

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS EN
ECOLOGÍA MARINA**

**Variación latitudinal de moluscos holoplanctónicos y su
relación con variables hidrográficas frente a la costa
occidental de Baja California durante el periodo 2006-2008**

Tesis

Que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Presenta:

Ofir Molina González

Ensenada, Baja California, México
2014

Tesis defendida por
Ofir Molina González.
y aprobada por el siguiente comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Director del Comité

Dr. Gilberto Gaxiola Castro
Miembro del Comité

Dr. José Gómez Valdés
Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo

Coordinador del Posgrado en
Ciencias en Ecología Marina.

Dr. Jesús Favela Vara

Director de la
Dirección de Estudios de Posgrado

Octubre, 2014

Resumen de la tesis que presenta **Ofir Molina González**, como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Variación latitudinal de moluscos holoplanctónicos y su relación con variables hidrográficas frente a la costa occidental de Baja California durante el periodo 2006-2008

Resumen realizado por:

Ofir Molina González

Con el fin de caracterizar la composición y abundancia de los moluscos holoplanctónicos en relación con variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-*a*) se analizó su variación latitudinal y estacional. Se seleccionaron muestras de zooplancton a lo largo de un transecto compuesto perpendicular a la costa occidental de Baja California, de nueve cruceros IMECOCAL realizados durante invierno, primavera y verano de 2006 a 2008. Se identificaron y contaron los pterópodos y heterópodos a nivel de género. Se encontraron diferencias latitudinales en las variables abióticas, con mayor temperatura y salinidad pero menores concentraciones de oxígeno disuelto al sur de Punta Eugenia. El oxígeno disuelto presentó concentraciones particularmente bajas en la temporada de verano en toda la columna de agua durante los tres años analizados y condiciones hipóxicas (<0.5 ml/L) por encima de los 100 metros de profundidad en algunas localidades. No obstante que en las variables abióticas se observaron marcadas diferencias entre zonas, sólo se vieron reflejadas en *Desmopterus* y *Pterotrachea*, con mayores abundancias al norte y sur respectivamente. En cambio la comparación interanual y estacional de las abundancias de pterópodos y heterópodos arrojó diferencias significativas. La variabilidad estacional predominó pero también se observaron diferencias interanuales debido a eventos climáticos como El Niño 2006-2007 y La Niña 2007-2008. Notablemente el pseudotecosomado *Corolla*, el cual es un fuerte pastoreador, tuvo máximas abundancias en 2007 durante el periodo de transición El Niño-La Niña. La mínima temperatura observada en la capa de mezcla (10.37°C) durante el periodo de estudio ocurrió en abril 2008, la cual tuvo un efecto negativo, pues se observó una disminución de moluscos pelágicos, a pesar de las altas concentraciones de clorofila registradas (hasta 3.26 mg/m³). Posteriormente, en julio de 2008 cuando La Niña se relajó hubo un fuerte incremento de organismos del orden *Gymnosomata* y el heterópodo *Atlanta*.

Palabras Clave: Zooplancton, Pterópodos, Heterópodos, Corriente de California.

Abstract of the thesis presented by **Ofir Molina González** as a partial requirement to obtain the Master in Science degree in Marine Ecology.

“Variación latitudinal de moluscos holoplanctónicos y su relación con variables hidrográficas frente a la costa occidental de Baja California durante el periodo 2006-2008.”

Abstract by:

Ofir Molina González

Latitudinal and seasonal variability in abundances of holoplanktonic molluscs were analyzed in order to characterize their composition related to environmental variables (temperature, salinity, dissolved oxygen, and chlorophyll-a). Zooplankton samples were selected along a perpendicular transect off the western coast of Baja California, from nine IMECOCAL cruises performed during winter, spring and summer of 2006 to 2008. Heteropods and pteropods were identified and counted to genera level. Latitudinal differences in abiotic variables were found, with higher temperature and salinity but lower dissolved oxygen concentrations southern to Punta Eugenia. The dissolved oxygen presented low concentrations during summer of the three analyzed years throughout the water column, and hypoxic conditions (<0.5 ml / L) above of 100 meters depth in some locations. Despite of abiotic variables had strong differences between areas, only were reflected in *Desmopterus* and *Pterotrachea*, with higher abundances at north and south respectively. In contrast, the interannual and seasonal comparison for pteropods and heteropods abundances showed significant differences. The seasonal variability was dominant but also interannual differences were observed due to climatic events such as El Niño 2006-2007 and La Niña in 2007-2008. There were remarkable changes observed in the pseudothecosome *Corolla*, which is a strong grazer, and had maximum abundances in 2007 during the transition period El Niño-La Niña. The minimum temperature in the mixed layer (10.37 °C) during the study period occurred in April 2008, with negative effect on pelagic mollusks observing a decrease in their abundances, despite of high chlorophyll concentrations recorded (up to 3.26 mg / m³). Subsequently, during the relaxation of La Niña in July 2008, there was an increase in abundances of the order Gymnosomata and in the heteropod *Atlanta*.

Keywords: Zooplankton, Pteropods, Heteropods, California Current.

Dedicatorias

A mi Dios

Sin su apoyo esta tesis no hubiera sido posible. . .

“Esfuézate y sé valiente. . .”

A mi amada amiga, novia y ahora esposa. . . Te amo Dulce.

Victor. . .

Llegaste a llenar mi vida de nuevos retos.

Papá, mamá y Elías. . .

Sin lugar a dudas este trabajo es gracias a su apoyo incondicional.

Agradecimientos

Como poder iniciar este espacio sin darle gracias al creador de todo, mi Dios GRACIAS.

Gracias a mi familia. Dulce, Víctor, Papá, Mamá y Elías los amo con el corazón.

Agradezco de una manera muy especial a la Dra. Berta Lavaniegos quien con sus consejos e incondicional apoyo me ayudo a realizar este paso, gracias por todos sus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo y por compartir su conocimiento conmigo.

A los Drs. José Gómez Valdés y Gilberto Gaxiola Castro por aceptar ser miembros de mi comité y contribuir con sus atinados comentarios y ayudar al mejoramiento de mi trabajo.

A CONACyT que gracias a la beca obtenida durante los pasados dos años, fue posible la realización de esta maestría.

Contenido

Abstract.....	III
Dedicatorias.....	IV
Agradecimientos.....	V
Lista de figuras.....	VIII
Lista de tablas.....	XI
1. Introducción.....	1
1.1 Moluscos planctónicos.....	1
1.2 Sistema de la Corriente de California.....	4
1.2.1 Corrientes y masas de agua.....	4
1.2.2 Variabilidad temporal.....	5
1.2.3 Periodo de estudio.....	8
1.2.4 Estudios de moluscos planctónicos en el SCC y zonas adyacentes.	12
1.3 Objetivos.....	15
1.3.1 Objetivo general.....	15
1.3.2 Objetivos específicos.....	15
1.4 Hipótesis.....	16
2. Metodología.....	17
2.1 Área de estudio.....	17
2.2 Muestreo.....	18
2.3 Análisis en laboratorio.....	20
2.4 Tratamiento de los datos.....	22
3. Resultados.....	24
3.1 Hidrografía.....	24
3.1.1 Temperatura.....	24
3.1.2 Salinidad.....	25
3.1.3 Oxígeno disuelto.....	26
3.1.4 Masas de agua.....	27

Contenido (Continuación)

3.1.5	Clorofila	29
3.2	Variabilidad biológica	30
3.2.1	Variabilidad estacional e interanual	32
3.2.1.1	Pterópodos con concha calcárea (Euthecosomata)	32
3.2.1.2	Pterópodos con concha orgánica (Pseudothecosomata)	37
3.2.1.3	Pterópodos sin concha (Gymnosomata)	39
3.2.1.4	Heterópodos (Heteropoda)	40
3.2.2	Variabilidad regional	43
3.3	Análisis de conglomerados faunísticos	45
3.4	Acoplamiento físico-biológico	51
4.	Discusión	54
4.1	Evidencias físicas de los cambios interanuales	54
4.2	Efectos biológicos en el ecosistema	56
4.2.1	Productores primarios	56
4.2.2	Efectos en moluscos planctónicos	57
4.2.2.1	Variabilidad interanual	57
4.2.2.2	Variabilidad estacional	59
4.2.2.3	Variabilidad regional	60
4.3	Estudios de largo plazo con moluscos pelágicos y la importancia del monitoreo	61
5.	Conclusiones	63
	Referencias bibliográficas	65
	Anexos	72
	Anexo 1. Variables físico-químicas	72
	Anexo 2. Presencia de géneros de moluscos holoplanctónicos por crucero	

Lista de figuras

Figura		Página
1	Ejemplos de los grupos de moluscos pelágicos analizados en este estudio: el heterópodo <i>Carinaria japonica</i> (a), el pterópodo tecosomado <i>Limacina helicina</i> (b) y el pterópodo gymnosomado <i>Clione Limacina</i> (c).	2
2	Índice de El Niño en la región 3.4 de 2000 a 2010 enfatizando en el periodo 2006-2008. Las flechas indican cuando fue realizado cada muestreo utilizado para este estudio. Modificado de Office of the Washington State climatologist (http://www.climate.washington.edu).....	10
3	Zonas biogeográficas establecidas por McGowan (1968).....	12
4	Red de estaciones IMECOCAL. Se indica en rojo el transecto compuesto paralelo a la costa seleccionado para este estudio. La batimetría se muestra en metros (Modificada de Durazo y Baumgartner, 2002).	18
5	Diagramas T-S e isopichnas (σ_t ; kg m ⁻³) por crucero. En escala de color se indica la concentración de oxígeno (ml/L), así como el rango de variación de las diferentes masas de agua presentes en la región: ASA = Agua Subártica, ATS = Agua Tropical Superficial, ATr = Agua Transicional, AStS = Agua Subtropical Superficial, AESs = Agua Ecuatorial Subsuperficial, y AIP = Agua Intermedia del Pacífico. Clasificación de las masas de agua basada en Durazo y Baumgartner (2002).	27
6	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) de los géneros de moluscos holoplanctónicos (a) agrupados en muestreos diurnos y nocturnos (b).....	30
7	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Cavolinia</i>	31
8	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Clio</i>	32
9	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Creseis</i>	33

Lista de figuras (Continuación)

Figura		Página
10	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Cuvierina</i>	34
11	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Limacina</i>	35
12	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Corolla</i>	37
13	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Desmopterus</i>	38
14	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Peraclis</i>	39
15	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del orden <i>Gymnosomata</i>	40
16	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Atlanta</i>	41
17	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Carinaria</i>	42
18	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Firoloida</i>	43

Lista de figuras (Continuación)

Figura		Página
19	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género <i>Atlanta</i>	44
20	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero por región del género <i>Desmopterus</i>	46
21	Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero por región del género <i>Pterotrachea</i>	47
22	Análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de similitud: dendrograma (a) y NMDS (b), en donde se aprecian los grupos A y B.	49
23	Porcentaje de contribución a la similitud de los géneros de moluscos holoplanctónicos en los conglomerados derivados del NMDS (Figura 22) calculados con la prueba SIMPER (a) y sus abundancia en medias geométricas apiladas (b).....	50
24	Análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de similitud de las estaciones del grupo B: dendrograma (a), NMDS bidimensional (b) en donde se aprecian los subgrupos B1 y B3 así como un NMDS con una visión tridimensional (c) en el que se ven claramente los tres subgrupos.....	52
25	Porcentaje de contribución a la similitud de los géneros de moluscos holoplanctónicos pertenecientes al grupo B derivado del NMDS (Figura 24) calculados con la prueba SIMPER (a) y sus abundancia en medias geométricas apiladas (b).....	53
26	NMDS mostrado en la figura 22b indicando el valor de las variables ambientales de dS (a), clorofila-a a 10 m (b) y temperatura a 100 m (c). Estas variables estuvieron dentro de las mejores combinaciones correlacionadas con la matriz de variables biológicas (ver Tabla 9).....	56

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Características fisicoquímicas de las diferentes masas de agua presentes en el SCC. T: Temperatura, S: Salinidad, O ₂ : Oxígeno disuelto; A: Alto, B: Bajo (traducida de Lynn y Simpson, 1987).....	5
2	Cruceros IMECOCAL analizados entre 2006 y 2008. El número de estaciones hace referencia a la cantidad de estaciones por crucero incluidas en el estudio.	16
3	Tabla de calibraciones para valores de oxígeno, por crucero (0602, 0604, 0607, 0701, 0704, 0708, 0801, 0804, 0807) por año (2006, 2007 y 2008) y todos los cruceros en conjunto (TODOS). Se muestra la ecuación de la recta así como el valor de R ²	20
4	Variables físico-químicas utilizadas para el análisis BIOENV y su respectivo código.	22
5	Valores promedio de Chl-a integrada en los primeros 200 m de profundidad durante las 9 campañas oceanográficas comprendidas en el estudio y desviación estándar.	28
6	Presencia de los géneros de moluscos holoplanctónicos en las muestras analizadas por crucero.	29
7	Resultados de la prueba de análisis de varianza de 2 factores (año y estación). En color rojo se resalta en donde existió diferencia estadísticamente significativa.....	36
8	Resultados de prueba t-Student comparando la abundancia por zonas (norte - sur). En color rojo se resalta en donde existió diferencia estadísticamente significativa.	45
9	Valores de correlación obtenido para las diez mejores combinaciones de correlación en el análisis BIOENV.....	54

Lista de tablas (Continuación).

Tabla		Página
10	Evolución del ENSO en la región 3.4 del Pacífico (basado en la figura 2) y frente a Baja California pormenorizada en función de los cruceros analizados en este estudio. Anomalías frente a Baja California basadas en McClatchie <i>et al.</i> , (2009).	57

1. Introducción

Dentro del programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL) se desarrollan investigaciones sobre el ecosistema pelágico en el sector sur de la Corriente de California (CC). Diversos organismos planctónicos han sido objeto de estudio principalmente crustáceos y salpas. Sin embargo, se han realizado pocas investigaciones sobre moluscos pelágicos, por lo que en este trabajo se pretende ampliar el conocimiento de estos organismos en la región frente a la costa occidental de Baja California.

1.1 Moluscos planctónicos

Los moluscos gasterópodos pelágicos constituyen un pequeño grupo de diferentes subclases, siendo dos órdenes de opistobranquios (Thecosomata y Gymnosomata) y un suborden de prosobranquios (Heteropoda) los mejor representados en el pelagial. Existen unas pocas especies neustónicas de nudibranquios y jantinidos, pero no son objeto de esta investigación.

Los pterópodos y los heterópodos (Figura 1) poseen diversas adaptaciones a la vida pelágica, como son el tener una talla pequeña, el pie modificado para la natación y una delgada concha de carbonato de calcio (aragonita).

El término pterópodo es el nombre informal para los moluscos planctónicos de los órdenes Thecosomata (con concha) y Gymnosomata (sin concha) (Van der Spoel y Dadón, 1999).

En los pterópodos el pie está transformado en dos aletas con forma de alas proyectadas lateralmente y son utilizadas para la natación. Presentan además un lóbulo pedal posterior involucrado en la alimentación (Lalli y Gilmer, 1989).

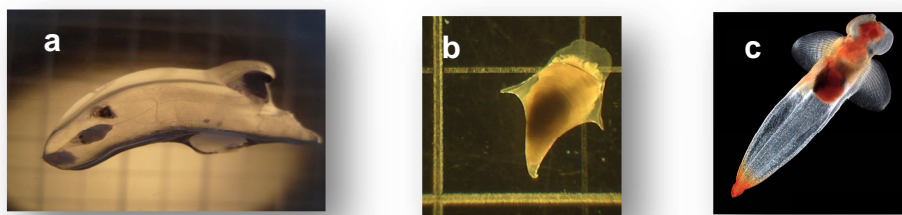


Figura 1. Ejemplos de los grupos de moluscos pelágicos analizados en este estudio: el heterópodo *Carinaria japonica* (a), el pterópodo tecosomado *Limacina helicina* (b) y el pterópodo gymnosomado *Clione limacina* (c).

En los heterópodos el pie se encuentra representado sólo por un gran músculo en forma de aleta ventral y una ventosa presente en el borde post-ventral. La morfología de la concha muestra dos tipos de adaptaciones, el tipo de Atlantidae con la concha completa pero de tamaño pequeño y el tipo reducida (Van der Spoel, 1996), que en algunos incluso se ha perdido en el estadio adulto (p. ej. *Pterotrachea coronata*).

En general los pterópodos son organismos hermafroditas protándricos. Los huevos son liberados en tiras gelatinosas, posteriormente se produce una larva veliger que sufre metamorfosis y se convierte en juvenil. Algunas especies como *Limacina helicooides* presentan ovoviparidad la cual se explica como una adaptación a la vida en profundidad.

La reproducción asexual ha sido descrita para sólo dos especies: *Clio pyramidata* y *C. polita*, pero aún no se ha comprendido totalmente su ciclo reproductivo (Van der Spoel, 1996).

Los heterópodos por su parte son dioicos y presentan cierto grado de dimorfismo sexual. La transferencia del espermatozoides del macho a la hembra se realiza por medio de espermatóforos. En la etapa larval (veliger) se desarrolla una concha espiralada en todas las especies, así como un velo con tres o cuatro lóbulos, para después sufrir metamorfosis al estadio adulto (Van der Spoel, 1996).

La forma de alimentación también difiere entre los grupos de moluscos pelágicos. Los pterópodos son organismos con una amplia gama de mecanismos de alimentación, los tecosomados son fitoplanctófagos y utilizan redes mucosas para capturar y enredar partículas (Lalli y Gilmer, 1989), mientras que los

gimnosomados y los heterópodos son organismos carnívoros (Van der Spoel y Boltovskoy, 1981). Los gimnosomados son carnívoros especializados alimentándose de tecosomados (Van der Spoel y Boltovskoy, 1981).

Los heterópodos utilizan la vista para localizar a sus presas, lo que sugiere que están restringidos a vivir en las aguas superficiales iluminadas, así como a alimentarse únicamente durante horas de luz. Sin embargo existen registros de especies recolectadas durante la noche por debajo de los 200 m de profundidad con el intestino lleno, lo que insta a pensar que se alimentan de organismos bioluminiscentes (Lalli y Gilmer, 1989).

Por su tamaño pequeño y su hábito herbívoro, los pterópodos tecosomados, se nutren de microzooplancton, mientras que peces, ballenas, aves marinas, tortugas, medusas y pterópodos gimnosomados, se han registrado como sus depredadores (Van der Spoel, 1996). Brodeur y Busby (1998) reportaron la presencia de *Limacina helicina*, en contenidos estomacales del salmón del Atlántico *Salmo salair*.

Los heterópodos tienen una alimentación oportunista incluyendo el canibalismo, por ejemplo *Carinaria japonica* (Figura 1) se alimenta de salpas, doliólidos, copépodos, eufáusidos, poliquetos, anfípodos, larvas de peces, medusas y de otros heterópodos, habiendo una relación entre la talla de la presa y el depredador (Van der Spoel, 1996).

Los heterópodos son mayormente presas de peces. Richter (1982) encontró a *Oxigyris keraudreni* en el tracto digestivo de peces dorado juveniles (*Coryphaena sp.*). En el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) *Carinaria lamarki* forma parte de su dieta. Además, dos especies de lanzón (*Alepisaurus ferox* y *A. brevirostris*) se alimentan de heterópodos. Russell (1960) identificó moluscos planctónicos en estómagos de tres especies de peces (Lalli y Gilmer, 1989).

Los pterópodos son comunes en todos los ambientes marinos desde el ecuador hasta los polos y desde la superficie hasta profundidades batipelágicas, siendo más abundantes en aguas subárticas y subantárticas, así como en corrientes de borde oriental. La mayoría de los heterópodos se encuentran en áreas oceánicas, pero algunos de ellos, pueden penetrar hacia aguas neríticas. Los patrones de distribución, en general, muestran cierta elusión por las zonas centrales de los océanos, con distribución horizontal tipo nerítico distante (Van der Spoel, 1996).

1.2 Sistema de la Corriente de California

El Sistema de la Corriente de California (SCC) es un ecosistema de surgencias de frontera oriental donde los florecimientos de fitoplancton soportan una red trófica abundante (Durazo y Gaxiola-Castro, 2010).

1.2.1 Corrientes y masas de agua

El SCC es un sistema dinámico de corrientes siendo la más conocida la CC que forma parte del gran giro del Pacífico Norte. La CC es una corriente superficial (0–300m; Lynn y Simpson, 1987) que acarrea agua en dirección al ecuador a una velocidad promedio de 25 cm s^{-1} (Reid y Schwartzlose, 1962) durante todo el año a lo largo de la costa oeste de América del Norte, desde Vancouver, Canadá hasta al menos Cabo San Lucas, Baja California Sur; para unirse posteriormente con la Corriente Norecuatorial que fluye hacia el oeste. En su origen la CC tiene características de la masa de agua subártica (baja temperatura, baja salinidad, alto contenido de oxígeno disuelto), pero conforme transita hacia el sur, se mezcla con otras masas de agua incrementando gradualmente su temperatura y salinidad superficiales (Lynn y Simpson, 1987).

Por debajo de la CC fluye la Contracorriente de California (CCC) en dirección al polo. La CCC es un flujo subsuperficial (~100-400m; Durazo *et al.*, 2010) localizado a lo largo de la pendiente continental de América del Norte influenciada por aguas ecuatoriales, que presenta un núcleo de alta velocidad frente a Baja California (Wooster y Jones, 1970). Estudios posteriores mostraron que existe

variabilidad estacional en la ubicación, intensidad y profundidad de esta corriente (Lynn y Simpson, 1987).

Durante otoño e invierno se presenta un flujo costero con dirección al polo conocido como Contracorriente de Davidson. Este flujo se forma por la recirculación de una rama de la CC desde Baja California norte hasta $\sim 40^{\circ}\text{N}$ (Lynn y Simpson, 1987). En la región de Baja California Sur existen indicios de una contracorriente costera en la región del Golfo de Ulloa que fluye hacia el ecuador en primavera, con la situación opuesta en verano-otoño cuando un flujo costero y cálido se dirige hacia el polo (González-Rodríguez *et al.*, 2012).

Las propiedades hidrológicas de estas corrientes están determinadas por cuatro masas de agua con diversos valores de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes (Tabla 1).

Tabla 1. Características fisicoquímicas de las diferentes masas de agua presentes en el SCC. T: Temperatura, S: Salinidad, O₂: Oxígeno disuelto; A: Alto, B: Bajo (modificada de Lynn y Simpson, 1987).

	T	S	O ₂	Nutrientes
MASAS DE AGUA SUPERFICIALES (0-200 m)				
SUBÁRTICA DEL PACIFICO	B	B	A	A
CENTRAL DEL PACIFICO NORTE	A	A	B	B
SURGENCIAS COSTERAS	B	A	B	A
MASA DE AGUA SUBSUPERFICIALES (200-500 m)				
PACIFICO ECUATORIAL	A	A	B	A

1.2.2 Variabilidad temporal

El SCC muestra variabilidad climática a diversas escalas (estacional, interanual, decadal, etc.). En primavera (abril–junio), los vientos del noreste contribuyen al fortalecimiento de la CC y a la intensificación de las surgencias a lo largo de la costa (Lynn *et al.*, 2003), es entonces cuando las especies del zooplancton de afinidad templada proliferan. El resto del año se mantiene el flujo principal hacia el

ecuador, pero su intensidad disminuye permitiendo el ingreso de agua ecuatorial hacia el polo (Roden, 1971). De esa forma desde finales de verano, pero principalmente en otoño e invierno, se da en la región oceánica un avance hacia el noreste de la masa de agua ecuatorial favoreciendo la presencia de especies subtropicales y tropicales (Brinton, 1962).

El SCC presenta alta variabilidad interanual debido a alteraciones en el sistema de vientos y la interacción océano-atmósfera en el Pacífico Ecuatorial (PEc) que afectan al océano Pacífico en toda su extensión (McPhaden, 2008). En el PEc, el relativamente constante Sistema de Vientos Alisios (SVA), empuja la capa superficial hacia el oeste hundiendo la piconclina (350-400 m) y levantándola en el este (100-120 m) dando como resultado procesos de surgencia de agua rica en nutrientes y alta producción en el Pacífico Oriental (Miller, 2004; Maturana *et al.*, 2004).

Uno de los eventos de interacción océano-atmósfera más importantes que se desarrolla a escala interanual es conocido con el nombre de El Niño. La versión más aceptada de la expresión El Niño, se refiere al hecho de que pescadores artesanales de la costa peruana identificaron la ocurrencia estacional de agua inusualmente cálida. Esta agua más cálida solía aparecer alrededor de la festividad de la Navidad, por lo que los pescadores decidieron referirse a este fenómeno denominándolo “la corriente de El Niño”, haciendo referencia al recién nacido Niño Jesús. Sin embargo, lo que ocurre es que en forma irregular hay un debilitamiento del SVA dando origen a un calentamiento anómalo de la superficie del PEc que se propaga como ondas Kelvin a lo largo del ecuador y al acercarse a la costa son desviadas propagándose hacia los polos en ambos hemisferios. Esto produce un hundimiento de la termoclina y aumento del nivel del mar en el Pacífico oriental. Al intensificarse nuevamente el SVA da lugar a una etapa de enfriamiento llamada La Niña. En conjunto, este par de eventos anómalos que operan a escala interanual se denominan El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) (Huyer y Smith, 1985; Maturana *et al.*, 2004; McPhaden, 2008). La componente atmosférica del ciclo ENSO está asociada con una

fluctuación interanual cuasi-sincrónica de dos sistemas de presión a gran escala: el sistema de baja presión atmosférica superficial, ubicado sobre el lado oeste del PEc, y el sistema de alta presión atmosférica superficial (Anticiclón), ubicado en los subtrópicos orientales del océano Pacífico sur, respectivamente (Maturana *et al.*, 2004).

La respuesta del zooplancton en el SCC ante fenómenos El Niño es diferente entre taxones y depende de las afinidades a masas de agua, de la tolerancia de los organismos a los cambios de temperatura y la disponibilidad de alimento. En pasados eventos fuertes de El Niño (1958-1959, 1982-1983, 1997-1998) muchas especies normalmente distribuidas en latitudes tropicales tendieron a desplazar a algunas de las especies con distribución en zonas templadas. En el hemisferio norte, por ejemplo, durante El Niño 1958-1959 en la región frente al sur de California (EUA) y Baja California, la biomasa de copépodos y eufáusidos disminuyó en relación a 1956 que fue un año frío (Smith, 1985). Durante El Niño 1982-1983, Brodeur (1986) registró en las costas de Oregon y Washington la presencia del eufáusido *Nyctiphanes simplex* el cual habitualmente es registrado en aguas costeras de Baja California y del sur de California.

Un evento similar también de gran intensidad fue el ciclo ENSO 1997-1999. En el PEc, la primer evidencia de la aparición de El Niño 1997-1998 se observó en primavera por un debilitamiento del SVA y un calentamiento sin precedente de la superficie del mar (McPhaden, 1999). Este evento fue uno de los más intensos de los últimos años y está bien documentado en el SCC por una serie de cambios en las condiciones físicas durante El Niño 1997-1998 seguido por un evento La Niña entre 1998 y 2000 (Durazo *et al.*, 2001; Durazo y Baumgartner, 2002; Venrick *et al.*, 2003, Durazo, 2009).

Gaxiola-Castro *et al.* (2010) analizaron la concentración de clorofila frente a Baja California durante el periodo 1998-2007, y reportaron una marcada estacionalidad que se vio alterada por eventos interanuales como El Niño y La Niña. Tanto la concentración de clorofila-a (Chla-a) como la de producción primaria para años en

donde se registraron eventos El Niño (1997-1998 y 2006-2007) fueron menores en relación a años con influencia La Niña (1998-2002) (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010). Los cambios de productividad primaria afectan a otros niveles tróficos. Frente a Baja California se observó que la composición del zooplancton presentó grandes cambios pero los copépodos, eufáusidos y salpas recolectados en estaciones costeras presentaron mayor variación interanual que en los grupos recolectados en estaciones oceánicas (Lavaniegos *et al.*, 2010).

