

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Distribución vertical y abundancia de larvas meroplanctónicas  
durante la marea interna, dentro y fuera de un bosque de  
sargazo gigante (*Macrocystis pyrifera*)**

Tesis

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

Presenta:

**Alejandra Maldonado Aguilar**

Ensenada, Baja California, México  
2019

Tesis defendida por

**Alejandra Maldonado Aguilar**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dra. Lydia Betty Ladah**

Director de tesis

**Dra. Ma. Elena Solana Arellano**

**Dr. Enric Pallàs Sanz**

**Dr. Rodrigo Beas Luna**

**Dra. Julio Lorda Solorzano**



---

**Dr. Jorge Adrián Rosales Casián**

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**

Directora de Estudios de Posgrado

*Alejandra Maldonado Aguilar © 2019*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis de **Alejandra Maldonado Aguilar**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Octubre de 2019.

### **Distribución vertical y abundancia de larvas meroplanctónicas durante la marea interna dentro y fuera de un bosque de sargazo gigante (*Macrocystis pyrifera*)**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
Director de Tesis

El transporte de larvas meroplanctónicas hacia la costa por ondas internas de marea es un proceso de acoplamiento físico-biológico que influye en la dinámica de las poblaciones de invertebrados bentónicos costeros. Las ondas internas pueden modular la distribución vertical y la abundancia de larvas planctónicas, resultando en su acumulación y transporte. No obstante, es desconocido como este proceso interactúa con estructuras tridimensionales en la columna de agua tales como bosques de sargazo. Con el fin de explorar el forzamiento espacial y temporal de las concentraciones de plancton por ondas internas, se llevó a cabo un experimento de alta frecuencia por bombeo de plancton, cada hora, desde aguas de superficie y la subtermoclina (2m y 8m), dentro y justo afuera de un bosque de sargazo gigante de *Macrocystis pyrifera* en el norte de Baja California, concurrentemente con mediciones de temperatura de la columna de agua a alta frecuencia. Los resultados sugieren que a pesar de la corta escala espacial de ~300m entre sitios, la densidad total y diversidad taxonómica fue significativamente mayor dentro del bosque de sargazo. Las ondas internas mostraron una esperada señal semidiurna en el sitio fuera del bosque, con fases frías y cálidas cada 6 horas. En el sitio dentro del bosque, la señal semidiurna fue mucho menos marcada. La abundancia de la mayoría de los grupos planctónicos evaluados estuvieron significativamente correlacionados con la temperatura en el estrato donde se presentaron las mayores abundancias. El briozoario *Membranipora* spp. y larvas nauplio de balanos se concentraron en la fase cálida de la onda interna dentro del bosque, mostrando patrones inversos fuera del bosque para *Membranipora* spp. Relaciones positivas en abundancia fueron detectadas entre taxa a pesar de sus diferentes estrategias ecológicas, lo que sugiere que la modulación de la abundancia por procesos físicos y el comportamiento larval juega un rol importante en la selección del hábitat preferido para la larva y en los procesos de transporte. Adicionalmente, la distribución espacial de las larvas sugiere que los bosques de sargazo pueden ser una fuente de larvas meroplanctónicas y no un sumidero en esta área, como era pensado anteriormente. Este estudio enfatiza la complejidad de los procesos y patrones ecológicos a pequeñas escalas espacio-temporales en el ambiente planctónico costero.

**Palabras clave:** marea interna, ondas internas, distribución vertical, meroplancton, zooplancton, bosques de sargazo, *Macrocystis pyrifera*

Abstract of the thesis presented by **Alejandra Maldonado Aguilar** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

**Vertical distribution and abundance of meroplanktonic larvae during an internal wave event inside and outside a giant kelp (*Macrocystis pyrifera*)**

**Abstract approved by:**

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
Director de Tesis

The transport of meroplanktonic larvae to the coast by internal tidal waves is a physical-biological coupling process that influences the dynamics of coastal benthic invertebrate populations. Internal waves can modulate the vertical distribution and abundance of planktonic larvae, resulting in their accumulation and transport; however, it is unknown how this process interacts with three-dimensional structures in the water column such as kelp forests. In order to explore the spatial and temporal forcing of plankton concentrations by internal waves, a high-frequency experiment was carried out by pumping plankton hourly from surface and subthermocline (2m and 8m) waters, within and just offshore of a *Macrocystis pyrifera* kelp forest in Northern Baja California, concurrently with high-frequency water-column temperature measurements. The results show that despite the short spatial scale of ~ 300m between sites, overall plankton density and taxonomic diversity was significantly higher within the kelp forest. Internal waves showed the expected semidiurnal signal at the site outside of the forest, with cold and warm phases every 6 hours. At the site within the kelp forest, the semidiurnal signal was much less marked. The abundance of most plankton groups evaluated were significantly correlated to the temperature in the stratum where they showed greater abundance. The bryozoan *Membranipora* spp. and barnacle nauplii larvae concentrated in the warm phase of the internal wave inside the kelp forest, with the inverse pattern for *Membranipora* found outside the kelp forest. Positive correlations in abundance were found between taxa despite their various ecological strategies, suggesting that the modulation of their abundances by the combination of physical forcing and larval behavior plays an important role in the selection of their preferred larval habitat and in their transport. In addition, the spatial distribution of larvae found suggests that kelp forests may be a source of meroplanktonic larvae and not a sink in this area as previously thought. This study emphasizes the complexity of ecological processes and patterns at these small spatio-temporal scales in the coastal planktonic environment.

**Keywords:** internal tide, internal waves, vertical distribution, meroplankton, zooplankton, kelp forests, *Macrocystis pyrifera*

## Dedicatoria

Al *conatus*, que dirige la permanencia de mi proyección en el misterioso orden geométrico.

A mis padres, Rita María Aguilar Moreno y Gregorio Maldonado Bautista. Gracias por darme la oportunidad de vivir una vida de aceptación y apoyo en cada uno de mis pasos, por animarme a llegar a mis metas con su más sincero amor. Por hacer de mi felicidad su mayor preocupación.

A mi hermano, Daniel Gregorio Maldonado Aguilar, de quien aprendí a amar la curiosidad del mundo natural, y de disfrutar el deleite de ser uno mismo.

A mi compañero, Marcelo Fabián Cerda Barrera. Porque estoy convencida de que ni con todas las posibilidades del azar fuimos producto de la casualidad.

## Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) por permitirme realizar mis estudios de maestría en el posgrado de Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudios de maestría.

A Lydia Ladah, por confiar en mi desde el principio, por guiarme, darme ánimos y brindarme la plataforma para trabajar con el tema que más me gustaba, por presentarme y darme el lugar en este ámbito de una manera que se entiende a través de la experiencia de lo femenino.

A mis sinodales: José Luis Ochoa de la Torre, por la disposición a enseñarme y guiarme al principio del presente trabajo. A Enric Pallàs Sanz, por los valiosos aportes y observaciones al trabajo. A la profe Elena Solana Arellano, por el tiempo brindado en asesorías y clases, por su linda alegría y voluntad de docencia. A Rodrigo Beas Luna y Julio Lorda Solórzano, gracias por el interés, los comentarios y sugerencias realizadas.

A mis profesores del posgrado de Ecología Marina, a los que están en esta tierra y los que se fueron. por todo el conocimiento transmitido.

A la generación 2017-2019 de la Maestría en Ecología Marina. Por el acompañamiento en las horas de estrés, por los karaokes, posadas, chistes, cafés, pasteles de cumpleaños, debates y sesiones grupales de estudio en La Pecera, nuestro pequeño refugio que supimos aprovechar de la mejor manera.

A todos con los que compartí un breve momento en el ICE Lab y en campo. A los voluntarios de ZOOKELP que colaboraron en el muestreo. A Sarah, Citlali, Eliot y Everly, que me ayudaron con el trabajo de laboratorio. A Mariel, por compartir conmigo su energía marinera. A Gera, por todas las clases, consejos, ánimos y la amistad brindada durante el camino.

A Elizabeth Farias, por todo su apoyo y la amistad brindada en cada paso del posgrado.

Por último y no menos importante: A las personas que con su esfuerzo diario, contribuyen directa e indirectamente a que los científicos vivan de hacer lo que aman.

# Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	iv
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xii
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Perspectiva general.....	1
1.2 Ciclos de vida de invertebrados bénticos.....	1
1.2.1 Larvas cifonautas.....	2
1.2.2 Larvas nauplio y cypris.....	3
1.2.3 Larvas veliger.....	3
1.3 Mecanismos físicos de transporte larval.....	4
1.4 Modelo conceptual.....	5
1.5 Antecedentes.....	6
1.5.1 Ondas internas y transporte larval en Bahía Todos Santos.....	6
1.5.2 Ondas internas de marea y distribución vertical de las larvas meroplanctónicas.....	7
1.5.3 Ondas internas y bosques de sargazo gigante.....	8
1.6 Justificación.....	10
1.7 Objetivos.....	10
1.7.1 Objetivo general.....	10

1.7.2 Objetivos específicos.....	11
1.8 Hipótesis.....	11
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>12</b>
2.1 Área de estudio .....	12
2.2 Muestreo.....	13
2.2.1 Zooplancton .....	13
2.2.2 Temperatura .....	14
2.3 Procesamiento y análisis de muestras .....	15
2.4 Análisis de datos.....	17
<b>Capítulo 3. Resultados.....</b>	<b>21</b>
3.1 Condiciones de la columna de agua.....	21
3.2 Abundancia total en los sitios de muestreo.....	25
3.3 Riqueza de grupos planctónicos en los sitios de muestreo .....	27
3.3 Abundancia por grupo taxonómico en los sitios de muestreo .....	28
3.4 Organismos más comunes .....	29
3.5 Meroplancton vs. Holoplancton.....	30
3.6 Relación de grupos taxonómicos entre sitios de muestreo .....	33
3.7 Superficie vs Fondo .....	34
3.8 Variabilidad temporal de la abundancia .....	35
3.7 Relación entre abundancia y temperatura .....	37
3.9 Cambios de abundancia y distribución vertical.....	43



<b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	<b>49</b>
<b>Capítulo 5. Conclusiones .....</b>	<b>56</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>57</b>

## Lista de figuras

---

Figura

Página

- Figura 1.** Ciclo de vida de los invertebrados marinos bénticos. Modificado de Calado y Costa (2015). .....2
- Figura 2.** Onda interna de marea de dos fases. El contacto con una pendiente inclinada genera un flujo turbulento en direcciones opuestas de las masas de agua estratificadas. Secciones en triángulos representan perfiles perpendiculares a la costa. Durante la fase fría ocurre un flujo de aguas de la subtermoclina que transporta larvas hacia la costa, a la par de un flujo de agua cálida en dirección fuera de la costa (puntos A-D). Posteriormente durante la fase cálida, las corrientes de gravedad generan un flujo inverso donde el agua fría y densa se hunde en dirección fuera de la costa y es reemplazada por el agua superficial en dirección a la costa, transportando larvas neustónicas o superficiales (E-H). En ambos casos, se incrementa la probabilidad de acumulación de larvas meroplantónicas en la costa. Modificada de Pineda (1994). .....6
- Figura 3.** Bahía Todos Santos y el sitio de muestreo del proyecto ZOOKELP-17 en Playa San Miguel, Bahía de Todos Santos, Baja California, México .....12
- Figura 4.** Fotografía satelital del sitio de muestreo, donde se observan los puntos de colecta de muestras dentro (D) y fuera (F) del bosque de *Macrocystis pyrifera*, que se observan como manchas pardas. Tomada en noviembre del 2018 de Google Earth® .....13
- Figura 5.** Representación esquemática del muestreo experimental del proyecto ZOOKELP-2017. Las distancias no están en escala. Imagen modificada de: Tracey Saxby, Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science (ian.umces.edu). .....14
- Figura 6.** Fotografía del sitio de bombeo dentro del bosque de sargazo donde se observa la pichanca de la manguera utilizada en el bombeo. ....15
- Figura 7.** (a): Nivel del mar en la estación meteorológica del Sauzal los días 2 y 3 de noviembre durante las horas de muestreo (b): Serie de temperatura de la columna de agua ( $dt=1$  minuto) dentro del bosque de sargazo para los experimentos del 2 y 3 de noviembre (unidades en msf = metros sobre el fondo) (c): Gradiente vertical de temperatura de la columna de agua ( $\Delta T: T^{\circ}C_{26\text{ msf}} - T^{\circ}C_{2\text{ msf}} / dz = 26 - 2 = 24\text{ m}$ ) de la serie de tiempo de temperatura ( $dt=1$  minuto) dentro del bosque de sargazo 2 y 3 noviembre. (d): Serie de temperatura de la columna de agua frecuencia de 1 minuto fuera del bosque de sargazo (2 y 3 noviembre). (e): Gradiente vertical de temperatura de la columna de agua ( $\Delta T: T^{\circ}C_{10\text{ msf}} - T^{\circ}C_{2\text{ msf}} / dz = 10 - 2 = 8\text{ m}$ ) de la serie de tiempo de temperatura con frecuencia de 1 minuto fuera del bosque de sargazo (2 y 3 noviembre). .....22

- Figura 8.** Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en el sitio dentro del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El eje vertical representa profundidad en metros sobre el fondo (msf). El eje horizontal representa el tiempo en horas. Las líneas horizontales discontinuas rojas marcan el periodo de colección de muestras biológicas. Las líneas verticales indican inicio y final de los pulsos de agua fría y cálida durante las horas luz del muestreo de plancton, cuyo número indica el orden de aparición. F=Fase Fría; C=Fase Cálida. ....23
- Figura 9.** Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en el sitio fuera del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El eje vertical representa profundidad en metros sobre el fondo (msf). El eje horizontal representa el tiempo en horas. Las líneas horizontales discontinuas rojas marcan el periodo de colección de muestras biológicas. Las líneas verticales marcan el inicio y final de los pulsos de agua fría y cálida durante las horas luz del muestreo de plancton, cuyo número indica el orden de aparición. F=Fase Fría; C=Fase Cálida.....24
- Figura 10.** Media y error estándar de la sumatoria de los principales grupos de plancton en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo, para los días 2 y 3 de noviembre del 2017. ....26
- Figura 11.** Composición de la comunidad del plancton en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo, durante los días 2 y 3 de noviembre del 2017.....27
- Figura 12.** Abundancia (Ind.m<sup>-3</sup>) de grupos planctónicos en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo durante los días 2 y 3 de noviembre del 2017. Las abundancias están expresadas en logaritmo para facilitar la visualización. ....28
- Figura 13.** Abundancia transformada promedio de larvas cifonautas de *Membranipora* spp. (izquierda) y copépodos (derecha) en cada estrato de la columna de agua (superficie y fondo) y en los sitios de muestreo (dentro y fuera del bosque de sargazo) los días 2 y 3 de noviembre del 2017. Las barras verticales indican el error estándar. ....30
- Figura 14.** Proporción de meroplancton y holoplancton en los sitios fuera y dentro del bosque de sargazo, de las muestras colectadas los días 2 y 3 de noviembre del 2017. ....31
- Figura 15.** Proporción de organismos totales según el modo de reproducción y el estrato en la columna de agua, dentro y fuera del bosque, para los días 2 y 3 de noviembre del 2017.....34
- Figura 16.** Variabilidad temporal en la concentración de larvas de meroplancton y holoplancton muestreados a dos profundidades dentro del bosque de sargazo los días 2-3 nov, 2017. El eje x indica las horas de muestreo efectivo en ambos días, separados por la línea vertical punteada. A: *Membranipora* spp.; B: *Mytilus* spp.; C: Larvas nauplio; D: Larvas cypris; E: Gasteropoda; F: Isopoda (*Gnathiidae*); G: Copepoda. La línea vertical punteada indica el comienzo del segundo día de muestreo. Las barras verticales indican el error estándar. ....36

- Figura 17.** Variabilidad temporal en la concentración de plancton muestreados a dos profundidades en el sitio fuera del bosque de sargazo gigante los días 2-3 nov, 2017. El eje x indica las horas de muestreo efectivo en ambos días, separados por la línea vertical punteada. En el eje y se muestran diferentes escalas de las de la figura 16. A: Membranipora spp.; B: Mytilus spp.; C: Larvas nauplio; D: Larvas cypris; E: Gasteropoda; F: Isopoda (Gnathiidae); G: Copepoda. La línea vertical punteada indica el comienzo del segundo día de muestreo. Las barras verticales indican el error estándar. ....37
- Figura 18.** Relación entre la abundancia estandarizada de larvas veliger de gasterópodos en el estrato de 8 (m) y la temperatura, en la profundidad de 2 msf, n=45 .....39
- Figura 19.** Relación entre la abundancia estandarizada promedio de larvas cifonautas (Membranipora spp.) y la temperatura en el estrato de fondo, la relación entre la abundancia promedio de larvas veliger (Mytilus spp.) y larvas nauplio con la temperatura superficial; entre el promedio de la abundancia de larvas cypris y la temperatura de fondo; y entre los isópodos y copépodos con la temperatura de fondo. Las líneas punteadas azules indican el intervalo de confianza. ....41
- Figura 20.** Relación entre el promedio de la abundancia de larvas cifonautas de Membranipora spp. (a) y copépodos (b) del estrato de fondo (8m) y el valor promedio de dT durante los 20 minutos alrededor de la muestra a la profundidad de 20 msf., fuera del bosque de sargazo gigante (a) Recta ajustada  $y = 1.94 + 2.14 * x$ ,  $R^2 = 0.53$ ,  $p = 0.002$ ,  $n = 15$ . (b)  $y = 1.53 + 2.134 * x$ ,  $R^2 = 0.49$ ,  $p = 0.003$ ,  $n = 15$ . Las líneas punteadas azules indican el intervalo de confianza. ....42
- Figura 21.** Cambios en la abundancia promedio de grupos de meroplancton (Membranipora spp., Mytilus spp., larvas nauplio, larvas cypris, gasteropoda) y holoplancton (Isopoda de la familia Gnathiidae y Copepoda) a través de las fases. ....45
- Figura 22.** Cambios en la abundancia de grupos de meroplancton (Membranipora spp.) y holoplancton (Copepoda) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2-3 nov del 2017 fuera del bosque de sargazo gigante. ....46
- Figura 23.** Comparación de los cambios en la abundancia promedio de Membranipora spp. y Copepoda a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2 y de 3 noviembre del 2017, dentro y fuera del bosque de sargazo gigante. ....47

## Lista de tablas

Tabla	Página
<b>Tabla 1.</b> Estructura experimental de los modelos generales lineales utilizados para calcular correlaciones de Pearson y modelos de regresión lineal simple, entre las variables abundancia y temperatura. Las profundidades (z) de la abundancia 2m y 8m corresponden a las muestras colectadas en el estrato superficial y el estrato de fondo, respectivamente. Fuera del bosque de sargazo (F), las profundidades (z) de los termistores en metros sobre el fondo, 26 msf y 24 msf, corresponden a la profundidad aproximada del estrato de 2m en la columna de agua, y los termistores 22 msf y 20 msf corresponden aproximadamente a los 8m en la columna de agua. Dentro del bosque de sargazo (D), las profundidades (z) de los termistores 10 msf y 8 msf corresponden a la profundidad aproximada de 2m en la columna de agua. La profundidad de los termistores 4 msf y 2 msf corresponden a los 8m en la columna de agua. ....	19
<b>Tabla 2.</b> Escala de interpretación del Factor de Bayes (FB <sub>10</sub> ).....	20
<b>Tabla 3.</b> Periodos de calentamiento y enfriamiento identificados sobre la serie de tiempo de temperatura promedio por hora, dentro del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017.....	24
<b>Tabla 4.</b> Principales periodos de calentamiento y enfriamiento (pulsos fríos, negativos, y cálidos, positivos) identificados en serie de tiempo de temperatura cada minuto, en el sitio fuera del bosque de sargazo, los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El rango de tiempo incluye las horas donde hubo un cambio de temperatura mayor a 1 °C en un periodo de una hora. Las diferencias de temperatura (dT) corresponden a la diferencia máxima medida en este rango de tiempo.....	25
<b>Tabla 5.</b> ANOVA paramétrico de dos vías con datos de abundancia transformada de larvas cifonautas del genero Membranipora spp. y copépodos. ....	29
<b>Tabla 6.</b> Concentración media (# Ind. m <sup>-3</sup> ), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de meroplancton colectado los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante.....	32
<b>Tabla 7.</b> Concentración media (# Ind. m <sup>-3</sup> ), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de holoplancton colectado los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante.....	32
<b>Tabla 8.</b> Concentración media (# Ind. m <sup>-3</sup> ), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de meroplancton (Membranipora spp.) y Holoplancton (Copepoda, Larvacea) colectado los días 2 y 3 noviembre del 2017 dentro del fuera del bosque de sargazo gigante. ....	32
<b>Tabla 9.</b> Coeficientes de correlación lineal de Pearson entre sitios de muestreo.....	33

- Tabla 10.** Resultados significativos de los análisis de correlación lineal de Pearson de la abundancia ( $\text{ind.m}^{-3}$ ) de organismos y las series de tiempo de temperatura dentro del bosque de sargazo.....38
- Tabla 11.** Resultados significativos de los análisis de correlación lineal de Pearson de la abundancia ( $\text{ind.m}^3$ ) de organismos fuera del bosque de sargazo y las series de tiempo de temperatura.....42
- Tabla 12.** Modelos de análisis bayesiano análogo al ANOVA para la diferencia de medias de abundancia abundancia de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp., *Mytilus* spp., larvas nauplio, larvas cypris, gasteropoda) y holoplancton (Copepoda, Isopoda de la familia Gnathiidae) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante .....44
- Tabla 13.** Modelos de análisis bayesiano análogo al ANOVA para la diferencia de medias de abundancia abundancia de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp.) y holoplancton (Copepoda) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2-3 nov del 2017 fuera del bosque de sargazo gigante.....46
- Tabla 14.** Coeficientes de correlación de Pearson en el sitio dentro del bosque de sargazo para las abundancias de los grupos taxonómicos principales. Las relaciones significativas fueron marcadas en rojo.....48

# Capítulo 1. Introducción

---

## 1.1 Perspectiva general

En el ambiente marino, una de las zonas de estudio más complejas y dinámicas es la zona costera, caracterizada por una gran diversidad de especies de macroalgas e invertebrados con ciclos de vida meroplanctónicos, que dependen de procesos de transporte larval hacia la zona costera. Este proceso complejo de acoplamiento físico-biológico, influye en la dinámica de las comunidades asociadas a este tipo de ecosistemas, generalmente bentónicos. Los bosques de macroalgas de *Macrocystis pyrifera* son ecosistemas costeros estructurados por estipes largas que pueden llegar a extenderse por toda la columna de agua formando “barreras” o “filtros” oceanográficos que complican aún más los procesos costeros de transporte larval. Desafortunadamente, se conoce muy poco acerca de cómo la presencia de un hábitat estructuralmente complejo como los bosques de macroalgas, puede influenciar procesos de acoplamiento físico-biológico comunes en la zona costera tales como el transporte larval mediado por ondas internas de marea. El objetivo de esta investigación es generar conocimiento sobre las ondas internas y su relación con la abundancia y distribución vertical del meroplancton, dentro y fuera de un bosque de *Macrocystis pyrifera*, en escalas espaciales pequeñas (300m) y escalas temporales cortas (1 hora).

## 1.2 Ciclos de vida de invertebrados bentónicos

La mayoría de las especies de invertebrados de hábitats costeros tienen un ciclo de vida complejo compuesto por una fase larval planctónica en el ambiente nerítico, y una fase juvenil y adulta en el ambiente bentónico (Thorson, 1950, Roughgarden, *et al.*, 1988, Eckman, 1996). Estos ciclos de vida son también conocidos como meroplanctónicos (Metaxas, 2001). Generalmente los organismos meroplanctónicos producen cientos a millones de huevos en la columna de agua, donde son fertilizados y se desarrollan en larvas a través de diversos estadios ontogénicos en periodos que van de minutos a meses dependiendo de la especie (Thorson, 1950; Eckman, 1996; Pineda, 1994; Gaines *et al.*, 2007, Pineda y Reynolds, 2018). Debido a que la mayoría de las larvas poseen una limitada habilidad natatoria, cuando están listas para su asentamiento son transportadas pasivamente por diversos mecanismos físicos hacia la costa (Pineda, 1994). En el intermareal rocoso, los ejemplos de organismos que exhiben ciclos meroplanctónicos son cangrejos, balanos, mejillones, erizos y abulones (Zuercher y Galloway, 2019) Esta tesis se enfoca en

las larvas cifonautas de *Membranipora* spp., brizoarios comunes en las frondes de *Macrocystis pyrifera*; las larvas cypris de balanos, que son muy comunes en todo el hábitat costero rocoso; y larvas veliger de mejillones, organismos que forman grandes bancos en el intermareal de fondo duro.

