

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE VALPARAÍSO  
FACULTAD DE RECURSOS NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS DEL MAR

Composición, abundancia y distribución nictimeral del  
macroplankton gelatinoso capturado en la bahía de Mejillones,  
Antofagasta

Tesis para optar al Título de Oceanógrafo  
por  
Pedro Apablaza Bastías

Valparaíso  
2004

Comisión de Tesis:

Profesor Guía : Dr. Sergio Palma González

\_\_\_\_\_

Profesor : Nelson Silva Sandoval MSc.

\_\_\_\_\_

Profesor : José Iván Sepúlveda Vidal. MSc.

\_\_\_\_\_

## AUTORIZACIÓN DE USO

Al presentar esta Tesis como último requisito para la obtención del título de Oceanógrafo, autorizo a la biblioteca de la Escuela de Ciencias del Mar de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, para que disponga libremente de ella. Autorizo además reproducciones parciales o totales de esta Tesis sólo con fines académicos.

---

Pedro A. Apablaza Bastías

El mar es vasto y profundo..... es refugio para el afligido y hogar para los soñadores. Sabe todo lo que yo quiero y siento. Si le preguntas te dirá en un susurro al oído lo que quieras de mí, pero no te dirá mis secretos.

## AGRADECIMIENTOS

Al Sr. Sergio Palma, profesor guía de esta tesis, mis sinceros agradecimientos por su constante apoyo, dedicación y orientación. Por haberme dado la oportunidad de trabajar en su laboratorio y haberme entregado las herramientas necesarias para llevar a cabo esta tesis.

A los profesores Nelson Silva y José Iván Sepúlveda, por su apoyo y consejos durante el desarrollo de esta tesis.

A todo el cuerpo docente de la Carrera de Oceanografía, personal administrativo y auxiliares que de una u otra forma ayudaron y participaron en este proceso de llegar a ser oceanógrafo.

A mis queridos padres, Joaquín y Ene, por su infinito apoyo en las grandes decisiones que he tomado en esta vida, por su paciencia y por la entrega incondicional de valores y cariño.

A mis grandes amigos David y Verónica, con los que compartimos días de estudio, alegrías y penas en estos años de Universidad. Gracias por los hermosos momentos que compartimos.

A mis amigos Alejandra y Barty, gracias por compartir conmigo su alegría, gracias por acogerme en su mundo y hacerme participe de él.

A Susana y Paula, amigas incondicionales con las que he compartido estos últimos años, gracias por su amistad.

A Marcela, que en estos siete años estuviste a mi lado entregándome tu amistad y cariño.

A los nuevos amigos(as) que hoy están junto a mí, Pancho, Daniela y Carola gracias por su amistad y compañía.

A la mujer que a logrado cautivar mi corazón, Andrea.

A las personas que iniciaron este largo camino de aprendizaje, Andrés Tapia, Eynar Krugger, Luis Flores, Luis Araya y Marcelo Alvarado, con los que aprendí el valor del trabajo en equipo. Gracias por sus consejos y por creer en mí.

Finalmente se agradece el financiamiento otorgado por CONICYT a través del Proyecto FONDECYT 1000419, que permitió el desarrollo de esta investigación.

## INDICE

	Págs.
Comisión de tesis	i
Autorización de uso	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Índice	v
Resumen	vi
Introducción	1
Materiales y Métodos	5
Resultados	
Características oceanográficas del área de estudio.	8
Composición taxonómica del macroplancton.	10
Abundancia y distribución estacional.	10
Distribución vertical.	11
Distribución nictimeral.	12
Discusión	
Características oceanográficas del área de estudio.	13
Composición y abundancia estacional del macroplancton gelatinoso.	15
Distribución vertical y comportamiento nictimeral.	16
Conclusiones	20
Referencias	21
Figuras	29
Tablas	46

## RESUMEN

Entre los días 17 de octubre de 2000 y el 19 de octubre de 2001, se efectuaron cuatro cruceros oceanográficos en la bahía de Mejillones (23°S) a bordo de la embarcación L/C Purihaalar perteneciente a la Universidad de Antofagasta, en cada uno de ellos, se realizaron colectas de zooplancton en una estación fija ubicada al interior de la bahía. Posteriormente se identificaron y cuantificaron las especies presentes de medusas, sifonóforos, ctenóforos, quetognatos, salpas y doliólidos.

Con el objetivo de determinar el comportamiento nictimeral y la distribución vertical de los organismos, se realizaron muestreos diurno-nocturnos a intervalos de 4 horas, durante un periodo de 24 horas, con redes WP-2 de 57 cm de diámetro de boca y 200 µm de abertura de malla. Las muestras se obtuvieron en estratos verticales efectuados a 0-25, 25-50 y 50-100 m de profundidad. Paralelamente se obtuvieron los parámetros oceanográficos de temperatura, salinidad y contenido de oxígeno disuelto, mediante un CTD Seabird 19, a intervalos de 8 horas, los que posteriormente fueron contrastados con la distribución vertical de las especies dominantes mediante el análisis de correlación de Pearson.

Los perfiles verticales de los parámetros oceanográficos confirmaron la presencia de una estructura de dos capas, una superficial (0-50 m) sujeta a fuertes gradientes verticales y otra profunda más estable (50-100 m), caracterizada por presentar un bajo contenido de oxígeno disuelto y una Capa de Mínimo Oxígeno (CMO) muy superficial (30-50 m). Los cambios estacionales en este sistema de dos capas, estuvieron asociados al ciclo anual de temperatura, con una intensificación de la termoclina en febrero y un debilitamiento en agosto y a la presencia de un evento de surgencia en octubre de 2000.

El análisis taxonómico de las muestras zooplanctónicas permitió identificar un total de 47 especies pertenecientes al macroplankton gelatinoso, distribuidas en 14 de hidromedusas, 20 de sifonóforos, 3 de ctenóforos, 5 de quetognatos, 3 de doliólidos y 2 de salpas. Las especies dominantes fueron *Obelia* spp., *Solmundella bitentaculata*, *Muggiaea atlantica*, *Sphaeronectes gracilis*, *Pleurobrachia bachei*, *Sagitta bierii*, *Sagitta enflata*, *Doliolum nationalis* y *Dolioletta gegenbauri*. Además, 6 de las especies identificadas son nuevas para aguas chilenas, la medusa *Amphogona apicata*, el sifonóforo *Rhizophysa eysenhardti*, los doliólidos *Dolioletta gegenbauri*, *Doliolina mulleri* y *Doliolum nationalis*, la salpa *Thalia orientalis* y los ctenóforos *Pleurobrachia bachei* y *Thalassocalyce inconstans*.

La abundancia relativa presentó importantes fluctuaciones temporales, registrándose las mayores densidades en octubre de 2000, febrero y octubre de 2001, observándose altas densidades de *S. enflata*, *M. atlantica*, *P. bachei*, *S. bitentaculata*, *Obelia* spp., *D. gegenbauri* y *D. nationalis*, destacando la presencia de un alto porcentaje de juveniles en medusas, quetognatos y ctenóforos (~50%) en febrero de 2001.

La distribución vertical de las especies dominantes mostró la formación de dos grupos, el primero correspondió a las especies distribuidas en los primeros 50 m de

profundidad, sobre la CMO, en este caso estuvo *Obelia* spp., *L. tetraphylla*, *S. bitentaculata*, *M. atlantica*, *S. gracilis*, *P. bachei* y *D. gegenbauri*. El segundo grupo, estuvo constituido por las especies que se distribuyeron en toda la columna de agua, en la mayoría de los cruceros, compuesto por *R. velatum*, *S. enflata*, *S. bierii* y *T. inconstans*. La CMO, se presenta como el factor más importantes en la distribución vertical y en los rangos de migración de los organismos. Esta observación se vio reforzada por el análisis de correlación de Pearson, en que la mayor parte de las especies dominantes presentaron una correlación positiva ( $p < 0,05$ ) con la temperatura y el contenido de oxígeno disuelto, estando ellas restringidas a la capa superficial más rica en oxígeno y de mayor temperatura.

La mayoría de las especies dominantes mostraron cambios en su comportamiento nictimeral, solo *R. velatum*, *S. bitentaculata* y *P. bachei* mantuvieron un comportamiento constante en el tiempo. El cambio más significativo fue el alto porcentaje de organismos no migrantes en febrero y agosto. En ambos periodos, solo tres especies realizaron desplazamientos verticales importantes en la columna, las que a su vez disminuyeron drásticamente los rangos de migración vertical.

## INTRODUCCIÓN

El zooplancton gelatinoso está constituido por una gran variedad de taxa filtradores y carnívoros que, por su intensa actividad depredadora, pueden causar un fuerte impacto sobre la estructura y dinámica del zooplancton (Mackie *et al.*, 1987). En este sentido, los depredadores gelatinosos pueden afectar en forma directa a huevos y larvas de distintas especies marinas, como peces, crustáceos y moluscos de importancia comercial, como también indirectamente a través de la competencia por su alimento (Alvariño, 1977). Al respecto, Purcell & Nemazie (1992), determinaron que en periodos de alta densidad poblacional, la medusa *Nemiopsis bachei* es capaz de ingerir entre 442 y 1.146 copepoditos  $m^{-3}\cdot día^{-1}$  en Chesapeake Bay. Posteriormente, en esa misma bahía, Purcell *et al.*, (1994) estimaron que el zooplancton gelatinoso puede remover hasta un 7% del standing stock de copépodos y un 12% de la producción diaria de copépodos.

En aguas chilenas, los estudios sobre el zooplancton marino han sido escasos y han estado orientados fundamentalmente a conocer la composición taxonómica y la distribución espacio temporal de algunos gelatinosos carnívoros en áreas geográficas determinadas, como es el caso de los quetognatos (Fagetti, 1968, 1972; Palma *et al.*, 1999; Ulloa *et al.*, 2000a, 2000b; Palma & Aravena, 2001, 2002), sifonóforos (Palma, 1973, 1977, 1986, 1994; Palma & Rosales, 1995, 1997; Palma *et al.*, 1999; Ulloa *et al.*, 2000b; Palma & Aravena 2001, 2002), medusas (Fagetti, 1973; Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995) y ctenóforos (Palma, 1971, 1994; Palma & Meruane, 1975; Palma & Rosales, 1995).

Los resultados obtenidos en estos estudios, muestran que cada taxon está representado por una o dos especies dominantes, las cuales son de amplia distribución a lo largo de la costa chilena y se encuentran asociadas a aguas subantárticas del Sistema de la Corriente de Humboldt. En este caso, están los sifonóforos *Muggiæa atlantica* y *Sphaeronectes gracilis*; las medusas *Phialella quadrata*, *Liriope tetraphylla*, *Aglaura hemistoma*, *Clytia* spp. y *Obelia* spp.; los quetognatos *Sagitta enflata* y *S. bierii*, y el ctenóforo *Pleurobrachia bachei*, que en ocasiones forman densas agregaciones en aguas costeras, particularmente en primavera y verano (Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995).

En relación con los gelatinosos filtradores, la información es mucho más escasa, limitándose esta a estudios taxonómicos en salpas (Fagetti, 1959) y apendicularias (Aravena & Palma, 2002), no existiendo información para los doliólidos.

