Distribución de euphausíidos en el sistema de surgencia frente a la península de Mejillones (23°S) asociada a condiciones previas y durante El Niño 1997-98

Diego Fernández¹, Rubén Escribano¹ y Pamela Hidalgo²

¹Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta, Chile. E-mail: dbfernandez@yahoo.com; rescibano@uantof.cl

²Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción.

Recibido: 18 julio 2001; versión corregida: 18 marzo 2002; aceptado: 26 abril 2002

RESUMEN. Los euphausíidos son componentes abundantes, aunque poco estudiados, del zooplancton en el sistema de la corriente de Humboldt. Pero se desconoce el efecto que puede ejercer la variabilidad oceanográfica de gran escala sobre su dinámica poblacional, abundancia y distribución. En este trabajo se analizó la distribución espacial y temporal de euphausíidos, sobre la base de 2 años de información en series de tiempo y dos cruceros realizados en diciembre de 1996 y julio de 1997 frente a la península de Mejillones. Se identificaron 10 especies, siendo las más abundantes *Euphausia mucronata* y *E. distinguenda*, y una especie no identificada del género *Euphausia*. En diciembre de 1996 (condición no-Niño) se determinó un mayor número de especies que en julio de 1997 (condición Niño). En ambas situaciones la abundancia de varias especies estuvo asociada a la distribución superficial de oxígeno disuelto y densidad del agua. No se detectó correlación entre la abundancia de euphausíidos y la biomasa de fitoplancton.

Previo a El Niño 1997-98 se observó un patrón diurno/nocturno de migración vertical (MVD) para la mayoría de las especies, con mayores abundancias durante la noche en el estrato 0-50 m. En la condición El Niño, MVD fue aparentemente alterado por la intrusión de la masa de agua cálida. Durante el estudio de la serie de tiempo, se determinó la presencia de *E. mucronata*, *E. distinguenda*, *Euphausia* sp. y *Nematoscelis megalops*. La abundancia de los adultos disminuyó significativamente en presencia de temperaturas más altas durante el período El Niño. En contraste, la abundancia de juveniles y larvas, aumentó significativamente durante la fase El Niño, sugiriendo que el proceso reproductivo se mantuvo continuo a través del estudio e incluso siendo incrementado durante El Niño. Durante las condiciones cálidas de El Niño también se observó una disminución en las tallas de adultos, juveniles y larvas. Al comparar los mismos meses para ambos períodos (Niño v/s no-Niño) las tallas de juveniles y larvas, y al menos para una especie en adultos, fueron significativamente menores durante El Niño.

Palabras claves: euphausíidos, distribución, surgencia, corriente de Humboldt, El Niño.

Distribution of euphausiids off Mejillones Peninsula upwelling system (23°S) associated with conditions prior and during the El Niño 1997-98

ABSTRACT. Euphausiids are abundant, although little studied components of the zooplancton in the Humboldt Current ecosystem. For instance, the effect that large scale ocean variability may exert on their population dynamics, abundance and distribution is unknown. In this work, based on 2-year time series data and two spatial surveys on December 1996 and July 1997, the distribution of euphausiids in coastal zone off Mejillones Peninsula was assessed. 10 species were identified, of which the most abundant were *Euphausia mucronata*, *E. distinguenda* and a non-identified species of the genus *Euphausia*. In July 1997 (El Niño conditions) fewer species were observed as compared to December 1996 (prior to the El Niño). In both situations (prior and during the El Niño) the abundance of various species was associated with surface dissolved oxygen and water density. There was no correlation between euphausiids abundance and phytoplankton biomass. Previous to the El Niño 1997-98 a Diel Vertical Migration (DVM) pattern was observed for most species, with greater abundance in the upper 0-50 m layer at night. Under the El Niño conditions DVM was apparently altered by intrusion of the warm water mass. *E. mucronata*, *E. distinguenda*, *Euphausia* sp. and *Nematoscelis megalops*, were found during the time series study. The abundance of adults of these species was significantly reduced during the warm conditions of the El Niño. By contrast, juveniles and larvae (*furcilia* and *calyptopis*), not identified to the species level, were significantly more abundant during the El Niño phase, suggesting that reproduction was continuous throughout the study and even incremented during the El Niño. During the warm conditions of the El Niño we also observed a decrease in body length of adults, juveniles and larvae. When comparing equal months in both periods (El Niño and non-El Niño), the body lengths of juveniles, larvae and at least for one species in adults, were significantly smaller during the El Niño period.

Key words: euphausiids, distribution, upwelling, Humboldt-Current, El Niño.

INTRODUCCIÓN

El Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) se caracteriza por poseer zonas de surgencia costera a lo largo de la costa chilena (Fonseca y Farías, 1987). El área costera de la península de Mejillones en el norte de Chile es uno de los sitios de surgencia donde su influencia induce altas tasas de producción primaria a través de todo el año (Rodríguez *et al.*, 1991; Marín *et al.*, 1993; Escribano, 1998). La alta producción de fitoplancton promueve un crecimiento continuo de copépodos herbívoros en esta zona (Escribano y McLaren, 1999), y a su vez sustenta elevadas abundancias de varias especies de eufáusidos en el norte de Chile (Antezana, 1978). No obstante su alta capacidad productiva, el SCH está sujeto a drásticas fluctuaciones interanuales, debido a la alternancia de eventos cálidos (El Niño) y eventos fríos (La Niña) (Arntz y Fahrbach, 1996; Escribano e Hidalgo, 2000a).

Las especies dominantes del zooplancton herbívoro del sistema de surgencia de la península de Mejillones (SSPM) son el copépodo *Calanus chilensis* y el eufáusido *Euphausia mucronata*. Los eufáusidos forman grandes concentraciones, comparables en número y biomasa con las de copépodos, e incluso superan a las de éstos en ciertas épocas del año (Antezana y Brinton, 1981). Estos organismos son relativamente grandes para el promedio del plancton y frecuentemente dominan la comunidad zooplanctónica, especialmente sobre la plataforma continental y en regiones de alta productividad (Gibbons *et al.*, 1999). Por su abundancia y tamaño, los eufáusidos poseen un rol ecológico importante como canalizadores de la producción primaria en el SSPM (Meléndez, 1983/1984). Sin embargo, los estudios sobre su distribución e historias de vida son virtualmente inexistentes para la zona. Al respecto Escribano *et al.* (2000) reportaron la distribución espacial de *E. mucronata* alrededor del SSPM durante surgencia activa en diciembre de 1996, encontrando altas abundancias en toda la zona costera. No obstante, este estudio puntual para esta especie requiere ser complementado con información en otras condiciones estacionales y con el resto de las especies para una mejor comprensión de la ecología de estos organismos.

