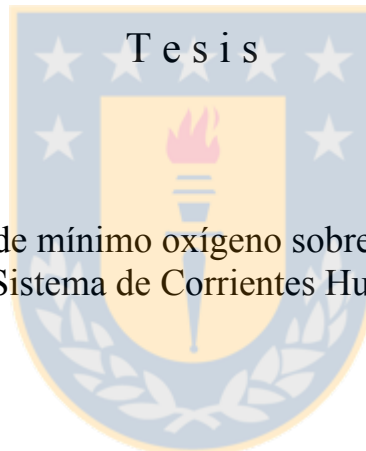


Universidad de Concepción
Escuela de Graduados

Doctorado en Oceanografía



La influencia de la zona de mínimo oxígeno sobre el macrobentos sublitoral
en el Sistema de Corrientes Humboldt

Eduardo J. Quiroga Jamett

Concepción, Chile. Enero de 2005

Universidad de Concepción
Escuela de Graduados

La tesis Doctoral en Oceanografía “La influencia de la zona de mínimo oxígeno sobre el macrobentos sublitoral en el Sistema de Corrientes Humboldt” del Sr. Eduardo J. Quiroga Jamett, realizada en el Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Víctor Ariel Gallardo
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dra. Carmen Morales
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción



Dr. Renato Quiñones
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Prof. Eduardo Tarifeño
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

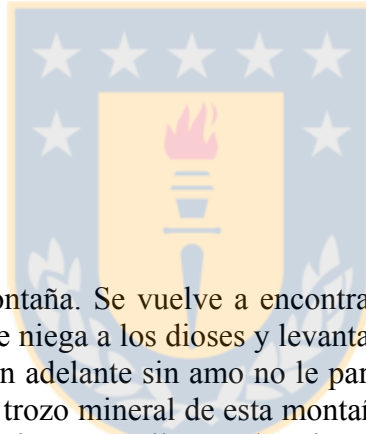
Dr. Wolfgang Schneider
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Claudio Valdovinos
Evaluador Externo
Centro EULA

Dr. Marcus Sobarzo
Director de Programa (S)
Universidad de Concepción

Enero 2005

Dedicada a mis padres y hermano



“Dejo a Sísifo al pie de la montaña. Se vuelve a encontrar siempre su carga. Pero Sísifo enseña la fidelidad superior que niega a los dioses y levanta las rocas. El también juzga que todo está bien. Este universo en adelante sin amo no le parece estéril ni fútil. Cada uno de los granos de esta piedra, cada trozo mineral de esta montaña llena de oscuridad, forma por sí solo un mundo. El esfuerzo mismo para llegar a las cimas basta para llenar un corazón de hombre. Hay que imaginarse a Sísifo dichoso”.

El Mito de Sísifo

Albert Camus

Índice de contenidos

Agradecimientos.....	vii
Curriculum Vitae.....	ix
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiii

Parte A

1.- INTRODUCCIÓN.....	1
1.1.- Patrones de distribución espacial: efecto de borde.....	1
1.2.- Espectros de tamaño-biomasa.....	2
1.3.- Adaptaciones de la macrofauna a la zona de mínimo oxígeno.....	3
2.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
2.1.- Antecedentes del área de estudio.....	5
2.2.- Cruceros de investigación y toma de muestras.....	5
2.3.- Análisis de los sedimentos.....	7
2.4.- Análisis de datos.....	7
2.5.- Adaptaciones morfológicas de <i>P. pinnata</i>	9
2.6.- Tasas de respiración de <i>P. pinnata</i>	9
2.7.- Actividad enzimática de <i>P. pinnata</i>	11
3.- RESULTADOS.....	12
3.1.- Distribución e intensidad de la zona de mínimo oxígeno.....	12
3.2.- Características de los sedimentos.....	13
3.3.- Distribución de las densidades y biomasa del macrobentos.....	14
3.4.- Espectros normalizados de tamaño-biomasa del macrobentos.....	17
3.5.- Diversidad de clases de tamaños del macrobentos.....	19

3.6.- Adaptaciones morfológicas de *P. pinnata*..... 21

3.7.- Tasas de respiración de *P. pinnata*..... 22

4.- DISCUSIÓN 24

4.1.- Distribución de las densidades y biomásas del macrobentos..... 24

4.2.- Espectros de tamaño-biomasa del macrobentos..... 26

4.3.- Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de *P. pinnata* 29

5.- REFERENCIAS 33

Parte B

Publicaciones y Manuscritos 40



1. Quiroga, E., Quiñones, R., Palma, M., Sellanes, J., Gallardo, V.A., Gerdes, D. & Rowe, G. 2005. Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 217-231.
2. Quiroga, E., Quiñones, R., González, R., Gallardo, V.A. & Jessen, G. Aerobic and anaerobic metabolism of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta, Spionidae) in central Chile. *Journal Marine Biological Association UK*. (MS en revisión).
3. Palma, M., Quiroga, E., Gallardo, V.A., Arntz, W., Gerdes, D., Schneider, W., Hebbeln, D. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S). *Journal Marine Biological Association UK*. (MS aceptado para publicación).



Agradecimientos

En primer lugar quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mis padres, Felix y Berta, y a mi hermano Cristian, quienes me han entregado su amor y su incondicional apoyo en el transcurso de estos años. Expreso también mi gratitud a Maritza Palma por su apoyo y compañía en estos años y por las más bellas sonrisas; a Mario Baltazar por su amistad e incontables conversaciones de historia, ciencia y las “otras ciencias”.

Agradezco en forma especial al Profesor Dr. Víctor Ariel Gallardo por su constante apoyo y paciencia en las diversas etapas de mi formación, y por aportar a este trabajo con su conocimiento y experiencia; al Profesor Renato Quiñones por compartir con entusiasmo, sus conocimientos y filosofía, por su apoyo logístico, práctico y moral; a Javier Sellanes por su apoyo en los diversos cruceros de investigación y su espíritu de aventura; al Profesor Dieter Gerdes y Américo Montiel por su apoyo durante mi estadía en Alemania y la aventura de descubrir la Antártica; al Profesor Gilbert Rowe por su guía en mis inicios en el estudio del bentos; a los Profesores Wolfgang Schneider, Leonardo Castro, Carmen Morales y Eduardo Tarifeño por su desinteresado apoyo. A los docentes del Programa de Oceanografía. También quiero extender mis agradecimientos a mis amigos y compañeros con quienes he compartido estos años: Liliana Herrera, Luisa Espinosa, Beatriz Yannicelli, Práxedes Muñoz, Yoanna Eissler, Laura Rodríguez, Luis Cuevas, Samuel Núñez, Mauricio Landaeta, Milton Pedraza, José Luis Iriarte, Marcelo Carro, Jorge Cornejo, Joshua Yaikin, Rodolfo Vogler y Ariel Pacheco, Juan Torres, Andrés Milessi, Marcus Sobarzo, Verónica Molina, Dimitri Gutiérrez, Gabriela Sobarzo, Guillermo Guzmán, Rodrigo Veas, Aldo Soto y Edgar Banner.

Un especial agradecimiento a Klaudia Hernández, Javier Díaz, Rodrigo González, Cristina Krautz, Bibiana Jara, Sergio Contreras, Gísela Letelier, Fabiola Gaete, Pamela González, José Marileo, César Hormazabal, Jorge Osses y a la tripulación de la L/C Kay-Kay; Cap. Miguel Moné, José Camaño, Sergio Marileo e Iván Arias.

Agradezco el financiamiento de mis estudios de Postgrado a la Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción, MESECUP (No. UCO-0002) y CONICYT (Beca apoyo realización Tesis Doctoral, No. 402028). Hago extensivo mis agradecimientos

al Programa de Cooperación Internacional (CONICYT) y al International Bureau (IB) por el apoyo brindado en las estadias de investigaciones durante los años 2002 y 2003 en el Instituto Alfred Wegener (Alemania). Mis agradecimientos también al Instituto Alfred Wegener por el apoyo financiero brindado durante la Expedición LAMPOS-2002 (Arco de Escocia y Península Antártica). Asimismo, mis agradecimientos al Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (COPAS), por el apoyo otorgado durante las diferentes fases de esta investigación.



Curriculum Vitae

Eduardo Joel Quiroga Jamett

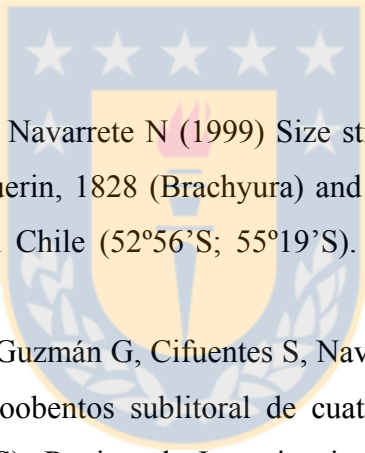
Nacido el 16 de Agosto, 1971, Chuquicamata, Chile

1989-1998: Biólogo Marino / Licenciatura en Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

1997 – 1998: Técnico en Gestión Ambiental, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

1999 – 2004: Doctorado en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

Publicaciones

- 
- Soto R, Quiroga E, Vargas M, Navarrete N (1999) Size structure and sex composition of *Eurypodius latreillii* Guerin, 1828 (Brachyura) and *Pagurus comptus* White, 1847 (Anomura) in Southern Chile (52°56'S; 55°19'S). *Scientia Marina*. 63 (supl. 1): 339-345.
- Quiroga E, Soto R, Vargas M, Guzmán G, Cifuentes S, Navarrete N (1999) Composición y abundancia del macrozoobentos sublitoral de cuatro áreas someras del norte de Chile (18°30'S; 23°04'S). *Revista de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Serie Ciencias del Mar*. 4(1-3): 30-37.
- Quiroga E, Soto R, Rozbaczylo N (1999) Los poliquetos espionidos (Polychaeta, Spionidae) y su importancia en la estructura de la comunidad. Un caso de estudio en Bahía Iquique, norte de Chile (20°11'S; 70°10'W). *Gayana* 63(1):1-16.
- Rozbaczylo N, Quiroga E (2000) Family Pilargidae (Polychaeta): new distributional ranges and new record for the Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural*. 73: 643-651.
- Sellanes J, Neira C, Quiroga E (2003) Composition, structure and energy flux of the meiobenthos off central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 76: 401-415.

- Sellanes J, Quiroga E, Gallardo VA (2004) First direct evidences of methane seepage and associated chemosynthetic communities in the bathyal zone off Chile. *Journal Marine Biological Association UK* 84:1065-1066.
- Quiroga E, Quiñones R, Palma M, Sellanes J, Gallardo VA, Gerdes D & Rowe G (2005) Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 217-231.
- Guzman G, Quiroga E. New records of shrimps (Decapoda; Caridea and Dendrobranchiata) in deep waters off Chile. *Gayana* (MS aceptado).
- Palma M, Quiroga, E., Gallardo, V.A., Arntz, W., Gerdes, D., Schneider, W., Hebbeln, D. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S). *Journal Marine Biological Association UK* (MS aceptado).
- Quiroga, E., Quiñones, R., González, R., Gallardo, V.A. & Jessen, G. Aerobic and anaerobic metabolism of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta, Spionidae) in central Chile. *Journal Marine Biological Association UK*. (MS en revisión).
- Palma M, Quiroga E. A new polychaete species from the bathyal South Pacific Ocean: *Hyalinoecia puckae* sp. nov. (Polychaeta, Onuphidae). *Journal Marine Biological Association UK*. (MS en preparación).

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía Biológica; Ecología Bentónica.

Secundaria: Taxonomía poliquetos; bentónicos.

Resumen

La influencia de la zona de mínimo oxígeno sobre el macrobentos sublitoral en el Sistema de Corrientes Humboldt

Eduardo Joel Quiroga Jamett

Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2004
Víctor Ariel Gallardo, Profesor Guía

Se estudió la influencia de la zona de mínimo oxígeno (ZMO; $<0,5 \text{ ml L}^{-1}$) sobre los patrones de distribución batimétrica y la estructura de tamaños del macrobentos, y se evaluó además, las respuestas morfológicas y fisiológicas de la especie de poliqueto bentónico *Paraprionospio pinnata* (Ehler, 1901) a las condiciones de hipoxia. Las muestras provinieron de testigos obtenidos en cinco transectos ubicados a lo largo del margen continental de Chile ($21^\circ - 42^\circ \text{S}$), en un rango de profundidad de 100 y 2000 m. Se encontró una ZMO entre los 100 y 450 m de profundidad, la cual disminuyó en su extensión vertical e intensidad hacia el sur. En el presente estudio, los valores de densidad del macrobentos se encuentran entre los más altos reportados para aquellas regiones donde existe una ZMO. Sin embargo, los resultados no muestran una clara relación entre la concentración de oxígeno y las densidades, pero sí con las biomásas. El macrobentos registró una disminución de sus biomásas en las estaciones asociadas a la ZMO, sugiriendo un efecto negativo de los bajos niveles de oxígeno sobre el macrobentos. No obstante, este patrón no fue observado en todas las estaciones estudiadas. De hecho, en la plataforma continental frente a Concepción se registraron altos valores de biomásas ($60,9 - 96,3 \text{ g. p.hum.}\cdot\text{m}^{-2}$), asociados a su vez con altas concentraciones de pigmentos en el sedimento ($85,3 - 313,4 \mu\text{g g}^{-1}$). Una posible explicación estaría relacionado con el denominado “efecto de borde” de mínima de oxígeno. En esta región, el borde superior de la ZMO se encuentra sujeto a la influencia de las aguas SubAntárticas Superficiales a través de cortos períodos de hundimiento que estarían produciendo intensos gradientes cruzados de oxígeno disuelto y materia orgánica de alta calidad, estimulando el desarrollo del macrobentos. En contraste, en el transecto de Chiloé, donde no existe una ZMO, la distribución batimétrica de las densidades declinan continuamente con la profundidad, ajustándose a lo descrito

normalmente para el bentos. En tanto, la estructura de tamaños del macrobentos en el área de estudio se ve afectada por la presencia de la ZMO. Las pendientes de los espectros normalizado de tamaño-biomasas oscilaron entre $-0,481$ y $-0,908$. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las pendientes de las estaciones ubicadas en la ZMO ($b = -0,837$) y aquellas localizadas fuera de la ZMO ($b = -0,463$). Esto indica que el macrobentos en la ZMO consiste en animales de pequeño tamaño corporal. Este patrón se explica por las restricciones fisiológicas que imponen las bajas concentraciones de oxígeno, siendo los animales de pequeño tamaño corporal capaces de satisfacer mejor sus demandas metabólicas bajo tales condiciones. Las pendientes derivadas de los modelos de regresión presentaron una positiva correlación con la concentración de oxígeno disuelto ($r = 0,57$; $p < 0,05$), confirmando su influencia en la estructura de tamaños del macrobentos.

El poliqueto bentónico *P. pinnata* ocurre en altas densidades en la ZMO frente a Chile central. Los resultados indican que esta especie tiene una alta capacidad aeróbica y anaeróbica para sobrevivir y explotar las condiciones ambientales presentes en el área de estudio. En el transecto de Concepción, especímenes provenientes del centro de la ZMO (206 m) exhibieron un incremento en el número de pínulas en sus branquias, y por consiguiente, un incremento en la superficie para el intercambio de oxígeno ($18,38 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ peso seco). En contraste, especímenes del borde superior de la ZMO (120 m) registraron una menor superficie para el intercambio de oxígeno ($12,65 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ peso seco) ($p < 0,05$). Estas diferencias intra-específicas estarían relacionadas con una respuesta fenotípica a las permanentes condiciones de hipoxia en el centro de la ZMO. Las tasas de respiración (q_{O_2}) fluctuaron entre los valores de $0,25$ y $1,28 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco, exhibiendo oxígeno-conformidad entre los 104 mm Hg (14 kPa) y 30 mm Hg (4 kPa) de tensión de oxígeno ambiental (pO_2). *P. pinnata* es una especie oxígeno-conformadora, que es capaz de tolerar muy bajas condiciones de oxígeno disuelto. Además, se encontró una alta actividad enzimática anaeróbica de la alanopina (ALPDH) y estrombina dehidrogenasas (STRDH), indicando que *P. pinnata* presenta una alta capacidad metabólica anaeróbica que le permitiría sobrevivir bajo condiciones de hipoxia.

