



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

Variaciones espaciales de los poliquetos en condiciones de hipoxia y la presencia de bacterias gigantes en la plataforma central del Perú, durante la primavera de 2008

TESIS

Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Hidrobiología y Pesquería

AUTOR

Edson Raúl GÓMEZ TORRES

Lima, Perú
2022



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

Variaciones espaciales de los poliquetos en condiciones de hipoxia y la presencia de bacterias gigantes en la plataforma central del Perú, durante la primavera de 2008

TESIS

Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Hidrobiología y Pesquería

AUTOR

Edson Raúl GÓMEZ TORRES

ASESOR

Leonardo ROMERO CHUMPITAZ

CO – ASESOR

Dimitri Alexey GUTIÉRREZ AGUILAR

Lima, Perú
2022

A la memoria de mis abuelas Juana y Julia.

Agradecimientos

Al Instituto del Mar del Perú (IMARPE), por permitirme realizar este trabajo de investigación, en especial al grupo de trabajo del laboratorio de bentos marino, "LBM": Luis Quipúzcoa, Robert Marquina, Víctor Aramayo, Dennis Romero, Analí Jiménez, Lander Merma, Cristina Touzett y amigos que ya no están en el laboratorio como Williams Yupanqui, Jorge Cardich y Alexander Pérez quienes siguen liderando en las diferentes líneas de investigación del bentos.

Gracias a todo el grupo del laboratorio de bentos marino, por los consejos, la bibliografía compartida, enseñanzas y por el continuo aprendizaje en este campo tan fascinante como es el bentos, ecología y oceanografía en general. Desde mis inicios como practicante del laboratorio, siempre estuvieron dispuestos a compartir sus conocimientos en herramientas computacionales, análisis de muestras, cientos de dudas resueltas y sobre todo por el apoyo incondicional de todos.

A mis asesores Leonardo Romero y Dimitri Gutiérrez quienes aceptaron y apoyaron en la realización de este trabajo de investigación otorgándome un poco de su valioso tiempo en la revisión de este documento y abriéndome las puertas a sus laboratorios.

A mi Universidad Nacional Mayor de San Marcos por la primera etapa de formación académica, profesores de mi facultad y a todas las personas que conocí en el camino de la culminación de la tesis de quienes aprendí un poco más del maravilloso campo de la biología que es el estudio del fondo marino.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL.....	i
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT	xii
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 MARCO TEÓRICO.....	5
2.1 El sistema de Corriente de Humboldt	5
2.2 Ambientes hipóxicos: ZMO	8
2.2.1 Características de la ZMO frente a Perú	9
2.2.2 Factores que influyen en la distribución del bentos en la ZMO	10
2.2.3 Adaptaciones del macrobentos a la ZMO	12
2.3 Conocimiento de las bacterias <i>Thioploca</i>	13
2.3.1 Bacterias filamentosas gigantes: <i>Thioploca</i>	13
2.3.2 Distribución, hábitat y ecología de <i>Thioploca</i>	15
2.3.3 Características metabólicas de <i>Thioploca</i>	17
2.4 Importancia del estudio de los poliquetos y <i>Thioploca</i> frente a una ZMO.....	24
3 HIPÓTESIS	27
4 OBJETIVOS	27
5 MATERIAL Y MÉTODOS.....	28
5.1 Área de estudio y contexto oceanográfico	28

5.1.1	Áreas de estudio.....	28
5.1.2	Contexto oceanográfico durante el estudio.....	30
5.2	Parámetros abióticos	31
5.2.1	Parámetros oceanográficos de la columna de agua	31
5.3	Obtención de parámetros biológicos: Poliquetos y <i>Thioploca</i>	31
5.3.1	Muestreador multisacatestigos (MUC).....	31
5.3.2	Draga van Veen.....	32
5.4	Procesamiento de datos.....	33
5.4.1	Análisis de los parámetros oceanográficos de la columna de agua	33
5.4.2	Análisis biológico	33
5.4.2.1	Abundancia.....	34
5.4.2.2	Biomasa	34
5.4.2.3	Riqueza de especies.....	35
5.4.2.4	Índices de diversidad	36
5.4.2.5	Estructura comunitaria.....	39
5.4.3	Análisis estadístico.....	40
5.4.3.1	Regresiones no lineales: Curva sigmoideal	40
5.4.3.2	Pruebas de comparación de 2 grupos	41
5.4.3.3	Prueba de análisis de varianza Kruskal-Wallis y prueba post-hoc Test de Dunn.....	41
5.4.3.4	Análisis de correlación Spearman	42
6	RESULTADOS.....	43

6.1	Parámetros oceanográficos en la columna de agua	43
6.2	Ensamble de poliquetos y <i>Thioploca</i>	47
6.2.1	Distribución vertical de los poliquetos en Huacho y Callao	47
6.2.2	Distribución de <i>Thioploca</i> y poliquetos en la columna de sedimentos.....	54
6.2.3	Efecto de la <i>Thioploca</i> en los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos en la columna de sedimento	56
6.2.4	Distribución espacial de poliquetos en Huacho y Callao en el gradiente batimétrico en base a las muestras de sedimento colectadas con el MUC.....	59
6.2.5	Distribución espacial de los poliquetos usando draga van Veen en Callao	61
6.3	Relación de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos con las biomasas de <i>Thioploca</i> y oxígeno disuelto de fondo en el gradiente batimétrico.....	63
6.4	Presencia y ausencia de <i>Thioploca</i> en el gradiente batimétrico y los niveles de oxigenación de todas las estaciones	66
6.5	Índices de diversidad y su relación con la profundidad y otras variables ambientales	68
6.6	Análisis NMDS, <i>Cluster</i> , SIMPROF y SIMPER	71
7	DISCUSIÓN	75
7.1	Efecto de las biomasas de <i>Thioploca</i> sobre parámetros comunitarios de los ensambles de poliquetos en la plataforma central del Perú.....	75
7.2	Efecto detoxificador de <i>Thioploca</i> y las densidades de los poliquetos.....	76
7.3	Variación espacial de la diversidad del ensamble de poliquetos entre estaciones por el gradiente batimétrico y por presencia de <i>Thioploca</i>	79
8	CONCLUSIÓN	82

9	RECOMENDACIONES	83
10	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de las características generales de <i>Thioploca</i> frente a Perú y Chile.	23
Tabla 2. Detalle de las muestras recolectadas del macrobentos (poliquetos) y <i>Thioploca</i> , por los cruceros Meteor No. 77 Leg 1 (22/10 – 21/11) y durante el MINIOX (22/10) de 2008 en los perfiles de Huacho (11° S) y Callao (12° S). Prof.: Profundidad, DC: Distancia a la costa, PCI: Plataforma continental interna, PCE: Plataforma continental externa, TS: Talud superior, TI: Talud inferior.	29
Tabla 3. Factores de conversión desde valor de peso húmedo a peso seco libre de cenizas (AFDW) a carbono orgánico (Brey <i>et al.</i> , 1988; Huettel <i>et al.</i> , 1996; Thamdrup y Canfield, 1996).	35
Tabla 4. Parámetros ambientales del agua del fondo del mar. TFM: Temperatura de fondo de mar, SFM: Salinidad de fondo de mar, OFM: Oxígeno de fondo de mar. ND: no hay datos disponibles.	47
Tabla 5. Prueba no paramétrica de Wilcoxon (W) comparando los grupos de abundancias, biomasa y riqueza de especies de los poliquetos con presencia y ausencia de <i>Thioploca</i> en la columna de sedimento. n.s: no significativo.....	57
Tabla 6. Distribución espacial y efecto del promedio de la biomasa de <i>Thioploca</i> , los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) y los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (A: Abundancia, B: Biomasa y S: Riqueza de especies) con estaciones con presencia y ausencia de <i>Thioploca</i> en el gradiente batimétrico. Las zonas batimétricas son: PCI (Plataforma continental interna), PCE (Plataforma continental externa), TS (Talud superior) y TI (Talud inferior). En el sedimento integrado (0 – 10cm) en 79cm ² y se pone en (*) las estaciones con draga (m ²) solo para tener su referencia. En Huacho, 11°S (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12°S (E1, E2, E4, M6 y M7). ND: no hay datos disponibles.	67

Tabla 7. Índices de diversidad frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S) en el gradiente batimétrico. Las zonas batimétricas son: PCI (Plataforma continental interna), PCE (Plataforma continental externa), TS (Talud superior) y TI (Talud inferior). Índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d), Pielou (J') y los tres principales números de Hill (0D , 1D y 2D).....	68
Tabla 8. Análisis de correlación Spearman entre variables biológicas y abióticas, se señala en negrita los resultados significativos ($p < 0.05$) del coeficiente de correlación ρ . Los índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d), Pielou (J') y los tres principales números de Hill (0D , 1D y 2D). TFM: Temperatura de fondo de mar, SFM: Salinidad de fondo de mar, OFM: Oxígeno de fondo de mar. Prof.: Profundidad, DC: Distancia a la costa.	70
Tabla 9. Prueba SIMPROF del cluster (En letra negrita indica diferencias significativas).	71
Tabla 10. Lista de taxones que contribuyen al 86.32% de la disimilitud entre grupos de poliquetos con presencia de <i>Thioploca</i> y sin <i>Thioploca</i> , basados en el Análisis SIMPER.	74

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema general de la circulación oceánica del Pacífico Tropical Este (arriba) (Montes <i>et al.</i> , 2010), y diagrama conceptual del afloramiento peruano (abajo) (Gutiérrez <i>et al.</i> , 2014).	7
Figura 2. Promedio anual de la ZMO (< 20 µM) donde se observa variación latitudinal, gradiente costa – océano y una muy somera límite superior de la ZMO en la plataforma central del Perú (Gutiérrez <i>et al.</i> , 2014). El color representa la extensión desde el borde superficial hacia el fondo de la ZMO (en metros) y las isóneas indican la profundidad a la que se encuentra el borde superior de la ZMO desde la superficie del mar.	10
Figura 3. Patrones latitudinales de OD y CI-a (izquierda), y Densidad – Biomasa – Riqueza de especies del macrobentos y biomasa de <i>Thioploca</i> (derecha) en la plataforma continental frente a Perú (Quipúzcoa <i>et al.</i> , 2006).	12
Figura 4. Filamentos (tricomas + vainas) de <i>Thioploca</i> , (izquierda) (Gutiérrez <i>et al.</i> , 2014), y tres tricomas de <i>Thioploca</i> (con esferas de sulfuro) envueltos en una vaina común gelatinosa (derecha) (Huettel <i>et al.</i> , 1996).	14
Figura 5. Sistema de Sulfureto de Humboldt (izquierda), y biomásas de <i>Thioploca</i> estimadas en el Sulfureto de Humboldt. La leyenda 1b, 2, 3b indican los componentes: biológico, biogénico y inorgánico (mineral) del modelo de standing-stocks de <i>Thioploca</i> según Gallardo <i>et al.</i> , 2013a (derecha) (Gallardo <i>et al.</i> , 2013a).	16
Figura 6. Filamentos de <i>Thioploca</i> , usando sus vainas verticales para su comunicación entre la superficie de sedimento (donde hay nitrato) y varios centímetros de profundidad dentro del sedimento, donde estos son reducidos y el sulfuro es oxidado y almacenado en esferas de azufre elemental (Schulz y Jørgensen, 2001).	18
Figura 7. Consorcio <i>Thioploca</i> / Anammox (en información suplementaria de Prokopenko <i>et al.</i> , 2013).	21
Figura 8. Estaciones de muestreo en el crucero Meteor 77 – 1 (círculo de color negro) y las estaciones fijas realizados en el proyecto MINIOX (triángulo de color azul).	

Estaciones en Huacho (11° S): M1, M2, M3, M4 y M5 y estaciones en Callao (12° S): E1, E2, E4, M6 y M7. Las líneas de contorno muestran las isolíneas batimétricas.	30
Figura 9. Serie de tiempo (2004 – 2008) de las condiciones de OD a 20 millas náuticas frente a Callao (E4) en la columna de agua dentro de 100 m de profundidad, el marco negro resalta el periodo de estudio (Ledesma <i>et al.</i> , 2011). El eje X, indica la serie de tiempo y el eje Y, la profundidad de la columna de agua de las condiciones de OD. El rectángulo resalta el periodo de estudio.....	31
Figura 10. Muestreo de testigo de sedimento, utilizando multisacatestigos (MUC), para el perfil vertical del macrobentos (poliquetos) y <i>Thioploca</i>	32
Figura 11. Draga van Veen de 0.05 m ² de cobertura.	33
Figura 12. Distribución vertical de oxígeno disuelto, salinidad, temperatura; el eje X, indica la distancia a la costa (DC), el eje Y, la profundidad de la columna de agua y la plataforma y talud continental es graficada de color gris y el diagrama Temperatura – Salinidad, donde se identifica las masas de agua frente a Huacho (11° S).	44
Figura 13. Distribución vertical de oxígeno disuelto, salinidad, temperatura; el eje X, indica la distancia a la costa (DC), el eje Y, la profundidad de la columna de agua y la plataforma y talud continental es graficada de color gris y el diagrama Temperatura – Salinidad, donde se identifica las masas de agua frente a Callao (12° S).	46
Figura 14. Distribución vertical del promedio de las abundancias (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Huacho (11° S).	50
Figura 15. Distribución vertical del promedio de las biomاسas (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Huacho (11° S).	51
Figura 16. Distribución vertical del promedio de las abundancias (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Callao (12° S).	53

Figura 17. Distribución vertical del promedio de las biomاسas (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Callao (12° S).	53
Figura 18. Distribución vertical del promedio de las biomاسas de <i>Thioploca</i> (+ SD) (ejes X inferior) y las biomاسas, número de especies y abundancia de poliquetos (ejes X superior) frente a Huacho (11° S) en M1 y M2 y Callao (12° S) en M6.....	55
Figura 19. Regresión no lineal entre las biomاسas de <i>Thioploca</i> y los parámetros comunitarios A) abundancia, B) biomasa y C) riqueza de especies, de los poliquetos en la columna de sedimento (0 – 10 cm). El eje X, indica la biomasa de <i>Thioploca</i> y el eje Y, abundancia, biomasa y riqueza de especies de poliquetos.	56
Figura 20. Diagrama de cajas de las abundancias, biomاسas y riqueza de especies de los poliquetos a profundidades de sedimentos, en las secciones 0 – 1 cm, 1 – 2 cm y 2 – 5 cm, 5 – 10 cm y toda la columna integrada de sedimento (0 – 10 cm) con presencia (cajas grises) y ausencia de <i>Thioploca</i> (cajas blancas) en la columna de sedimento..	58
Figura 21. Distribución espacial en la columna de sedimento (0 – 10cm) de los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de los poliquetos (+ SD) frente a Huacho, 11° S, (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S, (M6 y M7) en el gradiente batimétrico.	61
Figura 22. Distribución espacial de los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en los sedimentos superficiales, usando una draga van Veen frente a Callao, 12° S (E1, E2 y E4) en el gradiente batimétrico.	62
Figura 23. Efecto de los promedios de las biomاسas de <i>Thioploca</i> y los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) sobre los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en la columna de sedimento (0 – 10 cm) frente a Huacho, 11° S (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S (M6 y M7) en el gradiente batimétrico.	64

Figura 24. Efecto de las biomásas de *Thioploca* y los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) sobre los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en los sedimentos superficiales frente a Callao, 12° S (E1, E2 y E4) en el gradiente batimétrico. 65

Figura 25. Distribución de los índices de diversidad en el gradiente batimétrico, en el sedimento integrado (0 – 10cm) con el MUC y sedimentos superficiales (m²) con la draga frente a Huacho, 11° S, (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S, (E1, E2, E4, M6 y M7). Se distingue las zonas batimétricas por color gris: PCI (Plataforma continental interna), color amarillo oscuro: PCE (Plataforma continental externa), color celeste: TS (Talud superior) y color verde oscuro: TI (Talud inferior). Los índices de diversidad desde la parte inferior hacia la parte superior de la gráfica son los índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d) y Pielou (J'). 69

Figura 26. Sitios de ploteo por presencia de *Thioploca*, mostrando el agrupamiento entre las estaciones mediante la ordenación del NMDS (arriba), y análisis de *cluster* modo Q de las abundancias y test de significancia SIMPROF, líneas rojas punteadas indican que no hay diferencia significativa y líneas negras solidas si encuentran diferencias significativas ($p < 0.05$) (abajo). 72

Figura 27. Modelo conceptual del efecto de la biomasa de *Thioploca* sobre las densidades de los poliquetos bajo los niveles de oxigenación frente a la plataforma continental central del Perú (Basado en Diaz y Rosenberg, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2008a). La línea azul, representa la tendencia de la densidad de los poliquetos y la línea naranja representa la tendencia de la biomasa de *Thioploca*..... 79

RESUMEN

Durante la primavera de 2008, se estudió la variación espacial de los poliquetos (principal grupo representante del macrobentos) y la biomasa de bacterias filamentosas gigantes en la columna vertical de sedimentos, en el gradiente batimétrico de sendas transectas frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S), ambas con influencia de la zona de mínimo oxígeno (ZMO).

Los resultados muestran mayores densidades de poliquetos en condiciones de mayor oxigenación, mientras que bajo condiciones de deficiencia de oxígeno las densidades de poliquetos disminuyen, aunque se observó la presencia de bacterias filamentosas gigantes, estas no son dominantes, por otro lado, en condiciones casi totalmente anóxicas existió un dominio de las bacterias filamentosas gigantes sobre los poliquetos, cuyas densidades llegaron a ser mínimas. La distribución de las bacterias filamentosas gigantes muestra un mejor desarrollo en condiciones de hipoxia, dentro del núcleo de la ZMO, pero por debajo de esta, las bacterias estuvieron ausentes en los sedimentos.

La biomasa y riqueza de especies de poliquetos no se correlacionaron significativamente con la biomasa de las bacterias filamentosas gigantes, mientras que la abundancia en ciertos niveles de los sedimentos sí se correlacionó, sugiriendo un posible efecto detoxificante de estas bacterias filamentosas gigantes en determinados rangos de sus biomásas. Por otro lado, los índices de diversidad guardaron una relación directa con el gradiente batimétrico lo cual sugiere que la posible presencia de las bacterias podría afectar positivamente sobre la abundancia, pero no sobre la diversidad de especies de poliquetos. Estos resultados indicarían una posible interacción ecológica entre estos dos componentes del bentos, otorgando un rol más dinámico y complejo que ser solo un detoxificador de ambientes sulfurosos.

Palabras clave: Poliquetos, bacterias filamentosas gigantes, detoxificación, zona de mínimo oxígeno.

ABSTRACT

During spring 2008, the spatial variation of polychaetes (major group representing the macrobenthos) and the biomass of large filamentous bacteria in the sediment column was studied along the bathymetric gradient in transects off Huacho (11° S) and Callao (12° S), which are influenced by the oxygen minimum zone (OMZ).

Our results show higher polychaetes density under more oxygenated conditions than under oxygen deficiency, together with the presence but not the dominance of large filamentous bacteria. On the other hand, the dominance of these microbial mats occurred under nearly anoxic conditions when polychaetes' densities were lower. These large filamentous bacteria exhibited a well-developed vertical distribution under hypoxic conditions, inside the OMZ core but below this, these bacteria were almost absent in the sediments.

Polychaetes biomass and species richness values were not significantly correlated with the biomass of large filamentous microorganisms while polychaetes abundance in certain sediment levels were correlated suggesting a detoxifying effect in a certain range of their biomasses of large filamentous bacteria. Moreover, polychaetes diversity indices showed a direct relationship with the bathymetric gradient which suggests that the presence of these bacteria can positively affect only abundance rather than the polychaetes species diversity. These results would indicate a possible ecological interaction between these two components of the benthos, granting a more dynamic and complex role than just being a detoxifier of sulfurous environments.

Keywords: Polychaetes, microbial mats, detoxification, oxygen minimum zone.

1 INTRODUCCIÓN

Las comunidades bentónicas submareales de la plataforma continental del Perú están moduladas principalmente por dos factores: el oxígeno disuelto en el fondo, cuyas variaciones son producto de la dinámica de la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell y, por otro lado, de la disponibilidad de materia orgánica fresca de origen fitoplanctónico (fitodetritus) en los sedimentos superficiales (Rosenberg *et al.*, 1983; Gutiérrez *et al.*, 1999; Quipúzcoa *et al.*, 2011). Ambos factores se distribuyen latitudinalmente en la plataforma continental pero sus magnitudes son inversas entre sí, es decir el oxígeno es mayor en el norte y disminuye gradualmente hacia el sur, mientras la materia orgánica disponible tiene un patrón opuesto (Gutiérrez *et al.*, 1999). Por lo tanto, la disponibilidad de oxígeno en el fondo sería el factor ecológico que controla la dinámica del macrobentos a latitudes mayores de los 10° S, mientras el material orgánico lábil sería más importante a latitudes menores (Gutiérrez *et al.*, 1999, 2006; Quipúzcoa *et al.*, 2006, 2011).

Las zonas de mínimo oxígeno (ZMO) son regiones oceánicas que se distribuyen entre los 50 y 1500 m de profundidad, están presentes generalmente a lo largo de la costa occidental de los diferentes continentes, cubren una parte muy importante del océano y son de mucha importancia en sus procesos biogeoquímicas afectando local y globalmente a las especies marinas; estas zonas se caracterizan por concentraciones de oxígeno subóxicas con valores menores de 2 mL.L⁻¹ (20 μmol.L⁻¹ o menos de 10% de concentración en saturación del oxígeno) (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009), siendo esta condición un limitante para la mayoría de los organismos. Frente a la costa central del Perú, la ZMO intercepta el margen continental de la costa central del Perú, donde el oxígeno disuelto es menor a 0.5 mL.L⁻¹ condición característica del sistema de corriente de Humboldt y que se presenta durante todo el año (Gutiérrez *et al.*, 2006, 2014). La

ZMO varía tridimensionalmente entre latitud, profundidad y distancia a la costa (Diaz y Rosenberg, 1995; Gutiérrez *et al.*, 2006).

Se conoce además que esta ZMO limita el desarrollo del macrobentos, solo algunos invertebrados pueden sobrevivir por sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas (por ejemplo: los poliquetos) al estrés de hipoxia, sin embargo, en estos ambientes es posible encontrar tapices de bacterias filamentosas gigantes en grandes biomasas, que forman parte del bacteriobentos (Gallardo, 1977a, b; Levin, 2003). El bacteriobentos, principalmente formado por bacterias filamentosas gigantes (“Megabacterias”) del género *Thioploca*, es un importante componente del ecosistema bentónico en el sublitotal peruano – chileno y pueden alcanzar biomasas de hasta un kilogramo por metro cuadrado en peso húmedo (Gallardo, 1977a; Gallardo y Espinoza, 2007). Después de la descripción del género (Lauterborn, 1907) y de los reportes de *Thioploca* en la plataforma continental frente a Chile (Gallardo, 1963) y en Perú (Mejía *et al.*, 1971), inicialmente reportadas como “algas”, luego se identificaron dos especies nuevas de *Thioploca* para el litoral chileno: *Thioploca araucae* y *Thioploca chileae* (Maier y Gallardo, 1984b).

En la ZMO, las capacidades bioquímicas y fisiológicas de *Thioploca* y en particular de consumir sulfuro de hidrógeno son enormemente eficientes. *Thioploca* posee una gran vacuola que ocupa más del 80% del volumen celular, conteniendo nitrato en una concentración que puede alcanzar los 500 mM, es decir 20 mil veces más la concentración ambiental (~ 25 μ M), característica que no ha sido observada en ningún otro procarionta (Fossing *et al.*, 1995).

En Perú (bahía Ancón), se reportaron los primeros hallazgos de *Thioploca* entre 12 y 34m de profundidad (Tarazona y Arntz, 1986) en sedimentos con fuerte olor a sulfuro y concentraciones de oxígeno cercano al fondo de 0.5 mL.L⁻¹. Aunque, se conoce sobre el papel de *Thioploca* en los ciclos del nitrógeno y azufre y fósforo en los sedimentos de las ZMO (Callbeck *et al.*, 2021) aún no se ha llegado a comprender completamente las

interacciones de estas con los otros organismos bentónicos. Se conoce de variaciones en las biomásas y densidades del macrobentos relacionadas a la biomasa de *Thioploca*, en la ZMO frente a Perú, indicando dos condiciones contrastantes: (a) altos valores de biomasa de *Thioploca* y bajos parámetros de la comunidad macrobentónica, ambos asociados a bajas concentraciones de oxígeno disuelto; mientras que (b) en altas concentraciones de oxígeno se observa biomasa de *Thioploca* menores, y los parámetros comunitarios del macrobentos son mayores (Arntz. *et al.*, 1985; Tarazona y Arntz, 1986; Zafra *et al.*, 1988). Sin embargo, es importante señalar que la *Thioploca* necesita una mínima cantidad de oxígeno para su estructuración (crecimiento y sostenibilidad de sus poblaciones) aunque en ausencia de oxígeno puede usar otras vías metabólicas (Gallardo *et al.*, 1995).

Frente a la plataforma central de Perú, se ha propuesto un modelo que explicaría los estados de sucesión de las comunidades bentónicas, forzadas por el ENOS (El Niño-Oscilación Sur) y la frecuencia de eventos de oxigenación (Gutiérrez *et al.*, 2008a). En este modelo los tapices de *Thioploca* estarían presentes y modulados por los eventos de oxigenación.

Aunque, las elevadas biomásas que alcanzan estas bacterias dentro de la comunidad bentónica han sugerido un rol importante en el flujo de energía de estos ecosistemas (Gallardo, 1977a; Arntz *et al.*, 1985; Tarazona y Arntz, 1986; Gallardo *et al.*, 1998; Prokopenko *et al.*, 2006), aun no se ha establecido una relación entre la biomasa de *Thioploca* y los parámetros comunitarios del macrobentos, en particular con los poliquetos, y que puedan explicar cambios en la estructura comunitaria. En este sentido, en este trabajo se estudia la distribución vertical de *Thioploca* y de los poliquetos en el sedimento, considerando cambios en un gradiente batimétrico dentro de la ZMO y que podría verificar el papel detoxificador (eliminación de sulfuros de los sedimentos) de *Thioploca*. Por lo tanto, esperaríamos que los poliquetos muestren señales positivas

como, por ejemplo, una mayor diversidad y amplitud de distribución vertical en presencia de *Thioploca* en comparación a condiciones hipóxicas sin *Thioploca*.

2 MARCO TEÓRICO

2.1 El sistema de Corriente de Humboldt

El sistema de corriente de Humboldt (SCH) o también llamado sistema de corrientes Perú – Chile, está localizado en el Pacífico Sur Este y se extiende desde los 42° S (costa central de Chile) hasta los 4 – 5° S (norte de Perú) (Montecino y Lange, 2009; Quiñones *et al.*, 2010). Este ecosistema de afloramiento de borde oriental a diferencia de los otros (California, Benguela y Canarias) presenta como características (a) un fuerte afloramiento y productividad biológica, que siendo menos de 0.1% de la superficie oceánica total, produce más del 10% de las capturas a nivel mundial, (b) una fuerte variabilidad interanual en sus diferentes fases del ENOS (El Niño, La Niña y neutra) y (c) una ZMO más extensa a nivel global (Chavez *et al.*, 2008; Quiñones *et al.*, 2010).

Frente a Perú, la circulación superficial hacia el Ecuador está compuesta por la corriente costera peruana (PCC) y la corriente oceánica peruana (POC), mientras que la circulación subsuperficial es dirigida hacia los polos, compuesta por la corriente subsuperficial de Perú – Chile (PCUC) y la contracorriente de Perú – Chile (PCCC) (Montes *et al.*, 2010). Además, los vientos alisios del sur este, dirigidos hacia el Ecuador y paralelos a la costa, influenciadas por el efecto de Coriolis, provocan una divergencia de las aguas hacia el oeste (transporte de Ekman) y aguas de advección hacia la capa subsuperficial (50 – 150 m), caracterizadas por su riqueza en nutrientes. Todo este proceso sostiene una alta productividad de fitoplancton y que es la base de energía de los niveles tróficos superiores. Este proceso, en general se observa con mayor intensidad en centros activos de afloramiento permanente que se encuentran entre 4 – 6° S, 7 – 9° S, 11 – 13° S y 14 – 16° S (Zuta y Guillén 1970; Rojas de Mendiola, 1981; Gutiérrez *et al.*, 2014), (**Fig. 1**). Los vientos alisios están presentes durante todo el año, pero son más intensos en invierno, en contraste con la alta productividad en verano, este desfase entre las forzantes del viento y la productividad puede ser explicado por la dinámica de la profundidad de capa de mezcla y radiación solar (Zuta y Guillén, 1970;

Guillén y Calienes, 1981; Calienes, 2014). Echevin *et al.* (2008) indican que la limitación de luz es el principal forzante de la profundización de la capa de mezcla, mientras, el hierro sería el nutriente limitante en invierno y la productividad puede aumentar cuando la limitación de hierro es relajada.

La remineralización de la materia orgánica producto de esta alta productividad biológica forma y mantiene aguas intermedias deficientes de oxígeno menor a 0.5 mL.L^{-1} , llamadas zonas de mínimo oxígeno, ZMO, (Diaz y Rosenberg, 1995; Levin, 2003; Helly y Levin, 2004).

Otra característica del SCH, es la ocurrencia de los eventos ENOS. Estos eventos se producen ante modificaciones de fenómenos de grandes escalas como la circulación de Walker y de escala local como cambios en los vientos alisios; además, durante su proceso se observan una depresión de la termoclina, nutriclina, oxiclina, y un ligero aumento en el nivel del mar frente a las costas del Pacífico. El Niño es la variabilidad interanual más notable en el SCH. Durante su ocurrencia, se ha observado que la productividad primaria disminuye, incluso el afloramiento puede ser más intenso, pero este no llevará aguas ricas en nutrientes a la superficie y por consiguiente produce efectos negativos sobre las pesquerías (Barber y Chavez, 1983; Chavez *et al.*, 2008). Mientras que la condición opuesta al Niño, es el enfriamiento anómalo del Pacífico Tropical Central y Oriental que se conoce como La Niña.

