

**Universidad Nacional Agraria
La Molina**

**FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología**



**"Variación Latitudinal del Macrozoobentos
del Sublitoral en el Norte del Perú
durante el Verano de 1987"**

TESIS PARA OPTAR EL TITULO DE

B I O L O G O

Jorge Larry Tam Málaga

Lima - Perú

1992

Universidad Nacional Agraria La Molina

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

"Variación latitudinal del Macrozoobentos del Sublitoral
en el Norte del Perú durante el Verano de 1987"

Tesis para optar el Título de


BIOLOGO

Jorge Larry Tam Málaga

Lima - Perú

1992

Sustentada y aprobada ante el siguiente Jurado:



Dr. Luis Icochea S.

Presidente



Blgo. Edgar Sánchez I.

Miembro



M. Sc. Inés Redolfi de H.

Miembro



Dr. Jaime Mendo A.

Patrocinador



ACTA DE SUSTENTACION DE TESIS PARA OPTAR EL TITULO
PROFESIONAL DE BIOLOGO

Los Miembros del Jurado que suscriben, se han reunido en la Ceremonia de Sustentación de la tesis que presenta el Sr. **JORGE TAM MALAGA**, titulada "VARIACION LATITUDINAL DEL MACROZOOBENTOS DEL SUBLITORAL EN EL NORTE DEL PERU DURANTE EL VERANO DE 1987"

Atendida la exposición oral y oídas las respuestas a las preguntas y observaciones formuladas, la declaramos:

Aprobada

Con el calificativo de:

Sobresaliente

y se acuerda que su redacción final sea publicada en una revista científica de importancia.

En consecuencia, queda en condiciones de ser calificado apta por el Consejo de Facultad y recibir el Título de:

Biologo

De conformidad con lo estipulado en el Art. 172 inciso "1" del Reglamento General de la Universidad Nacional Agraria La Molina.

La Molina, 1992 octubre29.....

Dr. Luis Icochea Salas
PRESIDENTE

Blogo. Edgar Sánchez Infantes
MIEMBRO

M.Sc. Inés Redolfi de Huiza
MIEMBRO

Dr. Jaime Merino Aguilar
PATROCINADOR

a Marcelo y Darcy

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Manuel Vegas, por sus valiosos comentarios como Patrocinador durante el desarrollo de este trabajo, y al Dr. Jaime Mendo, por sus revisiones críticas como Patrocinador durante la redacción final.

Al personal del Programa Cooperativo Peruano Alemán de Investigación Pesquera (PROCOPA), especialmente al Dr. Horst Salzwedel, por su generosa ayuda y apoyo logístico; y al Ing. Guido Carbajal, por su constante asesoramiento en el análisis de sedimentos.

Al personal del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), en especial al Dr. Luis A. Flores, del Area de Bentos, por su gentil colaboración al proporcionar las muestras del presente estudio.

A profesores y alumnos de las Facultades de Pesquería y Biología de la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), especialmente al Blgo. Raúl Mayta por su apoyo como Jefe del Departamento de Acuicultura; y al Blgo. Dimitri Gutiérrez por sus sugerencias durante el trabajo de laboratorio.

A todas las personas que de alguna manera contribuyeron en la culminación de este trabajo.

El presente estudio recibió financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC), bajo el Contrato N°341-I.

INDICE

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCION.....	3
3. REVISION DE LITERATURA.....	5
3.1. Generalidades.....	5
3.2. Antecedentes.....	6
3.2.1. Estudios de bentos a nivel mundial.....	6
3.2.2. Bentos del ecosistema de afloramiento peruano-chileno.....	8
3.2.3. Zonación batimétrica y latitudinal del macrozoobentos sublitoral.....	10
3.2.4. Bacterias filamentosas del bentos.....	16
3.2.5. Relación del bentos con peces demersales.....	18
3.2.6. Efectos del fenómeno "El Niño" sobre el macrozoobentos sublitoral.....	20
3.2.7. Cambios del bentos a largo plazo.....	23
4. MATERIALES Y METODOS.....	25
4.1. Análisis de las muestras de sedimento.....	29
4.1.1. Materia orgánica total y carbonatos.....	29
4.1.2. Carbono orgánico oxidable.....	30
4.1.3. Granulometría.....	30
4.2. Análisis de las muestras de macrozoobentos.....	31
4.2.1. Separación en grupos.....	32

4.2.2. Separación en especies.....	33
4.3. Análisis de los datos.....	34
5. RESULTADOS Y DISCUSION.....	39
5.1. Variables abióticas.....	39
5.2. Variables bióticas básicas.....	42
5.2.1. Densidad.....	44
5.2.2. Biomasa.....	49
5.2.3. Número de especies.....	54
5.3. Índices comunitarios.....	55
5.4. Clasificación comunitaria.....	61
5.5. Relación macrozoobentos-ambiente.....	68
5.6. Comparación con otras regiones.....	75
6. CONCLUSIONES.....	81
7. RECOMENDACIONES.....	83
8. BIBLIOGRAFIA.....	84
9. APENDICES.....	94

1. RESUMEN

La variación latitudinal del macrozoobentos en el sublitoral norte del Perú fue estudiada con material colectado con el B.I.C. "Humboldt" en 9 estaciones de muestreo, a 60-90 m de profundidad, de los 3°25`S a los 8°45`S, durante enero y febrero de 1987, bajo la influencia de un fenómeno de "El Niño" moderado.

Las muestras de sedimento (13) fueron tomadas con una draga van Veen de 0.1 m² y el macrobentos fue retenido con un tamiz de 1 mm de malla. Con los datos obtenidos se realizaron análisis de regresión y correlación, así como un análisis de clasificación comunitaria.

Se registraron 150 especies, de las cuales 92 fueron poliquetos, el grupo dominante en biomasa y densidad. Los valores promedio de densidad, biomasa y número de especies fueron 189 ind/0.1 m², 2.3 g/0.1 m² y 28 esp/0.1 m², respectivamente. Se detectó un aumento de la densidad de poliquetos, y una disminución de la diversidad, riqueza y equidad, a mayores latitudes. Se discute la posible influencia de la disponibilidad de alimento, oxígeno y proporción de carnívoros sobre la diversidad.

Se encontraron tres grupos de especies: al norte de los 6°S, un primer grupo asociado a fondos limo-arcillosos y fangosos, y un segundo grupo asociado a fondos areno-limosos. Estas especies son estenócoras, principalmente depositóvoras no selectivas y carnívoras. Por otro lado, al sur de los 6°S, se encontró un tercer grupo en fondos arenosos cerca de aguas con deficiencia de oxígeno y presencia de bacterias filamentosas

Thioploca. Estas especies son eurícoras, principalmente depositívoras selectivas y suspensívoras.

Se compara la abundancia y diversidad del macrozoobentos obtenidas en el presente estudio (con un "El Niño" moderado) con las obtenidas durante 1981 (sin "El Niño"), y su posible relación con los factores abióticos registrados.

2. INTRODUCCION

El área de afloramiento costero frente al Perú es biológicamente una de las partes más ricas del océano, y ha dado lugar a la pesquería más productiva del mundo (Ryther, 1969). Actualmente existe suficiente información sobre el sistema de afloramiento peruano para desarrollar un modelo que sería útil para propósitos de manejo pesquero (Pauly, 1989). Sin embargo, los conocimientos cuantitativos del macrozoobentos son muy escasos para poderlos relacionar en forma adecuada con las series de tiempo que existen para otros datos abióticos y bióticos (Csirke et al., 1989).

Los componentes bentónicos y pelágicos están más íntimamente acoplados en los ecosistemas costeros que en los oceánicos, pero en los primeros parece no existir un balance entre la producción y el consumo (Longhurst y Pauly, 1987). El colapso de peces planctófagos pelágicos, como la anchoveta (*Engraulis ringens*), podría aumentar la entrada de materia orgánica al sistema bentónico (Walsh, 1981), aunque actualmente no se pueden predecir las consecuencias de este incremento en la pesca demersal (Rosenberg et al., 1983), ni en el metabolismo bacteriano ó el ciclo de nutrientes.

Se ha sugerido que la biomasa de merluza (*Merluccius gayi*) se incrementó con la reducción de la biomasa de anchoveta al disminuir la depredación y competencia asociadas (Espino y Wosnitza-Mendo, 1989), sin embargo aún se desconocen muchos de los factores que afectan la distribución y disponibilidad de otros peces demersales, por ejemplo, la

contribución del bentos en su alimentación. Tampoco se ha estudiado la capacidad de carga que tiene el ambiente para soportar incrementos en la biomasa de peces demersales, ni el impacto de la predación sobre las comunidades bentónicas.

A pesar de la ganancia de conocimiento adquirido sobre "El Niño" (EN) durante 1982-83, muchas preguntas han quedado sin responder acerca de su efecto en el subsistema bentónico (Arntz y Tarazona, 1988). Por otro lado, en el bentos habitan una gran variedad de recursos potencialmente cultivables, cuyo aprovechamiento no se ha desarrollado por la falta de programas de investigación ó experimentación (Berger, 1989). Cabe mencionar que investigaciones recientes sobre el rol de las perturbaciones en comunidades bentónicas, está permitiendo refinar hipótesis y conceptos ecológicos básicos (Boesch y Rosenberg, 1981), así como utilizar al bentos para determinar el impacto humano sobre el medio acuático (Andrade y Gutiérrez, 1988).

En vista del escaso conocimiento sobre el bentos en el Perú, el presente trabajo tiene como objetivos: i) determinar las variaciones latitudinales de la abundancia y composición de especies de macrozoobentos del sublitoral en el norte del Perú, ii) relacionar el macrozoobentos con factores ambientales durante la ocurrencia de "El Niño" de 1987, y iii) comparar el macrozoobentos del sublitoral norte con el de otras regiones del Perú y del mundo.

3. REVISION DE LITERATURA

3.1. GENERALIDADES

El bentos ha sido definido como todas las especies que viven en relación íntima con el fondo, ya sea para fijarse en él, para excavarlo, para marchar sobre su superficie ó para nadar en sus vecindades sin alejarse de él (Pérès, 1961 en Vegas, 1971).

La macrofauna se refiere a los organismos retenidos por tamices que varían de tamaño desde 297 μm a 2 mm, según los autores (Rowe, 1981), por lo que es recomendable fijarlo en 500 μm para evitar subestimaciones debido a juveniles y adultos fragmentados (Rees, 1984).

La zona sublitoral ó submareal, corresponde a la plataforma continental superior, inferior ó a ambas, según los autores (Pérès, 1982a), de modo que se le podría considerar constituido por dos zonas: la bien iluminada zona infralitoral habitada por algas y plantas fotofílicas, y la menos iluminada zona circalitoral habitada por algas multicelulares esciafílicas. El límite entre estas zonas, varía desde los 15 m en las altas latitudes, hasta los 80 m en las bajas (Vegas, 1971).

Del macrozoobentos generalmente se excluyen a los nemátodos y a los peces, cuando la metodología no permite estudiarlos de manera cuantitativa (Luis A. Flores, com. pers.). Consecuentemente, también quedan excluidos los organismos del meiobentos, fitobentos, bacteriobentos, zooplancton, necton y restos orgánicos, que frecuentemente se hallan en las muestras tomadas con draga.

3.2. ANTECEDENTES

3.2.1. ESTUDIOS DE BENTOS A NIVEL MUNDIAL

Möbius (1877 en Margalef, 1986), refiriéndose a un banco de ostras, introdujo el término "biocenosis" para definir al conjunto de especies, que estando mutuamente limitados y seleccionados bajo unas condiciones medias de vida, se mantienen en posesión de un territorio determinado en virtud de su propia reproducción. Marion (1883 en Pérès, 1982b) inició las investigaciones sobre las biocenosis bentónicas al estudiar la composición de la fauna de los fondos franceses usando métodos cualitativos. Los métodos cualitativos permiten clasificar a las especies en: i) características, exclusivas de la biocenosis considerada, ii) accidentales, escasas en la biocenosis considerada, pero características en otras biocenosis, y iii) ubicuas, presentes en varias biocenosis (Guille, 1970). Desde el punto de vista biogeográfico, se usan los calificativos de eurícora y estenócora para referirse a especies que se extienden, respectivamente, sobre áreas amplias ó pequeñas (Margalef, 1986). Los métodos cuantitativos fueron introducidos por Petersen (1915, 1918) para estimar el alimento disponible para el transplante de peces planos a aguas danesas, pero a la vez observó que amplias áreas del fondo eran habitadas por "comunidades" ó combinaciones de especies que ocurrían de manera uniforme y entre las cuales unas pocas eran especialmente abundantes. Thorson (1957, 1966) comparó las comunidades anteriormente descritas con otras de diferentes partes del mundo, y encontró que a diferentes latitudes pero en profundidades y sustratos similares existían

"comunidades paralelas", con diferentes especies dominantes pertenecientes al mismo género ú ocupando el mismo nicho ecológico. Pérès (1967, 1982c) hizo una recopilación de las biocenosis y comunidades bentónicas a nivel mundial, y combinando los enfoques cualitativos y cuantitativos, propuso un sistema de zonación vertical del bentos usando criterios biológicos.

Estos y otros trabajos clásicos han servido de base para una nueva generación de investigaciones sobre la ecología de las comunidades bentónicas. Especial atención se ha brindado al estudio del gradiente latitudinal de mayor diversidad en los trópicos, para cuya explicación se han propuesto numerosas hipótesis, muchas de las cuales dependen entre sí y actúan en conjunto (Pianka, 1966). En general, éstas hipótesis se pueden clasificar arbitrariamente en tres grupos (Rosen, 1981): evolutivas (tiempo), ambientales (estabilidad, complejidad estructural, perturbaciones intermedias, producción primaria) y bióticas (competencia, predación, exclusión competitiva).

Finalmente, la preocupación por el efecto de los cambios climáticos globales sobre la dinámica de los ecosistemas oceánicos, está acentuando la necesidad de organizar investigaciones con nuevas tecnologías de muestreo, para integrar al bentos con el plancton y el necton, con respecto a procesos fundamentales, interacción física-biológica y genética de poblaciones (GLOBEC, 1988).

3.2.2. BENTOS DEL ECOSISTEMA DE AFLORAMIENTO PERUANO-CHILENO

En latinoamérica, las investigaciones sobre el bentos del sublitoral se han llevado a cabo principalmente en Chile y Perú. Ambos países comparten un sistema de afloramiento y sus fondos tienen en común la presencia de una capa de mínima de oxígeno. Zuta y Guillén (1970) mencionan que esta capa coincide con las Aguas Ecuatoriales Profundas (AEP), y está asociada con las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) que son llevadas por la Corriente Peruana Subsuperficial (CPSS).

Frankenberg y Menzies (1968) han sugerido que en el Perú ocurre una relación inversa entre el contenido de oxígeno del agua cerca al fondo y el contenido orgánico de los sedimentos, de manera similar a lo encontrado por Richards y Redfield (1954 en Frankenberg y Menzies, 1968). En Chile, observaciones de oxígeno y macrofauna llevaron a Gallardo (1985) a reconocer tres zonas bentónicas: i) sublitoral superior (<50 m) con alto contenido de oxígeno y una fauna "normal", ii) sublitoral inferior (50-400 m) con poco oxígeno y una fauna "pobre" y iii) batial (>400 m) donde aumenta el oxígeno y la fauna sería probablemente normal.

En el Perú, los trabajos sobre el bentos sublitoral han sido posibles gracias a la cooperación extranjera.

Frankenberg y Menzies (1968) analizaron muestras tomadas en el norte del Perú, entre 126 y 6229 m de profundidad durante 1965, y reportaron que a pesar de la alta producción primaria superficial no hay valores altos de biomasa, pero que la abundancia del bentos disminuye con la profundidad al igual que en otras regiones, debido a la disminución del

alimento. Sin embargo, cerca a la zona de mínimo oxígeno encontraron numerosos individuos de pocas especies (poliquetos cirratúlidos), probablemente favorecidos por sus adaptaciones respiratorias que les permitirían aprovechar la abundancia de alimento en el fondo.

Rowe (1971a) comparó el bentos de dos zonas con diferente productividad superficial: el área de afloramiento frente a Pisco (15°S) y el Golfo de México (25°N), encontrando en ambas un patrón similar de decrecimiento de la biomasa con la profundidad a partir de los 1000 m, pero con 100 veces más biomasa en la primera, por lo que sugirió que el fondo frente al Perú ofrecería mayor alimento debido a la menor remoción de materia orgánica por zooplancton en la zona de mínimo oxígeno, al transporte de sedimentos ricos por la pendiente topográfica ó a una mayor eficiencia en el flujo de energía por el ecosistema. Por otro lado entre los 100 y 500 m, en la zona de mínimo oxígeno del Perú, encontró numerosos nemátodes con baja biomasa, sugiriendo que en esa zona se requeriría mayor energía para supervivencia y las tasas de recambio serían altas. Posteriormente, Rowe (1971b) realizó una comparación más amplia entre el bentos del Golfo de México, Brasil, Bermuda, New England y Perú (norte y sur), concluyendo que la producción primaria superficial determina la magnitud de la biomasa y su tasa de decrecimiento con la profundidad, excepto cuando la producción primaria es tan alta que causa una depleción de oxígeno y condiciones deletéreas de estrés que determinan una baja biomasa y diversidad aunque con alta densidad. En Perú, encontró mayor abundancia bentónica en el sur que en el norte, lo que atribuyó en parte a error metodológico (no se contaron los nemátodes pequeños en el norte) pero también al afloramiento persistente en el sur.

Cabe mencionar que el mismo Rowe (1981) encontró casos en que no se cumple la relación positiva entre producción primaria superficial y biomasa bentónica, incluso en regiones donde el oxígeno no es limitante.

3.2.3. ZONACION BATIMETRICA Y LATITUDINAL DEL MACROZOOBENTOS SUBLITORAL

Romanova (1972, 1973a, 1973b), analizó muestras de bentos de toda la plataforma y talud superior del Perú, durante invierno y primavera de 1972, y presentó una carta de isolíneas de biomasa, así como de las principales biocenosis. En general, caracterizó a la región como una zona de baja biomasa y pobre en especies, principalmente detritófagas y carnívoras, predominando la biocenosis poco productiva de poliquetos pequeños asociada a fondos limo arenosos. Describió un patrón de cambio en la composición de especies y aumento de biomasa con la profundidad: biomasa bajas en la plataforma y altas en el talud superior. Sobre los 100 m predominaron las lombrices, anfípodos y bivalvos. De 100 a 450 m, encontró crustáceos en el borde de la plataforma y ofiuros en el talud. Más allá de los 450 m aparecen los grandes sestionófagos (ascidias, actíneas, esponjas y poliquetos grandes) y equinodermos (ofiuros, erizos, holoturias). También llegó a reconocer tres regiones latitudinales: i) región sur (15-18°S) pobre en especies (nemátodos y poliquetos pequeños); ii) región centro (10-15°S) pobre en biomasa, presentando incluso una "zona muerta" entre los 140 y 390 m, con ausencia de bentos y olor a ácido sulfhídrico, que correspondería a la capa con deficiencia de oxígeno; y iii) región norte

(3-10°S) con una distribución cuantitativa de la biomasa más uniforme y alto contenido de oxígeno.

La fauna de la zona arquibentónica (>200 m) ha sido estudiada por Del Solar (1987), quien encontró diferencias en los colores de los animales por encima (azul, plateado, gris, marrón, negruzco, verdiazulado y rojizo) y debajo (pardo, anaranjado y rojo con tonos azul, blanco y negro) de la zona de mínimo oxígeno, a la cual consideró como una ecotonía o zona transicional de tensión que separa dos biocenosis.

Karpinski (1977) analizó los poliquetos, el grupo taxonómico predominante, de las muestras de invierno de 1972 colectadas por Romanova (1972), y llegó a identificarlos hasta el nivel de familias, presentando además cartas de isolíneas de densidad y biomasa. Las máximas biomasas se presentaron entre los 50-100 m y las mínimas entre los 200-300 m para luego aumentar a profundidades mayores de 400 m. La densidad siguió un patrón similar, pero disminuyó bajo los 400 m. El talud mostró una fauna homogénea, poco diversa y con individuos grandes, bañada por las Aguas Antárticas Intermedias (AAI). En base a factores abióticos y bióticos, Karpinski (1977) confirmó la presencia de las tres regiones latitudinales descritas por Romanova (1972). La región sur, con 19 familias (dominando Magelonidae y Spionidae) presenta mayor diversidad y abundancia de poliquetos en la plataforma que en el talud. Se observan núcleos de biomasa en San Juan y de densidad en Ilo. La región centro, con 15 familias (entre ellas Nephtyidae, Spionidae, Magelonidae, Cirratulidae y Aricidae) caracterizada por sedimentos con alto carbono orgánico y ácido sulfhídrico. Esta región está bañada por Aguas Ecuatoriales Profundas (AEP) con poco oxígeno y presenta la menor

abundancia de poliquetos. La región norte, con 28 familias, fue subdividida en: i) subregión de 6-10°S, donde la plataforma es ancha y hay una alta densidad de poliquetos, destacando las familias Magelonidae y Aricidae; y ii) subregión de 3-6°S, donde el afloramiento es menor, el oxígeno es alto por la presencia de Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS), y la diversidad es mayor, destacando nuevas familias (Opheliidae, Maldanidae, Ampharetidae, Hesionidae y Sternapsidae, siendo abundantes Spionidae, Eunicidae y Capitellidae). Estas subregiones están limitadas por el Frente Ecuatorial ó zona de encuentro entre las Aguas Tropicales Superficiales (ATS) y las aguas de la Corriente Peruana (Wyrтки, 1965 en Zuta y Guillén, 1970).

Rosenberg et al. (1983) analizaron información derivada principalmente de cruceros realizados con el BIC "Humboldt" durante 1980 y 1981, y presentaron datos de oxígeno, contenido orgánico, biomasa de macrobentos, bacterias filamentosas y capturas de peces demersales obtenidos desde Chimbote a Puerto Pizarro, durante marzo y abril de 1981. Ellos concluyen que el oxígeno es el factor ecológico dominante, que determina la biomasa y composición de especies del macrobentos en el área de afloramiento frente al Perú y norte de Chile. En base al oxígeno y la fauna, caracterizaron 5 zonas batimétricas: i) de 0-3 m, zona de playas con alta biomasa; ii) de 3-20 m, zona turbulenta con biomasa y diversidad moderada; iii) de 20-80 m, zona con especies pequeñas tolerantes al bajo oxígeno y baja biomasa; iv) de 80-700 m, zona de casi permanente deficiencia de oxígeno y baja biomasa, donde habitan las bacterias del género *Thioploca* (familia Beggiatoaceae); v) más de 700 m, zona oxigenada con especies de mayor biomasa individual.

También encontraron una correlación positiva entre el contenido orgánico y la profundidad, que indicaría que las partículas sedimentan más rápido bajo los 100 m. En zonas donde el exceso de detritus no puede ser completamente usado por el macrobentos debido al bajo contenido de oxígeno, sólo habita una fauna poco diversa y evolutivamente adaptada a condiciones casi anaeróbicas compuesta de poliquetos de la familia Cirratulidae, nemátodes y bacterias *Thioploca*, cuya biomasa superó en muchos casos a la del macrobentos y presentó una correlación negativa con las capturas demersales. Aunque la deficiencia de oxígeno deprimió a la biomasa, no encontraron estaciones sin fauna.

Se ha demostrado que las asociaciones de especies bentónicas ocurren en tipos de sedimento específicos (Parsons et al., 1977). Guille (1970) clasificó a las especies según su preferencia por el sustrato en gravelícolas, arenícolas, limícolas, mixtícolas e indiferentes. Delgado et al. (1987) han preparado un mapa de sedimentos superficiales del margen continental peruano que permite establecer relaciones bentos-sedimento. Estos autores señalan que en el norte cerca a la costa, hay tres áreas de arenas terrígenas de color gris: entre los 8°00'-10°30'S, entre los 6°15'-7°30'S y entre los 5°30'-6°00'S. Estos sedimentos, se originan por una actividad más efectiva de las corrientes de fondo que remueven y trasladan el material fino al sur o lateralmente. La arcilla limosa diatoméica de color verde oscuro se distribuye como una amplia faja continua en el talud, y muestra una distribución discontinua a profundidades menores de 120 m. La acumulación de estos sedimentos es favorecida por la debilidad de las corrientes de fondo. El limo arcilloso predomina en la plataforma y talud superior al norte de los 6°30'S. Las otras facies texturales (arena

limosa, limo arenoso y fangos) forman parches más irregulares. De este modo, es posible distinguir dos "provincias sedimentarias" en el margen continental peruano (Delgado y Gómero, 1988): al sur de los $10^{\circ}30'S$ el medio ambiente deposicional es anóxico y se observan sedimentos finos muy ricos en materia orgánica y bajo contenido calcáreo; en cambio al norte de esa latitud, las aguas oxigenadas del fondo facilitan la remineralización de la materia orgánica y es poca la que se acumula. En el extremo norte ($<6^{\circ}S$) la distribución de sedimentos finos y gruesos es irregular.

Romanova (1972) llegó a establecer algunas relaciones de la fauna con el sustrato en la plataforma peruana: bivalvos y anfípodos gamáridos en arena foraminífera, crustáceos galatéidos en arena limosa y sestionófagos en rocas profundas.

Gutiérrez (1989) analizó muestras tomadas con el BIC "Humboldt" durante el verano de 1987, entre 45 y 220 m de profundidad, con el fin de comparar el macrozoobentos de un área frente a Zorritos ($3^{\circ}40'S$) y otra frente a Pimentel ($6^{\circ}40'S$), las cuales están separadas por el Frente Ecuatorial y presentan diferente tipo de sedimento. Encontró diferencias significativas entre las dos áreas con respecto a diversos factores abióticos y bióticos.

En Zorritos, destacó la mayor temperatura, oxígeno y los sedimentos de limo-arcilla. La diversidad fue mayor, en concordancia con el patrón latitudinal señalado por Thorson (1957) para la epifauna. Predominaron los depositívoros no selectivos, que al predear las larvas y juveniles de especies dominantes, posiblemente contribuyeron a evitar la exclusión competitiva y de esta manera aumentar la riqueza. La riqueza sufrió

mayores fluctuaciones temporales que los otros índices comunitarios, debido a la inmigración de especies foráneas inducida por EN. Las especies características fueron: *Heterospio* sp., *Aricidea* sp.I, *Notomastus* sp. y *Tharyx* sp.I. También observó una cierta zonación vertical en la composición específica, quizás debido a la estratificación termal. Asimismo, halló menor biomasa y densidad posiblemente debido a la menor producción primaria superficial, pero también por la restricción de la capa aeróbica a causa de la impermeabilidad del sedimento fangoso.