Palabras claves: Zona de mínimo oxígeno, comunidades macrobentónicas, *Paraprionospio pinnata*, espectros de tamaño, metabolismo aeróbico y anaeróbico.

Abstract

The influence of the oxygen minimum zone on sublittoral macrobenthos in the Humboldt Current System

Eduardo Joel Quiroga Jamett

Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2004
Víctor Ariel Gallardo, Profesor Guía

The objectives of this study were to determine the influence of the oxygen minimum zone (OMZ; $<0.5 \text{ ml L}^{-1}$) on macrobenthos distribution patterns and their size structure, and to evaluate the morphological and physiological responses of the benthic polychaete *Paraprionospio pinnata* (Ehlers, 1901) under low oxygen conditions. Five quantitative benthic surveys were conducted along the continental margin off Chile ($21^\circ - 42^\circ\text{S}$), covering a depth range from 100 to 2000 m depth. In the OMZ stations, our densities values were higher than in others OMZ regions. However, there is no clear relationships between oxygen concentrations and density. In contrast, macrobenthos exhibit reduced biomass where oxygen levels are lowest, suggesting that low oxygen conditions in the OMZ influenced negatively macrobenthos. This pattern was not observed in all benthic stations. In fact, high biomass values were recorded on the continental shelf off central Chile ($60.9 - 96.3 \text{ g. w.wet} \cdot \text{m}^{-2}$), associated with high concentrations of pigments ($85.3 - 313.4 \mu\text{g g}^{-1}$) in the OMZ sediments. A possible explanation could be related to the OMZ boundary effect. In the upper limits of the OMZ strong crossed dissolved oxygen and high quality organic matter gradients are found, which macrofauna may exploit. Off Chiloe, macrobenthic densities and biomasses decreased with water depth, adjusting to normal pattern reported for macrobenthic communities with depth. The presence of the OMZ was shown to have important effects on the size structure of the macrobenthic communities. The distribution of normalized biomass by body size was linear ($\log_2\text{-}\log_2$) at all stations. The slope of the normalized biomass size-spectra (NBSS) ranged from -0.481 to -0.908 . There were significant differences between the slopes of the NBSS from the stations located in the OMZ ($b = -0.837$) and those located outside the OMZ ($b = -0.463$) ($p < 0.05$). This indicates that the macrobenthic communities inhabiting the OMZ consist of smaller

macrofauna. This pattern is explained by physiological constraints, the smaller organisms being better able to satisfy their metabolic demands under low oxygen conditions. The slopes from regression models showed a positive correlation with oxygen concentration in the study area ($r = 0.57$; $p < 0.05$), confirming the influence of low oxygen levels on the size structure of macrobenthic communities.

P. pinnata is a widely distributed, often dominant, polychaete inhabiting sublittoral sediments on the continental shelf off central Chile, where there is a pronounced OMZ. The results indicate that this species has a high aerobic and anaerobic capacity to live in this system. Off Concepción, *P. pinnata* showed an increase in the number of pinnule pairs and, consequently, an increment in the gill surface area ($18.38 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ dry weight mass) in specimens within the OMZ (206 m). In contrast, specimens from stations located in the upper limit of the OMZ (120 m) showed a reduced gill surface area ($12.65 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ dry weight mass) ($p < 0.05$). The within-species differences in gill surface may be a direct response by the phenotype to the intensity of hypoxia. Respiration rates ranged from 0.25 to $1.28 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1}\text{g}^{-1}$ dry weight, displaying oxyconformity between 104 mm Hg (14 kPa) and 30 mm Hg (4 kPa) $p\text{O}_2$ under laboratory conditions. Therefore, *P. pinnata* is an aerobic oxygen conformer and is able to endure very low oxygen conditions. Furthermore, high activity levels of alanopine dehydrogenase (ALDH) and strombine dehydrogenase (STRDH) were observed, which indicates high anaerobic metabolic capacity to cope with functional and environmental hypoxia.

Key words: Oxygen minimum zone, macrobenthic communities, *Paraprionospio pinnata*, biomass size-spectra, aerobic and anaerobic metabolism.

Parte A

1.- INTRODUCCION

La zona de mínimo oxígeno (ZMO) constituye una importante propiedad oceanográfica en los sistemas de circulación de borde oriental de los continentes. Estas zonas se desarrollan en regiones donde existe una elevada producción primaria, la cual es estimulada principalmente por la ocurrencia de eventos de surgencia, siendo las bajas concentraciones de oxígeno disuelto (OD; $< 0,5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$; $< 22 \mu\text{M}$) una consecuencia de la alta demanda biológica y bioquímica en la columna de agua, en tanto que su distribución está determinada por los patrones de circulación en cada región (Wyrski, 1962; Kamykowski & Zentara, 1990). La ZMO interceptan los márgenes continentales produciendo fuertes gradientes de oxígeno disuelto y de materia orgánica de alta calidad (Karl & Knauer, 1984; Levin *et al.*, 1991), afectando fuertemente los patrones de distribución batimétrica de las comunidades bentónicas (Gallardo, 1963; Menzies *et al.*, 1973; Rosenberg *et al.*, 1983; Wishner *et al.*, 1990; Arntz *et al.*, 1991; Levin *et al.*, 1991; 2000). La fauna bentónica en la ZMO es generalmente dominada por nemátodos y poliquetos, probablemente asociados con una alta disponibilidad de alimento y una reducción de la presión de predación (Levin *et al.*, 2002; Levin, 2003). Estas condiciones constituyen una importante barrera para los procesos metabólicos aeróbicos (Eissler & Quiñones, 1999) y plantea diversas interrogantes sobre las respuestas fisiológicas de la fauna a las condiciones de hipoxia.

1.1.- Patrones de distribución espacial: efecto de borde

Las comunidades macrobentónicas que habitan en la ZMO han sido extensamente investigadas en el Mar de Arabia (Levin *et al.*, 2000), Namibia (Sanders, 1969; Gallardo *et al.*, 1998), California (Mullins *et al.*, 1985), Pacífico Este (Levin *et al.*, 1991), Perú (Frankenberg & Menzies, 1968; Rowe, 1971; Rosenberg *et al.*, 1983; Arntz *et al.*, 1991; Tarazona *et al.*, 1996; Levin *et al.*, 2002) y Chile (Gallardo, 1963; Gallardo *et al.*, 1995; 1996; Gallardo *et al.*, 2004). En estas regiones, los patrones de distribución batimétrica de la macrofauna están fuertemente relacionados con la concentración de oxígeno disuelto de fondo. En general, la ZMO tiene un efecto inhibitorio en el desarrollo de la macrofauna

bentónica (Gallardo, 1963; Sanders, 1969). No obstante, en diversos casos se han registrado elevadas densidades, particularmente en las áreas de borde de la ZMO. Este aumento en las densidades ha sido atribuido al incremento en la concentración de oxígeno disuelto, una mayor cantidad de alimento disponible y la coincidencia de las zonas de borde con áreas de alta actividad microbiológica en la columna de agua (Thompson *et al.*, 1985; Levin *et al.*, 1991). Sin embargo, estudios realizados en el Mar de Arabia no indican un significativo aumento de las densidades en las áreas de borde de la ZMO (Levin *et al.*, 2000), sugiriendo que los patrones de distribución batimétrica de la macrofauna dependen de la extensión vertical e intensidad de la ZMO en cada región.

En el presente estudio, se postula que en las áreas de borde de la ZMO en el Sistema de Corrientes Humboldt (SCH), el macrobentos muestra un incremento de sus atributos (*e.g.* densidad, biomasa) en respuesta al aumento de la concentración de oxígeno y la cantidad de alimento disponible. En este estudio se caracteriza la distribución del macrobentos en un gradiente costa-océano y se relaciona esta distribución con las características hidrográficas de la columna de agua (*e.g.* temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto), profundidad, el tipo de sedimento, la cantidad y calidad de la materia orgánica (*e.g.* clorofila, feopigmentos). Cabe destacar que este estudio entrega los primeros antecedentes cuantitativos sobre el macrobentos batial en el margen continental Chileno, y en particular frente a Chiloé (42° Lat. S). Por otra parte, como el resto del ecosistema marino del Pacífico Sur-Oriental, el sistema bentónico frente a las costas de Chile se encuentra expuesto a los cambios oceanográficos asociados al ciclo El Niño–Oscilación del Sur (ENOS) (Arntz & Fahrbach, 1996). De esta manera, el presente estudio se realizó durante condiciones normales, no influenciada por la fase cálida del ciclo ENOS, El Niño (EN). Por lo consiguiente, el presente trabajo complementa las investigaciones realizadas previamente en la región para las comunidades macrobentónicas.

1.2.- Espectros de tamaño-biomasa

Los factores que controlan la distribución de tamaños en las comunidades bentónicas marinas han sido poco investigados. La mayor parte de los patrones de distribución de tamaños en el bentos han sido relacionados con la profundidad y la disponibilidad de alimento (Thiel, 1975; 1979), factores fisiológicos y ecológicos (Rex &

Etter, 1998) y restricciones filogenéticas (Rex *et al.*, 1999). Sin embargo, recientemente se ha propuesto que el máximo tamaño corporal en invertebrados bentónicos marinos está asociado con la disponibilidad de oxígeno en el ambiente (Chapelle & Peck, 1999; McClain & Rex, 2001). Esta hipótesis está relacionada directamente con los efectos fisiológicos del oxígeno sobre la fauna marina.

Por otra parte, el análisis de un ecosistema basado en la distribución de biomasa por tamaños constituye una herramienta útil para comprender su estructura y funcionamiento (Kerr & Dickie, 2001; Quiñones *et al.*, 2003). Las investigaciones llevadas a cabo en comunidades bentónicas utilizando esta aproximación son escasas y principalmente relacionadas con las propiedades granulométricas del sedimento (Schwinghamer, 1981; Drgas *et al.*, 1998; Duplisea, 2000), los gradientes de materia orgánica (Schwinghamer, 1988), y las estrategias de vida (Warwick, 1984). En ambientes altamente productivos, como las regiones de surgencia, la presencia de organismos de pequeño tamaño corporal constituye un importante eslabón en el flujo de energía debido a las altas razones productividad/biomasa (Rowe, 1971). Si consideramos que las severas condiciones de hipoxia presentes en la ZMO constituyen una importante barrera para el metabolismo aeróbico, entonces, los organismos que habitan en la ZMO presentarían particulares adaptaciones, siendo la reducción del tamaño corporal una alternativa para satisfacer las demandas metabólicas. El presente estudio describe por primera vez los patrones de distribución de biomasa por tamaños para las comunidades macrobentónicas en el SCH. Se postula que las comunidades macrobentónicas asociadas a la ZMO presentan un espectro de tamaño-biomasa caracterizado por un predominio de clases de menor tamaño corporal en respuesta a la mayor eficiencia en la incorporación de oxígeno.

1.3.- Adaptaciones de la macrofauna bentónica a la zona de mínimo oxígeno

La presencia de definidas y persistentes comunidades mega y macrobentónicas, en conjunto con comunidades de bacterias filamentosas, principalmente compuestas de *Thioploca* spp. ha sido descrita en numerosas investigaciones realizadas en la plataforma continental de Chile central (*e.g.* Gallardo, 1977; Gallardo *et al.*, 1995; 1996; Carrasco *et al.*, 1999; Gutiérrez *et al.*, 2000). Sin embargo, la fisiología y las capacidades metabólicas de esta biota han sido poco estudiada, particularmente considerando las condiciones

ambientales como las bajas concentraciones de oxígeno disuelto y la alta disponibilidad de alimento. Los organismos que habitan en este tipo de ambientes requieren de un ajuste en su capacidad funcional para la incorporación de oxígeno a bajas presiones parciales como ventilación y circulación (Childress & Seibel, 1998). En poliquetos, estos mecanismos son facilitados por especializadas estructuras respiratorias y sistemas de circulación (Mill, 1978; Dauer, 1985), combinado con la habilidad de reducir las tasas de respiración bajo condiciones de hipoxia (Levin, 2003). Por otra parte, se ha descrito el uso del metabolismo anaeróbico para sobrevivir en condiciones de hipoxia (*e.g.* Grieshaber *et al.*, 1994). De hecho, González & Quiñones (2000) reportaron altas concentraciones de metabolitos derivados del metabolismo anaeróbico para algunas especies de poliquetos bentónicos asociados a la ZMO. Estos resultados indican que la macrofauna bentónica posee una gran capacidad metabólica para soportar las condiciones de hipoxia funcional y ambiental.

Las investigaciones sobre adaptaciones morfológicas de la fauna a las condiciones de hipoxia son escasas. Lamont & Gage (2000) han reportado un aumento en el número de branquias y/o longitud de branquias, que refleja un incremento en la superficie para el intercambio de oxígeno para algunas especies de poliquetos bentónicos en la ZMO del Mar de Arabia. Este tipo de cambios intra-específicos es considerado un mecanismo de adaptación específico de la fauna a la ZMO (Childress & Seibel, 1998). En este contexto, se estudió al poliqueto espionido *P. pinnata*, especie clave en el sistema bentónico de Chile central debido a sus elevadas densidades en que se presenta y su significativo aporte a la producción secundaria total del macrobentos (Carrasco & Arcos, 1980). Teniendo en consideración los antecedentes antes descritos, se espera que esta especie presente un conjunto de características fisiológicas y morfológicas que expliquen su éxito ecológico en este tipo de ambientes.

Por tal motivo, en el presente estudio, se postula que: (1) *P. pinnata* puede regular sus tasas de respiración en respuesta a la disminución de la concentración de oxígeno disuelto y (2) que *P. pinnata* presenta una respuesta fenotípica de tipo morfológicas, caracterizadas por un incremento de la superficie para el intercambio de oxígeno (*e.g.* número de pínulas) en respuesta a las bajas concentraciones de oxígeno en la ZMO, aparte de las ya descritas adaptaciones bioquímicas asociadas al metabolismo anaeróbico (González & Quiñones, 2000).

2.- MATERIALES Y METODOS

2.1.- Antecedentes del área de estudio

Las condiciones oceanográficas en el Pacífico Sur-Oriental fueron descritas por Strub *et al.* (1998) y recientemente por Schneider *et al.* (2003). En general, estos autores describen un patrón de circulación dominado por un flujo compuesto hacia el norte, llamado Corriente de Humboldt, que lleva Aguas SubAntárticas Superficiales (ASAA) y un flujo hacia el sur, la Corriente Cabo de Hornos, las cuales se originan entre los 40° y 45°S a partir de la Corriente Circumpolar Antártica (Corriente de la deriva de vientos del Oeste) que se aproxima al continente y se desplaza desde el oeste del océano Pacífico al este.