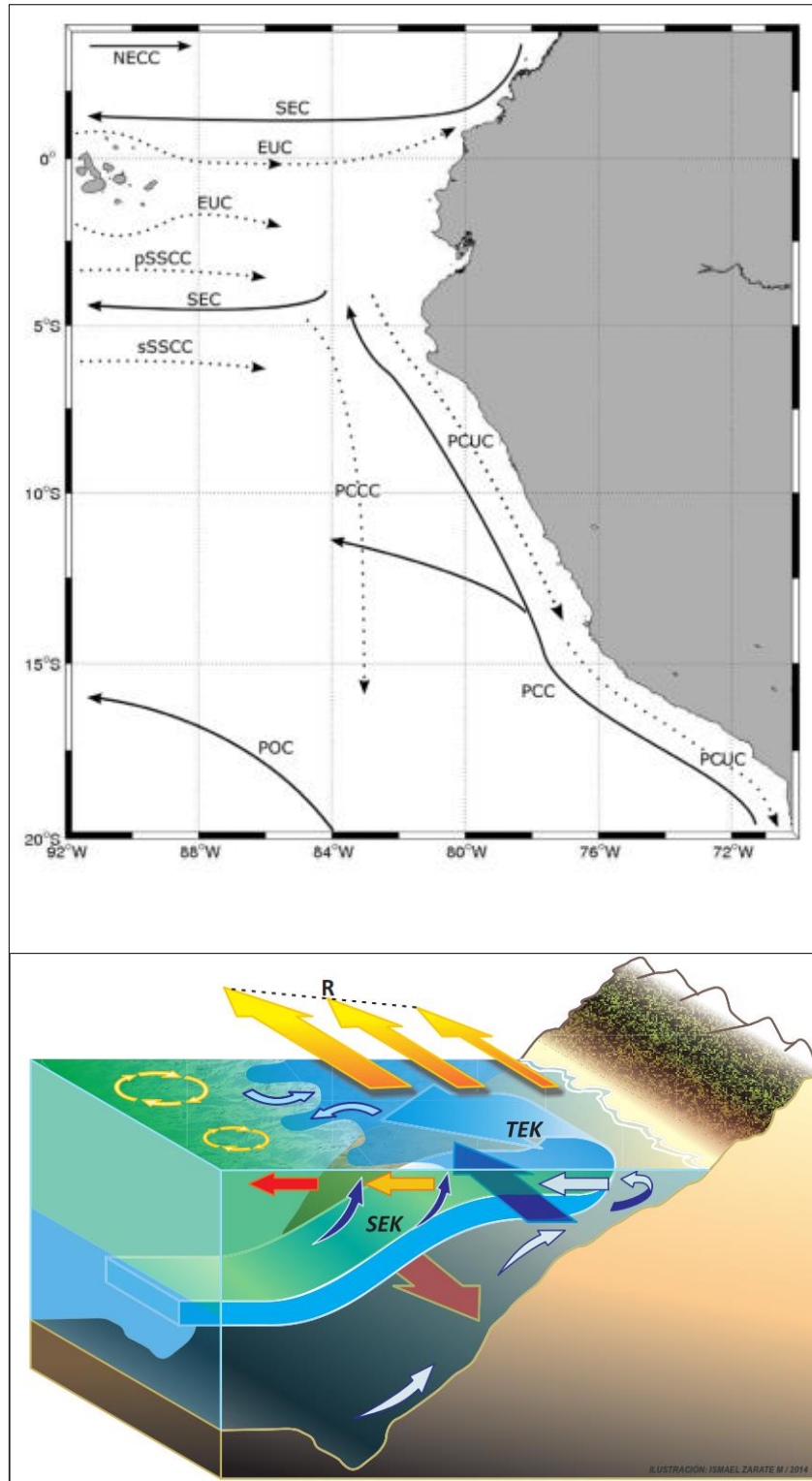


Figura 1. Esquema general de la circulación oceánica del Pacífico Tropical Este (arriba) (Montes *et al.*, 2010), y diagrama conceptual del afloramiento peruano (abajo) (Gutiérrez *et al.*, 2014).

2.2 Ambientes hipóxicos: ZMO

El término hipoxia en el ambiente marino, se ha tomado de la comunidad médica y refiere al concepto bajo de oxígeno. Según Diaz y Rosenberg (1995) la hipoxia puede tener rangos desde 2 mL.L^{-1} hasta 0 mL.L^{-1} (anoxia). Las ZMO, son áreas donde las aguas intermedias tienen concentraciones bajas de oxígeno por causas naturales, cubriendo alrededor de 30 millones de kilómetros cuadrado ($\sim 8\%$ del área oceánica total) (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009) con profundidades entre 200 – 1000 m (Levin, 2003).

En la actualidad existe un debate en los límites de oxígeno disuelto (OD) que determinarían la zona superior de la ZMO ($< 0.2 \text{ mL.L}^{-1}$: Kamykowski y Zentara, 1990; $< 0.5 \text{ mL.L}^{-1}$: Diaz y Rosenberg, 1995; Levin, 2003; Helly y Levin, 2004), sin embargo, por consenso se indica el valor de OD menores de 0.5 mL.L^{-1} (Diaz y Rosenberg, 1995). Por lo tanto, las ZMO, son condiciones severas de hipoxia. Las ZMO ($< 0.5 \text{ mL.L}^{-1}$, $< 20 \mu\text{M}$) son formadas como consecuencia de una pobre ventilación, lenta circulación, aguas con largos tiempos de residencia con bajas concentración de OD y una alta demanda de oxígeno por la respiración aeróbica microbiana (Diaz y Rosenberg, 1995; Levin *et al.*, 2000; Levin, 2003; Helly y Levin, 2004; Graco *et al.*, 2007; Fuenzalida *et al.*, 2009). Tanto en la columna de agua como en los sedimentos, se observa en la ZMO un impacto en la biogeoquímica de muchos elementos como el nitrógeno (N), carbono (C) y azufre (S), en esta zona se producen gases de invernaderos y también se vincula con la acidificación de los océanos (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009; Graco, 2010), además de ser los principales sitios de enterramiento de carbono en los márgenes continentales y preservación de los sedimentos (Levin, 2003). Con estas características, la ZMO intercepta los márgenes continentales e influyen en las propiedades de los sedimentos y los organismos que se desarrollan en ellos, como las bacterias filamentosas gigantes y poliquetos (Helly y Levin, 2004).

2.2.1 Características de la ZMO frente a Perú

Frente a Perú central, la ZMO ($< 0.5 \text{ mL.L}^{-1}$) es somera con un límite superior cercano a los 10 m de profundidad, extensa ($\sim 700 \text{ m}$), intensa ($< 0.2 \text{ mL.L}^{-1}$) y permanente (durante todo el año) (Helly y Levin 2004; Gutiérrez *et al.*, 2008a; Fuenzalida *et al.*, 2009; Ledesma *et al.*, 2011) varía latitudinalmente, con la distancia a la costa, y el gradiente batimétrico. En periodos normales (sin El Niño) suele ser más somero en verano, mientras que en invierno las concentraciones de OD son mayores, debido a intensificación de vientos y la mezcla vertical de la columna de agua (Gutiérrez *et al.*, 2005, 2006).

Durante los eventos El Niño, el límite superior de la ZMO se profundiza, más allá de los 100 m, incluso se profundiza hasta $\sim 190 \text{ m}$ durante un fuerte evento El Niño 1997 – 98 (Levin *et al.*, 2002), mientras que durante los periodos no Niño se encuentra alrededor de 30 – 50 m (Graco *et al.*, 2006).

Aunque no se realiza un pronóstico acerca de la evolución futura de la ZMO en el Perú, en el escenario del cambio climático, en la actualidad se plantea que existe una tendencia a una expansión de las ZMO tanto horizontal como verticalmente (Stramma *et al.*, 2008, 2010; Paulmier y Ruiz-Pino, 2009; Ulloa y Pantoja, 2009).

Según datos registrados por IMARPE, desde el 1960 hasta el 2008, la climatología de la ZMO ($< 0.5 \text{ mL.L}^{-1}$, $< 20 \mu\text{M}$), en la plataforma central del Perú, entre los 9 – 15° S, presenta un ZMO somera, entre profundidades de 10 – 50 m (Gutiérrez *et al.*, 2008a), mientras que en el norte del Perú, la ZMO se profundiza hasta los 200 m debido al ingreso de aguas ricas en oxígeno de la corriente de Cromwell (Zuta y Guillén, 1970; Rojas de Mendiola, 1981; Gutiérrez *et al.*, 2014), (**Fig. 2**).

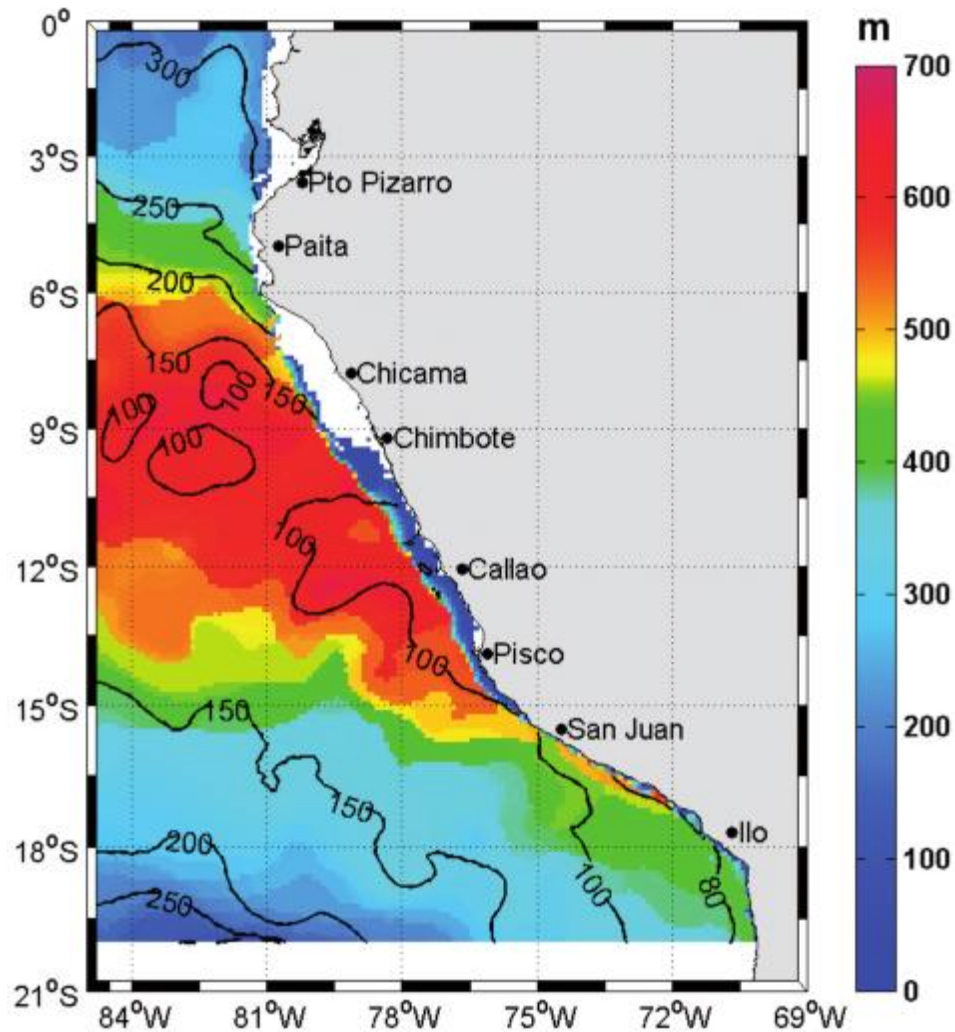


Figura 2. Promedio anual de la ZMO ($< 20 \mu\text{M}$) donde se observa variación latitudinal, gradiente costa – océano y una muy somera límite superior de la ZMO en la plataforma central del Perú (Gutiérrez *et al.*, 2014). El color representa la extensión desde el borde superficial hacia el fondo de la ZMO (en metros) y las isolíneas indican la profundidad a la que se encuentra el borde superior de la ZMO desde la superficie del mar.

2.2.2 Factores que influyen en la distribución del bentos en la ZMO

El OD de fondo y la materia orgánica lábil son los factores ecológicos que dominan la estructuración, funcionamiento y distribución de las comunidades bentónicas (Pearson y Rosenberg, 1978; Rosenberg *et al.*, 1983). En ambientes hipóxicos las comunidades bentónicas están caracterizadas por bajos valores de diversidad y alta dominancia de unas pocas especies (Levin y Gage, 1998). Sin embargo, las comunidades microbiales y meiofaunales muestran ser más tolerantes a la hipoxia que las comunidades macro y megafaunales (Tarazona *et al.*, 1988; Levin *et al.*, 1991; Gutiérrez *et al.*, 2006).

También, se ha observado que durante hipoxias prolongadas las bacterias heterotróficas de los sedimentos obtienen energía a partir de la sulfato reducción, produciendo concentraciones potencialmente letales de sulfuro de hidrógeno para la biota bentónica, aunque también existen tapices de bacterias filamentosas como las de *Thioploca* que consumen el sulfuro de hidrógeno (Gallardo, 1977a; Fossing *et al.*, 1995).

Los primeros estudios del bentos en la plataforma peruana lo realizaron Frankenberg y Menzies (1968), ellos encontraron que la fauna bentónica en la ZMO está compuesta por pocos taxones, pero con muchos individuos y que pueden tolerar bajas concentraciones de OD y alcanzar altas densidades debido al abundante alimento disponible. Por otro lado, Rowe (1971) encontró una relación inversa entre las biomásas del macrobentos con la profundidad y Romanova (1972) encontró que, en la plataforma superior del talud, entre 100 – 450 m, la biomasa del bentos disminuye con la profundidad y aumenta nuevamente debajo de 450 – 500 m, fuera de los límites deficientes de OD. Rosenberg *et al.* (1983) señalan que la concentración de OD es el factor dominante en la determinación de la composición y biomasa del macrobentos y que la biomasa tiene una correlación negativa con la biomasa de *Thioploca*.

Por otro lado, Pearson y Rosenberg (1978) encuentran que las curvas de especies – abundancia – biomasa (SAB) y la distribución de las especies cambian a lo largo de un gradiente de profundidad y proponen que sería una respuesta al estrés causado por los excesos de ingreso de materia orgánica, en comparación con las condiciones normales. Este modelo sugerido, de cómo los parámetros comunitarios de la comunidad bentónica varían en relación a la profundidad y materia orgánica podría también explicar lo ocurrido frente a la plataforma norte y centro de Perú, donde existe un gradiente latitudinal de OD del fondo, que es mayor en el norte y disminuye hacia el sur, mientras otro gradiente de clorofila a (Cl – a), como un indicador de materia orgánica lábil, muestra mayores concentraciones en el sur y que disminuyen hacia el norte. Entonces, mientras que la comunidad bentónica se distribuye en relación al material orgánico y a los cambios en

las condiciones de oxigenación en el sedimento, la bacteria *Thioploca* tiene un comportamiento negativo frente a valores extremos de OD (muy altos o muy bajos) (Gutiérrez *et al.*, 1999, 2006; Quipúzcoa *et al.*, 2006), (**Fig. 3**).

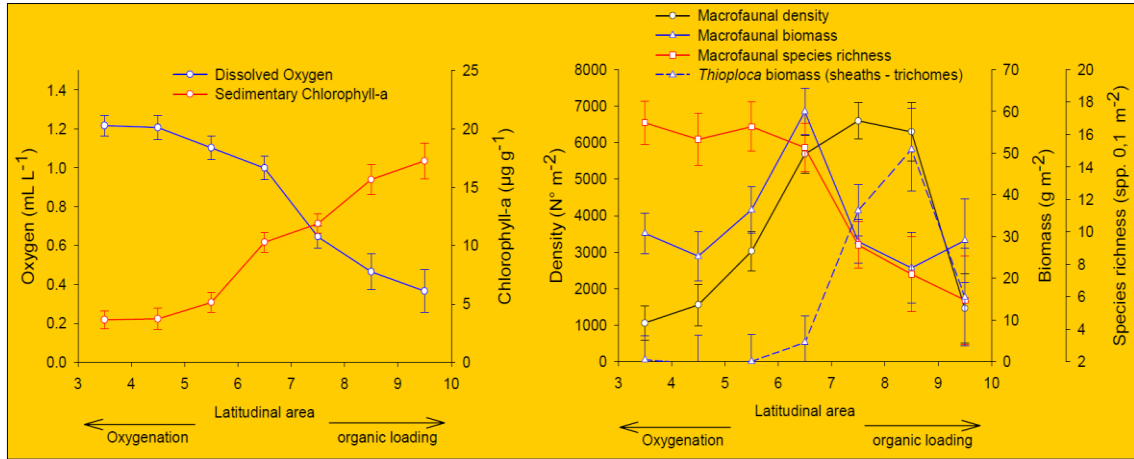


Figura 3. Patrones latitudinales de OD y Cl-a (izquierda), y Densidad – Biomasa – Riqueza de especies del macrobentos y biomasa de *Thioploca* (derecha) en la plataforma continental frente a Perú (Quipúzcoa *et al.*, 2006).

2.2.3 Adaptaciones del macrobentos a la ZMO

El macrobentos está compuesto por organismos bentónicos con tamaños mayores de 500 μm , caracterizados por ser dependiente de altos tenores de OD, presentan adaptación morfológicas y fisiológicas a las ZMO donde se observan condiciones de hipoxia (Levin, 2003). También, se ha determinado que los diferentes grupos taxonómicos del macrobentos exhiben variados niveles de tolerancia a la hipoxia (Diaz y Rosenberg, 1995; Levin, 2003; Vaquer-Sunyer y Duarte, 2008). Así Diaz y Rosenberg (2008) indican que la mortalidad del macrobentos inicia cuando el OD cae por debajo de $2 \text{ mL}\cdot\text{L}^{-1}$ y se agudiza cuando es menor de $0.5 \text{ mL}\cdot\text{L}^{-1}$, mientras que experimentos de diferentes umbrales de OD, han demostrado que la mortalidad varía de forma diferente en cada taxa, donde los moluscos son los más tolerantes a la hipoxia y los menos tolerantes son los crustáceos (Vaquer-Sunyer y Duarte, 2008). Entre las adaptaciones morfológicas que permitirían la tolerancia a la deficiencia de OD se señalan: un tamaño de cuerpo pequeño para aumentar la proporción área/volumen, el aumento de la

superficie de órganos respiratorios (branquias, palpos), elongación y presencia de numerosas branquias; mientras que entre las adaptaciones fisiológicas: el desarrollo de pigmentos respiratorios, enzimas asociadas con el metabolismo anaeróbico, como el piruvato – oxidoreductasa, característico de poliquetos como *Paraprionospio pinnata* y *Nephtys ferruginea* (González y Quiñones, 2000; Levin, 2003).

2.3 Conocimiento de las bacterias *Thioploca*

2.3.1 Bacterias filamentosas gigantes: *Thioploca*

Las bacterias comúnmente tienen tamaños menores a 1 μm (0.0001 cm), mientras que las bacterias filamentosas gigantes consisten en filas de cientos o miles de células (tricomas) envuelto en una vaina de polisacáridos que pueden alcanzar hasta 15 cm (150000 μm), siendo visibles a simple vista (Mitchell, 1991; Huettel *et al.*, 1996; Schulz *et al.*, 1996).

El género *Thioploca* (Lauterborn, 1907) fue inicialmente descrito del lago Constance en Alemania, como filamentos parecidos a *Beggiatoa*, con numerosas esferas de sulfuro, filamentos móviles, que yacen en forma paralela en considerables números unidos en fardos encerrados en una capa incolora gelatinosa. Filogenéticamente el género *Thioploca* pertenece a la Familia Beggiotaceae junto con los géneros *Beggiatoa* y *Thiothrix*. *Beggiatoa* y *Thioploca* tienen una alta similaridad en sus secuencias genéticas (~90%) y forman parte de la Clase Gammaproteobacteria, del Phylum de las Proteobacterias; y *Thioploca* se diferencia principalmente porque *Beggiatoa* no presenta vaina gelatinosa (Teske *et al.*, 1995; MuBmann *et al.*, 2003).

Las bacterias *Thioploca* crecen en forma de tapices o mantos sobre el fondo de lagos y océanos; fueron reportadas fortuitamente por primera vez por Gallardo (1963) en un ambiente marino frente a la plataforma continental de Chile, caracterizado por afloramientos ricos en nutrientes y condiciones del fondo pobre en oxígeno. Gallardo, inicialmente las denominó “algas cianofíceas”, posteriormente estos filamentos fueron

descritos como nuevas especies de *Thioploca*, que se diferencian por el diámetro de sus tricomas: *T. auracae* (diámetros entre 30 – 43 μm) y *T. chileae* (diámetros entre 12 – 20 μm) estos tricomas se encuentran envueltos en una vaina gelatinosa formada de polisacáridos. En una vaina pueden cohabitar hasta cientos de tricomas, no solo de una especie (Gallardo, 1977a; Larkin y Strohl, 1983; Maier y Gallardo, 1984b). Con relación a las poblaciones de estas dos especies, se indica que *T. chileae* fue más abundante que *T. araucae* durante todo el año en ambientes más profundos mientras que *T. araucae* domino más cerca de la costa, sugiriéndose que pueden ser más tolerante a altas concentraciones de sulfuro que *T. chileae* (Schulz *et al.*, 2000). Actualmente son reconocidas dentro del género *Candidatus* Marithioploca (Salman *et al.*, 2011), y las antes mencionadas como *T. araucae* y *T. chileae* son ahora llamadas *Candidatus* Marithioploca araucae y *Candidatus* Marithioploca chileae respectivamente (Salman *et al.*, 2011; Teske y Salman, 2014). En la presente tesis se usará el término de *Thioploca*, (Fig. 4).

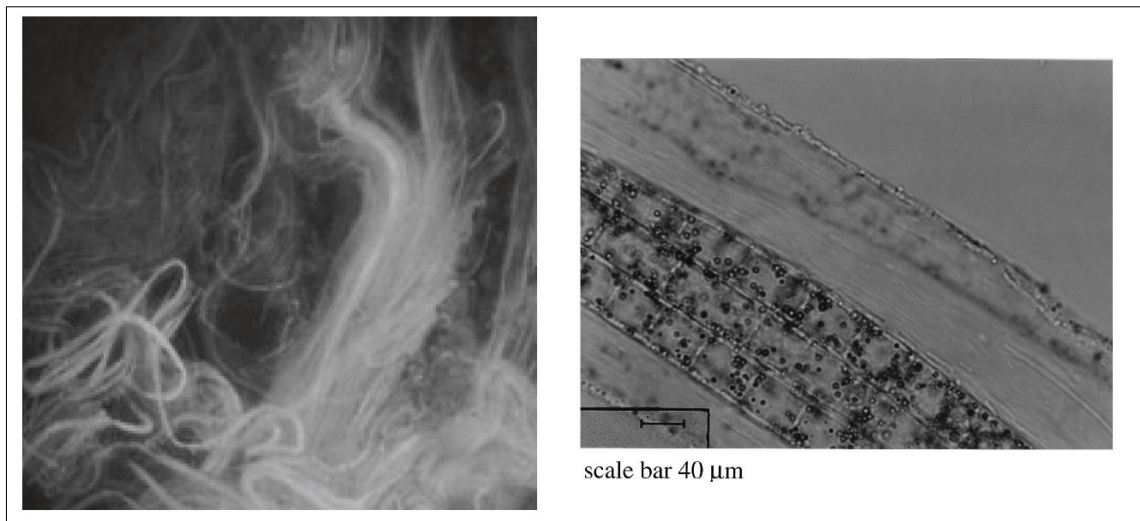


Figura 4. Filamentos (tricomas + vainas) de *Thioploca*, (izquierda) (Gutiérrez *et al.*, 2014), y tres tricomas de *Thioploca* (con esferas de sulfuro) envueltos en una vaina común gelatinosa (derecha) (Huettel *et al.*, 1996).

2.3.2 Distribución, hábitat y ecología de *Thioploca*

La producción de sulfuro a partir de la sulfato reducción del carbono en el sedimento se encuentra asociado a la presencia de bacterias sulfato reductoras y estas con *Thioploca*. Donde *Thioploca*, están adaptadas a estas condiciones ambientales y son abundantes en zonas de afloramiento donde la productividad es alta y donde el intenso flujo de materia orgánica desarrolla a bajas concentraciones de OD. Los fondos marinos frente a Perú y Chile se caracterizan por altas concentraciones de sulfuro y han sido denominados Sulfureto de Humboldt y considerados como un ecosistema que se extiende desde 6° S hasta 37° S ocupando un área de alrededor de 100,000 km² (Ferdelman *et al.*, 1997; Gallardo *et al.*, 2013a, b). Donde *Thioploca* domina y cubre el suelo marino, constituyendo la comunidad de bacterias visibles más grande del mundo, consumiendo el sulfuro de hidrógeno, como vía metabólica, frente a las costas oeste de Sur América (Gallardo, 1977a, b).

Schulz *et al.* (1996, 2000), observaron que las mayores biomasas se encuentran en los primeros centímetros superior del sedimento y pueden penetrar hasta 22 cm de profundidad dentro del sedimento y pueden alcanzar biomasas de hasta 1 kg.m⁻² en peso húmedo (Gallardo, 1977a). Mientras que Gallardo *et al.* (2013a) en el Sulfureto de Humboldt, estimaron las biomasas de *Thioploca* frente a Perú en 5.1 millones de toneladas y en Chile en 2.7 millones de toneladas, (**Fig. 5**).

Frente a Perú, *Thioploca* ha sido reportada desde profundidades entre los 12 – 34 m en la Bahía Ancón (Tarazona y Arntz, 1986), asociadas a los sedimentos fangosos con fuerte olor a H₂S. Mientras que, en la costa norte, entre Chicama y Salaverry *Thioploca* fue reportada a profundidades entre 25 – 500 m (Zafra *et al.*, 1988). Ambos reportes estuvieron asociados a bajos valores de biomasa del macrobentos y OD, así como altas concentraciones de materia orgánica lábil (Quipúzcoa *et al.*, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2006, 2008a).

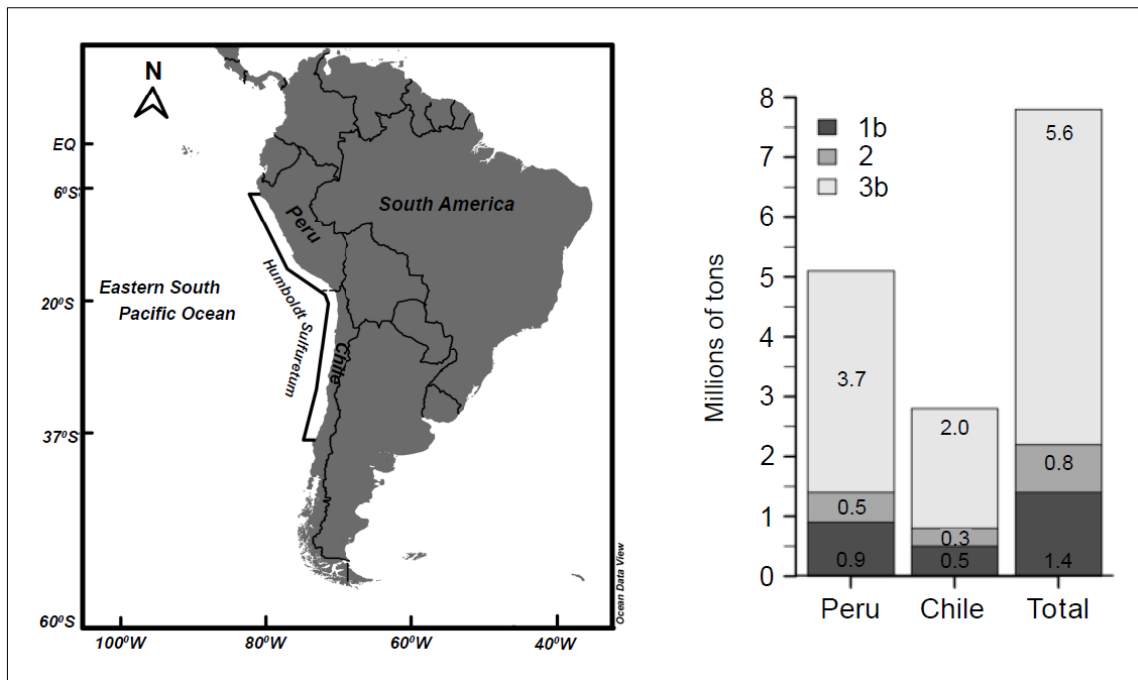


Figura 5. Sistema de Sulfureto de Humboldt (izquierda), y biomasa de *Thioploca* estimadas en el Sulfureto de Humboldt. La leyenda 1b, 2, 3b indican los componentes: biológico, biogénico y inorgánico (mineral) del modelo de standing-stocks de *Thioploca* según Gallardo *et al.*, 2013a (derecha) (Gallardo *et al.*, 2013a).

Thioploca puede regular su posición en el gradiente vertical redox que se presenta en el sedimento (de superficie al fondo), retrayéndose dentro del sedimento, o emergiendo para la obtención de nitrato de la columna de agua, además de tener una respuesta fóbica a altas concentraciones de oxígeno y sulfuros (Huettel *et al.*, 1996). Por efecto de El Niño, las biomasa de *Thioploca* se pueden reducir, ya sea por migración de los tricomas a mayores profundidades donde las condiciones son más favorables, o muriendo y dejando vainas vacías (Gallardo, 1985). Estas respuestas de *Thioploca* al EN estarían en relación a una prolongada ausencia de afloramiento, altos valores de OD y bajas tasas de sulfato reducción en el fondo del mar (Arntz *et al.*, 1985, 1991; Gallardo, 1985; Zafra *et al.*, 1988; Tarazona *et al.*, 1988, 1996; Gutiérrez *et al.*, 2000, 2008a). Gallardo *et al.* (1995) encontraron que las biomasa normales de *Thioploca* frente a Chile se desarrollan en concentraciones de OD $\sim 0.23 \text{ mL.L}^{-1}$, mientras que durante el EN bajo concentración de OD $\sim 3 \text{ mL.L}^{-1}$ sus biomasa se reducen hasta la mitad.

2.3.3 Características metabólicas de *Thioploca*

La fisiología de *Thioploca* aún no ha sido resuelta completamente ya que no se ha obtenido aún un cultivo puro, sin embargo, sus vías metabólicas han sido analizadas a partir de experimentos *in situ*, ya que las propiedades fisiológicas de *Thioploca* puede ser determinadas indirectamente a partir de observación de poblaciones naturales (Schulz *et al.*, 1996, Teske y Nelson, 2006).

Thioploca tiene una disposición vertical en el sedimento, especializadas en un nicho naturalmente de ocurrencia óxico / anóxico. Su desarrollo se realiza entre dos zonas redox, una rica en nitrato, usando nitrato del agua suprayacente a los sedimentos como el aceptor de electrones y otra zona con sulfuro de hidrógeno dentro de los sedimentos como donador de electrones (Jannasch, 1995; Jørgensen y Gallardo, 1999; Schulz y Jørgensen, 2001). El sulfuro de hidrógeno es empleado como donador de electrones y es acumulado en esferas de azufre en el citoplasma y alrededor de la vacuola y puede ser oxidado a sulfato, este proceso es acoplado con la reducción del nitrato el cual es almacenado en una gran vacuola, que ocupa más del 80% del volumen celular y pueden concentrar nitrato (500 mM), hasta 20 mil veces más que las concentraciones de su ambiente (25 μ M). Es así como, los tricomas pueden desplazarse dentro de su vaina entre estas dos zonas con velocidades de hasta 10 cm por día (Maier *et al.*, 1990; Fossing *et al.*, 1995; Jørgensen y Gallardo, 1999) donde sus vacuolas cumplen una función de pulmones anaeróbicos capaces de mantener altas concentraciones de aceptores de electrones. De esta manera *Thioploca* sería independiente de la presencia de nitratos y sulfuros en los substratos, ya que puede almacenar tanto sus aceptores de electrones (en la vacuola) como sus donadores de electrones (en esferas de azufre alrededor de las vacuolas), (**Fig. 6**).