Uno de los caracteres críticos para el análisis de la distribución de eufáusidos es su activa migración vertical diurno/nocturna (MVD) (Brinton, 1967). En muchos ecosistemas acuáticos el zooplancton realiza MVD (Zaret y Suffern, 1976) y los eufáusidos se

reconocen como migradores muy activos (Ohman, 1990). Además, algunas especies presentan migración vertical ontogenética, en que los estadios de desarrollo de mayor edad pueden moverse a mayor profundidad durante el día, mientras que durante la noche se congregan en las capas superiores de la columna de agua (Pillar *et al.*, 1989).

En zonas de surgencia costera o con presencia de fuertes corrientes horizontales, el desarrollo de patrones de migración vertical se ha considerado como una estrategia para evadir el transporte hacia aguas oceánicas, permitiendo así a los estadios adultos permanecer en aguas costeras, donde el alimento es generalmente más abundante (Barange, 1990). Tales aspectos relativos a MVD requieren ser analizados para las distintas especies de eufáusidos del SSPM para así considerarlos en la comprensión de los factores que determinan su distribución y abundancia. Aunque *E. mucronata* parece ser la especie dominante en la zona, otras especies también han sido reportadas como abundantes, para las cuales se han descrito principalmente aspectos de su distribución (Antezana, 1978). Entre éstas destacan *Euphausia distinguenda*, *E. eximia*, *Stylocheiron affine*, *Nematoscelis megalops*, *Nyctiphanes simplex* y *Thysanoessa gregaria*.

Estudios previos sobre el zooplancton herbívoro de la zona costera del SSPM sugieren que, dado que la productividad primaria costera se mantuvo durante El Niño 1997-98, el aumento de la temperatura produjo una aceleración de las tasas de desarrollo y crecimiento de copépodos, dando lugar a una mayor abundancia de las especies, aunque con tallas reducidas de los adultos (Ulloa *et al.*, 2001). La intrusión de la masa de agua cálida oceánica en la zona costera, también produjo un intercambio de especies de copépodos, aunque la diversidad y abundancia no fueron drásticamente afectadas (Hidalgo y Escribano, 2001). Se desconoce si las especies de eufáusidos pueden responder de una manera similar a los copépodos en el norte de Chile. En este estudio se examina tal posibilidad a través del análisis de la variabilidad espacial y temporal en la abundancia y estructura poblacional de las especies de eufáusidos en la zona costera del SSPM, a través de dos ciclos anuales, incluyendo la variabilidad impuesta por la presencia de El Niño 1997-98.

MATERIALES Y MÉTODOS

La información para este estudio provino de dos fuentes. La primera consistió en una serie de tiempo, realizada a intervalos aproximados de 15 días, desde junio 1996 hasta enero 1998, en una estación fija localizada a la entrada de bahía de Mejillones ($23^{\circ}03,20'S$, $70^{\circ}26,75'W$) a una profundidad aproximada de 90 m (Fig. 1). Todos los muestreos fueron diurnos y cubrieron la columna de agua (ca. 80 m). La segunda fuente, consistió en dos cruceros oceanográficos realizados alrededor de la península de Mejillones a bordo de la L/C PuriHaalar de la Universidad de Antofagasta, en diciembre 1996 y en julio 1997, cubriendo 53 y 60 estaciones, respectivamente (Fig. 1). Ambos cruceros se efectuaron entre 2-3 días, con un número similar de estaciones

diurnas y nocturnas. La condición de diciembre 1996 se consideró como “normal” y correspondiente a un período de surgencia costera (Escribano, 1998), mientras que la de julio 1997 estuvo dominada por una masa de agua cálida sobre los 200 m causada por la llegada de la primera onda Kelvin de El Niño 1997-98 (Ulloa *et al.*, 2001).

Tanto para la serie temporal, como para los cruceros se aplicaron métodos similares de muestreo, descritos en Escribano (1998) e Hidalgo y Escribano (2001). Se obtuvieron perfiles verticales de temperatura, salinidad, fluorescencia y oxígeno disuelto para cada estación utilizando dos perfiladores CTD, un SeaBird SBE-19 equipado con un sensor de oxígeno YSI Beckman y un Ocean Sensor OS200 equipado con un fluorómetro Wetstar. Para la serie

Figura 1. La península de Mejillones en el norte de Chile, ilustrando las estaciones de muestreo de cruceros oceanográficos en diciembre de 1996 y julio de 1997, y la estación fija (cruz) para el estudio en serie de tiempo en bahía de Mejillones. La transecta (T) indica la sección oceanográfica utilizada en las Figs. 4 y 5.

Figure 1. The Mejillones Peninsula in northern Chile, illustrating the sampling stations used in the oceanographic surveys in December 1996 and July 1997, and the fixed station (cross) for the time series study at Mejillones Bay. The transect (T) indicates the oceanographic section for Figs. 4 and 5.

temporal, los perfiles de CTD se obtuvieron desde 75 m hasta la superficie, mientras que para los cruceros oceanográficos se obtuvieron desde los 200 m o cerca del fondo, hasta la superficie. En los cruceros oceanográficos, las muestras de zooplancton se obtuvieron con una red tipo Hensen de 200 μm de malla, 0,5 m de diámetro de boca y 2,5 m de largo, equipada con un mecanismo doble de apertura y cierre y un flujómetro digital. La red se arrastró verticalmente a $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ para dos estratos: 0-50 y 50-200 m. En las estaciones donde la profundidad fue inferior a 200 m, se muestreó desde cerca del fondo hasta 50 m, mientras que en las estaciones más costeras, donde la profundidad fue menor que 100 m, el estrato 0-50 m se muestreó desde cerca del fondo a superficie. Para la serie temporal, las muestras se obtuvieron con arrastres verticales desde 75 m a superficie, con la red recién descrita. Las muestras de zooplancton se preservaron en formalina neutralizada al 10%.

En el laboratorio, las especies de eufáusidos se separaron y cuantificaron. Con un microscopio estereoscópico, a todos los individuos (tanto adultos como estadios larvales) provenientes de la serie temporal, se le midió la longitud estándar entre el rostro y el sexto segmento abdominal. La identificación específica se realizó solo para los estadios adultos, machos y hembras. Los estadios larvales y juveniles se cuantificaron separadamente.

Los datos oceanográficos originales se procesaron de acuerdo a las indicaciones técnicas de cada instrumento utilizado. La concentración de clorofila-a se estimó a través de calibración *in situ* del fluorómetro utilizado en este estudio (Escribano y McLaren, 1999). Para analizar la influencia de la condición El Niño, se dividió la serie de tiempo en dos períodos distintos, pero conteniendo los mismos meses, no-Niño (junio 1996-enero 1997) y Niño (junio 1997-enero 1998). Los criterios utilizados para establecer estos períodos fueron los mismos utilizados por Ulloa *et al.* (2001). Se realizaron comparaciones estadísticas de abundancias entre ambos períodos mediante la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. Para examinar el efecto combinado del estrato, efecto diurno/nocturno y condición El Niño sobre la abundancia, se utilizó un ANOVA de 3 vías sobre datos transformados a logaritmo para homogenizar sus varianzas. La influencia de las condiciones oceanográficas sobre la distribución de las especies se analizó mediante un análisis de regresión múltiple paso-a-paso, el cual consideró la abundancia como variable dependiente y las condi-

ciones oceanográficas como variables independientes. Se utilizó como criterio de descarte de variables la probabilidad de 0,05.

