

Efecto de la zona de mínimo oxígeno sobre la migración vertical de zooplancton gelatinoso en la bahía de Mejillones

Pedro Apablaza¹ & Sergio Palma¹

¹Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Casilla 1020, Valparaíso, Chile

RESUMEN. Se analizó la distribución estacional y migración vertical de zooplancton gelatinoso colectado en la bahía de Mejillones. Se identificaron 39 especies distribuidas en 14 de hidromedusas, 20 de sifonóforos y 5 de quetognatos. Las especies dominantes fueron *Obelia* spp., *Liriope tetraphylla*, *Solmundella bitentaculata*, *Rophalonema velatum*, *Muggiaea atlantica*, *Sphaeronectes gracilis*, *Sagitta enflata* y *S. bierii*, las que presentaron un estrecho rango de distribución vertical y migración nictimeral, debido a la influencia de la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) ($< 1 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$), cuyo límite superior fue somero (25-50 m). En primavera la mayoría de las especies dominantes presentó desplazamientos nictimerales debido a la mayor oxigenación de la columna de agua. En cambio, en verano, debido a la termoclina más intensa y en invierno, cuando la ZMO se aproximó a la superficie, la mayoría de las especies dominantes no mostró cambios en su distribución vertical durante el ciclo diario. *Obelia* spp. tuvo una distribución somera, relacionada principalmente por la presencia de la termoclina. Mientras que *R. velatum* mostró una buena adaptación a las condiciones de escasez de oxígeno disuelto de la ZMO.

Palabras clave: distribución espacio-temporal, migración vertical, zona de mínimo oxígeno, bahía de Mejillones, Chile.

The effect of the oxygen minimum zone on vertical migration of gelatinous zooplankton in Mejillones Bay

ABSTRACT. The seasonal distribution and vertical migration of gelatinous zooplankton collected in Mejillones Bay was analyzed. The 39 species identified included 14 hydromedusae, 20 siphonophores, and 5 chaetognates. The dominant species were *Obelia* spp., *Liriope tetraphylla*, *Solmundella bitentaculata*, *Rophalonema velatum*, *Muggiaea atlantica*, *Sphaeronectes gracilis*, *Sagitta enflata*, and *S. bierii*. Their vertical distribution and nictimeral migration ranges were narrow due to the influence of the Oxygen Minimum Zone (OMZ) ($< 1 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$), whose upper limit was quite shallow (25-50 m). In spring, the majority of the dominant species presented nictimeral movements due to the greater oxygenation of the water column. On the other hand, in summer, when the thermocline was more intense, and in winter, when the OMZ neared the surface, the majority of the dominant species showed no changes in their vertical distribution throughout the daily cycle. *Obelia* spp. had a shallow distribution, related principally to the presence of the thermocline. *R. velatum*, however, was well adapted to the scant dissolved oxygen in the OMZ.

Key words: spatial-temporal distribution, vertical migration, oxygen minimum zone, Mejillones Bay, Chile.

Autor corresponsal: spalma@ucv.cl

INTRODUCCIÓN

La península de Mejillones está inserta en el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) y se caracteriza por frecuentes eventos de surgencia, donde afloran Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) asociadas a la corriente subsuperficial Perú-Chile, que generan la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO), con

valores menores a $1 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$. Esta zona puede ser muy superficial en el norte de Chile y se pueden registrar bajas concentraciones de oxígeno disuelto a menos de 50 m de profundidad (Valdés & Ortlieb, 2001). Las aguas superficiales de bajo contenido de oxígeno pueden ejercer una presión fisiológica sobre los organismos pelágicos y bentónicos, así como limitaciones a la migración vertical de los zooplancteres. En

este sentido, se ha visto que algunas especies han desarrollado adaptaciones fisiológicas y/o de comportamientos especiales para subsistir en condiciones de mínimo oxígeno (Escribano & Rodríguez, 1994; Escribano & McLaren, 1999; Escribano *et al.*, 2000; Santibáñez, 2003).

La bahía de Mejillones es una bahía abierta hacia el norte, con una profundidad máxima de 120 m. Su ubicación la protege de las corrientes de dirección norte y favorece el desarrollo de un sistema de circulación interno que puede influir sobre las condiciones anóxicas del fondo (Valdés & Ortlieb, 2001). Los bajos contenidos de oxígeno disuelto que caracterizan las aguas subsuperficiales de la bahía parecen haber permanecido durante los últimos tres milenios y se deberían principalmente, al ingreso constante de AESS por eventos de surgencia (Valdés & Ortlieb, 2001), que favorecen la productividad de sus aguas, alcanzando uno de los valores más altos del norte de Chile (Marín *et al.*, 1993).

En la bahía de Mejillones y áreas adyacentes, los estudios zooplanctónicos se han centrado principalmente en organismos quitinosos, como *Calanus chilensis* y *Euphausia mucronata* (Escribano & Rodríguez, 1994, 1995; Marín, 1997; Escribano & McLaren, 1999; Escribano & Hidalgo, 2000; Escribano *et al.*, 2000; Olivares, 2000; Santibáñez, 2003), siendo escasos aquellos referidos a gelatinosos (Pagès *et al.*, 2001; Palma & Apablaza, 2004).

En general, las especies gelatinosas habitan preferentemente las aguas neríticas y sus poblaciones declinan progresivamente hacia océanos abiertos, donde aparecen ejemplares aislados (Ulloa *et al.*, 2000a). Estas especies suelen proliferar en zonas de surgencia costera de márgenes orientales, como *M. atlantica*, que es dominante en los sistemas de corrientes de Benguela (Pagès & Gili, 1992) y Humboldt (Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995; Ulloa *et al.*, 2000b; Palma & Apablaza, 2004).

Como todos los seres marinos, el zooplancton habita un ambiente muy heterogéneo en tiempo y espacio, determinado por gradientes verticales físicos, químicos y factores biológicos. Estos gradientes están influenciados a macroescala por la circulación, traspaso de calor y estacionalidad; a mesoescala por surgencia y a microescala por mezcla vertical (Longhurst, 1976; Enright, 1977). En consecuencia, numerosas poblaciones planctónicas experimentan cambios en su distribución estacional y nictimeral (Palma, 1985; Pagès & Gili, 1991; Andersen *et al.*, 1992).

En el presente trabajo se analizarán las fluctuaciones estacionales de la ZMO en la bahía de Mejillones y los efectos que puede tener sobre la distribución y migración vertical de los organismos gelatinosos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre el 17 de octubre de 2000 y el 19 de octubre de 2001, se efectuaron cuatro cruceros estacionales en la bahía de Mejillones (23°S, 70,4°W): 10-14 octubre 2000 (primavera 2000), 10-14 febrero (verano), 10-14 agosto (invierno) y 10-14 octubre de 2001 (primavera 2001) (Fig. 1). En cada crucero se efectuaron pescas estratificadas de zooplancton durante un ciclo nictimeral de 24 h (10, 14, 18, 22, 02 y 06 h), con redes WP-2 de 200 µm de malla, provistas de flujómetros OSK para estimar el volumen filtrado. Las pescas se realizaron en los estratos de 0-25, 25-50 y 50-100 m de profundidad. Además, se efectuó un estrato adicional entre la superficie y la termoclina, determinado con un CTDO Seabird SBE-19 para analizar su efecto como barrera física a la migración nictimeral.

En cada ciclo diario se registraron los valores de temperatura, salinidad y contenido de oxígeno disuelto a intervalos de 8 h, desde la superficie hasta cerca del fondo. Para describir las características oceanográficas de la columna de agua se utilizaron los perfiles verticales de CTDO obtenidos a las 10 h durante los cuatro periodos de muestreo. El límite superior de la ZMO se definió como la profundidad donde la concentración de oxígeno disuelto fue de 1 mL·L⁻¹. Además, se calculó el porcentaje de participación de las masas de agua mediante el método del triángulo de mezcla (Mamayev, 1975).

