

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos Autor.

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Cambios en la comunidad de zooplancton gelatinoso (Cnidaria,
Ctenophora y Thaliacea) durante diferentes fases del ENSO en
la parte sur de la Corriente de California**

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

Presenta:

Angel Antonio Silveyra Bustamante

Ensenada, Baja California, México
2022

Tesis defendida por
Angel Antonio Silveyra Bustamante

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Directora de tesis

Dr. José Gómez Valdés

Dr. Timothy Robert Baumgartner McBride

Dr. Jaime Gómez Gutiérrez



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Pedro Negrete Regagnon
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Angel Antonio Silveyra Bustamante** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Cambios en la comunidad de zooplancton gelatinoso (Cnidaria, Ctenophora y Thaliacea) durante diferentes fases del ENSO en la parte sur de la Corriente de California

Resumen aprobado por:

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Directora de tesis

El zooplancton gelatinoso ha sido poco investigado en el Sistema de la Corriente de California (SCC) a pesar de que alcanza altas abundancias, su influencia ecológica y cambios de distribución. Durante el 2010 se presentó un evento climatológico de La Niña y durante el 2015-2016 un evento El Niño. Ambos han sido considerados de los más intensos para el SCC en los últimos años, provocando anomalías de temperaturas hasta de 3°C, así como alteraciones oceanográficas y biológicas en el sur del SCC. Con el objetivo de comparar a la comunidad de zooplancton gelatinoso durante diferentes condiciones climáticas se escogieron tres cruceros realizados en otoño de diferentes años: en 2001 (neutro), La Niña 2010 y El Niño 2015, en la región norte frente a Baja California. La comparación de la comunidad de zooplancton gelatinoso se realizó mediante métodos estadísticos multivariados no paramétricos, además se asoció la comunidad específica de cada año con variables ambientales (temperatura, salinidad, gradiente de densidad, oxígeno disuelto, profundidad de la termoclina) y biológicas (clorofila y abundancia de copépodos y larvas de peces). Se reportó una alta diversidad de zooplancton gelatinoso durante los tres años (89 taxones). La mayor diversidad se encontró durante el año neutro, y la mayor abundancia durante La Niña debido a dos especies cosmopolitas (*Liriope tetraphylla* y *Dolioletta gegenbauri*). El análisis de agrupamiento de dos vías indicó que durante los tres años la comunidad de zooplancton gelatinoso cambió significativamente. El análisis de escalamiento no métrico multidimensional confirmó estos agrupamientos e indicó que el calentamiento y estratificación de la columna de agua fueron las variables ambientales más influyentes en la comunidad de zooplancton gelatinoso durante El Niño 2015. Se observaron cambios de distribución, con extensión hacia el sur de la especie templada *Pegea socia* durante La Niña 2010. Desplazamiento hacia el norte de las especies tropicales y subtropicales como *Aglaure hemistoma*, *Lensia fowleri* y *Thalia democratica*, relacionados con la presencia de contraflujo hacia el polo durante El Niño 2015. El zooplancton gelatinoso es un grupo que responde rápidamente a los cambios oceanográficos en el SCC y afecta la ecología de la región de estudio.

Palabras clave: zooplancton gelatinoso, variabilidad climática, ENOS, Corriente de California, cambios poblacionales

Abstract of the thesis presented by **Angel Antonio Silveyra Bustamante** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Community variability of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) in different phases of ENSO in the southern part of the California Current

Abstract approved by:

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Thesis Director

Gelatinous zooplankton from the California Current System (CCS) has been rarely studied despite its high abundance, ecologic influence and broad distribution changes reported in the world oceans. During 2010 occurred a La Niña event and during 2015 an El Niño event. They are among the most intense climatic events reported to CCS during the last twenty years, causing anomalies in temperature up to 3°C, and oceanographic and biologic perturbations in the south of the CCS. The goal of the present study is to compare gelatinous zooplankton community under different climatic conditions selecting three oceanographic cruises carried out in autumn of different years: 2001 (neutral), La Niña 2010 and El Niño 2015, off north Baja California. The comparison of the gelatinous zooplankton community among years was done using non-parametric multivariate methods, and also associated with abiotic (temperature, salinity, density gradient, dissolved oxygen, deep of the thermocline) and biological variables (chlorophyll-a concentration and prey density of copepods and fish larvae). A high diversity was observed integrating the three years (89 taxa), with the highest diversity observed during the neutral year and the highest abundance during La Niña event due the presence of two cosmopolitan species (*Liriope tetraphylla* and *Dolioletta gegenbauri*). The two-way cluster analysis showed significant changes in the gelatinous zooplankton community and the no-metric multidimensional analysis confirmed the clusters and indicated that the warming and stratification of the column water were the most influential environmental variables to explain changes of gelatinous zooplankton during El Niño 2015. Changes in distribution were observed for the temperate species *Pegea socia* extending southward during La Niña 2010. Displacements to the north occurred for the tropical and subtropical species *Aglaurea hemistoma*, *Lensia fowleri* and *Thalia democratica* associated with the presence of anomalous poleward current. Gelatinous zooplankton respond rapidly to oceanographic changes in CCS and may even modify the ecology of the study region.

Keywords: gelatinous zooplankton, climatic variability, ENSO, California Current, population changes

Dedicatoria

“No intentes construir un muro. No empieces un día y digas: voy a construir el más grande y colosal muro que jamás se haya construido. En vez de eso di: voy a colocar este ladrillo tan perfectamente como un ladrillo puede ser colocado; y haz eso todos los días...” Will Smith

Primero que nada, se la dedico a mí...

Segundo, se la dedico a todos los que han creído en mí, desde mis directores hasta mis padres, como compañeros quienes han sido parte fundamental de mi crecimiento.

Por último, se la dedico a la ciencia mexicana, por los que todavía creemos en la investigación pese a la situación actual.

Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por aceptarme y darme la oportunidad de realizar mis estudios y seguir con mi formación académica de maestría en el posgrado de Ecología Marina.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico para sustentar mi formación de estudios durante la maestría.

Agradezco al programa de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL), por el desarrollo de la investigación en México y permitir trabajar con muestras biológicas, físicas y químicas de difícil acceso.

Agradezco totalmente a mi directora de tesis, la Dra. Bertha Lavaniegos, por darme la oportunidad de trabajar con una especialista en zooplancton como es ella y permitirme aprender de una de las mejores investigadoras en México, así como agradezco de sus conocimientos ecológicos y taxonómicos que serán enriquecedores en mi crecimiento profesional. De igual manera agradezco a su técnico de laboratorio Guillermo Ortuño por su compañía, enseñanza de nuevas técnicas y apoyo durante la parte práctica de mi tesis.

Agradezco al Dr. Jaime Gómez Gutiérrez por seguirme acompañado en mi desarrollo profesional y apoyarme en constante momento, gracias a él empecé y sigo avanzando. De igual manera también agradezco a mis sinodales el Dr. José Gómez y Dr. Timothy Robert, quienes siempre mostraron entusiasmo y apoyaron mi investigación, de los cuales también aprendí mucho.

Agradezco a mi familia, en especial a mis padres, quienes siempre me han apoyado con este proyecto personal y siempre han visto por mí, en verdad gracias a ellos.

Agradezco a mis compañeros de maestría 2020-2022, que, pese a que la pandemia nos apartó, siempre hemos sido unidos y nos hemos apoyado, en especial a Andrea, Deira, Juan Carlos y Mauricio, así como a Jazmín Cosain por haberme apoyado y motivado desde que llegue a Ensenada.

Agradezco al coordinador deportivo del CICESE Iván Castillo, por promover el deporte en la institución y apoyar a los equipos representativos que permitieron que disfrutara más mi maestría.

Agradezco al Equipo Representativo de Basquetbol, por haberme integrado al equipo representativo del CICESE, formando una grandiosa amistad por encima del equipo, gracias por todo el apoyo que siempre me dieron y hacerme sentir parte importante del equipo, en especial a Julio, Rafael, Angello, Pablo y Toño.

Agradezco el Equipo Representativo de Tochito, que fue un proyecto que inicie dentro del CICESE, sin saber que llegaría a ser una de las mejores experiencias que he tenido en mi vida, en verdad todos cambiaron mi vida, gracias por creer en mí y por su compromiso con el equipo, en especial a Jocabet, Susana, Moisés, Oscar y Luis, quienes siempre han estado para apoyarme, escucharme y ayudarme.

Agradezco inmensamente a Happy, que, pese a que no puede hablar, siempre ha estado para mí, acompañándome en mis mejores y peores momentos.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas	xii
 Capítulo 1. Introducción.....	 1
1.1 Antecedentes	7
1.2 Consideraciones generales sobre el área de estudio.....	10
1.2.1 Sistema de la Corriente de California.....	10
1.3 El ciclo del ENOS.....	11
1.4 Justificación	12
1.5 Hipótesis.....	13
1.6 Objetivo General	13
1.6.1 Objetivos específicos.....	14
 Capítulo 2. Metodología.....	 15
2.1 Recolección de muestras de zooplancton.....	15
2.2 Análisis taxonómico del zooplancton gelatinoso	16
2.3 Datos de variables ambientales	17
2.3.1 Caracterización histórica de la temperatura y clorofila- <i>a</i> superficial é índice El Niño Océánico (1998-2017)	17
2.3.2 Distribución superficial de temperatura, salinidad, clorofila- <i>a</i> y circulación durante otoño (2001, 2010, 2015)	18
2.3.3 Perfiles verticales de temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto en transecto perpendicular a la costa.....	18
2.4 Análisis Estadísticos.....	19
2.4.1 Composición de especies y comparación interanual de sus abundancias.....	19

2.4.2	Análisis multivariados.....	19
2.4.3	Análisis Indicador de Especies.....	21
2.4.4	Diferencia en la distribución de las especies indicadoras observadas durante los eventos climáticos	22
Capítulo 3.	Resultados	23
3.1	Condiciones Oceanográficas	23
3.1.1	Caracterización histórica de temperatura y clorofila en la zona de estudio y el ENOS (1997-2017).....	23
3.1.2	Condiciones ambientales durante otoño (2001, 2010 y 2015).....	26
3.1.2.1	Distribución superficial de temperatura, salinidad y concentración de clorofila- <i>a</i>	26
3.1.2.2	Perfiles verticales de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto	31
3.1.2.3	Circulación superficial marina	35
3.2	Estructura de la comunidad de zooplancton gelatinoso.....	38
3.2.1	Composición de especies durante diferentes influencias climáticas en otoños de año neutral (2001), La Niña (2010) y El Niño (2015).....	38
3.2.2	Análisis multivariado	44
3.2.2.1	Similitud espacio-temporal	44
3.2.2.2	Asociación de Especies	44
3.2.2.3	Relación de la comunidad de zooplancton gelatinoso con variables ambientales.....	45
3.2.3	Especies indicadoras	49
3.2.4	Patrones de distribución de las especies indicadoras durante los eventos climáticos.....	52
3.2.4.1	Especies indicadoras de condiciones neutras	52
3.2.4.2	Especies indicadoras de La Niña (2010)	53
Capítulo 4.	Discusión.....	57
4.1	El ENOS en el Sistema de la Corriente de California	57
4.2	Composición de zooplancton gelatinoso durante octubre de 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño)	59
4.3	Cambios en la distribución de zooplancton gelatinoso	63
4.3.1	Especies que redujeron su distribución durante ambas fases del ENOS	63
4.3.2	Especies que expandieron su distribución durante La Niña	63

4.3.3	Especies que expandieron su distribución durante El Niño	64
Capítulo 5.	Conclusiones	67
Literatura citada		68

Lista de figuras

Figura	Página
1. Ciclo de vida de las salpas (Thaliacea) (tomado de Alldredge y Madin, 1982)	3
2. Ciclo de vida de los Cnidarios de clase Hydrozoa. A) Orden Anthomedusae. B) Orden Leptomedusae. C) Orden Trachymedusae (tomado de Bouillon <i>et al.</i> , 1993).....	4
3. Ciclo de vida de los cnidarios sifonóforos. A) Suborden Cystonectae. B) Suborden Physonectae. C) Suborden Calycophora. (A, tomado de Munro <i>et al.</i> , 2019; B, tomado de Carré 1969; C, tomado de Carré y Carré, 1991).....	5
4. Ciclo de vida de los cnidarios de la clase Scyphozoa. A) Ciclo de vida metagénico tradicional de Scyphozoa. B) Ciclo de vida de <i>Pelagia noctiluca</i> (holoplanctónico) (tomado de Brusca y Brusca, 2003)	6
5. Ciclo de vida de los ctenóforos (tomado de Purcell y Uye, 2007).....	7
6. Área de estudio mostrando los sitios de colecta durante otoño en un año. A) “neutral” 2001. B) La Niña 2010. C) El Niño 2015.....	15
7. Variabilidad climática durante 1998-2017, del (A) Índice del Niño Oceánico Región 3.4 (5°N-5°S, 120°-170°W). Anomalías de temperatura superficial del mar (B) y concentración superficial de clorofila- <i>a</i> (C) en la zona de estudio a 10 m de profundidad.....	25
8. . Temperatura superficial del mar derivada del satélite (°C) de la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015.....	27
9. . Salinidad superficial a 10 m de profundidad en la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015.....	29
10. . Concentración de Clorofila Superficial Satelital (mg/m ²) de la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015.....	30
11. Distribución vertical de la temperatura (°C) en la línea 100. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.....	32
12. . Distribución vertical de salinidad en la línea 110. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.	34
13. . Distribución vertical de la concentración de oxígeno (ml/L) en la línea 100. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.....	36
14. . Altimetría del nivel del mar en la zona de estudio durante otoño de 2001, 2010 y 2015. El sombreado corresponde a la anomalía del nivel del mar (ANM) en metros y la flechas indican la velocidad del flujo geostrófico en m/s.	37

15. . Análisis de Agrupamiento de dos vías de estaciones (dendrograma superior) de estaciones de muestreo y las especies más abundantes de zooplancton gelatinoso (dendrograma derecho) durante octubre 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño). G_{1-1} son los grupos de estaciones y S_{1-5} los grupos de especies asociadas. Líneas punteadas indican el punto de corte de similitud para determinar los agrupamiento. La cuadrícula con tonos de grises indica la abundancia de cada muestra y especie. 46
16. . Escalamiento No Métrico-Multidimensional de las variables ambientales y las especies más abundantes de zooplancton gelatinoso durante los tres años en la zona de estudio. Para mayor claridad se muestran por separado en (A) las estaciones de muestreo de los tres años y en (B) los taxones, conservando los polígonos que delimitan los diferentes años..... 50
17. Distribución de *Diphyes dispar* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. 53
18. Distribución de *Clytia* spp. y *Cyclosalpa affinis* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de abundancia de cada taxón. 54
19. Distribución de *Pegea socia*, *Nanomia bijuga* y *Leuckartiara zaca* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. Las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de cada taxon..... 55
20. . Distribución de *Thalia democratica*, *Aglaura hemistoma* y *Lensia fowleri* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. Las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de cada taxón. 56

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Síntesis de las investigaciones de zooplancton gelatinoso (ctenóforos, taliáceos, sifonóforos y medusas) del Pacífico mexicano.	10
2. Abundancia promedio (P, ind/1000m ³) y frecuencia de ocurrencia (FO, número de muestras con presencia) de los 89 taxones identificados durante los periodos de otoño de 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño). El número total de muestras de zooplancton nocturnas analizadas se indica entre paréntesis.	39
3. Comparación interanual 2001, 2010 y 2015 de la abundancia por taxon recolectados en la costa occidental de la península de Baja California mediante la Prueba de Kruskal-Wallis (H) y su probabilidad asociada (p). En las últimas columnas se muestran los resultados de la comparación <i>a posteriori</i> entre pares de años únicamente cuando se encontraron resultados significativos. Se indica con un asterisco las especies que fueron seleccionadas para posteriores análisis multivariados.	42
4. Resultados del ENMM para las variables ambientales y especies más abundantes de zooplancton gelatinoso en el área de estudio, durante los tres diferentes años. Los valores de las columnas indican la correlación de Pearson y Kendall para la asociación entre las distancias de ordenación de la comunidad de zooplancton gelatinoso y las variables independientes. También se muestra el coeficiente de determinación (r^2) de los ejes en el espacio multidimensional (varianza explicada). Se resaltan los valores más altos.	48
5. Análisis Indicador de Especies incluyendo únicamente las especies más frecuentes y abundantes del zooplancton gelatinoso de acuerdo al criterio de agrupamiento por años con diferentes condiciones oceanográficas Se resaltan en letra negrita los valores significativos ($\alpha = 0.05$)	51

Capítulo 1. Introducción

El zooplancton gelatinoso incluye diversos grupos taxonómicos, conformado por medusas, sifonóforos, ctenóforos y taliáceos principalmente. Aunque el grupo de zooplancton gelatinoso comprende organismos de diferentes phyla, todos cuentan con un alto contenido de agua corporal que le confiere transparencia, la cual es una adaptación para pasar inadvertido en el ambiente pelágico (Jonhsen, 2001). La transparencia del cuerpo permite el camuflaje que le favorece para ocultarse cuando caza a sus presas y pasar desapercibido para sus depredadores (Jonhsen, 2001). La gran proporción de contenido de agua hace que su densidad corporal sea cercana a la del agua marina que favorece la flotabilidad neutra con su consecuente ahorro energético que les permite altas tasas de crecimiento corporal y en ocasiones alcanzar un gran tamaño corporal, con una mayor superficie de contacto para la alimentación (Madin y Harbison, 2001).

El zooplancton gelatinoso está posicionado en diferentes niveles tróficos contando con taxones desde los consumidores primarios o herbívoros (taliáceos), o consumidores secundarios (medusas, sifonóforos y ctenóforos, quetognatos, moluscos y cefalópodos) que depredan zooplancton y micronecton, hasta consumidores terciarios incluyendo especies caníbales. Estos grupos taxonómicos carnívoros pueden consumir diariamente hasta el 10% del alimento disponible y en algunas ocasiones este consumo puede alcanzar > 50% de la producción primaria o secundaria, siendo importantes competidores de peces y otros grandes depredadores pelágicos (Alldredge, 1984). El zooplancton gelatinoso puede transferir gran cantidad de energía desde niveles microbianos hasta niveles tróficos mayores a pesar de su bajo contenido de carbono (Jaspers *et al.*, 2015). Actualmente los organismos gelatinosos son considerados influyentes productores secundarios debido al gran contenido de materia orgánica e inorgánica que consumen y almacenan en su cuerpo, así como la materia que exudan y defecan, la cual es rica en materia orgánica e inorgánica y proporciona nutrimentos para organismos autotróficos (Anderson, 1988).

Algunos estudios han reportado que existe un incremento de su abundancia promedio a nivel mundial, y que el sistema pelágico se está “adaptando” a las altas densidades gelatinosas incluyéndolas en sus dietas (Díaz *et al.*, 2017). Es por ello pertinente investigar la función trófica del zooplancton gelatinoso en el océano. Este grupo ha llamado la atención en distintas regiones del mundo, debido a su proliferación excesiva o florecimientos anómalos conocidos como “blooms” (Fuentes *et al.*, 2018), las cuales tienen consecuencias ambientales (Richarson *et al.*, 2009) y económicas (Purcell *et al.*, 2007). Estas proliferaciones pueden ser resultado de su ciclo de vida o en respuesta a cambios ambientales (Condon *et*

al., 2012). Pese al aumento de estos blooms gelatinosos, se desconocen sus causas debido a la alta diversidad, y la complejidad de sus ciclos de vida y en general falta de información de su biología y ecología. La alta fragilidad corporal los maltrata y fracciona con los muestreos convencionales de redes de zooplancton y métodos de preservación química provoca, en general, una substancial subestimación de su abundancia. La complejidad de coleccionar especímenes intactos y su compleja taxonomía desalienta su estudio sistemático y causa desinterés a los científicos (Lilley *et al.*, 2011). Los eventos de proliferaciones masivas se han asociado a múltiples causas como variaciones de la temperatura, salinidad, eutroficación, disponibilidad de luz, presión, turbulencia, sobrepesca y la construcción de sustratos artificiales, los cuales benefician la fase bentónica de algunos organismos (Graham *et al.*, 2001; Purcell *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2012). Se ha observado que la temperatura tiende a acelerar los procesos metabólicos y fomenta la reproducción asexual (Graham *et al.*, 2001), así mismo, el incremento de la salinidad aumenta el tamaño de la umbrela en las medusas. Además, el zooplancton gelatinoso es capaz de seleccionar iones del medio ambiente a diferentes salinidades con el fin de contar con una flotabilidad neutra y así ahorrar energía (Hirst y Lucas, 1998). La concentración de oxígeno no afecta al crecimiento ni reproducción del zooplancton gelatinoso, además de que la estratificación por concentración de oxígeno es tolerada y aprovechada por el zooplancton gelatinoso siendo capaz de penetrar la zona hipóxica sin afectar su alimentación (Grove y Breitburg, 2005). Estas proliferaciones pueden cubrir extensas áreas y durar varias semanas, por lo cual es necesario comprender a que obedecen las fluctuaciones poblacionales del zooplancton gelatinoso, y evaluar sus consecuencias en el ecosistema marino.

Se ha sugerido que el zooplancton gelatinoso está presentando una dominancia numérica en el ecosistema marino durante los últimos años, debido a la plasticidad en sus ciclos de vida e historia de vida (Boero *et al.*, 2008). El ciclo de vida de una especie constituye una serie de adaptaciones que se han desarrollado evolutivamente durante prolongados periodos, mientras que las historias de vida son ajustes poblacionales en respuesta a cambios inmediatos en el ambiente.

Los taliáceos (salpas, doliólidos y pirosonomas) incluyen aproximadamente 78 especies. Estos tienen un ciclo de vida por alternancia de generaciones (sexual y asexual). En las salpas, se presentan dos tipos de individuos con morfología diferente: oozoides y blastozooides. Un oozoide es un individuo solitario que se reproduce asexualmente por gemación, originando cadenas del segundo tipo, los blastozooides (agregados) que se reproducen sexualmente originando de nuevo un oozoide (Fig. 1). Los blastozooides se liberan en forma de cadena generadas en el estolón del adulto, los cuales pueden permanecer unidos para eventualmente desprenderse del resto de la colonia y continuar como individuos independientes

(Deibel y Lowen, 2012). El ciclo de vida de los doliólidos y las pirosoomas es análogo, pero con algunas modificaciones (Alldredge y Madin, 1982).

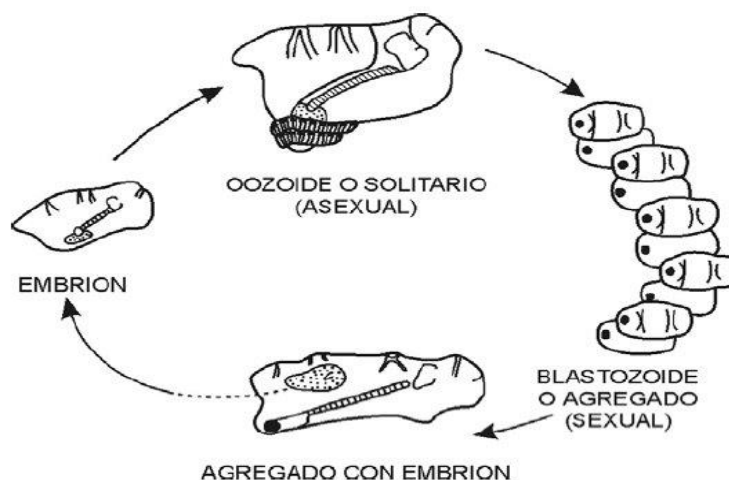


Figura 1. Ciclo de vida de las salpas (Thaliacea) (tomado de Alldredge y Madin, 1982)

Las medusas y sifonóforos también tienen un desarrollo metagénico o alternancia de generaciones, con variantes dependiendo de la clase a la que pertenezcan (Hydrozoa, Scyphozoa ó Cubozoa). La mayoría presentan una fase bentónica asexual (pólipo) y/o una fase planctónica pelágica sexual (medusa). La clase Hydrozoa es altamente diversa (> 3000 especies) y la fase bentónica consiste de colonias de hidrozoarios, las cuales se reproducen asexualmente y dependiendo de las condiciones generará una nueva colonia asexualmente o medusas que se reproducirán sexualmente. El cigoto produce una larva plánula, la cual se asentará produciendo una nueva colonia béntica de hidrozoos, completando así su ciclo de vida (Fig. 2). En algunos casos, como en los órdenes Trachymedusae y Narcomedusae, el ciclo es abreviado porque carecen de una fase bentónica (Galliot y Schmid, 2002).

Los sifonóforos incluyen aproximadamente 250 especies que también presentan alternancia de generaciones en su ciclo de vida. Este grupo forma parte de la clase Hydrozoa, pero presenta modificaciones notables en su ciclo de vida por ser holoplanctónico (exclusivamente pelágicos), es decir, su fase sexual y asexual ocurre en la columna de agua. La fusión de los gametos sexuales genera una nueva colonia flotante que posteriormente se reproducirá asexualmente por clonación, generando nuevas colonias, que a su vez pueden producir nuevos gonóforos que liberarán los gametos para la reproducción sexual (Agüero, 2020). Para el caso de los subórdenes Physonectae y Cystonectae, los gonóforos de ambos

sexos están unidos por el cormidio donde se agrupan los diferentes zooides. Cuando se liberan los gametos se fusionan originando una larva que posteriormente se desarrollará en una nueva colonia. La reproducción asexual se realiza por clonación en las zonas de crecimiento de la colonia completando el ciclo. Las colonias del suborden Calycophora, liberan las eudoxias, las cuales son cormidios de vida libre que contienen los gonóforos liberando los gametos, creando una nueva colonia por medio de la reproducción asexual, completando así el ciclo de vida (Fig. 3) (Totton y Bargmann, 1965; Purcell y Uye, 2007).

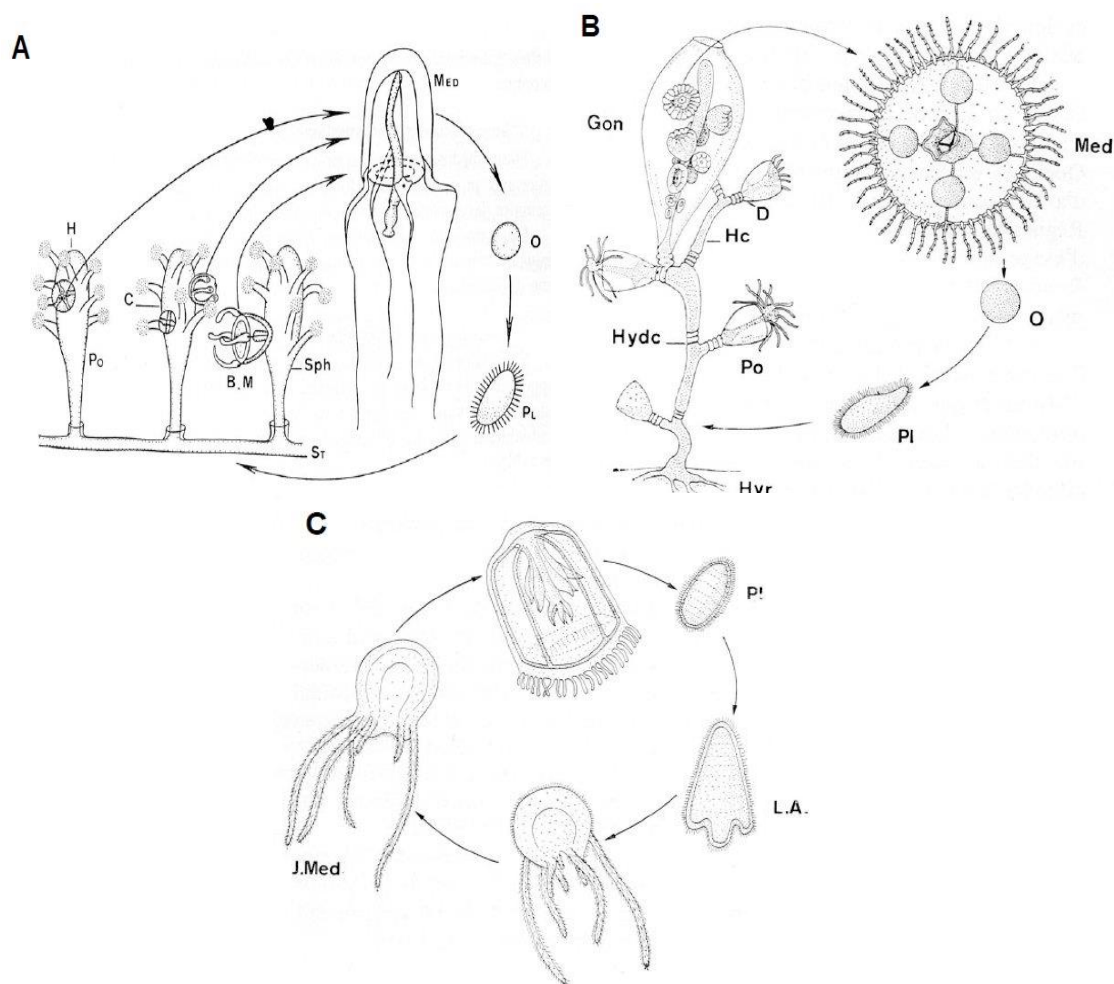


Figura 2. Ciclo de vida de los Cnidarios de clase Hydrozoa. A) Orden Anthomedusae. B) Orden Leptomedusae. C) Orden Trachymedusae (tomado de Bouillon *et al.*, 1993)

La clase Syphozoa incluye aproximadamente 200 especies nominales que a su vez incluyen las medusas más grandes de los cnidarios (Arai, 1997). Durante la reproducción asexual, los pólipos cuentan con diferentes estrategias de reproducción y propagación, como la gemación directa de nuevos pólipos, la

producción de estolones, la producción de brotes planuloides, fisión longitudinal, formación de quistes y la estrobilación (Ceh *et al.*, 2015). La estrobilación es la que produce nuevos individuos juveniles medusosoides (efiras) que posteriormente se reproducirán sexualmente generando nuevas larvas plánula, las cuales se asentarán produciendo nuevos pólipos, completando así su ciclo de vida (Fig. 4) (Purcell y Uye, 2007). Sin embargo, también existen especies como *Pelagia noctiluca* la cual cuenta con un ciclo de vida completamente pelágico.