La mayoría de estos organismos gelatinosos, son especies cosmopolitas, epipelágicas que habitan preferentemente en aguas neríticas y sus poblaciones declinan progresivamente hacia océanos abiertos, donde se encuentran ejemplares aislados (Palma, 1985a). Estas especies, suelen asociarse a importantes áreas de surgencia costera de márgenes orientales, como por ejemplo *M. atlantica*, que es de amplia distribución en zonas templadas y cálidas de los océanos, especialmente sobre la plataforma continental (Alvariño, 1971). Esta especie es dominante en la Corriente de Benguela, donde no muestran fluctuaciones importantes de abundancia entre periodos de baja y alta actividad de surgencia (Pagès & Gili, 1992).

El zooplancton, como todos los organismos marinos, habita un ambiente muy variable, tanto en tiempo como en espacio. Este ambiente está determinado por gradientes verticales físicos (temperatura, salinidad, presión) y químicos (intensidad de la luz, contenido de oxígeno disuelto, nutrientes) y factores biológicos (producción primaria, presión de predación y disponibilidad de alimento). Estos gradientes son influenciados en gran medida por la circulación, traspaso de calor y estacionalidad, en escala más pequeña, por geografía de mesoescala y surgencia, y en escalas más finas por procesos de mezcla vertical (Enright, 1977; Angel, 1985; Richards *et al.*, 1996).

Lo anterior hace que las especies planctónicas presenten cambios en su distribución vertical a través de las horas del día, como se ha observado en varias especies gelatinosas. Esta habilidad para regular su distribución vertical es un rasgo característico de algunas comunidades pelágicas como quetognatos y eufaúsidos, y ha sido tema de numerosos estudios científicos (Palma, 1985b; Pagès & Gili, 1991, 1992; Andersen *et al.*, 1992)

Longhurst (1976), en su revisión de la migración vertical, señala varias hipótesis orientadas a explicarla: 1) La evasión visual de los depredadores es una de las hipótesis más antiguas, que señala que los movimientos verticales son una respuesta de las presas a la presencia de los depredadores, 2) Tait (1971) indica que las migraciones verticales realizadas entre capas donde las corrientes son opuestas o con fuertes gradientes verticales, constituyen una ventaja para los organismos al aumentar su área de dispersión y disponibilidad trófica, al mismo tiempo permite a la población mantenerse dentro de una misma zona rica en alimento, 3) Angel (1985) sugiere que otra ventaja sería un mayor flujo de genes a través de las poblaciones oceánicas, donde las diferencias de las corrientes entre aguas más someras y profundas estarían favoreciendo la dispersión de los organismos, 4) McLaren (1963), propone que la migración entre dos regímenes de temperatura, sería más eficiente en el uso de la energía, en consecuencia a menores temperaturas el metabolismo tiene menor demanda energética quedando más energía disponible para el crecimiento, y 5) Tait (1971) sugiere que los organismos más pequeños y de escasa movilidad, se hundirían por el peso adquirido por el alimento en capas más superficiales, a niveles más bajos, hasta que su peso se equilibra con la densidad por medio de procesos como excreción, egestión y respiración.

Los rangos y comportamientos migratorios pueden presentar diferencias estacionales, debido al estado de desarrollo de los organismos o a variaciones estacionales en los parámetros oceanográficos. Es así como en bajas latitudes, donde las diferencias entre las estaciones no son marcadas, las migraciones estacionales son menos evidentes (Longhurst, 1976). Angel (1985), señala que en la convergencia subtropical de la mayoría de los océanos, con inviernos más fríos que destruyen la termoclina estacional y donde se crea un marcado quiebre en la producción, existe un notorio cambio en la intensidad y ocurrencia de la migración estacional.

La zona de estudio, correspondiente a las aguas costeras frente a Mejillones, forma parte del sistema norte de la Corriente de Humboldt y se caracteriza por la ocurrencia frecuente de eventos de surgencia, provocando cambios espaciales y temporales en el

ecosistema, debido al ingreso permanente de nutrientes en la bahía (Marín *et al.*, 1993). Las aguas que surgen corresponden a aguas de origen subantártico o ecuatorial subsuperficial, siendo más frías y de menor o mayor salinidad según sea su origen (Morales *et al.*, 1996).

El Agua Ecuatorial Subssuperficial adquiere sus características en las aguas subsuperficiales de la zona ecuatorial del pacífico Oriental, esta zona se caracteriza por un marcado mínimo de oxígeno en su estructura vertical ( $<0,2 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ ). Esta escasa concentración de oxígeno disuelto del AESS, es causada por la importante actividad bacteriana en el nivel subsuperficial realizada sobre la materia orgánica particulada, proveniente de la alta productividad superficial que caracteriza a la zona (Silva & Konow, 1975; Silva, 1987, Morales *et al.*, 1999).

La bahía de Mejillones es una bahía abierta hacia el norte, de 8 millas de boca y 4 millas de saco y una profundidad máxima de 120 m. Su orientación, abierta hacia el norte, y su ubicación a sotavento de la península, la protege de las corrientes de dirección norte y favorece el desarrollo de un sistema de circulación interno que parece influir sobre las condiciones anóxicas de sus fondos (Valdés & Ortlieb, 2001). En la bahía, la capa de mínimo oxígeno (CMO),  $< 1 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ , se ubica muy cerca de la superficie, entre los 30 y 50 m (Rodríguez *et al.*, 1986; Morales *et al.*, 1996; Escribano, 1998; Escribano & Hidalgo, 2000). Esta condición de suboxia ha permanecido en el tiempo por los últimos tres milenios, debido a la morfología semicerrada, carácter protegido, baja velocidad de las corrientes inferiores a  $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  y al constante ingreso de aguas de origen ecuatorial a la bahía, debido a los eventos de surgencia (Valdés & Ortlieb, 2001).

Esta bahía presenta varias estructuras y características físicas particulares, de las que dependiendo del desarrollo e intensidad de la surgencia, se podrían diferenciar dos filamentos, uno en dirección norte o noroeste, y otro que ingresaría a la bahía siguiendo la configuración de la misma; frentes térmicos entre los filamentos de surgencia y el agua más cálida circundante y un remolino ciclónico al interior de la bahía (Olivares, 2000). Las velocidades de los flujos superficiales no superarían los  $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en dirección sur, mientras que en el sector exterior donde se desplaza el filamento hacia el norte, las velocidades no superarían los  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Olivares, 2000).

En relación a los estudios zooplanctónicos, en la bahía de Mejillones y sus áreas adyacentes, la mayor parte de los estudios en zooplancton se han centrado en organismo quitinoso como *Calanus chilensis* y *Euphausia mucronata* (Escribano & Rodríguez, 1995; Marín, 1997; Escribano & McLaren, 1999; Escribano & Hidalgo, 2000). Siendo escasos los estudios referentes a la composición específica del zooplancton gelatinoso (Mujica & Rojas, 1985; Pagès *et al.*, 2001).

Dado el escaso conocimiento en la zona de la comunidad gelatinosa, el presente trabajo describe la composición del macroplancton gelatinoso carnívoro y herbívoro en cuatro periodos del año, la distribución vertical de las especies dominantes en relación con los parámetros oceanográficos, y los desplazamientos nictímerales de estas especies en la bahía de Mejillones.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Estimar la composición específica, abundancia, distribución vertical y migración nictimeral de las especies dominantes de hidromedusas, sifonóforos, ctenóforos, quetognatos, salpas y doliólidos, en cuatro cruceros estacionales efectuados en la bahía de Mejillones.

### **Objetivos específicos**

- a) Describir las condiciones oceanográficas de los cuatro cruceros estacionales en la bahía de Mejillones.
- b) Estimar la composición específica y la abundancia relativa estacional de las especies dominantes de hidromedusas, sifonóforos, ctenóforos, quetognatos, salpas y doliólidos.
- c) Estimar la distribución vertical de las especies dominantes y su relación con los parámetros oceanográficos.
- d) Describir el comportamiento nictimerales de las especies dominantes

## **HIPOTESIS**

Las especies dominantes del zooplancton gelatinoso presentan cambios en su comportamiento nictimeral y en la extensión de su rango vertical de distribución, debido principalmente a la intensificación de la termoclina y al elevamiento de la capa de mínimo oxígeno al interior de la bahía.

## MATERIALES Y METODOS

### Obtención de las muestras

Entre el 17 de octubre de 2000 y el 19 de octubre de 2001, se efectuaron cuatro cruceros oceanográficos en la bahía de Mejillones (23°S 70,4°W), el 17 de octubre de 2000, 7 de febrero, 3 de agosto y 19 de octubre de 2001. Estos cruceros se realizaron a bordo de la embarcación L/C Purihaalar perteneciente a la Universidad de Antofagasta.

En cada crucero se tomaron muestras de zooplancton en una estación fija ubicada al interior de la bahía (Fig. 1). Los muestreos se efectuaron a intervalos de 4 horas, durante un periodo de 24 horas, con redes WP-2 de 57 cm de diámetro de boca y 200 µm de abertura de malla, provistas con flujómetros OSK para la estimación del volumen filtrado. Las muestras se obtuvieron en estratos verticales de 0-25, 25-50 y 50-100 m de profundidad. Además, se efectuó un estrato entre la superficie y la termoclina, cuya profundidad se determinó con un CTD Seabird 19.

Para la preservación de las muestras se utilizó una solución de agua de mar con formalina al 5%, neutralizada con tetraborato de sodio.

Los valores de temperatura, salinidad y contenido de oxígeno disuelto del agua se midieron con un CTD Seabird 19 a intervalos de 8 horas. Debido a las malas condiciones del mar, en octubre del 2000, se realizaron solo 4 de los 6 muestreos correspondientes al ciclo diario, además debido a problemas técnicos con el sensor de oxígeno disuelto y salinidad solo se contó con el registro de las 10:00 hrs.

Adicionalmente, se analizaron una serie de imágenes radiométricas de Temperatura Superficial del Mar (TSM) entre el día previo y posterior a cada crucero. Estas imágenes fueron obtenidas por el satélite NOAA-14 y proporcionadas por el Servicio CARSAT de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso.

### Análisis realizados

Las muestras de plancton se analizaron en el laboratorio, con un microscopio estereoscópico Leica Wild M8. De cada muestra se separaron e identificaron las distintas especies de medusas, sifonóforos, quetognatos, ctenóforos, salpas y doliólidos. En el caso de los sifonóforos, por su estructura colonial, se identificaron las fases poligástrica y eudoxia.

Para la identificación de los diferentes taxa se utilizaron las características taxonómicas descritas para medusas (Kramp, 1966; Fagetti, 1973), sifonóforos (Palma, 1973; Palma & Kaiser 1993), ctenóforos (Palma & Kaiser, 1993), quetognatos (Alvariño, 1963, 1967; Pierrot-Bults & Chidgey, 1988; McLelland, 1989; Casanova, 1999), salpas (Fagetti, 1959; Esnal & Daponte, 1999) y doliólidos (Esnal & Daponte, 1999).

El número de individuos por especie en cada muestra, se normalizó y expresó en número de individuos por 1000 m<sup>3</sup> (Palma, 1994), de acuerdo a la siguiente expresión:

$$C_n = \left( \frac{n_i}{V_f} \right) * 1000 \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

donde:

- C<sub>n</sub> : número de individuos por 1000 m<sup>3</sup> de la especie i.  
n<sub>i</sub> : número de individuos de la especie i.  
V<sub>f</sub> : volumen de agua filtrado por la red.

