Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California

---

Programa de Posgrado en Ciencias en Ecología Marina

Composición y biomasa de eufáusidos en la región sur de la Corriente de California: 1998-2008

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de Maestro en Ciencias

Presenta:

María Fernanda Parés Escobar

Ensenada Baja California, México

2015

Tesis defendida por

María Fernanda Parés Escobar

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Director del Comité

Dr. José Gómez Valdés

Dr. Jorge Adrián Rosales Casián

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

María Fernanda Parés Escobar © 2015
Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor

Resumen de la tesis que presenta **María Fernanda Parés Escobar** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Composición y biomasa de eufáusidos en la región sur de la Corriente de California: 1998-2008

Resumen aprobado por:

_____

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo

Los eufáusidos son un componente principal del zooplancton ya que por su tamaño aportan un alto contenido de carbono a las redes tróficas del ecosistema pelágico de la Corriente de California (CC). Con el objetivo de investigar la variabilidad interanual de la composición de especies de eufáusidos en función de su biomasa en el sector sur de la CC, se analizaron 338 muestras nocturnas de zooplancton recolectadas en la región oceánica frente a la costa occidental de Baja California durante los veranos del periodo 1998-2008. Se identificaron 34 especies de eufáusidos, las cuales presentaron gran variabilidad interanual en respuesta a los diversos cambios climáticos y oceanográficos: el ciclo ENSO 1997-2000, una intrusión de Agua Subártica en 2002-2003, una sucesión de eventos de El Niño-CP o Modoki en 2002-2003, 2004-2005 y 2006-2007 y un evento La Niña en 2007-2008 aunados a una intensificación de las surgencias costeras en 2005-2008. Las especies dominantes, con mayor aporte de carbono al sistema fueron *Euphausia eximia,* del grupo ecuatorial y cinco especies del grupo de transición (*E. gibboides, E. pacifica, Nematoscelis difficilis, Nyctiphanes simplex y Thysanoessa gregaria*), presentes en más del 63% de las muestras y con medias geométricas de 107 a 487 µg C m^{-3}. El Niño 1997-1998 se caracterizó por el incremento en la biomasa de las especies del grupo ecuatorial, particularmente de *E. eximia*, mientras que en La Niña 1998-1999 se registró un aumento en las especies de transición (*E. pacifica, E. gibboides* y *N. difficilis,* principalmente). Posteriormente, durante la intrusión de Agua Subártica en combinación con El Niño-CP 2002-2003 la biomasa de *N. difficilis, N. simplex* y *T. gregaria* disminuyó considerablemente y la secuela negativa continuó hasta 2004 para las dos primeras. Por otro lado, la biomasa aportada por las especies del grupo del giro central (*E. recurva, E. hemiggiba* y *E. mutica*) fue más representativa durante los eventos El Niño-CP, en los cuales se registró una fuerte estratificación térmica y salina en la columna de agua. Finalmente, durante la intensificación de las surgencias y La Niña 2007-2008 se observó el aumento en carbono de *E. pacifica, N. simplex*, *T. gregaria* y *T. spinifera.* El análisis de similitud arrojó la formación de varios conglomerados con dominancia de *N. difficilis* y *E. pacifica* en la región norte. La región centro mostró mayor diversidad pero los conglomerados tuvieron dominancia de *N. difficilis* o bien de *E. gibboides.* En cambio, la región sur estuvo dominada por la especie ecuatorial *E. eximia* y *N. simplex* en la contraparte costera. La estructura de la comunidad de eufáusidos fue analizada en función de nueve variables ambientales mediante el análisis de componentes principales. La temperatura superficial, la clorofila *a* y los gradientes de temperatura y salinidad fueron las principales variables que controlaron la distribución y biomasa de la comunidad de eufáusidos en el sector sur de la CC.

Palabras clave: **eufáusidos, biomasa, zooplancton, Corriente de California, ENSO, intrusión subártica.**

Abstract of the thesis presented by **María Fernanda Parés Escobar** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Euphausiids biomass and composition in the southern sector of the California Current: 1998-2008

Abstract approved by:

_____

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo

The euphausiids are a main component of the zooplankton and due to their larger size contribute with high carbon biomass to the pelagic ecosystem food webs of the California Current (CC). The purpose of this research is to analyze the interannual variability of the euphausiid species composition expressed as biomass in the southern sector of the CC. A total number of 338 samples were collected at night in the oceanic region off western Baja California during the summers of the period 1998-2008. Thirty-four euphausiid species were identified, which showed a considerable interannual variability in response to oceanographic and climate changes: the ENSO 1997-2000, a subartic water intrusion in 2002-2003, a sequence of El Niño-CP or Modoki events in 2002-2003, 2004-2005, and 2006-2007, and La Niña 2007-2008, coupled with the enhanced coastal upwelling in 2005-2008. The dominant species with highest carbon contribution to the ecosystem were *Euphausia eximia,* from the equatorial group and five species of the transition group (*E. gibboides, E. pacifica, Nematoscelis difficilis, Nyctiphanes simplex,* and *Thysanoessa gregaria*) present in more than 63% of the samples and with geometric means between 107 and 487 µg C m^{-3}). El Niño 1997-1998 was characterized by an increase in the biomass of the equatorial species group particularly *E. eximia,* whilst in La Niña 1998-1999 there was an increase in the transition group species (mainly *E. pacifica, E. gibboides,* and *N. difficilis*). Further, during the subartic water intrusion joined with El Niño 2002-2003, the biomass of *N. difficilis, N. simplex* and *T. gregaria* decreased and low biomass continued for the first two species until 2004. Furthermore, the biomass provided by the species of the central gyre group (*E. recurva, E. hemiggiba and E. mutica*) were more significant during El Niño-CP events, when there was a strong thermal and saline stratification in the water column. Finally, during the enhancement of the upwelling activity and La Niña 2007-2008 an increase in carbon biomass was observed for *E. pacifica, N. simplex*, *T. gregaria* and *T. spinifera.* The similarity analysis produced several clusters with *N. difficilis* and *E. pacifica* as dominant species at the north region. The center region showed more diversity but the clusters were dominated by *N. difficilis* or *E. gibboides.* The southern region was dominated by the equatorial species *E. eximia* or the coastal species *N. simplex.* The euphausiid community structure was analyzed using nine environmental variables by the principal component analysis. Surface temperature, chlorophyll *a* concentration, thermal and saline gradient were the main variables controlling the biomass and distribution of the euphausiids community in the southern sector of the CC.

Keywords: **euphausiids, biomass, zooplankton, California Current, ENSO, subartic water intrusion.**

A mis padres por todo su amor y ejemplo,

A Fernando, mi cómplice…

Agradecimientos

Agradezco infinitamente a mi directora, Dra. Bertha Lavaniegos, por permitirme realizar esta tesis, por sus enseñanzas, por su paciencia y por corregirme incansablemente durante todo este tiempo. Gracias por hacer tan ameno este trabajo.

A los miembros del comité, Dr. José Gómez y Dr. Jorge Rosales por su participación y comentarios que enriquecieron este trabajo.

Al M.C. Erasmo Miranda por su gran disponibilidad y ayuda brindada en todas mis dudas existenciales.

A la Dra. Elena Solana por tomarse su tiempo para darme una clase personalizada que me sirvió como no se imagina.

A mi tío Alejandrufero, quien a pesar de desheredarme por elegir otro posgrado, me siguió apoyando y asesorando en todo momento. Como no agradecer también a todos sus alumnos, en especial a Ana Laura quien se convirtió en una gran amiga.

A todos mis compañeros del posgrado y vecinos del piso de arriba, -que prefiero no poner nombres por aquello de que se me olvide alguno-, a todos, ¡Gracias por brindar su amistad y apoyo durante todo este tiempo!

A mis eternas amigas Karla, Lorena y Raquel por siempre darme ánimos a pesar de no tener ni la más remota idea de lo que trataba mi tesis jajaja.

Agradezco a toda mi familia por siempre estar al pendiente y por apoyarme en mis locuras en todo momento pero sobre todo a mis padres, Carmen y Sergio, por sus valores inculcados y alentarme siempre a seguir adelante.

Y como no agradecer a Fernando, mi compañero de vida, por su apoyo incondicional en todo momento.

Finalmente, a CONACyT por el apoyo económico otorgado durante el periodo de mi maestría. Igualmente, se agradece el financiamiento para la realización de los cruceros de los proyectos SEP-CONACyT (G0041T, G35326T, 42569, 23947) y del proyecto SEMARNAT-CONACyT (23804).

Tabla de contenido

Página

Resumen español..... ii
Resumen inglés..... iii
Dedicatorias..... iv
Agradecimientos..... v
Lista de figuras..... viii
Lista de tablas..... xiii

1. Introducción..... 1
1.1. Biología de los eufáusidos..... 1
1.2. Sistema de la Corriente de California..... 4
1.3. El Niño-Oscilación del Sur..... 6
1.4. Antecedentes..... 10
1.5. Hipótesis..... 16
1.6. Objetivos..... 16
1.7. Justificación..... 17

2. Métodos..... 18
2.1. Área de estudio..... 18
2.2. Trabajo de campo/Recolección de muestras..... 19
2.3. Análisis delaboratorio..... 20
2.4. Procesamiento de datos..... 21
2.4.1. Variables ambientales..... 21
2.4.2. Biomasa de eufáusidos..... 22
2.4.2.1. Análisis estadísticos..... 23
2.4.3. Análisis multivariados..... 24
2.4.3.1. Análisis de conglomerados..... 24
2.4.3.2. Análisis de componentes principales..... 25

3. Resultados..... 26
3.1. Condiciones ambientales..... 26
3.1.1. Variabilidad estacional..... 26
3.1.2. Variabilidad interanual..... 28
3.2. Comunidad de eufáusidos..... 31
3.2.1. Composición de especies..... 31
3.2.2. Variabilidad interanual por especies..... 35
3.2.2.1. Especies subárticas y de transición..... 35
3.2.2.2. Especies del giro central..... 41
3.2.2.3. Especies ecuatoriales..... 46
3.2.2.4. Especies templado-cálidas..... 52
3.2.2.5. Proporción de biomasa en los grupos biogeográficos..... 56
3.2.3. Análisis multivariado de la comunidad de enfáusidos..... 58
3.2.3.1. Región norte..... 58
3.2.3.2. Región centro..... 63
3.2.3.3. Región sur..... 68
3.2.3.4. Similitud entre especies..... 73

3.3. Acoplamiento físico-biológico……..……... 75

4. Discusión..... 79
4.1. Comparación de biomasa de eufáusidos con otras regiones del Océano Pacífico…… 79
4.2. Variabilidad interanual de la comunidad de eufáusidos……..... 87
4.2.1. ENSO 1997-2000……..... 88
4.2.2. Intrusión subártica y los Niños Modoki (2002-2006)…… 91
4.2.3. Intensificación de las surgencias y La Niña (2005-2008)…… 95

5. Conclusiones..... 99

Lista de referencias bibliográficas..... 101

Apéndice 1..... 110
Apéndice 2……..... 111
Apéndice 3……..... 120

Lista de figuras

Figura		Página
1.	Características generales de los eufáusidos (modificada de Brinton et al., 2000)…….……....	2
2.	Representación de las fases de desarrollo larval de los eufáusidos utilizando como ejemplo la especie *Euphausia gibboides* (tomada de Brinton et al., 2000)……..……	4
3.	Esquema de las condiciones en las que se encuentra el Pacífico ecuatorial en un periodo normal, de El Niño o de La Niña (tomada de McPhaden 2004)……...	8
4.	Anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM) del índice Niño3.4 (región 5ºN-5ºS, 120º-170ºW) durante el periodo de estudio. En barras rojas se muestran las anomalías positivas, en azul las anomalías negativas y con línea negra el promedio estacional (tomado del sitio: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml).....	9
5.	Distribución horizontal y vertical de las especies de eufáusidos en el Pacífico Norte (modificado de Brinton, 1962)….……...	11
6.	Estaciones oceanográficas de los cruceros IMECOCAL. En el presente estudio se seleccionaron únicamente las estaciones oceánicas, situadas a la izquierda de la isóbata de 200 m. Las líneas rojas indican la división en regiones norte, centro y sur…….	18
7.	Variabilidad estacional de la temperatura superficial (a) y salinidad superficial (b) obtenidas con los muestreos mensuales del Programa CalCOFI durante el periodo 1951 a 1966…….....	27
8.	Variabilidad estacional del índice de surgencia en tres estaciones ubicadas a lo largo de la península de Baja California durante el periodo 1964-2015. Las unidades son $m^3/s/100m$ de costa……..	27
9.	Anomalías de temperatura a 10 m de profundidad durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior).....	28
10.	Anomalías de salinidad a 10 m de profundidad durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior).....	29

11. Anomalías de clorofila *a* integrada durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior)……. 30

12. Anomalías del índices de surgencia calculadas removiendo las medias mensuales del periodo 1946-2015 en las posiciones (a) 30°N 119°W, (b) 27°N 116°W y (c) 24°N 113°W. Las unidades son m^3/s/100m de costa…… 31

13. Proporción de las especies por regiones basadas en las medias geométricas del contenido de carbono (µg C/m^3) del periodo 1998-2008……..... 34

14. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de los eufáusidos totales en las regiones norte (paneles superiores), centro (paneles medios) y sur (paneles inferiores)……... 35

15. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia pacifica*…….. 36

16. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanoessa spinifera*……..... 38

17. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nyctiphanes simplex*……... 39

18. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis difficilis*……..... 39

19. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanoessa gregaria*…… 40

20. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia gibboides*…….. 41

21. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia recurva*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos……..... 42

22. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia mutica*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos……..... 43

23. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia hemigibba*……..... 43

24. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron suhmii*…… 44

25. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis atlántica*……..... 45

26. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanopoda astylata*…… 46

27. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia eximia*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos……. 47

28. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia diomedeae*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos……. 48

29. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de las larvas del Grupo 1A……..... 49

30. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis gracilis*…….. 50

31. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia tenera*…… 50

32. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia distinguenda*……. 51

33. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia lamelligera*…… 51

34. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron affine*……... 53

35. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematobrachion flexipes*…… 53

36. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis tenella*……... 54

37. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron longicorne*…….. 55

38. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron maximum*……..... 55

39. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron abbreviatum*……..... 56

40. Proporción de los grupos biogeográficos por regiones basados en las medias geométricas del contenido de carbono (µg C/m^3) del periodo

1998-2008……..... 57

41. Dendrograma de la región norte……. 59

42. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región norte..... 60

43. Composición de especies en cada conglomerado de la región norte seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud delos grupos. Se muestran en colores como barras apiladas donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría Otros engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron……..... 61

44. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región norte……..... 62

45. Dendrograma de la región centro…….. 64

46. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región centro... 65

47. Composición de especies en cada conglomerado de la región centro seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud delos grupos. Se muestran en colores como barras apiladas donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría Otros engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron…….. 66

48. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región centro……..... 67

49. Dendrograma de la región sur…… 70

50. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región sur…..… 71

51. Composición de especies en cada conglomerado de la región sur seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud de los grupos. Se muestran en colores como barras apiladas, donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría Otros engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron……..... 71

52. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región sur……..... 72

53. Dendrograma por especies de toda el área de estudio. Sólo se consideraron aquellas especies que tuvieron una presencia > 2% del total de las muestras……. 74

54. Proyección de los primeros dos componentes para las variables físico-biológicas obtenidos en el ACP. Los dos componentes principales explican el 30.77% de la varianza. En la Tabla 1 se encuentran los nombres de las especies que aparecen codificadas…….. 77

Lista de tablas

Tabla Página

1. Especies de eufáusidos identificadas durante los veranos del periodo 1998-2008. Se muestran la longitud corporal (LC) de los adultos, la frecuencia de ocurrencia (FO) en las muestras y la media geométrica (MG) de biomasa de carbono de la población……. 32

2. Resultados de la comparación interanual con la prueba de Kruskal-Wallis (H) para cada una de las regiones de estudio. Se muestran la mediana (M), el valor de P asociado y el número de estaciones (n)……..……... 33

3. Medias geométricas (µg C/m^3) obtenidas para cada una de las especies de eufáusidos en las regiones de estudio……..... 37

4. Eigenvalores (E) de los primeros cinco componentes y sus estadísticas relacionadas obtenidas con el ACP. Se muestra el porcentaje de la varianza total de cada eigenvalor (VT), la suma acumulativa de los eigenvalores (AE) y el porcentaje acumulativo de la varianza total (A)…… 76

5. Biomasa de diferentes especies de eufáusidos obtenidas en la Corriente de California y otros sitios del Pacífico. Se muestra la media anual o el intervalo entre paréntesis. Para hacer comparables los valores de biomasa, los que estaban expresados por metros cúbitos se convirtieron a metros cuadrados multiplicándose por la profundidad de arrastre. (PC) plataforma costera, (O) oceánica…….. 81

1. Introducción

Los eufáusidos comprenden uno de los grupos del zooplancton con mayor abundancia en el ecosistema pelágico (Mauchline y Fisher, 1969). Hasta el momento se han descrito 86 especies en todo el mundo pero sólo 37 de ellas se han registrado en el Sistema de la Corriente de California (Brinton, 1996). Además de ser abundantes tienen alta biomasa en carbono y suelen estar por encima del resto de los grupos de zooplancton, sobre todo en las regiones de latitudes altas (Brinton, Ohman, Townsend, Knight y Bridgeman, 2000). En el Sistema de la Corriente de California se ha encontrado que constituyen entre 20 y 40% de la biomasa total del zooplancton (Brinton et al., 2000; Lavaniegos y Ohman, 2007).

Son organismos que forman parte del alimento de muchas especies pelágicas de importancia comercial, por ejemplo sardina, merluza, salmones, atunes, macarela, así como de mamíferos marinos como ballenas, focas, lobos e incluso también de aves, esto debido a su abundancia y a que son ricos en proteínas (Mauchline y Fisher, 1969; Brinton et al., 2000) .

Es uno de los grupos de invertebrados en los que su biogeografía está bien descrita, tanto para el Pacífico (Brinton, 1962) como a nivel mundial (Brinton et al., 2000). Esto posibilita interpretar si hay cambios fuera de su intervalo de distribución debido a los cambios climáticos que surjan en su entorno, ya sean estacionales, interanuales, decenales o de más largo plazo (Ambriz-Arreola, 2007).

1.1. Biología de los eufáusidos

Los eufáusidos son crustáceos pertenecientes al orden Euphausiacea. Su significado deriva del griego "eu" *verdadero* y "phausia" *que produce o emite luz*. Esto se debe a la luz que emiten sus fotóforos. Su apariencia se asemeja a un camarón y su cuerpo se divide en dos regiones, el cefalotórax y el abdomen (Figura 1). El cefalotórax está cubierto por un caparazón pero las branquias quedan expuestas (Brinton et al., 2000).

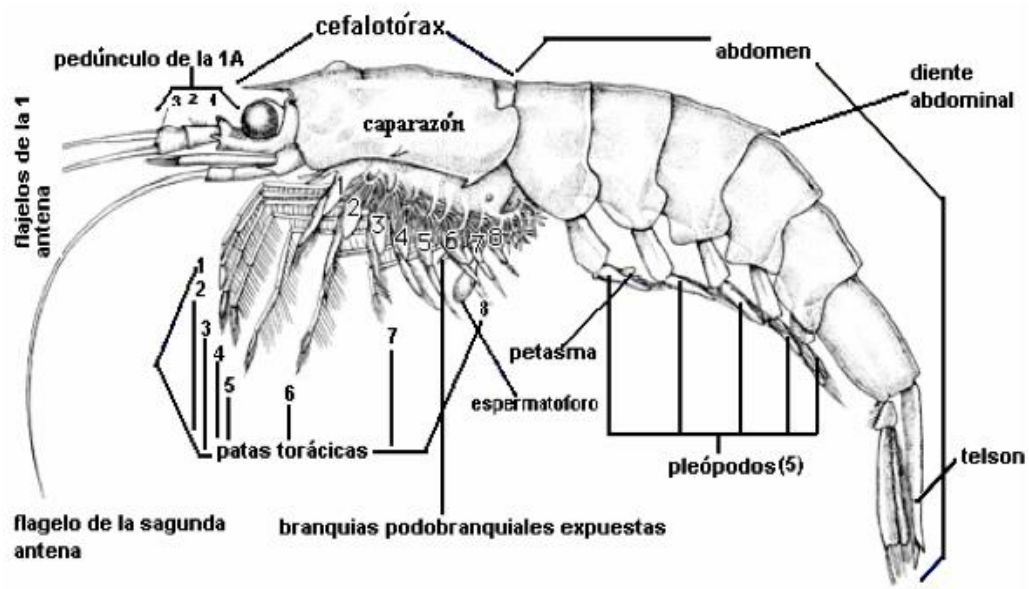

Figura 1. Características generales de los eufáusidos (modificada de Brinton et al., 2000).

Los apéndices cefálicos de los eufaúsidos consisten en: un primer par de antenas con pedúnculo y dos flagelos, un segundo par de antenas con un flagelo y una escama, así como de las partes bucales (labrum, mandíbulas, labia y dos pares de maxilas). Presentan ocho pares de patas torácicas o pereiópodos provistos de setas que sirven para la función alimenticia. El abdomen es muy desarrollado y se divide en seis segmentos, de los cuales, los primeros cinco están provistos de patas natatorias o pleópodos mientras que el sexto segmento porta los urópodos y el telson (Figura 1).

La mayoría de las especies cuentan con fotóforos arreglados en pares sobre la base de los pedúnculos oculares, en la base de las patas torácicas 2 ó 7 o bien, un fotóforo en la parte ventral de los segmentos abdominales del 1 al 4 (Brinton et al., 2000). Según el alimento que haya en su entorno es su tipo de dieta, es decir, pueden ser filtradores, carnívoros o detritívoros (Mauchline y Fisher, 1969).

Su ciclo de vida depende en gran medida del tamaño que alcanzan en su vida adulta. En regiones tropicales donde las especies generalmente miden alrededor de 1 cm de longitud se ha encontrado que pueden llegar a vivir meses. Especies templadas y mesopelágicas que alcanzan 2-4 cm llegan a vivir algunos años. En latitudes altas o en hábitats batipelágicos, las especies pueden alcanzar mayores tallas y vivir más años.

Por ejemplo, especies gigantes (12 cm) del género *Thysanopoda* se estima que pueden llegar a alcanzar una edad de hasta 25 años (Brinton et al., 2000).

Los eufáusidos tienen un desarrollo indirecto y constan de varias fases de desarrollo las cuales se describen a continuación con base a Brinton et al. (2000) y Mauchline y Fisher (1969) (Figura 2):

- **Nauplio.** Sólo ocurre en especies que liberan sus huevos al medio. Se caracteriza por presentar dos estadios, por no contar con un cuerpo segmentado ni ojos compuestos. En esta fase se distinguen tres pares de apéndices funcionales: primer par de antenas unirrámeas, segundo par de antenas birrámeas y las mandíbulas birrámeas. Estas últimas con apoyo del segundo par de antenas son las que utilizan para su nado.
- **Metanauplio.** Se distinguen dos pares de apéndices funcionales además de que el caparazón ya cubre la parte anterior del cuerpo. En especies que liberan sus huevos al medio solo existe un estadio. Sin embargo, en especies que incuban sus huevos se presenta otro estadio previo (pseudometanauplio) que es la larva recién eclosionada. En esta fase, las mandíbulas ya no funcionan para nadar, siendo el 2do. par de antenas las utilizadas para su locomoción.
- **Caliptopsis.** Los ojos están aún cubiertos por el caparazón pero las partes bucales se vuelven funcionales. Al igual que en la fase metanauplio, el nado se realiza por medio del 2do. par de antenas. Requiere de tres estadios durante los cuales el abdomen crece y se segmenta desarrollándose urópodos incipientes.
- **Furcilia.** Los ojos ya no se encuentran cubiertos por el caparazón. Se observa un desarrollo progresivo de las patas torácicas, pleópodos y fotóforos y reducción de las espinas del telson. El número de estadios va a variar dependiendo de la especie. El nado, además de seguir siendo con el 2do. par de antenas, va a ser favorecido con los pleópodos, pasando a ser los principales apéndices utilizados para su locomoción.
- **Juvenil.** El telson presenta una sola espina terminal y dos pares de espinas post-laterales. La segunda antena ya no es natatoria. Esta fase termina cuando se alcanza la madurez sexual.

- **Adulta.** Es cuando se han desarrollado por completo todos los caracteres sexuales secundarios y por tanto, el organismo es capaz de reproducirse.

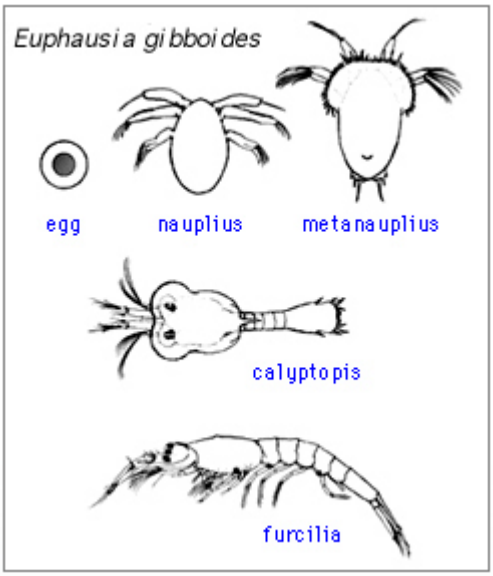

Figura 2. Representación de las fases de desarrollo larval de los eufáusidos utilizando como ejemplo la especie *Euphausia gibboides* (tomada de Brinton et al., 2000).

El tamaño entre cada una de las fases y estadios depende de la especies y su distribución geográfica. Además no siempre se va a cumplir el mismo número de estadios por fase y puede variar en función de factores ambientales en algunas especies (Brinton et al., 2000).

Los eufáusidos son exclusivamente marinos y habitan todos los océanos desde los trópicos hasta los polos y desde la superficie hasta los 4,000 m de profundidad (Brinton et al., 2000). No obstante, ninguna especie es verdaderamente cosmopolita y se presentan patrones de distribución geográficos particulares para cada una de ellas, así como en su distribución vertical en la columna de agua.

1.2. Sistema de la Corriente de California

El sistema de la Corriente de California (SCC) es un sistema de surgencias limítrofe oriental que se desprende del giro anticiclónico del Pacifico Norte (Lynn y Simpson, 1987). Está conformado por tres corrientes: la Corriente de California (CC), la

Contracorriente Costera (CCC) y la Contracorriente Subsuperficial de California (CSC). La CC tiene un flujo hacia el ecuador con una velocidad menor a 25 cms^{-1} y se extiende hasta 900 km afuera de la costa. Su profundidad promedio es de 0 a 300 m y se caracteriza por presentar baja temperatura y salinidad pero con altas concentraciones de oxígeno. La CCC, también llamada Corriente de Davidson es superficial y angosta variando de 30 a 50 km. Esta corriente tiene una presencia estacional y es un ramal que se desprende del torrente principal de la CC en la latitud de la cuenca del Sur de California y se desvía hacia la costa y de ahí continua con dirección hacia el polo. La CSC tiene origen en el Pacífico ecuatorial y fluye hacia el polo pero alrededor de los 200-300 m de profundidad. Estas corrientes van a sufrir cambios en su posición, fuerza o profundidad debido al forzamiento atmosférico, lo que le confiere al SCC una variabilidad espacial y temporal (Lynn y Simpson, 1987; Checkley y Barth, 2009).

Las propiedades hidrográficas de las corrientes del SCC van a estar en función de cuatro masas de agua, las cuales se definen por la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y concentración de nutrientes (Lynn y Simpson, 1987). Estas masas son: Agua del Pacífico subártico (baja temperatura y salinidad, alto contenido de oxígeno y nutrientes), Agua del Pacífico Norte central, también llamada Subtropical Superficial (Durazo, Ramírez-Manguilar, Miranda y Soto-Mardones, 2010) con alta temperatura y salinidad pero bajo contenido de oxígeno y nutrientes, Agua de surgencias y Agua Ecuatorial Subsuperficial (200-500 m). Estas dos últimas presentan alta salinidad y nutrientes pero bajo contenido de oxígeno, diferenciándose por su temperatura.

Uno de los procesos más importantes que ocurren dentro del SCC son los eventos de surgencia (Checkley y Barth, 2009). La región costera de la península de Baja California se caracteriza por ser una de las áreas más productivas al encontrarse dentro de uno los cuatros sistemas de surgencias del límite este (Zaytsev, Cevantes-Duarte, Montante y Gallegos-Garcia, 2003; Bakun et al., 2015). La alta productividad observada en esta zona está estrechamente relacionada a estos eventos (Bakun, 1996; Zaytsev et al., 2003; Checkley y Barth, 2009).

La fricción de los vientos y la rotación de la tierra son los factores involucrados en el desarrollo de las surgencias. Ambos generan un transporte de Ekman, el cual consiste en transportar agua superficial a 90° a la derecha de la dirección del viento en el Hemisferio Norte. El agua que es desplazada hacia fuera de la costa, es reemplazada por aguas frías, saladas y con mayor concentración de nutrientes como nitratos, fosfatos y silicatos, lo que favorece a la fotosíntesis y por ende, a los siguientes niveles tróficos. La profundidad a la cual este transporte ocurre es generalmente entre los 50 y 100 metros de profundidad (Bakun y Nelson, 1977; Bakun, 1996; Zaytsev et al., 2003).

Existen algunos estudios que describen la variabilidad de las surgencias a lo largo del SCC y han encontrado que su intensidad varía dependiendo de la época del año y de la latitud (Bakun y Nelson, 1977; Huyer, 1983; Zaytsev et al., 2003). Frente a Baja California se observan surgencias intensas en primavera e inicios del verano (marzo-junio), presentándose por lo general un máximo en el mes de abril. Por el contrario, surgencias más débiles se han observado a finales de otoño e inicios de invierno (septiembre y diciembre) en respuesta al debilitamiento de los vientos. Los meses de julio y agosto, así como de enero y febrero son considerados como periodos de transición (Bakun y Nelson, 1977; Pérez-Brunius, 2007). Las surgencias tienden a disminuir su intensidad hacia el sur de la península, sin embargo se ven favorecidas por la topografía de algunas zonas, como Punta Baja, Bahía Tortugas y Bahía Magdalena (Zaytsev et al., 2003).

1.3. El Niño-Oscilación del Sur

El Océano Pacífico es el más grande de los océanos que por sus dimensiones no logra tener grandes efectos provenientes de los continentes. Es por ello que el sistema océano-atmósfera del Pacífico presenta una gran variabilidad interanual debido a su dinámica interna. La principal fuente de variación interanual es El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés), el cual tiene efectos en distintas regiones del Océano Pacífico, incluyendo el Sistema de la Corriente de California (Bakun, 1996; Checkley y Barth, 2009).

El término El Niño fue dado por pescadores de la costa de Perú y hacía referencia a la anomalía cálida de la temperatura superficial del mar, así como de la intensificación de lluvias e inundaciones que se presentan durante época navideña, fecha que coincide con el nacimiento de “El Niño Jesús” (Bakun, 1996; McPhaden, 2002). Por otro lado, el término Oscilación del Sur fue descrito a inicios del siglo XX por el climatólogo Sir Gilbert Walker, quien observó fluctuaciones interanuales en la presión atmosférica entre Tahití, Polinesia francesa y Darwin, Australia (citado en Bakun, 1996). Con dichas observaciones concluyó que cuando la presión atmosférica era baja en la región del Océano Índico y en la región tropical del Pacífico occidental, la presión era alta en la contraparte este del océano. Sin embargo, no le fue posible dar una explicación física a la conexión que observaba entre la Oscilación del Sur y las variaciones climáticas presentadas en diferentes partes del mundo (Bakun, 1996; McPhaden, 2002). No fue hasta que Bjerknes retomó el trabajo de Walker y encontró la existencia de una interacción océano-atmósfera. Bjerknes denominó la parte atmosférica como Circulación de Walker, en honor a Gilbert Walker (Bjerknes, 1969; McPhaden 2002).

Por tanto, al encontrarse dicha conexión océano-atmósfera, se llegó a la conclusión de que El Niño no era sólo un fenómeno local de la costa de Perú y sus cercanías sino que se encontraba asociado al fenómeno atmosférico conocido como Oscilación del Sur. Es de allí, que surge el término ENSO (El Niño-Oscilación del Sur) y que ahora se sabe es un fenómeno de gran escala que tiene lugar a lo largo del Océano Pacífico ecuatorial y se propaga hacia los polos a lo largo de las costas del continente americano (Bakun, 1996).

El ciclo ENSO se caracteriza por tener dos fases opuestas: una cálida o conocida como El Niño y una fría denominada La Niña (Figura 3). Durante una condición considerada “normal”, los vientos alisios procedentes del oeste generan un apilamiento de agua superficial en el Pacífico occidental y por tanto un hundimiento de la termoclina a 150 m de profundidad, mientras que en la región este la termoclina se eleva a unos 50 m aproximadamente. Esto favorece el aporte a superficie de aguas frías y con mayor contenido de nutrientes en el Pacífico oriental. Durante El Niño los vientos alisios se debilitan, lo que aumenta la presión atmosférica en el Pacífico ecuatorial occidental y

por consecuencia se generen ondas de Kelvin que trasladan el agua cálida al oriente, profundizándose la termoclina e intensificándose las precipitaciones por el cambio de la presión atmosférica. Este cambio en la termoclina desfavorece el transporte de aguas ricas en nutrientes provenientes de aguas subsuperficiales y en consecuencia se da un colapso en la comunidad biológica. En cambio, la fase fría del ENSO se caracteriza por presentar una mayor intensidad en los vientos alisios en comparación a la condición normal, la profundidad de la termoclina se incrementa en el Pacífico occidental mientras que se hace más somera en el Pacífico oriental, lo que favorece la productividad biológica en la región costera del continente americano al incrementarse el transporte de aguas ricas en nutrientes hacia superficie. Ambas fases del ENSO tienden a prevalecer entre 12 y 18 meses en promedio (McPhaden, 2002 y 2004).

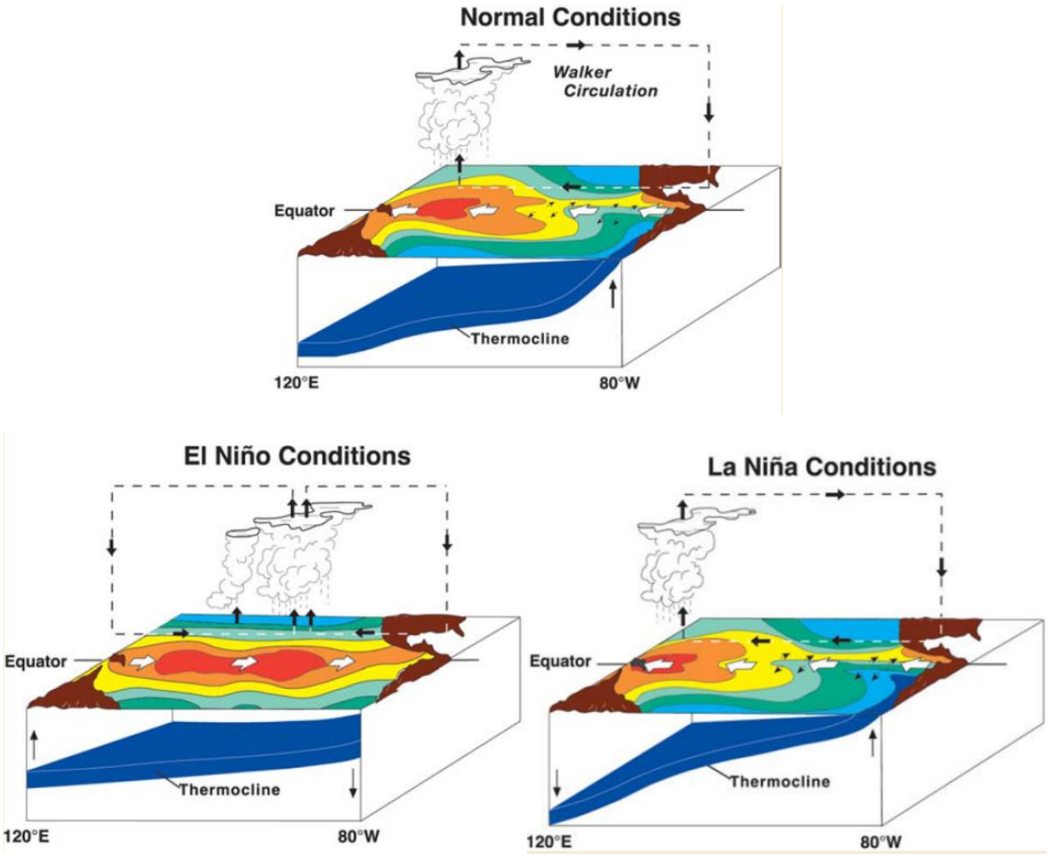

Figura 3. Esquema de las condiciones en las que se encuentra el Pacífico ecuatorial en un periodo normal, de El Niño o de La Niña (tomada de McPhaden 2004).

Sin embargo, este esquema es muy general y se observan diferencias entre los diferentes eventos que se han estudiado hasta hoy en la intensidad de los vientos, la

temperatura y el patrón de humedad atmosférica. En la última década se han categorizado dos diferentes tipos de El Niño: El Niño canónico o también llamado El Niño del este del Pacífico (EP) y El Niño Modoki o El Niño del centro del Pacífico (CP) o “Dateline El Niño”. La palabra Modoki proviene del japonés y significa que algo es similar pero diferente (Ashok, Behera, Rao, Weng y Yamagata, 2007; Lee y McPhaden, 2010). El Niño-CP se diferencia de El Niño-EP por presentar anomalías positivas de temperatura superficial del mar en el Pacífico ecuatorial central y anomalías negativas en sus bordes (Ashok et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010).

En la actualidad se considera un fenómeno de El Niño (La Niña) cuando se observa una anomalía de la TSM mayor o igual (menor o igual) a una magnitud de 0.5°C durante un promedio de tres meses consecutivos (también llamado promedio estacional) (NOAA News Online, 2005). Dichas anomalías deben de prevalecer durante cinco promedios consecutivos. Los promedios mensuales de largo plazo utilizados para calcular las anomalías incluyen las tres décadas más recientes (Lindsey, 2013).

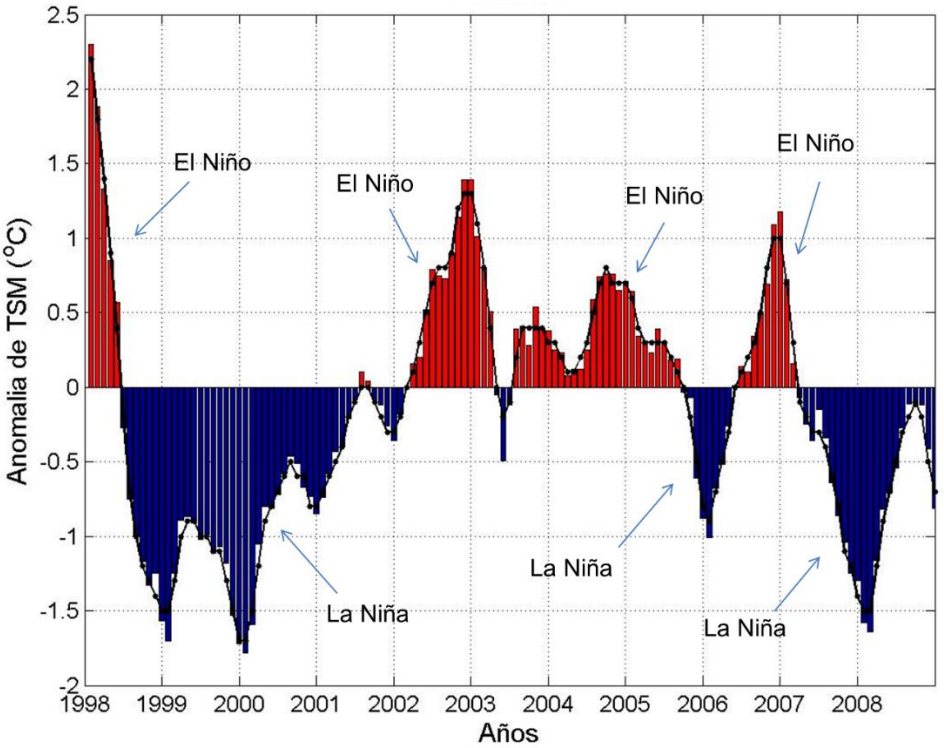

Figura 4. Anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM) del índice Niño3.4 (región 5ºN-5ºS, 120º-170ºW) durante el periodo de estudio. En barras rojas se muestran las anomalías positivas, en azul las anomalías negativas y con línea negra el promedio estacional (tomado del sitio http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml)

Durante el periodo 1998-2008 se observó gran variabilidad en el ciclo del ENSO registrándose cuatro episodios de El Niño y tres de La Niña (Figura 4). Dentro de aquellos catalogados como fase cálida del ENSO, sólo se observó uno de mayor intensidad, correspondiente a la etapa final de El Niño-EP 1997-1998, el cual ha sido catalogado como uno de los más intensos en la historia (McPhaden, 1999). El resto de los eventos fueron de menor intensidad describiéndose los de 2002-2003, 2004-2005 como El Niño-CP y el de 2006-2007 como El Niño-EP (Ashok et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010). En cambio, todos los eventos correspondientes a la fase fría del ENSO han sido catalogados como La Niña-EP. La Niña 1998-2000, fue de gran intensidad y duración (Lee y McPhaden, 2010). Asimismo, en 2007-2008 se presentó otro episodio de gran intensidad, mientras que el de 2005-2006 fue un evento muy corto y débil.

1.4. Antecedentes

Las primeras descripciones de eufáusidos en el Océano Pacífico fueron hechas por Sars (1885) utilizando las muestras recolectadas en la expedición transocéanica del *Challenger.* Durante esa época, los eufáusidos se englobaban dentro del orden "Schizopoda" junto con los misidáceos. Años más tarde, Holmes (1900) describió dos especies nuevas del género *Thysanoessa* para el este del Pacífico. En 1904-1905 se realiza una expedición en el Pacífico ecuatorial a borde del buque de vapor *Albatros*, la cual proporcionó material para las descripciones hechas por Hansen (1911, 1912), sobre la mayoría de las especies de eufáusidos de la Corriente de California.

Por otro lado, Banner (1949) describe una gran variedad de eufáusidos de la región Noreste del Pacífico, principalmente de aquellas en las afueras de Washington y regiones más norteñas. Once de las especies descritas se encuentran también en otras regiones del SCC como en las afueras de la costa de California y Oregón.

En los años 50's, el estudio del zooplancton en la región del SCC tuvo un gran impulso como resultado del programa CalCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, por sus siglas en inglés), el cual comenzó en 1949 para estudiar los

aspectos ecológicos en el colapso de la población de sardina frente a California. Entre los estudios más importantes sobre eufáusidos derivados de los primeros años del programa CalCOFI se puede mencionar la clave taxonómica de Boden, Johnson y Brinton (1955) para la identificación de los eufáusidos del Pacífico Norte.

Posteriormente, Brinton (1962) describió la distribución de estos organismos para todo el Océano Pacífico y estableció su biogeografía basada en principios oceanográficos como las masas de agua, corrientes y temperatura. Para el caso del Pacífico Norte, Brinton (1962) hizo una esquematización más detallada de la distribución de las especies clasificándolas en cuatro grupos geográficos y por zonas batimétricas (Figura 5). Para el presente trabajo, éste esquema se modificó y se incluyeron sólo aquellas especies presentes en el estudio. La especie *Euphausia eximia*, no fue incluida ya que a pesar de ser considerada una especie ecuatorial, su distribución se restringe al este del Pacífico tropical pero ausente en la zona del mínimo de oxígeno.