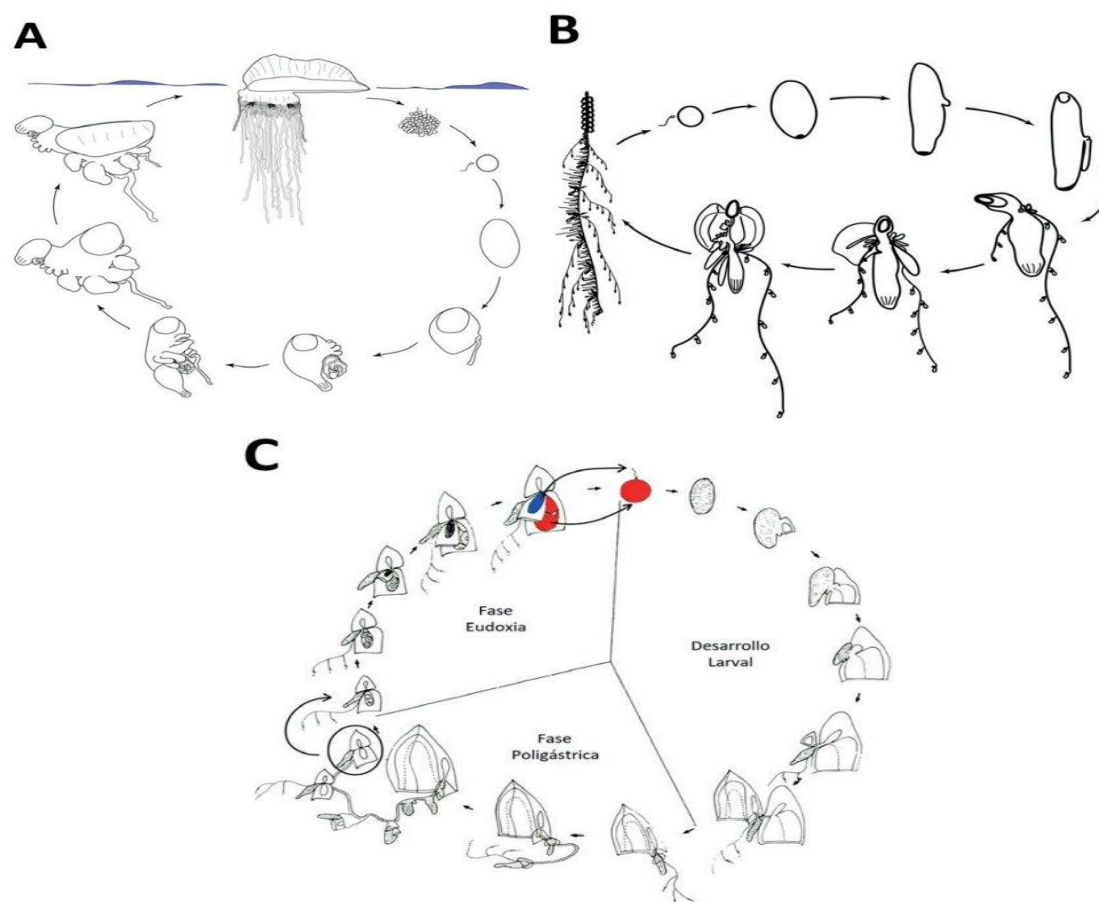


Figura 3. Ciclo de vida de los cnidarios sifonóforos. A) Suborden Cystonectae. B) Suborden Physonectae. C) Suborden Calycophora. (A, tomado de Munro *et al.*, 2019; B, tomado de Carré 1969; C, tomado de Carré y Carré, 1991)

Los ctenóforos cuentan con aproximadamente 200 especies, cinco de sus seis ordenes son holoplanctónicos y se reproducen sexualmente. La mayoría de los ctenóforos son hermafroditas, liberando los huevos y espermatozoides en la columna de agua dando una fertilización externa que se desarrolla como una larva cidípeda, la cual crece directamente en adulto, completando así su ciclo de vida (Fig. 5).

Sin embargo, dependiendo de las condiciones del ambiente pueden retardar o acelerar este desarrollo, favoreciendo su dominancia en el medio marino (Boero *et al.*, 2008).

El zooplancton gelatinoso tiene cuatro fuentes de alimentación: ingesta de partículas orgánicas (detritus), consumo de bacterias, fitoplancton y depredación activa de microzooplancton (Bailey *et al.*, 1995). Entre los depredadores carnívoros voraces están las medusas, sifonóforos y ctenóforos (Finenko *et al.*, 2006), mientras que los tunicados o taliáceos son eficaces filtradores competidores de otros grupos de zooplancton herbívoro (Martinussen y Båmstedt, 1999). Anteriormente se consideraba al zooplancton gelatinoso como un punto terminal en la cadena trófica, una pérdida en la transferencia de energía, ya que, al estar compuestos principalmente por agua, la energía que contienen resultaría insuficiente al ser consumidos por niveles tróficos superiores.

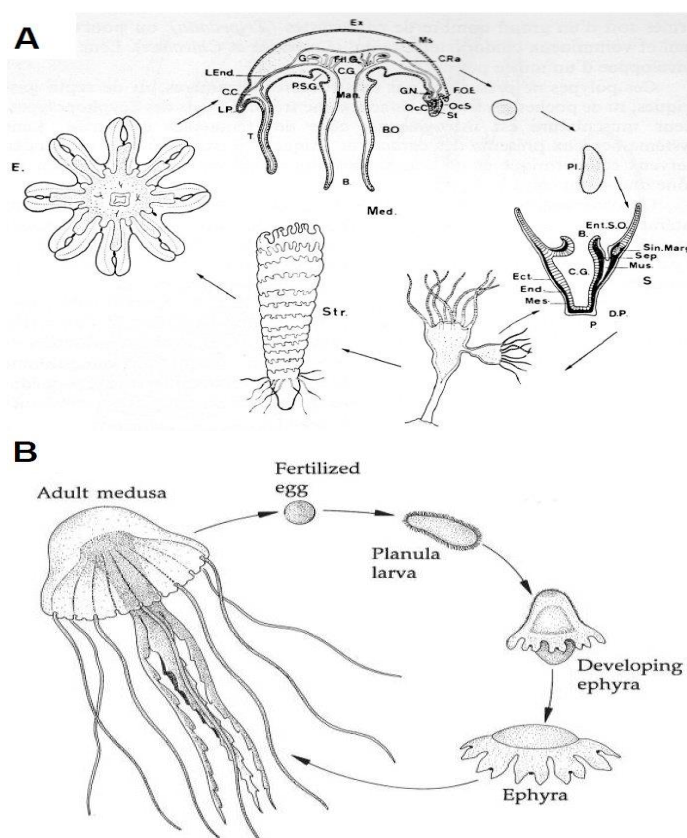


Figura 4. Ciclo de vida de los cnidarios de la clase Scyphozoa. A) Ciclo de vida metagénico tradicional de Scyphozoa. B) Ciclo de vida de *Pelagia noctiluca* (holoplanctónico) (tomado de Brusca y Brusca, 2003)

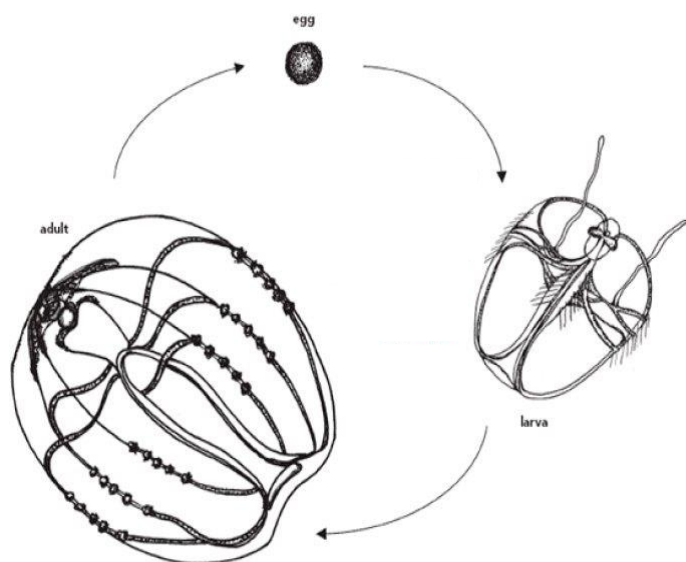


Figura 5. Ciclo de vida de los ctenóforos (tomado de Purcell y Uye, 2007)

Sin embargo, cada vez se cuenta con mayor evidencia de que el zooplancton gelatinoso desempeña una función ecosistémica tanto como depredador y como presa (Chi *et al.*, 2020) y juega un papel importante en los ciclos bioquímicos del medio marino (Condon *et al.*, 2012, Luo *et al.*, 2020). Modelos ecológicos han estimado que la comunidad de ZG puede llegar a exportar hasta 5.4 Pg C año⁻¹ de carbono orgánico particulado en los primeros 200 m de profundidad, el cual es aportado principalmente por heces fecales y cadáveres de los organismos. Los taliáceos son los que hacen una mayor aportación en la exportación de carbono orgánico particulado, contribuyendo con hasta un 45% del total, seguido de los cnidarios 29% y los ctenóforos con 26% (Luo *et al.*, 2020). Pese a que aún se desconoce con precisión el alcance ecológico del zooplancton gelatinoso en los ciclos biogeoquímicos *in situ*, se ha observado que cuando aumenta considerablemente su abundancia, modifica la estructura de la comunidad planctónica y disminuye la transferencia de energía a niveles superiores (Graham *et al.*, 2014; Luo *et al.*, 2020) incluso puede llegar a colapsar temporalmente recursos pesqueros o afectar actividades recreativas o industriales en el medio marino (Ghermandi *et al.*, 2015).

1.1 Antecedentes

El zooplancton gelatinoso como comunidad de especies en el Océano Pacífico, y en general a nivel mundial, han sido pocos estudiados, debido a su fragilidad de colecta, dificultad de estudio o poco interés científico

Bigelow (1909) fue uno de los estudios pioneros de zooplancton gelatinoso en el Pacífico tropical occidental con material recolectado en una de las expediciones realizadas por el buque “*Albatross*”, reportando 72 especies de medusas donde describió 17 nuevas especies de afinidad tropical, así mismo su distribución geográfica, ampliando la distribución global de *Liriope tetraphylla*, *Rhopalonema velatum*, *Aglaura hemistoma* y *Cytaeis vulgaris* las cuales habían sido descritas principalmente para el Atlántico (Péron y Lesueur, 1810; Gegenbaur, 1857; Müller, 1859). Estas especies son muy abundantes en el PET cuentan con una amplia distribución vertical, la mayoría en la zona mesopelágica. En cuanto a los sifonóforos, Bigelow (1911) reportó la abundancia de 52 especies pertenecientes a 35 géneros para el PET, de los cuales erigió formalmente dos nuevos géneros y seis nuevas especies. Bigelow (1911) también analizó la biogeografía de los sifonóforos, con presencia de especies afines a zonas frías, a zonas cálidas o a ambas zonas, distribuidas a lo largo del PET a diferencia de las medusas, que no presentaron una división faunística clara. Bigelow (1912) reportó seis especies de ctenóforos en el PET, de las cuales todas ya habían sido descritas, pero con una ampliación en el PET.

Posteriormente, Alvariño (1967) investigó la distribución vertical de sifonóforos, medusas y ctenóforos en la parte norte del SCC frente a San Diego, encontrando una mayor riqueza (14 especies) en el estrato superficial (0-100 m). Sin embargo, encontró una mayor abundancia de siete especies mesopelágicas durante los muestreos nocturnos. *Liriope tetraphylla* fue la especie de medusa más abundante en la zona (Alvariño, 1967). La riqueza de especies de medusas en muestras nocturnas presentó mayor riqueza que las diurnas, y lo contrario en los sifonóforos. Alvariño (1967) encontró ocho especies mesopelágicas, así como una posible migración vertical ontogénica de *Atolla wyvillei*, *Halicreas papillosum*, *Periphylla byacintbina* y *Colobonema sericeum*. Por último, Alvariño (1967) reportó solamente una especie de ctenóforo, *Beroe* sp., con una amplia migración diaria vertical (10 m durante la noche a 525 m de durante el día). Alvariño (1971) reportó la distribución de sifonóforos del Pacífico en relación con su distribución mundial, de los cuales 27 especies fueron recolectadas frente a la península de Baja California. En otro estudio observó que los grupos gelatinosos (sifonóforos, medusas, ctenóforos) mostraban una relación inversa con la abundancia de larvas de anchoveta debido probablemente a efectos de la depredación (Alvariño, 1980).

Segura-Puertas (1984) realizó una importante contribución a la biogeografía del PET reportando la distribución de 61 especies de hidromedusas y 3 escifomedusas con base a los cruceros del proyecto EASTROPAC realizados en 1967-1968. Ella encontró dos patrones de distribución latitudinal (trópico-ecuatoriales y subtropicales) y especies de afinidad oceánica. Las especies numéricamente dominantes en el PET fueron *L. tetraphylla*, *Aglaura hemistoma*, *Amphogona apicata*, *Rhopalonema velatum* y

Solmundella bitentaculata ampliamente distribuidas de manera uniforme en toda el área estudiada (Segura-Puertas, 1984). Muchas de esas especies también están presentes en el SCC (Alvariño, 1999). Alvariño (1999) publicó la variación estacional y batimétrica de 27 especies de hidromedusas en el SCC frente California y Baja California, de las cuales *L. tetraphylla*, *A. hemistoma*, *R. velatum*, *Aegina citrea* y *Leuckartiara zaca* fueron las especies más abundantes presentes durante todo el año, principalmente en la zona epipelágica.

Puente-Tapia *et al.* (2020) realizó el primer listado de ctenóforos presentes en México, reportando 12 especies para Pacífico Tropical Oriental de las cuales solo *Beroe forskalii* fue reportada para el SCC frente a Baja California.

Ritter y Byxbee (1905) describieron a los taliáceos encontrados en el Pacífico Tropical durante 1899, reportando 13 especies, así como la identificación de la nueva especie *Pyrosoma agassizi*. Berner (1967) describió la composición específica y distribución de 22 especies de taliáceos en el SCC frente a California y la península de Baja California con base a cruceros CALCOFI realizados durante seis años. Hereu *et al.* (2006) reportaron la abundancia y composición de taliáceos frente a Baja California con asociación a un evento El Niño y La Niña 1997-1999, encontrando cambios considerables en la composición de especies en los dos eventos climáticos. Durante la fase cálida del ENOS reportaron una mayor abundancia de salpas y riqueza de especies (17 especies) en comparación con la fase fría del ENOS, donde se presentaron solo cinco especies. Entre las especies más abundantes durante la fase cálida del ENOS *Thalia* spp., las cuales disminuyeron conforme se desarrolló la fase fría. La intrusión de agua subtropical favoreció la presencia de *Cyclosalpa strongylenteron* y *Ritteriella amboinensis*. Durante La Niña 1999 se observó la menor diversidad de taliáceos, así como disminución una contracción de la distribución geográfica de las especies características de esta región. La mayor parte de la investigación sobre ZG en el SCC se han enfocado en descripción de especies, patrones de distribución y abundancia y aspectos de biogeografía, sin relacionarlas con cambios que se presentan en el sistema. Es indispensable investigar los cambios de la abundancia y estructura poblacional del ZG a nivel regional, ante eventos de La Niña y El Niño que modifican la riqueza y abundancia de especies como se ha observado en otros grupos del zooplancton como los copépodos (Jiménez-Pérez y Lavaniegos, 2004) y eufáusidos (Brinton y Reid, 1986; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 1995; Ambriz-Arreola, 2007; Lavaniegos y Ambriz-Arreola, 2012; Lavaniegos *et al.*, 2019). Para los grupos gelatinosos, únicamente las salpas han sido objeto de estudio sobre los efectos durante el ENOS 1997-1999 (Hereu *et al.*, 2006). Por tanto, en una zona de importancia ecológica como el SCC, es importante conocer la respuesta de los diversos grupos de ZG ante eventos en ambas fases del ENOS.

Tabla 1. Síntesis de las investigaciones de zooplancton gelatinoso (ctenóforos, taliáceos, sifonóforos y medusas) del Pacífico mexicano.

Ctenophora		
	Bigelow, 1912	Primer estudio sobre los ctenóforos del POT
	Ruiz <i>et al.</i> , 2015	Primer registro de <i>Boroe froskalli</i> , <i>Bolinopsis vitrea</i> y <i>Ocyropsis maculata</i> en Oaxaca y Pacífico Oriental Tropical
	Enríquez <i>et al.</i> , 2014	Reporte de tres especies en Oaxaca (2013-2014)
	Gómez, 1991	Reporte de dos especies en zonas estuarinas del noroeste mexicano
Thaliacea		
	Hereu <i>et al.</i> , 2014	Primer registro de <i>Helicosalpa komaii</i> en el Pacífico mexicano nororiental
	Hereu <i>et al.</i> , 2010	Reporte de 19 especies en el norte del Pacífico Mexicano y la estimación de las tasas de filtración
	Lavaniegos y Ohman, 2003	Variabilidad de taliáceos durante verano de 1951 a 2002 en el sur de la Corriente de California
	Madin, 1974	Tasas de filtración de seis especies de salpas en el Golfo de California
	Berner, 1967	Atlas de taliáceos en el SCC
Siphonophorae		
	Guerrero-Ruiz, 2015	Estructura de la comunidad de 25 especies en el sur del Golfo de California, en el verano del 2014
	Esquivel, 1990	Distribución y abundancia de 43 especies y la influencia después de El Niño (1982-1983)
	Purcell, 1981	Patrones de depredación de 24 especies de Baja California Sur
Medusae		
	Guerrero-Ruiz, 2015	Estructura de la comunidad de 16 especies en el sur del Golfo de California, en el verano del 2014
	Gasca y Loman, 2014	Revisión de medusozoarios en México con diez nuevos registros
	Suchman y Brodeur, 2005	Distribución y abundancia de cuatro medusas en el norte del SCC

1.2 Consideraciones generales sobre el área de estudio

La Corriente del Pacífico Norte se localiza entre los grandes giros (subártico y subtropical) y fluye de oeste a este aproximadamente entre los 40°N y 50°N. Al acercarse a la franja continental de Norte América, la Corriente del Pacífico Norte se bifurca en dos flujos, uno hacia el norte convirtiéndose en la Corriente de Alaska y otro hacia el sur que se convierte en la Corriente de California (Howell *et al.*, 2012).

1.2.1 Sistema de la Corriente de California

La Corriente de California fluye hacia el ecuador desde Vancouver, Canadá, hasta la punta de la península de Baja California girando hacia el oeste donde se mezcla con la Corriente Norecuatorial. Es un flujo

superficial con una profundidad máxima de 300 m principalmente forzada por los patrones de los vientos de gran escala, los cuales controlan la velocidad a la corriente a lo largo del año. La Contracorriente Subsuperficial de California fluye entre 200-400 m de profundidad con dirección hacia el polo a lo largo del talud continental. La Contracorriente Costera Superficial que se forma durante el otoño e invierno como una rama de la CC que se desvía hacia la costa (31-32°N) y torna hacia el norte (Lynn y Simpson, 1987; Checkley y Barth, 2009; Auad *et al.*, 2011). La Corriente de California transporta Agua Subártica con baja temperatura, baja salinidad y alta concentración de oxígeno disuelto cuyas características se van modificando conforme desciende latitudinalmente hasta convertirse en parte de la Corriente Norecuatorial (Lynn y Simpson, 1987; Checkley y Barth, 2009). La Contracorriente Subsuperficial, cuenta con alta temperatura, salinidad y nutrientes pero baja concentración de oxígeno (Lynn y Simpson, 1987; Checkley y Barth, 2009).

1.3 El ciclo del ENOS

El Pacífico mexicano y el Sistema de la Corriente de California están expuestos a las variaciones climáticas de escala estacional, interanual, interdecadal o de más largo plazo. Uno de los fenómenos más estudiados en esta región y con mayor repercusión tanto atmosférica, oceánica y biológica es El Niño Oscilación del Sur (ENOS). Este proceso hidroclimático se produce en el Océano Pacífico central y ecuatorial y resulta de la interacción de la atmósfera y la superficie marina. Durante “condiciones normales”, en el Pacífico Central, la circulación atmosférica de la celda de Walker promueve un desplazamiento del flujo del agua del océano del este hacia el oeste de la cuenca de la Pacífico, debido a un centro de alta presión en el Pacífico este y uno de baja presión en el Pacífico oeste, acumulándose agua caliente en la superficie en el Pacífico oeste, mientras que en la parte del Pacífico este, el desplazamiento de agua promueve el surgimiento de agua frías de mayor profundidad y una termoclina más somera (McPhaden *et al.*, 2006).

Durante el ENOS, se presenta un calentamiento anómalo del Océano Pacífico, asociado a anomalías en el viento por el debilitamiento de la celda de Walker y cambios en la profundidad de la termoclina (Wang *et al.*, 2016). Recientemente el ENOS se ha clasificado en dos tipos diferentes, uno originado en el Pacífico este, con su centro de calentamiento en esta zona y con una mayor asociación a la variación de la termoclina en la cuenca del pacífico y otro en el Pacífico central, con su centro de calentamiento en esta zona y una mayor influencia en la temperatura superficial y subsuperficial, así como relación con los vientos locales del pacífico central (Kao y Yu, 2009; Wang *et al.*, 2016). El ENOS cuenta con dos fases, la más estudiada, El Niño (fase cálida) y La Niña (fase fría), en la cual, las condiciones ambientales se invierten

y se presenta una intensificación de los vientos alisos, acarreando más agua del este al oeste del Pacífico e intensificando las surgencias en las corrientes de borde oriental (Mann y Lazier, 2006).

Respecto a la salinidad, durante El Niño, esta disminuye principalmente en el Pacífico central debido al desplazamiento de aguas menos salinas desde el oeste y la alta precipitación que se forma por la alta evaporación, sin embargo, para la parte sur de la CC, se observa un desplazamiento de agua más salinas superficiales hacia el norte, caso contrario pasa durante La Niña, donde la salinidad aumenta cerca de la costa por el surgimiento de agua de mayor profundidad con un desplazamiento hacia el oeste y la falta de aporte de agua dulce en el Pacífico este (Delcroix y MacPhaden, 2002).

1.4 Justificación

Actualmente se han visto cambios importantes en la población de zooplancton gelatinoso, llegando a beneficiar a algunas especies, los cuales, debido a sus altos rangos de toleración sumado a sus altas tasa de depredación y crecimiento, pueden llegar a ser una amenazada para la estructura de la comunidad y transferencia de energía en el medio marino. El alto impacto ecológico de los “blooms” de ZG en el flujo de carbono se ha relacionado con la complejidad de sus ciclos de vida, así como a los cambios oceanográficos, principalmente las variaciones de temperatura y disponibilidad de alimento. Por lo cual es necesario desarrollar extensas series de tiempo, para poder comprender los ciclos estacionales y la variación interanual de abundancia del ZG ante diferentes escenarios como un evento El Niño (2015-2016), La Niña (2010-2011) y un año “normal” (2001).

Esta investigación brindará información sobre la composición específica del ZG en el SCC bajo tres diferentes escenarios oceanográficos interanuales (año neutral, La Niña y El Niño). Los estudios previos sobre ZG frente a Baja California son escasos y la mayoría se han limitado a describir la composición taxonómica sin considerar de manera específica al zooplancton gelatinoso, exceptuando las salpas y su relación con el ENOS. Esta investigación brindará una descripción más amplia de cómo se compone la comunidad gelatinosa regional al combinar información de tres grupos gelatinosos, las repercusiones ecológicas para la zona y la respuesta bajo diferentes escenarios climáticos.

1.5 Hipótesis

El SCC está estrechamente influenciado por eventos hidroclimáticos interanuales. Durante El Niño regularmente se presenta un incremento de temperatura superficial del mar, aumento superficial de la salinidad y la baja productividad debido al hundimiento de la picnoclina, y durante La Niña, la temperatura disminuye de manera anómala, aumenta la salinidad cerca de la costa y la productividad primaria tiende a aumentar debido a una picnoclina más somera. En consecuencia, a esta variabilidad interanual se plantean las siguientes tres hipótesis:

1) Bajo condiciones de El Niño se espera encontrar una mayor riqueza de especies de zooplancton gelatinoso (Cnidaria, Ctenophora y Thaliacea) que durante condiciones “neutrales” y el efecto contrario ocurrirá durante el evento de La Niña.

2) La abundancia de especies de afinidad templada tendrán una disminución bajo condiciones de El Niño mientras que las especies tropicales de Cnidaria, Ctenophora y Thaliacea aumentarán; y se espera un efecto contrario durante La Niña.

3) Se espera observar cambios en la distribución, con desplazamiento latitudinal hacia el norte de las especies de afinidad tropical durante El Niño y un desplazamiento latitudinal hacia el sur de estas especies de afinidad tropical durante La Niña, dado que las especies templadas y tropicales responden a la intensidad de las corrientes hacia el polo o por una intensificación de la Corriente de California en esta región.

1.6 Objetivo General

El objetivo del presente estudio es comparar la composición específica, abundancia y distribución de la comunidad de zooplancton gelatinoso en la parte mexicana del SCC, durante tres períodos de otoño en distintos años en que se presentaron diferencias fases del ENOS. Se analizarán los cnidarios, ctenóforos y taliáceos durante un periodo neutro o “normal” (octubre 2001), un período anómalamente frío (La Niña, octubre 2010) y un periodo anómalamente cálido (El Niño, septiembre-octubre 2015). Esto permitirá comparar temporal y espacialmente a la comunidad

de zooplancton gelatinoso bajo diferentes condiciones oceanográficas y sus variaciones poblacionales.

1.6.1 Objetivos específicos

1. Comparar la composición, abundancia y distribución del zooplancton gelatinoso (cnidarios, ctenóforos y taliáceos) frente a la costa occidental de la península de Baja California durante octubre 2001 (neutral), octubre 2010 (La Niña) y septiembre-octubre 2015 (El Niño).
2. Relacionar la composición específica, abundancia y distribución del zooplancton gelatinoso (cnidarios, ctenóforos y taliáceos) con las diferentes condiciones oceanográficas in situ (temperatura, salinidad, concentración de clorofila-a, concentración de oxígeno disuelto) durante dichos periodos.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Recolección de muestras de zooplancton

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas durante tres cruceros oceanográficos, dos de ellos por el programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL 0110 y 1010), a bordo del buque oceanográfico “Francisco de Ulloa”. El tercer crucero fue realizado por el Instituto Nacional de Pesca, a bordo del “Buque de Investigación Pesquera y Oceanográfica” (BIPO 1510). El área de estudio incluye cinco transectos perpendiculares a la costa desde Ensenada a Punta Canoas (Fig. 6). Se seleccionaron las muestras nocturnas para minimizar la variabilidad causada por la migración vertical que realizan algunas de las especies de zooplancton gelatinoso. El número de muestras analizadas fue de 16 en IMECOCAL 0110, 16 en IMECOCAL 1010 y 18 en el BIPO 1510.

