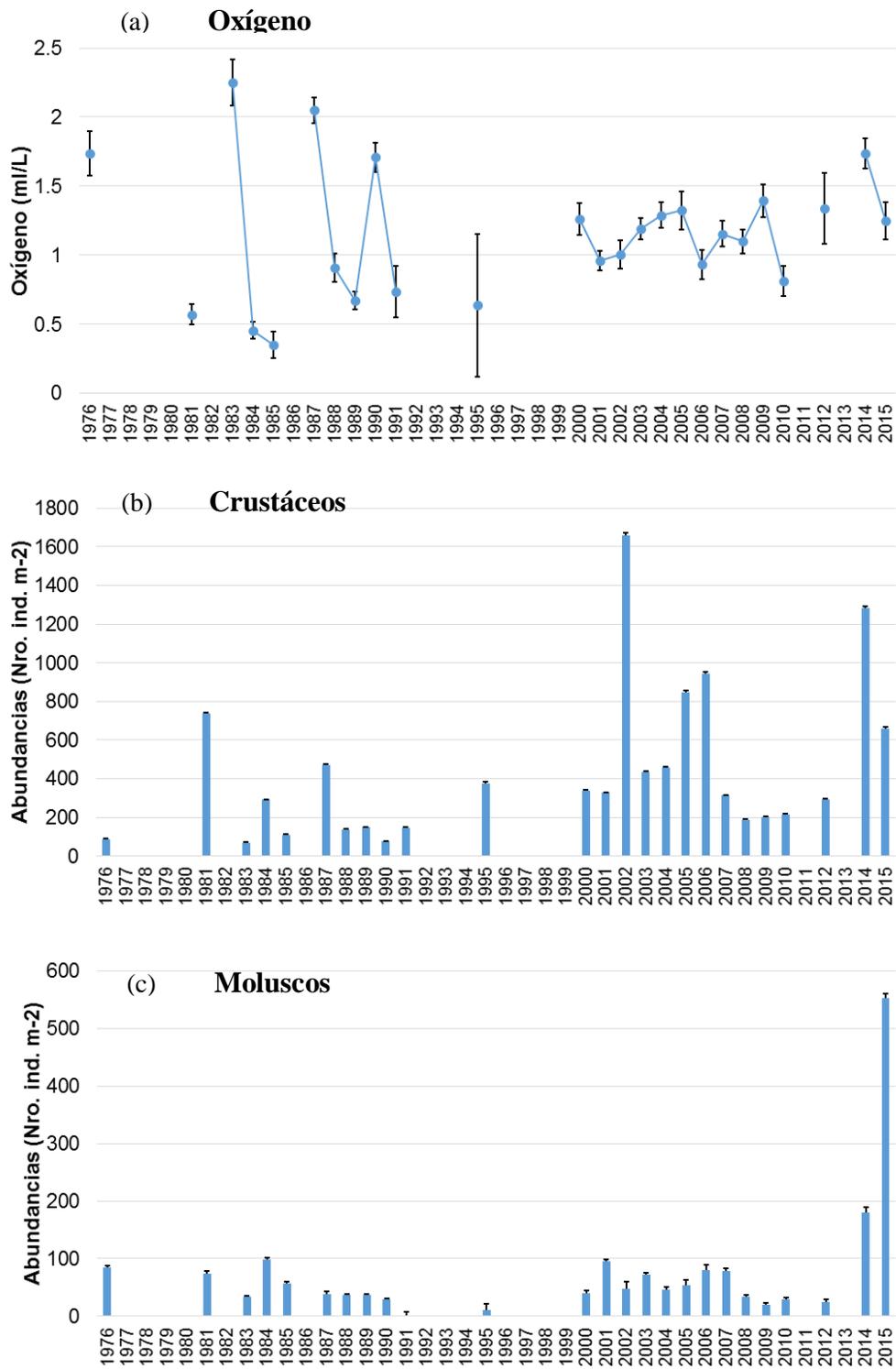


Figura 30. Serie de tiempo de oxígeno de fondo (a), y abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) promedio para la profundidad de 100 m dentro de 3°S a 9°S en el período 1976 – 2015. Las barras representan el error estándar.

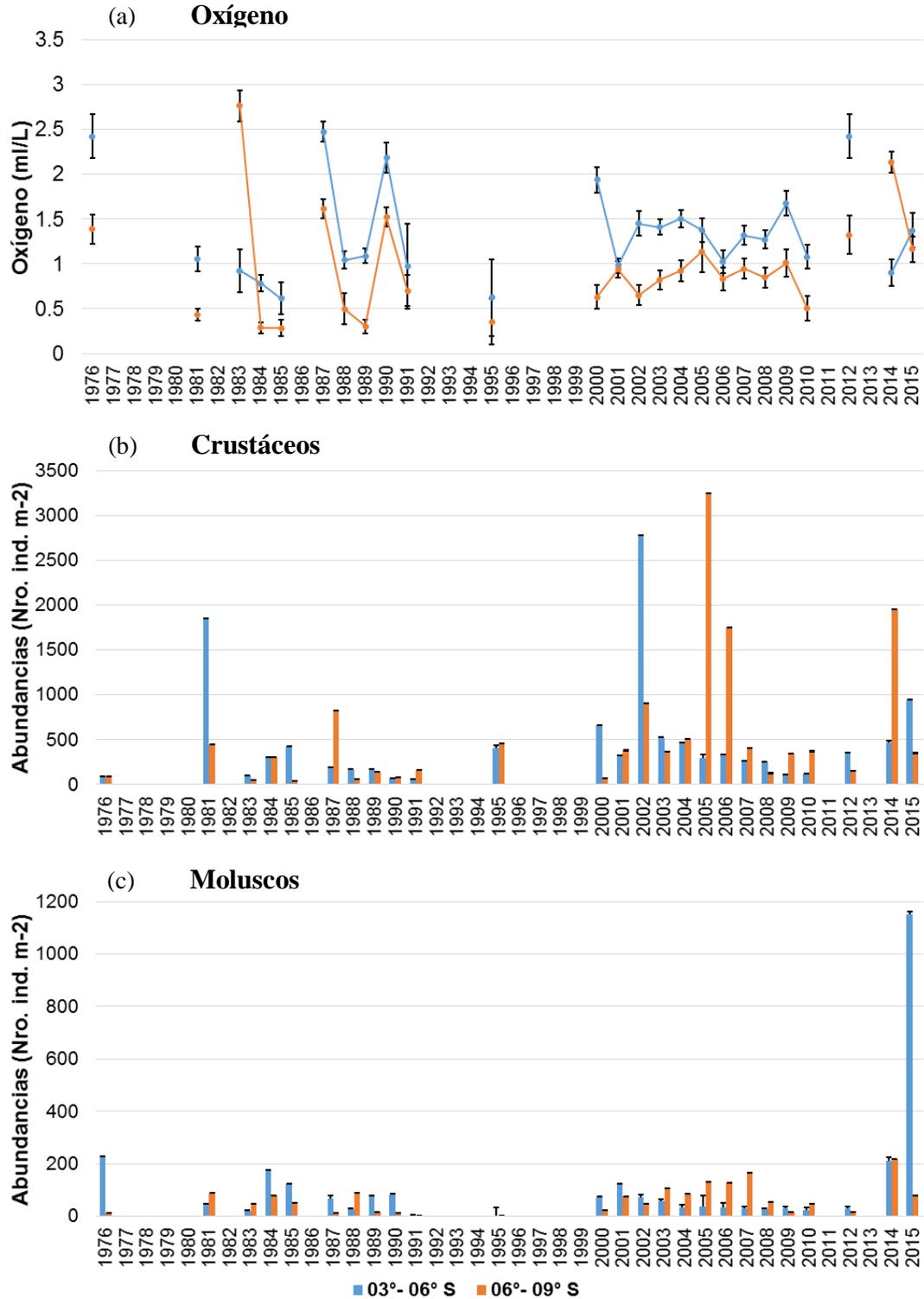


Figura 31. Serie de tiempo del oxígeno de fondo (a), y la abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) promedio para la zona norte (03°-06°S) y sur (06°S-09°S) en el período 1976 – 2015. Las barras representan el error estándar.

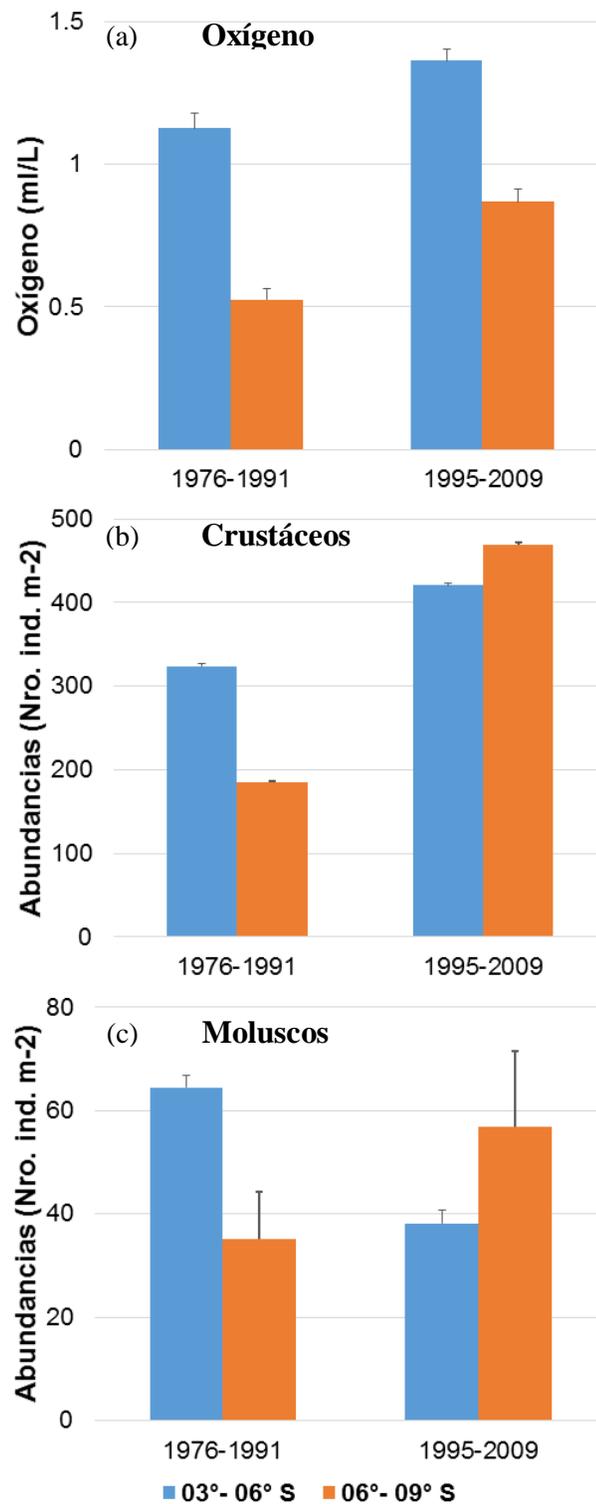


Figura 32. Promedios de concentración de oxígeno de fondo (a), abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) entre los períodos 1976 – 1991 y 1995 – 2009 para la zona norte (03°-06°S) y sur (06°S-09°S). Las barras representan el error estándar.

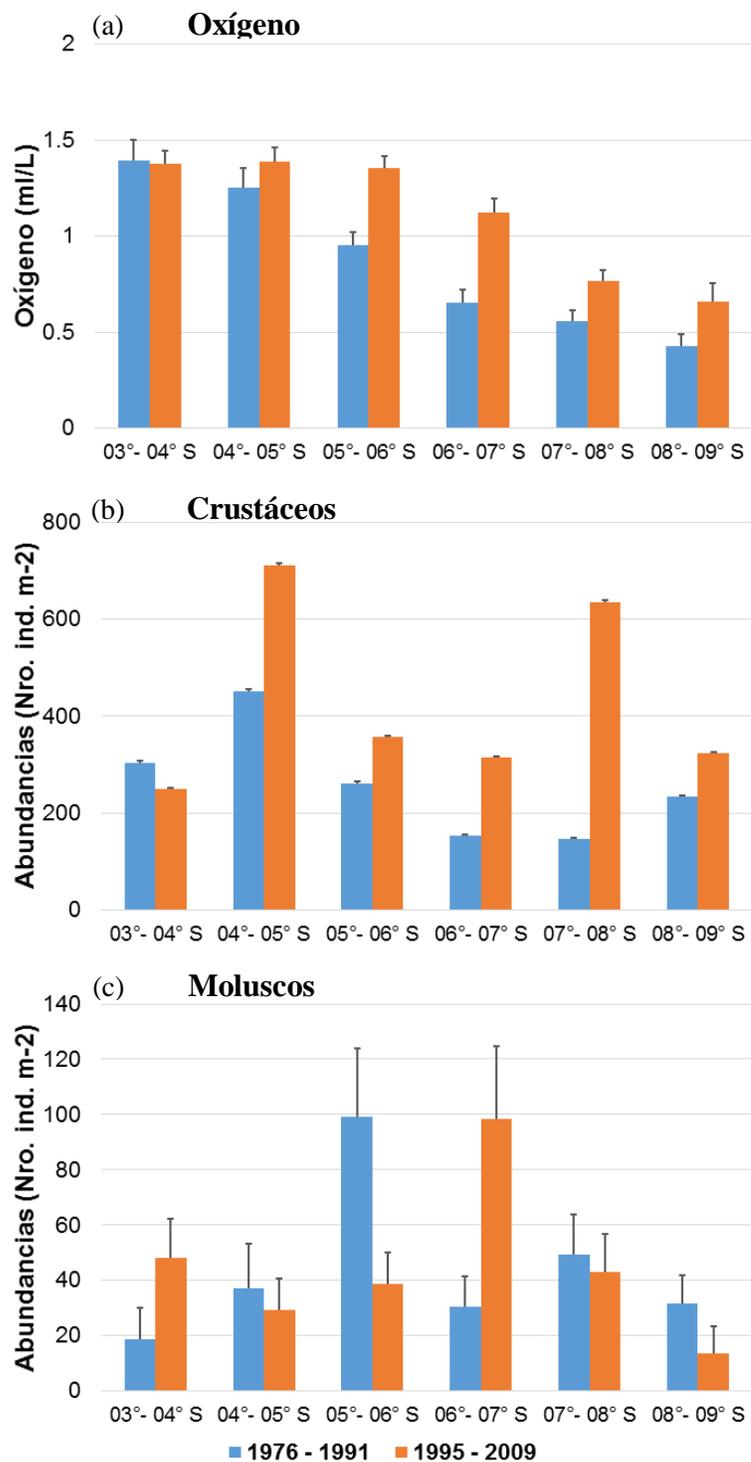


Figura 33. Promedios de concentración de oxígeno de fondo (a), abundancia de crustáceos (b) y moluscos (c) para la profundidad de 100 m entre los períodos 1976 – 1991 y 1995 – 2009 para cada grado latitudinal entre 03° a 09°S. Las barras representan el error estándar.

5. DISCUSIÓN

5.1 Patrones espaciales y temporales del pH modelado

El régimen temporal de pH superficial frente a las costas de Perú mostró tanto en los datos modelados como las observaciones claros patrones de variabilidad estacional, donde se observa un pH alto en verano y otoño, y condiciones más ácidas en invierno y primavera. Este patrón está en sincronía con los ciclos estacionales de la concentración de clorofila-a y temperatura superficial del mar (Chavez & Messié 2009), ligando la variabilidad del pH superficial principalmente con la productividad primaria y el afloramiento, respectivamente (Takahashi *et al.* 1993). Esto se observa en otros sistemas de afloramiento en el mundo, no solo en relación al pH sino a otros parámetros de carbono como la alcalinidad total y la presión parcial de CO₂ (Takahashi *et al.* 2014).

A nivel espacial, estos niveles bajos de pH superficial se encuentran cercanos a la costa por el afloramiento (Simpson & Zirino 1980, Copin-Montégut & Raimbault 1994), con un aumento de los valores de pH al norte de los 6°S, por la presencia al de las masas de agua superficiales tropicales y ecuatoriales, las cuales son de naturaleza alcalina (>8.03 unidades) (León *et al.* 2011). En el estrato subsuperficial, esta elevación del pH puede deberse al transporte de masas de agua oxigenadas al norte 6°S por la Corriente Ecuatorial Subsuperficial (EUC), y la Contracorriente Subsuperficial del Sur primaria y secundaria, que ventilan y profundizan la Zona Mínima de Oxígeno (Stramma *et al.* 2010a, Thamdrup *et al.* 2012, Montes *et al.* 2014), caracterizada por poseer altas concentraciones de dióxido de carbono y un bajo pH (Capone & Hutchins

2013). Esta oxigenación se relaciona con la estructura del pH modelado, tanto en el estrato superficial como el de 100 m de profundidad (Figura 4), y en el fondo principalmente al norte de los 4°S (Figura 35), dándose valores de pH más altos principalmente en el primer semestre del año, cuando la EUC presenta un mayor flujo (Lukas 1986).

La variabilidad temporal del pH en los ecosistemas de afloramiento posee una de las mayores magnitudes dentro de los hábitats marinos, siendo las fluctuaciones muy rápidas, y alcanzando variaciones de aproximadamente 0.35 unidades de pH en cuestión de días (Hofmann *et al.* 2011). En la simulación y observaciones del pH en superficie se encontró una amplia variación espacial y estacional, más fue de menor magnitud con la profundidad (Figura 42). En general, el pH de la columna de agua hasta el fondo en promedio disminuye conforme aumenta la profundidad, y la forma de los perfiles obtenidos (Figura 43), si se comparan con los perfiles típicos de oxígeno para el área (ver Fig. 6 Graco *et al.* 2007), entra en la categoría O – pH1 definida por Silva (2008), para el rango de profundidad del presente estudio. Este tipo de perfil se explica por la presencia de los procesos de remineralización de la materia orgánica, los cuales consumen oxígeno (Graco *et al.* 2006, Paulmier *et al.* 2011) y aportan DIC al medio (Figura 34). Con respecto a la estacionalidad, en verano y primavera se observó un descenso en el pH de fondo, el cual puede deberse a la mayor tasa de respiración de materia orgánica en la columna de agua, debido al aumento de la productividad primaria en superficie (Messié & Chavez 2015). Durante el invierno, donde se aprecia el más intenso afloramiento (Chavez & Messié 2009) se observó en los mapas de fondo

la entrada de aguas de bajo pH provenientes del talud hacia la plataforma continental (Figura 3). Se ha registrado esta mismo ingreso por afloramiento de aguas de pH bajo en el Sistema de Corrientes de California (Feely *et al.* 2008), con valores de pH mínimos cerca al fondo (cercanos a 7.6 unidades) y otros lugares de plataformas angostas, en donde incluso el agua aflorada llega a hábitats cercanos a la costa (Booth *et al.* 2012).

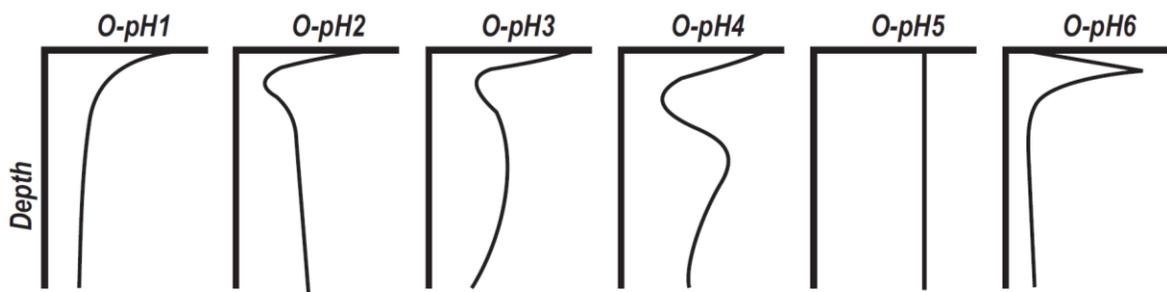


Figura 34. Diagrama de las diferentes estructuras verticales del oxígeno disuelto y el pH (modificado de Silva (2008)).

La simulación ROM-PISCES del período 2007-2014 reprodujo correctamente los patrones estacionales del pH, pero con una subestimación del pH de 0.1-0.2 unidades. Estas diferencias fueron mayores en los casos donde existía un reducido número de observaciones (Figura 40, meses de abril y julio), lo que podría deberse a una poca representatividad de los datos observados. Con respecto a los patrones espaciales, se observaron algunas diferencias, entre las que resalta la mayor amplitud de la franja de bajo pH superficial costero en comparación a las observaciones. Para evaluar esto, es necesario conocer cuáles son los factores que afectan la variabilidad del pH superficial. De acuerdo a Takahashi *et al.* (2014), el pH depende primordialmente de la

temperatura, la salinidad y la proporción de alcalinidad total sobre el DIC; en el presente estudio estas dos primeras correlaciones significativas han sido observadas (Figura 6). El problema radica en que el modelo usa para las condiciones de frontera, climatologías del DIC y la alcalinidad, donde se sabe que el DIC contribuye cuantitativamente en el cambio positivo de pH entre las estaciones (Hagens & Middelburg 2016). Esto además influye en la escasa variabilidad interanual que presenta el modelo. En general el pH presenta en realidad una alta variabilidad a nivel superficial y subsuperficial tal como lo demuestran las series de tiempo en otras zonas del Pacífico (Dore *et al.* 2009). Otra característica espacial de la simulación es la presencia de una zona de pH de fondo relativamente alto cerca de la costa entre 7° y 8°S. Esta zona presenta una baja profundidad en la batimetría que usa la simulación (Figura 47), lo cual podría promover los procesos de mezcla vertical (Feely *et al.* 2010).

Uno de los problemas que hay con estos modelos es que no existen un conjunto de variables definidas o ecuaciones que describan el impacto de los ecosistemas marinos en los ciclos biogeoquímicos, ni tampoco un consenso en cuán complejo debe ser un modelo biogeoquímico para representar la relación entre todos los componentes del océano (Kriest *et al.* 2010). Una de las limitaciones de la simulación de pH en el presente estudio, además de la subestimación, es la resolución espacial (Figura 47), que dificulta representar adecuadamente las condiciones de meso escala, los cuales se ha demostrado tienen un rol importante en los procesos bioquímicos en el Pacífico Tropical Este (Stramma *et al.* 2013, Thomsen *et al.* 2016), así como para incorporar el efecto de la geografía local (Blayo & Debreu 1999). Este último punto se evidencia

especialmente en el pH de fondo de la costa norte (Figura 5), ya que al ser la plataforma muy angosta en esta zona (Velazco & Sarmiento 2001), la grilla usada en la simulación es demasiado gruesa como para incluir partes del talud continental norte, el cual presenta un fuerte gradiente batimétrico y relieve disperejo (Velazco *et al.* 2015).



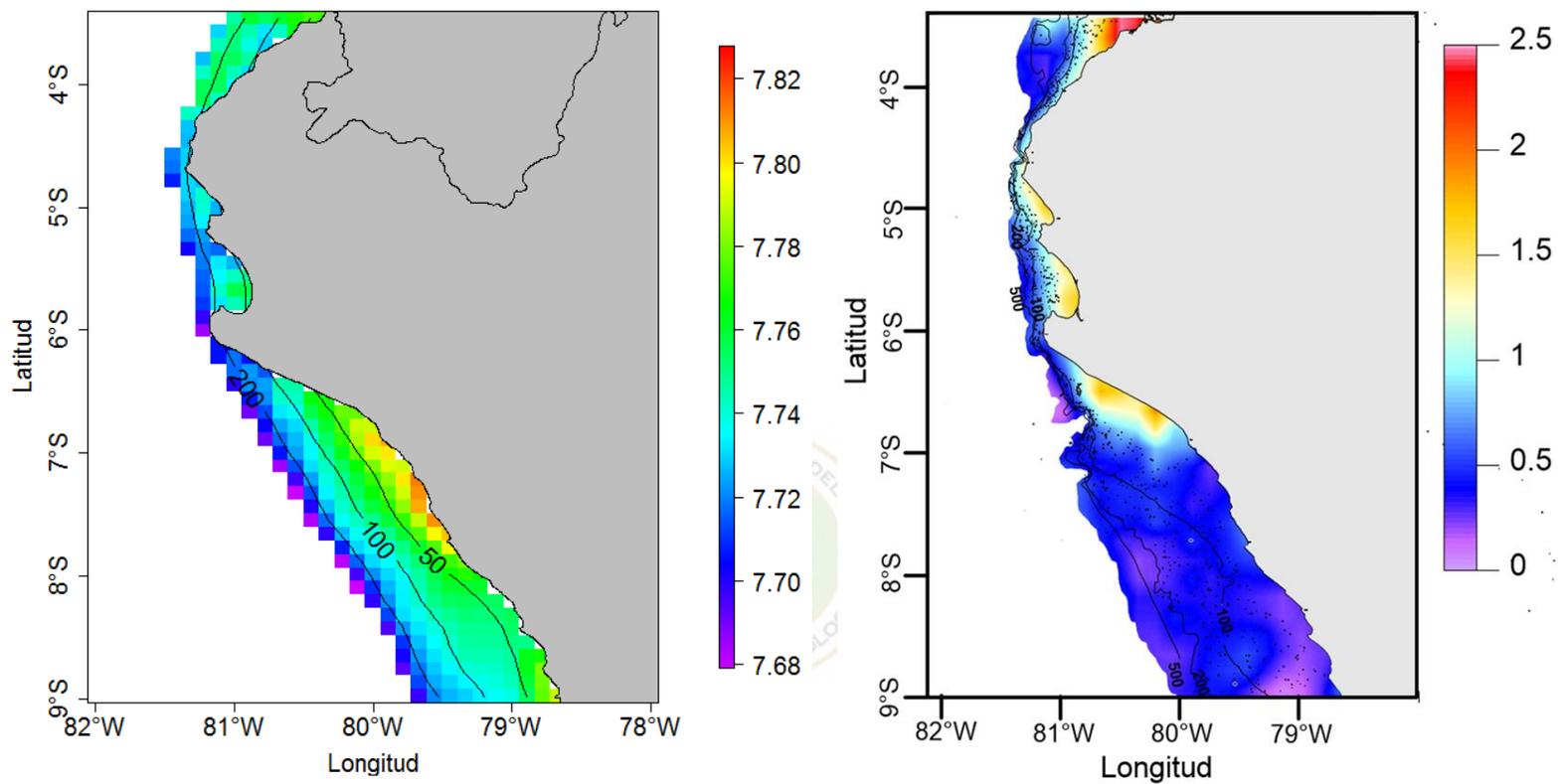


Figura 35. Condiciones promedio del pH de fondo (<300 m) del modelo ROM – PISCES del período 2007 – 2014 (izquierda), y oxígeno disuelto entre 1976 – 2009 (condiciones no Niño) (derecha) modificado de Quipezcoa et al (en prensa)

5.2 Biodiversidad de especies de macrobentos calcificante de la plataforma continental

En el área de estudio se reportaron proporciones similares de los grupos taxonómicos del macrobentos calcificante tanto en abundancia como número de especies a los ya registrados para la misma área por Tam (1992) y Yupanqui *et al.* (2013), con crustáceos y moluscos teniendo mayores abundancias frente a los equinodermos. Este patrón también ha sido observado en otras zonas de plataforma continental de Perú (Levin *et al.* 2002) y Chile (Gallardo *et al.* 2004, Palma *et al.* 2005, Sellanes *et al.* 2010), que presentan condiciones deficientes en oxígeno inclusive más intensas que las predominantes en el presente estudio. Una de las especies calcificantes con mayor representación numérica es el anfípodo *Ampelisca araucana* (Sellanes *et al.* 2007), que alcanza densidades comparables a los poliquetos (Carrasco & Gallardo 1983, Carrasco *et al.* 1988, Gutierrez *et al.* 2000, Neira & Palma 2007).

