

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

E.A.P DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Foraminíferos Bentónicos de la plataforma frente a
Callao: variación espacial de la estructura comunitaria
en relación a factores ambientales, disponibilidad de
alimento y otros componentes del Bentos**

Tesis

Para Optar al Título Profesional de Biólogo con mención en Hidrobiología
y Pesquería

AUTOR

Jorge Aquiles Cardich Salazar

ASESOR

Dr. Carlos Paredes Quiróz

Lima – Perú

2013

A mi familia y amigos.

AGRADECIMIENTOS

Debo agradecer principalmente a los proyectos JEAI - MIXPALEO (Laboratorio Mixto de Investigaciones Paleoceanográficas) y LMI DISCOH (Dinámicas del Sistema de la Corriente de Humboldt), de la cooperación IRD-IMARPE, por apoyarme con todos los gastos necesarios para la realización de los análisis y con el estipendio recibido a lo largo del estudio. También agradezco a sobremanera al proyecto MiniOx de IMARPE con el cual no hubiera sido posible la obtención de las muestras presentadas en esta tesis.

A Dimitri Gutiérrez, co-asesor y mentor, por todo el apoyo continuo y discusión sesuda sobre diferentes temas. Muchas gracias por todo esto y más. A la Ing. María Morales, porque sin su gran ayuda, no hubiera podido avanzar en lo arduo de la identificación taxonómica de los foraminíferos. A Michelle Graco, por todo su conocimiento vertido en clases y al Dr. Abdel Sifeddine, responsable de los proyectos que apoyaron esta tesis.

A todo el grandioso, animoso y divertido grupo del Laboratorio de Bentos Marino de IMARPE. Comenzando por los geniales Lucho Quipúzcoa, Robert Marquina y Willy Yupanqui. A Edgardo Enríquez y Víctor Aramayo por quienes me inicié en el mundo meiobentos. A Alex Pérez y Braulio Cueva, quienes además de apoyarme con el análisis de muestras, me prestaron su compañerismo.

A toda la impecable tripulación del B.I.C. José Olaya Balandra, a quienes les debo la obtención de las muestras y la suculenta comida a bordo.

A Carine Almeida, súper amiga foramineróloga y a Alexis Castillo compadre chileno avocado a estos organismos.

Muchas gracias a Sergio Mayor y la Dra. María Elena Pérez, quienes me proveyeron con información variada sobre el tema en el ambiente frente a Perú. A los excelentes Dres. Joan Bernhard, Andrew Gooday y Samuel Bowser y, en especial, al Dr. Anthony Rathburn por su ayuda vía correo electrónico. Espero trabajar con todos ellos en el futuro cercano.

Un especial agradecimiento al Dr. Carlos Paredes, quien aceptó ser mi asesor en este campo no muy popular en territorio peruano.

Por último, muchas gracias a mis papás y hermanas, quienes me insistían en todo momento en la conclusión de este trabajo y me apoyaron y aprendieron a comprenderme y lo siguen haciendo. Muchas gracias en verdad.

ÍNDICE GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	5
2.1 <i>Características y procesos en ambientes deficientes en oxígeno</i>	5
2.1.1 <i>Formación y distribución de las ZMO</i>	5
2.1.2 <i>Ambientes bentónicos asociados a las condiciones de oxígeno</i>	6
2.1.3 <i>Diagénesis de materia orgánica sedimentaria y condiciones geoquímicas bajo deficiencia de oxígeno</i>	7
2.2 <i>La ZMO frente a Perú central</i>	9
2.2.1 <i>Distribución y características importantes</i>	9
2.2.2 <i>Características de la macrobiota y de la meiobiota metazoaria</i>	10
2.3 <i>Ecología y adaptaciones de los foraminíferos bentónicos</i>	12
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	17
4.1 <i>Área de estudio</i>	17
4.2 <i>Foraminíferos bentónicos y meiofauna metazoaria</i>	18
4.3 <i>Macrofauna y macro-bacterias</i>	22
4.4 <i>Bacterias microscópicas</i>	23
4.5 <i>Oxígeno disuelto</i>	23
4.6 <i>Clorofila-a, Nitrógeno total y Carbono total en el sedimento</i>	24
4.7 <i>Sulfuro de hidrógeno</i>	25

4.8 <i>Procesamiento de datos y análisis estadístico</i>	26
5. RESULTADOS	27
5.1 <i>Parámetros oceanográficos</i>	27
5.2 <i>Propiedades geoquímicas del sedimento y del agua intersticial</i>	27
5.3 <i>Bacterias microbianas</i>	33
5.4 <i>Meiofauna metazoaria</i>	36
5.5 <i>Comunidades macrobentónicas: macrofauna y <u>Thioploca</u> spp.</i>	39
5.6 <i>Foraminíferos bentónicos: distribución espacial</i>	41
5.7 <i>Foraminíferos bentónicos: distribución vertical en el sedimento</i>	46
5.8 <i>Relaciones entre los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos y los factores abióticos/bióticos</i>	53
6. DISCUSIÓN	63
6.1 <i>Reciclaje de carbono y disponibilidad de alimento</i>	63
6.2 <i>Comunidad de foraminíferos bentónicos: distribución espacial</i>	65
6.3 <i>Relaciones de la comunidad de foraminíferos bentónicos con otros componentes bióticos</i>	70
6.4 <i>Distribución vertical y preferencias de microhábitat</i>	72
6.5 <i><u>Virgulinema fragilis</u> y la concentración de H₂S</i>	75
6.6 <i>Implicancias para estudios paleoceanográficos</i>	77
7. CONCLUSIONES	79
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80

9. ANEXO

9.1 Fotografías bajo el estereoscopio y el microscopio de luz de las especies más abundantes de foraminíferos bentónicos en la plataforma frente a Callao. 93

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución del promedio anual de oxígeno disuelto a 400 m de profundidad, con contornos cada $50 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ ($\sim 1 \text{ mL L}^{-1}$). Adaptado de Karstensen <i>et al.</i> (2008).	5
Figura 2. Clasificación de ambientes con diferentes concentraciones de oxígeno (Adaptado de Jorissen <i>et al.</i> , 2007).	7
Figura 3. Representación esquemática de los perfiles en el agua intersticial a partir del uso secuencial de los aceptores de electrones durante la degradación de la materia orgánica. Adaptado de Froelich <i>et al.</i> (1979).	8
Figura 4. Modelo conceptual sobre la sucesión de las comunidades bentónicas en la plataforma frente a Perú central. Adaptado de Gutiérrez <i>et al.</i> (2008).	12
Figura 5. El modelo conceptual TROX (Adaptado de Jorissen <i>et al.</i> , 1995).	14
Figura 6. Estaciones costeras fijas de IMARPE frente a Callao: estaciones de bentos y sedimentos (triángulos rojos) comprendidas sobre la plataforma continental y estaciones oceanográficas (rombos azules).	18
Figura 7. Muestreo de los testigos de sedimento superficial y detalle del protocolo utilizado para los foraminíferos bentónicos y meiofauna metazoaria.	19
Figura 8. Secciones verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (a) y oxígeno disuelto (mL L^{-1}) (b) en la plataforma frente a Callao en abril de 2009.	28
Figura 9. Propiedades del sedimento superficial (0 – 1 cm) en la transecta frente a Callao en abril 2009: a) % C total, b) % N total, c) Cl-a:Feop, y d) Bact C:CT	30
Figura 10. Contenidos de Cl-a ($\mu\text{g cm}^{-3}$) en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a	32

Callao en abril 2009.

Figura 11. Perfiles verticales promedio ($n = 2$) de los contenidos de Cl-a en los diez centímetros superficiales del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. 34

Figura 12. Perfiles verticales por réplica del H_2S ($nmol L^{-1}$) en el agua intersticial de los primeros cinco centímetros superficiales del sedimento en las estaciones E2 (94 m) y E5 (178 m). Nótese la diferencia de magnitud entre estaciones. 35

Figura 13. Perfiles verticales promedio ($n = 2$) de la biomasa ($mg C g^{-1}$) de bacterias heterótrofas en los cinco centímetros superficiales del sedimento en las estaciones E2 (94 m) y E5 (178 m). 35

Figura 14. Distribución vertical (ind. $50cm^{-3}$) de la meiofauna metazoaria (paneles superiores) y contribución (%) de los grandes grupos taxonómicos en cada intervalo de sedimento (paneles inferiores; el complemento de la abundancia relativa corresponde al *Phylum Nematoda*) en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. 38

Figura 15. Densidad (ind. $50cm^{-2}$) y biomasa ($mg 50cm^{-2}$) de la macrofauna en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009. 40

Figura 16. Biomasa ($mg 50cm^{-2}$) de *Thioploca* spp. en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009. 41

Figura 17. Densidad (ind. $50 cm^{-2}$) de foraminíferos bentónicos en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009. 43

Figura 18. *Stock* total por grandes grupos (a) y riqueza de especies (b) de 45

foraminíferos bentónicos en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009.

Figura 19. Análisis de conglomerados (*cluster analysis*) para todas las muestras (0 – 5 cm) de foraminíferos bentónicos. 46

Figura 20. Abundancia relativa (%) de las especies de foraminíferos bentónicos por fracción de tamaño en: a) las estaciones que presentan la comunidad asociada a anoxia (E1 y E2) y b) las estaciones que presentan la comunidad asociada a postoxia, frente a Callao en abril de 2009. 47

Figura 21. Distribución vertical de los grupos principales de foraminíferos bentónicos por fracción de tamaño en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. 50

Figura 22. Distribución vertical de las cinco especies de foraminíferos bentónicos más abundantes en las cinco estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. $ALD_{5\ 63-150}$ = ALD de individuos jóvenes; $ALD_{5\ >150}$ = ALD de individuos adultos. 51

Figura 23. Concentraciones de H₂S en el agua intersticial junto a la distribución vertical de *Virgulinema fragilis* en la estación E2. 77

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Características de las estaciones de muestreo.	17
Tabla 2. Tabla resumen de los parámetros ambientales medidos en las estaciones de la plataforma frente a Callao en abril de 2009. OD = oxígeno disuelto sobre el fondo; C total = Carbono total; N total = Nitrógeno total; Cl-a = clorofila-a; Cl-a:Feop = razón entre las concentraciones de clorofila-a y feopigmentos; H ₂ S = sulfuro de hidrógeno; Bact C:CT = razón entre las concentraciones del carbono microbiano y el carbono total.	29
Tabla 3. Parámetros comunitarios de bacterias microbianas, meiofauna metazoaria, <i>Thioploca</i> spp. y macrofauna en las estaciones de la plataforma frente a Callao en abril de 2009.	37
Tabla 4. Resumen de los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos en las estaciones de la plataforma frente a Callao en abril de 2009. S = riqueza de especies; H' = índice de biodiversidad de Shannon; λ = índice de dominancia de Simpson.	42
Tabla 5. Matriz de correlaciones de Spearman entre los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos y los factores bióticos y abióticos en los intervalos 0 - 1 cm y 0 - 5 cm.	57
Tabla 6. Matriz de correlaciones de Spearman entre los indicadores cuantitativos de microhábitat de los foraminíferos bentónicos (ALD ₅) y los factores bióticos y abióticos.	61
Tabla 7. Riqueza de especies y densidad de foraminíferos bentónicos vivos en ambientes pobres en oxígeno con similar profundidad a la de este estudio.	68

Fuente: (1) Phleger y Soutar (1973); (2) Tapia et al. (2008); (3) Hgslund et al. (2008); (4) Schumacher et al. (2007) y (5) Larkin et al. (2006). N. d. = sin datos.

RESUMEN

Se estudió la ecología de la comunidad de foraminíferos bentónicos (>63 μm) en la plataforma continental frente a Callao (12° S) en Abril de 2009. Se muestrearon los sedimentos de cinco estaciones dispuestas en una transecta transversal a la plataforma, con estaciones en la plataforma interna (48 y 98 m), media (117 m) y externa (143 y 178 m). Se tomaron muestras con un equipo multicacatestigos para los foraminíferos bentónicos y otras comunidades del bentos, CI-a, C total y N total en el sedimento, y sulfuro en el agua intersticial. Todas las estaciones se encontraron bajo condiciones disóxicas en el agua de fondo, pero presentaron condiciones biogeoquímicas distintas. El sedimento de las estaciones de la plataforma interna se caracterizó por presentar altos contenidos de materia orgánica lábil y anoxia en el agua intersticial. Al contrario, las demás estaciones, expuestas permanentemente a la zona de mínima de oxígeno (ZMO), mostraron un sedimento con bajos contenidos de materia orgánica lábil y condiciones postóxicas. Dos comunidades de foraminíferos bentónicos fueron determinadas, en concordancia con *biofacies* estratigráficas de foraminíferos bentónicos reportados para el margen superior peruano. Las estaciones bajo anoxia estuvieron dominadas por *Bolivina costata*, seguida por *Virgulinitella fragilis*, el morfotipo esférico Alogrómido 1 y *Nonionella auris* (comunidad de anoxia). Por otro lado, *Bolivina humilis* y *Buliminella tenuata*, seguidas por *Bolivina pacifica* y *Bathysiphon* sp. dominaron las estaciones bajo postoxia (comunidad de postoxia). Las distribuciones verticales de *Virgulinitella fragilis*, *Nonionella auris* y del morfotipo Alogrómido 1 reflejaron adaptaciones fisiológicas y simbióticas a la anoxia. Estos resultados llevan a la conclusión que en sedimentos muy deficientes en oxígeno, el contenido de la materia orgánica lábil y las condiciones de óxido-reducción del sedimento gobiernan los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos.

Palabras claves: foraminíferos bentónicos, ZMO, anoxia, postoxia, alimento lábil, Callao

ABSTRACT

The ecology of the benthic foraminiferal community (>63 μm) was studied in the continental shelf off Callao (12° S) during April 2009. Five sediment stations along a cross-shelf transect were sampled from the inner-shelf (48 and 98 m), mid-shelf (117 m) and outer-shelf (143 and 178 m). Multicorer samples were taken for benthic foraminifera and other benthic communities, sedimentary Chl-a, total C and total N, and pore-water sulfide. All the sites were subjected to dysoxic conditions in the bottom water, but differed in their sedimentary biogeochemical conditions. The inner-shelf stations' surface sediment was characterized by high contents of labile organic matter and anoxic conditions in the pore-water. On the other hand, the other stations, more permanently subjected to the oxygen minimum zone (OMZ), showed postoxic conditions in the sediment and lower contents of labile organic matter. Two different benthic foraminiferal assemblages were determined, in accordance with reported stratigraphic benthic foraminiferal biofacies for the Peruvian upper margin. The stations under anoxia were dominated by *Bolivina costata*, followed by *Virgulinitella fragilis*, a spherical allogromiid morphotype and *Nonionella auris* (the anoxia-community). On the other hand, the stations under postoxia was dominated by *Bolivina humilis* and *Buliminella tenuata*, followed by *Bolivina pacifica* and *Bathysiphon* sp (the postoxia-community). Vertical distributions of *Virgulinitella fragilis*, *Nonionella auris* and a spherical allogromiid morphotype likely reflect physiological and symbiotic adaptations to anoxia. This results lead to the conclusion that under this oxygen-deficient setting, the labile organic matter content and the sedimentary redox conditions govern the community parameters.

Keywords: benthic foraminifera, OMZ, anoxia, postoxia, labile food, Callao

1. INTRODUCCIÓN

El Sistema de surgencias de la Corriente de Humboldt se encuentra entre los más productivos del mundo, extendiéndose a lo largo del Pacífico sur-oriental frente a Chile y Perú (Graco *et al.*, 2007; Pennington *et al.*, 2006; Zuta y Guillén, 1970). El gran flujo de materia orgánica hacia el fondo marino combinado con la presencia de aguas pobres en oxígeno y con una pobre ventilación ocasiona el agotamiento de oxígeno disuelto en aguas intermedias y, por consiguiente, esta área mantiene una Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) extensa, intensa y permanente que intercepta el margen continental de Perú (Helly y Levin, 2004).

Donde la ZMO intercepta al fondo marino, se originan fuertes gradientes de oxígeno sobre el fondo, afectando a las propiedades bioquímicas del sedimento y a las comunidades bentónicas que allí habitan (Levin, 2003), con evidencia de la dominancia de los nemátodos de la meiofauna y los foraminíferos calcáreos (Gooday *et al.*, 2000; Neira *et al.*, 2001).

Los foraminíferos del bentos pueden alcanzar más de la mitad de la biomasa total del macro- y meiobentos en ambientes deficientes en oxígeno, lo que implica un papel ecológico muy importante en el ciclo del carbono orgánico (Gooday *et al.*, 1992) y pueden jugar un rol más importante que la meiofauna metazoaria en el ciclo del carbono orgánico en ambientes profundos (Nomaki *et al.*, 2005). Los foraminíferos son sensibles a los cambios ambientales, por lo que el análisis de los cambios en su composición comunitaria puede reflejar cambios en las condiciones oceanográficas. Además, debido a la buena preservación de sus testas calcáreas, la tafocenosis de las testas es muy usada en

estudios paleoceanográficos constituyendo trazadores con un record fósil bien documentado para reconstrucciones de flujo de materia orgánica y de la oxigenación del fondo (Van der Zwaan *et al.*, 1999). Por lo tanto, un mejor entendimiento de la ecología de los foraminíferos bentónicos vivos dentro de la ZMO es importante para inferir variaciones en paleo-productividad y paleo-oxigenación.

En varios estudios realizados, se ha observado que la estructura y la distribución de la comunidad de foraminíferos bentónicos varían en relación a la disponibilidad de alimento y al contenido de oxígeno disuelto en el fondo (Gooday y Rathburn, 1999; Levin *et al.*, 2002). Algunas especies presentan adaptaciones que les permiten tolerar condiciones deficientes de oxígeno y hasta sobrevivir a la falta total de oxígeno (anoxia) en el agua intersticial. Una vez agotado este gas, el sulfato es tomado como aceptor de electrones para la descomposición de la materia orgánica por acción microbacteriana produciéndose sulfuro de hidrógeno (H₂S). La acumulación de H₂S en el agua intersticial es indicadora de condiciones anaeróbicas altamente reductoras. Por lo tanto, este parámetro es útil para caracterizar las condiciones ambientales que rodean a los foraminíferos bentónicos. Asimismo, el conocimiento del efecto de las concentraciones de H₂S sobre la comunidad de foraminíferos bentónicos en condiciones naturales puede aplicarse a escenarios de enriquecimiento orgánico por causas antrópicas.

El margen continental frente a Callao (12° S), se caracteriza por presentar una ZMO intensa y somera (Gutiérrez *et al.*, 2006), así como gradientes de sedimentación de materia orgánica, oxígeno disuelto sobre el fondo (OD) y H₂S en el agua intersticial. Aquí se ha explorado el efecto de la disponibilidad de materia orgánica y del oxígeno disuelto sobre la estructura comunitaria de los foraminíferos bentónicos (Pérez *et al.*, 2002;

Phleger y Soutar, 1973; Khusid, 1974). Para sedimentos batiales frente a Callao, Pérez *et al.* (2002) encontraron una alta abundancia de foraminíferos calcáreos con dominancia de la especie *Bolivina seminuda* en el centro de la ZMO (OD = 0.02 mL L⁻¹; 305 m de profundidad). Las abundancias totales y la composición de especies calcáreas mostraron además una variación con el gradiente de oxígeno y de profundidad. Phleger y Soutar (1973) encontraron altas abundancias en la plataforma externa (180 m) frente a Callao, con una dominancia clara de la especie *Bolivina cf. pacifica*. En un trabajo a mayor escala espacial, Khusid (1974) distinguió dos regiones frente a Perú-Chile, donde la región norte (6 – 12 °S) se caracterizaba por una mayor abundancia y menor diversidad de foraminíferos bentónicos que en la región sur (21 – 23 °S). Levin *et al.* (2002) mostraron resultados integrados de las comunidades bentónicas de sedimentos batiales para enero de 1998 frente a Callao, incluyendo a los foraminíferos. En este estudio, los foraminíferos calcáreos y los nemátodos de la meiofauna metazoaria parecieron ser favorecidos por las altas cantidad y calidad de alimento y debido también a un efecto indirecto de los bajos tenores de OD; mientras que los copépodos y los foraminíferos aglutinados exhibieron correlaciones positivas con los niveles de OD.

A pesar de estas investigaciones, no existen estudios que caractericen la variación espacial y la distribución vertical de la estructura comunitaria de foraminíferos bentónicos y de los factores que los regulan. En particular, no se ha estudiado la influencia del sulfuro de hidrógeno. Además, esta zona constituye un área de estudio intensiva de las comunidades del bentos en relación a la variabilidad oceanográfica (Gutiérrez *et al.*, 2008) y la integración con el estudio de la comunidad de foraminíferos bentónicos proveerá más conocimiento para el entendimiento de la ecología del subsistema bentónico.

Con el fin de contribuir al conocimiento de la ecología de la comunidad de los foraminíferos bentónicos y su comportamiento bajo condiciones de deficiencia extrema de oxígeno, el objetivo de la presente investigación es caracterizar la abundancia, composición taxonómica y la distribución vertical de la comunidad de foraminíferos bentónicos en el periodo de verano/otoño 2009 en la plataforma frente a Callao y analizar su relación con los factores ambientales y comunidades bentónicas mencionados.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Características y procesos en ambientes deficientes en oxígeno

2.1.1 Formación y distribución de las ZMO

La deficiencia de oxígeno es un rasgo del océano global, pudiendo ser de carácter permanente, estacional o episódico (Levin, 2003). Las ZMO se definen como regiones subsuperficiales del mar con un contenido de oxígeno por debajo de 0.5 mL L^{-1} ($< 22 \mu\text{M}$; $\sim 7.5\%$ de saturación). La profundidad de la columna de agua a la cual se presenta la ZMO va desde la plataforma continental hasta zonas batiales (10 - 1300 m) (Levin, 2003).

Son dos los factores responsables de la formación de la ZMO. El primer factor es de carácter físico y está referido a una lenta circulación y a la presencia de masas de agua fuente pobres en oxígeno (Helly y Levin, 2004). Esta condición debe ocurrir en combinación de un segundo factor de carácter bioquímico: la descomposición del material

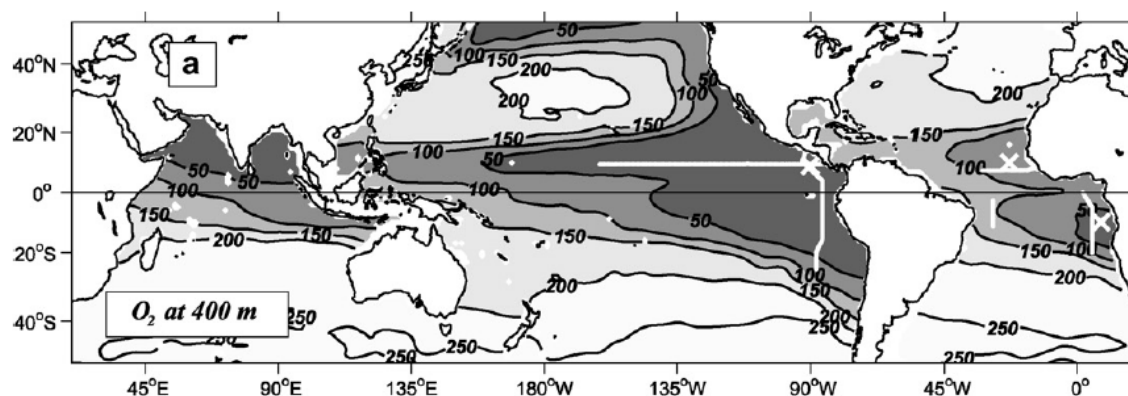


Figura 1. Distribución del promedio anual de oxígeno disuelto a 400 m de profundidad, con contornos cada $50 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ ($\sim 1 \text{ mL L}^{-1}$). Adaptado de Karstensen *et al.* (2008).

fitoplanctónico que fluye hacia el fondo marino por la columna de agua. Una alta productividad primaria está asociada a una fuerte surgencia en la zona, por lo que las ZMO generalmente están presentes bajo áreas de intenso afloramiento. Esta combinación generadora de ZMO ocurre en grandes áreas del Océano Pacífico oriental, en el Océano Atlántico suroriental frente a África occidental y en el norte del Océano Índico (Fig. 1).

Donde la ZMO intercepta el margen continental, se crean fuertes gradientes de oxígeno disuelto en el fondo que afectan a las propiedades del sedimento. Debido a la lenta descomposición del material orgánico sedimentario, los contenidos de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento son bien altos bajo una condición de ZMO (Levin, 2003). Por ejemplo, los contenidos de carbono pueden llegar a 15 - 20% frente a Perú (Neira *et al.*, 2001) y, a pesar que puede haber una porción refractaria grande, puede significar una fuente grande de alimento para el bentos.

2.1.2 Ambientes bentónicos asociados a las condiciones de oxígeno

En lo que concierne a la definición de valores de concentración de oxígeno disuelto, existen varios términos que incluso provienen de diferentes disciplinas. Esto puede crear confusión. La figura 2 muestra la comparación de tres escalas frecuentemente usadas para caracterizar los ambientes bentónicos. Para esta tesis, se usarán los términos óxico, disódico, micróxico, anódico y postódico correspondientes a los rangos definidos por Bernhard y Sen Gupta (1999). El término óxico corresponde a valores por encima de 1 mL L⁻¹, disódico define el rango de 0.1 – 1.0 mL L⁻¹, micróxico corresponde a valores detectables hasta 0.1 mL L⁻¹ y anódico y postódico indican que no hay oxígeno detectable,

con la diferencia que el primero está acompañado por condiciones sulfurosas en el sedimento, mientras que el segundo, no.

	Tyson y Pearson, 1991	Bernhard y Sen Gupta, 1999	Kaiho, 1994
8 mL L ⁻¹	Óxico	Óxico	Óxico alto
			Óxico bajo
2 mL L ⁻¹	Disóxico	1 mL L ⁻¹	Subóxico
		Disóxico	Disóxico
0.2 mL L ⁻¹	Subóxico		
0 mL L ⁻¹	Anóxico	Micróxico	Anóxico
0 mL L ⁻¹		Anóxico/Post-óxico	

Figura 2. Clasificación de ambientes con diferentes concentraciones de oxígeno (Adaptado de Jorissen *et al.*, 2007).

