



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS

PROGRAMA DE MAGÍSTER EN CIENCIAS MENCIÓN

ZOOLOGÍA

TESIS:

**VARIABILIDAD CLIMÁTICA Y SU INFLUENCIA SOBRE LAS
COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS EN LA CORRIENTE
HUMBOLDT, CHILE.**

Tesis para optar al grado académico de Magíster en ciencias mención
zoología

POR: Jocelyn Alejandra Silva Aburto

Profesor Guía: Ramiro Riquelme-Bugueño

Abril, 2022

Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.



AUTORIZACIÓN

Quien suscribe, (JOCELYN ALEJANDRA SILVA ABURTO, R.U.T: 16.348.244-4.), alumno del Programa MAGÍSTER EN CIENCIAS MENCIÓN ZOOLOGÍA, que imparte la Facultad de CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS, de la Universidad de Concepción, declara ser autor de la (VARIABILIDAD CLIMÁTICA Y SU INFLUENCIA SOBRE LAS COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS EN LA CORRIENTE HUMBOLDT, CHILE.) y conceder derecho de publicación, comunicación al público y reproducción de esa obra, en forma total o parcial en cualquier medio y bajo cualquier forma del mismo, a la Universidad de Concepción, Chile, para formar parte de la colección material o digital de cualquiera de las Bibliotecas de la Universidad de Concepción y del Repositorio Institucional UdeC. Esta autorización es de forma libre y gratuita, y considera la reproducción de la obra con fines académicos y de difusión tanto nacional como internacionalmente.

Asimismo, quien suscribe declara que dicha obra no infringe derechos de autor de terceros.



(FIRMA)

Dedicatoria



En memoria de mi hermano... César, me haces falta cada día.

AGRADECIMIENTOS

Dirección de postgrados por otorgar becas que hicieron posible la realización de este Magíster.

A INPESCA por ajustar los horarios laborales para poder asistir a clases y la disponibilidad de datos para la realización de la tesis.

A Ramiro Riquelme-Bugueño (profesor tutor) por su paciencia y dedicación en este trabajo.

A mis colegas, amigos y familia por su apoyo incondicional.

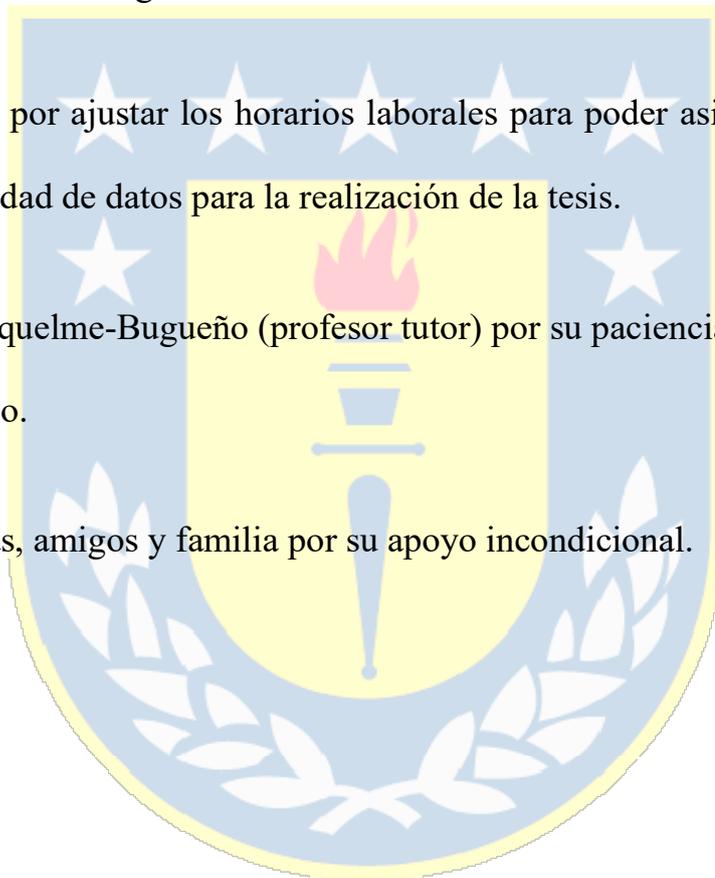


Tabla de Contenidos

Índice de Tablas.....	ix
Índice de Ilustraciones.....	x
Resumen.....	xii
Abstrac.....	xv
1.- INTRODUCCIÓN.....	1
1.1.-Hipótesis y objetivos de trabajo.....	11
1.1.1.-Hipótesis.....	11
1.1.2.-Objetivo general.....	11
1.1.3.-Objetivos específicos.....	12
2.-METODOLOGÍA.....	13
2.1.-Área de estudio.....	13
2.2.- Datos zooplanctónicos.....	15
2.3.- Datos ambientales.....	16
2.4.- Datos índices climáticos.....	16
2.5.- Tratamiento de datos y análisis estadísticos.....	17
3.- RESULTADOS.....	22
3.1.-Condiciones ambientales.....	22
3.2.- Composición de la comunidad zooplanctónica.....	28
3.3.- Correlaciones.....	33

4.- DISCUSIÓN.....	41
5.- CONCLUSIÓN.....	46
6.- BIBLIOGRAFÍA.....	48
7.- ANEXO 1.....	54



Índice de Tablas

Tabla 1: Estadísticos básicos de variables oceanográficas de toda la serie (2003-2020) en la región de estudio (34°S-40°S).....	53
Tabla 2: Estadística descriptiva para todos los grupos analizados del zooplancton en la serie temporal (2003-2020).....	54
Tabla 3: Índices climáticos MEI, PDO y SOI y promedio de variables oceanográficas satelitales: SST: temperatura superficial, ASST: anomalía de temperatura superficial y Chl satelital, por zona.....	26
Tabla 4: Resumen de índices ecológicos para la serie de tiempo 2003-2020. Rnorte: Riqueza zona norte, Rsur: Riqueza zona sur, D´norte: Riqueza zona norte y D´sur: Riqueza zona sur.....	32
Tabla 5. Resumen de correlación cruzada de la serie de tiempo entre las variables predictoras y respuestas. Chl, clorofila superficial del mar; MEI, Multivariate ENSO index; PDO, Pacific Decadal Oscillation, SOI, Southern Oceanic index, SST, temperatura superficial del mar y SST-an, anomalía de SST.....	37
Tabla 6: Resumen de análisis dbDistLM mostrando cada una de las variables predictoras, su significancia estadística y la proporción con la cual contribuyen al modelo.....	39

Índice de Ilustraciones

Figura 1: Área de estudio frente a la Costa del Pacífico Sur, centro-sur de Chile. Los puntos son el lugar de muestreo, línea negra, isobata de 1000 metros. Homogeneidad en la frecuencia de muestreo interanual en función de B) latitud y C) longitud.....	14
Figura 2: Variación anual de las condiciones climáticas. A) Indicadores de eventos anómalos climáticos. B) Temperatura superficial del mar. C) Anomalía de temperatura superficial del mar. D) Clorofila- α satelital.....	27
Figura 3: Abundancia de la comunidad zooplanctónica de todas las muestras analizadas (excluyendo copépodos).....	29
Figura 4: Abundancias interanuales de grupos relevantes en la comunidad zooplanctónica. A: copépodos, B: medusas, C: salpas D: apendicularias E: sifonóforos, F: nauplius G: huevos de invertebrados y H: poliquetos.....	31
Figura 5: Variación interanual de descriptores comunitarios de la comunidad zooplanctónica en la costa de Chile centro-sur. A) Riqueza; B) Diversidad de Simpson.....	33
Figura 6: Gráfico del análisis de especie/grupo indicador (IndVal) en relación con los índices climáticos MEI, PDO y SOI, (+) indica periodos EL Niño (excepto para el SOI), N indica periodos neutrales (por debajo/sobre valores umbrales) y (-) indica periodos La Niña (excepto para el SOI). Las cajas grises indican grupos indicadores estadísticamente significativos para cada periodo e índice climático.....	36
Figura 7: Series temporales interanuales de los parámetros ambientales e índices comunitarios para los meses de enero de cada año.....	38

Figura 8: Análisis de redundancia basado en distancia (dbRDA) con los scores (círculos grises) representando la matriz de abundancia de zooplancton en el espacio Euclidiano. Los ejes muestran la varianza individual y total explicada (respectivamente)..... 40

Figura 9: Análisis de correspondencia canónica parcial (pCCA) para toda la serie de datos de abundancia zoopláctónica de los 8 grupos más importantes del zooplancton..... 44



Resumen

Chile posee una extensa zona costera y oceánica conocida por su alta productividad biológica, debido a interacciones biótica-abiótica que modulan la diversidad, rangos de distribución y mantienen las cadenas tróficas marinas. Evaluar la estructura de la comunidad de zooplancton mediante el análisis de patrones de abundancia y diversidad de especies en relación a variables ambientales, es siempre un gran desafío debido a los múltiples factores operacionales. A través del análisis de series de tiempo (meses de enero de 2002 a 2020) frente a Chile central (34°S – 40°S) se identificaron patrones de distribución del zooplancton, fluctuaciones ambientales y cómo estas están correlacionadas. Además, se identificaron grupos (taxa) indicadores de eventos climáticos. Este estudio propone como hipótesis que los patrones de abundancia y distribución de los grupos de zooplancton presentes en las costas de Chile central son explicados como una respuesta a los cambios espaciales y temporales en las condiciones climáticas y oceanográficas siendo los cambios en los regímenes climáticos (ciclos El Niño-La Niña) los predictores con mayor contribución sobre los cambios en la composición taxonómica (medida en abundancia e índices ecológicos) del zooplancton. Los resultados muestran variaciones

interanuales, con mayores (menores) intensidades entre sí. La comunidad estudiada estuvo compuesta por 29 grupos taxonómicos representando 8 de ellos el 93% de la abundancia total. Los copépodos fueron el grupo de mayor abundancia, sobre todo al comienzo y final de la serie, al igual de otros zooplancteres que mostraron el mismo patrón. El índice de diversidad de Simpson mostró un mayor valor al comienzo de la serie, al contrario de la riqueza de taxa. Al dividir y comparar la región de estudio entre la zona norte (34°S – 37°S) y la zona sur (37°S – 40°S) no se encontraron diferencias significativas tanto en las variables ambientales como en la riqueza y diversidad. Las fluctuaciones climáticas de baja frecuencia fueron evaluadas mediante los índices MEI (Índice Multivariado de El Niño), PDO (Oscilación Decadal del Pacífico) y SOI (Índice de Oscilación Austral). Las medusas, apendicularias, sifonóforos y larvas de peces fueron identificados como grupos indicadores de eventos El Niño, los radiolarios indicadores de eventos La Niña y en una fase neutral no coincidieron ninguno de los 3 índices evaluados. Mediante análisis de correlación cruzada se observó una respuesta “en fase” ($\text{lag}=0$) entre los índices climáticos y la diversidad zooplanctónica. Este hallazgo fue corroborado por un modelo lineal multivariado basado en distancias Euclidianas, donde los índices climáticos

representan los predictores con mayor proporción. Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que los cambios relacionados con el clima controlan la composición y diversidad de la comunidad de zooplancton frente a Chile central. La covariación temporal relacionada con los eventos ENSO y la estructura comunitaria, riqueza y diversidad sugiere que el ciclo El Niño-La Niña tiene un fuerte impacto en la mantención de la diversidad del zooplancton. Finalmente, este estudio muestra la necesidad de los análisis de series temporales largas para comprender los efectos del cambio climático en la diversidad del ecosistema marino.



Abstract

Chile has an extensive coastal and oceanic zone known for its high biological productivity. This is due to biotic-abiotic interactions that modulate the diversity, the distribution ranges, and maintains marine food webs. It is always a challenge to assess the structure of the zooplankton community by analyzing patterns of abundance and diversity of species in relation to environmental variables due to multiple operational factors. By analyzing the time series (months of January 2002 to 2020) central Chile front (34°S – 40°S) has identified patterns of zooplankton distribution, environmental fluctuations, and how these are correlated. This study proposes that the abundance and distribution patterns of the zooplankton groups present on the coasts of central Chile are explained due response to spatial and temporal changes in climatic and oceanographic conditions. Changes in climatic regimes (El Niño-La Niña cycles) are the best predictors of changes in the taxonomic composition (measured in abundance and ecological indices) of zooplankton. The results show interannual variations, with higher (lower) intensities among them. We study a community composed of 29 taxonomic groups, 8 of them representing 93% of the total abundance. Copepods were the group with the

highest abundance, especially at the beginning and end of the series. Other zooplankters showed the same pattern as well. The Simpson diversity index showed a higher value at the beginning of the series, contrary to the richness. We do not find significant differences in either environmental variables or richness and diversity when we divided and compared the study region between the northern (34°S–37°S) and southern (37°S–40°S) zones. Low-frequency climatic fluctuations were evaluated using the MEI (Multivariate El Niño Index), PDO (Pacific Decadal Oscillation), and SOI (Southern Oscillation Index) indexes. Jellyfish, appendicularia, siphonophores, and fish larvae were identified as indicator groups of El Niño events. Mean while, radiolaria were identified as indicators of La Niña events. In a neutral phase, none of the 3 evaluated indexes coincided. Through cross-correlation analysis, an “in-phase” response (lag=0) was observed between climatic indices and zooplankton diversity. This finding was corroborated by a multivariate linear model based on Euclidean distances, where the climatic indexes represent the predictors with the highest proportion explained. The results obtained support the hypothesis that climate-related changes control the composition and diversity of the zooplankton community in central Chile. Temporal covariation related to

ENSO events and community structure, richness, and diversity suggests that the El Niño-La Niña cycle strongly impacts zooplankton diversity. Finally, this study exhibits the need for long-time series analyses to understand the effects of climate change on the diversity of the marine ecosystem.