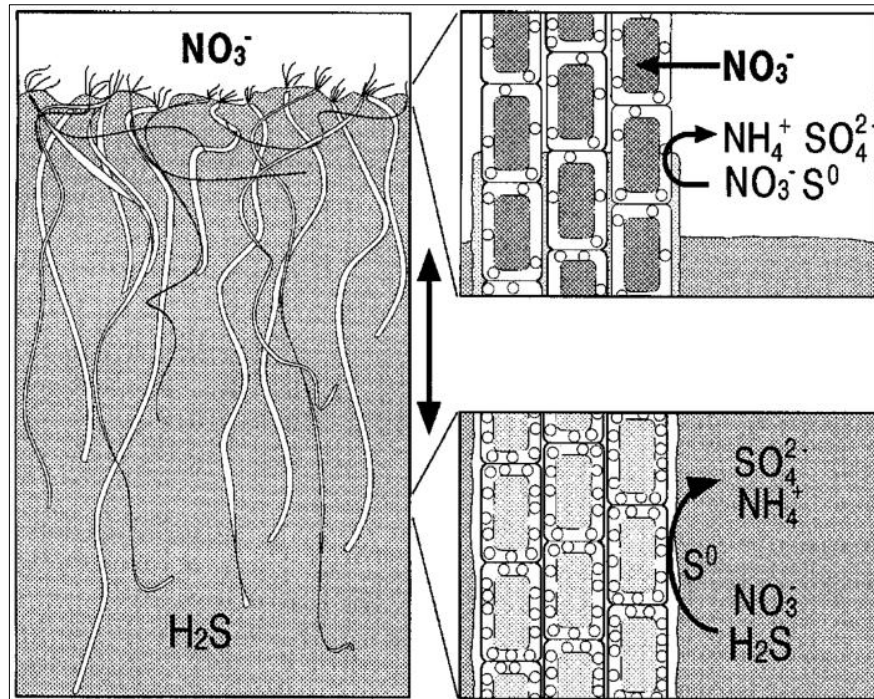


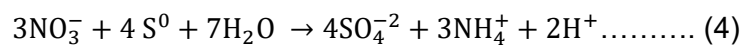
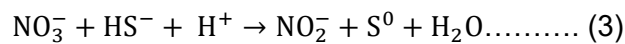
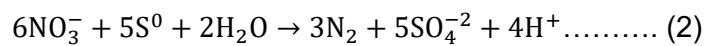
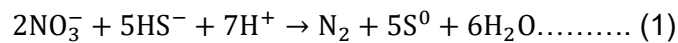
Figura 6. Filamentos de *Thioploca*, usando sus vainas verticales para su comunicación entre la superficie de sedimento (donde hay nitrato) y varios centímetros de profundidad dentro del sedimento, donde estos son reducidos y el sulfuro es oxidado y almacenado en esferas de azufre elemental (Schulz y Jørgensen, 2001).

En los sedimentos el nitrato es incorporado por *Thioploca* por difusión o bioirrigación a razón de $2.1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ (Fossing *et al.*, 1995). *Thioploca* tiene nutrición quimiotrófica facultativa y mixotrófica y tiene versatilidad en el uso del nitrógeno (Mitchell, 1991) ya que el nitrato es el principal aceptor de electrones preferencial para la oxidación de los sulfuros. Además, puede utilizar otras fuentes de energía como azufre, sulfuro, acetato, aminoácido, glucosa, carbonato, glicina, pero no metano, ni metanol ni glutamato (Maier y Gallardo, 1984a; Otte *et al.*, 1999). También se ha demostrado que *Thioploca* tiene un metabolismo aeróbico, utilizando el oxígeno para oxidar el sulfuro (Høgslund *et al.*, 2009).

Por otro lado, en *Thioploca* la oxidación de componentes de sulfuro es unida a la reducción del nitrato, donde el sulfuro de hidrógeno producido por las bacterias sulfato reductoras del sedimento es acoplado con el metabolismo de *Thioploca* en la oxidación de altas cantidades de carbono orgánico ingresado. En condiciones anóxicas, *Thioploca*

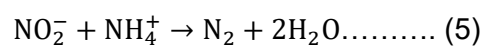
oxida el sulfuro de hidrógeno a azufre elemental reduciendo el nitrato (Fossing *et al.*, 1995), (Ecuación 1). Luego la oxidación del azufre elemental a sulfato (Fossing *et al.*, 1995), (Ecuación 2). Del metabolismo de *Thioploca* también resulta la producción de nitrito, vía deposición intracelular de esferas de azufre elemental (Prokopenko *et al.*, 2006), (Ecuación 3).

Posteriormente algunos trabajos descubrieron un poco más de su metabolismo, encontrando que el azufre elemental es también oxidado por el nitrato en un proceso de reducción desasimilatoria de nitrato a amonio (DNRA) que ocurre dentro de la vacuola (Farías, 1998; Otte *et al.*, 1999; Graco *et al.*, 2001; Høgslund *et al.*, 2009), (Ecuación 4).



De esta manera el nitrito y amonio generados (de la ecuación 3 y 4), son substratos para las bacterias anammox.

El anammox (oxidación anaeróbica de amonio) es un proceso quimiolitotrófico, caracterizado porque las bacterias anammox obtienen su energía a partir de la oxidación del amonio por el nitrito en ausencia de oxígeno y con producción de N₂ (Strous *et al.*, 1999), (Ecuación 5).



Nitrógeno: N; Nitrato: NO₃⁻; Nitrito: NO₂⁻; Amonio: NH₄⁺
 Azufre: S; Sulfuro de hidrógeno: H₂S (en forma acuosa, HS⁻); Sulfuro elemental: S⁰;
 Sulfato: SO₄²⁻; Agua: H₂O; H: hidrógeno.

Los sedimentos marinos son ambientes altamente dinámicos, donde los procesos biológicos están acoplándose, como ocurre en la asociación de bacterias sulfato reductoras – *Thioploca* – bacterias anammox. Al respecto, Prokopenko *et al.* (2006, 2013) han sugerido posibles relaciones de mutualismo o comensalismo entre *Thioploca* y las bacterias anammox. En las vainas de *Thioploca* podría existir una relación quimiosimbiótica de comensalismo; si las bacterias anammox están usando los subproductos (nitritos) para su metabolismo sin beneficio de *Thioploca*, o una relación de mutualismo; si ambas especies se benefician de la remoción de nitritos, ya que, el nitrito es tóxico para *Thioploca*, y las bacterias anammox obtienen subproductos requeridos para su metabolismo, pero si *Thioploca* realmente necesita de las bacterias anammox para eliminar el nitrito, esta relación de mutualismo sería una sintrofia. Aunque aún es incierta estas posibles relaciones quimiosimbióticas, (**Fig. 7**). En este consorcio *Thioploca* / anammox, también las bacterias sulfato reductoras, que entregan nuevamente concentraciones de sulfuro de hidrógeno están acopladas, como es el caso de bacterias epibióticas del género *Desulfonema* (asociación *Desulfonema* – *Thioploca*), de donde *Thioploca* tiene una fuente de sulfuro de hidrógeno para su metabolismo (Fukui *et al.*, 1999; Jørgensen y Gallardo, 1999).

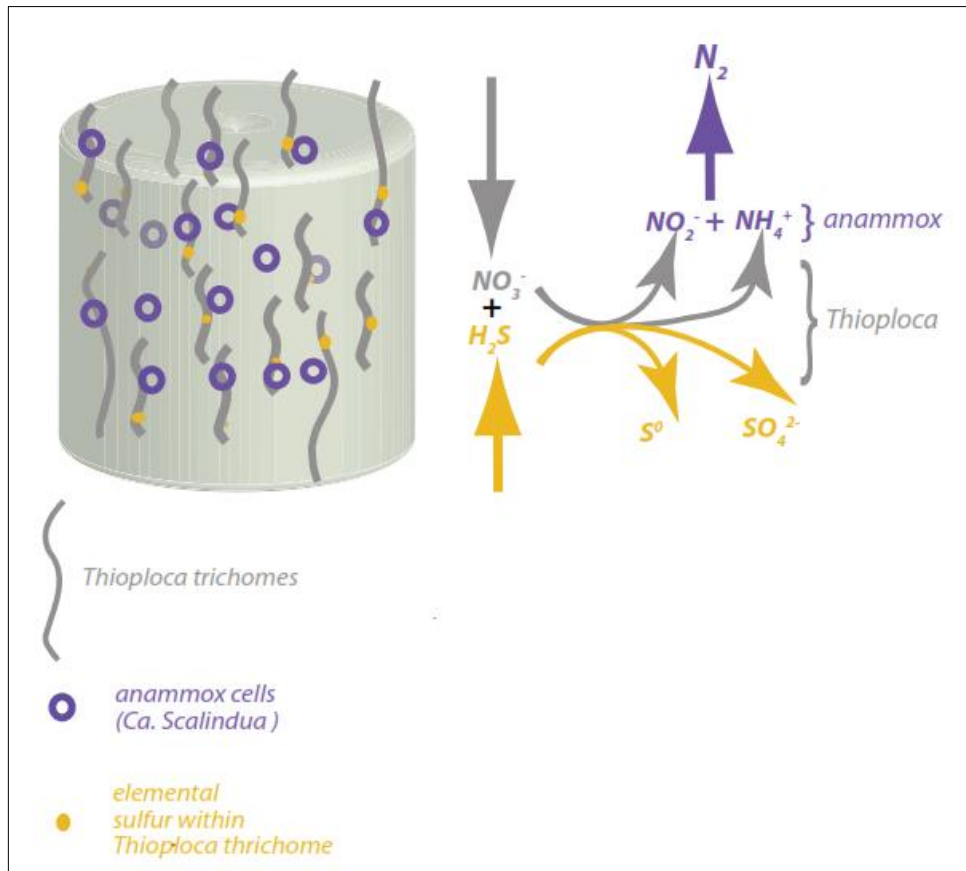


Figura 7. Consorcio *Thioploca* / Anammox (en información suplementaria de Prokopenko *et al.*, 2013).

El sulfuro es eficientemente tomado por la *Thioploca* que nunca llega a tener altas concentraciones en el suelo marino, aunque también *Thioploca* requiere bajas concentraciones de ambos gases: sulfuro de hidrógeno ($< 500 \mu\text{M}$) y oxígeno ($< 100 \mu\text{M}$), teniendo *Thioploca* un comportamiento microaerófilico y escapando a altos valores de oxígeno, ya sea profundizándose dentro del sedimento o migrando a ambientes más favorables (Huettel *et al.*, 1996; Zopfi *et al.*, 2001; Teske y Nelson, 2006).

En el sedimento superficial alrededor de *Thioploca* o dentro de sus vainas, se encontró una nueva comunidad de bacterias capaces de utilizar este nicho ecológico (Gallardo *et al.*, 2005; Gallardo y Espinoza, 2007), también se ha evidenciado la

presencia de otros epibiontes (por ejemplo: protistas), capaces de alimentarse de las bacterias asociadas a *Thioploca* (Buck *et al.*, 2013).

En resumen, *Thioploca* es una bacteria sulfuro-oxidante y nitrato-reductora, que cumple un rol significativo en el acoplamiento en los ciclos de C, N y S en áreas de alta productividad con deficiencias en oxígeno como son las ZMO, contribuyendo a las pérdidas de N (denitrificación) donde el DNRA, es un proceso importante en el ciclo del N y una fuente de amonio sobre la plataforma continental (Farías, 1998; Otte *et al.*, 1999; Graco *et al.*, 2001; Høgslund *et al.*, 2009) también en la preservación de sus biomasas, al presentar una gran vacuola o estanque de almacenamiento de nitrato en sus células, y su enterramiento en los sedimentos podría considerarse importantes ingresos de N al sedimento y las comunidades bentónicas asociadas (Williams y Reimers, 1983; Fossing *et al.*, 1995, Huettel *et al.*, 1996; Farías, 1998; Jørgensen y Gallardo, 1999; Høgslund *et al.*, 2009; Buck *et al.*, 2013). Además, pueden cumplir un papel importante en el ciclo de P (fósforo) en la formación de fosforita, reportado en otro ecosistema de alta productividad como Benguela por otras bacterias sulfuro-oxidantes (Schulz y Schulz, 2005). Finalmente, las bacterias *Thioploca* también pueden aumentar el nicho ecológico de las bacterias anammox, es así como la sola presencia de *Thioploca* es asociada a otras comunidades bacterianas y protozoarias. Resumiendo, estas características de *Thioploca* en la siguiente **Tabla 1**.

Tabla 1. Resumen de las características generales de *Thioploca* frente a Perú y Chile.

Características de <i>Thioploca</i>		Referencias
Género	<i>Thioploca</i>	Lauterborn, 1907.
Actualmente reconocido	<i>Candidatus</i> Marithioploca	Salman <i>et al.</i> , 2011.
Distribución frente a Perú y Chile	Sulfureto de Humboldt (6° S hasta 37° S)	Gallardo <i>et al.</i> , 2013a, b.
Reportadas en el Sistema de Corriente de Humboldt	Chile: Arica (50 m, 114 m), Pta. Madrid (102 m, 142 m), Pta. Patache (282 m), Bahía de Concepción (50 – 280 m), Plataforma continental central de Chile (40 – 110 m) Bahía de Mejillones (50 m)	Gallardo, 1963, 1977a, 1977b; Gallardo <i>et al.</i> , 1995; Pacheco <i>et al.</i> , 2011
	Perú: Pisco, Entre Puerto Pizarro y San Juan (35 – 360m), Entre Zorritos y San Juan (50 y 100 m), Ancón (12 – 34 m), Entre Chicama y Salaverry (25 – 500 m), Frente a Callao (94 m)	Gallardo, 1977b; Rosenberg <i>et al.</i> , 1983; Arntz <i>et al.</i> , 1985; Tarazona y Arntz, 1986; Zafra <i>et al.</i> , 1988; Gutiérrez <i>et al.</i> , 2008a.
Hábitat marino	Frente a Perú entre 12 – 500 m de profundidad	Tarazona y Arntz, 1986; Zafra <i>et al.</i> , 1988.
Diámetro de tricomas	12 – 20 µm, 30 – 43 µm	Maier y Gallardo, 1984b.
Longitud de sus vainas	5 – 15 cm	Schulz <i>et al.</i> , 1996.
Profundidad en el sedimento	Hasta 22 cm	Schulz <i>et al.</i> , 2000.
Biomasa por área en peso húmedo	Hasta 1 kg.m ⁻²	Gallardo, 1977a.
Biomasa en el Sulfureto de Humboldt	Más de 7 millones de toneladas (5.1 millones de toneladas en Perú y 2.7 millones de toneladas en Chile)	Gallardo <i>et al.</i> , 2013a.
Grupo trófico	Quimiotrófica facultativa y Mixotrófica	Maier y Gallardo, 1984a; Otte <i>et al.</i> , 1999.
Fuente de energía	Azufre, sulfuro, acetato, aminoácido, glucosa, carbonato, glicina	Maier y Gallardo, 1984a; Fossing <i>et al.</i> , 1995; Huettel <i>et al.</i> , 1996; Otte <i>et al.</i> , 1999.
Oxido-Reducción	Donador de e ⁻ : sulfuro de hidrógeno / Aceptor de e ⁻ : usa el nitrato más que el oxígeno	Fossing <i>et al.</i> , 1995; Huettel <i>et al.</i> , 1996; Høglund <i>et al.</i> , 2009.
Procesos químicos / biológicos asociados a <i>Thioploca</i>	Denitrificación, DNRA, asociación <i>Desulfonema</i> – <i>Thioploca</i> , Consorcio <i>Thioploca</i> / anammox	Fossing <i>et al.</i> , 1995; Farías, 1998; Otte <i>et al.</i> , 1999; Fukui <i>et al.</i> , 1999; Jørgensen y Gallardo, 1999; Graco <i>et al.</i> , 2001; Høglund <i>et al.</i> , 2009; Prokopenko <i>et al.</i> , 2006, 2013.

2.4 Importancia del estudio de los poliquetos y *Thioploca* frente a una ZMO

Los poliquetos constituyen el grupo mejor representado en términos de abundancia, biomasa o diversidad del macrobentos, en la mayoría de los ambientes bénticos (Artzn *et al.*, 1985, 1991; Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa, 2004; Fajardo *et al.*, 2018; Elías *et al.*, 2021). Cumplen un papel fundamental en la cadena trófica marina debido a la amplia gama de estrategias alimentarias que muestran, lo que permite considerarlos como “descriptores eficaces” de la estructura trófica de los ecosistemas bentónicos y reciclan la materia orgánica dentro de los sedimentos (Fauchald y Jumars, 1979). Al estar en contacto directo con los sedimentos y la columna de agua pueden responder rápidamente a los cambios ambientales, causados por el hombre, o los contaminantes, por tanto, son muy útiles en el monitoreo de los ambientes marinos (Fauchald y Jumars, 1979; Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa, 2004, Elías *et al.*, 2021).

Otros estudios del grupo de poliquetos en el gradiente batimétrico, OD y alimento disponible frente al norte del Perú, indican patrones de distribución que reflejan cambios en sus grupos tróficos y propiedades de los sedimentos marinos (Yupanqui, 2002; Yupanqui *et al.*, 2011). Por otro lado, otros estudios refieren a su distribución vertical del macrobentos (Poliquetos) dentro del sedimento, indicando que la diversidad tiene una relación directa con el OD de fondo, MO (Cl-a y feopigmentos) y concentraciones de sulfuro de hidrógeno, pero sin relación con el tamaño de grano o potencial redox (Gallardo *et al.*, 2004) aunque la revisión de Levin *et al.* (2001) indican que existen efectos directos e indirectos que afectan la diversidad como: la disturbancia, heterogeneidad, características de los sedimentos, flujo de alimento disponible y oxígeno. Los pigmentos del sedimento y OD explican en mayor medida la riqueza de especies mientras que el tamaño de grano, COT y la proporción C:N exhibe poca relación con la estructura de la macrofauna (Levin *et al.*, 2000, 2009). Hughes *et al.* (2009) indican que la riqueza de especies de poliquetos esta positivamente

correlacionado con el OD de fondo y negativamente correlacionado con el COT, la proporción C:N y fitopigmentos totales de los sedimentos.

Por otro lado, Gallardo *et al.* (1996) han sugerido que la presencia de *Thioploca* cumple un rol detoxificador en el ambiente marino y se estima que *Thioploca* es responsable de cerca del 25 – 91% de la oxidación de sulfuro, producido por la sulfato reducción (Otte *et al.*, 1999), además de la oxidación por bioturbación y flujos advectivos a través de los sedimentos (Ferdelman *et al.*, 1997).

Por lo tanto, *Thioploca* además de ser fuente de alimento para el macrobentos (Poliquetos) puede servir de refugio para ellos, como es el caso del crustáceo *Pleuroncodes monodon* “munida” (Gallardo, 1977a; Arntz *et al.*, 1991; Gallardo *et al.*, 1994, 1996) o incluso cumplir un rol en la estabilidad del sedimento (Pacheco *et al.*, 2011).

Aunque, Gallardo *et al.* (1995) no encontraron relación entre la biomasa de la *Thioploca* y los parámetros comunitarios del macrobentos, se observaron una relación al gradiente batimétrico, básicamente porque a mayor profundidad es donde la *Thioploca* se desarrolla limitando sus biomásas en relación al oxígeno disuelto.

Posteriormente, Carrasco *et al.* (1999) encontraron que, en las estaciones más someras, con presencia de *Thioploca*, el componente macrobentónico exhibe características diferenciales (mayores abundancias, biomásas y diversidad) con respecto a las estaciones con moderada o ausencia de *Thioploca* indicando el rol detoxificador (Gallardo *et al.*, 1996; Carrasco y Carbajal, 1996).

Finalmente para Perú, Gutiérrez *et al.* (2008a) establecieron un modelo ecológico de sucesión para los principales grupos del bentos marino en escenarios de episodios de oxigenación, en este modelo se propone que el bentos frente a Perú presenta tres estados comunitarios: (a) El primero con condiciones hipóxicas - anóxicas (menores a 10µM) dominado por nematodos y el macrobentos todavía persistente debido

principalmente a actividades de bioperturbación, (b) un segundo estado dominado por *Thioploca* con valores de OD entre 10 – 20 μ M y (c) un tercer estado con concentraciones de OD mayores a 40 μ M, con reclutamiento del macrobentos que permite reemplazar los tapices de *Thioploca*.

3 HIPÓTESIS

- Condiciones de hipoxia, favorecen el establecimiento de tapices de *Thioploca* que a su vez generan hábitat para el establecimiento de ensamblajes de poliquetos en los sedimentos subsuperficiales en la ZMO.

4 OBJETIVOS

Objetivo general

- Caracterizar el ensamble de los poliquetos y establecer relaciones con biomásas de *Thioploca* en la ZMO frente a Perú central (Huacho y Callao).

Objetivos específicos

- Determinar las condiciones ambientales a partir de parámetros oceanográficos en la columna de agua (oxígeno, salinidad y temperatura).
- Identificar las relaciones de la biomasa de *Thioploca* con los parámetros comunitarios del ensamble de los poliquetos en un análisis vertical dentro del sedimento y espacial del gradiente batimétrico.
- Explorar las relaciones de las biomásas de *Thioploca* con los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos entre localidades estudiadas (Huacho y Callao).

5 MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio y contexto oceanográfico

5.1.1 Áreas de estudio

Se consideran dos áreas de estudio en el litoral del Callao y Huacho. Las muestras procedieron de dos fuentes: La primera fuente de muestras es del crucero Meteor No. 77 Leg 1 Talcahuano (Chile) - Callao (Perú) realizado entre el 22 de octubre y el 21 de noviembre de 2008 (Meteor 77 - 1) por la Universidad de Kiel y el IFM - GEOMAR de Alemania, en el marco del proyecto de Interacción en el Océano Tropical, Biogeoquímica y Clima de la ZMO del Sur Este de América, con la colaboración del IMARPE, por parte del Perú (Pfannkuche *et al.*, 2011). Este crucero realizó colectas en el litoral de Huacho (11° S) y Callao (12° S) con dos o tres réplicas por estación, entre profundidades de 79 – 935 m. Estas muestras fueron guardadas en el laboratorio de Bentos Marino del IMARPE.

La segunda fuente está constituida por las muestras de las estaciones fijas frente al Callao (12° S), con dos o tres réplicas por estación, entre profundidades de 48 – 145 m, colectadas el 22 de octubre del 2008 con el BIC José Olaya Balandra dentro del marco del estudio de la Interacción de la Zona de Mínimo Oxígeno, sedimentación de Carbono orgánico y Procesos bentónicos (MINIOX) del IMARPE.

La **Tabla 2** indica los perfiles de muestreo frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S), las estaciones, con sus ubicaciones correspondientes del crucero oceanográfico internacional y nacional obtenidas en condiciones de primavera 2008.

Tabla 2. Detalle de las muestras recolectadas del macrobentos (poliquetos) y *Thioploca*, por los cruceros Meteor No. 77 Leg 1 (22/10 – 21/11) y durante el MINIOX (22/10) de 2008 en los perfiles de Huacho (11° S) y Callao (12° S). Prof.: Profundidad, DC: Distancia a la costa, PCI: Plataforma continental interna, PCE: Plataforma continental externa, TS: Talud superior, TI: Talud inferior.

Perfil	Estación	Crucero	Identificación	Ubicación		Prof. (m)	DC (mn)	Zonas
			del Corer / Réplicas Equipo de muestreo	S	W			
Huacho (11° S)	M1	Meteor 77 – 1	MUC 49, MUC 51, MUC 52	11° 00.01'	77° 47.40'	79	8	PCI
	M2	Meteor 77 – 1	MUC 30, MUC 31	11° 00.00'	78° 09.92'	320	30	TS
	M3	Meteor 77 – 1	MUC 56, MUC 57, MUC 58	11° 00.01'	78° 17.97'	445	38	TS
	M4	Meteor 77 – 1	MUC 35, MUC 36	10° 59.74'	78° 25.96'	722	46	TI
	M5	Meteor 77 – 1	MUC 16, MUC 17, MUC 18	11° 00.03'	78° 30.03'	935	50	TI
Callao (12° S)	E1	MINIOX	Draga van Veen R1, R2	12° 01.95'	77° 13.24'	48	3	PCI
	E2	MINIOX	Draga van Veen R1, R2, R3	12° 02.75'	77° 17.14'	94	8	PCI
	E4	MINIOX	Draga van Veen R1, R2, R3	12° 02.98'	77° 29.12'	145	20	PCE
	M6	Meteor 77 – 1	MUC 81, MUC 82	12° 22.71'	77° 29.05'	303	28	TS
	M7	Meteor 77 – 1	MUC 85, MUC 86	12° 32.76'	77° 34.76'	823	39	TI

Las áreas de estudio comprenden la plataforma y talud continental; en un gradiente batimétrico entre 79 – 935 m de profundidad, frente a Huacho (11° S) y entre 48 – 823m frente a Callao (12° S); están consideradas dentro de los más intensos afloramientos costeros y las de mayor productividad (Zuta y Guillén, 1970; Rojas de Mendiola, 1981), (**Fig. 8**); en general están caracterizadas por ser de fondos fango limoso, fango arcilloso, terrígeno y biógeno (Velazco *et al.*, 2015).

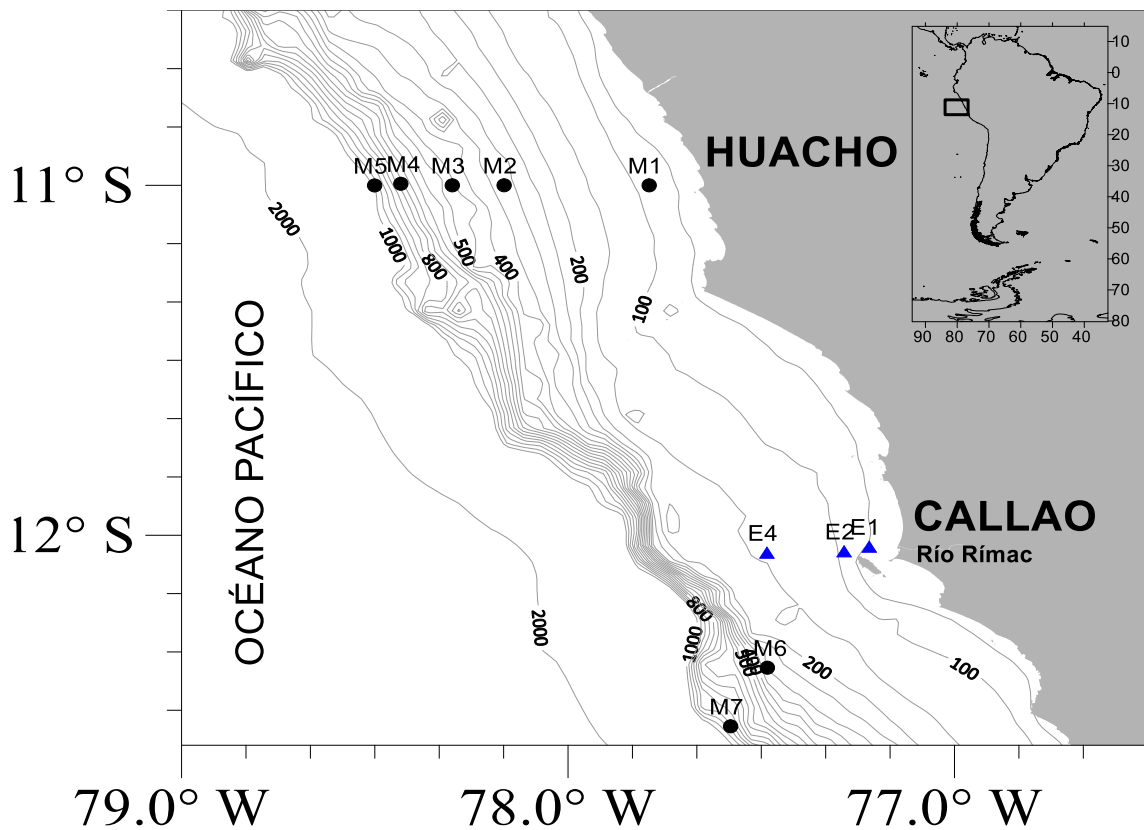


Figura 8. Estaciones de muestreo en el crucero Meteor 77 – 1 (círculo de color negro) y las estaciones fijas realizados en el proyecto MINIOX (triángulo de color azul). Estaciones en Huacho (11° S): M1, M2, M3, M4 y M5 y estaciones en Callao (12° S): E1, E2, E4, M6 y M7. Las líneas de contorno muestran las isobatas batimétricas.

5.1.2 Contexto oceanográfico durante el estudio

Entre mayo y diciembre de 2007 se registró el evento La Niña 2007 de magnitud fuerte, caracterizado por un notable enfriamiento asociado con la disminución de oxígeno; luego las condiciones se normalizaron hasta que en junio del 2008 las ondas Kelvin impactaron la costa de Sudamérica causando que entre julio y setiembre del 2008 ocurriera una depresión de la ZMO y un escenario de evento El Niño de magnitud débil.

El presente trabajo analiza el periodo entre octubre y diciembre del 2008, durante el desarrollo del evento El Niño débil y la recuperación de las condiciones normales (Gutiérrez *et al.*, 2008b; IMARPE, 2008; Ledesma *et al.*, 2011; ENFEN, 2012), (**Fig. 9**).

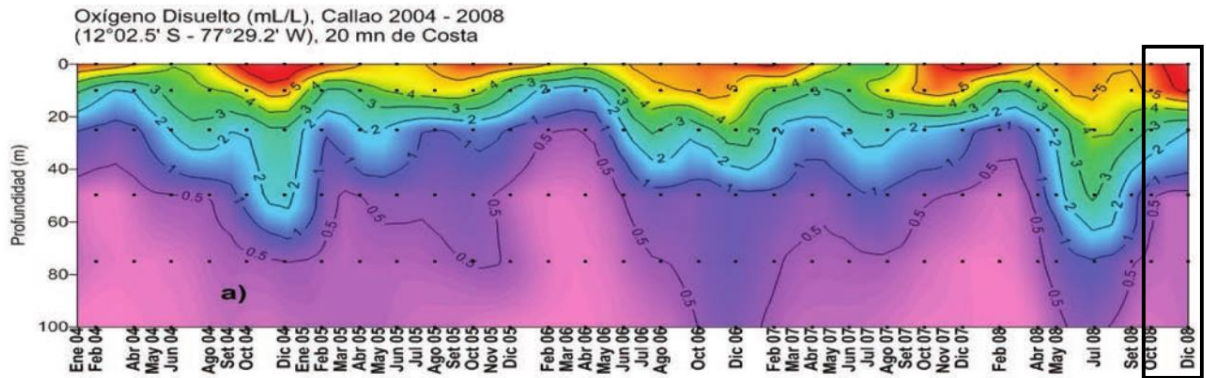


Figura 9. Serie de tiempo (2004 – 2008) de las condiciones de OD a 20 millas náuticas frente a Callao (E4) en la columna de agua dentro de 100 m de profundidad, el marco negro resalta el periodo de estudio (Ledesma *et al.*, 2011). El eje X, indica la serie de tiempo y el eje Y, la profundidad de la columna de agua de las condiciones de OD. El rectángulo resalta el periodo de estudio.

5.2 Parámetros abióticos

5.2.1 Parámetros oceanográficos de la columna de agua

La columna de agua se muestreo con CTD, con sensores de conductividad, temperatura, profundidad y oxígeno disuelto.