2.1.3 *Diagénesis de materia orgánica sedimentaria y condiciones geoquímicas bajo deficiencia de oxígeno*

Los procesos biogeoquímicos en los sedimentos marinos están íntimamente ligados a procesos y condiciones en la columna de agua, como el flujo de materia orgánica desde la columna de agua y la composición de las aguas de fondo (Middelburg y Levin, 2009). Los materiales orgánicos lábiles y reactivos que sedimentan componen la base alimentaria y/o de crecimiento de los consumidores heterótrofos que habitan los sedimentos. Entre los principales actores de este proceso se encuentra una diversidad de bacterias heterótrofas, protozoarios y metazoarios. El material orgánico puede ser asimilado como producción secundaria o puede ser respirado y mineralizado y sólo una pequeña parte de

la materia orgánica escapa de ser consumida o degradada y se entierra en el sedimento. Debido a la alta demanda bioquímica de oxígeno y a la pobre bioirrigación bentónica en un ambiente de por sí deficiente en oxígeno, la penetración de este gas en el sedimento llega a ser menor a 1 mm en sedimentos fangosos (Glud, 2008).

La limitación de oxígeno desencadena una cascada de aceptores alternativos de electrones usados por microorganismos anaeróbicos. Luego de que se agota el oxígeno, la respiración anaeróbica es secuencialmente realizada a base de nitrato, hidróxidos y óxidos de manganeso y hierro y sulfato (Fig. 3).

El orden de uso de los aceptores de electrones está controlado por el rendimiento de energía termodinámica, así como de la fisiología de los organismos envueltos en cada proceso. Si todos los aceptores son agotados, la materia orgánica es respirada anaeróbicamente y fermentada, generándose metano.

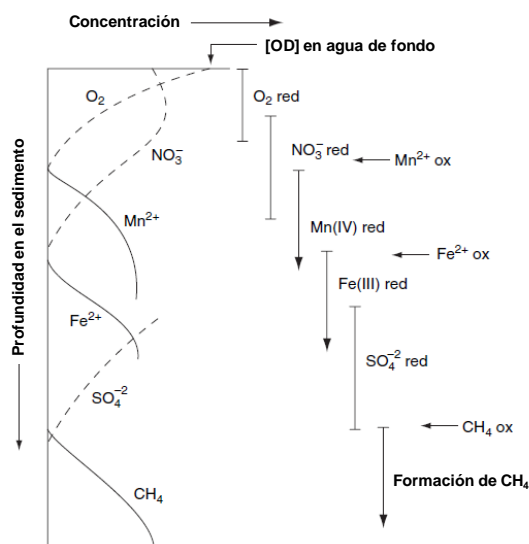


Figura 3. Representación esquemática de los perfiles en el agua intersticial a partir del uso secuencial de los aceptores de electrones durante la degradación de la materia orgánica. Adaptado de Froelich *et al.* (1979).

Además del rendimiento termodinámico, la concentración de los aceptores de electrones es un factor importante. El sulfato es un ión dominante en el océano, estando más disponible que otros aceptores de electrones. Es por esto último que luego de que el oxígeno y nitrato se agotan (como en condiciones anóxicas en el sedimento), la reducción de sulfato es el proceso más importante.

2.2 La ZMO frente a Perú central

2.2.1 Distribución y características importantes

El Sistema de surgencias de la Corriente de Humboldt se encuentra entre los más productivos del mundo, extendiéndose a lo largo del Pacífico sur-oriental frente a Chile y Perú (Graco *et al.*, 2007; Pennington *et al.*, 2006; Zuta y Guillén, 1970). El gran flujo de materia orgánica hacia el fondo marino combinado a la presencia de aguas pobres en oxígeno y a una pobre ventilación ocasiona el agotamiento de oxígeno disuelto en aguas intermedias y, por consiguiente, esta área mantiene una Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) extensa, intensa y permanente que intercepta el margen continental de Perú (Helly y Levin, 2004).

Gutiérrez *et al.* (2006) describen con detalle la ZMO frente a Perú. Ésta es más intensa y somera en comparación a otras ZMO. Frente a Perú central, la ZMO es más intensa debido a que las tasas de degradación de materia orgánica sobrepasan a las tasas de advección de oxígeno asociado al afloramiento y a la contracorriente que se dirige al polo Sur. Frente a Callao (12° S), el borde superior de la ZMO puede llegar a los 30 – 40 m de profundidad de columna de agua. Además, entre los 10 – 16° S alcanza su mayor grosor

(100 – 350 m) y mayor extensión (300 – 400 km) durante años no-El Niño. La variabilidad de la ZMO frente a Perú está sujeta a la Oscilación Sur – El Niño.

Frente al centro y sur de Perú, los sedimentos costeros y de la plataforma se encuentran intensamente reducidos y la reducción de sulfato es el proceso dominante en la oxidación microbiana de la materia orgánica (Suits y Arthur, 2000). Es más, la combinación de la alta productividad, las condiciones casi anóxicas sobre el fondo marino y la baja disolución por sedimentos de origen continental resulta en la preservación de señales asociadas al afloramiento en sedimentos laminados, lo que significa un gran potencial para estudios paleoceanográficos (Gutiérrez *et al.*, 2006).

2.2.2 Características de la macrobiota y de la meiobiota metazoaria

Los intensos gradientes de oxígeno generan un ambiente hostil para los organismos bentónicos. Sólo la fauna eucariótica con adaptaciones a las condiciones deficientes de oxígeno podrá desarrollarse. Las comunidades más comunes son las formadas por protistas y nemátodos, además de los poliquetos y algunos oligoquetos (Levin, 2003). Estas comunidades pueden explotar y utilizar las grandes cantidades de materia orgánica sedimentaria.

Uno de los componentes más importantes de la macrobiota bentónica de la ZMO frente a Perú es el bacteriobentos filamentoso de los géneros *Thioploca* y *Beggiatoa*. Ambos géneros exhiben una capacidad sulfuro-oxidante y nitrato-reductora (Jorgensen y Gallardo, 1999). Se ha postulado que debido a su metabolismo *Thioploca* spp. puede actuar como un “detoxicador” del sedimento, facilitando el establecimiento del zoobentos

(Gallardo *et al.*, 1996). Al posibilitar la presencia de especies vulnerables a la acumulación de H₂S, *Thioploca* spp. puede ser un factor importante para la diversidad de las distintas comunidades meio- y macrobentónicas.

Arntz *et al.* (2006) mostraron que la estructura y la dinámica de las comunidades macrobentónicas en la plataforma continental y el talud superior están controladas principalmente por la concentración de OD resultando en una fuerte zonación batimétrica. Por debajo de la franja costera oxigenada (0 – 10 m), Arntz *et al.* (2006) definieron tres zonas: i) una zona intermedia (10 – 50m) expuesta a deficiencia de oxígeno temporal o eventual, llegando a incluso a la anoxia, dependiendo de la latitud y la topografía costera; ii) la ZMO, con baja biomasa macrofaunal y algunas especies tolerantes de poliquetos y tapices grandes de *Thioploca* spp.; y iii) una zona por debajo de la ZMO, donde el oxígeno aumenta gradualmente al igual que la biomasa y diversidad macrofaunales y la bioperturbación.

Gutiérrez *et al.* (2008) indicaron que los cambios de sucesión interanuales para metazoarios bentónicos y tapices de *Thioploca* en la plataforma interna frente a Callao (12° S) son manejados por episodios de oxigenación asociados a la variabilidad ENSO. Bajo periodos sujetos a microxia en el agua de fondo y condiciones anóxicas en el sedimento, los nemátodos se ven favorecidos y pueden alcanzar grandes biomásas, pero los metazoarios grandes y los tapices de *Thioploca* se ven afectados negativamente. Por otro lado, bajo una mayor frecuencia de episodios de oxigenación, pero aún con la prevalencia de disoxia en el agua de fondo, asociados a eventos El Niño moderados, los tapices de *Thioploca* tienden a estar bien desarrollados y la dominancia de los nemátodos disminuye, mientras que las condiciones micróxicas prevalecen en la interfase sedimento-

agua. Finalmente, bajo regímenes bien oxigenados, asociados a raros eventos El Niño fuertes, la biomasa de la macrofauna metazoaria sobrepasa a la de los otros componentes bióticos. Estas variabilidades están resumidas en la figura 4.

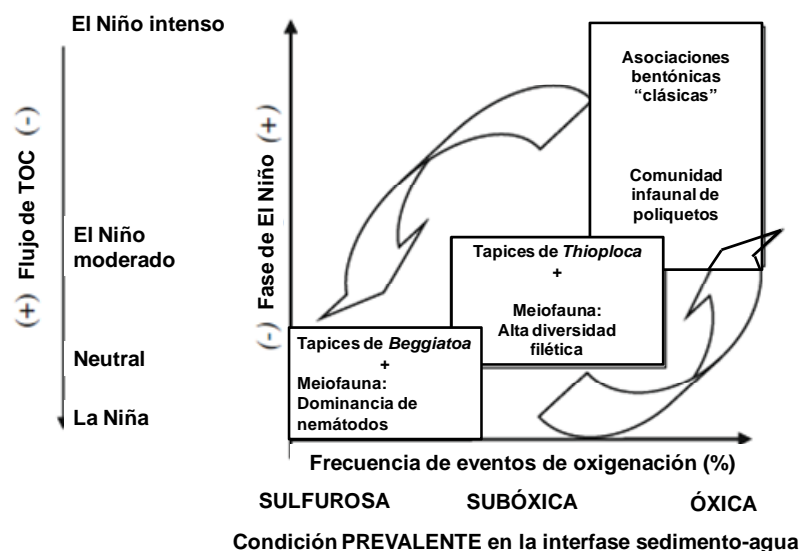


Figura 4. Modelo conceptual sobre la sucesión de las comunidades bentónicas en la plataforma frente a Perú central. Adaptado de Gutiérrez *et al.* (2008).

2.3 Ecología y adaptaciones de los foraminíferos bentónicos

En varios estudios realizados, se ha observado que la estructura y la distribución de la comunidad foraminíferos bentónicos varían en relación a la disponibilidad de alimento y el contenido de oxígeno disuelto en el fondo (Gooday y Rathburn, 1999; Levin *et al.*, 2002). Por un lado, bajos tenores de oxígeno eliminan varios grupos de metazoarios y algunos grupos de foraminíferos, reduciendo la depredación y la competencia. Por otro lado, una alta disponibilidad de materia orgánica conlleva a una comunidad poco diversa dominada por algunas especies oportunistas.

Jorissen *et al.* (1995) explican estas relaciones con el modelo conceptual TROX (el microhábitat explicado en base a las condiciones TRóficas y las concentraciones de OXígeno) (Fig. 5), en el que la distribución vertical (selección de microhábitat) de la comunidad depende del balance entre los gradientes de los dos factores mencionados. En un ambiente muy oligotrófico, todas las partículas metabolizables son consumidas en la superficie del sedimento, quedando sólo materia orgánica refractaria en los sedimentos subyacentes. Por tanto, los foraminíferos tienden a concentrarse en la superficie por la limitación de alimento. En un ambiente mesotrófico, el microhábitat se profundiza (Fig. 5). Esto se debe a que la materia orgánica lábil está más disponible en niveles profundos gracias al transporte mediado por la bioperturbación. Por ello, en estos ambientes se pueden desarrollar especies infaunales. Hacia el otro extremo, en un ambiente eutrófico, es el oxígeno el factor limitante (Fig. 5). Los altos flujos orgánicos generan una demanda bioquímica alta de oxígeno, por lo que la capa óxica se encuentra bien delgada y superficial en el sedimento. La situación extrema se sitúa en condiciones anóxicas. Bajo estas condiciones, los foraminíferos también se concentran en la superficie para escapar de las condiciones anóxicas a mayor profundidad en el sedimento.

Debe observarse que las especies “infaunales profundas” son sólo profundas bajo condiciones no hostiles (mesotróficas) (Fig. 5). En condiciones de deficiencia de oxígeno, estas mismas especies se superficializan. Además, altas abundancias han sido registradas en sedimentos disóxicos a anóxicos (Phleger y Soutar *et al.*, 1973; Bernhard *et al.*, 1997; Gooday *et al.*, 2000; Levin *et al.*, 2002; Shepherd *et al.*, 2007; Schumacher *et al.*, 2007). Esto sugiere que al menos algunas especies de foraminíferos bentónicos son anaeróbicas facultativas (Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993). Sin embargo, a pesar de que son más tolerantes que otros grupos bentónicos a la postoxia y anoxia (Moodley *et*

al., 1998), no pueden subsistir permanentemente bajo estas condiciones (Bernhard y Reimers, 1991).

Para varias especies características de ambientes disódicos/anódicos como la ZMO, se han reportado adaptaciones tanto simbióticas como ultraestructurales que les permite desarrollarse (Bernhard y Sen Gupta, 1999; Bernhard, 2003; Bernhard *et al.* 2006 y 2008; Risgaard-Petersen *et al.* 2006), e inclusive sobrevivir periodos considerables con acumulación de sulfuros (Moodley *et al.*, 1998). Sumado a esto, en los últimos años, se ha evidenciado la realización de desnitrificación intracelular por parte de los foraminíferos bentónicos, confiriéndoles un papel tan grande como el de las bacterias en el ciclo de nitrógeno (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006; Høgslund *et al.*, 2008; Piña-Ochoa *et al.*, 2010). Al ser algunas especies anaeróbicas facultativas, los foraminíferos bentónicos pueden presentar distintos microhábitats en el sedimento. Por lo tanto, su distribución vertical estaría gobernada por las condiciones geoquímicas del agua intersticial, a diferencia del macrobentos que se encuentra en mayor contacto con el agua de fondo.

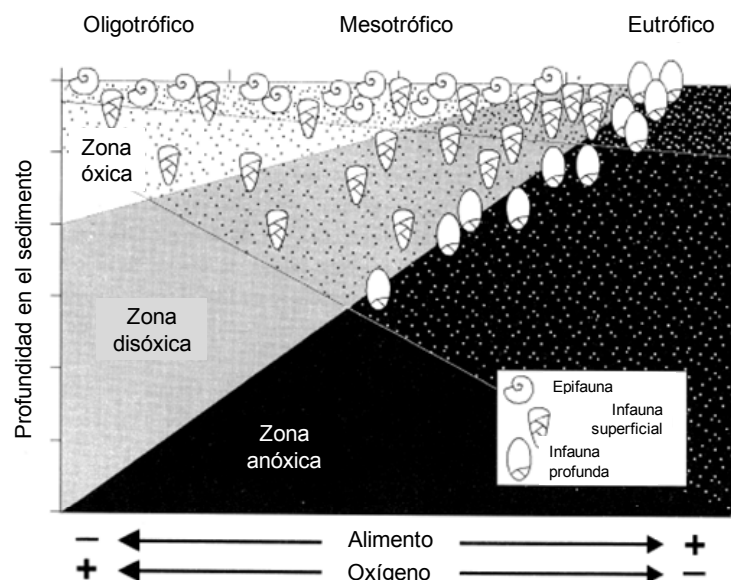


Figura 5. El modelo conceptual TROX (Adaptado de Jorissen *et al.*, 1995).

3 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Para el ecosistema de la plataforma frente a Callao, que está influenciada por la ZMO, y de acuerdo al modelo conceptual TROX, se plantean las siguientes hipótesis sobre la estructura de la comunidad estudiada:

1. H_O: La abundancia de foraminíferos bentónicos es independiente de la disponibilidad de alimento.

H_A: La abundancia de foraminíferos bentónicos aumenta a mayor disponibilidad de alimento, principalmente por la dominancia de algún taxón oportunista (bolivínidos, bulimínidos) favorecido. En esta investigación se considera la densidad de bacterias y el contenido de Clorofila-*a* como indicadores de disponibilidad de alimento “fresco”.

2. H_O: La diversidad de foraminíferos bentónicos es independiente de la concentración de OD del fondo y del contenido de H₂S en el agua intersticial.

H_A: La diversidad aumenta a mayor concentración de OD del fondo debido a la presencia de grupos menos tolerantes a la deficiencia de oxígeno, mientras que se reduce a mayor contenido de H₂S en el agua intersticial, debido a la toxicidad.

3. H_O: La distribución vertical de foraminíferos bentónicos es independiente de la concentración de H₂S en el agua intersticial.

H_A: Las condiciones anóxicas en el sedimento limitan la profundidad de penetración de los foraminíferos, ocasionando su concentración en la superficie.

4. H_O: La diversidad de los foraminíferos bentónicos es independiente de las demás comunidades del bentos.

H_A: La diversidad aumenta con la presencia de tapices de *Thioploca* spp., por su acción detoxificadora, y con la abundancia de la macrofauna, debido a la

bioperturbación de los sedimentos; mientras que disminuye con la abundancia de la meiofauna por competencia por el alimento.

Con el fin de probar las hipótesis expuestas, los siguientes objetivos fueron fijados:

Objetivo General

- Determinar la estructura comunitaria de los foraminíferos bentónicos de la plataforma frente a Callao y su variación espacial en relación a factores ambientales (OD sobre el fondo y H₂S en el agua intersticial), disponibilidad de alimento y otros componentes del bentos (*Thioploca* sp., macro- y meiofauna).

Objetivos Específicos

- Describir la variación espacial de los factores ambientales (OD, materia orgánica sedimentaria y H₂S en el agua intersticial).
- Describir la distribución de otros grupos del bentos (*Thioploca* sp., macro- y meiofauna).
- Describir la composición taxonómica de foraminíferos bentónicos de la plataforma continental frente a Callao.
- Determinar la variación espacial de la estructura comunitaria en la plataforma.
- Determinar la distribución vertical de foraminíferos bentónicos en el sedimento.
- Analizar la variación espacial y vertical de foraminíferos bentónicos en relación a factores ambientales (OD, materia orgánica sedimentaria y H₂S) y en relación a la distribución de otros grupos del bentos (*Thioploca* sp., macro- y meiofauna).

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

Los muestreos de las comunidades bentónicas y las mediciones de los parámetros oceanográficos y sedimentarios se realizaron el 21 de abril (verano/otoño) del 2009. El muestreo perteneció al crucero multidisciplinario CRIO (CRucero Intensivo Oceanográfico) del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) y se realizó a bordo del B. I. C. José Olaya Balandra.

Los puntos de muestreo correspondieron a las 5 estaciones sobre la plataforma continental de una transecta frente a Callao (12° S). La Tabla 1 y la figura 6 muestran la ubicación de las mismas. Las dos primeras estaciones (E1 y E2) se encuentran en la plataforma interna (<10 mn fuera de la costa), la tercera (E3) se encuentra en la plataforma media (10 - 20 mn fuera de la costa) y las dos más profundas (E4 y E5), en la plataforma externa (20 - 30 mn fuera de la costa).

Tabla 1. Características de las estaciones de muestreo.

Estación	Ubicación		Profundidad (m)	Distancia a la costa (mn)
	Latitud	Longitud		
E1	12° 01.95'	77° 13.24'	48	3
E2	12° 02.75'	77° 17.14'	94	8
E3	12° 02.46'	77° 22.45'	117	13
E4	12° 02.98'	77° 29.12'	143	20
E5	12° 02.43'	77° 39.00'	178	30

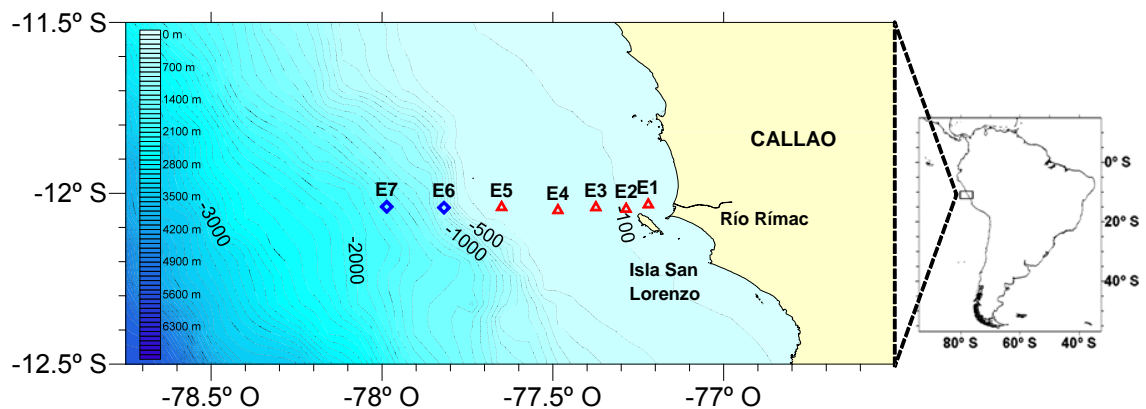


Figura 6. Estaciones costeras fijas de IMARPE frente a Callao: estaciones de bentos y sedimentos (triángulos rojos) comprendidas sobre la plataforma continental y estaciones oceanográficas (rombos azules).

El equipo usado para la obtención de las muestras de sedimento fue un mini-multisacatestigos (MUC). El sedimento fue recolectado con tubos de 9.6 cm de diámetro interno y, en cada estación, las réplicas se tomaron de lances independientes. Se consideraron para el muestreo a los testigos recolectados que no presentaban perturbación en el sedimento.

4.2 Foraminíferos bentónicos y meiofauna metazoaria

El protocolo de muestreo seguido fue el descrito por Rathburn y Corliss (1994) con ciertas modificaciones para favorecer el análisis de la meiofauna metazoaria, que requiere un volumen menor de sedimento (Giere, 2009) (Fig. 7). Dos réplicas pertenecientes a lances independientes del MUC fueron tomadas para el análisis. Se cortaron los cinco centímetros superficiales de cada testigo de sedimento en niveles de un centímetro usando un anillo metálico de un centímetro de espesor y espátulas de plástico. Las

muestras de cada sección fueron divididas en una fracción sub-muestreada con un minisacatestigo de plexiglás de 3.6 cm de diámetro (área = 10 cm²) y en la fracción remanente, de una superficie total mayor (62 cm²). Las sub-muestras grandes se llevaron a envases de plástico de 500 mL conteniendo una cucharada de tetraborato de sodio (Bórax, sustancia amortiguadora). Las sub-muestras pequeñas fueron llevadas a envases plásticos de 300 mL conteniendo 50 mL de MgCl₂ (relajante para meiofauna). Luego de media hora (en promedio) se agregó 100 mL de una solución de formol al 8% tamponado con Bórax a cada frasco para una preservación óptima de las testas de los foraminíferos. Las sub-muestras grandes fueron destinadas para el análisis de foraminíferos bentónicos exclusivamente y en las sub-muestras pequeñas se analizaron tanto los foraminíferos bentónicos como la meiofauna metazoaria. El muestreo de los cinco centímetros superficiales permite observar posibles diferencias interespecíficas importantes en la distribución vertical en el sedimento además de evitar la subestimación de especies

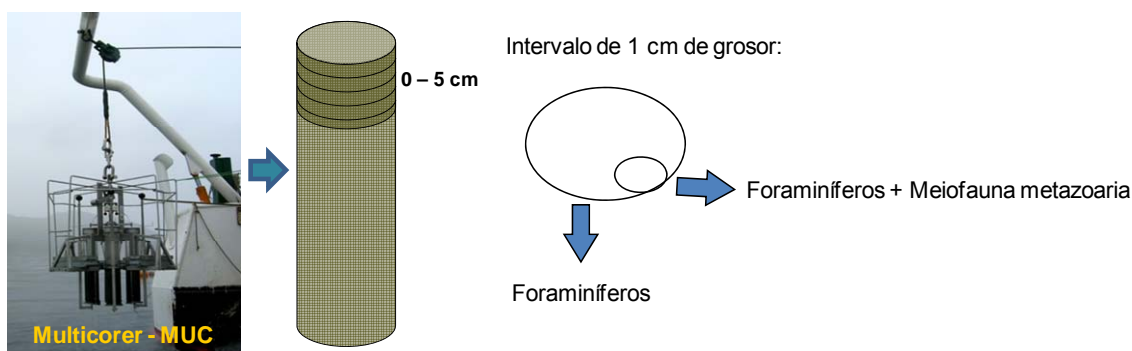


Figura 7. Muestreo de los testigos de sedimento superficial y detalle del protocolo utilizado para los foraminíferos bentónicos y meiofauna metazoaria.

infaunales.

En el laboratorio, se agregó a cada frasco 65 mL de una solución de formol al 4% con Rosa de Bengala (1 g L⁻¹). Todas las sub-muestras se dejaron reposar al menos una

semana antes de ser procesadas para obtener una tinción óptima. Los foraminíferos bentónicos “vivos” fueron reconocidos por la tinción de su citoplasma con la Rosa de Bengala. El uso de esta técnica de tinción en estudios de foraminíferos bentónicos ha sido discutido (Bernhard, 1988). Debido a las bajas tasas de decaimiento protoplasmático en condiciones deficientes en oxígeno (Jorissen *et al.*, 1995), los foraminíferos muertos también quedarían teñidos, sobreestimando las abundancias totales. Sin embargo, la estacionalidad observada en las comunidades de foraminíferos bentónicos, aún en ambientes pobres en oxígeno, sugiere que el protoplasma decae relativamente rápido (Rathburn *et al.*, 2003). Además, sigue siendo la técnica más usada por ser la más práctica (Gooday y Rathburn, 1999). Ante el problema expuesto, se debe tener buenas bases de reconocimiento de los organismos “vivos”. Siguiendo el criterio de Tapia *et al.* (2008) sólo los especímenes que presentaban todas las cámaras teñidas, a excepción de la última (la más joven), fueron considerados como “vivos”.

Antes de ser tamizadas, todas las muestras fueron llevadas a una probeta de 1000 mL usando una piseta, anotándose el volumen total observado en la probeta y el del agua gastada para esto. Los volúmenes de cada solución usada en el muestreo fueron registrados y sustraídos del volumen total en la probeta para el cálculo del volumen real de sedimento obtenido en cada intervalo muestreado.