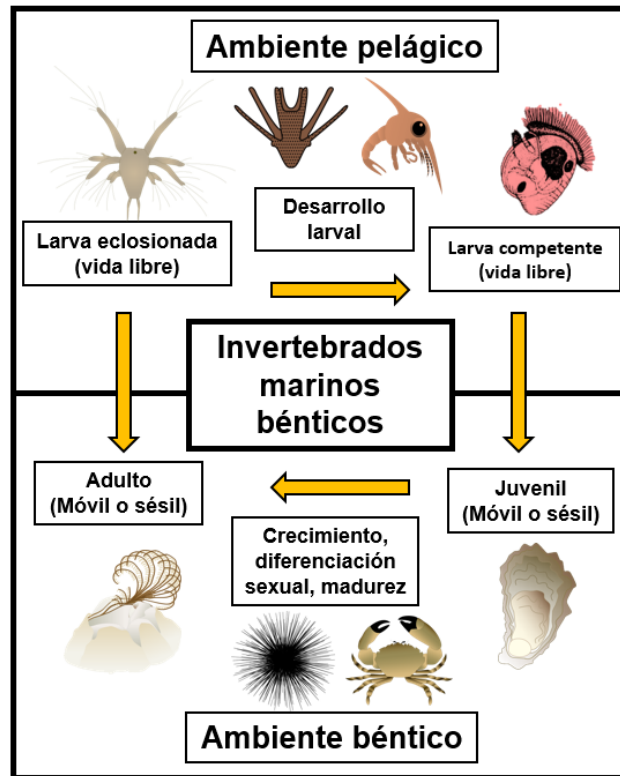


Figura 1. Ciclo de vida de los invertebrados marinos bénticos. Modificado de Calado y Costa (2015).

### 1.2.1 Larvas cifonautas

Los cifonautas son animales sésiles pertenecientes al filo Bryozoa, colonizadores incrustantes que conforman gran parte de la comunidad epífita de macroalgas. *Membranipora membranacea* es una especie epífita especializada a los bosques de macroalgas de *Macrocystis pyrifera* (Bernstein y Jung, 1979; Yoshioka, 1982). Presentan reproducción sexual, que consiste en la liberación de huevos en la columna de agua, a partir de los cuales, una vez fertilizados, nace un tipo de larva cifonauta planctotrófica, ciliada y cubierta por un caparazón bivalvo quitinoso lateralmente comprimido con una longitud de 400-500  $\mu\text{m}$  (Stricker *et al.*, 1988). La fase de vida libre de la larva en el plancton se estima de 2 a 4 semanas (Yoshioka, 1982). Además de los comportamientos dependientes de la luz que presentan la mayoría de las larvas de invertebrados (Thorson, 1964), en su estadio larval *Membranipora membranacea* muestran un



comportamiento activamente fotopositivo y negativamente flotante. Se concentra de los 5 a los 10 m superficiales durante los meses de invierno y primavera, cuando hay mayor mezcla en la columna de agua. Durante el verano tardío y el otoño temprano, cuando la columna de agua está estratificada, las larvas tienden a estar ausentes en el estrato superficial, evitando aguas cálidas (Bernstein y Jung, 1979; Yoshioka, 1982). *Membranipora membranacea* se asienta sobre las frondas de *M. pyrifera* y se convierte en uno de los mejores competidores por el espacio dentro de los bosques de sargazo. Además, su densidad es mayor en las hojas del dosel (cerca de la superficie) que en las hojas sub superficiales (Bernstein y Jung, 1979).

### 1.2.2 Larvas nauplio y cypris

Los cirrípedos o balanos son una subclase de crustáceos maxilópodos pertenecientes al orden Thoracica y son conocidos por explotar los flujos dependientes de la profundidad (Pineda,1999). En general, el desarrollo larval de muchas especies de crustáceos consiste en un estadio larval temprano de tipo lecitotrófico para pasar a la planctotrofia en los estadios larvales tardíos (Thorson, 1950), sin embargo, en balanos esto es al revés, presentando un estadio larval planctotrófico, representado por la larva nauplio, para pasar a un estadio lecitotrófico tardío, representado por la larva cypris (Barnes,1984). La distribución vertical de los balanos presenta un patrón consistente, donde la larva nauplio exhibe fototaxis positiva por lo que se mantienen en estratos superficiales. La larva cypris, es lecitotrófica y presenta fototaxis negativa, por lo tanto son observadas consistentemente en el fondo, sin mostrar ningún tipo de variabilidad diurna (Thorson, 1964; Tapia *et al.* 2010). La larva permanece en el plancton entre semanas a un mes, y el asentamiento ocurre durante la temporada de verano (Tapia *et al.*, 2010; Ladah *et al.*, 2005; Young, 2006).

### 1.2.3 Larvas veliger

Las larvas veliger son características del 70% de los invertebrados marinos. Proviene de huevos pequeños que son liberados en grandes cantidades (Thorson, 1950) los cuales presentan estructuras superficiales para aumentar la flotabilidad y mantenerse suspendidos (Chia *et al.* 1984) A partir de ahí se desarrolla a los estadios pelágicos veliger, prodisoconcha I y prodisoconcha II. Posteriormente, en el estadio disconcha, sufre metamorfosis en el asentamiento (Mileikovsky, 1971). Su estadio planctotrófico es generalmente largo; puede retrasarse hasta años antes de encontrar un lugar para asentarse (Johnson,

1998). Con respecto a su distribución vertical, las larvas con largos periodos planctotróficos pueden presentar fototaxis positiva lo que les permite ser transportados por las corrientes superficiales. En la columna de agua, regulan su posición vertical alternando el comportamiento natatorio desde arriba para después dejarse hundir (Young *et al.*, 1984).

### 1.3 Mecanismos físicos de transporte larval

Debido a que los ciclos de vida meroplanctónicos implican que las distintas etapas de desarrollo se presenten en hábitats separados espacialmente (Roughgarden *et al.*, 1988), el regreso de las larvas desde hábitats neríticos hacia hábitats costeros implica un proceso de transporte larval, que es definido como la translocación horizontal media de las larvas, presentándose en escalas que van de decenas a cientos de kilómetros (Pineda *et al.*, 2007; Pineda y Reynolds, 2018). El transporte larval está en función de: 1) mecanismos físicos de transporte y 2) comportamiento larval, el cual determina la distribución de las larvas en la columna de agua (Pineda *et al.*, 2007; Pineda *et al.*, 2010). La dinámica de las poblaciones de invertebrados bentónicos es mayormente afectada por los mecanismos físicos de transporte larval (Helfrich y Pineda, 2003), que interactúa con la distribución y abundancia de larvas en la columna de agua a diferentes escalas espaciales y temporales para resultar en el transporte de las larvas hacia su hábitat final.

Las ondas internas de marea son procesos de transporte larval importantes en la zona costera. Ocurren a escalas temporales y espaciales pequeñas (minutos y metros respectivamente), y son más marcadas en épocas de fuerte estratificación y forzamiento, (ej. mareas vivas en verano). Sus efectos de alta variabilidad son comunes en todos los océanos (Pineda *et al.*, 2019), y juegan un papel clave en la regulación de la estructura de las comunidades bentónicas en hábitats intermareales y submareales a diversas escalas espaciales y temporales (Pineda, 1991; Morgan *et al.*, 2018). Las ondas de marea son ondas de gravedad con frecuencia de marea que ocurren en la interfase de un fluido estratificado y que resultan de la interacción de la marea barotrópica con la topografía (Pineda, 1994). Se caracterizan por ser fenómenos de perturbación de la temperatura de alta energía y alta frecuencia (Lee, 1961). Cuando se genera un forzamiento de marea sobre una masa de agua estratificada y se encuentra con un cambio de batimetría abrupto, una onda interna se genera y comúnmente se propaga en la dirección de las isobatas, advectando material, nutrientes, y organismos planctónicos. Conforme la onda interna se propaga en aguas más someras, su amplitud se vuelve no despreciable con respecto a la profundidad, volviéndose

más asimétrica y no-lineal. Lo anterior resulta en una inestabilidad gravitatoria, rotura y mezcla de la columna de agua (Filonov *et al.*, 2014; Pineda, 1991). Ondas internas no-lineales, especialmente cuando se rompen, pueden transportar por medio de flujos turbulentos, larvas que se encuentran distribuidas en diferentes estratos de la columna de agua (Woodson, 2018). Son estos procesos fundamentales sobre los cuales se estará enfocando el presente trabajo.

## 1.4 Modelo conceptual

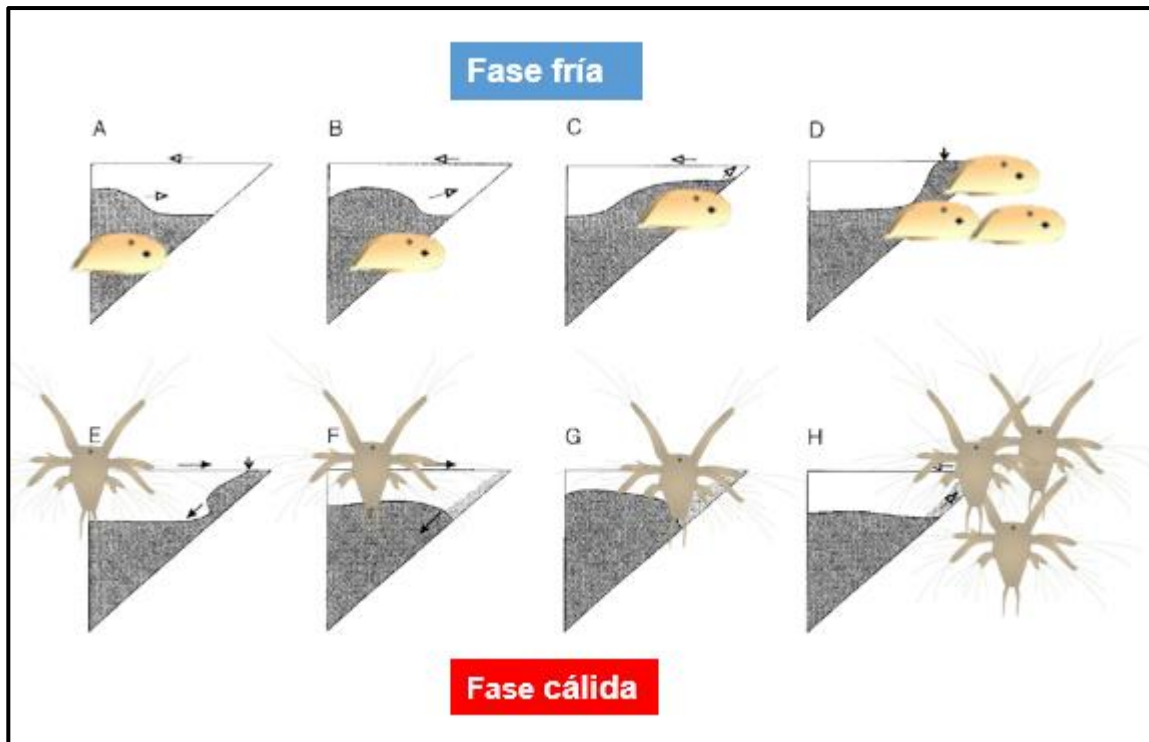
El presente trabajo toma como base el modelo de transporte larval por ondas internas de marea de dos fases (Pineda, 1994). Ocurre en una masa de agua estratificada adyacente a la costa, con una termoclina marcada que separa aguas de fondo frías y aguas superficiales cálidas (Figura 2). La onda interna de marea no lineal genera una corriente turbulenta de agua de fondo hacia la costa, a la par del alejamiento de agua superficial en dirección fuera de la costa. Este proceso se conoce como fase fría. Posteriormente, el agua densa que antes había surgido hacia la costa en la fase fría, se hunde por gravedad y se mueve en dirección fuera de la costa sobre la plataforma interna. Por continuidad, el agua superficial que se alejó en la primera fase ahora se mueve en dirección a la costa en la superficie (Pineda, 1994).

La forma en que las ondas de marea no-lineales median el transporte de larvas hacia la costa depende del estadio ontogénico de la larva, y su distribución en la vertical para aprovechar la dirección de propagación inversa entre fases de la onda interna. Durante la fase fría, las larvas asociadas a los estratos profundos serían advectadas hacia la costa; y larvas asociadas a los estratos superficiales serían advectadas hacia la costa durante la fase cálida (Figura 2). En ambos casos este modelo de transporte permite a las larvas aprovechar las corrientes para acumularse en la costa, cerca del hábitat adulto (Pineda y Reyns, 2018). Entonces, cualquier cambio observable en la abundancia de organismos planctónicos, especialmente si se presentan cambios en alta frecuencia, dependerá de la distribución de éstos en la columna de agua (MacTavish *et al.*, 2017). En sitios donde la salinidad cambia muy poco con la profundidad (ej. Bahía Todos Santos), las diferencias de densidad son determinadas principalmente por la temperatura (Filonov *et al.* 2014). La corriente de gravedad produce frentes de temperatura con contrastes de hasta 5°C entre ambas fases (Pineda 1991) que pueden ser detectados mediante el despliegue de cadenas de termistores (sensores de temperatura) fijos en la columna de agua.

## 1.5 Antecedentes

### 1.5.1 Ondas internas y transporte larval en Bahía Todos Santos

Los sitios de generación, dirección de propagación y frecuencia de las ondas internas (Filonov *et al.* 2011) influyen sobre importantes procesos físicos de transporte larval en Bahía Todos Santos, Baja California (Ladah *et al.*, 2005; Tapia *et al.*, 2010; MacTavish *et al.*, 2016; Ibañez-Tejero *et al.*, 2019; Fernández *et al.*, 2019). Ondas internas de marea se relacionan con el asentamiento de larvas de balanos del género *Chthamalus* spp. en Playa San Miguel (Ladah *et al.*, 2005), y recientemente se ha estudiado la relación entre las ondas internas de marea y los vientos en la provisión de ciertas larvas meroplanctónicas a la zona de rompiente (Fernández *et al.* 2019). Sin embargo, los trabajos que evalúan la variabilidad en el plancton y la relación con las ondas internas son escasos debido a la disparidad de escalas en fenómenos oceanográficos y biológicos, además de que los mecanismos físicos de transporte operan dependiendo del comportamiento y distribución vertical del meroplancton.



**Figura 2.** Onda interna de marea de dos fases. El contacto con una pendiente inclinada genera un flujo turbulento en direcciones opuestas de las masas de agua estratificadas. Secciones en triángulos representan perfiles perpendiculares a la costa. Durante la fase fría ocurre un flujo de aguas de la subtermoclina que transporta larvas hacia la costa, a la par de un flujo de agua cálida en dirección fuera de la costa (puntos A-D). Posteriormente durante la fase cálida, las corrientes de gravedad generan un flujo inverso donde el agua fría y densa se hunde en dirección fuera de la costa y es reemplazada por el agua superficial en dirección a la costa, transportando larvas neustónicas o superficiales (E-H). En ambos casos, se incrementa la probabilidad de acumulación de larvas meroplanctónicas en la costa. Modificada de Pineda (1994).

### 1.5.2 Ondas internas de marea y distribución vertical de las larvas meroplanctónicas

Los invertebrados marinos bentónicos adoptan distintos comportamientos en relación a los estadios ontogénicos de sus ciclos de vida. Durante la fase planctónica, las larvas pre-competentes exhiben flotabilidad positiva, geotaxis negativa, y fototaxis positiva, para nadar y acercarse hacia la superficie en busca de alimento y alejarse del fondo, relacionado al escape de la depredación (Metaxas, 2001). Lo contrario sucede con las larvas competentes, las cuales buscan el sustrato para el asentamiento en el hábitat adulto mediante la flotabilidad negativa, geotaxis positiva y fototaxis negativa (Metaxas, 2001). La habilidad natatoria en la vertical y los cambios en la flotabilidad, son comportamientos que permiten a las larvas meroplanctónicas modificar su posición en la columna de agua y adaptarse a los flujos existentes. Estos flujos pueden ser advectivos (vientos, brisa marina, ondas internas antes de romper) o turbulentos (quiebre de la onda interna) que son explotados por las larvas meroplanctónicas para desplazarse en dirección horizontal y vertical, y con ello asentarse en el ambiente bentónico (Metaxas, 2001; Helfrich y Pineda, 2003; Pineda *et al.*, 2007).

La relación entre la abundancia de larvas meroplanctónicas y las ondas internas de marea ha sido relativamente bien estudiada en Bahía Todos Santos durante periodos de mareas internas intensas en verano, mostrando que juegan un rol significativo en determinar la posición del meroplancton en la horizontal y vertical (MacTavish *et al.* 2016; Ibañez-Tejero *et al.*, 2019; Fernández *et al.*, 2019). Se ha observado que las larvas nauplio de balanos han sido más abundantes durante fases cálidas en superficie (MacTavish *et al.* 2016), posiblemente siendo transportados hacia la costa como ha sido observado por Pineda (1994). Larvas de cangrejos y larvas nauplio de copépodos fueron más abundantes en profundidad durante las fases frías de la onda interna (MacTavish *et al.*, 2016; Ibañez-Tejero *et al.*, 2019), posiblemente debido a la advección de flujos de agua desde capas profundas fuera de la costa (Ibañez-Tejero *et al.*, 2019). En cuanto a las larvas cifonautas de briozoarios, se espera que se comporten como una partícula pasiva debido a su baja capacidad natatoria en contra de corrientes de hundimiento de las fases cálidas, resultando en una no acumulación (Helfrich y Pineda, 2003). Fernández *et al.* (2019) encontró que la distribución en superficie de larvas de gasterópodos se relacionaba con el transporte por flujos advectivos forzado por los vientos hacia la zona de rompiente.

El transporte de larvas meroplanctónicas hacia la costa mediado por ondas internas de marea está estrechamente relacionado con la distribución vertical de las larvas, y estos cambios serán significativos en la profundidad donde se muestren las mayores abundancias. (MacTavish *et al.*, 2016; Ibañez-Tejero *et al.* 2019). Asimismo, la distribución estratificada en la abundancia de larvas meroplanctónicas está sujeta

a cambios vía flujos baroclínicos indicativos de la actividad de ondas internas (MacTavish *et al.*, 2016). Helfrich y Pineda (2003) establecen que el zooplancton a una distribución estratificada implica que mostrará abundancias significativamente mayores en el estrato profundo durante la fase fría de la marea interna, y que, a altas abundancias sobre la termoclina, se predice un incremento en abundancia en el estrato superficial durante la fase cálida de la marea interna.

Existe un acervo de conocimiento amplio relacionado a los procesos de transporte larval en Bahía Todos Santos. Sin embargo, es todavía muy desconocido cómo los procesos de acumulación y transporte larval interactúan con una estructura tridimensional presente en la costa. Un ejemplo de tal estructura son los bosques de sargazo de *Macrocystis pyrifera*, ecosistemas muy comunes en el noroeste del Pacífico y que están predominantemente poblados de invertebrados marinos con ciclos de vida meroplánctónicos.

### **1.5.3 Ondas internas y bosques de sargazo gigante**

Los bosques de sargazo gigante, también llamados mantos, son agregaciones de macroalgas pardas del orden Laminariales, ampliamente distribuidos en la plataforma continental del Sistema de la Corriente de California (Ladah *et al.* 2012). Según la densidad de los bosques de sargazo gigante, entendida como el número de frondes por esporofito y número de esporofitos unidos a un solo grampón (Karr, 2011), son capaces de modificar las condiciones físicas, atenuando el oleaje y cambiando el flujo hidrodinámico (Jackson, 1998; Pakhomov *et al.*, 2002). Por ejemplo, la velocidad de las corrientes se reducen hasta en una tercera parte dentro de los bosques de *Macrocystis pyrifera* debido al arrastre (Jackson y Winant, 1983; Jackson, 1984).

Las ondas internas son importantes para la estructura de las comunidades de invertebrados dentro de los bosques de sargazo gigante (Dayton, 1985). Las fluctuaciones de temperatura de alta frecuencia se reducen proporcionalmente con la distancia hacia dentro del bosque (son “filtradas” por el bosque), siendo amortiguadas por el bosque y disminuyen la propagación a bajas frecuencias, sin embargo, la frecuencia semidiurna de los cambios de temperatura parece penetrar intacta hacia dentro del bosque (Jackson, 1984). Las ondas internas, surgencias y cambios diurnos en la profundidad de la termoclina asociados con las mareas, se relacionan al intercambio de las corrientes de fondo dentro y fuera del bosque, las cuales sirven al manto como suplemento de nutrientes, especialmente nitratos (North, 1986). Debido a que la absorción de nutrientes depende del tiempo de residencia del agua dentro

de los mantos, con rangos que varían de horas a días (Ladah *et al.*, 2012; Dayton, 1985), dichas corrientes del agua de fondo a su vez previenen la formación de gradientes horizontales de concentración de nutrientes en la subtermoclina, previniendo una escasez de nutrientes en el centro de los mantos.

Los ecosistemas de bosques de sargazo gigante de *Macrocystis pyrifera* se dividen en hábitats que son ocupados por distintos grupos de invertebrados (Foster y Schiel, 1985), incluyendo, organismos con ciclos de vida meroplanctónico. Los grupos planctónicos comunes dentro de los bosques son anfípodos gamáridos y anfípodos caprélidos, isópodos, poliquetos, gasterópodos, mysidos, copépodos harpacticoides, y el briozoario colonizador sésil del género *Membranipora* spp (Foster y Schiel, 1985). El dosel de *Macrocystis pyrifera* incrementa la complejidad estructural y el refugio disponible para invertebrados móviles, y en el agua superficial se encuentran generalmente larvas de zooplancton y larvas de peces. En los discos de fijación en el fondo rocoso, es común la ocurrencia de crustáceos y poliquetos (Foster y Schiel, 1985), además de organismos encrustantes como briozoarios, esponjas y tunicados (Bernstein y Jung, 1979). Los balanos son capaces de dominar superficies recientemente expuestas en el sustrato y en los estipes de los bosques de sargazo, como es el caso de *Lepas pacifica*, común en mantos de sargazo cercanos a la costas del sur de California (Bernstein y Jung, 1979); *Balanus crenatus*, especie común en el centro de California, y *Balanus pacificus* en el intermareal rocoso sur de California. *Balanus nubilus* es común en toda la costa de California (Foster y Schiel, 1985).

La estructura tridimensional de un bosque de *Macrocystis pyrifera* es capaz de captar lo que está siendo transportado por las corrientes (Morgan *et al.*, 2017) incluido el plancton, que se sabe es mayormente importado (Foster y Schiel, 1985). Recientemente se ha sugerido que el plancton es retenido dentro del bosque como subsidio trófico y no necesariamente como fuente, debido a la comunidad de organismos planctívoros que habita dentro de los bosques compuesta principalmente por peces (Zuercher, 2019, Morgan *et al.*, 2018, Shanks *et al.*, 2015). Los principales subsidios tróficos dentro del bosque son reclutas de larvas de meroplancton y organismos del holoplancton, los cuales son transportados por ondas internas y corrientes oceánicas y que forman los primeros niveles en la rama trófica desde el océano pelágico a los bosques (Zuercher, 2019).

Shanks *et al.* (2015) observaron que la presencia de un bosque modificó las corrientes a lo largo de la costa, y removió plancton del agua durante su paso a través del bosque incorporándola a las corrientes de la plataforma continental, observando que las concentraciones de larvas cypris, así como de otros grupos mero y holoplanctónicos, se redujeron a su paso por el bosque, a que los autores adjudicaron fue debido a la depredación por peces (Gaines y Roughgarden, 1987). Sin embargo, los autores

identificaron un vacío informativo al concluir que hasta la fecha no existía un estudio comparativo de la comunidad costera del plancton dentro y fuera de mantos de bosques de sargazo gigante. La especie dominante en el ecosistema de bosques de sargazo, *Membranipora* spp., ocurre primordialmente en estratos superficiales del dosel a lo largo del extremo exterior del manto (Bernstein y Jung, 1979). Es posible que los bosques de sargazo de *Macrocystis pyrifera* actúen como un filtro para larvas pre-competentes. Pakhomov *et al.* (2002) encontraron que los mantos de sargazo retienen el agua superficial, restringiendo su intercambio con el océano costero. Además, tanto la abundancia como la composición de zooplancton fueron mayores dentro del bosque, a lo que los autores adjudicaron a la retención de estadios larvales.