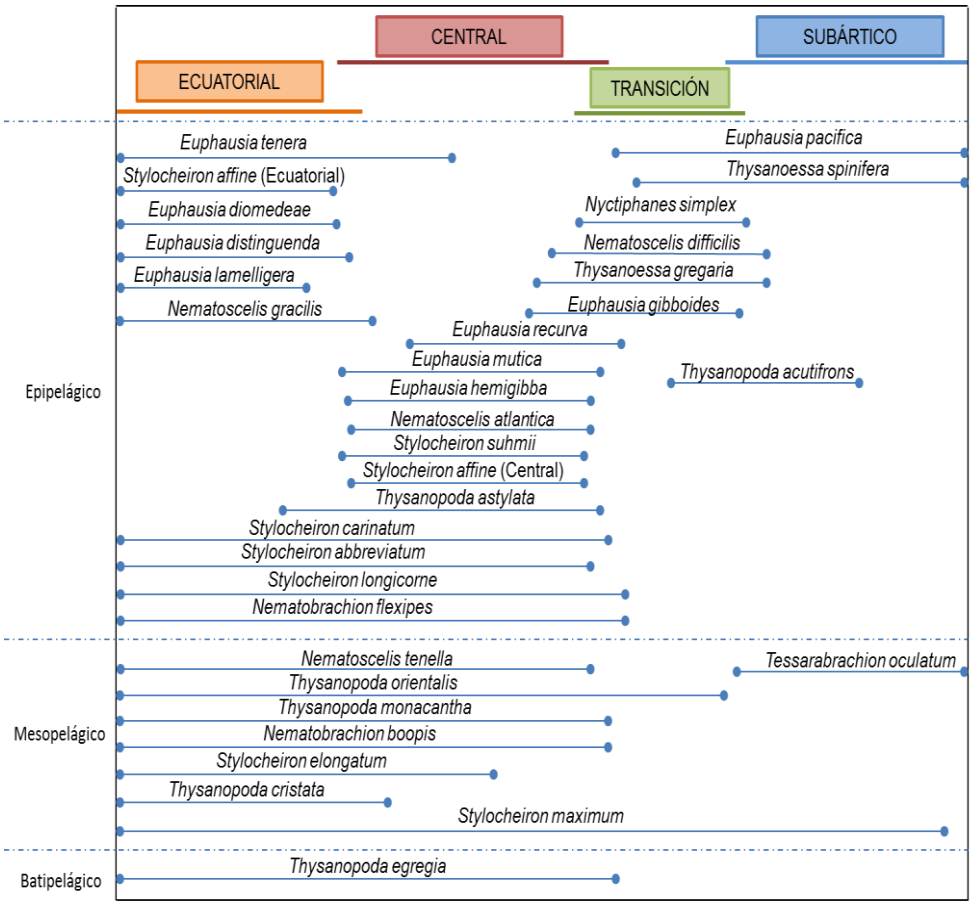

Figura 5. Distribución horizontal y vertical de las especies de eufáusidos en el Pacífico Norte. (modificado de Brinton, 1962).

En trabajos posteriores, Brinton (1967b) además proporcionó la distribución vertical de larvas, juveniles y adultos de una gran cantidad de especies. Un compendio más detallado de los mapas de distribución de las especies de eufáusidos en la Corriente de California fueron los Atlas de Brinton (1967a, 1973).

Durante los primeros 20 años del programa CalCOFI se logró obtener suficiente información oceanográfica, ya que se cubría casi en su totalidad todo el sistema, incluyendo gran parte de la región mexicana. Durante los años 80's los muestreos fueron cada vez más escasos en esta última, restringiéndose principalmente a aguas estadounidenses (centro y sur de California). En los 80´s también se realizaron algunos cruceros aislados por parte del CICIMAR (Hernández-Trujillo, Gómez-Ochoa y Verdugo-Diaz, 2001), pero no fue hasta 1997 que se formó el programa IMECOCAL (Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California), el cual cubre el sector mexicano del SCC y tiene como propósito realizar las mismas mediciones que aquellas hechas por CalCOFI.

Hay varios estudios por investigadores mexicanos enfocados al efecto de las variaciones climáticas sobre la distribución y abundancia de eufáusidos. Lavaniegos (1993) utilizó muestras de CalCOFI para analizar la dinámica poblacional de las poblaciones de eufáusidos en la zona de transición de Punta Eugenia. Encontró que la especie nerítica *Nyctiphanes simplex* aunque se reproduce todo el año presentaba un mayor crecimiento larval y patrones de desarrollo más cortos en la temporada de surgencias (Lavaniegos, 1994), lo cual obedece a una alta productividad que proporciona abundante alimento a *N. simplex*. Esto se complementa con los resultados obtenidos en laboratorio, donde las furcilias tuvieron un mejor crecimiento y un desarrollo más rápido con la dieta de microalgas que con una dieta basada en nauplios de *Artemia franciscana* (Lavaniegos, 1992). No obstante, cuando se analizó la producción secundaria de esta especie en Bahía Vizcaíno se encontraron hembras reproductoras sólo en la temporada de verano-otoño, lo cual podría obedecer a la retención de los organismos por el remolino que se forma al interior de la bahía (Lavaniegos, 1995).

Gómez (1995) describió la dinámica poblacional, de distribución y abundancia de los eufáusidos *Nycthipanes simplex* y *Euphausia eximia* frente a la costa occidental de Baja California durante 1986-1987. Posteriormente Gómez-Gutiérrez, De Silva-Dávila y Lavaniegos-Espejo (1996) estudiaron la producción secundaria de *N. simplex* en la plataforma costera en torno a Bahía Magdalena y encontraron que fue mayor durante primavera-verano y representó un 25% del total estimado en Bahía Vizcaíno (Lavaniegos, 1995). Sucesivamente, De Silva-Dávila, Palomares-García, Martínez-López y Carballido-Carranza (2002) compararon la producción de *N. simplex* en Bahía Vizcaíno y la plataforma costera frente a Bahía Magdalena y Punta Abreojos y encontraron que en estas últimas se presentaron las producciones mínima y máxima respectivamente, sin embargo únicamente analizaron un solo crucero realizado en febrero de 1994.

La migración vertical de los eufáusidos también ha sido objeto de estudio en la Corriente de California. Brinton (1967b) describió la migración vertical de las especies de eufáusidos frente a California y Baja California con base a muestreos estratificados. Determinó cuales especies realizaban migraciones circadianas y cuáles no, así como qué tan profundo migraban los organismos. Clasificó como migrantes fuertes a los que se desplazan de la superficie a 300-600 m (Género *Euphausia*, *Thysanopoda*) y como migrante débil (0-150 m) a *Nyctiphanes simplex*. Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) realizaron lances con red bongo en un estrato de 0-200 m cada cuatro horas hasta completar un día frente a la costa occidental de Baja California. Observaron los cambios circadianos en la biomasa de algunos eufáusidos encontrando una gran variabilidad en función de la latitud y hora del día, presentándose mayor abundancia durante la noche. Las especies con mayor abundancia fueron *N. simplex,* seguida de *Nemastocelis difficilis*, sin embargo, *N. simplex* tuvo muy poco aporte en biomasa debido a que los organismos encontrados fueron de menor tamaño, a diferencia de *Nemastoceslis difficilis* y *E. eximia* quienes tuvieron mayor contribución a la biomasa a pesar de haberse encontrado un número menor de individuos. Las especies *E. pacifica* y *Thysanoessa spinifera* sólo se presentaron en la región norte del área de estudio. Los organismos responsables de elevar la biomasa durante la noche fueron aquellos que midieron más de 16 mm de longitud y tienen la capacidad de realizar migraciones

verticales diarias de mayor amplitud. Posteriormente, Gómez-Gutiérrez, Gónzalez-Chávez, Robinson y Arenas-Fuentes (1999) realizaron un estudio similar pero combinando hidroacústica y redes. En la región norte encontraron una capa de dispersión acústica más gruesa y compacta donde dominó un ensamble de especies templadas, mientras que al sur de Punta Eugenia, el ensamble estuvo dominado por especies tropicales y la capa de dispersión fue más delgada y dispersa.

Asimismo, la variabilidad en la abundancia y biomasa en la comunidad de eufáusidos ha sido estudiada en los últimos años. Marinovic, Croll, Gong, Benson y Chavez (2002) analizaron la abundancia del krill en el sistema costero de Bahía Monterey durante El Niño y La Niña 1997-99. Encontraron que la abundancia de *E. pacifica* y *T. spinifera* decayó considerablemente durante el verano de 1997, mientras que la abundancia de *N. simplex* incrementó coincidiendo con el rápido incremento en la temperatura superficial del mar y de la capa de mezcla. Sin embargo, la comunidad de eufáusidos regresó a un estado típico durante la primavera y verano de 1998 incrementándose las abundancias de *E. pacifica* y *T. spinifera*, y decayendo la de *N. simplex* en respuesta a las condiciones oceanográficas que regresaron al estado típico dominado por surgencias. Asimismo, en el trabajo de Keister, Johnson, Morgan y Peterson (2005) realizado en la costa de Oregon durante El Niño 1997-1998 se observó un aumento en la abundancia de *N. simplex,* la cual reemplazó a especies típicas boreales de la zona. Además Keister et al. (2005) reportaron a la especie en la isla de Vancouver en el verano de 1998 cuando el flujo hacia el polo fue intenso.

En la medida en que se han acumulado suficientes datos del programa CalCOFI, Brinton y Townsend (2003) realizaron un estudio exhaustivo de la variabilidad decenal de la abundancia de distintas especies de eufáusidos en gran parte de la región del SCC durante las épocas de primavera e invierno. Las series de tiempo más completas (1950-2002) se obtuvieron para la región del sur de California, mientras que para la región central de California y Baja California las series fueron más cortas. Entre sus resultados encontraron que para la región norte de Baja California, las especies *E. pacifica* y *T. spinifiera* aumentaron su abundancia justo antes de El Niño pero decayó durante el evento. En cambio, las especies *E. eximia, Euphausia gibboides* y *Euphausia*

recurva presentaron máxima abundancia durante la fase intensa de El Niño. En la región central de Baja California, las abundancias de las especies *E. pacifica*, *T. spinifera, N. difficilis* y *T. gregaria* fueron altas durante la década de los 50's, lo que se relaciona a eventos de surgencia característicos de la región.

En general, las especies con afinidad por aguas frías presentaron anomalías positivas de abundancia durante los años 70's y 80's excepto durante 1978 cuando se presentó el cambio al régimen decenal cálido (que se prolongaría hasta 1998) y durante El Niño de 1982-1983. Un ejemplo de esto fue la especie *E. pacifica,* la cual presentó altas densidades antes del evento climático de El Niño. En contraste, la especie subtropical *N. simplex* mostró una tendencia decenal aumentando su abundancia durante todo el régimen cálido (Brinton y Townsend, 2003).

Por otro lado, el estudio de Lavaniegos y Ambriz-Arreola (2012), basado en los datos generados con muestras de zooplancton del programa IMECOCAL durante 1997-2005, describe la variabilidad interanual en la composición de las distintas especies de eufáusidos. Ellos encontraron que las especies *E. pacifica* y *T. spinifera* estuvieron ausentes en El Niño 1997-1998 pero se presentaron en eventos fríos ocurridos en los años de 1999 a 2005. Sin embargo, la especie *N. simplex* no presentó grandes cambios significativos en relación al ciclo ENSO, lo que sugería que su centro de crianza se podría haber desplazado a regiones más sureñas donde la temperatura fuera la adecuada, ya que sólo tolera un estrecho intervalo de temperatura. Asimismo, señalaron que la especie *E. eximia* es un buen indicador de aguas cálidas, ya que fue la que presentó la mayor abundancia durante El Niño 1997-1998 frente a Baja California. Finalmente, hacen mención de que las especies *N. difficilis* y *T. gregaria* evitan la superficie del agua, lo que podría ser una estrategia útil para sobrevivir en eventos cálidos futuros ya que no son especies que migren hasta superficie, sino que suelen vivir por debajo de la termoclina. Sin embargo, el estudio presentó una discontinuidad en la serie de tiempo ya que sólo un crucero estuvo representado entre los años 2001 y 2004. Con la finalidad de construir una serie de tiempo más continua, la presente investigación cubre todos los veranos del periodo 1998-2008 para responder a

la pregunta sobre posibles cambios interanuales o estabilidad de la comunidad de eufáusidos evaluada en abundancia y biomasa de carbono.

1.5. Hipótesis

Se plantearon las siguientes dos hipótesis para el presente trabajo:

1. Las especies con afinidades a aguas templadas son desplazadas hacia regiones sureñas en un evento climático frío, incrementando su biomasa y disminuyendo la de especies con afinidades a aguas cálidas. Mientras que en un evento climático cálido se esperaría lo contrario.
2. La biomasa de especies con afinidades a aguas cálidas no es equivalente a la biomasa de especies con afinidades a aguas templadas.

1.6. Objetivos

La presente investigación tiene como objetivo general analizar la variabilidad interanual de la composición y biomasa de eufáusidos durante los veranos de 1998 a 2008 en la región oceánica del sector sur de la Corriente de California para evaluar su relación con diversas características oceanográficas y climáticas.

Para ello, se tienen como objetivos específicos:

i. Identificar las especies de eufáusidos y sus diferentes fases de desarrollo (caliptopis, furcilia, juvenil y adulto).
ii. Determinar la abundancia y biomasa en contenido de carbono de las distintas especies de eufáusidos en sus diferentes fases de desarrollo y en conjunto.
iii. Describir la biomasa en contenido de carbono de las distintas especies de eufáusidos para evaluar si existen diferencias interanuales y el porcentaje de aportación de los grupos biogeográficos.
iv. Determinar la similitud entre estaciones en la composición de especies de eufáusidos en diferentes regiones.
v. Determinar la relación entre la biomasa de eufáusidos y las variables ambientales durante el periodo de estudio.

1.7. Justificación

Los organismos del orden Euphausiacea son de gran importancia para el ecosistema pelágico del SCC, debido a que son un componente conspicuo de la abundancia y biomasa en carbono, lo que los hace formar parte del alimento base de muchos organismos invertebrados y vertebrados (Mauchline y Fisher, 1969; Brinton, 1996; Lavaniegos y Ohman, 2007). La gran variabilidad climática que presenta el SCC a distintas escalas, ya sea estacional, interanual e inclusive decenal, puede verse reflejada en la estructura de la comunidad biológica. Por esto es necesario estudiar como los patrones de distribución, abundancia o biomasa de los organismos en los diferentes niveles de la red trófica se ven influenciados por los cambios atmosféricos (Checkley y Barth, 2009).

Al realizar una estimación en términos de biomasa de carbono basada en once años será muy sólida y permitirá conocer la cantidad de materia que aportan las diversas especies de eufáusidos a la red trófica y al flujo del carbono en la columna de agua. Estudios que describan la respuesta de la comunidad de eufáusidos en la región mexicana ante distintos eventos de escala interanual han sido muy escasos o puntuales. Describir el acoplamiento físico-biológico entre la variabilidad interanual climática y la biomasa de eufáusidos podría ser de utilidad como un indicador del estado ecológico de la región sur de la Corriente de California.

2. Métodos

2.1. Área de estudio

El presente estudio se enfoca en la región muestreada por el programa IMECOCAL (Figura 6), la cual cubre desde Punta Banda, Baja California hasta el Golfo de Ulloa y hacia afuera de la costa se extiende aproximadamente 240 km. El diseño del programa comprende 12 transectos perpendiculares a la costa separados por 74 km, mientras que las estaciones oceanográficas están separadas 37 km. En algunos cruceros los transectos centrales (líneas 117 y 120) se extendieron hasta 390 km mar afuera.

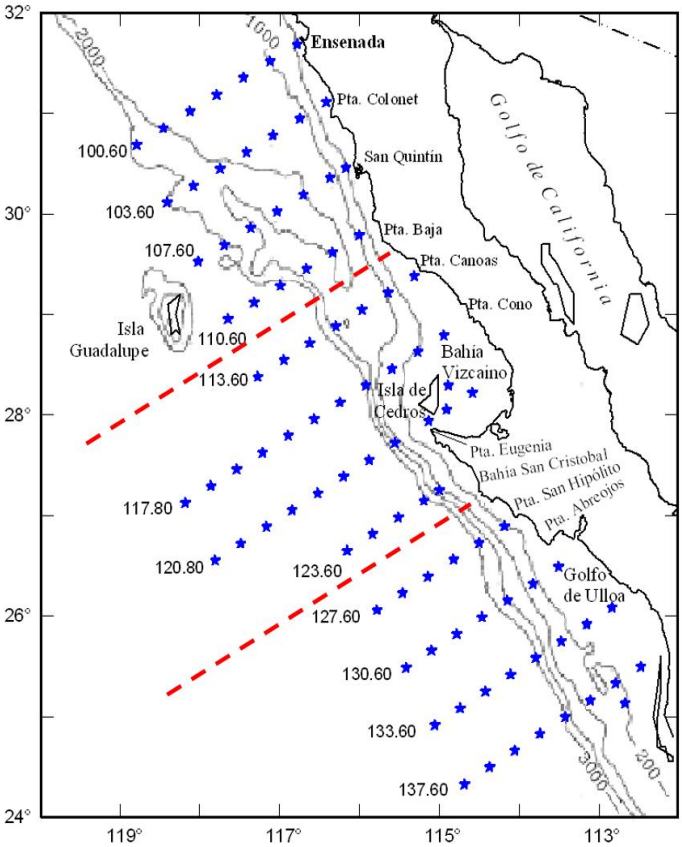

Figura 6. Estaciones oceanográficas de los cruceros IMECOCAL. En el presente estudio se seleccionaron únicamente las estaciones oceánicas, situadas a la izquierda de la isóbata de 200 m. Las líneas rojas indican la división en regiones norte, centro y sur.

En la introducción se describieron las masas de agua y corrientes principales que componen al SCC. Las masas de agua presentan una modificación latitudinal gradual conforme la corriente se aproxima hacia el sur (Lynn y Simpson, 1987), en

correspondencia con un enriquecimiento de la biota tropical (Reid, Brinton, Fleminger, Venrick y McGowan, 1978). Durante primavera el esfuerzo del viento contribuye al fortalecimiento de la CC así como a la intensificación de las surgencias costeras (Lynn, Bograd, Chereskin y Huyer (2003). Frente a Baja California, la fertilización de las aguas superficiales activa los florecimientos de fitoplancton y proliferan especies templadas afines a aguas frías junto con especies subtropicales. El resto del año el flujo hacia el ecuador continua pero su intensidad decrece, permitiendo la incursión de agua ecuatorial desde el suroeste (Roden, 1971). Cuando la región es afectada por eventos interanuales como El Niño, este flujo de agua subtropical desde el suroeste es muy intenso y puede alcanzar la plataforma costera (Durazo y Baumgartner, 2002).

La región de Baja California también presenta prominente actividad a mesoescala como la formación de remolinos superficiales (Soto-Mardones, Parés-Sierra, Garcia, Durazo y Hormazabal, 2004). Asimismo, se ha podido identificar la presencia de remolinos sub-superficiales que contribuyen a introducir agua de la Contracorriente sub-superficial, característica por alta salinidad y baja concentración en oxígeno disuelto (Jerónimo y Gómez-Valdés, 2007).

2.2. Trabajo de campo/Recolección de muestras

Las muestras de zooplancton en cada una de las estaciones fueron recolectadas mediante un arrastre oblicuo entre la superficie y 200 m de profundidad con una velocidad promedio de 2 nudos. Se utilizó una red bongo de 500 µm de luz de malla y 61 cm de diámetro en los primeros cruceros y a partir de finales de 2000 se usó una red de 71 cm de diámetro. Las muestras se preservaron con formaldehido al 4% neutralizado con borato de sodio. El volumen de agua filtrado se midió con un flujómetro colocado en la boca de la red.

En todas las estaciones se realizaron lances con CTD/Roseta hasta 1000 m de profundidad. Para la determinación de clorofila *a* se tomaron muestras de agua a 0, 10, 20, 50, 100 y 150 m de profundidad con botellas Niskin de 5 L. El agua se filtró con filtros GF/F y estos se congelaron para su posterior análisis en el laboratorio.

2.3. Análisis de laboratorio

Las muestras de zooplancton seleccionadas son las correspondientes a once cruceros realizados en temporada de verano y que fueron recolectadas durante la noche para minimizar la variabilidad debida a la variación estacional y a la migración vertical de los eufáusidos (Brinton, 1967b). También se descartaron las estaciones someras (profundidad del fondo <200 m) concentrándose en la región oceánica donde se presenta una mayor diversidad de especies (Brinton, 1962).

Para realizar el análisis taxonómico de los eufáusidos fue necesario fraccionar las muestras previamente. Para ello se utilizó un separador Folsom y se obtuvieron fracciones desde 1/2 hasta 1/32, en función a la cantidad de plancton en las muestras. Una vez fraccionadas se realizó la identificación taxonómica bajo un microscopio estereoscópico hasta el nivel de especie y por fases de vida, las cuales fueron: caliptopis, furcilia, juvenil y adulto (macho y hembra). Las especies/fases más abundantes se contaron exclusivamente en la fracción, mientras que aquellas especies poco frecuentes se contaron en sub-muestras de mayor tamaño o incluso en la muestra completa.

Las claves taxonómicas utilizadas fueron las de Boden et al. (1955), Baker, Boden y Brinton (1990), Brinton (1996) y Brinton et al. (2000). Para la identificación de estadios larvales también se usaron las descripciones de Boden (1950, 1951), Knight (1975, 1980) y Gopalakrishnan (1973). Las larvas (caliptopis y furcilia) de las especies *Euphausia diomedeae, Euphausia mutica, Euphausia recurva y Euphausia eximia* fueron difíciles de identificar a este nivel por su gran parecido, por tanto, en la sección de resultados se engloban dentro del Grupo 1A.

2.4. Procesamiento de datos

2.4.1. Variables ambientales

Las variables ambientales utilizadas en este trabajo fueron: temperatura, salinidad y clorofila *a* del programa IMECOCAL que comprende el periodo de 1997 a 2014. Se calcularon promedios estacionales de largo plazo (invierno, primavera, verano y otoño) y posteriormente dichos promedios fueron restados al crucero correspondiente para obtener las anomalías. Cabe mencionar que para esta climatología se utilizó toda la base de datos pero sólo se muestran los resultados que comprenden el periodo de 1998-2008.

Para ilustrar la variabilidad estacional se utilizaron los datos mensuales de temperatura y salinidad de 10 m del programa CalCOFI del periodo de 1951-1966. Se usaron los índices de surgencias mensuales así como las anomalías del periodo 1946-2015 para describir la variabilidad estacional e interanual de las surgencias durante el periodo de estudio de tres estaciones ubicadas a lo largo de la península de Baja California. Estos datos los proporciona el *Pacific Fisheries Environmental Laboratory* de la NOAA (http://www.pfel.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/PFELindices.html).

Se calculó la clorofila *a* integrada utilizando los datos proporcionados por el Dr. Gilberto Gaxiola del periodo de 1998-2012. Estos datos al no cumplir con normalidad fueron transformados logarítmicamente y posteriormente se calcularon sus anomalías mostrándose en los resultados solamente los del periodo 1998-2008.

Por otro lado, con base a las características del área de estudio (Jerónimo y Gómez-Valdés, 2006; Vázquez-Peralta, 2011) y de la distribución de las especies (Brinton, 1962), el área total de la malla IMECOCAL se dividió en tres regiones (Figura 6), las cuales se denominarán en la presente investigación como:

- Norte. Abarca desde la línea 100 a 110 y se caracteriza por tener mayor presencia de especies con afinidad a aguas frías y tener características de la masa de Agua Subártica todo el año.
- Centro. Abarca desde la línea 113 a 123 caracterizándose por presentar una mayor cantidad de actividad de mesoescala.
- Sur. Abarca desde la línea 127 a 137. Esta zona cuenta con mayor presencia de especies con afinidades a aguas cálidas y se observa una mayor influencia del agua superficial particularmente en otoño e invierno.

2.4.2. Biomasa de eufáusidos.

La abundancia de los eufáusidos se estandarizó a número de individuos por metro cúbico, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$E = \frac{n}{V} \quad (1)$$

Donde:

E = número de individuos por m^3

n = número de individuos por muestra

V = volumen de agua filtrada por la red.

Algunos especímenes, particularmente en las fases larvales, no lograron identificarse a especie. Con el fin de no dejarlos fuera y subestimar la biomasa de los eufáusidos se repartieron entre las especies identificadas dentro del género en función de su proporción observada en el conteo. Primeramente, los juveniles tempranos del Grupo 1A se repartieron entre las 4 especies que lo conforman (*E. diomedeae, E. eximia, E. mutica* y *E. recurva*) también en función de la proporción observada. Con lo anterior, se dejó solamente a las fases caliptopis y furcilia dentro del Grupo 1A.

Finalmente, con aquellos especímenes rotos que no pudieron ser identificados ni siquiera a nivel género se tomó el siguiente criterio: fueron descartados si representaban menos del 5% de la suma total de eufáusidos en la muestra. Los que representaron >5% del total de eufáusidos, se repartían en función de la proporción guardad de cada una de las especies identificadas.

Posteriormente, se procedió con la conversión de abundancia de individuos a biomasa en carbono. Para ello se utilizó la ecuación de Ross (1982) estimada para la especie *Euphausia pacifica* crecida en laboratorio, que es:

$$y = 0.337\ (x)^{3.17} \quad (2)$$

Dónde:

y = biomasa de carbono en $\mu g\ C$

x = longitud total en mm.

Se usó la longitud corporal promedio de cada fase de desarrollo por especie. La longitud corporal se consideró desde la punta del rostrum hasta la punta del telson. Esta información se tomó de la literatura, principalmente de Brinton et al. (2000). Para el cálculo de la biomasa en carbono de las larvas del Grupo 1A, fue necesario tomar un promedio general de las 4 especies para las fases de caliptopis y furcilia.

La biomasa en carbono obtenida multiplicada por la abundancia de individuos dio la biomasa en carbono en unidades de µg C/ m^3. Finalmente se sumó la biomasa de todas las fases de desarrollo de cada especie para obtener así, la biomasa en carbono de su población total en las diferentes estaciones.

2.4.2.1. Análisis estadísticos

Se realizó una prueba de bondad de ajuste a los datos de biomasa mediante la prueba de Shapiro-Wilks, con la finalidad de conocer si estos presentaban una distribución de probabilidad normal (Zar, 1996). Sin embargo, no presentaron una distribución normal. Por tanto, los datos fueron transformados utilizando la ecuación:

$$y = \log(x + 1) \quad (3)$$

Donde:

x = biomasa en carbono

Los datos transformados se usaron para graficar medias e intervalos de confianza y también se usó la media geométrica que es la retransformación del promedio logarítmico.

Sin embargo, los datos continuaron sin ajustarse a una distribución normal por lo posteriormente fueron utilizadas pruebas estadísticas no paramétricas. Para realizar comparaciones de las biomasas entre las tres regiones de estudio se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis con los datos sin transformar. También se usó esta prueba para comparar la biomasa entre años de cada región por separado. Cuando se encontraron diferencias significativas se procedió a realizar una comparación par por par con la prueba U de Mann-Whitney para determinar cuáles eran los años diferentes (Zar, 1996).

Para el cálculo de anomalías fue necesario calcular los promedios de cada verano con los datos transformados de cada especie. Posteriormente se calculó la media de largo plazo (1998-2008) y esta se restó al promedio de cada año.

2.4.3. Análisis multivariados

En la presente investigación se realizaron dos tipos de análisis multivariados. El primero fue un análisis de conglomerados por regiones mientras que el segundo fue un análisis de componentes principales sin diferenciar las regiones (ACP). Ambos análisis se realizaron mediante el uso de paqueterías de PRIMER versión 6.1.11. y de STATISTICA versión 7.1., respectivamente. Aquellas especies con una presencia menor al 2% de las muestras se excluyeron en ambos análisis.

2.4.3.1. Análisis de conglomerados

El análisis multivariado de conglomerados se llevó a cabo con la finalidad de analizar la similitud en la estructura de la comunidad de eufáusidos. Este análisis se basó en el cálculo del índice de Bray-Curtis entre los puntos de muestreo en cada región. La ecuación utilizada fue:

$$S_{jk} = 100\left\{1 - \frac{\sum_{i=1}^{p}|y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^{p}(y_{ij}+y_{ik})}\right\} \quad (5)$$

Donde S_{jk} es el índice de similitud de Bray-Curtis entre estaciones. La constante *i* es la *i*-ésima especie y *p* el número total de especies. Los términos y_{ij} y y_{ik} son las biomasas de la *i*-ésima especie en las estaciones *j* y *k*, respectivamente. Este índice arroja porcentajes que varían entre 0 y 100% (Clarke y Warwik, 1994).

2.4.3.2. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (ACP) se utilizó con la finalidad de relacionar la matriz de datos biológicos, es decir, las biomasas de 26 especies de eufáusidos con nueve variables ambientales:

- Las variables físicas de temperatura y salinidad a 10, 80 y 200 m de profundidad, así como el gradiente de ambas variables, que es la diferencia absoluta de los valores a 10 y a 200 m.
- La variable de clorofila *a* integrada transformada logarítmicamente.

Las profundidades se seleccionaron con el objetivo de tener referencias para superficie, para la base inferior de la profundidad de la picnoclina y para la máxima profundidad del arrastre de zooplancton. Debido a la falta de algunos datos de la clorofila *a* integrada, fue necesario sustituir o interpolar entre estaciones o líneas cercanas al dato faltante. En total se interpolaron datos en 24 estaciones.

Para poder llevar a cabo este análisis es necesario que la correlación entre las variables sea menor a 0.95, de lo contrario habría que eliminar las variables redundantes. Esto no fue necesario y se mantuvieron las 35 variables para el análisis (Ver Apéndice 3A). De igual forma, no es necesario que las variables cumplan con el supuesto de normalidad pero si es recomendable que las variables cuenten con homogeneidad de varianza. Al realizar un análisis con la prueba de Bartlett, la mitad de las variables biológicas no cumplieron con este supuesto (Ver Apéndice 3B). Sin embargo, no es una limitante ya que al correrse el análisis se hace una estandarización de las variables restándose la media y dividiendo entre la desviación estándar.

3. Resultados

3.1. Condiciones ambientales

El Sistema de la Corriente de California presenta variabilidad estacional e interanual. En este apartado se mostrará primeramente la climatología estacional de la temperatura y salinidad en las tres regiones de estudio con datos mensuales del programa CalCOFI del periodo de 1951 a 1966. Asimismo, se mostrará la climatología estacional de las surgencias en tres estaciones ubicadas a lo largo de Baja California durante el periodo 1946-2015. Posteriormente, se presenta la variabilidad interanual de la temperatura, salinidad y clorofila *a* integrada durante el periodo de 1998 a 2008 con datos estacionales del programa IMECOCAL, así como la variabilidad de las surgencias con datos de PFEL.

Cabe recordar que el presente trabajo sólo comprende las muestras recolectadas en verano. Sin embargo, es esencial mostrar un panorama completo de la variabilidad estacional e interanual de todas las variables ambientales para poder comprender con más detalle las fluctuaciones que se presenten.

3.1.1. Variabilidad estacional

La temperatura superficial del mar muestra una variabilidad estacional muy marcada en los tres sectores de estudio, con mínimas en primavera y máximas en verano (Figura 7a). La temperatura desciende cerca de 2 °C de diciembre a abril. No obstante, durante mayo y junio la temperatura es muy similar en las tres regiones, lo que coincide con el periodo en que los vientos del noroeste se intensifican y propician una mayor cantidad de eventos de surgencia, las cuales traen consigo un mayor volumen de la masa de Agua Subártica y por tanto se homogeniza la columna de agua a lo largo del área de estudio. Posteriormente, la temperatura superficial aumenta y llega a su máximo a finales de verano e inicios de otoño, tiempo en el que los vientos se debilitan y permiten

que haya una incursión de Agua Subtropical, favoreciendo la estratificación vertical, como se observa en la región sur principalmente.

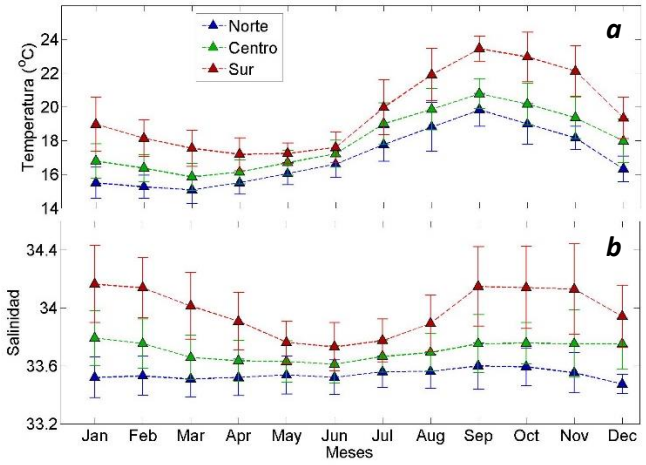

Figura 7. Variabilidad estacional de la temperatura superficial (a) y salinidad superficial (b) obtenidas con los muestreos mensuales del Programa CalCOFI durante el periodo 1951 a 1966.

La salinidad presenta una baja variabilidad estacional en las regiones norte y centro pero es notoria en la región sur (Figura 7b). En esta última, se observa que la salinidad decae a valores cercanos a los de la región centro durante los meses de mayo a julio por el aporte de Agua Subártica. El resto del año predominan en superficie valores de salinidad más altos en la región sur comparada con las otras regiones.

El índice de surgencia muestra una variabilidad estacional muy marcada en las tres estaciones (Figura 8). Los índices más bajos se observan en invierno y comienzan a incrementarse a partir de marzo, manteniéndose altos hasta el mes de junio. Posteriormente las surgencias se debilitan y se mantienen con una misma intensidad entre julio y octubre. La intensidad de las surgencias es mayor pero de magnitud similar en las dos estaciones norteñas a diferencia de la del sur.

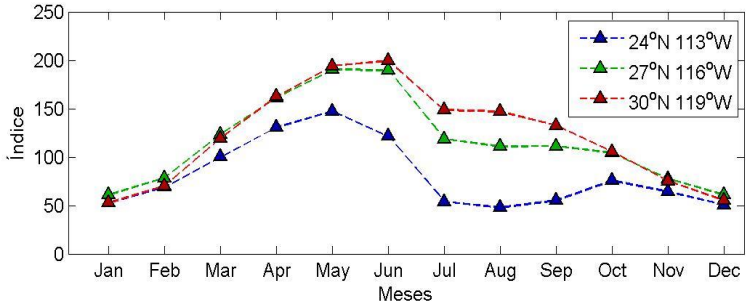

Figura 8. Variabilidad estacional del índice de surgencia en 3 estaciones ubicadas a lo largo de la península de Baja California durante el periodo 1946-2015. Las unidades son $m^3/s/100m$ de costa.

3.1.2. Variabilidad interanual

La temperatura a 10 m de profundidad muestreada con los cruceros IMECOCAL presentó gran variabilidad interanual (Figura 9). En enero de 1998 se observó la máxima anomalía positiva de temperatura del periodo de estudio en las tres regiones, asociada a la fase cálida del ENSO de 1997-1998. Posteriormente, se observa que los valores decaen a un nivel promedio en la región norte, mientras que en las regiones centro y sur se presentan anomalías negativas durante 1999, relacionada con La Niña de 1998-1999. Asimismo, en 2002 y 2005 se observaron anomalías negativas de temperatura que se asocia con la intrusión de Agua Subártica y con la intensificación de los eventos de surgencia respectivamente. Entre 2003 e inicios de 2005, así como a finales de 2006, se presentaron anomalías positivas con valores <1°C (exceptuando casos aislados en las regiones centro y sur), lo que podría ser consecuencia de los eventos débiles de El Niño registrados en la cuenca del Pacífico durante dicho periodo (Figura 4). Finalmente, entre 2007 y mediados de 2008 con excepción del verano de 2007, se observan valores por debajo del promedio de largo plazo lo que podría ser la influencia de La Niña 2007-2008.

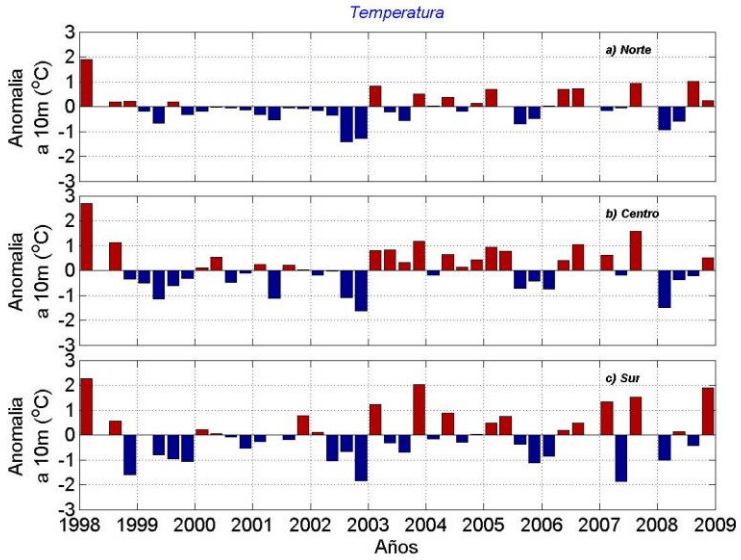

Figura 9. Anomalías de temperatura a 10 m de profundidad durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior).

Cabe resaltar, que los cruceros de verano de 1999 y 2007 tuvieron un desfase de tiempo en su muestreo, llevándose a cabo más de 20 y 39 días después del tiempo

ideal (julio). Estos desfases podrían modificar los valores aquí mostrados, ya que como se mostró en la variabilidad estacional, la temperatura cambia drásticamente de un mes a otro principalmente de verano a otoño. Por tanto, se esperaría que la temperatura en verano de 1999 sea aún más negativa y la de verano de 2007 pase de ser anomalía positiva a anomalía negativa debido a que la temperatura al inicio del verano suele ser más fría que la de fines del verano e inicios del otoño.

Las anomalías de salinidad a 10 m mostraron un patrón distinto al de la temperatura (Figura 10). En las tres regiones de estudio se pueden observar tres fases: *a)* un periodo de anomalías positivas de salinidad que comprende desde 1998 hasta finales de 2002; *b)* un periodo de anomalías negativas de salinidad que incluye los años de 2003 a 2006; y finalmente, *c)* otro periodo de anomalías positivas de salinidad que abarca los años 2007-08. Los registros con mayor aumento en la salinidad se presentaron en invierno de 1998 correspondiente con el evento de El Niño.

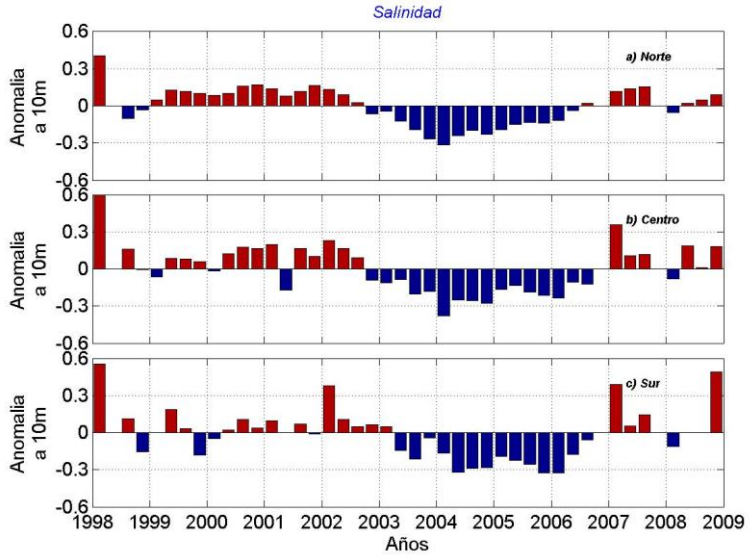

Figura 10. Anomalías de salinidad a 10 m de profundidad durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior).

El patrón de clorofila *a* integrada fue muy similar al de salinidad, observándose de igual manera 3 fases (Figura 11). La primera fase (desde 1998 hasta finales de 2002), presentó anomalías positivas. La segunda fase mostró anomalías negativas en la concentración de clorofila *a* que perduró cerca de cuatro años (desde 2003 hasta finales de 2006). Estas anomalías fueron muy marcadas y de similar magnitud. Y

finalmente, una tercera fase que muestra nuevamente anomalías positivas durante 2007-2008.

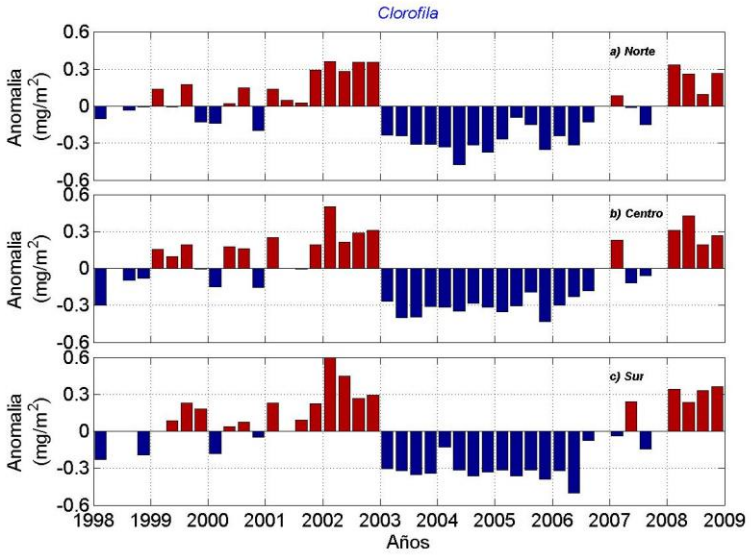

Figura 11. Anomalías de clorofila *a* integrada durante el periodo de 1998-2008. Los paneles corresponden a la región norte (superior), región centro (central) y región sur (inferior).

Durante el periodo 1998-2008 se observó gran variabilidad en la intensidad de las surgencias de las tres estaciones (Figura 12). Durante 1998 las surgencias fueron débiles en las estaciones del centro y sur de Baja California (Figura 12b-12c) pero incrementaron su intensidad a finales de 1998 y durante 1999. En cambio, en la estación del norte no se observó ese cambio en magnitud, manteniéndose altas casi todo el periodo 1998-1999 (Figura 12a). Posteriormente, los índices presentaron anomalías negativas principalmente en las regiones centro y sur hasta principios de 2005. A partir de mediados de 2005 se observaron anomalías positivas en el índice de surgencias, aunque interrumpidas en primavera-verano por anomalías negativas en las estaciones del centro y sur. La magnitud de las anomalías positivas durante 2005-2008 fue mayor.

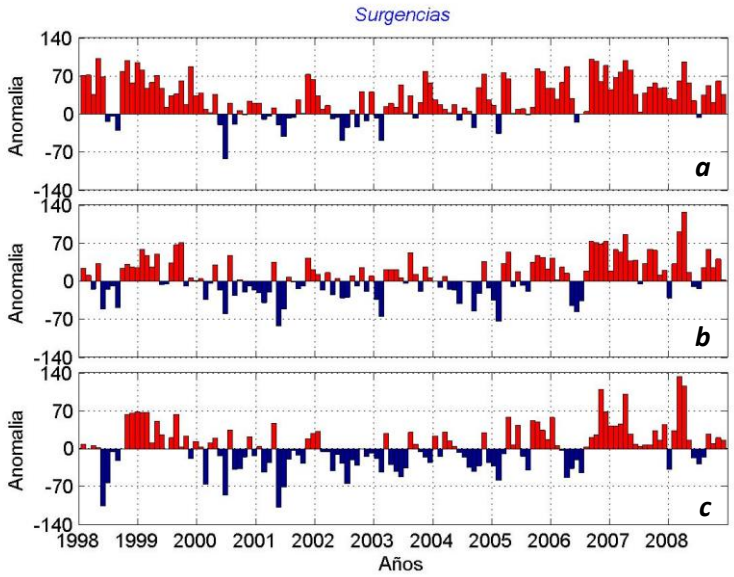

Figura 12. Anomalías del índices de surgencia calculadas removiendo las medias mensuales del periodo 1946-2015 en las posiciones (a) 30°N 119°W, (b) 27°N 116°W y (c) 24°N 113°W. Las unidades son m^3/ s / 100 m de costa.

