

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Efectos de la onda cálida El Blob y El Niño (2014-2017) sobre la
estructura de la comunidad de eufáusidos en la región sur de
la Corriente de California**

Tesis

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

Presenta:

Melina Jiménez Herrera

Ensenada, Baja California, México
2020

Tesis defendida por

Melina Jiménez Herrera

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo

Directora de tesis

Miembros del comité

Dr. José Gómez Valdés

Dr. Timothy Robert Baumgartner McBride

Dr. Israel Ambriz Arreola



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez

Directora de Estudios de Posgrado

Melina Jiménez Herrera © 2020

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 que presenta **Melina Jiménez Herrera** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Efectos de la onda cálida El Blob y El Niño (2014-2017) sobre la estructura de la comunidad de eufáusidos en la región sur de la Corriente de California

Resumen aprobado por:

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Directora de tesis

En el Sistema de Corriente de California (SCC), los eufáusidos son un componente importante del zooplancton por su alta abundancia, biomasa y por ser fuente de alimento para diversos organismos. Durante el periodo de 2014-2016 el SCC se vio influenciado por una serie de eventos cálidos que provocaron un aumento en la temperatura superficial del mar. A principios del 2014 un evento inusual llamado "El Blob", afectó una amplia área del Pacífico norte, caracterizado por anomalías positivas de temperatura superficial del mar hasta por 3°C. Posteriormente en 2015-2016 se registró un evento El Niño. Estos eventos cálidos causaron alteraciones en la hidrografía y en el ecosistema pelágico. Con el objetivo de determinar el efecto de estos eventos en la estructura de la comunidad de eufáusidos de la región sur de la Corriente de California, se analizaron 159 muestras de zooplancton obtenidas en las campañas del programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California 2014-2017. Se encontró un total de 30 especies, de las cuales *Euphausia eximia*, *Nematoscelis difficilis*, *Nyctiphanes simplex* y *Stylocheiron affine* presentaron una frecuencia de ocurrencia mayor al 90%. En respuesta a las condiciones anómalamente cálidas en la región, la comunidad de eufáusidos presentó diferencias respecto a la composición típica de especies. Los eufáusidos de origen tropical-ecuatorial como *E. eximia*, *E. recurva* y *S. affine* fueron las especies dominantes, mientras que se observó una reducción significativa de las especies subárticas *Euphausia pacifica* y *Thysanoessa spinifera*, así como las de transición como *N. difficilis* y *Thysanoessa gregaria*. Las especies subárticas y *N. difficilis* experimentaron una contracción de su rango de distribución habitual, mientras que las especies de origen ecuatorial *E. eximia* y larvas del G1A aumentaron su rango de distribución hacia la región más norteña. El análisis de correspondencia canónica para el análisis del acoplamiento físico biológico arrojó que las variables que controlaron la abundancia de eufáusidos durante los eventos cálidos de El Blob y El Niño fueron temperatura y salinidad a 10 m, la profundidad de la capa de mezcla y la concentración de oxígeno a 200 m.

Palabras clave: Eufáusidos, Corriente de California, El Blob y El Niño

Abstract of the thesis presented by **Melina Jiménez Herrera** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Effects of the marine heatwave The Blob and El Niño (2014-2017) on the structure of the euphausiids community in the southern region of the California Current

Abstract approved by:

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Thesis Director

In the California Current System (CCS), euphausiids are an important component of zooplankton because of their high abundance, biomass and because they are a source of food for various organisms. During the 2014-2016 period, the CCS was influenced by a series of warm events that caused an increase in the Sea Surface Temperature. At the beginning of 2014 an unusual event called "The Blob", characterized by positive temperature anomalies, affected a large area of the North Pacific. Later in 2015-2016, an El Niño event occurred. These warm events caused alterations in the hydrography and in the pelagic ecosystem, registering a decrease in the phytoplankton biomass, as well as alterations in the composition, distribution, and abundance of zooplankton groups. In order to determine the effect of these events on the structure of the community of euphausiids of the southern region of the California Current, 159 samples of Zooplankton obtained in the campaigns of the Mexican research Program of the California current (IMECOCAL) 2014-2017. A total of 30 species were found, of which *Euphausia eximia*, *Nematoscelis difficilis*, *Nyctiphanes simplex* and *Stylocheiron affine* had an occurrence frequency greater than 90%. In response to anomalously warm conditions in the region, the euphausiids community presented differences from the typical species composition. The euphausiids of tropical-equatorial origin such as *E. eximia*, *E. recurva* and *S. affine* were the dominant species, while a significant reduction of the subarctic species *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa spinifera* was observed, as well as those of transitional species *N. difficilis* and *T. gregaria*. The subarctic species and *N. difficilis* experienced a contraction of their usual range of distribution, while species of equatorial origin *E. eximia* and G1A larvae increased their range of distribution towards the northernmost region. Canonical correspondence analysis for the analysis of biological-physical coupling showed that the variables that controlled the abundance of euphausiids during the warm events of The Blob and El Niño were temperature and salinity at 10 m, the depth of the mixing layer and the oxygen concentration at 200 m.

Keywords: Euphausiids, California Current, The Blob, El Niño.

Dedicatoria

El Gran Océano

Si de tus dones y de tus destrucciones,
Océano a mis manos
pudiera destinar una medida, una fruta, un fermento,
escogería tu reposo distante, las líneas de tu acero,
tu extensión vigilada por el aire y la noche,
y la energía de tu idioma blanco
que destroza y derriba sus columnas
en su propia pureza demolida.

No es la última ola con su salado peso
la que tritura costas y produce
la paz de arena que rodea el mundo:
es el central volumen de la fuerza,
la potencia extendida de las aguas,
la inmóvil soledad llena de vidas.
Tiempo, tal vez, o copa acumulada
de todo movimiento, unidad pura
que no selló la muerte, verde víscera
de la totalidad abrasadora.
Del brazo sumergido que levanta una gota
no queda sino un beso de la sal.

De los cuerpos del hombre
en tus orillas una húmeda fragancia
de flor mojada permanece. Tu energía
parece resbalar sin ser gastada,
parece regresar a su reposo.
La ola que desprendes,
arco de identidad, pluma estrellada,
cuando se despeñó fue sólo espuma,
y regresó a nacer sin consumirse.
Toda tu fuerza vuelve a ser origen.
Sólo entregas despojos triturados,
cáscaras que apartó tu cargamento,
lo que expulsó la acción de tu abundancia,
todo lo que dejó de ser racimo.
Tu estatua está extendida más allá de las olas.

Pablo Neruda

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica de Estudios Superiores de Ensenada (CICESE) por darme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en el posgrado de Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado para mi formación de estudios de maestría.

Al programa de apoyo para ayudante de investigador Nivel III o Emérito del Sistema Nacional de Investigadores, por el apoyo económico recibido durante la culminación de mis estudios.

Agradezco de forma especial a mi directora de tesis la Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo, por darme la oportunidad de trabajar con eufáusidos. Un profundo agradecimiento por todas las enseñanzas, su gran apoyo, y paciencia en horas de laboratorio para enseñarme a identificar a estos maravillosos organismos.

A mis sinodales, Dr. José Gómez, Dr. Timothy Robert y al Dr. Israel Ambriz por sus comentarios, correcciones y sugerencias para enriquecer este trabajo.

Al programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL), por permitirme trabajar con muestras biológicas y los datos de parámetros físicos y químicos. Además de permitirme participar en la campaña oceanográfica 1912.

A mis compañeros de generación 2017-2019 de la Maestría en Ecología Marina, por el compañerismo, las ganas y disposición de ayudar y compartir. Agradezco con mucho cariño a Valeria, Hugo, Frida, Adonis, Meliza, Alejandra y María De Los Ángeles por su amistad y compañía.

A Yessica y Denice, gracias por su amistad y por su gran apoyo. A Roberto por todo su cariño y comprensión, gracias por acompañarme en esta etapa de mi vida.

A mi compañero de laboratorio Guillermo Ortuño, por el café y el panecito, pero sobre todo gracias por escucharme en los momentos de estrés y por brindarme ánimos y buenos consejos.

Por último, agradezco a mi familia. De forma especial a mi tía Blanca, por su apoyo incondicional durante mi maestría, por sus enseñanzas, por creer en mí y por motivarme. Siempre la recordaré con mucho amor.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	xii
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Ecología de eufáusidos	1
1.2 Sistema de la Corriente de California	4
1.3 El Niño Oscilación del Sur.....	7
1.4 Onda cálida “El Blob”	9
1.5 Antecedentes sobre eufáusidos de la Corriente de California.....	11
1.6 Objetivo general.....	14
1.6.1 Objetivos específicos	14
1.7 Hipótesis.....	15
1.8 Justificación.....	15
Capítulo 2. Métodos.....	17
2.1 Área de estudio.....	17
2.2 Trabajo en campo: recolección de muestras de zooplancton.....	18
2.3 Análisis de laboratorio.....	18
2.4 Análisis de datos	19
2.4.1 Variables oceanográficas.....	19
2.4.2 Abundancia de eufáusidos.....	20
2.4.3 Análisis estadísticos univariados.....	20
2.4.4 Análisis estadísticos multivariados.....	21
Capítulo 3. Resultados.....	23
3.1 Condiciones oceanográficas.....	23
3.1.1 Anomalías de temperatura, salinidad y clorofila.....	23
3.1.2 Índice de surgencias costeras	25
3.2 Estructura de la comunidad de eufáusidos.....	26
3.2.1 Cambios estacionales e interanuales en la composición de eufáusidos.....	29
3.2.2 Variabilidad interanual de la abundancia de eufáusidos por especie.....	33
3.2.2.1 Región oceánica.....	33
3.2.2.2 Región costera.....	37
3.3. Composición y abundancia por fases de vida.....	37
3.3.1 Fase larval caliptopis	40

3.3.2 Fase larval furcilia.....	42
3.3.4 Fase juvenil.....	45
3.3.5 Fase adulta.....	49
3.4 Relación de larvas caliptopis con la temperatura superficial del mar.....	54
3.5 Distribución de las especies de eufáusidos.....	60
3.6 Acoplamiento de la comunidad de eufáusidos y las variables ambientales.....	65
Capítulo 4. Discusión.....	69
Capítulo 5. Conclusiones.....	77
Literatura citada.....	78
Anexo.....	86

Lista de figuras

Figura	Página
1. Morfología general de los eufáusidos (Modificado de Brinton et al., 2000)	2
2. Fases del ciclo de vida de los eufáusidos (Modificado de Brinton et al., 2000)	3
3. Sistema de Corriente de California, tomado de Checkley & Barth (2009).....	6
4. Esquema del Pacífico en: a) Condiciones normales y b) un evento El Niño (tomado de McPhaden, 2004)	9
5. Asociación de especies de eufáusidos en el noroeste del Pacífico (Tomado de Brinton 1962).....	12
6. Área de estudio, los puntos rojos indican las estaciones de muestreo	17
7. Anomalías de temperatura a 10 m, salinidad a 10 m y clorofila superficial durante el periodo de 1998-2017. Las flechas negras en la gráfica de clorofila señalan datos tomados de satélite.....	24
8. Anomalías del índice de surgencias costeras mensual para el periodo de 2014-2017 frente a Punta Eugenia. Los meses correspondientes a los cruceros analizados en el presente estudio se marcan con flechas negras.....	25
9. Composición de especies de eufáusidos de la región oceánica, a) Año normal 2005, b) periodo de anomalías cálidas de temperatura asociadas a El Blob y El Niño (2014-2016) y posterior a estos eventos (octubre de 2017)	31
10. Composición de especies de eufáusidos de la región costera basada en muestras nocturnas: a) Año normal (2005), b) periodo de anomalías cálidas de temperatura asociadas a El Blob y El Niño (2014-2016) y posterior a estos eventos (octubre 2017).....	32
11. Abundancia de eufáusidos por fase de vida en la región oceánica. a) Eventos cálidos de 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), b) Año normal 2005. Las barras muestran las medias geométricas apiladas de las fases de vida.....	38
12. Abundancia de eufáusidos por fase de vida para la región costera basada en muestras nocturnas. a) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), b) Año normal 2005. Las barras muestran las medias geométricas apiladas de las fases de vida	39
13. Composición y abundancia de larvas caliptopis para la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	41
14. Composición y abundancia de larvas caliptopis en la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	42

15.	Composición y abundancia en media geométrica de larvas furciliias de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	44
16.	Composición y abundancia de larvas furciliias en la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	45
17.	Composición y abundancia en media geométrica de eufáusidos juveniles de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	47
18.	Composición y abundancia en media geométrica de eufáusidos juveniles de la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie	48
19.	Composición y abundancia en media geométrica de adultos hembras y machos de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.....	50
20.	Composición y abundancia en media geométrica de adultos hembras y machos de la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.....	54
21.	Número de muestras por intervalo de 1°C de temperatura registrada a 10 m de profundidad, durante a) Año normal 2005, b) eventos cálidos 2014-2017. Las barras apiladas representan el número de muestras de zooplancton coloreadas por crucero.....	55
22.	Presencia y abundancia de larvas caliptopis de las especies de transición en función de la temperatura a 10 m de profundidad durante 2005 (a, c, e, g) y el periodo cálido de 2014-2017 (b, d, f, h). Las barras corresponden al número de muestras en las que se encontró presencia de caliptopis (eje primario) y los puntos rojos representan la media geométrica de su abundancia por cada grado de temperatura (eje secundario)	58
23.	Presencia y abundancia de larvas caliptopis de las especies con afinidad a agua cálida en función de la temperatura a 10 m de profundidad durante 2005 (a, c, e, g) y el periodo cálido de 2014-2017 (b, d, f, h). Las barras corresponden al número de muestras en las que se encontró presencia de caliptopis (eje primario) y los puntos rojos representan la media geométrica de su abundancia por cada grado de temperatura (eje secundario)	59
24.	Distribución de <i>Euphausia pacifica</i> : a) En el Pacifico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014- 2017	61
25.	Distribución de <i>Nematoscelis difficilis</i> : a) En el Pacifico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014- 2017	62

26.	Distribución de <i>Euphausia recurva</i> : a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017	63
27.	Distribución de <i>Stylocheiron affine</i> : a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	64
28.	Distribución de <i>Euphausia eximia</i> : a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017	65
29.	Análisis de correspondencia canónica entre las especies de eupáusidos (puntos) y variables ambientales (flechas): Temperatura 10 m (T10), salinidad 10 m (S10), clorofila superficial (Clor. Sup), temperatura 200 m (T200), salinidad 200 m (S200), oxígeno 200 m (O200) y profundidad de la capa de mezcla (CM)	67
30.	Análisis de correspondencia canónica mostrando las estaciones de muestreo coloreadas por periodos climáticos.....	68
31.	Distribución de <i>Nyctiphanes simplex</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	91
32.	Distribución de <i>Euphausia gibboides</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	92
33.	Distribución de Larvas del G1A frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	93
34.	Distribución de <i>Thysanoesa gregaria</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	94
35.	Distribución de <i>Thysanoesa spinifera</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	95
36.	Distribución de <i>Nematoscelis gracilis</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	96
37.	Distribución de <i>Euphausia hemigibba</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	97
38.	Distribución de <i>Euphausia mutica</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	98
39.	Distribución de <i>Thysanopoda astylata</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017	99
40.	Distribución de <i>Nematobrachion flexipes</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	100
41.	Distribución de <i>Nematoscelis tenella</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	101
42.	Distribución de <i>Stylocheiron longicorne</i> frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.....	102

43.	Alturas dinámicas para el crucero 1408. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	103
44.	Alturas dinámicas para el crucero 1412. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	104
45.	Alturas dinámicas para el crucero 1510. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	105
46.	Alturas dinámicas para el crucero 1601. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	106
47.	Alturas dinámicas para el crucero 1604. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	107
48.	Alturas dinámicas para el crucero 1710. a) Altura dinámica 0m Ref: 500m. b) Altura dinámica 200m Ref: 500m	108

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Muestras de zooplancton pertenecientes a los cruceros utilizados en el estudio	18
2. Eufáusidos identificados en los cruceros, se reporta la presencia de las especies en las muestras analizadas, así como la frecuencia de ocurrencia. Las especies marcadas con un asterisco forman parte de un grupo muy similares morfológicamente, cuyas larvas no pudieron ser identificadas a nivel de especie y se reportan como Grupo 1A (G1A)	27
3. Abundancia (Ind/1000 m ³) de las especies de eufáusidos de estaciones oceánicas. Se muestra la media geométrica de la población total de cada especie por crucero. Las especies del Grupo 1A (*) solo incluyen a los juveniles y adultos. Los grupos biogeográficos a los que pertenecen las especies se indican en paréntesis: (1) Subárticas, (2) Zona de transición, (3) Ecuatoriales, (4) Giro Central del Pacifico Norte, (5) Cosmopolitas con afinidad a aguas cálidas, (6) Mesopelágicas	28
4. Abundancia (Ind/1000 m ³) de las especies de eufáusidos (Ind/1000 m ³) de las estaciones. Las especies del Grupo 1A (*) solo incluyen a los juveniles y adultos	29
5. Comparaciones estadísticas de la abundancia de eufáusidos en la región oceánica por especie considerando el periodo de 2014-2017 y un año típico (2005). Se compararon separadamente cada estación del año: para las temporadas de invierno y otoño se usó la prueba de Kruskal-Wallis (H) y pruebas a posteriori. La prueba de Mann Whitney (U) se usó para comparar temporadas de primavera y verano por contar con solo dos cruceros. Los valores resaltados indican diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$	35
6. Medias geométricas de eufáusidos adultos (ind/1000 m ³) y proporción de sexos por especie de la región oceánica durante 2014-2017. H= hembras, M=machos.....	52
7. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica, se registran las puntuaciones o scores de las variables ambientales que explican la variabilidad de las especies de eufáusidos. Los valores resaltados indican correlaciones significativas (≥ 0.50).....	66
8. Comparaciones entre grupos mediante PPMR n= número de estaciones comparadas, A= descriptor de homogeneidad dentro de los grupos	68
9. Datos de los cruceros de 2014-2017, se muestran las estaciones de muestreo, coordenadas, fecha, hora de muestreo y profundidad máxima de arrastre.....	86
10. Resultados de las puntuaciones o scores del ACC de las especies de eufáusidos en los primeros tres ejes. Los valores resaltados indican correlaciones significativas (≥ 0.50)....	90

Capítulo 1. Introducción

Uno de los componentes más importantes que conforman el zooplancton son los eufáusidos, al ser una fuente de alimento que sustenta una gran cantidad de organismos marinos, como; aves, focas, ballenas, peces e invertebrados marinos (Mauchline, 1969). Los eufáusidos son el componente más abundante del zooplancton, después de los copépodos representan el 18% y 25% de biomasa en la región centro y sur del Sistema de Corriente de California (SCC) (Lavaniegos y Ohman, 2007). Como parte del zooplancton, los eufáusidos pueden sufrir alteraciones en la biomasa y composición de la comunidad por eventos que causan alteraciones en el ambiente oceánico, tales como El Niño y cambios multidecadales (Lavaniegos *et al.*, 2002; Checkley y Barth, 2009). En 2014-2016 el Sistema de Corriente de California se vio influenciado por una serie de eventos cálidos, en 2014 la presencia de la onda cálida “El Blob” con anomalías de temperatura superficial superiores a 3°C causó fuertes cambios en el ecosistema marino. Posteriormente en 2015-2016 se registró la entrada de un evento El Niño con fuertes anomalías de temperatura en la parte superficial del océano (Cavole *et al.*, 2016). En este estudio se describen los efectos de las condiciones anómalas durante 2014-2016 causadas por “El Blob” y El Niño sobre la comunidad de eufáusidos en la región sur del SCC.

1.1 Ecología de eufáusidos

Los eufáusidos son crustáceos pelágicos conocidos comúnmente como “krill” (Boden *et al.*, 1995). Pertenecen al orden Euphausiacea, el cual se deriva del griego “*eu*” verdadero y “*phausia*” que emite luz, debido a la bioluminiscencia emitida por estos organismos a través de fotóforos (Brinton *et al.*, 2000). Los eufáusidos se encuentran en todos los océanos del mundo, suelen encontrarse desde la superficie hasta ~4000 m de profundidad. Se conocen 86 especies cuya presencia varía de acuerdo con cada región (Brinton *et al.*, 2000). Las densidades más altas de eufáusidos se encuentran en áreas donde la productividad primaria es elevada, incluyendo regiones de surgencias costeras y corrientes de borde oriental (Hewitt y Lipsky, 2009). Después de los copépodos, los eufáusidos son considerados como los miembros del zooplancton más importantes como fuente de alimento en el mar, ya que son consumidos por una gran variedad de organismos como invertebrados, peces, ballenas y aves marinas (Boden *et al.*, 1995). En el SCC se ha encontrado que los eufáusidos constituyen de 20 a 40% de la biomasa de zooplancton (Brinton *et al.*, 2000).

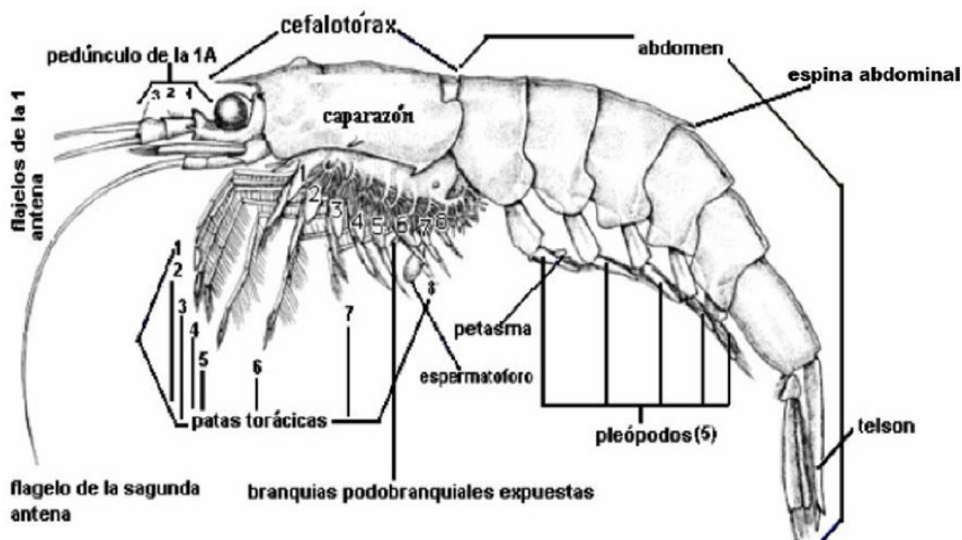


Figura 1. Morfología general de los eufáusidos (Modificado de Brinton et al., 2000).

El cuerpo de los eufáusidos se encuentra dividido en dos regiones: el cefalotórax y el abdomen (Figura 1). En el cefalotórax la cabeza y el tórax se encuentran fusionados, se compone por el rostrum, un par de ojos compuestos, apéndices cefálicos, partes bucales, patas torácicas o pereiópodos y como característica particular poseen branquias expuestas. La región correspondiente al abdomen se caracteriza por presentar seis segmentos abdominales, los primeros 5 segmentos poseen patas o pleópodos, mientras que el sexto segmento presenta urópodos y el telson (Brinton et al., 2000). Por otra parte, los eufáusidos presentan diferenciación sexual, los machos poseen un órgano copulador llamado petasma, mientras que en las hembras el órgano reproductivo se denomina téllico, en el apareamiento el macho transfiere el espermatóforo con el petasma al téllico de la hembra (Cuzin-Roudy, 2010).

Los eufáusidos presentan dos estrategias reproductivas: 1) desove externo, donde las hembras arrojan sus huevos directamente en el océano y terminan de desarrollarse. Los eufáusidos de los géneros *Euphausia*, *Thysanoessa* y *Thysanopoda* presentan esta estrategia. 2) En saco ovífero, la hembra protege a los embriones en un saco unido a los pares posteriores de las patas torácicas, posteriormente son liberados como nauplios o metanauplios. Los géneros *Nematoscelis*, *Nyctiphanes* y *Stylocheiron* presentan esta estrategia de reproducción (Brinton et al., 2000; Gómez-Gutiérrez y Robinson, 2005).

De acuerdo con Brinton et al, (2000) el desarrollo de los eufáusidos presenta una serie de etapas o fases con morfología característica (Figura 2), los huevos que son liberados se desarrollan en larvas nauplio, cuyo cuerpo no se encuentra segmentado y solo posee tres pares de apéndices cefálicos funcionales: dos pares de antenas y mandíbulas. En esta etapa los ojos no son compuestos. Posteriormente, la fase metanauplio presenta dos pares de apéndices funcionales, mientras que las mandíbulas se reducen y aparecen primordios de maxilas. El caparazón cubre la porción anterior del cuerpo, el abdomen no está segmentado y presenta espinas posteriores. La siguiente etapa corresponde a la fase caliptopis, en la cual los ojos en desarrollo se encuentran cubiertos por el caparazón, las piezas bucales son funcionales, así como la primera pata torácica. Los segmentos torácicos están comprimidos, el abdomen crece y se segmenta, pero aún no aparecen los pleópodos. Posteriormente, viene la larva furcilia, donde los ojos compuestos están al descubierto, las patas torácicas se desarrollan, así como los pleópodos y los fotóforos. Se presenta una disminución progresiva del número de espinas en el telson para dar origen a la etapa juvenil, la cual da inicio cuando el telson tiene una espina terminal y dos pares de espinas posterolaterales, la duración de la fase juvenil es variable entre las especies y termina con la madurez sexual. Finalmente, la etapa adulta comienza cuando se desarrollan los caracteres sexuales secundarios y el organismo es capaz de reproducirse.

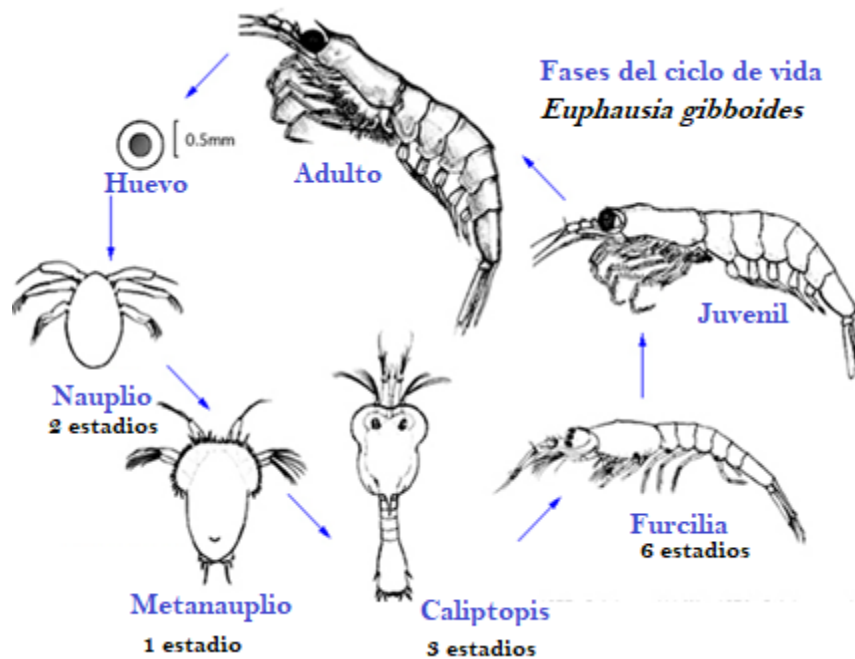


Figura 2. Fases del ciclo de vida de los eufáusidos (Modificado de Brinton et al., 2000)

Los eufáusidos poseen una estructura llamada “canasta de alimentación”, la cual consiste en un filtro complejo compuesto por setas que permite la retención de partículas para la alimentación, esta estructura puede llegar a retener fitoplancton menor de 10 μm con alta eficiencia, además de poseer la capacidad de moler con eficacia las estructuras duras de diatomeas, silicoflagelados y foraminíferos (McClathie y Boyd, 1983). Aunque los eufáusidos se alimentan principalmente de fitoplancton, su dieta puede incluir otros organismos del zooplancton como copépodos, tintínidos, radiolarios, foraminíferos y detritus. Además, la dieta de los eufáusidos puede presentar variaciones estacionales y geográficas, así como variaciones entre especies (Mauchline, 1967). Por ejemplo, en análisis de contenido estomacal para *Nyctiphanes austral* se han encontrado restos de espículas de esponja, diatomeas, dinoflagelados, silicoflagelados, foraminíferos y crustáceos. Así como, variaciones en la dieta a lo largo del año y para cada etapa de vida, donde en los meses más cálidos la prevalencia de esporas, diatomeas, quetognatos y cocolitoforidos es mayor, mientras que en verano prevalecen pellets fecales de zooplancton (Ritz et al., 1990). En etapas larvales se ha encontrado una mayor frecuencia de materia inorgánica, espículas de esponja, fitoplancton y pellets fecales (Ritz et al., 1990). En cuanto a las variaciones entre especies los géneros *Nyctiphanes*, *Euphausia* y *Thysanopoda* poseen apéndices torácicos que se encuentran bien adaptados a la filtración, por lo que su dieta es principalmente herbívora, mientras que especies de los géneros *Nematoscelis*, *Nematobranchion* y *Stylocheron* pueden alimentarse de depósitos del fondo o bien de otros organismos del zooplancton (Mauchline, 1967).

La distribución estacional, así como el comportamiento ontogénico y poslarval del krill dependen de la necesidad de adquirir alimentos y evitar depredadores (Siegel, 2005). Por lo que la mayoría de las especies de eufáusidos realizan migraciones verticales. En la noche se desplazan a la superficie, donde se dispersan maximizando la eficiencia de alimentación, mientras que en el día se mueven hacia abajo y se agregan en concentraciones más densas para evitar la depredación (Brinton, 1967b; Hewitt y Lipsky, 2009). Así mismo, los eufáusidos tienden a agregarse en enjambres que pueden variar de tamaño, desde uno a decenas de metros, en el interior del enjambre la densidad de organismos puede ser de miles por metro cúbico (Hewitt y Lipsky, 2009).

1.2 Sistema de la Corriente de California

El SCC es un sistema de circulación de frontera oriental (Durazo et al., 2010), el cual se compone de tres corrientes principales; 1) La Corriente de California (CC) es un flujo superficial con dirección al ecuador,

con influencia en los primeros 300m de profundidad (Lynn y Simpson, 1987), siendo más intensa en superficie. El flujo principal de la CC se extiende 300-400 km frente al sur de California y a 200 km frente a Baja California (Lynn y Simpson, 1987). En promedio la velocidad de la corriente es de 25 cms^{-1} (Lynn y Simpson, 1987). 2) La Contracorriente Subsuperficial de California (CSC) es un flujo subsuperficial (200-500 m) que se origina en el Pacífico ecuatorial oriental, con dirección hacia el polo a lo largo de la pendiente continental (Lynn y Simpson, 1987). Durante la temporada de surgencias entre abril y septiembre, la CC cubre completamente la CSC (Soto et al., 2004). Entre Baja California y el sur de California la CSC es más fuerte durante diciembre-enero y de junio a julio con una velocidad promedio de 6 cms^{-1} (Gómez Valdivia et al., 2017). 3) La Contracorriente Superficial Costera, también llamada Corriente de Davidson (CCC) es un flujo costero superficial con dirección hacia el polo, se limita a la región norte de Baja California y Estados Unidos, se presenta durante otoño e invierno (Lynn y Simpson, 1987). De acuerdo con Checkley y Barth (2009), el SCC se divide en tres regiones principales (Figura 3), la región norte con división en Cabo Mendocino, la región centro, entre Cabo Mendocino y Punta Conception, y la región sur que incluye la península de Baja California.

El SCC se encuentra influenciado por cuatro masas de agua, que se caracterizan por su temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes (Lynn y Simpson, 1987). Las masas de agua superficiales que se encuentran entre 0 y 200 m son: Agua Subártica, la cual posee una temperatura relativamente baja, salinidad baja, oxígeno disuelto alto y concentraciones de nutrientes altas. Tiene su origen en el subártico y es transportada por la CC. El Agua del Pacífico Norte Central, con temperatura alta, salinidad alta, y bajo contenido en oxígeno disuelto y nutrientes, ingresa al SCC desde el oeste. El Agua de Surgencias, con baja temperatura y alta salinidad, bajo oxígeno disuelto y alto contenido de nutrientes. El Agua del Pacífico Ecuatorial o Ecuatorial subsuperficial se encuentra entre 200 y 500 m con valores de temperatura y salinidad altos, oxígeno disuelto bajo y alto contenido de nutrientes (Lynn y Simpson, 1987). Esta agua es transportada por la CSC.

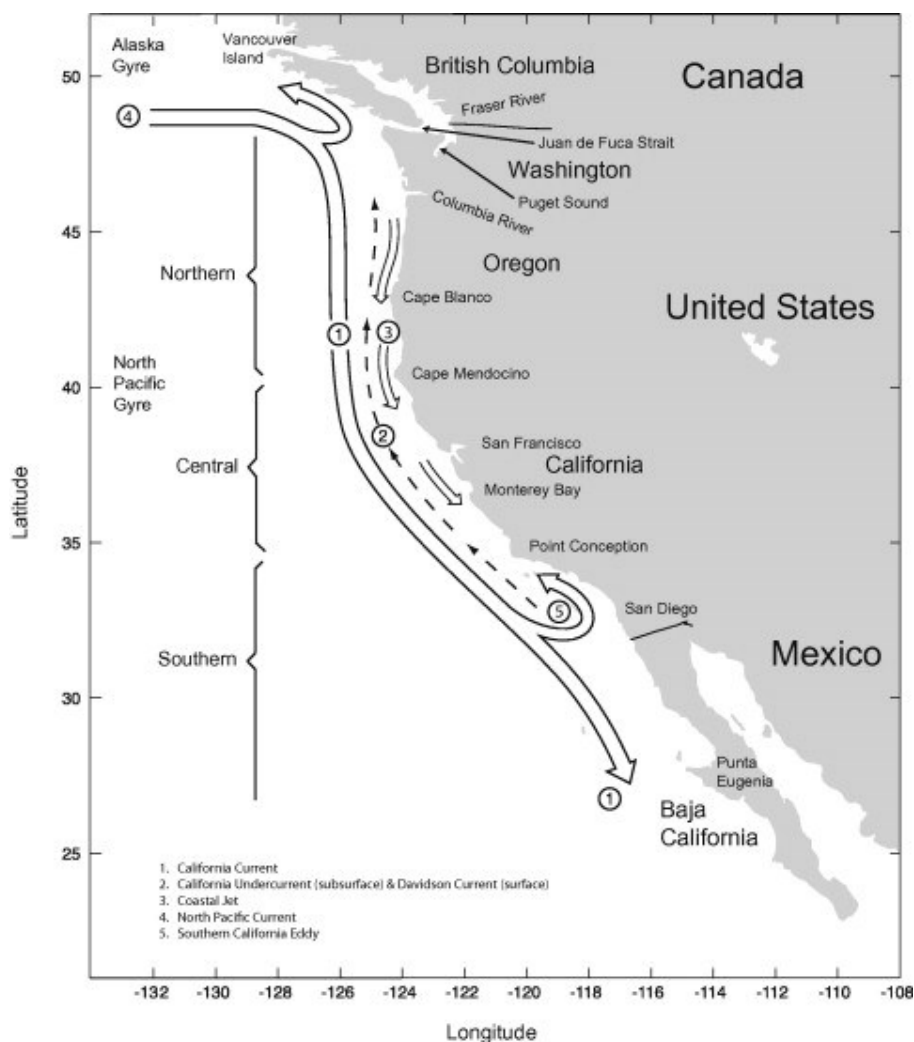


Figura 3. Sistema de Corriente de California, tomado de Checkley & Barth (2009). Se observa la región norte, centro y sur, así como las principales corrientes: 1) Corriente de California, 2) Contracorriente Subsuperficial y Contracorriente Superficial Costera (Davidson Current), 3) El Chorro costero, 4) Corriente del Pacífico Norte, y 5) Remolino del sur de California.

Una de las características más importantes del SCC es la presencia de eventos de surgencias costeras, las cuales promueven la entrada de nutrientes en la zona eufótica, lo que contribuye a un aumento en la producción primaria, convirtiéndolo en un sistema altamente productivo (Espinoza-Carreón et al., 2004). Las surgencias son generadas por el transporte de Ekman, donde típicamente, los vientos que soplan paralelos a la costa generan un transporte de agua de la capa superficial hacia el interior del océano, de tal forma que el agua desplazada es reemplazada por agua subsuperficial fría, bajo contenido de oxígeno disuelto pero alto en nutrientes (Lynn y Simpson, 1987; Bakun y Nelson, 1977). En el SCC las surgencias más intensas se originan durante el periodo de primavera y verano (de marzo a junio) frente a Baja

California, aunque en otras regiones situadas frente a California (EUA) pueden ser más intensas en Julio (Huyer, 1983). El periodo de surgencias débiles ocurre en otoño e invierno (septiembre a diciembre), mientras que se consideran los periodos de transición los meses de julio y agosto, y enero y febrero (Bakun y Nelson, 1977). El debilitamiento de los vientos durante verano-invierno promueve la estratificación vertical y la aparición de estructuras de mesoescala o meandros (Durazo et al., 2010) y cambios en la profundidad de la capa de mezcla (Jerónimo y Gómez-Valdés, 2010).

La CC presenta diferencias regionales en circulación y mezcla de masas de agua a lo largo de su trayectoria. Un rasgo característico frente a Baja California, aproximadamente en la latitud de Ensenada, donde la CC vira hacia el Este, lo cual ocurre cuando la fuerza de la CC es menor y las surgencias son menos intensas. Esto provoca la intrusión de agua oligotrófica hacia la costa formando un frente conocido como Frente de Ensenada (Espinosa-Carreón et al., 2001) También es característica de la subsidencia del Agua Subártica a los 50-100 m en la latitud de Punta Baja (línea 110; Lynn y Simpson, 1987). En Baja California, se ha reportado que la CCC es muy débil (Lynn y Simpson, 1987), aunque hay incertidumbre sobre la existencia de esta contracorriente y su posible conexión con la CSC (Gómez Valdivia et al., 2017).

Los cambios estacionales varían regionalmente, con mayor influencia de aguas de origen subártico al norte de Punta Eugenia durante todo el año en los primeros cien metros, mientras que hay una mayor influencia de las aguas tropicales y subtropicales en la región sur durante verano y otoño. En el flujo de la CCC la actividad de mesoescala es débil en primavera, mientras que el resto del año se reporta la presencia de giros y meandros con un flujo hacia el sur. La presencia de la CSC a 200 m se observa sobre el talud continental en todo el año, sin embargo, en primavera el flujo se vuelve más profundo entre 400-800 m y serpenteante (Durazo et al., 2010).

1.3. El Niño Oscilación del Sur

El SCC se encuentra influenciado por eventos de variabilidad interanual asociados principalmente a El Niño Oscilación del Sur (ENSO) de origen tropical y que afectan a todo el Pacífico (Levine y McPhaden, 2016). El Niño es una fluctuación climática que se origina en el Pacífico tropical como parte de oscilaciones en la presión atmosférica entre el Indo-Pacífico tropical y el Pacífico oriental. El termino Niño fue acuñado por pescadores de la costa del Perú debido a un calentamiento en la superficie del mar que se originaba cada año en navidad con la llegada de “El Niño Jesús”, este calentamiento se encontraba asociado al colapso de

pesquerías locales, muerte masiva de aves y lluvias torrenciales en la región. Más tarde, El Niño fue acoplado a un fenómeno atmosférico llamado Oscilación del Sur, definido por Sir Gilbert Walker a principios del siglo XX, sin embargo, sus estudios no incluían los factores físicos implicados en su desarrollo (McPhaden, 2002). Más tarde se describió que El Niño Oscilación del Sur es el resultado de un fenómeno acoplado entre el océano y la atmósfera con implicaciones de gran escala en el Océano Pacífico ecuatorial (Bjerknes, 1969).

Para comprender el fenómeno de El Niño, es necesario describir las condiciones normales del Océano Pacífico ecuatorial (Figura 4a), donde los vientos alisios impulsan un flujo de agua superficial hacia el oeste, en consecuencia, el agua se acumula en el Pacífico occidental donde se profundiza la termoclina, mientras que en el Pacífico oriental la termoclina se vuelve más somera, favoreciendo los eventos de surgencias (McPhaden, 2004). En contraste, durante un evento El Niño (Figura 4b) los vientos alisios se debilitan y aumenta la presión atmosférica en el Pacífico occidental mientras que hay una disminución de la presión en el Pacífico oriental. Como resultado, agua cálida del Pacífico occidental se desplaza hacia el este por medio de ondas de Kelvin, generando un aumento en la temperatura superficial del mar, cambios en salinidad, disminución en la intensidad de surgencias costeras y un aumento en el nivel del mar (McPhaden, 2004). Jacox et al. (2016) propusieron tres mecanismos por los cuales los eventos de El Niño pueden influir en el SCC: 1) la propagación de ondas costeras hacia los polos, lo cual produce un hundimiento de la termoclina y la nutriclina (Frischknecht et al., 2015); 2) la conectividad por teleconexiones atmosféricas que pueden abatir las surgencias por debilitamiento de los vientos (Alexander et al., 2002); y 3) la advección de agua subtropical cálida y salina a lo largo de la costa (Durazo y Baumgartner, 2002). Se ha documentado que entre los impactos en el ecosistema marino asociados a eventos El Niño se encuentra la disminución en la producción primaria (Espinoza-Carreón et al., 2004, Gómez-Ocampo et al., 2017) así como cambios en las especies que componen el zooplancton (Lavaniegos et al., 2002; McClatchie et al., 2016).

Sin embargo, se sabe que los eventos de El Niño presentan variaciones entre sí, por lo que se ha estudiado la diferencia entre sus expresiones físicas. El Niño del Pacífico Este (PE) o canónico presenta anomalías de temperatura que se originan en el Pacífico ecuatorial central se propagan por ondas de Kelvin hacia el Pacífico oriental, por otra parte, El Niño del Pacífico Central (PC), también llamado “Dateline” o “Modoki” (palabra de origen japonés que significa “algo similar pero diferente”), es causado por el forzamiento atmosférico local con anomalías de temperatura superficial que se mantienen en el Pacífico ecuatorial central (Ashok et al., 2007; Karnauskas, 2013). El Niño 2015-2016, considerado en la presente investigación fue un evento de tipo El Niño PE.

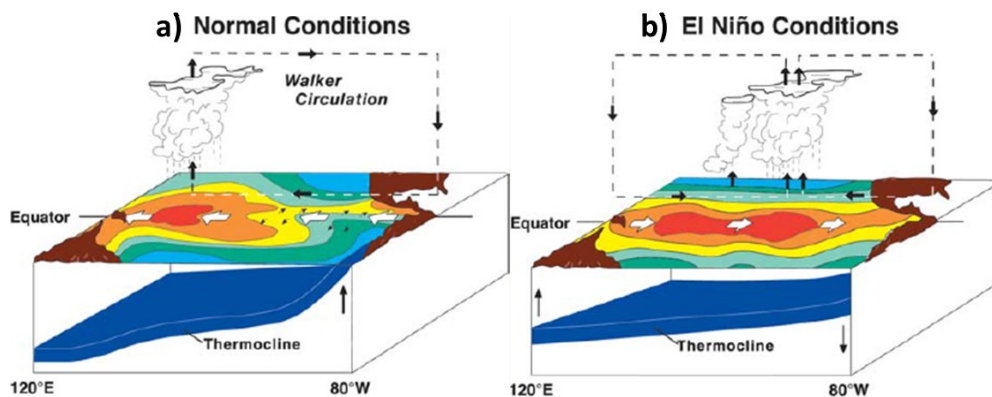


Figura 4. Esquema del Pacífico en: a) Condiciones normales y b) un evento El Niño (tomado de McPhaden, 2004).