## **1.6 Justificación**

Se desconoce cómo varía la distribución vertical y la abundancia de larvas meroplanctónicas durante el paso de ondas internas de marea dentro de un bosque de *Macrocystis pyrifera*, una estructura tridimensional común en ambientes templados del Pacífico mexicano que pueden atenuar corrientes entre aguas abiertas y la zona costera. Debido que se ha encontrado que las ondas internas son mecanismos de alta importancia en el transporte larval de varios grupos de meroplancton que se asientan en hábitats costeros, sería importante entender cómo la presencia de un bosque puede modificar la habilidad de las ondas internas de acumular y transportar larvas hacia la costa. Este estudio sería el primero que explore la relación entre la comunidad del meroplancton y las ondas internas de marea, comparándolo dentro y fuera de un bosque en Bahía Todos Santos de manera simultánea a una alta frecuencia.

## **1.7 Objetivos**

### **1.7.1 Objetivo general**

Evaluar la variabilidad en la distribución vertical y abundancia de larvas meroplanctónicas dentro y fuera de un bosque de *Macrocystis pyrifera* en Punta San Miguel, Bahía Todos Santos durante un evento de fuerte forzamiento de ondas internas de marea.



### **1.7.2 Objetivos específicos**

- Identificar los grupos de meroplancton y comparar su diversidad, abundancia y distribución vertical dentro y fuera del bosque.
- Identificar las diferentes fases de la onda interna de marea dentro y fuera del bosque utilizando datos de temperatura de alta frecuencia de la columna de agua.
- Evaluar la relación de la temperatura y las fases de la onda interna de marea con los patrones de distribución vertical y abundancia de meroplancton dentro y fuera del bosque.

### **1.8 Hipótesis**

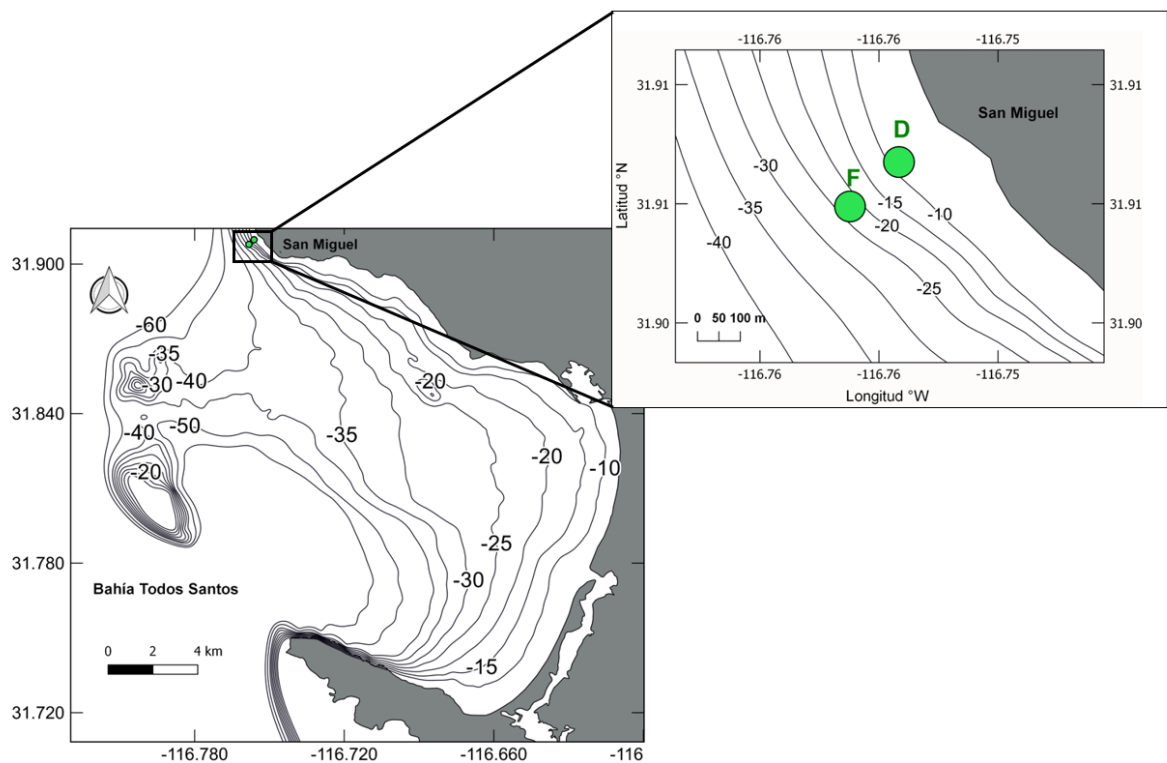
- Se espera una mayor diversidad y abundancia de meroplancton dentro del bosque de sargazo en comparación con el sitio fuera del bosque.
- La abundancia de meroplancton variará con la temperatura dentro y fuera del bosque.
- La abundancia de meroplancton variará con el estrato (distribución vertical) y las fases de la onda interna de marea dentro y fuera del bosque.

## Capítulo 2. Metodología

### 2.1 Área de estudio

El muestreo se llevó a cabo en Playa San Miguel ( $31^{\circ}55'N$ ,  $116^{\circ}38'W$ ) al norte de la Bahía de Todos Santos, Baja California, México, durante los días 2 y 3 de noviembre del 2017 como parte del proyecto ZOOKELP-2017. San Miguel se compone de una playa formada de canto rodado grande y piedra de fondo, con un bosque de *Macrocystis pyrifera* muy cerca a la costa. En este sitio, durante los meses de abril a noviembre, ocurren ondas internas semidiurnas forzadas por la marea (Ladah *et al.*, 2012; Filonov *et al.*, 2014; MacTavish *et al.*, 2016). La comunidad de invertebrados del intermareal rocoso en este sitio está conformada por el mejillón *Mytilus* spp., y los percebes *Chthamalus* spp., *Balanus glandula*, *Pollicipes polymerus* y *Tetraclita* spp, entre otras especies menos comunes como el abulón negro (Ladah *et al.*, 2005).

Se seleccionaron dos sitios adyacentes a la costa, uno dentro de un bosque de *Macrocystis pyrifera* (Figura 3D), a una distancia de 250 m de la costa y una profundidad aproximada de 11 m ( $31.90975 N$ ,  $-116.756 W$ ), y el otro fuera del bosque (Figura 3F), a una distancia de 550 metros de la costa y con una profundidad aproximada de 28 m ( $31.90788 N$ ,  $-116.758 W$ ) (Figura 3 y 4).

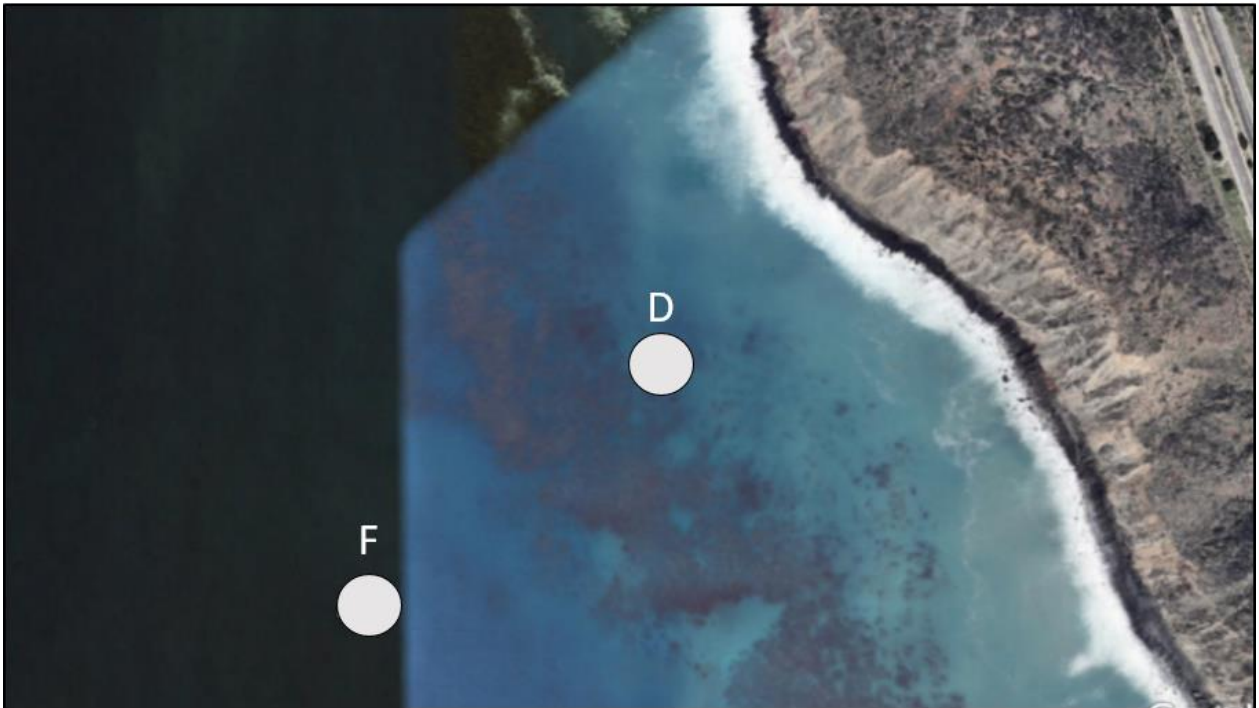


**Figura 3.** Bahía Todos Santos y el sitio de muestreo del proyecto ZOOKELP-17 en Playa San Miguel, Bahía de Todos Santos, Baja California, México

## 2.2 Muestreo

### 2.2.1 Zooplancton

Para los muestreos de zooplancton se escogieron dos estratos en la columna de agua, el estrato superficial a 2m y un estrato subsuperficial, denominado estrato profundo de ahora en adelante, a 8m (Figura 5). Se eligieron estos estratos debido a las profundidades de los sitios de muestreo, considerando que la profundidad del estrato profundo es próxima a la profundidad de la termoclina en Bahía Todos Santos (Filonov *et al.*, 2014).



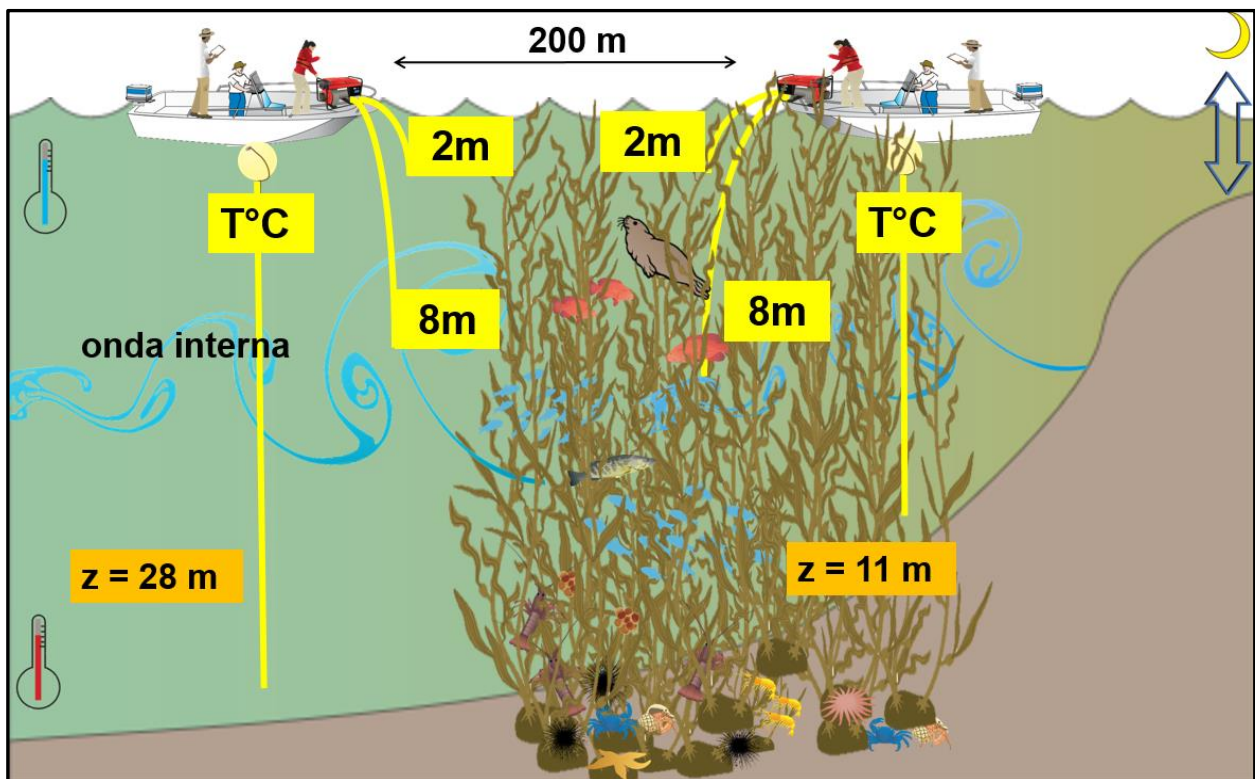
**Figura 4.** Fotografía satelital del sitio de muestreo, donde se observan los puntos de colecta de muestras dentro (D) y fuera (F) del bosque de *Macrocyctis pyrifera*, que se observan como manchas pardas. Tomada en noviembre del 2018 de Google Earth®.

El muestreo de zooplancton de alta frecuencia se hizo en panga anclada, con un bombeo a través de una manguera previamente escalada para corresponder a la profundidad de cada estrato, la cual tenía en su extremo de entrada una pichancha (Figura 5 y 6). El flujo de salida fue dirigido hacia copos, tubos de PVC adaptados con filtros de luz de malla de 150  $\mu\text{m}$ . Se bombeo agua por cinco minutos a cada profundidad por triplicado, cada hora, y se fijó la muestra con etanol al 96%. En cada muestreo, se tomó el tiempo de llenado de un recipiente con un volumen conocido (20 L), para el cálculo del volumen bombeado por muestra. El uso de una manguera en este tipo de muestreos es conveniente para evitar la

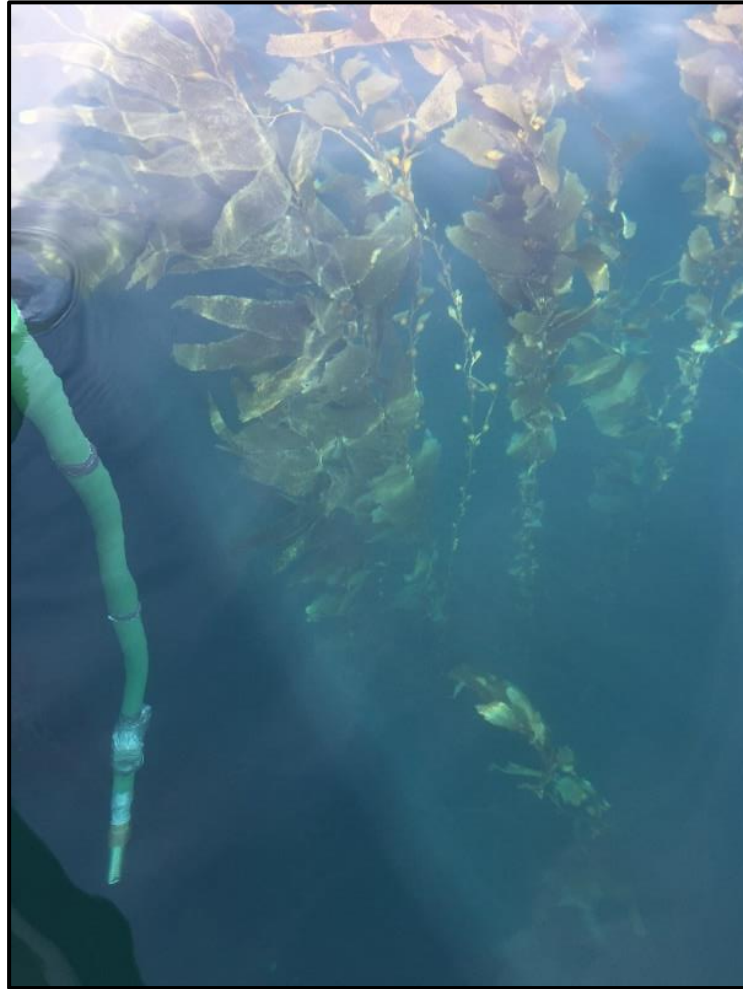
obstrucción de la red al utilizar otros métodos (Yoshioka, 1982) y debido a que este método toma muestras independientes y simultáneas, lo que permite determinar la distribución vertical de los organismos, según lo sugerido por MacTavish (2011).

### 2.2.2 Temperatura

Se instalaron cadenas de termistores de la marca HOBO® (Onset Computer Corp., Mass., USA) con 5 termistores en el sitio dentro, y 13 en el sitio fuera del bosque (Tabla 1) en cuerdas de polipropileno atadas a un peso muerto, con una boya de media agua y una en la superficie, para asegurarse de que permaneciera en posición vertical. Se instaló un termistor cada dos metros a lo largo de las líneas y se programaron para tomar una lectura de la temperatura cada minuto.



**Figura 5.** Representación esquemática del muestreo experimental del proyecto ZOOKELP-2017. Las distancias no están en escala. Imagen modificada de: Tracey Saxby, Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science ([ian.umces.edu](http://ian.umces.edu)).



**Figura 6.** Fotografía del sitio de bombeo dentro del bosque de sargazo donde se observa la pichanca de la manguera utilizada en el bombeo.

### **2.3 Procesamiento y análisis de muestras**

En el sitio dentro del bosque de sargazo se colectaron 108 réplicas experimentales, 9 muestras en el estrato superficial (2m), y 9 muestras en el estrato profundo (8m) por cada día de muestreo. En el sitio fuera del bosque de sargazo se colectaron 90 réplicas, 9 muestras por estrato el día 2 de noviembre, y 6 muestras por estrato el día 3 de noviembre. Una vez en el laboratorio las muestras se filtraron los frascos por segunda vez con mallas de 150  $\mu$ m, para remover el agua de mar y se fijó cada frasco sólo con etanol al 96%.

**Tabla 1.** Información del arreglo de termistores instalados dentro y fuera del bosque de sargazo gigante en el sitio de muestreo.

Dentro del Bosque de Sargazo gigante				Fuera del Bosque de Sargazo gigante			
Distancia de la costa (m): 250				Distancia de la costa (m): 550			
Inicio de muestreo: 8:10 h, 2/11/17				Inicio de muestreo: 8:20 h, 2/11/17			
Final de muestreo: 13:00 h, 3/11/17				Final de muestreo: 13:20 h, 3/11/17			
Profundidad máxima: 11 m				Profundidad máxima: 28 m			
Termistor	Profundidad en metros sobre el fondo (msf)	Profundidad en la columna de agua (m)	Numero de lecturas	Termistor	Profundidad en metros sobre el fondo (msf)	Profundidad en la columna de agua(m)	Numero de lecturas
1	10 msf	1 m	1732	1	26 msf	2 m	1741
2	8 msf	3 m		2	24 msf	4 m	
3	6 msf	5 m		3	22 msf	6 m	
4	4 msf	7 m		4	20 msf	8 m	
5	2 msf	9 m		5	18 msf	10 m	
				6	16 msf	12 m	
				7	14 msf	14 m	
				8	12 msf	16 m	
				9	10 msf	18 m	
				10	8 msf	20 m	
				11	6 msf	22 m	
				12	4 msf	24 m	
				13	2 msf	26 m	

El procesamiento de las 198 réplicas experimentales consistió en dividir cada una a  $\frac{1}{4}$  con un fraccionador Folsom. Cada fracción se vertió a una cámara de Bogorov y se utilizó un microscopio estereoscópico de la marca Stemi DVA-ZEISS® para leer la fracción (Objetivo de 32x). Se identificaron todos los organismos observados al menor nivel taxonómico posible, con la consulta de claves de identificación taxonómica: Dahms *et al.* (2006), Smith (1977), Shanks (2001), Young (2006), Yamaji I. (1980) y recursos en línea (Marine Species Identification Portal: <http://species-identification.org/index.php>), prestando énfasis en los grupos de meroplancton. Una vez revisada cada réplica, se multiplicó el conteo de cada grupo por cuadruplicado. Con el tiempo de llenado de un volumen conocido tomado en campo (seg / 100 L), se calculó una tasa de bombeo (100/seg/100L) y ésta se multiplicó por el tiempo de bombeo por réplica

que consistió en 5 minutos (300 seg) y se calcularon los litros bombeados por cada réplica experimental (L / seg) con la que finalmente se estimó la abundancia de zooplancton, multiplicando el conteo cuadruplicado de grupo planctónico identificado por 100, y dividiéndolo entre los litros bombeado por réplica para expresar la abundancia en unidad de volumen (individuos \* m<sup>-3</sup>).

## 2.4 Análisis de datos

Se obtuvieron los datos de la altura del nivel del mar correspondiente al periodo de muestreo (2017-11-02–2017-11-03) en el área de estudio a través del programa MarV1.02011 de CICESE (<http://oceanografia.cicese.mx/predmar>).

A partir de la serie de temperatura cada minuto a cada profundidad, se obtuvo una serie del gradiente vertical de temperatura como un *proxy* de la estratificación de la columna de agua, tomando el valor de la diferencia de la temperatura registrada en el termistor más superficial y la temperatura registrada en el termistor más profundo.

Se generaron series de variabilidad temporal de temperatura para cada termistor de la columna de agua, en ambos sitios, con el fin de identificar los cambios rápidos de la temperatura  $dT(^{\circ}C/\text{minuto})$  (MacTavish *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2019) tomando la diferencia entre la temperatura registrada en un tiempo,  $T_t$ , y el valor de la temperatura una hora anterior,  $T_{t-60}$ , representada por la siguiente ecuación:

$$dT = \Delta T/dt = T_t - T_{t-60}/dt \quad (1)$$

Donde  $dt=1$  minuto, o el periodo de muestreo de los termistores. Entonces, un valor positivo de  $dT$  indicaría un aumento de la temperatura, y valores negativos indican un descenso de la temperatura.

Para la identificación de las fases de las ondas internas se modificó el criterio de MacTavish *et al.* (2016). Los frentes entre los periodos de calentamiento y enfriamiento se definieron como cambios de temperatura mayores o iguales a 1  $^{\circ}C$ , que ocurrían en una hora, utilizando la serie de temperatura por minuto,  $dT(^{\circ}C/\text{minuto})$ . Se hizo este análisis para cada termistor de la columna de agua, en ambos sitios.

Con base en las mayores abundancias estimadas se seleccionaron los grupos planctónicos para los análisis estadísticos. En el sitio dentro del bosque, los grupos meroplanctónicos y holoplanctónicos fueron, respectivamente: larvas cifonautas de briozoarios del género *Membranipora* spp., larvas nauplio y cypris de balanos, larvas veliger del género *Mytilus* spp. y gasterópodos, isópodos parásitos la familia Gnathiidae y copépodos. En el sitio fuera del bosque sólo se seleccionó un grupo meroplanctónico y un grupo holoplanctónico: larvas cifonautas de briozoarios del género *Membranipora* spp., y copépodos.

Para conocer la relación entre la abundancia de los grupos meroplanctónicos con el sitio, la temperatura, el estrato de la columna de agua y las fases de la onda interna de marea, se utilizaron métodos generales lineales (correlación lineal de Pearson y regresión lineal simple), y modelos ANOVA paramétricos con un alfa de 0.05 (Zar,2010). Para homogeneizar la varianza de los datos se hizo una transformación a  $\ln(x+1)$ , y se aplicó una prueba de homocedasticidad Cochran-C sobre la abundancia estandarizada.

Debido a que *a priori*, no se contaba con información suficiente sobre el comportamiento de cada grupo planctónico en acoplamiento con fluctuaciones de temperatura relacionados a ondas internas dentro de un bosque de sargazo gigante, se experimentó con series de tiempo de diferente variabilidad temporal para determinar la mejor relación entre la abundancia del meroplancton y la temperatura.

La variable independiente en cada modelo consistió en las series de tiempo con diversos promedios temporales de temperatura (5 min, 20 min) alrededor al tiempo de colecta de la muestra biológica (n=15), y series de tiempo con las lecturas de temperatura correspondientes al tiempo de colecta de cada réplica experimental (n=45). La variable dependiente consistió en las series temporales con los valores promedio de abundancia por muestra (n=15) y los valores puntuales de abundancia en cada réplica experimental (n=45) (Tabla 2).

Las mejores relaciones se obtuvieron con las series promedio de abundancia y temperatura en la profundidad de donde se tomó la muestra, tomando los cinco minutos previos y los cinco minutos posteriores a la hora en la que fue tomada la muestra biológica, y con la serie de variabilidad de temperatura (dT), tomando los 20 minutos previos y los 20 minutos posteriores a la hora en la que fue tomada la muestra biológica. Se reportaron los modelos lineales más descriptivos en su coeficiente de determinación, y que cumplieron con los supuestos de regresión lineal de independencia, linealidad, homocedasticidad y normalidad de los errores residuales.