En Pimentel, por otro lado, se observaron sedimentos de arena muy fina con conchuela, así como menor contenido de carbono orgánico y carbonatos. Destacaron los filtradores, siendo las especies características: *Nephtys ferruginea*, *Pectinaria granulata* y *Diopatra splendidissima*. La densidad y biomasa presentaron mayores fluctuaciones en Pimentel, debido probablemente a EN. Gutiérrez (1989) concluyó que la macrofauna béntica de Pimentel formaría parte de una extensa comunidad subtropical de la plataforma continental, frente a gran parte de las costas de Chile y Perú, asociada a aguas frías y con deficiencia de oxígeno; mientras que al norte de los 6°S, el macrozoobentos formaría parte de una comunidad de aguas tropicales, que en Zorritos adopta caracteres especiales debido a la restricción ejercida por los sedimentos mezclados.

3.2.4. BACTERIAS FILAMENTOSAS DEL BENTOS

Debido a la dominancia de *Thioploca* en fondos hipóxicos, su estudio así como el de su fauna asociada es importante para la caracterización de las comunidades bentónicas en contacto con la Corriente Peruana Subsuperficial (CPSS).

Gallardo (1977) fue el primero en reportar a las comunidades de *Thioploca* en el ambiente marino, en muestras colectadas en Chile durante 1975, llegando a distinguir tres formas con diferente diámetro celular. Maier y Gallardo (1984) caracterizaron a dos de ellas como *T. chileae* (12 μm -20 μm) y *T. araucae* (30 μm -43 μm) quedando la tercera forma (2.5 μm -5 μm) sin identificar. En Perú, Flores et al. (1984) encontraron ejemplares de hasta 60 μm , que según Carbajal (1988) podrían pertenecer a una cuarta forma a denominarse *T. peruanae*.

Estas bacterias filamentosas, coloniales, gigantes, sulfoxidantes, deslizantes e incoloras, se presentan sobre y dentro de sedimentos con fuerte olor a ácido sulfhídrico, formando un denso tapiz blanquecino, que los pescadores locales denominan "huaipe marino" (Luis A. Flores, com. pers.). Las bacterias *Thioploca* formarían parte del "sistema del sulfuro" (Flores et al, 1984) ó ecosistema habitado por la asociación micro- y meiobentónica conocida como "thiobios", que se encuentra en capas reducidas cubiertas por las capas oxidadas del sedimento (Fenchel y Riedl, 1970 en Pérès, 1982d). En Chile, Gallardo (1977) encontró *Thioploca* asociada con cianobacterias y flexibacterias, y sugirió una posible relación trófica con crustáceos de la familias penaeidae, galatheidae ó con algunos

peces demersales, lo cual sería corroborado por la presencia filamentos de *Thioploca* en partes de la boca del crustáceo *Pleuroncodes monodon* (Flores et al., 1984). Tarazona y Arntz (1983) en muestras tomadas en la Bahía de Ancón durante 1980-81, encontraron a *Thioploca* asociada a una fauna pobre en biomasa y especies, en la que destacó *Chaetozone* sp., *Magelona phyllisae*, *Ampelisca* sp. y nemátodes. Gallardo (1979) en una muestra tomada en Chile durante 1975 halló a *Thioploca* en una estación donde dominaban *Paraprionospio pinnata* en número y *Nephtys ferruginea* en biomasa. Este autor ha sugerido que las asociaciones procarióticas representarían "comunidades marinas relictas" propias de océanos primitivos.

Zafra et al. (1988) analizaron la distribución y biomasa de *Thioploca*, en base a muestras colectadas entre 1976 y 1985, de 3°30'S-12°30'S y a profundidades entre 25 y 500 m. Las mayores biomásas se encontraron entre los 7°40'S-8°12'S, a profundidades de 100 m, entre 14°C y 15°C, y alrededor de 0.23 ml/l de oxígeno. Durante el EN, la biomásas disminuyeron, principalmente en el norte, debido al aumento de oxígeno; mientras que en el centro ocurrió lo contrario. Arntz et al. (1985) explican que con valores altos de oxígeno la macrofauna es más competitiva, y por otro lado las bacterias necesitarían siempre cierta cantidad de oxígeno para su estructuración. Gallardo (1985) ha sugerido que la menor sedimentación durante EN podría reducir el contenido de ácido sulfhídrico en los fondos, el cual sería necesario para el metabolismo de estas bacterias sulfoxidantes.

3.2.5. RELACION DEL BENTOS CON PECES DEMERSALES

La merluza (*Merluccius gayi*) constituye más del 60% de la abundancia de recursos demersales (Vélez et al., 1988), y al parecer no ejerce presión de depredación sobre el bentos, ya que su dieta comprende principalmente copépodos y eufáusidos cuando es juvenil, y peces cuando es adulto (Muck, 1989a). Entre los peces demersales que constituyen la fauna acompañante de la merluza, destaca la dominancia del falso volador ó vocador (*Prionotus stephanophrys*), además del tollo (*Mustelus whitneyi*), cabrilla (*Paralabrax humeralis*), lenguados, congrios y rayas (Mendieta y Castillo, 1988). La distribución del total de peces demersales sigue la tendencia de la distribución de la merluza, debido a la relación de dependencia de los peces con el oxígeno (Espino et al., 1986).

Se desconoce la dieta de muchas especies demersales, pues la mayoría de los estudios se han realizado en áreas someras. En el Perú, entre los peces del litoral rocoso, Vegas y Rojas (1989) reportaron la dominancia de mitílidos y poliquetos en la dieta de pintadilla (*Cheilodactylus variegatus*). En playas arenosas, Tarazona et al. (1988) encontraron que antes de EN el lenguado (*Paralichthys adspersus*) fue más ictiófago, mientras que durante y después de EN consumió más anfípodos y poliquetos. Medina (1982) reportó entre algunos peces colectores al congrio (*Brotula clarkae*) como consumidor de crustáceos, y a la cabrilla (*Paralabrax humeralis*) como consumidor de peces, crustáceos y moluscos. En Chile, Silva y Stuardo (1985) encontraron casi exclusivamente a misidáceos en el contenido estomacal de *Paralichthys*

microps, y a cangrejos *Cancer* en la dieta de *Schroederichthys chilensis* (Scyliorhinidae). Además, estos autores reportaron a *Glycera*, *Sthenelais*, *Nereis*, *Diopatra*, Spionidae, y Capitellidae, entre los poliquetos consumidos por *Mugiloides chilensis*. En el Mar Báltico, Arntz (1978) encontró que los peces demersales toman el 80% de su alimento del macrobentos y que más de la mitad de éste consiste en suspensívoros y depositívoros superficiales. El mismo autor, destaca que los peces demersales rechazan moluscos y prefieren crustáceos, sobre todo especies migrantes del "hiperbentos".

Aunque se ha encontrado una correlación significativa positiva entre la biomasa macrobentónica y las capturas demersales (Rosenberg et al., 1983), no se ha usado al bentos como predictor del rendimiento potencial ó la distribución de los peces demersales. En cambio, la captura de peces demersales ha sido calculada en base al oxígeno y la diversidad de peces (Vélez et al., 1988), mientras que la temperatura se ha usado para calcular el área potencial (Espino, 1992) y el patrón de distribución latitudinal de densidad relativa (Muck, 1989a) de la merluza. Una ausencia de correlación entre el bentos y los peces demersales se presentaría cuando el bentos como alimento no es limitante, y por lo tanto la presión de depredación no determinaría la dinámica del bentos, ni la producción de peces sería determinada por la abundancia de presas, tal como lo sugirió Arntz (1980) para el Mar Báltico, en donde los factores abióticos podrían ser más importantes que las interacciones bióticas, en las variaciones del bentos y en la supervivencia de larvas de peces.

3.2.6. EFECTOS DEL FENOMENO "EL NIÑO" SOBRE EL MACROZOOBENTOS SUBLITORAL

La ocurrencia del fenómeno EN en 1982-1983, dió la oportunidad de realizar numerosas observaciones de su efecto sobre los recursos bentónicos. Durante EN, una de las consecuencias más importantes para el bentos fue que junto con el calentamiento de las aguas aumentó el contenido de oxígeno sobre los fondos (Arntz et al., 1985), posiblemente debido a la intensificación de la Corriente Peruana Subsuperficial (CPSS) (Guillén et al., 1985). Zuta y Guillén (1970) indican que la CPSS nace de la unión de la Contracorriente Surecuatorial (CCSE) con la extensión de la Corriente de Cromwell (CC), de la cual provienen las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) que tienen un contenido relativamente alto de oxígeno. Asimismo, el aumento de oxígeno durante EN pudo haberse favorecido por el incremento de las corrientes del fondo (Arntz, 1986) y la sedimentación disminuída de material orgánico desde la zona pelágica por la disminución de la producción de fitoplancton (Arntz y Tarazona, 1988). Con respecto a la latitud, durante EN también se observa un desplazamiento anormal hacia el sur del Frente Ecuatorial (Zuta y Guillén, 1970).

Arntz et al. (1985) compararon datos de macrobentos a lo largo de la costa en años normales (1980-1981) y en años con EN (1982-1983). Observaron comportamientos distintos e incluso antagónicos en cada región latitudinal, para los cuales ofrecieron algunas hipótesis. En el norte (<10°S), aunque aumentó el oxígeno, las densidades y biomásas

disminuyeron (sobre todo los crustáceos) probablemente debido al aumento muy fuerte y brusco de las temperaturas. También es posible que un desove prematuro o tardío exponga a las larvas a condiciones desfavorables. Arntz (1986) menciona que en la zona de manglares los moluscos filtradores sufrieron alta mortalidad por las lluvias, que disminuyeron la salinidad y aumentaron el fango a través de la descarga de los ríos. En el centro (Huarney y Callao), a pesar de la alta temperatura se observó un incremento de la diversidad y biomasa de macrobentos (sobre todo especies oportunistas: poliquetos y sus depredadores, los nemertinos) y nematodos, debido al mejoramiento del oxígeno. Sin embargo, las densidades aumentaron inicialmente, para luego disminuir, probablemente por la inmigración de depredadores (jaibas, squillas, langostinos y peces demersales) a través de sus larvas meroplanctónicas que condujeron a una "tropicalización" de la fauna (Arntz, 1986). En el sur ($>14^{\circ}\text{S}$) aunque mejoró el oxígeno y las temperaturas fueron moderadas, no se observó un aumento marcado del macrobentos. La presencia de abundantes valvas vacías de moluscos (*Pitar catharius* y *Nassarius gayi*) implicaría un desarrollo "explosivo" de estos moluscos en condiciones favorables, lo cual no fue observado, posiblemente debido a la reducción del fitoplancton y su sedimentación (aunque los valores de materia orgánica no disminuyeron y se desconoce el rol de la resuspensión, bacterias y calidad de partículas en la alimentación). Según Arntz (1986) es posible que EN al haberse iniciado muy temprano causó un transporte masivo de larvas de moluscos en la zona de mínimo oxígeno. En cambio, el aumento de moluscos observado

durante EN en Chile, se debería a que el oxígeno favorece a organismos con conchas calcáreas (Gallardo, 1985).

Salzwedel et al. (1988) presentaron datos de biomasa, densidad y número de especies con respecto a la latitud, profundidad y oxígeno, para los años 1981, 1983 y 1984. Durante EN el macrobentos disminuyó al norte pero aumentó al sur de los 10°30'S. En la zona entre los 5-9°S se encontraron las mayores biomásas de los 3 años y las mayores densidades de 1984, en cambio en la zona entre los 7-11°S se encontraron las mayores densidades de 1981 y 1983. El número de especies y la biomasa disminuyeron con la profundidad, pero las mayores densidades ocurrieron entre los 100 y 200 m. Con EN se observaron dos picos en el número de especies alrededor de los 0.5 ml.l⁻¹ y 3 ml.l⁻¹ de oxígeno que corresponderían a la fauna altamente adaptada a la zona de mínimo oxígeno y a la fauna favorecida por el incremento de oxígeno, respectivamente. En los tres años se encontraron 467 especies de macrozoobentos, en su mayoría poliquetos (235 especies) seguidos de crustáceos, moluscos, equinodermos y nemertinos. En estos años las especies dominantes en densidad fueron *Paraprionospio pinnata* y *Magelona phyllisae*. Durante EN aumentó la diversidad y disminuyó la dominancia de los poliquetos. Las especies autóctonas resistieron el fenómeno y quizás fueron favorecidas después de él, ya que después de EN se observó un aumento de las densidades y disminución de la diversidad, sin embargo es posible un cambio en la composición de especies, puesto que hay más especies comunes entre 1981 y 1983 que entre éstos y 1984.

3.2.7. CAMBIOS DEL BENTOS A LARGO PLAZO

Ciertas alteraciones físicas pueden persistir algún tiempo después de EN, por ejemplo, la continuación de los valores altos de densidad, biomasa y diversidad del zoobentos por la persistencia de aguas oxigenadas aún después de la normalización de las temperaturas (Arntz y Tarazona, 1988).

Arntz (1986) expuso las consecuencias negativas y positivas de EN, concluyendo que éste no debería ser inusual para las poblaciones del subsistema bentónico del ecosistema de afloramiento, y que aún los EN extraordinarios no causarían cambios significativos de largo plazo debido a la resiliencia del ecosistema, posibilitada por el transporte de huevos, larvas y adultos de especies autóctonas desde áreas no afectadas por el evento. Arntz y Tarazona (1988) mencionaron que el sistema estaría bien adaptado a catástrofes ocasionales, dada la rápida recuperación del ecosistema después del EN 1982-83, y añaden que es posible que el sistema necesite de vez en cuando una entrada de materia orgánica, de modo que EN actuaría como renovador y bomba de combustible para el ecosistema.

En las últimas décadas, han ocurrido cambios en la dominancia de especies en el ecosistema de afloramiento peruano, por ejemplo el reemplazo de la anchoveta por la sardina y la relación negativa entre anchoveta y merluza (Muck, 1989b). Estos cambios sugieren la existencia de al menos dos posibles "estados" para el ecosistema de afloramiento peruano: antes de 1972 y después de la sobrepesca de anchoveta, estando

el ecosistema mejor "organizado" durante el primero (Pauly, 1987). Walsh (1981, 1983) al comparar los balances de carbono frente al Perú entre los períodos 1966-69 y 1976-79, presentó evidencias de que en el norte (6-10°S) la sobrepesca de anchoveta disminuyó la presión de pastoreo sobre el plancton, ocasionando una mayor sedimentación, con el consiguiente aumento del carbono orgánico, consumo de oxígeno, desnitrificación y reducción de sulfato en los fondos. Rosenberg et al. (1983) sugieren que estos cambios podrían extender la zona de deficiencia de oxígeno, y por otro lado aumentar el bentos en sus bordes. Walsh (1981, 1983) explica además, que la Corriente Peruana Subsuperficial (CPSS) arrastraría el detritus al sur, donde el balance de carbono es y ha sido similar al balance actual del norte, es decir, casi la mitad de la producción primaria se pierde como detritus y se exporta al talud, en lugar de ser aprovechada por el zooplancton, necton ó bentos de la plataforma continental. Rowe (1981) mencionó que el desbalance entre las entradas y salidas de carbono al ecosistema, podrían deberse a que el sistema no se encuentra en estado estacionario.

4. MATERIALES Y METODOS

El material de estudio para el presente trabajo fue proporcionado cordialmente por el personal del Area de Bentos del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) y fue analizado por el autor en el Laboratorio de Bentos del Programa Cooperativo Peruano Alemán de Investigación Pesquera (PROCOPA).

Las muestras de macrobentos y sedimentos fueron obtenidas con el Barco de Investigación Científica "Humboldt", durante el crucero de enero y febrero de 1987 (CR. 8701-02), que abarcó 63 estaciones distribuidas entre los 3°25'S y 9°18'S. Para separar el efecto de la profundidad y el tipo de sedimento de los factores asociados a la latitud, se intentó elegir sólo aquellas estaciones ubicadas entre los 60 y 90 m en sedimentos "finos", tomando en cuenta los datos y observaciones sobre las características visuales y organolépticas del sedimento registradas en la bitácora del crucero. Además se trató de elegir estaciones que tuvieran dos muestras, un alto contenido de draga y que abarquen la mayor extensión latitudinal.

Se seleccionaron 9 estaciones, ubicadas aproximadamente frente a: Punta Capones, Punta Sal, Máncora, Punta La Cruz, Sechura, Punta Tur, Punta Malabrigo, Punta Guañape y Chao (Figura 1).

Los datos de profundidad, temperatura, oxígeno y salinidad se obtuvieron de la bitácora del crucero y la información sobre el número de estación, fecha, latitud, longitud y contenido de draga, fue tomada de Salzwedel et al. (1987) (Tabla 1). Los valores de temperatura, oxígeno y

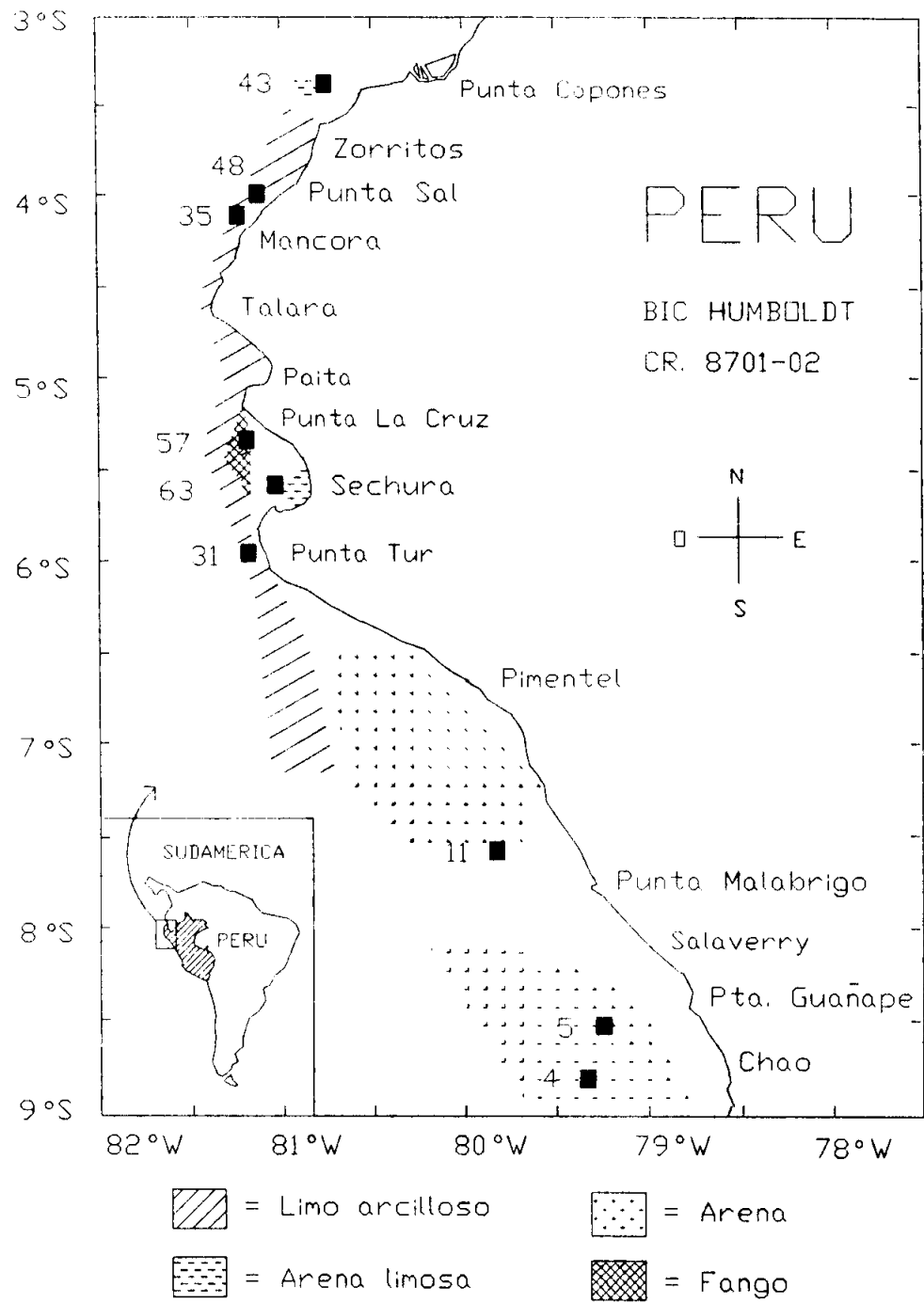


Fig. 1. Ubicación y código de las estaciones de muestreo (■) en las facies texturales de la zona de estudio (Adaptado de Delgado et al., 1987).

Tab. 1. Información básica de las muestras de macrobentos obtenidas de la costa norte del Perú durante enero y febrero de 1987 y analizadas en el presente estudio.

Estación	43	48	35	57	63	31	11	5	4
Fecha	03/02/87	03/02/87	02/02/87	05/02/87	05/02/87	01/02/87	27/01/87	25/01/87	25/01/87
Lugar	Punta Capones	Punta Sal	Máncora	Punta La Cruz	Sechura	Punta Tur	Punta Malabrigo	Punta Guañape	Chao
Latitud (°S)	03°25.1'	04°00.0'	04°03.5'	05°20.7'	05°34.0'	05°58.5'	07°35.6'	08°30.8'	08°45.1'
Longitud (°W)	80°45.1'	81°02.6'	81°06.5'	81°13.3'	81°06.4'	81°10.7'	79°49.5'	79°12.5'	79°21.3'
Profundidad (m)	72	60	80	88	71	85	90	75	90
Dist. de la costa (km)	44	6	11	24	30	4	39	44	69
Temperatura (°C)	23.0	21.0	18.3	18.6	19.2	20.8	15.9	16.2	18.5
Oxígeno (ml/l)	4.24	3.61	2.41	2.07	2.02	3.47	0.77	0.77	1.69
Salinidad	34.71	34.92	35.16	35.07	35.08	34.91	35.06	35.00	35.06
Código de muestra	43-1(75)	48-1(100)	35-2(100)	57-1(100)	63-1(50)	31-1(100)	11-1(50)	5-1(12)	4-2(25)
(Contenido de draga, %)	43-2(50)	48-2(100)		57-2(100)	63-2(50)				

Tab. 2. Resultados del análisis de las muestras de sedimento colectadas en la costa norte del Perú durante enero y febrero de 1987. + = Presencia, - = Ausencia.

Estación	43	48	35	57	63	31	11	5	4
Mediana granulométrica (µm)	71	<63	<63	<63	77	<63	93	170	153
(φ)	3.82	>4.00	>4.00	>4.00	3.70	>4.00	3.43	2.56	2.71
Limo+arcilla (%)	43.48	88.94	99.63	72.39	36.21	95.69	21.13	5.79	6.51
Arena (%)	56.31	10.79	0.36	27.15	63.57	3.91	78.79	94.11	93.42
Materia orgánica (%)	5.93	6.76	6.56	5.32	2.56	11.92	4.15	2.75	2.96
Carbono orgánico (%)	0.79	0.41	1.62	1.25	0.48	2.93	1.25	0.91	0.99
Carbonatos (%)	3.73	6.79	7.97	4.26	2.08	9.46	2.8	1.91	2.21
Grava	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Tipo de sedimento	arena muy fina	limo arcilla	limo arcilla	limo arcilla	arena muy fina	limo arcilla	arena muy fina	arena fina	arena fina
Posible facie textural	arena limosa	limo arcilloso	limo arcilloso	fango	arena limosa	limo arcilloso	arena	arena	arena

salinidad de la Est. 4 (16°C, 2.89 ml/l y 35.00) se consideraron dudosos y fueron reemplazados por los valores de una estación contigua (Est. 3).

Las muestras fueron tomadas con una draga van Veen de 0.1 m² de área. De cada muestra se extrajo una submuestra de 100 ml, que se conservó bajo congelación (a -10°C), para el análisis de sedimento. El resto se lavó a través de un tamiz de 1 mm de malla y se conservó en solución de formalina al 10% en frascos plásticos etiquetados, para el análisis de macrozoobentos. En la etiqueta se registró el crucero, fecha, código de estación y de muestra.

Adicionalmente, se tomaron 2 muestras de agua de 1 a 2 m del fondo con Botellas Niskin, para medir los parámetros abióticos y relacionarlos con el macrozoobentos. La temperatura del agua cerca del fondo fue medida con un termómetro reversible. La salinidad se determinó con un salinómetro Autosal, y en algunos casos fue comprobada con el método de Mohr-Knudsen, que consiste en determinar la cantidad de iones halógenos por titulación con una solución de nitrato de plata, usando cromato como indicador.

El oxígeno disuelto se determinó con el método de Winkler, que consiste en determinar la cantidad de iodo equivalente al contenido de oxígeno por titulación con una solución de tiosulfato, usando almidón como indicador. Estos análisis son descritos en detalle por Strickland y Parsons (1965).

4.1. ANALISIS DE LAS MUESTRAS DE SEDIMENTO

La submuestra bajo congelación se secó a 105°C, se disgregó, y fue cernida con un tamiz de 2 mm de malla para eliminar la grava. El material tamizado se conservó en bolsas plásticas etiquetadas, para los análisis de materia orgánica, carbonatos, carbono orgánico y granulometría (Guido Carbajal, com. pers.).

Detalles sobre materiales y procedimientos empleados en el análisis de sedimento se pueden ver en Gutiérrez (1989).

3.1.1. MATERIA ORGANICA TOTAL Y CARBONATOS

Se usó el método de pérdida por ignición, que consiste en determinar por diferencia de pesos, la cantidad de materia orgánica total y carbonatos que se desprenden como gas durante la combustión.

Para determinar la materia orgánica total, se calentó el sedimento a 525 °C, asumiendo temperaturas de combustión uniformes para discriminar la materia inorgánica. La materia orgánica total incluye el carbono oxidable, el carbono condensado y otros elementos como el nitrógeno orgánico. El contenido de materia orgánica proviene principalmente de la sedimentación del plancton y de la producción del bentos.