1.-INTRODUCCIÓN

Los sistemas de corrientes marinas (SC) situados en los bordes orientales de cuencas oceánicas, están caracterizados por una alta producción biológica debido a un proceso llamado surgencia costera (o afloramiento), una respuesta física del océano a la fuerza del viento ejercida sobre la superficie del océano, generando divergencias que provocan ascenso de aguas frías ricas en nutrientes (Sverdrup, 1938). Son ecosistemas dinámicos que pueden variar a escala temporal, espacial y estar sujetos a variabilidad interanual a gran escala, cambios de régimen y, en el océano Pacífico, a la variabilidad de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (Chávez *et al.* 2003, Cahuín *et al.* 2009, evento a gran escala (años) conocido por cambios en los patrones de temperatura océano-atmósfera, en el nivel del mar, en la productividad primaria y abundancia de zooplancton (Marinovic *et al.*, 2002). El SC del pacífico sur se conoce como Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH) caracterizado por extensas zonas costeras de afloramientos (ca. 40°S) y producción primaria, que sustenta a los niveles tróficos superiores (González *et al.*, 2015) de Chile, Perú y Ecuador (Thomas, 1999). Un debilitamiento o intensificación de la actividad de

surgencia podría llevar a grandes impactos ecológicos, modificando el nicho de las especies, definido por Grinnell (1924), como todos los factores que determinan la existencia de una especie en un lugar determinado, tanto abióticos (p. ej., temperatura) como bióticos (p. ej., alimento), incluidas las especies competidoras, sin embargo, enfatizó la importancia de los factores abióticos y consideró que los factores bióticos serían finalmente controlados por sus proporciones y por fuerzas geográficas. La mayoría de los estudios hasta ahora han analizado los cambios en los patrones de viento a lo largo de los siglos XX y XXI para comprender y proyectar el impacto de la surgencia en escenarios más específicos (Bakun *et al.* 2010). En otros SC, como el Sistema de Corrientes de Canarias (CUE), se ha reportado que el cambio climático intensificará la surgencia costera de manera heterogénea. La temperatura superficial del mar (TSM) proyectada muestra una tendencia al calentamiento en toda la región (20°N-34°N y 5,5°W-22°W), con temperaturas más bajas para los lugares costeros que para las aguas oceánicas (Sousa *et al.*, 2017). La intensificación de la surgencia se podría relacionar con más nutrientes, que a su vez traería más producción primaria y así hasta niveles tróficos superiores, sin embargo, en el sistema de Surgencia Costera de California (SCC) estudios demuestran lo contrario, no

hay una correspondencia lineal con los aumentos en la biomasa de plancton que están controlados por la dinámica de la red alimentaria del ecosistema, las interacciones de fitoplancton y zooplancton (Xiu *et al.*, 2018). Para SCH en Chile, se han informado resultados mixtos, el ciclo estacional de surgencia costera difiere entre las áreas del norte y sur. En latitudes más bajas, la temporada de surgencia abarca la mayor parte del otoño, invierno y primavera. Sin embargo, en la zona sur de Humboldt, la temporada de surgencia tiene lugar en primavera y el verano, con actividad descendente en invierno, estudios presentan evidencia de que los vientos favorables a la surgencia han aumentado dentro del límite sur del SCH (35°S-42°S) en las últimas décadas, junto con los niveles de clorofila- α (desde 2002) determinados por satélite y las observaciones de series de tiempo (Aguirre *et al.*, 2018).

Las interacciones bióticas y condiciones abióticas pueden limitar la diversidad y distribución de las especies, siendo especialistas o generalistas, relacionadas al rango de tolerancia ambiental, definido como el límite superior e inferior de un parámetro ambiental en que una especie prospera (Huggett, 2004) y fluctúa en un orden específico, donde las especies son exitosas bajo un rango de tolerancia óptimo (Shelford, 1911; Huggett,

2004). Los nutrientes y la temperatura son un ejemplo de ello, actuando como condición limitante del crecimiento y reproducción. Tal como se da en los ecosistemas pelágicos, donde los océanos suelen compartir algunas especies y las diferencias entre los hábitats, genera una exclusión de estas (Miller & Wheeler, 2012). Dada la interacción de nutrientes ascendentes y organismos microscópicos esenciales para el crecimiento de otros organismos, cambios en las variables climáticas puede modificar los hábitats y llevar a efectos ecológicos y socioeconómicos desconocidos (Oyarzún & Brierley, 2019).

En Chile, la SCH es conocida por su alta productividad biológica (Daneri *et al.* 2000), la producción de especies de microplancton sustenta a comunidades de organismos planctónicos de mayor tamaño, el mesozooplancton (0,2 a 20 mm) (González *et al.* 2015), siendo un componente fundamental para sostener la diversidad y el funcionamiento del ecosistema marino costero. En este sistema, principalmente las variaciones de temperatura y a gran escala como el evento de El Niño y La Niña interactúan con el plancton marino, teniendo directa influencia en la estructura comunitaria del zooplancton, provocando fluctuación entre el número y la abundancia relativa de las especies (Doney *et al.* 2012)

afectando a peces que se alimentan principalmente de estos organismos (Costalago *et al.* 2014). Dado que el zooplancton marino vive en hábitats con características ambientales variables, presentan ciclos de vida y características ecológicas originales como: i) cambios ontogenéticos; ii) heterogeneidad espacial o parches, donde se distribuyen según un patrón agregado dependiendo de conductas particulares, (e.g. reclutamiento, competencia, disponibilidad de alimento, perturbaciones y factores físicos); y iii) movilidad (Robinson *et al.*, 2011). Las variaciones climáticas intervienen en la biodiversidad marina y los ecosistemas, donde comunidades pelágicas experimentan alteraciones en la composición de las especies debido a las migraciones que hacen, por ejemplo, para conseguir su nicho térmico óptimo (Sabatès *et al.* 2006). Estas migraciones promoverían el reemplazo de especies provocando alteraciones en la estructura de la red alimentaria y modificaciones de los componentes funcionales y filogenéticos de la biodiversidad (Albouy *et al.* 2014, 2015).

En los ecosistemas marinos, el zooplancton es clave para vincular la producción primaria a niveles tróficos superiores y transferencia de energía (biomasa) a otros organismos como peces, aves y mamíferos marinos. (Mauchline 1998, Beaugrand *et al.* 2010, Riquelme-Bugueño *et al.* 2012;

Steinberg & Landry, 2017). Constituyen un conjunto filogenético y funcional de diversos consumidores protistas y metazoos que ocupan múltiples niveles tróficos, sensible a perturbaciones ambientales y factores externos que pueden modificar la abundancia y estructura comunitaria (Harris *et al.* 2000), estos organismos forman grandes agregaciones desempeñando un rol fundamental en la trofodinámica de los ecosistemas marinos (eufáusidos), otros, como especies de copépodos, se han identificado como “bioindicadores al cambio climático” (Richardson, 2008), donde la variabilidad del clima modifica la biogeografía y fenología de este grupo (Beaugrand *et al.* 2002, Mackas *et al.* 2012). Los organismos zooplanctónicos son muy sensibles al estrés ambiental como fluctuaciones de temperatura, salinidad, disponibilidad de alimentos, contaminación, entre otros, impactando la distribución, biomasa (Benedetti *et al.*, 2018) y mas allá de los cambios en la distribución espacial de las especies, los cambios en su fenología también pueden conducir a interrupciones del enlace trófico entre presas y depredadores (Mackas *et al.*, 2012), en consecuencia, tales cambios alteran los vínculos tróficos en las redes alimentarias marinas influyendo en niveles tróficos más altos.

Comprender el efecto de la variabilidad ambiental en los ecosistemas marinos requiere un análisis detallado a diferentes escalas espaciales y temporales, así como en diferentes niveles de organización del ecosistema. Este es un objetivo difícil de lograr debido a las lagunas de información y al tamaño y complejidad de los ecosistemas marinos. Como alternativa, se ha propuesto buscar indicadores y áreas específicas que, por sus características, puedan ofrecer una explicación aproximada de los efectos ambientales. Esta alternativa se basa en el concepto de especie o grupo indicador, organismos (o grupos) altamente sensibles a los cambios ambientales y cuya presencia denota la diversidad, composición o condición de un hábitat, comunidad o ecosistema en particular (López-Baucells *et al.*, 2017). La temperatura es un factor ambiental que afecta especialmente a las especies ectotérmicas (Brown *et al.*, 2004) y estas se vuelven altamente sensible a las variaciones (Beaugrand *et al.*, 2010). Por ejemplo, Mackas (2013), analizó una serie de 20 años de datos zooplanctónicos e indica 3 periodos fluctuantes que se correlacionan positivamente con el índice de clima de Oscilación de giro del Pacífico Norte (NPGO), una variación del clima del Pacífico que alterna fases de calentamiento y de enfriamiento. Asimismo, Üstün *et al.*, (2018) en el Mar Negro, encontraron fluctuaciones

mensuales y de largo plazo en la abundancia, biomasa y composición taxonómica del mesozooplankton y desde mediados de 2006, se ha detectado un aumento en la abundancia, biomasa y biodiversidad del mesozooplankton, muchas especies y/o grupos mesozooplanktónicos mostraron estacionalidad (especialmente especies de Cladóceras), correspondiendo con cambios en la temperatura. Otro estudio revela, que el zooplankton estudiado hasta el año 2000, había disminuido en términos de biomasa en las últimas 5 décadas, pero se ha multiplicado por 100 en términos de abundancia numérica en la región sur de Benguela, por lo que conlleva un desplazamiento en la composición de especies a través del tiempo, se cree tales cambios se deben a un efecto trófico en las interacciones depredador-depredado y su presa zooplanktónica (Verheye, 2000). En la Corriente de California (CCS), Fontana (2016) muestra que la abundancia y la composición de especies de copépodos difirieron significativamente entre 2 periodos (2004-2006 y 2007-2009), las bajas abundancias y composición se correlacionaron con altas temperaturas en la superficie del océano.

En el SCH, la estructura comunitaria ha sido ampliamente estudiada, con series de tiempo en Antofagasta (23°S) y Concepción (36°S) de 20 y 10

años respectivamente. Para ambas regiones normalmente se utilizan los copépodos como indicadores. En Antofagasta, El Niño de 1997–1998, se correlacionó con la disminución en abundancias y composición taxonómica (Hidalgo *et al.*, 2010). Pino-Pinuer *et al.* (2014), comparó la estructura comunitaria de copépodos entre los períodos 2002-2004 y 2010-2012 (Concepción), los análisis mostraron que hubo cambios significativos en la abundancia de algunas especies, el orden de dominación y la estructura del tamaño de la comunidad, sin embargo, no hubo cambios significativos en los índices de riqueza y diversidad de especies. También hubo una disminución significativa en la abundancia total de copépodos durante 2010-2012, los resultados coinciden con condiciones oceanográficas más frías y salinas en este último periodo, acompañadas de una mayor estratificación de la columna de agua debido a la mayor intensidad de surgencia. El aumento de afloramientos ha sido un factor importante porcausar cambios en la estructura de la comunidad de copépodos durante la última década. En tanto, Medellín-Mora (2016), analizó la serie temporal de 10 años (Concepción, Estación 18) sobre la estructura general del zooplancton a través de grupos mayores, mediante el método ZooScan. En sus resultados la diversidad taxonómica y el tamaño de la comunidad

zooplanctónica aumentó hasta el período más reciente. En el segundo período, los copépodos de tamaño pequeño disminuyeron en abundancia, mientras que los eufáusidos, larvas de decápodos, apendicularias y ostrácodos aumentaron su abundancia en este último periodo. Los parámetros de la comunidad, como la abundancia total, la diversidad, la equidad y la riqueza de especies muestran variaciones marcadas asociadas con El Niño 1997-1998. Las tendencias a 10 años también fueron significativas para la abundancia (aumento) total de zooplancton y la uniformidad de la comunidad. Para El Niño 2002-2003, que fue débil, hubo una tendencia al aumento de la abundancia de zooplancton.

El análisis de series temporales a gran escala es una buena fuente de información para determinar los cambios de la comunidad zooplanctónica respecto de las fluctuaciones de factores ambientales. En este contexto, el objetivo del presente estudio fue evaluar la estructura comunitaria, abundancia y diversidad del zooplancton mediante el análisis de patrones espacio-temporales estivales (meses de enero) en relación a índices climáticos que determinan eventos de El Niño y La Niña así como con variables abióticas registradas *in situ* (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y concentración de clorofila- α).

1.1.- Hipótesis y Objetivos de trabajo

1.1.1.- Hipótesis

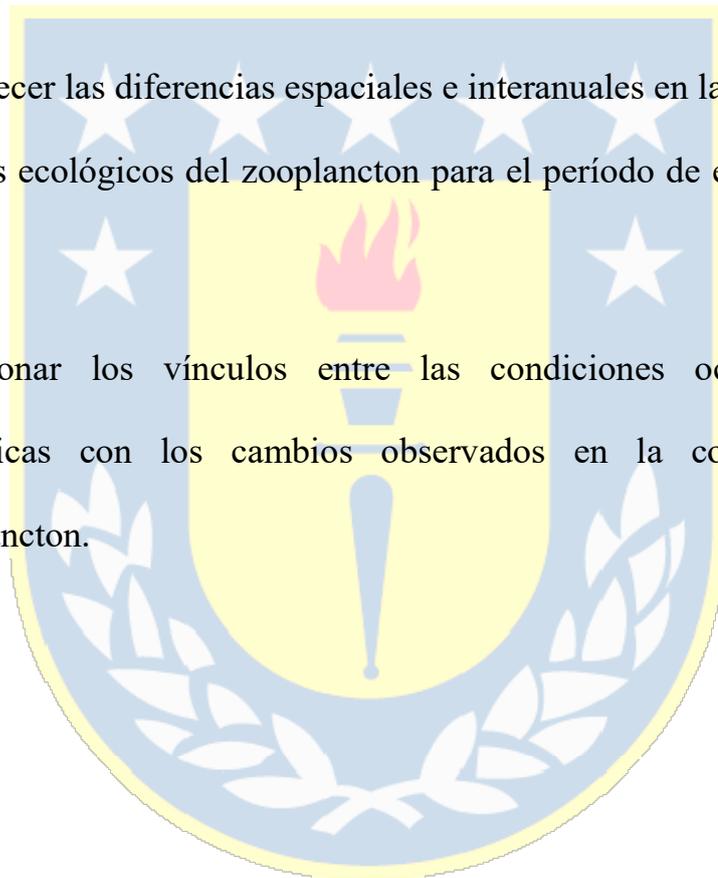
Este estudio propone como hipótesis que los patrones de abundancia y distribución de los grupos de zooplancton presentes en las costas de Chile central son explicados como una respuesta a los cambios espaciales y temporales en las condiciones climáticas y oceanográficas siendo los cambios en los regímenes climáticos (ciclos El Niño-La Niña) los predictores con mayor contribución sobre los cambios en la composición taxonómica (medida en abundancia e índices ecológicos) del zooplancton.

