

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**VARIACIÓN INTRA E INTERANUAL DE
ATLANTIDAE (PTEROTRACHEOIDEA) EN LA
COSTA DEL PACÍFICO DE BAJA CALIFORNIA**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS
PRESENTA**

M. en C. María Moreno Alcántara

La Paz, Baja California Sur, diciembre de 2021.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14
REP 2017

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **01** del mes de **Noviembre** del **2021** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada: **"VARIACIÓN INTRA E INTERANUAL DE ATLANTIDAE (PTEROTRACHEOIDEA) EN LA COSTA DEL PACÍFICO DE BAJA CALIFORNIA"** del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	MORENO	Apellido Materno:	ALCÁNTARA	Nombre (s):	MARÍA
-------------------	--------	-------------------	-----------	-------------	-------

Número de registro: **B 1 7 0 7 8 1**

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene **6** % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** ☐ **NO** ☒ **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: *(Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)*

El porcentaje de similitud es muy bajo, por lo que el escrito presentado representa un trabajo completamente original.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

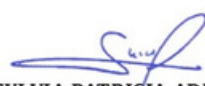
Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** ☒ **SUSPENDER** ☐ **NO APROBAR** ☐ la tesis por **UNANIMIDAD** ☒ o **MAYORÍA** ☐ en virtud de los motivos siguientes:

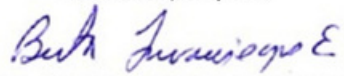
"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS


DR. GERARDO ACEVES MEDINA
Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. JAIME GOMEZ GUTIÉRREZ
Nombre completo y firma


DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ ROSENBERG
Nombre completo y firma


DRA. BERTHA EUGENIA LAVANIEGOS ESPEJO
Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. JOSÉ MARTÍN HERNÁNDEZ AYÓN
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 19 del mes de Noviembre del año 2021

El (la) que suscribe M en C. MARÍA MORENO ALCANTARA Alumno (a) del Programa
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B170781 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. GERARDO ACEVES MEDINA y DRA. BERTHA EUGENIA LAVANIEGOS ESPEJO

y cede los derechos del trabajo titulado:

“VARIACIÓN INTRA E INTERANUAL DE ATLANTIDAE (PTEROTRACHEOIDEA) EN LA
COSTA DEL PACÍFICO DE BAJA CALIFORNIA”

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: maria0328@yahoo.com- mmorenoa1300@alumno.ipn.mx - gaceves@ipn.mx -

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

M en C. MARÍA MORENO ALCÁNTARA

Nombre y firma del alumno

*A mis padres, Antonio y María,
muchas gracias por siempre estar al pendiente,
por apoyarme e impulsarme a ser mejor.*

*A mi hermano, Tony,
siempre habrá un proyecto nuevo.*

*A Gerardo Aceves,
La tercera (tesis) es la vencida.
gracias por todo tu apoyo y enseñanzas.*

*A mis amigos,
gracias por estar siempre al pendiente.*

*A las personas que lean este trabajo,
espero que puedan aprender tanto como yo lo he hecho
y que este trabajo les sea útil.*

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades, personal académico y administrativo del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por todo el apoyo brindado durante mis estudios de doctorado.

A la beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), las Beca Tesis y BEIFI por parte del Instituto Politécnico Nacional (IPN) y la beca otorgada por la Fundación Telmex-Telcel.

A mi director de tesis, Dr. Gerardo Aceves Medina, por aceptar aprender conmigo sobre el mundo de los moluscos holoplanctónicos, siempre motivarme a seguir adelante y enseñarme tanto durante los últimos 13 años. ¡Muchísimas gracias por todo!

A la Dra. Bertha Lavaniegos Espejo, por aceptar colaborar en este proyecto desde sus inicios, así como por todas las facilidades otorgadas para la revisión de muestras en el Laboratorio de Zooplancton del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE).

Al Dr. José Martín-Hernández Ayón, por toda su disponibilidad para que pudiera aprender sobre el sistema de carbono en el océano y por su gran ayuda en el procesamiento de los datos hidrográficos para obtener las variables de pH y aragonita.

Al comité revisor, por su apoyo a lo largo del desarrollo de esta tesis y por todos los comentarios y sugerencias que hicieron que este escrito mejorara.

Al Dr. Reginaldo Durazo, por proporcionarme las imágenes del flujo geostrófico y la anomalía del nivel medio del mar.

Al M. en C. Airam Sarmiento Lezcano, por su ayuda en la obtención de las imágenes satelitales de clorofila a, así como la base del script de R para su procesamiento.

Al Dr. Armando Mendoza Flores, por su ayuda en la separación de muestras de los cruceros de 2013.

A la Beca Mixta de CONACyT y el apoyo otorgado por la Secretaría Académica y de Investigación (SAI) del CICIMAR-IPN, para poder realizar la estancia en el Laboratorio de Zooplancton en el CICESE, Ensenada, Baja California.

Al programa Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL), por los cruceros oceanográficos financiados por los proyectos CONACyT 257125 y 254745 para la obtención de muestras de zooplancton y datos oceanográficos. A los capitanes, tripulación y científicos a bordo de los buques oceanográficos Francisco de Ulloa y Alpha Helix durante los cruceros.

Al Instituto Nacional de la Pesca (INAPESCA), por las muestras obtenidas como parte del proyecto INAPESCA-CICIMAR “Prospección acústica, biología pesquera básica y censos de huevos y larvas de peces, larvas de langosta y paralarvas de calamar de especies de importancia comercial en el noroeste de México”. Al capitán, tripulación y científicos a bordo del Buque de Investigación Pesquera y Oceanográfica (BIPO) en el crucero BIPOCO1412.

A los proyectos de la Secretaría de Investigación y Posgrado (SIP-IPN): SIP-20170916, SIP-2018256, SIP-20194980, SIP-20200686 y SIP-20194980 a cargo del Dr. Gerardo Aceves Medina.

A la Hawaii Malacological Society, SAI y el proyecto SIP-20180383 a cargo de la Dra. Sylvia Patricia A. Jiménez Rosenberg, por el apoyo económico para asistir a la 84th Annual American Malacological Society y la 51st Annual Western Society of Malacologists meeting en Honolulu, Hawaii.

A todas las personas que aportaron a esta tesis, ya sea con alguna discusión, compartiendo sus ideas o simplemente preguntando por ella, ¡muchas gracias!

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	i
ÍNDICE DE TABLAS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
RESUMEN	xv
ABSTRACT	xvi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
ÁREA DE ESTUDIO	8
JUSTIFICACIÓN	12
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS	15
Objetivo general	15
Objetivos particulares	15
MATERIALES Y MÉTODOS	16
Muestreo	16
Caracterización ambiental	17
Caracterización de la comunidad de Atlantidae	21
Asociaciones de especies	22
Relación con las variables ambientales	23
Efecto intra e interanual	24
Análisis de especies indicadoras	25
RESULTADOS	27

Caracterización Ambiental	27
Flujo Geostrófico	27
Diagramas T-S	31
Distribución de la temperatura	33
Distribución de salinidad	35
Distribución de la concentración de oxígeno disuelto	41
Distribución del horizonte de saturación de aragonita	45
Profundidad de la capa de mezcla.....	47
Clorofila a superficial	49
Volumen de zooplancton	49
Caracterización de la comunidad de Atlantidae	52
Composición faunística.....	52
Abundancia.....	54
Distribución.....	55
Asociaciones de especies	77
Relación con las variables ambientales	88
Efecto intra e interanual	109
Análisis de especies indicadoras	117
DISCUSIÓN.....	119
Caracterización ambiental.....	119
Diversidad, distribución y abundancia de Atlantidae	124
Variación intra anual (estacional) de Atlantidae	126
Variación interanual de Atlantidae.....	130
CONCLUSIONES	133
REFERENCIAS	136

Anexo 1. Secciones verticales de transectos latitudinales de variables ambientales	158
Salinidad	158
Anomalía de densidad potencial (σ_t)	165
Oxígeno.....	172
pH	178
Saturación de aragonita (Ω_{arag})	184
Anexo 2. Análisis de correlación de las variables por crucero.	190

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Información general de los cruceros oceanográficos realizados durante 2012-2016.	16
Tabla 2. Ecuaciones empíricas para el cálculo de pH y Ω_{arag} con base en datos de temperatura (T) y concentración de oxígeno disuelto (O_2), donde $\text{O}_{2,r} = 138.46 \mu\text{mol/kg}$ $T_r = 10.28^\circ\text{C}$. Tomado de Alin <i>et al.</i> (2012).	20
Tabla 3. Correlaciones entre los datos estimados y los datos medidos por Feely <i>et al.</i> (2008) para las variables pH y Ω_{arag} de los cruceros IMECOCAL entre los 30 y 300 m de profundidad.	21
Tabla 4. Número de datos, promedio y desviación estándar para las variables físicas por crucero. Las variables en negritas corresponden a las variables que fueron seleccionadas conforme a los criterios establecidos. Los guiones indican los datos no disponibles para el crucero 1412.	26
Tabla 5. Listado taxonómico de las especies de Atlantidae mostrando la suma total de la abundancia estandarizada (número de organismos/1000) y entre paréntesis el valor promedio por crucero en las columnas sombreadas y la abundancia relativa % (en <i>italicas</i>). (+) Nuevo registro para el Pacífico americano, (*) Ampliación de distribución.	53
Tabla 6. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2012. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje. .	88
Tabla 7. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2012. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje. .	91
Tabla 8. Resultados del análisis de correspondencia canónica para febrero de 2013. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje. .	94
Tabla 9. Resultados del análisis de correspondencia canónica para mayo de 2013. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje. .	97
Tabla 10. Resultados del análisis de correspondencia canónica para diciembre de 2014. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.	100

Tabla 11. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2016. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.	103
Tabla 12. Resultados del análisis de correspondencia canónica para abril de 2016. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje	106
Tabla 13. Resultados del análisis de correspondencia canónica para todos los cruceros. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.	109
Tabla 14. Resultados del análisis de correspondencia canónica para los inviernos. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.	111
Tabla 15. Resultados del análisis de correspondencia canónica para los inviernos. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.	114
Tabla 16. Análisis de especies indicadoras. Los renglones resaltados corresponden a las especies cuyo porcentaje de IV fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$). Enero de 2012 (1201), marzo de 2012 (1203), febrero de 2013 (1302), mayo de 2013 (1305), diciembre de 2014 (1412), enero de 2016 (1601), abril de 2016 (1604).	118
Tabla 17. Análisis de especies indicadoras por estaciones del año. Los renglones resaltados corresponden a las especies cuyo IV fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$).	118

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama esquemático de la distribución de masas de agua, flujo superficial de la Corriente de California (flechas continuas) y flujo subsuperficial (200 m) de la Corriente Subsuperficial de California (flechas punteadas) en la costa occidental de la Península de Baja California en primavera-verano (A) y otoño-invierno (B). Las flechas indican la dirección del flujo. ASA: Agua Subártica, AStS: Agua Subtropical Superficial, ATS: Agua Tropical Superficial. Modificado de Durazo <i>et al.</i> , 2010; Durazo, 2015.	9
Figura 2. Zona de estudio mostrando las líneas (100-120) y estaciones (30-60) de muestreo. Los símbolos indican los cruceros IMECOCAL (●)1201, (○)1203, (△)1302, (▽)1305, (◇)1601, (□)1604 y BIPOCO (+)1412.	13
Figura 3. Perfiles verticales de concentración de oxígeno disuelto (A) y AOU (B) para los siete cruceros (gradiente de colores). Los círculos negros representan los datos medidos para las líneas 100 y 120 (Feely <i>et al.</i> , 2008).	19
Figura 4. Flujo geostrófico (→) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. enero de 2012; B. marzo de 2012. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.	28
Figura 5. Flujo geostrófico (→) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. febrero de 2013; B. mayo de 2013. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.	29
Figura 6. Flujo geostrófico (→) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) en diciembre de 2014. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.	30
Figura 7. Flujo geostrófico (→) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. enero de 2016; B. abril de 2016. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.	31
Figura 8. Diagramas T-S de los cruceros. A. enero (1201) y marzo (1203) de 2012; B. febrero (1302) y mayo (1305) de 2013; C. diciembre de 2014 (1412); D. enero (1601) y abril (1604) de 2016. ATS: Agua Tropical Superficial; AStS: Agua Subtropical Superficial; ATr: Agua Transicional; ASsE: Agua Subsuperficial	

Ecuatorial; ASA: Agua Subártica; AIPN: Agua Intermedia del Pacífico Norte; APP: Agua Profunda del Pacífico. Los contornos numerados representan isolíneas de densidad. Las líneas gruesas continuas representan el promedio por crucero.....	32
Figura 9. Distribución de la temperatura a 10 m de profundidad por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). Las líneas numeradas representan las isotermas en intervalos de 1° C. .	34
Figura 10. Distribución de la salinidad a 10 m de profundidad por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). Se resaltan las isohalinas de 34.0 y 34.3.....	37
Figura 11. Distribución de la isohalina de 34.0 como indicadora de la profundidad de Agua Subártica (ASA), por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).....	38
Figura 12. Distribución de la isohalina de 34.3 como indicadora de la profundidad de Agua Subsuperficial Ecuatorial (ASsE), por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	39
Figura 13. Secciones verticales latitudinales de salinidad durante diciembre de 2014 (1412) en los primeros 500 m de profundidad. Las isohalinas de 34 y 34.3 se resaltan para representar salinidad del Agua Subártica (ASA) y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial (ASsE), respectivamente.	40
Figura 14. Profundidad (m) del horizonte de hipoxia representado por la oxipleta de 60 $\mu\text{mol/kg}$. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).	43
Figura 15. Profundidad (m) del horizonte de suboxia representado por la oxipleta de 20 $\mu\text{mol/kg}$. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).	44

Figura 16. Profundidad (m) del horizonte de saturación de aragonita ($\Omega_{\text{arag}} = 1$) en los cruceros: A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).	46
Figura 17. Profundidad de la capa de mezcla (m) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	48
Figura 18. Imágenes satelitales mensuales de concentración de clorofila <i>a</i> (mg/m ³) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	50
Figura 19. Distribución del volumen de zooplancton (ml/1000 m ³) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	51
Figura 20. Número de especies encontradas en cada uno de los cruceros analizados.	54
Figura 21. Abundancia relativa (%) por crucero de todas las especies encontradas.	55
Figura 22. Distribución de <i>Atlantidae</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	58
Figura 23. Distribución de <i>Atlanta californiensis</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	59
Figura 24. Distribución de <i>Atlanta oligogyra</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	60

Figura 25. Distribución de <i>Atlanta peronii</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	61
Figura 26. Distribución de <i>Atlanta fragilis</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	62
Figura 27. Distribución de <i>Protatlanta souleyeti</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).....	63
Figura 28. Distribución de <i>Atlanta lesueurii</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	64
Figura 29. Distribución de <i>Atlanta inflata</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	65
Figura 30. Distribución de <i>Atlanta helicinoidea</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	66
Figura 31. Distribución de <i>Atlanta brunnea</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	67
Figura 32. Distribución de <i>Atlanta</i> sp. 1 por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	68
Figura 33. Distribución de <i>Atlanta turriculata</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	69
Figura 34. Distribución de <i>Atlanta rosea</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	70

Figura 35. Distribución de <i>Atlanta inclinata</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	71
Figura 36. Distribución de <i>Atlanta tokiokai</i> por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	72
Figura 37. Riqueza de especies (S) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). La escala señala el número de especies por estación.	74
Figura 38. Diversidad de Shannon ($H' \log_2$) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	75
Figura 39. Equidad de Pielou (J) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).	76
Figura 40. Dendrograma de dos vías para enero de 2012, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte (número en negritas) en el dendrograma de estaciones, las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	81
Figura 41. Dendrograma de dos vías para marzo de 2012, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los	

recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	82
Figura 42. Dendrograma de dos vías para febrero de 2013, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	83
Figura 43. Dendrograma de dos vías para mayo de 2013, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	84
Figura 44. Dendrograma de dos vías para diciembre de 2014, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	85
Figura 45. Dendrograma de dos vías para enero de 2016, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en	

negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadrículada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	86
Figura 46. Dendrograma de dos vías para abril de 2016, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadrículada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.	87
Figura 47. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	89
Figura 48. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2012, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	90
Figura 49. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para marzo de 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	92
Figura 50. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para marzo de 2012, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	93
Figura 51. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para febrero 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	95
Figura 52. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para febrero 2013, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	96

Figura 53. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para mayo de 2013, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	98
Figura 54. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para mayo 2013, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	99
Figura 55. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para diciembre de 2014, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	101
Figura 56. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para diciembre de 2014, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	102
Figura 57. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2016, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	104
Figura 58. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2016, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	105
Figura 59. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para abril de 2016, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).	107
Figura 60. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para abril de 2016, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	108
Figura 61. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para todas las estaciones muestreadas (círculos) para cada uno de los cruceros (colores) y variables ambientales (vectores, 2x).	110
Figura 62. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para los inviernos, mostrando las estaciones muestreadas (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	112

Figura 63. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para los inviernos, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	113
Figura 64. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para las primaveras, mostrando las estaciones muestreadas (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	115
Figura 65. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para las primaveras, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).	116

RESUMEN

La familia Atlantidae es un grupo de gasterópodos holoplanctónicos que habitan en los primeros ~250 m de la columna de agua. Poseen una concha de aragonita, y por lo cual podrían verse afectados a largo plazo por la acidificación del océano. Sin embargo, el conocimiento sobre la variación de su distribución y abundancia con respecto a cambios ambientales es escaso. En el Sistema de la Corriente de California, los cambios más marcados en el ambiente y en la composición de especies planctónicas se dan entre invierno y primavera, principalmente relacionados a surgencias y distribución de masas de agua. Otros cambios ambientales importantes son interanuales, relacionados con el ENSO (La Niña 2010-2012, El Niño 2015-2016) y las ondas cálidas marinas (2013-2015). El objetivo fue determinar la composición de especies y el efecto de la variabilidad ambiental intra e interanual que afectan la distribución y abundancia de las especies de Atlantidae en la costa Pacífico de Baja California entre 2012 y 2016. El estudio se basó en cuatro cruceros oceanográficos realizados en invierno y tres en primavera, analizando 284 muestras de zooplankton. Se encontraron 13 especies y una potencial nueva especie. *Atlanta fragilis* y *A. rosea* representaron nuevos registros para el Pacífico Americano. *A. helicinoidea*, *A. brunnea* y *A. tokiokai* representaron ampliaciones del rango de distribución hacia el norte. Los inviernos fueron más diversos que las primaveras, con el máximo de especies durante las anomalías cálidas asociadas a la onda cálida marina 2013-2015 y El Niño 2015-2016. *A. californiensis* fue la más abundante, principalmente en primavera y su abundancia relativa decreció con las anomalías cálidas, incrementándose la de especies de afinidad tropical/subtropical. Mediante análisis de correspondencia canónica se determinó que la distribución en invierno se correlacionó con factores físicos (temperatura, salinidad y masas de agua), donde *A. lesueurii*, *A. inflata* y *A. helicinoidea* fueron especies indicadoras de advección de agua subtropical desde el suroeste del área de estudio. En primavera su distribución se correlacionó con factores químicos (hipoxia y horizonte de saturación de Ω aragonita). Las diferencias en la estructura de la comunidad, así como la respuesta rápida a la presencia de agua subsaturada de Ω aragonita y condiciones de hipoxia, y su afinidad a masas de agua, muestran que los atlántidos son buenos indicadores de cambios ambientales estacionales e interanuales y demuestran su potencial como indicadores de acidificación y desoxigenación en el sur del Sistema de la Corriente de California.

ABSTRACT

The family Atlantidae is a group of holoplanktonic gastropods that inhabit the first ~250 m of the water column. They have an aragonitic shell and therefore could be affected in the long term by ocean acidification. However, the knowledge about the variation of its distribution and abundance regarding environmental changes is scarce. In the California Current System, the strongest seasonal changes in plankton species composition and environmental conditions, occur between winter and spring, mainly related to upwelling and water masses distribution. Other important environmental changes happen in the interannual scale, related to ENSO (La Niña 2010-2012, El Niño 2015-2016) and marine heat waves (2013-2015). The aim was to determine the species composition and the effect of the intra and interannual environmental variability that affect the distribution and abundance of Atlantidae species on the Pacific coast off Baja California, between 2012 and 2016. The study was based on four oceanographic cruises carried out in winter and three in spring, where 284 zooplankton samples were analyzed. Thirteen species and one potential new species were found, of which *Atlanta fragilis* and *A. rosea* represented new records for the American Pacific. *A. helicinoidea*, *A. brunnea* and *A. tokiokai* represented range extensions to the north. Winters were more diverse than springs, where the maximum number of species were observed during the warm anomalies associated with the 2013-2015 marine heat wave and El Niño 2015-2016. *A. californiensis* was the most abundant, mainly in spring and its relative abundance decreased with the warm anomalies, where that of species with tropical / subtropical affinity increased. Through canonical correspondence analysis it was determined that their distribution in winter was correlated with physical factors (temperature, salinity and water masses), where *A. lesueurii*, *A. inflata* and *A. helicinoidea* were indicator species of subtropical water advection from the southwest of the study area. In spring, its distribution was correlated with chemical factors (hypoxia and Ω aragonite saturation horizon). Differences in the community structure, as well as the rapid response to the presence of Ω aragonite undersaturated waters and hypoxic conditions, and its affinity to water masses, show that the atlantids are good indicators of seasonal and interannual environmental changes and demonstrate their potential as indicators of acidification and deoxygenation in the southern California Current System.

INTRODUCCIÓN

Los moluscos gasterópodos de la familia Atlantidae, comúnmente denominados atlántidos (Wall-Palmer *et al.*, 2016c), se clasifican dentro de la superfamilia Pterotracheoidea (Bouchet *et al.*, 2017, MolluscaBase, 2021). Poseen una concha de aragonita y/o conquiolina donde el organismo se puede retraer completamente, la cual tiene una espiral dextrógira menor a 14 mm de diámetro que en el exterior presenta una quilla de doble lamela (Lalli & Gilmer, 1989; Wall-Palmer *et al.*, 2016c). Estos organismos son dioicos y se encuentran adaptados morfológicamente a la vida pelágica, debido a ello, sus cuerpos son alargados y transparentes. Además, el pie se encuentra modificado en una aleta natatoria ventral aplanada lateralmente y contiene un opérculo. En la porción anterior del cuerpo tienen un par de ojos complejos y una proboscis móvil, la cual contiene la masa bucal y la rádula (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel, 1996; Richter & Seapy, 1999; Seapy, 2009). Se caracterizan por tener un ciclo de vida completamente pelágico (holoplanctónico), habitan principalmente en los primeros ~250 m de la columna de agua y su desplazamiento horizontal se rige principalmente por la dirección y rapidez de las corrientes (Lalli & Gilmer, 1989; Wall-Palmer *et al.*, 2018b).

Los atlántidos son alimento de peces pelágicos mayores (dorado, atún aleta amarilla), salmones y medusas, entre otros. A su vez, son carnívoros y depredan copépodos, ictioplancton, pterópodos y algunos otros atlántidos (Ralph, 1957; Russell, 1960; Newman, 1990; van der Spoel, 1996). Debido a que realizan migraciones verticales diarias (Lalli & Gilmer, 1989; Wall-Palmer *et al.*, 2016c; Wall-Palmer *et al.*, 2018b), son parte de la transferencia de energía en la columna de agua (Lalli & Parsons, 1997; Wall-Palmer *et al.*, 2016c) y en el sistema del carbono como parte de la bomba biológica en el océano (Bednaršek *et al.* 2012).

La familia Atlantidae actualmente incluye tres géneros (*Atlanta*, *Protatlanta* y *Oxygyrus*) con 24 especies nominales (MolluscaBase, 2021), de las cuales 22 se distribuyen en el Océano Pacífico (Wall-Palmer *et al.*, 2016a; Wall-Palmer *et al.*, 2016b, Moreno-Alcántara *et al.*, 2017; Wall-Palmer *et al.*, 2018a; Moreno-Alcántara, 2019; Wall-Palmer *et al.*, 2019). La mayoría de las especies son de afinidad tropical

o subtropical (Lalli & Gilmer, 1989; van der Spoel, 1996), pero cerca de dos tercios de las especies se han registrado en zonas transicionales y templadas en el hemisferio norte (McGowan, 1967; Wall-Palmer *et al.*, 2016a; Wall-Palmer *et al.*, 2016c; Moreno-Alcántara, 2019). Sin embargo, en muchas áreas como el sur del Océano Atlántico e Índico y gran parte del Océano Pacífico, los atlántidos han sido poco estudiados (Richter & Seapy, 1999; Wall-Palmer *et al.*, 2016c). Hasta el momento se desconoce cómo varía la distribución y abundancia de las especies con los cambios intra e interanuales del ambiente. Aun así, se conoce que los atlántidos responden rápidamente a los cambios ambientales (Cummings & Seapy, 2003; Xu & Li, 2005; Xu, 2007), lo que hace que sean útiles indicadores del ambiente epipelágico (Furnestin, 1979).

El Sistema de la Corriente de California (SCC) fluye a lo largo la costa oeste de Norteamérica, desde ~48°N (Isla Vancouver, Canadá) hasta el sur de la Península de Baja California, México (23°N; Sverdrup *et al.*, 1942; Longhurst, 2007). Se caracteriza por una alta producción primaria y secundaria derivada de surgencias costeras forzadas por vientos (Barber, 2001; Longhurst, 2007), y presenta variabilidad ambiental estacional y de largo plazo (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2014; McClatchie, 2014; Holsman *et al.*, 2018).

Frente a la costa occidental de la Península de Baja California (COPBC), se encuentra el flujo de la porción sur del SCC. Esta zona es una de las regiones más productivas a nivel mundial (Lynn & Simpson, 1987; Lluch-Belda, 2000). Además, para distintos grupos zooplanctónicos, la región media de la península, frente a Punta Eugenia, se reconoce como una zona donde convergen complejos faunísticos de aguas templadas y cálidas y del Pacífico Central (McGowan, 1961; Pitz *et al.*, 2020). La frontera que separa ambos grupos se desplaza latitudinalmente con los cambios ambientales intra e interanuales, así como con eventos climáticos anómalos de distintas escalas temporales (Hernández-Rivas *et al.*, 2000; Lavaniegos *et al.*, 2003; Durazo, 2015; Aceves-Medina *et al.*, 2018).

El Pacífico Noreste está sujeto a variabilidad climática de diversas escalas espacio-temporales. En la presente investigación el enfoque es hacia las escalas

estacional e interanual. Desde finales de primavera del 2010 y hasta la primavera del 2012, prevalecieron condiciones “La Niña” (LN; NOAA, 2021). En dicho periodo, se presentaron en el SCC temperaturas anómalamente frías, las cuales disminuyeron hacia la primavera de 2012 (Bjorkstedt *et al.*, 2011, 2012). Posteriormente, entre otoño de 2013 y primavera de 2015, se observó una onda cálida marina inicialmente denominada como “La Mancha” (“The Blob”), la cual afectó una amplia región del Pacífico Noreste (Bond *et al.*, 2015; Di Lorenzo & Mantua, 2016) y en su máxima intensidad presentó anomalías térmicas positivas sostenidas de 2.56°C (Hobday *et al.*, 2018). Esta onda cálida marina afectó inicialmente la región del Golfo de Alaska y el norte de la SCC. Sin embargo, en primavera del 2014, su efecto se extendió hasta la costa occidental de la Península de Baja California (COPBC), persistiendo en la zona hasta primavera de 2015. (Kintish, 2015; Leising *et al.*, 2015; Peterson *et al.*, 2015a, 2015b, 2016; Zaba & Rudnick 2016). Aunado a ello, en primavera de 2015 comenzó a desarrollarse un evento “El Niño” (EN), el cual ha sido uno de los más intensos y prevaleció hasta el verano de 2016 (Schiermeier, 2015; McClatchie *et al.*, 2016; Thompson *et al.*, 2017). EN 2015-2016 se sumó a los efectos de la onda cálida marina, contribuyendo a que fuera un evento significativo de calentamiento extremo trianual (2014-2016), y es considerado como el periodo trianual más cálido del que se tiene registro desde 1920 (McClatchie *et al.*, 2016; Jacox *et al.*, 2018).

A largo plazo, el cambio climático ha provocado, además de un calentamiento progresivo, la disminución del pH y la concentración de iones carbonato en el océano debido a la absorción de dióxido de carbono (CO₂) atmosférico, este proceso se conoce como “acidificación del océano” (Gatusso & Hansson, 2011; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2014). Al disminuir la concentración de carbonatos, se reduce la estabilidad (estado de saturación) del carbonato de calcio mineral en sus formas calcita y aragonita, las cuales son utilizadas en estructuras calcáreas en diversos organismos marinos, como es el caso de los moluscos holoplanctónicos (Orr, 2011; Zeebe & Ridgeway, 2011). El estado de saturación (Ω) es la proporción entre la cantidad de iones observados de un carbonato con la cantidad de iones esperados en equilibrio. El agua de mar se dice que se encuentra en equilibrio

cuando $\Omega = 1$ y cuando es mayor a esto, indica que hay exceso de carbonatos, lo cual promueve la precipitación de carbonatos en los organismos que lo requieren. Cuando $\Omega < 1$, se dice que el agua se encuentra subsaturada con respecto al carbonato (corrosiva) y se promueve la disolución de estructuras calcáreas (Gatusso & Hansson, 2011).

En las últimas décadas se ha observado que la profundidad del horizonte de saturación de aragonita ($\Omega_{\text{arag}} \geq 1$; HSA) es cada vez más somera (Feely *et al.*, 2002, 2008, 2012; Bahri *et al.*, 2018). En el SCC se calculó que el HSA que se encontraba a ~350 m en la región oceánica y ~300 m en la región costera en 1750 y se había elevado hasta los ~200 m de profundidad para 2005. Además, se proyectó que para el año 2050, éste se elevará hasta ~100-150 m (Hauri *et al.*, 2009; Feely *et al.*, 2012; Gruber *et al.*, 2012). Sin embargo, actualmente se han encontrado ya aguas subsaturadas con respecto a aragonita cercanas a la superficie (Feely *et al.*, 2008; Hauri *et al.*, 2009; Bednaršek *et al.*, 2014; McLaughlin *et al.*, 2018; Mekkes *et al.*, 2021). Esto afecta negativamente la formación de conchas de aragonita y la supervivencia de los pterópodos, que también son moluscos holoplanctónicos epipelágicos (Fabry *et al.*, 2008; Bednaršek *et al.*, 2012, 2014, 2017; Mekkes *et al.*, 2021). Adicionalmente, la acidificación del océano modifica la distribución, abundancia y riqueza de especies de moluscos holoplanctónicos (Bednaršek & Ohman, 2015; Bednaršek *et al.*, 2016). Estos efectos negativos se ha observado que también afecten a otros organismos calcificantes tanto planctónicos (foraminíferos y cocolitofóridos) como bentónicos (bivalvos, gasterópodos, crustáceos, equinodermos, corales, algas calcificantes, poliquetos), algunos de ellos con importancia pesquera y comercial (Kleypas *et al.*, 2006; Fabry *et al.* 2008; Ries *et al.*, 2009; Turley, 2013).

El presente trabajo tiene como objetivo determinar la composición de especies de la familia Atlantidae que habitan en el norte de la COPBC, y cuáles son las diferencias en la estructura de la comunidad en distintas estaciones del año y su relación con las variables ambientales, bajo los diferentes escenarios de anomalías

ambientales asociadas a la onda cálida marina y EN que se presentaron en el periodo de 2012 a 2016.

ANTECEDENTES

La investigación enfocada a la familia Atlantidae en el Océano Pacífico es escasa (Wall-Palmer *et al.*, 2016a). Aunque la región del SCC es una de las zonas más estudiadas del Pacífico Este (Longhurst, 2007), el estudio de los atlántidos es aún limitado, donde solo ocho estudios han sido enfocados o han tomado en cuenta a estos organismos.

McGowan (1967) realizó los primeros registros de la familia Atlantidae en el Pacífico Noreste, así como el análisis de su distribución y abundancia entre la bahía de San Francisco, EUA, y Punta Eugenia, Baja California Sur, México. Registró a las especies *Atlanta peronii*, *A. lesueurii*, *A. inflata*, *A. gaudichaudi*, *A. inclinata*, *A. turriculata* y *Atlanta* spp., siendo en ésta última donde incluyó todos los organismos que no pudieron ser identificados a nivel de especie ya fuera por estar dañados y/o por presencia de disolución de las conchas o porque su morfología no coincidía con ninguna de las especies nominales descritas hasta entonces.

Sánchez-Hidalgo y Anda (1989) registró a *A. peronii* como una especie abundante en la COPBC, desde Punta Baja, hasta Bahía Magdalena, presentando un máximo de abundancia en zonas costeras de Bahía Vizcaíno y al norte de Bahía Magdalena.

Seapy & Richter (1993) describieron a *A. californiensis* en el sur de California y la catalogaron como una especie de afinidad templada muy abundante en la zona de transición del Pacífico Norte, donde en ocasiones era la única especie presente, y propusieron que la mayoría de los organismos que McGowan (1967) no había podido identificar, correspondían a esta especie.

Cummings & Seapy (2003), a partir de muestras de zooplankton recolectadas mensualmente de abril de 1989 a abril de 1990 en la cuenca de San Pedro en el sur de California, observaron que *A. californiensis* era la especie más abundante y la única que encontraron en la mayoría de las muestras. La abundancia de *A.*

californiensis presentó variabilidad mensual: se incrementó hacia finales de primavera, hasta alcanzar un máximo en verano, disminuyendo en gran medida hacia otoño y llegando a un mínimo en invierno e incrementando nuevamente en primavera. Relacionaron el patrón de abundancia a los cambios estacionales de la intensidad del flujo de la Corriente de California y del remolino del Sur de California. Además, confirmaron la afinidad de *A. californiensis* como especie epipelágica transicional. *A. peronii* también estuvo presente, sin embargo, únicamente encontraron tres organismos en el año que duró el estudio (Cummings & Seapy, 2003).

En el estudio más reciente a nivel específico, Aceves-Medina *et al.* (2020) analizaron la distribución y abundancia de atlántidos de la zona económica exclusiva mexicana, desde Tijuana, B.C. hasta Cabo San Lucas, B.C.S, durante verano-otoño de 2015, periodo asociado a las anomalías cálidas a causa de la onda cálida marina 2013-2015 y EN 2015-2016. Ellos encontraron tres grupos de especies: uno al sur de Punta Eugenia compuesto de especies tropicales-subtropicales conformado por *A. oligogyra*, *A. inflata*, *A. helicinoidea*, *A. rosea*, *A. fragilis*, *A. peronii*, *A. turriculata* y *Protatlanta souleyeti*; otro en la región costera al norte de Punta Eugenia dominado por *A. californiensis*; y un tercero en la región oceánica al norte de Punta Eugenia caracterizado por especies afines a aguas cálidas (*Atlanta* sp. 1, *A. echinogyra*, *A. plana*, *A. frontieri*, *A. gibbosa* y *Oxygyrus inflatus*). Concluyeron que la distribución de los atlántidos está definida por las corrientes y masas de agua, y que los atlántidos son indicadores del ambiente en el área de estudio.

A nivel de género, Ohman *et al.* (2009) analizaron la variación multidecadal del holozooplankton calcáreo (incluyendo al género *Atlanta*) frente a California entre las primaveras de 1951 hasta 2009. Ellos observaron que la abundancia de atlántidos fue mayor en la región sur que en la central, y que, aunque su abundancia tuvo una variabilidad interanual considerable en cada región, no se observaron cambios notables a largo plazo, por lo que concluyeron que la elevación del HSA en

la columna de agua no había tenido aún efectos negativos en la abundancia poblacional en esta región entre 1951-2009.

Molina-González *et al.* (2018) analizaron la variación estacional e interanual de *Atlanta* spp en la COPBC durante 2006 a 2008, en un transecto latitudinal localizado a 60-90 km alejado de la costa. Observaron que hubo diferencias intra-anales en la abundancia de *Atlanta* spp., siendo mayor en verano, intermedia en otoño y menor el invierno y primavera. Además, la abundancia tuvo un máximo en 2008 y disminuyó durante periodos con anomalías térmicas negativas. Ellos no observaron gradientes latitudinales o temporales reconocibles a nivel de género. Por otra parte, mencionan que la mayor abundancia de *Atlanta* spp. en 2008 se relacionó con la presencia de altos valores de pH (8.0–8.3) lo que probablemente favorece el proceso de calcificación de sus conchas.

Bednaršek & Ohman (2015) consideraron los patrones de distribución vertical de moluscos holoplanctónicos en la región del sur de California, comparando ambos lados de un frente termo-halino asociado a un remolino anticiclónico. Encontraron una comunidad compuesta por *Atlanta californiensis* y a los pterópodos *Peracle trispinosa*, *Heliconoides inflatus*, *Cavolinia uncinata*, *Limacina helicina*, *Clio pyramidata*, *L. bulimoides* y *L. trochiformis*. Ellos observaron que, dentro del remolino, el HAS se encontraba a 200 m de profundidad, mientras que al este del remolino (hacia la costa) este mismo horizonte fue más somero (~ 100 m). En ambos lados del frente termo-halino, la mayor abundancia de los pterópodos estuvo por encima de dicho horizonte y *A. californiensis* únicamente se encontró en baja abundancia y por encima de los 75 m, por lo que no pudieron determinar el efecto del HSA en su distribución. En el caso de *L. helicina* detectaron disolución superficial y parcial de las conchas los organismos de todas las profundidades, incluso cuando $\Omega_{ar} > 2$. La disolución de la concha fue proporcional a la profundidad de obtención de los organismos, aumentando con una menor saturación de aragonita.

En estudios realizados en otras regiones del Océano Pacífico se han observado cambios estacionales en la riqueza, distribución y abundancia de atlántidos, como respuesta a cambios en la temperatura asociados a la dinámica

oceanográfica en Australia (Newman 1990), Este del Mar de China (Xu & Li ,2005; Xu ,2007), Oahu, Hawaii (Seapy ,2008), Golfo de California (Angulo-Campillo, 2009; Angulo-Campillo *et al*, 2011) y Golfo de Tehuantepec (Moreno-Alcántara 2012; Moreno-Alcántara *et al.*, 2014). También se ha observado que en general se encuentran distribuidos en mayor abundancia en la zona oceánica donde su distribución puede ser afectada por remolinos de mesoescala (Angulo-Campillo, 2009; Moreno-Alcántara, 2012). Sin embargo, también se han registrado algunas especies que pueden llegar a ser altamente abundantes en la zona costera (Newman 1990; Xu & Li ,2005; Xu ,2007; Seapy ,2008; Angulo-Campillo, 2009; Moreno-Alcántara 2012).

ÁREA DE ESTUDIO

En la COPBC se encuentra la porción más sureña del SCC, compuesto por: 1) la Corriente de California (CC), que puede encontrarse desde superficie hasta 300 m de profundidad con dirección al ecuador y una velocidad promedio de ~0.1 m/s; 2) la Corriente Subsuperficial de California (CU) originada en el Pacífico Ecuatorial Este y tiene un flujo hacia el polo a lo largo de la pendiente continental, entre los 100 y 400 m de profundidad y por 3) la Contracorriente de California (CCC) que es superficial y costera, con una estacionalidad intermitente encontrada principalmente hacia el norte de Baja California y EUA (Fig 1; Hickey, 1979; Lynn & Simpson, 1987; Hickey & Royer, 2001; Durazo *et al.*, 2005; McClatchie, 2014).