Para determinar los carbonatos, se recalentó el sedimento incinerado durante el análisis de materia orgánica hasta 1000 °C, quedando ceniza. Los carbonatos provienen principalmente de estructuras de moluscos y foraminíferos.

3.1.2. CARBONO ORGANICO OXIDABLE

Se usó el método volumétrico, que consiste en la digestión del sedimento con dicromato de potasio y ácido sulfúrico. El exceso de dicromato no reducido por el carbono orgánico es titulado con sulfato ferroso usando difenilamina como indicador.

Este método no requiere calor externo y discrimina el carbono orgánico en forma condensada.

El carbono orgánico oxidable incluye los tejidos biodegradables así como el material refractario.

3.1.3. GRANULOMETRIA

Se aplicó el método de tamizado húmedo para dividir el sedimento en una fracción de arena y una fracción de limo y arcilla usando un tamiz de 62.5 μm de malla. No se determinó el porcentaje de arcilla y sólo se registró la presencia de grava. Posteriormente, se aplicó el método de tamizado seco para dividir la fracción de arena en subfracciones usando una batería de tamices de 1000 μm , 710 μm , 500 μm , 355 μm , 250 μm , 180 μm , 125 μm , 90 μm y 62.5 μm de malla.

Con los porcentajes de arena de cada subfracción se graficó la curva de porcentajes acumulados del tamaño de partícula, expresado en unidades ϕ :

$$Y = -\log_2 X$$

donde:

X, es el tamaño de partícula en mm

Y, es el tamaño de partícula en ϕ

Se determinó la mediana granulométrica, definida como el diámetro de partícula que corresponde al 50 % acumulado, y usando la nomenclatura de la Escala de Wentworth (Holme y McIntyre, 1984), se clasificó el sedimento en los siguientes tipos:

Tipo de sedimento	Mediana granulométrica	
	ϕ	μm
Arena muy gruesa	-1 a 0	1000 a 2000
Arena gruesa	0 a +1	500 a 1000
Arena media	+1 a +2	250 a 500
Arena fina	+2 a +3	125 a 250
Arena muy fina	+3 a +4	62.5 a 125
Limo y arcilla	> +4	< 62.5

4.2. ANALISIS DE LAS MUESTRAS DE MACROZOOBENTOS

Las muestras de macrobentos fueron lavadas a través de un tamiz de 62.5 μm de malla para eliminar el sedimento fino. El material retenido se colocó primero en bandejas para la separación de organismos detectables a simple vista y luego en placas Petri para su revisión con microscopio estereoscópico. Gómez (1986) presenta el equipo y los pasos a seguir en el análisis de muestras de bentos.

La separación de organismos se llevó a cabo en dos etapas: primero se separaron en grupos taxonómicos principales, y luego en especies.

3.2.1. SEPARACION EN GRUPOS

Los organismos del macrozoobentos fueron separados en los siguientes grupos: poliquetos, moluscos, crustáceos, ofiuroideos y nemertinos. El resto se colocó en un grupo denominado "otros", en el que se encontraron cnidarios, platelmintos, sipuncúlidos y organismos no identificados.

Los organismos se conservaron en solución de formalina al 10%, a excepción de moluscos y crustáceos para los cuales se utilizó alcohol al 50% para evitar la decalcificación de las partes duras debida a la acidez de la formalina.

Luego de la separación, se determinó la densidad por grupos (ind/0.1 m²) usando un contómetro de mano y un microscopio estereoscópico. Sólo se contaron las porciones cefálicas de los ejemplares incompletos y los discos de los ofiuros.

Asimismo se obtuvo la biomasa por grupos, en gramos de peso húmedo total (g/0.1 m²). Los organismos, incluyendo conchillas de moluscos y caparzones de crustáceos, previamente escurridos en papel secante, se pesaron usando una balanza analítica con 0.0001 g de precisión. Adicionalmente, se determinó la biomasa de bacterias filamentosas *Thioploca*, incluyendo vainas sin tricomas.

3.2.2. SEPARACION EN ESPECIES

Luego de la separación en grupos, se prosiguió con la identificación de los organismos hasta el nivel taxonómico más bajo. Las especies no determinadas fueron codificadas numéricamente. Posteriormente, se determinó la densidad y biomasa por especie.

Los principales trabajos consultados fueron: Fauchald (1977) y Hobson y Banse (1981) sobre poliquetos; Abbott (1974) y Keen (1971) sobre moluscos; Chirichigno (1970) y Barnard (1954, 1969) sobre crustáceos; y Gosner (1971) sobre ofiuros, nemertinos y otros grupos. También se recurrió a la colección de poliquetos del Area de Bentos del IMARPE.

La identificación de los poliquetos requirió la observación de los apéndices prostomiales en el microscopio estereoscópico y de los apéndices parapodiales en el microscopio compuesto. La identificación de bivalvos requirió la observación de las ornamentaciones de la cara interna de las valvas, previamente teñidas con azul de metileno. Los anfípodos se identificaron mediante la observación al microscopio compuesto de diversas partes montadas en glicerina. Los ofiuros se separaron por las características de las placas del disco y las espinas de los brazos. Los nemertinos se separaron por la forma, color y estrías cefálicas.

Finalmente, siguiendo la terminología de Walker y Bambach (1974), y consultando principalmente a Gosner (1971), Sanders (1958, 1960) y Gutiérrez (1989), se clasificaron a las especies según su posible tipo alimentario en: suspensívoros (S), depositívoros no selectivos (D), depositívoros selectivos (D'), carnívoros (C) y carroñeros (N).

3.3. ANALISIS DE LOS DATOS

Los valores obtenidos fueron promediados en las estaciones con dos muestras, y los cálculos se llevaron a cabo con los valores expresados por 0.1 m², para evitar sesgo de la variancia por efecto de la normalización a 1 m² (Vézina, 1988). Con propósitos de comparación, los datos publicados por otros autores se expresan también por 0.1 m². Cuando la biomasa se expresa en mgC/m², se ha convertido a peso húmedo total en g/0.1 m², asumiendo que el carbono es el 5% del peso húmedo (Rowe, 1981).

Con el objeto de analizar las variaciones en la estructura de las comunidades a lo largo de la costa se calcularon algunos índices comunitarios.

La diversidad (H', bit/ind), usando el índice de Shannon (Shannon y Weaver, 1949 en Ludwig y Reynolds, 1988), mide el grado promedio de incertidumbre al predecir a qué especie pertenecerá un individuo tomado al azar de una colección de S especies y N individuos.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

donde:

$$p_i = \text{proporción de especie } i$$

La riqueza (d), usando el índice de Margalef (Margalef, 1958 en Ludwig y Reynolds, 1988), permite comparar la cantidad de especies independientemente del número de individuos.

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

La equidad (J'), usando el índice de Pielou (Pielou, 1975 en Ludwig y Reynolds, 1988), expresa H' respecto al máximo valor que H' puede obtener cuando todas las especies en la muestra son perfectamente uniformes, con un individuo por especie.

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Para determinar cambios latitudinales en la composición de especies se realizó un análisis de clasificación comunitaria (Legendre y Legendre, 1984). Este análisis consiste en medir la similaridad entre muestras en base a la densidad de las especies que presentan, y luego agrupar las muestras; así como medir la afinidad entre especies en base a sus densidades en las muestras, para luego formar los grupos de especies. Las clasificaciones obtenidas se representaron gráficamente con dendrogramas.

La similaridad entre las muestras se calculó incluyendo a todas las especies, mediante el coeficiente de Steinhaus (S_{jk}) que compara las menores abundancias de cada especie con el promedio de ambas muestras (Legendre y Legendre, 1984).

$$S_{jk} = \frac{2W}{A+B}$$

donde: $W = \sum \min(n_{ij}, n_{ik})$, $A = \sum n_{ij}$, $B = \sum n_{ik}$

n_{ij} = individuos de especie i en muestra j

n_{ik} = individuos de especie i en muestra k

La agrupación de las muestras se realizó siguiendo el Método de Grupo Par Ponderado con Promedio Aritmético (en inglés: WPGMA) que es un procedimiento aglomerativo jerárquico que da igual peso a cada par de ramas que se van a fusionar, y se usa cuando varían los tamaños de muestra (Sneath y Sokal, 1973 en Legendre y Legendre, 1984).

Para calcular la afinidad entre especies, sólo se consideraron aquellas especies presentes en al menos dos estaciones y con una densidad promedio mayor a un individuo por estación. Se usó el índice de traslape de Horn (R_{jk}) que es más apropiado cuando la elección diferencial entre ítems es de importancia primaria (Horn, 1966)

$$R_{jk} = \frac{\Sigma(p_{ji}+p_{ki})\ln(p_{ji}+p_{ki})-\Sigma(p_{ji}\ln p_{ki})-\Sigma(p_{ki}\ln p_{ji})}{2 \ln 2}$$

donde:

p_{ji} = proporción de especie j en muestra i

p_{ki} = proporción de especie k en muestra i

La agrupación de especies se realizó usando el Método de Grupo Par No Ponderado con Promedio Aritmético (en inglés: UPGMA), que computa el promedio de las afinidades entre todos los miembros de los dos grupos que se van a fusionar, y presenta menor distorsión en las relaciones entre especies (Sneath y Sokal, 1973 en Legendre y Legendre, 1984).

Para relacionar los grupos de muestras con los grupos de especies, se reordenó la matriz de densidades en función de las clasificaciones obtenidas, graficándola con sombreado diferencial, y se calculó la densidad

relativa (DR) y el grado de asociación (GA) de cada grupo de especies de la siguiente manera:

$$DR_{ij} = \frac{G_{ij}}{M_j} \qquad GA_{ij} = \frac{G_{ij}}{E_i}$$

donde:

G_{ij} = individuos del grupo de especies i en el grupo de muestras j

M_j = individuos del grupo de muestras j

E_i = individuos del grupo de especies i

Para detectar gradientes latitudinales se realizaron análisis de regresión lineal simple entre las principales variables abióticas y bióticas, considerando como variable independiente a la latitud.

Las relaciones entre el macrozoobentos y el ambiente se establecieron mediante un análisis de correlación lineal simple entre las variables abióticas: temperatura (TEM, °C), oxígeno (OXI, ml/l), salinidad (SAL), contenido de limo+arcilla (LIA, %), materia orgánica (MAT, %), carbono orgánico (CAR, %) y carbonatos (CBT, %); y las variables bióticas: densidad total (DEN, ind/0.1 m²), biomasa total (BIO, g/0.1 m²), número de especies total (ESP, esp/0.1 m²), riqueza (RIQ), equidad (EQU) y diversidad (DIV, bit/ind).

La tabulación de datos y cálculos básicos se realizaron con la hoja electrónica de cálculo Quattro Pro, las correlaciones con el paquete estadístico Microstat y la clasificación comunitaria con el programa computacional ACOM (Navarro, 1984) escrito en el lenguaje de programación BASIC y modificado por el autor del presente trabajo. Algunas figuras se elaboraron con el paquete de gráficas SigmaPlot y con el paquete AutoCAD de diseño con ayuda de la computadora. La redacción se realizó con el procesador de textos Microsoft Word.

5. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1. VARIABLES ABIOTICAS

En el presente estudio se han registrado valores de temperatura del agua cerca del fondo entre 18.3 y 23.0°C al norte, y entre 15.9 y 16.3°C al sur de los 7°S, respectivamente (Figura 2A). Estas diferencias latitudinales de temperatura reflejarían la presencia de una lengua de aguas cálidas, que Rivera (1988) reportó con temperaturas superficiales mayores a 25°C en enero de 1987. Las temperaturas encontradas son mayores que las de años normales (e.g. 1981), pero menores que las de EN-83, lo que corrobora la ocurrencia de un fenómeno de "El Niño" moderado y de corta duración durante el verano de 1987, reportado por Rivera (1988) y Guillén et al. (1989).

El oxígeno cerca al fondo presentó un patrón similar al de la temperatura, con altos valores (2.02-4.24 ml/l) al norte y bajos (0.77-1.69 ml/l) al sur de los 7°S (Figura 2B), lo cual coincidiría con el avance hacia el sur de las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y con el flujo de las aguas de la extensión de la Corriente de Cromwell (CC), reportados por Guillén et al. (1989) durante EN-87.

La salinidad cerca al fondo mostró un valor mínimo de 34.71 en la estación más norteña (3°25'S), aumentando hacia el sur con valores entre 34.91 y 35.16 (Figura 2C). El contraste de salinidad podría estar asociado al Frente Ecuatorial, formado por el encuentro de las AES con salinidades menores a 34.80 y las ACF con salinidades entre 34.80 y 35.10 (Zuta y

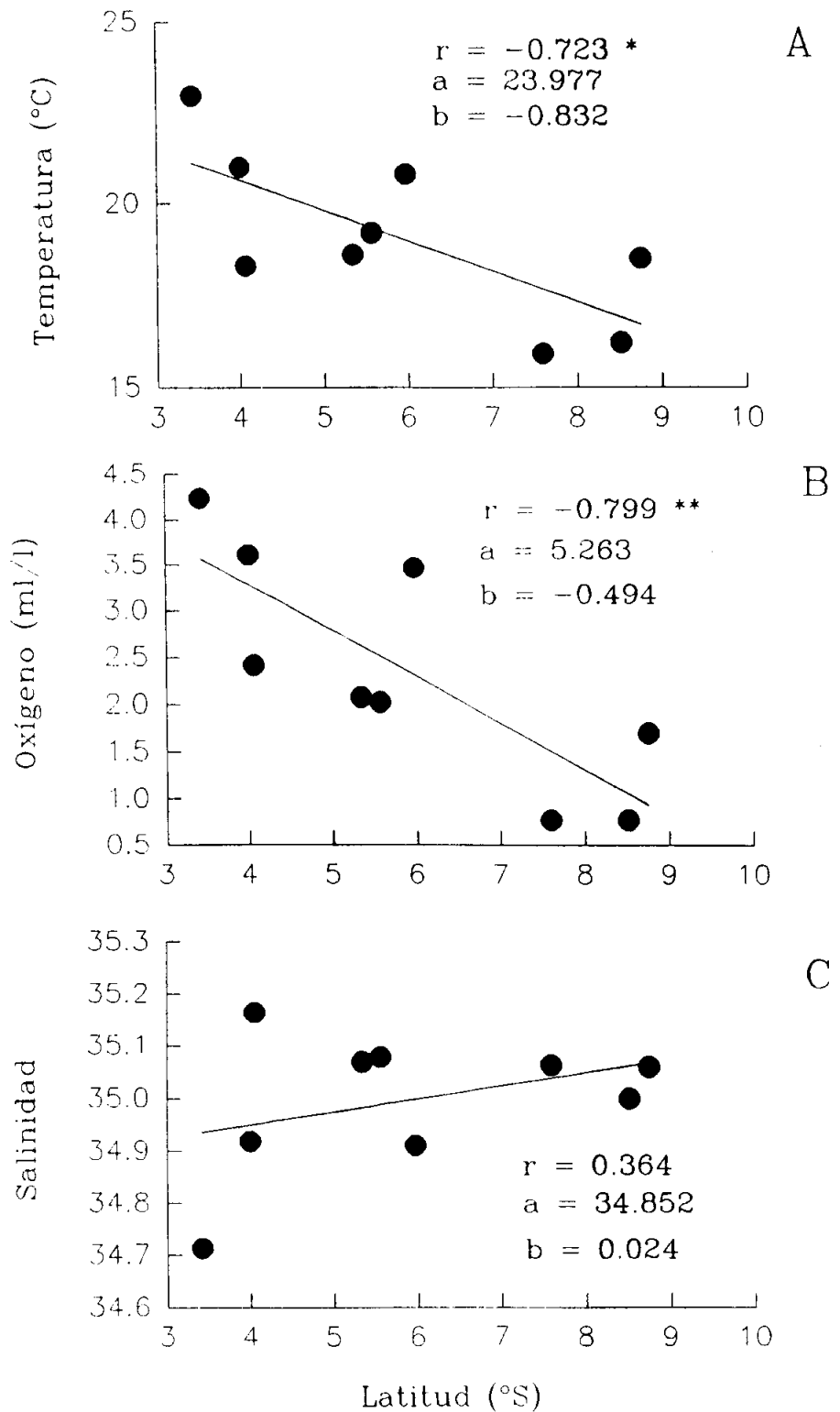


Fig. 2. Variación latitudinal de temperatura (A), oxígeno (B) y salinidad (C) del agua cerca del fondo registrada durante enero y febrero de 1987. * = Significativo, ** = Muy significativo.

Guillén, 1970). Por otro lado, Arntz et al. (1985) han mencionado que las variaciones de salinidad menores a 1.00 son insignificantes para el bentos de fondos profundos.

En el presente estudio, las estaciones de muestreo se ubican entre 60 y 90 m, es decir, estuvieron afectadas por la presencia de la termoclina y la oxiclina asociada, que Chirinos (1992) reportó durante enero y febrero de 1987 sobre los 100 m, y bajo las cuales fluyen aguas relativamente oxigenadas que son arrastradas por una marcada Corriente de Cromwell (CC).

Aunque en el presente trabajo se intentó restringir el estudio del macrozoobentos a un solo tipo de sedimento, el análisis granulométrico dió como resultado sedimentos tipo limo-arcilla, arena muy fina y arena fina, así como un rango en el contenido de limo+arcilla de 5.8% a 99.6% (Tabla 2). Estos resultados coinciden con las posibles facies texturales obtenidas al plotear las estaciones de muestreo en el mapa de sedimentos superficiales elaborado por Delgado et al. (1987), ya que se ubican aproximadamente en áreas de arena y limo arcilloso, así como en parches de arena limosa y fango (Tabla 2, Figura 1). Se observó presencia de grava en las estaciones 43 (3°25'S), 48 (4°00'S) y 63 (5°34'S).

Entre los restos biogénicos presentes en las muestras de sedimento, destacó la abundancia de conchuela y otolitos en la Est. 43 (3°25'S), de cápsulas fecales en la Est. 63 (5°34'S) y de detritus en la Est. 4 (8°45'S). Además, en casi todas las estaciones se encontraron escamas y vértebras de peces pequeños, así como una gran variedad de tubos vacíos de poliquetos.

5.2. VARIABLES BIOTICAS BASICAS

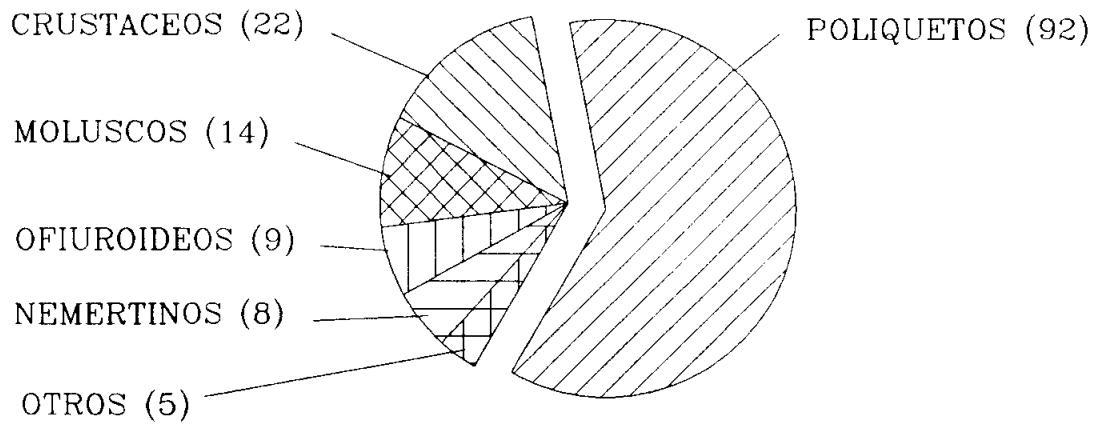
En un total de 2185 individuos se registraron 150 especies (Apéndice 1) de las cuales 92 fueron poliquetos (61.3%), 22 crustáceos (14.7%), 14 moluscos (9.3%), 9 ofiuroideos (6.0%), 8 nemertinos (5.3%) y 5 de otros taxa (3.3%) (Figura 3A). Porcentajes similares fueron encontrados por Salzwedel et al. (1987) en muestras tomadas durante EN-83, pero con un total de 245 especies en aproximadamente 6000 individuos.

Considerando el principal tipo alimentario, se observó que predominan en número de especies los depositívoros no selectivos (50%) y carnívoros (39%), seguidos por los suspensívoros (29%), depositívoros selectivos (25%) y carroñeros (7%) (Apéndice 1, Figura 3B).

Los coeficientes de variabilidad entre muestras (CV), fueron mayores en los datos de biomasa que en los de densidad (Apéndice 2). Esto se debería a la presencia de animales grandes, raros y esporádicamente distribuidos (Sanders et al., 1965). Se encontró una relación inversa entre la biomasa y sus CV ($r=-0.996$, $P<0.01$), y por otro lado, la variabilidad entre muestras fue menor en poliquetos ($CV\leq 88\%$) que en los grupos de menor importancia ($CV\leq 141\%$) (Apéndice 2), lo que corrobora las observaciones de Arntz et al. (1985).

El contenido de draga disminuyó con el porcentaje de arena ($r=-0.960$, $P<0.05$), lo que conllevaría a subestimar la biomasa al no coleccionar ejemplares grandes de capas profundas (Gutiérrez, 1989). La inclusión de ejemplares grandes podría aumentar la variabilidad, sin embargo no se encontró una relación significativa entre los CV de la biomasa y el contenido de draga ($r=0.102$, $P>0.5$). Las deficiencias en el dragado, no

A



B

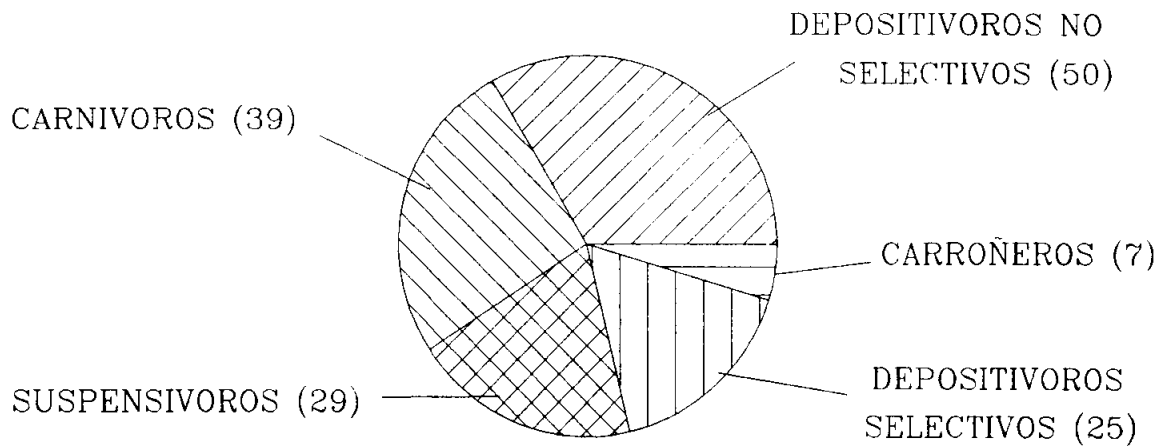


Fig. 3. Número de especies de macrozoobentos por grupo taxonómico (A) y tipo alimentario principal (B) registrado en la costa norte del Perú, durante el verano de 1987.

parecen haber alterado sustancialmente los datos biológicos, a excepción de la estación 5 (8°31'S) en donde el bajo contenido de draga (12%) podría subestimar la biomasa y número de especies, pero sobretodo la densidad, que en esa latitud pudo haber sido mayor.

Entre los organismos presentes en las muestras, y que fueron excluidos del macrozoobentos se encontraron a copépodos, eufáusidos, quetognatos, larvas zoeas y megalopas de crustáceos, huevos y larvas de peces, y en la Est. 63 (5°34'S) un pez adulto de la familia Gobiidae.

Los nemátodos se presentaron en casi todas las muestras, pero con mayor abundancia en las estaciones 11 (7°36'S), 5 (8°31'S) y 4 (8°45'S), las que a su vez, presentaron biomasa de bacterias filamentosas *Thioploca* de 4.30, 3.88 y 7.33 g/0.1 m², respectivamente.

En la Tabla 3 se presentan datos básicos publicados por Salzwedel et al. (1987, 1988) obtenidos durante 1981, 1983 y 1984 para estaciones con características similares a las del presente estudio, y que permiten hacer algunas comparaciones con los resultados obtenidos en el presente trabajo.

5.2.1. DENSIDAD

La densidad promedio en el área de estudio fue de 189 ind/0.1 m² (CV=80.5%) a profundidades entre 60 y 90 m (Tabla 4). Este valor es algo menor al obtenido en otros trabajos, como el de Frankenberg y Menzies (1967) en el que reportan 237.3 ind/0.1 m² frente a 6°14'S y a una profundidad de 126 m durante 1965. Asimismo, Rowe (1971a) obtiene frente a Pisco (14°S) durante 1969 valores de 59.9 ind/0.1 m² y 574 ind/0.1

Tab. 3. Valores absolutos de biomasa (g/0.1 m²), densidad (ind/0.1 m²) y número de especies (esp/0.1 m²) por grupos taxonómicos, de estaciones con características similares a las del presente trabajo, reportados en Salzwedel et al. (1987, 1988) para los años 1981, 1983 y 1984. * = Muestra "perdida".