Las muestras de zooplancton se preservaron con formalina al 5% neutralizada con borato de sodio y de cada muestra se separaron e identificaron las medusas, sifonóforos y quetognatos. En sifonóforos, por su estructura colonial, se identificaron las fases poligástrica y eudoxia. El número de individuos se estandarizó y expresó en número de individuos por 1000 m³ de agua filtrada (ind·1000 m⁻³). Para el análisis de la migración nictimeral se consideraron solo las especies dominantes ($\geq 5\%$ del total) y la cantidad de organismos por estrato, se graficó como porcentaje del total colectado en la columna de agua en cada horario de muestreo.

Para separar los comportamientos nictimerales de las especies dominantes en los diferentes periodos

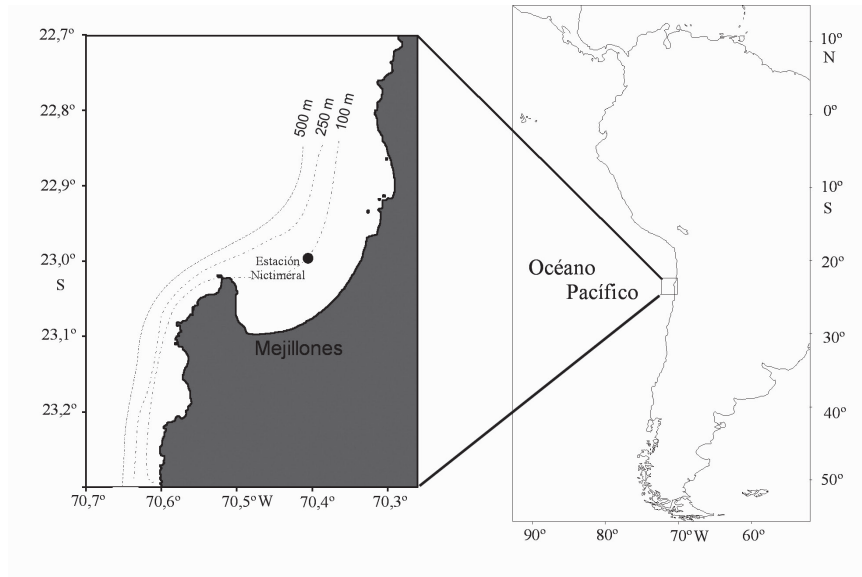


Figura 1. Estación de muestreo nictimérol en la bahía de Mejillones.

Figure 1. Diel station in Mejillones Bay.

estacionales, se realizó un análisis de función discriminante (Jongman *et al.*, 1995), con el programa computacional Statistica 5.1. Previo a este análisis, se estableció una clasificación *a priori* de los comportamientos, considerando las diferencias observadas en la Profundidad Media Ponderada (PMP), calculada de la siguiente forma (Pillar *et al.*, 1989):

$$PMP = \frac{\sum n_i * d_i}{N}$$

donde:

d_i : profundidad media del estrato i

n_i : número de individuos en el estrato i

N : total de individuos capturados en la columna de agua.

Como supuesto, se consideró que la migración nictimérol es cohesiva, es decir, que la mayoría de la población se mueve al mismo tiempo, con velocidad y profundidad inicial similar, lo que corresponde al modelo más general de migración planctónica (Pearre, 1979). En esta condición, se debería encontrar una sola moda en la distribución vertical de los individuos. De acuerdo a esto, se separaron las especies con comportamiento nictimérol normal, migración inversa y no migrante. Como migración normal se consideró aquella en que los organismos se encuentran a mayor profundidad en el día y más someros durante la noche.

Para analizar la relación entre las especies dominantes y las variables ambientales de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y densidad, la abundancia específica se normalizó con la transformación $\ln(x+1)$ y se utilizó el análisis de correlación de rangos de Spearman. En el caso de las variables ambientales se empleó el promedio ponderado por estrato de profundidad (Palma & Apablaza, 2004).

RESULTADOS

Condiciones oceanográficas

En la bahía de Mejillones se determinó una estructura vertical de dos capas, una superficial bien oxigenada, con marcados gradientes verticales de temperatura y una subsuperficial más homogénea, con menores temperaturas y valores de oxígeno disuelto inferiores a $1 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$. El espesor de cada una de estas capas fue muy variable entre los periodos estudiados y fue determinado por la profundidad del límite inferior de la temoclina y la ubicación del límite superior de la ZMO.

En octubre de 2000 la distribución vertical de la temperatura y oxígeno disuelto permitieron detectar una capa superficial entre los 0 a 35 m de profundidad. La temperatura de esta capa varió entre $12,5$ y 16°C , la salinidad presentó un mínimo de 34,4 psu y alto contenido de oxígeno disuelto ($\sim 6 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$) en los

primeros 15 m. Bajo la capa superficial, los valores de temperatura y oxígeno disuelto disminuyeron paulatinamente hasta alcanzar, valores mínimos cercanos a 12°C y 0,05 mL·L⁻¹ respectivamente, a 100 m de profundidad. La salinidad en cambio, aumentó levemente a valores cercanos a 34,9 psu cerca del fondo (Fig. 2a).

Durante el muestreo realizado en febrero de 2001, el límite superior de la ZMO y la base de la termoclina se ubicaron a una profundidad de 45 m, definiendo una capa superficial con temperaturas mínimas cercanas a 13°C y máximas mayores a 17°C. Al igual que en octubre del 2000, los altos valores de oxígeno disuelto (~ 6 mL·L⁻¹), fueron detectados en los primeros 10 m de profundidad. La capa subsuperficial presentó una escasa variación de temperatura (< 0,5°C entre los 45 y 100 m) y un mínimo de oxígeno disuelto a 0,50 mL·L⁻¹ cerca del fondo. La salinidad presentó una escasa variación de sus valores en toda la columna de agua, con mínimos de 34,4 psu en superficie y máximos de 34,6 psu a 100 m (Fig. 2b).

En agosto de 2001, el espesor de la capa superficial disminuyó considerablemente con respecto a los periodos anteriores, ubicándose a los 18 m. Dentro de esta capa, la temperatura se mantuvo cercana a 14°C y el oxígeno disuelto alcanzó un máximo de 4 mL·L⁻¹ en superficie. En la capa subsuperficial la temperatura se mantuvo sobre los 13°C, mientras que el oxígeno disuelto disminuyó hasta valores cercanos a 0,03 mL·L⁻¹ a partir de los 40 m de profundidad. La salinidad, al igual que en febrero, no presentó mayores variaciones verticales en la columna de agua y se mantuvo entre 34,7 y 34,9 psu (Fig. 2c).

En octubre de 2001, en la capa superficial (0-50 m) la temperatura fluctuó entre 13 y 16°C; la salinidad presentó una estructura muy irregular, con un mínimo de 34,7 psu centrado a 20 m; y los máximos de oxígeno alcanzaron valores cercanos a 5,5 mL·L⁻¹. La capa subsuperficial se mantuvo con valores próximos 13°C, con mínimos de oxígeno disuelto (< 0,5 mL·L⁻¹) bajo los 80 m y salinidades entre 34,9 y 35,0 psu (Fig. 2d).

En la bahía se determinó la presencia de tres masas de agua, Agua Subtropical (AST), Agua Subantártica (ASAA) y Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), con mayor preponderancia de esta última en ambas primaveras e invierno. La capa superficial se caracterizó por la mezcla de AST y ASAA, con bajos porcentajes de AESS que aumentaron progresivamente en profundidad, alcanzando porcentajes

superiores al 70% bajo los 30 m. A profundidades mayores de 60 m se determinó la mezcla de ASAA y AESS, con un elevado porcentaje de esta última (Fig. 3).