Para analizar la distribución vertical de las especies, se consideró la abundancia por estrato de profundidad. El Índice de Distribución Vertical (IDV) se calculó en función de la hora de muestreo para determinar eventuales cambios diurno/nocturnos en la distribución. El IDV se obtuvo a partir de Huntley y Escritor (1991):

$$\text{IDV} = \log (n_1/n_2)$$

donde n_1 es la densidad de organismos en el estrato superficial (0-50 m) y n_2 , la densidad de organismos en el estrato profundo (50-200 m). Este índice fluctúa en forma positiva o negativa de acuerdo a la abundancia de la especie en el estrato superficial y profundo.

RESULTADOS

Condiciones oceanográficas

Serie temporal junio 1996 a enero 1998

Desde junio 1996 hasta marzo-abril 1997 las condiciones fueron normales con una estratificación débil en invierno de 1996 (junio-agosto) y luego una termoclina muy marcada en verano, en los primeros 20 m (Fig. 2a). La intrusión de una masa de agua cálida a fines de abril 1997 (Fig. 2a) indicó la presencia del evento El Niño 1997-98 en la zona. Luego se observó un retraimiento de la onda cálida en septiembre 1997 y después una onda de mayor intensidad en noviembre 1997 (Fig. 2a). Se estimó un bajo nivel de oxígeno disuelto ($< 1 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$) bajo los 50 m durante todo el año, excepto después de la intrusión de la masa de agua cálida de El Niño, que oxigenó toda la columna de agua (Fig. 2b). La biomasa de fitoplancton no sufrió cambios bruscos durante la presencia del Niño, manteniéndose alta en abril-mayo 1997 ($> 5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) (inicio del Niño en la zona), sólo en julio-agosto 1997 los niveles fueron reducidos (Fig. 2c). De hecho, al comparar la biomasa de fitoplancton entre ambos períodos, no-Niño v/s Niño, no se detectaron diferencias significativas (Ulloa *et al.*, 2001), sugiriendo que la producción primaria se mantuvo estable durante el evento cálido.

Cruceros oceanográficos

En la Tabla 1 se presenta un resumen comparativo de las condiciones oceanográficas en la superficie del mar durante los dos cruceros oceanográficos (diciembre 1996 y julio 1997). No obstante las diferencias estacionales, la TSM media fue levemente mayor ($0,5^{\circ}\text{C}$) en la condición Niño. Esta condición también presentó una mayor salinidad superfi-

cial y la concentración media de clorofila-a no reveló diferencias notables.

Las condiciones oceanográficas para la primavera de 1996 fueron descritas en detalle por Escribano e Hidalgo (2000b). La surgencia fue activa en la franja de las 10 mn, con un importante núcleo de afloramiento al norte de la península, frente a bahía de Mejillones y otros núcleos menores en la zona costera (Fig. 3a). El área oceánica fue dominada por

Figura 2. Cambios en las condiciones oceanográficas desde el estudio de serie de tiempo en bahía de Mejillones. a) temperatura, b) oxígeno disuelto y c) clorofila. Los contornos se construyeron desde datos discretos cada 5 m y a intervalos quincenales de tiempo (Figura modificada de Hidalgo y Escribano, 2001).

Figure 2. Oceanographic conditions at Mejillones Bay during the time series study. a) temperature, b) dissolved oxygen, and c) chlorophyll. Contours were constructed from discrete measurements every 5 m and time intervals of about 15 days (modified from Hidalgo y Escribano, 2001).

Tabla 1. Condiciones oceanográficas observadas frente a la península de Mejillones en una condición de surgencia de primavera (diciembre de 1996), y una condición en presencia del evento El Niño (julio de 1997). Los valores de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-a (Chl a) corresponden a agua superficial de un total de 53 y 60 estaciones para diciembre 1996 y julio de 1997 respectivamente.

Table 1. Oceanographic conditions observed off Mejillones Peninsula during the spring upwelling season (December 1997), and during the El Niño conditions (July 1997). Temperature, salinity, dissolved oxygen and chlorophyll-a (Chl-a) data, were obtained from 53 and 60 stations, in December 1996 and July 1997, respectively.

Variable	Diciembre 1996			Julio 1997		
	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo
Temperatura (°C)	18,44	16,00	20,89	18,97	17,80	19,80
Salinidad (psu)	34,60	34,05	35,11	35,08	34,99	35,17
Oxígeno (ml·L ⁻¹)	6,48	5,26	7,95	4,66	3,28	5,28
Chl-a (mg·m ⁻³)	2,23	1,12	6,37	2,33	1,21	4,55

Figura 3. Distribución de la temperatura superficial del mar en diciembre de 1996 (a) y julio de 1997 (b) y la concentración superficial de clorofila (c y d) para las mismas fechas respectivamente. Los contornos se construyeron desde 53 y 60 estaciones respectivamente indicadas en la Fig. 1.

Figure 3. Sea surface temperature distribution in December 1996 (a), and July 1997 (b) and the surface concentration of chlorophyll (c and d) for the same dates, respectively. Contours were constructed from 53 and 60 stations indicated in Fig. 1.

una masa de agua cálida con temperaturas superiores a 20°C (Fig. 3a). La temperatura superficial del mar (TSM) presentó diferencias aproximadas de 5°C, con 16,0°C y 20,9°C en los focos de surgencia y en aguas oceánicas, respectivamente (Fig. 3a). La salinidad correspondió a aguas subantárticas (< 34,80 psu). Las mayores concentraciones de clorofila estuvieron asociadas a focos de surgencia, con valores máximos de 6,37 mg·m⁻³. La clorofila superficial se distribuyó en parches alrededor de la península, excepto en el área norte (Fig. 3c). Esta distribución estuvo asociada negativamente con TSM. La concentración de oxígeno superficial en saturación (> 6 ml·L⁻¹) fue asociada a la concentración de clorofila. Para la condición Niño, la TSM fue más uniforme, fluctuando entre 17,8 y 19,8°C, encontrándose aún agua fría cercana a la costa (Fig. 3b). Aunque pudiera existir un efecto estacional verano/invierno, la biomasa de fitoplancton superficial no fue significativamente diferente ($F_{1,52} < 0,01$; $P > 0,05$) entre diciembre 1996 y julio 1997. En julio 1997, en condición Niño, hubo afloramiento de agua subsuperficial relativamente cálida (alrededor de 18°C) (Fig. 3b). La concentración de clorofila superficial (Fig. 3d) fluctuó entre 1,2 y 4,5 mg·m⁻³ y no estuvo asociada con la TSM.