3.2. Comunidad de eufáusidos.

3.2.1. Composición de especies

Se identificaron 34 especies de eufáusidos en un total de 338 muestras recolectadas en la región oceánica durante los veranos de 1998 a 2008 (Tabla 1). Las especies que se presentaron con mayor frecuencia a lo largo del periodo de estudio fueron *Nematoscelis difficilis, Stylocheiron affine, Euphausia gibboides* y *Thysanoessa gregaria*, las cuales se identificaron en más del 90% de las muestras. Sin embargo, estas especies tienen una longitud corporal variable lo que se refleja en diferencias en el aporte de biomasa en carbono al ecosistema (Tabla 1). *N. difficilis* puede considerarse las más preponderante, con la máxima presencia y asimismo, la de mayor contribución a la biomasa poblacional (MG = 487 µg C m^{-3}). En contraste, *S. affine* a pesar de estar presente en casi el mismo número de estaciones que *N. difficilis* tuvo un contenido de carbono mucho menor (MG = 23.5 µg C m^{-3}).

Tabla 1. Especies de eufáusidos identificadas durante los veranos del periodo 1998-2008. Se muestran la longitud corporal (LC) de los adultos, la frecuencia de ocurrencia (FO) en las muestras y la media geométrica (MG) de biomasa de carbono de la población.

Clave	Especies	LC (mm)	FO (%)	MG (µg C/m³)
Edm	*Euphausia diomedeae* (Ortmann, 1894)	10 - 16	30.5	3.05
Eds	*Euphausia distinguenda* (Hansen, 1911)	10 - 14.5	4.4	0.22
Eex	*Euphausia eximia* (Hansen, 1911)	15 - 30	68.3	287.92
Egi	*Euphausia gibboides* (Ortmann, 1893)	16 - 29	90.8	239.00
Ehe	*Euphausia hemigibba* (Hansen, 1910)	8.5 - 14	51.8	5.23
Ela	*Euphausia lamelligera* (Hansen, 1911)	7 - 11	3.3	0.24
Emu	*Euphausia mutica* (Hansen, 1905)	7 - 15	52.4	6.59
Epa	*Euphausia pacifica* (Hansen, 1911)	11 - 25	63.6	112.27
Ere	*Euphausia recurva* (Hansen, 1905)	7 - 16	74.9	32.65
Ete	*Euphausia tenera* (Hansen, 1905)	7 - 9	17.5	0.39
Nbo	*Nematobrachion boopis* (Calman, 1896)	20 - 25	0.3	0.03
Nfl	*Nematobrachion flexipes* (Ortmann, 1893)	17 - 27	79.3	64.22
Nat	*Nematoscelis atlantica* (Hansen, 1910)	10.5 - 15	18.9	0.72
Ndi	*Nematoscelis difficilis* (Hansen, 1911)	15 - 25	96.2	487.12
Ngr	*Nematoscelis gracilis* (Hansen, 1910)	11 - 15.5	22.2	1.93
Nte	*Nematoscelis tenella* (Sars, 1883)	13 - 20	36.1	2.45
Nsi	*Nyctiphanessimplex* (Hansen, 1911)	8 - 17	82.0	106.85
Sab	*Stylocheiron abbreviatum* (Sars, 1883)	12 - 17	6.5	0.21
Saf	*Stylocheiron affine* (Hansen, 1910)	5.4 - 8.5	94.7	23.50
Sca	*Stylocheiron carinatum* (Sars, 1883)	6 - 12	4.1	0.08
Sel	*Stylocheiron elongatum* (Sars, 1883)	11.5 - 18	1.8	0.06
Slo	*Stylocheiron longicorne* (Sars, 1883)	6.5 - 10	68.0	2.31
Sma	*Stylocheiron maximum* (Hansen, 1908)	17 - 30	45.6	1.46
Ssu	*Stylocheiron suhmii* (Sars, 1883)	6 - 7	52.7	1.78
Toc	*Tessarabrachion occulatum* (Hansen, 1911)	20 - 26	1.2	0.05
Tgr	*Thysanoessa gregaria* (Sars, 1883)	8 - 17	90.8	107.51
Tsp	*Thysanoessa spinifera* (Holmes, 1900)	16 - 25	38.8	6.04
Tac	*Thysanopoda acutifrons* (Holt and Tattersall, 1905)	35 - 50	1.2	0.03
Tas	*Thysanopoda astylata* (Brinton, 1975)	12 - 18	43.5	2.48
Tcr	*Thysanopoda cristata* (Sars, 1883)	35 - 65	0.3	0.01
Teg	*Thysanopoda egregia* (Hansen, 1905)	51 - 62	0.3	0.01
Tmo	*Thysanopoda monacantha* (Ortmann, 1893)	35 - 32	3.6	0.07
Tob	*Thysanopoda obtusifrons* (Sars, 1883)	18 - 23	0.3	0.00
Tor	*Thysanopoda orientalis* (Hansen, 1910)	23 - 38	0.3	0.01
	Thysanopoda sp		0.3	0.00
	Larvas del Grupo 1A		77.8	12.60

Ahora bien, las proporciones que guardan las especies por regiones fue variable (Figura 13). *N. difficilis* estuvo presente en toda el área de estudio pero con mayor dominancia en las regiones norte y centro (MG de 242 y 183 µg C m^{-3} respectivamente) que en la región sur (MG = 62 µg C m^{-3}). En cambio, *E. pacifica* estuvo bien representada sólo en la región norte con un 22% de los eufáusidos totales (equivalente a 103 µg C m^{-3}), mientras que se minimiza o desaparece en las otras dos regiones. En su lugar, aparece *E. eximia* la cual acaparó en la región sur el 46% de la biomasa, equivalente a 242 µg C m^{-3}. *E. gibboides* se presentó en las 3 regiones pero su mayor ocurrencia fue en la región centro con una MG de 150 µg C m^{-3}. Otras especies que aportaron una proporción de relativa importancia (de 12 a 25% dependiendo de la región) fueron *T. gregaria, N. simplex* y *N. flexipes*. Estas dos últimas se observaron en mayor cantidad en la región sur, mientras que la biomasa de *T. gregaria* fue mayor en las regiones norte y centro.

Además de las diferencias porcentuales de biomasa de las especies entre regiones, considerando a los eufáusidos totales, también se observaron diferencias significativas en la biomasa de cada región. Una comparación entre las regiones con la prueba de Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas (H = 9.18 y p = 0.010). Esta diferencia obedeció a que la biomasa de la zona norte (mediana = 1,263 µg C m^{-3}) fue significativamente más baja que las zonas centro y sur (medianas de 1,715 y 2,061 µg C m^{-3}). En cuanto a su variabilidad interanual solamente la región centro presentó variaciones interanuales (Tabla 2, Figura 14).

Tabla 2. Resultados de la comparación interanual con la prueba de Kruskal-Wallis (H) para cada una de las regiones de estudio. Se muestran la mediana (M), el valor de *p* asociado y el número de estaciones (n).

Región	M (µg C m^{-3})	H	*p*	n
Norte	1,263	14.4	0.154	127
Centro	1,715	25.9	0.004	116
Sur	2,061	13.5	0.197	95

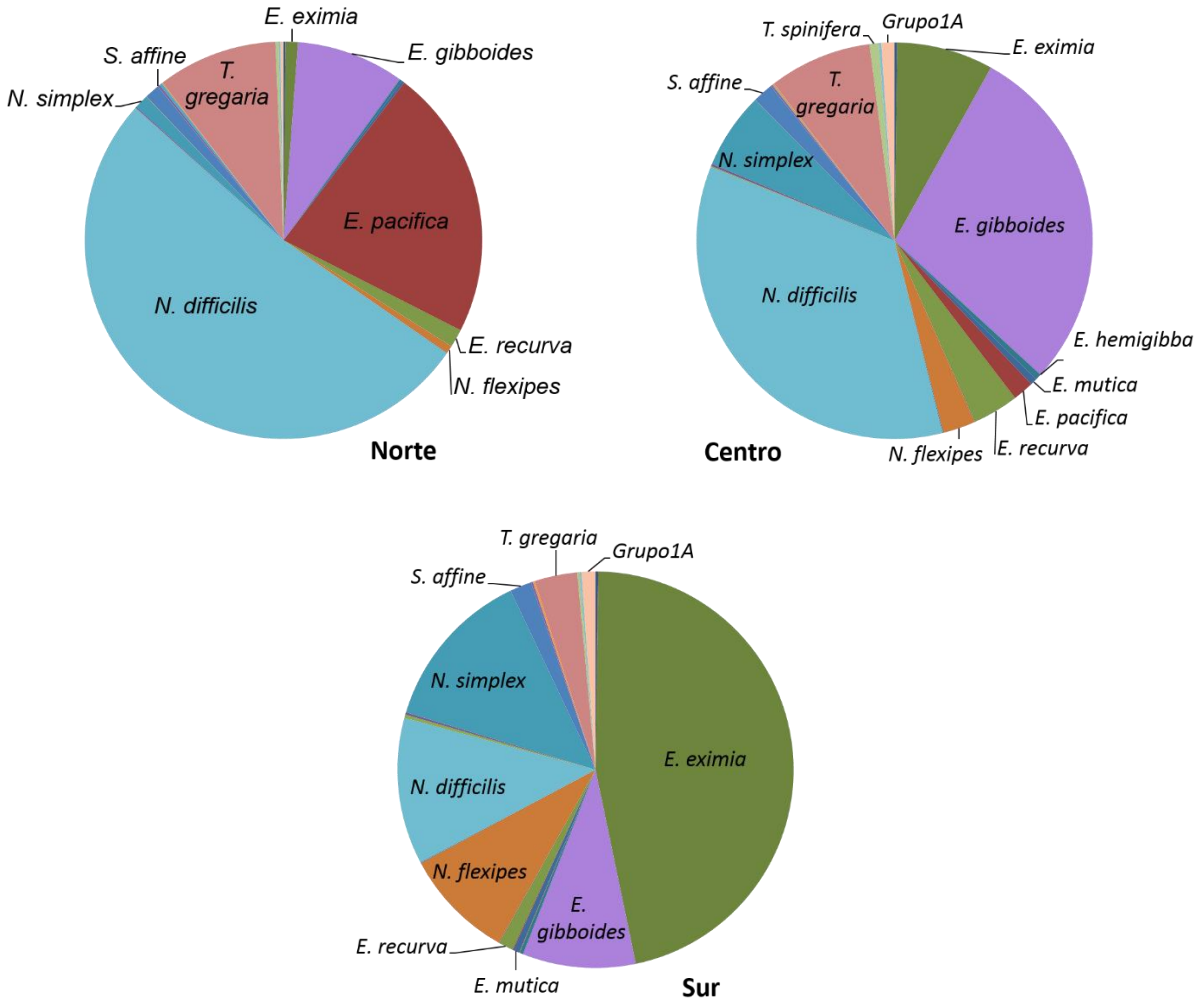

Figura 13. Proporción de las especies por regiones basadas en las medias geométricas del contenido de carbono (µg C m^{-3}) del periodo 1998-2008.

Al efectuar una comparación par por par entre años con la prueba de Mann-Whitney de las biomasas de la región centro, se detectaron diferencias entre los veranos de 2003, 2004 y 2006 con otros años (Apéndice 1). Durante 2003, 2004 y 2006 se presentaron los valores con menor contenido de carbono con medianas de entre 955 y 1,427 µg C m^{-3}. Esto se refleja en las anomalías negativas de biomasa de eufáusidos totales de la región centro (Figura14). Los años con altas biomasas con los que presentaron diferencias fueron 2000, 2002, 2005, 2007 y 2008, cuya mediana osciló entre 2,420 y 3,601 µg C m^{-3}. El verano del 2000 fue el de mayor biomasa de carbono que junto con 1999 forman parte de un evento La Niña. Sin embargo, 1999 tuvo una mediana más baja (1,851 µg C m^{-3}) y solo presentó diferencia significativa con 2006. Los únicos años que no tuvieron diferencias significativas con el resto fueron 1998 y 2001.

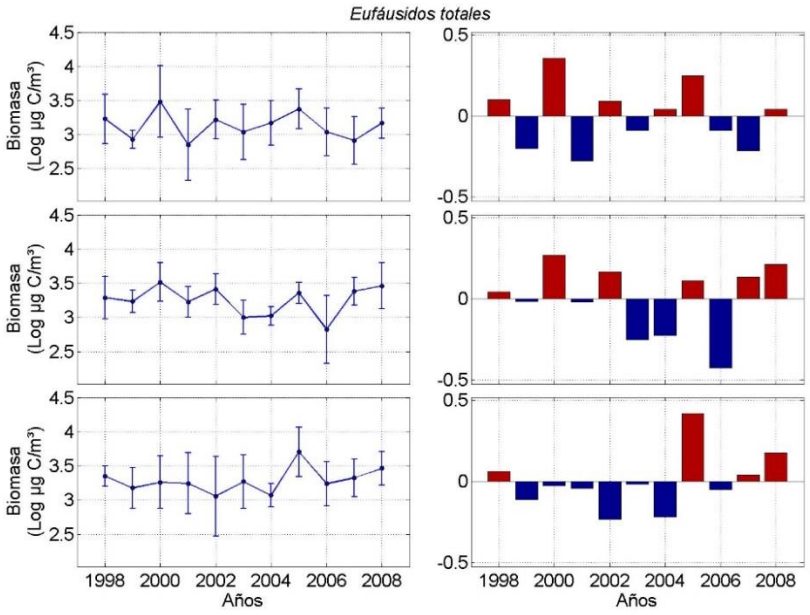

Figura 14. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de los eufáusidos totales en las regiones norte (paneles superiores), centro (paneles medios) y sur (paneles inferiores).

3.2.2. Variabilidad interanual por especies

En esta sección se describe la variación interanual de la biomasa por especie. Se han organizado por conjuntos biogeográficos como se describen en Brinton (1962) y que están esquematizados en la Figura 5. Todos los gráficos que se presentan en esta sección son similares a los de la Figura 14, mostrando a la izquierda la biomasa media y su intervalo de confianza al 95% y a la derecha la anomalía de biomasa. Las tres regiones de estudio, que son: norte, centro y sur corresponden a los paneles superiores, medios e inferiores respectivamente.

3.2.2.1 Especies subárticas y de transición

Estas especies son características de la Corriente de California e incluyen a *Euphausia pacifica*, *E. gibboides*, *Thysanoessa spinifera*, *T. gregaria*, *Nematoscelis difficilis* y *Nyctiphanes simplex*. Las de afinidad por aguas más frías son *E. pacifica* y *T. spinifera* ya que además de presentarse en la Corriente del Pacífico Norte y la Corriente de California están presentes en el subártico, aunque *T. spinifera* solamente en aguas

neríticas. Otra especie nerítica es *N. simplex* que ocurre en latitudes subtropicales del Pacífico Oriental (Brinton, 1962).

Euphausia pacifica presentó su mayor biomasa en la región norte con una media geométrica de 103 µg C m^{-3}, mientras que en las regiones centro y sur fue <10 µg C m^{-3} (Tabla 3, Figura 15). Durante el verano de 1998 se observaron anomalías negativas de biomasa de considerable magnitud en el norte y centro durante la fase cálida del ENSO, tardando en recuperarse la población hasta verano de 1999 y 2000. En 2005, se registraron anomalías positivas equivalentes a un aumento de 428% y 586% por encima del promedio de largo plazo en las regiones norte y centro respectivamente. Este aumento fue similar al del año 2000 (solo en la región norte), lo que podría asociarse a la intensidad de los eventos de surgencia.

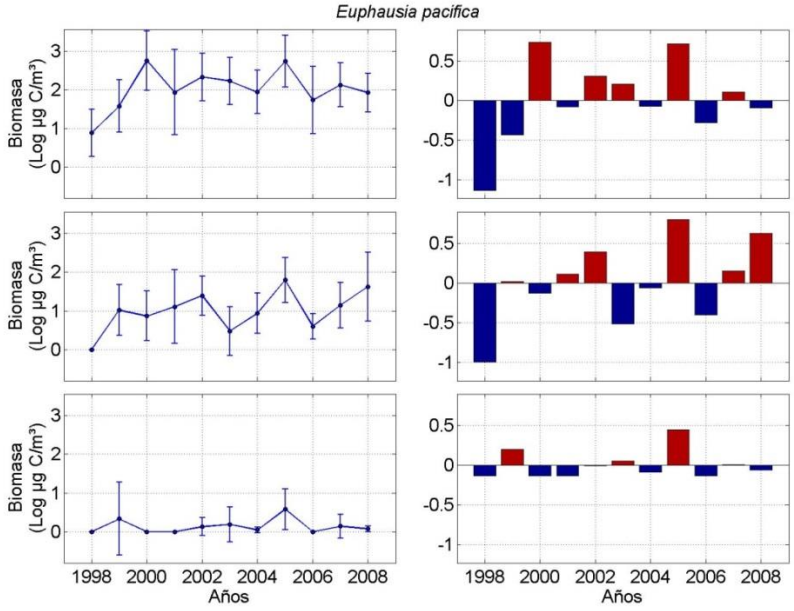

Figura 15. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia pacifica*.

A diferencia de *E. pacifica, T. spinifera* presentó su mayor biomasa en la región centro con un promedio de largo plazo de 3.8 µg C m^{-3} (Tabla 3). Asimismo en 2005 se registró un aumento de un orden de magnitud en su biomasa. La región sur presentó un patrón peculiar, donde la especie estuvo ausente durante los primeros cinco años de muestreo para posteriormente aparecer e incrementarse hasta 27 µg C m^{-3} en 2008 (Figura 16).

Tabla 3. Medias geométricas (µg C m^{-3}) obtenidas para cada una de las especies de eufáusidos en las regiones de estudio.

Especies	Norte	Centro	Sur
Euphausia diomedeae	0.82	1.16	1.07
Euphausia distinguenda	0.00	0.01	0.21
Euphausia eximia	4.62	41.07	242.22
Euphausia gibboides	41.03	149.86	48.11
Euphausia hemigibba	1.06	2.65	1.51
Euphausia lamelligera	0.00	0.00	0.24
Euphausia mutica	1.01	2.87	2.71
Euphausia pacifica	102.94	8.95	0.37
Euphausia recurva	6.87	19.60	6.17
Euphausia tenera	0.04	0.17	0.19
Nematobrachion flexipes	2.96	13.90	47.35
Nematoscelis atlantica	0.12	0.32	0.27
Nematoscelis difficilis	242.30	182.49	62.33
Nematoscelis gracilis	0.08	0.44	1.42
Nematoscelis tenella	0.48	0.96	1.00
Nyctiphanes simplex	5.27	32.52	69.05
Stylocheiron abbreviatum	0.12	0.07	0.03
Stylocheiron affine	5.63	8.66	9.21
Stylocheiron carinatum	0.03	0.03	0.02
Stylocheiron longicorne	0.85	0.68	0.78
Stylocheiron maximum	1.03	0.33	0.10
Stylocheiron suhmii	0.34	0.61	0.83
Thysanoessa gregaria	45.50	43.87	18.14
Thysanoessa spinifera	1.22	3.83	0.99
Thysanopoda astylata	0.62	1.07	0.79
Thysanopoda monacantha	0.06	0.01	0.00
Larvas del Grupo1A	1.11	5.57	5.92

El contenido de carbono de *N. simplex* aumentó de norte a sur pero presentó diferentes patrones de variabilidad interanual en las regiones (Tabla 3, Figura 17). En la región norte, se observó una fuerte anomalía positiva de biomasa en 1998 durante El Niño, equivalente a 938% más que la MG de largo plazo. Por otro lado, el patrón de anomalías en las regiones centro y sur coincidió en una drástica caída de la biomasa durante 2003 equivalente a un 85 y 91% respectivamente por debajo de la MG de largo plazo (Tabla 3). En la zona centro se observó además otro descenso en 2001. Estas anomalías negativas pueden deberse a la baja intensidad de las surgencias. En

cambio, durante 2005 se observaron anomalías positivas similares a las registradas en los patrones de *E. pacifica y T. spinifera* con la diferencia de que ésta se observa sólo en las regiones centro y sur, relacionándose de igual manera, con la intensificación en los eventos de surgencia.

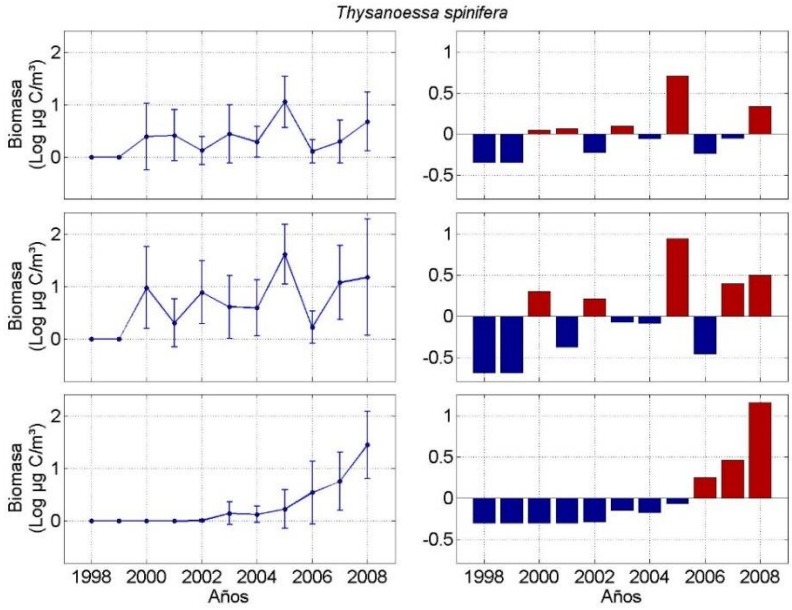

Figura 16. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanoessa spinifera*.

N. difficilis presentó la más alta biomasa de todas las especies en las regiones norte y centro, con una MG de 242 y 182 µg C m^{-3} respectivamente, disminuyendo su aportación en la región sur (Tabla 3, Figura 18). Al igual que *N. simplex*, se observan anomalías negativas en 2003 y 2004 en las regiones centro y sur, donde la biomasa decae un 95 y 97% por debajo del promedio de largo plazo. En la región sur, el decaimiento de la población se observa desde 2002 y permanece por debajo del nivel promedio hasta 2004, tiempo en que las surgencias fueron de menor intensidad.

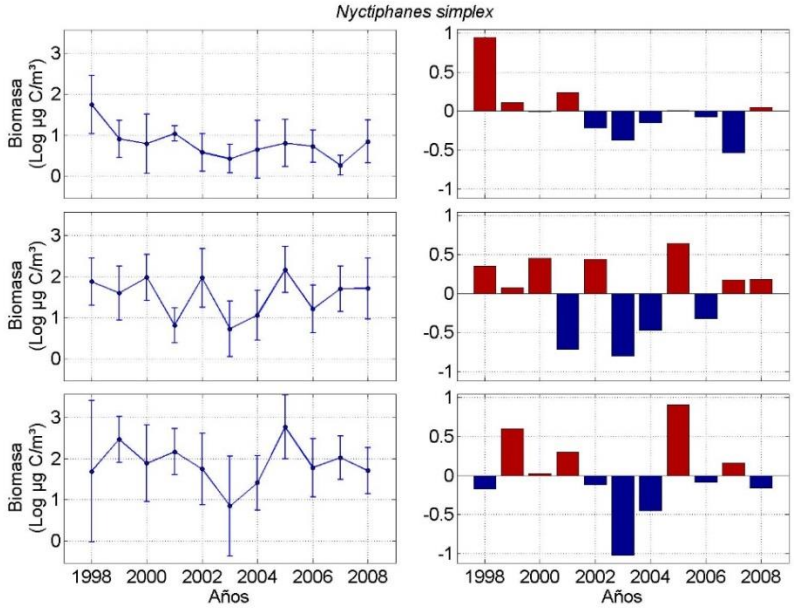

Figura 17. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nyctiphanes simplex*.

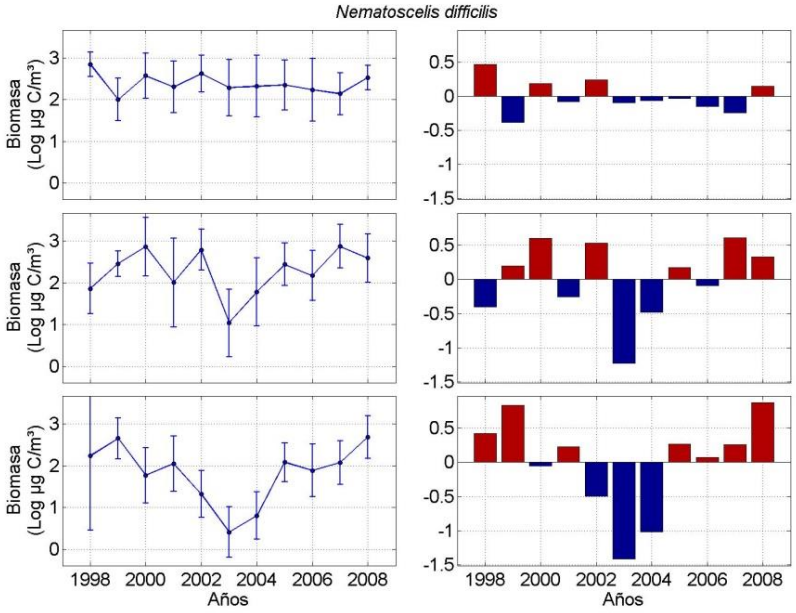

Figura 18. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis difficilis*.

Otra de las especies que presentó bajo contenido en carbono en 2003 fue *T. gregaria* (Figura 19). Al igual que *N. difficilis* y *N. simplex* la anomalía negativa se observó con más intensidad en las regiones centro y sur. Asimismo, se observó baja biomasa en 1998 correspondientes a 85 y 91% menos que el nivel promedio, lo que podría estar relacionado con el evento El Niño 1997-1998. A pesar de presentarse un descenso en

el contenido de carbono durante 1998 y 2003, el sector sureño muestra una tendencia a aumentar su biomasa conforme el paso de los años.

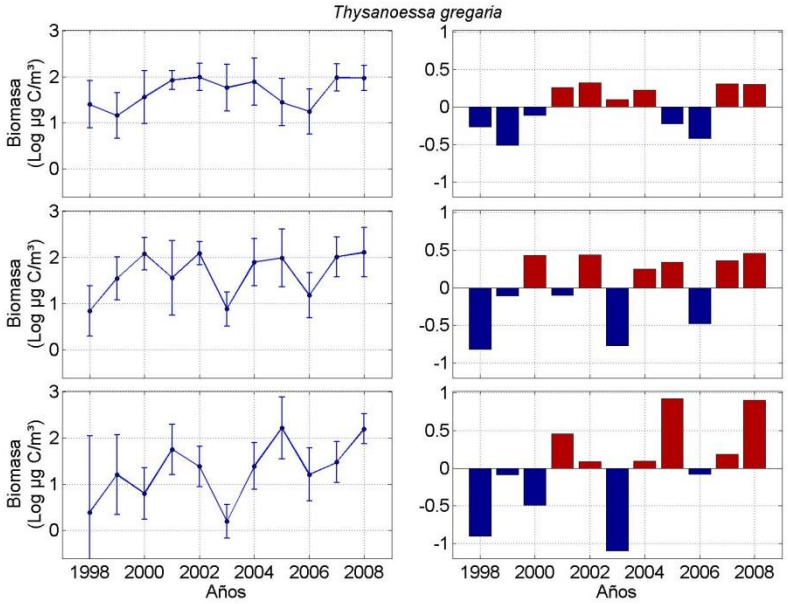

Figura 19. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanoessa gregaria*.

Por último, *E. gibboides* presentó un patrón distinto a las especies descritas anteriormente (Figura 20). En la región norte se observó un fuerte incremento en su biomasa en 1999 que alcanzó un valor de 280 µg C m^{-3} y posteriormente un decaimiento que prevaleció hasta 2003 para después mantenerse entre 18 y 99 µg C m^{-3}. El evento de La Niña 1999 podría ser la causa del aumento que se observa en el contenido de carbono de esta especie. En las regiones centro y sur se observa una tendencia a disminuir su biomasa a lo largo del tiempo, siendo más marcado este patrón en la región sureña. El contenido de carbono de esta especie fue mayor en la región centro con una MG de 150 µg C m^{-3}, que es la segunda con mayor aporte en dicha región (Tabla 3).

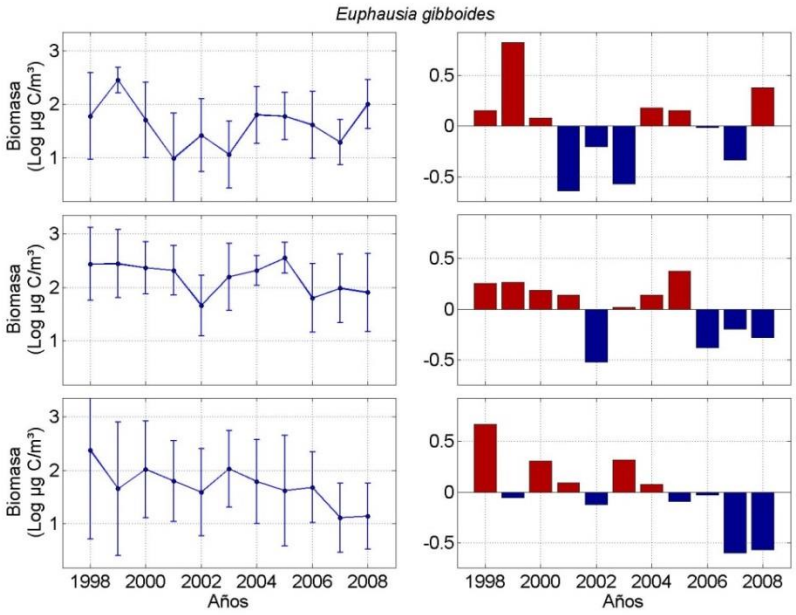

Figura 20. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia gibboides*.

3.2.2.2. Especies del giro central

Estas especies muestran unas distribuciones subtropicales presentes en los giros centrales de ambos hemisferios pero ausentes en el sistema de corrientes ecuatoriales. Se incluyen en este grupo a *Euphausia recurva, E. mutica, E. hemigibba, Stylocheiron suhmii, Nematoscelis atlántica* y *Thysanopoda astylata* (Figura 5). De éstas, *E. recurva* también es abundante en la Corriente de California.

E. recurva presentó un mayor contenido de carbono en la región centro con una MG de 20 µg C m^{-3}, mientras que en las regiones norte y sur estuvieron por debajo de 7 µg C m^{-3} (Tabla 3). A pesar de ser similares en términos de biomasa, las regiones norte y sur presentaron un patrón distinto. La biomasa en la región norte, al igual que en la centro, presentaron bajo contenido de carbono en 1998-2000 y posteriormente aumentaron en forma gradual hasta 2005 y se mantuvieron en ese nivel hasta 2008 (Figura 21). El patrón de *E. recurva* muestra en la mayoría de los años un patrón inverso al observado en salinidad (Figura 10). En cambio, la MG en la región sur se mantuvo entre 3.3 y 10.8 µg C m^{-3} a lo largo del periodo de estudio, a excepción del verano de 1998 cuando su

biomasa fue muy baja (MG=1.1 µg C m^{-3}). Es importante hacer notar que en estos cálculos sólo están comprendidos los juveniles y adultos de la especie.

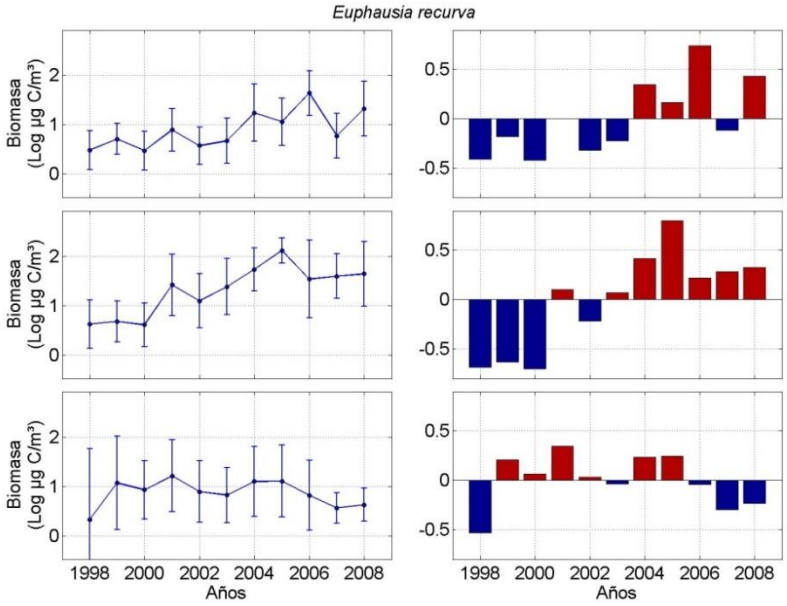

Figura 21. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia recurva*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos.

E. mutica presentó dos patrones de variabilidad distintos. En las regiones norte y centro la biomasa se mantuvo más o menos constante a lo largo de los años (Tabla3, Figura 22). Las únicas anomalías ligeramente sobresalientes fueron una positiva en 2006 para la región norte (incremento en biomasa de 129% respecto a la MG de largo plazo) y una anomalía negativa en 1999 para la región centro (disminución de 79% por debajo del promedio de largo plazo). En cambio, en la región sur se observaron dos fases dentro del periodo de estudio: la de alta biomasa entre los veranos de 1999-2002 con valores mayores a 4.5 µg C m^{-3} y posteriormente un decaimiento hasta 2008 con valores menores a 2.3 µg C m^{-3}. A pesar de las diferencias en los patrones, las regiones centro y sur aportaron casi el mismo contenido de carbono (MG de 2.9 y 2.7 µg C m^{-3}, respectivamente). Los cálculos mostrados solo incluyen a los juveniles y adultos de la especie.

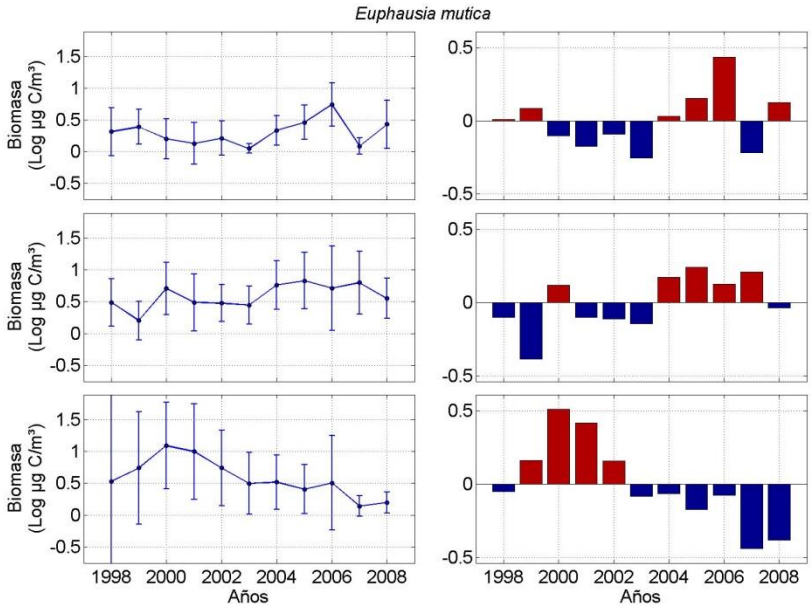

Figura 22. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia mutica*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos.

E. hemigibba presentó también un incremento en el contenido de carbono que *E. mutica* durante 2006 en la región norte incrementándose un 132% por encima del promedio de largo plazo (Tabla 3, Figura 23). No obstante, el patrón de variabilidad es parecido entre las regiones con anomalías negativas en 2002-2003 y 2007-2008.

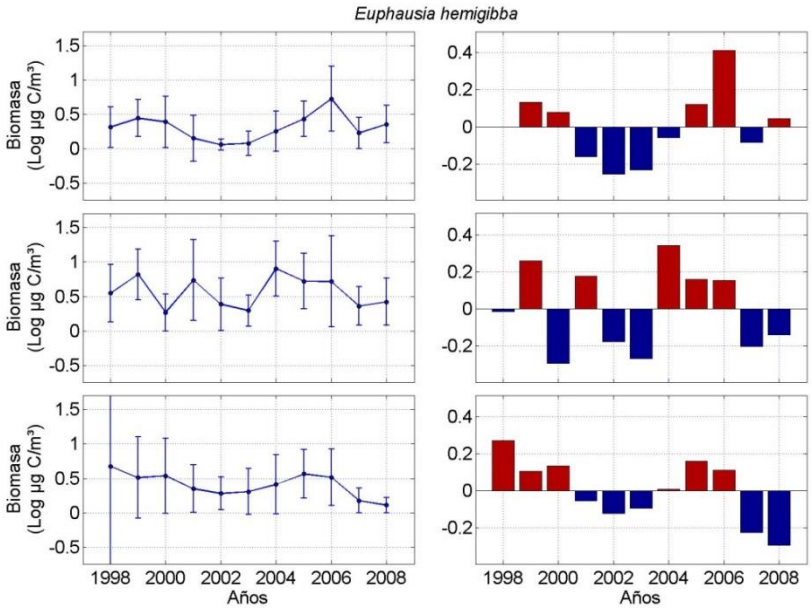

Figura 23. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia hemigibba*.

S. suhmii presentó un incrementó en su biomasa de norte a sur y una tendencia creciente durante el periodo 1998-2008 (Tabla 3 y Figura 24). Sin embargo, la ausencia de esta especie durante 1998-2000 puede ser errónea ya que ésta especie tiene un gran parecido con *S. affine* y podrían haberse identificado incorrectamente. Las diferencias entre ambas especies son mínimas, variando desde el número de conos cristalinos en sus ojos hasta la proporción del tamaño del ojo respecto a la longitud corporal. No obstante, entre 2003 y 2007 se observa un aumento en la biomasa de las tres regiones pero principalmente en el centro y sur. Por ejemplo, durante 2004 que se observaron anomalías positivas en todas las regiones, la MG estuvo entre 1.5 y 3.6 µg C m^{-3}, equivalente a un incremento alrededor de 300% por arriba de las MG de largo plazo.

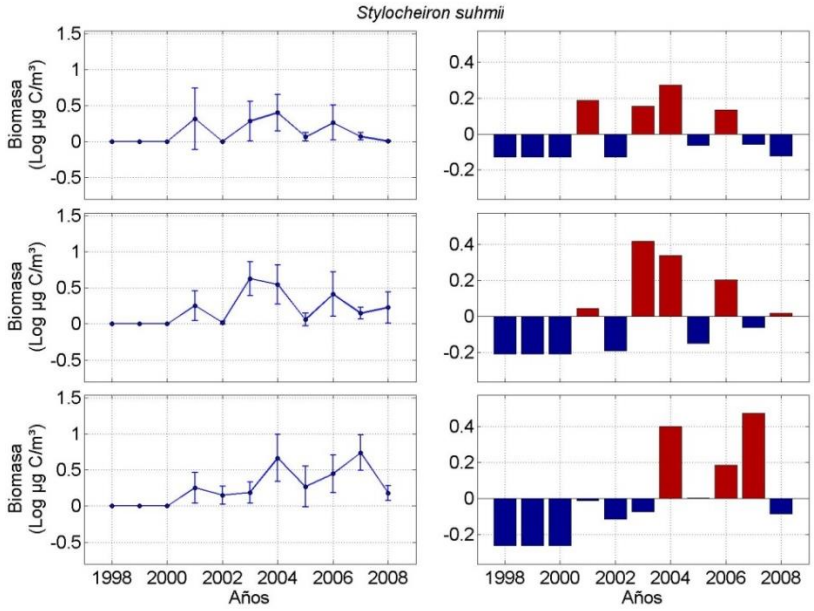

Figura 24. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron suhmii*.

N. atlántica aparece en los últimos años de muestreo en las tres regiones de estudio (Figura 25). El patrón de esta especie muestra una tendencia a aumentar su biomasa a lo largo de los años, similar a lo observado en *E. recurva* para la región centro. El contenido de carbono fue mayor en la región centro con una media geométrica de 0.32 µg C m^{-3}, seguido de la zona sur con 0.27 µg C m^{-3} donde se observó un fuerte incremento en la biomasa en el verano de 2006 (Tabla 3). También es posible que haya

habido posibles problemas de identificación, ya que la morfología de esta especie es muy similar a la de juveniles de *N. difficilis.*

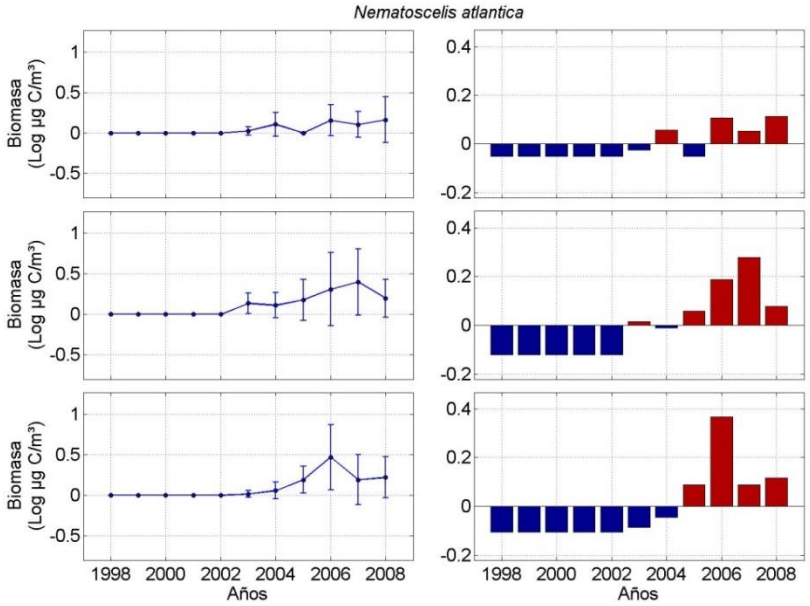

Figura 25. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis atlántica*.

En cambio, *Thysanopoda astylata* presentó un patrón contrario al de *N. atlántica* a pesar de que en la región centro fue también donde mayor biomasa se registró (Tabla 3, Figura 26). Su mayor contenido de carbono se observó durante los primeros tres años de muestreo, sobresaliendo el año de 1999 en las regiones norte y centro, donde su biomasa aumentó diez y cinco veces respectivamente respecto a la MG de largo plazo. En la región sur sobresalen las anomalías positivas de los años de 1998 y 2000.