1.1.2.- Objetivo General.

Evaluar la estructura de la comunidad de zooplancton mediante el análisis de patrones espaciales y temporales (estivales) de abundancia, diversidad y riqueza de especies y su relación con variables ambientales (temperatura, índices climáticos y concentración de clorofila- α).

1.1.3.- Objetivos específicos:

- I. Caracterizar la variación en las condiciones oceanográficas regionales e indicadores climáticos en la zona costera frente a Chile central en periodos estivales entre 2003-2020.
- II. Establecer las diferencias espaciales e interanuales en la abundancia e índices ecológicos del zooplancton para el período de estudio (2003-2020).
- III. Relacionar los vínculos entre las condiciones oceanográficas-climáticas con los cambios observados en la comunidad del zooplancton.



2.-METODOLOGÍA

2.1.- Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la zona central y sur de Chile, entre 34°S y 40°S y desde los 71°W hasta 74°W (Fig. 1). Esta zona está determinada por una plataforma continental muy estrecha (<20 km), caracterizada por una fuerte estacionalidad, con una temporada de surgencia bien definida durante la primavera y el verano austral, especialmente en la parte sur. Los vientos favorables a surgencia están presentes durante todo el año, siendo más intensos durante los meses de primavera y verano (Septiembre hasta Febrero) (Correa-Ramírez *et al.* 2012). El afloramiento costero en el norte de Chile exhibe una fuerte variabilidad interanual forzada por el ciclo El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (Escribano *et al.*, 2004), lo que conlleva a cambios oceanográficos como intrusión de aguas oceánicas, bajas en nutrientes, más cálidas y oxigenadas en las áreas costeras, con anomalías positivas en la temperatura de la superficie del mar. Lo que difiere de la región central (zona de estudio), donde estos cambios se presentan con menor intensidad (Montecinos & Gómez 2010). La zona de estudio se dividió en dos grandes zonas para evaluar la variabilidad espacial en

términos del gradiente latitudinal. La primera región, la Zona Norte (ZN) que va desde los 34°S hasta los 37°S y una Zona Sur (ZS) que va desde los 37°S hasta los 40°S.

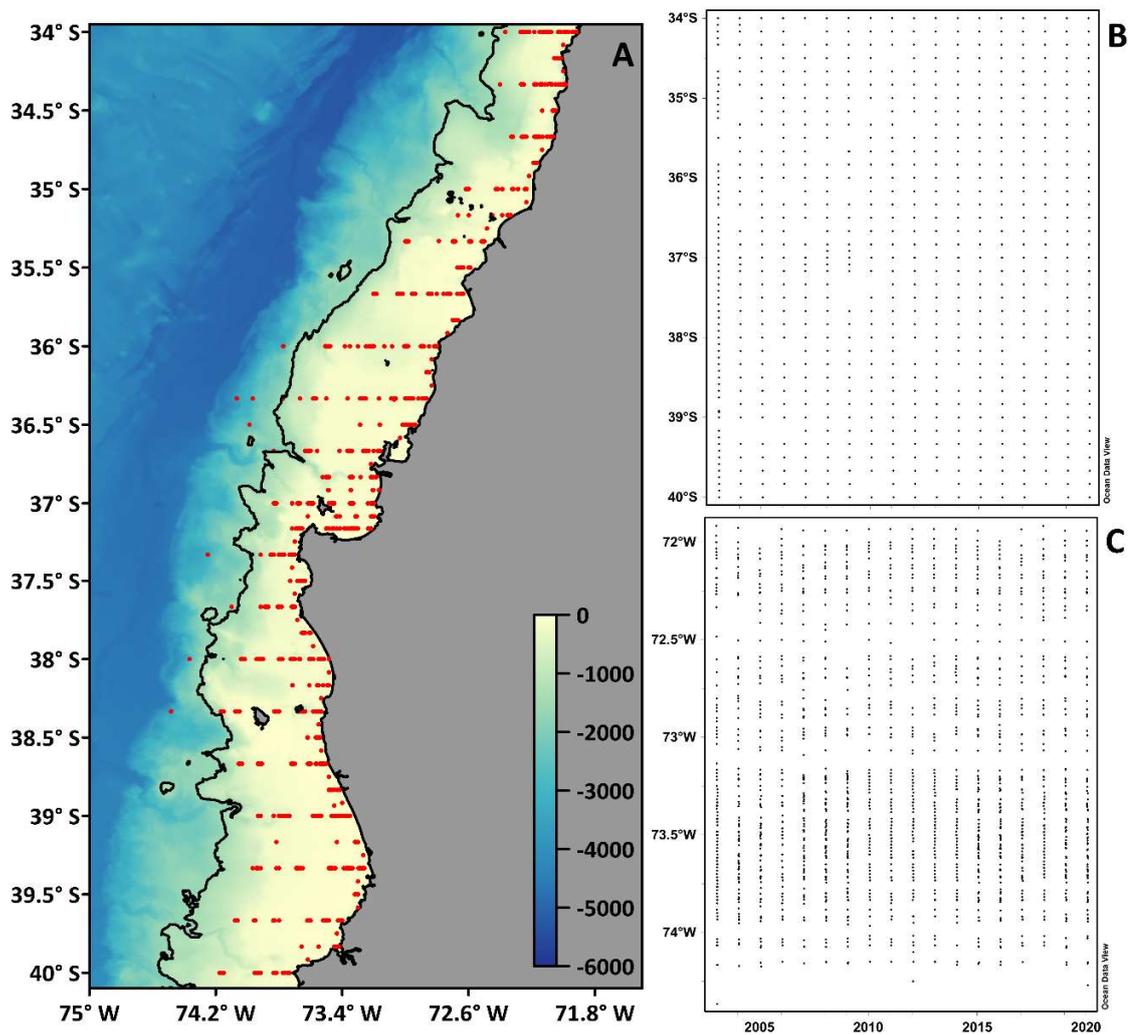


Figura 1: Área de estudio frente a la Costa del Pacífico Sur, centro-sur de Chile. Los puntos son el lugar de muestreo, línea negra, isobata de 1000 metros. Homogeneidad en la frecuencia de muestreo interanual en función de B) latitud y C) longitud.

2.2.- Datos zooplanctónicos.

Para este estudio, utilizamos datos de una serie de tiempo de 18 años de muestreo planctónico y oceanográfico. La información de abundancia de la comunidad zooplanctónica es provista por el Instituto de Investigación Pesquera (INPESCA), obtenida en cruceros realizados en proyectos de monitoreos de pequeños peces pelágicos por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), durante el mes de enero (periodo estival) entre 2003 y 2020. Las muestras fueron recolectadas con una red WP2 (330 μm) y provista de un flujómetro calibrado TSK hasta una profundidad de 100 metros (de acuerdo con la profundidad del sitio de muestreo). Se realizaron transectas perpendiculares a la costa espaciadas cada 20 millas náuticas (mn) con 3-4 estaciones en promedio cada una. Se obtuvieron en total 1739 muestras zooplanctónicas las cuales fueron fijadas en formalina al 5%. La identificación taxonómica se realizó a nivel de grupos mayores (Griffiths *et al.* 1984, Harris *et al.* 2000).

2.3.- Datos ambientales

En cada estación, se registraron datos superficiales (0 a 5 m de profundidad) de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y fluorescencia usando un CTD-O SeaBird 911. Además, se usaron datos satelitales como la temperatura superficial del mar (SST), anomalía de la SST (SSTa) y clorofila-a superficial (Chla). La SST y SSTa fueron derivados del producto Multi-scale Ultra-high Resolution (MUR)(1 km de resolución, mensual, <https://podaac.jpl.nasa.gov>)y la Chla fue obtenida desde Aqua MODIS(resolución de 4 km, mensual, <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>).

2.4.- Datos Índices climáticos

El índice MEI (Multivariate ENSO Index, <https://psl.noaa.gov/enso/mei>), el índice PDO (Pacific Decadal Oscillation, <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo>) y el índice SOI (Southern Oscillation Index, <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/soi>) fueron usados a escala regional para evaluar la correlación entre la variabilidad climática asociada a periodos ENSO con la riqueza, abundancia y diversidad de grupos de zooplancton. El índice MEI se construye

utilizando la presión a nivel del mar, la SST, los vientos zonal y meridional y la radiación de onda larga (Wolter & Timlin, 2011). El índice PDO se basa en una regresión entre las SST reconstruidas y el índice PDO de Mantua (Mantua, 1999). El SOI es un índice estandarizado basado en las diferencias de presión a nivel del mar observadas entre Tahití y Darwin (Australia). El SOI es una medida de las fluctuaciones a gran escala en la presión del aire que ocurren entre el Pacífico tropical occidental y oriental (<https://www.cpc.ncep.noaa.gov>).

2.5.- Tratamiento de datos y análisis estadísticos

La matriz ambiental se compuso de 7 variables independientes: SST, salinidad, Chla y oxígeno disuelto (OD), todos registrados para cada estación de muestreo, y los índices climáticos MEI, PDO y SOI. Se descartó la colinealidad entre las variables ambientales mediante un análisis de componentes principales (PCA) y un Draftsman Plot. La variable MEI fue removida de los análisis estadísticos (modelo lineal basado en distancias) ya que fue altamente correlacionado (-0,96) con la variable SOI.

Los datos zooplanctónicos corresponden a abundancias estandarizadas (individuos m^{-3}) los cuales se evaluaron con varias transformaciones y estos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que se realizaron análisis no paramétricos con datos transformados ($\log-x+1$). Se utilizó la mediana para describir la tendencia central. La matriz original de abundancias para cada grupo taxonómico consistió de 49 grupos en un total de 1982 muestras. Se excluyeron los grupos cuyas abundancias fueron inferiores al 5% del total resultando una matriz final de 29 grupos en 1739 muestras. Se produjeron mapas de distribución para los ocho grupos más representativos de la comunidad a lo largo del tiempo y en función de la latitud para describir la variabilidad espacio-temporal utilizando el software Ocean Data View (versión 5.5.2, Schlitzer, 2021). También el análisis de los datos zooplanctónicos contempló el cálculo de la abundancia y los cambios en la comunidad se evaluaron utilizando los descriptores de riqueza comunitaria (R), abundancia numérica (N) y diversidad de Simpson (D'), definida como:

$$D' = -\frac{1}{\lambda} \quad \lambda = \sum p_i \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

donde λ es sumatoria de la proporción p_i y esta se define como la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos N . La diversidad de Simpson cumple con el requisito de independencia de muestras para ser comparadas en el espacio-tiempo. Además, se obtuvieron estadísticas descriptivas (promedios, varianza, rangos, etc.) para toda la serie temporal. Posteriormente, cada serie se representó gráficamente mediante medianas mensuales (+/- rango inter-cuartil).

Se graficaron las abundancias medianas entre años considerando las fases climáticas de acuerdo con los valores umbrales de cada índice climático. Mediante el análisis IndVal (del inglés “Indicator species análisis”) se determinó la contribución porcentual de cada grupo taxonómico en función de los periodos climáticos identificados por los índices. Los periodos fueron definidos como Fase El Niño (+), Fase Neutral (N) y Fase La Niña (-). El valor IndVal del grupo i en el periodo j cae dentro de un rango de 0 a 100 (porcentaje):

$$\text{IndVal}_{ij} = 100A_{ij}B_{ij}$$

La significancia estadística (valor p) de los IndVal se estimó mediante 9999 permutaciones. Los valores p se corrigieron según Bonferroni (Dufrene & Legendre, 1997). El análisis IndVal fue realizado usando el software PAST (versión 4.08, Hammer *et al.* 2001).

Dada la naturaleza de los datos georreferenciados, se testeó la autocorrelación espacial utilizando la prueba de Moran I. Se realizaron análisis de varianza permutacionales no paramétricos (PERMANOVA, 9999 permutaciones en E-Primer 7), usando una matriz de similitud de Bray-Curtis para determinar los efectos de los índices climáticos (periodos) en la abundancia zooplanctónica de la comunidad. Para examinar las relaciones multivariadas entre las abundancias y los gradientes ambientales. Se realizó un modelo lineal basado en distancias Euclidianas (DistLM) en los conjuntos de datos originales. Este método relaciona las variables respuesta con combinaciones lineales de las variables explicativas ordenadas en un espacio euclidiano, sin asumir direccionalidad y dando como resultado una representación de baja dimensión de las relaciones unimodales. El DistLM fue realizado sobre matrices de similitud para determinar la importancia relativa (es decir, la proporción de la variación

explicada) de la estructura comunitaria del zooplancton (grupos) y variables ambientales. El DistLM se aplicó utilizando el AIC y la rutina BEST como criterios de selección. Para tomar en cuenta la información espacial (latitud y longitud de cada sitio de muestreo), se incorporó la latitud y longitud mediante una función cúbica usando los residuales (*res_cubic*) de la regresión y de esa manera incorporar la variación explicada por las variables ambientales dada la estructura espacial en la matriz de datos de abundancia de zooplancton. Los datos de las variables predictoras se normalizaron antes del análisis para evitar asimetría en la distribución de las muestras, ya que tienen diferentes unidades. Todos los análisis multivariados se realizaron en PRIMER 7 + PERMANOVA v7.0.13 (Anderson *et al.*, 2008; Clarke *et al.*, 2014; Clarke y Gorley, 2015). Se utilizaron un total de 9999 permutaciones. La significancia estadística se fijó en 0,05.