Una sección vertical frente a la península desde la transecta indicada en la Fig. 1, mostró el ascenso de aguas frías cerca de la costa (Fig. 4a), con menor concentración de oxígeno (Fig. 4b) y mayores concentraciones de clorofila a 20 m de profundidad en la zona más costera (Fig. 4c). Esta misma transecta en invierno de 1997 mostró la presencia de una masa de agua cálida característica de una condición Niño. La masa de agua fue homogénea (Fig. 5a) y más salina (> 35 psu) en comparación a aquella de diciembre 1996. En esta condición, la masa de agua se caracterizó por un alto contenido

Figura 4. Sección oceanográfica frente a la península de Mejillones durante diciembre de 1996. a) temperatura, b) oxígeno disuelto y c) clorofila-a. La sección corresponde a la transecta indicada en la Fig. 1 (modificada de Escribano y Hidalgo, 2000).

Figure 4. Oceanographic section off Mejillones Peninsula during December 1996. a) temperature, b) dissolved oxygen, and c) chlorophyll-a. The section correspond to the transect indicated in Fig. 1 (modified from Escribano y Hidalgo, 2000).

do de oxígeno (Fig. 5b), con un promedio para todas las estaciones de muestreo de $4,6 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$, con mínimos y máximos de $3,28$ y $5,28 \text{ ml}\cdot\text{L}^{-1}$. La transecta frente a la península, mostró que en la condición Niño hubo afloramiento de agua subsuperficial en la misma zona a 10 km de la costa, encontrándose mayores concentraciones de clorofila en ese sector (Fig. 5c).

Eufáusidos y la influencia de El Niño 1997-1998

Fluctuaciones estacionales

Se identificaron tres especies de eufáusidos durante la serie temporal en la estación fija de bahía de Mejillones: *E. mucronata*, *E. distinguenda* y *N. megalops*, además de una especie no identificada del género *Euphausia*. La proporción de machos y hembras de *E. mucronata* fue similar en junio 1996, mientras que en enero 1997 sólo se encontraron machos. Los machos de *E. distinguenda* se encontraron sólo en septiembre de 1996, constituyendo el 30% de los adultos de esta especie en ese período, luego en octubre y noviembre 1996 y en noviembre 1997 se registraron hembras. Sólo se colectaron hembras de *Euphausia* sp. en julio y octubre 1996, y en una oportunidad en septiembre 1997 durante la fase El Niño (Fig. 6). Sólo se capturaron hembras de *N. megalops* en diciembre de 1996.

E. mucronata fue abundante en junio 1996 ($>100 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$), previo a la presen-

cia del Niño. Posteriormente, se encontró a fines de enero 1997, cuando El Niño aún no se manifestaba. En esta situación, se encontró un solo ejemplar en enero 1997, de reducido tamaño ($11,81 \text{ mm}$) con respecto a la talla media de los ejemplares de junio 1996 ($14,33 \pm 1,64 \text{ mm}$). *E. distinguenda* estuvo presente en la bahía desde comienzos de septiembre a fines de noviembre 1996, con su mayor abundancia en octubre ($112 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$). La talla media fue homogénea en el período no-Niño ($5,95$ a $6,59 \text{ mm}$); después a principios de noviembre 1997 (condición Niño), se colectó un adulto que al igual que *E. mucronata* fue pequeño ($4,83 \text{ mm}$) con respecto al rango de tallas observados en el período no-Niño. Para estas dos especies, el escaso

Figura 5. Sección oceanográfica frente a la península de Mejillones durante julio de 1997. a) temperatura, b) oxígeno disuelto y c) clorofila-a. La sección corresponde a la transecta indicada en la Fig. 1.

Figure 5. Oceanographic section off Mejillones Peninsula during July 1997. a) temperature, b) dissolved oxygen, and c) chlorophyll-a. The section correspond to the transect indicated in Fig. 1.

Figura 6. Cambios estacionales en la abundancia (cuadrados blancos) y la talla (círculos negros) de eufáusidos adultos en bahía de Mejillones a través de condiciones previas y durante El Niño 1997-98. Los datos se obtuvieron desde una estación fija muestreada a intervalos quincenales. Las áreas sombreadas indican los meses Niño y no-Niño utilizados para comparaciones estadísticas.

Figure 6. Seasonal changes in abundance (empty squares) and body length (filled circles) of adults euphausiids at Mejillones Bay upon conditions prior and during the El Niño 1997-98. Data were obtained from a fixed station sampled every 15 d. The shaded areas indicate the months of Niño and non-Niño used for statistical comparisons.

número de ejemplares observados durante el Niño impidió una comparación estadística de sus tallas corporales.

Euphausia sp. se registró en dos ocasiones en condición no-Niño, a fines de julio 1996 y a comienzos de octubre 1996. En condición Niño se encontró solamente a fines de septiembre 1997. Se registró una disminución en la talla promedio de adultos en la secuencia julio 1996 (5,40 mm), octubre 1996 (4,95 mm) y septiembre 1997 (4,54 mm). La talla media en la condición Niño fue significativamente inferior a la del período no-Niño (prueba- $t_{12;0,01} = 3,2$; $p < 0,01$). *N. megalops* se registró a finales de diciembre 1996, en condiciones de surgencia, con una abundancia de 10 ind·m⁻².

Los estadios larvales fueron muy abundantes (~8000 ind·m⁻²), independiente de la época del año (Fig. 7). En la fase Niño, los juveniles fueron más abundantes. Tanto en condición no-Niño como Niño, se observó una desaparición de los juveniles en diciembre-enero (Fig. 7). Las tallas de los juveniles disminuyeron durante la fase cálida (no-Niño: máximo = 5,17 mm; Niño: máximo = 4,29 mm). El análisis de varianza de una vía mostró que durante la condición Niño las tallas de juveniles fueron significativamente menores ($F_{1,31} = 5,6$; $p < 0,05$).

Los estadios *furcilia* fueron abundantes en ambos períodos, observándose un incremento durante la fase cálida (4306 ind·m⁻²), aparentemente asociado con una disminución de sus tallas (Fig. 7). No obstante la ANOVA no detectó diferencias significativas en sus tallas entre el período Niño y no-Niño ($F_{1,73} = 0,6$ $p > 0,05$). La abundancia de las larvas *calyptopis* fue alta durante El Niño, (septiembre 1997: 400 ind·m⁻²), incrementando continuamente hacia el final de la serie de tiempo (7775 ind·m⁻²). No pudo establecerse alguna tendencia en el tamaño de las larvas *calyptopis* debido a su baja abundancia en el período previo (no-Niño) (Fig. 7). Finalmente, los estadios más tempranos (*metanauplius*), se observaron en octubre 1996 (condición no-Niño) y en septiembre 1997, durante El Niño, con abundancias muy bajas, impidiendo comparaciones estadísticas de sus tallas.