Entre las masas de agua que se disponen sobre la plataforma y parte del talud continental en el norte de Chile se encuentran las ASAA (9°–15°C; 33–34,3 psu) y las Aguas Subtropicales (AST; 16°–24°C; 34,9–35,3 psu) entre los 0 – 100 m, observando una alta variabilidad entre los primeros metros, producto de los cambios en estas masas de aguas (Blanco *et al.*, 2001). Por debajo de estas masas de agua, se encuentra la Corriente de Gunther que lleva Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS; 34,4–34,9 psu), ricas en nutrientes y con un bajo contenido de oxígeno disuelto ($< 1 \text{ ml L}^{-1}$, Ahumada & Chuecas, 1976; Antezana, 1978; Silva & Neshyba, 1979). De manera similar, en la zona central de Chile se ha descrito la presencia de las ASAA entre los 0 – 100 m (Ahumada, 1989), mientras que las AESS se disponen entre los 100 y 400 m. En tanto, en la zona sur de Chile (42°S) se ha descrito la presencia de una mezcla de las ASAA con aguas menos salinas (32–33,5 psu) provenientes de los fiordos, formando la ASAA-M (Agua SubAntártica Superficial Modificada). En esta zona, se ha señalado la presencia de las AESS con valores de oxígeno disuelto que no alcanzan a cifras menores a 1 ml L^{-1} (Brandhorst, 1971; Silva & Neshyba, 1979).

2.2.- Cruceros de investigación y toma de muestras

Las muestras de sedimento utilizados en el presente estudio proviene de testigos obtenidos durante la expedición PUCK-156, realizado a bordo del B/C Sonne (Marzo-Mayo, 2001) a lo largo de tres transectos costa-océano. Los muestreos se realizaron con un multi-sacatestigos (Barnett *et al.*, 1984) frente a las localidades de Antofagasta (22°S),

Concepción (36°S) y Chiloé (42°S) (Tabla 1). Además, se utilizó material obtenido en dos expediciones previas en el marco del programa FONDAP-Humboldt (1997-2000) de la

Tabla 1. Lista de estaciones de muestreo biológico. Transecto, nombre expedición, profundidad, posición geográfica, número de lances y número de testigos analizados. (Diámetro interno testigo = 10 cm; cedazo = 300 μ m).

Transecto (Expedición)	Fecha	Estación	Profundidad (m)	Latitud (°S)	Longitud (°W)	No. lances	No. testigos
Iquique (MinOx)	30.03.2000	St 1	111	20°14'07	70°12'04	4	6
	31.03.2000	St 2	204	20°16'36	70°13'98	3	4
	01.04.2000	St 3	300	20°16'84	70°14'88	4	5
	02.04.2000	St 4	517	20°15'50	70°17'24	4	4
	03.04.2000	St 5	840	20°16'73	70°28'21	4	4
	04.04.2000	St 6	1278	20°13'40	70°38'15	4	4
Antofagasta (PUCK)	01.04.2001	7102	142	22°49'59	70°28'29	2	3
	02.04.2001	7104	295	22°51'96	70°29'39	2	6
	04.04.2001	7107	518	22°50'50	70°30'93	2	6
	02.04.2001	7103	890	22°51'99	70°32'58	3	8
	04.04.2001	7106	1350	22°47'98	70°32'58	3	8
Concepción (ETC-99)	29.03.1999	St 1	120	36°26'06	73°23'24	4	12
	30.03.1999	St 2	206	35°44'60	73°04'41	3	8
	04.04.1999	St 3	364	36°02'31	73°04'22	4	11
	05.04.1999	St 4	810	36°32'70	74°04'90	3	8
Concepción (PUCK)	23.04.2001	7161	124	36°25'52	73°23'36	3	7
	23.04.2001	7160	365	36°02'35	73°04'40	3	7
	24.04.2001	7163	535	36°25'49	73°35'72	3	7
	24.04.2001	7162	798	36°32'54	73°40'05	3	9
	25.04.2001	7166	1294	36°27'99	73°46'47	3	9
	26.04.2001	7167	2060	36°27'17	73°54'18	2	6
Chiloé (PUCK)	39.04.2001	7173	160	42°05'36	74°33'55	2	5
	39.04.2001	7172	297	42°24'61	74°47'26	2	5
	03.05.2001	7177	902	42°34'96	74°50'22	3	7
	01.05.2001	7174	1224	42°32'66	75°01'10	3	7
	01.05.2001	7175	1961	42°27'13	75°12'61	3	8

Universidad de Concepción, realizadas a bordo del B/C AGOR Vidal Gormaz. Estas expediciones se realizaron en marzo/abril de 1999 frente a Concepción (36°S), Expedición *Thioploca*-Chile 1999 (ETC-99) y en abril de 2000 frente a Iquique (20°S), Expedición MinOx (Tabla 1).

En cada estación de muestreo se obtuvieron perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la columna de agua con un CTD Seabird-25. Adicionalmente se obtuvieron muestras de agua adyacente al fondo para la determinación de oxígeno disuelto utilizando una versión semi-automática del método de Winkler (Williams & Jenkinson, 1982), basado en un detector fotométrico DOSIMAT. El procedimiento utilizado fue el propuesto por Knap *et al.* (1993).

2.3.- Análisis de los sedimentos

El sedimento fue cernido con un cedazo geológico de 300 μm y la fauna retenida se fijó en formalina tamponada con bórax al 8% y posteriormente preservada en etanol al 70%. En laboratorio, los animales fueron identificados hasta el nivel más fino posible, de acuerdo a la literatura disponible. Los animales fueron contados y las biomásas fueron estimadas como peso húmedo, eliminado el exceso de agua externamente con papel secante durante 1 minuto y luego pesados en una balanza analítica (sensibilidad 10^{-4} g). La clorofila-*a* (Cl-*a*) y feopigmentos (Feop) fueron determinados de acuerdo a lo propuesto por Stal *et al.* (1984). El contenido total de pigmentos (CTP) fue medido como la suma del contenido de clorofila y feopigmentos. El contenido de pigmentos (Cl-*a*, Feop, CTP) fueron utilizados como indicadores de la calidad de la materia orgánica en el sedimento de acuerdo a Soltwedel *et al.* (2000). Las características del sedimento y tamaño de grano fueron clasificados de acuerdo a lo propuesto por Folk (1974). La información sobre el contenido de carbono orgánico disuelto (COT) y la razón C/N fueron entregados por el grupo de geología de la Universidad de Bremen (Dr. Dierk Hebbeln).

2.4.- Análisis de datos

Los valores promedios de densidad y biomasa de la macrofauna para cada estación de muestreo fueron estimados por lance y por consiguiente los testigos fueron considerados como pseudo-réplicas (Hulbert, 1984). Los cambios espaciales en las densidades y

biomasas de la macrofauna bentónica fueron evaluados mediante la utilización de un ANOVA de una vía ($\alpha = 0,05$). Se trabajó con datos transformados aplicando la raíz cuadrada y en todos los casos se verificó la condición de homogeneidad de las varianzas (prueba de Bartlett) así como la normalidad de los residuos. En caso de encontrarse diferencias significativas, los contrastes se efectuaron mediante la prueba *a posteriori* HSD de Tukey (Zar, 1984) .

Para describir la estructura de tamaños del macrobentos se procedió a graficar la distribución de las biomasas para cada clase de tamaño (denominado como espectro de tamaño-biomasa). Dado que la amplitud de las diferentes clases de tamaño de la macrofauna varía a través del espectro, se construyeron espectros de tamaño-biomasa normalizados de acuerdo a lo descrito por Platt & Denman (1977, 1978). El procedimiento consiste en dividir la variable de interés, en este caso la clase de tamaño (m), caracterizada por biomasa o volumen (s) por el ancho de la clase (Δs). Esta transformación adquiere la siguiente expresión:

$$M(s) = \frac{m(s)}{\Delta s}$$

Los parámetros de los espectros de tamaño-biomasa fueron determinados usando un análisis de regresión lineal entre la biomasa normalizada (\log_2) versus el peso individual (\log_2), siendo la pendiente un indicador de la estructura de tamaño de la comunidad. Las pendientes e interceptos de los modelos de regresión fueron comparados de acuerdo a (Zar, 1984).

Para evaluar la diversidad de clases de tamaño se utilizó el índice propuesto por Ruiz (1994):

$$H^*c = -\left(\frac{1}{\log_2 N}\right) \cdot \sum \left(\frac{c_i}{R}\right) \cdot \left(\frac{b_i}{B}\right) \cdot \log_2 \left(\frac{b_i}{B}\right)$$

donde c_i es el ancho de la i -ésima clase, R es el rango total de tamaño analizado y N es el número total de clases de tamaño. El índice H^*c es una modificación del índice de

diversidad de Shannon (Margalef, 1957). De acuerdo al factor ci/R , el índice H^*c presenta su mínimo valor ($H^*c = 0$) cuando todas las biomasa corresponden a una sola clase de tamaño, mientras que el índice H^*c presenta su máximo valor cuando las biomasa están distribuidas equitativamente en todas las clases de tamaño. A este índice se aplicó la técnica analítica del acuchillamiento de datos (jack-knifing) para obtener sesgo y varianza (Sokal & Rohlf, 1981).

Las relaciones entre las distintas variables ambientales (*e.g.* oxígeno disuelto, porcentaje de fango, $Cl-a$, Feop, CTP, carbono orgánico total, razón C/N) y las variables biológicas de la macrofauna (*e.g.* densidad, biomasa), así como los parámetros de regresión (pendiente e intercepto) derivados de los espectros de tamaño-biomasa, fueron analizados mediante un análisis de correlación de Pearsons (Zar, 1984). Para los análisis se utilizó el programa estadístico STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.).

2.5.- Adaptaciones morfológicas de *P. pinnata*

Para evaluar la presencia de adaptaciones morfológicas se utilizaron 30 especímenes del poliqueto espionido *P. pinnata* provenientes de dos estaciones localizadas frente a Concepción, las cuales fueron colectadas durante la expedición *Thioploca*–Chile 1999. El número de pínulas por branquias de cada espécimen fue contado bajo un microscopio ocular en orden a obtener un número promedio por branquia. La longitud del prostomio hasta el primer par de ojos fue medido y posteriormente utilizado como una aproximación del tamaño corporal (Lamont & Gage, 2000). Para determinar diferencias significativas en el número de pínulas en relación con el tamaño del cuerpo se empleó un análisis de covarianza ANCOVA (Zar, 1984), puesto que el tamaño de las branquias varía con el tamaño del animal. La superficie de intercambio de oxígeno de las branquias se estimó de acuerdo a Anstall *et al.* (1997).

2.6.- Tasas de respiración de *P. pinnata*

Con el objeto de recolectar especímenes de *P. pinnata* para medir las tasas de respiración, se realizaron cuatro cruceros de prospección bentónica a bordo de la embarcación L/C KayKay, de la Universidad de Concepción. Las muestras de sedimento provinieron de una estación fija localizada en la Bahía de Concepción (profundidad: 30 m;

36°38,7' S; 73°02,2' W). El material fue obtenido con una caja saca-testigos de 0,1 m² y posteriormente transportados en cámaras de incubación (Rowe *et al.*, 1988). Los especímenes fueron separados del sedimento y mantenidos en un acuario bajo total oscuridad y sin alimento durante las 24 horas previas a los experimentos. Se utilizaron individuos adultos con un rango de tamaño que varió entre 3,4 y 4,2 mg de peso seco en los experimentos.

Los experimentos fueron realizados en ambiente controlado en una cámara fría a 10°C ($\pm 1,0^\circ\text{C}$). Las tasas de respiración fueron medidas bajo diferentes niveles de tensión de oxígeno, entre 8 mm Hg (1 kPa) y 104 mm Hg (14 kPa). Se utilizaron tres individuos por cada botella de borosilicato de 125 ml y en cada tratamiento se utilizaron cinco réplicas (*e.g.* nivel de $p\text{O}_2$) y cinco controles con el fin de corregir la concentración de oxígeno derivado de la actividad metabólica de microorganismos y/o demanda química de oxígeno. Las concentraciones de oxígeno fueron medidas a partir de incubaciones a intervalos de dos horas durante diez horas y la respiración fue estimada a partir de las diferencias entre el tiempo inicial y el tiempo final de incubación. Una regresión lineal entre la concentración de oxígeno y el tiempo de incubación fue utilizada para obtener las tasas de respiración, la cual fue representada por la pendiente del modelo de regresión. La concentración de oxígeno en cada botella fue medida utilizando una versión semi-automática del método de titulación de Winkler (Williams & Jenkinson, 1982), basada en un detector fotométrico DOSIMAT (Metrohm). El procedimiento analítico utilizado corresponde al sugerido por Knap *et al.* (1993).

La capacidad de *P. pinnata* para regular las tasas de respiración a bajas concentraciones de oxígeno fue evaluada utilizando el índice de independencia, K_1/K_2 (Bayne, 1971). Este índice se obtiene del cociente entre el intercepto versus la pendiente, derivados de la regresión lineal entre $p\text{O}_2/q\text{O}_2$ y $p\text{O}_2$, donde $q\text{O}_2$ es el consumo específico de oxígeno en $\text{ml g}^{-1}\text{h}^{-1}$ y $p\text{O}_2$ es la tensión de oxígeno en mm Hg. Un valor menor a 20 de este índice sugiere una alta capacidad para regular sus tasas de consumo de oxígeno. En contraste, un valor mayor a 100 indica una menor capacidad para regular sus tasas de incorporación de oxígeno (Wells *et al.*, 1980).

2.7.- Actividad enzimática de *P. pinnata*

Las siguientes enzimas fueron analizadas con el propósito de estimar su potencial anaeróbico: láctico oxidoreductasa (LDH, EC 1.1.1.27), octopina dehidrogenasa (OPDH, EC 1.5.1.15), alanopina dehidrogenasa (ALPDH, EC 1.5.1.17), estrombina dehidrogenasa (STRDH, EC 1.5.1.22), etanol dehidrogenasa (EtOHDH, EC 1.1.1.1), malato dehidrogenasa (MDH, EC 1.1.1.37) y citrato sintasa (CS, EC 4.1.3.7). Las actividades fueron medidas en concentraciones saturadas de sustratos y co-sustratos y posteriormente estas actividades se expresaron como actividad específica potencial aparente (ver González & Quiñones, 2000). Las actividades de las dehidrogenasas y la CS fueron expresadas en $\mu\text{mol NADH min}^{-1}\text{g}^{-1}$ peso húmedo y $\mu\text{mol NTB-CoA min}^{-1}\text{g}^{-1}$ peso húmedo, respectivamente. La actividad del sistema de transferencia de electrones (ETS) fue determinada a través del método descrito por Packard (1985). La cuantificación de ATP fue realizada con el método de bioluminiscencia (Holm-Hansen & Booth, 1966; Karl, 1993).



3.- RESULTADOS

3.1.- Distribución e intensidad de la ZMO

Durante el periodo de estudio se observó, asociado a las AESS, una definida ZMO en Iquique, Antofagasta y Concepción (Fig. 1). En Iquique y Antofagasta, se observaron concentraciones de oxígeno disuelto menores a $0,5 \text{ ml L}^{-1}$ entre los 60 y 450 m de profundidad, mientras que en Concepción estos valores fueron encontrados entre los 120 y 350 m. En Chiloé no se observó concentraciones de oxígeno menores a $0,5 \text{ ml L}^{-1}$, encontrando entre los 180 y 210 m de profundidad una concentración cercana a $1,1 \text{ ml L}^{-1}$.