Las muestras se tamizaron utilizando las mallas de 63, 150 y 500 μm . Debido a que en ambientes deficientes en oxígeno los foraminíferos bentónicos de tamaño pequeño pueden ser dominantes, el uso de la malla de 63 μm es particularmente importante (Bernhard, 1986). El uso de mallas de diferente tamaño permite la observación de diferencias ecológicas intraespecíficas (e. g. diferencias ontogénicas) (Shepherd *et al.*,

2007). Cada fracción de las muestras se analizó “al húmedo” en placas Petri para permitir el conteo de especies de foraminíferos de “testa suave” (no calcárea) (Bernhard y Sen Gupta, 1999). Al microscopio estereoscópico, se separaron a los individuos de foraminíferos y se agruparon temporalmente por morfotipos, llevando luego algunos ejemplares a una placa porta-foraminíferos para su mejor identificación taxonómica. Los individuos de la meiofauna metazoaria se agruparon en taxones mayores usando también un microscopio estereoscópico.

Los datos de foraminíferos bentónicos de ambos tipos de sub-muestras fueron integrados, expresándose la densidad en cada intervalo de sedimento en número de individuos por 50 cm³ para su comparación con otros trabajos. La abundancia relativa (%) de cada taxón fue estimada para conocer su contribución a la comunidad tanto de la meiofauna metazoaria como de los foraminíferos bentónicos. Los parámetros de diversidad de los foraminíferos bentónicos se estimaron a partir de los datos crudos (no estandarizados a 50 cm³). Estos parámetros fueron: riqueza de especies (S), diversidad de Shannon (H') y dominancia de Simpson (λ). Además, se estimó la densidad total de foraminíferos bentónicos, integrando las abundancias en los primeros cinco centímetros, asumidos como el límite vertical de su distribución en sedimentos costeros (“*stock total*”; Jorissen *et al.* (1995)). De otro lado, la densidad de la meiofauna metazoaria por intervalo de sedimento se expresó en número de individuos por 10 cm³.

Con el fin de describir la distribución vertical de los foraminíferos bentónicos, se usó el índice de la profundidad promedio de vida o ALD (por sus siglas en inglés, *Average Living Depth*) descrito por Jorissen *et al.* (1995):

$$ALD_x = \sum_{i=1,x} (n_i * D_i) / N$$

- x límite inferior de la muestra más profunda
 n_i número de especímenes en el intervalo i
 D_i punto medio del intervalo i
 N número total de individuos para todos los niveles

4.3 Macrofauna y macro-bacterias

Los individuos de la macrofauna y las vainas de *Thioploca* spp. retenidos en la malla de 500 μ m en las muestras de foraminíferos bentónicos fueron analizados y empleados para la comparación vertical con los foraminíferos bentónicos. Los organismos retenidos fueron analizados bajo un microscopio estereoscópico. Los especímenes de la macrofauna fueron identificados, contados y pesados con una balanza electrónica. Para *Thioploca* spp., se registró el peso húmedo de las vainas con tricomas. Todos los parámetros se expresaron en unidades (individuos, masa) por 50 cm^2 .

Para los taxa macrofaunales, las biomásas húmedas fueron convertidas a gramos de carbono según Brey *et al.* (1988). La biomasa de *Thioploca* spp. fue convertida a gramos de carbono aplicando una relación de peso-seco:peso-húmedo de 9% (Huettel *et al.*, 1996) y una relación de carbono:peso-seco de 12.5% (Thamdrup y Canfield, 1996).

4.4 Bacterias microscópicas

Se muestrearon los centímetros superficiales del sedimento en dos réplicas de lances independientes de MUC. El sedimento se cortó en niveles de un centímetro de espesor, registrándose la presencia/ausencia de una capa floculenta y anotándose su espesor. Luego de fijar las muestras con formaldehído, éstas se diluyeron hasta 1/3000 para luego ser filtradas, previa coloración con naranja de acridina (NA) y el 4',6-diamidino-2-phenylindol (DAPI) (Kuwaie y Hosokawa, 1999). Para la estimación de la densidad bacteriana se realizó el conteo directo por microscopía de epifluorescencia. En la estimación del biovolumen promedio por célula, se tomaron fotografías digitalizadas para determinar el área, largo y ancho de la célula por medio el software *Scion Image for Windows*. La biomasa bacteriana se estimó en unidades de carbono de acuerdo al procedimiento descrito en Bratbak y Dundas (1984).

4.5 Oxígeno disuelto

Los datos de OD se obtuvieron empleando un equipo CTD Seabird SBE 19+, provisto con sensores de conductividad, temperatura, profundidad y oxígeno, para obtener series verticales en la columna de agua frente a Callao hasta las 50 millas fuera de la costa y hasta un máximo de 500 m de profundidad. Los valores registrados a la mayor profundidad en cada estación (aproximadamente a 2 - 3 m del fondo) fueron considerados como valores del oxígeno disuelto del agua de fondo.

4.6 Clorofila-a, Nitrógeno total y Carbono total en el sedimento

Dos testigos de cada estación se destinaron para el análisis de la clorofila-a (Cl-a) y feopigmentos. Se cortaron los dos primeros centímetros superficiales cada 0.5 cm y luego cada centímetro hasta los 10 cm. Las muestras se guardaron en sobres de hojas de aluminio y fueron congeladas a -20 °C y luego fueron descongeladas para ser analizadas. Se siguió el método fluorométrico con doble extracción con acetona al 90% (Gutiérrez *et al.*, 2000) para la medición de las concentraciones de Cl-a y feopigmentos.

Los valores de Cl-a en el sedimento tienen que ajustarse debido al efecto de mayor preservación bajo condiciones anóxicas. Los valores entonces no tienden a cero, sino que se estabilizan con la profundidad a un valor constante. De este modo, se puede diferenciar entre la fracción lábil de la Cl-a (excesos) de la fracción refractaria (valor constante). Ambas fracciones juntas componen los valores totales de Cl-a. La concentración de fondo (valor constante) se calculó a partir de la serie de valores más bajos dentro del perfil que no fuesen significativamente diferentes entre sí al nivel de \pm una desviación estándar (DE) (Gutiérrez, 2000).

El carbono total (C total) y el nitrógeno total (N total) fueron determinados en el centímetro superficial del sedimento de cada estación utilizando un analizador elemental CNS *Thermo electron* en los laboratorios de la Unidad de Investigación del Proyecto LOCEAN-PALEOPROXUS (IRD), en Bondy, Francia.

Tanto la proporción entre Cl-a y feopigmentos (Cl-a:Feop), como la proporción entre el carbono microbacteriano y el C total (Bact C:CT) fueron usadas como indicadores del contenido de materia orgánica lábil en el sedimento.

4.7 Sulfuro de hidrógeno

Se midió el H₂S del agua intersticial de dos réplicas en las estaciones E2 y E5. Los cinco centímetros superficiales del sedimento fueron seccionados por centímetro y también se muestreó la sección de 5 - 10 cm. Cada muestra se llevó a un tubo de plástico de 50 mL y, en el laboratorio húmedo de la nave, se extrajo el agua intersticial a través de capilares de un material polimérico hidrofílico conectados a jeringas de 10 mL de volumen. El vacío necesario para la succión del agua intersticial se estableció jalando el émbolo de la jeringa y manteniéndolo en esa posición con un bloque de plástico. Los capilares presentan un material microporoso de 0.1 µm que filtra el agua succionada, por lo que no se necesitó un filtrado posterior. Las muestras de agua intersticial fueron recolectadas en frascos con 0.5 mL de acetato de zinc para fijar los sulfuros aplicando el método de Cline (1969). Las muestras fueron refrigeradas hasta su análisis en el laboratorio.

En el laboratorio, se siguió el método colorimétrico con azul de metileno para estimar las concentraciones de H₂S (definido como $\Sigma(\text{H}_2\text{S}, \text{HS}^-, \text{S}^{2-})$; Cline, 1969) a partir de las lecturas de absorbancia en un espectrofotómetro marca PerkinElmer LAMBDA 45. Antes de la lectura de las muestras, se realizó una curva de calibración con concentraciones conocidas de H₂S versus las absorbancias.

Las concentraciones obtenidas ($\mu\text{moles}/\text{cm}^3_{\text{agua intersticial}}$) deben ser expresadas en unidades de volumen de sedimento para poder ser integradas y comparadas con los demás parámetros analizados. Esta conversión se realizó con la multiplicación de la concentración de H_2S por la porosidad del sedimento ($\emptyset = \text{volumen de agua intersticial}/\text{volumen de sedimento}$) en cada nivel de muestreo.

4.8 Procesamiento de datos y análisis estadístico

Los datos de la macrofauna, *Thioploca* spp., meiofauna metazoaria y bacteriobentos se expresaron sobre 50 cm^3 de sedimento para su contrastación con la comunidad de foraminíferos bentónicos.

Debido a la baja cantidad de datos, se trabajó una estadística no paramétrica en el análisis. Se utilizó una correlación de Spearman en búsqueda de relaciones entre los indicadores comunitarios de los foraminíferos bentónicos y las variables bióticas y ambientales. Para las variables replicadas se trabajó con las réplicas de los datos de foraminíferos bentónicos ($n = 10$), mientras que para las variables sin réplicas, se utilizaron los promedios de los datos comunitarios ($n = 5$). Por otro lado, se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis para identificar diferencias significativas entre grupos. Por último, se realizó un análisis de conglomerados (*cluster analysis*) basado en el índice de similitud de Bray-Curtis, que se basa en las abundancia relativas específicas, para encontrar relaciones entre las estaciones.

5 RESULTADOS

5.1 Parámetros oceanográficos

Una intensa estratificación térmica se observó en la estructura vertical de la columna de agua en abril de 2009 (Fig. 8a). La temperatura superficial del mar varió entre 17° C cerca a la costa y 21° C en la zona oceánica. La isoterma de 15° C se encontró más somera (30 m de profundidad aprox.) en la zona costera y descendió hasta los 50 m en la parte oceánica. El perfil vertical del oxígeno disuelto indicó que la ZMO se encontraba muy desarrollada sobre la plataforma continental (Fig. 8b). La posición superficial del límite superior de la ZMO (0.5 mL L^{-1} ; $\sim 22 \text{ } \mu\text{M}$) (25 - 50 m de profundidad) se explica por la fuerte estratificación térmica en la columna de agua y por el gran desarrollo de floraciones algales, ambas características del final de la estación productiva (Gutiérrez *et al.*, 2008).

El OD sobre el fondo se encontró en el rango de $0.11 - 0.19 \text{ mL L}^{-1}$ ($5.0 - 8.4 \text{ } \mu\text{M}$) (Tabla 2). Las concentraciones de OD sobre el fondo registradas en las estaciones E1 y E4 fueron ligeramente mayores a las de las demás estaciones. Sin embargo, el rango de valores corresponde a condiciones disóxicas/micróxicas (Bernhard y Sen Gupta, 1999).

5.2 Propiedades geoquímicas del sedimento y del agua intersticial

Los sedimentos superficiales frente a Callao son lodos limo-arcillosos ricos en diatomeas. En las estaciones de la plataforma interna, una capa floclenta negruzca con olor sulfuroso, resultante de agregados de fitodetritus asentándose en el sedimento, caracterizó la interfase sedimento-agua. Por otro lado, en los sedimentos de las

estaciones de la plataforma media y externa no se detectó olor sulfuroso alguno e incluso se desarrollaron tapices superficiales de *Thioploca* spp., especialmente en las estaciones E3 y E4. En todas las estaciones, se encontró una capa floculenta desarrollada en el

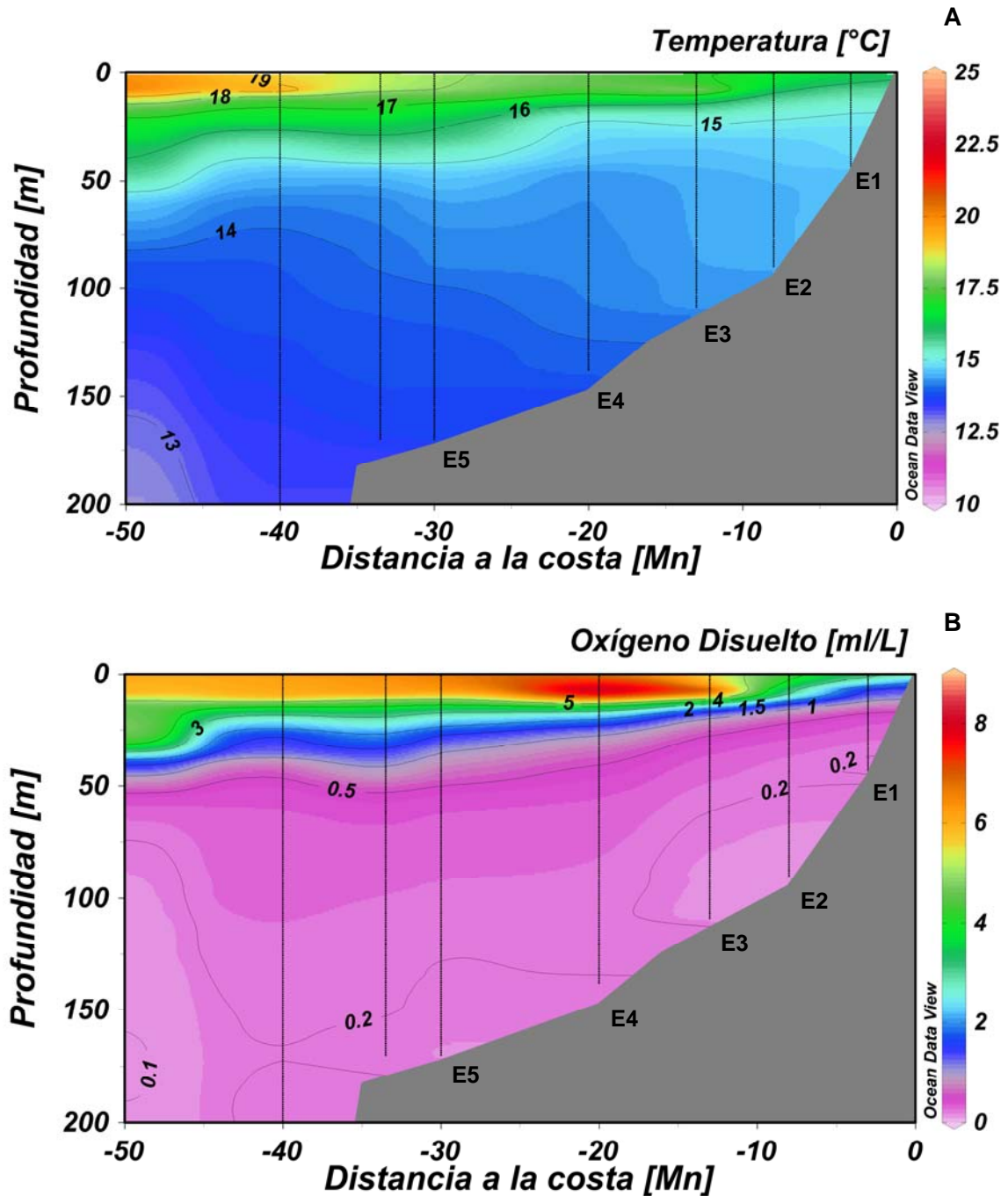


Figura 8. Secciones verticales de temperatura (°C) (a) y oxígeno disuelto (mL L^{-1}) (b) en la plataforma frente a Callao en abril de 2009.

primer centímetro del sedimento. Por tanto, el primer nivel (0 - 1 cm) de cada tipo de muestras corresponde no precisamente a sedimento consolidado, sino a material orgánico fresco recientemente sedimentado.

Tabla 2. Tabla resumen de los parámetros ambientales medidos en las estaciones de la plataforma frente a Callao en abril de 2009.

	Estaciones				
	E1	E2	E3	E4	E5
Factores oceanográficos en el agua de fondo					
Temperatura (°C)	14.8	14.6	14.4	14.0	13.6
Salinidad	34.98	34.98	34.97	34.96	34.94
OD (mL L ⁻¹)	0.15	0.11	0.11	0.19	0.13
Propiedades biogeoquímicas del sedimento					
C total (%)	4.67	6.76	8.71	11.77	12.75
N total (%)	0.55	0.85	1.19	1.43	1.8
Cl-a (µg g ⁻¹)	90.09±37.05	83.83±57.77	228.67±23.77	160.71±25.24	76.03±3.32
Cl-a:Feop	0.23±0.05	0.17±0.05	0.18±0.02	0.13±0.02	0.12±0.01
H ₂ S (nmol cm ⁻³) ¹	n.d.	111.69	n.d.	n.d.	0.00
H ₂ S (µmol cm ⁻²) ²	n.d.	1802.07	n.d.	n.d.	2.87
Bact C:CT (mg g ⁻¹)	29.23±1.67	40.90±0.10	25.20±0.89	15.04±4.45	15.53±5.77

OD = oxígeno disuelto sobre el fondo; C total = Carbono total; N total = Nitrógeno total; Cl-a = clorofila-a; Cl-a:Feop = razón entre las concentraciones de clorofila-a y feopigmentos; H₂S = sulfuro de hidrógeno; Bact C:CT = razón entre las concentraciones del carbono microbiano y el carbono total.

¹ Concentración de H₂S en el agua intersticial del centímetro superficial

² Concentración integrada de H₂S en el agua intersticial de los cinco centímetros superficiales

Los valores de C total (4.67 - 12.75%) y N total (0.55 - 1.80%) presentaron una tendencia que aumentaba con la profundidad y la distancia a la costa (r de Spearman = 1.00, $p < 0.05$) (Fig. 9a y b). En determinaciones anteriores de los contenidos de carbonato en los sedimentos superficiales realizadas en el área de estudio, se observaron valores menores

a 10% (D. Gutiérrez, comunicación personal). Esto indica que la fracción orgánica debería explicar más del 90% de los valores de carbono y, por tanto, la variación espacial observada ($C_{total} = C_{orgánico\ total}$).

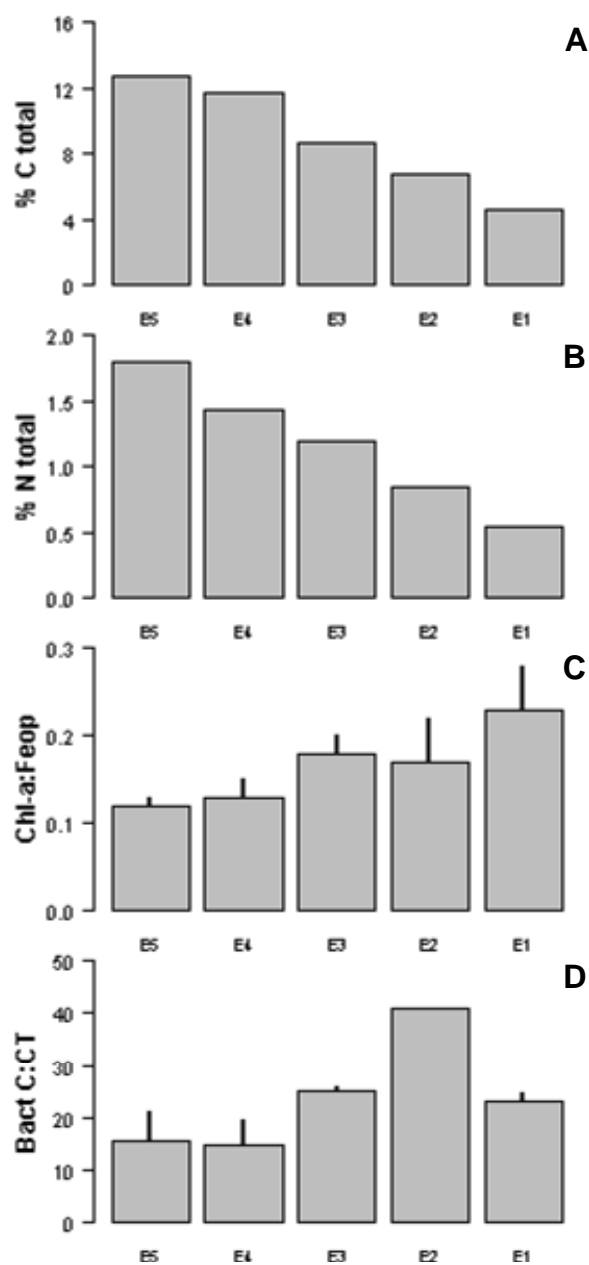


Figura 9. Propiedades del sedimento superficial (0 – 1 cm) a lo largo de la transecta frente a Callao en abril 2009: a) % C total, b) % N total, c) Cl-a:Feop, y d) Bact C:CT.

En cuanto al contenido lábil de Cl-a en el sedimento superficial (0 - 1 cm), se encontraron diferencias débiles entre las estaciones de muestreo (prueba de Kruskal-Wallis, $H_{(4,10)}$, $p = 0.137$). Sin embargo, se observa que la estación E3 presentó un pico local, mientras que la estación más oceánica (E5) presentó la menor concentración. Esta tendencia se mantiene con el contenido total de Cl-a en los 0 - 5 cm superficiales (prueba de Kruskal-Wallis, $H_{(4,10)}$, $p = 0.401$), con la excepción de que el valor en la estación E5 aumenta y sobrepasa ligeramente al de la estación E2 (Fig. 10). Los perfiles verticales (Fig. 11), muestran que la Cl-a se concentró casi en su totalidad en el nivel superior, salvo en la estación E5, donde se observa una cierta homogeneidad en los primeros 6 centímetros del sedimento. La porción refractaria de la Cl-a fue alta en esta última estación, mientras que en las estaciones de la plataforma interna y media no llega a sobrepasar el 50% de la Cl-a total (Fig. 11).

La razón entre los valores de Cl-a y de los feopigmentos (Cl-a:Feop) mostró una disminución con la profundidad de muestreo (r de Spearman = -0.90, $p < 0.05$) (Fig. 9c). Además, este indicador se correlacionó negativamente con los valores de C total y N total (r de Spearman = -0.99, $p < 0.05$).

Los contenidos de H₂S en el agua intersticial de los intervalos 0 - 1 y 0 - 5 cm registrados en la estación somera E2 fueron respectivamente dos y tres órdenes de magnitud mayores que los de la estación del quiebre de la plataforma (E5) (Tabla 2). En la estación E2, el perfil vertical del H₂S en cada una de las dos réplicas muestra que este gas aumentó considerablemente en el segundo centímetro del sedimento. En el caso de la réplica 1 (R1) de esta estación, el contenido de H₂S se incrementó de 111.7 a 310.9 nmol cm⁻³, para luego mantenerse homogéneo a mayor profundidad. Para la segunda réplica

(R2), el H₂S aumentó de 111.5 a 210.1 nmol cm⁻³ en el primer par de centímetros. Luego, se observa que el H₂S disminuyó, para luego recuperarse levemente en el último centímetro de muestreo. Por otro lado, las concentraciones de H₂S medidas en la estación E5 fueron muy bajas llegando a leerse valores nulos en el perfil vertical en ambas réplicas (Fig. 12).

De acuerdo a las observaciones a bordo de la embarcación, de las estaciones donde no se pudo medir el H₂S en el agua intersticial (E1, E3, E4), se detectó olor a sulfuro en los sedimentos, es decir presencia de sulfuros libres, en la estación más somera (E1), mas no en las estaciones restantes. A partir de estas observaciones, la zona de estudio puede ser dividida en un área anóxica (plataforma interna) y un área postóxica (plataforma media y externa).

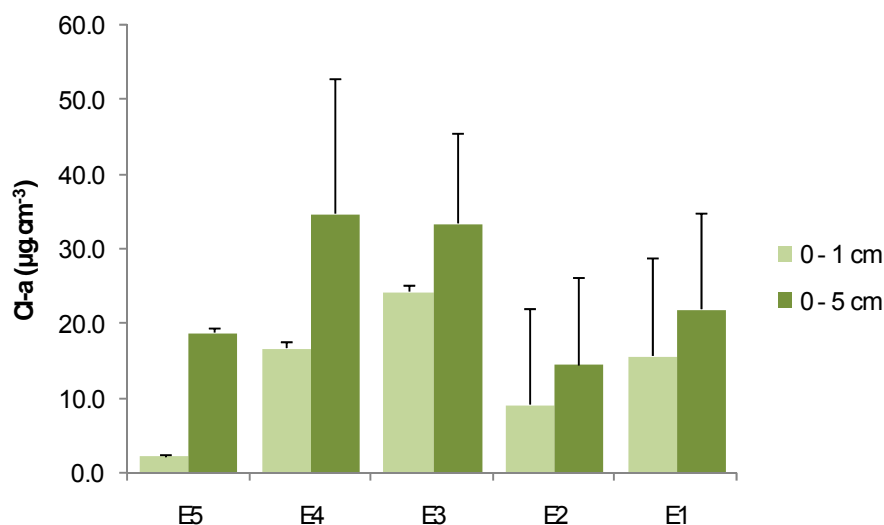


Figura 10. Contenidos de Cl-a (µg cm⁻³) en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009.

5.3 Bacterias microscópicas

La biomasa micro-bacteriana en el centímetro superficial del sedimento osciló en el rango de $1.37 \pm 0.08 \text{ mg C g}^{-1}$ (E1) a $2.77 \pm 0.01 \text{ mg C g}^{-1}$ (E2), con valores intermedios en las estaciones de la plataforma media y externa (Tabla 3). Los valores de biomasa micro-bacteriana en la estación E2, mostraron una disminución gradual desde el centímetro superficial. Por otro lado, la biomasa micro-bacteriana en la estación del quiebre de la plataforma (E5) mostró un aumento en el segundo nivel de sedimento a partir del cual se observan valores similares (Fig. 13).

La razón entre el carbono micro-bacteriano del centímetro superficial y el C total (Bact C:CT) presentó una disminución con la profundidad de las estaciones, al igual que con el C total y el N total (r de Spearman = 0.80, $p < 0.10$). Las razones de Bact C:CT en las estaciones de la plataforma interna fueron tres veces más altas que las registradas en las estaciones E4 y E5 (Tabla 2, Fig. 9d).