Al comparar las abundancias entre los mismos meses (junio-enero) de una condición no-Niño (jun 96-ene 97) y una condición Niño (jun 97-ene 98) se encontró que la abundancia de adultos fue significativamente mayor en la condición no-Niño (Kruskall-Wallis: $\chi^2 = 6,44$; $p < 0,05$). Los estadios larvales (juveniles+*furcilia*+*calyptopis*) sin embar-

go, fueron significativamente más abundantes durante El Niño (Kruskall-Wallis: $\chi^2 = 5,47$; $p < 0,05$). El número de especies observadas disminuyó significativamente durante El Niño (Kruskall-Wallis: $\chi^2 = 6,40$; $p < 0,05$).

Cambios asociados a fases Niño y no-Niño

La comparación entre los cruceros de diciembre 1996 y julio 1997 sólo se realizó para los adultos (Tabla 2). El análisis de muestras reveló que la especie más abundante en ambas condiciones fue *E. mucronata*, con un promedio de 163 y 180 ind·m⁻², para una condición no-Niño y Niño, respectivamente.

Cuando predominaron las condiciones de surgencia costera (diciembre 1996), las especies más abundantes fueron *E. mucronata*, *E. distinguenda* y *Euphausia* sp. En condición Niño, se mantuvieron las mismas especies dominantes, no obstante *E. distinguenda* y *S. affine*, disminuyeron su abundancia (Tabla 2).

La distribución espacial de la abundancia integrada durante diciembre 1996 y julio 1997, mostró una tendencia a distribuirse uniformemente alrededor de la península en *E. mucronata*, *E. distinguenda* y *Euphausia* sp. (Fig. 8), pero con una leve disminución en su abundancia total (Tabla 2). Otras especies como *Nematoscelis megalops* y *Nemato-brachion flexipes*, presentaron una mayor dispersión durante el Niño, mientras que *S. longicorne* y *T. gregaria* se encontraron sólo en diciembre 1996 (Tabla 2).

El análisis de regresión múltiple paso-a-paso, reveló que las especies estuvieron negativa y significativamente asociadas con la concentración de oxígeno ($P < 0,05$) y la densidad del agua ($P < 0,01$) en diciembre 1996 (Tabla 3), encontrando las mayores abundancias asociadas con zonas de afloramiento de aguas de menor contenido de oxígeno y menos salinas. Esta asociación fue similar durante julio 1997, pero en las especies más abundantes (Tabla 3). Para ambos períodos no se detectó una asociación significativa entre abundancia-biomasa de fitoplancton. Un análisis más detallado, reveló que durante diciembre 1996 *S. affine*, *E. eximia* y *N. megalops*, presentaron una correlación negativa ($P < 0,05$) con la concentración de oxígeno y con la densidad ($P < 0,01$). En julio 1997 *E. eximia* presentó una correlación positiva con la temperatura superficial (TSM) ($P < 0,1$); *E. mucronata* y *Euphausia* sp. presentaron una correlación negativa con el oxí-

Figura 7. Cambios estacionales en la abundancia (cuadrados blancos) y la talla (círculos negros) de larvas de eufáusidos en bahía de Mejillones a través de condiciones previas y durante El Niño 1997-98. Los datos se obtuvieron desde una estación fija muestreada a intervalos quincenales. Las áreas sombreadas indican los meses Niño y no-Niño utilizados para comparaciones estadísticas.

Figure 7. Seasonal changes in abundance (empty squares) and body length (filled circles) of larval stages of euphausiids at Mejillones Bay upon conditions prior and during the El Niño 1997-98. Data were obtained from a fixed station sampled every 15 d. The shaded areas indicate the months of Niño and non-Niño used for statistical comparisons.

Tabla 2. Abundancia de especies de eufáusidos adultos (ind·m⁻²) frente a la península de Mejillones a partir de 53 y 60 estaciones muestreadas hasta los 200 m, en diciembre de 1996 y julio de 1997 respectivamente.

Table 2. Abundance of adults euphausiids species (ind·m⁻²) off Mejillones Peninsula in December 1996 and July 1997, sampled from the 0-200 m layer in 53 and 60 stations in December 1996, and July 1997 respectively.

Especie	Diciembre 1996				Julio 1997			
	Media	SD	CV	%	Media	SD	CV	%
<i>Euphausia mucronata</i>	180,4	406,0	2,3	40	163,5	417,0	2,6	57,6
<i>Euphausia distinguenda</i>	151,6	369,0	2,4	34	53,9	204,0	3,8	19,0
<i>Euphausia sp</i>	77,0	159,0	2,1	17	36,7	85,0	2,3	12,9
<i>Stylocheiron affine</i>	19,4	37,0	1,9	4	1,1	2,3	2,2	0,4
<i>Euphausia eximia</i>	15,7	39,7	2,5	3	15,1	28,0	1,9	5,3
<i>Nematoscelis megalops</i>	2,1	4,6	2,2	0,5	1,7	4,7	2,8	0,6
<i>Nematobrachion flexipes</i>	1,2	3,8	3,2	0,3	0,2	1,1	6,0	0,1
<i>Stylocheiron longicorne</i>	0,2	0,7	4,1	0,04	-	-	-	-
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0,1	1,0	7,2	0,03	0,9	1,8	2,1	0,3
<i>Thysanoessa gregaria</i>	0,1	0,6	5,1	0,03	-	-	-	-

Tabla 3. Regresión múltiple paso-a-paso entre la abundancia de eufáusidos y las variables oceanográficas en dos cruceros efectuados en diciembre de 1996 y julio de 1997. Se entregan los valores de probabilidad. El signo (+ o -) indica si la correlación es positiva o negativa. TSM: Temperatura superficial del mar, Chl-a: clorofila-a, O₂: oxígeno disuelto y SAL: salinidad.

Table 3. Stepwise multiple regression of euphausiids abundance as a function of oceanographic variables, in two cruises carried out in December 1996 and July 1997. Probability values are shown. (+ or -) indicate whether the correlation is positive or negative. TSM: Sea surface temperature, Chl-a: chlorophyll-a, O₂: dissolved oxygen and SAL: salinity.