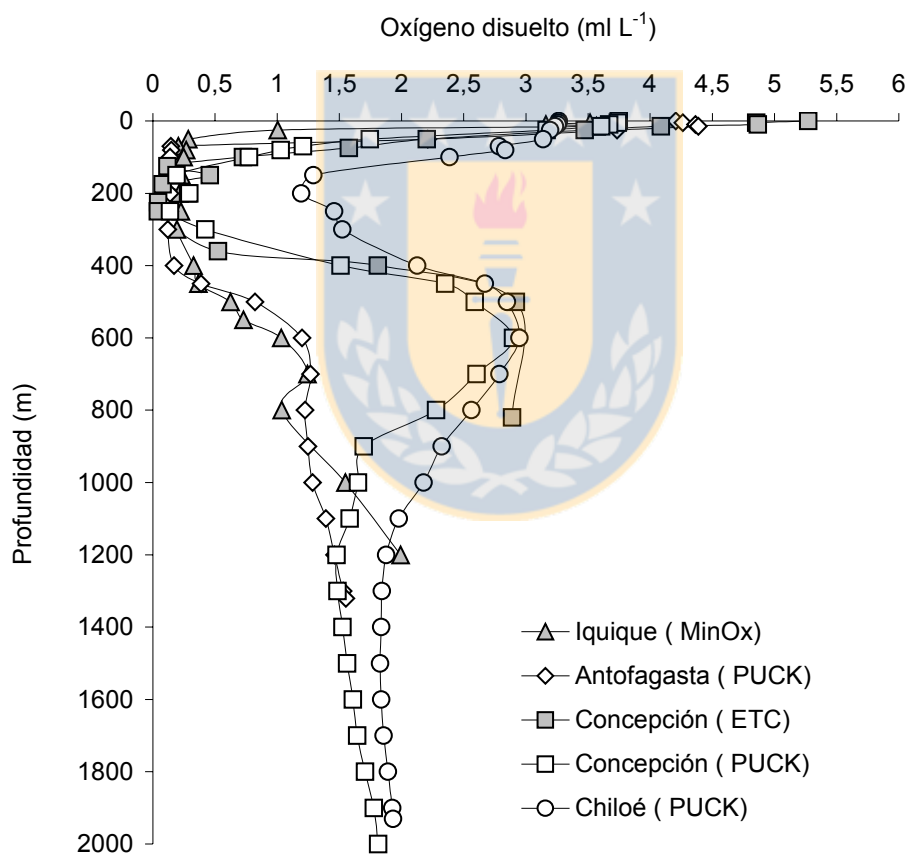


Figura 1. Perfiles verticales de oxígeno disuelto en el área de estudio.

3.2.- Características de los sedimentos

En Iquique y Antofagasta se observó un sedimento constituido por fango y arena en diferentes proporciones, las cuales no mostraron ninguna relación con la profundidad (Tabla 2). En contraste, en el transecto de Concepción el sedimento fue caracterizado por un predominio de fracciones finas en todas las estaciones.

Tabla 2. Características de los sedimentos en las estaciones de muestreo. Oxígeno disuelto de fondo, porcentaje de fango, clorofila-*a* (Cl-*a*), feopigmentos (Feop), contenido total pigmentos (CTP), carbono orgánico total (COT) y razón C/N.

Localidad (Expedición)	Estación	Profundidad (m)	Oxígeno ml L ⁻¹	Fango (%)	Cl- <i>a</i> (µg g ⁻¹)	Feop (µg g ⁻¹)	CTP (µg g ⁻¹)	COT (%)	C/N
Iquique (MinOx)	St 1	111	0,24	55,40	50,19	359,53	409,72	-	-
	St 2	204	0,24	90,90	98,88	769,95	868,83	-	-
	St 3	300	0,24	92,40	61,95	472,66	534,61	-	-
	St 4	517	0,97	61,80	18,50	126,36	144,86	-	-
	St 5	840	1,39	40,80	8,57	39,18	47,75	-	-
	St 6	1278	1,98	42,40	19,68	97,68	117,36	-	-
Antofagasta (PUCK)	7102	142	0,05	0,53	4,83	35,66	40,48		
	7104	295	0,06	73,78	4,61	33,65	38,26	4,80	7,76
	7107	518	0,90	5,53	7,35	49,09	56,44	-	-
	7103	890	1,28	74,11	3,40	28,13	31,53	4,99	8,06
	7106	1350	1,70	2,03	2,58	20,70	23,28	3,14	8,15
Concepción (ETC-99)	St 1	120	0,10	99,50	35,67	277,7	313,37	4,26	8,50
	St 2	206	0,13	97,90	12,92	126,6	139,52	1,13	7,63
	St 3	364	0,52	99,60	13,26	131,3	144,56	3,06	8,73
	St 4	810	2,89	98,70	13,36	150,9	164,26	2,13	8,38
Concepción (PUCK)	7161	124	0,45	98,75	10,33	74,96	85,29	4,28	7,26
	7160	365	0,79	97,76	3,56	26,35	29,91	2,97	7,89
	7163	535	2,92	72,52	2,31	18,19	20,50	2,06	7,86
	7162	798	2,30	95,69	4,08	21,53	25,61	2,61	7,96
	7166	1294	1,48	96,93	2,83	24,33	27,16	3,08	7,92
	7167	2060	1,82	98,33	3,48	28,37	31,85	3,04	7,73
Chiloé (PUCK)	7173	160	1,28	41,14	1,50	12,53	14,03	1,34	8,31
	7172	297	1,52	54,57	1,23	12,83	14,06	1,56	8,89
	7177	902	2,31	98,22	2,50	21,90	24,40	3,53	8,60
	7174	1224	1,87	98,81	2,07	19,13	21,20	3,40	8,02
	7175	1961	1,93	98,05	1,65	16,15	17,81	3,12	10,19

En el transecto de Chiloé los sedimentos de las estaciones localizadas en la plataforma continental (160 m y 297 m) presentaron un alto contenido de arena, mientras que las estaciones profundas presentaron un predominio de fracciones finas. En general, el sedimento mostró una alta variabilidad en el contenido de fango y arena entre transectos, no encontrando cambios con respecto a la profundidad, con la excepción del transecto de Chiloé (Tabla 2).

El contenido de Cl-*a*, que en los sedimentos es considerado un indicador de la calidad de la materia orgánica, representó aproximadamente un 10% del contenido total de pigmentos (Tabla 2). En general, el sedimento mostró una disminución en el contenido de pigmentos en un sentido latitudinal de norte a sur y con la profundidad. En el transecto de Iquique los valores de Cl-*a* oscilaron entre los 98,88 $\mu\text{g g}^{-1}$ en la plataforma continental y 8,57 $\mu\text{g g}^{-1}$ en el talud. En el transecto de Antofagasta, el contenido de Cl-*a* varió entre 7,35 $\mu\text{g g}^{-1}$ en la estación a 518 m y 2,58 $\mu\text{g g}^{-1}$ en el talud. En el transecto de Concepción, la concentración de Feop varió entre 277,70 $\mu\text{g g}^{-1}$ en la estación de la plataforma a 120 m de profundidad y 18,19 $\mu\text{g g}^{-1}$ en la estación 535 m. En tanto, el contenido de Cl-*a* osciló entre 35,67 y 2,31 $\mu\text{g g}^{-1}$ en las estaciones a 120 m y 535 m, respectivamente. En Chiloé, el contenido de Cl-*a* varió entre 1,23 $\mu\text{g g}^{-1}$ en la plataforma continental y 2,50 $\mu\text{g g}^{-1}$ en el talud continental.

El contenido de carbono orgánico total osciló entre 4,99 y 1,13 %, encontrando las mayores concentraciones en las estaciones correspondientes a los transectos de Antofagasta y Concepción, siendo menor en las estaciones de la plataforma continental para el transecto de Chiloé. La razón C/N varió entre 7,26 y 10,19, no mostrando ninguna relación con la profundidad (Tabla 2). El contenido de pigmentos en los sedimentos y la razón C/N confirman que los sedimentos asociados a las áreas de surgencia en el margen continental de Chile son ricos en materia orgánica de alta calidad.

3.3.- Distribución de las densidades y biomásas del macrobentos

Las mayores densidades y biomásas del macrobentos se registraron en el transecto de Concepción ($F_{4,74} = 14,4$; $p < 0,001$). Además, en este transecto, se observó una alta variabilidad en la distribución vertical de las densidades y biomásas. Durante 1999, las mayores densidades se registraron en las estaciones a 206 m de profundidad, ubicada en el

centro de la ZMO ($21.036 \pm 8.676 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$) (promedio \pm error estándar) y la estación a 120 m, ubicada en el borde superior de la ZMO ($16.454 \pm 1.288 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$). La menor densidad se registró en la estación a 364 m, fuera de la influencia de la ZMO ($9.117 \pm 2.178 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$). Sin embargo, en términos de biomasa, este patrón difiere puesto que la menor biomasa se registró en la estación a 206 m de profundidad ($19,16 \pm 3,94 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$), mientras que la mayor biomasa se observó en la estación a 810 m de profundidad ($69,90 \pm 13,53 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$) (Fig. 2). En el mismo transecto, durante 2001, las mayores densidades y biomasa del macrobentos se registraron en las estaciones de 124 m (borde superior de la ZMO) y de 535 m, respectivamente ($30.837 \pm 3.171 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $96,28 \pm 29,71 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$, y $34.505 \pm 8.480 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $52,26 \pm 20,64 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$), mientras que el menor valor de densidad y biomasa se observó en la estación de 2060 m de profundidad ($6.355 \pm 224 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $5,82 \pm 2,37 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$). Un análisis de varianza (ANOVA) considerando ambos periodos de muestreo indicó diferencias significativas para las densidades del macrobentos entre las estaciones ubicadas en la ZMO y aquellas estaciones localizadas fuera de la ZMO ($p < 0,01$). En contraste, no se observaron diferencias significativas en las biomasa entre las estaciones ubicadas en la ZMO y aquellas estaciones localizadas fuera de la ZMO ($p > 0,05$). Sin embargo, estas diferencias son evidentes ($p < 0,05$) cuando no se consideran en el análisis de varianza aquellas estaciones asociadas al borde superior de la ZMO.

En el transecto de Iquique, la mayor densidad y biomasa se registró en la estación de 517 m ($14.531 \pm 9.091 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $28,78 \pm 25,99 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$) y la menor densidad y biomasa en la estación de 204 m ubicada en el centro de la ZMO ($188 \pm 81 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $0,19 \pm 0,06 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$). Un análisis de varianza indicó diferencias significativas para las densidades y biomasa del macrobentos entre la estación a 517 m de profundidad y aquellas estaciones asociadas a la ZMO ($p < 0,05$). En el transecto de Antofagasta, la mayor densidad y biomasa fue registrada en la estación de 142 m ($14.718 \pm 3.286 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $13,78 \pm 3,87 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$) y la menor densidad y biomasa en la estación de 1351 m ($2.879 \pm 866 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$; $1,93 \pm 0,86 \text{ g.}\cdot\text{m}^{-2}$). Un análisis *a posteriori* reveló diferencias significativas para la densidad y biomasa entre la estación de 1351 m y aquellas estaciones asociadas a la ZMO ($p < 0,01$). En el transecto de Chiloé, la mayor densidad se observó en la estación de 297 m ($7.042 \pm 398 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$) y la menor densidad en la estación de 1961 m ($3.090 \pm 965 \text{ ind.}\cdot\text{m}^{-2}$), no se encontraron diferencias significativas en las densidades para las estaciones ubicadas en la plataforma y

talud continental ($p > 0,01$). El mayor valor de biomasa se registró en la estación de 902 m estación ($16,20 \pm 10,54 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), mientras que la menor biomasa se observó en la estación de 160 m ($7,83 \pm 5,22 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en las biomazas cuando se comparan todas las estaciones de muestreo ($p > 0,05$).

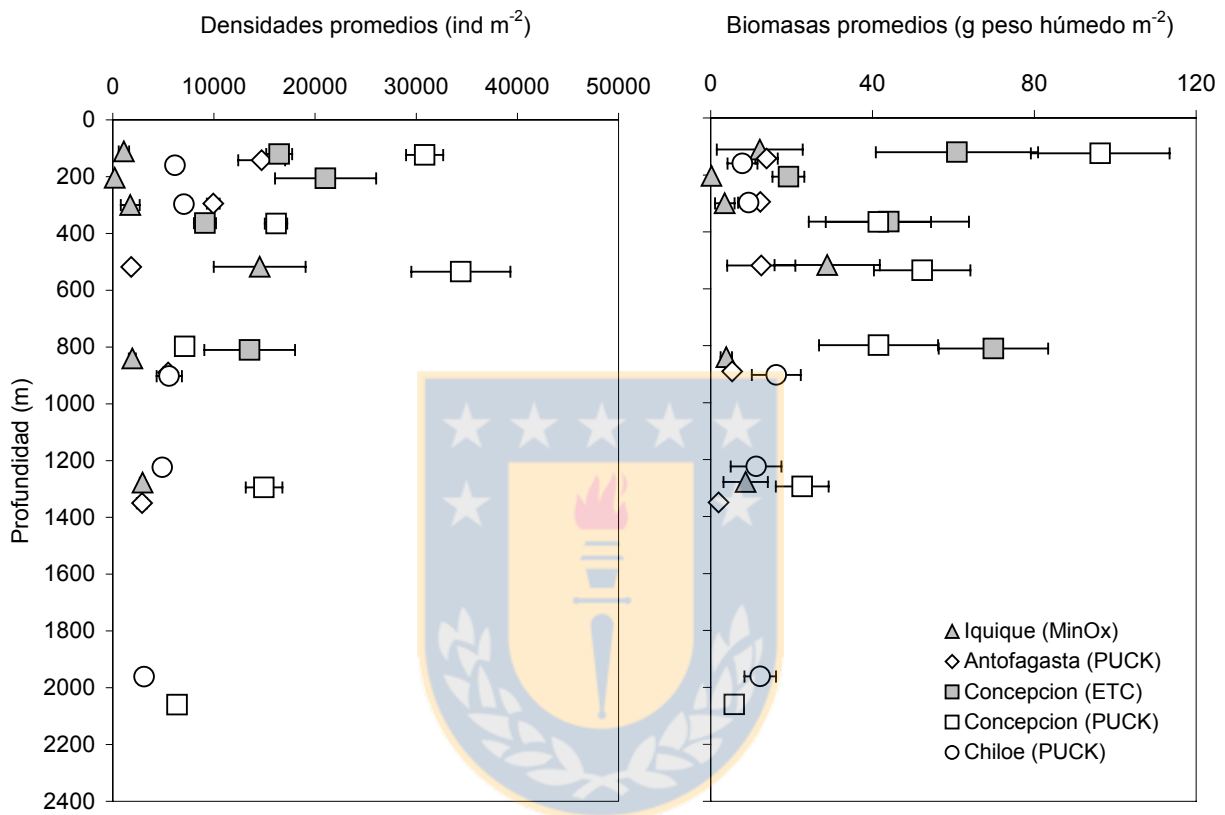


Figura 2.- Densidades y biomazas promedio del macrobentos en los cuatro transectos en estudio (promedio \pm error estándar).

En general, los mayores valores de densidad para el macrobentos se registraron en las estaciones localizadas en la ZMO ($21.036 - 30.837 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$). Sin embargo, este patrón no fue observado en todos los transectos analizados. En el transecto de Iquique se encontraron los menores valores de densidad ($204 - 1.728 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) en las estaciones ubicadas en la ZMO. En contraste, en términos de biomazas, el macrobentos mostró una tendencia a disminuir sus valores en las estaciones asociadas a la ZMO. Los resultados fueron evidentes en los transectos de Iquique y en la estación ubicada en el centro de la

ZMO para el transecto de Concepción, mientras que en el transecto de Antofagasta se observaron bajos valores de biomasa en todas las estaciones estudiadas. No obstante, en las estaciones ubicadas sobre la plataforma continental frente a Concepción, en el borde superior de la ZMO (120 m y 124 m), se registraron altos valores de biomasa para el macrobentos ($60,85 - 96,28 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$).