Composición taxonómica y abundancia estacional

Durante el periodo de estudio se identificaron 39 especies de zooplancton gelatinoso, correspondientes a 14 hidromedusas, 20 sifonóforos y 5 quetognatos. En este periodo se determinaron las siguientes especies dominantes: *Clytia* spp., *Liriope tetraphylla*, *Obelia* spp., *Rophalonema velatum*, *Solmundella bitentaculata*, *Muggiaea atlantica*, *Sphaeronectes gracilis*, *Sagitta bierii* y *S. enflata* (Tabla 1).

La distribución estacional mostró máximos de abundancia en octubre y febrero (primavera-verano) y mínimos en agosto (invierno), patrón que fue seguido por la mayoría de las especies dominantes. En primavera se produjo un fuerte incremento en la cantidad de eudoxias de *M. atlantica* y *S. gracilis* (Tabla 1), así como de individuos juveniles de *L. tetraphylla*, *Obelia* spp., *Clytia* spp. y *S. bitentaculata*. Al comparar ambas primaveras, se observó que en octubre de 2001 la abundancia de gelatinosos fue mucho mayor que en octubre de 2000 (Tabla 1).

Las mayores agregaciones de medusas se registraron en primavera y verano, constituidas por altas densidades de *Aglaura hemistoma*, *Clytia* spp., *Liriope tetraphylla*, *Obelia* spp., *Phialella quadrata*, *R. velatum* y *S. bitentaculata*. En la primavera de 2000 ocurrieron los máximos de *Clytia* spp., mientras que los de *A. hemistoma*, *Obelia* spp., *Phialella quadrata* y *S. bitentaculata* ocurrieron en la primavera de 2001 (Tabla 1). En verano, la única medusa que presentó máximos de abundancia fue *L. tetraphylla*. En invierno, a excepción de *Obelia* spp. y *L. tetraphylla*, las medusas fueron muy escasas y su abundancia disminuyó en un orden de magnitud respecto al verano (Tabla 1).

Los sifonóforos *Muggiaea atlantica* y *Sphaeronectes gracilis* fueron abundantes en todos los periodos estacionales, inclusive en invierno (Tabla 1). Los máximos de *M. atlantica* se registraron en primavera y los de *S. gracilis* en verano. En invierno se registró un fuerte descenso tanto en abundancia como en número de especies, de hecho se obtuvo un 25% de las especies colectadas en verano. A excepción de *M. atlantica* y *S. gracilis* que constituyeron casi el 90% de los sifonóforos, las especies restantes fueron escasas u ocasionales.

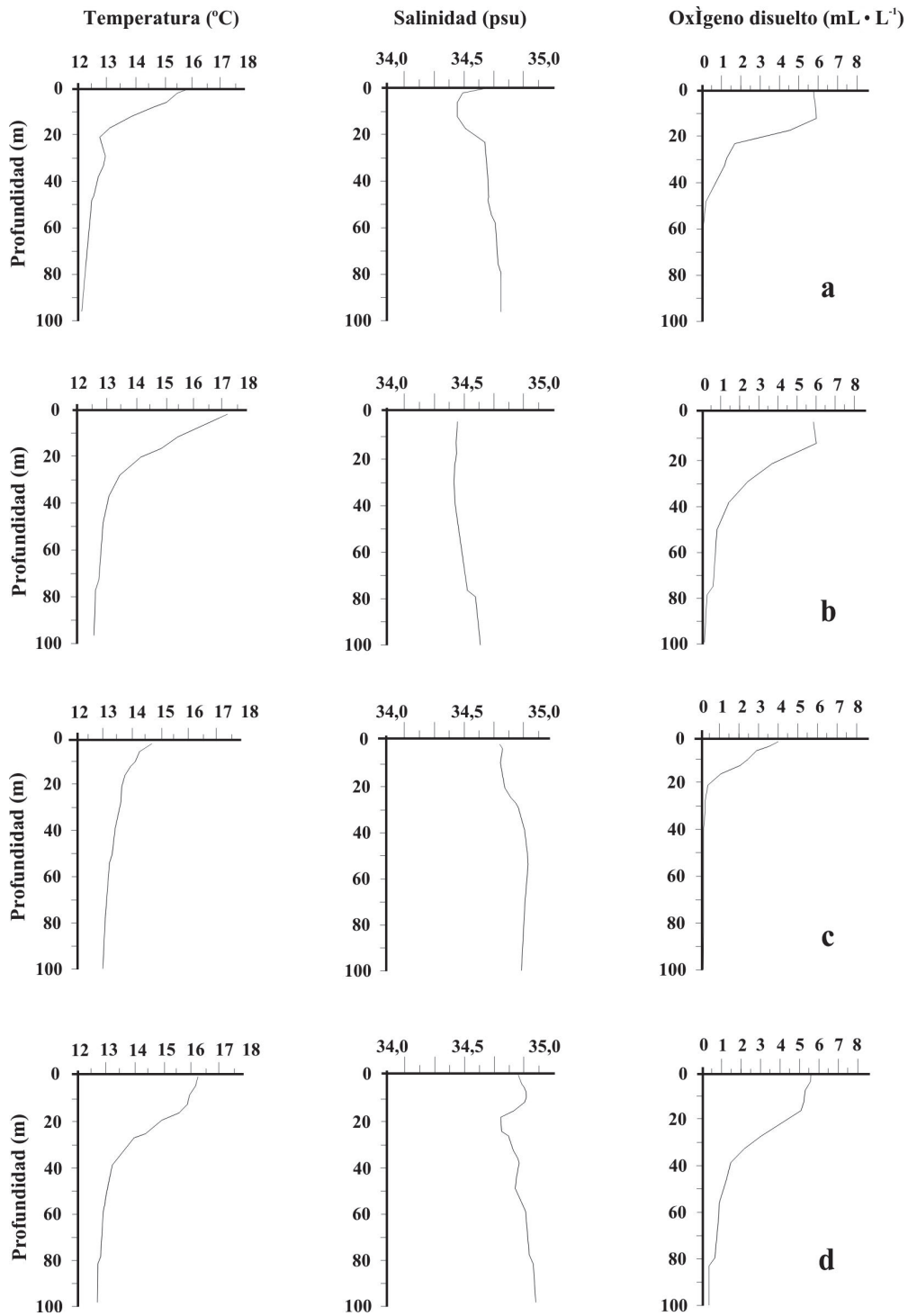


Figura 2. Distribución vertical de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. a) octubre 2000, b) febrero 2001, c) agosto 2001, y d) octubre 2001.

Figure 2. Vertical distribution of temperature, salinity and dissolved oxygen. a) October 2000, b) February 2001, c) August 2001, and d) October 2001.

Tabla 1. Abundancia estacional media de los carnívoros gelatinosos colectados en la bahía de Mejillones (octubre 2000 - octubre 2001). DS: desviación estándar, C: colonia, FE: fase eudoxia, FP: fase poligástrica.

Table 1. Mean seasonal abundance of gelatinous carnivorous collected in Mejillones bay (October 2000 - October 2001). DS: standard deviation, C: colonies, FP: polygastric phase, FE: eudoxid phase.