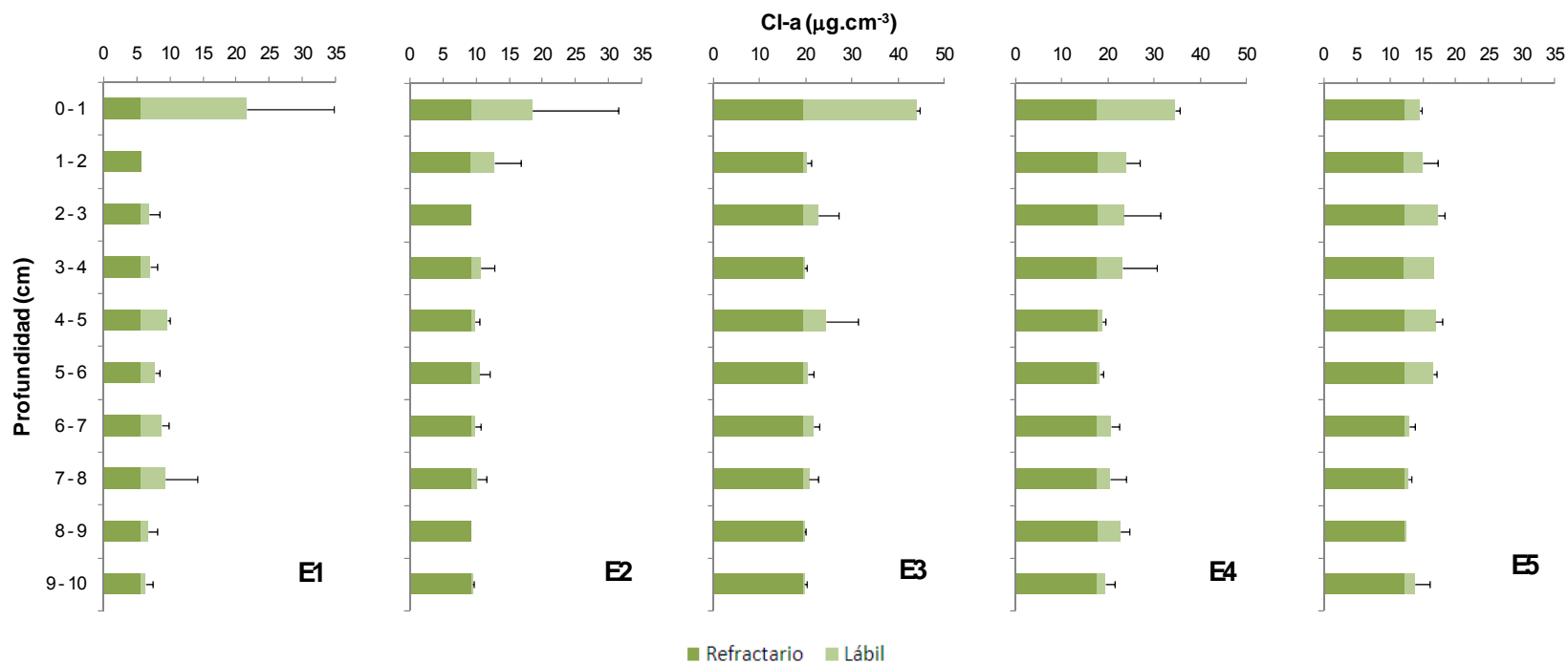


Figura 11. Perfiles verticales promedio (n = 2) de los contenidos de CI-a (refractaria y lábil) en los diez centímetros superficiales del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009.

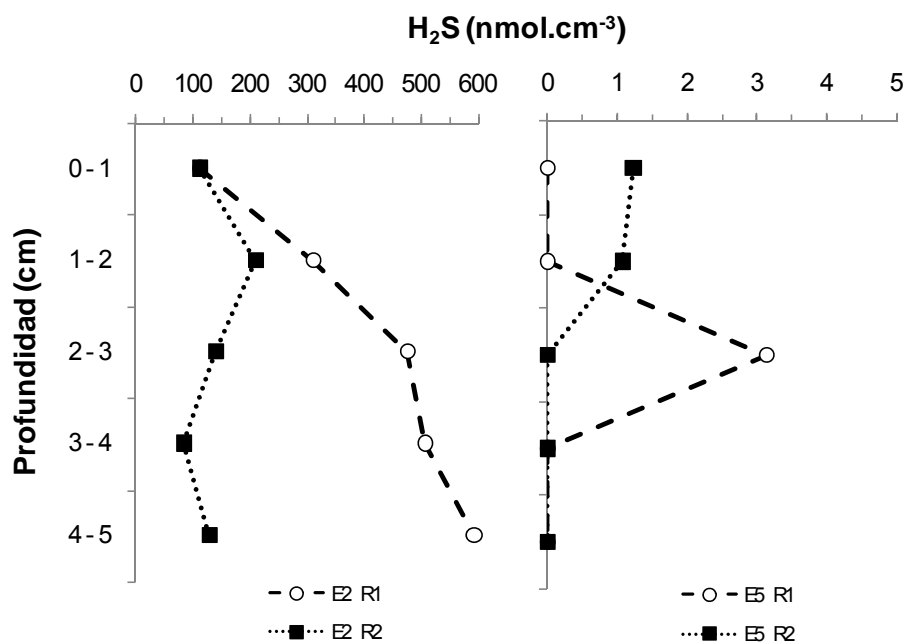


Figura 12. Perfiles verticales por réplica del H₂S (nmol L⁻¹) en el agua intersticial de los primeros cinco centímetros superficiales del sedimento en las estaciones E2 (94 m) y E5 (178 m). Nótese la diferencia de magnitud entre estaciones.

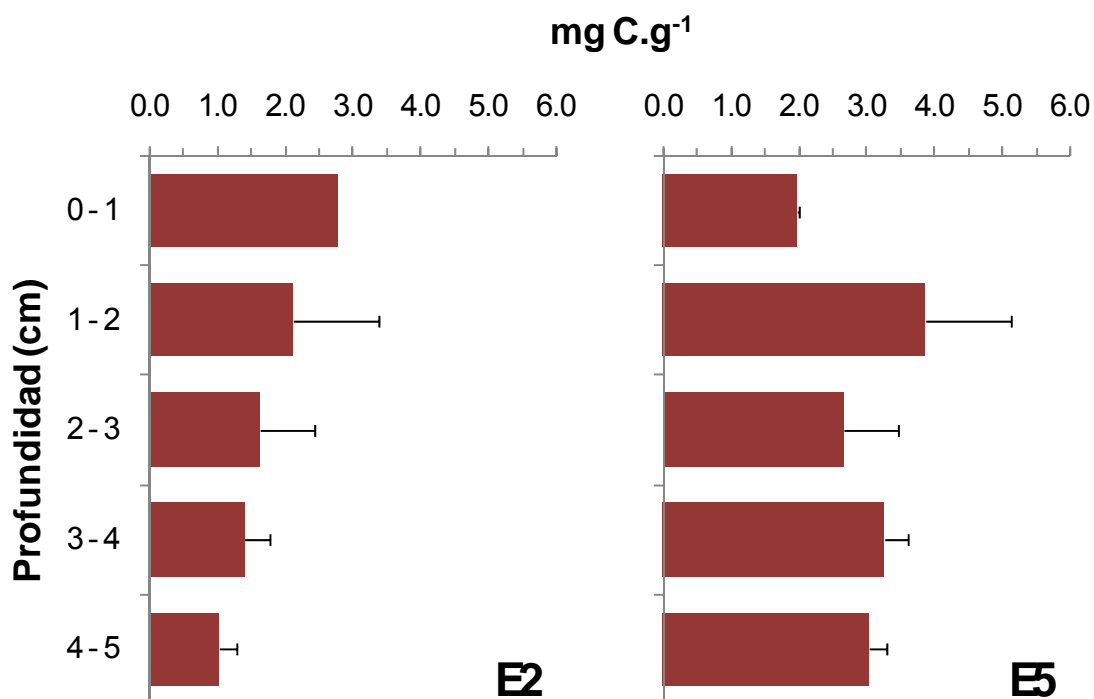


Figura 13. Perfiles verticales promedio (n = 2) de la biomasa (mg C g⁻¹) de bacterias heterótrofas en los cinco centímetros superficiales del sedimento en las estaciones E2 (94 m) v E5 (178 m).

5.4 Meiofauna metazoaria

La densidad de la meiofauna metazoaria en el centímetro superficial del sedimento disminuyó de 5098 ± 3270 ind. 50 cm^{-2} (E1) hasta 1615 ± 219 ind. 50 cm^{-2} (E5). A pesar que la densidad presentó un pico local en la estación E2 (6558 ± 527 ind. 50 cm^{-2}), se mantuvo esta clara tendencia negativa en relación a la profundidad de las estaciones de muestreo (Tabla 3). La densidad total (en los 0 - 5 cm) de la meiofauna metazoaria siguió la misma tendencia espacial (6545 ± 3338 en E1 hasta 2955 ± 566 ind. 50 cm^{-2} en E5) con un pico local en la estación E2 (7350 ± 240 ind. 50 cm^{-2}) (Tabla 3).

Por otro lado, la riqueza de grupos taxonómicos grandes presentó una tendencia distinta a la de la densidad. Para el centímetro superficial, la estación más costera (E1) fue también la más pobre (3 ± 0 taxa 10cm^{-2}). Las demás estaciones presentaron igual número de grupos grandes, salvo la estación E3, que fue la de mayor riqueza (5 ± 1 taxa 10cm^{-2}). En relación al stock total (0 - 5 cm), las estaciones E1 y E4 resultaron como las más pobres en grupos grandes (4 ± 0 taxa 10cm^{-2}), mientras que la estación E3 presentó la mayor riqueza (6 ± 1 taxa 10cm^{-2}).

La comunidad estuvo altamente dominada por especímenes del *Phylum* Nematoda en todas las estaciones (Fig. 14). La contribución de este grupo a la comunidad de la meiofauna metazoaria disminuyó con la profundidad de las estaciones de muestreo. Otros grupos importantes fueron los *Phyla* Nemertinea y Gastrotrichia. Los nemertinos fueron más importantes en la estación E4 (9.3%), mientras que los gastrotricos abundaron en la estación E5 (20.4%).

Más del 80% de la nematofauna estuvo concentrada en el sedimento superficial en las estaciones E1 - E4. En contraste, en la estación E5, una gran porción de los nemátodos habitó capas más profundas de sedimento (46.3% por debajo del intervalo 0 - 1 cm). Los especímenes de Nemertinea y Gastrotrichia se concentraron mayoritariamente por debajo del centímetro superficial en las estaciones de la plataforma interna (E1 y E2) y en la estación en el quiebre de la plataforma (E5) (Fig. 14).

Tabla 3. Parámetros comunitarios de bacterias microscópicas, meiofauna metazoaria, *Thioploca* spp. y macrofauna en las estaciones de la plataforma frente a Callao en abril de 2009.

	Estaciones				
	E1	E2	E3	E4	E5
Densidad (0 - 1 cm)					
Meiofauna (ind. 50cm ⁻³)	5098±3270	6558±527	4035±898	2578±894	1615±219
Macrofauna (ind. 50cm ⁻³)	6±0	9±7.1	8±0	20.5±9.2	37.5±31.8
Biomasa (0 - 1 cm)					
Bact. heterótrofas (mg C g ⁻¹)	1.36±0.08	2.77±0.01	2.20±0.07	1.77±0.52	1.98±0.74
<i>Thioploca</i> spp. (mg C 50cm ⁻³)	0.12±0.03	0.55±0.08	3.79±4.38	5.13±0.78	0.10±0.10
Macrofauna (mg C 50cm ⁻³)	0.19±0.22	0.21±0.28	0.07±0.01	0.29±0.02	0.23±0.20
Stock total					
Meiofauna (ind. 50cm ⁻²)	6545±3338	7350±240	4878±774	3748±293	2955±566
Macrofauna (ind. 50cm ⁻²)	6.5±0.7	28.5±3.5	12±1.4	31.5±5	76±31.1
Biomasa del stock total					
Bact. heterótrofas (mg C g ⁻¹)	n. d.	8.92±2.71	n. d.	n. d.	14.79±3.88
<i>Thioploca</i> spp. (mg C 50cm ⁻²)	0.21±0.06	1.03±0.28	5.44±5.92	6.62±0.59	0.18±0.18
Macrofauna (mg C 50cm ⁻²)	0.19±0.21	0.39±0.10	0.10±0.02	0.47±0.19	0.52±0.31

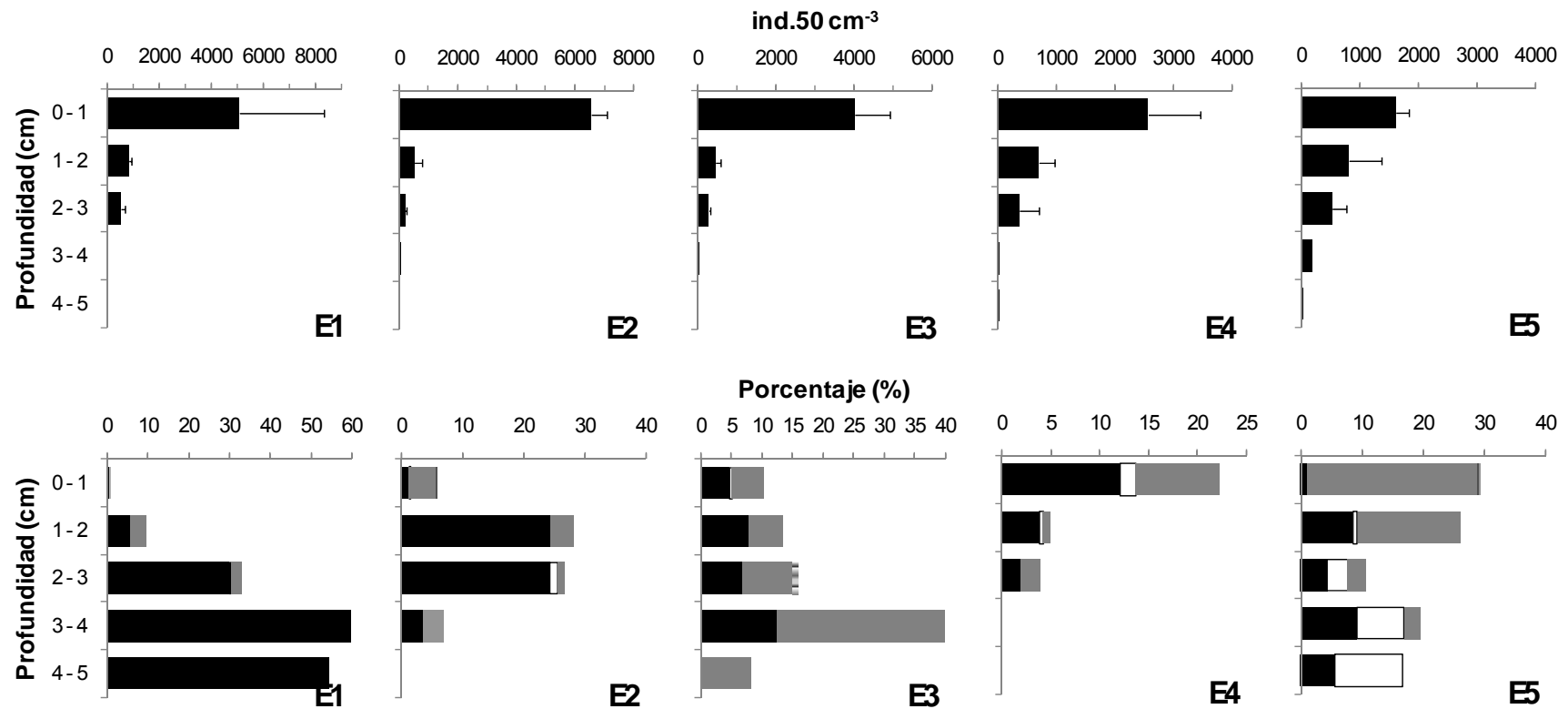


Figura 14. Distribución vertical (ind. 50cm⁻³) de la meiofauna metazoaria (paneles superiores) y contribución (%) de los grandes grupos taxonómicos en cada intervalo de sedimento (paneles inferiores; el complemento de la abundancia relativa corresponde al *Phylum* Nematoda) en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009.

5.5 Comunidades macrobentónicas: macrofauna y *Thioploca* spp.

La densidad de la macrofauna metazoaria en el primer centímetro del sedimento presentó un aumento hacia el quiebre de la plataforma (Fig. 15a), desde 6 ± 0 ind. 50cm^{-2} hasta 38 ± 32 ind. 50cm^{-2} , con un pico local en la estación E2 (9 ± 7 ind. 50cm^{-2}). Las densidades del stock total (0 - 5 cm) se comportaron de la misma manera. Los valores se encontraron en el rango de 7 ± 1 ind. 50cm^{-2} a 76 ± 31 ind. 50cm^{-2} , con un pico local en la estación E2 (29 ± 4 ind. 50cm^{-2}).

La macrofauna metazoaria estuvo compuesta principalmente por pequeños individuos de la clase Polychaeta (> 92%). El segundo grupo más importante fue el *Phylum* Nemertinea, mientras que la clase Crustacea sólo se presentó en la estación de la plataforma media (E3). Dentro de los poliquetos, las especies más representativas fueron *Magelona phyllisae* y *Paraprionospio pinnata*, representando la primera más del 84% de la macrofauna en las estaciones E2 - E5.

El grueso de la comunidad macrofaunal (> 49%) se concentró en el centímetro superficial del sedimento, con excepción de la estación E2, en la que la macrofauna se concentró en el intervalo 1 - 2 cm del sedimento. El total de la macrofauna en la estación E1 se encontró en los dos primeros centímetros. El perfil vertical observado en la estación E2 se explica por la concentración alta de *M. phyllisae* en el intervalo 1 - 2 cm.

Esta comunidad alcanzó valores muy bajos de biomasa en todas las estaciones de muestreo (≤ 0.5 mg C 50cm^{-2}) (Fig. 15b). Debido a su mayor densidad, los poliquetos aportaron con la gran mayoría (> 89%) de la biomasa macrofaunal. *M. phyllisae* fue el

mayor contribuyente (> 79%) a la biomasa en las estaciones de la plataforma media y externa. En las estaciones de la plataforma interna, fue el poliqueto *Nephtys ferruginea* el que presentó la mayor biomasa (E1 = 81.3% y E2 = 45.4%).

La bacteria sulfuro-oxidante filamentosa gigante *Thioploca* estuvo casi ausente o pobremente desarrollada en las estaciones E1, E2 y E5 (< 1.1 mg C 50cm⁻² o < 20 g m⁻² de peso húmedo) (Fig. 16). En las estaciones E3 y E4, donde los tapices de *Thioploca*

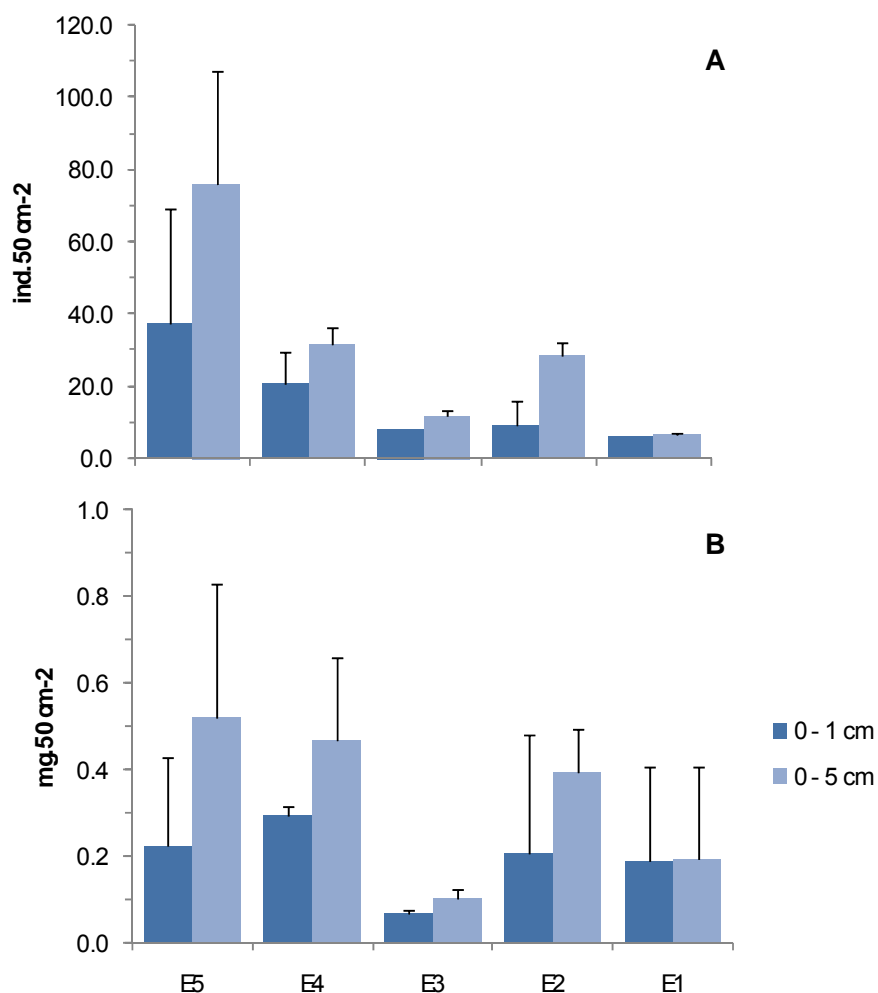


Figura 15. Densidad (ind. 50cm⁻²) y biomasa (mg 50cm⁻²) de la macrofauna en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009.

(Schulz *et al.*, 1996) fueron observados, la biomasa de esta bacteria gigante alcanzó valores entre 3.79 - 5.13 mg C 50cm⁻² en el centímetro superficial, equivalentes a 67 - 91 g m⁻² de peso húmedo. Las vainas con tricomas de *Thioploca* se desarrollaron principalmente en el primer centímetro de sedimento, pero llegaron a desarrollarse de una manera importante hasta el segundo centímetro.

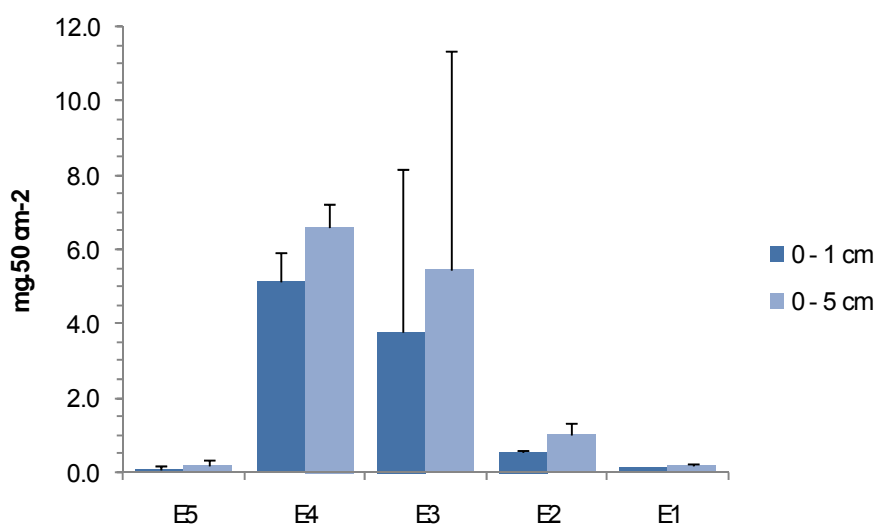


Figura 16. Biomasa (mg 50cm⁻²) de *Thioploca* spp. en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009.

5.6 Foraminíferos bentónicos: distribución espacial

Las densidades en el centímetro superficial (> 63 µm) se encontraron en el rango de 3343 ± 109 ind. 50cm⁻³ (E2) y 4948 ± 315 ind. 50cm⁻³ (E3; Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo (prueba de Kruskal-Wallis, H_(4,10), p = 0.567). El *stock* total (0 - 5 cm) de las estaciones tampoco presentó diferencias significativas (prueba de Kruskal-Wallis, H_(4,10), p = 0.149). La estación más costera (E1)

presentó el mayor *stock* total (6686 ± 1928 ind. 50cm^{-2}) y la estación E4, el menor valor en (4363 ± 763 ind. 50cm^{-2}) (Fig. 17).

Tabla 4. Resumen de los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos en las estaciones de la plataforma frene a Callao en abril de 2009.

	Estaciones				
	E1	E2	E3	E4	E5
(0 – 1 cm)					
Densidad (ind. 50cm^{-3})	4161±1515	3343±109	4948±315	3943±674	3473±670
Grupos principales (%)					
Calcáreos	90.1	94.4	85.4	85.2	86.2
Aglutinados	0.5	0.0	5.9	8.5	9.3
Tectináceos	9.4	5.6	8.7	6.3	4.6
Contribución por rango de tamaño (%)					
63 - 150 μm	87.6	83.1	67.9	68.8	66.2
>150 μm	12.4	16.9	32.1	31.2	33.8
Indicadores de diversidad					
S (spp. 72cm^{-3})	14±2.8	11±0.0	18±1.4	24±0.0	22±1.4
H'	0.93	0.88	1.64	1.77	1.68
λ	0.56	0.62	0.29	0.27	0.28
(0 - 5 cm)					
<i>Stock</i> total (ind. 50cm^{-2})	6686±1928	4457±394	5329±331	4363±763	4335±733
Grupos principales (%)					
Calcáreos	78.5	91.6	85.3	85.2	84.9
Aglutinados	0.5	0.5	5.8	7.9	7.9
Tectináceos	21.0	7.9	8.9	6.9	7.2
Contribución por rango de tamaño (%)					
63 - 150 μm	85.9	84.7	67.9	68.5	65.6
>150 μm	14.1	15.3	32.1	31.5	34.4
Indicadores de diversidad					
S (spp. 72cm^{-3})	15±2.8	16.5±0.7	21±0.0	24±0.0	23±1.4
H'	1.05	1.15	1.66	1.78	1.76
λ	0.48	0.50	0.28	0.27	0.26

S = riqueza de especies; H' = índice de biodiversidad de Shannon; λ = índice de dominancia de Simpson.

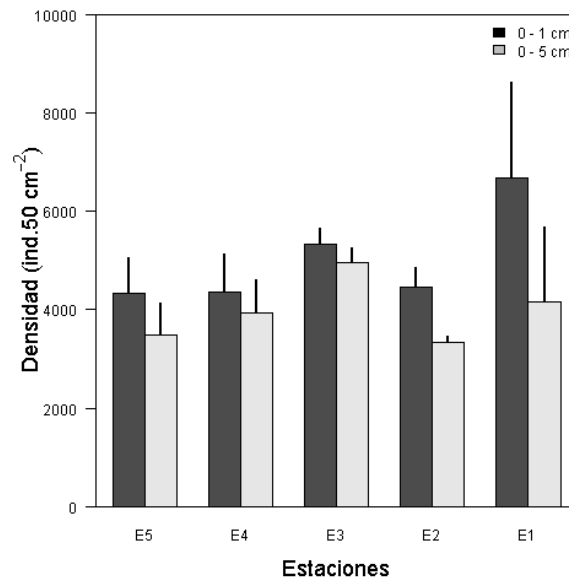


Figura 17. Densidad (ind. 50cm⁻²) de foraminíferos bentónicos en el primer centímetro (0 – 1 cm) y en el intervalo 0 – 5 cm del sedimento en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril 2009.