1.4 Onda cálida “El Blob”

Durante 2013-2015 el SCC se vio impactado por un evento inusual que se originó en las aguas superficiales en el Océano Pacífico noreste, el cual se caracterizó por el aumento en la temperatura superficial del mar (TSM) registrándose anomalías que excedieron los 3°C. Dicho calentamiento fue nombrado “El Blob” debido a su duración, la gran extensión que abarcó 2000 km de ancho y 0-100 m de profundidad, así como numerosos impactos en el clima regional, el ecosistema pelágico y la pesca (Bond et al., 2015; Kintisch, 2015; Di Lorenzo y Mantua, 2016). En invierno de 2013-14 El Blob se desarrolló en la región oceánica del golfo de Alaska. Posteriormente, en verano y otoño de 2014 se propagó hacia la costa, registrando temperaturas récord a lo largo de las costas de Canadá, Estados Unidos y Baja California. En invierno de 2014-2015 las anomalías de temperatura se intensificaron nuevamente en todo el Pacífico nororiental, permaneciendo gran parte de 2015 (Di Lorenzo y Mantua, 2016; McCabe et al, 2016). Sin embargo, no se sabe con precisión cuando finalizó El Blob, ya que en invierno de 2015-16 un evento El Niño se originó en el Pacífico ecuatorial, por lo que el calentamiento en el SCC persistió entre 1 y 2 años más (Jacox et al., 2016; Lilly y Omhan, 2018).

Se ha descrito que El Blob fue una onda cálida que se originó a partir de forzamientos atmosféricos anómalos que, junto con un debilitamiento en los vientos, dieron origen a la reducción del flujo de calor del océano a la atmósfera. Estas condiciones provocaron el debilitamiento en los eventos de surgencias, un aumento en la estratificación de la columna de agua, y una reducción de flujos de nutrientes a la zona eufótica debido al hundimiento de la nutriclina (Bond et al., 2015; Cavole et al., 2016; Zaba y Rudnick,

2016). La respuesta del ecosistema a lo largo del SCC ante las perturbaciones provocadas por El Blob y las altas temperaturas características de El Niño, incluyeron cambios en la base de la red alimentaria, desde productores primarios hasta niveles tróficos superiores. Gómez-Ocampo et al. (2018) reportaron disminución de la concentración de clorofila y producción primaria en la región frente a Baja California.

Otras implicaciones en los productores primarios fueron reportadas por McCabe et al. (2016) por un florecimiento algal nocivo (FAN) que se extendió a lo largo de la costa oeste de Estados Unidos y Canadá durante la primavera de 2015, el cual estuvo precedido por un prolongado periodo de “downwelling”. El FAN estuvo compuesto por *Pseudo-nitzschia*, una diatomea toxica productora de ácido domoico, causando un gran impacto en la red trófica marina. Ocurrieron numerosos varamientos de mamíferos marinos intoxicados (ballenas, delfines, marsopas, focas y leones marinos), así como pérdidas económicas importantes en el sector pesquero y en la captura de mariscos (Cavole et al., 2016; McCabe et al., 2016).

En cuanto a los efectos en el zooplancton, se reportaron fluctuaciones en la abundancia, distribución y composición de numerosas especies frente a la región norte del SCC (Cavole et al., 2016; Sanford et al., 2019). La abundancia de copépodos y eufáusidos pertenecientes a especies templadas decrecieron, proliferando especies de afinidad a agua cálida (Cavole et al., 2016; Peterson et al., 2017; Lilly y Ohman 2018). La composición de zooplancton durante los eventos cálidos paso a ser dominada principalmente por taxones gelatinosos, principalmente pirosoomas (Brodeur et al., 2019), que expandieron su distribución en el noreste del Pacífico (Sutherland et al., 2018). Entre los reportes se mencionan agregaciones masivas de langostilla o cangrejo rojo (*Pleuroncodes planipes*), el cual normalmente se encuentra en las costas de Baja California (Leising et al., 2015; Cavole et al., 2016; McClatchie et al., 2016).

Por otra parte, los hábitats de reproducción y cría de peces como la anchoa (*Engraulis mordax*) y sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*) se desplazaron hacia el norte en respuesta a las condiciones de calentamiento (Auth et al., 2018). El cambio en la composición de especies de zooplancton, así como de peces de importancia ecológica, precedieron a la muerte masiva de aves marinas como la alcita de Cassin (*Ptychoramphus aleuticus*) al no encontrar suficiente alimento disponible desde Columbia Británica hasta California (Jones et al., 2018). De forma similar en la península de Baja California se reportó un decremento en el número de nidos del pelicano café (*Pelecanus occidentalis*) y del cormorán (*Phalacrocorax penicollatus*) así como una mayor incidencia en abandonos de estos (Rojas-Mayoral et al., 2016).

1.5 Antecedentes sobre eufáusidos de la Corriente de California

El estudio de los eufáusidos en el Sistema de Corriente de California ha sido abordado ampliamente, lo cual ha permitido sentar las bases para el estudio de estos organismos. Aquí se hace referencia a los estudios más relevantes para la presente investigación. Boden, Johnson y Brinton (1955) crearon una clave taxonómica para la identificación de eufáusidos del Pacífico Norte, con el objetivo de proporcionar una herramienta con descripciones completas para facilitar el estudio de su biología.

Posteriormente, Brinton (1962) realizó un extenso estudio sobre la distribución y biogeografía de 59 especies de eufáusidos del Océano Pacífico. En función de las masas de agua se pueden definir grupos biogeográficos (resumidos en la Figura 5). Donde las especies de la zona de transición del Pacífico Norte también son características de la Corriente de California y presentan afinidad a aguas frías, estas incluyen a *Euphausia pacifica*, *E. gibboides*, *Thysanoessa gregaria* y *Nematoscelis difficilis*. Otras especies características del SCC pero restringidas a la zona nerítica son *Thysanoessa spinifera* y *Nyctiphanes simplex*. Las especies asociadas al giro central subtropical incluyen a *Euphausia recurva*, *E. mutica*, *E. hemigibba*, *Nematoscelis atlantica*, *Stylocheiron suhmii* y *Thysanopoda astylata*. Las especies ecuatoriales presentan afinidad a aguas cálidas, e incluyen a *Euphausia eximia*, *E. diomedae*, *E. tenera*, *E. distinguenda*, *E. lameliger* y *Nematoscelis gracilis*. Finalmente, las especies con amplia distribución templado-cálida incluyen a *Nematobrachion flexipes*, *Nematoscelis tenella*, *Stylocheiron affine*, *S. longicorne*, *S. maximum*, *S. abbreviatum*, *S. carinatum*, *S. elongatum*, *Thysanopoda monacantha* y *T. orientalis*.

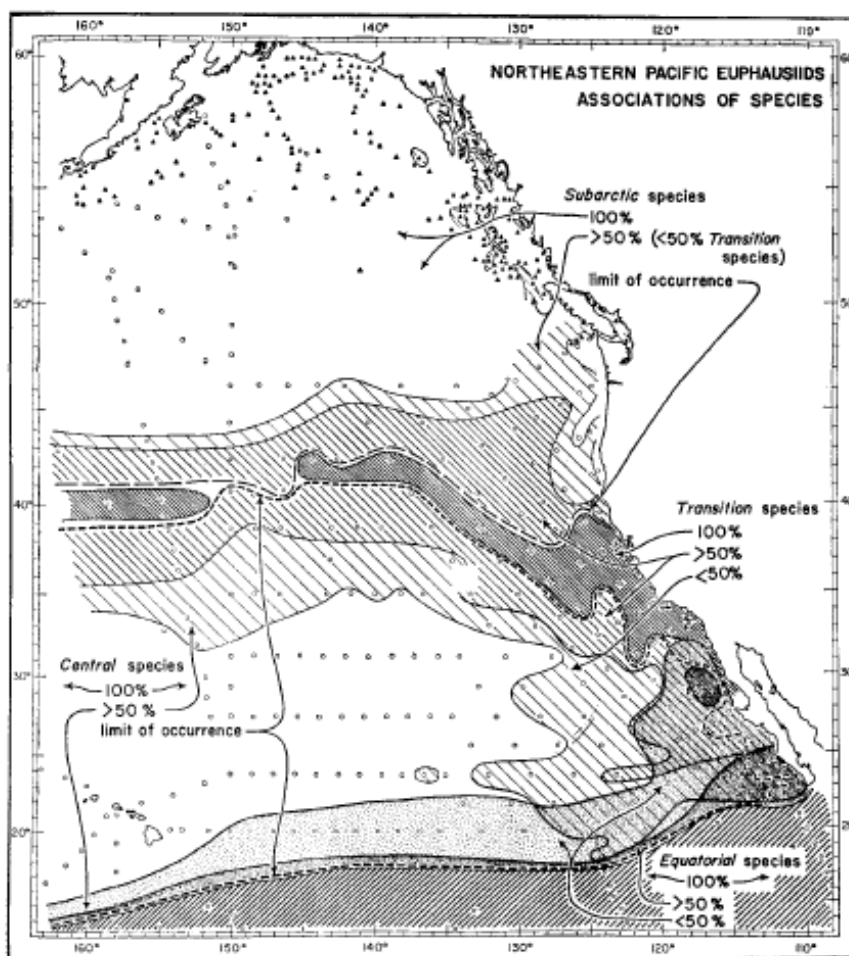


Figura 5. Asociación de especies de eufáusidos en el noroeste del Pacífico (Tomado de Brinton (1962)).

Dentro de las investigaciones en las costas de Baja California sobre los patrones de dispersión larval y desarrollo de eufáusidos, se encuentra la realizada por Lavaniegos, (1994), cuyo estudio enfocado a larvas de *N. simplex* en regiones de surgencias de Baja California, arrojó que el reclutamiento de esta especie ocurre todo el año, siendo más intenso durante otoño e invierno. En Bahía de Vizcaíno se estimó la producción de *N. simplex* debida al crecimiento y reproducción, siendo máxima durante el otoño (Lavaniegos, 1995). Posteriormente, Lavaniegos, (1996) estudió la distribución vertical de eufáusidos frente a Baja California y en el centro del Golfo de California, encontrando abundancias más bajas de eufáusidos durante el día y más altas en la noche. Así mismo, encontró dos patrones de migración vertical, el primero describe a las especies que son capaces de cruzar la termoclina, entre ellas varias especies del

género *Euphausia* y *N. simplex*. El segundo patrón corresponde a las especies que se encuentran por debajo de la termoclina, las cuales incluyen *E. gibboides* y *N. difficilis*.

Entre los trabajos enfocados al estudio de la variabilidad de los eufáusidos con relación al ENSO, se puede mencionar el estudio de Brinton y Reid (1986) sobre El Niño 1982-83, en el cual observaron una expansión de la distribución de *N. simplex* y *E. eximia* hacia el norte de California y una fuerte disminución de *E. pacifica*. Posteriormente se estudiaron otros eventos El Niño enfocados a la región de Baja California. Gómez -Gutiérrez et al. (1995) reportaron que durante El Niño 1986-1987 la comunidad de eufáusidos mostró una alta proporción de especies tropicales y ecuatoriales; así mismo, que las especies de afinidad templada como *E. pacifica* y *T. gregaria* abandonaron sus áreas reproductivas, y que *N. simplex* fue la especie dominante cerca de la costa. En 1997-1998 ocurrió otro evento El Niño de gran magnitud, seguido por un rápido enfriamiento desde octubre 1998 que se convertiría en un prolongado evento La Niña. Los efectos de estos eventos fueron analizados por Linacre (2004) y Ambriz-Arreola (2007). Durante El Niño 1997-1998 las larvas de *E. eximia* fueron abundantes en la región central de Baja California, siendo esta especie el mejor indicador de la fase cálida del ENSO, mientras que en un evento La Niña las especies de la zona de transición, como *E. gibboides*, *N. difficilis* y *T. gregaria* fueron las más abundantes.

En el SCC también se han observado cambios ambientales en escalas de tiempo mayores. Brinton (1981) describió alteraciones en la distribución de eufáusidos durante el invierno y primavera de 1977-78, cuando se presentaron intensas tormentas y temperatura cálida. Las especies de la zona de transición presentaron abundancias bajas durante 1977-78 en contraste con el periodo 1949-1966, así como una retracción hacia el norte de las especies con afinidad a aguas frías (*E. pacifica* y *N. difficilis*), también reportó la intrusión de especies con afinidades a aguas cálidas. Posteriormente, Brinton y Townsend (2003) describieron la variabilidad decadal en las abundancias de las especies de eufáusidos del sector sur de la Corriente de California, donde utilizaron series de tiempo de 1950-2002. Encontraron correlaciones significativas con la Oscilación Decenal del Pacífico (PDO) con la especie de agua cálida *N. simplex*. En el caso de especies de afinidad a aguas frías como *E. pacifica*, se registró que alcanzó abundancias máximas durante 6 episodios fuertes de La Niña, colapsando en un 90% asociado a eventos cálidos de El Niño.

Lavaniegos y Ambriz-Arreola (2012) retomaron el análisis de la variabilidad interanual de eufáusidos frente a Baja California durante el periodo de 1997-2005. Aparte de los cambios observados durante el ENSO 1997-1999 observó alta abundancia de *E. pacifica* durante el verano de 2002 y se atribuyó a una intrusión de agua subártica. En verano de 2005 se observó también abundante *E. pacifica* y agregaciones de *T. spinifera*, en contraste con su disminución en sectores norte del SCC. Parés-Escobar et al. (2018)

describieron la variabilidad interanual en comunidades de eufáusidos en la región oceánica de Baja California durante los veranos de 1998-2008. Encontraron que la biomasa total de eufáusidos presenta un aumento latitudinal de norte a sur. Sin embargo, solo se encontraron diferencias interanuales significativas en la biomasa del área sur, con valores bajos durante eventos El Niño, y valores altos por eventos de enfriamiento como La Niña y la intrusión subártica en Julio 2002. Encontraron que en general las especies tropicales mostraron una respuesta térmica acorde con los diferentes eventos ENSO, pero ciertas de transición (*N. difficilis*, *T. gregaria* y *N. simplex*) presentaron una respuesta variable a las fases cálidas y frías del ENSO, y respondieron de manera diferente a los tipos de El Niño.

Recientemente ocurrieron eventos climáticos de calentamiento anómalos durante 2014-2016, los cuales impactaron el ecosistema pelágico del SCC (Cavole et al., 2016). Con el fin de describir la magnitud del impacto de estos fenómenos sobre la comunidad de eufáusidos en la región de Baja California se plantea la presente investigación. Los antecedentes descritos particularmente el estudio de Pares-Escobar et al. (2018) servirán de base para ayudar en su interpretación.

1.6 Objetivo general

Determinar la estructura de la comunidad de eufáusidos de la región sur de la Corriente de California durante el periodo de anomalías positivas de temperatura en 2014-2016, asociadas a El Blob y El Niño.

1.6.1 Objetivos específicos

Identificar las especies de eufáusidos y determinar su abundancia por fases de desarrollo (caliopsis, furcilia, juvenil y adulto).

Analizar la distribución de las especies de eufáusidos para identificar patrones de afinidades a aguas cálidas y templadas, así como oceánicos y costeros.

Relacionar la composición de especies de eufáusidos con variables hidrográficas y la concentración de clorofila a 10 m.

1.7 Hipótesis

Con base al calentamiento anómalo de la temperatura superficial del mar asociado a los eventos climáticos El Blob 2014-2015 y El Niño 2015-2016, se consideran las siguientes hipótesis:

- (1) Las especies de eufáusidos afines tanto a aguas cálidas como templadas serán desplazadas hacia regiones más al norte de su rango de distribución habitual, así mismo, las especies oceánicas serán desplazadas a regiones cercanas a la costa.
- (2) La abundancia de especies de eufáusidos tropicales aumentará durante la presencia de anomalías cálidas de temperatura, mientras que la abundancia de especies de la zona de transición disminuirá. Así mismo, se espera una respuesta similar en sus abundancias larvales.
- (3) La comunidad de eufáusidos presentará cambios en composición de especies o en sus abundancias asociadas al tipo de eventos específicos: El Blob y El Niño.

1.8 Justificación

Los eufáusidos son organismos de gran importancia ecológica, ya que después de los copépodos, son los organismos más abundantes en el zooplancton marino, debido su alta biomasa y contenido de lípidos son una fuente rica de alimentos para organismos como peces, ballenas y aves marinas. (Boden et al., 1995; Siegel, 2000). En el SCC se ha encontrado que los eufáusidos constituyen del 20 al 40% de la biomasa de zooplancton (Brinton *et al.*, 2000). Así mismo, el SCC se encuentra influenciado por eventos de variabilidad interanual asociados principalmente a El Niño Oscilación del Sur de origen tropical y que afecta al Pacífico ecuatorial (Levin y McPhaden, 2016), se ha documentado que entre los impactos en el ecosistema marino asociado a los eventos de El Niño se encuentra la disminución en la producción primaria así como cambios en las especies que componen el zooplancton (Lavaniegos *et al.*, 2002; Espinoza Carreón et al., 2004; McClatchie *et al.*, 2016). Durante 2014-15 un evento inusual con anomalías positivas de temperatura, junto con la entrada de un evento de El Niño en 2015-16 impactaron el SCC, la respuesta del ecosistema ante las perturbaciones provocadas por El Blob y las altas temperaturas características de El Niño trajo consigo cambios en la base de la red alimentaria, desde productores primarios hasta niveles tróficos superiores (Cavole et al., 2016; Zaba y Rudnick, 2016). En la región de Baja California son pocos los estudios

que evalúen el impacto de estos eventos en los organismos del zooplancton, de forma particular en eufáusidos. Ante la incidencia de eventos de calentamiento que no se habían registrado previamente como El Blob, es de gran importancia conocer la respuesta de estos organismos ante este tipo de perturbaciones.

Capítulo 2. Métodos

2.1 Área de estudio

La región de estudio comprende la parte norte de Baja California que forma parte del programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL, Figura 6). Los cruceros realizados en 2014-2017 presentaron una cobertura variable y por ello se seleccionó el área norte que fueron cubiertos en todos los cruceros analizados. Las estaciones oceanográficas están organizadas en seis transectos lineales. La separación entre estaciones es de 37 km y 74 km entre transectos.

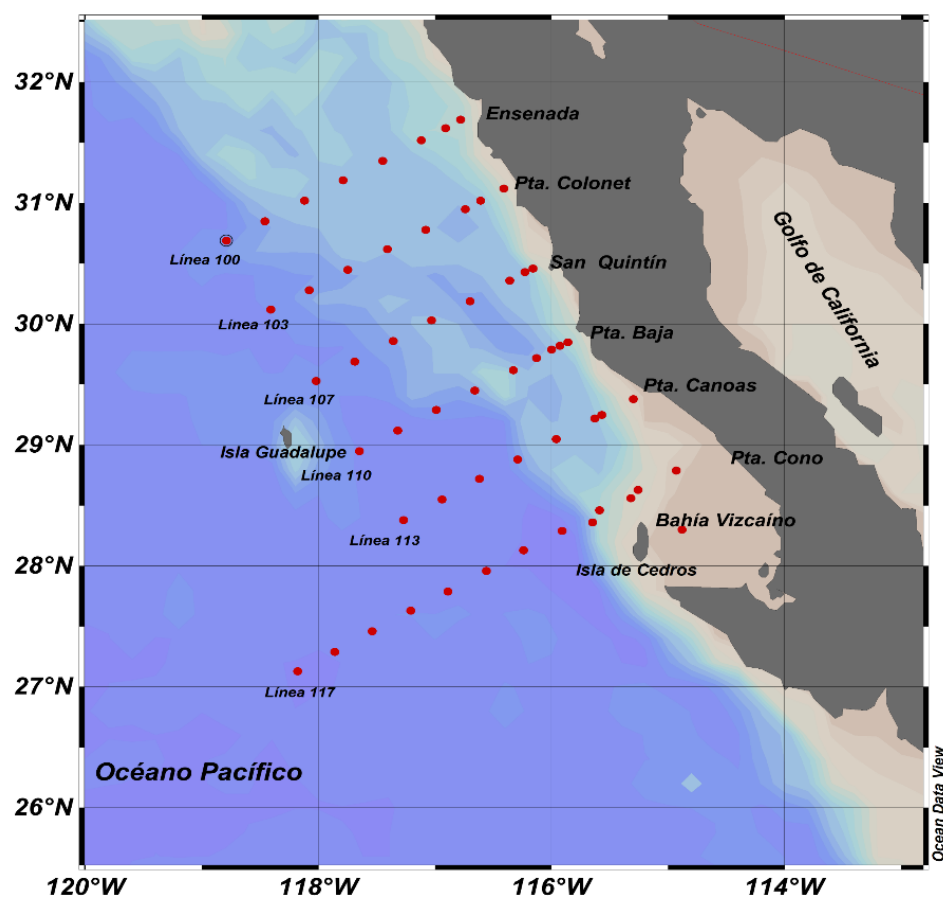


Figura 6. Área de estudio, los puntos rojos indican las estaciones de muestreo.

2.2 Trabajo en campo: recolección de muestras de zooplancton

Las muestras que se utilizaron para este estudio pertenecen a los cruceros BIPO 1408, 1412 Y 1510, y a los cruceros IMECOCAL 1601, 1604 y 1710 (Tabla I). La información detallada con coordenadas, fecha y hora de muestreo se muestra en el Anexo 1. Las muestras de zooplancton fueron recolectadas por medio de arrastres oblicuos entre la superficie y a 200 m de profundidad con una red bongo de 71 cm de diámetro y 500 μ m de luz de malla. En las estaciones someras la profundidad máxima de arrastre fue de 10 m arriba del fondo marino. El volumen de agua filtrada fue medido con un flujómetro colocado en la boca de la red. Las muestras fueron fijadas con formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio.

En cada estación de muestreo se realizaron lances de CTD/Roseta con los cuales se tomaron datos de temperatura, salinidad y presión a diferentes profundidades. Para la medición de clorofila se tomaron muestras de agua a 10 m con botellas tipo Niskin, posteriormente el agua fue filtrada con filtros GF/F los cuales fueron congelados para su análisis en el laboratorio.

Tabla 1. Muestras de zooplancton pertenecientes a los cruceros utilizados en el estudio.

Crucero	Fecha	Número de muestras
BIPO-1408	20 Julio - 4 agosto	27
BIPO-1412	2-12 diciembre	32
BIPO-1510	21 septiembre - 8 octubre	27
IMECOCAL-1601	21-28 enero	26
IMECOCAL-1604	12- 19 abril	23
IMECOCAL-1710	3-10 octubre	23

2.3. Análisis de laboratorio

Para el análisis taxonómico se seleccionaron las muestras nocturnas a fin de reducir la variabilidad debida a la migración vertical diaria que presentan los eufáusidos. Sin embargo, para las estaciones costeras se incluyeron algunas muestras diurnas al ser más escasas. Para el conteo de los organismos, las muestras fueron divididas en fracciones de 1/2, 1/4 y 1/8 (en función de la abundancia de organismos en la muestra), utilizando un separador Folsom. Posteriormente, con la ayuda de un microscopio estereoscópico, se

contaron e identificaron los organismos a nivel especie y por fases de vida (caliopsis, furcilia, juvenil y adultos machos y hembras).

Las fases de vida por especie más abundantes se contaron únicamente en la primera fracción, mientras que las especies poco frecuentes (menor a 10 individuos) fueron contadas en las fracciones restantes para completar el análisis de la muestra completa. La identificación de especies de eufáusidos se realizó mediante la guía de identificación de Brinton et al. (2000). Las larvas caliopsis y furciliarias de *E. diomedea*, *E. mutica*, *E. recurva* y *E. eximia* fueron consideradas dentro del grupo 1A, debido a su gran parecido morfológico en sus primeras etapas de vida.

Para la extracción de clorofila se utilizó la técnica descrita por Venrick y Hayward (1984), la cual consiste en agregar acetona al 90% a los filtros GF/F almacenándolos durante 24 horas bajo condiciones frías y en oscuridad. Para la medición de concentración de clorofila se utilizó el método descrito por Yentsch y Menzel (1963) y Holm-Hansen et al. (1965) donde al medir la muestra resultante mediante un fluorímetro se obtuvieron los valores de concentración en unidades de mg/m^3 .

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Variables oceanográficas

Las variables oceanográficas que se utilizaron en este estudio obtenidas por el CTD fueron: temperatura a 10 m, salinidad a 10 m y oxígeno disuelto, la profundidad de la capa de mezcla derivada de los datos de CTD calculada mediante método de Jerónimo y Gómez (2010).

Los datos faltantes de clorofila a 10 m (cruceros 9710, 1203, 1412, 1510 y 1706) fueron completados con datos del satélite Aqua MODIS con imágenes de 9 km de resolución (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>). Se seleccionaron 30 imágenes satelitales correspondientes al mes de muestreo de los cruceros mencionados. Posteriormente se extrajeron los valores de clorofila para cada estación oceanográfica, finalmente se calculó el promedio de clorofila para cada estación de muestreo y crucero correspondiente.

Posteriormente, se estimaron las anomalías de temperatura, salinidad y clorofila para el periodo comprendido de 1997-2017 con datos del programa IMECOCAL. Para disminuir la variabilidad estacional,

se calculó el promedio a largo plazo por estaciones del año (invierno, primavera, verano y otoño) y se restó a los promedios del crucero. Las anomalías del índice de surgencias se tomaron del portal Pacific Fisheries Environmental Laboratory (https://oceanwatch.pfeg.noaa.gov/products/PFELData/upwell/monthly/upa_noms.mon), las cuales se calcularon restando los promedios del periodo 1948-1967 cada mes. En este estudio se reportan los valores de la estación ubicada a los 27°N 116°W que se localiza frente a Punta Eugenia en Baja California.

2.4.2 Abundancia de eufáusidos

La abundancia de eufáusidos para cada especie y fase de vida fue estandarizada por medio de la división del número de individuos en la muestra entre el volumen de agua filtrada por la red:

$$E = \frac{n}{v} * 1000 \quad (1)$$

Donde:

E = número de individuos (Ind/1000m³)

n = número de individuos por muestra

v = volumen de agua filtrado por la red (m³)

2.4.3 Análisis estadísticos univariados

Se realizaron pruebas estadísticas univariadas para comparar la abundancia de eufáusidos por especie entre los cruceros del periodo 2014-2017 y con cruceros de un año normal. En este estudio se agregaron los datos de los cruceros de 2005 (0501, 0504, 0507 y 0510) considerándolo como un año normal en el que no se presentaron eventos anómalos. Debido a la variabilidad estacional, en la abundancia de eufáusidos y con el fin de resaltar las diferencias interanuales, las comparaciones fueron hechas entre

cruceros de la misma estación del año. Con el mismo fin de resaltar las diferencias interanuales, la comparación se realizó separadamente para las estaciones oceánicas de las costeras (Zar, 1996).

Para comprobar el criterio de normalidad se realizó una prueba de bondad de ajuste a una distribución normal mediante la prueba de Shapiro-Wilks, sin embargo, los datos de abundancia no cumplieron con normalidad, por lo que se optó por transformar los datos mediante:

$$Y = \log(x+1) \quad (2)$$

x= abundancia de eufáusidos

Los datos transformados se utilizaron para calcular la media geométrica de la abundancia. No obstante, los datos no se ajustaron a la normalidad y homocedasticidad, por lo que se utilizaron pruebas no paramétricas (Zar, 1996). Para la comparación entre pares de cruceros se utilizó la prueba U de Mann Whitney: para los cruceros de primavera (1408 vs 0507) y verano (1408 vs 0507). Mientras que en las comparaciones de más de un par de cruceros se realizó la prueba H de Kruskal Wallis: para Invierno (1412 vs 1601 vs 0501) y otoño (1510 vs 1710 vs 0510). El estadístico H fue complementado con una prueba *a posteriori* de Dunn para identificar las diferencias significativas entre los cruceros analizados. Las comparaciones estadísticas fueron realizadas para cada especie sumando la abundancia de todas sus fases de vida. Los análisis estadísticos univariados fueron realizados con el programa Rstudio versión 1.1.456.

2.4.4 Análisis estadísticos multivariados

Para analizar la relación entre las abundancias de las especies de eufáusidos y las variables ambientales se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). Para el análisis se tomaron en cuenta únicamente los datos de las estaciones oceánicas para eliminar el sesgo de las abundancias elevadas de las estaciones costeras. Se crearon dos matrices, la matriz de abundancia incluyó 22 especies de eufáusidos y 196 muestras. Las especies con una frecuencia de ocurrencia menor al 10% fueron excluidas del análisis (*E. distinguenda*, *S. carinatum*, *S. elongatum*, *T. monacanta* y *T. obxtusifrons*). Para la matriz de variables ambientales se utilizó: temperatura a 10 m, salinidad a 10 m, clorofila superficial, temperatura a 200 m, salinidad a 200 m, oxígeno a 200 m y la profundidad de capa de mezcla, la matriz resultante fue de 7x 196. Con la finalidad de disminuir la varianza y las diferentes escalas, los datos fueron previamente

transformados. Los resultados del ACC se presentan como un gráfico cartesiano o biplot con los dos primeros ejes de ordenación, las variables ambientales se presentan como vectores. Las estaciones de muestro se observan como puntos en el espacio de ordenación de cada biplot (McCune et al., 2002).

Para comprobar la significancia de los resultados del ACC se realizó un procedimiento de permutación de múltiple respuesta (PPMR), donde el valor del estadístico T, describe la separación entre los grupos, de tal manera que si el valor es más negativo la separación entre los grupos es mayor. Por otro lado, A describe la homogeneidad entre los grupos, cuando $A=1$ cuando todos los elementos son idénticos dentro de los grupos, cuando $A=0$ la heterogeneidad dentro de los grupos es igual a la esperada por el azar y $A<0$ la heterogeneidad dentro de los grupos es menor a la esperada por el azar (McCune et al., 2002). Las pruebas estadísticas multivariadas fueron realizadas en el programa PCORD versión 6.

Capítulo 3. Resultados

3.1. Condiciones oceanográficas

3.1.1. Anomalías de temperatura, salinidad y clorofila

La serie de tiempo de anomalías de temperatura, salinidad y clorofila a 10 m comprendidas en el periodo de 1997-2017 (Figura 7), proporciona un contexto climático para entender la magnitud de las alteraciones durante el periodo cálido de 2014-2016. Durante 1997-1998 se registraron anomalías positivas de temperatura de hasta 4°C asociadas a un evento fuerte de El Niño, así como anomalías positivas de salinidad de 0.5 ups y las anomalías de clorofila fueron cercanas a cero. Posteriormente en 1998-2000 con una fase fría de La Niña se registraron anomalías negativas de temperatura, pero con magnitud <1°C. La salinidad disminuyó, mientras que la clorofila mantuvo anomalías ligeramente negativas excepto por una anomalía positiva en Julio de 2000. De 2001-2002 las anomalías de temperatura continuaron siendo negativas con valores menores a -1°C, y fueron más negativas al final de 2002, asociada a una intrusión de agua subártica. Las anomalías de salinidad se mantuvieron positivas durante 2000-2002 por debajo de 0.2 ups. Las anomalías de clorofila fueron ligeramente negativas durante 2000-2001, con periodos interrumpidos con máximos hasta de 2 mg m³, y se mantuvieron positivas todo 2002.

Para el periodo de 2003-2007 no se registraron anomalías de temperatura de consideración. En contraste, las anomalías de salinidad fueron negativas hasta 2016, indicando surgencias débiles. Así como anomalías negativas de clorofila hasta 2007. En 2007-2008 durante un evento La Niña, las anomalías de temperatura fueron negativas, mientras que las anomalías de salinidad y clorofila fueron positivas, aunque se observó un retraso en la clorofila que repuntó hasta principios de 2008 alcanzando anomalías superiores a 1 mg m³. Durante la Niña de 2010-2012 la temperatura disminuyó y las anomalías alcanzaron valores de -2°C. Las anomalías de salinidad también fueron negativas, indicando una fuerte intrusión de agua subártica, mientras que las de clorofila fueron positivas, llegando hasta 1 mg m³ en algunos meses.

Durante el verano del 2014 se registraron anomalías positivas de temperatura asociadas a El Blob con valores mayores a 2°C, y en diciembre 2014 se incrementó hasta 3°C. Las anomalías de salinidad fueron positivas, así como anomalías de clorofila negativas. Posteriormente en el 2015-2016 se registró la presencia de un evento El Niño con anomalías de temperatura que alcanzaron los 4°C en otoño de 2015. La salinidad se mantuvo con anomalías positivas en 2015 y la clorofila con anomalías negativas. Sin

embargo, se registraron anomalías de clorofila ligeramente positivas en invierno de 2016 así como un descenso en la temperatura, aunque las anomalías continuaron con signo positivo (1°C). En 2017, un año posterior a los eventos cálidos se registraron anomalías de temperatura y salinidad ligeramente negativas durante el verano, con una respuesta ligeramente positiva en la clorofila, no obstante, en el otoño de 2017, las anomalías de estas variables cambiaron nuevamente de signo.

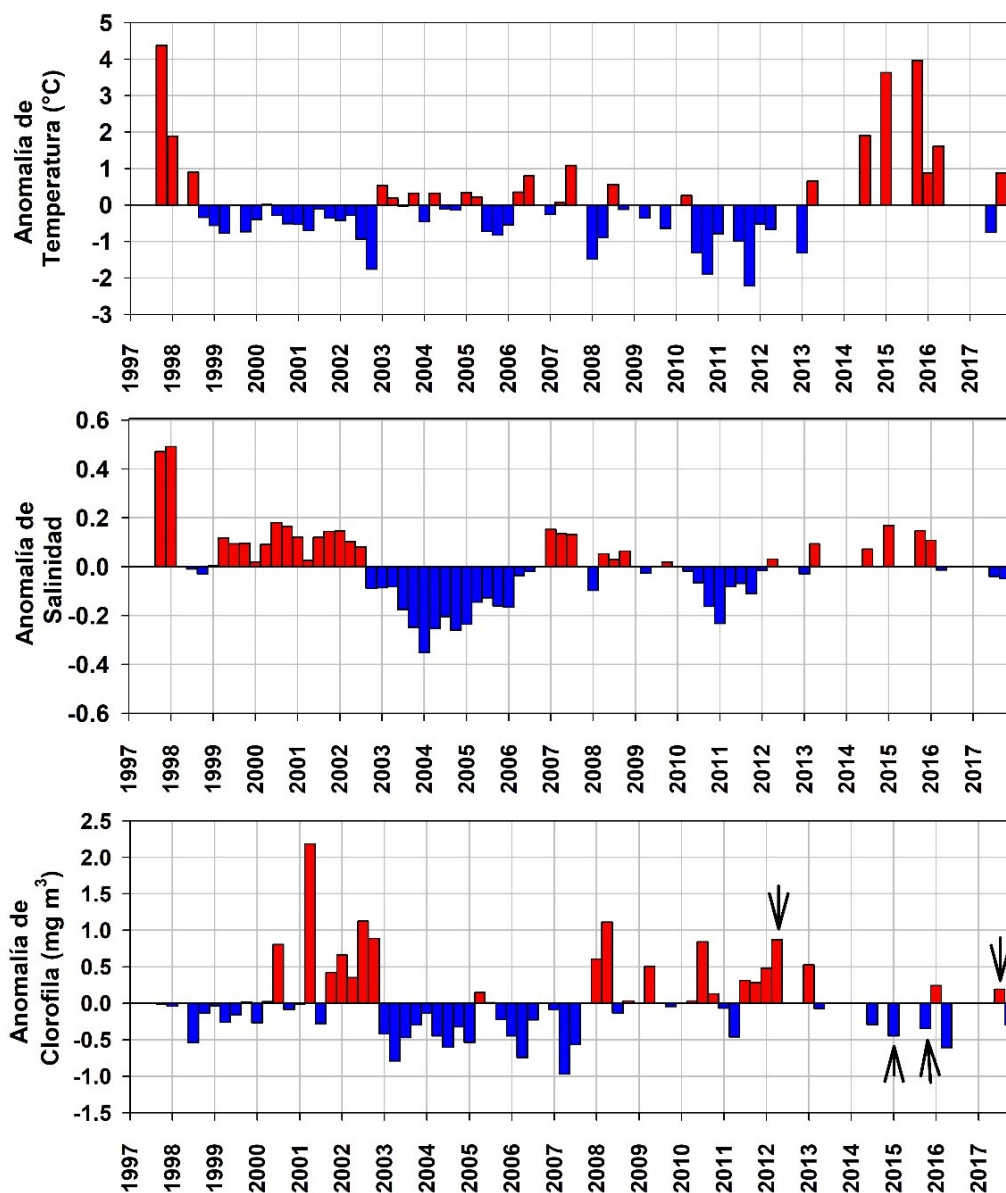


Figura 7. Anomalías de temperatura, salinidad y clorofila a 10 m de profundidad durante el periodo de 1998-2017. Las flechas negras en la gráfica de clorofila señalan datos tomados de satélite.

3.1.2. Índice de surgencias costeras

Durante el 2014, período correspondiente a El Blob el índice mensual de surgencias mantuvo valores negativos indicando que no hubo eventos de surgencias, sino de ingreso de agua oceánica hacia la costa (downwelling), a excepción de febrero, marzo, abril y junio con surgencias débiles (Figura 8). Durante 2015 las surgencias fueron extremadamente débiles, mientras que en diciembre hubo una surgencia relativamente fuerte. El índice de surgencias (<https://www.pfeg.noaa.gov/>) continuó positivo y en marzo de 2016 se registró un incremento en las surgencias. El resto del año el índice mantuvo valores negativos con pulsos débiles de surgencia durante los meses de agosto y noviembre. En 2017 los eventos de surgencias fueron más frecuentes e intensos. Es importante mencionar que cuatro de los cruceros analizados en este estudio (flechas negras) se sitúan en un ambiente con surgencias nulas o débiles, únicamente en enero 2016 y octubre 2017 hay una actividad de surgencias

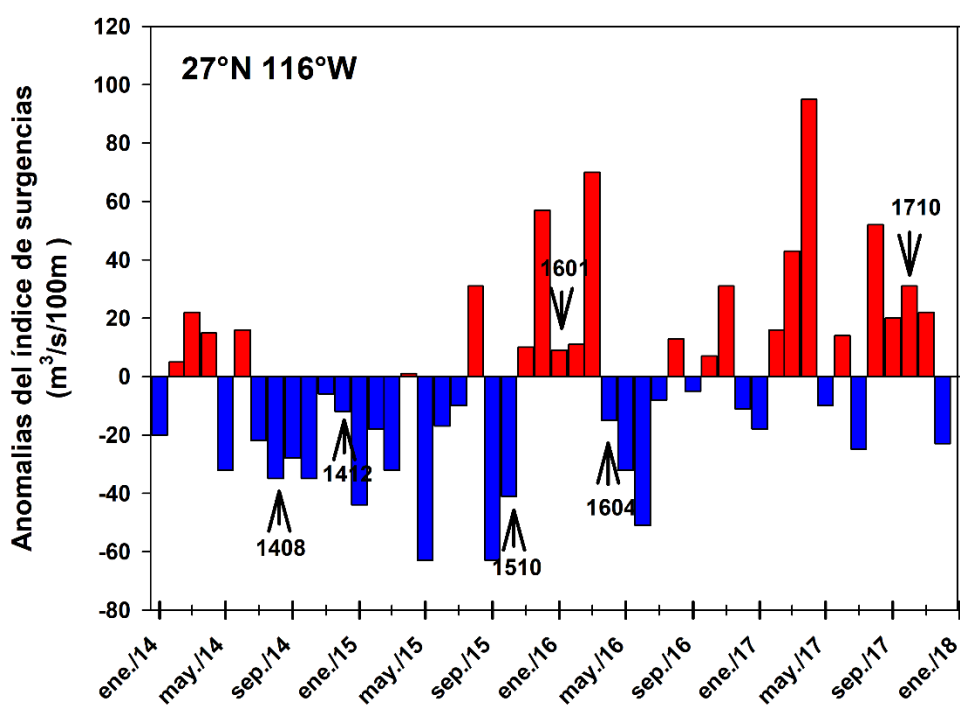


Figura 8. Anomalías del índice de surgencias costeras mensual para el periodo de 2014-2017 frente a Punta Eugenia. Los meses correspondientes a los cruceros analizados en el presente estudio se marcan con flechas negras.

3.2. Estructura de la comunidad de eufáusidos

Se identificaron 30 especies de eufáusidos en un total de 159 muestras de zooplancton. Las especies con una frecuencia de ocurrencia mayor al 90% de las muestras durante el periodo de estudio fueron *E. eximia*, *N. difficilis*, *N. simplex* y *S. affine*, así como las larvas de *Euphausia* grupo 1A (G1A). Las especies con una frecuencia de ocurrencia mayor de 50-89% fueron *E. gibboides*, *E. hemigibba*, *E. mutica*, *E. recurva*, *N. flexipes*, *N. tenella*, *S. longicorne* y *T. gregaria*, mientras que las especies raras o cuya frecuencia de ocurrencia fue menor al 10% fueron *E. distinguenda*, *E. tenera*, *N. atlántica*, *S. carinatum*, *S. elongatum*, *T. monacantha*, *T. obtusifrons* y *T. orientalis* (Tabla 2).

Considerando la población total de cada especie de enfusidos, la región oceánica presentó una alta diversidad de especies. En coincidencia con la alta frecuencia de ocurrencia, las especies dominantes también arrojaron altos valores de abundancia, con medias geométricas superiores a 100 ind/1000m³ (Tabla 3). Entre las especies de eufáusidos características de la CC, *E. pacifica*, tiene mayor afinidad a agua fría y su abundancia máxima fue durante el verano de 2014 (25 ind/1000 m³), con abundancias extremadamente bajas el resto del periodo de estudio. Otra especie típica de la CC es *N. difficilis*, cuya abundancia durante el verano de 2014 fue de 157 ind/1000 m³, pero en el invierno siguiente, decayó a 5 ind/1000 m³ y se mantuvo baja durante El Niño 2015-2016. En octubre de 2017 la abundancia de *N. difficilis* se recuperó notablemente, alcanzando valores de 420 ind/1000 m³. *T. gregaria* mostró una fluctuación muy parecida a la de *N. difficilis*, aunque con un menor repunte en 2017.

Entre las especies del Giro Central del Pacífico Norte, *E. recurva* fue la más representativa por su abundancia en la CC. Fue poco abundante durante El Blob (<15 ind/1000 m³), aumentando posteriormente entre 30 y 60 ind/1000 m³ durante El Niño, para descender nuevamente en octubre 2017. Por otro lado, *S. affine* fue la especie más abundante del grupo cosmopolita con afinidad a aguas templado-cálidas. Presentó abundancias altas durante el verano de 2014 y en los otoños de 2015 y 2017 (78-103 ind/1000 m³), mientras que las abundancias mínimas se presentaron en invierno de El Blob con 20 ind /1000 m³, así como invierno y primavera de 2016. La especie ecuatorial *E. eximia* presentó la mayor abundancia de este grupo biogeográfico, con un máximo en el otoño de 2015 (206 ind/1000m³), mientras que la abundancia más baja fue en otoño 2017, posterior a los eventos cálidos (17 ind/1000m³). Las larvas del G1A presentaron una abundancia mayor a 500 ind/1000m³ durante 2015-2016.