Las muestras se recolectaron siguiendo el método descrito por Smith y Richardson (1979) con lances oblicuos de una red bongo de 71 cm de diámetro de boca y 505 μm de luz de malla. La profundidad máxima de muestreo fue de 210 m. El volumen filtrado de agua fue calculado con un flujometro instalado en la boca de la red. Todas las muestras fueron fijadas en formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio y transportadas a laboratorio para su posterior análisis.

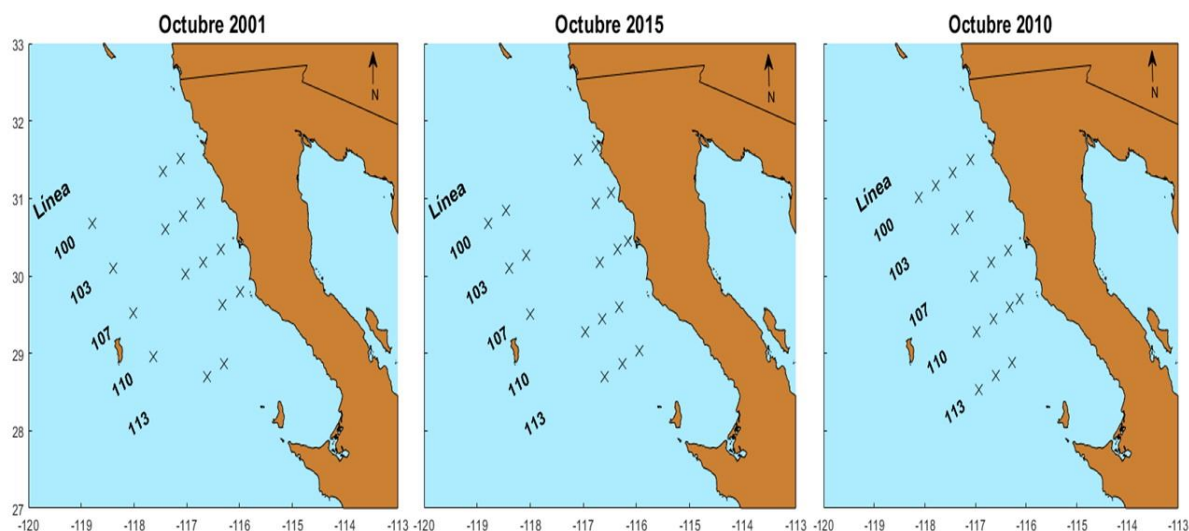


Figura 6. Área de estudio mostrando los sitios de colecta durante otoño en un año. A) “neutral” 2001. B) La Niña 2010. C) El Niño 2015.

2.2 Análisis taxonómico del zooplancton gelatinoso

Las muestras de zooplancton fueron fraccionadas en el laboratorio con un separador Folsom, hasta $\frac{1}{4}$ para el análisis de las especies más abundantes (>10 organismos, en la primera fracción), mientras que el resto de la muestra se analizó para determinar la presencia de especies menos frecuentes o raras. La identificación de especies y conteo de los organismos se realizó con un microscopio estereoscópico.

Para el conteo de especies, que forman colonias, las cuales a menudo se rompen durante la colecta con redes, se hicieron algunas consideraciones: en el caso de sifonóforos del suborden Calycophorae se consideró un organismo únicamente al nectóforo anterior. Para el suborden Physonectae, se consideró como un organismo a especímenes con la presencia del nectosoma con su pneumatoforo y sifosoma debido a que estas estructuras morfológicas son únicas en la colonia, mientras que los nectóforos y brácteas no fueron consideradas para el conteo ya que la colonia puede contar con más de uno (Pugh, 1999). Para el suborden Cystonectae, se consideró como un organismo a especímenes con su gran flotador o presencia de su pneumatoforo y sifosoma con gastrozoides o tentáculos (Suárez y Gasca, 1991). En el caso de los taliáceos de los órdenes Salpida y Doliolida se consideró como un individuo cada zooide en sus formas solitaria o agregada, mientras que para el orden Pyrosomida se consideró a la colonia entera (Hereu *et al.*, 2006). En el caso de medusas y ctenóforos, se consideró como un organismo a especímenes con la campana completa o cuerpo completo y en buen estado de preservación para garantizar la identificación taxonómica adecuada. Todos estos criterios estándar para contar individuos permiten la estimación mínima de la abundancia de cada grupo taxonómico de ZG en las muestras. La abundancia de todos los organismos fue estandarizada a número total de individuos por 1000 m³ para su comparación y análisis (Smith y Richardson, 1979).

Todo el ZG fue identificado al taxon más preciso posible utilizando literatura especializada: para sifonóforos se utilizaron las claves de Pugh (1999), Palma (1974), Nishiyama *et al.* (2016) y Totton y Bargmann (1965). Para taliáceos, se utilizaron las claves de Yount (1954), Godeaux (1998) y Esnal (1999). Para medusas, Russell (1953), Bouillon (1999) y Bigelow 1909. Para ctenóforos se utilizó Mills y Haddock (2007). La validez taxonómica de cada taxon fue corroborada con base al sitio web World Register of Marine Organisms (WORMS, <https://www.marinespecies.org/>).

2.3 Datos de variables ambientales

En cada estación se realizaron lances con un CTD/Roseta de hasta una profundidad de 1000 m, la cual cuenta con sensores para determinar la presión, temperatura, conductividad (con la cual se calcula la densidad y salinidad) y un sensor de oxígeno para calcular la concentración de oxígeno disuelto. Se colectaron muestras de agua con botellas Niskin a seis profundidades (0, 10, 20, 50, 100 y 150 m). Uno o dos litros de agua fueron pasados por filtros GF/F de 0.7 μm de tamaño de poro, los cuales fueron guardados en nitrógeno líquido para su posterior cuantificación de la concentración de clorofila-a en laboratorio. En el laboratorio se extrajo la clorofila-a en acetona al 90% durante 24 h a 4°C siguiendo el método de Holm Hansen *et al.* (1965) modificado por Venrick y Hayward (1984), posteriormente se midió la fluorescencia a 590 nm de longitud de onda en un fluorímetro Turner Designs (10-05R). También se usaron datos satelitales de concentración superficial de clorofila-a, temperatura superficial del mar y de altura dinámica. Posteriormente se especificará la aplicación y/o obtención de cada una de estas variables ambientales.

2.3.1 Caracterización histórica de la temperatura y clorofila-a superficial é índice El Niño Oceánico (1998-2017)

Se realizaron series de tiempo de anomalías de temperatura superficial del mar y de clorofila-a 10 m para el periodo 1998-2017 con datos del programa IMECOCAL. Los datos faltantes de clorofila-a 10 m (cruceros 1203, 1412, 1510 y 1706) fueron completados con datos del satélite Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer-Aqua con imágenes de 9 km de resolución (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov./I3/>). Se seleccionaron 30 imágenes satelitales correspondientes al mes de muestreo de los cruceros antes mencionados. Posteriormente se extrajeron los valores de clorofila para cada estación oceanográfica y se calculó el promedio de clorofila para cada crucero. Posteriormente, se calculó el promedio de largo plazo por estaciones del año, (invierno, primavera, verano y otoño) y se restó a los promedios de los cruceros individuales, con el fin de remover la variabilidad estacional.

Para caracterizar la variabilidad interanual a gran escala debido al ENOS se usó el Oceanic Niño Index (ONI) de la región 3.4 del Pacífico ecuatorial (5°N-5°S, 120-170°W) durante el periodo 1998-2017 disponible en el portal de National Oceanic and Atmospheric Administration (https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ENOSstuff/ONI_v5.php).

2.3.2 Distribución superficial de temperatura, salinidad, clorofila-*a* y circulación durante otoño (2001, 2010, 2015)

Se realizaron mapas de la distribución superficial de la temperatura, salinidad, clorofila-*a* y circulación durante los tres años de estudio con el fin de comparar visualmente las variaciones oceanográficas presentes. Para la temperatura y clorofila, se utilizaron datos satelitales, para los octubres del 2015 y 2010, en ambas variables, se utilizaron los datos mensuales de octubre del satélite Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer-Aqua usando el nivel 3 con una resolución de 4 km, mientras que para el 2001 en ambas variables se utilizaron los datos mensuales de octubre del satélite Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer-Terra usando el nivel 3 con una resolución de 4 km. Para los mapas de salinidad se utilizaron los datos a 10 m de profundidad obtenido por el CTD.

Se realizaron mapas de la altura del nivel del mar en la zona de estudio y la península de Baja California con datos satelitales de altimetría durante los octubres de los tres años de estudio. Estos datos fueron utilizados como proxy de los patrones de las corrientes superficiales que estuvieron presentes. Se utilizó la anomalía mensual de la altura del nivel del mar y el promedio de los componentes de dirección y velocidad en m/s de los datos diarios para los octubres de los tres años obtenidos por el European Union's Earth Observation Programme y el servicio de Cambio Climático de Copernicus, a través del satélite "Copernicus" (<https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/satellite-sea-level-global?tab=overview>), estos datos cuentan con una cobertura mundial con una resolución diaria y una resolución horizontal de 0.25° x 0.25° de nivel único.

2.3.3 Perfiles verticales de temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto en transecto perpendicular a la costa

Se realizaron perfiles verticales de la temperatura, salinidad y clorofila de los periodos de estudio desde la superficie a 500 m de profundidad. Se seleccionaron las estaciones de la línea 110 únicamente para mostrar perfiles costa-océano de los tres cruceros. En el caso del otoño 2015, no se usaron los datos del crucero BIPO1510 para elaborar los perfiles de salinidad y oxígeno, porque los sensores no funcionaron adecuadamente. En su lugar, se sustituyeron por datos de otro crucero realizado por IMECOCAL a bordo del Alpha Helix la primera semana de septiembre 2015.

2.4 Análisis Estadísticos

2.4.1 Composición de especies y comparación interanual de sus abundancias

La frecuencia de ocurrencia (FO) de cada taxon identificado, se tomó como el número efectivo de muestras en que apareció. Para comparar las abundancias interanuales, se descartaron los taxones a nivel familia o más, excepto Physonectae, en la cual también quedo englobado Physophora spp. Algunas especies raras se agruparon a género por presentar FO sumamente bajas. Este fue el caso de *Abyla bicarinata* que se integró dentro de *Abyla* spp., *Agalma elegans* y *A. okeni* en *Agalma* spp., *Amphicaryon acaule* a *Amphicaryon* spp., *Forskalia edwardsi* a *Forskalia* spp., *Halistema rubrum* a *Halistemma* spp., *Cunina octonaria* y *C. tenella* a *Cunina* spp. y *Pegantha mortagon* a *Pegantha* spp. Además, se eliminaron los taxones *Abylopsis eschscholtzii*, *Abylopsis* spp., *Lensia* spp., *Sulculeolaria* spp., *Cyclosalpa* spp. y *Thalia* spp. que fueron de rara ocurrencia en las muestras. Con estas modificaciones los 89 taxones originalmente identificados disminuyeron a 71 spp.

Se realizó una comparación interanual de abundancia con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Se comprobaron estadísticamente las siguientes dos hipótesis:

Ho: la abundancia de x- taxon es diferente en al menos uno de los tres años ($p < 0.05$)

Ha: la abundancia de x-taxon es igual en al menos uno de los tres años ($p > 0.05$)

En el caso de encontrar diferencias significativas entres los años por medio de la prueba de Kruskal-Wallis se realizó una prueba a posteriori por rangos para encontrar de manera específica que año fue diferente respecto a los otros.

2.4.2 Análisis multivariados

Para realizar los análisis estadísticos multivariados no paramétricos se analizaron únicamente las especies con una frecuencia de ocurrencia $> 25 \%$ de al menos uno de los cruceros. Esto quiero decir, que hayan contado con una presencia mínima de cuatro muestras en uno o más de los cruceros oceanográficos. Esta disminución de especies analizadas fue necesaria para evitar una cantidad excesiva de ceros en la matriz de datos. Estas condiciones de análisis se incluyeron 35 taxones, la mayoría de los cuales también resultaron con diferencias significativas interanuales en el análisis de Kruskal-Wallis. La matriz biológica tuvo dimensiones de 35 taxones (columnas) x 48 estaciones oceanográficas (renglones).

Con la finalidad de observar cómo se agrupo la comunidad de zooplancton gelatinoso en su conjunto respecto a sus abundancias de los taxones de zooplancton gelatinoso en los tres años de estudio se realizó un Análisis de Agrupamiento de dos vías. Los datos de abundancia fueron transformados a $\log(x+1)$, mientras que los datos de las variables independientes fueron transformados por medio de una relativización por columnas (%) con la finalidad de evitar sesgos por las distintas escalas naturales de cada variable ambiental o abundancia de potenciales presas del ZG (Macfadyen y Ford, 1984; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005). Tanto para el análisis de agrupamiento de dos vías y el ENMM se eliminaron las estaciones 103.32 y 107.32 del 2015 debido a que al ser demasiado someras no se contaban con todos los datos tomados por el CTD. El Análisis de Agrupamiento de dos vías se realizó por medio de la similitud de Bray Curtis:

$$D_{ij} = 1 - \frac{\sum_{j=1}^p |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \quad (1)$$

donde la sumatoria (y_{ij}, y_{ik}) es la suma de diferencias entre las abundancias de las especies de dos sitios dividido por la suma de la abundancia entre los dos sitios, D_{ij} puede tomar valores entre 0 y 1, donde entre más cercano sea a 1 indica mayor similitud en la composición de especies de dos sitios mientras que valores cercanos a 0, indican una mayor disimilitud, o sea que los sitios son diferentes y no comparten especies. Este índice es útil porque no asume una relación lineal entre las especies (Mc Cune y Grace, 2002; Palacio *et al.*, 2020). La formación de grupos se realizó mediante el método de enlace Beta Flexible (-0.25), el cual aprovecha la flexibilidad inherente en las ecuaciones combinatorias, donde de manera arbitraria se puede modificar el valor de β distorsionando las propiedades del espacio de agrupamiento. Conforme β se acerca a 1, se presenta una mayor contracción del espacio, produciéndose encadenamientos entre los elementos del dendrograma (McCune y Grace, 2002).

La matriz de similitud de la comunidad de zooplancton gelatinoso posteriormente se relacionó con la matriz de variables ambientales en un análisis de ordenación multidimensional mediante un Escalamiento No Métrico Multidimensional (ENMM). Las variables ambientales físicas fueron: concentración de oxígeno disuelto a 200 m de profundidad, profundidad de la termoclina, temperatura a 10 y 200 m, salinidad a 10 y a 200 m, gradiente vertical de densidad entre 10 y 200 m. También se usaron variables biológicas como proxys de alimento disponible: concentración superficial de clorofila-a, clorofila integrada (superficie-200 m) y la abundancia estandarizada de copépodos y de larvas de peces. La matriz de datos de variables

ambientales tuvo una dimensión de 11 variables ambientales (columnas) x 48 estaciones de muestreo (renglones).

El ENMM se realizó con la medida de distancia de Bray-Curtis con una configuración de análisis manual en tres ejes, 250 interacciones, 9999 corridas de datos reales, 249 corridas con datos aleatorizados con un criterio de estabilidad de 0.0000001. Por motivos de presentación y visualización, se separó el arreglo de las estaciones de muestreo del ordenamiento de los taxones de zooplancton gelatinoso. La concentración de clorofila integrada se calculó para la capa de agua de 0-200 m expresada en mg/m². Para calcular la clorofila integrada de octubre 2015, se usaron datos del crucero IMECOCAL 1509 para el 2015, debido a que no se contaron con mediciones de clorofila en el BIPO 1510. Para calcular la profundidad de la termoclina se realizaron perfiles verticales de temperatura de cada estación de muestreo, y de manera visual se delimitó la profundidad de la termoclina a la mitad de la distancia del gradiente más pronunciado de temperatura. La concentración de clorofila-a y temperaturas superficiales satelital se obtuvieron de los datos satelitales. La diferencia de densidad se calculó mediante la diferencia de la densidad superficial menos la densidad a 200 m de profundidad, bajo del supuesto de una mayor diferencia, indica una mayor estratificación y viceversa.

Con el fin de probar si existen diferencias significativas entre los grupos encontradas mediante el análisis de agrupamiento de dos vías, se realizó un Procedimiento Permutacional de Multi Respuesta (PPMR), comparando los periodos climáticos neutro, El Niño y La Niña. Esta técnica utiliza la medida de distancia de Bray-Curtis, con la opción de ponderación $[n/\text{sum}(n)]$ y la transformación de rango de la matriz ambiental a distancia (McCune y Grace, 2002).

2.4.3 Análisis Indicador de Especies

Se realizó un Análisis Indicador de Especies (AIE) con la finalidad de discriminar especies indicadoras de condiciones climáticas particulares (alguno de los tres años analizados en este estudio). El AIE estima la fidelidad de la presencia de una especie hacia un grupo delimitado como hipótesis, lo cual produce valores que indican que especies son más características de un grupo o criterio en particular. La significancia estadística del valor indicador es probada mediante una aleatorización de Monte Carlo (valor p). Este valor indicador varía entre 0 y 100, donde entre mayor sea el valor indicador para un taxon, indica una mayor fidelidad a un grupo en particular de las hipótesis contrastadas. El cálculo de este valor indicador en el AIE, se realizó por el método de Dufrene y Legendre's:

$$VI_{kj} = AR_{kj} \times FR_{kj} \times 100 \quad (2)$$

donde AR_{kj} es la abundancia relativa de las especies j en el grupo k , y FR_{kj} es la frecuencia relativa de las especies j en el grupo k calculadas mediante una matriz de presencia-ausencia (Dufrene y Legendre, 1997; McCune y Grace, 2002; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005).

2.4.4 Diferencia en la distribución de las especies indicadoras observadas durante los eventos climáticos

Se realizaron mapas de distribución espacial durante los tres años de los taxones que resultaron ser significativos en el AIE para observar de manera visual los cambios de distribución espacial que tuvieron los taxones en la zona de estudio durante condiciones ambientales contrastante. Se uso el indicador que combina abundancia y frecuencia de aparición.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Condiciones Oceanográficas

3.1.1 Caracterización histórica de temperatura y clorofila en la zona de estudio y el ENOS (1997-2017)

Con el fin de proporcionar un contexto y punto de referencia de las condiciones ambientales ocurridas en los otoños analizados sobre la variabilidad climática interanual se muestra el ONI. Es uno de los índices usados para determinar ENOS y está basado en datos de temperatura de diferentes regiones. En el presente estudio se usa la región 3.4 del Pacífico ecuatorial (Fig. 7A). Se observa que durante 1997-2017, ocurrieron ocho eventos El Niño (valores ONI positivos), siendo los de mayor intensidad los Niños de 1997-1998 y el del 2015-2016. Durante 1997-2017 también se observaron nueve eventos de La Niña (periodos con ONI negativos), siendo el de mayor magnitud el que tuvo lugar de julio 1998 a finales del 2000 (https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ENOSstuff/ONI_v5.php). Otros eventos La Niña correspondieron a los periodos de junio 2007 a junio 2008 y de junio 2010 a abril de 2012, aunque durante este último periodo hubo dos meses durante principios del 2011 que no presentaron valores mayores a -0.5, aunque si fueron negativos (Fig. 7.A).

Estas tendencias se vieron reflejadas en las anomalías de temperatura en la zona de estudio, concuerda con los ocho periodos positivos del ONI y nueve negativos (Fig. 7.B). Durante 1997- 1998 y El Niño (2015-2016) se presentaron anomalías positivas de hasta 4°C frente a Baja California, principalmente durante el otoño del 2015. Esta misma tendencia de calentamiento se presentó durante el 2014 pero fue resultado de un calentamiento de origen extratropical causado por “The Blob” la cual generó anomalías positivas de SST de hasta 3°C a finales del año, lo cual indica que el periodo 2014-2016 fue uno de los periodos más cálidos y prolongados para la parte mexicana del SCC. Durante los periodos negativos del ENOS, se observaron anomalías de SST negativas por debajo de -1°C durante 1998-2000 en la zona de estudio y valores menores a -1°C durante 2001-2002. Sin embargo, durante este periodo el ONI no detectó la presencia de La Niña en la zona analizada, colocando al 2001 como un “año neutro”, mientras que a finales del 2002 se presentaron las menores temperaturas, asociado a una intrusión de agua subártica (Durazo et al, 2005). Durante el periodo negativo de 2007-2008, las anomalías negativas descendieron hasta -1.5°C,

mientras que durante el periodo de 2010-2011, descendieron hasta -2°C , caracterizando al periodo 2010 hasta marzo del 2012 como un evento La Niña intensos.

Las anomalías de la concentración superficial de clorofila-a durante 1997-2017 en la zona de estudio, muestran cómo se ha presentado una disminución durante los periodos cálidos (Fig. 7C). Durante El Niño 1997-1998 no se presentaron ningún tipo de anomalías en septiembre 1997 ni enero de 1998. Sin embargo, posteriormente se observó anomalía negativa relativamente importante en julio 1998 (-0.5 mg m^3) se mantuvieron ligeramente negativas durante 1999. Posteriormente durante el periodo neutro del 2001-2002 se presentaron las mayores concentraciones superficiales de clorofila-a del periodo 1997-2017, con anomalías positivas de hasta 2.3 mg m^3 . Posteriormente, siguió un periodo de bajos valores del 2003 al 2007, con anomalías negativas de hasta $-1.0 \text{ mg Chl-a m}^3$, lo cual concuerda con eventos cálidos de menor intensidad (Fig. 7A). Posteriormente, se observó un cambio hacia anomalías positivas de clorofila-a entre 2008 e inicios de 2013 se presentaron anomalías positivas, siendo los mayores valores durante primavera del 2008 de hasta 1.2 mg m^3 , esto concuerda con los eventos fríos ocurridos en dicho periodo, a excepción del 2009-2010 donde se presentó un evento El Niño CP, con anomalías de clorofila cercanas a cero (Fig. 7C). Después de 2013 el muestreo fue más esporádico y es difícil establecer tendencias. Sin embargo, es posible observar que en los muestreos realizados durante el periodo cálido del 2014-2016, las anomalías de clorofila-a fueron negativas ($< -0.5 \text{ mg m}^3$) con excepción de enero de 2016, en que la anomalía fue ligeramente positiva ($\approx 0.3 \text{ mg Chl-a m}^3$) a pesar de registrarse un El Niño. En abril 2016 volvió a disminuir la clorofila-a, mostrando una anomalía negativa $> -0.5 \text{ mg clorofila-a m}^3$.

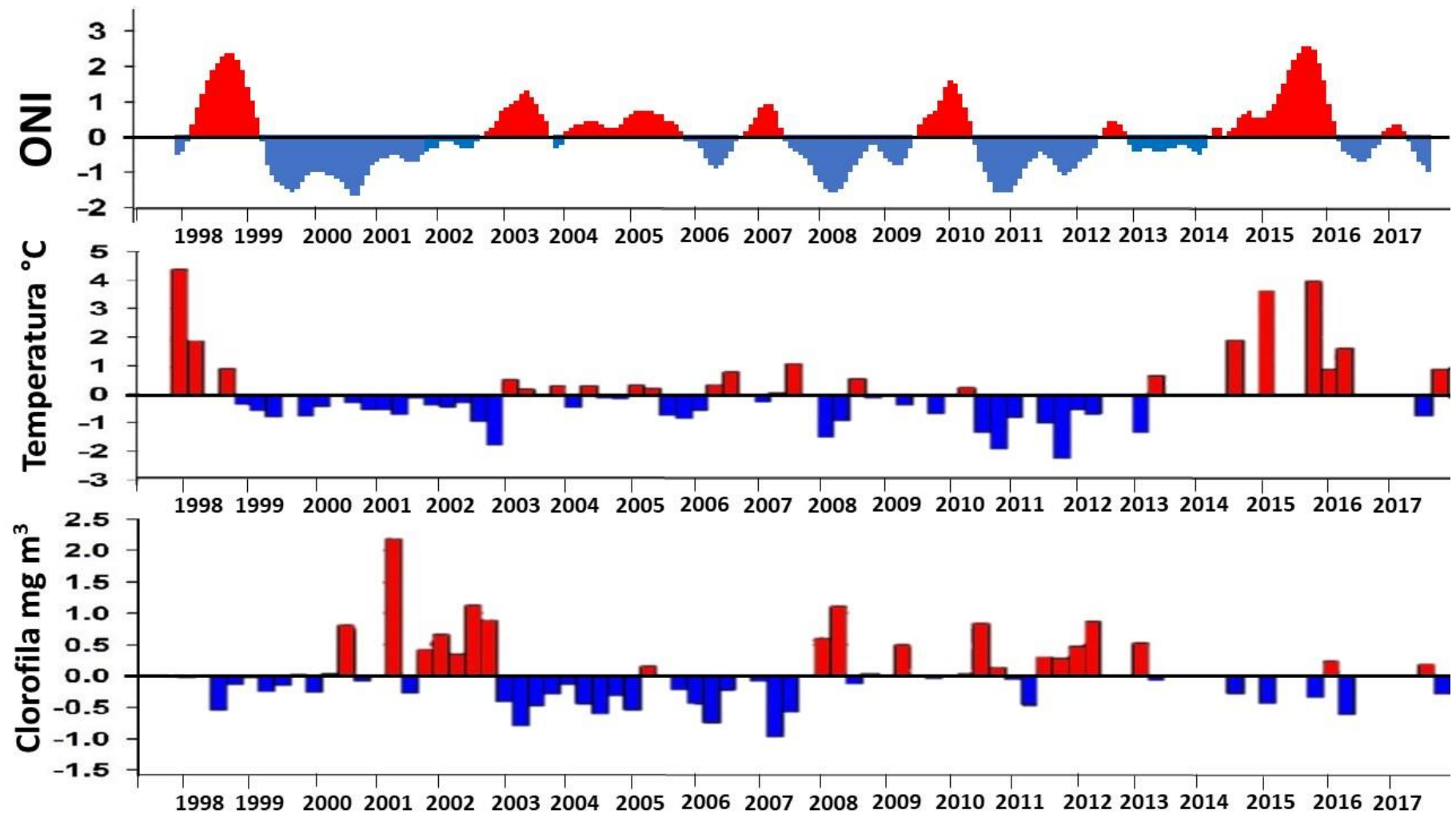


Figura 7 Variabilidad climática durante 1998-2017, del (A) Índice del Niño Oceánico Región 3.4 (5°N-5°S, 120°-170°W). Anomalías de temperatura superficial del mar (B) y concentración superficial de clorofila-*a* (C) en la zona de estudio a 10 m de profundidad.

3.1.2 Condiciones ambientales durante otoño (2001, 2010 y 2015)

3.1.2.1 Distribución superficial de temperatura, salinidad y concentración de clorofila-*a*

A continuación, se describen las condiciones oceanográficas en superficie, para los periodos de otoño analizados, los cuales son representativos de un año neutral (2001), condiciones La Niña (2010) y El Niño (2015).

Temperatura

La temperatura superficial satelital mostró que durante octubre de 2001 (Fig. 8.A), la franja costera presentó las menores temperaturas (17-18°C), características de surgencias costeras. En la zona norte oceánica las temperaturas alcanzaron los 20°C, mientras que al sur de los 30°N llegaron hasta 21°C. Durante octubre 2010, se presentaron las menores temperaturas superficiales en toda el área (Fig. 8.B). En la zona costera se presentan las menores temperaturas, entre 17-18°C, sin embargo, en comparación del 2001 se observa que estas bajas temperaturas si cubren toda la franja costera de la zona de estudio. En la parte oceánica de la zona de estudio se observaron temperaturas de hasta 19.5°C. Durante el 2015 se presentaron las mayores temperaturas superficiales en la zona de estudio, de hasta 26°C en la parte sureña (Fig. 8.C). En la franja costera si se observa una disminución de la temperatura de hasta 22°C, pudiendo indicar la presencia de surgencias; sin embargo, estas surgencias probablemente no son de aguas profundas y por lo tanto son menos frías. Las altas temperaturas superficiales indican una mayor presencia de aguas subtropicales y tropicales durante el 2015, la cual se extendió hacia el norte de la zona de estudio.