La contribución de la fracción mayor (> 150 µm) a la densidad del sedimento superficial (0 - 1 cm) creció hacia fuera de la costa, encontrándose en el rango de 12.4% (E1) y 34.3% (E5) (Tabla 4). Para el stock total, los individuos de la fracción mayor también aumentaron hacia el quiebre de la plataforma, yendo de 14.1% (E1) a 34.4% (E5). En la estación E5, algunos individuos más grandes que ~500 µm fueron observados en muy bajas cantidades (~2 ind. 50cm⁻²), todos pertenecientes a la especie calcárea *Cancris auriculus*. Por tanto, fueron incluidos junto a los individuos de la fracción mayor.

La figura 18a muestra la contribución de cada grupo de foraminíferos a la comunidad. En el primer centímetro del sedimento, la comunidad de foraminíferos bentónicos en todas las estaciones estuvo conformada mayoritariamente por foraminíferos calcáreos (> 84%). En la estación E2, se encontró la mayor abundancia relativa de este grupo (94%) y la contribución disminuyó hacia fuera de la costa. Los foraminíferos tectináceos fueron el

segundo grupo en importancia, tendiendo a disminuir con la profundidad de la estación de muestreo (de E1 = 9.4% a E5 = 4.5%), aunque se encontró un mínimo en la estación E2 (5.5%). En contraste, los foraminíferos aglutinados aumentaron en abundancia con la profundidad de la estación, variando desde < 1% en las estaciones de la plataforma interna hasta 10.8% en la estación más profunda (E5) (Tabla 4).

El *stock* total también estuvo dominado por foraminíferos calcáreos (> 78%). La mayor contribución se observó en la estación E2 (91.6%) y el aporte de este grupo disminuyó con la profundidad de las estaciones (al igual que para el intervalo 0 - 1 cm). Sin embargo, la contribución del grupo de foraminíferos calcáreos en la estación E1 fue relativamente mucho menor (78.5%) a la encontrada en el sedimento superficial (90.1%). La contribución del grupo de foraminíferos tectináceos a la comunidad fue menor en la plataforma externa (6.9 - 7.2%), ligeramente mayor en la estación E2 (7.9%) y mucho mayor en la estación más costera (E1 = 21%). Los foraminíferos aglutinados no aportaron más del 1% en las estaciones E1 y E2 y su importancia aumentó hacia fuera de la costa.

La riqueza de especies en el sedimento superficial fue significativamente diferente entre las estaciones de muestreo (prueba de Kruskal-Wallis, $H_{(4,10)}$, $p = 0.076$). El número de especies aumentó con la distancia a la costa (Fig. 18b), principalmente debido a un mayor número de morfotipos de especies aglutinadas y de la familia Allogromiidae. La estación E2 exhibió un número reducido de especies (11 ± 0 spp. 72cm^{-3}) que a su vez se reflejó en un valor bajo del índice de diversidad de Shannon (0.88) (Tabla 4). Para el *stock* total, se observó la misma tendencia: una mayor riqueza de especies hacia el quiebre de la plataforma (Tabla 4) y con diferencias significativas entre estaciones (prueba de Kruskal-Wallis, $H_{(4,10)}$, $p = 0.084$).

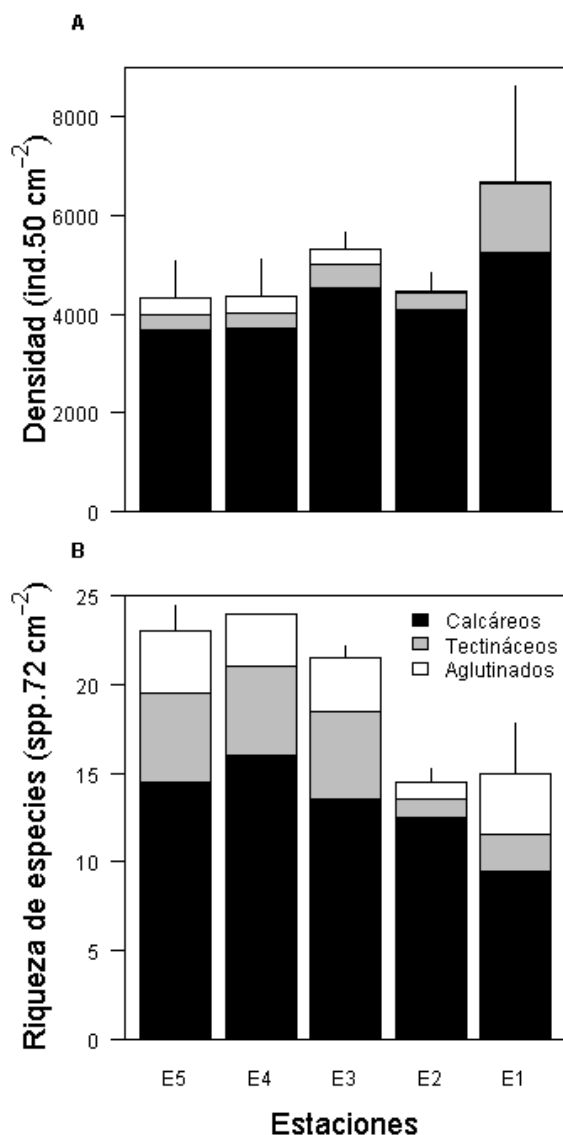


Figura 18. Stock total por grandes grupos (a) y riqueza de especies (b) de foraminíferos bentónicos en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009.

8.1%), el aglutinado *Bathysiphon* sp. que aumentaba con la profundidad de la estación de 3.0 a 6.7%, y cinco morfotipos de alógrómidos que juntos representaban entre 6.9 y 9.0% de las densidades totales.

Al realizar un análisis de *cluster* basado en la composición taxonómica de las asociaciones de foraminíferos bentónicos en cada réplica de todas las estaciones, se observó claramente la formación de dos comunidades (Fig. 19). Ambas comunidades estuvieron dominadas por bolivinidos (Fig. 20). El grupo asociado a la anoxia (en E1 y E2) estuvo dominado por *Bolivina costata* (65.7 - 69.2%). Otras especies importantes fueron *Nonionella auris* (7.4 - 9.8%), el morfotipo esférico de la familia Allogromiidae (Allogromiidae 1, 7.9 - 20.2%) y *Virgulinitella fragilis* (1.4 - 8.3%). El grupo asociado a postoxia (E3, E4 y E5) fue más diverso, presentando a *Bolivina humilis* (38.2 - 38.8%) y *Buliminella tenuata* (33.7 - 35%) como especies dominantes. Siguiendo en importancia, se encontraban *Bolivina pacifica* (6.2 -

Las especies calcáreas dominantes de la comunidad de anoxia se encontraron por debajo del 1% de la densidad total en las estaciones de la plataforma media y externa. El morfotipo Allogromiidae 1 de la comunidad de anoxia mantuvo cierta importancia a lo ancho de la plataforma pues su aporte representó siempre más del 1% de la densidad total. Las especies dominantes de la comunidad de postoxia, *B. humilis* y *B. tenuata*, estuvieron presentes en la plataforma interna con no más del 1% de la densidad total, a excepción de *B. humilis* en la estación E2 (3.9%) donde se presentó como la quinta especie más dominante.

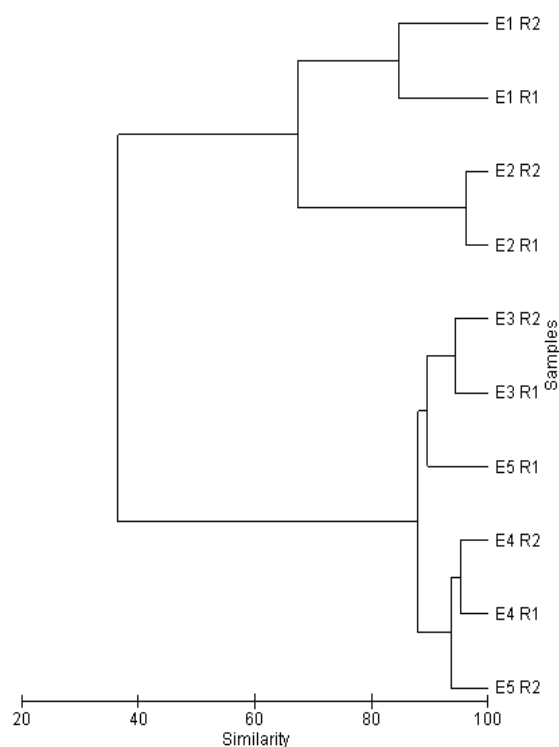


Figura 19. Análisis de conglomerados (*cluster analysis*) para todas las muestras (0 – 5 cm) de foraminíferos bentónicos.

5.7 Foraminíferos bentónicos: distribución vertical en el sedimento

En las estaciones de la plataforma interna, la comunidad (> 63 μm) se concentró en el primer centímetro del sedimento (62.2 - 75.0%). El grueso de la comunidad (80.1%) en la estación E5 se concentró en el intervalo superior, mientras que en las estaciones restantes, la concentración cerca a la superficie fue aún mayor (> 90%). La fracción de 63 - 150 μm presentó la misma tendencia vertical que la comunidad total en todas las estaciones, al igual que la fracción > 150 μm (Fig. 21).

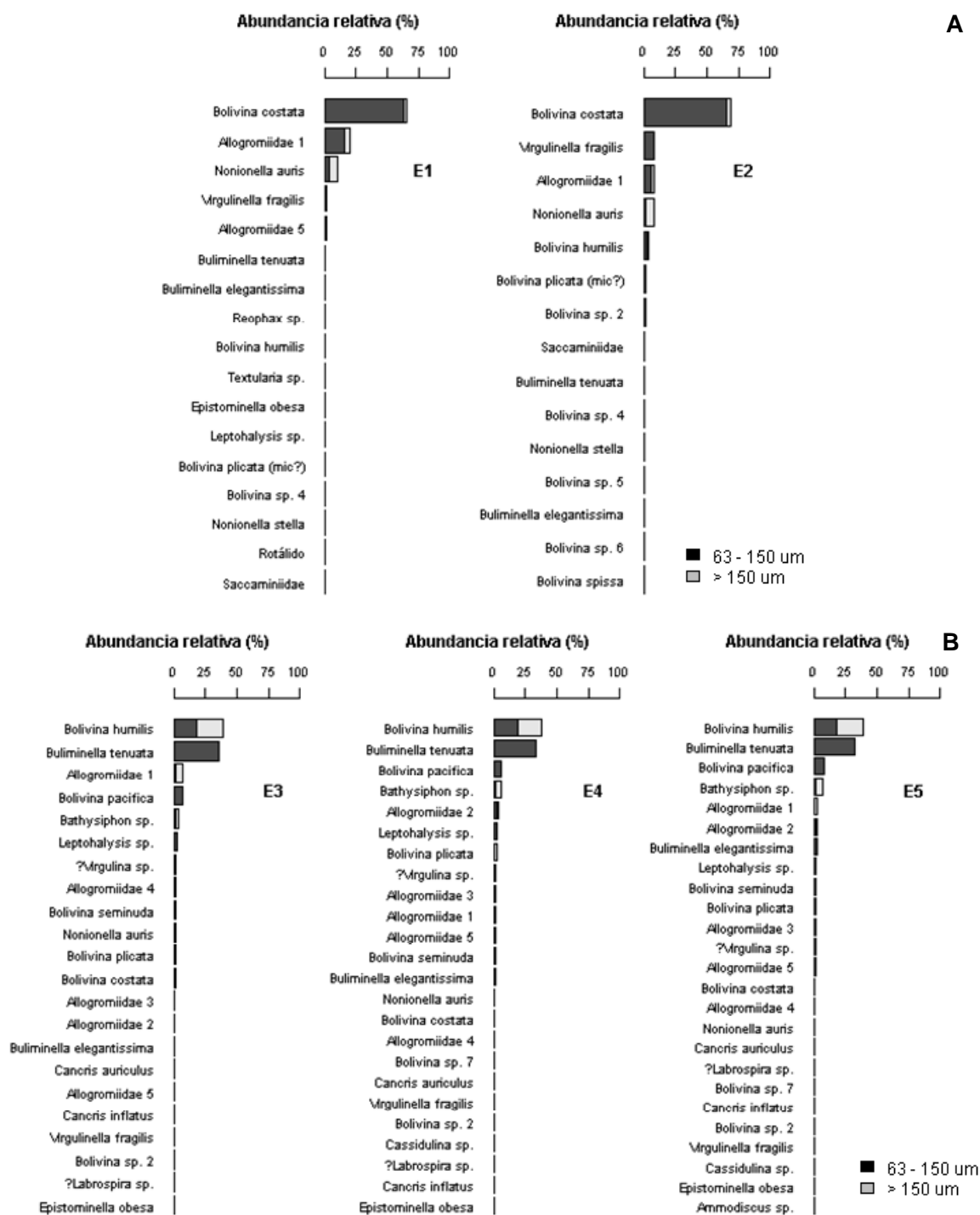


Figura 20. Abundancia relativa (%) de las especies de foraminíferos bentónicos por fracción de tamaño en: a) las estaciones que presentan la comunidad asociada a anoxia (E1 y E2) y b) las estaciones que presentan la comunidad asociada a postoxia, frente a Callao en abril de 2009.

El grueso (> 70%) de los foraminíferos calcáreos se concentró siempre en el centímetro superior del sedimento, tanto en la fracción menor como en la mayor (Fig. 21). Los foraminíferos aglutinados se concentraron casi en su totalidad (> 93.2%) en el centímetro superficial en las estaciones de la plataforma externa (Fig. 21e-j). En las estaciones más costeras, los aglutinados fueron muy escasos y se concentraron en el intervalo 0 - 1 cm, aunque las especies de la estación E1 presentaron picos subsuperficiales. En las estaciones de la plataforma interna, los tectináceos de la fracción menor y los de la fracción mayor de la estación E1 se concentraron en niveles inferiores de sedimento (Fig. 21a - d). En la plataforma media y externa, los tectináceos se concentraron en el centímetro superficial, a excepción de los individuos de la fracción mayor en la estación E5 (Fig. 21i y j).

A nivel específico, la mayoría de especies se encontraron en el centímetro superficial del sedimento en todas las estaciones. Sin embargo, algunas de ellas exhibieron preferencias en su distribución vertical (Fig. 21). La especie dominante de cada estación siempre se concentró en el intervalo de 0-1 cm: *B. costata* ($ALD_5 = 0.9 \pm 0.0$ cm en E1 y $ALD_5 = 0.8 \pm 0.0$ cm en E2), *B. humilis* ($ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E3, $ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E4 y $ALD_5 = 0.7 \pm 0.0$ cm en E5) y *B. tenuata* ($ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E3, $ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E4 y $ALD_5 = 0.7 \pm 0.0$ cm en E5). La especie aglutinada *Bathysiphon* sp. se concentró casi completamente en el centímetro superficial del sedimento ($ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E3, $ALD_5 = 0.5 \pm 0.0$ cm en E4 y $ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm en E5). *N. auris* presentó una distribución ligeramente más profunda en las estaciones de la plataforma interna ($ALD_5 = 0.8 \pm 0.2$ cm en E1 y $ALD_5 = 0.9 \pm 0.1$ cm en E2), al igual que *B. pacifica* en la estación más profunda ($ALD_5 = 0.9 \pm 0.1$ cm en E5). Esta especie se encontró más superficial en las estaciones E3 ($ALD_5 = 0.6 \pm 0.0$ cm) y E4 ($ALD_5 = 0.7 \pm 0.0$ cm en E4). El morfotipo

Allogromiidae 1 presentó un ALD₅ más alto que la mayoría de las demás especies en la plataforma interna (ALD₅ = 1.6 ± 0.3 cm en E1 y ALD₅ = 1.2 ± 0.1 cm en E2) y en la estación del quiebre de la plataforma (ALD₅ = 3.2 ± 0.0 cm en E5), mientras que se encontró superficial en la estación E3 (ALD₅ = 0.7 ± 0.0 cm). Otros morfotipos de la familia Allogromiidae fueron abundantes en las estaciones E1 y E4 (Fig. 21), presentando diferentes distribuciones verticales: Allogromiidae 5 (ALD₅ = 0.9 ± 0.1 cm en E1) y Allogromiidae 2 (ALD₅ = 0.8 ± 0.1 cm en E4). La distribución más profunda de todas las especies calcáreas fue exhibida por *V. fragilis* en la plataforma interna (ALD₅ = 1.1 ± 0.5 cm en E1 y ALD₅ = 1.5 ± 0.3 cm en E2), y se caracterizó por un pico máximo subsuperficial en la estación E2 (Fig. 21).

En todas las estaciones, la mayoría de especies que alcanzaron un tamaño “adulto” (>150 µm) presentaron un ALD₅ más superficial para los individuos “adultos” que para los individuos “jóvenes” (63 - 150 µm). Por ejemplo, tanto en las estaciones de la plataforma media y externa como en la estación E2, los especímenes “adultos” de *B. humilis* presentaron un ALD₅ ligeramente más superficial que el de los “juveniles”. Sin embargo, en la estación E2, *N. auris*, la especie de mayor tamaño de la plataforma interna, exhibió distribuciones verticales similares tanto para la población “adulto” (ALD₅ = 0.9 ± 0.1 cm) como para los “juveniles” (ALD₅ = 0.9 ± 0.3 cm). Asimismo, los individuos más grandes (> 150 µm) del morfotipo Allogromiidae 1 en las estaciones E1, E4 y E5 se distribuyeron más profundamente que los “juveniles”, y fue en la estación E5 donde los “adultos” se concentraron a mayor profundidad en el sedimento (ALD₅ = 3.2 ± 0.0 cm).

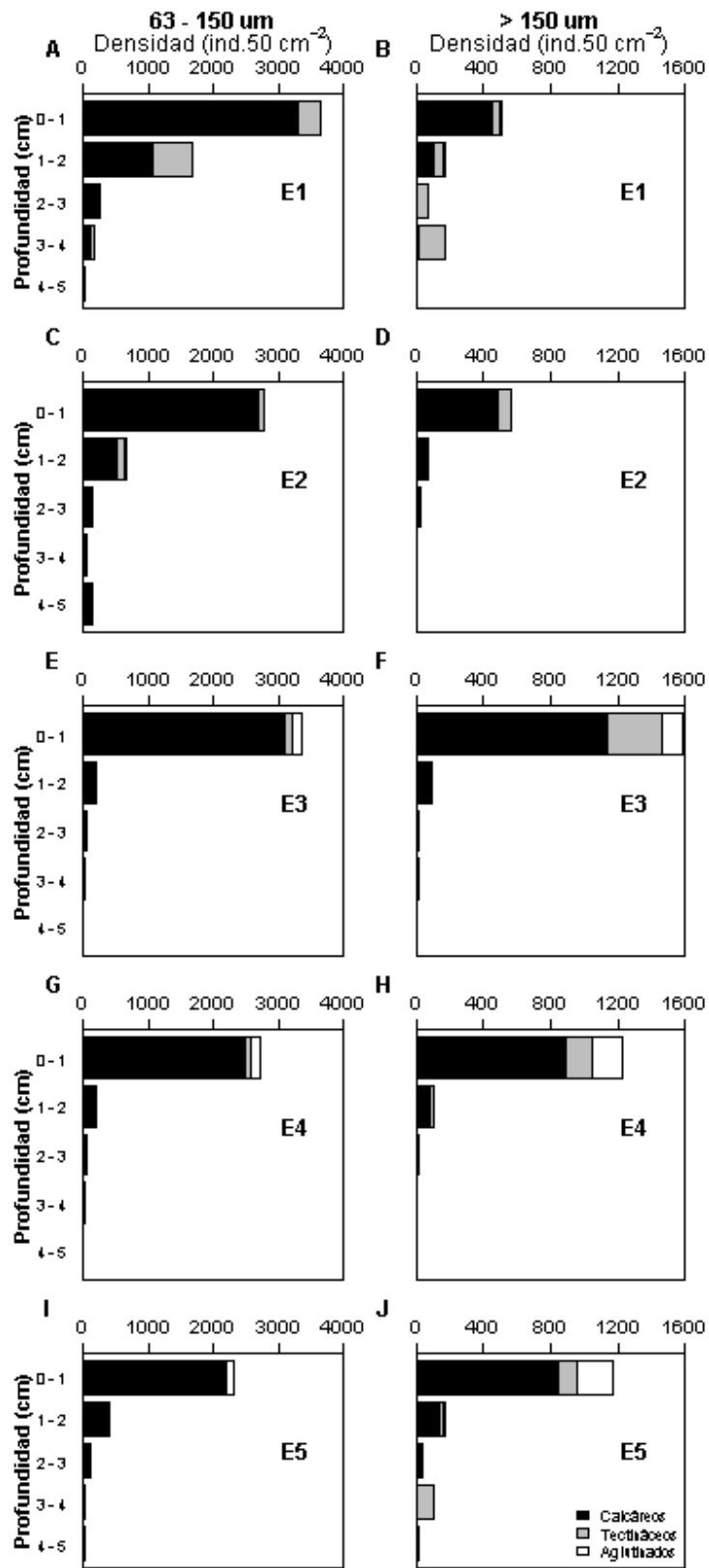


Figura 21. Distribución vertical de los grupos principales de foraminíferos bentónicos por fracción de tamaño en las estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. 50

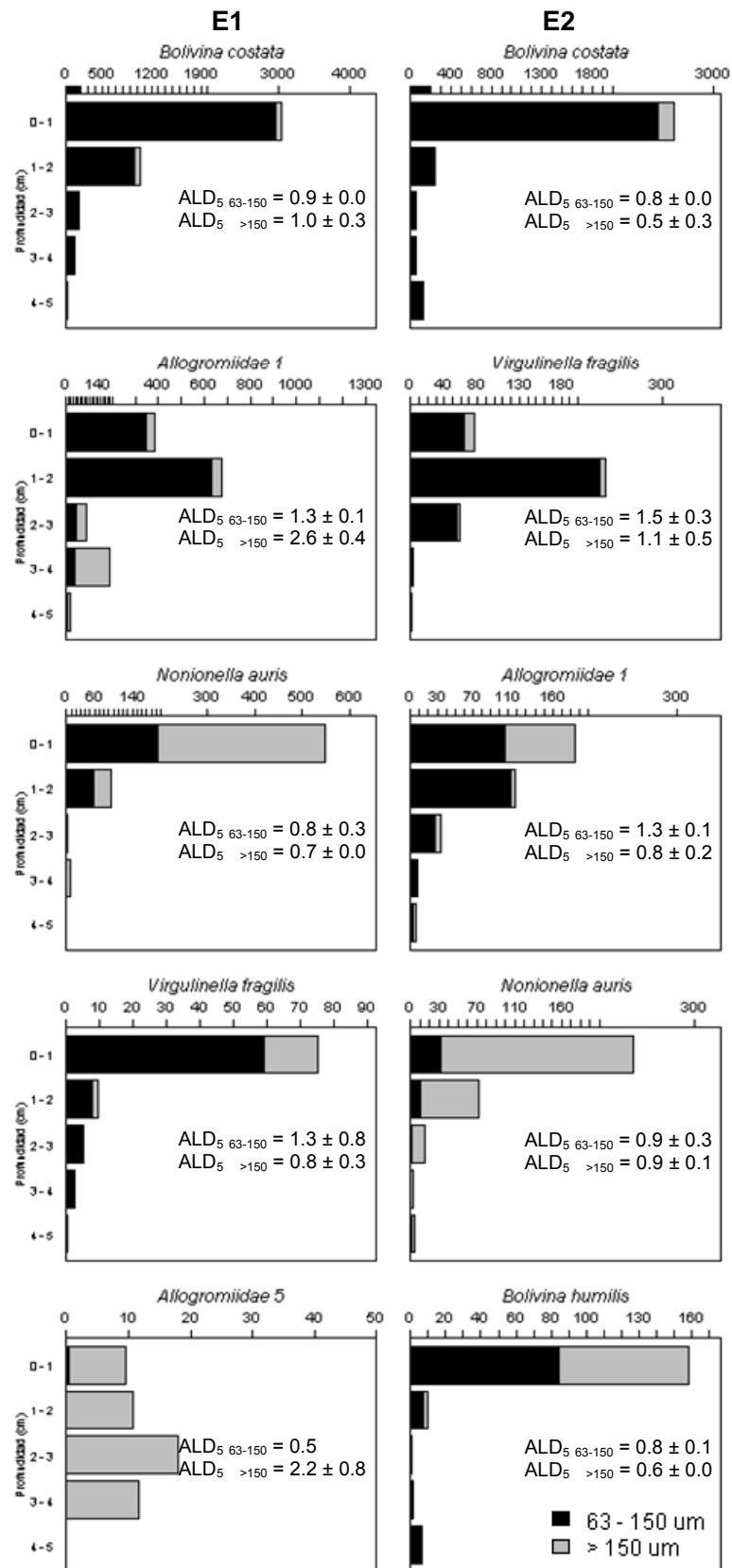


Figura 21. Distribución vertical de las cinco especies de foraminíferos bentónicos más abundantes en las cinco estaciones de la transecta frente a Callao en abril de 2009. ALD₅ 63-150 = ALD de individuos jóvenes; ALD₅ >150 = ALD de individuos adultos

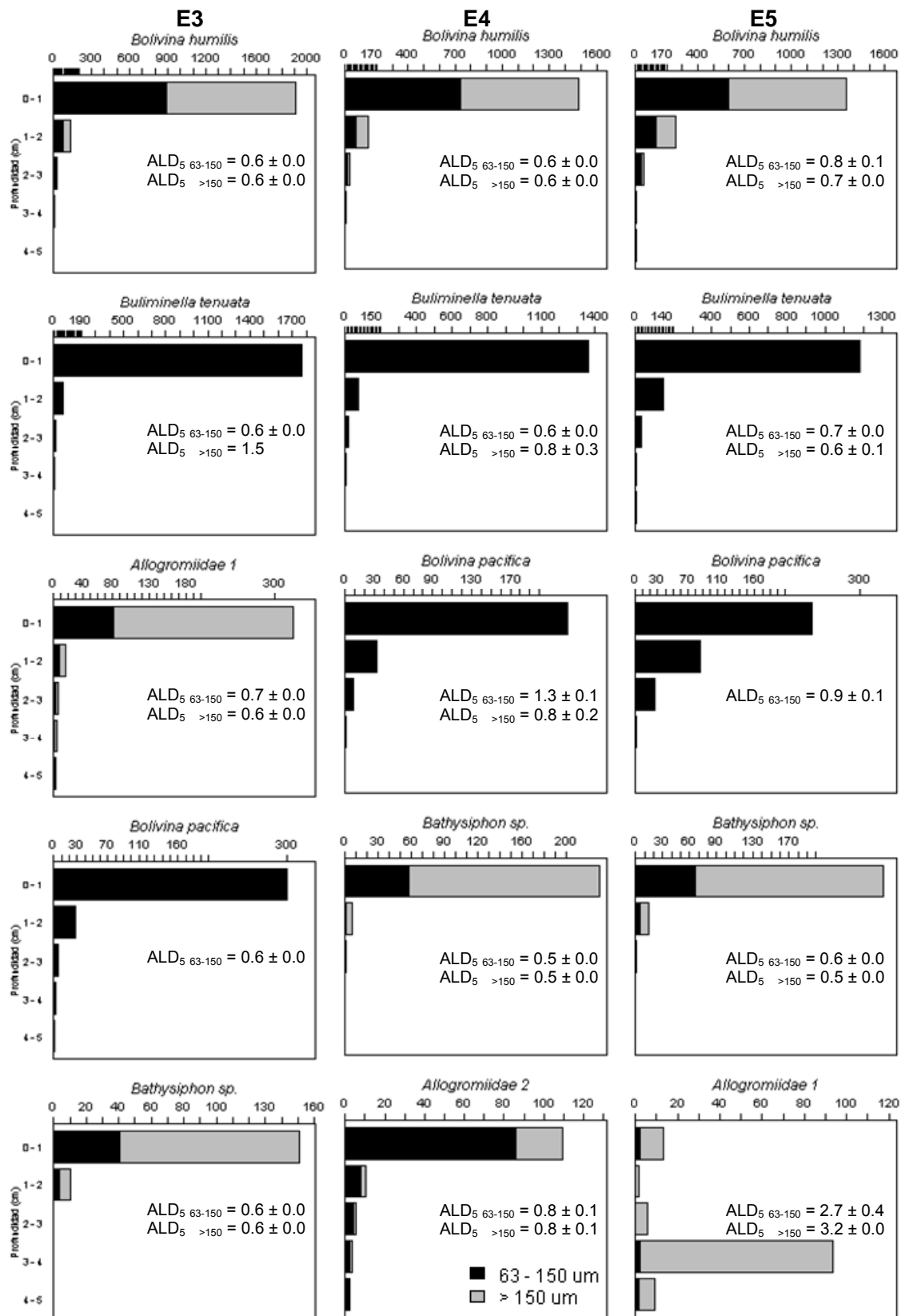


Figura 21. Continuación.