Finalmente, se usó la función de correlación cruzada (FCC) para comparar las series de tiempo de los índices climáticos y su efecto (ya sea “en fase”(lag=0) o “desfase”(lag≠0)) con la diversidad y riqueza del

zooplancton para cada una de las zonas (norte y sur). El software Statistica 12 fue usado para aplicar la FCC.

3.- RESULTADOS

3.1.- Condiciones ambientales

La condición oceanográfica superficial (máximo 5 metros de profundidad) *in situ* de la zona y periodo de estudio se muestra en la tabla 1 (Anexo 1). La temperatura promedio oscila entre los 12-15°C, sin embargo, el año 2015 la temperatura promedio en la zona norte fue de $19,3 \pm 1,58^\circ\text{C}$ y para la zona sur de $17,2 \pm 1,66^\circ\text{C}$, la más alta reportada en los 18 años de la serie, en ambas zonas los valores máximos se encontraron entre los 22°C (zona norte) y 20°C (zona sur). Estas altas temperaturas se encontraron al norte de los 35°S y en la zona sur frente a la ciudad de Coronel (37°S). En cuanto a las temperaturas más bajas de la serie reportada es en 2020 (norte: $12,6 \pm 0,92^\circ\text{C}$ - sur: $12,6 \pm 1,46^\circ\text{C}$), con mínimas de 11°C y máximas de 14°C para la zona norte y de 10,4°C y 16,5°C para la zona sur.

Los promedios para la salinidad se encuentran entre 33,5 y 34,8 psu, los valores bajos se encuentran exclusivamente en la zona sur. Para el año 2015

se puede observar los valores más altos de toda la serie, llegando a los $35 \pm 0,2$ psu, coincidiendo con los altos valores temperatura y valores promedio más bajos de oxígeno, $2,65 \pm 2,37$ ml/L en zona norte y $1,33 \pm 0,76$ ml/L en zona sur, sin embargo, al año siguiente (2016) se dan los valores más altos de la serie, tanto en el norte como en el sur ($6,35 \pm 0,68$ ml/L y $6,23 \pm 1,04$ ml/L). La clorofila-a se muestra con valores en promedio muy variables, solo dos años se tiene con máximos valores de toda la serie superando los 25 mg/m^3 , estos corresponden a 2009 y 2015.

Las condiciones ambientales a través de datos satelitales y a gran escala evaluada a través de índices climáticos en el tiempo se muestran en la figura 2. Se evaluó la temperatura superficial del mar, anomalía de temperatura superficial del mar y clorofila satelital, los índices climáticos utilizados para identificar eventos a gran escala fueron: MEI, PDO y SOI. Se considera un MEI sobre los $+0,5$ una fase El Niño y con un valor por bajo $-0,5$ se tiene una fase La Niña, de igual manera se distingue el PDO. El SOI se establece con los valores de manera opuesta, estos se presentan una condición El Niño cuando se tiene valores menores a $-0,5$ y valores por sobre $+0,5$ indica una condición La Niña (Fig. 2a).

Nuestros resultados muestran tres condiciones a lo largo de toda la serie temporal para solo los meses de enero, estas son: condición El Niño, condición La Niña y una condición neutral. Según el indicador MEI los años 2004, 2007, el periodo 2013-2015, 2017 y 2020 presentan un régimen neutral, mientras que los años 2003, 2005, 2010, 2016 y 2019 presentan una condición El Niño, el resto de los años presenta una condición La Niña. El SOI difiere con MEI en el año 2003 y 2018, asignándole una condición neutral en vez de EL niño y el 2014 que es una condición neutral en una condición La Niña. El PDO muestra diferencias con ambos índices, es así como para el 2005-2006 y 2010, asigna una condición neutral, mientras que para los años 2013 y 2020 presenta una condición La Niña y 2015 una condición El Niño.

Los datos de temperatura superficial obtenido a través del satélite muestran lo siguiente: Se observan mayores temperaturas en para la zona norte (34°S - 35°S) que para la zona sur (37°S - 40°S), sin embargo, en los años el 2005, 2006, 2008, 2015-2017 (Fig. 2b) se observa un incremento de la temperatura en esta zona, sobre todo para el año 2017. Entre los años 2009-2011 y 2018-2020, existe un descenso de temperatura en toda la zona de

estudio. Para verificar si estas temperaturas son atípicas al promedio, se graficó la anomalía de temperatura superficial satelital (Fig. 2c). Para los 3 primeros años de la serie se observa anomalías negativas para la región norte y positivas para el sur, se distingue la más alta en el año 2005 presentando una diferencia de $-1,39\text{ }^{\circ}\text{C}$ para ambas zonas, así también mostró una gran diferencia el 2012 ($1,72^{\circ}\text{C}$), 2016 ($1,06^{\circ}\text{C}$) y 2017 ($-1,23^{\circ}\text{C}$). El 2015 se presenta con anomalías negativas y es el año con menor diferenciación entre zonas de toda la serie ($0,009^{\circ}\text{C}$). Las altas anomalías de temperatura coinciden con MEI positivos altos, por ejemplo, año 2003, 2005, 2016 y 2019, asimismo anomalías negativas coinciden con MEI negativos altos (2009, 2012 y 2017). En cuanto a la clorofila satelital (Fig. 2d), se observan valores mayores al norte de los 36°S y al sur de los 38°S , dejado una franja de baja clorofila entre estos dos grados, solo el 2012 presenta valores por sobre el promedio ($2,5\text{ mg/m}^3$) en esta región. El año 2014 se observa las más bajas concentraciones de clorofila satelital en la zona norte y el año 2016 en la zona sur. La concentración de clorofila se encuentra en su mayoría situada al sur de la zona de estudio, no obstante, el año 2011, 2017 y sobre todo el 2015 se observan las mayores concentraciones al norte del área y a partir este mismo año sigue la

tendencia (altas concentraciones en el norte) hasta el año 2019 donde comienza a mostrar una tendencia hacia el sur, para el último año de la serie se tiene valores comparativamente altos (Tabla 3).

Año	Chl-N	Chl-S	MEI	PDO	SOI	SST-N	SST-S	ASST-N	ASST-S
2003	1,97	1,31	0,62	1,34	-0,45	15,52	16,24	-0,30	0,51
2004	1,48	2,07	-0,04	-0,38	-0,05	15,90	15,84	-0,06	0,06
2005	1,89	2,19	0,61	-0,08	-1,40	15,58	16,80	-0,34	1,05
2006	1,50	1,60	-0,50	0,46	0,90	16,55	16,38	0,64	0,59
2007	1,26	1,20	0,39	-0,70	-0,45	16,23	15,83	0,35	0,08
2008	1,12	2,22	-1,27	-1,48	2,20	15,48	15,51	-0,37	-0,21
2009	1,73	3,12	-0,85	-1,80	1,50	15,02	14,30	-0,87	-1,33
2010	1,23	1,14	1,28	0,15	-1,30	15,32	15,96	-0,47	0,19
2011	3,18	1,79	-1,63	-1,63	2,50	15,87	15,70	0,08	-0,06
2012	1,41	2,75	-0,67	-1,60	0,80	17,08	15,09	1,12	-0,61
2013	1,94	3,07	-0,07	-1,26	-0,15	16,39	15,56	0,41	-0,19
2014	0,86	1,37	-0,43	-0,49	0,75	16,00	15,40	0,03	-0,27
2015	4,62	1,70	0,05	1,52	-0,30	15,26	14,98	-0,67	-0,66
2016	1,18	0,99	1,81	1,02	-2,10	17,89	16,53	1,89	0,83
2017	3,45	1,58	-0,41	-0,03	0,05	15,67	16,79	-0,09	1,14
2018	1,97	1,58	-0,70	0,16	0,30	15,20	14,99	-0,69	-0,66
2019	1,33	1,38	0,52	-0,53	-0,70	14,98	14,76	-0,88	-0,89
2020	1,54	2,74	0,30	-1,44	0,05	15,43	14,87	-0,35	-0,68

Tabla 3: Índices climáticos MEI, PDO y SOI y promedio de variables oceanográficas satelitales: SST: temperatura superficial, ASST: anomalía de temperatura superficial y Chl satelital, por zona. N y S denotan la zona norte y sur, respectivamente.

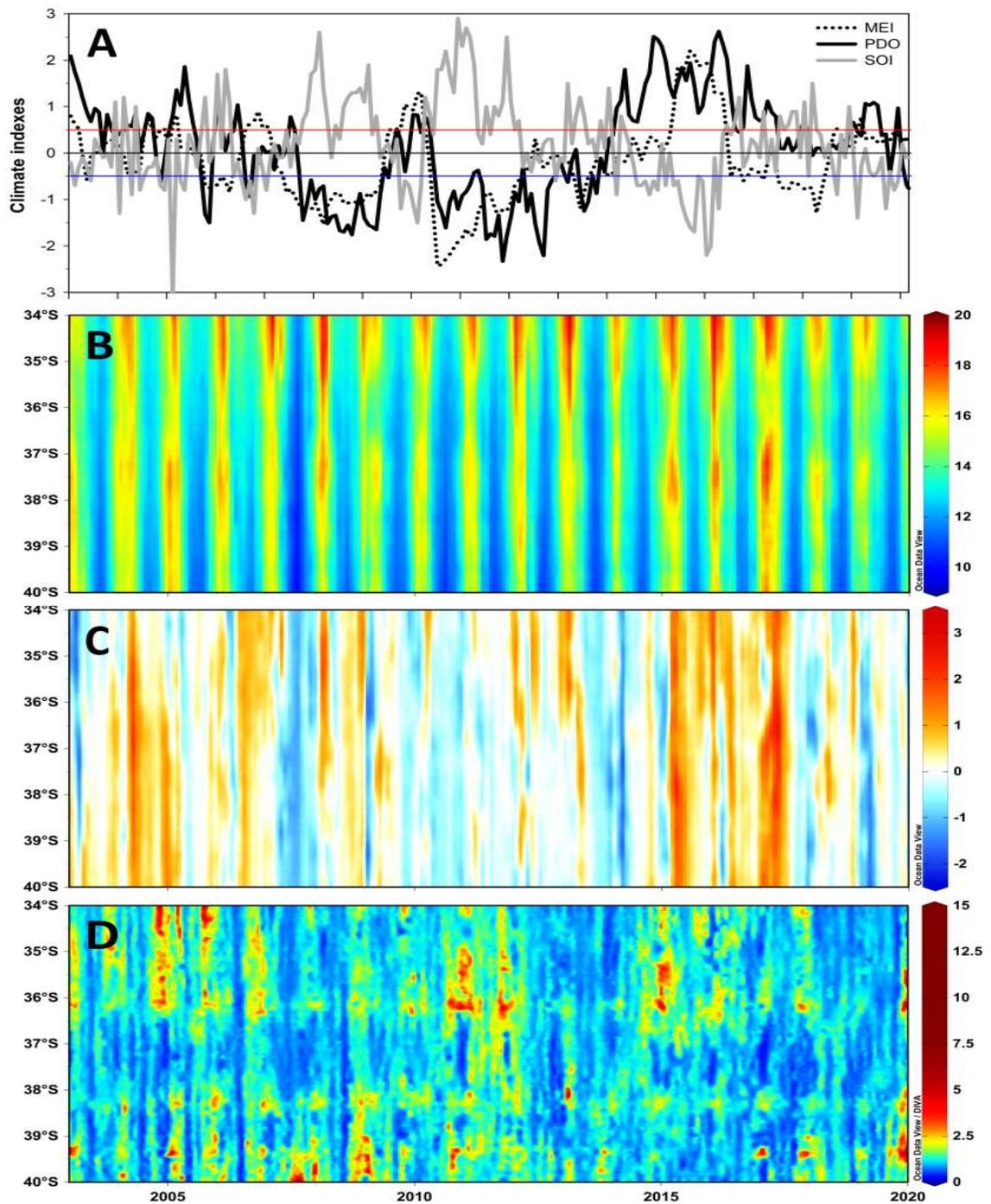


Figura 2: Variación anual de las condiciones climáticas. A) Indicadores de eventos anómalos climáticos. B) Temperatura superficial del mar. C) Anomalía de temperatura superficial del mar. D) Clorofila- α satelital.

3.2.- Composición de la comunidad zooplanctónica.

El análisis de la comunidad muestra 29 grupos o formas discriminadas de organismos a lo largo de la serie. Se observan 8 grupos que representan cerca del 92% de toda la comunidad, los más abundantes en toda la serie, estos representan una abundancia superior al 1,3%, dentro de los cuales los copépodos constituyen el 75% de toda la comunidad zooplanctónica ($661,89 \pm 1987,5 \text{ ind/m}^3$). Muy secundariamente se distingue a las apendicularias con un 4,5% de abundancia y en tercer lugar los poliquetos con un 3,5% de abundancia relativa y un promedio de $30,6 \pm 205,2 \text{ ind/m}^3$. (Tabla 2 Anexo 1). La figura 3 expone la abundancia de cada grupo de todas las muestras obtenidas para la serie de 18 años examinada, dejando fuera al grupo de los copépodos debido a las altas abundancias que presentan. Se distingue que: i) eufáusidos, medusas, apendiculares, sifonóforos, calyptopis, furciliias, y poliquetos se encuentran en mayores abundancias al comienzo de la serie (2003) y entre los años 2017- 2019, ii) zoeas se encuentran en altas abundancias en toda la serie con una leve baja entre los años 2010-2014 y iii) los anfípodos se presentaron en altas abundancias en los años 2011-12 y los tres últimos años de la serie.