5.3 Obtención de parámetros biológicos: Poliquetos y *Thioploca*

5.3.1 Muestreador multisacatestigos (MUC)

Las muestras fueron testigos de sedimentos de 10 cm de diámetro, donde la estructura del sedimento presenta un mínimo de perturbación, lo cual permite estudiar la distribución vertical del macrobentos (Poliquetos) y de *Thioploca* dentro de los primeros 10 centímetros superficiales. En el presente estudio se utilizaron entre 2 y 3 testigos que se consideraron como réplicas, para el análisis comunitario de poliquetos.

Para el estudio de distribución vertical en el sedimento, se seccionó verticalmente al testigo en niveles: 0 – 1; 1 – 2; 2 – 5 y 5 – 10 cm de profundidad. Para esto se utilizó un

extruidor y anillos metálicos que permiten separar el sedimento de cada nivel, (**Fig. 10**) para luego enjuagar con agua de mar y ser tamizados en una malla de 500 μm , reteniendo el macrobentos (Poliquetos) y la *Thioploca*. El material biológico se fijó y preservó en formalina (10%) neutralizada con bórax y almacenados en frascos previamente rotulados.

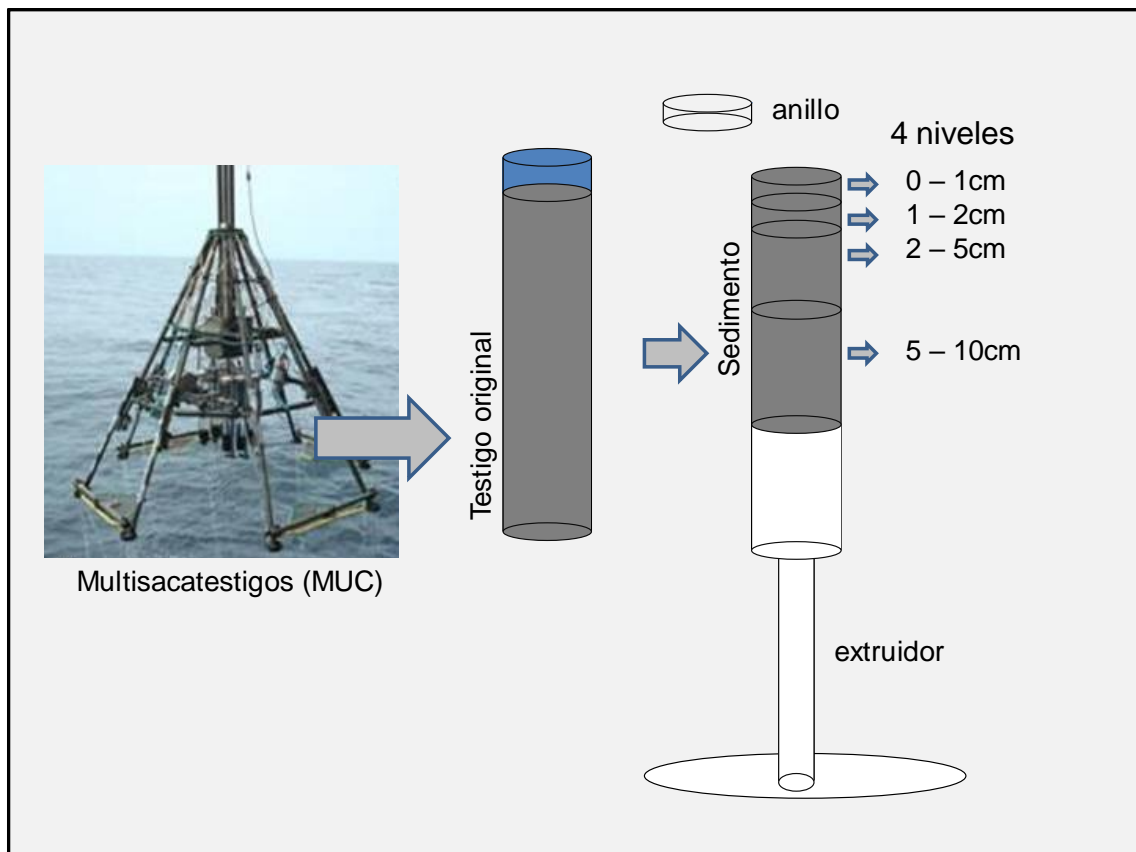


Figura 10. Muestreo de testigo de sedimento, utilizando multisacatestigos (MUC), para el perfil vertical del macrobentos (poliquetos) y *Thioploca*.

5.3.2 Draga van Veen

La draga van Veen (**Fig. 11**) permitió la recolección de la infauna en los sedimentos superficiales, en un área de cobertura de 0.05 m^2 , luego el sedimento obtenido fue tamizado en una malla de 500 μm , reteniendo el macrobentos (Poliquetos) y *Thioploca*. Luego se fijó y preservó en formalina (10%) neutralizada con bórax, y almacenados en frascos previamente rotulados.



Figura 11. Draga van Veen de 0.05 m² de cobertura.

5.4 Procesamiento de datos

5.4.1 Análisis de los parámetros oceanográficos de la columna de agua

Las características de la columna de agua, como oxígeno, salinidad y temperatura, fueron extrapoladas utilizando el programa ODV (Ocean Data View) para la obtención de perfiles verticales de columna de agua y el diagrama de Temperatura – Salinidad (Diagrama T – S). En los diagramas T – S, se utilizó la temperatura potencial, la cual elimina el efecto de la compresibilidad, para hallar la densidad neutral de la masa de agua. La densidad neutral está en función de la salinidad *in situ*, temperatura *in situ* y de la presión atmosférica. El mapa del área de estudio del muestreo se realizó con el programa Surfer. Las distancias a la costa (DC) fueron expresado en millas náuticas (mn). Se utilizó las unidades oceanográficas según IAPSO (1985).

5.4.2 Análisis biológico

La estructura comunitaria fue descrita, en base de las abundancias, biomasas y riqueza de especies de los poliquetos. La descripción general se realizó con los promedios, desviaciones estándar (media \pm SD), y dominancias de grupos en la columna de sedimento y en el gradiente batimétrico, para la representación de figuras se utilizó el programa Sigmaplot.

5.4.2.1 Abundancia

Las muestras fueron identificadas hasta la menor taxa posible usando claves taxonómicas (Hartman, 1959; Banse y Hobson, 1974; Fauchald, 1977; Hobson y Banse, 1981) en un microscopio estereoscópico y fueron cuantificadas.

El grupo de los poliquetos fueron expresados en dos maneras según el tipo de muestreador.

Usando en MUC

Las abundancias de los poliquetos fueron expresadas en unidades de ind.79cm⁻².

Usando la draga van Veen

Las abundancias de los poliquetos fueron expresadas en unidades de ind.m⁻².

5.4.2.2 Biomasa

Las biomásas de los poliquetos y *Thioploca* retenidos en el tamiz de 500 µm, fueron determinadas como peso húmedo (gramos) usando una balanza analítica.

El peso húmedo fue transformado a unidades de carbono orgánico usando los factores de conversión para poliquetos por Brey *et al.* (1988) y para las biomásas de *Thioploca* (vainas + tricomas) por Huettel *et al.* (1996) y Thamdrup y Canfield (1996), (**Tabla 3**).

De esta forma las biomásas de los poliquetos y *Thioploca* fueron expresados en dos maneras según el tipo de muestreador.

Usando en MUC

Las biomásas de los poliquetos y *Thioploca* fueron expresadas en unidades de peso húmedo ($\text{mg} \cdot 79\text{cm}^{-2}$) o carbono orgánico ($\text{mgC} \cdot 79\text{cm}^{-2}$), para ello se utilizó factores de transformación desde la obtención de peso húmedo hacia peso seco libre de cenizas (0.157 y 0.09) y luego de peso seco libre de cenizas hacia carbono orgánico (0.518 y 0.125) para poliquetos y *Thioploca* respectivamente.

Usando la draga van Veen

Las biomásas de los poliquetos y *Thioploca* fueron expresadas en unidades de peso húmedo de $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$.

Tabla 3. Factores de conversión desde valor de peso húmedo a peso seco libre de cenizas (AFDW) a carbono orgánico (Brey *et al.*, 1988; Huettel *et al.*, 1996; Thamdrup y Canfield, 1996).

Taxa	Peso húmedo a AFDW	AFDW a Carbono orgánico
Polychaeta	0.157	0.518
<i>Thioploca</i>	0.09	0.125

5.4.2.3 Riqueza de especies

El número de especies de poliquetos encontradas se expresó en número de especies por área muestreada del muestreador, sin extrapolaciones. Así fueron expresados en dos maneras según el tipo de muestreador.

Usando en MUC

El número de especies de los poliquetos fueron expresadas en unidades de $\text{spp} \cdot 79 \text{ cm}^{-2}$.

Usando la draga van Veen

El número de especies de los poliquetos fueron expresadas en unidades de $\text{spp} \cdot 0.05 \text{ m}^{-2}$.

5.4.2.4 Índices de diversidad

Para los casos de estaciones realizadas con MUC y con tres réplicas, se consideraron los datos (especies, abundancia y biomasa) de los niveles (0 – 10 cm) y se sumaron las réplicas en cada estación (ind.79 cm⁻²), obteniéndose un solo valor por la estación (ind.237 cm⁻²). Mientras que en las estaciones que solo tuvieron dos réplicas, se realizó el procedimiento anterior, pero, además, se multiplico por un factor para tener un valor equivalente con las estaciones que tuvieron tres réplicas. Por otro lado, las estaciones muestreadas con draga fueron estandarizadas a metro cuadrado (ind.10000 cm⁻²), y se promedió sus réplicas.

Para la evaluación de la diversidad se utilizaron los índices de diversidad de: Simpson (λ), Shannon (H'), Margalef (d), Pielou (J') y los números de Hill (qD). Los cálculos fueron realizados en el programa PRIMER (Clarke y Gorley, 2006).

Índice de Simpson (λ)

$$\lambda = \sum p_i^2$$

Donde:

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = número total de individuos de la especie i

N = número total de individuos de todas las especies

Manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie. Está fuertemente influenciado por la importancia de las especies más dominantes, es decir si la probabilidad es alta, dicha especie es la más dominante con respecto a las demás y la diversidad de la comunidad podría ser baja (Simpson, 1949). Este índice no tiene unidades.

Índice de Shannon (H')

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

Donde:

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = número total de individuos de la especie i

N = número total de individuos de todas las especies

Este índice asume que los individuos son muestreados aleatoriamente y que todas las especies están representadas en la muestra (Shannon, 1948) en comparación con otros índices es más sensible a las abundancias de especies raras de la comunidad. Tiene valores de 0, si todos los individuos son de la misma especie, hasta un valor positivo mayor, que indica que los individuos están distribuidos de diferentes especies. Su unidad de medida calculado en esta base de logaritmo es bits por individuo (bits/ind).

Índice de Margalef (d)

$$d = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Donde:

N: Número total de individuos

S: Número de especies

Este índice permite determinar la riqueza de especies tomando en cuenta el número total de individuos (Margalef, 1958). Este índice no tiene unidades.

Índice de Pielou (J')

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Donde: $H'_{\max} = \text{Log}_2(S)$

H'_{\max} : Cuando todas las especies están igualmente descritas en número.

También llamado índice de uniformidad mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes y valor cero cuando hay una dominancia de una especie (Pielou, 1966). Este índice no tiene unidades.

Números de Hill (qD)

$${}^qD = \left\{ \begin{array}{l} \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{\left(\frac{1}{1-q}\right)} \quad \text{si } q \geq 0 \text{ y } q \neq 1 \\ \exp \left(- \sum_{i=1}^S (p_i)(\ln p_i) \right) \quad \text{si } q = 1 \end{array} \right\}$$

Donde:

qD : Números de Hill

q: orden de diversidad

Cuando $q = 0$

$${}^0D = S$$

Cuando $q = 1$

$${}^1D = \exp \left(- \sum_{i=1}^S (p_i)(\ln p_i) \right)$$

$${}^1D = e^{H'}$$

Cuando q = 2

$${}^2D = \left(\sum_{i=1}^s p_i^2 \right)^{(-1)}$$

$${}^2D = \frac{1}{\lambda}$$

Este índice define una serie de índices o números de diferentes órdenes de diversidades con el parámetro “q” definidos como qD , donde “q” es la sensibilidad de la medida de las abundancias relativas y su unidad de medida es el número efectivo de especies, solo se determinaron los tres números de Hill más representativos (Hill, 1973).

5.4.2.5 Estructura comunitaria

El análisis de la estructura comunitaria del ensamble de los poliquetos consistió en la elaboración de una matriz de similaridad utilizando el índice de Bray – Curtis con datos de abundancia transformados a $\log(x+1)$. La matriz de similaridad se sometió a un análisis de ordenación utilizando el Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y un análisis de agrupamiento (*cluster*) considerando un agrupamiento de pares, no ponderado, con promedio aritmético (UPGMA).

Para este análisis se consideró la misma matriz biológica utilizada para los índices de diversidad (columna integrada de sedimentos). Sin embargo, no se utilizaron las estaciones de draga porque se observó que los primeros centímetros con la draga no son retenidas completamente y se subestimarían las abundancias al momento de procesar por áreas.

El análisis de ordenación NMDS y agrupamiento (*cluster*), se realizaron tomando en cuenta el factor de presencia con *Thioploca* y sin *Thioploca*. El análisis de *cluster* se asoció a la prueba de permutación de perfiles de similaridad (SIMPROF), que permitió verificar las diferencias entre las estaciones usando por defecto 1000 permutaciones de un promedio de un perfil de similaridad y 999 permutaciones de un perfil de similitud con

nivel de significancia de 0.05 con el estadístico π (π). Mientras que el análisis SIMPER permitió encontrar los taxones que contribuyen a la disimilitud.

Los cálculos se realizaron asistidos por el programa PRIMER (Clarke y Gorley, 2006).

5.4.3 Análisis estadístico

Para utilizar correctamente las pruebas paramétricas o no paramétricas es necesario satisfacer algunas suposiciones como la normalidad y homocedasticidad de los datos. Se utilizó la prueba de Shapiro – Wilks, para verificar la normalidad y la prueba de Levene, para verificar la homocedasticidad.

Estas pruebas permiten verificar que tipo de distribución presentan las variables para poder determinar el tipo de estadística que se aplicaría (paramétrica o no paramétrica). Las relaciones entre parámetros comunitarios entre las biomásas de *Thioploca* y los parámetros comunitarios de los poliquetos se realizaron mediante curvas sigmoidales.

Para los datos que no cumplieron con la normalidad y homocedasticidad se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon que compara los grupos establecidos en el ensamble de los poliquetos entre parches con *Thioploca* y sin *Thioploca*.

Además, se realizó un análisis de correlación Spearman (test no paramétrico) para la relación de las variables de índices de diversidad con los parámetros abióticos.

Para analizar las diferencias entre las zonas batimétricas se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis, y la prueba Post-hoc de Dunn con la corrección de Bonferroni.

El análisis estadístico de los parámetros abióticos y biológicos se realizó con los programas R, STATISTICA y Sigmaplot.

5.4.3.1 Regresiones no lineales: Curva sigmoideal

Se analizó modelos de regresiones no lineales para el ajuste de las curvas donde el modelo de la curva sigmoideal se define “y” como una función de “x” de uno o más parámetros.

Para el estudio de los datos se consideró 3 y 5 parámetros que definían las ecuaciones sigmoideas de mejor ajuste. El coeficiente de determinación (R^2) mide el ajuste de la ecuación, mientras más cercano a la unidad, tendrá un mayor ajuste de los datos.

Ecuación sigmoideal definidas para 3 parámetros como: a, b y x_0

$$y = \frac{a}{1 + e^{-\left(\frac{x-x_0}{b}\right)}}$$

Ecuación sigmoideal definidas para 5 parámetros como: a, b, c, x_0 e y_0

$$y = y_0 + \frac{a}{\left[1 + e^{-\left(\frac{x-x_0}{b}\right)}\right]^c}$$

5.4.3.2 Pruebas de comparación de 2 grupos

Al no cumplir con las condiciones de normalidad y homocedasticidad, se realizó una prueba no paramétrica de comparación de medianas de dos grupos, test de Wilcoxon conocido como Mann–Whitney, donde el estadístico W, de suma de rangos de una muestra (x e y) y tiene límites entre:

$$\frac{m(m+1)}{2} \leq W \leq \frac{m(m+2n+1)}{2}$$

Donde:

m, es el número de observaciones en la muestra x,

n, es el número de observaciones en la muestra y.

5.4.3.3 Prueba de análisis de varianza Kruskal-Wallis y prueba post-hoc Test de Dunn

Al no cumplir con las condiciones de normalidad y homocedasticidad se realizó un análisis no paramétrico de comparación de más de dos grupos: Anova de Kruskal-Wallis basada en los rangos. Al rechazarse la hipótesis nula, que indica que, si existen diferencias significativas entre dos o más grupos, se realizó la prueba post-hoc de Dunn

con corrección de Bonferroni que permite la identificación de cuál de los pares del grupo presentó la diferencia significativa.

5.4.3.4 Análisis de correlación Spearman

Al no cumplir con las condiciones paramétricas, se realizó la prueba no paramétrica de correlación Spearman para la medición de la relación entre dos variables de interés.

Donde se define el parámetro ρ (rho) como coeficiente de correlación y ρ^2 (o R^2) como coeficiente de determinación.

Los valores de ρ pueden ser desde -1 a +1, si toma los valores de:

$\rho = -1$; las variables tienen una correlación lineal inversa perfecta

$\rho = 0$; las dos variables no están correlacionadas en forma lineal

$\rho = +1$; las variables tienen una correlación lineal directa perfecta

Mientras que el coeficiente de determinación mide el ajuste de la ecuación, mientras más cercano a la unidad, tendrá un mayor ajuste de los datos.

6 RESULTADOS

6.1 Parámetros oceanográficos en la columna de agua

En la costa central del Perú frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S), durante primavera de 2008, los perfiles verticales presentaron las siguientes características:

En Huacho (11° S)

El oxígeno disuelto (OD): se observaron valores menores de 0.5 mL.L⁻¹, desde menos de 20 m profundidad que llegaban cerca de los 800 m, indicando una ZMO desarrollada (>700 m de amplitud).

El límite superior de la ZMO muy somero reflejaría una tendencia a la normalización, ya que en los meses anteriores (entre julio y setiembre) se habría ubicado a más de 100 m de profundidad por efecto de El Niño débil (IMARPE, 2008). En el momento del estudio observamos que las concentraciones de OD de fondo variaron desde 0.02 mL.L⁻¹ a 800 m de profundidad dentro de la ZMO, y a mayor profundidad alcanzo valores de 0.96 mL.L⁻¹.

La salinidad: presentó una estratificación en la columna de agua, donde aguas más salinas (>34.9) se encuentran dentro de las 20 mn y se proyectan más allá de los 50 mn dentro de los 100 m de profundidad.

La temperatura: se observó una estratificación de la temperatura en la columna de agua, donde la isoterma de 15 °C es muy somera (< 20 m).

Los valores de oxígeno, temperatura y salinidad del fondo de mar se muestran en la **Tabla 4.**

El diagrama T - S, permite la identificación de las masas de agua, indicando condiciones normales del afloramiento, ACF (Aguas Costeras Frías), dentro de las 20 mn de la costa. También se identifica las masas de aguas AESS (Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales)

entre 50 – 300 m, AEP (Aguas Ecuatoriales Profundas) y AIA (Aguas Intermedias Antárticas) por debajo de los 150 m y 600 m respectivamente, (Fig. 12).

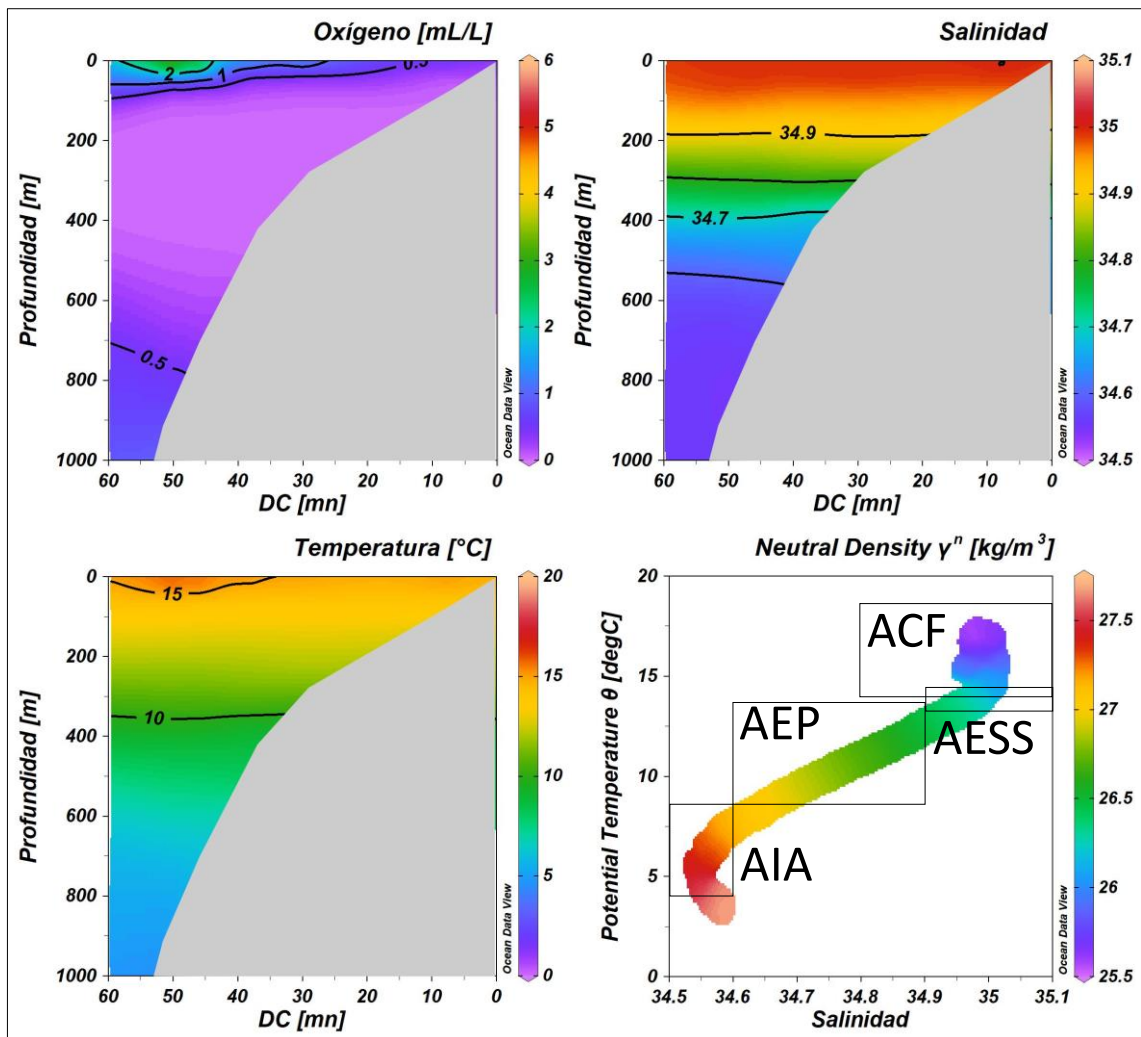


Figura 12. Distribución vertical de oxígeno disuelto, salinidad, temperatura; el eje X, indica la distancia a la costa (DC), el eje Y, la profundidad de la columna de agua y la plataforma y talud continental es graficada de color gris y el diagrama Temperatura – Salinidad, donde se identifica las masas de agua frente a Huacho (11° S).

En Callao (12° S)

El oxígeno disuelto (OD): el límite superior de la ZMO fue muy somero y se presentó a menos de las 10 mn de la costa. Se observó estable a profundidades menores a 100 m, se va profundizando gradualmente conforme se aleja de la costa, alcanzando profundidades mayores de 100 m a las 40 mn. Esto se debería a la recuperación de El Niño débil, durante el cual se reportaron el ingreso de aguas oxigenadas en invierno (entre julio y setiembre) (IMARPE, 2008; Ledesma *et al.*, 2011). En el momento del estudio observamos que las concentraciones de OD en el fondo dentro del núcleo de la ZMO, fueron de 0.02mL.L^{-1} .

Aunque, no existen datos disponibles en la estación más profunda (M7, 823 m), se puede deducir que estuvieron por debajo del límite inferior de la ZMO, como también lo indican Dale *et al.*, (2015), quienes trabajaron el mismo perfil oceanográfico durante el mismo crucero.

La salinidad: se observó una estratificación de la columna de agua, donde aguas más salinas (>35) se encuentran dentro de las 40 mn y se proyectan hasta los 100 m de profundidad.

La temperatura: se observó una estratificación de la temperatura en la columna de agua donde la isoterma de $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ estuvo muy somera (< 50 m) y se profundiza gradualmente desde la plataforma hacia el talud.

Los valores de oxígeno, temperatura y salinidad del fondo de mar se muestran en la **Tabla 4**.

El diagrama T – S identificó de una mezcla de ACF y AESS además de AEP, de mayor profundidad, (**Fig. 13**).

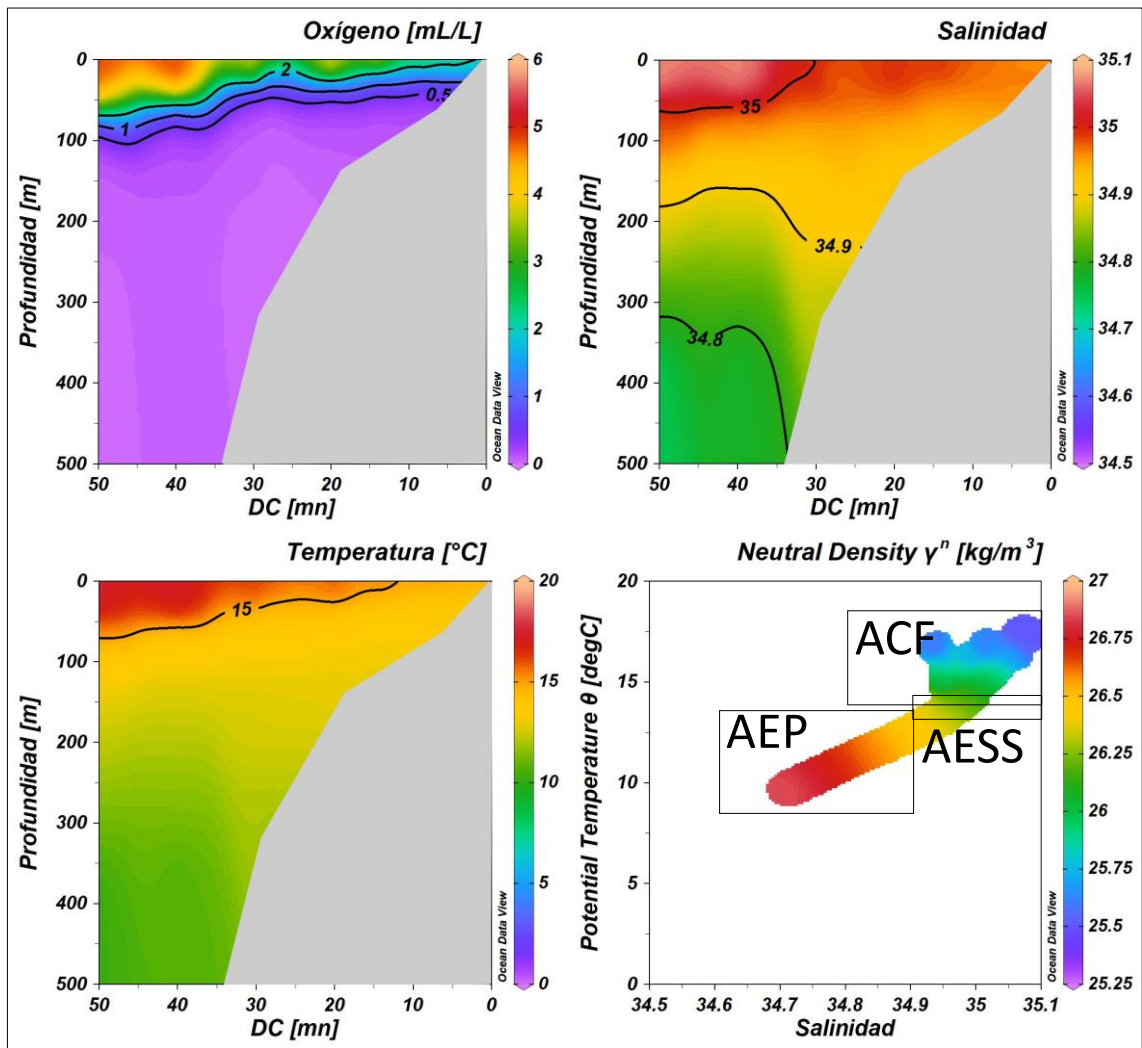


Figura 13. Distribución vertical de oxígeno disuelto, salinidad, temperatura; el eje X, indica la distancia a la costa (DC), el eje Y, la profundidad de la columna de agua y la plataforma y talud continental es graficada de color gris y el diagrama Temperatura – Salinidad, donde se identifica las masas de agua frente a Callao (12° S).

Tabla 4. Parámetros ambientales del agua del fondo del mar. TFM: Temperatura de fondo de mar, SFM: Salinidad de fondo de mar, OFM: Oxígeno de fondo de mar. ND: no hay datos disponibles.

Perfil	Estación	Identificación CTD	TFM	SFM	OFM	Prof.
		Equipo de muestreo	°C		mL.L ⁻¹	m
Huacho (11° S)	M1	CTD 35	13.68	34.97	0.03	79
	M2	CTD 24	10.59	34.78	0.02	320
	M3	CTD 36	8.49	34.65	0.04	445
	M4	CTD 18	5.96	34.56	0.29	722
	M5	CTD 16	4.64	34.55	0.96	935
Callao (12° S)	E1	CTD / E1	13.64	34.95	0.15	48
	E2	CTD / E2	13.11	34.93	0.07	94
	E4	CTD / E4	12.86	34.91	0.08	145
	M6	CTD 49	11.56	34.85	0.02	303
	M7	ND	ND	ND	ND	823

6.2 Ensamble de poliquetos y *Thioploca*

6.2.1 Distribución vertical de los poliquetos en Huacho y Callao

En Huacho (11° S)

En términos generales las abundancias de poliquetos se encontraron en relación con el gradiente batimétrico y la profundidad de la columna de sedimento.

La mayor abundancia de los poliquetos en el gradiente batimétrico fue observada en la estación M1 (79 m), entre los 2 – 5 cm de la columna de sedimento con promedio de 55 ± 32 ind.79 cm⁻² (media \pm SD), donde *Magelona phyllisae* fue la especie dominante, sin embargo, el mayor número promedio de especies se encontró en el primer centímetro (0 – 1cm) con 5 spp.79 cm⁻², mayores biomasas ocurrieron entre los 2 – 5 cm con promedio 55.70 ± 40.60 mg.79 cm⁻² dominadas principalmente por *Paraprionospio pinnata*.

En la estación M2 (320 m), los poliquetos tuvieron bajas abundancias (menores a 2 ind.79 cm⁻²), mientras los oligoquetos fueron los que dominaron, y no los poliquetos, en esta estación la riqueza de especies también fue baja en toda la columna de sedimento, incluso dominando por completo por oligoquetos en el segundo centímetro (1 – 2 cm),

la biomasa también reflejo esta tendencia, aunque fue ligeramente mayor en el primer centímetro (0 – 1 cm) con $0.23 \pm 0.40 \text{ mg.79 cm}^{-2}$.