Por otra parte, las densidades y biomasa del macrobentos en el transecto de Chiloé declinaron gradualmente con la profundidad, ajustándose al patrón normal descrito para el macrobentos a profundidad.

3.4.- Espectros normalizados de tamaño-biomasa del macrobentos

Los espectros normalizados de tamaño-biomasa fueron construidos para grupos de estaciones agrupados en rangos de profundidades (Tabla 3). Las pendientes (b) de los modelos de regresión significativos ($p < 0,05$) fluctuaron entre $-0,481$ y $-0,908$, mientras que los interceptos (a) variaron entre $1,547$ y $5,038$. Los modelos de regresión correspondientes a las estaciones asociadas a la ZMO, en algunos casos, no fueron significativos debido al menor número de clases de tamaño registrados. Por otra parte, en el transecto de Concepción se registraron los mayores valores en los interceptos, siendo este valor asociado con las altas biomasa observadas y considerado un indicador de la magnitud de las biomasa en un ecosistema (ver Sprules & Munawar, 1986; Quiñones *et al.*, 2003).

Para efectos de comparación se construyó un espectro normalizado de tamaño-biomasa agrupando aquellas estaciones ubicadas en la ZMO y otro espectro agrupando las estaciones localizadas fuera de la influencia de la ZMO (Fig. 3). Los modelos de regresión para cada espectro fueron significativos ($p < 0,05$; $n = 11$), siendo la pendiente del espectro para los organismos que habitan en la ZMO de $-0,837 (\pm 0,134)$ (\pm error estándar) y la pendiente para aquellos organismos que habitan fuera de la ZMO de $-0,463 (\pm 0,076)$. Un análisis de comparación de pendientes mostró diferencias significativas entre las pendientes de ambos modelos de regresión ($p < 0,05$). Por otra parte, un análisis de correlación de Pearson indicó una alta correlación ($r = 0,57$; $p < 0,05$; $n = 26$) entre las pendientes derivadas de los modelos de regresión y la concentración de oxígeno disuelto en el área de estudio, lo

que estaría confirmando la importancia de la concentración de oxígeno en la estructura de tamaños del macrobentos en el área de estudio.

Tabla 3. Parámetros de los modelos de regresión lineal para los espectros normalizados de tamaño-biomasa en el área de estudio (Modelo: $\log_2 Y = \log_2 a + b \log_2 X$).

Localidad (Expedición)	Profundidad (m)	Pendiente (b)	$\log_2 a$	r^2	N	Err. Estd. Pendiente	Err. Estd. $\log_2 a$	P
Iquique (MinOx)	100 - 300	-0,952	1,855	0,33	6	0,956	1,482	p>0,05
	300 - 1000	-0,687	2,354	0,62	8	0,221	0,693	p<0,05
	1000 - 2000	-0,291	0,938	0,41	5	0,199	0,551	p>0,05
	100-2000	-0,475	2,001	0,48	8	0,203	0,637	p<0,05
Antofagasta (PUCK)	100 - 300	-0,956	3,088	0,56	6	0,419	1,144	p>0,05
	300 - 1000	-0,481	1,547	0,76	9	0,103	0,426	p<0,01
	1000 - 2000	-0,706	1,246	0,91	6	0,113	0,296	p<0,001
	100-2000	-0,685	2,593	0,81	9	0,124	0,512	p<0,001
Concepción (ETC-99)	100 - 300	-0,908	4,785	0,74	9	0,201	0,741	p<0,01
	300 - 1000	-0,299	2,087	0,20	10	0,213	0,905	p>0,05
	100-2000	-0,569	4,268	0,77	10	0,110	0,467	p<0,001
Concepción (PUCK)	100 - 300	-0,848	5,038	0,69	10	0,202	0,926	p<0,01
	300 - 1000	-0,351	2,385	0,35	11	0,158	0,758	p>0,05
	1000 - 2000	-0,777	3,293	0,81	9	0,145	0,536	p<0,01
	100-2000	-0,611	4,097	0,87	11	0,079	0,378	p<0,001
Chiloé (PUCK)	100 - 300	-0,742	2,284	0,77	9	0,151	0,588	p<0,01
	300 - 1000	-0,502	2,037	0,49	9	0,194	0,716	p<0,01
	1000 - 2000	-0,537	2,290	0,74	10	0,112	0,475	p<0,01
	100-2000	-0,565	2,427	0,85	10	0,084	0,356	p<0,01

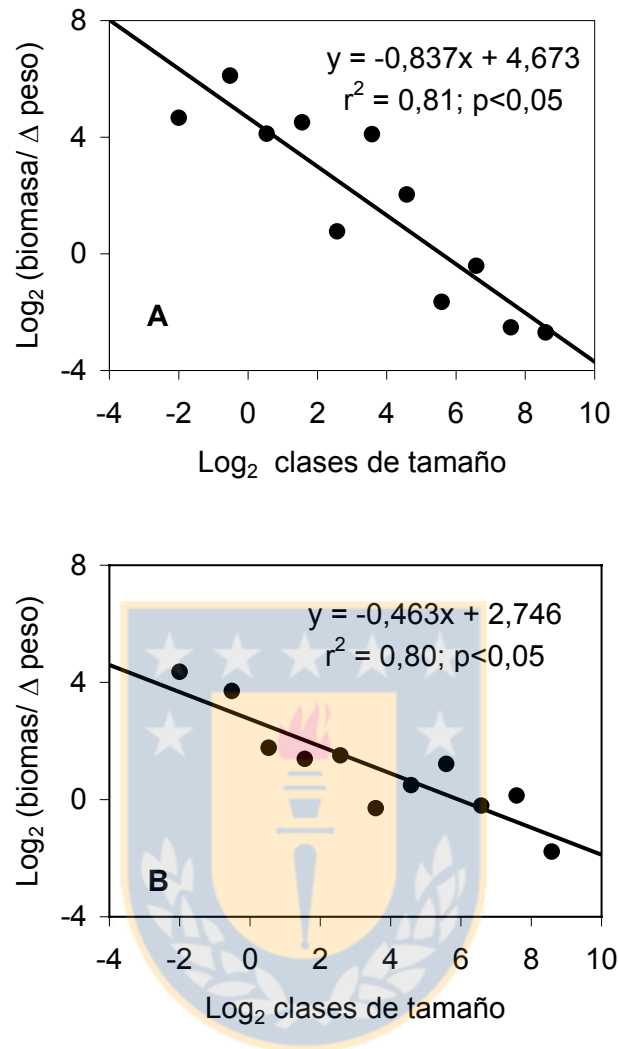


Figura 3. Espectros normalizados de tamaño-biomasa para la macrofauna bentónica. (A) estaciones localizadas en la ZMO y (B) estaciones localizadas fuera de la ZMO.

3.5. Diversidad de clases de tamaño del macrobentos

La diversidad de clases de tamaños fue baja en aquellas estaciones ubicadas en la ZMO (Fig. 4). Las estaciones ubicadas en la ZMO en los transectos de Iquique y Antofagasta exhibieron los menores valores de diversidad, en particular en las estaciones de 204 m y de 295 m de profundidad, probablemente asociados a la presencia de un menor número de clases de tamaño del macrobentos. En contraste, los mayores valores del índice de diversidad fueron encontrados en las estaciones de 365 m y 518 m de profundidad en

Antofagasta y Concepción, respectivamente. En el transecto de Chiloé, los mayores valores de diversidad se observaron en las estaciones a 160 m y 1961 m de profundidad, no mostrando ninguna relación con la profundidad.

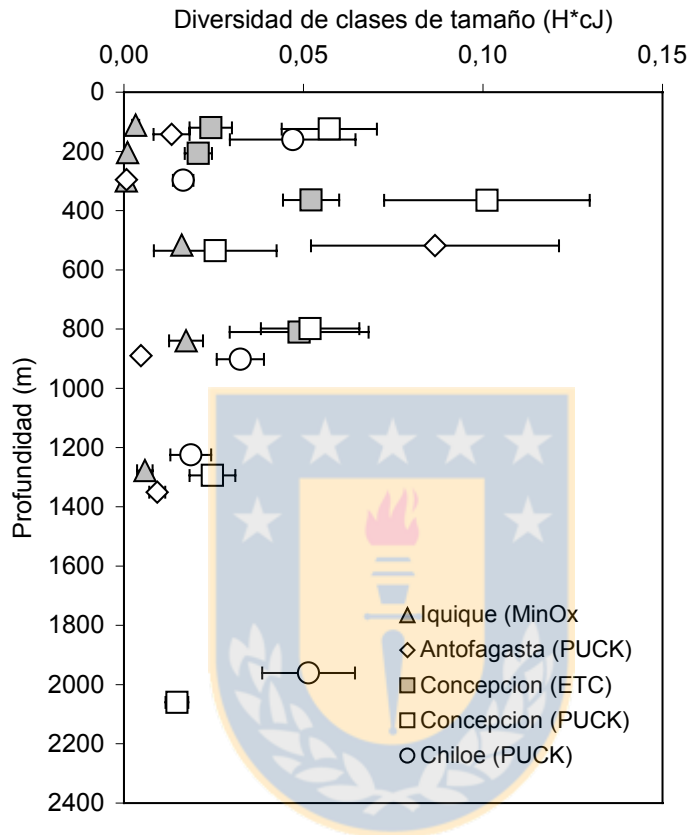


Figura 4. Diversidad de clases de tamaño (\pm intervalo de confianza, 95%) de la macrofauna bentónica en los cuatro transectos en estudio.

La disminución de los valores de diversidad de clases de tamaño en las estaciones ubicadas en la ZMO sugieren un efecto negativo sobre el macrobentos. Sin embargo, los valores de este índice no exhibieron diferencias significativas con el resto de las estaciones ($p > 0,05$).

3.5.- Adaptaciones morfológicas de *P. pinnata*

P. pinnata presentó variaciones en el número de pínulas en sus branquias a lo largo de un gradiente de oxígeno, en el transecto de Concepción. Los especímenes provenientes de una estación localizada en el centro de la ZMO (206 m) exhibió un número de pínulas que osciló entre 366 y 608 pares, correspondiendo a animales con un tamaño corporal (*e.g.* longitud prostomio) de 0,182 y 0,260 mm, respectivamente (Fig. 5).

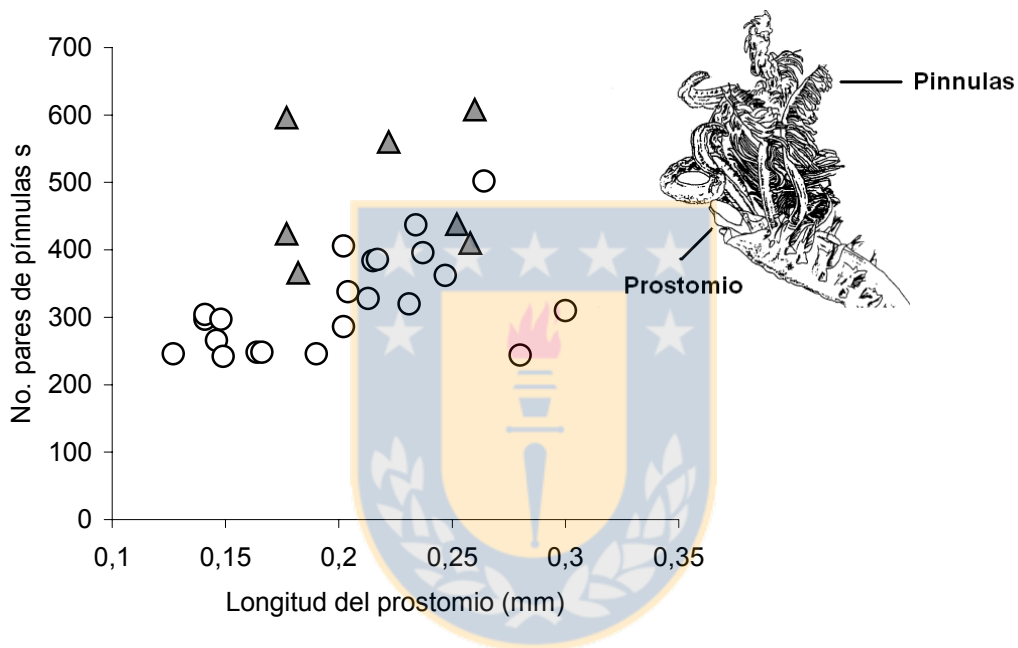


Figura 5. Número total de pares de pínulas versus longitud del prostomio en *P. pinnata*. Estación 120 m (○), Estación 206 m (△), transecto de Concepción (Figura tomada de Lamont & Gage, 2000)

En contraste, especímenes provenientes de una estación ubicada en el borde superior de la ZMO (120 m), registraron un menor número de pínulas que varió entre 242 y 502 pares. Un análisis de ANCOVA indicó diferencias significativas en el número de pínulas ($n = 30$; $p < 0,05$) entre ambas estaciones. Por consiguiente, la superficie para el intercambio de oxígeno para los ejemplares provenientes del centro de la ZMO fue de $18,38 \pm 1,92 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ peso seco (promedio \pm desviación estándar), mientras que para los

especímenes de la estación ubicada en el borde superior fue de $12,65 \pm 1,41 \text{ cm}^{-2}\text{g}^{-1}$ peso seco. Estas diferencias en el número de pinnulas constituirían una respuesta fenotípica a las condiciones de hipoxia. De hecho, los especímenes provenientes de la estación localizada en el centro de la ZMO estarían sujetos a permanentes condiciones de hipoxia ($< 0,5 \text{ ml L}^{-1}$), mientras que los especímenes correspondientes a la estación 120 m se encuentra ubicada en el borde superior de la ZMO, donde las condiciones de hipoxia no son tan severas, y además, las condiciones de oxígeno disuelto adyacente al fondo muestran fluctuaciones estacionales.

3.6.- Tasas de respiración de *P. pinnata*

Las tasas de respiración (qO_2), estimadas en condiciones de laboratorio, fluctuaron entre $0,25$ y $1,28 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1}\text{g}^{-1}$ peso seco. *P. pinnata* exhibió oxígeno-conformidad entre los 104 mm Hg (14 kPa) y 30 mm Hg (4 kPa) de tensión de oxígeno ambiental (pO_2). En tanto, bajo una presión ambiental de 30 mm Hg las tasas de respiración se mantuvieron constantes. Una relación significativa fue observada entre el qO_2/pO_2 y pO_2 , y consecuentemente, el índice de independencia de oxígeno (K_1/K_2) fue de $67,1$ (Fig. 6). La disminución de las tasas de respiración con la tensión de oxígeno ambiental y el valor estimado del índice de dependencia de oxígeno en *P. pinnata* indican que esta especie tiene una moderada capacidad para regular sus tasas de respiración en condiciones de laboratorio.

En relación con la actividad enzimática, *P. pinnata* exhibió una baja actividad de las enzimas LDH, EtOHDH, MDH y CS. En contraste, mostró una alta actividad de las enzimas a través de la vía de las opinas (STRDH = $8,82 \pm 4,06 \mu\text{mol NADH min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso húmedo; ALPDH = $5,74 \pm 1,40 \mu\text{mol NADH min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso húmedo), indicando una alta capacidad para realizar un metabolismo anaeróbico (González & Quiñones, 2000).