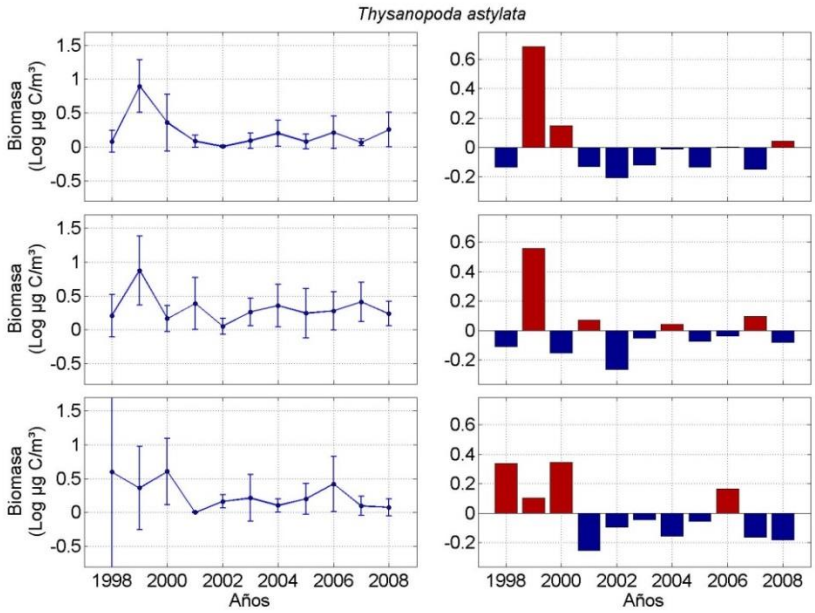

Figura 26. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Thysanopoda astylata*.

3.2.2.3. Especies ecuatoriales

Estas son especies tropicales que se localizan a lo largo del Ecuador. Se incluyen a *Euphausia eximia, E. diomedeae, E. tenera, E. distinguenda, E lamelligera* y *Nematoscelis gracilis*. Las especies *E. eximia, E. distinguenda* y *E. lamelligera* se encuentran restringidas al este del Pacífico Tropical, sin embargo, *E. eximia* está ausente de la zona con el mínimo de oxígeno más somero. Así mismo se presentará en esta sección el patrón de las larvas del Grupo 1A.

La biomasa de *E. eximia* aumentó un orden de magnitud entre regiones de norte a sur, presentándose el contenido de carbono más bajo en la zona norte con una MG de 4.6 µg C m^{-3}, mientras que en la zona sur aportó 242 µg C m^{-3} (Tabla 3, Figura 27). Se caracterizó por presentar un incremento en su biomasa en el verano de 1998, principalmente en las regiones norte y centro con 7 y 14 veces más aporte que las MG de largo plazo, respectivamente. Este notable aumento podría ser a consecuencia del evento El Niño de 1997-1998. Posteriormente, en el cambio de fase cálido a frío de 1998 a 1999 se observó un descenso en su biomasa en las tres regiones pero más pronunciado en la región centro, recuperándose la población hasta el verano del 2002.

No se observó gran variabilidad interanual en el contenido de carbono, posterior al 2002, manteniéndose la biomasa entre 30 y 145 µg C m^{-3} en la zona central y entre 65 y 1075 µg C m^{-3} en la zona sur, mientras que en la región norteña se observaron fluctuaciones siendo la más importante una disminución del 90% en 2007 (respecto a la MG de largo plazo). Es posible que la variabilidad interanual no haya sido tan marcada en las últimas dos regiones debido a que *E. eximia* es una especie con afinidad a agua cálida y por tanto, en eventos débiles de El Niño como los de 2003, 2004 y 2005 no se muestran incrementos drásticos en su biomasa como lo fue en el evento de 1997-1998 pero si los descensos en eventos intensos de La Niña. Debe tomarse en cuenta que solo están considerados aquí los juveniles y adultos de la especie.

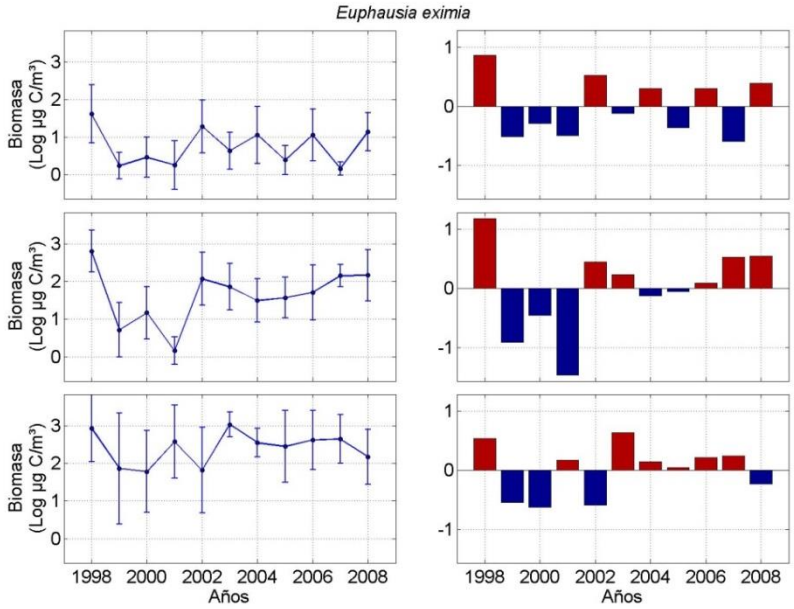

Figura 27. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia eximia*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos.

E. diomedeae presentó el mismo patrón en las tres regiones de estudio (Figura 28). El contenido de carbono fue más elevado durante los primeros tres años de muestreo en las tres regiones (Tabla 3). Posteriormente, se observó un decaimiento en la biomasa con valores que oscilaron entre 0 y 2.6 µg C m^{-3}. Sólo se consideraron los juveniles y adultos de la especie.

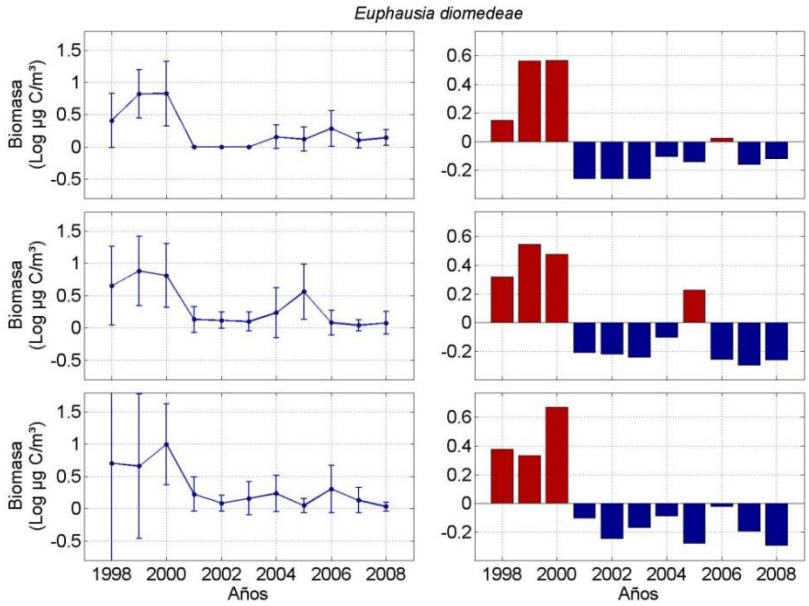

Figura 28. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia diomedeae*. Únicamente se incluyen juveniles y adultos.

Las larvas del Grupo 1A incluyen a cuatro especies de gran parentesco taxonómico que son difíciles de identificar separadamente: *E. recurva, E. mutica, E. eximia* y *E. diomedeae* (Brinton, 1975). El Grupo 1A presentó una gran variabilidad interanual a lo largo de los años en las 3 regiones (Figura 29). En la región norte, el aporte de biomasa no fue tan elevado a diferencia de las otras dos regiones donde fue >5.5 µg C m^{-3} según sus medias geométricas (Tabla 3). En la región centro se observaron anomalías negativas en 1999, 2000 y 2002 pudiendo estar relacionados las dos primeras con eventos de La Niña y la última con la intrusión de Agua Subártica. Sin embargo, se observa consistencia parcial en la región sur, donde sí se presentaron anomalías negativas de 1998 a 2000 pero positiva en 2008 que también pueden ser a consecuencia de La Niña. Las inconsistencias entre regiones pueden obedecer a que este grupo engloba especies con diferentes patrones biogeográficos, dos del giro central y dos de la zona ecuatorial, que responden diferentemente a los cambios del clima.

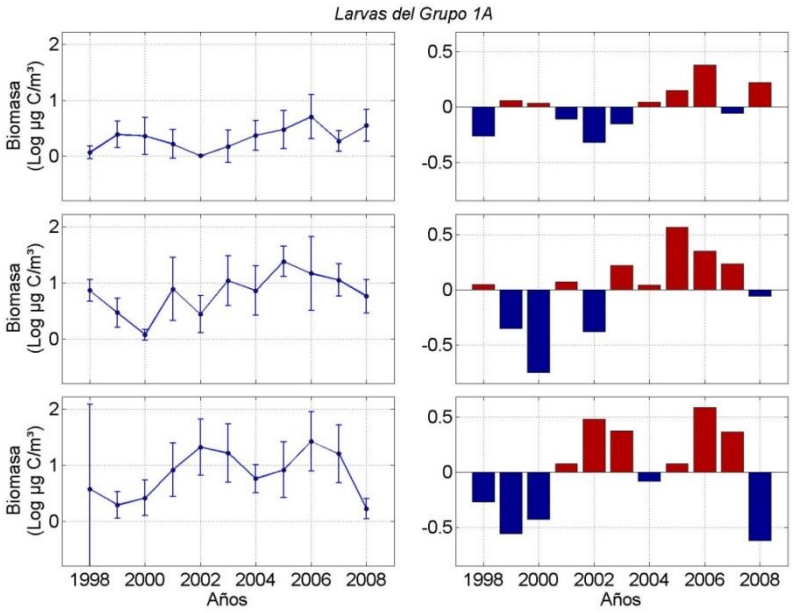

Figura 29. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de las larvas del Grupo 1A.

N. gracilis tuvo una presencia muy baja durante el periodo 1998-2008 en la región (Tabla 3, Figura 30). Asimismo, tuvo una escasa presencia en la región central con excepción del verano de 1999 cuando se observó un incremento de la MG a 4 µg C m^{-3}, lo cual es ocho veces superior a la MG de largo plazo. La mayor variabilidad interanual se observó en la región sur, sobresaliendo el incremento de biomasa durante los veranos de 2006 y 2007 con MG de 6 y 6.5 µg C m^{-3}, respectivamente.

Los registros de *E. tenera* fueron bajos a lo largo del periodo de estudio. A pesar de eso, la región sur presentó un máximo equivalente a 1.1 µg C m^{-3} durante el verano de 2001 (Figura 31).

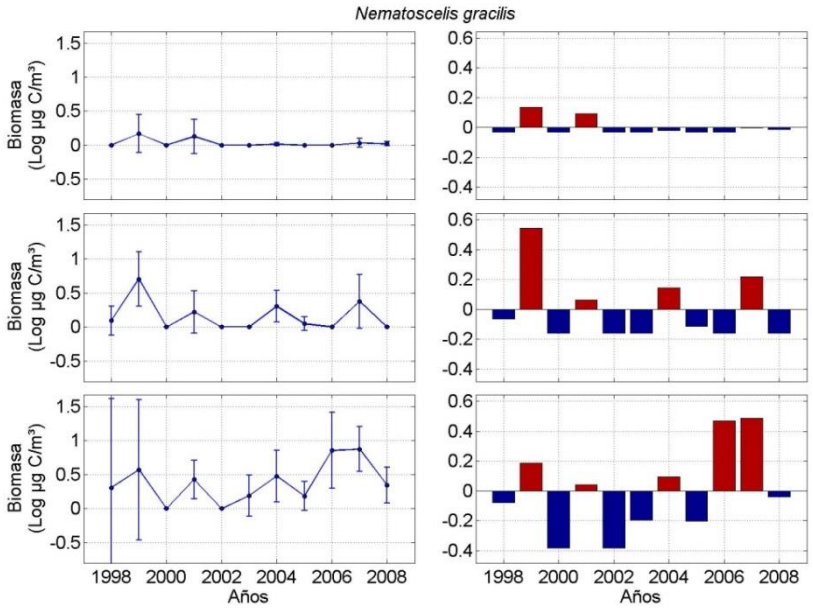

Figura 30. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis gracilis.*

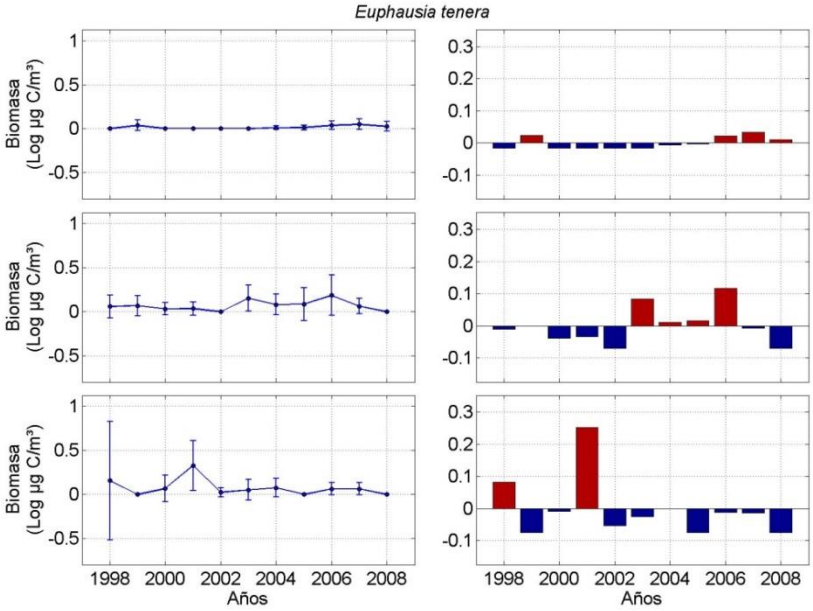

Figura 31. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia tenera.*

Las especies *E. distinguenda* y *E. lamelligera* estuvieron presentes un muy pocas estaciones predominando principalmente en la región sur (Tabla 1, Figuras 32 y 33). Ambas especies se caracterizaron por presentar un aumento en su biomasa durante el

verano de 2007 con 2.3 y 5.4 µg C m^{-3} respectivamente, similar al observado en el patrón de *S. suhmii.*

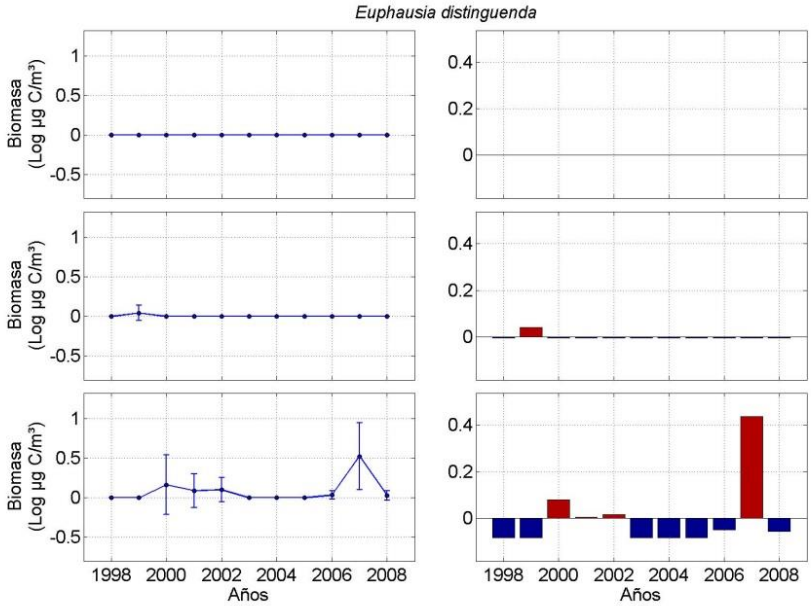

Figura 32. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia distinguenda*.

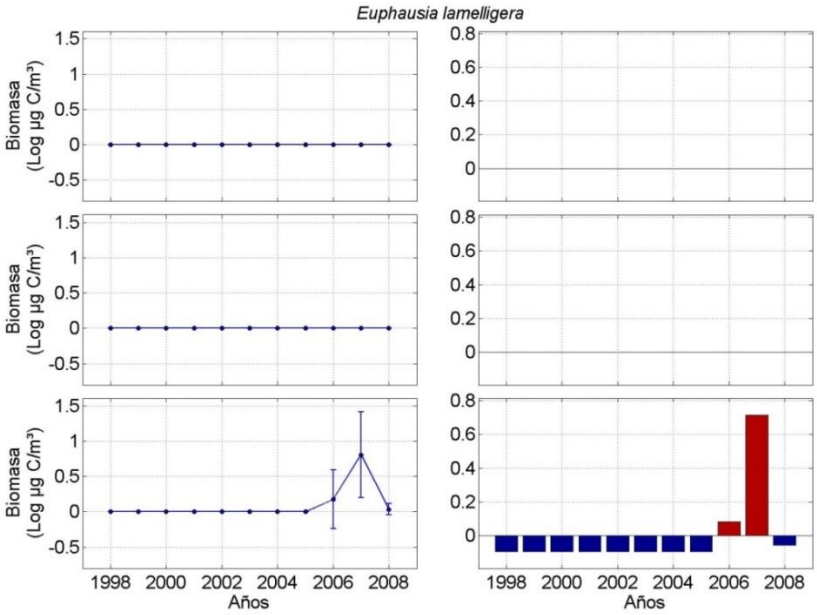

Figura 33. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Euphausia lamelligera.*

3.2.2.4. Especies templado-cálidas

Estas especies tienen una distribución muy amplia en aguas templadas y cálidas, presentándose tanto en el giro del Pacífico Norte como en la región ecuatorial (Figura 5). Se incluyen en este grupo a: *Nematobrachion flexipes, Nematoscelis tenella, Stylocheiron affine, S. longicorne, S. maximum, S. abbreviatum, S. carinatum* y *Thysanopoda monacantha.* Estas se caracterizan por tener una distribución vertical de mayor profundidad y por estar ausentes de zonas con deficiencia en oxígeno, a excepción de *S. affine* y *S. carinatum.* Ésta última especie está ausente en la parte fría de la Corriente de California, al igual que *N. tenella, S. abbreviatum,* y *T. monacantha* (Brinton, 1962).

S. affine cuenta con distintas formas asociadas a tipos de distribución (Brinton, 1962), entre ellas la "forma de la Corriente de California" que es la que se registra habitualmente en la región de estudio. Sin embargo, también puede haber influencia de la "forma Ecuatorial-Oriental". En el presente estudio no se realizó una separación taxonómica de estas formas. *S. affine* incrementó su biomasa de norte a sur y presentó un patrón de variabilidad distinto en cada región (Figura 34). Durante el verano de 1998 se registró un aumento de su biomasa en las regiones centro y sur con MG de 196 y 126% por encima de la MG de largo plazo. Probablemente el incremento obedeció al evento El Niño ya que fue seguido por un descenso cuando se presentó condiciones de la fase fría del ENSO. Otras anomalías posteriores no presentaron coherencia entre todas las regiones. La anomalía negativa presente en 2003 en la región sur es similar a la observada en los patrones de *N. difficilis* y *N. simplex.*

N. flexipes presentó su más baja biomasa en la región norte con una media geométrica de 3 µg C m^{-3}, siendo el año 2008 el año que arrojó un mayor aporte (Figura 35). En la región centro, se observaron dos aumentos de biomasa importantes: el de 1998 y el de 2008 con 481 y 263% respectivamente por encima de la MG de largo plazo. La región sur presentó mayor variabilidad interanual sobresaliendo el verano de 2003 donde se observa un marcado decaimiento en el contenido de carbono al igual que *S. affine* y las especies de transición *N. difficilis, N. simplex* y *T. gregaria.* A pesar de esa fuerte

anomalía negativa, la región sur tuvo el mayor aporte en biomasa con 47 µg C m^{-3} en su promedio de largo plazo (Tabla 3).

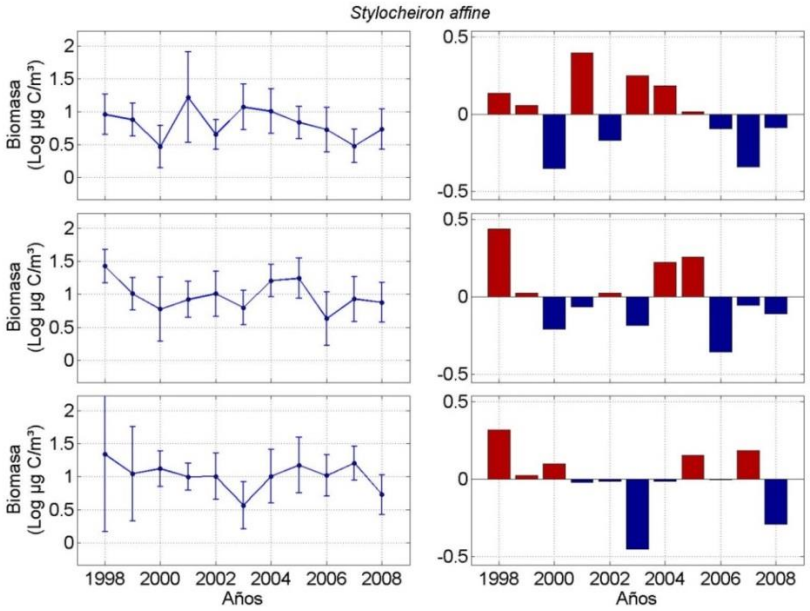

Figura 34. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron affine*.

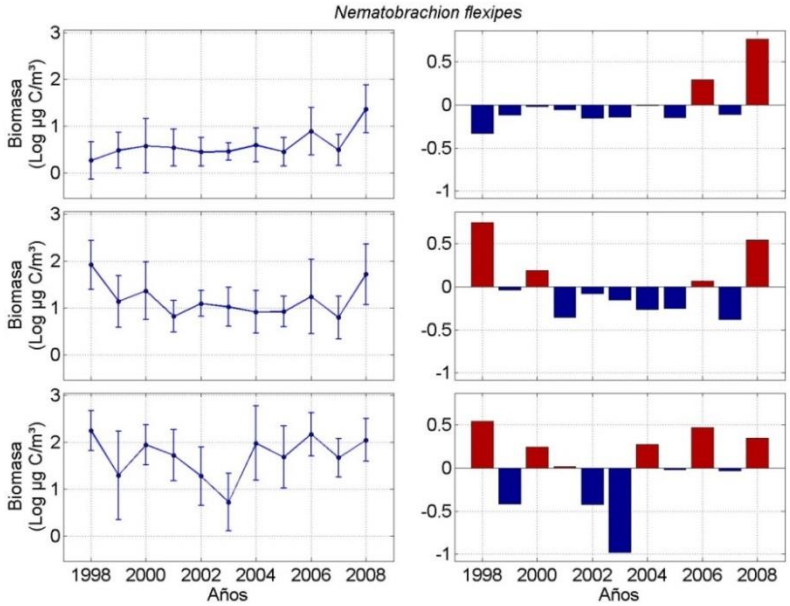

Figura 35. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematobrachion flexipes.*

N. tenellla presentó bajos niveles de biomasa a lo largo del periodo de estudio en las tres regiones (Tabla 3, Figura 36). Sin embargo, en la región centro se observa una tendencia a aumentar a partir de 2003 alcanzando un valor máximo de 4.7 µg C m^{-3} en 2008. Esta tendencia a incrementar su biomasa es similar a la observada en *E. recurva* y *N. atlántica* en la misma región centro. En cambio, en la región sur el aumento de biomasa se mantuvo hasta 2006 pero posteriormente decae. Cabe resaltar que durante los veranos de 1999 y 2002 la biomasa fue cero lo que podría relacionarse al evento de La Niña de 1999 y a la intrusión de Agua Subártica de 2002, debido a su afinidad por aguas cálidas.

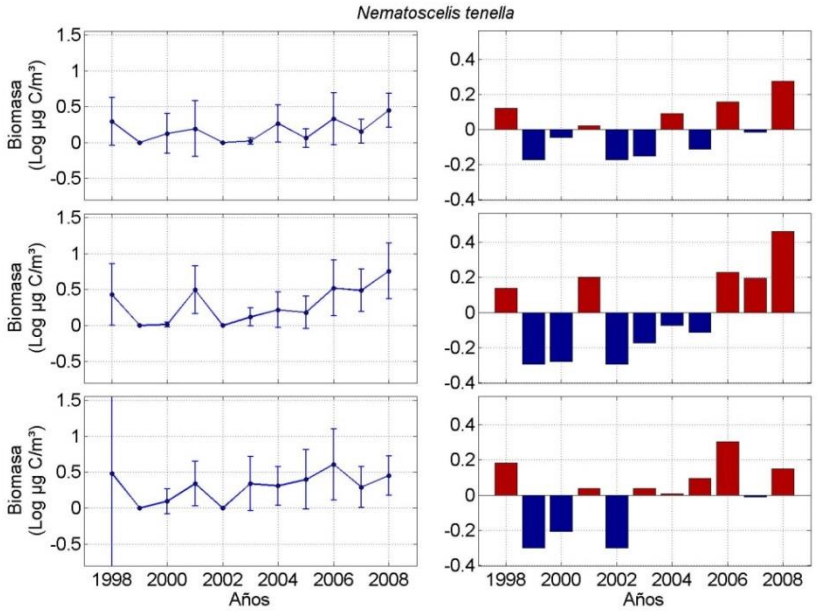

Figura 36. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Nematoscelis tenella.*

El contenido de carbono aportado por *S. longicorne* fue similar en las 3 regiones con medias geométricas <1 µg C m^{-3} (Tabla 3). En las regiones centro y sur sobresalió el incremento de biomasa del verano de 1999, las cuales representan un 684 y 549% por encima de la MG de largo plazo, respectivamente (Figura 37). Dichas anomalías positivas coinciden con las presentadas en *N. gracilis* y *T. astylata*.

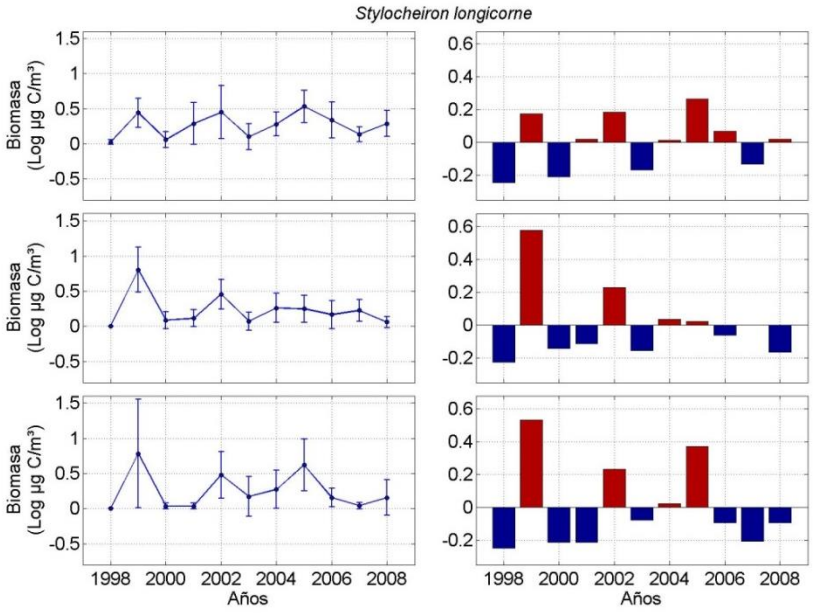

Figura 37. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron longicorne.*

S. maximum presentó una elevada anomalía positiva en 1999 en las regiones norte y centro con MG de 3.9 y 1.7 µg C m^{-3} respectivamente (Figura 38). De igual manera se presentaron aumentos en 2001 pero de menor magnitud. Esta especie estuvo mejor representada en la región norte a comparación de las otras regiones donde llegó a ser casi nulo su aporte de carbono al sistema (Tabla 3).

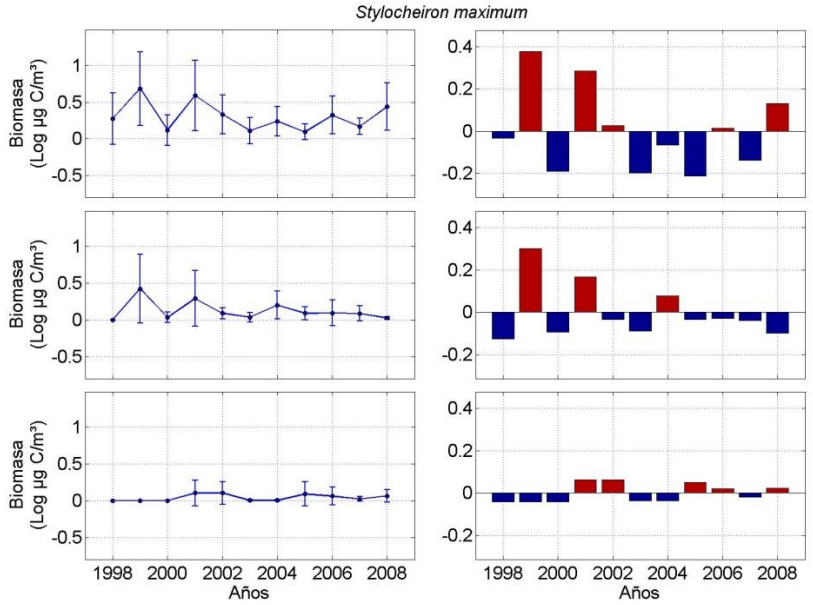

Figura 38. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron maximum.*

S. abbreviatum es una especie que sólo estuvo presente en 22 estaciones, estando mejor representada en la región norte con un aporte inusual de 2.3 µg C m^{-3} en el 2001 (Figura 38). Esta especie puede ser fácilmente confundida con *S. maximum* en sus estadios larvales, por lo que su ausencia en el resto de los años posiblemente sea un problema de identificación.

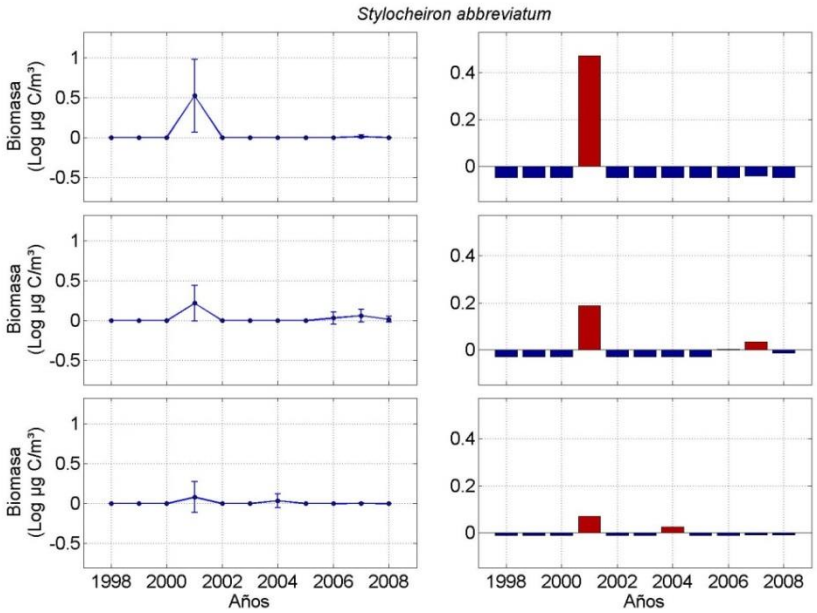

Figura 39. Biomasa media (e intervalo de confianza al 95%) y anomalía de biomasa de *Stylocheiron abbreviatum.*

S. carinatum y *T. monacantha* se presentaron en tan solo 14 y 12 estaciones, respectivamente (Tabla 1).

3.2.2.5. Proporción de biomasa en los grupos biogeográficos

La proporción que guardaron los grupos biogeográficos fue variable a lo largo del tiempo en cada una de áreas de estudio (Figura 40). El grupo con especies de transición y subárticas dominó fuertemente en las regiones norte y centro. En la región norte, la biomasa de este grupo comprendió entre 89 y 99% de la biomasa total debido a que engloba a las seis especies que se caracterizaron por aportar mayor contenido de carbono al sistema durante los veranos de 1998-2008, siendo *N. difficilis, E. pacifica y T. gregaria* las más representativas en la zona norte (Figura 40a, Tabla 3).

En la región centro el grupo de transición varió de 70 a 97% de la biomasa total exceptuando el verano de 1998 en que ocupó solamente 49% debido al fuerte incremento de especies ecuatoriales por el evento de El Niño de 1997-1998 (Figura 40b). Además del aporte que tuvo el grupo ecuatorial durante 1998 se observó una aportación pequeña pero significativa a lo largo del periodo en esta región, sin considerar 2000 y 2001. También sobresale el aporte del grupo central durante 2003 a 2006, posiblemente relacionado a los eventos débiles del ENSO. Cabe recordar que en este grupo se encuentran *E. recurva, E. mutica* y *E. hemiggiba*, las cuales presentaron su mayor contenido de carbono en dicha región (Tabla 3).

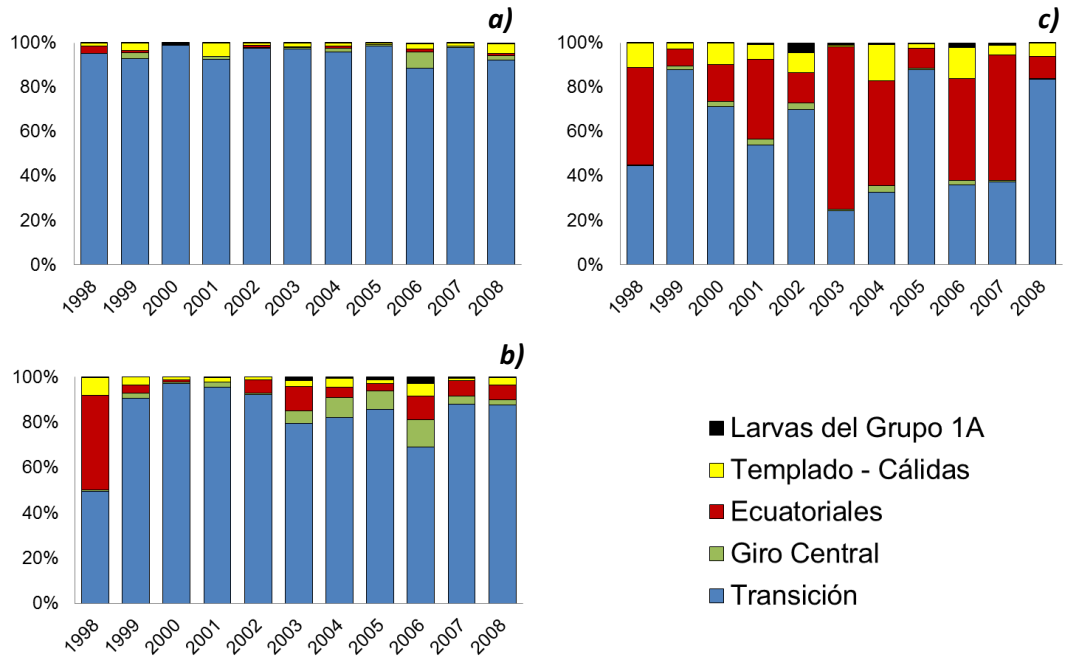

Figura 38. Proporción de los grupos biogeográficos en las regiones *a)* norte, *b)* centro y *c)* sur basados en las medias geométricas del contenido de carbono (µg C/m^3) del periodo 1998 – 2008.

Finalmente, la región sur fue la que presentó mayor variabilidad interanual en los grupos biogeográficos (Figura 40c). El grupo de transición continuó siendo el predominante en seis de los once veranos analizados con porcentajes de 54 a 88%, mientras que en los otros cinco veranos representó solamente de 24 a 45%. Los niveles de biomasa estuvieron muy influenciados por *N. simplex*, que a pesar de pertenecer al grupo de especies de transición, presentó su mayor contenido de carbono en la región sur (Tabla 3). Por otro lado, el grupo de especies ecuatoriales ganó peso en biomasa en esta región aunque presentando fluctuaciones de entre 8% durante La Niña 1999 y

73% de la biomasa total en 2003. Este considerable incremento obedeció principalmente a la presencia de *E. eximia* (Tabla 3). Asimismo, la biomasa total que aportó el grupo de las especies templado-cálidas fue mayor en la región sur que en las otras regiones. A pesar de que este grupo contiene una mayor cantidad de especies, las cuales estuvieron presentes en un gran número de estaciones, éstas se caracterizan por ser de menor tamaño, lo que influyó en un menor aporte (Tabla 1). El aumento más marcado de biomasa por parte de los grupos ecuatorial y templado-cálido durante 1998, 2003-2004, 2006-2007 coincide con la fase cálida del ENSO, así como el aumento del grupo de transición coincide con la fase fría en 1999 y 2008 principalmente. De igual forma, se observa un incremento de este grupo en 2002 y 2005 que se asocian con la intrusión de Agua Subártica y la intensificación de las surgencias, respectivamente.

3.2.3. Análisis multivariado de la comunidad de eufáusidos.

En esta sección se describe el análisis de similitud hecho para aquellas especies de eufáusidos que se presentaron en más del 2% de las estaciones (Tabla 1). Al igual que la sección anterior, se ha regionalizado el área de estudio en norte, centro y sur.

3.2.3.1 Región Norte

En la región norte se obtuvo una matriz de similitud de 127 muestras por 26 especies. Se formaron siete conglomerados con una similitud mayor al 66% y cada uno aglutinó entre 7 y 28 estaciones (Figuras 41 y 42). Los siete conglomerados finalmente quedaron unidos con un porcentaje de similitud de 57%. Algunos conjuntos de pares y triadas también se formaron pero estos, junto con otras estaciones sueltas, fueron muy disimiles ya que se unieron sucesivamente a la constelación de conglomerados con valores de similitud inferiores a 50%. Dichas estaciones tuvieron en general un menor número de especies.

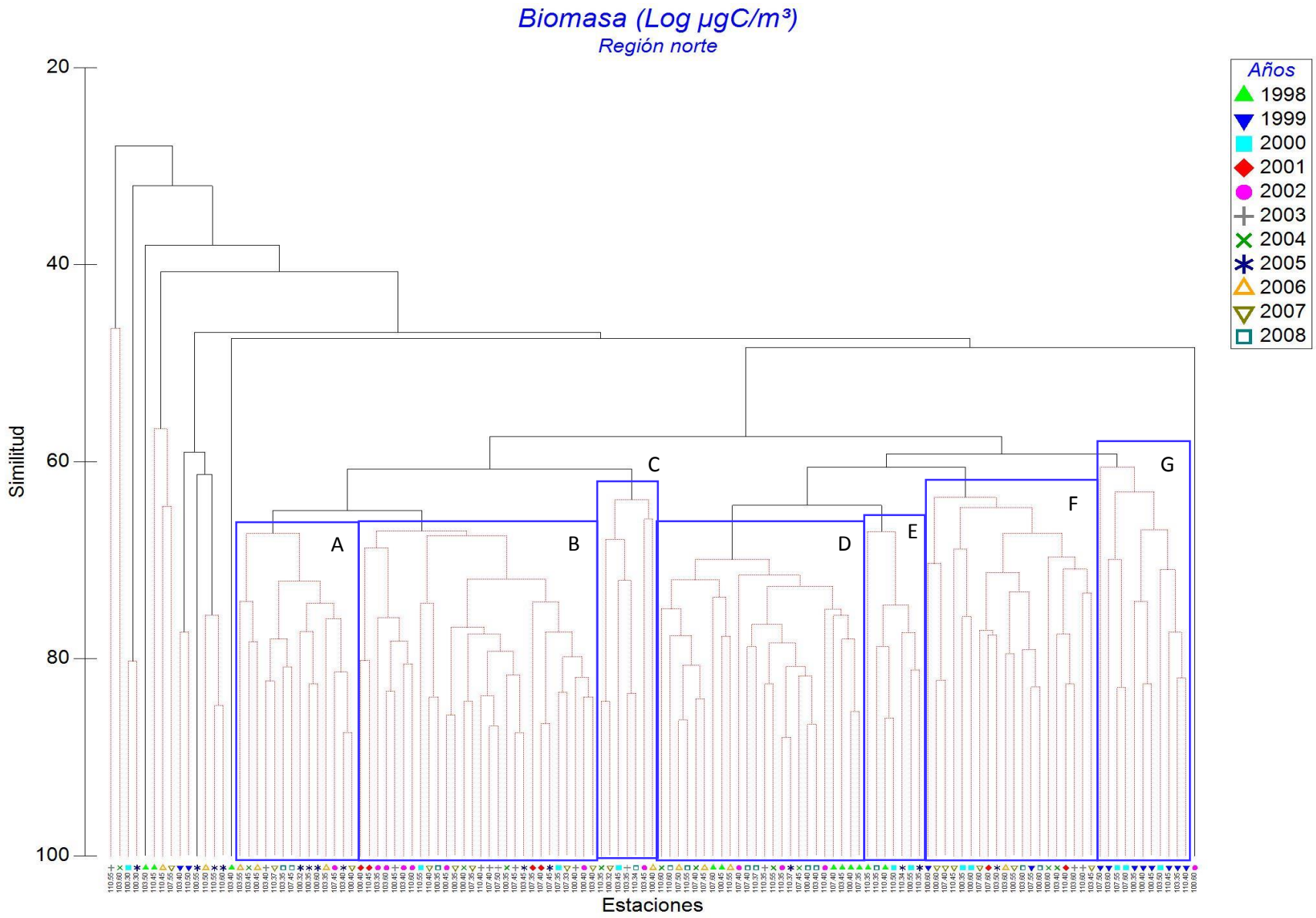

Figura 41. Dendrograma de la región norte.

El conglomerado B agrupó 28 estaciones (22% del total) con una similitud promedio de 71%. Ese grupo presentó una biomasa en carbono de eufáusidos cercana a los 1,000 µg C m^{-3} considerando la suma de medias geométricas de todas las especies (Figura 43). Se puede observar que *Nematoscelis difficilis* y *Euphausia pacifica* fueron las que mayor aporte de biomasa dieron al sistema y explican el 57% de la similitud del ensamble (ver resultados SIMPER en el Apéndice 2A). Este grupo tuvo mayor presencia durante los años de 2001 a 2003. Sin embargo, en el año 2007 vuelve a presentarse solamente en las estaciones cercanas a la costa (Figura 44).

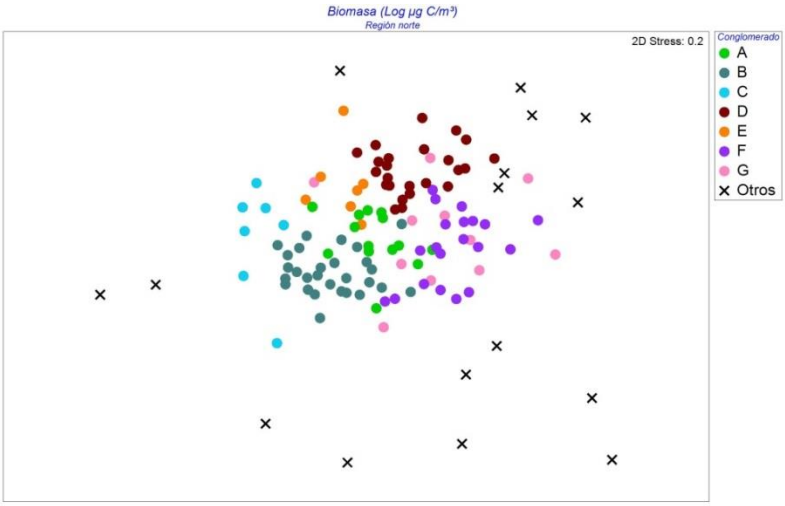

Figura 42. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región norte.