Marzo 1981				Biomasa						Densidad						Nro. especies						
Cod. est.	Lat. sur	Prof. m	Tipo sed.	Oxig. ml/l	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT
7	3°27'	90	af	1.57	0.51	1.23	0.00	0.00	0.01	1.75	23	25	0	0	8	56	10	12	0	0	3	25
5	4°07'	92	la	1.2	1.54	0.37	0.02	0.00	4.14	6.07	76	108	1	0	62	247	21	4	1	0	3	29
18	5°21'	51	la	1.1	1.57	0.18	0.05	0.00	0.04	1.84	89	90	2	0	4	185	23	5	1	0	1	30
22	5°43'	60	amf	0.66	7.07	0.03	0.06	0.01	0.00	7.17	132	25	9	1	0	167	25	6	2	1	0	34
49	7°37'	78	amf	0.34	0.72	0.13	0.03	0.36	0.27	1.51	233	7	1	2	50	293	7	3	1	1	1	13
84	8°19'	56	af	0.36	0.81	<.01	0.48	0.27	0.00	1.56	55	3	4	16	0	78	7	2	1	2	0	12
87	8°24'	84	amf	0.36	4.08	0.10	0.16	0.00	0.00	4.34	945	32	4	0	0	981	16	2	2	0	0	20
Promedio				0.80	2.33	0.29	0.11	0.09	0.64	3.46	222	41	3	2.7	18	287	15.6	4.9	1.1	0.6	1.1	23.3

Enero 1983				Biomasa						Densidad						Nro. especies						
Cod. est.	Lat. sur	Prof. m	Tipo sed.	Oxig. ml/l	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT
49	3°36'	100	amf	*	0.35	0.04	0.01	0.22	0.06	0.68	28	3	1	4	1	37	16	1	1	2	1	21
48	3°37'	75	amf	0.23	0.77	0.17	0.00	0.05	0.07	1.06	66	11	0	3	6	86	27	8	0	2	3	40
43	5°07'	100	la	*	0.68	0.01	0.00	0.02	0.92	1.63	127	1	0	6	8	142	12	1	0	3	3	19
42	5°24'	145	la	*	0.73	0.01	0.00	0.00	1.16	1.89	40	19	0	0	3	62	11	6	0	0	1	18
24	8°12'	50	la	*	0.86	<.01	0.49	0.28	0.00	1.63	66	1	2	9	0	78	10	1	2	2	0	15
21	8°39'	88	amf	3.04	0.87	0.05	0.09	0.75	1.27	3.03	118	6	4	6	11	145	12	4	1	2	2	21
20	8°45'	70	amf	2.6	1.75	0.13	2.68	0.64	0.00	5.20	75	11	1	40	0	127	10	6	1	4	0	21
Promedio				1.96	0.86	0.06	0.47	0.28	0.50	2.16	74.3	7.4	1.1	9.7	4.1	96.7	14	3.9	0.7	2.1	1.4	22.1

Diciembre 1984				Biomasa						Densidad						Nro. especies						
Cod. est.	Lat. sur	Prof. m	Tipo sed.	Oxig. ml/l	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	NEM	OTR	TOT
4	3°31'	75	amf	0.76	1.20	0.04	0.03	0.04	0.27	1.57	91	20	10	3	1	125	14	*	2	*	1	17
6	3°38'	60	la	0.85	1.86	0.01	0.03	0.00	0.00	1.90	148	3	2	0	0	153	19	*	2	0	0	21
37	5°39'	109	amf	0.68	7.99	1.14	0.14	0.29	0.00	9.57	1478	15	4	5	0	1502	3	8	3	4	0	18
39	5°46'	93	amf	0.41	8.23	0.09	0.11	0.06	0.00	8.48	2520	21	16	7	0	2564	36	*	2	*	0	38
93	7°33'	86	af	0.23	3.64	<.01	4.53	0.00	0.00	8.17	1100	1	5	0	0	1106	21	*	5	0	0	26
130	8°47'	94	af	0.27	2.52	0.01	0.27	0.06	0.01	2.86	1181	13	8	1	1	1204	16	*	3	*	*	19
129	8°49'	92	af	0.27	1.66	0.02	0.00	0.50	0.00	2.19	462	10	1	5	0	478	8	*	1	*	0	9
Promedio				0.50	3.87	0.19	0.73	0.14	0.04	4.96	997	12	6.6	3	0.3	1019	16.7	8	2.6	1.3	0.2	21.1

m², a 73 y 85 m de profundidad, respectivamente. Gutiérrez (1989) obtiene 89 ind/0.1 m² frente a Zorritos y 248 ind/0.1 m² frente a Pimentel, a profundidades entre 45 y 220 m.

La densidad promedio obtenida en el presente trabajo se ubica entre los valores de 1983 con EN-extraordinario (96.7 ind/0.1 m²) y de 1981 sin EN (287 ind/0.1 m²) (Tabla 3), de modo que EN-moderado de 1987 podría haber afectado al bentos del norte por las altas temperaturas, como lo sugirieron Arntz et al. (1985) para EN-83. De ser así, el bentos podría usarse como indicador para confirmar cambios en la intensidad de EN. Sin embargo, cabe mencionar que la respuesta del bentos en la región centro y en aguas más costeras podría ser inversa (Arntz et al., 1985; Salzwedel et al., 1988).

Las mayores densidades se encontraron en la Est.11 (7°36'S) y en la Est.4 (8°45'S) del presente estudio (Figura 4A, Tabla 4), lo cual coincide en parte con Salzwedel et al. (1988) quienes señalan que las mayores densidades se encontraron al sur de los 7°S durante EN-83.

Los valores del coeficiente de correlación, obtenidos para determinar algún gradiente latitudinal de los principales grupos taxonómicos (Tabla 5) muestran sólo a la densidad de poliquetos con una relación directa significativa ($r=0.717$, $P<0.05$). La densidad total siguió un patrón latitudinal similar al de los poliquetos, aunque el gradiente no fue significativo (Figura 5A). Rowe (1971b) también encontró un patrón de mayor densidad a mayor latitud al comparar el bentos de New England y Brasil.

En promedio, el grupo de poliquetos fue dominante en densidad (78.5%), seguidos por crustáceos (7.8 %) y moluscos (5.9 %) (Tabla 4,

Tab. 4. Valores relativos (%) y absolutos de densidad (ind/0.1 m²), biomasa (g/0.1 m²), número de especies (esp/0.1 m²) por grupo taxonómico obtenidos en cada estación, durante el verano de 1987. CV = Coeficiente de variabilidad.

Estación	Densidad absoluta							Densidad relativa					
	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR
43	81.5	8.0	11.5	7.5	6.5	5.0	120.0	67.9	6.7	9.8	6.3	5.4	4.2
48	42.5	2.5	8.0	6.5	5.0	0.0	64.5	65.9	3.9	12.4	10.1	7.8	0.0
35	40.0	2.0	1.0	1.0	4.0	0.0	48.0	83.3	4.2	2.1	2.1	8.3	0.0
57	105.5	6.0	3.5	2.5	2.5	2.0	122.0	86.5	4.9	2.9	2.0	2.0	1.6
63	136.0	5.5	28.5	2.5	2.0	0.5	175.0	77.7	3.1	16.3	1.4	1.1	0.3
31	158.0	2.0	17.0	3.0	3.0	1.0	184.0	85.9	1.1	9.2	1.6	1.6	0.5
11	368.0	165.0	4.0	0.0	0.0	0.0	537.0	68.5	30.7	0.7	0.0	0.0	0.0
5	117.0	18.0	0.0	0.0	0.0	0.0	135.0	86.7	13.3	0.0	0.0	0.0	0.0
4	267.0	8.0	1.0	0.0	1.0	41.0	318.0	84.0	2.5	0.3	0.0	0.3	12.9
Promedio	146.2	24.1	8.3	2.6	2.7	5.5	189.3	78.5	7.8	5.9	2.6	3.0	2.2
CV	73.7	220.1	113.9	109.1	83.3	243.8	80.5						

Estación	Biomasa absoluta							Biomasa relativa					
	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR
43	0.5420	0.0321	0.0168	0.2381	0.0213	0.0013	0.8515	63.7	3.8	2.0	28.0	2.5	0.1
48	0.6501	0.0072	0.0317	0.0718	0.7013	0.0000	1.4619	44.5	0.5	2.2	4.9	48.0	0.0
35	0.4688	0.0023	0.0015	0.0231	0.0320	0.0000	0.5277	88.8	0.4	0.3	4.4	6.1	0.0
57	2.8154	0.0227	0.0436	0.0053	0.0237	0.0013	2.9120	96.7	0.8	1.5	0.2	0.8	0.0
63	2.5566	0.0554	0.3488	0.0282	0.0468	0.0002	3.0359	84.2	1.8	11.5	0.9	1.5	0.0
31	6.5752	0.0028	1.4962	0.4610	0.0093	0.0008	8.5453	76.9	0.0	17.5	5.4	0.1	0.0
11	1.1777	0.3375	0.0027	0.0000	0.0000	0.0000	1.5179	77.8	22.2	0.2	0.0	0.0	0.0
5	0.5613	0.0543	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.6156	91.2	8.8	0.0	0.0	0.0	0.0
4	1.4851	0.0584	0.0015	0.0000	0.0392	0.0235	1.6077	92.4	3.6	0.1	0.0	2.4	1.5
Promedio	1.9	0.1	0.2	0.1	0.1	0.0	2.3	79.5	4.7	3.9	4.9	6.8	0.2
CV	105.4	165.3	228.4	171.8	234.1	256.3	106.5						

Estación	Número de especies absoluto							Número de especies relativo					
	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR
43	28.5	5.0	4.0	4.5	2.5	0.5	45.0	63.3	11.1	8.9	10.0	5.6	1.1
48	16.5	2.0	3.0	1.5	3.0	0.0	26.0	63.5	7.7	11.5	5.8	11.5	0.0
35	12.0	1.0	1.0	1.0	2.0	0.0	17.0	70.6	5.9	5.9	5.9	11.8	0.0
57	34.5	3.0	2.5	2.0	1.5	1.0	44.5	77.5	6.7	5.6	4.5	3.4	2.2
63	32.0	4.0	5.0	2.5	1.5	0.5	45.5	70.3	8.8	11.0	5.5	3.3	1.1
31	15.0	2.0	3.0	2.0	1.0	1.0	24.0	62.5	8.3	12.5	8.3	4.2	4.2
11	12.0	5.0	4.0	0.0	0.0	0.0	21.0	57.1	23.8	19.0	0.0	0.0	0.0
5	3.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	60.0	40.0	0.0	0.0	0.0	0.0
4	13.0	4.0	1.0	0.0	1.0	1.0	20.0	65.0	20.0	5.0	0.0	5.0	5.0
Promedio	18.5	3.1	2.6	1.5	1.4	0.4	27.6	65.5	14.7	8.8	4.4	5.0	1.5
CV	57.6	46.7	63.3	98.6	73.7	104.4	52.1						

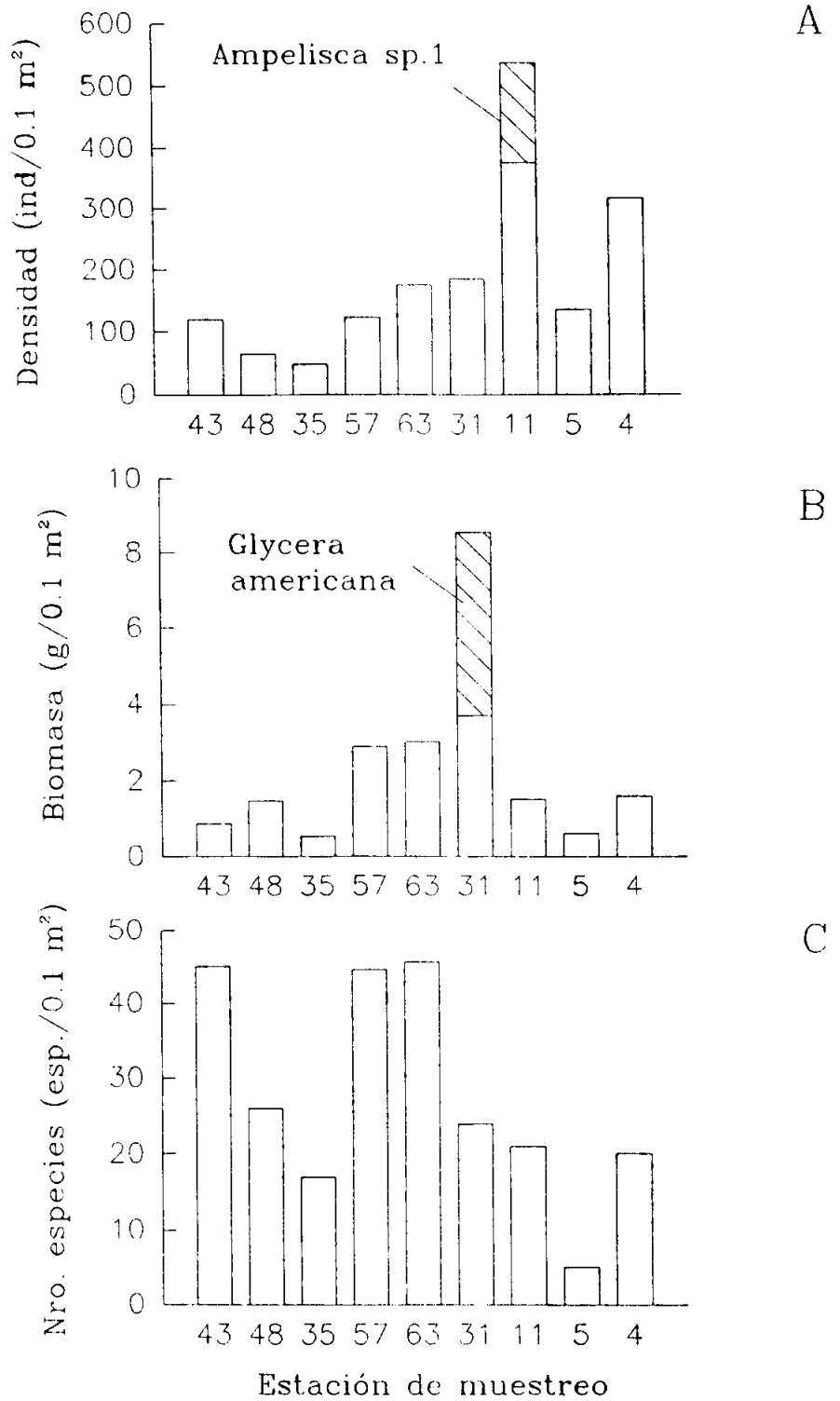


Fig. 4. Densidad (A), biomasa (B) y número de especies (C) por estación, obtenidos en la zona de estudio durante el verano de 1987.

Figura 6A). Romanova (1972), refiriéndose a los poliquetos, ya había destacado que la "biocenosis de lombrices" era predominante en la plataforma peruana.

Las 5 primeras especies dominantes en densidad promedio en el presente estudio fueron: *Paraprionospio pinnata*, *Cossura chilensis*, *Ampelisca* sp.1, *Magelona phyllisae* y *Magelona* sp.1 (Apéndice 1). Estas especies predominaron al sur de los 6°S, mientras que al norte de esta latitud, predominaron Amphinomidae sp.1 y una diversidad de especies con densidades similares (Apéndice 3).

En la Est. 11 (7°36'S), dominaron los poliquetos (68.5 %) y los crustáceos (30.7%) (Figura 6A), destacando las especies *Paraprionospio pinnata* (26%), *Cossura chilensis* (18%) y *Ampelisca* sp.1 (30%), ésta última con numerosos ejemplares juveniles (Figura 4A), lo que podría indicar un pico reproductivo estacional, como lo reporta Gallardo (1985) para *Paraprionospio pinnata* en mayo, y para *Ampelisca araucana* durante diciembre-enero y mayo-junio, en Chile durante 1976-77. De igual modo, Romanova (1972) reportó un reclutamiento de anélidos durante la primavera, que hizo aumentar la biomasa en el norte peruano.

5.2.2. BIOMASA

La biomasa promedio en el área de estudio fue de 2.3 g/0.1 m² (CV=106.5%) a una profundidad promedio de 79 m (Tabla 4), con un valor similar al obtenido durante EN-83 (2.16 g/0.1 m², Tabla 3), pero menor al reportado por otros autores en otros años. Romanova (1972) señala que en general en la plataforma peruana las biomásas son menores a 10 g/0.1 m².

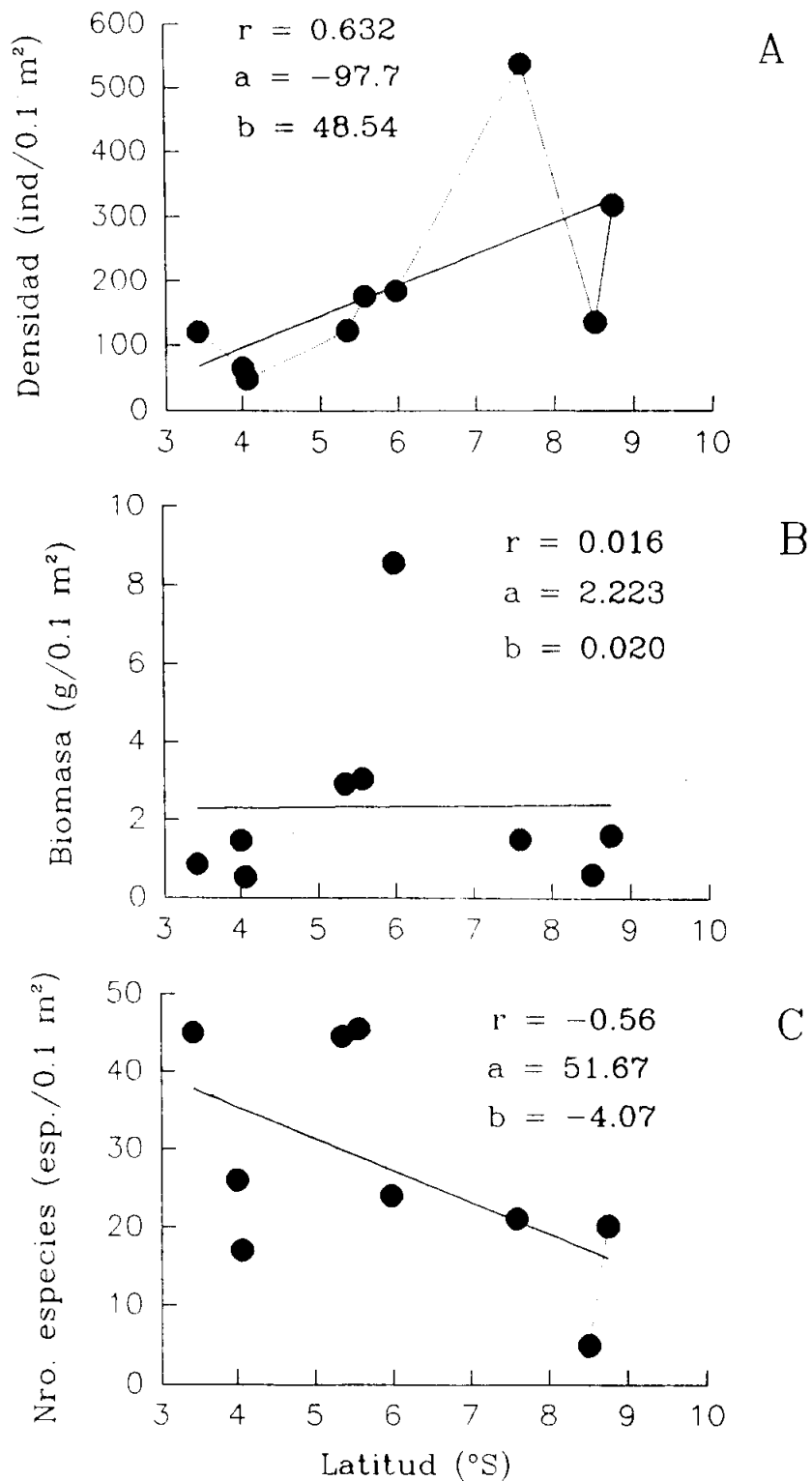


Fig. 5. Variación latitudinal de la densidad (A), biomasa (B) y número de especies (C) totales registrada en el presente estudio.

Por ejemplo, Frankenberg y Menzies (1967) en el norte ($6^{\circ}14'S$), hallan $4.95 \text{ g}/0.1 \text{ m}^2$ a una profundidad de 126 m en 1965; mientras que Rowe (1971a) en el sur en 1969, encuentra 1.27 y $3.90 \text{ g}/0.1 \text{ m}^2$, a 73 m y 85 m respectivamente. Rosenberg et al. (1983) obtuvieron en promedio $6.4 \text{ g}/0.1 \text{ m}^2$ al norte y $3.4 \text{ g}/0.1 \text{ m}^2$ al sur de los $6^{\circ}30'S$ durante 1981, en cambio, Gutiérrez (1989) reportó 0.7 y $3.1 \text{ g}/0.1 \text{ m}^2$ en Zorritos (60-220 m) y Pimentel (45-155 m), respectivamente, durante 1987.

En el presente trabajo, las biomásas no mostraron ningún gradiente lineal con la latitud (Figura 5B). La mayor biomasa se encontró en la Est. 31 ($5^{\circ}59'S$), donde un ejemplar de *Glycera americana* ocupó el 59 % de la biomasa total de la muestra (Apéndice 3). Las más altas biomásas se presentaron en zonas ubicadas un poco más al norte con respecto a las zonas con más altas densidades, es decir en las estaciones 57 ($5^{\circ}21'S$), 63 ($5^{\circ}34'S$) y 31 ($5^{\circ}59'S$) (Figura 4A y 4B). Esto coincide con los resultados de Salzwedel et al. (1988) para los años 1981 y 1983, que muestran picos de alta densidad 2° más al sur de los picos de alta biomasa. Sin embargo, en 1984 los picos de densidad y biomasa coincidieron entre los $5^{\circ}S$ y $9^{\circ}S$, lo cual indicaría la presencia de especies pequeñas. La reducción del tamaño promedio de los organismos podría reflejar una adaptación morfológica a la restricción de oxígeno (Parsons et al., 1977). En la Figura 7, basada en los datos de la Tabla 3, se observa que el cociente biomasa total/densidad total (B/D), sigue las mismas tendencias que el oxígeno, y fue mínimo en 1984, un año post-Niño. La disminución del oxígeno en años post-Niño podría deberse a un aumento del contenido orgánico de los sedimentos por un incremento en la pérdida de detritus, como lo señaló Walsh (1983, 1983) en

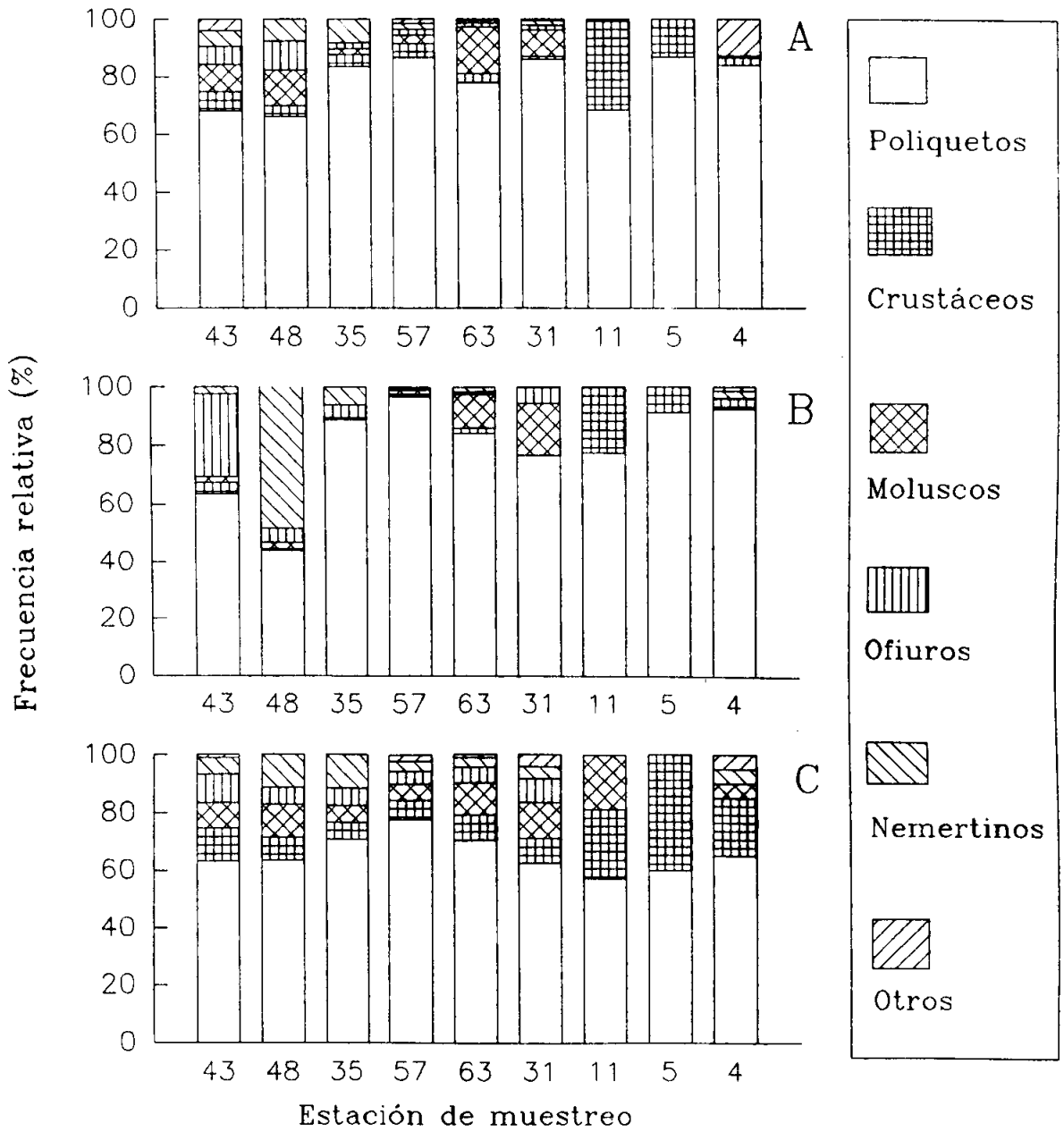


Fig. 6. Frecuencia relativa de la densidad (A), biomasa (B) y número de especies (C) por grupo taxonómico y estación de muestreo, obtenidos en el verano de 1987.

1974, luego de EN-72, aunque también podría deberse al debilitamiento del ramal sur de la Corriente de Cromwell (CC).

Si se considera que tanto la distribución latitudinal de densidad y biomasa, como el cociente B/D, se han reestablecido en 1987 después de los cambios de 1984, entonces podría decirse que el bentos después de una perturbación se recupera en tres años máximo.

Los poliquetos fueron dominantes en biomasa (79.6 %), seguidos por nemertinos (8.9 %) y ofiuroideos (4.9 %) (Tabla 4). Asimismo, Salzwedel et al. (1988) reportaron una disminución de la dominancia de poliquetos en biomasa durante EN-83, con el consecuente aumento de la dominancia de los otros grupos, principalmente nemertinos.