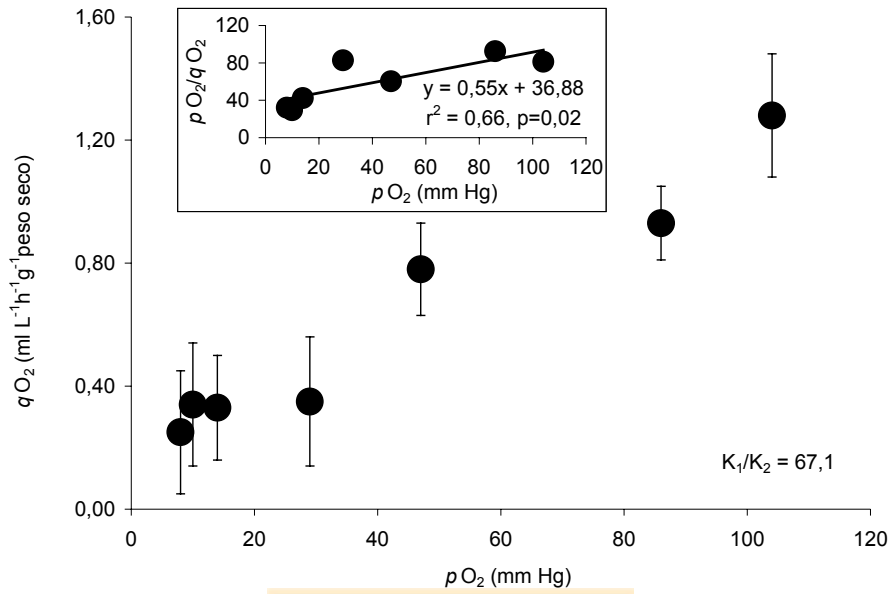
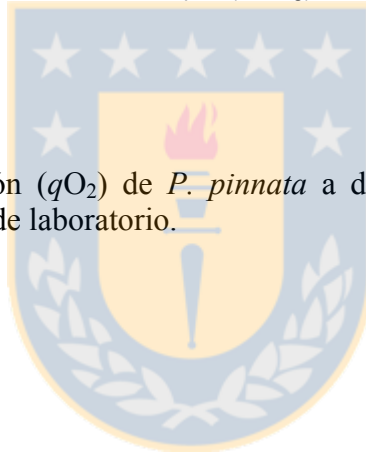


Figura 6. Tasas de respiración (qO_2) de *P. pinnata* a diferentes niveles de tensión de oxígeno (pO_2) en condiciones de laboratorio.



4.- DISCUSION

4.1.- Densidades y biomasa del macrobentos

Las densidades y biomasa promedio del macrobentos en los transectos de Iquique, Antofagasta y Concepción fueron similares a las registradas en la plataforma continental en el norte (Carrasco, 1997; Quiroga *et al.*, 1999) y centro de Chile (*e.g.* Gallardo *et al.*, 1995; Carrasco *et al.*, 1999; Gutiérrez *et al.*, 2000). En general, se ha caracterizado a las comunidades macrobentónicas con bajos valores de densidad y biomasa en aquellas regiones donde existe una ZMO (*e.g.* Gallardo, 1963; Frankenberg & Menzies, 1968; Rosenberg *et al.*, 1983; Thompson *et al.*, 1985; Arntz *et al.*, 1991; Levin *et al.*, 2000). Es más, Gallardo *et al.* (1998) describieron una comunidad empobrecida en cuanto a macrofauna se refiere en Namibia, debido a las permanentes condiciones de hipoxia. Los valores de densidad para el macrobentos obtenidos en el presente estudio se encuentran entre los más altos reportados para aquellas regiones donde esta presente una ZMO (Levin, 2003). Sin embargo, los valores de densidad no muestran una clara relación con la concentración de oxígeno disuelto, pero sí con las biomasa del macrobentos. En general, el macrobentos evidenció una tendencia a disminuir sus biomasa en las estaciones asociadas a la ZMO, sugiriendo que los bajos niveles de oxígeno en la ZMO tienen un efecto negativo sobre el macrobentos. Los resultados fueron evidentes en los transectos de Iquique y en la estación ubicada en el centro de la ZMO para el transecto de Concepción, mientras que en el transecto de Antofagasta se observaron bajos valores de biomasa en todas las estaciones estudiadas. Por otra parte, en las estaciones ubicadas sobre la plataforma continental frente a Concepción (120 m y 124 m), se registraron altos valores de biomasa para el macrobentos. Gallardo *et al.* (2004) describieron un patrón de distribución de tipo cóncavo para las biomasa del macrobentos frente a Concepción, caracterizado por bajos valores de biomasa en el centro de la ZMO y altos valores en la estación asociada al borde superior de la ZMO. Los resultados obtenidos en el área de estudio confirman la presencia de un patrón de distribución cóncavo en la biomasa para el transecto de Iquique y altos valores de biomasa en el borde superior de la ZMO frente a Concepción. En relación a esto último, una posible explicación para estos altos valores de biomasa estaría relacionado con el denominado “efecto de borde” de mínima de oxígeno (Thompson *et al.*, 1985; Levin *et al.*,

1991). En esta región, el borde superior de la ZMO se encuentra sujeto a la influencia de las aguas SubAntárticas Superficiales (ASAA) a través de cortos períodos de hundimiento, particularmente en otoño e invierno (Ahumada *et al.*, 1983; Gallardo *et al.*, 1995). Estas fluctuaciones estarían produciendo intensos gradientes cruzados de oxígeno disuelto y materia orgánica de alta calidad, incrementando de este modo la actividad biológica y biogeoquímica en el sedimento y estimulando el desarrollo del macrobentos (Karl & Knauer, 1984; Thompson *et al.*, 1985; Levin *et al.*, 1991; 2000). Por otra parte, cabe destacar que el patrón antes descrito, en parte, podría ser una consecuencia del efecto indirecto que ocasiona los bajos niveles de oxígeno en la exclusión de predadores (Levin *et al.*, 1991; Levin, 2003), y la presencia de particulares adaptaciones bioquímicas (González & Quiñones, 2000) y fisiológicas (Quiroga *et al.*, en revisión) que le otorgan a la macrofauna una alta capacidad para sobrevivir bajo condiciones de hipoxia.

De estos resultados se desprende que los patrones de distribución espaciales del macrobentos en el área de estudio están fuertemente influenciados por la extensión e intensidad de la ZMO. En los transectos de Iquique y Antofagasta se observó una importante disminución en las biomásas para el macrobentos sobre la plataforma continental, lo cual estaría probablemente relacionado con la presencia de una permanente e intensa ZMO ($< 0,2 \text{ ml L}^{-1}$). De hecho, en el norte de Chile, las Aguas Ecuatoriales subsuperficiales (AEES) predominan durante todo el año y por lo tanto prevalecen las condiciones deficientes de oxígeno (Gallardo, 1963). En Chile central, en cambio, se sugiere que los patrones de distribución espaciales del macrobentos están influenciados por el denominado efecto de borde de mínima de oxígeno, caracterizado por altos valores de densidad y biomásas para el macrobentos en el borde superior de la ZMO. Un patrón similar en la distribución de las biomásas ha sido descrito en la ZMO de California y en el Pacífico Este (Mullins *et al.*, 1985; Levin *et al.*, 1991). En tanto, en el transecto de Chiloé, la distribución batimétrica de las densidades promedios declinaron continuamente desde la plataforma al talud continental. Si bien, en este transecto, se observó concentraciones de oxígeno disuelto cercanos a 1 ml L^{-1} en las estaciones localizadas en la plataforma, éstas no alcanzaron los niveles de hipoxia ($< 0,5 \text{ ml L}^{-1}$) como aquellas reportadas para el norte y centro de Chile. Por consiguiente, el patrón de distribución de las densidades de la macrofauna se ajusta a lo descrito normalmente para el bentos (Gage & Tayler, 1991).

En general, en los ecosistemas marinos la concentración de pigmentos (*e.g.* clorofila y CTP) está fuertemente correlacionada con la biomasa bentónica (*e.g.* Pfannkunche *et al.*, 2000; Soltwedel *et al.*, 2000). Los resultados obtenidos en este estudio confirman esta hipótesis, puesto que se registraron altos valores de biomasa para el macrobentos en las estaciones de la plataforma continental frente a Concepción (60,85 y 96,28 g·m⁻²), asociados a su vez con altas concentraciones de pigmentos en el sedimento (85,3 – 313,4 µg g⁻¹). La consistencia de estas correlaciones en el área de estudio también ha sido planteada a través de un análisis de correlación multivariable (Palma *et al.*, aceptado). Sin embargo, aunque el contenido de pigmentos en el sedimento en los transectos de Iquique y Antofagasta fue similar a los reportados en el transecto de Concepción, se sugiere que la presencia de una permanente e intensa ZMO podría ser la responsable de los bajos valores de biomasa en estos transectos. Por otra parte, es conocido que las comunidades bentónicas marinas dependen del aporte de materia orgánica proveniente de la producción primaria (Graf, 1992). En el área de estudio se observó importantes variaciones en la biomasa del macrobentos entre transectos, en particular en el transecto de Iquique, donde se reportaron los menores valores. Estas diferencias también podrían estar relacionadas con el aporte de materia orgánica de alta calidad proveniente de la producción primaria. Las mediciones de producción primaria en Chile central (~36°S) han sido reconocidas como las más altas en la región, alcanzando valores de 9,6 g C m⁻²d⁻¹, mientras que en el norte de Chile (~22°S), éstos varían entre los 0,6 a 5 g C m⁻²d⁻¹ (Fossing *et al.*, 1995; Daneri *et al.*, 2000). El patrón antes mencionado es confirmado a través de las estimaciones de producción secundaria del macrobentos para la región. De hecho, los mayores valores de producción secundaria fueron registrados para el macrobentos de Chile central (6,8 g C m⁻² a⁻¹), en comparación con aquellos valores estimados para el norte (2,02 g C m⁻² a⁻¹) y sur (0,83 g C m⁻² a⁻¹) de Chile (Quiroga *et al.*, 2005)

4.2.- Espectros de tamaño-biomasa del macrobentos

El presente estudio describe por primera vez la estructura de tamaños del macrobentos y como estos se ven afectados por la presencia de los bajos niveles de oxígeno disuelto en la columna de agua, asociados a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales en el

SCH. Además, hasta nuestro conocimiento, el presente trabajo entrega los primeros antecedentes sobre la utilización e interpretación del índice de diversidad de clases de tamaños para el macrobentos.

Los espectros normalizados de tamaño-biomasas para las comunidades macrobentónicas en el presente estudio fueron similares a aquellos reportados para otros ecosistemas marinos (*e.g.* Drgas *et al.*, 1998; Saiz-Salinas & Ramos, 1999). Schwinghamer (1988) estudió los espectros de tamaño-biomasa no-normalizados en comunidades bentónicas asociadas a gradientes naturales de enriquecimiento orgánico, encontrando un predominio de formas de pequeño tamaño corporal en áreas con una alta carga de materia orgánica. Drgas *et al.* (1998) sugieren que los espectros de tamaño-biomasa para comunidades bentónicas que habitan en ambientes oxigenados son diferentes de aquellas provenientes de áreas sujetas a las condiciones de hipoxia. Los resultados muestran un valor de pendiente más negativo ($b = -0,837 \pm 0,134$) (\pm error estándar) para las comunidades macrobentónicas en la ZMO en comparación con las comunidades localizadas fuera de la ZMO ($b = -0,463 \pm 0,076$) (Fig. 3). Puesto que un valor de pendiente más negativo indica que animales de pequeño tamaño corporal son los más abundantes, los resultados indican que la estructura de tamaños del macrobentos es influenciado por la presencia de la ZMO. Este patrón puede ser explicado por las restricciones fisiológicas que impone los bajos niveles de oxígeno en el ambiente. Los animales de pequeño tamaño corporal pueden satisfacer mejor sus demandas metabólicas debido a la mayor razón superficie / volumen corporal (Forbes & López, 1990).

Los modelos teóricos sobre la distribución de biomasa por tamaños han sido desarrollados principalmente para los ecosistemas pelágicos (ver Kerr & Dickie, 2001) y constituyen una aproximación dinámica de un ecosistema, donde el valor de la pendiente e intercepto, derivados del modelo de regresión, están relacionados con la utilización de la energía dentro de la comunidad (Rodríguez, 1994; Quintana *et al.*, 2002; Quiñones *et al.*, 2003). En el área de estudio, se construyó un espectro normalizado de tamaño-biomasa considerando todos los transectos del área de estudio, el cual presentó un valor de pendiente de $-0,559$ ($r^2 = 0,63$; $n = 26$; $p < 0,05$) (Fig. 7). Este valor de pendiente fue similar a lo reportado para otros ecosistemas bentónicos. Drgas *et al.* (1998) describieron espectros normalizados de tamaño-biomasas para las comunidades macrobentónicas en el Mar

Báltico, cuyas pendientes fluctuaron entre $-0,30$ y $-0,61$. Estos autores construyeron un espectro integrado cuya pendiente fue de $-0,44$. Puesto que la pendiente derivada del modelo de regresión es utilizado como un indicador de la influencia de las condiciones ambientales sobre la productividad en las comunidades acuáticas (Kerr & Dickie, 2001) y considerando la alta correlación encontrada entre las pendientes y la concentración de oxígeno (estadístico Pearson; $r = 0,57$; $n = 26$; $p < 0,05$), el menor valor de pendiente encontrado en nuestro estudio ($b = -0,559 \pm 0,06$) sugiere que este valor es una consecuencia de la influencia de la ZMO en el SCH.

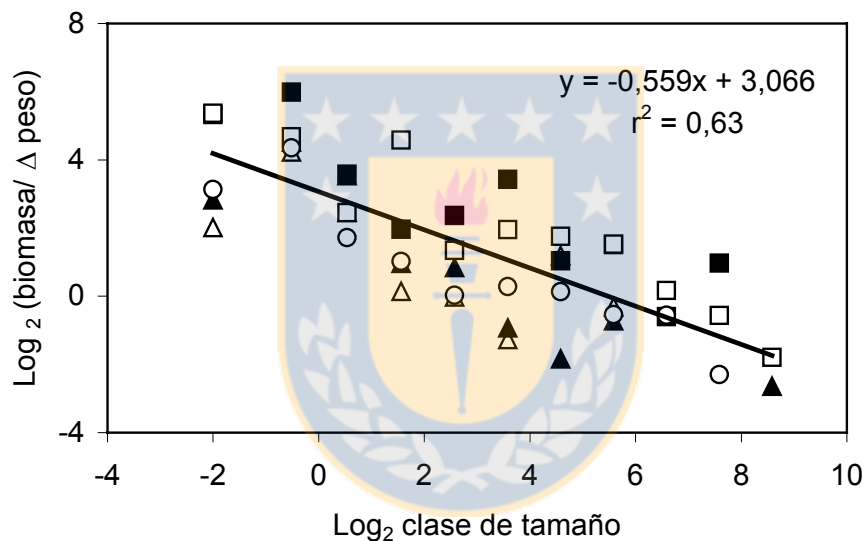


Figura 7. Espectro de tamaño-biomasa integrado para la macrofauna bentónica en el área de estudio [Iquique, MinOx (Δ); Antofagasta, PUCK (\blacktriangle); Concepción, ETC (\blacksquare); Concepción, PUCK (\square); y Chiloé, PUCK (\circ)].