En otros sistemas bentónicos asociados a zonas de afloramiento costero se observan patrones similares. Por ejemplo, frente a California, las especies calcificantes están representadas mayoritariamente por los crustáceos (34%) seguida por los moluscos (18%) (Hyland *et al.* 1991), con mayores abundancias de los primeros en el límite superior de la ZMO y un pequeño pico a lo largo del límite inferior, no existiendo moluscos fuertemente calcificados por debajo de niveles de oxígeno de 0.3 ml/L (Mullins *et al.* 1985). Frente a Namibia en el sistema de Benguela, la mayor riqueza de especies también corresponde a los crustáceos, con los anfípodos y decápodos como grupos representativos, estando los moluscos restringidos a capas mucho más profundas por debajo de los 400 m (Eisenbarth & Zettler 2016), pero habiéndose

registrado especies de moluscos como *Nassarius vinctus* y *Nuculana bicuspidata* en zonas mínimas de oxígeno con abundancias relativas cercanas al 60% (Zettler *et al.* 2009).



Tabla 11. Número de especies y abundancias de organismos del macrobentos calcificante reportados en diferentes ambientes marinos.

Lugar	Estudio	Rango de profundidad	Crustáceos		Moluscos		Equinodermos	
			% Abundancia	S	% Abundancia	S	% Abundancia	S
Perú (3° - 9°S)	Tam 1992	60 - 90 m	68.89	22	23.65	14	7.3	9
Perú (3° - 12°S)	Salzwedel <i>et al</i> 1988	25 - 500 m		120		73		
Ensenada de Piura (5°S)	Yupanqui <i>et al</i> 2013	5 - 72 m	75.91	24	24.08	21		
Callao (12°S)	Levin <i>et al</i> 2002	305 - 1210 m	76.18		16.19		7.62	
Bahía de Concepción (36°S)	Gallardo <i>et al</i> 2004	122 - 840 m	87.29		12.71			
Chile (22° - 42°S)	Palma <i>et al</i> 2005	98 - 2060 m		18		21		2
California (35°S)	Hyland <i>et al</i> 1991	90 - 565 m		304		179		
Costa de Namibia (17°S)	Zettler <i>et al</i> 2009	31 - 117 m		28		22		5
Península de Otago (45°S)	Probert & Wilson 1984	14 - 150 m		66		70		25
Península de Qatar (24° - 27°N)	Wei <i>et al</i> 2015	~36 m	55.91		41.22		2.86	
Perú (3° - 9°S)	Este estudio	30 - 200 m	71.72	66	23.44		4.84	2

La mayor parte de la abundancia por parte de los crustáceos en los estudios previos al igual que en el ecosistema de Humboldt estuvo representado por ampeliscidos (Levin 2003). Por otro lado, en otro tipo de sistemas, en la Península de Otago, donde la productividad es sostenida principalmente por la influencia de los ríos (Haywood 2004), los moluscos y crustáceos no son muy diferentes en número de individuos, siguiéndoles en abundancia al grupo de los poliquetos (Probert & Wilson 1984). Para ambientes oligotróficos como en los márgenes de la Península de Qatar, donde la alta salinidad y temperatura son factores limitantes, son los moluscos los que aportan a la mayor abundancia de organismos calcificantes, sobrepasando en número a los anfípodos (Wei *et al.* 2016). En el margen continental de Nueva Zelanda (Pilditch *et al.* 2015), se registraron mayor abundancia de crustáceos hacia la zona más productiva, mientras en un ambiente con pocos nutrientes, la diferencia entre crustáceos y moluscos se redujo, siendo más evidente la presencia de equinodermos.

Muchas de las especies y/o géneros se han registrado para otras zonas con las mismas condiciones ambientales. El anfípodo *Ampelisca araucana* se ha registrado en Chile desde Iquique hasta Concepción (Gonzalez *et al.* 2008). En Perú, está distribuido en todo el litoral, y es parte de la infauna dominante del macrobentos (Arntz *et al.* 1991). En el estudio se registró hasta los 3.4°S en el norte, en simpatría con *A. mexicana*, otra especie de anfípodo del Pacífico tropical (Valencia *et al.* 2014b). Los miembros de la familia Ampeliscidae se caracterizan por poseer caracteres extremadamente conservativos incluso en amplias áreas geográficas (Soliman & Wicksten 2007), definiendo especies con variaciones muy sutiles. Dado el amplio espectro de

condiciones ambientales en los que se distribuye, es necesaria una revisión de *A. araucana* y el propio género en la costa peruana, como también se ha sugerido inclusive cerca de la localidad tipo (Gonzalez 1991)

Entre otros peracáridos además de los anfípodos, los cumáceos se tornan un grupo interesante, ya que tienen una capacidad de dispersión muy limitada, que los hace un grupo útil para estudiar patrones biogeográficos (Watling 2009). En el presente estudio fueron encontrados con frecuencia al norte de los 8°S, en 43 estaciones entre 22 a 200 m. En otros estudios para Perú, los cumáceos determinados pertenecen a profundidades mayores de 1800 m (Petrescu 1995, Muhlenhardt-Siegel 2008). Para Chile se han registrado 11 especies para el estrato de profundidad entre 50 a 200 m, principalmente en fondos blandos (Thiel *et al.* 2003), mientras que el Pacífico tropical, en el área de Ecuador (Islas Galápagos) cuenta con 2 especies (Jarquín - González & García - Madrigal 2013). Los patrones de número de especies en cumáceos son inversos al gradiente latitudinal de riqueza, diferenciándose de grupos conocidos como los moluscos e isópodos (Gage *et al.* 2004, Rivadeneira *et al.* 2011), con lo que también sería necesario corroborar esta hipótesis a lo largo de la costa peruana.

Una de las especies de moluscos que tuvo mayor representación en el estudio en frecuencia (57 estaciones) fue *Chaetoderma* sp., que se distribuyó a lo largo de toda el área del estudio, entre las profundidades de 34 a 186 m. Este género forma parte de una de las tres familias dentro de la clase Caudofoveata. Viven en una gran diversidad de hábitats y condiciones ambientales, en un rango de profundidad de 50 a 9000 m (Señarís *et al.* 2016). A nivel global se han documentado hasta el momento de 120 a

150 especies, con un tercio perteneciendo a la familia Chaetodermatidae (Gracia C. *et al.* 2013). La determinación a nivel de clase se torna fácil por la presencia de espículas sobre el cuerpo vermiforme, pero para un nivel específico, es un grupo problemático por la necesidad de analizar microestructuras a través de cortes histológicos (Todt 2013), lo que se hace tedioso en inventarios rápidos. Para la costa del Pacífico Sureste se ha registrado solo a *Chaetoderma araucanae* (Osorio & Tarifeño 1976), que se distribuye desde Valparaíso hasta el sur de Chile (Ramajo & Osorio 2010). Esta misma especie se ha registrado para Perú, pero el lugar de colecta no ha sido especificado (Paredes *et al.* 1999).

Otro grupo frecuente y el cual aportó la mayor abundancia dentro del macrobentos calcificante fueron los bivalvos de la subclase Protobranchia, la cual contiene a *Saccella* sp. y *Solemya* sp. La primera especie fue la tercera más abundante de todos los calcificantes en el período 2007 - 2014, además de haber explicado los valores más altos de abundancia de moluscos en el período 1976 - 2015. *Solemya* sp. fue el molusco más numeroso en ambientes con concentraciones de oxígeno menores o iguales a 2.0 ml/L. Ambos moluscos son parte de la infauna, presentan caracteres primitivos, y han colonizado hábitats a gran profundidad en el océano (Giribet 2008), estando presentes también en las emanaciones frías (*cold seeps*) (Sellanes *et al.* 2004, Levin 2005). La mayor parte de estas especies son de fondos fangosos y arenosos, con abundante materia orgánica (Sharma *et al.* 2013). Para el caso de *Solemya* en la costa peruana, se ha reportado a *Solemya pervenica* (Kamenev 2009) y un posible registro de *Solemya panamensis* (Coan & Valentich-Scott 2012). Para el género *Saccella*, se tienen cuatro

especies para la zona norte de Perú. En el presente estudio, la distribución de *Saccella* sp. alcanzó los 8.8°S.

El registro del macrobentos calcificante en la zona de estudio se caracteriza por tener un bajo porcentaje de identificaciones a nivel específico e incluso genérico. En los ambientes de surgencia se ha puesto especial énfasis en las especies de poliquetos, las cuales por ser más abundantes reflejan el comportamiento total de la macrofauna (Hutchings 1998, Quipúzcoa *et al.* 2011) y se ha recomendado su uso exclusivo para evaluar cambios en las comunidades bentónicas (Olsgard *et al.* 2003). Ellis (1985) definió el término suficiencia taxonómica como la identificación taxonómica que equilibra la necesidad de indicar la biología de los organismos con la precisión de hacer las determinaciones, lo que significa determinar hasta la clasificación taxonómica más alta sin perder detalles ecológicos (Mueller *et al.* 2013). En el caso de los moluscos, se ha visto que los patrones de diversidad beta detectables en las especies son reflejadas a nivel genérico o de familia, pero contando con inventarios previos y a grandes escalas espaciales (Terlizzi *et al.* 2009). Si bien es cierto que la afirmación anterior podría aplicarse al macrobentos para perturbaciones ambientales a corto plazo (Warwick 1993, Warwick & Clarke 1995), para el estudio de procesos de largo plazo, tales como los ligados al cambio global, el equilibrio de las interacciones entre especies filogenéticamente cercanas cambiaría (Tataranni *et al.* 2009), por lo cual se necesitan análisis periódicos al nivel taxonómico más fino (Musco *et al.* 2011) en zonas como Perú, donde gran parte de la biodiversidad macrobentónica es aún desconocida.

Por otro lado, en el presente estudio se han encontrado familias poco frecuentes como los Pyramidellidae y Tornidae, las cuales tienen especies en otras partes del mundo que están afectadas por deficiencia de oxígeno estacional o perenne (Levin *et al.* 2000, Baustian & Rabalais 2009). Es posible que por el diminuto tamaño de los especímenes, sumado al efecto descalcificante del formol para preservarlas, las delgadas conchas que caracterizan a estos taxa lleguen en su mayoría rotas o inexistentes (Geiger *et al.* 2007) dificultando su registro en las muestras.

Cabe indicar que la biodiversidad del macrobentos calcificante exhibió cambios significativos con el evento El Niño 2015-2016. En abril del 2015 se registró el arribo de una intensa onda Kelvin a la costa de Perú que generó anomalías de +4°C y +5°C a nivel superficial y subsuperficial respectivamente (Morón *et al.* 2015), lo cual es característico de eventos El Niño (Anculle *et al.* 2015). Esto se vio reflejado en la aparición de especies poco frecuentes en las muestras (Figura 36). En general, bajo condiciones El Niño, la oxigenación del agua de fondo profundiza la ZMO a 100 m y en casos extremos a 300 m, lo que favorece la migración de especies del macrobentos propias de aguas tropicales en la zona central (Arntz & Tarazona 1990, Arntz *et al.* 2006), como *Westwoodilla* sp. y *Ampelisca mexicana* (Quipúzcoa *et al.* 2017). Sin embargo es posible que esta fauna esté presente en condiciones relativamente frías, con un número reducido de individuos, tal como Salzwedel *et al.* (1988) y Mayor (1996) registraron al género *Volvulella* sp. en el período previo al Niño 1982/83.

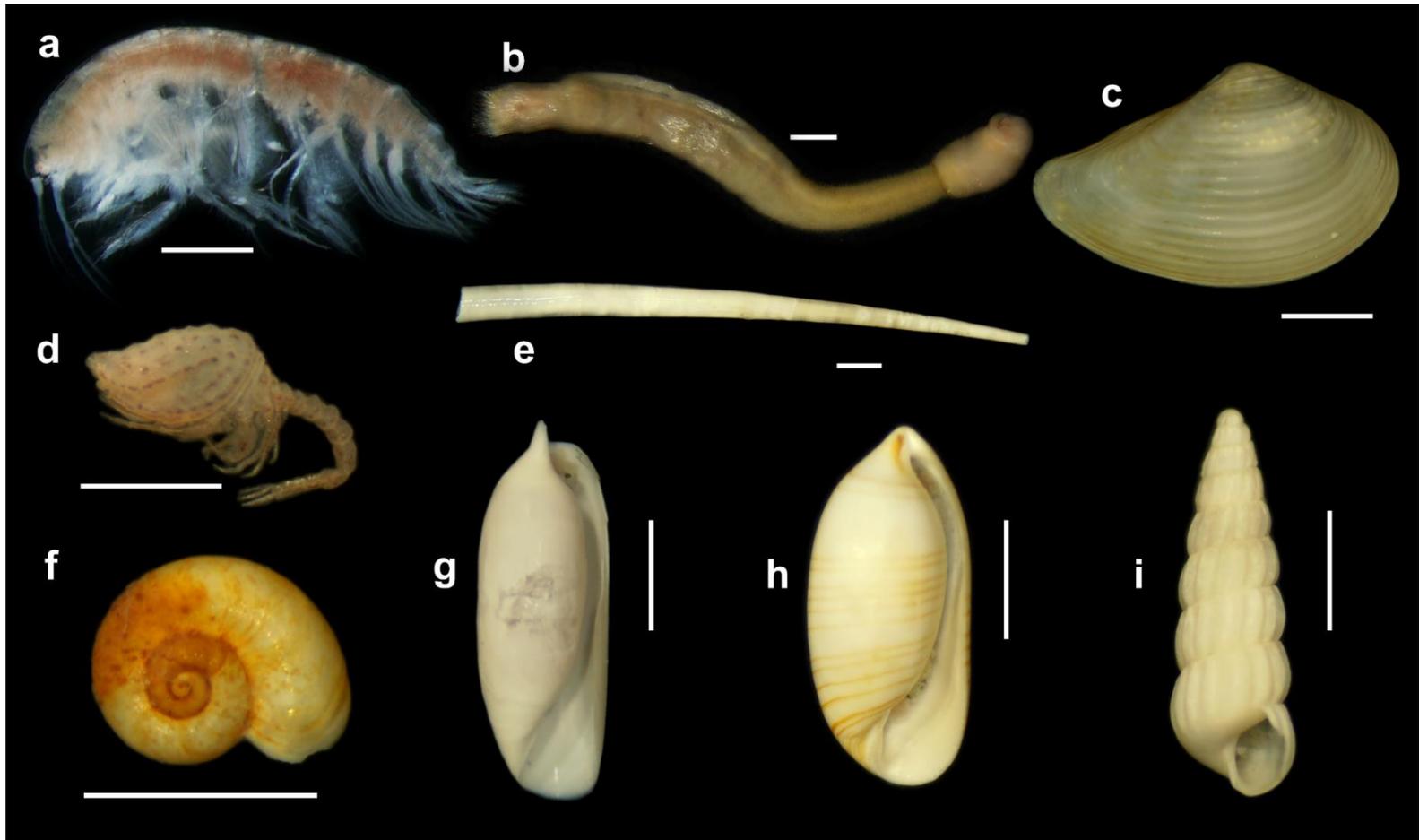


Figura 36. Especies del macrobentos calcificante del Crucero 2015/05 – 06. (a) *Ampelisca araucana*, (b) *Chaetoderma* sp. (*Chaetodermatidae*), (c) *Saccella* sp. (*Nuculanidae*), (d) *Cumacea*, (e) *Scaphopoda*, (f) *Solariorbis* sp. (*Tornidae*), (g) *Volvulella* sp.1 (*Rhizoridae*), (h) *Volvulella* sp. 2 (*Rhizoridae*), (i) *Turbonilla* sp. (*Pyramidellidae*). Escala 1mm.

5.3 Oxígeno y pH como factores que influyen en la variabilidad espacial y temporal del macrobentos calcificante

El área del presente estudio muestra ambientes con un gradiente latitudinal marcado de oxígeno disuelto de fondo (Figura 33), que es inversa a la abundancia de calcificantes entre la capa de 50 a 200 m (Figura 9). Para el margen continental de Perú la distribución espacial de la densidad del macrobentos total se comporta como el modelo de Pearson & Rosenberg (1978), asociado al enriquecimiento de materia orgánica (Gutiérrez *et al.* 2006) registrada en los sedimentos de la plataforma (Velazco *et al.* 2015). Bajo estas condiciones de estrés por la mayor deficiencia de oxígeno hacia el sur, la comunidad se ve dominada por especies tolerantes a esta condición de acuerdo con Weston (1990), siendo *Ampelisca araucana* y *Saccella* sp., los que presentan los mayores valores de abundancia relativa del macrobentos calcificante. Si bien los crustáceos componen la mayor parte de la abundancia del macrobentos, se observa una disminución en abundancia relativa de las especies fuertemente calcificadas hacia el sur (Pütz & Buchholz 1991). Otro grupo con un claro gradiente latitudinal son los equinodermos, representados mayoritariamente por los Ophiuroidea, cuyas abundancias relativas desaparecen al sur de los 7°S. Esta clase, a pesar de tener las menores tasas de consumo de oxígeno dentro del phylum (Hughes *et al.* 2011), es sensible a valores menores de 1.3 ml/L de acuerdo a un meta-análisis conducido por Rabalais *et al.* (2013). Para los moluscos solo se observa el aumento de la abundancia relativa con la latitud en la capa de 100 a 200 m, con un mayor aporte de abundancia hacia el sur por parte de los bivalvos, que son considerados más tolerantes a bajas concentraciones de oxígeno entre los moluscos (Gray *et al.* 2002). Se observa que el

oxígeno es el principal factor limitante que influencia los gradientes de abundancia a nivel taxonómico, y que se refleja también en el tipo de alimentación de los organismos calcificantes, con detritívoros hacia el sur y carnívoros hacia el norte (Figura 11).

En cuanto a las asociaciones de especies encontradas en el presente estudio (Figura 13), el primer grupo presenta los géneros *Chaetoderma* sp. y *Solemya* sp., los cuales han sido reportados en ambientes con altas concentraciones de sulfuros (0.1 a 0.3 mM)(Tunncliffe *et al.* 1998, Sahling *et al.* 2002). La segunda comunidad está conformada por especies propiamente tropicales, registradas para el Pacífico norte y colombiano (Barnard 1960, Mills 1965, Valencia *et al.* 2014a). La representación de la tercera comunidad por parte de los ofiuroides estuvo restringida a sectores donde el porcentaje de limo arcilla fue alto (Velazco *et al.* 2015), además de presentar el valor promedio más alto de oxígeno. Yupanqui *et al.* (2013) documentaron esta asociación con mayores valores de oxígeno, pero en ambientes someros. Entre las especies de ofiuroides de Perú, *Ophiactis kroeyeri* requiere de altas concentraciones de materia orgánica, además de aumentar su abundancia con respecto al oxígeno (Hooker *et al.* 2013). A la vez de disponer de alimento, algunas especies de Ophiuroidea prefieren los sedimentos finos para agilizar la excavación ante la presencia de un depredador (Boos *et al.* 2010). La cuarta comunidad estuvo asociada con especies de la provincia peruana y magallánica, que están sujetas a bajos niveles de oxígeno (Retamal & Moyano 2010, Stuardo & Vega 2011, Baeza & Hernáez 2015), con excepción de los Pilumnidae, que están registrados para el norte de Perú (Moscoso 2012). En el caso de la quinta comunidad, estuvo conformada en su mayoría por dos géneros de bivalvos infaunales

(*Pitar* sp. y *Tellina* sp.) cuya alimentación es filtradora suspensívora y depositívora, y cuentan con gran cantidad de especies de ambientes someros (Nicol 1967, Coan & Valentich-Scott 2012)

El oxígeno y su relación con los organismos macrobentónicos han sido ampliamente estudiados en estudios in situ y experimentales, incluso solamente en relación con la fauna calcificante (Rosenberg *et al.* 1991). El macrobentos disminuye en abundancia y riqueza específica conforme se acerca a los límites de las zonas mínimas de oxígeno (Diaz & Rosenberg 1995, Levin *et al.* 2000, Gooday *et al.* 2009). Sin embargo, los organismos calcificantes de la zona del Pacífico Este tienen menores umbrales de mortalidad de oxígeno disuelto que los de otras cuencas oceánicas (Chu & Gale 2017). Este efecto se ha expresado en una correlación significativa del oxígeno disuelto con la riqueza específica y el índice de diversidad de Fisher Alpha del total de organismos calcificantes en el presente estudio. Además, ninguna especie frecuente con excepción de *Solemya* sp. tiene más del 50% de su abundancia promedio acumulada por debajo de valores de 0.5 ml/L de oxígeno. En cuanto al macrobentos no calcificante, los poliquetos, que componen la mayor parte del grupo, presentan abundancias que no decaen en condiciones deficientes de oxígeno severas, teniendo picos de abundancia incluso en el centro de la ZMO (Mullins *et al.* 1985), lo que se ha observado en este trabajo en los rangos de oxígeno por debajo de 0.5 ml/L.

Con respecto a la variabilidad temporal, el oxígeno de fondo en general tuvo una tendencia positiva hacia el último período además de una mayor estabilidad interanual (Tenorio *et al.* 2011), tal como fue observado por Quipúzcoa *et al.* (en prensa), quienes

sugirieron una advección más frecuente de las aguas ecuatoriales que fueron más oxigenadas en la década del 2000 (Flores *et al.* 2009). De igual manera se encontró el mismo comportamiento de la abundancia de crustáceos hallado para la biomasa del macrobentos total por Quipúzcoa *et al.*, con un aumento hacia el período del 1995 – 2009, principalmente en el área al sur de 6°S. Los autores propusieron que la tendencia de aumento de clorofila-a hacia el sur de 6°S (Demarcq 2009) debido a la intensificación del afloramiento (Varela *et al.* 2015) pueda significar una mayor disponibilidad de alimento. Por otro lado, las abundancias de los moluscos no tuvieron una tendencia muy marcada, con un cambio del núcleo de mayor abundancia hacia el sur. Es probable que si bien tanto la disponibilidad de alimento como de oxígeno disuelto sean importantes, otros factores como el tipo de sedimento y el régimen hidrodinámico jueguen un mayor rol sobre la abundancia (Martins *et al.* 2014, Davis *et al.* 2017).

La influencia del pH in situ se ha estudiado principalmente en ambientes cercanos a volcanes submarinos. Niveles elevados de CO₂ alteran el reclutamiento de los taxa calcificantes como foraminíferos y moluscos y algunos grupos de crustáceos como los anfípodos (Allen *et al.* 2016). En el mar Tirreno, en Italia, se estudió una emanación de CO₂ submarina (Cigliano *et al.* 2010), con un rango de variabilidad de pH similar al del presente estudio, y se registró una menor abundancia del macrobentos calcificante en zonas con un pH más bajo, mostrando individuos con un alto grado de descalcificación. El número de individuos se ha visto disminuido especialmente en especies con un mayor control sobre la calcificación, en comparación con grupos donde

hay un mínimo control biológico (Goffredo *et al.* 2014). La disponibilidad de alimento podría permitir contrarrestar los efectos del estrés generado por las elevadas concentraciones de CO₂ (Thomsen *et al.* 2010). En lugares oligotróficos por ejemplo, altas concentración de CO₂ por la cercanía a emanaciones submarinas, el número de macrobentos asociados a corales no es afectado, más si los que se presentan en otros sustratos, tanto sean calcificantes o no calcificantes (Fabricius *et al.* 2014). En otro estudio realizado en la plataforma de la costa oeste de Escocia, se realizó un experimento de inyección temporal de CO₂ para registrar el efecto sobre el macrobentos, encontrándose que tanto los organismos calcificantes como los no calcificantes fueron afectados negativamente en términos de biodiversidad, abundancia y biomasa (Widdicombe *et al.* 2015). Esto último difiere a la respuesta usual en ambientes de bajo pH naturalmente, donde los organismos no calcificantes como los poliquetos muestran una alta tolerancia para el pH bajo (Ricevuto *et al.* 2014, Ricevuto *et al.* 2015). En el presente trabajo se encontró esta última situación, siendo los poliquetos mucho más numerosos en condiciones de menor pH y deficientes en oxígeno (Figura 35).

En nuestro estudio, los organismos calcificantes mostraron una correlación positiva con el pH estimado, la cual estuvo explicada por la abundancia de crustáceos (Figura 15). Para el sistema de afloramiento de Perú donde los niveles de pCO₂ llegan a 1380 μ atm (Shen *et al.* 2017), se espera que al igual que en otros ambientes de bajo pH los crustáceos sean los menos afectados (Wittmann & Portner 2013). En un estudio efectuado en ambientes intermareales, Steckbauer *et al.* (2015) registraron una mayor

tolerancia de crustáceos sobre los otros grupos taxonómicos en condiciones de acidez con valores de pH cercanos al presente estudio. Este grupo sería el más tolerante a la acidificación por tener posiblemente una regulación de pH más eficiente (Wheatly & Henry 1992), y un exoesqueleto de quitina (Bentov *et al.* 2016) reforzado con calcita, la forma más estable de carbonato de calcio (Whiteley 2011). Además son el único taxón que usa fases amorfas del carbonato de calcio en la calcificación, las cuales si bien tienen limitaciones como una menor estabilidad, dureza y elasticidad que las fases cristalinas (Addadi *et al.* 2003), son compensadas con la incorporación de fosfato de calcio, que tiene una mayor proporción que el carbonato en algunas estructuras como las quelas, regiones bucales y locomotoras (Bentov *et al.* 2016). A pesar de todas estas ventajas sobre otros grupos taxonómicos, el presente estudio no sugiere la misma respuesta tolerante, incluso con las especies más frecuentes (Figura 16 y 17), donde la mayor parte alcanza niveles de abundancia mayores por encima de un pH de 7.8 unidades. Es posible que esta tolerancia se vea afectada por la deficiencia de oxígeno, en donde los crustáceos tienen los mayores umbrales de concentración de oxígeno (Vaquer-Sunyer & Duarte 2008).

En el caso de los anfípodos, *Ampelisca araucana* explicó la correlación positiva de la abundancia de los crustáceos con el pH en nuestro estudio. Egilsdottir *et al.* (2009) estudiaron *Echinogammarus marinus*, una especie del intermareal, encontrando que no hay disminución significativa en el número de eclosiones de la especie a menor pH, que se expresaría en una menor abundancia, lo cual puede deberse a que su caparazón está más quitinizada. Sin embargo, la relación positiva entre el pH y *A. araucana* podría

obedecer al mayor porcentaje de calcio en el cuerpo en organismos de fondo, donde se ha reportado hasta un 40% de fracción inorgánica en especies del mismo género (Voss-Foucart *et al.* 1995). Asimismo, la disminución del pH también provoca cambios en la especiación de los metales por lo cual se incrementa su proporción de formas libres (Millero *et al.* 2009), generando toxicidad en el sedimento. Passarelli *et al.* (2017) registraron mortalidades de dos anfípodos asociadas al aumento del Zn en ambientes de bajo pH, siendo más sensible la especie de hábitat temperado que la tropical.