En el presente estudio se encontró en promedio una menor dominancia en biomasa de moluscos que de crustáceos (Tabla 4), mientras que los datos de Salzwedel et al. (1988) muestran lo opuesto en todos los años (Tabla 3). Esto se explicaría en parte por el estado juvenil de la mayoría de moluscos encontrados.

Por otro lado, las dominancias en biomasa de crustáceos aumentaron y las de moluscos disminuyeron al sur de la Est. 31 (5°59'S) (Figura 6B), en cambio Rosenberg et al. (1983) y Gutiérrez (1989), encontraron que las dominancias en biomasa de crustáceos aumentaron al norte y la de moluscos al sur de los 6°30'S. Altas dominancias en biomasa de ofiuroideos (28%) se registraron en la Est. 43 (3°25'S), y de nemertinos (48%) en la Est. 48 (4°00'S), por la presencia de ejemplares relativamente grandes de las especies *Ophiuroidea* sp.1 (14%) y *Nemertinea* sp.2 (42%) (Apéndice 3). Estas diferencias merecen estudiarse más profundamente incluyendo diversos tipos de sustrato.

Las 5 primeras especies dominantes en biomasa promedio en el presente estudio fueron: *Glycera americana*, *Paraprionospio pinnata*, *Notomastus* sp.1, Amphinomidae sp.1 y *Heterodonta* sp.2 (Apéndice 1).

P. pinnata predominó principalmente al sur de los 6°S, mientras que al norte de esta latitud predominó Amphinomidae sp.1 (Apéndice 3).

5.2.3. NUMERO DE ESPECIES

El número de especies osciló en un rango de 5 a 45 esp/0.1 m² con un promedio de 27.6 esp/0.1 m² (CV=52.1%, Tabla 4). Este valor es ligeramente mayor a los obtenidos por Salzwedel et al. (1988), en áreas similares a las del presente estudio durante los años 1981, 1983 y 1984 (alrededor de 22 esp/0.1 m², Tabla 4) y por Gutiérrez (1989) frente a Zorritos y Pimentel durante 1987 (23 y 22 esp/0.1 m², respectivamente). Aunque el número de especies por 0.1 m² no varía mucho a través del tiempo, la composición de especies parece variar considerablemente. Salzwedel et al. (1988) reportaron sólo 51 especies comunes a los años 1981, 1983 y 1984, de un total de 467, y de sus datos se puede calcular que entre 44 y 57% de las especies son exclusivas a cada crucero. No ha sido posible comparar la composición de especies obtenida por diferentes autores, debido a que la mayoría de las especies diferenciadas han sido identificadas sólo hasta niveles supraespecíficos.

El número de especies total tuvo una correlación negativa, aunque no significativa ($r=-0.563$, $P<0.2$) con la latitud (Figura 5C), lo que coincide con la disminución en el número de especies de norte a sur reportada por Salzwedel et al. (1988). Thorson (1957) mostró que el número de especies

de la epifauna se incrementaba hacia los trópicos, mientras que la infauna no mostraba dicho incremento, lo que atribuyó principalmente a la falta de "micropaisajes" en los fondos blandos. Sin embargo, Sanders (1968) mostró que también los organismos de la infauna son más diversos en aguas tropicales que en aguas boreales, lo que explicó a través de su hipótesis de estabilidad-tiempo.

Los mayores números de especies se registraron en las estaciones 43 (3°25'S), 57 (5°21'S) y 63 (5°34'S) (Figura 4C). Esto coincide con los picos observados en las figuras de Salzwedel et al. (1988) entre los 6-7°S y 9-10°S que podrían deberse a la mezcla de especies que ocurre en las zonas de transición entre las subregiones tropical y subtropical de la región norte, y entre las regiones norte y centro.

En promedio, los poliquetos también dominaron en número de especies/0.1 m² (65.5%), seguidos de los crustáceos (14.7%) y moluscos (8.8%) (Tabla 4). Las dominancias en número de especies de moluscos, ofiuros y nemertinos disminuyeron en las estaciones 5 (8°31'S) y 4 (8°45'S) (Figura 6C).

5.3. INDICES COMUNITARIOS

Los valores de diversidad presentaron un rango de 1.07 bit/ind (Est. 5, 8°31'S) a 4.98 bit/ind (Est. 43, 3°25'S), con un promedio de 3.74 bit/ind (CV=40.2%) (Tabla 6). Gutiérrez (1989) obtuvo valores promedio de diversidad similares en Zorritos (3.6 bit/ind) y Pimentel (3.0 bit/ind). El valor promedio de diversidad obtenido en el presente estudio es bajo si se compara con los valores obtenidos en otras regiones. Sanders (1968) para

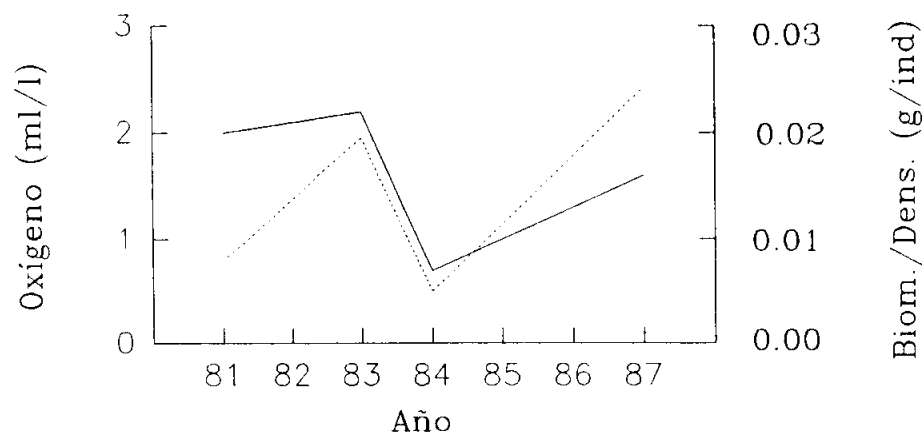


Fig. 7. Variación temporal del oxígeno (- - - -) y del cociente biomasa/densidad (———), en estaciones con características similares a las del presente estudio.

Tab. 5. Valores del coeficiente de correlación lineal simple obtenidos entre los principales grupos taxonómicos y la latitud. * = Significativo.

Grupo	Poliquetos	Crustáceos	Moluscos	Total
Densidad	0.717 *	0.372	-0.315	0.632
Biomasa	0.067	0.446	-0.020	0.016
Nro. especies	-0.532	0.166	-0.419	-0.563

Tab. 6. Índices comunitarios por muestra y por estación.
CV = Coeficiente de variabilidad.

Índice	Mta.	Estación										Prom.	CV
		43	48	35	57	63	31	11	5	4			
Diversidad (bit/ind)	1	4.89	4.38	3.57	4.79	4.27	2.12	2.75	1.07	2.39	3.74	40.2	
	2	5.06	4.02		4.92	4.44							
Promedio CV		4.98	4.20		4.85	4.36							
		2.5	6.1		2.0	2.7							
Riqueza	1	8.44	6.70	4.13	8.77	7.58	4.41	3.18	0.82	3.30	5.42	55.2	
	2	9.98	5.39		9.34	9.66							
Promedio CV		9.21	6.04		9.05	8.62							
		11.8	15.4		4.4	17.1							
Equidad	1	0.93	0.89	0.87	0.88	0.81	0.46	0.63	0.46	0.55	0.77	26.8	
	2	0.89	0.92		0.89	0.78							
Promedio CV		0.91	0.90		0.89	0.79							
		2.5	2.4		0.7	3.5							

un tamaño de muestra de 500 individuos, obtuvo valores estables de diversidad, de 1-2 bit/ind en aguas someras boreales (New England, 41°N), de 2-4 bit/ind en aguas de la plataforma boreales (New England, 40°N) así como en aguas someras tropicales con deficiencia de oxígeno (India, 10°N) y de 4-5 bit/ind en aguas tropicales someras (India, 12°N). De este modo, la baja diversidad promedio del presente estudio reflejaría el efecto de perturbaciones tales como la deficiencia de oxígeno ó la estacionalidad marcada.

Sin embargo, es posible que el mejoramiento de los niveles de oxígeno debido a EN haya aumentado la diversidad durante 1987 de manera similar a lo encontrado por Arntz et al. (1985) en 1983, tal como lo indica el cociente número de especies/número de individuos, calculado a partir de Salzwedel et al. (1987) para un número esperado de 150 especies. Este cociente es mayor en el presente estudio (0.06 esp/ind) que en 1981 (0.03 esp/ind), pero menor que en 1983 (0.08).

En promedio la riqueza fue de 5.42 (CV=55.2%) y la equidad de 0.77 (CV=26.8%). En aguas tropicales someras, Sanders (1968) encontró valores de riqueza de 9-13 y de equidad de 0.6-0.8, de modo que en el presente estudio la riqueza sería baja y la equidad alta.

Los 3 índices comunitarios presentaron una correlación negativa significativa con la latitud (Figura 8A, 8B y 8C), lo cual sugiere que el incremento latitudinal de la diversidad hacia el norte, se debe tanto a la cantidad como a la uniformidad de las abundancias de las especies. El incremento de la equidad, también puede apreciarse a través de la disminución del porcentaje acumulado de las 5 primeras especies dominantes en densidad de cada estación, que varía entre 32 a 63% al

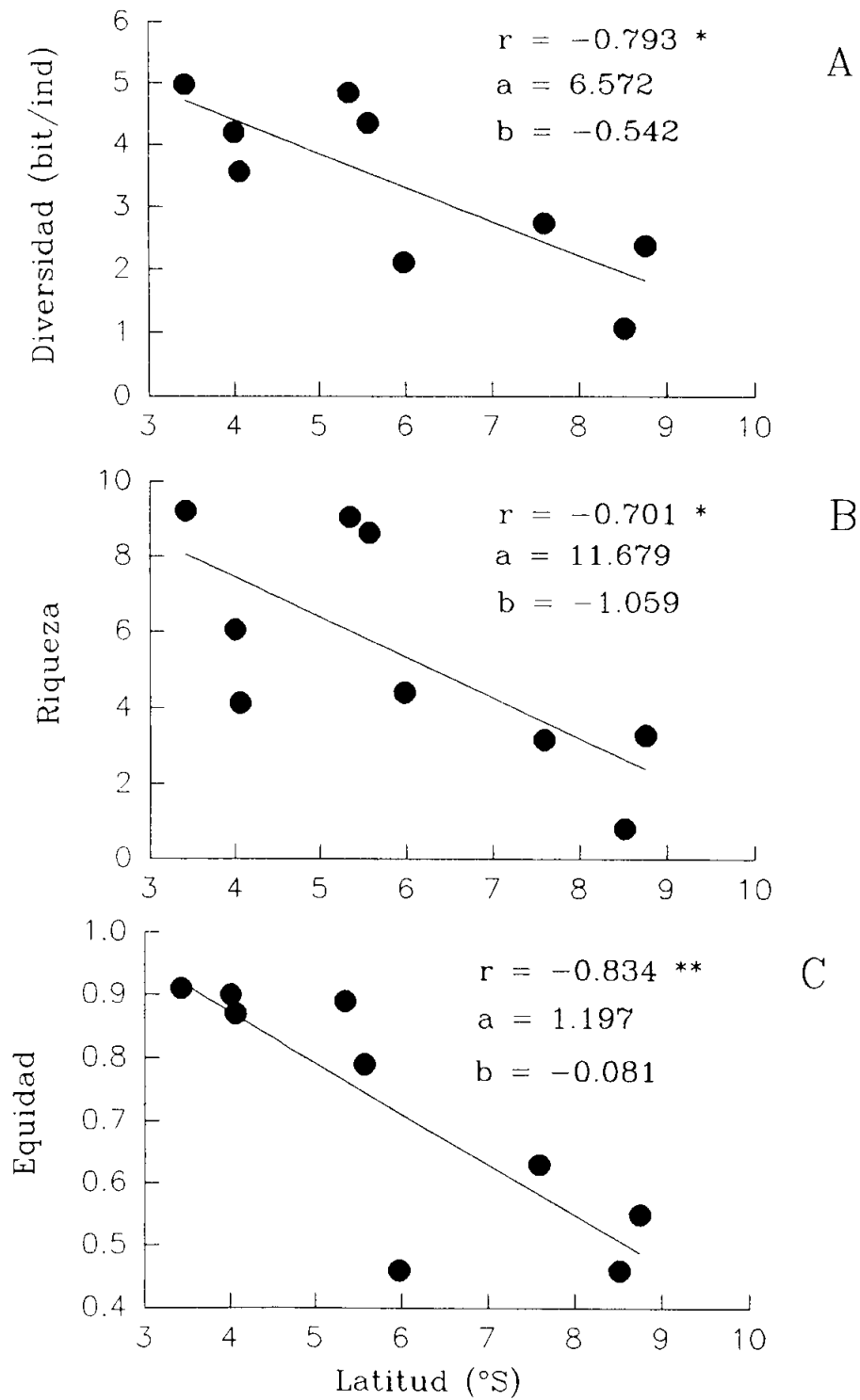


Fig. 8. Variación latitudinal de la diversidad (A), riqueza (B) y equidad (C), observada en el presente estudio. * = Significativo, ** = Muy Significativo.

norte de los 6°S y entre 86 a 100% al sur de esa latitud (Apéndice 3). El coeficiente de determinación de la equidad fue mayor ($r^2=0.69$) que el de la riqueza ($r^2=0.49$), debido probablemente a los picos en el número de especies.

La tendencia decreciente de la diversidad del bentos con la latitud concuerda con la de los peces demersales reportada por Vélez et al. (1988), aunque durante 1987 se encontraron altas diversidades de peces aún al sur de los 5°S, debido al incremento de oxígeno que permitió el desplazamiento de especies de norte a sur y de zonas costeras a mayores profundidades. Cohen (1986) reportó un gradiente similar en peces pelágicos de media agua (hasta 1000 m) en el Océano Indico, encontrando las mayores diversidades entre los 7°30'N y 12°S, y sugirió que habría una mayor diversificación de nichos por la estratificación vertical de la salinidad y la temperatura.

Rex (1981) explicó el patrón parabólico de diversidad de la macrofauna con respecto a la profundidad en el Atlántico Norte, mediante el efecto combinado de una mayor diversidad de depredadores (gastrópodos, megafauna y peces) a profundidades intermedias, y de una declinación de la cantidad y estabilidad de la entrada de nutrientes (productividad) con la profundidad. Estos factores, podrían también influir sobre el gradiente latitudinal de diversidad encontrado en el presente estudio. Si se asume que existen relaciones directas entre: i) la frecuencia de reducción poblacional y la proporción de especies carnívoras de cada estación, y ii) la tasa de desplazamiento competitivo y el producto (materia orgánica del sedimento) x (oxígeno del agua); entonces podría aplicarse el modelo de equilibrio dinámico de Huston (1979) a los datos del

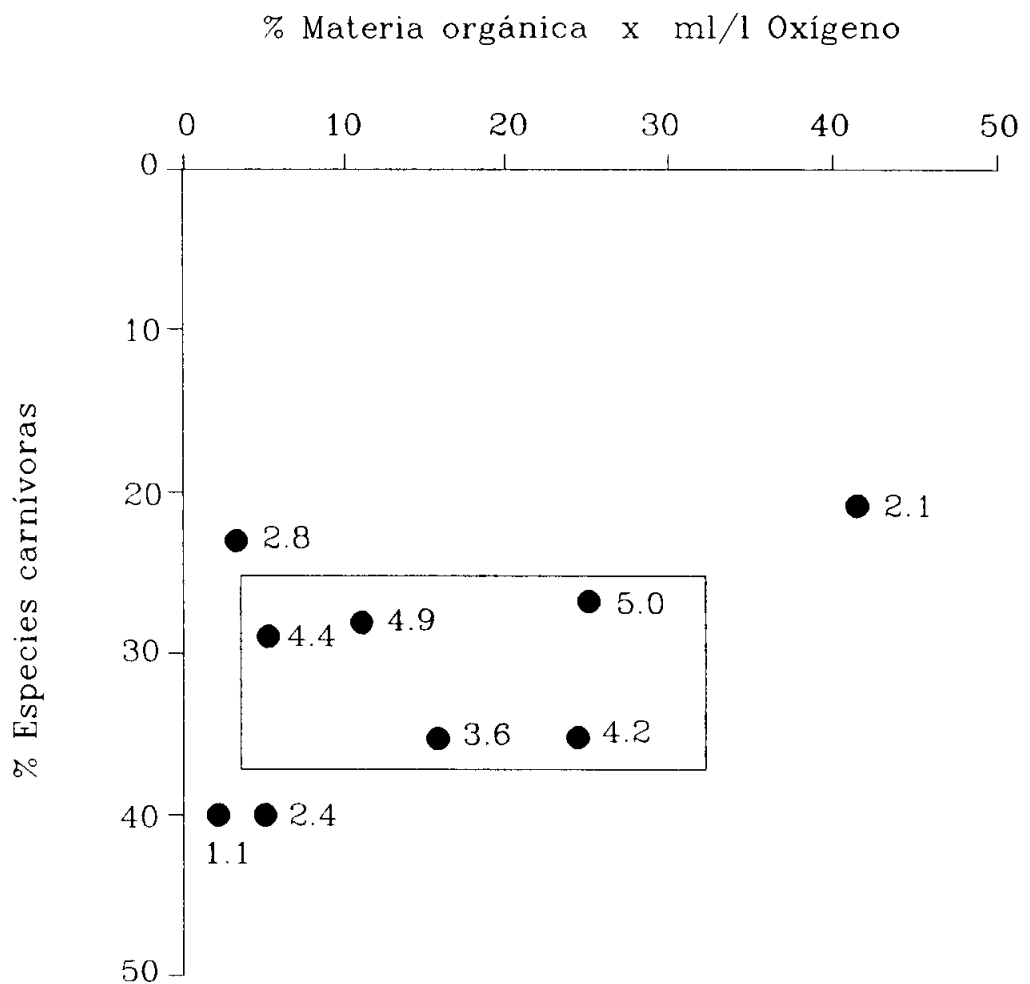


Fig. 9. Valores de diversidad (bit/ind) en función del producto (% materia orgánica x ml/l oxígeno) y el % de especies carnívoras. El recuadro encierra valores altos de diversidad.

presente trabajo (Figura 9). La diversidad de depredadores se obtuvo considerando las especies cuyo posible tipo alimentario era principalmente carnívoro (Apéndice 1), lo cual deberá ser confirmado mediante estudios autoecológicos. Aunque el contenido orgánico sería proporcional a las tasas de crecimiento poblacional, se multiplica por el contenido de oxígeno para incluir los posibles efectos negativos de su deficiencia.

En general, en la Figura 9 se pueden observar las mayores diversidades en estaciones con una proporción de especies carnívoras alrededor del 30%, mientras que las estaciones con una diversidad de depredadores menor o mayor a este valor, presentan menores diversidades. Por otro lado, el valor bajo de diversidad (2.1 bit/ind) en la estación 31 (5°59'S) se debería a una rápida tasa de desplazamiento competitivo. Por el contrario, el valor mínimo (1.1 bit/ind) de la estación 5 (8°31'S) reflejaría indisponibilidad de alimento. A diferencia de las predicciones teóricas, estos resultados muestran un desplazamiento de las máximas diversidades hacia mayores frecuencias de reducción poblacional, lo cual podría modificarse si se incluyeran las perturbaciones ambientales. Cabe mencionar, que en este modelo no interviene el origen evolutivo del patrón de distribución de las especies depredadoras (Rex, 1981), ni la posibilidad de inmigración continua, la cual prolongaría la coexistencia de las especies (Caswell, 1978).

5.4. CLASIFICACION COMUNITARIA

Frecuentemente se ha utilizado la clasificación de muestras para delimitar "comunidades" y la clasificación de especies para establecer

"asociaciones" (Krebs, 1985). Sin embargo, en el presente trabajo la clasificación comunitaria se usará sólo para el reconocimiento de grupos de muestras (GM) y grupos de especies (GE) relativamente homogéneos, ya que la delimitación de comunidades requeriría de un muestreo más intenso.

La clasificación entre muestras permitió distinguir 4 grupos al cortar arbitrariamente el dendrograma por un valor de similaridad de 0.2 (Figura 10). De sur a norte los grupos definidos son: GM1 (muestras 4-2, 5-1, 11-1), GM2 (muestra 31-1), GM3 (muestras 63-1, 63-2) y GM4 (muestras 57-1, 57-2, 35-2, 48-1, 48-2, 43-1 y 43-2). El GM1 se formó a un nivel de similaridad de 0.418 mientras que el GM4, más heterogéneo, se formó a un nivel de 0.251. Aunque el GM2 y el GM3 se encuentran geográficamente cerca (entre 5°34'S y 5°59'S), presentan la menor similaridad entre estaciones contiguas (Figura 11), y establecerían el límite ó la zona de transición entre poblaciones bentónicas tropicales y subtropicales, cuya posición en años sin EN estaría más al norte debido al desplazamiento del Frente Ecuatorial.

La clasificación entre especies permitió reconocer 4 grupos al cortar arbitrariamente el dendrograma por un valor de afinidad de 0.4 (Figura 12): el GE1 (*Magelona* sp.1, *Cossura chilensis*, *Sabellidae* sp.1, *Aricidea* sp.2, *Ampelisca* sp.1, *Spiophanes bombyx*, *Nephtys* sp.1 y *Paraprionospio pinnata*), el aislado GE2 (*Animalia* sp.1, *Magelona phyllisae*), el GE3 (*Lumbrineris* sp.2, *Onuphidae* sp.2, *Euclymene* sp.1, *Solemya panamensis*, *Streblosoma* sp.1, *Heterodonta* sp.2 y *Nereis* sp.1), y el GE4 (*Ophiuroidea* sp.4, *Proclea* sp.1, *Ninoe* sp.1, *Heterospio* sp.1, *Amphinomidae* sp.1, *Heterodonta* sp.3, *Nemertinea* sp.6, *Notomastus* sp.2, *Aricidea* sp.3 y

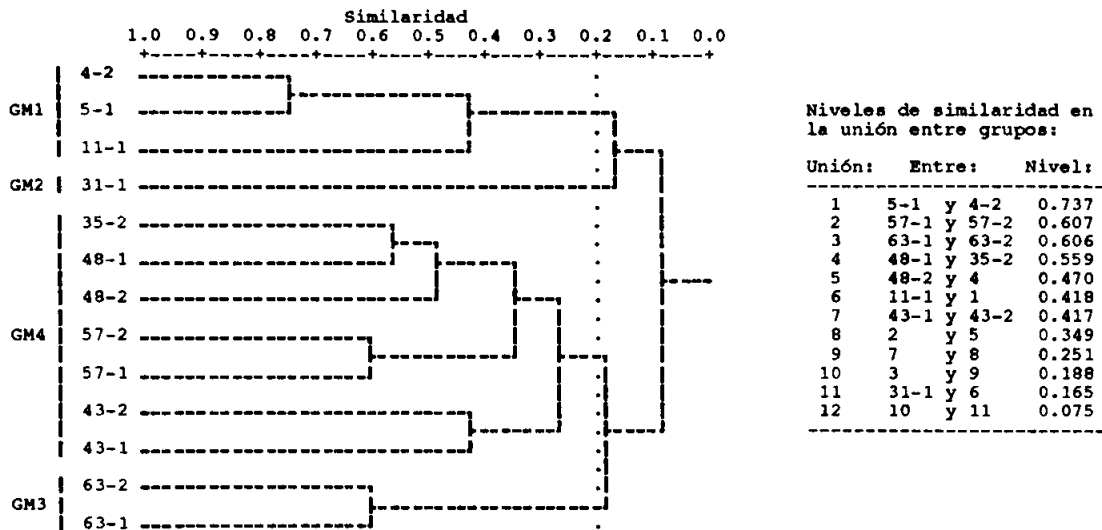


Fig. 10. Dendrograma de clasificación entre muestras siguiendo el método de grupo par ponderado con promedio aritmético (UPGMA), usando el coeficiente de similitud de Steinhaus.

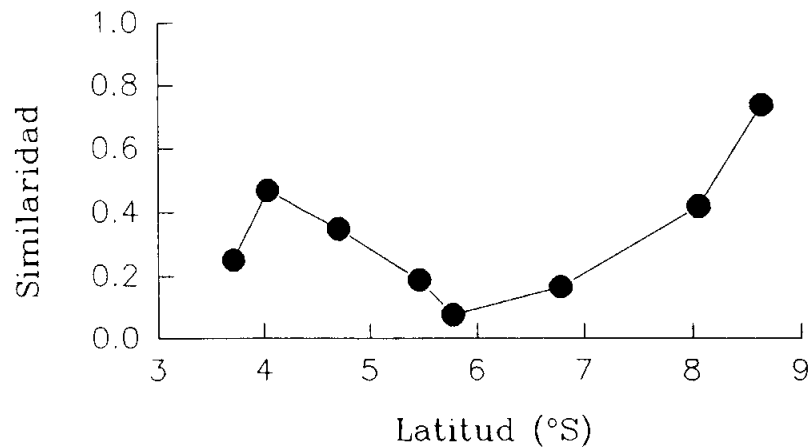


Fig. 11. Valores de similitud entre estaciones contiguas obtenidos a partir del dendrograma de clasificación entre muestras.