Especie	Octubre 2000		Febrero 2001		Agosto 2001		Octubre 2001	
	ind-1000 m ⁻³	DS	ind-1000 m ⁻³	DS	ind-1000 m ⁻³	DS	ind-1000 m ⁻³	DS
Hydromedusae								
<i>Aglaura hemistoma</i>	1334	122	2433	140	42	9	8517	272
<i>Amphogona alicata</i>	54	9	73	6	25	5	125	10
<i>Clytia</i> spp.	5985	436	113	10	43	9	968	69
<i>Cunina peregrina</i>	29	7	1321	86	164	15	937	35
<i>Dipurena</i> sp.	0	0	6	1	0	0	0	0
<i>Ectopleura dumortieri</i>	56	10	21	4	0	0	276	24
<i>Euphysa aurata</i>	26	7	0	0	0	0	0	0
<i>Liriope tetraphylla</i>	92	17	1816	61	709	35	759	44
<i>Obelia</i> spp.	3051	234	4018	294	1067	63	11381	815
<i>Phialella quadrata</i>	227	36	154	11	90	8	2365	194
<i>Rhopalonema velatum</i>	2385	265	1106	60	225	22	1827	61
<i>Sarsia eximia</i>	142	17	43	6	88	9	597	60
<i>Solmaris rhodoloma</i>	1235	172	635	84	121	10	0	0
<i>Solmundella bitentaculata</i>	13932	1487	1648	126	232	25	20144	934
Siphonophora								
<i>Abylopsis tetragona</i> (FP)	54	16	957	78	0	0	446	27
<i>Abylopsis tetragona</i> (FE)	0	0	1134	59	0	0	799	27
<i>Agalma elegans</i>	83	21	274	24	15	3	372	30
<i>Agalma elegans</i> (C)	0	0	1229	84	332	29	97	7
<i>Amphicaryon acaule</i>	0	0	85	10	0	0	243	23
<i>Bassia bassensis</i> (FP)	27	7	1042	56	9	2	17	4
<i>Bassia bassensis</i> (FE)	0	0	3671	172	16	2	372	33
<i>Diphyes bojani</i> (FE)	0	0	62	9	0	0	0	0
<i>Enneagonum hyalinum</i> (FP)	0	0	140	10	0	0	0	0
<i>Enneagonum hyalinum</i> (FE)	0	0	105	10	0	0	13	3
<i>Eudoxoides spiralis</i>	0	0	40	4	0	0	46	7
<i>Hippopodius hippopus</i>	0	0	12	2	0	0	0	0
<i>Lensia hardy</i>	0	0	26	3	0	0	0	0
<i>Lensia hotspur</i>	45	8	81	6	0	0	70	6
<i>Lensia challengerii</i>	0	0	122	13	0	0	285	15
<i>Lensia fowleri</i> (FE)	0	0	5	1	0	0	0	0
<i>Lensia subtilis</i>	0	0	5	1	0	0	0	0
<i>Muggiaea atlantica</i>	8221	551	5382	253	3419	194	34274	1010
<i>Muggiaea atlantica</i> (FE)	0	0	4530	343	7985	425	49400	2217
<i>Rhizophysa eysenhardti</i>	0	0	12	3	0	0	0	0
<i>Rosacea alicata</i>	0	0	20	3	0	0	509	43
<i>Sphaeronectes fragilis</i>	0	0	9	2	0	0	15	3
<i>Sphaeronectes gamulini</i> (FP)	211	25	9	2	0	0	0	0
<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FP)	1667	130	2849	100	1017	48	2475	160
<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FE)	0	0	911	46	374	23	6555	448
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FP)	0	0	1237	64	42	5	280	18
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FE)	0	0	0	0	29	4	160	15
Fase poligástrica sp.	0	0	401	26	0	0	15	3
Fase eudoxia sp.	0	0	625	41	0	0	36	5
Chaetognatha								
<i>Krohnitta subtilis</i>	26	7	47	6	0	0	25	4
<i>Sagitta virrey</i>	7098	394	30431	977	544	655	12194	389
<i>Sagitta enflata</i>	53626	3720	59736	2127	1555	720	57912	1857
<i>Sagitta minima</i>	114	20	399	42	0	0	637	46
<i>Sagitta pacifica</i>	0	0	38	5	0	0	506	67

Al igual que las dos especies dominantes de si-fonóforos, los quetognatos *Sagitta enflata* y *S. bierii* fueron abundantes en todos los periodos analizados, con máximos en primavera y verano (Tabla 1). En invierno, al igual que en medusas, se observó una fuerte disminución en número de individuos y de especies, salvo *S. bierii* y *S. enflata* que estuvieron bien representadas (Tabla 1).

Distribución vertical y migración nictimeral

La mayoría de las especies dominantes, *Obelia* spp., *L. tetraphylla*, *S. bitentaculata*, *M. atlantica* y *S. gracilis*, se distribuyó en los primeros 50 m, preferentemente sobre la ZMO (Figs. 4 y 5a). De ellas, *Obelia* spp. fue la más superficial (0-25 m) y no incursionó en la ZMO (Fig. 4a). El análisis de

Spearman indicó que la abundancia de estas especies tuvo una correlación positiva ($p < 0,05$) con la temperatura y oxígeno disuelto, y negativa con la salinidad y densidad (Tabla 2).

El resto de las especies dominantes, *R. velatum*, *S. enflata* y *S. bierii*, mostró una distribución vertical más extensa, que abarcó toda la columna de agua (Figs. 5b, 5c y 5d). *R. velatum* se colectó principalmente entre 25 y 100 m, a excepción de agosto que se distribuyó en los primeros 50 m; más del 70% de los ejemplares de esta especie se encontró bajo el límite superior de la ZMO (Fig. 5b) y tuvo una correlación negativa con la temperatura y oxígeno disuelto, y positiva con la densidad (Tabla 2). *S. enflata* se encontró más superficialmente en octubre de 2000 y agosto 2001 (0-30 m), mientras que en

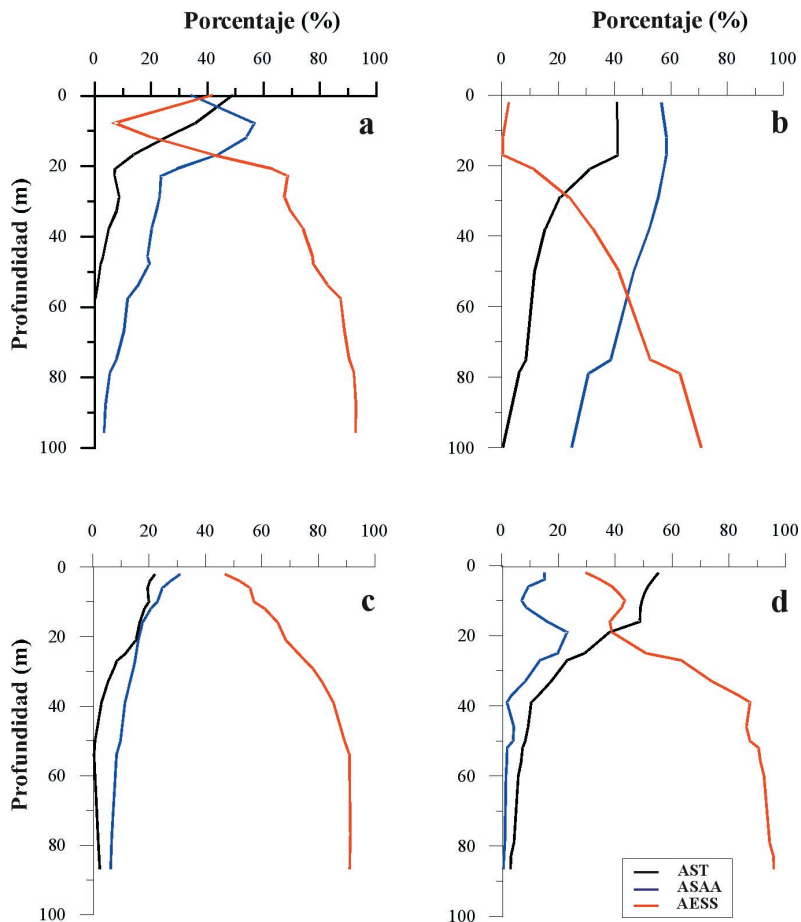


Figura 3. Distribución porcentual de las masas de agua en la estación nictimeral. AST: Agua Subtropical, ASAA, Agua Subantártica, AEES: Agua Ecuatorial Subsuperficial.