En la estación M3 (445 m), los poliquetos no tuvieron altas abundancias, ni riqueza, ni biomasa, en el primer centímetro (0 – 1 cm), estuvieron presentes *P. pinnata* con $1 \pm 1 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ mientras que en la siguiente capa subsuperficial (2 – 5 cm), en una de las réplicas se encontró *Sigambra bassi*. La biomasa también reflejo estos valores entre $1.93 \pm 3.35 \text{ mg.79 cm}^{-2}$.

En la estación M4 (722 m), las abundancias en los primeros dos centímetros superficiales (0 – 1 cm y 1 – 2 cm) alcanzaron promedios de $18 \pm 16 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ y $17 \pm 17 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ respectivamente principalmente por Syllidae, mientras que en la capa subsuperficial (2 – 5 cm), también alcanzo valores importantes con $14 \pm 6 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ por *Aricidea* sp. y Syllidae. La riqueza de especies presento su mayor promedio en el segundo centímetro (1 – 2 cm) con 7 spp.79 cm^{-2} . La biomasa también reflejo su mayor incremento en la capa subsuperficial (2 – 5 cm), con un promedio de $27.70 \pm 20.93 \text{ mg.79 cm}^{-2}$ principalmente por *Onuphis* sp., *Aricidea* sp. y Maldanidae.

Finalmente, en la estación más profunda, M5 (935 m) las abundancias disminuyeron con la profundidad en la columna de sedimento. El número promedio de poliquetos fue de $9 \pm 2 \text{ ind.79 cm}^{-2}$, $5 \pm 1 \text{ ind.79 cm}^{-2}$, $4 \pm 2 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ y $2 \pm 2 \text{ ind.79 cm}^{-2}$ en los centímetros 0 – 1 cm, 1 – 2 cm, 2 – 5 cm y 5 – 10 cm respectivamente, donde la especies que dominaron fueron *Aricidea* sp. y *Sphiophanex bombyx*. Así mismo, el promedio de la riqueza de especies también disminuyo de 7 spp.79 cm^{-2} a 5 spp.79 cm^{-2} , 4 spp.79 cm^{-2} y 2 spp.79 cm^{-2} en las profundidades de sedimentos de 0 – 1 cm, 1 – 2 cm, 2 – 5 cm y 5 – 10 cm respectivamente. Aunque la biomasa presento mayores valores promedios de $13.00 \pm 14.75 \text{ mg.79 cm}^{-2}$ y $18.03 \pm 9.33 \text{ mg.79 cm}^{-2}$ en los centímetros 0 – 1 cm y 2 – 5 cm respectivamente (**Fig. 14** y **Fig. 15**).

En resumen, con respecto a la distribución vertical en el sedimento, las abundancias, riqueza y biomasa de los poliquetos tienden a disminuir gradualmente con la profundidad. Las especies que presentaron estructuras como branquias (*P. pinnata*) o palpos respiratorios (*M. phyllisae* y *Aricidea* sp.) fueron las que mayor penetración en el sedimento tuvieron.

Cabe resaltar que las mayores abundancias y biomásas se observaron en los primeros centímetros (0 – 1 cm, 1 – 2 cm y 2 – 5 cm) en las estaciones M1 (79 m) y M4 (722 m); mientras que la riqueza de especies a esas profundidades fue mayor en las estaciones M1 (79 m), M4 (722 m) y M5 (935 m). Además de una reducción de la presencia de poliquetos en las estaciones M2 (320 m) y M3 (445 m) en toda la columna de sedimento.

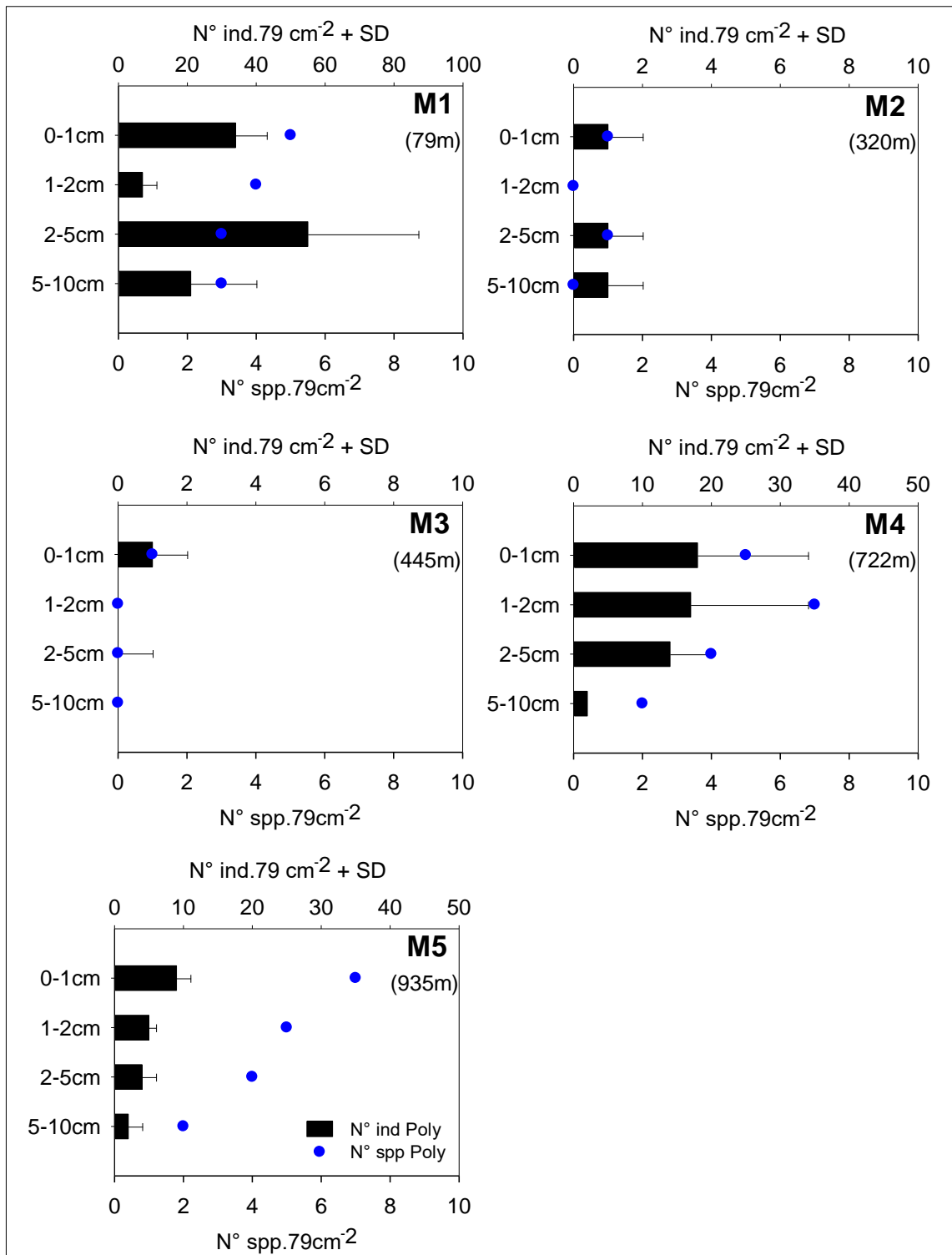


Figura 14. Distribución vertical del promedio de las abundancias (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Huacho (11° S).

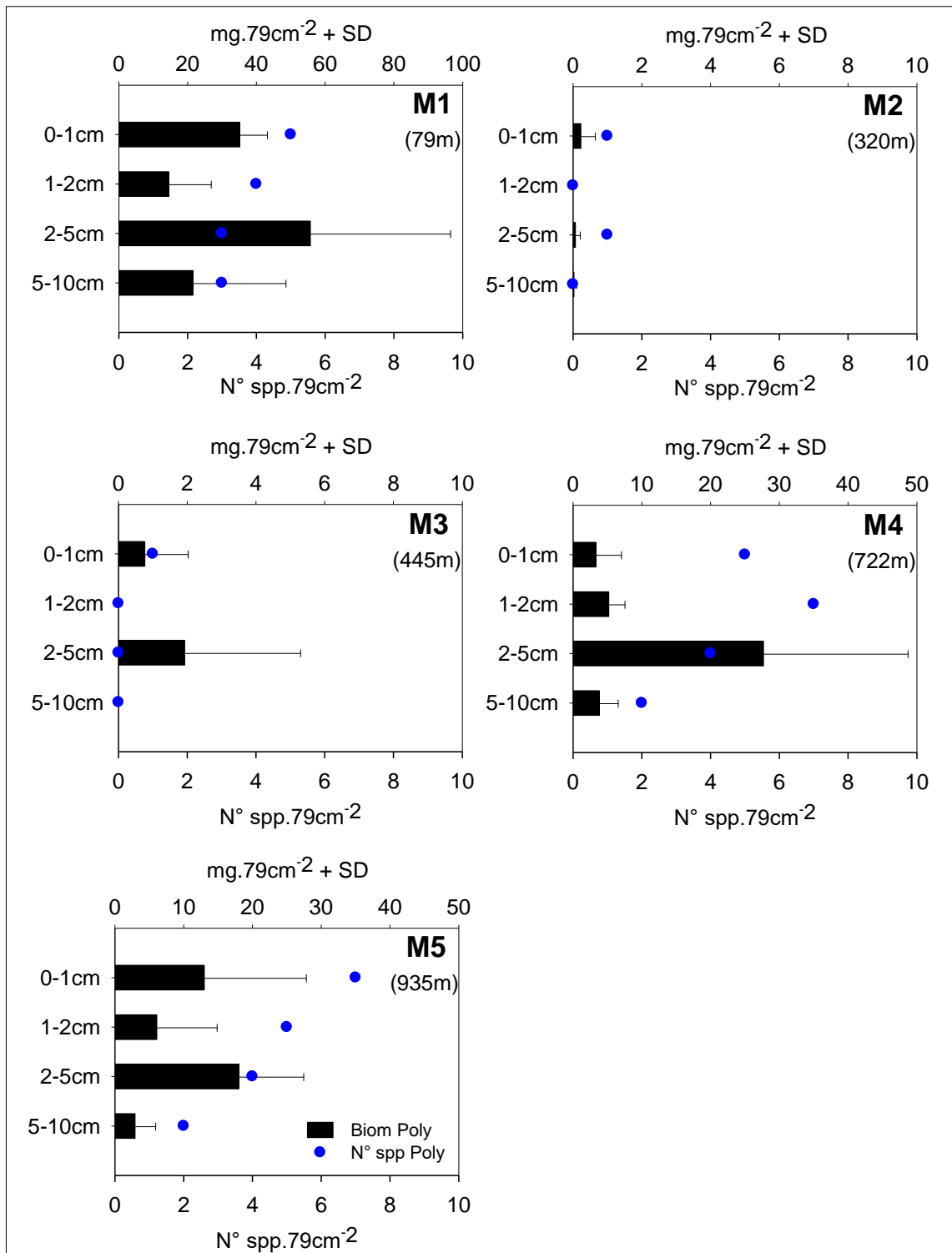


Figura 15. Distribución vertical del promedio de las biomazas (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Huacho (11°S).

En Callao (12° S)

Las abundancias de los poliquetos fueron mayores en las estaciones de mayor profundidad, y también se observó una disminución gradualmente con la profundidad dentro de la columna de sedimento.

La mayor abundancia de los poliquetos en la estación M6 (303 m), se encontró en los centímetros superficiales de 0 – 1 cm y 1 – 2 cm con 3 ± 3 ind. 79 cm^{-2} en ambos niveles; mientras que el número promedio de especies a lo largo de la columna de sedimento fue de 1 spp. 79 cm^{-2} , con *P. pinnata* y *Tharyx* sp.

Por otro lado, las biomásas fueron mayores en el segundo centímetro (1 – 2 cm) con 6.13 ± 9.19 mg. 79 cm^{-2} .

La estación M7 (823 m), presento las mayores abundancias en los primeros niveles, 0 – 1 cm y 1 – 2 cm con 5 ± 3 ind. 79 cm^{-2} y 5 ± 2 ind. 79 cm^{-2} respectivamente, mientras que el mayor promedio del número de especies se encontró en los 0 – 1 cm y 2 – 5 cm con 3 spp. 79 cm^{-2} , además que las mayores biomásas estuvieron en los niveles subsuperficiales 2 – 5 cm y 5 – 10 cm con 14.10 ± 11.80 mg. 79 cm^{-2} y 10.50 ± 9.22 mg. 79 cm^{-2} donde la especie dominante fue *M. phyllisae*, (**Fig. 16** y **Fig. 17**).

En resumen, las abundancias, riqueza y biomasa de los poliquetos fueron mayor en la estación de mayor profundidad M7 (823 m). Se observó que *P. pinnata* dominó en la estación M6 (303 m) caracterizado como un ambiente menos oxigenado, mientras que en la estación M7 (823 m), un ambiente más oxigenado fue dominado por *M. phyllisae*.

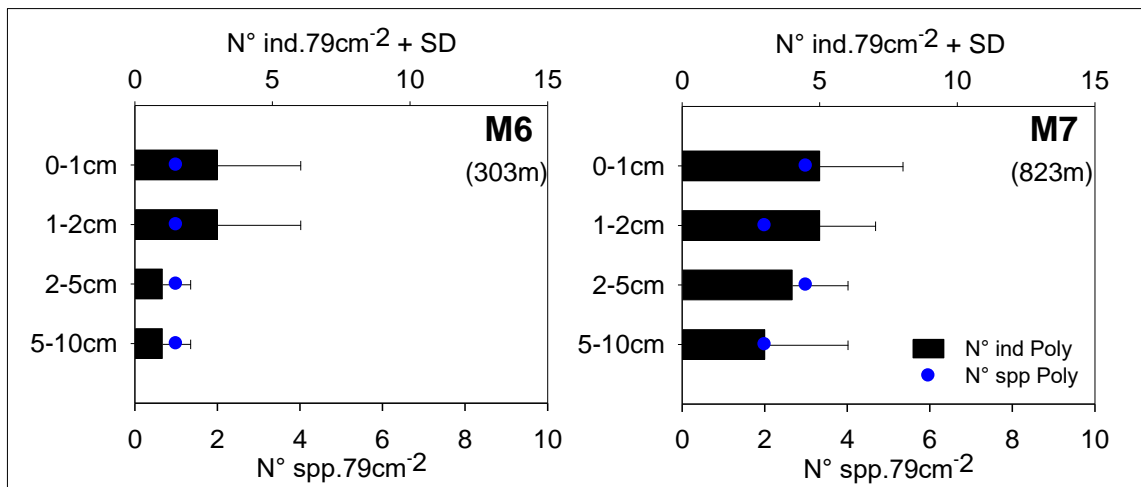


Figura 16. Distribución vertical del promedio de las abundancias (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Callao (12° S).

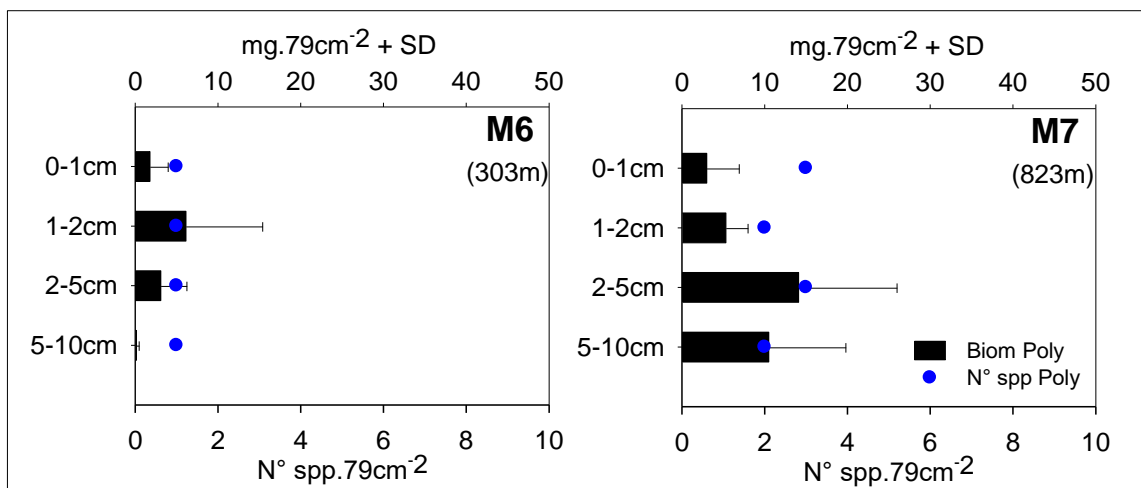


Figura 17. Distribución vertical del promedio de las biomazas (+ SD) (eje X superior) y el número promedio de especies (eje X inferior) de los poliquetos frente a Callao (12° S).

6.2.2 Distribución de *Thioploca* y poliquetos en la columna de sedimentos

En las columnas de sedimentos donde se reportó la presencia de biomasas de *Thioploca*, en las estaciones M1 (79 m), M2 (320 m) frente a Huacho (11° S) y M6 (303m) frente a Callao (12° S) las biomasas fueron expresadas en carbono orgánico.

En la estación M1 (79 m) el número promedio de especies de poliquetos disminuyó con la profundidad desde 5 ± 1 spp. 79 cm^{-2} en el primer nivel, entre 0 – 1 cm hasta 3 ± 1 spp. 79 cm^{-2} entre 5 – 10 cm. Las abundancias aumentaron entre los 2 – 5 cm con 55 ± 32 ind. 79 cm^{-2} que coincidieron con las altas biomasas de poliquetos 4.53 ± 3.30 mgC. 79 cm^{-2} y *Thioploca* 11.57 ± 7.04 mgC. 79 cm^{-2} .

En la estación M2 (320 m) las abundancias y número de especies de poliquetos fueron bajas en toda la columna de sedimento, las biomasas de poliquetos fueron mayores en el primer nivel entre 0 – 1 cm con 0.02 ± 0.03 mgC. 79 cm^{-2} mientras que entre los 2 – 5 cm fue 0.01 ± 0.01 mgC. 79 cm^{-2} ; mientras que existió un incremento en las biomasas de *Thioploca* en los niveles subsuperficiales 2 – 5 cm y 5 – 10 cm con 0.09 ± 0.09 mgC. 79 cm^{-2} y 0.30 ± 0.18 mgC. 79 cm^{-2} respectivamente.

En la estación M6 (303 m) las abundancias fueron bajas y disminuyeron con la profundidad y también el número de especies de poliquetos fue bajo en toda la columna de sedimento, la mayor biomasa de poliquetos fue entre 1 – 2 cm con promedios de 0.50 ± 0.75 mgC. 79 cm^{-2} ; mientras que, entre 2 – 5 cm fue 0.25 ± 0.25 mgC. 79 cm^{-2} , a diferencia de *Thioploca* que presentó la mayor biomasa de entre 5 – 10 cm, donde se observó 0.02 ± 0.03 mgC. 79 cm^{-2} .

En general la estación M1 (79 m), es la estación más somera entre las tres mencionadas, presentó altos valores en los parámetros comunitarios y una relación con las biomasas de *Thioploca* en ciertos rangos de biomasa principalmente en los centímetros subsuperficiales, (**Fig. 18**).

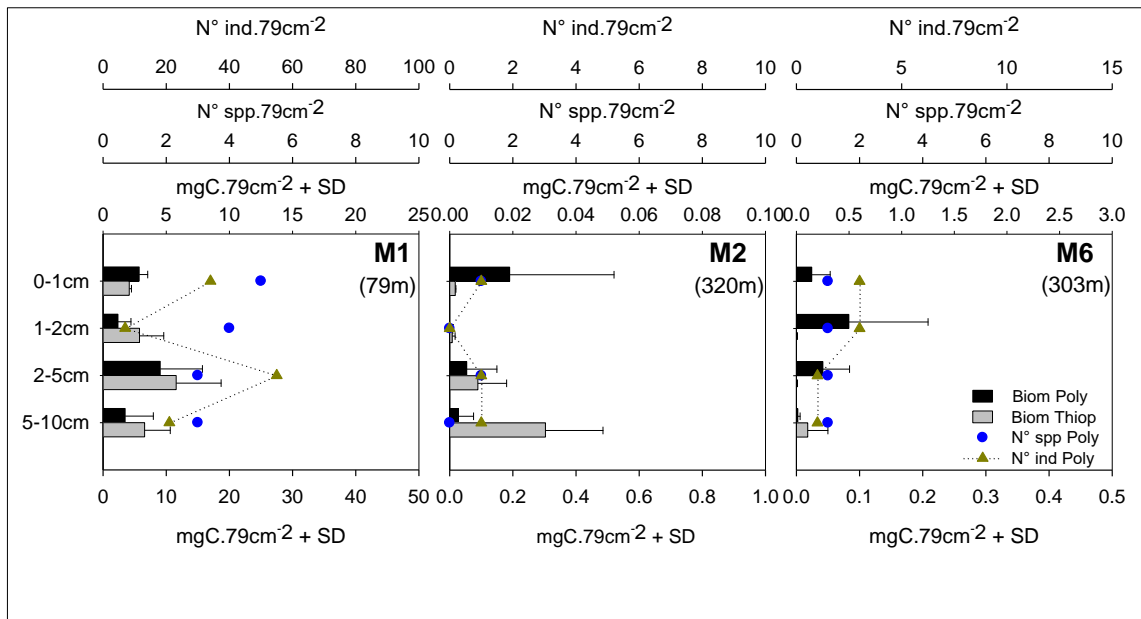


Figura 18. Distribución vertical del promedio de las biomazas de *Thioploca* (+ SD) (ejes X inferior) y las biomazas, número de especies y abundancia de poliquetos (ejes X superior) frente a Huacho (11° S) en M1 y M2 y Callao (12° S) en M6.

En base a lo encontrado se realizaron regresiones no lineales entre las biomazas de la *Thioploca* y los parámetros comunitarios de los poliquetos, donde las curvas sigmoideas que mejor se ajustaron fueron significativas ($p < 0.05$) con $R^2 = 1$ en el centímetro 2 – 5cm, entre abundancias de los poliquetos y biomazas de *Thioploca* y el menor ajuste con un $R^2 = 0.33$ fue en el centímetro 1 – 2 cm entre las biomazas de poliquetos y biomazas de *Thioploca*.

En la **Fig. 19** se puede observar tres posibles rangos de biomasa de *Thioploca*:

(i) 0 – 5 mgC.79 cm⁻², donde los parámetros comunitarios de los poliquetos sugerirían una curva creciente sigmoideal, (ii) 5 – 10 mgC.79 cm⁻² donde los parámetros comunitarios de los poliquetos pueden presentar valores estables, (iii) por otro lado valores mayores a 10 mgC.79cm⁻² de las biomazas de *Thioploca* se asociarían a bajos parámetros comunitarios de poliquetos hasta la total dominancia de *Thioploca*. Este patrón podría ser alterado por los niveles de oxigenación retomando nuevamente a un estado de dominancia de poliquetos y del macrobentos en general.

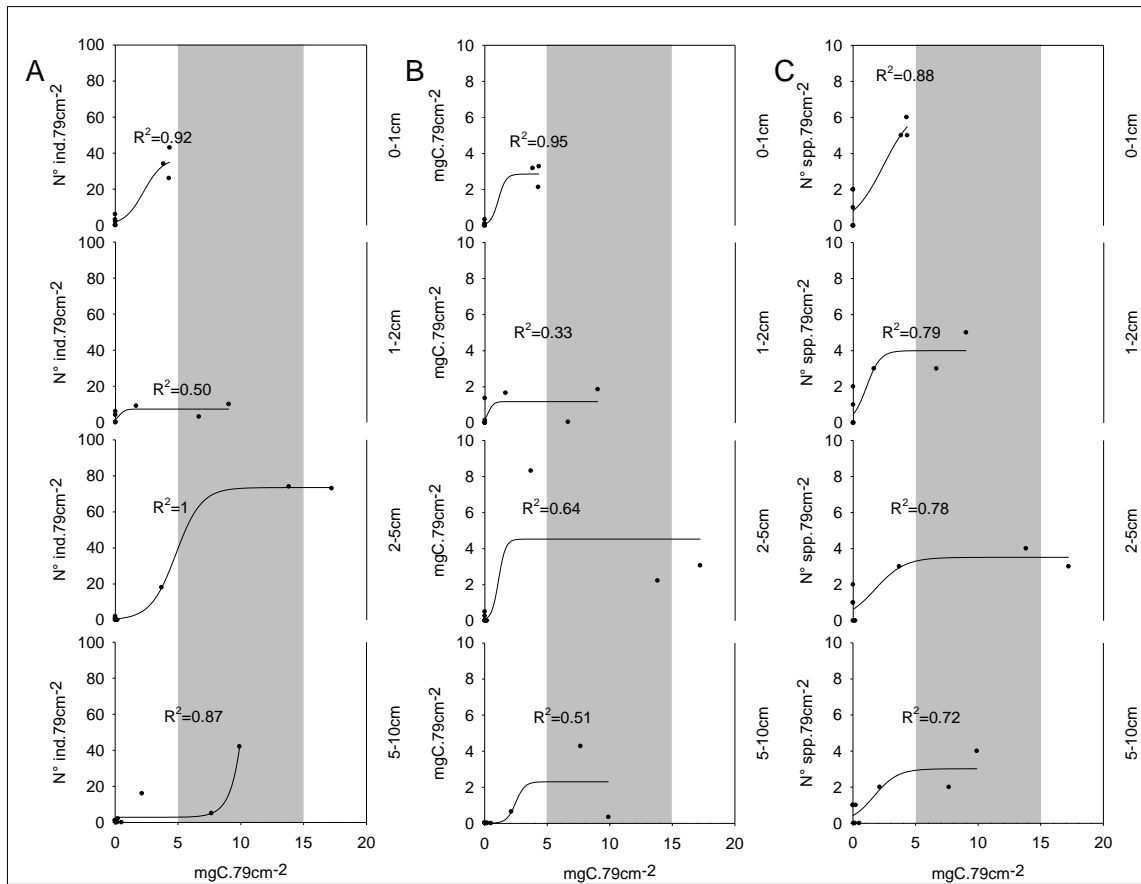


Figura 19. Regresión no lineal entre las biomases de *Thioploca* y los parámetros comunitarios A) abundancia, B) biomasa y C) riqueza de especies, de los poliquetos en la columna de sedimento (0 – 10 cm). El eje X, indica la biomasa de *Thioploca* y el eje Y, abundancia, biomasa y riqueza de especies de poliquetos.

6.2.3 Efecto de la *Thioploca* en los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos en la columna de sedimento

Se usó la prueba de Wilcoxon para la comparación de grupos con presencia y ausencia de *Thioploca* considerando la hipótesis alternativa que en las secciones de sedimento donde hubo la presencia de *Thioploca*, los parámetros comunitarios fueron mayores que donde no estuvo presente.

No se encontró diferencias significativas entre las medianas ($p > 0.05$) en todas las secciones del sedimento para los tres parámetros evaluados (abundancia, biomasa y riqueza de especies). Concluyendo que no se puede concluir que la diferencia entre las

medias de las poblaciones (con presencia y ausencia de *Thioploca*) son estadísticamente significativas a pesar de que los diagramas de cajas indican una mayor abundancia de poliquetos en las secciones 0 – 1 cm, 2 – 5 cm y 5 – 10 cm con presencia de *Thioploca* que, en ausencia, (**Tabla 5** y **Fig. 20**).

Tabla 5. Prueba no paramétrica de Wilcoxon (W) comparando los grupos de abundancias, biomasa y riqueza de especies de los poliquetos con presencia y ausencia de *Thioploca* en la columna de sedimento. n.s: no significativo

Abundancia					
	0 – 1cm	1 – 2cm	2 – 5cm	5 – 10cm	0 – 10cm
α	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
W	45.5	41.5	44.5	56.5	44.5
p	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

Biomasa					
	0 – 1cm	1 – 2cm	2 – 5cm	5 – 10cm	0 – 10cm
α	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
W	48.5	47	41	49.5	44
p	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

Riqueza de especies					
	0 – 1cm	1 – 2cm	2 – 5cm	5 – 10cm	0 – 10cm
α	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
W	31.5	33	31	45.5	32
p	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

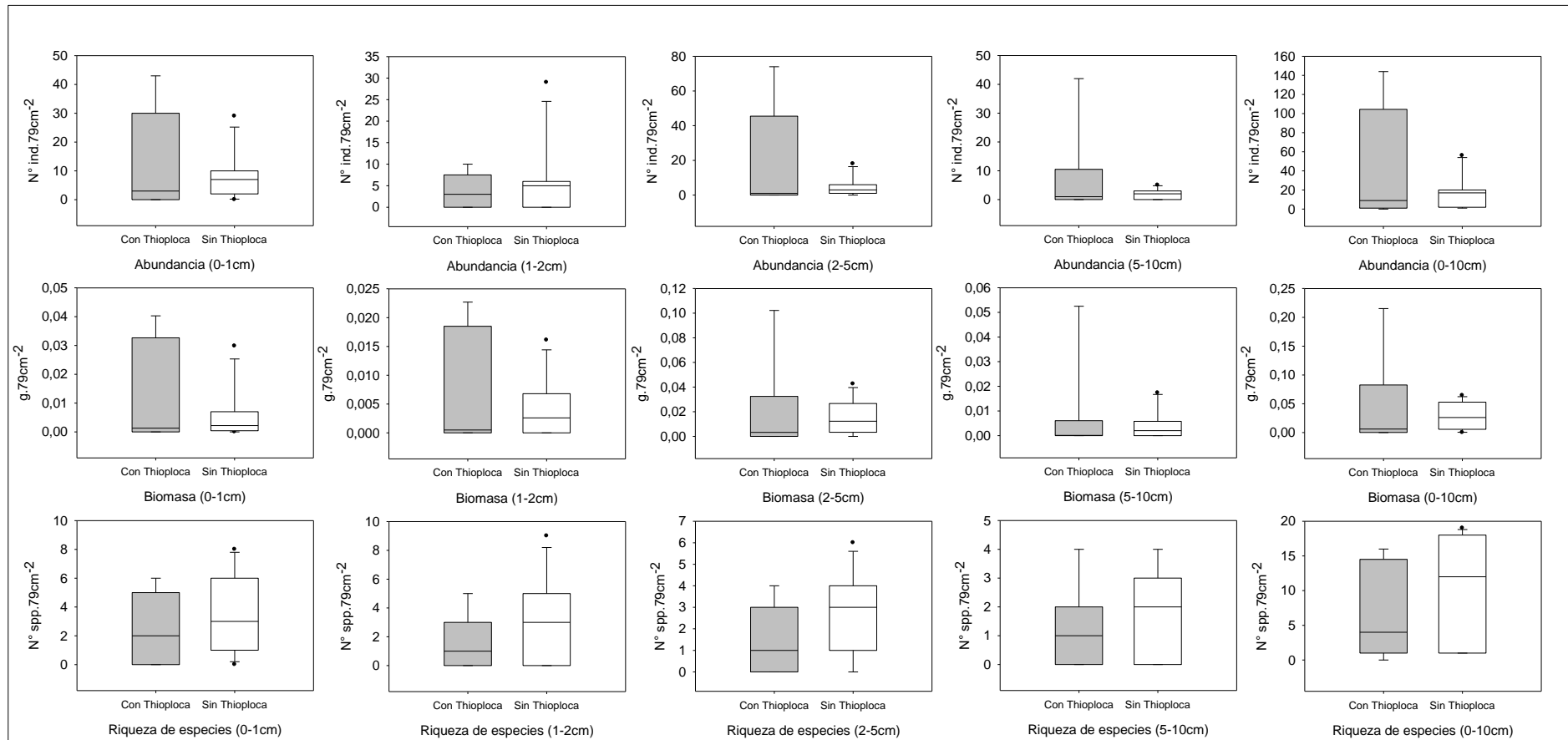


Figura 20. Diagrama de cajas de las abundancias, biomasa y riqueza de especies de los poliquetos a profundidades de sedimentos, en las secciones 0 – 1 cm, 1 – 2 cm y 2 – 5 cm, 5 – 10 cm y toda la columna integrada de sedimento (0 – 10 cm) con presencia (cajas grises) y ausencia de *Thioploca* (cajas blancas) en la columna de sedimento.