1.2.3 Periodo de estudio

En la presente investigación se seleccionó el periodo 2006-2008 durante el cual se registró un evento El Niño de muy corta duración (agosto 2006-febrero 2007, ver Figura 2) en comparación con los eventos registrados en los últimos 50 años (McPhaden, 2008). Un inusual calentamiento observado a lo largo del PEc acompañado de un debilitamiento del SVA trajeron consigo una elevación del nivel del mar de ~10 cm en la costa occidental, lo que significó el hundimiento de 20-50 m de la termoclina. Anormalmente, la aparición de aguas frías a mediados de febrero 2007 en el Pacífico oriental producto de una corta racha de vientos (1-3 semanas) generaron una onda Kelvin que levantó la termoclina estimulando las surgencias marcando el fin de El Niño iniciando la transición a una etapa de enfriamiento (La Niña 2007-2008) (McPhaden, 2008). Durante este periodo se registró un retraso en el reclutamiento de eufáusidos, lo que a su vez generó un impacto negativo sobre las aves marinas; además en este periodo la productividad en la región central del SCC fue baja (Goericke *et al.*, 2007).

En estudios recientes se ha sugerido que hay dos tipos de El Niño, esto en términos del patrón espacial y temporal, lo que incluye el cambio en la profundidad de la termoclina y las diferentes valores en las anomalías de temperatura superficial del mar (Larkin y Harrison, 2005; Ashok *et al.*, 2007; Kug *et al.*, 2009). Ashok *et al.*, (2007) basados en observaciones históricas de los fenómenos El Niño, pero principalmente para el periodo de 1979–2005, encontraron que ocurren calentamientos anómalos sobre la cuenca del Pacífico,

pero no son consecuencia de los eventos El Niño convencionales y denominaron esta serie de eventos anómalos como El Niño Modoki, es decir, pseudo-El Niño ("Modoki" es una palabra japonesa que significa similar pero diferente). Por su parte Lee y McPhaden (2010) hacen una descripción muy similar, sobre las implicaciones de El Niño Modoki o El Niño del centro del Pacífico (CP) y lo comparan con los eventos El Niño canónico o del este (EP) observado por medio de satélite, en donde se muestra como el evento El Niño en 2006-2007 corresponde a un evento EP, pero con relativos valores bajos en la anomalías de temperatura superficial del mar.

Estos eventos se reflejaron también en el SCC. Durante 2006-2007, la CC se mantuvo relativamente productiva pero con baja diversidad de copépodos (McClatchie *et al.*, 2008). En la región frente a Baja California, McClatchie *et al.* (2009) indicaron que las abundancias de copépodos y eufáusidos se mantuvieron por encima de los promedios a largo plazo durante el periodo 2004-2008. Sin embargo, las series de tiempo presentadas por estos autores no muestran una clara respuesta a señales de forzamiento producidas por el ENSO o por las variaciones de salinidad.

Para el verano de 2007, en la región de la CC fue evidente el desarrollo de un evento La Niña que McClatchie *et al.* (2008) denominaron de intensidad moderada-fuerte. En la región sur del SCC se registró un adelanto en el inicio de la temporada de surgencias, que se mantuvo inusualmente fuerte con respecto a las registradas en 2005 y 2006. El periodo corresponde a un patrón de anomalías negativas en la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO, por sus siglas en inglés). A pesar de las condiciones La Niña, las concentraciones de nitrato y Chla-a frente a la costa de Oregon (11.0 μM y 9.2 $\mu\text{g/L}$, respectivamente), se mantuvieron dentro del promedio. Frente a la costa de Ensenada, en esta misma época los valores de Chla-a fueron constantemente elevados ($>1 \text{ mg/m}^3$) mientras que atípicamente en invierno de 2008 se registraron surgencias costeras intensas en la región (McClatchie *et al.*, 2008).

El sistema se encontró dominado durante 2008 y principios de 2009 por La Niña cuya influencia prevaleció desde el verano de 2007. Frente a Baja California durante 2008 la temperatura superficial del mar no respondió a las condiciones frías de La Niña. Sin embargo, las concentraciones de Chla-a fueron significativamente superiores a lo normal, probablemente debido a las anormales altas surgencias registradas en la región durante la mayor parte del año. En este periodo hubo un aumento en la abundancia de copépodos boreales en las costas de Oregon (McClatchie *et al.*, 2009).

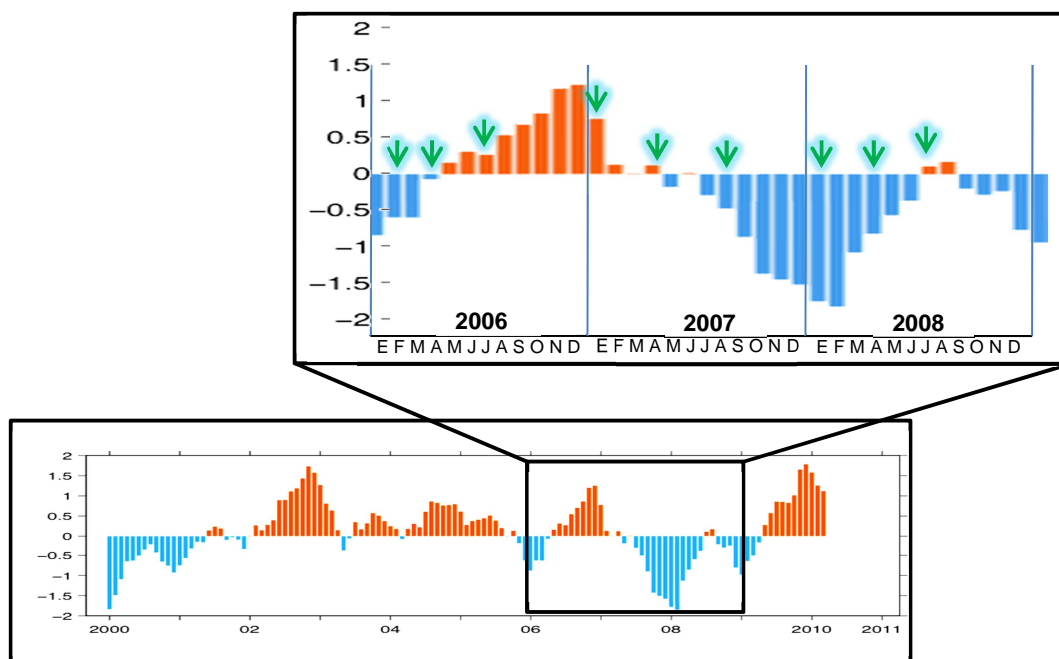


Figura 2. Índice de El Niño en la región 3.4 de 2000 a 2010 enfatizando en el periodo 2006-2008. Las flechas indican cuando fue realizado cada muestreo utilizado para este estudio. Modificado de Office of the Washington State climatologist (<http://www.climate.washington.edu>).

1.2.4 Estudios de moluscos planctónicos en el SCC y zonas adyacentes.

Dentro de la CC, son pocos los estudios que se han realizado sobre moluscos planctónicos. El primero de ellos fue hecho por Meisenheimer (1905) en donde realizó una revisión de la distribución mundial de pterópodos tecosomados y gimnosomados. Tesch (1946, 1948, 1949) incluyó a los heterópodos en los registros para la región de la CC. Fager y McGowan (1963) realizaron un estudio sobre los grupos y especies de zooplancton en el Pacífico Norte, en donde registraron 11 especies de pterópodos y 8 de heterópodos, pero no fue hasta que McGowan (1967 y 1968) publicó los estudios más relevantes en la zona, el primero en el Atlas 6 de la serie de atlas del programa CalCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations), en donde en 177 mapas muestra la distribución de pterópodos y heterópodos presentes en la CC que incluye a la región frente a Baja California (26 especies de pterópodos y 12 especies de heterópodos). En el trabajo titulado "The Thecosomata and Gymnosomata of California" McGowan (1968) realiza la primer clave de identificación de los órdenes de pterópodos tecosomados y gimnosomados para la región, estableciendo cuatro zonas biogeográficas, la zona norte (de la frontera Estados Unidos con Canadá hasta las costas de Santa Bárbara, California) la zona central (del norte de Punta Baja a Punta Eugenia, Baja California) la zona sur (de San Juanico hasta Cabo San Lucas, Baja California Sur) y lo que denomina zonas de frontera (de Santa Bárbara al norte de Punta Baja y de Punta Eugenia a San Juanico) (Figura 3).

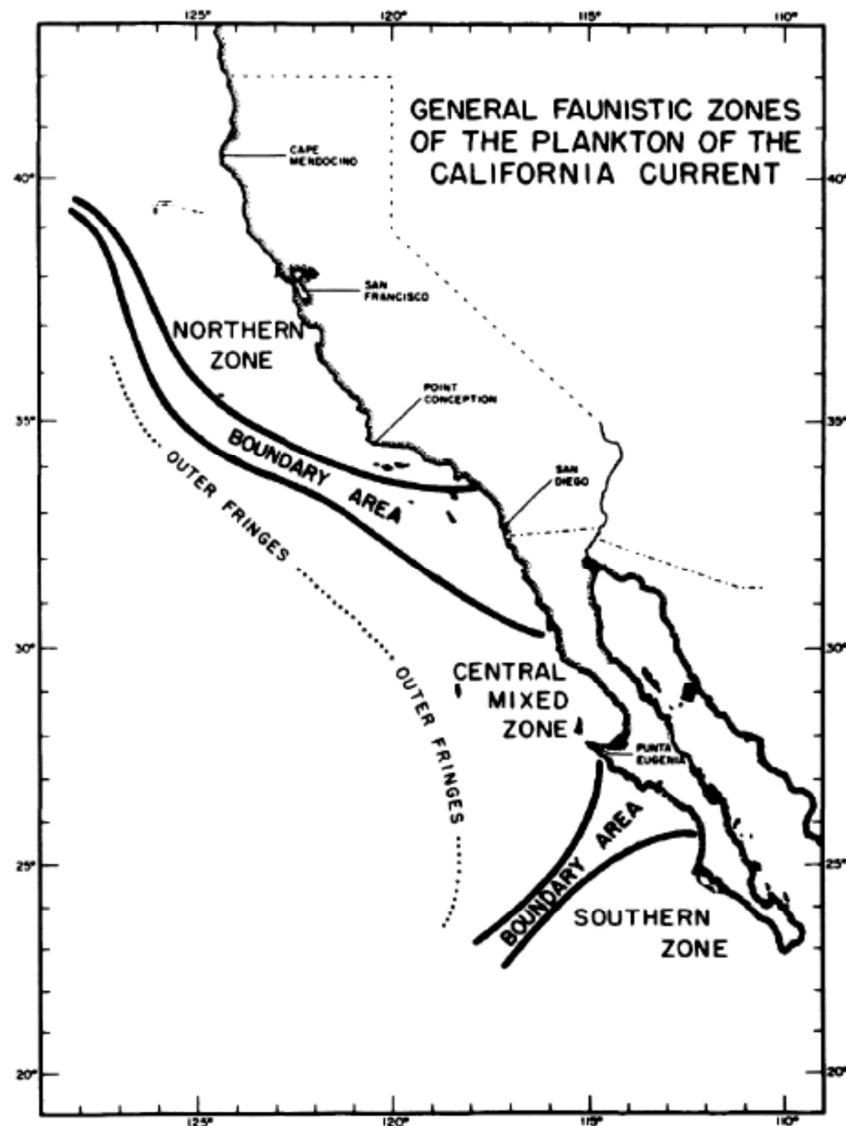


Figura 3. Zonas biogeográficas establecidas por McGowan (1968).

En junio de 1984, en la costa occidental de Baja California Sur, Sánchez-Hidalgo (1989) realizó un estudio en el que registró 15 especies de moluscos gasterópodos holoplanctónicos siendo la especie más abundante el pterópodo *Limacina inflata*, mientras que el heterópodo más abundante fue *Atlanta peroni*. Posteriormente el mismo autor realizó un estudio en 1985, en el cual frente a Bahía Magdalena registró 8 especies de tecosomados, coincidiendo en que *Limacina inflata* es el pterópodo más abundante en la región. Guerrero (1985) estudió la distribución y abundancia de moluscos pterópodos y heterópodos frente a las costas de Nayarit donde reportó 7 especies (5 pterópodos

y 2 heterópodos), siendo el pterópodo *Hyalocylis striata* y el heterópodo *Atlanta lesueuri* las dos especies dominantes. Además, indica que la temperatura y la salinidad son factores que determinan la distribución y abundancia de estos organismos. Sánchez-Valencia (1990) cinco años después con el propósito de describir la composición de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de California, identificó pterópodos y heterópodos colectados en muestras de sedimentos en donde reporta 11 especies de pterópodos y 3 especies de heterópodos, siendo la especie dominante el pterópodo *Diacria schmidti* forma *schmidti*. Angulo-Campillo (2009) reporta 64 especies de pterópodos y heterópodos en el Golfo de California, en donde también indica la sensibilidad de estos organismos a condiciones climáticas, ya que durante su estudio se observaron especies afines a ciertas características climáticas, lo que permitió reforzar la distribución bio-regional del Golfo.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Evaluar la variación latitudinal de moluscos holoplanctónicos y su relación con variables hidrográficas frente a la costa occidental de Baja California durante un periodo influenciado por un evento El Niño (débil) y uno La Niña (moderado-fuerte).

1.3.2 Objetivos específicos

- i. Describir la composición de géneros y especies de moluscos holoplanctónicos frente a Baja California.
- ii. Evaluar la variabilidad latitudinal en el periodo 2006-2008 en la abundancia de moluscos holoplanctónicos.
- iii. Evaluar la variación estacional (invierno-primavera-verano).
- iv. Evaluar la variación interanual en el periodo 2006-2008 en la abundancia de moluscos holoplanctónicos.
- v. Describir las condiciones de las variables hidrográficas.
- vi. Interpretar el acoplamiento físico-biológico.

1.4 Hipótesis

Dado que la composición y abundancia del zooplancton varían en respuesta a los cambios en las variables ambientales, particularmente la temperatura, las fluctuaciones observadas durante el periodo 2006-2008 provocarán que la distribución y abundancia de los pterópodos y heterópodos frente a la costa occidental de Baja California sea distinta a escala estacional e interanual.

Los cambios temporales (estacionales e interanuales) en el océano se producirán variaciones en las abundancias de moluscos.

Las comunidades de moluscos holoplanctónicos presentes en el SCC frente a Baja California se verán influenciadas por las características fisicoquímicas de las masas de agua presentes en la región durante los muestreos, por lo que se espera encontrar diferencias latitudinales.

2. Metodología

2.1 Área de estudio

Se seleccionaron nueve cruceros oceanográficos realizados durante 2006-2008 frente a la costa oeste de Baja California bajo el proyecto IMECOCAL a bordo del buque oceanográfico *Francisco de Ulloa*. El área de muestreo IMECOCAL consiste de once transectos perpendiculares a la costa separados a una distancia de 74 km. Se seleccionó una estación de cada transecto situada a una distancia aproximada de 80 km de la costa trazando un transecto compuesto paralelo a la costa (Figura 4, Tabla 2).

Los cruceros serán denominados en adelante por cuatro números, los dos primeros corresponden al año y los dos siguientes al mes de muestreo, por ejemplo el crucero 0602 es el realizado en febrero de 2006.

Tabla 2. Cruceros IMECOCAL analizados entre 2006 y 2008. El número de estaciones hace referencia a la cantidad de estaciones por crucero incluidas en el estudio.

AÑO	CRUCERO	FECHA	# DE ESTACIONES
2006	0602	05-Feb al 25-Feb	11
	0607	19-Abr al 01-May	11
	0607	07-Jul al 25-Jul	12
2007	0701	23-Ene al 10-Feb	12
	0704	26-Abr al 06-May	8
	0708	25-Ago al 13-Sep	12
2008	0801	23-Ene al 11-Feb	12
	0804	16-Abr al 01-May	8
	0807	14-Jul al 02-Ago	12

2.2 Muestreo

Los datos físico-químicos se obtuvieron a partir de lances oceanográficos en cada estación (de superficie a 1000 m) utilizando un CTD marca SBE 9/11 equipado con sensores de temperatura, conductividad y oxígeno. En conjunto se realizó la obtención de muestras de agua para distintos análisis (en este caso, medición de Chla-a y oxígeno disuelto) de profundidades estándar (0, 10, 20, 50, 100, 150 y 200 m) con botellas Niskin, acopladas a una roseta oceanográfica General Oceanic. El agua se filtró con filtros GF/F de 0.7 μm de tamaño de poro y posteriormente se guardaron en nitrógeno líquido hasta la determinación de Chla-a en laboratorio. La determinación de oxígeno disuelto se realizó utilizando el método microWinkler modificado por Carpenter en 1965.

En cada estación se realizaron arrastres oblicuos con una red bongo de 71 cm de diámetro de boca y 500 μm de luz de malla, desde 200 m de profundidad hasta la superficie. El volumen de agua filtrado se midió con un flujómetro colocado en la boca de la red. La velocidad de arrastre se mantuvo constante a 2 nudos de acuerdo a las condiciones climáticas. Las muestras obtenidas fueron fijadas y preservadas en una solución de formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio.

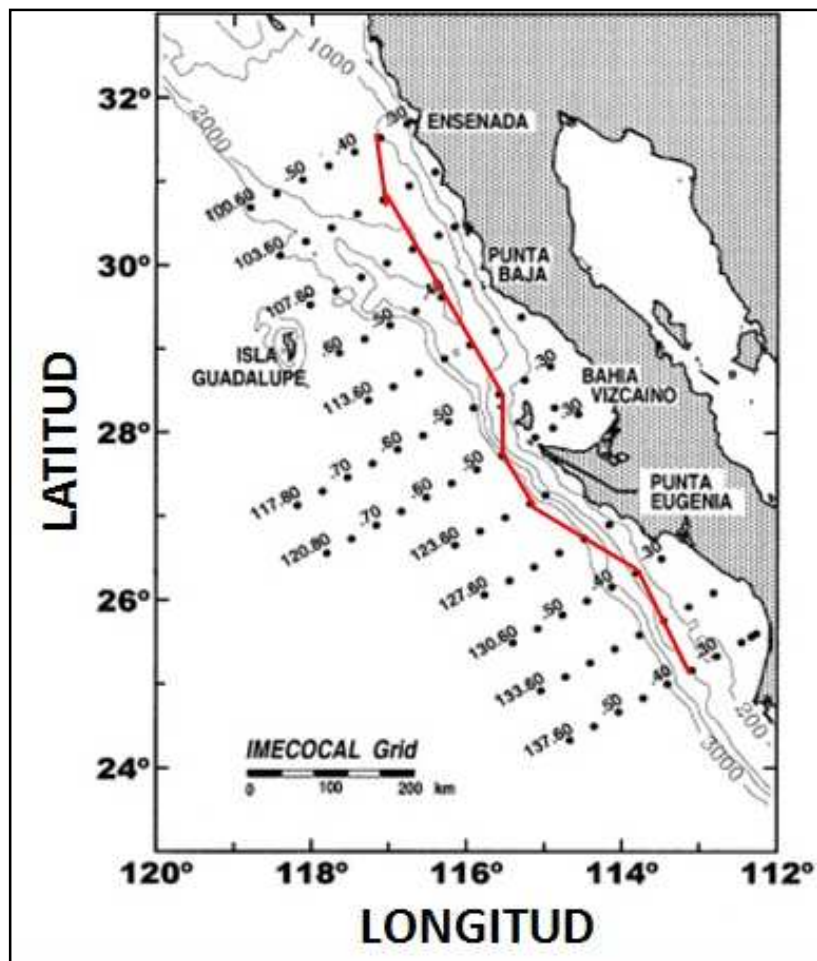


Figura 4. Red de estaciones IMECOCAL. Se indica en rojo el transecto compuesto paralelo a la costa seleccionado para este estudio. La batimetría se muestra en metros (Modificada de Durazo y Baumgartner, 2002).

2.3 Análisis en laboratorio

El análisis de las muestras consistió primeramente en determinar la biomasa de zooplancton por el método de volumen desplazado (Smith y Richardson, 1977). Se realizó una primer revisión sobre una fracción de la muestra original (1/8, 1/4 o 1/2) al mismo tiempo que se cuantificaron los moluscos y dependiendo de su abundancia, se analizó una fracción más grande o la muestra completa. Posteriormente se identificaron pterópodos y heterópodos al mayor nivel taxonómico posible, con un microscopio estereoscópico.

Los datos de oxígeno obtenidos por el CTD, se calibraron utilizando los datos *in-situ* medidos con el método microWinkler. Primeramente se realizó la calibración tomando en cuenta únicamente los datos obtenidos por cada crucero, posteriormente por año y finalmente se agruparon todos los datos. Después del análisis de los factores de correlación, se utilizó la obtenida para cada uno de los cruceros (Tabla 3). Se extrajo la Chla-a con acetona al 90% y se mantuvo en refrigeración (4°C) durante 24 horas para su posterior medición, según el método de Holm Hansen *et al.* (1965) modificado por Venrick y Hayward (1984). Los datos de oxígeno disuelto así como los de Chla-a fueron proporcionados por el Dr. Gilberto Gaxiola.

Tabla 3. Ecuaciones de regresión para los valores de oxígeno medidos con el CTD, por crucero (0602, 0604, 0607, 0701, 0704, 0708, 0801, 0804, 0807) por año (2006, 2007 y 2008) y todos los cruceros en conjunto (TODOS). Se muestran el número de datos por crucero (N), la ecuación de la recta así como el valor del coeficiente de determinación R^2 .

CRUCERO	N	ECUACIÓN	R^2
0602	586	$Y= 0.867x + 0.616$	0.933
0604	549	$Y= 0.940x + 0.311$	0.908
0607	660	$Y= 0.955x + 0.132$	0.906
0701	656	$Y= 1.0 x + 4e-6$	1.000
0704	440	$Y= 1.0 x + 3e-6$	1.000
0708	858	$Y= 0.996x + 0.015$	0.997
0801	660	$Y= 1.139x + 0.180$	0.997
0804	419	$Y= 1.007x - 0.226$	0.971
0807	642	$Y= 0.934x - 0.486$	0.921
2006	1795	$Y= 0.920x + 0.346$	0.915
2007	1681	$Y= 0.998x + 0.005$	0.999
2008	1721	$Y= 1.074x - 0.232$	0.922
TODOS	5197	$Y= 0.995x + 0.019$	0.982

2.4 Tratamiento de los datos

La abundancia de moluscos se estandarizó por volumen de agua de mar, tomando en cuenta el número de individuos por muestra y el volumen de agua filtrado durante el arrastre (ecuación 1).

$$N = (n/v) * 1000 \quad (1)$$

En donde:

N= Número de individuos estandarizado.

n= Número de individuos presentes en la muestra.

v= Volumen de agua de mar filtrado durante el arrastre.

Debido a que los datos no presentaron una distribución normal se sometieron a una transformación logarítmica ($\log x+1$), con los cuales se construyó una matriz de datos biológicos de dimensiones 98x13 (98 muestras y 13 géneros).

Con datos de abundancia se compararon las regiones al norte y al sur de Punta Eugenia mediante una prueba t-student y la variabilidad temporal se abordó con un ANOVA de 2 factores (mes y año).

Con los datos de variables físico-químicas (temperatura, salinidad, oxígeno y Chl-a) se construyó una matriz de variables de 98 x 16 (98 muestras y 16 variables físico-químicas “compuestas”; tabla 4). Basados en estas dos matrices de datos independientes, una con los datos de abundancias y la otra con las variables físico-químicas, se construyeron matrices de similitud usando el índice de similitud de Bray-Curtis (ecuación 2). Se utilizó la técnica multivariada BIO-ENV (Clarke y Ainsworth, 1993) para determinar que variable o combinación de variables ambientales son más apropiadas para explicar las variaciones en los patrones de abundancia de los moluscos. La matriz de datos biológicos y la matriz de variables hidrográficas se correlacionan y de esa forma se obtuvieron las mejores combinaciones.

$$S_{jk} = 100 \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p |y_{ij} + y_{ik}|} \right) \quad (2)$$

En donde:

S_{jk} = Índice de similitud de Bray-Curtis.

jk = Estaciones o cruceros a comparar.

i = i -ésima especie.

p = Número total de especies.

Y_{ij} = Abundancia de la especie i en la estación o crucero j .

Y_{ik} = Abundancia de la especie i en la estación o crucero k .

De igual manera se realizaron dendrogramas para agrupar estaciones o cruceros en base a la matriz de similitud y como técnica complementaria para respaldarlos se utilizó la técnica de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS). El NMDS es una de las técnicas de ordenación más robusta que permite identificar los posibles patrones de variación entre los sitios de muestreo (Field *et al.*, 1982). Los gráficos de ordenación NMDS fueron graficados con base en la matriz de similitud del dendrograma y puede visualizarse como un mapa de ordenación representando los sitios en los cuales las dos muestras más cercanas entre sí son las más similares en términos de abundancia (Kruskal, 1964).

Tabla 4. Variables físico-químicas utilizadas para el análisis BIOENV y su respectivo código.

VARIABLE	CÓDIGO
Temperatura 10, 100, 200 m y dT (10-100 m)	T10,T100,T200, dT
Salinidad 10,100, 200 m y dS (100-10 m)	S10,S100,S200, dS
Oxígeno Disuelto 10,100 y 200 m	O ₂ 10, O ₂ 1000, O ₂ 200
Clorofila-a 10, 100, 200 m y máximo de clorofila	Chla10, Chla100, Chla200, MaxChla
Clorofila Integrada	ChlaINT

3. Resultados

3.1 Hidrografía

Las variables hidrográficas analizadas fueron la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. Las tres variables presentaron marcadas diferencias en la sección norte y sur del transecto, tomando como referencia Punta Eugenia (28°N). Así mismo, se observaron diferencias estacionales. A continuación se describe brevemente su variabilidad en tiempo y espacio.

3.1.1 Temperatura

La temperatura superficial del mar (TSM) osciló en un rango de 13.8 a 23.5°C durante los tres años de estudio. La TSM mostró valores bajos en invierno con un promedio general de 16.1°C (desviación estándar de 1.4). No obstante, en enero de 2007 la TSM presentó valores más altos (hasta 19°C) al sur de Punta Eugenia (PE). Durante la primavera la TSM fue similar (15.9 ± 0.7), incrementándose hasta más de 4°C en verano (20.2 ± 1.6) en los tres años. La profundidad de la termoclina obtenida visualmente (método subjetivo), presentó oscilaciones estacionales de hasta 50 metros, pero también varió en función de la actividad de surgencias durante primavera asociada a rasgos en la línea de costa, lo cual se observa regularmente en torno a PE. Por ejemplo en la estación 120.45 en abril de 2006, se observó que la isoterma de 13°C estuvo a 15 m de profundidad.

En las figuras 1-3 del Apéndice 1 se muestra la distribución vertical de temperatura en el transecto latitudinal para cada uno de los cruceros de 2006-2008 analizados. En invierno la termoclina presentó las mayores profundidades alcanzando 50-60 m en 2006 y 2008 y hasta 80-90 m en 2007 y posteriormente disminuyó su profundidad y en abril fue alrededor de 30-50 m y para el verano fue aún más somera (10-30 m). Sin embargo, la columna de agua presentó una marcada estratificación térmica en la región norte, contrastando con la región sur donde se propagó el calentamiento a estratos más profundos.

Además de los cambios estacionales se observaron ligeras diferencias interanuales. Julio 2006 y enero de 2007 fueron hasta 1.85°C más cálidos que los

veranos e inviernos de los otros años respectivamente. En cambio abril 2008 fue una primavera más fría comparada con las del 2006 y 2007.