Salinidad

Durante octubre 2001 se observó una salinidad superficial uniforme en la mayoría de las estaciones oceánicas con valores cercanos a 33.8 (Fig. 9A). En la zona costera entre las líneas 103 y 107 se observó un incremento de la salinidad hasta 34.2-34.4, indicando la presencia de surgencias costeras forzadas por vientos, en concordancia con las bajas temperaturas (Fig. 9A). En algunas estaciones de la línea 100 se observaron las menores salinidades (33.4) mostrando la presencia de un núcleo de aguas subárticas.

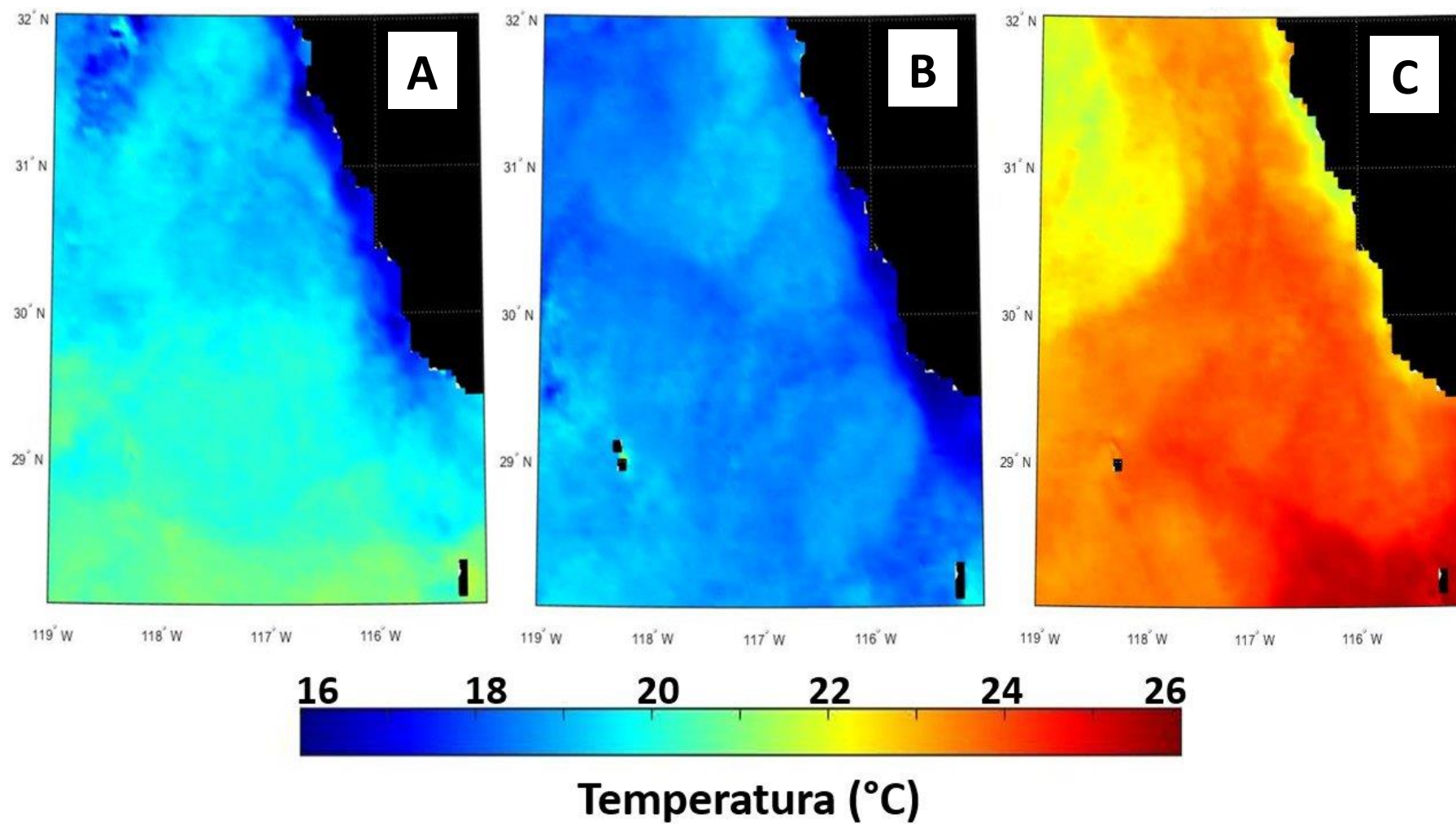


Figura 8. Temperatura superficial del mar derivada del satélite (°C) de la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015

Durante el 2010 se observan las menores salinidades de los tres años con un máximo de 33.6 (Fig. 9B). Salinidades ligeramente altas (33.6) ocurrieron en la zona costera norte entre la línea 100 y 103, mientras que, en las otras líneas, estos valores también se registraron en la región oceánica. En estaciones situadas en el centro de los transectos, se encontraron menores salinidades (33.2), asociados con el flujo principal de la CC.

En el otoño de 2015 se observó un gradiente latitudinal de salinidad en la zona de estudio, aunque predominaron las salinidades de alrededor de 33.8 (Fig. 9C). En la zona costera se observaron valores relativamente bajos entre Ensenada y San Quintín, y con valores altos en Punta Baja (34), indicando la presencia de eventos de surgencias. La máxima salinidad (34.2) se observó en una estación oceánica de la línea 113, indicando la presencia de agua subtropical.

Clorofila

La clorofila-a superficial satelital mostró diferencias costa-océano durante otoño 2001 con los mayores valores a todo lo largo de la zona costera (Fig. 10.A). La concentración superficial de clorofila-a alcanzó hasta 3 mg/m², indicando posiblemente la presencia de surgencias costeras ricas en nutrientes. La zona oceánica tuvo concentraciones superficiales de clorofila-a (< 0.5 mg/m²) más bajas que en la zona costera. Frente a Isla Cedros la concentración de clorofila-a fue entre 1 y 2 mg/m².

Durante 2010 la zona costera también contó con las mayores concentraciones superficiales de clorofila-a, llegando hasta 8 mg/m² en algunas localidades como Punta Colonet y Punta Baja (Fig. 10.B). En el extremo noroeste de la zona de estudio se observaron concentraciones más altas de clorofila-a, de hasta 2 mg/m², indicando la presencia de agua subártica, mientras que el resto de la región oceánica fue muy baja.

En contraste, durante el otoño de 2015 se observaron las concentraciones superficiales de clorofila-a más bajas de los tres periodos analizados (Fig. 10.C). En la zona costera tuvo concentraciones de apenas 1 mg/m². Así mismo, alrededor de Isla Cedros las concentraciones de clorofila-a superficial fueron menores que la observada en 2001 y 2010 (<0.5 mg/m²).

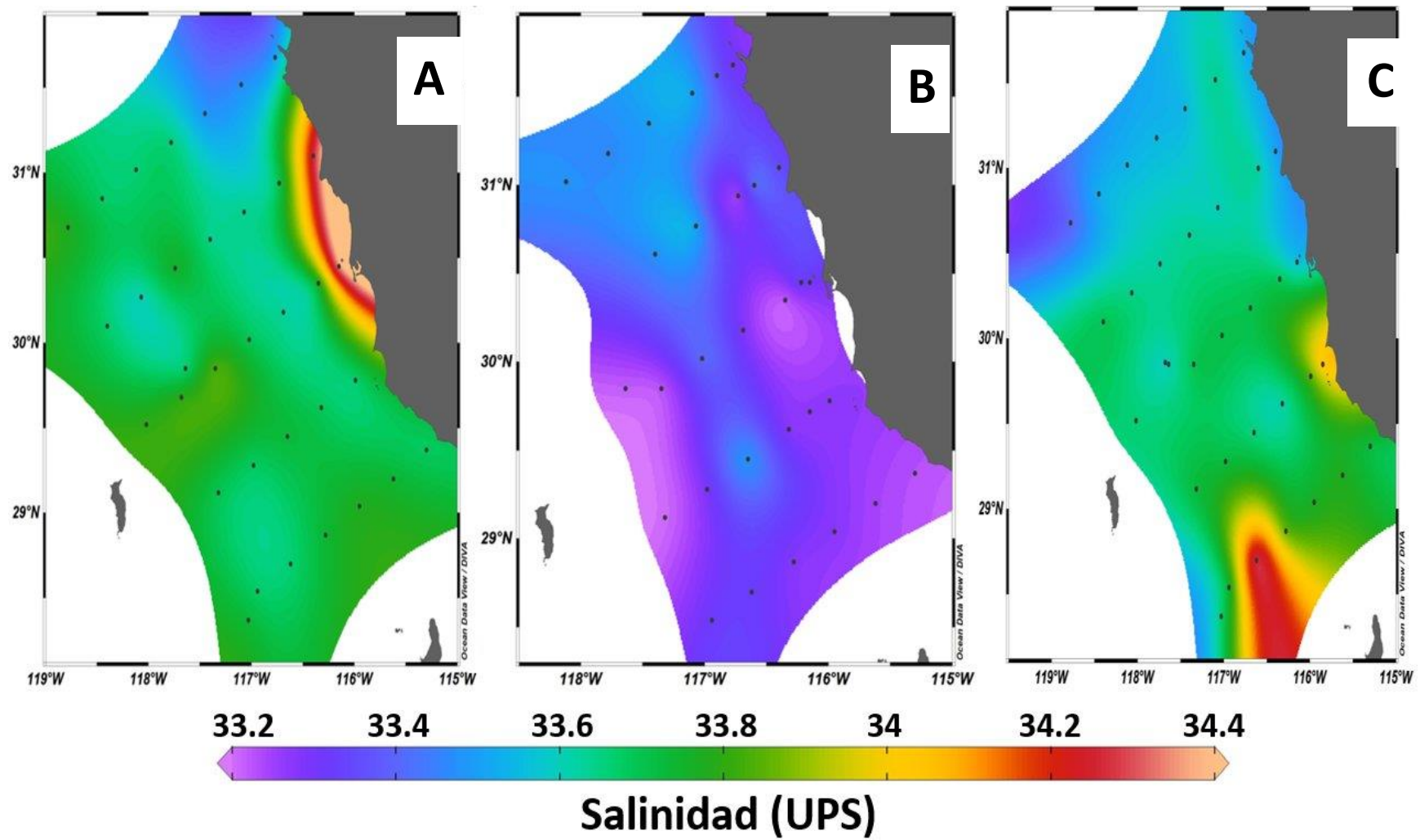


Figura 9. Salinidad superficial a 10 m de profundidad en la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015.

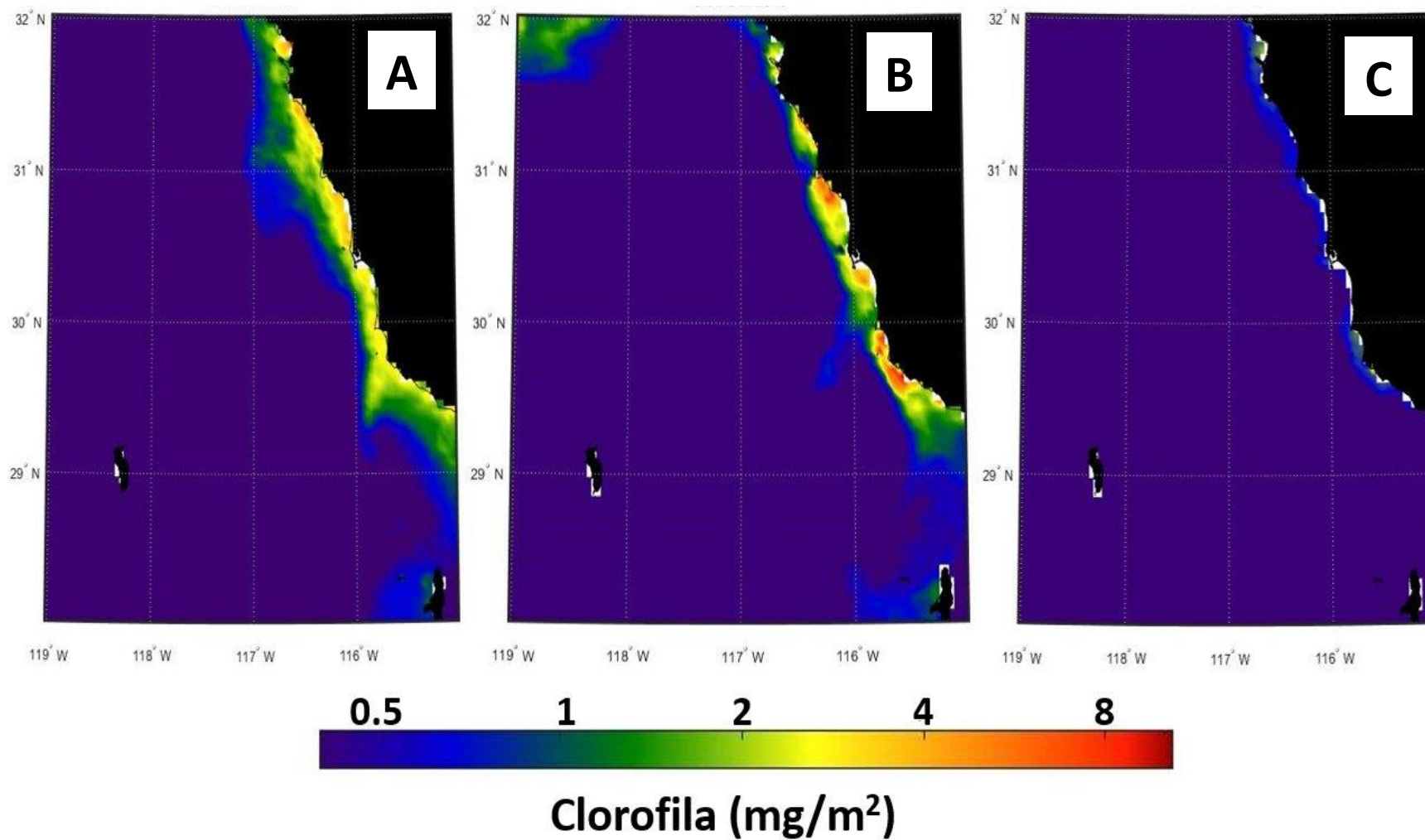


Figura 10. Concentración de Clorofila Superficial Satelital (mg/m^2) de la zona de estudio. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015.

3.1.2.2 Perfiles verticales de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto

Con el fin de describir las condiciones ambientales en la columna de agua durante los periodos de estudio, se seleccionó el transecto correspondiente a la línea 110.

Temperatura

Durante octubre 2001 se observó una clara estratificación a lo largo de toda la línea 110 con valores $>12.5^{\circ}\text{C}$ en los primeros 100 m de profundidad (Fig. 11.A). La temperatura disminuyó gradualmente hasta los 10°C entre los 100 y 300 m de profundidad en gran parte de la región oceánica, pero en la mitad del transecto más cercano a la costa la temperatura descendió hasta los 7.5°C , indicando la presencia de surgencias costeras. Esto también se aprecia por una termoclina más somera (20-30 m) en las estaciones más cercanas a la costa.

El perfil de temperatura en octubre 2010 también mostró una inclinación de las isotermas desde la costa hacia la parte oceánica, indicando la presencia de surgencias en la zona costera (Fig. 11.B). La estratificación térmica fue menos intensa que en el 2001, con la isoterma de 17.5°C a <25 m de profundidad en la zona costera. La temperatura a 100 m de profundidad estuvo a $11-12.5^{\circ}\text{C}$, excepto en la estación 110.50 donde estuvo a 10.3°C probablemente debido a la actividad de un remolino ciclónico. Por debajo de los 300, se observa más claramente la diferencia costa-océano con temperaturas de $7-8.5^{\circ}\text{C}$ en la porción más costera y de $9-10.5^{\circ}\text{C}$ en la porción más oceánica.

La columna de agua durante octubre 2015 presentó la mayor estratificación de los tres años a lo largo de la línea 110 (Fig. 11.C). Se encontraron las mayores temperaturas en los primeros 50 m de profundidad ($15-25^{\circ}\text{C}$) y descendió hasta los $11-13^{\circ}\text{C}$ a 100 m. La disminución de temperatura entre 100 y 300 m de profundidad no fue tan marcada como en 2010, alcanzando valores de $8.6-9.7^{\circ}\text{C}$ a 300 m.

Salinidad

El perfil vertical de salinidad durante octubre 2001 mostró bajos valores ($33.4-33.7$) en los primeros 100 m de profundidad (Fig. 12.A). El núcleo de agua subártica se observa más claramente cerca de la costa entre los 50 y 100 m.

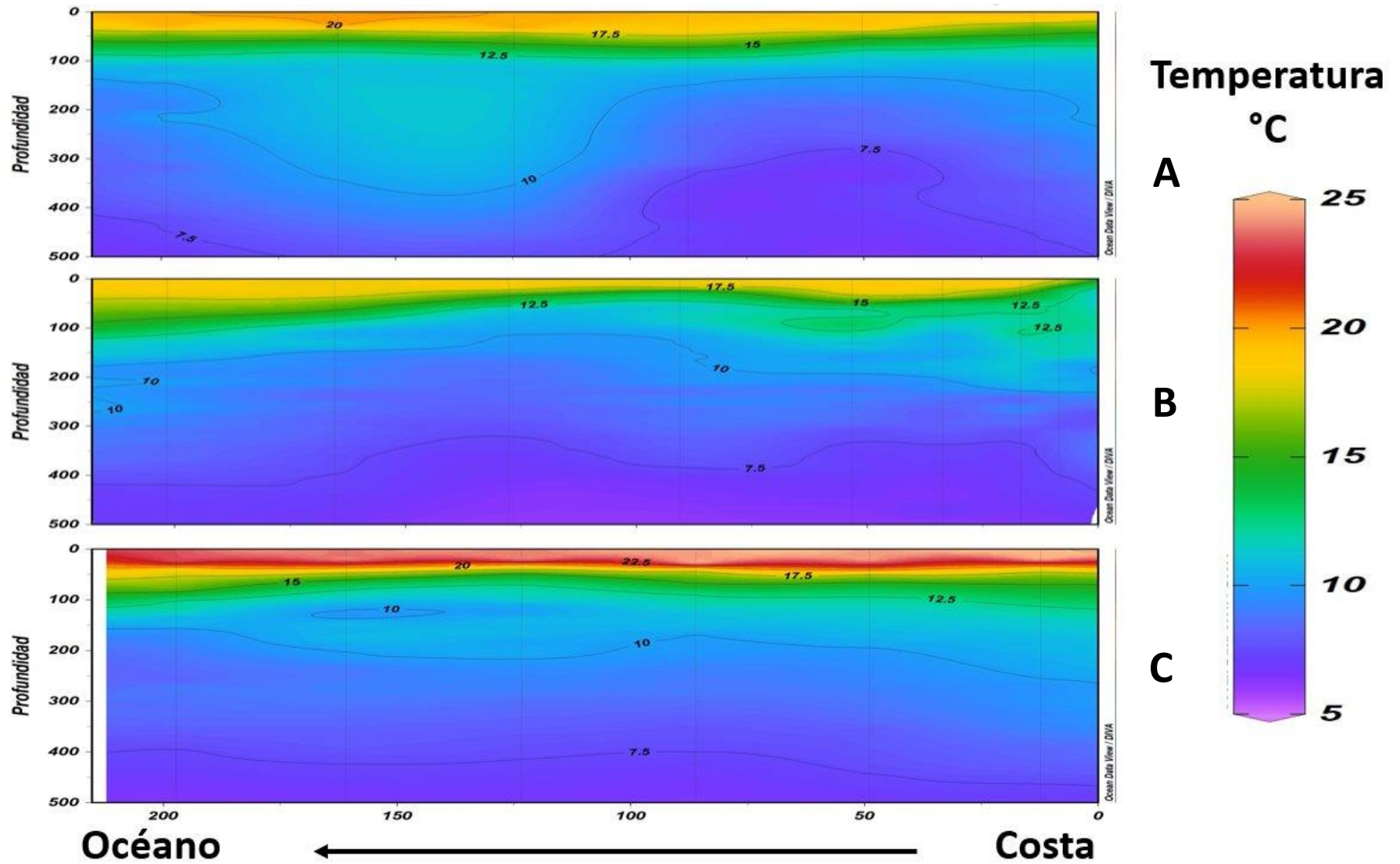


Figura 11. Distribución vertical de la temperatura (°C) en la línea 100. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.

En la parte costera superficial, se observa un pequeño núcleo donde se incrementa la salinidad de 34.25, indicando la presencia de una contracorriente costera más salina. Por debajo de los 200 m se observa un incremento de la salinidad c de 34 hasta 34.5 en gran parte del transecto. Sin embargo, en la parte media del mismo (est. 110.40 y 110.45) la salinidad fue más baja que en las otras estaciones (<34.3), indicando probablemente actividad de mesoescala.

Durante octubre 2010, las isohalinas muestran una declinación desde la costa hacia el océano, indicando la presencia de surgencias en la zona costera (Fig. 12.B). Los valores más bajos de salinidad se encontraron en la capa superficial (con mínimos de 33.25), pero debido a las surgencias, en la zona costera esta salinidad baja llega hasta los 50 m de profundidad mientras que en la zona oceánica llega hasta los 100-150 m. La salinidad aumenta con la profundidad. Sin embargo, se observa un núcleo de alta salinidad (34.5) a 200 m en la zona indicando la presencia de surgencias costeras.

En octubre del 2015, el núcleo de baja salinidad de entre 33.25 a 33.5 permanece a una profundidad, entre los 50 y 100 m (Fig. 12.C). Pese a que en la parte superficial no se ve la intrusión de una masa de mayor salinidad, si se observa una mayor estratificación en toda la columna de agua respecto a los otros dos años, donde entre los 150 y 500 m se encuentra un estrato grueso de 34.25.

Oxígeno disuelto

El perfil vertical de oxígeno registrado en octubre 2001 mostró concentraciones de oxígeno en superficie entre 2.5 y 3.5 ml/L. La concentración de oxígeno aumenta a 5-6 ml/L entre los 30 y 100 m de profundidad (Fig. 13.A). Por debajo de los 150 m, la concentración de oxígeno disuelto descendió por debajo de 4 ml/L, gradualmente en algunas estaciones y más bruscamente en otras a lo largo del transecto, registrando por debajo de 300 m condiciones de hipoxia <1.4 ml/L de acuerdo con criterios de Hofmann *et al.* (2011) (Fig. 13.A)

Durante octubre 2010 se observó una inclinación de las isopletras con bajas concentraciones de oxígeno disuelto en profundidades más someras cerca de la costa que en la parte oceánica (Fig. 13.B). Esta inclinación de las isopletras indica la presencia de surgencias costeras con 2.5 ml/L de oxígeno disuelto a 50 m de profundidad en la estación más costera y 5.5 ml/L en la estación más oceánica. En toda la línea se observan valores de hipoxia (<1.4 ml/L) entre 80-165 m en la zona más próxima a la costa, mientras que en la zona más oceánica se registraron condiciones hipóxicas a partir de los 240 m de profundidad. Incluso con hipoxia severa (0.5 ml/L) alrededor de los 400 m.

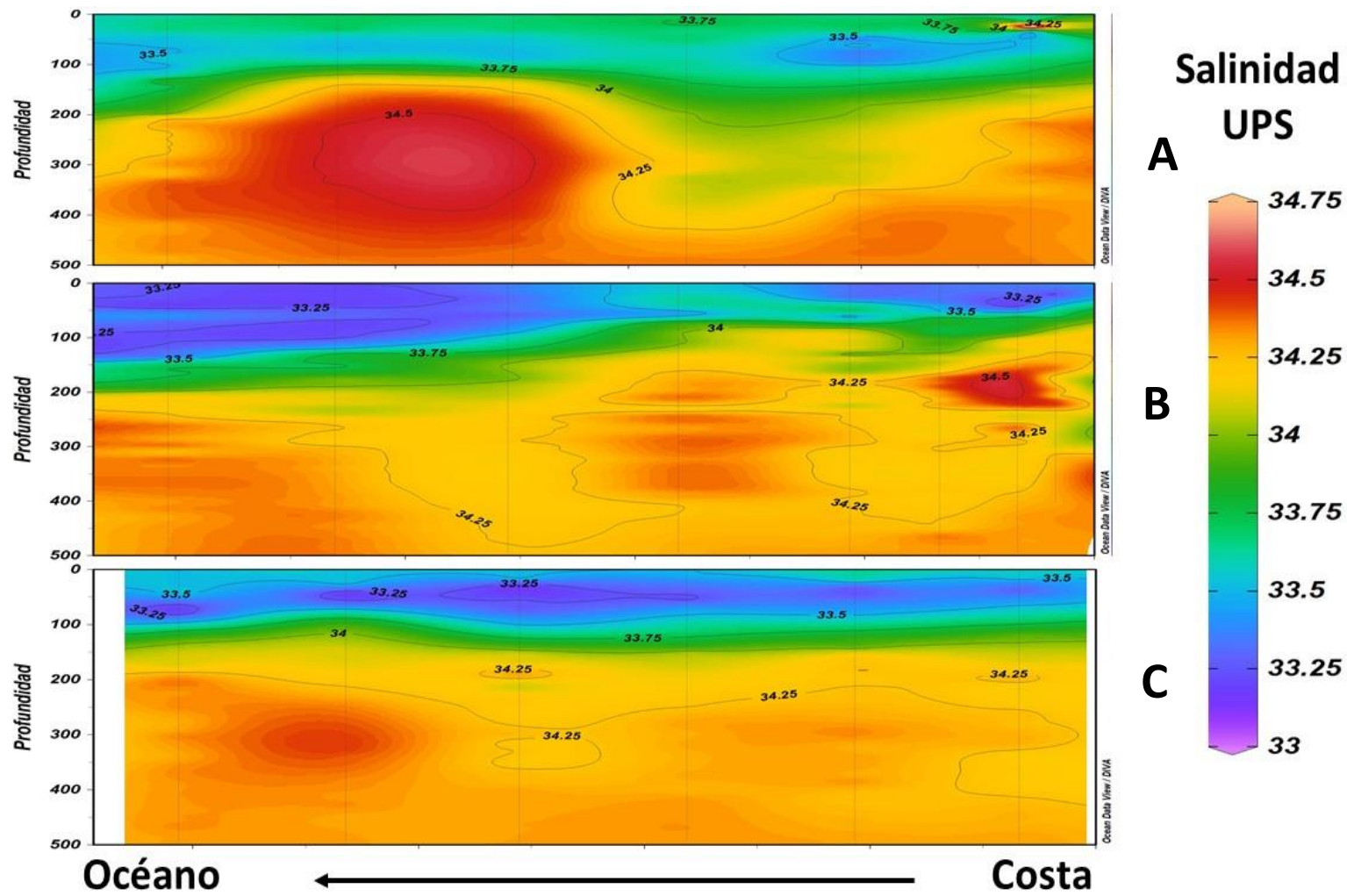


Figura 12. Distribución vertical de salinidad en la línea 110. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.

Las concentraciones de oxígeno en octubre 2015 mostraron una clara estratificación y menor inclinación de las isopletras en comparación con octubre 2010 (Fig. 13.C). Las concentraciones de oxígeno entre 3 y 6 ml/L se registraron en los primeros 75 m. Las concentraciones de oxígeno disuelto descendieron con la profundidad con valores entre 0.9– 3.6 ml/L entre 100 y 200 m de profundidad. Las condiciones hipóxicas se observaron a partir de los 125-175 m en casi todas las estaciones de muestreo e hipoxia severa por debajo de los 400 m de profundidad.

3.1.2.3 Circulación superficial marina

Por medio de la altimetría del nivel del mar satelital se infirió el balance geostrófico en la zona de estudio y el resto de la península de Baja California (Fig. 14). Durante octubre 2001 se infirió un flujo hacia el ecuador y la presencia de dos remolinos anticiclónicos en los 31°N a los 29°N posiblemente causando el acercamiento del flujo de corriente hacia la costa. Al sur en la región oceánica se infirió la presencia de remolinos ciclónicos de mayor tamaño.

Durante octubre 2010 predominó un flujo hacia el ecuador alejado de la costa típico de la CC. También se infirió la presencia de tres remolinos ciclónicos en la parte oceánica norte pero solamente uno está dentro de la zona muestreada (~29°N). En medio de los dos remolinos ciclónicos más grandes se observa un remolino anticiclónico más pequeño. En esta región norte donde se distribuyeron los remolinos se intensificó la velocidad del flujo. La intensidad del flujo disminuyó en la región del sur de los remolinos.