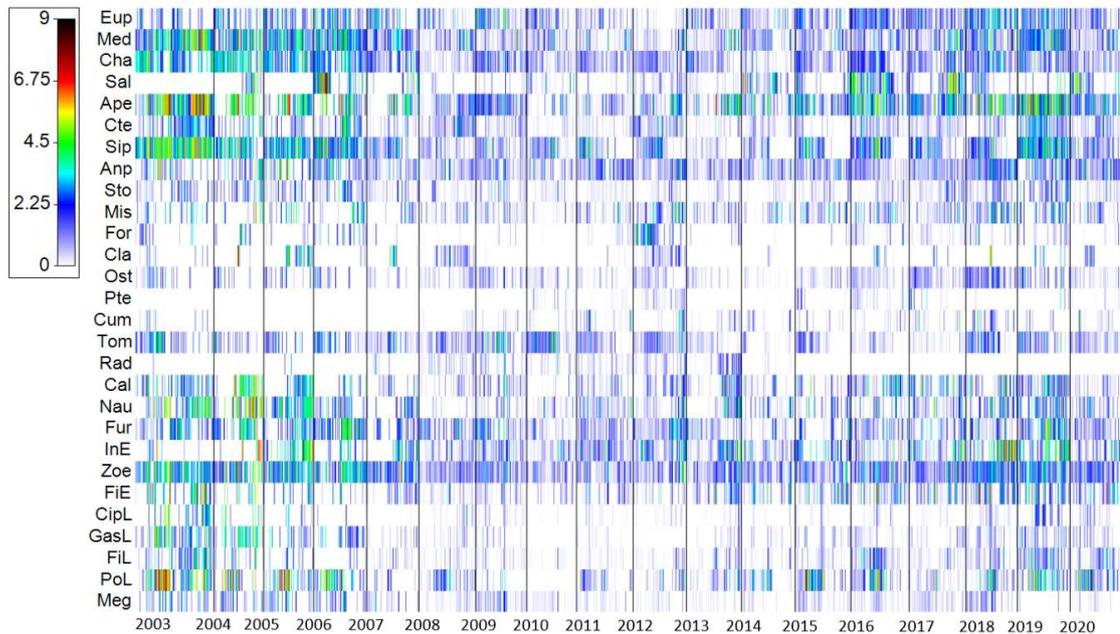


Figura 3: Abundancia de la comunidad zooplanctónica de todas las muestras analizadas (excluyendo copépodos).

En cuanto a los copépodos, registran altas abundancias en toda la zona de muestreo y a lo largo de la serie (Fig. 4a) principalmente para el año 2018 se registran los valores más altos. Lo contrario sucede para el 2010, siendo los más bajos de todo el conjunto de datos, se encuentran especialmente al norte de los 36°S y sur de 38°S. Por otro lado, las medusas muestran valores superiores al final de la serie en toda la zona, pero en al principio de la serie, las mayores abundancias se concentraban al sur de los 37°S (Fig. 4b). Los sifonóforos exhiben en general, un patrón de altas abundancias parchoso, tanto al inicio como al final de la serie a partir de los 37°S, en

cambio el 2012 están a lo largo de toda la zona y para el 2015 solo se encuentran al norte (34°S) (Fig. 4e). Los poliquetos muestran valores altos hacia el sur de los 38°S, presentando dos máximas abundancias 2004-2005 y 2012-2014 (Fig.4h). En cambio, las apendicularias (Fig. 4d) aparecen más al norte con 4 picos marcados (inicio de la serie hasta 2006, 2011, 2015 y parte del 2016 y 2019). Las figuras 4c, 4f y 4g muestran salpas, nauplius y huevos de invertebrados, respectivamente, con altas abundancias al inicio y final de la serie histórica, se destacan los huevos de invertebrados que exhiben los primero 4 años de la serie con altas abundancias promedio alto de toda la serie (R_{norte} : 18,8). En cuanto a la diversidad (Fig. 5b) de Simpson (D') se tienen valores comparativamente más altos en el periodo 2003-2007, siendo el 2005 el año donde se encuentran los índices más altos de la serie (D'_{norte} : 0,71 y D'_{sur} : 0,66) (Tabla 4), posteriormente se mantiene la tendencia a la baja, excepto para el año 2010, donde la zona norte muestra valores muy superior a la zona sur, luego se retoma este descenso hasta el año 2015, 2018 y 2019 con picos de diversidad más altas pero solo en la zona norte.

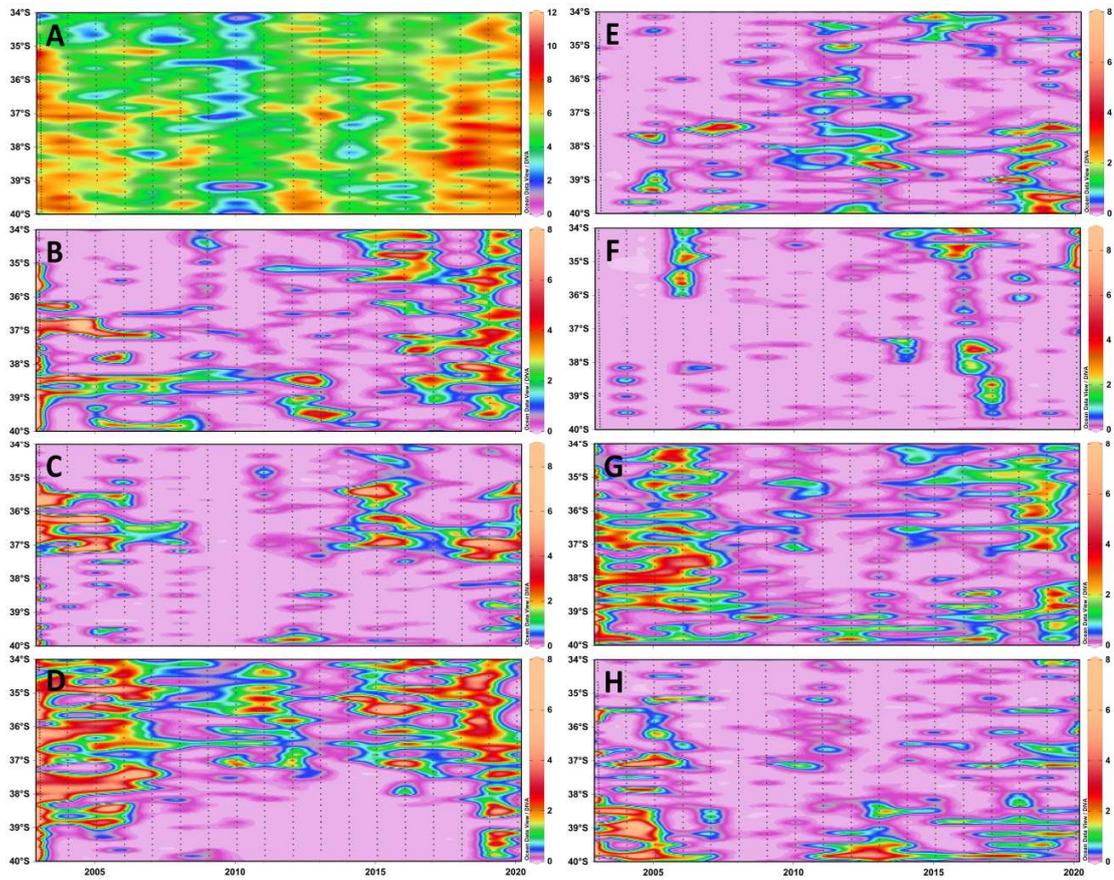


Figura 4: Abundancias interanuales de grupos relevantes en la comunidad zooplanctónica. A: copépodos, B: medusas, C: salpas D: apendicularias E: sifonóforos, F: nauplius G: huevos de invertebrados y H: poliquetos

Año	Rnorte	Rsur	D'norte	D'sur
2003	12,02	11,53	0,60	0,61
2004	9,08	9,94	0,60	0,60
2005	10,64	10,93	0,71	0,66
2006	11,12	11,53	0,64	0,47
2007	9,44	9,37	0,43	0,55
2008	14,59	15,50	0,28	0,18
2009	13,15	12,39	0,38	0,33
2010	15,56	11,72	0,61	0,38
2011	14,67	13,56	0,33	0,30
2012	15,48	14,56	0,39	0,32
2013	12,24	13,22	0,15	0,30
2014	13,35	11,82	0,36	0,36
2015	12,11	9,81	0,40	0,34
2016	18,79	13,78	0,54	0,37
2017	16,33	14,78	0,31	0,38
2018	14,95	13,04	0,41	0,34
2019	14,02	14,40	0,42	0,41
2020	15,81	14,02	0,30	0,17

Tabla 4: Resumen de índices ecológicos para la serie de tiempo 2003-2020. Rnorte: Riqueza zona norte, Rsur: Riqueza zona sur, D'norte: Riqueza zona norte y D'sur: Riqueza zona sur.

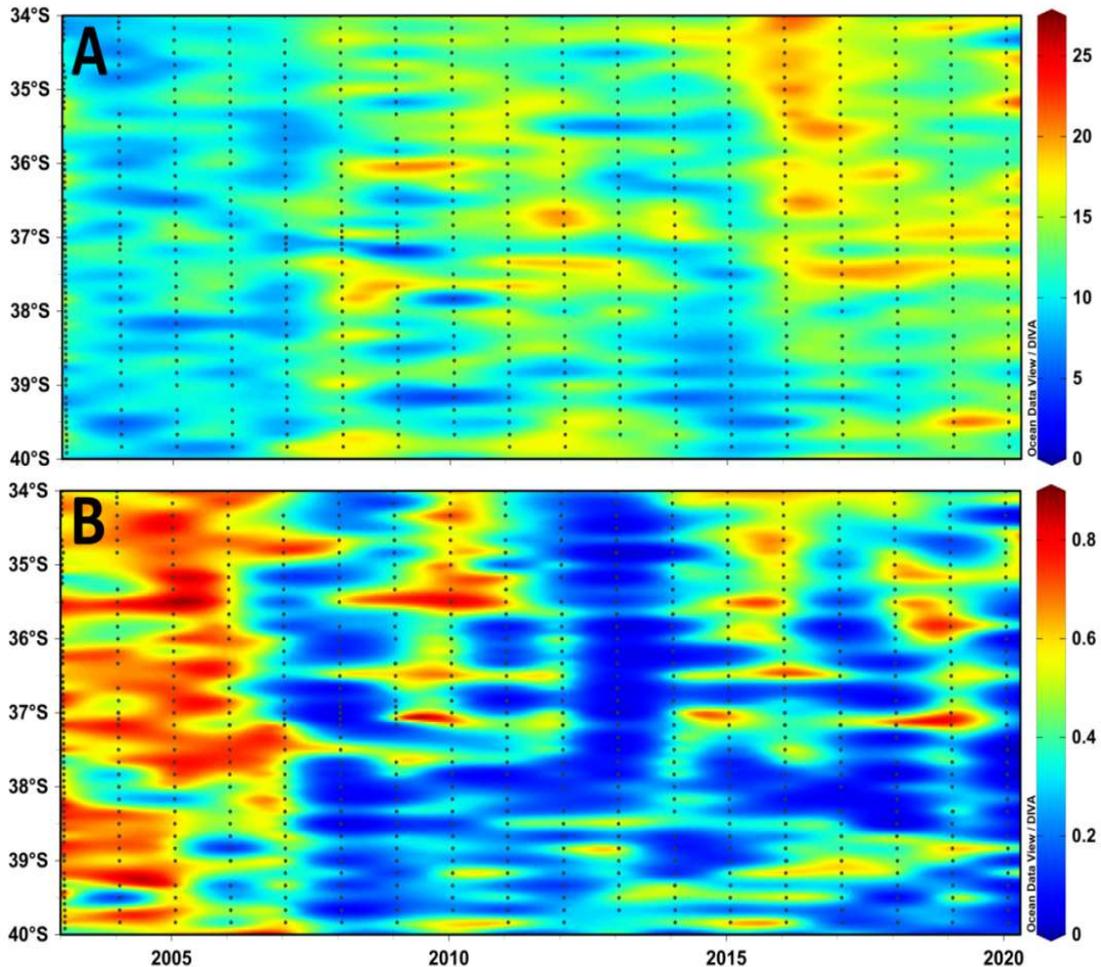


Figura 5: Variación interanual de descriptores comunitarios de la comunidad zooplanctónica en la costa de Chile centro-sur. A) Riqueza; B) Diversidad de Simpson.

3.3.- Correlaciones

Los resultados del análisis de grupo indicador (IndVal), entre índices climáticos y grupos taxonómicos, distingue de manera significativa a las medusas, chaetognatos, apendicularias, sifonóforos, calytopis, nauplius,

zoeas, larvas cypriis, larvas de gastrópodos, larvas de peces y poliquetos con la fase El Niño (MEI (+)) y los grupos de especies de anfípodos, miscidáceos, tomoptéridos, furciliias, entre otros, son significativos para fase La Niña (MEI (-)). Para el caso de un estado neutral las salpas son significativas. Existe coincidencia en los grupos indicadores cuando se trató del PDO, las medusas, apendicularias, sifonóforos larvas cypriis, larvas de gastrópodos, larvas de peces y poliquetos son significativas para una fase El Niño, sin embargo, los copépodos aparecen para este índice. También coinciden las salpas con la condición neutral, pero este índice correlacionó a los eufáusidos, estomatópodos y los nauplius. Los tomoptéridos y radiolarios se correlacionan con una condición La Niña o PDO (-), que coinciden con lo expuesto en el análisis MEI. El índice SOI se interpreta al contrario que el MEI y cuando es positivo señala una fase La Niña, donde los radiolarios son el grupo indicador, para los 3 índices. Los nauplius representan una condición neutral, al igual que con el PDO, en este caso los huevos de peces y larvas de gastrópodos denotan también esta condición, en discrepancia con los dos índices anteriores. El SOI muestra a los copépodos como un grupo indicador de condición neutral y los eufáusidos se correlacionaron con la fase El Niño (SOI (-)), igualmente las medusas,

apendicularias, sifonóforos, calyptopis y larvas de peces, estos últimos 5 grupos coincide con la correlación del MEI (Fig. 6).

La función de correlación cruzada (FCC) entre clorofila satelital, temperatura superficial del mar (SST), anomalía de SST, PDO, MEI y SOI con las variables Riqueza y Diversidad, tuvo respuestas en fase ($\text{lag}=0$) (Tabla 5). Solo en caso del SOI se correlacionó en fase con ambas zonas (norte y sur), sin embargo, no hay diferencias significativa entre zonas para ninguno de los índices, pero si hay respuestas diferenciales. Los resultados muestran variabilidad interanual de las variables predictoras (riqueza y diversidad). Los índices climáticos exponen un ajuste directamente proporcional, es decir cuando el MEI es positivo y SOI negativo, ambos están indicando una fase El Niño.