La diversidad de clases de tamaños es un tópico reciente en las investigaciones sobre los patrones de distribución de biomasa por tamaños (Ruiz, 1994). De hecho, hasta nuestro conocimiento, se carecen de estudios acerca de la diversidad de clases de tamaños

en comunidades bentónicas. Ruiz (1994) entrega los primeros antecedentes sobre la diversidad de clases de tamaños en comunidades pelágicas y sugiere que este índice sea utilizado en la caracterización de la estructura de una comunidad. Por otra parte, aunque las interpretaciones ecológicas de este índice todavía están sujetas a discusión (Quiñones, 1992; Ruiz, 1994) y su relación con las propiedades de una comunidad como estabilidad y resiliencia aún no son bien entendidas, nuestros resultados indican que las áreas sometidas a condiciones de severa hipoxia ($<0,5 \text{ ml L}^{-1}$) presentan una menor índice de diversidad de clases de tamaño y consecuentemente un menor número de clases de tamaño, en comparación con áreas donde las condiciones de hipoxia son menos severas ($> 1 \text{ ml L}^{-1}$). Aunque no existen estudios que muestren evidencias directas para una conexión entre la diversidad de especies (e.g. Shannon-Wiener, H') y la diversidad de clases de tamaño, pareciera que esta última también declina cuando las condiciones ambientales tienden a ser menos favorables (Pearson & Rosenberg, 1978; Levin *et al.*, 2001).

4.3.- Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de *P. pinnata*

Las adaptaciones de la fauna a las condiciones de hipoxia fueron revisadas por Childres & Seibel (1998) para organismos pelágicos y posteriormente extendido a los organismos bentónicos por Levin (2003). Estos autores proponen tres tipos de mecanismos de adaptación: (a) incremento en la efectividad en la incorporación de oxígeno, (b) baja demanda metabólica y (c) utilización de un metabolismo anaeróbico. Por consiguiente, es esperable que la fauna bentónica en el área de estudio presente similares adaptaciones. En Chile central, la especie de poliqueto bentónico *P. pinnata* ocurre en altas densidades (Gallardo *et al.*, 1995; Gutiérrez *et al.*, 2000), contribuyendo de manera importante a la producción secundaria total del macrobentos (Carrasco & Arcos, 1980). Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que *P. pinnata* presenta diversos mecanismos de adaptación a las condiciones de hipoxia, lo cual estaría explicando su dominancia ecológica en la plataforma continental.

En primer lugar, *P. pinnata* exhibió adaptaciones de tipo morfológicas. En el transecto de Concepción, especímenes provenientes del centro de la ZMO (206 m) exhibieron un incremento en el número de pínulas en sus branquias, y por consiguiente, un incremento en la superficie para el intercambio de oxígeno ($18,38 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ peso seco). En

contraste, especímenes del borde superior de la ZMO (120 m) registraron una menor superficie para el intercambio de oxígeno ($12,65 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ peso seco) ($p < 0,05$). En general, en la ZMO se ha descrito la presencia de estructuras respiratorias bien desarrolladas para algunas especies de anfípodos y poliquetos (Frankenberg & Menzies, 1968; Levin, 2003). De hecho, Lamont & Gage (2000) encontraron similares adaptaciones a las reportadas en el presente estudio en dos especies de poliquetos espiónidos en la ZMO del Mar de Arabia. Estas diferencias intra-específicas constituyen una respuesta fenotípica frente a las permanentes condiciones de hipoxia en el centro de la ZMO. Además, se ha sugerido la ocurrencia de una diferenciación genética entre las sub-poblaciones que habitan en la ZMO. En este sentido, Rogers (2000) enfatiza el hecho de que la ZMO constituye una barrera en el flujo genético entre las poblaciones marinas, produciendo fuertes gradientes de selección y un alto grado de especialización de la fauna.

En relación con las capacidades fisiológicas de *P. pinnata*, las tasas de respiración obtenidas en este estudio fueron similares a las reportadas para otras especies de poliquetos bentónicos ($0,1 - 4,5 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ peso seco) (e.g. Shumway, 1979; Dales & Warren, 1980; Cosgrove & Hajdjuk, 1980; Cortes-Monroy, 1982; Duchêne, 1985). Los resultados muestran una disminución de las tasas de respiración con la tensión de oxígeno ambiental, lo cual podría estar reflejando una disminución en las tasas de ventilación, y además, una menor participación de pigmentos respiratorios con afinidad al oxígeno (E. Tarifeño comm. pers.). Animales que no pueden mantener relativamente estable sus tasas de respiración entre ciertos niveles de oxígeno ambiental, son descritos como oxígeno-conformadores (Pörtner & Grieshaber, 1993). De acuerdo a la relación entre la tasa de respiración y la tensión de oxígeno ambiental (Fig. 6), *P. pinnata* es una especie oxígeno-conformadora, que es capaz de tolerar muy bajas condiciones de oxígeno disuelto. Además, los resultados indican un bajo punto crítico (P_c), el cual fue similar a aquellas reportadas para otras especies de poliquetos bentónicos que habitan en áreas sujetas a condiciones de hipoxia (Tabla 4).

Por otra parte, puesto que un incremento en la dependencia de oxígeno ocurre cuando disminuye la tensión de oxígeno en el ambiente, animales que regularmente son afectados por las condiciones de hipoxia presentan bajos valores del índice de dependencia de oxígeno (Bayne, 1971). A modo de comparación, Wells *et al.* (1980) reportaron para

algunas especies de poliquetos bentónicos un rango de valores del índice de dependencia de oxígeno que varió entre 12,3 (*Terebella haplochaeta*) a 221,4 (*Glycera americana*). Considerando que este índice para *P. pinnata* fue de 67,1, podemos concluir que *P. pinnata* presenta una moderada capacidad para regular sus tasas de respiración en condiciones de laboratorio.

Tabla 4. Punto crítico (Pc) de tensión de oxígeno para diferentes especies de poliquetos bentónicos.

Especie	KPa	ml L ⁻¹	Autor
<i>Terebella haplochaeta</i>	7,3	2,3	Wells <i>et al.</i> , 1980
<i>Scoloplos armiger</i>	7,8	2,5	Schöttler & Grieshaber, 1988
<i>Arenicola marina</i>	10	3,2	Hauschild & Grieshaber, 1997
<i>Heteromastus filiformis</i>	1,3 – 13	0,5 - 4	Abele <i>et al.</i> , 1998
<i>Paraprionsopio pinnata</i>	4	1,3	Presente estudio

En relación al último mecanismo de adaptación aquí tratado, el metabolismo anaeróbico es considerado una vía alternativa para la obtención de energía bajo condiciones de hipoxia (Childress & Seibel, 1998). Las investigaciones sobre el metabolismo anaeróbico se han realizado principalmente en organismos bentónicos como poliquetos y moluscos bivalvos (*e.g.* Schöttler, 1982; Schöttler & Grieshaber, 1988; González & Quiñones, 2000). Estos estudios indican que las enzimas derivadas de la vía de las opinas son las más comunes en estos invertebrados (Livingstone, 1983; 1991). Nuestros resultados indican una baja actividad enzimática de la LDH y una alta actividad de la ALPDH y STRDH, las cuales fueron previamente descritas por González & Quiñones (2000). Una baja actividad enzimática de la LDH también fue reportado para otras especies de poliquetos bentónicos como *Marenzelleria viridis* (Schiedek, 1997) y *Nephtys hombergii* (Schöttler, 1982). De hecho, Schöttler (1982) no detectó actividad para la LDH en el poliqueto *Nephtys hombergii*, mientras que observó una alta actividad para la ALPDH y STRDH bajo condiciones de hipoxia. Estas enzimas son formadas en la vía glucolítica por condensación del piruvato y alanina a alanopina o del piruvato y glicina a estrombina,

respectivamente, las cuales son formadas bajo anaerobiosis funcional (Schiedek, 1999). Los resultados obtenidos confirman la alta capacidad anaeróbica de esta especie que le permitiría sobrevivir bajo condiciones de hipoxia.

Investigaciones sobre las adaptaciones fisiológicas, enzimáticas, metabólicas, reproductivas y moleculares de la fauna asociada a la ZMO son prácticamente desconocidas (ver Levin, 2003). Los resultados obtenidos en el presente estudio constituyen una primera aproximación en términos de evaluar los diferentes tipos de adaptaciones a las condiciones de mínimo oxígeno en una de las especies más características de la plataforma continental frente a Chile central. De hecho, los resultados indican que *P. pinnata* tiene una alta capacidad para sobrevivir y explotar las condiciones ambientales presentes en el sistema bentónico frente a Concepción, caracterizadas por una alta carga orgánica y bajos niveles de oxígeno disuelto (Gallardo *et al.*, 1995; Gutiérrez *et al.*, 2000). Además, las altas tasas de respiración aeróbica de esta especie, en conjunto con sus elevadas densidades, sugieren que *P. pinnata* cumple un importante papel en los procesos biogeoquímicos. A modo de ejemplo, y en base a los resultados obtenidos, las tasas de respiración en *P. pinnata* bajo condiciones de normoxia ($> 1 \text{ ml L}^{-1}$) fue de $0,73 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ peso seco, mientras que en condiciones de hipoxia ($< 1 \text{ ml L}^{-1}$) ésta fue de $0,30 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ peso seco. Estos valores pueden ser convertidos a $0,010 \text{ mg C d}^{-1}$ y $0,004 \text{ mg C d}^{-1}$, respectivamente, asumiendo que 1 ml de oxígeno moviliza $0,44 \text{ mg}$ de carbono orgánico (Williams & Carlucci, 1976). Puesto que en la zona de la plataforma continental de Chile central se han encontrado condiciones de normoxia en invierno y concentraciones de oxígeno disuelto menores a 1 ml L^{-1} en primavera (Gallardo *et al.*, 1995; Schulz *et al.*, 2000), y considerando las densidades promedios de *P. pinnata* ($\sim 8000 \text{ ind m}^{-2}$) en el área de estudio, la contribución de esta especie al metabolismo bentónico vía respiración aeróbica fue estimada en $32 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ en primavera y $80 \text{ mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ en invierno. Tomando en consideración que el flujo de carbono orgánico hacia los sedimentos frente al transecto de Concepción alcanza valores de $228 \text{ g C m}^{-2}\text{a}^{-1}$ (Grunewald *et al.*, 2002), *P. pinnata* podría estar utilizando alrededor de un 8,9% de este carbono orgánico para sus requerimientos metabólicos.

5.- REFERENCIAS

- Abele D, Großpietsch H & Pörtner H (1998) Temporal fluctuation and spatial gradients of environmental PO₂, temperature, H₂O₂, and H₂S in its intertidal habitat trigger enzymatic antioxidant protection in the capitellid worm *Heteromastus filiformis*. Marine Ecology Progress Series 163: 179-191.
- Ahumada R (1989) Producción y destino de la biomasa fitoplanctónica en un sistema de bahías en Chile central: una hipótesis. Biología Pesquera 18: 53-66.
- Ahumada R & L Chuecas (1979) Algunas características hidrográficas de la Bahía de Concepción (36°40'S); 73°02'W) y áreas adyacentes, Chile Gayana 8:1-56.
- Ahumada R, Rudolph G & V Martinez (1983) Circulation and fertility of waters in Concepción Bay. Estuarine and Coastal Shelf Science 16: 95-105.
- Anstall CA, Anderson SJ & AC Taylor (1997) Comparative studies of the branchial morphology, gill area and gill ultrastructure of some thalassinidean mud-shrimps (Crustacea; Decapoda; Thalassinidea). Journal Zoology 241: 665-688.
- Antezana T (1978) Distribution of Euphausiids in the Chile-Peru Current with Particular reference to the endemic *Euphausia mucronata* and the Oxygen Minimum Layer. Ph. D. dissertation, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, 480 pp.
- Arntz W, & E Fahrbach (1996) El Niño, Experimento climático de la naturaleza, causas físicas y efectos biológicos. Fondo de Cultura económica, México DF, 311 pp.
- Arntz W, Tarazona J, Gallardo VA, Flores L & H Salzwedel (1991) Benthos communities in oxygen deficient shelf and slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. In: Tyson R & T Pearson (eds.). Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia. Geological Society Special Publication 58: 131-154.
- Barnett P, Watson J & D Connelly (1984) A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediment. Oceanologica Acta 7: 339-408.
- Bayne B (1971) Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining ambient oxygen tension. Comparative Biochemistry and Physiology 40A: 955-970.
- Blanco J, Thomas A, Carr M & P Strub (2001) Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. Journal of Geophysical Research 106: 11451-11467.
- Brandhorst W (1971) Condiciones oceanográficas estivales frente a la costa de Chile. Revista de Biología Marina (Valparaíso) 14: 45-84.
- Carrasco FD (1997) Sublittoral macrobenthic fauna off Punta Coloso, Antofagasta, Northern Chile: high persistence of the polychaete assemblage. Bulletin Marine Science 60: 43-459.
- Carrasco FD & D Arcos (1980) Estimación de la producción secundaria de *Paraprionospio pinnata* (Spionidae; Polychaeta) frente a Bahía de Concepción, Chile. Boletín Instituto Oceanográfico Sao Paulo 29: 79-82.
- Carrasco FD, Gallardo VA & M Baltazar (1999) The structure of the benthic macrofauna collected across a transect at the central Chile shelf and relationships with giant sulfur bacteria *Thioploca* spp. mats. Cahiers in Biology Marine 40: 195-202.

- Chapelle G & L Peck (1999) Polar gigantism dictated by oxygen availability. *Nature* 399: 114-115.
- Childress JJ & BA Seibel (1998) Life at stable low oxygen level: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *Journal of Experimental Biology* 201: 1223-1232.
- Cosgrove W & S Hajduk (1980) The effect of environmental oxygen concentration on the rate of oxygen consumption of the polychaete *Sthenelais boa* (Johnston). *Cahier de Biologie Marine* 21: 123-133.
- Cortés-Monroy H (1982) Adaptaciones respiratorias del poliqueto *Nephtys ferruginea* Hartman 1940 a condiciones de mínimas de oxígeno. Tesis para optar al título de Biólogo Marino, Universidad de Concepción, Chile. 91 pp.
- Dales R & L Warren (1980) Survival of hypoxic conditions by the polychaete *Cirriformia tentaculata*. *Journal Marine Biological Association. U.K.* 60: 509-516.
- Daneri G, V Dellarossa, R Quiñones, B Jacob, P Montero & O Ulloa (2000) Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series* 197: 41- 49.
- Dauer DM (1985) Functional morphology and feeding behavior of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta: Spionidae). *Marine Biology* 85: 143-151.
- Dickie L, S Kerr & P Boudreau (1987) Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monography* 57: 233-250.
- Drgas A, T Radziejewska & J Warzocha (1998) Biomass size spectra of near-shore shallow-water benthic communities in the Gulf of Gdansk (Southern Balthic Sea). *Marine Ecology* 19: 209-228.
- Duchêne JC (1985) Comparative study of respiration in a north temperate and sub-Antarctic population of *Thelepus setosus* (Annelida; Polychaeta). In: *Marine Biology of Polar and Effects of stress on Marine Organisms*. Gray, J.S, & Christiansen, M.E. (eds.). pp 247-257.
- Duplisa D (2000) Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the sediment environment. *Limnology and Oceanography* 45: 558-568.
- Eissler Y & R Quiñones (1999) Microplanktonic respiration off Antofagasta (Northern, Chile) during pre-ENSO and ENSO conditions (1997-98). *Journal Plankton Research* 21: 2263-2283.
- Folk R (1974) *Petrology of sedimentary rocks*. Hemphill, Texas, 182 pp.
- Forbes TL & G Lopez (1990) The effect of food concentration, body size, and environmental oxygen tension on the growth of the deposit-feeding polychaete, *Capitella* species 1. *Limnology and Oceanography* 35: 1535-1544.
- Fossing H, VA Gallardo, B Jørgensen, M Huettel, J Nielsen, D Candfield, S Forster, R Glud, J Gundersen, J Kuever, N Ramsing, A Teske, B Thamdrup, O Ulloa (1995) Concentration and transport of nitrate by mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374: 713-715.
- Frankenberg D & R Menzies (1968) Some quantitative analyses of deep-sea benthos off Peru. *Deep-Sea Research* 15: 623-626.
- Gage JD & PA Tyler (1991) *Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, 504 pp.
- Gallardo VA (1963) Notas sobre la densidad de la fauna bentónica sublitoral del norte de Chile. *Gayana zoológica* 10: 3-15.
- Gallardo VA (1977) Large benthic microbial communities in sulfide biota under Peru-Chile subsurface countercurrent. *Nature* 268: 331-332.