La circulación superficial fue anómala durante octubre 2015 con un elevado nivel promedio del mar a lo largo de la costa y un flujo hacia el polo. Este contraflujo fue más intenso en la zona de Cabo San Lucas, y conforme circula por la península su intensidad va disminuyendo hacia el norte. En la zona oceánica si se observa un flujo de poca intensidad hacia el ecuador. La actividad a mesoescala es menos intensa que en los otros otoños analizados, siendo el remolino más grande uno anticiclónico situado alrededor de los 28°N.

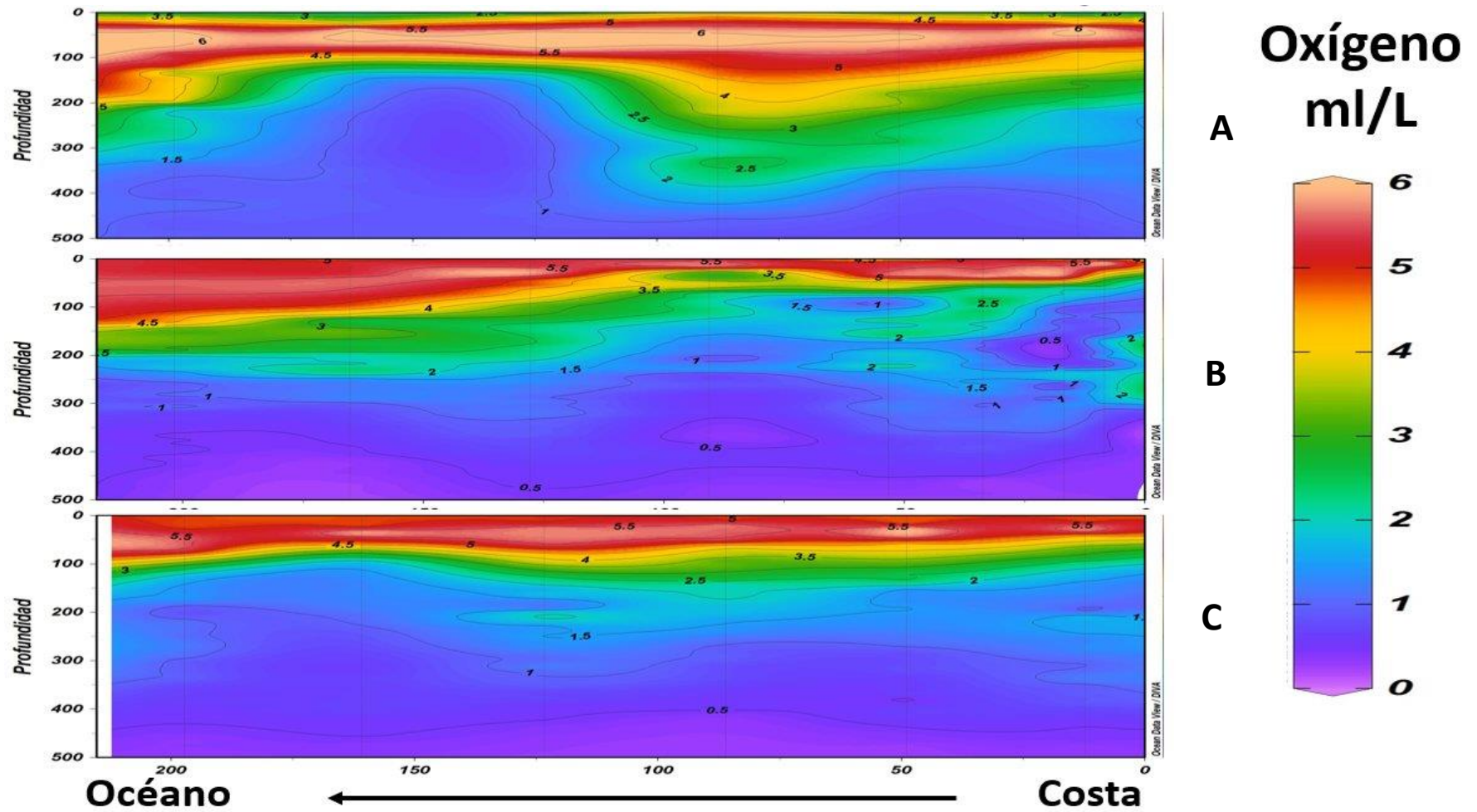


Figura 13. Distribución vertical de la concentración de oxígeno (ml/L) en la línea 100. A) octubre 2001. B) octubre 2010. C) octubre 2015. Distancia entre costa y océano en km.

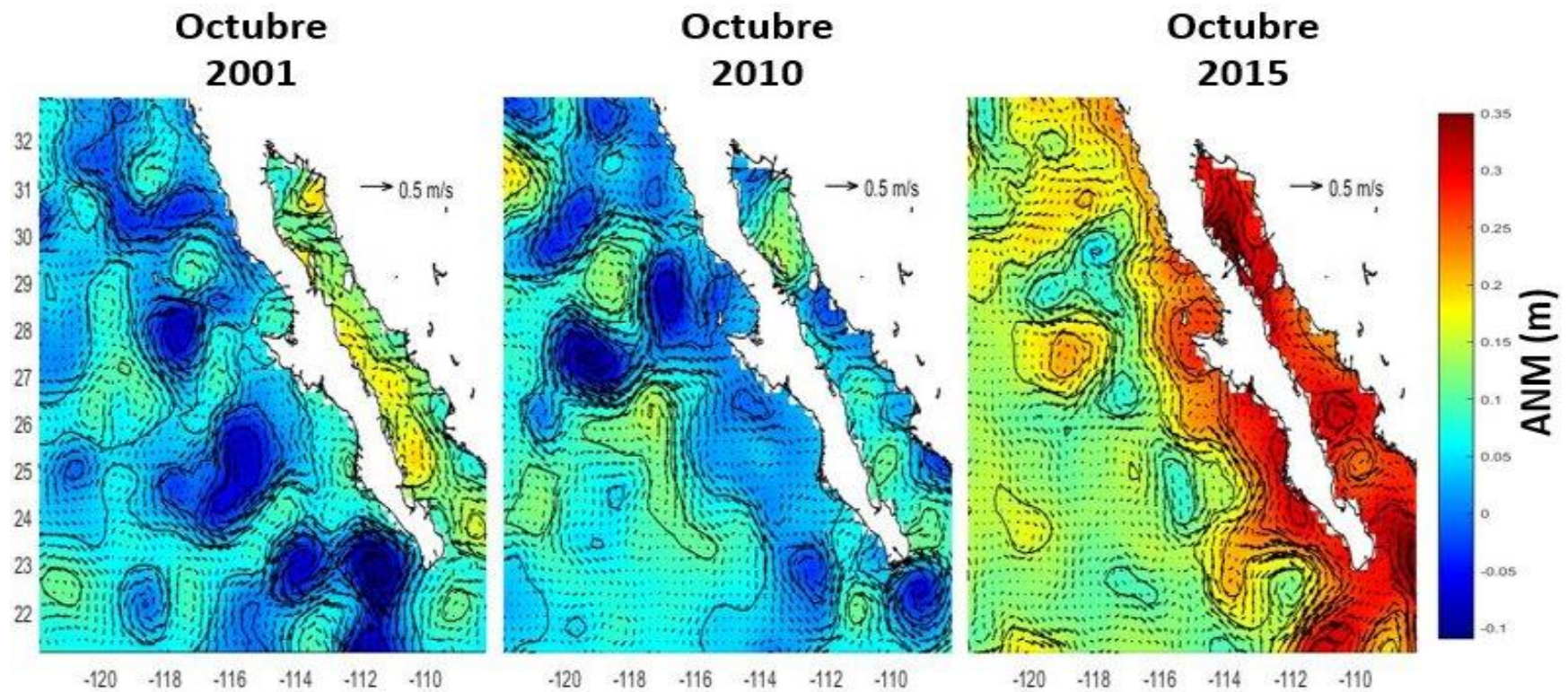


Figura 14. Altimetría del nivel del mar en la zona de estudio durante otoño de 2001, 2010 y 2015. El sombreado corresponde a la anomalía del nivel del mar (ANM) en metros y la flechas indican la velocidad del flujo geostrófico en m/s.

3.2 Estructura de la comunidad de zooplancton gelatinoso

Se identificaron un total 89 taxones de zooplancton gelatinoso durante los tres años de muestreo recolectadas en un total de 50 muestras nocturnas de zooplancton obtenidas en la zona de estudio (Tabla 2). De estos 89 taxones, 57 fueron identificados durante el año neutro (2001), 50 durante La Niña (2010) y 51 durante El Niño (2015). Se rechaza la hipótesis de mayor diversidad de zooplancton durante octubre 2015 (El Niño), ya que la mayor riqueza de zooplancton gelatinoso se observó en el año neutro, octubre 2001. Así mismo, se observaron diferencias en composición de taxones durante los tres años. Durante octubre 2001, los taliáceos dominaron la comunidad de zooplancton gelatinoso (67% en promedio), seguido de los sifonóforos (27%), medusas (5%) y ctenóforos (< 1%). Durante La Niña (octubre 2010), los taliáceos continuaron siendo el grupo más abundante con un 55%, mientras que las medusas aumentaron su abundancia relativa (37%), los sifonóforos disminuyeron su abundancia relativa (8%) y los ctenóforos con < 1% del zooplancton gelatinoso. La comunidad de zooplancton gelatinoso cambio sustancialmente durante El Niño 2015, con una comunidad de zooplancton numéricamente dominada por las medusas (60%), seguido de los taliáceos (32%), sifonóforos (8%) y no se recolectaron ctenóforos durante octubre 2015. La mayor abundancia estandarizada promedio se registró durante La Niña (4085 ind/1000 m³), seguido del año neutro (1530 ind/1000 m³), mientras que la menor abundancia estandarizada promedio se registró durante El Niño (1183 ind/1000 m³).

3.2.1 Composición de especies durante diferentes influencias climáticas en otoños de año neutral (2001), La Niña (2010) y El Niño (2015)

La elevada abundancia de taliáceos obtenida durante el año neutro se debió principalmente a *Dolioletta gegenbauri* (promedio de 877 ind/1000 m³) siendo el 57% de los organismos gelatinosos recolectados en este crucero donde estuvo presente en 15 de las 16 estaciones analizadas. *Cyclosalpa affinis* fue otro taliáceo abundante (8%) presente en 14 estaciones oceanográficas. La segunda y tercera especies más fueron los sifonóforos *Diphyes dispar* (11%) y *Muggiaea atlantica* (9%). Estas cuatro especies constituyeron el 85% del zooplancton gelatinoso de octubre 2001.

Dolioletta gegenbauri fue la especie más abundante (50% del zooplancton gelatinoso) durante La Niña (2010), de igual manera, pero con abundancia absoluta 2.3 veces mayor a la de 2001 (2052 ind/1000 m³). *Liriope tetraphylla* fue la segunda especie de medusa más abundante presente en todas las estaciones acumulando el 36% del zooplancton gelatinoso. La diferencia respecto al año neutro fue considerable, con

una abundancia media de 1452 ind/1000 m³ en 2010 comparada con 30 ind/1000 m³ en 2001. El sifonóforo *Muggiaea atlantica* tuvo una abundancia media similar en 2001 y 2010 pero su abundancia relativa disminuyó al 3% durante La Niña. Estas tres especies acumularon el 89% de toda la abundancia relativa de las especies durante La Niña.

Durante El Niño (2015) la comunidad de zooplancton gelatinoso cambio sustancialmente. La medusa *Aglaurea hemistoma* fue la especie más abundante (media = 685 ind/1000 m³; 58%) desplazando al segundo lugar a *Doliolletta gegenbauri* con el 17%. Sin embargo, otras especies de taliáceos aumentaron, como *Doliolum nationalis* (10%) y *Thalia democrática* (3%). La suma de estas cuatro especies representó el 88% del zooplancton gelatinoso durante El Niño 2015.

Tabla 2. Abundancia promedio (P, ind/1000m³) y frecuencia de ocurrencia (FO, número de muestras con presencia) de los 89 taxones identificados durante los periodos de otoño de 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño). El número total de muestras de zooplancton nocturnas analizadas se indica entre paréntesis.

	2001		2010		2015	
	FO	P	FO	P	FO	P
Estaciones	(16)		(16)		(18)	
Ctenóforos						
<i>Beroe</i> spp. Muller, 1776	5	0.65	2	0.96	0	-
Sifonóforos						
<i>Abyla bicarinata</i> Moser, 1925	1	0.22	0	-	0	-
<i>Abyla</i> spp. Quoy y Gaimard, 1827	2	0.28	0	-	0	-
<i>Abylopsis eschscholtzii</i> (Huxley, 1859)	1	0.19	5	2.87	0	-
<i>Abylopsis tetragona</i> (Otto, 1823)	6	1.68	1	0.10	0	-
<i>Abylopsis</i> spp. Chun, 1888	3	0.32	0	-	0	-
Abylidae	2	0.62	0	-	0	-
<i>Agalma elegans</i> (Sars, 1846)	2	0.20	0	-	4	0.58
<i>Agalma okeni</i> Eschscholtz, 1825	1	0.29	1	0.87	5	0.63
<i>Agalma</i> spp. Eschscholtz, 1825	0	-	12	19.58	6	2.11
<i>Amphicaryon acaule</i> Chun, 1888	0	-	0	-	2	0.59
<i>Amphicaryon</i> spp. Chun, 1888	2	0.21	0	-	1	0.14
<i>Apolemia</i> spp. Eschscholtz, 1829	0	-	0	-	2	0.65
<i>Bassia bassensis</i> (Quoy y Gaimard, 1833)	0	-	0	-	3	2.06
<i>Ceratocymba dentata</i> (Bigelow, 1918)	3	0.54	0	-	0	-
<i>Chelophyes appendiculata</i> (Eschscholtz, 1829)	16	50.24	15	14.70	12	25.35
<i>Chelophyes contorta</i> (Lens y van Riemsdijk, 1908)	3	0.44	1	0.09	1	0.11
<i>Diphyes bajani</i> (Eschscholtz, 1825)	7	2.48	2	0.85	3	1.30
<i>Diphyes dispar</i> Chamisso y Eysenhardt, 1821	16	164.27	7	62.51	6	1.86
<i>Erenna richardi</i> Bedot, 1904	0	-	0	-	2	0.24
<i>Eudoxoides mitra</i> (Huxley, 1859)	0	-	0	-	2	0.25

<i>Eudoxoides spiralis</i> (Bigelow, 1911)	15	15.58	13	1.44	5	2.06
<i>Forskalia edwardsii</i> Kölliker, 1853	0	-	0	-	1	0.11
<i>Forskalia</i> spp. Kölliker, 1853	0	-	0	-	2	0.25
<i>Gilia reticulata</i> (Totton, 1954)	2	0.17	0	-	0	-
<i>Halistemma rubrum</i> (Vogt, 1852)	3	0.52	1	0.09	0	-
<i>Halistemma</i> spp. Huxley, 1859	0	-	0	-	1	0.15
<i>Hippopodius hippopus</i> (Forsskål, 1776)	2	1.38	0	-	1	0.11
<i>Lensia campanella</i> (Moser, 1917)	2	0.73	2	0.51	1	0.12
<i>Lensia conoidea</i> (Keferstein y Ehlers, 1860)	1	0.22	2	0.32	2	0.23
<i>Lensia cossack</i> Totton, 1941	3	1.03	2	0.17	2	0.29
<i>Lensia fowleri</i> (Bigelow, 1911)	2	0.43	2	0.41	8	4.70
<i>Lensia grimaldii</i> Leloup, 1933	0	-	1	0.12	0	-
<i>Lensia hardy</i> Totton, 1941	7	2.24	5	1.09	10	5.85
<i>Lensia havock</i> Totton, 1941	1	0.22	1	0.12	0	-
<i>Lensia hotspur</i> Totton, 1941	13	10.72	9	3.04	14	23.25
<i>Lensia meteori</i> (Leloup, 1934)	0	-	1	0.10	0	-
<i>Lensia multicristata</i> (Moser, 1925)	1	0.09	2	0.54	2	0.24
<i>Lensia subtilis</i> (Chun, 1886)	0	-	0	-	6	1.47
<i>Lensia subtiloides</i> (Lens y van Riemsdijk, 1908)	6	1.12	2	0.29	5	0.67
<i>Lensia</i> spp. Totton, 1932	2	0.29	0	-	0	-
<i>Maresearsia praeclara</i> Totton, 1954	2	0.20	0	-	0	-
<i>Muggiaea atlantica</i> Cunningham, 1892	15	133.52	14	140.77	15	18.61
<i>Nanomia bijuga</i> (Delle Chiaje, 1844)	13	16.06	14	43.08	2	0.22
Physonectae	8	4.95	10	18.92	4	1.03
<i>Physophora hydrostatica</i> Forsskål, 1775	0	-	1	0.11	0	-
<i>Physophora</i> spp. Forsskål, 1775	0	-	0	-	2	0.40
<i>Rhizophysa</i> spp. Péron y Lesueur, 1807	10	3.42	3	0.91	5	1.67
<i>Sphaeronectes</i> spp. Huxley, 1859	2	0.36	0	-	0	-
<i>Sulculeolaria quadrialvis</i> de Blainville, 1830	6	1.98	0	-	0	-
<i>Sulculeolaria</i> spp. Blainville, 1830	0	-	0	-	1	0.11
<i>Vogtia glabra</i> Bigelow, 1918	1	0.20	0	-	1	0.43
<i>Vogtia serrata</i> (Moser, 1915)	1	0.10	0	-	0	-
<i>Vogtia spinosa</i> Keferstein y Ehlers, 1861	1	0.10	0	-	0	-
Medusas						
<i>Aglaura hemistoma</i> Péron y Lesueur, 1810	8	4.36	5	52.90	15	685.17
<i>Bougainvillia</i> spp. Lesson, 1830	0	-	0	-	1	0.30
<i>Clytia lomae</i> (Torrey, 1909)	6	1.92	0	-	0	-
<i>Clytia</i> spp. Lamouroux, 1812	8	3.81	0	-	0	-
<i>Cunina octonaria</i> McCrady, 1859	0	-	1	0.10	1	0.11
<i>Cunina tenella</i> (Bigelow, 1909)	0	-	1	0.18	0	-
<i>Cunina</i> spp. Eschscholtz, 1829	0	-	3	0.29	0	-
<i>Geryonia proboscidalis</i> (Forsskål, 1775)	0	-	1	0.11	0	-
<i>Leuckartiara octona</i> (Fleming, 1823)	0	-	1	0.33	0	-

<i>Leuckartiara zaca</i> (Bigelow, 1940)	0	-	4	0.69	0	-
<i>Liriope tetraphylla</i> (Chamisso y Eysenhardt, 1821)	16	29.61	16	1451.69	9	6.72
<i>Obelia</i> spp. Péron y Lesueur, 1810	6	33.08	1	0.10	2	7.75
<i>Pegantha martagon</i> Haeckel, 1879	0	-	1	0.08	0	-
<i>Pegantha</i> spp. Haeckel, 1879	2	0.77	0	-	0	-
<i>Rhopalonema velatum</i> Gegenbaur, 1857	14	5.25	4	4.35	6	2.82
<i>Solmundella bitentaculata</i> (Quoy y Gaimard, 1833)	0	-	1	0.08	0	-
Hydrozoa	2	0.58	1	0.09	1	0.11
Taliáceos						
<i>Cyclosalpa affinis</i> (Chamisso, 1819)	14	127.28	1	3.20	0	-
<i>Cyclosalpa bakeri</i> Ritter, 1905	0	-	1	0.44	1	0.13
<i>Cyclosalpa</i> spp. de Blainville, 1827	2	1.79	0	-	0	-
<i>Doliolletta gegenbauri</i> (Uljanin, 1884)	15	876.97	15	2052.02	17	199.96
<i>Doliolum denticulatum</i> Quoy y Gaimard, 1834	4	4.42	4	137.89	8	14.97
<i>Doliolum nationalis</i> Borgert, 1893	3	0.43	1	34.66	13	123.40
<i>Pegea socia</i> (Bosc, 1802)	0	-	5	23.13	0	-
<i>Pyrosoma atlanticum</i> Péron, 1804	0	-	2	0.26	0	-
<i>Pyrosomella verticillata</i> (Neumann, 1909)	1	0.11	7	1.37	0	-
<i>Pyrostremma agassizi</i> Ritter y Byxbee, 1905	0	-	0	-	1	0.15
<i>Ritteriella picteti</i> (Apstein, 1904)	1	0.12	0	-	0	-
<i>Salpa aspera</i> Chamisso, 1819	7	17.38	0	-	0	-
<i>Salpa fusiformis</i> Cuvier, 1804	5	1.28	0	-	2	0.68
<i>Soestia zonaria</i> (Pallas, 1774)	4	0.41	5	8.55	0	-
<i>Thalia democratica</i> (Forskål, 1775)	0	-	0	-	7	32.11
<i>Thalia orientalis</i> Tokioka, 1937	0	-	3	0.52	4	2.24
<i>Thalia rhomboides</i> (Quoy y Gaimard, 1824)	0	-	0	-	3	5.52
<i>Thalia</i> spp. Blumenbach, 1798	0	-	0	-	3	2.97

La comparación interanual con la prueba de Kruskal-Wallis de 71 taxones (56 especies, 14 géneros y Physonectae) mostró diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) en 30 de los taxones entre años (Tabla 3). Sin embargo, con la prueba a posteriori por rangos, únicamente en 14 taxones se tuvieron diferencias significativas entre los años neutro, La Niña y El Niño. En primer lugar, se encuentran las especies *Chelophyes appendiculata*, *Diphyes dispar*, *Eudoxoides spiralis*, *Muggiaea atlantica*, *Clytia* spp., *Rhopalonema velatum* y *Cyclosalpa affinis*, cuya abundancia fue significativamente mayor durante el año neutro que durante ambas fases del ENOS (*M. atlantica* solo respecto a 2015). Las especies *Nanomia bijuga* y *Liriope tetraphylla* mostraron un segundo patrón donde su abundancia fue significativamente mayor durante La Niña que en 2015 para *N. bijuga* y que 2001 y 2015 para *L. tetraphylla*. Las mayores

abundancias de *Agalma spp.* y *Dolioletta gegenbauri* ocurrieron durante La Niña que, en 2001, pero extrañamente la comparación con 2015 no mostró diferencias significativas. Las especies que incrementaron su abundancia en respuesta a las altas temperaturas fueron *Lensia hotspur*, *Aglaura hemistoma* y *Doliolum nationalis* las tres con mayor abundancia durante El Niño que durante 2001 como 2010.

Tabla 3. Comparación interanual 2001, 2010 y 2015 de la abundancia por taxon recolectados en la costa occidental de la península de Baja California mediante la Prueba de Kruskal-Wallis (H) y su probabilidad asociada (p). En las últimas columnas se muestran los resultados de la comparación *a posteriori* entre pares de años únicamente cuando se encontraron resultados significativos. Se indica con un asterisco las especies que fueron seleccionadas para posteriores análisis multivariados.

Taxon	H	p	Comparaciones <i>a posteriori</i>					
			<u>2001 vs 2010</u>		<u>2001 vs 2015</u>		<u>2010 vs 2015</u>	
			z	P	z	p	z	p
Ctenóforos								
<i>Beroe spp.</i> *	6.21	0.044						
Sifonóforos								
<i>Abyla spp.</i>	6.25	0.043						
<i>Abylopsis tetragona</i> *	10.87	0.004						
<i>Agalma spp.</i> *	10.53	0.005	3.2	0.004	2.1	0.107	1.2	0.694
<i>Amphicaryon spp.</i>	3.16	0.200						
<i>Apolemia spp.</i>	2.00	0.367						
<i>Bassia bassensis</i>	6.25	0.043						
<i>Ceratocymba dentata</i>	6.26	0.043						
<i>Chelophyes appendiculata</i> *	20.01	<0.001	3.3	0.003	4.3	<0.001	1.0	1.000
<i>Chelophyes contorta</i>	1.85	0.390						
<i>Diphyes bojani</i> *	4.57	0.090						
<i>Diphyes dispar</i> *	21.97	<0.001	3.1	0.005	4.4	<0.001	1.2	0.665
<i>Erenna richardi</i>	4.08	0.129						
<i>Eudoxoides mitra</i>	4.08	0.129						
<i>Eudoxoides spiralis</i> *	20.29	<0.001	3.2	0.002	4.1	<0.001	0.7	1.000
<i>Forskalia spp.</i>	6.26	0.043						
<i>Gilia reticulata</i>	4.08	0.129						
<i>Halistemma spp.</i>	1.85	0.394						
<i>Hippopodius hippopus</i>	2.17	0.336						
<i>Lensia campanella</i>	0.52	0.769						
<i>Lensia conoidea</i>	0.33	0.845						
<i>Lensia cossack</i>	0.57	0.751						
<i>Lensia fowleri</i> *	7.14	0.028						
<i>Lensia grimaldi</i>	2.00	0.367						
<i>Lensia hardy</i> *	4.46	0.096						
<i>Lensia havoc</i>	1.02	0.599						
<i>Lensia hotspur</i> *	8.85	0.012	1.9	0.161	0.9	1.000	2.9	0.011
<i>Lensia meteori</i>	2.00	0.367						
<i>Lensia multicristata</i>	1.41	0.494						
<i>Lensia subtilis</i> *	11.82	0.003						

<i>Lensia subtiloides</i> *	3.28	0.193						
<i>Maresearsia praeclara</i>	4.08	0.129						
<i>Muggiaea atlántica</i> *	7.96	0.018	1.0	0.916	2.7	0.016	1.7	0.248
<i>Nanomia bijuga</i> *	19.17	<0.001	0.8	1.000	3.1	0.005	4.0	<0.001
<i>Physophora hydrostatica</i>	2.00	0.367						
Physonectae*	4.74	0.093						
<i>Rhisophysa</i> spp.*.	8.13	0.017						
<i>Sphaeronectes</i> spp.	4.08	0.129						
<i>Sulculeolaria quadrivalvis</i> *	14.12	<0.001						
<i>Vogtia glabra</i>	1.02	0.599						
<i>Vogtia serrata</i>	2.00	0.367						
<i>Vogtia spinosa</i>	2.00	0.367						
Medusas								
<i>Aglaura hemistoma</i> *	16.21	<0.001	0.4	1.000	3.1	0.006	3.5	0.001
<i>Bougainvillia</i> spp.	2.00	0.367						
<i>Clytia lomae</i> *	14.12	<0.001						
<i>Clytia</i> spp. *	19.64	<0.001	2.4	0.046	2.5	0.038	0	1.000
<i>Cunina</i> spp.	3.80	0.144						
<i>Geryonia proboscidalis</i>	2.00	0.367						
<i>Leuckartiara octona</i>	2.00	0.367						
<i>Leuckartiara zacae</i> *	9.04	0.010						
<i>Liriope tetraphylla</i> *	40.10	<0.001	3.4	0.001	2.7	0.016	6.2	<0.001
<i>Obelia</i> spp. *	6.39	0.041						
<i>Pegantha</i> spp.	2.17	0.336						
<i>Rhopalonema velatum</i> *	11.32	0.004	2.9	0.008	3.3	0.002	0.2	1.000
<i>Solmundella bitentaculata</i>	2.00	0.367						
Taliáceos								
<i>Cyclosalpa affinis</i> *	25.58	<0.001	3.9	<0.001	3.5	0.001	0.5	1.000
<i>Cyclosalpa bakeri</i>	1.02	0.599						
<i>Dolioletta gegenbauri</i> *	7.86	0.020	2.5	0.032	2.3	0.062	0.3	1.000
<i>Doliolum denticulatum</i> *	1.59	0.452						
<i>Doliolum nationalis</i> *	19.93	<0.001	0.3	1.000	2.4	0.040	2.7	0.015
<i>Pegea socia</i> *	11.53	0.003						
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	4.08	0.129						
<i>Pyrosoma verticillata</i> *	13.43	0.001						
<i>Pyrostremma agassizi</i>	2.00	0.367						
<i>Ritteriella picteti</i>	2.13	0.346						
<i>Salpa aspera</i> *	16.86	<0.001						
<i>Salpa fusiformis</i> *	6.37	0.041						
<i>Soestia zonaria</i> *	6.33	0.042						
<i>Thalia democratica</i> *	14.08	<0.001						
<i>Thalia orientalis</i> *	3.87	0.143						
<i>Thalia rhomboides</i>	6.25	0.430						

3.2.2 Análisis multivariado

A continuación, se describen los resultados basados en el índice de similitud. Los dendrogramas resultantes se muestran en posición horizontal y vertical respectivamente en la Fig. 15. El primero de ellos corresponde la similitud entre estaciones de muestreo de los tres años de estudio, mientras que el segundo ilustra la asociación entre especies.