Tabla 2. Eufáusidos identificados durante 2014-2017. Se reporta el número de muestras en que estuvieron presentes las especies, así como la frecuencia de ocurrencia global. Las especies marcadas con un asterisco solo incluyen juveniles y adultos, ya que forman parte de un grupo cuyas larvas son muy similares morfológicamente, y no pudieron ser identificadas a nivel de especie, por lo que, se reportan como *Euphausia* Grupo 1A (G1A).

Cruceros	1408	1412	1510	1601	1604	1710	Frecuencia de ocurrencia
No. De muestras analizadas	27	33	27	26	23	23	
<i>Euphausia diomedae</i> *	0	5	4	3	8	0	15%
<i>Euphausia distinguenda</i>	0	6	0	4	0	0	7%
<i>Euphausia eximia</i> *	21	20	20	25	20	17	92%
<i>Euphausia gibboides</i>	23	18	19	20	18	17	86%
<i>Euphausia hemigibba</i>	14	14	17	17	16	13	68%
<i>Euphausia mutica</i> *	12	7	17	19	12	6	54%
<i>Euphausia pacifica</i>	18	2	4	3	7	5	29%
<i>Euphausia recurva</i> *	19	17	18	24	21	17	87%
<i>Euphausia tenera</i>	1	4	0	4	0	0	7%
<i>Nematobranchion flexipes</i>	18	9	15	14	12	17	63%
<i>Nematoscelis atlántica</i>	3	2	2	1	1	2	8%
<i>Nematoscelis difficilis</i>	24	16	21	21	20	20	91%
<i>Nematoscelis gracilis</i>	3	10	17	10	10	8	43%
<i>Nematoscelis tenella</i>	15	13	13	7	12	11	53%
<i>Nyctiphanes simplex</i>	25	25	26	19	14	23	99%
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	8	4	5	3	5	11	27%
<i>Stylocheiron affine</i>	23	22	20	24	19	20	96%
<i>Stylocheiron carinatum</i>	0	0	2	2	0	1	4%
<i>Stylocheiron elongatum</i>	0	3	0	0	0	0	2%
<i>Stylocheiron longicorne</i>	23	18	21	11	11	18	76%
<i>Stylocheiron maximum</i>	17	2	8	4	4	8	32%
<i>Stylocheiron suhmii</i>	3	5	5	9	9	0	23%
<i>Thysanoessa gregaria</i>	24	11	19	14	18	20	79%
<i>Thysanoessa spinifera</i>	14	2	3	1	7	1	21%
<i>Thysanopoda astylata</i>	5	4	7	3	2	9	22%
<i>Thysanopoda monacantha</i>	0	1	1	0	2	0	3%
<i>Thysanopoda obtusifrons</i>	0	1	0	0	0	0	1%
<i>Thysanopoda orientalis</i>	2	0	3	3	1	0	7%
<i>Thysanopoda sp</i>	15	0	0	0	3	4	16%
Larvas Euphausia G1A	22	16	19	26	22	17	91%

Tabla 3. Abundancia (Ind/1000 m³) de las especies de eupáusidos de estaciones oceánicas. Se muestra la media geométrica de la población total de cada especie por crucero. Las especies del Grupo 1A (*) solo incluyen a los juveniles y adultos. Los grupos biogeográficos a los que pertenecen las especies se indican en paréntesis: (1) Subárticas, (2) Zona de transición, (3) Ecuatoriales, (4) Giro Central del Pacífico Norte, (5) Cosmopolitas con afinidad a aguas cálidas, (6) Mesopelágicas.

Especies	Cruceros					
	1408	1412	1510	1601	1604	1710
<i>Euphausia diomedea</i> *(3)	0.00	0.30	0.21	0.41	0.52	0.00
<i>Euphausia distinguenda</i> (3)	0.00	0.83	0.00	0.21	0.00	0.00
<i>Euphausia eximia</i> * (3)	28.79	19.76	206.84	145.47	48.50	17.25
<i>Euphausia gibboides</i> (2)	242.74	15.17	76.94	47.92	156.20	35.32
<i>Euphausia hemigibba</i> (4)	3.47	5.28	6.19	8.09	17.60	5.80
<i>Euphausia mutica</i> * (4)	1.16	0.46	10.42	9.04	1.78	1.26
<i>Euphausia pacifica</i> (1,2)	25.25	0.14	0.49	0.40	1.45	0.42
<i>Euphausia recurva</i> *(4)	13.54	9.78	29.28	60.25	52.86	22.38
<i>Euphausia tenera</i> (3)	0.06	0.45	0.00	0.47	0.00	0.00
<i>Nematobrachion flexipes</i> (5,6)	8.33	1.32	5.41	2.04	3.34	5.99
<i>Nematoscelis atlántica</i> (4)	0.38	0.12	0.07	0.05	0.06	0.15
<i>Nematoscelis difficilis</i> (2)	157.06	5.58	49.07	6.45	20.87	420.11
<i>Nematoscelis gracilis</i> (3)	0.37	1.45	7.31	1.21	2.77	0.84
<i>Nematoscelis tenella</i> (5)	4.75	2.35	2.88	0.67	4.60	3.82
<i>Nyctiphanes simplex</i> (2)	28.30	6.89	59.69	12.40	9.91	228.84
<i>Stylocheiron abbreviatum</i> (5,6)	0.88	0.29	0.52	0.24	0.39	1.46
<i>Stylocheiron affine</i> (5)	103.36	20.13	92.24	53.56	35.08	78.50
<i>Stylocheiron carinatum</i> (5)	0.00	0.00	0.06	0.05	0.00	0.07
<i>Stylocheiron elongatum</i> (5)	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Stylocheiron longicorne</i> (5)	43.16	3.25	12.29	1.57	1.82	17.74
<i>Stylocheiron maximum</i> (5,6)	3.92	0.17	1.03	0.24	0.36	1.00
<i>Stylocheiron suhmii</i> (4)	0.20	0.46	0.29	0.94	1.03	0.00
<i>Thysanoessa gregaria</i> (2)	192.31	3.81	32.68	3.55	23.31	62.46
<i>Thysanoessa spinifera</i> (1,2)	6.61	0.11	0.07	0.00	0.56	0.00
<i>Thysanopoda astylata</i> (4)	0.43	0.51	0.63	0.25	0.20	1.67
<i>Thysanopoda monacantha</i> (5)	0.00	0.06	0.06	0.00	0.30	0.00
<i>Thysanopoda obtusifrons</i> (4)	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Thysanopoda orientalis</i> (5,6)	0.17	0.00	0.36	0.24	0.07	0.00
<i>Thysanopoda sp</i>	1.59	0.00	0.00	0.00	0.36	0.33
Larvas del G1A	118.56	10.63	162.32	760.73	691.05	76.01

En la región costera la especie nerítica *N. simplex* fue la más abundante y dominante. Sin embargo, presentó cambios drásticos durante El Niño con valores mínimos de 1,025 ind/1000 m³ en invierno (1601) y el máximo de 16,612 ind/1000 m³ en primavera (1604) (Tabla 4).

Tabla 4. Abundancia (Ind/1000 m³) de las especies de eufáusidos de las estaciones costeras. Las especies del Grupo 1A (*) solo incluyen a los juveniles y adultos.

Especies	Cruceros					
	1408	1412	1510	1601	1604	1710
<i>Euphausia distinguenda</i>	0.00	0.00	0.00	0.48	0.00	0.00
<i>Euphausia eximia</i>	0.61	0.12	0.99	4.61	0.00	0.00
<i>Euphausia gibboides</i>	6.67	0.00	0.31	0.41	1.44	0.24
<i>Euphausia hemigibba</i>	0.35	0.00	0.20	0.00	0.28	0.00
<i>Euphausia pacifica</i>	6.51	0.13	0.00	0.00	6.14	0.45
<i>Euphausia recurva</i>	0.00	0.00	0.00	0.47	0.40	0.00
<i>Nematobrachion flexipes</i>	0.63	0.00	0.39	0.00	0.28	0.24
<i>Nematoscelis atlantica</i>	0.00	0.00	0.28	0.00	0.00	0.00
<i>Nematoscelis difficilis</i>	9.65	1.05	2.45	8.70	19.79	7.67
<i>Nematoscelis gracilis</i>	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00
<i>Nematoscelis tenella</i>	0.35	0.00	0.00	0.00	0.40	0.24
<i>Nyctiphanes simplex</i>	1274.96	1412.75	7189.68	1025.66	16612.38	6449.83
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00
<i>Stylocheiron affine</i>	11.06	1.64	1.10	4.84	6.06	3.99
<i>Stylocheiron carinatum</i>	0.00	0.00	0.27	0.20	0.00	0.00
<i>Stylocheiron longicorne</i>	4.36	0.65	0.71	0.28	1.20	0.55
<i>Stylocheiron maximum</i>	0.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Stylocheiron suhmi</i>	0.36	0.00	0.37	0.00	1.30	0.00
<i>Thysanoessa gregaria</i>	6.72	0.18	0.91	1.21	6.10	6.54
<i>Thysanoessa spinifera</i>	32.09	0.27	2.00	1.65	507.65	0.35
<i>Thysanopoda astylata</i>	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00
<i>Thysanopoda sp</i>	0.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Larvas del G1A</i>	3.48	0.49	2.79	45.68	37.48	1.01

3.2.1. Cambios estacionales e interanuales en la composición de especies de eufáusidos

Para evidenciar los efectos de los eventos cálidos sobre la composición y abundancia de la comunidad de eufáusidos, es importante describir la variación estacional de la comunidad en condiciones normales. Tomando como año normal 2005, se observó que la composición de especies en la región oceánica estuvo dominada por especies subárticas y de transición, tales como *E. pacifica*, *T. gregaria*, *T. spinifera* y *N. difficilis* (Figura 9a). Así mismo, se observó una variación estacional en las proporciones relativas de las especies. En invierno dominaron *T. gregaria* y *N. difficilis* (39 y 29% respectivamente). En primavera *T. gregaria* fue más dominante ocupando más del 50% de la comunidad. En verano la proporción de *T. gregaria* disminuyó mientras que la de *E. pacifica* fue la especie dominante (40%), seguida de *N. difficilis*. En otoño, *N. difficilis* dominó la comunidad ocupando 46% de la abundancia de eufáusidos. Se puede

apreciar que las especies de otros grupos biogeográficos representaron una baja proporción, aunque hubo un ligero aumento de *S. affine* y larvas de *Euphausia* G1A en otoño- invierno respecto a primavera verano.

En contraste, durante los eventos cálidos de 2014-2016, la comunidad de eufáusidos presentó variaciones en la composición típica de especies (Figura 9b), con fuerte disminución de las especies de transición. Durante el verano de 2014, se registró un decremento importante de *E. pacifica* ocupando únicamente el 3% de la comunidad comparado con un 40% durante julio de 2005. Otras especies de transición como *T. gregaria* y *N. difficilis* guardaron una proporción más parecida a la de julio 2005, pero *E. gibboides* mostró un incremento importante. Por otra parte, se registró alto porcentaje de especies ecuatoriales y templadas cálidas como *E. eximia*, *S. affine* y larvas de *Euphausia* G1A. Ya para diciembre 2014 la cantidad de *E. eximia* y *S. affine* aumentó considerablemente convirtiéndose en las dominantes (18 y 19% respectivamente) mientras que disminuyeron las especies de transición. Esto contrasta con lo observado en un invierno normal (0501) donde *T. gregaria* y *N. difficilis* en conjunto aportaron un 70% de la abundancia.

Para otoño de 2015, habiendo transcurrido diez meses y habiéndose iniciado El Niño, la comunidad se mantenía dominada por *E. eximia* y larvas del G1A (27 y 21% de la abundancia respectivamente). *N. difficilis* y *T. gregaria* se observaron en muy baja proporción, contrastando con el otoño normal (0510). Posteriormente, en invierno de 2016 se registró un fuerte incremento de larvas *Euphausia* G1A, las cuales conformaron más del 50% de la comunidad de eufáusidos, así como la presencia importante de especies de origen ecuatorial-tropical como *E. eximia*, *E. recurva* y *S. affine*. Esta composición contrasta tanto con un invierno normal (enero 2005, Figura 9a) como con invierno de El Blob (diciembre 2014, Figura 9b) por la proporción tan excedida de larvas de *Euphausia* G1A. En primavera de 2016 se observó una composición de especies similar a la de enero 2016 (Figura 9b). Las larvas de *Euphausia* G1A permanecieron dominantes con más del 50%, aunque se observó un decremento de *E. eximia* y un aumento de *E. gibboides*. Asimismo, abril de 2016 contrasta con una primavera normal, donde tienden a dominar *E. pacifica* y *N. difficilis* (Figura 9a).

En octubre 2017, un año posterior de los eventos cálidos de El Blob y El Niño la composición de especies mostró indicios de retornar a su forma característica observada en un otoño típico (octubre 2005). Destacando el incremento de especies de la zona de transición dominada por *N. difficilis* en un 43% y *N. simplex* en un 23%, así como *S. affine* y *T. gregaria* (Figura 9b).

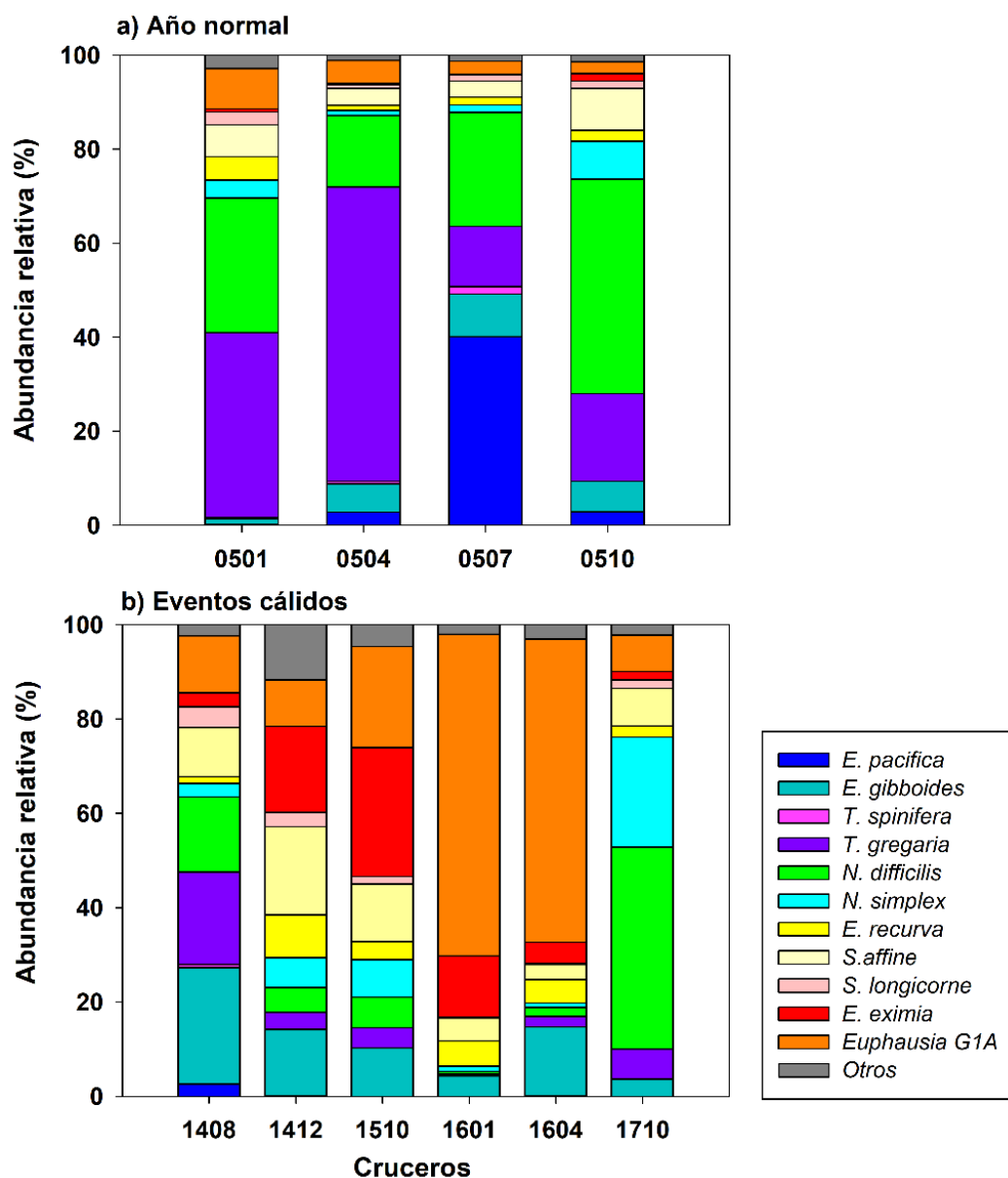


Figura 9. Composición de especies de eufáusidos de la región oceánica, a) Año normal 2005, b) periodo de anomalías cálidas de temperatura asociadas a El Blob y El Niño (2014-2016) y posterior a estos eventos (octubre de 2017).

En la región costera se encontró menor diversidad, siendo *N. simplex* la especie dominante. Durante un año normal 2005, la comunidad presentó más del 90% de la abundancia relativa constituida por *N. simplex* y en menor proporción *T. spinifera* y *N. difficilis*. En primavera y verano de 2005, además de la contribución de *N. simplex*, se observó la incidencia de *T. spinifera* y *E. pacifica* (Figura 10a). Durante el periodo de eventos cálidos, 2014-2017 la comunidad de eufáusidos en la región costera se mantuvo dominada por *N.*

simplex en más del 90%, mientras que en invierno de El Niño se registró una ligera presencia de larvas de *Euphausia* G1A (Figura 10b).

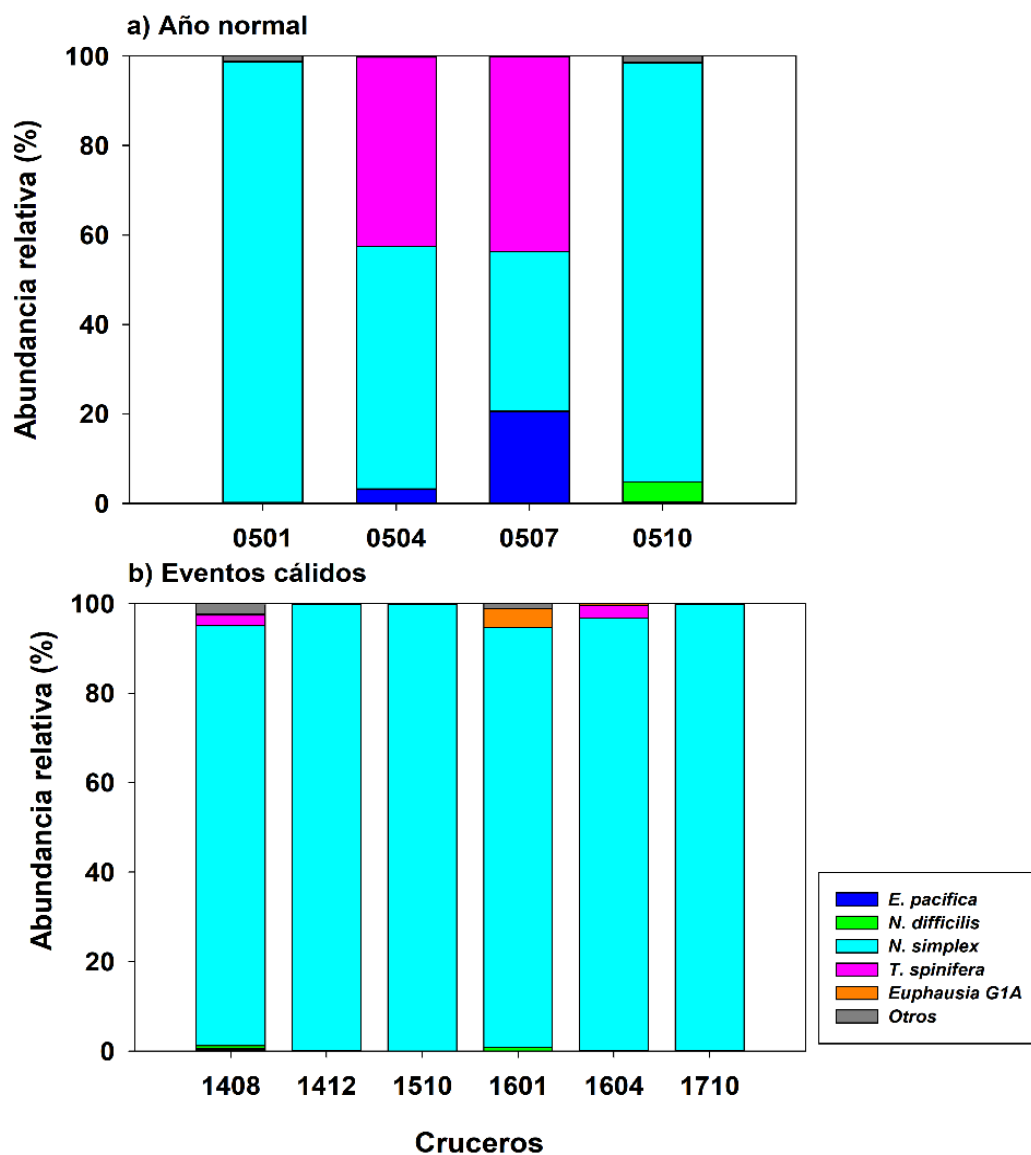


Figura 10. Composición de especies de eufáusidos de la región costera basada en muestras nocturnas: a) Año normal (2005), b) periodo de anomalías cálidas de temperatura asociadas a El Blob y El Niño (2014-2016) y posterior a estos eventos (octubre 2017).

3.2.2. Variabilidad interanual de la abundancia de eufáusidos por especie

Los cambios en composición de especies se deben principalmente a las fluctuaciones de las abundancias de especies, pero no todas variaron en el mismo sentido y con la misma intensidad. ¿Qué tan significativas fueron las diferencias interanuales en la abundancia de especies? Para responder a esta pregunta con validez estadística es necesario poder separar la variabilidad debida a cambios estacionales e interanuales.

A fin de descartar la variabilidad estacional y resaltar la interanual se compararon por separado los muestreos de invierno, primavera, verano y otoño. También se analizan separadamente las regiones oceánicas y costeras pues se observó que presentan rangos de abundancia marcadamente diferentes.

3.2.2.1. Región oceánica

La prueba de Kruskal-Wallis comparando los tres periodos de invierno correspondientes a El Blob (1412), El Niño (1601) y uno normal (0501), indicó diferencias significativas en las abundancias de 16 especies: *E. eximia*, *E. gibboides*, *E. mutica*, *E. pacifica*, *E. recurva*, *N. flexipes*, *N. difficilis*, *N. gracilis*, *S. affine*, *S. longicorne*, *S. maximum*, *S. suhmii*, *T. gregaria*, *T. spinifera* y *T. orientalis* (Tabla 5).

La prueba a posteriori arrojó resultados significativos al contrastar El Blob (1412) vs El Niño (1601) para *E. eximia*, *E. gibboides*, *E. mutica* y *E. recurva* con mayores abundancias durante El Niño. La comparación entre El Blob y un invierno típico (1412 vs 0501) mostró que casi todas las especies tuvieron abundancias significativamente mayores durante 2005, con excepción de *E. eximia*, *E. gibboides* y *T. orientalis* (Tabla 5). En la comparación de un invierno típico con El Niño (0501 vs 1601) se encontraron diferencias significativas en la abundancia de *E. eximia*, *N. gracilis* y *T. orientalis* con valores de abundancia altos durante El Niño, mientras que otras especies típicas de la CC como *E. pacifica*, *N. difficilis*, *S. longicorne*, *S. maximum*, *S. suhmii*, *T. gregaria* y *T. spinifera* presentaron valores de abundancia altos en el año normal.

La prueba de Mann-Whitney para comparar una primavera de El Niño y normal (1604 vs 0504) arrojó diferencias significativas en la abundancia de *E. eximia*, *E. hemigibba*, *E. mutica*, *N. gracilis*, *N. tenella* y *S. abbreviatum* que fue más alta durante El Niño, mientras que *E. pacifica*, *N. difficilis*, *S. longicorne*, *S. maximum*, *T. gregaria* y *T. spinifera* por el contrario fueron más abundantes durante el año normal.

Las comparaciones de abundancia entre veranos de El Blob y normal (1408 vs 0507) mostraron diferencias significativas en la abundancia de *E. eximia*, *N. tenella* y *S. abbreviatum* con valores más altos durante El Blob, mientras que *E. mutica*, *E. pacifica*, *N. difficilis* y *S. suhmii* presentaron valores altos de abundancia durante el año normal.

En la comparación de tres otoños, correspondientes a El Niño (1510), un año posterior a eventos cálidos (1710) un año normal (0510), mediante la prueba de Kruskal-Wallis se encontraron diferencias significativas en la abundancia de *E. eximia*, *E. gibboides*, *E. mutica*, *E. pacifica*, *N. difficilis*, *N. gracilis*, *S. abbreviatum*, *S. máximo*, *S. suhmii* y *T. gregaria*. Los resultados de la prueba a posteriori al contrastar el otoño de El Niño (1510) y un otoño posterior (1710) arrojaron diferencias significativas en *E. eximia*, *E. mutica* y *N. gracilis* con abundancias altas durante El Niño, mientras que *N. difficilis* presentó abundancias más altas en octubre de 2017. El contraste de El Niño (1510) con un otoño normal (0510) también arrojó diferencias significativas en *E. eximia*, *E. mutica*, *N. gracilis* y *S. maximum* con abundancias altas durante El Niño, mientras que *E. pacifica*, *N. difficilis* y *T. gregaria* presentaron abundancias altas en un año normal. Finalmente la comparación de los otoños de 2017 y 2005 (1710 vs 0510) resultó significativa para *E. gibboides*, *N. gracilis*, *S. abbreviatum* y *T. gregaria*, con mayores abundancias durante octubre 2017, mientras que *E. pacifica* y *S. suhmii* presentaron abundancias mayores en octubre 2005.

Tabla 5. Comparaciones estadísticas de la abundancia de eufáusidos en la región oceánica por especie considerando el periodo de 2014-2017 y un año típico (2005). Se compararon separadamente cada estación del año. Para las temporadas de invierno y otoño se usó la prueba de Kruskal-Wallis (H) y pruebas a posteriori. La prueba de Mann Whitney (U) se usó para comparar temporadas de primavera y verano por contar con solo dos cruceros. Los valores resaltados indican diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$.

Especies	INVIERNO					PRIMAVERA		VERANO		OTOÑO				
	Kruskal-Wallis (1412 vs 1601 vs 0501)		Prueba a posteriori			Mann-Whitney (1604 vs 0504)		Mann-Whitney (1408 vs 0507)		Kruskal-Wallis (1510 vs 1710 vs 0510)		Prueba a posteriori		
	H	p	1412 vs 1601	1412 vs 0501	1601 vs 0501	U	p	U	p	H	p	1510 vs 1710	1510 vs 0510	1710 vs 0510
<i>E. diomedea</i>	0.66	0.718				172	0.571	147	0.013	3	0.187			
<i>E. distinguenda</i>	6.00	0.052				0	0.000	0	0.000	6	0.052			
<i>E. eximia</i>	27	0.000	0.000	0.926	0.000	279	0.000	282	0.004	16	0.000	0.003	0.001	0.803
<i>E. gibboides</i>	9	0.010	0.009	0.450	0.055	180	0.650	202	0.364	8	0.020	0.181	0.264	0.015
<i>E. hemigibba</i>	4	0.134				259	0.002	154	0.182	1	0.670			
<i>E. mutica</i>	20	0.000	0.000	0.038	0.032	204	0.095	118	0.020	10	0.008	0.012	0.029	0.595
<i>E. pacifica</i>	19	0.000	0.634	0.000	0.002	88	0.005	82	0.001	26	0.000	0.984	0.000	0.000
<i>E. recurva</i>	24	0.000	0.000	0.000	0.596	203	0.145	141	0.090	0	0.814			
<i>E. tenera</i>	5	0.090				120	0.012	177	0.242	4	0.090			
<i>N. flexipes</i>	9	0.010	0.163	0.007	0.290	168	0.506	205	0.679	0	0.993			
<i>N. atlantica</i>	5	0.060				94	0.003	204	0.797	6	0.055			
<i>N. difficilis</i>	38	0.000	0.699	0.000	0.000	72	0.001	98	0.005	24	0.000	0.001	0.000	0.233
<i>N. gracilis</i>	13	0.002	0.627	0.006	0.004	273	0.000	216	0.053	35	0.000	0.001	0.000	0.040
<i>N. tenella</i>	3	0.210				269	0.000	296	0.001	5	0.086			
<i>N. simplex</i>	3	0.278				154	0.684	198	0.410	3	0.247			

Continuación de tabla 5.

Especies	INVIERNO					PRIMAVERA		VERANO		OTOÑO				
	Kruskal-Wallis (1412 vs 1601 vs 0501)		Prueba a posteriori			Mann-Whitney (1604 vs 0504)		Mann-Whitney (1408 vs 0507)		Kruskal-Wallis (1510 vs 1710 vs 0510)		Prueba a posteriori		
	H	p	1412 vs 1601	1412 vs 0501	1601 vs 0501	U	p	U	p	H	p	1510 vs 1710	1510 vs 0510	1710 vs 0510
<i>S. carinatum</i>	3	0.279				0	0.000	0	0.000	3	0.279			
<i>S. elongatum</i>	3	0.264				160	0.207	157	0.029	3	0.264			
<i>S. abbreviatum</i>	4	0.142				210	0.009	261	0.002	6	0.040	0.091	0.710	0.052
<i>S. affine</i>	13	0.001	0.121	0.003	0.190	139	0.187	227	0.145	3	0.275			
<i>S. longicorne</i>	28	0.000	0.420	0.000	0.000	78	0.003	237	0.091	3	0.186			
<i>S. maximum</i>	35	0.000	0.579	0.000	0.000	80	0.002	243	0.060	8	0.023	0.919	0.039	0.053
<i>S. suhmii</i>	25	0.000	0.224	0.000	0.002	119	0.059	116	0.005	11	0.004	0.183	0.091	0.003
<i>T. gregaria</i>	44	0.000	0.632	0.000	0.000	26	0.000	139	0.079	14	0.001	0.356	0.001	0.019
<i>T. spinifera</i>	9	0.009	0.455	0.042	0.012	130	0.044	151	0.867	3	0.186			
<i>T. astylata</i>	3	0.260				140	0.121	153	0.111	2	0.422			
<i>T. monacantha</i>	2	0.443				189	0.054	179	0.152	2	0.384			
<i>T. orientalis</i>	8	0.020	0.036	1.000	0.023	179	0.138	207	0.099	6	0.052			

3.2.2.2 Región costera

La región costera estuvo fuertemente dominada por *N. simplex*, así que fue la única que se analizó estadísticamente. Al contar con datos de muestreos diurnos y nocturnos, se efectuó primeramente una comparación entre ambos conjuntos de datos. No se encontró diferencia significativa entre la abundancia diurna y la nocturna. Por tanto, se combinaron los datos para efectuar la comparación interanual, misma que no presentó diferencias en abundancia para ninguna de las estaciones del año. En suma, la variabilidad observada en *N. simplex* en la zona costera es habitual y no puede adjudicarse a diferencias climáticas interanuales.

3.3. Composición y abundancia de eufáusidos por fases de vida

En la sección anterior se describió la abundancia de eufáusidos considerando a la población en su conjunto. Ahora se analizará la estructura poblacional diferenciando cuatro fases de vida: larvas tempranas (caliátopis), larvas tardías (furchilias), juveniles y adultos.

Sin considerar las especies, la abundancia de las diferentes fases de vida presenta variación estacional, como se ejemplifica en un año típico (2005) para la región oceánica (Figura 11a). En invierno se observó una baja abundancia de todas las fases de vida que sumadas no alcanzan los 2000 ind/1000 m³, siendo menor la proporción de larvas (caliátopis 4% y furchilias 26%) que la de juveniles y adultos (30 y 40% respectivamente). En primavera se presentó la máxima abundancia de eufáusidos (6058 ind/1000m³), debido a un fuerte incremento de larvas (caliátopis con 10% y furchilias 70%), mientras que los adultos fueron la menor proporción (8%). En verano la abundancia de eufáusidos disminuyó ligeramente (4,214 ind/1000m³). Continuaron dominado las furchilias (48%), pero aumentaron los juveniles y adultos (31 y 17% respectivamente), indicando procesos de crecimiento y maduración sexual de los organismos nacidos en primavera. En otoño continua la tendencia observada en verano, pero la abundancia total disminuyó ligeramente (3,417 ind/1000 m³), con un predominio de juveniles (38%) y adultos (28%).

La región oceánica durante las condiciones cálidas de 2014-2016 mostró una disminución de la abundancia de eufáusidos por debajo de 2,500 ind/1000 m³ (Figura 11b). Esta baja abundancia contrasta con lo esperado para un año típico, especialmente en los cruceros realizados en primavera (1604), verano (1408), y otoño (1510, 1710), ya que, en 2005 la abundancia total estuvo entre 3,000 y 6,000 ind/1000 m³ en

dichas estaciones del año. Esto significa comparativamente una disminución de 46 a 60% en las abundancias de los cruceros mencionados respecto a lo observado en 2005. Sin embargo, las proporciones guardadas por las fases de vida mostraron un comportamiento similar al descrito en primavera, verano y otoño de 2005. La disminución más crítica ocurrió en diciembre de 2014, en que la abundancia de eufásidos decayó a 290 ind/1000 m³, representando 82% menos que en invierno de 2005 (conformando el 16% de la abundancia en 2014 y 30% en 2005). En cambio, los eufásidos totales de enero 2016 (1,475 ind/1000 m³) presentaron una diferencia de solo 11% respecto al valor observado en el invierno típico de 2005. Sin embargo, enero 2016 fue atípico en alta proporción de larvas (62%).

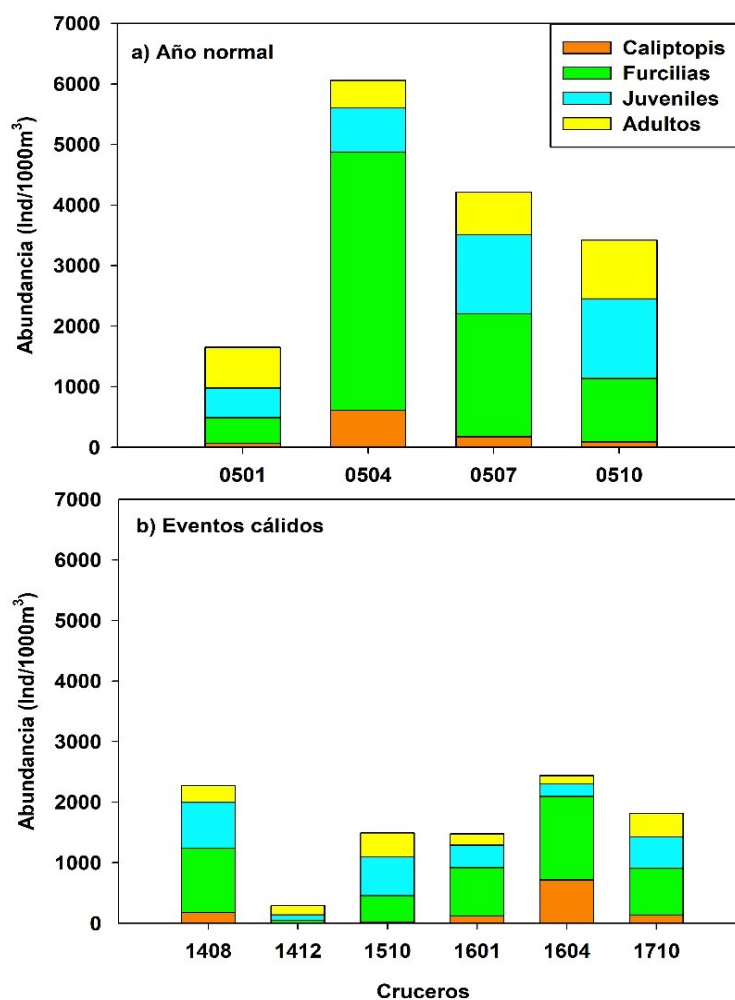


Figura 11. Abundancia de eufásidos por fase de vida en la región oceánica. a) Eventos cálidos de 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), b) Año normal 2005. Las barras muestran las medias geométricas apiladas de las fases de vida.

En la región costera, bajo condiciones normales (2005) las larvas furcilia fueron dominantes con porcentajes de 70 a 95% de primavera a otoño y fueron 44% en invierno (Figura 12a).

La máxima abundancia ocurrió en primavera con alrededor de 40,000 ind/1000 m³, y la mínima en invierno (960 ind/1000 m³). Al igual que ocurría en la región oceánica la abundancia de eufáusidos en la región costera fue baja durante los eventos cálidos (Figura 12b). Entre el verano de 2014 y el invierno de 2016, la abundancia fue inferior a 10,000 ind/1000 m³ predominando la fase de furcilia y juvenil, que en conjunto contribuyeron con 67-95% del total de la población. El máximo de abundancia fue en la primavera de 2016, sin llegar a alcanzar los 20,000 ind/1000 m³, es decir que fue menos de la mitad de lo observado en el año normal (0504). Tanto en 2005 como en 2016 dominó la fase furcilia, pero el porcentaje de caliptopis fue mayor en abril 2016 (10% contra 2.6% en abril 2005). Para otoño de 2017, posterior a los eventos cálidos la abundancia de eufáusidos permaneció baja dominando la fase furcilia.

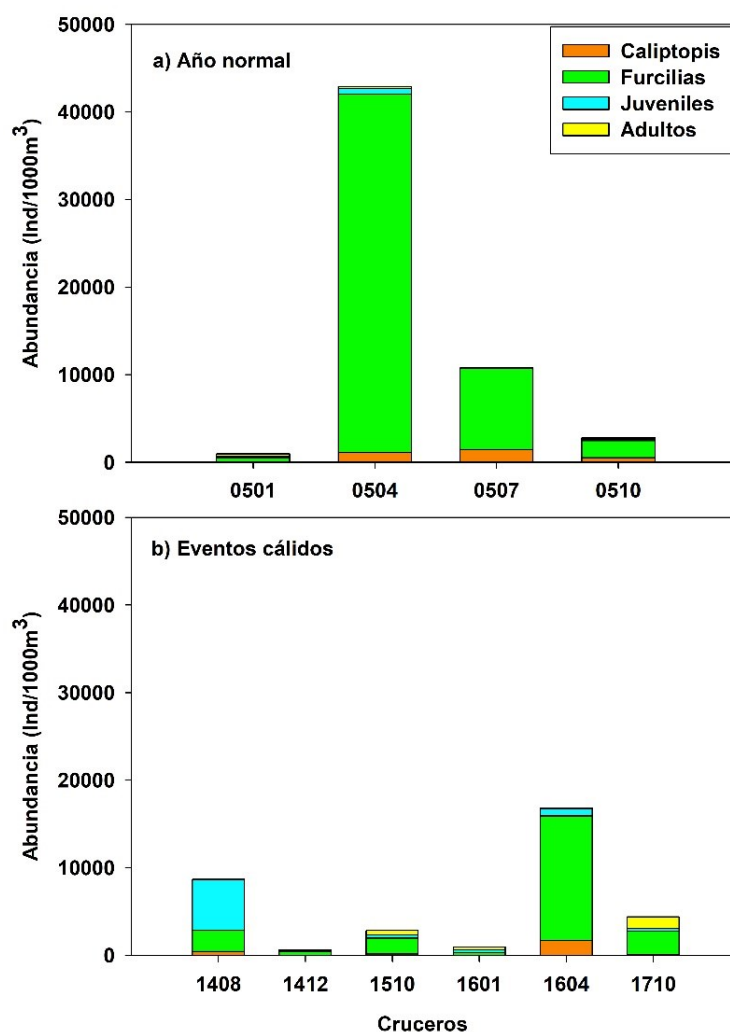


Figura 12. Abundancia de eufáusidos por fase de vida para la región costera basada en muestras nocturnas. a) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017), b) Año normal 2005. Las barras muestran las medias geométricas apiladas de las fases de vida.

3.3.1 Fase larval caliptopis

Ahora se analizarán por separado las fases de vida. Únicamente la mitad de las especies identificadas en el periodo de estudio presentaron larvas caliptopis y de estas solo cinco (*E. gibboides*, *N. difficilis*, *N. simplex*, *S. affine* y *S. longicorne*) tuvieron una frecuencia de ocurrencia >10% de las muestras. A estas especies habría que agregar los caliptopis de *Euphausia* G1A que también fueron frecuentes tanto en 2005 como en 2014-2017 (Figura 13).

En cuanto a las especies que presentaron larvas caliptopis durante un año normal también mostraron una variación estacional en la región oceánica (Figura 13a). En invierno la abundancia de larvas caliptopis fue de 38 ind/1000m³, dominando las larvas de *N. difficilis* en un 66% seguidas de las larvas del G1A con 17%. En primavera se registró un aumento de larvas caliptopis con abundancia máxima de 75 ind/1000 m³, *N. difficilis* y *E. gibboides* que en conjunto representaron el 60% de la comunidad, las larvas del G1A ocuparon el 15%, mientras que en menor proporción se encontró a *T. gregaria*, *N. simplex* y *E. pacifica* con 9, 8 y 3% respectivamente. En verano la abundancia se mantuvo similar, con 63 ind/1000 m³, las larvas de *N. difficilis* dominaron en un 70%, en menor proporción se encontró *N. simplex*, *E. pacifica*, *E. gibboides* y *T. gregaria*, se observó un decremento en larvas de *Euphausia* G1A ocupando el 5% de la abundancia. En otoño la abundancia de larvas disminuyó a 33 ind/1000 m³, las larvas de *N. difficilis* fueron dominantes con el 62%, mientras que en menor proporción se encontró a *N. simplex* y las larvas de *Euphausia* G1A (19 y 9 %). Se puede concluir que la mayor producción de caliptopis en la región oceánica en un año típico es de *N. difficilis*.

Por otra parte, durante el periodo de eventos cálidos la composición de especies de caliptopis presentó cambios respecto a un año normal (Figura 13b). Durante el verano 2014 la abundancia de larvas fue de 55 ind/1000 m³, con un aumento inusual en la abundancia de larvas de *Euphausia* G1A, las cuales ocuparon el 45% de los caliptopis totales. Así mismo, se registró un decremento de caliptopis de *N. difficilis* (21% comparado con un 70% durante julio de 2005). En invierno de 2014 la abundancia de caliptopis fue extremadamente baja (menor a 2 ind/1000 m³). En otoño de El Niño (1510) la abundancia de caliptopis fue también baja, representando la mitad en comparación con octubre 2005. Durante el 1510 dominaron los caliptopis de *Euphausia* G1A con 67% mientras que los de *N. difficilis* fueron 9%. En invierno de El Niño (1601) la abundancia de caliptopis se incrementó a 74 ind/1000 m³ debido principalmente por *Euphausia* G1A con 76% y *E. gibboides* con el 20%. En primavera de El Niño los caliptopis alcanzaron 146 ind/1000 m³, (70% por *Euphausia* G1A y 22% por *E. gibboides*). En otoño de 2017 la abundancia fue de 44 ind/1000 m³, aunque las larvas del G1A se mantuvieron abundantes con el 45%, se registró una recuperación

importante de larvas de *N. difficilis* con 32% y *N. simplex* con 16%. Por lo tanto, la abundancia de caliptopis *Euphausia* G1A durante 2014-2016 fue atípica.