Para conocer la relación existente entre cada grupo planctónico por sitio de muestreo (dentro y fuera del bosque de sargazo), se calcularon coeficientes de correlación de Pearson con la serie de la abundancia estandarizada. Asimismo, se calcularon los coeficientes de correlación entre grupos, para estimar su relación en el ecosistema dentro del bosque.

**Tabla 1.** Estructura experimental de los modelos generales lineales utilizados para calcular correlaciones de Pearson y modelos de regresión lineal simple, entre las variables abundancia y temperatura. Las profundidades (z) de la abundancia 2m y 8m corresponden a las muestras colectadas en el estrato superficial y el estrato de fondo, respectivamente. Fuera del bosque de sargazo (F), las profundidades (z) de los termistores en metros sobre el fondo, 26 msf y 24 msf, corresponden a la profundidad aproximada del estrato de 2m en la columna de agua, y los termistores 22 msf y 20 msf corresponden aproximadamente a los 8m en la columna de agua. Dentro del bosque de sargazo (D), las profundidades (z) de los termistores 10 msf y 8 msf corresponden a la profundidad aproximada de 2m en la columna de agua. La profundidad de los termistores 4 msf y 2 msf corresponden a los 8m en la columna de agua.

Serie	Variable dependiente	n	Z (m)	Serie	Variable independiente	n	Z (msf)	
							F	D
1	Valor promedio del Ln de la abundancia de la muestra a una hora.	15	2	1	Temperatura promedio 5 min alrededor del tiempo de colecta de la muestra biológica.	15	26	10
			8				24	8
		15	2	2		dT promedio 20 min alrededor de la colecta de la muestra biológica.	22	4
			8				20	2
2	Valor del Ln de la abundancia de las réplicas experimentales a un tiempo puntual.	45	2	3	Temperatura promedio fijo 5 min alrededor del tiempo de colecta de la muestra biológica	45	26	10
			8				24	8
		45	2	4		dT promedio fijo 20 min alrededor del tiempo de colecta de la muestra biológica	22	4
			8				20	2
		45	2	5		Temperatura correspondiente al tiempo de colecta de la réplica experimental biológica	26	10
			8				24	8
		45	2	6		dT promedio 20 min correspondiente al tiempo puntual de la réplica experimental biológica	22	4
			8				20	2

Con respecto a aquellos grupos planctónicos donde no se cumplió el supuesto de homocedasticidad (aún con la transformación de datos) se realizaron análisis de varianza (ANOVA) bayesianos, para determinar el efecto sobre la abundancia de los grupos planctónicos de los factores fase de la onda interna de marea (fría y cálida) y estrato de la columna de agua (2m y 8m), en cada sitio de muestreo. Se utilizó la serie de tiempo de abundancia en datos crudos, y cada factor se trató como un factor fijo. Para identificar las fases de la onda interna de marea (fases cálida y fría) y el estrato de la columna de agua, se codificó la serie de tiempo en escala nominal.

Para la comparación y selección de los modelos, se utilizó la prueba de hipótesis del Factor de Bayes (Jeffreys, 1935) como alternativa a la prueba de hipótesis frecuentista ( $p$ -valor). El Factor de Bayes cuantifica la probabilidad relativa de los datos observados bajo cada una de los modelos o hipótesis de estudio (Ly *et al.*, 2015) determinando así la fuerza de evidencia que los datos observados proveen al modelo nulo ( $M_0$ ) versus el modelo alternativo ( $M_1$ ). El Factor de Bayes base 10 ( $FB_{10}$ ) indica la probabilidad de relación de los datos con el parámetro ( $\theta_i$ ), dentro del modelo alternativo  $M_1$ , donde un valor de  $FB_{10} > 1$  indican mayor evidencia a favor del modelo  $M_0$  en comparación al modelo  $M_1$  (Tabla 3).

**Tabla 2.** Escala de interpretación del Factor de Bayes ( $FB_{10}$ ).

<b><math>FB_{10}</math></b>	<b>Fuerza de evidencia de <math>M_1</math></b>
1	Negativa (apoya a $M_0$ )
1 – 3	Muy escasa
3 – 10	Moderada
10- 30	Fuerte
30 - 100	Muy Fuerte
>100	Decisiva

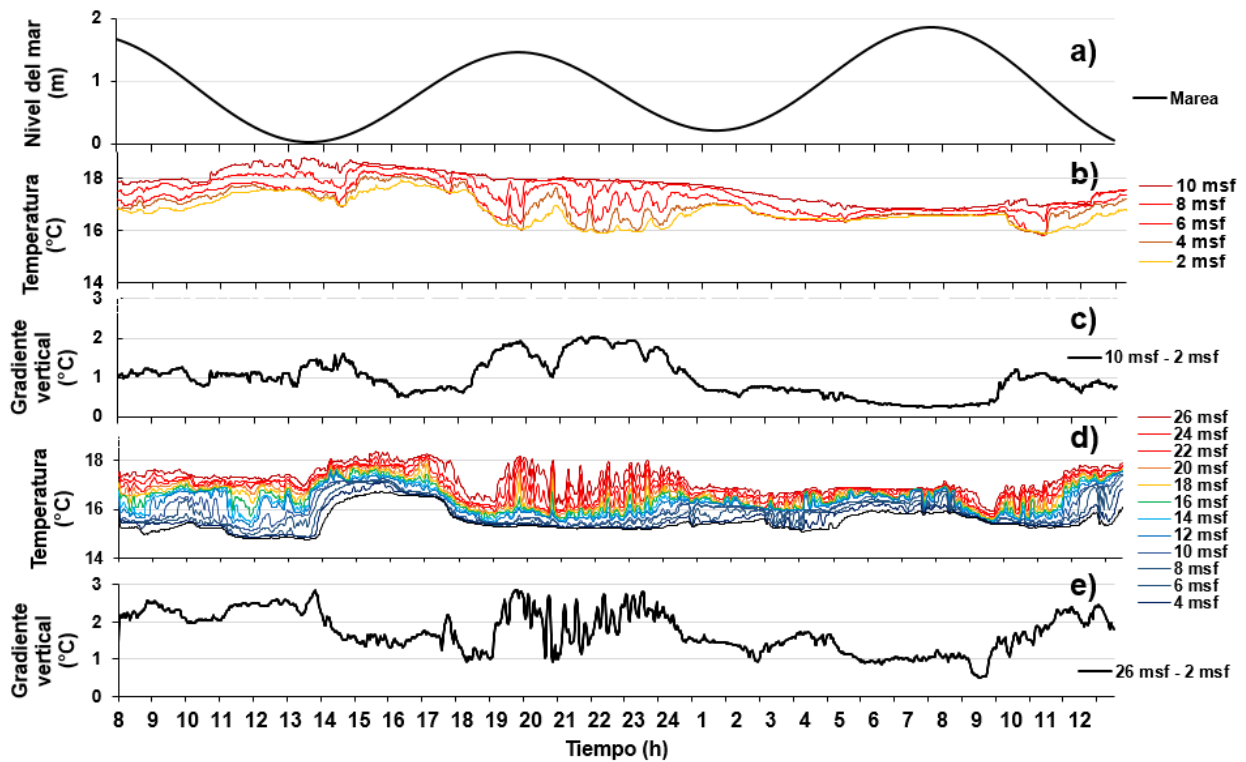
## Capítulo 3. Resultados

---

### 3.1 Condiciones de la columna de agua

Se realizó el experimento durante mareas vivas donde el nivel del mar aumentó hasta 2m (Figura 7a). La temperatura de la columna de agua dentro del bosque mostró periodos con variabilidad alternando con periodos más estables (Figura 7b), aun menos marcados y con menos estratificación que en el sitio fuera del bosque (Figura 7 d,e). La temperatura de la columna de agua fuera del bosque alternaba entre periodos fríos con más estratificación y variabilidad de alta frecuencia, y periodos cálidos con menor estratificación y variabilidad (Figura 7d,e). Debido que la serie de tiempo fue demasiado corta, no fue posible realizar un análisis espectral, sin embargo, parece que durante el muestreo de plancton en horas luz, sucedieron periodos fríos y cálidos con duración alrededor de 6 horas, lo esperado para una marea semidiurna, especialmente durante el experimento del día 2 de noviembre y en el sitio fuera del bosque (Figura 8 y 9). Estos periodos fríos y cálidos fueron delimitados con marcados y rápidos cambios de temperatura, que en algunos casos y profundidades llegaron a cambios abruptos de más de 2 °C en una hora (Tabla 4 y 5).

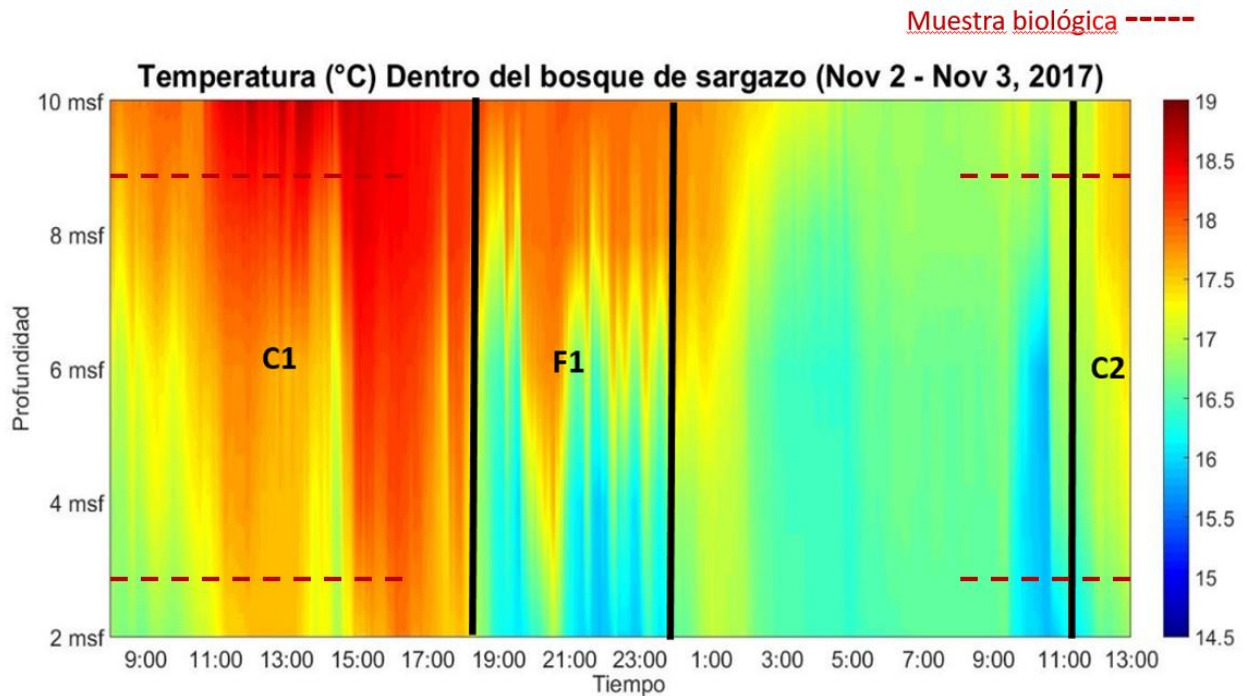
Dentro del bosque, se identificó un primer periodo de calentamiento durante todo el día del 2 de noviembre hasta las 18:00 h, con un aumento de 1.61°C en una hora, seguido de un descenso de temperatura en toda la columna de agua, llegando a -1.6°C en una hora, cerca del fondo en el termistor a 4 msf. Después de este breve enfriamiento se observó un periodo indefinido caracterizado por varios pulsos cortos de cambios abruptos de temperatura. Por ejemplo, un aumento de temperatura empezó a las 20:00 h y llegó a un calentamiento de 1.6°C en una hora cerca al fondo (4 msf) hasta las 21:00 h donde se marca un enfriamiento en toda la columna de agua, pero de corta duración, donde el descenso máximo de temperatura fue de -1.45°C en una hora a las 21:50 h (a 6 msf). Posteriormente se ve un periodo que se mantuvo estable durante la madrugada y la mañana del día 3 de noviembre. El día 3 de noviembre, se observó un incremento de temperatura de 1.12°C en una hora en 6 msf a las 11:00 h y que continúa hasta el final del muestreo (Figura 8, Tabla 4).



**Figura 7.** (a): Nivel del mar en la estación meteorológica del Sauzal los días 2 y 3 de noviembre durante las horas de muestreo (b): Serie de temperatura de la columna de agua ( $dt=1$  minuto) dentro del bosque de sargazo para los experimentos del 2 y 3 de noviembre (unidades en msf = metros sobre el fondo) (c): Gradiente vertical de temperatura de la columna de agua ( $\Delta T: T^{\circ}C_{26 \text{ msf}} - T^{\circ}C_{2 \text{ msf}} / dz = 26 - 2 = 24 \text{ m}$ ) de la serie de tiempo de temperatura ( $dt=1$  minuto) dentro del bosque de sargazo 2 y 3 noviembre. (d): Serie de temperatura de la columna de agua frecuencia de 1 minuto fuera del bosque de sargazo (2 y 3 noviembre). (e): Gradiente vertical de temperatura de la columna de agua ( $\Delta T: T^{\circ}C_{10 \text{ msf}} - T^{\circ}C_{2 \text{ msf}} / dz = 10 - 2 = 8 \text{ m}$ ) de la serie de tiempo de temperatura con frecuencia de 1 minuto fuera del bosque de sargazo (2 y 3 noviembre).

Fuera del bosque, se identificó la primera fase fría desde el principio del estudio hasta las 12:30 h del 2 de noviembre, ausente en el sitio dentro del bosque. Este periodo duro hasta cuando hubo un marcado calentamiento de  $1.7^{\circ}C$  en una hora en la profundidad de la termoclina (12 msf) y un aumento de  $2.1^{\circ}C$  en una hora cerca del fondo (6 msf) entre las 14:44 h y las 14:54 h, marcando el principio de la primera fase cálida. Esta primera fase cálida permaneció hasta las 18:00 h, durando casi 6 horas como se esperaba, y coincidió con la terminación de la primera fase cálida en el sitio dentro del bosque. Posteriormente ocurrió un marcado descenso de temperatura en toda la columna de agua que llegó hasta los  $-1.9^{\circ}C$  en una hora en superficie (26 msf). Después de este enfriamiento, igual que en el sitio dentro el bosque, se observa un periodo indefinido, que se caracterizó por una serie de pulsos de agua fría y cálida de corta duración durante la noche. Por ejemplo, a partir de las 19:30 h del 2 de noviembre, solo 1.5 horas después, comenzó un pulso de agua cálida en todas las profundidades, que alcanzó un calentamiento

máximo de 1.9°C en una hora, en la profundidad de 22 msf, lo que fue rápidamente seguido por un descenso marcado de -1.6°C en una hora.



**Figura 8.** Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en el sitio dentro del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El eje vertical representa profundidad en metros sobre el fondo (msf). El eje horizontal representa el tiempo en horas. Las líneas horizontales discontinuas rojas marcan el periodo de colección de muestras biológicas. Las líneas verticales indican inicio y final de los pulsos de agua fría y cálida durante las horas luz del muestreo de plancton, cuyo número indica el orden de aparición. F=Fase Fría; C=Fase Cálida.

Asimismo, a las 22:00 h del 2 de noviembre, se puede ver una serie de pulsos de agua cálida de incrementos de hasta 1.5°C en una hora en 24 msf, con duración de dos horas. A partir de las 7:30 h del segundo día de muestreo, el día 3 de noviembre, se considera la segunda fase fría, con un descenso de temperatura que alcanza los -1.24°C en una hora en la termoclina (12 msf) a las 9:00 h y que es igualmente reflejado en el sitio dentro del bosque; sin embargo, dentro del bosque este pulso no alcanza fluctuar más de 1°C en una hora. Esta fase fría terminó a las 11:30 h cuando comenzó un periodo de calentamiento que alcanzó los 1.38°C en superficie (22 msf) y que continuó hasta terminar el muestreo a las 13:00 h (Figura 9, Tabla 4).

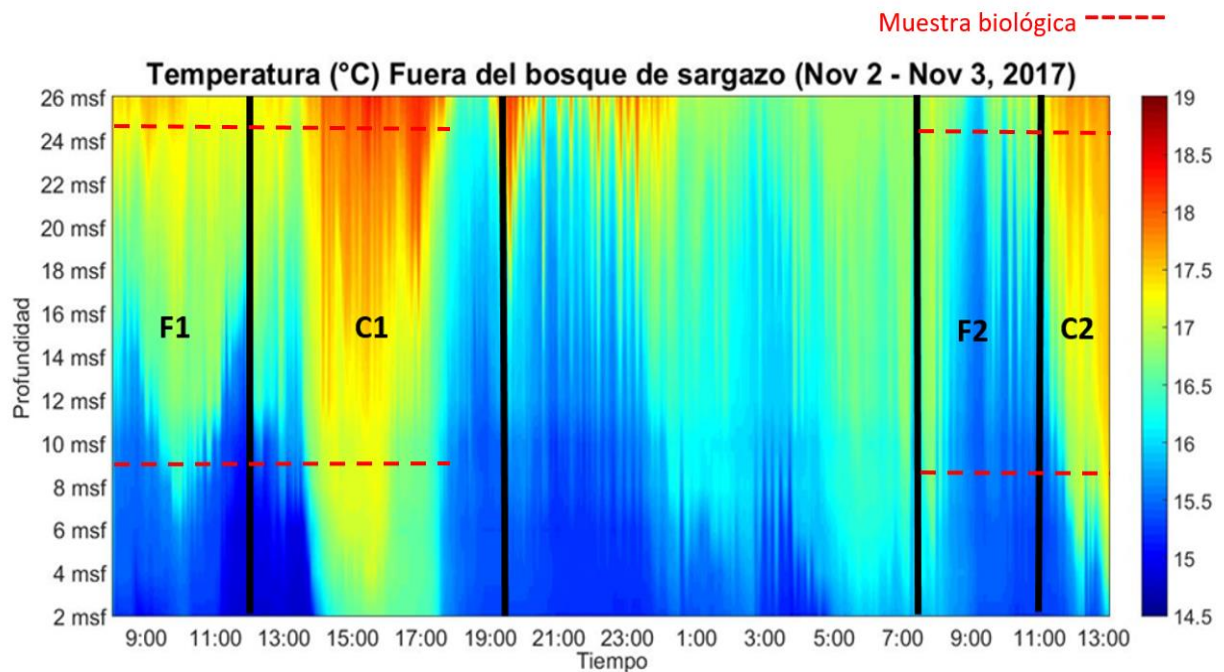
**Tabla 3.** Periodos de calentamiento y enfriamiento identificados sobre la serie de tiempo de temperatura promedio por hora, dentro del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017.

#### Periodos de enfriamiento

Profundidad (msf)	Estrato	Fecha	Hora	dT
2	fondo	2/11/17	19:07 - 19:22	-1.33
4	fondo	2/11/17	18:45 - 19:18	-1.6
4	fondo	2/11/17	21:14 - 21:57	-1.38
6	media agua	2/11/17	18:43 - 19:17	-1.52
6	media agua	2/11/17	21:15 - 21:58	-1.45
8	superficial	2/11/17	18:59 - 19:14	-1.1

#### Periodos de calentamiento

Profundidad (msf)	Estrato	Fecha	Hora	dT
4	fondo	2/11/17	15:26 - 15:36	1.1
4	fondo	2/11/17	20:14 - 20:44	1.6
6	media agua	2/11/17	15:24 - 15:32	1.26
6	media agua	2/11/17	19:56 - 20:44	1.52
6	media agua	3/11/17	11:20 - 11:40	1.1
8	superficial	2/11/17	20:39 - 20:40	1



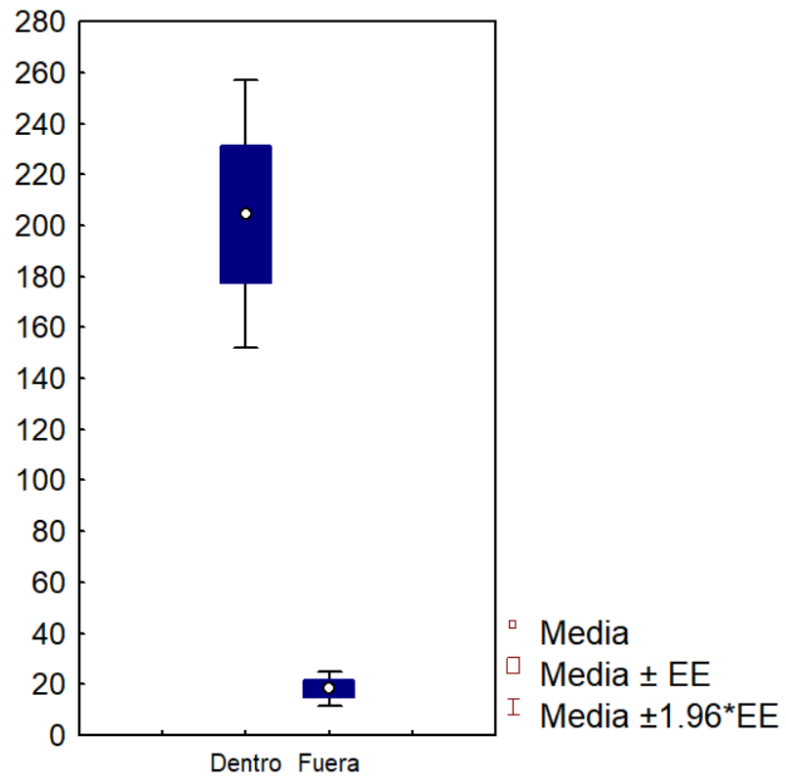
**Figura 9.** Serie de tiempo de temperatura en la columna de agua en el sitio fuera del bosque de sargazo los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El eje vertical representa profundidad en metros sobre el fondo (msf). El eje horizontal representa el tiempo en horas. Las líneas horizontales discontinuas rojas marcan el periodo de colección de muestras biológicas. Las líneas verticales marcan el inicio y final de los pulsos de agua fría y cálida durante las horas luz del muestreo de plancton, cuyo número indica el orden de aparición. F=Fase Fría; C=Fase Cálida.

**Tabla 4.** Principales periodos de calentamiento y enfriamiento (pulsos fríos, negativos, y cálidos, positivos) identificados en serie de tiempo de temperatura cada minuto, en el sitio fuera del bosque de sargazo, los días 2 y 3 de noviembre del 2017. El rango de tiempo incluye las horas donde hubo un cambio de temperatura mayor a 1 °C en un periodo de una hora. Las diferencias de temperatura (dT) corresponden a la diferencia máxima medida en este rango de tiempo

<b>Periodos de enfriamiento</b>				
<b>Profundidad (msf)</b>	<b>Estrato</b>	<b>Fecha</b>	<b>Hora</b>	<b>dT</b>
26	superficial	2/11/17	18:05 - 19:08	-1.39
26	superficial	2/11/17	20:45 - 21:53	-1.86
24	superficial	2/11/17	18:00 - 18:55	-1.76
22	superficial	2/11/17	20:46 - 21:53	-1.8
14	termoclina	2/11/17	11:38 - 12:20	-1.36
14	termoclina	2/11/17	18:05 - 18:28	-1.24
14	termoclina	3/11/17	9:04 - 9:28	-1.22
12	termoclina	2/11/17	11:35 - 12:23	-1.53
12	termoclina	2/11/17	18:12 - 18:30	-1.1
12	termoclina	2/11/17	9:03 - 9:27	-1.24
6	fondo	2/11/17	18:11 - 18:38	-1
6	fondo	3/11/17	9:12 - 9:15	-1
<b>Periodos de calentamiento</b>				
<b>Profundidad (msf)</b>	<b>Estrato</b>	<b>Fecha</b>	<b>Hora</b>	<b>dT</b>
26	superficial	2/11/17	19:30 - 20:17	1.76
26	superficial	2/11/17	22:28 - 23:37	1.21
24	superficial	2/11/17	19:34 - 20:17	1.93
24	superficial	2/11/17	22:27 - 23:37	1.47
22	superficial	2/11/17	19:48 - 20:05	1.9
22	superficial	3/11/17	11:35 - 12:17	1.38
14	termoclina	2/11/17	13:10 - 14:49	1.6
14	termoclina	3/11/17	11:51 - 12:35	1.55
12	termoclina	2/11/17	12:38 - 14:50	1.71
12	termoclina	3/11/17	11:52 - 12:36	1.47
6	termoclina	2/11/17	14:44 - 14:54	2.1
6	termoclina	3/11/17	12:19 - 13:15	1.6

### 3.2 Abundancia total en los sitios de muestreo

Se estimó una densidad total de 21,736 organismos planctónicos en 66 muestras con 198 réplicas experimentales. Fuera del bosque de sargazo se identificaron 1,647 Ind. m<sup>-3</sup>, mientras que dentro del bosque de sargazo se identificaron 20,092 Ind.m<sup>-3</sup>, más de un orden de magnitud del número de organismos encontrados fuera del bosque ( $t=6.89$ ,  $n=180$ ,  $p<0.001$ ) (Figura 10).