3.2.2.1 Similitud espacio-temporal

El dendrograma de unidades de muestreo del análisis de agrupamiento de dos vías con un corte al 33% de similitud, mostró cuatro grupos de la abundancia de los 35 taxones presentes en las 48 estaciones de muestreo nocturno (Fig. 15). Estos cuatro grupos (G1– G4) correspondieron aproximadamente a distintos años.

El G1 está conformado por estaciones principalmente de La Niña con algunas estaciones norteñas de El Niño, indicando que la parte norte oceánica durante El Niño tuvo semejanza con las condiciones frías y menos salinas de La Niña. En este grupo, se observaron dos subgrupos, mostrando una diferencia latitudinal entre las estaciones más norteñas (100.35 a 107.40) con las estaciones más sureñas (107.45 a 113.55). El G2 corresponde a estaciones colectadas durante el periodo neutro del 2001, mismo que presentó la mayor diversidad taxonómica respecto a las estaciones correspondientes a los cruceros de El Niño y La Niña. Es decir, durante el periodo neutro la comunidad de zooplancton gelatinoso tuvo mayor riqueza de especies que durante periodos anómalamente fríos o cálidos. El G3 tuvo estaciones de El Niño con la menor abundancia acumulada de la comunidad de zooplancton gelatinoso. El G4 tuvo dos estaciones norteñas de El Niño (100.30) y una estación del año neutro (100.35). Estas estaciones se diferenciaron por presentar *Muggiaea atlantica* o *Lensia hotspur* en bajas abundancias. Todos los grupos encontrados fueron significativamente diferentes, incluyendo los grupos pequeños (PMRP, $p < 0.01$).

3.2.2.2 Asociación de Especies

En el dendrograma con un corte de similitud del 37.5% tuvo cinco grupos de especies asociadas, es decir, con patrones de presencia en estaciones de muestreo similares (Fig. 15).

El primer grupo (S1), incluyó los taxones con las mayores abundancias durante el periodo neutro en la zona de estudio, llegando a encontrarse algunos exclusivos de este periodo como *Sulculeolaria quadrivalvis* o *Clytia lomae*, los cuales desaparecieron en La Niña y El Niño. Por lo tanto, S1 fue el grupo de taxones gelatinosos menos resilientes. El segundo grupo (S2) es parecido al S1 debido a que la mayoría de las especies contaron con una baja resiliencia; sin embargo, algunas como *Doliolum denticulatum*, *Soestia zonaria* o *Abylopsis tetragona* estuvieron presentes en bajas abundancia durante La Niña y El Niño. El grupo S3 incluyó las especies de mayor resiliencia, frecuencia y abundancia de toda la comunidad de zooplancton gelatinoso. Sin embargo, *Agalma spp.*, *Chelophyes appendiculata*, *Muggiaea atlantica* o *Liriope tetraphylla* presentaron sus máximas abundancias durante La Niña. En el grupo S4 se encontraron taxones de afinidad cálida como *Thalia democratica*, *Lensia subtilis*, *Doliolum nationalis* y *Aglaura hemistoma*, cuyas abundancias aumentaron o únicamente aparecieron durante El Niño. En el grupo S5 incluye consta del par *Pegea socia* y *Pyrosoma verticillata* exclusivamente de La Niña. *Leuckartiara zacae* se separó de una manera individual exclusivamente presente también durante La Niña, sin embargo, se asocia al S5, pero en una baja similitud. El PMRP indicó que todos los grupos encontrados en el dendrograma vertical y horizontal fueron significativamente diferentes (PMRP, $p < 0.01$).

3.2.2.3 Relación de la comunidad de zooplancton gelatinoso con variables ambientales

El escalamiento no métrico multidimensional (ENMM) es otra forma de mostrar el agrupamiento de los sitios de muestreo y las especies en función de los gradientes ambientales cuyo modelo no paramétrico no asume una distribución normal de los datos.

Al igual que el análisis del agrupamiento de dos vías el ENMM mostró una clara diferenciación entre los diferentes periodos climáticos (Fig. 16). Ambos ejes explicaron el 85% de la variabilidad acumulada (eje 1 explico el 29% y el eje 2 el 56%) (Tabla 4). El eje 1, mostró valores positivos de correlación de Pearson y Kendall ≥ 0.40 para las variables independientes de clorofila-a integrada y la temperatura a 200 m y la temperatura superficial. La asociación con el eje 1 fue negativa únicamente con la abundancia de copépodos, pero el valor fue muy bajo (-0.034), el resto de las variables presentaron una baja correlación, sin mostrar alguna tendencia del eje 1 sobre alguna fase del ENOS. La correlación de Pearson y Kendall en el eje 2 tuvo un valor ≥ 0.40 con la temperatura superficial y a 200 m y la diferencia de densidad. La temperatura a 200 m tuvo una relación positiva en ambos ejes, sin embargo, en el eje 2 conto con un valor mayor de correlación, así mismo la salinidad a 200 m también fue influyente.

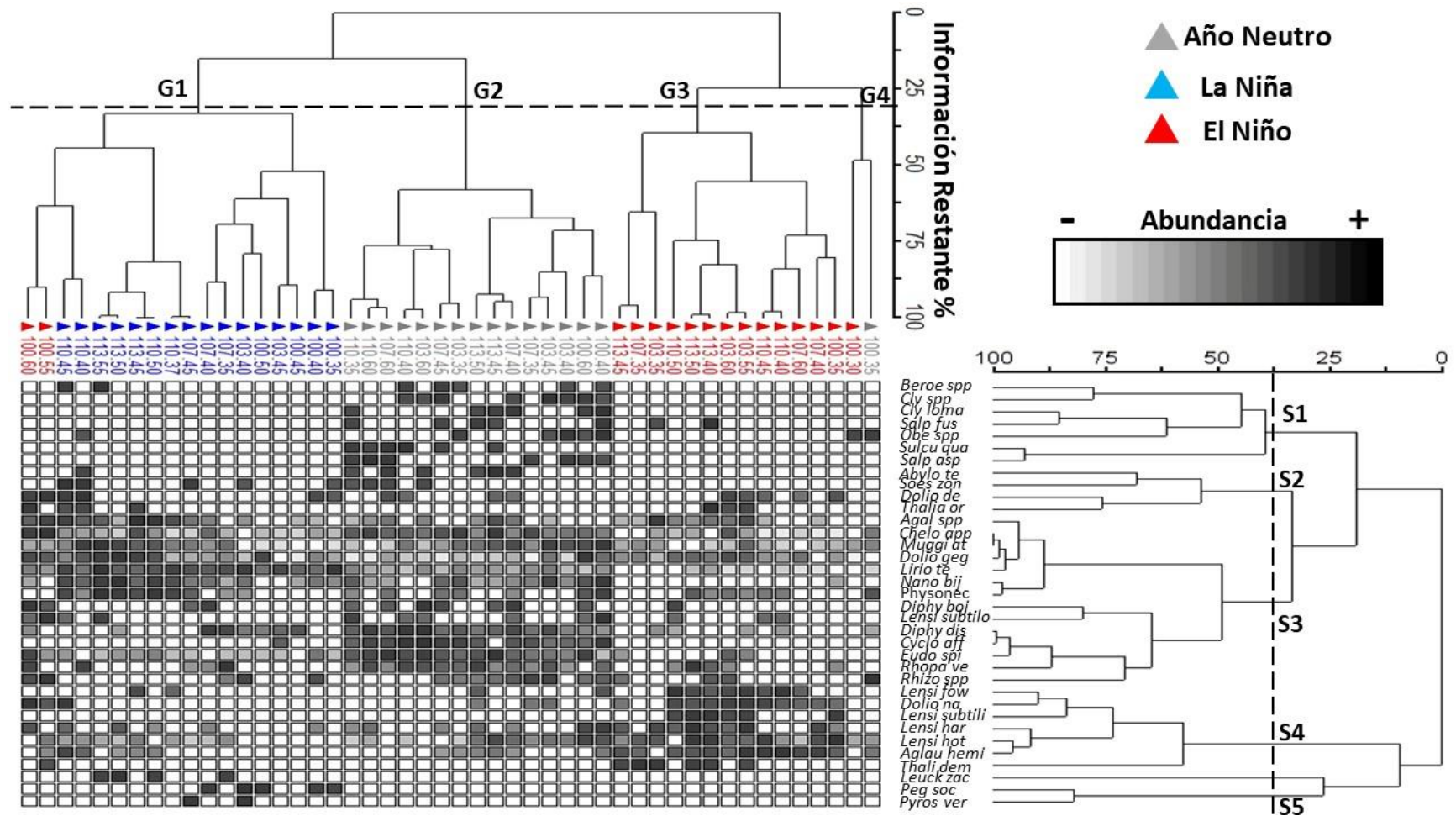


Figura 15. Análisis de Agrupamiento de dos vías de estaciones (dendrograma superior) de estaciones de muestreo y las especies más abundantes de zooplancton gelatinoso (dendrograma derecho) durante octubre 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño). G₁₋₄ son los grupos de estaciones y S₁₋₅ los grupos de especies asociadas. Líneas punteadas indican el punto de corte de similitud para determinar los agrupamiento. La cuadrícula con tonos de grises indica la abundancia de cada muestra y especie.

La asociación con el eje 2 fue negativa con la concentración de oxígeno disuelto a 200 m (-0.412), mientras que la abundancia de copépodos y larvas de peces también tuvieron una relación negativa pero baja (-0.028 y -0.103, respectivamente). A lo largo del eje 1 los valores de correlación bajos (< 0.40) a negativo indican principalmente las condiciones productivas y más templadas en el SCC, mientras que en el eje 2, los valores altos y positivos explican las condiciones cálidas y estratificadas típicas del evento anómalamente cálido de El Niño (Tabla 4, Fig. 16a).

Respecto a los taxones de zooplancton gelatinoso, el eje 1 que explica mayormente las condiciones de alta productividad durante 2001 y La Niña, covarió con *Lensia hotspur*, *Obelia spp.* y *Thalia democratica* de manera positiva con correlaciones de Pearson y Kendal ≤ 0.30 . En contraste, las especies *Nanomia bijuga*, *Liriope tetraphylla*, *Pegea socia* y *Pyrosoma verticillata* se asociaron de manera negativa con el eje 1, siendo estas especies las que se presentaron mayor abundancia durante La Niña o en condiciones neutras. Todas estas especies se agruparon en el conjunto S2 en el análisis de agrupamiento de dos vías (Fig. 15) y también aparecen cercanas entre sí en el ENMM (Fig. 16.B), confirmando la separación de la comunidad gelatinosa durante las condiciones diferentes de tales eventos.

El eje 2, que explica mayormente las condiciones cálidas de El Niño, tuvo una correlación positiva de Pearson y Kendall mayor a 0.30 con las especies *Lensia fowleri*, *L. hardy*, *L. hotspur*, *L. subtilis*, *Aglaura hemistoma*, *Doliolletta gegenbauri*, *Doliolum nationalis* y *Thalia democratica*. La mayoría de estas especies estaban en el grupo S3 de especies tropicales y de mayor abundancia durante El Niño (Fig. 15, Fig. 16.B).

A lo largo del eje 2 se correlacionaron negativamente las especies *Chelophyes appendiculata*, *Diphyes dispar*, *Eudoxoides spiralis*, *Sulculeolaria quadrivalvis*, *Clytia spp.*, *Liriope tetraphylla*, *Cyclosalpa affinis* y *Salpa aspera*, las cuales se encontraron dentro de los polígonos de las condiciones neutras o frías en el área de estudio o cercanas a estos (Fig. 16b).

Con el ENMM, se corroboran los resultados obtenidos con el análisis de agrupamiento de dos vías, donde se observa que si existe una diferenciación en las estaciones y la comunidad de zooplancton gelatinoso durante los tres años con diferencias en condiciones oceanográficas. Durante El Niño, predominaron las altas temperaturas tanto en la superficie como a 200 m de profundidad, mayor salinidad a 200 m y hubo una mayor diferencia de densidad, indicando una mayor estratificación (valores positivos en el eje 2) aunque la temperatura a 200 m de profundidad también tuvo peso positivo en el eje 1, mientras que durante La Niña y el año neutro, se presentaron condiciones más frías, menos estratificadas y más productivas (valores bajos en el eje 1). Se aprecia que las variables independientes abióticas

principalmente fueron las que determinaron el comportamiento de la comunidad gelatinosa, mientras que, de las variables biológicas, solo la clorofila integrada tuvo peso, pero no las abundancias de copépodos y larvas de peces.

Tabla 4. Resultados del ENMM para las variables ambientales y especies más abundantes de zooplancton gelatinoso en el área de estudio, durante los tres diferentes años. Los valores de las columnas indican la correlación de Pearson y Kendall para la asociación entre las distancias de ordenación de la comunidad de zooplancton gelatinoso y las variables independientes. También se muestra el coeficiente de determinación (r^2) de los ejes en el espacio multidimensional (varianza explicada). Se resaltan los valores más altos.

	Coeficiente de determinación para cada eje	
	Eje 1 $r^2 = 0.29$	Eje 2 $r^2 = 0.56$
Variables Independientes		
Biológicas		
Copépodos	-0.034	-0.028
Larva de peces	0.234	-0.103
Clorofila- <i>a</i> Integrada	0.542	-0.252
Clorofila- <i>a</i> superficial	0.043	-0.220
Abióticas		
Temperatura Superficial	0.398	0.741
Temperatura a 200 m	0.417	0.522
Salinidad Superficial	0.317	0.212
Salinidad a 200 m	0.054	0.396
Oxígeno disuelto	0.187	-0.412
Diferencia de densidad	0.318	0.798
Prof. de la termoclina	0.175	-0.192
Taxones		
Ctenóforos		
<i>Beroe</i> spp.	-0.046	-0.141
Sifonóforos		
<i>Abylopsis tetragona</i>	0.051	-0.228
<i>Agalma</i> spp.	-0.162	0.198
<i>Chelophyes appendiculata</i>	-0.086	-0.471
<i>Diphyes bojani</i>	-0.022	-0.212
<i>Diphyes dispar</i>	-0.086	-0.763
<i>Eudoxoides spiralis</i>	-0.003	-0.541
<i>Lensia fowleri</i>	0.042	0.530
<i>Lensia hardy</i>	0.210	0.371
<i>Lensia hotspur</i>	0.541	0.510
<i>Lensia subtilis</i>	0.107	0.466
<i>Lensia subtiloides</i>	0.042	0.036
<i>Muggiaea atlantica</i>	0.185	-0.107
<i>Nanomia bijuga</i>	-0.371	-0.269
Physonectae	-0.159	0.073
<i>Rhizophysa</i> spp.	0.101	-0.064
<i>Sulculeolaria quadrialvis</i>	0.096	-0.434
Medusas		

<i>Aglaura hemistoma</i>	0.269	0.855
<i>Clytia lomae</i>	0.161	-0.137
<i>Clytia</i> spp.	0.158	-0.327
<i>Leuckartiara zaca</i>	-0.223	-0.004
<i>Liriope tetraphylla</i>	-0.799	-0.466
<i>Obelia</i> spp.	0.352	-0.166
<i>Rhopalonema velatum</i>	0.092	-0.222
Taliáceos		
<i>Cyclosalpa affinis</i>	0.153	-0.649
<i>Doliolletta gegenbauri</i>	-0.274	0.327
<i>Doliolum denticulatum</i>	-0.111	0.181
<i>Doliolum nationalis</i>	0.073	0.589
<i>Pegea socia</i>	-0.444	-0.205
<i>Pyrosoma verticillata</i>	-0.309	-0.128
<i>Salpa aspera</i>	0.113	-0.424
<i>Salpa fusiformis</i>	0.212	-0.038
<i>Soestia zonaria</i>	-0.184	-0.067
<i>Thalia democratica</i>	0.336	0.419
<i>Thalia orientalis</i>	0.002	0.276

3.2.3 Especies indicadoras

Los resultados del análisis indicador de especies, para observar cuales son buenas indicadoras de las condiciones específicas de cada año, mostraron que únicamente 21 fueron buenas indicadoras, rechazando la hipótesis nula ($p < 0.05$, Tabla 5), mientras que 14 especies no alcanzaron un valor significativo como indicadores de cierto año. En el caso de las especies *Chelophyes appendiculata*, *Muggiaea atlantica*, *Liriope tetraphylla* y *Doliolum gegenbauri* no fueron considerados por el análisis debido a que sus abundancias estuvieron bien representadas durante los tres años.

Para el año neutro, se obtuvo una mayor cantidad de especies indicadoras: los sifonóforos, *Abylopsis tetragona*, *Diphyes dispar*, *Eudoxoides spiralis*, *Rhizophysa* spp. y *Sulculeolaria quadrivalvis*, las medusas *Clytia lomae*, *Clytia* spp., *Obelia* spp. y *Rhopalonema velatum* y los taliáceos *Cyclosalpa affinis* y *Salpa aspera*. El sifonóforo *Nanomia bijuga*, la medusa *Leuckartiara zaca* y el taliáceo *Pegea socia*, fueron buenos indicadores de las condiciones más frías y productivas durante el octubre del 2010 (La Niña). Los sifonóforos *Lensia fowleri*, *L. hardy*, *L. hotspur* y *L. subtilis*, la medusa *Aglaura hemistoma* y los taliáceos *Doliolum nationalis* y *Thalia democratica* cuando fueron las especies indicadoras de El Niño cuando prevalecieron condiciones de calentamiento del agua, estratificación y bajas concentraciones superficiales de clorofila-a durante el octubre del 2015.

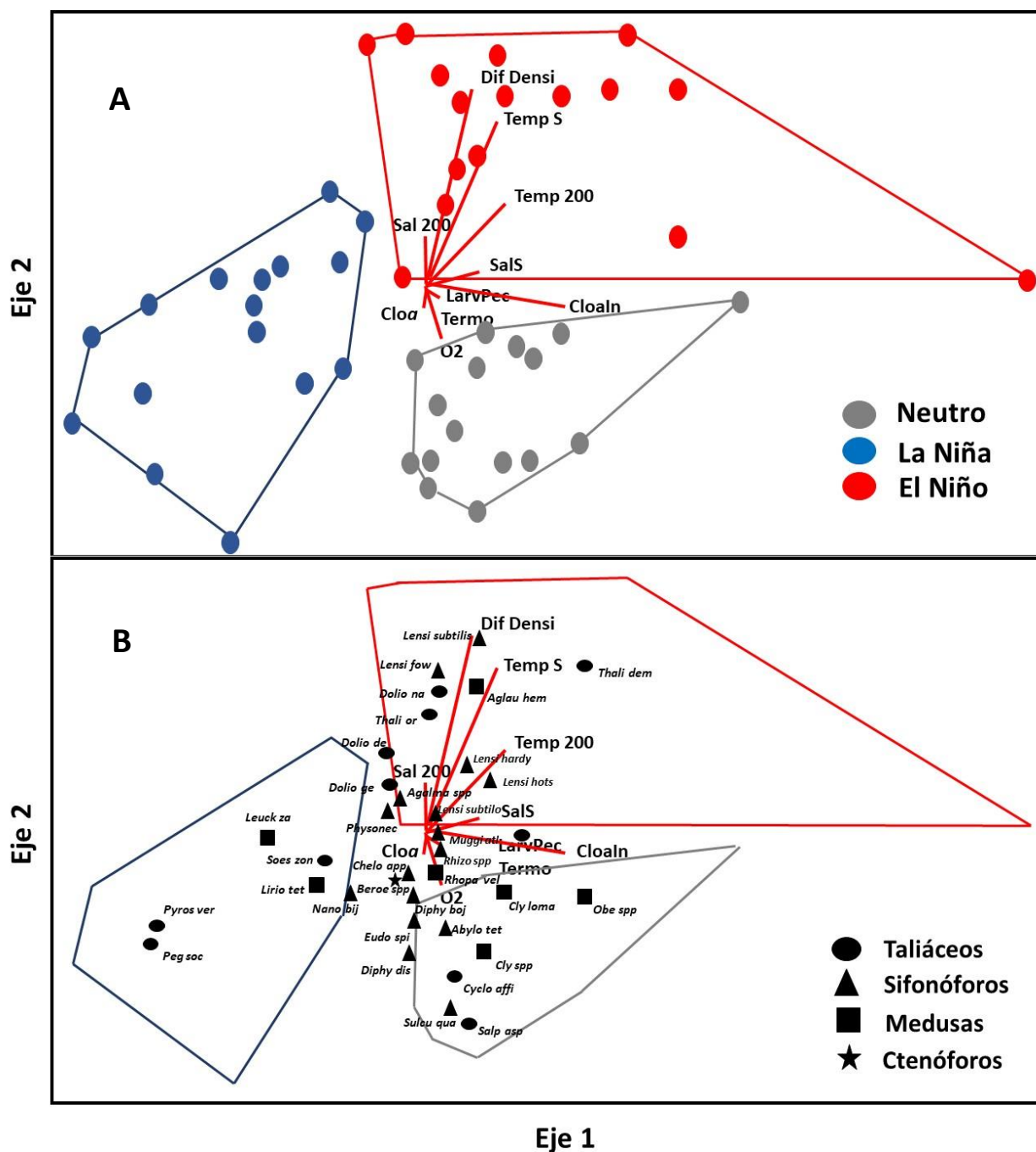


Figura 16. Escalamiento No Métrico-Multidimensional de las variables ambientales y las especies más abundantes de zooplancton gelatinoso durante los tres años en la zona de estudio. Para mayor claridad se muestran por separado en (A) las estaciones de muestreo de los tres años y en (B) los taxones, conservando los polígonos que delimitan los diferentes años.

El ENMM confirmó que la comunidad de zooplancton gelatinoso varió durante las diferentes condiciones oceanográficas, contando con cambios significativos de especies hacia la región según el año. Aunque *L. zaca* se relacionó débilmente con el grupo S5 (formado por el par *P. socia* y *Pyrosomella verticillata*) en el

análisis de agrupamiento de dos vías (Fig. 15) resultó estar asociado a las condiciones de La Niña. También el escalamiento no métrico multidimensional corrobora al análisis indicador de especies, de que las tres especies mencionadas resultaron estar más afines a las condiciones de La Niña.

Tabla 5. Análisis Indicador de Especies incluyendo únicamente las especies más frecuentes y abundantes del zooplancton gelatinoso de acuerdo al criterio de agrupamiento por años con diferentes condiciones oceanográficas. Se resaltan en letra negrita los valores significativos ($\alpha = 0.05$)

Especies	Año	Valor Indicador	<i>p</i>
Ctenóforos			
<i>Beroe</i> spp.	Neutro	17	0.140
Sifonóforos			
<i>Abylopsis tetragona</i>	Neutro	33.3	0.009
<i>Agalma</i> spp.	La Niña	33.4	0.238
<i>Diphyes bojani</i>	Neutro	24.1	0.098
<i>Diphyes dispar</i>	Neutro	63.9	<0.001
<i>Eudoxoides spiralis</i>	Neutro	60.3	<0.001
<i>Lensia fowleri</i>	El Niño	37.3	0.005
<i>Lensia hardy</i>	El Niño	34.9	0.039
<i>Lensia hotspur</i>	El Niño	42.1	0.023
<i>Lensia subtilis</i>	El Niño	37.5	0.002
<i>Lensia subtiloides</i>	Neutro	18.2	0.369
<i>Nanomia bijuga</i>	La Niña	49.2	0.002
Physonectae	La Niña	31	0.143
<i>Rhizophysa</i> spp.	Neutro	32.6	0.036
<i>Sulculeolaria quadrivalvis</i>	Neutro	37.5	0.004
Medusas			
<i>Aglaura hemistoma</i>	El Niño	57.5	<0.001
<i>Clytia lomae</i>	Neutro	37.5	0.002
<i>Clytia</i> spp.	Neutro	50	<0.001
<i>Leuckartiara zaca</i>	La Niña	25	0.030
<i>Obelia</i> spp.	Neutro	33	0.010
<i>Rhopalonema velatum</i>	Neutro	47.7	0.002
Taliáceos			
<i>Cyclosalpa affinis</i>	Neutro	82.3	<0.001
<i>Doliolum denticulatum</i>	El Niño	19.7	0.359
<i>Doliolum nationalis</i>	El Niño	68.1	<0.001
<i>Pegea socia</i>	La Niña	31.2	0.010
<i>Pyrosomella verticillata</i>	La Niña	12.5	0.317
<i>Salpa aspera</i>	Neutro	43.8	0.001
<i>Salpa fusiformis</i>	Neutro	21.5	0.068
<i>Soestia zonaria</i>	La Niña	22	0.111
<i>Thalia democratica</i>	El Niño	43.8	0.001
<i>Thalia orientalis</i>	El Niño	16.9	0.196

3.2.4 Patrones de distribución de las especies indicadoras durante los eventos climáticos

Se describen los cambios en distribución de algunas especies más frecuentes y abundantes. Las especies que se muestran abajo fueron especies indicadoras de algún año en el análisis indicador de especies (Tabla 5). Los mapas muestran la distribución durante los tres años para mostrar gráficamente su patrón característico de cada año.

Con el fin de comprender a los cuatro principales grupos taxonómicos del que conforman al zooplancton gelatinoso, se seleccionaron como indicadores del año neutro (2001) al sifonóforo *Diphyes dispar*, la medusa *Clytia spp.* y el taliáceo *Cyclosalpa affinis*. Para La Niña (2010) únicamente resultaron tres taxones indicadores de estas condiciones, siendo las únicas que contaron con mapas de distribución, siendo la medusa *Leuckartiara zaca*, el sifonóforo *Nanomia bijuga* y el taliáceo *Pegea socia*. Para El Niño (2015) se escogió a la medusa *Aglaura hemistoma*, el sifonóforo *Lensia fowleri* y el taleáceo *Thalia democratica*.

3.2.4.1 Especies indicadoras de condiciones neutras

Diphyes dispar

Diphyes dispar se encontró distribuido en la mayor parte del área durante los tres años, sin embargo, su abundancia cambio significativamente entre años (Tabla 3). Durante las condiciones neutras y más productivas del 2001, su abundancia alcanzó 722 ind/1000 m3 mientras que en condiciones frías y menos productivas del 2010 su abundancia fue 522 ind/1000 m3 estando ausente en la mitad de las estaciones de muestreo. Sin embargo, esta especie tuvo extremadamente bajas abundancias (10 ind/1000 m3) durante el 2015 y se presentó únicamente en 30% de las estaciones oceanográficas analizadas (Fig. 17).

Clytia spp.

Las hidromedusas identificadas a género *Clytia spp.* se presentaron únicamente durante el año neutro (2001), estando ausentes durante La Niña 2010 y El Niño 2015, indicando su baja abundancia bajo condiciones climáticas anómalas. Sus máximas abundancias durante el 2001 ocurrieron en estaciones centrales de las líneas 103 y 107, alcanzando hasta 23 ind/1000 m3 (Fig. 18).

Cyclosalpa affinis

Cyclosalpa affinis estuvo únicamente ausente en dos estaciones durante el año neutro con abundancias máximas de 378 ind/1000 m³, principalmente en la zona oceánica del área de estudio. *C. affinis* solo se presentó en una estación durante La Niña y su abundancia disminuyó únicamente a 51 ind/1000 m³, mientras que durante El Niño esta *C. affinis* estuvo ausente en el área de estudio por lo cual, al igual que *Clytia* spp, los cambios oceanográficos ocurridos durante el 2010 y 2015 la afectaron (Fig. 18).