El conglomerado A (Figuras 41 y 42) también presentó la mayor contribución a la similitud por parte de *E. pacifica* y *N. difficilis* (Apéndice 2A). Sin embargo, su aporte en biomasa fue más del doble que del conglomerado B, con una media geométrica de 1,287 µg C m^{-3} para *E. pacifica*, seguida de *N. difficilis* con 775 µg C m^{-3}. El grupo A estuvo mejor representado en los años 2005 y 2006 en los dos transectos mas norteños (Figura 44). Puesto que los grupos A y B son tan cercanos, la presencia del grupo A en 2005-2006 denota un fuerte incremento de biomasa de carbono en el área respecto a 2001-2003.

El conglomerado C fue cercano a los grupos A y B (Figuras 41 y 42). Es un grupo pequeño que comprende tan solo 5.5% de las estaciones. *N. difficilis* y *E. pacifica*

nuevamente son las especies más destacadas en similitud (% acumulado de 67%). En el grupo C, la biomasa de eufáusidos fue intermedia a la observada en los grupos A y B (Figura 43), siendo *N. difficilis* y *E. pacifica* las de mayor aporte (media geométricas de 1,022 y 536 µg C m^{-3}, respectivamente). Se le encontró en estaciones aisladas a lo largo del periodo de estudio (Figura 44).

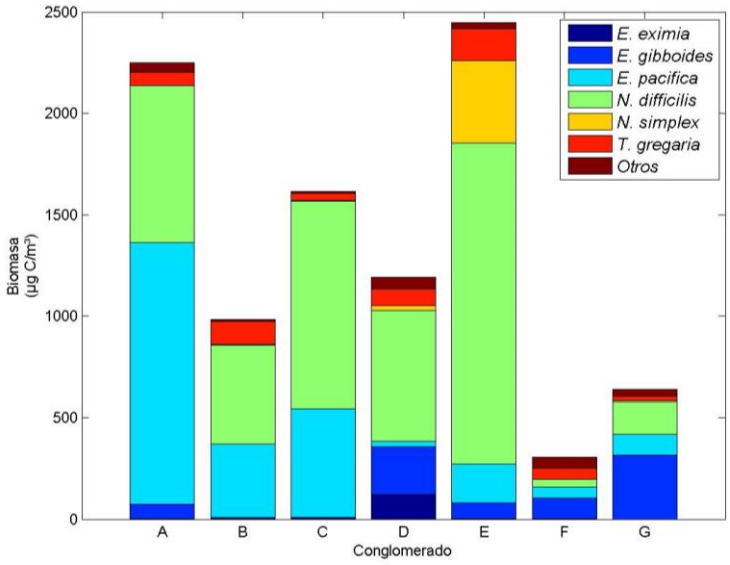

Figura 43. Composición de especies en cada conglomerado de la región norte seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud delos grupos. Se muestran en colores como barras apiladas donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría *Otros* engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron.

Otro grupo que aglutinó gran cantidad de estaciones (18.90% del total), fue el conglomerado D (Figuras 41 y 42). Este grupo tuvo un 73% de similitud total y las especies que más contribuyeron fueron *N, difficilis*, *E, gibboides* y *E. eximia* con un acumulado de 48% (Apéndice 2A). La biomasa de eufáusidos en el conglomerado D fue intermedia con una suma de medias geométricas de todas las especies de 1,194 µg C m^{-3} (Figura 43). La composición de especies es diferente en este conglomerado presentándose una mayor diversidad. La especie subártica *E. pacifica*, en cambio, disminuye fuertemente y es reemplazada por *E. gibboides* y *E. eximia*. Este conglomerado estuvo bien representado en 1998 asociándose con un año cálido. No fue sino hasta los años 2002, 2004 y 2006 que volvió a presentarse pero sólo en los dos últimos transectos del sector norte. En el año 2008 este conglomerado se presentó en estaciones medias de los transectos asociado al flujo de la Corriente de California y en las estaciones más alejadas de la línea 110 (Figura 44), donde se registraron

temperaturas por encima de los 20 ºC (Miranda-Bojórquez, Durazo y Lavaniegos, 2009).

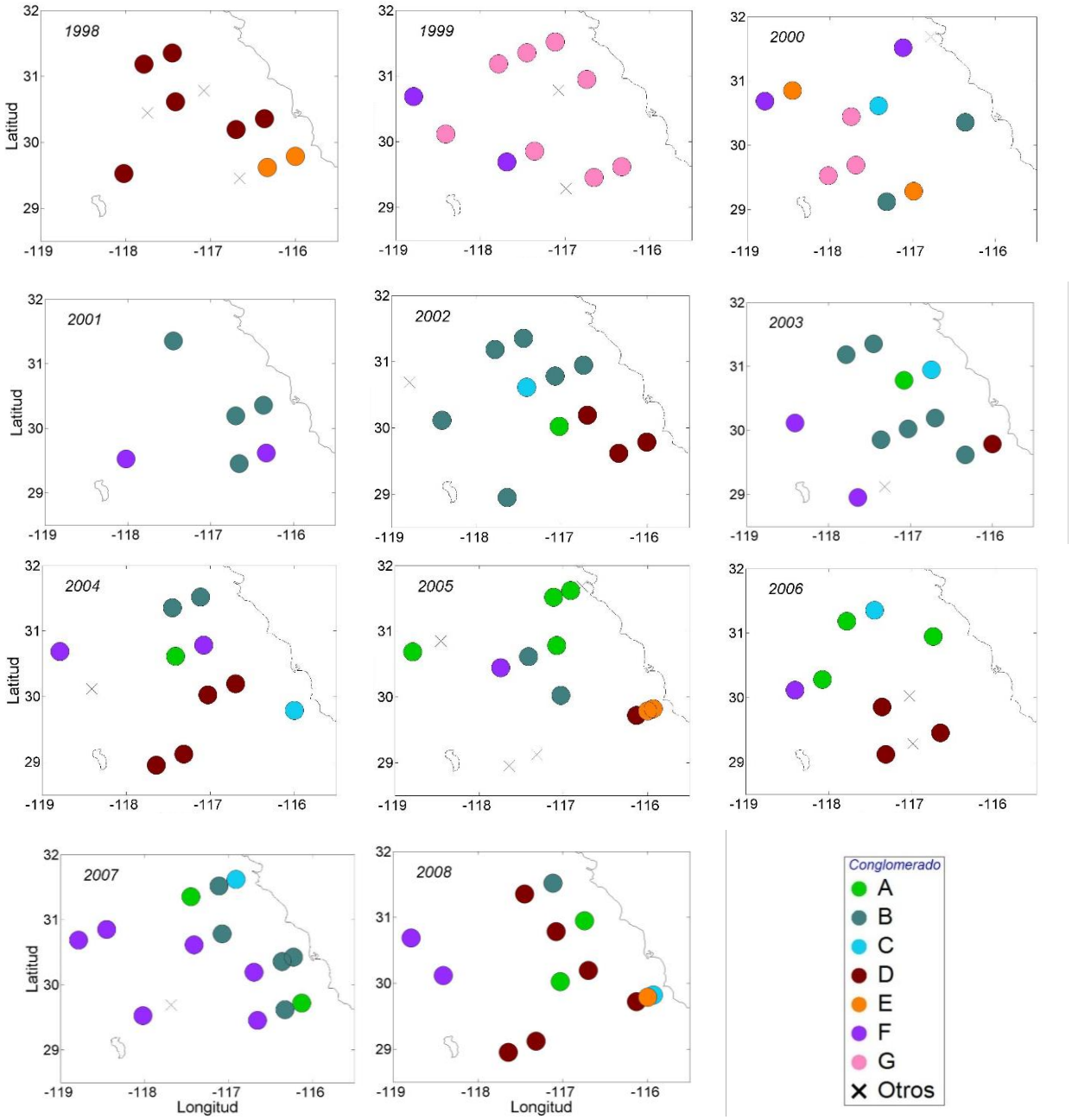

Figura 44. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región norte.

Por otro lado, el conglomerado E es otro grupo con un gran aporte de biomasa en carbono, con una suma de medias geométricas de 2,446 µg C m^{-3}. Este grupo estuvo mejor representado por *N. difficilis* y *N. simplex* (Figura 43). El grupo E estuvo conformado por siete estaciones, cinco de ellas frente a Punta Baja, lo cual sugiere un hábitat propicio con surgencias intensas en esa localidad (Figuras 41 y 42). Este

conglomerado se observó principalmente en los años de 1998, 2000, 2005 y 2008, lo que podría relacionarse en parte con el aumento en el aporte por parte de *N.* simplex (Apéndice 2A), la cual es una especie costera y suele localizarse en zonas productivas. Únicamente en 2000 las estaciones se observaron lejos de costa en el transecto 100 y 110 (Figura 44).

El conglomerado F comprende 15.7% de las estaciones (Figuras 41 y 42), las cuales fueron poco productivas, ya que la suma de medias geométricas de todas las especies fue de 306 µg C m^{-3} (Figura 43). Las especies más influyentes en la similitud del grupo fueron *E. gibboides*, *T. gregaria* y *E. pacifica* (Apéndice 2A). Espacialmente este grupo se observó en las estaciones más alejadas de la costa, es decir, del lado Oeste del flujo de la Corriente de California (Figura 44), lo que podría relacionarse con las aguas oligotróficas del giro subtropical del Pacífico Norte. Únicamente en 2007 hubo una mayor presencia del ensamble F aunque con la misma tendencia oceánica. El flujo geostrófico puede ayudar a explicar la división observada entre el conglomerado B a lo largo de la costa de mediana productividad y el conglomerado F muy pobre (Figura 44).

Por último, el conglomerado G estuvo compuesto por 8.7% de las estaciones. La suma de medias geométricas de este grupo fue la segunda más baja (639 µg C m^{-3}) y se caracteriza por presentarse solamente en los años de 1999 y 2000, asociados a La Niña (Figuras 41 y 42). La similitud del grupo estuvo determinada por *E. gibboides*, *N. difficilis* y *E. pacifica* cuya suma acumulada fue de 58% (Apéndice 2A). Es de llamar la atención que el conglomerado D, asociado a El Niño arrojó comunidad con mayor biomasa comparada con el conglomerado G de La Niña (Figura 43).

3.2.3.2. Región Centro

En la región centro se obtuvo una matriz de similitud de 116 muestras por 26 especies. Se formaron siete conglomerados con similitudes medias entre 62 y 79%, agrupando cada uno entre 4 y 28 estaciones (Figuras 45 y 46). Cinco de los conglomerados quedaron unidos con un 58% de similitud mientras que otros dos se unieron con los demás a un 48% de similitud. Sólo tres estaciones quedaron sueltas.

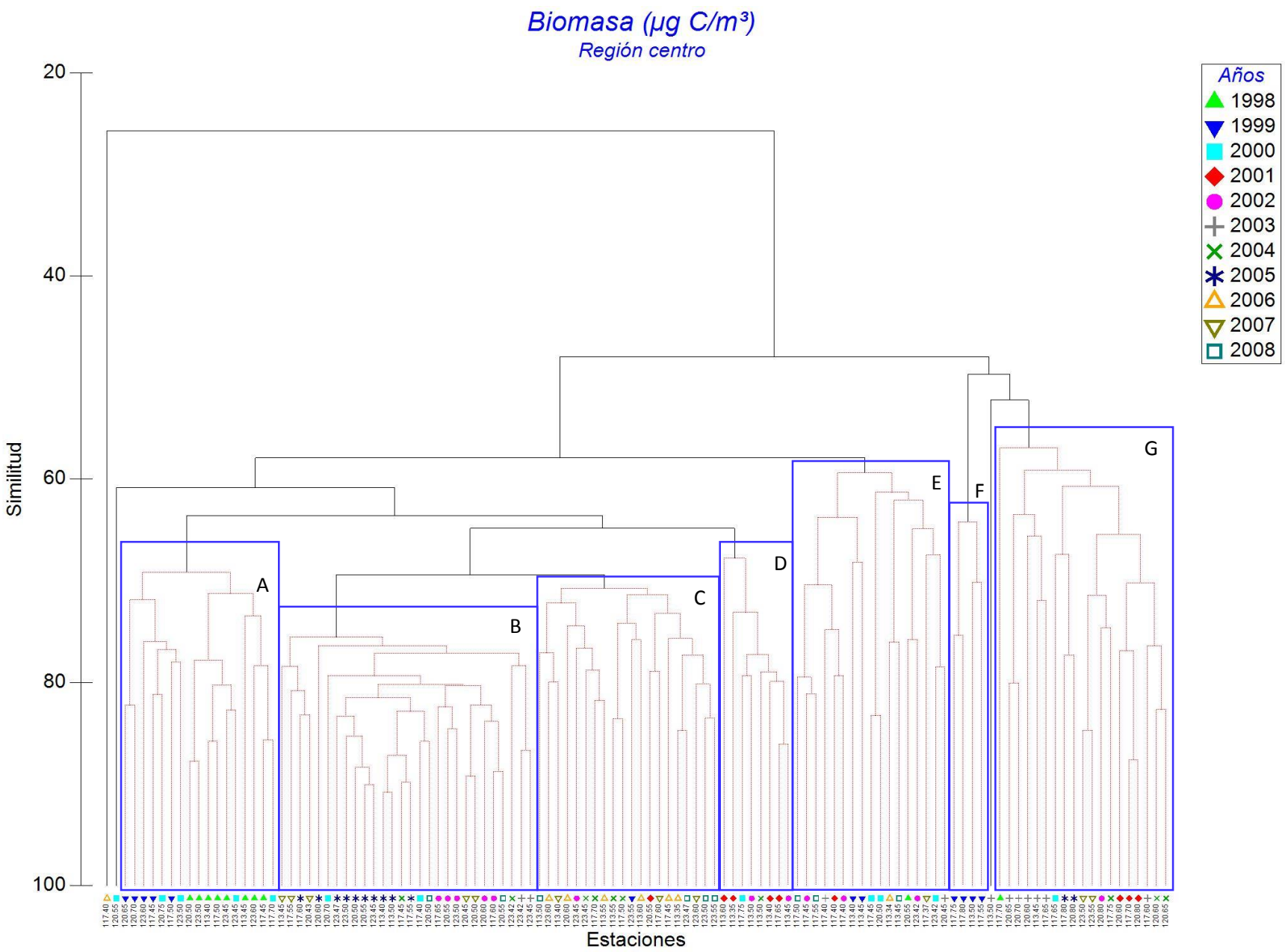

Figura 45. Dendrograma de la región centro.

El conglomerado A se conformó por 17 estaciones (14.6% del total) y presentó una similitud promedio del 72% (Figuras 45 y 46). La suma de las medias geométricas de todas las especies fue de 1,263 µg C m^{-3} (Figura 46). Las especies que más contribuyeron a la similitud fueron *E. gibboides, N. simplex* y *N. difficilis* (Apéndice 2B). Temporalmente, este conglomerado estuvo presente en los primeros tres años del periodo de estudio pero principalmente en 1998 disminuyendo en 1999-2000 (Figura 48), lo que podría relacionarse con la transición de El Niño-La Niña. Muestra una comunidad marcada por una fuerte dominancia de *E. gibboides* que tuvo el mayor aporte de biomasa en carbono (MG = 660 µg C m^{-3}).

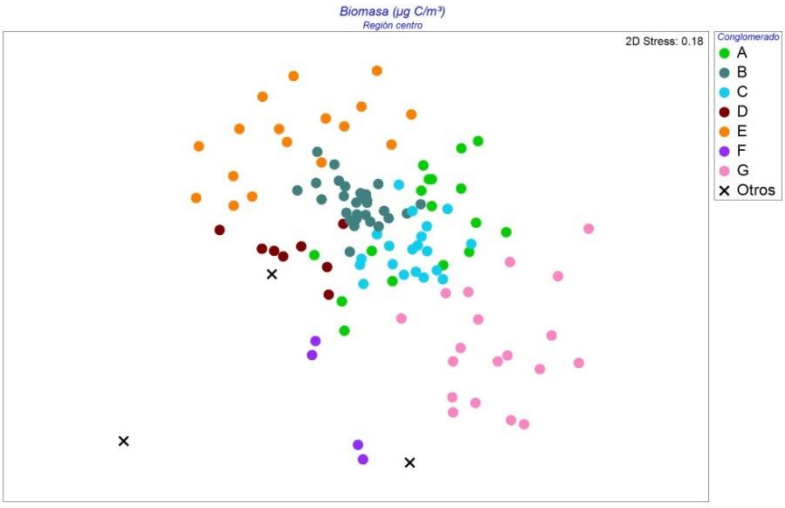

Figura 46. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región centro.

El conglomerado B se caracterizó por agrupar la mayor cantidad de estaciones (24% del total) con una similitud promedio de 79% (Figuras 45 y 46). Además, la biomasa en carbono de eufáusidos para este conglomerado fue la más elevada de todos los conglomerados de la región centro, presentándose una suma de medias geométricas de 1,691 µg C m^{-3} (Figura 47). Fue un grupo en el cual el 61% de la similitud estuvo repartida casi equitativamente por cinco especies (*N. difficilis*, *N. simplex*, *T. gregaria*, *E. gibboides* y *E. eximia*). A pesar del número de muestras incluidas en este conglomerado estuvo mejor representado en algunos años, particularmente en 2005 donde se presentó en la casi toda la zona de muestreo y durante los años 2002 y 2007 pero en menor cantidad (Figura 48). En los veranos de 2005 y 2007 podría tener relación con actividad de surgencia y con intrusión de Agua Subártica en 2002.

El conglomerado C presentó 72% de similitud promedio y agrupó 17.2% de las estaciones (Figuras 46 y 47). Entre las especies *N. difficilis*, *E. gibboides* y *E. eximia* se aportó un 43% a la similitud (Apéndice 2B). Este conglomerado presentó menor biomasa en carbono (822 µg C m^{-3}) en comparación con los anteriormente descritos y se debió a la disminución de *N. difficilis*, *N. simplex* y *T. gregaria* (Figura 47). Fue más característico de la segunda mitad el periodo de estudio, con excepción de 2005, y su presencia disminuyó observándose principalmente en la parte media y lejana de los transectos (Figura 48). La disminución de especies subtropicales sugiere una influencia de eventos cálidos en 2004 y 2006.

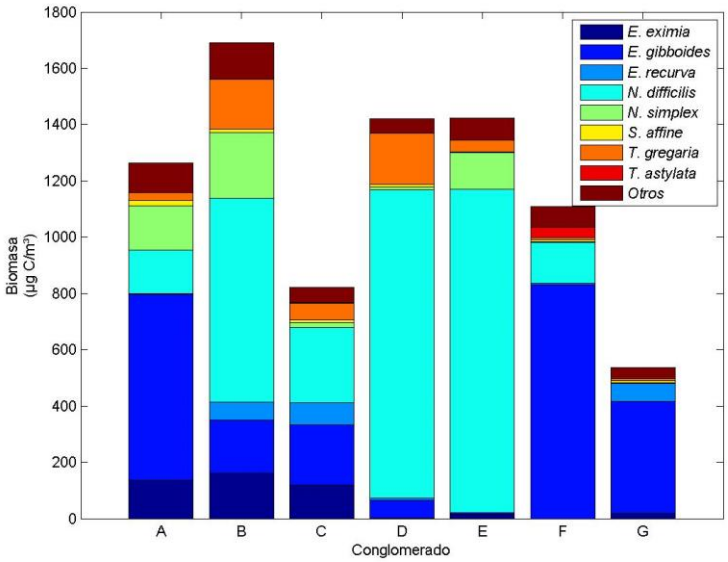

Figura 47.Composición de especies en cada conglomerado de la región centro seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud de los grupos. Se muestran en colores como barras apiladas donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría *Otros* engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron.

El conglomerado D se conformó por 7% de las estaciones con una similitud promedio del 75% (Figuras 45 y 46). La biomasa en carbono de eufáusidos para este conglomerado fue elevada, con una suma de medias geométricas de 1,420 µg C m^{-3} y con la mayor cantidad correspondiente a la especie *N. difficilis* (Figura 47). Este conglomerado se caracterizó por una similitud promedio de 58% dada por *N. difficilis*, *T. gregaria* y *E. gibboides* (Apéndice 2B). Se observó en estaciones aisladas durante los años 2000, 2002 y 2004, con excepción del 2001 donde se presentó en cuatro estaciones (Figura 48).

El conglomerado E agrupó 14.6% de las estaciones y fue uno de los que presentó una baja similitud promedio, siendo de 63% (Figuras 45 y 46). En biomasa de eufáusidos (1,423 µg C m^{-3}) y por la proporción que aportó *N. difficilis*, fue muy similar al conglomerado D (Figura 47). Sin embargo, existen algunas diferencias en la similitud, con un 30% debido a *N. difficilis*, 18% por *N. simplex* y 15% por *T. gregaria* (Apéndice 2B). Asimismo, fue un grupo que se observó en estaciones cercanas a la costa a lo largo del periodo de estudio (Figura 48).

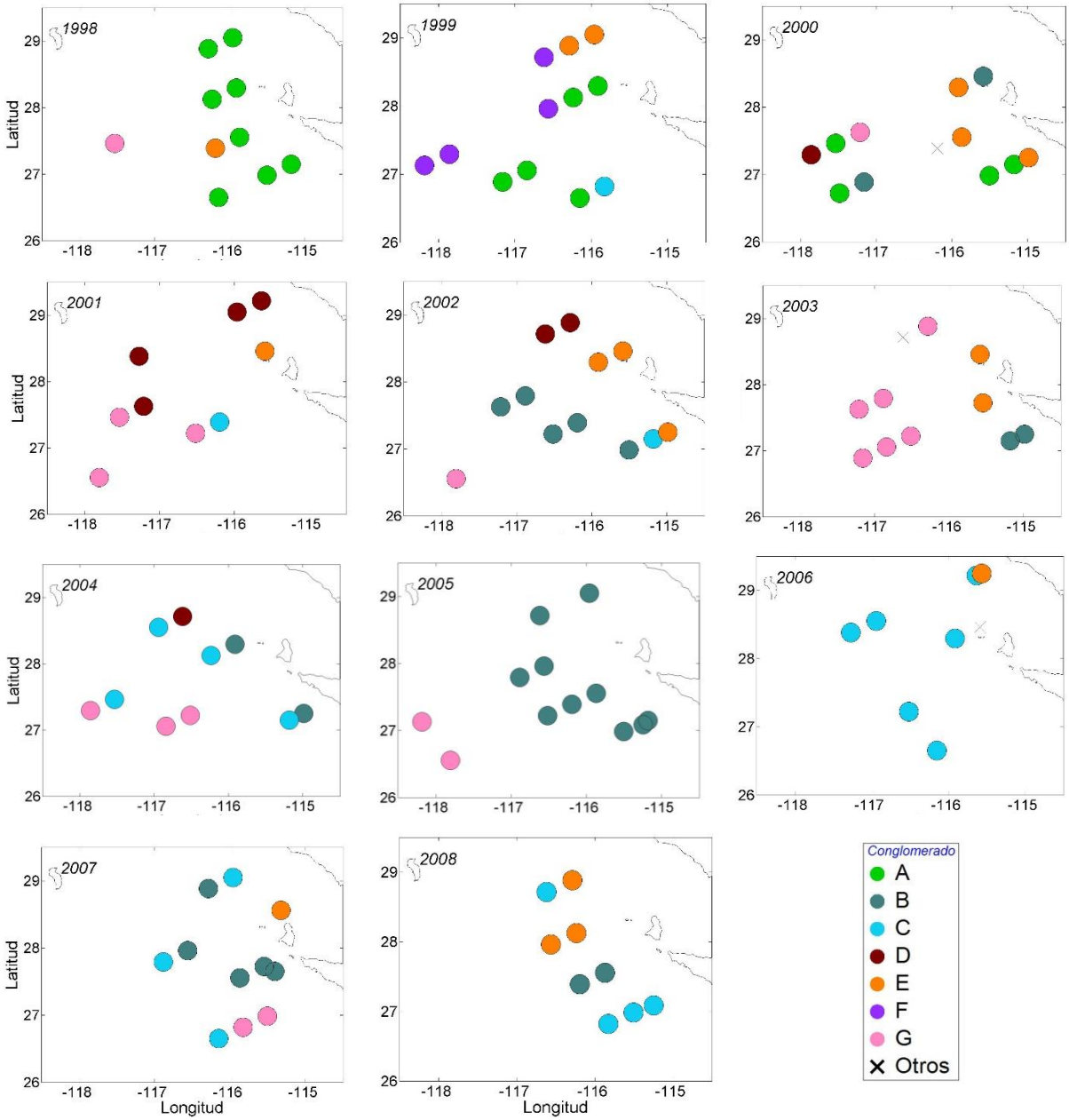

Figura 48. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región centro.

El conglomerado F presentó 67% de similitud promedio y se conformó por sólo cuatro estaciones del año 1999 (Figuras 45, 46 y 48). Fue un grupo dominado por *E. gibboides* con una biomasa de 831 µg C m^{-3} que representó 75% de la suma total (Figura 47). Su contribución a la similitud fue de 24% mientras que *N. difficilis* aportó 17%. Por la ubicación de las estaciones en que se presentó, particularmente las más remotas de la línea 117 se puede inferir una influencia del giro subtropical del Pacífico Norte, lo cual se confirma por la importancia de *T. astylata* y *E. diomedeae* las cuales contribuyeron con 11 y 10% de la similitud, respectivamente (Apéndice 2B).

El conglomerado G fue el que presentó la similitud promedio más baja (62.5%), al igual que una menor biomasa con una suma de medias geométricas de 537 µg C m^{-3} (Figura 47). *E. gibboides* fue la especie con mayor contribución a la similitud promedio (26.5%) y con mayor aporte de biomasa en carbono al sistema (397 µg C m^{-3}). Al igual que en el grupo F se le observa en estaciones alejadas de la costa (Figura 48) y están más relacionados entre sí que con el resto de los conglomerados (Figuras 47 y 48). Sin embargo la biomasa del grupo G es la mitad que la del F debido principalmente a una disminución considerable de *E. gibboides* y *N. difficilis*.

3.2.3.3. Región Sur

La región sur tuvo una matriz de similitud más pequeña (95 muestras por 26 especies) debido a que no se muestrearon los transectos 133 y 137 de los primeros dos cruceros. En esta región se formaron seis conglomerados con similitudes promedio entre 56 y 81% y agrupando de 2 a 59 estaciones (Figuras 49 y 50). Sólo una de las 95 estaciones quedó suelta uniéndose al resto con muy baja similitud (19%).

En esta región se formó un gran conglomerado (E) que englobó 62% de las muestras con una similitud promedio del 69% (Figuras 49 y 50). Este grupo presentó una mayor diversidad de especies con una suma de medias geométricas de 1,331 µg C m^{-3} (Figura 51). El grupo E estuvo fuertemente influenciado por la especie *E. eximia*, la cual aportó un 20.6% a la similitud y una biomasa de 831 µg C m^{-3}. Otras cinco especies (*N. flexipes, N. difficilis*, *N. simplex, T. gregaria y E. gibboides*) presentaron aportaciones de

10 a 14%, que sumadas constituyen 60% de la similitud (Apéndice 2C). Fue un conglomerado que estuvo bien representado a lo largo del periodo de estudio ya que con excepción de los años 2000 y 2003 ocupo >50% de las estaciones de la región sur. Durante los años del 2005-2008 se observó en casi toda la red de muestreo de la región sur excluyendo aquellas estaciones cercanas a la costa (Figura 52).

Los conglomerados B, C y D estuvieron estrechamente relacionados con el E, compartiendo un 51.3% de similitud (Figura 49). No obstante tienen diferencias importantes y su separación se aprecia claramente en el AEM (Figura 50). El conglomerado B sólo se conformó por siete estaciones con una similitud promedio de 65%. El grupo B, al igual que el grupo E, estuvo fuertemente representado por *E. eximia*, la cual aportó al sistema 911 µg C m^{-3} de los 1,075 µg C m^{-3} que se obtuvieron en la suma de las medias geométricas de todas las especies (Figura 50). A pesar de que esta especie aportó una gran cantidad de biomasa en carbono sólo contribuyó con un 42% a la similitud, mientras que *E. gibboides* contribuyó con un 30% de similitud pero su biomasa en carbono fue mucho menor (137 µg C m^{-3}). Este grupo tuvo una presencia efímera, casi limitada al verano de 2003 y una sola estación en 2004 (Figura 52). Por su composición sugiere una influencia de El Niño 2002-2003.

Por otro lado, el conglomerado C englobó 12% de las estaciones. Fue uno de los grupos con mayor similitud promedio (69%) pero con una biomasa de eufáusidos modesta (suma de medias geométricas = 702 µg C m^{-3}). En la composición de este grupo dominó *E. gibboides*, seguida por *N. flexipes* y *E. recurva*, con una similitud acumulada de 43% (Apéndice 2C). Este conglomerado tuvo mayor importancia en el año 2000 en las líneas 127 y 130 En otros años también ocurrió en los primeros transectos (1998, 2004 y 2006; Figura 52).

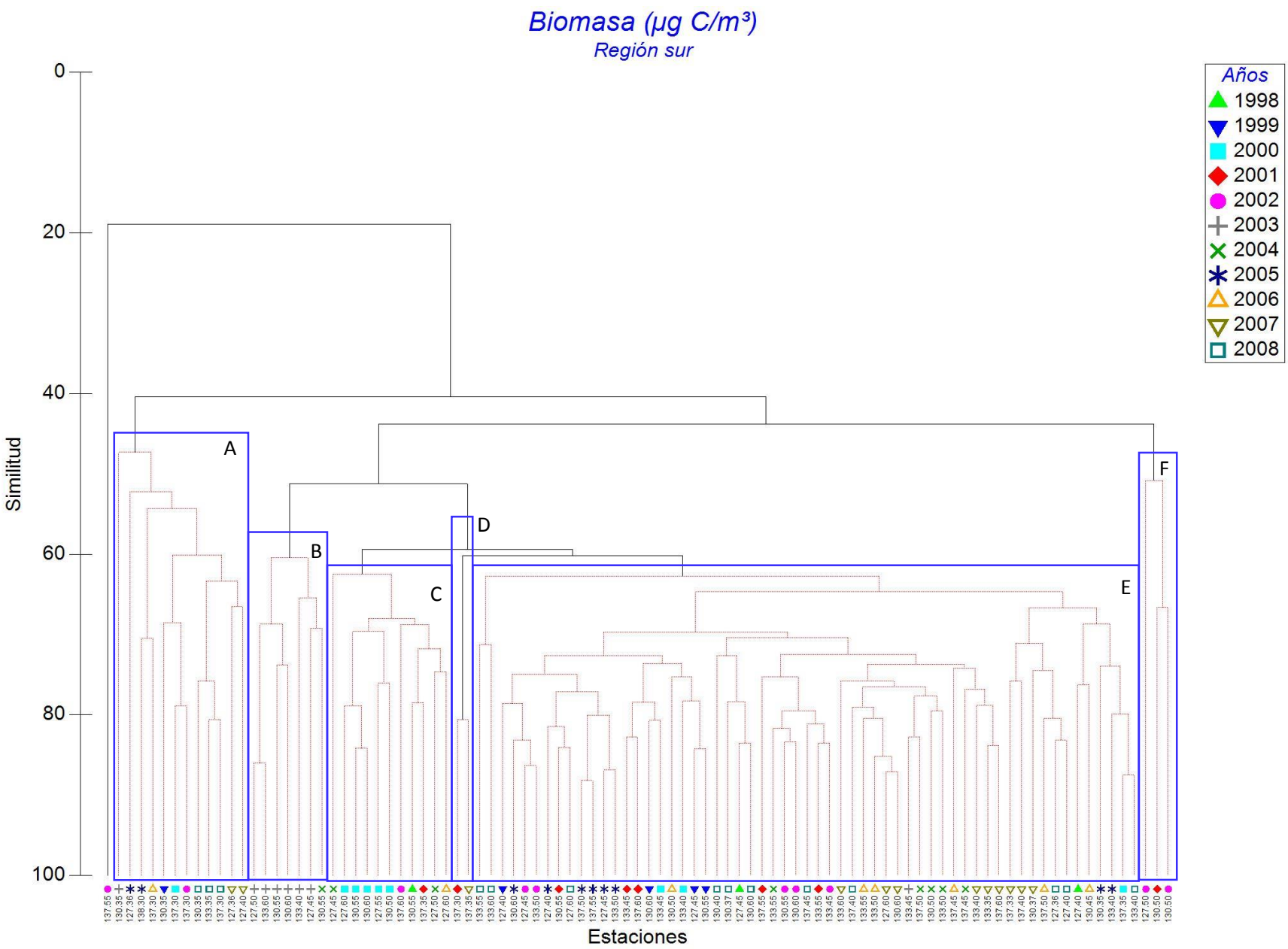

Figura 49. Dendrograma de la región sur.

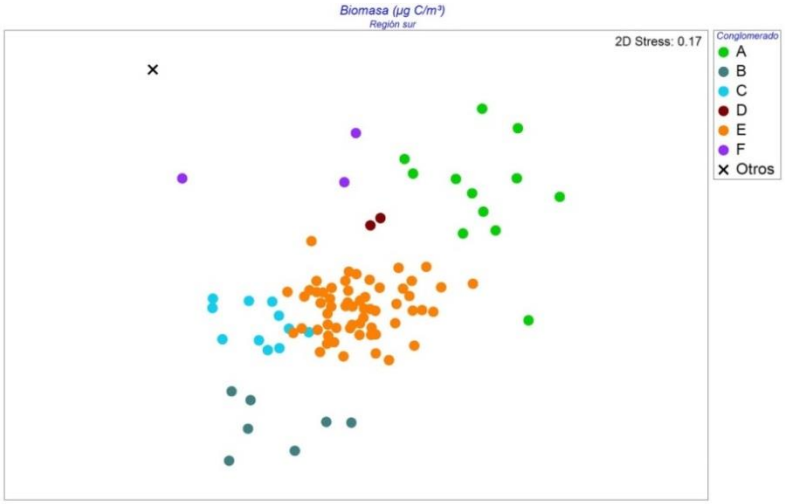

Figura 50. Análisis de escalamiento multidimensional (AEM) de la región sur

El conglomerado D es un par de estaciones cercanas a la costa (137.30 y 137.35 de los años 2001 y 2007; Figura 52). La suma de las medias geométricas de todas las especies fue de 292 µg C m^{-3}, valor muy por debajo del nivel promedio. *E. eximia* y *N. simplex* fueron las dos especies que aportaron a la similitud cerca de un 40% (Apéndice 2C). Cabe destacar que este conglomerado fue el que mayor similitud promedio obtuvo (80%).

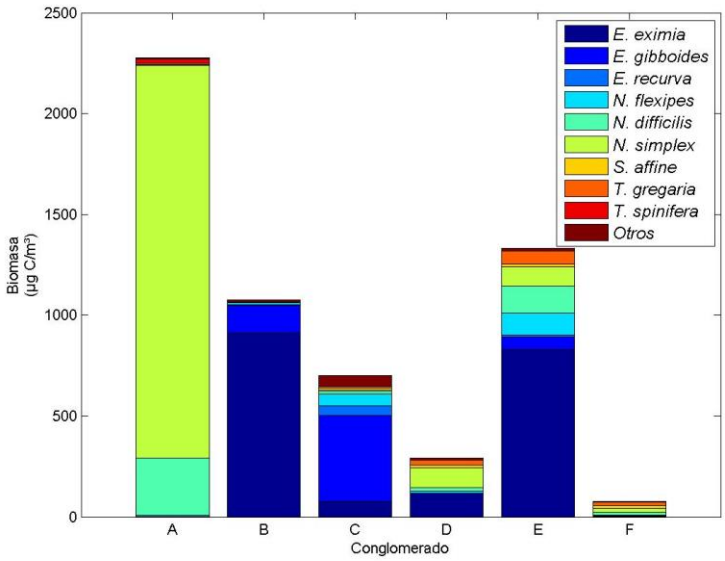

Figura 51. Composición de especies en cada conglomerado de la región sur seleccionando las tres que tuvieron mayor contribución a la similitud de los grupos. Se muestran en colores como barras apiladas, donde la altura de cada color es la media geométrica de la especie. La categoría *Otros* engloba a las especies restantes cuyas medias geométricas se sumaron.

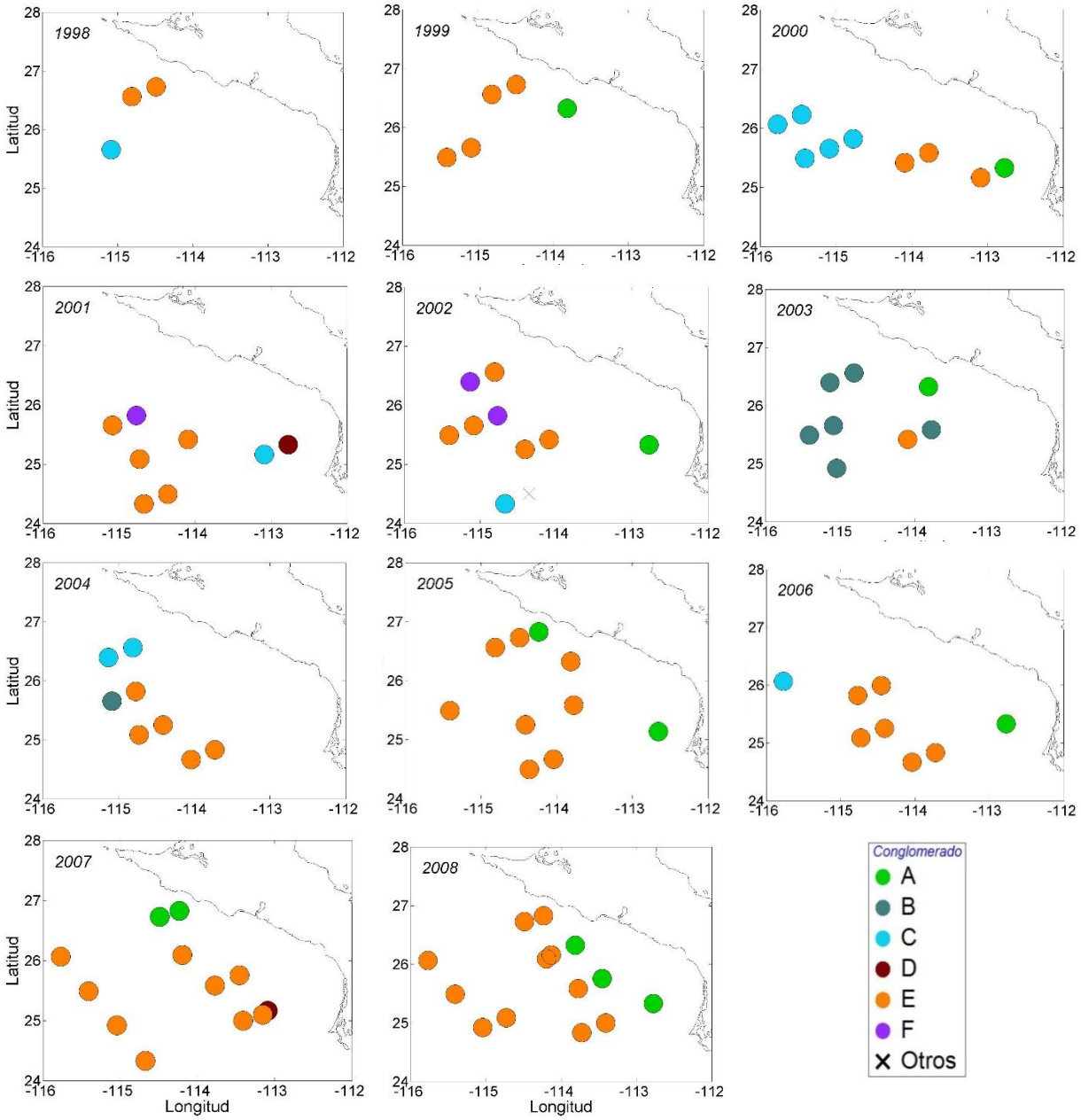

Figura 52. Distribución espacial y temporal de los conglomerados de la región sur.

El conglomerado A fue muy diferente a los anteriormente descritos. Agrupó 12.6% de las estaciones con una similitud promedio de 57%. Considerando la suma de las medias geométricas de todas las especies se observó que este grupo presentó la biomasa en carbono de eufáusidos más alta para la región sur, siendo de 2,278 µg C m^{-3} (Figura 51). También la estructura del conglomerado A contrasta con los demás grupos, estando fuertemente dominado por la especie *N. simplex*, la cual aportó a la similitud 42% con una media geométrica de 1,949 µg C m^{-3}, seguida de *N. difficilis* con

30.5% y una media geométrica de 281 µg C m^{-3} (Apéndice 2C). Espacialmente este grupo se observó solamente en estaciones cercanas a la costa durante varios años de muestreo, siendo el año 2008 en donde estuvo presente en mayor número de estaciones (Figura 52).

Otro conglomerado también muy diferente y con baja similitud promedio (56%) fue el F (Figuras 49 y 50). Entre las especies que más contribuyeron a la similitud estuvieron *T. gregaria, N. simplex* y *S. affine* con un aporte acumulado de 70% (Apéndice 2C). Sin embargo, la cantidad de biomasa en carbono fue la más baja de todos los conglomerados, con sólo 78 µg C m^{-3} (Figura 51). Sólo se observó en una estación durante 2001 y en dos del 2002 (Figura 52).

3.2.3.4. Similitud entre especies

El análisis multivariado realizado con la matriz completa invertida permitió establecer conglomerados de similitud entre especies (Figura 53). Se encontró que *N. difficilis* y *T. gregaria* presentaron una mayor similitud (77.0%). A este par se le unió *E. gibboides* con un 69.4% de similitud. Las tres especies son del grupo de transición. Sin embargo el segundo par de especies que se forma con alta similitud (66.3%) fue el de *E. recurva-S. affine*, especies que son de grupos biogeográficos distintos. Lo mismo ocurre con el siguiente conjunto que se formó también con alta similitud (64.4%), compuesto por *E. eximia, N. simplex* y *N. flexipes.* Estos enlaces fuertes (dos tríos y un par) posteriormente se unen para formar un conglomerado núcleo (58.8%) que representa a las especies dominantes del ecosistema y aunque corresponden a diferentes grupos biogeográficos tienen en común en ser de las que presentan una mayor frecuencia de ocurrencia y las de mayor aporte de carbono al sistema (Tabla 1).

Posteriormente se une al conglomerado núcleo *E. pacifica* con un 47.5% de similitud, seguida por *T. spinifera* a 34.3%. Con ello quedan integradas todas las especies de transición (Figura 53).