3.1.2 Salinidad

La salinidad superficial del mar (SSM) varió en un rango de 33.3 y 34.5 durante el periodo de estudio (ver figuras 4-6 del Apéndice 1). A diferencia de la TSM, la SSM mostró una variación interanual mayor que la estacional, ya que los valores promedio fueron similares (33.7 ± 0.3 , 33.6 ± 0.1 , 33.6 ± 0.2 , invierno primavera y verano respectivamente). Durante las 9 campañas se observó una capa superficial menos salina asociada a la masa de agua subártica (<34), pero en 2006 esta capa fue más amplia, alcanzando hasta 100-150 m de profundidad. En enero de 2007 se observó un fuerte incremento en SSM particularmente al sur de PE donde alcanzó valores de 34-34.5 asociados a la masa de agua subtropical. Esta tendencia a una mayor salinidad en la región sur fue un patrón general a través del periodo de estudio, pero fue más alta en enero de 2007.

Por debajo de la capa superficial se encuentran valores elevados de salinidad (34.3-34.7) asociados a la masa de agua ecuatorial subsuperficial, ocupando un mayor volumen en la región sur y con máximos en los veranos de los tres años a partir de 100 m de profundidad. También fue evidente un incremento en la SSM alrededor de PE que puede ser debido a estructuras de mesoescala o surgencias costeras intensas.

3.1.3 Oxígeno disuelto

El oxígeno disuelto en la superficie del mar mostró constantemente concentraciones mayores que en profundidad. Los valores superficiales fueron desde 4.2 hasta 6.8 ml/L durante los tres años (ver figuras 7-9 del Apéndice 1). La campaña con promedio más bajo de oxígeno superficial fue julio de 2006 y enero de 2008 el más alto (4.4 ± 0.1 y 6.4 ± 0.3 , respectivamente).

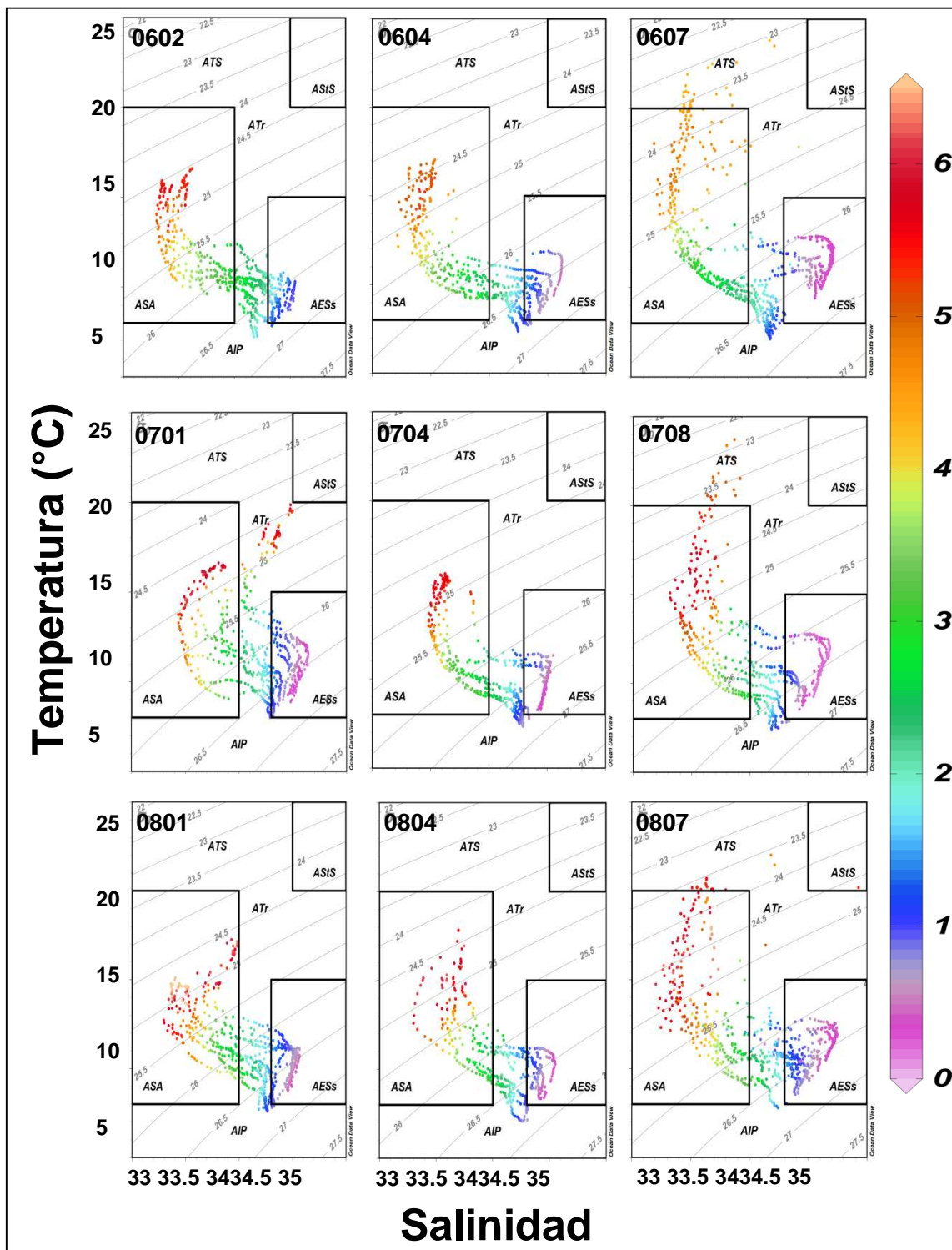
En general, la columna de agua de la zona norte permaneció consistentemente mejor oxigenada que la sur. Concentraciones bajas de oxígeno se registraron desde profundidades de 100-150 m, mismas que se encuentran por debajo de los 250 m. En algunos puntos se encontraron valores hipóxicos (<0.5 ml/L), por ejemplo en la est. 133.35 de julio de 2006, estuvieron por encima de los 65 m de profundidad.

Estacionalmente la variabilidad fue baja, observando el valor promedio mayor en invierno seguido de primavera y el menor en verano (5.9 ± 0.5 , 5.4 ± 0.5 y 5.0 ± 0.6 , respectivamente). Interanualmente la variación promedio fue de más de 1 ml/L (2006 = 4.9 ± 0.5 , 2007 = 5.5 ± 0.4 y 2008 = 6.0 ± 0.5).

3.1.4 Masas de agua

Las masas de agua en los primeros 350 m de profundidad que tuvieron una mayor y consistente predominancia durante el estudio fueron el Agua Subártica (ASA) para las aguas superficiales y el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESs) para las subsuperficiales. La ASA presenta baja temperatura (8-21°C) y salinidad (33-34) así como altos valores de oxígeno (>3ml/L). La AESs tiene baja temperatura (8-15°C) pero alta salinidad (34.3-35) y corresponden las más bajas concentraciones de oxígeno (<0.5ml/L). En menor medida tiene influencia el Agua Subtropical Superficial (AStS) con temperaturas de 19-28°C y salinidades de 34.4-35, que se aprecia principalmente en verano. En enero de 2007 se observó una influencia importante de la AStS mezclada con la ASA probablemente debida a la anterior condición El Niño, que contrajo agua más cálida. También la AESs presenta variación estacional, con un mayor volumen en verano produciendo una desoxigenación subsuperficial, dado que contiene muy bajas concentraciones de oxígeno disuelto.

Figura 5. (Página siguiente). Diagramas T-S e isopichnas (σ_t ; kg m^{-3}) por crucero. En escala de color se indica la concentración de oxígeno (ml/L), así como el rango de variación de las diferentes masas de agua presentes en la región: ASA = Agua Subártica, ATS = Agua Tropical Superficial, ATr = Agua Transicional, AStS = Agua Subtropical Superficial, AESs = Agua Ecuatorial Subsuperficial, y AIP = Agua Intermedia del Pacífico. Clasificación de las masas de agua basada en Durazo y Baumgartner (2002).



3.1.5 Clorofila

Las concentraciones de Chla-a presentaron alta variación dentro de la zona eufótica. En algunas campañas se observó una tendencia norte-sur en el máximo de clorofila, como por ejemplo en abril 2007 estuvo a 50 m de profundidad en la zona norte y a 20 m en la sur (ver figuras 10-12 del Apéndice 1).

En las cercanías a PE se observaron altos valores de Chla-a, especialmente en primavera, asociados a surgencias costeras. (p. ej. en abril de 2008, la concentración en superficie fue de 11.55 mg/m³ en la est. 120.45).

Los valores de Chla-a mostraron una importante variabilidad interanual, con los valores más bajos en 2006 y más altos en 2008 (Tabla 5). La clorofila integrada en los primeros 200 m promedió 42.38 mg/m² en 2006, incrementando a 61.82 mg/m² en 2007 y hasta 128.09 mg/m² en 2008.

Tabla 5. Valores promedio de Chla-a integrada en los primeros 200 m de profundidad durante las 9 campañas oceanográficas comprendidas en el estudio y desviación estándar.

AÑO	CRUCERO	PROMEDIO	DESV. EST.
2006	0602	35.29	16.98
	0604	39.18	24.07
	0607	52.68	37.04
		42.38	
2007	0701	72.31	29.73
	0704	68.54	47.59
	0708	44.60	15.18
		61.82	
2008	0801	116.58	34.15
	0804	141.93	97.85
	0807	125.75	125.27
		128.09	

3.2 Variabilidad biológica

Los géneros de moluscos holoplanctónicos encontrados fueron 13, distribuidos en tres órdenes. El orden Thecosomata tuvo cinco géneros del suborden Euthecosomata y 3 del suborden Pseudothecosomata. Los moluscos del orden Gymnosomata no fueron identificados a nivel género. En el orden Heteropoda se registraron cuatro géneros (Tabla 6). La presencia de los géneros en las muestras fue variable, siendo los más comunes los pterópodos con concha de aragonita (eutecosomados) con excepción de *Cuvierina*. Entre los heterópodos, el género con mayor presencia fue *Atlanta*. El resto de los heterópodos, los pseudotecosomados y los gimnosomados estuvieron presentes en menos del 50% de las muestras.

Tabla 6. Presencia de los géneros de moluscos holoplanctónicos en las muestras analizadas por crucero.

Crucero	0602	0604	0607	0701	0704	0708	0801	0804	0807
Número total de muestras	11	11	12	12	8	12	12	8	12
Orden Thecosomata									
Suborden Euthecosomata									
<i>Cavolinia</i> Abildgaard, 1791	7	8	4	10	7	7	10	4	3
<i>Clio</i> Linnaeus, 1767	5	8	3	10	6	4	6	4	3
<i>Creseis</i> Rang, 1828	7	8	10	8	8	11	7	3	12
<i>Cuvierina</i> Boas, 1886	1	2	0	0	0	4	2	0	0
<i>Limacina</i> Bosc, 1817	11	10	12	12	5	11	11	8	12
Suborden Pseudothecosomata									
<i>Corolla</i> Dall, 1871	0	2	5	2	8	5	1	2	3
<i>Desmopterus</i> Chun, 1889	1	5	6	4	5	2	2	1	6
<i>Peraclis</i> Pelseneer, 1888	1	5	3	2	1	5	4	1	9
Orden Gymnosomata	1	5	2	0	2	1	1	0	7
Orden Heteropoda									
<i>Atlanta</i> Lesueur, 1817	8	8	12	12	7	11	12	3	12
<i>Carinaria</i> Lamarck, 1801	5	1	0	1	3	4	2	0	1
<i>Firoida</i> Lesueur, 1817	4	1	2	8	4	7	4	2	4
<i>Pterotrachea</i> Forskal, 1775	0	0	2	3	2	5	0	2	3

La abundancia de moluscos de cada género coincidió con su presencia en las muestras. Conjuntando todos los cruceros, el heterópodo *Atlanta* y los pterópodos *Limacina* y *Creseis* fueron los que presentaron en promedio la mayor abundancia, seguidos por *Cavolinia* y *Clio*. Los géneros restantes presentaron menores abundancias (Figura 6a). Al comparar las abundancias de los muestreos diurnos y nocturnos se observó que fueron muy similares (Figura 6b). La comparación estadística entre abundancias diurnas y nocturnas no arrojó diferencias significativas por lo que para los análisis posteriores se combinaron todos los datos, independientemente de la hora de muestreo.

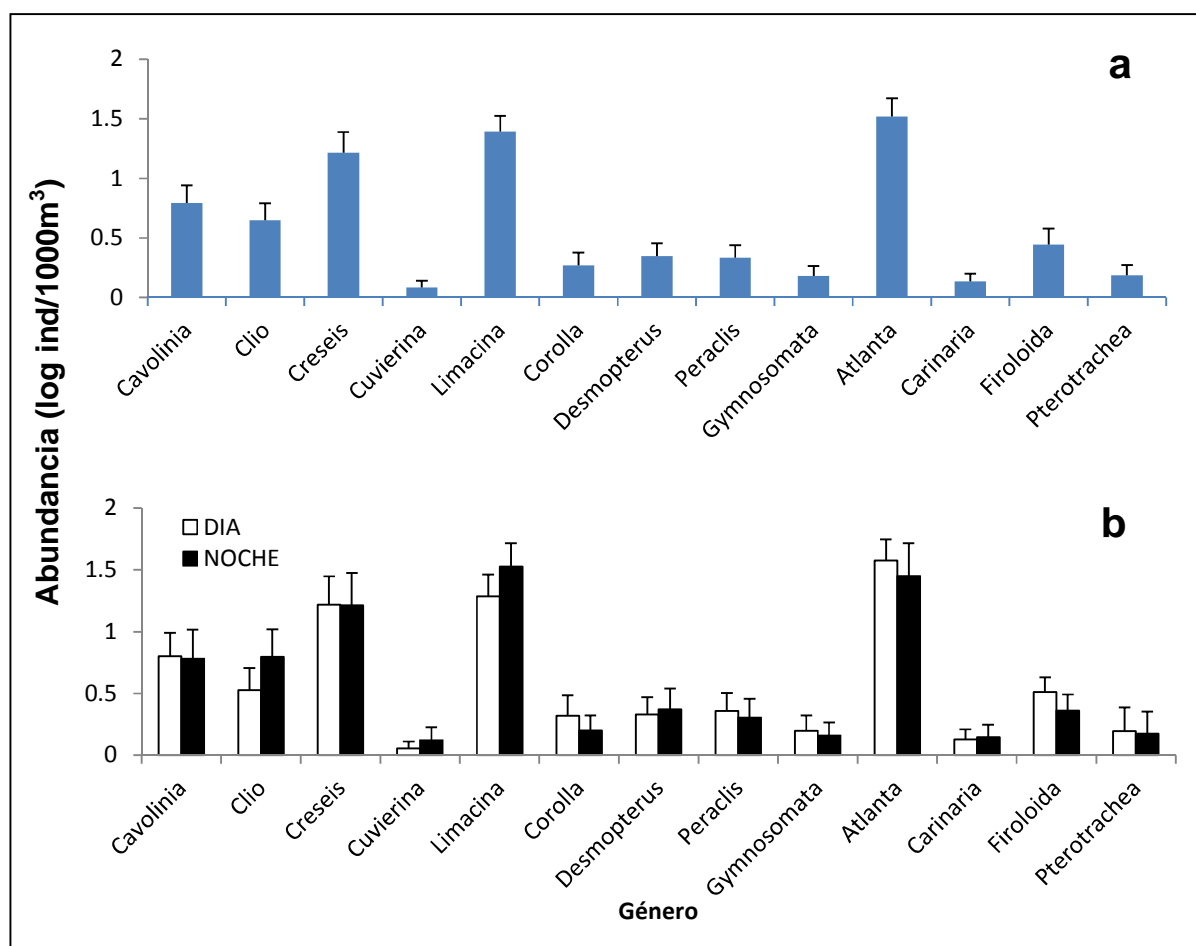


Figura 6. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) de los géneros de moluscos holoplanktónicos (a) agrupados en muestreos diurnos y nocturnos (b).

3.2.1 Variabilidad estacional e interanual

A continuación se describe la variabilidad temporal (estacional e interanual) de las abundancias por género.

3.2.1.1 Pterópodos con concha calcárea (Euthecosomata)

El género *Cavolinia* tuvo mayor abundancia en 2007 y 2008 con relación a 2006, siendo consistentemente más baja en el verano (Figura 7, Tabla 7). Las comparaciones *a posteriori* indicaron que las diferencias interanuales estuvieron en una menor abundancia de *Cavolinia* durante 2006 respecto a 2007, ya que las medias geométricas (M.G.) fueron de 2.8 y 9.9 ind/1000 m³, respectivamente. Estacionalmente la mayor abundancia se registró en el periodo frío del año, con M.G. de 11.3 y 6.9 ind/1000 m³ en invierno y primavera respectivamente, disminuyendo en el verano a solo 1.7 ind/1000 m³.

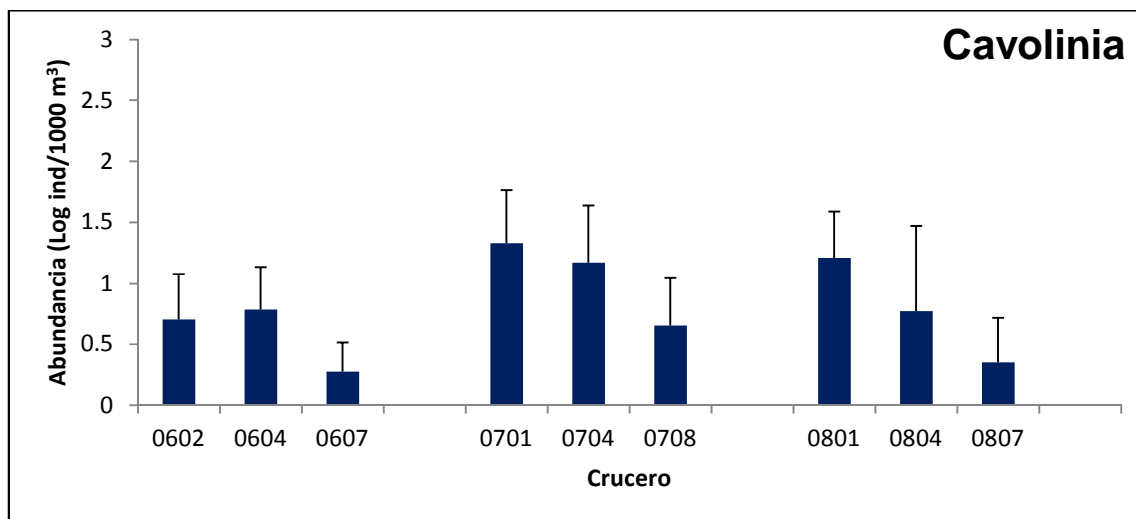


Figura 7. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Cavolinia*.

La abundancia media de *Clio* fue variable, con diferencias estacionales significativas (Figura 8, Tabla 7). El patrón estacional fue similar al de *Cavolinia*, con mínima abundancia en verano (M.G. = 1.4 ind/1000 m³). Sin embargo, estadísticamente la diferencia fue significativa, ya que disminuyó en 83% de primavera a verano

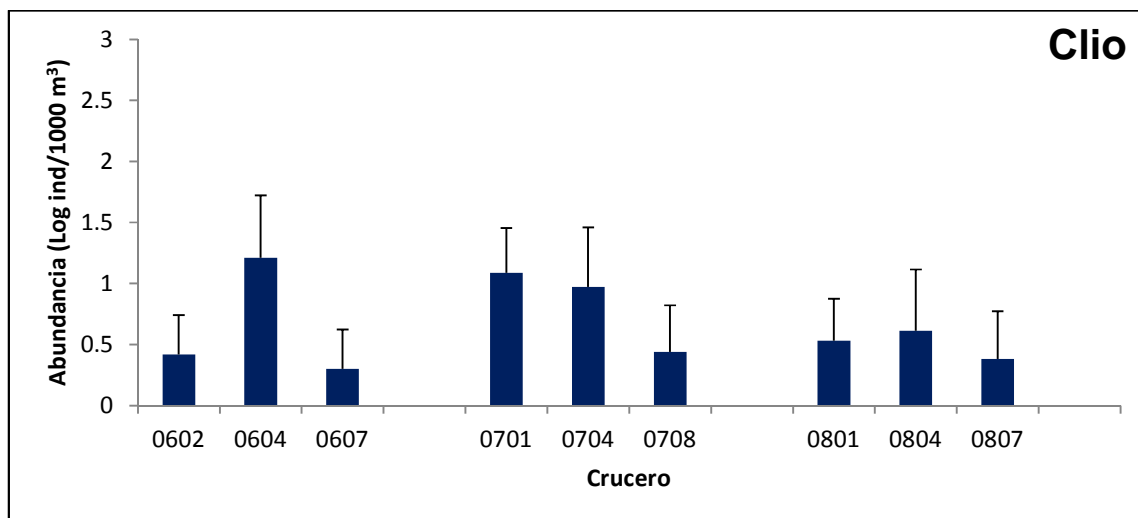


Figura 8. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Clio*.

El género *Creseis* fue el segundo eutecosomado más abundante (Figura 9, Tabla 7). Presentó un patrón de variabilidad estacional diferente ya que la prueba de Tukey indicó que su abundancia fue menor durante invierno que en verano (M.G. de 8.2 y 29.4 ind/1000 m³ respectivamente).

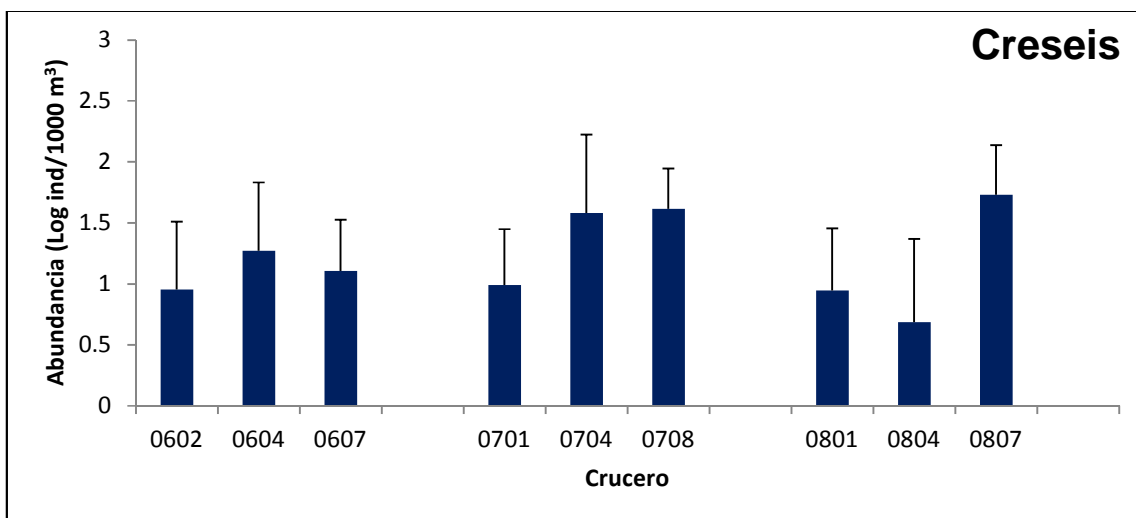


Figura 9. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Creseis*.

El género *Cuvierina* fue el menos abundante de los moluscos holoplanctónicos analizados. Solo estuvo presente en 4 de los 9 cruceros por lo que resulta difícil establecer un patrón definido (Figura 10). Aunque el análisis de varianza no fue significativo para ninguno de los factores (mes y año) resultó significativo para la interacción entre ellos (Tabla 7). No obstante, la prueba de Tukey no fue significativa.

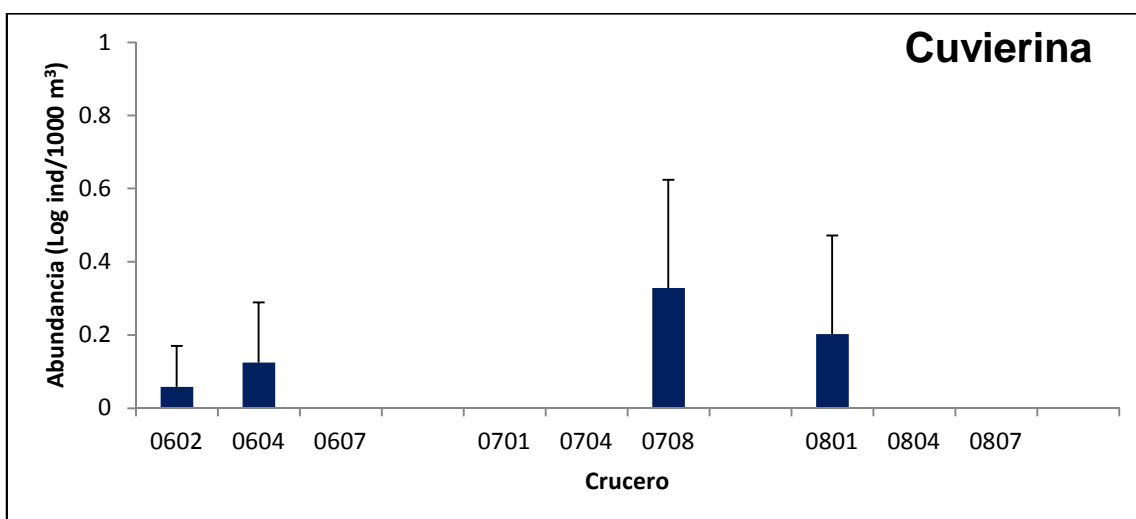


Figura 10. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Cuvierina*.

El género *Limacina* fue el más abundante de los eutecosomados analizados. Su abundancia media por crucero fue consistentemente alta excepto en la primavera de 2007 (Figura 11). El análisis de varianza tomando los factores mes y año resultó altamente significativo únicamente para los meses (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de *Limacina* fue menor durante primavera (M.G. = 10.9 ind/1000 m³) que en verano (M.G. = 42.2 ind/1000 m³).

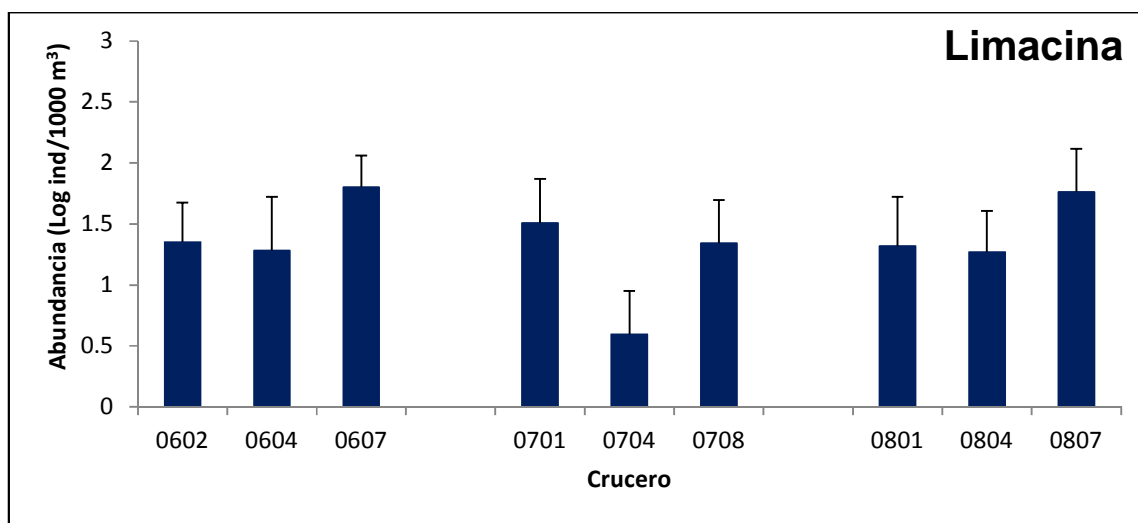


Figura 11. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Limacina*.

Tabla 7. Resultados de la prueba de análisis de varianza de 2 factores (año y estación). En color rojo se resalta en donde existió diferencia estadísticamente significativa.