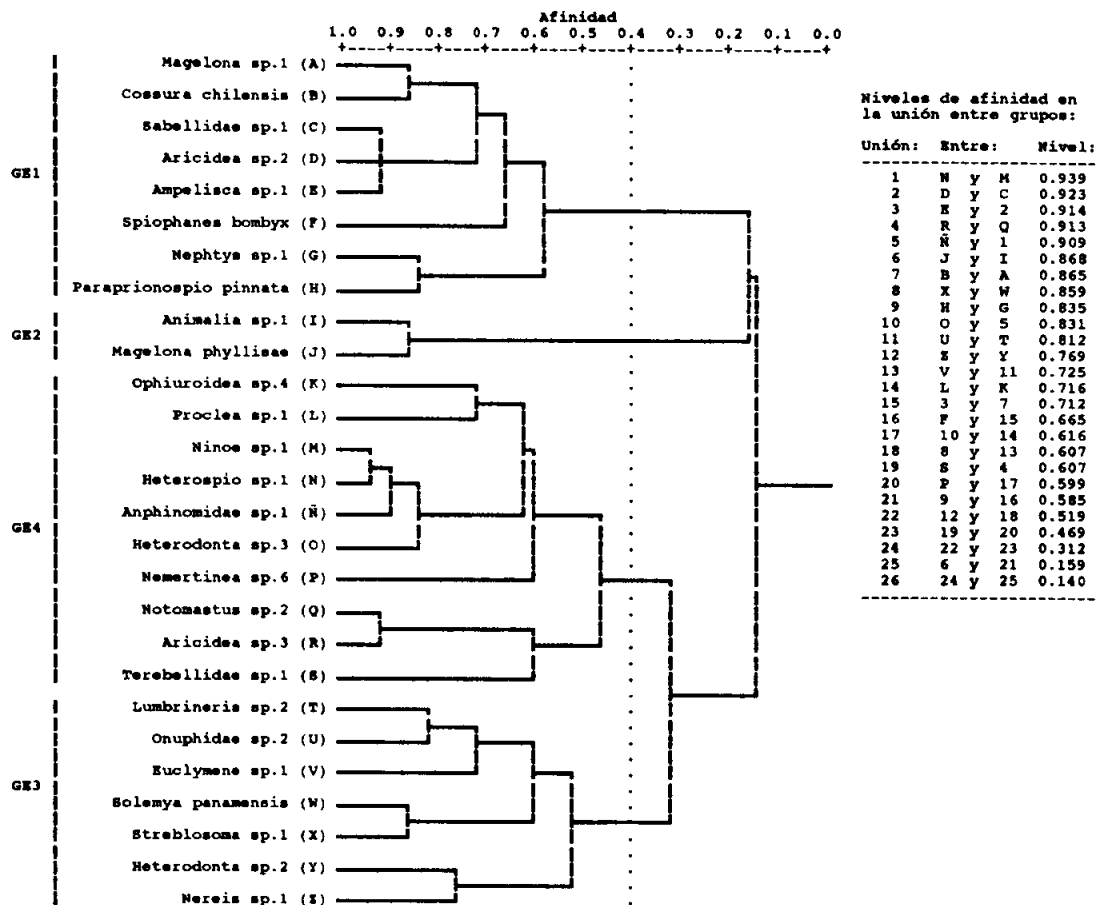


Fig. 12. Dendrograma de clasificación entre especies siguiendo el método de grupo par no ponderado con promedio aritmético (UPGMA), usando el índice de traslape de Horn. Solo se consideraron aquellas especies presentes en al menos dos estaciones y con una densidad promedio mayor a un individuo por estación.

Terebellidae sp.1). Algunos de los géneros presentes en los grupos de muestras concuerdan con los géneros correspondientes a las especies "características" encontradas por Gutiérrez (1989): *Heterospio*, *Notomastus* y *Aricidea* del GE4 en Zorritos, y *Nephtys* del GE1 en Pimentel.

En la Figura 13 se presenta la matriz de densidades reordenada según los grupos de muestras y especies reconocidos, y en la Tabla 7 la densidad relativa (DR) y el grado de asociación (GA), que permiten relacionar los grupos de muestras con los grupos de especies.

El GE1 comprende especies principalmente suspensívoras y depositívoras selectivas, de amplio rango latitudinal, extendiéndose en todos los grupos de muestras, pero con mayor densidad en el GM1 (GA=79%). El GE3 y el GE4 presentaron más depositívoros no selectivos y carnívoros. El GE4, se relacionó casi exclusivamente con el GM4 (GA=97%), mientras que el grupo GE3, aunque ampliamente distribuido, fue más abundante en el GM3 (GA=67%). En el GE2, la especie *Animalia* sp.1 presentó una distribución fragmentada ya que estuvo ausente en el GM2 y en el GM3.

De este modo, cada grupo de muestras estuvo caracterizado principalmente por un grupo de especies diferente. El GM4 fue el más diverso, con especies pertenecientes al GE4 (DR=43%), al GE3 (DR=11%) y al GE1 (DR=6%), con dominancia numérica de especies depositívoras no selectivas y carnívoras. El número de especies exclusivas a cada grupo de muestras fue: 53 en el GM4, 14 en el GM3, 5 en el GM2 y 17 en el GM1.

La ausencia de valores altos de similaridad (>0.8) entre las muestras es un indicador de que la distribución espacial de algunas especies es agregada (García y Salzwedel, 1991), lo cual estaría

		GM4		GM3		GM2		GM1						
Muestras	Tipo Alim.	43	43	48	48	35	57	57	63	63	31	11	5	4
Especies		1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2
GE1	Magelona sp.1	D'												
	Cossura chilensis	D'												
	Sabellidae sp.1	S												
	Aricidea sp.2	D												
	Ampelisca sp.1	S												
	Spiophanes bombyx	D'												
	Nephtys sp.1	C D												
	Paraprionospio pinnata	D' S												
GE2	Animalia sp.1	S												
	Magelona phyllisae	D'												
GE3	Lumbrineris sp.2	C D												
	Onuphidae sp.2	C												
	Euclymene sp.1	D												
	Solemya panamensis	D												
	Streblosoma sp.1	D												
	Heterodonta sp.2	D												
	Nereis sp.1	C												
GE4	Ophiuroidea sp.4	S D												
	Proclea sp.1	D												
	Ninoe sp.1	C D												
	Heterospio sp.1	D'												
	Amphinomidae sp.1	C												
	Heterodonta sp.3	S												
	Nemertinea sp.6	C												
	Notomastus sp.2	D												
	Aricidea sp.3	D												
	Terebellidae sp.1	D												

Fig.13. Matriz de densidad y tipo alimentario reordenada según los grupos de muestras y especies.

D = Depositívoro no selectivo,
C = Carnívoro,

D' = Depositívoro selectivo,
S = Suspensívoro.

■ : > 5 ind/0.1 m².

▨ : 1 - 5 ind/0.1 m².

Tab. 7. Densidad relativa (%) y grado de asociación (%) de los grupos de especies (GE) en cada grupo de muestra (GM).

	Densidad Relativa				Grado de Asociación			
	GM4	GM3	GM2	GM1	GM4	GM3	GM2	GM1
GE1	6.4	8.9	77.2	80.7	4.1	3.1	14.0	78.8
GE2	1.5	0.0	0.0	12.6	7.4	0.0	0.0	92.6
GE3	10.6	55.1	10.3	0.5	24.4	67.2	6.6	1.7
GE4	42.7	2.0	1.6	0.0	96.6	2.4	1.0	0.0
Otras spp.	38.9	34.0	10.9	6.2	56.2	26.0	4.4	13.3

Especie	Latitud (S)						
	3	4	5	6	7	8	9
Sabellidae sp.1	x	o	o	o	o	o	x
Pectinaria granulata	x	o	o	o	o	o	x
Naticidae sp.1	x	o	o	o	o	o	x
Spiophanes bombyx	x	x	o	x	x	x	x
Magelona sp.1	x	o	o	x	o	x	x
Bivalvia sp.1		x	o	x	x	o	x
Cossura chilensis				x	x	x	x
Aricidea sp.2				x	o	o	x
Nephtys sp.1				x	x	o	x
Chaetozone sp.1				x	o	x	o
Paraprionospio pinnata		x	o	x	o	x	x
Pilargidae sp.2		x	o	x	o	x	x
Nereis sp.1		x	o	x	x	x	o
Animalia sp.1	x	o	o	o	o	o	o
Ampelisca sp.1	x	x	o	x	x	o	x
Heterodonta sp.2	x	x	o	x	x	x	o

Fig. 14. Especies con una amplia distribución latitudinal, registradas en el presente estudio. x = Presente, o = Ausente.

corroborado por la relativamente alta proporción de especies exclusivas de cada muestra que en promedio fue de 38%

Con respecto a la distribución latitudinal, sólo se encontraron 16 especies (11%) cuya extensión latitudinal abarcó todos los grupos de muestras (Figura 14), varias especies se presentaron sólo entre el GM4 y el GM2; pero ninguna especie se presentó sólo entre el GM2 y el GM1, lo que indica cierta restricción de las especies del norte a extender su distribución hacia el sur.

La mayoría de las familias de poliquetos que Karpinski (1977) menciona como dominantes presentaron una distribución similar en el presente estudio. Sin embargo, las familias Eunicidae y Sternapsidae estuvieron ausentes, y la familia Hesionidae que Karpinski (1977) encontró en la subregión de 6°S a 3°S, fue encontrada al sur de los 6°S.

5.5. RELACION MACROZOOBENTOS-AMBIENTE

En la Tabla 8 se muestra la matriz de coeficientes de correlación lineal simple, entre algunas variables bióticas y abióticas, y en la Figura 15 se muestran esquemáticamente sus principales relaciones, observándose que en general, no hay correlaciones significativas entre las variables del agua y del sedimento.

Las únicas relaciones significativas entre el macrozoobentos y el ambiente, se presentaron entre la biomasa con la materia orgánica ($r=0.714$, $P<0.05$) y con el carbono orgánico ($r=0.754$, $P<0.05$) (Figura 16A). La materia orgánica se correlacionó significativamente con el contenido de limo+arcilla ($r=0.792$, $P<0.05$) y el carbono orgánico ($r=0.773$, $P<0.05$). Se

Tab. 8. Valores del coeficiente de correlación lineal simple entre las principales variables bióticas y abióticas. * = Significativo, ** = Muy Significativo, *** = Altamente significativo.

	TEM	OXI	SAL	LIA	MAT	CAR	CBT	DEN	BIO	ESP	RIQ	EQU	DIV
TEM	1.000	***	*										
OXI	0.972	1.000	*										
SAL	-0.749	-0.703	1.000										
LIA	0.466	0.630	-0.028	1.000	*		***						
MAT	0.519	0.655	-0.355	0.792	1.000	*	***		*				
CAR	0.015	0.125	0.039	0.452	0.773	1.000	*		*				
CBT	0.414	0.593	-0.097	0.921	0.919	0.670	1.000						
DEN	-0.505	-0.554	0.191	-0.569	-0.270	0.077	-0.422	1.000					
BIO	0.272	0.288	-0.134	0.403	0.714	0.754	0.523	0.033	1.000				
ESP	0.579	0.474	-0.298	0.181	0.017	-0.238	-0.099	-0.167	0.155	1.000	***		**
RIQ	0.652	0.575	-0.320	0.318	0.080	-0.263	0.015	-0.342	0.092	0.978	1.000	**	***
EQU	0.453	0.477	-0.092	0.442	-0.040	-0.466	0.118	-0.463	-0.400	0.642	0.758	1.000	***
DIV	0.572	0.542	-0.207	0.382	0.012	-0.389	0.054	-0.344	-0.169	0.869	0.932	0.934	1.000

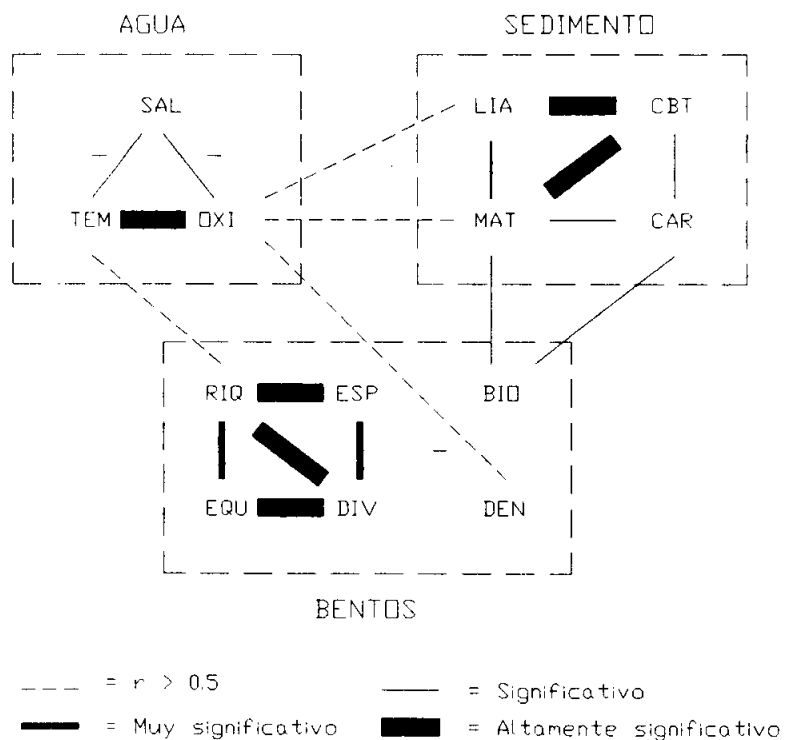


Fig. 15. Principales relaciones entre variables bióticas y abióticas.

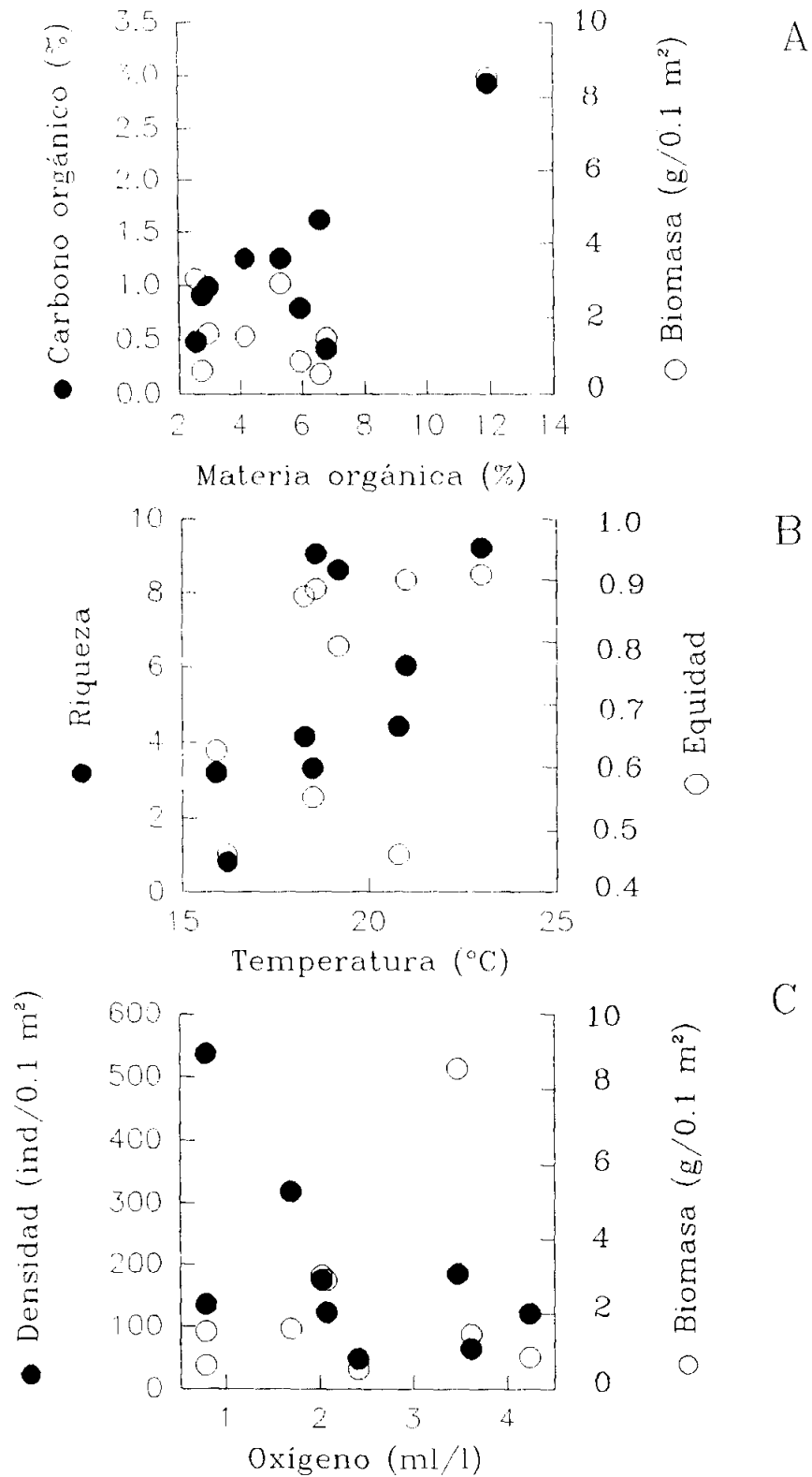


Fig. 16. Relaciones entre: materia orgánica con carbóno orgánico y biomasa (A), temperatura con riqueza y equidad (B), y oxígeno con densidad y biomasa (C).

debe indicar, que los valores de carbono orgánico son ligeramente mayores hacia el norte, posiblemente debido a la cercanía a la costa de las estaciones de muestreo (Tabla 1), en donde ocurre acumulación orgánica, tal como se puede observar en Delgado et al. (1988); sin embargo es notoria la tendencia de los valores del cociente (materia orgánica/carbono orgánico) a aumentar hacia el norte, lo que podría indicar una mejora en la calidad del alimento para el bentos hacia el sur. Las variables del sedimento, estuvieron estrechamente relacionadas; los carbonatos se relacionaron de manera significativa con el contenido de limo+arcilla ($r=0.921$, $P<0.001$), con la materia orgánica ($r=0.919$, $P<0.05$) y con el carbono orgánico ($r=0.670$, $P<0.05$).

Entre las variables del agua cerca al fondo, la temperatura se relacionó significativamente con el oxígeno ($r=0.972$, $P<0.001$), y la salinidad ($r=-0.794$, $P<0.05$). Lo mismo se observó entre el oxígeno y la salinidad ($r=-0.703$, $P<0.05$).

Los índices comunitarios estuvieron relacionados significativamente entre sí: la diversidad aumentó con el número de especies ($r=0.869$, $P<0.001$), y se debió tanto a la equidad ($r=0.934$, $P<0.001$) como a la riqueza ($r=0.932$, $P<0.001$). Por consiguiente, la riqueza también se correlacionó con el número de especies ($r=0.978$, $P<0.001$) y la equidad ($r=0.758$, $P<0.01$).

Cabe mencionar algunas tendencias, aunque no significativas, de la temperatura con la riqueza ($r=0.652$) y la equidad ($r=0.453$) (Figura 16B), que coinciden con la hipótesis de mayor diversidad en ambientes benignos (Fischer, 1960); mientras que las relaciones inversas entre la diversidad con el carbono orgánico ($r=-0.389$), la densidad ($r=-0.344$) y la biomasa ($r=-$

0.169) corroboran en parte la hipótesis de Huston (1979). Por otro lado, las relaciones del oxígeno con la densidad ($r=-0.554$) y la biomasa ($r=0.288$) (Figura 16C), apoyarían las observaciones de Rosenberg et al. (1983) sobre la ocurrencia de mayores biomásas a profundidades menores de 80 m y al norte de los $6^{\circ}30'S$, donde el oxígeno es mayor. Por último, se puede mencionar la falta de correlación entre las densidades y biomásas ($r=0.033$).

Con el fin de interpretar ecológicamente los grupos de muestras establecidos, éstos fueron ploteados de acuerdo a sus valores promedio del contenido de materia orgánica y de oxígeno (Figura 17), sin embargo hay que tener en cuenta que el efecto de estas variables sobre el macrozoobentos puede ser indirecto, debido a que existe una fuerte colinearidad con otras variables del agua y del sedimento (Tabla 8, Figura 15).

El GM1 ($7^{\circ}36'-8^{\circ}45'S$) presenta un bajo contenido de materia orgánica y oxígeno ya que está ubicado en áreas de arena cercanas a la región centro, la cual presenta deficiencia de oxígeno (Figura 1). Se asocia al GE1 con especies eurícoras, principalmente depositívoras selectivas y suspensívoras. En estas muestras destaca la presencia de las bacterias filamentosas *Thioploca*, que tuvieron entre 2.8 y 6.3 veces más biomasa que el macrozoobentos, valores que serían altos incluso excluyendo las vainas sin tricomas. Zafra et al. (1988) encontró las mayores biomásas de *Thioploca* entre los $7^{\circ}40'S$ y los $8^{\circ}12'S$ y alrededor de los 0.23 ml/l de oxígeno. En el presente estudio, estas bacterias fueron más abundantes en la Est. 4 ($8^{\circ}45'S$), lo que indicaría que "El Niño" debe haber reducido las biomásas de estas bacterias por el aumento de los niveles de oxígeno.

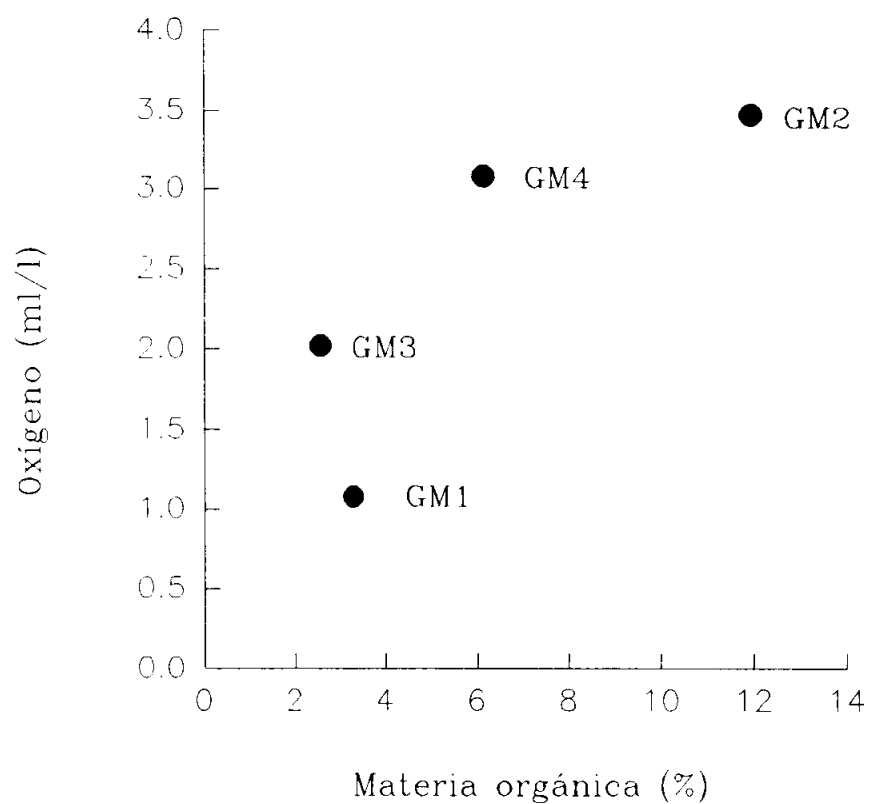


Fig. 17 Ordenación de los grupos de muestras según sus valores promedio del contenido de materia orgánica y oxígeno.

No se podría establecer una preferencia de las especies del GE1 por las arenas, exceptuando a los suspensívoros, ya que es una asociación eurícora; más bien podría estar asociada a sedimentos fangosos, puesto que en Chile las especies *Paraprionospio pinnata*, *Aricidea araucana*, *Nephtys ferruginea*, *Cossura chilensis* y *Magelona phyllisae* han sido reportadas principalmente en fangos con deficiencia de oxígeno (Carrasco y Gallardo, 1983; Carrasco et al., 1988).

El GM3 (5°34'S) se sitúa en arenas limosas con bajo contenido de materia orgánica pero bañadas por corrientes oxigenadas del norte, y está asociado al GE3 con especies aparentemente mixtícolas. El GM4 (3°25'-5°21'S) tiene un mayor contenido de materia orgánica y oxígeno, pues se ubica en facies de limo arcilloso y fango, presentando especies del GE3 y del GE1, pero principalmente del GE4 compuesto por especies estenócoras probablemente limícolas, en su mayoría depositívoras no selectivas y carnívoras. El GM2 (5°59'S) parece ocupar una posición transicional, pues aunque se ubica en limo arcilloso no está asociado al GE4, en cambio, presenta algunas especies del GE3 y del GE1 (Figura 13).

En base a las relaciones encontradas durante EN-87, se podrían discutir posibles cambios en la distribución y abundancia de los grupos de especies, en condiciones diferentes. En los años normales las especies estenócoras del GE3 y el GE4 en la subregión 3-6°S, se desplazarían un poco más al norte al retirarse las aguas cálidas oxigenadas. También es posible un aumento de la abundancia del GE1 en la subregión de 6-10°S al disminuir las temperaturas y la depredación por especies inmigrantes. Las especies eurícoras subtropicales del GE1, aunque aparentemente

podrían sobrevivir en ambientes tropicales, no lograrían dominar frente a los competidores y depredadores del norte.

5.6. COMPARACION CON OTRAS REGIONES

La información necesaria para hacer comparaciones entre los componentes bentónicos de ecosistemas de afloramiento es escasa, debido a que la mayoría de estudios sobre ecosistemas tropicales se han centrado en arrecifes de coral y manglares (Longhurst y Pauly, 1987), y además por que mayor atención se ha prestado al plancton que al bentos en las regiones de afloramiento (Thiel, 1978).

En primer lugar, en el bentos profundo y en sedimentos fangosos es característica la preponderancia de poliquetos, tal como lo describe Thorson (1957) en la comunidad de especies cosmopolitas denominada *Maldane sarsi-Opiura sarsi* de mares circumpolares árticos.

Por otro lado, generalmente existe mayor diversidad de macrobentos en sedimentos arenosos que en fangosos, debido a la mayor variedad de microhabitats (Sanders, 1968), pero en el presente estudio las áreas de arena del GM1, fueron menos diversas que las áreas de limo arcilloso del GM4, de modo que el gradiente latitudinal de diversidad encubriría la influencia del sedimento. Del mismo modo, se esperaría una diversidad del GE1 aún menor en sedimentos fangosos, de manera similar a lo reportado por Carrasco y Gallardo (1988) en Chile en una comunidad con una diversidad de 1.7 bit/ind.