6.2.4 Distribución espacial de poliquetos en Huacho y Callao en el gradiente batimétrico en base a las muestras de sedimento colectadas con el MUC

Se realizó un análisis espacial con las muestras en la columna de sedimento integrada obtenida con el MUC (0 – 10 cm), para la comparación de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos en el gradiente batimétrico.

En Huacho (11° S)

Abundancia: la abundancia de poliquetos en la estación más somera, M1 (79 m) fue de 118 ± 37 ind.79 cm⁻², seguida de una disminución muy marcada en las estaciones M2 (320 m) y M3 (445 m) luego tienen un incremento en M4 (722 m) con 51 ± 7 ind.79cm⁻² y finalmente en M5 (935 m) disminuye levemente a 20 ± 0 ind.79 cm⁻².

Biomasa: la biomasa de poliquetos tuvo un patrón similar a las abundancias con su mayor valor en la estación más somera M1 (79 m) con 126.93 ± 77.84 mg.79 cm⁻² y con valores muy bajos en las estaciones M2 (320 m) y M3 (445 m), para mostrar un incremento en M4 (722 m) con 40.10 ± 19.66 mg.79 cm⁻² y finalmente en M5 (935 m) se observan casi los mismos valores promedios de 40.07 ± 21.59 mg.79 cm⁻².

Riqueza de especies: la riqueza de especies de poliquetos tuvo un patrón similar a las abundancias y biomasa. En la estación más somera M1 (79 m) se observó promedios de 7 ± 1 spp.79 cm⁻² y con valores muy bajos en las estaciones M2 (320 m) y M3 (445m), pero con un incremento en las estaciones más profundas de M4 (722m) con 10 ± 0 spp.79 cm⁻² y M5 (935 m) con 13 ± 1 spp.79 cm⁻².

En líneas generales podemos decir que la riqueza de especies aumento con la profundidad (M5, 935 m) dentro del talud inferior mientras que la abundancia y biomasa tuvieron una relación positiva con la menor profundidad, dentro de la plataforma interna M1 (79 m), además de una reducción de la presencia de poliquetos en las estaciones M2 (320 m) y M3 (445 m) frente a Huacho (11° S), (**Fig. 21**).

En Callao (12° S)

Abundancia: la abundancia de poliquetos en la estación M6 (303 m) fue de 8 ± 7 ind.79cm⁻², seguida de un aumento al doble de magnitud en la estación M7 (823 m) con 16 ± 1 ind.79 cm⁻².

Biomasa: la biomasa de poliquetos tuvo un patrón similar a las abundancias con un valor de 11.20 ± 14.29 mg.79cm⁻² en la estación M6 (303 m) y con un incremento con la profundidad del triple de magnitud en la estación M7 (823 m) con valores de 32.93 ± 18.49 mg.79 cm⁻².

Riqueza de especies: la riqueza de especies de los poliquetos presentó el mismo patrón que las abundancias y biomasas. En la estación M6 (303 m) fue de 1 ± 1 spp.79cm⁻² con un incremento de un factor de 7 veces más en la estación M7 (823 m) con 7 ± 1 spp.79cm⁻².

En líneas generales podemos decir que la riqueza de especies, abundancia y biomasas aumento con la profundidad desde un talud superior en M6 (303 m) hasta un talud inferior en M7 (823 m) frente a Callao (12° S), (**Fig. 21**).

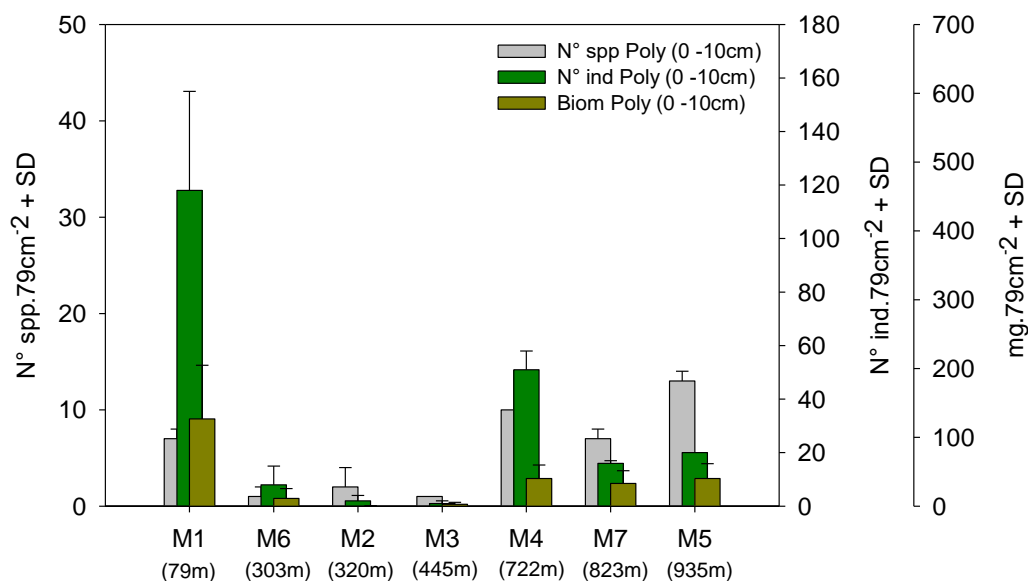


Figura 21. Distribución espacial en la columna de sedimento (0 – 10cm) de los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de los poliquetos (+ SD) frente a Huacho, 11° S, (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S, (M6 y M7) en el gradiente batimétrico.

6.2.5 Distribución espacial de los poliquetos usando draga van Veen en Callao

Los sedimentos colectados con la draga van Veen, permitieron la comparación de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos en el gradiente batimétrico.

En Callao (12° S)

Abundancia: la abundancia de poliquetos en la estación más somera, E1 (48 m) fue de 220 ± 28 ind. m^{-2} , disminuyendo en la estación E2 (94 m) con 67 ± 70 ind. m^{-2} mientras que en la estación E4 (145 m) no presento poliquetos en los sedimentos superficiales.

Biomasa: la biomasa de poliquetos tuvo un patrón similar a las abundancias en la E1 (48 m) fue de 0.14 ± 0.03 g. m^{-2} , seguida de disminución en la estación E2 (94 m) con 0.09 ± 0.11 g. m^{-2} mientras que en la estación E4 (145 m) no presento poliquetos en los sedimentos superficiales.

Riqueza de especies: la riqueza de especies de poliquetos presentó el mismo patrón que las abundancias y biomاسas. En la E1 (48 m) fue de 2 ± 1 spp 0.05 m^{-2} , seguida de

disminución en la estación E2 (94 m) con 1 ± 1 spp 0.05 m^{-2} , mientras que en la estación E4 (145 m) no presentó poliquetos en los sedimentos superficiales.

En líneas generales, podemos decir que la riqueza de especies, abundancia y biomásas disminuyeron con la profundidad desde la plataforma continental interna E1 (48 m) y E2 (94 m) hasta la plataforma continental externa en E4 (145 m) frente a Callao (12° S), (Fig. 22).

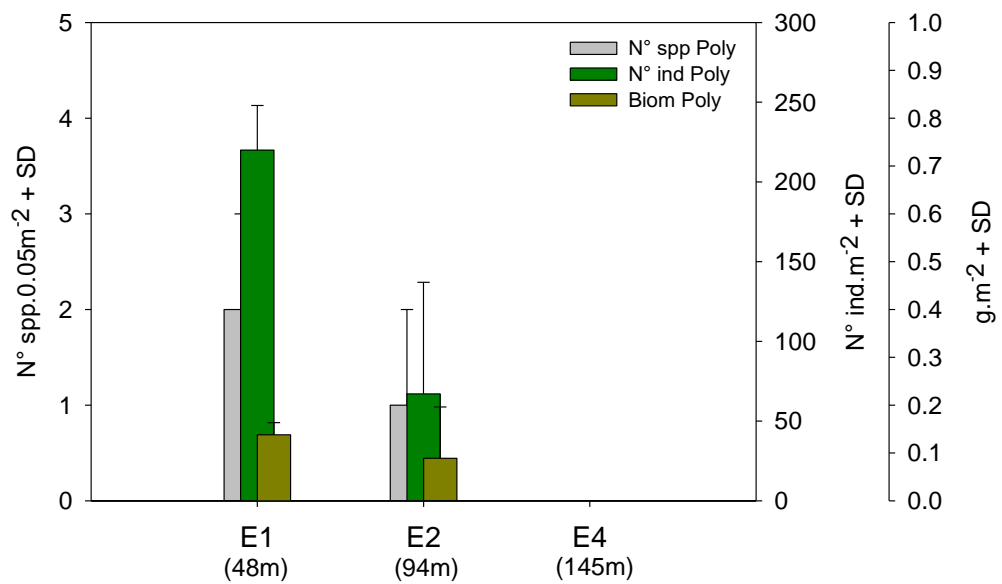


Figura 22. Distribución espacial de los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en los sedimentos superficiales, usando una draga van Veen frente a Callao, 12° S (E1, E2 y E4) en el gradiente batimétrico.

6.3 Relación de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos con las biomásas de *Thioploca* y oxígeno disuelto de fondo en el gradiente batimétrico

Muestras de sedimento obtenidas con el MUC

En el gradiente batimétrico se analizó el efecto de las biomásas de *Thioploca* y los niveles de oxígeno de fondo del mar (OFM) sobre los parámetros comunitarios de poliquetos en la columna de sedimento integrada obtenida con el MUC (0 – 10 cm).

En Huacho (11° S)

Las biomásas de *Thioploca* fueron mayores en la estación más somera M1 (79 m) con $2495.27 \pm 922.09 \text{ mg.79 cm}^{-2}$, que al mismo tiempo coincidieron con las mayores abundancias y biomásas de los poliquetos (mencionada línea arriba). Bajo niveles deficientes de oxígeno (OFM, 0.03 mL.L^{-1})

En la estación M2 (320 m) las biomásas de *Thioploca* disminuyeron drásticamente a $37.20 \pm 16.55 \text{ mg.79 cm}^{-2}$ igual que todos los parámetros comunitarios de los poliquetos disminuyeron y el OFM fue 0.02 mL.L^{-1} .

En las otras estaciones M3 (445 m), M4 (722 m), M5 (935 m) no se reportó la presencia de *Thioploca*, pero si un aumento progresivo de los parámetros comunitarios de poliquetos y OFM, observándose en la estación más profunda M5 (935 m), el máximo valor de OFM (0.96 mL.L^{-1}) donde también se observó una mayor riqueza de especies de los poliquetos $13 \pm 1 \text{ spp.79 cm}^{-2}$.

En Callao (12° S)

En la estación M6 (303 m) las biomásas de *Thioploca* fueron muy bajas, $1.67 \pm 2.89 \text{ mg.79 cm}^{-2}$, así mismo todos los parámetros comunitarios de los poliquetos también fueron bajos y el OFM fue 0.02 mL.L^{-1} . La estación M7 (823 m) no presentó *Thioploca*, aunque no se tienen los valores de OFM, podemos suponer que fueran mayores a 0.5

mL.L⁻¹, ya que se ubica por debajo de la ZMO y muestra altos valores en los parámetros comunitarios de los poliquetos.

En general, *Thioploca* estuvo presente en las estaciones: M1 (79m), M6 (303 m) y M2 (320 m) en el gradiente batimétrico en la plataforma central del Perú, donde se observó la disminución de los parámetros comunitarios de los poliquetos, desde plataforma continental interna, M1 (79 m), respecto del talud superior de M6 (303 m) y M2 (320 m) que están dentro del núcleo de la ZMO, con valores de OFM por debajo de 0.05 mL.L⁻¹, (Fig. 23).

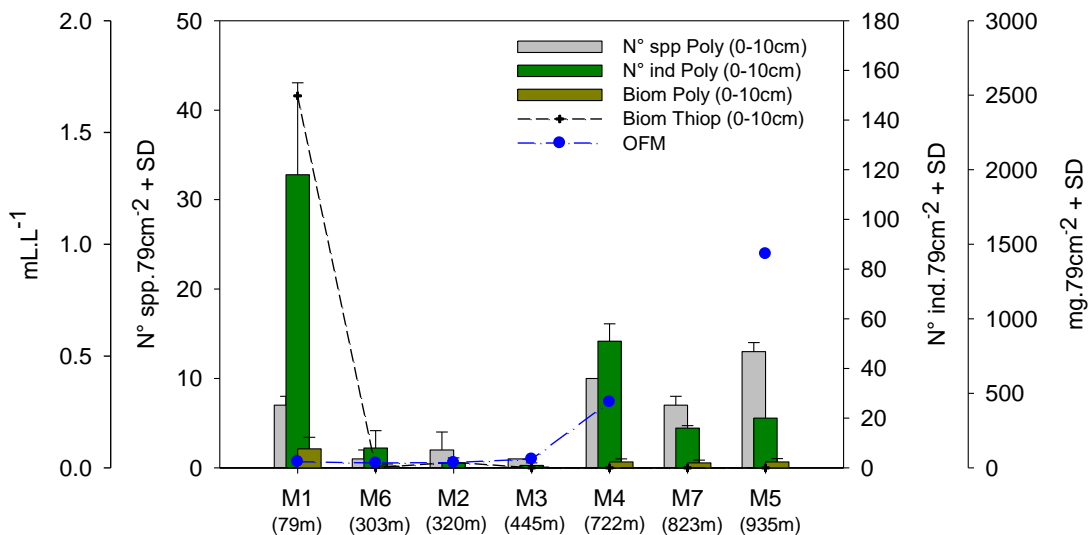


Figura 23. Efecto de los promedios de las biomásas de *Thioploca* y los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) sobre los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en la columna de sedimento (0 – 10 cm) frente a Huacho, 11° S (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S (M6 y M7) en el gradiente batimétrico.

Muestras obtenidas con draga van Veen

También las muestras de sedimentos colectadas con draga van Veen, fue estudiada para comparar los parámetros comunitarios de los poliquetos en su distribución espacial en el gradiente batimétrico con el oxígeno de fondo de mar (OFM) y biomásas de *Thioploca*.

En la E1 (48 m) las biomazas de *Thioploca* alcanzan valores de $0.24 \pm 0.17 \text{ g. m}^{-2}$, y a su vez las abundancias fueron las mayores ($220 \pm 28 \text{ ind. m}^{-2}$) asociadas a un nivel de OFM de 0.15 mL.L^{-1} , por otro lado en la E2 (94 m) alcanzó su máximo valor de biomasa de *Thioploca* con $8.60 \pm 8.40 \text{ g. m}^{-2}$ asociado a una densidad promedio de poliquetos ($67 \pm 70 \text{ ind. m}^{-2}$) con tenores de OFM de 0.07 mL.L^{-1} , y finalmente se observó en la estación E4 (145 m) una dominancia completa de *Thioploca* con $0.69 \pm 0.39 \text{ g. m}^{-2}$ aunque con valores de OFM de 0.08 mL.L^{-1} . En todo el gradiente, las biomazas de *Thioploca* presentaron un comportamiento diferente con las abundancias, biomasa y la riqueza de especies de poliquetos, (**Fig. 24**).

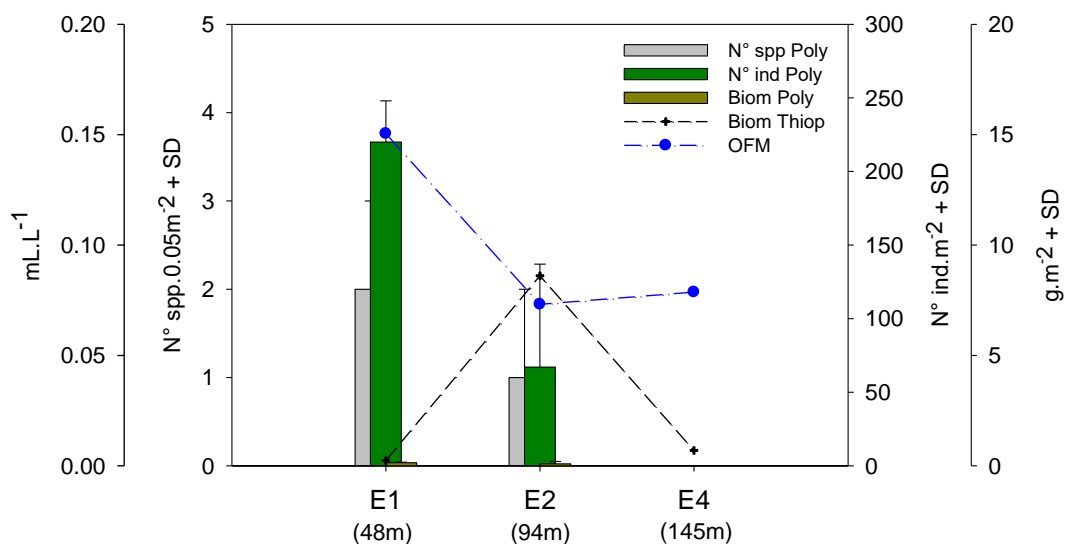


Figura 24. Efecto de las biomazas de *Thioploca* y los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) sobre los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (+ SD) en los sedimentos superficiales frente a Callao, 12° S (E1, E2 y E4) en el gradiente batimétrico.

Resumiendo, en las muestras colectadas con el MUC, y colectadas con la draga van Veen se ha observado que *Thioploca* puede estar presente bajo ciertos valores bajos de OFM (no muy extremos), que se presentan dentro de la ZMO, mientras que, por debajo de la ZMO, los niveles de OFM se incrementan con ausencia de estas bacterias,

aunque podrían estar presentes en los centímetros más profundos, ya que su fisiología le permite desplazarse verticalmente más allá de 10 cm de profundidad.

Al mismo tiempo la codominancia de los poliquetos en ciertos valores de biomasa de *Thioploca* permitirían inferir un rol ecológico importante de estas bacterias en las comunidades bentónicas y bajo un escenario de alta dominancia de *Thioploca* podrían tener un efecto negativo, impidiendo los posibles reclutamientos de poliquetos, esto podría explicar lo observado en la estación E4 (303 m), donde solo se registra la presencia de nematodos (no considerados en este estudio ya que forman parte de la meiofauna).

6.4 Presencia y ausencia de *Thioploca* en el gradiente batimétrico y los niveles de oxigenación de todas las estaciones

En las estaciones con presencia de *Thioploca*, en la plataforma continental interna (E1, M1 y E2), plataforma continental externa (E4) y el talud superior (M6, M2). Los mayores valores de abundancia y biomasa de poliquetos y biomasa de *Thioploca* se encontraron en la plataforma continental interna de Huacho (11° S), M1 (79 m) que coincidieron con bajos niveles de OFM (0.03 mL.L⁻¹), los mayores niveles de OFM fueron en la plataforma continental interna E1 (48 m) y E2 (94 m) y en plataforma continental externa E4 (145m), frente a Callao (12° S) y en el talud superior M6 (303 m), frente a Huacho (11° S) y M2 (320 m) frente a Callao (12° S) tuvieron menores valores en los niveles de OFM (0.02 mL.L⁻¹).

De la misma manera en las estaciones sin presencia de *Thioploca*, en talud superior (M3) y talud inferior (M4, M7 y M5). En el talud superior M3 (445 m) los parámetros comunitarios de abundancia y biomasa fueron bajos frente a Huacho (11° S) con un bajo nivel de OFM, 0.04 mL.L⁻¹. En el talud inferior frente a Huacho (11° S), M4 (722 m) y M5 (935 m) los parámetros comunitarios aumentaron al igual que los niveles de OFM alcanzando hasta 0.96 mL.L⁻¹ en la estación más profunda, M5 (935 m) frente a Huacho (11° S). Frente al talud inferior de Callao (12° S), M7 (823 m) los parámetros

comunitarios aumentaron, con respecto al talud superior, sin embargo, no se obtuvo valores de OFM, pero se entiende que fueron mayores, por encontrarse por debajo del límite inferior de la ZMO, (Tabla 6).

Tabla 6. Distribución espacial y efecto del promedio de la biomasa de *Thioploca*, los niveles de oxígeno disuelto del fondo de mar (OFM) y los promedios de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos (A: Abundancia, B: Biomasa y S: Riqueza de especies) con estaciones con presencia y ausencia de *Thioploca* en el gradiente batimétrico. Las zonas batimétricas son: PCI (Plataforma continental interna), PCE (Plataforma continental externa), TS (Talud superior) y TI (Talud inferior). En el sedimento integrado (0 – 10cm) en 79cm² y se pone en (*) las estaciones con draga (m²) solo para tener su referencia. En Huacho, 11°S (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12°S (E1, E2, E4, M6 y M7). ND: no hay datos disponibles.

	Estación	Prof. (m)	ZONAS	OFM (mL.L ⁻¹)	Biomasa de <i>Thioploca</i>	Parámetros comunitarios de poliquetos		
						A	B	S
Con <i>Thioploca</i>	E1*	48	PCI	0.15	0.24	220	0.14	2
	M1	79	PCI	0.03	2495.27	118	126.93	12
	E2*	94	PCI	0.07	8.60	67	0.09	3
	E4*	145	PCE	0.08	0.69	0	0	0
	M6	303	TS	0.02	1.67	8	11.20	2
	M2	320	TS	0.02	37.20	2	0.33	5
Sin <i>Thioploca</i>	M3	445	TS	0.04	0	1	2.70	3
	M4	722	TI	0.29	0	51	40.10	16
	M7	823	TI	ND	0	16	32.93	16
	M5	935	TI	0.96	0	20	40.07	24

Resumiendo, en el gradiente batimétrico, frente a Huacho (11° S), las estaciones que se encontraron dentro del núcleo de la ZMO, (M1, M2 y M3) de la plataforma interna y talud superior, se caracterizaron por tener bajos valores en los parámetros del ensamble de los poliquetos, excepto en la estación M1, que fue la más somera que presentó altas densidades de poliquetos y biomasa de *Thioploca* que superaron en varias magnitudes a las biomasa de poliquetos. Por debajo del límite inferior de la ZMO (M4 y M5) del talud inferior de Huacho (11° S), los niveles de oxigenación de fondo aumentaron y existió una mayor riqueza de especies de poliquetos.

Frente a Callao (12° S), los niveles de oxigenación fueron mayores dentro de la plataforma continental interna (E1 y E2) y externa (E4); pero, los parámetros comunitarios de los poliquetos no fueron altos, así como tampoco las biomasa de *Thioploca* comparados con los observados en Huacho (11° S); sin embargo, las biomasa de *Thioploca* superaron en varias magnitudes a las biomasa de los

poliquetos, e incluso en la E4 solo domino *Thioploca* sin presencia de poliquetos. Pero, en el talud superior (M6) hubo un ligero incremento de los parámetros comunitarios (abundancia y biomasa), a pesar de encontrarse en el núcleo de la ZMO. Por debajo del límite inferior de la ZMO, del talud inferior (M7) de Callao (12° S), los niveles de oxigenación de fondo aumentaron, y existió una mayor riqueza de especies, (**Tabla 6**).

6.5 Índices de diversidad y su relación con la profundidad y otras variables ambientales

Los índices de diversidad de especies frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S), se muestran en la **Tabla 7** y **Fig. 25**.

Tabla 7. Índices de diversidad frente a Huacho (11° S) y Callao (12° S) en el gradiente batimétrico. Las zonas batimétricas son: PCI (Plataforma continental interna), PCE (Plataforma continental externa), TS (Talud superior) y TI (Talud inferior). Índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d), Pielou (J') y los tres principales números de Hill (0D , 1D y 2D).

Perfil	Estación	Prof. (m)	Zonas	λ (lambda)	H' (bits/ind)	d	J'	Números de Hill (número efectivo de especies)		
								0D	1D	2D
Huacho (11° S)	M1	79	PCI	0.42	1.70	1.88	0.47	12	3.24	2.39
	M2	320	TS	0.22	2.25	2.23	0.97	5	4.76	4.50
	M3	445	TS	0.38	1.50	1.44	0.95	3	2.83	2.67
	M4	722	TI	0.32	2.44	2.96	0.61	16	5.41	3.15
	M5	935	TI	0.07	4.20	5.62	0.92	24	18.34	13.74
Callao (12° S)	E1	48	PCI	0.91	0.27	0.19	0.27	2	1.20	1.10
	E2	94	PCI	0.54	1.16	0.48	0.73	3	2.23	1.85
	E4	145	PCE	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00
	M6	303	TS	0.55	0.93	0.32	0.93	2	1.91	1.83
	M7	823	TI	0.11	3.58	3.85	0.89	16	11.94	9.27

El índice de Simpson (λ , lambda) presenta sus mayores valores dentro de la plataforma continental interna; disminuye con la profundidad, mostrando un patrón opuesto a los índices H' , d , J' , 0D , 1D y 2D ya que estos índices presentaron sus mayores valores en el talud superior e inferior mientras que en la plataforma continental externa, E4 (145 m) los índices tienen valor de cero por no reportarse poliquetos y solo estar dominado por *Thioploca*. Por otro lado, los números de Hill 0D indican los mayores valores en el talud inferior, M5 (935 m). 0D es equivalente a las especies presentes independientemente de

las abundancias; mientras que, 2D pondera su valor por la presencia de especies dominantes; y 1D no favorece ni a especies raras ni a especies dominantes pudiendo considerarse como un punto crítico.

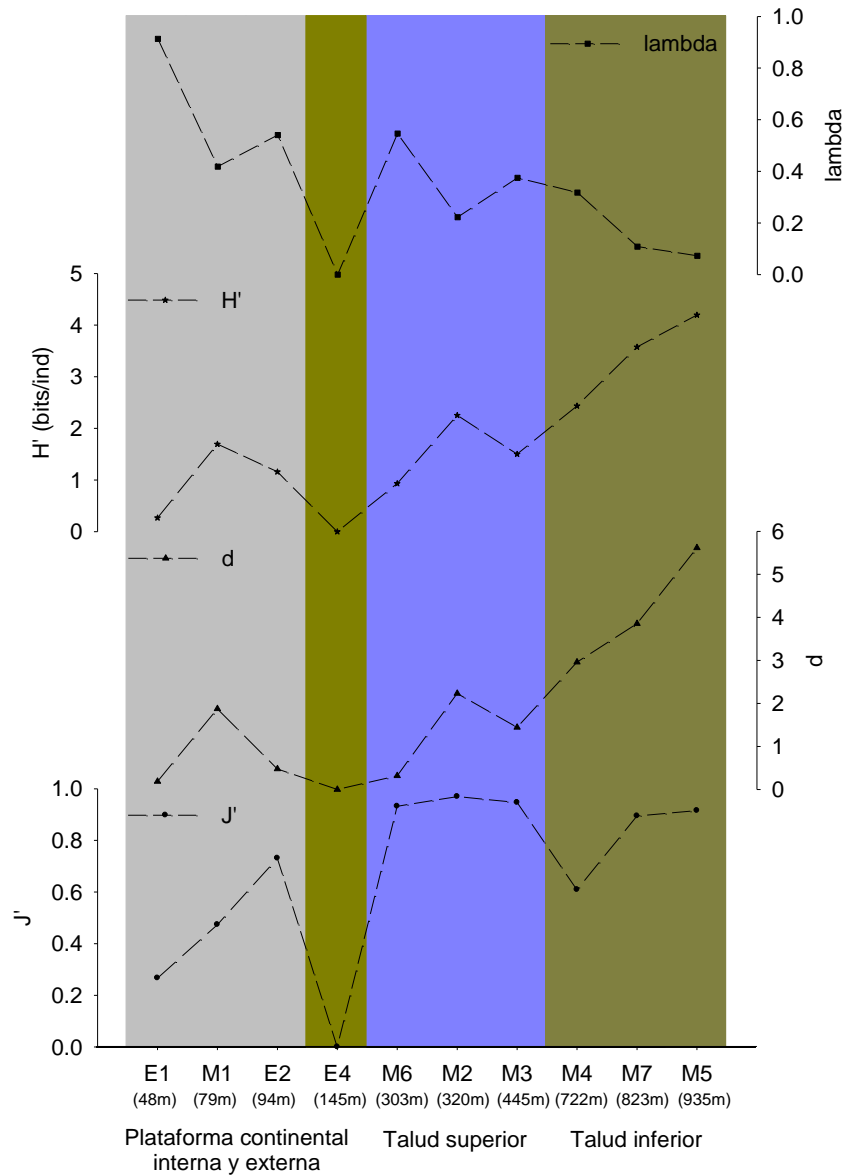


Figura 25. Distribución de los índices de diversidad en el gradiente batimétrico, en el sedimento integrado (0 – 10cm) con el MUC y sedimentos superficiales (m^2) con la draga frente a Huacho, 11° S, (M1, M2, M3, M4 y M5) y Callao, 12° S, (E1, E2, E4, M6 y M7). Se distingue las zonas batimétricas por color gris: PCI (Plataforma continental interna), color amarillo oscuro: PCE (Plataforma continental externa), color celeste: TS (Talud superior) y color verde oscuro: TI (Talud inferior). Los índices de diversidad desde la parte inferior hacia la parte superior de la gráfica son los índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d) y Pielou (J').

Se observa una correlación significativa ($p < 0.05$) con la prueba de Spearman, entre la mayoría de los diferentes índices con las profundidades y distancia de la costa, (**Tabla 8**), además se realizó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre los índices y las zonas batimétricas, pero no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) y por lo que no se realizó la prueba de Dunn.

Tabla 8. Análisis de correlación Spearman entre variables biológicas y abióticas, se señala en negrita los resultados significativos ($p < 0.05$) del coeficiente de correlación ρ . Los índices de: Simpson (λ : lambda), Shannon (H') calculado en base 2, Margalef (d), Pielou (J') y los tres principales números de Hill (0D , 1D y 2D). TFM: Temperatura de fondo de mar, SFM: Salinidad de fondo de mar, OFM: Oxígeno de fondo de mar. Prof.: Profundidad, DC: Distancia a la costa.