En el presente estudio, no se ha obtenido ninguna relación entre la abundancia de moluscos y el pH estimado; sin embargo ello no descarta algún efecto negativo de las condiciones de bajo pH sobre estos organismos. Para el mismo rango inferior de pH estimado en este estudio se han documentado efectos negativos como un incremento en la disolución de las conchas, mortalidad y una disminución en las tasas de crecimiento (Gazeau *et al.* 2013). No obstante, el énfasis de estos trabajos han sido principalmente en moluscos de hábitats someros (Kroeker *et al.* 2014). El caracol *Concholepas concholepas*, propio de fondos submareales, presenta diferentes morfotipos según el grado de pCO₂ y temperatura de la zona que habita a lo largo de la costa de Chile (Ramajo *et al.* 2015). De igual manera, Córdova (2016) reportó una disminución en la tasa de crecimiento en *Argopecten purpuratus*, en condiciones de pH menores a 7.6 En ambientes de bajo pH cercanos a volcanes submarinos se ha observado que algunas especies presentan un tamaño reducido de la concha en comparación del que alcanzan en ambientes sin bajo pH, con lo cual compensan energéticamente las condiciones estresantes del medio (Garilli *et al.* 2015). En el

presente estudio, los moluscos en general no exhibieron una correlación significativa con el pH estimado. Sin embargo, *Chaetoderma* sp exhibió más bien una correlación negativa con el pH estimado. Estos caudofoveados para la región del Pacífico son más abundantes en el talud continental que en la plataforma (Scheltema 1990); algunos miembros de la familia a la que pertenece *Chaetoderma* sp. están asociados a aguas frías (Scheltema 1995). Si bien la abundancia de este género tiene también una correlación positiva con la profundidad, la magnitud el índice de correlación con el pH fue mucho mayor.

Ningún índice de diversidad del macrobentos calcificante en este estudio se asoció con el pH estimado, similar a lo encontrado para foraminíferos calcáreos por Pettit *et al.* (2013), donde los parámetros comunitarios no tuvieron cambios significativos con el gradiente de pH. Cuando se tomaron en cuenta tanto el oxígeno como el pH, se encontraron diferencias significativas entre todas las categorías. En el caso del índice de Shannon, existieron mayores valores con un ambiente de bajo pH pero oxigenado, que asemeja al incremento de la diversidad ante el enriquecimiento moderado de la materia orgánica en el sedimento (Warwick & Clarke 1993). Gráficamente en nuestros resultados se observan los menores valores en el índice de Simpson en condiciones de menor pH estimado y deficientes en oxígeno, lo cual sugiere una dominancia de las especies oportunistas (Gray *et al.* 1990). Por parte de la riqueza específica, se tuvieron valores muy reducidos de especies calcificantes en condiciones deficientes en oxígeno y bajas en pH. Al evaluar los efectos ecológicos de las condiciones de oxígeno se encontró una posible diferencia del efecto de la hipoxia sobre las categorías de

movimiento. Por ejemplo la abundancia de los organismos mótils fue menor en condiciones deficientes de oxígeno, por la alta demanda de oxígeno que estos requieren para el movimiento (Ekau *et al.* 2010). Esto haría a las especies discretamente mótils más numerosas, ya que si bien presentan actividad locomotora, esta no es necesaria para la alimentación. En Papúa Nueva Guinea se documentó este caso con una disminución de los organismos mótils hacia los ambientes de bajo pH (Fabricius *et al.* 2014)

Para los sistemas de surgencia los pocos estudios experimentales han mostrado una tolerancia relativa del macrobentos calcificante en los hábitats de bajo pH (Vargas *et al.* 2015), donde es posible que la disponibilidad de alimento juegue un rol importante (Thomsen *et al.* 2010). En el presente estudio, se observa que los organismos calcificantes son más sensibles a las concentraciones de oxígeno disuelto propias de la ZMO que a los valores de pH bajos (Tabla 12). En este contexto, la sensibilidad está definida como el grado al cual la supervivencia, persistencia, adaptación o regeneración de una especie o población es dependiente de las condiciones ambientales (Dawson *et al.* 2011). Las especies más sensibles muestran mayores reducciones en estas cualidades en presencia de factores de estrés, reflejándose esto en la disminución de su abundancia. La identificación de estas sensibilidades específicas serviría para entender los efectos negativos de los cambios ambientales (Wittmann & Portner 2013). Sin embargo, se necesita conocer más sobre la variabilidad natural de los factores de estrés, como es en el caso del pH (Vargas *et al.* 2017), en especial de los valores de fondo, para poder replicar las condiciones del ambiente en los estudios experimentales

(Frieder *et al.* 2012), en la suficiente escala temporal para diferenciar adaptación y aclimatación por parte de los organismos (Hofmann *et al.* 2010, Sunday *et al.* 2014). Además se está poniendo énfasis en el efecto que tiene tanto el pH como el oxígeno sobre el macrobentos en las zonas de afloramiento (Frieder *et al.* 2014, Gobler *et al.* 2014, Jansson *et al.* 2015, Steckbauer *et al.* 2015), pero no se tienen datos de estas dos variables ambientales juntas sobre especies de hábitats profundos. Es útil también llevar a cabo estudios tomando en cuenta otros factores como el tipo de hábitat presente, donde el método de colecta con métodos visuales y acústicos brinda una mejor estimación de la escala espacial del fondo (Ellingsen 2002, Mosch *et al.* 2012).



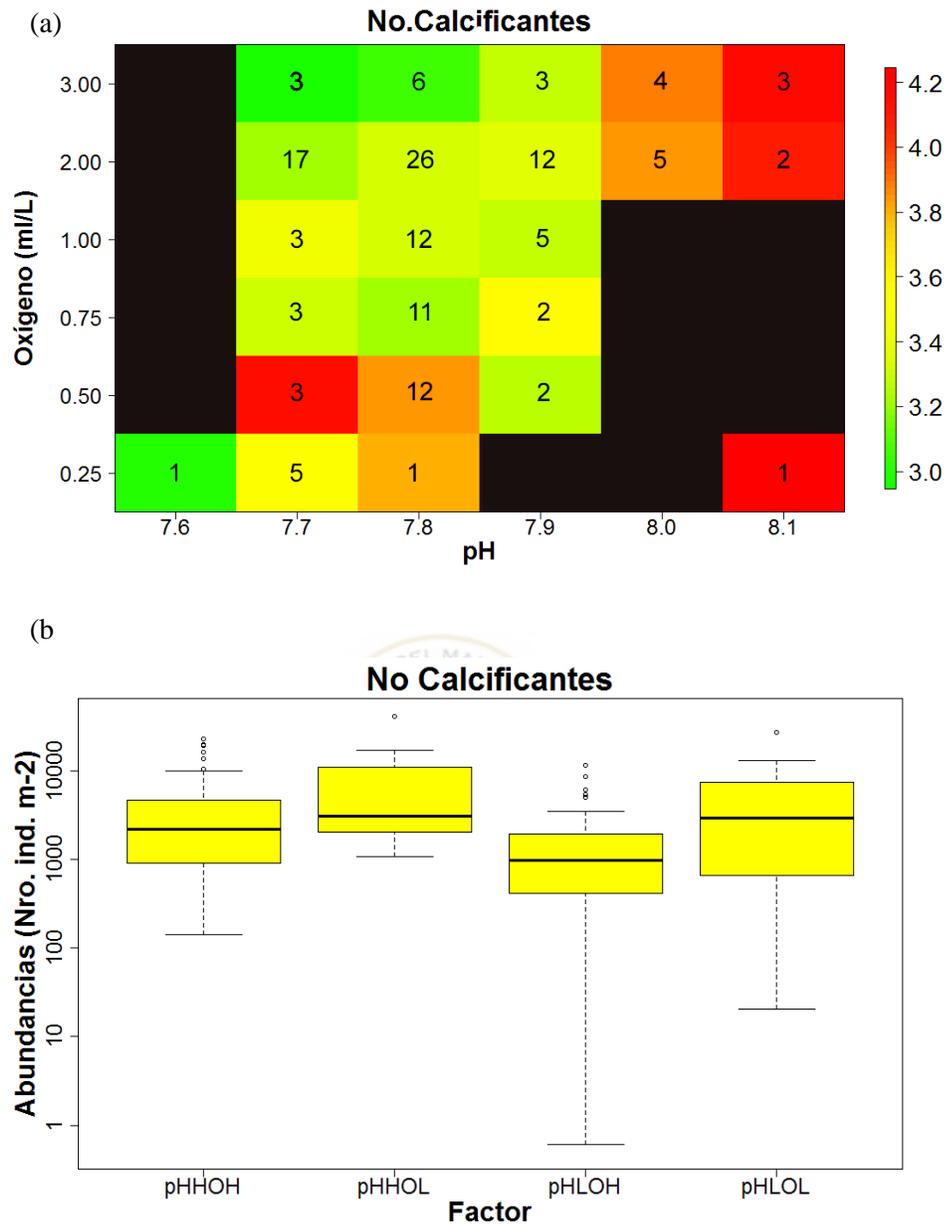


Figura 37. Relación del macrobentos no calcificante con el oxígeno y pH. (a) Cuadros de doble entrada con abundancias promedio transformadas a logaritmo con respecto a intervalos de pH y oxígeno. Se graficaron casillas negras cuando no existieron datos abióticos en los intervalos de oxígeno y pH señalados. (b) Diagramas de caja para abundancias de organismos no calcificantes respecto a las 4 categorías de pH y oxígeno disuelto.

Tabla 12. Respuesta de las especies más frecuentes del macrobentos calcificante en el período 2007 – 2014 ante niveles bajos de pH y oxígeno, así como sus rangos de distribución para con estas variables

Especie	Respuesta		Rango de distribución	
	pH	Oxígeno	pH estimado	Oxígeno disuelto in situ
<i>Ampelisca araucana</i>	Sensible	Sensible	7.65-8.03	0.10-2.15
<i>Ampelisca mexicana</i>	Sensible	Sensible	7.67-7.86	0.29-2.85
<i>Pinnixa transversalis</i>	Sensible	Sensible	7.63-7.93	0.24-2.86
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	Sensible	Sensible	7.67-8.01	0.19-2.70
<i>Squilla</i> sp.	Sensible	Sensible	7.66-7.83	0.19-2.86
<i>Tellina</i> sp.	Tolerante	Sensible	7.63-7.99	0.49-2.75
<i>Solemya</i> sp.	Tolerante	Tolerante	7.66-7.77	0.19-2.12
<i>Pitar</i> sp.	Sensible	Sensible	7.63-8.01	0.19-2.85
<i>Chaetoderma</i> sp.	Tolerante	Sensible	7.57-7.83	0.10-2.86

5.4 Adaptaciones del macrobentos calcificante asociadas a la deficiencia de oxígeno y bajo pH

Los ampeliscidos como otros grupos del macrobentos que habitan las ZMO presentan una amplia área superficial de las branquias que les confiere una mayor capacidad de captación de oxígeno (Levin 2003). Moore & Taylor (1984) sugirieron que el aumento del área branquial estaría relacionado a facilitar el intercambio iónico durante la respiración. Cabe indicar, que el tipo de branquias que poseen (filobranquias) es considerado un carácter primitivo dentro del suborden Gammaridea, puesto que los anfípodos de este taxón al evolucionar disminuyeron su tamaño corporal y con ello la demanda de oxígeno, con lo que las branquias se redujeron a estructuras ovales y aplanadas ubicadas en las coxas, tal como se observa en la mayoría de familias (Steele & Steele 1991). Roast & Jones (2003) documentaron una mayor superficie en el área branquial de una población de *Gammarus duebeni* que habitaba drenajes de una planta

de tratamiento doméstica, con una elevada acumulación de Zn en el organismo. El aumento de la superficie branquial, con una mayor captación de oxígeno también elevaría la captación de metales como el Zn, el cual en sedimentos marinos es removilizado en condiciones de bajo pH y resulta tóxico para los anfípodos (Passarelli *et al.* 2017).

Una de las especies tolerantes al bajo pH en el presente estudio fue *Tellina* sp. Los telínidos habitan fondos blandos de arena y fango (Coan & Valentich-Scott 2012), siendo abundantes en los últimos (Newell 1965). Además, con el suficiente alimento, los bivalvos pueden mantener su presupuesto energético para conservar la integridad de su concha, incluso en condiciones de estrés de bajos pH y oxígeno disuelto (Melzner *et al.* 2011). Los telínidos aprovechan al máximo la disponibilidad de alimento al cambiar su modo de alimentación dependiendo de las condiciones de su entorno, entre ser depositívoro y suspensívoro (Levinton 1991, Törnroos *et al.* 2015). En especies como el telínido *L. balthica*, su adaptación a condiciones ácidas y de bajo oxígeno puede darse desde la etapa larvaria, cuyo asentamiento ocurre en la temporada de mayor flujo de materia orgánica y por consiguiente en condiciones reducidas y deficientes en oxígeno (Jansson *et al.* 2015). Por otro lado, la respuesta del metabolismo de los bivalvos ante la disminución de pH suele ser de forma parabólica, incrementándose hasta cierto nivel de pCO₂, con una posterior disminución (Thomsen & Melzner 2010). *Limecola balthica* muestra un mayor crecimiento de la concha bajo condiciones ácidas y de bajo oxígeno (Jansson *et al.* 2015). Sin embargo este aumento

en calcificación puede verse acompañado de una pérdida de musculatura, tal como sucede en el caso del ofiuo *Amphiura filiformes* (Wood *et al.* 2008).

La deficiencia de oxígeno en el agua de fondo puede estar acompañada por condiciones anóxicas y sulfídricas en los sedimentos. El propio *L. balthica*, es capaz de proteger su enzima citocromo c oxidasa contra la intoxicación por la presencia de sulfuros (Jahn & Theede 1997, Windoffer *et al.* 1999). En estudios experimentales, donde se someten a estos bivalvos a un pH bajo y a la acumulación de sulfuros, el factor que genera mortalidad no es uno abiótico, sino infecciones generadas por bacterias anaeróbicas que proliferan en los eventos anóxicos.(de Zwaan & Babarro 2001).

Otra manera de sobrevivir en este medio adverso, es la simbiosis quimiosintética, la cual permite fijar carbono a partir de CO₂ o CH₄ e incluso nitrógeno (Conway *et al.* 1989, Scott & Cavanaugh 2007), y está ampliamente extendida en la clase Bivalvia (Roeselers & Newton 2012). La endosimbiosis implica una serie de adaptaciones en el modo de vida y la morfología de la concha de las especies (Seilacher 1990). Esta relación se ha sugerido que puede afectar directamente la morfología de las branquias en los Thyasiridae a un nivel específico (Batstone *et al.* 2014); familia representada por *Thyasira flexuosa* en el área de estudio del presente trabajo.

La familia Solemyidae cuenta con especies distribuidas en hábitats profundos, someros y carcadas de ballenas (Stewart & Cavanaugh 2006, Fukasawa *et al.* 2017), las cuales tienen una fuerte dependencia sobre el producto de carbono de la simbiosis por sobre la alimentación heterotrófica (Conway *et al.* 1992, Krueger *et al.* 1992), Este carácter se evidencia en una atrofia del tubo digestivo así como la ausencia de un aparato

enzimático (Reid 1980). Las branquias que son gruesas y desarrolladas, facilitan el transporte de sulfuros a los simbioses mediante la unión con la hemoglobina, de la misma manera que con el oxígeno (Doeller *et al.* 1988). Estas bacterias están presentes desde los estadios larvarios en los Solemyidae, así que la transmisión es vertical (Gustafson & Reid 1988). La presencia del género *Solemya* sp. en los ambientes más extremos de hipoxia y bajo pH en la zona de estudio, además de evidenciar su tolerancia de bajo pH a estas condiciones motivan futuros estudios sobre la adaptación metabólica de las especies de Perú.

Los organismos de cuerpo blando no calcificantes, como se ha visto en el presente estudio, son igualmente abundantes en condiciones ácidas que en alcalinas. Sin embargo, cuando los organismos calcificantes tienen cubiertas protectoras orgánicas que protegen sus estructuras calcáreas pueden mantener la homeostasis con respecto al pH, de manera similar a los no calcificantes (Peck *et al.* 2015). Dentro de los moluscos, la clase Caudofoveata no posee una concha externa, sino pequeñas espículas de aragonita que varían en forma y tamaño dependiendo de la especie y región corporal (Ehrlich 2010). La cutícula quitinosa de estos animales cubre totalmente el cuerpo, dentro de la cual existen células organizadas en serie llamadas espiculoblastos que dan origen a las espículas, las que atraviesan la cutícula hacia la parte externa (Nielsen *et al.* 2007). En la zona de estudio, el género *Chaetoderma* sp., estuvo restringido a ambientes con el menor rango de pH, lo que podría confirmar esta adaptación a ambientes de bajo pH. Los caudofoveados suelen enterrarse en el sedimento, además de alimentarse de foraminíferos bentónicos y de detritus (Scheltema 1993). Además

cuentan con estructuras ganglionares en la zona antero lateral cefálica, que pueda estar relacionada a una adaptación de detección sensorial para encontrar a los foraminíferos (Shigeno *et al.* 2007), muy abundantes en la plataforma y el talud continental de Perú (Mallon 2011, Cardich *et al.* 2015) . Los dientes de la rádula de estos animales, los cuales nunca se renuevan durante su periodo de vida, están reforzados con óxido de hierro amorfo e hidroxiapatita (Cruz *et al.* 1998). Sin embargo, debido a la dificultad en la colecta de especímenes vivos y además por los caracteres morfológicos únicos de este grupo, el conocimiento de la fisiología de estos organismos sigue siendo muy limitado (Lindberg & Sigwart 2015).



6. CONCLUSIONES

- Los resultados del presente estudio confirman parcialmente la hipótesis central, ya que menores valores de riqueza específica del macrobentos calcificante se encontraron en ambientes de bajo pH y deficientes de oxígeno. En cambio, a excepción de los crustáceos, los cuales disminuyeron su abundancia con menores niveles de pH, no se observó cambio significativo en las abundancias de moluscos ni en los calcificantes totales. Los índices de diversidad de Shannon y Fisher, así como la equitabilidad de Simpson tuvieron mayores valores en condiciones oxigenadas pero bajas en pH.
- Los datos validados y corregidos del modelo biogeoquímico ROMS – PISCES para los valores de pH superficial y subsuperficial estuvieron dentro del rango de las observaciones. El modelo reprodujo la dinámica espacial y estacional del período 2007 - 2014. A nivel superficial y en la columna de agua a los 100 m se observó un fuerte patrón latitudinal de valores mayores de pH hacia el norte de los 7°S. El estudio sugirió una baja variabilidad en los valores de fondo, con un pH más ácido en primavera y verano, y más alcalino en otoño e invierno.
- El macrobentos calcificante de la plataforma continental en el presente estudio estuvo conformado en su mayoría por crustáceos, seguido por moluscos y equinodermos. Se encontró en general mayores abundancias hacia el sur de los 6°S, bajo condiciones de enriquecimiento orgánico y con una menor concentración de oxígeno disuelto. Asimismo, los organismos de mayor motilidad y de preferencias carnívoras se ubicaron al norte de los 7°S.

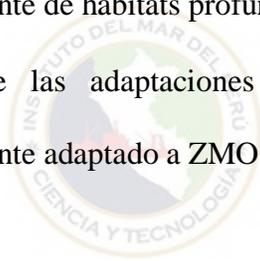
- Se identificaron cinco comunidades de macrobentos calcificante a lo largo del área de estudio, diferenciándose las dos primeras en la latitud, representadas por especies de aguas tropicales y frías respectivamente. Las dos siguientes comunidades se separaron por especies de hábitats someros a profundos. La última comunidad tuvo lugares oxigenados y de alto porcentaje de sedimentos de grano fino.
- Para las relaciones de las abundancias con cada variable abiótica, el pH tuvo una correlación positiva con la abundancia de crustáceos, que se explicó por la relación del pH con el anfípodo más numeroso, *Ampelisca araucana*. Con respecto al oxígeno, los valores del índice de diversidad de Fisher Alpha y la riqueza específica tuvieron correlaciones positivas con el oxígeno disuelto.
- En las respuestas específicas, se encontró una mayor tolerancia de parte de las especies de moluscos a bajos valores de pH, en comparación a los crustáceos. Esto contradice anteriores estudios sobre la resistencia de los crustáceos a la acidificación, con lo cual es posible la influencia de otros factores sobre esta respuesta. El único género de especies tolerante tanto al bajo pH como a la deficiencia de oxígeno fue *Solemya* sp. El caudofoveado *Chaetoderma* sp. fue la única especie cuya abundancia tuvo una correlación inversa con el pH estimado. *Ampelisca araucana* se mostró sensible a valores de pH por debajo de 7.75.
- La tendencia de oxigenación de fondo y su estabilización de valores registrada en la costa norte y centro norte de Perú corresponde con el aumento en

abundancia de los crustáceos en el período 1995 – 2009 en comparación con el período de 1976 – 1991. No se observó esta misma tendencia en moluscos, disminuyendo su número hacia el último período.



7. RECOMENDACIONES

- Incluir mediciones del pH in situ a nivel subsuperficial en los muestreos rutinarios de los cruceros de IMARPE, así como otros parámetros del CO₂ como la alcalinidad y el DIC.
- Realizar inventarios exhaustivos de la biodiversidad calcificante a profundidad, así como revisiones taxonómicas de las especies para contribuir con las determinaciones.
- Proponer estudios experimentales de los efectos del pH independiente y/o asociado a otros factores de estrés sobre el metabolismo de especies de macrobentos calcificante de hábitats profundos.
- Realizar estudios de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas del macrobentos calcificante adaptado a ZMO.



8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Addadi, L., S. Raz and S. Weiner (2003). "Taking Advantage of Disorder: Amorphous Calcium Carbonate and Its Roles in Biomineralization." *Advanced Materials* 15(12): 959-970.
- Aguirre-Velarde, A., F. Jean, G. Thouzeau and J. Flye-Sainte-Marie (2016). "Effects of progressive hypoxia on oxygen uptake in juveniles of the Peruvian scallop, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819)." *Aquaculture* 451: 385-389.
- Allen, R., A. Foggo, K. Fabricius, A. Balistreri and J. M. Hall-Spencer (2016). "Tropical CO₂ seeps reveal the impact of ocean acidification on coral reef invertebrate recruitment." *Marine Pollution Bulletin*.
- Alley, R. B., J. Marotzke, W. D. Nordhaus, J. T. Overpeck, D. M. Peteet, R. A. Pielke, R. T. Pierrehumbert, P. B. Rhines, T. F. Stocker, L. D. Talley and J. M. Wallace (2003). "Abrupt Climate Change." *Science* 299(5615): 2005-2010.
- Altieri, A. H. and K. B. Gedan (2015). "Climate change and dead zones." *Global Change Biology* 21(4): 1395-1406.
- Anculle, T., D. Gutiérrez Aguilar, A. Chaigneau and F. Chavez (2015). "Anomalías del perfil vertical de temperatura del punto fijo Paita como indicador de la propagación de Ondas Kelvin." *Boletín Trimestral Oceanográfico* 1(1-4): 6-8.
- Anger, K., Ed. (2001). *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. Crustacean Issues 14, AA Balkema Publishers.
- Arntz, W. E., L. A. Flores, M. Maldonado and G. Carbajal (1985). Cambios de los factores ambientales, macrobentos y bacterias filamentosas en la zona de mínimo de oxígeno frente al Perú durante "El Niño" 1982-1983. In: W. E. Arntz, A. Landa and J. Tarazona. "El Niño" y su impacto en la fauna marina. Noveno Congreso Latinoamericano de Zoología. Arequipa, Peru, 9-15 Octubre 1983, *Boletín Instituto del Mar del Perú*. (special issue): 65-77.
- Arntz, W. E., V. A. Gallardo, D. Gutiérrez, E. Isla, L. A. Levin, J. Mendo, C. Neira, G. T. Rowe, J. Tarazona and M. Wolff (2006). "El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems." *Adv. Geosci.* 6: 243-265.
- Arntz, W. E. and J. Tarazona (1990). Effects of El Niño 1982-83 on Benthos, Fish and Fisheries off the South American Pacific Coast. In: P. W. Glynn. Elsevier Oceanography Series, Elsevier. Volume 52: 323-360.
- Arntz, W. E., J. Tarazona, V. A. Gallardo, L. A. Flores and H. Salzwedel (1991). "Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño." *Geological Society Special Publication* 58: 131-154.
- Aufdenkampe, A. K., E. Mayorga, P. A. Raymond, J. M. Melack, S. C. Doney, S. R. Alin, R. E. Aalto and K. Yoo (2011). "Riverine coupling of biogeochemical cycles between land, oceans, and atmosphere." *Frontiers in Ecology and the Environment* 9(1): 53-60.
- Aumont, O. and L. Bopp (2006). "Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies." *Global Biogeochemical Cycles* 20(2): n/a-n/a.

- Aurióles-Gamboa, D. and R. Pérez-Flores (1997). "Seasonal and bathymetric changes in feeding habits of the benthic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico." *Crustaceana* 70(3): 272-287.
- Ax, P. (2000). Cephalocarida — Phyllopodomorpha. In. *Multicellular Animals: The Phylogenetic System of the Metazoa*. Volume II. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg: 145-148.
- Baeza, J. A. and P. Hernández (2015). "Population Distribution, Sexual Dimorphism, and Reproductive Parameters in the Crab *Pinnixa valdiviensis* Rathbun, 1907 (Decapoda: Pinnotheridae), a Symbiont of the Ghost Shrimp *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) in the Southeastern Pacific." *Journal of Crustacean Biology* 35(1): 68-75.
- Bakun, A. (1990). "Global Climate Change and Intensification of Coastal Ocean Upwelling." *Science* 247(4939): 198-201.
- Bakun, A., D. B. Field, A. Redondo-Rodriguez and S. J. Weeks (2010). "Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems." *Global Change Biology* 16(4): 1213-1228.
- Bandel, K., A. Almogi-Labin, C. Hemleben and W. Deuser (1984). "The conch of *Limacina* and *Peraclis* (Pteropoda) and a model for the evolution of planktonic gastropods." *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 168(1): 87-107.
- Barnard, J. (1960). "The amphipod family Phoxocephalidae in the Eastern Pacific Ocean, with analyses of other species and notes for a revision of the family." *Allan Hancock Pacific Expeditions* 18: 175-368.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey and E. A. Ferrer (2011). "Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?" *Nature* 471(7336): 51-57.
- Batstone, R. T., J. R. Laurich, F. Salvo and S. C. Dufour (2014). "Divergent Chemosymbiosis-Related Characters in *Thyasira* cf. *gouldi* (Bivalvia: Thyasiridae)." *PLoS One* 9(3): e92856.
- Baustian, M. M. and N. N. Rabalais (2009). "Seasonal Composition of Benthic Macroinfauna Exposed to Hypoxia in the Northern Gulf of Mexico." *Estuaries and Coasts* 32(5): 975-983.
- Bellwood, O. (1998). "The phylogeny of box crab genera (Crustacea: Brachyura: Calappidae) with notes on their fossil record, biogeography and depth distribution." *Journal of Zoology* 244(3): 459-471.
- Bengston, S. (2004). Early Skeletal Fossils. In: J. H. Lipps and B. M. Waggoner. *Neoproterozoic-Cambrian Biological Revolutions*, The Paleontological Society Papers. 10: 67-77.
- Bentov, S., S. Abehsera and A. Sagi (2016). The Mineralized Exoskeletons of Crustaceans. In: E. Cohen and B. Moussian. *Extracellular Composite Matrices in Arthropods*. Cham, Springer International Publishing: 137-163.
- Blayo, E. and L. Debreu (1999). "Adaptive Mesh Refinement for Finite-Difference Ocean Models: First Experiments." *Journal of Physical Oceanography* 29(6): 1239-1250.