Con respecto a la zonación batimétrica, las estaciones del presente estudio se ubicarían en el circalitoral, dentro de la tendencia de menor

abundancia bentónica a mayor profundidad, aunque dicha relación no se evidenciaría en el presente trabajo por el estrecho rango de profundidades (60-90 m). Aún más, Salzwedel (en Csirke et al., 1989) ha mencionado que al unir los datos de diversos autores resaltan desfases en las biomásas y densidades en aproximadamente 80 m de profundidad. Salzwedel et al. (1988) también destacan la necesidad obtener más datos para investigar la aparente ocurrencia de un máximo de densidad entre los 100-200 m, lo cual podría estar relacionado con la acumulación de materia orgánica en la plataforma y su transporte hacia el talud.

Con respecto a la zonación latitudinal, la menor similaridad entre estaciones contiguas encontrada en el presente trabajo entre los 5°34' y 6°00'S corrobora el papel del frente ecuatorial como un límite biogeográfico. En la costa pacífica Ekman (1935 en Cabrera y Willink, 1973) consideró a los 5°S como el límite entre los dominios oceánicos Tropical y Peruano-Chileno. En base a moluscos, Olsson (1961) reconoció la zona de amortiguamiento de Paita (4°15'-5°40'S) como una zona de transición entre las provincias zoogeográficas Panameña y Peruana. Karpinski (1977) encontró diferencias entre las subregiones de la región norte limitadas por los 6°S, incluso a nivel de familias de poliquetos. Gutiérrez (1989) sugirió que el límite entre las comunidades bentónicas tropical y subtropical de la plataforma peruana se encontraría entre Paita y Punta Falsa, sin considerar los desplazamientos por EN. A mayores profundidades deben debilitarse estas diferencias hasta constituir una biota homogénea, como la "provincia del pacífico este" reconocida por Vinogradova (1959) en la zona abisal superior (2000-4500 m) extendida entre los 45°N y 30°S.

La transición entre las comunidades tropicales y subtropicales, sería más brusca en la costa pacífica que en la costa atlántica de América, donde las corrientes van hacia los polos en lugar de encontrarse en el ecuador (Lowe-McConnell, 1987). Sin embargo, en una playa arenosa de la costa pacífica de Panamá, Dexter (1972) encontró entre los poliquetos a algunas especies cuyos géneros coinciden con los encontrados en el presente trabajo, incluso al sur de los 6°S, tales como *Paraonides*, *Glycera*, *Notomastus*, Cirratulidae, Sabellidae, *Nephtys*, *Diopatra* y *Paraprionospio pinnata* y numerosos nerínidos.

Las diferencias entre las regiones norte y centro del Perú, limitadas por los 10°S (Romanova, 1972), aunque no deben alterar sustancialmente la composición específica de la comunidad subtropical (Gutiérrez, 1989), deben afectar su abundancia en respuesta a variaciones latitudinales ó temporales de los factores ambientales. Por ejemplo, las especies oportunistas del GE1 desarrollarían una mayor biomasa conforme aumenta el oxígeno hacia el norte, y por otro lado, la inmigración de especies hacia el sur sería menor al ir debilitándose las corrientes. En la región centro (10°-15°S), a diferencia de la región norte, aumentaría la abundancia del GE1 (al menos inicialmente) ante la ocurrencia de EN, debido al mejoramiento de los niveles de oxígeno sin los efectos negativos de la temperatura (Arntz et al., 1985). En cambio en Chile, los efectos de EN serían más drásticos, puesto que Gallardo (1985) reportó una disminución de las biomásas de 4.4 veces de 1975 a 1983, mientras que en Perú, se redujeron aproximadamente a la mitad (Tabla 3) de 1981 a 1983.

La región sur (15-18°S) se caracteriza por la presencia de núcleos de afloramiento que originarían picos de biomasa, como los reportados por Romanova (1972), por la proliferación de bivalvos, poliquetos y oligoquetos.

También son de esperar cambios temporales en la distribución espacial, como el desplazamiento reportado por Romanova (1972), del límite entre las regiones norte y centro de 10°S a 9°S, durante los meses de primavera.

Adicionalmente, se pueden discutir algunos aspectos funcionales generales del bentos sublitoral en el ecosistema de afloramiento peruano. Fischer (1960), ha considerado que la biota en ambientes tropicales está sometida a menores perturbaciones que en altas latitudes. En la subregión de 6-10°S del norte peruano, el GE1 debe haber desarrollado adaptaciones a las bajas concentraciones de oxígeno (Rosenberg et al., 1983) y a los eventos EN, cuya ocurrencia es probable desde hace más de dos millones de años (De Vries, 1987 en Arntz y Tarazona, 1988). Por otro lado, la estacionalidad en áreas de afloramiento de aguas subtropicales es comparable a la de ecosistemas templados (Lowe-McConnell, 1987) y además, las áreas de afloramiento se pueden considerar ecosistemas forzados debido a la eutrofización (Margalef, 1983).

El empobrecimiento del bentos por efecto de la deficiencia de oxígeno ha sido observado en la India (Sanders, 1968) y en fangos reducidos de Africa, donde sólo sobreviven especies especialistas como *Cerebratulus* y *Diopatra* (Longhurst y Pauly, 1987).

En comunidades de macrobentos sometidas a catástrofes ecológicas ha sido reportada una dominancia de especies cuyas abundancias oscilan fuertemente de manera oportunista, irregular ó estacional (Arntz, 1981).

Las especies que caracterizan a los ecosistemas bentónicos de latitudes medias han desarrollado una alta velocidad de recuperación y una resiliencia muy eficiente frente a perturbaciones, de manera análoga a las especies de latitudes templadas (Arntz y Arancibia, 1989). En estas comunidades, la producción secundaria sería elevada gracias a especies oportunistas como *Paraprionospio pinnata*, cuya producción fue medida en Chile en $4.5 \text{ g peso seco sin ceniza m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (Carrasco y Gallardo, 1983). Esta especie, pertenece al GE1 definido en el presente estudio, y aunque tuvo una amplia extensión latitudinal fue más abundante en el GM1. También ha sido reportada en biocenosis de fangos terrígenos costeros ricos en materia orgánica en el circalitoral de Africa (Pérès, 1967). Todo esto sugiere que en el ecosistema de afloramiento peruano el cociente P/B del macrobentos sería mayor que 1 año^{-1} , valor asumido por diversos autores para estas áreas (Rowe, 1981; Walsh, 1981), y por lo tanto, también estaría adaptado a la depredación por peces demersales, la cual influiría en sus oscilaciones. La zona frente a Perú y Chile representa un caso especial extremo entre los hábitats de peces demersales en los trópicos, debido a la deficiencia de oxígeno (Longhurst y Pauly, 1987), y su comunidad bentónica ha sido considerada sustancialmente diferente a todas las estudiadas previamente, debido a la presencia de *Thioploca* (Gallardo, 1985). Con respecto a la relación entre el bentos y la pesca demersal, Samamé et al. (1983) mencionan que es incierto el aprovechamiento de *Thioploca* y los poliquetos asociados (*Spionidae*, *Nephtys*) por peces demersales, debido a que las capturas eran casi nulas cuando se presentaba *Thioploca*. Sin embargo, Espino et al. (1986) han observado una mayor concentración de rayas al sur de los 6°S en lugares

con bajos valores de oxígeno donde las condiciones son adversas para otros recursos. Por otro lado, Mendieta y Castillo (1988) mostraron que en 1987, los picos de biomasa relativa de tollo, lenguado, congrio y rayas se encontraron al sur de los 6°S, coincidiendo con bajas biomásas del bentos encontradas en el presente trabajo (Figura 4B).

Por último, cabe resaltar la posibilidad del predominio de algunas especies del GE1 en áreas contaminadas. Margalef (1986) ha señalado que la excesiva explotación y polución tienden a reducir la diversidad y favorecer a las especies capaces de una rápida multiplicación. Andrade y Gutiérrez (1989) en la bahía de Valparaíso en Chile, cerca a una zona de descarga de desechos orgánicos encontraron una menor diversidad (1.9 bit/ind) y una mayor dominancia de poliquetos, con respecto al resto de la bahía. Sin embargo, también es posible que el enriquecimiento orgánico actúe aumentando la equidad y evitando la exclusión competitiva, en ambientes previamente no perturbados (García y Salzwedel, 1991).

6. CONCLUSIONES

- Durante el verano de 1987, entre los 3°S y 9°S y a profundidades de 60-90 m, se registraron 150 especies de macrozoobentos en 2185 individuos, siendo los poliquetos predominantes en densidad, biomasa y número de especies.

- Las especies dominantes en densidad en el área estudiada fueron *Paraprionospio pinnata*, *Cossura chilensis*, *Ampelisca* sp.1 y *Magelona phyllisae*; mientras que en biomasa fueron *Glycera americana*, *Paraprionospio pinnata*, *Notomastus* sp.1 y Amphinomidae sp.1.

- El agua cerca del fondo presentó valores de temperatura y oxígeno entre 15.9 y 23°C, y 0.77 y 4.24 ml/l, respectivamente. Estos valores son mayores a los de 1981 y corroboran la ocurrencia de "El Niño" en 1987. Ambas variables presentaron un gradiente latitudinal significativo de aumento hacia el norte.

- Los valores más altos de biomasa se encontraron entre los 5° y 7°S, mientras que los de densidad se presentaron más al sur, entre los 7° y 9°S.

- Los valores de diversidad fueron altos al norte y bajos al sur de los 6°S, mostrando una tendencia latitudinal significativa de aumento hacia el norte. Lo mismo ocurrió con los valores de riqueza y equidad.

- Al norte de los 6°S, en aguas con alto contenido de oxígeno predominaron especies estenócoras, principalmente depositívoras no selectivas y carnívoras, constituyendo dos grupos de especies: uno asociado a fondos limo-arcillosos y fangos con alto contenido de materia orgánica; y otro asociado a fondos areno-limosos con menor contenido de materia

orgánica. Al sur de los 6°S, en fondos arenosos con bajo contenido de materia orgánica y cerca a la zona con deficiencia de oxígeno, predominaron especies eurícoras, principalmente depositívoras selectivas y suspensívoras.

- Los valores de densidad y biomasa con respecto a los reportados en 1981 (año sin "El Niño") fueron menores, y la relación N°especies total/N°individuos total fue mayor. Por otro lado, las mayores biomásas de bacterias filamentosas *Thioploca* se encontraron más al sur que en años sin "El Niño".

- No se encontraron correlaciones significativas entre variables bióticas y abióticas, a excepción de la biomasa con la materia orgánica. En muchos casos, la falta de correlación sería debida al bajo número de muestras analizadas en el presente estudio.

7. RECOMENDACIONES

- Organizar colecciones de referencia y confeccionar catálogos y claves sobre especies bentónicas peruanas.
- Elaborar series de tiempo sobre el macrozoobentos a diferentes latitudes, profundidades y tipos de sedimento.
- Establecer relaciones del bentos con la pesca demersal, así como con la contaminación.
- Realizar experimentos de manipulación de factores abióticos y bióticos, para determinar mecanismos causales entre el bentos y el ambiente.

8. BIBLIOGRAFIA

- Abbott, R. T. 1974. American seashells (Atlantic and Pacific coasts of North America). Van Nostrand Reinhold Co. U.S.A. 663 p.
- Andrade, H. y S. Gutiérrez. 1988. Caracterización estructural de comunidades macroinfaunales de la Bahía de Valparaíso: análisis metodológicos y estudios de impacto ambiental. 365-372 p. En: Comisión Permanente del Pacífico Sur. Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar, 9-13 mayo, 1988. Rev. Pacífico Sur. (Num.Esp.).
- Arntz, W. E. 1978. The "upper part" of the benthic food web: the role of macrobenthos in the Western Baltic. Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. 173:85-100.
- Arntz, W. E. 1980. Predation by demersal fish and its impact on the dynamics of macrobenthos. 121-149 p. In: Tenore, K. and B. C. Coull (Eds.). Marine benthic dynamics. University of South Carolina Press. 451 p.
- Arntz, W. E. 1981. Chapter 15. Zonation and dynamics of macrobenthos biomass in an area stressed by oxygen deficiency. 215-225 p. In: Barrett, G. W. and R. Rosenberg (Eds.). Stress effects on natural ecosystems. John Wiley and Sons Ltd.
- Arntz, W. E. 1986. The two faces of El Niño 1982-83. Meeresforsch. 31:1-46.
- Arntz, W. E., L. A. Flores, M. Maldonado y G. Carbajal. 1985. Cambios de los factores ambientales, macrobentos y bacterias filamentosas en la zona de mínimo oxígeno frente al Perú durante "El Niño" 1982 - 1983. 65-77 p. En: Arntz, W. E., A. Landa y J. Tarazona (Eds.). El fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 222 p.
- Arntz, W. E. y J. Tarazona. 1988. Una retrospectiva a El Niño 1982-83: qué hemos aprendido? 353-364 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Arntz, W. E. y H. Arancibia. 1989. Fluctuaciones en el ecosistema bentodemersal del Pacífico sur-oriental y el del norte de Europa: una comparación. 35-48 p. En: Comisión Permanente del Pacífico Sur. Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar, 9-13 mayo, 1988. Rev. Pacífico Sur. (Num. Esp.).

- Barnard, J. L. 1954. Amphipoda of the family ampeliscidae collected in the Eastern Pacific Ocean by the Velero III and IV. Allan Hancock Pacific Expeditions. 18(1):1-137.
- Barnard, J. L. 1969. The families and genera of marine gammaridean amphipoda. U.S. Nat. Mus. Bull. 271:535 p.
- Berger, C. 1989. Acuicultura en el Perú. Marco general y breve descripción de los cultivos marinos. 585-598 p. En: Comisión Permanente del Pacífico Sur. Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar, 9-13 mayo, 1988. Rev. Pacífico Sur. (Num. Esp.).
- Boesch, D. F. and R. Rosenberg. 1981. Response to stress in marine benthic communities. 179-200 p. In: Barrett, G. W. and R. Rosenberg (Eds.). Stress effects on natural ecosystems. John Wiley and Sons Ltd.
- Cabrera, A. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. Monografía. (13):120 p.
- Carbajal C., G. 1988. *Thioploca*: curiosa bacteria filamentosa del bentos marino peruano-chileno. Boletín de Lima. (55):10-12.
- Carrasco, F. D. and V. A. Gallardo. 1983. Abundance and distribution of the macrobenthic infauna of the Gul of Arauco, Chile. Int. Revue ges. Hydrobiol. 68(6):825-838.
- Carrasco, F. D., V. A. Gallardo and S. Medrano. 1988. Sublittoral macrobenthic infaunal assemblages of two nearby embayments from Central Chile. Int. Revue ges. Hydrobiol. 73(4):441-455.
- Caswell, H. 1978. Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. The American Naturalist. 112(981):127-154.
- Chirichigno, N. 1970. Lista de crustáceos del Perú (Decapoda, Stomatopoda) con datos de su distribución geográfica. Inf. Inst. Mar Perú-Callao. 35:96 p.
- Chirinos, J. 1992. La pesca del jurel (*Trachurus murphyi*) y la caballa (*Scomber japonicus peruanus*) por la flota arrastrera cubana, en el período enero 1986 - marzo 1987. Tesis Universidad Nacional Agraria La Molina. Perú. 164 p.
- Cohen, D. M. 1986. Latitudinal variation in diversity and biomass in IKMT catches from the western Indian Ocean. 54-59 p. In: UNESCO. Pelagic biogeography. Tech. Pap. Mar. Sci. (49):295 p.
- Csirke, J., J. Mendo, J. Zuzunaga, G. Cárdenas, P. Muck y F. Chávez. 1989. Informe del taller de trabajo sobre modelos para la predicción

- del rendimiento en el sistema de afloramiento Peruano, IMARPE, Callao, 24-28 Agosto 1987. 1-13 p. In: Pauly, D., P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. Philippines. 438 p.
- Del Solar, E. 1987. Recursos marinos de la zona arquibentónica peruana. Boletín de Lima. (50):77-85.
- Delgado, C., R. Gomero, H. Salzwedel, L. A. Flores y G. Carbajal. 1987. Sedimentos superficiales del margen continental peruano: un mapa textural. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. 11(5):178-190.
- Delgado, C. y R. Gomero. 1988. Textura, carbono orgánico y carbonatos de los sedimentos del margen continental peruano. 1-10 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Dexter, D. M. 1972. Comparison of the community structures in a pacific and an atlantic panamanian sandy beach. Bull. Mar. Sci. 22(2):449-462.
- Espino, M. 1992. El Niño y su efecto en la dinámica poblacional de los principales peces demersales del Perú. 99-100 p. In: Ortlieb, L. and J. Macharé (Eds.). "Paleo ENSO Records" Intern. Symp. (Lima, March 1992). Extended Abstracts. ORSTOM-CONCYTEC. Lima. 333 p.
- Espino, M., J. Castillo., F. Fernández, A. Mendieta, C. Wosnitza-Mendo y J. Zeballos. 1986. El stock de merluza y otros demersales en abril de 1985. Informe Inst. Mar Perú-Callao. (89):57 p.
- Espino, M. y C. Wosnitza-Mendo. 1989. Biomass of hake (*Merluccius gayi*) off Perú, 1953-1987. 297-305 p. In: Pauly, D., P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. Philippines. 438 p.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms: definitions and keys to the orders, families and genera. Nat. Mus. Los Angeles County. U.S.A. Science series. (28):188 p.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. Evolution. 14:64-81.
- Flores, L. A., E. Chuman de Flores y C. Flores. 1984. Bacterias filamentosas del genero "*Thioploca*" distribución y concentraciones durante el fenómeno "El Niño" 1982-83. 231-237 p. En: Tresierra, A. (Ed.). Anales I Congreso Nacional de Biología Pesquera.

- Frankenberg, D. and R. J. Menzies. 1968. Some quantitative analyses of deep-sea benthos off Peru. *Deep Sea Research*. 15:623-626.
- Gallardo, V. A. 1977. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile Subsurface Countercurrent. *Nature*. 268(5618):331-332.
- Gallardo, V. A. 1979. El bacteriobentos de la plataforma continental de la costa sur-occidental de sudamérica: un reciente descubrimiento. 259-267 p. En: UNESCO. *Memorias del Seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur*. Montevideo.
- Gallardo, V. A. 1985. Efectos del fenómeno de "El Niño" sobre el bentos sublitoral frente a Concepción, Chile. 79-85 p. En: Arntz, W. E., A. Landa y J. Tarazona (Eds.). *El fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol.Ext. 222 p.
- García, C. B. and H. Salzwedel. 1991. Structure of soft-bottom macrobenthos in shallow areas off the Caribbean coast of Colombia: introducing a new analysis strategy. 239-249 p. In: Elliot, M. and J. P. Ducrotoy (Eds.). *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*. ECSA 19 Symposium. Olsen & Olsen.
- GLOBEC. 1988. Report of a workshop on global ocean ecosystems dynamics, Wintergreen, Virginia. Joint Oceanographic Inst., Inc. Washington, D. C. 131 p.
- Gómez, E. 1986. Estudio de colonización y sucesión de macrofauna bentónica en fondo somero a través de experimento in situ en la Bahía de Ancón. Tesis Universidad Nacional Agraria La Molina. Perú. 68 p.
- Gosner, K. L. 1971. Guide to identification of marine and estuarine invertebrates (Cape Hatteras-Bay of Fundy). Wiley Interscience. USA. 620 p.
- Guille, A. 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie et milieu*. 21(1B):149-280.
- Guillén, O., N. Lostanau y M. Jacinto. 1985. Características del fenómeno "El Niño" 1982-83. 11-21 p. En: Arntz, W. E., A. Landa y J. Tarazona (Eds.). *El fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol.Ext. 222 p.
- Guillén, O., E. Cárcamo y R. Calienes. 1989. Oxígeno disuelto, nutrientes y clorófila frente a la costa peruana durante El Niño 1987. 83-94 p. En: Comisión Permanente del Pacífico Sur. *Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar, 9-13 mayo, 1988*. Rev. Pacífico Sur. (Num. Esp.).

- Gutiérrez, D. 1989. Macrozoobentos de dos áreas de la plataforma continental del norte peruano en el verano de 1987. Tesis Universidad Nacional Agraria La Molina. Perú. 116 p.
- Hobson, K. D. and K. Banse. 1981. Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. Bull. Can. Fish. Aquat.Sci. (209):144 p.
- Holme, N. A. and A. D. McIntyre. 1984. Methods for the study of marine benthos. Blackwell Sci. Pub. Great Britain. IBP Handbook. (16):387 p.
- Horn, H. S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. The American Naturalist. 100(914):419-424.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. The American Naturalist. 113(1):81-101.
- Karpinski, M. G. 1977. Distribución cuantitativa de polychaeta en las costas del Perú. Instituto de Oceanología. Academia de Ciencias de la URSS. 107 p. (en ruso)
- Keen, A. M. 1971. Sea shells of tropical West America: marine mollusks from Baja California to Peru. Stanford Univ. Press. U.S.A. 1104 p.
- Krebs, CH. J. 1985. Ecología - Estudio de la distribución y la abundancia. Harla S.A. México. 753 p.
- Legendre, L. and P. Legendre. 1983. Numerical ecology. Elsevier Scientific Pub. Co. The Netherlands. 419 p.
- Longhurst, A. R. and D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press, Inc. London. 407 p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. Great Britain. 382 p.
- Ludwig, J. A. and J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. John Wiley & Sons. USA. 337 p.
- Maier, S. and V. A. Gallardo. 1984. *Thioploca araucae* sp.nov. and *Thioploca chileae* sp. nov. Int. J. Syst. Bact. 34(4):414-418.
- Margalef, R. 1986. Ecología. Ed. Omega. España. 951 p.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Ed. Omega, S.A. España. 1010 p.
- Medina CH., W. 1982. Ecoanálisis de los peces osteichthyes comunes de las aguas costeras del Perú según la forma de dentición biotopo y obtención del alimento. Rev. Per. Biol. 2(2):77-133.

- Mendieta, A. y J. Castillo. 1988. Distribución y biomasa de los peces demersales en la plataforma norte del Perú en los veranos australes de 1985 y 1987. 213-216 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Muck, P. 1989a. Anchoveta consumption of peruvian hake: a distribution and feeding model. 306-320 p. In: Pauly, D., P. Muck, J. Mendo y I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. Philippines. 438 p.
- Muck, P. 1989b. Major trends in the pelagic ecosystem off Peru and their implications for management. 386-403 p. In: Pauly, D., P. Muck, J. Mendo y I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. Philippines. 438 p.
- Navarro, R. 1984. Programa computacional para el análisis numérico de comunidades: diversidad y sobreposición. Medio Ambiente. 7(1):82-87.
- Olsson, A. 1961. Mollusks of the tropical eastern Pacific: Panamic-Pacific Pelecypoda. Paleontological Res. Inst. Ithaca. N. Y. 574 p.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave. 1977. Biological oceanographic processes. Pergamon Press. Great Britain. 332 p.
- Pauly, D. 1987. Managing the Peruvian upwelling ecosystem: a synthesis. 325-342 p. In: Pauly, D. and I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM Studies and Reviews 15. Philippines. 351 p.
- Pauly, D. 1989. Interactions and dynamics of the Peruvian upwelling system: a postscript. 404-407 p. In: Pauly, D., P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (Eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. Philippines. 438 p.
- Pérès, J. M. 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. Rec. Trav. St. Mar. End. Bull. 42, Fasc. 58. 113 p.
- Pérès, J. M. 1982a. 2. Zonations. 9-45 p. In: Kinne, O. (Ed.). Marine ecology. John Wiley & Sons Ltd. Vol.5, Part 1.
- Pérès, J. M. 1982b. 3. General features of organismic assemblages in pelagial and benthal. 47-66 p. In: Kinne, O. (Ed.). Marine ecology. John Wiley & Sons Ltd. Vol.5, Part 1.
- Pérès, J. M. 1982c. 8. Major benthic assemblages. 373-522 p. In: Kinne, O. (Ed.). Marine ecology. John Wiley & Sons Ltd. Vol.5, Part 1.

- Pérès, J. M. 1982d. 9. Specific benthic assemblages. 523-581 p. In: Kinne, O. (Ed.). Marine ecology. John Wiley & Sons Ltd. Vol.5, Part 1.
- Petersen, C. G. J. 1915. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters. Rep. Danish Biol. Stat. 23:3-28.
- Petersen, C. G. J. 1918. The sea bottom and its production of fish-food. A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883-1917. Rep. Danish Biol. Stat. 25:62 p.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Amer. Natur. 100(910):33-46.
- Rees, H. L. 1984. A note on mesh selection and sampling efficiency in benthic studies. Marine Pollution Bulletin. 15(6):225-229.
- Rex, M. A. 1981. Community structure in the deep sea benthos. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:331-353.
- Rivera, T. 1988. Temperaturas del mar frente al Perú durante Enero-Marzo de 1987. 11-15 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol.Ext. 382 p.
- Romanova, N. N. 1972. Distribución de bentos en la plataforma y en el talud continental de la costa peruana. 127-132 p. En: VNIRO-IMARPE. Investigaciones científico pesqueras en las aguas del Océano Pacífico adyacentes a la costa del Perú durante el invierno de 1972. Serie Inf. Esp. IM-(128):230 p.
- Romanova, N. N. 1973a. Distribución del bentos en la plataforma de la costa peruana en primavera de 1972. 58-63 p. En: VNIRO-IMARPE. Investigaciones científico pesqueras en las aguas del Océano Pacífico aledañas a la costa del Perú durante la primavera de 1972. Serie Inf. Esp. IM-(129):243 p.
- Romanova, N. N. 1973b. Algunas características de la distribución de la fauna demersal en la plataforma y talud continental frente a la costa del Perú. 29-32 p. En: VNIRO-IMARPE. Resumen de las investigaciones científico pesqueras en aguas adyacentes a la costa del Perú en invierno y primavera de 1972. Serie Inf. Esp. IM-(131):85 p.
- Rosen, B. R. 1981. The tropical high diversity enigma - the corals-eye view. 103-129 p. In: Greenwood, P. H. (Ed.). The evolving biosphere. British Museum (Natural History). Great Britain. 311 p.
- Rosenberg, R., W. E. Arntz, E. Chuman de Flores, L. A. Flores, G. Carbajal, I. Finger and J. Tarazona. 1983. Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. J. Mar. Res. 41:263-279.