Debido al gran número de especies identificadas en los seis grupos macroplanctónicos analizados, para este estudio solo se consideraron las especies dominantes, considerando como tales, aquellas especies cuya abundancia relativa fue superior al 5% del total de individuos de cada taxon.

Para determinar la frecuencia de ocurrencia se calculó la constancia específica sobre la base de la relación porcentual entre el número de muestras en que se encontró una especie y el total de muestras obtenidas en cada periodo del año, clasificándose en especies constantes, accesorias y accidentales (Bodenheimer, 1955).

0,0% a 25%	Especie Accidental
25,1% a 50,0%	Especie Accesorias
50,1% a 100%	Especie Constante

Para definir la existencia de un comportamiento migratorio vertical de las especies dominantes dentro del ciclo diario, se utilizaron métodos gráficos. En cada estrato, el número de organismos capturados se graficó en forma de porcentaje, correspondiente a la razón entre el número de organismos presentes en cada estrato y el número total de organismos capturados en la columna de agua. Esta operación se hizo por separado para cada horario de muestreo, lo que facilitó la comparación tanto dentro como entre los distintos periodos de muestreo, debido a los cambios temporales en la abundancia relativa de los organismos.

Para establecer y separar los distintos comportamientos nictimerales de las especies dominantes en los diferentes periodos de muestreos, se realizó un análisis de función discriminante (Jongman *et al.*, 1995), con el software Statistica 5.1. Antes de aplicar este análisis, se estableció una clasificación *a priori* de los comportamientos, considerando las

diferencias observadas en la Profundidad Media Ponderada (PMP). Como supuesto, se tiene que la migración nictimeral es cohesiva, esto es, que la mayor parte de la población se mueve al mismo tiempo, con velocidad y profundidad inicial similar, lo que corresponde al modelo más general de migración zooplanctónica (Pearre, 1979). En esa condición, se debería encontrar una sola moda en la distribución vertical de los individuos. La PMP se calculó de la siguiente forma (Pillar *et al.*, 1989):

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

donde:

$d_i$ : profundidad media del estrato  $i$ .

$n_i$ : numero de individuos en ese estrato.

$N$ : total de individuos en la columna de agua muestreada.

De acuerdo a esto, se separan las especies que presentan un comportamiento nictimeral normal, especies que presentan una migración inversa y especies que no migran, definiéndose como migración normal aquella en que los organismos se encuentran en estratos más profundos en el día y en estratos más superficiales en la noche. El análisis discriminante se realizó para cada periodo de muestreo. En los casos donde solo una especie presentaba uno de los comportamientos anteriormente enunciados, esta fue excluida del análisis y la discriminación se realizó entre los dos comportamientos restantes.

Finalmente, para analizar las relaciones existentes entre las especies dominantes y las variables ambientales, se utilizó el análisis de correlación de Pearson ó producto-momento. Previamente al análisis de Pearson, los datos de abundancia relativa de cada especie fueron normalizados mediante la transformación  $\ln(x+1)$ . En el caso de las variables ambientales se utilizó el promedio ponderado para cada estrato de muestreo zooplanctónico. Los valores ponderados fueron determinados mediante la siguiente expresión:

$$X_{ij} = \frac{\sum_{k=1} Z_{jk} * C_{ijk}}{\sum Z_{jk}}$$

donde,

$X_{ij}$  = promedio del  $i$ -ésimo parámetro de la  $j$ -ésima estación.

$Z_{ij}$  =  $k$ -ésima profundidad de la  $j$ -ésima estación.

$C_{ijk}$  = valor del  $i$ -ésimo parámetro en la  $j$ -ésima estación a la  $k$ -ésima profundidad.

Los cálculos estadísticos fueron realizados a través del software Statistica.

## RESULTADOS

### Características oceanográficas del área de estudio

#### Octubre 2000

Las imágenes satelitales entre el 16 y 18 de octubre de 2000, mostraron el desarrollo de un evento de surgencia, donde las temperaturas superficiales variaron entre 15 y 15,9°C al interior de la bahía (Fig. 2). El agua fría de surgencia (12 a 13°C), se desplazó en dirección norte siguiendo la línea de costa de la península de Mejillones, para luego desde la punta Angamos dirigirse al noreste, dejando al interior de la bahía un bolso de aguas más cálidas o “sombra de surgencia”, con temperaturas superiores en 2°C a los observados en la franja surgente.

Los perfiles verticales de los parámetros oceanográficos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, mostraron un sistema compuesto de dos capas. La capa superficial (0 a 20 m), mostró una termoclina y picnoclina bien desarrolladas con gradientes de 1,6°C/10 m y ~0,5 unidades de sigma t/10 m respectivamente, bajas salinidades, con un mínimo a los 10 m de 34,4 psu y altos valores de oxígeno disuelto (5,9 ml·L<sup>-1</sup>), y una fuerte oxiclina entre los 10 y 20 metros que presentó un gradiente vertical de 4,2 ml·L<sup>-1</sup>/10 m. La capa inferior (20 a 100 m), se caracterizó por presentar una estructura más homogénea, con temperaturas que fluctuaron entre 12 y 12,5°C, salinidades mayores (~34,8 psu) y bajos valores de oxígeno disuelto cercanos a 0,5 ml·L<sup>-1</sup>, ubicándose la CMO a los 35 metros de profundidad (Fig. 2).

#### Febrero 2001

Entre el 6 y el 8 de febrero de 2001 las imágenes satelitales mostraron un aumento progresivo de la TSM. El día 6 de febrero, en el extremo sur de la bahía, se observó un núcleo remanente de aguas frías (16°C), que fue desapareciendo progresivamente (Fig. 3). La franja oceánica presentó temperaturas superiores a las observadas en la franja costera, registrándose un gradiente océano-costa de aproximadamente 4°C. Al interior de la bahía, la temperatura superficial fue aumentando progresivamente hasta alcanzar un máximo de 19°C, que fueron los valores más altos observados en los cuatro periodos de muestreo (Fig. 3).

La distribución vertical de los parámetros oceanográficos, presentó la termoclina más intensa de todos los periodos, registrándose un gradiente máximo de 6,8°C/10 m. (Fig. 3). La profundidad media de la termoclina fue de 20 m. La salinidad presentó valores similares a los observados en octubre de 2000, los que fluctuaron entre 34,4 y 34,8 psu, registrándose los mínimos entre los 5 y 20 m. Bajo esta profundidad, la salinidad presentó un incremento constante al igual que la densidad mostró un aumento gradual con la profundidad. El oxígeno disuelto presentó máximos superficiales (6 ml·L<sup>-1</sup>), bajo los 20 m el contenido de oxígeno disuelto disminuyó rápidamente presentando un gradiente máximo

de  $4,13 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}/10 \text{ m}$ . La CMO se ubicó en promedio a los 54 m de profundidad y cerca del fondo los valores de oxígeno fueron cercanos a  $0,5 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ .

### **Agosto 2001**

Entre el 2 y 4 de agosto, la serie de imágenes satelitales mostró una estructura estable para la TSM de  $\sim 15^\circ\text{C}$  al interior de la bahía (Fig. 4), con algunos núcleos más fríos en el borde occidental de punta Angamos ( $14^\circ\text{C}$ ). Al norte de la bahía las temperaturas fueron cerca de  $1^\circ\text{C}$  más altas a las observadas en el sector donde se ubicó la estación de muestreo (Fig. 4).

Los perfiles verticales de temperatura, mostraron un debilitamiento de la termoclina, con un gradiente máximo de  $0,82^\circ\text{C}/10 \text{ m}$  (Fig. 4). La salinidad presentó mínimos superficiales entre 0 y 30 m ( $34,8 \text{ psu}$ ), con un máximo subsuperficial de  $34,9 \text{ psu}$  a los 40 m. La pycnoclina se vio debilitada, observándose un aumento constante de la densidad con la profundidad. El perfil vertical de oxígeno disuelto mostró altas concentraciones superficiales ( $\sim 5 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ ) seguidos de un gradiente de  $1,90 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}/10 \text{ m}$ . Bajo los 30 m los valores fueron cercanos a  $0,05 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ .

### **Octubre 2001**

Las imágenes satelitales entre el 18 y el 20 de octubre de 2001, mostraron evidencias de un evento de surgencia débil o la etapa de relajamiento del mismo, donde el filamento oceánico de  $16^\circ\text{C}$  que se observó el día 18 estuvo ausente en los días posteriores (Fig. 5). Algunos núcleos fríos ( $16^\circ\text{C}$ ) fueron observados al norte de la bahía y muy cercanos a la costa, frente a la península de Mejillones. Por otra parte, las temperaturas registradas al interior de la bahía variaron entre los  $17$  y  $18^\circ\text{C}$ .

Los perfiles verticales de temperatura, salinidad y sigma-t indicaron la presencia de una termoclina bien desarrollada alcanzando una profundidad máxima de 40 m, con máximos superficiales de  $17^\circ\text{C}$  y un gradiente de  $1^\circ\text{C}/10 \text{ m}$  (Fig. 5). La salinidad mostró una estructura muy irregular con mínimos subsuperficiales de  $34,7 \text{ psu}$  a 20 m, que se fueron estabilizando hacia el final del día. A diferencia del periodo anterior, la columna de agua estuvo bien oxigenada en los primeros 40 m, registrándose valores superficiales máximos de  $6 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ . La oxiclina se registró entre 10 y 40 m de profundidad con un gradiente vertical máximo de  $1,69 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}/10 \text{ m}$ . La capa de mínimo oxígeno (CMO) se ubicó a los 50 m de profundidad, bajo esta profundidad el contenido de oxígeno fue menor de  $0,18 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ .

### **Masas de agua**

El análisis de las masas de aguas mostró la presencia de una mezcla de Agua Subtropical (AST), Agua Subantártica (ASAA) y Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS) para los cuatro periodos de muestreo (Fig. 6).

En octubre de 2000, la capa superficial (0 a 20 m), correspondió a la mezcla de AST y ASAA, con bajos porcentajes de AESS la cual aumentó progresivamente con la profundidad, alcanzando bajo los 30 m porcentajes superiores al 70%. Bajo los 60 metros las aguas presentes correspondieron solo a AESS y ASAA (Fig. 6).

Al igual que en el crucero anterior, en febrero de 2001 las masas de aguas presentes fueron, AST, ASAA y AESS, pero con un grado mayor de mezcla. En los 30 metros superficiales se observó en la mezcla una mayor proporción de AST y ASAA, con muy baja participación de AESS. Entre los 0 y 60 metros el ASAA fue la masa de agua que presentó la mayor proporción, mientras que bajo los 60 metros lo fue el AESS (Fig. 6).

A diferencia de los dos periodos previos de muestreo, en el mes de agosto, la proporción de las masas de aguas estuvo dominada en toda la columna por AESS (> 50%). Mientras que el AST estuvo presente con una proporción entre un 10 y 30% y el ASAA con menos del 20% (Fig. 6).

### **Composición taxonómica del macroplancton**

El análisis taxonómico de las muestras zooplanctónicas permitió identificar un total de 47 especies pertenecientes al macroplancton gelatinoso, distribuidas en 14 de hidromedusas, 20 de sifonóforos, 3 de ctenóforos, 5 de quetognatos, 3 de doliólidos y 2 de salpas.