- Blois, J. L., P. L. Zarnetske, M. C. Fitzpatrick and S. Finnegan (2013). "Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions." *Science* 341(6145): 499-504.
- Boeckner, M. J., J. Sharma and H. C. Proctor (2009). "Revisiting the meiofauna paradox: dispersal and colonization of nematodes and other meiofaunal organisms in low- and high-energy environments." *Hydrobiologia* 624(1): 91-106.
- Boos, K., L. Gutow, R. Mundry and H.-D. Franke (2010). "Sediment preference and burrowing behaviour in the sympatric brittlestars *Ophiura albida* Forbes, 1839 and *Ophiura ophiura* (Linnaeus, 1758) (Ophiuroidea, Echinodermata)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 393(1): 176-181.
- Booth, J. A. T., E. E. McPhee-Shaw, P. Chua, E. Kingsley, M. Denny, R. Phillips, S. J. Bograd, L. D. Zeidberg and W. F. Gilly (2012). "Natural intrusions of hypoxic, low pH water into nearshore marine environments on the California coast." *Continental Shelf Research* 45: 108-115.
- Borcard, D., F. Gillet and P. Legendre (2011). Cluster Analysis. In: *Numerical Ecology with R*. New York, NY, Springer New York: 53-114.
- Borges, A. (2011). Present Day Carbon Dioxide Fluxes in the Coastal Ocean and Possible Feedbacks Under Global Change. In: P. Duarte and J. M. Santana-Casiano. *Oceans and the Atmospheric Carbon Content*, Springer Netherlands: 47-77.
- Buhl-Mortensen, L. (1996). "Amphipod fauna along an offshore-fjord gradient." *Journal of Natural History* 30(1): 23-49.
- Byrne, M., Ed. (2011). Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*.
- Cai, W.-J., X. Hu, W.-J. Huang, M. C. Murrell, J. C. Lehrter, S. E. Lohrenz, W.-C. Chou, W. Zhai, J. T. Hollibaugh, Y. Wang, P. Zhao, X. Guo, K. Gundersen, M. Dai and G.-C. Gong (2011). "Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication." *Nature Geosci* 4(11): 766-770.
- Caine, E. A. (1977). "Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA." *Marine Biology* 42(4): 331-336.
- Cao, Y., D. P. Larsen and R. S.-J. Thorne (2001). "Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations." *Journal of the North American Benthological Society* 20(1): 144-153.
- Capone, D. G. and D. A. Hutchins (2013). "Microbial biogeochemistry of coastal upwelling regimes in a changing ocean." *Nature Geosci* 6(9): 711-717.
- Cardich, J., D. Gutiérrez, D. Romero, A. Pérez, L. Quipúzcoa, R. Marquina, W. Yupanqui, J. Solís, W. Carhuapoma, A. Sifeddine and A. Rathburn (2015). "Calcareous benthic foraminifera from the upper central Peruvian margin: control of the assemblage by pore water redox and sedimentary organic matter." *Marine Ecology Progress Series* 535: 63-87.
- Carey, N., S. Dupont and J. D. Sigwart (2016). "Sea Hare *Aplysia punctata* (Mollusca: Gastropoda) Can Maintain Shell Calcification under Extreme Ocean Acidification." *The Biological Bulletin* 231(2): 142-151.

- Carrasco, F. D. and V. A. Gallardo (1983). "Abundance and Distribution of the Macrobenthic Infauna of the Gulf of Arauco, Chile." *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 68(6): 825-838.
- Carrasco, F. D., V. A. Gallardo and S. Medrano (1988). "Sublittoral Macrobenthic Infaunal Assemblages of Two Nearby Embayments from Central Chile." *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 73(4): 441-455.
- Carriker, M. R. (1981). "Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis." *Malacologia* 20(2): 403-422.
- Carritt, D. E. and J. Carpenter (1966). "Comparison and evaluation of currently employed modifications of Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater: a NASCO Report." *Journal of Marine Research* 24: 286-318.
- Chan, F., J. A. Barth, J. Lubchenco, A. Kirincich, H. Weeks, W. T. Peterson and B. A. Menge (2008). "Emergence of Anoxia in the California Current Large Marine Ecosystem." *Science* 319(5865): 920-920.
- Chavez, F. P., A. Bertrand, R. Guevara-Carrasco, P. Soler and J. Csirke (2008). "The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future." *Progress in Oceanography* 79(2-4): 95-105.
- Chavez, F. P. and M. Messié (2009). "A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems." *Progress in Oceanography* 83(1-4): 80-96.
- Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota and M. Niquen C. (2003). "From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean." *Science* 299(5604): 217-221.
- Chen, C., K. Linse, J. T. Copley and A. D. Rogers (2015). "The 'scaly-foot gastropod': a new genus and species of hydrothermal vent-endemic gastropod (Neomphalina: Peltospiridae) from the Indian Ocean." *Journal of Molluscan Studies* 81(3): 322-334.
- Cheung, W. W. L., V. W. Y. Lam, J. L. Sarmiento, K. Kearney, R. Watson and D. Pauly (2009). "Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios." *Fish and Fisheries* 10(3): 235-251.
- Chu, J. W. F. and K. S. P. Gale (2017). "Ecophysiological limits to aerobic metabolism in hypoxia determine epibenthic distributions and energy sequestration in the northeast Pacific ocean." *Limnology and Oceanography* 62(1): 59-74.
- Cigliano, M., M. C. Gambi, R. Rodolfo-Metalpa, F. P. Patti and J. M. Hall-Spencer (2010). "Effects of ocean acidification on invertebrate settlement at volcanic CO₂ vents." *Marine Biology* 157(11): 2489-2502.
- Cleveland, W. S. and S. J. Devlin (1988). "Locally Weighted Regression: An Approach to Regression Analysis by Local Fitting." *Journal of the American Statistical Association* 83(403): 596-610.
- Coan, E. V. and P. Valentich-Scott (2012). *Bivalve Seashells of Tropical West America: Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Peru*. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs. 1258 pp.
- Cohen, B. L. (2005). "Not armour, but biomechanics, ecological opportunity and increased fecundity as keys to the origin and expansion of the mineralized benthic metazoan fauna." *Biological Journal of the Linnean Society* 85(4): 483-490.

- Conway, N., J. M. Capuzzo and B. Fry (1989). "The role of endosymbiotic bacteria in the nutrition of *Solemya velum*: Evidence from a stable isotope analysis of endosymbionts and host." *Limnology and Oceanography* 34(1): 249-255.
- Conway, N. M., B. L. Howes, J. E. McDowell Capuzzo, R. D. Turner and C. M. Cavanaugh (1992). "Characterization and site description of *Solemya borealis* (Bivalvia; Solemyidae), another bivalve-bacteria symbiosis." *Marine Biology* 112(4): 601-613.
- Cooper, C. E. and G. C. Brown (2008). "The inhibition of mitochondrial cytochrome oxidase by the gases carbon monoxide, nitric oxide, hydrogen cyanide and hydrogen sulfide: chemical mechanism and physiological significance." *Journal of Bioenergetics and Biomembranes* 40(5): 533.
- Copin-Montégut, C. and P. Raimbault (1994). "The Peruvian upwelling near 15°S in August 1986. Results of continuous measurements of physical and chemical properties between 0 and 200 m depth." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41(3): 439-467.
- Córdova, K. (2016). Evidencias del efecto negativo de la disminución del pH sobre el crecimiento y calcificación de *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). Tesis (Magister en Ciencias del Mar), Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima.
- Cruz, R., U. Lins and M. Farina (1998). "Minerals of the Radular Apparatus of *Falcidens* sp. (Caudofoveata) and the Evolutionary Implications for the Phylum Mollusca." *The Biological Bulletin* 194(2): 224-230.
- d'Udekem d'Acoz, C. (2010). "Contribution to the knowledge of European Liljeborgiidae (Crustacea, Amphipoda), with considerations on the family and its affinities." *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique: Entomologie et Biologie* 80: 127-259.
- Dantas, R. J. D. S., L. L. M. Laut and C. H. S. Caetano (2016). "Diet of the amphiatlantic scaphopod *Fissidentalium candidum* in the deep waters of Campos Basin, south-eastern Brazil." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 97(6): 1259-1266.
- Davis, T. R., D. Harasti, B. Kelaher and S. D. A. Smith (2017). "Spatial and temporal variation in subtidal molluscan diversity amongst temperate estuarine habitats." *Marine Ecology* 38(3): e12428-n/a.
- Dawson, T. P., S. T. Jackson, J. I. House, I. C. Prentice and G. M. Mace (2011). "Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate." *Science* 332(6025): 53-58.
- de Zwaan, A. and J. M. F. Babarro (2001). "Studies on the causes of mortality of the estuarine bivalve *Macoma balthica* under conditions of (near) anoxia." *Marine Biology* 138(5): 1021-1028.
- Delgado, C. and R. Gomero (1988). Textura, carbono orgánico y carbonatos de los sedimentos del margen continental peruano. In: H. Salzwedel and A. Landa. Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Callao, IMARPE. Volumen Extraordinario.
- Demarcq, H. (2009). "Trends in primary production, sea surface temperature and wind in upwelling systems (1998–2007)." *Progress in Oceanography* 83(1): 376-385.

deVries, M. S. (2017). "The role of feeding morphology and competition in governing the diet breadth of sympatric stomatopod crustaceans." *Biology Letters* 13(4).

Diaz, R. and R. Rosenberg (1995). "Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna." *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 33: 245-303.

Dittrich, B. U. (1992). "Functional morphology of the mouthparts and feeding strategies of the parasitic amphipod *Hyperia galba* (Montagu, 1813)." *Sarsia* 77(1): 11-18.

Doeller, J. E., D. W. Kraus, J. M. Colacino and J. B. Wittenberg (1988). "Gill Hemoglobin May Deliver Sulfide to Bacterial Symbionts of *Solemya velum* (Bivalvia, Mollusca)." *The Biological Bulletin* 175(3): 388-396.

Domi, N., J. M. Bouquegneau and K. Das (2005). "Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis." *Marine Environmental Research* 60(5): 551-569.

Doney, S. (2009). "The consequences of human-driven ocean acidification for marine life." *F1000 Biology Reports* 1: 36.

Doney, S. C., M. Ruckelshaus, J. Emmett Duffy, J. P. Barry, F. Chan, C. A. English, H. M. Galindo, J. M. Grebmeier, A. B. Hollowed, N. Knowlton, J. Polovina, N. N. Rabalais, W. J. Sydeman and L. D. Talley (2012). "Climate Change Impacts on Marine Ecosystems." *Annual Review of Marine Science* 4(1): 11-37.

Dore, J. E., R. Lukas, D. W. Sadler, M. J. Church and D. M. Karl (2009). "Physical and biogeochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(30): 12235-12240.

Duffy, J. E. and M. Thiel (2007). *The Behavioral Ecology of Crustaceans: A Primer in Taxonomy, Morphology, and Biology*. In: J. E. Duffy and M. Thiel. *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms*. New York, Oxford University Press: 448 pp.

Dufrêne, M. and P. Legendre (1997). "Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach." *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.

Dupont, S., O. Ortega-Martínez and M. Thorndyke (2010). "Impact of near-future ocean acidification on echinoderms." *Ecotoxicology* 19(3): 449-462.

Echevin, V., A. Albert, M. Lévy, M. Graco, O. Aumont, A. Piétri and G. Garric (2014). "Intraseasonal variability of nearshore productivity in the Northern Humboldt Current System: The role of coastal trapped waves." *Continental Shelf Research* 73: 14-30.

Egilsdottir, H., J. I. Spicer and S. D. Rundle (2009). "The effect of CO₂ acidified sea water and reduced salinity on aspects of the embryonic development of the amphipod *Echinogammarus marinus* (Leach)." *Marine Pollution Bulletin* 58(8): 1187-1191.

Ehrlich, H. (2010). *Molluscs Spicules*. In: *Biological Materials of Marine Origin: Invertebrates*. Dordrecht, Springer Netherlands: 211-242.

Eisenbarth, S. and M. L. Zettler (2016). "Diversity of the benthic macrofauna off northern Namibia from the shelf to the deep sea." *Journal of Marine Systems* 155: 1-10.

Ekau, W., H. Auel, H. O. Pörtner and D. Gilbert (2010). "Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish)." *Biogeosciences* 7(5): 1669-1699.

- Ellingsen, K. E. (2002). "Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability." *Marine Ecology Progress Series* 232: 15-27.
- Ellis, D. (1985). "Taxonomic sufficiency in pollution assessment." *Marine Pollution Bulletin* 16(12): 459.
- Emmerson, W. D. (1984). "Predation and energetics of *Penaeus indicus* (Decapoda: Penaeidae) larvae feeding on *Brachionus plicatilis* and *Artemia nauplii*." *Aquaculture* 38(3): 201-209.
- Espinoza-Morriberón, D., V. Echevin, F. Colas, J. Tam, J. Ledesma, L. Vásquez and M. Graco (2017). "Impacts of El Niño events on the Peruvian upwelling system productivity." *Journal of Geophysical Research: Oceans* 122.
- Evans, K. A., T. C. McCuaig, D. Leach, T. Angerer and S. G. Hagemann (2013). "Banded iron formation to iron ore: A record of the evolution of Earth environments?" *Geology* 41(2): 99-102.
- Fabricius, K. E., G. De'ath, S. Noonan and S. Uthicke (2014). "Ecological effects of ocean acidification and habitat complexity on reef-associated macroinvertebrate communities." *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281(1775).
- Fabry, V. J., B. A. Seibel, R. A. Feely and J. C. Orr (2008). "Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes." *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65(3): 414-432.
- Falini, G. and S. Fermani (2013). "The strategic role of adsorption phenomena in biomineralization." *Crystal Research and Technology* 48(10): 864-876.
- Fauchald, K. (1977). "The polychaete worms; definitions and keys to the orders, families and genera." *Natural History Museum of Los Angeles County: Science Series*. 28: 1-188.
- Feely, R. A., S. R. Alin, J. Newton, C. L. Sabine, M. Warner, A. Devol, C. Krembs and C. Maloy (2010). "The combined effects of ocean acidification, mixing, and respiration on pH and carbonate saturation in an urbanized estuary." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88(4): 442-449.
- Feely, R. A., C. L. Sabine, J. M. Hernandez-Ayon, D. Ianson and B. Hales (2008). "Evidence for Upwelling of Corrosive "Acidified" Water onto the Continental Shelf." *Science* 320(5882): 1490-1492.
- Findlay, H. S., H. L. Wood, M. A. Kendall, J. I. Spicer, R. J. Twitchett and S. Widdicombe (2009). "Calcification, a physiological process to be considered in the context of the whole organism." *Biogeosciences Discuss.* 6(1): 2267-2284.
- Flores, R., J. Tenorio and N. Domínguez (2009). "Variaciones de la extensión sur de la Corriente Cromwell frente al Perú entre los 3° y 14° S." *Boletín del IMARPE* 24(1-2): 45-58.
- Frankenberg, D. and R. J. Menzies (1968). "Some quantitative analyses of deep-sea benthos off Peru." *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 15(5): 623-626.
- Frieder, C. A., J. P. Gonzalez, E. E. Bockmon, M. O. Navarro and L. A. Levin (2014). "Can variable pH and low oxygen moderate ocean acidification outcomes for mussel larvae?" *Global Change Biology* 20(3): 754-764.
- Frieder, C. A., S. H. Nam, T. R. Martz and L. A. Levin (2012). "High temporal and spatial variability of dissolved oxygen and pH in a nearshore California kelp forest." *Biogeosciences* 9(10): 3917-3930.

- Friederich, G. E., J. Ledesma, O. Ulloa and F. P. Chavez (2008). "Air-sea carbon dioxide fluxes in the coastal southeastern tropical Pacific." *Progress in Oceanography* 79(2): 156-166.
- Fukasawa, Y., H. Matsumoto, S. Beppu, Y. Fujiwara, M. Kawato and J.-I. Miyazaki (2017). "Molecular Phylogenetic Analysis of Chemosymbiotic Solemyidae and Thyasiridae." *Journal of Marine Science* 7: 124-141.
- Gage, J. D. (2009). Macrobenthos. In: J. H. Steele, S. A. Thorpe and K. K. Turekian. *Elements of Physical Oceanography: A Derivative of the Encyclopedia of Ocean Sciences*, Academic Press: 165-175.
- Gage, J. D., P. J. D. Lamshead, J. D. D. Bishop, C. T. Stuart and N. S. Jones (2004). "Large-scale biodiversity pattern of Cumacea (Peracarida: Crustacea) in the deep Atlantic." *Marine Ecology Progress Series* 277: 181-196.
- Gallardo, V. A., M. Palma, F. D. Carrasco, D. Gutiérrez, L. A. Levin and J. I. Cañete (2004). "Macrobenthic zonation caused by the oxygen minimum zone on the shelf and slope off central Chile." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51(20): 2475-2490.
- García-Domínguez, F. A., E. F. Félix-Pico, C. Del Carmen Juárez-Olvera and N. Romero Ibarra (1994). "Alimentación de *Chione* gñidia (Broderip & Sowerby, 1829), *C. undatella* (Sowerby, 1835) y *C. californiensis* (Broderip, 1835) (Veneridae) en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México." *Investigaciones Marinas CICIMAR* 9(2): 113-117.
- Garilli, V., R. Rodolfo-Metalpa, D. Scuderi, L. Brusca, D. Parrinello, S. P. S. Rastrick, A. Foggo, R. J. Twitchett, J. M. Hall-Spencer and M. Milazzo (2015). "Physiological advantages of dwarfing in surviving extinctions in high-CO₂ oceans." *Nature Clim. Change* 5(7): 678-682.
- Gattuso, J.-P. and L. Hansson (2011). *Ocean acidification*. New York, Oxford University Press.
- Gazeau, F., L. Parker, S. Comeau, J.-P. Gattuso, W. O'Connor, S. Martin, H.-O. Pörtner and P. Ross (2013). "Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs." *Marine Biology* 160(8): 2207-2245.
- Gearing, J. N., P. J. Gearing, D. T. Rudnick, A. G. Requejo and M. J. Hutchins (1984). "Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48(5): 1089-1098.
- Gebeshuber, I. C. (2015). Biomineralization in Marine Organisms. In: S.-K. Kim. *Springer Handbook of Marine Biotechnology*, Springer Berlin Heidelberg: 1279-1300.
- Geiger, D. L., B. A. Marshall, W. F. Ponder, T. Sasaki and A. Waren (2007). "Techniques for collecting, handling, preparing, storing and examining small molluscan specimens." *Molluscan Research* 27(1): 1-45.
- Gilly, W. F., J. M. Beman, S. Y. Litvin and B. H. Robison (2013). "Oceanographic and Biological Effects of Shoaling of the Oxygen Minimum Zone." *Annual Review of Marine Science* 5(1): 393-420.
- Giraud-Guille, M.-M. (1984). "Calcification initiation sites in the crab cuticle: The interprismatic septa." *Cell and Tissue Research* 236(2): 413-420.
- Giribet, G. (2008). Bivalvia. In: W. F. Ponder and D. R. Lindberg. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca.*, University of California Press: 105-141.

- Gobler, C. J. and H. Baumann (2016). "Hypoxia and acidification in ocean ecosystems: coupled dynamics and effects on marine life." *Biology Letters* 12(5).
- Gobler, C. J., E. L. DePasquale, A. W. Griffith and H. Baumann (2014). "Hypoxia and Acidification Have Additive and Synergistic Negative Effects on the Growth, Survival, and Metamorphosis of Early Life Stage Bivalves." *PLoS One* 9(1): e83648.
- Goffredo, S., F. Prada, E. Caroselli, B. Capaccioni, F. Zaccanti, L. Pasquini, P. Fantazzini, S. Fermani, M. Reggi, O. Levy, K. E. Fabricius, Z. Dubinsky and G. Falini (2014). "Biomineralization control related to population density under ocean acidification." *Nature Clim. Change* 4(7): 593-597.
- Goldberg, W. M. (1971). "A Note on the Feeding Behavior of the Snapping Shrimp *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière (Decapoda, Alpheidae)." *Crustaceana* 21(3): 318-320.
- Gonzalez, E. (1991). "Actual state of gammaridean amphipoda taxonomy and catalogue of species from Chile." *Hydrobiologia* 223(1): 47-68.
- Gonzalez, E. R., P. A. Haye, M.-J. Balanda and M. Thiel (2008). "Lista sistemática de Especies de Peracáridos de Chile (Crustacea, Eumalacostraca)." *Gayana (Concepción)* 72: 157-177.
- Gooday, A. J., B. J. Bett, E. Escobar, B. Ingole, L. A. Levin, C. Neira, A. V. Raman and J. Sellanes (2010). "Habitat heterogeneity and its influence on benthic biodiversity in oxygen minimum zones." *Marine Ecology* 31(1): 125-147.
- Gooday, A. J., L. A. Levin, A. Aranda da Silva, B. J. Bett, G. L. Cowie, D. Dissard, J. D. Gage, D. J. Hughes, R. Jeffreys, P. A. Lamont, K. E. Larkin, S. J. Murty, S. Schumacher, C. Whitcraft and C. Woulds (2009). "Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56(6): 488-502.
- Gore, R. H. (1983). "Notes on Rare Species of *Munidopsis* (Anomura: Galatheidae) and *Ethusina* (Brachyura: Dorippidae) Collected by the USNS Bartlett in the Venezuela Basin, Caribbean Sea." *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 135: 200-217.
- Goubanova, K., V. Echevin, B. Dewitte, F. Codron, K. Takahashi, P. Terray and M. Vrac (2011). "Statistical downscaling of sea-surface wind over the Peru-Chile upwelling region: Diagnosing the impact of climate change from the IPSL-CM4 model." *Climate Dynamics* 36(7): 1365-1378.
- Gracia C., A., E. Fontalvo and L. C. Gámez (2013). "La Clase Caudofoveata (Mollusca) en el Mar Caribe Colombiano." *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR* 42: 421-424.
- Graco, M., D. Gutiérrez and L. Farías (2006). "Inter-annual variability of the Pelagic-Benthic coupling in the upwelling system off central Chile." *Adv. Geosci.* 6: 127-132.
- Graco, M. I., J. Ledesma, G. Flores and M. Girón (2007). "Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú." *Revista Peruana de Biología* 14: 117-128.
- Gray, J., S. , R. S.-s. Wu and Y. Y. Or (2002). "Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment." *Marine Ecology Progress Series* 238: 249-279.

- Gray, J. S., K. R. Clarke, R. M. Warwick and G. Hobbs (1990). "Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea." *Marine Ecology Progress Series* 66(3): 285-299.
- Gruber, N. (2011). "Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369(1643): 1980-1996.
- Guerra-García, J. M., J. M. Tierno de Figueroa, C. Navarro-Barranco, M. Ros, J. E. Sánchez-Moyano and J. Moreira (2014). "Dietary analysis of the marine Amphipoda (Crustacea: Peracarida) from the Iberian Peninsula." *Journal of Sea Research* 85(Supplement C): 508-517.
- Gunderson, A. R., E. J. Armstrong and J. H. Stillman (2016). "Multiple Stressors in a Changing World: The Need for an Improved Perspective on Physiological Responses to the Dynamic Marine Environment." *Annual Review of Marine Science* 8(1): null.
- Gustafson, R. G. and R. G. B. Reid (1988). "Association of bacteria with larvae of the gutless protobranch bivalve *Solemya reidi* (Cryptodonta: Solemyidae)." *Marine Biology* 97(3): 389-401.
- Gutiérrez, D., E. Enríquez, S. Purca, L. Quipúzcoa, R. Marquina, G. Flores and M. Graco (2008). "Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response." *Progress in Oceanography* 79(2-4): 177-189.
- Gutiérrez, D., V. Gallardo, S. Mayor, C. Neira, C. Vásquez, J. Sellanes, M. Rivas, A. Soto, F. D. Carrasco and M. Baltazar (2000). "Effects of dissolved oxygen and fresh organic matter on the bioturbation potential of macrofauna in sublittoral sediments off Central Chile during the 1997/1998 El Niño." *Marine Ecology Progress Series* 202: 81-99.
- Gutiérrez, D., L. Quipúzcoa and E. Enríquez (2006). "Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin." *Gayana (Concepción)* 70: 29-36.
- Gutiérrez, J. L., C. G. Jones, D. L. Strayer and O. O. Iribarne (2003). "Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats." *Oikos* 101(1): 79-90.
- Gutiérrez, M., R. Castillo, M. Segura, S. Peraltilla and M. Flores (2012). "Trends in spatio-temporal distribution of Peruvian anchovy and other small pelagic fish biomass from 1966-2009." *Latin American Journal of Aquatic Research* 40(3): 633-648.
- Hagens, M. and J. J. Middelburg (2016). "Attributing seasonal pH variability in surface ocean waters to governing factors." *Geophysical Research Letters* 43(24): 12,528-512,537.
- Hagerman, L. (1998). "Physiological flexibility; a necessity for life in anoxic and sulphidic habitats." *Hydrobiologia* 375(0): 241-254.
- Harley, C. D. G., A. Randall Hughes, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. B. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek and S. L. Williams (2006). "The impacts of climate change in coastal marine systems." *Ecology Letters* 9(2): 228-241.
- Haywood, G. J. (2004). "Some effects of river discharges and currents on phytoplankton in the sea off Otago, New Zealand." *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 38(1): 103-114.

Helly, J. J. and L. A. Levin (2004). "Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51(9): 1159-1168.

Hofmann, G. E., J. P. Barry, P. J. Edmunds, R. D. Gates, D. A. Hutchins, T. Klinger and M. A. Sewell (2010). "The Effect of Ocean Acidification on Calcifying Organisms in Marine Ecosystems: An Organism-to-Ecosystem Perspective." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41(1): 127-147.

Hofmann, G. E., T. G. Evans, M. W. Kelly, J. L. Padilla-Gamino, C. A. Blanchette, L. Washburn, F. Chan, M. A. McManus, B. A. Menge, B. Gaylord, T. M. Hill, E. Sanford, M. LaVigne, J. M. Rose, L. Kapsenberg and J. M. Dutton (2014). "Exploring local adaptation and the ocean acidification seascape studies - in the California Current Large Marine Ecosystem." *Biogeosciences* 11(4): 1053-1064.