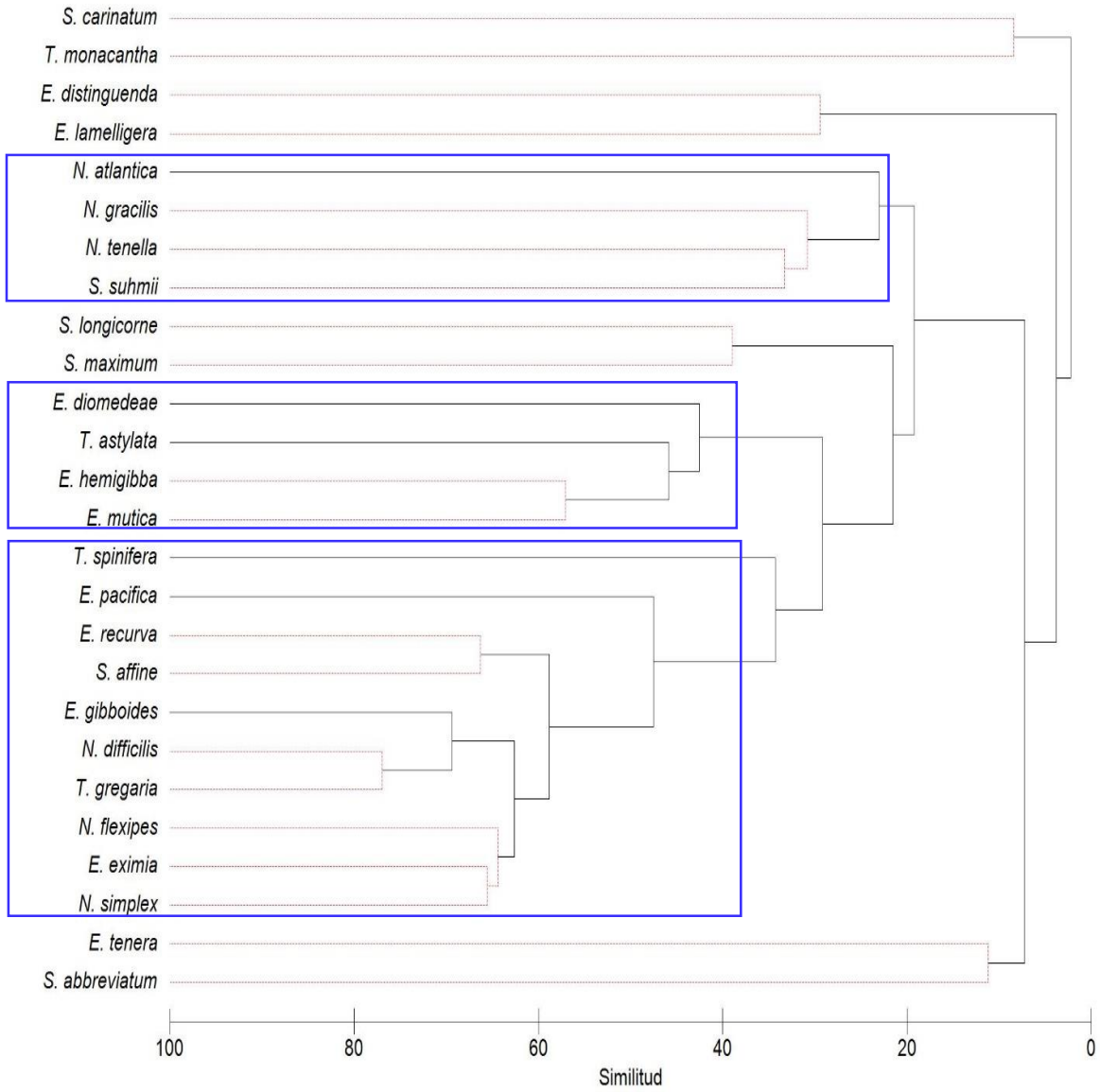

Figura 53. Dendrograma por especies de toda el área de estudio. Sólo se consideraron aquellas especies que tuvieron una presencia > 2% del total de las muestras.

E. hemiggiba y *E. mutica* fue otro par de especies que se unieron con más de un 50% de similitud. A este par se unió *Thysanopoda astylata*. Las tres son especies subtropicales características del Giro Central. Completa este subgrupo la especie ecuatorial *E. diomedeae* (Figura 53).

Un tercer subgrupo estuvo compuesto por tres especies de *Nematoscelis* y por *S. suhmii*. También es una mezcla de especies del giro central (*N. atlántica* y *S. suhmii*), ecuatorial (*N. gracilis*) y templado-cálida (*N. tenella*).

El resto de las especies formaron grupos pares, los cuales se fueron uniendo entre sí y con los conglomerados ya descritos con una similitud <30%.

3.3. Acoplamiento físico-biológico

En esta última sección se presenta el resultado obtenido con el análisis de componentes principales (ACP). El propósito de este análisis fue determinar la estructura de la comunidad de eufáusidos en función de las variables ambientales.

La matriz utilizada fue de 338 x 35, correspondiente a las observaciones de biomasa de las 26 especies eufáusidos en cada estación de muestreo durante los 11 años y de las nueve variables ambientales, las cuales fueron: temperatura y salinidad a 10, 80 y 200 m de profundidad, clorofila *a* integrada y el gradiente de temperatura y salinidad. Al igual que en los análisis anteriores, sólo se tomaron en cuenta aquellas especies que presentaron una frecuencia de ocurrencia >2% (Tabla 1).

El análisis de componentes principales de las variables físico-biológicas indicó que los primeros dos componentes explican el 30.77% de la varianza (Tabla 4). El tercer componente explica menos del 10% por lo que solo se tomaron en cuenta los dos primeros. Al graficar las cargas de los factores como coordenadas en un plano se obtuvo la proyección radial de las variables (Figura 54). En el primer componente se observó que las especies *E. gibboides, E. hemigibba, E. mutica* y *T. astylata* covariaron de manera positiva con la temperatura a 10 y 80 m y con el gradiente de temperatura, siendo más fuerte la correlación con la temperatura de 80 m y el gradiente de temperatura (Apéndice 3C, Figura 54). Esto sugiere que la biomasa de dichas especies es favorecida con un aumento en la temperatura y condiciones de estratificación térmica. Otras cuatro especies (*E. recurva*, *E. diomedeae*, *E. tenera* y *S. affine*) covariaron en la misma forma aunque sus cargas fueron de magnitud ligeramente inferior a |0.5|. Estas especies son mayormente de afinidad tropical (grupos del giro central y ecuatorial). Por el contrario, las especies *E. pacifica* y *N. difficilis* presentaron una correlación inversa con las variables de temperatura a 10 y 80 m, así como el gradiente térmico. Esta relación inversa fue más marcada entre *E. pacifica* y la

temperatura de 10 m, lo que indica altas biomasas en las temperaturas más frías de la capa de mezcla asociadas a la masa de Agua Subártica. En el extremo opuesto del Factor 1 (Figura 54) se encontró *N. difficilis* con una relación fuertemente negativa respecto a la temperatura de 80 m y el gradiente de temperatura. Cercanas a *N. difficilis* (cuadrante I en la Figura 54) estuvieron *T. spinifera*, *T. gregaria* y las variables clorofila *a* integrada y el gradiente de salinidad. Por tanto la biomasa de estas especies se incrementa a mayor gradiente salino pero a menor gradiente térmico. La relación con la clorofila indica mayor biomasa en las áreas más eutróficas, cercanas a la costa y en el núcleo principal de la Corriente de California.

Por otro lado, el segundo componente muestra que las especies *E. eximia, N. flexipes* y *N. simplex* covariaron positivamente con la salinidad a 80 y 200 m profundidad, así como con la temperatura de 200 m (Apéndice 3C; Figura 54). Es clara la relación de *N. flexipes* con agua ecuatorial subsuperficial (temperatura y salinidad alta) porque se trata de una especie mesopelágica. También la posición de *E. eximia* que realiza migraciones verticales extensas (0-300 m) en la parte más oceánica de la región de estudio. Sin embargo, gráficamente se observa que *N. simplex* tiene una mayor relación con la salinidad de 200 m, lo cual resulta inesperado. Aunque esta agua es probablemente la que constituye el agua de surgencias en la plataforma costera, que no se analizó en el presente estudio, se sabe que *N. simplex* es la especie dominante casi exclusiva (Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012). De igual forma se observa el mismo patrón con las especies *N. flexipes* y *E. eximia* pero con la salinidad a 80 m de profundidad (Figura 54).

Tabla 4. Eigenvalores (E) de los primeros cinco componentes y sus estadísticas relacionadas obtenidas con el ACP. Se muestra el porcentaje de la varianza total de cada eigenvalor (VT), la suma acumulativa de los eigenvalores (AE) y el porcentaje acumulativo de la varianza total (A).

Factor	E	% VT	AE	% A
1	6.01	17.16	6.01	17.16
2	4.76	13.61	10.77	30.77
3	2.67	7.63	13.44	38.40
4	2.08	5.93	15.52	44.33
5	1.79	5.11	17.30	49.44

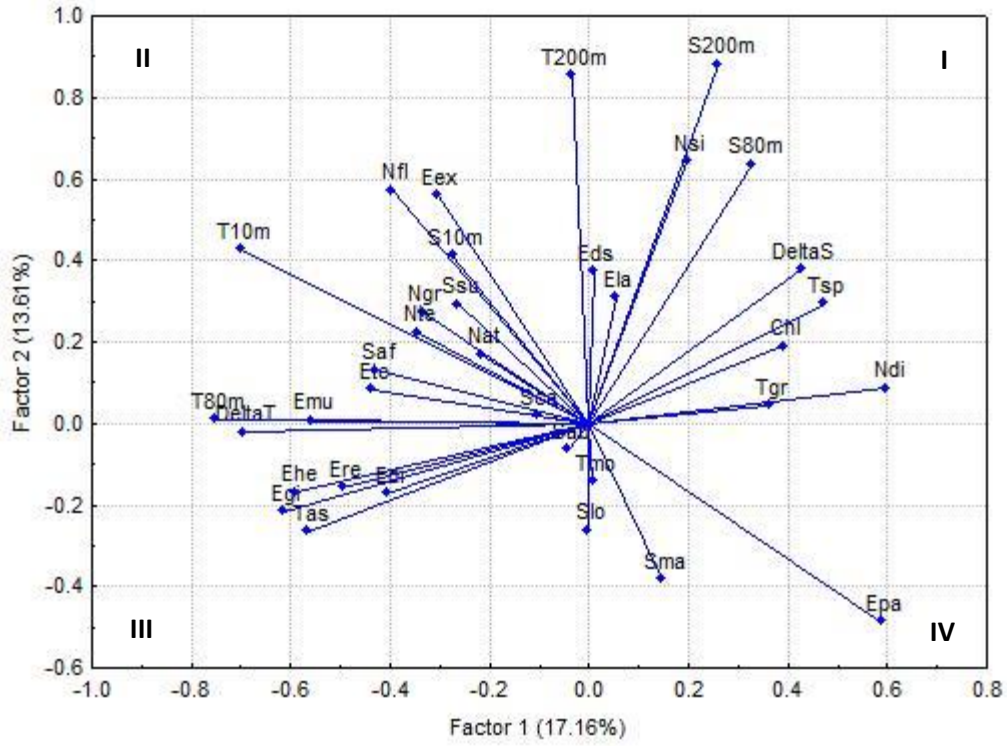

Figura 54. Proyección de los primeros dos componentes para las variables físico-biológicas obtenidos en el ACP. Los dos componentes principales explican el 30.77% de la varianza. En la Tabla 1 se encuentran los nombres de las especies que aparecen codificadas.

Con la finalidad de poder dar una mejor interpretación de los factores, se realizó la rotación *varimax,* la cual maximiza la varianza de algunos factores sin modificar los eigenvalores y permite observar de mejor manera algunas de las cargas de las variables físico-biológicas. Con esto se reafirmaron algunos de los grupos que se describieron anteriormente (Apéndice 3C). Tal fue el caso del factor 1, donde nuevamente *N. difficilis* presentó una carga alta y una relación inversa con la temperatura de 80 m de profundidad. Sin embargo, en este caso se unió *T. gregaria* con una alta variabilidad, lo que indica biomasas mayores de estas especies con bajas temperaturas en la picnoclina. Asimismo, se observó de nuevo el grupo conformado por tres especies del giro central y *E. gibboides,* al cual se les unió *E. recurva*, también del giro central (Apéndice 3C). Sin embargo con la rotación *varimax* perdieron carga las variables ambientales en los factores 1 y 2.

El resto de las especies presentaron bajas cargas, a pesar de que se observan algunas tendencias en la proyección de los primeros dos factores (Apéndice 3C; Figura 53). Cabe mencionar que al eliminarse algunas variables biológicas del análisis, como aquellas especies que estuvieron presentes en menos de un 50% de las estaciones (Tabla 1), el porcentaje de la variabilidad total del análisis aumenta a un 52% con los primeros tres factores, sin embargo, la tendencia de las variables observada en la proyección gráfica es muy similar a la mostrada en la Figura 53. El porcentaje de varianza explicada posiblemente es debido a que las variables ambientales que estamos tomando en consideración para este análisis no son las únicas que podrían estar influenciando en la biomasa de las especies.

4. Discusión

Numerosos aspectos se pueden discutir sobre la composición de especies y sus biomasas en las diferentes regiones estudiadas y sus fluctuaciones en el tiempo. Para tal efecto, la discusión se dividió en dos secciones: la primera enfocada a las tendencias espaciales observadas respecto a otras regiones del Océano Pacífico y la segunda, enfocada a la variación temporal de la comunidad de eufáusidos.

4.1. Comparación de biomasa de eufáusidos con otras regiones del Océano Pacífico.

Con la finalidad de hacer una comparación de los valores de biomasa de eufáusidos estimadas en el presente estudio se realizó una búsqueda bibliográfica para otras regiones del SCC y del Océano Pacífico en general. Sin embargo, fueron escasos los trabajos que se encontraron y pudieron ser comparados debido a la falta de estudios que consideren el contenido de carbono de los organismos. La mayoría de los estudios orientados a la comunidad de eufáusidos están basados en la abundancia de especies (Por ejemplo Brinton y Townsend, 2003). Otros estudios se enfocan al ciclo de vida de alguna especie en particular y usan de igual forma su abundancia. Los pocos estudios donde se reporta la biomasa de algunas de las especies que habitan en el Pacífico se enfocan al estudio de la productividad y de ellos se extrajeron valores medios de biomasa que se muestran en la Tabla 5. Sólo se encontró información para seis de las especies que habitan frente a la costa occidental de Baja California.

En la Tabla 5 se puede apreciar que región de Baja California analizada en el presente estudio, las biomasas de eufáusidos variaron dependiendo de la especie y de la región. *Euphausia pacifica*, presentó un mayor contenido de carbono en la región norte de Baja California (MG = 21 mg C m^{-2}) y una disminución hacia regiones sureñas. Por el contrario, *Euphausia* eximia*, Nematoscelis gracilis* y *Nyctiphanes simplex* presentaron un patrón inverso al de *E. pacifica*, incrementando su biomasa de norte a sur. *Nematoscelis difficilis* presentó altas biomasas en las tres regiones pero fueron más

elevadas en las regiones norte y centro. Finalmente, la biomasa de *Thysanoessa spinifera* fue mayor en la zona centro.

El único estudio previo donde se reporta la biomasa de *E. pacifica* frente a Baja California es el de Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997), y se limita a la región norte. Dichos autores estimaron una biomasa media de 37 mg C m^{-2} en un muestreo realizado en diciembre de 1993. Este valor parece más alto si se le compara con la media geométrica del presente estudio pero resulta ser sólo un 7.6% de la biomasa calculada por el promedio aritmético (487 mg C m^{-2}). Este ejemplo sirve para ilustrar el contraste en el uso del promedio y la media geométrica debido a la distribución agregada de los organismos. La baja biomasa reportada por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) podría deberse a que analizaron cuatro transectos situados en la plataforma continental principalmente, desde Ensenada hasta Punta Baja, zona en la que *E. pacifica* no tiene tanta influencia, ya que su mayor abundancia suele registrarse en el núcleo de la Corriente de California y en épocas de primavera (Brinton, 1962).

En cambio, un poco más al norte en la Cuenca del Sur de California (Tabla 5), la biomasa media de *E. pacifica* fue comparable con la estimada en la región norte de Baja California (Brinton, 1976; Brinton y Reid, 1986). No obstante, la biomasa de *E. pacifica* en estas regiones del SCC es menor que la observada en la plataforma costera de Canadá (Heath, 1977; Tanasichuk, 1998a). Heath (1977) estimó biomasas de uno a dos órdenes de magnitud más elevadas en el estrecho de Georgia y en dos fiordos (inlets). Los niveles máximos se alcanzaron en octubre y noviembre, justo al final de una etapa de crecimiento y alta producción de *E. pacifica* observada durante el verano. Asimismo, encontró que el área con mayor aporte de biomasa (Jervit Inlet) concordó con una mayor concentración de clorofila *a* durante junio y julio. Por otro lado, en la costa expuesta de Barkey Sound el contenido de carbono aportado por *E. pacifica* presentó promedios anuales entre 294 y 609 mg C m^{-2} en los cuatro años analizados por Tanasichuk (1998a), mucho menor que el reportado por Heath (1977) en las localidades costeras protegidas.

Tabla 5. Biomasa de diferentes especies de eufáusidos obtenidas en la Corriente de California y otros sitios del Pacífico. Se muestra la media anual y la media geométrica entre paréntesis. Para hacer comparables los valores de biomasa, los que estaban expresados por metros cúbicos se convirtieron a metros cuadrados multiplicándose por la profundidad de muestreo. (PC) plataforma costera, (O) zona oceánica.

Especie	Región geográfica	Fecha/ Hora de muestreo	Biomasa (mg C/m^2)	Referencia
Euphausia eximia	**Baja California**			
	Norte (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	15 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Punta Eugenia (PC principalmente)		77 [b]	
	Bahía Magdalena (PC principalmente)		24 [b]	
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	15 (0.9)	En este estudio
	Área centro (O)		67 (8.2)	
	Área sur (O)		242 (48)	
Euphausia pacifica	**Canadá (PC)**			
	Srait of Georgia	1975/ noche	2,423[a]	Heath (1977)
	Jervis Inlet		13,640 [a]	
	Saanich Inlet		1,317 [a]	
	Barkley Sound	1991-1994/ noche	294-609 [b]	Tanasichuk (1998a)
	Southern California Bight (PC, O)	1953- 1956/ noche	145-206 [c]	Brinton (1976)
	California-Baja California Norte (PC, O)	enero, 1969/ día-noche	130 [c]	Brinton y Reid (1986)
	Baja California			
	Norte (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	37 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	487 (21)	En este estudio
	Área centro (O)		26 (1.8)	
	Área sur (O)		0.7 (0.07)	
	Japón			
	Bahía Toyama (O)	agosto, 1990/ noche	3,925	Iguchi y Ikeda (1999)
	Región Noreste (PC, O) (Hokkaido, Sanriku y Jobán)	1997-1998/ noche	258-381	Taki (2006)
	Región de Oyashio, Pacífico Subártico (O)	2002-2004/ día-noche	832	Kim et al. (2009)
Nematoscelis difficilis	**Baja California**			
	Norte (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	118 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Punta Eugenia (PC principalmente)		84 [b]	
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	174 (48)	En este estudio
	Área centro (O)		202 (36)	
	Área sur (O)		96 (12)	

Nematoscelis gracilis	**Baja California**			
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	0.06 (0.02)	En este estudio
	Área centro (O)		0.35 (0.1)	
	Área sur (O)		1.1 (0.3)	
	Japón			
	Bahía Sagami		11[d]	Taki (2006)
Nyctiphanes simplex	**Sur de California-Baja California Norte (PC, O)**	enero, 1969/ día-noche	4.3 [c]	Brinton y Reid (1986)
	Baja California			
	Norte (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	46 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Bahía Vizcaíno (PC)	1966/ noche	43 [b]	Lavaniegos (1995)
	Bahía Vizcaíno (PC)	febrero, 1994/ día-noche	96 [b]	De Silva-Dávila et al. (2002)
	Punta Eugenia (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	49 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Punta Abreojos (PC)	febrero, 1994/ día-noche	144 [b]	De Silva-Dávila et al. (2002)
	Frente a Bahía Magdalena (PC principalmente)		6 [b]	
	Frente a Bahía Magdalena (PC, O)	junio-agosto, 1986/ noche	15-34 [b]	Gómez-Gutiérrez et al. (1996)
	Frente a Bahía Magdalena (PC principalmente)	diciembre, 1993/ noche	22 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	28 (1)	En este estudio
	Área centro (O)		41 (7)	
	Área sur (O)		220 (14)	
Thysanoessa spinifera	**Canadá (PC)**			
	Barkley Sound	1991-1994/ noche	144-535 [b]	Tanasichuk (1998b)
	Baja California			
	Norte (PC principalmente)	diciembre,1993/ noche	72 [b]	Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997)
	Área norte (O)	julio-agosto, 1998 a 2008/ noche	5 (0.2)	En este estudio
	Área centro (O)		28 (0.8)	
	Área sur (O)		7 (0.2)	

[a] Conversión de peso húmedo (WW) a carbono (C) utilizando C=0.05 WW (Heath, 1977)

[b] Conversión de peso seco (DW) a carbono utilizando C=0.42 DW (Lasker, 1966)

[c] Conversión de peso húmedo a carbono utilizando C= 0.072 WW (Lasker, 1966)

[d] Conversión según Taki (2006)

Los resultados entre ambas zonas canadienses fueron muy distintos a pesar de estar cercanos. Sin embargo, el Estrecho de Georgia es un área influenciada por las mareas y por el aporte de aguas estuarinas, lo que favorece el intercambio de agua con localidades contiguas y un mayor aporte de nutrientes, mientras que Barkley Sound se ubica en una zona menos dinámica y pobre en nutrientes. Por tanto, la biomasa media de *E. pacifica* en Barkley Sound fue similar a la registrada en la región oceánica norte en este estudio y en el sur de California.

Entre otros trabajos enfocados a la biomasa de *E. pacifica*, se encuentran los realizados en las costas de Japón por Iguchi e Ikeda (1999), Kim, Yamaguchi e Ikeda (2009) y Taki (2006). En la Bahía de Toyama, Iguchi e Ikeda (1999) estimaron una biomasa alta (3,925 mg C m^{-2}) y del mismo orden de magnitud a los valores observados por Heath (1977) en las costas de Canadá. Hay que tomar en cuenta que la biomasa de la población varía estacionalmente. Durante el verano de 1990, Iguchi e Ikeda (1999) encontraron dos grandes incrementos de biomasa en Bahía Toyama, representando el de agosto ocho veces más que la biomasa de la región norte de Baja California en el presente trabajo. Por otro lado, Kim et al*.* (2009) en una zona oceánica del Pacífico subártico occidental encontraron que *E. pacifica* fue más abundante durante primavera y verano pero cuatro veces menor que la biomasa de Bahía Toyama, lo que atribuyeron a la presencia de una mayor cantidad de huevos los cuales aportaron muy poca biomasa en comparación al resto de las fases de vida de los eufáusidos. Finalmente, Taki (2006) registró las menores biomasas cuando analizó la producción de *E. pacifica* en tres regiones del noreste de Japón, influenciadas por la corriente de Kuroshio. El máximo de biomasa se alcanzó en distintos meses en los tres lugares de estudio a pesar de que las estaciones estaban cercanas entre sí. La contribución de los organismos adultos parece ser el principal factor que detona aumentos en biomasa a pesar de valores relativamente bajos de abundancia (Taki, 2006).

Una especie cercana a *E. pacifica* es *T. spinifera*. Ambas dominan en los sectores norte del SCC, desde Canadá hasta el norte de California, mientras que en el sur de California y Baja California disminuyen considerablemente (Brinton 1962). En la región de Baja California norte la biomasa de *T. spinifera* fue muy baja (5 mg C m^{-2}) en los

veranos analizados en el presente estudio, considerablemente menor que la registrada por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) y la estimada en Barkley Sound por Tanasichuk (1998b). Estos resultados pueden ser atribuidos a que *T. spinifera* es una especie con distribución costera y el presente estudio se enfocó a la zona oceánica, mientras que los autores mencionados a zonas de plataforma costera. Además, tiene un intervalo de tolerancia a la temperatura más restringido que otras especies de aguas templadas (Brinton, 1962) y eso explica los altos valores reportados en Barkley Sound (Tanasichuk, 1998b)

En cuanto a la biomasa de *N. difficilis*, una característica a remarcar es que fue la de mayor aporte en el presente estudio para la región norte con base en la media geométrica, aunque si se usa el promedio queda en segundo lugar después de *E. pacifica*. De nuevo se observa que el promedio aritmético no es un buen estimador pues es muy sensible a los valores altos de unas cuantas estaciones. El promedio estimado para el norte de Baja California por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) fue menor (32% más bajo que en el presente trabajo). Otra diferencia entre los promedios y las medias geométricas es la comparación entre regiones norte y centro del presente estudio, ya que las MG indican una disminución gradual de norte a sur pero el promedio indica una mayor aportación en la región centro. Dicho promedio también contrasta con el estimado para Punta Eugenia por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997), que representó el 42% de la biomasa central. No obstante, este bajo porcentaje obedece a la diferencia estacional en los muestros en invierno por dicho autor y en verano en el presente estudio. Asimismo, la distribución de *N. difficilis* es amplia pero sus mayores abundancias se registran en la región oceánica (Brinton, 1962), lo que podría influir en los altos valores registrados en el presente trabajo.

La biomasa de *N. simplex* ha sido más estudiada a lo largo de la península de Baja California (Tabla 5), sobretodo en la regiones centro y sur. El contenido promedio de carbono estimado para la región norte en este estudio fue de 28 mg C m^{-2}, menor al registrado por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997). Es posible que la diferencia entre estudios se deba a que las muestras analizadas por Gómez-Gutierrez y Robinson fueron de plataforma costera principalmente, donde *N. simplex* tiene mayores

abundancias (Brinton, 1973; Brinton et al., 2000). Sin embargo, la biomasa de esta especie estimada por Brinton y Reid (1986) considerando las áreas norte de Baja California y California juntas, fue aún mas baja resultando 15% de lo estimado en este estudio y 9% de lo estimado por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) para el área de Baja California norte. Esto seguramente obedece al horario de muestreo ya que Brinton y Reid (1986) combinaron muestras recolectadas en horario diurno y nocturno, a diferencia de de Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) y del presente estudio.

Las biomasas de *N. simplex* estimadas para Bahía Vizcaíno (Lavaniegos, 1995) y Punta Eugenia (Gómez-Gutiérrez y Robinson, 1997) fueron similares a las obtenidas en el presente estudio para la región centro. En contraste la biomasa calculada por De Silva-Dávila et al. (2002), fue aproximadamente el doble (96 mg C m^{-2}) que el resto de los estudios. Sin embargo, resulta difícil comparar los valores de ambos trabajos en Bahía Vizcaíno debido a que uno es el promedio anual y el otro un promedio mensual. Además el valor alto para el mes de febrero contrasta con lo observado por Lavaniegos (1995) durante 1966 en que una mayor producción de *N. simplex* ocurrió en el otoño, asociado al gran reclutamiento de juveniles y adultos en meses anteriores. Sin embargo, señala que la biomasa no fue tan elevada a causa del reducido tamaño de los organismos, probablemente debido a una maduración temprana de los eufáusidos debido al incremento en la temperatura, a pesar de que la presencia del giro anticiclónico al interior de la bahía promueve la retención de organismos y la concentración de alimento.

La biomasa media de *N. simplex* fue notablemente más alta en la región sur en este estudio (220 mg C m^{-2}), comparada a las regiones norte y centro (Tabla 5). Esto puede deberse a la cercanía del Golfo de Ulloa, ya que en Punta Abreojos también se encontró un valor alto (De Silva-Dávila et al., 2002). La alta biomasa observada en Punta Abreojos se atribuyó a la presencia de giros y a la advección de aguas ricas en nutrientes debido al debilitamiento de los vientos que ocurre en invierno y a la topografía del lugar (De Silva-Dávila et al., 2002). Cabe destacar, que la distribución de *N. simplex* en el presente trabajo se observó predominante en estaciones cercanas a la costa (Figuras 70 y 71), lo que sugiere que la biomasa en la región sur está influenciada

por la dinámica de la plataforma costera, la cual se caracteriza por mayor intensidad en los eventos surgencias. En contraste, otras regiones más expuestas presentan valores bajos de biomasa de *N. simplex*, como ocurrió frente a Bahía Magdalena (Gómez-Gutiérrez et al., 1996; Gómez-Gutiérrez y Robinson, 1997; De Silva et al., 2002). Gómez-Gutiérrez et al*.* (1996) encontraron variación estacional con un aumento de biomasa en agosto debido a una mayor cantidad de organismos adultos, en respuesta de una intensa reproducción al final de la primavera e inicios del verano. En el invierno se registraron menores biomasas de *N. simplex* en dicha región (Gómez-Gutiérrez y Robinson 1997; De Silva-Dávila et al*.,* 1996).

La biomasa de *E. eximia* mostró un marcado contraste entre las regiones costera y oceánica. El promedio estimado para la región sur de este estudio (242 mg C m^{-2}) fue nueve veces mayor que el encontrado frente a Bahía Magdalena (Gómez-Gutiérrez y Robinson, 1997). Es posible que la diferencia observada sea debido al reducido muestreo por parte de Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) ya que *E. eximia* tiene prefencia por aguas oceánicas (Brinton et al., 2000; Brinton y Townsend, 2003). No se observó un contraste costa-océano cuando se comparan otras regiones de Baja California. Así, la biomasa en la región norte en este estudio fue idéntica a la reportada por Gómez-Gutiérrez y Robinson (1997) a pesar de haber sido analizadas en distintas épocas del año. En cuanto al promedio reportado por dichos autores para Punta Eugenia (77 mg C m^{-2}), este fue ligeramente mayor al de la región centro en el presente estudio.

Finalmente, el contenido de carbono aportado por *N.gracilis* fue escaso durante los veranos de 1998-2008 pero dentro de su rango de valores presentó un aumento de norte a sur. Estos valores fueron inferiores a la media registrada en Bahía Sagami, Japón (Taki, 2006). *N. gracilis* es una especie con afinidad a aguas cálidas, por lo que es posible que la gran diferencia entre el Pacífico oriental y occidental se deba a la influencia del flujo cálido de la Corriente de Kuroshio.

Los resultados de biomasas mostrados en Tabla 5 son de gran importancia porque permite tener un panorama de las diferencias en aporte de carbono de las diferentes

especies de eufáusidos y en cuales zonas hay mayor riqueza. Sin embargo, los resultados tienen que tomarse con cautela al momento de hacer una comparación, ya que los lugares de muestreo varían entre plataforma costera, oceánica o ambas. Además, dependiendo del interés del investigador, el método de recolección y de procesamiento de datos es diferente en cada estudio. Es necesario reunir un mayor número de estimaciones de biomasa de carbono en otras localidades y momentos del año para contar con datos más realistas de disponibilidad de alimento en modelos de redes tróficas donde la masa de los organismos en unidades de carbono tiene aplicación inmediata.

4.2. Variabilidad interanual de la comunidad de eufáusidos

La comunidad de eufáusidos estudiada en el sector sur de la Corriente de California durante los veranos 1998-2008 presentó una gran variabilidad interanual de los grupos biogeográficos y de las especies que los conforman. Dicha variabilidad era de esperarse en respuesta a los diversos cambios climáticos y oceanográficos que acontecieron en la región, tales como el ciclo ENSO, la intrusión de Agua Subártica y la intensidad de los eventos de surgencia. No obstante, se observó que algunas especies respondieron en forma más notoria a eventos en específico. En general, las especies subtropicales, (características del SCC desde Point Conception hasta la punta en el extremo sur de la península de Baja California) se vieron disminuidas en presencia de anomalías cálidas, mientras que aquellas tropicales aumentaron su biomasa. Sin embargo, cada especie presentó un esquema distinto en función de su tolerancia a los cambios ocurridos en su entorno.

El dividir la región de Baja California en tres secciones permitió distinguir cambios importantes en el aporte de los grupos biogeográficos. La biomasa de *Euphausia pacifica, E. gibboides, Nematoscelis difficilis, Nyctiphanes simplex y Thysanoessa gregaria*, del grupo de transición, así como *E. eximia* del grupo ecuatorial fue la de mayor aporte al sistema. Dichas especies permitieron observar con más detalle los cambios ocurridos a lo largo del tiempo. Especies del grupo del giro central, templado-cálido y ecuatorial también estuvieron presentes pero la biomasa aportada fue mínima o

su frecuencia de ocurrencia fue baja, lo que dificulta dar una interpretación más adecuada de su variabilidad. A continuación se procede a discutir la variabilidad interanual dividiendo el periodo de estudio en tres etapas temporales con características climáticas y oceanográficas particulares.

4.2.1 ENSO 1997-2000

El periodo de estudio inicia con un evento fuerte de El Niño, el cual inició desde 1997 y aun se manifestaba su influencia en el verano de 1998. Posteriormente le siguió La Niña, igualmente intensa y prolongada, ya que duró dos años (1999-2000). Estos eventos ya fueron analizados por Ambriz-Arreola (2007) y por Lavaniegos y Ambriz-Arreola (2012) por lo que sólo se dará realce a las cuestiones más sobresalientas en esta discusión.

La especie más sensible a los cambios de temperatura debidos al ENSO fue *E. pacifica.* La disminución de su biomasa asociada a anomalías cálidas de El Niño 1997-98 fue muy evidente en las regiones norte y centro de Baja California (Figura 15). En función de que *E. pacifica* estuvo casi totalmente ausente durante 1998 y de que es una especie dominante en la región norte, se esperaba que la biomasa total de la comunidad de eufáusidos disminuyera considerablemente. Sin embargo, los resultados aquí mostrados contradicen esa expectativa debido a la biomasa de *E. eximia,* la cual durante el verano de 1998 se distribuyó en gran parte de las estaciones de muestreo. Debido a una mayor longitud corporal de los juveniles y adultos de esta especie (10 y 22.5 mm respectivamente), su biomasa reemplazó y superó la de *E. pacifica* (cuyos juveniles y adultos tienen una talla media de 8 y 18 mm). *E. eximia* fue la segunda especie en aportar más carbono al sistema durante 1998-2008 (Tabla 1). Por tanto, la hipótesis de que las especies con afinidades a aguas cálidas no logran reemplazar la biomasa de las templadas fue rechazada.

La distribución de *E. eximia* presenta continuas expansiones y contracciones en su distribución en función del clima. Generalmente su distribución se limita al sur de la península ya que es una especie endémica del Pacífico ecuatorial oriental (Brinton,

1962; Brinton et al., 2000). Durante la temporada del año en que la Corriente de California es débil (otoño-invierno) puede encontrársele un poco más al norte en las estaciones más alejadas de la costa (Brinton, 1973). Además, puede ser transportada hacia zonas más al norte durante eventos cálidos cuando el flujo hacia el polo es mayor, como ocurrió durante El Niño 1997-1998 (Brinton y Townsend, 2003; Ambriz-Arreola, 2007; Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012). Cabe recordar que la variabilidad interanual en la biomasa de *E. eximia* puede no ser tan notoria en regiones sureñas debido a que es una especie habitual en el área sur por su afinidad a aguas cálidas pero en cambio sí mostró anomalías negativas de biomasa (Figura 27) en coincidencia con las anomalías negativas de temperatura durante 1999-2000 y en 2002. Otras especies ecuatoriales que tuvieron una respuesta similar a *E. eximia* fueron *E. diomedeae, S. affine* y *N. flexipes,* las cuales incrementaron su biomasa en el verano de 1998. Sin embargo, en la fase fría del ENSO, *E. diomedeae* tuvo una respuesta diferente ya que las anomalías de biomasa fueron positivas.

E. pacifica y *E. eximia* fueron usadas como indicadoras de la variabilidad interanual por Brinton y Reid (1986), quienes observaron efectos similares al comparar la distribución de eufáusidos en años fríos y cálidos en la región comprendida entre Bahía Monterey, California y Bahía Magdalena, Baja California. Ellos observaron que durante la primavera la población de *E. pacifica* se contrajo al norte de Isla Guadalupe durante los años cálidos (1958, 1984) mientras que en 1962 se le podía observar hasta el Golfo de Ulloa. Simultáneamente otras especies (*N. simplex* en la parte costera y *E. eximia* en la contraparte oceánica) mostraron el efecto contrario.

Considerando la fase fría del ENSO (1999-2000), *E. pacifica* tardó en recuperarse completamente hasta el verano de 2000 donde ya se presentó una anomalía positiva de gran magnitud. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Brinton y Townsend (2003) quienes observaron que la abundancia de *E. pacifica* alcanzó valores máximos en eventos fuertes de La Niña ocurridos entre 1949-2002, presentándose una rápida recuperación de la población. Es probable que el retraso observado en Baja California durante La Niña 1999-2000 se debe a que las anomalías positivas de

temperatura alcanzaron valores muy altos y la transición a condiciones frías fue más gradual en la región norte que en la sur (Figura 9).

Otra especie que también aportó mucha biomasa al sistema es *N. difficilis*, la cual presentó una alta dominancia en las regiones norte y centro de Baja California (Tabla 1). Su biomasa, a diferencia de *E. pacifica,* no se modificó notablemente durante El Niño 1997-1998, aunque si se detectó un repunte en biomasa en la región central. En contraste, *T. gregaria* presentó marcadas anomalías negativas durante el verano de 1998 y continuaron siendo negativas aunque de menor magnitud en 1999. Es de llamar la atención esta diferente respuesta ya que *N. difficilis,* al igual que *T. gregaria* se caracterizan por no presentar una migración vertical diurna, permaneciendo por debajo de la termoclina y evitando la capa superficial (Brinton, 1962; Brinton, 1967b; Youngbluth, 1976; Lavaniegos, 1996; Bucklin, Wiebe, Smolenack, Copley y Clarke, 2002). Es probable que por dicha peculiaridad, la biomasa de *N. difficilis* no haya resultado alterada durante la fase cálida del ENSO 1997-1998 a diferencia de otras especies que migran hacia superficie. Sin embargo, esto no concuerda con el decaimiento observado para *T. gregaria* en 1998 (Figura 39), lo que sugiere que el calentamiento subsuperficial (Durazo y Baumgartner, 2002) podría haber inducido un desplazamiento de la población de *T. gregaria* por debajo de la profundidad de muestreo (200 m), o bien existe otro factor que modifica la distribución y biomasa de estas especies.

En el análisis de componentes principales, *N. difficilis, T. gregaria* y *T. spinifera* fueron agrupadas junto a la variable de clorofila *a* integrada (Figura 76), lo que podría sugerir que la biomasa de dichas especies está determinada por el alimento disponible. Es sabido, que algunas especies de eufáusidos cambian su alimentación dependiendo de las condiciones en las que se encuentren y el tipo o tamaño de alimento que haya en su entorno (Mauchline y Fisher, 1969). Sin embargo, no todas las especies presentan el mismo comportamiento y no hay suficientes estudios que lo documenten. Es probable, que durante El Niño 1997-1998, *N. difficilis* haya tenido mejores posibilidades de sobrevivencia puesto que es un eufáusido aparentemente carnívoro, mientras que *T.*

gregaria es omnívoro (Suh, 1996; Henschke et al., 2015), lo que causó que la biomasa de esta última decayera.

Por otro lado, *E. gibboides* también presentó una respuesta compleja a las fases del ENSO. Como especie del grupo de transición se esperaría encontrar anomalías negativas durante 1998, lo cual no ocurrió (Figura 20). Durante la fase fría, la única anomalía de gran magnitud se observó en 1999 en la región norte pero en el 2000 volvió a disminuir. Sin embargo, *E. gibboides* presenta mayor aporte de contenido de carbono en la región central (Tabla 3). Su distribución fue bastante amplia durante 1999, encontrándose en gran parte de las estaciones del monitoreo. Pese a ello, la biomasa aportada por esta especie no logró compensar la disminución causada a la comunidad de eufáusidos por las especies con afinidad a agua cálida. En el resto de los años, la influencia de *E. gibboides* en la región centro se observó predominantemente en las estaciones más alejadas de la costa (Figura 48), mientras que en la región norte se observó principalmente en las primeras líneas de muestreo (Figura 44). Este patrón en la distribución de *E. gibboides* en las regiones norte y centro parece indicar que su hábitat ideal es donde convergen la masa de agua del Pacífico central y la Corriente California (Brinton y Townsend, 2013), una zona menos eutrófica. Esto se reafirmó con el análisis de componentes principales, dónde se observó que la biomasa de *E. gibboides* se incrementó en función inversa a la concentración de clorofila *a* (Figura 52).

4.2.2. Intrusión subártica y los Niños Modoki (2002-2006)

Posterior al ciclo ENSO 1997-2000 se registraron una serie de cambios en las condiciones oceanográficas en el SCC como fue la intrusión de Agua Subártica (Venrick et al., 2003; Durazo et al., 2005; Gómez-Valdés y Jerónimo, 2009) y tres eventos El Niño, catalogados como eventos CP o Modoki (Ashok et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010).

La intrusión de Agua Subártica se detectó en el SCC a partir de julio de 2002 (Bograd y Lynn, 2003; Huyer, 2003) y fue atribuida al desplazamiento (9º latitudinales hacia el norte) de la Corriente del Pacífico Norte, la cual da origen a la Corriente de California y

la Corriente de Alaska (Freeland y Cummins, 2005). En Baja California, las mínimas anomalías negativas de temperatura se observaron hasta octubre de 2002 afectando principalmente los primeros 200 m de profundidad (Durazo et al., 2005). La intrusión de Agua Subártica trajo consigo agua menos salina y rica en nutrientes lo que generó altas concentraciones de clorofila *a* (Figuras 10 y 11). Dichas anomalías de la temperatura y salinidad causaron un profundo impacto en el ecosistema, ya que a pesar de que se registró un fuerte incremento en la productividad primaria (Gaxiola-Castro et al., 2010), no se observó el mismo patrón en el zooplancton (Lavaniegos, 2009). Este desajuste entre fitoplancton y zooplancton se asoció a una baja abundancia del zooplancton probablemente debida a una disminución drástica de las especies tropicales que fueron afectadas por el rápido enfriamiento (Lavaniegos et al., 2010).

La señal de baja temperatura desapareció a fines de 2002 y a mediados de 2003 se reestableció la posición de la Corriente del Pacífico Norte (Freeland y Cummins, 2005). Sin embargo, la baja salinidad permaneció en la capa superior del mar hasta 2006 frente a Baja California, mientras que ocurrió un incremento de salinidad en el agua de la contracorriente subsuperficial provocando una fuerte estratificación salina en la columna de agua (Durazo et al., 2005; Lavaniegos, 2009). Aunado a ello, ocurrieron eventos El Niño Modoki durante 2002-2003, 2004-2005 y 2005-2006 presentándose anomalías positivas de temperatura superficial relativamente bajas (0.5°C) en el Pacífico central (Ashok et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010). En el SCC se presentó una marcada estratificación térmica (Figura 9), al igual que una disminución de clorofila (Figura 11). Asimismo, se observó un incremento progresivo en la biomasa del zooplancton durante 2003-2006 (Lavaniegos et al., 2010) a pesar de que fue un periodo con baja concentración de clorofila (Gaxiola et al., 2010).

Algunas especies del grupo de transición (*N. difficilis, N. simplex* y *T. gregaria*) mostraron un decaimiento considerable en su biomasa en el verano de 2003 en las regiones centro y sur. Las dos primeras continuaron presentando baja biomasa en 2004 mientras que *T. gregaria* se recuperó. La disminución de estas especies de transición podría ser el reflejo de la combinación de eventos como fue la intrusión de Agua Subártica y El Niño débil de 2002-2003. A pesar de que dichos eventos oceanográficos

se registraron desde 2002, la disminución en la biomasa de estas especies se observó con más claridad hasta 2003. Es probable que el decaimiento en la biomasa de *T. gregaria* y *N. simplex* haya sido en respuesta a las bajas concentraciones registradas de clorofila *a* al ser especies omnívoras, mientras que el descenso en *N. difficilis* posiblemente fue en respuesta a la reducción de crustáceos e invertebrados de menor tamaño de los que se alimenta (Suh, 1996). Esto es consistente con el aumento de carnívoros gelatinosos durante 2003-2007 en el norte de Baja California que provocaron una reducción de crustáceos herbívoros (Lavaniegos, 2009). Anomalías negativas de biomasa durante 2003 y recuperación en 2004 también fueron observadas en las especies templado-cálidas *Nematobrachion flexipes* y *Stylocheiron affine* aunque estuvieron limitadas al área sur. Dado que las anomalías negativas durante 2003 (y en algunos casos 2004) se presentaron predominantemente en las regiones centro y sur podrían atribuirse a la influencia de El Niño 2002-2003.