Las propiedades hidrográficas del SCC están determinadas por tres masas de agua principales (Fig. 1). El Agua Subártica del Pacífico (ASA) penetra en la CC cerca de los 48°N y se caracteriza por tener baja temperatura (8-21°C) y salinidad (33.0–34.0) de acuerdo con Durazo & Baumgartner (2002), valores de pH >7.7 (Juárez-Colunga *et al.*, 2010), así como altas concentraciones de oxígeno disuelto (> 100 µmol/kg; Alin *et al.*, 2012) y nutrientes (Lynn & Simpson, 1987). El Agua del Pacífico Central Noreste, también denominada Agua Subtropical Superficial (AStS) es cálida (20-28 °C) y salina (>34.4), con baja concentración de oxígeno disuelto y nutrientes, y entra al SCC por el oeste-suroeste (Lynn & Simpson, 1987; Durazo & Baumgartner, 2002). El Agua Ecuatorial del Pacífico se forma en el Pacífico Tropical

Oriental, conocida como Agua Subsuperficial Ecuatorial (ASsE), se incorpora en la CU desde el sur y presenta temperaturas de 8-15°C y alta salinidad (>34.3), pH < 7.5 (Juárez-Colunga *et al.*, 2010), baja concentración de oxígeno disuelto (< 100 µmol/kg; Alin *et al.*, 2012) y es rica en nutrientes. El ASA y el ASsE se mezclan en la profundidad (> 200 m) y genera el Agua de Surgencia o Agua Transicional (ATr), la cual es fría, salina y rica en nutrientes, con baja concentración de oxígeno (Lynn & Simpson, 1987; Emery, 2001; Durazo & Baumgartner, 2002; Longhurst, 2007; Juárez-Colunga *et al.*, 2010; Alin *et al.*, 2012). El SCC, al estar sujeto a gran actividad oceanográfica, como las surgencias, y procesos biológicos como la fotosíntesis y la respiración, se caracteriza por tener bajos valores de pH y de Ω_{arag} , los cuales varían ampliamente en tiempo y espacio (Hauri *et al.*, 2013).

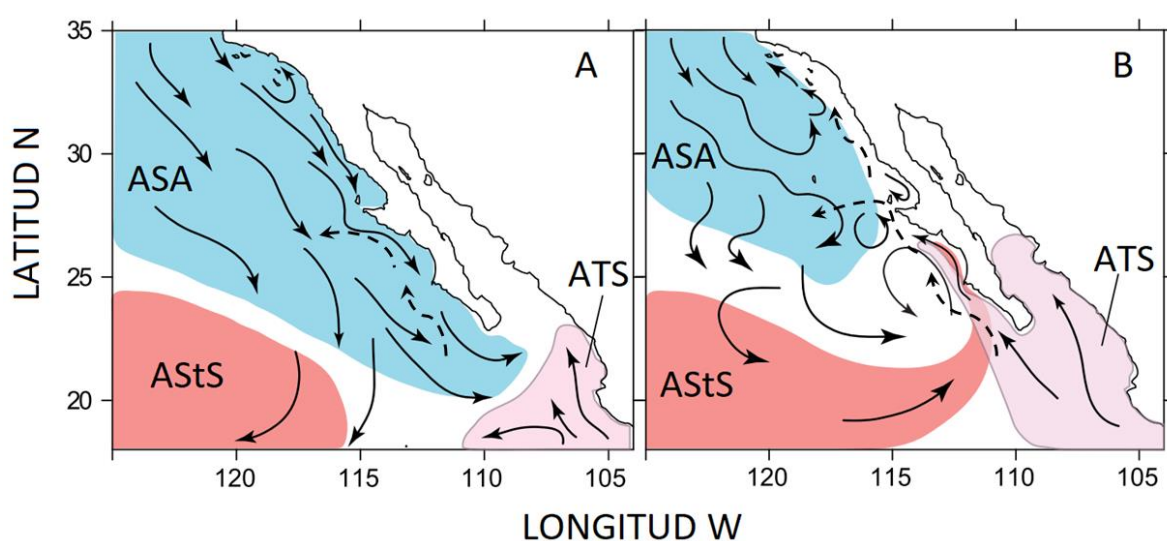


Figura 1. Diagrama esquemático de la distribución de masas de agua, flujo superficial de la Corriente de California (flechas continuas) y flujo subsuperficial (200 m) de la Corriente Subsuperficial de California (flechas punteadas) en la costa occidental de la Península de Baja California en primavera-verano (A) y otoño-invierno (B). Las flechas indican la dirección del flujo. ASA: Agua Subártica, AStS: Agua Subtropical Superficial, ATS: Agua Tropical Superficial. Modificado de Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015.

El SCC es un sistema dinámico que presenta variaciones estacionales dependientes de la corriente geostrófica que fluye hacia el sur, el régimen estacional de vientos dominado por el centro de alta presión del Pacífico Norte y el de baja

presión de las Aleutianas, así como por la topografía y batimetría de la región (Longhurst, 2007). En invierno, la baja presión de las Aleutianas favorece vientos con dirección norte, mientras que en primavera-verano el centro de alta presión del Pacífico Norte se refuerza, lo que propicia fuertes vientos con dirección sur (Huyer, 1983; Checkley & Barth, 2009). Debido al cambio estacional en el patrón de vientos a lo largo de la costa, las corrientes y las propiedades del agua del SCC también sufren cambios (Hickey & Royer, 2001). Los vientos del noroeste contribuyen al fortalecimiento de la CC y a la intensificación de las surgencias a lo largo de la costa durante primavera (marzo-abril), mientras que la CU es débil o casi inexistente y se intensifica hasta finales de primavera. En verano (julio), el flujo de la CC llega a su máxima intensidad, mientras que en otoño e invierno se mantiene el flujo hacia el ecuador, pero su intensidad disminuye considerablemente, permitiendo el ingreso de agua subtropical hacia la costa. El flujo de la CU se intensifica de octubre a febrero y puede llegar a encontrarse en la superficie en periodos de mínimo forzamiento por el viento; este flujo costero se encuentra mejor organizado en enero (Sverdrup *et al.*, 1949; Roden, 1971; Lynn & Simpson, 1987; Lynn *et al.*, 2003; Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015).

El máximo cambio en la intensidad de las corrientes y las propiedades hidrográficas en el SCC ocurre entre invierno y primavera (Hickey & Royer, 2001). La transición entre condiciones contrastantes de invierno y primavera es rápida y se ha documentado que usualmente ocurre a finales de marzo y principios de abril en el sur de California. Sin embargo, esta transición puede darse entre 10 y 50 días antes en el extremo sur del SCC (Lynn *et al.*, 2003; Holt & Mantua, 2009).

Las surgencias costeras son débiles en la región de la Península de Baja California, al sur de los 30°N, pero debido a vientos persistentes paralelos a la costa, éstas se presentan durante todo el año, con mayor intensidad durante la primavera (Zaytsev *et al.*, 2003; Pérez-Brunius *et al.*, 2007; Torres y Gómez-Valdés, 2015). La plataforma continental tiene un ancho moderado entre 50-100 km. Tiene actividad moderada de estructuras de mesoescala. El flujo superficial hacia el ecuador se da en marzo-abril a lo largo de la costa, pero se presenta durante todo el año con

variabilidad estacional (Lynn & Simpson, 1987; Chavez & Messié, 2009; Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015).

Con base en observaciones hidrográficas, se ha propuesto la existencia de dos regiones al norte y sur de Punta Eugenia, Baja California Sur. Al norte, las aguas de origen subártico dominan todo el año la capa superior del océano (0–100 m), y hay reducida actividad de mesoescala en el flujo de la CC durante primavera. El resto del año se observan giros y meandros, éstos últimos fluyen predominantemente con dirección al sur. A 200 m de profundidad las corrientes geostróficas indican la presencia de un flujo de la CU todo el año excepto primavera, cuando éste es más profundo (400–800 m) y serpenteante, modulado por la presencia de un giro ciclónico al norte y otro al sur de Punta Eugenia (Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015).

EL SCC también presenta una gran variabilidad en diversas escalas de tiempo (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2014; Holsman *et al.*, 2018), donde la variabilidad interanual está asociada principalmente al fenómeno de El Niño – Oscilación del Sur (ENSO) (Longhurst, 2007; Checkley & Barth, 2009). El ENSO está relacionado a cambios en la atmósfera y su interacción con el océano Pacífico, que se ven reflejados como anomalías de temperatura en el Pacífico Tropical Este. El ENSO está compuesto por dos fases: EN, que se refiere a temperaturas del mar anómalamente cálidas (positivas), y LN, donde se observan anomalías frías (negativas) en la temperatura del mar (Trenberth, 2009).

Los efectos oceanográficos de EN en el SCC incluyen el debilitamiento del flujo de la CC y reforzamiento de la CU, anomalías positivas en la temperatura y salinidad, hundimiento de la termoclina y nutriclina, bajas concentraciones de clorofila decremento en la intensidad de las surgencias costeras y aumento en el nivel del mar. En el caso de LN, los efectos son contrastantes, observándose un incremento en los vientos paralelos a la costa, los cuales intensifican las surgencias costeras, y con ello un mayor aporte de nutrientes e incremento en la concentración de clorofila, la temperatura disminuye y sin embargo, la salinidad cerca de la costa aumenta debido a la advección de aguas profundas hacia la superficie, aunque

también se intensifica el transporte de agua subártica, lo cual aporta agua de baja salinidad sobre las aguas de surgencia (Longhurst, 2007; Durazo *et al.*, 2017)

En cuanto a la composición del zooplancton que habita en el SCC, en la escala estacional, cuando se da el máximo de intensidad del flujo de la CC en primavera, las especies de afinidad templada proliferan. El resto del año, aunque se mantiene el flujo principal hacia el ecuador, su intensidad disminuye, lo cual permite el ingreso de agua subtropical hacia la costa. De esa forma, desde finales de verano, pero principalmente en otoño e invierno, se favorece la presencia de especies oceánicas subtropicales y tropicales (McGowan, 1961; Roden, 1971; Brinton & Townsend, 2003; Lynn *et al.*, 2003; Lavaniegos *et al.*, 2003; Lavaniegos *et al.*, 2019). Del mismo modo, cuando un evento EN afecta el ecosistema, dadas las anomalías positivas de temperatura y el debilitamiento de la CC, proliferan especies tropicales y subtropicales o son acarreadas desde el sur por flujos anómalos hacia el polo, mientras que, durante condiciones de LN, al reforzarse la CC, las especies de afinidad templada predominan en la región (Lavaniegos *et al.*, 2003; Durazo *et al.*, 2017).

En el presente trabajo se propone investigar a los moluscos atlántidos en frente de la costa occidental de la Península de Baja California, en el área comprendida entre las coordenadas de latitud 26° -32° N y longitud 114° -120° W (Fig. 2). Se analizarán periodos estacionales contrastantes (invierno-primavera), así como en años con diferentes condiciones climáticas durante 2012-2016.

JUSTIFICACIÓN

Furnestín (1979) propuso que los moluscos holoplanctónicos, al igual que algunos otros grupos del zooplancton, son indicadores hidrológicos y ecológicos del ambiente pelágico, debido a que su distribución se relaciona con la masa de agua en la que habitan. Además, propuso usar el estudio de las comunidades como indicadores, ya que muestran una mayor sensibilidad y reacción a cambios ambientales que las especies aisladas.

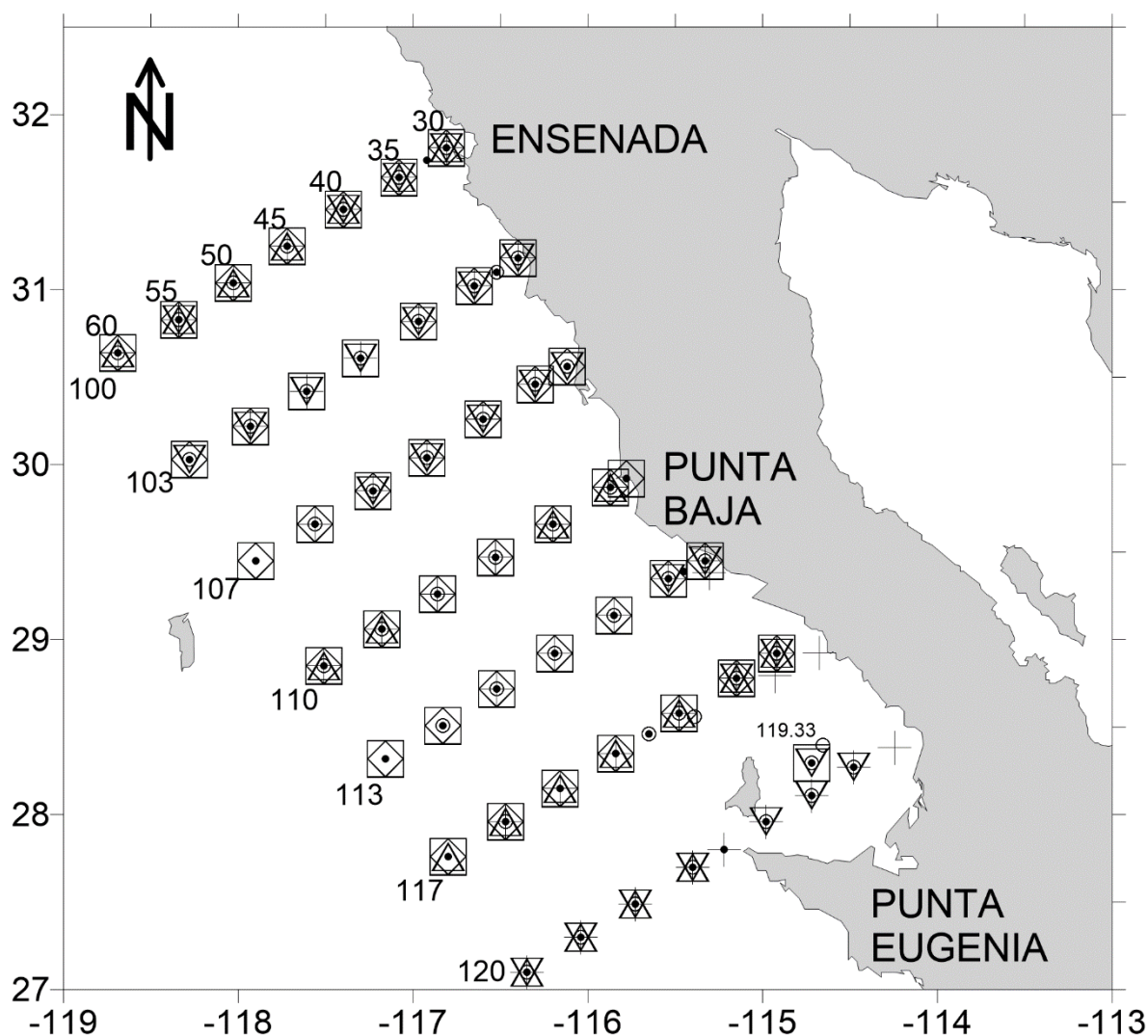


Figura 2. Zona de estudio mostrando las líneas (100-120) y estaciones (30-60) de muestreo. Los símbolos indican los cruceros IMECOAL (●)1201, (○)1203, (△)1302, (▽)1305, (◇)1601, (□)1604 y BIPOCO (+)1412.

Sin embargo, los estudios sobre la respuesta de la familia Atlantidae a las variables ambientales son limitados (Wall-Palmer *et al.*, 2016c). En los casos que se han estudiado a los atlántidos como comunidad para determinar su utilidad como indicadores del ambiente marino, generalmente se estudian en conjunto con otro grupo de moluscos holoplanctónicos, los pterópodos (Cruz, 1996; Cruz, 1998; Angulo-Campillo, 2009; Cummings & Seapy, 2003), quienes tienen distintos requerimientos ambientales y hábitos alimenticios (Lalli & Gilmer, 1989). En cuanto a los estudios a nivel de género (*Atlanta* spp.) (Ohman *et al.*, 2009; Molina-González

et al., 2018) impiden determinar los requerimientos ambientales específicos y la respuesta de las especies ante cambios en el medio y su utilidad como indicadores del ecosistema.

En años recientes se ha observado en la región central del SCC, la presencia de agua subsaturada con respecto a la aragonita en profundidades someras o en superficie (Gruber *et al.*, 2012). Esto tiene implicaciones para los organismos que producen una concha de aragonita, como es el caso de los atlántidos, ya que la aragonita es particularmente susceptible a la disolución bajo condiciones de pH <7.75 (Mucchi, 1983; Feely *et al.*, 2008). Al haber agua subsaturada respecto a la aragonita, se disminuye la capacidad para secretar conchas, lo cual puede llegar a afectar en la supervivencia de los organismos (Orr *et al.*, 2005). Dichos efectos negativos, en cuanto a la calcificación, ya han sido observados en los pterópodos, que también secretan aragonita y habitan en el estrato epipelágico. (Lalli & Gilmer, 1989; Bednaršek *et al.*, 2016).

Es necesario determinar cuáles son los procesos oceanográficos y las variables ambientales que influyen la distribución y abundancia de las especies familia Atlantidae en el noroeste de México, para comprender la respuesta de estos organismos a los cambios ambientales y establecer patrones de referencia que permitan evaluar su utilidad como indicadores biológicos en la escala estacional e interanual.

La zona de transición faunística de la región de Punta Eugenia, es ideal para documentar los cambios de rango geográfico y composición de las comunidades conforme se dispersan en respuesta a cambios en la temperatura y en las corrientes que transportan a los organismos, ya que en el área convergen complejos faunísticos zooplanctónicos de aguas templadas al norte y cálidas al sur asociados a cambios ambientales intra e interanuales, así como eventos anómalos de distintas escalas temporales (Hernández-Rivas *et al.*, 2000; Lavaniegos *et al.*, 2003; Durazo, 2015; Aceves-Medina *et al.*, 2018). Por tanto, es necesario entender los límites entre provincias biogeográficas en espacio y tiempo, además de los procesos que las mantienen (Stephens Jr. *et al.*, 2016; Sanford *et al.*, 2019).

HIPÓTESIS

1) Debido a que la afinidad biogeográfica de los atlántidos es principalmente tropical/subtropical y que en el SCC durante invierno el flujo superficial hacia el ecuador se encuentra debilitado, se espera que los inviernos sean más diversos que las primaveras, las cuales se espera sean dominadas por especies de afinidad templada (*i.e. A. californiensis*).

2) Se espera observar cambios estacionales en la composición de especies y que éstos cambios sean mayores que el cambio observado interanualmente.

3) Debido a que la concha secretada por los atlántidos está compuesta principalmente de aragonita y ésta es susceptible a disolución cuando $\Omega_{\text{arag}} \leq 1$ (Bednaršek *et al.*, 2012), se espera que cuando el HSA se encuentre a profundidades <200 m, haya una disminución en la abundancia de las especies.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la variación en la distribución y abundancia de las especies de la familia Atlantidae (Gastropoda: Pterotracheoidea) y el efecto de la variabilidad ambiental intra e interanual en el Pacífico frente a la costa de Baja California (invierno y primavera de 2012-2016).

Objetivos particulares

- Caracterizar el ambiente pelágico a partir de los parámetros físicos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto, horizonte de saturación de aragonita, profundidad de la capa de mezcla, flujo geostrófico y masas de agua) y biológicos (volumen zooplanctónico y concentración de clorofila-a).

- Establecer la composición y distribución de especies de la familia Atlantidae presente en el área de estudio comparando la composición específica entre invierno y primavera de 2012-2016.

- Caracterizar la comunidad mediante parámetros ecológicos (riqueza S , diversidad de Shannon $H' / \log_2$ y equidad J).
- Establecer la composición y distribución de las asociaciones de especies de la familia Atlantidae en cada una de las temporadas de estudio.
- Determinar el efecto de las variables ambientales (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto, horizonte de saturación de aragonita, profundidad de la capa de mezcla) en la distribución y abundancia.
- Detectar especies indicadoras de los cambios estacionales e interanuales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

El trabajo se sustentó en muestras de zooplancton obtenidas de siete cruceros oceanográficos, realizados entre 2012-2016 en la porción norte de la COPBC, entre Ensenada y Punta Eugenia (Fig. 2, Tabla 1). Seis cruceros se realizaron bajo el programa IMECOCAL a bordo de los buques oceanográficos Francisco de Ulloa (IMECOCAL 1201, 1203, 1302, 1305) y Alpha Helix (IMECOCAL 1601 y 1604), y uno en el Buque de Investigación Pesquera y Oceanográfica (BIPO) del Instituto Nacional de Pesca (BIPOCO 1412).

Tabla 1. Información general de los cruceros oceanográficos realizados durante 2012-2016.

Siglas	Fecha de inicio	Fecha de término	Buque Oceanográfico	No. de estaciones	Periodo
IMECOCAL 1201	25/01/2012	06/02/2012	Francisco de Ulloa	55	Invierno
IMECOCAL 1203	08/03/2012	20/03/2012	Francisco de Ulloa	49	Primavera
IMECOCAL 1302	21/02/2013	26/02/2013	Francisco de Ulloa	22	Invierno
IMECOCAL 1305	23/05/2013	31/05/2013	Francisco de Ulloa	28	Primavera
BIPOCO 1412	02/12/2014	12/12/2014	BIPO	47	Invierno
IMECOCAL 1601	21/01/2016	29/01/2016	Alpha Helix	40	Invierno
IMECOCAL 1604	12/04/2016	20/04/2016	Alpha Helix	43	Primavera

La red de muestreo consistió en siete líneas perpendiculares a la costa separadas entre sí ~74 km (numeradas 100, 103, 107, 110, 113, 117 y 120, de norte a sur), y cada línea se compone por 7 estaciones (30, 35, 40, 45, 50, 55 y 60 de la costa hacia el océano) con una separación de ~37 km (Fig. 2).

En cada una de las estaciones de muestreo se realizaron arrastres oblicuos de zooplancton con dos redes cilíndrico-cónicas tipo Bongo con diámetro de la boca de 71 cm, luz de malla de 505 μm y colectores flexibles de nytex, equipadas con flujómetros General Oceanics (modelo 2030R) en la boca para estimar el volumen de agua filtrada (Smith & Richardson, 1977). La profundidad máxima de arrastre fue de 210 m, o 10 m arriba del fondo en estaciones con profundidad menor a 200 m. En cada estación de muestreo se midió la presión, conductividad, temperatura, concentración de oxígeno disuelto (O_2) hasta 1000 m con un CTD o 10 m por arriba del fondo en estaciones someras. En los cruceros IMECOCAL se utilizó un CTD Seabird SBE-911plus, mientras que en el crucero BIPOCO se utilizó un CTD Idronaut Ocean Seven 320 plus.

Las muestras de zooplancton fueron fijadas en formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio. El volumen de zooplancton (VZ) se estimó utilizando el método de volumen desplazado (Beers, 1976) y se estandarizó a 1000 m^3 de agua filtrada (Smith & Richardson, 1977).

Caracterización ambiental

Los datos obtenidos del CTD y oxímetro se utilizaron para determinar la profundidad, temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto, e inferir la profundidad de la capa de mezcla (PCM), masas de agua, y la anomalía de densidad potencial (σ_t). La PCM se determinó mediante el cálculo de gradientes verticales de densidad, y se definió como la profundidad donde el valor del gradiente se presentó con un valor mayor o igual a 0.1 por primera vez (Peterson *et al.*, 1988). Las masas de agua fueron determinadas mediante diagramas T-S generados con el programa Grapher v.12.1.651 (Golden Software), utilizando los límites de temperatura y salinidad propuestos por Durazo & Baumgartner (2002). Los valores de σ_t fueron derivados utilizando el programa Ocean Data View v.5.3.0 (ODV;

Schlitzer, 2020) con la profundidad, temperatura y salinidad. El flujo geostrófico y la anomalía del nivel medio del mar fueron obtenidos del Copernicus Marine Environment Monitoring Service (<https://marine.copernicus.eu/>).

Los datos de la concentración del oxígeno disuelto se validaron utilizando la base de datos calibrados para las líneas 100 y 120 de Feely *et al.* (2008). Para ello se generaron los perfiles verticales para cada uno de los cruceros y se compararon con los datos calibrados utilizando el programa ODV. Debido a que se observaron inconsistencias en los datos del crucero de diciembre de 2014 (BIPOCO 1412; Fig. 3a), se calculó la variable Uso Aparente de Oxígeno (AOU, por sus siglas en inglés; Fig. 3b) con el programa ODV. La AOU se utilizó ya que elimina el efecto que pudieran tener la temperatura y salinidad en la concentración de oxígeno disuelto, ya que representa la diferencia entre la saturación de oxígeno esperada con respecto a la temperatura, salinidad y presión *in situ* y aquella que ha sido medida (Garcia *et al.*, 2013). Los valores cercanos a cero indican agua saturada en oxígeno, mientras que valores mayores representan aguas pobres en oxígeno. Las inconsistencias observadas en la concentración de oxígeno disuelto para el crucero BIPOCO 1412 también se observaron en el AOU. Los valores menores a cero no pudieron ser explicados en el contexto ambiental observado, por lo que se atribuyeron a errores en la calibración del sensor del CTD y se decidió no utilizar los datos de oxígeno disuelto de dicho crucero.

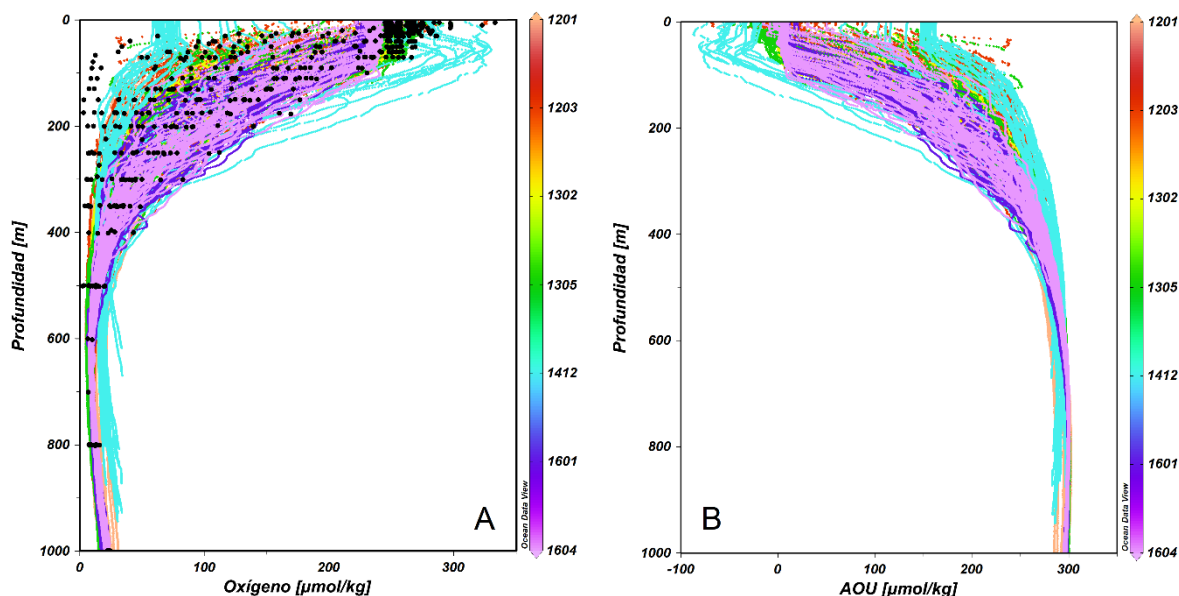


Figura 3. Perfiles verticales de concentración de oxígeno disuelto (A) y AOU (B) para los siete cruces (gradiente de colores). Los círculos negros representan los datos medidos para las líneas 100 y 120 (Feely *et al.*, 2008).

Utilizando los datos del CTD que incluyen las variables de concentración de oxígeno disuelto y temperatura, se estimó el pH y Ω_{arag} mediante las ecuaciones del modelo empírico propuesto por Alin *et al.* (2012; Tabla 2): Este modelo empírico se basa en el supuesto de que la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto son buenos proxys para calcular los parámetros de la química del carbono en las masas de agua del Pacífico Norte, debido a que se encuentran en la porción terminal de la circulación termohalina global, la relación estequiométrica entre el CO_2 y el O_2 está controlada principalmente por la respiración aeróbica sucedida desde la última vez que las aguas estuvieron expuestas a la atmósfera y que el principal proceso que controla la exposición de dichas aguas son las surgencias. Además, debido a que el intercambio gaseoso en la superficie puede alterar esta relación entre el CO_2 y el O_2 , las estimaciones generadas por este modelo son válidas entre los 15 y 500 m de profundidad. Estas ecuaciones pueden ser utilizadas cuando no existen mediciones directas del sistema de carbono, en el periodo comprendido de 1997-2017, ya que para estimaciones fuera de dicho periodo se deberá de tomar en cuenta el incremento de CO_2 antropogénico en la atmósfera y

su absorción en el océano (Allin *et al.*, 2012). Para calcular y visualizar la distribución de las variables pH y Ω_{arag} se utilizó el programa ODV.

Los valores estimados de pH y Ω_{arag} para los cruceros con datos disponibles de concentración de oxígeno fueron comparados con los valores medidos por Feely *et al.* (2008). Se realizaron correlaciones de los datos estimados con los datos medidos entre los 30 y 300 m de profundidad para validar los datos de ambas variables (Tabla 3). Los valores de R^2 en general fueron menores para la variable pH que para Ω_{arag} . En cuanto a los cruceros, los menores valores de ambas variables fueron los del crucero de marzo de 2012 (1203), mientras que los mayores fueron para el crucero de abril de 2016 (1604).

Los valores de concentración de clorofila a (Chl-a) fueron obtenidos de imágenes satelitales descargadas del Ocean Color Web de la NASA (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Las imágenes consistieron en promedios mensuales correspondientes a las fechas de muestreo, con una resolución espacial de 4x4 km. Las imágenes fueron procesadas con el programa R Studio para la obtención de valores de Chl-a para cada estación de muestreo.

Tabla 2. Ecuaciones empíricas para el cálculo de pH y Ω_{arag} con base en datos de temperatura (T) y concentración de oxígeno disuelto (O_2), donde $O_{2,r} = 138.46 \mu\text{mol/kg}$ $T_r = 10.28^\circ\text{C}$. Tomado de Alin *et al.* (2012).

Parámetro estimado	Ecuación	Coeficientes
pH	$\alpha_0 + \alpha_1 (T - T_r) + \alpha_2 (O_2 - O_{2,r}) + \alpha_3 [(T - T_r) \times (O_2 - O_{2,r})]$	$\alpha_0 = 7.758$ $\alpha_1 = 1.42 \times 10^{-2}$ $\alpha_2 = 1.612 \times 10^{-3}$ $\alpha_3 = 4.24 \times 10^{-5}$
Ω_{arag}	$\alpha_0 + \alpha_1 (T - T_r) + \alpha_2 (O_2 - O_{2,r}) + \alpha_3 [(T - T_r) \times (O_2 - O_{2,r})]$	$\alpha_0 = 1.112$ $\alpha_1 = 9.59 \times 10^{-2}$ $\alpha_2 = 3.54 \times 10^{-3}$ $\alpha_3 = 5.91 \times 10^{-4}$

Tabla 3. Correlaciones entre los datos estimados y los datos medidos por Feely *et al.* (2008) para las variables pH y Ω_{arag} de los cruceros IMECOCAL entre los 30 y 300 m de profundidad.

Crucero	pH	Ω Aragonita
Enero 2012	$y = 0.8653x + 1.0103$ $R^2 = 0.8192$	$y = 0.8918x + 0.0711$ $R^2 = 0.8524$
Marzo 2012	$y = 0.7948x + 1.545$ $R^2 = 0.6674$	$y = 0.7591x + 0.1872$ $R^2 = 0.6757$
Febrero 2013	$y = 0.9486x + 0.3852$ $R^2 = 0.8488$	$y = 0.9039x + 0.1122$ $R^2 = 0.8554$
Mayo 2013	$y = 0.8832x + 0.8982$ $R^2 = 0.7222$	$y = 0.8713x + 0.1531$ $R^2 = 0.7226$
Enero 2016	$y = 0.8737x + 1.0343$ $R^2 = 0.7799$	$y = 1.0377x + 0.245$ $R^2 = 0.7598$
Abril 2016	$y = 0.9058x + 0.7378$ $R^2 = 0.8803$	$y = 0.9966x + 0.0812$ $R^2 = 0.8864$

La caracterización del ambiente pelágico se realizó a partir de la descripción de mapas de distribución horizontal de la temperatura (TS) y salinidad (SS) a 10 m de profundidad, PCM y VZ utilizando el programa Surfer v. 13.3.493 (Golden Software), así como las imágenes de Chl-a obtenidas con R Studio.

La distribución del HSA, profundidad del horizonte de hipoxia ($O_2 = 60 \mu\text{mol/kg}$) y suboxia ($O_2 = 20 \mu\text{mol/kg}$), profundidad de las isohalinas de 34.0 y 34.3 y profundidad de las isopicnas (σ_t) de 25.0 y 26.4 para cada uno de los cruceros se obtuvieron utilizando el programa ODV.

Adicionalmente se obtuvieron secciones verticales de transectos latitudinales (v.g. por estaciones 60, 55, 50, etc.) hasta 500 m de profundidad para cada de las variables salinidad, σ_t , O_2 , pH y Ω_{arag} , (Anexo 1).

Caracterización de la comunidad de Atlantidae

Las muestras de zooplankton fueron analizadas sin fraccionar con un microscopio esteroscópico (ZEISS Discovery V8) y los atlántidos fueron retirados y preservados en etanol al 96%. La identificación de los organismos fue realizada con

base en los caracteres morfológicos propuestos por Seapy (1990), que son el tipo de ojo, el número de espiras y la forma de la concha. Las identificaciones fueron corroboradas utilizando las claves de identificación de Richter & Seapy (1999), Wall-Palmer (2017) y Moreno-Alcántara (2015, 2019). Una vez identificados los organismos, se contabilizaron y la abundancia se estandarizó a número de organismos por 1000 m³ de agua filtrada (org/ 1000 m³).

Se generó un listado taxonómico para establecer la composición faunística, basado en la clasificación de Bouchet *et al.* (2017) hasta el nivel de familia y MolluscaBase (2021) para la nomenclatura a nivel especie. Los organismos que no pudieron ser identificados debido a la falta de caracteres taxonómicos diagnósticos (e.g. concha rota en la zona de la espiral, retina ocular despigmentada o disolución de la concha por efecto de la preservación en formol, organismos fragmentados, etc.) o porque no pudieron ser asignados a una especie nominal, fueron asignados hasta género.

Se generaron mapas de contorno de la distribución de la abundancia estandarizada total de Atlantidae y por especie utilizando el programa Surfer v. 13.3.493.

La caracterización de la comunidad se complementó con los parámetros ecológicos de riqueza o número de especies (S), el Índice de Shannon ($H' \log_2$), así como la equidad de Pielou (J) utilizando el programa PRIMER 6 versión 6.1.6 (Clarke & Gorley, 2006). Para visualizar la distribución de dichos parámetros en el área de estudio, se generaron mapas de contorno con el programa Surfer v. 13.3.493.

Asociaciones de especies

Con el fin de establecer las asociaciones de especies, los datos de abundancia fueron transformados a $\ln(x+1)$ donde x correspondió al valor de la abundancia de cada estación para cada especie, esto para disminuir la varianza. Debido a que los cálculos realizados por el programa PC-ORD v.6.0 (McCune & Mefford, 2011) para este análisis no se pueden ejecutar cuando en las bases de datos existen filas vacías o en cero (v.g. estaciones donde no hubo presencia de

organismos), y con el fin de evitar la pérdida de información, los valores de cero en la base de datos transformada fueron sustituidos por el valor 1×10^{-8} . Una vez modificadas las bases de datos, se realizaron análisis de clusters (AC) de dos vías (especies y estaciones) por medio del cálculo del índice de similitud de Bray-Curtis para cada uno de los muestreos. Posteriormente se elaboraron los dendrogramas respectivos para su visualización, utilizando el método de unión por promedios simples.

Relación con las variables ambientales

Con el objeto de relacionar la comunidad de atlántidos con las variables ambientales, se realizaron análisis de correspondencia canónica (ACC) para cada uno de los muestreos. Se utilizó como matriz principal la base de datos de abundancia de especies transformada utilizada en el AC y como segunda matriz, la base de datos de variables ambientales transformada a error estándar (ES):

$$ES = \frac{X - \mu}{\sigma\sqrt{n - 1}}$$

Donde X es el valor de la variable ambiental con promedio μ y desviación estándar σ , y n es el número de observaciones de X , esto para estimar la variación de los datos con respecto a la media de cada una de las variables. Cuando no se tuvieron datos de alguna de las variables ambientales seleccionadas para alguna estación, en ese caso se colocó el valor de cero en las bases transformadas.

Derivado de la caracterización ambiental, además de las variables físicas TS, SS, PCM, HSA, profundidad del horizonte de hipoxia y profundidad del horizonte de suboxia, se generaron las siguientes variables con el fin de asociar la distribución y abundancia de los organismos a las masas de agua: profundidad donde la salinidad (Sal)=34.3 y la profundidad donde $\sigma_t=26.4$ como indicadores de ASsE; y la profundidad donde Sal=34.0 y la profundidad donde la densidad $\sigma_t=25.0$ indicadora del ASA (Durazo & Baumgartner, 2002).

Debido a la gran cantidad de variables ambientales obtenidas, se realizaron análisis de correlación entre todas ellas y determinar el grado de redundancia entre

las variables por cada crucero (Anexo 2). El análisis mostró que las variables derivadas de profundidad (HSA, Sal=34.0, Sal=34.3, $\sigma_t=25$, $\sigma_t=26.4$ e hipoxia) fueron redundantes con una covarianza lineal ($r > 0.7$) en la mayoría de los cruceros. Debido a ello, con el fin de simplificar el modelo y para responder las tres hipótesis planteadas, se seleccionaron las variables a utilizar en el ACC tomando en cuenta los siguientes criterios: 1) que tuvieran influencia en los primeros 200 m de la columna de agua, reflejado en el promedio y desviación estándar para cada variable por crucero, tomando en cuenta que la profundidad máxima de arrastre para la toma de muestras de zooplankton fue de 210 m; y 2) que tuvieran el mayor número posible de datos por variable, ya que para algunas variables la condición establecida no se cumplió en la profundidad muestreada (Tabla 4).

Para visualizar la correlación entre las variables ambientales y las estaciones muestreadas, así como para las especies encontradas, se generaron diagramas de dispersión de los dos primeros ejes. En todos los diagramas de dispersión, dado que los valores de los vectores de las variables fueron menores a los valores obtenidos por las estaciones y las especies, se duplicó la magnitud de los vectores para una mejor visualización.

Efecto intra e interanual

Con el fin de establecer el efecto interanual, el ACC se realizó para el conjunto de datos de los siete muestreos, utilizando únicamente las variables ambientales disponibles para todos los cruceros. Para establecer el efecto intra-anual, se realizó un ACC por separado para las estaciones del año (primaveras e inviernos). Debido a la falta de datos de concentración de oxígeno disuelto y HSA para diciembre de 2014, dicho muestreo no fue incluido en el análisis de los inviernos. Para cada uno de los análisis se generó una base de datos nueva donde se conjuntaron las matrices de datos correspondientes y se transformaron a ES con respecto al total de cada conjunto de datos.

Con el Procedimiento de Permutación de Respuesta Múltiple (PPRM) se probó la hipótesis nula de que no existieron diferencias significativas en la composición de especies entre los muestreos y entre las estaciones del año

utilizando el programa PC-ORD v.6.0. Para ello se utilizó como matriz principal el conjunto de las matrices de abundancia de especies por estación utilizada en los ACC. Como segunda matriz, para el caso del efecto interanual, se utilizó una variable cualitativa para denotar a cada uno de los muestreos, mientras que, para el caso del efecto intra-anual, la variable cualitativa asignó a las estaciones del año (primavera e invierno).

Análisis de especies indicadoras

Con el fin de determinar si hubo especies que presentaron afinidad hacia alguna condición ambiental (crucero o estación del año), se realizaron análisis de especies indicadoras (AEI) de Dufrêne & Legendre (1997) con el programa PC-ORD v.6.0. utilizando el conjunto de todas las bases de datos de abundancia estandarizada de especies. El AEI consiste en el cálculo de un valor de indicación (IV) para las especies i en un grupo j donde se relacionan la abundancia promedio de especies en un grupo comparado con el total de grupos (A_{ij}) y la frecuencia relativa de ocurrencia de las especies en un grupo (B_{ij}) y se calcula mediante las siguientes ecuaciones:

$$A_{ij} = \frac{\bar{x}_{ij}}{\sum_j \bar{x}_i}$$

$$B_{ij} = \frac{n_{ij}}{n_j}$$

$$IV_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

Donde $\bar{x}_{ij}$ es el promedio de la especie i en el grupo j , $\sum_j \bar{x}_i$ es la suma del promedio de individuos de la especie i en todos los grupos, n_{ij} es el número de muestras en un grupo j en las cuales se encuentra la especie i y n_j es el número total de muestras en el grupo j (Dufrêne & Legendre, 1997; McCune & Grace, 2002). Los valores de IV varían entre 0, cuando una especie está ausente de un grupo y 100 cuando una especie se encuentra en todas las muestras de uno de los grupos y no está en otros grupos (Dufrêne & Legendre, 1997; Bakker, 2008).