DICIEMBRE 1996					
Especie	TSM (°C)	Chl-a (mg·m ⁻³)	O ₂ (ml·L ⁻¹)	SAL (psu)	σt
<i>Euphausia mucronata</i>	0,881	0,909	0,377	0,928	0,858
<i>Euphausia distinguenda</i>	0,995	0,309	0,301	0,977	0,913
<i>Euphausia sp.</i>	0,567	0,374	0,498	0,361	0,966
<i>Stylocheiron affine</i>	0,308	0,498	< 0,05(-)	0,273	< 0,01(-)
<i>Euphausia eximia</i>	0,921	0,610	< 0,05 (-)	0,964	< 0,01(-)
<i>Nematoscelis megalops</i>	0,364	0,392	< 0,05 (-)	0,243	< 0,01(-)
<i>Nematobrachion flexipes</i>	0,577	0,865	0,822	0,985	0,563
<i>Stylocheiron longicorne</i>	0,051	0,463	0,491	0,866	0,159
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0,870	0,834	0,790	0,913	0,905
<i>Thysanoessa gregaria</i>	0,578	0,850	0,689	0,866	0,577
JULIO 1997					
Especie	TSM (°C)	Chl-a (mg·m ⁻³)	O ₂ (ml·L ⁻¹)	SAL (psu)	σt
<i>Euphausia mucronata</i>	0,633	0,447	< 0,05 (-)	0,304	0,538
<i>Euphausia distinguenda</i>	0,283	0,688	< 0,01 (-)	0,755	0,361
<i>Euphausia sp.</i>	< 0,05 (-)	0,701	< 0,05 (-)	0,147	0,882
<i>Stylocheiron affine</i>	0,761	0,819	0,953	0,700	< 0,05(-)
<i>Euphausia eximia</i>	< 0,1 (+)	0,854	0,237	0,990	0,713
<i>Nematoscelis megalops</i>	0,822	0,936	0,277	0,860	0,963
<i>Nematobrachion flexipes</i>	0,295	0,133	0,592	0,254	0,156
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0,385	0,260	0,841	0,206	0,572

Figura 8. Distribución espacial de eufáusidos en la península de Mejillones en una condición no-Niño (diciembre 1996) y Niño (julio 1997). Los valores son abundancias integradas en la capa superior de 200 m.

Figure 8. Spatial distribution of euphausiids off Mejillones Peninsula under a condition prior to the 1997-98 El Niño (December 1996), and during the El Niño conditions (July 1997). Abundances are integrated over the upper 200 m.

geno ($P < 0,05$), al igual que *E. distinguenda* ($P < 0,01$); mientras que *S. affine* mostró una correlación negativa ($P < 0,05$) con la densidad del agua.

Se observó un intercambio diurno/nocturno de individuos entre ambos estratos de acuerdo al índice de distribución vertical (IDV) en función de la hora de muestreo en *E. mucronata* y *E. distinguenda* en diciembre 1996 (Fig. 9). Los individuos se agregaron en el estrato de 50-200 m en las horas diurnas, aumentando su abundancia en la capa superior (0-50 m) durante la noche. *E. eximia* mostró un patrón similar en este mismo período (Fig. 9), aunque incierto por la ausencia de individuos en la capa profunda durante el día. El patrón de migración vertical de *Euphausia* sp. no fue claro, sin embargo, se detectó una tendencia a permanecer en el estrato inferior independiente de la hora del día (Fig. 9).

En condiciones Niño (julio 1997), el patrón de migración vertical de todas las especies parece haber sido alterado. *E. mucronata* presentó una tendencia a la mayor dispersión en la columna de agua, sin un claro patrón de migración diurno/nocturno entre ambos estratos (Fig. 9). En *E. distinguenda* y *E. eximia*, se encontró una tendencia a la desaparición de individuos en la columna de agua durante el día, con excepción de *S. affine* que desaparece de la columna de agua independiente de la hora del día.

El efecto combinado del estrato muestreado, la condición diurna/nocturna y la influencia de la condición Niño v/s no-Niño sobre las abundancias se examinó mediante ANOVA de tres vías (Tabla 4). El Niño afectó significativamente las abundancias de *E. distinguenda*, *Euphausia* sp. y *S. affine*. Las diferencias entre las abundancias de ambos estratos

Tabla 4. ANOVA de tres vías para estudiar el efecto combinado del estrato de muestreo, diurno/nocturno y condición Niño v/s no-Niño, sobre las abundancias de ejemplares adultos de especies de eufáusidos encontrados en dos cruceros realizados en diciembre de 1996 y julio de 1997. Los datos se normalizaron por transformación logarítmica. gl: grados de libertad, F: prueba de Fisher, y P: probabilidad.

Tabla 4. Three-way ANOVA to test the combined effect of sampling strata, diel and Niño v/s non-Niño condition, on the abundance of adults euphausiids found in two cruises in December 1996 and July 1997. Data were log-normalized. gl: degrees of freedom, F: Fisher test, and P: probability.

Fuente de variación	Especie	gl	F	P
EL NIÑO	<i>E. mucronata</i>	1	0,31	0,58
	<i>E. distinguenda</i>	1	6,80	< 0,05 **
	<i>Euphausia</i> sp.	1	4,02	< 0,05 **
	<i>S. affine</i>	1	28,98	< 0,001 ***
	<i>E. eximia</i>	1	0,06	0,80
	<i>N. megalops</i>	1	0,27	0,60
ESTRATO	<i>E. mucronata</i>	1	1,85	0,18
	<i>E. distinguenda</i>	1	0,01	0,93
	<i>Euphausia</i> sp.	1	3,04	0,08
	<i>S. affine</i>	1	5,65	< 0,05 **
	<i>E. eximia</i>	1	6,65	< 0,05 **
	<i>N. megalops</i>	1	7,12	< 0,05 **
DIA / NOCHE	<i>E. mucronata</i>	1	18,03	< 0,001 ***
	<i>E. distinguenda</i>	1	3,62	0,06
	<i>Euphausia</i> sp.	1	1,31	0,25
	<i>S. affine</i>	1	11,14	< 0,05 **
	<i>E. eximia</i>	1	17,09	< 0,001 ***
	<i>N. megalops</i>	1	5,09	< 0,05 **
ERROR		222

Figura 9. Índice de Distribución Vertical (IDV) en función de la hora de muestreo de las especies de eufáusidos en la península de Mejillones durante una condición no-Niño (diciembre 1996) y Niño (julio 1997). IDV compara las abundancias relativas entre las capas 0-50 m y 50-200 m. El área sombreada indica las horas nocturnas.

Figure 9. The vertical distribution index (IDV) as a function of sampling time of euphausiid species off Mejillones Peninsula during conditions prior to the El Niño 1997-98 (December 1996), and during the El Niño period (July 1997). IDV compares the relative abundance between the 0-50 m and 50-200 m layers. The shaded area indicates the dark hours at nighttime.

se manifestaron en *S. affine*, *E. eximia* y *N. megalops*, mientras que la migración diurna/nocturna entre ambos estratos fue significativa para la mayoría de las especies (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Si bien todas las especies de eufáusidos habían sido descritas previamente para la zona (Antezana, 1970, 1978; Antezana *et al.*, 1976), no existía información respecto a fluctuaciones estacionales de su abundancia, por lo que este estudio constituye una primera aproximación para comprender la influencia de El Niño en la distribución y abundancia de eufáusidos en zonas de surgencia del SCH.