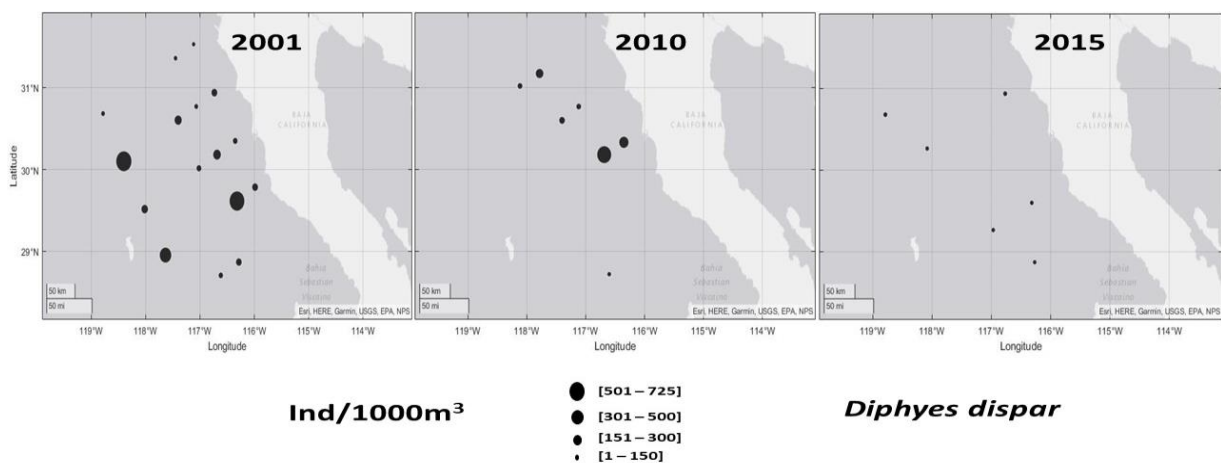


Figura 17. Distribución de *Diphyes dispar* durante los tres años de muestreo en el área de estudio.

3.2.4.2 Especies indicadoras de La Niña (2010)

Pegea socia

Pegea socia únicamente se presentó durante las condiciones frías y poco productivas de La Niña, en cinco estaciones que registraron abundancias de 1 a 269 ind/1000 m³ (Fig. 19).

Nanomia bijuga

Nanomia bijuga también se presentó durante los tres años, siendo en 2015 donde menos presencia tuvo con tan solo dos estaciones norteñas. Durante el 2001 contó con una abundancia entre 0 y 123 ind/1000 m³ (prom. = 16 ind/1000 m³), mientras que, durante las condiciones frías y poco productivas de La Niña, su abundancia aumento significativamente (prom. = 43 ind/1000 m³). Así mismo, durante El Niño, su abundancia disminuyo a 2 ind/1000 m³ en las únicas estaciones donde se encontró (Fig. 19).

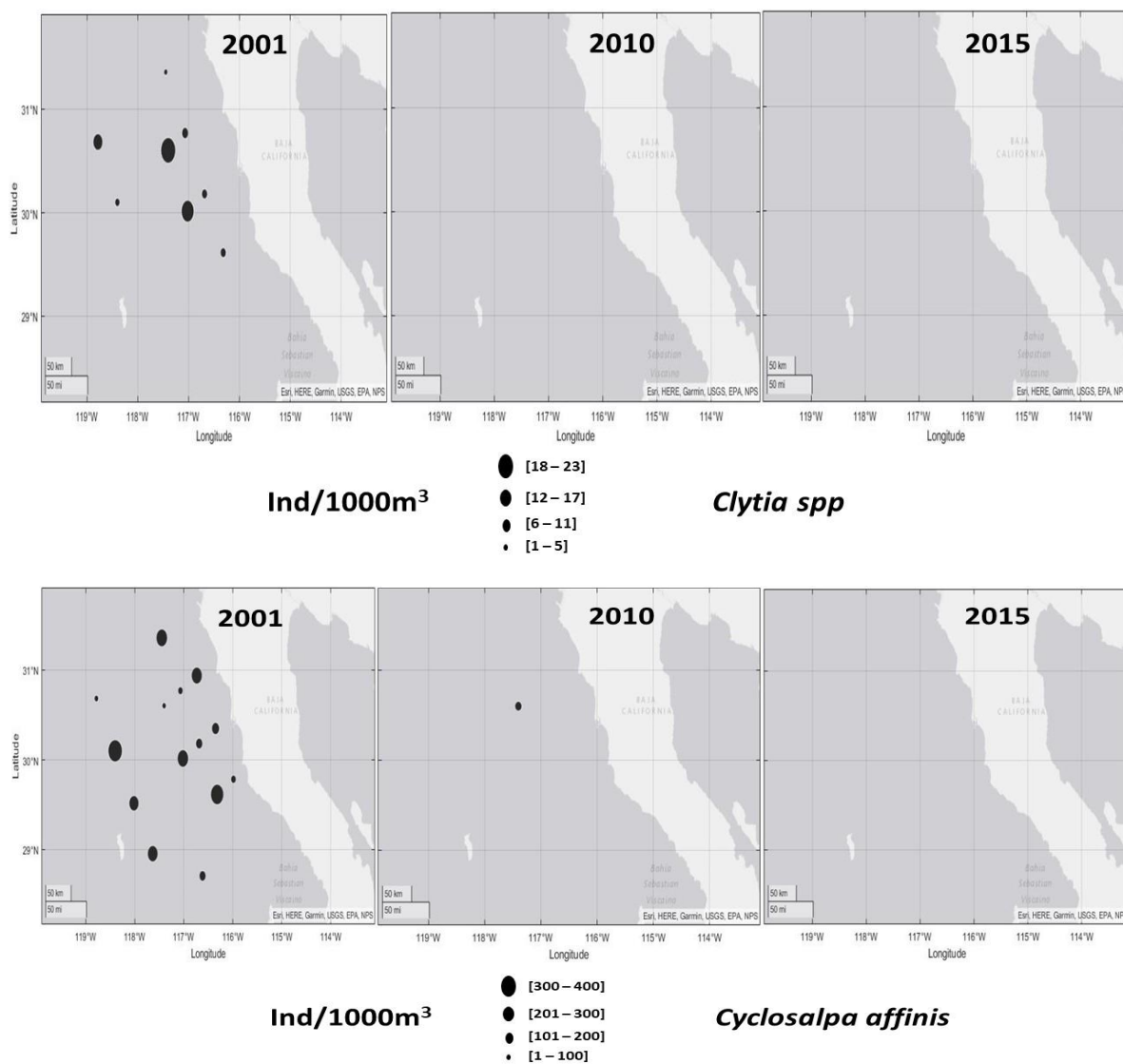


Figura 18. Distribución de *Clytia spp.* y *Cyclosalpa affinis* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de abundancia de cada taxón.

Leuckartiara zaca

La medusa *Leuckartiara zaca* se presentó únicamente en cuatro estaciones con abundancias de 1 a 7 ind/1000 m³ durante las condiciones frías y con productividad promedio de La Niña, (Fig. 19).

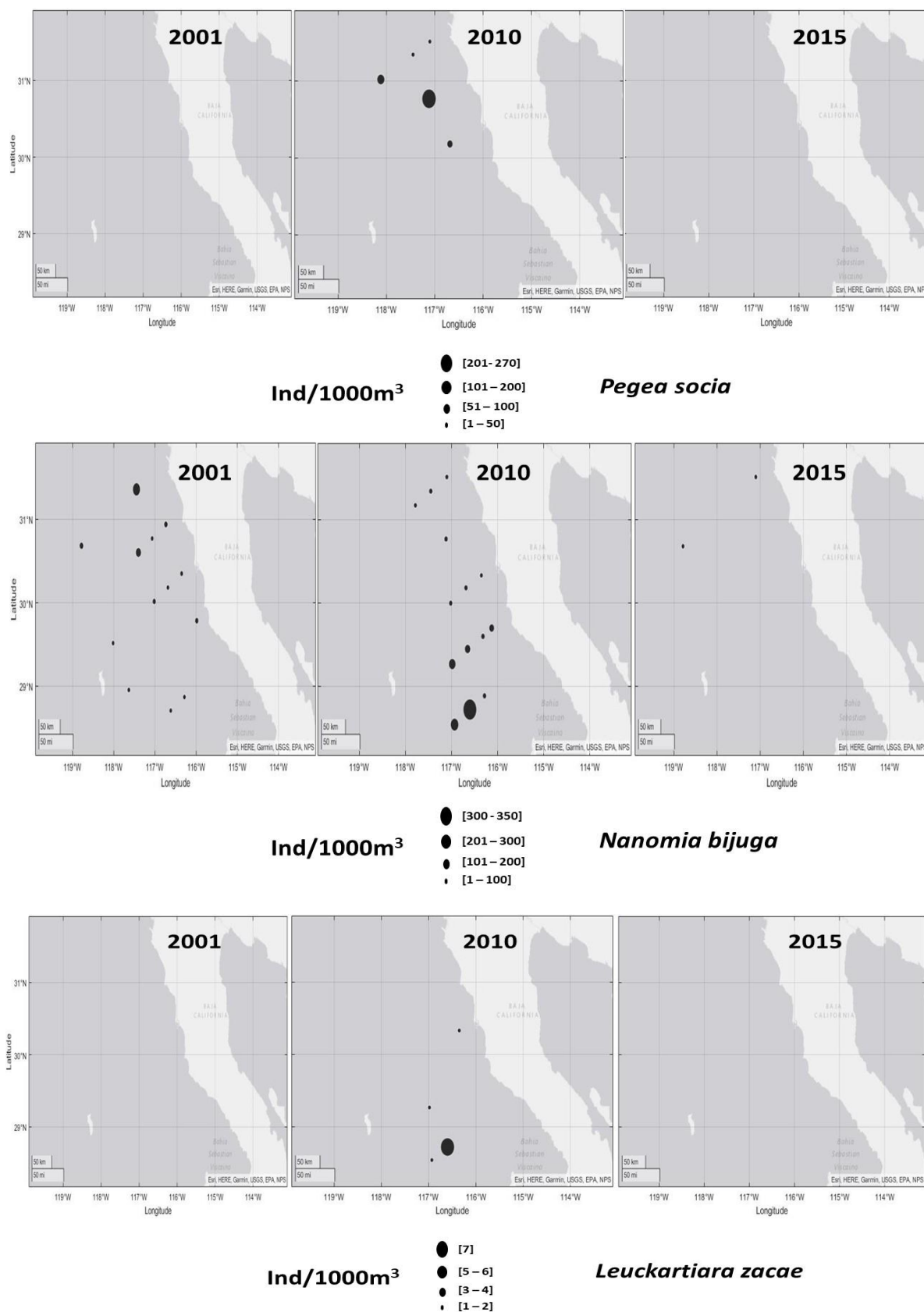


Figura 19. Distribución de *Pegea socia*, *Nanomia bijuga* y *Leuckartiara zaca* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. Las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de cada taxon.

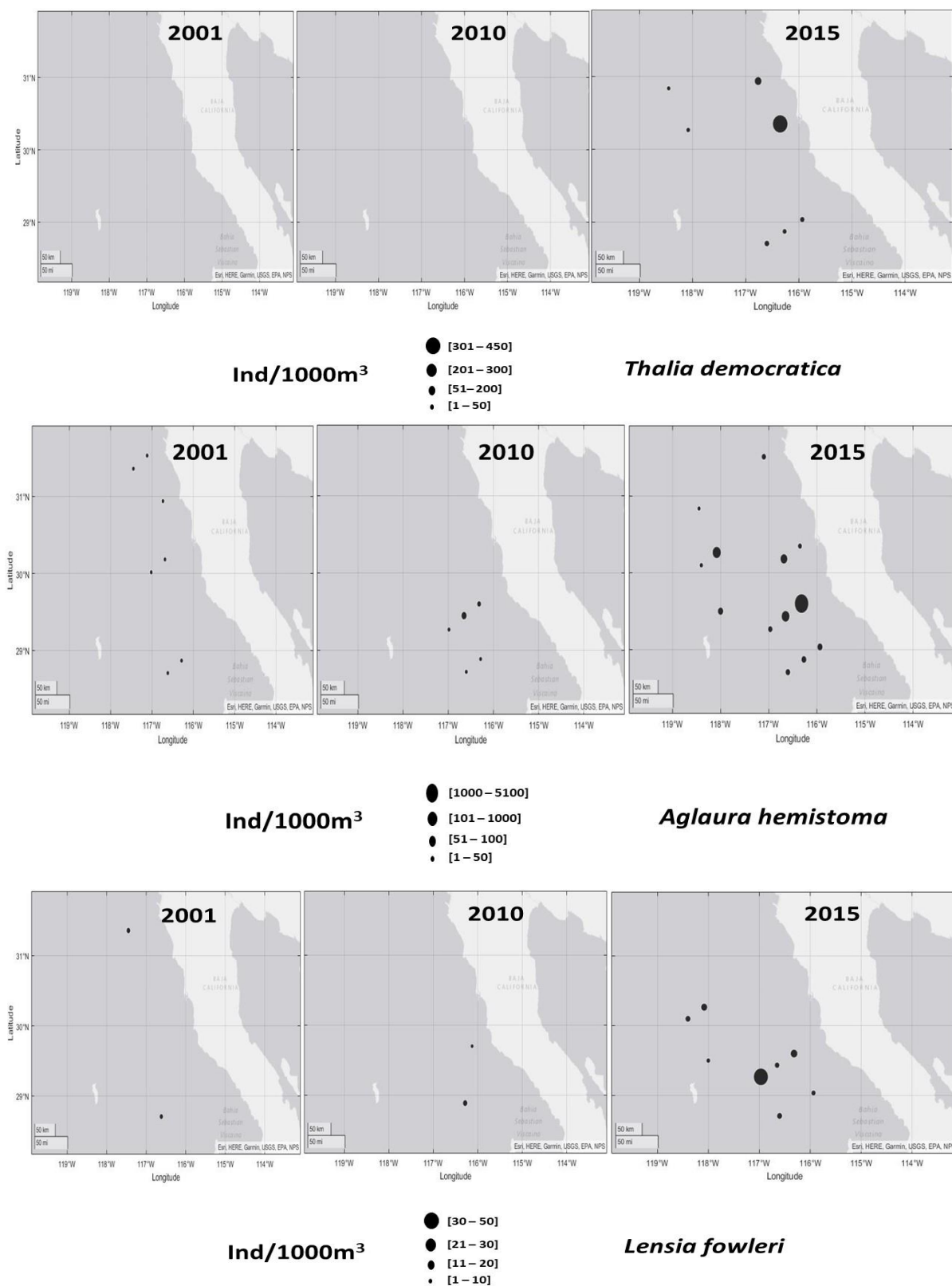


Figura 20. Distribución de *Thalia democratica*, *Aglaura hemistoma* y *Lensia fowleri* durante los tres años de muestreo en el área de estudio. Las escalas de abundancia se ajustaron en función del rango de cada taxón.

Capítulo 4. Discusión

4.1 El ENOS en el Sistema de la Corriente de California

El SCC es influenciado por cambios de escala pequeña, como los locales y fenómenos oceanográficos y atmosféricos de gran escala, como el ENOS. Durante este estudio se demostró que, durante los octubres del 2001, 2010 y 2015 se presentaron cambios hidrográficos y climáticos contrastantes en la zona del SCC correspondiente a la región norte de Baja California. Durante estos años, se presentó una fase neutra (2001), un fenómeno de La Niña (2010) y un fenómeno de El Niño (2015), los cuales proporcionaron características físicas diferentes en el área de estudio. Durante el 2001, el año neutral, se observó un otoño típico, característico de dicha estación del año, ya que durante los otoños (septiembre-octubre-noviembre) la corriente de California se encuentra debilitada tendiendo a alejarse de la costa y el núcleo de agua subártica tiene menor influencia en la región (Lynn y Simpson, 1987; Checkley y Barth, 2009). Una parte del flujo fue desviado hacia la costa y regresa hacia el polo cerca de la costa (contracorriente costera). Esta separación de flujo tiene lugar cerca de la latitud de Ensenada. El flujo debilitado que continua hacia el ecuador, posibilita una mayor influencia de agua subtropical en las estaciones más alejadas de la costa.

Durante octubre del 2001 se presentaron los mayores valores de clorofila (promedio 0.89 mg/m^3 , Fig. 7) en comparación con los octubres del 2010 y 2015, a pesar de que las surgencias no son las más intensas en esa época del año (Lynn y Simpson, 1987), y por lo tanto el SCC es típicamente menos productivo que en primavera. De la Cruz *et al.* (2017) argumentaron que a finales del 2001 y principios del 2002 hubo un incremento en la intensidad de las surgencias, justo antes de la intrusión de agua subártica registrada de mediados del 2002 al 2006, esto explica este valor de máxima concentración de clorofila-a promedio durante el 2001. Fiedler y Mantua (2017) reportaron que el 2001 fue un año particularmente frío en el SCC, pero sin la influencia de un evento de La Niña. Sin embargo, si se presentaron condiciones de temperatura similares a un fenómeno de La Niña, ya que durante 1998-2000 se presentó un evento La Niña particular ya que hubo una intensificación y desplazamiento de la celda de Walker al oeste, promoviendo las condiciones frías de La Niña después del término de dicho evento (Shabbay y Yu, 2009), lo cual promovió una intensificación de las surgencias costeras ocurridas durante octubre y noviembre.

Durante octubre del 2010 estaba la influencia de La Niña, donde se observaron las menores temperaturas en comparación con el 2001 y 2015, así mismo, esto posiblemente favoreció la intensificación del núcleo

de baja salinidad de la corriente subártica en toda la zona de estudio (Fig. 12), y la intensificación de surgencias costeras frías y con baja concentración de oxígeno disuelto en la superficie. Estos fenómenos usualmente ocurren durante La Niña debido a la poca estratificación de la columna de agua (Gómez-Ocampo *et al.*, 2017). Sin embargo, durante octubre 2010 no se presentó el mayor promedio de concentración de clorofila-a como se esperaba. Bjorkstedt *et al.* (2010), mencionaron que durante 2009 inició el evento moderado de El Niño prolongándose hasta inicios del 2010 causando surgencias débiles durante primavera del 2010. Aunque durante el verano de 2010 el agua comenzó a enfriarse, la concentración de clorofila-a mostró solo una ligera anomalía positiva (0.84 mg m^3) y para otoño (octubre) la anomalía fue casi cero indicando un valor cercano al promedio de largo plazo (Jiménez-Herrera, 2020). Aparentemente, El SCC no se había recuperado completamente de las condiciones poco productivas de El Niño todavía (Bjorkstedt *et al.* 2011). Sin embargo, este evento de La Niña 2010 persistió hasta principios del 2012, siendo uno de los más intensos para la zona de estudio, debido a una propagación del calor más débil del sistema ecuatorial, mayor convergencia ecuatorial y una mayor propagación de anomalías de calor hacia el oeste manteniendo las condiciones frías en el pacífico occidental (Hu *et al.*, 2014).

Durante el 2015-2016 ocurrió el evento de El Niño más intensos registrado después de El Niño 1997-1998. En el SCC se observaron cambios en la hidrografía durante El Niño 2015-2016, como la profundización de la termoclina y la disminución de los vientos con dirección hacia el sur, provocando una expansión de masas de agua subtropicales y ecuatoriales en la parte sur y central del SCC (Jacox *et al.*, 2015). Sin embargo, Jacox *et al.* (2016) mencionan que durante El Niño 2015-2016 se presentó un gradiente de temperatura entre costa y océano, con anomalías negativas de clorofila y disminución de vientos favorables de surgencias, así como una picnoclina más somera respecto a El Niño de 1982-1983 y 1997-1998, por lo que consideró a El Niño 1997-1998 el más intenso de los tres. Pese a El Niño, tanto el de 1997-1998 como el del 2015-2016 provocaron condiciones similares, Paek *et al.* (2017) reportan que El Niño 2015-2016 se diferenció del de 1997-1998 porque presentó una combinación de factores mostrados por un ENOS positivo del Pacífico este (EP) y uno del Pacífico central (CP), mientras que El Niño 1997-1998 únicamente fue del tipo EP. Esto provocó un evento El Niño 2015-2016 más duradero y con un mayor impacto en la parte sur del SCC. Por otro lado, El Niño 2015-2016 intenso, fue precedido por una onda cálida que se presentó durante 2013-2015, denominada “The Blob” en el Pacífico Norte, que dio lugar a las máximas temperaturas y salinidades superficiales del periodo 1997-2016, y las menores concentraciones de clorofila-a reportadas en la parte sur del SCC (Gómez-Ocampo *et al.*, 2017). Estos dos eventos han provocado una tendencia negativa en la producción de fitoplancton y biomasa entre 2013 y 2016, debido al hundimiento de la capa de mezcla y estratificación del SCC, así como la influencia del Agua Subtropical Superficial o ecuatorial (Jacox *et al.*, 2016; Gómez-Ocampo *et al.*, 2018).

4.2 Composición de zooplancton gelatinoso durante octubre de 2001 (neutral), 2010 (La Niña) y 2015 (El Niño)

Aunado a los cambios drásticos en las condiciones oceanográficas en la presente investigación se observaron cambios significativos en la comunidad de zooplancton gelatinoso durante los tres años estudiados. Durante octubre del 2001 se presentó la mayor riqueza de especies de zooplancton gelatinoso (57 taxones) que durante La Niña y El Niño (50 taxones cada uno). Sin embargo, durante las condiciones frías y de productividad promedio durante La Niña, se reportó la mayor abundancia de individuos en el área de estudio respecto a octubre del 2001 y El Niño. Durante la fase cálida y estratificada de El Niño 2015 se observó la menor abundancia acumulada de zooplancton gelatinoso, indicando que durante las fases neutras del SCC la comunidad gelatinosa se encuentra más diversa; sin embargo, las condiciones anómalamente frías y productivamente promedio de La Niña, favorecieron el incremento de la comunidad de zooplancton gelatinoso de ciertas especies.

El zooplancton gelatinoso ha sido reconocido como uno de los grupos con mayor éxito reproductivo y adaptativo dentro de la comunidad planctónica evidenciado por su elevada diversidad y abundancia (Júnior *et al.*, 2022). Esto se debe principalmente a adaptaciones reproductivas, como una alta tasa de crecimiento individual, cortos tiempos de generación, alta fecundidad y alternancia de generaciones en algunos grupos (Boero *et al.*, 2008; Lucas y Dawson, 2014). Estos pulsos reproductivos, aparte de ser parte de su ciclo de vida, responden a las variaciones ambientales, como la temperatura, estratificación, oxígeno disuelto, radiación, fotoperiodo (Purcell, 2005), a variaciones biológicas, como la disponibilidad de alimento (Lucas *et al.*, 2014), o a variaciones antropogénicas, como la sobrepesca, eutroficación o introducción de sustratos al medio marino (Boero *et al.*, 2016). Durante esta investigación se observó estrecha asociación de los cambios en composición del zooplancton gelatinoso durante los tres años en respuesta a los patrones de variabilidad de las condiciones hidrocimáticas. Claramente, durante El Niño la temperatura y estratificación fueron positivamente relacionadas con la comunidad gelatinosa. Los principales cambios se mostraron en las medusas, pasando de 5.2% de toda la comunidad gelatinosa durante octubre del 2001 a un incremento del 37.0% durante La Niña y 59.4% El Niño.

Las medusas con > 1600 especies son las más diversas dentro del zooplancton gelatinoso (Júnior *et al.*, 2022). Además de contar con múltiples estrategias reproductivas, los cuales aprovechan según las condiciones ambientales tolerando amplios rangos de variación, haciéndolas uno de los grupos más exitosos dentro del zooplancton gelatinoso (Arai, 2008; Schiariti *et al.*, 2014; Schnedlet-Meyer *et al.*, 2018).

Se ha reportado que los incrementos de radiación solar, temperatura, y salinidad favorecen la reproducción asexual y metabolismo de las medusas, típicamente aumentando sus abundancias poblacionales (Purcell *et al.*, 1999; Lui *et al.*, 2009). Condiciones semejantes se presentaron durante El Niño (2015). En cambio, los sifonóforos, considerando su abundancia total, no se vieron tan beneficiados durante la fase cálida del ENOS, debido a que su abundancia promedio en octubre 2001 fue de 418 ind/1000 m³, disminuyó ligeramente en 2010 (311 ind/1000 m³), pero disminuyó considerablemente a 98 ind/1000 m³ durante El Niño, sin embargo, se encontró un aumento en la riqueza de especies, ya que durante El Niño, se observó la presencia de nueve especies de sifonóforos que únicamente se presentaron durante El Niño, pese a que no se corroboró la primera hipótesis de mayor riqueza durante la fase cálida de El Niño, si se observó una mayor riqueza de especies tropicales respecto a las especies templadas de La Niña.

Los ctenóforos, únicamente una especie y en muy bajas abundancias se presentaron durante el año neutro 2001 y La Niña 2010. Los ctenóforos también han sido reconocidos como importante dentro del zooplancton gelatinoso, con una gran adaptabilidad antes los cambios ambientales (Shinagova *et al.*, 2019; Bi *et al.*, 2012), por lo cual sus bajas abundancias dentro de área de estudio posiblemente no reflejen con precisión su abundancia real en el SCC debido a las metodologías de colecta y preservación que no favorece la representación cuantitativa de este grupo (Costello y Mianzan, 2003). Pese a que nivel de grandes grupos taxonómicos se observaron cambios importantes del zooplancton gelatinoso, de manera específica durante cada evento se refleja en mayor medida las variaciones y cambios comunitarios del zooplancton gelatinoso, por ello a continuación se presentara por condición oceanográfica los cambios interespecíficos de mayor relevancia.

Año Neutro – octubre 2001

Tanto el AIE como la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis coincidieron en las especies indicadoras y que tuvieron cambios significativos de abundancia respecto a las diferentes fases del ENOS. Lavaniegos y Ohman (2003) reportan a *Cyclosalpa affinis* en la CC en condiciones frías durante 1951 a 1976 (PDO negativo), sin embargo, durante la fase cálida de 1977 a 1998 en la CC sus abundancias disminuyeron, volviendo a aparecer hasta después de El Niño 1997-98. Hereu *et al.* (2006) también reportaron la aparición de *C. affinis* durante el invierno y otoño de 1999 y 2000 respectivamente durante La Niña, indicando que *C. affinis* está asociada a condiciones frías. *Salpa aspera* ha sido reportada como una de las especies más comunes y con un amplio rango de distribución en el SCC (Berner, 1967; Blackburn, 1979; Lavaniegos y Ohman 2003).

Alvariño (1971; 1980) también reportó a *Diphyes dispar* como uno de los sifonóforos más comunes del SCC durante todo el año, principalmente en los primeros 100 m de profundidad con afinidad a aguas cálidas. Alvariño (1969) reportó a *Eudoxoides spiralis* como especie indicadora del frente de California, coincidiendo con lo encontrado como especie indicadora de las condiciones neutras de la CC en el presente estudio. Alvariño (1980) encontró que *Rhopalonema velatum* fue la segunda especie más común en la parte central de la CC durante tres distintos años. Las especies encontradas durante octubre del 2001 (año neutro) coinciden con las especies comunes y abundantes descritas en la zona.

La Niña – octubre 2010

Durante octubre 2010 se encontró a solo tres de especies indicadoras (*Nanomia bijuga*, *Leuckartiara zacae* y *Pegea socia*) pero con la mayor abundancia acumulada de zooplancton gelatinoso. Lavaniegos y Ohman (2003) consideraron a *P. socia* como especie indicadora de condiciones frías en la región frente al sur de California, ya que se observó durante un régimen decadal frío, pero no durante el régimen cálido. Durazo *et al.* (2005) asociaron el incremento de abundancia *P. socia* con la intrusión de agua subártica durante 2002. *N. bijuga* como *L. zacae* son especies con un amplio rango en la zona subtropical (Alvariño, 1969; Bigelow, 1940). Robison *et al.* (1998) observaron que *N. bijuga*, aumenta su abundancia, aunque con un desfase, con los picos de alta productividad en bahía de Monterrey, California. Pese a que la concentración de clorofila-a en octubre 2010 no fue tan elevada, con una productividad cercana a promedio, a principio del año si se presentaron anomalías positivas, beneficiando probablemente un aumento poblacional de estas especies.

El Niño – octubre 2015

De todas las especies indicadoras, únicamente *Lensia hardy* no mostró diferencias significativas en la prueba de Kruskal Wallis, mientras que *L. hotspur*, *Aglaure hemistoma* y *Doliolum nationalis* si lo hicieron, incrementando en el evento cálido de El Niño 2015. Durante El Niño se presentó una mayor exclusividad de taxones en comparación con La Niña, ya que 16 taxones aparecieron únicamente bajo condiciones cálidas. Una de estas especies fue *Bassia bassensis*, misma que ha sido previamente considerada una especie indicadora de las condiciones trópico-ecuatoriales (Alvariño, 1969).