Tabla 4. Número de datos, promedio y desviación estándar para las variables físicas por crucero. Las variables en negritas corresponden a las variables que fueron seleccionadas conforme a los criterios establecidos. Los guiones indican los datos no disponibles para el crucero 1412.

Crucero		TS	SS	PCM	HSA	Sal= 34.3	Sal= 34.0	σ -t= 25.0	σ -t= 26.4	Hipoxia	Suboxia
1201	No. datos	55	55	55	51	47	49	54	48	49	45
No. estaciones	Promedio	15.72	33.55	28.17	119.52	236.94	135.29	53.07	190.26	193	459
55	Desv. Est.	0.66	0.13	13.50	29.93	98.53	36.51	16.70	11.03	63	198
1203	No. datos	49	49	49	47	40	45	43	40	44	37
No. estaciones	Promedio	14.92	33.53	27.83	112.73	267.55	132.44	50.46	184.40	190.	454
49	Desv. Est.	0.76	0.10	14.59	41.45	131.59	47.76	28.35	28.39	78	226
1302	No. datos	22	22	22	21	19	21	20	19	20	18
No. estaciones	Promedio	14.91	33.54	44.43	138.37	287.47	145.62	61.15	199.53	223	553
22	Desv. Est.	0.58	0.08	20.15	27.83	111.41	31.17	22.03	19.66	55	239
1305	No. datos	28	28	28	26	20	23	26	21	22	18
No. estaciones	Promedio	16.50	33.59	19.99	111.40	301.80	140.48	41.90	183.67	217	460
28	Desv. Est.	1.45	0.07	9.38	46.09	115.80	41.88	22.95	26.49	73	200
1412	No. datos	47	47	47	-	36	40	37	35	-	-
No. estaciones	Promedio	20.07	33.82	28.83	-	208.83	119.15	68.29	179.09	-	-
47	Desv. Est.	0.92	0.33	12.66	-	123.09	56.22	12.07	22.46	-	-
1601	No. datos	40	40	40	36	34	37	38	34	35	33
No. estaciones	Promedio	17.04	33.66	61.41	176.74	320.74	158.03	93.59	239.91	259	502
40	Desv. Est.	0.74	0.21	22.94	22.05	112.32	71.21	17.29	13.55	56	184
1604	No. datos	43	43	43	39	36	38	43	37	38	35
No. estaciones	Promedio	17.07	33.46	19.79	157.44	372.00	182.18	75.24	210.03	262	677
43	Desv. Est.	0.81	0.06	14.84	33.82	102.76	39.72	31.96	25.18	49	277

RESULTADOS

Caracterización Ambiental

Flujo Geostrófico

El flujo geostrófico para enero del 2012 (invierno) mostró la presencia de dos remolinos ciclónicos; uno en la región centro-sur del área de estudio entre los 27-30° N, y el segundo remolino ciclónico se observó en la región oceánica en el extremo norte del área (~ 31° N) que determinó un flujo con dirección a la costa. Entre los dos remolinos ciclónicos se observó circulación anticiclónica en la región oceánica (~ 30° N). A lo largo de la costa se observó flujo hacia el ecuador correspondiente a la CC (Fig. 4A). Anomalías negativas del nivel medio del mar (ANMM) cercanas a -5 cm se asocian a la circulación ciclónica previamente descrita, y positivas cercanas a los 5 cm estuvieron asociadas a la circulación anticiclónica.

Durante marzo de 2012 (primavera) se observaron tres remolinos anticiclónicos, el mayor de los tres centrado en la región oceánica a 31° N, otro oceánico al sur cerca de los 28 ° N y uno de menor intensidad en Bahía Sebastián Vizcaíno (BSV), todo ellos asociados a anomalías del nivel del mar entre 5 y 10 cm (Fig. 4B).

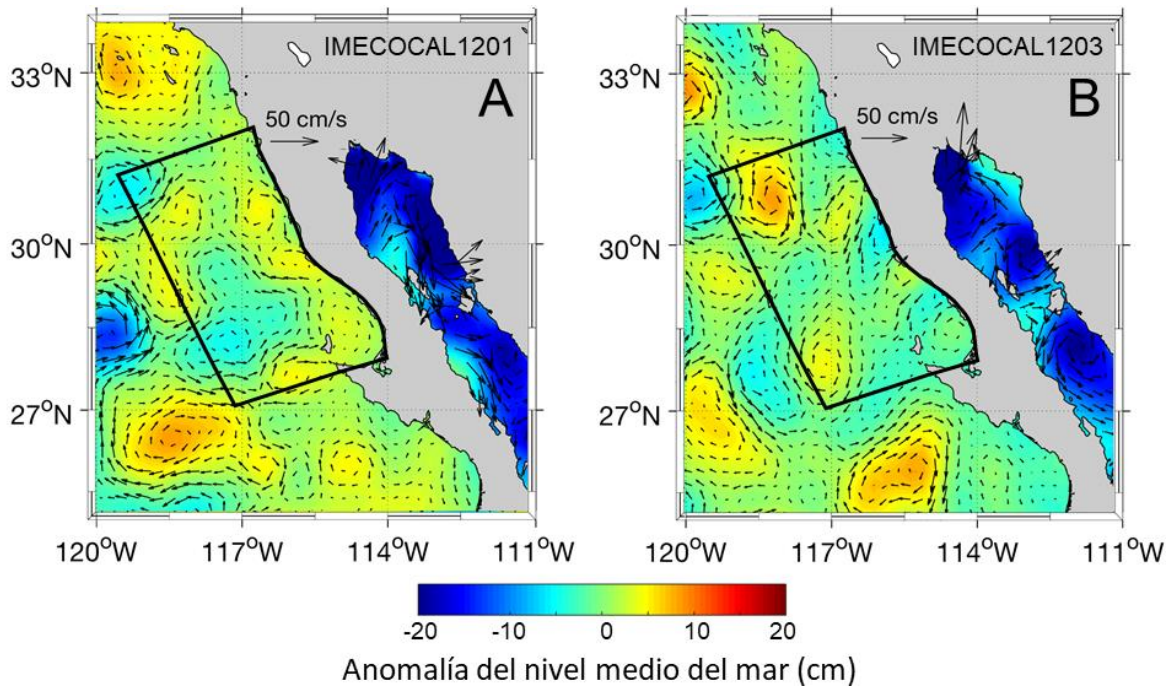


Figura 4. Flujo geostrófico ($\rightarrow$) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. enero de 2012; B. marzo de 2012. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.

Durante febrero de 2013 (invierno), la ANMM negativa en la zona costera, muestra el flujo hacia el ecuador (Fig. 5A). Al norte de PE se observó un dipolo de remolinos (anticiclónico-ciclónico; $\sim 28^\circ\text{N}$), así como un remolino ciclónico que afectó la parte oeste del área de estudio, en los 30°N . En mayo de 2013 (primavera) se observó una fuerte actividad de mesoescala en el área de estudio (Fig. 5B). Se observaron dos remolinos anticiclónicos (~ 30 y 28°N) asociados a ANMM altas (10 a 15 cm) alternados con dos remolinos ciclónicos en la región oceánica (27 y 29°N) asociados a ANMM negativas (10 cm), además de un remolino ciclónico dentro de BSV.

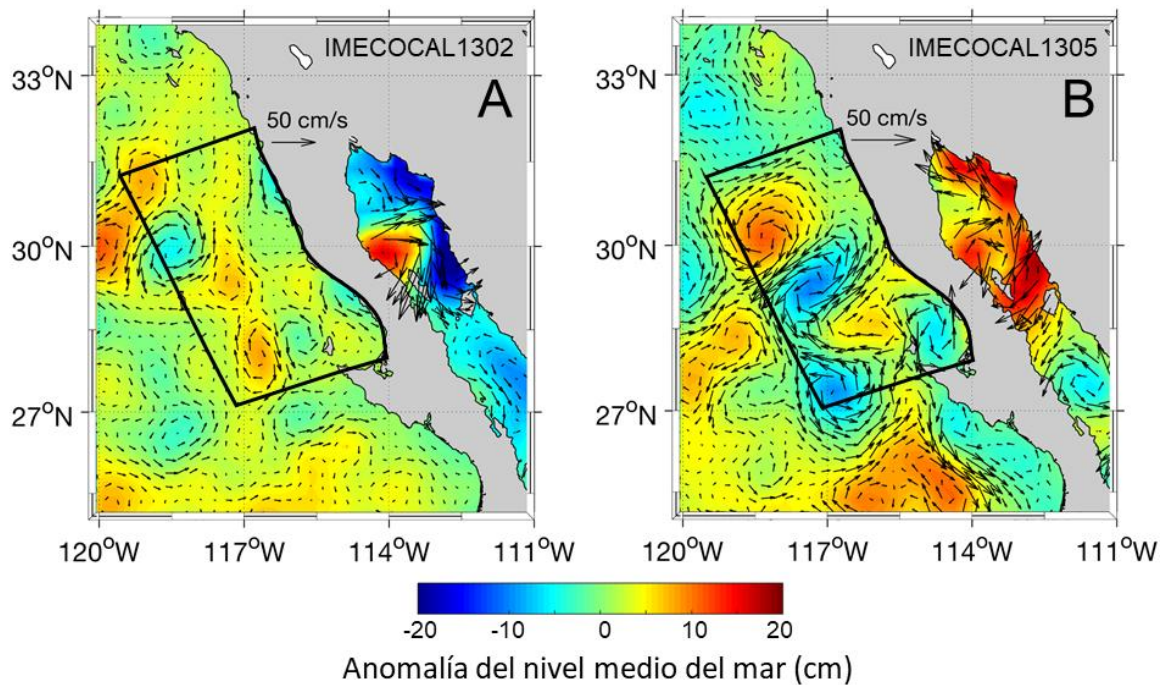


Figura 5. Flujo geostrófico ($\rightarrow$) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. febrero de 2013; B. mayo de 2013. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.

En diciembre de 2014 (invierno), se observó un cambio importante en la dirección del flujo de agua cerca de la costa, ya que el flujo dominante fue hacia el norte a lo largo de una serie de meandros asociados a la presencia de pequeños remolinos ciclónicos en la región costera y la oceánica. En la región oceánica al norte se observó circulación anticiclónica. Así mismo, se observó un cambio notable en las ANMM que en todos los casos fueron >10 cm, alcanzando valores cercanos a los 20 cm entre BSV y Punta Baja (Fig. 6).

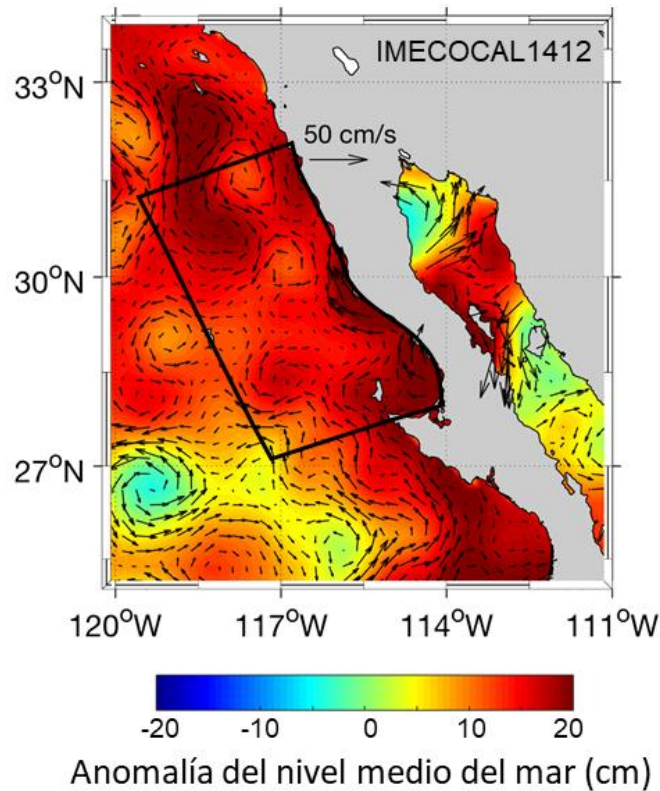


Figura 6. Flujo geostrófico ($\rightarrow$) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) en diciembre de 2014. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.

Durante enero de 2016 (invierno) se observó que el área de estudio tuvo una ANMM positiva, siendo máxima en la zona de Punta Baja, donde hubo evidencia de flujo hacia el polo, mientras que, en la zona oceánica, dominó la circulación anticiclónica (Fig. 7A). En abril de 2016 (primavera), el flujo hacia el ecuador se intensificó y las ANMM positivas se ubicaron en la zona oceánica, mientras hacia la costa se observó ANMM negativa (Fig. 7B). También se observaron pequeños remolinos ciclónicos cerca de la costa.

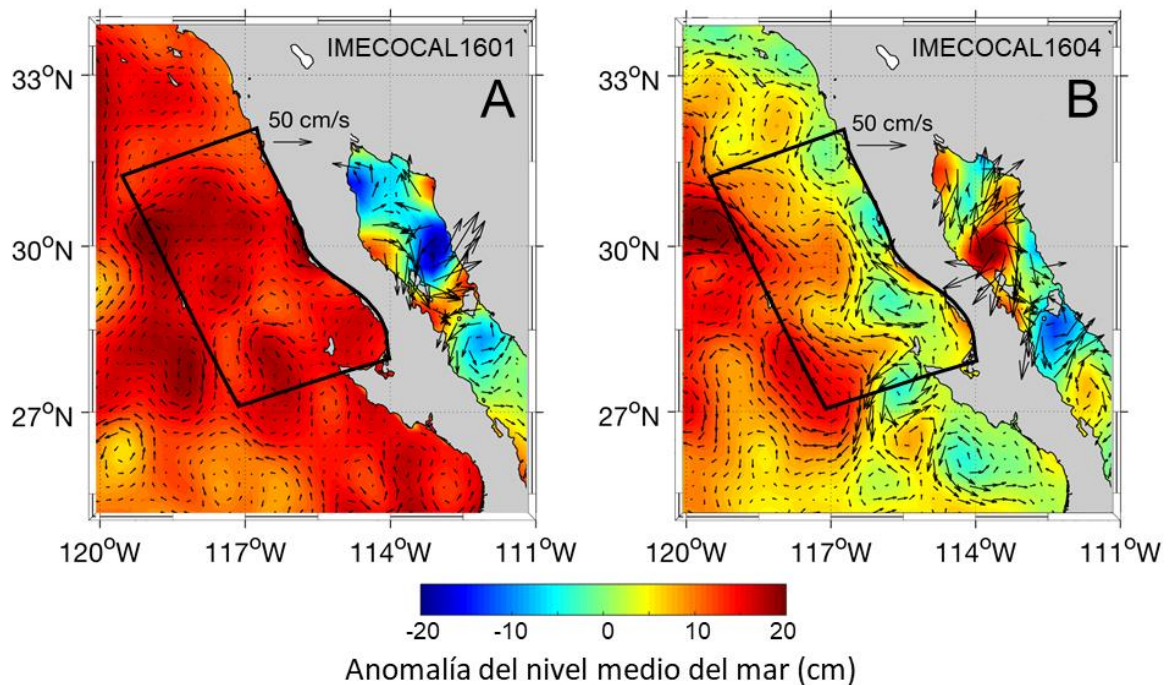


Figura 7. Flujo geostrófico ($\rightarrow$) y anomalía del nivel medio del mar (gradiente de colores) de los cruceros: A. enero de 2016; B. abril de 2016. El interior del recuadro negro indica el área de estudio.

Diagramas T-S

Los diagramas T-S permiten inferir la distribución espacial y temporal de las masas de agua en el área de estudio. Durante los muestreos realizados en 2012 y 2013, en los diagramas se observó poca dispersión de los datos con predominancia de ASA y poca influencia de ASsE (Fig. 8A-B). El promedio entre invierno y primavera fue semejante en ambos años. Sin embargo, durante diciembre de 2014 se observó gran dispersión de datos, que indican la presencia de AStS y de ATr como resultado de la mezcla entre masas de agua, así como mayor influencia de ASsE (Fig. 8C). En enero de 2016 también se observó influencia de ATr pero no de AStS y tuvo mayor dispersión de datos y promedio que lo encontrado en abril del mismo año, donde predominó el ASA (Fig. 8D).

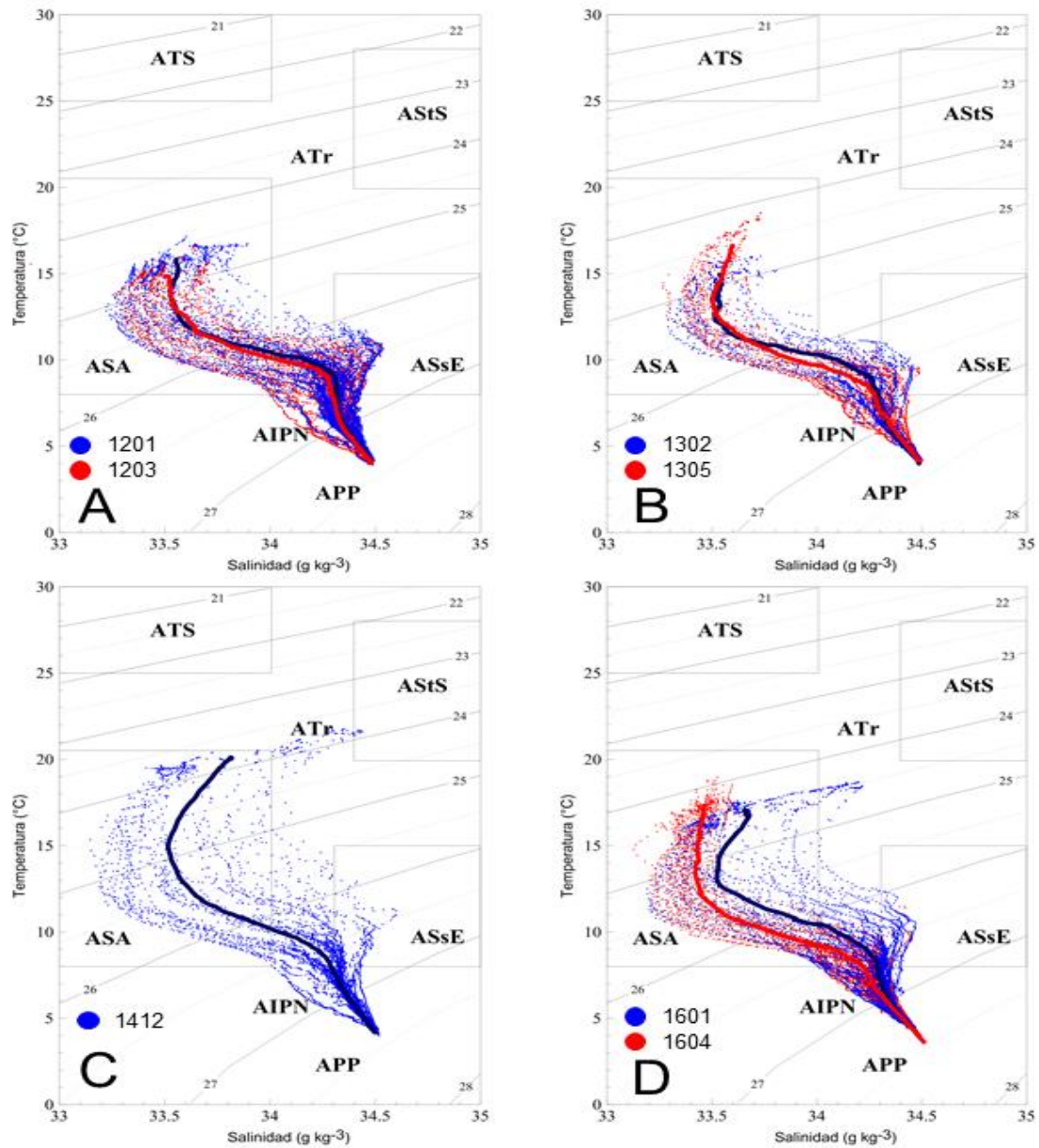


Figura 8. Diagramas T-S de los cruceros. A. enero (1201) y marzo (1203) de 2012; B. febrero (1302) y mayo (1305) de 2013; C. diciembre de 2014 (1412); D. enero (1601) y abril (1604) de 2016. ATS: Agua Tropical Superficial; AStS: Agua Subtropical Superficial; ATr: Agua Transicional; ASsE: Agua Subsuperficial Ecuatorial; ASA: Agua Subártica; AIPN: Agua Intermedia del Pacífico Norte; APP: Agua Profunda del Pacífico. Los contornos numerados representan isolíneas de densidad. Las líneas gruesas continuas representan el promedio por crucero.

Distribución de la temperatura

La TS en enero de 2012 varió entre 13.7° C y 17.0° C en un gradiente principalmente latitudinal, con los valores mínimos encontrados en la zona aledaña a Ensenada, y los máximos en la zona sur del área de muestreo (Fig. 9A). Durante marzo de 2012 la TS osciló entre los 12.7° C y 16.6°C con un gradiente costa-océano, con las menores temperaturas a lo largo de la costa y las mayores en el extremo suroeste del área de muestreo (Fig. 9B).

Para el febrero de 2013 la variación de TS fue de 13.5° C a 16.0° C (Fig. 9C). Debido a que no se tomaron muestras en las líneas entre Ensenada y Punta Baja, no se puede determinar con claridad lo ocurrido en la porción norte. Sin embargo, hacia el sur, entre las líneas 110 y 120, se observó un gradiente costa océano, con los menores valores en la zona costera, así como a lo largo de la línea 100. En mayo de 2013 la TS presentó el mayor rango (12.0-18.3° C), con un gradiente costa-océano donde las menores temperaturas se ubicaron en la costa, principalmente en la zona circundante a Punta Baja, y los mayores valores se encontraron al sur, en la zona frente a Punta Eugenia (Fig. 9D).

Los mayores valores de TS en este estudio se encontraron en diciembre de 2014, los cuales oscilaron entre 17.9° C y 21.8° C en un gradiente latitudinal. La TS mínima se encontró en la región de Ensenada, mientras que el área al sur de los ~ 29° N fue mayor a 20°C (Fig. 9E).

La TS tuvo un intervalo entre 15.6° C y 18.6°C en enero de 2016 (Fig. 9F). El gradiente observado fue latitudinal; el menor valor de TS ocurrió en Ensenada y la mayor al suroeste del área de estudio. En contraste, en abril de 2016 se encontró un gradiente costa océano con valores entre 14.5° C y 18.3°C. La TS más baja se encontró en la zona intermedia entre Ensenada y Punta Baja, y los mayores valores estuvieron en la zona sur (Fig. 9G).

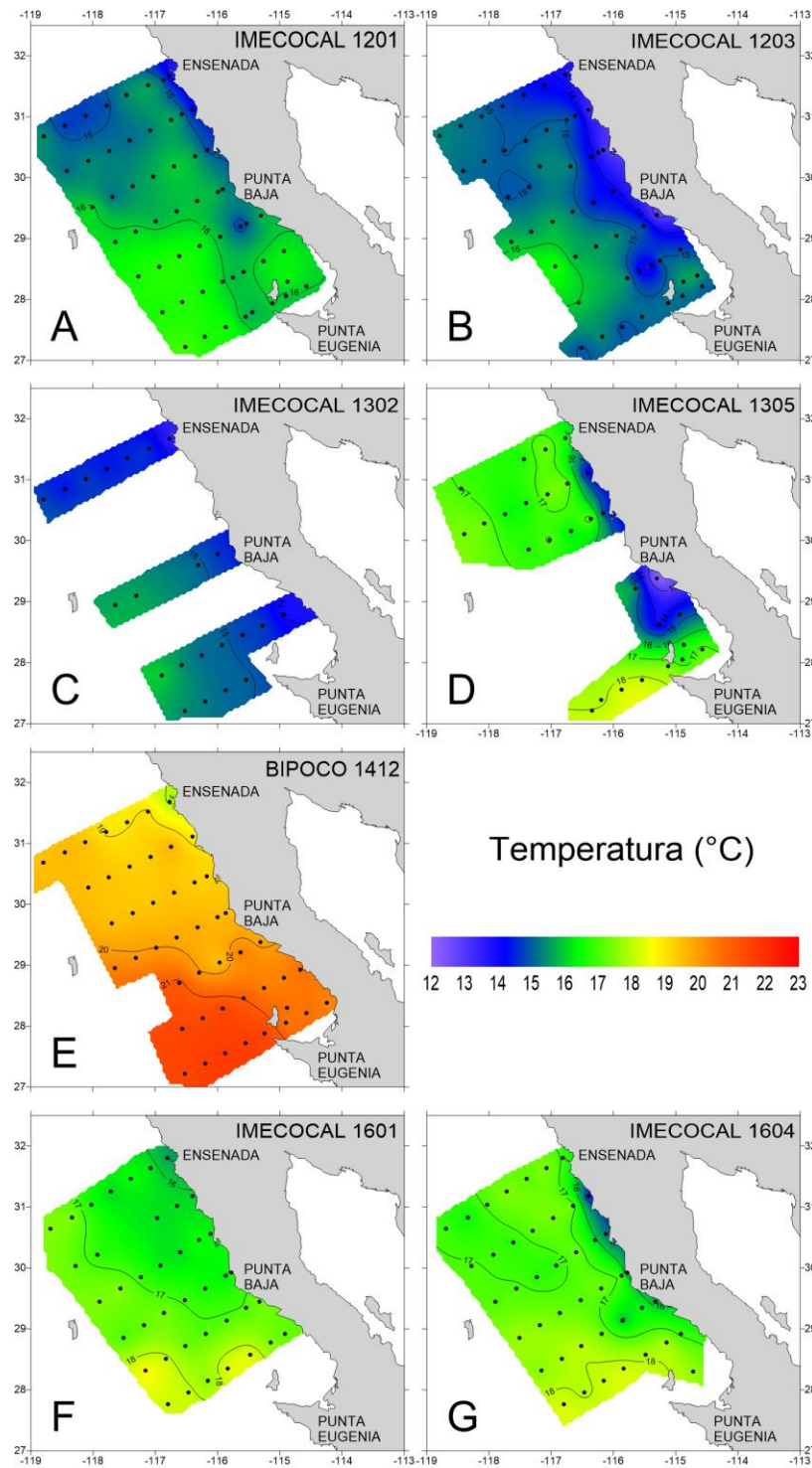


Figura 9. Distribución de la temperatura a 10 m de profundidad por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). Las líneas numeradas representan las isotermas en intervalos de 1° C.

Distribución de salinidad

La SS en enero de 2012 varió entre 33.35 y 33.81 en un gradiente latitudinal, con los mayores valores hacia el sur del área de muestreo, y los menores al noroeste (Fig. 10A). La isohalina de 34.0 se encontró cerca de los 200 m de profundidad en la región oceánica norteña (Fig. 11A) y fue más somera hacia el sur (~150 m), llegando a estar alrededor de los 50 m en las estaciones cercas a Punta Eugenia. Este mismo patrón se observó en la isohalina de 34.3, la cual se encontró alrededor de los 150 m en la zona costera al norte y a 100 m de profundidad en la zona sur (Fig. 12A).

En marzo de 2012, la SS osciló entre 33.39 y 33.81 en un gradiente costa océano, con los mayores valores al sur de Punta Baja y BSV y los menores en la porción noroeste del área muestreada (Fig. 10B). La isohalina de 34.0 se encontró más profunda (~250 a 200 m) en la región oceánica norte. En la zona costera y hacia el sur se encontró por arriba de los 100 m (Fig. 11B). La isohalina de 34.3 se encontró entre los 100 y 200 m en la zona cercana a la costa, con excepción del transecto 120, donde se encontró más somera (Fig. 12B).

La SS varió entre 33.42 y 33.72 en un gradiente latitudinal en febrero de 2013, con los mayores valores en la zona frente a Punta Eugenia (Fig. 10C). La isohalina de 34.0 se observó entre los 150 y 200 m en la mayoría las estaciones muestreadas con excepción de una estación en Ensenada y un par hacia el sur, donde estuvo a ~100 m (Fig. 11C). La isohalina de 34.3 se encontró entre los 400 m al norte y 200 m al sur (Fig. 12C).

En mayo de 2013 la SS varió entre 33.46 y 33.72 (Fig. 10D). En la zona de la costa se encontraron valores altos de SS seguidos de bajos valores en la porción media del área de estudio y un aumento en los valores hacia la zona oceánica hacia el norte. La isohalina de 34.0 se encontró entre los 150-200 m de profundidad en la región oceánica, mientras que en la zona costera hacia el sur se encontró alrededor de los 100 m (Fig. 11D). La isohalina de 34.3 se encontró a ~500 m en la región norte mientras que al sur estuvo entre los 100 y 200 m (Fig. 12D).

En diciembre de 2014 el intervalo de SS fue de 33.45 a 34.30, siendo el crucero con los valores más altos en este estudio (Fig. 10E). Se observó un gradiente latitudinal, donde la SS más baja se encontró en la porción oceánica el norte del área de estudio y la más alta se encontró hacia el sur, en la zona frente a Punta Eugenia. La isohalina de 34.0 se encontró entre 150-200 m al norte y al sur de los $\sim 29^\circ$ N alrededor de los 50 m (Fig. 11E). La isohalina de 34.3 se encontró entre los 200 y 400 m en la región norte, mientras que en la zona oceánica al sur del área de estudio ésta se encontró en superficie (Fig 12E). Tomando en cuenta los indicios en el diagrama T-S de la presencia de AStS y que al sur la isohalina de 34.3 se encontró por encima de la de 34.0, se analizó la estructura de la salinidad en la vertical (Fig. 13). En los perfiles verticales se observó la intrusión de agua de alta salinidad superficial (> 34.3) en la zona oceánica suroeste. Por debajo de ésta se observó una capa agua de menor salinidad alrededor de los 100 m y nuevamente agua de mayor salinidad (> 34.3) cerca de los 150 m (Fig. 13).

En enero de 2016 la SS osciló entre 33.38 y 34.16 con un gradiente latitudinal. Los mayores valores se encontraron en la región sur, con presencia de la isohalina de 34.0 en superficie al norte de Punta Eugenia y en la zona oceánica al suroeste del área muestreada (Fig. 10F, 11F). En la región norte dicha isohalina se encontró entre 150-250 m. La isohalina de 34.3 se encontró entre 300 y 500 m al norte mientras que al sur estuvo cerca de los 200 m de profundidad (Fig. 12F).

En abril de 2016 la distribución de la SS fue homogéneo con un intervalo de e de 33.31 a 33.60 (Fig. 10G). Los menores valores se ubicaron en la zona oceánica hacia el noroeste. La isohalina de 34.0 presentó un gradiente costa-océano, donde hacia la costa se encontró entre 100 y 150 m, mientras que en la región oceánica estuvo entre 200-250 m (Fig. 11G). La isohalina de 34.3 presentó un gradiente latitudinal encontrándose entre 400 y 500 m al norte y a ~ 300 m al sur (Fig. 12G).

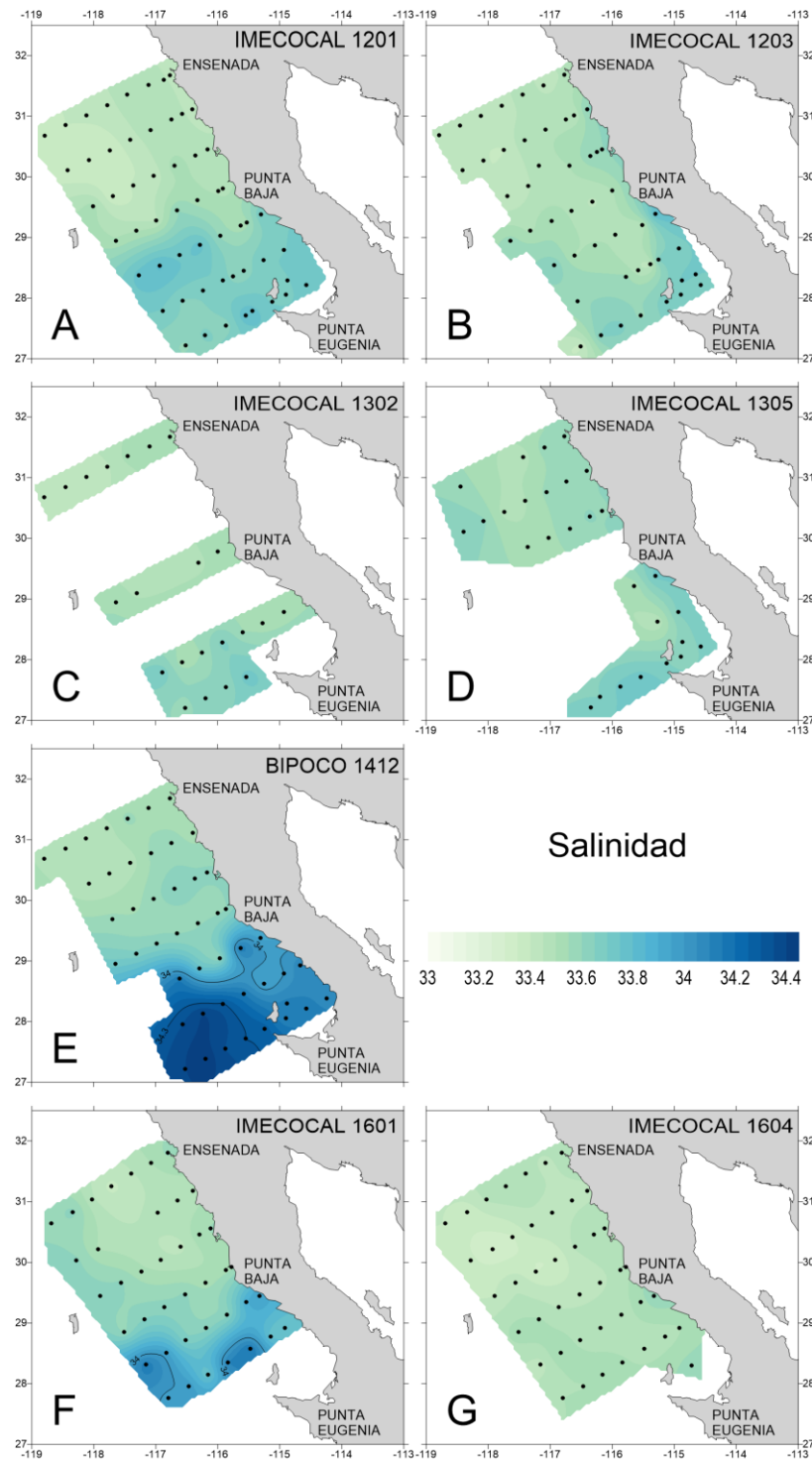


Figura 10. Distribución de la salinidad a 10 m de profundidad por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). Se resaltan las isohalinas de 34.0 y 34.3.