Durante los cuatro periodos de estudio, considerando el número total de organismos y el porcentaje de individuos por especie, se clasificaron como especies dominantes a *Obelia* spp., *Solmundella bitentaculata*, *Muggiaea atlantica*, *Sphaeronectes gracilis*, *Pleurobrachia bachei*, *Sagitta bierii*, *Sagitta enflata*, *Doliolum nationalis* y *Dolioletta gegenbauri*. El resto de las especies fue accidental y muy pocas fueron accesorias (Tablas 1 y 2).

### **Abundancia y distribución estacional**

La abundancia total, presentó importantes fluctuaciones estacionales, registrándose las mayores densidades en octubre de 2001 con valores un orden de magnitud mayor a las observadas en los otros periodos de muestreo, triplicando la abundancia registrada en octubre del año anterior. En octubre del año 2000, la abundancia relativa fue del orden de 500.000 ind·1000 m<sup>-3</sup> mientras que en febrero de 2001 se observó un incremento de alrededor del 60% en comparación a octubre. En ambos periodos, octubre 2000 y febrero 2001, destacaron las densidades de *S. enflata*, *M. atlantica*, *P. bachei*, *S. bitentaculata*, *Obelia* spp., *D. gegenbauri* y *D. nationalis* (Tabla 1). Al mismo tiempo, se observó un alto porcentaje de juveniles (>50%) en medusas, quetognatos y ctenóforos en febrero de 2001. Las menores abundancias se registraron en agosto de 2001 alcanzando un valor de 113.568 ind·1000 m<sup>-3</sup>, que representa el 3,5% de los organismos colectados en todo el periodo de estudio.

En octubre de 2000, los quetognatos fueron los gelatinosos de mayor abundancia (214.502 ind·1000 m<sup>-3</sup>), donde *S. enflata* fue la especie dominante, seguida por el ctenóforo *P. bachei*, la medusa *S. bitentaculata*, el doliólido *D. gegenbauri*, el sifonóforo *M. atlantica* y el quetognato *S. bierii* (Tabla 1).

En febrero la cantidad de organismos aumentó en un 60% alcanzando ~870.000 ind·1000 m<sup>-3</sup>, al mismo tiempo, la diversidad de especies se duplicó. En este periodo, *S. enflata* se mantuvo como especie dominante, aumentando en un 67% su abundancia, mientras que *S. bierii* registró un incremento de más de un orden de magnitud. En sifonóforos *M. atlantica* fue la especie dominante, colectándose además un alto porcentaje de fases eudoxia, las que casi igualaron los valores de abundancia de nectóforos. (Tabla 1). En medusas, ctenóforos y doliólidos se evidenció una alternancia de especies, donde las dominancias de *S. bitentaculata*, *P. bachei* y *D. gegenbauri*, fueron remplazadas por *Obelia* spp, *T. inconstans* y *D. nationalis* respectivamente.

En agosto se presentaron las menores abundancias del ciclo anual (~110.000 ind·1000 m<sup>-3</sup>) (Tabla 1). El plancton gelatinoso estuvo dominado por sifonóforos, donde *M. atlantica* fue la especie dominante con un alto porcentaje de eudoxias, seguida por *S. enflata*, *Obelia* spp. y *D. nationalis*. En ctenóforos *P. bachei* retomó su posición de dominante y *T. inconstans* estuvo casi ausente.

En octubre de 2001, se registraron las mayores abundancias de los cuatro muestreos, los grupos dominantes para este periodo fueron los quetognatos, representados por *S. enflata*, las restantes especies dominantes fueron *M. atlantica*, *S. bitentaculata*, *Obelia* spp. y *P. bachei* (Tabla 1). A diferencia de octubre de 2000, *D. gegenbauri* no fue dominante y fue remplazada por *D. nationalis*.

De acuerdo a la frecuencia de cada especie en el área de estudio, se determinó que 23 especies fueron constantes en a lo menos dos de los cuatro cruceros efectuados. Solo las medusas *Obelia* spp., *R. velatum* y *S. bitentaculata*, los sifonóforos *M. atlantica*, *S. gracilis*, los ctenóforos *B. cucumis* y *P. bachei* y los quetognatos *S. enflata* y *S. bierii*, fueron especies constantes en los cuatro cruceros (Tabla 3).

### **Distribución vertical**

La distribución vertical de las especies dominantes mostró la formación de dos grupos. El primero correspondió a las especies distribuidas en los primeros 50 m de profundidad, sobre la CMO, constituidos por *Obelia* spp., *L. tetraphylla*, *S. bitentaculata*, *M. atlantica*, *S. gracilis*, *P. bachei* y *D. gegenbauri* (Figs. 7 a 13). Del análisis de Pearson, se obtuvo que estas especies, en general, mostraron una asociación positiva ( $p < 0,05$ ) con la temperatura y el contenido de oxígeno disuelto y negativa con la densidad (Tabla 4).

*Obelia* spp. fue la especie que presentó un distribución más superficial y estuvo restringida a los primeros 25 m, encontrándose ocasionalmente a mayor profundidad. El análisis de Pearson mostró los valores más altos de correlación para esta especie con un

$p < 0,05$ , entre la temperatura, el contenido de oxígeno disuelto y la abundancia relativa de la misma (Tabla 4).

El segundo grupo, estuvo constituido por las especies que se distribuyeron en toda la columna de agua en la mayoría de los cruceros, compuesto por *R. velatum*, *S. enflata*, *S. bierii* y *T. inconstans* (Figs. 14 a 17). Esta última, aunque no fue dominante, se consideró en este grupo por presentar una alta frecuencia en la bahía. En este caso, el análisis de Pearson mostró, en general, una correlación negativa con la temperatura y el contenido de oxígeno disuelto y positivo con la densidad, a excepción del crucero de agosto en que el caso fue inverso (Tabla 4).

En la mayoría de las especies, el rango de distribución vertical de los organismos fue más somero en agosto, colectándose la mayoría de ellas en el estrato de 0-50 m de profundidad. Esto incluso se observó en los quetognatos *S. enflata* y *S. bierii*, que presentaron un rango vertical más amplio en los otros periodos del año (Figs. 15 y 16).

### **Comportamiento nictimeral**

Sobre la base del cálculo de la Profundidad Media Ponderada (PMP) en las distintas horas de muestreo, el análisis discriminante permitió identificar y separar el comportamiento nictimeral de las especies dominantes en tres grupos (Tabla 5). A excepción de octubre de 2001, en que se observaron simultáneamente los tres comportamientos, en la mayoría de los cruceros se discriminaron solo dos de ellos.

En octubre de 2000 todas las especies dominantes realizaron desplazamientos nictimerales, clasificados como normales o inversos. A excepción de *Obelia* spp. y *P. bachei* que presentaron una migración inversa, las restantes especies presentaron una migración normal. Las migraciones se efectuaron en los primeros 50 m, con rangos de desplazamiento de alrededor de 15 m, *S. bierii* y *R. velatum* fueron las especies con mayor extensión en su migración, que alcanzó casi a los 50 m (Figs. 7 a 17).

En febrero y agosto de 2001, un alto porcentaje de especies no evidenció el desarrollo de desplazamientos verticales. En ambos periodos, sólo tres especies mostraron algún comportamiento migratorio. En febrero *P. bachei*, *S. gracilis* y *S. bierii* presentaron una migración inversa, mientras que en agosto, *S. bitentaculata*, *S. bierii* y *L. tetraphylla* realizaron una migración normal. En ambos periodos, las migraciones verticales observadas ocurrieron exclusivamente en los primeros 50 m, con desplazamientos que no superaron los 25 m (Figs. 7 a 17).

En octubre de 2001, a excepción de *R. velatum* y *S. bierii*, la mayoría de las especies presentó algún desplazamiento nictimeral en la columna. *P. bachei* fue la única que presentó una migración inversa (Fig. 12), mientras que las restantes especies realizaron una migración normal. En la mayoría de los casos, los rangos de migración son mayores a los observados en febrero y agosto de 2001, alcanzando en algunos casos hasta los 65 m de amplitud.

## DISCUSIÓN

### Características oceanográficas del área de estudio

El registro de imágenes satelitales mostró cambios en la estructura superficial de temperatura, con máximos térmicos en febrero (19°C) y mínimos en agosto (14,6 °C). Los valores observados al interior de la bahía, para los cuatro cruceros, se encuentran dentro de los rangos históricos de temperatura superficial del mar para la zona de Antofagasta según los registros entregados por Rojas & Silva, (1996).

El ciclo anual de temperatura fue interrumpido por un intenso evento de surgencia en octubre de 2000, cuando ocurrió el afloramiento de aguas frías (12°C), que se extendió 40 km fuera de la costa (Fig. 2). Los eventos de surgencia son comunes en la zona y se presentan con mayor intensidad en primavera y verano (Rodríguez *et al.*, 1991) y la extensión de la pluma puede cubrir un área de entre 40 y 50 km (Strub *et al.*, 1998).

La surgencia costera frente a la bahía de Mejillones es reconocida por su alta frecuencia a lo largo del año. Bravo, (1993) y Barbieri *et al.*, (1995) cuantificaron para esta zona un promedio de tres eventos por mes, con una duración de entre 6 y 8 días. La condición favorable a la surgencia en el norte de Chile, se debe principalmente a la predominancia de viento sur producto del anticiclón del Pacífico.

Por otra parte, Rutllant (1986) plantea que el viento en la zona costera tendría dos componentes importantes. Una componente de gran escala asociada al anticiclón subtropical y otra componente local, forzada por la diferencias de temperaturas superficiales entre el mar y la tierra. En este último componente el viento que iría de mar a tierra y viceversa, sería desviado por el efecto de Coriolis, lo que produciría un alineamiento del viento con respecto a la costa. Luego, durante el día, el viento sur se reforzaría.

Cuando ocurrió el evento de surgencia (octubre 2000), se observó el desplazamiento del filamento de agua fría hacia el norte y la intrusión de parte del filamento a la bahía, siguiendo la línea de costa, lo que evidenció la presencia de un giro ciclónico, dejando a su paso una sombra de surgencia al sur de la bahía. Esta estructura ya había sido descrita anteriormente en forma teórica mediante un modelo conceptual, en el que debido a la interacción de dos fuerzas, aparentemente opuestas, la corriente hacia el polo y pulsos de surgencia de alta frecuencia que generarían un flujo inverso, serían los causantes de la existencia de este giro ciclónico (Escribano *et al.* 2002). Anteriormente, Olivares (2000), hace mención a esta estructura y propone un modelo conceptual acerca del efecto de retención larval durante el desarrollo de un evento de surgencia.

La otra estructura observada durante el evento de surgencia, en octubre de 2000, fue la sombra de surgencia, que ha sido descrita anteriormente como el resultado de la interacción entre el filamento de surgencia y el agua al interior de la bahía, en el que el encuentro de ambas masas de aguas genera un frente térmico, ambas estructuras el frente y

la sombra de surgencia, actuarían como zonas de retención, el primero como una barrera física para los organismos y el segundo como un mecanismo de retención con tiempos de residencia superior a un ciclo de surgencia (Olivares, 2000)

Aunque las imágenes satelitales no evidenciaron eventos claros de surgencia además del observado en octubre de 2000. La presencia de un núcleo frío en febrero (Fig. 3) y el análisis de las masas de aguas (Fig. 6), evidenciaron la presencia de aguas de origen ecuatorial y subantártico en la capa subsuperficial, las cuales serían aguas remanentes de un fenómeno de surgencia reciente. La presencia del giro ciclónico, que sería un patrón de circulación al interior de la bahía de Mejillones, descrita anteriormente por varios autores (Olivares, 2000; Marín *et al.*, 2001; Escribano *et al.*, 2002), mantendría estas aguas al interior de la bahía por mayor tiempo.