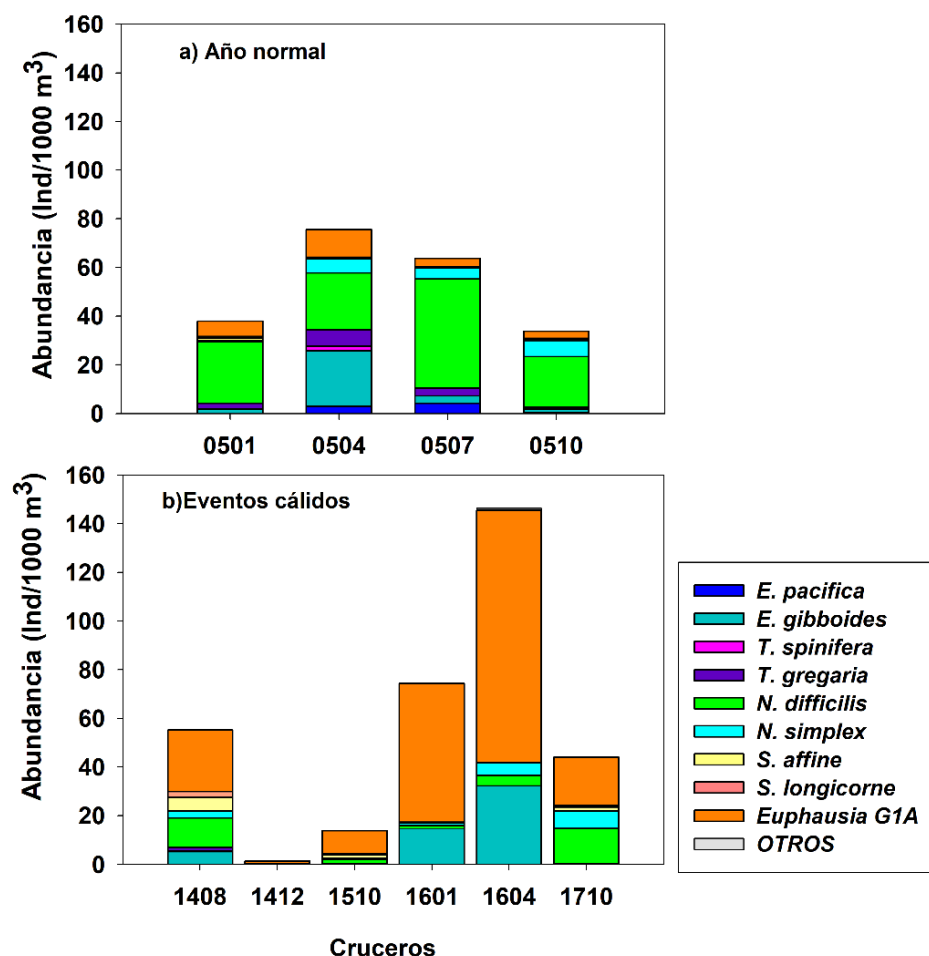


Figura 13. Composición y abundancia de larvas caliptopis para la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

En la región costera durante 2005 y 2014-2017, las larvas caliptopis de *N. simplex* fueron siempre dominantes. *T. spinifera* se encontró presente en primavera y verano de 2005 con baja proporción (5 y 20% respectivamente) pero aún más baja en primavera de 2016 (0.5%) y no se encontraron caliptopis de esta especie en el resto de los cruceros de 2014-2017. La abundancia de caliptopis totales fluctuó entre 27 y 416 ind /1000m³ durante 2005, con la mínima para invierno (0501) y la máxima en primavera (0504) (Figura 14a). Durante los eventos cálidos de 2014-2016 se registraron abundancias de caliptopis entre 7 y

177 ind /1000m³, con excepción de primavera de El Niño (1604), donde las larvas de *N. simplex* alcanzaron 1,583 ind/1000 m³ (Figura 14b).

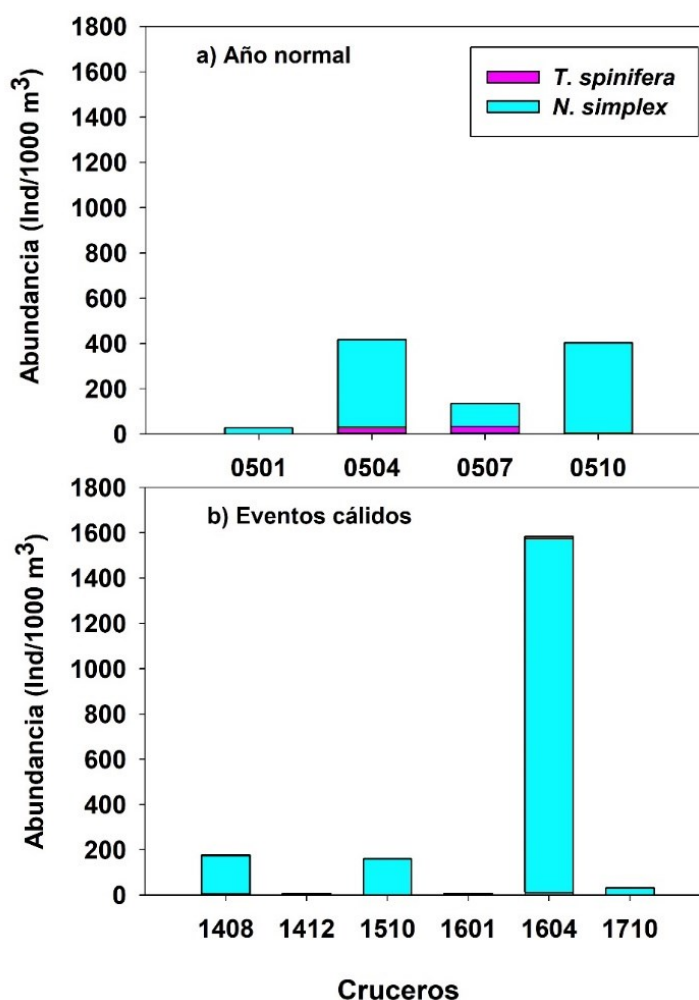


Figura 14. Composición y abundancia de larvas caliptopis en la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

3.3.2. Fase larva furcilia

Las especies que presentaron larvas furcilia durante el periodo de estudio fueron 21, pero seis tuvieron frecuencia de ocurrencia <10%. Las especies con una frecuencia >50% fueron *N. difficilis*, *N. simplex*, *S. affine* y *T. gregaria*, además de las furcilia de *Euphausia* G1A (Figura 15).

La comunidad de furciliias durante 2005 en la región oceánica presentó variación estacional en la composición de especies (Figura 15a). En invierno, la abundancia fue 219 ind/1000 m³, y las larvas de *T. gregaria* y *Euphausia* G1A fueron dominantes con un 31 y 40% respectivamente, mientras que *N. difficilis* ocupó el 10% de la comunidad. En primavera se registró la abundancia máxima de 551 ind/1000 m³, donde las furciliias de *T. gregaria* ocuparon el 58% de la comunidad, en menor proporción se encontraron las larvas de *Euphausia* G1A con el 10%, así como *N. difficilis*, *E. gibboides* y *E. pacifica* (7, 8 y 5% respectivamente). En verano, la abundancia de furciliias se mantuvo alta con 422 ind/1000m³, y las furciliias de *E. pacifica* fueron abundantes con 33%, seguidas de *T. gregaria* (21%), *N. difficilis* (14%) y *Euphausia* G1A (11%). En otoño, la abundancia disminuyó a 260 ind/1000m³, sin una franca dominancia de alguna especie en particular, sino un reparto entre cuatro especies (*N. difficilis*, *T. gregaria*, *S. affine*, *N. simplex*) conjuntando el 72% de las furciliias y las de *Euphausia* G1A otro 13%.

Durante los eventos cálidos de 2014-2016, las furciliias de la región oceánica presentaron una tendencia similar observado en la fase larval caliptopis (Figura 13b), con amplia dominancia de furciliias *Euphausia* G1A (Figura 15b). En contraste, las especies de transición (*E. pacifica*, *N. difficilis* y *T. gregaria*) estuvieron muy escasas. En otoño de 2017, después de los eventos cálidos, la abundancia de furciliias fue de 183 ind/1000 m³. Aunque las furciliias de *Euphausia* G1A representaron el 25%, se observó la composición típica de otoño de un año normal con la presencia de *N. simplex* con 23%, *N. difficilis* con 21%, *T. gregaria* con 10% y *S. affine* con 10%. Sin embargo, la abundancia de furciliias de *E. pacifica* y *E. gibboides* permaneció baja.

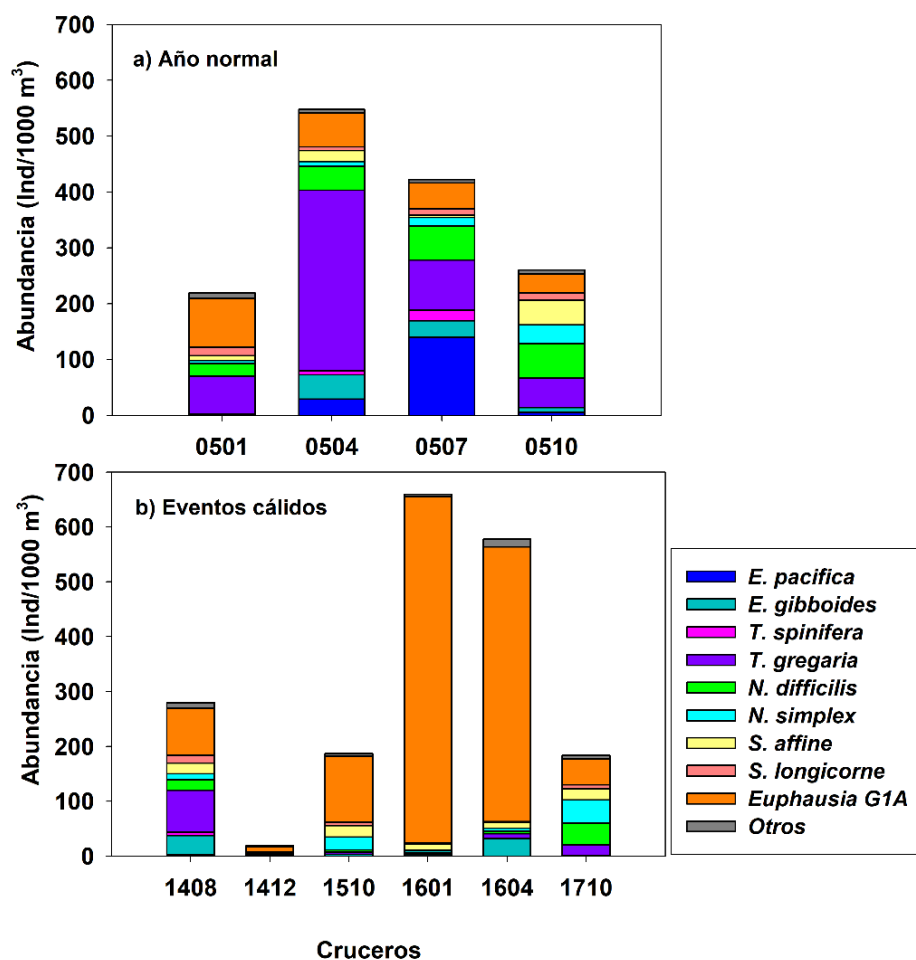


Figura 15. Composición y abundancia en media geométrica de larvas furciliarias de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

En la región costera durante un año normal (2005) la abundancia máxima de larvas se presentó durante primavera con 24,464 ind/1000m³, dominando *N. simplex* en un 48% y *T. spinifera* con 50%. El resto del año, la abundancia permaneció por debajo de los 2,000 ind/1000 m³ (Figura 16a). Durante los eventos cálidos de 2014-2016, la abundancia de furciliarias fue inferior a 1000 ind/1000 m³ en verano e invierno de El Blob (1408 y 1412), así como en el invierno de El Niño (1601). Sin embargo, durante otros cruces El Niño (1510 y 1604), la abundancia de furciliarias aumentó a 1,558 ind/1000 m³ en otoño 2015 y hasta 10,586 ind/1000 m³ en abril 2016. Sin embargo, en una primavera típica (0504) la abundancia de furciliarias fue más del doble, lo cual se debe a la alta abundancia de *T. spinifera*, la cual estuvo muy disminuida en 2016 (Figura 16b).

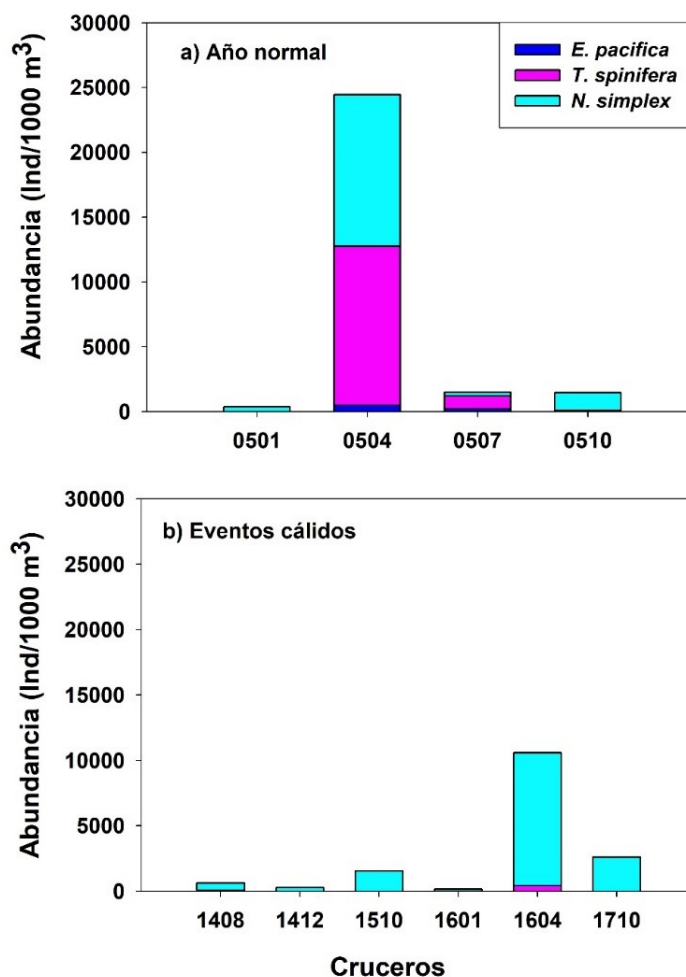


Figura 16. Composición y abundancia de larvas furciliarias en la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

3.3.4. Fase juvenil

Se encontró presencia de juveniles en 25 especies, con 7 de ellas (*E. eximia*, *E. gibboides*, *E. recurva*, *N. difficilis*, *N. simplex*, *S. affine* y *T. gregaria*) mostrando una frecuencia de ocurrencia >50% en la región oceánica durante el periodo de estudio (Figura 17).

A diferencia de lo que ocurría con las larvas, la abundancia de juveniles es la menor en la primavera (201 ind/1000 m³) y máxima en otoño (549 ind/1000 m³), como se puede observar en un año típico (Figura 17a). La composición cambia estacionalmente, con dominancia de *N. difficilis* (35%) y *T. gregaria* (36%),

en el invierno, estando en menor proporción *E. recurva* y *S. affine* (7 y 9%). En primavera, los juveniles de *T. gregaria* continúan siendo dominantes (50%), pero los de *N. difficilis* disminuyeron (24%). *E. pacifica* y *E. gibboides*, que en conjunto representaron 76% en julio 2005. Los juveniles de *T. gregaria* disminuyeron a 12% de la abundancia. En otoño la abundancia de juveniles de *N. difficilis* fue del 62%, seguida de *T. gregaria* y *E. gibboides*.

Durante el periodo de eventos cálidos en 2014-2016, la composición de los juveniles paso ser dominada por especies de afinidad a aguas cálidas (Figura 17b). En verano de El Blob (1408) la abundancia de juveniles fue de solo 268 ind/1000 m³, aunque la composición por especie fue similar a un año normal, exceptuando la proporción de *E. pacifica* que fue muy baja (7% en contraste con 27% observado en julio 2005). Así mismo, se registró un aporte inusual de juveniles de *E. eximia* (10%). En invierno de 2014, la abundancia de juveniles fue extremadamente baja (31 ind/1000 m³).

Durante el otoño de El Niño (1510) se incrementó fuertemente la abundancia de juveniles de *E. eximia* (62%), mientras que las especies con afinidad a aguas templadas como *N. difficilis* y *T. gregaria* disminuyó a 8 y 1% respectivamente. En invierno de El Niño (1601) la abundancia de juveniles disminuyó ligeramente (174 ind/1000 m³), y se mantuvo dominada por especies con afinidad a aguas cálidas como *E. eximia* (63%), *E. recurva* (15%) y *S. affine* (10%). En primavera de El Niño la abundancia de juveniles disminuyó aún más (86 ind/1000 m³), debido principalmente al decremento de *E. eximia*. Finalmente, en octubre de 2017 la abundancia de juveniles fue de 279 ind/1000 m³, por debajo de la observada en un año típico (549 ind/1000 m³), pero la composición fue bastante parecida con una aportación del 71% por *N. difficilis*, y en menor proporción *E. gibboides*, *S. affine* y *N. simplex*.

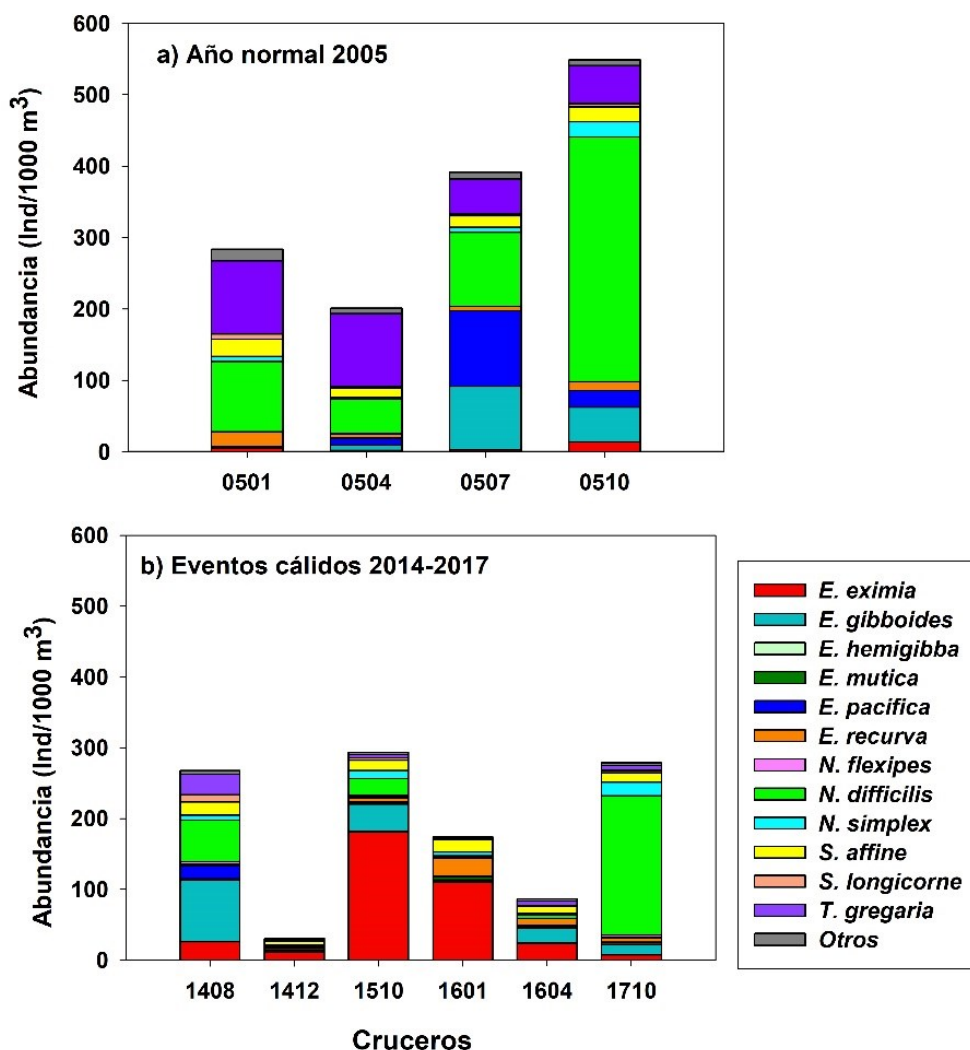


Figura 17. Composición y abundancia en media geométrica de euphausiidos juveniles de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

Para la región costera, la abundancia de juveniles fue análoga a la fase furcilia, con la máxima en primavera (alcanzando los 446 ind/1000 m³ en abril 2005), mientras que el resto del año permaneció por debajo de 150 ind/1000 m³ (Figura 18a). La especie dominante fue *N. simplex* con 68-90% de la abundancia de juveniles en 2005. En menor proporción se encontraron los juveniles de *N. difficilis* (1-20%), *T. gregaria* (2-6%), *E. pacifica* (0.4- 6%) y *T. spinifera* (0.1-12%).

Durante los eventos cálidos de 2014-2016 también se observó una amplia dominancia de *N. simplex* (Figura 16b). Hay que hacer notar que la abundancia de juveniles de esta especie fue mayor en el otoño

de El Niño (1510) que en otoño de 2005 (251 contra 90 ind/1000 m³), así como en el invierno de El Niño (1601) comparado con el invierno 2005 (312 contra 82 ind/1000 m³). En cambio, la abundancia de juveniles de *N. simplex* durante la primavera de El Niño (1604) fue más comparable con la de abril 2005 (408 y 402 ind/1000 m³ respectivamente). También fue mayor la abundancia de juveniles de *N. simplex* en el otoño de 2017 comparado a octubre 2005 (254 contra 90 ind/1000 m³).

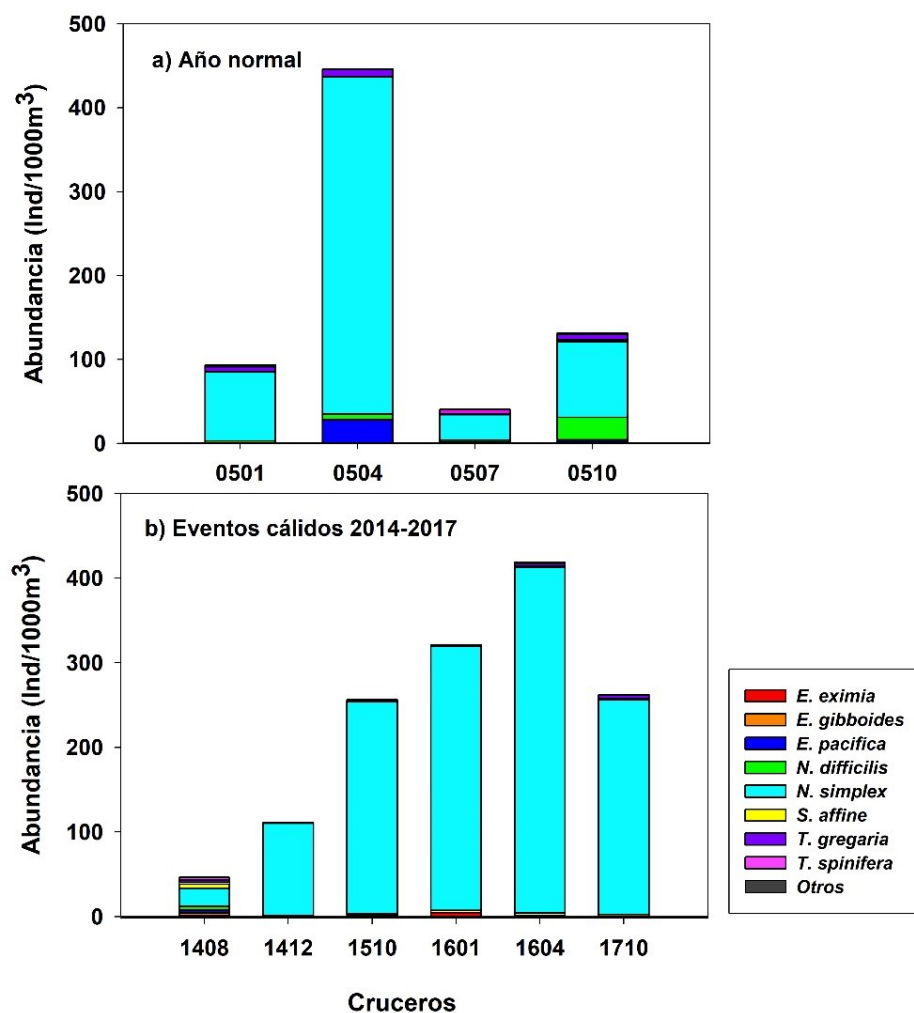


Figura 18. Composición y abundancia en media geométrica de eupáusidos juveniles de la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

3.3.5. Fase adulta

De las 25 especies en que se registraron adultos, cuatro de ellas (*E. eximia*, *E. gibboides*, *E. recurva* y *S. affine*) tuvieron una frecuencia de ocurrencia >50% (Figura 19). Contrario a lo observado en otras fases de vida, durante enero de 2005 se encontró la mayor cantidad de eufáusidos adultos (302 ind/1000 m³), mientras en los demás cruceros de 2005 fue entre 179 y 215 ind/1000 m³. En contraste, la abundancia de adultos durante 2014-2017 estuvo por debajo de 150 ind/1000 m³. El mayor contraste fue para el invierno de El Blob (1412), con 57 ind/1000 m³ (81% por debajo de un invierno normal). Así mismo, en el invierno y la primavera de El Niño (1601 y 1604), los organismos presentaron 70 y 59% menos que las respectivas abundancias en invierno y primavera de un año normal. En verano de El Blob y otoño de El Niño (1408 y 1510) la abundancia fue de 126 y 145 ind/1000 m³, menor que la observada en verano y otoño de 2005, pero no tan contrastante (34 y 32% menor respectivamente). En cuanto al otoño de 2017, los adultos fueron 45% menos que los de un otoño normal.

En cuanto a la composición de especies, durante los eventos cálidos, se registró un decremento en las principales especies de la zona de transición *E. pacifica*, *T. gregaria* y *N. difficilis* (Figura 19b) comparado a un año típico (Figura 19a). Durante el periodo 2014-2017, la abundancia de *E. pacifica* fue menor a 1%, en contraste con un año normal (2005), donde los adultos de *E. pacifica* alcanzaron el 37% de la abundancia en verano, si bien el resto del año fueron escasos (0.2-3%). De forma similar, se observó una disminución en *T. gregaria* a partir del invierno de El Blob a la primavera de El Niño conformando entre el 4 y el 10% de la comunidad, mientras que en un año normal fue dominante con un 51, 74 y 35% durante los cruceros de invierno, primavera y otoño. Así mismo, la abundancia de adultos de *N. difficilis* constituyó del 1 a 5% de la comunidad durante el periodo de El Blob y El Niño respecto a un 6 - 17% de un año normal. Ya en otoño 2017 se observó una mayor contribución de adultos *N. difficilis* (12%).

A pesar de las bajas abundancias durante el periodo de anomalías cálidas, se registró un aumento en los adultos de *E. gibboides* y tres especies con afinidad a agua cálida (*E. eximia*, *E. recurva* y *S. affine*). *E. gibboides* fue la única especie de transición más abundante en invierno (1412 y 1601) y primavera (1604) respecto a invierno y primavera de 2005, con un incremento de 105, 118 y 56% respectivamente. El incremento más espectacular fue para adultos de *E. eximia* que en El Blob aumentó (50% y 507% en 1408 y 1412 respectivamente), respecto a las mismas temporadas de 2005. Alcanzó sus máximas abundancias durante El Niño (1510, 1601 Y 1604) con medias geométricas de 11, 25 y 14 ind/1000 m³, mientras que en todo 2005 estuvieron por debajo de 7 ind/1000 m³. *E. recurva* mostró un aumento gradual durante los eventos cálidos, alcanzando su máximo en primavera de El Niño (1604) con una media geométrica de 36

ind/1000 m³. Sin embargo, en los otros cruceros de 2014-2017, su media geométrica fue inferior a las temporadas correspondientes de 2005. Los adultos de *S. affine* presentaron incrementos durante el verano de El Blob y el otoño de El Niño (1510) respecto al año normal, con incrementos de 114% en el crucero 1408 (respecto al 0507) y de 57% en el crucero 1510 (respecto al 0510).

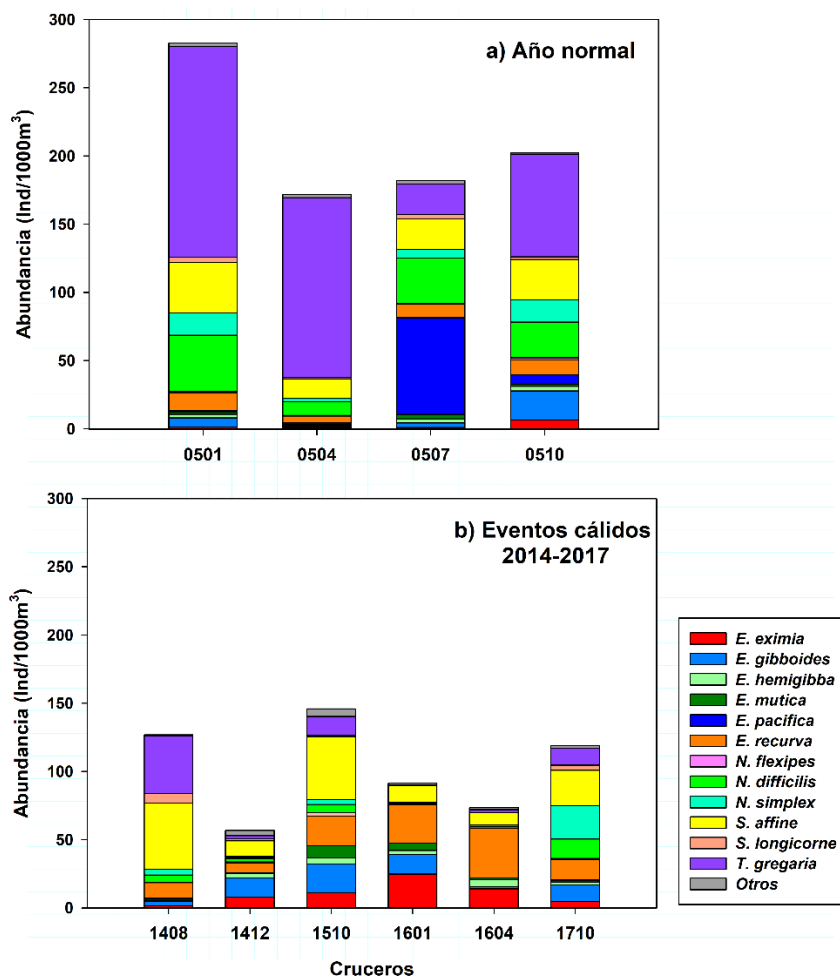


Figura 19. Composición y abundancia en media geométrica de adultos de la región oceánica. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

La abundancia de euphausíidos adultos de la región oceánica para el periodo 2014-2017 se muestra en la tabla 6, donde la proporción de sexos se presenta hembras: machos. De manera general, se encontró que la población de adultos en la región oceánica fue ligeramente dominada por hembras, mostrando proporciones en el rango de 1 a 1.5 por macho. Sin embargo, en algunas especies la cantidad de hembras fue más desproporcionada. *S. affine*, que estuvo entre las especies con mayor abundancia, presentó el

doble de hembras que de machos en los cruceros 1408 y 1510, entre 1.3 y 1.8 en los cruceros 1412, 1601, 1604 y 1710. El exceso de hembras parece ser típico de esta especie, ya que en 2005 se observaron razones hembras: machos de alrededor de 2:1. De manera similar *E. gibboides* presentó mayor proporción de hembras en algunos cruceros (1408, 1510 y 1710), siendo de 2.4, 8.7 y 7.6 hembras por macho respectivamente, mientras que en otros cruceros fue alrededor de 1:1 (Tabla 6). Esto es similar a lo observado en 2005, con alta proporción de hembras en verano-otoño (5.7 y 7.0 hembras por macho respectivamente) y de 1:1 en invierno-primavera. La proporción de hembras: machos también fue mayor a 1.5 para *N. simplex*, en algunos cruceros (1412, 1604 y 1710). Sin embargo, la abundancia de adultos de esta especie fue muy baja en la región oceánica oscilando entre 1 y 4 ind/1000 m³ a excepción de otoño 2017, con una media geométrica de 24 ind/1000 m³.

Otras especies que presentaron una proporción de hembras a machos >1.5 en uno o más cruceros del periodo de estudio, incluyen a *E. hemigibba*, *E. mutica*, *S. longicorne*, *E. pacifica*, *E. tenera*, *N. flexipes*, *N. difficilis*, *N. gracilis*, *N. tenella*, *S. longicorne* y *T. spinifera*. Sin embargo, en la mayoría de estas, tuvieron baja abundancia de adultos (< 1 ind/1000 m³), y no pueden considerarse robustas. Incluso en algunas especies (*S. abbreviatum*, *S. carinatum*, *S. elongatum*, *S. suhmii* y *T. obtusifrons*) la cantidad de adultos fue tan escasa que ni siquiera fue posible estimar la razón hembra: macho, ya que se encontraron uno o varias hembras (indicado con una H en la Tabla 6).

Tabla 6. Medias geométricas de eufáusidos adultos (ind/1000 m³) y proporción de sexos por especie de la región oceánica durante 2014-2017. H= hembras, M=machos.

Especies	1408		1412		1510		1601		1604		1710	
	MG	H:M	MG	H:M	MG	H:M	MG	H:M	MG	H:M	MG	H:M
<i>E. diomedea</i>	0.00		0.12	M	0.19	0.4:1	0.27	0.9:1	0.29	1.2:1	0.00	
<i>E. distinguenda</i>	0.00		0.83	1.2:1	0.00		0.00		0.00		0.00	
<i>E. eximia</i>	1.52	1.1:1	7.99	0.9:1	11.12	1:1	24.66	1.0:1	13.98	1.3:1	4.53	0.8:1
<i>E. gibboides</i>	3.01	2.4:1	13.73	1.2:1	21.05	8.7:1	14.60	1.3:1	1.39	0.8:1	12.25	7.6:1
<i>E. hemigibba</i>	0.97	1.6:1	3.59	0.9:1	4.42	0.9:1	2.82	1.2:1	5.22	1.0:1	2.27	1.1:1
<i>E. mutica</i>	0.93	0.8:1	0.35	1.7:1	8.99	1:1	5.23	0.7:1	1.13	0.9:1	1.22	1.0:1
<i>E. pacifica</i>	0.85	1.1:1	0.13	1.0:1	0.12	1.8:1	0.04	H	0.19	1.2:1	0.15	H
<i>E. recurva</i>	11.28	1.3:1	7.23	1.2:1	21.67	1.2:1	28.36	1.0:1	36.34	0.8:1	14.99	1.1:1
<i>E. tenera</i>	0.00		0.45	1.6:1	0.00		0.34	0.7:1	0.00		0.00	
<i>N. flexipes</i>	0.22	0.4:1	0.64	2.1:1	2.36	1.1:1	0.47	1.2:1	0.29	2.7:1	0.82	1.4:1
<i>N. atlantica</i>	0.20	1.1:1	0.00		0.00		0.00		0.00		0.06	H
<i>N. difficilis</i>	5.24	1.2:1	2.75	0.9:1	5.93	1.7:1	0.58	2.1:1	1.20	1.0:1	14.22	0.6:1
<i>N. gracilis</i>	0.00		0.70	0.9:1	3.98	2.5:1	0.25	2.9:1	0.31	3.9:1	0.33	1.4:1
<i>N. tenella</i>	0.14	H	1.01	1.6:1	1.01	6.8:1	0.18	3.1:1	0.58	3.0:1	1.06	1.5:1
<i>N. simplex</i>	4.36	1.3:1	1.12	1.8:1	3.54	1.3:1	0.60	1.5:1	1.08	1.7:1	24.44	2.2:1
<i>S. abbreviatum</i>	0.00		0.00		0.07	H	0.00		0.00		0.00	
<i>S. affine</i>	48.44	2.3:1	11.67	1.8:1	46.46	2.0:1	12.39	1.3:1	8.95	1.7:1	25.88	1.5:1
<i>S. carinatum</i>	0.00		0.00		0.06	H	0.05	H	0.00		0.07	H
<i>S. elongatum</i>	0.00		0.08	H	0.00		0.00		0.00		0.00	
<i>S. longicorne</i>	6.96	3.4:1	1.59	2.0:1	0.75	10.8:1	0.05	H	0.21	1.7:1	3.74	2.4:1
<i>S. maximum</i>	0.00		0.00		0.00		0.00		0.00		0.00	
<i>S. suhmii</i>	0.00		0.00		0.00		0.13	H	0.07	M	0.00	
<i>T. gregaria</i>	42.32	1.1:1	2.26	0.8:1	13.87	1.1:1	0.20	1.1:1	2.05	0.3:1	12.65	1.3:1
<i>T. spinifera</i>	0.26	2.1:1	0.05	H	0.00		0.00		0.00		0.00	
<i>T. astylata</i>	0.07	H	0.45	0.5:1	0.37	0.8:1	0.10	M	0.13	H	0.20	H

En la región costera, uno de los cambios más notables durante los eventos cálidos fue la fluctuación en la abundancia de eufáusidos adultos (Figura 20). Durante El Blob (1408 y 1412) la abundancia presentó valores bajos (13 y 21 ind/1000 m³ respectivamente). Durante un año típico (2005) también se presentó una baja abundancia en verano (24 ind/1000 m³), pero en invierno la abundancia fue diez veces mayor (211 ind/1000 m³). Durante El Niño, se observó alta abundancia de adultos en otoño (1510) e invierno

(1601) pero disminuyó fuertemente en la primavera (1604), con 452, 262 y 17 ind/1000 m³ respectivamente. Los valores observados durante los cruceros 1510 y 1604 contrastan con los del otoño y primavera de 2005 (115 y 128 ind/1000 m³). La abundancia más alta ocurrió en otoño de 2017 con 1,341 ind/1000 m³.

La composición fue preponderantemente de adultos *N. simplex*, particularmente para los cruceros 1412, 1510, 1601 y 1710, con porcentajes mayores de 94%. Durante el crucero 1408 los adultos representaron un bajo porcentaje en la comunidad, comparado con un verano normal (37 contra 65% respectivamente). Los adultos de *S. affine* durante el 1408 fueron igualmente importantes (37%) que *N. simplex*, aunque debe tomarse en cuenta que la abundancia absoluta fue baja (ambas especies tuvieron 5 ind/1000 m³).

En cuanto a la proporción de sexos de *N. simplex*, en el invierno de El Blob (1412) se observó la mayor razón hembras: machos (3:1) y las menores en los cruceros 1408 y 1510 (1.3:1 y 1.4:1 respectivamente). Durante un año típico, las razones más altas fueron observadas en invierno y primavera (1.8:1 en 0501 y 2.5:1 en 0504) y en verano- otoño fueron cercanas a 1:1.

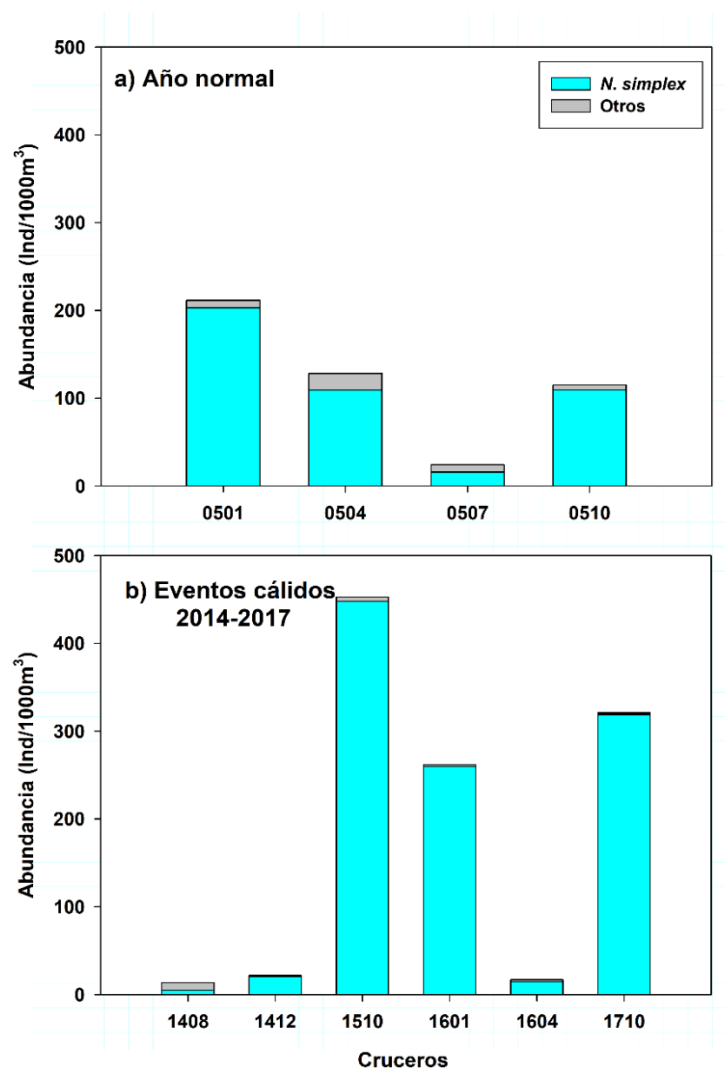


Figura 20. Composición y abundancia en media geométrica de adultos de la región costera. a) Año normal 2005. b) Eventos cálidos 2014-2016 y después de estos eventos (octubre 2017). Las barras muestran las medias geométricas apiladas por especie.

3.4. Relación de larvas caliptopis con la temperatura superficial del mar

El tiempo promedio de desarrollo desde la eclosión hasta la fase larval caliptopis reportado por algunos autores es de 3.5 a 4.5 días (Gopalakrishnan, 1973; Ross, 1981). Tomando en cuenta el tiempo de desarrollo, las larvas caliptopis se consideran un indicador inmediato de actividad reproductiva de organismos adultos. En esta sección se describe la abundancia de larvas tempranas caliptopis de las especies de eufúsidos más representativas en relación con las condiciones de temperatura a 10 m, bajo condiciones normales de 2005 y los eventos anómalamente cálidos de 2014-2017.