La alta densidad de eufáusidos en la zona de estudio, revela que este grupo puede ser muy importante en términos de biomasa de zooplancton y como eslabón de transferencia de carbono hacia niveles tróficos superiores. La abundancia numérica de *E. mucronata*, por ejemplo, es equivalente a las densidades observadas para diferentes especies de copépodos herbívoros (Escribano, 1998), considerando que el tamaño de este organismo es entre 5 a 10 veces mayor que el de un copépodo. Un mayor tamaño, además de permitir una mayor predación sobre el fitoplancton, le confiere una mayor capacidad de migración en el plano vertical y horizontal. Esta capacidad le permite a su vez un mayor grado de independencia a los efectos advectivos derivados de la surgencia costera (Marín *et al.*, 2001), y a los efectos de la aparición de masas de aguas “anormales” durante El Niño, a diferencia del copépodo dominante *Calanus chilensis*, que parece más susceptible de ser advectado por la circulación (Escribano y McLaren, 1999), al igual que ocurre con la mayor parte de los copépodos de la zona (Escribano e Hidalgo, 2000b). Por estas razones, no parece sorprendente que *E. mucronata* posea un ritmo diario de migración vertical. Además, la capacidad migratoria de esta especie le confiere la posibilidad de ingresar a la capa mínima de oxígeno (Antezana, 1978), ubicada en la zona de estudio cerca de los 200 m en aguas oceánicas, y entre 30-50 m en aguas costeras, producto del afloramiento de las aguas ecuatoriales subsuperficiales (Morales *et al.*, 1996).

Muchas especies de eufáusidos parecen particionar verticalmente la columna de agua, posiblemente como una manera de reducir las interacciones interespecíficas (Barange, 1990). En este contexto, la desaparición de algunas especies

(ej. *E. eximia*) de la columna de agua durante el día en condiciones del Niño (Fig. 9), sugiere que pudo haber tenido una migración vertical más profunda (> 200 m). Esta capacidad de migrar a mayores profundidades permitiría a estas especies explotar ambientes profundos sin verse sometidas a condiciones aparentemente “anormales” en el estrato superior durante El Niño.

Durante la surgencia existe una tendencia a las agregaciones en los núcleos fríos de afloramiento, los cuales coinciden con la mayor concentración del fitoplancton (Fig. 3c). Esta tendencia queda en evidencia por las asociaciones significativas con bajos niveles de oxígeno superficial, que ocurren en los núcleos de surgencia. Sin embargo, la asociación entre abundancia-oxígeno se presentó solamente en las especies de mediana abundancia en diciembre de 1996. Esto sugiere que las especies más abundantes, *E. mucronata* y *E. distinguenda*, parecen más bien explotar los bordes de los focos de surgencia donde se forman los frentes de masas de agua (Fig. 3).

Por otro lado, los gradientes térmicos horizontales observados durante la surgencia (Marín *et al.*, 2001), fueron menos intensos durante El Niño (Fig. 3), y las especies parecen concentrarse directamente sobre los núcleos de afloramiento. En la condición Niño, la distribución está alterada para la mayoría de las especies y se refleja principalmente en la disminución de abundancia. Esto lleva a pensar que El Niño tiene un impacto negativo sobre la abundancia de estos organismos, como se ha sugerido tradicionalmente (Arntz y Fahrbach, 1996). No obstante, es difícil establecer el efecto del Niño en una situación de invierno (julio 1997), utilizando como referencia una condición normal de época de primavera, donde el zooplancton normalmente incrementa su abundancia por razones reproductivas (Escribano y McLaren, 1999). De hecho, con excepción de *E. mucronata* que siempre es abundante, las otras especies observadas en bahía de Mejillones son escasas, tanto para el invierno de 1996, como el invierno de 1997. Por lo tanto, la disminución de abundancia detectada en 1997 puede asociarse a un efecto estacional más que al fenómeno El Niño. Si bien es cierto que los adultos disminuyeron su abundancia durante el Niño, al examinar la serie temporal, en general los estadios larvales en Mejillones (Fig. 7), aumentaron sus abundancias durante el Niño, indicando que la reproducción fue sostenida y que incluso aumentó en ese período sugiriendo un impacto positivo sobre la abundancia de los eufáusidos.

Estos resultados muestran que son pocas las especies que ingresan a la bahía, al menos en estadios adultos. Sin embargo, se debe considerar que el muestreo de la serie temporal se realizó sólo durante el día y hasta un máximo de 75 m de profundidad, lo cual puede afectar la captura de estos organismos (Brinton, 1967). La posibilidad de escape a la red durante las horas de luz, es menor para los estadios juveniles y larvales (Brinton, 1967), lo que permite su muestreo. Considerando la alta abundancia de los estadios larvales ($\sim 8.000 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y la presencia continua de *E. mucronata* en el plancton, el mayor porcentaje de estos estadios larvales colectados correspondería a esta especie. Al respecto, los estadios más tempranos, *calyptopis* y *metanauplius*, se presentaron en ambas estaciones primaverales analizadas (septiembre-diciembre 1996 y 1997), lo cual sugiere que en este período se intensifica la reproducción. No obstante, la razón sexual cercana a la unidad registrada en junio de 1996, sugiere que la reproducción debería iniciarse durante el invierno, con posterior desarrollo de la cohorte hacia la primavera. Se desconoce con exactitud el tiempo generacional de esta especie. Sin embargo, la presencia de *calyptopis* y *furcilia* en varios períodos sugiere que el proceso reproductivo puede ser continuo durante el año, con una intensificación en primavera. Este ciclo vital puede ser similar para las otras especies observadas, aunque se requeriría un estudio más detallado de estadios a través del año, superando problemas asociados al muestreo, como la evasión a la red.

Numerosos trabajos sostienen que El Niño afecta negativamente la productividad del ecosistema pelágico en el Pacífico Sur (Arntz y Fahrbach, 1996). Tales conclusiones provienen regularmente de observaciones del Pacífico Ecuatorial Central (Chávez *et al.*, 1999). Sin embargo, existe escasa información para confirmar el impacto del fenómeno en la productividad de aguas costeras del sistema de la corriente de Humboldt (Arntz y Fahrbach, 1996). Durante el reciente El Niño 1997-98, considerado uno de los más intensos registrados (McPhaden, 1999), se observaron drásticos cambios en la columna de agua (Fig. 2) asociados a las ondas Kelvin provenientes del Ecuador (Ulloa *et al.*, 2001; Hidalgo y Escribano, 2001). Las respuestas del zooplancton, sin embargo, no muestran impactos dramáticos sobre la abundancia y diversidad (Hidalgo y Escribano, 2001), sino por el contrario un efecto positivo en la abundancia asociado al aumento en temperatura y oxigenación de la columna de agua (Ulloa *et al.*, 2001).