En agosto de 2001, se observó una condición similar a la de febrero donde, las imágenes satelitales no mostraron una evidencia clara de surgencia (Fig. 4). Las masas de aguas presentes fueron AST, ASAA y AESS, donde el AESS se detectó en mayor proporción (Fig. 6), esta alta proporción de AESS (>50%) en toda la columna de agua, además, de un gradiente horizontal de  $\sim 2^{\circ}\text{C}$  entre las aguas al sur de la bahía y las observadas en el sector norte, hacen presumir que se desarrolló un evento de surgencia débil, como los observados por Bravo (1993), quien describió fenómenos de surgencia débil con temperaturas entre  $14$  y  $15^{\circ}\text{C}$  para invierno en la zona de Antofagasta, lo que coincide con lo observado para el mes de agosto.

Los perfiles verticales de los parámetros oceanográficos confirmaron la presencia de una estructura de dos capas, una superficial (0-50 m) sujeta a fuertes gradientes verticales y otra profunda más estable (50-100 m), la cual ha sido descrita por varios autores (Rodríguez *et al.*, 1991; Pagès *et al.*, 2001). Los cambios estacionales en este sistema de dos capas, estuvieron asociados al ciclo anual de temperatura, con una intensificación de la termoclina en febrero y un debilitamiento en agosto.

Durante todo el periodo de muestreo se detectó un bajo contenido de oxígeno disuelto en la capa subsuperficial (30-100 m), una fuerte oxiclina y la CMO muy superficial (Figs, 2 a 5), todo esto asociado a la presencia de aguas de origen ecuatorial al interior de la bahía, sumado a la baja circulación y la presencia de estructuras como el giro ciclónico y sombras de surgencia, que aumentarían los tiempos de residencia. La condición de bajo contenido de oxígeno disuelto y una capa de mínimo oxígeno muy superficial (30-50 m) ha sido descrita por diversos autores (Morales *et al.*, 1996; Escribano, 1998; Escribano & Hidalgo, 2000). Estas bajas concentraciones de oxígeno son características de la bahía de Mejillones y han sido asociadas a la surgencia costera (Navea & Miranda, 1980; Rodríguez *et al.*, 1986). Esta condición de bajo contenido de oxígeno disuelto subóxicas/anóxicas no es reciente en la bahía de Mejillones y se ha mantenido por lo menos durante los últimos mil años (Valdés *et al.*, 2000).

## Composición y abundancia estacional del macroplankton gelatinoso

El 81% de los organismos identificados había sido registrada anteriormente para la zona de Antofagasta (Pagès *et al.*, 2001). Sin embargo, de las 47 especies identificadas en este estudio 8 se registran por primera vez para aguas chilenas, una especie de medusas, una de sifonóforos, 2 de ctenóforos, 3 de doliólidos y 1 de salpas (Tabla 1). La mayor parte de las especies dominantes colectadas, corresponden a especies comunes en aguas epipelágicas del Sistema de la Corriente de Humboldt (Fagetti, 1973; Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995; Ulloa *et al.*, 2000a).

La densidad de algunas especies macroplanktónicas mostró un fuerte incremento en octubre y febrero, coincidente con el aumento de temperatura y una drástica disminución en agosto, tal fue el caso de *Obelia* spp., *M. atlantica*, *S. gracilis*, *T. inconstans*, *S. enflata* y *D. gegenbauri* (Tabla 1). En efecto, anteriormente la aparición de algunas especies en épocas estivales ha sido asociada a temperaturas mayores de 18°C, como ocurre con *D. gegenbauri* y *B. bassensis* respectivamente (Deibel, 1998; Pàges *et al.*, 2001). Además, se ha observado que el incremento de las temperaturas superficiales favorece la aparición y desarrollo explosivo de algunas especies oportunistas, que pueden formar densas agregaciones en zonas costeras, causando cambios en la estructura comunitaria (Palma 1977, 1994; Deason & Smayda, 1982; Milne & Corey, 1986; Palma & Rosales, 1995). Al mismo tiempo, esta mayor abundancia se debería a los frecuentes eventos de surgencia que caracterizan la zona de Mejillones y que favorecen el desarrollo de altas tasas de producción primaria (Rodríguez *et al.*, 1986; Marín *et al.*, 1993; Santibáñez, 2003), esenciales para el mantenimiento de poblaciones de algunos herbívoros, como *Calanus chilensis* (Escribano & McLaren, 1999).

Por otra parte, estudios previos realizados en copépodos (Escribano & Rodríguez, 1994; Escribano & Hidalgo, 2000), plantean como hipótesis, que las altas tasas de reproducción y crecimiento en la bahía de Mejillones son utilizadas como una estrategia para mantener la población dentro de la bahía, dado que un porcentaje importante de organismos (~30%) son advectados fuera de la bahía en periodos de surgencia activa. Considerando que los periodos reproductivos de algunos gelatinosos, como *M. atlantica*, son más amplios que los observados en la zona central de Chile (Palma, 1977; Palma & Rosales, 1995) y el alto número de organismos jóvenes colectados en los muestreos de primavera y verano, incluso en el muestreo de invierno en algunos casos, es factible que esta estrategia sea también utilizada por otros gelatinosos.

Entre los sifonóforos se determinó que *M. atlantica* fue la especie dominante y de mayor frecuencia. Esto confirma su rol preponderante en la estructura comunitaria de los sifonóforos en distintas regiones oceánicas, particularmente en aquellas de aguas templadas de los márgenes orientales de los continentes, como ocurre en los sistemas de la Corriente de Humboldt y de Benguela (Gili *et al.*, 1988; Palma, 1977, 1994; Pagès & Gili, 1991, 1992; Palma & Rosales, 1995).

Las medusas presentaron un patrón similar de distribución temporal, donde *Obelia* spp., *A. hemistoma*, *L. tetraphylla* y *S. bitentaculata* registraron su mayor frecuencia y un fuerte incremento en densidad en los muestreos de primavera y verano. Los incrementos en estos periodos del año también se han registrado en las costas de Sudáfrica (Pàges & Gili, 1992) y en la costa central de Chile (Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995).

En ctenóforos se observó una alternancia entre *P. bachei* y *T. inconstans*, donde *P. bachei* fue dominante en octubre de 2000 y 2001 alcanzando sus máximos poblacionales, mientras que en febrero fue reemplazado por *T. inconstans*. En la Corriente de California, *Pleurobrachia* aparece como el género más abundante de su taxa, estando asociada a aguas frías de surgencia (Mackas *et al.*, 1991; Graham *et al.*, 1992), lo que coincide con lo observado en la bahía de Mejillones, donde se registró una alta abundancia de esta especie en los muestreos de octubre de 2000 y 2001.

En quetognatos, *S. enflata*, fue la especie dominante de su taxa en los cuatro periodos de muestreo, seguida por *S. bierii*, alcanzando las mayores densidades en febrero y octubre de 2001. En la costa chilena, se ha descrito para otras localidades, que estas especies en ocasiones forman densas agregaciones en aguas costeras, particularmente en los periodos de primavera y verano (Palma & Rosales, 1995), lo que coincide con lo observado en la bahía de Mejillones.

Estos resultados reafirman lo observado en estudios anteriores en aguas chilenas, donde cada taxa está representado por una o dos especies dominantes, las cuales son de amplia distribución a lo largo de la costa y han sido asociadas a aguas subantárticas del Sistema de la Corriente de Humboldt (Palma, 1994; Palma & Rosales, 1995). En este caso, están los sifonóforos *M. atlantica* y *S. gracilis*, las medusas *A. hemistoma*, *S. bitentaculata* y *Obelia* spp., los quetognatos *S. enflata* y *S. bierii*, y los ctenóforos *P. bachei* y *T. inconstans*.

### **Distribución vertical y comportamiento nictimeral**

En general, la mayoría de las especies dominantes presentó un estrecho rango de distribución vertical (~50 m), debido probablemente a la escasa profundidad de la estación de muestreo (app. 110 m) y a la presencia de la capa de mínimo oxígeno (< 1 ml·L<sup>-1</sup>) muy cercana a la superficie, (25-50 m), (Figs 7 a 17), adicionalmente, esta observación se ve respaldada por el análisis de Pearson, donde la mayor parte de las especies dominantes presentaron una correlación positiva ( $p < 0,05$ ) con el contenido de oxígeno disuelto y la temperatura, limitando la distribución vertical de los organismos a aguas superficiales más cálidas y más ricas en oxígeno.

En la zona costera, las bajas concentraciones de oxígeno en los primeros 50 m pueden imponer un límite muy estrecho para la distribución vertical del zooplancton (Escribano *et al.*, 2000, Santibáñez, 2003). Este comportamiento también ha sido observado en otros zooplancteres, como copépodos de los géneros *Oncaea*, *Paracalanus* y *Centropages* y en algunos poliquetos pelágicos de la costa peruana (Judkins, 1979).

La mayoría de las especies identificadas corresponden a especies comunes en aguas epipelágicas, que por la escasa profundidad de la columna de agua, presentaron leves diferencias en sus patrones de migración nictimeral. Estas se distribuyeron principalmente en los primeros 50 m de profundidad, destacando el caso de *Obelia* sp. que lo hizo preferentemente sobre los 25 m (Fig. 7).

En cuanto al comportamiento nictimeral, la mayoría de los organismos zooplanctónicos realizan desplazamientos verticales diarios inducidos por factores físicos y biológicos, como intensidad de la luz, alimentación, conservación de energía, predación y mezcla superficial (Enright, 1977). Esto hace que las especies planctónicas presenten cambios en su distribución vertical a través de las horas del día, como se ha demostrado en varias especies gelatinosas (Palma, 1985; Pagès & Gili, 1991; Andersen *et al.*, 1992).

En el presente estudio, solo un escaso número de especies presentó cambios en su distribución vertical que sugieren la existencia de desplazamientos nictimerales, como ocurrió con *S. bitentaculata*, *M. atlantica*, *P. bachei* y *D. gegenbauri* (Figs 9, 10, 12 y 13). Este comportamiento indica la existencia de un patrón de migración vertical de escasa magnitud, comparado con el zooplancton quitinoso, como copépodos y eufáusidos, que pueden superar los 100 m de profundidad. Por otra parte, se ha observado que la migración nictimeral de las especies gelatinosas es poco notoria y de escasa magnitud en aguas costeras (Palma, 1985), a diferencias de aguas oceánicas donde la profundidad es mayor y los desplazamientos verticales son más marcados (Pugh, 1977, 1984).

Los rangos de migración nictimeral fueron más significativos en octubre, que en agosto. Estos cambios estacionales en la extensión de la migración nictimeral y distribución vertical se deberían principalmente a las fluctuaciones estacionales de temperatura, reflejados en la presencia de una termoclina más desarrollada en los períodos más cálidos del año y a eventos de surgencia costera que causan un ascenso de la CMO en la zona costera. Esto se vio reflejado principalmente en los rangos de migración y distribución vertical los cuales estuvieron regidos por la profundidad de la CMO, restringiendo a los organismos a la capa superior a esta (Figs 7 a 17).