Hofmann, G. E., J. E. Smith, K. S. Johnson, U. Send, L. A. Levin, F. Micheli, A. Paytan, N. N. Price, B. Peterson, Y. Takeshita, P. G. Matson, E. D. Crook, K. J. Kroeker, M. C. Gambi, E. B. Rivest, C. A. Frieder, P. C. Yu and T. R. Martz (2011). "High-Frequency Dynamics of Ocean pH: A Multi-Ecosystem Comparison." *PLoS One* 6(12): e28983.

Hooker, Y., E. Prieto-Rios and F. Solís-Marín (2013). Echinoderms of Peru. In: J. J. Alvarado and F. A. Solis-Marin. *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*, Springer Berlin Heidelberg: 277-299.

Hughes, S. J. M., H. A. Ruhl, L. E. Hawkins, C. Hauton, B. Boorman and D. S. M. Billett (2011). "Deep-sea echinoderm oxygen consumption rates and an interclass comparison of metabolic rates in Asteroidea, Crinoidea, Echinoidea, Holothuroidea and Ophiuroidea." *The Journal of Experimental Biology* 214(15): 2512-2521.

Hutchings, P. (1998). "Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments." *Biodiversity & Conservation* 7(9): 1133-1145.

Hyland, J., E. Baptiste, J. Campbell, J. Kennedy, R. Kropp and S. Williams (1991). "Macroinfaunal communities of the Santa Maria Basin on the California outer continental shelf and slope." *Marine Ecology Progress Series* 78(2): 147-161.

IPCC, Ed. (2014). Annex II: Glossary [Agard, J., E.L.F. Schipper, J. Birkmann, M. Campos, C. Dubeux, Y. Nojiri, L. Olsson, B. Osman-Elasha, M. Pelling, M.J. Prather, M.G. Rivera-Ferre, O.C. Ruppel, A. Sallenger, K.R. Smith, A.L. St Clair, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, and T.E. Bilir (eds.)]. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, Cambridge University Press.

Jacoby, W. G. (2000). "Loess:: a nonparametric, graphical tool for depicting relationships between variables." *Electoral Studies* 19(4): 577-613.

Jahn, A. and H. Theede (1997). "Different degrees of tolerance to hydrogen sulphide in populations of *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae)." *Marine Ecology Progress Series* 154: 185-196.

Jansson, A., J. Norkko, S. Dupont and A. Norkko (2015). "Growth and survival in a changing environment: Combined effects of moderate hypoxia and low pH on juvenile bivalve *Macoma balthica*." *Journal of Sea Research* 102(Supplement C): 41-47.

- Jarquín - González, J. and M. D. S. García - Madrigal (2013). "Annotated checklist and keys for cumaceans (Crustacea: Peracarida) from the Tropical Eastern Pacific, with six new species from the Southern Mexican Pacific." 2013 3721(3): 57.
- Jørgensen, C. B. (1990). Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Fredensborg, Olsen & Olsen. 140 p.
- Kamenev, G. M. (2009). "North Pacific Species of the Genus *Solemya* Lamarck, 1818 (Bivalvia: Solemyidae), with Notes on *Acharax johnsoni*." *Malacologia* 51(2): 233-261.
- Kämpf, J. and P. Chapman (2016a). The Functioning of Coastal Upwelling Systems. In. *Upwelling Systems of the World: A Scientific Journey to the Most Productive Marine Ecosystems*. Cham, Springer International Publishing: 31-65.
- Kämpf, J. and P. Chapman (2016b). The Peruvian-Chilean Coastal Upwelling System. In. *Upwelling Systems of the World: A Scientific Journey to the Most Productive Marine Ecosystems*. Cham, Springer International Publishing: 161-201.
- Karstensen, J., L. Stramma and M. Visbeck (2008). "Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans." *Progress in Oceanography* 77(4): 331-350.
- Karstensen, J. and O. Ulloa (2009). Peru–Chile Current System. In: J. H. Steele, K. K. Turekian and S. A. Thorpe. *Encyclopedia of Ocean Sciences (Second Edition)*. Oxford, Academic Press: 385-392.
- Katsanevakis, S., Y. Issaris, D. Poursanidis and M. Thessalou-Legaki (2010). "Vulnerability of marine habitats to the invasive green alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* within a marine protected area." *Marine Environmental Research* 70(2): 210-218.
- Keeling, R. F., A. Kortzinger and N. Gruber (2010). "Ocean Deoxygenation in a Warming World." *Annual Review of Marine Science* 2(1): 199-229.
- Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru*. California, Stanford University Press. 1064 pp.
- Keller, A. A., L. Ciannelli, W. W. Wakefield, V. Simon, J. A. Barth and S. D. Pierce (2015). "Occurrence of demersal fishes in relation to near-bottom oxygen levels within the California Current large marine ecosystem." *Fisheries Oceanography* 24(2): 162-176.
- Klages, M. and J. Gutt (1990). "Observations on the feeding behaviour of the Antarctic Gammarid *Eusirus perdentatus* Chevreux, 1912 (Crustacea: Amphipoda) in aquaria." *Polar Biology* 10(5): 359-364.
- Kneib, R. T. and C. A. Weeks (1990). "Intertidal distribution and feeding habits of the mud crab, *Eurytium limosum*." *Estuaries* 13(4): 462-468.
- Knoll, A. H. (2003). "Biomineralization and Evolutionary History." *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54(1): 329-356.
- Knudsen, J. W. (1960). "Aspects of the Ecology of the California Pebble Crabs (Crustacea: Xanthidae)." *Ecological Monographs* 30(2): 165-185.
- Kriest, I., S. Khatiwala and A. Oschlies (2010). "Towards an assessment of simple global marine biogeochemical models of different complexity." *Progress in Oceanography* 86(3–4): 337-360.

Kroeker, K. J., R. L. Kordas, R. Crim, I. E. Hendriks, L. Ramajo, G. S. Singh, C. M. Duarte and J.-P. Gattuso (2013). "Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming." *Global Change Biology* 19(6): 1884-1896.

Kroeker, K. J., E. Sanford, B. M. Jellison and B. Gaylord (2014). "Predicting the Effects of Ocean Acidification on Predator-Prey Interactions: A Conceptual Framework Based on Coastal Molluscs." *The Biological Bulletin* 226(3): 211-222.

Krueger, D. M., S. Gallagher and C. M. Cavanaugh (1992). "Suspension feeding on phytoplankton by *Solemya velum*, a symbiont-containing clam." *Marine Ecology Progress Series* 86(2): 145-151.

Krzywinski, M. and N. Altman (2014). "Points of significance: Comparing samples - part II." *Nat Meth* 11(4): 355-356.

Kurihara, H. (2008). "Effects of CO₂-driven ocean acidification on the early developmental stages of invertebrates." *Marine Ecology Progress Series* 373: 275-284.

Kurihara, H., M. Matsui, H. Furukawa, M. Hayashi and A. Ishimatsu (2008). "Long-term effects of predicted future seawater CO₂ conditions on the survival and growth of the marine shrimp *Palaemon pacificus*." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367(1): 41-46.

Kurihara, H. and Y. Shirayama (2004). "Effects of increased atmospheric CO₂ on sea urchin early development." *Marine Ecology Progress Series* 274: 161-169.

Kyomo, J. (1999). "Feeding patterns, habits and food storage in *Pilumnus vespertilio* (Brachyura: Xanthidae)." *Bulletin of Marine Science* 65(2): 381-389.

Lawrence, J. M. and I. Ferber (1971). "Substrate particle size and the occurrence of *Lovenia elongata* (Echinodermata: Echinoidea) at Taba, Gulf of Elat (Red Sea)." *Israel Journal of Zoology* 20(2): 131-138.

Laxton, J. H. (1971). "Feeding in some Australasian Cymatiidae (Gastropoda: Prosobranchia)." *Zoological Journal of the Linnean Society* 50(1): 1-9.

Lazarus, D., J. Barron, J. Renaudie, P. Diver and A. Tuerke (2014). "Cenozoic Planktonic Marine Diatom Diversity and Correlation to Climate Change." *PLoS One* 9(1).

Le Pennec, M., P. G. Beninger and A. Herry (1995). "Feeding and digestive adaptations of bivalve molluscs to sulphide-rich habitats." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 111(2): 183-189.

Ledesma, J., J. Tam, M. Graco, V. León, G. Flores and O. Morón (2011). "Caracterización de la Zona de Mínimo de Oxígeno (ZMO) frente a la costa peruana entre 3° N y 14° S, 1999-2009." *Boletín del IMARPE* 26(1-2): 49-57.

Legendre, P. and E. D. Gallagher (2001). "Ecologically meaningful transformations for ordination of species data." *Oecologia* 129(2): 271-280.

León, V., A. Paulmier, J. Ledesma, P. Croot, M. Graco, G. Flores, O. Morón and J. Tenorio (2011). "pH como un trazador de la variabilidad biogeoquímica en el Sistema de Humboldt." *Boletín del IMARPE* 26(1-2): 19-24.

Levin, L., D. Gutiérrez, A. Rathburn, C. Neira, J. Sellanes, P. Muñoz, V. Gallardo and 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): 1-27.

- Levin, L. A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. In: R. Gibson and R. Atkinson. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. Boca Raton, CRC Press. 41: 1-45.
- Levin, L. A. (2005). Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes. In: R. Gibson, R. Atkinson and J. Gordon. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. Boca Raton, CRC Press. 43: 1-46.
- Levin, L. A. and D. L. Breitburg (2015). "Linking coasts and seas to address ocean deoxygenation." *Nature Clim. Change* 5(5): 401-403.
- Levin, L. A., W. Ekau, A. J. Gooday, F. Jorissen, J. J. Middelburg, S. W. A. Naqvi, C. Neira, N. N. Rabalais and J. Zhang (2009). "Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos." *Biogeosciences* 6(10): 2063-2098.
- Levin, L. A., J. D. Gage, C. Martin and P. A. Lamont (2000). "Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47(1): 189-226.
- Levinton, J. S. (1991). "Variable feeding behavior in three species of *Macoma* (Bivalvia: Tellinacea) as a response to water flow and sediment transport." *Marine Biology* 110(3): 375-383.
- Lindberg, D. R. and J. D. Sigwart (2015). "What is the molluscan osphradium? A reconsideration of homology." *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* 256(Supplement C): 14-21.
- Long, W. C., S. B. Van Sant, K. M. Swiney and R. J. Foy (2016). "Survival, growth, and morphology of blue king crabs: effect of ocean acidification decreases with exposure time." *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*: fsw197.
- López-Jamar, E., G. González and J. Mejuto (1987). "Ecology, growth and production of *Thyasira flexuosa* (Bivalvia, Lucinacea) from Ría de la Coruña, North-West Spain." *Ophelia* 27(2): 111-126.
- Lowenstam, H. A. and S. Weiner (1989). *On Biomineralization*. New York, Oxford University Press.
- Lukas, R. (1986). "The termination of the Equatorial Undercurrent in the eastern Pacific." *Progress in Oceanography* 16(2): 63-90.
- Luquet, G. and F. Marin (2004). "Biomineralisations in crustaceans: storage strategies." *Comptes Rendus Palevol* 3(6-7): 515-534.
- Macdonald, T. A., B. J. Burd, V. I. Macdonald and A. V. Roodselaar (2010). "Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia." *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2874: 1-63.
- Malaquias, M. A. E. and D. G. Reid (2008). "Functional morphology of the gonoduct of the gastropod *Bulla striata* Bruguière, 1792 (Opisthobranchia: Cephalaspidea): evidence for a monaulic system." *Acta Zoologica* 89(3): 205-210.
- Mallon, J. (2011). *Benthic foraminifera of the Peruvian and Ecuadorian continental margin*. Diplom-Geologe, Christian-Albrechts Universität Kiel, Kiel.
- Manríquez, P., M. Jara, M. Mardones, R. Torres, N. Lagos, M. Lardies, C. Vargas, C. Duarte and J. Navarro (2014). "Effects of ocean acidification on larval development and early post-hatching traits in *Concholepas concholepas* (loco)." *Marine Ecology Progress Series* 514: 87-103.

- Marchant, R. (2002). "Do rare species have any place in multivariate analysis for bioassessment?" *Journal of the North American Benthological Society* 21(2): 311-313.
- Mare, M. F. (1942). "A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 25(3): 517-554.
- Marin, F., G. Luquet, B. Marie and D. Medakovic (2007). *Molluscan Shell Proteins: Primary Structure, Origin, and Evolution*. In: P. S. Gerald. *Current Topics in Developmental Biology*, Academic Press. Volume 80: 209-276.
- Marsden, I. D. and R. S. Dewa (1994). "Diel and tidal activity patterns of the smooth shore crab *Cyclograpsus lavauxi* (Milne Edwards 1853)." *Journal of the Royal Society of New Zealand* 24(4): 429-438.
- Martins, R., L. Sampaio, V. Quintino and A. M. Rodrigues (2014). "Diversity, distribution and ecology of benthic molluscan communities on the Portuguese continental shelf." *Journal of Sea Research* 93(Supplement C): 75-89.
- Marubini, F., C. Ferrier-Pages and J. P. Cuif (2003). "Suppression of skeletal growth in scleractinian corals by decreasing ambient carbonate-ion concentration: a cross-family comparison." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270(1511): 179-184.
- Mayor, S. (1996). "Las comunidades bentónicas entre los 03 y 09 S en mayo de 1995.(Cr. BIC SNP-1, 9505-06)." *Inf. Inst. Mar Perú* 117: 61-71.
- McPhaden, M. J. and D. Zhang (2002). "Slowdown of the meridional overturning circulation in the upper Pacific Ocean." *Nature* 415(6872): 603-608.
- Melzner, F., M. A. Gutowska, M. Langenbuch, S. Dupont, M. Lucassen, M. C. Thorndyke, M. Bleich and H. O. Pörtner (2009). "Physiological basis for high CO₂ tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny?" *Biogeosciences* 6(10): 2313-2331.
- Melzner, F., P. Stange, K. Trübenbach, J. Thomsen, I. Casties, U. Panknin, S. N. Gorb and M. A. Gutowska (2011). "Food Supply and Seawater pCO₂ Impact Calcification and Internal Shell Dissolution in the Blue Mussel *Mytilus edulis*." *PLoS One* 6(9): e24223.
- Melzner, F., J. Thomsen, W. Koeve, A. Oschlies, M. Gutowska, H. Bange, H. Hansen and A. Körtzinger (2013). "Future ocean acidification will be amplified by hypoxia in coastal habitats." *Marine Biology* 160(8): 1875-1888.
- Messié, M. and F. P. Chavez (2015). "Seasonal regulation of primary production in eastern boundary upwelling systems." *Progress in Oceanography* 134: 1-18.
- Millero, F. J., R. Woosley, B. Ditrolio and J. Waters (2009). "Effect of Ocean Acidification on the Speciation of Metals in Seawater." *Oceanography* 22(4): 72-85.
- Mills, E. L. (1965). "The Zoogeography of North Atlantic and North Pacific Ampeliscid Amphipod Crustaceans." *Systematic Zoology* 14(2): 119-130.
- Miranda-Baeza, A., D. Voltolina and B. Cordero-Esquivel (2006). "Filtration and clearance rates of *Anadara grandis* juveniles (Pelecypoda, Arcidae) with different temperatures and suspended matter concentrations." *Revista de Biología Tropical* 54: 787-792.
- Modica, M. and M. Holford, Eds. (2010). *The Neogastropoda: Evolutionary Innovations of Predatory Marine Snails with Remarkable Pharmacological Potential*.

Evolutionary Biology – Concepts, Molecular and Morphological Evolution, Springer Berlin Heidelberg.

Montes, I., B. Dewitte, E. Gutknecht, A. Paulmier, I. Dadou, A. Oschlies and V. Garçon (2014). "High-resolution modeling of the Eastern Tropical Pacific oxygen minimum zone: Sensitivity to the tropical oceanic circulation." *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119(8): 5515-5532.

Moore, P. G. and L. B. Eastman (2015). The tube-dwelling lifestyle in crustaceans and its relation to feeding. In: M. Thiel and L. Watling. *Lifestyles and Feeding Biology*. New York, Oxford University Press. 2: 35.

Moore, P. G. and A. C. Taylor (1984). "Gill area relationships in an ecological series of gammaridean amphipods (Crustacea)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74(2): 179-186.

Morón, O. (2000). "Características del Ambiente Marino Frente a la Costa Peruana." *Boletín del IMARPE* 19(1-2): 179-204.

Morón, O., D. Gutiérrez Aguilar, T. Anculle and 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* 1(1-4): 9-11.

Morris, R. H., D. P. Abbott and E. C. Haderlie (1980). *Intertidal invertebrates of California*. Stanford, California, Stanford University Press. 690 pp.

Mosch, T., S. Sommer, M. Dengler, A. Noffke, L. Bohlen, O. Pfannkuche, V. Liebetrau and K. Wallmann (2012). "Factors influencing the distribution of epibenthic megafauna across the Peruvian oxygen minimum zone." *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 68: 123-135.

Moscoso, V. (2012). "Catálogo de Crustáceos Decápodos y Estomatópodos del Perú." *Boletín del IMARPE* 27(1-2): 8-207.

Mueller, M., J. Pander and J. Geist (2013). "Taxonomic sufficiency in freshwater ecosystems: effects of taxonomic resolution, functional traits, and data transformation." *Freshwater Science* 32(3): 762-778.

Muhlenhardt-Siegel, U. (2008). "Phalloseucon abyssalis, a new cumacean genus and species (Crustacea: Peracarida: Leuconidae) from the Peru Basin." *Zootaxa* 1829(1): 61-68.

Mullins, H. T., J. B. Thompson, K. McDougall and T. L. Vercoutere (1985). "Oxygen-minimum zone edge effects: Evidence from the central California coastal upwelling system." *Geology* 13(7): 491-494.

Munhoven, G. (2013). "Mathematics of the total alkalinity–pH equation – ; pathway to robust and universal solution algorithms: the SolveSAPHE package v1.0.1." *Geosci. Model Dev.* 6(4): 1367-1388.

Murase, H., H. Nagashima, S. Yonezaki, R. Matsukura and T. Kitakado (2009). "Application of a generalized additive model (GAM) to reveal relationships between environmental factors and distributions of pelagic fish and krill: a case study in Sendai Bay, Japan." *Ices Journal of Marine Science* 66(6): 1417-1424.

Murtagh, F. and P. Legendre (2014). "Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion?" *Journal of Classification* 31(3): 274-295.

- Musco, L., B. Mikac, M. Tataranni, A. Giangrande and A. Terlizzi (2011). "The use of coarser taxonomy in the detection of long-term changes in polychaete assemblages." *Marine Environmental Research* 71(2): 131-138.
- Myers, A. A. and J. K. Lowry (2003). "A Phylogeny and a New Classification of the Corophiidea Leach, 1814 (Amphipoda)." *Journal of Crustacean Biology* 23(2): 443-485.
- Narayan, N., A. Paul, S. Mulitza and M. Schulz (2010). "Trends in coastal upwelling intensity during the late 20th century." *Ocean Sci.* 6(3): 815-823.
- Neira, K. and M. Palma (2007). "Estructura de la macrofauna en ambientes óxicos de Bahía Columo, Región del Bío - Bío, Chile central." *Gayana (Concepción)* 71(2): 156-169.
- Newell, R. (1965). "The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the Bivalve *Macoma balthica*." *Proceedings of the Zoological Society of London* 144(1): 25-45.
- Nicol, D. (1967). "Some Characteristics of Cold-Water Marine Pelecypods." *Journal of Paleontology* 41(6): 1330-1340.
- Nicol, E. A. T. (1932). "The Feeding Habits of the Galatheidea." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 18(1): 87-106.
- Nielsen, C., G. Haszprunar, B. Ruthensteiner and A. Wanninger (2007). "Early development of the aplacophoran mollusc *Chaetoderma*." *Acta Zoologica* 88(3): 231-247.
- O'Donnell, M. J., L. M. Hammond and G. E. Hofmann (2009). "Predicted impact of ocean acidification on a marine invertebrate: elevated CO₂ alters response to thermal stress in sea urchin larvae." *Marine Biology* 156(3): 439-446.
- Ok Hwan, Y., S. Hae-Lip and S. Yoshihisa (2003). "Feeding ecology of three amphipod species *Synchelidium lenorostralum*, *S. trioostegitum* and *Gitanopsis japonica* in the surf zone of a sandy shore." *Marine Ecology Progress Series* 258: 189-199.
- Olesen, J., J. T. Haug, A. Maas and D. Waloszek (2011). "External morphology of *Ligitiella monniotae* (Crustacea, Cephalocarida) in the light of Cambrian 'Orsten' crustaceans." *Arthropod Structure & Development* 40(5): 449-478.
- Olsgard, F., T. Brattegard and T. Holthe (2003). "Polychaetes as surrogates for marine biodiversity: lower taxonomic resolution and indicator groups." *Biodiversity & Conservation* 12(5): 1033-1049.
- Osorio, C. and E. Tarifeño (1976). "A new species of Aplacophorous mollusk from the southeastern Pacific Ocean: *Chaetoderma araucanae* spec. nov. (Mollusca: Caudofoveata: Chaetodermatidae)." *Veliger* 19(1): 84-89.
- Pacheco, A. S., M. T. González, J. Bremner, M. Oliva, O. Heilmayer, J. Laudien and J. M. Riascos (2011). "Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile." *Helgoland Marine Research* 65(3): 413-424.
- Page, T. M., S. Worthington, P. Calosi and J. H. Stillman (2016). "Effects of elevated pCO₂ on crab survival and exoskeleton composition depend on shell function and species distribution: a comparative analysis of carapace and claw mineralogy across four porcelain crab species from different habitats." *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*: fsw196.

- Paine, R. T. (1963). "Feeding Rate of a Predaceous Gastropod, *Pleuroploca gigantea*." *Ecology* 44(2): 402-403.
- Palma, M., E. Quiroga, V. A. Gallardo, W. Arntz, D. Gerdes, W. Schneider and D. Hebbeln (2005). "Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S)." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(2): 233-245.
- Paredes, C., P. Huamán, F. Cardoso, R. Vivar and V. Vera (1999). "Estado actual del conocimiento de los moluscos acuáticos en el Perú." *Revista Peruana de Biología* 6(1): 5-47.
- Passarelli, M. C., I. Riba, A. Cesar, F. Serrano-Bernando and T. A. DelValls (2017). "Assessing the influence of ocean acidification to marine amphipods: A comparative study." *Science of the Total Environment* 595(Supplement C): 759-768.
- Paulmier, A. and D. Ruiz-Pino (2009). "Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean." *Progress in Oceanography* 80(3-4): 113-128.
- Paulmier, A., D. Ruiz-Pino and V. Garçon (2011). "CO₂ maximum in the oxygen minimum zone (OMZ)." *Biogeosciences* 8(2): 239-252.
- Pearson, T. and R. Rosenberg (1978). "Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment." *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 16: 229-311.
- Peck, L. S., M. S. Clark, D. Power, J. Reis, F. M. Batista and E. M. Harper (2015). "Acidification effects on biofouling communities: winners and losers." *Global Change Biology* 21(5): 1907-1913.
- Pennington, J. T., K. L. Mahoney, V. S. Kuwahara, D. D. Kolber, R. Calienes and F. P. Chavez (2006). "Primary production in the eastern tropical Pacific: A review." *Progress in Oceanography* 69(2-4): 285-317.
- Petrescu, I. (1995). "Cumaceans (Crustacea: Peracarida) from the South American coasts collected by the R/V "Vema"." *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"* 35: 49.
- Pettit, L. R., M. B. Hart, A. N. Medina-Sánchez, C. W. Smart, R. Rodolfo-Metalpa, J. M. Hall-Spencer and R. M. Prol-Ledesma (2013). "Benthic foraminifera show some resilience to ocean acidification in the northern Gulf of California, Mexico." *Marine Pollution Bulletin* 73(2): 452-462.
- Pike, N. (2011). "Using false discovery rates for multiple comparisons in ecology and evolution." *Methods in Ecology and Evolution* 2(3): 278-282.
- Pilditch, C. A., D. Leduc, S. D. Nodder, P. K. Probert and D. A. Bowden (2015). "Spatial patterns and environmental drivers of benthic infaunal community structure and ecosystem function on the New Zealand continental margin." *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 49(2): 224-246.
- Pomeroy, W. M. and C. D. Levings (1980). "Association and Feeding Relationships Between *Eogammarus confervicolus* (Amphipoda, Gammaridae) and Benthic Algae on Sturgeon and Roberts Banks, Fraser River Estuary." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(1): 1-10.
- Pörtner, H. O., D. Karl, P. W. Boyd, W. Cheung, S. E. Lluch-Cota, Y. Nojiri, D. N. Schmidt and P. Zavialov (2014). Ocean systems. In: C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O.

- Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea and L. L. White. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change.* Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, Cambridge University Press: 411-484.
- Pörtner, H. O., M. Langenbuch and B. Michaelidis (2005). "Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: From Earth history to global change." *Journal of Geophysical Research: Oceans* 110(C9): n/a-n/a.
- Pörtner, H. O., M. Langenbuch and A. Reipschläger (2004). "Biological Impact of Elevated Ocean CO₂ Concentrations: Lessons from Animal Physiology and Earth History." *Journal of Oceanography* 60(4): 705-718.
- Probert, P. K. and J. B. Wilson (1984). "Continental shelf benthos off Otago Peninsula, New Zealand." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 19(3): 373-391.
- Pütz, K. and F. Buchholz (1991). "Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nektonic and benthic malacostracan crustaceans." *Marine Biology* 110(1): 49-58.
- Quipúzcoa, L., D. Gutiérrez, E. Enríquez, R. Marquina and W. Yupanqui (2011). "Macrobentos y condiciones ambientales en el verano 2004: Crucero BIC Olaya 0401-02." *Inf. Inst. Mar Perú* 38(3): 347-355.
- Quipúzcoa, L., D. Romero, V. Aramayo, R. Marquina and D. Gutiérrez (2017). "Cambios del macrobentos en una estación fija frente a Chicama y su relación con la variabilidad oceanográfica." *Inf. Inst. Mar Perú* 44(1): 20-27.
- Rabalais, N. N., W.-J. Cai, J. Carstensen, D. J. Conley, B. Fry, X. Hu, Z. Quinones-Rivera, R. Rosenberg, C. P. Slomp, R. E. Turner, M. Voss, B. Wissel and J. Zhang (2014). "Eutrophication-Driven Deoxygenation in the Coastal Ocean." *Oceanography* 27(1): 172-183.
- Rabalais, N. N., D. E. Harper and R. E. Turner (2013). Responses of Nekton and Demersal and Benthic Fauna to Decreasing Oxygen Concentrations. In. *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems, American Geophysical Union*: 115-128.
- Rabalais, N. N., E. R. Turner and W. Wiseman Jr. (2002). "Gulf of Mexico Hypoxia, A.K.A. "The Dead Zone"." *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1): 235-263.
- Rabalais, N. N., R. E. Turner, B. K. Sen Gupta, D. F. Boesch, P. Chapman and M. C. Murrell (2007). "Hypoxia in the northern Gulf of Mexico: Does the science support the Plan to Reduce, Mitigate, and Control Hypoxia?" *Estuaries and Coasts* 30(5): 753-772.
- Ramajo, L. and C. Osorio (2010). "Riqueza, abundancia y patrones espaciales de moluscos desde el estero Reloncaví (41° 33'S) a la boca del Guafo (43° 49'S), sur de Chile." *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(1): 57-65.
- Ramajo, L., A. B. Rodríguez-Navarro, C. M. Duarte, M. A. Lardies and N. A. Lagos (2015). "Shifts in shell mineralogy and metabolism of *Concholepas concholepas* juveniles along the Chilean coast." *Marine and Freshwater Research* 66(12): 1147-1157.