- Rowe, G. T. 1971a. Benthic biomass in the Pisco, Peru upwelling. *Inv. Pesq.* 35(1):127-135.
- Rowe, G. T. 1971b. Benthic biomass and surface productivity. 441-454 p. In: Costlow, J. D. (Ed.). *Fertility of the sea*. Gordon and Breach Science Publishers. New York. 2:309-622.
- Rowe, G. T. 1981. The benthic processes of coastal upwelling ecosystems. 464-471 p. In: Richard, F. A. (Ed.). *Coastal upwelling*. American Geophysical Union. Coastal and Estuarine Sciences 1. Washington. 529 p.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*. 166:72-76.
- Salzwedel, H., L. A. Flores, G. Carbajal, E. Canahuire, A. Zafra y C. Aranda. 1987. Información básica sobre muestras de bentos, sedimentos y factores abióticos en la plataforma continental del Perú entre 1976 y 1987. *Inf. Inst. Mar Perú-Callao*. (90):41 p.
- Salzwedel, H., L. A. Flores, E. Chuman de Flores, A. Zafra y G. Carbajal. 1988. Macrozoobentos del sublitoral peruano, antes, durante y después de El Niño 1982-83. 77-98 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). *Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano*. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Samamé, M., M. Espino, J. Castillo, A. Mendieta y U. Damm. 1983. Evaluación de la población de merluza y otras especies demersales en el área Pto. Pizarro-Chimbote. *Boletín Inst. Mar Perú*. 7(5):115-191.
- Sanders, H. L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limn. & Oceanogr.* 3:245-258.
- Sanders, H. L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limn. & Oceanogr.* 5:138-153.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*. 102(925):243-282.
- Silva, M. y J. Stuardo. 1985. Alimentación y relaciones tróficas generales entre algunos peces demersales y el bentos de Bahía Coliumo (Provincia de Concepción, Chile). *Gayana Zool.* 49(3-4):77-102.
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons. 1965. A manual of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.* 125:1-203.
- Tarazona, J. y W. E. Arntz. 1983. Bacterias filamentosas gigantes en fondos someros de la Bahía de Ancón. *Rev. Ciencias. Univ. Nac. Mayor San Marcos*. 74(1-2):1-5.

- Tarazona, J., W. E. Arntz y L. Hoyos. 1988. Repartición de los recursos alimenticios entre tres peces bentófagos frente al Perú antes, durante y después de El Niño 1982-83. 107-114 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Thiel, H. 1978. Benthos in upwelling regions. 124-138 p. In: Boje, R. and M. Tomczak (Eds.). Upwelling ecosystems. Springer-Verlag. Berlin.
- Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublittoral of shallow shelf). 461-534 p. In: Hedgpeth, J. W. (Ed.). Treatise on marine ecology and palaeoecology. Geol. Soc. Am. Mem. 67, Vol. 1.
- Thorson, G. 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. Netherlands Journal of Sea Research. 3(2):267-293.
- Vegas, M. 1971. Introducción a la ecología del bentos marino. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. Monografía. (9):89 p.
- Vegas, M. y E. Rojas. 1989. Estudio de algunos peces marinos relacionados con el litoral rocoso del Perú. 249-263 p. En: Memorias del 2do. Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Anales Científicos UNALM. Vol. Ext. 419 p.
- Vélez, J., M. Espino y J. Zeballos. 1988. Variación de la ictiofauna demersal frente al Perú entre 1981 y 1987. 203-212 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.). Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.
- Vézina, A. F. 1988. Sampling variance and the design of quantitative surveys of the marine benthos. Mar. Biol. 97:151-155.
- Vinogradova, N. G. 1959. The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean. Deep-Sea Research. 5:205-208.
- Walker, K. R. and R. Bambach. 1974. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for palaeoecological analysis. Lethaia. 7:67-78.
- Walsh, J. J. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. Nature. 290:300-304.
- Walsh, J. J. 1983. Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses. Progr. Oceanog. 12:1-86.
- Zafra, A., H. Salzwedel y L. A. Flores. 1988. Distribución y biomasa de bacterias filamentosas (*Thioploca* spp.) en la costa norte del Perú durante 1976-1985. 99-105 p. En: Salzwedel, H. y A. Landa (Eds.).

Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. Vol. Ext. 382 p.

Zuta, S. y O. Guillén. 1971. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol. Inst. Mar Perú-Callao. 2(5):157-324.

APENDICES

Apéndice 1. Ubicación sistemática, posible tipo alimentario, densidad por muestra, densidad promedio (DP, ind/0.1 m³) y biomasa promedio (BP, g/0.1 m²) de las especies del macrozoobentos registradas en la costa norte del Perú, durante el verano de 1987. D = Depositívoro no selectivo, D' = Depositívoro selectivo, S = Suspensívoro, C = Carnívoro, N = Carroñero.

Taxón	Especie	Tipo Alim.	Muestra												DP	BP	
			43	43	48	48	35	57	57	63	63	31	11	5			4
C.POLYCHAETA																	
F.Orbiniidae	<i>Leitoscoloplos mexicanus</i>	D	0	4	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0.4	0.0014
	<i>Leitoscoloplos</i> sp.1	D	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0007
	<i>Leitoscoloplos</i> sp.2	D	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0006
	<i>Scoloplos</i> sp.1	D	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
	<i>Orbiniidae</i> sp.1	D	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0496
	<i>Orbiniidae</i> sp.2	D	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0007
F.Paraonidae	<i>Aricidea</i> sp.1	D	0	2	0	0	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0.7	0.0033
	<i>Aricidea</i> sp.2	D	0	0	0	0	1	0	0	0	0	18	0	0	0	2.1	0.0005
	<i>Aricidea</i> sp.3	D	3	15	0	1	0	8	9	0	1	0	0	0	0	2.1	0.0116
	<i>Paraonis</i> sp.1	D'	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0.3	0.0001
	<i>Paraonidae</i> sp.1	D	1	2	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0.4	0.0003
F.Cossuridae	<i>Cossura chilensis</i>	D'	0	0	0	0	0	1	0	0	11	125	98	0	0	25.4	0.0099
	<i>Cossura</i> sp.1	D'	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0001
F.Apistobranchidae	<i>Apistobranchus</i> sp.1	D'	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
F.Spionidae	<i>Laonice</i> sp.1	D'	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0.2	0.0143
	<i>Paraprionospio pinnata</i>	D' S	0	0	3	2	0	0	0	1	1	0	139	108	148	44.3	0.2180
	<i>Prionospio steenstrupi</i>	D'	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0.3	0.0005
	<i>Prionospio</i> sp.1	D'	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	<0.0001
	<i>Spiophanes bombyx</i>	D'	1	3	1	0	0	2	2	4	4	2	11	0	0	2.4	0.0025
	<i>Spiophanes</i> sp.1	D'	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0042
	<i>Spionidae</i> sp.1	D'	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0.3	0.0002
	<i>Spionidae</i> sp.2	D'	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0032
	<i>Magelona phyllisae</i>	D'	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	79	0	9.3	0.0059
	<i>Magelona</i> sp.1	D'	0	4	0	0	0	1	1	0	0	15	47	0	0	7.2	0.0084
F.Heterospionidae	<i>Heterospio</i> sp.1	D'	1	0	8	2	12	7	6	0	0	0	0	0	0	2.7	0.0078
F.Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus</i> sp.1	D'	1	1	1	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0.4	0.0036
F.Cirratulidae	<i>Cirratulus</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0.2	<0.0001
	<i>Chaetozone</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3	0.5	0.0009
	<i>Tharyx</i> sp.1	D'	6	4	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0.9	0.0059
F.Poecilochaetidae	<i>Poecilochaetidae</i> sp.1	D	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0003
F.Capitellidae	<i>Mediomastus</i> sp.1	D	2	1	0	0	0	3	4	0	1	0	0	0	0	0.6	0.0004
	<i>Notomastus</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	0	2	6	1	0	0	0	0	0.6	0.1916
	<i>Notomastus</i> sp.2	D	7	14	2	2	2	5	10	0	0	0	0	0	0	2.4	0.0137
	<i>Capitellidae</i> sp.1	D	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0008
	<i>Capitellidae</i> sp.2	D	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0.3	0.0209
	<i>Capitellidae</i> sp.3	D	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
	<i>Asychis</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0138
F.Maldanidae	<i>Euclymene</i> sp.1	D	9	8	0	0	0	0	1	10	4	0	0	0	0	1.8	0.0045
	<i>Macroclymene</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	1	4	2	3	0	0	0	0	0.6	0.0048
	<i>Maldane</i> sp.1	D	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0003
	<i>Maldanidae</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0.2	0.0023
	<i>Maldanidae</i> sp.2	D	3	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.0007
F.Opheliidae	<i>Armandia</i> sp.1	D	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0004
F.Phyllodocidae	<i>Phyllococe</i> sp.1	D	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0.3	0.0022
	<i>Phyllodocidae</i> sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0.1	0.0003
F.Aphroditidae	<i>Aphroditidae</i> sp.1	D	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0343
F.Pilargiidae	<i>Pilargis</i> sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	0.0094
	<i>Sigambra</i> sp.1	C	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0.2	0.0012
	<i>Sigambra</i> sp.2	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0.4	0.0005
	<i>Pilargidae</i> sp.1	C	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0002
	<i>Pilargidae</i> sp.2	C	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	3	0	1	0.6	0.0192

Apéndice 1. (Continuación)

Taxón	Especie	Tipo Alim.	Muestra												DP	BP	
			43	43	48	48	35	57	57	63	63	31	11	5			4
			1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1			2
F.Hesionidae	Podarkeopsis galangau	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	0.0001
	Hesionidae sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0.3	0.0004
F.Nereidae	Nereis sp.1	C	0	0	3	1	0	0	1	0	3	3	0	0	4	1.2	0.0095
	Nereis sp.2	C	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0016
F.Glyceridae	Glycera americana	D	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0.3	0.5924
F.Goniadidae	Glycinde sp.1	C	0	1	0	0	0	3	0	1	2	0	0	0	0	0.4	0.0021
	Goniadidae sp.1	C	0	1	0	0	0	2	0	5	2	0	0	0	0	0.6	0.0044
F.Nephtyidae	Aglaophamus sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0.1	0.0059
	Nephtys sp.1	C D	0	0	0	0	0	2	2	4	2	0	21	4	9	4.3	0.0874
F.Polynoidae	Lepidonotus sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.3	0.0003
	Polynoidae sp.1	D	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0.3	0.0014
	Polynoidae sp.2	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0.3	0.0012
F.Onuphidae	Nothria sp.1	C	0	3	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0.4	0.0002
	Onuphis sp.1	C	1	3	0	0	0	0	1	0	6	0	0	0	0	0.6	0.0090
	Onuphidae sp.1	C	2	0	0	0	0	0	2	3	9	0	0	0	0	0.9	0.0089
	Onuphidae sp.2	C	1	2	1	1	0	6	2	17	11	0	0	0	0	2.3	0.0315
F.Lumbrineridae	Lumbrineris sp.1	C D	2	2	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0.4	0.0053
	Lumbrineris sp.2	C D	2	8	4	4	2	4	2	5	5	0	0	0	0	2.1	0.0049
	Ninoe sp.1	C D	0	0	8	1	3	5	3	0	0	0	0	0	0	1.3	0.0111
F.Amphinomidae	Amphinomidae sp.1	C	1	3	9	2	7	17	16	0	0	0	0	0	0	3.4	0.1749
F.Ampharetidae	Amphicteis sp.1	D'	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0.3	0.0016
	Eclysipe sp.1	D'	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0.3	0.0003
	Ampharetidae sp.1	D'	0	0	0	3	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0.3	0.0008
	Ampharetidae sp.2	D'	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	<0.0001
	Sabellaria sp.1	D'	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0.7	0.0097
F.Pectinariidae	Pectinaria granulata	D'	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0.9	0.0202
F.Terebellidae	Proclea sp.1	D	0	0	6	8	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0.0021
	Streblosoma sp.1	D	0	0	0	0	0	3	1	27	65	0	0	0	0	5.3	0.0682
	Terebellidae sp.1	D	0	0	0	1	0	12	11	3	1	0	0	0	0	1.6	0.0269
	Terebellidae sp.2	D	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.0051
	Terebellidae sp.3	D	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0.2	0.0033
F.Trichobranchidae	Terebellides stroemi	D	0	0	1	0	0	2	3	1	1	0	0	0	0	0.4	0.0215
	Trichobranchus sp.1	D	2	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.0015
F.Sabellidae	Chone sp.1	S	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0003
	Megalomma sp.1	S	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0004
	Sabellidae sp.1	S	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	2.1	0.0001
F.Flabelligeridae	Pherusa sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0.9	0.0032
	Flabelligeridae sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0.2	0.0033
	Flabelligeridae sp.2	D	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0001
C.Polychaeta	Polychaeta sp.1	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.1	0.0001
C.CRUSTACEA																	
F.Gnathiidae	Gnathiidae sp.1	N	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0001
O.Isopoda	Isopoda sp.1	N	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0003
F.Ampeliscidae	Ampelisca sp.1	S	5	1	0	1	0	6	1	2	2	0	16	14	3	20.8	0.0358
	Ampeliscidae sp.1	S	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
F.Isaeidae	Megamphopus sp.1	S D	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	<0.0001
F.Phoxocephallidae	Heterophoxus sp.1	S	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0.0004
	Phoxocephallidae sp.1	S	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0000
SO.Gammaridea	Gammaridea sp.1	S	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0.2	0.0002
	Gammaridea sp.2	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0.1	<0.0001
	Gammaridea sp.3	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0.1	0.0001
F.Galatheidae	Munida sp.1	N C	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
F.Callianassidae	Callianassa sp.1	N C	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0.2	0.0002
F.Paguridae	Paguridae sp.1	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.1	0.0005
S.Oxystomata	Oxystomata sp.1	C	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0019

Apéndice 1. (Continuación)

Taxón	Especie	Tipo Alim.	Muestra												DP	BP	
			43	43	48	48	35	57	57	63	63	31	11	5			4
F.Parthenopidae	Leiolambrus sp.1	C	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0016
SF.Oxyrhyncha	Oxyrhyncha sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0.2	0.0037
F.Pinnotheridae	Pinnotheridae sp.1	N	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0003
	Pinnotheridae sp.2	N	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0028
	Pinnotheridae sp.3	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	0.0009
SF.Brachyrhyncha	Brachyrhyncha sp.1	C	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0033
	Brachyrhyncha sp.2	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	2	0	0.8	0.0037
O.Decapoda	Decapoda sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0002
P.MOLLUSCA																	
F.Solemyidae	Solemya panamensis	D	0	0	0	0	0	0	16	20	9	0	0	0	0	3.0	0.0978
SC.Palaeotaxodonta	Palaeotaxodonta sp.1	D'	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0.1	<0.0001
F.Mytilidae	Mytilidae sp.1	S	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	<0.0001
F.Pectinidae	Pectinidae sp.1	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	0.0000
F.Cardiidae	Cardiidae sp.1	S	0	6	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0.6	0.0054
F.Lucinidae	Lucinidae sp.1	S	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0018
SC.Heterodonta	Heterodonta sp.1	S	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0001
	Heterodonta sp.2	D	1	0	1	1	0	0	1	4	6	7	0	0	1	1.7	0.0980
	Heterodonta sp.3	S	1	0	10	2	1	1	3	0	0	0	0	0	0	1.1	0.0018
F.Cuspidariidae	Cuspidariidae sp.1	C	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	<0.0001
C.Bivalvia	Bivalvia sp.1	S	0	0	1	0	0	0	1	1	4	0	1	0	0	0.5	0.0003
F.Naticidae	Naticidae sp.1	C	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.2	0.0003
F.Bullidae	Bullidae sp.1	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	<0.0001
C.Scaphopoda	Scaphopoda sp.1	D'	0	6	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0.5	0.0002
OTROS PHYLA																	
C.Ophiuroidea	Ophiuroidea sp.1	S D	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0133
	Ophiuroidea sp.2	S D	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0.3	0.0476
	Ophiuroidea sp.3	S D	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0.2	0.0001
	Ophiuroidea sp.4	S D	5	3	8	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0.0170
	Ophiuroidea sp.5	S D	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.2	0.0015
	Ophiuroidea sp.6	S D	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0001
	Ophiuroidea sp.7	S D	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0050
	Ophiuroidea sp.8	S D	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0.2	0.0008
	Ophiuroidea sp.9	S D	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0.2	0.0001
P.Nemertinea	Nemertinea sp.1	C	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0016
	Nemertinea sp.2	C	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0689
	Nemertinea sp.3	C	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.1	0.0002
	Nemertinea sp.4	C	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.0024
	Nemertinea sp.5	C	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0005
	Nemertinea sp.6	C	3	0	2	1	3	2	0	2	0	3	0	0	0	1.2	0.0043
	Nemertinea sp.7	C	3	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0.5	0.0122
	Nemertinea sp.8	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.1	0.0039
C.Turbellaria	Turbellaria sp.1	C	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0.1	<0.0001
	Turbellaria sp.2	C	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	<0.0001
P.Sipunculida	Sipunculida sp.1	N D	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1	0.0001
R.Animalia	Animalia sp.1	S	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	5.1	0.0028
	Animalia sp.2	D	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0.2	0.0001

Apéndice 2. Densidad (ind/0.1 m2), biomasa (g/0.1 m2) y nro. especies (X = esp./0.1 m2, TOT = esp./est.) obtenidos por muestra y por grupo taxonómico. CV = Coeficiente de variabilidad.

Mta.	Densidad							Biomasa							Nro. especies						
	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT	POL	CRU	MOL	OFI	NEM	OTR	TOT
43-1	53	12	7	8	10	0	90	0.204	0.062	0.002	0.138	0.029	0.000	0.434	23	6	3	4	3	0	39
43-2	110	4	16	7	3	10	150	0.880	0.002	0.032	0.339	0.013	0.003	1.269	34	4	5	5	2	1	51
Prom.	81.5	8	11.5	7.5	6.5	5	120	0.542	0.032	0.017	0.238	0.021	0.001	0.852	28.5	5	4	4.5	2.5	0.5	45
CV	49.5	70.7	55.3	9.4	76.1	141.4	35.4	88.3	130.8	125.4	59.6	52.2	141.4	69.3	27.3	28.3	35.4	15.7	28.3	141.4	18.9
TOT															39	7	8	6	4	1	65
48-1	55	3	13	9	8	0	88	0.593	0.005	0.043	0.081	1.360	0.000	2.081	19	2	4	2	4	0	31
48-2	30	2	3	4	2	0	41	0.707	0.010	0.020	0.063	0.043	0.000	0.843	14	2	2	1	2	0	21
Prom.	42.5	2.5	8	6.5	5	0	64.5	0.650	0.007	0.032	0.072	0.701	0.000	1.462	16.5	2	3	1.5	3	0	26
CV	41.6	28.3	88.4	54.4	84.9	0.0	51.5	12.4	53.0	50.7	17.2	132.8	0.0	59.9	21.4	0.0	47.1	47.1	47.1	0.0	27.2
TOT															24	4	4	2	4	0	38
35-2	40	2	1	1	4	0	48	0.469	0.002	0.002	0.023	0.032	0.000	0.528	12	1	1	1	2	0	17
57-1	103	9	2	2	4	0	120	3.212	0.021	0.037	0.001	0.044	0.000	3.315	34	3	2	2	2	0	43
57-2	108	3	5	3	1	4	124	2.419	0.024	0.050	0.009	0.003	0.003	2.509	35	3	3	2	1	2	46
Prom.	105.5	6	3.5	2.5	2.5	2	122	2.815	0.023	0.044	0.005	0.024	0.001	2.912	34.5	3	2.5	2	1.5	1	44.5
CV	3.4	70.7	60.6	28.3	84.9	141.4	2.3	19.9	10.6	21.3	106.7	123.5	141.4	19.6	2.0	0.0	28.3	0.0	47.1	141.4	4.8
TOT															48	5	4	3	3	2	65
63-1	97	6	23	2	4	0	132	2.189	0.096	0.312	0.011	0.094	0.000	2.700	25	4	4	2	3	0	38
63-2	175	5	34	3	0	1	218	2.925	0.015	0.386	0.046	0.000	<.001	3.372	39	4	6	3	0	1	53
Prom.	136	5.5	28.5	2.5	2	0.5	175	2.557	0.055	0.349	0.028	0.047	<.001	3.036	32	4	5	2.5	1.5	0.5	45.5
CV	40.6	12.9	27.3	28.3	141.4	141.4	34.7	20.4	103.4	15.1	87.2	141.4	141.4	15.6	30.9	0.0	28.3	28.3	141.4	141.4	28.3
TOT															43	6	6	4	3	1	63
31-1	158	2	17	3	3	1	184	6.575	0.003	1.496	0.461	0.009	<.001	8.545	15	2	3	2	1	1	24
11-1	368	165	4	0	0	0	537	1.178	0.338	0.003	0.000	0.000	0.000	1.518	12	5	4	0	0	0	21
5-1	117	18	0	0	0	0	135	0.561	0.054	0.000	0.000	0.000	0.000	0.616	3	2	0	0	0	0	5
4-2	267	8	1	0	1	41	318	1.485	0.058	0.002	0.000	0.039	0.024	1.606	13	4	1	0	1	1	20

Apéndice 3. Densidad (D, ind/0.1 m²) y biomasa (B, g/0.1 m²) de las especies dominantes cada estación de muestreo. Porcentajes entre paréntesis (%).

-----Estación 43-----	D		-----Estación 48-----	D		-----Estación 35-----	D	
Notomastus sp.2	10.5	(8.8)	Proclea sp.1	7	(10.9)	Heterospio sp.1	12	(25.0)
Aricidea sp.3	9	(7.5)	Ophiuroidea sp.4	6	(9.4)	Amphinomidae sp.1	7	(14.6)
Euclymene sp.1	8.5	(7.1)	Heterodonta sp.3	6	(9.4)	Proclea sp.1	5	(10.4)
Maldanidae sp.2	5.5	(4.6)	Amphinomidae sp.1	5.5	(8.6)	Aricidea sp.1	3	(6.3)
Lumbrineris sp.2	5	(4.2)	Heterospio sp.1	5	(7.8)	Ninco sp.1	3	(6.3)
Total		(32.1)	Total		(46.1)	Total		(62.5)
	B			B			B	
Aphroditidae sp.1	0.2493	(30.1)	Nemertinea sp.2	0.6205	(41.6)	Amphinomidae sp.1	0.2154	(42.0)
Ophiuroidea sp.1	0.1198	(14.4)	Onuphidae sp.2	0.2149	(14.4)	Laonice sp.1	0.1259	(24.5)
Onuphis sp.1	0.0530	(6.4)	Amphinomidae sp.1	0.1352	(9.1)	Heterospio sp.1	0.0489	(9.5)
Ophiuroidea sp.7	0.0453	(5.5)	Ophiuroidea sp.4	0.0895	(6.0)	Ophiuroidea sp.4	0.0226	(4.4)
Ophiuroidea sp.4	0.0405	(4.9)	Paraprionospio pinnata	0.0666	(4.5)	Aricidea sp.1	0.0217	(4.2)
Total		(61.2)	Total		(75.6)	Total		(84.6)
-----Estación 57-----	D		-----Estación 63-----	D		-----Estación 31-----	D	
Amphinomidae sp.1	16.5	(13.5)	Streblosoma sp.1	46	(26.3)	Cossura chilensis	125	(67.9)
Terebellidae sp.1	11.5	(9.4)	Solemya panamensis	18	(10.3)	Magelona sp.1	15	(8.2)
Aricidea sp.3	8.5	(7.0)	Onuphidae sp.2	14	(8.0)	Solemya panamensis	9	(4.9)
Notomastus sp.2	7.5	(6.1)	Euclymene sp.1	7	(4.0)	Heterodonta sp.2	7	(3.8)
Heterospio sp.1	6.5	(5.3)	Onuphidae sp.1	6	(3.4)	Nercis sp.1	3	(1.6)
Total		(41.4)	Total		(62.0)	Total		(86.4)
	B			B			B	
Amphinomidae sp.1	1.1971	(41.0)	Notomastus sp.1	0.5707	(20.1)	Glycera americana	4.8910	(59.3)
Orbiniidae sp.1	0.4315	(14.8)	Streblosoma sp.1	0.5681	(20.0)	Notomastus sp.1	1.1535	(14.0)
Terebellidae sp.1	0.1745	(6.0)	Glycera americana	0.4409	(15.5)	Heterodonta sp.2	0.8180	(9.9)
Capitellidae sp.2	0.1694	(5.8)	Solemya panamensis	0.2774	(9.8)	Solemya panamensis	0.6029	(7.3)
Asychis sp.1	0.1239	(4.2)	Nephtys sp.1	0.1032	(3.6)	Ophiuroidea sp.2	0.4028	(4.9)
Total		(71.7)	Total		(69.0)	Total		(95.5)
-----Estación 11-----	D		-----Estación 5-----	D		-----Estación 4-----	D	
Ampelisca sp.1	161	(30.0)	Paraprionospio pinnata	108	(80.0)	Paraprionospio pinnata	148	(46.5)
Paraprionospio pinnata	139	(25.9)	Ampelisca sp.1	14	(10.4)	Magelona phyllisae	79	(24.8)
Cossura chilensis	98	(18.2)	Magelona phyllisae	5	(3.7)	Animalia sp.1	41	(12.9)
Magelona sp.1	47	(8.8)	Brachyrhyncha sp.2	4	(3.0)	Nephtys sp.1	9	(2.8)
Nephtys sp.1	21	(3.9)	Nephtys sp.1	4	(3.0)	Pherusa sp.1	8	(2.5)
Total		(86.8)	Total		(100)	Total		(89.6)
	B			B			B	
Nephtys sp.1	0.4690	(33.2)	Paraprionospio pinnata	0.5964	(87.3)	Paraprionospio pinnata	0.9469	(64.2)
Paraprionospio pinnata	0.3288	(23.3)	Nephtys sp.1	0.0354	(5.2)	Nephtys sp.1	0.1334	(9.0)
Ampelisca sp.1	0.2651	(18.8)	Ampelisca sp.1	0.0283	(4.1)	Sabellaria sp.1	0.0766	(5.2)
Pectinaria granulata	0.1810	(12.8)	Brachyrhyncha sp.2	0.0201	(2.9)	Pilargidae sp.2	0.0752	(5.1)
Pilargidae sp.2	0.0551	(3.9)	Magelona phyllisae	0.0032	(0.5)	Magelona phyllisae	0.0498	(3.4)
Total		(91.9)	Total		(100)	Total		(86.9)