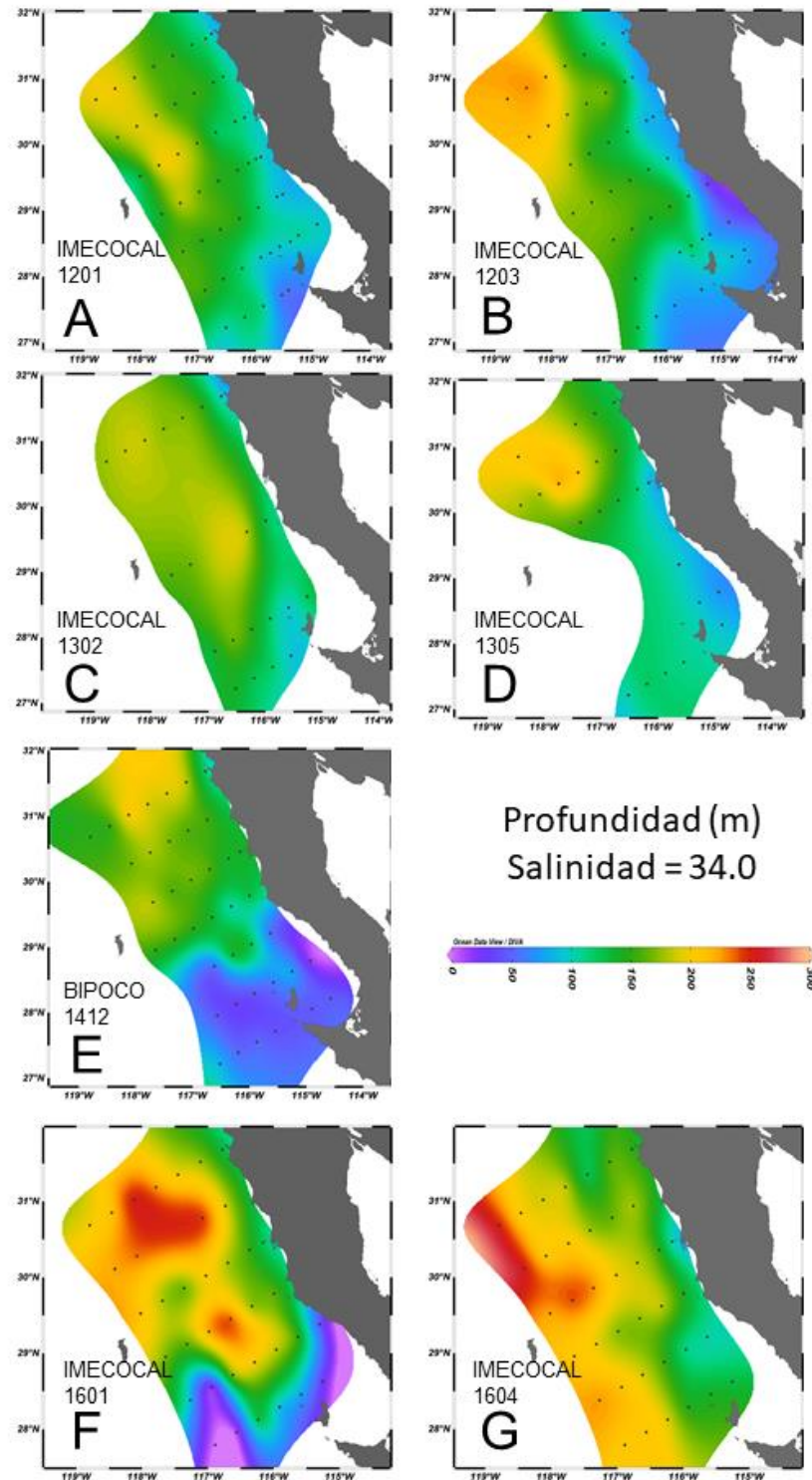


Figura 11. Distribución de la isohalina de 34.0 como indicadora de la profundidad de Agua Subártica (ASA), por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

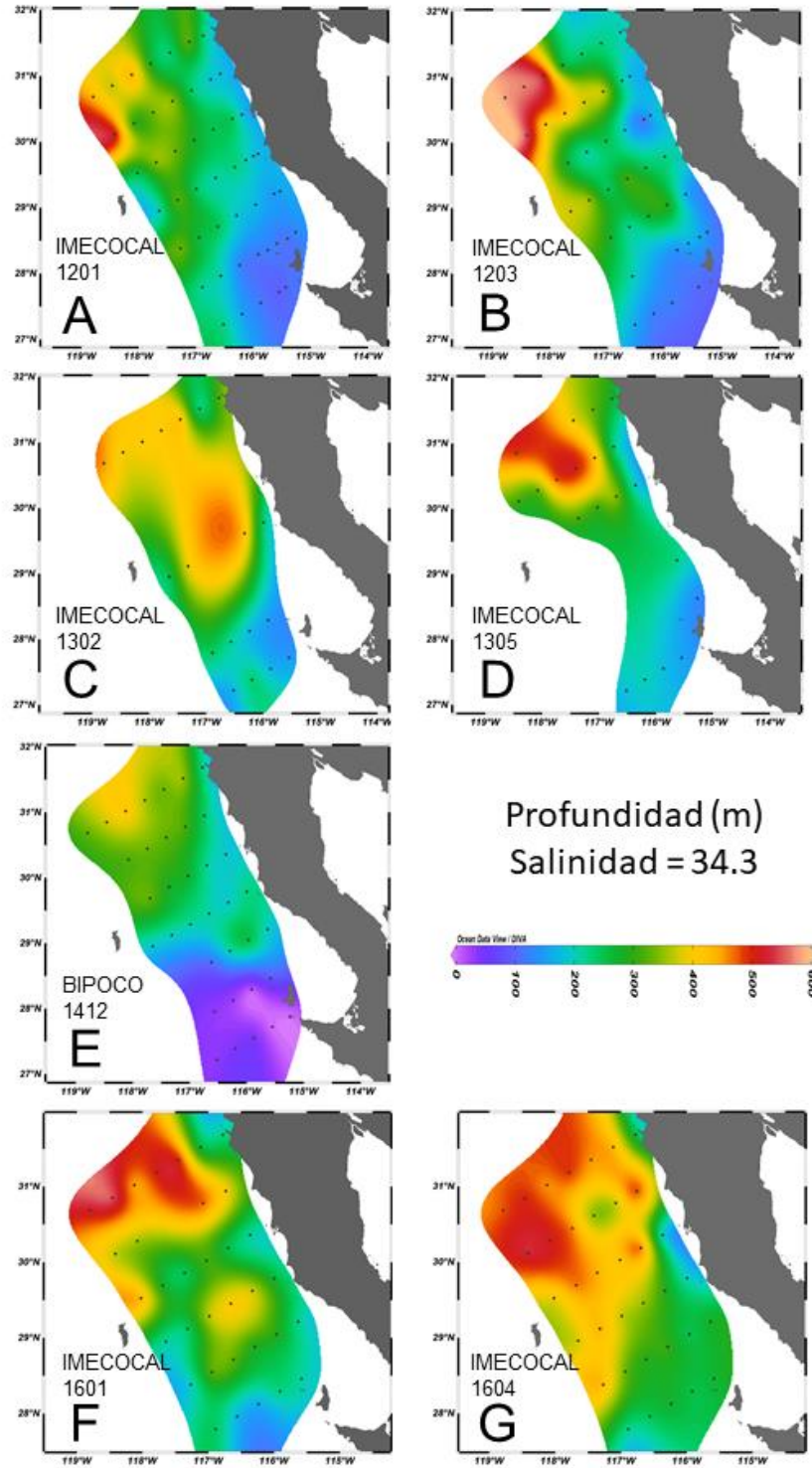


Figura 12. Distribución de la isohalina de 34.3 como indicadora de la profundidad de Agua Subsuperficial Ecuatorial (ASsE), por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

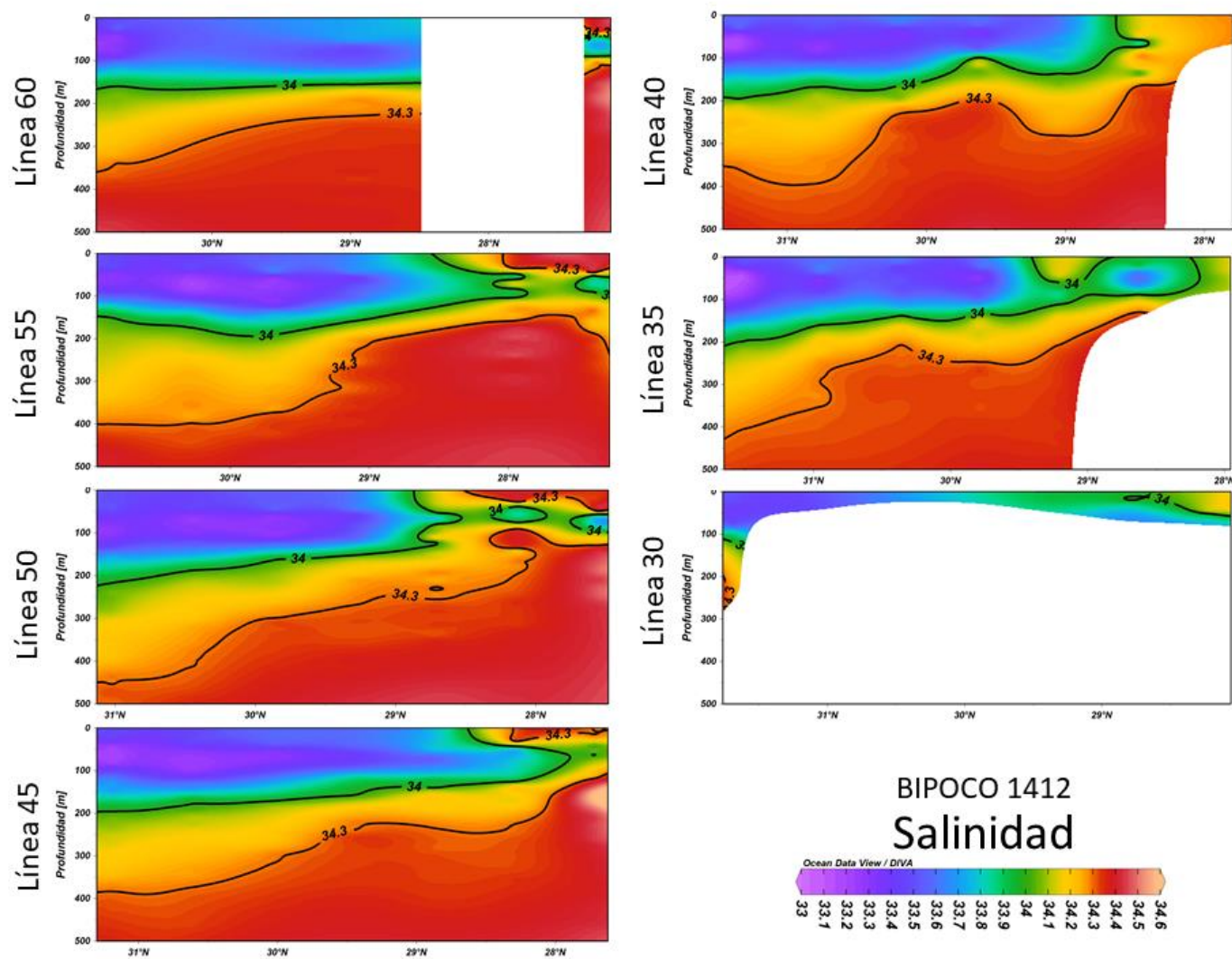


Figura 13. Secciones verticales latitudinales de salinidad durante diciembre de 2014 (1412) en los primeros 500 m de profundidad. Las isohalinas de 34 y 34.3 se resaltan para representar salinidad del Agua Subártica (ASA) y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial (ASSE), respectivamente.

Distribución de la concentración de oxígeno disuelto

La distribución de la concentración del oxígeno disuelto mostró la presencia de aguas ricas en oxígeno ($> 100 \mu\text{mol/kg}$) a lo largo del periodo de estudio. Sin embargo, la profundidad y localización de los horizontes de hipoxia (Fig. 14) y suboxia (Fig. 15), representados por las oxipletas de 60 y 20 $\mu\text{mol/kg}$, respectivamente, presentaron diferencias entre los cruceros.

En enero de 2012, el horizonte de hipoxia estuvo cerca de los 300 m en la zona oceánica al norte y en los 200 m hacia el sur (Fig. 14A). Sin embargo, en las estaciones costeras, fue más somero y estuvo alrededor de los 200 m al norte y por encima de los 100 m en el sur. El horizonte de suboxia se encontró por debajo de los 400 m en la región norte, mientras que, al sur, y principalmente hacia la zona costera, se ubicó cerca de los 200 m (Fig. 15A).

En marzo de 2012, al igual que en enero del mismo año, las aguas ricas en oxígeno estuvieron a mayor profundidad en la zona oceánica norte que en el sur y que en la zona costera. El horizonte de hipoxia se encontró alrededor de los 300 m en la zona oceánica norte, mientras que al sur disminuyó hasta los 100 m (Fig. 14B). En la zona costera se observó por encima de los 100 m, principalmente hacia el sur. El horizonte de suboxia se encontró por debajo de los 400 m en el norte, mientras que, al sur estuvo por encima de los 200 m, principalmente en la zona frente a BSV (Fig. 15B).

En febrero de 2013 se observaron aguas ricas en oxígeno en los primeros 150 m en toda la zona de estudio. El horizonte de hipoxia se encontró a una profundidad máxima de 350 m en la zona media del área de estudio (Fig. 14C). Hacia el sur se encontró entre los 150 y 200 m. El horizonte de suboxia estuvo por debajo de los 400 m en toda el área de estudio (Fig. 15C). En la zona costera y frente a BSV el horizonte de suboxia no fue detectado.

La concentración de oxígeno disuelto en mayo de 2013 en la capa superficial fue de alrededor de 250 $\mu\text{mol/kg}$, alcanzando los 300 $\mu\text{mol/kg}$ en la zona costera al

norte. El horizonte de hipoxia estuvo por debajo de los 200 m excepto en las estaciones circundantes a Punta Baja, en donde se encontró por arriba de 100 m (Fig. 14D). El horizonte de suboxia estuvo por debajo de los 400 m en la zona oceánica al norte (Fig. 15D). En la zona costera y en BSV, dicho horizonte no fue detectado.

En enero de 2016 se observaron aguas ricas en oxígeno sobre los 200 m en toda el área de estudio. El horizonte de hipoxia mostró un gradiente latitudinal marcado, con profundidades entre los 200 y 350 m en el norte y en el sur llegó a alcanzar los 150 m (Fig. 14E). El horizonte de suboxia se distribuyó entre los 400 y 500 m en la mayoría del área de estudio (Fig. 15E).

En abril de 2016 también presentó aguas ricas en oxígeno en los primeros 200 m en toda el área de estudio. El horizonte de hipoxia presentó un gradiente costa-océano, encontrándose alrededor de los 300 m en la zona oceánica al norte y hasta cerca de los 200 m en la costa e incluso en una estación costera del transecto 117 estuvo a 150 m de profundidad (Fig. 14F). El horizonte de suboxia se encontró por debajo de los 400 m en toda el área muestreada (Fig. 15F).

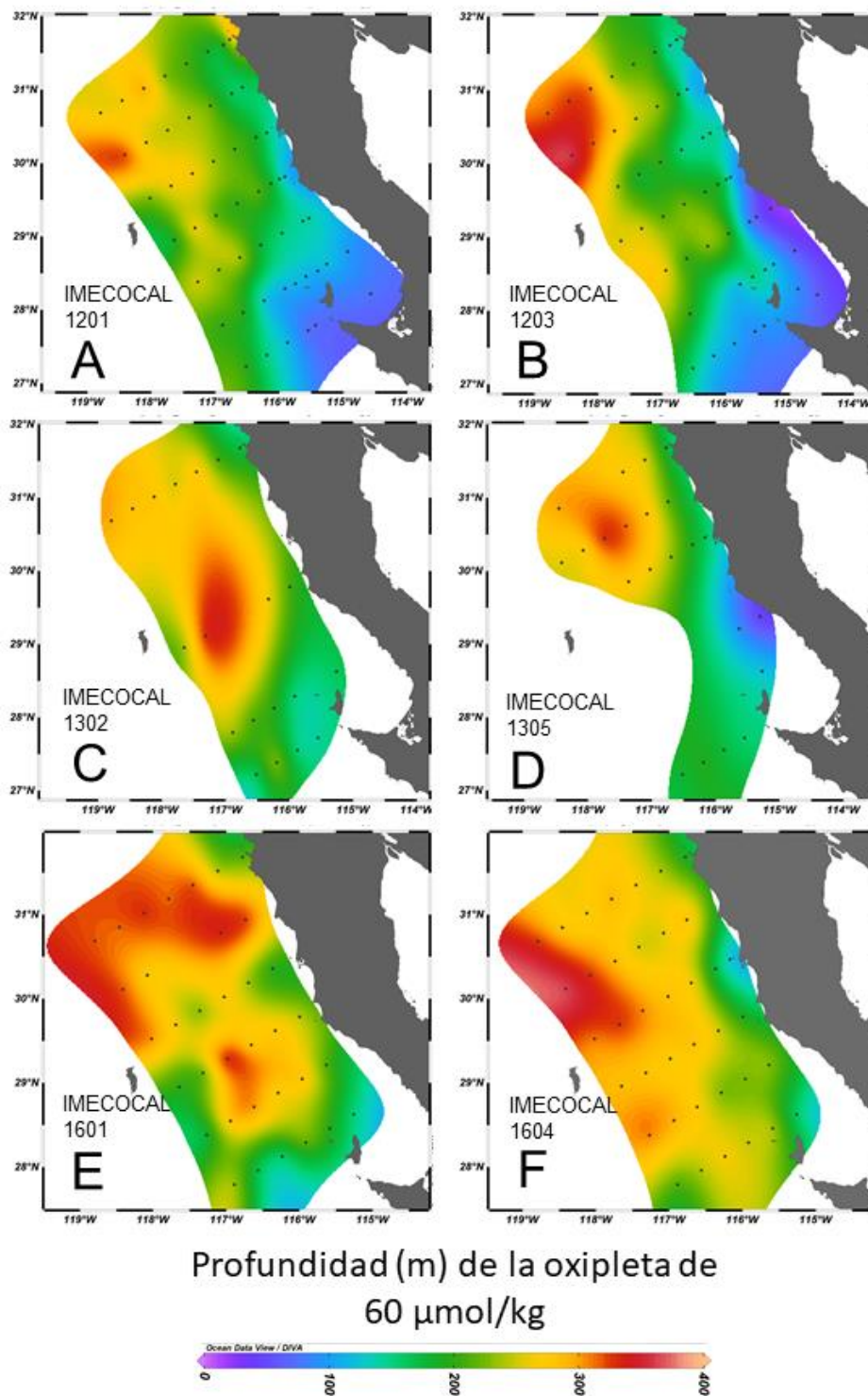


Figura 14. Profundidad (m) del horizonte de hipoxia representado por la oxipleta de $60 \mu\text{mol/kg}$. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).

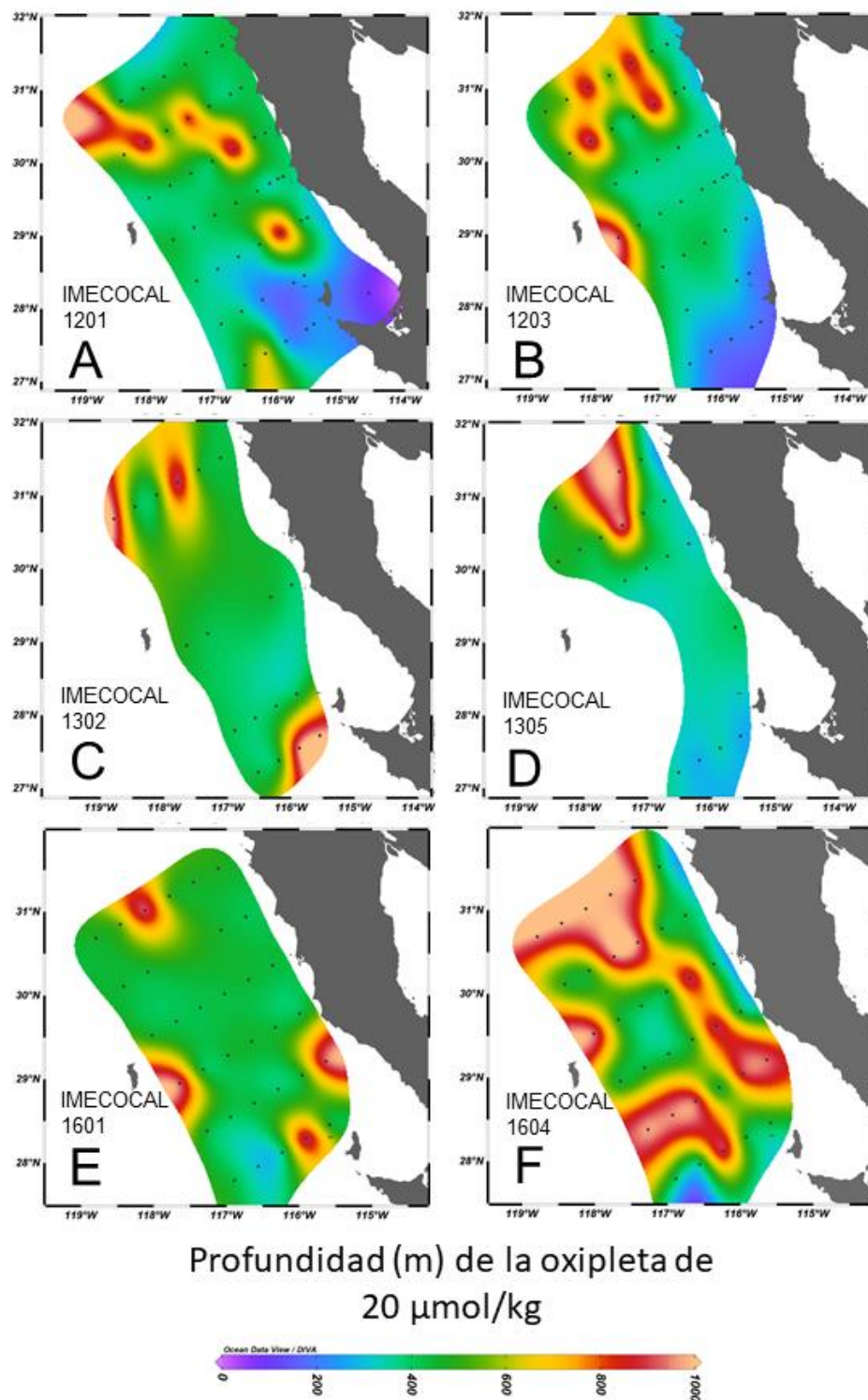


Figura 15. Profundidad (m) del horizonte de suboxia representado por la oxipleta de 20 $\mu\text{mol/kg}$. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).

Distribución del horizonte de saturación de aragonita

El HSA durante el periodo de estudio mostró un gradiente costa-océano, siendo más profundo en la zona oceánica que en la zona costera. Además, la profundidad de éste varió entre los muestreos siendo más somero en las primaveras que en los inviernos (Fig. 16).

En enero de 2012 el HSA se encontró entre los 50 y 100 m de profundidad hacia la zona costera y en la zona de Punta Eugenia. En región oceánica norte, el HSA estuvo alrededor de los 150 m, mientras que al sur se encontró un poco más somera, cercano a los 100 m (Fig. 16A). Similarmente, en marzo de 2012 el HSA se encontró a mayor profundidad en la región oceánica al norte (150-200 m) mientras que al sur se observó entre 100 y 150 m de profundidad, con excepción de la línea 120. Hacia la zona costera y en la línea 120, el HSA estuvo más somero, llegando a estar por encima de los 50 m (Fig. 16B).

Durante febrero de 2013 el HSA se encontró entre 100 y 175 m de profundidad, siendo más somero hacia el sur, con excepción de una estación al norte en el área de Ensenada, donde se encontró alrededor de los 75 m (Fig. 16C). Para mayo del mismo año, el HSA se encontró alrededor de los 200 m en la región oceánica norte, mientras que al sur se encontró cerca de los 100 m de profundidad. El HSA fue más somero hacia la costa, llegando a estar por arriba de los 50 m (Fig. 16D).

En enero de 2016 el HSA, éste se encontró entre 150-200 m en la mayor parte del área de estudio. En las estaciones cercanas a la costa, el HSA estuvo alrededor de 125 m (Fig. 16E). Durante abril de 2016 el HSA se encontró cercano a los 200 m en la región oceánica y se hizo más somero en la región costera, llegando a estar alrededor de los 100 m (Fig. 16F).

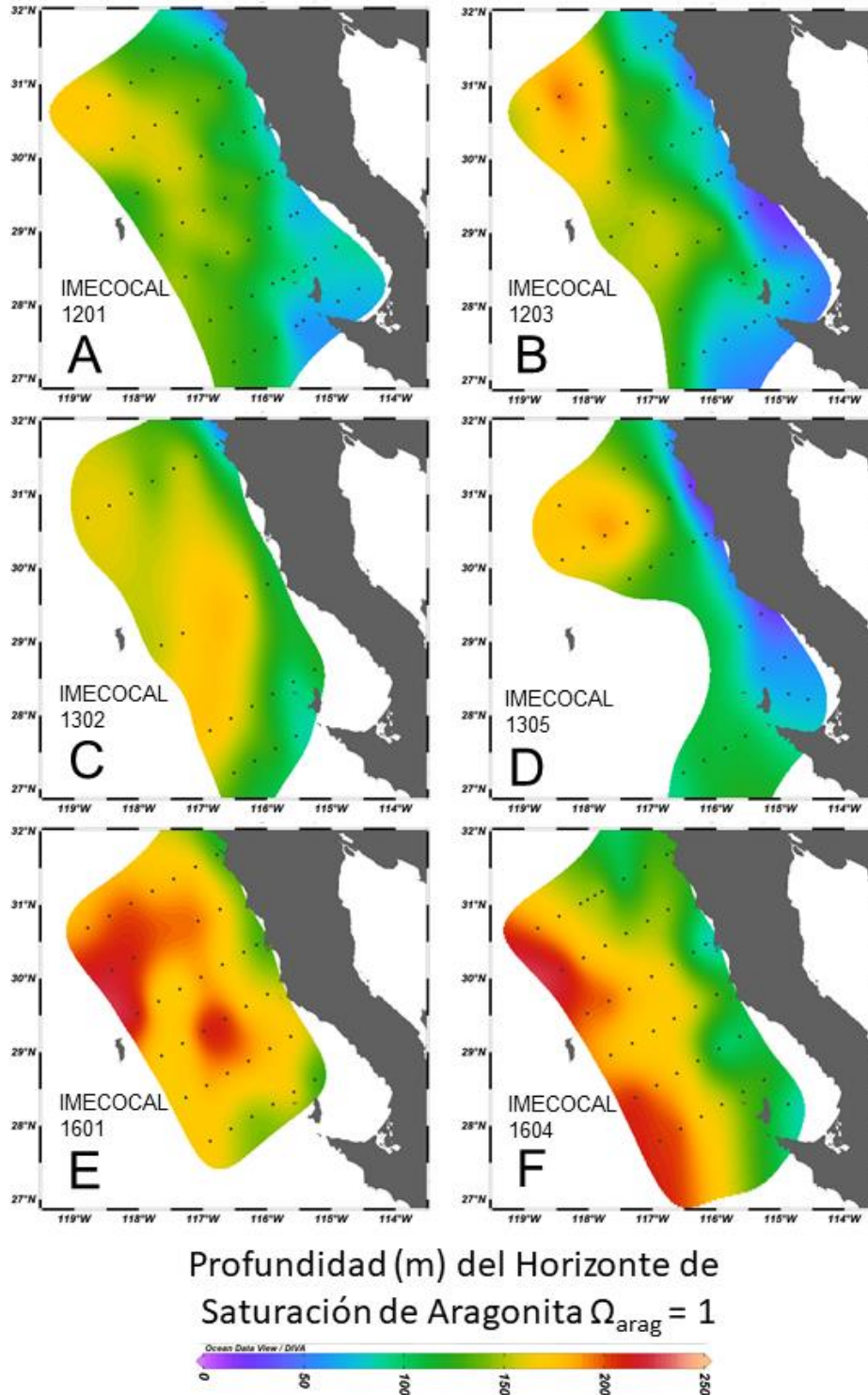


Figura 16. Profundidad (m) del horizonte de saturación de aragonita ($\Omega_{\text{arag}} = 1$) en los cruceros: A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. enero de 2016 (1601); F. abril de 2016 (1604).

Profundidad de la capa de mezcla

La PCM presentó un gradiente costa-océano en todos los cruceros, siendo más profunda en la zona oceánica. En enero de 2012, el valor más somero fue 10.5 m, principalmente en la zona costera y en la zona central, mientras que el más profundo fue de 62.5 m en la zona oceánica y BSV (Fig. 17A). Para marzo de 2012, la PCM osciló entre 10.5 y 66.5 m, siendo más profunda en la zona oceánica al centro del área de estudio y en el área de BSV (Fig. 17B).

En febrero de 2013 la PCM fue de 11.5 m en la zona costera y en las estaciones en algunas estaciones de la línea 100. La mayor profundidad fue de 80.5 m en el centro y sur de la zona oceánica (Fig. 17C). Durante mayo de 2013, la PCM fue más somera, oscilando entre 10.5 y 36.5 m, y la mayor profundidad se encontró hacia la zona oceánica norte (Fig. 17D).

La PCM en diciembre de 2014 se encontró entre 10 y 55 m, siendo más profunda en las estaciones oceánicas al centro del área de estudio y en la zona de BSV (Fig. 17E).

En enero de 2016, la PCM se encontró por debajo de los 30 m en la mayor parte del área de estudio. El mínimo de la PCM fue de 5 m en los alrededores de Punta Baja; el máximo fue de 93.5 m en la zona oceánica (Fig. 17F). La PCM mínima en abril de 2016 fue de 10.5 m, mientras que la máxima fue de 67.5 m en un par de estaciones hacia la zona oceánica (Fig. 17G).

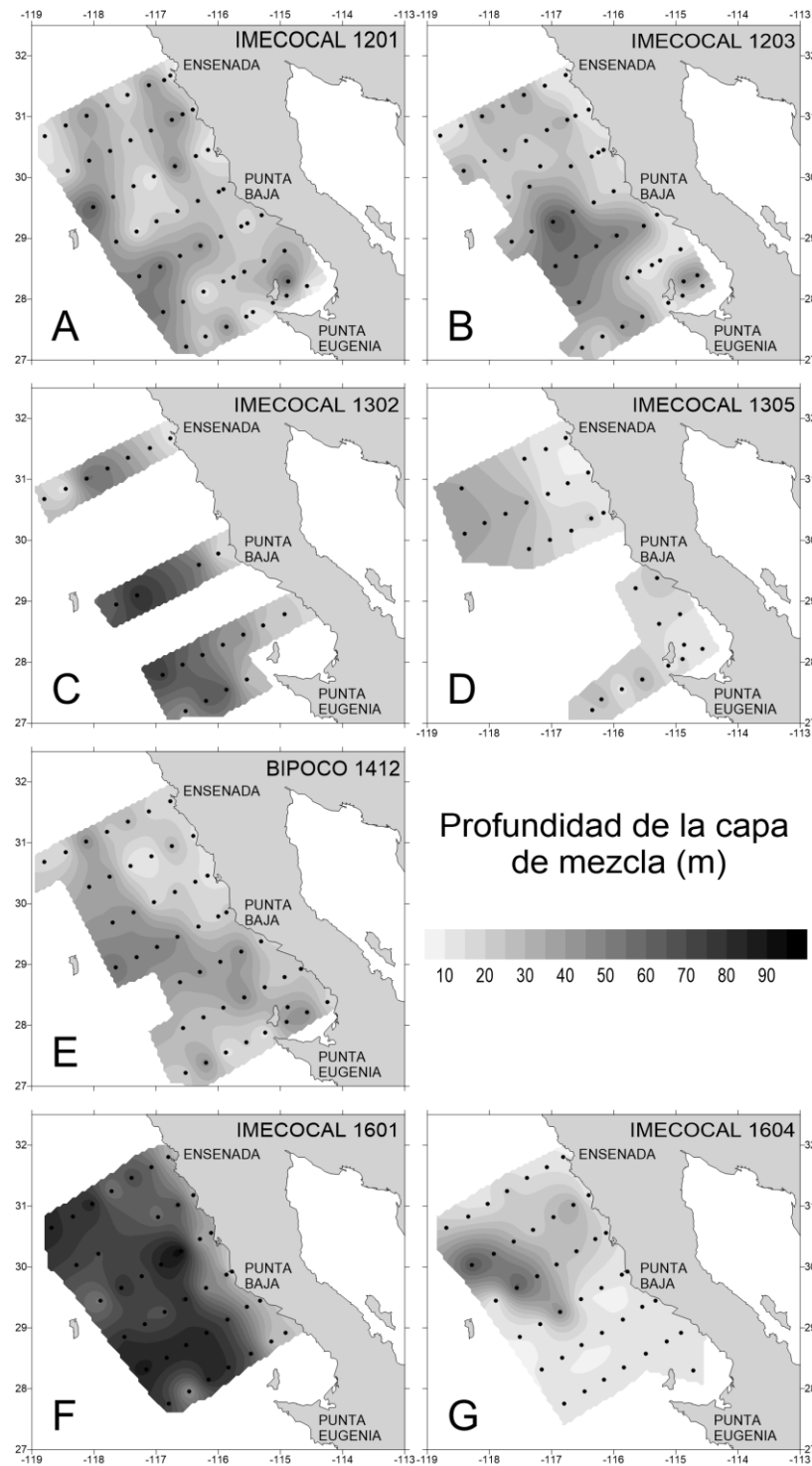


Figura 17. Profundidad de la capa de mezcla (m) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

Clorofila a superficial

Las imágenes satelitales de Chl-a mostraron valores cercanos a 0 en la mayor parte de la zona oceánica para todos los muestreos (Fig. 18). Las mayores concentraciones se observaron hacia la zona costera entre Ensenada y los alrededores de Punta Baja, principalmente en primavera. El máximo de Chl-a se registró en la primavera de 2012 alcanzando hasta 29.27 mg/m³. En invierno se observaron valores muy bajos (2-4 mg/m³) en la zona costera. En invierno de 2014 se observaron valores más bajos, donde el máximo fue de 0.83 mg/m³.

Volumen de zooplancton

En enero de 2012 el VZ presentó un rango de 2.6 a 8524.5 ml/1000 m³. Los mayores volúmenes se encontraron en la zona de BSV (Fig. 19A). En marzo 2012, los valores de VZ oscilaron entre 36.2 y 9106.2 ml/1000 m³. Los mayores valores de VZ se encontraron en BSV y la costa norte (Fig. 19B).

Durante febrero de 2013, el máximo de VZ fue de 668.8 ml/1000 m³ en la parte media del área de estudio, mientras que el mínimo fue de 19.1 ml/1000 m³ en la zona oceánica de la línea 117. También se observaron valores en BSV (Fig. 19C). En contraste, en mayo de 2013 se registraron valores de VZ entre 43.5 y 4966.2 ml/1000 m³, donde los mayores volúmenes se observaron en BSV (Fig. 19D).

Los valores de VZ durante diciembre de 2014 fueron muy bajos (entre 1.88 y 399.8 ml/1000 m³). Los valores más altos ocurrieron en BSV y algunas estaciones de la línea 120, mientras que los más bajos estuvieron en la región media del área de estudio (Fig. 19E).

En enero de 2016 se encontraron valores bajos de VZ entre 2.8 y 141.1 ml/1000 m³, con una distribución homogénea en el área de estudio (Fig. 19F). En abril del mismo año, los valores de VZ en encontraron entre 3.9 y 915.3 ml/1000 m³, con máximos en la zona costera (Fig. 19G).

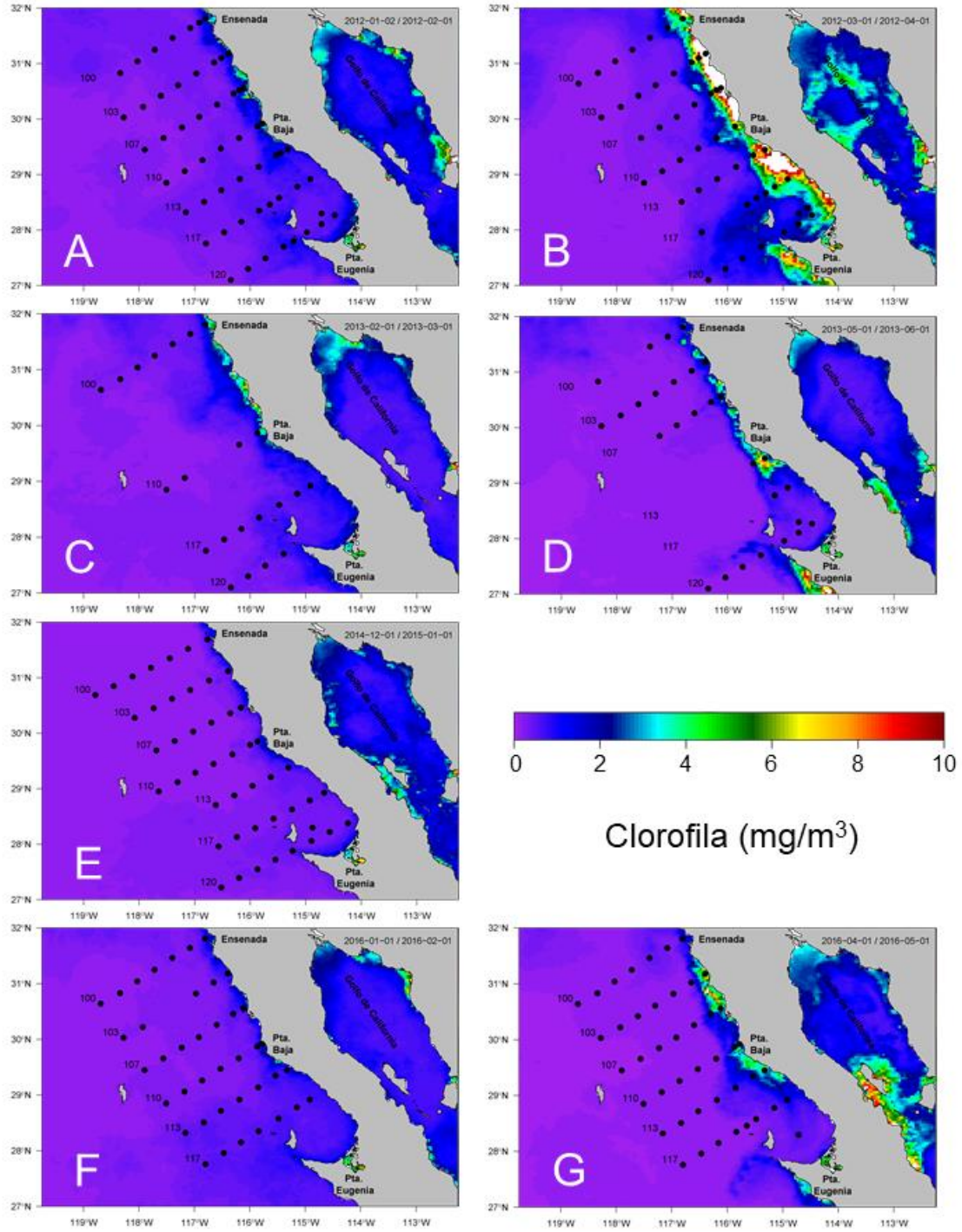


Figura 18. Imágenes satelitales mensuales de concentración de clorofila *a* (mg/m^3) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

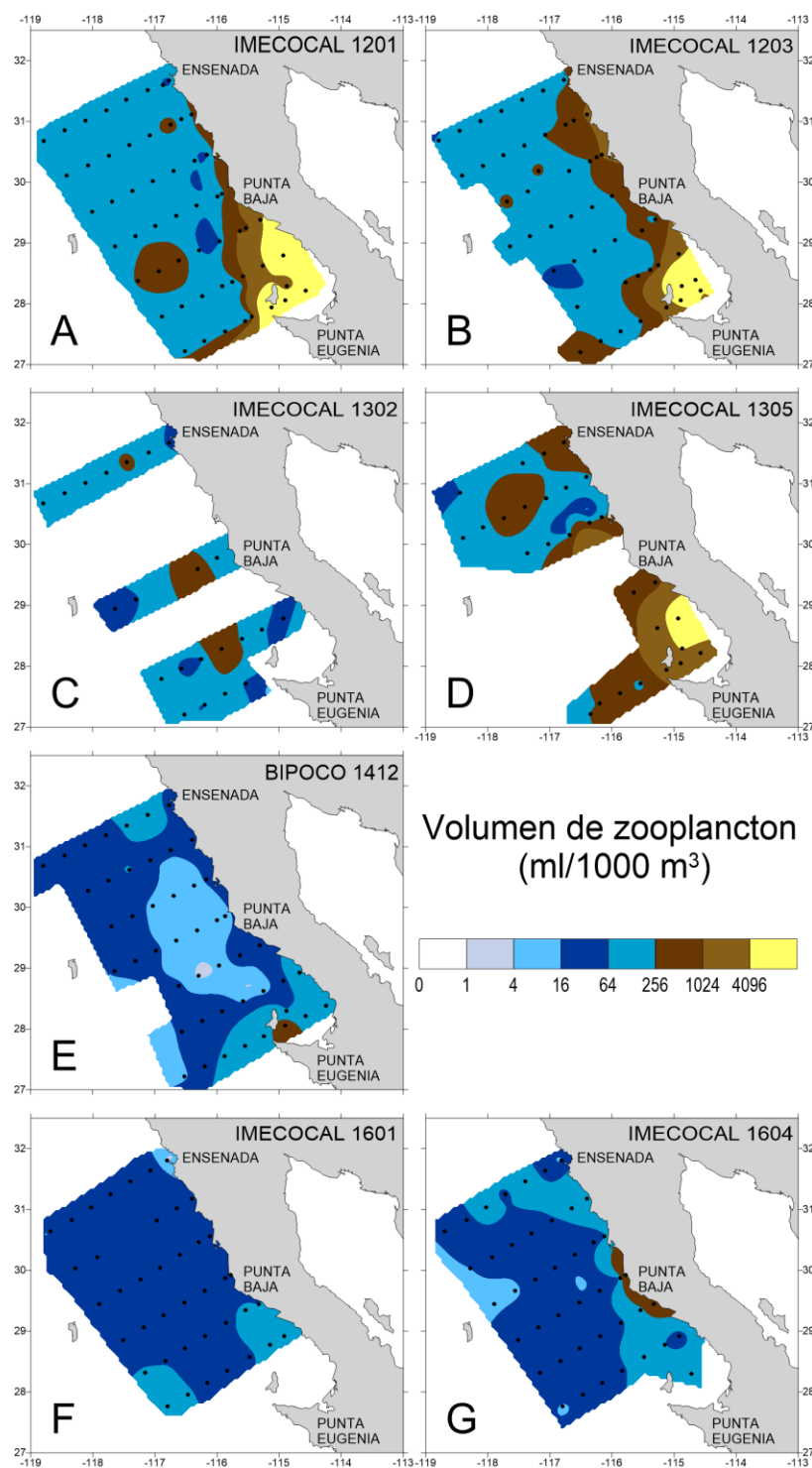


Figura 19. Distribución del volumen de zooplancton (ml/1000 m³) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

Caracterización de la comunidad de Atlantidae

Composición faunística

Se analizaron 284 muestras de zooplancton, donde se encontraron 12,383 organismos de los cuales 11,777 fueron identificados en 2 géneros y 13 especies. 56 organismos del género *Atlanta* presentaron características morfológicas únicas entre sí (3 ¼ espiras en la protoconcha, espiral cónica baja, ojo tipo A, suturas profundas color violeta, base de la quilla marrón, quilla alta redondeada), pero no pudieron ser asignados a alguna especie nominal por lo que se les asignó el nombre de *Atlanta* sp. 1. Adicionalmente, 550 organismos no presentaron los caracteres taxonómicos diagnósticos necesarios para su identificación específica (i.e. la concha estaba disuelta, región de la protoconcha estaba rota o dañada, organismos incompletos) por lo que fueron asignados únicamente a nivel de género (*Atlanta* spp.; Tabla 6).

De las 13 especies encontradas, se determinó que *A. rosea* y *A. fragilis* son nuevos registros para el Pacífico del continente americano, mientras que *A. brunnea*, *A. helicinoidea* y *A. tokiokai* ya habían sido previamente registradas en el área de estudio, pero se amplía su ámbito de distribución hacia el norte.

En los inviernos se registró un mayor número de especies, con un máximo (13 especies) en enero de 2016, mientras que las primaveras se registró un menor número, con un mínimo de cuatro especies en abril de 2016 (Fig. 20).

Tabla 5. Listado taxonómico de las especies de Atlantidae mostrando la suma total de la abundancia estandarizada (número de organismos/1000) y entre paréntesis el valor promedio por crucero en las columnas sombreadas y la abundancia relativa % (en *italicas*). (+) Nuevo registro para el Pacífico americano, (*) Ampliación de distribución.