Género	AÑO (2006-2007-2008)		ESTACION (INV-PRIM-VER)		INTERACCION	
	p	F	p	F	p	F
<i>Cavolinia</i>	0.03	3.77	<0.001	8.70	0.77	4.45
<i>Clio</i>	0.17	1.83	0.006	5.37	0.16	1.70
<i>Creseis</i>	0.31	1.17	0.04	3.46	0.16	1.69
<i>Cuvierina</i>	0.74	0.30	0.62	0.48	0.005	3.90
<i>Limacina</i>	0.06	2.85	0.001	7.05	0.13	1.83
<i>Corolla</i>	<0.001	15.07	<0.001	12.87	<0.001	9.02
<i>Desmopterus</i>	0.77	0.26	0.08	2.57	0.08	2.20
<i>Peraclis</i>	0.07	2.75	0.003	6.02	0.06	2.40
<i>Gymnosomata</i>	0.31	1.18	0.03	3.63	<0.001	5.52
<i>Atlanta</i>	<0.001	7.90	<0.001	8.92	0.003	4.23
<i>Carinaria</i>	0.15	1.93	0.24	1.44	0.008	3.64
<i>Firoloida</i>	<0.001	9.43	0.01	4.73	0.13	1.85
<i>Pterotrachea</i>	0.015	4.41	0.27	1.33	0.84	0.35

3.2.1.2 Pterópodos con concha orgánica (*Pseudothecosomata*)

El género *Corolla* fue el más abundante de los moluscos pseudotecosomados. La abundancia media por crucero fue en general baja, pero con un incremento en la primavera de 2007 (Figura 12). El análisis de varianza tomando los factores mes y año resultó altamente significativo no sólo para ambos, sino también en su interacción (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de este género fue mayor durante 2007 (M. G. = 2.4 ind/1000 m³) y menor durante 2006 (M.G. = 0.4 ind/1000 m³) y 2008 (M.G. = 0.6 ind/1000 m³). En particular la abundancia durante los meses de primavera fue sumamente mayor en 2007 (M.G. = 25.7 ind/1000 m³) que en 2006 y 2008 donde la medias geométricas fueron de 0.4 ind/1000 m³. Estacionalmente, invierno presentó menor abundancia que primavera y verano (M.G. de 0.1, 2.3 y 1 ind/1000 m³ respectivamente).

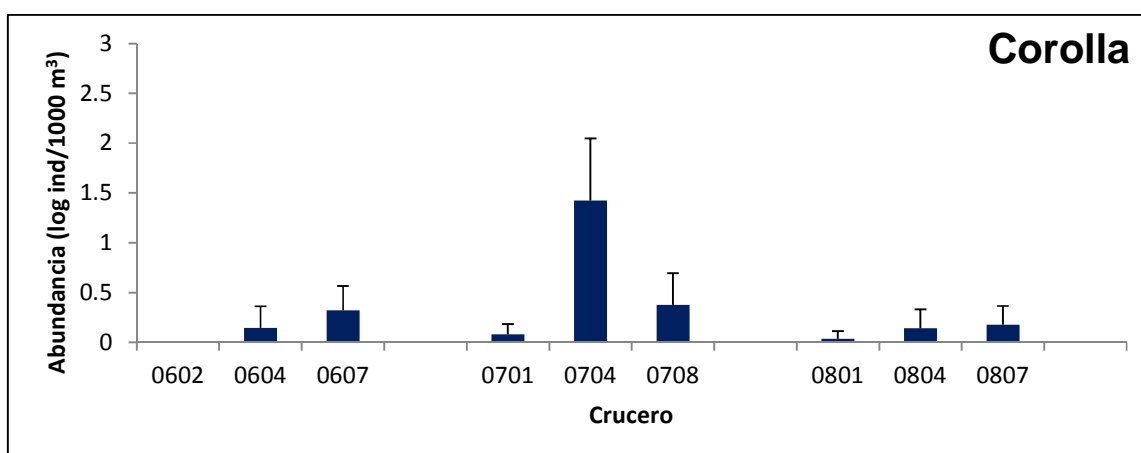


Figura 12. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Corolla*.

La abundancia media de *Desmopterus* fue consistentemente baja durante los 3 años (Figura 13). La variabilidad entre cruceros no presentó un patrón definido (Tabla 8).

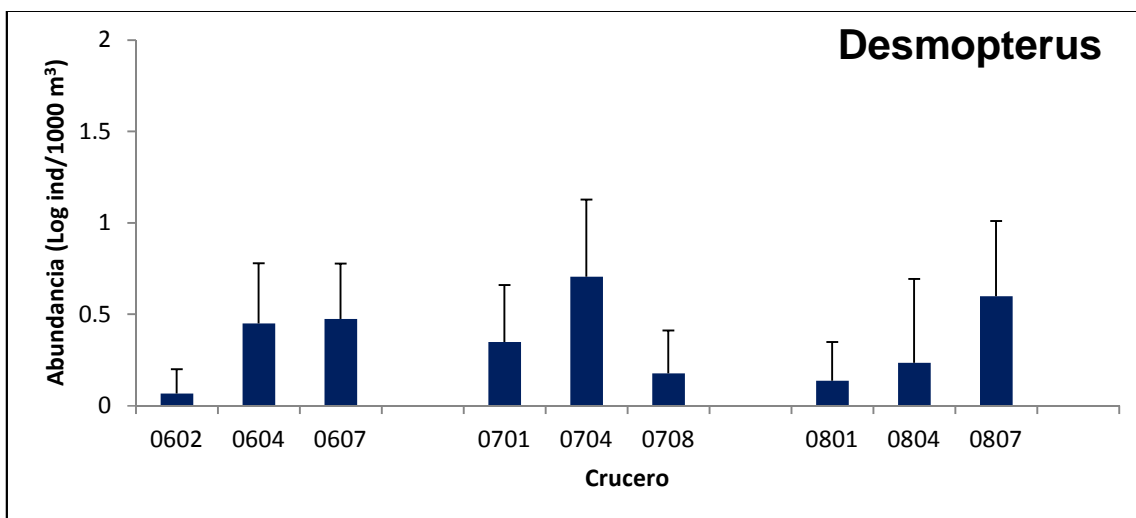


Figura 13. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Desmopterus*.

La abundancia media del género *Peraclis* fue variable estacionalmente, con valores máximos en el verano (Figura 14, Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de este género fue significativamente mayor durante el verano (M. G. = 2.5 ind/1000 m³) que en invierno (M. G. = 0.6 ind/1000 m³) y primavera (M. G. = 0.7 ind/1000 m³).

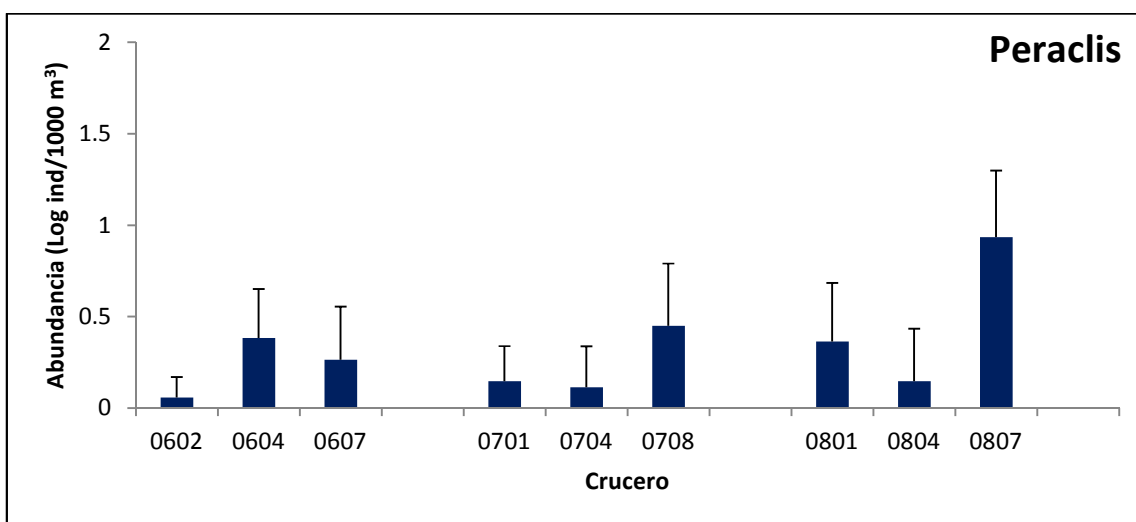


Figura 14. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Peraclis*.

3.2.1.3 Pterópodos sin concha (*Gymnosomata*)

La abundancia media por crucero del orden *Gymnosomata* fue baja, con un valor máximo en el verano de 2008 y ausente en dos cruceros (Figura 15). Presentó diferencias estacionales significativas pero no interanuales, aunque si existió una interacción altamente significativa entre los dos factores (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de este orden fue mayor durante verano que en invierno (M.G. de 0.9 y 0.1 ind/1000 m³ respectivamente). En el verano de 2008 fueron particularmente abundantes y significativamente mayores que los otros veranos. En 2008 resalta la baja abundancia de gimnosomados en invierno con media geométrica de 0.1 ind/1000 m³ y su ausencia en primavera repuntando fuertemente en el verano (M. G. = 4 ind/1000 m³).

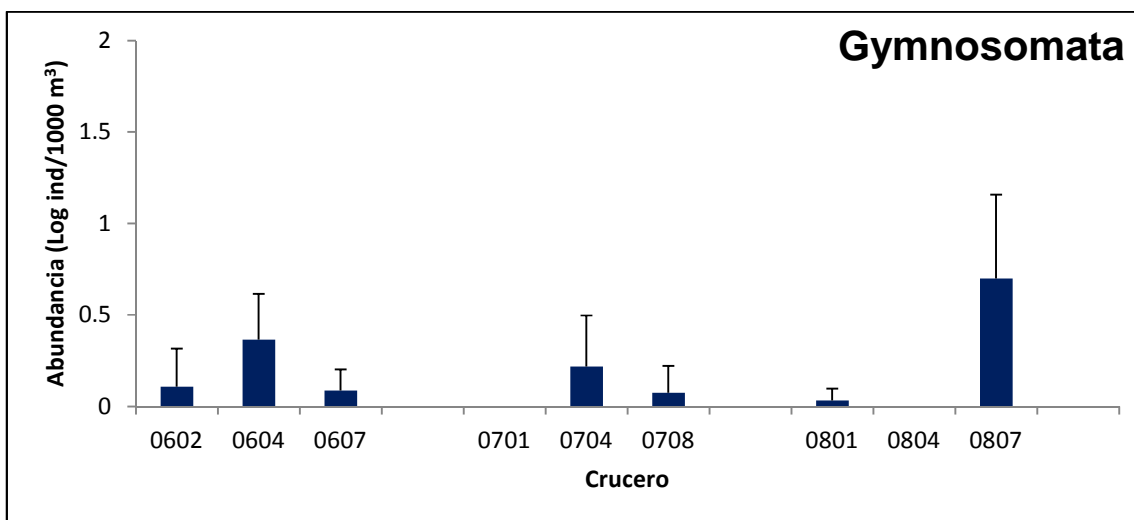


Figura 15. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del orden *Gymnosomata*.

3.2.1.4 Heterópodos (Heteropoda)

El género *Atlanta* fue el más abundante de todos los moluscos holoplanctónicos analizados. Su abundancia media por crucero fue alta pero variable (Figura 16). Presentó diferencias significativas estacionales, interanuales y en la interacción de ambos factores (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de este género fue mayor durante 2007 (M. G. = 70.3 ind/1000 m³) que en 2006 (M. G. = 18.4 ind/1000 m³) y 2008 (M. G. = 26.2 ind/1000 m³), particularmente en abril de 2007 presentó mayor abundancia (M. G. = 94.8 ind/1000 m³) en contraste con abril 2008 (M. G. 3.2 = ind/1000 m³). Estacionalmente, durante 2008 la abundancia promedio (medias geométricas) fue diferente, siendo máxima en verano (136.7 ind/1000 m³) y mínima en invierno y primavera (17.6 y 3.2 ind/1000 m³ respectivamente).

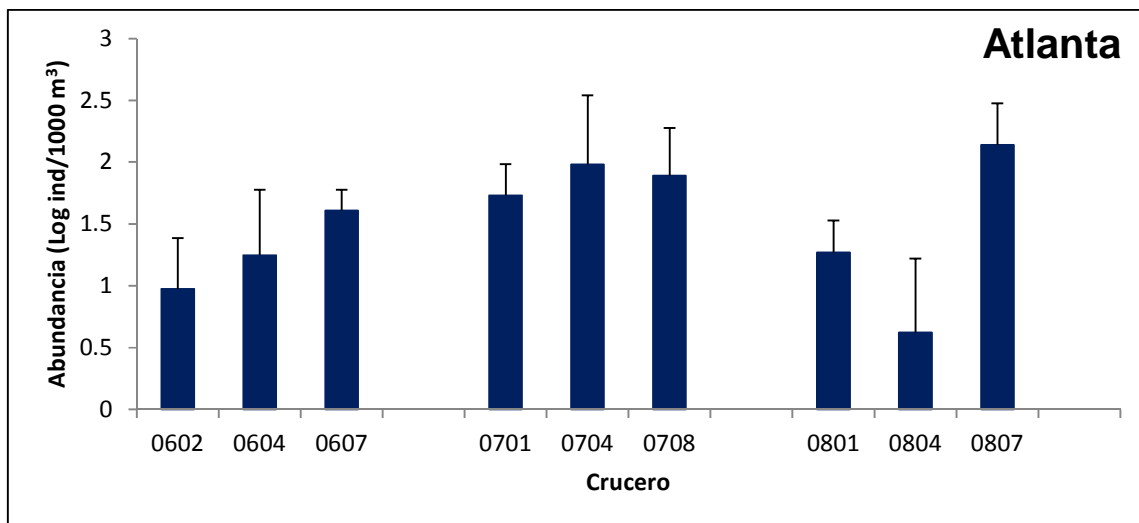


Figura 16. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Atlanta*.

El género *Carinaria* fue el que presentó las menores abundancias de los heterópodos analizados y estuvo ausente en dos cruceros (Figura 17). El análisis de varianza no fue significativo para los factores mes y año, únicamente para la interacción entre ellos (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que durante 2006 la abundancia de *Carinaria* fue mayor en el invierno (M. G. = 1.6 ind/1000m³) que en el verano cuando estuvo ausente.

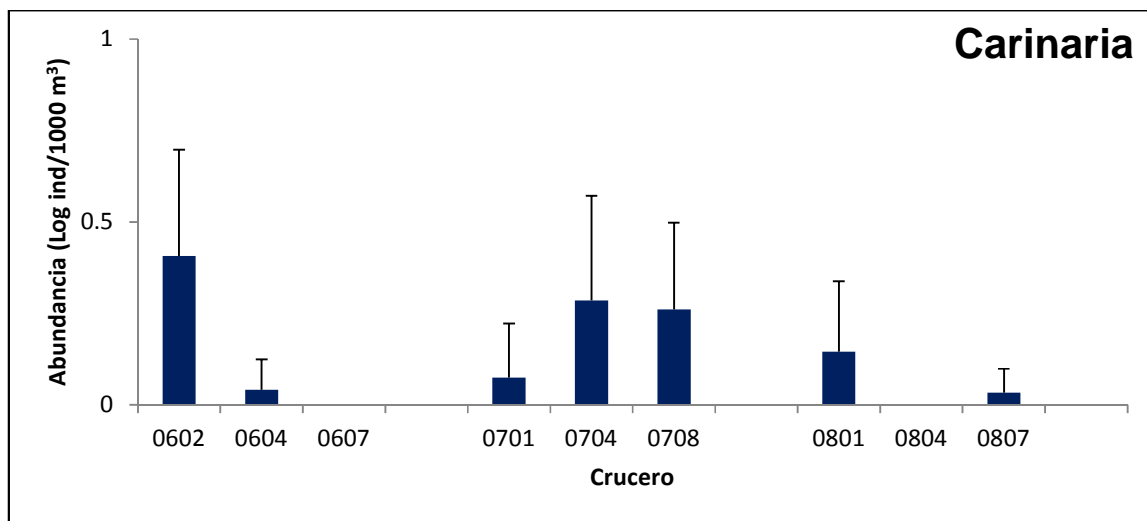


Figura 17. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Carinaria*.

La abundancia media de *Firoloida* varió estacional e interanualmente (Figura 18). El análisis de varianza resultó significativo para los factores mes y año (Tabla 7). La prueba de Tukey indicó que la abundancia de *Firoloida* fue mayor durante 2007 (M. G. = 5.9 ind/1000 m³) que durante 2006 y 2008 (M. G. de 0.6 y 1.1 ind/1000 m³, respectivamente). Estacionalmente, también la abundancia fue mayor durante el invierno con relación a primavera (M. G. de 3.8 y 0.6 ind/1000 m³, respectivamente).

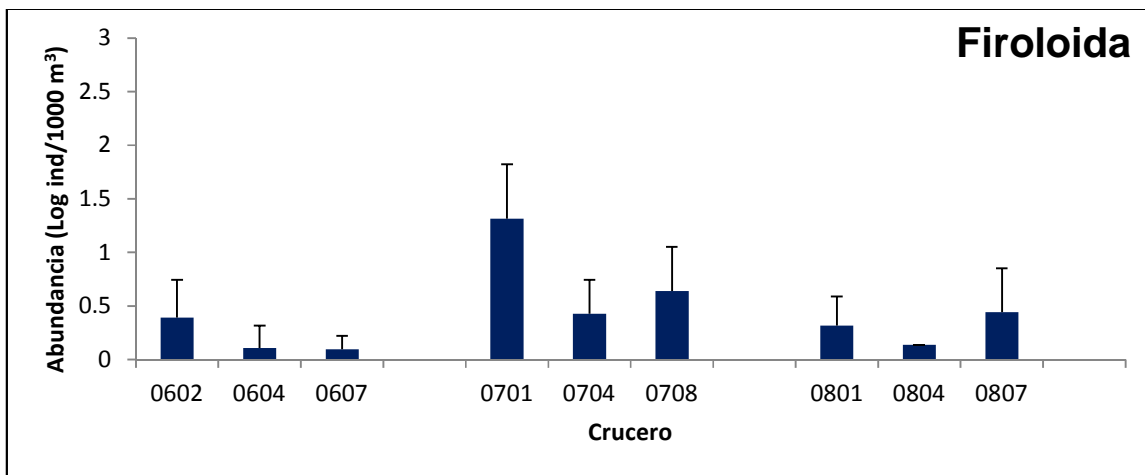


Figura 18. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Firoloida*.

El género *Pterotrachea* presentó una abundancia media con diferencias interanuales, con valores máximos durante 2007. En 2006 estuvieron ausentes en dos cruces y en 2008 en invierno (Figura 19). El análisis de varianza tomando los factores mes y año resultó significativo únicamente para el segundo de ellos (Tabla 7). La prueba de Tukey confirmó una mayor abundancia de *Pterotrachea* durante 2007 con medias geométricas de 1.3 ind/1000 m³, comparada con los 0.1 ind/1000m³ en 2006 y 0.4 ind/1000 m³ en 2008.

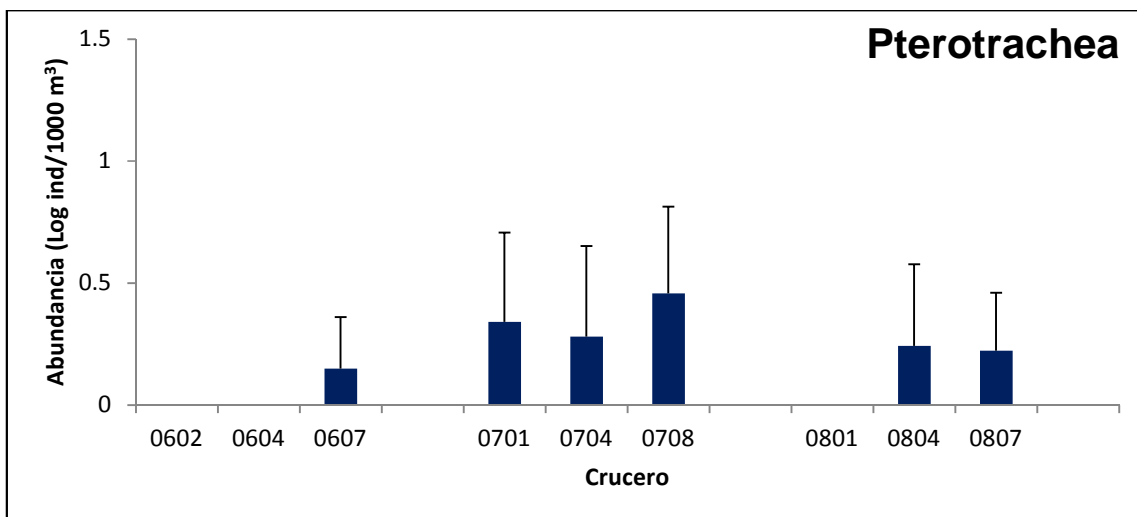


Figura 19. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero del género *Atlanta*.

3.2.2 Variabilidad regional

La variabilidad entre las regiones al norte y sur de PE observada en las condiciones oceanográficas descritas en la sección 3.1 se vieron poco reflejadas en la abundancia de los moluscos. La comparación basada en la prueba t-Student únicamente arrojó diferencias significativas en dos géneros (Tabla 8) que se describen a continuación.

TABLA 8. Resultados de prueba t-Student comparando la abundancia por zonas (norte - sur). En color rojo se resalta en donde existió diferencia estadísticamente significativa.

Género	t	p
<i>Cavolinia</i>	0.38	0.71
<i>Clio</i>	0.15	0.88
<i>Creseis</i>	0.45	0.66
<i>Cuvierina</i>	0.81	0.42
<i>Limacina</i>	-0.24	0.81
<i>Corolla</i>	0.19	0.85
<i>Desmopterus</i>	2.16	0.03
<i>Peraclis</i>	-1.81	0.07
<i>Gymnosomata</i>	0.63	0.53
<i>Atlanta</i>	0.63	0.53
<i>Carinaria</i>	-0.66	0.51
<i>Firoloida</i>	-0.36	0.72
<i>Pterotrachea</i>	-2.21	0.03

Desmopterus presentó una mayor abundancia en la región norte que en la sur (Figura 20). En función de esta diferencia regional se practicó nuevamente un análisis de varianza separadamente para cada región explorando la posibilidad de variabilidad temporal (mes y año). El ANOVA no arrojó resultados significativos para la región sur. En el caso de la región norte solo fue significativa la interacción entre los factores mes y año ($F= 4.12$, $p=0.007$). Sin embargo, la prueba *a posteriori* de Tukey no identificó ninguna diferencia.

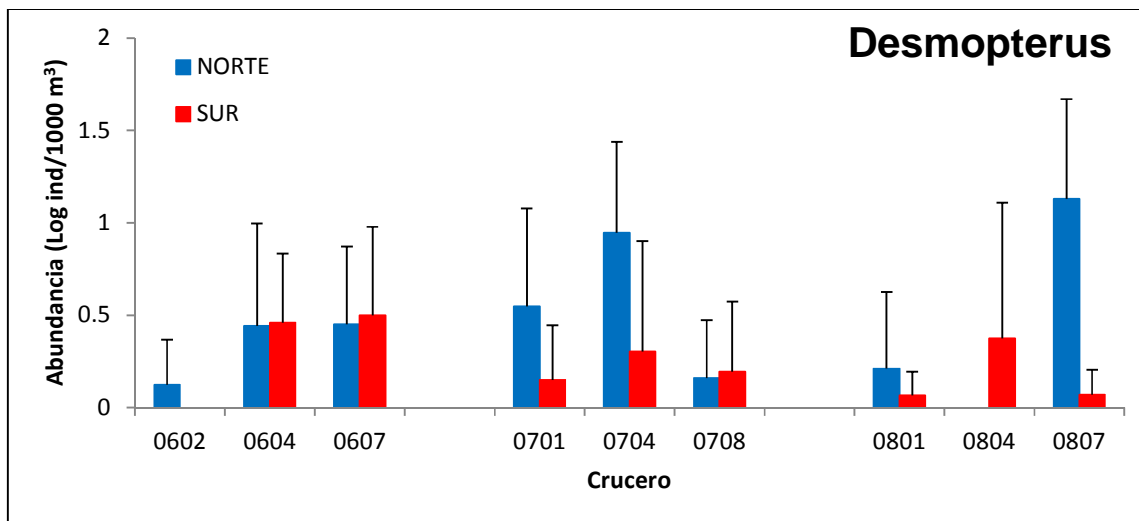


Figura 20. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero por región del género *Desmopterus*.

En contraste a *Desmopterus*, el heterópodo *Pterotrachea* fue más abundante en la región sur (Figura 21). El ANOVA para explorar diferencias temporales por regiones no arrojó resultados significativos para la región norte. En la región sur fue significativa la comparación interanual ($F = 6.45$, $p = 0.004$). La prueba de Tukey mostró que la abundancia de *Pterotrachea* en la región sur fue significativamente mayor en 2007 (M.G. = 4 ind/1000 m³) comparada con 2006 y 2008 (M.G. de 0.1 y 0.4 ind/1000m³ respectivamente)

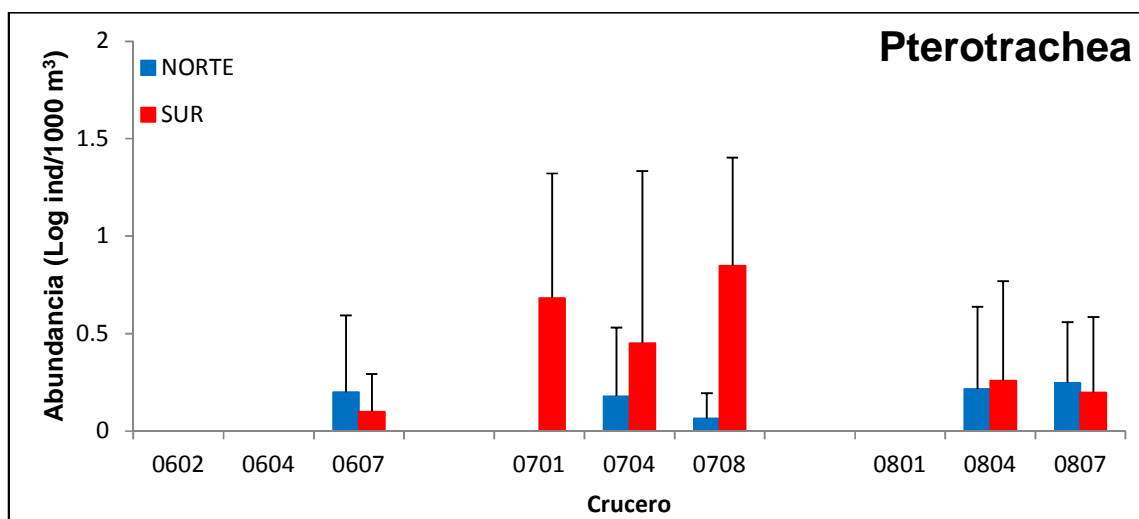


Figura 21. Abundancia media e intervalo de confianza (95%) por crucero por región del género *Pterotrachea*.

3.3 Análisis de conglomerados faunísticos

Teniendo en cuenta todos los géneros de moluscos holoplanctónicos analizados (8 géneros del orden Thecosomata, 4 del orden Heteropoda y el orden Gymnosomata) se procedió a evaluar el ensamble faunístico con base en la matriz de similitud de Bray-Curtis. Primeramente se obtuvo un dendrograma en el cual se identificaron dos grupos (A y B) uno pequeño con 12% de las muestras y otro mayor que aglutinó al 83% (Figura 22a). Al realizar el NMDS se corrobora la presencia de los dos conglomerados aunque quedan incluidas tres muestras más que no formaban parte de los grupos del dendrograma: en el grupo A quedan incluidas las estaciones 113.40 del crucero 0602 y la 137.35 del 0701; mientras que en el grupo B la estación 100.35 del crucero 0607 (Figura 22b).