En la figura 21 se presenta una gráfica que contextualiza las condiciones térmicas a 10 m de profundidad que se presentaron durante un año normal 2005 y los eventos cálidos de 2014-2017. Donde las barras apiladas corresponden al número de muestras por crucero en función de la temperatura. En un año normal (Figura 21a), el rango de temperatura fue de 11 a 20°C, con la mayor frecuencia en los 16-17°C, en su mayoría correspondientes a los cruceros de invierno (0501) y primavera (0504), y en mayor frecuencia verano y otoño (0507 y 0510). En las temperaturas más altas, de 19 – 20°C fueron propias de los cruceros de verano (0507) y otoño (0510). En contraste, las muestras del periodo cálido 2014-2017 (Figura 21b) presentaron temperaturas en un rango de 14 a 25°C. En este periodo, se observa una distribución trimodal: 1) un mayor número de muestras de los 16-17° correspondieron en su mayoría a los cruceros de invierno y primavera, 2) en el rango de 19-21°C, se encontraron los cruceros de El Blob (1408 y 1412), así como el otoño de 2017 (1710), 3) las temperaturas más altas fueron de 23-25°C correspondientes al crucero de otoño (1510).

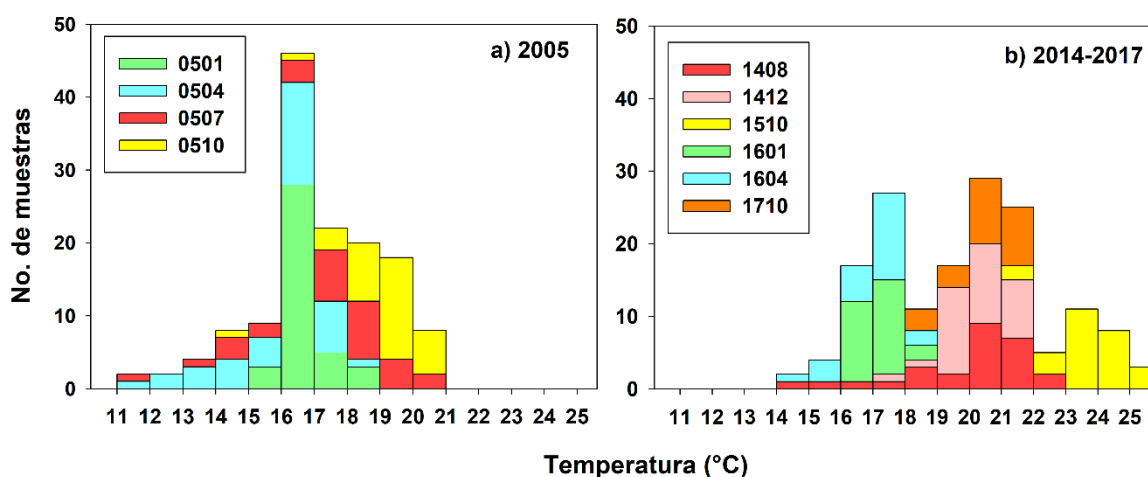


Figura 21. Número de muestras por intervalo de 1°C de temperatura registrada a 10 m de profundidad, durante a) Año normal 2005, b) eventos cálidos 2014-2017. Las barras apiladas representan el número de muestras de zooplancton coloreadas por crucero.

A continuación, se describe la presencia y abundancia de larvas en función de la temperatura de las especies de transición (Figura 22) y aquellas con afinidad a aguas cálidas (Figura 23).

Durante condiciones normales los caliptopis de *N. simplex* presentaron abundancias larvales máximas dentro de un rango de temperatura de 11-14°C con abundancias que fluctuaron entre 98-523 ind/1000 m³ (Figura 22a). A pesar del bajo número de muestras a dichas temperaturas, se encontraron abundancias

altas, evidenciando una intensa actividad reproductiva de organismos adultos en temperaturas templadas. La abundancia de caliptopis a temperaturas mayores (15 a 20°C) fue menor, fluctuando entre 2 a 25 ind/1000 m³, a pesar de que el número de muestras analizadas fue mayor. Bajo condiciones contrastantes de 2014-2017 la abundancia más alta de larvas caliptopis se registró a 15°C con media geométrica de 269 ind/1000 m³, presente en 3 muestras (Figura 22b). La abundancia de larvas para esta especie se mantuvo baja a 14°C con 29 ind/1000 m³, así como en un rango de 16-25°C con 0.53-7.23 ind/1000 m³.

Las larvas caliptopis de *N. difficilis* en condiciones normales (2005) presentaron abundancia máxima de 313 ind/1000 m³ a 13°C en 4 muestras analizadas (Figura 22c). Mientras que la abundancia de larvas fue menor en un rango de temperatura de 14° a 20°C con fluctuaciones de entre 7-16 ind /1000 m³ a pesar de encontrarse presentes en un mayor número de muestras. En contraste, durante los eventos cálidos, la abundancia más alta de larvas caliptopis fue de apenas 19 ind /1000 m³ a 14°C, presentes en dos muestras analizadas (Figura 22d). La abundancia de caliptopis permaneció baja 0.60 – 5.42 ind /1000 m³ de 15 a 25°C, indicando un ambiente desfavorable para la reproducción de esta especie.

En cuanto a *T. gregaria* la abundancia máxima fue de 20 ind /1000 m³ presentes en 2 muestras a 13°C durante 2005 (Figura 22e). La abundancia se mantuvo baja en un rango de temperatura de 14 a 20°C con 0.43 a 3.18 ind /1000 m³. En contraste, durante los eventos cálidos la abundancia de larvas caliptopis fue inferior a 1 ind /1000 m³, presentes en un total de 10 muestras correspondientes a temperaturas de 16°, y de 18°-21° C (Figura 22f), evidenciando una escasa actividad reproductiva en la zona de estudio.

En condiciones normales, las larvas caliptopis de *T. spinifera* presentaron sus máximas abundancias a los 11 y 13°C, con 294 y 147 ind /1000 m³, presentes en 2 y 4 muestras analizadas respectivamente (Figura 22g). La abundancia de larvas de esta especie disminuyó abruptamente a 8 y 2 ind /1000 m³ a 14 y 15°C y estuvieron ausentes a temperaturas mayores, evidenciando la afinidad de esta especie a temperaturas frías. En contraste, durante los eventos cálidos, la abundancia de larvas caliptopis fue extremadamente baja con 17 ind /1000 m³ a 15° C, presentes en 3 muestras y fluctuaron entre 0.11 y 3 ind /1000 m³ a 14°, 19 y 21°C, con presencia en una muestra (Figura 22h).

Otra de las especies de la zona de transición característica de la CC es *E. pacifica*, durante condiciones normales (2005) la abundancia de larvas caliptopis fue máxima a una temperatura de 11°C con 77 ind/1000 m³, sin embargo, para el periodo asociado a los eventos cálidos (2014-2017) no se registró la presencia de larvas caliptopis en las muestras analizadas, lo cual es consistente con la abundancia extremadamente baja de adultos de esta especie.

En el caso de las especies con afinidad a aguas cálidas como *E. gibboides*, se encontró que en condiciones normales la abundancia máxima de caliptopis fue de 13 y 6 ind/1000 m³ a 17-18°C correspondientes a 12 muestras analizadas respectivamente (Figura 23a). Para los eventos cálidos se observó una tendencia similar, donde la abundancia más alta se registró a 16° C con 14 ind/1000 m³ en un total de 10 muestras analizadas, con valores inferiores de 1 ind/1000 m³ en un rango de temperatura de 19 a 24°C (Figura 23b).

Las larvas caliptopis de *Euphausia* G1A, durante 2005 presentaron abundancias máximas de 10 y 8 ind/1000 m³ a 17 y 18°C, presentes en 11 y 14 muestras respectivamente (Figura 23c). En contraste, durante los eventos cálidos se observó un notable incremento en la abundancia de larvas caliptopis a una temperatura de 16 y 17° C, con 24 y 44 ind/1000 m³, presentes en 12 y 21 muestras respectivamente. También estuvieron presentes en temperaturas más altas, con un segundo repunte de abundancia a los 22 y 23°C con 8 y 10 ind/1000 m³ (Figura 23d), lo cual indica que las especies de *Euphausia* que integran el G1A presentaron una reproducción activa en la zona de estudio durante los eventos cálidos asociados a El Blob 2014 y El Niño 2015-16.

La abundancia de larvas de *S. affine* durante un año normal se mantuvo inferior a 1 ind/1000 m³ en un rango de temperatura de 15° a 20°C (Figura 23e). Sin embargo, durante los eventos cálidos se registró un incremento de larvas, con abundancia máxima de 4 ind/1000 m³ en una temperatura de 22°C, pertenecientes a 3 muestras analizadas (Figura 23f).

De manera similar, la abundancia de *S. longicorne* durante un año normal se mantuvo inferior 1 ind/1000 m³ en un rango de temperatura de 15° a 19°C (Figura 23g). Durante los eventos cálidos se observó un ligero aumento en la abundancia de larvas caliptopis a 22°C, sin embargo, la abundancia se mantuvo inferior 1 ind/1000 m³ entre los 18 - 24 °C (Figura 23h).

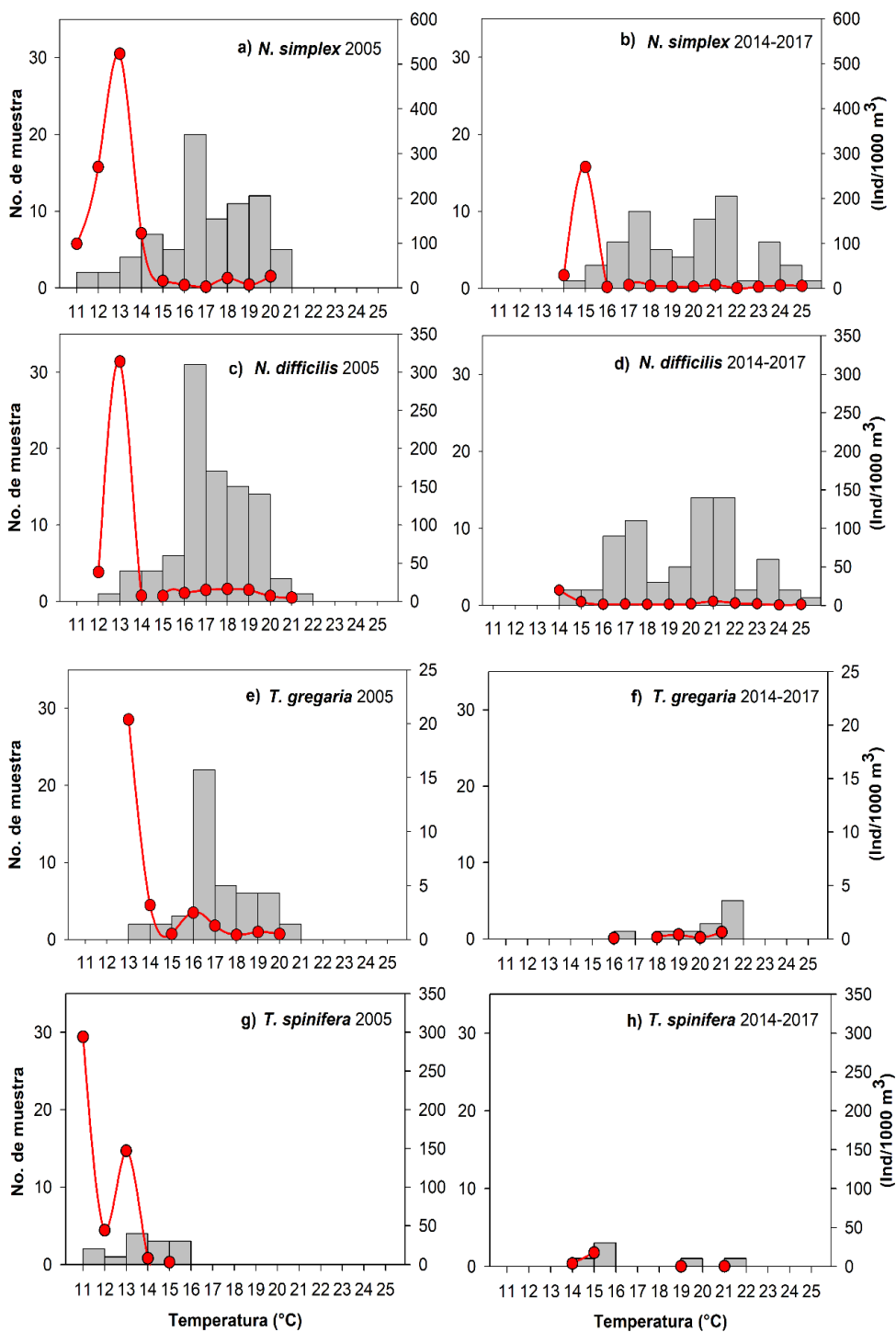


Figura 22. Presencia y abundancia de larvas calítopis de las especies de transición en función de la temperatura a 10 m de profundidad durante 2005 (a, c, e, g) y el periodo cálido de 2014-2017 (b, d, f, h). Las barras corresponden al número de muestras en las que se encontró presencia de calítopis (eje primario) y los puntos rojos representan la media geométrica de su abundancia por cada grado de temperatura (eje secundario).

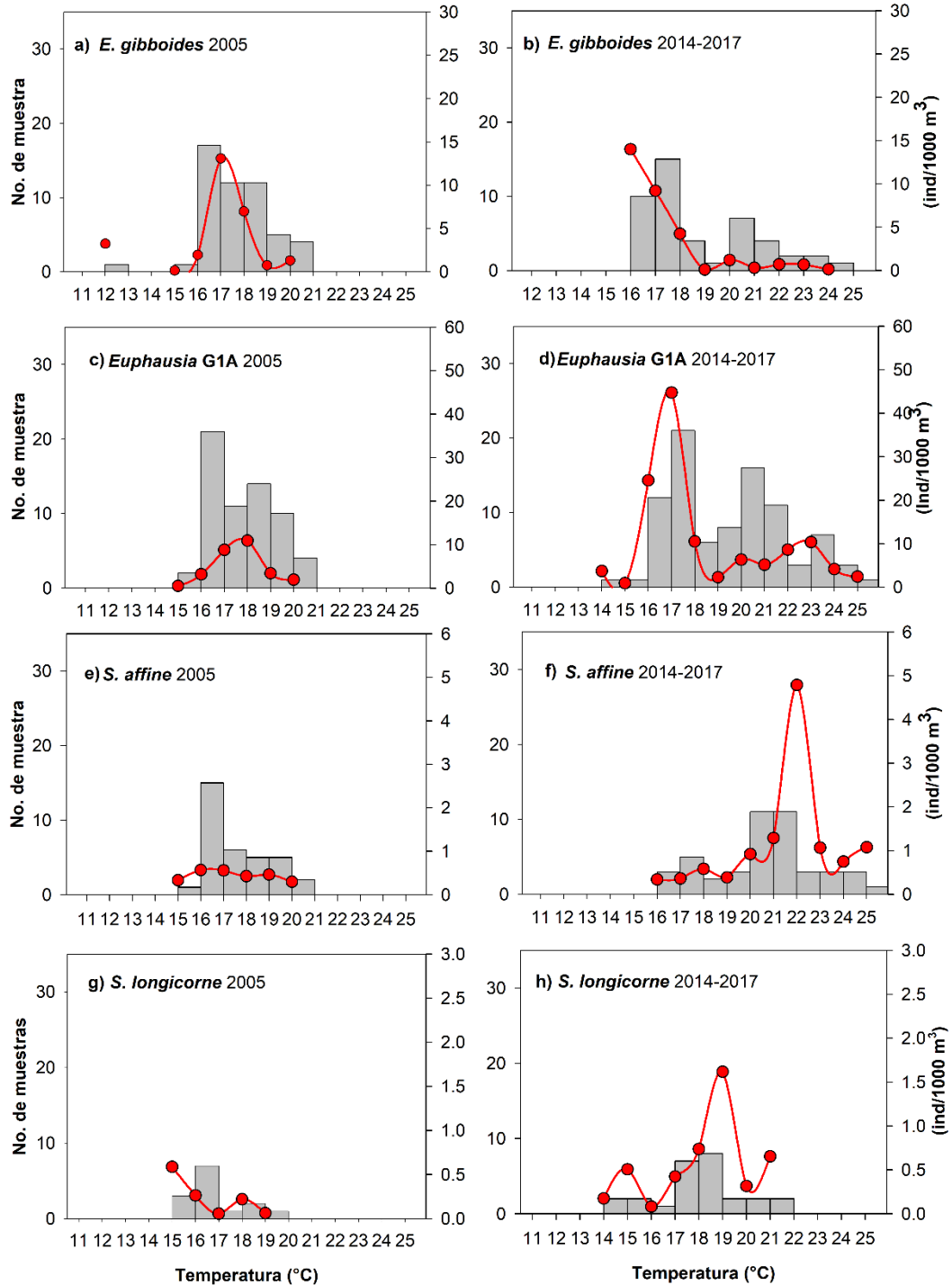


Figura 23. Presencia y abundancia de larvas calíptopis de las especies con afinidad a agua cálida en función de la temperatura a 10 m de profundidad durante 2005 (a, c, e, g) y el periodo cálido de 2014-2017 (b, d, f, h). Las barras corresponden al número de muestras en las que se encontró presencia de calíptopis (eje primario) y los puntos rojos representan la media geométrica de su abundancia por cada grado de temperatura (eje secundario).

3.5. Distribución de las especies de eufáusidos

Los mapas que se muestran a continuación corresponden a la distribución de eufáusidos durante el periodo de estudio. Para graficar la distribución de eufáusidos se utilizaron muestras diurnas y nocturnas. Como referencia se muestra su distribución a una escala más amplia para el Pacífico Noreste, según los mapas descritos en Brinton (1962) y Brinton et al. (2000).

Dentro de las especies de transición se encuentra *E. pacifica*, con afinidad a aguas frías, su distribución se extiende tanto al subártica como a regiones norteñas de la Corriente de California donde puede llegar a alcanzar abundancias mayores de 5000 ind/1000m³ (Figura 24a). Durante el periodo de eventos cálidos asociados a El Blob y El Niño, *E. pacifica* fue una de las especies cuya distribución presentó alteraciones, quedando restringida hacia regiones más norteñas (Figura 24b). Durante el verano de El Blob (1408) se observaron abundancias mayores en las estaciones ubicadas al norte y también en la línea 120, pero en los cruceros restantes la presencia de esta especie fue extremadamente baja o nula. En primavera de El Niño (1604) se observaron unas cuantas estaciones en la zona costera con abundancia ligeramente mayor, como una probable respuesta a los eventos de surgencias. En otoño de 2017 la presencia de organismos siguió siendo extremadamente baja. Un patrón similar se observó en la distribución de *T. spinifera*, con un notable incremento en las estaciones costeras durante la primavera de 2016 (Anexo, Figura 35).

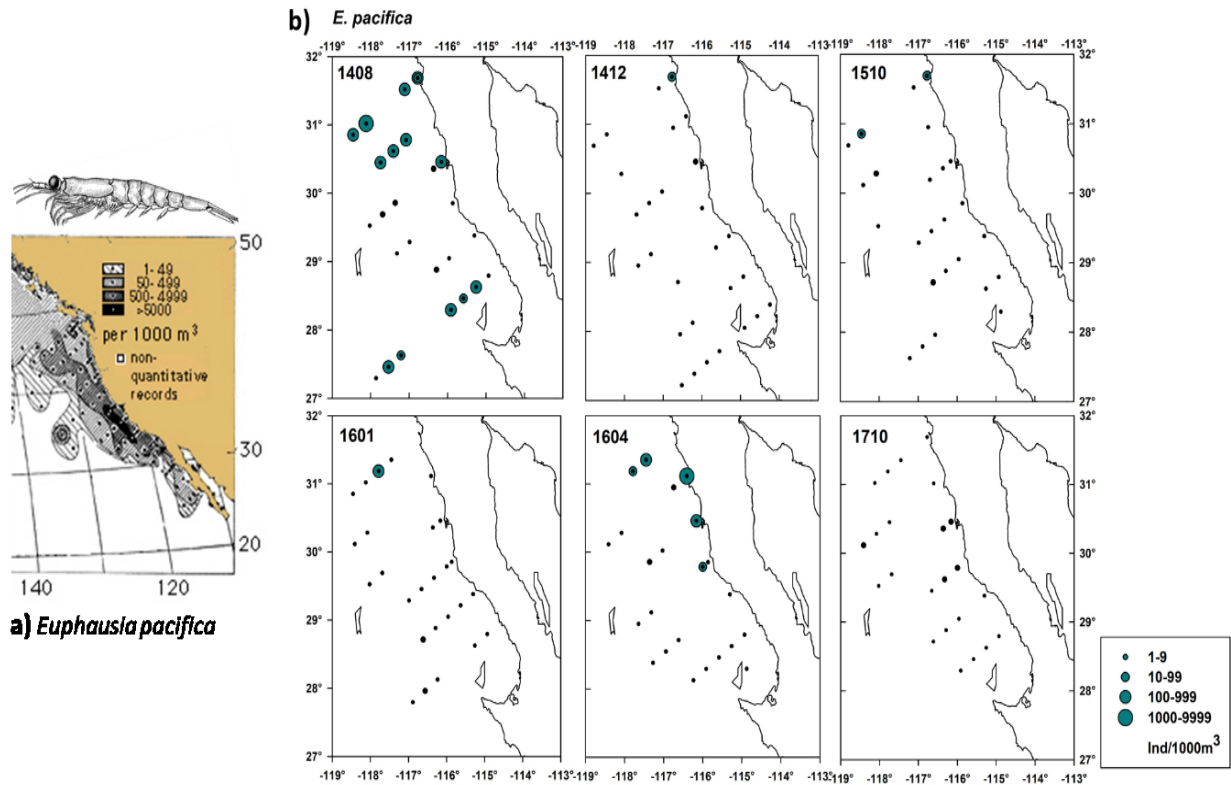


Figura 24. Distribución de *Euphausia pacifica*: a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017. En esta y sucesivas figuras, los símbolos en color indican que la especie estuvo presente y su tamaño corresponde a la abundancia. Los puntos negros pequeños indican muestras analizadas donde no estuvo presente la especie.

N. difficilis es otra especie de transición, endémica del Pacífico Norte con afinidad a aguas frías, y se encuentra distribuida a lo largo de la Corriente de California (Figura 25a). Como se documentó anteriormente, *N. difficilis* presentó una disminución importante en la abundancia durante los eventos cálidos asociados a El Blob y El Niño. A pesar de ello se observó una distribución relativamente amplia de esta especie durante el periodo de estudio. Durante el verano de 2014, la distribución de *N. difficilis* fue uniforme entre la región costera y oceánica. Sin embargo, en invierno de El Blob (1412) la distribución fue principalmente costera. En verano de El Niño (1510) la distribución fue uniforme con abundancias bajas tanto en la zona costera como en la zona oceánica. En invierno y primavera de El Niño (1601 y 1604) se observó un incremento en la abundancia desde el océano hacia la costa, lo cual podría sugerir un acarreo de organismos, así como mayores abundancias en la región norte principalmente en primavera, como una respuesta a las surgencias costeras. En otoño de 2017 la distribución tanto en la zona costera como oceánica fue uniforme con un evidente aumento en la abundancia de organismos, principalmente en la

región norte (Figura 25b). La distribución de *T. gregaria* (Anexo, Figura 34) presentó una situación intermedia entre la observada por *N. difficilis* y *E. pacifica*. Si bien *T. gregaria* no estuvo tan restringida en su distribución como lo estuvo *E. pacifica*, si se observó un repliegue de *T. gregaria* hacia el norte en los cruceros de invierno (1412 y 1601).

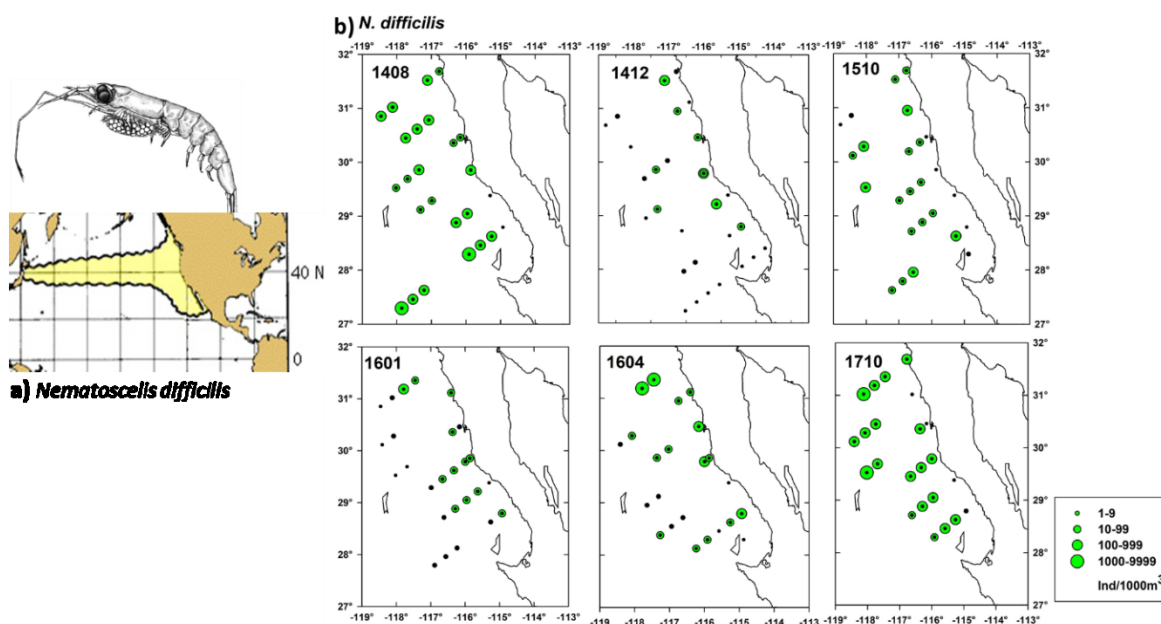


Figura 25. Distribución de *Nematoscelis difficilis*: a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

Otras especies de transición, que mostraron una distribución amplia durante el periodo de estudio fueron *N. simplex* y *E. gibboides*. *N. simplex* presentó una tendencia costera, característica de esta especie. Sin embargo, algunas estaciones costeras tuvieron baja abundancia en los cruceros 1408 y 1601 (Anexo Figura 31). En contraste *E. gibboides* mostró una tendencia oceánica (Anexo Figura 32).

E. recurva fue la especie más representativa de las que habitan del giro central del Pacífico Norte (Figura 26a). La distribución de *E. recurva* durante El Blob fue principalmente oceánica, particularmente en invierno (1412), cuando se observó un decremento importante en la abundancia de organismos en la región costera y ausencia de esta especie en las líneas 117-120. *E. recurva* tuvo una mayor presencia durante los cruceros de 2016, con un aumento en la abundancia en las estaciones más oceánicas durante la primavera (1604) de la región sur. En otoño de 2017 la distribución de organismos fue principalmente en la región sur de la zona oceánica con abundancias mínimas en la zona costera y en la región norte

(Figura 26b). Otras especies del giro central, como *E. hemigibba* y *E. mutica* mostraron una distribución más amplia durante El Niño, principalmente en octubre de 2015 aunque mantuvieron una tendencia oceánica (Anexo Figuras 37 y 38). En cambio *T. astylata* fue muy escasa en la zona de estudio durante todo el periodo analizado (Anexo Figura 39).

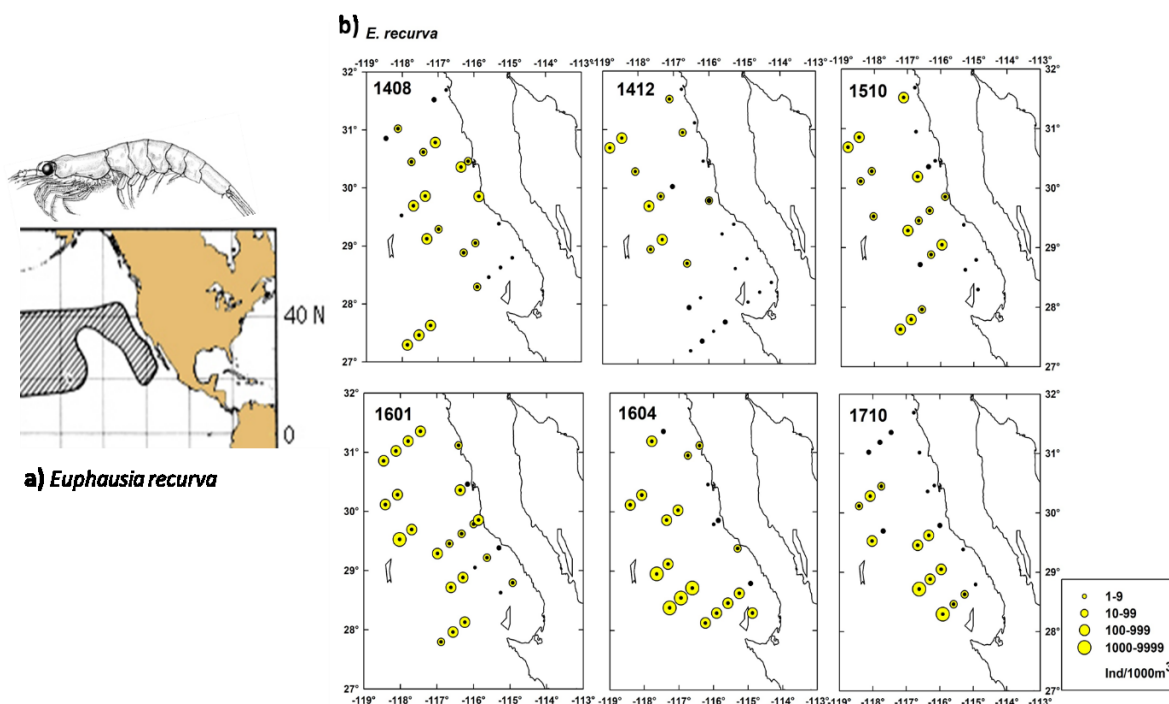


Figura 26. Distribución de *Euphausia recurva*: a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

S. affine es afín a aguas cálidas-templadas y se encuentra distribuida en todos los mares tropicales y subtropicales. Esta especie contiene un complejo de variedades o formas regionales, entre las que se encuentran la forma de la Corriente de California y la forma Ecuatorial oriental (Brinton 1962), en la región de estudio domina la forma de la CC (Figura 27a). En verano de El Blob (1408) la distribución de *S. affine* se mantuvo uniforme en la región oceánica y costera, disminuyendo su abundancia en invierno (1412) principalmente en la región sur y en la zona costera. Durante El Niño (1510, 1601, 1604) estuvo presente en casi todas las estaciones. En otoño de 2017 la distribución de organismos fue principalmente oceánica con abundancias mayores que en las estaciones de la región costera (Figura 27b). La distribución de *S. longicorne* (Anexo Figura 42) fue similar a la de *S. affine* durante 2014-2015, pero en 2016 disminuyó su presencia, estando ausente en muchas estaciones de la región norte. Otra especie cosmopolita, *N. tenella*,

tuvo menor presencia en la región, pero se observó una distribución más replegada hacia los transectos 113-120 durante el crucero 1710. Mientras que en el periodo cálido estaba más dispersa en toda el área (Anexo Figura 41). La especie mesopelágica *N. flexipes*, mostro cambios en su distribución, estando escasamente presente en el norte con una tendencia oceánica en el sur durante el crucero 1412, mientras que se observó que en el otoño de El Niño (1510) penetró en el región por estaciones más cercanas a la costa (Anexo Figura 40).

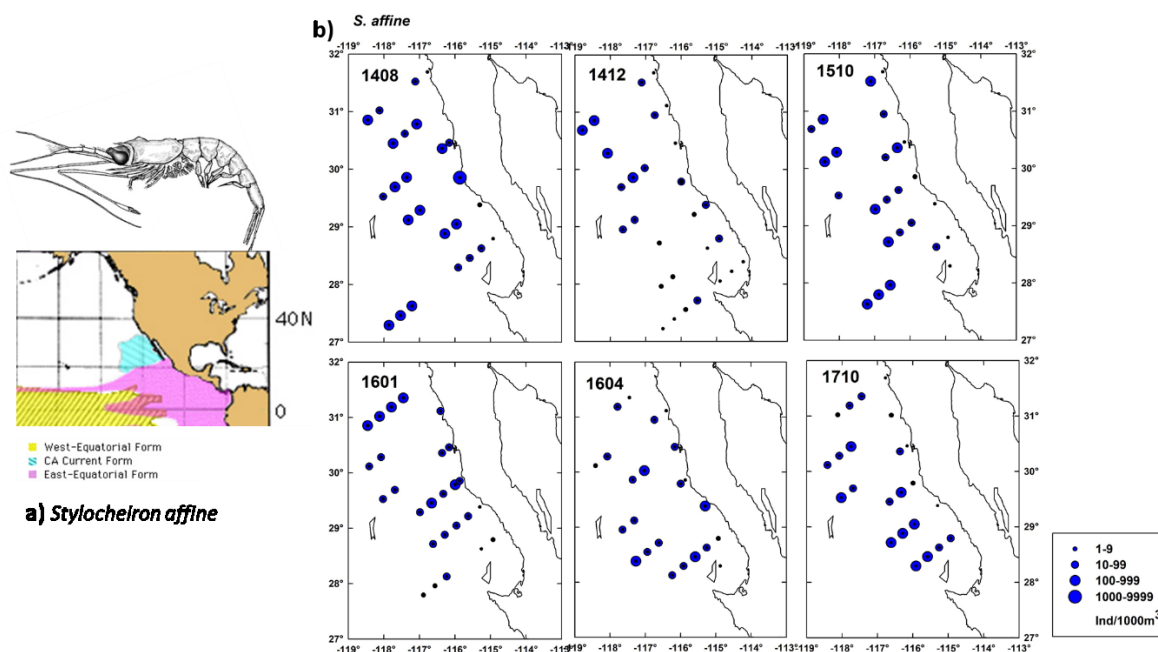


Figura 27. Distribución de *Stylocheiron affine*: a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

E. eximia es una especie con afinidad a aguas cálidas, y es endémica del Pacífico ecuatorial oriental y, la región sur de la Corriente de California (Figura 28a). Como se describió anteriormente, durante los eventos de El Blob y El Niño, *E. eximia* presentó un incremento significativo en su abundancia. En cuanto a su distribución en la zona de estudio (Figura 28b) se observa que en verano de El Blob (1408) *E. eximia* tuvo una distribución amplia, mientras que en invierno (1412) su distribución fue amplia principalmente en la región sur. Durante el evento de El Niño (1510, 1601 y 1604) la distribución se amplió abarcando la región oceánica y costera, así mismo se observó un desplazamiento hacia el norte con abundancias altas de organismos. Después de los eventos cálidos, en el otoño de 2017 se observó un decremento de abundancia en la región norte con una distribución principalmente oceánica con abundancias bajas en la zona costera.

La distribución de las larvas *Euphausia* G1A (Anexo, Figura 33) es muy similar a la observada en la distribución de *E. eximia* (fases juvenil y adulta), por lo que es probable que un alto porcentaje de estas larvas pertenezcan a dicha especie. Otra especie ecuatorial que incremento durante el otoño de El Niño (1510) fue *N. gracilis*, estando presente en casi todas las estaciones. Esto contrasta con su escasa presencia en otros cruceros (Anexo Figura 36).

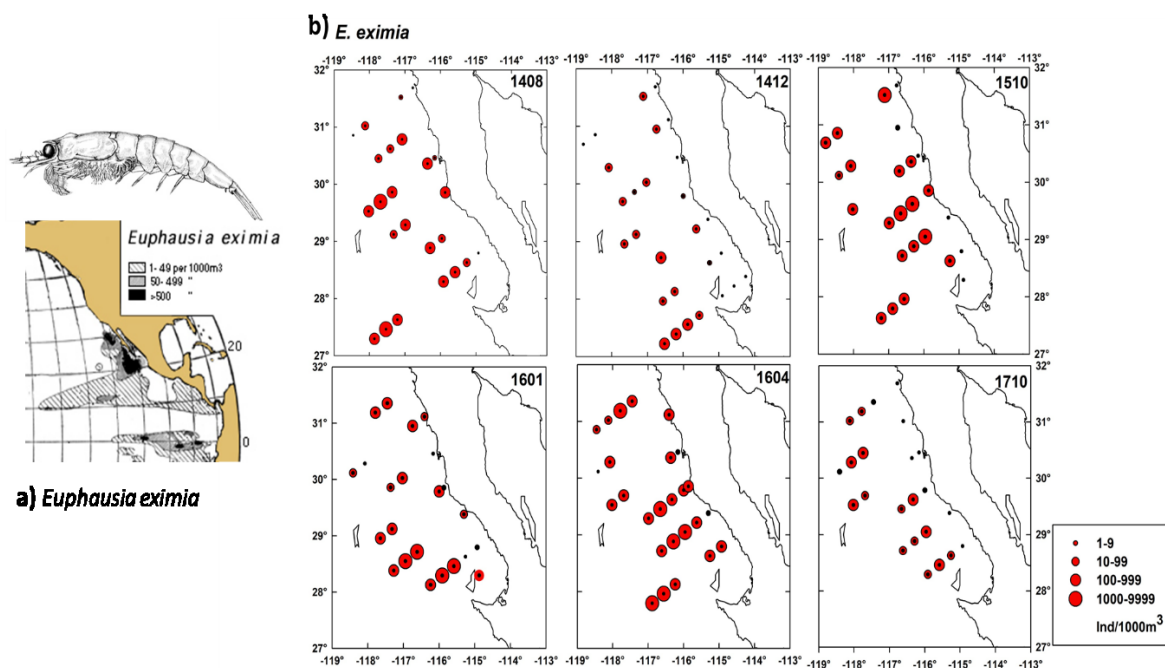


Figura 28. Distribución de *Euphausia eximia*: a) En el Pacífico Noreste (tomado de Brinton 2000), b) frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

3.6. Acoplamiento de la comunidad de eufáusidos y las variables ambientales

Los tres primeros ejes del ACC indicaron que las variables ambientales explican el 28% de la variabilidad de la comunidad de eufáusidos considerando tanto el periodo cálido de 2014-2017 como un año normal. El primer eje presentó el 19.6% de la varianza total con cargas negativas altas para la profundidad de la capa de mezcla y el oxígeno a 200 m de profundidad. El segundo eje contuvo el 5.7% de la varianza explicada con cargas positivas altas para la temperatura y la salinidad a 10 m. El tercer eje representó el 2.8% de la varianza explicada con cargas significativas para tres variables: negativa para la temperatura a 200 m, y positivas para la temperatura a 10 m y oxígeno a 200 m (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica, se registran las puntuaciones o scores de las variables ambientales que explican la variabilidad de las especies de eufáusidos. Los valores resaltados indican correlaciones significativas (≥ 0.50).

Ejes canónicos	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.164	0.048	0.023
Varianza explicada	19.6	5.7	2.8
Varianza acumulada	19.6	25.3	28.1
Correlación de Pearson	0.842	0.747	0.599
Correlación entre especies y variables			
Temperatura 10 m	-0.42	0.58	0.52
Salinidad 10 m	-0.40	0.87	-0.11
Clorofila superficial	0.31	0.43	-0.15
Temperatura 200 m	0.13	0.37	-0.52
Salinidad 200 m	0.48	0.32	-0.43
Oxígeno 200 m	-0.53	-0.08	0.55
Profundidad de capa de mezcla	-0.76	-0.29	-0.48

Al graficar los dos primeros ejes del ACC (Figura 29), se observó que algunas especies del giro central (*E. mutica* y *T. astylata*) y de origen ecuatorial (*E. diomedae*, *E. tenera* y *N. gracilis*) mostraron cargas altas negativas en el eje -1 covariando con la profundidad de la capa de mezcla (PCM) y oxígeno a 200 m. En contraste las especies subárticas de transición *E. pacifica* y *T. spinifera* respondieron de forma inversa a dichas variables. La respuesta en el eje -2, donde se ubicaron las condiciones de temperatura a 10 m y salinidad a 10 m presentaron correlación significativa con *N. gracilis* y *E. eximia* principalmente, mientras que se observó una relación más estrecha con la temperatura a 200 m (en el caso de *S. abbreviatum* y *N. flexipes*). (En Tabla 10 del Anexo se muestran los valores de las cargas para las especies de eufáusidos).

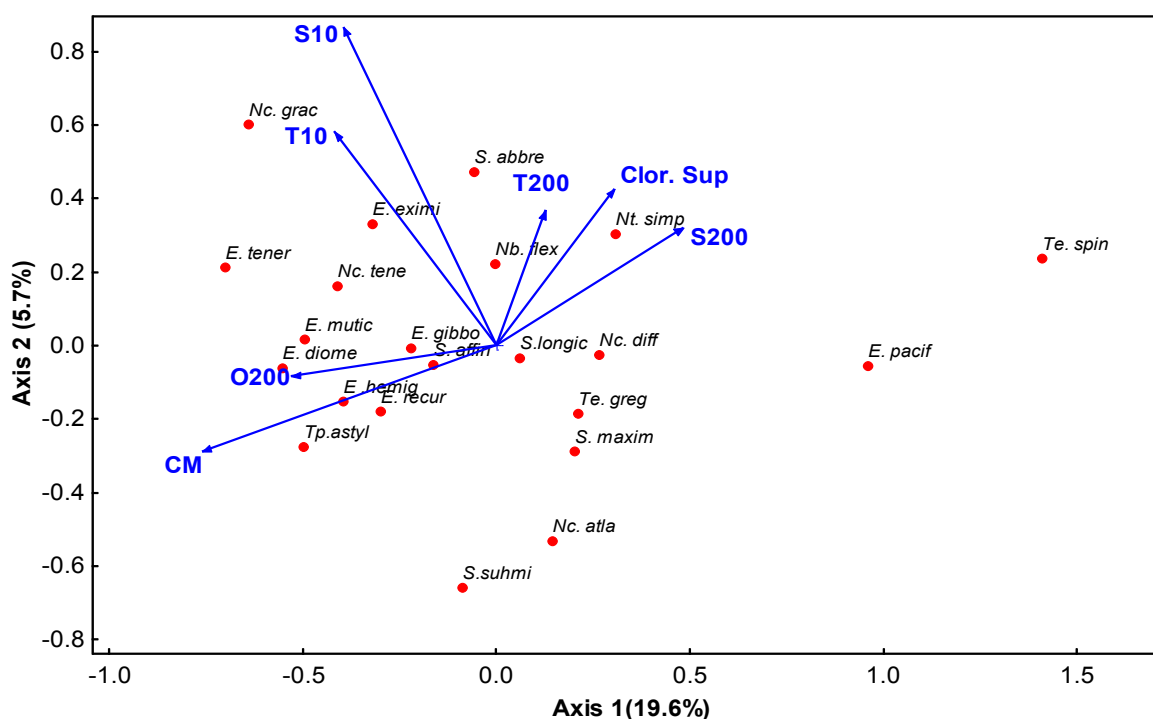


Figura 29. Análisis de correspondencia canónica entre las especies de eupáusidos (puntos) y variables ambientales (flechas): Temperatura 10 m (T10), salinidad 10 m (S10), clorofila superficial (Clor. Sup), temperatura 200 m (T200), salinidad 200 m (S200), oxígeno 200 m (O200) y profundidad de la capa de mezcla (CM).