	Enero 2012		Marzo 2012		Febrero 2013		Mayo 2013		Diciembre 2014		Enero 2016		Abril 2016	
Phylum Mollusca														
Clase Gastropoda Cuvier, 1795														
Subclase Caenogastropoda Cox, 1960														
Orden Littorinimorpha Golikov & Starobogatov, 1975														
Superfamilia Pterotracheoidea Rafinesque, 1814														
Familia Atlantidae Rang, 1829														
Género <i>Atlanta</i> Lesueur, 1817														
<i>Atlanta brunnea</i> * J.E. Gray, 1850	8 (0.14)	0.16									2 (0.04)	0.06		
<i>Atlanta californiensis</i> Seapy & Richter, 1993	3962 (72.03)	84.34	3687 (75.24)	92.24	1178 (53.54)	84.26	5159 (184.26)	89.28	4921 (104.70)	62.14	1430 (35.74)	59.0 0	2888 (67.16)	94.90
<i>Atlanta fragilis</i> ⁺ Richter, 1993	23 (0.42)	0.50	15 (0.30)	0.37	19 (0.87)	1.37	41 (1.45)	0.70	5 (0.11)	0.06	37 (0.93)	1.53	21 (0.49)	0.69
<i>Atlanta helicinoidea</i> * J.E. Gray, 1850	1 (0.03)	0.03			7 (0.30)	0.48					18 (0.46)	0.76		
<i>Atlanta inclinata</i> J.E. Gray, 1850	2 (0.04)	0.05			7 (0.30)	0.47	8 (0.27)	0.13	16 (0.34)	0.20	2 (0.04)	0.07		
<i>Atlanta inflata</i> J.E. Gray, 1850	68 (1.24)	1.46	10 (0.20)	0.24	18 (0.80)	1.26			122 (2.59)	1.54	113 (2.83)	4.66		
<i>Atlanta lesueurii</i> Gray, 1850	168 (3.06)	3.59	2 (0.03)	0.04	5 (0.21)	0.34			1820 (38.73)	22.99	613 (15.32)	25.2 9		
<i>Atlanta oligogyra</i> * Tesch, 1906	116 (2.12)	2.48	34 (0.70)	0.86	21 (0.94)	1.49	86 (3.08)	1.49	495 (10.54)	6.26	100 (2.51)	4.14	80 (1.86)	2.63
<i>Atlanta peronii</i> Lesueur, 1817	42 (0.77)	0.90	49 (1.00)	1.23	30 (1.38)	2.18	196 (6.99)	3.39	37 (0.79)	0.47	17 (0.42)	0.69	27 (0.63)	0.88
<i>Atlanta rosea</i> ⁺ Gray, 1850	3 (0.06)	0.07			2 (0.07)	0.11	2 (0.06)	0.03			14 (0.35)	0.57		
<i>Atlanta tokiokai</i> * van der Spoel & Troost, 1972			2 (0.04)	0.04					3 (0.06)	0.04				
<i>Atlanta turriculata</i> d'Orbigny, 1836									17 (0.36)	0.21	5 (0.12)	0.19		
<i>Atlanta</i> sp.1									186 (3.96)	2.35	47 (1.18)	1.95		
<i>Atlanta</i> spp.	266 (4.84)	5.67	196 (3.99)	4.90	110 (4.98)	7.83	282 (10.06)	4.87	289 (6.14)	3.65	17 (0.38)	0.70	27 (0.64)	0.90
Género <i>Protatlanta</i> Tesch, 1908														
<i>Protatlanta souleyeti</i> (E. A. Smith, 1888)	36 (0.65)	0.77	3 (0.07)	0.08	3 (0.14)	0.21	6 (0.21)	0.10	8 (0.16)	0.10	9 (0.23)	0.38		

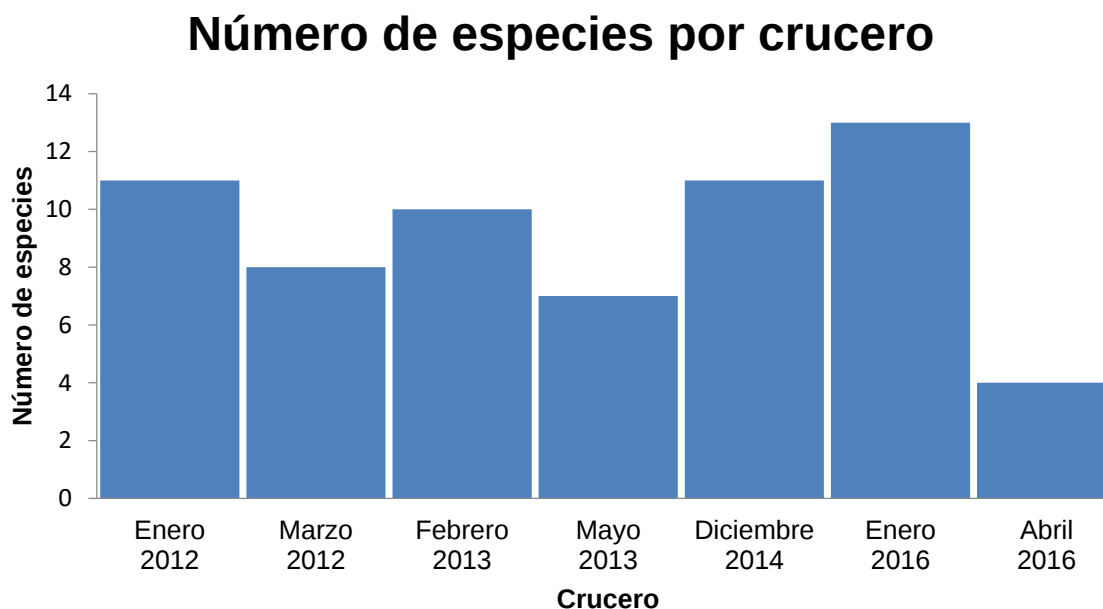


Figura 20. Número de especies encontradas en cada uno de los cruceros analizados.

A. californiensis, *A. fragilis*, *A. oligogyra* y *A. peronii* se encontraron en todos los cruceros, mientras que *Protatlanta souleyeti* únicamente estuvo ausente en abril de 2016. Las especies *A. helicinoidea*, *A. brunnea*, *A. lesueurii* y *A. inflata* se encontraron principalmente en invierno. A su vez, se observó que las especies *A. turriculata* y *Atlanta* sp. 1 únicamente se encontraron en diciembre de 2014 y enero de 2016.

Abundancia

La especie más abundante en todos los cruceros fue *A. californiensis*, cuya abundancia relativa fue mayor durante las primaveras (89-95%) y disminuyó en los cruceros de invierno (59-84%; Fig. 21, Tabla 5). Aunque *A. lesueurii* y *A. inflata*, se encontraron principalmente en los cruceros de invierno, su abundancia relativa fue baja en los cruceros enero de 2012 y febrero de 2013. Sin embargo, la abundancia de ambas especies se incrementó en diciembre de 2014 y enero de 2016, coincidiendo con la reducción observada en *A. californiensis*. Dicho patrón de

incremento en abundancia relativa también se observó en menor magnitud en la especie *A. oligogyra*.

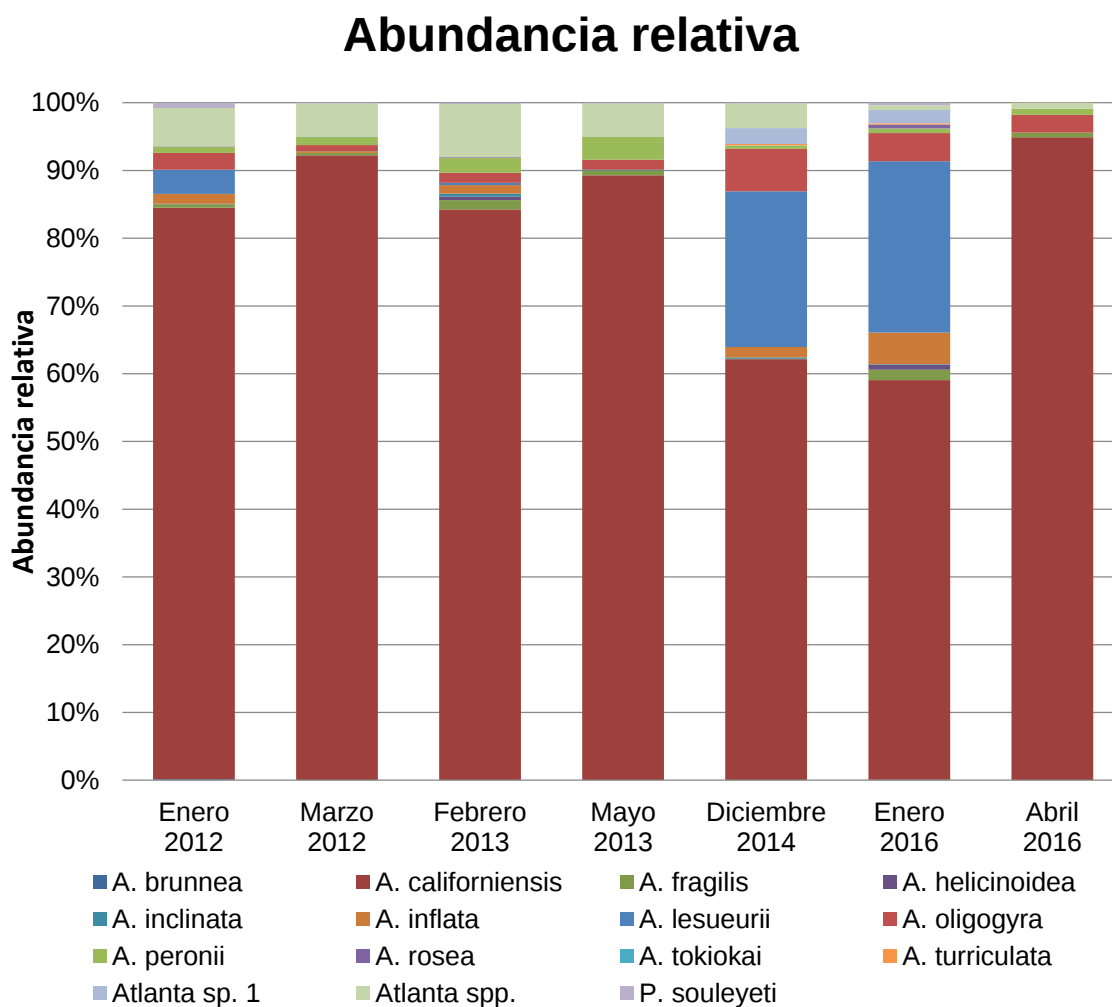


Figura 21. Abundancia relativa (%) por crucero de todas las especies encontradas.

Distribución

Considerando el total de atlántidos, la mayoría de los cruceros tuvieron presencia de estos organismos en toda el área de estudio (Fig. 22). La mayor abundancia se encontró principalmente en la región oceánica, decreciendo hacia la zona costera. Un patrón distinto se observó en diciembre de 2014 con un área amplia de ausencia de organismos en contraste con alta abundancia en BSV (Fig. 22E). Esta alta abundancia en la región de BSV, entre Punta Baja y Punta Eugenia,

también se observó en mayo de 2013 (Fig. 22D) y en ambos cruceros de 2016 (Fig. 22F-G). Los atlántidos estuvieron ausentes en la zona costera y en la región de BSV en los cruceros de enero y marzo de 2012 (Fig. 22A-B), mientras que en febrero de 2013 se observó baja abundancia en la zona costera (Fig. 22C).

En cuanto a la distribución por especies, *A. californiensis* fue la especie que, además de ser la más abundante, en general se distribuyó en toda el área de estudio. En los cruceros de 2012 y 2013 su distribución reflejó el patrón general de distribución del total de atlántidos (Fig. 23A-D). Sin embargo, en diciembre de 2014 esta especie se encontró principalmente hacia la zona costera y la mayor abundancia se observó en BSV (Fig. 23E). En enero de 2016 su distribución fue principalmente oceánica con baja abundancia hacia el norte, mientras que hacia el sur se encontró distribuida tanto en la zona oceánica como costera, con mayor abundancia al norte de BSV (Fig. 23F). Para abril de 2016 se encontró distribuida en toda el área de estudio (Fig. 23G).

Atlanta oligogyra se distribuyó principalmente hacia la zona oceánica en todos los cruceros (Fig. 24). Sin embargo, en diciembre de 2014 esta especie se distribuyó en la zona oceánica al norte, mientras que al sur se encontró hacia la zona costera, con la mayor abundancia en BSV (Fig. 24E).

Atlanta peronii y *A. fragilis* también se encontraron en todos los cruceros y tuvieron amplia distribución preferentemente hacia la zona oceánica. Sin embargo, *A. peronii* se encontró más abundante hacia el norte (Fig. 25), mientras que *A. fragilis* se encontró tanto al norte como al sur y en ocasiones cercana a la costa, en los alrededores de Punta Baja (Fig. 26).

Protatlanta souleyeti se encontró en baja abundancia en seis de los siete cruceros, estando ausente únicamente en abril de 2016 (Fig. 27). Su distribución fue principalmente hacia el norte de Punta Baja. La mayoría de los organismos estuvieron en la región oceánica. Sin embargo, en marzo de 2012 y diciembre de 2014 se observaron organismos en la zona costera en Punta Baja y al sur Ensenada, respectivamente (Fig. 27B, E).

Las especies *A. lesueurii* y *A. inflata* se encontraron principalmente en los cruceros de invierno y en ambos casos en marzo de 2012, pero con baja abundancia. *Atlanta lesueurii* se distribuyó hacia la región sur. En los inviernos de 2012 y 2013, esta especie estuvo distribuida en la zona oceánica. En 2014 se encontró hacia la zona costera principalmente en BSV. En 2016 estuvo tanto en la zona costera como en la oceánica (Fig. 28). *Atlanta inflata* se distribuyó preferentemente en la zona oceánica, tanto al norte como al sur. Sin embargo, en invierno de 2014 se encontró únicamente en la región costera y en BSV (Fig. 29).

Atlanta helicinoidea y *A. brunnea* también estuvieron presentes únicamente en invierno, pero en baja abundancia. *Atlanta helicinoidea* se encontró en 2012, 2013 y 2016 principalmente en la zona oceánica, aunque en 2016 algunos organismos se encontraron en la zona cercana a la costa al norte de BSV (Fig. 30). En el caso de *A. brunnea*, únicamente se encontraron pocos organismos en 2012 y 2016, principalmente en la zona oceánica (Fig.31).

Las especies *Atlanta* sp. 1 y *A. turriculata* únicamente se encontraron en los inviernos de 2014 y 2016. *Atlanta* sp. 1 se encontró únicamente el área de BSV en ambos años (Fig. 32). En el caso de *A. turriculata*, en 2014 únicamente estuvo en el área de BSV. Sin embargo, en 2016 se encontró en la zona oceánica al norte (Fig. 33).

Las tres especies restantes fueron escasas, *A. rosea* se encontró en enero de 2012, febrero y mayo de 2013 y enero de 2016 en la región oceánica (Fig. 34); *A. inclinata* se distribuyó en la región oceánica en enero de 2012, febrero y mayo de 2013 y enero de 2016, pero en diciembre de 2014 estuvo únicamente en la región costera de BSV (Fig.35); *A. tokiokai* se encontró exclusivamente en marzo de 2012 y diciembre de 2014 en la región oceánica en ambas ocasiones (Fig. 36).

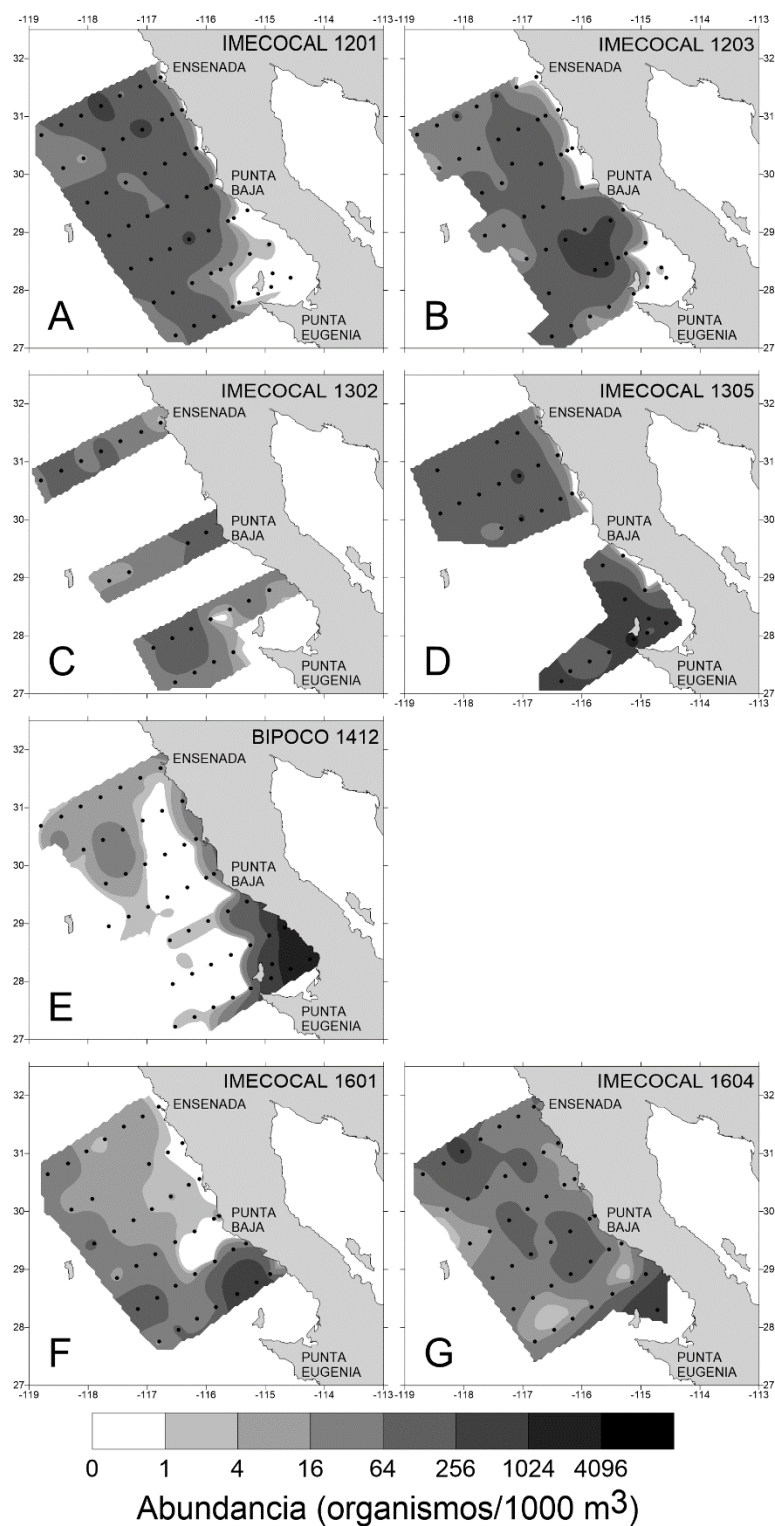


Figura 22. Distribución de *Atlantidae* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

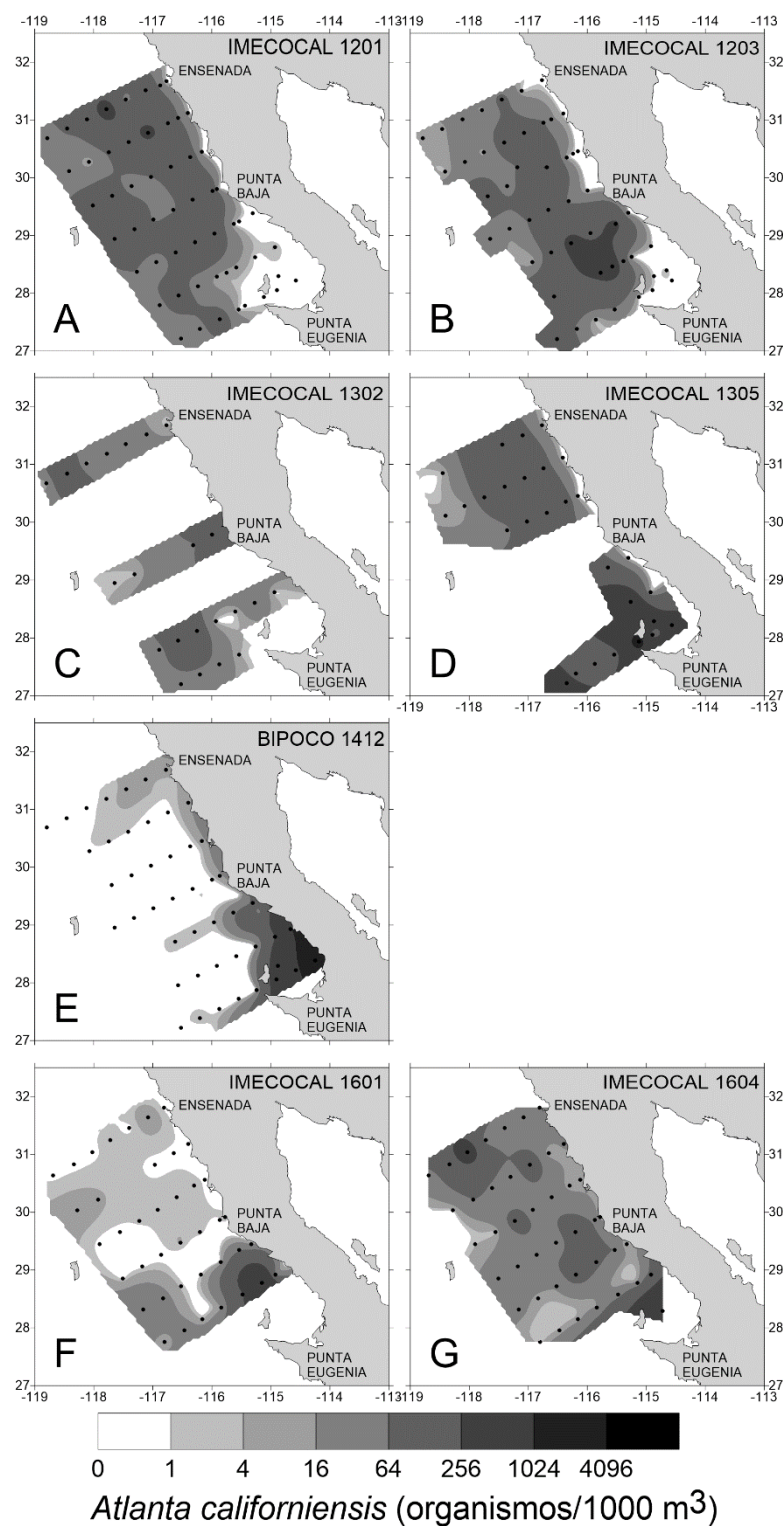


Figura 23. Distribución de *Atlanta californiensis* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

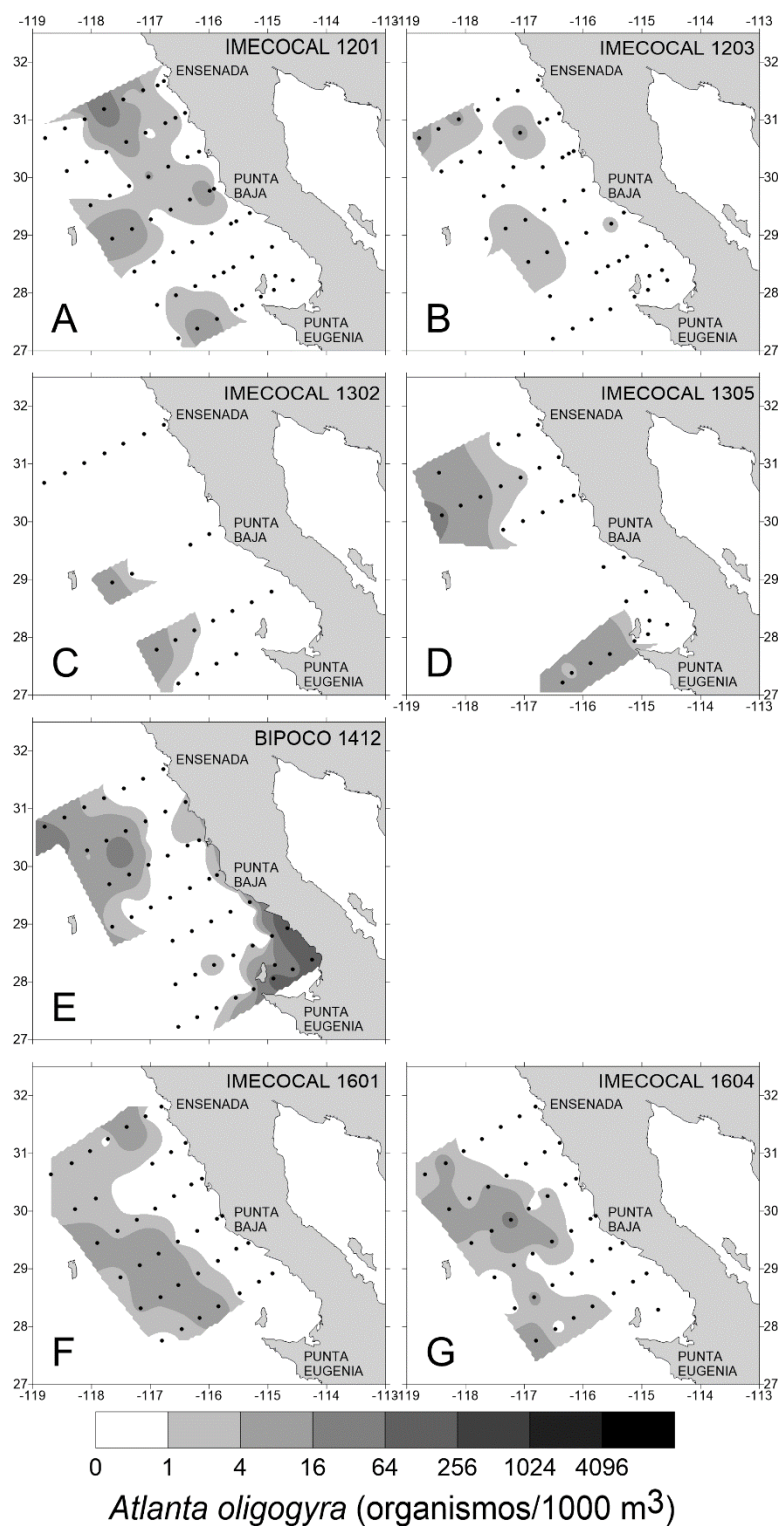


Figura 24. Distribución de *Atlanta oligogyra* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

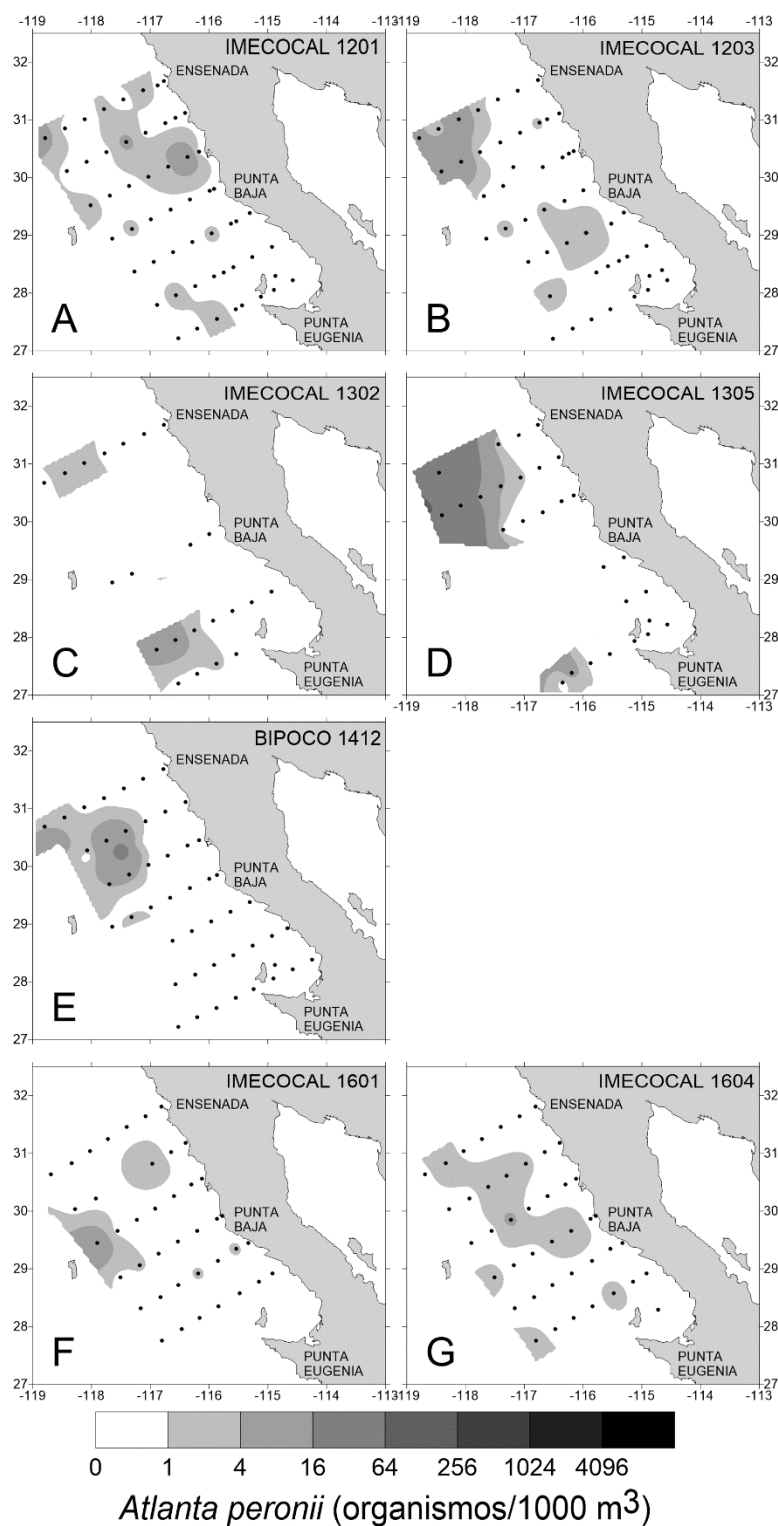


Figura 25. Distribución de *Atlanta peronii* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

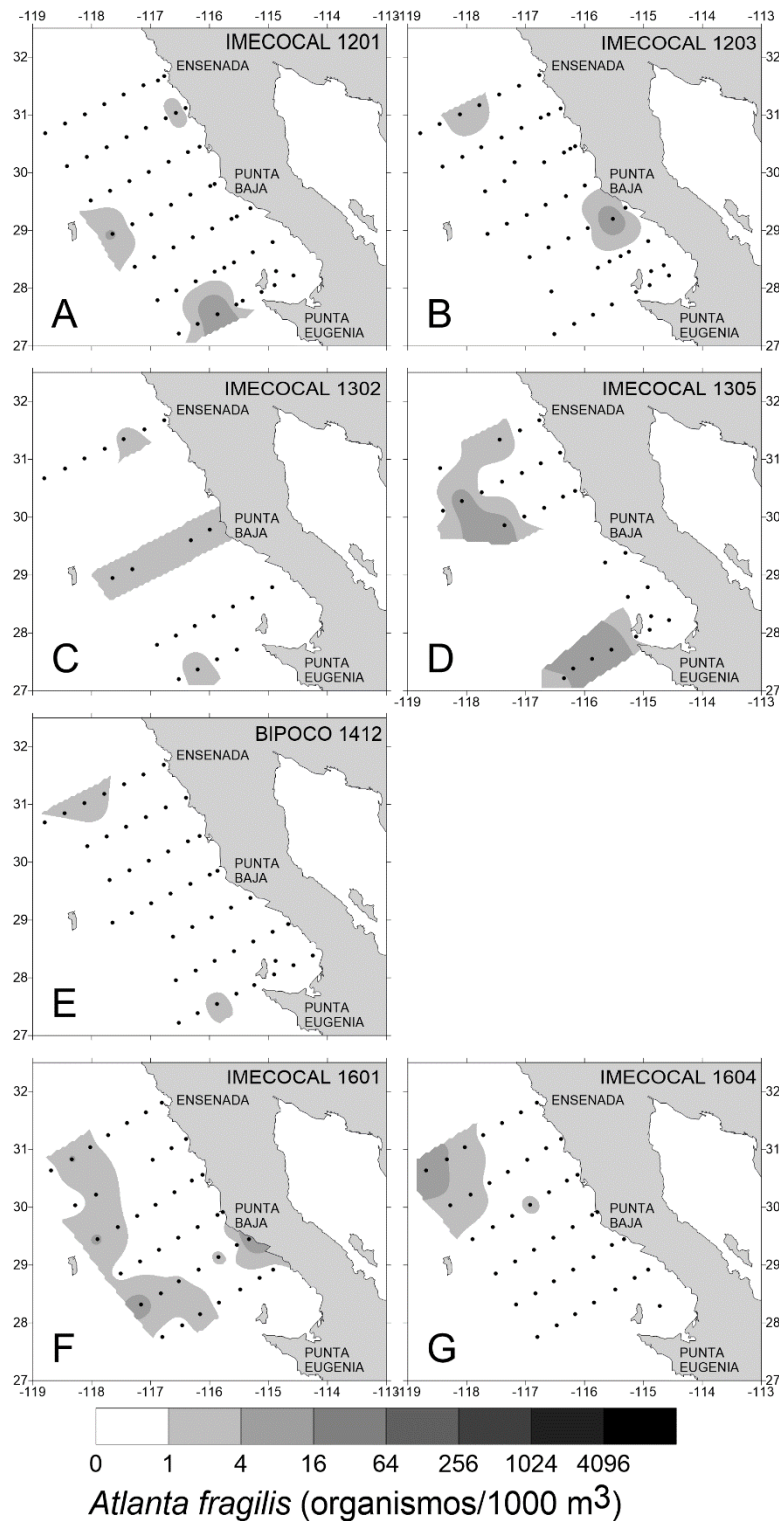


Figura 26. Distribución de *Atlanta fragilis* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

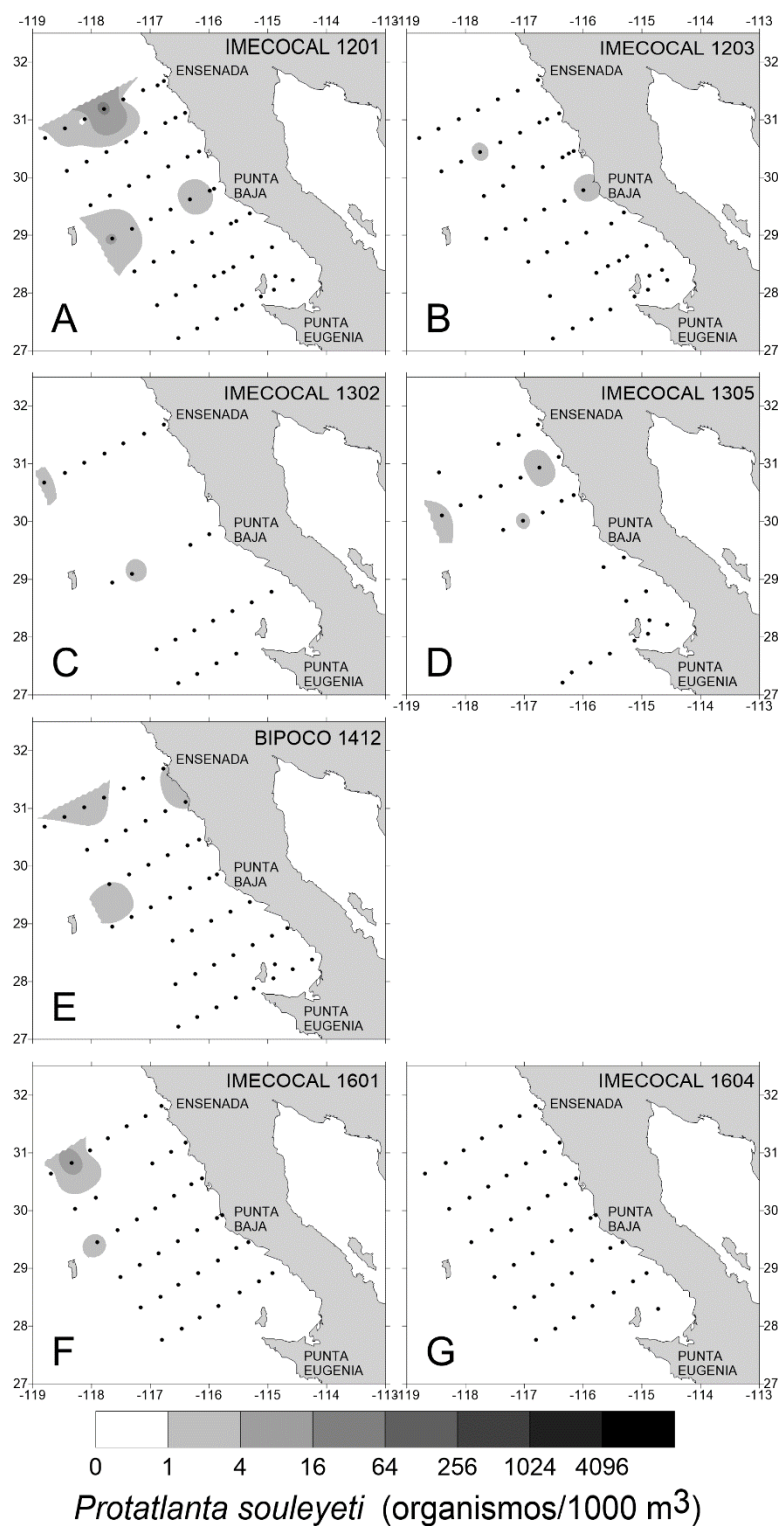


Figura 27. Distribución de *Protatlanta souleyeti* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

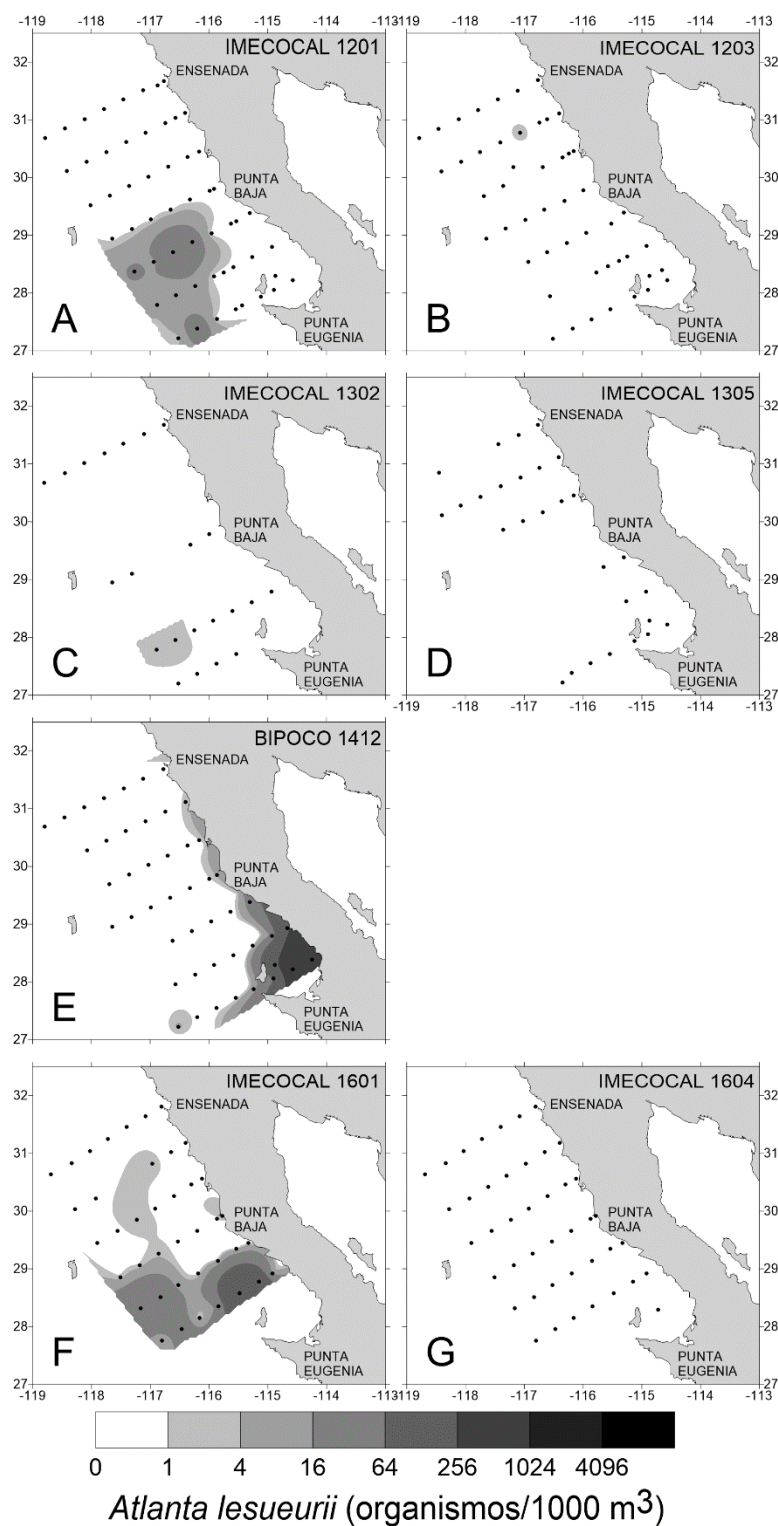


Figura 28. Distribución de *Atlanta lesueurii* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