- Reid, R. G. B. (1980). "Aspects of the biology of a gutless species of *Solemya* (Bivalvia: Protobranchia)." *Canadian Journal of Zoology* 58(3): 386-393.
- Retamal, M. A. and H. I. Moyano (2010). "Zoogeografía de los crustáceos decápodos chilenos marinos y dulceacuícolas." *Latin American Journal of Aquatic Research* 38(3): 302-328.
- Reum, J. C. P., S. R. Alin, C. J. Harvey, N. Bednaršek, W. Evans, R. A. Feely, B. Hales, N. Lucey, J. T. Mathis, P. McElhany, J. Newton and C. L. Sabine (2016). "Interpretation and design of ocean acidification experiments in upwelling systems in the context of carbonate chemistry co-variation with temperature and oxygen." *ICES Journal of Marine Science* 73(3): 582-595.
- Ricevuto, E., K. J. Kroeker, F. Ferrigno, F. Micheli and M. C. Gambi (2014). "Spatio-temporal variability of polychaete colonization at volcanic CO₂ vents indicates high tolerance to ocean acidification." *Marine Biology* 161(12): 2909-2919.
- Ricevuto, E., S. Vizzini and M. C. Gambi (2015). "Ocean acidification effects on stable isotope signatures and trophic interactions of polychaete consumers and organic matter sources at a CO₂ shallow vent system." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468: 105-117.
- Riedel, F. (1995). "An outline of Cassoidean phylogeny (Mollusca, Gastropoda)." *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology* 32(4): 97-132.
- Ries, J. (2011). "Biodiversity and ecosystems: Acid ocean cover up." *Nature Clim. Change* 1(6): 294-295.
- Ries, J. B., A. L. Cohen and D. C. McCorkle (2009). "Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification." *Geology* 37(12): 1131-1134.
- Rivadeneira, M. M., M. Thiel, E. R. González and P. A. Hays (2011). "An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south." *Global Ecology and Biogeography* 20(3): 437-448.
- Roast, S. D. and M. B. Jones (2003). "Morphometrics and gill function in *Gammarus duebeni* (Peracarida: Amphipoda) inhabiting a sewage treatment works." *Marine Ecology Progress Series* 260: 189-194.
- Rodolfo-Metalpa, R., F. Houlbreque, E. Tambutte, F. Boisson, C. Baggini, F. P. Patti, R. Jeffree, M. Fine, A. Foggo, J. P. Gattuso and J. M. Hall-Spencer (2011). "Coral and mollusc resistance to ocean acidification adversely affected by warming." *Nature Clim. Change* 1(6): 308-312.
- Roer, R. and R. Dillaman (1984). "The Structure and Calcification of the Crustacean Cuticle." *American Zoologist* 24(4): 893-909.
- Roeselers, G. and I. L. G. Newton (2012). "On the evolutionary ecology of symbioses between chemosynthetic bacteria and bivalves." *Applied Microbiology and Biotechnology* 94(1): 1-10.
- Rogers, A. D. (2000). "The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47(1): 119-148.
- Romanova, N. N. (1972). "Investigaciones científico-pesqueras en las aguas del Océano Pacífico adyacentes a la costa del Perú durante el invierno de 1972.

Distribución del bentos en la plataforma y en el talud continental de la costa peruana." Instituto del Mar del Peru, Serie de Informes Especiales 128: 127-132.

Romero, L. M. (2004). "Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research." *Trends in Ecology & Evolution* 19(5): 249-255.

Rosenberg, R., W. E. Arntz, E. C. de Flores, L. A. Flores, G. Carbajal, I. Finger and J. Tarazona (1983). "Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru." *Journal of Marine Research* 41(2): 263-279.

Rosenberg, R., B. Hellman and B. Johansson (1991). "Hypoxic tolerance of marine benthic fauna." *Marine Ecology Progress Series* 79(1): 127-131.

Rowe, G. T. (1971). "Benthic biomass in the Pisco, Peru upwelling." *Investigación Pesquera* 35(1): 127-135.

Sahling, H., D. Rickert, R. W. Lee, P. Linke and E. Suess (2002). "Macrofaunal community structure and sulfide flux at gas hydrate deposits from the Cascadia convergent margin, NE Pacific." *Marine Ecology Progress Series* 231: 121-138.

Sainte-Marie, B. (1984). "Morphological adaptations for carrion feeding in four species of littoral or circalittoral lysianassid amphipods." *Canadian Journal of Zoology* 62(9): 1668-1674.

Salzwedel, H., L. A. Flores, E. C. de Flores, A. Zafra and G. Carbajal (1988). Macrozoobentos del Sublitoral Peruano, Antes, Durante y Despues de el Niño 1982-83. In: H. Salzwedel and A. Landa. Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Callao, IMARPE. Volumen Extraordinario.

Sarashina, I. and K. Endo (2006). "Skeletal matrix proteins of invertebrate animals: Comparative analysis of their amino acid sequences." *Paleontological Research* 10(4): 311-336.

Scheltema, A. H. (1990). "Aplacophora as a Tethyan Slope Taxon: Evidence from the Pacific." *Bulletin of Marine Science* 47(1): 50-61.

Scheltema, A. H. (1993). "Aplacophora as Progenetic Aculiferans and the Coelomate Origin of Mollusks as the Sister Taxon of Sipuncula." *The Biological Bulletin* 184(1): 57-78.

Scheltema, A. H. (1995). "Falcidens poias, a new species of chaetoderm Aplacophora from Rottneest Island, Western Australia (Chaetodermomorpha, Chaetodermatidae)." *Molluscan Research* 16(1): 45-49.

Schiemer, F. and J. Ott (2001). "Metabolic Levels and Microhabitat of an Interstitial Cephalocarid and Micro-Isopod." *Marine Ecology* 22(1-2): 13-22.

Schobben, M., A. Stebbins, A. Ghaderi, H. Strauss, D. Korn and C. Korte (2015). "Flourishing ocean drives the end-Permian marine mass extinction." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(33): 10298-10303.

Schweigger, E. (1964). *El Litoral Peruano*. Lima, Universidad Nacional Federico Villarreal. 414 pp.

Scipione, M. B. (2013). "Do studies of functional groups give more insight to amphipod biodiversity?" *Crustaceana* 86(7-8): 955-1006.

Scott, K. M. and C. M. Cavanaugh (2007). "CO₂ Uptake and Fixation by Endosymbiotic Chemoautotrophs from the Bivalve *Solemya velum*." *Applied and Environmental Microbiology* 73(4): 1174-1179.

- Seilacher, A. (1990). "Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis." *Historical Biology* 3(4): 289-311.
- Sellanes, J., C. Neira, E. Quiroga and N. Teixido (2010). "Diversity patterns along and across the Chilean margin: a continental slope encompassing oxygen gradients and methane seep benthic habitats." *Marine Ecology* 31(1): 111-124.
- Sellanes, J., E. Quiroga and V. A. Gallardo (2004). "First direct evidence of methane seepage and associated chemosynthetic communities in the bathyal zone off Chile." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84(5): 1065-1066.
- Sellanes, J., E. Quiroga, C. Neira and D. Gutiérrez (2007). "Changes of macrobenthos composition under different ENSO cycle conditions on the continental shelf off central Chile." *Continental Shelf Research* 27(7): 1002-1016.
- Señarís, M. P., O. García-Álvarez and V. Urgorri (2016). "Four new species of Chaetodermatidae (Mollusca, Caudofoveata) from bathyal bottoms of the NW Iberian Peninsula." *Helgoland Marine Research* 70(1): 28.
- Sharma, P. P., J. D. Zardus, E. E. Boyle, V. L. González, R. M. Jennings, E. McIntyre, W. C. Wheeler, R. J. Etter and G. Giribet (2013). "Into the deep: A phylogenetic approach to the bivalve subclass Protobranchia." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69(1): 188-204.
- Shchepetkin, A. F. and J. C. McWilliams (2005). "The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model." *Ocean Modelling* 9(4): 347-404.
- Shen, S. G., A. R. Thompson, J. Correa, P. Fietzek, P. Ayón and D. M. Checkley (2017). "Spatial patterns of Anchoveta (*Engraulis ringens*) eggs and larvae in relation to pCO₂ in the Peruvian upwelling system." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284(1855): 20170509.
- Shigeno, S., T. Sasaki and G. Haszprunar (2007). "Central Nervous System of *Chaetoderma japonicum* (Caudofoveata, Aplousobranchia): Implications for Diversified Ganglionic Plans in Early Molluscan Evolution." *The Biological Bulletin* 213(2): 122-134.
- Silva, N. (2008). Dissolved oxygen, pH, and nutrients in the austral Chilean channels and fjords. In: N. Silva and S. Palma. *Progress in the oceanographic knowledge of Chilean interior waters, from Puerto Montt to Cape Horn*. Valparaíso, Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso: 37 - 43.
- Simpson, J. J. and A. Zirino (1980). "Biological control of pH in the Peruvian coastal upwelling area." *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 27(9): 733-743.
- Siqueira, T., L. M. Bini, F. O. Roque, S. R. Marques Couceiro, S. Trivinho-Strixino and K. Cottenie (2012). "Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities." *Ecography* 35(2): 183-192.
- Soares-Gomes, A. and A. M. S. Pires-Vanin (2005). "Bivalve mollusk assemblages on São Paulo's Northern Continental Shelf, Southeast Brazil." *Brazilian Journal of Biology* 65: 717-727.
- Soliman, Y. and M. Wicksten (2007). "*Ampelisca mississippiana*: a new species (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea) from the Mississippi Canyon (Northern Gulf of Mexico)." *Zootaxa* 1389(1): 45-54.

Sousa, R., J. L. Gutiérrez and D. C. Aldridge (2009). "Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers." *Biological Invasions* 11(10): 2367-2385.

Stamhuis, E. J., B. Dauwe and J. J. Videler (1998). "How to bite the dust: morphology, motion pattern and function of the feeding appendages of the deposit-feeding thalassinid shrimp *Callinassa subterranea*." *Marine Biology* 132(1): 43-58.

Steckbauer, A., C. M. Duarte, J. Carstensen, R. Vaquer-Sunyer and D. J. Conley (2011). "Ecosystem impacts of hypoxia: thresholds of hypoxia and pathways to recovery." *Environmental Research Letters* 6(2): 025003.

Steckbauer, A., L. Ramajo, I. E. Hendriks, M. Fernandez, N. Lagos, L. Prado and C. M. Duarte (2015). "Synergistic effects of hypoxia and increasing CO₂ on benthic invertebrates of the central Chilean coast." *Frontiers in Marine Science* 2.

Steele, D. H. and V. J. Steele (1991). "The structure and organization of the gills of gammaridean Amphipoda." *Journal of Natural History* 25(5): 1247-1258.

Steffani, N., S. Sedick, J. Rogers and M. J. Gibbons (2015). "Infaunal Benthic Communities from the Inner Shelf off Southwestern Africa Are Characterised by Generalist Species." *PLoS One* 10(11): e0143637.

Stewart, F. J. and C. M. Cavanaugh (2006). "Bacterial endosymbioses in *Solemya* (Mollusca: Bivalvia)—Model systems for studies of symbiont–host adaptation." *Antonie van Leeuwenhoek* 90(4): 343-360.

Stramma, L., H. W. Bange, R. Czeschel, A. Lorenzo and M. Frank (2013). "On the role of mesoscale eddies for the biological productivity and biogeochemistry in the eastern tropical Pacific Ocean off Peru." *Biogeosciences* 10(11): 7293-7306.

Stramma, L., G. C. Johnson, E. Firing and S. Schmidtko (2010a). "Eastern Pacific oxygen minimum zones: Supply paths and multidecadal changes." *Journal of Geophysical Research: Oceans* 115(C9): n/a-n/a.

Stramma, L., S. Schmidtko, L. A. Levin and G. C. Johnson (2010b). "Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts." *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57(4): 587-595.

Strauss, T. and M. J. von Maltitz (2017). "Generalising Ward's Method for Use with Manhattan Distances." *PLoS One* 12(1): e0168288.

Stuardo, J. R. and R. Vega (2011). "SEM study of *Sandersiella chilensis* sp.nov. (Cephalocarida), with a review of the Integumentary Structures and Functional Adaptations in the Group." *Gayana (Concepción)* 75: 99-122.

Suess, E. (1980). "Particulate organic carbon flux in the oceans—surface productivity and oxygen utilization." *Nature* 288(5788): 260-263.

Sunda, W. G. and W.-J. Cai (2012). "Eutrophication Induced CO₂-Acidification of Subsurface Coastal Waters: Interactive Effects of Temperature, Salinity, and Atmospheric PCO₂." *Environmental Science & Technology* 46(19): 10651-10659.

Sunday, J. M., P. Calosi, S. Dupont, P. L. Munday, J. H. Stillman and T. B. H. Reusch (2014). "Evolution in an acidifying ocean." *Trends in Ecology & Evolution* 29(2): 117-125.

Sydeman, W. J., M. García-Reyes, D. S. Schoeman, R. R. Rykaczewski, S. A. Thompson, B. A. Black and S. J. Bograd (2014). "Climate change and wind intensification in coastal upwelling ecosystems." *Science* 345(6192): 77-80.

Takahashi, T., J. Olafsson, J. G. Goddard, D. W. Chipman and S. C. Sutherland (1993). "Seasonal variation of CO₂ and nutrients in the high-latitude surface oceans: A comparative study." *Global Biogeochemical Cycles* 7(4): 843-878.

Takahashi, T., S. C. Sutherland, D. W. Chipman, J. G. Goddard, C. Ho, T. Newberger, C. Sweeney and D. R. Munro (2014). "Climatological distributions of pH, pCO₂, total CO₂, alkalinity, and CaCO₃ saturation in the global surface ocean, and temporal changes at selected locations." *Marine Chemistry* 164: 95-125.

Tam, J. (1992). Variación Latitudinal del Macrozoobentos del Sublitoral en el Norte del Perú durante el Verano de 1987. Tesis para optar el Título de Biólogo, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima.

Tan, S. and P. Ng (2007). "Review of the subfamily Daldorfiinae Ng & Rodríguez, 1986 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Parthenopidae)." *The Raffles Bulletin of Zoology Supplement* 16: 121-167.

Tarazona, J., H. Salzwedel and W. Arntz (1988). "Positive effects of "El Niño" on macrozoobenthos inhabiting hypoxic areas of the Peruvian upwelling system." *Oecologia* 76(2): 184-190.

Tataranni, M., F. Maltagliati, A. Floris, A. Castelli and C. Lardicci (2009). "Variance estimate and taxonomic resolution: An analysis of macrobenthic spatial patterns at different scales in a Western Mediterranean coastal lagoon." *Marine Environmental Research* 67(4): 219-229.

Taylor, J. D. (1976). "Habitats, abundance and diets of Muricacean gastropods at Aldabra Atoll." *Zoological Journal of the Linnean Society* 59(2): 155-193.

Tenorio, J., R. Flores and N. Domínguez (2011). "Aspectos hidrológicos en el fondo marino peruano asociados a la Extensión Sur de la Corriente Cromwell (ESCC) entre 3° y 7° S." *Boletín del IMARPE* 26(1-2): 59-64.

Terlizzi, A., M. J. Anderson, S. Bevilacqua, S. Fraschetti, M. Włodarska-Kowalczyk and K. E. Ellingsen (2009). "Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition?" *Diversity and Distributions* 15(3): 450-458.

Thamdrup, B., T. Dalsgaard and N. P. Revsbech (2012). "Widespread functional anoxia in the oxygen minimum zone of the Eastern South Pacific." *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 65: 36-45.

Theede, H. (1973). "Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine bottom invertebrates." *Netherlands Journal of Sea Research* 7: 244-252.

Thiel, M., E. Gonzalez, M.-J. Balanda, P. Haye, R. Heard and L. Watling (2003). "Diversity of Chilean peracarids (Crustacea: Malacostraca)." *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans* 2: 177-189.

Thomsen, J., M. A. Gutowska, J. Saphörster, A. Heinemann, K. Trübenbach, J. Fietzke, C. Hiebenthal, A. Eisenhauer, A. Körtzinger, M. Wahl and F. Melzner (2010). "Calcifying invertebrates succeed in a naturally CO₂-rich coastal habitat but are threatened by high levels of future acidification." *Biogeosciences* 7(11): 3879-3891.

Thomsen, J. and F. Melzner (2010). "Moderate seawater acidification does not elicit long-term metabolic depression in the blue mussel *Mytilus edulis*." *Marine Biology* 157(12): 2667-2676.

Thomsen, S., T. Kanzow, F. Colas, V. Echevin, G. Krahlmann and A. Engel (2016). "Do submesoscale frontal processes ventilate the oxygen minimum zone off Peru?" *Geophysical Research Letters* 43(15): 8133-8142.

Todgham, A. E. and J. H. Stillman (2013). Physiological responses to shifts in multiple environmental stressors: Relevance in a changing world. In.

Todt, C. (2013). "Aplacophoran Mollusks—Still Obscure and Difficult?" *American Malacological Bulletin* 31(1): 181-187.

Törnroos, A., M. C. Nordström, K. Aarnio and E. Bonsdorff (2015). "Environmental context and trophic trait plasticity in a key species, the tellinid clam *Macoma balthica* L." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 472(Supplement C): 32-40.

Truesdale, G. A., A. L. Downing and G. F. Lowden (1955). "The solubility of oxygen in pure water and sea-water." *Journal of Applied Chemistry* 5(2): 53-62.

Tunnicliffe, V., A. G. McArthur and D. McHugh (1998). A Biogeographical Perspective of the Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. In: J. H. S. Blaxter, A. J. Southward and P. A. Tyler. *Advances in Marine Biology*, Academic Press. 34: 353-442.

Ulbrick, M. L. (1969). "Studies on *Crucibulum spinosum* (Sowerby)." *Proceedings of the Malacological Society of London* 38(5): 431-438.

Valencia, B., L. Herrera and A. Giraldo (2014a). "Estructura de la comunidad y distribución vertical de la macrofauna de fondos blandos en isla Gorgona, Pacífico Colombiano." *Revista de Biología Tropical* 62(1): 169-188.

Valencia, B., L. Herrera and A. Giraldo (2014b). "Estructura de la comunidad y distribución vertical de la macrofauna de fondos blandos en isla Gorgona, Pacífico Colombiano." *Revista de Biología Tropical* 62: 169-188.

Valentine, J. W., K. Roy and D. Jablonski (2002). "Carnivore/non-carnivore ratios in northeastern Pacific marine gastropods." *Marine Ecology Progress Series* 228: 153-163.

Van Cappellen, P. (2003). "Biomineralization and Global Biogeochemical Cycles." *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54(1): 357-381.

Vaquer-Sunyer, R. and C. M. Duarte (2008). "Thresholds of hypoxia for marine biodiversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(40): 15452-15457.

Vaquer-Sunyer, R. and C. M. Duarte (2010). "Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality." *Limnology and Oceanography* 55(3): 1075-1082.

Varela, R., I. Álvarez, F. Santos, M. deCastro and M. Gómez-Gesteira (2015). "Has upwelling strengthened along worldwide coasts over 1982-2010?" *Scientific Reports* 5: 10016.

Vargas, C. A., V. M. Aguilera, V. San Martín, P. H. Manríquez, J. M. Navarro, C. Duarte, R. Torres, M. A. Lardies and N. A. Lagos (2015). "CO₂-Driven Ocean Acidification Disrupts the Filter Feeding Behavior in Chilean Gastropod and Bivalve Species from Different Geographic Localities." *Estuaries and Coasts* 38(4): 1163-1177.

Vargas, C. A., N. A. Lagos, M. A. Lardies, C. Duarte, P. H. Manríquez, V. M. Aguilera, B. Broitman, S. Widdicombe and S. Dupont (2017). "Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity." *Nature Ecology & Evolution* 1: 0084.

- Velazco, F. and M. Sarmiento (2001). Topografía y naturaleza del fondo marino. In: M. Espino, M. Samamé and R. Castillo. FORUM : La Merluza Peruana (*Merluccius gayi peruanus*): Biología y Pesquería. Callao, IMARPE.
- Velazco, F., J. Solis, C. Delgado and R. Gomero (2015). "Sedimentos Superficiales y Morfología de la Plataforma y Talud Continental Superior, entre 3°30'S Y 15°30'S, Perú." *Inf. Inst. Mar Perú-Callao* 42(4): 526-537.
- Voss-Foucart, M.-F., J.-C. Dauvin and C. Jeuniaux (1995). "Chitin production by *Ampelisca* (Amphipoda) populations from a fine sand community in the Bay of Morlaix (English channel)." *Hydrobiologia* 310(2): 101-106.
- Waldbusser, G. G. and J. E. Salisbury (2014). "Ocean Acidification in the Coastal Zone from an Organism's Perspective: Multiple System Parameters, Frequency Domains, and Habitats." *Annual Review of Marine Science* 6(1): 221-247.
- Wang, D., T. C. Gouhier, B. A. Menge and A. R. Ganguly (2015). "Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change." *Nature* 518(7539): 390-394.
- Wang, Z. A., R. Wanninkhof, W.-J. Cai, R. H. Byrne, X. Hu, T.-H. Peng and W.-J. Huang (2013). "The marine inorganic carbon system along the Gulf of Mexico and Atlantic coasts of the United States: Insights from a transregional coastal carbon study." *Limnology and Oceanography* 58(1): 325-342.
- Warwick, R. M. (1993). "Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations." *Australian Journal of Ecology* 18(1): 63-80.
- Warwick, R. M. and K. R. Clarke (1993). "Increased variability as a symptom of stress in marine communities." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172(1): 215-226.
- Warwick, R. M. and K. R. Clarke (1995). "New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress." *Marine Ecology Progress Series* 129: 301-305.
- Wassenberg, T. J. and B. J. Hill (1987). "Feeding by the sand crab *Portunus pelagicus* on material discarded from prawn trawlers in Moreton Bay, Australia." *Marine Biology* 95(3): 387-393.
- Watling, L. (2009). "Biogeographic provinces in the Atlantic deep sea determined from cumacean distribution patterns." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56(19): 1747-1753.
- Wei, C.-L., G. T. Rowe, M. Al-Ansi, I. Al-Maslamani, Y. Soliman, N. N. El-Din, I. S. Al-Ansari, I. Al-Shaikh, A. Quigg, C. Nunnally and M. A. Abdel-Moati (2016). "Macrobenthos in the central Arabian Gulf: a reflection of climate extremes and variability." *Hydrobiologia* 770(1): 53-72.
- Weiner, S. and P. M. Dove (2003). "An Overview of Biomineralization Processes and the Problem of the Vital Effect." *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54(1): 1-29.
- Wernberg, T., D. A. Smale and M. S. Thomsen (2012). "A decade of climate change experiments on marine organisms: procedures, patterns and problems." *Global Change Biology* 18(5): 1491-1498.

Weston, D. P. (1990). "Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient." *Marine Ecology Progress Series* 61(3): 233-244.

Wheatly, M. G. and R. P. Henry (1992). "Extracellular and intracellular acid-base regulation in crustaceans." *Journal of Experimental Zoology* 263(2): 127-142.

Whiteley, N. M. (2011). "Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification." *Marine Ecology Progress Series* 430: 257-271.

Wicks, L. C. and J. M. Roberts (2012). Benthic Invertebrates in a High-CO₂ World. In: R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, J. D. M. Gordon and R. N. Hughes. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, Vol 50. 50: 127-187.

Widdicombe, S., C. L. McNeill, H. Stahl, P. Taylor, A. M. Queirós, J. Nunes and K. Tait (2015). "Impact of sub-seabed CO₂ leakage on macrobenthic community structure and diversity." *International Journal of Greenhouse Gas Control* 38(Supplement C): 182-192.

Wilt, F. H. (2005). "Developmental biology meets materials science: Morphogenesis of biomineralized structures." *Developmental Biology* 280(1): 15-25.

Wilt, F. H., C. E. Killian and B. T. Livingston (2003). "Development of calcareous skeletal elements in invertebrates." *Differentiation* 71(4): 237-250.

Windoffer, R., A. Jahn, F. Meyberg, J. Krieger and O. Giere (1999). "Sulphide-induced metal precipitation in the mantle edge of *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) — a means of detoxification." *Marine Ecology Progress Series* 187: 159-170.

Wittmann, A. C. and H.-O. Portner (2013). "Sensitivities of extant animal taxa to ocean acidification." *Nature Clim. Change* 3(11): 995-1001.

Wolff, E., I. Fung, B. Hoskins, J. Mitchell, T. Palmer, B. Santer, J. Shepherd, K. Shine, S. Solomon, K. Trenberth, J. Walsh and D. Wuebbles (2014). *Climate Change: Evidence and Causes, An Overview from the Royal Society and the US National Academy of Sciences*. In: Washington, D.C, National Academy of Sciences: 36 pp.

Wood, H. L., J. I. Spicer and S. Widdicombe (2008). "Ocean acidification may increase calcification rates, but at a cost." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1644): 1767-1773.

Wood, R. A. (2011). "Paleoecology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization." *Earth-Science Reviews* 106(1–2): 184-190.

Wood, S. N. (2001). "mgcv: GAMs and generalized ridge regression for R." *R news* 1(2): 20-25.

Yamamoto-Kawai, M., F. A. McLaughlin, E. C. Carmack, S. Nishino and K. Shimada (2009). "Aragonite Undersaturation in the Arctic Ocean: Effects of Ocean Acidification and Sea Ice Melt." *Science* 326(5956): 1098-1100.

Yupanqui, W., L. Quipúzcoa, R. Marquina, F. Velazco, E. Enríquez and D. Gutiérrez (2013). "Composición y distribución del macrobentos en la Ensenada de Sechura, Piura, Perú." *Revista Peruana de Biología* 14(1): 11.

Zeebe, R. E. and D. A. Wolf-Gladrow (2001). *CO₂ in seawater: equilibrium, kinetics, isotopes*, vol. 65 of Elsevier Oceanography Series. Amsterdam (NL), Elsevier.

Zettler, M. L., R. Bochert and F. Pollehne (2009). "Macrozoobenthos diversity in an oxygen minimum zone off northern Namibia." *Marine Biology* 156(9): 1949-1961.

Zolotoyabko, E. and B. Pokroy (2007). "Biomineralization of calcium carbonate: structural aspects." *CrystEngComm* 9(12): 1156-1161.

Zuta, S. and O. Guillen (1970). "Oceanografía de las aguas costeras del Perú." *Boletín del IMARPE* 2(5): 157-324.