En el biplot correspondiente a las estaciones de muestreo, se encontró una separación a lo largo del eje 1 de los eventos cálidos de El Blob, El Niño y un año normal (Figura 30). Las estaciones de muestreo de El Blob y El Niño se agruparon principalmente hacia valores negativos 1, en la misma dirección que las variables PCM y oxígeno a 200 m, indicando que en los eventos cálidos la capa de mezcla era más profunda y bien oxigenada. A lo largo del eje 2 los eventos cálidos se situaron en la misma dirección que la temperatura y salinidad a 10 m. El grupo de estaciones del año normal (2005) se ubicaron en dirección opuesta a las condiciones de temperatura a 10 m y salinidad a 10 m con mayor dispersión a lo largo del eje 1, lo cual puede ser explicado a la variación estacional. En cuanto al otoño de 2017, posterior a los eventos cálidos, las estaciones se observaron entre la nube de puntos del periodo cálido y el año normal, con bajas cargas tanto en el eje 1 como en el eje 2.

Si se contrastan las gráficas de las figuras 29 y 30, es posible observar como las especies tropicales que covarían positivamente con las condiciones de temperatura y salinidad superficial coinciden con las posiciones de las estaciones de muestreo de El Blob y El Niño, mientras que las especies subárticas y de la zona de transición características de la CC se agrupan en dirección contraria, en coincidencia con la nube de puntos de un año normal.

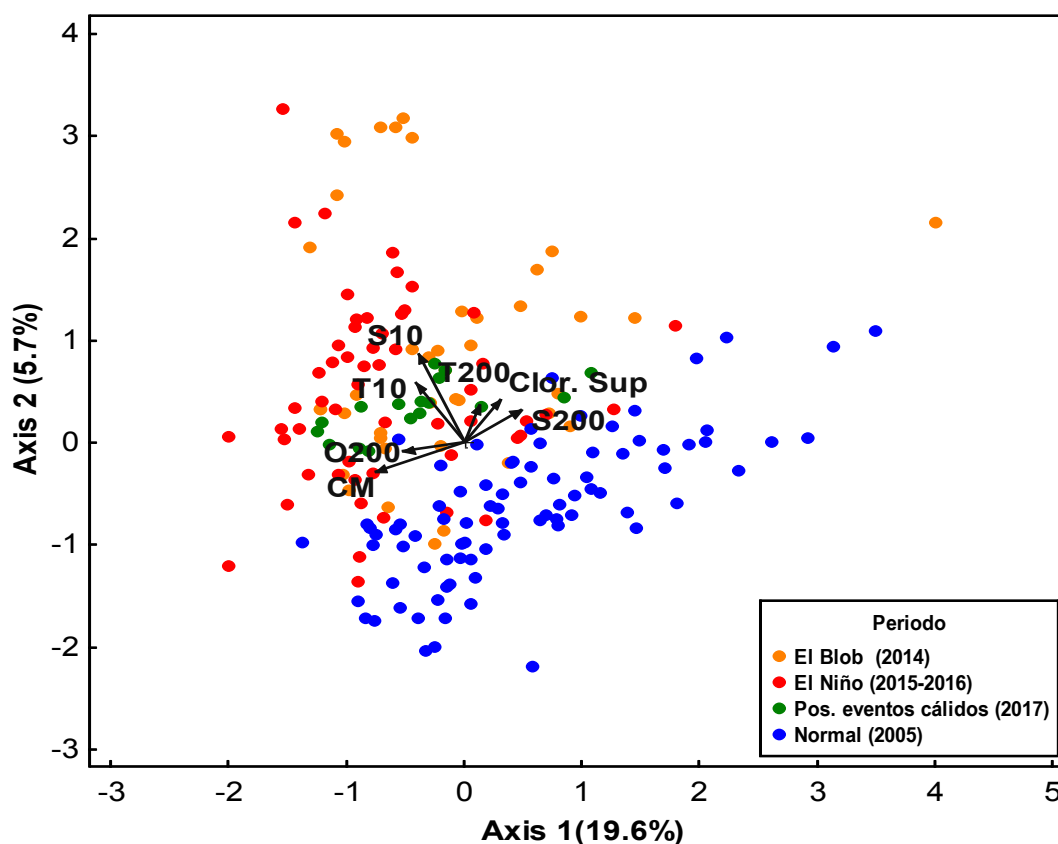


Figura 30. Análisis de correspondencia canónica mostrando las estaciones de muestreo coloreadas por periodos climáticos. Las flechas indican las variables ambientales como en la Figura 29.

La comparación entre los grupos de periodos observados en el ACC (El Blob, El Niño, un año posterior a los eventos cálidos y un año normal), mediante el análisis PPMR, arrojó diferencias estadísticamente significativas entre las múltiples comparaciones posibles (Tabla 8), el estadístico T reveló que existe una fuerte separación entre el grupo de El Niño y un año normal, mientras que la separación entre el grupo de El Blob con el año posterior a los eventos cálidos es corta pero estadísticamente significativa.

Tabla 8. Comparaciones entre grupos mediante PPMR n= número de estaciones comparadas, A= descriptor de homogeneidad dentro de los grupos.

Comparación entre periodos	n	Estadístico T	A	p
El Blob vs El Niño	41/55	-11.318	0.032	0.000
El Blob vs Pos. Eventos cálidos	41/17	-7.880	0.041	0.000
El Blob vs Año normal	41/83	-18.130	0.043	0.000
El Niño vs Pos. Eventos cálidos	55/17	-13.546	0.055	0.000
El Niño vs Año normal	55/83	-43.301	0.096	0.000
Pos. Eventos cálidos vs Año normal	17/83	-11.254	0.033	0.000

Capítulo 4. Discusión

Los efectos de las condiciones anómalamente cálidas sobre el ecosistema marino se han documentado principalmente en la región norte y centro del SCC. Sin embargo, para las costas de Baja California se han reportado pocos trabajos sobre el impacto de El Blob y El Niño 2015-16 en grupos de zooplancton, de forma particular en eufáusidos. Las condiciones extraordinarias en la TSM asociadas a El Blob y El Niño prevalecieron durante un periodo prolongado de 2-3 años en el SCC (Di Lorenzo y Mantua, 2016), el cual se mantuvo dominado por anomalías de temperatura superiores a los 3°C, junto con anomalías negativas de clorofila y nutrientes. De manera similar, se encontró que para la región de Baja California las anomalías positivas de temperatura y las anomalías negativas de clorofila se mantuvieron durante 2014-2016. Para las costas de Baja California Gómez-Ocampo et al. (2018) reportaron anomalías positivas de temperatura de 2°C en la línea 100 de IMECOCAL, mientras que para las líneas más al sur las anomalías alcanzaron 5°C. Las anomalías de clorofila para la región más sureña (línea 130) alcanzaron valores de -3.5 mg m^{-3} por arriba de los 20 m de profundidad y anomalías negativas de clorofila de -0.15 mg m^{-3} asociadas a El Blob y El Niño 2015-16.

Durante 2015-16, Vazquez y Valdes, (2018) reportaron para la región frente a California valores bajos de salinidad en la parte superficial del mar, así como un aumento en la estratificación de la columna de agua asociada a El Blob. De forma similar Zhi et al. (2019) encontraron anomalías negativas de salinidad en la región de El Blob, siendo un prefactor del evento cálido, favoreciendo el aumento de la estratificación vertical. Sin embargo, estas observaciones no concuerdan con lo encontrado en este estudio. Tal como se observa en la serie de tiempo de la Figura 7 se registraron anomalías positivas de salinidad durante 2014-2016, a excepción de primavera de 2016 con una anomalía ligeramente negativa de -0.01 psu y en verano y otoño de 2017 con -0.03 y -0.04 psu . Por otro lado, en observaciones *in situ* en la región IMECOCAL, reportadas por Gómez-Ocampo et al. (2018) mostraron anomalías positivas de salinidad de 0.02 en las estaciones oceánicas de la región norte, y negativas en las estaciones costeras, mientras que, en la línea 120, se registraron anomalías negativas más intensas con un máximo de -0.2 .

Por otra parte, Freeland y Whitney, (2014) reportaron anomalías de viento con un flujo inusual desde el sur, que interrumpió el patrón típico de vientos. Además, se registraron vientos débiles que propiciaron una disminución en los eventos de surgencias costeras, a excepción de otoño-invierno de 2015 donde la aparición de vientos anómalamente fuertes contrarrestó las anomalías de temperatura y nutrientes en la parte norte de la costa de California (Cavole et al., 2016; Frischknecht et al., 2017). Lo cual es consistente

con las anomalías de surgencia negativas encontradas durante la mayor parte de 2014-2015 (Figura 8). Sin embargo, entre noviembre de 2015 y marzo de 2016 se registraron anomalías positivas de surgencias, lo que se vio reflejado en anomalías ligeramente positivas de clorofila en invierno de 2015-2016.

Durante los periodos de calentamiento de 2013-2015 los efectos en las condiciones oceanográficas como el aumento en la estratificación de la columna de agua, una pycnoclina más profunda y la disminución en el aporte de nutrientes, trajo consigo cambios desde la base de la red trófica, incluyendo cambios en la abundancia y composición de fitoplancton, que repercutió en la biomasa y composición del zooplancton (Cavole et al., 2016; Peterson et al., 2017; Gómez-Ocampo et al., 2018).

Frente a las costas de Oregón y Washington la comunidad de zooplancton presentó densidades de crustáceos (copépodos, eufáusidos y decápodos) extremadamente bajas, con una dominancia de grupos gelatinosos, los cuales se vieron beneficiados por el aumento de picoplancton y el ambiente oligotrófico (McClatchie et al., 2016; Peterson et al., 2017; Brodeur et al., 2019). Peterson et al. (2017) reportaron que la biomasa de copépodos de agua fría y ricos en lípidos decreció, mientras que los copépodos de agua cálida y pobres en lípidos aumentaron durante El Blob. Se destacó la presencia por primera vez de 14 especies de copépodos que son habituales del giro subtropical del Pacífico Norte, de la zona nerítica subtropical y una especie de aguas costeras japonesas (Peterson et al., 2017). Se menciona que las poblaciones de eufáusidos se vieron fuertemente afectadas durante el periodo de calentamiento anómalo (Cavole et al., 2016). En la región norte y centro del SCC se ha reportado una disminución en abundancia de especies subárticas (*Euphausia pacifica*, *Thysanoessa spinifera*) y un aumento de especies tropicales (Leising et al., 2015; Peterson et al., 2017; Lilly y Ohman, 2018).

En este estudio, se encontró que la abundancia de eufáusidos en la región de Baja California fue extremadamente baja en comparación con un año normal (2005). Además de las bajas abundancias, fue posible identificar cambios importantes en la composición de especies. Sin embargo, para poder evidenciar dichos cambios es importante mencionar que las poblaciones de eufáusidos también están sujetas a cambios estacionales (Brinton 1967b, 1973; Lavaniegos et al., 2010). Lavaniegos et al. 2010 reportan para la región norte de Baja California una dominancia de especies con afinidad a aguas frías como *T. gregaria*, *E. pacifica* y *T. spinifera* asociadas al periodo de surgencias (primavera-verano), para la región central *E. pacifica* y *T. spinifera* son dominantes en primavera y verano, mientras que a finales del año en condiciones más cálidas se observa una mayor presencia de *E. eximia*, mientras que *T. gregaria* presenta una distribución restringida al norte en otoño – invierno y *E. gibboides* presenta una distribución más oceánica en primavera que en verano - otoño. En verano de El Blob se registró un aumento de especies

con afinidad cálida como *E. eximia*, *E. recurva* y *E. gibboides*, posteriormente en invierno de El Blob 2014-2015 la abundancia de eufáusidos fue extremadamente baja, las especies típicas de la CC como *E. pacifica*, *N. difficilis* y *T. spinifera* se vieron especialmente afectadas con valores de abundancia cercanos a cero. De forma consistente, diversos autores reportan para el norte de California y Oregón una disminución importante de eufáusidos durante El Blob. En la parte norte de California abundancia de eufáusidos se mantuvo por debajo del promedio, con la presencia inusual *N. simplex* y *E. eximia*, (Leising et al., 2015). Por otro lado, la biomasa de *E. pacifica*, decayó casi a cero frente a Oregón, y las tallas adultas fueron varios milímetros más pequeñas, mientras que se reporta la ausencia de adultos de *T. spinifera* (Peterson et al., 2017).

El cambio en la composición de especies fue más evidente durante el evento de El Niño 2015-2016 con un aumento importante en la abundancia de *E. eximia* y de larvas del G1A, mientras que las especies con afinidad a guas templadas como *E. pacifica*, *N. difficilis* y *T. gregaria* se mantuvieron en bajas abundancias durante ambos eventos cálidos. De manera similar, Lilly y Ohman, (2018) encontraron fluctuaciones en la biomasa de especies de eufáusidos, en particular un aumento en las especies cálidas *E. eximia* y *E. gibboides*, reiterando la disminución de la especie de agua fría *E. pacifica* a lo largo de las costas de California. Las condiciones anómalas del evento El Niño de 2015-2016 se asemejan a lo reportado para El Niño de 1997-1998, el cual fue uno de los más intensos con anomalías que superaron los 3°C (McPhaden, 1999). Marinovic et al. (2002) reportaron que durante El Niño 1997-1998 la abundancia de eufáusidos decayó en bahía de Monterey, principalmente las especies con afinidad a aguas frías como *E. pacifica* y *T. spinifera* en respuesta al aumento en temperatura superficial y la disminución de la productividad primaria; mientras que se incrementó, *N. simplex* asociado a un flujo costero hacia el polo. Durante El Niño de 1997-1998 para las costas de Baja California Lavaniegos y Ambriz-Arreola, (2012) describen a *E. eximia* como una de las especies indicadoras de la influencia de agua cálida, la cual fue dominante en la región centro y norte de Baja California. Brinton y Townsend, (2003) reportaron que, durante eventos cálidos como El Niño, *E. pacifica* y *T. spinifera* se ven afectadas negativamente, mientras que especies subtropicales como *E. eximia* y *E. gibboides* incrementan, siendo especies indicadoras de calentamiento anómalo.

En otoño de 2017, un año posterior a los eventos cálidos, presentó una composición de especies similar al otoño de 2005, lo cual sugiere que, en cuanto a composición de especies, la comunidad de eufáusidos se recuperó. Sin embargo, no se registró la presencia de *E. pacifica*, pero si se observó una recuperación de *N. difficilis*. De forma similar Lavaniegos y Ambriz-Arreola, (2012) reportaron que después de las condiciones cálidas de El Niño 1997-1998 *N. difficilis* se recuperó rápidamente en la región norte de Baja California, los mismos autores argumentan que para las especies *N. difficilis* y *T. gregaria* que viven por

debajo de la termoclina y que no son migradores verticales podrían sobrevivir mejor a los eventos de calentamiento en las capas superficiales del mar. Lilly y Ohman (2018) señalan que existe una tendencia en la comunidad de eufáusidos a regresar a las condiciones normales después de un año de los eventos anómalamente cálidos como El Niño, mientras que las especies tropicales no son capaces de establecerse y proliferar después de las perturbaciones en el ambiente.

Los cambios en la abundancia de fases larvales también son afectados por los eventos cálidos como El Niño (Brinton y Townsend, 2003; Linacre, 2004; Lavaniegos y Ambriz Arreola, 2012). En el presente estudio se encontró que durante El Blob las larvas de *Euphausia* G1A fueron dominantes a pesar de encontrarse presente las especies de transición, típicas del SCC, como *T. gregaria* y *N. difficilis*, cuyas larvas caliptopis y furciliarias respectivamente, fueron escasas, con valores cercanos a cero en invierno de 2014. Sin embargo, durante El Niño la abundancia de larvas de varias especies aumentó con una contribución importante de furciliarias de *Euphausia* G1A y *E. gibboides*, mientras que las larvas de las especies de transición *N. difficilis* y *T. gregaria* siguieron siendo poco abundantes y, en el caso de *E. pacifica* estuvieron ausentes. Cambios similares ocurrieron durante El Niño de 1997-98 (Linacre, 2004; Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012).

La abundancia de larvas caliptopis se puede considerar un indicador del desove de hembras adultas de eufáusidos, ya que el desarrollo embrionario y los periodos intermuda de los estadios metanauplio y caliptopis son muy cortos (Gopalakrishnan, 1973; Knigh, 1980; Ambriz-Arreola et al., 2015). La mayoría de los caliptopis encontradas en las muestras analizadas pertenecían a los estadios segundo y tercero, por lo que se estima que el desove de estos organismos podría haber ocurrido en un lapso de 4-7 días previos al momento en que fueron recolectados. Durante los eventos cálidos de El Blob y El Niño se encontró que las larvas caliptopis de *Euphausia* G1A presentaron sus mayores abundancias entre los 16 y 17°C, con aumentos débiles en un rango de temperatura de 20-25°C. Se ha reportado que las larvas caliptopis de *E. eximia* presentan abundancias altas en temperaturas superiores a 22°C durante El Niño 1982-83 en el Golfo de California (Lavaniegos et al., 1989). Similarmente, durante El Niño 1997-98 las larvas de *E. eximia* fueron abundantes frente a la costa occidental de Baja California (Lavaniegos y Ambriz- Arreola, 2012). Por lo tanto, se podría inferir que los adultos del complejo de especies del G1A (*E. eximia*, *E. diomedae*, *E. mutica* y *E. recurva*) tuvieron una reproducción activa en la zona, sin destacar, que las larvas caliptopis podrían haber sido desplazadas a regiones más norteñas por los flujos hacia el polo característicos de eventos El Niño.

En el caso de las larvas caliptopis de *N. simplex*, las abundancias elevadas se presentaron en un rango de 11°-14°C durante 2005, pero estas temperaturas solo ocurrieron durante las surgencias reactivadas en el

invierno de El Niño (1601), proporcionando los recursos favorables como la disponibilidad de alimento y temperatura óptima para la reproducción de esta especie. Se observó que en un rango de 16°-25°C la abundancia de larvas se mantuvo a lo largo del periodo de estudio, lo cual sugiere que, durante los eventos cálidos, mantuvo una reproducción continua, a similar a lo observado por Lavaniegos, (1994) que reportó un reclutamiento alto de larvas de *N. simplex* en un rango de temperatura de 16°-19°C para las costas de Baja California.

El decremento en la abundancia de *N. difficilis* también se vio reflejado en las bajas abundancias larvales lo cual indica un bajo éxito reproductivo durante las anomalías cálidas. Durante 2005 el pico máximo de larvas caliptopis fue a una temperatura de 13-14°C, aunque se observaron caliptopis en bajas abundancias en todo el rango de temperatura (12-20°C). En el Golfo de California durante condiciones de El Niño de 1982-83, se reportó la presencia de larvas caliptopis de *N. difficilis* a temperaturas menores de 22°C (Lavaniegos et al., 1989). Otra de las especies que se vio afectada fue *E. pacifica*, durante los eventos cálidos no se registró la presencia de larvas caliptopis, lo cual es consistente con las bajas abundancias de organismos adultos. Según Brinton, (1976) el rango óptimo de temperatura para la reproducción de esta especie es de 9°-16°C. Una respuesta similar durante los eventos cálidos se observó en *T. spinifera* y *T. gregaria*, cuyas larvas caliptopis fueron extremadamente bajas. En caso de *T. spinifera* se observó una abundancia ligeramente mayor a 15°C durante primavera de El Niño. Esta especie con afinidad a aguas frías se localiza en regiones neríticas y de la pendiente continental, asociadas a los centros de surgencias costeras (Brinton, 1962), por lo que se vio favorecida por estos procesos físicos durante la temporada de primavera.

Es importante resaltar que para las especies de transición como *E. pacifica*, *N. simplex*, *N. difficilis*, *T. gregaria* y *T. spinifera* se encontró que el rango de temperatura donde la abundancia de larvas caliptopis fue más alta corresponde a temperaturas templadas de 11° a 13°C, lo cual indica que estas temperaturas son las adecuadas para la reproducción de organismos adultos. Sin embargo, durante los cruceros de 2014-2017 las muestras presentaron un rango de temperatura superior a 13°C, por lo que podemos inferir que las condiciones térmicas no fueron favorables para la reproducción de estas especies.

En este estudio fue posible identificar los patrones de distribución y expansión de especies de eufáusidos durante los eventos cálidos, uno de los cambios más evidentes en los patrones de distribución durante el periodo de calentamiento fue en invierno de El Blob (1412). En los mapas de alturas dinámicas de 0 m y 200 m (Anexo, Figura 44), se observó un flujo de la costa al océano, al mismo tiempo se encontró un gradiente costa-océano de abundancia de *E. gibboides*, *E. eximia*, *E. recurva*, *S. affine* y larvas de *Euphausia*

G1A en la dirección del flujo, sin embargo, no se observó un arrastre o desplazamiento de la especie costera *N. simplex*, la cual se mantuvo en abundancias medias en la zona costera.

Otro cambio notorio en distribución fue el de las especies subárticas y de transición, (*E. pacifica* y *T. spinifera*), las cuales redujeron sensiblemente su distribución a partir del invierno de El Blob (1412). Es importante resaltar que se observó un ligero repunte de abundancia en la primavera de El Niño asociado a los eventos de surgencia, que fueron especialmente intensos en el invierno de 2016. Sin embargo, este incremento solo se observó en la parte costera y más norteña del área de estudio. De forma similar, Lavaniegos y Ambriz Arreola, (2012) encontraron un aumento de estas especies durante eventos de surgencias de primavera y verano de 2005 en las costas de Baja California. En el caso de la especie de transición *N. difficilis* presentó una disminución de abundancia del océano a la costa y una contracción del hábitat en la región norte. La respuesta de las especies de transición y con afinidad a aguas frías a los cambios durante condiciones cálidas por una baja abundancia y una retracción hacia el norte se ha documentado en diversos eventos El Niño, como los de 1958-59 (Brinton, 1980). 1977-78 (Brinton, 1981) y, 1982-83 (Brinton y Reid, 1986), 1986-87 (Gómez-Gutiérrez et al., 1995) y 1997-98 (Linacre, 2004; Ambriz-Arreola, 2007), así como un aumento y desplazamiento hacia el norte de especies ecuatoriales.

Como era de esperarse, la especie de origen ecuatorial *E. eximia* amplió su rango de distribución hacia regiones más norteñas, principalmente durante el otoño de El Niño (1510), lo cual es consistente con los flujos hacia el polo cerca de la costa observado en los mapas de alturas dinámicas 0 m y 200 m (Anexo, Figura 7 45). A pesar de que para los cruceros de invierno y primavera de El Niño (1601, 1604) no se aprecian flujos hacia el polo en los mapas de alturas dinámicas, sino un flujo predominante hacia el sur, las especies ecuatoriales se mantuvieron presentes en la región norte. En la literatura se ha documentado que durante eventos El Niño hay una expansión hacia el norte de especies tropicales, siendo el principal indicador *E. eximia* (Brinton, 1981; Brinton y Reid, 1986; Gómez-Gutiérrez et al., 1995; Lavaniegos y Ambriz Arreola, 2012). Para el crucero de otoño de 2017, después de los eventos cálidos, se observó una ligera contracción hacia el sur de *E. eximia* y las larvas de *Euphausia* G1A, en concordancia con la recuperación de *N. difficilis* y la ampliación en la distribución de *T. gregaria*.

La distribución y abundancia de las especies del plancton se encuentra influenciada por la interacción de los organismos con las condiciones ambientales (Brinton, 1981). En el ACC que se realizó para evidenciar las variables ambientales que influyeron en la abundancia de la comunidad de eufáusidos durante los eventos cálidos, se encontró que las especies tropicales (*E. diomedea*, *E. tenera*, *N. gracilis*, *E. mutica* y *T. astylata*, y en menor medida *E. eximia*, *E. hemigibba* y *E. recurva*) covariaron con la profundidad de la capa

de mezcla y la concentración de oxígeno disuelto a 200 m, sugiriendo que las especies tropicales se ven beneficiadas por las condiciones de estratificación. Las especies tropicales mencionadas presentan una distribución principalmente oceánica y pertenecen a dos grupos biogeográficos, el grupo ecuatorial (*E. diomedea*, *E. eximia*, *E. tenera* y *N. gracilis*) y el del giro central subtropical (*E. mutica*, *T. astylata*, *E. hemigibba* y *E. recurva*). Esto coincide con el análisis de Parés-Escobar et al. (2018) para los veranos de 1998-2008, quienes encontraron que las especies tropicales (*E. distinguenda*, *E. tenera*, *N. atlántica*, *N. gracilis*, *N. tenella*, *S. carinatum* y *T. astylata*) covariaron con el gradiente térmico.

Las condiciones de una fuerte estratificación vertical se presentan principalmente en aguas oceánicas y oligotróficas del giro central, donde las especies tropicales se han adaptado, pero podría ser perjudicial para otras especies. En el caso de las especies con la capacidad de realizar fuertes migraciones verticales como especies del género *Euphausia*, o que se distribuyen por debajo de la termoclina como *Thysanopoda* y *Nemtaoscelis* podrían tener la capacidad de evadir las condiciones de temperatura superficial o de la capa superior (Brinton, 1967a; Parés-Escobar et al., 2018). Otro de los mecanismos por los cuales la profundidad de la capa de mezcla puede afectar a los organismos es la reducción del aporte de nutrientes a las capas superficiales reduciendo la disponibilidad de alimento (Mann y Lazier, 1991). En el caso de las especies subárticas y de transición *E. pacifica* y *T. spinifera* que se encuentran adaptadas a condiciones templadas y con alta productividad (Brinton, 1976) covariaron de forma inversa a las condiciones de profundidad de capa de mezcla y oxígeno a 200 m. La abundancia de dichas especies, así como de *N. simplex*, donde se presenta una baja concentración subsuperficial de oxígeno tiene relación con su distribución más costera, debido a la influencia de la contracorriente Subsuperficial de California, la cual es rica en nutrientes, pero baja en oxígeno. Pares Escobar et al. (2018) encontró que *E. pacifica* y *T. spinifera* respondieron de forma inversa a las condiciones de temperatura en la capa de mezcla.

Es importante mencionar que en el análisis algunas variables no mostraron correlaciones significativas con la abundancia de eufáusidos, estas fueron la clorofila superficial, la temperatura a 200 m y la salinidad a 200 m. En el caso de la clorofila que fue utilizada como un proxy o equivalente a la disponibilidad de alimento, se esperaba que esta variable presentara correlaciones significativas. Este resultado sugiere que podría ser importante considerar otras fuentes de alimento como otros organismos del zooplancton, ya que se sabe que algunas especies de eufáusidos presentan hábitos carnívoros. De forma similar, en el caso de las especies que obtuvieron puntajes de carga bajos con las variables utilizadas en el análisis (*E. recurva*, *E. gibboides*, *N. tenella*, *N. difficilis*, *N. simplex*, *S. affine*, *S. longicorne*, *S. maximum* y *T. gregaria*) otros factores son los que podrían estar controlando la abundancia de estas especies. Entre los factores que podrían controlar la población son la depredación y una baja disponibilidad de presas de zooplancton,

considerando sus hábitos carnívoros. Parés-Escobar et al. (2018) también encontraron que *N. difficilis*, *N. simplex* y *T. gregaria* presentaron cargas bajas con las variables ambientales, sugiriendo un control top-down.

Por otra parte, las estaciones de muestro durante los periodos de El Blob, El Niño y otoño de 2017 se asociaron principalmente a las condiciones de temperatura a 10 m, salinidad a 10 m, profundidad de la capa de mezcla y oxígeno a 200 m, mismas que se encontraron relacionadas con una mayor abundancia y prevalencia de especies de origen tropical y ecuatorial. Además, es interesante mencionar que las estaciones de otoño de 2017, (posterior a los eventos cálidos) también se agruparon traslapándose con los eventos cálidos, sin embargo, la respuesta de la comunidad de eufáusidos en composición de especies fue típica de un otoño de un año normal. Lavaniegos et al. (2019) encontraron que las estaciones de los datos de los eventos cálidos (El Blob y El Niño 2015-2016) siguieron una tendencia a agruparse en las condiciones altas de temperatura y salinidad 10 m de profundidad, mientras que el periodo de 1999-2010 (sin eventos cálidos anómalos) se agruparon en la dirección contraria. Esto es consistente con lo observado en el ACC para el muestreo de un año normal (2005), lo que sugiere que se encuentran asociadas a las condiciones típicas de la Corriente de California, así mismo, las especies asociadas fueron las típicas de la CC tales como *E. pacifica*, *T. spinifera* y *T. gregaria*.

Capítulo 5. Conclusiones

1. Los eventos anómalos de El Blob y El Niño impactaron la comunidad de eufáusidos en Baja California con una disminución significativa en la abundancia de las especies dominantes y en la composición típica de especies.
2. Las especies de eufáusidos con afinidad a aguas templadas como *E. pacifica*, *N. difficilis*, *T. gregaria* y *T. spinifera* se vieron especialmente afectados reduciendo su abundancia de forma significativa. Mientras que las especies de eufáusidos con afinidad a aguas cálidas como *E. eximia*, *E. recurva*, *S. affine* y las larvas G1A fueron más abundantes durante las condiciones de anomalías cálidas, principalmente durante El Niño.
3. Durante el periodo de eventos cálidos y con el aumento en la temperatura superficial del mar, las larvas del complejo *Euphausia* G1A fueron abundantes, al presentarse temperaturas óptimas para la reproducción (>16°C). Por el contrario, la baja abundancia de larvas de afinidad a aguas templadas como *E. pacifica*, *N. difficilis*, *T. spinifera* y *T. gregaria* indicó una baja actividad reproductiva al no presentarse temperaturas óptimas para dichas especies.
4. Las especies subárticas y de transición *E. pacifica*, *T. spinifera* y *T. gregaria* experimentaron una contracción hacia el norte de su rango de distribución habitual, mientras que las especies tropicales *E. eximia* y larvas de *Euphausia* G1A ampliaron su rango de distribución hacia la región más norteña, principalmente durante El Niño.
5. En el análisis del acoplamiento físico biológico y por medio de un ACC se encontró que las variables que mejor explicaron la abundancia y composición de eufáusidos durante los eventos cálidos de El Blob y El Niño fueron temperatura y salinidad a 10 m, la profundidad de la capa de mezcla y la concentración de oxígeno disuelto a 200 m.
6. El análisis de procedimiento de permutación de multi-respuesta reveló que existen diferencias significativas en la abundancia de eufáusidos entre los periodos de El Blob y El Niño.

Literatura citada

- Auth, T. D., Daly, E. A., Brodeur, R. D., Fisher, J. L. 2018. Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean. *Global Change Biology*. 24:259–272. doi:10.1111/gcb.13872
- Ambriz-Arreola I. 2007. Estudio multivariado de las comunidades de eupáusidos del sector sur de la Corriente de California, durante el ciclo ENSO 1997-1999. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y Estudios Superiores de Ensenada, Baja California, México, 164 p.
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M. C., Kozak, E. R. 2015. Reproductive biology, embryo and early larval morphology, and development rates of krill (*Euphausia lamelligera* and *Euphausia distinguenda*), endemic to the Eastern Tropical Pacific. *Sexuality and Early Development in Aquatic Organisms*. 1(2), 143-161. doi: 10.3354/sedao00014
- Alexander, M., Blade, I., Newman, M., Lanzante, J., Lau, N., Scott, J. 2002. The atmospheric bridge: The influence of ENSO teleconnections on air-sea interaction over the global oceans. *Journal of Climate*. 15(16):2205–2231. doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015<2205:TABTIO>2.0.CO;2
- Ashok, K., Behera, S. K., Rao, S. A., Weng, H., Yamagata, T. 2007. El Niño Modoki and its possible teleconnection. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 112(11), 1–27. doi:10.1029/2006JC003798
- Bakun, A. y Nelson, C. S. 1977. Climatology of upwelling related processes of Baja California. *California Cooperative Oceanographic and Fisheries Investigations Report*. 19, 107-127
- Boden, B. P., Johnson, M. W. y Brinton, E. 1955. The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*. 6(8), 287-400.
- Bond, N. A., Cronin, M. F., Freeland, H., Mantua, N. 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophysical Research Letters*. 42(9), 3414–3420. doi:10.1002/2015GL063306.
- Brinton, E. 1960. Changes in the distribution of euphausiids crustaceans in the region of California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 7:137-146 p.
- Brinton, E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*. 8, 21-270.
- Brinton, E. 1967a. Distributional atlas of Euphausiacea (Crustacea) in the California Current region, Part I. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports Atlas*. 5, 1-275.
- Brinton, E. 1967b. Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. *Limnology Oceanography*. 12:451-483 p.
- Brinton, E. 1973. Distributional atlas of Euphausiacea (Crustacea) in the California Current region, Part II. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports Atlas*. 18, 1-336.

- Brinton, E. 1976. Population Biology of *Euphausia pacifica* off southern California. Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration. 74(4), 733-762.
- Brinton, E. y Townsend, A. 1980. Euphausiids in the Gulf of California. The 1957 cruises. California Cooperative Ocean Fisheries Investigation Reports. 21:211-236 p.
- Brinton, E. 1981. Euphausiid distributions in the California Current during the warm winter-spring of 1977-78, in the context of a 1949-1966 time series. California Cooperative Ocean Fisheries Investigation Reports. Vol. XXII.
- Brinton, E. y Reid, J.L. 1986. On the effects of interannual variations in circulation and temperature upon the euphausiids of the California Current. UNESCO technical papers in marine science. 49:25-34 p.
- Brinton, E., Ohman, M. D., Townsend, A. W., Knight, M. D. y Bridgeman, A. L. 2000. Euphausiids of the World Ocean. World Biodiversity Database CD-ROM Series, Expert Center for Taxonomic Identification, University of Amsterdam. Recuperado el 2019 de: http://speciesidentification.org/species.php?species_group=Euphausiids&menuentry=inleidin g
- Brinton, E. y Townsend, A. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. Deep-Sea Research Part II. 50(14-16), 2449-2472.
- Brodeur, R., Hunsicker, M., Hann, A., y Miller, T. 2019. Effects of warming ocean conditions on feeding ecology of small pelagic fishes in a coastal upwelling ecosystem: a shift to gelatinous food sources. Marine Ecology Progress Series. 617–618, 149–163. doi.org/10.3354/meps12497.
- Bjerknes, J. 1969. Atmospheric teleconnections from the equatorial Pacific. Monthly Weather Review. 97(3), 163-172.
- Cavole, L.M., Demko, A.M., Diner, R.E., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C.M.L.S., Paulsen, M.L., Ramirez-Valdez, A., Schwenck, S.M., Yen, N.K., Zill, M.E. y Franks, P.J.S. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. Oceanography. 29(2):273–285.
- Checkley, D. M. y Barth, J. A. 2009. Patterns and processes in the California Current System. Progress in Oceanography, 83(1–4), 49–64. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.028
- Cuzin-Roudy, J. 2010. Reproduction in Northern Krill (*Meganyctiphanes norvegica* Sars). En Advances in Marine Biology (1a ed., Vol. 57). doi:10.1016/B978-0-12-381308-4.00007-8
- Di Lorenzo, E. y Mantua, N. 2016. Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. Nature Climate Change. 6(11), 1042–1047. doi.org/10.1038/nclimate3082.
- Durazo, R. y Baumgartner, T. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. Progress in Oceanography. 54, 7–31. doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00041-1.

- Durazo, R., Ramírez-Manguilar A. M., Miranda L. E., Soto-Mardones L. A. 2010. Climatología de variables hidrográficas. Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007. Diez años de investigaciones mexicanas en la Corriente de California.
- Espinosa-Carreón. T.L., Gaxiola-Castro, G., Robles-Pacheco, J.M., Nájera-Martínez, S. 2001. Temperatura, salinidad, nutrientes y clorofila a en aguas costeras de la Ensenada del Sur de California. *Ciencias Marinas*. 27(3):397-422. doi.org/10.7773/cm.v27i3.490
- Espinosa-Carreón, T.L., Strub, P.T., Beier, E., Ocampo-Torres, F., Gaxiola-Castro, G. 2004. Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *Journal Geophysical Research*. 109(C3): C03039. doi.org/10.1029/2003JC002105
- Freeland, H., Whitney, F. 2014. Unusual warming in the Gulf of Alaska. 22(2), 2013–2014. doi:10.1002/grl.50439.Dr.
- Frischknecht, M., Münnich, M., y Gruber, N. 2015. Remote versus local influence of ENSO on the California Current System. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 120, 1353–1374. doi:10.1002/2014JC010531.
- Frischknecht, M., Münnich, and N. Gruber 2017. Local atmospheric forcing driving an unexpected California Current System response during the 2015–2016 El Niño. *Geophysical Research Letters*. 44, 304–311, doi:10.1002/2016GL071316
- Gómez-Gutiérrez, J., Palomares-García, R., Gendron, D. 1995. Community structure of the euphausiid populations along the west coast of Baja California, Mexico, during the weak ENSO 1986-1987. *Marine Ecology Progress Series*. 120(1–3), 41–52.
- Gómez-Gutierrez, J., González-Chávez, G., Robinson, C. J., & Arenas-Fuentes, V. 1999. Latitudinal changes of euphausiid assemblages related to the morphological variability of the sound scattering layer along Baja California, October 1994. *Scientia Marina*, 63(1), 79-91.
- Gómez-Gutiérrez, J. y Robinson, C. J. 2005. Embryonic, early larval development time, hatching mechanism and interbrood period of the sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* Hansen. *Journal of Plankton Research*. 27(3)279–295. doi.org/10.1093/plankt/fbi003.
- Gómez-Ocampo, E., Gaxiola-Castro, G., Durazo, R., Beier, E. 2017. Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. doi:10.1016/j.dsr2.2017.01.005.
- Gómez-Valdivia, F., Parés-Sierra, A., Flores-Morales, A.L. 2015. The Mexican Coastal Current: A subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropical Northeastern Pacific. *Continental Shelf Research*. 110:100-107. doi.org/10.1016/j.csr.2015.10.010.

- Gómez-Valdivia, F., Parés-Sierra, A., Y Flores-Morales A. L. .2017. Semiannual variability of the California Undercurrent along the Southern California Current System: A tropical generated phenomenon, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122, doi:10.1002/2016JC012350.
- Gopalakrishnan, K. 1973. Developmental and growth studies of the euphausiid *Nematoscelis difficilis* (Crustacea) based on rearing. *Bulletin of Scripps Institution of Oceanography*, 20:1-87.
- Hewitt, R. y Lipsky, J.D. 2009. Krill and other plankton. In: Wursig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K.M. (eds) *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego, CA. p 537-543.
- Hickey, B. M. 1979. The California current system—hypotheses and facts. *Progress in Oceanography*, 8(4), 191–279.
- Holm Hansen, O., Lorenzen, C. J., Holmes, R. W., y Strickland, J. D. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal Du Conseil*, 30(1), 3–15
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current System. *Progress in Oceanography*, 12, 259-284.
- Jacox, M. G., Hazen, E. L., Zaba, K. D., Rudnick, D. L., Edwards, C. A., Moore, A. M., & Bograd, S. J. 2016. Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. *Geophysical Research Letters*. 43(13), 7072–7080. doi.org/10.1002/2016GL069716
- Jeronimo, G. y Gomez-Valdes, J. 2010. Mixed layer depth variability in the tropical boundary of the California Current, 1997-2007. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 115(5). doi:10.1029/2009JC005457.
- Jones, T., Parrish, J. K., Peterson, W. T., Bjorkstedt, E. P., Bond, N. A., Ballance, L. T., Bowes, V., Hipfner, M.J., Burgess, K.H., Dolliver, J. E., Lindquist, K., Lindsey, J., Nevis, H.M., Robertson, R.R., Roletto, J., Wilson, L., Joyce, T., Harvey, J. Massive mortality of a planktivorous seabird in response to a marine heatwave. *Geophysical Research Letters*. 45, 3193–3202. https://doi.org/10.1002/2017GL076164.
- Karnauskas, K. B. 2013. Can we distinguish canonical El Niño from Modoki? *Geophysical Research Letters*. 40(19), 5246–5251. doi:10.1002/grl.51007.
- Kintisch, E. 2015. “The Blob” invades Pacific, flummoxing climate experts. *Science*. 348(6230), 17-18. doi.org/10.1126 / science.348.6230.17
- Lavaniegos, B.E, Lara-Lara, J.R. y Brinton, E. 1989. Effects of the 1982-83 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. *California Cooperative Ocean Fisheries Investigation Reports*. 30:73-85 p.

- Lavaniegos, B. E. 1994. Dispersion and development patterns in larvae of *Nyctiphanes simplex* (Euphausiacea) in the upwelling region off Baja California. *Marine Ecology Progress Series*. 106, 207–225.
- Lavaniegos B. E. 1995. Production of *Nyctiphanes simplex* in Vizcaino Bay, western Baja California. *Journal of Crustacean Biology*, 15(3), 444-453.
- Lavaniegos, B. E. 1996. Vertical distribution of euphausiid life stages in waters adjacent to Baja California. *Fishery Bulletin*, 94(2), 300–312.
- Lavaniegos, B.E., Jiménez-Pérez, L.C. y Gaxiola-Castro, G. 2002. Plankton response to El Niño 1997–1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Progress In Oceanography*. 54: 33–58. doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00042-3Get rights and content
- Lavaniegos Espejo, B. E., y Ohman, M. D. 2007. Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progress in Oceanography*, 75(1), 42-69. doi.org/10.1016/j.pocean.2007.07.002
- Lavaniegos, B. E., Ambriz-Arreola, I., Hereu, C. M., Jiménez-Pérez, L. C., Cadena-Ramírez, J. L., García-García, P. 2010. Variabilidad estacional interanual del zooplancton. En: G. Gaxiola-Castro y R. Durazo (Eds.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007. Diez años de investigaciones mexicanas de la Corriente de California*. (pp. 59–85). SEMARNAT/INE/CICESE/UABC.
- Lavaniegos, B. E., y Ambriz-Arreola, I. 2012. Interannual variability in krill off Baja California in the period 1997-2005. *Progress In Oceanography*. 97–100, 164–173. doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.008
- Lavaniegos, B. E., Jiménez- Herrera, M., Ambriz- Arreola, I. 2019. Unusually low euphausiid biomass during the warm years of 2014–2016 in the transition zone of the California Current. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.104638>.
- Leising, A.W., Schroeder, I.D., Bograd, S.J., Abell, J., Durazo, R., Gaxiola-Castro, G., Bjorkstedt, E.P., Field, J., Sakuma, K., Robertson, R.R., Goericke, R., Peterson, W.T., Brodeur, R.D., Barceló, C., Auth, T.D., Daly, E.A., Suryan, R.M., Gladics, A.J., Porquez, J.M., McCatchie, S., Weber, E.D., Watson, W., Santora, J.A., Sydeman, W.J., Melin, S.R., Chavez, F.P. Golightly, R.T., Schneider, S.R., Fisher, J., Morgan, C., Bradley, R., Waryzbok, P. 2015. State of the California Current 2014–15: impacts of the warm-water “blob.” *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 56, 31–68.
- Levine, A. F. Z. y McPhaden, M. J. 2016, How the July 2014 easterly wind burst gave the 2015-2016 El Niño a head start. *Geophysical Research Letters*. 43, 6503–6510.
- Lilly, L. E., Ohman, M. D. 2018. CCE IV: El Niño-related zooplankton variability in the southern California Current System. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 140, 36–51. doi:10.1016/j.dsr.2018.07.015

- Linacre, L. 2004. Community structure of euphausiids in the southern part of the California Current during October 1997 (El Niño) and October 1999 (La Niña). California Cooperative Ocean Fisheries Investigation Reports. 45, 126–135.
- Lynn, R. y Simpson, J. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. Geophysical Research Letters, 92, 12,947–12,966. doi:10.1029/JC092iC12p12947.
- Mann, K.H. y Lazier, J.R. 1991. Dynamics of Marine Ecosystem. Biological-Physical Interactions in the Oceans. Blackwell Scientific Publications, Inc. Boston, 459 p.
- Marinovic, B. B., Croll, D. A., Gong, N., Benson, S. R., Chavez, F. P. 2002. Effects of the 1997-1999 El Niño and La Niña events on zooplankton abundance and euphausiid community composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. Progress in Oceanography. 54(1–4), 265–277. doi:10.1016/S0079-6611(02)00053-8
- Mauchline, J. 1967: Feeding appendages of the Euphausiacea (Crustacea). Journal of Zoology, 153, 1-43.
- Mauchline, J. y Fisher, L. R., 1969. The Biology of Euphausiids. Advances in Marine Biology. 7:1-454
- McCabe, R. M., Hickey, B. M., Kudela, R. M., Lefebvre, K. A., Adams N. G., Bill, B. D., Gulland, F. M. D., Thomson, R. E., Cochlan, W. P., Trainer, V. L. 2016. An unprecedented coastwide toxic algal bloom linked to anomalous ocean conditions. Geophysical Research Letters, 43. 10,366–10,376, doi:10.1002/2016GL070023.
- McClatchie S., Goericke R., Leising A., Auth T. D., Bjorkstedt E., Robertson R. R., Brodeur R. D., Du X., Daly E. A., Morgan C. A., Chavez F. P., Debich A. J., Hildebrand J., Field J., Sakuma K., Jacox M. G., Kahru M., Kudela R., Anderson C., Lavaniegos B. E., Gomez-Valdes J., Jiménez-Rosenberg S. P. A., McCabe R., Melin S. R., Ohman M. D., Sala L. M., Peterson B., Fisher J., Schroeder I. D., Bograd S. J., Hazen E. L., Schneider S. R., Golightly R. T., Suryan R. M., Gladics A. J., Loredó S., Porquez J. M., Thompson A. R., Weber E. D., Watson W., Trainer V., Warzybok P., Bradley R., Jahncke J. 2016. State of the California Current 2015–16: Comparisons with the 1997–98 El Niño. California Cooperative Ocean Fisheries Investigation Reports, 57: 5-61.
- Knigh, M. D. 1980. Larval development of *Euphausia eximia* (Crustacea: Euphausiacea) with notes on its vertical distribution und morphological divergence between populations. Fishery Bulletin. 78(2):313-335.
- McClatchie, S., y Boyd, C. M. 1983. Morphological study of sieve efficiencies and mandibular surfaces in the Antarctic krill, *Euphausia superba*. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences. 40: 955 - 96'9.
- McCune, B., J. Grace y D. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. MjM software designs. Gleneden Beach, OR.
- McPhaden, M.J. 1999. Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño. Science. 283:950-954 p.