	λ	H'	d	J'	0D	1D	2D	TFM	SFM	OFM	Prof.	DC
λ	1.00											
H'	-0.43	1.00										
d	-0.43	1.00	1.00									
J'	-0.03	0.43	0.43	1.00								
0D	-0.37	0.98	0.98	0.28	1.00							
1D	-0.43	1.00	1.00	0.43	0.98	1.00						
2D	-0.45	0.98	0.98	0.58	0.92	0.98	1.00					
TFM	0.55	-0.63	-0.63	-0.53	-0.50	-0.63	-0.70	1.00				
SFM	0.55	-0.63	-0.63	-0.53	-0.50	-0.63	-0.70	1.00	1.00			
OFM	-0.32	0.25	0.25	-0.47	0.33	0.25	0.17	-0.35	-0.35	1.00		
Prof.	-0.64	0.78	0.78	0.53	0.69	0.78	0.82	-0.98	-0.98	0.28	1.00	
DC	-0.62	0.78	0.78	0.49	0.70	0.78	0.80	-0.97	-0.97	0.27	0.98	1.00

En resumen, los valores de los índices de diversidad (H' , d , J' y los números de Hill) se relacionan al gradiente batimétrico (**Fig. 25**) siendo mayores los que se encuentran en el talud superior e inferior; mientras que, las mayores dominancias (λ) correspondieron a la plataforma continental interna. Por otro lado, la plataforma continental externa presenta índices de diversidad de cero, porque no hubo ningún individuo de poliquetos y solo presencia de *Thioploca*. Además, se observa que la profundidad presentó una alta correlación significativa con los índices de diversidad, dando correlaciones positivas entre H' ($\rho = 0.78$, $p < 0.05$); d ($\rho = 0.78$, $p < 0.05$); J' ($\rho = 0.53$, $p > 0.05$); 0D ($\rho = 0.69$, $p < 0.05$); 1D ($\rho = 0.78$, $p < 0.05$); 2D ($\rho = 0.82$, $p < 0.05$) y una correlación inversa con λ ($\rho = -0.64$, $p < 0.05$) también con las variables abióticas de fondo TFM ($\rho = -0.98$, $p <$

0.05) y SFM ($\rho = -0.98$, $p < 0.05$) fue una correlación negativa significativa mientras que con el OFM presento una correlación positiva aunque no significativa ($\rho = 0.28$, $p > 0.05$), **Tabla 8**.

El análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre los índices y las zonas batimétricas no presento diferencias significativas ($p > 0.05$).

6.6 Análisis NMDS, *Cluster*, SIMPROF y SIMPER

El análisis de ordenación NMDS, muestra un agrupamiento entre las estaciones M4, M5 y M7 en estaciones sin *Thioploca*, separándose de las estaciones con presencia de *Thioploca* con un valor de stress 0.01 sugiere una interpretación de los datos sin riesgo de falsas inferencias. El análisis de *Cluster* y la prueba de significancia de similitud SIMPROF, muestra un agrupamiento entre las estaciones M1, M4, M5 y M7 a una similitud de 20.18%, también las estaciones M3 y M6 con una similitud de 29.47%, todas estas estaciones se agrupan con una similitud de 12.94%, mediante el análisis SIMPROF se verifico que todo este grupo de estaciones no presentan diferencias significativas (líneas punteadas rojas) luego si se observó una diferencia significativa ($p < 0.05$) entre las estaciones de M2 con (M3, M6, M1, M4, M5, M7) donde se observó una línea solida negra, y se resume en la **Tabla 9** y **Fig. 26**.

Tabla 9. Prueba SIMPROF del cluster (En letra negrita indica diferencias significativas).

ESTACIONES	SIMILARIDAD (%)	π	SIGNIFICANCIA
(M3, M6) y (M1, M4, M5, M7)	12.94	2.6	0.209
M2 y (M3, M6, M1, M4, M5, M7)	4.4	3.81	0.016

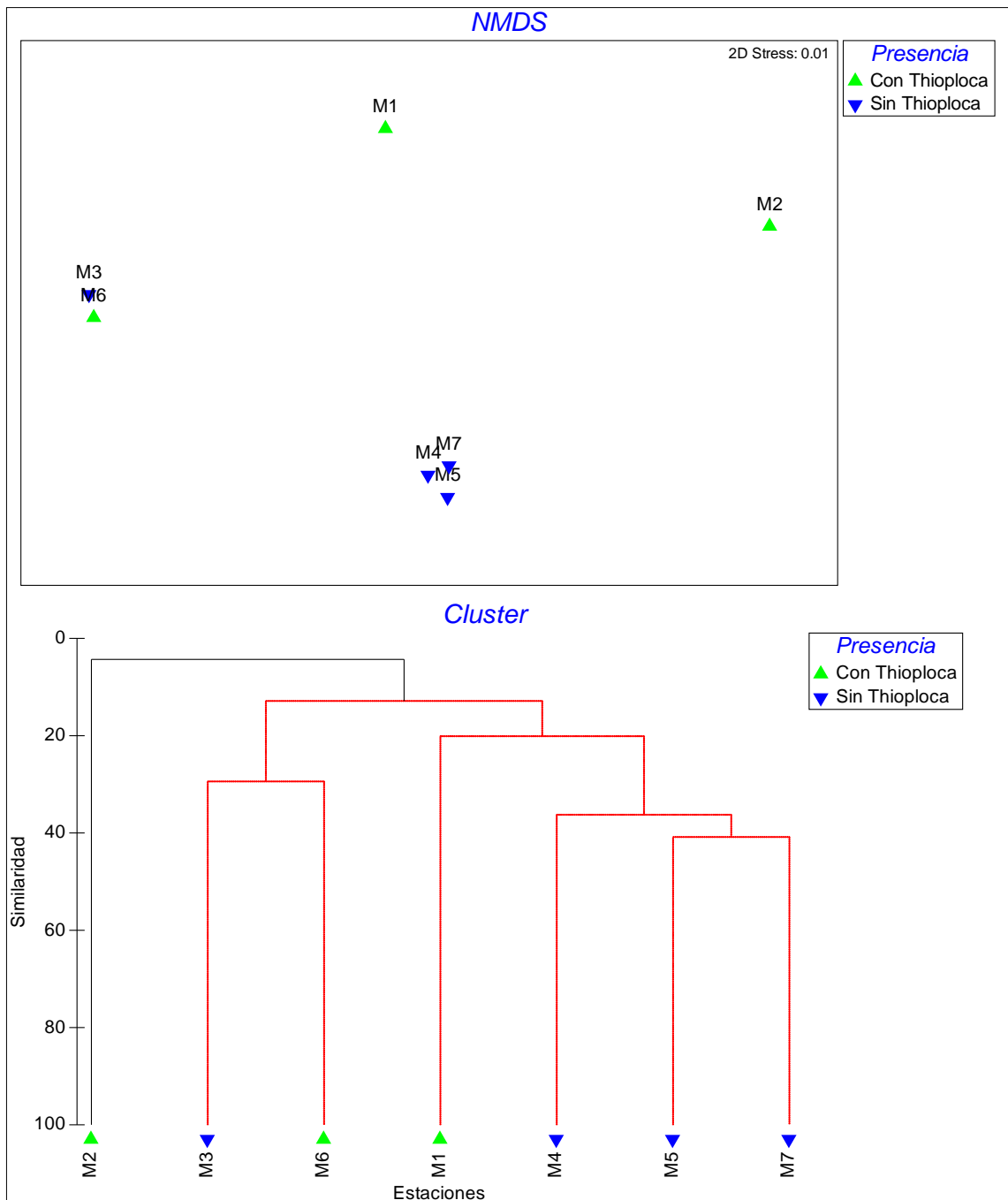


Figura 26. Sitios de ploteo por presencia de *Thioploca*, mostrando el agrupamiento entre las estaciones mediante la ordenación del NMDS (arriba), y análisis de *cluster* modo Q de las abundancias y test de significancia SIMPROF, líneas rojas punteadas indican que no hay diferencia significativa y líneas negras solidas si encuentran diferencias significativas ($p < 0.05$) (abajo).

Análisis SIMPER

El análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER), se usó para determinar la contribución de los taxones para la disimilaridad entre los grupos con presencia y ausencia de *Thioploca*, en base al índice Bray-Curtis que se empleó para el NMDS y *Cluster* de los datos transformados a $\log(x+1)$.

La siguiente **Tabla 10** representa las tasas que contribuyeron al 90.35% de disimilitud entre abundancia de los poliquetos con presencia y ausencia de *Thioploca* que en promedio de disimilaridad es de 86.32%.

Las especies con mayor porcentaje de disimilitud fueron el *Paraprionospio pinnata* (10.54%), *Magelona phyllisae* (7.64%), *Aricidea* sp. (7.06%) con presencia en la mayoría de las estaciones, tanto en la plataforma continental como en el talud frente Huacho (11° S) y Callao (12° S).

Tabla 10. Lista de taxones que contribuyen al 86.32% de la disimilitud entre grupos de poliquetos con presencia de *Thioploca* y sin *Thioploca*, basados en el Análisis SIMPER.

Taxas	Grupos con <i>Thioploca</i> (Promedio de abundancias)	Grupos sin <i>Thioploca</i> (Promedio de abundancias)	Promedio de disimilitud	Contrib. (%)	Acumu. (%)
<i>Paraprionospio pinnata</i>	2.47	0.55	9.10	10.54	10.54
<i>Magelona phyllisae</i>	2.14	0.45	6.59	7.64	18.18
<i>Aricidea</i> sp.	0.00	2.01	6.10	7.06	25.24
<i>Polychaeta</i> sp1.	0.77	1.62	5.74	6.65	31.89
<i>Tharyx</i> sp.	0.73	1.04	5.14	5.95	37.84
<i>Levinsenia oculata</i>	0.23	1.16	3.46	4.01	41.85
<i>Sigambra tentaculata</i>	0.54	0.45	3.24	3.75	45.61
Syllidae	0.00	1.10	3.13	3.63	49.23
<i>Nephtys ferruginea</i>	1.06	0.00	2.70	3.13	52.36
Maldanidae	0.00	0.90	2.64	3.06	55.42
Capitellidae	0.00	0.79	2.35	2.72	58.14
<i>Leitoscoloplos</i> sp.	0.69	0.17	2.11	2.44	60.59
<i>Cossura</i> sp.	0.23	0.27	1.93	2.23	62.82
<i>Aricidea simplex</i>	0.00	0.55	1.73	2.00	64.82
<i>Polychaeta</i> sp2.	0.00	0.55	1.54	1.79	66.60
Cirratulidae	0.23	0.00	1.53	1.77	68.38
<i>Chaetozone</i> sp.	0.23	0.00	1.53	1.77	70.15
Lumbrineridae	0.23	0.00	1.53	1.77	71.92
Ampharetidae	0.23	0.45	1.48	1.71	73.63
<i>Onuphis</i> sp.	0.00	0.52	1.47	1.70	75.33
<i>Glycera</i> sp.	0.00	0.45	1.44	1.67	77.00
Dorvilleidae	0.00	0.40	1.41	1.64	78.64
Onuphidae	0.00	0.40	1.41	1.64	80.27
Terebellidae	0.00	0.49	1.38	1.60	81.87
Polynoidae	0.00	0.35	1.22	1.41	83.28
Orbinidae	0.23	0.27	1.14	1.32	84.60
<i>Sphiophanes</i> sp.	0.00	0.40	1.12	1.29	85.89
Flabelligeridae	0.00	0.27	0.96	1.12	87.01
<i>Notomastus</i> sp.	0.00	0.35	0.96	1.11	88.12
<i>Amphicteis</i> sp.	0.00	0.35	0.96	1.11	89.24
<i>Maldane</i> sp.	0.00	0.35	0.96	1.11	90.35

7 DISCUSIÓN

7.1 Efecto de las biomasas de *Thioploca* sobre parámetros comunitarios de los ensamblajes de poliquetos en la plataforma central del Perú

Gutiérrez *et al.* (2008a) han encontrado que, en la plataforma continental central del Perú, bajos valores de oxígeno en los fondos favorecen la colonización de *Thioploca*, mientras altos valores de oxígeno modulan sus biomasas. A esta generalidad, el presente estudio encontró que rangos de biomasa de *Thioploca* se relacionan con el aumento de los parámetros comunitarios del ensamblaje de poliquetos tanto en la distribución vertical en el sedimento, así como frente a gradientes batimétricas influenciadas por la ZMO.

Este estudio analizó los parámetros comunitarios del ensamblaje de poliquetos por efecto de la presencia y ausencia de la biomasa de *Thioploca* bajo niveles de oxigenación en el gradiente batimétrico en la plataforma central del Perú. En la plataforma continental interna, en la estación somera M1 (79 m), los parámetros comunitarios del ensamblaje de poliquetos fueron los mayores y las biomasas de *Thioploca* fueron cerca de veinte veces más en magnitud que las biomasas de poliquetos, (igual como lo reportado por Carrasco *et al.*, 1999), lo cual indica que bajo condiciones de disoxia (0.3 mL.L^{-1}) *Thioploca* puede condicionar valores altos del macrobentos (poliquetos), mientras que bajo condiciones más oxigenadas ($0.07 - 0.15 \text{ mL.L}^{-1}$) como en E1 (48 m) y E2 (94 m) las densidades de poliquetos y *Thioploca* se reducen pero la magnitud de la biomasa de *Thioploca* respecto de las biomasas de poliquetos aumentan cerca de dos hasta más de noventa veces en magnitud, respectivamente. En la plataforma externa E4 (145 m) presento mayores tenores de oxígeno de fondo (0.3 mL.L^{-1}) pero no presento ningún poliqueto, solo la presencia de nematodos retenidos con *Thioploca*, aunque históricamente en esta estación si se ha reportado poliquetos como *P. pinnata*, *M. phyllisae*, *Tharyx* sp. y *Hermundura fauveli* especies características dentro del núcleo de ZMO, que también han sido reportados por otros autores (Levin, 2003; Gallardo *et al.*, 2004; Palma *et al.*,

2005) pero esta ausencia de poliquetos puede deberse a un estado de recuperación del bentos después de una desoxigenación del fondo del mar por evento de la Niña de 2007 hasta mediados de 2008 (Gutiérrez *et al.*, 2008b; IMARPE, 2008). En el talud superior en M6 (303 m) el nivel de oxígeno fue de 0.02 mL.L⁻¹, que condicionó altos valores de los parámetros comunitarios de los poliquetos, aunque en esta ocasión las biomásas de los poliquetos fueron hasta 7 veces mayores a las de la *Thioploca*, mientras que en M2 (320 m) con el mismo tenor de oxígeno de 0.02 mL.L⁻¹, los parámetros comunitarios de los poliquetos fueron menores y la *Thioploca* fue mayor en más de 100 veces su magnitud de las biomásas de poliquetos, todos estos resultados indicarían una posible interacción ecológica entre estos dos componentes del bentos, otorgando un rol más dinámico y complejo que el de un detoxificador de ambientes sulfurosos, planteado inicialmente por Gallardo *et al.* (1996).

7.2 Efecto detoxificador de *Thioploca* y las densidades de los poliquetos

Se ha sugerido que los tapices de *Thioploca* podrían beneficiar al macrobentos (poliquetos) mediante la oxidación de sulfuros del medio (Gallardo *et al.*, 1996; Carrasco y Carbajal, 1996; Otte *et al.*, 1999). Donde se ha postulado que cuando *Thioploca* alcanza a formar grandes poblaciones en el bentos puede ser un importante agente en remover a los sulfuros, favoreciendo a las poblaciones de metazoarios en condiciones severas de hipoxia (Gallardo *et al.*, 1996). De ser así el macrobentos (poliquetos) debería mostrar señales favorables a través de una mayor diversidad en la composición funcional, así como una mayor distribución vertical en comparación a condiciones hipóxicas sin *Thioploca*.

En investigaciones anteriores se ha tratado de comparar el antagonismo de la presencia del macrobentos con *Thioploca* en base a relaciones lineales (Arntz *et al.*, 1985; Zafra *et al.*, 1988) utilizando el muestreador característico de macrobentos, la draga, sin embargo, en la actualidad se han perfeccionado los equipos muestreadores del bentos que nos permiten comprender mejor los procesos que se dan en el fondo como el

asentamiento y reclutamiento de los poliquetos (Jiménez, 2016). El uso de testigos de la columna de sedimentos nos permite explorar relaciones a una escala más fina (por ejemplo, el uso de MUC, HAPS, monocorer, box corer), dando relaciones no lineales (curvas sigmoidales) en relación a variables biológicas con los niveles de oxígeno disuelto o duración de eventos hipóxicos (Seitz *et al.*, 2009; Villnäs *et al.*, 2012).

En otros estudios de menor escala como en el meiobentos: nematodos y foraminíferos se ha podido comprobar la relación del oxígeno disuelto de fondo y la labilidad de la materia orgánica con la diversidad de la nematofauna (Aramayo, 2012) e incluso que la distribución vertical de los foraminíferos está directamente relacionada por la materia orgánica lábil y las condiciones oxido-reductoras frente a la plataforma central del Perú (Cardich, 2012), en este trabajo es uno de los primeros en explorar el macrobentos (Poliquetos) en su distribución vertical en el sedimento que permite verificar las interacciones entre *Thioploca* y los poliquetos, en particular del efecto de las biomásas de *Thioploca* sobre los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos en los sedimentos subsuperficiales como fue los trabajos de Gallardo *et al.* (1994) y Carrasco *et al.* (1999) con otros equipos muestreadores de menor resolución para el entendimiento de su distribución vertical dentro del sedimento, dentro de los parches de *Thioploca*, ya que esta bacteria puede profundizarse dentro de los sedimentos o migrar a condiciones más óptimas (Gallardo *et al.*, 1995; Schulz *et al.*, 1996, 2000).

Del modelo planteado por Diaz y Rosemberg (2008), mencionan que los flujos de energía del bentos es alterada por las condiciones de hipoxia, por ejemplo bajo un gradiente de oxígeno, normoxia – hipoxia – anoxia, la transferencia de energía del bentos va disminuyendo hasta llegar a un punto de completa dominancia bacteriana, donde este comportamiento también fue sugerido que el oxígeno de fondo controla los parámetros comunitarios de macrobentos y *Thioploca* (Gutiérrez *et al.*, 1999) y posteriormente Gutiérrez *et al.* (2008a) plantean un modelo conceptual que engloba la alternancias de los diferentes componentes del bentos: meiofauna – tapices de

Thioploca – macrobentos (ensamble infaunal de poliquetos) por los episodios de eventos de oxigenación forzadas por el ENOS.

En este estudio se ha planteado un modelo conceptual acerca de la posible relación ecológica entre la biomasa de *Thioploca* sobre los efectos de los parámetros comunitarios del ensamble de poliquetos, donde los niveles de oxigenación es el principal modulador de la biomasa de *Thioploca* y estas a su vez pueden estar favoreciendo a un asentamiento óptimo de los poliquetos.

Si bien en la naturaleza no existen límites discretos, sugiero que en un (i) estadio inicial, en rangos de microxia ($0 - 0.1 \text{ mL.L}^{-1}$) dominado por densos tapices de *Thioploca* y bajos valores de la densidad de poliquetos y mientras se incrementa el oxígeno, las biomásas de *Thioploca* irán disminuyendo gradualmente, existiendo una tendencia de incremento de la densidad de los poliquetos, un (ii) estado intermedio, con rangos disódicos, ($0.1 - 1 \text{ mL.L}^{-1}$) existe una codominancia de estos dos componentes del bentos donde *Thioploca* tendría un efecto positivo sobre el ensamble de poliquetos, ya que, cumpliría un rol detoxificante del medio, y posibilitaría a poblaciones de densidades promedio de poliquetos especialmente entre sedimentos subsuperficiales, finalmente se tendría un (iii) tercer estado, de rangos óxicos ($1 - 8 \text{ mL.L}^{-1}$) donde los poliquetos tendrían tendencia a aumentar en densidad, mientras *Thioploca* puede profundizarse dentro de los sedimentos o migrar a condiciones más óptimas, disminuyendo sus biomásas como se muestra en la **Fig. 27**. Las condiciones de oxígeno mencionadas corresponden a Bernhard y Sen Gupta (1999), aunque es importante mencionar que valores mayores a $.2 \text{ mL.L}^{-1}$ no suele presentarse en el fondo marino frente a la plataforma central Perú.

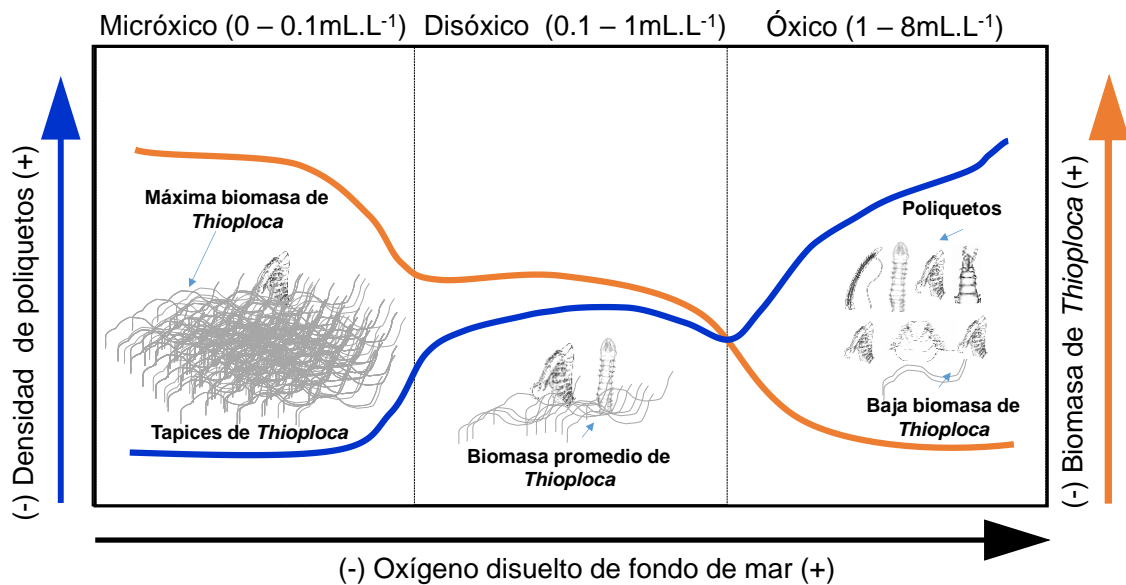


Figura 27. Modelo conceptual del efecto de la biomasa de *Thioploca* sobre las densidades de los poliquetos bajo los niveles de oxigenación frente a la plataforma continental central del Perú (Basado en Díaz y Rosenberg, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2008a). La línea azul, representa la tendencia de la densidad de los poliquetos y la línea naranja representa la tendencia de la biomasa de *Thioploca*.

7.3 Variación espacial de la diversidad del ensamble de poliquetos entre estaciones por el gradiente batimétrico y por presencia de *Thioploca*

El análisis espacial en el gradiente batimétrico indicó una relación muy estrecha con los límites de distribución de la ZMO, en los sedimentos cerca al límite superior dentro de la ZMO (E1 y E2) y dentro del núcleo de la ZMO (M1, E4, M6, M2, M3, M4) aunque M1 se asocia más al límite superior de la ZMO, por ser la estación más somera frente a Huacho y tener altos parámetros comunitarios e índices de diversidad. La diversidad varía desde altos valores en el límite superior de la ZMO disminuyendo dentro del núcleo de la ZMO, por la dominancia de algunas especies y luego incrementado con la profundidad por debajo de la ZMO. La estación M4 presento altos valores de sus índices y se asocia más a las estaciones que se encuentran por debajo de la ZMO (M7 y M5) donde existe una mayor diversidad de especies y todas las especies son casi igualmente abundantes, sin que exista una dominancia de ninguna de ellas. Estos resultados también se observaron en la ZMO del mar de Arabia por Levin *et al.* (2000) donde los

mayores valores de densidades de poliquetos se encontraron asociado a los máximos valores de oxígeno, aunque en este estudio por debajo de la ZMO el grupo que domino no fueron los poliquetos, sino fueron principalmente crustáceos. Otros estudios sugieren que esta diversidad de especies suele estar directamente influenciada por las masas de agua presente, así dentro de la ZMO prevalecieron las AESS, pobres en oxígeno y a mayores profundidades las AIA, son ricas en oxígeno (Palma *et al.*, 2005), por otro lado, Levin y Gage (1998), hacen una pregunta de ¿por qué hay tantas especies en aguas profundas?, en el presente trabajo se analizaron diferentes índices de diversidad tradicionalmente usados para caracterizar las comunidades bentónicas entre ellos se observó que muchos coinciden en incrementarse con la profundidad existiendo una alta equitabilidad, donde el todos los individuos son igualmente distribuidos entre las especies, a medida que vamos aumentando con el gradiente batimétrico, otro índice nuevamente retomado por Jost (2006) son los números de Hill, donde se propone la unificación de todos los índices de diversidad a una única medida de diversidad, el número efectivo de especies, es decir todas las especies tendrían las mismas abundancias (igualmente comunes o equiprobables) ya que los índices como Shannon (H') miden la el grado de entropía, es decir el grado de incertidumbre de la identificación de una especie, mientras mayor sea su valor, mayor será la diversidad, y si usamos los perfiles de diversidad (relación de números de Hill versus el orden de diversidad) se podrá notar que ese valor determinado por índices tradicionales usados, son solo un punto en el espectro de la diversidad de una comunidad. Sin embargo, no existe un consenso en la unificación de los índices de diversidad, pero este índice sería una buena alternativa para evitar ambigüedades o interpretaciones erróneas de las comunidades.

Por otro lado diferentes trabajos indican que la labilidad de la materia orgánica y el oxígeno están altamente correlacionada con la diversidad de poliquetos, pudiendo ser una combinación de ambos parámetros ya que es difícil separar un efecto de otro (Levin y Gage, 1998; Levin *et al.*, 2009) además Mosch *et al.* (2012), determinaron los factores

que afectan la distribución de organismos epifaunales, principalmente los que afectan la disponibilidad de materia orgánica como las corrientes marinas o el ángulo de inclinación de la plataforma continental frente al margen central del Perú.

Finalmente se encontró que el mejor factor en el ensamble de poliquetos es la presencia/ausencia de *Thioploca*, ya que definió en mejor grado a todas las estaciones con diferencias significativas, SIMPROF, así como la disimilaridad entre taxas que en promedio indica una disimilaridad de 86.32% mediante el SIMPER, aunque esto también responde a la zonación batimétrica por efecto de la ZMO (Gallardo *et al.*, 2004; Levin *et al.*, 2009).

8 CONCLUSIÓN

La dinámica comunitaria de los poliquetos es compleja y no solo se restringe a grandes moduladores más estudiados como el oxígeno disuelto de fondo y material orgánico lábil, sino también a las posibles interacciones ecológicas con los demás componentes del bentos, como la presencia de las bacterias *Thioploca*. Si bien es cierto en la naturaleza no existen límites discretos, se plantea un modelo conceptual, donde se distinguirían tres estados en la interacción entre poliquetos – *Thioploca*, un primer estado inicial bajo rangos de microxia, donde existiría altas biomásas de *Thioploca* y bajos valores de la densidad de los poliquetos, un segundo estado bajo rangos disóxicos, donde existiría una codominancia de entre biomasa promedio de *Thioploca* con mayores valores de las densidades de los poliquetos y un tercer estado bajo rangos óxicos, donde existiría bajas biomásas de *Thioploca* con altas densidades de los poliquetos. Si bien es cierto, no existió una constante presencia de altos valores de biomasa de *Thioploca* durante el periodo de estudio, por ser un escenario post Niño, los altos niveles de oxigenación favorecieron en la degradabilidad de la materia orgánica (fitodetritus), tanto en la columna de agua como en los sedimentos, que ocasionó una disminución de la biomasa de *Thioploca* encontrándose en un estado de recuperación de sus biomásas.

Podemos concluir que se acepta la hipótesis planteada, donde condiciones de hipoxia, favorecen el establecimiento de tapices de *Thioploca* que a su vez generan hábitat para el establecimiento de ensambles de poliquetos en los sedimentos subsuperficiales en la ZMO. Además la presencia de *Thioploca* tendría un efecto ecológico sobre el ensamble de poliquetos en el área de estudio, observándose que los índices de diversidad de los poliquetos estuvieron directamente correlacionados con el gradiente batimétrico que estuvo delimitado por la presencia de una ZMO en el margen central del Perú durante la primavera de 2008.

9 RECOMENDACIONES

Para la caracterización del macrobentos es muy común el uso de dragas como principal equipo muestreador, sin embargo, no se tiene una total percepción de los micro hábitat y procesos de oxido-reducción en el sedimento que cumplen un papel significativo en la diagénesis de la materia orgánica. El mutisacatestigos por otro lado permite un enfoque más fino para la comprensión de las relaciones ecológicas en las comunidades bentónicas de fondo blando en donde se pueden medir diferentes parámetros fisicoquímicos como agua intersticial, potencial redox, tasas de sulfato reducción, estimación de la cantidad y calidad de materia orgánica además de mediciones de algunas de las actividades metabólicas de las bacterias *Thioploca*, como la formación de nitrito o de amonio.

Considero importante que debería haber más estudios de la columna de sedimentos para el macrobentos, con un estudio detallado de cada grupo como los poliquetos asociados con *Thioploca* al igual como se hacen con los otros componentes del bentos, como el meiobentos (nematodos y foraminíferos) en sedimentos de fondo blando, ya que los resultados obtenidos en este trabajo indican que las interacciones entre macrobentos (Poliquetos) y *Thioploca* podrían tener consecuencias no solo en los procesos biogeoquímicos que se producen estructuralmente en la columna del sedimento, sino que parte de la biomasa del ecosistema se estaría generando por estas interacciones, lo cual debe ser mejor comprendido y estudiado para modelar escenarios de cambios ambientales y respuestas globales del ecosistema de la corriente de Humboldt.

10 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAMAYO V. Efectos del régimen de oxígeno y de la disponibilidad de materia orgánica fresca sobre la estructura comunitaria de la meiofauna en dos estaciones costeras frente a Callao durante el período septiembre 2002 a enero 2004. Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 2012.

ARNTZ WE, FLORES LA, MALDONADO M, CARBAJAL G. Cambios de los factores ambientales, macrobentos y bacterias filamentosas en la zona de mínimo de oxígeno frente al Perú durante “El Niño” 1982 – 1983. 1985, pp. 65 – 77. En W. Arntz, A. Landa y J. Tarazona (Eds.), El fenómeno de “El Niño y su impacto en la fauna marina. Boletín del Instituto del Mar del Perú. Volumen extraordinario.

ARNTZ WE, TARAZONA J, GALLARDO VA, FLORES LA, SALZWEDEL H. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. 1991, pp. 131 – 154. In: RV. Tyson and TH. Pearson (Eds.), Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia. Geological Society. Special Publication, 58. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1991.058.01.10>

BANSE K, HOBSON KD. Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. 1974, 185, pp. 1 – 111.