Figure 3. Percentage distribution of water masses in the diel station. AST: Subtropical Water, ASAA: Subantarctic Water, AEES: Equatorial Subsurface Water.

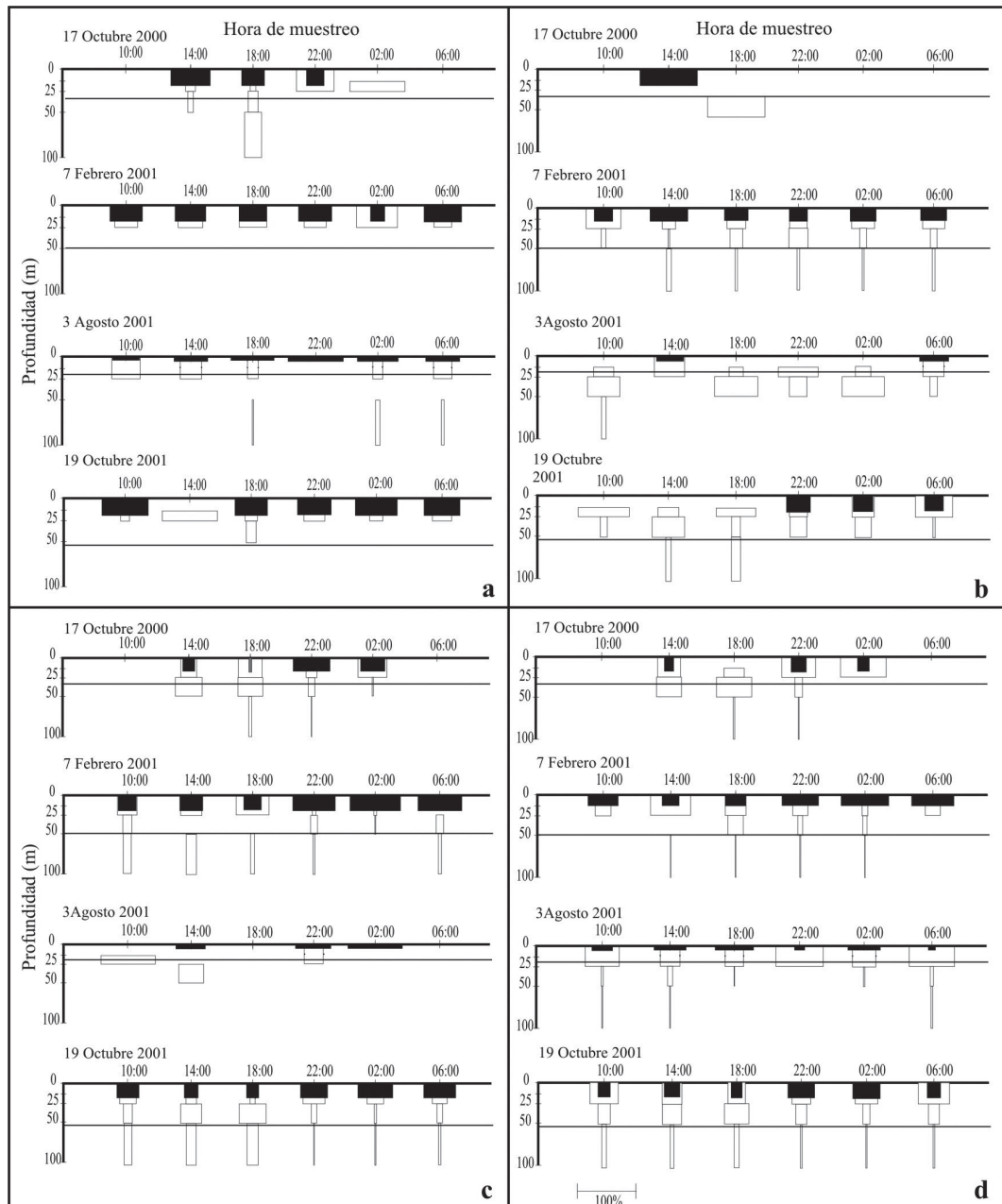


Figura 4. Distribución nictimeral de a) *Obelia* spp., b) *Liriope tetraphylla*, c) *Solmundella bitentaculata* y d) *Muggiaea atlantica*, en los distintos periodos de muestreo. La barra negra indica el porcentaje de individuos colectados sobre la termoclina y la línea negra el límite superior de la Zona de Mínimo Oxígeno.

Figure 4. Diel distribution of a) *Obelia* spp., b) *Liriope tetraphylla*, c) *Solmundella bitentaculata* and d) *Muggiaea atlantica*, in different sampling periods. The black bar corresponds to individuals collected above the thermocline. The black line indicates the upper limit of Oxygen Minimum Zone.

Tabla 2. Coeficiente de correlación de Spearman entre la abundancia de las especies dominantes y los valores de temperatura (°C), salinidad (psu) y contenido de oxígeno disuelto (mL·L⁻¹) en los distintos periodos de muestreo. El asterisco indica valores significativos (p < 0,05). La ausencia de valores en agosto de 2001 indica ocurrencia pero no dominancia.

Table 2. Spearman rank correlation between the abundance of dominant species and the values of temperature (°C), salinity (psu) and dissolved oxygen (mL·L⁻¹) in different sampling periods. Asterisk indicates the significant values (p < 0,05). Absence of values denotes occurrence without dominance.

Crucero	<i>Aglaura hemistoma</i>	<i>Clytia</i> spp.	<i>Liriope tetraphylla</i>	<i>Obelia</i> spp.	<i>Rophalonema velatum</i>	<i>Solmundella bitentaculata</i>	<i>Muggiea atlantica</i>	<i>Sphaeronectes gracilis</i>	<i>Sagitta bieri</i>	<i>Sagitta enflata</i>
Octubre 2000										
Temperatura	0,95*	0,95*	0,78	1,00	-0,60	0,20	0,20	0,20	0,40	0,20
Salinidad	-0,95*	-0,95*	-0,78	-1,00	0,60	-0,20	-0,20	-0,20	-0,40	-0,20
Oxígeno disuelto	0,95*	0,95*	0,78	1,00	-0,60	0,20	0,20	0,20	0,40	0,20
Febrero 2001										
Temperatura	0,12	0,14	0,83*	0,75*	-0,32	0,73*	0,70*	0,43	-0,60*	-0,30
Salinidad	-0,43	0,04	0,64	0,51	0,23	-0,69	-0,36	-0,04	0,45	0,27
Oxígeno disuelto	0,59	0,06	0,86*	0,82*	-0,62	0,79*	0,91*	0,57	-0,17	0,06
Agosto 2001										
Temperatura	-0,15			0,74*			0,91*	0,80*	0,36	0,77*
Salinidad	0,11			0,67*			-0,92*	-0,83*	-0,43	-0,85*
Oxígeno disuelto	-0,17			0,76*			0,90*	0,80*	0,35	0,78*
Octubre 2001										
Temperatura	0,62*	0,46	0,21	0,83*	-0,65*	0,56*	0,56*	0,25	-0,80*	-0,42
Salinidad	-0,01	-0,37	-0,36	0,07	0,14	-0,17	-0,47	-0,32	-0,01	-0,54
Oxígeno disuelto	0,62*	0,52	0,26	0,85*	-0,70*	0,59*	0,62*	0,24	-0,80*	-0,42