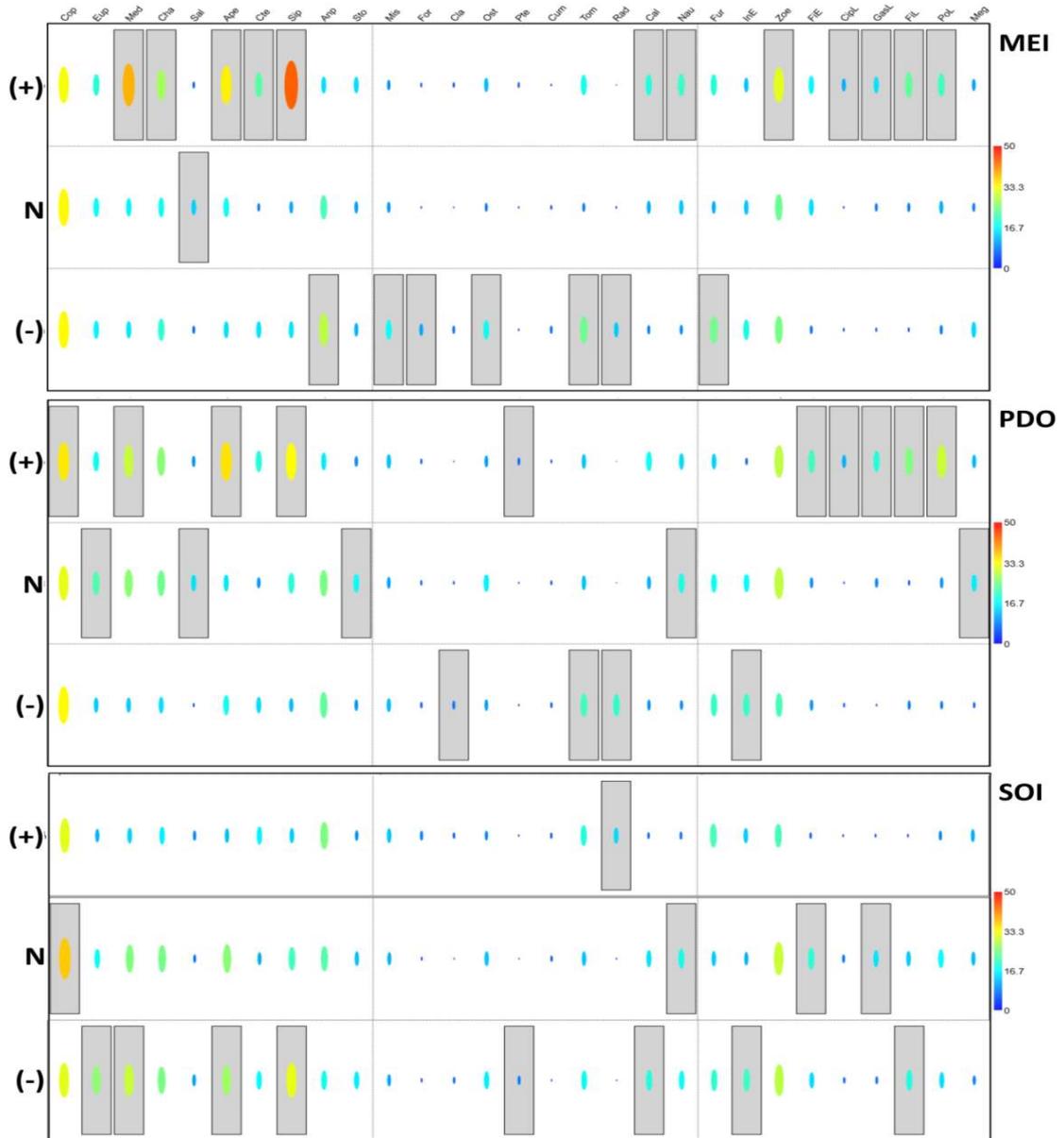


Figura 6: Gráfico del análisis de especie/grupo indicador (IndVal) en relación con los índices climáticos MEI, PDO y SOI, (+) indica periodos EL Niño (excepto para el SOI), N indica periodos neutrales (por debajo/sobre valores umbrales) y (-) indica periodos La Niña (excepto para el SOI). Las cajas grises indican grupos indicadores estadísticamente significativos (test Bonferroni) para cada periodo e índice climático.

Descriptores	Var. Respuesta	Lag	Correlación	SE
Chl	Diversidad Sur	0	-0.49	0.236
	Riqueza Sur	1	0.55	0.243
MEI	Diversidad Norte	0	0.64	0.236
	Diversidad Sur	0	0.55	0.236
PDO	Diversidad Norte	0	0.64	0.236
	Diversidad Sur	0	0.56	0.236
SOI	Diversidad Norte	0	-0.66	0.236
	Diversidad Sur	0	-0.70	0.236
SST	Riqueza Sur	1	-0.53	0.243
SST-an	Riqueza Sur	1	-0.52	0.243

Tabla 5. Resumen de correlación cruzada de la serie de tiempo entre las variables predictoras y respuestas. Chl, clorofila superficial del mar; MEI, Multivariate ENSO index; PDO, Pacific Decadal Oscillation, SOI, Southern Ocean index, SST, temperatura superficial del mar y SST-an, anomalía de SST.

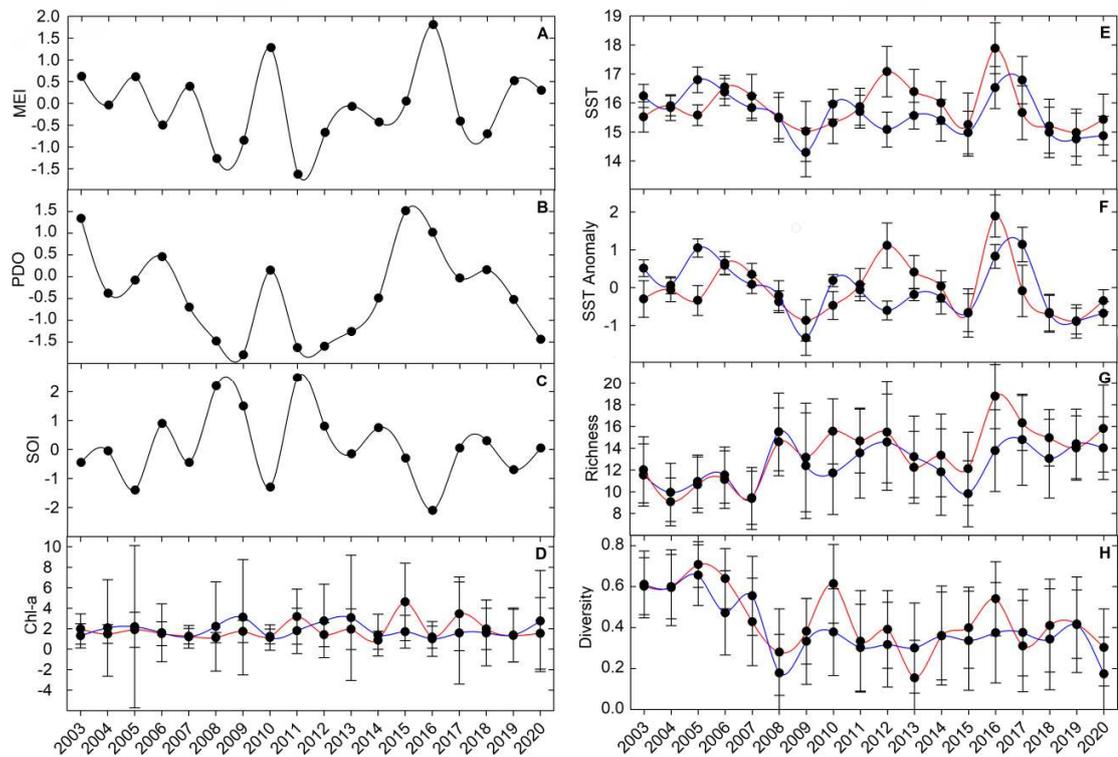


Figura 7: Series temporales interanuales de los parámetros ambientales e índices comunitarios para los meses de enero de cada año.

El análisis multivariado de los efectos de índices climáticos y variables ambientales en la abundancia, se muestran en la figura 8. Los resultados arrojan que las 6 variables predictoras fueron significativas para el modelo con un 68% de la variación total (18 años), donde el 43,3% de la variación y 24% se encuentran en el primer y segundo eje dbRDA, respectivamente. Las variables PDO, SOI y los residuales de georeferencia (res_cubic) son los que le contribuyen con una mayor proporción (Tabla 6). El primer eje se asoció positivamente con temperatura (0,517) y negativamente con el PDO

(-0,496), en cambio el segundo eje se asoció positivamente con PDO (0,552), res_cubic (0,586) y salinidad (0,402). Esto significa que las abundancias de la comunidad zooplanctónica están explicadas en mayor medida con la variación a gran escala temporal (PDO) y espacial (latitud-longitud).

Variable	SS	Pseudo-F	P	Prop.
PDO	40934	30,08	0,0001	0,0240
SOI	37903	27,80	0,0001	0,0223
res_cubic	33611	24,59	0,0001	0,0197
Sal	31094	22,71	0,0001	0,0183
Temp	23983	17,44	0,0001	0,0141
Chlo- α	16922	12,26	0,0001	0,0099
Oxy	5889	4,24	0,0008	0,0035
res.df: 1221				

Tabla 6: Resumen de análisis dbDistLM mostrando cada una de las variables predictoras, su significancia estadística y la proporción con la cual contribuyen al modelo.

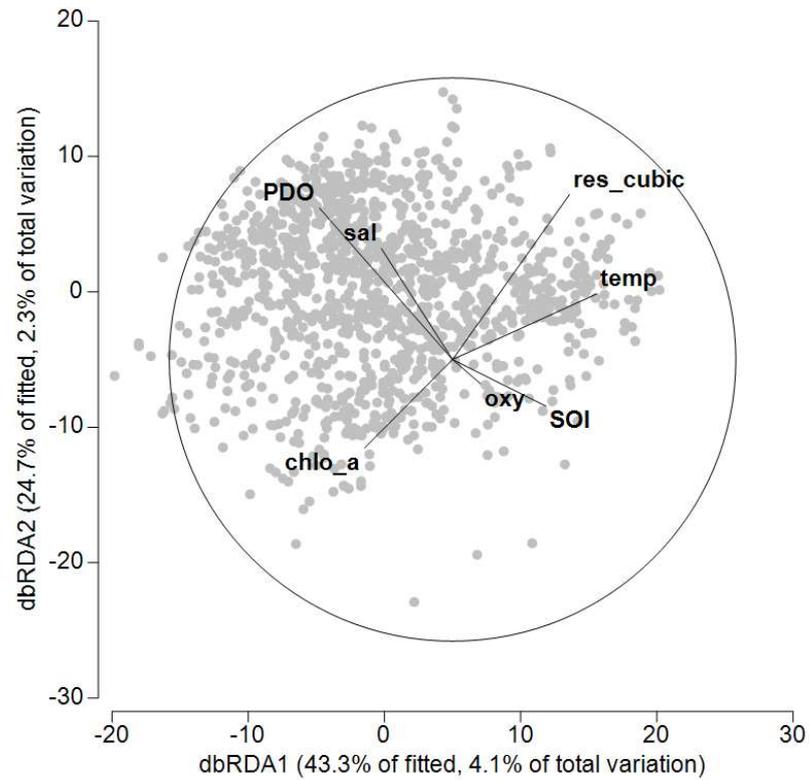


Figura. 8. Análisis de redundancia basado en distancia (dbRDA) con los scores (círculos grises) representando la matriz de abundancia de zooplancton en el espacio Euclidiano. Los ejes muestran la varianza individual y total explicada (respectivamente).

4.- DISCUSIÓN

En la zona centro-sur de Chile existen fluctuaciones significativas de temperatura de 2003-2020, alternando fases cálidas (EL Niño), frías (La Niña) y neutrales a lo largo de este periodo. La variabilidad a gran escala está asociada con la Oscilación decadal del pacífico (PDO) (Montecino *et al.*, 2006; Schneider *et al.*, 2007; Bakun *et al.*, 2010). Estas fluctuaciones se presentan de manera diferenciada a lo largo de la zona de estudio, observándose mayores temperaturas en la zona norte (34-35°S) que para la zona sur (37°S-40°S), a excepción de algunos años, esto coincide con lo dicho por autores que sostiene que estos eventos intervienen de manera diferente en ambas zonas (Escribano *et al.*, 2004). Las anomalías de temperatura se presentan en toda la zona de estudio, sobre todo cuando hay un evento climático, estas se presentan con amplia diferencia entre zonas, incluso llegando a ser más cálida (fría) una de la otra. La clorofila- α satelital también presenta esta diferenciación entre zonas, respondiendo a los eventos de El Niño-La Niña (Montecinos & Gómez, 2010).

El análisis de la comunidad muestra la predominancia que tienen los copépodos por sobre el resto de grupos zooplanctónicos (Escribano *et al.*,

2007), estos están presentes en toda la zona de estudio, no obstante nuestros resultados no muestran de forma concluyente si son un grupo indicador, ya que los tres índices relacionados tomaron diferentes resultados, a pesar de que son una especie indicadora de fluctuaciones ambientales (Richardson, 2008). La explicación podría estar asociada al no estar diferenciado al nivel taxonómico de especie, sino evaluados como grupo. El resto de la comunidad como, medusas, chaetognatos, apendicularias, sifonóforos, calyptopis, nauplius, zoeas, larvas cipris, larvas de gastrópodos, larvas de peces y poliquetos, se relacionan de forma significativa con un MEI (+) y si, al contrario, se presenta una fase La Niña (MEI (-)), los grupos de especies de anfípodos, miscidaceos, tomoptéridos y furciliias suelen predominar. Existe coincidencia en los grupos indicadores de PDO, excepto nauplius que son indicadores de una condición neutral (coincidiendo con SOI), al igual que eufáusidos y estomatópodos. El SOI, muestra los radiolarios como grupo indicador, coincidiendo con los 3 índices. Una condición neutral es significativa para los huevos de peces y larvas de gastrópodos, en discrepancia con los dos índices anteriores. Los eufáusidos mostraron ser un grupo indicador de condición El Niño (SOI (-)). De acuerdo con Díaz-Astudillo *et al* (2022), la especie más abundante en la

zona (60% de la abundancia) es *Euphausia mucronata*, endémica de aguas frías, que está altamente asociada a la clorofila-a y generalmente presente en áreas de alta productividad (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2012), por lo tanto, se debiera esperar una disminución en la abundancia de este grupo en la zona de estudio cuando se está en fase El Niño.