5.8 Relaciones entre los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos y los factores abióticos/bióticos

La Tabla 5 muestra la matriz de correlaciones de Spearman entre los parámetros de la comunidad de foraminíferos bentónicos y varios factores abióticos y bióticos en el sedimento superficial. El contenido de CI-a lábil en el sedimento no mostró correlaciones significativas con los parámetros comunitarios, por lo que se utilizó el contenido de CI-a total. Sin embargo, CI-a lábil sí mostró correlaciones significativas al ser usada en la razón CI-a:Feop.

5.8.1 Relaciones entre la comunidad y los factores ambientales y bióticos

No se encontraron correlaciones significativas entre los parámetros comunitarios y el OD de fondo. Sin embargo, las densidades de los foraminíferos calcáreos y tectináceos de la fracción menor disminuyeron con el aumento de la profundidad ($p < 0.05$), mientras que los foraminíferos aglutinados de la fracción mayor aumentaron con la profundidad ($p < 0.05$). En cuanto a los indicadores de diversidad, S y el índice λ presentaron tendencias opuestas: S aumenta con la profundidad y los valores de λ disminuyeron. Las abundancias relativas de Allogromiidae 1 y de *N. auris* se correlacionaron negativamente con la profundidad, mientras que *B. humilis* y *Bathysiphon* sp. presentaron una tendencia opuesta. Todos estos patrones en relación a la profundidad se observaron con los valores de N total y C total.

La densidad de la fracción mayor estuvo correlacionada positivamente con los contenidos de CI-a ($p < 0.05$), mas no así la densidad de la fracción menor. Además, se encontró una

correlación positiva significativa entre las densidades de los foraminíferos tectináceos grandes o de los aglutinados pequeños y los contenidos de Cl-a ($p < 0.05$). Por otro lado, se observó una correlación positiva entre la razón Cl-a:Feop y el índice λ ($p < 0.10$). Más aún, la razón Bact C:CT estuvo correlacionada directamente con la densidad de los foraminíferos tectináceos pequeños e indirectamente con la densidad de los foraminíferos aglutinados de ambas fracciones de tamaño ($p < 0.05$). Además, el parámetro S y el índice H' mostraron una disminución significativa con el aumento de la razón Bact C:CT, mientras que el índice λ aumentó ($p < 0.05$). La razón Bact C:CT estuvo directamente correlacionada con la proporción de los foraminíferos calcáreos e inversamente correlacionada con la proporción de los foraminíferos aglutinados ($p < 0.05$). Más aún, esta razón estuvo correlacionada negativamente con la densidad de la fracción de mayor tamaño ($p < 0.10$). Finalmente, sólo *B. tenuata* se correlacionó con los contenidos de Cl-a. Allogromiidae 1 presentó una fuerte correlación con la razón Cl-a:Feop. Varias especies se correlacionaron con la razón Bact C:CT en el centímetro superficial.

En cuanto a las otras comunidades bentónicas, los parámetros de la comunidad de foraminíferos bentónicos sólo mostraron correlaciones fuertes con la meiofauna metazoaria. No hubo correlaciones significativas con la biomasa microbacteriana (no mostrado) ni con los valores de las biomasas de la macrofauna o de *Thioploca* spp. Por otro lado, las densidades de la meiofauna metazoaria y de la nematofauna presentaron fuertes correlaciones con los distintos parámetros. S y λ disminuyeron a mayores densidades de la meiofauna. El índice H' mostró comportamientos opuestos con estos grupos. Los foraminíferos aglutinados (en especial los de la fracción mayor) mostraron una correlación negativa con la meio- y nematofauna, al igual que los tectináceos pequeños ($p < 0.05$). Por otro lado, la proporción de las fracciones menor y mayor

mostraron correlaciones fuertes y opuestas con la nematofauna. Por último, las abundancias relativas de Allogromiidae 1, *B. costata* y *N. auris* se correlacionaron positivamente con la meio- y nematofauna, mientras que *Bathysiphon* y *B. pacifica* mostraron una tendencia opuesta ($p < 0.05$).

En general, las correlaciones observadas con los parámetros comunitarios en primer centímetro del sedimento se corroboraron con los del stock total, con algunas excepciones. Por ejemplo, se observa que en el intervalo 0 – 5 cm, la biomasa de *Thioploca* spp muestra correlaciones significativas con el índice H' (+) y con la densidad total de la fracción menor y las de los pequeños calcáreos y aglutinados (-). Mientras que para el primer centímetro la biomasa de *Thioploca* spp. no se correlaciona significativamente con ningún otro parámetro.

En el horizonte 0 – 5 cm, los stocks totales y de la fracción menor, de todos los calcáreos totales y 'juveniles', y de los tectináceos totales y 'adultos' se correlacionaron negativamente con la abundancia macrofaunal, mientras que los aglutinados ($> 63 \mu\text{m}$) mostraron una tendencia opuesta. Sólo *B. costata* y *V. fragilis* mostraron una fuerte correlación positiva con la razón Bact C:CT en el intervalo 0 – 5 cm. Allogromiidae 1 y *B. humilis* mostraron tendencias opuestas con respecto a la biomasa de *Thioploca* spp. en el intervalo 0 – 5 cm.

5.8.2 ALD_5 y su relación con los factores ambientales y bióticos

Las correlaciones del ALD_5 de los distintos grupos de foraminíferos bentónicos con los distintos factores ambientales y las demás comunidades bentónicas se muestran en la

Tabla 6. El ALD₅ de *Bathysiphon* sp. mostró una correlación negativa total con el OD y el de *B. pacifica* mostró una correlación positiva total con la profundidad. Además, el ALD₅ de *V. fragilis* mostró una disminución con la concentración de OD ($p < 0.10$). Existieron correlaciones negativas fuertes entre el ALD₅ de varios grupos de foraminíferos bentónicos con los contenidos de Cl-a (*B. costata*, *B. humilis*, *B. pacifica* y *B. tenuata*). Sólo los ALD₅ de los tectináceos grandes ($p < 0.05$) y de *N. auris* y *V. fragilis* ($p < 0.10$) mostraron correlaciones positivas con la razón Cl-a:Feop. También, los ALD₅ de los foraminíferos tectináceos grandes y de *N. auris* y *V. fragilis* mostraron una variación directa con la razón Bact C:CT ($p < 0.05$). Sólo el ALD₅ de *N. auris* mostró una correlación con la densidad de la macrofauna. Los resultados también muestran que existieron correlaciones fuertes ($p < 0.05$) entre varios grupos de foraminíferos bentónicos y los tapices de *Thioploca* spp. Por último, el ALD₅ de *N. auris* y *V. fragilis* aumentaba con la densidad de la meio- y nematofauna, mientras que el de *B. pacifica* disminuía ($p < 0.05$).

Tabla 5. Matriz de correlaciones de Spearman entre los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos y los factores bióticos y abióticos en los intervalos 0 - 1 cm y 0 - 5 cm.

0 - 1 cm	N = 5					N = 10								
	Prof.	DO	%C	%N	C:N	Cl-a	Cl-a :Feop	Bact C:CT	Abundancia macrofauna	Biomasa macrofauna	Biomasa <i>Thioploca</i>	Abundancia meiofauna	Abundancia Nematoda	
S	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.15	-0.51	-0.91*	0.70*	0.21	0.29	-0.76*	-0.91*	
H'	0.80	0.50	0.80	0.80	-0.10	0.42	-0.52	-0.90*	-0.61 ^a	-0.03	-0.26	0.76*	-0.68*	
λ	-0.90*	-0.30	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.26	0.59 ^a	0.92*	0.56 ^a	-0.15	0.28	-0.68*	0.87*	
Densidad total	-0.20	-0.10	-0.20	-0.20	-0.10	0.33	0.05	0.09	-0.04	0.24	0.24	-0.15	-0.14	
63-150 μm	-0.90*	-0.20	-0.90*	-0.90*	0.30	0.35	0.44	0.36	-0.28	0.09	0.10	0.19	0.28	
>150 μm	0.70	-0.50	0.70	0.70	-0.90*	0.64*	-0.26	-0.60 ^a	0.52	0.12	0.55	-0.48	-0.54	
Total														
	Calcáreos	-0.50	-0.20	-0.50	-0.50	0.00	0.27	0.09	0.24	-0.11	0.20	0.15	-0.07	0.02
	Tectináceos	-0.50	-0.20	-0.50	-0.50	0.00	0.50	0.44	0.12	-0.25	0.05	0.36	0.10	0.15
	Agglutinados	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.41	-0.40	-0.91*	0.62 ^a	-0.07	0.19	-0.70*	-0.74*
63-150 μm	Calcáreos	-0.90*	-0.20	-0.90*	-0.90*	0.30	0.35	0.44	0.36	-0.28	0.09	0.10 ^a	0.19	0.28
	Tectináceos	-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.18	0.49	0.66*	-0.78*	-0.36	-0.08*	0.58 ^a	0.66*

	Aglutinados	0.50	-0.10	0.50	0.50	-0.50	0.66*	-0.27	-0.84*	0.47	-0.18	0.43	-0.54	-0.57 ^a
>150 µm	Calcáreos	0.70	-0.50	0.70	0.70	-0.90*	0.50	-0.44	-0.52	0.35	-0.04	0.62	-0.42	-0.53
	Tectináceos	0.60	-0.30	0.60	0.60	-0.70	0.81*	-0.24	-0.52	0.47	0.09	0.68	-0.35	-0.39
	Aglutinados	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.35	-0.45	-0.91*	0.73*	0.04	0.16	-0.73*	-0.78*
%	63-150	-0.90*	0.30	-0.90*	-0.90*	0.80	-0.35	0.53	0.73*	-0.58 ^a	-0.02	-0.42	0.61 ^a	0.68*
	>150	0.90*	-0.30	0.90*	0.90*	-0.80	0.35	-0.53	-0.73*	0.58 ^a	0.02	0.42	-0.61 ^a	-0.68*
%	Calcáreos	-0.90*	-0.30	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.55 ^a	0.25	0.87*	-0.57 ^a	0.01	-0.38	0.67*	0.70*
	Tectináceos	-0.70	0.10	-0.70	-0.70	0.40	0.41	0.62 ^a	0.30	-0.55 ^a	-0.09	0.26	0.42	0.39
	Aglutinados	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.38	-0.43	-0.95*	0.64*	-0.03	0.13	-0.75*	-0.78*
	Allogromiidae 1 (%)	-0.90*	-0.20	-0.90*	-0.90*	0.30	0.14	0.82*	0.68*	-0.74*	-0.19	0.12	0.64*	0.71*
	<i>Bathysiphon</i> sp. (%)	0.97*	0.21	0.97*	0.97*	-0.41	0.28	-0.60 ^a	-0.94*	0.82*	0.16	0.19	-0.81*	-0.87*
	<i>B. costata</i> (%)	-0.80	-0.50	-0.80	-0.80	0.10	-0.38	0.55 ^a	0.75*	-0.65*	-0.19	-0.14	0.66*	0.70*
	<i>B. humilis</i> (%)	0.90*	-0.30	0.90*	0.90*	-0.80	0.45	-0.48	-0.59 ^a	0.65*	0.20	0.43	-0.50	-0.58 ^a
	<i>B. pacifica</i> (%)	0.87 ^a	-0.21	0.87 ^a	0.87 ^a	-0.72	0.42	-0.55 ^a	-0.76*	0.67*	0.14	0.16	-0.64*	-0.68*
	<i>B. tenuata</i> (%)	0.50	-0.10	0.50	0.50	-0.50	0.73*	-0.21	-0.60 ^a	0.45	-0.02	0.61 ^a	-0.21	-0.32
	<i>N. auris</i> (%)	-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.32	0.68*	0.75*	-0.70*	-0.09	-0.30	0.54	0.64*
	<i>V. fragilis</i> (%)	-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.55	0.30	0.47	-0.45	-0.12	-0.29	0.52	0.51

* Significativo a $p < 0.05$

^a Significativo a $p < 0.10$

Tabla 5. Continuación.

0 – 5 cm		N = 5					N = 10							
		Prof.	DO	%C	%N	C:N	Cl-a	Cl-a :Feop	Bact C:CT	Abundancia macrofauna	Biomasa macrofauna	Biomasa <i>Thioploca</i>	Abundancia meiofauna	Abundancia Nematoda
S		0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.30	-0.60	-0.30	-0.20	0.30	0.30	-0.80	-0.90*
H'		0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.90	-0.80	-0.10	0.60	0.00	0.90*	0.10	-0.30
λ		-0.90*	-0.30	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.50	0.00	0.90*	0.60	0.60	-0.10	0.10	0.30
Densidad total		-0.90*	-0.20	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.30	0.60	-0.50	-1.00*	-0.20	-0.70	-0.30	-0.10
63-150 μm		-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.40	0.80	-0.10	-0.90*	0.10	-0.90*	-0.10	0.20
>150 μm		0.60	-0.30	0.60	0.60	-0.70	0.30	-0.60	-0.30	-0.20	0.30	0.30	-0.80	-0.90*
Total	Calcáreos	-0.90*	-0.20	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.10	0.20	-0.60	-0.90*	-0.10	-0.40	-0.60	-0.50
	Aglutinados	-0.80	-0.40	-0.80	-0.80	0.10	-0.30	0.60	-0.50	-1.00*	-0.20	-0.70	-0.30	-0.10
	Tectináceos	0.80	0.50	0.80	0.80	-0.10	0.50	-0.50	0.60	0.90*	0.40	0.60	0.40	0.20
63-150 μm	Calcáreos	-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.40	0.80	-0.10	-0.90*	0.10	-0.90*	-0.10	0.20
	Aglutinados	-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.70	0.90*	0.20	-0.70	0.20	-1.00*	0.00	0.40
	Tectináceo	0.50	-0.10	0.50	0.50	-0.50	0.70	-0.40	-0.30	-0.20	0.20	0.30	-0.30	-0.50

	s													
>150	Calcáreos	0.60	-0.30	0.60	0.60	-0.70	0.30	-0.60	-0.30	-0.20	0.30	0.30	-0.80	-0.90*
µm	Aglutinados	-0.10	-0.30	-0.10	-0.10	-0.30	-0.30	0.60	-0.50	-1.00*	-0.20	-0.70	-0.30	-0.10
	Tectináceo	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.41	-0.05	-0.97*	-0.56	-0.72	0.15	-0.15	-0.36
	s													
%	63-150	-0.90*	0.30	-0.90*	-0.90*	0.80	-0.10	0.70	0.40	0.10	-0.10	-0.40	0.90*	1.00*
	>150	0.90*	-0.30	0.90*	0.90*	-0.80	0.10	-0.70	-0.40	-0.10	0.10	0.40	-0.90*	-1.00*
%	Calcáreos	0.00	-0.60	0.00	0.00	-0.50	0.10	-0.70	0.60	0.90*	0.50	0.60	-0.10	-0.20
	Aglutinados	-0.80	-0.40	-0.80	-0.80	0.10	-0.20	0.90*	-0.20	-0.80	-0.20	-0.80	0.30	0.50
	Tectináceo	0.90*	0.30	0.90*	0.90*	-0.30	0.90*	-0.30	-0.60	0.10	-0.60	0.60	0.40	0.00
	s													
	Allogromiidae 1 (%)	-0.90*	-0.30	-0.90*	-0.90*	0.30	-0.50	1.00*	0.10	-0.60	-0.10	-0.90*	0.40	0.70
	<i>Bathysiphon</i> sp. (%)	0.97*	0.21	0.97*	0.97*	-0.41	0.71	-0.71	-0.71	0.00	-0.35	0.71	-0.35	-0.71
	<i>B. costata</i> (%)	-0.80	-0.50	-0.80	-0.80	0.10	-0.50	0.00	0.90*	0.60	0.60	-0.10	0.10	0.30
	<i>B. humilis</i> (%)	0.70	-0.50	0.70	0.70	-0.90*	0.70	-0.90*	-0.20	0.70	-0.20	1.00*	0.00	-0.40
	<i>B. pacifica</i> (%)	0.87 ^a	-0.21	0.87 ^a	0.87 ^a	-0.72	0.71	-0.71	-0.71	0.00	-0.35	0.71	-0.35	-0.71
	<i>B. tenuata</i> (%)	0.50	-0.10	0.50	0.50	-0.50	0.70	-0.40	-0.70	0.20	-0.80	0.70	0.30	-0.10
	<i>N. auris</i> (%)	-1.00*	-0.10	-1.00*	-1.00*	0.50	-0.70	0.40	0.70	-0.20	0.80	-0.70	-0.30	0.10
	<i>V. fragilis</i> (%)	-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.10	0.20	0.90*	0.60	0.50	-0.10	0.60	0.70

* Significativo a $p < 0.05$

^a Significativo a $p < 0.10$

Tabla 6. Matriz de correlaciones de Spearman entre los indicadores cuantitativos de microhábitat de los foraminíferos bentónicos (ALD₅) y los factores bióticos y abióticos.

		N = 5					N = 10							
		Prof.	DO	%C	%N	C:N	Cl-a	Cl-a :Feop	Bact C:CT	Abundancia macrofauna	Biomasa macrofauna	Biomasa <i>Thioploca</i>	Abundancia meiofauna	Abundancia Nematoda
Densidad total		-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.73*	0.39	0.52	-0.39	0.10	-0.71*	0.31	0.37
63-150 µm		-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.68*	0.41	0.54	-0.34	0.13	-0.66*	0.37	0.42
>150 µm		-0.30	0.40	-0.30	-0.30	0.60	-0.72*	0.22	0.16	-0.10	0.16	-0.87*	-0.05	0.02
Total	Calcáreos	-0.50	0.10	-0.50	-0.50	0.50	-0.72*	0.20	0.60 ^a	-0.29	0.12	-0.58 ^a	0.36	0.41
	Aglutinados	0.10	0.30	0.10	0.10	0.30	-0.62 ^a	0.15	0.07	0.10	0.22	-0.72*	-0.05	-0.03
	Tectináceos	-0.60	-0.30	-0.60	-0.60	0.20	-0.66*	0.45	0.76*	-0.47	0.16	-0.68*	0.37	0.47
63-150 µm	Calcáreos	-0.50	0.10	-0.50	-0.50	0.50	-0.68*	0.32	0.59 ^a	-0.31	0.14	-0.59 ^a	0.41	0.44
	Aglutinados	0.10	0.30	0.10	0.10	0.30	-0.65*	0.28	0.21	-0.15	0.09	-0.67*	0.08	0.12
	Tectináceos	-0.50	0.10	-0.50	-0.50	0.50	-0.70*	0.32	0.75*	-0.36	0.24	-0.58 ^a	0.36	0.43
>150 µm	Calcáreos	-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.67*	0.18	0.31	0.10	0.55 ^a	-0.72*	-0.10	-0.03
	Aglutinados	-0.30	0.40	-0.30	-0.30	0.60	-0.56 ^a	0.27	0.01	0.07	0.30	-0.78*	-0.15	-0.09
	Tectináceos	-0.80	-0.40	-0.80	-0.80	0.20	-0.21	0.79*	0.81*	-0.82*	-0.36	-0.40	0.43	0.60

<i>Allogromiidae</i> 1	0.30	0.60	0.30	0.30	0.40	-0.53	-0.16	-0.42	0.42	0.31	-0.72*	-0.54	-0.52
<i>Bathysiphon</i> sp.	-0.50	-1.00	-0.50	-0.50	-1.00	0.14	0.14	0.60	-0.20	-0.31	-0.43	0.20	0.20
<i>B. costata</i>	0.10	0.30	0.10	0.10	0.30	-0.75*	0.04	0.33	0.01	0.31	-0.87*	0.03	0.09
<i>B. humilis</i>	-0.30	0.40	-0.30	-0.30	0.60	-0.83*	0.14	0.32	-0.36	-0.10	-0.78*	0.10	0.18
<i>B. pacifica</i>	1.00	0.50	1.00	1.00	0.50	-0.94*	-0.71	-0.77 ^a	0.70	0.66	-0.71	-0.94*	-0.94*
<i>B. tenuata</i>	-0.60	0.30	-0.60	-0.60	0.70	-0.93*	-0.02	0.27	-0.41	-0.05	-0.76*	-0.03	0.03
<i>N. auris</i>	-0.80	0.10	-0.80	-0.80	0.60	-0.21	0.57 ^a	0.75*	-0.58 ^a	-0.03	-0.02	0.78*	0.79*
<i>V. fragilis</i>	-0.56	-0.82 ^a	-0.56	-0.56	-0.41	0.29	0.59 ^a	0.72*	-0.55	-0.14	0.27	0.63 ^a	0.68*

* Significativo a $p < 0.05$

^a Significativo a $p < 0.10$

6 DISCUSIÓN

6.1 Reciclaje de carbono y disponibilidad de alimento

Altas razones de Cl-a:Feop y entre el carbono microbacteriano y el C total en los sedimentos de la plataforma interna sugieren que la fracción lábil es mayor en esta zona que en las otras zonas de la plataforma. Las bajas razones de Cl-a:Feop hacia la plataforma externa muestran que el fitodetritus que llega al sedimento se encuentra más degradado con la profundidad de la columna de agua. Las observaciones petrográficas de la materia orgánica sedimentaria confirman este punto, dado que un gran porcentaje de materia orgánica amorfa negra, incluyendo material orgánico metabolizable (Valdés *et al.*, 2009), caracterizan los sedimentos de la plataforma interna (M. C. Igarza, comunicación personal). Respecto al reciclaje de carbono orgánico, las mayores tasas en la plataforma interna se infieren de la mayor liberación de H₂S, que es un mejor indicador de las tasas de respiración (anaeróbica) de materia orgánica, dadas las condiciones deficientes de OD sobre el fondo de toda la plataforma, durante el periodo de estudio.

Por estas condiciones, las menores concentraciones de C y N determinadas en los sedimentos superficiales de la plataforma interna pueden servir como indicadores de un estado con altas tasas de degradación de materia orgánica, mientras que los altos valores en la plataforma media y externa indicarían una mayor preservación de la materia orgánica en el sedimento.

El patrón general de una mayor contribución de materia orgánica lábil en la superficie de los sedimentos hacia la plataforma interna se ve acompañado por una alta variación

espacial a lo largo de la plataforma de la razón Bact C:CT (Fig. 14). Esta variabilidad estaría asociada al estadio de colonización microbacteriana de la materia orgánica sedimentaria. En este sentido, juegan un papel importante, por una parte, la naturaleza agregada y en pulsos (e. g. parchada) de la sedimentación del fitodetritus (Graco *et al.*, 2001) y, por otra parte, la mayor exposición a episodios de oxigenación a profundidades menores que favorecen una rápida remineralización del material depositado. Por tanto, los valores bajos de la razón Bact C:CT en la estación E1 si bien no indican la cantidad de materia orgánica lábil (como lo hace la razón Cl-a:Feop) estaría evidenciando que el sedimento muestreado en esa estación pertenecería a un parche conteniendo materia orgánica que fue rápidamente degradada por acción microbiana.