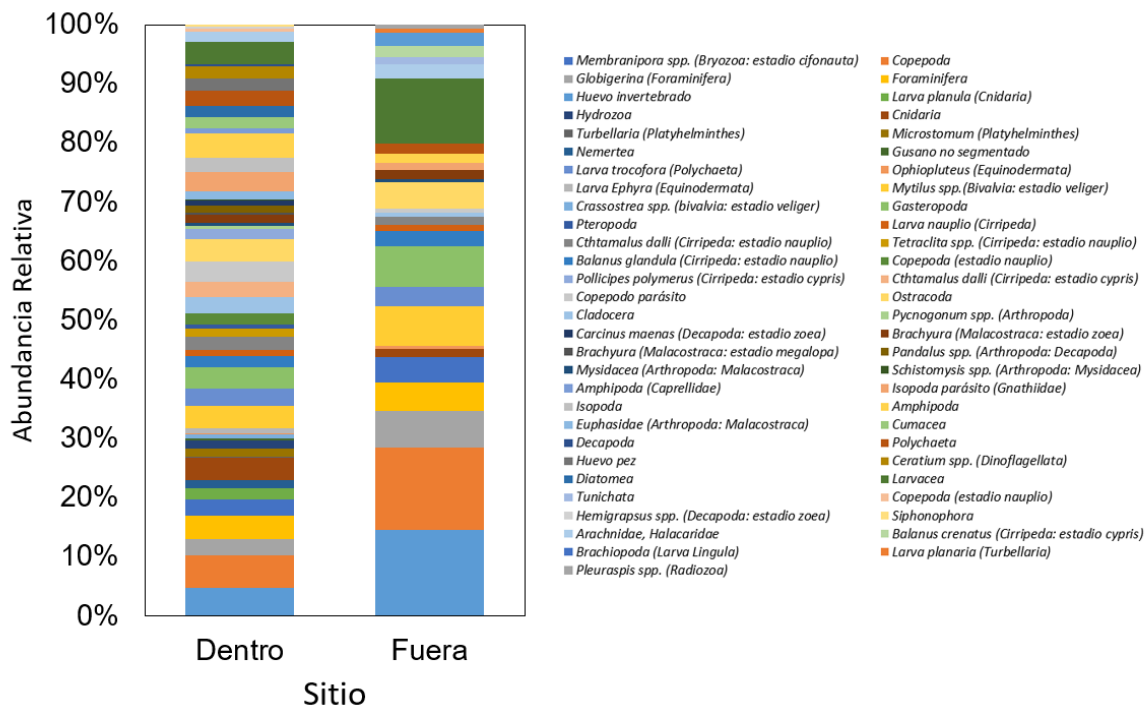
**Figura 10.** Media y error estándar de la sumatoria de los principales grupos de plancton en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo, para los días 2 y 3 de noviembre del 2017.



### 3.3 Riqueza de grupos planctónicos en los sitios de muestreo

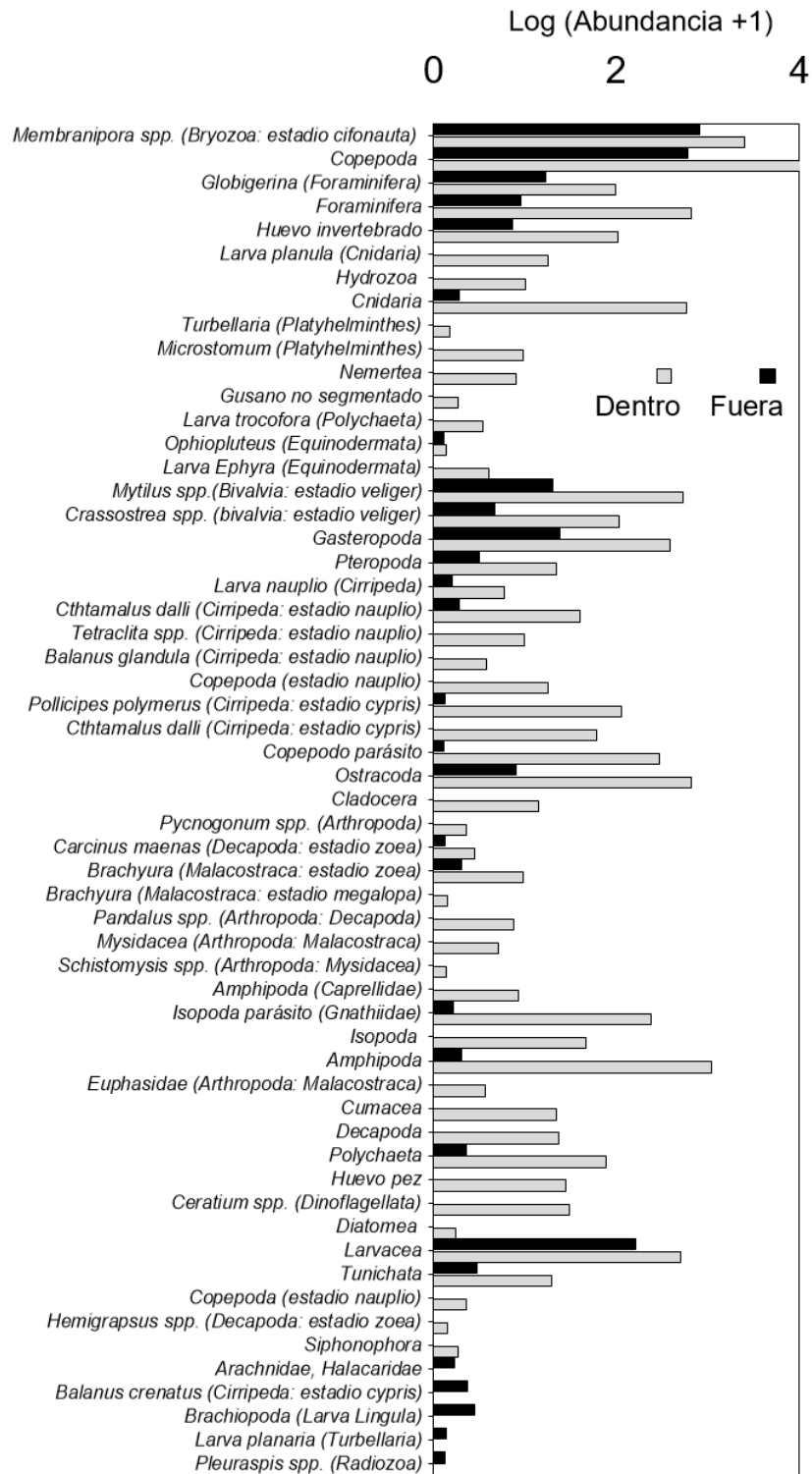
La riqueza taxonómica dentro del bosque (54 taxa) fue mayor que fuera del bosque (28 taxa). Fuera del bosque, se encontró una mayor proporción de larvas cifonautas de briozoarios de *Membranipora* spp., copépodos, larvaceas, larvas veliger de *Mytilus* spp., larvas veliger de gasterópodos, y huevos de invertebrados. Dentro del bosque, se encontró una mayor proporción de organismos de la especie de balano *Pollicipes polymerus* en estadio cypris, e isópodos parásitos de la familia Gnathiidae, anfípodos y poliquetos (Figura 11).

Las unidades de volumen para la expresión de la abundancia por grupo taxonómico (Ind.m<sup>-3</sup>) son un indicador de la concentración. Dentro del bosque de sargazo se encontró la mayor concentración de la mayor parte de los taxones en comparación a fuera del bosque. (Figura 12).



**Figura 11.** Composición de la comunidad del plancton en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo, durante los días 2 y 3 de noviembre del 2017.

### 3.3 Abundancia por grupo taxonómico en los sitios de muestreo



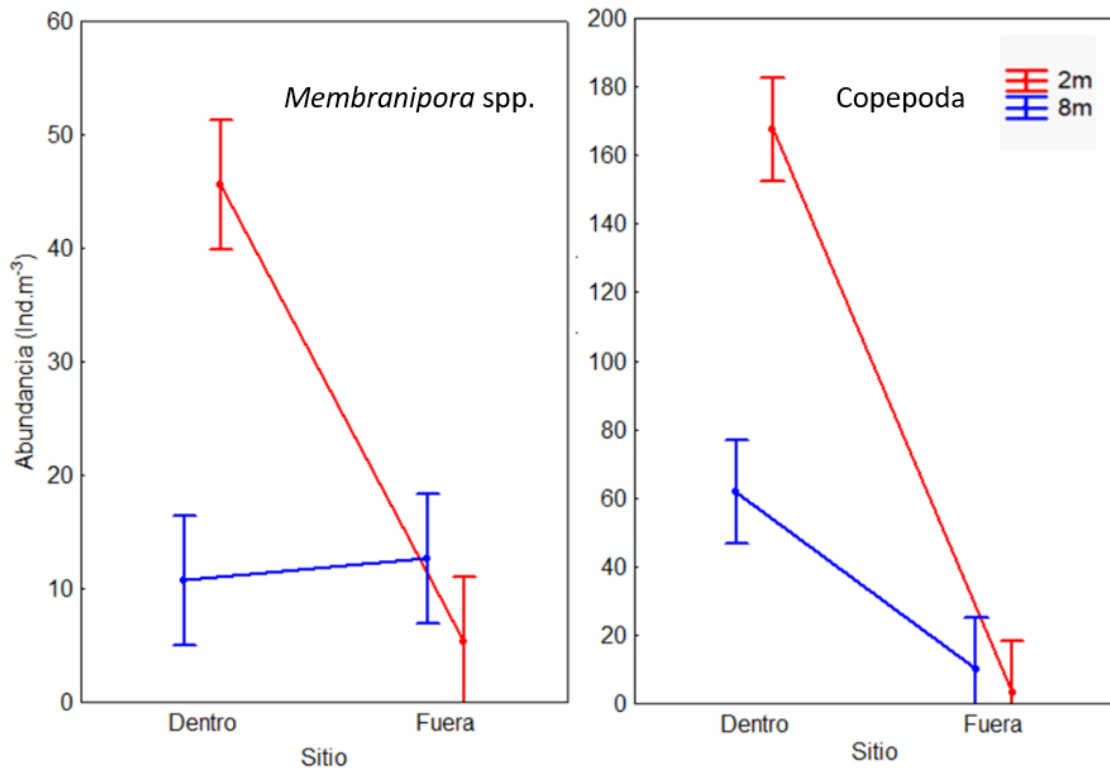
**Figura 12.** Abundancia (Ind.m<sup>-3</sup>) de grupos planctónicos en los sitios dentro y fuera del bosque de sargazo durante los días 2 y 3 de noviembre del 2017. Las abundancias están expresadas en logaritmo para facilitar la visualización.

### 3.4 Organismos más comunes

Larvas cifonautas de briozoarios del género *Membranipora* spp. y copépodos fueron los componentes dominantes de la comunidad tanto dentro como fuera del bosque. La abundancia de ambos grupos fue significativamente mayor dentro del bosque y en el estrato superficial (Tabla 5, Figura 13).

**Tabla 5.** ANOVA paramétrico de dos vías con datos de abundancia transformada de larvas cifonautas del género *Membranipora* spp. y copépodos.

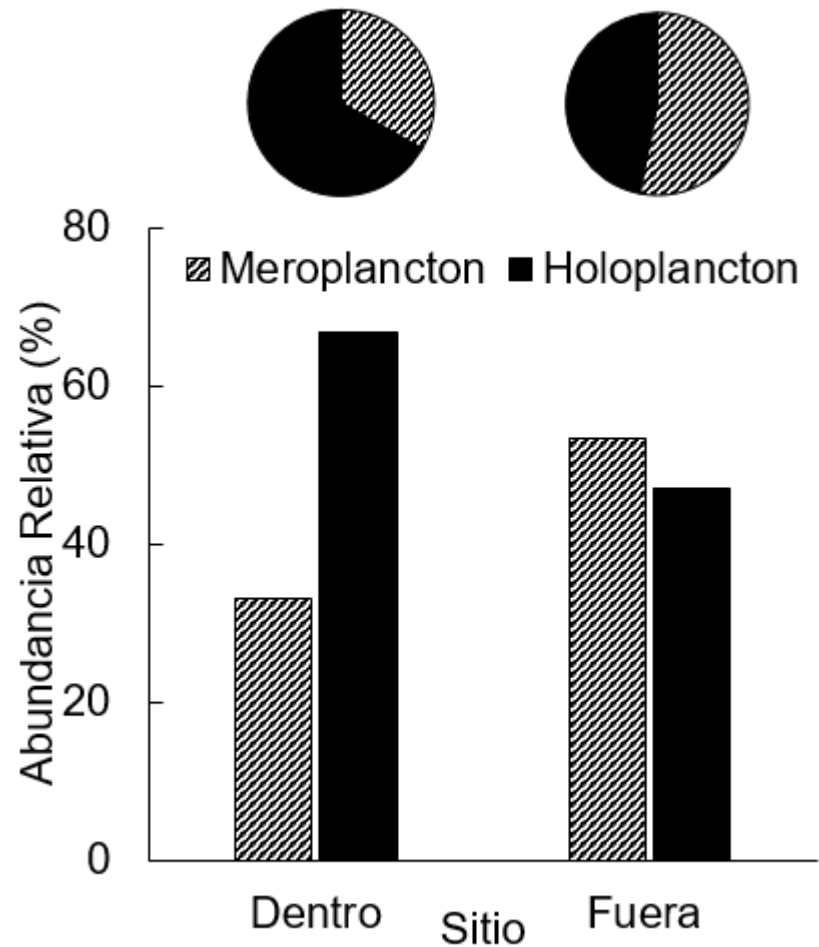
Prueba de homogeneidad de varianzas						
TAXA	Cochran C	GL	p			
<i>Membranipora</i> spp.	0.294	3	0.77			
Copepoda	0.337	3	0.10			
<i>Membranipora</i> spp.	ANOVA multifactorial					
	<b>Efecto</b>	<b>SS</b>	<b>GL</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
	Sitio	0.62	1	0.62	2.41	<0.001
	Estrato	7.89	1	7.89	30.43	0.12
	Sitio*Estrato	45.66	1	0.25	29.98	<0.001
	Error	7.78	176	7.78		
Copepoda	ANOVA multifactorial					
	<b>Efecto</b>	<b>SS</b>	<b>GL</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
	Sitio	66.079	1	66.07	251.87	<0.001
	Estrato	0.60	1	0.60	2.31	0.13
	Sitio*Estrato	5.61	1	5.61	21.40	<0.001
	Error	46.17	176	0.26		



**Figura 13.** Abundancia transformada promedio de larvas cifonautas de *Membranipora* spp. (izquierda) y copépodos (derecha) en cada estrato de la columna de agua (superficie y fondo) y en los sitios de muestreo (dentro y fuera del bosque de sargazo) los días 2 y 3 de noviembre del 2017. Las barras verticales indican el error estándar.

### 3.5 Meroplancton vs. Holoplancton

La proporción de organismos meroplanctónicos y holoplanctónicos varió con el sitio, con una mayor proporción de larvas meroplanctónicas fuera del bosque en comparación con dentro del bosque, y viceversa para organismos holoplanctónicos (Figura 14).



**Figura 14.** Proporción de meroplancton y holoplancton en los sitios fuera y dentro del bosque de sargazo, de las muestras colectadas los días 2 y 3 de noviembre del 2017.

Dentro del bosque, los componentes del meroplancton incluyeron los grupos *Membranipora* spp. (13%), Hydromedusae (3.10%) y *Mytilus* spp. (2.75%) (Tabla 6). El holoplancton predominó la proporción total de zooplancton dentro del bosque con un 77.22%, siendo el grupo más abundantes los taxones Copepoda (51.58%), Foraminifera (10.51%) y los grupos del superorden Peracarida (6.44%), compuesto por los órdenes Amphipoda, Cumacea, Isopoda, Mysida, entre otros (Tabla 7).

**Tabla 6.** Concentración media (# Ind. m<sup>-3</sup>), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de meroplancton colectado los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante.

Taxón	Media	EE	%
<i>Membranipora</i> spp. (Bryozoa: estadio cifonauta)	28.17	5.81	12.99
Hydromedusae	6.70	2.87	3.09
<i>Mytilus</i> spp. (Bivalvia: estadio veliger)	5.96	0.82	2.75
Gastropoda	4.59	0.70	2.12
<i>Crassostrea</i> spp. (Bivalvia: estadio veliger)	3.87	0.69	1.78

**Tabla 7.** Concentración media (# Ind. m<sup>-3</sup>), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de holoplancton colectado los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante.

Taxón	Media	EE	%
Copepoda	111.80	15.87	51.58
Foraminifera	22.77	5.83	10.51
Peracarida	13.97	2.53	6.44
Ostracoda	7.62	2.38	3.52
Larvacea	5.79	1.72	2.67
Copepodo parásito	3.02	0.67	1.39
Isopoda parásito (Gnathiidae)	2.41	0.37	1.11

Fuera del bosque, el único grupo representativo del meroplancton fueron las larvas cifonautas de *Membranipora* spp. con un 51.35 %, seguido de los grupos holoplanctónicos Copepoda (38.47 %) y Larvacea (10.16 %) (Tabla 8).

**Tabla 8.** Concentración media (# Ind. m<sup>-3</sup>), error estándar (+EE) y porcentaje (%) de meroplancton (*Membranipora* spp.) y Holoplancton (Copepoda, Larvacea) colectado los días 2 y de 3 noviembre del 2017 dentro del fuera del bosque de sargazo gigante.

Taxón	Media	EE	%
<i>Membranipora</i> spp. (Bryozoa: estadio cifonauta)	9	1.39	51.35
Copepoda	6.74	1.45	38.47
Larvacea	1.78	1.54	10.16

### 3.6 Relación de grupos taxonómicos entre sitios de muestreo

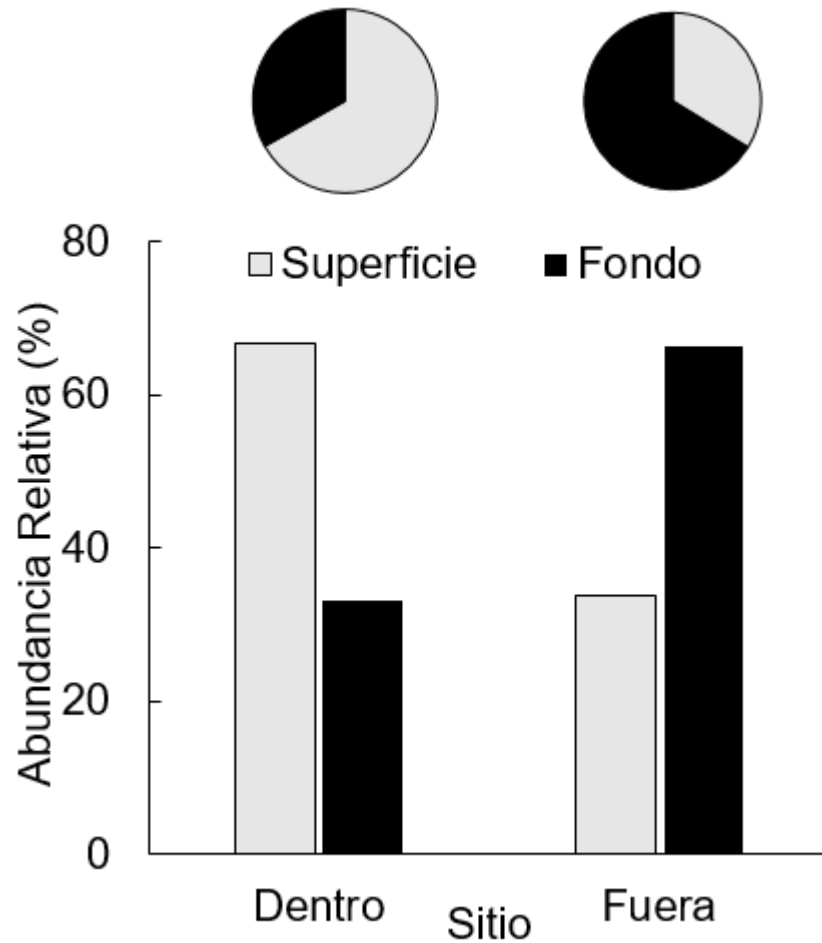
Los resultados de la correlación lineal de Pearson entre sitios de muestreo se muestran en la Tabla 10. Larvas veliger de *Mytilus* spp., larvas cypris de balanos y larvas veliger de gasterópodos mostraron correlaciones significativas positivas entre sitios.

**Tabla 9.** Coeficientes de correlación lineal de Pearson entre sitios de muestreo.

Taxón	R	p	n
<i>Membranipora</i> spp.	-0.12	0.50	30
<i>Mytilus</i> spp.	0.38	0.035	
Larvas nauplio	0.07	0.69	
Larvas cypris	0.42	0.020	
Gastropoda	0.59	0.002	
Isopoda (Gnathiidae)	-0.003	0.98	
Copepoda	0.017	0.928	

### 3.7 Superficie vs Fondo

Dentro del bosque, se identificaron un total de 29,257 Ind.m<sup>-3</sup>, de los cuales 16,998 Ind.m<sup>-3</sup> (58.09%) correspondieron al estrato de superficie y 12,259 Ind.m<sup>-3</sup> (41.9 %) al estrato de fondo. Fuera del bosque, se identificaron un total de 1,646 Ind. m<sup>-3</sup>, de los cuales 1,090 Ind.m<sup>-3</sup> (66.22%) corresponden al estrato de fondo y 556 Ind.m<sup>-3</sup> (33.7%) correspondieron al estrato de superficie (Figura 15).



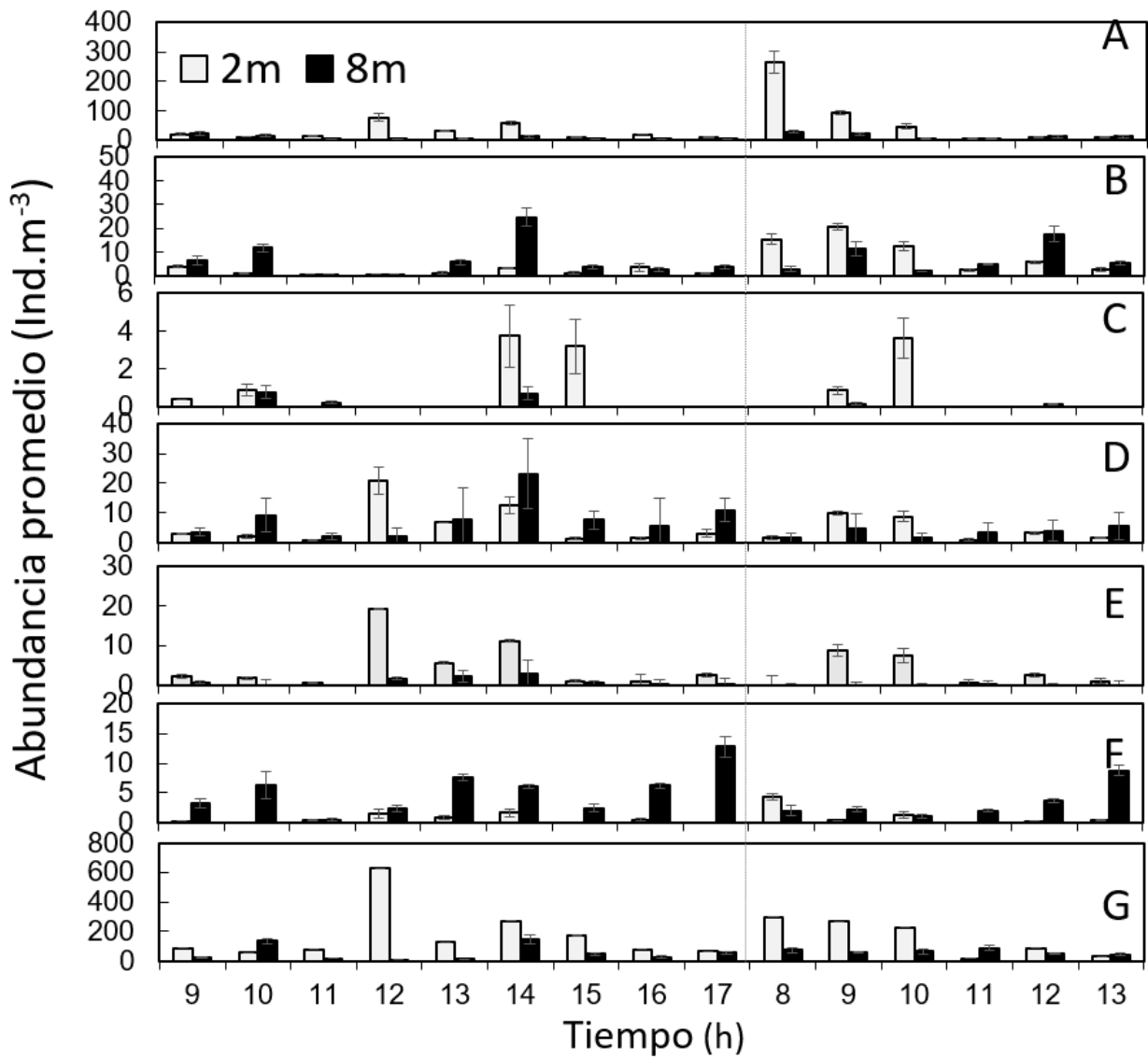
**Figura 15.** Proporción de organismos totales según el modo de reproducción y el estrato en la columna de agua, dentro y fuera del bosque, para los días 2 y 3 de noviembre del 2017.