En contraste, la biomasa de *E. gibboides* sólo presentó anomalías negativas en las regiones norte y centro pero de menor magnitud a las observadas en las especies de transición mencionadas anteriormente (*N. difficilis, T. gregaria* y *N. simplex*). Sin embargo, es de hacerse notar que las anomalías negativas en la región norte se presentaron desde 2001 a 2003, mientras que en la región centro se observó solamente en 2002. Esta caída en la biomasa de *E. gibboides* podría relacionarse con el descenso en la temperatura ocasionado por la intrusión de Agua Subártica. Sin embargo, no existen estudios en otros sectores del SCC enfocados a la variabilidad del contenido de carbono de *E. gibboides* durante este periodo que refuercen este argumento. En el estudio de Brinton y Townsend (2003) del periodo 1950-2002 se encontró que la abundancia de esta especie presentó anomalías negativas de 1999 a 2002 frente al sur de California. Aunque dicho estudio está basado en muestreos de primavera es consistente con los resultados del presente estudio para Baja California norte en los veranos 2001-2002 pero no con el de 1999.

Era de esperarse que la biomasa de *E. pacifica* hubiera repuntado durante la intrusión de Agua Subártica en 2002, presentándose anomalías positivas muy por encima del promedio. Sin embargo, la expectativa no se cumplió posiblemente por encontrarse en

un periodo de re-colonización después de la gran caída que sufrió la población durante El Niño 1997-1998 (Lavaniegos y Ambriz, 2012). Estos resultados difieren con lo observado por Gómez-Gutiérrez, Feinberg, Shaw y Peterson (2007), quienes analizaron la variabilidad en la fecundidad de *E. pacifica* en la costa de Oregon y California durante 1999-2004. Gómez-Gutiérrez et al. (2007) encontraron que el mayor esfuerzo reproductivo de esta especie ocurrió en el verano de 2002 en asociación a la baja temperatura registrada por la intrusión de Agua Subártica y a la alta concentración de clorofila *a.* Esta misma tendencia la encontraron para la especie *T. spinifera*, mientras que en nuestro estudio no se observaron alteraciones en sus niveles de biomasa en ninguna de las regiones durante 2002 (Figura 16).

En cambio, en un estudio realizado por Santora, Ralston y Syderman (2001) en la parte central de la Corriente de California se encontraron resultados distintos en comparación a los de Gómez-Gutiérrez et al. (2007) y a los del presente trabajo. En dicho estudio, se analizó la organización espacial de *E. pacifica* y *T. spinifera* durante los meses de mayo y junio, mediante un monitoreo hidroacústico y muestreos con redes. Entre sus principales resultados destacó la gran abundancia de *E. pacifica* en 2003 en ambas regiones de estudio, mientras que *T. spinifera* presentó sus más altas concentraciones en el Golfo de Farallones tanto en 2002 y 2003.

Otro punto sobresaliente durante el periodo 2002-2006 fue el aumento en la biomasa de las especies del grupo del giro central, las cuales presentaron el mayor contenido de carbono en la región centro (Figura 56). Se observó una diferencia en las respuestas de *E. recurva* y las otras especies representativas del giro central (*E. mutica* y *E. hemigibba*). *E. recurva* fue en gran medida responsable del incremento en biomasa registrado durante 2003-2006 de este grupo biogeográfico. A pesar de que en el ACP se observó que su biomasa es favorecida por agua cálida y oligotrófica (similar a *E. gibboides*), durante el ENSO 1997-2000 se observaron marcadas anomalías negativas de biomasa recuperándose hasta el año 2001 e incrementando su biomasa en años posteriores (Figura 21). Este patrón observado en las regiones norte y centro fue opuesto al de salinidad superficial (Figura 10) pero esta variable física no pareció muy influyente en el ACP (Figura 54). En cambio, se observó una covarianza con el

gradiente de temperatura, por lo que se infiere que le favorecen condiciones de estratificación térmica como se observó durante los eventos débiles de El Niño-CP que ocurrieron en 2002-2003, 2004-2005 y 2006-2007 (Ashok et al., 2007; Lee y McPhaden, 2010). Cabe señalar, que las estaciones de muestreo en la región central se prolongaron 150 km de distancia adicional comparados con los demás transectos, lo que pudo influir en el aporte de biomasa del grupo del giro central. Sin embargo, el análisis de conglomerados de la comunidad de eufáusidos mostró que el aporte en biomasa de dicho grupo en las estaciones alejadas de las líneas 117 y 120 no influyó grandemente, ya que a pesar del incremento registrado, fue mayor la contribución de las especies de transición (Figuras 47 y 48).

4.2.3. Intensificación de las surgencias y La Niña (2005-2008)

Finalmente, el último periodo de estudio del presente trabajo se caracterizó por la intensificación de las surgencias en el SCC (McClatchie et al., 2009) y por un evento intenso y prolongado de La Niña en 2007-2008 (Lee y McPhaden, 2010).

Durante 2005 y parte de 2006, se presentaron diferencias regionales en las condiciones oceanográficas a lo largo del SCC. En el norte de California, se observó un retraso en el inicio temporal de surgencias costeras (Schwing et al., 2006), lo que resultó en anomalías positivas de temperatura y negativas de salinidad durante la primavera e inicios de verano, similares a las de años anteriores (Peterson et al., 2006; Goericke et al., 2007). Dicho retraso en la estacionalidad de las surgencias, se reflejó en los distintos niveles tróficos del ecosistema como lo fue en la biomasa del zooplancton y en el reclutamiento de gran variedad de peces y aves, por ejemplo, la merluza del Pacífico *Merluccius productos* y el mérgulo sombrío *Ptychoramphus aleuticus* (Peterson et al., 2006; Sydeman et al., 2006; Goericke et al., 2007). Sin embargo, este patrón fue muy diferente al observado en la región mexicana del sector sur de SCC, ya que se observaron anomalías de temperatura por debajo del promedio y un incremento en la biomasa del zooplancton, sobretodo de copépodos y eufáusidos (Peterson et al., 2006; Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012).

Posteriormente, durante 2006-2007 se registraron fuertes vientos anómalos que propiciaron la intensidad en las surgencias, lo que aunado al evento fuerte de La Niña 2007-2008 causó una elevada concentración de clorofila *a* y salinidades por encima del promedio pero sólo se registraron fuertes anomalías negativas en la temperatura en invierno de 2007-2008 (McClatchie et al., 2008) y de nuevo en el invierno de 2008-2009 (Durazo, 2009; McClatchie et al., 2009). El incremento en la productividad primaria fue generalizado en el SCC mientras que para el efecto sobre el zooplancton solo existen evidencias locales, como por ejemplo el incremento de copépodos boreales frente a Oregon (Peterson, 2009). Asimismo, se observó la recuperación de peces y aves que habían sido afectados negativamente en años anteriores (McClatchie et al., 2009).

En 2005, la biomasa de *E. pacifica* y *T. spinifera* repuntó considerablemente en las regiones norte y centro de Baja California con el fortalecimiento de las surgencias (Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012). El incremento de *E. pacifica* y *T. spinifera* en el verano de 2005 contrastó con el colapso en la biomasa registrado en regiones norteñas del SCC como el norte de California y Oregon donde prevalecieron condiciones cálidas (Peterson et al., 2006). Estas especies son el principal alimento del ave *P. aleuticus*, misma que reportó una falla reproductiva del 100% desde la frontera de EUA-Canadá hasta el norte de California (Sydeman et al., 2006). Las aves migraron hacia el sur de California y Baja California donde habían altas biomasas de *E. pacificia* y *T. spinifera*. Sin embargo, el éxito de crianza de *P. aleuticus* que anidaron en las islas San Benito, B. C., también fue muy reducido a pesar del incremento en la biomasa de dichas especies de eufáusidos (Wolf, Sydeman, Hipfner, Abraham y Tershy, 2009).

El impacto de la disminución de eufáusidos en niveles tróficos superiores en las regiones al norte de California en 2005 fue analizado mediante un conjunto de modelos acoplados utilizando como partícula a *E. pacifica* (Dorman, Powell, Sydeman y Bograd, 2011). Dorman et al. (2011) encontraron que el flujo hacia el polo durante el invierno de 2005 trasladó las partículas a regiones más al norte de cabo Mendocino, alejándolas del Golfo de Farallones, zona de alimentación del salmón y algunas aves. Asimismo, se produciría una alta mortandad de *E. pacifica* por inanición en primavera de 2005 causada por el retraso en las surgencias.

Por otro lado, nuestros resultados concuerdan con variaciones interanuales en la biomasa de *E. pacifica* que observó Tanasichuk (1998a) en Barkley Sound, Canadá durante el periodo de 1991-1997. Tanasichuk (1998a) concluye que el mayor contenido de carbono ocurrió en respuesta al incremento en la intensidad de surgencias, lo que dio pie a un periodo con altos niveles de fitoplancton y por tanto un elevado reclutamiento y alta producción de eufáusidos adultos.

La biomasa de *N. simplex* también repuntó en 2005 en las regiones centro y sur principalmente en zonas cercanas a la costa, mientras que *T. gregaria* sólo aumentó en la región sureña (Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012). *N. difficilis* recuperó su biomasa en 2005 posiblemente por el incremento en las surgencias (Figura 12), lo cual favoreció el aumento de presas herbívoras (Lavaniegos et al., 2010).

La intensificación de las surgencias continúo durante el resto del periodo 2006-2008, con la excepción de anomalías negativas en la primavera de 2006 en las regiones centro y sur (Figura 12). Las máximas anomalías positivas en 2007 y 2008 coincidieron con un evento La Niña. En general, *E. pacifica, N. difficilis, T. gregaria, T. spinifera* y *N. flexipes* incrementaron su biomasa durante La Niña 2007-2008, mientras que *E. gibboides, E. mutica* y *E. hemigibba* presentaron un patrón opuesto. De acuerdo a los resultados del ACP, las condiciones ideales para el desarrollo de estas tres últimas especies son aguas cálidas oligotróficas, lo opuesto a las condiciones ambientales observadas en 2007-2008 cuando se caracterizó el sistema por la baja temperatura superficial y el incremento en la concentración de clorofila *a.*

Es de hacerse notar que la biomasa de *E. eximia* no disminuyó en ninguna de las regiones durante La Niña 2007-2008. Sin embargo, si se observó una gran caída en la biomasa de las larvas del Grupo 1A en la región sur (Figura 29), posiblemente por tener una mayor composición por parte de *E. eximia* y *E. recurva,* cuyas reproducciones se ven desfavorecidas con temperaturas frías (Brinton, 1967a).

Cabe destacar, que las dos especies del género *Thysanoessa* (*T. gregaria* y *T. spinifera*) mostraron una tendencia a aumentar su biomasa en la región sur (Figuras 37

y 39), lo que podría estar en relación directa con el aumento en la clorofila *a* y las anomalías negativas en la temperatura debido a la intensificación de las surgencias y La Niña 2007-2008. Tanasichuk (1998b) observó resultados similares al analizar la variabilidad de *T. spinifera* en Barkley Sound, Canadá durante 1991-1997. Entre sus resultados encontró que la biomasa de *T. spinifera* era mayormente favorecida con surgencias débiles debido al estrecho intervalo de tolerancia que tiene la especie a los cambios en la temperatura (estenoterma). Además de las dos especies del género *Thysanoessa*, *E. recurva* del grupo del giro central también mostró un incremento en su biomasa a lo largo del periodo de estudio en las regiones norte y centro. Por el contrario, *E. gibboides* y *E. mutica* disminuyeron su contenido de carbono en la región sur principalmente.

El incremento en la intensidad de las surgencias observado en los últimos años ha sido asociado con el calentamiento global (Bakun et al., 2015). Si la intensificación de las surgencias continua podría reducirse la producción fitoplanctónica, ya que a pesar de existir un mayor aporte de nutrientes, la excesiva turbulencia causaría una capa de mezcla más profunda inducida por los vientos con limitación de luz (Bakun et al., 2015). Esto su vez produciría una disminución de la productividad secundaria. Sin embargo, las series de tiempo aquí mostradas no muestran dicho efecto, al contrario, se observó el aumento en la biomasa de algunas especies de eufáusidos posiblemente porque sólo se cubren los primeros años de la intensificación de las surgencias (2005-2008).

Si bien, las series de tiempo presentadas en este estudio no son tan largas como las mostradas por Brinton y Townsend (2003), en las cuales se puede observar inclusive, la variabilidad de la abundancia de eufáusidos durante cambios de fase de la Oscilación Decenal del Pacífico. A pesar de eso y de que las muestras utilizadas aquí fueron únicamente del verano, se logró obtener una estimación detallada de los cambios que han ocurrido en la comunidad de eufáusidos durante los últimos años a lo largo de la península de Baja California. No obstante, sería adecuado analizar la variabilidad interanual en otras épocas del año y de un periodo más prolongado con la finalidad de observar si existen cambios en la composición de la comunidad, o bien, observar si las mismas especies u otras presentan tendencia a aumentar o disminuir su biomasa.

5. Conclusión

1. Las especies de eufáusidos que aportaron el mayor contenido de carbono al ecosistema durante los veranos del periodo 1998-2008 fueron *Euphausia eximia, E. gibboides, E. pacifica, Nycthiphanes simplex, Nematoscelis difficilis* y *Thysanoessa gregaria*, siendo *N. difficilis* la más abundante y la de mayor contribución en biomasa.

2. Se observaron diferencias regionales en biomasa consistentes en que la región norte presentó un contenido de carbono significativamente menor que las regiones centro y la sur.

3. *N. difficilis* y *E. pacifica* fueron las especies dominantes de la mayoría de los conglomerados de la región norte. La región central mostró mayor diversidad pero dominancia por parte de *N. difficilis* o *E. gibboides.* En cambio, al sur destacaron el gran conglomerado dominado por *E. eximia* y el grupo de menor tamaño pero con mayor aporte de carbono dominando por *N. simplex.*

4. La variabilidad interanual de las biomasas de eufáusidos totales en cada región únicamente resultó estadísticamente significativa para la región centro. Los años con altas biomasas fueron 2000, 2002, 2005, 2007 y 2008.

5. *Euphausia eximia* fue la especie indicadora del grupo ecuatorial que mostró mayor influencia durante el verano de El Niño 1997-1998, cuya biomasa sustituyó la de especies de transición (*E. pacifica* y *T. gregaria* principalmente). Estas últimas, se caracterizaron por ser especies indicadoras de La Niña 1998-1999 y 2007-2008.

6. La intrusión de Agua Subártica en 2002 en combinación con el evento El Niño-CP 2002-2003 causaron una marcada disminución en las biomasas de *N. difficilis, N. simplex* y *T. gregaria* en el verano de 2003, recuperándose la última en 2004, mientras que las dos primeras hasta 2005.

7. Se registró un incremento en la biomasa de eufáusidos del grupo del giro central durante los eventos débiles de El Niño-CP (2002-2003, 2004-2005 y 2006-2007) sobre todo en la región centro de Baja California. Este aumento fue en mayor medida por el aporte de carbono de *E. recurva, E. mutica* y *E. hemiggiba*.

8. Otros eventos interanuales importantes, fueron la intensificación de las surgencias y el evento fuerte de La Niña 2007-2008. Ambos produjeron un aumento en la biomasa de las especies de transición como *E. pacifica, N. simplex*, *T. gregaria* y *T. spinifera.*

9. Durante el periodo de 1998-2008, se observó una tendencia creciente en la biomasa de las dos especies del género *Thysanoessa*, así como de *E. recurva.* Por el contrario, *E. gibboides* y *E. mutica* presentaron una tendencia decreciente pero en la región sur únicamente.

10. Con apoyo del análisis de componentes principales, se encontró que la temperatura superficial, la clorofila *a* integrada y los gradiente de temperatura y salinidad fueron las principales variables ambientales que controlan la distribución y biomasa de las distintas especies de eufáusidos en el sector sur de la Corriente de California.

Lista de referencias

Ambriz-Arreola, I. (2007). *Estudio multivariado de las comunidades de eufáusidos del sector sur de la Corriente de California , durante el ciclo ENSO 1997-1999.* Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científico y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada , Baja California , México.

Ashok, K., Behera, S. K., Rao, S. A., Weng, H. and Yamagata, T. (2007). El Niño Modoki and its possible teleconnection. *J Geophys Res*, *112*.

Baker, A. de C., Boden, B. P. and Brinton, E. (1990). *A practical Guide to the Euphausiids of the World*. Natural History (pp. 1-94).

Bakun, A. (1996). *Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics* (pp. 323). California Sea Grant System, National Oceanic and Atmospheric Administration.

Bakun, A., Black, B. A., Bograd, S. J., García-Reyes, M., Miller, A. J., Rykaczewski, R. R. and Sydeman, W. J. (2015). Anticipated Effects of Climate Change on Coastal Upwelling Ecosystems. *Curr Clim Change Rep*, *1*(2), 85-93.

Bakun, A. and Nelson, C. S. (1977). Climatology of upwelling related processes of Baja California. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, *19*, 107-127.

Banner, A. H. (1949). A taxonomic study of the Mysidacea and Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific (Pt. III) Euphausiacea. *Trans Roy Soc Canadian Inst*, *28*(58), 2-49.

Bjerknes, J. (1969). Atmospheric teleconnections from the equatorial Pacific. *Mon Weather Rev*, *97*(3), 163-172.

Boden, B. P. (1950). The Post-Naupliar Stages of the Crustacean Euphausia pacifica. *T Am Microsc Soc*, *69*(4), 373-386.

Boden, B. P. (1951). The egg and larval stages of *Nycthiphanes simplex*, a euphausiid crustacean from California. *P Zool Soc Lond*, *121*, 515-527.

Boden, B. P., Johnson, M. W. and Brinton, E. (1955). The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. *Bull Scripps Inst Oceanogr*, *6*(8), 287-400.

Bograd, S. J. and Lynn, R. J. (2003). Anomalous subarctic influence in the southern California Current during 2002. *Geophys Res Lett*, *30*(15), 8020.

Brinton, E. (1962). The distribution of Pacific euphausiids. *Bull Scripps Inst Oceanogr*, *8*, 21-270.

Brinton, E. (1967a). Distributional atlas of Euphausiacea (Crustacea) in the California Current region, Part I. *Calif Coop Ocean Fish Invest Atlas*, *5*, 1-275.

Brinton, E. (1967b). Vertical migrations and avoidance capability of the euphausiids in the California Current. *Limnol. Oceanogr*, *12*, 451-483.

Brinton, E. (1973). Distributional atlas of Euphausiacea (Crustacea) in the California Current region, Part II. *Calif Coop Oecanic Fish Invest Atlas*, *18*, 1-336.

Brinton, E. (1976). Population Biology of *Euphausia pacifica* off southern California. *Fish B-NOAA*, *74*(4), 733-762.

Brinton, E. (1996). Euphausiacea. In: R. Gasca and E. Suárez (Eds.). *Introducción al estudio del zooplancton marino* (pp. 29-341). ECOSUR/CONACYT.

Brinton, E., Ohman, M. D., Townsend, A. W., Knight, M. D. and Bridgeman, A. L. (2000). *Euphausiids of the World Ocean*. World Biodiversity Database CD-ROM Series, Expert Center for Taxonomic Identification, University of Amsterdam.

Brinton, E. and Reid, J. L. (1986). On the effects of interannual variations in the circulation and temperature upon the euphausiids in the California Current. *UNESCO Tech Pap Mar Sci*, *49*, 35-41.

Brinton, E. and Townsend, A. (2003). Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep-Sea Res Pt II*, *50*(14-16), 2449-2472.

Bucklin, A., Wiebe, P. H., Smolenack, S. B., Copley, N. J. and Clarke, M. E. (2002). Integrated biochemical, molecular genetic, and bioacoustical analysis of mesoscale variability of the euphausiid *Nematoscelis difficilis* in the California Current. *Deep-Sea Res Pt I, 49*, 437-462.

Checkley, D. M. and Barth, J. A. (2009). Patterns and processes in the California Current System. *Progr Oceanogr*, *83*(1-4), 49-64.

Clarke, K. R. and Warwick, R. M. (1994). *Change in marine communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Plymouth: Plymouth Marine Natural Laboratory.

Dorman, J. G., Powell, T. M., Sydeman, W. J. and Bograd, S. J. (2011). Advection and starvation cause krill (*Euphausia pacifica*) decreases in 2005 Northern California coastal populations: Implications from a model study. *Geophys Res Lett*, *38*.

De Silva-Dávila, R., Palomares-García, R., Martínez-López, A. and Carballido-Carranza, M. A. (2002). Standing stock of *Nyctiphanes simplex* in the southern region of the California Current System. *J Plankton Res*, *24*(10), 1057-1066.

Durazo, R. (2009). Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997–2008. *Progr Oceanogr*, *83*, 361-368.

Durazo, R. and Baumgartner, T. (2002). Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Progr Oceanogr*, *54*, 7–31.

Durazo, R., Gaxiola-Castro, G., Lavaniegos-Espejo, B., Castro-Valdez, R., Gómez-Valdés, J. and Mascarenhas Jr., A. D. S. (2005). Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002-2003 : A weak El Niño and subarctic water enhancement. *Cienc Mar*, *31*(3), 537–552.

Durazo, R., Ramírez-Manguilar, A. M., Miranda, L. E. and Soto-Mardones, L. A. (2010). Climatologia de variables hidrográficas. In: G. Gaxiola-Castro and R. Durazo (Eds.), *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007* (pp. 1-501).

Freeland, H. J. and Cummins, P. F. (2005). Argo: A new tool for environmental monitoring and assessment of the world's oceans, an example from the N.E. Pacific. *Progr Oceanogr*, *64*, 31-44.

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 del fitoplancton. En: G. Gaxiola-Castro y R. Durazo (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007. Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California.* (pp. 59–85). SEMARNAT/INE/CICESE/UABC

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-Valdez, J., Hyrenbach, K. D., Bradley, R. W., Weise, M. J., Harvey, J. T., Collins, C. and Lo, N. C. H. (2007). The State of the California Current, 2006-2007: Regional and Local Processes Dominate. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep, 48*, 33–66.

Gomez, J. G. (1995). Distribution patterns , abundance and population dynamics of the euphausiids *Nyctiphanes simplex* and *Euphausia eximia* off the west coast of Baja California, Mexico. *Mar Ecol Prog Ser*, *119*, 63-76.

Gómez-Gutiérrez, J., De Silva-Dávila, R. and Lavaniegos-Espejo, B. (1996). Growth production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* on the coastal shelf off Bahia Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Mar Ecol Prog Ser*, *138*, 309-314.

Gómez-Gutiérrez, J., Feinberg, L. R., Shaw, T. C. and Peterson, W. T. (2007). Interannual and geographical variability of the brood size of the euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa spinifera* along the Oregon coast (1999-2004). *Deep-Sea Res Pt I*, *54*, 2145-2169.

Gómez-Gutiérrez, J., Gónzalez-Chávez, G., Robinson, C. J. and Arenas-Fuentes, V. (1999). Latitudinal changes of euphausiid assemblages related to the morphological

variability of the sound scattering layer along Baja California, October 1994*, *Sci Mar, 63*(1), 79-91.

Gómez-Gutiérrez, J. and Robinson, C. J. (1997). Circadian biomass and abundance changes of five euphausiid species along the west coast of Baja California México, December 1993. *Sci Mar*, *61*(1), 27-35.

Gómez-Valdés, J. and Jerónimo, G. (2009). Upper mixed layer temperature and salinity variability in the tropical boundary of the California Current, 1997-2007. *J Geophys Res*, *114*(C3), 1-14.

Gopalakrishnan, K. (1973). Development and growth studies of the euphausiid *Nematoscelis difficilis* (Crustacea) based on reading. *Bull Scripps Inst Oceanogr Univ of California*, *20*, 1-87.

Hansen, H. J. (1911). The genera and species of the orden Euphausiacea, with an account of remarkable variation. *Bull. Inst. Oceangr Monaco*, *210*, 1-54.

Hansen, H. J. (1912). Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer “Albatros”. The Schizopoda. *Mem Mus Comp Zool Harv, 35*, 173-296.

Heath, W. A. (1977). *The ecology and harvesting of Euphausiids in the Strait of Georgia*. Thesis of Doctor in Philosophy Degree. University of British Columbia, Vancouver. 201 p.

Henschke, N., Everett, J. D., Suthers, I. M., Smith, J. A., Hunt, B. P. V, Doblin, M. A. and Taylor, M. D. (2015). Zooplankton trophic niches respond to different water types of the western Tasman Sea: A stable isotope analysis. *Deep-Sea Res Pt I*, *104*, 1-8.

Hernández-Trujillo, S., Gómez-Ochoa, F. and Verdugo-Diaz, G. (2001). Dinámica del plancton en la región sur de la Corriente de California. *Rev Biol Trop*, *49*(1), 15-30.

Holmes, S. J. (1900). California stalk-eyed Crustacea. *Occ Pap Calif Acad Sci*, *7*, 1-262.

Huyer, A. (1983). Coastal upwelling in the California Current System. *Progr Oceanogr*, *12*, 259-284.

Huyer, A. (2003). Preface to special section on enhanced Subarctic influence in the California Current, 2002. *Geophys Res Lett*, *30*(15), 8019.

Iguchi, N. and Ikeda, T. (1999). Production, metabolism and P:B ratio of Euphausia pacifica (Crustacea: Euphausiacea) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol Ecol*, *46*(1), 68-74.

Jerónimo, G. y Gomez Valdes, J. (2006). Promedios de temperatura y salinidad sobre una superficie isopícnica en la capa superior del océano frente a Baja California. *Cienc Mar*. 32(4): 1-8.

Jerónimo, G. and Gómez-Valdés, J. (2007). A subsurface warm-eddy off northern Baja California in July 2004. *Geophys Res Lett, 34*(6), 1-5.

Keister, J. E., Johnson, T. B., Morgan, C. A. and Peterson, W. T. (2005). Biological indicators of the timing and direction of warm-water advection during the 1997/ 1998 El Niño off the central Oregon coast, USA. *Mar Ecol Prog Ser 295*, 43-48.

Kim, H. S., Yamaguchi, A. and Ikeda, T. (2009). Abundance, biomass and life cycle patterns of euphausiids (*Euphausia pacifica, Thysanoessa inspinata and T. longipes*) in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Plankton Benthos Res*, *4*(2), 43-52.

Knight, M. D. (1975). The larval development of Pacific *Euphausia gibboides* (Euphausiacea). *Fish B-NOAA*, *73*(1), 145-168.

Knight, M. D. (1980). Larval development of *Euphausia eximia* (Crustace: Euphausiacea) with notes on its vertical distribution and morphological divergence between populations. *Fish B-NOAA, 78*(2), 313-335.

Lavaniegos, B. E. (1992). Growth and larval development of *Nyctiphanes simplex* in laboratory conditions. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep, 33*, 162-171.

Lavaniegos-Espejo, B. E. (1993). *Estructura de las poblaciones de eufáusidos (Crustacea) en la zona de transición de punta Eugenia, Baja California, con referencia particular a la producción de Nyctiphanes simplex*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México. 246 p.

Lavaniegos, B. E. (1994). Dispersion and development patterns in larvae of *Nyctiphanes simplex* (Euphausiacea) in the upwelling region off Baja California. *Mar Ecol Prog Ser*, *106*, 207-225.

Lavaniegos, B. E. (1995). Production of *Nyctiphanes simplex* in Vizcaino Bay, western Baja California. *J Crustac Biol*, *15*(3), 444-453.

Lavaniegos, B.E. (1996). Vertical distribution of euphausiid life stages in waters adjacent to Baja California. *Fish B-NOAA, 94*(2), 300-312.

Lavaniegos, B.E. (2009). Influence of a multiyear event of low salinity on the zooplankton from Mexican eco-regions of the California Current. *Progr Oceanogr*, *83*(1), 369-375.

Lavaniegos, B. E., Ambriz-Arreola, I., Hereu, C. M., Jiménez-Pérez, L. C., Cadena-Ramírez, J. L., García-García, P. (2010). Variabilidad estacional interanual del zooplancton. En: G. Gaxiola-Castro y R. Durazo (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007. Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California.* (pp. 59–85). SEMARNAT/INE/CICESE/ UABC

Lavaniegos, B. E. and Ambriz-Arreola, I. (2012). Interannual variability in krill off Baja California in the period 1997-2005. *Progr Oceanogr*, *97-100*, 164-173.

Lavaniegos, B. E. and Ohman, M. D. (2007). Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progr Oceanogr*, *75*(1), 42-69.

Lee, T. and McPhaden, M. J. (2010). Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific. *Geophys Res Lett*, *37*(14).

Lindsey, R. (2013, Febrero 4). In Watching for El Nino and La Niña, NOAA Adapts to Global Warmings. Recuperado el 28 de abril de 2015, de: http://www.noaanews.noaa.gov/stories2005/s2428.htm

Lynn, J. and Simpson, J. J. (1987). The California Current System : The Seasonal Variability of its Physical Characteristics. *J Geophys Res*, *92*, 12947-12966.

Lynn, R. J., Bograd, S. J., Chereskin, T. K. and Huyer, A. (2003). Seasonal renewal of the California Current: The spring transition off California. *J Geophys Res*, *108*(C8), 3279.

Marinovic, B. B., Croll, D. A., Gong, N., Benson, S. R. and Chavez, F. P. (2002). Effects of the 1997 – 1999 El Niño and La Niña events on zooplankton abundance and euphausiid community composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. *Progr Oceanogr*, *54*, 265-277.

Mauchline, J. and Fisher, R. (1969). The Biology of Euphausiids. *Adv Mar Biol*, *7*, 1-454.

McClatchie, S., Goericke, R., Koslow, J. A., Schwing, F. B., Bograd, S. J., Charter, R., Watson, W., Lo, N., Hill, K., Gottschalk, J., L'Heureux, M., Xue, Y., Peterson, W. T., Emmett, R., Collins, C., Gaxiola-Castro, G., Durazo, R., Kahru, M., Mitchell, B. G., Hyrenbach, K. D., Sydeman, W. J., Bradley, R. W., Warzybok, P. and Bjorkstedt, E. (2008). The state of the California Curretn, 2007-2008: La Niña conditions and their effects on the ecosistem. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, *49*, 39-76.

McClatchie, S., Goericke, R., Schwing, F. B., Bograd, S. J., Peterson, W. T., Emmett, R., Charter, R., Watson, W., Lo, N.,Hill, K., Collins, C., Kahru, M. Mitchell, B. G., Koslow, J. A., Gómez-Valdes, J., Lavaniegos, B. E., Gaxiola-Castro, G., Gottschalk, J., L'Heureux, M., Xue, Y., Manzano-Sarabia, M., Bjorkstedt, E., Ralston, S., Field, J., Rogers-Bennett, L., Munger, L., Campbell, G., Merkens, K., Camacho, D., Havron, A., Douglas, A. and Hildebrand, J. (2009). The state of the California Current, spring 2008-2009: Cold conditions drive regional differences in coastal production. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, *50*, 43-68.

McPhaden, M. J. (1999). Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño. *Science*, *283*, 950-954.

McPhaden, M. J. (2002). El Niño and La Niña: Causes and Global Consequences. In: D. M. C. MacCracken and D. J. S. Perry (Eds.). *Encyclopedia of Global Environmental Change* (Vol. 1, pp. 353-370). Encyclopedia of Global Envoronmental Change.

McPhaden, M. J. (2004). Evolution of the 2002/03 El Niño*. *B Am Meteorol Soc*, *85*(5), 677-695.

Miranda-Bojórquez, L.E., Durazo R. y Lavaniegos B.E. (2009). Informe de datos de CTD. Campaña IMECOCAL 0807. B/O Francisco de Ulloa. Julio 14 a Agosto 02 del 2008. Informe Técnico, Departamento de Oc. Biológica, CICESE (pp. 154).

NOAA News Online. 2005. World Meteorological Organization Region IV adopts consensus El Niño and La Niña Index and Definitions. NOAA National Weather Service, Recuperado el 28 de abril de 2015, de: (http://www.noaanews.noaa.gov/stories2005/s2428.htm)

Pérez-Brunius, P. (2007). Comparison of upwelling indices off Baja California derived from three different wind data sources. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, *48*, 204-214.

Peterson, W. T. (2009). Copepod species richness as an indicator of long-term changes in the coastal ecosystem of the northern California Current. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, *50*, 73-81.

Peterson, W. T., Emmett, R., Goericke, R., Venrick, E., Mantyla, A., Bograd, S. J., Schwing, F. B., Lo, N., Watson, W., Barlow, J., Lowry, M., Ralston, S., Forney, K. A., Laveniegos, B. E., Sydeman, W. J., Hyrenbach, D., Bradley, R. W., Warzybok, P., Chavez, F., Hunter, K., Benson, S., Weise, M. and Harvey, J. (2006). The State of the California Current, 2005-2006: Warm in the North, Cool in the South. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep, 47*, 30-74.

Reid, J., Brinton, E., Fleminger, A., Venrick, E. and McGowan, J. A. (1978). Ocean circulation and marine life. In: H. Charnock and G. Deacon (Eds.). *Advances in oceanography* (pp. 65-130). Plenun Press New York.

Roden, I. (1971). Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific. *J Geophys Res*, *5*, 3462-3475.

Ross, R. (1982). Energetics of *Euphausia pacifica*. I.Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. *Mar Biol*, *68*, 1-13.

Santora, J. A., Ralston, S. and Sydeman, W. J. (2011). Spatial organization of krill and seabirds in the central California Current. *ICES J Mar Sci*, *68*(7), 1391-1402.

Sars, G. O. (1885). Report on the Schizopoda collected by H. M. S. *Challenger* Expedition during the years 1873-1876. *Challenger Rep*,*13*(3), 1-228.

Schwing, F. B., Bond, N. A., Bograd, S. J., Mitchell, T., Alexander, M. A. and Mantua, N. (2006). Delayed coastal upwelling along the U.S. West Coast in 2005: A historical perspective. *Geophys Res Lett*, *33*.

Soto-Mardones, L., Parés-Sierra, A., Garcia, J., Durazo, R. and Hormazabal, S. (2004). Analysis of the mesoscale structure in the IMECOCAL region (off Baja California) from hydrographic, ADCP and altimetry data. *Deep-Sea Res Pt II*, *51*(6-9), 785-798.

Suh, H.-L. (1996). The gastric mill of euphausiid crustaceans : a comparison of eleven species. *Hydrobiologia*, *321*, 235-244.

Sydeman, W. J., Bradley, R. W., Warzybok, P., Abraham, C. L., Jahncke, J., Hyrenbach, K. D., Kousky, V., Hipfner, J. M. and Ohman, M. D. (2006). Planktivorous auklet *Ptychoramphus aleuticus* responses to ocean climate, 2005: Unusual atmospheric blocking? *Geophys Res Lett*, *33*(22).

Taki, K. (2006). Biomass and production of the euphausiid *Euphausia pacifica* along the coastal waters off north-eastern Japan. *Fisheries Sc*, *72*, 221-232.

Tanasichuk, R. W. (1998a). Interannual variations in the population biology and productivity of *Euphausia pacifica* in Barkley Sound, Canada, with special reference to the 1992 and 1993 warm ocean years, *Mar Ecol Prog Ser*, *173*(1957), 163-180.

Tanasichuk, R. W. (1998b). Interannual variations in the population biology and productivity of *Thysanoessa spinifera* in Barkley Sound, Canada, with special reference to the 1992 and 1993 warm ocean years. *Mar Ecol Prog Ser*, *173*, 163-180.

Vázquez-Peralta, H. J. (2011). *Patrones de circulación superficial frente a Baja California. Tesis de Doctorado en Ciencias*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México. 133 p.

Venrick, E., Gaxiola-castro, G., Bograd, S. J., Checkley, D., Durazo, R., Gaxiola-Castro, G., Hunter, J., Huyer, A., Hyrenbach, K. D., Laveniegos, B. E., Mantyla, A., Schwing, F. B., Smith, R. L., Sydeman, W. J. and Wheeler, P. A. (2003). The state of the California Current, 2002-2003: Tropical and subarctic influences vie for dominance. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep, 44*, 28-60.

Wolf, S. G., Sydeman, W. J., Hipfner, J. M., Abraham, C. L. and Tershy, B. R. (2009). Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology*, *90*(3), 742-753.

Youngbluth, M. J. (1976). Vertical distribution and diel migration of euphausiids in central region of California Current. *Fish B-NOAA, 74*(4), 925-936.

Zar, J. (1996). *Biostatistical Analysis*. (3th ed.). New Jersey, Prentice Hall. 662 p.

Zaytsev, O., Cevantes-Duarte, R., Montante, O. and Gallegos-Garcia, A. (2003). Coastal Upwelling Activity on the Pacific Shelf of the Baja California Peninsula. *J Oceanogr*, *59*, 489-502.

Apéndice 1

Resultados de la comparación interanual de biomasa de eufáusidos totales en la región centro por pares con la prueba Mann-Whitney. En la parte superior de la diagonal se muestran los valores de *p* y en la parte inferior los valores de *z*. Asimismo, se muestran entre paréntesis las medianas de cada año.

Años	**1998** (2364)	**1999** (1851)	**2000** (3601)	**2001** (1542)	**2002** (2650)	**2003** (1427)	**2004** (1140)	**2005** (2790)	**2006** (955)	**2007** (2420)	**2008** (3190)
1998		0.598	0.235	0.624	0.510	0.139	0.112	0.843	0.091	0.778	0.462
1999	0.527		0.119	0.943	0.166	0.157	0.075	0.225	0.045	0.196	0.256
2000	-1.187	-1.559		0.201	0.644	0.023	0.012	0.326	0.011	0.424	0.831
2001	0.490	0.071	1.279		0.227	0.271	0.121	0.256	0.083	0.210	0.171
2002	-0.659	-1.386	0.462	-1.208		0.027	0.007	0.603	0.011	1.000	0.776
2003	1.480	1.415	2.277	1.102	2.216		0.673	0.014	0.409	0.014	0.030
2004	1.587	1.780	2.506	1.551	2.703	0.422		0.007	0.657	0.007	0.022
2005	-0.198	-1.212	0.981	-1.137	0.520	-2.462	-2.703		0.004	0.902	0.522
2006	1.688	2.001	2.546	1.732	2.546	0.826	0.444	2.855		0.005	0.016
2007	-0.282	-1.292	0.800	-1.254	0.000	-2.462	-2.676	-0.123	-2.807		0.790
2008	-0.735	-1.137	0.213	-1.369	-0.284	-2.165	-2.286	-0.640	-2.406	-0.266	

Apéndice 2

Composición de especies en los conglomerados. Se muestra su biomasa media (BM), similitud media (SM), desviación estándar de la similitud (Sim/DE), contribución relativa a la similitud del grupo (% SM) y contribución acumulada (% Acum). Los datos de biomasa (µg C m^{-3}) fueron previamente transformados con la función *log (x+1)*.