La abundancia total o fraccional (por grupo o rango de tamaño) y los índices de diversidad de los foraminíferos bentónicos no se correlacionaron con la densidad de bacterias microscópicas. Lesen (2005) tampoco encontró relaciones significativas entre la abundancia de foraminíferos bentónicos y la densidad bacteriana en el sedimento en la Bahía de San Francisco del Sur. Van der Zwaan *et al.* (1999) sugirieron que los foraminíferos bentónicos son atraídos por alimento bacteriano o por alimento mediado por bacterias, y que el pastoreo puede reducir las densidades bacterianas. Los resultados de esta tesis no respaldan este postulado, dado que no se encontraron relaciones significativas entre la dominancia y otros parámetros comunitarios con la razón entre el carbón microbacteriano y el C total. La falta de correlación con la biomasa microbacteriana puede ser explicada por el mosaico de parches de material orgánico más lábil o más refractario en los sedimentos, cada uno correspondiente a diferentes grados de colonización y actividad microbacteriana. Por tanto, estos micro-nichos de bacterias (y

alimento sedimentario) estarían condicionando la distribución de las poblaciones de foraminíferos bentónicos.

6.2 Comunidad de foraminíferos bentónicos: distribución espacial

Las densidades en el centímetro superficial obtenidas en este estudio (~3000 - 5000 ind. 50cm⁻²) son similares a las estimadas por Phleger y Soutar (1973), quienes encontraron valores ~3000 ind. 50cm⁻² para el primer centímetro del sedimento de la plataforma continental frente a Callao (180 m) (Tabla 7). Sin embargo, Levin *et al.* (2002) registraron densidades un orden de magnitud mayores que las de este estudio, en la fracción > 150 µm, en los sedimentos del batial superior dentro del núcleo de la ZMO (~31000 ind. 50cm⁻²; 300 m de profundidad). Por otro lado, la densidad total de la estación E2 de este estudio resultó un orden de magnitud menor que la medida por Høgslund *et al.* (2008) en la plataforma frente a Concepción (~14000 ind. 50cm⁻²; 88 m) que se basó en individuos teñidos retenidos en una malla de 50 µm (Tabla 7). Además, las densidades encontradas en este estudio son similares a las registradas en Bahía Mejillones del Sur, frente al norte de Chile (23° S) (Páez *et al.*, 2001).

Los *stocks* totales de la fracción mayor son comparables con los valores observados en las estaciones de la plataforma frente a Concepción (Chile central, 36° S), donde la fracción > 180 µm fue utilizada (Tapia *et al.*, 2008). Las altas densidades totales observadas en este estudio resultaron mayores a las registradas en la plataforma continental interceptada por la ZMO del Mar de Arabia (Schumacher *et al.*, 2007). Sin embargo, los resultados de este estudio fueron más bajos que los reportados a profundidades batiales, como en la Cuenca de Santa Bárbara (Bernhard *et al.*, 1997) y en

el Mar de Arabia por un orden de magnitud (Gooday *et al.*, 2000). El último estudio, sin embargo, mostró un rango de densidades similar a la de sedimentos batiales en la ZMO peruana (Levin *et al.*, 2002).

La comunidad de foraminíferos bentónicos en la plataforma continental interna frente a Callao estuvo compuesta mayormente por especímenes pequeños (63 - 150 μm). Es bien conocido que una alta dominancia de los individuos de la fracción pequeña ocurre en ambientes ricos en materia orgánica (Bernhard, 1989), dado que las especies alcanzan la madurez a un menor tamaño, debido a las altas tasas de reproducción (Phleger y Soutar, 1973) y a que las altas razones de superficie/volumen son ventajosas sobre individuos de mayor tamaño (Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993). La especie dominante de la comunidad de anoxia fue *B. costata*, una especie costera que también es dominante cerca a la línea de costa en esta región (0 - 5 m; Verano, 1974). Dos de las especies subdominantes en esta comunidad, *N. auris* y *V. fragilis*, son consideradas especies características en ambientes sedimentarios con pronunciadas quimioclinas e intensa producción de sulfuros (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006; Leiter y Altenbach, 2010). Este tipo de ambientes sedimentarios se produce por una alta cantidad de materia orgánica lábil, que es altamente reactiva, lo cual implica que las especies características tengan preferencias alimentarias y adaptaciones fisiológicas.

Por otro lado, tanto *B. humilis* (= *B. seminuda*) y *Buliminella tenuata* dominaron la comunidad de la plataforma externa. *B. seminuda* ha sido reportada como especie dominante en ambientes bajo una severa deficiencia de oxígeno, como por ejemplo en áreas de ZMOs (Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993) o en áreas costeras eutróficas (Páez *et al.*, 2001). Para el talud superior frente a Perú central dentro del núcleo de la

ZMO, Pérez *et al.* (2002) reportaron muy altas abundancias ($\sim 32\ 000$ ind. 50cm^{-2}) y una fuerte dominancia ($\sim 60\%$) de *B. seminuda*. Nuestras observaciones indican que *B. humilis* alcanza una dominancia de ca. 63% para la fracción $> 150\ \mu\text{m}$, en tanto que esta dominancia decrece a ca. 27% en la fracción 63 - 150 μm , convirtiéndose en la segunda especie dominante, por detrás de *Buliminella tenuata*.

La diversidad de especies resultó menor en la comunidad asociada a anoxia, que presentó condiciones anóxicas en los sedimentos superficiales, que en la comunidad asociada a postoxia. Estas observaciones coinciden con Khusid (1974) y Leiter y Altenbach (2010), quienes explicaron la reducción de la diversidad de especies debido a condiciones anóxicas en los sedimentos. No obstante, la riqueza de especies en la estación más costera (E1) fue ligeramente más alta que en la estación más profunda de la plataforma interna (E2). Esta diferencia se debe a la presencia de las especies aglutinadas *Textularia* sp. y *Reophax* sp. y la especie calcárea *Epistominella* sp. (no encontradas en la estación E2). Debe tomarse en cuenta que la estación más somera está también más expuesta a episodios de oxigenación, los cuales ocurren con variados grados de intensidad en frecuencias intra-estacionales frente a Perú central (Gutiérrez *et al.*, 2008). Por tanto, es más probable que suceda una colonización episódica de especies de foraminíferos aeróbicos o aeróbicos facultativos cerca a la costa, abriendo nichos para especies adicionales. Por otra parte, los sedimentos superficiales de las estaciones más profundas no evidenciaron acumulación o liberación de sulfuros; en esta área, las condiciones de óxido-reducción del sedimento deben clasificarse como postóxicas, ya que presumiblemente el oxígeno libre, en muy bajas concentraciones en el agua de fondo, debe consumirse y agotarse en los primeros pocos milímetros del sedimento (Tyson y

Pearson, 1991). Por tanto, el umbral de OD de fondo para la colonización de especies parece ser muy bajo cuando no hay sulfuros presentes.

Tabla 7. Riqueza de especies y densidad de foraminíferos bentónicos vivos en ambientes pobres en oxígeno con similar profundidad a la de este estudio.

Sitio y profundidad	OD en el fondo (mL L ⁻¹)	Riqueza de especies	Densidad (ind. 50cm ⁻²) y horizonte de sedimento	Fracción de tamaño	Observaciones	Fuente
Callao (Perú)				>62 µm	Sólo calcáreos	1
180 m	n. d.	~11	~3000 (0-1 cm)			
Concepción (Chile)				>180 µm	Calcáreos y aglutinados	2
88 m	0.2	3	161 (0-1 cm) 615 (0-10 cm)			
120 m	n. d.	10	198 (0-1 cm) 1904 (0-10 cm)			
Concepción (Chile)				>50 µm		3
88 m	<0.02	n. d.	~14000 (0-1.8 cm)			
Mar de Arabia				>63 µm	Sólo calcáreos	4
136 m	1.4	29	~2400 (0-5 cm)			
150 m	0.5	27	~1400 (0-5 cm)			
Mar de Arabia				>300 µm	Calcáreos, aglutinados y tectináceos	5
140 m	0.11	12	740 (0-1 cm)			
		12	765 (0-5 cm)			

Fuente: (1) Phleger y Soutar (1973); (2) Tapia et al. (2008); (3) Høglund et al. (2008); (4) Schumacher et al. (2007) y (5) Larkin et al. (2006). N. d. = sin datos.

De todas las referencias consultadas sobre estudios de foraminíferos bentónicos en el área del margen continental peruano, este trabajo es el primero en cuantificar los foraminíferos bentónicos de testa tectinácea. A pesar que los algrómidos han sido frecuentemente pasados por alto en la mayoría de trabajos de foraminíferos bentónicos (Gooday, 2002), los resultados de este estudio indican que este grupo puede contribuir hasta en un 10 % del *stock* total en los sedimentos de la plataforma (llegando a 21 % en la estación más costera). Debe notarse que los algrómidos más pequeños están más asociados a las estaciones de la plataforma interna, mientras que los más grandes se incrementan hacia la plataforma externa (Tabla 3). Además, la distribución vertical mostrada por los foraminíferos tectináceos difiere entre ambas comunidades (ver siguiente sección), sugiriendo una plasticidad alta de este grupo en términos de estilos de vida relacionados con factores ambientales (Bernhard *et al.*, 2006). Por el contrario, los foraminíferos aglutinados son escasos en la plataforma interna y aumentan hacia la plataforma externa. También es evidente una diferente composición taxonómica de este grupo entre las dos comunidades (Fig. 20). A partir de estudios de campo anteriores (Levin *et al.*, 2002; Gooday *et al.*, 2000;) y experimentos de laboratorio previos (Moodley *et al.*, 1997; Moodley *et al.*, 1998) se ha postulado que el grupo de los aglutinados presenta una tolerancia reducida a la deficiencia de oxígeno. Recientemente, se ha observado una capacidad de desnitrificación en algunas especies de aglutinados de la ZMO frente a Perú (Piña-Ochoa *et al.*, 2010). Aunque los resultados de esta tesis sugieren que la densidad total de las especies de aglutinados está limitada por las condiciones anóxicas del sedimento, más estudios son necesarios para establecer posibles relaciones entre la distribución espacial y las adaptaciones metabólicas de las especies de la plataforma.

6.3 Relaciones de la comunidad de foraminíferos bentónicos con otros componentes bióticos

En una transecta a través de la ZMO frente a Callao, las densidades de foraminíferos fueron cuatro veces más altas que las de la meiofauna metazoaria a 305 m, donde el OD de fondo fue casi ausente (Neira *et al.*, 2001; Levin *et al.*, 2002). Tanto los foraminíferos calcáreos como los nemátodos parecieron responder a las altas cantidades de carbono orgánico y las bajas concentraciones de oxígeno (Levin *et al.*, 2002). En este estudio, los foraminíferos superaron en abundancia a los nemátodos en las estaciones de la plataforma media y externa, sin embargo, ambos grupos presentaron altas y similares abundancias en la plataforma interna, respondiendo a la mayor disponibilidad de materia orgánica lábil. Este patrón es más evidente al observar las distribuciones espaciales de los foraminíferos calcáreos dominantes y de los nemátodos.

Høgslund *et al.* (2008) encontraron una comunidad de foraminíferos bentónicos rica en abundancia a 88 m frente a Concepción. Los tapices de *Thioploca* posiblemente proveyeron con condiciones ricas en detritus sobre sus vainas, sirviendo como microhábitats para algunas especies. En esta tesis, no se encontró una clara relación entre los parámetros comunitarios de los foraminíferos bentónicos y *Thioploca*. Una posible relación, si es que existe, se vería oscurecida por los fuertes gradientes existentes en las condiciones de óxido-reducción y la disponibilidad de alimento que, a su vez, también afectan la distribución de los tapices de *Thioploca*, directa o indirectamente.

Gutiérrez *et al.* (2008) indicaron que los cambios de sucesión interanuales para metazoarios bentónicos y tapices de *Thioploca* son modulados por episodios de

oxigenación asociados a la variabilidad ENSO en los sedimentos de la plataforma interna. Aplicando la nomenclatura de Bernhard y Sen Gupta (1999), bajo periodos sujetos a microxia en el agua de fondo y condiciones anóxicas en el sedimento, los nemátodos se ven favorecidos y pueden alcanzar grandes biomásas, pero los metazoarios grandes y los tapices de *Thioploca* se ven afectados negativamente, dando lugar a un estado ecológico “dominado por nemátodos”. Por otro lado, bajo una mayor frecuencia de episodios de oxigenación, pero con la prevalencia de agua disóxicas, asociados a eventos El Niño moderados, los tapices de *Thioploca* tienden a estar bien desarrollados y la dominancia de los nemátodos disminuye, mientras que las condiciones postóxicas prevalecen en la interfase sedimento-agua, generando un estado ecológico dominado por *Thioploca* spp. Finalmente, bajo regímenes bien oxigenados, asociados a raros eventos El Niño fuertes, tiende a desarrollarse un estado ecológico dominado por la macrofauna aeróbica.

De acuerdo a la composición total del bentos, se puede considerar que durante este estudio la plataforma interna estuvo bajo el estado de “dominancia de nemátodos” y las estaciones E3 y E4 estuvieron cercanas a un estado de “dominancia de *Thioploca*” (Gutiérrez *et al.*, 2008). Es tentadora la idea de atribuir las dos comunidades de foraminíferos bentónicos, de postoxia y anoxia, a los dos estados ecológicos del bentos propuestos por Gutiérrez *et al.* (2008), respectivamente. Dada la variabilidad interanual del ambiente bentónico en la plataforma continental, sería posible probar la sensibilidad de la distribución espacial de las comunidades de foraminíferos bentónicos al forzamiento oceanográfico con obvias implicancias para los estudios paleo-ambientales (ver la última sección).

6.4 Distribución vertical y preferencias de microhábitat

La distribución superficial de la densidad total de los foraminíferos bentónicos es indicativa de una comunidad expuesta a altos contenidos de materia orgánica sedimentaria, deficiencia de oxígeno y un frente de óxido-reducción posicionado cerca a la superficie del sedimento (Jorissen *et al.*, 1995; Murray, 2001). Algunas especies parecen presentar adaptaciones para habitar más profundo en el sedimento con el fin de aprovechar el alimento disponible en capas subsuperficiales. En este estudio, los individuos “jóvenes” de las especies más dominantes presentan distribuciones más profundas que los individuos “adultos” (Fig. 21). Esto puede ser el resultado de la evasión a depredadores o de adaptaciones fisiológicas a condiciones agotadas de oxígeno (Shepherd *et al.*, 2007). Sin embargo, los potenciales depredadores como la macrofauna metazoaria estuvieron casi ausentes durante este estudio: la comunidad macrofaunal estuvo largamente dominada por pequeños depositívoros de superficie, como *Magelona phyllisae* y *Paraprionospio pinnata* (Yupanqui *et al.* 2007). En vez de ello, las altas razones superficie:volumen de los individuos pequeños pueden resultar ventajosas en ambientes deficientes de oxígeno para habitar más profundo en el sedimento (Shepherd *et al.*, 2007).

Un caso particular es *Nonionella auris*, cuyos especímenes “adultos” en la estación E2 presentaron una distribución más profunda a la de los “juveniles” (Fig. 21). Este patrón ha sido explicado para casos donde la reproducción o el crecimiento temprano toma lugar cerca a la interfase agua-sedimento, mientras que los individuos “adultos” pueden desarrollarse más profundo en el sedimento (Shepherd *et al.*, 2007). Risgaard-Petersen *et al.* (2006) reportaron que '*N. cf. stella*', en la plataforma de Chile central, es capaz de realizar desnitrificación al utilizar el nitrato que almacena intracelularmente, que en tal

estudio fue 3000 veces tan concentrado como el máximo medido en el agua intersticial. Es posible que la especie reportada por estos autores sea en realidad *N. auris*, ya que identificaciones anteriores de especímenes del margen chileno morfológicamente similares a *N. auris* han considerado a *N. stella* como sinónimo (Páez *et al.*, 2001). Además, varios especímenes de *N. auris* en esta tesis mostraron una coloración marrón en su protoplasma que posiblemente indica una actividad de desnitrificación (S. Bowser, comunicación personal). Se puede postular entonces que la abundancia de *N. auris* en las estaciones anóxicas de la plataforma interna puede explicarse por la combinación de (1) su capacidad de almacenar nitrato que permite la continuación de la actividad desnitrificadora cuando el nitrato se ve agotado en el agua intersticial (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006) y se produce H₂S, (2) los episodios de oxigenación que renuevan el nitrato en el agua de fondo (Gutiérrez *et al.*, 2008), y (3) la alta porosidad del sedimento superficial floculento en la plataforma interna que permite la reposición de nitrato en el agua intersticial. Por otra parte, el patrón de la distribución vertical entre los individuos “juveniles” y “adultos” puede ser resultado de unas mayores capacidades de almacenamiento y motilidad que los “adultos” presentan sobre los “juveniles”, de manera que los primeros pueden permanecer más tiempo a mayor profundidad.

La distribución vertical profunda de los algrómidos en los sedimentos de la plataforma de Callao provee un mayor entendimiento en relación a este grupo el cual se pensaba era menos tolerante, en un sentido general, a la deficiencia de oxígeno que el grupo de los foraminíferos calcáreos (Gooday *et al.*, 2000, 2002). Sin embargo, existe evidencia que algunos algrómidos presentan endobiontes sulfuro-oxidantes en ambientes anóxicos, respaldando la idea que la simbiogénesis evolucionó en este grupo durante la diversificación temprana de los foraminíferos (Bernhard *et al.*, 2006). En cambio, el

microhábitat superficial de *Bathysiphon* sp. en la plataforma externa es característico de las especies aglutinadas dado que presentan una fuerte tendencia epifaunal (Jorissen *et al.*, 1995).

Jorissen *et al.* (1995) predijeron la distribución vertical de los foraminíferos bentónicos como una función de los gradientes de oxígeno y disponibilidad de alimento. Como indican las altas razones de Bact C:CT y las altas concentraciones de H₂S, las estaciones de la plataforma interna están más cercanas al extremo eutrófico y anóxico del modelo TROX (Jorissen *et al.*, 1995), mientras que las estaciones de la plataforma media y externa se encuentran en el rango “disóxico” (e. g. postóxico) del modelo. A pesar de las diferencias en el contenido de la materia orgánica lábil y las condiciones de óxido-reducción, los foraminíferos bentónicos muestran distribuciones verticales casi iguales entre todas las estaciones. Para la plataforma interna, la distribución vertical general se ve influenciada por la distribución más profunda de algunas especies (*V. fragilis*, *N. auris*) para las cuales se conocen adaptaciones metabólicas/simbióticas (ver esta sección y la siguiente). Estas adaptaciones les permiten a estas dos especies obtener y valerse de alimento más refractario a mayor profundidad, explicando su correlación positiva con los indicadores de materia orgánica lábil. Así, *V. fragilis* y *N. auris*, y también los alogrómidos de mayor tamaño, evitan el gasto de energía en la competencia por la materia orgánica más lábil en la superficie de la cual las otras especies dominantes (*B. humilis*, *B. costata*, *B. pacifica*, *B. tenuata*) toman ventaja por su comportamiento más oportunista.

Para la plataforma externa, la concentración superficial de los foraminíferos bentónicos no puede ser explicada por el estrés de óxido-reducción. Es importante señalar que los nemátodos exhibieron una distribución más profunda en el sedimento sólo en la estación

E5, lo cual puede ser interpretado como el resultado de ventajas adaptativas en la explotación de recursos más profundos y más degradados. Por ejemplo, la motilidad de los nemátodos es mucho mayor que la motilidad de los foraminíferos bentónicos (Giere, 2009; Gooday *et al.*, 1992), de manera que los primeros pueden alimentarse a mayor profundidad con una menor inversión de energía. Por otro lado, Nomaki *et al.* (2005) han reportado una ingestión más rápida de fitodetritus fresco por parte de los foraminíferos bentónicos, que por parte de la meiofauna metazoaria. Puede postularse entonces que la zonación vertical exhibida por los foraminíferos bentónicos y los nemátodos en esta estación es el resultado de adaptaciones competitivas en ambos grupos en relación a la concentración del alimento “fresco”. De acuerdo al modelo TROX-2 (Van der Zwaan *et al.*, 1999), la importancia de las interacciones competitivas se incrementa con un estrés de óxido-reducción más débil. Sin embargo, en las estaciones E3 y E4, tanto los foraminíferos como los nemátodos se concentraron mayoritariamente en el primer centímetro. Al ser estas las únicas estaciones con un tapiz de *Thioploca* levemente desarrollado, se puede suponer que ambas comunidades están tomando ventaja de los microhábitats formados por las vainas de *Thioploca* (Høgslund *et al.*, 2008) como es indicado también por la correlación negativa entre el ALD₅ y la biomasa de *Thioploca* spp.

6.5 *Virgulinema fragilis* y la concentración de H₂S

La abundancia de *V. fragilis* en la plataforma interna frente a Callao es característica de ambientes sujetos a liberación de sulfuros. *V. fragilis* se encuentra presente en ambientes anóxicos, como en la plataforma frente a Namibia (Leiter y Altenbach, 2010), la Cuenca de Cariaco (Bernhard, 2003), los tapices de bacterias sulfuro-oxidantes en los sedimentos batiales del Mar de Arabia (Erbacher y Nelskamp, 2006), la laguna marina Aso-kai en

Japón (Takata *et al.*, 2005), entre otras (ver Revets, 1991 y Erbacher y Nelskamp, 2006 y referencias citadas).

Erbacher y Nelskamp (2006) observaron la ocurrencia de *V. fragilis* en estaciones con tapices de *Beggiatoa/Thioploca* en el Mar de Arabia (> 100 m de profundidad). En esta tesis, no se encontró tapices de *Thioploca* en la plataforma interna habitada por *V. fragilis*.

V. fragilis presenta organelos especializados (kleptoplastos) y endobiontes procarióticos sulfuro-oxidantes que le permiten prosperar bajo condiciones anóxicas (Bernhard, 2003). Más aún, *V. fragilis* presenta complejos formados por peroxisomas y el retículo endoplasmático que les permite utilizar el oxígeno del H₂O₂ (Bernhard y Bowser, 2008). Dados las características que presenta, *V. fragilis* ha sido propuesta como un potencial indicador de ambientes sulfato-reductores en registros sedimentarios (Bernhard, 2003).

La singular distribución vertical que muestra *V. fragilis* en el sedimento en este estudio junto a las concentraciones de sulfuros del agua intersticial puede ser explicada por estas adaptaciones. En la estación rica en sulfuros (E2), *V. fragilis* exhibió su pico de abundancia en el segundo centímetro del sedimento (Fig. 23), donde la concentración de sulfuros aumentó. En ambas réplicas, *V. fragilis* prefirió el microhábitat justo por encima de la capa anóxica. Estas observaciones son consistentes con lo encontrado por Erbacher y Nelskamp (2006), quienes sugirieron que *V. fragilis* se concentra cerca al límite al cual los sulfuros son producidos.

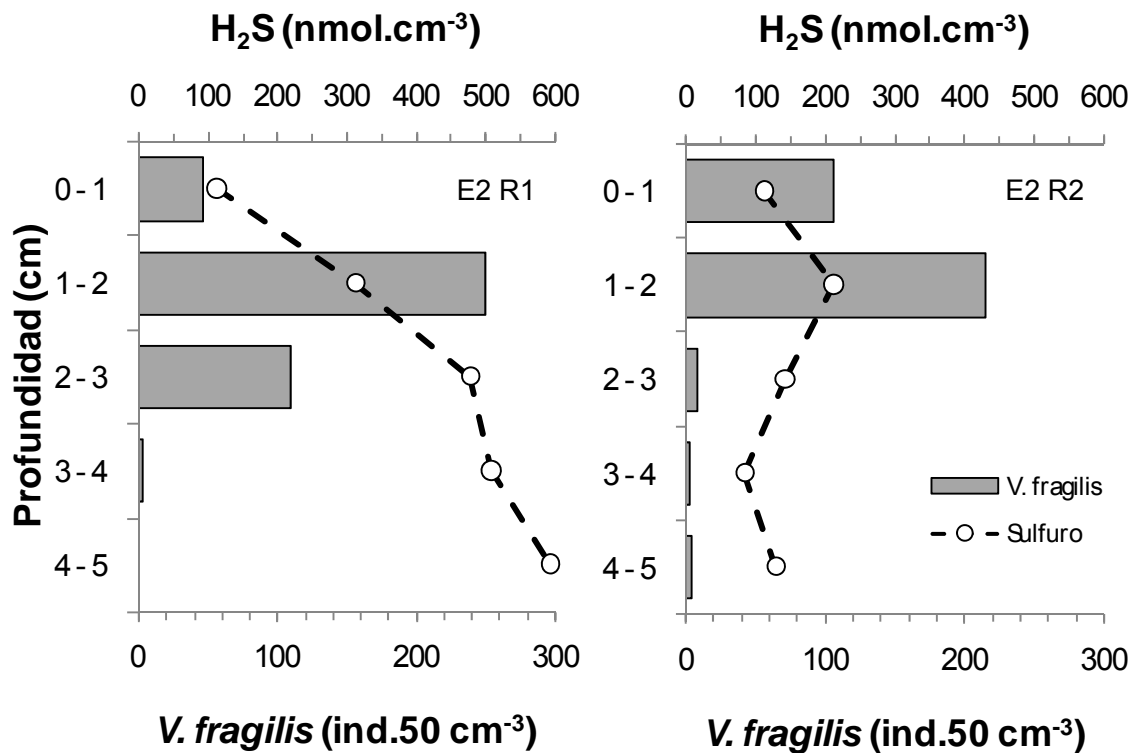


Figura 23. Concentraciones de H₂S en el agua intersticial junto a la distribución vertical de *Virgulinema fragilis* en la estación E2.

6.6 Implicancias para estudios paleoceanográficos

Las dos comunidades determinadas en este estudio para la plataforma frente a Callao son consistentes con las *biofacies* de foraminíferos descritos por Resig (1990): la *biofacies* de la plataforma (< 150 m de profundidad), que se caracteriza por tener a *B. costata* y *N. auris* como especies dominantes, y la *biofacies* de la ZMO (150 – 300 m), en el que *Bolivinelina humilis* (= *Bolivina seminuda* var. *humilis*) es la especie dominante. Varios autores (Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993; Páez *et al.*, 2001; Pérez *et al.*, 2002) han caracterizado a *B. humilis* como indicadora de ambientes muy deficientes en oxígeno en el agua de fondo, en base al estudio de comunidades vivas. Los resultados de este estudio asocian las condiciones de óxido-reducción del sedimento con las asociaciones

de foraminíferos bentónicos. Es por ello que se puede interpretar que la *biofacies* de la plataforma es indicativa de la dominancia de altos flujos de materia orgánica lábil y condiciones anóxicas en el sedimento cerca a la costa. Además, los resultados de esta tesis indican que la *biofacies* de la ZMO probablemente es indicativa de condiciones sedimentarias pasadas de “postoxia” (Bernhard y Sen Gupta, 1999).