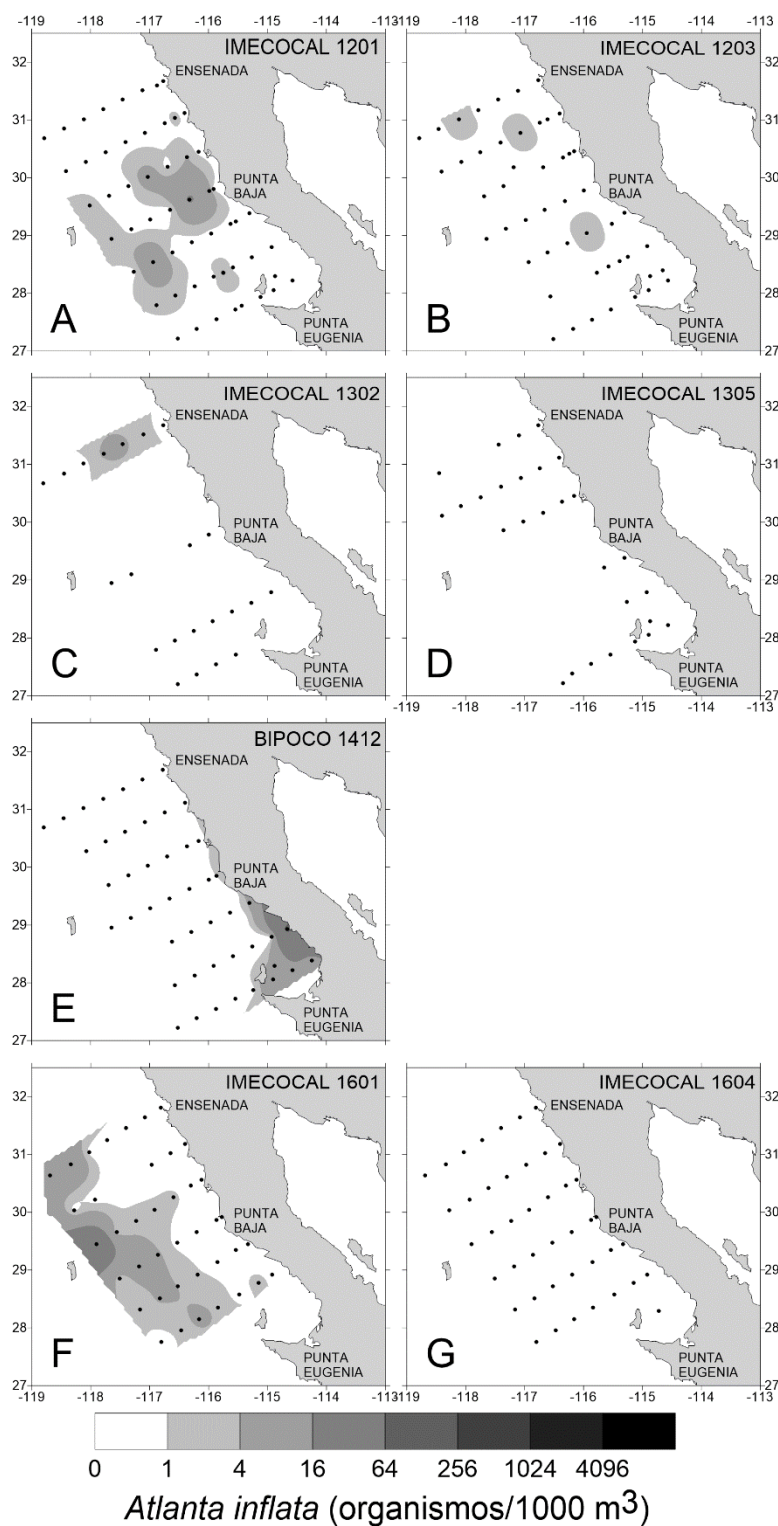


Figura 29. Distribución de *Atlanta inflata* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

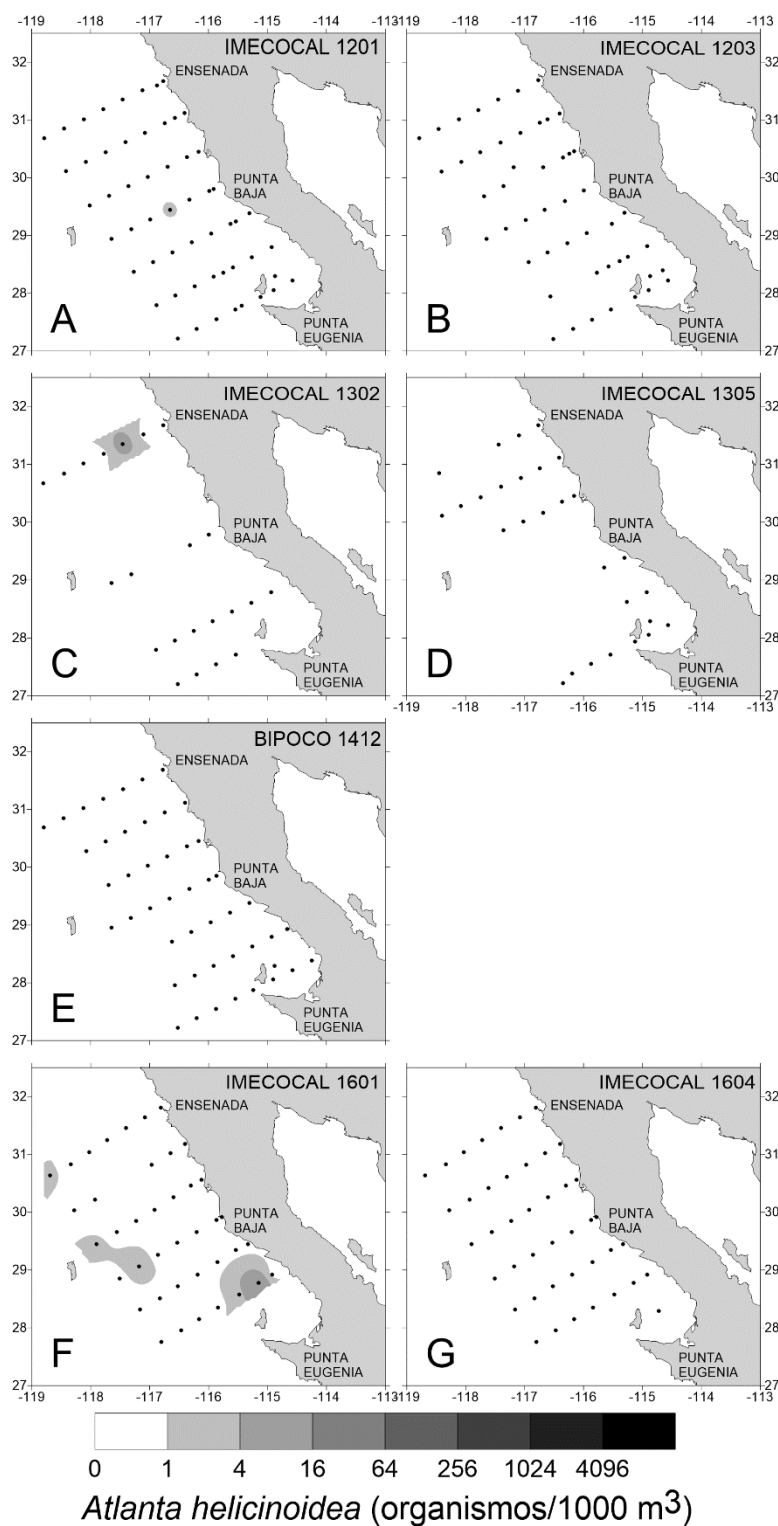


Figura 30. Distribución de *Atlanta helicinoidea* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

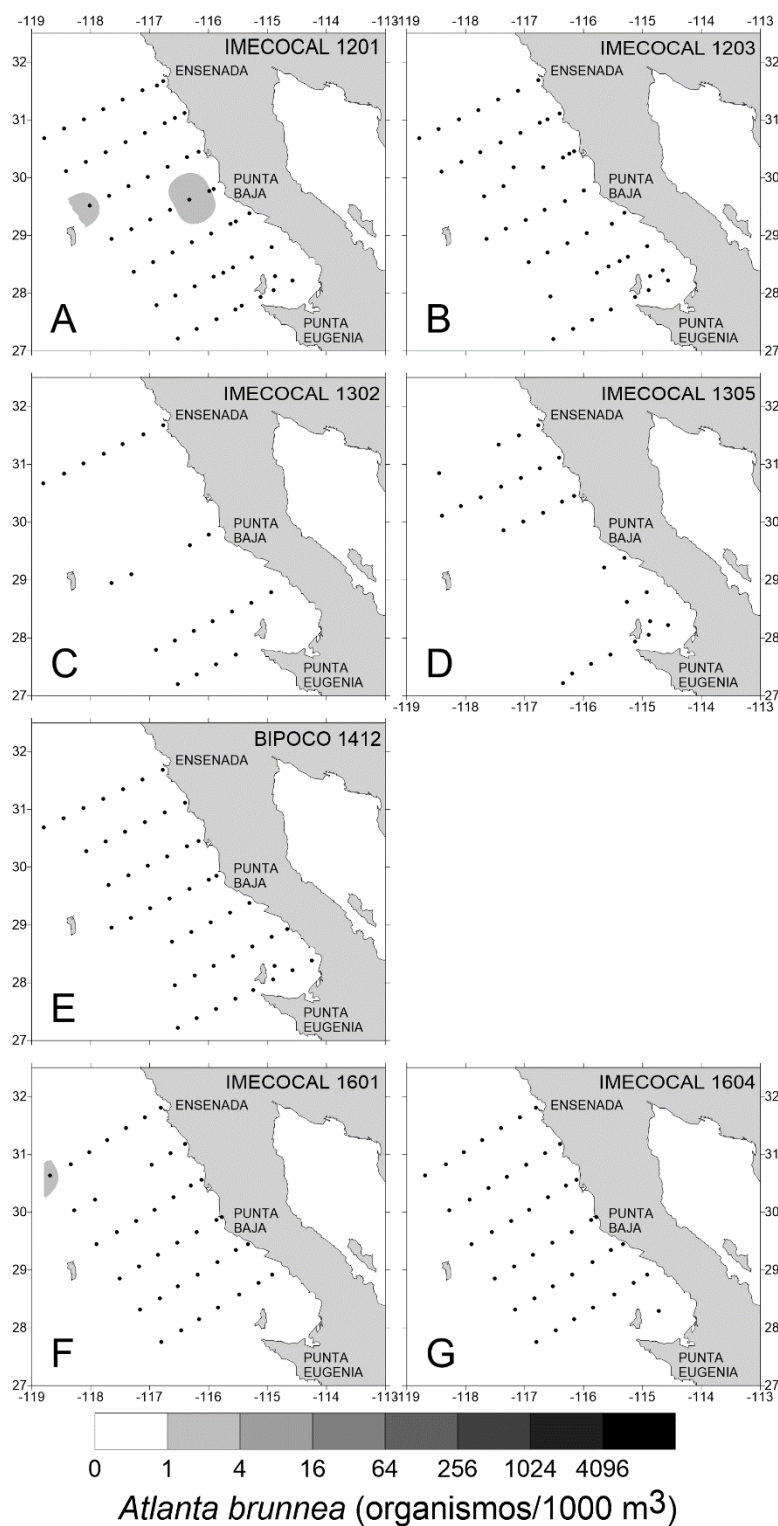


Figura 31. Distribución de *Atlanta brunnea* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

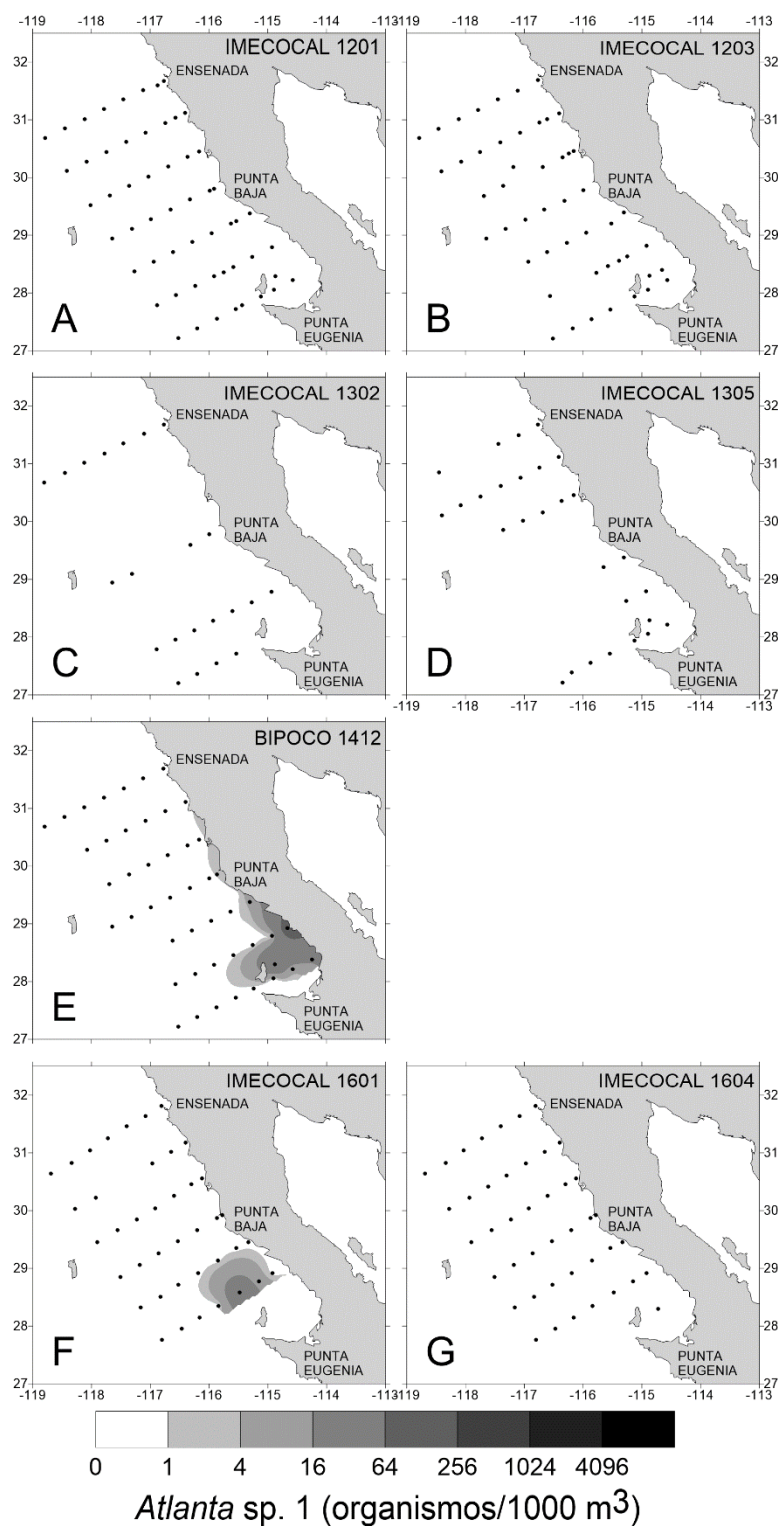


Figura 32. Distribución de *Atlanta* sp. 1 por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

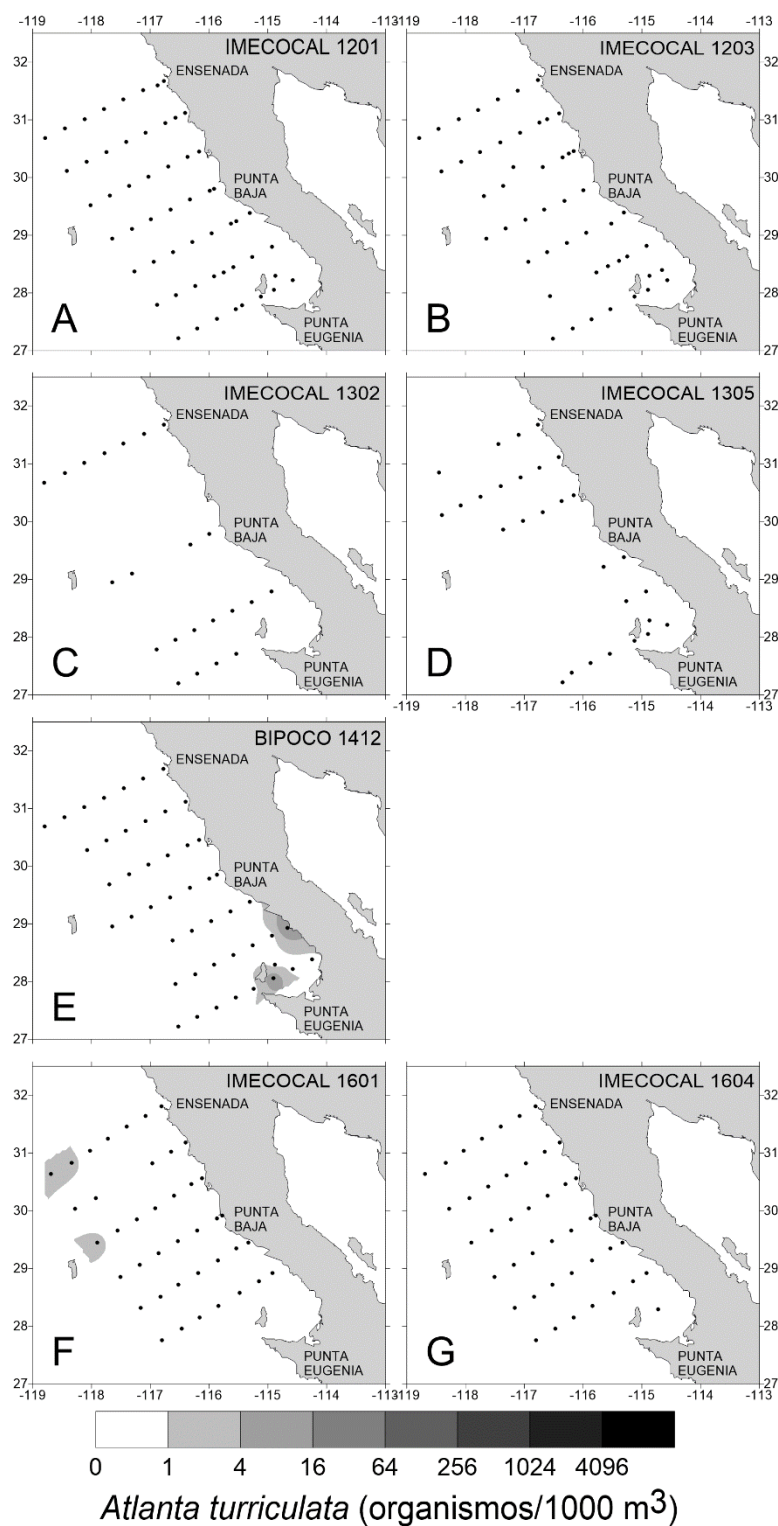


Figura 33. Distribución de *Atlanta turriculata* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

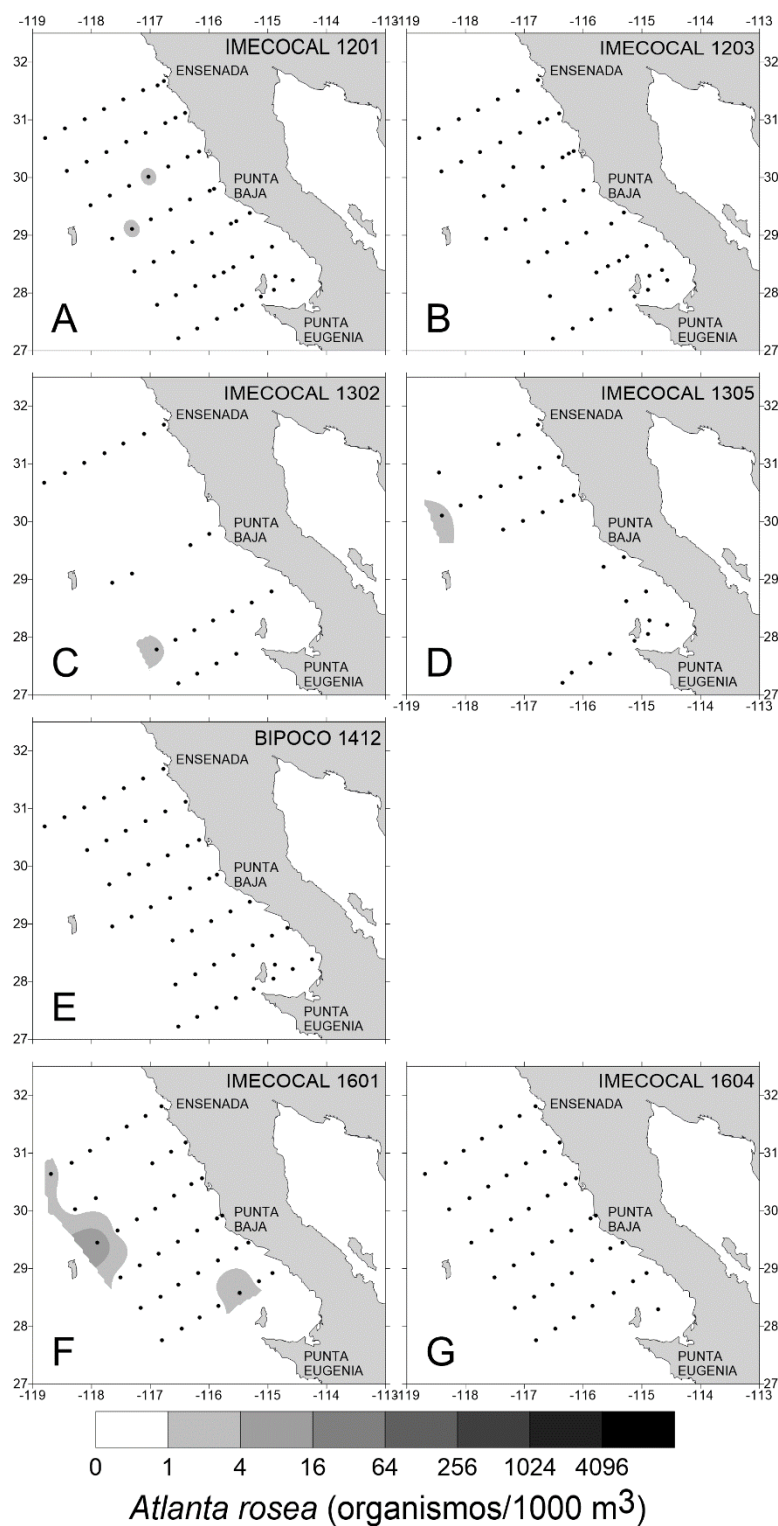


Figura 34. Distribución de *Atlanta rosea* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

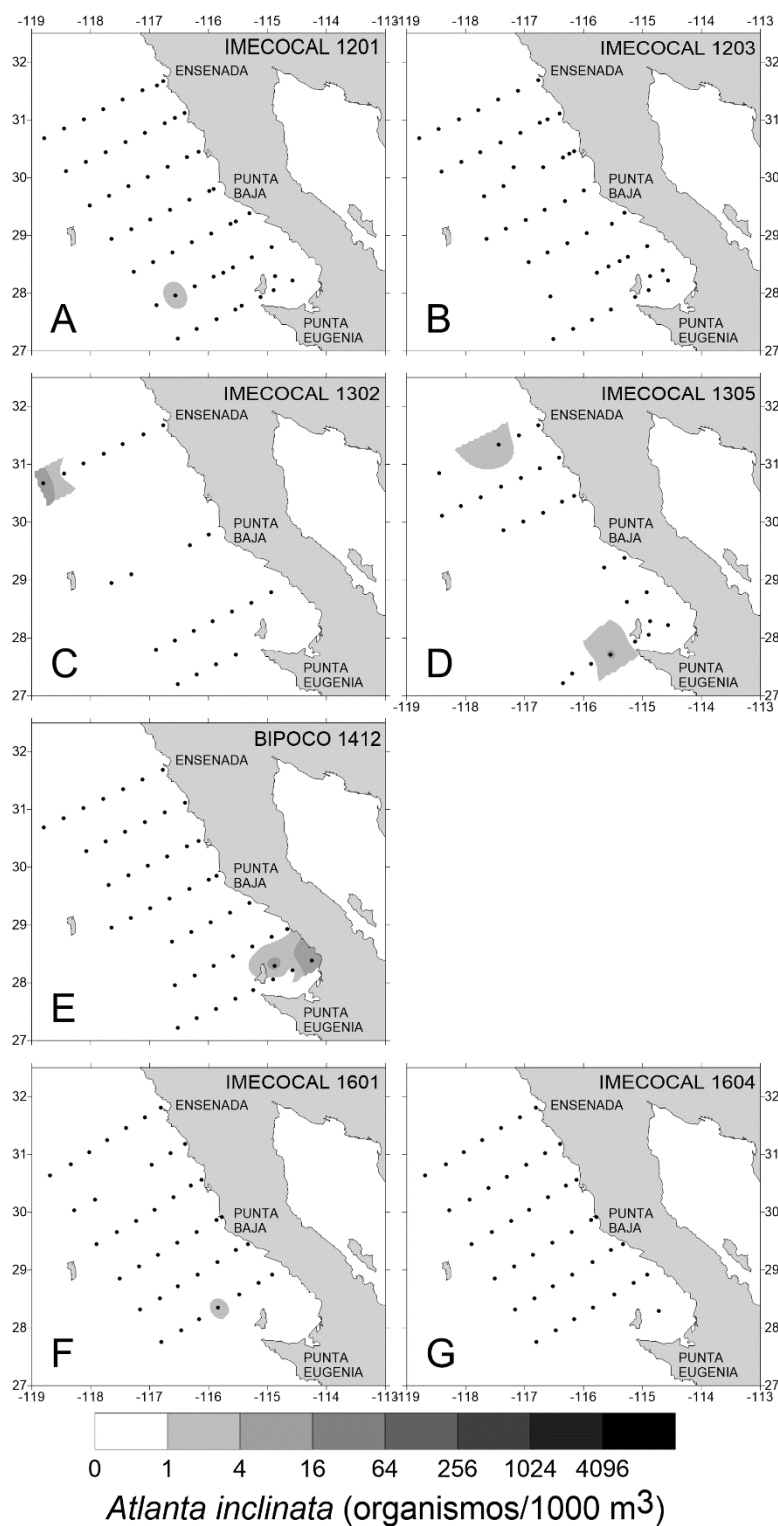


Figura 35. Distribución de *Atlanta inclinata* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

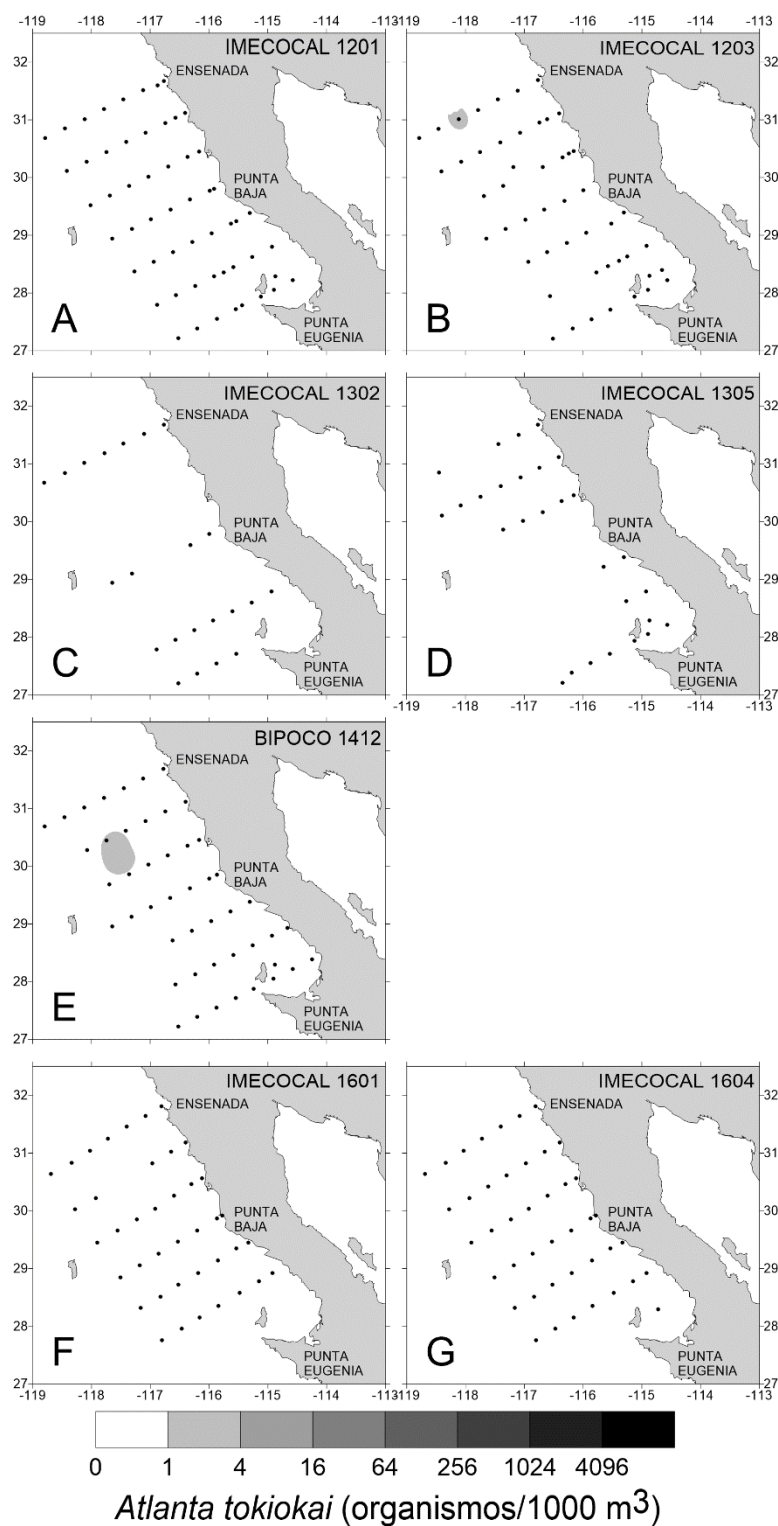


Figura 36. Distribución de *Atlanta tokiokai* por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

La riqueza de especies (S) fue mayor en la zona oceánica (Fig. 37), excepto diciembre de 2014 (Fig. 37E), donde la mayor riqueza se encontró en BSV. En la mayoría de las estaciones muestreadas se encontraron entre 1 y 4 especies, con un máximo de 8 especies en la estación 107.60 en enero de 2016 (Fig. 37F).

La diversidad de Shannon ($H' \log_2$) presentó un gradiente costa-océano, siendo mínima hacia la costa en todos los cruceros (Fig. 38). Además, en diciembre de 2014 se observaron altos valores de este parámetro en BSV (Fig. 38E). La diversidad máxima fue en enero de 2016 con valores entre 1.2 y 2, mientras que los valores mínimos del índice de diversidad fueron en abril de 2016 ($H' < 0.8$; Fig. 38F).

Reiterando el patrón observado en los parámetros anteriores, la equidad de Pielou (J) presentó un gradiente costa-océano, con los mayores valores hacia la zona oceánica (Fig 39). Sin embargo, se observaron también valores altos en BSV durante mayo de 2013 y diciembre de 2014 (Fig. 39D-E).

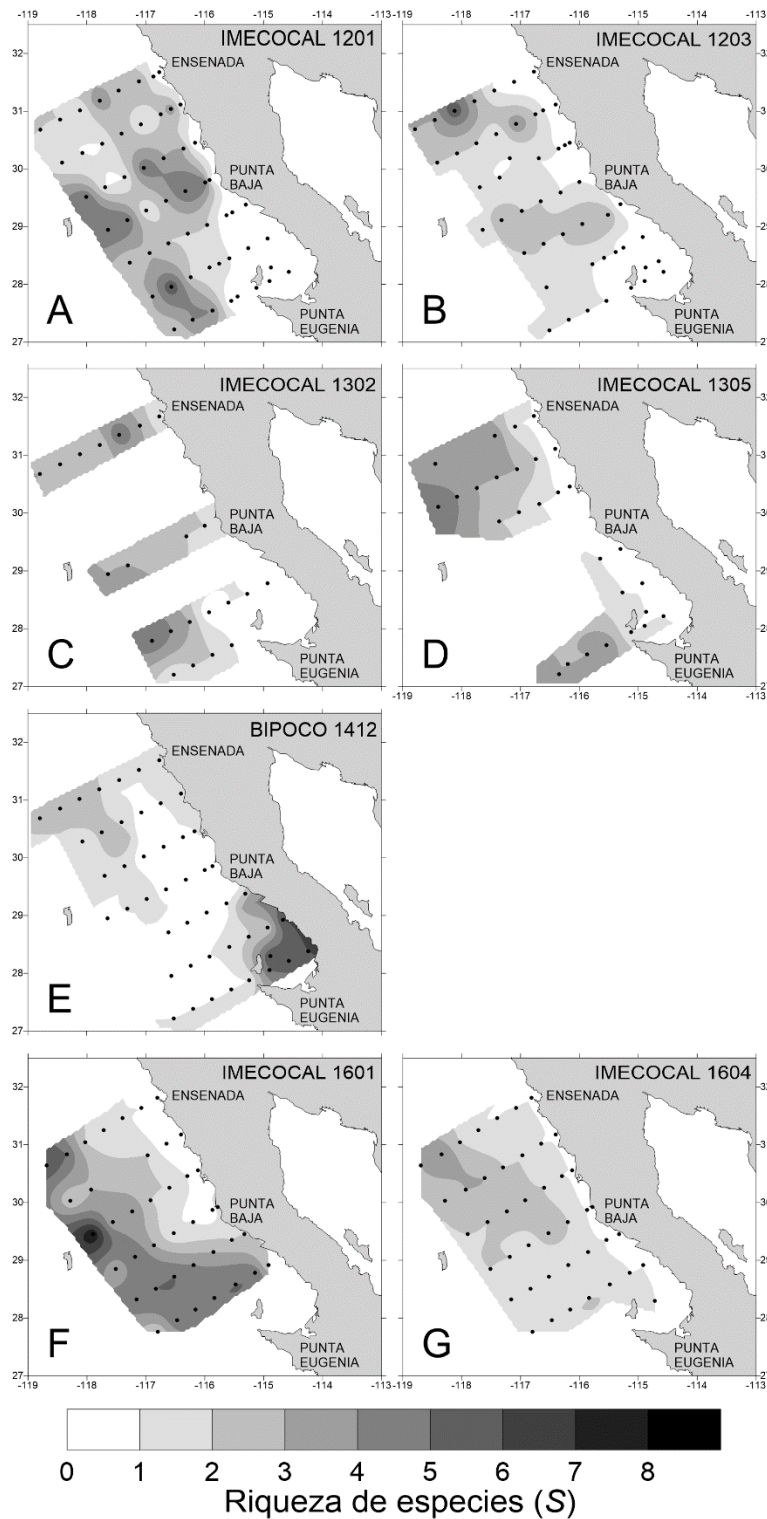


Figura 37. Riqueza de especies (S) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604). La escala señala el número de especies por estación.

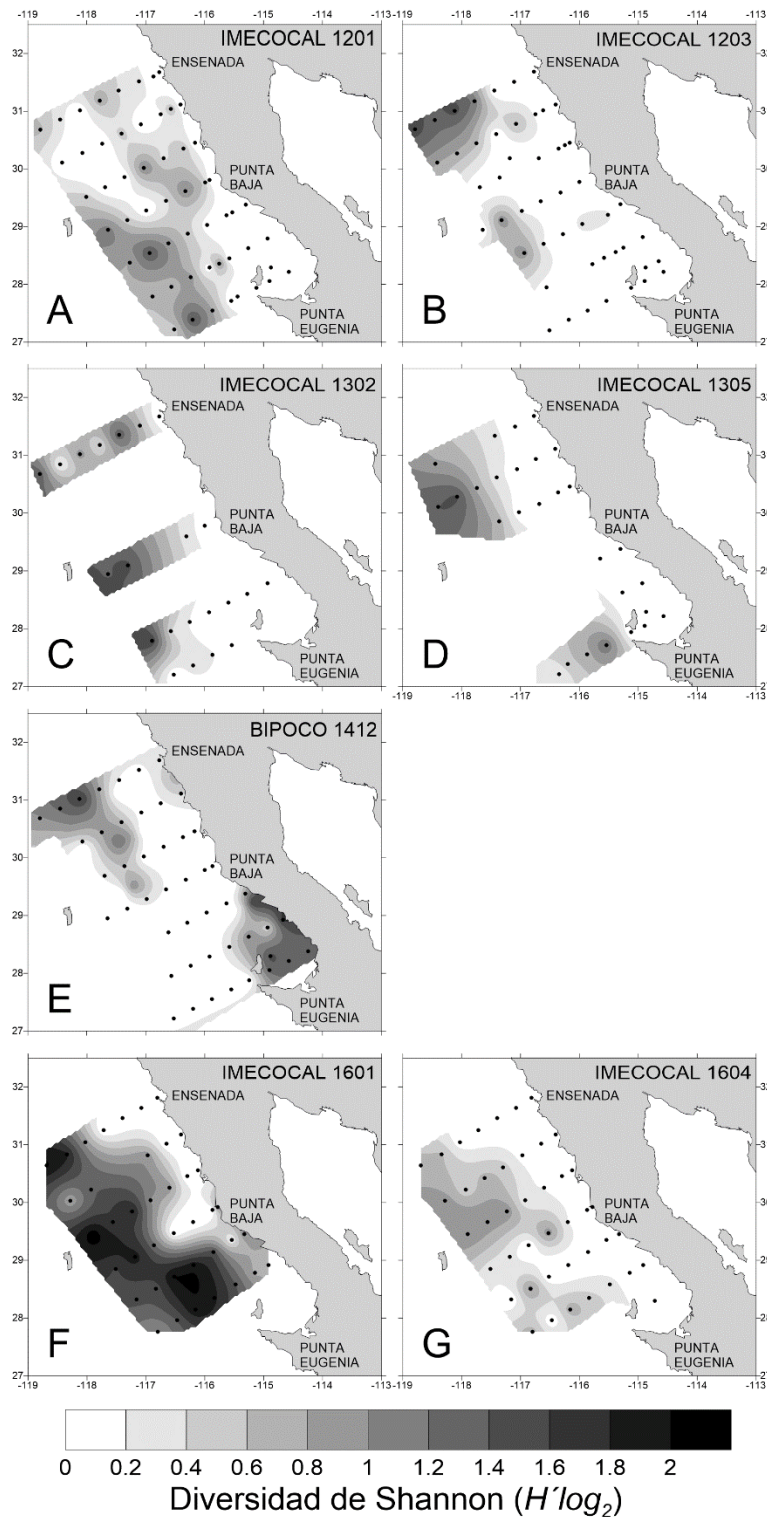


Figura 38. Diversidad de Shannon ($H' \log_2$) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

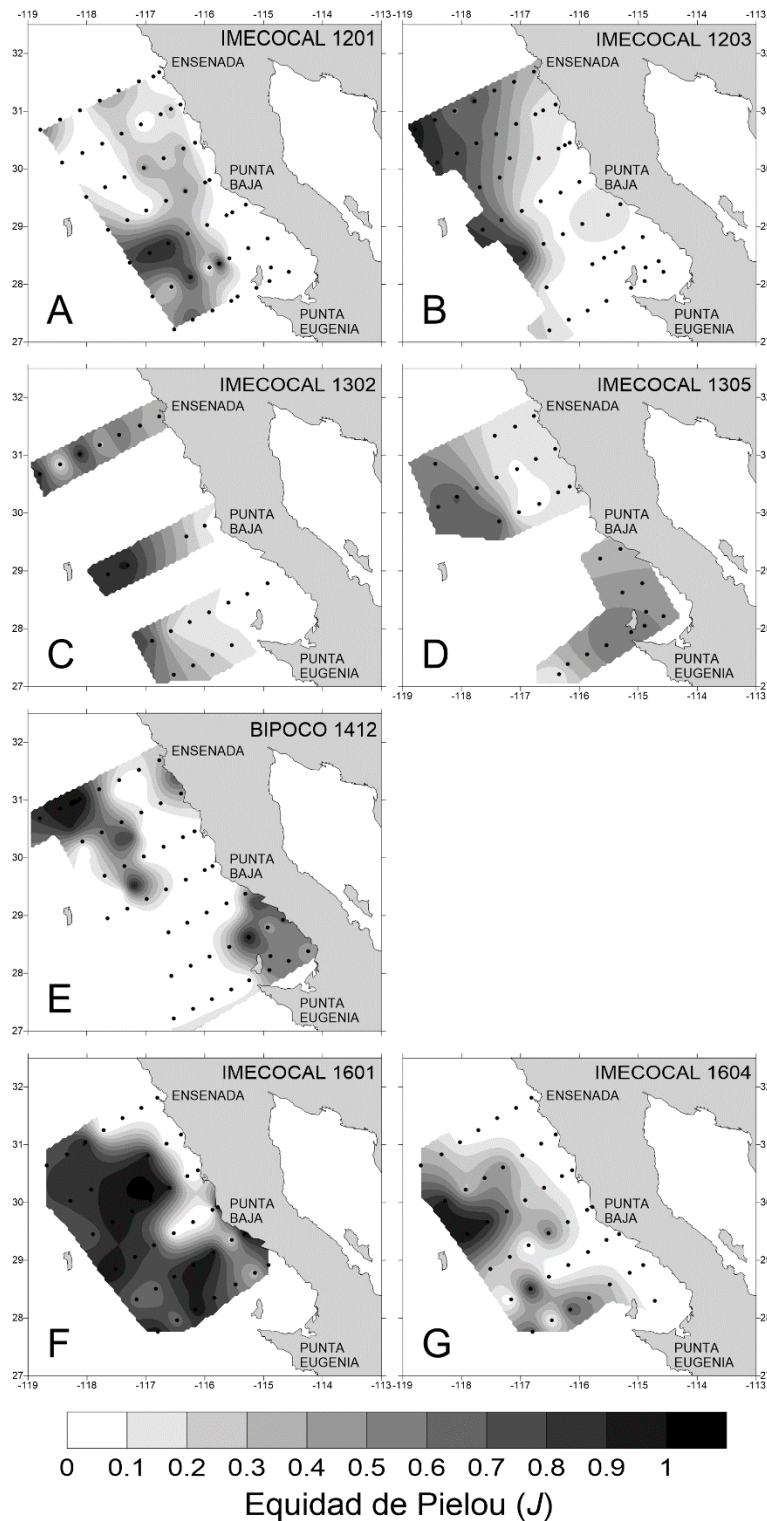


Figura 39. Equidad de Pielou (J) por crucero. A. enero de 2012 (1201); B. marzo de 2012 (1203); C. febrero de 2013 (1302); D. mayo de 2013 (1305); E. diciembre de 2014 (1412); F. enero de 2016 (1601); G. abril de 2016 (1604).