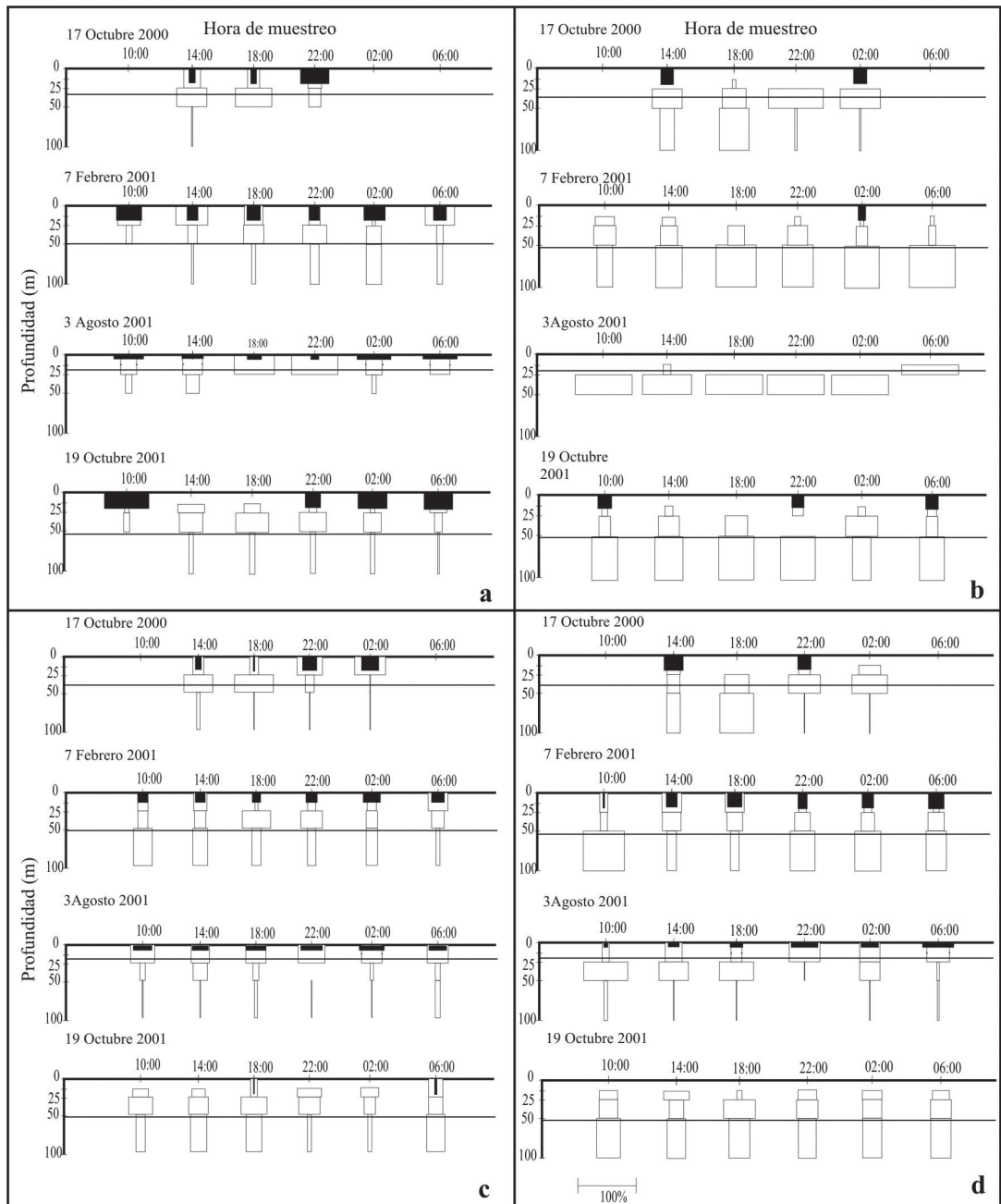


Figura 5. Distribución nictimeral de a) *Sphaeronectes gracilis*, b) *Rophalonema velatum*, c) *Sagitta enflata* y d) *Sagitta bierii*, en los distintos periodos de muestreo. La barra negra indica el porcentaje de individuos colectados sobre la termoclina y la línea negra, la profundidad media de la Zona de Mínimo Oxígeno.

Figure 5. Diel distribution of a) *Sphaeronectes gracilis*, b) *Rophalonema velatum*, c) *Sagitta enflata* and d) *Sagitta bierii*, in different sampling periods. The black bar corresponds to individuals collected above the thermocline. The black line indicates the upper limit of Oxygen Minimum Zone.

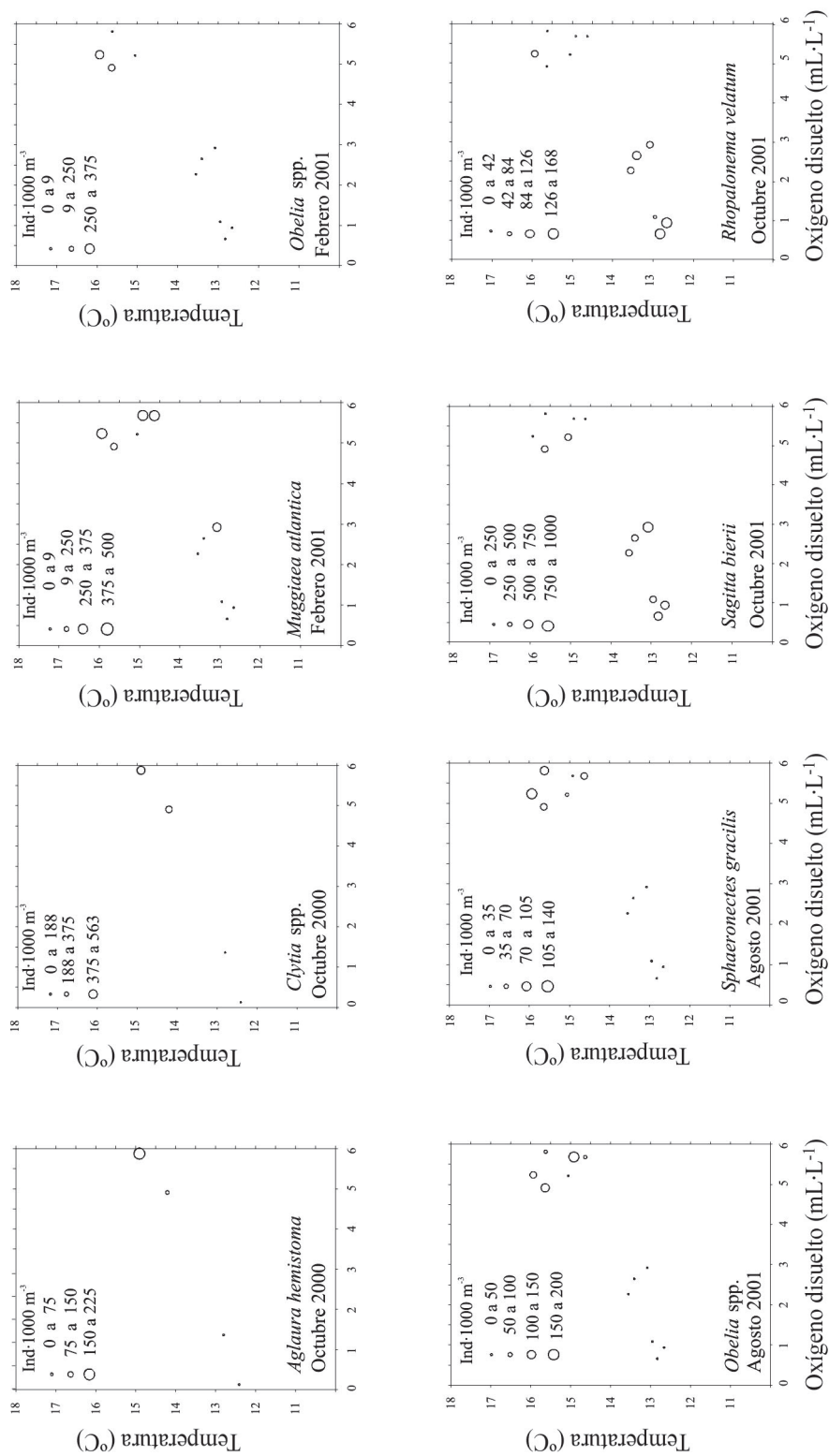


Figura 6. Relación entre la abundancia de algunas especies dominantes y los valores de temperatura y oxígeno disuelto en algunos periodos de muestreo.
Figure 6. Relationship between the abundance of some dominant species and the temperature and dissolved oxygen in some sampling periods.

febrero y octubre 2001, alcanzó mayor profundidad (Fig. 5c). En cambio *S. bierii* siempre se encontró a mayor profundidad que *S. enflata* (Fig. 5d).