- McPhaden, M. J. 2002. El Niño and La Niña: Causes and Global Consequences. In: D. M. C. MacCracken and D. J. S. Perry (Eds.). *Encyclopedia of Global Environmental Change* (Vol. 1, pp. 353-370).
- McPhaden, M. J. 2004. Evolution of the 2002/03 El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 85(5), 677–695. doi:10.1175/BAMS-85-5-677
- Parés-Escobar, F., Lavaniegos, B. E., Ambriz-Arreola, I. 2018. Interannual summer variability in oceanic euphausiid communities off the Baja California western coast during 1998–2008. *Progress in Oceanography*. 160, 53–67. doi:10.1016/j.pocean.2017.11.009
- Peterson, W.T., Fisher, J.L., Strub, P.T., Du, X., Risien, C., Peterson, J., Shaw, C.T., 2017. The pelagic ecosystem in the Northern California Current off Oregon during the 2014–2016 warm anomalies within the context of the past 20 years. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 122, 7267-7290. doi:10.1002/2017JC012952.
- Ritz, D. A., Hosie, G. W., Kirkwood, R. J. 1990. Diet of *Nyctiphanes australis sars* (Crustacea: Euphausiacea). *Marine and Freshwater Research*. 41(3), 365–374. doi:10.1071/MF9900365
- Rojas-Mayoral, E., Hernández-Rios, A., Bravo-Hernández, E., Lora-Cabrera, Y., Martínez-Cervantes, J.D., Fabila-Blanco, A., Félix-Lizárraga, M., Bedolla-Guzmán, Y.R., Aguirre-Muñoz, A. 2016. Reproductive success of seabird species on Baja California Pacific islands and its relationship with environmental anomalies. Northwest Association of Networked Ocean Observing Systems. Pacific Anomalies Workshop, Washington. January 2016.
- Sanford, E., Sones, J. L., García-Reyes, M., Goddard, J. H. R., Largier, J. L. 2019. Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Scientific Reports*. 9(1). doi:10.1038/s41598-019-40784-3.
- Siegel, V. 2005. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: Summary of recent findings. *Polar Biology*. 29(1), 1–22. doi:10.1007/s00300-005-0058-5
- Sutherland, K. R., Sorensen, H. L., Blondheim, O. N., Brodeur, R. D., and Galloway, A.W. E. 2018. Range expansion of tropical pyrosomes in the northeast Pacific Ocean. *Ecology*. 99, 2397–2399. doi: 10.1002/ecy.2429
- Soto-Mardones, L., Parés-Sierra, A., Garcia, J., Durazo, R., Hormazabal, S. 2004. Analysis of the mesoscale structure in the IMECOCAL region (off Baja California) from hydrographic, ADCP and altimetry data. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 51(6–9), 785–798. doi:10.1016/j.dsr2.2004.05.024
- Venrick, E. L. y T. L. Hayward. 1984. Determining chlorophyll on the (1984) CalCOFI surveys. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 25,74-79.
- Vazquez-Cuervo, J., Gomez-Valdes, J. 2018. SMAP and CalCOFI observe freshening during the 2014-2016 Northeast Pacific Warm Anomaly. *Remote Sensing*. 10(11), 1–16. doi:10.3390/rs10111716

- Yentsch, C. S., and Menzel, D. W. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*. 10(3), 221–231.
- Zaba, K.D., Rudnick, D.L., 2016. The 2014–2015 warming anomaly in the Southern California Current System observed by underwater gliders. *Geophysical Research Letters*. 43(3), 1241-1248. doi:10.1002/2015GL067550.
- Zhi, H., Lin, P., Zhang, R., Chai, F., Liu, H. 2019. Salinity effects on the 2014 warm “ Blob ” in the Northeast Pacific. *Acta Oceanologica Sinica*. 38(9), 24–34. doi:10.1007/s13131-019-1450-2

ANEXO

Estaciones de muestreo de los cruceros de 2014-2017 analizados para zooplancton

Tabla 9. Datos de los cruceros de 2014-2017, se muestran las estaciones de muestreo, coordenadas, fecha, hora de muestreo y profundidad máxima de arrastre.

Crucero	Estación	Latitud	Longitud	Fecha	Hora	Prof. Max. (m)
1408	100.30	31° 41.2'	116° 46.6'	20/07/2014	01:55	205
1408	100.35	31° 31.2'	117° 6.9'	19/07/2014	21:37	207
1408	100.50	31° 1.2'	118° 7.3'	19/07/2014	04:46	183
1408	100.55	30° 51.2'	118° 27.4'	19/07/2014	00:40	213
1408	103.40	30° 46.9'	117° 4.7'	20/07/2014	20:59	210
1408	103.45	30° 36.96'	117° 24.7'	21/07/2014	01:05	213
1408	103.50	30° 26.9'	117° 44.7'	21/07/2014	05:12	182
1408	107.35	30° 21.5'	116° 21.8'	25/07/2014	19:32	204
1408	107.50	29° 51.5'	117° 21.6'	25/07/2014	05:34	202
1408	107.55	29° 41.5'	117° 41.4'	25/07/2014	01:55	210
1408	107.60	29° 31.5'	118° 1.3'	24/07/2014	19:50	209
1408	110.50	29° 17.2'	116° 59.2'	26/07/2014	22:24	205
1408	110.55	29° 7.2'	117° 19'	27/07/2014	02:33	213
1408	113.40	29° 2.9'	115° 57.6'	02/08/2014	01:06	208
1408	113.45	28° 52.9'	116° 17.3'	01/08/2014	21:14	214
1408	117.40	28° 27.6'	115° 35.1'	03/08/2014	01:26	210
1408	117.45	28° 17.6'	115° 54.7'	03/08/2014	04:38	210
1408	117.65	27° 37.6'	117° 12.7'	03/08/2014	19:49	213
1408	117.70	27° 27.6'	117° 32.1'	03/08/2014	23:09	213
1408	117.75	27° 17.6'	117° 51.5'	04/08/2014	02:34	210
1408	103.30	31° 6.9'	116° 24.5'	20/07/2014	11:09	44
1408	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	25/07/2014	22:22	149
1408	110.33	29° 51.1'	115° 52.0'	26/07/2014	02:29	47
1408	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	02/08/2014	10:46	42
1408	117.26	28° 56.0'	114° 40.3'	02/08/2014	16:28	54
1408	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	02/08/2014	18:50	92
1408	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	02/08/2014	22:03	167
1412	100.30	31° 41.2'	116° 46.6'	02/12/2014	17:08	211
1412	100.35	31° 31.2'	117° 6.9'	03/12/2014	03:22	183
1412	100.55	30° 51.2'	118° 27.4'	03/12/2014	19:25	210
1412	100.60	30° 41.2'	118° 47.5'	04/12/2014	04:50	215
1412	103.35	30° 56.9'	116° 44.6'	05/12/2014	18:28	212
1412	103.55	30° 16.9'	118° 4.7'	05/12/2014	03:07	202
1412	107.45	30° 1.5'	117° 1.7'	06/12/2014	17:34	214

1412	107.50	29° 51.5'	117° 21.6'	06/12/2014	20:48	203
1412	107.55	29° 41.5'	117° 41.4'	07/12/2014	01:39	216
1412	110.35	29° 47.2'	115° 59.8'	08/12/2014	18:21	212
1412	110.55	29° 7.2'	117° 19'	08/12/2014	03:15	213
1412	110.60	28° 57.2'	117° 38.7'	07/12/2014	23:35	202
1412	110.65	28° 46.4'	117° 58.7'	07/12/2014	19:45	213
1412	113.35	29° 12.9'	115° 37.9'	09/12/2014	05:29	213
1412	113.50	28° 42.9'	116° 37'	09/12/2014	17:31	208
1412	117.50	28° 7.6'	116° 14.2'	10/12/2014	03:57	207
1412	117.55	27° 57.6'	116° 33.7'	09/12/2014	23:43	221
1412	120.45	27° 42.0'	115° 32.0'	11/12/2014	17:59	213
1412	120.50	27° 32.45'	115° 52.46'	11/12/2014	21:41	220
1412	120.55	27° 22.92'	116° 11.98'	12/12/2014	01:28	212
1412	120.60	27° 13.27'	116° 29.92'	12/12/2014	05:06	214
1412	103.30	31° 6.9'	116° 24.5'	05/12/2014	21:37	40
1412	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	06/12/2014	05:37	193
1412	110.30	29° 51.4'	115° 52.0'	08/12/2014	20:11	68
1412	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	09/12/2014	01:53	53
1412	117.26	28° 55.4'	114° 40.6'	10/12/2014	19:58	50
1412	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	10/12/2014	17:41	64
1412	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	10/12/2014	14:52	148
1412	120.25	28° 23.0'	114° 15.2'	11/12/2014	01:11	28
1412	120.30	28° 13.02'	114° 33.90'	11/12/2014	04:10	60
1412	120.33	28° 17.6'	114° 53.1	11/12/2014	07:12	78
1412	120.35	28° 02.94'	114° 54.06'	11/12/2014	10:05	64
1510	100.30	31° 41.2'	116° 46.6'	21/09/2015	23:12	139
1510	100.35	31° 31.2'	117° 6.9'	21/09/2015	19:59	190
1510	100.55	30° 51.2'	118° 27.4'	21/09/2015	03:33	155
1510	100.60	30° 41.2'	118° 47.5'	20/09/2015	23:34	204
1510	103.35	30° 56.9'	116° 44.6'	24/09/2015	04:22	203
1510	103.55	30° 16.9'	118° 4.7'	24/09/2015	22:48	183
1510	103.60	30° 6.9'	118° 24.7'	25/09/2015	02:37	176
1510	107.35	30° 21.5'	116° 21.8'	29/09/2015	01:24	165
1510	107.40	30° 11.5'	116° 41.8	28/09/2015	21:03	196
1510	107.60	29° 31.5'	118° 1.3'	28/09/2015	04:38	199
1510	110.40	29° 37.2'	116° 19.7'	29/09/2015	19:26	175
1510	110.45	29° 27.2'	116° 39.5'	29/09/2015	23:29	165
1510	110.50	29° 17.2'	116° 59.2'	30/09/2015	03:30	163
1510	113.40	29° 2.9'	115° 57.6'	04/10/2015	03:30	196
1510	113.45	28° 52.9'	116° 17.3'	03/10/2015	23:45	185
1510	113.50	28° 42.9'	116° 37'	03/10/2015	19:35	211
1510	117.55	27° 57.6'	116° 33.7'	05/10/2015	20:56	216
1510	117.60	27° 47.94'	116° 52.08'	06/10/2015	00:35	225
1510	117.65	27° 37.6'	117° 12.7'	06/10/2015	04:17	196
1510	103.32	31° 05.88'	116° 24.69'	23/09/2015	23:58	46

1510	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	29/09/2015	04:45	99
1510	110.33	29° 51.193'	115° 52.0'	29/09/2015	12:25	58
1510	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	04/10/2015	11:59	35
1510	117.26	28° 55.4'	114° 40.0'	04/10/2015	19:38	56
1510	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	04/10/2015	22:43	54
1510	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	05/10/2015	02:15	150
1510	119.33	28° 17.7'	114° 52.5'	10/10/2015	06:20	91
1601	100.40	31° 21.2'	117° 27.1'	21/01/2016	19:39	214
1601	100.45	31° 11.2'	117° 47.2'	22/01/2016	21:19	209
1601	100.50	31° 1.2'	118° 7.3'	23/01/2016	01:17	204
1601	100.55	30° 51.2'	118° 27.4'	23/01/2016	05:42	211
1601	103.55	30° 16.9'	118° 4.7'	23/01/2016	22:10	217
1601	103.60	30° 6.9'	118° 24.7'	23/01/2016	17:42	213
1601	107.35	30° 21.5'	116° 21.8'	25/01/2016	03:18	203
1601	107.55	29° 41.5'	117° 41.4'	25/01/2016	20:58	215
1601	107.60	29° 31.5'	118° 1.3'	26/01/2016	01:20	201
1601	110.35	29° 47.2'	115° 59.8'	27/01/2016	05:39	212
1601	110.40	29° 37.2'	116° 19.7'	27/01/2016	01:30	202
1601	110.45	29° 27.2'	116° 39.5'	26/01/2016	21:22	211
1601	110.50	29° 17.2'	116° 59.2'	26/01/2016	17:33	213
1601	113.35	29° 12.9'	115° 37.9'	27/01/2016	17:30	213
1601	113.40	29° 2.9'	115° 57.6'	27/01/2016	21:13	206
1601	113.45	28° 52.9'	116° 17.3'	28/01/2016	01:03	203
1601	113.50	28° 42.9'	116° 37'	28/01/2016	04:55	210
1601	117.50	28° 7.6'	116° 14.2'	29/01/2016	06:09	210
1601	117.55	27° 57.6'	116° 33.7'	29/01/2016	01:33	205
1601	117.60	27° 47.94'	116° 52.08'	28/01/2016	21:16	208
1601	103.30	31° 6.9'	116° 24.5'	24/01/2016	18:35	50
1601	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	25/01/2016	00:19	162
1601	110.33	29° 51.3'	115° 51.7'	27/01/2016	07:39	56
1601	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	27/01/2016	13:48	28
1601	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	29/01/2016	23:59	77
1601	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	29/01/2016	21:32	176
1604	100.40	31° 21.2'	117° 27.1'	12/04/2016	21:14	198
1604	100.45	31° 11.2'	117° 47.2'	13/04/2016	01:36	205
1604	103.35	30° 56.9'	116° 44.6'	14/04/2016	23:09	170
1604	103.55	30° 16.9'	118° 4.7'	14/04/2016	03:31	175
1604	103.60	30° 6.9'	118° 24.7'	13/04/2016	23:07	212
1604	107.45	30° 1.5'	117° 1.7'	15/04/2016	23:27	187
1604	107.50	29° 51.5'	117° 21.6'	16/04/2016	03:39	171
1604	110.35	29° 47.2'	115° 59.8'	17/04/2016	19:16	209
1604	110.55	29° 7.2'	117° 19'	17/04/2016	01:28	183
1604	110.60	28° 57.2'	117° 38.7'	16/04/2016	21:02	188
1604	113.50	28° 42.9'	116° 37'	18/04/2016	20:12	193
1604	113.55	28° 31.38'	116° 55.98'	19/04/2016	00:05	186

1604	113.60	28° 24.0'	117° 15.5'	19/04/2016	03:52	209
1604	117.40	28° 27.6'	115° 35.1'	20/04/2016	02:52	194
1604	117.45	28° 17.6'	115° 54.7'	19/04/2016	23:13	196
1604	117.50	28° 7.6'	116° 14.2'	19/04/2016	19:21	213
1604	103.30	31° 6.9'	116° 24.5'	15/04/2016	02:46	38
1604	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	15/04/2016	08:38	137
1604	110.33	29° 50.9'	115° 51.8'	17/04/2016	21:20	51
1604	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	18/04/2016	03:40	36
1604	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	20/04/2016	09:44	85
1604	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	20/04/2016	06:12	164
1604	119.33	28° 17.7'	114° 52.5'	20/04/2016	16:40	89
1710	100.40	31° 21.2'	117° 27.1'	03/10/2017	19:14	218
1710	100.45	31° 11.2'	117° 47.2'	03/10/2017	23:14	216
1710	100.50	31° 1.2'	118° 7.3'	04/10/2017	02:59	199
1710	103.50	30° 26.9'	117° 44.7'	05/10/2017	03:51	206
1710	103.55	30° 16.9'	118° 4.7'	04/10/2017	23:56	202
1710	103.60	30° 6.9'	118° 24.7'	04/10/2017	20:18	221
1710	107.35	30° 21.5'	116° 21.8'	06/10/2017	05:09	212
1710	107.55	29° 41.5'	117° 41.4'	06/10/2017	21:44	196
1710	107.60	29° 31.5'	118° 1.3'	07/10/2017	01:24	200
1710	110.35	29° 47.2'	115° 59.8'	08/10/2017	02:54	208
1710	110.40	29° 37.2'	116° 19.7'	07/10/2017	23:16	209
1710	110.45	29° 27.2'	116° 39.5'	07/10/2017	19:41	217
1710	113.40	29° 2.9'	115° 57.6'	08/10/2017	19:12	214
1710	113.45	28° 52.9'	116° 17.3'	08/10/2017	23:13	210
1710	113.50	28° 42.9'	116° 37'	09/10/2017	03:17	204
1710	117.40	28° 27.6'	115° 35.1'	09/10/2017	23:22	212
1710	117.45	28° 17.6'	115° 54.7'	09/10/2017	19:34	212
1710	103.30	31° 6.9'	116° 24.5'	05/10/2017	20:47	54
1710	107.32	30° 27.5'	116° 9.8'	06/10/2017	02:22	152
1710	110.33	29° 50.8'	115° 51.9'	08/10/2017	04:42	79
1710	113.30	29° 22.9'	115° 18.2'	08/10/2017	10:17	41
1710	117.30	28° 47.6'	114° 55.8'	10/10/2017	06:09	85
1710	117.35	28° 37.6'	115° 15.5'	10/10/2017	02:53	173

Resultados de puntuaciones del Análisis de correspondencia canónica

Tabla 10. Resultados de las puntuaciones o scores del ACC de las especies de eufásidos en los primeros tres ejes. Los valores resaltados indican correlaciones significativas (≥ 0.50).

Especies	Eje 1	Eje 2	Eje 3
<i>E. diomedea</i>	-0.55	-0.06	-0.62
<i>E. eximia</i>	-0.32	0.33	-0.11
<i>E. gibboides</i>	-0.22	-0.01	0.05
<i>E. hemigibba</i>	-0.40	-0.15	0.03
<i>E. mutica</i>	-0.50	0.01	-0.05
<i>E. pacifica</i>	0.96	-0.06	0.03
<i>E. recurva</i>	-0.30	-0.18	-0.02
<i>E. tenera</i>	-0.70	0.21	-1.21
<i>N. flexipes</i>	0.00	-0.53	-0.41
<i>N. atalantica</i>	0.14	-0.53	-0.41
<i>N. difficilis</i>	0.27	-0.03	0.06
<i>N. gracilis</i>	-0.64	0.60	0.21
<i>N. tenella</i>	-0.41	0.16	0.31
<i>N. simplex</i>	0.31	0.30	-0.07
<i>S. abbreviatum</i>	-0.06	0.47	0.61
<i>S. affine</i>	-0.16	-0.05	0.04
<i>S. longicorne</i>	0.06	-0.38	0.12
<i>S. maximum</i>	0.20	-0.29	0.13
<i>S. suhmii</i>	-0.09	-0.66	-0.35
<i>T. gregaria</i>	0.21	-0.19	0.05
<i>T. spinifera</i>	1.41	0.23	-0.23
<i>T. astylata</i>	-0.50	-0.28	0.12

Distribución de las especies de eufáusidos

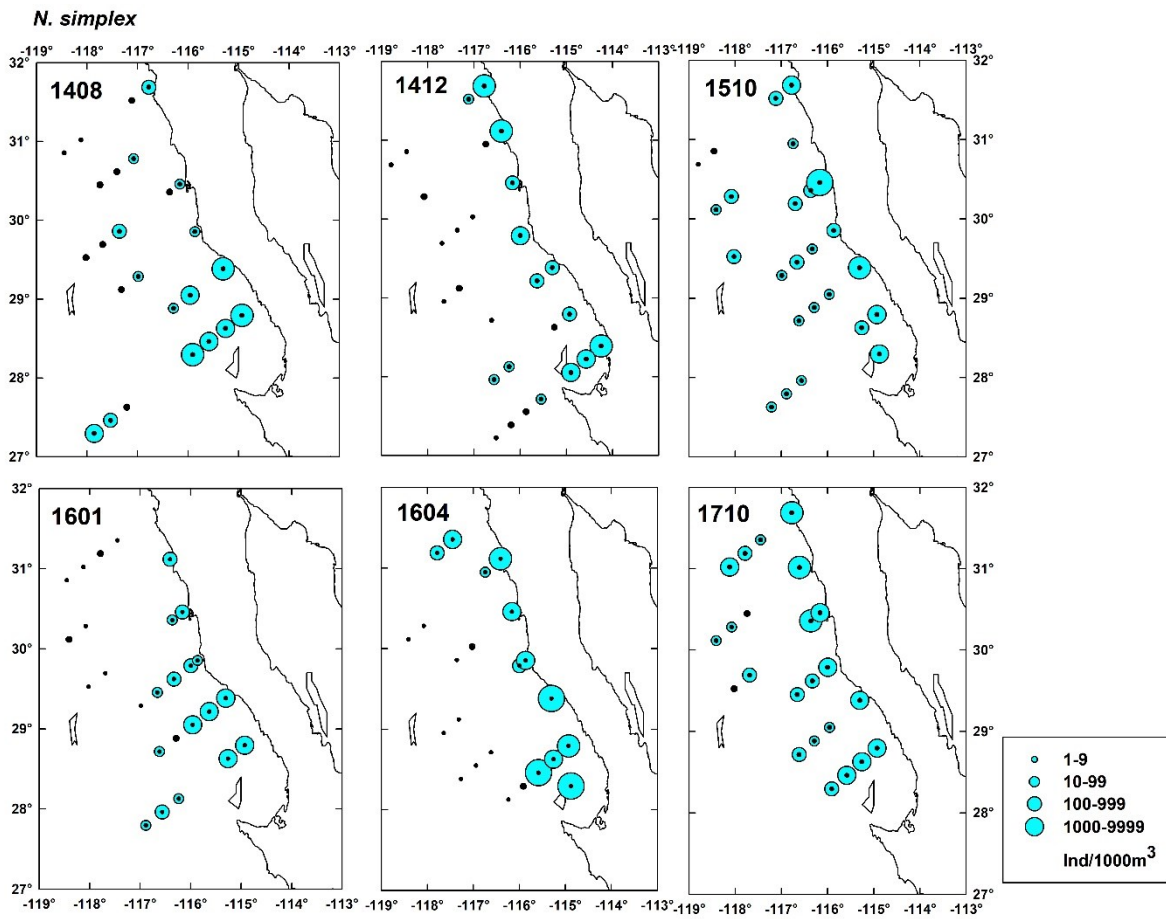


Figura 31. Distribución de *Nyctiphanes simplex* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

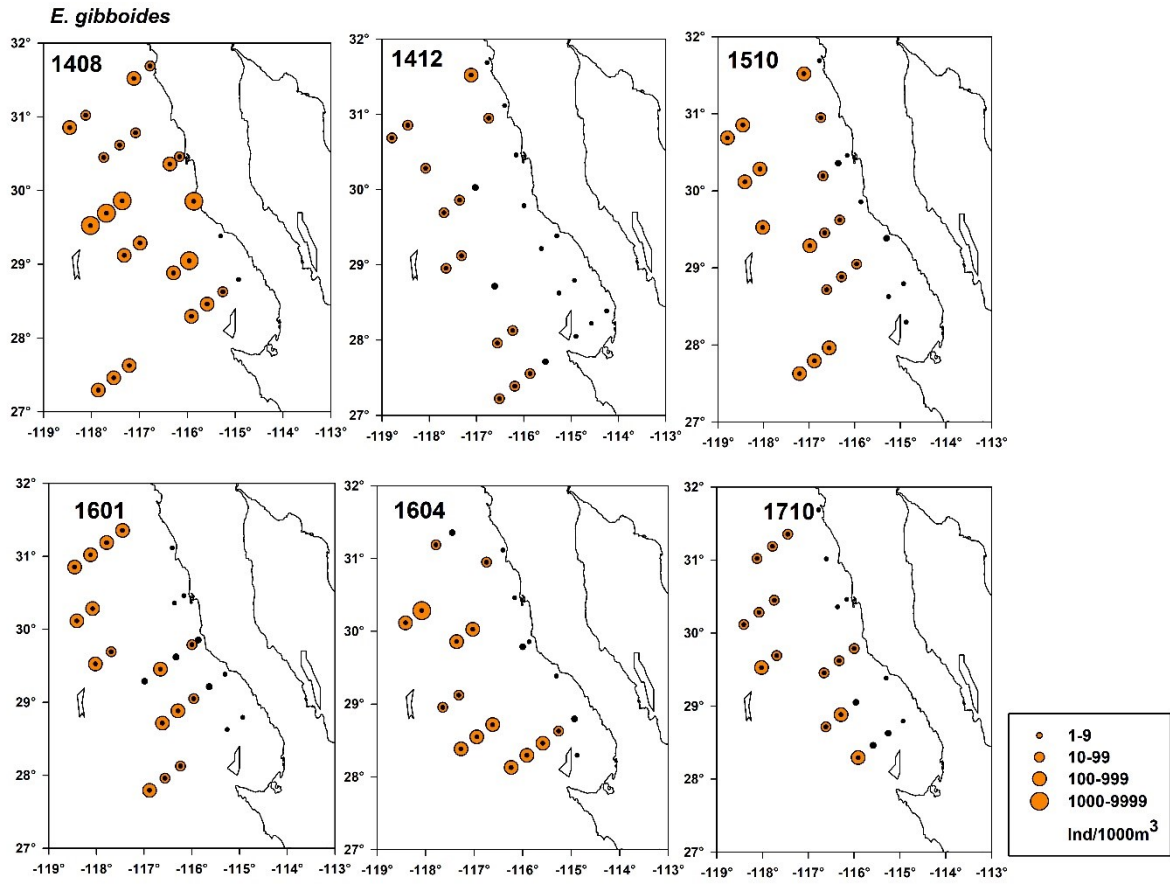


Figura 32. Distribución de *Euphausia gibboides* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

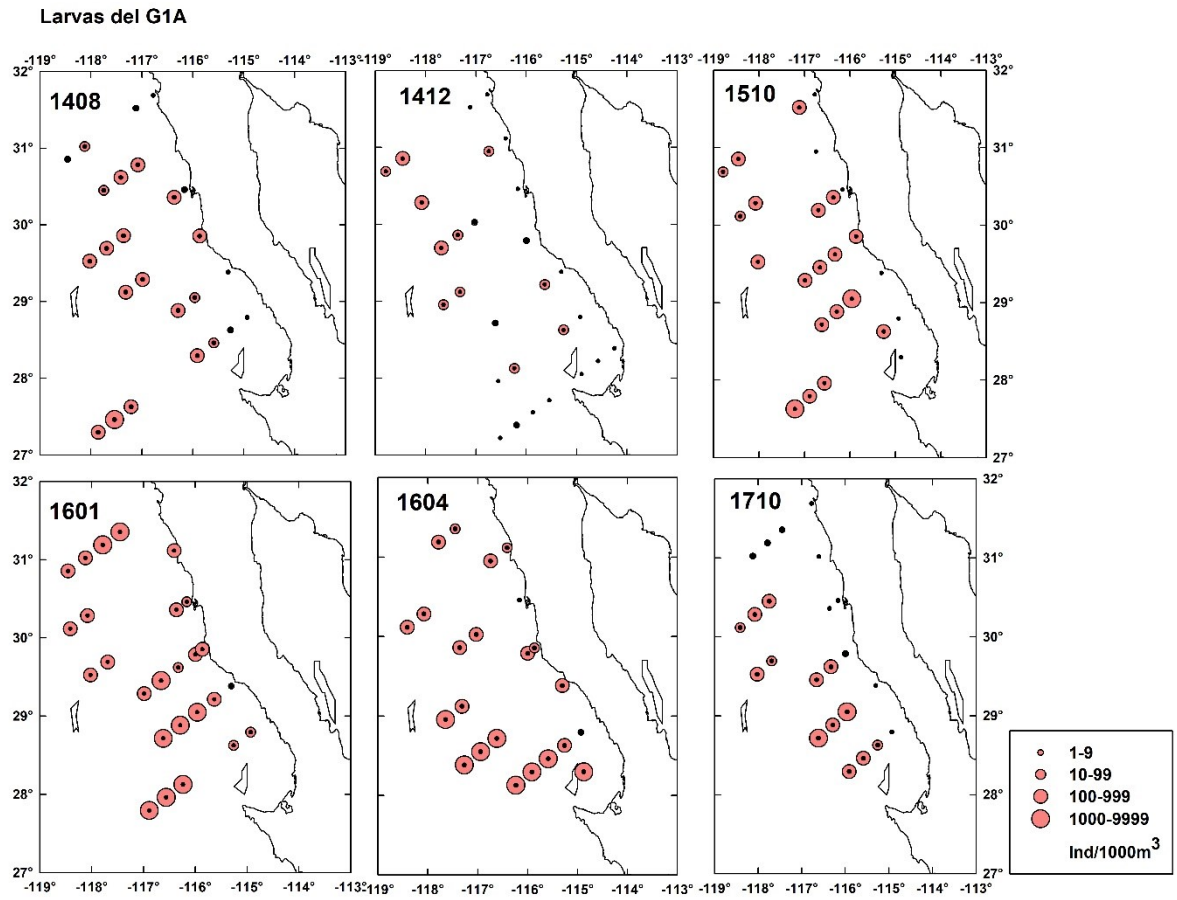


Figura 33. Distribución de Larvas del G1A frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

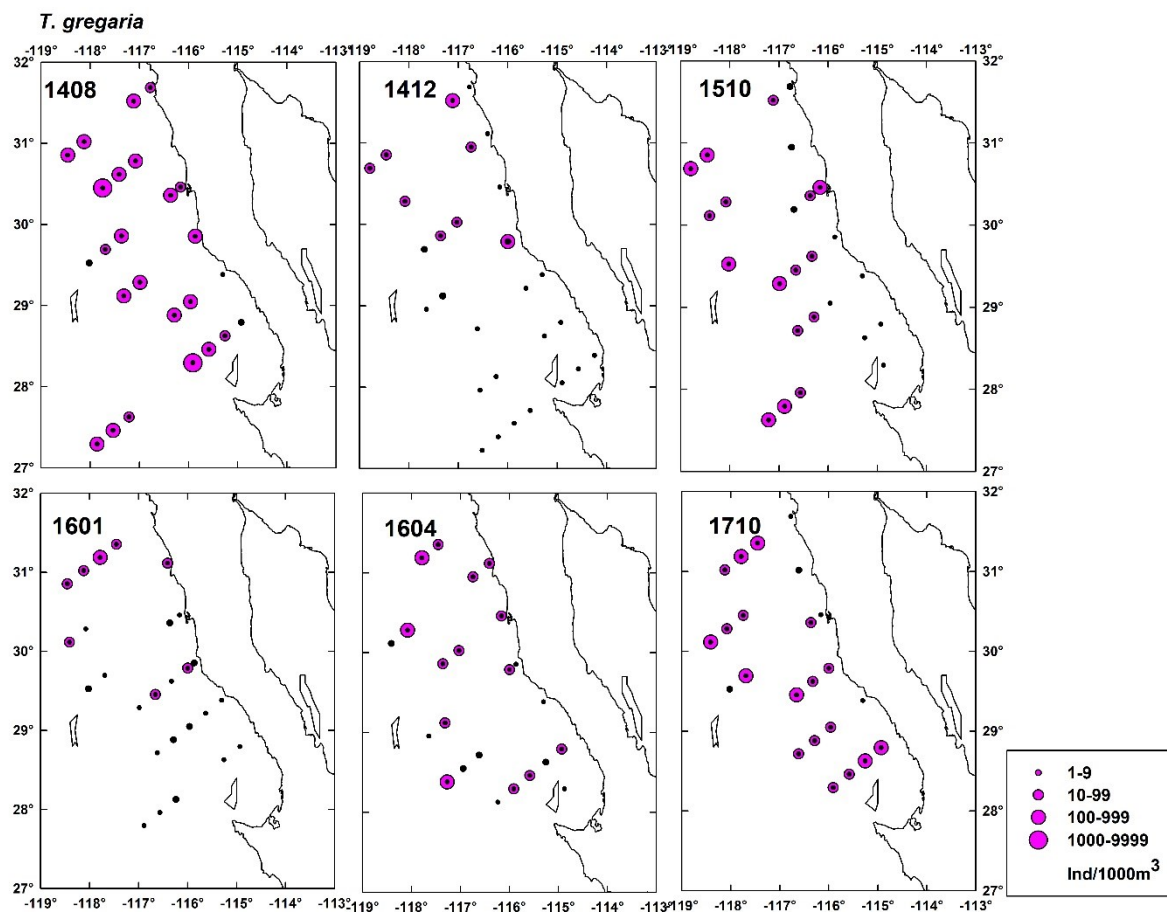


Figura 34. Distribución de *Thysanoessa gregaria* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

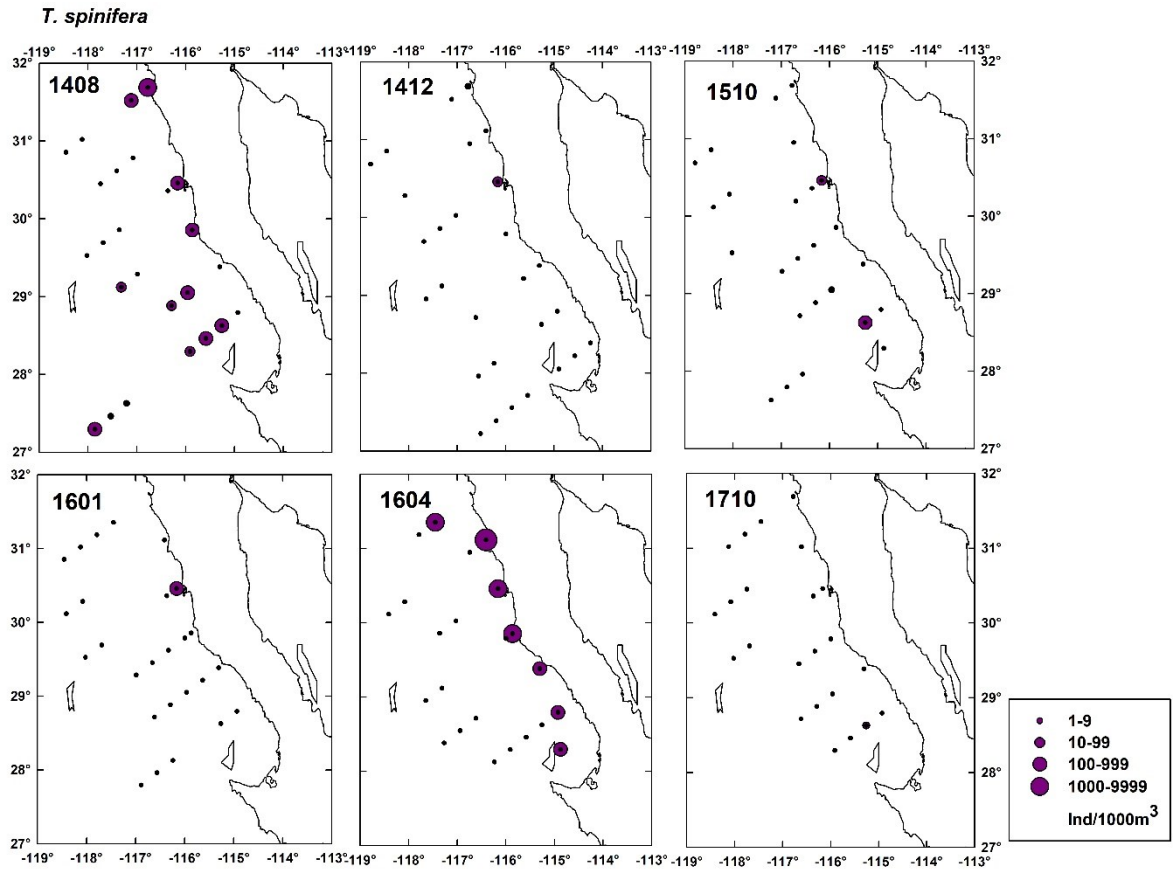


Figura 35. Distribución de *Thysanoessa spinifera* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

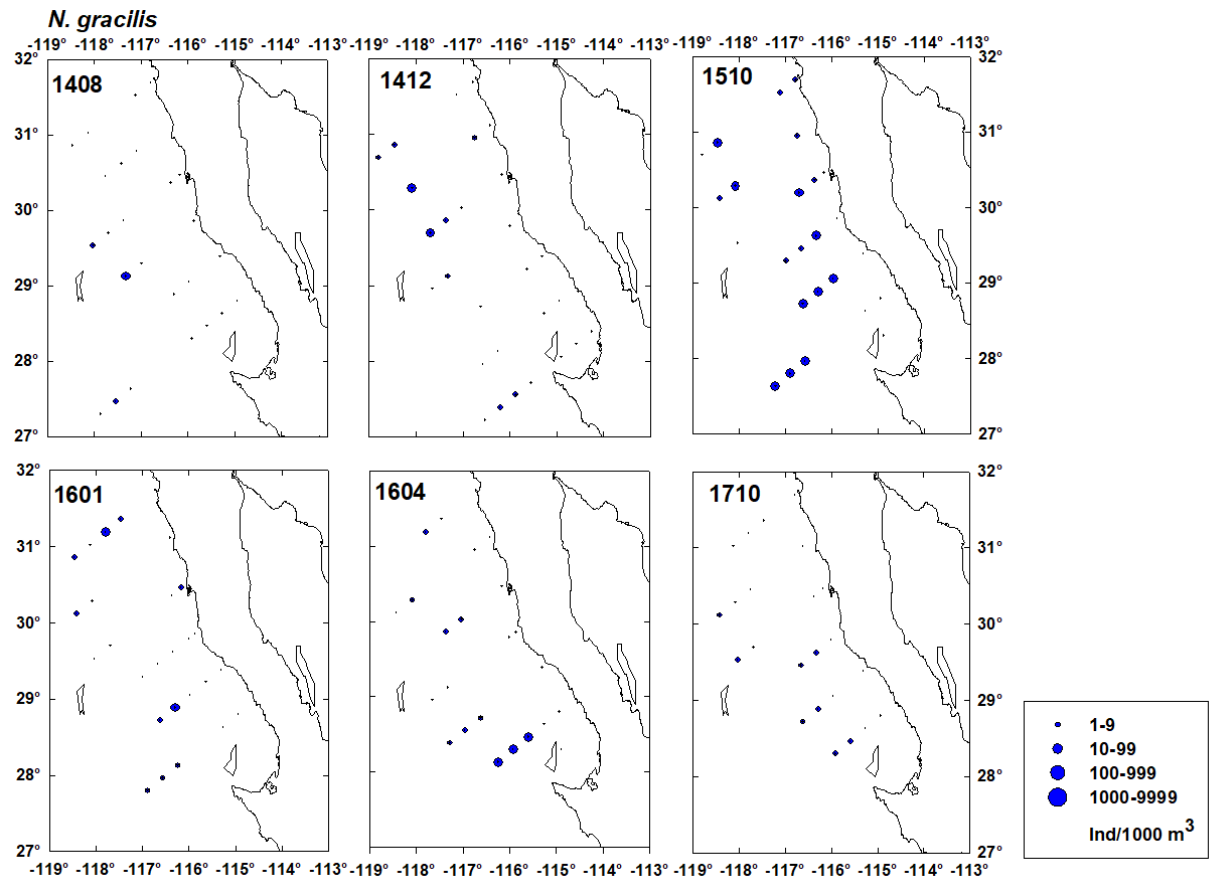


Figura 36. Distribución de *Nematoscelis gracilis* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