Zweig, L. D. and C. F. Rabeni (2001). "Biomonitoring for deposited sediment using benthic invertebrates: a test on 4 Missouri streams." *Journal of the North American Benthological Society* 20(4): 643-657.



9. ANEXOS

9.1 Modelado Biogeoquímico y Simulaciones de los parámetros del sistema carbonato

El modelo biogeoquímico PISCES (Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies), simula la productividad biológica marina y describe los ciclos biogeoquímicos de carbono y de los principales nutrientes (Aumont & Bopp 2006). PISCES posee 24 variables de estado, los cuales se engloban en 4 tipos de componente: disuelto/nutriente, fitoplancton, zooplancton, y partículas muertas/detritus. El modelo regional ROMS (Regional Oceanic Modeling System) acoplado al PISCES, es un modelo de circulación oceánica que ha sido diseñado especialmente para simular de manera realista la dinámica de los sistemas regionales. ROMS resuelve las ecuaciones primitivas en un sistema en rotación y está basado en la aproximación de Boussinesq, el balance de momento vertical hidrostático y satisface la ecuación de continuidad en 3D para un fluido incompresible (Shchepetkin & McWilliams 2005).

Actualmente, los modelos biogeoquímicos son muy usados en lo que respecta al ciclo de carbono, para estimar el ingreso y la salida de dióxido de carbono en el océano, además de otras variables como la alcalinidad y el carbono inorgánico disuelto. Un componente importante dentro de los cálculos del modelo es el pH, ya que las fracciones de CO_2 , HCO_3^- y CO_3^{2-} en el DIC son controlados por este, además de influenciar directamente el intercambio de CO_2 entre el océano y la atmósfera. El pH no solo está incluido en el ciclo del carbono, sino también en el del nitrógeno y la solubilidad de los metales, lo que hace importante su cálculo (Munhoven 2013). La

mayoría de modelos biogeoquímicos incluyendo el PISCES, usan una medición que utiliza los boratos, el carbono inorgánico disuelto, y un término conocido como alcalinidad práctica.

Para los valores de pH, se empleó el modelo biogeoquímico PISCES, acoplado al modelo físico ROMS. PISCES simula los niveles tróficos inferiores del ecosistema marino, y los ciclos biogeoquímicos del carbono y los principales nutrientes (Aumont & Bopp 2006). El modelo acoplado ROMS/PISCES necesita de forzantes atmosféricos, condiciones de frontera y condiciones iniciales. Los forzantes son las variables atmosféricas que forzarán al modelo ROMS/PISCES en superficie para simular la dinámica del océano, y las condiciones de frontera son los valores de nuestras variables físicas y biogeoquímicas en los bordes del volumen de océano a modelar.

Para el estudio se usó una simulación del período 2007 al 2015, las cuales usa las condiciones de frontera física, para temperatura, salinidad y velocidad vertical y horizontal de una simulación ORCA con resolución de $1/4^\circ$ antes del 2012, y luego de $1/12^\circ$ después del 2013. Las condiciones de borde para nitratos, fosfatos, silicatos, DIC, DOC, alcalinidad, oxígeno provienen de una climatología CARS 2009 de resolución $1/2^\circ$. Para los forzantes atmosféricos se usaron datos de viento QuikSCAT para antes del 2008, y ASCAT para luego del 2008, con flujos de calor y agua dulce proveniente de una climatología COADS. Otras especificaciones de la simulación se encuentran en Echevin *et al.* (2014). Las simulaciones han sido configuradas con una resolución

horizontal de 1/9°, con 32 niveles verticales, en el dominio de 4°N a 22°S, y 70° a 90°W.

La química de los carbonatos en el PISCES sigue el protocolo del OCMIP (<http://www.ipsl.jussieu.fr/OCMIP>). Para calcular el pH, el modelo usa la alcalinidad práctica, donde esta se considera como la disociación del agua sumada a la alcalinidad del carbonato y el borato (Zeebe & Wolf-Gladrow 2001).

$$Alk_{CBW} = Alk_{CB} + [OH^-] - [H^+]$$

$$Alk_{CBW} = [HCO_3^-] + 2[CO_3^{2-}] + [B(OH)_4^-] + [OH^-] - [H^+]$$

Se emplea la alcalinidad ya que esta es un parámetro conservativo, y con la cual se estima $[H^+]$, estando definida la concentración de hidrogeniones por la siguiente ecuación (Munhoven 2013):

$$R_{CBW}([H^+]) =$$

$$C_T \frac{K_1[H^+] + 2K_1K_2}{[H^+]^2 + K_1[H^+] + K_1K_2} + B_T \frac{K_B}{[H^+] + K_B} + \frac{K_W}{[H^+]} - [H^+] - Alk_{CBW} = 0$$

C_T = Concentración del carbono inorgánico disuelto

B_T = Concentración del borato

K_B = Constante de disociación del ácido bórico

K_W = Constante de disociación del agua

K_1 / K_2 = Constantes de disociación del ácido bórico

En el modelo, la alcalinidad es calculada de la siguiente manera:

$$\frac{\partial TALK}{\partial t} = R_{N/C} (\underbrace{\mu^P P + \mu^D D}_{\text{Producción nueva del fitoplancton}} - \underbrace{\lambda_{DOC}^* DOC}_{\text{Remineralización del DOC}} - \underbrace{G^Z Z - G^M M}_{\text{Respiración}}) + \underbrace{2\lambda_{CaCO_3}^* CaCO_3}_{\text{Remineralización del CaCO}_3} - \underbrace{2P_{CaCO_3}}_{\text{Producción de CaCO}_3}$$

Donde:

$R_{N/C}$ = Proporción de nitrógeno y carbono

μ^P = Producción nueva para el nanofitoplancton

P = Concentración de nanofitoplancton

μ^D = Producción nueva para las diatomeas

D = Concentración de diatomeas

λ_{DOC}^* = Tasa de remineralización del DOC

DOC = Carbono orgánico disuelto

G^Z = Pastoreo del microzooplancton

Z = Concentración de microzooplancton

G^M = Pastoreo del mesozoplancton

M = Concentración de mesozoplancton

$\lambda_{CaCO_3}^*$ = Tasa de remineralización del CaCO₃

P_{CaCO_3} = Concentración del CaCO₃

9.2 Validación de las simulaciones de pH con datos observados

La validación de la simulación se realizó contrastando el pH simulado del modelo ROMS PISCES, valores provenientes de la base de datos PACIFICA (Pacific Ocean Interior Carbon), además de mediciones de cruceros del IMARPE. Por parte del pH superficial se hicieron comparaciones visuales con ayuda de climatologías estacionales, mensuales y secciones de 150 km a lo largo de la costa entre los valores simulados y observados. Para los mapas de pH superficial se grillaron los datos observados a la misma resolución que la simulación. Para la validación del pH subsuperficial se realizaron comparaciones con perfiles de pH observado, a las profundidades de 10, 25, 50, 75, 100, 150 y 200 m. Se utilizó el índice de representación de muestra (ISR) de Espinoza-Morriberón *et al.* (2017) para graficar la escasez de datos observados con respecto a los de la simulación. Por último se obtuvo una ecuación para corregir el pH simulado con ayuda de una regresión tipo GAM. Una vez corregida la simulación se extrajo la información contenida en los píxeles resultantes de la capa de fondo, correspondientes a las coordenadas del muestreo de bentos.

9.3 Validación del pH simulado

9.3.1. pH en la superficie

El modelo ROMS-PISCES del período 2007 – 2014 (Figura A1) reprodujo los patrones espaciales observados del pH superficial adecuadamente (Figura A2), en especial en las estaciones de invierno y primavera, donde en la primera se observa el afloramiento a lo largo de la costa, con valores mínimos de pH de 7.6 entre las latitudes 13.4° y 12°S, y debilitándose al norte de los 6°S. Sin embargo no reproduce focos de afloramiento con valores de pH de 7.5 cerca de 8°S que se presentan en los datos observados. El

modelo además sobreestima la extensión longitudinal del afloramiento costero, siendo más ancha su franja de bajo pH. En primavera la sobreestimación longitudinal de la simulación disminuye hasta alcanzar la dimensión de los datos observados. En el caso del verano, el modelo subestima los valores de pH al sur de los 6°S, en especial en el área costera de 6° a 9°S.

Con respecto al ciclo anual (Figura A3), se hicieron dos comparaciones con los datos observados (puntos azules), siendo una con el promedio mensual de los datos de la simulación que corresponden a las mismas fechas de las observaciones dentro de los 150 km a la costa (puntos rojos). Se observa que los datos observados tienen una variabilidad más marcada, que se expresa en mayores valores de desviación estándar. A pesar de esto, la simulación presenta el mismo patrón en su ciclo anual, con valores promedio muy similares a los observados, especialmente en los meses de setiembre, octubre y noviembre. Es importante notar que los meses en que la simulación difiere en una mayor magnitud en relación a los datos observados, se presentan una menor cantidad de datos observados. A su vez, los datos muestreados (puntos rojos), tienen una buena representatividad para con el modelo lo que se expresa en valores menores del 1% de ISR.

Los promedios estacionales de pH superficial de 150 km de distancia a la costa (Figura A4) mostraron patrones similares de comportamiento, en especial en invierno y primavera, similares a los mapas de pH superficial estacional, mostrado en el Anexo 1, donde se observan menores valores en promedio cercanos a la costa producto del afloramiento, pero con una mayor variabilidad que la parte oceánica. Aquí también son

visibles las mayores desviaciones estándar que presentan las observaciones a diferencia de la simulación, las cuales son mayores a 0.2 unidades de pH. En la estación de otoño, se observa una mayor disparidad entre los datos simulados y observados.

9.3.2. Perfiles de pH

Los perfiles verticales promedio para datos dentro de los 150 km a la costa (Figura A5) muestran que el modelo representa de manera adecuada los patrones de comportamiento del pH a profundidad con un aumento de pH cerca de la superficie, para luego descender exponencialmente. Los valores de pH simulado son más cercanos en promedio a las observaciones en la parte superficial. Conforme va aumentando la profundidad esta similitud decrece, estando la diferencia entre 0.1 y 0.15 unidades de pH. A los 100 m de profundidad, la desviación estándar en la simulación disminuye notablemente, hasta hacerse casi nula cerca a los 200 m. En los perfiles estacionales (Figura A6) también se observa esta tendencia de la disminución de variabilidad del pH simulado en las capas de fondo. Los perfiles de verano y primavera de la simulación reproducen adecuadamente el pH, presentando una mayor similitud en promedio en la superficie y en las capas más someras de profundidad. En invierno y primavera se observan las mayores diferencias entre la simulación y las observaciones, pero aun copiando el patrón de los perfiles. En dichas estaciones, el pH decrece con la profundidad con una tendencia lineal.

9.3.3. Corrección del modelo

Para aumentar la precisión de los datos simulados, se realizó una regresión tipo GAM para poder aplicar una corrección. Se exploraron las interacciones de los datos observados de pH con las simulaciones, además de añadir como covariables a las coordenadas, profundidad y la estación del año (verano, otoño, primavera e invierno), para poder seleccionar las interacciones más importantes y construir el modelo. Se evaluó el suavizado sobre cada una de las variables para obtener un mejor modelo. El modelo resultante se observa en la Tabla A1, teniendo un moderado poder predictivo. El GCV fue de 0.015 y el R^2 de 0.551, con el 55.4% de la varianza explicada.



Tabla 13. Modelo GAM para la corrección del pH simulado

Variables	Términos lineales		
	β	Desviación estándar	p
Intercepto	9.197	0.234	<0.001
Latitud	0.006	0.001	0.001
Longitud	0.015	0.003	<0.001
	Términos suavizados		
	g.l.	F	p
s(pH)	6.614	90.363	<0.001
s(Estación)	1.965	97.02	<0.001
s(Profundidad)	2.863	9.179	<0.001

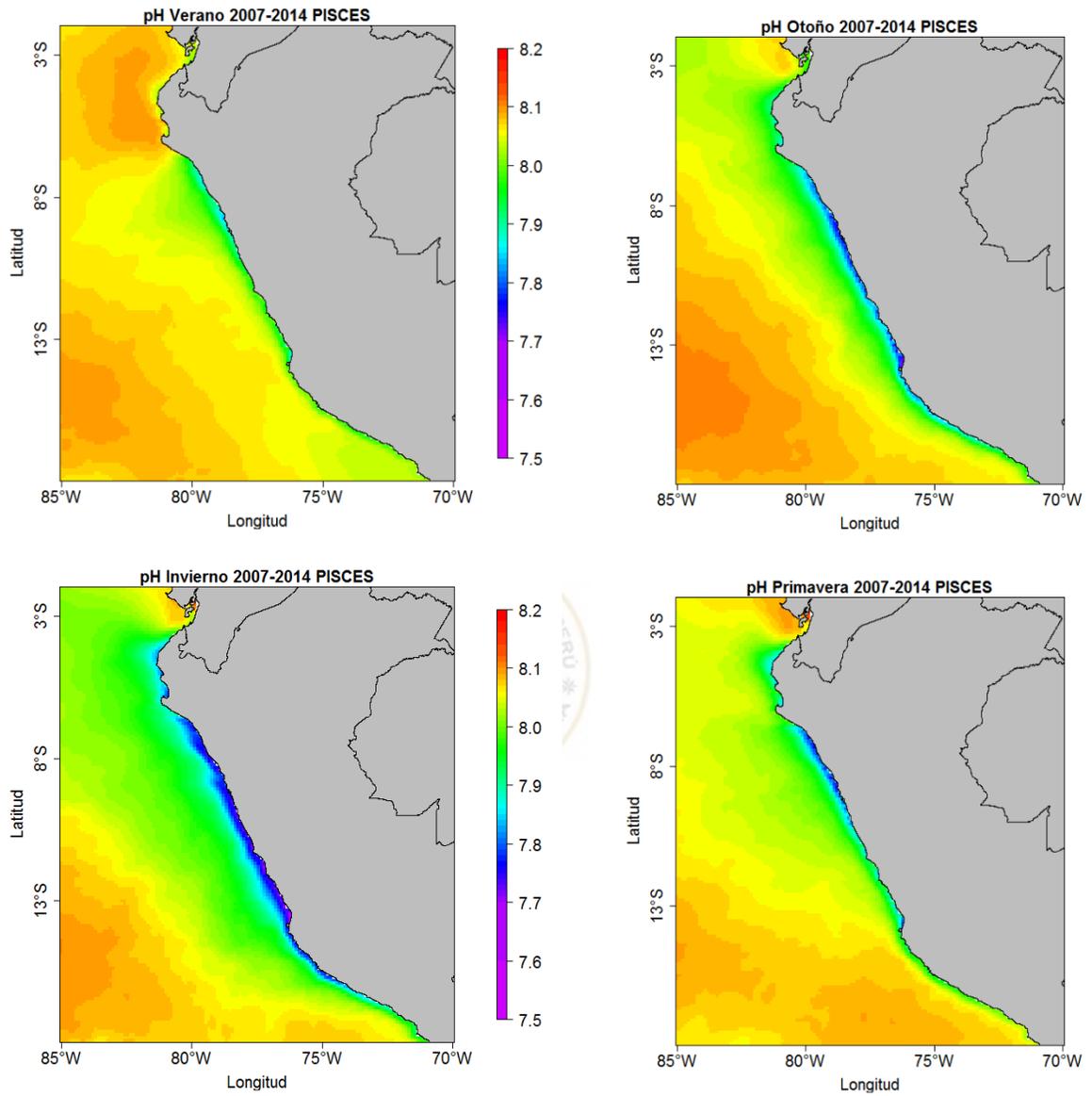


Figura 38. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial simulado del período 2007-2014

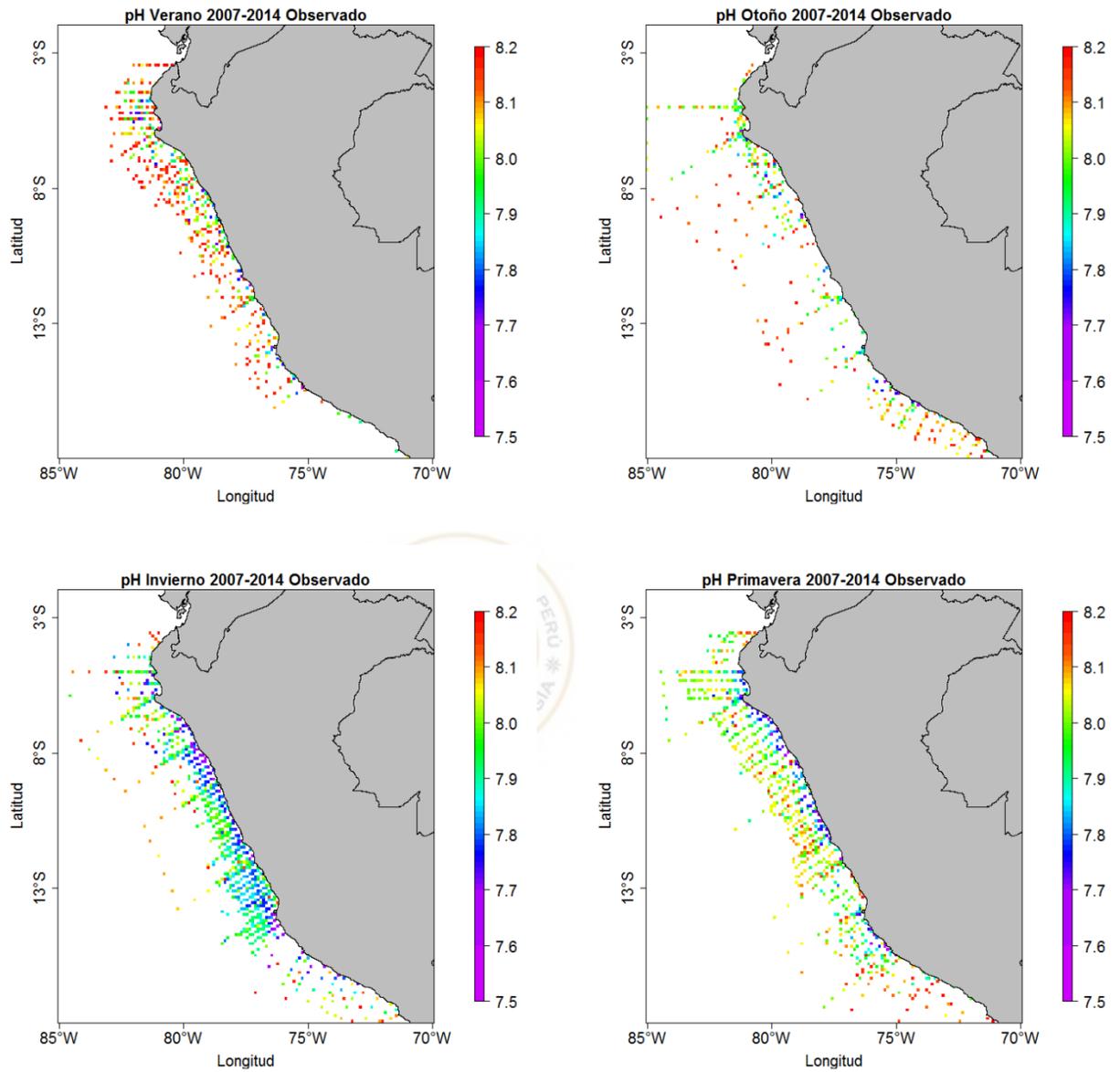


Figura 39. Mapas climatológicos estacionales de pH superficial observado y grillado a la resolución de la simulación ROM-PISCES 2007-2014, con datos observados procedentes del mismo periodo de la simulación.

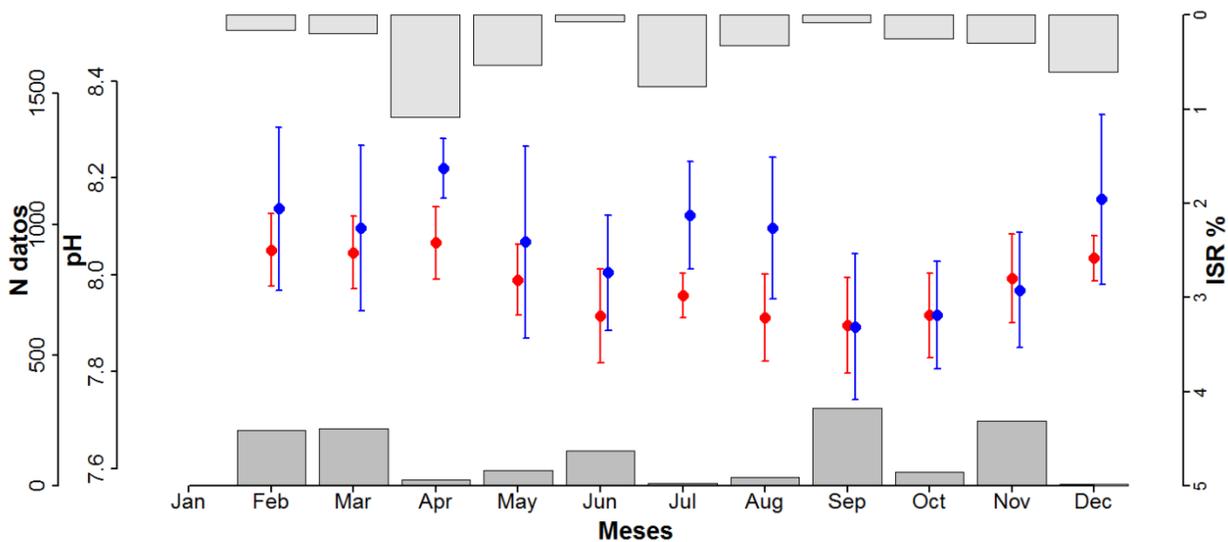


Figura 40. Ciclo anual del pH superficial en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, con los promedios mensuales de los datos observados (puntos azules) y los promedios mensuales de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.

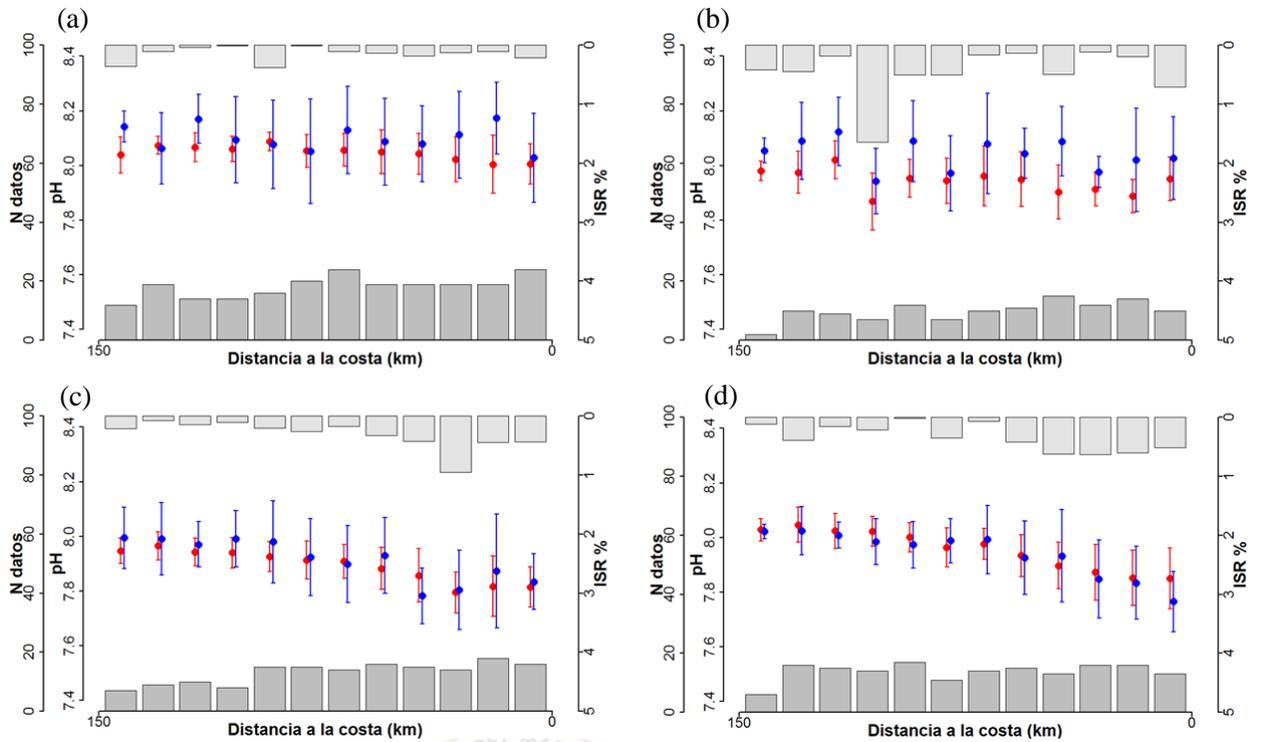


Figura 41. Promedios longitudinales de pH estacional superficial (a, verano; b, otoño; c, invierno; d, primavera) en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios mensuales de los datos observados (puntos azules) y los promedios mensuales de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.

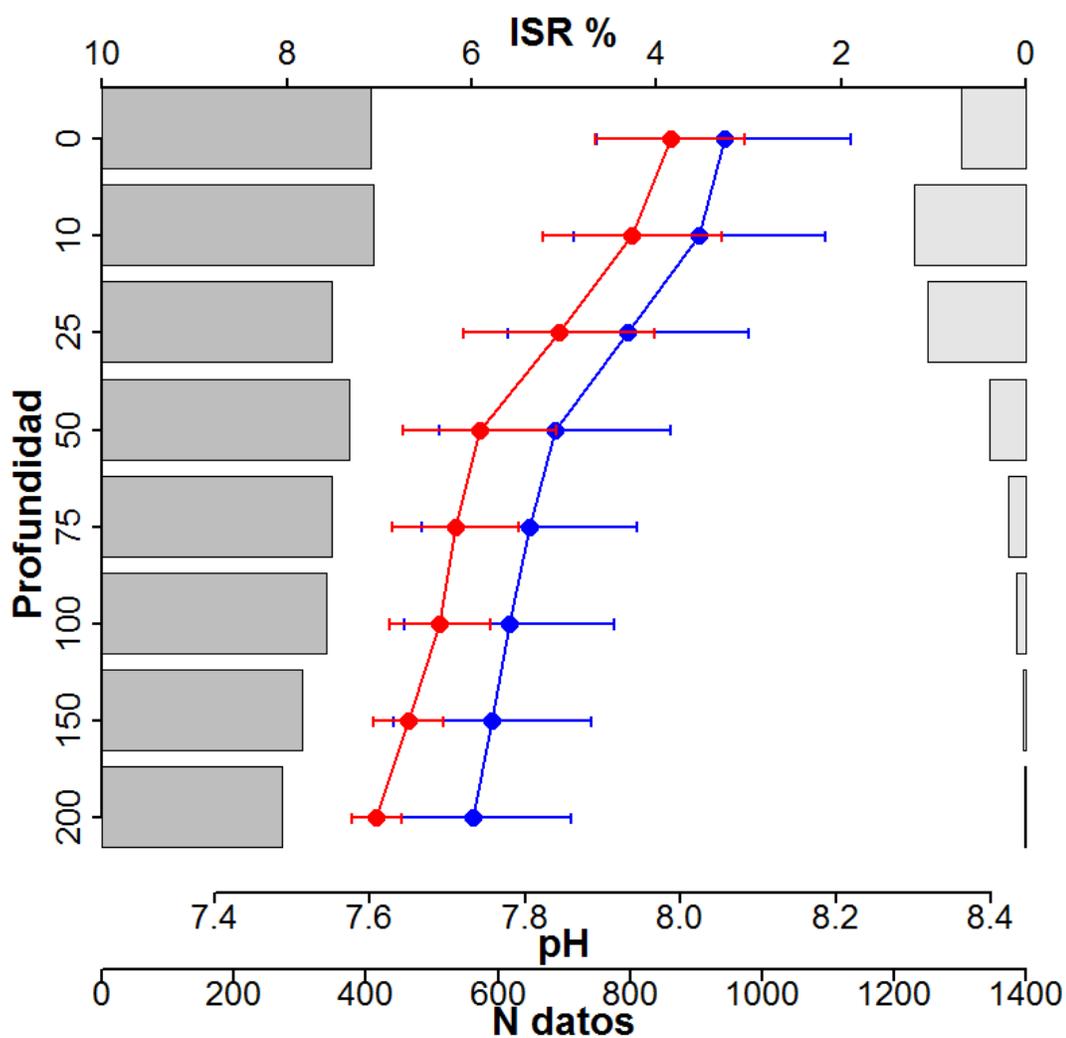


Figura 42. Perfiles de pH total en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios de los datos observados (puntos azules), y los promedios de la simulación correspondiente a las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.