El grupo A es frío y se compone de muestras de primavera principalmente pero sólo de 2006 y 2008 cuando imperaban condiciones La Niña. También contiene cuatro muestras de invierno, tres de ellas del 2006 y una del 2007. La contribución a la similitud en el grupo A se debió principalmente a *Limacina* (97.5%) mientras que *Clio* y *Cavolinia* contribuyeron solo con 1.31 y 1.22% respectivamente (Figura 23a). No obstante, la abundancia de los géneros de moluscos fue baja con una M.G. de 12.0 ind/1000 m³ para *Limacina* que fue la más abundante (Figura 23b). *Atlanta* fue la segunda más abundante (M.G. = 8.4 ind/1000 m³) pero no contribuyó a la similitud de este grupo.

Dentro del grupo B se encontraron todas las muestras de verano y también varias pertenecientes a cruceros de invierno y primavera. En este grupo los géneros con mayor contribución a la similitud y abundancia fueron *Atlanta*, *Limacina* y *Creseis* con un porcentaje acumulado de 74.9% (Figura 23).

Por lo tanto, se procedió a realizar un análisis más detallado aislando las muestras de dicho conglomerado y corriendo nuevamente el análisis de conglomerados, con el fin de discriminar más claramente a los subgrupos.

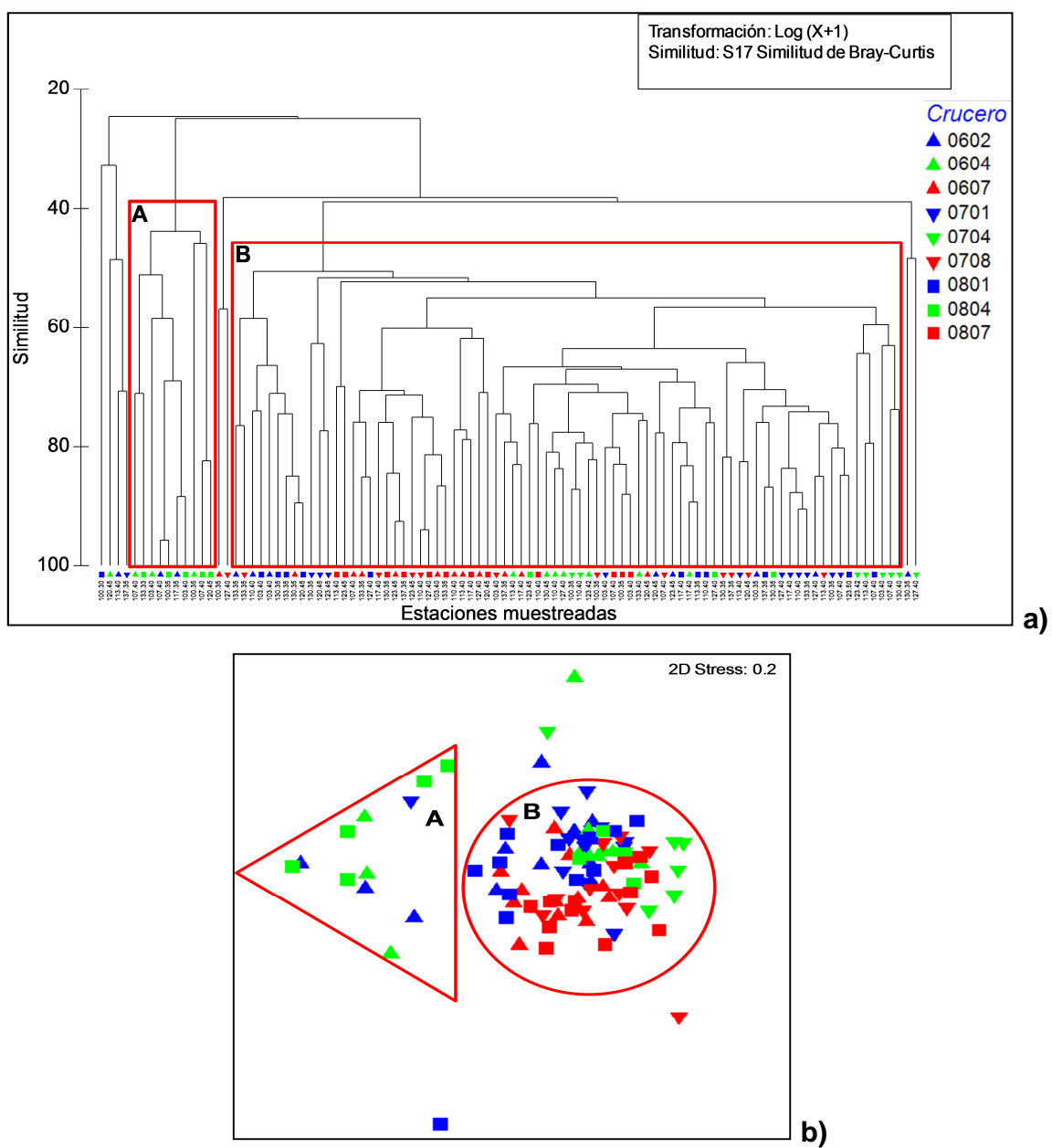


Figura 22. Análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de similitud: dendrograma (a) y NMDS (b), en donde se aprecian los grupos A y B.

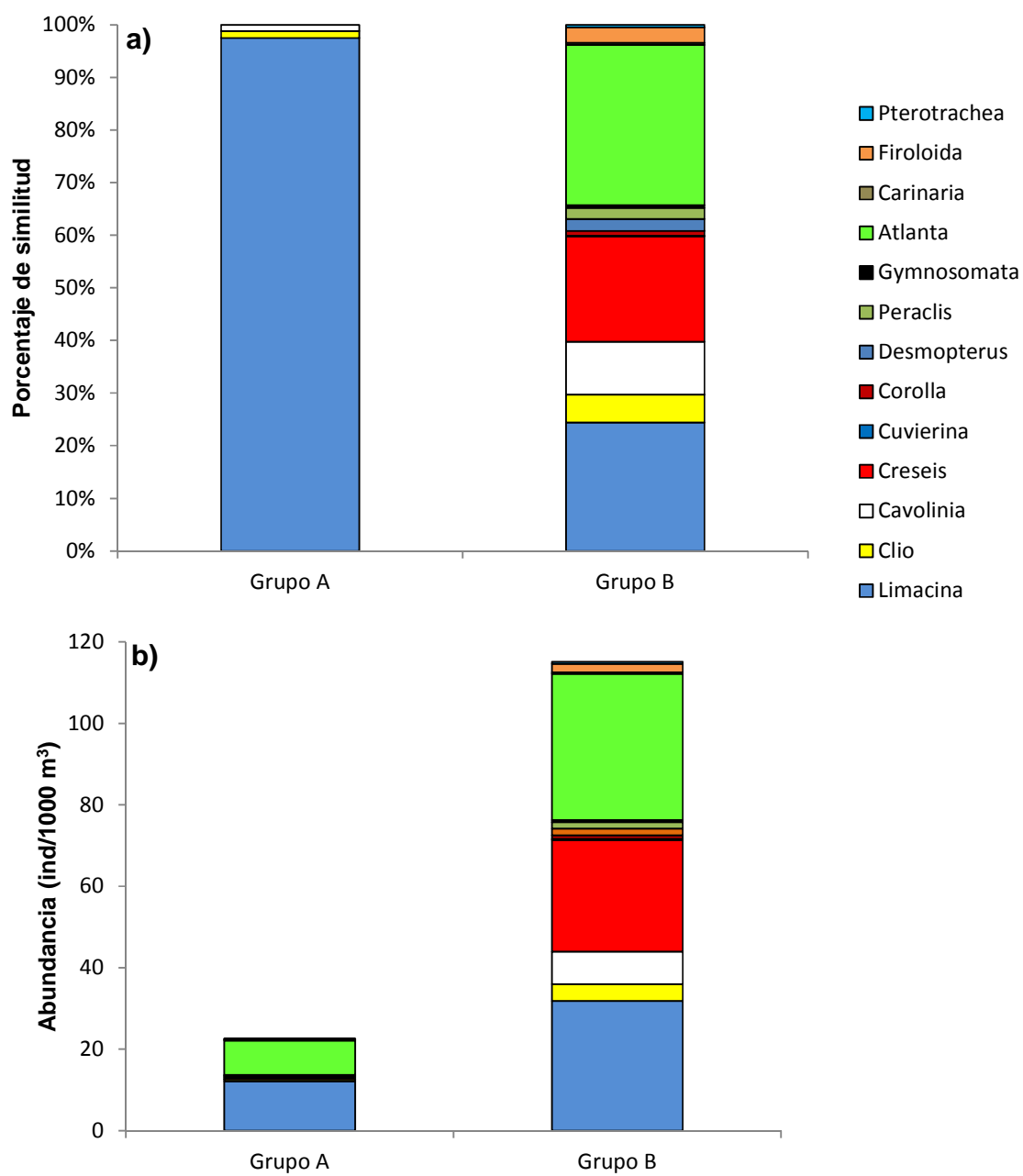


Figura 23. Porcentaje de contribución a la similitud de los géneros de moluscos holoplanktónicos en los conglomerados derivados del NMDS (Figura 22) calculados con la prueba SIMPER (a) y sus abundancia en medias geométricas apiladas (b).

En el dendrograma del grupo B, con un total de 81 muestras, se identificaron 3 subgrupos (B1, B2 y B3; Figura 24a), el más pequeño de ellos (B1) contuvo un total de 7 estaciones de invierno y 2 de verano. El subgrupo B2 es, por el contrario, el más grande conteniendo más del 50% de las estaciones de todos los cruceros analizados.

El subgrupo B3 fue de tamaño intermedio con 18 estaciones. Pero está compuesto por un 95% de estaciones de verano lo que lo convierte en un subgrupo de condiciones cálidas.

Al realizar el NMDS se corroboró la presencia de dos conglomerados (B1 y B3), mientras que la del conglomerado B2 aparece muy dispersa (Figura 24b). El estrés fue muy alto (0.27) en el NMDS bidimensional pero mejora en NMDS tridimensional (0.19) donde se ven claramente los tres subgrupos (Figura 24c).

La contribución a la similitud en el subgrupo B1 fue debida en un 50.05% a *Limacina* quien fue seguida por los géneros *Cavolinia* y *Atlanta* con una contribución a la similitud de 24.68 y 22.35% respectivamente (Figura 25a). La abundancia promedio siguió el mismo patrón siendo los tres géneros más abundantes *Limacina*, *Cavolinia* y *Atlanta* (M.G. = 23.6, 12.9 y 11.8 ind/1000 m³; Figura 25b).

Al interior del subgrupo B2, la importancia de los géneros *Limacina*, *Cavolinia* y *Atlanta* se redujo a 62.11% de similitud y *Creseis* aparece con la contribución más importante (34.82%; Figura 25a). La abundancia promedio siguió la misma tendencia que la similitud pero en total el subgrupo B2 presentó 40% más moluscos que los subgrupos B1 y B3.

En la similitud del subgrupo B3 dominaron los géneros *Atlanta*, *Limacina* y *Creseis* (Figura 25a). La principal contribución fue de *Atlanta* con 46.09%, seguida por *Limacina* (34.64%), no obstante sus medias geométricas fueron casi idénticas (35.8 y 34.6 ind/1000 m³ respectivamente). *Creseis* ocupa un tercer lugar con una M.G. de 15.8 ind/1000 m³ y 17.14% de contribución a la similitud.

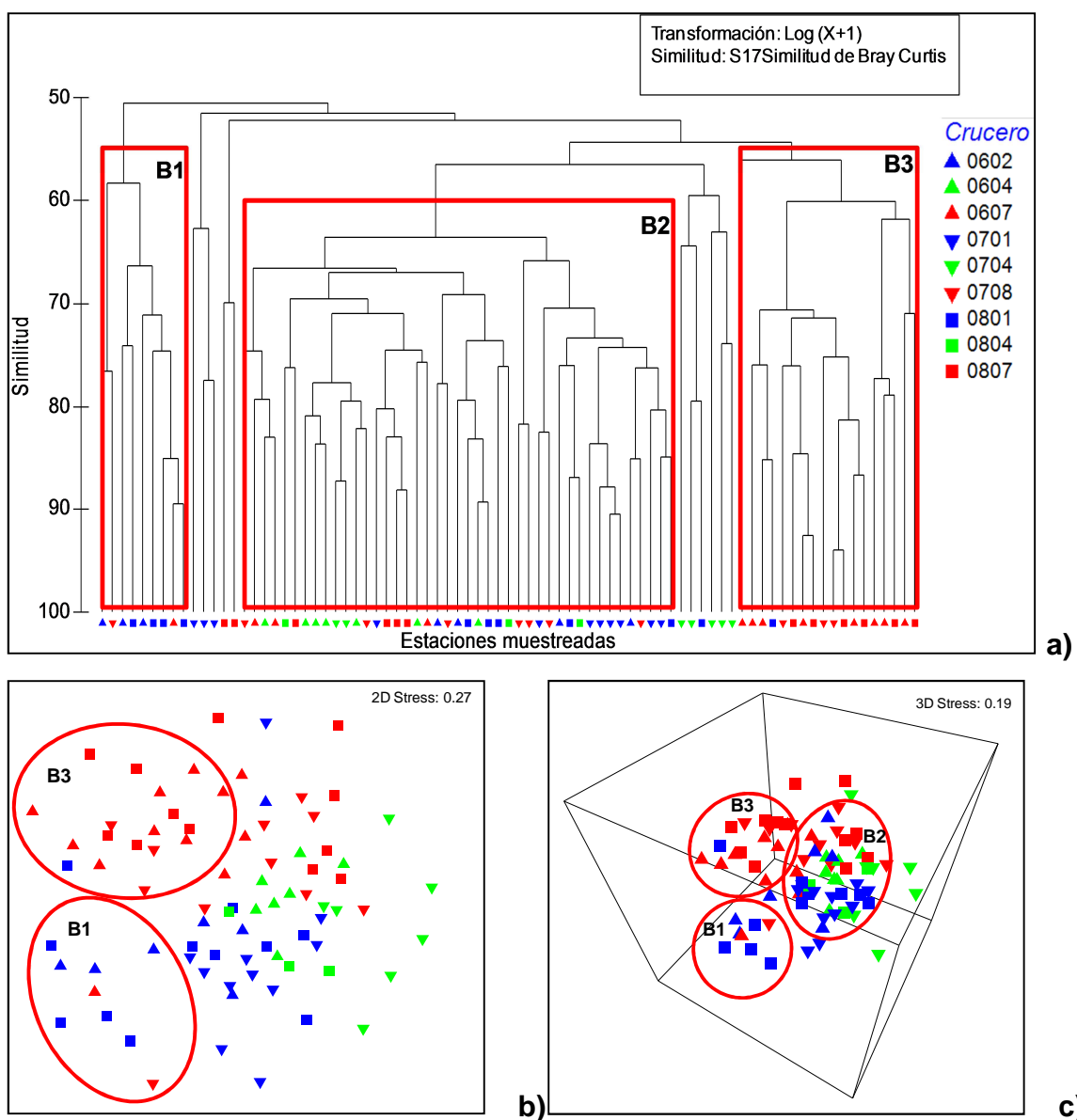


Figura 24. Análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de similitud de las estaciones del grupo B: dendrograma (a), NMDS bidimensional (b) en donde se aprecian los subgrupos B1y B3 así como un NMDS con una visión tridimensional (c) en el que se ven claramente los tres subgrupos.

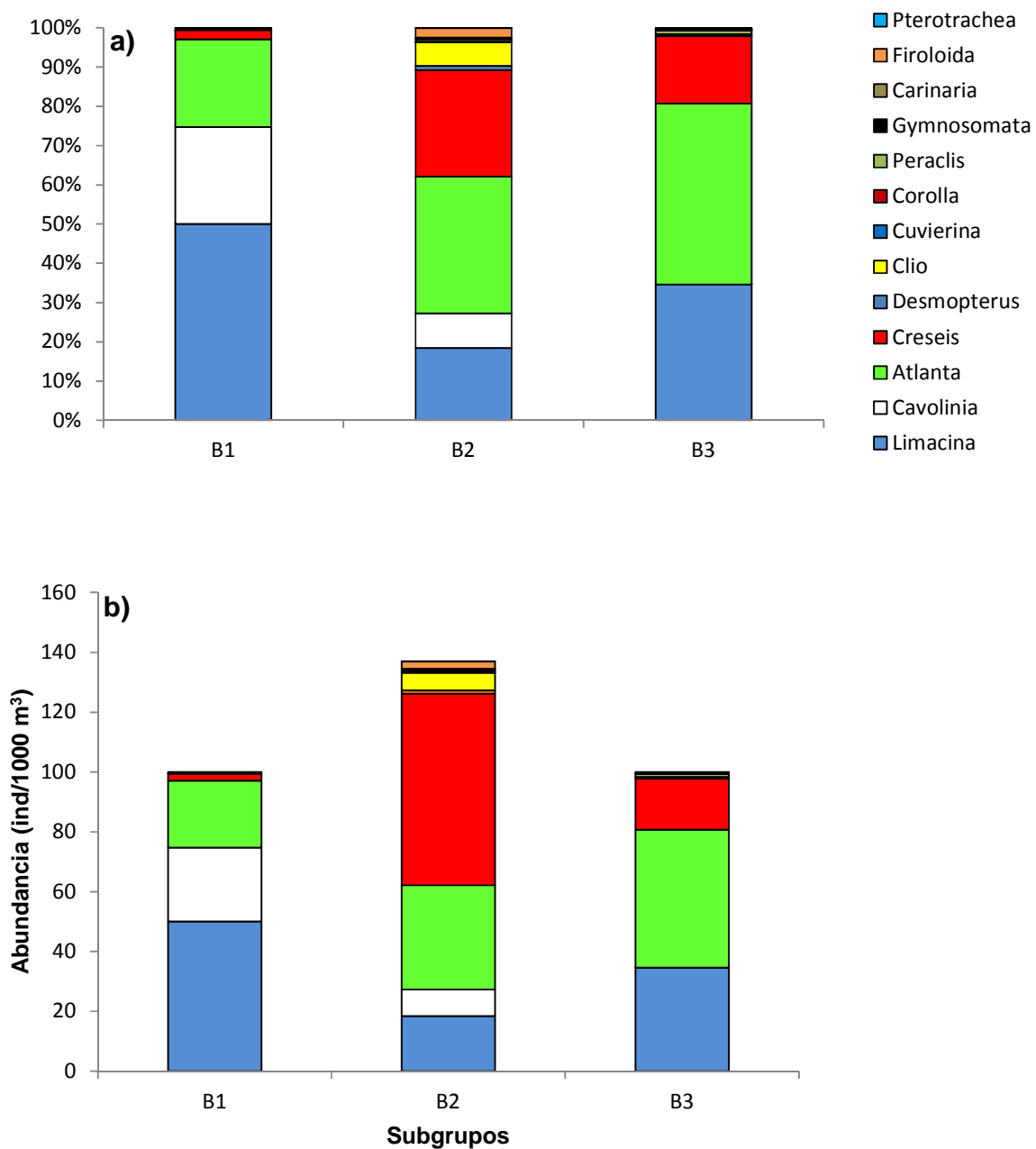


Figura 25. Porcentaje de contribución a la similitud de los géneros de moluscos holoplanctónicos pertenecientes al grupo B derivado del NMDS (Figura 24) calculados con la prueba SIMPER (a) y sus abundancia en medias geométricas apiladas (b).

3.4 Acoplamiento físico-biológico.

La matriz de similitud involucrando a todas las muestras (98 x 98) se correlacionó con una matriz de 16 variables físico-químicas (Tabla 4). Esto se realizó mediante el programa BIOENV que primeramente normaliza las variables y calcula una matriz de similitud basada en la distancia euclidiana. El resultado general de la correlación de estas matrices indicó un valor de 0.219 que fue significativo ($p = 0.02$). Se obtuvieron diez combinaciones óptimas pero todas tuvieron valores de correlación bajos, con el valor máximo de 0.219 y el mínimo de 0.209 (Tabla 9). Las variables dS y Chla-a a 10 m (Chla10) se destacaron ya que explican variabilidad dentro de las 10 combinaciones, seguidas por la temperatura a 100 m (T100) y la Chla a 200 m (Chla200) que estuvieron dentro de 8 combinaciones. En 6 combinaciones se seleccionó el valor máximo de clorofila (MaxChla) en la columna de agua y de salinidad a 100 m (S100) en 5 combinaciones.

Tabla 9. Valores de correlación obtenido para las diez mejores combinaciones de correlación en el análisis BIOENV.

# Variables	Correlación	Variables seleccionadas (Código)
4	0.219	S10, dS, Chla10, Chla200
3	0.218	dS, Chla10, Chla200
4	0.212	T100, dS, Chla10, Chla200
5	0.211	T100, S100, dS, Chla10, Chla200
6	0.210	T100, S100, dS, Chla10, Chla200, MaxChla
5	0.210	T100, S100, dS, Chla10, MaxChla
5	0.210	T100, dS, Chla10, Chla200, MaxChla
4	0.210	T100, dS, Chla10, MaxChla
7	0.209	T100, S100, dS, Chla10, Chla100, Chla200, MaxChla
7	0.209	T100, S100, S200, dS, Chla10, Chla200, MaxChla

A fin de ilustrar la influencia de las variables dS, Chla-a a 10 m (Chla10) y temperatura a 100 m (T100), las cuales resultaron con mayor presencia en las combinaciones del acoplamiento físico-biológico, se modificó el tamaño de los símbolos del NMDS (Figura 22b) en función de su rango de valores.

Los valores de dS (Figura 26a) no mostraron un patrón estacional consistente aunque en los meses de verano es donde se observan los valores máximos en esta variable.

La Chla-a a 10 m (Figura 26b) correspondiente a las estaciones del conglomerado A (Figura 22b) fue baja ($0.01 - 1.19 \text{ mg/m}^3$) mientras que en el conglomerado B fue variable, llegando a alcanzar hasta 4.22 mg/m^3 . Algunos valores muy altos de Chla-a ($2.83-4.06 \text{ mg/m}^3$) se presentaron en estaciones ajenas a los conglomerados A y B. En dichas estaciones los moluscos tuvieron de regular a baja abundancia.

Independientemente de los valores extremos, se observa una cierta tendencia estacional con concentraciones más altas en invierno, particularmente en enero de 2008. Por lo contrario, en primavera y verano se presentaron valores más bajos, con excepción de algunas estaciones en torno a PE: en primavera las estaciones 120.45 y 127.40 y en verano la 117.40.

La temperatura a 100 m (Figura 26c) también presentó bajos valores en el conglomerado A (Figura 22b) excepto en una estación sureña (137.35) del crucero 0701. En el conglomerado B los valores fueron en general mayores pero estacionalmente la primavera presenta temperaturas menores.

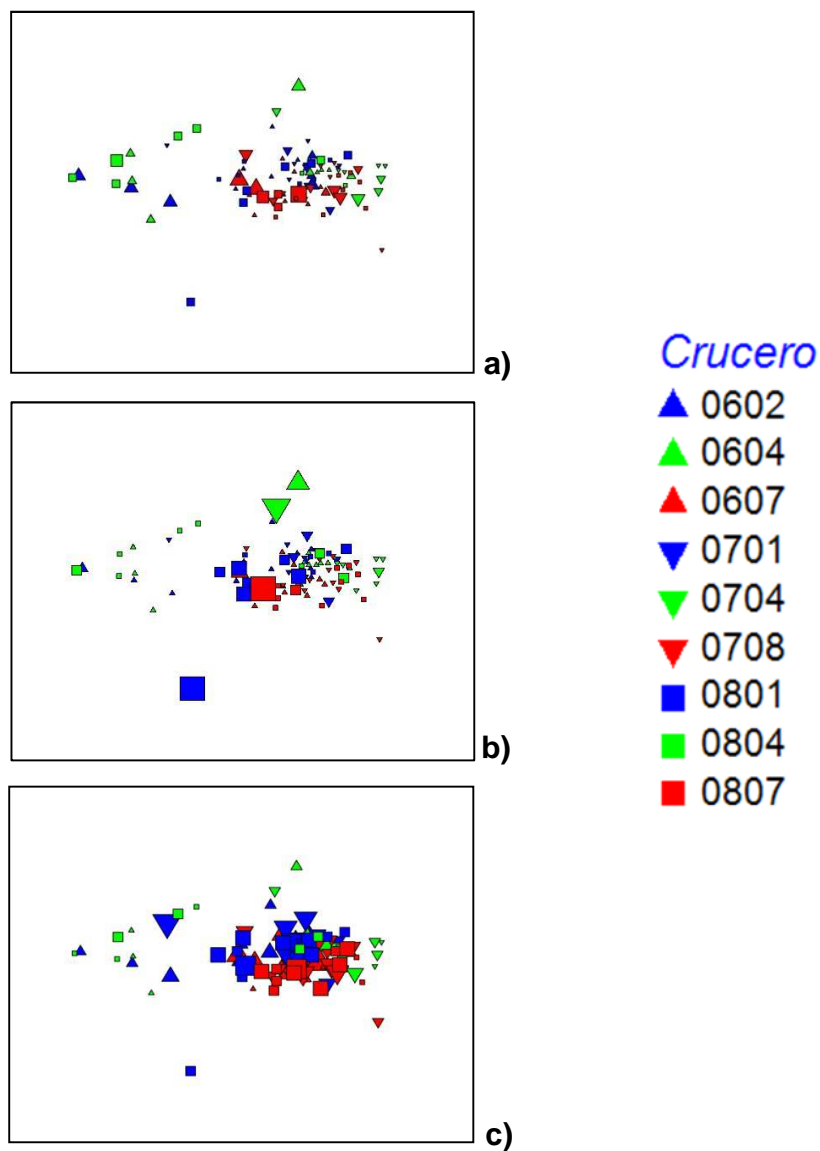


Figura 26. NMDS mostrado en la figura 22b indicando el valor de las variables ambientales de dS (a), clorofila-a a 10 m (b) y temperatura a 100 m (c). Estas variables estuvieron dentro de las mejores combinaciones correlacionadas con la matriz de variables biológicas (ver Tabla 9).

4. Discusión

4.1 Evidencias físicas de los cambios interanuales

Como se describió en los resultados, durante el periodo 2006-2008 que abarca este estudio, el SCC presentó cambios estacionales e interanuales. Inició con condiciones frías y posteriormente se desarrolló un evento El Niño débil en 2006-2007, seguido por La Niña 2007-2008. En la Tabla 10 se muestran las diferentes fases del ENSO donde se puede apreciar en general un desfase en las condiciones observadas en el PEc y en aguas frente a la península de Baja California (McClatchie *et al.*, 2009).

Tabla 10. Evolución del ENSO en la región 3.4 del Pacífico (basado en la figura 2) y frente a Baja California pormenorizada en función de los cruceros analizados en este estudio. Anomalías frente a Baja California basadas en McClatchie *et al.*, (2009).