BARBER RT, CHAVEZ FP. Biological consequences of El Niño. Science. 1983, 222, pp. 1203 – 1210. <https://doi.org/10.1126/science.222.4629.1203>

BERNHARD JM, SEN GUPTA BK. Foraminifera of oxygen-depleted environments. 1999, pp. 201 – 216. In: BK. SEN GUPTA (Eds.), Modern Foraminifera. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-48104-9_12

- BREY T, RUMOHR H, ANKAR S. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1988, 117, pp. 271 – 278. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90062-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90062-7)
- BUCK KR, BARRY JP, HALLAM S. *Thioploca* spp. sheaths as niches for bacterial and protistan assemblages. *Marine Ecology*. 2013, 35, pp. 395 – 400. <https://doi.org/10.1111/maec.12076>
- CALIENES R. Producción primaria en el ambiente marino en el Pacífico sudeste, Perú, 1960 – 2000. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. 2014, 29 (1 – 2).
- CALLBECK, CM, CANFIELD, DE, KUYPERS, MMM, YILMAZ, P, LAVIK, G, THAMDRUP B, SCHUBERT CJ, BRISTOW LA. Sulfur cycling in oceanic oxygen minimum zones. *Limnology and Oceanography*. 2021, 66(6), pp. 2360 – 2392. <https://doi.org/10.1002/lno.11759>
- CARDICH J. Especies de foraminíferos bentónicos: indicadores del estado de óxido-reducción del sedimento superficial en el margen continental central del Perú. Tesis para optar el grado de maestro en ciencias del mar. Escuela de Postgrado Víctor Alzamora Castro, Universidad Peruana Cayetano Heredia. 2012.
- CARRASCO F, CARBAJAL W. Reclutamiento de la macroinfauna bentónica en un área influenciada por surgencias costeras: Bahía Concepción, Chile Central. *Gayana Oceanología*. 1996, 4 (2), pp. 169 – 181.
- CARRASCO F, GALLARDO V, BALTAZAR M. The structure of the benthic macrofauna collected across a transect at the central Chile shelf and relationships with giant sulfur bacteria *Thioploca* spp. mats. *Cahiers de Biologie Marine*. 1999, 40, pp. 195 – 202.
- CHAVEZ F, BERTRAND A, GUEVARA-CARRASCO R, SOLER P, CSIRKE J. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards

the future. *Progress in Oceanography*. 2008, 79, pp. 95 – 105.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>

CLARKE KR, GORLEY RN. *PRIMER V6: User Manual / Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, U.K. 2006.

DALE AW, SOMMER S, LOMNITZ U, MONTES I, TREUDE T, LIEBETRAU V, GIER J, HENSEN C, DENGLER M, STOLPOVSKY K, BRYANT LD, WALLMANN K. Organic carbon production, mineralisation and preservation on the Peruvian margin. *Biogeosciences*. 2015, 12, pp. 1537 – 1559. <https://doi.org/10.5194/bg-12-1537-2015>

DIAZ R, ROSENBERG R. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and behavioral responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 1995, 33, pp. 245 – 303.

DIAZ R, ROSENBERG R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*. 2008, 321, pp. 926 – 929.
<https://doi.org/10.1126/science.1156401>

ECHEVIN V, AUMONT O, LEDESMA J, FLORES G. The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A model study. *Progress in Oceanography*. 2008, 79, pp. 167 – 176.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.026>

ELÍAS R, MÉNDEZ N, MUNIZ P, CABANILLAS R, GUTIÉRREZ-ROJAS C, ROZBACZYLO N, LONDOÑO-MESA MH, GÁRATE CONTRERAS PJ, CÁRDENAS-CALLE M, VILLAMAR F, LAVERDE-CASTILLO JJA, BRAUKO KM, ARAKI BRAGA M, DA CUNHA LANA P, DÍAZ-DÍAZ O. Los poliquetos como indicadores biológicos en Latinoamérica y el Caribe. *Marine and Fishery Sciences*. 2021, 34 (1), pp. 31 – 107. <https://doi.org/10.47193/mafis.3412021010301>

- ENFEN. Definición operacional de los eventos “El Niño” y “La Niña” y sus magnitudes en la costa del Perú. 2012, Nota Técnica.
- FAJARDO M, ANDRADE D, BONICELLI J, BON M, GÓMEZ G, RIASCOS JM, PACHECO AS. Macrobenthic communities in a shallow normoxia to hypoxia gradient in the Humboldt upwelling ecosystem. PLOS ONE. 2018, 13(7): e0200349. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200349>
- FARÍAS L. Potential role of bacterial mats in the nitrogen budget of marine sediments: the case of *Thioploca* spp. Marine Ecology Progress. 1998, 170, pp. 291 – 292.
- FAUCHALD K. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families, and genera. Natural History Museum of Los Angeles County. Science. 1977, 28, 1 – 188.
- FAUCHALD K, JUMARS P. The diet of the worms: A study of Polychaeta feeding guilds. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 1979, 17, pp. 193 – 284.
- FERDELMAN TG, LEE C, PANTOJA S, HARDER J, BEBOUT BM, FOSSING H. Sulfate reduction and methanogenesis in a *Thioploca*-dominated sediment off the coast of Chile. Geochimica et Cosmochimica Acta. 1997, 61 (15), pp. 3065 – 3079. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(97\)00158-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(97)00158-0)
- FOSSING H, GALLARDO VA, JORGENSEN BB, HUETTEL M, NIELSEN LP, SCHULZ H, CANFIELD D, FOSTER S, GLUD R, GUNDERSEN J, KUEVER J, RAMSING N, TESKE A, THANDRUP B, ULLOA O. Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. Nature. 1995, 374, pp. 713 – 715. <https://doi.org/10.1038/374713a0>
- FRANKENBERG D, MENZIES RJ. Some quantitative analysis of deep - sea benthos off Peru. Deep-Sea Research. 1968, 15, pp. 623 – 626. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(68\)90069-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(68)90069-7)

- FUENZALIDA R, SCHNEIDER W, GARCÉS-VARGAS J, BRAVO L, LANGE C. Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep-Sea Research II*. 2009, 56, pp. 992 – 1003.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.001>
- FUKUI M, TESKE A, ASSMUS B, MUYZER G, WIDDEL F. Physiology, phylogenetic relationships, and ecology of filamentous sulfate-reducing bacteria (Genus *Desulfonema*). *Archives of Microbiology*. 1999, 172, pp. 193 – 203.
<https://doi.org/10.1007/s002030050760>
- GALLARDO VA. Notas sobre la densidad de la fauna bentónica en el sublitoral del norte de Chile. *Gayana (Zoología)*. 1963, 10, pp. 3 – 15.
- GALLARDO VA. Large benthic microbial communities in sulfide biota under Peru – Chile subsurface countercurrent. *Nature*. 1977a, 268, pp. 331 – 332.
<https://doi.org/10.1038/268331a0>
- GALLARDO VA. On the discovery of a large microbial community living in the soft bottoms of the continental shelf of Chile and Peru. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. 1977b, Supl. 1, pp. 23 – 30.
- GALLARDO VA. Efectos del fenómeno de “El Niño” sobre el bentos sublitoral frente a Concepción, Chile. 1985, pp. 79 – 85. En: W. Arntz, A. Landa y J. Tarazona (Eds.), *El fenómeno de “El Niño” y su impacto en la fauna marina*. Boletín del Instituto del Mar del Perú. Volumen extraordinario.
- GALLARDO VA, CAÑETE JI, ROA R, ENRÍQUEZ-BRIONES S, BALTAZAR M. Recruitment of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile. *Journal of Crustacean Biology*. 1994, 14(4), 665 – 669.
<https://doi.org/10.1163/193724094X00632>

- GALLARDO VA, CARRASCO FD, ROA R, CAÑETE JI. Ecological patterns in the benthic macrobiota across the continental shelf off central Chile. *Ophelia*. 1995, 40, pp. 167 – 188. <https://doi.org/10.1080/00785326.1995.10430583>
- GALLARDO VA, CARRASCO FD, ROA R, QUIÑONES R, ULLOA O, CAÑETE JI, MESIAS JK, SOBARZO M, PINEDA V, BALTAZAR M. Benthic detoxification by a bacterial biomat (*Thioploca* spp.)? Observations on the recruitment of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) off central Chile. 9th Southern African Marine Science Symposium, University of Cape Town. 1996.
- GALLARDO VA, KLINGELHOEFFER E, ARNTZ W, GRACO M. First report of the bacterium *Thioploca* in the Benguela ecosystem off Namibia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1998, 78, pp. 1007 – 1010. <https://doi.org/10.1017/S0025315400044945>
- GALLARDO VA, PALMA M, CARRASCO FD, GUTIÉRREZ D, LEVIN LA, CAÑETE JI. Macrobenthic zonation caused by the oxygen minimum zone on the shelf and slope off central Chile. *Deep-Sea Research II*. 2004, 51, pp. 2475 – 2490. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.07.028>
- GALLARDO VA, SELLANES J, GONZÁLEZ P, PALMA M, MUÑOZ L, ESPINOZA C. Nuevos hallazgos de bacterias marinas filamentosas gigantes en Chile Central XXV Congreso de Ciencias del Mar, Viña del Mar. 2005.
- GALLARDO VA, ESPINOZA C. New communities of large filamentous sulfur bacteria in the eastern South Pacific. *International Microbiology*. 2007, 10, pp. 97 – 102.
- GALLARDO VA, FONSECA A, MUSLEH S, ESPINOZA C. Extrapolations of Standing-Stocks of Big Bacteria in Humboldt Eastern Boundary Current Ecosystem (HEBCE). *Oceanography*. 2013a ,1: 110.

- GALLARDO VA, ESPINOZA C, FONSECA A, MUSLEH S. Las grandes bacterias del Sulfureto de Humboldt. *Gayana*. 2013b, 77(2), pp. 136 – 170. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382013000200008>
- GONZÁLEZ RR, QUIÑONES RA. Pyruvate oxidoreductases involved in glycolytic anaerobic metabolism of polychaetes from the continental shelf off central-south Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2000, 51, pp. 507 – 519. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0693>
- GRACO M, FARÍAS L, MOLINA V, GUTIÉRREZ D, NIELSEN LP. Massive developments of microbial mats following phytoplankton blooms in a naturally eutrophic bay: Implications for nitrogen cycling. *Limnology and Oceanography*. 2001, 46, pp. 821 – 832. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.4.0821>
- GRACO M, FLORES G, LEDESMA J, PURCA S, GUTIÉRREZ D, GIRÓN M. Biogeochemical variability in the oxygen minimum zone of the upwelling Humboldt system off central Peru. *Extended Abstracts of the International Conference The Humboldt Current System Conference: Climate, ocean dynamics ecosystem processes and fisheries*. 2006.
- GRACO M, LEDESMA J, FLORES G, GIRÓN M. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista peruana de Biología*. 2007, 14(1), pp. 117 – 128. <https://doi.org/10.15381/rpb.v14i1.2165>
- GRACO M. Air-sea gas fluxes and processes at Eastern Boundary Upwelling and Oxygen Minimum Zones (OMZ) Systems: A zoom for the Humboldt Upwelling System off Peru. 2010, *SOLAS NEWS*, Issue 11.
- GUILLÉN O, CALIENES R. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras peruanas. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. Volumen extraordinario.

Investigación Cooperativa de la Anchoveta y su Ecosistema (ICANE). 1981, pp. 130 – 143.

GUTIÉRREZ D, MAYOR S, FLORES LA. Efecto del oxígeno disuelto sobre las comunidades macrobentónicas del margen continental peruano. VIII Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Trujillo, Perú. 1999, pp. 482 – 484.

GUTIÉRREZ D, GALLARDO VA, MAYOR S, NEIRA C, VÁSQUEZ C, SELLANES J, RIVAS M, SOTO A, CARRASCO F, BALTAZAR M. Effects of dissolved oxygen and fresh organic matter on bioturbation potential of macrofauna in sublittoral sediments off Central Chile during 1997/1998 El Niño. Marine Ecology Progress Series. 2000, 202, pp. 81 – 99. <https://doi.org/10.3354/meps202081>

GUTIÉRREZ D, ARONES K, CHANG F, QUIPÚZCOA L, VILLANUEVA P. Impacto de la variación oceanográfica estacional e inter-anual sobre los ensamblajes de microfitoplancton, mesozooplancton, ictioplancton y macrozoobentos de dos áreas costeras del norte del Perú entre 1994 y 2002. Boletín del Instituto del Mar del Perú. 2005, 22, (1 – 2), pp. 1 – 60.

GUTIÉRREZ D, QUIPÚZCOA L, ENRÍQUEZ E. Oxygen deficiency and benthic communities in the peruvian upper continental margin. Gayana. 2006, Supl. 70, pp. 29 – 36. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382006000300008>

GUTIÉRREZ D, ENRÍQUEZ E, PURCA S, QUIPÚZCOA L, MARQUINA R, FLORES G, GRACO M. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. Progress in Oceanography. 2008a, 79, pp. 177 – 189. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.025>

GUTIÉRREZ D, ENRÍQUEZ E, QUIPÚZCOA L, MARQUINA R. Interacción de la Zona de Mínimo Oxígeno, Sedimentación de Carbono Orgánico y Procesos Bentónicos. 2008b, Informe anual interno del Instituto del Mar del Perú.

- GUTIÉRREZ D, GRADOS C, GRACO M, VÁSQUEZ L, VELAZCO F, SÁNCHEZ S, AYÓN P, TAM J, MORÓN O, FLORES R, QUISPE C, PIZARRO L. El mar peruano y su dinámica. 2014, pp. 34 – 59. En: Instituto del Mar del Perú. 50 años de Mar y Ciencia.
- HARTMAN O. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World. Parts 1 and 2. Allan Hancock Foundation Occasional Paper. 1959, 23, pp. 1 – 628.
- HELLY JJ, LEVIN LA. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. Deep-Sea Research I. 2004, 51, pp. 1159 – 1168. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009>
- HILL MO. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology. 1973, 54, pp. 427 – 432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- HOBSON KD, BANSE K. Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 1981, 209, 1 – 144.
- HØGSLUND S, REVSBECH NP, KUENEN JG, JØRGENSEN BB, GALLARDO VA, VOSENBERG JVD, NIELSEN JL, HOLMKVIST L, ARNING ET, NIELSEN LP. Physiology and behaviour of marine *Thioploca*. The ISME Journal. 2009, 3, pp. 647 – 657. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.17>
- HUETTEL M, FORSTER S, KLÖSER S, FOSSING H. Vertical migration in the sediment-dwelling sulfur bacteria *Thioploca* spp. in overcoming diffusion limitations. Applied and Environmental Microbiology. 1996, 62, pp. 1863 – 1872. <https://doi.org/10.1128/AEM.62.6.1863-1872.1996>
- HUGHES DA, LAMONT PA, LEVIN LA, PACKER M, GAGE JD. Macrofaunal communities and sediment structure across the Pakistan Margin oxygen minimum

zone, northeast Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*. 2009, 56, pp. 434 – 448.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.030>

IAPSO. The International System of Units (SI) in Oceanography. UNESCO Technical papers in Marine Science. 1985, 45, pp. 1 – 124.

IMARPE. Anuario Científico Tecnológico IMARPE. 2008.

JANNASCH HW. Life at the sea floor. *Nature*. 1995, 374, pp. 676 – 677.

JIMÉNEZ A. Asentamiento y reclutamiento de poliquetos bentónicos en la plataforma continental frente a Callao desde verano a invierno de 2015. Tesis para optar el grado de maestro en ciencias del mar. Escuela de Postgrado Víctor Alzamora Castro, Universidad Peruana Cayetano Heredia. 2016.

JOST L. Entropy and diversity. *Oikos*. 2006, 113 (2), pp. 363 – 375.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

JØRGENSEN BB, GALLARDO VA. *Thioploca* spp: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiology Ecology*. 1999, 28, pp. 301 – 313.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00585.x>

KAMYKOWSKI D, ZENTARA S-J. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep-Sea Research*. 1990, 37, pp. 1861 – 1874.
[https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90082-7](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90082-7)

LARKIN JM, STROHL WR. *Beggiatoa*, *Thiothrix*, and *Thioploca*. *Annual Review of Microbiology*. 1983, 37, pp. 341 – 367.
<https://doi.org/10.1146/annurev.mi.37.100183.002013>

LAUTERBORN R. Eine neue Gattung der Schwefelbakterien (*Thioploca schmidlei* nov. gen. nov. spec.). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1907, 25, pp. 238 – 242.

- LEDESMA J, TAM J, GRACO M, LEÓN V, FLORES G, MORÓN O. Caracterización de la Zona de Mínimo de Oxígeno (ZMO) frente a la costa peruana entre 3° N y 14° S. 1999 – 2009. Boletín del Instituto del Mar Perú. 2011, 26 (1 – 2), pp. 49 – 57.
- LEVIN LA, HUGGETT C, WISMER K. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal Marine Research*. 1991, 49, pp. 763 – 800. <https://doi.org/10.1357/002224091784995756>
- LEVIN LA, GAGE J. Relationships between oxygen, organic matter and the diversity of bathyal macrofauna. *Deep-Sea Research II*. 1998, 45, pp. 129 – 163. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00085-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00085-4)
- LEVIN LA, GAGE J, MARTIN C, LAMONT P. Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*. 2000, 47, pp. 189 – 226. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00103-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00103-4)
- LEVIN, LA, ETTER RJ, REX MA, GOODAY AJ, SMITH CR, PINEDA J, STUART CT, HESSLER RR, PAWSON D. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2001, 32, pp. 51 – 93. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114002>
- LEVIN LA, GUTIÉRREZ D, RATHBURN A, NEIRA C, SELLANES J, MUÑOZ P, GALLARDO V, SALAMANCA M. Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997 – 98 El Niño. *Progress in Oceanography*. 2002, 53, pp. 1 – 27. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00022-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00022-8)
- LEVIN LA. Oxygen minimum zone benthos adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 2003, 41, pp. 1 – 45.
- LEVIN LA, WHITCRAFT CR, MENDOZA GF, GONZALEZ JP, COWIE GL. Oxygen and organic matter thresholds for benthic faunal activity on the Pakistan margin oxygen

- minimum zone (700 – 1100m). *Deep-Sea Research II*. 2009, 56, pp. 449 – 471.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.032>
- MAIER S, GALLARDO VA. Nutritional characteristics of two marine thioplocas determined by autoradiography. *Archives of Microbiology*. 1984a, 139, pp. 218 – 220.
- MAIER S, GALLARDO VA. *Thioploca araucae* sp. nov. and *Thioploca chileae* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*. 1984b, 34, pp. 414 – 418.
<https://doi.org/10.1099/00207713-34-4-414>
- MAIER S, VÖLKER M, BEESE M, GALLARDO VA. The fine structure of *Thioploca araucae* y *Thioploca chileae*. *Canadian Journal of Microbiology*. 1990, 36, pp. 438 – 448. <https://doi.org/10.1139/m90-077>
- MARGALEF DR. Information theory in ecology. *General Systems*. 1958, 3, pp. 36 – 71.
- MEJÍA J, FLORES L, SEGURA G. Exploración sobre recursos costeros y recursos demersales. Crucero 7104 B/I SNP-1. Instituto del Mar del Perú, Serie de Informes Especiales. 1971, 88, pp. 1 – 35.
- MITCHELL JG. The influence of cell size on marine bacterial motility and energetics. *Microbial Ecology*. 1991, 22, pp. 227 – 238. <https://doi.org/10.1007/BF02540225>
- MONTECINO V, LANGE CB. The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography*. 2009, 83, pp. 65 – 79. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041>
- MONTES I, COLAS F, CAPET X, SCHNEIDER W. On the pathways of the equatorial subsurface currents in the eastern equatorial Pacific and their contributions to the Peru-Chile Undercurrent. *Journal of Geophysical Research*. 2010, 115, C09003. <https://doi.org/10.1029/2009JC005710>
- MOSCH T, SOMMER S, DENGLER M, NOFFKE A, BOHLEN L, PFANNKUCHE O, LIEBETRAU V, WALLMANN K. Factors influencing the distribution of Epibenthic

megafauna across the Peruvian oxygen minimum zone. *Deep-Sea Research I*. 2012, 68, pp. 123 – 135. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2012.04.014>

MUBMANN M, SCHULZ HN, STROTMANN B, KJAER T, NIELSEN LP, ROSSELLÓ-MORA RA, AMANN RI, JØRGENSEN BB. Phylogeny and distribution of nitrate-storing *Beggiatoa* spp. in coastal marine sediments. *Environmental Microbiology*. 2003, 5(6), pp. 523 – 533. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00440.x>

OTTE S, KUENEN JG, NIELSEN LP, PEARL HW, ZOPFI J, SCHULZ HN, TESKE A, STROTMANN B, GALLARDO VA, JØRGENSEN BB. Nitrogen, carbon and sulphur metabolism in natural *Thioploca* samples. *Applied and Environmental Microbiology*. 1999, 65, pp. 3148 – 3157. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.7.3148-3157.1999>

PACHECO AS, GONZÁLEZ MT, BREMNER J, OLIVA M, HEILMAYER O, LAUDIEN J, RIASCOS JM. Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*. 2011, 65, pp. 413 – 424. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0238-8>

PALMA M, QUIROGA E, GALLARDO VA, ARNTZ W, GERDES D, SCHNEIDER W, HEBBELN D. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42° S). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2005, 85, pp. 233 – 245. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011112h>

PAULMIER A, RUIZ-PINO D. Oxygen Minimum Zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*. 2009, 80 (3 – 4), pp. 113 – 128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>

PEARSON TH, ROSENBERG R. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 1978, 16, pp. 229 – 311.

- PFANNKUCHE O, FRANK M, SCHNEIDER R, STRAMMA L. Climate-biogeochemistry interactions in the tropical ocean of the SE – American oxygen minimum zone Cruise No. 77, Leg 1 – 4 October 22, 2008 – February 18, 2009 Talcahuano (Chile) – Callao (Peru) – Colon (Panama), Meteor – Berichte. 2011, 11 – 2, pp. 1 – 200.
- PIELOU EC. The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretical Biology. 1966, 13, pp. 131 – 144.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- PROKOPENKO MG, HAMMOND DE, BERELSON WM, BERNHARD JM, STOTT L, DOUGLAS R. Nitrogen cycling in the sediments of Santa Barbara basin and Eastern Subtropical North Pacific: Nitrogen isotopes, diagenesis and possible chemosymbiosis between two lithotrophs (*Thioploca* and Anammox) – “riding on a glider”. Earth and Planetary Science Letters. 2006, 242, pp. 186 – 204.
<https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.11.044>
- PROKOPENKO MG, HIRST MB, DE BRABANDERE L, LAWRENCE DJP, BERELSON WM, GRANGER J, CHANG BX, DAWSON S, CRANE III EJ, CHONG L, THAMDRUP B, TOWNSEND-SMALL A, SIGMAN DM. Nitrogen losses in anoxic marine sediments driven by *Thioploca* – anammox bacterial consortia. Nature. 2013, 500, pp 194 – 198.
<https://doi.org/10.1038/nature12365>
- QUIÑONES RA, GUTIÉRREZ MH, DANERI G, GUTIÉRREZ D, GONZÁLEZ HE, CHAVEZ FP. The Humboldt Current System. 2010, pp. 44 – 64. In: KK. Liu, L. Atkinson, R. Quiñones and L. Talaue – McManus (Eds.), Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins, Global Change – The IGBP Series. Springer.
- QUIPÚZCOA L, GUTIÉRREZ D, ENRÍQUEZ E, MARQUINA R. Seasonal to decadal variations of the macrobenthic biomass and diversity in the upper Peruvian continental margin influenced by the Oxygen Minimum Zone (1976 – 2005). Submitted to: The Humboldt Current System International Conference. 2006.

- QUIPÚZCOA L, GUTIÉRREZ D, ENRÍQUEZ E, MARQUINA R, YUPANQUI W.
Macrobentos y condiciones ambientales en el verano 2004: Crucero BIC Olaya 0401 – 02. Informe del Instituto del Mar del Perú. 2011, 38 (3), pp. 347 – 355.
- ROJAS DE MENDIOLA B. Seasonal phytoplankton distribution along the peruvian coast. 1981, pp. 348 – 356. In: FA. Richards (Eds.), Coastal Upwelling. Coastal and Estuarine Science Vol. 1. American Geophysical Union. Washington, DC.
<https://doi.org/10.1029/CO001p0348>
- ROMANOVA N. Distribución del bentos en la plataforma y el talud continental de la costa peruana. 1972, 128, pp. 127 – 132. En: Investigaciones científico – pesqueras en las aguas del Océano Pacífico adyacentes a la costa de Perú durante el invierno de 1972. Serie de Informes especiales del Instituto del Mar del Perú.
- ROSENBERG R, ARNTZ WE, CHUMÁN DE FLORES E, FLORES LA, CARBAJAL G, FINGER I, TARAZONA J. Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. Journal of Marine Research. 1983, 41, pp. 263 – 279.
<https://doi.org/10.1357/002224083788520153>
- ROWE GT. Benthic biomass in the Pisco, Peru upwelling. Investigación Pesquera. 1971, 35 (1), pp. 127 – 135.
- SALAZAR-VALLEJO SI, LONDOÑO-MESA MH. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) de Pacífico Oriental Tropical. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología. 2004, 75, pp. 9 – 97.
- SALMAN V, AMANN R, GIRNTH AC, POLERECKY L, BAILEY JV, HØGSLUND S, JESSEN G, PANTOJA S, SCHULZVOGT HN. A single-cell sequencing approach to the classification of large, vacuolated sulfur bacteria. Systematic and Applied Microbiology. 2011, 34(4), pp. 243 – 259.
<https://doi.org/10.1016/j.syapm.2011.02.001>

- SCHULZ HN, JØRGENSEN BB, FOSSING HA, RAMSING NB. Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria, *Thioploca* spp., off the Coast of Chile. *Applied and Environmental Microbiology*. 1996, 62, pp. 1855 – 1862.
- SCHULZ HN, STROTMANN B, GALLARDO VA, JØRGENSEN BB. Population study of the filamentous sulfur bacteria *Thioploca* spp. off the Bay of Concepción, Chile. *Marine Ecology Progress Series*. 2000, 200, pp. 117 – 126. <https://doi.org/10.3354/meps200117>
- SCHULZ HN, JØRGENSEN BB. Big bacteria. *Annual Review of Microbiology*. 2001, 55, 105 – 137. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.105>
- SCHULZ HN, SCHULZ HD. Large sulphur bacteria and the formation of phosphorite. *Science*. 2005, 307, pp. 416 – 418. <https://doi.org/10.1126/science.1103096>
- SEITZ RD, DAUER DM, LLANSÓ RJ, LONG C. Broad-scale effects of hypoxia on benthic community structure in Chesapeake Bay, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009, 381, S4 – S12. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.004>
- SHANNON CE. *The mathematical theory of communication*. 1948.
- SIMPSON E H. Measurement of diversity. *Nature*. 1949, 163, 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- STRAMMA L, JOHNSON GC, SPRINTALL J, MOHRHOLZ V. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*. 2008, 320, pp. 655 – 658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>
- STRAMMA L, SCHMIDTKO S, LEVIN LA, JOHNSON GC. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research I*. 2010, 57, pp. 587 – 595. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>

- STROUS M, FUERST JA, KRAMER EHM, LOGEMANN S, MUYZER G, VAN DE PAS-SCHOONEN K, WEBB R, KUENEN JG, JETTEN MSM. Missing lithotroph identified as new planctomycete. *Nature*. 1999, 400, pp. 446 – 449. <https://doi.org/10.1038/22749>
- TARAZONA J, ARNTZ W. Bacterias filamentosas gigantes en fondos someros de la Bahía de Ancón. *Revista de Ciencias UNMSM*. 1986, 74, pp. 178 – 180.
- TARAZONA J, SALZWEDEL H, ARNTZ W. Oscillations of macrobenthos in shallow waters of the Peruvian central coast induced by El Niño 1982 – 83. *Journal of Marine Research*. 1988, 46, pp. 593 – 611. <https://doi.org/10.1357/002224088785113513>
- TARAZONA J, ARNTZ WE, CANAHUIRE E. Impact of two “El Niño” events of different intensity on the hypoxic soft bottom macrobenthos off the central Peruvian coast. *Marine Ecology*. 1996 ,17(1 – 3), pp. 425 – 446. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1996.tb00519.x>
- TESKE A, RAMSING NB, KÜVER J, FOSSING H. Phylogeny of *Thioploca* and related filamentous sulfide-oxidizing bacteria. *Systematic and Applied Microbiology*. 1995, 18, pp. 517 – 526. [https://doi.org/10.1016/S0723-2020\(11\)80412-1](https://doi.org/10.1016/S0723-2020(11)80412-1)
- TESKE A, NELSON DC. The genera *Beggiatoa* and *Thioploca*. 2006, 6, pp. 784 – 810. In: M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K-H. Schleifer and E. Stackebrandt (Eds.), *The Prokaryotes*. Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-30746-X_27
- TESKE A, SALMAN V. The Family Beggiatoaceae. 2014 pp. 93 – 134. In: E. Rosenberg, EF. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt and F. Thompson (Eds.), *The Prokaryotes: Gammaproteobacteria*. The Prokaryotes. Springer.
- THAMDRUP B, CANFIELD E. Pathways of carbon oxidation in continental margin sediments off central Chile. *Limnology and Oceanography*. 1996, 41 (8), pp. 1629 – 1650. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1629>

- ULLOA O, PANTOJA S. The oxygen minimum zone of the eastern South Pacific. *Deep-Sea Research II*. 2009, 56, pp. 987 – 991.
- <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.004>
- VAQUER-SUNYER R, DUARTE CM. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008, 105, pp. 15452 – 15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>
- VELAZCO F, SOLÍS J, DELGADO C, GOMERO R. Sedimentos superficiales y morfología de la plataforma y talud continental superior, entre los 3°30'S a los 15°30'S, Perú. *Informe del Instituto del Mar del Perú*. 2015, 42 (4), pp. 526 – 537.
- VILLNÄS A, NORKKO J, LUKKARI K, HEWITT JE, NORKKO A. Consequences of increasing hypoxic disturbance on benthic communities and ecosystem functioning. *PLOS ONE*. 2012, 7: e44920. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044920>
- WILLIAMS LA, REIMERS C. Role of bacterial mats in oxygen-deficient marine basins and coastal upwelling regimes: Preliminary report. *Geology*. 1983, 11, pp. 267 – 269. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1983\)11<267:ROBMIO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1983)11<267:ROBMIO>2.0.CO;2)
- YUPANQUI W. Estudio del Macrobentos en la Ensenada de Sechura, Piura. Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Universidad Nacional Federico Villarreal. 2002.
- YUPANQUI W, ENRÍQUEZ E, QUIPÚZCOA L, MARQUINA R, VELAZCO F, PAREDES C, GUTIÉRREZ D. Composición funcional de grupo Polychaeta en la bahía de Paita y la plataforma adyacente (5° S), Perú. Febrero 2003 a octubre 2008. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. 2011, 26, 65 – 73.
- ZAFRA A, SALZWEDEL H, FLORES LA. Distribución y biomasa de bacterias filamentosas (*Thioploca* spp.) en las costas norte del Perú durante 1976 – 1985. 1988, pp. 99 – 105. En: H. Salzwedel y A. Landa (Eds.), *Recursos y dinámica del*

ecosistema de afloramiento peruano. Boletín del Instituto del Mar del Perú. Volumen extraordinario.

ZOPFI J, KJAER T, NIELSEN LP, JØRGENSEN BB. Ecology of *Thioploca* spp.: nitrate and sulfur storage in relation to chemical microgradients and influence of *Thioploca* spp. on the sedimentary nitrogen cycle. Applied and Environmental Microbiology. 2001, 67, pp. 5530 – 5337. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.12.5530-5537.2001>

ZUTA S, GUILLÉN O. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Boletín del Instituto del Mar del Perú. 1970, 2 (5), pp. 157 – 324.