A) **REGIÓN NORTE:**

Grupo A Similitud media: 71.97 n = 14

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia pacifica	3.11	16.98	5.06	23.60	23.60
Nematoscelis difficilis	2.89	16.36	7.97	22.73	46.33
Euphausia gibboides	1.86	9.79	3.98	13.60	59.93
Thysanoessa gregaria	1.82	8.80	2.70	12.23	72.16
Euphausia recurva	1.27	5.22	1.59	7.25	79.42
Stylocheiron affine	0.86	3.65	1.76	5.08	84.49
Thysanoessa spinifera	1.12	2.91	0.70	4.04	88.54
Stylocheiron longicorne	0.62	2.23	1.14	3.10	91.63
Stylocheiron maximum	0.49	1.38	0.86	1.92	93.55
Euphausia hemigibba	0.51	1.30	0.63	1.80	95.36
Euphausia eximia	0.57	1.17	0.44	1.63	96.99
Nematobrachion flexipes	0.45	0.86	0.53	1.19	98.18
Euphausia mutica	0.28	0.52	0.49	0.72	98.89
Nyctiphanes simplex	0.23	0.31	0.33	0.42	99.32
Euphausia diomedeae	0.22	0.23	0.25	0.32	99.64
Thysanopoda astylata	0.14	0.13	0.23	0.18	99.82
Stylocheiron suhmii	0.10	0.12	0.39	0.17	99.98
Nematoscelis tenella	0.07	0.01	0.13	0.02	100.00
Nematoscelis atlantica	0.01	0.00		0.00	100.00

Grupo B Similitud media: 70.82 n = 28

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	2.69	21.07	5.14	29.75	29.75
Euphausia pacifica	2.56	19.42	3.84	27.41	57.16
Thysanoessa gregaria	2.06	16.46	5.59	23.25	80.41
Euphausia gibboides	0.86	4.28	1.20	6.04	86.45
Stylocheiron affine	0.63	2.83	0.95	3.99	90.44
Nematobrachion flexipes	0.42	1.63	0.73	2.31	92.75
Nyctiphanes simplex	0.46	1.45	0.52	2.05	94.80
Stylocheiron maximum	0.34	1.11	0.62	1.56	96.36
Euphausia recurva	0.33	1.08	0.59	1.52	97.89
Stylocheiron longicorne	0.26	0.76	0.60	1.07	98.96
Thysanoessa spinifera	0.25	0.33	0.24	0.47	99.43
Euphausia eximia	0.27	0.24	0.16	0.35	99.78
Stylocheiron suhmii	0.04	0.06	0.23	0.08	99.86
Euphausia diomedeae	0.11	0.04	0.08	0.05	99.91
Stylocheiron abbreviatum	0.09	0.04	0.12	0.05	99.97
Nematoscelis tenella	0.05	0.02	0.05	0.02	99.99
Thysanopoda astylata	0.01	0.01	0.10	0.01	100.00
Nematoscelis atlantica	0.02	0.00		0.00	100.00

Grupo C Similitud media: 67.82 n = 7

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	3.01	23.82	3.95	35.12	35.12
Euphausia pacifica	2.73	21.66	5.15	31.95	67.07
Thysanoessa gregaria	1.54	11.41	3.76	16.82	83.89
Euphausia eximia	1.01	4.66	0.90	6.87	90.76
Thysanoessa spinifera	0.96	4.66	0.89	6.87	97.62
Nyctiphanes simplex	0.57	0.80	0.26	1.17	98.80
Stylocheiron maximum	0.10	0.25	0.52	0.37	99.17
Stylocheiron longicorne	0.05	0.18	0.50	0.26	99.43
Nematobrachion flexipes	0.09	0.13	0.27	0.19	99.62
Euphausia recurva	0.25	0.13	0.22	0.19	99.81
Stylocheiron affine	0.04	0.09	0.46	0.14	99.95
Euphausia gibboides	0.05	0.03	0.39	0.05	100.00
Stylocheiron suhmii	0.03	0.00	0.22	0.00	100.00
Euphausia hemigibba	0.10	0.00		0.00	100.00
Euphausia mutica	0.07	0.00		0.00	100.00

Grupo D Similitud media: 72.52 n = 24

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	2.81	13.67	4.41	18.85	18.85
Euphausia gibboides	2.37	11.39	4.16	15.70	34.55
Euphausia eximia	2.09	9.85	5.79	13.58	48.13
Thysanoessa gregaria	1.93	8.54	4.01	11.78	59.91
Euphausia recurva	1.47	5.97	1.98	8.23	68.14
Nyctiphanes simplex	1.40	5.44	1.93	7.50	75.64
Euphausia pacifica	1.45	5.13	1.34	7.07	82.71
Stylocheiron affine	0.99	4.17	2.98	5.75	88.46
Nematobrachion flexipes	0.99	2.84	0.91	3.92	92.38
Euphausia mutica	0.67	1.73	0.85	2.39	94.78
Euphausia hemigibba	0.50	1.23	0.78	1.69	96.47
Nematoscelis tenella	0.45	0.97	0.58	1.34	97.81
Euphausia diomedeae	0.31	0.42	0.36	0.58	98.39
Stylocheiron longicorne	0.18	0.31	0.58	0.42	98.81
Stylocheiron maximum	0.20	0.30	0.49	0.42	99.23
Thysanoessa spinifera	0.25	0.23	0.26	0.31	99.54
Thysanopoda astylata	0.20	0.21	0.29	0.29	99.83
Stylocheiron suhmii	0.09	0.06	0.30	0.09	99.92
Nematoscelis atlantica	0.14	0.05	0.14	0.07	99.99
Euphausia tenera	0.03	0.01	0.10	0.01	100.00
Nematoscelis gracilis	0.01	0.00		0.00	100.00
Stylocheiron carinatum	0.02	0.00		0.00	100.00
Thysanopoda monacantha	0.02	0.00		0.00	100.00

Grupo E Similitud media: 73.95 n = 7

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	3.20	18.16	6.20	24.55	24.55
Nyctiphanes simplex	2.61	14.16	10.23	19.15	43.70
Thysanoessa gregaria	2.20	12.51	4.85	16.91	60.62
Euphausia gibboides	1.90	10.75	4.19	14.53	75.15

Euphausia pacifica	2.28	9.16	1.46	12.39	87.53
Nematobrachion flexipes	1.32	4.58	1.26	6.20	93.73
Stylocheiron affine	0.66	2.72	1.33	3.68	97.41
Thysanoessa spinifera	0.56	0.81	0.40	1.10	98.51
Euphausia eximia	0.47	0.41	0.22	0.55	99.06
Euphausia recurva	0.35	0.30	0.22	0.40	99.46
Stylocheiron longicorne	0.19	0.28	0.41	0.38	99.84
Euphausia mutica	0.14	0.11	0.22	0.16	100.00
Euphausia tenera	0.03	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis tenella	0.10	0.00		0.00	100.00
Stylocheiron maximum	0.03	0.00		0.00	100.00
Stylocheiron suhmii	0.02	0.00		0.00	100.00

Grupo F Similitud media: 67.22 n = 20

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.01	12.30	3.43	18.30	18.30
Thysanoessa gregaria	1.72	10.41	2.65	15.49	33.79
Euphausia pacifica	1.75	10.07	2.76	14.97	48.77
Nematoscelis difficilis	1.60	9.62	3.21	14.32	63.08
Euphausia recurva	1.52	9.26	3.22	13.78	76.86
Stylocheiron affine	1.15	6.37	2.54	9.48	86.34
Nematobrachion flexipes	0.63	2.67	1.05	3.97	90.31
Euphausia hemigibba	0.40	1.19	0.62	1.77	92.08
Euphausia mutica	0.39	1.02	0.57	1.52	93.60
Euphausia eximia	0.43	0.84	0.41	1.25	94.85
Stylocheiron suhmii	0.31	0.65	0.46	0.96	95.81
Thysanopoda astylata	0.30	0.62	0.54	0.92	96.73
Stylocheiron longicorne	0.23	0.59	0.58	0.87	97.60
Nematoscelis tenella	0.28	0.46	0.34	0.69	98.29
Euphausia diomedeae	0.24	0.39	0.33	0.58	98.88
Stylocheiron maximum	0.20	0.34	0.40	0.51	99.39
Nyctiphanes simplex	0.20	0.22	0.26	0.33	99.72
Nematoscelis gracilis	0.14	0.08	0.19	0.12	99.84
Euphausia tenera	0.05	0.04	0.18	0.06	99.90
Stylocheiron carinatum	0.06	0.02	0.12	0.04	99.94
Nematoscelis atlantica	0.08	0.02	0.10	0.03	99.97
Stylocheiron abbreviatum	0.04	0.02	0.12	0.03	99.99
Thysanoessa spinifera	0.03	0.00	0.07	0.01	100.00
Thysanopoda monacantha	0.03	0.00		0.00	100.00

Grupo G Similitud media: 66.12 n = 11

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.50	15.75	5.21	23.82	23.82
Nematoscelis difficilis	2.21	12.97	2.77	19.62	43.44
Euphausia pacifica	2.01	9.64	1.85	14.59	58.02
Thysanoessa gregaria	1.29	5.88	1.25	8.89	66.91
Euphausia diomedeae	0.95	4.15	1.28	6.28	73.19
Stylocheiron affine	0.82	3.75	1.27	5.67	78.86
Thysanopoda astylata	0.85	3.36	0.98	5.08	83.93
Nyctiphanes simplex	0.96	3.22	0.88	4.87	88.81
Stylocheiron maximum	0.71	1.63	0.46	2.47	91.28
Nematobrachion flexipes	0.71	1.52	0.45	2.29	93.57
Euphausia hemigibba	0.54	1.51	0.59	2.28	95.85
Euphausia recurva	0.46	1.25	0.59	1.89	97.74
Euphausia mutica	0.35	0.88	0.46	1.33	99.06

Stylocheiron longicorne	0.29	0.62	0.45	0.94	100.00
Nematoscelis gracilis	0.05	0.00		0.00	100.00

B) **REGIÓN CENTRO:**

Grupo A Similitud media: 71.97 n = 17

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.82	14.36	10.53	19.95	19.95
Nyctiphanes simplex	2.20	10.92	4.38	15.17	35.12
Nematoscelis difficilis	2.19	10.46	3.84	14.53	49.65
Nematobrachion flexipes	1.97	10.15	7.22	14.11	63.76
Euphausia eximia	2.14	8.01	1.24	11.13	74.89
Stylocheiron affine	1.33	6.01	2.25	8.35	83.24
Thysanoessa gregaria	1.42	5.43	1.29	7.54	90.78
Euphausia diomedeae	0.78	1.78	0.59	2.47	93.25
Euphausia recurva	0.65	1.51	0.59	2.10	95.35
Euphausia hemigibba	0.50	1.02	0.50	1.41	96.77
Euphausia mutica	0.46	0.96	0.50	1.34	98.1
Stylocheiron longicorne	0.35	0.54	0.40	0.75	98.85
Thysanopoda astylata	0.32	0.38	0.32	0.52	99.38
Nematoscelis tenella	0.24	0.19	0.17	0.26	99.64
Nematoscelis gracilis	0.20	0.11	0.15	0.15	99.79
Euphausia pacifica	0.16	0.06	0.12	0.09	99.88
Stylocheiron carinatum	0.08	0.05	0.15	0.07	99.94
Euphausia tenera	0.08	0.04	0.13	0.05	100.00
Stylocheiron maximum	0.01	0.00	0.09	0.00	100.00
Euphausia distinguenda	0.03	0.00		0.00	100.00
Thysanoessa spinifera	0.02	0.00		0.00	100.00

Grupo B Similitud media: 78.85 n = 28

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	2.86	11.79	5.27	14.95	14.95
Nyctiphanes simplex	2.37	9.64	5.52	12.23	27.18
Thysanoessa gregaria	2.25	9.20	3.96	11.66	38.84
Euphausia gibboides	2.28	8.82	3.43	11.19	50.03
Euphausia eximia	2.21	8.48	2.73	10.75	60.78
Euphausia recurva	1.81	7.01	4.35	8.89	69.67
Euphausia pacifica	1.80	6.70	2.78	8.50	78.17
Thysanoessa spinifera	1.71	6.53	2.82	8.28	86.45
Stylocheiron affine	1.13	4.08	2.05	5.17	91.62
Nematobrachion flexipes	1.06	3.05	1.31	3.87	95.49
Euphausia mutica	0.60	1.67	1.28	2.12	97.62
Euphausia hemigibba	0.38	0.72	0.62	0.91	98.52
Stylocheiron longicorne	0.25	0.45	0.64	0.57	99.1
Stylocheiron suhmii	0.16	0.18	0.38	0.23	99.33
Euphausia diomedeae	0.22	0.18	0.29	0.23	99.55
Nematoscelis tenella	0.15	0.18	0.47	0.23	99.78
Stylocheiron maximum	0.09	0.09	0.39	0.12	99.9
Thysanopoda astylata	0.09	0.04	0.13	0.05	99.95
Nematoscelis atlantica	0.06	0.02	0.15	0.02	99.97
Nematoscelis gracilis	0.06	0.02	0.09	0.02	100.00
Stylocheiron abbreviatum	0.02	0.00	0.05	0.00	100.00

Grupo C Similitud media: 72.36 n = 20

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	2.43	11.12	4.61	15.37	15.37
Euphausia gibboides	2.33	11.11	8.82	15.36	30.73
Euphausia eximia	2.08	9.03	4.96	12.48	43.21
Euphausia recurva	1.90	8.08	2.46	11.16	54.37
Thysanoessa gregaria	1.78	7.03	2.44	9.72	64.09
Nematobrachion flexipes	1.50	5.57	2.09	7.70	71.78
Nyctiphanes simplex	1.29	4.66	2.1	6.44	78.23
Stylocheiron affine	0.98	3.79	2.03	5.24	83.47
Euphausia hemigibba	0.79	2.38	1.24	3.29	86.76
Euphausia pacifica	0.79	2.23	1.08	3.09	89.85
Euphausia mutica	0.84	2.23	0.98	3.08	92.93
Nematoscelis tenella	0.63	1.84	0.96	2.55	95.47
Stylocheiron suhmii	0.42	1.17	1.02	1.62	97.09
Thysanopoda astylata	0.37	0.67	0.57	0.93	98.02
Thysanoessa spinifera	0.32	0.43	0.45	0.59	98.61
Stylocheiron longicorne	0.24	0.39	0.58	0.54	99.15
Nematoscelis atlantica	0.27	0.30	0.33	0.41	99.56
Stylocheiron maximum	0.19	0.16	0.27	0.22	99.78
Euphausia tenera	0.09	0.06	0.22	0.08	99.87
Euphausia diomedeae	0.09	0.04	0.12	0.06	99.92
Nematoscelis gracilis	0.08	0.04	0.13	0.06	99.98
Stylocheiron abbreviatum	0.03	0.01	0.12	0.02	100.00

Grupo D Similitud media: 74.77 n = 8

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	3.04	18.89	7.76	25.27	25.27
Thysanoessa gregaria	2.26	13.81	6.70	18.46	43.73
Euphausia gibboides	1.82	10.81	5.21	14.46	58.19
Euphausia pacifica	1.61	9.42	3.62	12.60	70.78
Nyctiphanes simplex	1.03	5.82	2.32	7.78	78.56
Stylocheiron affine	1.04	5.67	3.13	7.58	86.15
Euphausia recurva	0.91	4.58	2.59	6.12	92.27
Nematobrachion flexipes	0.75	3.45	1.48	4.62	96.89
Stylocheiron maximum	0.34	0.64	0.53	0.85	97.74
Euphausia mutica	0.30	0.45	0.34	0.61	98.35
Stylocheiron longicorne	0.17	0.36	0.53	0.48	98.83
Euphausia diomedeae	0.34	0.32	0.34	0.42	99.25
Stylocheiron suhmii	0.13	0.17	0.42	0.23	99.48
Nematoscelis tenella	0.17	0.16	0.33	0.21	99.69
Stylocheiron abbreviatum	0.13	0.08	0.23	0.11	99.8
Thysanoessa spinifera	0.13	0.06	0.19	0.08	99.89
Euphausia hemigibba	0.12	0.05	0.28	0.07	99.95
Thysanopoda astylata	0.05	0.04	0.19	0.05	100.00
Euphausia eximia	0.28	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis gracilis	0.02	0.00		0.00	100.00

Grupo E Similitud media: 62.73 n = 17

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nematoscelis difficilis	3.06	19.08	4.19	30.42	30.42
Nyctiphanes simplex	2.12	12.24	2.77	19.5	49.92
Thysanoessa gregaria	1.64	9.53	2.91	15.19	65.11

Euphausia pacifica	1.68	6.48	0.95	10.32	75.43
Euphausia eximia	1.23	4.71	0.85	7.50	82.94
Thysanoessa spinifera	1.42	3.98	0.67	6.35	89.29
Euphausia gibboides	0.79	2.68	0.77	4.28	93.56
Nematobrachion flexipes	0.69	1.67	0.57	2.66	96.22
Stylocheiron affine	0.47	1.38	0.74	2.20	98.42
Euphausia recurva	0.28	0.33	0.26	0.53	98.95
Euphausia hemigibba	0.22	0.30	0.29	0.48	99.42
Stylocheiron longicorne	0.10	0.13	0.33	0.20	99.62
Euphausia mutica	0.12	0.07	0.17	0.10	99.73
Stylocheiron suhmii	0.07	0.06	0.18	0.10	99.83
Stylocheiron maximum	0.04	0.05	0.32	0.08	99.91
Nematoscelis tenella	0.12	0.04	0.12	0.06	99.97
Thysanopoda astylata	0.05	0.02	0.15	0.03	100.00
Euphausia diomedeae	0.04	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis atlantica	0.11	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis gracilis	0.08	0.00		0.00	100.00

Grupo F Similitud media: 67.05 n = 4

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.92	16.03	6.2	23.91	23.91
Nematoscelis difficilis	2.16	11.14	4.38	16.61	40.51
Thysanopoda astylata	1.58	7.52	2.55	11.22	51.74
Euphausia diomedeae	1.48	6.81	1.97	10.15	61.89
Nematoscelis gracilis	1.18	6.48	8.95	9.67	71.56
Euphausia hemigibba	1.15	5.15	2.35	7.68	79.24
Stylocheiron affine	0.94	4.72	2.62	7.04	86.28
Euphausia recurva	0.84	2.24	0.86	3.34	89.62
Thysanoessa gregaria	0.95	1.62	0.41	2.42	92.04
Stylocheiron maximum	0.86	1.41	0.41	2.11	94.14
Nematobrachion flexipes	0.66	1.19	0.41	1.77	95.91
Euphausia pacifica	0.68	1.00	0.41	1.49	97.4
Stylocheiron longicorne	0.68	0.95	0.42	1.41	98.81
Nyctiphanes simplex	0.51	0.79	0.46	1.19	100.00

Grupo G Similitud media: 62.52 n = 19

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.60	16.66	5.42	26.65	26.65
Euphausia recurva	1.81	10.30	3.26	16.48	43.12
Stylocheiron affine	0.98	5.32	2.57	8.51	51.64
Euphausia mutica	1.06	5.14	1.78	8.23	59.86
Euphausia eximia	1.29	4.69	0.88	7.51	67.37
Nematobrachion flexipes	0.94	4.28	1.42	6.85	74.21
Euphausia hemigibba	1.01	4.03	1.11	6.45	80.67
Thysanopoda astylata	0.71	3.05	1.36	4.88	85.55
Thysanoessa gregaria	0.89	2.80	0.78	4.48	90.03
Nematoscelis difficilis	0.51	1.22	0.58	1.95	91.98
Stylocheiron suhmii	0.38	1.20	0.72	1.92	93.9
Euphausia diomedeae	0.53	1.01	0.38	1.61	95.51
Nematoscelis tenella	0.35	0.82	0.51	1.31	96.82
Euphausia tenera	0.23	0.54	0.59	0.87	97.69
Nematoscelis gracilis	0.32	0.43	0.30	0.69	98.38

Nematoscelis atlantica	0.23	0.40	0.42	0.64	99.03
Stylocheiron longicorne	0.20	0.29	0.34	0.46	99.49
Nyctiphanes simplex	0.17	0.16	0.26	0.26	99.74
Euphausia pacifica	0.11	0.08	0.27	0.13	99.87
Stylocheiron maximum	0.06	0.05	0.24	0.09	99.96
Thysanopoda monacantha	0.02	0.02	0.23	0.03	99.99
Stylocheiron abbreviatum	0.04	0.01	0.08	0.01	100.00

C) **REGIÓN SUR:**

Grupo A Similitud media: 57.26 n = 12

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Nyctiphanes simplex	3.29	24.13	3.17	42.15	42.15
Nematoscelis difficilis	2.45	17.46	2.63	30.5	72.64
Thysanoessa spinifera	1.34	4.58	0.66	8.00	80.65
Thysanoessa gregaria	0.96	3.42	0.67	5.98	86.62
Nematobrachion flexipes	0.93	3.37	0.65	5.89	92.51
Stylocheiron affine	0.56	1.92	0.76	3.34	95.86
Euphausia lamelligera	0.61	0.76	0.26	1.33	97.18
Euphausia eximia	0.55	0.53	0.27	0.93	98.11
Nematoscelis gracilis	0.29	0.42	0.30	0.73	98.84
Stylocheiron suhmii	0.25	0.36	0.30	0.63	99.47
Euphausia distinguenda	0.18	0.13	0.28	0.23	99.7
Nematoscelis atlantica	0.11	0.09	0.20	0.16	99.87
Nematoscelis tenella	0.12	0.07	0.12	0.13	99.99
Stylocheiron maximum	0.04	0.00	0.12	0.01	100.00
Euphausia pacifica	0.13	0.00		0.00	100.00
Stylocheiron carinatum	0.03	0.00		0.00	100.00

Grupo B Similitud media: 64.78 n = 7

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia eximia	2.96	26.98	5.39	41.65	41.65
Euphausiagibboides	2.14	18.84	4.64	29.08	70.73
Euphausia recurva	0.83	4.29	0.86	6.63	77.35
Stylocheironaffine	0.59	3.72	1.28	5.75	83.1
Nematobrachionflexipes	0.97	3.53	0.84	5.44	88.54
Euphausiamutica	0.57	2.14	0.55	3.30	91.84
Euphausiahemigibba	0.41	1.72	0.92	2.66	94.5
Nematoscelistenella	0.41	1.21	0.48	1.88	96.38
Stylocheironsuhmii	0.20	0.97	0.95	1.50	97.87
Euphausiadiomedeae	0.29	0.76	0.39	1.18	99.05
Nematoscelis gracilis	0.22	0.23	0.24	0.36	99.41
Thysanopodaastylata	0.24	0.22	0.24	0.34	99.75
Thysanoessa gregaria	0.14	0.11	0.22	0.16	99.91
Nematoscelisdifficilis	0.06	0.04	0.38	0.06	99.96
Stylocheironlongicorne	0.06	0.02	0.49	0.03	100.00

Grupo C Similitud media: 68.67 n = 11

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia gibboides	2.63	13.61	5.15	19.82	19.82
Nematobrachion flexipes	1.78	8.22	2.46	11.96	31.79
Euphausia recurva	1.69	7.66	3.18	11.16	42.95
Euphausia eximia	1.89	7.49	1.73	10.9	53.85

Euphausia mutica	1.51	5.93	1.73	8.63	62.48
Nematoscelis difficilis	1.13	4.34	1.17	6.32	68.8
Euphausia hemigibba	1.10	4.32	1.56	6.29	75.1
Nyctiphanes simplex	0.99	4.31	2.37	6.28	81.37
Stylocheiron affine	1.00	4.25	1.94	6.18	87.55
Euphausia diomedeae	0.83	2.42	0.83	3.52	91.08
Thysanoessa gregaria	0.78	2.35	0.94	3.42	94.5
Thysanopoda astylata	0.75	2.15	1.00	3.12	97.62
Nematoscelis gracilis	0.45	0.80	0.44	1.16	98.78
Euphausia tenera	0.18	0.27	0.39	0.4	99.18
Stylocheiron suhmii	0.21	0.24	0.39	0.34	99.53
Stylocheiron longicorne	0.12	0.21	0.55	0.31	99.83
Nematoscelis tenella	0.23	0.11	0.19	0.16	100.00
Stylocheiron maximum	0.06	0.00	0.13	0.00	100.00
Euphausia distinguenda	0.04	0.00		0.00	100.00

Grupo D Similitud media: 80.63 n = 2

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia eximia	2.07	16.59		20.58	20.58
Nyctiphanes simplex	2.01	15.78		19.57	40.15
Thysanoessa gregaria	1.39	11.50		14.26	54.41
Nematoscelis difficilis	1.19	10.07		12.48	66.9
Nematobrachion flexipes	1.13	9.82		12.18	79.08
Stylocheiron affine	1.09	8.03		9.96	89.03
Nematoscelis gracilis	0.66	5.01		6.22	95.25
Stylocheiron suhmii	0.44	3.83		4.75	100.00
Euphausia distinguenda	0.79	0.00		0.00	100.00
Euphausia gibboides	0.05	0.00		0.00	100.00
Euphausia hemiggiba	0.18	0.00		0.00	100.00
Euphausia lamelligera	0.10	0.00		0.00	100.00
Euphasia recurva	0.05	0.00		0.00	100.00
Euphausia tenera	0.08	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis tenella	0.14	0.00		0.00	100.00

Grupo E Similitud media: 68.87 n = 59

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Euphausia eximia	2.92	14.22	4.90	20.65	20.65
Nematobrachion flexipes	2.05	9.54	3.27	13.86	34.51
Nematoscelis difficilis	2.12	8.92	2.70	12.96	47.46
Nyctiphanes simplex	1.99	8.29	2.21	12.04	59.5
Thysanoessa gregaria	1.82	7.67	2.31	11.14	70.64
Euphausia gibboides	1.80	6.91	1.59	10.03	80.67
Stylocheiron affine	1.14	4.89	2.25	7.10	87.77
Euphausia recurva	0.96	2.96	1.13	4.30	92.06
Euphausia mutica	0.52	1.03	0.59	1.50	93.56
Nematoscelis gracilis	0.42	0.74	0.48	1.07	94.63
Stylocheiron suhmii	0.33	0.71	0.61	1.03	95.65
Nematoscelis tenella	0.36	0.61	0.45	0.88	96.54
Stylocheiron longicorne	0.34	0.58	0.50	0.84	97.38
Euphausia hemigibba	0.31	0.54	0.50	0.78	98.16
Thysanoessa spinifera	0.38	0.47	0.32	0.68	98.84
Euphausia diomedeae	0.24	0.22	0.26	0.32	99.16
Thysanopoda astylata	0.18	0.19	0.30	0.28	99.44

Nematoscelis atlantica	0.18	0.14	0.25	0.21	99.65
Euphausia pacifica	0.20	0.12	0.19	0.18	99.83
Euphausia distinguenda	0.10	0.04	0.10	0.05	99.88
Euphausia tenera	0.06	0.03	0.17	0.05	99.93
Stylocheiron maximum	0.05	0.03	0.17	0.04	99.97
Euphausia lamelligera	0.07	0.02	0.09	0.03	100.00
Stylocheiron carinatum	0.01	0.00	0.04	0.00	100.00
Stylocheiron abbreviatum	0.02	0.00	0.03	0.00	100.00

Grupo F Similitud media: 56.10 n = 3

Especies	BM	SM	Sim/DE	% SM	% Acum
Thysanoessa gregaria	1.32	14.93	7.67	26.62	26.62
Nyctiphanes simplex	1.35	13.20	3.07	23.53	50.15
Stylocheiron affine	1.06	11.34	4.41	20.22	70.37
Nematoscelis difficilis	1.19	7.03	0.68	12.52	82.89
Euphausia gibboides	0.87	6.24	0.95	11.13	94.02
Euphausia recurva	0.34	1.50	0.58	2.68	96.7
Stylocheiron suhmii	0.15	1.49	4.12	2.66	99.36
Euphausia hemigibba	0.12	0.24	0.58	0.43	99.78
Stylocheiron maximum	0.14	0.12	0.58	0.22	100.00
Euphausia eximia	0.08	0.00		0.00	100.00
Nematobrachion flexipes	0.15	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis gracilis	0.05	0.00		0.00	100.00
Nematoscelis tenella	0.19	0.00		0.00	100.00
Stylocheiron longicorne	0.31	0.00		0.00	100.00
Thysanopoda astylata	0.11	0.00		0.00	100.00

Apéndice 3

Resultados del análisis de componentes principales (ACP).

A) Matriz de correlación obtenida donde se incluyen las 35 variables utilizadas en el ACP. Ninguna variable fue >0.95.

	Edi	Eds	Eex	Egi	Ehe	Ela	Emu	Epa	Ere	Ete	Nfl	Nat	Ndi	Ngr	Nte	Nsi
Edi	1.000	-0.022	-0.047	0.332	0.277	-0.073	0.285	-0.147	0.076	0.187	0.101	-0.005	-0.094	0.047	-0.044	-0.050
Eds	-0.022	1.000	0.135	-0.173	-0.107	0.239	-0.064	-0.139	-0.115	0.031	0.105	0.095	0.051	0.112	-0.009	0.134
Eex	-0.047	0.135	1.000	0.218	0.072	0.027	0.229	-0.401	0.215	0.151	0.504	0.126	-0.046	0.178	0.266	0.361
Egi	0.332	-0.173	0.218	1.000	0.440	-0.192	0.435	-0.185	0.507	0.193	0.265	0.001	-0.212	0.124	0.192	-0.112
Ehe	0.277	-0.107	0.072	0.440	1.000	-0.101	0.455	-0.179	0.475	0.205	0.105	0.132	-0.265	0.202	0.187	-0.140
Ela	-0.073	0.239	0.027	-0.192	-0.101	1.000	-0.102	-0.116	-0.131	-0.027	0.031	0.004	0.026	0.177	-0.067	0.175
Emu	0.285	-0.064	0.229	0.435	0.455	-0.102	1.000	-0.256	0.571	0.332	0.214	0.127	-0.231	0.048	0.118	0.000
Epa	-0.147	-0.139	-0.401	-0.185	-0.179	-0.116	-0.256	1.000	-0.079	-0.245	-0.390	-0.155	0.416	-0.298	-0.195	-0.218
Ere	0.076	-0.115	0.215	0.507	0.475	-0.131	0.571	-0.079	1.000	0.183	0.130	0.170	-0.162	0.047	0.197	-0.094
Ete	0.187	0.031	0.151	0.193	0.205	-0.027	0.332	-0.245	0.183	1.000	0.154	0.123	-0.258	0.173	0.179	-0.088
Nfl	0.101	0.105	0.504	0.265	0.105	0.031	0.214	-0.390	0.130	0.154	1.000	0.151	-0.081	0.249	0.319	0.278
Nat	-0.005	0.095	0.126	0.001	0.132	0.004	0.127	-0.155	0.170	0.123	0.151	1.000	-0.037	0.015	0.271	0.006
Ndi	-0.094	0.051	-0.046	-0.212	-0.265	0.026	-0.231	0.416	-0.162	-0.258	-0.081	-0.037	1.000	-0.174	-0.138	0.333
Ngr	0.047	0.112	0.178	0.124	0.202	0.177	0.048	-0.298	0.047	0.173	0.249	0.015	-0.174	1.000	0.149	0.021
Nte	-0.044	-0.009	0.266	0.192	0.187	-0.067	0.118	-0.195	0.197	0.179	0.319	0.271	-0.138	0.149	1.000	-0.033
Nsi	-0.050	0.134	0.361	-0.112	-0.140	0.175	0.000	-0.218	-0.094	-0.088	0.278	0.006	0.333	0.021	-0.033	1.000
Sab	-0.065	-0.032	-0.097	-0.007	0.020	-0.021	0.050	0.007	0.064	0.111	-0.015	-0.044	0.002	0.074	0.064	-0.058
Saf	0.083	0.087	0.269	0.387	0.231	-0.008	0.208	-0.266	0.295	0.082	0.333	0.024	-0.131	0.214	0.150	0.104
Sca	0.072	0.096	0.063	0.051	0.125	0.112	-0.084	-0.062	0.030	-0.033	0.063	0.067	0.005	0.098	0.026	-0.018
Slo	0.017	-0.076	-0.050	0.198	0.096	-0.092	0.003	0.131	0.130	-0.102	-0.004	-0.093	0.017	0.057	-0.132	-0.021
Sma	0.022	-0.063	-0.200	-0.015	-0.077	-0.064	-0.128	0.212	-0.028	-0.123	-0.234	-0.101	0.135	-0.041	-0.150	-0.202
Ssu	-0.140	0.181	0.155	-0.012	0.052	0.172	0.041	-0.277	0.161	0.162	0.181	0.186	-0.324	0.211	0.124	-0.044
Tgr	-0.225	-0.003	0.035	-0.013	-0.220	-0.117	-0.114	0.276	0.078	-0.161	0.035	0.031	0.495	-0.076	0.057	0.160
Tsp	-0.189	0.054	0.011	-0.225	-0.179	0.175	-0.120	0.299	-0.078	-0.164	-0.024	0.045	0.344	-0.101	-0.016	0.252
Tas	0.461	-0.092	-0.085	0.400	0.492	-0.082	0.248	-0.191	0.252	0.239	0.072	0.120	-0.276	0.230	0.095	-0.190
Tmo	-0.021	-0.015	-0.083	0.078	-0.018	-0.012	-0.027	-0.022	-0.037	-0.017	-0.067	0.006	-0.054	-0.030	-0.014	-0.089
T10m	0.117	0.172	0.417	0.232	0.187	0.127	0.286	-0.559	0.209	0.242	0.471	0.211	-0.360	0.311	0.326	0.061
S10m	0.201	0.209	0.141	-0.009	-0.028	0.202	0.125	-0.352	-0.134	0.111	0.294	0.023	-0.006	0.146	0.041	0.235
T80m	0.369	-0.021	0.114	0.378	0.433	-0.040	0.306	-0.575	0.163	0.276	0.266	0.137	-0.489	0.208	0.225	-0.127
S80m	-0.088	0.312	0.097	-0.364	-0.255	0.293	-0.160	-0.124	-0.331	-0.063	0.122	-0.033	0.303	0.129	-0.079	0.524
T200m	-0.076	0.209	0.407	-0.153	-0.027	0.148	0.025	-0.477	-0.146	0.085	0.488	0.127	-0.039	0.210	0.180	0.498
S200m	-0.245	0.240	0.403	-0.297	-0.242	0.165	-0.052	-0.254	-0.193	-0.006	0.419	0.064	0.191	0.141	0.098	0.563
Chl	-0.021	0.026	-0.081	-0.227	-0.183	0.005	-0.109	0.106	-0.278	-0.128	-0.013	-0.100	0.340	-0.015	-0.075	0.233
DeltaT	0.162	0.064	0.208	0.320	0.207	0.050	0.280	-0.317	0.293	0.202	0.220	0.148	-0.348	0.206	0.237	-0.206
DeltaS	-0.357	0.025	0.213	-0.233	-0.173	-0.030	-0.142	0.076	-0.048	-0.094	0.102	0.032	0.157	-0.005	0.045	0.264

Continuación de tabla anterior

	Sab	Saf	Sca	Slo	Sma	Ssu	Tgr	Tsp	Tas	Tmo	T10m	S10m	T80m	S80m	T200m	S200m	Chl	DeltaT	DeltaS
Edi	-0.065	0.083	0.072	0.017	0.022	-0.140	-0.225	-0.189	0.461	-0.021	0.117	0.201	0.369	-0.088	-0.076	-0.245	-0.021	0.162	-0.357
Eds	-0.032	0.087	0.096	-0.076	-0.063	0.181	-0.003	0.054	-0.092	-0.015	0.172	0.209	-0.021	0.312	0.209	0.240	0.026	0.064	0.025
Eex	-0.097	0.269	0.063	-0.050	-0.200	0.155	0.035	0.011	-0.085	-0.083	0.417	0.141	0.114	0.097	0.407	0.403	-0.081	0.208	0.213
Egi	-0.007	0.387	0.051	0.198	-0.015	-0.012	-0.013	-0.225	0.400	0.078	0.232	-0.009	0.378	-0.364	-0.153	-0.297	-0.227	0.320	-0.233
Ehe	0.020	0.231	0.125	0.096	-0.077	0.052	-0.220	-0.179	0.492	-0.018	0.187	-0.028	0.433	-0.255	-0.027	-0.242	-0.183	0.207	-0.173
Ela	-0.021	-0.008	0.112	-0.092	-0.064	0.172	-0.117	0.175	-0.082	-0.012	0.127	0.202	-0.040	0.293	0.148	0.165	0.005	0.050	-0.030
Emu	0.050	0.208	-0.084	0.003	-0.128	0.041	-0.114	-0.120	0.248	-0.027	0.286	0.125	0.306	-0.160	0.025	-0.052	-0.109	0.280	-0.142
Epa	0.007	-0.266	-0.062	0.131	0.212	-0.277	0.276	0.299	-0.191	-0.022	-0.559	-0.352	-0.575	-0.124	-0.477	-0.254	0.106	-0.317	0.076
Ere	0.064	0.295	0.030	0.130	-0.028	0.161	0.078	-0.078	0.252	-0.037	0.209	-0.134	0.163	-0.331	-0.146	-0.193	-0.278	0.293	-0.048
Ete	0.111	0.082	-0.033	-0.102	-0.123	0.162	-0.161	-0.164	0.239	-0.017	0.242	0.111	0.276	-0.063	0.085	-0.006	-0.128	0.202	-0.094
Nfl	-0.015	0.333	0.063	-0.004	-0.234	0.181	0.035	-0.024	0.072	-0.067	0.471	0.294	0.266	0.122	0.488	0.419	-0.013	0.220	0.102
Nat	-0.044	0.024	0.067	-0.093	-0.101	0.186	0.031	0.045	0.120	0.006	0.211	0.023	0.137	-0.033	0.127	0.064	-0.100	0.148	0.032
Ndi	0.002	-0.131	0.005	0.017	0.135	-0.324	0.495	0.344	-0.276	-0.054	-0.360	-0.006	-0.489	0.303	-0.039	0.191	0.340	-0.348	0.157
Ngr	0.074	0.214	0.098	0.057	-0.041	0.211	-0.076	-0.101	0.230	-0.030	0.311	0.146	0.208	0.129	0.210	0.141	-0.015	0.206	-0.005
Nte	0.064	0.150	0.026	-0.132	-0.150	0.124	0.057	-0.016	0.095	-0.014	0.326	0.041	0.225	-0.079	0.180	0.098	-0.075	0.237	0.045
Nsi	-0.058	0.104	-0.018	-0.021	-0.202	-0.044	0.160	0.252	-0.190	-0.089	0.061	0.235	-0.127	0.524	0.498	0.563	0.233	-0.206	0.264
Sab	1.000	0.100	-0.033	-0.001	0.127	0.060	0.022	-0.013	-0.036	-0.003	0.007	0.080	-0.032	-0.021	-0.081	-0.053	-0.010	0.051	-0.106
Saf	0.100	1.000	0.186	0.172	-0.025	0.265	0.134	-0.115	0.088	0.021	0.312	0.031	0.201	-0.150	0.038	0.003	-0.230	0.300	-0.023
Sca	-0.033	0.186	1.000	-0.005	0.040	0.005	-0.019	-0.048	0.017	0.045	0.014	0.023	0.150	0.020	0.001	-0.069	-0.032	0.014	-0.074
Slo	-0.001	0.172	-0.005	1.000	0.257	-0.150	0.185	-0.100	0.095	0.245	-0.110	-0.166	-0.046	-0.192	-0.183	-0.135	0.001	-0.014	0.025
Sma	0.127	-0.025	0.040	0.257	1.000	-0.145	0.102	-0.074	0.033	0.020	-0.184	-0.060	-0.142	-0.082	-0.348	-0.249	0.032	-0.001	-0.152
Ssu	0.060	0.265	0.005	-0.150	-0.145	1.000	-0.094	-0.064	-0.029	-0.040	0.311	-0.109	0.073	-0.045	0.233	0.207	-0.336	0.194	0.257
Tgr	0.022	0.134	-0.019	0.185	0.102	-0.094	1.000	0.181	-0.263	0.018	-0.177	-0.130	-0.443	0.000	-0.080	0.176	0.166	-0.139	0.246
Tsp	-0.013	-0.115	-0.048	-0.100	-0.074	-0.064	0.181	1.000	-0.257	-0.029	-0.178	-0.049	-0.432	0.397	0.191	0.360	0.263	-0.285	0.328
Tas	-0.036	0.088	0.017	0.095	0.033	-0.029	-0.263	-0.257	1.000	0.005	0.173	0.094	0.501	-0.203	-0.120	-0.364	-0.073	0.243	-0.367
Tmo	-0.003	0.021	0.045	0.245	0.020	-0.040	0.018	-0.029	0.005	1.000	-0.087	-0.065	0.013	-0.067	-0.081	-0.112	0.005	-0.046	-0.038
T10m	0.007	0.312	0.014	-0.110	-0.184	0.311	-0.177	-0.178	0.173	-0.087	1.000	0.513	0.440	0.026	0.311	0.195	-0.265	0.859	-0.254
S10m	0.080	0.031	0.023	-0.166	-0.060	-0.109	-0.130	-0.049	0.094	-0.065	0.513	1.000	0.277	0.510	0.262	0.227	0.327	0.385	-0.620
T80m	-0.032	0.201	0.150	-0.046	-0.142	0.073	-0.443	-0.432	0.501	0.013	0.440	0.277	1.000	-0.183	0.207	-0.253	-0.172	0.339	-0.425
S80m	-0.021	-0.150	0.020	-0.192	-0.082	-0.045	0.000	0.397	-0.203	-0.067	0.026	0.510	-0.183	1.000	0.452	0.575	0.396	-0.218	0.052
T200m	-0.081	0.038	0.001	-0.183	-0.348	0.233	-0.080	0.191	-0.120	-0.081	0.311	0.262	0.207	0.452	1.000	0.838	0.149	-0.221	0.465
S200m	-0.053	0.003	-0.069	-0.135	-0.249	0.207	0.176	0.360	-0.364	-0.112	0.195	0.227	-0.253	0.575	0.838	1.000	0.236	-0.253	0.623
Chl	-0.010	-0.230	-0.032	0.001	0.032	-0.336	0.166	0.263	-0.073	0.005	-0.265	0.327	-0.172	0.396	0.149	0.236	1.000	-0.352	-0.075
DeltaT	0.051	0.300	0.014	-0.014	-0.001	0.194	-0.139	-0.285	0.243	-0.046	0.859	0.385	0.339	-0.218	-0.221	-0.253	-0.352	1.000	-0.511
DeltaS	-0.106	-0.023	-0.074	0.025	-0.152	0.257	0.246	0.328	-0.367	-0.038	-0.254	-0.620	-0.425	0.052	0.465	0.623	-0.075	-0.511	1.000

B) Resultados de la prueba de Bartlett utilizada para comprobar el supuesto de homogeneidad de varianza de las 35 variables utilizadas en el ACP. En rojo se muestran aquellas variables que no cumplieron con el supuesto ($p<0.05$).

Variable	Bartlett Chi-Sqr.	p
Edi	189.881	0.000
Eds	125.655	0.000
Eex	4.336	0.931
Egi	7.211	0.705
Ehe	26.215	0.003
Ela	-14.433	1.000
Emu	17.897	0.057
Epa	12.993	0.224
Ere	9.494	0.486
Ete	126.758	0.000
Nfl	14.779	0.140
Nat	-40.170	1.000
Ndi	22.766	0.012
Ngr	28.734	0.000
Nte	-27.426	1.000
Nsi	12.579	0.248
Sab	127.193	0.000
Saf	8.298	0.600
Sca	263.333	0.000
Slo	155.383	0.000
Sma	137.609	0.000
Ssu	-7.714	1.000
Tgr	21.196	0.020
Tsp	-3.174	1.000
Tas	86.386	0.000
Tmo	470.272	0.000

C) Cargas de los factores obtenidos para cada una de las variables dentro del análisis de componentes principales. En rojo se muestran aquellas cargas que con valores absolutos superiores a 0.5.

a) Sin rotación

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
Edi	-0.407	-0.171	-0.315	0.298	0.288
Eds	0.010	0.374	-0.171	-0.136	-0.263
Eex	-0.305	0.560	0.296	0.175	-0.073
Egi	-0.615	-0.215	0.248	0.407	0.033
Ehe	-0.589	-0.170	0.151	0.203	0.287
Ela	0.053	0.311	-0.257	-0.216	-0.224
Emu	-0.558	0.008	0.169	0.317	0.194
Epa	0.588	-0.486	0.120	0.137	-0.107
Ere	-0.495	-0.157	0.476	0.283	-0.050
Ete	-0.438	0.083	0.015	-0.066	0.172
Nfl	-0.396	0.572	0.155	0.237	-0.036
Nat	-0.218	0.170	0.161	-0.066	-0.008
Ndi	0.598	0.086	-0.006	0.499	-0.161
Ngr	-0.335	0.273	-0.038	-0.033	-0.107
Nte	-0.346	0.224	0.246	0.017	-0.052
Nsi	0.197	0.643	-0.005	0.361	0.079
Sab	-0.044	-0.062	-0.017	0.016	-0.257
Saf	-0.430	0.131	0.318	0.204	-0.358
Sca	-0.105	0.020	-0.046	0.037	-0.123
Slo	-0.002	-0.262	0.207	0.346	-0.163
Sma	0.146	-0.383	-0.107	0.144	-0.334
Ssu	-0.264	0.292	0.335	-0.526	-0.172
Tgr	0.361	0.044	0.376	0.438	-0.389
Tsp	0.474	0.295	0.103	0.180	0.019
Tas	-0.565	-0.264	-0.187	0.168	0.297
Tmo	0.009	-0.143	0.029	0.026	-0.028
T10m	-0.698	0.428	-0.111	-0.096	-0.354
S10m	-0.274	0.413	-0.713	0.249	-0.215
T80m	-0.754	0.010	-0.252	-0.066	0.280
S80m	0.328	0.635	-0.435	0.148	0.004
T200m	-0.035	0.853	0.058	-0.050	0.332
S200m	0.259	0.881	0.156	0.035	0.088
Chl	0.390	0.189	-0.395	0.436	0.172
DeltaT	-0.698	-0.021	-0.145	-0.072	-0.542
DeltaS	0.427	0.378	0.698	-0.173	0.244

a) Con rotación *varimax*

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
Edi	-0.297	0.430	-0.121	0.407	-0.110
Eds	0.033	-0.292	0.238	0.162	0.295
Eex	0.088	0.285	0.546	-0.057	0.374
Egi	-0.016	0.763	-0.155	0.027	0.212
Ehe	-0.297	0.650	-0.080	-0.012	0.074
Ela	-0.042	-0.377	0.171	0.181	0.236
Emu	-0.156	0.652	0.081	0.053	0.141
Epa	0.463	-0.175	-0.406	-0.168	-0.435
Ere	0.091	0.662	-0.097	-0.225	0.269
Ete	-0.348	0.265	0.085	0.007	0.185
Nfl	0.013	0.336	0.548	0.103	0.376
Nat	-0.090	0.118	0.155	-0.117	0.217
Ndi	0.671	-0.113	0.144	0.180	-0.353
Ngr	-0.131	0.092	0.191	0.111	0.355
Nte	-0.053	0.256	0.206	-0.122	0.327
Nsi	0.260	0.018	0.685	0.209	-0.091
Sab	0.132	-0.032	-0.133	0.053	0.182
Saf	0.212	0.379	0.062	-0.060	0.526
Sca	0.027	0.031	-0.025	0.089	0.140
Slo	0.352	0.290	-0.219	-0.032	-0.023
Sma	0.312	-0.067	-0.438	0.133	-0.007
Ssu	-0.223	-0.146	0.190	-0.434	0.527
Tgr	0.769	0.073	0.070	-0.121	-0.007
Tsp	0.358	-0.182	0.356	-0.041	-0.254
Tas	-0.416	0.509	-0.216	0.247	0.001
Tmo	0.043	0.038	-0.134	-0.028	-0.028
T10m	-0.222	0.149	0.223	0.245	0.797
S10m	-0.083	-0.069	0.236	0.843	0.290
T80m	-0.649	0.403	-0.016	0.258	0.254
S80m	0.115	-0.371	0.579	0.472	-0.111
T200m	-0.214	-0.040	0.892	-0.007	0.041
S200m	0.152	-0.203	0.899	-0.060	0.028
Chl	0.220	-0.090	0.252	0.485	-0.455
DeltaT	-0.113	0.175	-0.253	0.255	0.796
DeltaS	0.187	-0.109	0.534	-0.726	-0.209