Dentro de los patrones de migración nictimeral observados en la bahía de Mejillones se determinó que *R. velatum*, *S. bitentaculata* y *P. bachei* no presentaron cambios en su comportamiento, indicando que no serían afectadas por cambios en los parámetros abióticos.

Es interesante destacar la capacidad de *R. velatum* para soportar bajos contenidos de oxígeno, ya que generalmente se distribuyó bajo la CMO (Fig. 14). Esta especie es eurihalina (35,0 psu o menores), euriterma (5 a 29°C) y puede tolerar bajos contenidos de oxígeno disuelto ( $<0,2 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$ ) (Navas-Pereira & Vannucci, 1991). Las características de euriterma, eurihalina y la alta tolerancia a la falta de oxígeno disuelto, explicarían la ausencia de respuesta a los cambios estacionales de los parámetros oceanográficos en la distribución vertical de esta especie a diferencia de lo observado en el resto de las especies dominantes.

*S. bitentaculata* definida como migradora normal por Goy, (1977), solo cambió su comportamiento en febrero (Fig. 9). Goy (1977), identificó a *S. bitentaculata* como migrante, limitada por la termoclina, aunque en el presente estudio la termoclina no parece ser limitante para su desplazamiento vertical en la mayoría de los periodos estudiados, la intensificación de la termoclina en verano sería responsable de la ausencia de un patrón de migración en febrero.

Por último *P. bachei*, presentó un patrón de migración inversa, que se observó en tres de los cuatro periodos de muestreo, al igual que la gran mayoría de las otras especies no realizó desplazamientos verticales en agosto. Sus rangos de distribución vertical estuvieron estrechamente relacionados con la CMO (Fig. 12), lo que explicaría las diferencias temporales en los rangos de migración al igual que en las otras especies que presentaron esta característica.

El resto de las especies presentaron cambios en su patrón de migración, que responderían a variaciones en los parámetros oceanográficos de la bahía, al igual que los rangos de migración que estarían afectados principalmente por la CMO (Figs 7 a 17).

De las diez especies consideradas en este análisis, solo dos presentaron el mismo patrón en su comportamiento migratorio en los cuatro periodos de muestreo, *M. atlantica* y *S. enflata*, mostraron una migración normal en octubre de 2000 y 2001, sin migración en febrero y agosto. *R. velatum*, *S. bitentaculata* y *P. bachei*, mantuvieron sus respectivos comportamientos en tres de los cuatro cruceros analizados. Las restantes especies, no mostraron un patrón definido de migración que pudiera estar afectado por cambios en las condiciones ambientales. Se observó que la mayoría de las especies migradoras respondió más a los cambios en la profundidad de la CMO, que a los cambios estacionales de los restantes parámetros ambientales (Figs. 7 a 17).

Aunque no existe información específica sobre cambios estacionales en el comportamiento migratorio de las restantes especies se tienen algunas aproximaciones acerca de su comportamiento nictimeral. Soares (1965), determinó que *L. tetraphylla* es una migrante activa, que no está limitada por la termoclina. *L. tetraphylla* es una de las especies de hidromedusas más abundantes, con amplia distribución mundial y en el Pacífico se encuentra desde los 40° N a los 40° S, a profundidades de 35-200 m. Frente a la costa de California, es muy abundante entre los 0-110 m en el día y en estratos más profundos durante la noche (Alvariño, 1967, 1991, 1999). En la bahía de Mejillones, se observó este mismo comportamiento tanto en agosto como en octubre de 2001, pero en una amplitud menor, mientras que en febrero de 2001 no se registraron desplazamientos verticales, siendo insuficiente la información para octubre de 2000 (Fig. 8).

Las dos especies de quetognatos, *S. enflata* y *S. bierii*, no presentaron patrones claros de migración nictimeral (Figs. 15 y 16). Sin embargo, los resultados obtenidos indican que en octubre de 2000 y 2001, *S. enflata*, presentó evidencias de desplazamientos nictimerales, migración normal, de escasa magnitud ubicándose mayoritariamente bajo los 25 metros de profundidad en el día y sobre estos en la noche (Fig. 15). En aguas de la zona

central de Chile se han registrado desplazamientos verticales de escasa magnitud en ambas especies, siendo *S. bierii* quien presenta una mayor extensión en su distribución vertical (Kaiser, 1993). Este comportamiento también se ha observado cerca de Bermudas, en el océano Atlántico (Pierrot- Bults, 1982). Ambas especies, no presentaron correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) con los parámetros oceanográficos (Tabla 4).

A pesar que generalmente la temperatura se señala como un parámetro importante en la distribución vertical de los organismos zooplanctónicos y la termoclina como una barrera física, la mayor parte de las especies dominantes en la bahía de Mejillones, no parecen afectadas por este parámetro, con excepción de *Obelia* spp. No obstante, de acuerdo a lo observado en esta área, es posible que los desplazamientos migratorios y la distribución vertical estén más afectados por la intrusión cercana a la superficie de aguas con bajo contenido de oxígeno disuelto, que influye más significativamente sobre la distribución vertical y rangos de migración nictimeral de las especies analizadas en el área de estudio.

En resumen, la mayoría de las especies dominantes mostraron cambios en su comportamiento nictimeral, solo *R. velatum*, *S. bitentaculata* y *P. bachei* mantuvieron un comportamiento constante. El cambio más significativo fue el alto porcentaje de organismos no migrantes en febrero y agosto. En ambos periodos, solo tres especies realizaron desplazamientos verticales importantes en la columna, las que a su vez disminuyeron drásticamente los rangos de migración vertical en comparación a octubre, debido a la escasa profundidad de la CMO. Por otra parte, en octubre de 2000 y 2001, la mayoría de las especies realizaron desplazamientos verticales, siendo en estos dos meses donde se observaron los desplazamientos verticales más activos (Figs. 7 a 17).

Finalmente, se puede señalar, que tanto en octubre de 2000 como octubre de 2001 la mayoría de las especies mostró desplazamientos nictimerales, los cuales fueron de mayor extensión que en las otras estaciones del año.

## CONCLUSIONES

En la bahía de Mejillones se determinó la existencia de un sistema de dos capas, caracterizado por una capa superficial (0-50 m) con fuertes gradientes verticales de temperatura y contenido de oxígeno disuelto y una profunda (50-100 m) más estable y de escaso contenido de oxígeno.

Durante los cuatro periodos de muestreo, la bahía estuvo influenciada por tres masas de aguas, Agua Subtropical, Agua Subantártica y Agua Ecuatorial Subsuperficial, siendo esta última predominante.

Se identificaron seis nuevas especies para aguas chilenas, la medusa *Amphogona apicata*, el sifonóforo *Rhizophysa eysenhardti*, los doliólidos *Dolioletta gegenbauri*, *Doliolina mulleri* y *Doliolum nationalis*, la salpa *Thalia orientalis* y los ctenóforos *Pleurobrachia bachei* y *Thalassocalyce inconstans*.

Las especies del orden Doliolida, *Dolioletta gegenbauri*, *Doliolina mulleri* y *Doliolum nationalis* se identificaron por primera vez para aguas chilenas

La abundancia relativa de zooplancton presentó importantes cambios, registrándose las mayores densidades en octubre de 2000, febrero y octubre de 2001, asociadas al ciclo anual de temperatura y a los ciclos reproductivos de los organismos, donde las especies dominantes fueron *Sagitta enflata*, *Muggiaea atlantica*, *Pleurobrachia bachei*, *Solmundella bitentaculata*, *Obelia* spp., *Dolioletta gegenbauri* y *Doliolum nationalis*.

La concentración de oxígeno disuelto y la ubicación de la CMO tuvieron un efecto más notorio sobre el rango de distribución vertical de *Muggiaea atlantica* y *Dolioletta gegenbauri*. En cambio, en *Obelia* spp. el rango vertical estuvo más relacionado con la distribución vertical de temperatura.

El comportamiento nictimeral de los organismos no pudo ser explicado por las variaciones en los parámetros oceanográficos, ni por la ubicación de la CMO.

Las especies *Rophalonema velatum*, *Pleurobrachia bachei* y *Solmundella bitentaculata* no presentaron cambios importantes en su migración nictimeral y no estarían respondiendo a variaciones en los parámetros oceanográficos en la bahía.

## REFERENCIAS

- Alvariño, A. 1963. Quetognatos epiplanctónicos del mar de Cortes. *Rev. Soc. Mexicana Hist. Nat.*, 24: 97-203.
- Alvariño, A. 1967. The Chaetognatha of the Naga Expedition (1959-1961) in the South China Sea and the Gulf of Thailand. *Naga Rep.*, 4(2): 1-197.
- Alvariño, A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 6: 1-432.
- Alvariño, A. 1977. Depredadores planctónicos y la pesca. *Memorias Segundo Simposio Latinoamericano de Oceanografía Biológica*. Cumaná, Venezuela., 1: 141-160.
- Alvariño, A. 1991. Abundancia y distribución batimétrica diurna nocturna de los sifonóforos durante las cuatro estaciones del año 1969, en aguas de California y Baja California. *Inv. Mar. CICIMAR*, 6(2): 1-37.
- Alvariño, A. 1999. Hidromedusas: abundancia batimétrica diurna-nocturna y estacional en aguas de California y Baja California, y estudio de las especies en el Pacífico oriental y otras regiones. *Rev. Biol. Mar.*, 34(1): 1-90.
- 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.
- Angel, M.V. 1985. Vertical migrations: Causes and effects. En: M. Rankin (ed). *Migration: mechanisms and adaptive significance*. The University of Texas. Marine Science Institute. Texas, 868 pp.
- Aravena, G. & S. Palma. 2002 Taxonomic identification of appendicularians collected in the epipelagic waters off northern Chile (Tunicata, Appendicularia). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 75: 307-325
- Barbieri, M.A., M. Bravo, M. Farías, A. González, O. Pizarro & E. Yáñez. 1995. Fenómenos asociados a la estructura térmica superficial del mar observados a través de imágenes satelitales en la zona norte de Chile. *Invest. Mar., Valparaíso*, 23: 99-122.
- Bodenheimer, F. 1955. *Précis d'écologie animal*. Payot, Paris, 25 pp.
- Bravo, M. 1993. Estudio de los procesos de surgencia costera en el norte de Chile entre 1989 y 1990 (Arica a Antofagasta). Tesis para optar al Título de Oceanógrafo, Universidad Católica de Valparaíso, 115 pp.

- Casanova, J.P. 1999. Chaetognatha. En: D. Boltovskoy (ed.). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, Vol. 2: 1353-1374.
- Deason, E. & T. Smayda. 1982. Ctenophore-zooplankton-phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, during 1972-1977. *J. Plankton Res.*, 4(2): 203-217.
- Deibel, D. 1998. The abundance, distribution, and ecological impact of doliolids. pp 171-186. En: Q. Bone (ed.). *The biology of pelagic tunicates*. Oxford University Press, New York, 340 pp.
- 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 Publ., 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.
- Escribano, R., V. Marín, P. Hidalgo & G. Olivares. 2002. Physical-biological interaction in the pelagic ecosystem of the nearshore zone of the northern Humboldt Current System. En: J. Castilla & J. Largier (eds). *The oceanography and ecology of the nearshore and bays in Chile*. Proceeding of the International Symposium on linkages and dynamics of coastal system: open coast and embayments. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 145-175.
- Esnal, G. & M. Daponte. 1999. Salpida. En: D. Boltovskoy (ed.). South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, Vol. 2: 1423-1444.