Crucero	Condiciones en el Pacífico Ecuatorial Oriental (Región 3.4)	Condiciones en Baja California
0602	Frías ($\approx -1^{\circ}\text{C}$) La Niña	Frías ($\approx -1^{\circ}\text{C}$) La Niña
0604	Normal (fase de relajamiento)	Normal
0607	Normal	Normal
5 meses sin muestreo	Cálidas ($> 1^{\circ}\text{C}$) El Niño	Sin datos
0701	Cálidas ($\approx 1^{\circ}\text{C}$) El Niño	Normal
0704	Normal (fase de transición)	Normal
0708	Frías ($\approx -1^{\circ}\text{C}$) La Niña	Cálidas ($> 1^{\circ}\text{C}$) El Niño. Anomalía sobrestimada ya que el crucero fue realizado en agosto mientras que el promedio de largo plazo corresponde a valores de julio, cuando la temperatura es alrededor de 1.5°C más baja (ver Eber 1977)
4 meses sin muestreo	Frías ($< -1^{\circ}\text{C}$) La Niña (intensificación)	Sin datos
0801	Frías ($\approx -2^{\circ}\text{C}$) La Niña	Frías ($\approx -1^{\circ}\text{C}$) La Niña
0804	Frías ($\approx -1^{\circ}\text{C}$) La Niña	Normal
0807	Normal	Normal

En los inicios de 2006 el PEc y el SCC se encontraban en condiciones frías que iniciaron desde finales de 2005. Algunos autores consideran que se trató de un evento La Niña porque la anomalía de TSM alcanzó -1°C (Kug *et al.*, 2009). Esto mismo también es congruente con la baja salinidad registrada en las costas de Baja California en el presente estudio (Anexo 1, Fig. 4). No obstante, la baja salinidad (anomalías de hasta -0.6) registrada en el SCC forma parte de un periodo más largo relacionado con una intrusión de agua subártica que inició en julio de 2002 (Durazo, 2009).

Posteriormente se desarrolló un evento El Niño corto y débil que inicio en el PEc a fines de otoño de 2006, con un máximo en noviembre-diciembre de 2006 y declinó rápidamente en febrero de 2007 (McPhaden, 2008). Desafortunadamente no se realizó el crucero IMECOCAL de octubre de 2006 por lo que no se cuenta con evidencias del máximo de El Niño y sólo se vio parcialmente reflejado en el muestreo de enero de 2007 (Tabla 10).

Un resultado notable durante enero y abril de 2007 fue el incremento de salinidad en los primeros 100 m de profundidad que sugiere advección de agua subtropical superficial. (Anexo 1, Fig. 5). La existencia de advección hacia el polo se considera una característica importante para determinar el tipo de El Niño. Ashok *et al.*, (2007) encontraron que ocurren calentamientos anómalos sobre la cuenca del Pacífico, pero estos no son consecuencia de los eventos El Niño convencionales por lo que denominaron a esta serie de eventos El Niño Modoki. Otros autores lo llaman El Niño del centro del Pacífico (CP), en contraste con El Niño “canónico” o del este (EP) (Kug *et al.*, 2009; Lee y McPhaden, 2010). La presencia de advección hacia el este también es característica de El Niño EP, por lo que corrobora la clasificación de Lee y McPhaden (2010) como un El Niño EP 2006-2007. Sin embargo fue clasificado como El Niño CP por otros autores (Ren y Jin, 2011, Singh *et al.*, 2011, Radenac *et al.*, 2012).

Al término de este El Niño corto (McPhaden, 2008), tuvo lugar un evento La Niña que inició en julio de 2007 y alcanzó su máxima intensidad en enero-abril 2008 en la región 3.4 del Pacífico central (Hu *et al.*, 2014). Para la región frente a Baja California resulta difícil establecer con claridad el inicio de La Niña ya que se

observó una anomalía positiva de TSM en verano de 2007. Se considera que dicha anomalía es espuria pues el crucero IMECOCAL se realizó en agosto 2007, al cual se le restó el promedio de largo plazo que corresponde a valores de julio principalmente (Tabla 10). Sin embargo, la temperatura del agua en agosto respecto a julio es habitualmente 1.5°C más alta (Eber, 1977). Por lo tanto La Niña podría haber iniciado en verano o bien en otoño de 2007, pero no se realizó muestreo en este último. La Niña fue más evidente en la región de estudio en enero de 2008 con una intensidad de moderada a fuerte y anomalías de -1 a -2°C. Posteriormente, en el PEc hubo un breve relajamiento de La Niña en el verano y un segundo pulso a partir del otoño de 2008. En la región de estudio se observaron condiciones normales (Anexo 1, Figs. 3 y 6).

4.2 Efectos biológicos en el ecosistema

4.2.1 Productores primarios

La variabilidad interanual asociada al ENSO tiene un fuerte impacto en la producción biológica y estructura del ecosistema. Algunos autores (Turk *et al.*, 2011; Radenac *et al.*, 2012) mostraron que en el PEc durante La Niña 2007-2008 las concentraciones de Chla-a, la producción primaria y la producción nueva mostraron un aumento significativo en conjunción con anomalías negativas de temperatura, comparado a cuando el sistema se encuentra bajo condiciones normales. Turk *et al.* (2011) indicaron que tanto en eventos El Niño EP y CP la Chla-a y la producción primaria decrecen, siendo distintas únicamente la intensidad y la región en donde ocurren las máximas anomalías de TSM.

En la región de Baja California, Gaxiola-Castro *et al.* (2010) mostraron que de 2003 a 2006 los valores de clorofila integrada en los primeros 100 m disminuyeron fuertemente en comparación a los observados de 2000 a 2002. Sin embargo, a partir de 2007 la tendencia se revirtió, siendo las concentraciones consistentemente superiores (25-150 mg/m²). Durante abril de 2007 los valores de Chla-a fueron altos en el área entre Ensenada (~31.5° N) y San Quintín (~30.3° N) alcanzando hasta 4 mg/m³, como es típico en eventos de surgencia (McClatchie *et al.*, 2008). En el verano de 2007 los valores de Chla-a continuaron siendo altos (>1

mg/m³) y también se registraron surgencias costeras intensas entre Ensenada y Punta Baja evidenciadas por las bajas temperaturas superficiales (15-17°C).

El efecto de La Niña se observó muy marcadamente en la alta concentración de Chla-a durante todo el año de 2008 (McClatchie *et al.*, 2009). En enero de 2008 en la región frente a Ensenada, se observaron concentraciones de clorofila superficial superiores a 2 mg/m³ y temperaturas inferiores a 15°C, valores que indican actividad de surgencia, lo que es atípico en esta época del año en la región (McClatchie *et al.*, 2008). Nuestros resultados muestran una clara variación en las concentraciones de Chla-a con tendencia a aumentar de 2006 a 2008. En contraste, en la región de la Ensenada del Sur de California los valores de clorofila integrada fueron cercanos al promedio (McClatchie *et al.*, 2009). Sin embargo, en superficie las series de tiempo de Chla-a a partir de datos de satélite indicaron muy altas concentraciones en todo el SCC y una actividad inusual de surgencias en enero de 2008. Además, Aksnes y Ohman (2009) reportaron una disminución en la transparencia óptica durante 1949-2007 debida al levantamiento de la nutriclina que representó un aumento del doble en la concentración de nutrientes en la zona eufótica.

4.2.2 Efectos en moluscos planctónicos

4.2.2.1 Variabilidad interanual

En el presente estudio la variabilidad estacional de las poblaciones de moluscos pelágicos fue más sobresaliente que la interanual, lo cual fue corroborado estadísticamente (Tabla 7). No obstante se observaron algunos efectos puntuales relativos a El Niño 2006-2007 y La Niña 2007-2008.

Durante la transición de El Niño 2006-2007 a La Niña 2007-2008 se observó un incremento en la abundancia del pseudotecosomado *Corolla*. La única especie reportada de este género en el SCC es *C. spectabilis*, el cual presentó en general bajas abundancias pero se observó un fuerte incremento en la primavera de 2007. Este género es el fitoplanctófago de mayor tamaño analizado en este estudio, con

una pseudoconcha de hasta 80 mm de longitud. La extensión de las aletas con las que retiene las partículas alimenticias llega a ser de 120 mm, por lo que ejercen una importante presión de pastoreo cuando se presentan en grandes abundancias (Silver y Bruland, 1981). La máxima abundancia registrada por *Corolla* correspondió a un periodo de condiciones normales en la región de Baja California, sin embargo el PEc se encontraba en una etapa de transición de El Niño 2006-2007 a La Niña 2007-2008 (Tabla 10). McGowan (1967) describió la distribución de *Corolla spectabilis* basada en algunos muestreos del programa CaLCOFI, observándola en primavera al norte de PE mientras que en verano y otoño también estuvo presente en aguas del sur de Baja California. No obstante, asoció a esta especie con aguas templadas de la región al norte de Punta Concepción (McGowan (1968). En los estudios realizados por Sánchez-Hidalgo (1989, 1994) en la región sur de Baja California no se reportó la presencia del género *Corolla*. Esto difiere con nuestros resultados probablemente por lo costero del muestreo realizado por dicho autor, ya que *Corolla* tiene una distribución mayormente oceánica (McGowan, 1967).

Las condiciones frías presentes durante 2006 (La Niña) no fueron benéficas para algunos géneros de moluscos holoplanctónicos analizados en este estudio. Por el contrario, las pruebas estadísticas realizadas mostraron que 2006 fue el año en donde se observaron las menores abundancias de *Cavolinia*, *Corolla*, *Atlanta*, *Firoloida* y *Pterotrachea*. En oposición, durante 2007 estos 5 géneros mostraron sus máximas abundancias cuando la región presentó cambios muy marcados, iniciando con una etapa de calentamiento (El Niño) y finalizando con la entrada de La Niña (Tabla 10).

A partir de enero de 2008 se observaron anomalías negativas de temperatura en la columna de agua a lo largo del transecto latitudinal pero las abundancias de moluscos mostraron muy poca variación. En abril 2008 se observó una disminución de moluscos, lo cual se reflejó como un grupo aparte en el NMDS (Fig. 22) junto con algunas estaciones de enero 2008 y abril de 2006. Sin embargo, en verano 2008 cuando La Niña se relajó, se observó un fuerte

incremento de moluscos del orden *Gymnosomata* y el heterópodo *Atlanta*. El verano de este año (2008) fue cuando los organismos gimnosomados repuntaron en abundancia. En general este orden se mantuvo con mínima presencia durante este estudio, no obstante en julio de 2008 las abundancias fueron máximas.

Con un comportamiento similar se encontró al género *Atlanta*, el cual a diferencia de los gimnosomados, tuvo abundancias elevadas a lo largo de todo el periodo de estudio. Sin embargo, fue en 2008 cuando existieron diferencias significativas a nivel estacional, ya que en verano las abundancias de este género superaron a las encontradas durante las dos campañas anteriores (invierno y primavera). Durante el mismo periodo y la misma región que en este estudio, Juárez Colunga (2010) realizó mediciones de pH in situ. Al igual que en nuestros resultados identificó una diferencia de zonas al norte y al sur de PE, las cuales tuvieron rangos de pH asociados a las masas de agua: el Agua Subártica (< 100 m) presentó valores de 7.7 a 7.9 mientras que el Agua Ecuatorial Subsuperficial (>170 m) de 7.4 a 7.5. Esta última tuvo una mayor influencia al sur de PE. Los valores de pH fueron particularmente altos en julio 2008 alcanzando hasta 8.3 y 8.0 en los primeros 25 m al norte y al sur de PE, respectivamente. Esto podría explicar el fuerte incremento observado en la abundancia de *Atlanta* ya que se facilitaría el proceso de calcificación de la concha debido a que la solubilidad de la aragonita es menor a niveles altos de pH (Mackas y Galbraith, 2012)

4.2.2.2 Variabilidad estacional

Estacionalmente la abundancia de los géneros de moluscos fue variable. Sin embargo, consistentemente en los meses de invierno (enero y febrero) cuando en general el sistema es más frío, *Cavolinia*, *Carinaria* y *Firoloida* tuvieron mayores abundancias que en el resto de los meses. En la fase cálida del año (verano representado por julio y agosto) se registraron las mayores abundancias de *Creseis*, *Limacina*, *Peraclis*, *Gymnosomata* y *Atlanta*, coincidiendo con los

resultados de Sánchez-Hidalgo (1994) que registró a los pterópodos *Creseis* y *Limacina* como los tecosomados más abundantes en esta época del año (agosto de 1985). Durante primavera (abril) los géneros *Limacina* y *Firoloida* se vieron desfavorecidos pues presentaron las menores abundancias de todo el estudio. Sin embargo, el pseudotecosomado *Corolla* fue durante la primavera de 2007 que repuntó en abundancia, cuando el sistema se encontraba en una etapa de transición de condiciones cálidas a frías. Ohman *et al.* (2009) publicaron que las poblaciones de zooplancton calcáreo (foraminíferos, pterópodos y heterópodos) mostraron una considerable variabilidad interanual en las primaveras de 2006, 2007 y 2008 así como altas abundancias, lo que no fue totalmente consistente con nuestros resultados dado que únicamente en el caso de *Clio*, *Creseis* y *Atlanta* (en 2007) se observó una tendencia a una mayor abundancia durante la primavera. La situación opuesta ocurrió con *Limacina* el cual fue significativamente menor durante esta época en el periodo 2006-2008. Al igual que nuestros resultados Ohman *et al.* (2009) afirman que en ciclos ENSO no se observaron evidencias de que las poblaciones de los organismos analizados tuvieran alguna variación en abundancia, teniendo en cuenta que cada año se puede ver en términos de fases ENSO.

4.2.2.3 Variabilidad regional

En este estudio se encontraron escasas diferencias estadísticas entre las abundancias de los diferentes géneros de moluscos en las regiones al norte y sur de PE, a pesar de la diferencia latitudinal observada en las condiciones oceanográficas. Únicamente dos géneros presentaron diferencias regionales, *Desmopterus* y *Pterotrachea*. El pseudotecosomado *Desmopterus*, mostró diferencias entre zonas y tuvo mayores abundancias al norte de PE, lo que es congruente con lo observado para *Desmopterus pacificus* por McGowan (1967). Cabe mencionar que está es la única especie del género que se ha reportado en el SCC. Contrario a lo anterior, *Pterotrachea* fue significativamente más abundante

en la zona sur que en la norte. Esta diferencia se dio específicamente durante 2007, probablemente debido al evento El Niño. Los resultados del presente estudio para el género *Pterotrachea* concordaron con la distribución observada por McGowan (1967) para la especie *P. coronata*, la cual es la más abundante, aunque existen otras dos especies muy poco abundantes (*P. hippocampus* y *P. minuta*). Derivado de este resultado se concluye que el trabajar a nivel de género con moluscos holoplanctónicos no es sensitivo para análisis de distribución meridional.

Algunas especies tuvieron una baja presencia en las muestras, especialmente *Cuvierina*. En el atlas elaborado por McGowan (1967) se indica a *Cuvierina culumnella*, (única especie reportada en el SCC) como una especie de afinidad oceánica y en ninguno de los mapas la reportó en la región en donde se elaboró el presente estudio.

4.3 Estudios de largo plazo con moluscos pelágicos y la importancia del monitoreo

El monitoreo de largo plazo es una oportunidad para poder evaluar las consecuencias ecológicas de los impactos antropogénicos, particularmente en especies altamente vulnerables como los moluscos pelágicos. Ohman *et al.* (2009) analizaron un periodo de 57 años (1951-2008) en las costas del sur de California buscando alguna relación de las abundancias de zooplancton calcáreo (pterópodos, heterópodos, foraminíferos) con los recientes estudios sobre la acidificación en el SCC (Orr *et al.*, 2005; Feeley *et al.*, 2008; Fabry *et al.*, 2008). Sus resultados establecieron que no se detecta una tendencia a la reducción en las poblaciones del zooplancton calcáreo debido a la acidificación del océano.

En otra región del SCC ubicada frente a las costas de Canadá, Mackas y Galbraith (2012) realizaron un estudio basado en cuatro diferentes series de tiempo (datos

desde 1979) con las que pudieron establecer que existe variabilidad interanual, mas no se observa ninguna tendencia de largo plazo debida al cambio global.

Estos y otros estudios han sido motivados por los resultados sobre subsaturacion con respecto a aragonita en el SCC (Feeley *et al.*, 2008). Fuhrmann y Zirino (1988) establecieron que existe una alta correlación entre el pH, la clorofila y la temperatura en el agua de mar, por lo que la medición de estas tres variables pudiera indicar alguna tendencia de los moluscos holoplanctónicos. Estos organismos tienen una delgada concha de carbonato de calcio en forma de aragonita (Mackas y Galbraith, 2012; Wall-Palmer *et al.*, 2011) y a bajos valores de pH puede disolverse. Además, dado que los pterópodos son herbívoros (Lalli y Gilmer, 1989), la medición de la clorofila del fitoplancton proporciona un estimado de la disponibilidad de alimento.

Trabajos que consideren un amplio periodo de estudio son de gran utilidad para la caracterización y el buen entendimiento del ecosistema.

La variabilidad espacial (al norte y sur de PE) puede ser aún más evidente con moluscos planctónicos, si es que en trabajos próximos se consideran especies y no solo géneros. Existen propuestas acerca del futuro que espera a las poblaciones de organismos vulnerables a la acidificación del océano derivada del cambio climático. Mackas y Galbraith (2012) proponen, al igual que en este estudio, continuar con el monitoreo de largo plazo que permitan elaborar series de tiempo que sirvan como base para buscar posibles acciones que mitiguen una declinación en las poblaciones marinas.

5. Conclusiones

1. Durante el periodo 2006-2008 el Pacífico ecuatorial presentó cambios relacionados con el ciclo ENSO. Desde finales de 2005 se observaron condiciones La Niña hasta fines de otoño de 2006, dando paso a un El Niño con máximo en noviembre-diciembre de 2006. Este declinó en febrero de 2007 y empezó la transición a La Niña 2007-2008. Estos eventos se reflejaron en la región de Baja California aunque no se cuenta con evidencias del pico de El Niño 2006-2007 ni el inicio de La Niña en 2007 debido que no se realizó muestreo en otoño.
2. Se sugiere que El Niño observado fue un evento tipo EP ya que durante enero y abril de 2007 se observó un incremento de salinidad debido probablemente a advección de agua subtropical superficial hacia el polo.
3. A partir de enero de 2007 y más aún durante todo 2008 se observaron altas concentraciones de clorofila integrada en la columna de agua (0-200 m), relacionada con una disminución en la estratificación.
4. La variabilidad estacional de moluscos pelágicos fue más sobresaliente que la interanual. No obstante, se observaron algunos efectos como el caso del pseudotecosomado *Corolla* que durante la transición de El Niño 2006-2007 a La Niña 2007-2008 incrementó su abundancia. Asimismo, en 2006 se observaron las abundancias menores de *Cavolinia*, *Corolla*, *Atlanta*, *Firoloida* y *Pterotrachea*, contrastando con 2007 cuando mostraron sus máximas abundancias.

5. En abril 2008 se observó una disminución de moluscos pelágicos. Sin embargo, en julio 2008 cuando La Niña se relajó, se observó un fuerte incremento de moluscos del orden *Gymnosomata* y el heterópodo *Atlanta*. Además de los cambios de temperatura se sugiere que el aumento del pH, que alcanzó valores de hasta 8.3 en los primeros 25 m de profundidad al norte de PE, podría explicar el fuerte incremento observado en la abundancia de *Atlanta* pues se estaría facilitando el proceso de calcificación de la concha.
6. Latitudinalmente se encontraron diferencias en las variables abióticas al norte y al sur de PE, principalmente en la disminución del oxígeno disuelto y el incremento en salinidad. En la zona sur se registraron concentraciones bajas de oxígeno en los primeros 100 m encontrándose valores hipóxicos (<0.5ml/l) por arriba de 65 m de profundidad.
7. Los moluscos holoplanctónicos mostraron escasas diferencias significativas entre zonas, limitándose a dos géneros, *Desmopterus* y *Pterotrachea*. El pseudotecosomado *Desmopterus*, tuvo mayores abundancias al norte de PE, mientras que el heterópodo *Pterotrachea* fue significativamente más abundante en la zona sur.
8. El análisis genérico fue poco sensitivo para determinar la variabilidad espacial por lo que no se recomienda para estudios de distribución de moluscos. Sin embargo, los géneros si reflejaron cambios relativos a la variabilidad climática, por lo cual se recomienda continuar con el monitoreo.

Referencias bibliográficas

- Angulo Campillo O. J. (2009). **Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (mollusca: gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California**. Tesis doctoral. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz B.C.S. 257p.
- Ashok, K., S. K. Behera, S. A. Rao, H. Weng, and T. Yamagata (2007). **El Niño Modoki and its possible teleconnection**. *Journal of Geophysical Research*, 112, C11007, doi:10.1029/2006JC003798.
- Brinton E. (1962). **The distribution of Pacific euphausiids**. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 8, 51–270.
- Brodeur R. D. (1986). **Northward displacement of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* Hansen to Oregon and Washington waters following the El Niño event of 1982–83**. *Journal of Crustacean Biology*, 686–692.
- Brodeur D. Richard y Busby S. Morgan. (1998). **Occurrence of an Atlantic salmon *Salmo salar* in the Bering Sea**. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 5(1), 64-66.
- Carpenter, J.H. (1965). **The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method**. *Limnology Oceanography*, 10(1), 141-143.
- Clarke K.R. y Ainsworth M. (1993). **A method of linking multivariate community structure to environmental variables**. *Marine Ecology Progress Series*. 92, 205–219.
- Durazo R. (2009). **Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997–2008**. *Progress in Oceanography*. 83(1), 361–368.
- Durazo R. y Baumgartner T. (2002). **Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999**. *Progress in Oceanography*. 54(1), 7–31.
- Durazo R., Baumgartner T. R., Bograd S. J., Collins C. A., de la Campa S., García J., Gaxiola-Castro G., Huyer A., Hyrenbach D., Loya D., Lynn R. J., Schwing F. B., Smith R. L., Sydeman W. J. y Wheeler P. (2001). **The state of the California Current 2000–2001: A third straight La Niña year**. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report*. 42: 29–60.
- Durazo R. y Gaxiola-Castro (2010). **Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007**. Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California". Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. ISBN, 978-607.

- Durazo R., Ramírez-Manguillar A. M., Miranda L. E. y Soto-Mardones L. A. (2010). **Climatología de variables hidrográficas.** (25-57 pp.) En: Gaxiola-Castro Gilberto y Durazo Reginaldo (ed) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007.* 501.
- Eber L. E. (1977) **Contoured depth-time charts (0 to 200m, 1950 to 1966) of temperature, salinity, oxygen and sigma-t at 23 CALCOFI stations in the California Current (No. 25).** Marine Life Research Program, Scripps Institution of Oceanography.
- Fager E. W. y McGowan J. A. (1963). **Zooplankton species groups in the North Pacific Co-occurrences of species can be used to derive groups whose members react similarly to water-mass types.** *Science*, 140(3566), 453-460.
- Feely R. A., Sabine C. L., Hernández-Ayón J. M., y Lanson D. H. B. (2008). **Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf.** *Science*, 320(5882), 1490–1492, doi:10.1126/science.1155676.
- Field J.G., Clarke K.R. y Warwick R.M. (1982). **A practical strategy for analyzing multiespecies distribution patterns.** *Marine Ecology Progress Series.* 8(1), 37-52.
- Fuhrmann R. y Zirino A. (1988). **High-resolution determination of the pH of seawater with a flow-through system.** *Deep-Sea Research II.* 35(2): 197–208.
- Gaxiola-Castro G., Cepeda-Morales J., Nájera-Martínez S., Espinosa-Carreón T. L., De la Cruz-Orozco M. E., Sosa-Avalos R., Aguirre-Hernández E. y Cantú-Ontiveros J. P. (2010). **Biomasa y producción de fitoplancton.** (59-85 pp.) En: Gaxiola-Castro Gilberto y Durazo Reginaldo (ed) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007.* 501.
- Goericke R., Venrick E., Koslow T., Sydeman W. J., Schwing F. B., Bograd S. J., Peterson W. T., Emmett R., Lara-Lara J. R., Gaxiola-Castro G., Gómez-Valdes J., Hyrenbach K. D., Bradley R. W., Weise M. J., Harvey J. T., Collins C. y Lo N. C. H. (2007). **The state of the California Current, 2006–2007: Regional and local processes dominate.** *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report.* 48, 33–66.
- González-Rodríguez E., Trasviña-Castro A., Gaxiola-Castro G., Zamudio L. y Cervantes-Duarte R. (2012). **Net primary productivity, upwelling and coastal currents in the Gulf of Ulloa, Baja California, Mexico.** *Ocean Science* 8(4),703-711.

- Guerrero S. (1985). **Distribución y abundancia de los moluscos Pterópodos y Heterópodos (Gastropoda: Prosobranchia y Opisthobranchia) de la Bahía de Matachen, San Blas, Nayarit, México.** Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara. 98p.
- Holm Hansen, O.C., J. Lorenzen, R.W. Holmes y J.D.H. Strickland. (1965). **Fluorometric determination of chlorophyll.** Journal du Conseil 30(1), 3-15.
- Hu Zeng-Zhen, Kumar Arun, Xue Yan y Jha Bhaskar (2014) **Why were some La Niñas followed by another La Niña?** Climate Dynamics, 42(3-4), 1029-1042.
- Huyer A., y Smith R. L. (1985). **The signature of El Niño off Oregon, 1982–1983.** Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012) 90(C4), 7133–7142.
- Juárez Colunga M. C. (2010). **Variación Espacial y Temporal del pH Frente a las Costas de Baja California.** Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Baja California. Facultad de Ciencias Marinas, Ensenada B.C. 68p.
- Kug J. S., Jin F. F., y An, S. I. (2009). **Two types of El Niño events: Cold tongue El Niño and warm pool El Niño.** Journal of Climate, 22(6), 1499-1515, doi:10.1175/2008JCLI2624.1
- Kruskal, J. B. (1964). **Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method.** Psychometrika, 29(2), 115-129.
- Lalli C. M. y Gilmer R. W. (1989). **Pelagic Snails. The Biology of Holoplanktonic Gastropod Molluscs.** Stanford University Press, Stanford. 259.
- Larkin, N. K., y D. E. Harrison (2005). **On the definition of El Niño and associated seasonal average U.S. weather anomalies.** Geophysical Research Letters, 32(13), L13705, doi:10.1029/2005GL022738
- Lavaniegos B. E., Ambriz-Arreola I., Hereu C. M., Jiménez-Pérez L. C., Cadena Ramírez J. L. y García-García P. (2010). **Variabilidad estacional e interanual del zooplancton.** (87-126 pp.) En: Gaxiola-Castro Gilberto y Durazo Reginaldo (ed) Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007. 501.
- Lee T. y McPhaden M. J. (2010). **Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific.** Geophysical Research Letters. 37(14), L22S08, doi:10.1029/2010GL044007
- Lynn R. J. y Simpson J. J. (1987). **The California Current system: the seasonal variability of this Current.** Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 92(C12), 12947-12966.

- Lynn R. J., Bograd S. J., Chereskin T. K. y Huyer A. (2003). **Seasonal renewal of the California Current: The spring transition off California.** *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978-2012), 108(C8), doi: 10.1029/2003JC001787.
- Mackas D. L. y Galbraith M. D. (2012). **Pteropod time-series from the NE Pacific.** *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 69(3), 448–459. doi:10.1093/icesjms/fsr163
- Maturana J., Bello M. y Manley M. (2004). **Antecedentes históricos y descripción del fenómeno El Niño, Oscilación del sur.** (13-27 pp). En: Avaria S., Carrasco J., Rutllan J. y Yáñez E. (Ed) *El Niño-La Niña 1997-200. Susefectos en Chile.* CONA, Chile, Valparaiso.
- McClatchie Sam, Goericke Ralf, Koslow J. Anthony, Schwing Franklin B., Bograd Steven J., Charter Richard, Watson William, Lo Nancy, Hill Kevin, Gottschalck Jon, L'heureux Michelle, Xue Yan, Peterson William T., Emmett Robert, Collins Curtis, Gaxiola-Castro Gilberto, Durazo Reginaldo, Kahru Mati, Mitchell B. Greg, Hyrenbach K. David, Sydeman W. J., Bradley R. W., Warzybok P. y Bjorkstedt Eric. (2008). **The State Of The California Current, 2007–2008: La Niña Conditions And Their Effects On The Ecosystem.** *CalCOFI Rep*, 49, 39–76.
- McClatchie Sam, Goericke Ralf, Schwing Franklin B., Bograd Steven J., Peterson William T., Emmett Robert, Charter Richard, Watson William, Lo Nancy, Hill Kevin, Collins Curtis, KahruMati, Mitchell B. Greg, Koslow J. Anthony, Gomes-Valdes Jose, Lavaniegos Bertha E., Gaxiola-Castro Gilberto, Gottschalck Jon, Heureux Michelle L', Xue Yan, Manzano-SarabiaMarlenne, Bjorkstedt Eric, Ralston Stephen, Field John, Rogers-Bennet Laura, Munger Lisa, Campbell Greg, MerkensKarlina, Camacho Dominique, Havron Andrea, Douglas Annie y Hildebrand John. (2009). **The State Of The California Current, Spring 2008–2009: Cold Conditions Drive Regional Differences In Coastal Production.** *CalCOFI Rep*, 50: 43–68.
- McGowan J. A. (1967). **Distributional atlas of pelagic molluscs in the California Current region.** *Distributional atlas of pelagic molluscs in the California Current region.*
- McGowan J. A. (1968). **The Thecosomata and Gymnosomata of California.** *Veliger*, 3, 103–129.
- McPhaden M. J. (1999). **Genesis and evolution of the 1997–98 El Niño.** *Science*, 283(5404), 950–954.
- McPhaden M. J. (2008). **Evolution of the 2006-2007 El Niño: the role of intraseasonal to interannual time scale dynamics.** *Advances in Geosciences*, 14(14), 219-230.