Morales *et al.* (2007) y Gutiérrez *et al.* (2009) interpretaron el incremento de *B. seminuda* en registros sedimentarios frente a Callao (12° S) y Pisco (14° S), desde los inicios del siglo XIX, como una señal de la intensificación de condiciones disóxicas en las aguas de fondo. Debe tomarse en cuenta que ambos estudios se basaron solamente en la fracción > 125 µm, por lo que algunas especies pequeñas de la plataforma interna y externa (e. g. *B. costata*, *V. fragilis*, *B. pacifica* y *B. tenuata*) estaban subrepresentadas. Sin embargo, el registro de Pisco indicó que la abundancia de la especie de mayor tamaño de la plataforma interna, *N. auris*, mostró una tendencia a disminuir desde la mitad del siglo XX, la cual iba de la mano con un incremento relativo de los foraminíferos aglutinados (Morales *et al.*, 2007). Por el contrario, en el registro de Callao, se observó un incremento de las especies adaptada a ambientes anóxicos, como *N. auris* y *V. fragilis* (M. Morales, comunicación personal). Estas observaciones sugieren patrones distintos de variabilidad temporal de las condiciones geoquímicas en ambas áreas, y deben ser complementadas con el análisis del espectro completo de tamaño del récord microfósil. Por tanto, el análisis de estas asociaciones de foraminíferos en los registros sedimentarios parece ser una herramienta prometedora para discriminar las señales de deficiencia de oxígeno y de las condiciones de óxido-reducción en el sedimento costero, permitiendo un mejor entendimiento de los procesos ecosistémicos y biogeoquímicos.

7 CONCLUSIONES

Se determinó dos comunidades de foraminíferos bentónicos en la plataforma continental frente a Callao: la primera, dominada por *Bolivina costata*, *Virgulinitella fragilis*, alogrómidos y *Nonionella auris*, está asociada a condiciones anóxicas en sedimento que suelen desarrollarse más cerca de la costa; y la segunda, dominada tanto por *Bolivina humilis* y *Buliminella tenuata*, está asociada a condiciones postóxicas que tienden a caracterizar la plataforma externa. La variación espacial de la diversidad y la distribución vertical de los foraminíferos bentónicos están gobernadas por la materia orgánica lábil y las condiciones de óxido-reducción en el sedimento. Sin embargo, es posible que las interacciones con otras comunidades bióticas (e. g. nemátodos o *Thioploca*) puedan modular la respuesta de los foraminíferos bentónicos. La presencia de ciertas especies en ambientes con altas concentraciones de H₂S en el agua intersticial sugiere que las mismas pueden ser usadas como indicadores de ambientes anóxicos. Más aún, existe una correspondencia entre las comunidades de foraminíferos bentónicos y las asociaciones de microfósiles reportadas para la zona de estudio, respaldando el uso de estos últimos como indicadores de postoxia o anoxia en el sedimento en el pasado.

Para las hipótesis planteadas, se concluye que:

1. Si bien los bolivínidos (*Bolivina humilis*, *Bolivina costata*) y bulimínidos (*Buliminella tenuata*) dominaron claramente los sedimentos de las estaciones de la plataforma, la abundancia de la comunidad de foraminíferos bentónicos resultó homogénea en todas las estaciones respondiendo en general a un gran flujo orgánico. Sin embargo, no se determinó una relación directa entre la abundancia total de los foraminíferos

bentónicos y la cantidad de materia orgánica lábil u otro factor ambiental en el sedimento.

2. La diversidad de la comunidad de foraminíferos bentónicos estuvo determinada principalmente por las condiciones de óxido-reducción en el sedimento, indicadas por la concentración de H₂S en el agua intersticial y la cantidad de materia orgánica lábil. La variación espacial de estos dos parámetros en las estaciones de la plataforma evidencian dos ambientes sedimentarios distintos (de anoxia y postoxia) que modulan la composición taxonómica de la comunidad de foraminíferos bentónicos. La comunidad asociada a postoxia es más diversa.
3. La concentración de la comunidad de foraminíferos bentónicos en la superficie del sedimento de las estaciones de la plataforma interna estuvo limitada por la posición del límite superior de la capa anóxica (pico de [H₂S]). Ciertas especies (*Virgulinema fragilis*, *Nonionella auris* y el morfotipo Allogromiidae 1) mostraron concentraciones subsuperficiales que sugieren adaptaciones fisiológicas y/o simbióticas. En el caso de las estaciones de la plataforma media y externa, la comunidad se concentró en la superficie debido a la mayor disponibilidad de alimento lábil en la superficie y posiblemente, debido a interacciones ecológicas con las comunidades de nemátodos y de *Thioploca* spp.
4. La comunidad fue más diversa en las estaciones con tapices de *Thioploca* spp. presentes y macrofauna abundante, y menos diversa en las estaciones más someras donde la nematofauna abundó. Sin embargo, los resultados no son suficientes para establecer una relación causal entre estos factores bióticos y la diversidad de foraminíferos bentónicos.

8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARNTZ, Wolf E.; GALLARDO, Víctor A.; GUTIÉRREZ, Dimitri; ISLA, Enrique; LEVIN, Lisa A.; MENDO, Jaime; NEIRA, Carlos; ROWE, Gilbert T.; TARAZONA, Juan and WOLFF, Matthias. El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems. *Advances in Geosciences*. 2006, vol. 6, p. 243–265.

BERNHARD, Joan M. Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research*. 1986, vol. 16, nº 3, p. 207-215.

BERNHARD, Joan M. Postmoertem vital staining in benthic foraminifera: duration and importance in population and distributional studies. *Journal of Foraminiferal Research*. 1988, vol. 18, nº 2, p. 143-146.

BERNHARD, Joan M. The distribution of benthic foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography*. 1989, vol. 34, p. 1131–1141.

BERNHARD, Joan M. Potential symbionts in bathyal foraminifera. *Science*. 2003, vol. 299, p. 299:861.

BERNHARD, Joan M. and REIMERS, Clare. Benthic foraminiferal population fluctuations related to anoxia: Santa Barbara Basin. *Biogeochemistry*. 1991, vol. 15, p. 127-149.

BERNHARD, Joan M. and BOWSER, Samuel S. Peroxisome proliferation in foraminifera inhabiting the chemocline: an adaptation to reactive oxygen species exposure? *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2008, vol. 55, n° 3, p. 135–144.

BERNHARD, Joan M. and SEN GUPTA, Barun K. Foraminifera of oxygen-depleted environments. En SEN GUPTA B. K. (edit.). *Modern Foraminifera*. Great Britain: Kluwer Academic, 1999, p. 201-216.

BERNHARD, Joan M.; SEN GUPTA, Barun K. and BORNE, Pamela F. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific Continental Margin. *Journal of Foraminiferal Research*. 1997, vol. 27, n° 4, p. 301–310.

BERNHARD, Joan M.; HABURA, Andrea and BOWSER, Samuel S. An endobiont-bearing allogromiid from the Santa Barbara Basin: implications for the early diversification of foraminifera. *Journal of Geophysical Research*. 2006, vol. 111, G03002, doi:10.1029/2005JG000158.

BERNHARD, Joan M.; SEN GUPTA, Barun K. and BAGULEY, Jeffrey G. Benthic foraminifera living in Gulf of Mexico bathyal and abyssal sediments: Community analysis and comparison to metazoan meiofaunal biomass and density. *Deep-Sea Research II*, 2008, vol. 55, p. 2617–2626.

BRATBAK, Gunnar and DUNDAS, Ian. Bacterial dry matter content and biomass estimation. *Applied and Environmental Microbiology*. 1984, vol. 48, n° 4, p. 755-757.

BREY, Thomas; RUMOHR, Heye and ANKAR, Sven. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1988, vol. 117, n° 3, p. 271–278.

CLINE, Joel D. Spectrophotometric determination of hydrogen sulfide in natural waters. *Limnology and Oceanography*. 1969, vol. 14, n° 3, p. 454-458.

ERBACHER, Jochen and NELSKAMP, Susanne. Comparison of benthic foraminifera inside and outside a sulphur-oxidizing bacterial mat from the present oxygen-minimum zone off Pakistan (NE Arabian Sea). *Deep-Sea Research I*. 2006, vol. 53, p. 751–775.

FROELICH, PN; KLINKHAMMER GP; BENDER ML; LUEDTKE NA; HEATH GR; CULLEN D; DAUPHIN P; HAMMOND D; HARTMAN B; MAYNARD V. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: Suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1979, vol. 43, p. 1075-1090.

GALLARDO, Víctor A.; CARRASCO F.D.; ROA R.; QUIÑONES R.; ULLOA O.; CAÑETE J.I.; MESÍAS J.; SOBARZO M.; PINEDA V. and BALTAZAR M.. 1996. Benthic habitat detoxification by a bacterial biomat (*Thioploca* spp.)? Observations on the recruitment of the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) off central Chile. Proceedings of the Ninth Southern African Marine Science Symposium, Marine Science in southern Africa. Past

perspectives and future challenges. 21–23 November 1996, Univ. Cape Town, South Africa (Programme, Abstracts and Directory).

GIERE, Olav. *Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments*. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 2009. 527 p. ISBN: 978-3-540-68657-6

GLUD Ronnie N. Oxygen dynamics of marine sediments. *Marine Biology Research*. 2008, vol. 4, p. 243-289.

GOODAY, Andrew J. Organic-walled allogromiids: Aspects of their occurrence, diversity and ecology in marine habitats. *Journal of Foraminiferal Research*. 2002, vol. 32, p. 384–400.

GOODAY, Andrew J. and RATHBURN Anthony E. Temporal variability in living deep-sea benthic foraminifera: a review. *Earth-Science Reviews*. 1999, vol. 46, p. 187-212.

GOODAY, Andrew J.; LEVIN, Lisa A.; LINKE, Peter and HEEGER, Thomas. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. En ROWE, Gilbert T. and PARIENTE, Vita (edit.). *Deep-sea Food Chains and the global Carbon Cycle*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992, p. 63-91.

GOODAY, Andrew J., BERNHARD, Joan M., LEVIN, Levin A. and SUHR, Stephanie B. Foraminifera in the Arabian Sea oxygen minimum zone and other oxygen-deficient settings: taxonomic composition, diversity, and relation to metazoan faunas. *Deep-Sea Research II*. 2000, vol. 47, p. 25–54.

GRACO, Michelle; FARÍAS, Laura; MOLINA, Verónica; GUTIÉRREZ, Dimitri and NIELSEN, Lars Peter. Massive developments of microbial mats following phytoplankton blooms in a naturally eutrophic bay: Implications for nitrogen cycling. *Limnology and Oceanography*. 2001, vol. 46, nº 4, p. 821-832.

GRACO, Michelle; LEDESMA, Jesús; FLORES, Georgina and GIRÓN, Margarita. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2007, vol. 14, nº 1, p. 117-128. Disponible en: <http://sisbib.unmsm.edu.pe/BVRevistas/biologia/biologiaNEW.htm>

GUTIÉRREZ, Dimitri. "Bioperturbación y macrofauna en fondos sublitorales de un área de surgencias frente a Chile Central (36° 30' S): Variación espacial y temporal en el periodo 1997-1999". Asesor: Ph. D. Víctor Gallardo. Tesis de grado de Doctor en Oceanografía. Universidad de Concepción, departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Concepción, Chile, 2000.

GUTIÉRREZ, Dimitri; GALLARDO, Víctor A.; MAYOR, Sergio; NEIRA, Carlos; VÁSQUEZ, Cristian; SELLANES, Javier; RIVAS, Marcelo; SOTO, Aldo; CARRASCO, Franklin and BALTAZAR, Mario. Effects of dissolved oxygen and fresh organic matter on the bioturbation potential of macrofauna in sublittoral bottoms off central Chile, during the 1997-98 El Niño. *Marine Ecology Progress Series*. 2000, vol. 202, p. 81-99.

GUTIÉRREZ, Dimitri; QUIPÚZCOA, Luis and ENRÍQUEZ, Edgardo. Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin. *Gayana (Concepción)*. 2006, vol. 70 (supplement), p. 29–36.

GUTIÉRREZ, Dimitri; ENRÍQUEZ, Edgardo; PURCA, Sara; QUIPÚZCOA, Luis; MARQUINA, Robert and GRACO, Michelle. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography*. 2008, vol. 79, p. 177-189.

GUTIÉRREZ, Dimitri; SIFEDDINE, Abdelfettah; FIELD, David; ORTLIEB, Luc; VARGAS, G.; CHÁVEZ, Francisco; VELAZCO, Federico; FERREIRA, Vicente; TAPIA, Pedro; SALVATTECI, Renato; BOUCHER, Hugues; MORALES, María C.; VALDÉS, Jorge; REYSS, Jean-Louis; CAMPUSANO, Arturo; BOUSSAFIR, Mohammed; MANDENGYOGO, Magloire; GARCÍA, Marta and BAUMGARTNER, Tim. (2009) Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. *Biogeosciences*. 2009, vol. 6, p. 835–848.

HELLY, John J. and LEVIN, Lisa A. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research I*. 2004, vol. 51, p. 1159-1168.

HØGSLUND, Signe; REVSBECH, Niels P.; CEDHAGEN, Tomas; NIELSEN, Lars P. and GALLARDO, Víctor A. Denitrification, nitrate turnover, and aerobic respiration by benthic foraminiferans in the oxygen minimum zone off Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008, vol. 359, p. 85–91.

HUETTEL, Markus; FORSTER, Stefan; KLÖSER, Susanne and FOSSING, Henrik. Vertical migration in sediment-dwelling sulfur bacteria *Thioploca* spp. in overcoming diffusion limitations. *Applied and Environmental Microbiology*. 1996, vol. 62, p. 1863–1872.

JØRGENSEN, Bo B. and GALLARDO, Víctor A. Thioploca spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiology Ecology*. 1999, vol. 28, p. 301-313.

JORISSEN, Frans J.; DE STIGTER, Henko C. and WIDMARK, Joen G.V. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology*. 1995, vol. 26, p. 3-15.

JORISSEN, Frans J.; FONTANIER C. and THOMAS, Ellen. Paleoceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. En HILLAIRE-MARCEL, C., VERNAL, A. (edits). *Proxies in Late Cenozoic Paleoceanography: Pt. 2: Biological tracers and biomarkers*. Great Britain: Elsevier, 2007, p. 263-326.

KARSTENSEN, J., STRAMMA, L. and VISBECK, M. Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. *Progress in Oceanography*, 2008, vol. 77, 331 – 350, doi:10.1016/j.pocean.2007.05.009.

KHUSID, Tatyana A. Distribution of benthic foraminifers off the west coast of South America. *Oceanology*. 1974, vol. 14, p. 900-904.

KUWAE, Tomohiro. and HOSOKAWA, Yasushi. Determination of abundance and biovolume of bacteria in sediments by dual staining with 49, 6-Diamidino-2-Phenylindole and Acridine Orange: Relationship to dispersion treatment and sediment characteristics. *Applied and Environmental Microbiology*. 1999, vol. 65, p. 3407-3412.

LARKIN, Kate E. "Community and trophic responses of benthic Foraminifera to oxygen gradients and organic enrichment". Asesor: Prof. Andrew J. Gooday, Dr. Brian J. Bett.

Tesis de grado de Doctor en Filosofía. University of Southampton, Faculty of Engineering, Science and Mathematics, Hampshire, UK, 2006.

LEITER, Carola and ALTENBACH, Alexander V. Benthic Foraminifera from the Diatomaceous Mud Belt Off Namibia: Characteristic Species for Severe Anoxia. *Palaeontologia Electronica*. 2010, vol. 13, nº 2, p. 11A-19p.

http://palaeo-electronica.org/2010_2/188/index.html

LESEN, Amy E. Relationship between benthic foraminifera and food resources in South San Francisco Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series*. 2005, vol. 297, p. 131–145.

LEVIN, Lisa A.; ETTER, Ron J.; REX, Michael A.; GOODAY, Andrew J.; SMITH, Craig R.; PINEDA, Jesús; STUART, Carol T.; HESSLER, Robert R. and PAWSON, David. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2001, vol. 132, p. 51–93.

LEVIN, Lisa A., GUTIÉRREZ, Dimitri, RATHBURN, Anthony E., NEIRA, Carlos, SELLANES, Javier, MUÑOZ, Práxedes, GALLARDO, Víctor A. and SALAMANCA, Marco. Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography*. 2002, vol. 53, p. 1-27.

LEVIN Lisa A. Oxygen Minimum Zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 2003, vol. 41, p- 1-45.

MIDDELBURG Jack J. and LEVIN Lisa A. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry. *Biogeosciences*. 2009, vol. 6, p. 1273-1293.

MORALES, María C.; FIELD, David; MAYOR, Sergio; GUTIÉRREZ, Dimitri; SIFEDDINE, Abdelfettah; ORTLIEB, Luc; FERREIRA, Vicente; SALVATTECI, Renato and VELAZCO, Federico. Variations in foraminifera over the last 460 years from laminated sediments off the coast of Peru. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*. 2007, vol. 101, p. 5-18.

MOODLEY, Leon; VAN DER ZWAAN, Gijsbert J.; HERMAN, Peter M.J.; KEMPERS, Lex and VAN BREUGEL, Peter. Differential response of benthic meiofauna to anoxia with special reference to Foraminifera (Protista: Sarcodina). *Marine Ecology Progress Series*. 1997, vol. 158, p. 151–163.

MOODLEY, Leon; SCHAUB, Bart E.M.; VAN DER ZWAAN, Gijsbert J. and HERMAN, Peter M.J. Tolerance of benthic foraminifera (Protista: Sarcodina) to hydrogen sulphide. *Marine Ecology Progress Series*. 1998, vol. 169, p. 77–86.

MURRAY, John W. The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies. *Marine Micropaleontology*. 2001, vol. 41, p. 1–7.

NEIRA, Carlos; SELLANES, Javier; LEVIN, Lisa A. and ARNTZ, Wolf E. Meiofaunal distributions on the Peru margin: relationship to oxygen and organic matter availability. *Deep–Sea Research I*. 2001, vol. 48, p. 2453-2472.

NOMAKI, Hidetaka; HEINZ, Petra; NAKATSUKA, Takeshi; SHIMANAGA, Motohiro and KITAZATO, Hiroshi. Species-specific ingestion of organic carbon by deep-sea benthic foraminifera and meiobenthos: In situ tracer experiments. *Limnology and Oceanography*. 2005, vol. 50, p. 134–146.

PÁEZ, Mónica; ZÚÑIGA, Óscar; VALDÉS, Jorge and ORTLIEB, Luc. Foraminíferos bentónicos recientes en sedimentos micróxicos de la bahía Mejillones del Sur (23° S), Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 2001, vol. 36, p. 129-139.

PENNINGTON, J.T.; MAHONEY, K.L.; KUWAHARA, V.S.; KOLBER, D.D.; CALIENES, R.; & CHAVEZ, F.P. Primary Production in the Eastern Tropical Pacific: A Review. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 69, p. 285–317.

PÉREZ, María E.; RATHBURN, Anthony E.; LEVIN, Lisa A. and DENG, Wing-Benn. The ecology of benthic foraminifera of the Peru oxygen minimum zone. Dissertation, Denver Annual Meeting. 2002.

PHLEGER, Fred B. and SOUTAR, Andrew. Production of benthic foraminifera in three east Pacific oxygen minima. *Micropaleontology*. 1973, vol. 19, nº 1, p. 110-115.

PIÑA-OCHOA, Elisa; HØGSLUND, Signe; GESLIN, Emmanuelle; CEDHAGEN, Tomas; REVSBECH, Niels P.; NIELSEN, Lars P.; SCHWEIZER, Magali; JORISSEN, Frans; RYSGAARD, Søren and RISGAARD-PETERSEN, Nils. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010, vol. 107, p. 1148-1153.

RATHBURN, Anthony E. and CORLISS, Bruce H. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography*. 1994, vol. 9, p. 87-150.

RATHBURN, Anthony E.; PÉREZ, María E.; MARTIN, Jonathan B.; DAY, Shelley A.; MAHN, Chris; GIESKES, Joris; ZIEBIS, Wiebke; WILLIAMS, David and BAHLS, Amanda. Relationships between the distribution and stable isotopic composition of living benthic foraminifera and cold methane seep biogeochemistry in Monterey Bay, California. *Geochemistry, Geophysics Geosystems*. 2003, vol. 4, n° 12, 1106, doi:10.1029/2003GC000595

RESIG, Johanna M. Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Perú, Leg 112. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 1990, vol. 112, p. 263-296.

REVETS, Stefan A. The nature of *Virgulinitella* Cushman, 1932 and the implications for its classification. *Journal of Foraminiferal Research*. 1991, vol. 21, p. 293-298.

RISGAARD-PETERSEN, Nils; LANGEZAAL, Alexandra M.; INGVARDBSEN, Signe; SCHMID, Marcus C.; JETTEN, Mike S.M.; OP DEN CAMP, Huub J.M.; DERKSEN, Jan W.M.; PIÑA-OCHOA, Elisa; ERIKSSON, Susanne P.; NIELSEN, Lars P.; REVSBECH, Niels P.; CEDHAGEN, Tomas and VAN DER ZWAAN, Gijsbert J. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nat*. 2006, vol. 443, p. 93–96.

SCHUMACHER, Stefanie; JORISSEN, Frans J.; DISSARD, Delphine; LARKIN, Kate E. and GOODAY, Andrew J. Live (Rose Bengal stained) and dead benthic foraminifera from

the oxygen minimum zone of the Pakistan continental margin (Arabian Sea). *Marine Micropaleontology*. 2007, vol. 62, p. 45–73.

SEN GUPTA, Barun K. and MACHAIN-CASTILLO, María L. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology*. 1993, vol. 20, p. 183–201.

SCHULZ, Heide N.; JØRGENSEN, Bo B.; FOSSING, H. and RAMSING, R. Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria, *Thioploca* spp., off the coast of Chile. *Applied and Environmental Microbiology*. 1996, vol. 62, p. 1855–1862.

SHEPHERD, Amanda S.; RATHBURN, Anthony E. and PÉREZ, María E. Living foraminiferal assemblages from the Southern California margin: A comparison of the >150, 63–150, and >63 μm fractions. *Marine Micropaleontology*. 2007, vol. 65, p. 54–77.

SUITS, Neil S. and ARTHUR, Michael A. Bacterial production of anomalously high dissolved sulfate concentrations in Peru slope sediments: steady-state sulfur oxidation, or transient response to end of El Niño? *Deep-Sea Research I*. 2000, vol. 47, p. 1829–1853.

TAKATA, Hiroyuki; SETO, Koji; SAKAI, Saburo; TANAKA, Satoshi and TAKAYASU, Katsumi. Correlation of *Virgulinitella fragilis* Grindell and Collen (benthic foraminiferid) with near-anoxia in Aso-kai Lagoon, central Japan. *Journal of Micropalaeontology*. 2005, vol. 24, p. 159–167.

TAPIA, Raúl; LANGE, Carina B. and MARCHANT, Margarita. Living (stained) calcareous benthic foraminifera from recent sediments off Concepción, central-southern Chile (~36° S) *Revista Chilena de Historia Natural*. 2008, vol. 81, p. 403-416.

THAMDRUP, Bo and CANFIELD, Donald E. Pathways of carbon oxidation in continental margin sediments off central Chile. *Limnology and Oceanography*. 1996, vol. 41, nº 8, p. 1629-1650.

TYSON, R. and PEARSON, T. (1991) Modern and ancient continental shelf anoxia: an overview, In: R. Tyson and T. Pearson (eds.), Modern and ancient continental shelf anoxia. Geological Society, London. 58: 1-24.

VAN DER ZWAAN, Gijbert J.; DUIJNSTEE, Ivo A.P.; DEN DULK, Maryke; ERNST, Sander R.; JANNINK, Natasja T. and KOUWENHOVEN, Tanja J. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleocological concepts. *Earth-Science Reviews*. 1999, vol. 46, p. 213-236.

VALDÉS, Jorge; SIFEDDINE, Abdelfettah; ORTLIEB, Luc and PIERRE, Catherine. Interplay between sedimentary organic matter and dissolved oxygen availability in a coastal zone of the Humboldt Current System; Mejillones Bay, northern Chile. *Marine Geology*. 2009, vol. 265, p. 157–166.

VERANO, Raúl. (1974) Foraminíferos del litoral del departamento de Lima. *Revista Peruana de Biología*. 1974, vol. 1, nº 1, p. 63-80.

YUPANQUI, Williams; QUIPÚZCOA, Luis; MARQUINA, Robert; VELAZCO, Federico; ENRÍQUEZ, Edgardo and GUTIÉRREZ, Dimitri. Composición y distribución del macrobentos en la Ensenada de Sechura, Piura, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2007, vol. 14, nº 1, p. 75-85.

ZUTA, S. y GUILLÉN, O.G. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. 1970, vol. 2, p. 157-324.

9. ANEXO

9.1 Fotografías bajo el estereoscopio y el microscopio de luz de las especies más importantes de foraminíferos bentónicos en la plataforma frente a Callao. Las barras blancas corresponden a 100 μm , con excepción de *Bathysiphon* sp. (barra = 200 μm)

1. *Bolivina seminuda* Cushman var. *humilis* Cushman y McCulloch, 1942 (= *Bolivina humilis*). Distintos morfotipos.
2. *Bolivina seminuda* Cushman, 1911
3. *Bolivina pacifica* Cushman y McCulloch, 1942
4. *Bolivina costata* d'Orbigny, 1839
5. *Buliminella subfusiformis* Cushman var. *tenuata* Cushman, 1927 (= *Buliminella tenuata*)
6. *Buliminella elegantissima* (d'Orbigny, 1839)
7. *Nonionella auris* (d'Orbigny, 1839). Vista umbilical (7a) y espiral (7b).
8. *Nonionella stella* Cushman y Moyer, 1930
9. *Virgulinema fragilis* Grindell y Collen, 1976
10. *Bathysiphon* sp. Sars, 1872
11. Allogromiidae 1
12. Allogromiidae 2
13. Allogromiidae 3
14. Allogromiidae 4
15. Allogromiidae 5