La distribución vertical por estrato y horario de muestreo, junto con el análisis de la función discriminante, permitió identificar y separar el comportamiento nictimeral de las especies dominantes en tres grupos (Tabla 3). En octubre de 2000 la mayoría de las especies presentó una migración normal, con mayores densidades diurnas a mayor profundidad (25 a 50 m) y nocturnas más someras (0-25 m), que reflejan pequeños rangos batimétricos de solo alrededor de 15 m diarios, a excepción de *R. velatum* y *S. bierii* que alcanzaron casi los 50 m (Figs. 5b y 5d).

En febrero y agosto, se determinó un predominio de especies no migrantes. En febrero, se detectó una migración inversa en *S. gracilis* y *S. bierii* (Figs. 5a y 5d), mientras que en agosto se determinó una migración normal para *L. tetraphylla*, *S. bitentaculata* y *S. bierii*. En ambos periodos, las migraciones ocurrieron exclusivamente en los primeros 50 m, con desplazamientos que no superaron los 25 m diarios (Figs. 4 y 5).

DISCUSIÓN

Los perfiles verticales de los parámetros oceanográficos mostraron la presencia de una estructura de dos capas en la bahía de Mejillones, una superficial sujeta a fuertes gradientes verticales y otra profunda, más homogénea y estable, de bajo contenido de oxígeno. En la capa superficial las fluctuaciones estacionales

fueron causadas por el ciclo anual de temperatura, que causó una intensificación de la termoclina en febrero y un debilitamiento en agosto, y a frecuentes eventos de surgencia que favorecieron el ascenso de la ZMO hacia las capas superficiales, por el ingreso constante del AESS. Lo anterior está de acuerdo con lo señalado previamente para la zona por varios autores, como Escibano (1998), Escibano & Hidalgo (2000), Escibano *et al.* (2000), Santibáñez (2003) y Palma & Apablaza (2004).

En la bahía se identificaron 39 especies gelatinosas, todas las cuales habían sido registradas frente a Antofagasta (Pagès *et al.*, 2001; Palma & Apablaza, 2004), la mayoría de las cuales son habitantes comunes en aguas subantárticas del SCH (Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995; Ulloa *et al.*, 2000a, 2000b). La abundancia estacional del zooplancton gelatinoso mostró fuertes aumentos en primavera y verano, coincidentes con los incrementos de temperatura, mientras que en invierno se registró una fuerte disminución de abundancia (Tabla 1), que se debería a las menores temperaturas de la columna de agua (13-14°C) y a la escasa concentración de oxígeno disuelto, ya que solo los primeros 20 m estuvieron bien oxigenados, ya que bajo esta profundidad, los valores fueron menores de 0,5 mL·L⁻¹ (Fig. 2). Por otra parte, las mayores densidades de zooplancton observadas en la primavera de 2001 con respecto a la del 2000, serían probablemente resultado del mayor calentamiento (> 1°C) y mayor oxigenación de la columna de agua hasta los 100 m de profundidad.

Se ha visto que el incremento de temperatura superficial favorece la aparición y desarrollo explosivo

Tabla 3. Clasificación del comportamiento nictimeral de las especies dominantes en los distintos periodos del año.

Table 3. Classification of nyctimeral behavior of dominant species in different periods of the year.

Especie	Octubre 2000	Febrero 2001	Agosto 2001	Octubre 2001
<i>Obelia</i> spp.	2	3	3	1
<i>R. velatum</i>	1	3	3	3
<i>S. bitentaculata</i>	1	3	1	1
<i>M. atlantica</i>	1	3	3	1
<i>S. gracilis</i>	1	2	3	1
<i>S. bierii</i>	1	2	1	3
<i>S. enflata</i>	1	3	3	1
<i>L. tetraphylla</i>	-	3	1	1

1 = Migración normal, 2 = Migración inversa, 3 = No migrante, - ausente en el periodo.

de algunas especies oportunistas, que pueden formar densas agregaciones costeras particularmente durante el periodo estival, causando cambios importantes en la estructura comunitaria (Milne & Corey, 1986; Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995). Sin embargo, en la zona de Mejillones, los máximos de plancton gelatinoso se determinaron en primavera cuando ocurren eventos de surgencia que favorecen el desarrollo de altas tasas de producción primaria (Marín *et al.*, 1993), esenciales para el mantenimiento de poblaciones de herbívoros, como *Calanus chilensis* (Escribano & McLaren, 1999). Cabe señalar que los copépodos constituyen las principales presas de los organismos gelatinosos (Purcell, 1997).

Estudios previos realizados en copépodos (Escribano & Rodríguez, 1994; Escribano & Hidalgo, 2000), muestran que las altas tasas de reproducción y crecimiento representan una estrategia para mantener las poblaciones al interior de la bahía, dado que un porcentaje importante de organismos (~30%) son advectados mar afuera en épocas de surgencia. La presencia continua de eudoxias de *M. atlantica* y *S. gracilis* registrada en este estudio y reportada también por Palma & Apablaza (2004), indica que sus periodos reproductivos son más amplios que en la zona central (Palma, 1977; Palma & Rosales, 1995). Por lo tanto, es probable que algunas especies gelatinosas utilicen la misma estrategia que los copépodos.

La mayoría de las especies dominantes presentó un escaso rango de distribución vertical (~50 m), debido a la proximidad de la ZMO a superficie (Figs. 2, 4 y 5). Esto fue confirmado por el análisis de Spearman, que en algunos periodos del año mostró una correlación positiva ($p < 0,05$) de la abundancia de varias especies dominantes con la temperatura y el contenido de oxígeno disuelto (Fig. 6). Esto significa que la distribución vertical estuvo más restringida a la capa superficial, más cálida y rica en oxígeno. Por lo tanto, la ZMO constituye una barrera química para la distribución y migración vertical de varias especies, pues cuando la ZMO fue más superficial (octubre 2000 y agosto 2001), el plancton estuvo restringido a los primeros 50 m (Figs. 4 y 5). Este mismo efecto de la ZMO se ha señalado frente a Mejillones para algunos copépodos (Escribano *et al.*, 2000; Santibáñez, 2003), como también frente a Perú, para copépodos (*Oncaea*, *Paracalanus* y *Centropages*) y poliquetos pelágicos (Judkins, 1979).

Un alto porcentaje de los organismos zooplanctónicos realiza desplazamientos nictimerales

inducidos por factores físicos y biológicos, como intensidad de la luz, mezcla vertical, alimentación, depredación y ganancia energética (Enright, 1977). Este comportamiento también se ha demostrado en diversas especies gelatinosas (Palma, 1985; Pagès & Gili, 1991; Andersen *et al.*, 1992). Sin embargo, es probable que en bahía de Mejillones estos desplazamientos sean atenuados no sólo por la escasa profundidad de la columna de agua, sino también por la barrera química impuesta por la ZMO, ya que sus desplazamientos nictimerales fueron de escasa magnitud (< 50 m ó < 25 m) e incluso algunas especies no incursionan en la ZMO, como ocurrió con *Obelia* spp. (Fig. 4a). Esto fue más notorio aun en invierno, cuando se registró un ascenso de la ZMO hacia la superficie causado por un intenso evento de surgencia, causando una distribución más somera de los zooplancteres (Figs. 4 y 5).