Asociaciones de especies

Con base en la abundancia de las especies encontradas, en el AC para enero de 2012 se encontró que con 54% de similitud se formaron de seis grupos (Fig. 40). Uno correspondió a las estaciones en donde no hubo organismos en el área de BSV y la zona costera. Otro grupo formado con un 63.4% de similitud, correspondió a las estaciones costeras y oceánicas, principalmente del norte, donde *A. californiensis* fue la única especie encontrada o se encontraron una o dos especies más en baja abundancia. La agrupación dada por un 58.9% de similitud estuvo conformada por estaciones oceánicas donde *A. californiensis* fue abundante y además se encontró el grupo de especies constituido por *A. oligogyra*, *A. peronii* y *A. inflata*. El grupo generado por la alta abundancia de *A. californiensis* y *A. lesueurii* en un 71.9% de similitud se distribuyó en la zona oceánica al sur. Otro grupo se conformó con un 67.7% de similitud y estuvo definido por *A. californiensis* abundante, así como la presencia del grupo de *A. oligogyra*, *A. peronii* y *A. inflata* y el grupo de *A. brunnea* y *P. souleyeti*. El grupo generado por dos estaciones, con 84.7% de similitud donde *A. californiensis* y *A. inflata* fueron abundantes.

En marzo de 2012, al 77% de similitud se observó la formación de 3 grupos (Fig. 41). Uno compuesto por las estaciones donde no se encontraron organismos en la zona costera y el área de BSV. El segundo, con un 85.8% de similitud, correspondió a las estaciones donde *A. californiensis* fue la única especie o se encontraron una o dos especies más en baja abundancia. Este grupo estuvo en la mayor parte del área de estudio. El último grupo con 82.3% de similitud estuvo dado por *A. californiensis* abundante y la presencia del grupo de especies conformado por *A. oligogyra* y *A. peronii*. Su distribución fue en la zona oceánica principalmente hacia el norte. Además, se observaron tres estaciones que no fueron asignadas a algunos de los grupos antes descritos.

En febrero de 2013, al 80% de similitud se observó la formación de 3 grupos (Fig. 42). Uno conformado por un par de estaciones donde no se encontraron organismos. Otro en un 96.2% de similitud dado por *A. californiensis* abundante siendo la única especie o con presencia una o dos especies, el cual se encontró en

la mayoría de las estaciones muestreadas. El grupo conformado por las especies *A. oligogyra* y *A. peronii* además de *A. californiensis* estuvo sustentando con un 87.1% de similitud y se encontró en la zona oceánica. El último grupo con 100% de similitud conformado por un par de estaciones donde no hubo organismos. Además, se observaron cuatro estaciones que no pertenecieron a alguno de los grupos descritos.

En mayo de 2013 se formaron tres grupos al 38% de similitud (Fig. 43). Un grupo de tres estaciones donde no se encontraron organismos, localizado en la zona costera. Un segundo grupo con 58.2% de similitud el cual agrupó la mayoría de las estaciones muestreadas y estuvo dado por *A. californiensis* siendo la única especie o con presencia una o dos especies por estación. El tercer grupo con 83.6% de similitud se conformó tres estaciones en la zona oceánica norte y estuvo caracterizado por la presencia de *A. californiensis*, así como la asociación de *A. oligogyra* y *A. peronii*.

El AC diciembre de 2014 mostró la formación de seis grupos con 94% de similitud (Fig. 44). El grupo de estaciones donde no se encontraron organismos correspondió a la zona media del área de estudio. El grupo conformado por la presencia exclusiva de *A. californiensis* estuvo dado por un 94.8% de similitud y se encontró en la zona cercana a la costa, así como en algunas estaciones oceánicas al norte y centro del área de estudio. Un grupo con 97.5 % de similitud estuvo conformado por tres estaciones se caracterizó por *A. californiensis* y *A. oligogyra* abundantes. El tercer grupo se conformó por estaciones en BSV con 96.6% de similitud y se caracterizó por la presencia de la asociación de especies formada por *A. californiensis*, *A. lesueurii*, *A. inflata*, *Atlanta* sp. 1 y *Atlanta oligogyra*. Otro grupo de un par de estaciones al 100% de similitud se encontró en la línea 120 donde únicamente hubo *A. lesueurii*. Un grupo con 98.7% de similitud se caracterizó por la presencia de *A. oligogyra* y *A. peronii* presentes en la zona oceánica al norte. Sin embargo, a pesar de definir un grupo de estaciones, las especies antes mencionadas no se encontraron asociadas en este crucero. El último grupo se *A. oligogyra* conformó por estaciones con 100% de similitud donde únicamente se

encontró a con alta abundancia, tanto al norte como al sur del área de muestreo, principalmente en la zona oceánica.

En enero de 2016 se formaron 6 grupos con 50% de similitud (Fig. 45). El grupo de estaciones con ausencia de organismos se encontró en la zona oceánica. Un grupo de estaciones oceánicas con 56.4% de similitud estuvieron agrupadas principalmente por la asociación entre *A. oligogyra*, *A. inflata* y *A. fragilis* y la presencia casi nula de *A. californiensis*. Otro grupo de tres estaciones en la zona oceánica al norte con 62.3% de similitud estuvo definido por la ausencia de *A. californiensis* y la presencia de la asociación antes mencionada, así como la asociación entre *A. turriculata* y *P. souleyeti*. El grupo de estaciones dado por la presencia casi exclusiva de *A. californiensis* tuvo un 73.4% de similitud y se encontró en la zona media del área de estudio (azul). Un quinto grupo con 92.5% de similitud se definió por presencia de la asociación entre *A. californiensis* y *A. lesueurii* abundante *A. oligogyra*, *A. inflata* y *A. fragilis* en baja abundancia y se encontró en la zona oceánica al sur. Por último, se formó un grupo con 86.7% de similitud dado por la asociación de *A. californiensis* y *A. lesueurii*, así como la asociación entre *A. helicinoidea*, *Atlanta* sp.1 y *A. rosea* y se encontró en la región al norte de BSV.

En abril de 2016 se observó la formación de cuatro grupos al 80% de similitud (Fig. 46). El primero con 86.1% de similitud, correspondió a las estaciones donde se encontró a *A. californiensis* abundante siendo la única especie o con presencia una o dos especies. Este grupo se encontró en la mayor parte del área de estudio. El segundo grupo tuvo una similitud del 93.9% y estuvo dado por la presencia de la asociación entre *A. oligogyra* y *A. peronii*, encontrado hacia la zona oceánica norte. El tercer grupo correspondió a tres estaciones oceánicas con 95.5% de similitud donde se encontró *A. californiensis* y *A. oligogyra* abundantes. El grupo de dos estaciones sin abundancia de organismos se localizó en los alrededores de Punta Baja. Un par de estaciones donde no se encontró *A. californiensis*, pero si las otras tres especies presentes en el crucero de encontraron desagrupadas.

Se puede observar que en los cruceros de 2012 y 2013 los grupos de especies y su distribución son semejantes entre los cruceros (v.g. *A. californiensis*;

A. oligogyra + *A. peronii*; ausencia de organismos en la costa). En 2014 se observó el número máximo de grupos (siete) y la reestructuración de algunas de las asociaciones observadas previamente (ausencia de organismos en la zona media del área de estudio), así como la formación de nuevas asociaciones, como la de las especies de distribución sureña en BSV, la cual también se observó en enero de 2016. Mientras que en abril de 2016 se pudieron observar nuevamente las asociaciones observadas en 2012 y 2013. A su vez, los cruceros de invierno presentaron un mayor número de grupos con respecto a los cruceros de primavera del mismo año.

Las asociaciones que se presentaron de manera recurrente fueron: la presencia exclusiva o casi exclusiva de *A. californiensis* abundante en todos los cruceros; *Atlanta oligogyra* + *A. peronii*, que se encontró en los cruceros de 2012, 2013 y abril de 2016. No obstante, en 2014 hubo un grupo definido por ambas especies, aunque no se encontraron asociadas por el AC; *A. californiensis* + *A. lesueurii*, encontrado en invierno de 2012, 2014 y 2016.

ASOCIACIONES 1201

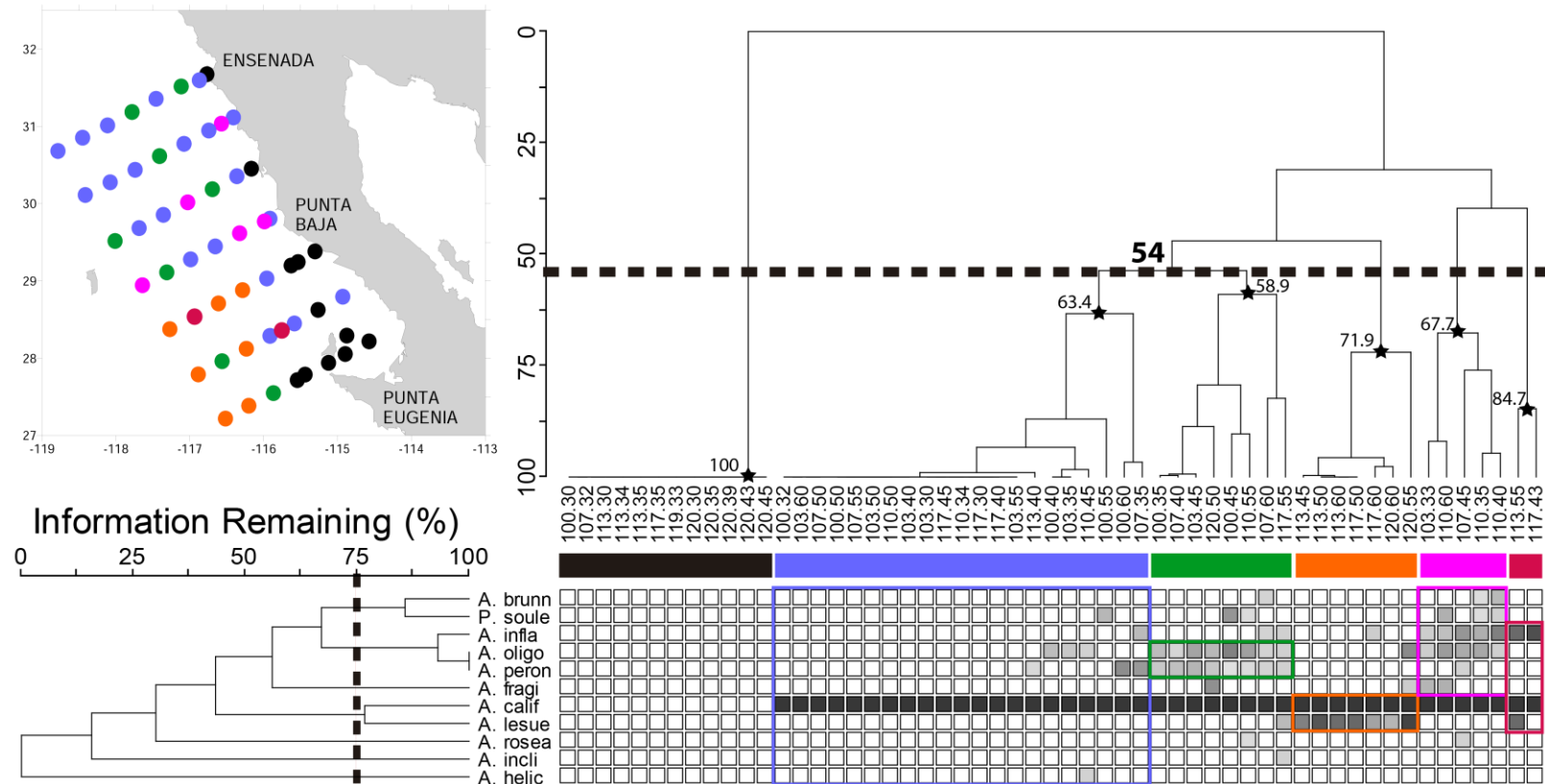


Figura 40. Dendrograma de dos vías para enero de 2012, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte (número en negritas) en el dendrograma de estaciones, las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

ASOCIACIONES 1203

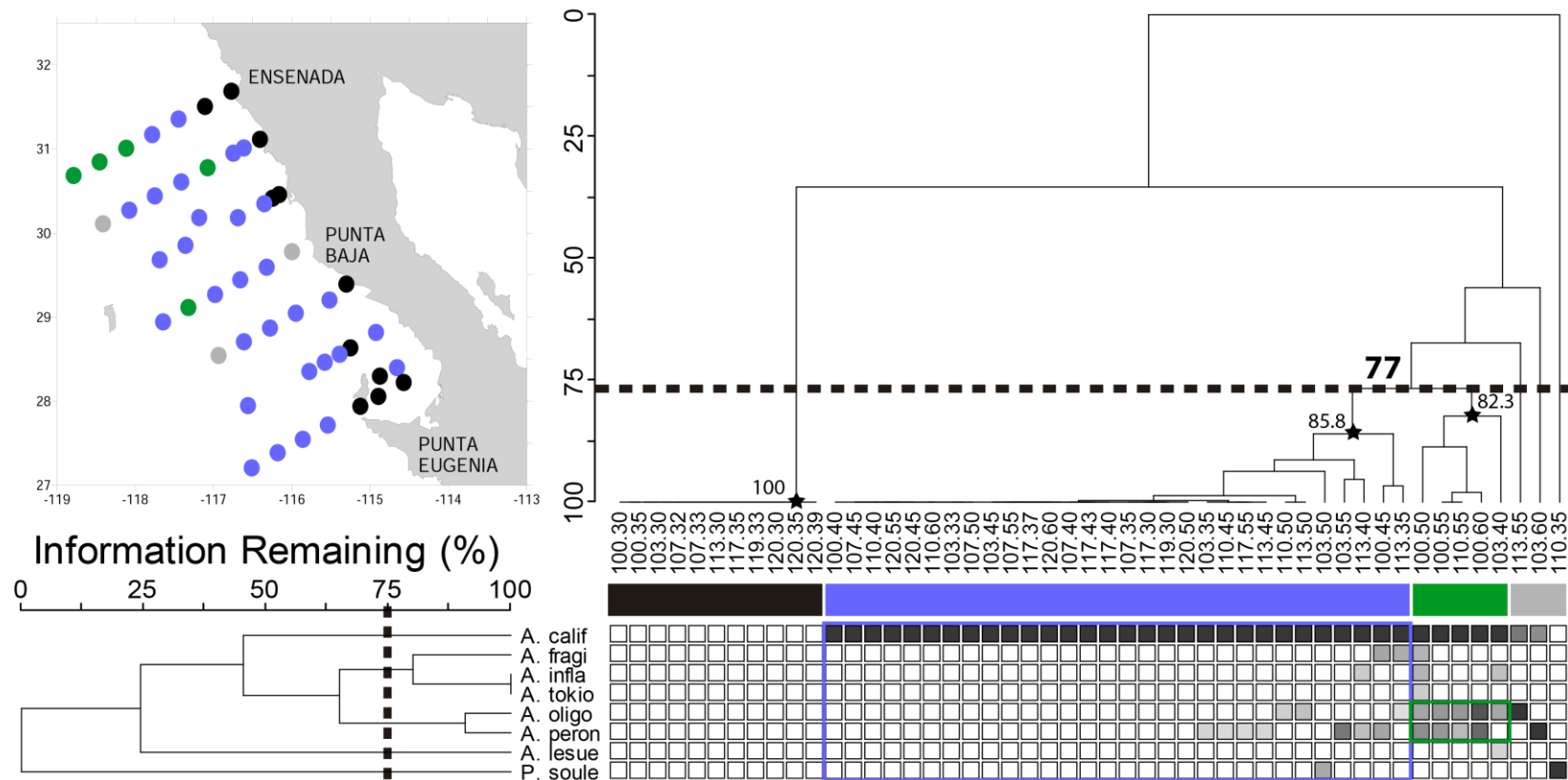


Figura 41. Dendrograma de dos vías para marzo de 2012, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

CLUSTER 1302

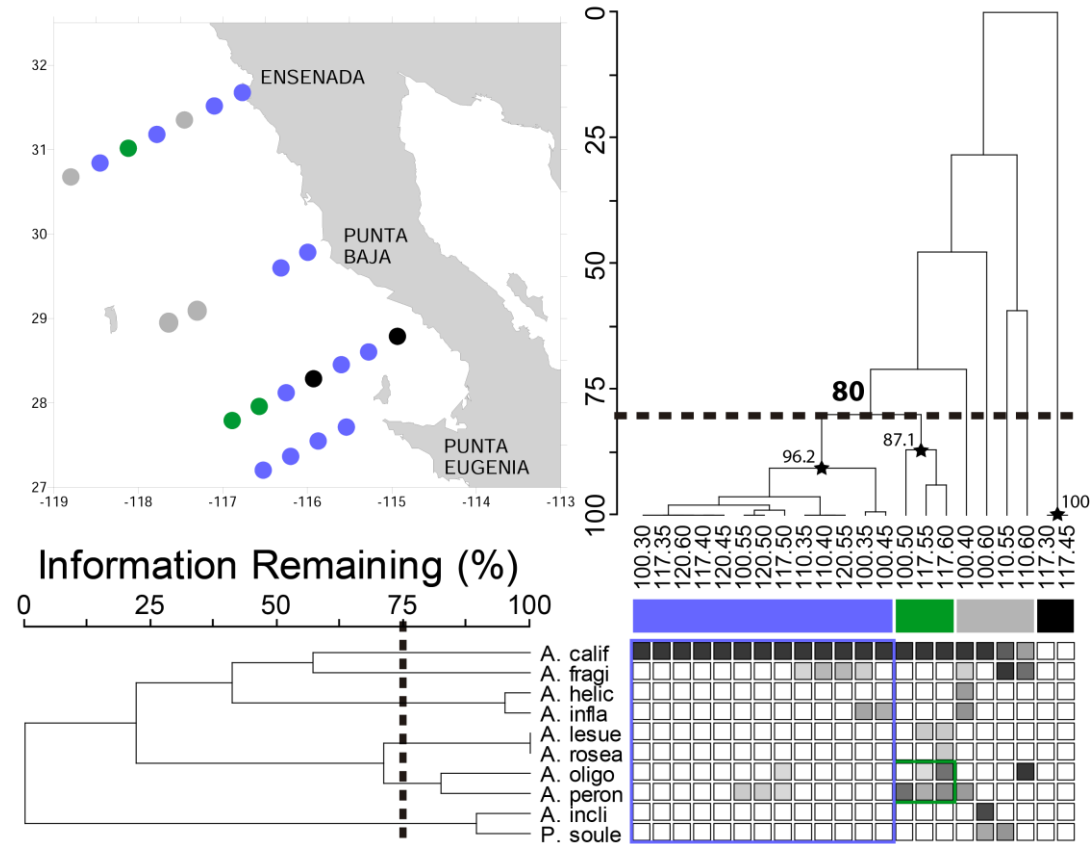


Figura 42. Dendrograma de dos vías para febrero de 2013, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

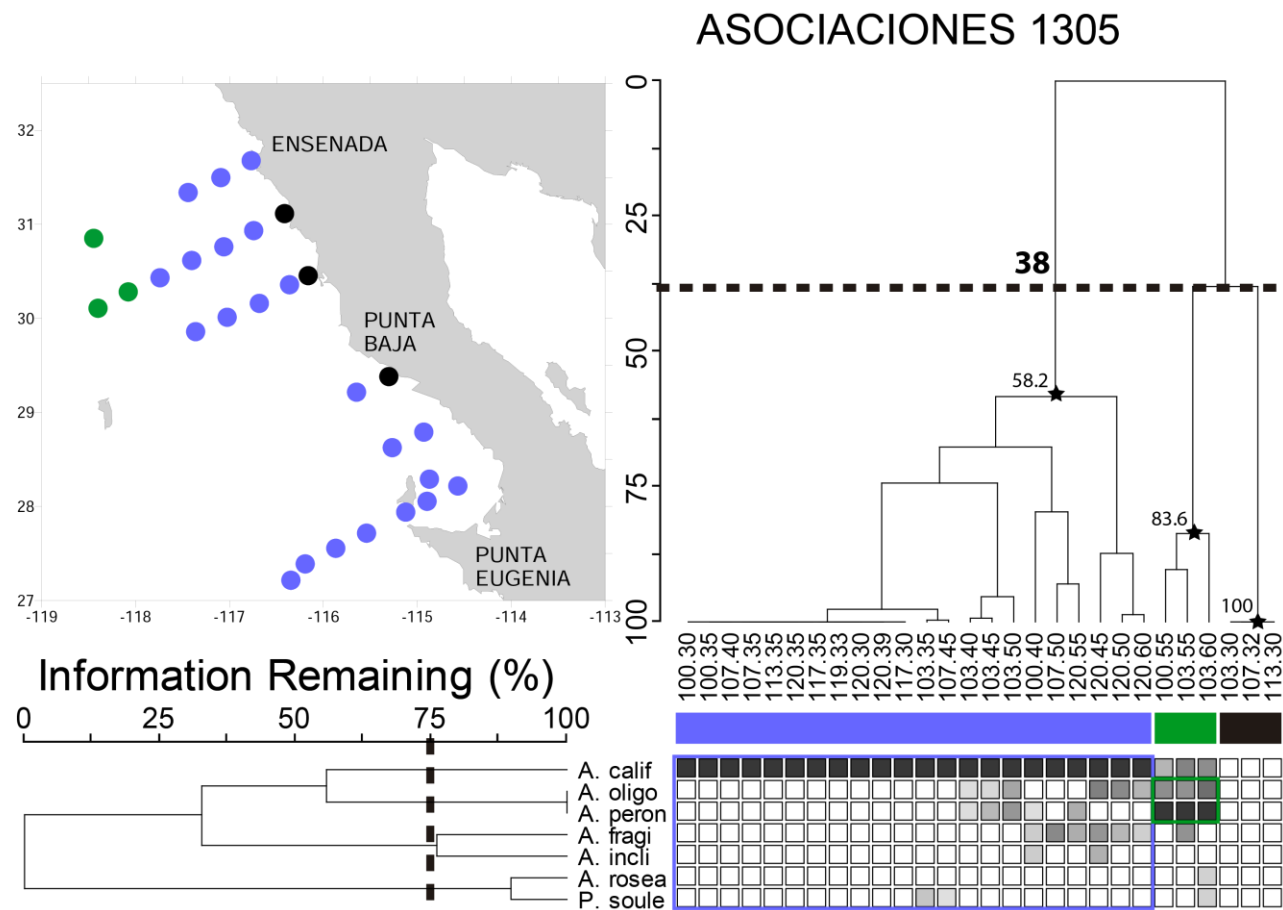


Figura 43. Dendrograma de dos vías para mayo de 2013, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

ASOCIACIONES 1412

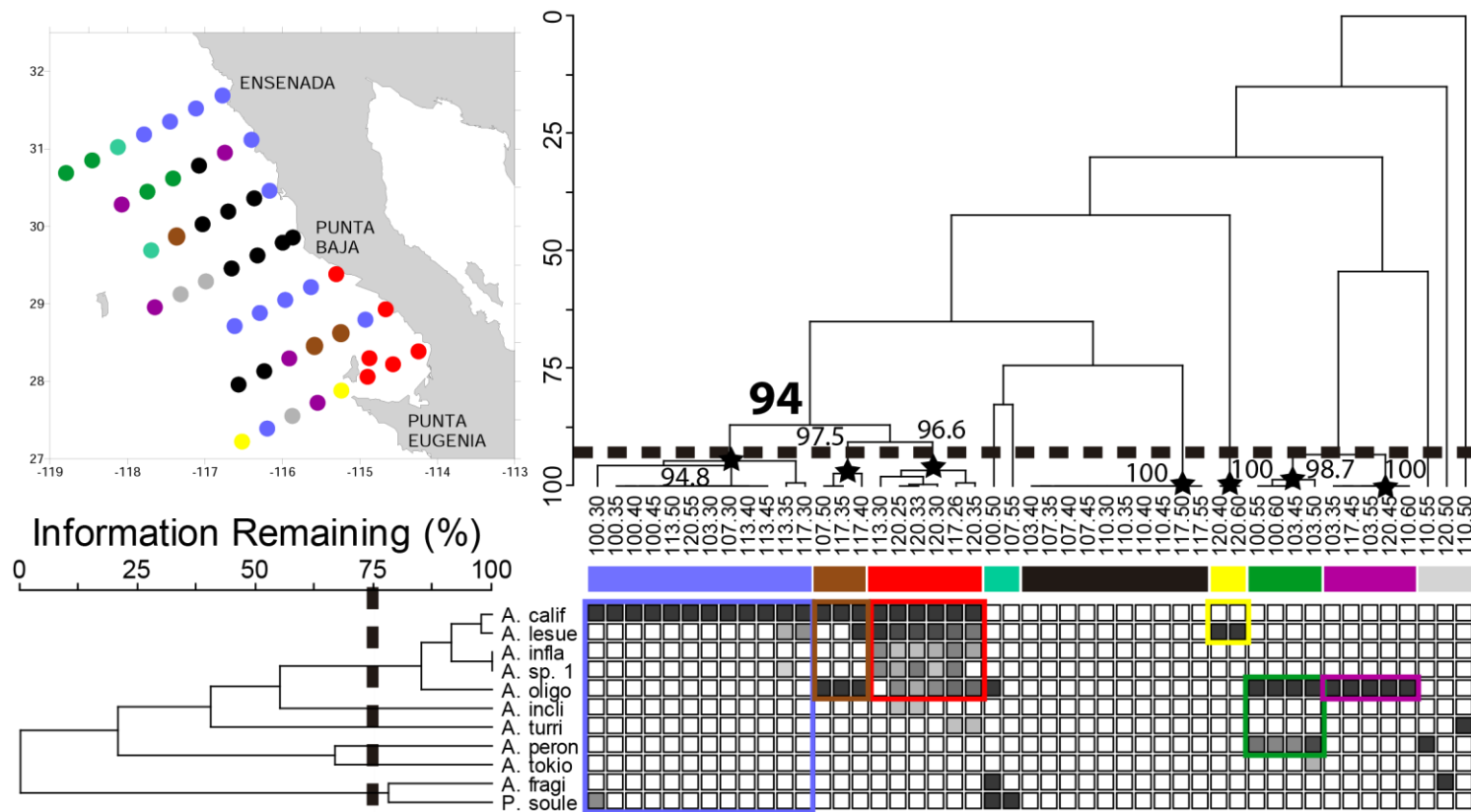


Figura 44. Dendrograma de dos vías para diciembre de 2014, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

ASOCIACIONES 1601

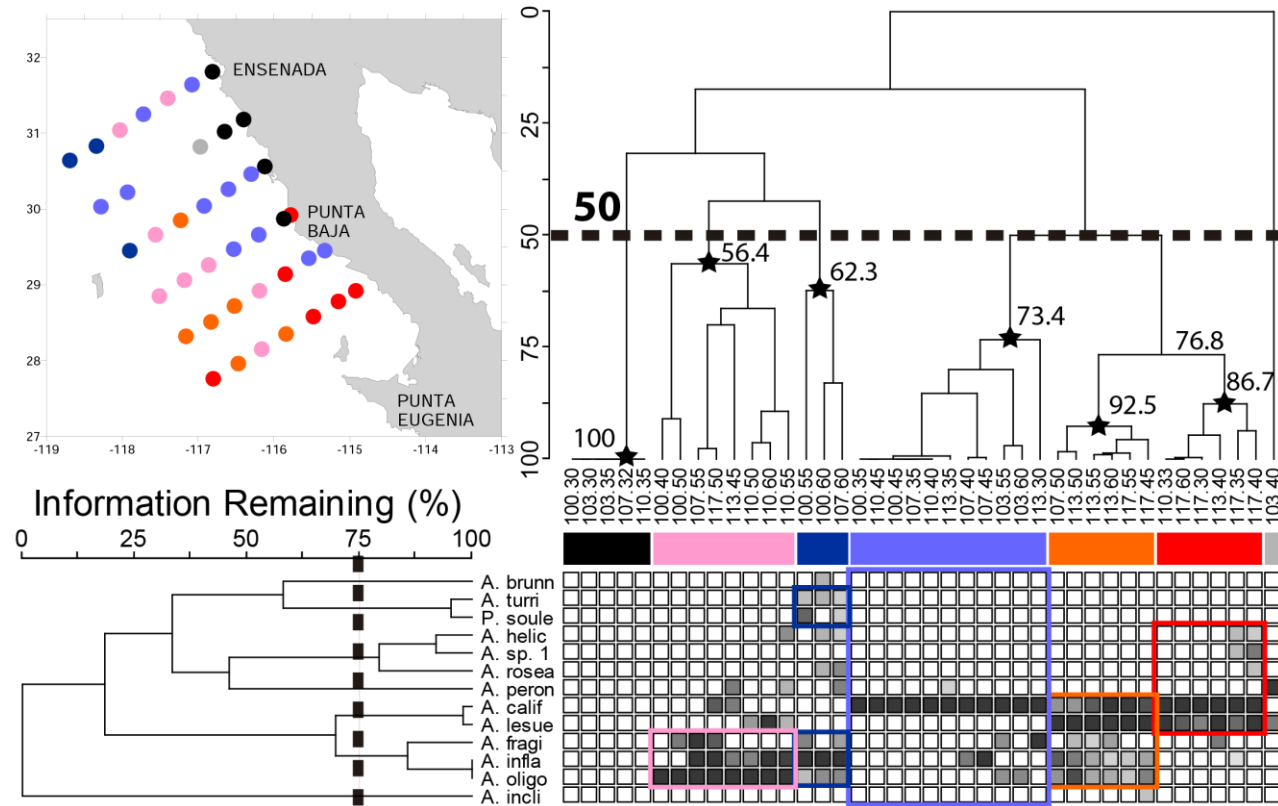


Figura 45. Dendrograma de dos vías para enero de 2016, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

ASOCIACIONES 1604

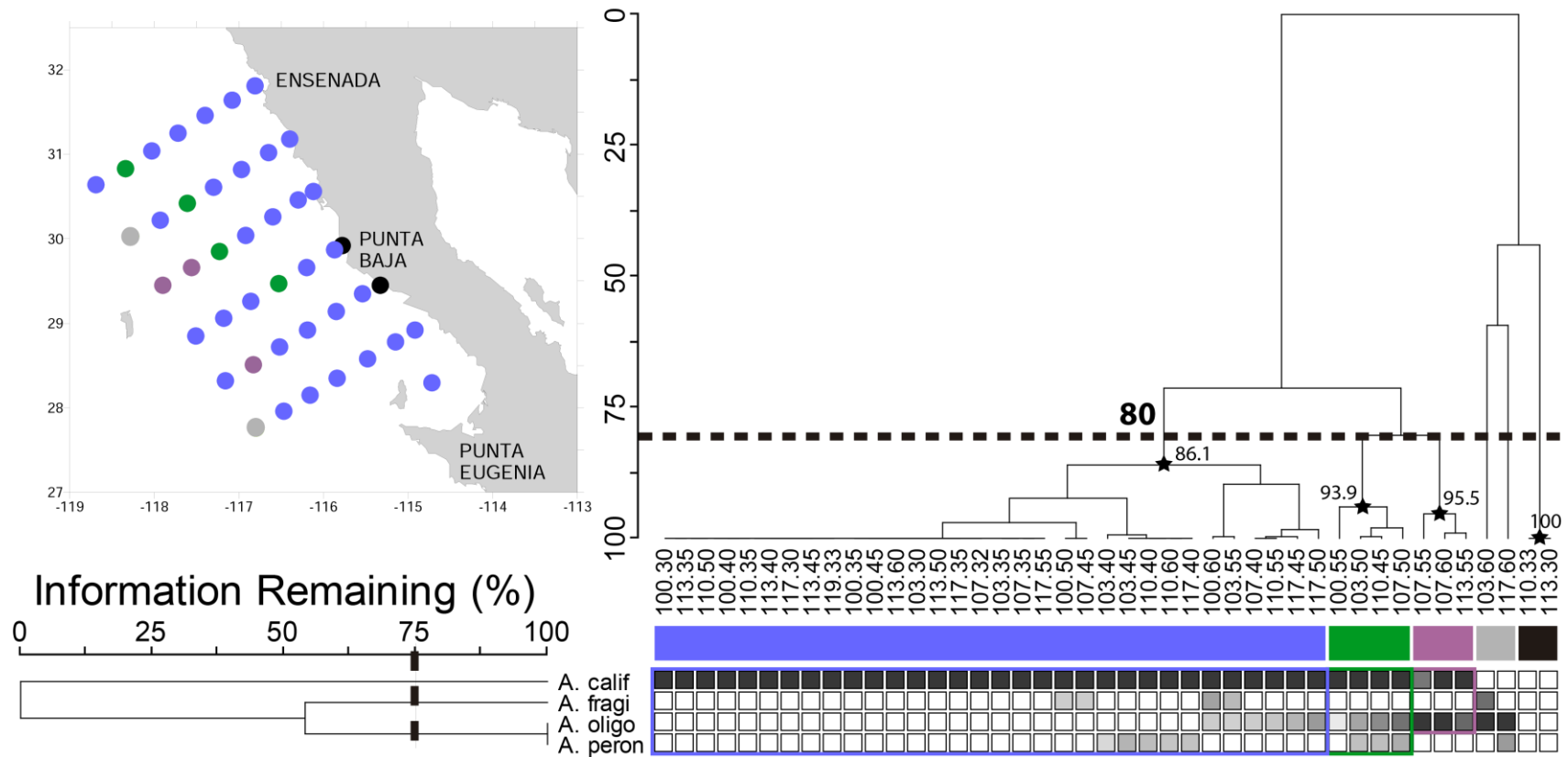


Figura 46. Dendrograma de dos vías para abril de 2016, indicando los grupos de estaciones (barras de color), su ubicación en el mapa (círculos de color), así como la asociación de especies. La línea punteada vertical indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de especies. La línea punteada horizontal indica el porcentaje de similitud de corte en el dendrograma de estaciones (número en negritas), las estrellas indican el porcentaje de similitud en el nodo del grupo. Los recuadros de colores en la matriz cuadriculada resaltan las especies relacionadas a cada conjunto de estaciones.

Relación con las variables ambientales

El ACC para enero de 2012 explicó el 23.2% de la varianza en los dos primeros ejes. En el eje 1 las variables TS y SS se correlacionaron negativamente, mientras que en el eje 2 se correlacionaron la profundidad de la isohalina de 34.0 (Sal=34.0) y la hipoxia (Tabla 6). En el diagrama de dispersión de las estaciones se puede observar una segregación entre las estaciones de la zona oceánica al sur, del lado izquierdo del eje 1, en las cuales se observaron los mayores valores de TS y SS. Las estaciones costeras y oceánicas al norte se distribuyeron a la derecha del eje 1. Además, cuatro estaciones costeras se separaron con respecto al eje 2, caracterizadas por la presencia de Sal=34.0 somera (Fig. 47). El diagrama de dispersión de especies mostró que las especies *A. lesueurii*, *A. inclinata* y *A. helicinoidea* se correlacionaron con mayores valores de TS y SS, al contrario del resto de las especies relacionadas con bajos valores de TS y SS. Además, *A. rosea* y *A. helicinoidea* se correlacionaron con valores de mayor profundidad de hipoxia, mientras que *A. fragilis* se correlacionó con valores someros de hipoxia. Cabe resaltar que *A. californiensis* se encontró cercana al origen (Fig. 48).