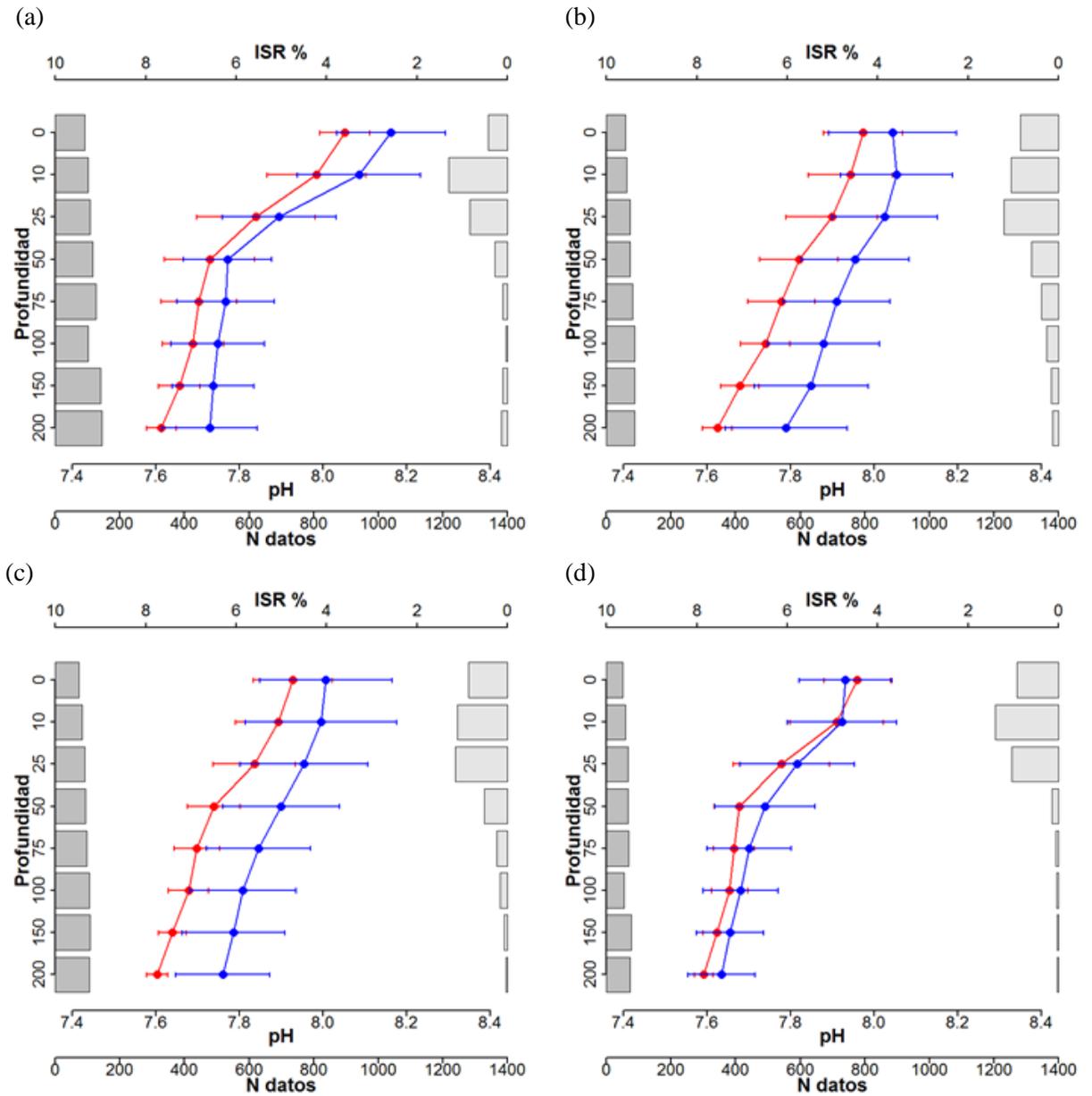


Figura 43. Perfiles de pH estacional total (a, verano; b, otoño; c, invierno; d, primavera) en una franja de 150 km a la costa dentro de 3 a 9°S, conteniendo a los promedios de los datos observados (puntos azules) y los promedios de las simulaciones para las mismas fechas de las observaciones (puntos rojos). Las barras de colores corresponden a la desviación estándar correspondiente para cada promedio. Las barras grises oscuras representan el número de datos, y las barras grises claras el porcentaje de ISR.

Tabla 14. Especies del macrobentos calcificante con el tipo de motilidad y alimentación

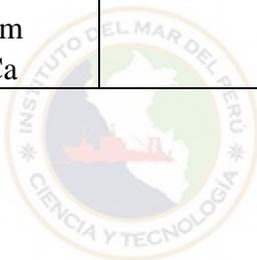
	Motilidad	Alimentación	Fuente
Crustacea			
<i>Ampelisca araucana</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca brevisimulata</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011) , Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca cristata</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011) , Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca cristoides</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca hancocki</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca mexicana</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011) , Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca pugetica</i>	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Ampelisca</i> sp.	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
Caprellidae	M	He	Caine (1977)
Corophiidae	D	Om	Myers & Lowry (2003), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
Eusiridae	M	Ca	Klages & Gutt (1990)
Gammaridae	M	Om	Pomeroy & Levings (1980)
Hyperiididae	M	Ca	Dittrich (1992)
Liljeborgiidae	M	Om	d'Udekem d'Acoz (2010)
Lysianassidae	M	Ca	Sainte-Marie (1984), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
Megaluropidae	M	Om	Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
Melitidae	M	Om	Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
Oedicerotidae	M	Ca	Guerra-García <i>et al.</i> (2014)
<i>Bathymedon</i> sp.	M	Ca	Macdonald <i>et al.</i> (2010)
<i>Synchelidium</i> sp.	M	Ca	Ok Hwan <i>et al.</i> (2003)
<i>Westwoodilla</i> sp.	M	Ca	Macdonald <i>et al.</i> (2010)
Phoxocephalidae	M	Ca	Pacheco <i>et al.</i> (2011), Guerra-García <i>et al.</i> (2014)

<i>Heterophoxus oculatus</i>	M	Ca	Macdonald et al. (2010)
<i>Photis</i> sp.	D	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Gammaropsis</i> sp.	D	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Syrrhoe</i> sp.	M	Ca	Buhl-Mortensen (1996)
<i>Psammogammarus garthi</i>	M	Om	
Platyischnopidae	M	Om	Pacheco et al. (2011)
Stenothoidae	M	Ca	Guerra-García et al. (2014)
Cumacea	M	Om	Macdonald et al. (2010)
Dorippidae	M	Om	Gore (1983)
<i>Hepatella peruviana</i>	M	Om	Bellwood (1998)
<i>Hepatus</i> sp.	M	Om	Bellwood (1998)
Alpheidae	M	Ca	Goldberg (1971)
<i>Blepharipoda</i> sp.	M	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Callianassa</i> sp.	M	Om	Stamhuis <i>et al.</i> (1998)
<i>Neotrypaea uncinata</i>	M	Om	Macdonald et al. (2010)
Calappidae	M	Om	Bellwood (1998)
<i>Platymera gaudichaudii</i>	M	Om	Bellwood (1998)
Galatheidae	M	Ca	Nicol (1932)
Majidae	M	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Pleuroncodes monodon</i>	M	Ca	Aurióles-Gamboa & Pérez-Flores (1997)
Paguridae	M	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Pagurus</i> sp.	M	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Eurypanopeus</i> sp.	M	He	Kneib & Weeks (1990)
Goneplacidae	M	He	Moore & Eastman (2015)
Parthenopidae	M	Om	Tan & Ng (2007)
<i>Leiolanbrus punctatissimus</i>	M	Om	Tan & Ng (2007)
Pasiphaeidae	M	Ca	Macdonald et al. (2010)

Penaeidae	M	Ca	Emmerson (1984)
Pilumnidae	M	Om	Kyomo (1999)
Pinnotheridae	D	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Pinnixa transversalis</i>	D	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	D	Om	Pacheco et al. (2011)
Portunus sp.	M	Om	Wassenberg & Hill (1987)
<i>Cyclograpsus</i> sp.	M	He	Marsden & Dewa (1994)
Xanthidae	M	He	Pacheco et al. (2011)
<i>Cycloxanthops</i> sp.	M	He	Knudsen (1960)
Isopoda	M	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Gnathia</i> sp.	M	Ca	Macdonald et al. (2010)
<i>Hemisquilla</i> sp.	M	Ca	deVries (2017)
<i>Pseudosquilla</i> sp.	M	Ca	deVries (2017)
<i>Squilla</i> sp.	M	Ca	deVries (2017)
Tanaidacea	D	Om	Macdonald et al. (2010)
Ostracoda	M	Ca	Macdonald et al. (2010)
Cephalocarida	M	Om	Ax (2000), Olesen <i>et al.</i> (2011)
Echinodermata			
<i>Lovenia</i> sp.	D	Om	Lawrence & Ferber (1971)
Ophiuroidea	D	Om	Pacheco <i>et al.</i> (2011)
Mollusca			
Arcidae	S	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Miranda-Baeza <i>et al.</i> (2006)
Solecurtidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
<i>Tagelus</i> sp.	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
Tellinidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Macdonald et al. (2010)
<i>Tellina</i> sp.	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Macdonald et al. (2010)
Carditidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
<i>Thyasira flexuosa</i>	D	Om	López-Jamar <i>et al.</i> (1987)

<i>Corbula</i> sp.	D	Om	Jørgensen (1990)
Pholadidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
Mytilidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
<i>Adrana</i> sp.	M	Om	Soares-Gomes & Pires-Vanin (2005)
<i>Saccella</i> sp.	D	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Nucula</i> sp.	M	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Pacheco et al. (2011)
Pectinidae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Macdonald et al. (2010)
<i>Solemya</i> sp.	D	n/a	Le Pennec <i>et al.</i> (1995)
Veneridae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Macdonald et al. (2010)
<i>Agriopoma catharium</i>	D	Om	Garcia-Dominguez <i>et al.</i> (1994)
<i>Hysteroconcha lupanaria</i>	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012)
<i>Pitar</i> sp.	D	Om	Gearing <i>et al.</i> (1984)
Mactridae	D	Om	Coan & Valentich-Scott (2012), Macdonald et al. (2010)
<i>Chaetoderma</i> sp.	M	Om	Macdonald et al. (2010)
<i>Bulla</i> sp.	M	He	Malaquias & Reid (2008)
<i>Bufo rana</i>	M	Ca	Riedel (1995)
<i>Crossata ventricosa</i>	M	Ca	Taylor (1976)
<i>Crucibulum</i> sp.	D	Om	Ulbrick (1969)
Cymatiidae	M	Ca	Laxton (1971)
Naticidae	M	Ca	Pacheco et al. (2011), Carriker (1981)
<i>Natica</i> sp.	M	Ca	Carriker (1981)
<i>Polinices uber</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011), Carriker (1981)
<i>Polinices panamensis</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011), Carriker (1981)
<i>Sinum cymba</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011), Carriker (1981)
<i>Solenosteira gatesi</i>	M	Ca	Carriker (1981)
Buccinidae	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Cancellaria</i> sp.	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
Collumbellidae	M	Ca	Pacheco et al. (2011)

<i>Strombina</i> sp.	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Salitra radwini</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Fusinus</i> sp.	M	Ca	Paine (1963)
Muricidae	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Nassarius dentifer</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Nassarius</i> sp.	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
<i>Nassarius gayi</i>	M	Ca	Pacheco et al. (2011)
Olividae	M	Ca	Valentine <i>et al.</i> (2002)
Turridae	M	Ca	Macdonald et al. (2010)
<i>Architectonica nobilis</i>	M	Ca	Bandel <i>et al.</i> (1984)
Chitonidae	M	Om	Pacheco et al. (2011)
<i>Chiton cumingsii</i>	M	Om	Pacheco et al. (2011)
Dentaliidae	D	Ca	Dantas <i>et al.</i> (2016)



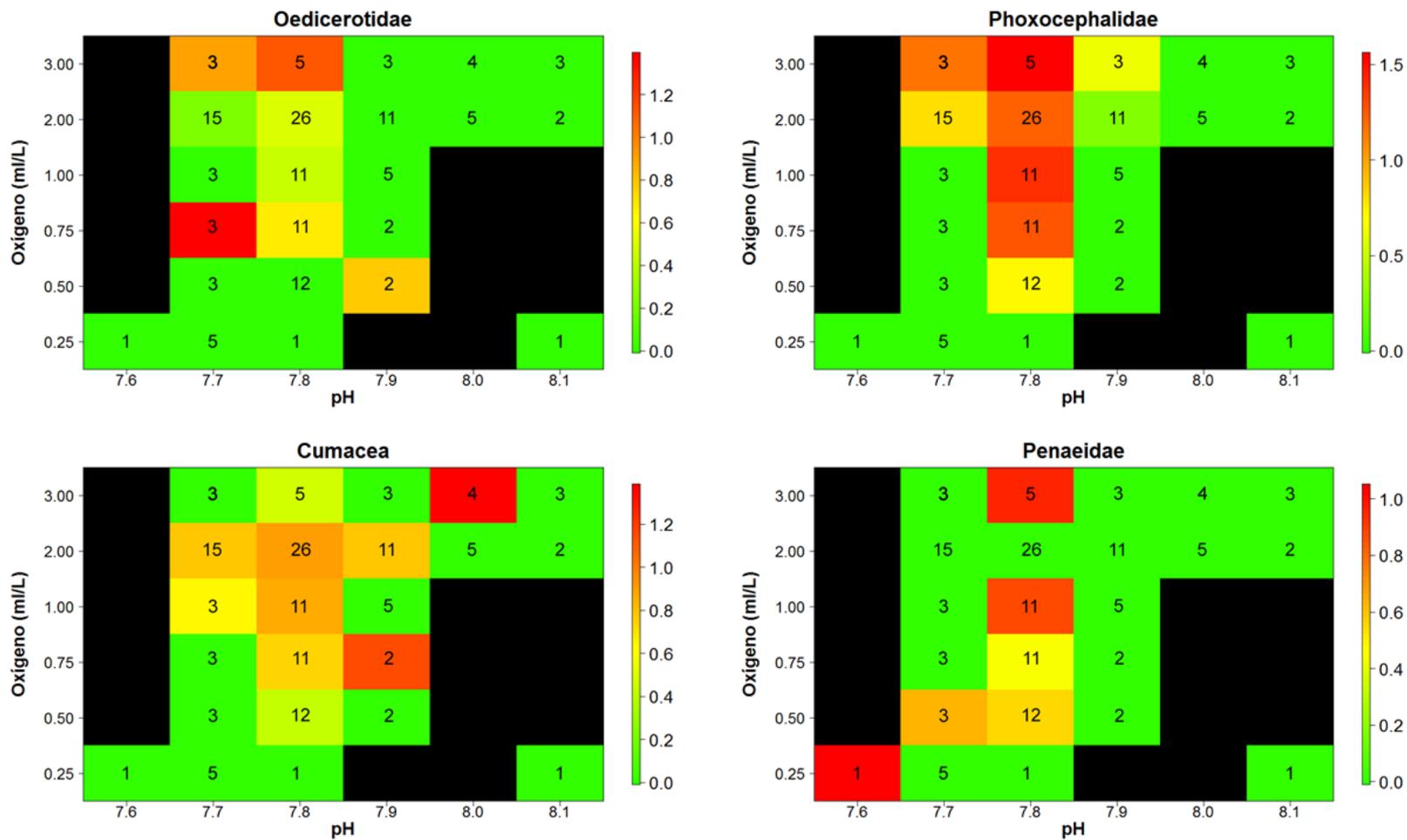


Figura 44. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes transformadas a logaritmo, con respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase

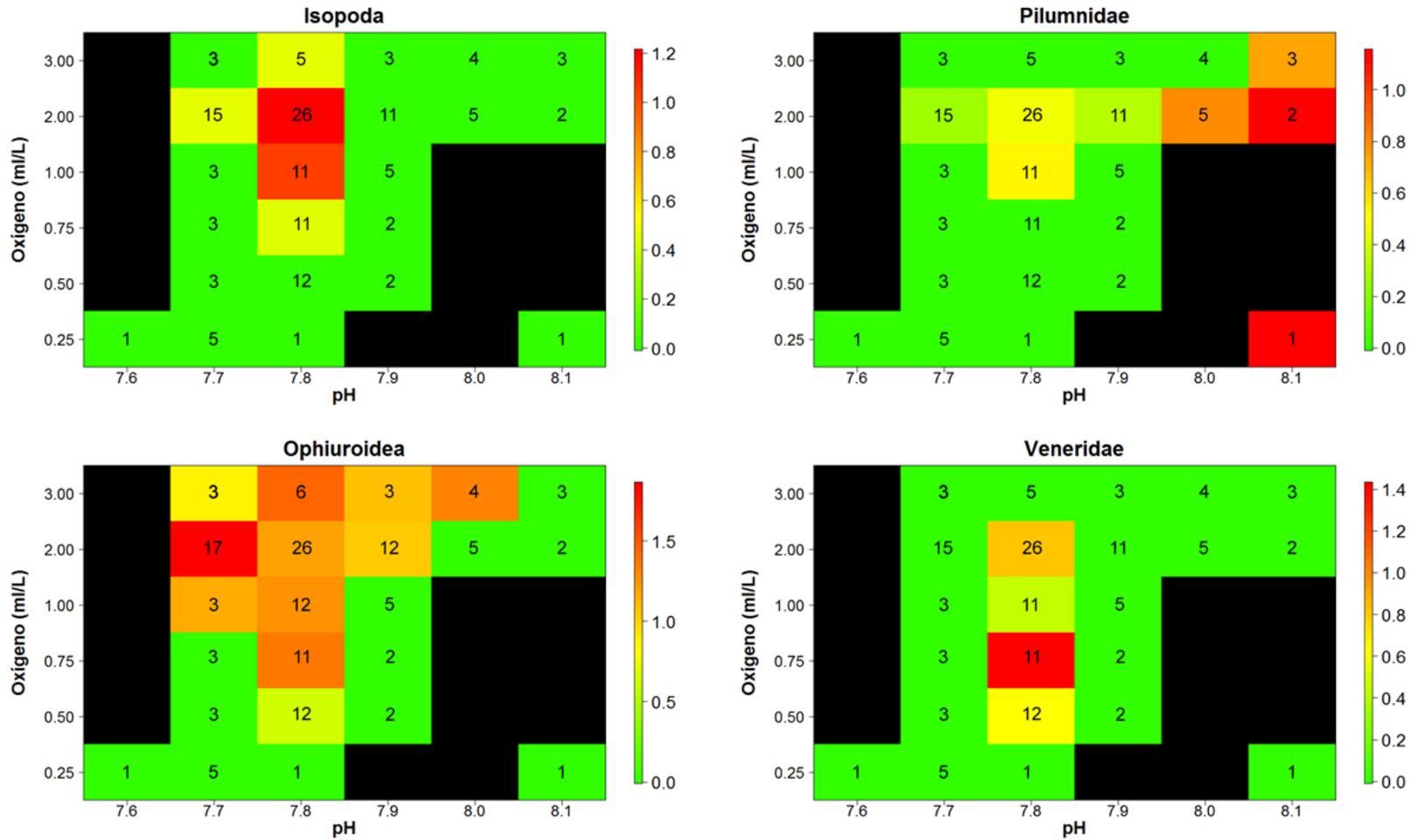


Figura 45. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes con transformadas a logaritmo, respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase

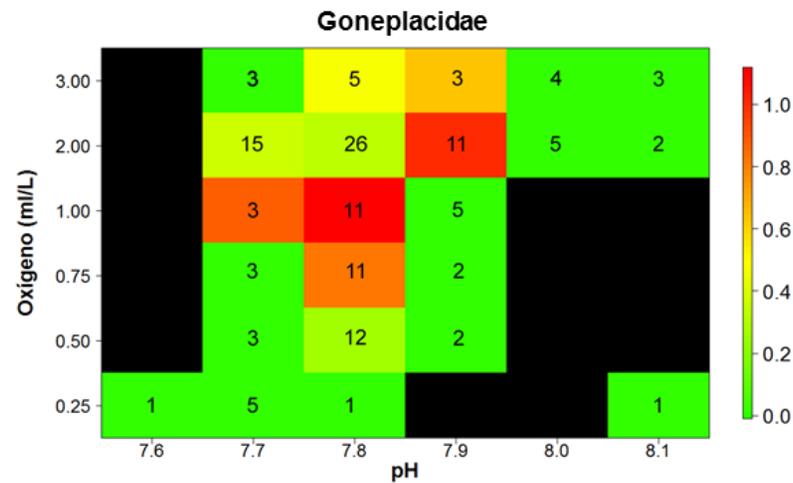


Figura 46. Cuadros de doble entrada con abundancias promedio de las especies del macrobentos calcificante más frecuentes con transformadas a logaritmo, respecto a intervalos de oxígeno disuelto y pH. Los valores de los ejes representan el límite superior de los intervalos de clase

Tabla 15. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para las abundancias del macrobentos calcificante, crustáceos y moluscos

	Calcificantes	Crustáceos	Moluscos
Kruskal Wallis			
H	6.21	10.21	2.19
g.l	3	3	3
p	0.1	0.01	0.53
Test de Dunn			
pHHOH - pHHOL			
Z	-	-0.802	-
p	-	0.42	-
pHHOH - pHLOH			
Z	-	2.723	-
p	-	0.006*†	-
pHHOL - pHLOH			
Z	-	2.193	-
p	-	0.028	-
pHHOH - pHLOL			
Z	-	1.375	-
p	-	0.169	-
pHHOL - pHLOL			
Z	-	1.615	-
p	-	0.106	-
pHLOH - pHLOL			
Z	-	-0.368	-
p	-	0.712	-

Tabla 16. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para los índices de diversidad y riqueza del macrobentos calcificante.

	Shannon	Simpson	Fisher - Alpha	Riqueza
Kruskal Wallis				
H	14.18	12.09	15.49	12.85
g.l	3	3	3	3
p	0.002	0.007	0.001	0.004
Test de Dunn				
pHHOH - pHHOL				
Z	1.431	1.124	1.502	1.263
p	0.152	0.261†	0.132	0.206
pHHOH - pHLOH				
Z	-2.316	-2.491	-1.937	-0.986
p	0.021†	0.012†	0.052	0.323
pHHOL - pHLOH				
Z	-2.606	-2.392	-2.483	-1.758
p	0.009†	0.016†	0.013†	0.078
pHHOH - pHLOL				
Z	1.523	0.976	2.217	2.763
p	0.127	0.328	0.026	0.005†
pHHOL - pHLOL				
Z	-0.171	-0.285	0.241	0.815
p	0.863	0.775	0.809	0.414
pHLOH - pHLOL				
Z	2.969	2.541	3.414	3.351
p	0.002†	0.011	0.000†	0.004†

Tabla 17. Prueba de Kruskal Wallis y Test de Dunn para las categorías ecológicas de alimentación y movimiento

	Omnívoros	Carnívoros	Móviles	Discretamente Móviles
Kruskal Wallis				
H	7.25	8.68	10.88	9.701
g.l	3	3	3	3
p	0.064	0.033	0.012	0.021
Test de Dunn				
pHHOH - pHHOL				
Z	-	0.881	1.587	-0.955
p	-	0.378	0.112	0.339
pHHOH - pHLOH				
Z	-	-2.388	-1.806	2.575
p	-	0.016	0.071	0.010
pHHOL - pHLOH				
Z	-	-2.099	-2.501	2.268
p	-	0.035	0.012	0.023
pHHOH - pHLOL				
Z	-	0.222	1.356	1.254
p	-	0.823	0.175	0.209
pHHOL - pHLOL				
Z	-	-0.593	-0.417	1.662
p	-	0.552	0.676	0.096
pHLOH - pHLOL				
Z	-	1.732	2.482	-0.394
p	-	0.083	0.013†	0.693

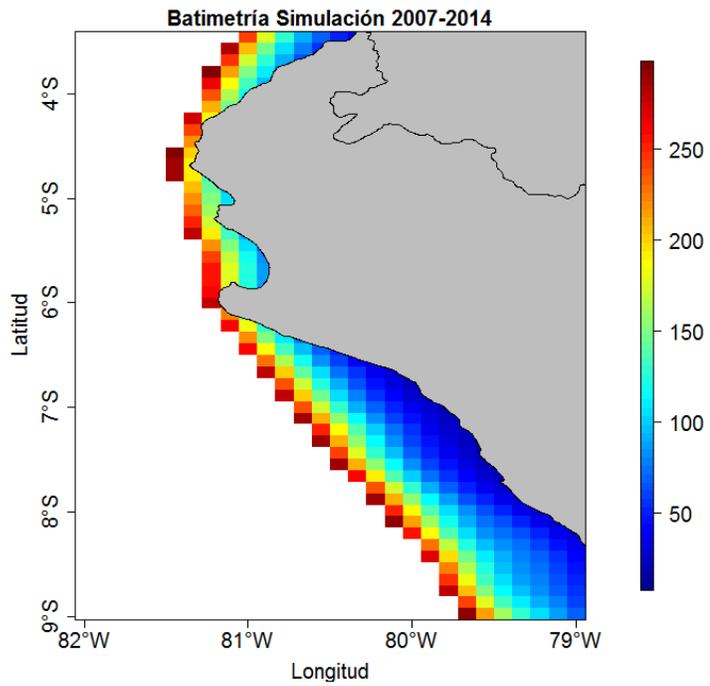


Figura 47. Batimetría hasta los 300 m usadas por las simulaciones ROMS – PISCES de los períodos 2007-2014.