- Fagetti, E. 1959. Salpas colectadas frente a las costas central y norte de Chile. Rev. Biol. Mar. Valparaíso, 9(1-3): 201- 228.
- Fagetti, E. 1968. Quetognatos de la expedición MARCHILE I con observaciones acerca del posible valor de algunas especies como indicadores de masas de agua frente a Chile. Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 13(2): 85-153.
- Fagetti, E. 1972. Bathymetric distribution of chaetognaths in the South Eastern Pacific Ocean. Mar. Biol., 17: 7-29.
- Fagetti, E. 1973. Medusas de aguas chilenas. Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 15(1): 31-75.
- Graham, W., J. Fields & D. Potts. 1992. Persistent upwelling shadows and their influence on zooplankton distribution. Mar. Biol. 114:561-570.
- Gili, J.M., F. Pagès, A. Sabatés & J.D. Ros. 1988. Small-scale distribution of a cnidarian population in the western Mediterranean. J. Plankton Res., 10(3): 385-401.
- Goy, J. 1977. Migrations verticales du zooplancton. Rés. Camp. Mer, CNEXO, 13: 71-73.
- Judkins, D. 1979. Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum off Peru. Deep-Sea Res., 27: 475-487.
- Kaiser, K. 1993. Composición y distribución de los quetognatos y su relación con las condiciones oceanográficas registradas en la zona comprendida entre Los Vilos y Valparaíso (32°-33°S), en septiembre de 1989 y enero de 1990. Tesis para optar al Título de Oceanógrafo, Universidad Católica de Valparaíso, 83 pp.
- Kramp, P.L. 1966. A collection of medusae from the coast of Chile. Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. 129:1-38.
- Longhurst, A.R. 1976. Vertical migration En: D.H. Cushing & J.J. Walsh (eds.). The ecology of the seas. Blackwell, Oxford, pp. 116-137.
- Mackas, D.L., L. Washburn & S.L. Smith. 1991. Zooplankton community pattern associated with a California current cold filament. J. Geophys. Res., 96C8: 14781-14797.
- Mackie, G.O., P.R. Pugh & J.E. Purcell. 1987. Siphonophores biology. Adv. Mar. Biol., 24: 97-262.
- McLelland, J. 1989. An illustrated key to the Chaetognatha of the Northern Gulf of Mexico with notes on their distribution. Gulf. Res. Rep., 8(2): 145-172.
- 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.
- Marín, V., R. Escribano, L. Delgado, G. Olivares & P. Hidalgo. 2001. Nearshore circulation in a coastal upwelling site off the northern Humboldt Current System. *Cont. Shelf Res.*, 21:01317-1329.
- 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.
- Morales, C., J. Blanco, M. Braun, H. Reyes & N. Silva. 1996. Chlorophyll-*a* distribution and associated oceanographic conditions in the upwelling region off northern Chile during the winter and spring 1993. *Deep-Sea Res.*, 43: 267-289.
- Morales, C., S. Hormazábal & J.L. Blanco. 1999. Interannual variability in the mesoscale distribution of the upper boundary of the oxygen minimum layer off northern Chile (18-24S): Implications for the pelagic system and biogeochemical cycling. *J. Mar. Res.* 57: 909-932.
- Mujica, A. & O. Rojas, 1985. Composición y abundancia del zooplancton del norte de Chile. Crucero MARCHILE XV-ERFEN VI, diciembre 1983. *Cienc. Tecnol. Mar.*, 9: 31-52.
- Navea, E. & O. Miranda, 1980. Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del Sur (Chile). *Rev. Biol. Mar.*, 17(1): 97-133.
- 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 para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas mención Ecología, Universidad de Chile, 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. 1971. Descripción de *Pleurobrachia pileus* y *Beroe cucumis* (Ctenophora), encontrados frente a la costa de Valparaíso. Invest. Mar., Valparaíso, 2(3): 41-56.
- Palma, S. 1973. Contribución al estudio de los sifonóforos encontrados frente a la costa de Valparaíso. I. Taxonomía. Invest. Mar., Valparaíso, 4(2): 17-88.
- Palma, S. 1977. Contribución al estudio de los sifonóforos encontrados frente a la costa de Valparaíso. Aspectos ecológicos. Memorias Segundo Simposio Latinoamericano de Oceanografía Biológica. Cumaná, Venezuela, Vol. 2: 119-133.
- Palma, S. 1985a. Plancton marino de las aguas circundantes al archipiélago Juan Fernández. pp. 59-69. En: P. Arana (ed.). Investigaciones marinas en el archipiélago de Juan Fernández. Escuela de Ciencias del Mar, U.C.V., Valparaíso, 373 pp.
- Palma, S. 1985b. Migración nictimeral del macroplankton gelatinoso de la bahía de Villefranche-sur-Mer, Mediterráneo noroccidental. Invest. Pesq., Barcelona, 49(2): 261-274.
- Palma, S. 1986. Sifonóforos fisonectes colectados frente a la costa de Valparaíso. Invest. Mar., Valparaíso, 14: 69-78.
- 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. & G. Aravena. 2001. Distribución de quetognatos, eufáusidos y sifonóforos en la región magallánica. Cienc. Tecnol. Mar, 24: 47-59.
- Palma, S. & G. Aravena. 2002. Distribución estacional y vertical de los quetognatos colectados entre el golfo Corcovado y el estero Elefantes. Cienc. Tecnol. Mar, 25(2): 87-104.
- Palma, S. & K. Kaiser. 1993. Plancton de aguas chilenas. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, 151 pp.
- Palma, S. & J. Meruane. 1975. Aspectos ecológicos y crecimiento *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora) en la región de Valparaíso. Invest. Mar., Valparaíso, 6(2-3): 25-40.
- Palma, S. & S. Rosales. 1995. Composición, abundancia y distribución estacional del macroplankton de la bahía de Valparaíso. Invest. Mar., Valparaíso, 23: 49-66.
- Palma, S. & S. Rosales. 1997. Sifonóforos epipelágicos colectados entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (41°30'-46°40'S). Cienc. Tecnol. Mar, 20: 1-20.

- Palma, S., R. Ulloa & L. Linacre. 1999. Sifonóforos, quetognatos y eufáusidos de los canales australes entre el golfo de Penas y el estrecho de Magallanes. *Cienc. Tecnol. Mar*, 22: 111-142.
- Pearre, P. (1979) Problems of detection and interpretation of vertical migration. *J. Plankton Res.*, 1: 29-44.
- Pierrot-Bults, A. 1982. Vertical distribution of Chaetognatha in the central northwest Atlantic near Bermuda. *Biol. Oceanogr.*, 2(1): 31-61.
- Pierrot-Bults, A. & K. Chidgey. 1988. Chaetognatha. Keys and notes for the identification of the species. E.J. Brill/Dr W. Backhuys, Nueva York, 65 pp.
- 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.
- Pugh, P. 1977. Some observations on the vertical migration and geographical distribution of siphonophores in the warm waters of the north Atlantic Ocean. En: *Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton*. N.I.O., Goa, pp. 362-378.
- Pugh, P. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. 7. Siphonophores. *Progr. Oceanogr.*, 13: 461-489.
- Purcell, J. & D. Nemazie. 1992. Quantitative feeding ecology of the hydromedusan *Nemopsis bachei* in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, 113: 305-311.
- Purcell, J., J. White & M. Roman. 1994. Predation by gelatinous zooplankton and resource limitation potential controls of *Acartia tonsa* copepod populations in Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 39(2): 263-278.
- Richards, S.A, H. Possingham & J. Noye. 1996. Diel vertical migration: modelling light-mediated mechanisms. *J. Plankton Res.*, 18(12): 2199-2222.
- Rodríguez, L., V. Marín, M. Farías & E. Oyarce. 1991. Identificación de un upwelling zone by remote sensing and *in situ* measurements, Mejillones del Sur Bay (Antofagasta-Chile). *Sci. Mar.*, 55: 467-473.
- Rodríguez L., O. Zárate & E. Oyarce, 1986. Producción primaria del fitoplancton y su relación con la temperatura, oxígeno, nutrientes y salinidad en la bahía de Mejillones del Sur. *Rev. Biol. Mar.*, 22(1): 75-96.
- Rojas R. & N. Silva, 1996. Atlas oceanográfico de Chile (18°21'S a 50°00'S), Volumen 1. Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile, 234 pp.
- Rutllant, J.H. 1986. Interacción océano-atmósfera. *Rev. Geofísica.*, 24: 173-189.

- 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, 56 pp.
- Silva, N. & D. Konow. 1975. Contribución al conocimiento de las masas de agua en el Pacífico Sudoriental. Expedición Krill. Cruceros 3-4, julio-agosto 1974. Rev. Com. Per. Pacífico Sur, 3: 63-75.
- Silva, N. 1987. Contenido de sales nutrientes de las masas de agua de la región norte de Chile (Crucero MARCHILE XII-ERFEN III). Cienc. Tecnol. Mar, 11: 95-117.
- Soares, M. 1965. Nota prèvia sôbre a migração vertical diária de medusas. An. Acad. Bras. Cienc., 37: 246-255.
- Strub, P., J. Mesías, V. Montecinos, J. Rutllant & S. Salinas. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. En: R. Robinson & K. Brink (eds.). The Sea, 150 pp.
- Tait, R.V. 1971. Elementos de ecología marina. Editorial Acribia, Zaragoza, 320 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 subsuperficial de la columna de agua en la bahía de Mejillones del Sur (23°S): indicadores geoquímicos en testigos de sedimentos marinos. Inv. Mar., Valparaíso, 29(1): 25-35.
- Valdés, J. L. López, S. LoMónaco & L. Ortlieb. 2000. Condiciones paleoambientales de sedimentación y preservación de materia orgánica en bahía Mejillones del Sur (23°S), Chile. Rev. Biol. Mar., 35(2): 169-180.