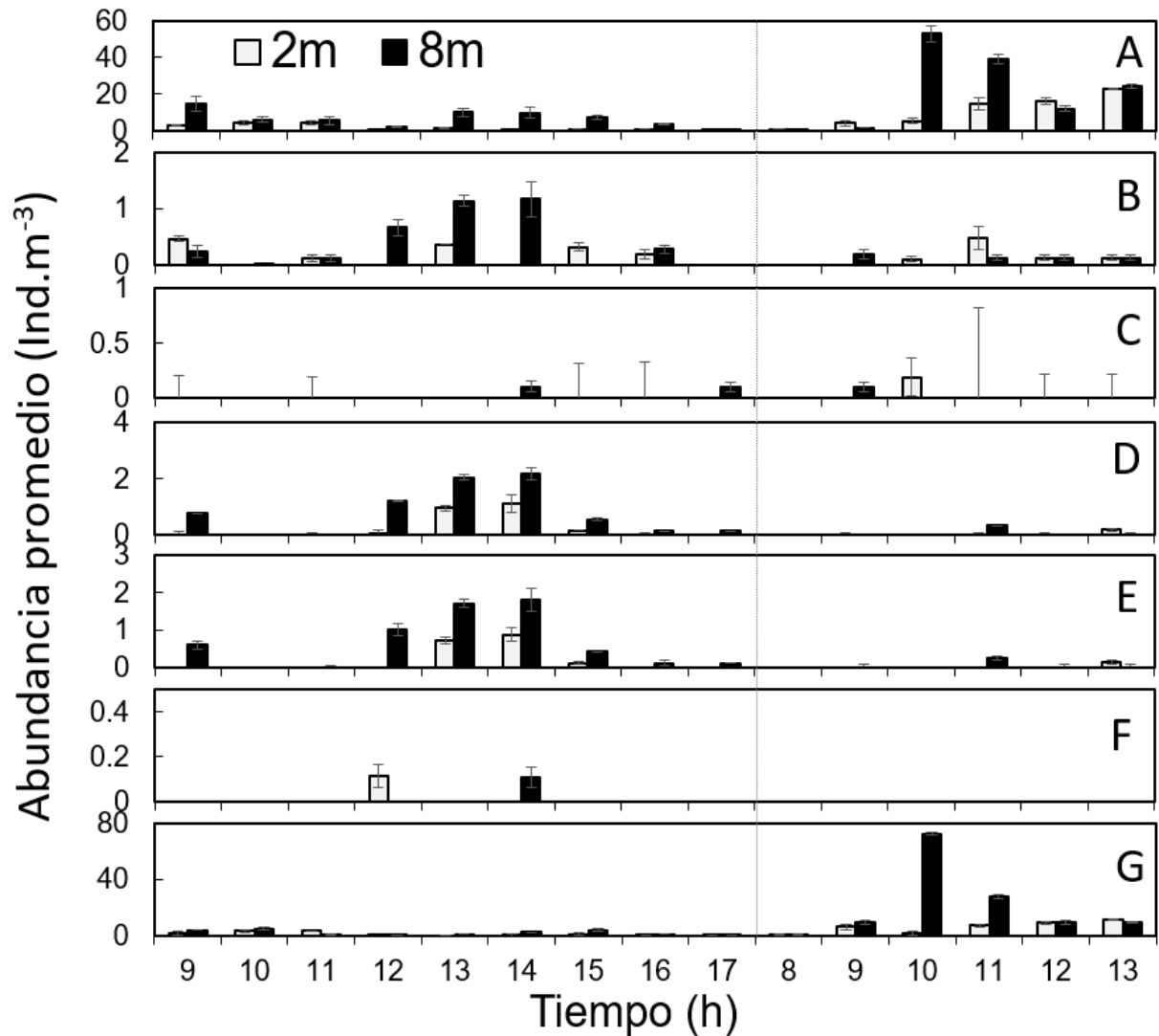
### 3.8 Variabilidad temporal de la abundancia

Dentro del bosque, las series de tiempo de la abundancia de larvas meroplanctónicas y los grupos del holoplancton más comunes en las muestras mostraron un patrón relativamente heterogéneo en el tiempo, aunque se distingue que la mayoría de los grupos se concentró en el estrato de superficie, con picos de concentración entre las 12 y 14 horas del día 2 de noviembre para los grupos de larvas cypris, larvas veliger de gasterópodos y copépodos. Durante el segundo día de muestreo a la misma profundidad se observaron picos de abundancia entre las 8 y 10 h del día 3 de noviembre en larvas cifonautas de *Membranipora* spp., larvas veliger de *Mytilus* spp., larvas nauplio y copépodos (Figura 16).

Fuera del bosque, las series de tiempo de la abundancia de larvas meroplanctónicas y los grupos del holoplancton más comunes en las muestras mostraron un patrón más homogéneo en el tiempo, distinguiendo una mayor concentración de organismos en el estrato de fondo. Una comparación visual entre las Figuras 9 y 17 muestran claramente mayor abundancia de larvas en el fondo durante la fase fría de la onda interna fuera del bosque. Para la primera fase fría (Fig. 9; F1) la abundancia de *Mytilus* spp., cypris, y gasteropoda aumentan considerablemente entre las 12 y 14h del 2 de noviembre (Fig.17 B, D, y E). En la segunda fase fría (Fig. 9; F2), sin embargo, *Membranipora* y Copepoda son los más abundantes en el fondo entre las 10 y 13 h (Fig.17 A y G).



**Figura 16.** Variabilidad temporal en la concentración de larvas de meroplancton y holoplancton muestreados a dos profundidades dentro del bosque de sargazo los días 2-3 nov, 2017. El eje x indica las horas de muestreo efectivo en ambos días, separados por la línea vertical punteada. A: *Membranipora* spp.; B: *Mytilus* spp.; C: Larvas nauplio; D: Larvas cypris; E: Gasteropoda; F: Isopoda (Gnathiidae); G: Copepoda. La línea vertical punteada indica el comienzo del segundo día de muestreo. Las barras verticales indican el error estándar.



**Figura 17.** Variabilidad temporal en la concentración de plancton muestreados a dos profundidades en el sitio fuera del bosque de sargazo gigante los días 2-3 nov, 2017. El eje x indica las horas de muestreo efectivo en ambos días, separados por la línea vertical punteada. En el eje y se muestran diferentes escalas de las de la figura 16. A: *Membranipora* spp.; B: *Mytilus* spp.; C: Larvas nauplio; D: Larvas cypris; E: Gasteropoda; F: Isopoda (Gnathiidae); G: Copepoda. La línea vertical punteada indica el comienzo del segundo día de muestreo. Las barras verticales indican el error estándar.

### 3.7 Relación entre abundancia y temperatura

Dentro del bosque, se encontró una relación significativa y positiva entre la serie de variabilidad temporal de temperatura (dT), con la serie de temperatura promedio 20 min alrededor del tiempo de colecta de la muestra biológica, y la abundancia de las larvas nauplio. Es decir, con una tasa de cambio de

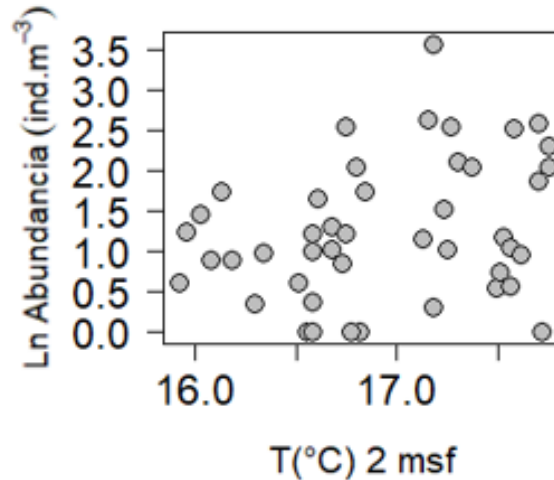
la temperatura incrementando (calentamiento), había mayores abundancias. Esto fue notorio durante el procesamiento de las muestras en las que se observó que las abundancias de la mayoría de los grupos comenzaron a incrementar después del frente cálido del segundo día de muestreo. Para el resto de los organismos, la serie de tiempo de temperatura promedio por hora a la profundidad de donde fueron colectados predijo significativamente la abundancia de las larvas. Larvas veliger del género *Mytilus* spp. del estrato superficial, larvas cypris de balanos del estrato fondo, y larvas cifonautas del género *Membranipora* spp. del estrato fondo mostraron una relación lineal negativa con la temperatura, es decir que mostraron las mayores abundancias a temperaturas más frías a estas profundidades, mientras que larvas nauplio de balanos e isópodos de la familia Gnathiidae, ambos del estrato superficial, mostraron una relación lineal positiva con la temperatura, es decir que las mayores abundancias se observaron a las temperaturas más cálidas a estas profundidades (Tabla 11, Figura 19).

**Tabla 10.** Resultados significativos de los análisis de correlación lineal de Pearson de la abundancia (ind.m<sup>-3</sup>) de organismos y las series de tiempo de temperatura dentro del bosque de sargazo.

Correlacion de Pearson								
y	Estrato	x	Termistor (msf)	n	R	p	IC Inferior 95%	IC Superior 95%
<i>Membranipora</i> spp.	Fondo	Media T(°C)	4	15	-0.62	0.01	-0.17	-0.862
<i>Mytilus</i> spp.	Superficie	Media T(°C)	10	15	-0.73	0.001	-0.353	-0.905
Larvas nauplio	Superficie	dT(°C/min)	10	15	0.65	0.007	0.221	0.875
Larvas cypris	Fondo	Media T(°C)	4	15	-0.53	0.042	-0.023	-0.819
Gastropoda	Fondo	Media T(°C)	2	45	0.29	0.052	-0.002	0.538
Isopoda (Gnathiidae)	Fondo	Media T(°C)	4	45	0.50	<0.001	0.254	0.698
Copepoda	Fondo	Media T(°C)	4	45	-0.31	0.036	-0.020	-0.55

### 3.7.1. Regresiones lineales entre meroplancton y temperatura

Dentro del bosque, sólo en el caso de larvas veliger de gasterópodos no presentan relación lineal significativa entre la abundancia en el estrato de fondo (8m) y la temperatura para su respectiva profundidad (2 msf) (Figura 18).

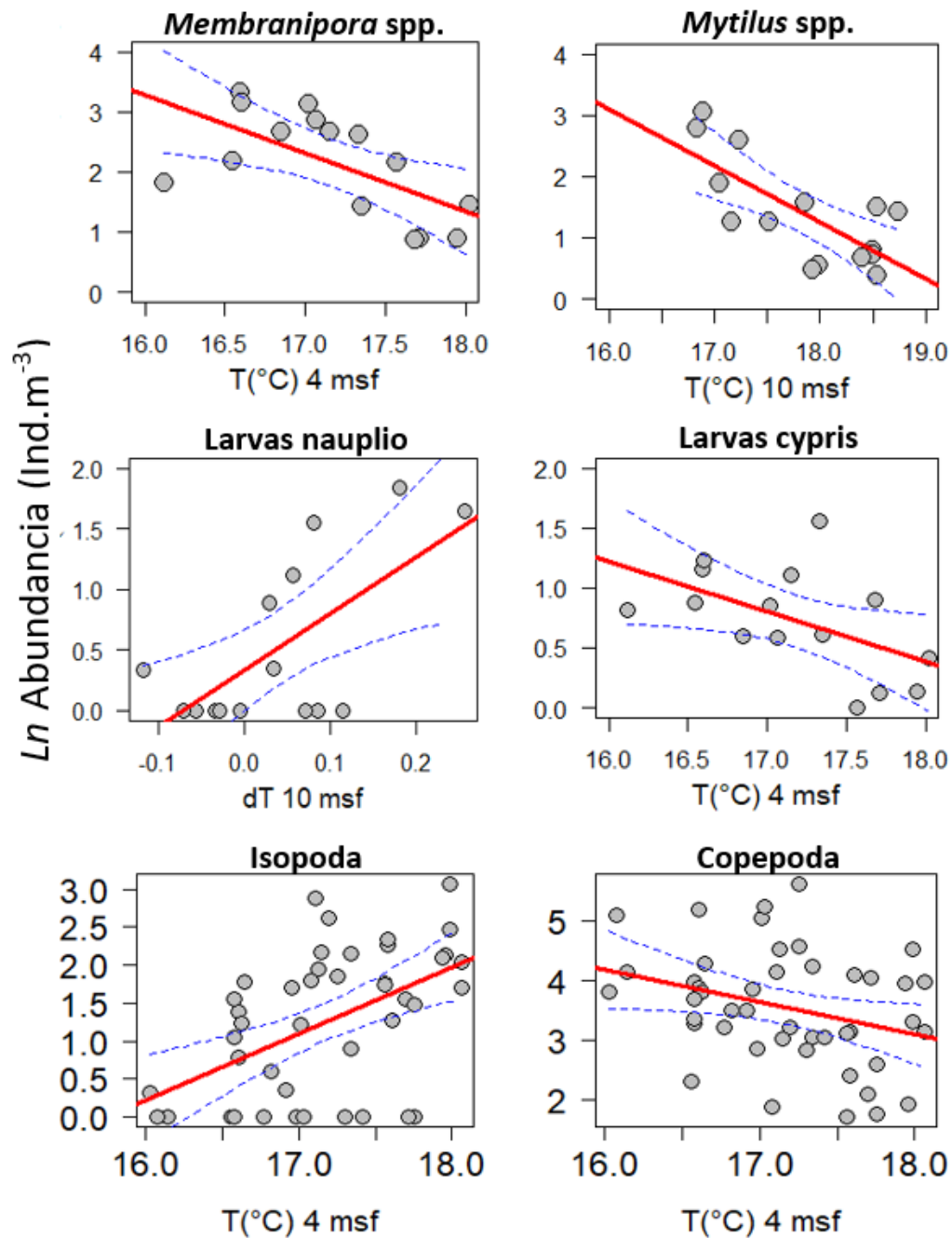


**Figura 18.** Relación entre la abundancia estandarizada de larvas veliger de gasterópodos en el estrato de 8 (m) y la temperatura, en la profundidad de 2 msf, n=45

La serie temporal de temperatura promedio 5 min alrededor al tiempo de colecta de la muestra, del termistor a profundidad (4 msf) explica negativamente el 39% de la variabilidad de la abundancia promedio de *Membranipora* spp. en el estrato de fondo (8m) descrita por la siguiente recta ajustada:  $\ln(\text{Membranipora spp.} + 1) = 18.80 - 0.96 * \overline{T^{\circ}C (4 msf)}$ ;  $R^2 = -0.39$ ;  $p = 0.01$ ,  $n = 15$ . La serie temporal de temperatura promedio 5 min alrededor al tiempo de colecta de la muestra, del termistor superficial (10 msf), explica negativamente el 53 % de la abundancia promedio de *Mytilus* spp. en el estrato de superficie (2m), descrita por la siguiente regresión lineal:  $\ln(\text{Larvas veliger de Mytilus spp.} + 1) = 17.96 - 0.92 * \overline{T^{\circ}C (10 msf)}$ ;  $R^2 = -0.53$ ;  $p = 0.001$ ,  $n = 15$ . La serie temporal de diferencia de temperatura promedio (dT) del termistor superficial (10 msf) explica positivamente el 43% de la variabilidad de la abundancia promedio de larvas nauplio de balanos en el estrato de superficie (2 m), descrita por la siguiente regresión lineal:  $\ln(\text{Larvas nauplio} + 1) = 0.33 + 4.66 * \overline{dT(^{\circ}C/min)10 msf}$ ;  $R^2 = 0.43$   $p = 0.007$ ,  $n = 15$ . La serie temporal de temperatura 5 min alrededor al tiempo de colecta de la muestra, del termistor a profundidad (4 msf) explica positivamente el 28 % de la variabilidad de la abundancia de larvas cypris de cirrípedos en el estrato de fondo (8m), descrita por la siguiente regresión lineal:  $\ln(\text{Larvas cypris} + 1) = 7.887 - 0.417 * \overline{T^{\circ}C (4 msf)}$ ;  $R^2 = 0.28$ ;  $p = 0.042$ ,  $n = 15$  (Figura 19).

### 3.7.2. Relaciones lineales entre holoplancton y temperatura

Dentro del bosque, la serie temporal correspondiente al tiempo de colecta de cada réplica experimental en el termistor a profundidad (4 msf) explicó el 26 % de la variabilidad de la abundancia de isópodos de la familia Gnathiidae en el estrato de fondo (8m), descrita por la siguiente regresión lineal:  $Ln(\text{Isopoda} + 1) = -13.66 + 0.87 * \overline{T^{\circ}C(4\text{ msf})}$ ;  $R^2=0.26$ ;  $p<0.001$ ,  $n=45$ . La temperatura correspondiente al tiempo puntual de la réplica experimental a profundidad (4 msf) no mostró una relación lineal con la abundancia estandarizada de copéodos en el estrato de fondo (8m), teniendo una relación lineal ajustada de la siguiente forma:  $Ln(\text{Copepoda} + 1) = -13.02 - 0.55 * \overline{T^{\circ}C(4\text{ msf})}$ ;  $R^2=0.09$ ;  $p=0.03$ ,  $n=45$  (Figura 20).

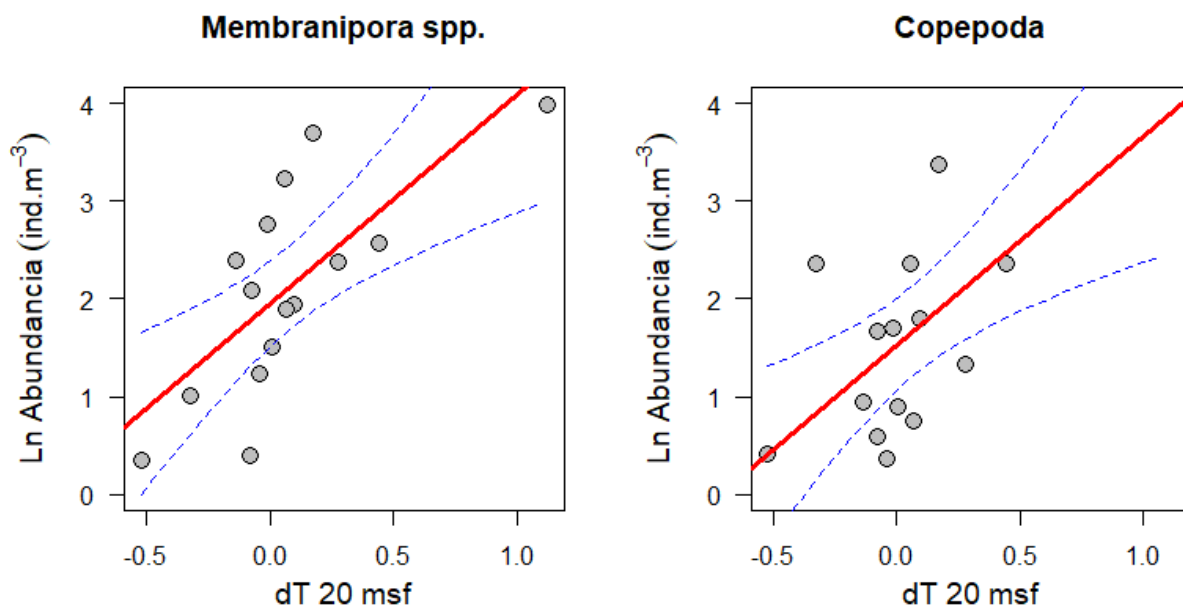


**Figura 19.** Relación entre la abundancia estandarizada promedio de larvas cifonautas (*Membranipora* spp.) y la temperatura en el estrato de fondo, la relación entre la abundancia promedio de larvas veliger (*Mytilus* spp.) y larvas nauplio con la temperatura superficial; entre el promedio de la abundancia de larvas cypris y la temperatura de fondo; y entre los isópodos y copépodos con la temperatura de fondo. Las líneas punteadas azules indican el intervalo de confianza.

En el sitio fuera del bosque, las larvas cifonautas del genero *Membranipora* spp. y copépodos mostraron una relación lineal positiva con el cambio de temperatura promediado desde 20 min antes hasta 20 min después del tiempo correspondiente a la toma de muestra biológica, en el estrato de fondo (Tabla 11, Figura 20).

**Tabla 11.** Resultados significativos de los análisis de correlación lineal de Pearson de la abundancia (ind.m<sup>3</sup>) de organismos fuera del bosque de sargazo y las series de tiempo de temperatura.

Correlación de Pearson								
y	Estrato	x	Termistor (msf)	n	R	p	IC Inferior 95%	IC Superior 95%
<i>Membranipora</i> spp.	Fondo	dT(°C/min) 20 min	20	15	0.72	0.002	0.34	0.90
Copepoda	Fondo	dT(°C/min) 20 min	20	15	0.70	0.003	0.29	0.89



**Figura 20.** Relación entre el promedio de la abundancia de larvas cifonautas de *Membranipora* spp. (a) y copépodos (b) del estrato de fondo (8m) y el valor promedio de dT durante los 20 minutos alrededor de la muestra a la profundidad de 20 msf., fuera del bosque de sargazo gigante (a) Recta ajustada  $y = 1.94 + 2.14 * x$ ,  $R^2 = 0.53$ ,  $p = 0.002$ ,  $n = 15$ . (b)  $y = 1.53 + 2.134 * x$ ,  $R^2 = 0.49$ ,  $p = 0.003$ ,  $n = 15$ . Las líneas punteadas azules indican el intervalo de confianza.