Durante El Niño aparentemente también hubo surgencia con afloramiento de agua relativamente cálida (alrededor de 18°C), lo que explicaría que, pese a encontrarse dispersa, la concentración de clorofila no disminuyó tan drásticamente. Al parecer, a pesar de los cambios oceanográficos observados, los nutrientes no decayeron significativamente, permitiendo mantener los niveles de producción primaria y por tal razón, la biomasa de fitoplancton, que constituye la base del alimento para el zooplancton. De hecho la serie de tiempo (Fig. 2) muestra que la clorofila se mantuvo en niveles superiores a $2,5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en la capa fótica en todo el período de estudio. Por otro lado, la producción primaria aumentó levemente en julio de 1997 (condición Niño) comparada a enero del mismo año en una condición no-Niño (González *et al.*, 1998). La disminución de biomasa del fitoplancton de julio-agosto 1997, se explicaría por una disminución asociada a la época invernal más que al fenómeno El Niño, ya que lo mismo había ocurrido en el período julio-agosto 1996.

Otro aspecto asociado a El Niño fue la disminución de tallas de los adultos y juveniles. Considerando que estos organismos poseen un desarrollo discreto, el acortamiento de los períodos intermudales, podría originar un menor tamaño al estadio terminal, debido a un menor tiempo disponible para el crecimiento somático. El aumento de la temperatura, dada su alta influencia sobre las tasas de desarrollo de crustáceos (Escribano *et al.*, 1998), podría producir este acortamiento del período intermudal.

Los resultados derivados de este estudio indican que, al igual que otros organismos del plancton, los eufáusidos mantienen niveles elevados de biomasa durante El Niño y que las disminuciones observadas en julio de 1997 se asociarían más a un cambio estacional, como también a una potencial migración vertical a aguas profundas ($> 200 \text{ m}$) durante las horas diurnas. El aumento de estadios tempranos en bahía de Mejillones durante El Niño entrega apoyo adicional a esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio ha sido financiado por CONICYT, proyecto Fondecyt 196-1265 de Rubén Escribano. El estudio comprende en forma sustancial el desarrollo de la tesis de Diego Fernández para optar al título de Ingeniero en Acuicultura. Además se agradece a Gonzalo Olivares y Víctor Marín su apoyo para la identificación de especies.

REFERENCIAS

- Antezana, T. 1970.** Eufáusidos de la costa de Chile. Su rol en la economía del mar. *Rev. Biol. Mar.*, 14: 19-27.
- Antezana, T. 1978.** Distribution of euphausiids in the Chile-Perú Current with particular reference to the endemic *Euphausia mucronata* and the oxygen minimum layer. Ph.D. Thesis dissertation, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, 466 pp.
- Antezana, T., N. Aguirre y R. Bustamante. 1976.** Clave ilustrada y distribución latitudinal de los eufáusidos del Océano Antártico (Crustacea, Zooplankton). *Ser. Cient. Inst. Antártico Chil.* 4: 53-68.
- Antezana, T. y E. Brinton. 1981.** Euphausiacea. En: D. Boltovskoy (ed.). *Atlas del zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino*. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina, pp. 681-698.
- Arntz, W. y E. Fahrbach. 1996.** El Niño: Experimento climático de la naturaleza. Fondo de Cultura Económica, México, 312 pp.
- Barange, M. 1990.** Vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela upwelling system. *J. Plankton Res.*, 12: 1223-1237.
- Brinton, E. 1967.** Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 451-487.
- Chávez, F., P. Strutton, G. Friederich, R. Feely, G. Feldman, D. Foley y J. Mcphaden. 1999.** Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. *Science*, 286: 2126-2131.
- Escribano, R. 1998.** Population dynamics of *Calanus chilensis* in the Chilean Eastern Boundary Humboldt Current. *Fish. Oceanogr.*, 7: 245-251.
- Escribano, R. y P. Hidalgo. 2000a.** Influence of El Niño and La Niña on the population dynamics of *Calanus chilensis* in the Humboldt Current ecosystem of northern Chile. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 1867-1874.
- Escribano, R. y P. Hidalgo. 2000b.** Spatial distribution of copepods in the north of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 80: 283-290.
- Escribano, R. y I. McLaren. 1999.** Production of *Calanus chilensis* in the upwelling area of Antofagasta, northern Chile. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 177: 147-156.
- Escribano, R., V. Marín y C. Iribarren. 2000.** Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Peninsula Mejillones, northern Chile: the influence of the oxygen minimum layer. *Sci. Mar.*, 64: 69-77.
- Escribano, R., L. Rodríguez y C. Iribarren. 1998.** Temperature-dependent development and growth of *Calanus chilensis* Brodsky from northern Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 229: 19-34.
- Fonseca, T. y M. Farías. 1987.** Estudio del proceso de surgencia en la costa chilena utilizando percepción remota. *Invest. Pesq.*, Valparaíso, 33: 36-46.
- Gibbons, M., V. Spiridonov y G. Tarling. 1999.** Euphausiacea. En: D. Boltovskoy (ed.) *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1241-1279.
- González, H., G. Daneri, D. Figueroa, J. Iriarte, N. Lefevre, G. Pizarro, R. Quiñones, M. Sobarzo y A. Troncoso. 1998.** Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano profundo e intercambio océano-atmósfera de CO₂ en la zona norte de la Corriente de Humboldt (23°S): Posibles efectos del evento El Niño, 1997-98 en Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 71: 429-458.
- Hidalgo, P. y R. Escribano. 2001.** Succession of pelagic copepod species in coastal waters off northern Chile: the influence of the 1997-98 El Niño. *Hydrobiologia*, 453: 153-160.
- Huntley, M. y F. Escritor. 1991.** Dynamics of *Calanoides acutus* (Copepoda, Calanoida) in Antarctic coastal waters. *Deep-Sea Res.*, 38: 1145-1167.
- Marín, V., R. Escribano, L. Delgado, G. Olivares y P. Hidalgo. 2001.** Nearshore circulation in a coastal upwelling site off the northern Humboldt current system. *Cont. Shelf Res.*, 21: 1317-1329.
- Marín, V., L. Rodríguez, L. Vallejo, J. Fuenteseca y E. Oyarce. 1993.** Efecto de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 66: 479-491.

- McPhaden, M. 1999.** Genesis and evolution of the 1997-98 El Niño. *Science*, 283: 950-954.
- Meléndez, R. 1983/84.** Alimentación de *Merluccius gayi* (Guichenot) frente a Chile central (36°05'-36°50'). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 40: 145-152.
- Morales, C., J. Blanco, M. Braun, H. Reyes y 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.
- Ohman, M. 1990.** The demographic benefit of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.*, 60: 257-281.
- Pillar, S., D. Armstrong y L. Hutchings. 1989.** Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela current. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 53: 179-190.
- Rodríguez, L., V. Marín, M. Farías y E. Oyarce. 1991.** Identification of an upwelling zone by remote sensing and in situ measurements, Mejillones del Sur Bay (Antofagasta-Chile). *Sci. Mar.*, 55: 467-473.
- Ulloa, O., R. Escribano, S. Hormazábal, R. Quiñones, R. González y M. Ramos. 2001.** Evolution and biological effects of the 1997-98 El Niño in the upwelling ecosystem off northern Chile. *Geophys. Res. Lett.*, 28: 1591-1594.
- Zaret, T. y J. Suffern. 1976.** Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 804-813.