Es probable que *R. velatum* sea capaz de soportar bajos niveles de oxígeno disuelto, ya que generalmente se encontró bajo el límite superior de la ZMO (Fig. 5b y 6). Esto se debería a que es una especie eurihalina (30-35 psu), euriterma (5-29°C) y tolera bajas concentraciones de oxígeno ($< 0,2$ mL·L⁻¹) (Navas-Pereira & Vannucci, 1991).

El cambio más significativo fue el alto número de especies no migrantes en febrero y agosto. En ambos periodos, solo cuatro especies realizaron desplazamientos verticales, las que a su vez disminuyeron drásticamente sus rangos de migración vertical en comparación a octubre, debido a la escasa profundidad de la ZMO. Por otra parte, en octubre de 2000 y 2001, la mayoría de las especies realizaron desplazamientos, siendo en este periodo cuando se observaron los mayores desplazamientos nictimerales (Figs. 4 y 5).

Finalmente, se puede apreciar que para la mayoría de las especies dominantes, la termoclina no constituye una barrera física frente a los desplazamientos nictimerales, pues todas las especies consideradas, en algún momento de su ciclo diario realizaron desplazamientos a través de ella. En cambio, la ZMO constituye una verdadera barrera a los desplazamientos vertical del zooplancton gelatinoso en la bahía de Mejillones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica de Chile

(CONICYT), el financiamiento otorgado a través del Proyecto FONDECY 1000419, que permitió el desarrollo de esta investigación.

REFERENCIAS

- Andersen, V., J. Sardou & P. Nival. 1992.** The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the northwestern Mediterranean Sea. 2. Siphonophores, hydromedusae and pyrosomids. *J. Plankton Res.*, 14(8): 1155-1169.
- Enright, J.T. 1977.** Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part I. Selective advantage: a metabolic model. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 873-886.
- Escribano, R. 1998.** Population dynamics of *Calanus chilensis* in the Chilean eastern boundary Humboldt Current. *Fish. Oceanogr.*, 7(3/4): 245-251.
- Escribano, R. & P. Hidalgo. 2000.** Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80: 283-290.
- Escribano, R. & I.A. McLaren. 1999.** Production of *Calanus chilensis* in the upwelling area of Antofagasta, northern Chile. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 177: 147-156.
- Escribano, R. & L. Rodríguez. 1994.** Life cycle of *Calanus chilensis* Brodsky in bay of San Jorge, Antofagasta, Chile. En: F. Ferrari & B. Bradley (eds.). *Ecology and morphology of copepods*. Kluwer Academic Publications, Boston, pp. 289-294.
- Escribano, R. & L. Rodríguez. 1995.** Seasonal size variation and growth of *Calanus chilensis* Brodsky in northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 68: 373-382.
- Escribano, R., V. Marín & C. Irribarren. 2000.** Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Peninsula Mejillones, Northern Chile: the influence of the oxygen minimum layer. *Sci. Mar.*, 64(1): 69-77.
- Judkins, D. 1979.** Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. *Deep-Sea Res.*, 27: 475-487.
- Longhurst, A.R. 1976.** Vertical migration. En: D.H. Cushing & J.J. Walsh (eds.). *The ecology of the seas*. Blackwell, Oxford, pp. 116-137.
- Mamayev, O.I. 1975.** Temperature-salinity analysis of world ocean waters. Elsevier Scientific Series, 11. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 374 pp.
- Marín, V. 1997.** A simple biology, stage-structured population model of the spring dynamics of *Calanus chilensis* at Mejillones del Sur Bay, Chile. *Ecol. Model.*, 105: 65-82.
- Marín, V., L. Rodríguez, L. Vallejo, J. Fuenteseca & E. Oyarce. 1993.** Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria de bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 66: 479-491.
- Milne, W.R. & S. Corey. 1986.** Distribution patterns of the ctenophores *Pleurobrachia pileus* and *Beroe cucumis* in the Bay of Fundy region, Canada. *Can. J. Zool.*, 64(11): 2639-2644.
- Navas-Pereira, D. & M. Vannucci. 1991.** The hydro-medusae and water masses of the Indian Ocean. *Bolm. Inst. Oceanogr.*, S. Paulo, 39(1): 25-60.
- Olivares, G. 2000.** Mecanismos de interacción físico-biológica en una zona de surgencia costera, retención de larvas y cierre del ciclo de vida de *Euphausia mucronata*. Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas mención Ecología, Universidad de Chile, Santiago, 50 pp.
- Pagès, F. & J.M. Gili. 1991.** Vertical distribution of epipelagic siphonophores at the confluence between Benguela waters and the Angola Current over 48 hours. *Hydrobiologia*, 216/217: 355-362.
- Pagès, F. & J.M. Gili. 1992.** Siphonophores (Cnidaria, Hydrozoa) of the Benguela Current (southeastern Atlantic). *Sci. Mar.*, 56(suppl.1): 65-112.
- Pagès, F., H. González, M. Ramón, M. Sobarzo & J.M. Gili. 2001.** Gelatinous zooplankton assemblages associated with water masses in the Humboldt Current System and potential predatory impact by *Bassia bassensis* (Siphonophora: Calycophorae). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 210: 13-24.
- Palma, S. 1977.** Contribución al estudio de los sifonóforos encontrados frente a la costa de Valparaíso. Aspectos ecológicos. *Memorias del Segundo Simposio Latinoamericano de Oceanografía Biológica*. Cumaná, Venezuela, 2: 119-133.
- Palma, S. 1985.** Migración nictimeral del macroplankton gelatinoso de la bahía de Villefranche-sur-Mer, Mediterráneo noroccidental. *Invest. Pesq.*, Barcelona, 49(2): 261-274.
- Palma, S. 1994.** Composición y distribución del macroplankton gelatinoso recolectado frente a la

- costa central de Chile. Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 29(1): 23-45.
- Palma, S. & P. Apablaza. 2004.** Abundancia estacional y distribución vertical del zooplancton gelatinoso carnívoro en un área de surgencia en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Invest. Mar., Valparaíso, 32(1): 49-70.
- Palma, S. & S. Rosales. 1995.** Composición, abundancia y distribución estacional del macroplankton de la bahía de Valparaíso. Invest. Mar., Valparaíso, 23: 49-66.
- Pearre, P. 1979.** Problems of detection and interpretation of vertical migration. J. Plankton Res., 1: 29-44.
- Pillar, S., D. Armstrong & L. Hutchings. 1989.** Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela Current. Mar. Ecol. Progr. Ser., 53: 179-190.
- Purcell, J.E. 1997.** Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates, and effects on prey populations. Ann. Inst. Océanogr. Paris, 73: 125-137.
- Santibáñez, P. 2003.** Distribución y abundancia de zooplancton quitinoso en relación a condiciones hidrográficas estacionales frente a la bahía de Mejillones (23°S), Chile. Tesis de Biología Marina, Escuela de Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 56 pp.
- Ulloa, R., S. Palma & N. Silva. 2000a.** Bathymetric distribution of chaetognaths and their association with water masses off the coast of Valparaíso, Chile. Deep-Sea Res., 47(11): 2009-2027.
- Ulloa, R., S. Palma, L. Linacre & N. Silva. 2000b.** Seasonal changes in the bathymetric distribution of siphonophores, chaetognaths and euphausiids associated to water masses off Valparaíso, Chile (Southeast Pacific). En: J. Farber (ed.). Oceanography in the Eastern Pacific. CICESE, Ensenada, 1: 72-83.
- Valdés, J. & L. Ortlieb. 2001.** Paleoxidación sub-superficial de la columna de agua en la bahía de Mejillones del Sur (23°S): indicadores geoquímicos en testigos de sedimentos marinos. Invest. Mar., Valparaíso, 29(1): 25-35.

Recibido: 19 enero 2005; Aceptado 20 octubre 2006