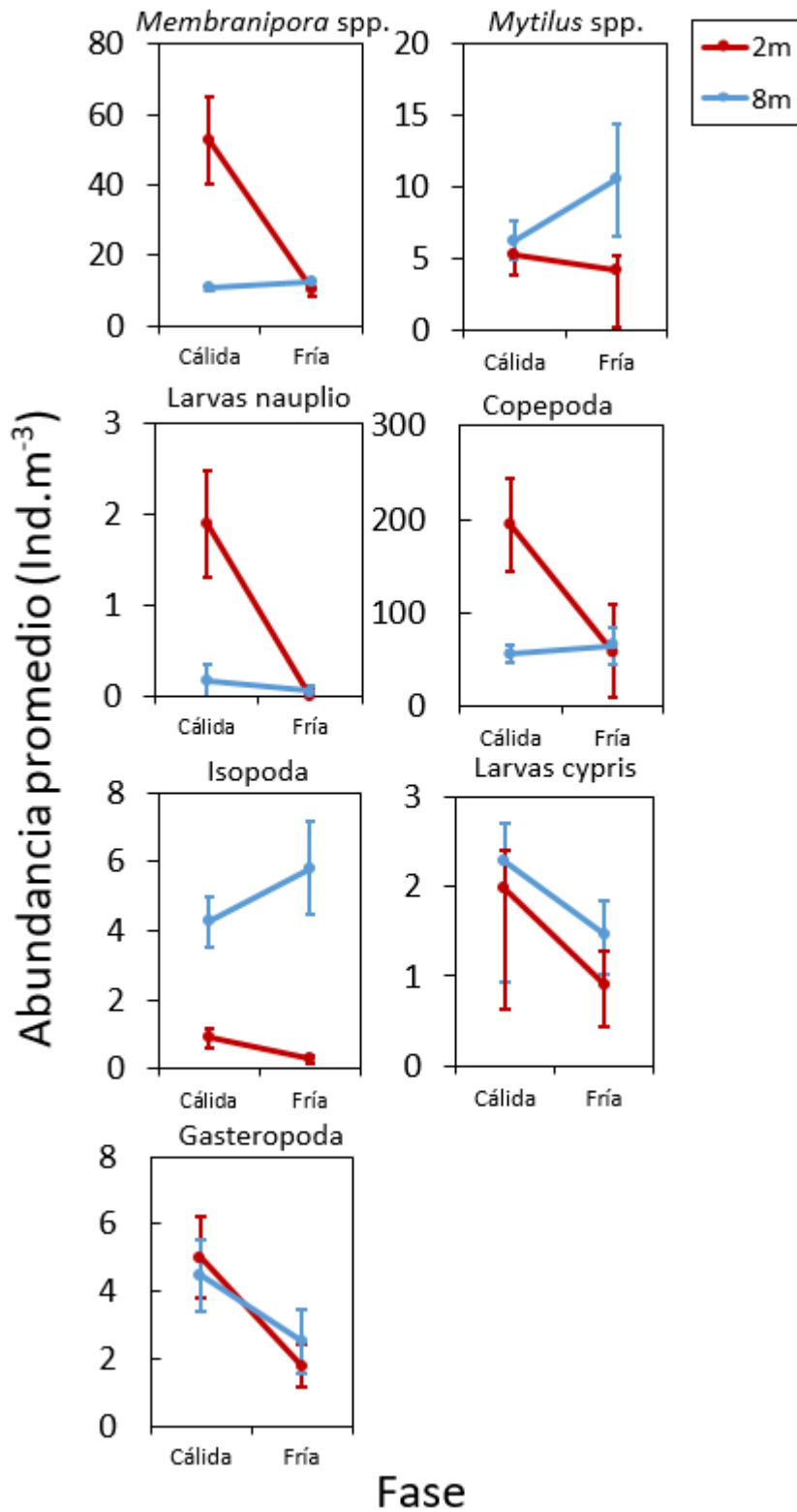
### 3.9 Cambios de abundancia y distribución vertical

Dentro del bosque, el análisis ANOVA bayesiano indicó evidencia fuerte, sustancial y decisiva del efecto del factor estrato sobre la abundancia promedio de *Membranipora* spp., larvas nauplio de balanos e isópodos de la familia Gnathiidae ( $FB_{10} = 22, 6.9$  y  $15289.641$  respectivamente). Para el caso de larvas veliger de *Mytilus* spp., larvas cypris de balanos y gasterópodos, no se encontró ningún efecto de los factores ni su interacción ( $FB_{10} < 1$ ). Con respecto al grupo de los copépodos, se encontró un efecto decisivo de los factores fase y estrato, y su interacción ( $FB_{10}$  interacción =  $222.772$ ) (Tabla 12, figura 21).

Fuera del bosque de sargazo, el análisis ANOVA bayesiano indicó fuerte evidencia de la interacción de los factores estrato y fase sobre la abundancia promedio de *Membranipora* spp. y de copépodos ( $FB_{10} = 25.95, 26.681$  respectivamente) (Tabla 13, figura 22).

**Tabla 12.** Modelos de análisis bayesiano análogo al ANOVA para la diferencia de medias de abundancia de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp., *Mytilus* spp., larvas nauplio, larvas cypris, gasteropoda) y holoplancton (Copepoda, Isopoda de la familia Gnathiidae) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2 y 3 de noviembre del 2017 dentro del bosque de sargazo gigante

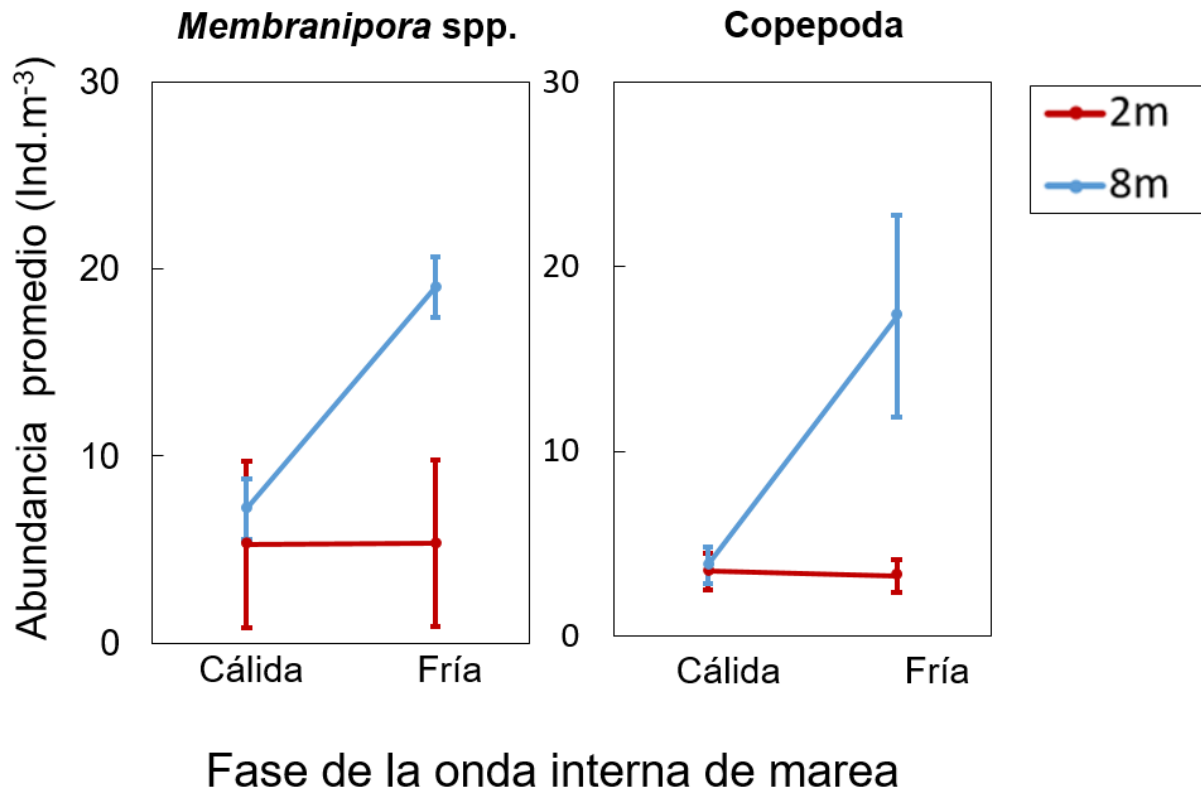
	Modelos	P(M)	P(M datos)	FB <sub>M</sub>	FB <sub>10</sub>	error %
<i>Membranipora</i> spp.	Modelo nulo	0.200	0.021	0.086	1.000	
	Fase	0.200	0.012	0.047	0.548	0.022
	Estrato	0.200	0.479	3.684	22.675	4.196e <sup>-5</sup>
	Fase + Estrato	0.200	0.245	1.295	11.567	1.311
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.243	1.286	11.507	2.222
<i>Mytilus</i> spp.	Modelo nulo	0.200	0.508	4.137	1.000	
	Fase	0.200	0.192	0.949	0.377	0.021
	Estrato	0.200	0.193	0.958	0.380	2.127e <sup>-4</sup>
	Fase + Estrato	0.200	0.069	0.296	0.136	1.325
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.037	0.156	0.074	1.146
Larvas nauplio	Modelo nulo	0.200	0.064	0.273	1.000	
	Fase	0.200	0.038	0.158	0.592	0.005
	Estrato	0.200	0.445	3.210	6.957	1.563e <sup>-4</sup>
	Fase + Estrato	0.200	0.252	1.350	3.944	3.357
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.201	1.003	3.133	6.706
Larvas cypris	Modelo nulo	0.200	0.601	6.019	1.000	
	Fase	0.200	0.200	1.001	0.333	0.020
	Estrato	0.200	0.137	0.635	0.228	0.033
	Fase + Estrato	0.200	0.045	0.187	0.074	2.075
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.017	0.070	0.029	4.317
Gasteropoda	Modelo nulo	0.200	0.498	3.962	1.000	
	Fase	0.200	0.296	1.682	0.595	0.005
	Estrato	0.200	0.114	0.516	0.230	0.033
	Fase + Estrato	0.200	0.066	0.285	0.134	1.984
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.026	0.105	0.051	1.239
Isopoda (Gnathiidae)	Modelo nulo	0.200	0.125	0.571	1.000	
	Fase	0.200	0.061	0.259	0.486	0.022
	Estrato	0.200	0.432	3.044	3.462	0.001
	Fase + Estrato	0.200	0.233	1.214	1.865	2.647
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.150	0.703	1.198	1.950
Copepoda	Modelo nulo	0.200	0.002	0.007	1.000	
	Fase	0.200	0.001	0.005	0.657	0.004
	Estrato	0.200	0.367	2.316	205.787	1.088e <sup>-5</sup>
	Fase + Estrato	0.200	0.238	1.249	133.583	1.746
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.392	2.583	220.232	0.879



**Figura 21.** Cambios en la abundancia promedio de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp., *Mytilus* spp., larvas nauplio, larvas cypris, gasteropoda) y holoplancton (*Isopoda* de la familia *Gnathiidae* y *Copepoda*) a través de las fases

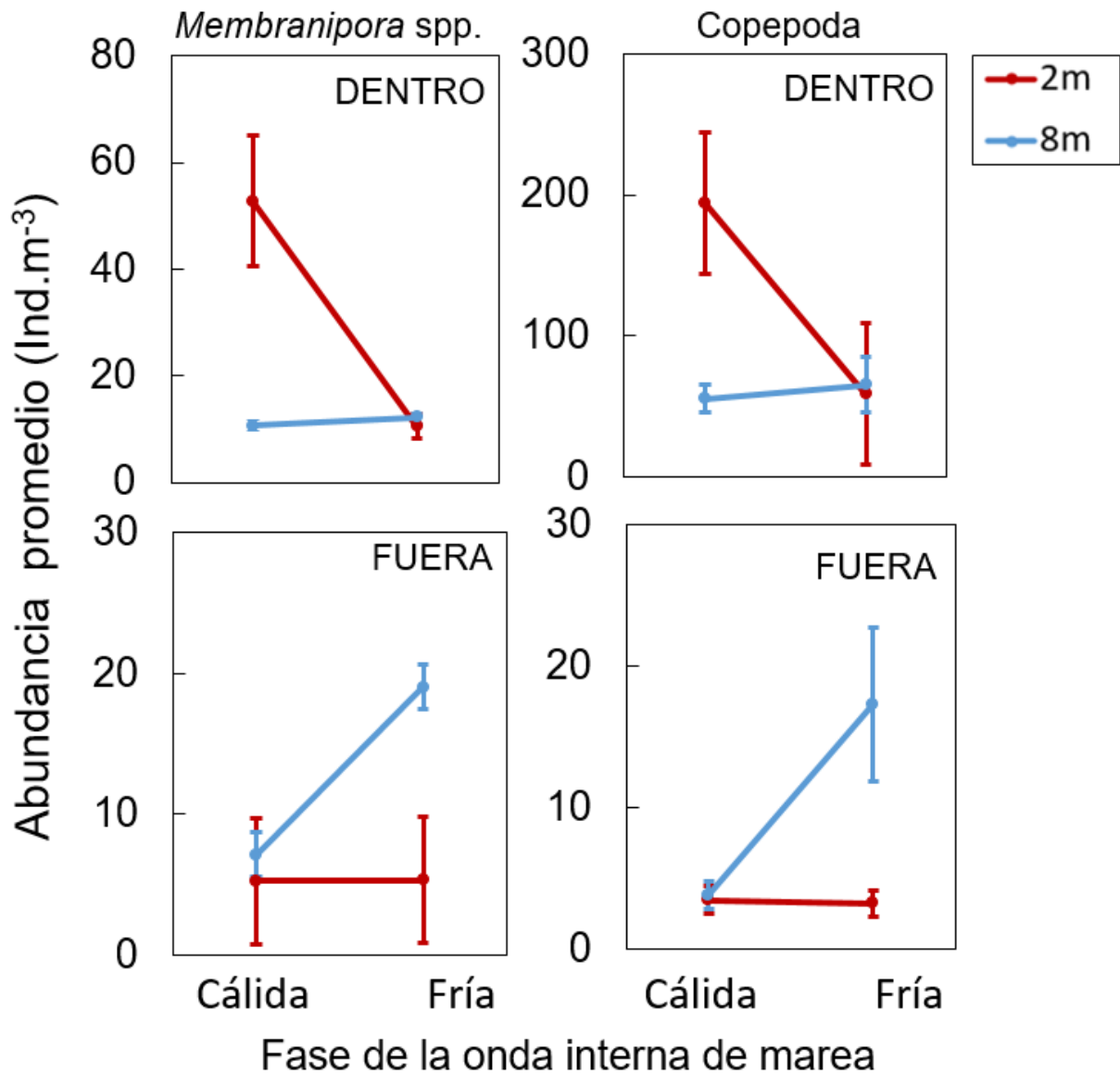
**Tabla 13.** Modelos de análisis bayesiano análogo al ANOVA para la diferencia de medias de abundancia de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp.) y holoplancton (Copepoda) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2-3 nov del 2017 fuera del bosque de sargazo gigante.

	Modelos	P(M)	P(M datos)	FB <sub>M</sub>	FB <sub>10</sub>	error %
<i>Membranipora</i> spp.	Modelo nulo	0.200	0.021	0.087	1.000	
	Fase	0.200	0.054	0.228	2.539	0.002
	Estrato	0.200	0.117	0.528	5.503	3.361e <sup>-4</sup>
	Fase + Estrato	0.200	0.254	1.364	11.996	0.727
	Fase + Profundidad + Fase * Estrato	0.200	0.554	4.968	26.127	0.888
Copepoda	Modelo nulo	0.200	0.024	0.100	1.000	
	Fase	0.200	0.083	0.360	3.377	8.000e <sup>-4</sup>
	Estrato	0.200	0.062	0.264	2.527	0.003
	Fase + Estrato	0.200	0.175	0.846	7.136	1.754
	Fase + Estrato + Fase * Estrato	0.200	0.656	7.640	26.817	0.879



**Figura 22.** Cambios en la abundancia de grupos de meroplancton (*Membranipora* spp.) y holoplancton (Copepoda) a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2-3 nov del 2017 fuera del bosque de sargazo gigante.

*Membranipora* y Copepoda presentan patrones opuestos de distribución vertical dependiendo del sitio: Dentro del bosque ambas especies se concentran en la fase cálida en los 2m (estrato superficial) y fuera del bosque las mayores abundancias ocurren en la fase fría y en los 8m (estrato de fondo). Además, dentro del bosque en el fondo la abundancia no se ve afectada por la fase de la onda y fuera del bosque lo mismo sucede en superficie (la abundancia no cambia con la fase de la onda). Más aun, la abundancia en la columna de agua es homogénea en la fase fría dentro y en la fase cálida fuera (Figura 23).



**Figura 23.** Comparación de los cambios en la abundancia promedio de *Membranipora* spp. y Copepoda a través de las fases de la onda interna (cálida y fría) y en los diferentes estratos de la columna de agua (2m y 8m), los días 2 y de 3 noviembre del 2017, dentro y fuera del bosque de sargazo gigante.

Dentro del bosque, larvas cifonautas y copépodos mostraron una alta correlación ( $R=0.76$ ,  $p<0.001$ ), y entre larvas veliger de *Mytilus* spp. y gasterópodos ( $R=0.40$ ,  $p<0.001$ ). Asimismo, los copépodos se relacionaron significativamente con larvas de balanos en estadio cypris y nauplio ( $R=0.39$ ,  $p<0.001$  y  $R=0.44$ ,  $p<0.001$  respectivamente) y con *Mytilus* spp. y gasterópodos ( $R=0.31$ ,  $p=0.003$  y  $R=0.45$ ,  $p<0.001$  respectivamente). La abundancia de *Mytilus* spp., copépodos y cifonautas estuvieron igualmente relacionados entre sí ( $R=0.31$ ,  $p=0.003$ ) (Tabla 14).

**Tabla 14.** Coeficientes de correlación de Pearson en el sitio dentro del bosque de sargazo para las abundancias de los grupos taxonómicos principales. Las relaciones significativas fueron marcadas en rojo.

Correlaciones de Pearson							
	<i>Membranipora</i> spp.	Copepoda	Larvas cypris	Larvas nauplio	<i>Mytilus</i> spp.	Gasteropoda	Isopoda
<i>Membranipora</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—
Copepoda	<b>0.767</b>	—	—	—	—	—	—
Larvas cypris	<b>&lt; .001</b>	—	—	—	—	—	—
Larvas nauplio	0.259	<b>0.393</b>	—	—	—	—	—
<i>Mytilus</i> spp.	0.014	<b>&lt; .001</b>	0.211	—	—	—	—
Gasteropoda	<b>0.376</b>	<b>0.448</b>	0.046	—	—	—	—
Isopoda	<b>0.313</b>	<b>0.313</b>	0.123	0.045	—	—	—
	<b>0.003</b>	<b>0.003</b>	0.248	0.674	—	—	—
	0.256	<b>0.456</b>	0.147	<b>0.400</b>	<b>0.401</b>	—	—
	0.015	<b>&lt; .001</b>	0.168	<b>&lt; .001</b>	<b>&lt; .001</b>	—	—
	-0.141	-0.050	0.074	-0.266	<b>0.376</b>	0.152	—
	0.186	0.638	0.490	0.011	<b>&lt; .001</b>	0.152	—

## Capítulo 4. Discusión

---

En esta tesis, se encontraron diferencias significativas en la diversidad y abundancia de meroplancton entre los dos sitios, dentro y fuera del bosque de *Macrocystis pyrifera*. Se encontró que las abundancias de algunos grupos de meroplancton se relacionaron con la temperatura, con el estrato de muestreo y con las fases de la onda interna, tanto dentro como fuera del bosque, sugiriendo una selección de hábitat y una adaptación en respuesta al forzamiento de las ondas internas. Sin embargo, se observó que los patrones dependen del organismo o grupo, de la profundidad y del sitio de muestreo.

Dentro del bosque de sargazo, las temperaturas de la columna de agua fueron generalmente más cálidas y menos variables. Aunque fue posible definir fases frías y cálidas con las diferencias de temperatura, no se identificó una fluctuación de la temperatura con frecuencia semidiurna como se esperaba. Esta modificación de la fase de la onda interna dentro del bosque no fue tan sorprendente. Un trabajo reciente en Playa San Miguel demuestra que en aguas más someras (15m de profundidad), las ondas internas que rompen y se propagan en diferentes direcciones como resultado del gradiente de densidad, resultan en periodos largos de mezcla con agua cálida ocupando toda la columna de agua, en algunos casos por varios ciclos de marea (Fernández *et al.* 2019), enmascarando la propagación de la onda. En el sitio fuera del bosque, en aguas más profundas, las fases frías y cálidas de la onda interna fueron más similares a lo esperado por aguas de la plataforma de esta área (Filonov *et al.* 2014, MacTavish *et al.* 2016) con una señal semejante a la semidiurna, como indica el modelo conceptual (Pineda 1994 y 1999). Eso se manifestó especialmente durante el muestreo de plancton el primer día, con frentes muy marcados de cambios abruptos de más de 2° C en unos minutos. Es difícil saber solo con estos datos cual es el efecto directo del bosque en la formación de las ondas internas de marea. Para explorarlo, se necesita comparar simultáneamente sitios de la misma profundidad con y sin la presencia del bosque, utilizando una serie de tiempo más larga, para poder hacer un análisis espectral comparativo de las frecuencias de las fluctuaciones de la temperatura.

La abundancia de cada taxón y la riqueza taxonómica de la comunidad dentro del bosque fue significativamente mayor que lo encontrado fuera del bosque, con lo que se apoya la primera hipótesis. Con respecto a las larvas meroplanctónicas, este resultado se contrapone a lo que otros autores han encontrado, donde se ha medido una reducción de meroplancton dentro del bosque por efecto de depredación (Gaines y Roughgarden, 1987; Bernstein y Jung, 1979). Por ejemplo, Gaines y Roughgarden (1987) reportaron una alta mortalidad de larvas cypris de *Balanus glandula* dentro de un bosque, y observaron 70 veces más abundancia en las muestras colectadas fuera, lo que fue atribuido a la

depredación por peces del género *Sebastes* spp. que habita en los bosques. Sin embargo, en esta tesis se encontró un patrón inverso, con mayores abundancias de larvas cypris de balanos dentro del bosque. También estos resultados se contraponen a la idea de subsidios provistos desde aguas oceánicas hacia los bosques (Zuercher y Galloway 2019) debido que, si este fuese el caso, se esperaría una mayor concentración de meroplancton y holoplancton fuera que dentro del bosque, y se muestra el patrón inverso en la presente tesis. El rol de retención de plancton y meroplancton en mantos de sargazo ha sido previamente reportado en el Archipiélago de Islas Marion en la Antártica, en el que una mayor abundancia y diversidad dentro de los mantos fue adjudicado a un mecanismo desconocido, asociado a un ambiente de poco intercambio de agua (Pakhomov *et al.*, 2002). Tal vez en este caso, la razón por lo cual había mayores abundancias dentro del bosque fue debido que estas larvas fueron producidas por organismos reproductivos meroplanctónicos que residen dentro del bosque (Zuercher y Galloway, 2019), o también pueden ser resultado a una depredación reducida dentro del bosque comparado a estudios de otras zonas.

Bernstein y Jung, (1979) hablan del “efecto borde de *Membranipora*” que, en términos generales, se relaciona a la salud de la comunidad en bosques de sargazo de gran tamaño (1 X 11 km). Este efecto se explica por la filtración de las larvas del bosque que son depredadas por organismos planctívoros a su paso dentro del bosque, dando como resultado que las mayores abundancias de *Membranipora* se concentren en los bordes del bosque con las menores abundancias dentro del bosque. En esta tesis, no se encontró tal efecto, ya que la densidad de *Membranipora* fue significativamente mayor dentro del bosque, mostrando el rol del bosque como fuente y no como un sumidero de larvas, pero además sugiere que hay una limitación de la depredación. Es importante recalcar que la observación de este efecto podría no ser reproducible en el bosque de Punta San Miguel debido a su pequeña dimensión (~300 X 1,650 m), comparado al bosque de sargazo de Point Loma, California al que Bernstein y Jung (1979) hace referencia.

En apoyo a la segunda hipótesis de que las abundancias se relacionarían con la temperatura, dentro (fuera) del bosque, se encontraron mayores (menores) abundancias de larvas cifonautas de *Membranipora* spp. y copépodos, con mayores abundancias en el estrato superficial (fondo) durante la fase cálida (fría) de la onda interna. Lo anterior coincide con el patrón de distribución vertical en Daigle *et al.* (2014), donde la mayor abundancia de briozoarios ocurrió en el estrato de 3m (superficial), y la menor abundancia en el estrato de 12m (fondo). Estos briozoarios tienden a acumularse en el dosel del bosque para asentarse y evitar la competencia interespecífica (Bernstein y Jung, 1979). Por ende, sería lógico que se concentraran en aguas cálidas superficiales dentro del bosque. Saunders y Metaxas (2010) relacionaron el patrón de distribución vertical de *Membranipora* en frondes del sargazo *Saccharina longicuris* en



superficie, con el transporte hacia la costa por eventos de hundimientos forzados por el viento, que también coincidirían con periodos de transporte de aguas cálidas superficiales hacia la costa, y con mayores abundancias a mayor temperatura. Pineda (1999) relacionó la distribución vertical de *Membranipora* con los periodos de calentamiento forzados por la marea. Ambos autores demostraron mayores organismos en la fase cálida del evento de transporte y en el estrato de superficie, similar a lo encontrado en esta tesis para dentro del bosque.

Asimismo, dentro del bosque y durante periodos de menor temperatura, se encontraron mayores abundancias de larvas cypris, con una distribución vertical orientada al fondo, mientras las larvas nauplio de balanos mostraron mayores abundancias a mayor temperatura y se concentraron en el estrato superficial. Este patrón de distribución vertical ontogenética coincide con Tapia *et al.* (2010), donde larvas nauplio fueron consistentemente más abundantes en aguas superficiales y larvas cypris en aguas más profundas. Las abundancias de larvas de *Mytilus* también se relacionaron a aguas frías, pero sin una distribución vertical marcada. Durante periodos cálidos, isópodos de la familia Gnathiidae mostraron altas abundancias en el estrato de fondo, lo que sugiere una selección de hábitat.