Los sifonóforos del género *Lensia* cuentan con amplia distribución dentro de latitudes subtropicales debido a que es uno de los géneros con mayor riqueza de especies (Nishiyama *et al.*, 2016). Alvariño (1971) reportó que *L. hotspur* y *L. subtilis* con elevada abundancia en la región de California, pero *L. hotspur* no

fue observada durante febrero y marzo de 1965, cuando se intensifica la CC, lo cual sugiere una afinidad por condiciones menos frías. Gasca y Suarez (1992) reportaron la presencia de *L. hotspur* durante invierno (marzo) y verano (septiembre) durante El Niño 1989 en la parte sur de la CC, donde su abundancia relativa fue mayor durante el pico de El Niño en marzo (0.069%) respecto a la etapa final (septiembre) donde su abundancia relativa disminuyó a 0.01%. Gasca y Suarez (1991) observaron a *L. hotspur* durante agosto-septiembre en el Golfo de California, la cual no había sido observada en primaveras previas (Alvariño, 1969). Esto lo interpretaron como un desplazamiento hacia el norte de agua tropical (Gasca y Suarez, 1991).

Aglaura hemistoma es considerada como una especie cosmopolita, pero fue la especie más abundante durante agosto en la parte central del Pacífico mexicano (Segura-Puertas *et al.*, 2010), coincidiendo con Alvariño (1969) y Segura-Puertas (1984) quien la cataloga como una especie de afinidad trópico-ecuatorial, contando con una amplia distribución y grandes abundancias en el Pacífico Central. *Thalia democritica* y *Doliolum nationalis* son especies de afinidad tropical (Blackburn, 1979), donde *T. democratica* es uno de los taliáceos más abundantes en el Pacífico Central y con una distribución cosmopolita (Yount, 1958). Hereu *et al.* (2006) reportaron el incremento de especies del género *Thalia* durante El Niño 1997-1998, incluso llegando a ser las especies numéricamente dominantes asociadas con la Contracorriente Superficial que se presentó durante El Niño (Lynn *et al.*, 1998). La comunidad de zooplancton gelatinoso presentó los mayores cambios en el área de estudio durante El Niño 2015, debido a la aparición de especies no previamente registradas en la región por el desplazamiento hacia el norte durante el periodo cálido de El Niño.

Las especies más abundantes *Dolioletta gegenbauri*, *Liriope tetraphylla*, *Muggiaea atlantica* y *Chelophyes appendiculata* no fueron especies indicadoras debido a que estuvieron presentes durante los tres años. Sin embargo, *D. gegenbauri*, *M. atlantica* y *C. appendiculata* tuvieron abundancias significativamente mayores durante el año neutral que durante La Niña y El Niño, mientras que *L. tetraphylla* tuvo un incremento significativo durante La Niña 2010. Estas especies más abundantes coinciden con lo descrito para el SCC (Alvariño 1967, 1971, 1980; Blackburn, 1979; Gasca y Suarez, 1992; Lavaniegos y Ohman 2003). Alvariño (1969) mencionó que *L. tetraphylla* es indicadora del frente de California. Sin embargo, Bigelow (1909) consideró *L. tetraphylla* como una especie tropical y subtropical principalmente en la parte oceánica, coincidiendo con Segura-Puerta (1985) quien la reporta como una de las especies más frecuentes tanto en la parte oceánica y costera del Pacífico Central con rangos de abundancia entre 10 a 10000 ind./1000 m³. En el área de estudio también estuvo presente en altas abundancias en las estaciones cercanas a la costa. Segura-Puertas (2010) mencionó que esta especie aprovecha los máximos de

productividad de la plataforma costera por lo cual su alta abundancia durante La Niña, pudo deberse a los picos de productividad y surgencias costeras que ocurrieron durante el 2010.

4.3 Cambios en la distribución de zooplancton gelatinoso

Durante el año neutro, La Niña y El Niño, se observaron cambios de distribución de las especies indicadoras, pese a que no fueron años continuos, si se observaron movimientos latitudinales en su mayoría.

4.3.1 Especies que redujeron su distribución durante ambas fases del ENOS

Durante octubre del 2001 *Clytia spp.* y *Cyclosalpa affinis* presentaron una distribución amplia pero una ausencia casi total durante La Niña y El Niño. *Diphyes dispar* tuvo una respuesta un poco diferente, ya que, aunque disminuyó su abundancia durante ambos eventos, se observó relativamente bien distribuida en la zona de estudio. Berner (1967) describió un amplio rango latitudinal para *C. affinis* en la CC, encontrándola aún más al sur del área de estudio durante octubre de 1951 y 1952 con abundancias de 499 ind./1000 m³. No es claro por qué desaparece esta especie durante eventos anómalos de diferente signo, pero no puede descartarse la posibilidad de que durante El Niño la población se haya retraído hacia el norte. Agassiz (1862) menciona que el género *Clytia* cuenta con una distribución cosmopolita por su alta diversidad de especies, con una afinidad principalmente costera, *Clytia spp.* en el reciente estudio se registró tanto en la zona oceánica como la zona costera. Torrey (1909) reportó la a *C. lomae* (única especie identificada) como una especie común en la superficie frente a San Diego durante junio y julio de 1904, por lo cual también se espera un desplazamiento al norte durante eventos El Niño. Alvaríño (1971) mencionó que *D. dispar* se encuentra todo el año en la CC y Gasca y Suarez (1992) reportaron su presencia durante invierno y verano de El Niño 1983 con una mayor abundancia relativa durante el verano cuando El Niño ya se había disipado, respecto al pico de El Niño ocurrido durante invierno, coincidiendo con las máximas abundancias encontradas durante el año neutro. Aquí se propone que *D. dispar* es una especie de amplio rango de tolerancia a condiciones ambientales, pero con afinidad a condiciones neutras de la CC.

4.3.2 Especies que expandieron su distribución durante La Niña

De las tres especies indicadoras de La Niña, *Leuckartiara zacae*, *Nanomia bijuga* y *Pegea socia*, únicamente *P. socia* mostró un cambio latitudinal el cual extendió su distribución hacia el sur. En eventos anteriores,

como La Niña de 1954 a 1956, y El Niño de 1958, Alvariño (1980) reportó a la medusa *L. zaca* durante estos contrastantes periodos en la Corriente de California. Así mismo ya había sido descrita por Bigelow (1940) en el Pacífico central, y Segura-Puertas (1984) la consideró como una especie de afinidad trópico-ecuatorial. En el presente estudio, pese a que se presentó únicamente durante La Niña, sus abundancias fueron bajas y en estaciones principalmente sureñas, por lo cual dificulta su interpretación sobre sus cambios de distribución. *N. bijuga* ha sido observada todo el año en la CC (Alvariño, 1971), y es considerada una de las especies dominantes desde Oregón hasta Baja California (Alvariño, 1980). Esta especie tiene una amplia distribución bajo condiciones neutras y durante La Niña. *Pegea socia* ha sido descrita como una especie de afinidad templada en el Pacífico (Lavaniegos y Ohman, 2003) y en el Atlántico (Madin y Harbison, 1978) por lo cual, la intensificación de los vientos y flujo de la corriente hacia el sur, beneficio la presencia de *P. socia* en el área de estudio ya que durante los otros años no fue observada.

4.3.3 Especies que expandieron su distribución durante El Niño

Durante octubre 2015 se observaron los principales cambios de distribución del zooplancton gelatinoso caracterizado por condiciones anómalamente cálidas y la contracorriente que favoreció el desplazamiento hacia el norte de especies de afinidad subtropical y tropical. *Lensia fowleri* y *Aglaurea hemistoma* son especies de afinidad tropical (Bigelow, 1909; 1911), siendo *A. hemistoma* una de las especies más abundantes en el Pacífico tropical oriental (Segura-Puertas, 1984) indicadora de condiciones trópico-ecuatoriales (Alvariño, 1969). Hereu *et al.* (2006) reportaron el incremento y desplazamiento al norte en la CC de las especies del género *Thalia* durante El Niño 1997-1998 con agregaciones mayores a 1400 ind. /1000 m³ de *T. orientalis*, mientras que *T. democratica* fue la segunda especie más abundante. Blackburn (1979) también mencionó al género *Thalia* como indicadora de condiciones cálidas, demostrando que durante octubre-noviembre cuenta con un desplazamiento hacia el norte con agregaciones mayores a 500 ind. /1000 m³.

Pese a que algunas de las especies más abundantes en el área de estudio como *Liriope tetraphylla*, *Dolioletta gegenbauri* o *Muggiaea atlantica* no fueron indicadores debido a su amplia abundancia y distribución en el área de estudio, si pueden ser comparadas con lo descrito para la zona por otros autores. Alvariño (1967) reportó rangos de abundancia entre 5-49.9 ind. /1000 m³ de *L. tetraphylla* en los primeros 100 m de profundidad durante septiembre y agosto de 1965. Por otro lado, Segura-Puertas (1984) menciona que esta especie es una de las más frecuentes en el Pacífico Norte, encontrando rangos de abundancia de 10– 10,000 ind./1000 m³ en el Pacífico Central, los máximos valores observados durante octubre del 2010 fueron de 4,219 ind./1000 m³ por lo cual, durante La Niña 2010, se mostraron

proliferaciones grandes de *L. tetraphylla* ya que incluso tres estaciones más tuvieron abundancias $> 2,000$ ind./1000 m³.

Muggiaea atlantica has sido reportada presente durante todo el año en la CC con una afinidad a condiciones templadas, aunque cuenta con una distribución cosmopolita (Alvariño, 1971). Gasca y Suarez (1992) reportaron en verano de 1983 abundancias promedio de 1,143 ind./1000 m³ en la costa occidental de Baja California Sur mencionando que durante el invierno sus abundancias fueron cinco veces mayores que en verano, siendo esta estación el pico de El Niño 1983. Alvariño (1967) reportó rangos de abundancia entre 5– 49.9 ind./1000 m³ frente a San Diego en los primeros 100 m de profundidad. Durante La Niña 2010 *M. atlantica* presentó su abundancia máxima en la estación más sureña y oceánica (843 ind./1000 m³) por lo cual también se presentó una proliferación de esta especie en el área de estudio la cual responde principalmente a pulsos de alta productividad.

Dolioletta gegenbauri contó con las máximas abundancias durante La Niña en el área de estudio, acorde con su afinidad templada (Blackburn, 1979), por lo cual durante la intensificación de la CC y el enfriamiento anómalo durante La Niña amplió su distribución más al sur donde se encontraron sus máximas abundancias. Blackburn (1979) reportó abundancias en el rango de 1-500 ind./1000 m³ durante octubre de 1969 en la frontera norte de Baja California y Berner (1967) encontró en octubre 1949 que la abundancia de *D. gegenbauri* alcanzaba 50,000-500,000 ind./1000 m³, mientras que en octubre de 1952 la abundancia estuvo en el mismo rango a lo largo de Baja California. Sin embargo, en octubre de otros años, sus abundancias estuvieron por debajo de los 5,000 ind./1000 m³, indicando que durante el otoño *D. gegenbauri* cuenta con una distribución más norteña. Sin embargo, en el presente estudio se observó una abundancia de 13,640 ind./1000 m³ durante octubre 2001 y 24,196 ind./1000 m³ durante La Niña en estaciones oceánicas, indicando también proliferaciones de esta especie.

Durante esta investigación se observaron cambios importantes en las condiciones oceanográficas como en la comunidad de zooplancton gelatinoso, siendo el calentamiento y mayor estatificación de la columna de agua, así como el acarreo de aguas subtropicales por flujos hacia el norte durante El Niño 2015, así como la mayor productividad durante el 2001, donde se observó la mayor riqueza. Por tanto, las variables ambientales fueron las que influenciaron más a la comunidad. Otros factores pudieron haber provocado los cambios comunitarios observados además de las variables ambientales, como, los factores biológicos inherentes al ciclo de vida de las especies, no analizado en detalle en la presente investigación. Así mismo, en los periodos de tiempo entre los años investigados, pudieron haberse producido los cambios en el zooplancton gelatinoso que estamos atribuyendo al ENOS. Sin embargo, se considera al ENOS la principal

fuelle de variabilidad interanual y con esta investigación se confirma que el zooplancton gelatinoso responde a eventos interanuales de gran magnitud y escala, los cuales podrían llegar a modificar la ecología del SCC.

Capítulo 5. Conclusiones

Las condiciones cálidas de El Niño en la zona de estudio durante octubre 2015 no beneficiaron a la comunidad de zooplancton gelatinoso, ya que durante este periodo se redujo diversidad, siendo el año “neutral” (octubre-2010) donde se observó la mayor riqueza, indicando que en condiciones promedio la comunidad de zooplancton es más estable y diversa.

Las condiciones contrastantes durante La Niña 2010 y El Niño 2015 provocaron cambios en la abundancia de especies de afinidad templada o tropical. Durante La Niña 2010, incremento la abundancia de *Pegea socia* y *Liriope tetraphylla*, mientras que durante El Niño 2015 incremento la abundancia de *Aglaura hemistoma*, *Thalia democratica* y *Dolioletta denticulatum*. Indicando que la comunidad de zooplancton gelatinoso responde principalmente a variables ambientales.

La intensificación de la CC durante La Niña 2010, así como el contraflujo subtropical durante El Niño 2015 provocaron cambios en la distribución de especies. Durante La Niña 2010, *Pegea socia* y *Cyclosalpa affinis* tuvieron mayor presencia en la zona de estudio, mientras que durante El Niño 2015 especies tropicales tuvieron mayor presencia en la zona de estudio como *Aglaura hemistoma*, *Thalia democratica*, *Dolioletta denticulatum* o *Bassia bassensis*. Indicando que durante las diferentes fases del ENOS la comunidad de zooplancton gelatinoso cambia en la parte sur del SCC.

Pese a la gran diversidad observada durante los tres años (89 taxones), todas estas especies reportadas en este trabajo, casi todas las especies ya habían sido previamente reportadas en el SCC bajo diferentes condiciones, a excepción de *Pyrostremma agassizi* la cual podría haber sido previamente observada, pero confundida por su semejanza taxonómica con *Pyrosoma atlanticum*.

Literatura citada

- Agassiz L. 1862. Contributions to the Natural History of the United States of America, Second Monograph, Volume IV. Little, Brown and Company, Boston, 380 pp.
- Alvariño A. 1967. Bathymetric Distribution of Chaetognatha, Siphonophorae, Medusae and Ctenophorae off San Diego, California. *Pacific Science*, vol. XXI: 474-485.
- Alvariño A. 1969. Zoogeografía del Mar de Cortés: Quetognatos, Sifonóforos y Medusas. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Mexico*, 40: 11-54.
- Alvariño A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a Review of the World Distribution. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 431 pp.
- Ambriz-Arreola I. 2007. Estudio multivariado de las comunidades de eufáusidos del sector sur de la Corriente de California durante el ciclo ENSO 1997-99. Tesis de Maestría, Departamento de Oceanografía Biológica, Centro de Investigación Científico y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California, 164 p.
- Arai M. 2008. The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review. En: Pitt K. y Purcell J. Jellyfish blooms: causes, consequences, and recent advances, *Developments in Hydrobiology*, 206: 241-246.
- Bi H., Cook S., Yu H., Benfield M. y Houde E. 2012. Deployment of an imaging system to investigate fine-scale spatial distribution of early stages of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Chesapeake Bay. *Journal of Plankton Research*, 35(2): 270-280.
- Bigelow H. 1909. Report of the Scientific Expedition to the Eastern Tropical Pacific US Fish. Comm. St. "Albatross" 1904-1905. XVI Medusae. *Memoir of the Museum of Comparative Zoology at Harvard*, 37: 301-320.
- Bigelow H. 1911. Report of the Scientific Expedition to the Eastern Tropical Pacific US Fish. Comm. St. "Albatross" 1904-1905. XXIII. The Siphonophorae. *Memoir of the Museum of Comparative Zoology at Harvard*, 37(2): 175-376.
- Bigelow H. 1940. Medusae of the Templeton Crocker and Eastern Pacific Zaca Expeditions, 1936-1938. *Zoologica: scientific contributions of the New York Society*, 25(19): 281-321.
- Bjorkstedt E., Goericke R., McClatchie S., Weber E., Watson W., Lo N., Peterson B., Emmett B., Brouder R., Peterson J., Litz M., Gómez-Valdés J., Gaxiola-Castro G., Lavaniegos B., Chavez F., Collins C., Field J., Sakuma K., Bograd S., Schwing F., Warzybok P., Bradley R., Jahncke J., Campbell G., Hildebrand J., Sydeman W., Ann S., Largier J., Halle C., Yong S. y Abell J. 2011. State of the California Current 2010-2011: Regionally Variable Responses to a Strong (But Fleeting?) La Niña. *CalCOFI Rep.*, Vol. 52.
- Bjorkstedt E., Goericke R., McClatchie S., Weber E., Watson W., Lo N., Peterson B., Emmett B., Peterson J., Durazo R., Gaxiola-Castro G., Chavez F., Pennington J., Collins C., Field J., Ralston S., Sakuma K., Bograd S., Schwing F., Xue Y., Sydeman W., Thompson S., Santora J., Largier J., Halle C., Morgan S., Yong S., Merkins K., Hildebrand J. y Munger L. 2010. State of the California Current 2009-2010.

- Regional Variation Persists Through Transition From La Niña To El Niño (And Back?). CalCOFI Rep., Vol 51.
- Blackburn M. 1979. Thaliacea of the California Current Region: Relations to Temperature, Chlorophyll, Currents, and Upwelling. CalCOFI Rep., Vol. XX: 184-214.
- Boero F., Bouillon J. Gravili C., Miglietta M., Parsons T. y Piraino S. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the word (sometimes). Mar. Ecol. Prog. Ser., 356: 299-310.
- Boero F., Brotz L., Gibbons M., Piraino S. y Zampardi S. 2016. 3.10. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. En: Laffoley D. y Baxter J. Explaining Ocean warming: Causes, scale, effects and consequences. Full report, Gland: IUCN, 213-237.
- Brinton E. y Reid J. 1986. On the effects of interannual variation in circulation and temperature upon the euphausiids of the California Current. UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci., 49: 25-34.
- Carré D. 1969. Etude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus 1873), Siphonophores Calycophores. Cah. Biol. Mar., 10: 31-31.
- Carré C. y Carré D. 1991. A complete life cycle of the calycophoran siphonophore *Muggiaea kochi* (Will) in the laboratory, under different temperature conditions: Ecological implications. Phill. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 334: 27-32.
- Checkley D. y Barth J. 2009. Patterns and processes in the California Current System. Progress in Oceanography, 83: 49-64.
- Costello J. y Mianzan H. 2003. Sampling field distributions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora, Lobata): planktonic of benthic methods. Journal of Plankton Research, 25(4): 455-459.
- De la Cruz-Orozco M., Gómez-Ocampo E., Miranda-Bojórquez L., Cepeda-Morales J., Durazo R., Lavaniegos B., Espinosa-Carreón T., Sosa-Ávalos R., Aguirre-Hernández E. y Gaxiola-Castro. 2017. Phytoplankton biomass and production off the Baja California Peninsula 1997-2016. Ciencias Marinas, 43(4): 217-228.
- Delcroix T. y McPhaden M. 2002. Interannual sea surface salinity and temperature changes in the western Pacific warm pool during 1992-2000. Journal of Geophysical Research: Oceans, 107(12): 1-17.
- Dufrene M. y Legendre P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. Ecological Monographs, 67(3), 345.
- Durazo R., Gaxiola-Castro G., Lavaniegos B., Castro-Valdez R., Gómez-Valdés J. y Mascarenhas A. 2005. Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002-2003: A weak El Niño and subarctic water enhancement. Cienc. Mar., 31(3): 367-552.
- Fiedler P. y Mantua N. 2017. How are warm and cool years in the California Current related to ENOS? Journal of Geophysical Research: Oceans, 122: 5936-5951.
- Gasca R. y Suárez E. 1991. Nota sobre los sifonóforos (Cnidaria: Siphonophora) del golfo de California (agosto-septiembre, 1977). Cienc. Pesq. Mexico, 8: 119-125.
- Gasca R. y Suarez E. 1992. Sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) de la zona Sudoccidental de la Península de Baja California, en invierno y verano durante "El Niño" 1983. Rev. Inv. Cient., 3: 37-46.

- Gegenbaur C. 1857. Versuch eines Systems der Medusen, mit Beschreibung neuer oder wenig gekannter Formen; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Mittelmeeres. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Leipzig, 8: 202-273.
- Gómez-Gutiérrez J., Palomares-García R. y Gendron D. 1995. Community structure of the euphausiid populations along the west coast of Baja California, Mexico, during the weak ENSO 1986-1987. Mar Ecol. Prog. Ser., 120: 41-51.
- Gómez-Gutiérrez J., Peterson W. y Miller C. 2005. Cross-shelf life-stage segregation and community structure of the euphausiids off central Oregon (1970-1972). Deep-Sea Res, II(52): 289-315.
- Gómez-Ocampo E., Durazo R., Gaxiola-Castro G., De la Cruz-Orozco M. y Sosa-Ávalos R. 2017. Effects of the interannual variability of water column stratification on phytoplankton production and biomass in the northern zone off Baja California. Ciencias Marinas, 43(2): 109-122.
- Gómez-Ocampo E., Gaxiola-Castro G., Durazo R. y Beier E. 2018. Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. Deep-Sea Research II, 151: 64-67.
- Grove M. y Breitburg D. 2005. Growth and reproduction of gelatinous zooplankton exposed to low dissolved oxygen. Mar. Ecol. Prog. Ser., 301: 185-198.
- Guerrero E. y Mapstone G. 2016. Siphonophore blooms. Could a long siphonophore colony be considered a “bloom” on its own? 5th International Jellyfish Blooms Symposium, Barcelona, Oral presentation.
- Hirst A. y Lucas C. 1998. Salinity influences body weight quantification in the scyphomedusa *Aurelia aurita*: important implications for body weight determination in gelatinous zooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser., 165: 276-269.
- Hu Z., Kumar A., Xue Y. y Jha B. 2014. Why were some La Niñas followed by another La Niña? Clim. Dyn., 42: 1029-1042.
- Jacox M., Fiechter J., Moore A. y Edwards C. 2015. ENOS and the California Current coastal upwelling response. Journal of Geophysical Research: Oceans, 120: 1691-1702.
- Jacox M., Hazen E., Zaba K., Rudnick D., Edwards C., Moore A. y Bograd S. 2016. Impacts of the 2015-2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. Geophysical Research Letters, 43: doi: 10.1002/2016GL069716.
- Jiménez-Herrera M. 2020. 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 de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, 108 p.
- Jiménez-Pérez L. y Lavaniegos B. 2004. Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997-1999 El Niño and La Niña. Mar. Ecol. Prog. Ser., 277: 147-165.
- Júnior M., Tosetto E., Baldoni L., Dutto S., Hidaka M., Lindsay D. y Nagatta R. 2002. Chapter 7. Gelatinous Zooplankton. En: Pan J. y Prantolongo P. Marine Biology: A Functional Approach to the Oceans and their Organisms. CRC Press, Oxford, 394 pp.
- Kao H. y Yu J. 2009 Contrasting Eastern-Pacific and Central-Pacific Types of ENSO. Journal of Climate, 22(3): 615-632.

- Lavaniegos B. y Ohman M. 2003. Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current. *Deep-Sea Research II* (50): 2473-2498.
- Lavaniegos B. y Ambriz-Arreola I. 2012. Interannual variability in krill of Baja California in the period 1997-2005. *Progr. Oceanogr.*, 97-100: 164-173
- Lavaniegos B., Jiménez-Herrera M. y 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: Tropical Studies in Oceanography*, 169: 104638.
- Lucas C. y Dawson M. 2014. Chapter 2. What are jellyfish and thaliacean and why do they bloom? En: Pitt K. y Lucas C. *Jellyfish Blooms*. Springer, New York, 308 pp.
- Lucas C., Jones D., Hollyhead C. y Condon R. 2014. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: Geographic variation and environmental drivers. *Global Ecol. Biogeogr.*, 23(7): 701-714.
- Lui W., Lo W., Purcell J. y Chang H. 2009. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan. *Hydrobiologia*, 616: 247-258.
- Lynn R. y Simpson J. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its Physical Characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92(12): 12947-12966.
- Lynn, R. J., Baumgartner, T., García, J., Collins, C. A., Hayward, T. L., Hyrenbach, K. D., Mantyla, A. W., Murphree, T., Shankle, A., Schwing, F. B., Sakuma, K. M., & Tegner, M. J. (1998). The state of the California Current, 1997–1998: transition to El Niño conditions. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 39, 25–49.
- Macfadyen A. y Ford E. 1984. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, 49 pp.
- MacFarland T. y Yates J. 2016. *Introduction to Nonparametric Statistics for the Biological Sciences Using R*. Springer, Switzerland, 341 pp.
- MacPhaden M., Zebiak S. y Glantz. 2006. ENOS as an Integrating Concept in Earth Science. *Science*, 314: 1740-1747.
- Madin L. y Harbison G. 1978. Salps of the genus *Pegea* Savigny 1816 (Tunicata: Thaliacea). *Bulletin of Marine Science*, 28(2): 335-344.
- McCune B. y Grace J. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Oregon, 306 pp.
- Mills C. y Haddock S. 2007. Ctenophora. In: Carlton J. *The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon*. University of California Press, Berkeley: 189-199 pp.
- Müller F. 1859. Polypen und Quallen von Sante Catharina. Die Formwandlungen der *Liriope catharinensis* n. sp. *Archiv. für Naturgeschichte*, 25(1): 310-321.
- Münro C., Vue Z., Behringer R. y Dunn C. 2019. Morphology and development of the Portuguese man of war, *Physalia physalis*. *Scientific Reports*, 9(1): 1-12
- Nishiyama E., Araujo E. y Oliveira O. 2016. Species of *Lensia* (Cnidaria: Hydrozoa: Siphonophora) from southeastern Brazilian waters. *Zoologia*, 33(6): e20160030

- Paek H., Yu J. y Qian C. 2017. Why were the 2015/2016 and 1997/1998 extrema El Niños different? *Geophysical Research Letters*, 44, 1848-1856.
- Palacio F., Apocada M. y Crisci J. 2020. *Análisis Multivariado para Datos Biológicos*. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires, 271 pp.
- Péron F. y Lesueur C. 1810. Tableau des caracteres generiques et specifiques de toutes les especes de meduses connues jusqu'a ce jour. *Annales du Museum national d'histoire naturelle de Paris*, 14: 325-366.
- Purcell J. 1981. Feeding ecology of *Rhizophysa eysenhardti*, a siphonophore predator of fish larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 26(3): 424-432.
- Purcell J. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(3): 461-476.
- Purcell J., White J., Nemazie D. y Wright D. 1999. Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 180: 187-196.
- Ritter W. y Byxbee E. 1905. The Pelagic Tunicata. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 26(5): 195-214.
- Robison B., Reisenbichler K., Sherlock R., Silguero J. y Chavez F. 1998. Seasonal abundance of the siphonophore *Nanomia bijuga*, in Monterey Bay. *Deep-Sea Research II*, 45(8-9): 1741-1751.
- Robison K. y Graham W. 2014. Warming of subtropical coastal water accelerates *Mnemiopsis leidyi* growth and alters timing of spring ctenophore blooms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 502: 105-115.
- Schiariti A., Morandini A., Jarms G., Glehn R., Franke S. y Mianzan H. 2014. Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 510: 241-253.
- Schnedler-Meyer N., Pigolotti S. y Mariani P. 2018. Evolution of Complex Asexual Reproductive Strategies in Jellyfish. *The American Naturalist*, 192(1): 72-80.
- Segura-Puertas L. 1984. Morfología, Sistemática y Zoogeografía de las Medusas (Cnidaria: Hydrozoa y Scyphozoa) del Pacifico Tropical Oriental. *Inst. Cienc. Mar. y Limnol. Univ. Nal. Auton. México Publ. Esp.*, 8: 1-320.
- Segura-Puertas L., Franco-Gordo C., Suárez-Morales E., Gasca R. y Godínez-Domínguez E. 2010. Summer composition and distribution of the jellyfish (Cnidaria: Medusozoa) in the shelf area off the central Mexican Pacific. *Rev. Mex. Biodiv.*, 81(1): 103-112.
- Shabbar A. y Yu B. 2009. The 1998-2000 La Niña in the context of historically strong La Niña events. *Journal of Geophysical Research*, 14: D13105.
- Shiganova T., Alekseenko E. y Kazmin A. 2019. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227: 106347.
- Torrey H. 1909. The Leptomedusae of the San Diego Region. En: Emerson W. y Atwood C. *Zoology. University of California Publications*, 6(2): 11-31.

Yount J. 1958. Distribution and Ecologic Aspects of Central Pacific Salpidae (Tunicata). Pacific Science, vol. XII: 111-130.