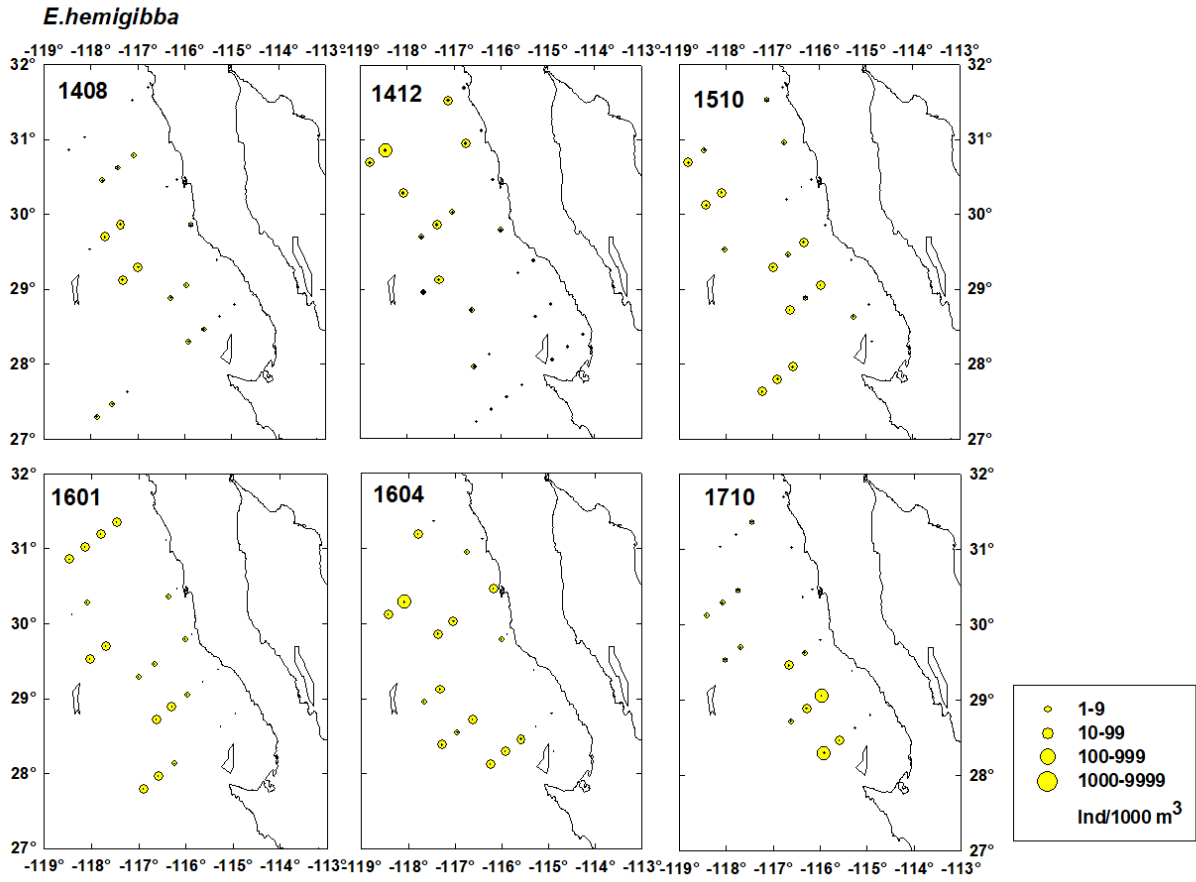


Figura 37. Distribución de *Euphausia hemigibba* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

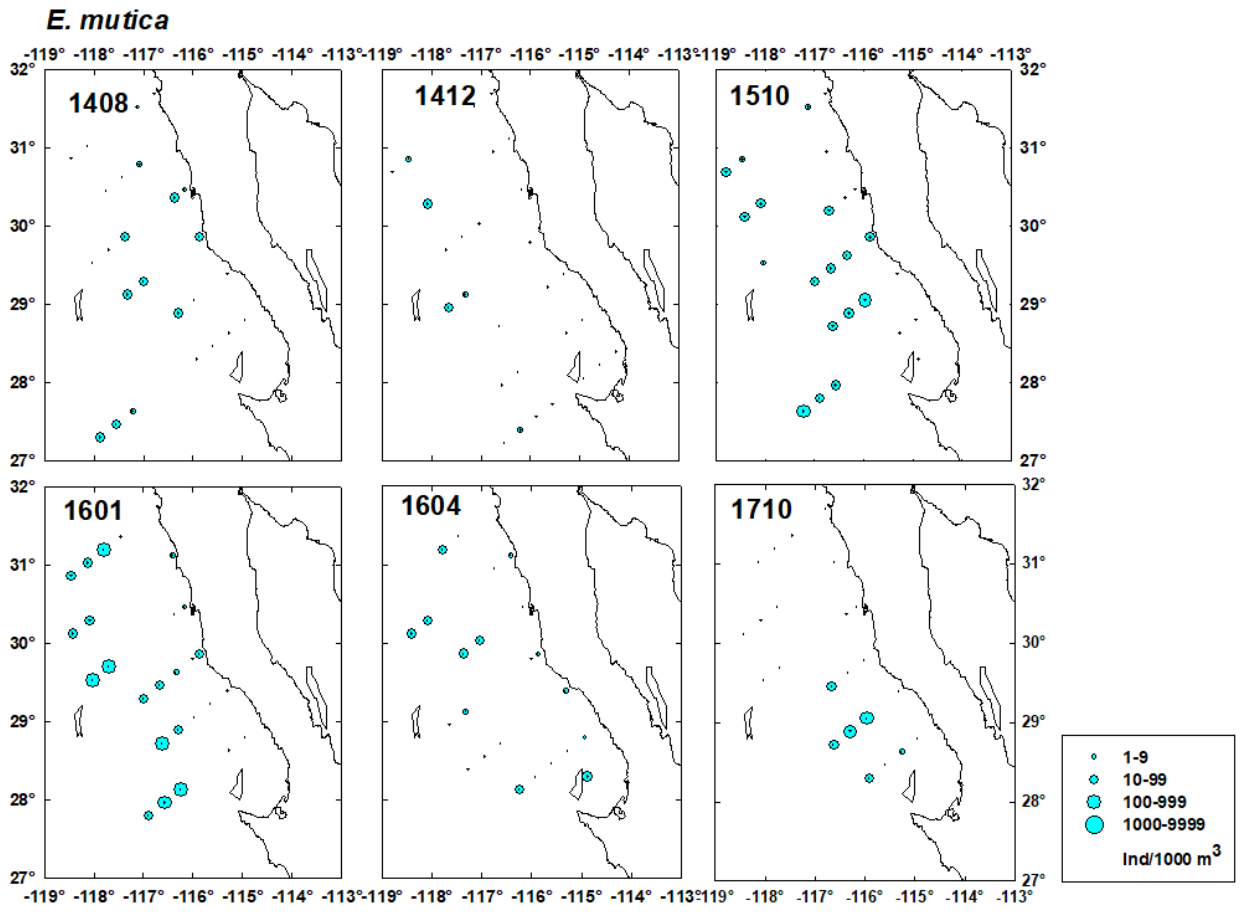


Figura 38. Distribución de *Euphausia mutica* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

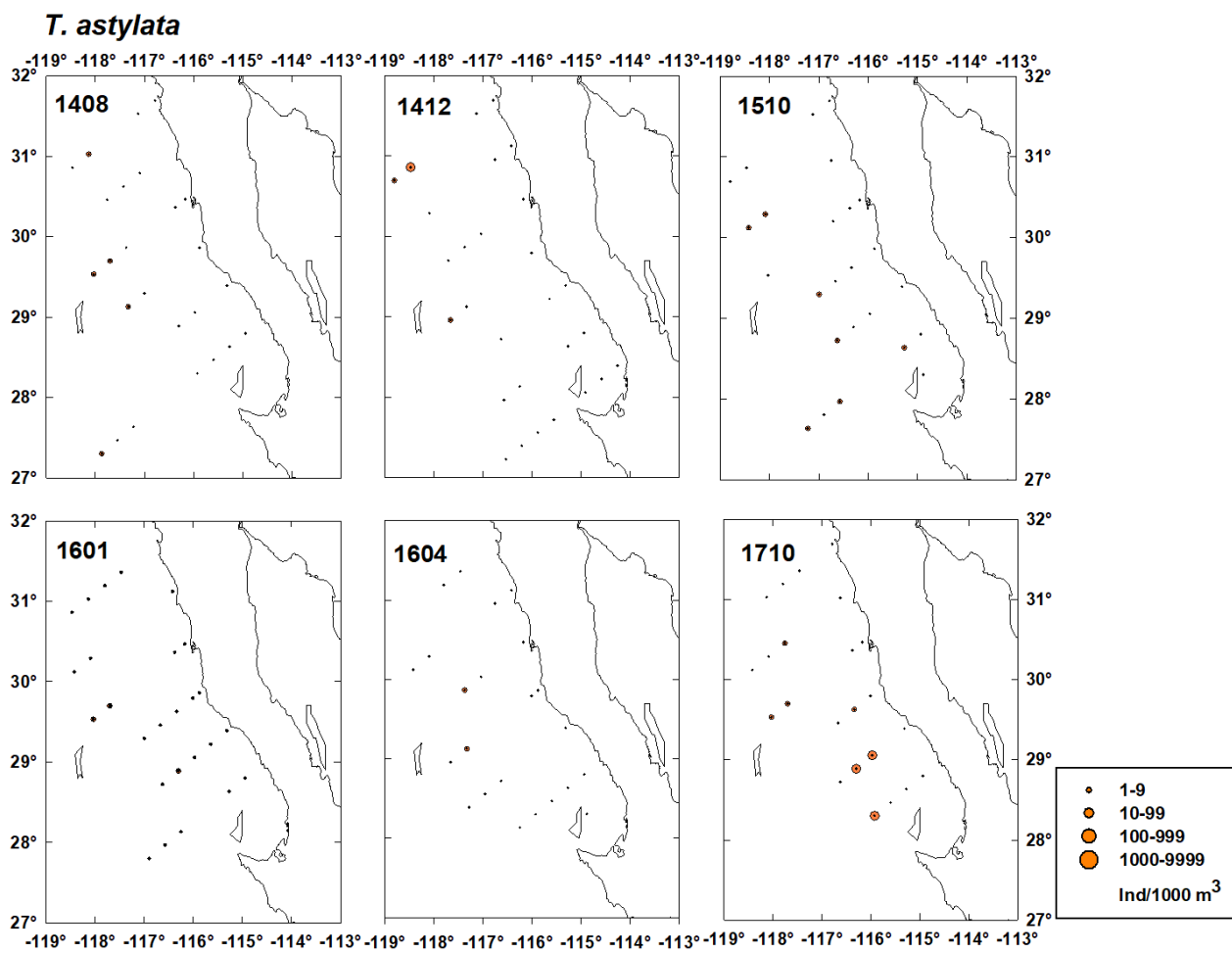


Figura 39. Distribución de *Thysanopoda astylata* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

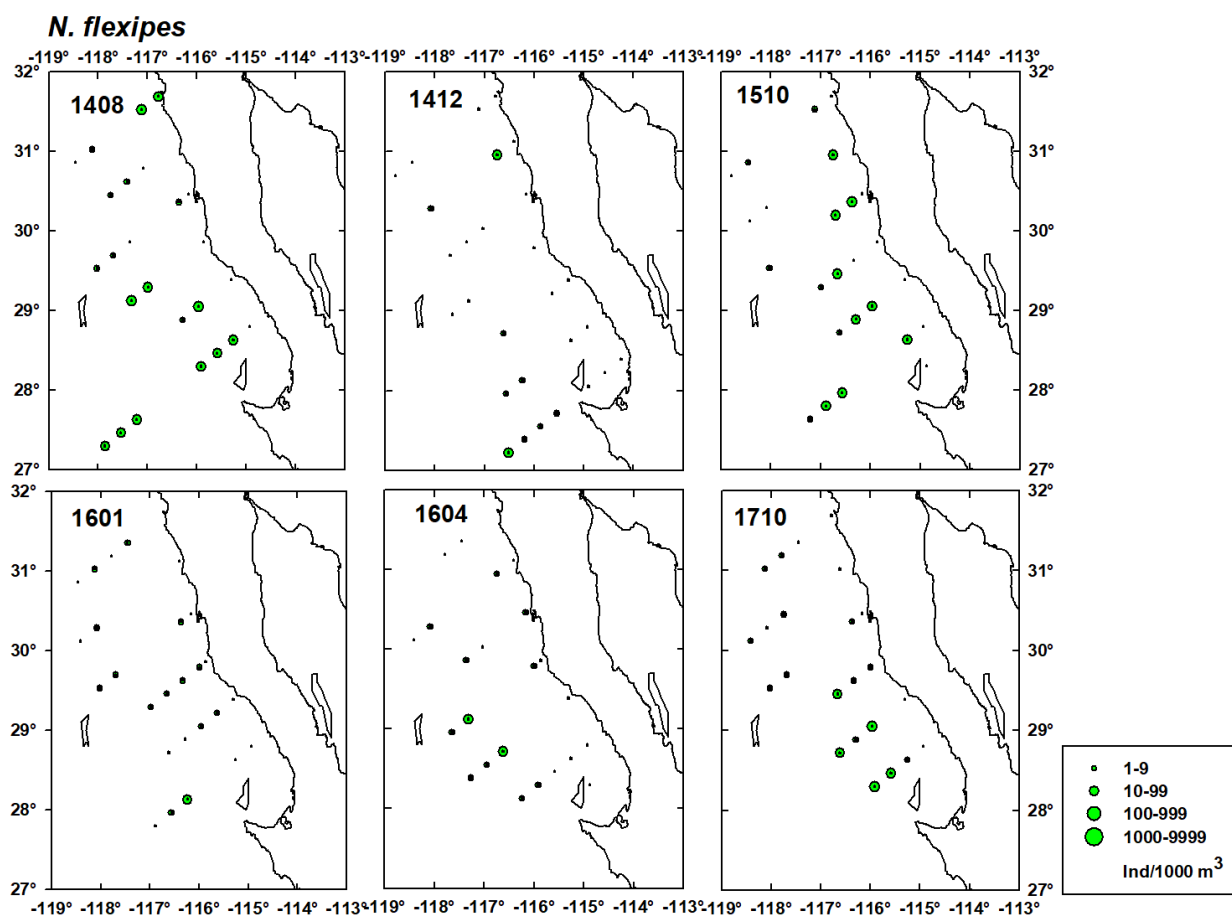


Figura 40. Distribución de *Nematobrachion flexipes* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

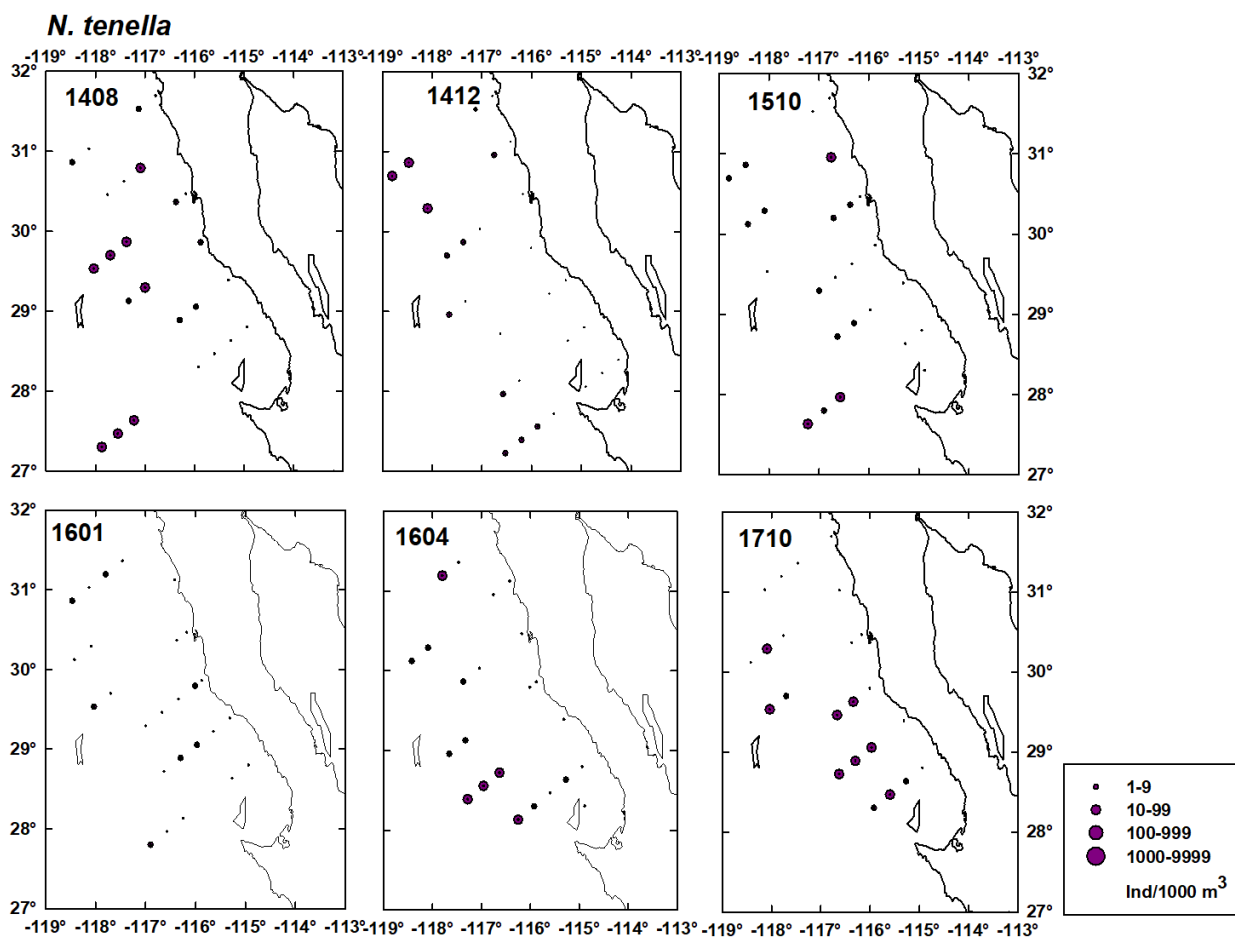


Figura 41. Distribución de *Nematoscelis tenella* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

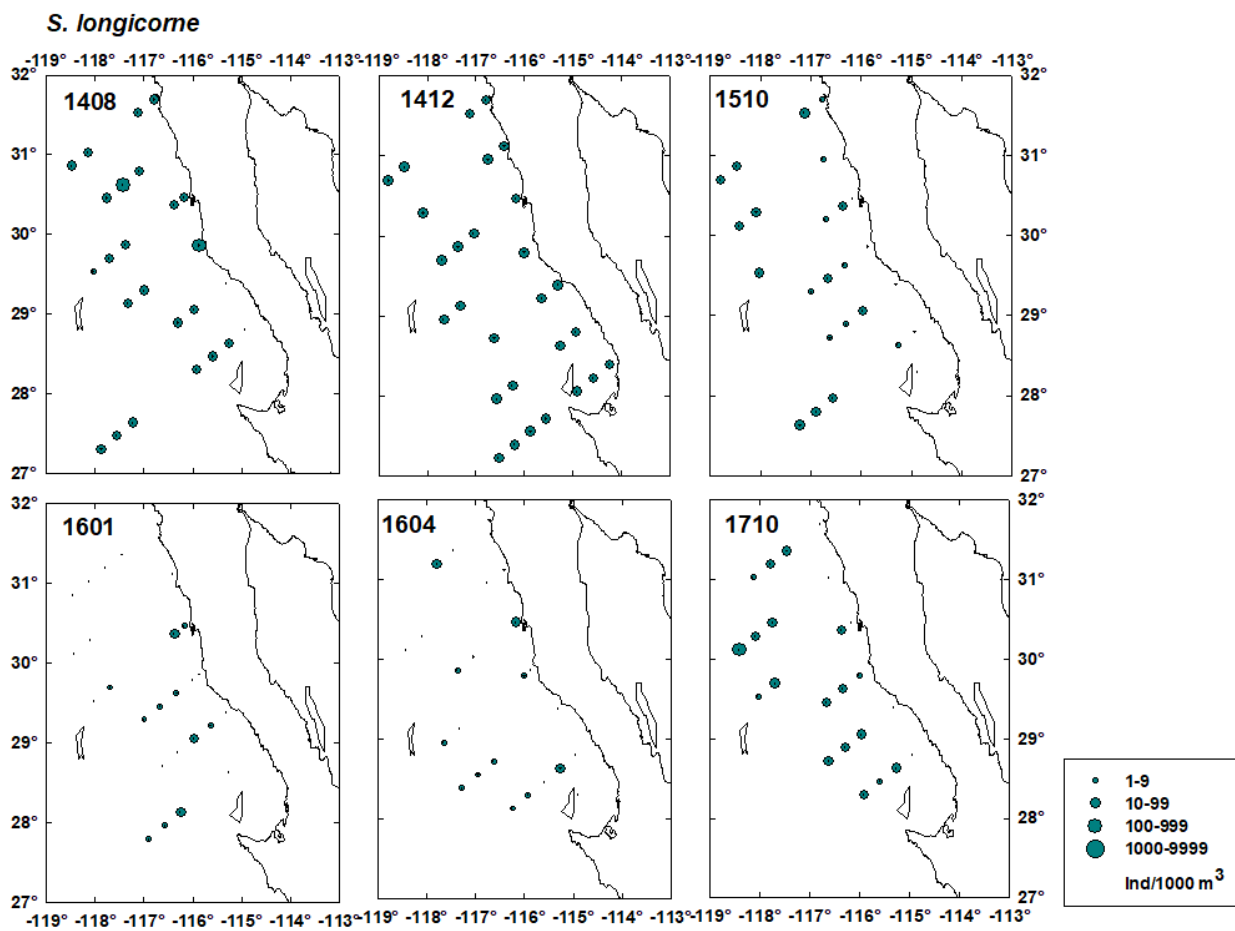


Figura 42. Distribución de *Stylocheiron longicorne* frente a Baja California durante el periodo 2014-2017.

Mapas de alturas dinámicas

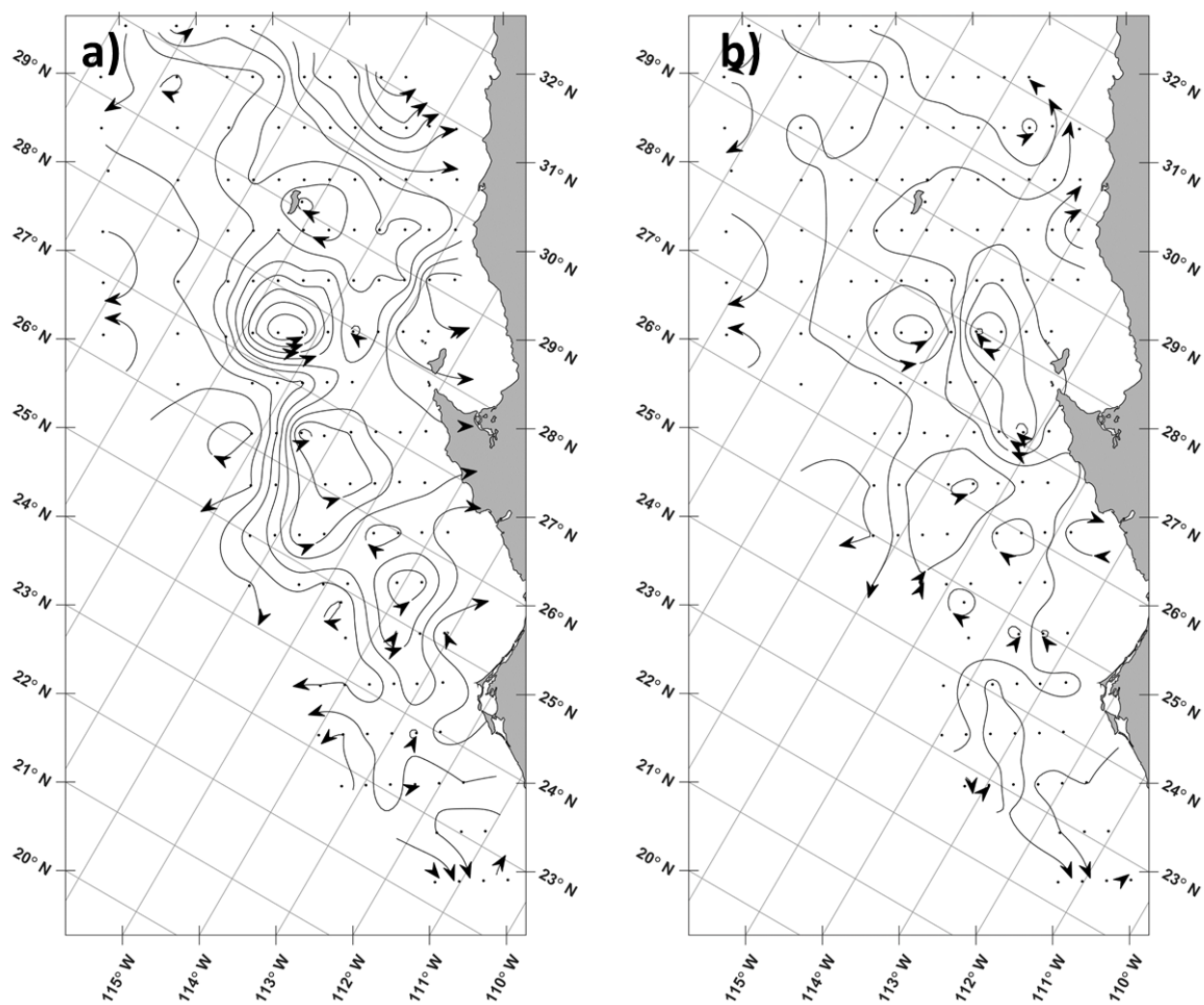


Figura 43. Alturas dinámicas para el crucero 1408. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.

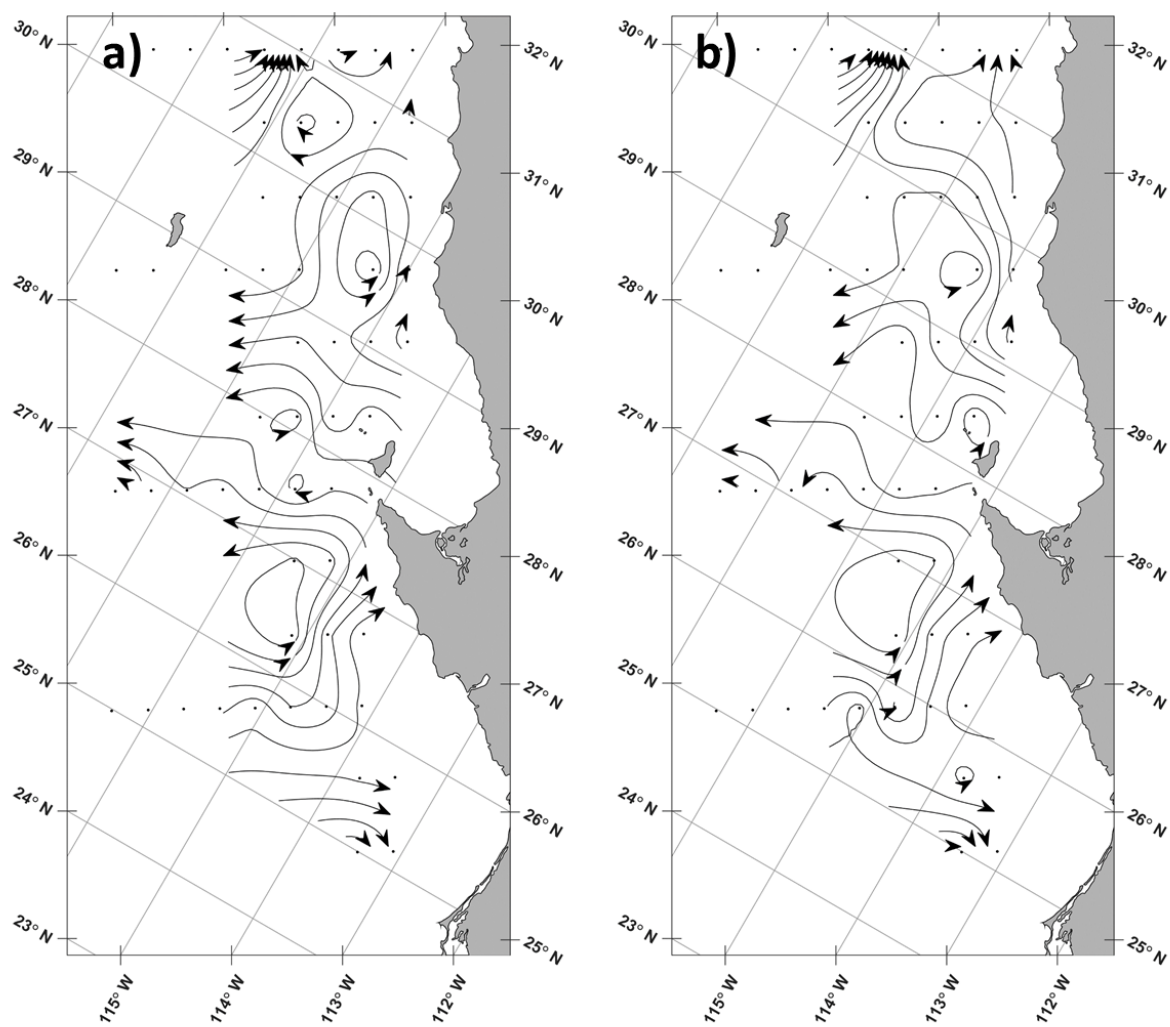


Figura 44. Alturas dinámicas para el crucero 1412. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.

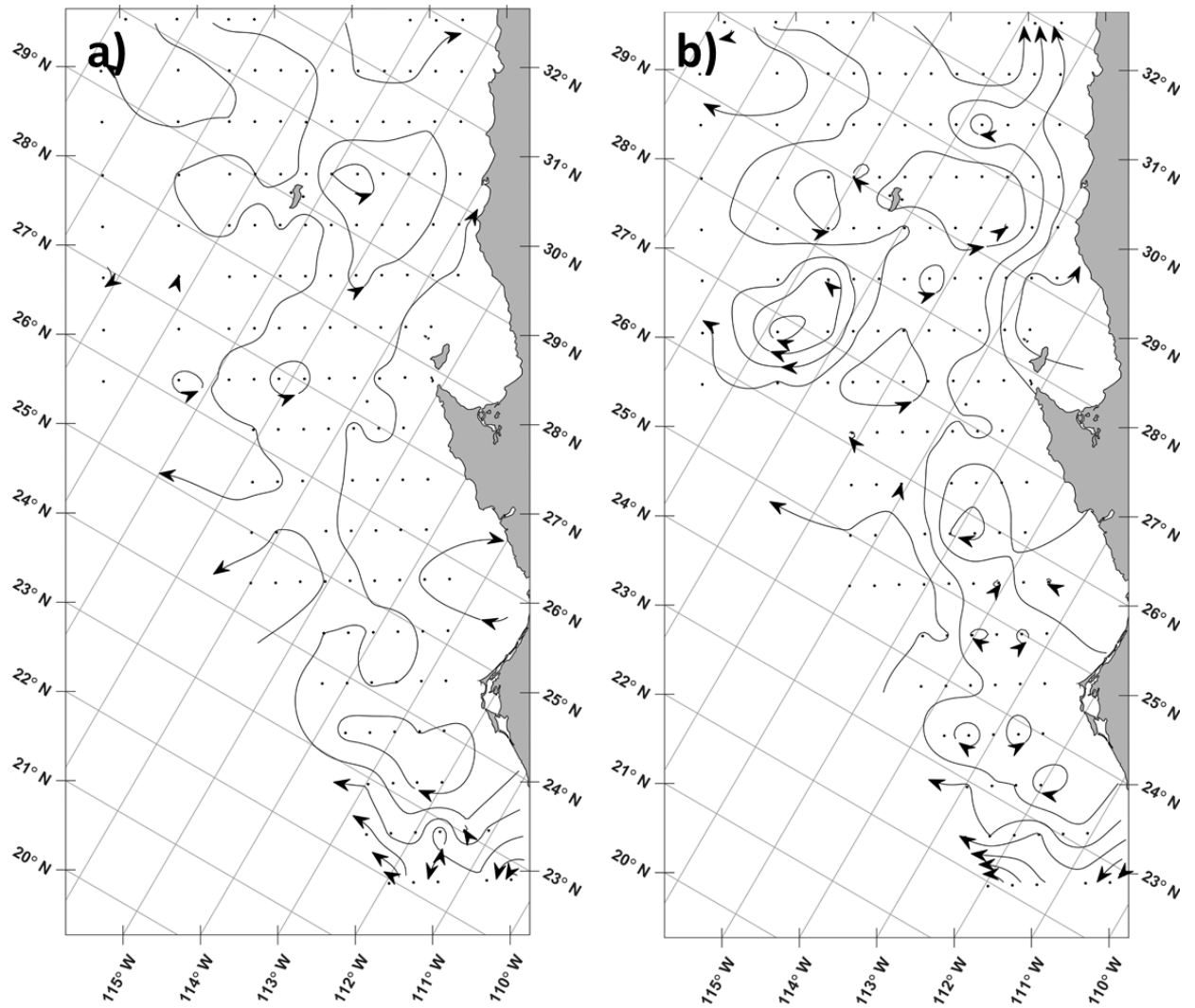


Figura 45. Alturas dinámicas para el crucero 1510. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.

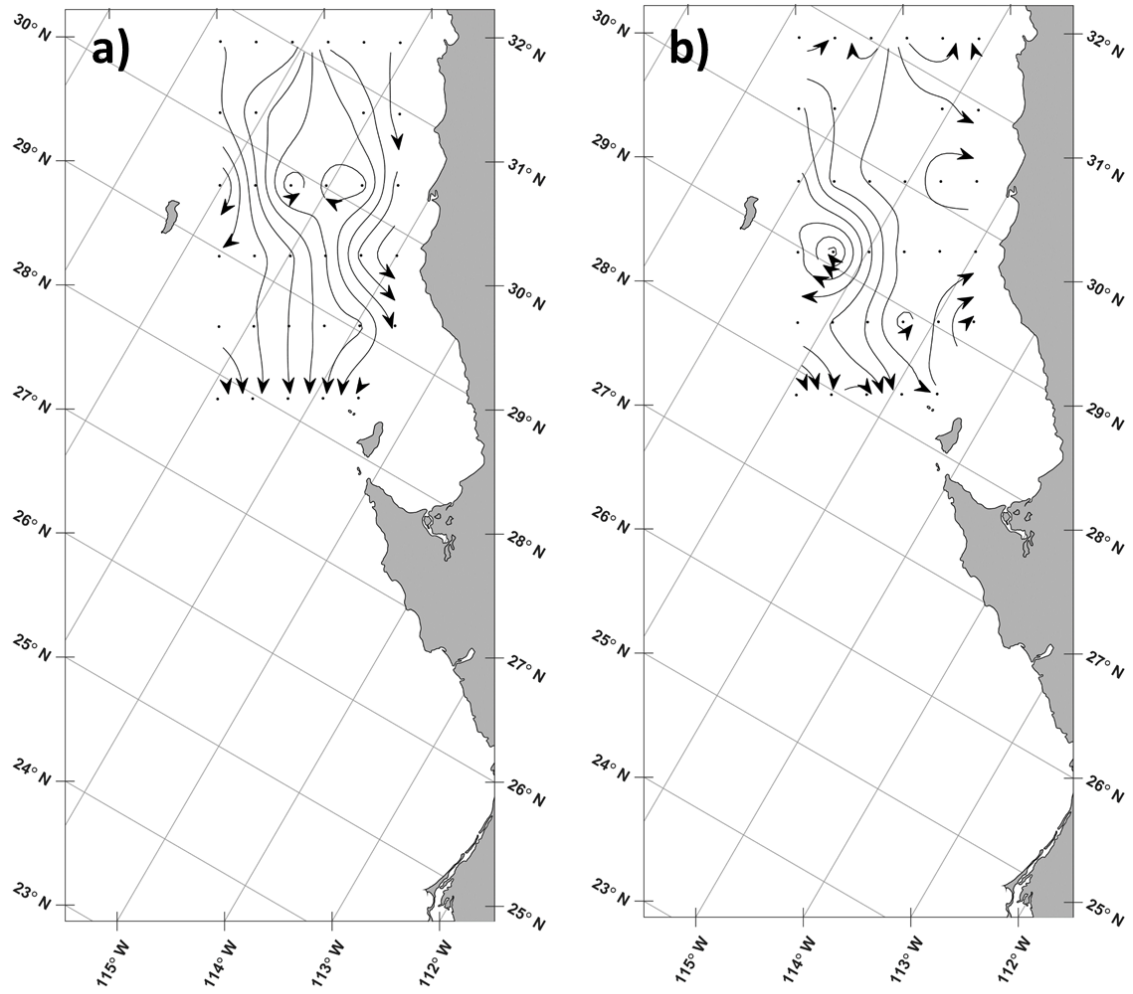


Figura 46. Alturas dinámicas para el crucero 1601. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.

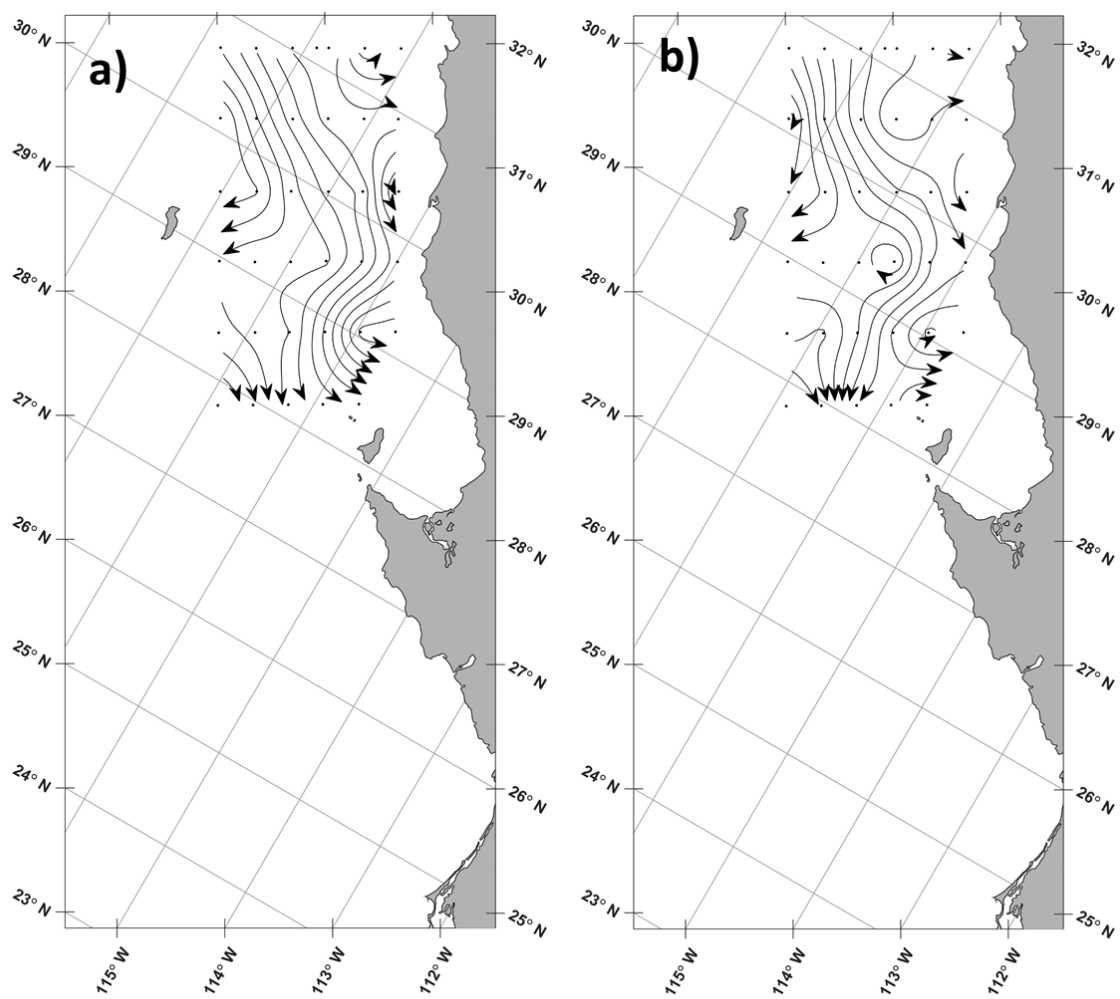


Figura 47. Alturas dinámicas para el crucero 1604. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.

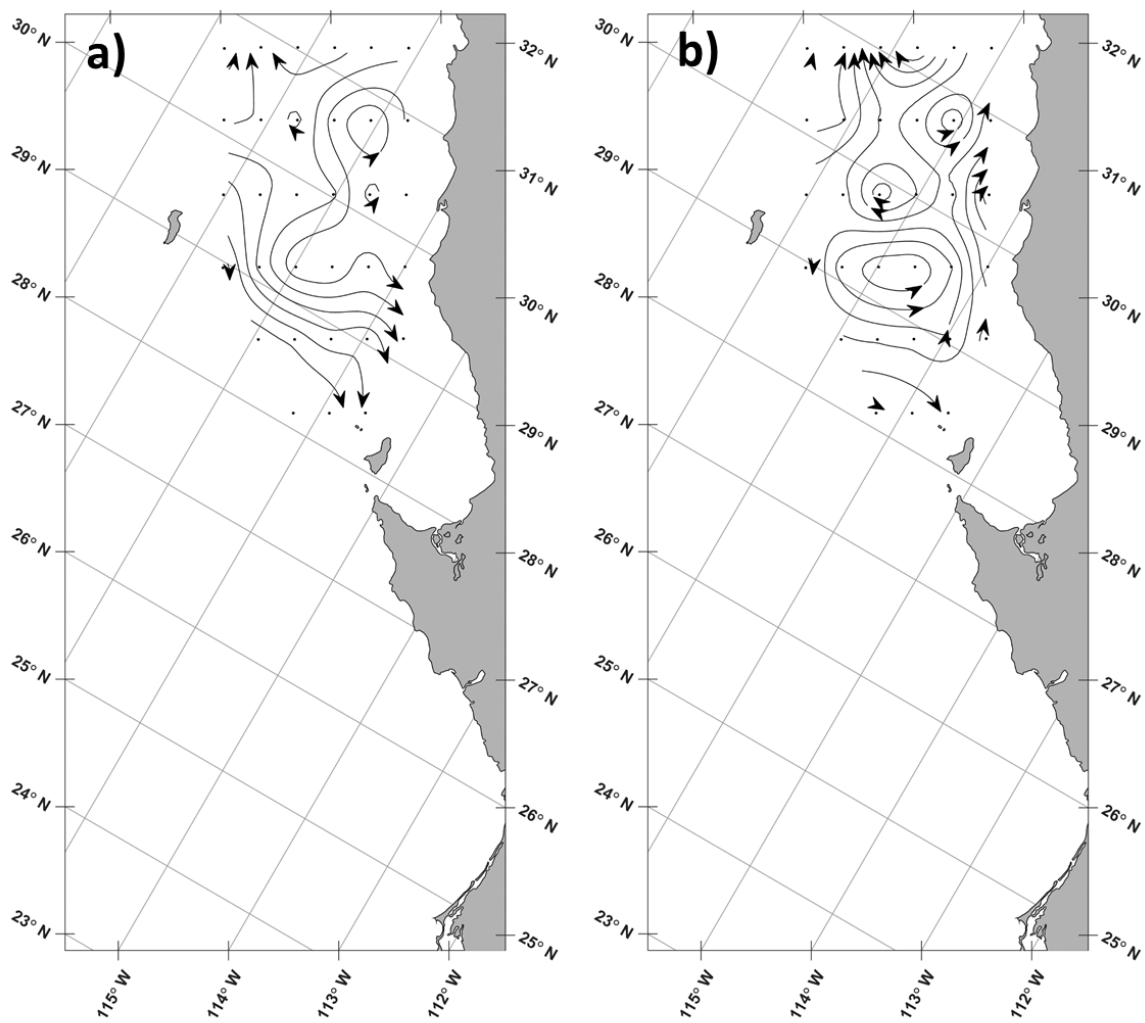


Figura 48. Alturas dinámicas para el crucero 1710. a) Altura dinámica 0 m Ref: 500 m. b) Altura dinámica 200 m Ref: 500 m.