Las correlaciones entre los índices climáticos y los indicadores ecológicos (diversidad y riqueza) tuvieron respuestas “en fase”, pero no existe diferencia significativa entre zonas de estudio, solo el SOI se correlacionó “en fase” con ambas zonas (norte y sur). Los índices de correlación exponen un ajuste directamente proporcional cuando el MEI es positivo y SOI negativo. De hecho, existió una alta colinealidad entre ambas variables (correlación >0.9).

El modelo basado en distancias Euclidianas (DistLM), mostró que las variables PDO, SOI y los residuales de georeferencia (res_cubic), presentan en mayor proporción la contribución al modelo, no obstante, deja en evidencia que los datos no cumplen el principio de independencia espacial de las muestras zooplanctónicas ya que la escala espacial está en tercer orden de importancia. Para verificar los efectos de los índices climáticos

(periodos) en la abundancia zooplanctónica, en adición a los resultados mostrados, se realizó un análisis de correspondencia canónica parcial (pCCA), el cual remueve el efecto espacial condicionando las variables latitud y longitud de todas las muestras analizadas (Fig. 9). El análisis mostró 6 variables ambientales predictoras significativas ($p < 0,05$) en donde los índices climáticos PDO y SOI siguen siendo las variables que más contribuyen al modelo ajustado.

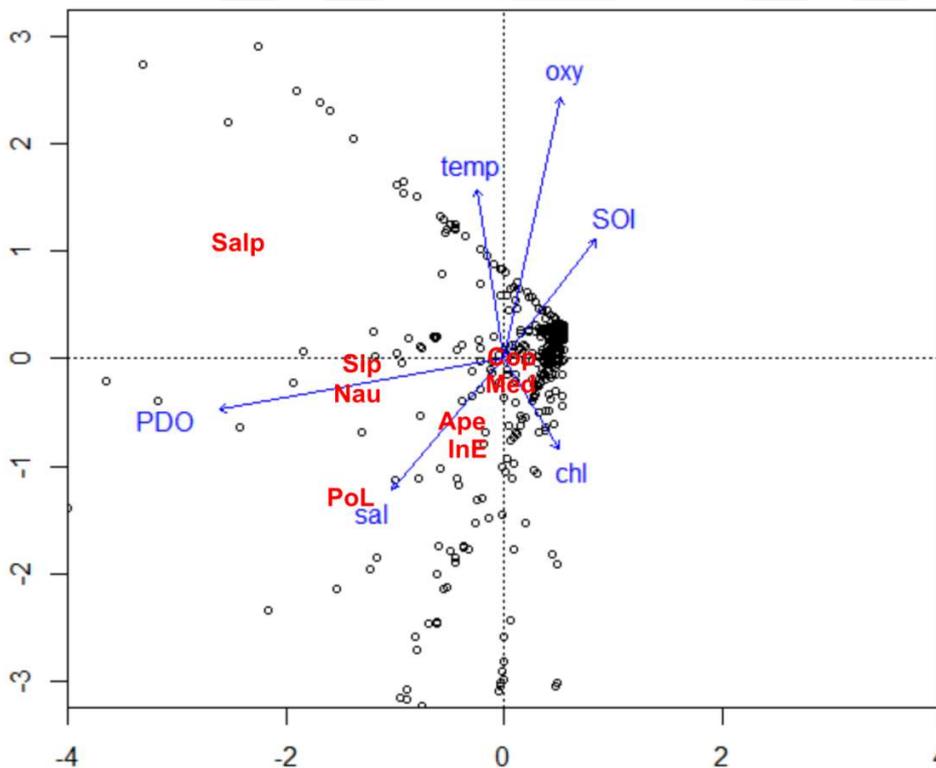
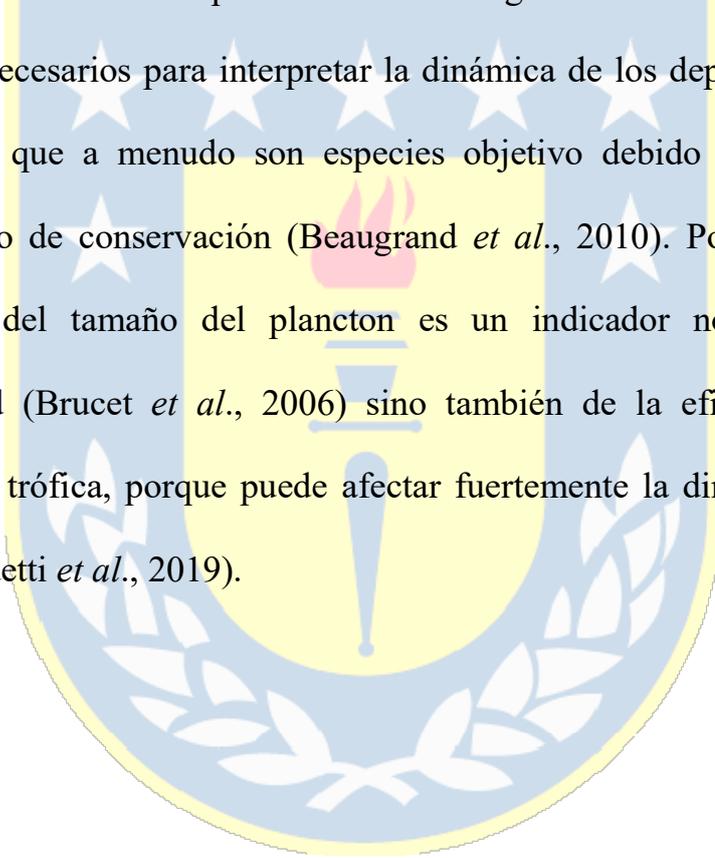


Figura 9: Análisis de correspondencia canónica parcial (pCCA) para toda la serie de datos de abundancia zooplanctónica de los 8 grupos más importantes del zooplancton.

Los ecosistemas de surgencia tienen una tendencia a aumentar los forzantes físicos que provocan afloramientos de nutrientes en la columna de agua, la comunidad podría variar por esta tendencia, cambiando su estructura, diversidad y abundancia. Es importante señalar que los indicadores planctónicos son cruciales para una adecuada gestión de la biodiversidad, ya que son necesarios para interpretar la dinámica de los depredadores del zooplancton, que a menudo son especies objetivo debido a los valores económicos o de conservación (Beaugrand *et al.*, 2010). Por ejemplo, la distribución del tamaño del plancton es un indicador no solo de la biodiversidad (Brucet *et al.*, 2006) sino también de la eficiencia de la transferencia trófica, porque puede afectar fuertemente la dinámica de los peces (Benedetti *et al.*, 2019).



5.- CONCLUSIONES

- i. Las condiciones oceanográficas varían interanualmente y existe respuesta diferenciada entre las zonas norte y sur del área de estudio cuando hay un evento climático.
- ii. Los índices climáticos como el MEI, PDO y SOI tienen influencia sobre los patrones de abundancia y distribución de los grupos de zooplancton presentes en las costas de Chile. El índice SOI, se correlacionó significativamente con las zonas, mostrando ser un mejor indicador para la región de estudio. El índice SOI mostró un ajuste temporal “en fase” con la diversidad ($\text{lag}=0$) de grupos sugiriendo una importante influencia de la variación climática del Pacífico Sur sobre la diversidad en la región de estudio.
- iii. El análisis de “grupo indicador” mostró consistentemente en los 3 índices climáticos que las Medusas, Apendicularias, Sifonóforos y Larvas de peces son grupos indicadores de El Niño, mientras que los Radiolarios fueron el grupo indicador de La Niña.

- iv. Las variables climáticas PDO, SOI y la estructura geográfica de los datos contribuyen en una mayor proporción a la estructura de los datos, demostrando la importancia de la variación interanual y espacial en la comunidad zooplanctónica (ref. abundancia). Por otra parte, cuando se removió el efecto espacial debido a la autocorrelación espacial de los datos georreferenciados, un análisis de correspondencia canónica parcial mostró que los índices climáticos siguen teniendo de igual forma una proporción significativa que sugiere la fuerte conexión entre los regímenes climáticos y la estructura comunitaria y diversidad del zooplancton en Chile central.

6.- BIBLIOGRAFÍA

Aguirre, C., García-Loyola, S., Testa, G., Silva, D. and Farías L. 2018. Insight into anthropogenic forcing on coastal upwelling off south-central Chile. *Elementa Science Anthropogene*, 6: 59.

Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, F. & Gravel, D. 2014. From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biol.* 20: 730–741.

Albouy, C., Leprieur, f., Le Loc'h, F., Mouquet N., Meynard, C., Douzery, E. & Mouillot, D. 2015. Projected impacts of climate warming on the functional and phylogenetic components of coastal Mediterranean fish biodiversity. *Ecography* 38: 681–689.

Anderson M.J., Gorley R.N. & Clarke K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.

Bakun A, Field DB, Redondo-Rodriguez A, Weeks SJ. 2010 Green- house gas upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Glob Change Biol* 16(4):1213–1228

Beaugrand, G., Ibañez, F., Lindley, J. & Reid P. 2002. Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 232: 179–195

Beaugrand, G., Edwards, M. & Legendre L. 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning and carbon cycles. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 107: 10120–10124.

Benedetti, F., Guilhaumon, F., Adloff, F. & Ayata, D. S. 2018. Investigating Uncertainties in Zooplankton Composition Shifts under Climate Change Scenarios in the Mediterranean Sea. *Ecography* 41(2):345–60.

Benedetti, F., Jalabert, L., Sourisseau, M., Becker, B., Cailliau, C., Desnos, C., Elineau, A., Irisson, J.O., Lombard, F., Picheral, M., Stemmann, L., Poulain, P., 2019. The Seasonal and Inter-Annual Fluctuations of Plankton

Abundance and Community Structure in a North Atlantic Marine Protected Area. *Front Mar Sci.* 6, 214.

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.

Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., Badosa, A., Quintana, X.D., 2006. Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. *EstuarCoastShelfSci.* 67.

Cahuín S, Cubillos L, Ñiquen M. & Escribano R. 2009. Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. *Estuar Coast Shelf Sci* 84: 591–597

Chávez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Ñiquen M. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299: 217–221.

Clarke, K.R., Gorley, R.N., Somerfield, P.J., Warwick, R.M., 2014. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edition. Plymouth, PRIMER-E.

Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, pp. 296.

Correa-Ramírez, M.A., Hormazábal, S., Morales, C.E., 2012. Spatial patterns of annual and interannual surface chlorophyll – a variability in the Peru-Chile Current System. *Progress in Oceanography* 92-95C, 8–17.

Costalago, D. Tirelli & V. Palomino. I. 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions. *J. Sea Res.* 89: 64–72.

Daneri G, Dellarossa V, Quiñones R, Jacob B, Montero P, Ulloa O.2000. Primary production and community respiration in the Humboldt current system off Chile and associated oceanic areas. *Marine EcologyProgress Series.* 197:41–49

Díaz-Astudillo M., G. S. Saldias, J. Letelier & R. Riquelme-Bugueño. 2022. Spatial and interannual variability in the distribution of euphausiid life

stages in the permanent upwelling system off northern Chile. *ICES Journal of Marine Science* (2022), 79(1), 61–75.

Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H. M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. *Marine Science*.

Escribano R, Daneri D, Farías L, Gallardo VA et al. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997–98. El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep-Sea Res II* 51: 2389–2411

Escribano R, Schneider W. 2007. The structure and functioning of the coastal upwelling system off central/ southern Chile. *Progress in Oceanography* 75: 343–347

Fontana, R.E., Elliott, M.L., Largier, J.L., Jahncke, J., 2016. Temporal variation in copepod abundance and composition in a strong, persistent coastal upwelling zone. *Prog. Oceanogr.* 142, 1–16.

González, C., Escribano, R., Hidalgo, P., 2015. Intra-seasonal variation of upwelling and its effects on copepod community structure off central/southern Chile (2002– 2009). *Hydrobiologia*, 1–14.

Griffiths, F. B. G. H. Brown, D.D. Ried & R.R. Parker. 1984. Estimation of sample zooplankton abundance from Folsom splitter sub-samples. *J. Plank. Res.*, 6(5):721-731.

Grinnell, J., 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5, 225–229. Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34, 427–433.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Harris, R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjodal & M. Huntley. 2000. *Zooplankton Methodology manual*. Academic Press. 684 p.