## **FIGURAS Y TABLAS**

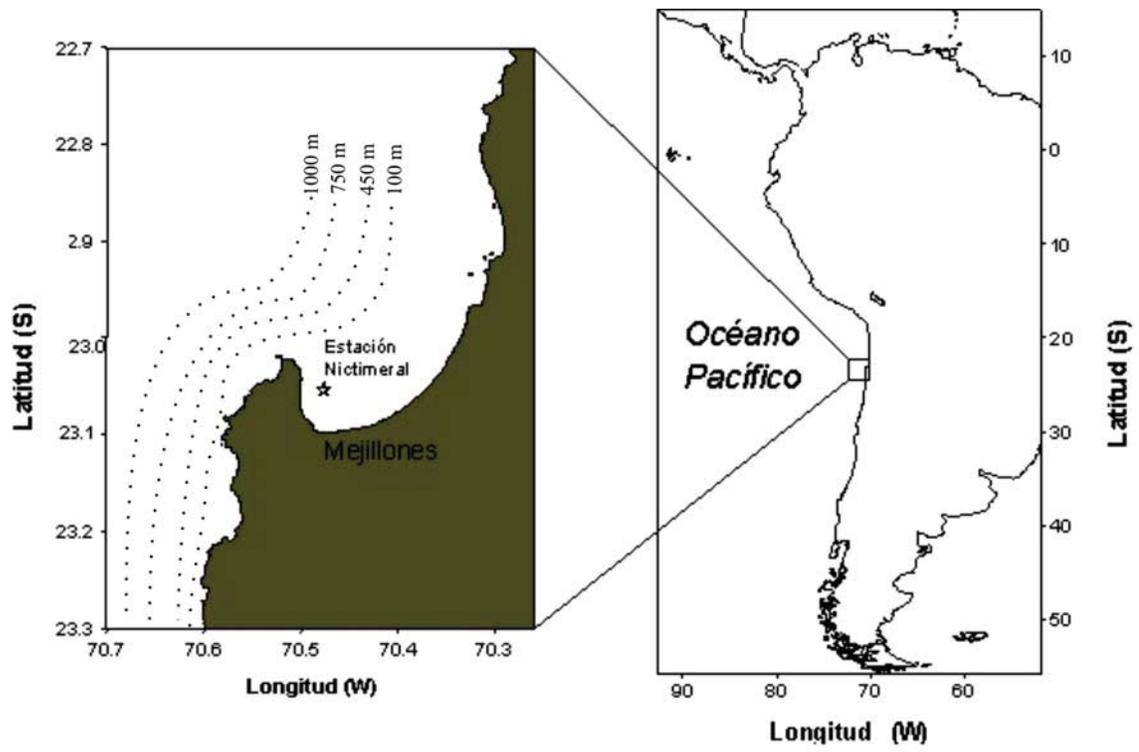


Figura 1. Ubicación de la estación nictimeral en la bahía de Mejillones.

Tabla 1. Abundancia relativa (ind·1000 m<sup>-3</sup>) de las especies identificadas en cada crucero. C (Colonia), FA (Forma Agregada), FE (Fase Eudoxia), FP (Fase Poligástrica), FS (Forma Solitaria), GZ (Gonozoides), N (Nodrizas), OJ (Oozoides Jovenes) y FZ (Forozoides).

Especie	Octubre 2000	Febrero 2001	Agosto 2001	Octubre 2001
<b>Hydromedusae</b>				
<i>Aglaura hemistoma</i>	5334	14597	251	51104
<i>Amphogona apicata</i>	216	440	148	752
<i>Clytia spp.</i>	23938	680	257	5808
<i>Cunina peregrina</i>	117	7924	985	5621
<i>Dipurena sp.</i>	0	35	0	0
<i>Ectopleura dumortieri</i>	222	125	0	1657
<i>Euphysa aurata</i>	105	0	0	0
<i>Liriope tetraphylla</i>	368	10894	4251	4551
<i>Obelia spp.</i>	12205	24105	6404	68284
<i>Phialella quadrata</i>	909	926	540	14191
<i>Rhopalonema velatum</i>	9539	6634	1349	10961
<i>Sarsia eximia</i>	567	255	529	3580
<i>Solmaris rhodoloma</i>	4941	3811	726	0
<i>Solmundella bitentaculata</i>	55726	9885	1389	120864
Mal estado	0	0	0	1028
<b>Siphonophora</b>				
<i>Abylopsis tetragona</i> (FP)	217	5744	0	2674
<i>Abylopsis tetragona</i> (FE)	0	6805	0	4794
<i>Agalma elegans</i>	333	1641	92	2233
<i>Agalma elegans</i> (C)	0	7373	1991	579
<i>Amphicaryon acaule</i>	0	512	0	1459
<i>Bassia bassensis</i> (FP)	108	6252	56	103
<i>Bassia bassensis</i> (FE)	0	22024	98	2230
<i>Diphyes bojani</i> (FE)	0	370	0	0
<i>Enneagonum hyalinum</i> (FP)	0	842	0	0
<i>Enneagonum hyalinum</i> (FE)	0	631	0	79
<i>Eudoxoides spiralis</i>	0	239	0	274
<i>Hippopodius hippopus</i>	0	73	0	0
<i>Lensia hardy</i>	0	158	0	0
<i>Lensia hotspur</i>	181	483	0	420
<i>Lensia challengerii</i>	0	732	0	1707
<i>Lensia fowleri</i> (FE)	0	28	0	0
<i>Lensia subtilis</i>	0	28	0	0
<i>Muggiaea atlantica</i>	32882	32289	20514	205641
<i>Muggiaea atlantica</i> (FE)	0	27182	47908	296399
<i>Rhizophysa eysenhardti</i>	0	72	0	0
<i>Rosacea plicata</i>	0	118	0	3051
<i>Sphaeronectes fragilis</i>	0	54	0	91
<i>Sphaeronectes gamulini</i> (FP)	843	51	0	0

(Continuación Tabla 1)

<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FP)	6666	17094	6101	14848
<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FE)	0	5467	2241	39332
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FP)	0	7422	254	1677
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FE)	0	0	174	957
Fase poligástrica <i>sp.</i>	0	2405	0	91
Fase eudoxia <i>sp.</i>	0	3750	0	215
<b>Ctenophora</b>				
<i>Beroe cucumis</i>	2837	1703	237	4561
<i>Pleurobrachia bachei</i>	90778	1474	3389	140438
<i>Thalassocalyce inconstans</i>	114	27178	84	18889
<b>Chaetognatha</b>				
<i>Krohnitta subtilis</i>	105	284	0	151
<i>Sagitta bierii</i>	28390	182586	3266	73162
<i>Sagitta enflata</i>	214502	358415	9330	347473
<i>Sagitta minima</i>	455	2392	0	3820
<i>Sagitta pacifica</i>	0	228	0	3033
<b>Doliolida</b>				
<i>Dolioletta gegenbauri</i> (GZ)	0	13657	0	128689
<i>Dolioletta gegenbauri</i> (FZ)	36561	13555	93	42973
<i>Dolioletta gegenbauri</i> (N)	0	3442	0	7373
<i>Dolioletta gegenbauri</i> (OJ)	0	1320	0	4427
<i>Doliolum nationalis</i> (FZ)	0	20893	912	47056
<i>Doliolum nationalis</i> (N)	0	513	0	3029
<i>Doliolina mulleri</i>	0	256	0	390
Mal estado	0	2278	0	2391
<b>Salpida</b>				
<i>Pegea confoederata</i>	399	2696	0	161
<i>Thalia orientalis</i> (FS)	0	425	0	3021
<i>Thalia orientalis</i> (FA)	0	430	0	52897
Mal estado	0	168	0	0
<b>Total</b>	<b>529557</b>	<b>867698</b>	<b>113568</b>	<b>1754190</b>

Tabla 2. Dominancia numérica de las especies identificadas en cada crucero. C (Colonia), FA (Forma Agregada), FE (Fase Eudoxia), FP (Fase Poligástrica) y FZ (forozoide).

Especie	Octubre 2000	Febrero 2001	Agosto 2001	Octubre 2001
<i>Aglaura hemistoma</i>	*	*	-	*
<i>Clytia spp.</i>	*	-	-	-
<i>Cunina peregrina</i>	-	*	*	-
<i>Liriope tetraphylla</i>	-	-	*	-
<i>Obelia spp.</i>	*	*	*	*
<i>Phialella quadrata</i>	-	-	+	*
<i>Rhopalonema velatum</i>	*	*	*	+
<i>Sarsia eximia</i>	-	+	+	-
<i>Solmaris rhodoloma</i>	+	*	+	-
<i>Solmundella bitentaculata</i>	*	*	*	*
<i>Abylopsis tetragona</i> (FP)	-	*	-	-
<i>Bassia bassensis</i> (FP)	-	*	-	-
<i>Bassia bassensis</i> (FE)	-	*	-	-
<i>Muggiaea atlantica</i>	*	*	*	*
<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FP)	*	*	*	*
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FP)	-	*	-	-
<i>Beroe cucumis</i>	+	*	*	-
<i>Pleurobrachia bachei</i>	*	*	*	*
<i>Thalassocalyce inconstans</i>	-	*	+	*
<i>Sagitta bierii</i>	*	*	*	*
<i>Sagitta enflata</i>	*	*	*	*
<i>Doliioletta gegenbauri</i> (FZ)	*	*	*	*
<i>Doliolum nationalis</i> (FZ)	-	*	*	*
<i>Pegea confederata</i>	*	*	-	-
<i>Thalia orientalis</i> (FA)	-	*	-	*

\* especie dominante

+ especie accesoria

- especie accidental

Tabla 3. Constancia numérica de las especies identificadas en cada crucero. C (Colonia), FA (Forma Agregada), FE (Fase Eudoxia), FP (Fase Poligástrica) y FZ (Forozoide).

Especie	Octubre 2000	Febrero 2001	Agosto 2001	Octubre 2001
<i>Aglaura hemistoma</i>	*	*	-	*
<i>Amphogona apicata</i>	-	*	-	*
<i>Clytia spp.</i>	*	*	-	*
<i>Cunina peregrina</i>	-	*	*	*
<i>Ectopleura dumortieri</i>	+	-	-	*
<i>Liriope tetraphylla</i>	+	*	*	*
<i>Obelia spp.</i>	*	*	*	*
<i>Phialella quadrata</i>	+	*	*	*
<i>Rophalonema velatum</i>	*	*	*	*
<i>Sarsia eximia</i>	+	+	+	+
<i>Solmaris rhodoloma</i>	*	*	*	-
<i>Solmundella bitentaculata</i>	*	*	*	*
<i>Abylopsis tetragona</i> (FP)	*	*	-	*
<i>Agalma elegans</i>	-	+	-	*
<i>Amphicaryon acaule</i>	-	+	-	*
<i>Bassia bassensis</i> (FP)	-	*	-	-
<i>Enneagonum hyalinum</i> (FP)	-	*	-	-
<i>Lensia hotspur</i>	+	*	-	*
<i>Lensia challengerii</i>	-	*	-	*
<i>Muggiaea atlantica</i>	*	*	*	*
<i>Rosacea plicata</i>	-	+	-	*
<i>Sphaeronectes gamulini</i> (FP)	*	-	-	-
<i>Sphaeronectes gracilis</i> (FP)	*	*	*	*
<i>Sphaeronectes irregularis</i> (FP)	-	*	+	*
<i>Beröe cucumis</i>	*	*	*	*
<i>Pleurobrachia bachei</i>	*	*	*	*
<i>Thalassocalyce inconstans</i>	-	*	-	*
<i>Sagitta bierii</i>	*	*	*	*
<i>Sagitta enflata</i>	*	*	*	*
<i>Sagitta minima</i>	+	+	-	*
<i>Sagitta pacifica</i>	-	+	-	*
<i>Dolioletta gegenbauri</i> (PZ)	*	*	-	*
<i>Doliolum nationalis</i> (PZ)	-	*	*	*
<i>Pegea confoederata</i>	*	-	-	+
<i>Thalia orientalis</i> (FA)	-	-	-	*

\* especie constante

+ especie accesoria

- especie accidental

Tabla 5. Clasificación de los comportamientos nictímeros de las especies dominantes en los distintos periodos del año.

<b>Especie/Crucero</b>	<b>Octubre 2000</b>	<b>Febrero 2001</b>	<b>Agosto 2001</b>	<b>Octubre 2001</b>
<i>Obelia spp</i>	2	3	3	1
<i>P. bachei</i>	2	2	3	2
<i>R. velatum</i>	1	3	3	3
<i>S. bitentaculata</i>	1	3	1	1
<i>M. atlántica</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>D. gegenbauri</i>	1	3	-	1
<i>L. tetraphylla</i>	-	3	1	1

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