- Miller B. Ch. (2004). **Ocean ecology and global climate change.** (341-366 pp.)
En: Biological Oceanography 402.
- Ohman D. Mark, Lavaniegos Bertha E. y Townsend Annie W. (2009). **Multi-decadal variations in calcareous holozooplankton in the California Current System: Thecosome pteropods, heteropods, and foraminifera.** Geophysical Research Letters, 36(18), L18608, doi:10.1029/2009GL039901.
- Radenac Marie-Hélène, Léger Fabien, Singh Awnesh, y Delcroix Thierry. (2012) **Sea surface chlorophyll signature in the tropical Pacific during eastern and central Pacific ENSO events.** Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 117(C4), C04007, doi:10.1029/2011JC007841
- Reid J. L., y Schwartzlose, R. A. (1962). **Direct measurements of the Davidson Current off Central California.** Journal of Geophysical Research.67(6), 2491-2497.
- Ren H.L., y Jin F.F. (2011) **Niño indices for two types of ENSO.** Geophysical Research Letters. 38(4), L04704, doi:10.1029/2010GL046031.
- Russell H. D. (1960). **Heteropods and pteropods as food of the fish genera, Thunnus and Alepisaurus.** Nautilus 74(2), 46-56.
- Roden G. I. (1971). **Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific.** Journal of Geophysical Research. 76(15), 3462–3475.
- Sánchez-Hidalgo y Anda M. (1989). **Gasterópodos holoplanctónicos de la costa occidental de Baja California Sur, en mayo y junio de 1984.** Investigaciones Marinas CICIMAR, 4, 1–14.
- Sánchez-Hidalgo y Anda M. (1994). **Distribución y abundancia de los Thecosomata (Gastropoda) recolectados con la red CalVet en Agosto de 1985, frente a Bahía Magdalena, Baja California Sur, México.** Investigaciones Marinas CICIMAR, 9, 63-77.
- Sánchez-Valencia Norma A. (1990). **Moluscos pelágicos (Pteropoda y Heteropoda) del Golfo de California recolectados en sedimentos marinos.** Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa. Secretaría de marina. Dirección general de oceanografía naval. 70p.
- Silver M. W., y Bruland K. W. (1981). **Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green “cells”.** Marine Biology, 62(4), 263-273.
- Singh A., Delcroix T., y Cravatte S. (2011). **Contrasting the flavors of El Niño–Southern Oscillation using sea surface salinity observations.** Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 116(C6), C06016, doi:10.1029/2010JC006862.

- Smith P. E. y Richardson S. L. (1977). **Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys**. FAO Documento Técnico de pesca No. 175. 107 p.
- Smith P. E. (1985). **A case history of an anti-El Niño to El Niño transition on plankton and nekton distribution and abundances**. (121–142 pp.) En: Wooster W. S. y Fluharty D. L. (ed). El Niño North-Niño effects in the eastern subarctic Pacific Ocean. Seattle: Washington Sea Grant Program.
- Tesch J. J. (1946). **The thecosomatous pteropods. I. The Atlantic**. Dana Report. 28: 1-82.
- Tesch J. J. (1948). **The thecosomatous pteropods. II. The Indo-Pacific**. Dana Report. 30:1–44.
- Tesch J. J. (1949). **Heteropoda**. Dana Report. 34:1–55.
- Turk D., Meinen C. S., Antoine D., McPhaden M. J., y Lewis M. R. (2011) **Implications of changing El Niño patterns for biological dynamics in the equatorial Pacific Ocean**. Geophysical Research Letters, 38(23), L23603, doi:10.1029/2011GL049674
- Van der Spoel S. (1996). **XII. Heteropoda**. (407-457 pp.) En: Gasca R. y E. Suárez (ed). 1996. Introducción al Estudio de Zooplancton Marino. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT. México. 711.
- Van der Spoel S. (1996). **XIII. Pteropoda**. (407-457 pp.) En: Gasca R. y E. Suárez (ed). 1996. Introducción al Estudio de Zooplancton Marino. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT. México. 711.
- Van der Spoel S. y Boltovskoy D. (1981). **Pteropoda**. (493-531 pp.) En: Boltovskoy D. (ed) ATLAS DEL ZOOPLANCTON DEL ATLÁNTICO SUDOCCIDENTAL y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP. Mar del Plata, Argentina. 935.
- Van der Spoel S. y Dadón José R. (1999). **Pteropoda**. (649-706 pp.) En: Boltovskoy D. (ed) Zooplankton of the South Atlantic Ocean. Backhuys, Leiden, the Netherlands, 1706.
- Venrick E.L. y T.L. Hayward. (1984). **Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys**. CalCOFI Rep, 25, 74-79.
- Venrick E., Bograd S., Checkley D., Cummings S., Durazo R., Gaxiola-Castro G., Hunter J., Huyer A., Hyrenbach K. D., Lavaniegos B. E., Mantyla A., Schwing F. B., Smith R. L., Sydeman W. J. y Wheeler P. A. (2003). **The state of the California Current, 2002–2003: Tropical and Sub-arctic influences vie for dominance**. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Report, 28–60.

Wooster W. S., y Jones J. H. (1970). **California undercurrent off northern Baja California.** *Journal of Marine Research*, 28(2), 235–250.

Anexos

Anexo 1. Variables físico-químicas

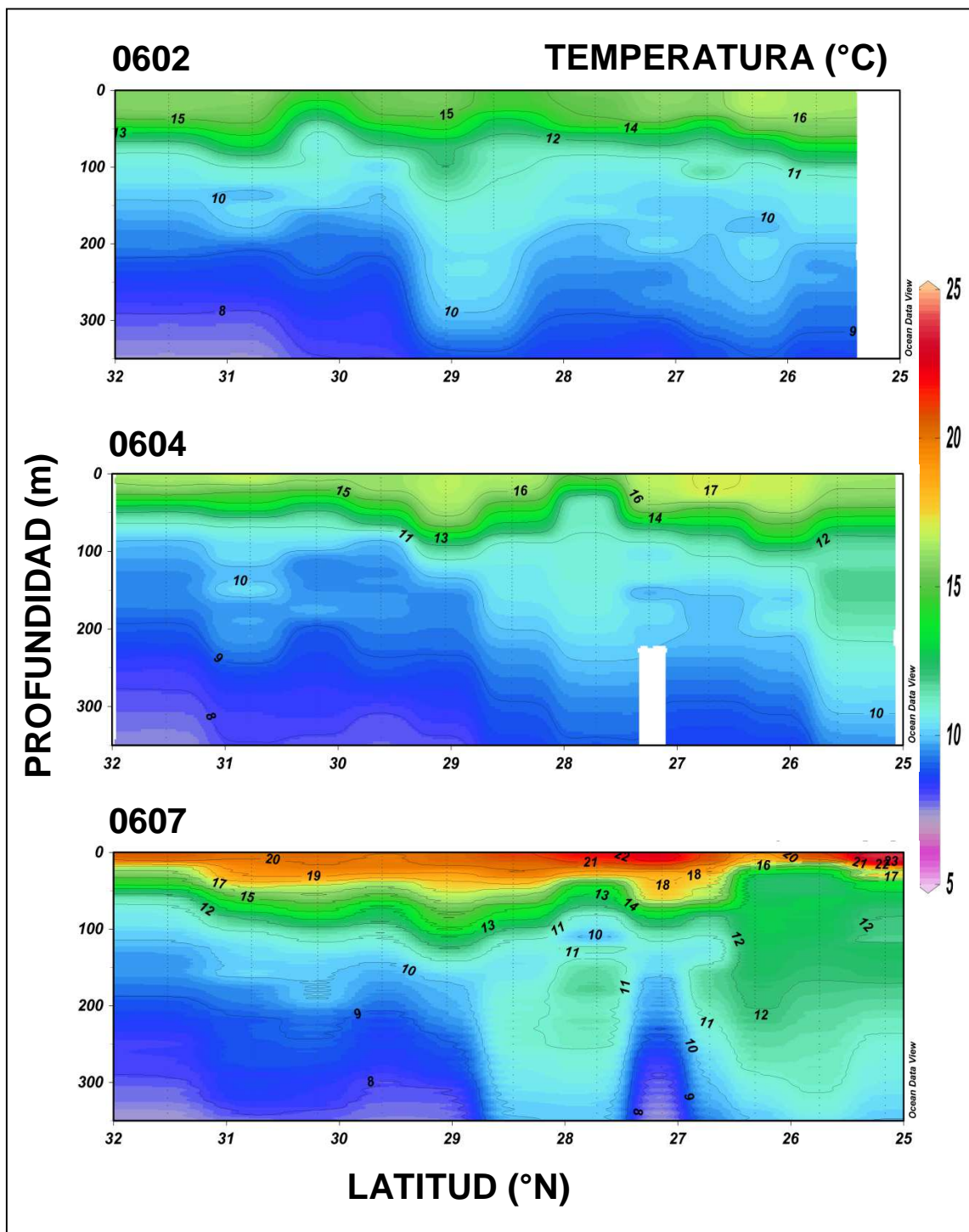


Figura 1. Perfiles de temperatura hasta 350 m., de norte a sur. Durante febrero (0602), abril (0604) y julio (0607) de 2006.

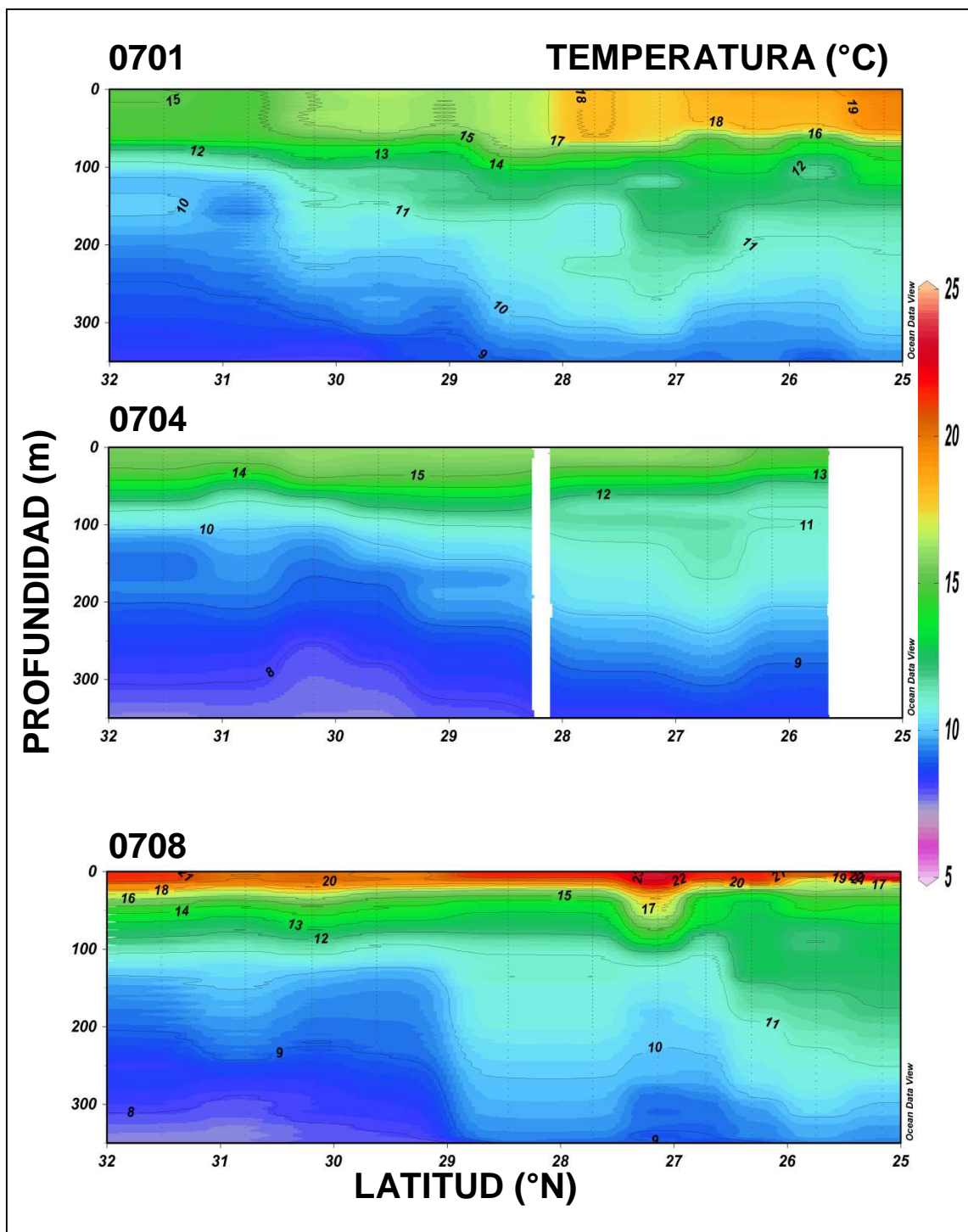


Figura 2. Perfiles de temperatura hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0701), abril (0704) y agosto (0708) de 2007.

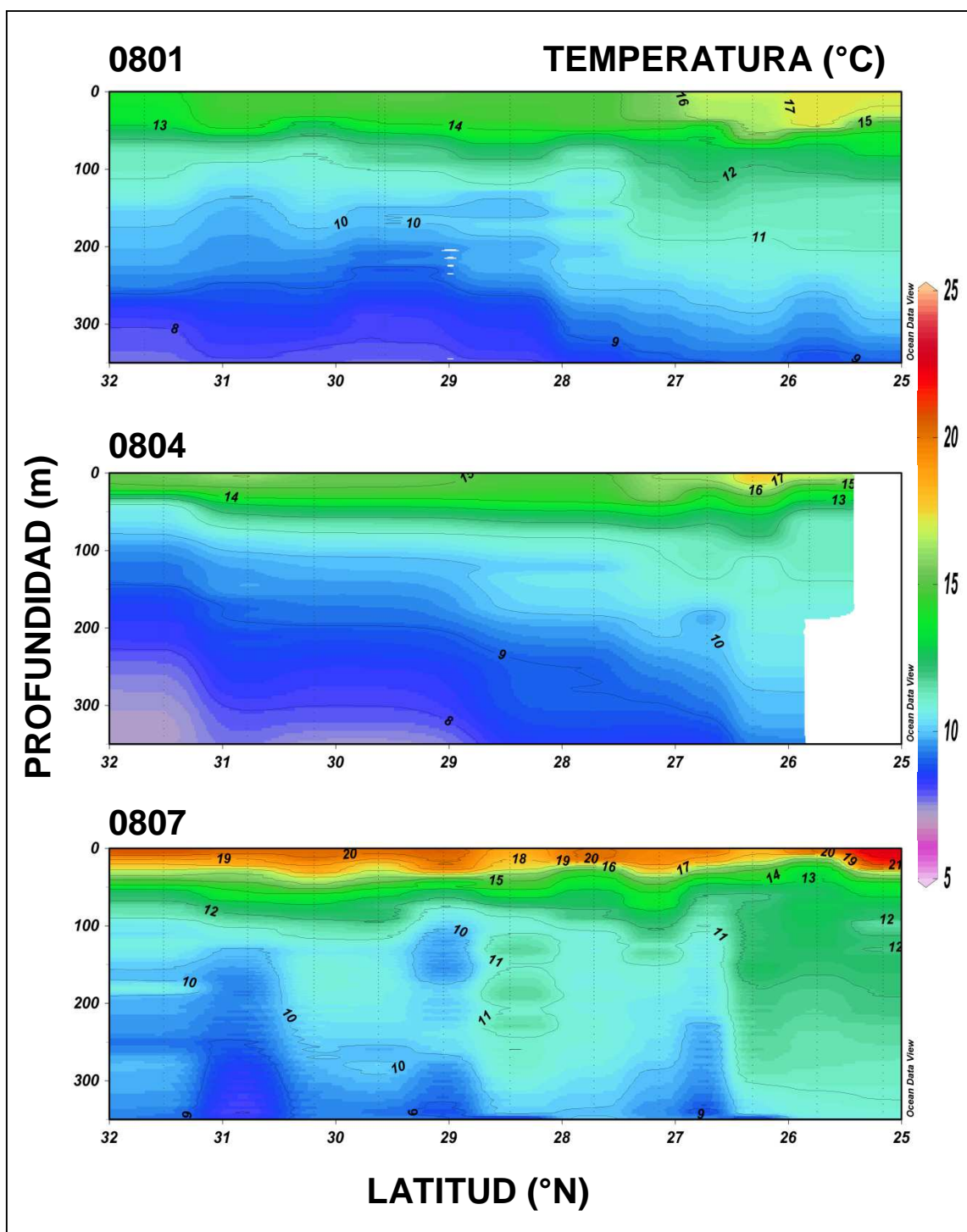


Figura 3. Perfiles de temperatura hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0801), abril (0804) y julio (0807) de 2008.

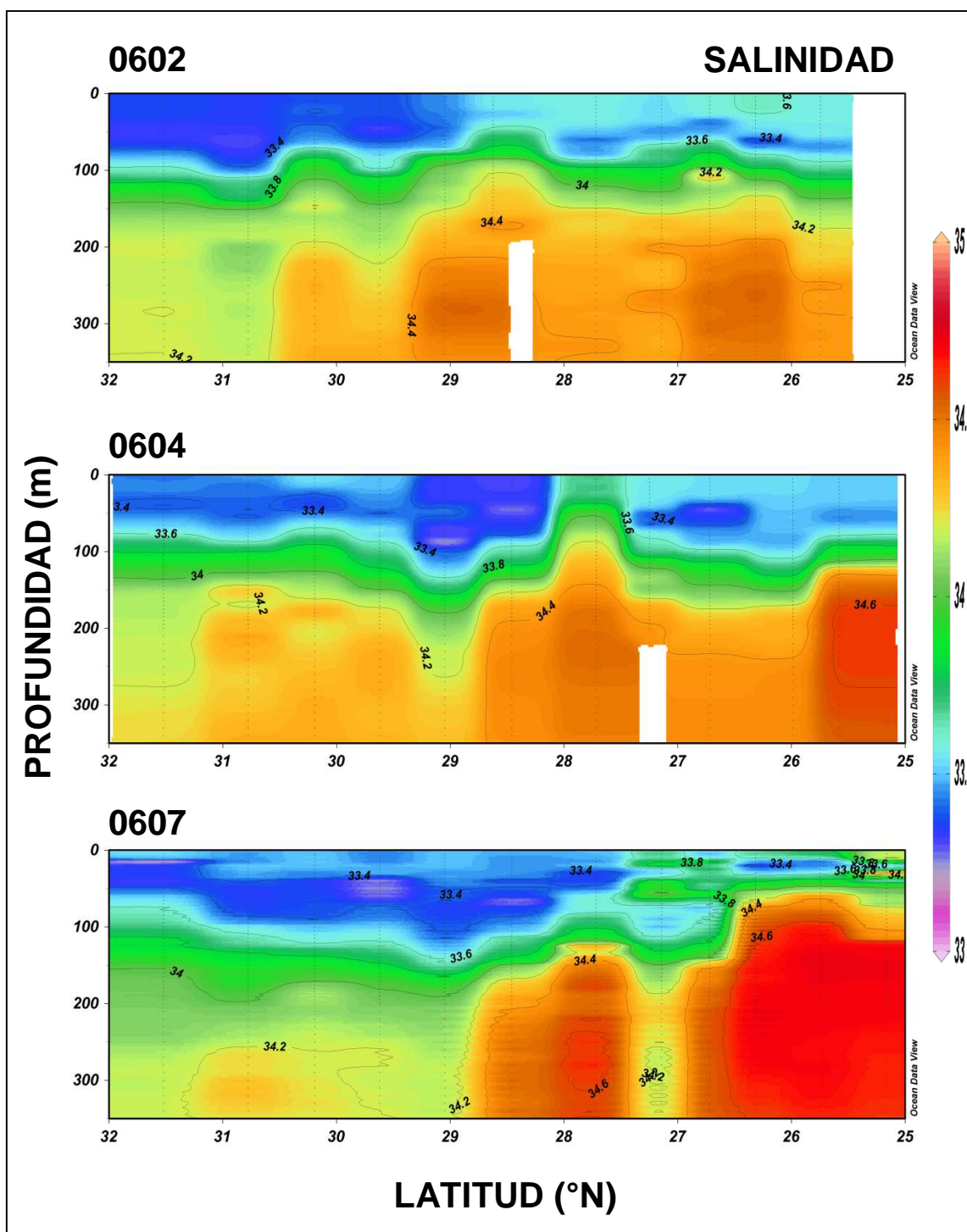


Figura 4. Perfiles de salinidad hasta 350 m., de norte a sur. Durante febrero (0602), abril (0604) y julio (0607) de 2006.

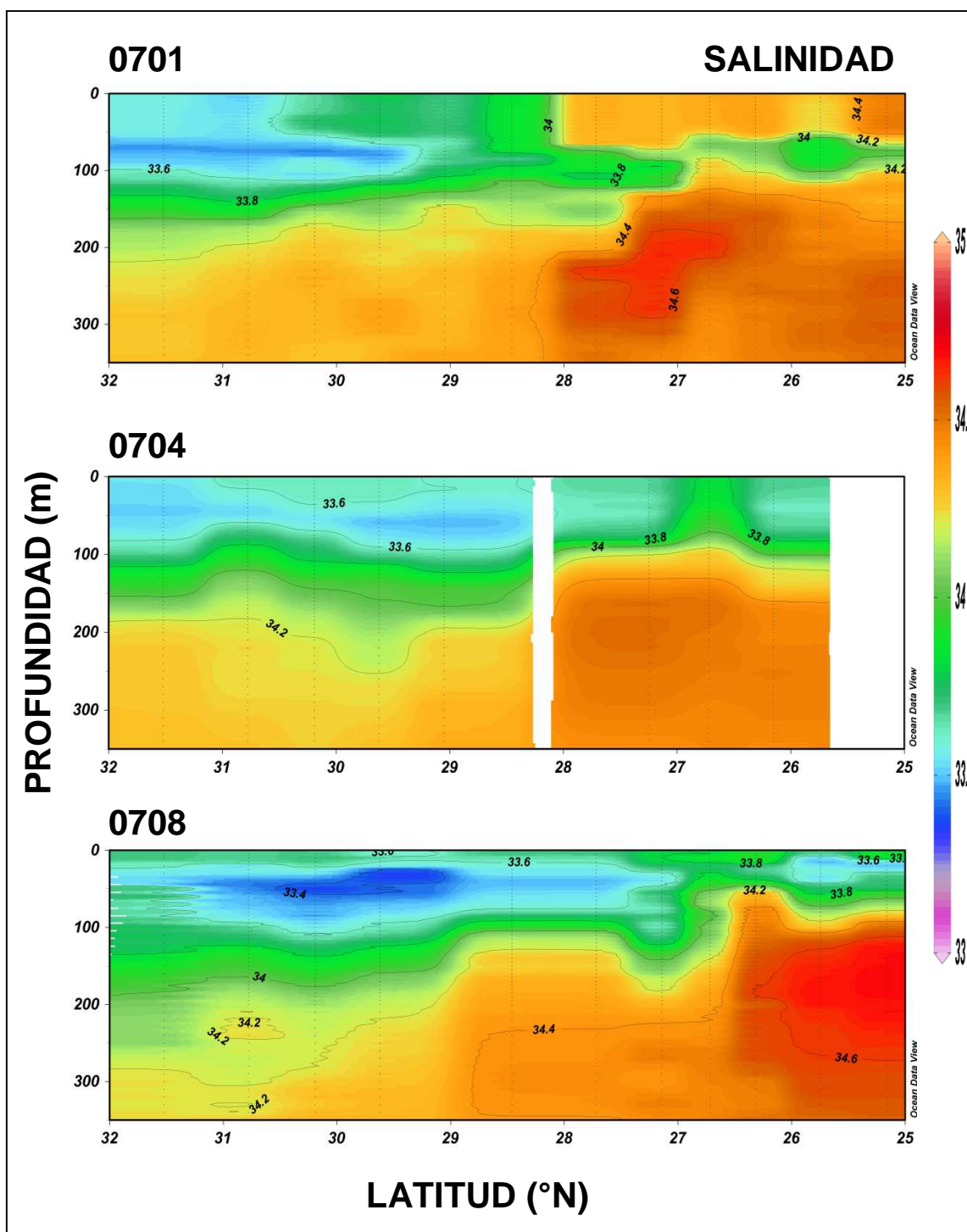


Figura 5. Perfiles de salinidad hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0701), abril (0704) y agosto (0708) de 2007.

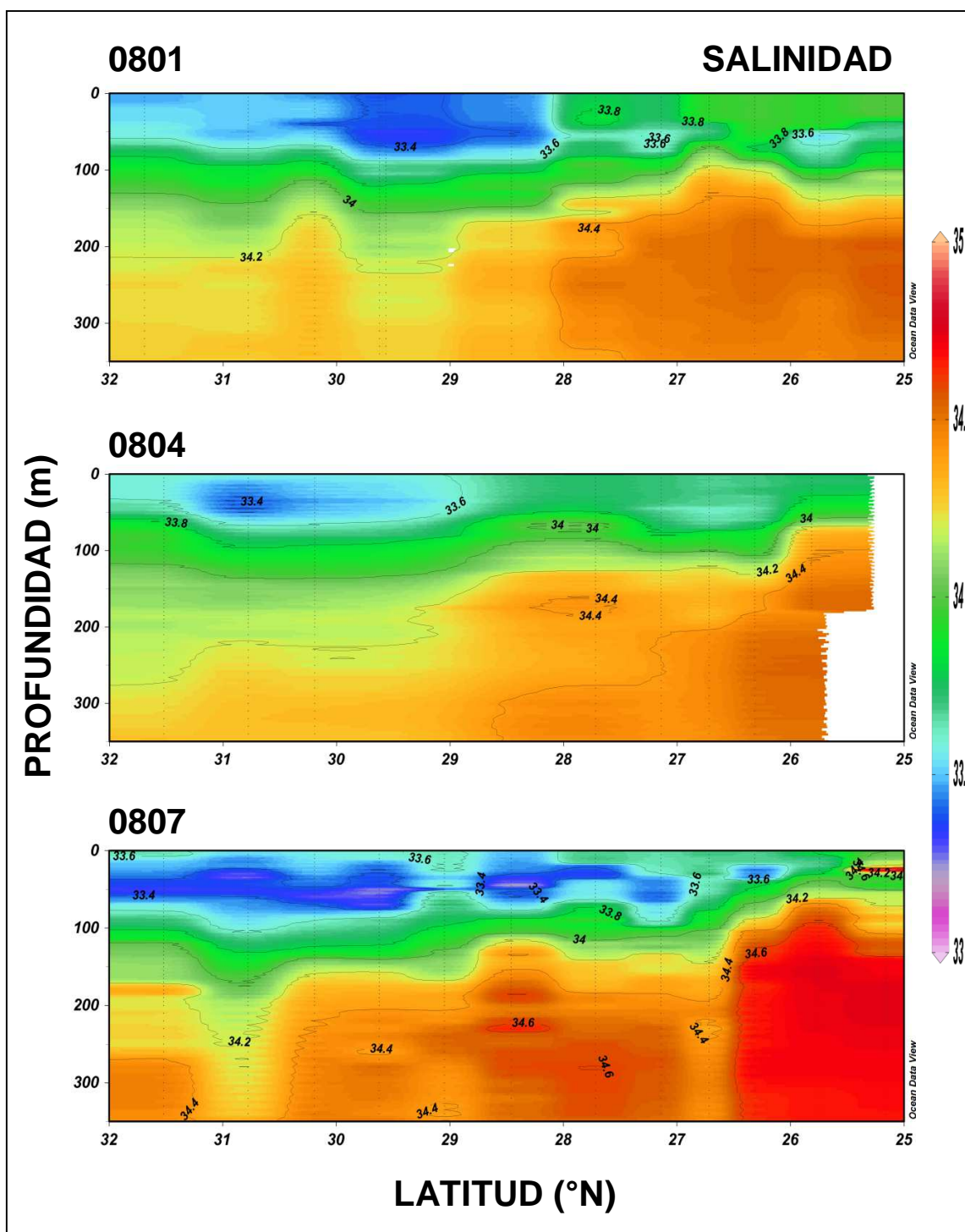


Figura 6. Perfiles de salinidad hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0801), abril (0804) y julio (0807) de 2008.