- Hidalgo, P., R. Escribano, O. Vergara, E. Jorquera, K. Donoso & P. Mendoza. 2010. Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep-Sea Research II* 57:2089-2097
- Huggett, R. J. 2004. *Fundamentals of biogeography*. Second edition. Routledge Taylor & Francis Group London and New York. 439 pp.
- López-Baucells A.L. Casanova, X. Puig-Montserrat, A. Espinal, F. Páramo, C. 2017. Flaquer Evaluating the use of *Myotis daubentonii* as an ecological indicator in Mediterranean riparian habitats *Ecol. Indic.*, 74 (2017), pp. 19-27.
- Mackas, D., Galbraith, M., Faust, D., Masson, D., Young, K., Shaw, W., Romaine, S., Trudel, M., Dower, J., Campbell, R., Sastri, A., BornholdPechter, E.A., Pakhomov, E., El-Sabaawi, R., 2013. Zooplankton time series from the strait of georgia: Results from year-round sampling at deep water locations, 1990-2010. *Prog. Oceanogr.* 115, 129–159.
- Mackas, D., Greve W., Edwards, M., Chiba S., Tadokoro, K., Eloire, D., Mazzocchi, M., Batten S., Richardson, A.G., Johnson, C., Head, E., Convers, A. & Pelusol T. 2012. Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: comparing time series of zooplankton phenology. *Progr. Oceanogr.* 97: 31–62.
- Mantua, N.J. 1999. The Pacific Decadal Oscillation. A brief overview for non-specialists, *Encyclopedia of Environmental Change*
- Marinovic B, D.A. Croll, N. Gong, F.P. Chavez y S.R. Benson. 2002. Effects of the 1997–1999 El Nino and La Nina events on zooplankton abundance and euphausiid community composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. *Progress in Oceanography* 54 (2002) 265–277.
- Mauchline, J. 1998. The biology of calanoid copepods. *Advances. Marine. Biology.* 33: 1–710
- Medellín-Mora, J., Escribano, R., Schneider, W., 2016. Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002-2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Prog. Oceanogr.* 142, 17–29.

Miller, C.B. & Wheeler, P. A. 2012. *Biological Oceanography*. Second edition. Wiley-Blackwell. 925 pp.

Montecinos A.& F. Gómez. 2010. ENSO modulation of the upwelling season off southern-central Chile. *Geophysical Research Letters*. 37, 1-15.

Oyarzún, D. & Brierley, C. M. 2019. The Future of Coastal Upwelling in the Humboldt Current from Model Projections. *Climate Dynamics* 52(1–2):599–615.

Pino-Pinuer, P., R. Escribano, P. Hidalgo, R. Riquelme-Bugueño, & W. Schneider. 2014. Copepod Community Response to Variable Upwelling Conditions off Central-Southern Chile during 2002-2004 and 2010-2012. *Marine Ecology Progress Series* 515:83–95.

Richardson, A. J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*. 65: 279–295.

Riquelme-Bugueño, R., Núñez, S., Jorquera, E., Valenzuela, L., Escribano, R. & Hormazábal, S. 2012. The Influence of Upwelling Variation on the Spatially-Structured Euphausiid Community off Central-Southern Chile in 2007-2008. *Progress in Oceanography* 92–95:146–65.

Robinson, L. M., J. Elith, A. J. Hobday, R. G. Pearson, B. E. Kendall, H. P. Possingham, & A. J. Richardson. 2011. Pushing the Limits in Marine Species Distribution Modelling: Lessons from the Land Present Challenges and Opportunities. *Global Ecology and Biogeography* 20(6):789–802.

Sabatès, A. et al. 2006. Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biol.* 12: 2209–2219.

Schlitzer, R. 2021. Ocean Data View, <https://odv.awi.de>

Schneider, W., Fukasawa, M., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., Uchida, H., Kawano, T., Fuenzalida, R., 2007. Spin-up of South Pacific subtropical gyre freshens and cools the upper layer of the eastern South Pacific Ocean. *Geophysical Research Letters* 34.

Shelford, V. E. 1911. Physiological animal geography. *Journal of Morphology*, 22: 551–618.

Sousa, M., Alvarez, I., deCastro, M., Gomez-Gesteira, M., & Dias J.M. 2017. Seasonality of Coastal Upwelling Trends under Future Warming Scenarios along the Southern Limit of the Canary Upwelling System. *Progress in Oceanography* 153:16–23.

Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annu Rev Mar Sci.* 9, 413-444.

Thomas A. 1999. Seasonal distributions of satellite-measured phytoplankton pigment concentration along the Chilean coast. *J Geophys Res* 104: 25877–25890.

Üstün, F., Bat, L., Mutlu, E., 2018. Seasonal variation and taxonomic composition of mesozooplankton in the southern Black Sea (off Sinop) between 2005 and 2009. *Turkish J. Zool.* 42, 541–556.

Verheye, H. M. S. 2000. “Decadal-Scale Trends in the Levels Trophic off System Upwelling Marine Several Across Benguela Southern South.” *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 29(1):30–34.

Wolter, K., & M. S. Timlin, 2011: El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI.ext). *Intl. J. Climatology*, 31, 14pp., 1074-1087. DOI: 10.1002/joc.2336

Xiu, P., Chai, F., Curchitser, E. N. & Castruccio, F. S. 2018. Future Changes in Coastal Upwelling Ecosystems with Global Warming: The Case of the California Current System. *ScientificReports* 8(1):1–9.

ANEXO 1

Año	Zona	Temperatura (°C)				Salinidad (psu)				Oxígeno (ml/L)				Clorofila-a			
		Prom	DS	Min	Max	Prom	DS	Min	Max	Prom	DS	Min	Max	Prom	DS	Min	Max
2003	N	14,1	1,78	10,4	17,7	34,3	0,4	32,8	34,7	5,59	1,18	2,13	7,76	-	-	-	-
	S	15,7	0,96	13,0	17,4	33,5	0,6	30,9	34,6	5,83	0,43	3,94	6,68	-	-	-	-
2004	N	12,9	0,86	11,6	16,0	34,7	0,2	34,0	34,9	4,80	1,33	2,11	7,06	-	-	-	-
	S	14,1	1,64	10,7	17,2	34,2	0,3	33,5	34,7	6,31	0,92	3,33	8,14	-	-	-	-
2005	N	12,2	0,64	11,1	13,7	34,6	0,2	34,3	35,0	4,27	1,30	2,17	7,40	7,37	7,26	1,21	25,87
	S	12,6	1,42	10,7	16,8	34,1	0,3	33,5	34,9	5,71	1,12	2,97	7,50	8,97	6,21	0,94	24,48
2006	N	14,5	1,83	11,6	18,3	34,4	0,3	32,9	34,7	4,44	1,35	1,73	5,96	0,48	0,41	0,05	2,07
	S	14,0	1,77	10,8	16,6	33,7	0,5	31,7	34,5	4,88	0,70	2,70	5,96	0,53	0,48	0,00	2,54
2007	N	13,5	1,09	11,9	16,3	34,2	0,2	33,9	34,6	4,99	1,24	2,51	7,71	-	-	-	-
	S	12,6	1,17	10,6	15,5	33,9	0,4	32,4	34,5	4,84	1,38	1,47	8,29	-	-	-	-
2008	N	14,6	1,76	11,6	17,2	34,2	0,2	33,7	34,5	5,57	0,85	3,07	7,74	3,69	5,92	0,32	29,38
	S	12,3	1,22	10,1	14,8	34,0	0,2	33,5	34,4	5,26	1,66	1,84	7,94	10,88	8,68	0,23	33,14
2009	N	13,6	1,75	11,4	17,4	34,1	0,2	33,4	34,5	3,04	1,35	0,68	6,33	25,58	0,46	24,74	26,25
	S	12,7	1,06	10,6	15,3	34,1	0,4	32,0	34,5	4,69	2,00	1,44	8,04	25,75	0,40	24,06	26,38
2010	N	12,9	0,88	11,1	15,6	34,4	0,2	33,6	34,7	4,13	1,28	1,47	6,78	0,55	0,62	0,05	2,87
	S	12,5	1,56	10,3	16,4	33,9	0,4	32,6	34,5	4,85	1,27	1,83	7,68	0,74	0,93	0,08	4,61
2011	N	14,2	1,06	11,6	16,0	34,3	0,2	33,4	34,5	5,53	1,10	2,59	7,64	4,30	4,13	0,23	22,02
	S	14,6	1,59	10,6	16,9	33,6	0,3	32,8	34,3	5,84	0,95	2,98	7,94	3,45	4,69	0,25	19,98
2012	N	16,8	1,15	13,2	18,7	34,3	0,1	33,9	34,4	5,77	0,68	3,18	7,92	1,13	1,39	0,00	8,29
	S	14,8	1,44	11,5	17,5	34,0	0,4	31,8	34,4	5,58	0,99	2,96	8,15	2,29	2,21	0,00	10,25
2013	N	13,6	1,38	11,6	17,0	34,3	0,1	33,9	34,5	5,00	1,30	1,87	7,85	2,32	2,37	0,31	9,94
	S	13,5	1,69	10,5	16,3	33,9	0,4	33,2	34,5	5,68	1,52	2,63	8,30	5,38	4,76	0,36	17,02
2014	N	13,5	0,74	12,1	16,2	34,5	0,1	34,2	34,6	5,77	1,23	3,59	8,36	8,03	9,55	0,42	39,58
	S	14,1	1,68	10,5	17,8	33,9	0,3	32,6	34,5	5,72	0,86	3,85	8,18	3,27	5,86	0,42	38,46
2015	N	19,3	1,58	15,6	22,0	35,0	0,2	34,8	35,3	2,65	2,37	0,28	7,86	24,93	0,31	24,45	25,75
	S	17,2	1,66	14,4	20,1	34,8	0,1	34,6	35,1	1,33	0,76	0,24	2,98	25,32	0,34	24,80	25,91
2016	N	17,4	1,07	14,6	19,0	34,2	0,2	33,6	34,5	6,35	0,68	4,03	7,31	1,64	2,72	0,15	15,04
	S	15,4	1,50	12,1	18,0	33,8	0,4	32,1	34,5	6,23	1,04	4,04	8,55	4,16	5,89	0,10	25,03
2017	N	13,1	1,33	11,3	17,0	34,3	0,3	33,0	34,9	3,79	1,17	1,68	6,25	4,73	6,82	0,19	35,73
	S	14,4	2,01	10,5	18,1	33,8	0,4	32,8	34,5	5,21	1,26	2,13	7,76	9,38	8,92	0,00	31,38
2018	N	14,4	1,23	11,3	17,3	34,3	0,8	29,5	34,5	5,81	1,49	2,37	8,34	-	-	-	-
	S	12,6	1,36	10,4	15,1	33,9	0,4	32,6	34,4	5,63	1,45	2,35	8,53	-	-	-	-
2019	N	14,4	1,39	12,0	17,4	34,4	0,2	33,7	34,6	5,80	1,29	2,41	8,30	8,27	8,82	0,00	31,31
	S	12,4	1,36	10,2	15,2	34,0	0,6	30,6	34,6	4,93	1,42	1,57	7,32	3,79	3,51	0,20	15,60
2020	N	12,6	0,92	11,0	14,6	34,4	0,4	32,2	34,6	4,16	1,78	1,08	7,52	7,36	5,95	0,33	20,25
	S	12,6	1,46	10,4	16,5	34,1	0,3	33,4	34,5	5,17	1,71	1,53	8,26	4,78	5,47	0,21	26,68

Tabla 1: Estadísticos básicos de variables oceanográficas de toda la serie (2003-2020) en la región de estudio (34°S-40°S).

Group	Cod	Min	Max	Average	Sum	Standard deviation	Variance	Range	Non zero	%
Copéodos	Cop	0,13	61848,96	661,89	1311864	1987,5	3950292,3	61848,8	1982	75,29
Apendicularias	Ape	0,00	2909,24	39,87	79018	166,0	27557,8	2909,2	1316	4,53
Poliquetos	PoL	0,00	4355,21	30,63	60701	205,1	42086,0	4355,2	791	3,48
Sifonóforos	Sip	0,00	2150,46	16,96	33617	79,7	6352,4	2150,5	1209	1,93
Huevos invertebrados	InE	0,00	2717,29	15,95	31621	108,5	11764,1	2717,3	907	1,81
Salpas	Sal	0,00	3249,37	15,92	31554	128,6	16536,6	3249,4	583	1,81
Medusas	Med	0,00	2119,64	14,30	28351	79,7	6355,5	2119,6	1307	1,63
Nauplius	Nau	0,00	2697,34	11,73	23255	78,6	6184,2	2697,3	828	1,33
Zoeas	Zoe	0,00	699,47	9,57	18975	32,2	1034,8	699,5	1578	1,09
Calyptopis	Cal	0,00	923,05	8,61	17060	50,2	2515,5	923,1	795	0,98
Huevos de peces	FiE	0,00	1095,59	8,57	16993	55,8	3117,0	1095,6	759	0,98
Furcilia	Fur	0,00	788,89	6,70	13280	30,7	943,5	788,9	1072	0,76
Quetognatos	Cha	0,00	319,97	6,05	11984	17,8	316,6	320,0	1325	0,69
Anfipodos	Anp	0,00	2139,77	5,50	10895	52,8	2792,2	2139,8	1323	0,63
Eufáusidos	Eup	0,00	370,09	4,48	8882	16,5	272,3	370,1	1089	0,51
Misidáceos	Mis	0,00	699,31	3,28	6492	22,0	485,1	699,3	711	0,37
Cladóceros	Cla	0,00	1370,96	2,88	5709	44,2	1950,7	1371,0	230	0,33
Tomoptéridos	Tom	0,00	269,52	2,79	5520	12,5	155,3	269,5	961	0,32
Larvas										
gastropodos	GasL	0,00	378,77	2,77	5481	16,9	286,0	378,8	492	0,31
Ctenóforos	Cte	0,00	170,91	2,50	4954	10,1	102,8	170,9	857	0,28
Larva de peces	FiL	0,00	263,80	1,56	3092	10,3	106,8	263,8	681	0,18
Larva cipris	CipL	0,00	283,85	1,40	2783	12,0	144,7	283,8	334	0,16
Foraminíferos	For	0,00	513,41	1,11	2191	13,4	178,8	513,4	316	0,13
Estomatópodos	Sto	0,00	143,90	0,99	1956	5,5	30,1	143,9	732	0,11
Ostrácodos	Ost	0,00	47,81	0,84	1668	2,9	8,4	47,8	773	0,10
Megalopas	Meg	0,00	47,61	0,73	1437	3,2	10,2	47,6	626	0,08
Cumáceos	Cum	0,00	238,22	0,67	1329	7,5	55,8	238,2	250	0,08
Pterópodos	Pte	0,00	339,19	0,60	1196	9,3	86,5	339,2	201	0,07
Radiolarios	Rad	0,00	28,57	0,28	545	1,6	2,4	28,6	268	0,03

Tabla 2: Estadística descriptiva para todos los grupos analizados del zooplancton en la serie temporal (2003-2020)