Fuera del bosque, el cambio de temperatura se relacionó con la abundancia de copépodos y *Membranipora* spp. en el estrato de fondo, es decir, los descensos de la temperatura (enfriamientos) en periodos de una hora se relacionaron a las mayores abundancias. La mayor abundancia de estas larvas en el estrato de fondo muestra el patrón opuesto a lo encontrado dentro del bosque. Similarmente, en Playa San Miguel, Fernández *et al.*, (2019) encontró las mayores abundancias de *Membranipora* en aguas de la subtermoclina cuando la estratificación de la columna de agua fue más marcada, como sería el caso en aguas fuera de la costa o fuera del bosque. Los copépodos en aguas fuera de la costa mostraron el mismo patrón que *Membranipora*, principalmente encontrados en el estrato del fondo lo que coincide con lo encontrado en Ibáñez-Tejero *et al.* (2019) en la misma área de estudio, lo que indica un patrón de distribución vertical constante durante el año para estos grupos.

Con respecto a la tercera hipótesis de estudio, la cual propone una interacción entre la fase de la onda interna (cálida o fría) y la distribución vertical (estrato), dentro del bosque se mostró una acumulación en el estrato superficial durante la fase cálida para copépodos, *Membranipora* spp., y larvas nauplio. Similar a lo encontrado en Tapia *et al.*, (2010) y coincide con MacTavish *et al.* (2016), donde la abundancia de larvas nauplio incrementó en la fase cálida de la onda interna. No obstante, Ibáñez-Tejero *et al.* (2019) encontró el efecto inverso en aguas más profundas con larvas nauplio de copépodos, presentando mayores abundancias en el estrato del fondo durante la fase fría de la onda interna, aunque

el patrón depende del sitio y el estrato. En el caso de isópodos, los cuales son activos parásitos de peces, se acumularon en el estrato de fondo durante la fase fría. Se ha reportado que la composición de la población por sexo y estadio influyen en la plasticidad fenotípica (Rawlinson *et al.*, 2004). Por ejemplo, *Gnathia maxillaris*, común en hábitats intermareales, presenta fototaxis positiva en los primeros estadios larvales que a su vez les permite alcanzar un pez hospedero para alimentarse (Hispano *et al.*, 2014), y en la etapa larval tardía y adulta, muestran una especialización por el hábitat bentónico, ocultándose en estructuras calcáreas de balanos y en órganos de fijación de *Laminaria* (Klujver y Ingalsuo, 2009).

Por último, larvas cypris, larvas veliger de gasterópodos y de *Mytilus* spp., no mostraron un patrón claro dentro del bosque, sin embargo en Fernández *et al.* (2019) para larvas cypris y larvas veliger de gasterópodos, si se encontró un cambio relacionando con las ondas internas. La ausencia de un patrón encontrado para larvas cypris en este tesis fue sorprendente, ya que son larvas tardías y debido a su modo de vida lecitotrófico, tienden a hundirse para reducir la actividad metabólica (Tapia *et al.*, 2010; Hagerty *et al.*, 2018). También larvas cypris se han asociado a macareos internos transitorios en superficie (Pineda, 1999). Según la teoría, durante episodios de hundimiento, estas larvas tienden a nadar hacia arriba lo que les permite concentrarse en frentes cálidos de macareos internos (Pineda y Reyns, 2018; Fernández *et al.*, 2019). En este estudio, la ausencia de un patrón claro relacionado a la marea interna puede deberse a los bajos conteos dentro del bosque ( $2.6 \pm 0.57 \text{ ind.m}^{-3}$ ), caso que se ha reportado en Hagerty *et al.* (2018) donde el patrón de distribución vertical típico de cypris en el fondo y larvas nauplio en superficie no se observó debido a los bajos conteos durante el 2015 en comparación al muestreo en 2014. En el caso de larvas de *Mytilus*, la ausencia de un patrón claro relacionado a la marea interna puede deberse a los bajos conteos dentro del bosque ( $6 \pm 1.17 \text{ ind.m}^{-3}$ ) que indican una distribución parchada. Smith *et al.*, (2009) identificaron una distribución espacial altamente variable caracterizado por zonas de mayor y menor abundancia en las costas de California. El asentamiento y crecimiento de *M. californianus* se relacionó a zonas caracterizadas por procesos oceanográficos de mesoescala como surgencias, y mecanismos físicos de transporte larval relacionados a fluctuaciones de temperatura; mientras que las bajas tasas de asentamiento y crecimiento se relacionaron a zonas con procesos locales, entre estas, ondas internas. En el caso de larvas veliger de gasterópodos, no es sorprendente que no se hayan observaron patrones de variabilidad de la abundancia relacionados a las fases de la onda interna ni al estrato, debido a que estos grupos no mostraron relación con la temperatura a ninguna profundidad.

Fuera del bosque, la interacción entre la fase de la onda interna y el estrato explicó los patrones de abundancia tanto en copépodos como en *Membranipora* spp., mostrando una acumulación en el estrato de fondo durante la fase fría de la onda interna, es decir, el patrón inverso a lo encontrado dentro

del bosque. En este sitio, la mayor abundancia de larvas cifonautas de *Membranipora* spp. se observó en el estrato de fondo y fue cambiando al estrato superficial dentro del bosque, probablemente en búsqueda del hábitat preferido de asentamiento en el dosel (Bernstein y Jung, 1979). En otros estudios, diferencias entre patrones verticales y espaciales de *Membranipora membranacea* se han relacionado con gradientes de densidad en la columna de agua, con la estratificación entre las profundidades muestreadas (Saunders y Metaxas, 2010) y con gradientes horizontales en la abundancia relacionado a la proximidad del hábitat adulto, como zonas costeras de retención (Pineda y Reyns, 2018). Con respecto a copépodos, el patrón fuera del bosque donde hubo una acumulación en el estrato de fondo durante la fase fría fue similar a lo encontrado en Ibáñez-Tejero *et al.* (2019) para larvas nauplio de copépodos. Lo anterior indica un patrón de distribución vertical constante durante el año de estos grupos mediado por la marea interna, pero que se intensifica a una mayor estratificación de la columna de agua.

El patrón de acumulación fue el mismo para *Membranipora* spp. y Copepoda, e inverso dependiendo del sitio y el estrato, donde las fases frías de la onda interna incrementan la abundancia de ambos grupos en el fondo (8m) fuera del bosque, mientras que las fases cálidas concentran a ambos grupos en superficie (2m) dentro del bosque. Los resultados sugieren que *Membranipora* spp. y Copepoda pueden estar presentando diversos comportamientos con respecto a la dinámica física de la onda interna de marea en ambos sitios. Se ha reportado que las larvas de briozoarios son susceptibles a la advección (Helfrich y Pineda, 2003), y Rawlinson *et al.* (2004) observaron que muchos grupos holoplanctónicos, incluyendo especies de copépodos, muestran adaptaciones conductuales con respecto a su posición vertical en relación a las mareas, sin embargo, este tipo de plasticidad en el comportamiento puede ser el resultado de la interacción de factores bióticos y abióticos en sitios específicos, y por lo tanto difíciles de identificar (Rawlinson *et al.* 2004).

Un aspecto interesante fue que la mayoría de los grupos no estuvieron correlacionados entre sitios, sugiriendo que lo encontrado dentro del bosque puede ser resultado de una producción local y no de sitios fuera del bosque. Sin embargo, larvas cypris, *Mytilus* spp., y gasterópodos fueron los únicos grupos correlacionados entre los dos sitios. Estos grupos, además, no mostraron diferencias de abundancia en relación al estrato, ni a las fases de la onda interna de marea ni en la interacción de ambos factores. Cerca de la capa límite de los mantos existen corrientes generadas, comunes en todas las costas en las que la disipación de la energía de la onda en contacto con la topografía de fondo genera un flujo en dirección de la propagación de la onda, que puede llevar organismos planctónicos consigo (Shanks *et al.*, 2015). Este tipo de corrientes se relacionan al transporte de larvas meroplanctónicas que se asientan en el fondo, entre ellas larvas veliger de bivalvos, los cuales son llevados por estas corrientes desde fuera de

costa hacia la zona de surf en Chile y California (Shanks *et al.*, 2015). Lo anterior hace plausible que estos organismos hayan sido subsidiados entre los dos sitios, sin embargo, lo anterior es difícil de suponer si no se conoce la dirección de las corrientes en la zona dentro y fuera del bosque de sargazo.

La similitud en la distribución de grupos taxonómicos dentro de un periodo temporal de muestreo corto sugiere que los patrones de abundancia en la costa están relacionados, en cierto grado, a la habilidad natatoria y el comportamiento (Daigle *et al.*, 2014). Dentro del bosque, cifonautas y copépodos estuvieron altamente correlacionados. Larvas gasterópodos y *Mytilus* spp. se relacionaron también, posiblemente debido a que ambos grupos presentan una habilidad natatoria intermedia. Sin embargo, también se encontró el mismo patrón para organismos con diferentes capacidades natatorias, posiblemente debido a que responden a las corrientes de las ondas internas en la misma forma (Pineda, 1991), por ejemplo, para larvas nauplio, copépodos y cifonautas, sus abundancias en el estrato superficial coincidieron con la primera fase cálida de la onda interna dentro del bosque. Daigle *et al.* (2014) proponen que los patrones espaciales similares son el resultado de la interacción entre la capacidad natatoria y procesos físicos que inducen a la acumulación, entre ellos la interacción con ondas internas y macareos (ondas que rompen) internos, en el que las larvas nadan a través de la corriente vertical para mantener su posición en la columna de agua y acumularse en la surgencia o hundimiento. El hecho de que se observen fuertes correlaciones positivas entre taxones aun con diferentes estrategias ecológicas, sugiere que estuvieron afectados por las ondas internas en la misma manera e implica un transporte común.

Este trabajo es, a la fecha, el primero que integra una metodología de muestreo de alta frecuencia que permite evaluar la relación entre las ondas internas de marea con los cambios en la abundancia de larvas meroplanctónicas dentro de un ecosistema complejo como un bosque de sargazo gigante. Este trabajo permite vislumbrar cambios en series de tiempo muy cortas que en algunos casos sólo son explicados por procesos de transporte larval como la marea interna, y en algunos casos da a conocer patrones poco explorados que abren la posibilidad de responder aún más preguntas sobre los procesos de transporte, altamente conectados con los procesos de dispersión y asentamiento de especies de invertebrados bentónicos, que influyen en el mantenimiento de las poblaciones y en la estructura de los ecosistemas costeros. Predecir los patrones en la distribución vertical y abundancia de larvas meroplanctónicas de invertebrados es una tarea compleja debido a factores relacionados a su biología en los ambientes neríticos tales como el comportamiento alimenticio, la capacidad natatoria y la flotabilidad; físicos como macareos internos, frentes cálidos de marea interna y turbulencia; y ecológicos tales como la depredación, el parchado y la presencia de estructuras tridimensionales. Por último y no menos importante, están los desafíos logísticos en el trabajo de campo para la representatividad de las variables

involucradas, sumado al esfuerzo que implica el procesamiento de muestras biológicas de una serie de tiempo aun relativamente corta (en el caso del presente estudio, dos días). Para caracterizar mejor el sitio dentro del bosque de sargazo y reunir mayor evidencia sobre el transporte larval dentro de estos ecosistemas, se sugiere en futuros trabajos, tomar muestras en más profundidades, generar una serie de tiempo de temperatura más larga, e incluir mediciones de corrientes para poder identificar de forma precisa los periodos fríos y cálidos de las ondas internas, así como la dirección de propagación de los flujos turbulentos de las ondas internas al romper. Finalmente, sería importante considerar la estacionalidad de la densidad y cobertura de los bosques de *Macrocystis pyrifera*, y como eso puede modular todo lo descrito anteriormente.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

A pesar de la corta escala espacial entre sitios de muestreo (~300m), la densidad total del plancton y la diversidad taxonómica fue significativamente mayor dentro del bosque que fuera. Se sugiere que este patrón se explica por una producción de larvas de organismos del mismo bosque que se acumularon dentro del bosque.

Casi todos los grupos de plancton evaluados se relacionaron con la temperatura en el estrato donde hubo mayor abundancia, sugiriendo que las ondas internas interactúan con el comportamiento para tener un impacto mayor en el hábitat preferido de las larvas.

La relación entre distribución vertical y abundancia fue diferente entre grupos taxonómicos, mostrando diversos patrones que estuvieron relacionados a diversos factores tales como la selección del hábitat según estadios ontogénicos, a la capacidad natatoria y a la respuesta a corrientes generada por las ondas internas. Se observaron correlaciones positivas entre taxones a pesar de sus diversas estrategias ecológicas, lo que puede sugerir procesos de co-evolución en su habilidad de responder a las corrientes mediadas por ondas internas.

En el caso de *Membranipora* spp. y Copepoda, las fases frías de la onda interna incrementan la abundancia en el fondo (8m) fuera del bosque mientras que son las fases cálidas las que concentran a estos organismos en superficie (2m) dentro del bosque. El patrón de acumulación inverso sugiere comportamientos opuestos dentro y fuera del bosque en respuesta a la dinámica física de la onda interna.

Solo tres grupos evaluados estuvieron correlacionados dentro y fuera del bosque, pero ni la fase de la marea interna ni el estrato tuvieron un efecto sobre sus abundancias en ningún sitio evaluado. Se sugiere que en estos casos los acervos larvales están conectados y que posiblemente hay un subsidio desde un sitio al otro, sin embargo, es incierto conocer la dirección de flujo del subsidio con los datos presentados.

## Literatura citada

---

- Barnes, R.D. 1984. Crustaceos. En: D.R. (ed.). Zoología de los Invertebrados. McGraw-Hill interamericana, D.F., México (pp. 735-736).
- Bernstein, B. B., & Jung, N. 1979. Selective pressures and coevolution in a Kelp Canopy Community in Southern California. *Ecological Monographs*, 49(3), 335–355.
- Chia, F.S., Buckland-Nicks, J., Young, C. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Canadian Journal of Zoology*, 62(7), 1205–1222.
- Damhs, H. U., Fornshell, J.A., Fornshell, B.J. 2006. Key for the identification of crustacean nauplii. *Organisms, Diversity and Evolution*, 6, 47-56.
- Daigle, R. M., Metaxas, A., De Young, B. 2014. Bay-scale patterns in the distribution, aggregation and spatial variability of larvae of benthic invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 503, 139–156. <https://doi.org/10.3354/meps10734>
- Dayton, P. K. 1985. Ecology of Kelp Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 215–245. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001243>
- Eckman, J. E. 1996. Closing the larval loop: linking ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200, 207–237.
- Fernández, A., Ladah, L. B., Morgan, S. G., Dibble, C. D., Filonov, A. 2019. Delivery of zooplankton to the surf zone during strong internal tidal forcing and onshore winds in Baja California, 625, 15–26.
- Filonov, A., Lavín, M. F., Ladah, L. B., Tereshchenko, I. 2014. Spatial variability of internal waves in an open bay with a narrow steep shelf in the Pacific off NW Mexico. *Continental Shelf Research*, 78, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.01.015>
- Foster, M.S., Schiel, D.R. 1985. The ecology of giant kelp forests in California: a community profile. U.S. Fish Wildlife Service Biological Report. 85 (7.2), 152 pp.
- Gaines, S. D., Gaylord, B., Gerber, L. R., Hastings, A., Kinlan P., B. 2007. The Ecological Consequences of Dispersal in the Sea. *Oceanography*, 20(3), 90–99.
- Gaines, S. D., Roughgarden, J. 1987. Fish in offshore kelp forests affect recruitment to intertidal barnacle populations. *Science*, 235(4787), 479–481. <https://doi.org/10.1126/science.235.4787.479>
- Hagerty, M. L., Reynolds, N., Pineda, J. 2018. Constrained nearshore larval distributions and thermal stratification. *Marine Ecology Progress Series*, 595. <https://doi.org/10.3354/meps12561>
- Helfrich, K. R., Pineda, J. 2003. Accumulation of particles in propagating fronts. *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1509–1520. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.4.1509>.
- Hispano, C., Bultó, P., Blanch, A. R. 2014. Life cycle of the fish parasite *Gnathia maxillaris* ( Crustacea : Isopoda : Gnathiidae ), 5683, 277–284. <https://doi.org/10.14411/fp.2014.026>
- Ibáñez-Tejero, L., Ladah, L. B., Sánchez-Velasco, L., Barton, E. D., Jiménez-Rosenberg, S. P. A. 2019. Vertical distribution and abundance of copepod nauplii and ichthyoplankton in northern Baja California during strong internal tidal forcing. *Journal of Plankton Research*, 41(2), 177–187. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz007>

- Jackson, G. A. 1983. Internal wave attenuation by coastal kelp stands. *Journal of physical oceanography*, 14, 1300–1306.
- Jackson, G.A., Winant, C. D. 1984. Effect of a kelp forest on coastal currents. *Continental Shelf Research*, 2(1), 75–80.
- Jackson, G.A. 1998. Currents in the high drag environment of a coastal kelp stand off California. *Continental Shelf Research*, 17(15), 1913–1928.
- Jeffreys, H. 1935. Some tests of significance, treated by the theory of probability. *Proceedings of the Cambridge philosophy society*, 31, 203-222.
- Johnson, K. B. 1998. Predation on planktonic marine invertebrate larvae. Dissertation University of Oregon, p. 338.
- Karr, K.A. (2011) Patterns, mechanisms and community consequences of variation in kelp forest canopies. Tesis de Doctorado en Ecología y Biología Evolutiva. Universidad de California, Santa Cruz. p.19-20,36.
- Kluijver, M.J., Ingalsuo, S.S. 2009. Macrobenthos of the North Sea. Crustacea. Consultado el 8 de octubre de 2019 (<http://species-identification.org>)
- Ladah, Lydia B., Tapia, F. J., Pineda, J., López, M. 2005. Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series*, 302(Pineda 2000), 177–185. <https://doi.org/10.3354/meps302177>.
- Ladah, Lydia B., Filonov, A., Lavín, M. F., Leichter, J. J., Zertuche-González, J. A., Pérez-Mayorga, D. M. 2012. Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the internal tide and rapid (3-6h) incorporation by an inshore macroalga. *Continental Shelf Research*, 42, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.03.010>
- Lee, O. S. 1961. Observations on internal waves in shallow water. *Limnology and Oceanography*, 6(3), 312–321.
- Ly, A., Verhagen, J., Wagenmakers, E. J. 2015. Harold Jeffreys's default Bayes factor hypothesis tests: Explanation, extension, and application in psychology. *Journal of Mathematical Psychology*, 72, 19–32. <https://doi.org/10.1016/j.jmp.2015.06.004>
- MacTavish, A.L. 2011. Relación entre el patrón de distribución espacial y temporal de larvas meroplanctónicas en la Bahía de Todos Santos y las condiciones físicas de la columna de agua. Tesis de Maestría en Ecología Marina. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.pp.83
- MacTavish, A. L., Ladah, L. B. 2017. Supply-side control over the survivorship of *Chthamalus* spp. recruits in northern Baja California. *Marine Biology Research*, 13(7). <https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1307410>
- Mactavish, A. L., Ladah, L. B., Lavín, M. F., Filonov, A., Tapia, F. J., Leichter, J. 2016. High frequency ( hourly ) variation in vertical distribution and abundance of meroplanktonic larvae in nearshore waters during strong internal tidal forcing. *Continental Shelf Research*, 117, 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.02.004>
- Metaxas, A. (2001). Behaviour in flow : perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic



- larvae in the water column 1. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 98(1986), 86–98.
- Mileikovsky, S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Marine Biology: International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters*, 10(3), 193–213. <https://doi.org/10.1007/BF00352809>.
- Morgan, S. G., Shanks, A. L., Macmahon, J. H., Reniers, A. J. H. M. 2018. Planktonic Subsidies to Surf-Zone and Intertidal Communities, (August 2017), 1–25.
- North, W. J., Jackson, G. A., Manley, S. L., & Ca, U. S. A. (1986). *Macrocystis* and its environment, knowns and unknowns, *Aquat. Bot.* (26) , 9–26.
- Pakhomov, E. A., Kaehler, S., McQuaid, C. D. 2002. Zooplankton community structure in the kelp beds of the sub-Antarctic Prince Edward Archipelago: are they a refuge for larval stages? *Polar Biology*, 25(10), 778–788. <https://doi.org/DOI 10.1007/s00300-002-0411-x>
- Pineda, J. 1991. Predictable Upwelling and the shoreward Transport of Planktonic Larvae bby Internal Tidal Bores. *Science*, 253(2), 548–551.
- Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research*, 52(3), 427–458. <https://doi.org/10.1357/0022240943077046>
- Pineda, J, Hole, W., Hole, W. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm Fronts. *Limnology and Oceanography*, 44(6), 1400–1414. Retrieved from [http://cmbc.ucsd.edu/content/1/docs/pineda\\_1999.pdf](http://cmbc.ucsd.edu/content/1/docs/pineda_1999.pdf)
- Pineda, J, Hare, J., Sponaangle, S. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22–39. Retrieved from <http://darchive.mblwhoilibrary.org:8080/handle/1912/2784>
- Pineda, J., Porri, F., Starczak, V., Blythe, J. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392(1–2), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.04.008>
- Pineda, J., Reyns, N. 2018. Evolutionary ecology of marine invertebrate larvae. Larval transport in the coastal zone: biological and physical processes (Vol. 1). <https://doi.org/10.1093/oso/9780198786962.003.0011>
- Pineda, J., Rouse, S., Starczak, V., Helfrich, K., Wiley, D. 2019. Response of small sharks to nonlinear internal waves. *Limnology and Oceanography*, 1, 1–10. <https://doi.org/10.1002/lno.11341>
- Rawlinson, K.A., Davenport, J., Barnes, D. K. A. 2004. Vertical migration strategies with respect to advection and stratification in a semi-enclosed lough : a comparison of mero- and holozooplankton. *Marine Biology*, 144, 935–946. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1261-y>
- Roughgarden, J., Gaines, S., Possingham, H. 1988. Cycles the ecology of rocky shores, 241(1460-1466).
- Saunders, M. I., Metaxas, A. 2010. Physical forcing of distributions of bryozoan cyphonautes larvae in a coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series*, 418(November), 131–145. <https://doi.org/10.3354/meps08842>

- Shanks A.(ed.) 2001. An identification guide to the larval marine invertebrates of the pacific northwest. Oregon State University Press.pp 314.
- Shanks, A. L., MacMahan, J., Morgan, S. G., Reniers, A. J. H. M., Jarvis, M., Brown, J.,Griesemer, C. 2015. Transport of larvae and detritus across the surf zone of a steep reflective pocket beach. *Marine Ecology Progress Series*, 528, 71–86. <https://doi.org/10.3354/meps11223>.
- Smith, J. R., Fong, P., Ambrose, R. F. 2009. Spatial patterns in recruitment and growth of the mussel *Mytilus californianus* ( Conrad ) in southern and northern California , USA , two regions with differing oceanographic conditions. *Journal of Sea Research*, 61, 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.10.009>.
- Smith D., Johnson, K.B. (ed.) 1977.A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Second Ed. Kendall Hunt Pub Co. pp.238.
- Stricker, S. A. 1988. Metamorphosis of the Marine bryozoan *Membranipora membranacea* : an ultrastructural study of rapid morphogenetic movements. *Journal of Morphology*, 72, 53–72.
- Tapia, F. J., DiBacco, C., Jarrett, J., Pineda, J. 2010. Vertical distribution of barnacle larvae at a fixed nearshore station in southern California: Stage-specific and diel patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(2), 265–270. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.003>
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25(1), 1–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>
- Thorson, G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, (1:1), 167–208.
- Woodson, C. B. 2018. The Fate and Impact of Internal Waves in Nearshore Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 10(1), 421–441. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063619>
- Yamaji I. 1980. Illustrations of the Marine Plankton of Japan. 138. Tesis. Hoikusha Publishing Co. Ltd. Osaka.
- Yoshioka, P. M. 1982. Role of Planktonic and Benthic Factors in the Population Dynamics of the Bryozoan *Membranipora Membranacea* Author ( s ): Paul M . Yoshioka Published by : Wiley Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1938963> REFERENCES Linked references are available on. *Ecology*, 63(2), 457–468.
- Young C.M., Sewell, M.A., Rice M.E. (ed.). 2006. Atlas of marine invertebrate larvae. Academic Press 1. Pp.626.
- Zar, J. H. (ed.) 2010 *Biostatistical Analysis*, 5th edn.Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zuercher, R., G. A. 2019. Coastal marine ecosystem connectivity : pelagic ocean to kelp forest subsidies. *Ecosphere*, 10(2).