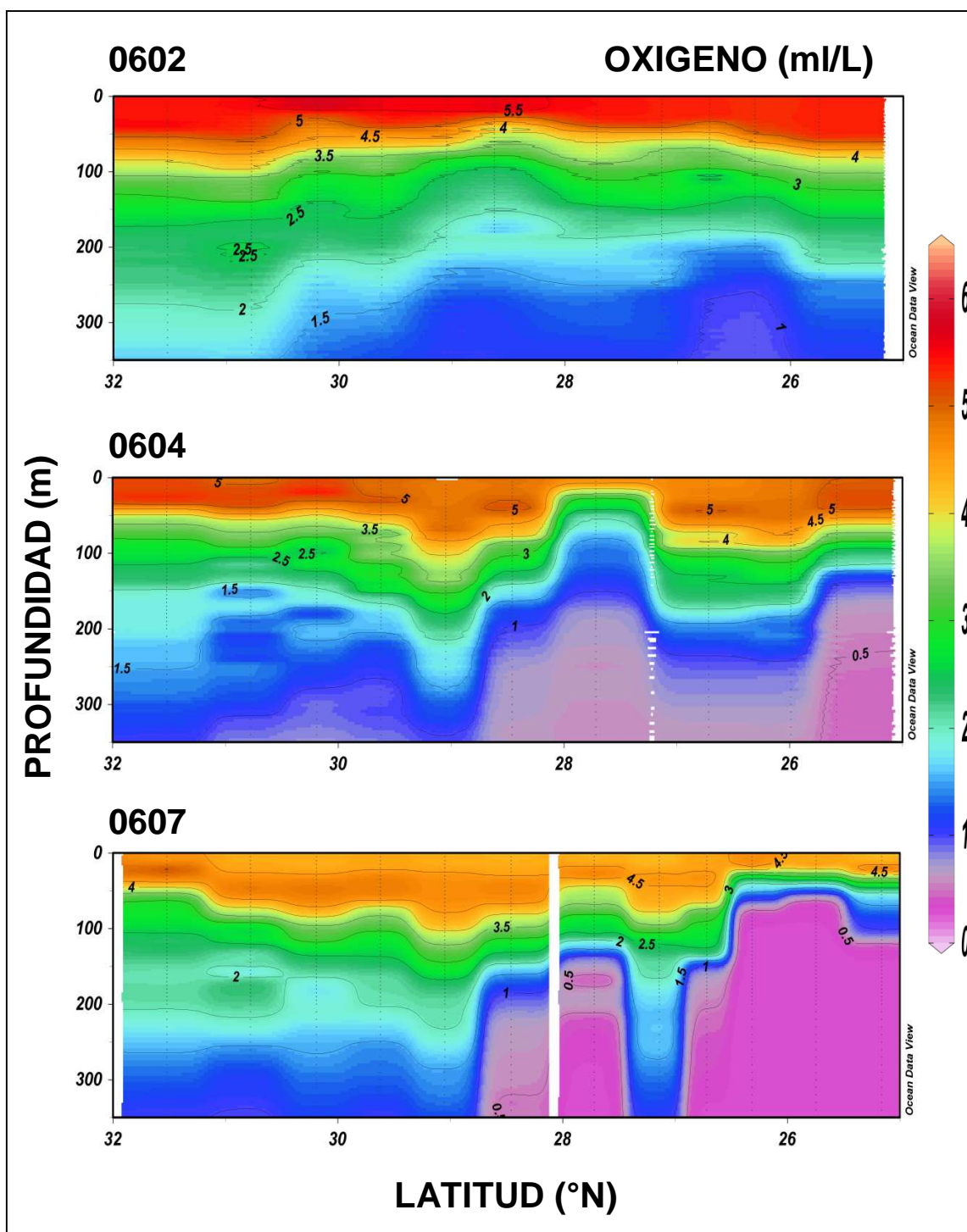


Figura 7. Perfiles de oxígeno hasta 350 m., de norte a sur. Durante febrero (0602), abril (0604) y julio (0607) de 2006.

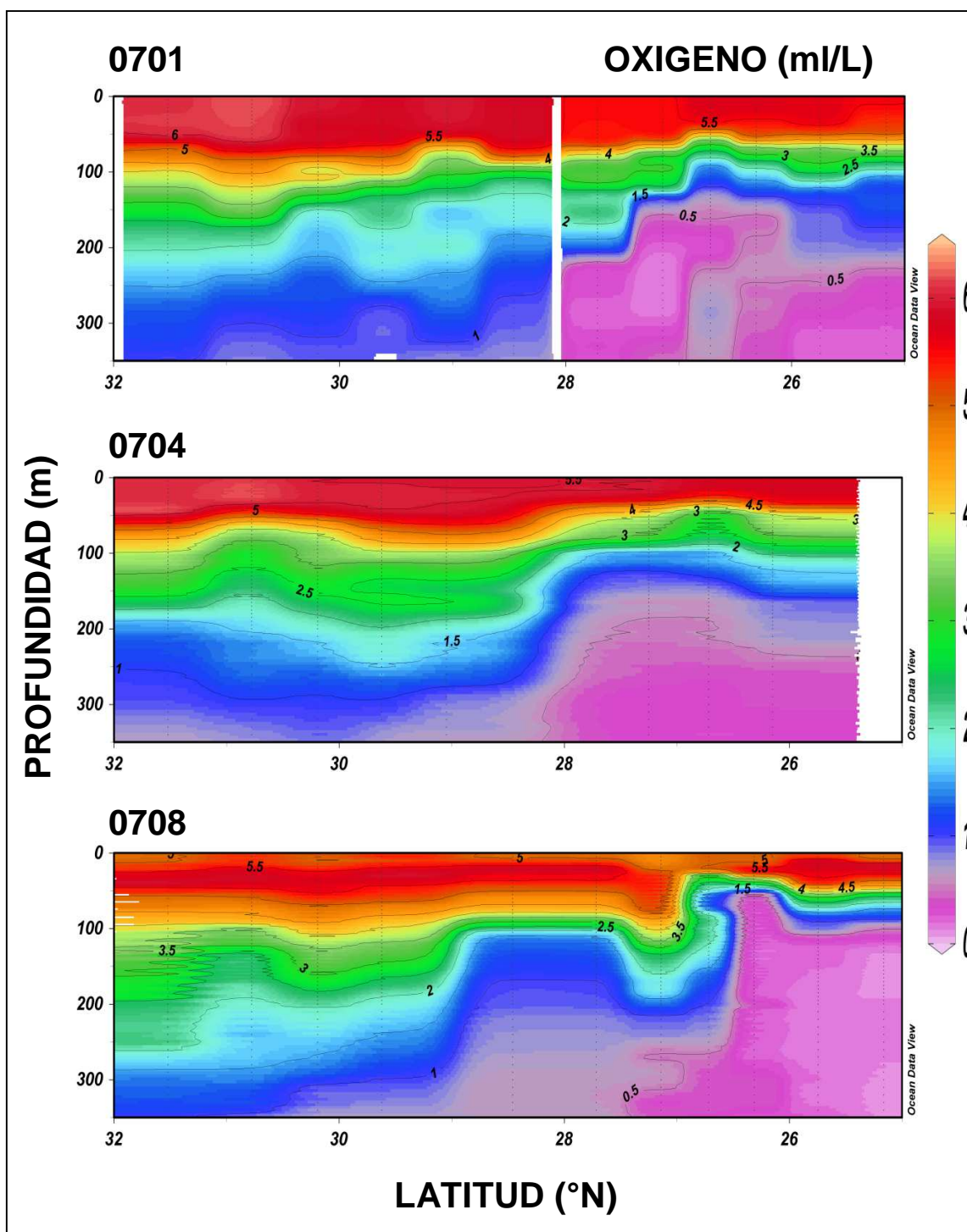


Figura 8. Perfiles de oxígeno hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0701), abril (0704) y agosto (0708) de 2007.

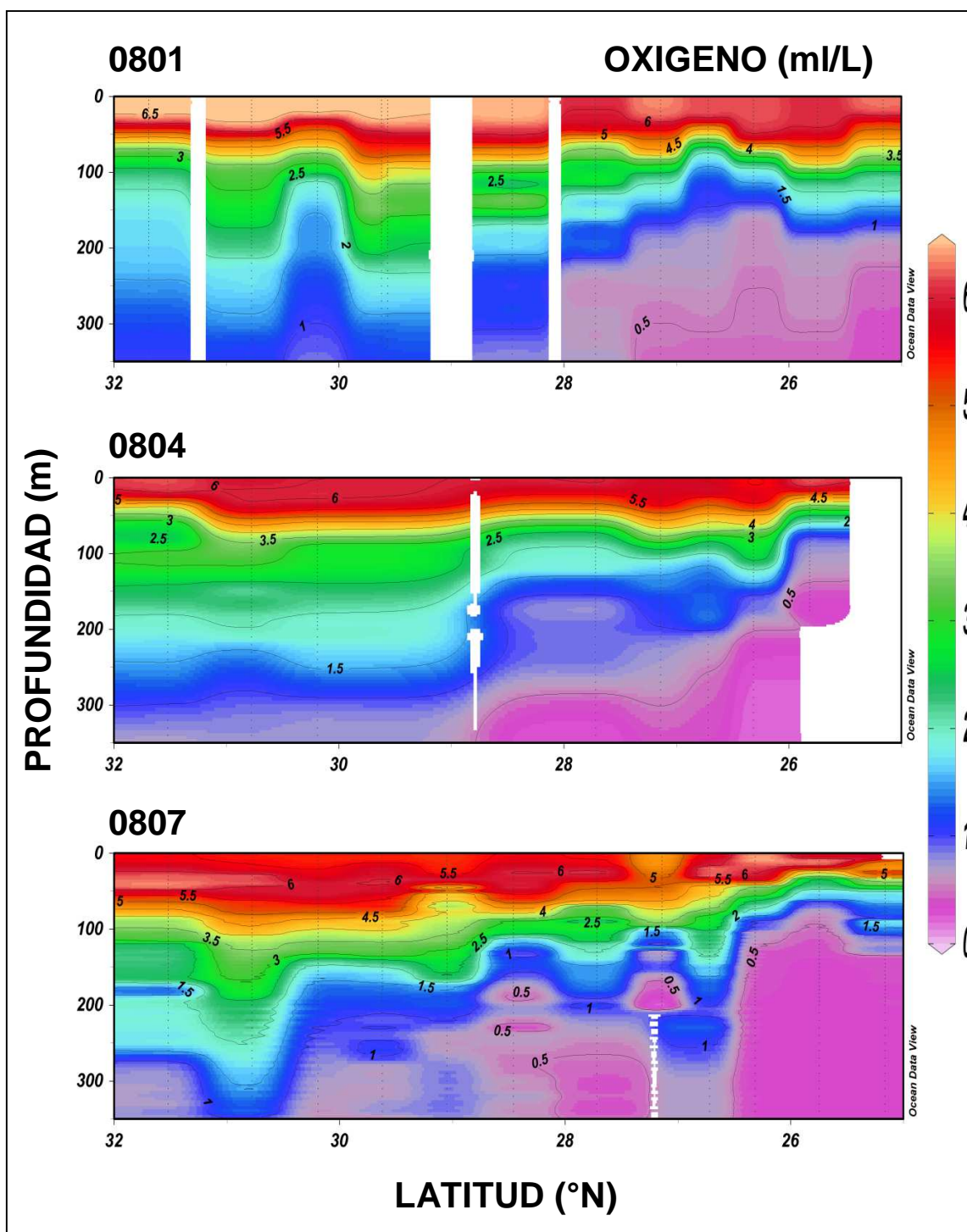


Figura 9. Perfiles de oxígeno hasta 350 m., de norte a sur. Durante enero (0801), abril (0804) y julio (0807) de 2008.

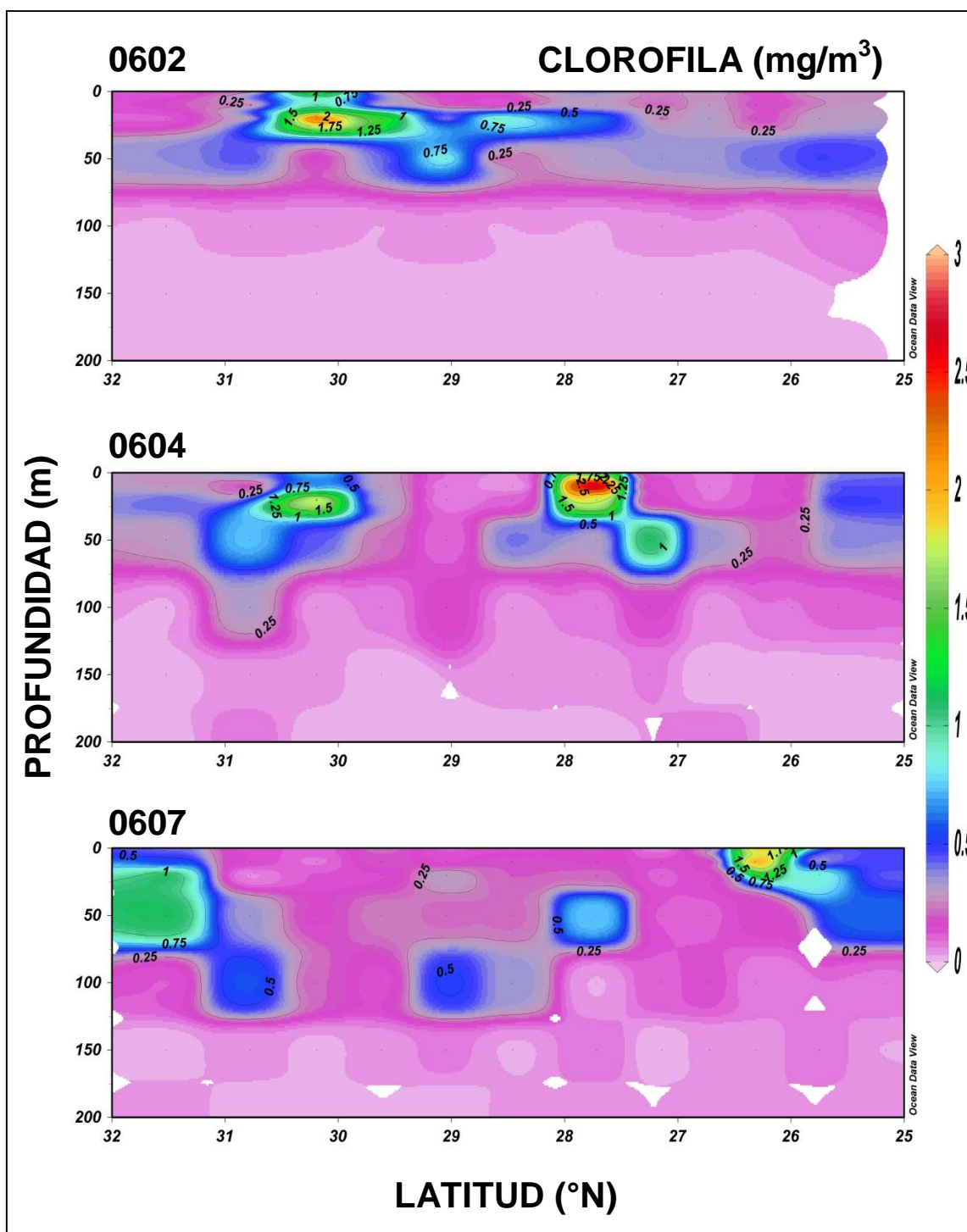


Figura 10. Perfiles de valores discretos de clorofila-a hasta 200 m., de norte a sur. Durante febrero (0602), abril (0604) y julio (0607) de 2006.

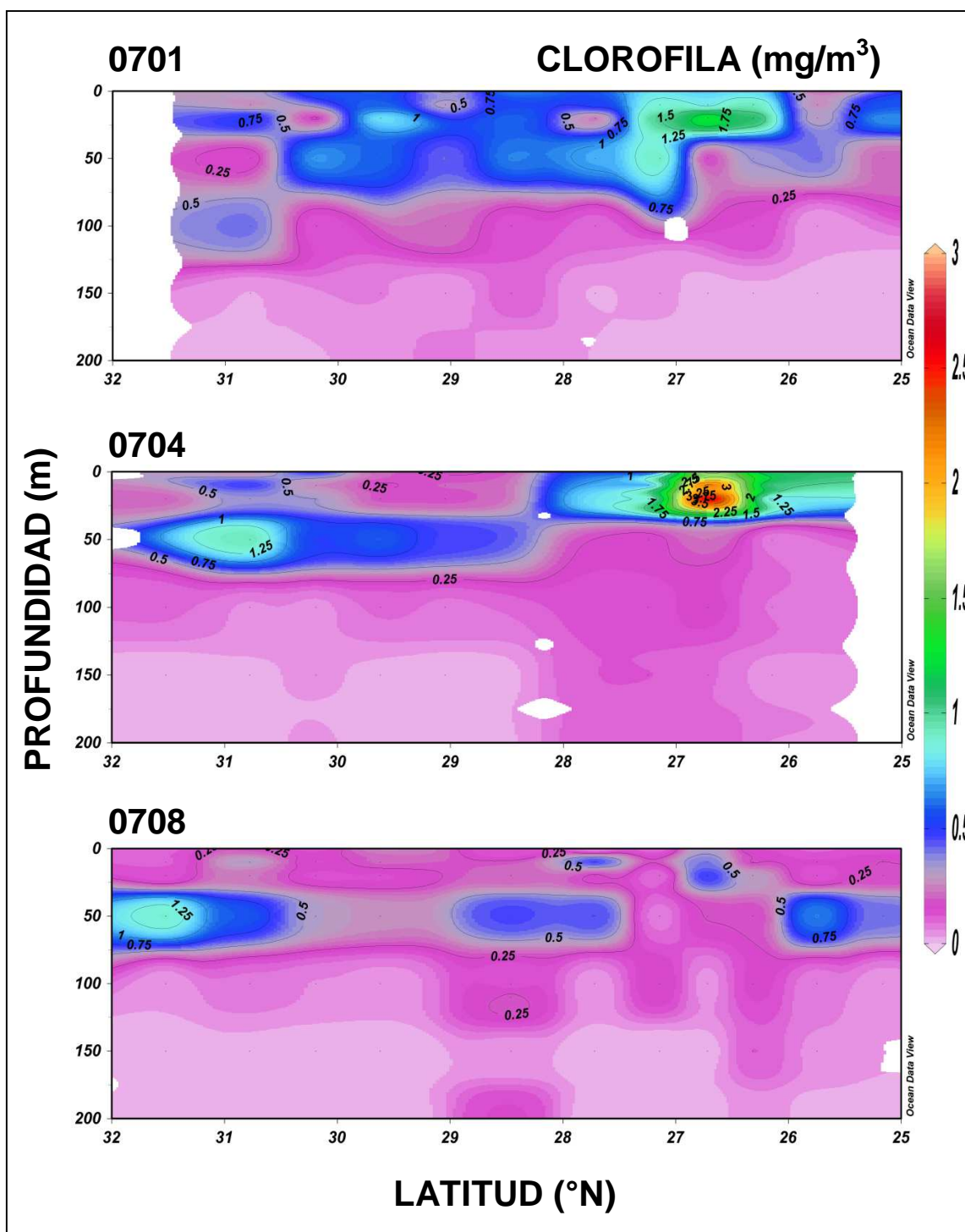


Figura 11. Perfiles de valores discretos de clorofila-a hasta 200 m., de norte a sur. Durante enero (0701), abril (0704) y agosto (0708) de 2007.

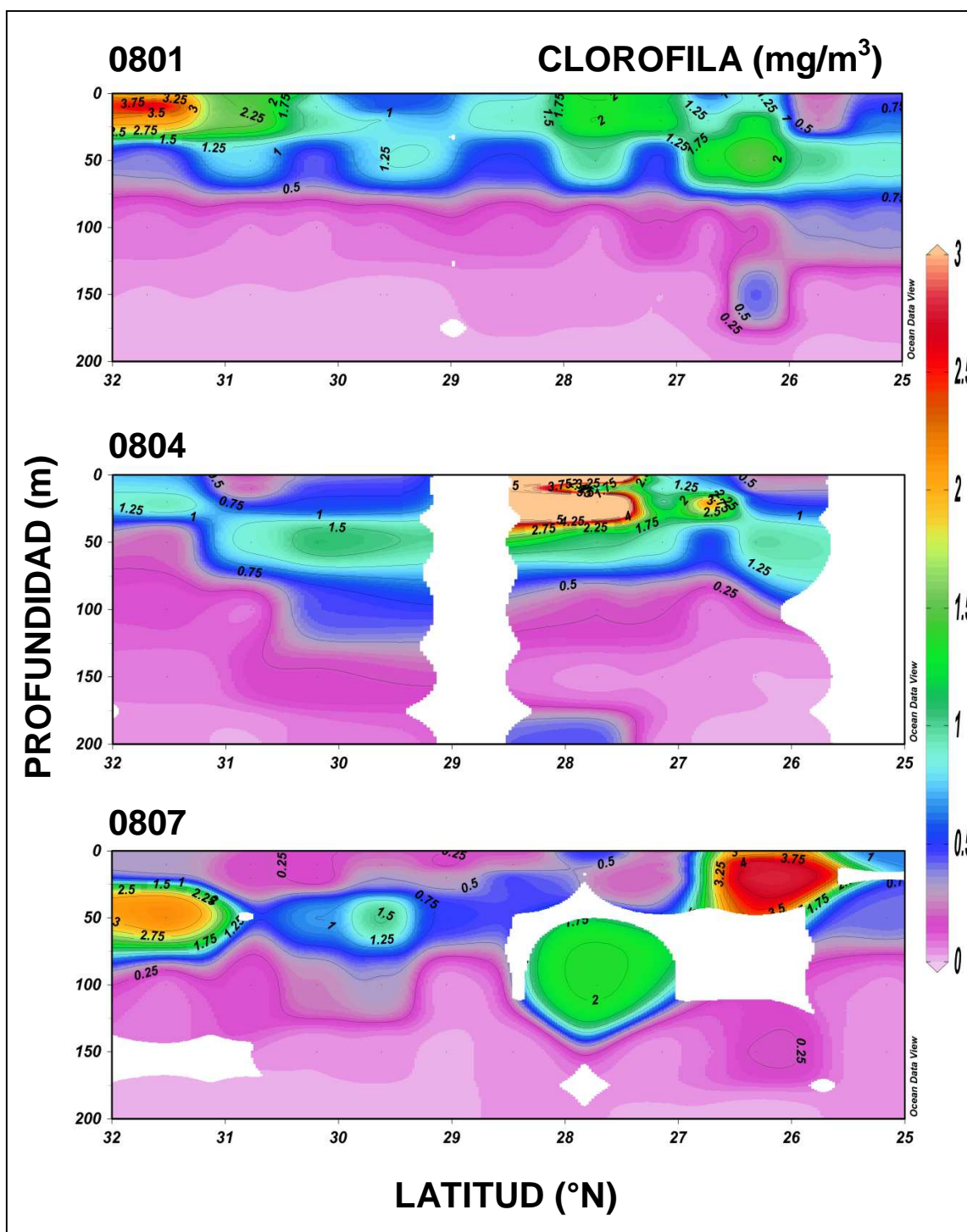


Figura 12. Perfiles de valores discretos de clorofila-a hasta 200 m., de norte a sur. Durante enero (0801), abril (0804) y julio (0807) de 2008.

TABLA 2. Abundancia de géneros por estación de muestreo. Durante enero (0701), abril (0704) y agosto (0708) de 2007.

GÉNERO	CRUCERO 0701											
	100.35	103.4	107.4	110.4	113.4	117.4	120.45	123.45	127.4	130.35	133.35	137.35
Atlanta	182	223	35	52	119	26	36	49	71	47	79	3
Limacina	55	156	21	13	35	13	12	91	7	979	20	3
Creseis	6	134	28	39	77	29	0	0	7	0	33	0
Cavolinia	117	134	64	169	63	16	6	0	7	16	46	0
Clio	0	52	0	26	35	13	12	7	14	158	13	3
Firoloida	10	0	14	260	251	157	48	28	36	0	60	0
Corolla	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Desmopterus	0	30	0	0	14	3	0	7	0	0	0	0
Peraclis	0	0	0	0	0	0	6	7	0	0	0	0
Gymnosomata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pterotrachea	0	0	0	0	0	0	6	35	0	47	0	0
Carinaria	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
Cuvierina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

GÉNERO	CRUCERO 0704								
	100.35	103.4	107.4	110.4	113.4	123.42	127.4	130.4	
Atlanta	149	138	206	243	192	134	0	259	
Limacina	13	0	0	13	0	5	6	7	
Creseis	94	7	45	467	354	116	6	0	
Cavolinia	16	17	31	45	125	2	0	14	
Clio	39	0	10	19	7	0	97	7	
Firoloida	6	0	0	6	7	5	0	0	
Corolla	2	3	120	6	44	469	17	165	
Desmopterus	10	10	31	13	0	0	0	7	
Peraclis	0	0	0	0	0	0	0	7	
Gymnosomata	6	0	0	6	0	0	0	0	
Pterotrachea	0	0	7	0	0	0	0	22	
Carinaria	10	0	3	0	0	3	0	0	
Cuvierina	0	0	0	0	0	0	0	0	

GÉNERO	CRUCERO 0708											
	100.35	103.4	107.4	110.4	113.4	117.4	120.45	123.45	127.4	130.35	133.35	137.35
Atlanta	172	219	237	130	137	17	216	122	48	190	0	65
Limacina	8	16	119	13	71	14	108	3	0	61	20	72
Creseis	69	24	166	65	30	22	108	37	0	86	33	143
Cavolinia	6	0	0	0	12	0	108	2	0	18	20	7
Clio	7	32	47	0	0	0	13	0	0	0	0	0
Firoloida	3	0	0	0	60	3	108	2	0	12	0	13
Corolla	4	2	0	0	0	0	0	0	24	2	0	33
Desmopterus	0	8	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0
Peraclis	0	0	0	0	6	6	54	0	0	12	0	7
Gymnosomata	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pterotrachea	0	0	1	0	0	0	0	0	24	18	7	33
Carinaria	4	0	0	0	0	0	13	2	0	6	0	0
Cuvierina	0	10	0	0	0	3	27	0	0	0	0	7