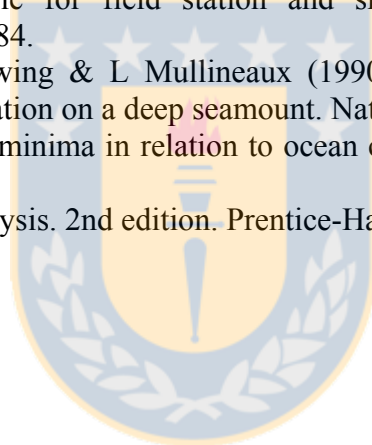
- Gallardo VA, FD Carrasco, R Roa & JI Cañete (1995) Ecological patterns in the benthic macrobiota across the continental shelf off central Chile. *Ophelia* 40: 167-188.
- Gallardo VA, FD Carrasco, R Roa, R Quiñones, O Ulloa, JI Cañete, J Mesias, M Sobarzo, V Pineda & M Baltazar (1996) Benthic detoxification by a bacterial biomat (*Thioploca* spp.)? Observations on the recruitment of the squatlobster (*Pleuroncodes monodon*) off central Chile. 9th Southern African Marine Science Symposium, University of Cape Town (Abstracts Book), p 65.
- Gallardo VA, E Klingelhoeffer, W Arntz & M Graco (1998) First report of the bacterium *Thioploca* in the Benguela ecosystem off Namibia. *Journal Marine Biological Association U.K.* 78: 1007-1010.
- Gallardo VA, M Palma, FD Carrasco, D Gutiérrez, L Levin & JI Cañete. Macrobenthic zonation caused by the oxygen minimum zone on the shelf and slope off Central Chile. *Deep-sea Research II* (en prensa)
- González-Oreja J & J Saiz-Salinas (1999) Loss of heterotrophic biomass structure in an extreme estuarine environment. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 48: 391-399.
- González R & R Quiñones (2000) Pyruvate oxidoreductases involved in glycolytic anaerobic metabolisms of polychaetes from the continental shelf off central-south Chile. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 51: 507-519.
- Graf G (1992) Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 30: 149-190.
- Griehaber MK, I Hardewing, U Kreutzer & HO Pörtner (1994) Physiological and metabolic Responses to hypoxia in invertebrates. *Reviews of Physiology Biochemistry and Pharmacology* 125: 44-147.
- Grunewald A, C Morales, H González, C Sylvester & L Castro (2002) Grazing impact of copepod assemblages flux in coastal and oceanic waters off central Chile during two contrasting seasons. *Journal of Plankton Research* 24: 55-67.
- Gutiérrez D, VA Gallardo, S Mayor S, C Neira, C Vasquez, J Sellanes, M Rivas, A Soto, & M Baltazar (2000) Bioturbation potential of macrofauna in sublittoral organic-rich sediments off central Chile: Spatial and temporal variation under “El Niño” 1997/98. *Marine Ecology Progress Series* 202: 81-99.
- Hauschild K & Griehaber M (1997) Oxygen consumption and sulfide detoxification in the lugworm *Arenicola marina* (L.) at different ambient oxygen partial pressures and sulfide concentrations. *Journal of Comparative Physiological B*, 167, 378-388.
- Holm-Hansen O & C Booth (1966) The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnology and Oceanography* 11: 510-519.
- Hulbert S (1984) Pseudoreplication and the desing of ecological field experiments. *Ecological monographs* 54: 187-211.
- Kamykowski D & S Zentara (1990) Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep-Sea Research* 37: 1861-1874.
- Karl DM (1993) Total microbial biomass estimation derived from the measurement of particulate adenosine-5'-triphosphate. In: Kemp P, B Sherr, E Sherr, J Cole (eds.), *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, London, pp. 359-368.
- Karl DM & G Knauer (1984) Vertical distribution, transport, and exchange of carbon in the northeast Pacific ocean: evidence for multiple zones of biological activity. *Deep-Sea Research* 31: 221-244.

- Kerr S & L Dickie (2001) *The biomass spectrum. A predator-prey theory of aquatic production*, Columbia University Press, 320 pp.
- Knap A, R Michaels, R Dow, K Johnson, J Gundersen, A Sorensen, F Close, M Howse, N Hammer, A Bates & T Waterhouse (1993) *Bermuda Atlantic Time-series Study Methods Manual (Version 3)*. Bermuda biological station for research, Inc. U.S. JGOFS, pp. 108.
- Lamont P & J Gage (2000) Morphological responses of macrobenthic polychaetes to low oxygen on the Oman continental slope NW Arabian Sea. *Deep-Sea Research II* 47: 9-24.
- Levin L (2003) Oxygen minimum zone benthos: adaptations and community responses to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 1-45.
- Levin L, C Huggett C & K Wishner (1991) Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research* 49: 763–800.
- Levin L, J Gage, C Martin & P Lamont (2000) Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep-sea Research II* 47: 189-226.
- Levin L, R Etter, M Rex, A Gooday, C Smith, J Pineda, C Stuart, R Hessler, D Pawson (2001) Environmental influences of regional deep-sea species diversity. *Annual Review Ecology and Systematic* 32: 51-93.
- Levin L, D Gutiérrez, A Rathburn, C Neira, J Sellanes, P Muñoz, VA Gallardo & M Salamanca (2002) Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography* 53: 1-27.
- Livingstone, D. R. 1983. Invertebrate and vertebrate pathway of anaerobic metabolism: evolutionary considerations. *Journal of the Geological Society (London)* 140: 27–37.
- Livingstone, D. R. 1991. Origins and evolution of pathways of anaerobic metabolism in the animal kingdom. *American Zoologist* 31: 522–534.
- Margalef R (1957) *La teoría de la información en ecología*. Memorias Real Academia de Ciencias y Artes, Barcelona 32: 373-449.
- McClain C & M Rex (2001) The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Marine Biology* 139: 681-685.
- Menzies R, R George & G Rowe (1973) *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. New York, Wiley-Interscience. p 467.
- Mill PJ (1978) *Physiology of annelids*. Academic Press. London, 683 pp.
- Mullins H, J Thomson, K McDougall & T Vercoetere (1985) Oxygen-minimum zone edges effects: evidence from the central California coastal upwelling system. *Geology* 13: 491-494.
- Packard TT (1985) Measurement of electron transport activity of microplankton. In Jannasch HW & PJ Leber Williams (eds.), *Advances in Aquatic Microbiology* (3). Academic Press, p: 207-261.
- Palma M, E Quiroga, VA Gallardo, W Arntz, W Schneider, D Gerdes, D Hebbeln. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S). *Journal of Marine Biological Association U.K.* (MS aceptado).

- Pearson T & R Rosenberg (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 16: 229-311.
- Pfannkuche O, A Kahler & S Sommer (2000) Coupling between phytodetritus deposition and the small benthic biota in the deep Arabian Sea: analyses of biogenic sediment compounds. *Deep-Sea Research II* 47: 2805-2833.
- Pielou E (1966) Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse. *American Naturalist* 100: 463-465.
- Platt T & K Denman (1977) Organization in the pelagic ecosystem. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 30: 575-581.
- Platt T & K Denman (1978) The structure of pelagic ecosystems. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 173: 60-65.
- Pörtner HO & M Grieshaber (1993) Critical P_{O_2} (s) in oxyconforming and oxyregulating animals: gas exchange, metabolic rate and the mode of energy production. In: Bicudo JEPW (ed.) *The vertebrate gas transport cascade: adaptations to environment and mode of life*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 330-357.
- Quintana, X., Comin, F. & Moreno-Amichi, R. 2002 Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Emporda wetlands, NE Spain). *Journal Plankton Research* 24: 1149-1161.
- Quiñones R (1992) Size-distribution of planktonic biomass and metabolic activity in the pelagic system. PhD Thesis, Dalhousie University, Halifax, Canada. p. 225.
- Quiñones R, T Platt & J Rodríguez (2003) Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* 57: 405-427.
- Quiroga E, R Soto & N Rozbacylo (1999) Los poliquetos espionidos (Polychaeta: Spionidae) y su importancia en la estructura de una comunidad: Un caso de estudio en Bahía Iquique, norte de Chile (20°11'S; 70°10'W). *Gayana* 63: 1-16.
- Quiroga E, Quiñones R, Palma M, Sellanes J, Gallardo VA, Gerdes D & G Rowe (2005) Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 217-231.
- Quiroga E, Quiñones R, González R, Gallardo VA & G Jessen. Aerobic and anaerobic metabolism of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta, Spionidae) in central Chile. *Journal Marine Biological Association UK*. (MS en revisión).
- Rex M & R Etter (1998) Bathymetric patterns of body size: implications for deep-sea biodiversity. *Deep-Sea Research II* 45: 103-127.
- Rex M, R Etter, A Clain & M Hill (1999) Bathymetric patterns of body size deep-sea gastropod. *Evolution* 54: 1298-1301.
- Rodríguez, J. 1994 Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. *Scientia Marina* 58: 1-10.
- Rogers AD (2000) The role of oceanic oxygen minimum zones in generating biodiversity in the deep sea. *Deep-Sea Research II* 47: 119-148.
- Rosenberg R, W Arntz, W Flores, E Flores, L Carbajal, C Finger & J Tarazona (1983) Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Perú. *Journal of Marine Research* 41: 263-279.
- Rowe GT (1971) Benthic biomass in the Pisco, Perú upwelling. *Investigaciones Pesqueras* 35: 127-135.

- Rowe GT, R Theroux, W Phoel, H Quinby, R Wilke, D Koschoreck, TE Whitledge, PG Falkowski, C Fray (1988) Benthic carbon budgets for the continental shelf south of New England. *Continental Shelf Research* 8: 511-527
- Ruiz J (1994) The measurement of size diversity in the pelagic ecosystem. *Scientia Marina* 58: 103-107.
- Saiz-Salinas J & A Ramos (1999) Biomass size-spectra of macrobenthic assemblages along water depth in Antarctic. *Marine Ecology Progress Series* 178: 221-227.
- Sanders H (1969) Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. *Brookhaven Symposium in Biology*, no. 22, p 10.
- Schiedek, D. 1997. *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta), a new benthic species within European coastal waters: some metabolic features. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 211: 85-101.
- Schiedek D (1999) Ecophysiological capability of *Marenzelleria* populations inhabiting North Sea estuaries: an overview. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 373-382.
- Schneider W, R Fuenzalida, E Rodriguez-Rubio & J Garcés-Vargas (2003) Characteristics and formation of Eastern South Pacific Intermediate water. *Geophysical Research Letters* 30: 1581-1584.
- Schwinghamer P (1981) Characteristic size distribution on integral benthic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 1255- 1263.
- Schwinghamer P (1988) Influence of pollution along a natural gradient and in a mesocosm experiment on biomass-size spectra of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 48: 199-206.
- Schöttler U (1982) An investigation on the anaerobic metabolism of *Nephtys hombergii* (Annelida: Polychaeta). *Marine Biology* 71: 265-269.
- Schöttler U & M Grieshaber (1988) Adaptation of the Polychaete worm *Scoloplos armiger* to hypoxic conditions. *Marine Biology* 99: 215-222.
- Schulz, H., Strotmann, B., Gallardo, V.A. & Jorgensen, B. 2000. Population study of the filamentous sulfur bacteria *Thioploca* spp. off the Bay of Concepción, Chile. *Marine Ecology Progress Series* 200: 117-126.
- Shumway S (1979) The effects of body size, oxygen tension and mode of life on the oxygen uptake rates of polychaetes. *Comparative Biochemistry and Physiology* 64A: 273-278.
- Silva N & S Neshyba (1979) On the southernmost extension of the Perú-Chile undercurrent. *Deep-Sea Research* 26: 1387-1393.
- Soltwedel T, V Mokievsky & I Schewe (2000) Benthic activity and biomass on the Yermak Plateau and in adjacent deep-sea regions northwest of Svalbard. *Deep-Sea Research II* 47: 1761-1785.
- Sokal R & F Rohlf (1981) *Biometry*, 3rd edn. WH Freeman and Co, New York, 776 pp.
- Sprules W & M Munawar (1986) Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1789-1794.
- Stal L, H Van Gamerden & W Krumbein (1984) The simultaneous assay of chlorophyll and bacteriochlorophyll in natural microbial communities. *Journal of Microbiological Methods* 2: 295-306.
- Strub P, J Mesias, V Montecinos, J Rutlant & S Salinas (1998) Coastal ocean circulation off western south America. In *The Sea*, Vol 11. (ed. A Robinson & K Brink), pp. 273-313. John Wiley & Sons, New York.

- Tarazona J, W Arntz & E Canahuire (1996) Impact of two El Niño events of different intensity on the hypoxic soft-bottom macrobenthos off the central Peruvian coast. *Marine Ecology* 17: 425-446.
- Thiel H (1975) The size structure of the deep-sea benthos. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 60: 575-606.
- Thiel H (1979) Structural aspects of the deep-sea benthos. *Ambios Special Report* 6, 25-31.
- Thompson J, H Mullins, C Newton & T Vercoutere (1985) Alternative biofacies model for dysaerobic communities. *Lethaia* 18: 167-179.
- Warwick R (1984) Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia* 61: 32-39.
- Wells R, P Jarvis & S Shumway (1980) Oxygen uptake, the circulatory system, and haemoglobine function in the intertidal *Terebella haplochaeta* (Ehlers). *Journal of Experimental Biology and Ecology* 46: 255-277.
- Williams P & A Carlucci (1976) Bacterial utilisation organic matter in the deep-sea. *Nature* 262: 810-811.
- Williams P & NW Jenkinson (1982) A transportable microprocessor controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use. *Limnology and Oceanography* 27: 576-584.
- Wishner K, L Levin, M Gowing & L Mullineaux (1990) Involvement of the oxygen minimum in benthic zonation on a deep seamount. *Nature* 346: 57-59.
- Wyrski K (1962) The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep-Sea Research* 9: 11-23.
- Zar J (1984) *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Prentice-Hall, 620 pp.



Parte B.

Publicaciones y Manuscritos

Quiroga, E., Quiñones, R., Palma, M., Sellanes, J., Gallardo, V.A., Gerdes, D. & Rowe, G. 2005. Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 217-231.

Quiroga., E., Quiñones, R., González, R., Gallardo, V.A. & Jessen, G. Aerobic and anaerobic metabolism of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta, Spionidae) in central Chile. *Journal Marine Biological Association UK*. (MS en revisión).

Palma, M., Quiroga, E., Gallardo, V.A., Arntz, W., Gerdes, D., Schneider, W., Hebbeln, D. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S). *Journal Marine Biological Association UK*. (MS aceptado para publicación).