Tabla 6. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2012. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.251	0.094	0.058
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	16.9	6.3	3.9
% explicado acumulado	16.9	23.2	27
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.880	0.739	0.626
Correlaciones			
TS	-0.776	-0.411	0.327
SS	-0.938	-0.163	-0.054
VZ	-0.020	0.103	-0.110
Chl-a	0.040	-0.044	-0.180
PCM	-0.288	-0.381	-0.348
HSA	-0.049	0.437	0.019
Sal=34.0	0.151	0.686	0.025
Hipoxia	0.076	0.594	0.252

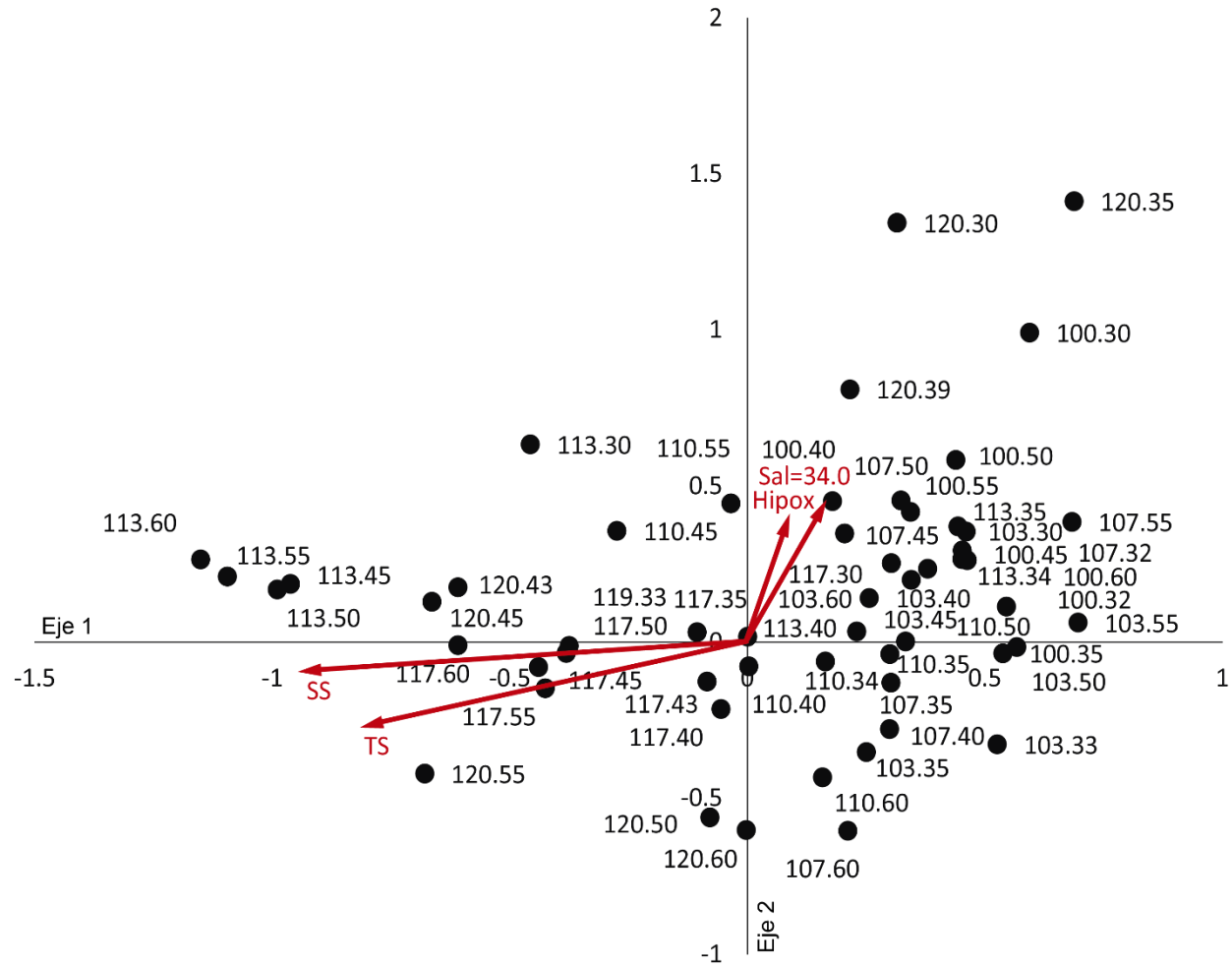


Figura 47. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

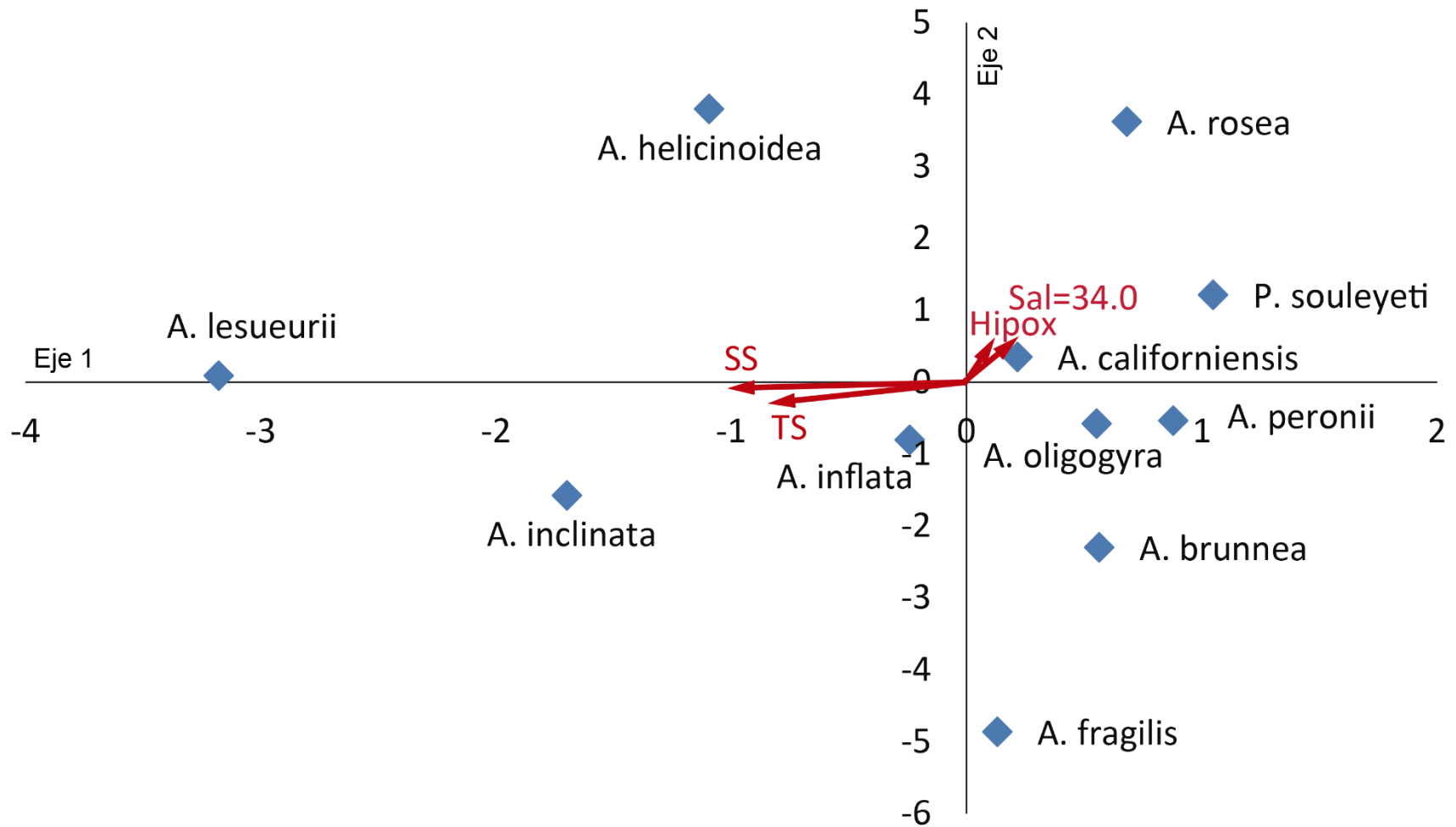


Figura 48. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2012, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

Para marzo de 2012, el ACC explico el 22.2% de varianza en los dos primeros ejes. Las variables se correlacionaron principalmente con el eje 1 y fueron el HSA, Sal=34.0 y la hipoxia (Tabla 7). En el diagrama de dispersión de estaciones se observó en general baja dispersión de éstas. Aun así, se observó un gradiente costa-océano. Las estaciones oceánicas se asociaron a mayores profundidades de las variables correlacionadas, hacia el lado derecho del eje 1. Las estaciones costeras, por el contrario, se encontraron hacia el lado izquierdo del mismo eje (Fig. 49). En cuanto a las especies, la mayoría se correlacionó a condiciones de HSA, Sal=34.0 y de hipoxia a mayor profundidad. Sin embargo, *A. californiensis* se encontró del lado negativo del eje 1 y cercana al origen (Fig. 50).

Tabla 7. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2012. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.221	0.135	0.073
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	13.8	8.4	4.6
% explicado acumulado	13.8	22.2	26.8
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.824	0.617	0.448
Correlaciones			
TS	0.337	-0.064	0.628
SS	-0.335	-0.182	0.419
VZ	-0.168	-0.062	0.009
Chl-a	-0.374	0.071	-0.736
PCM	0.182	-0.208	0.063
HSA	0.758	0.349	0.256
Sal=34.0	0.887	0.215	0.173
Hipoxia	0.766	0.490	0.288

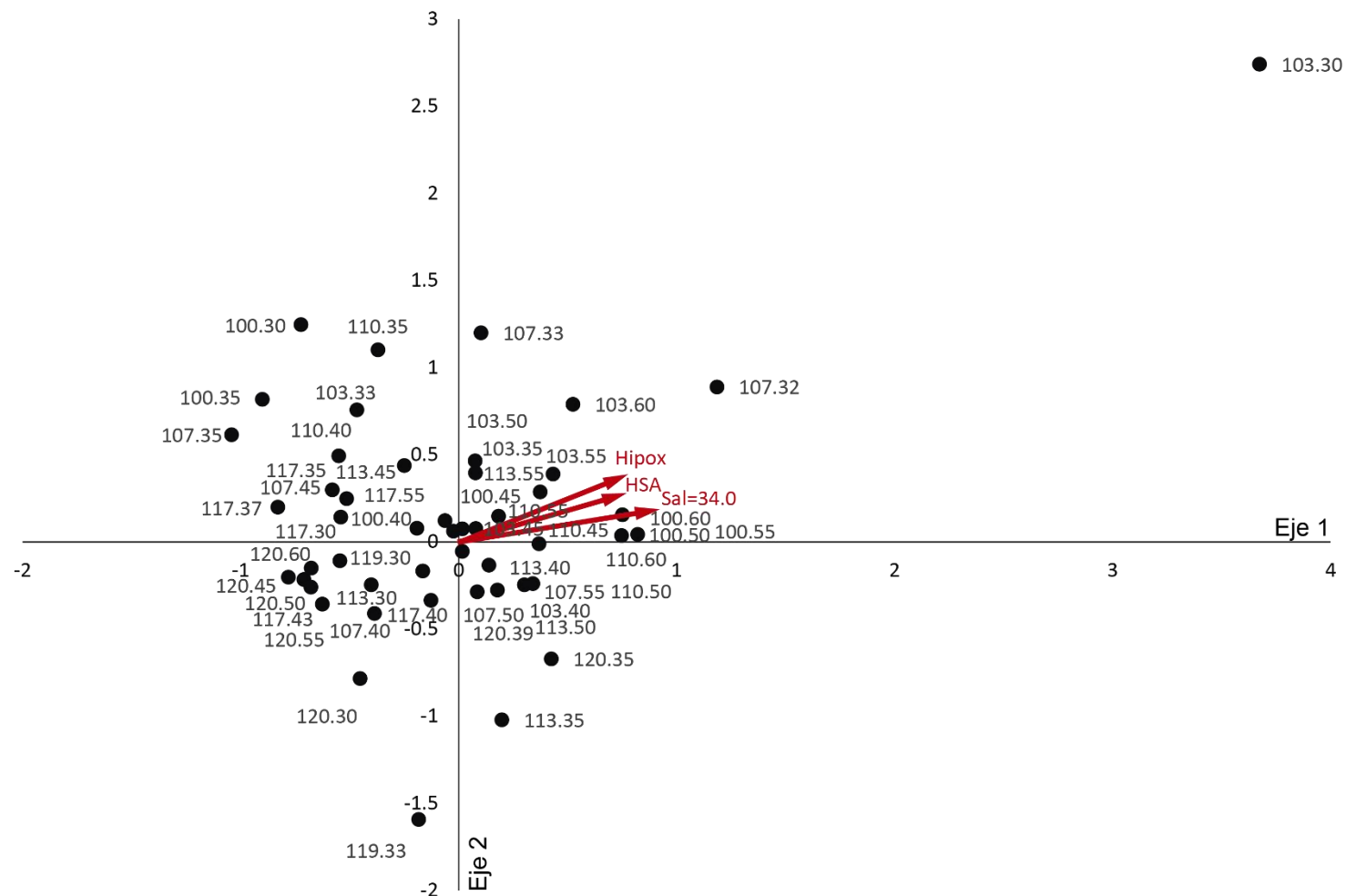


Figura 49. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para marzo de 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

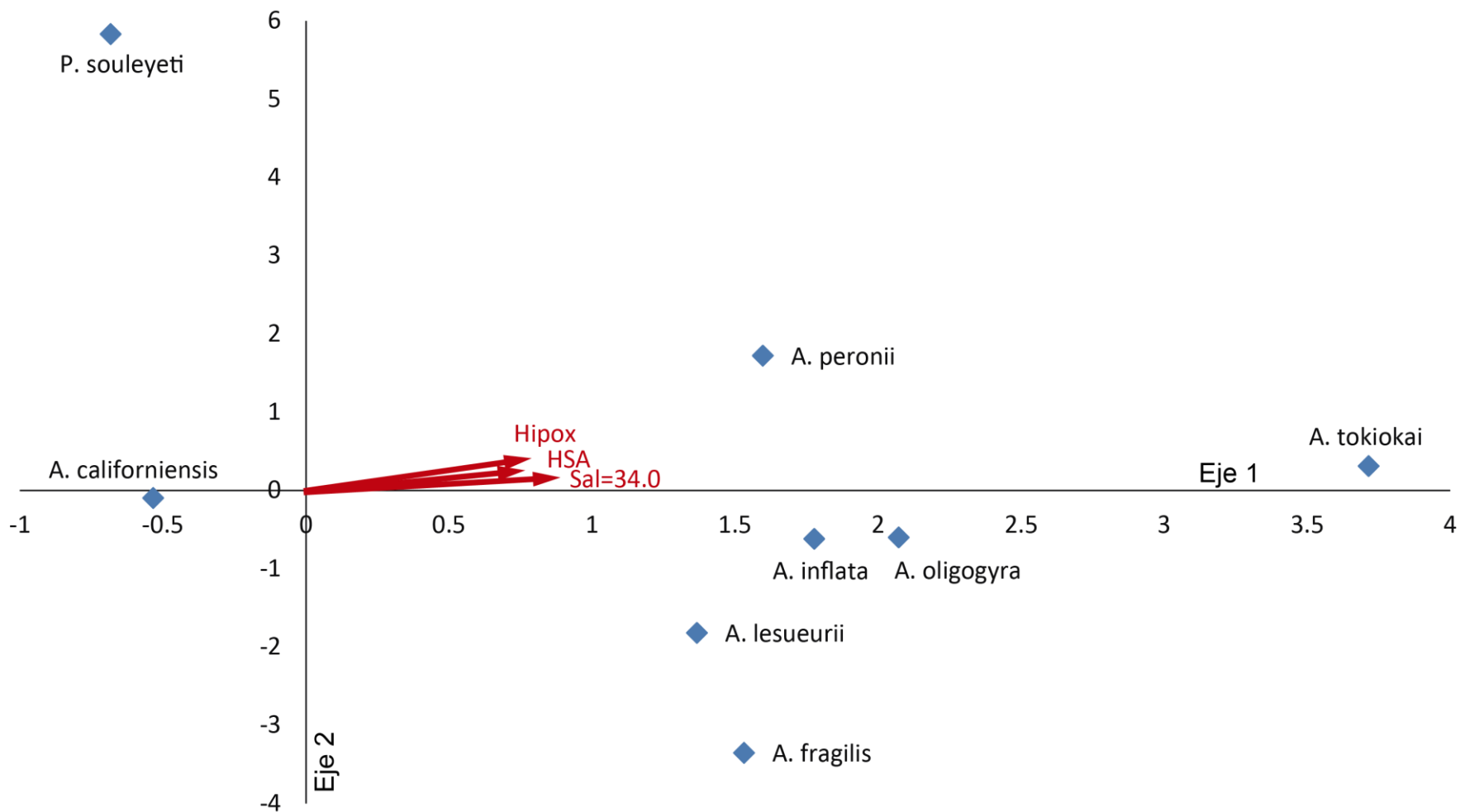


Figura 50. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para marzo de 2012, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

El ACC para febrero de 2013 explicó el 33.4% de la varianza en los tres primeros ejes. En el eje 1 se correlacionaron negativamente la TS y el HSA. En el eje 2 se correlacionaron negativamente la SS y la hipoxia (Tabla 8). El diagrama de dispersión de las especies mostró en el eje 1 la separación de estaciones costeras del lado derecho del eje, asociadas a valores menores de TS y el HSA somero, de las estaciones oceánicas en el lado izquierdo del eje. En el caso del eje 2, la separación fue norte-sur. Las estaciones al norte del área de estudio se encontraron en la parte superior del eje, asociadas a mayor profundidad de la hipoxia y menores salinidades. Al contrario, las estaciones hacia el sur, en la parte inferior del eje, se caracterizaron por asociarse a mayores salinidades y condiciones de hipoxia más someras (Fig. 51). Con respecto a las especies, se observó la separación de tres grupos de especies. El grupo de *P. souleyeti* y *A. inclinata*, las cuales se distribuyeron en la zona oceánica al norte. Las especies *A. inflata* y *A. helicinoidea* se distribuyeron en zonas de baja TS y SS. Las especies *A. lesueurii*, *A. oligogyra* y *A. rosea* se relacionaron con mayores valores de TS y SS, así como HSA profunda, correspondiendo a su distribución en la región suroeste del área de estudio. *A. californiensis* se encontró cercana al origen de los ejes (Fig. 52).

Tabla 8. Resultados del análisis de correspondencia canónica para febrero de 2013. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.322	0.246	0.159
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	18.9	14.5	9.3
% explicado acumulado	18.9	33.4	42.7
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.943	0.729	0.761
Correlaciones			
TS	-0.815	-0.188	0.471
SS	-0.342	-0.560	0.375
VZ	0.343	-0.148	0.117
Chl-a	0.217	0.004	-0.057
PCM	-0.279	-0.350	0.743
HSA	-0.590	-0.058	0.107
Sal=34.0	-0.066	0.178	-0.047
Hipoxia	-0.018	0.560	0.234

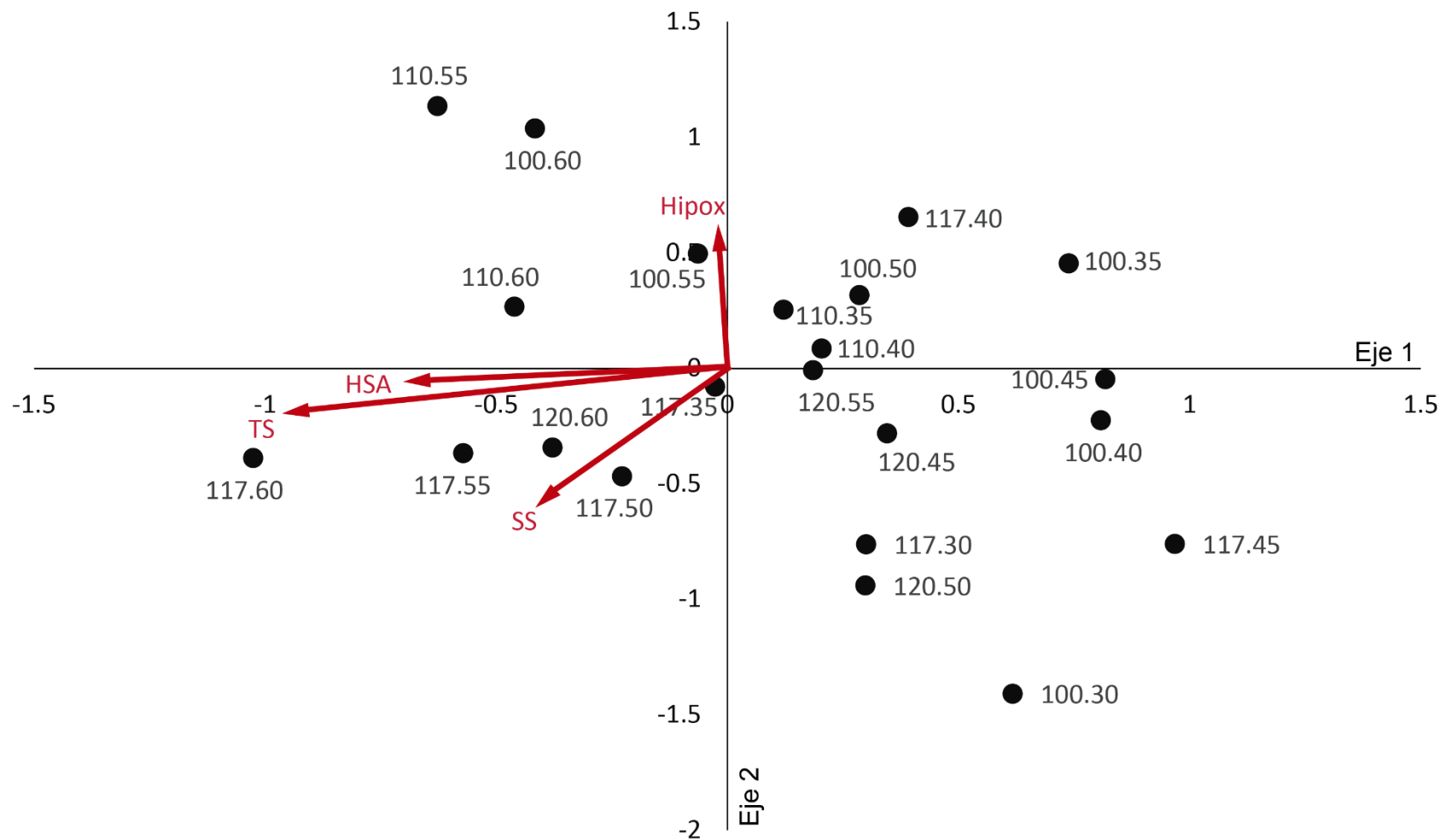


Figura 51. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para febrero 2012, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

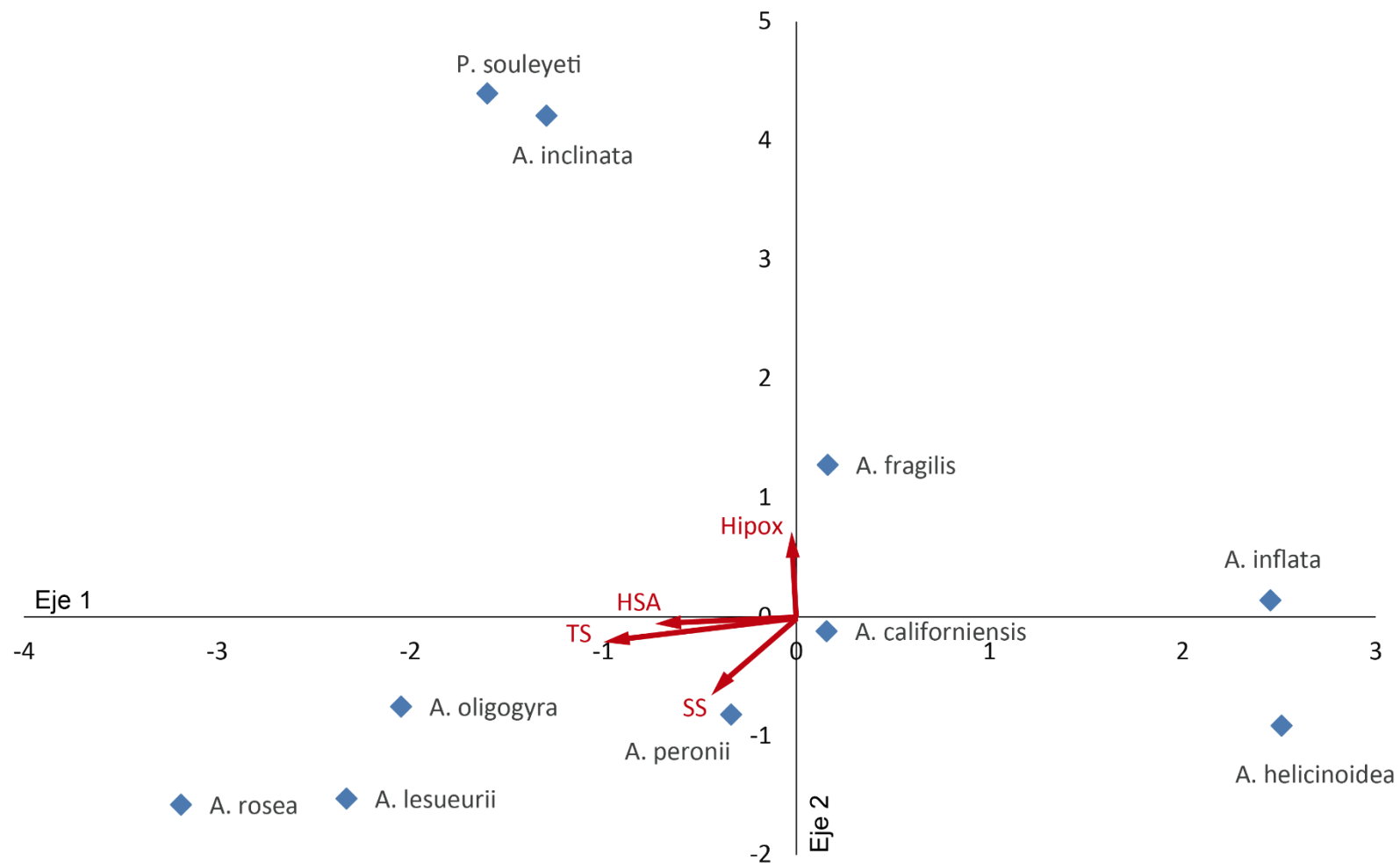


Figura 52. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para febrero 2013, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

Para mayo de 2013, el ACC explicó el 44.9% de la varianza en los primeros dos ejes. En el eje 1 se correlacionaron la PCM, HSA, Sal=34.0 y en menor medida y negativamente, la Chl-a. En el eje 2 se correlacionaron la TS y SS, además de las Sal=34.0 y la hipoxia, éstas de manera negativa (Tabla 9). En cuanto al diagrama de dispersión de las especies, se pudo observar un gradiente principalmente en el eje 1, donde las estaciones oceánicas se observaron a la derecha del eje, asociadas a mayores profundidades de las variables correlacionadas, mientras que a la izquierda se posicionaron las estaciones costeras (Fig. 53). En el diagrama de dispersión de las especies, se observó que la mayoría de las especies se encontraron del lado derecho del eje 1, asociadas a condiciones oceánicas. Con respecto al eje 2, se observó que *A. fragilis* y *A. inclinata* se asociaron a mayor TS y SS, mientras que *A. peronii* y *A. rosea* lo hicieron a condiciones donde Sal=34.0 y la hipoxia fueron más profundas. *A. californiensis* fue la única especie del lado izquierdo del eje 1, asociada principalmente a valores altos de Chl-a (Fig. 54).

Tabla 9. Resultados del análisis de correspondencia canónica para mayo de 2013. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.334	0.100	0.030
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	34.5	10.4	3.1
% explicado acumulado	34.5	44.9	48
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.920	0.694	0.589
Correlaciones			
TS	0.338	0.620	-0.344
SS	0.126	0.557	-0.551
VZ	-0.470	-0.358	-0.028
Chl-a	-0.540	-0.165	0.011
PCM	0.876	0.151	0.393
HSA	0.807	-0.248	0.129
Sal=34.0	0.645	-0.519	0.222
Hipoxia	0.474	-0.503	0.303

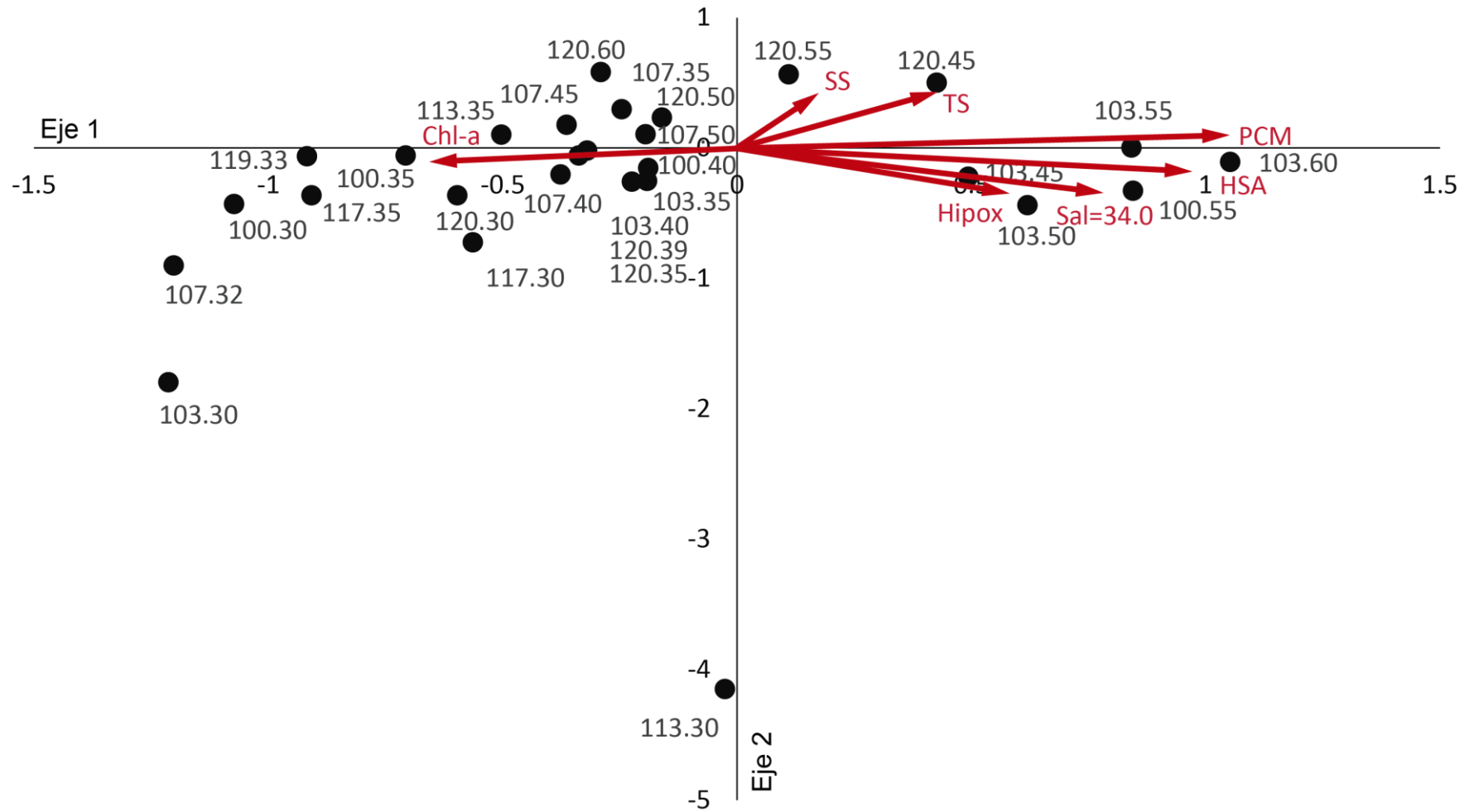


Figura 53. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para mayo de 2013, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

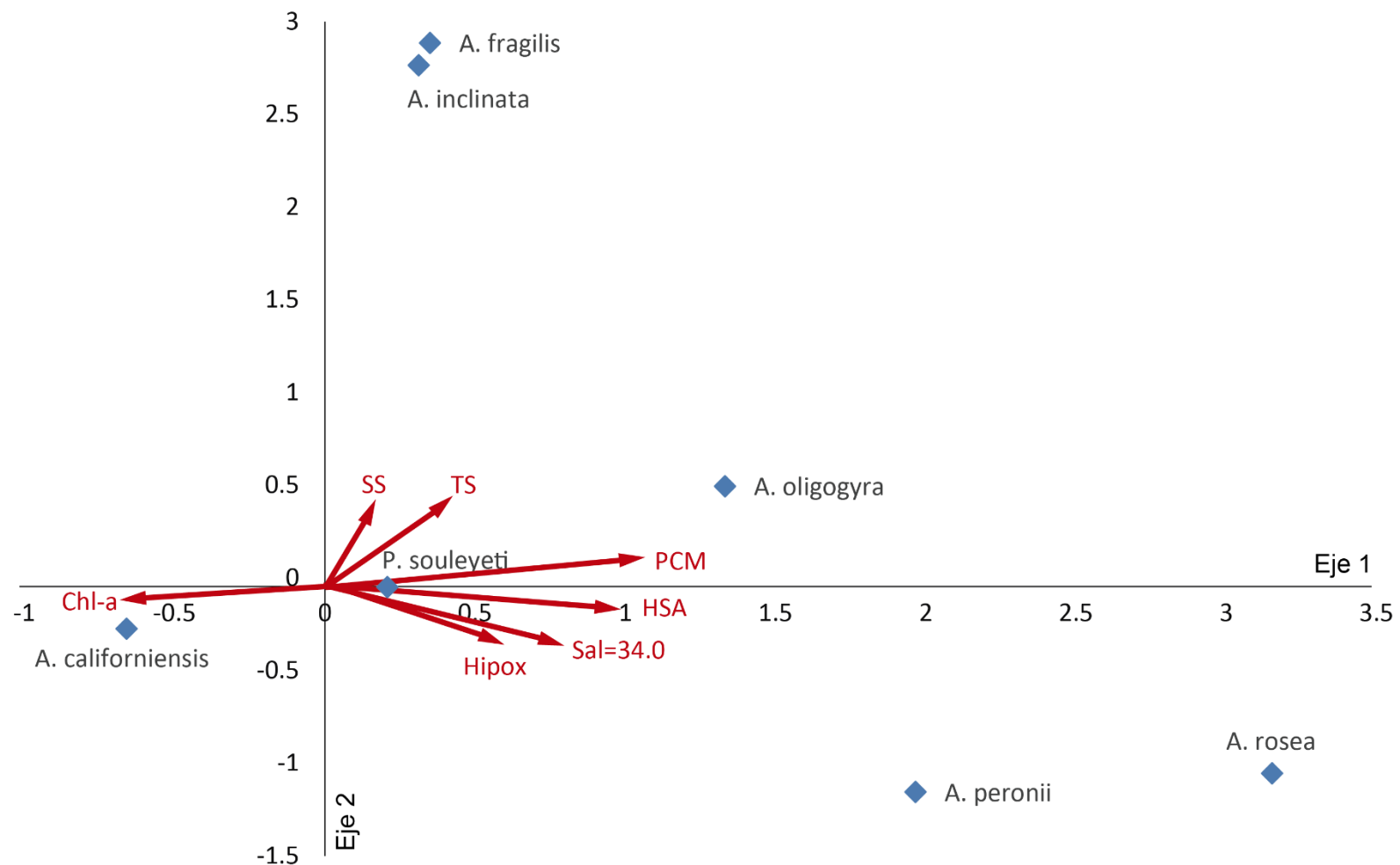


Figura 54. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para mayo 2013, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

El ACC para diciembre de 2014 explicó el 21.6% de la varianza en los primeros 2 ejes. En el eje 1 las variables correlacionadas fueron la SS, Chl-a y negativamente la Sal=34.0. En el eje 2 se correlacionaron negativamente la TS y SS (Tabla 10). En el diagrama de dispersión de estaciones se observó una clara separación entre las estaciones norteñas, asociadas a una mayor profundidad de la Sal=34.0 y las estaciones hacia el sur, caracterizadas por valores mayores de TS y SS (Fig. 55). En cuanto a las especies, el diagrama de dispersión mostró tres grupos de especies. El primer grupo se conformó por *A. inclinata*, *Atlanta* sp. 1, *A. inflata* y *A. lesueurii*, asociadas a mayores valores de TS, SS y Chl-a, correspondiendo a su distribución sureña. Los otros dos grupos se asociaron a la Sal=34.0, donde *A. tokiokai* y *A. peronii* se correlacionaron con los mayores valores de esta variable, estando distribuidas principalmente en la zona oceánica norte. En el caso de *A. oligogyra* y *A. fragilis*, aunque se asociaron a la Sal=34.0, también se asociaron a mayores valores de TS y SS, ya que se distribuyeron tanto al norte como al sur del área de estudio. *A. californiensis* se asoció principalmente a valores altos de Chl-a (Fig. 56).

Tabla 10. Resultados del análisis de correspondencia canónica para diciembre de 2014. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.440	0.172	0.082
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	15.5	6.1	2.9
% explicado acumulado	15.5	21.6	24.5
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.847	0.650	0.552
Correlaciones			
TS	0.475	-0.800	0.017
SS	0.793	-0.546	0.055
VZ	0.198	-0.383	-0.472
Chl-a	0.708	0.123	-0.195
PCM	-0.055	0.049	-0.348
Sal=34.0	-0.507	0.356	-0.146

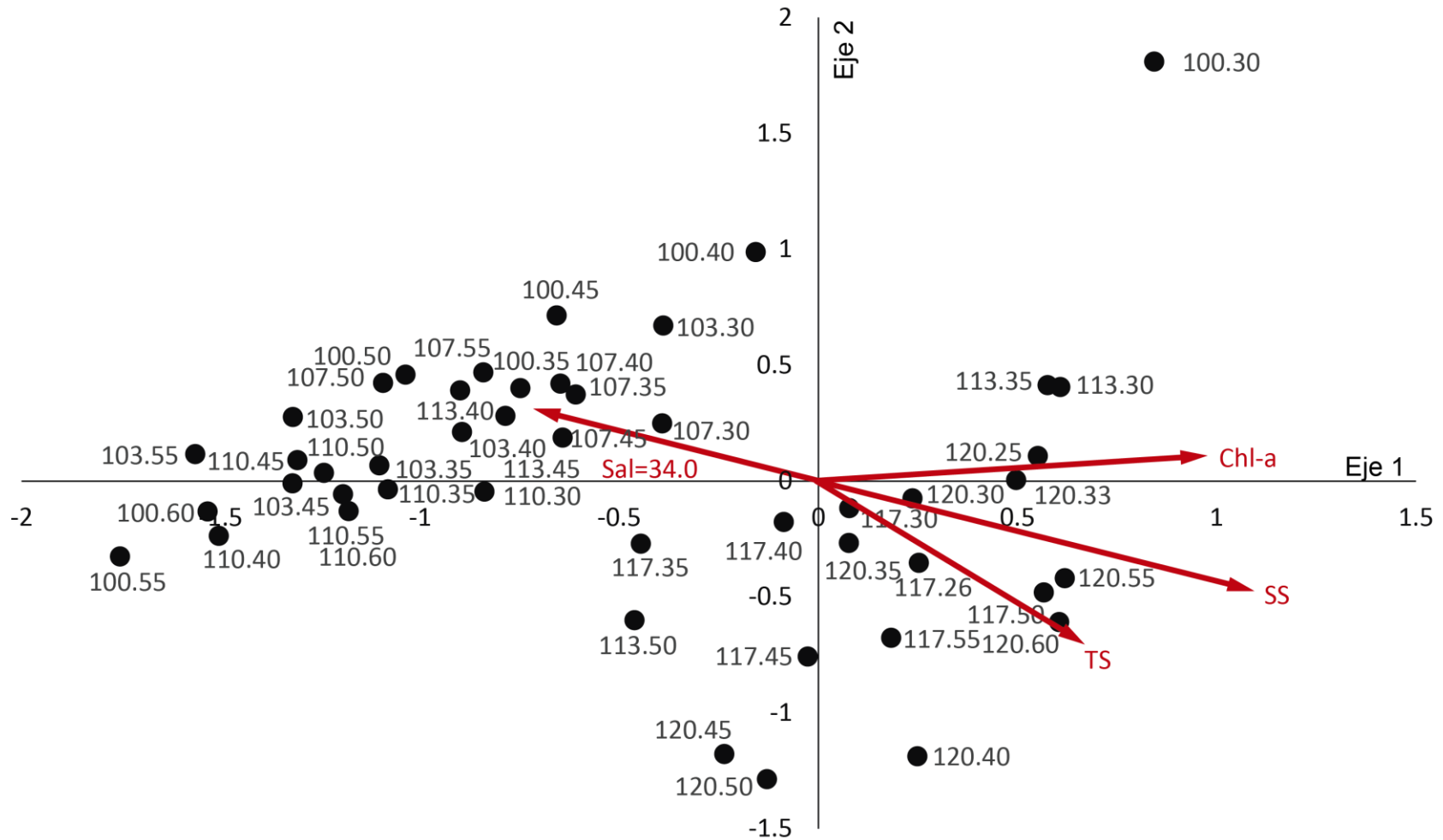


Figura 55. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para diciembre de 2014, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

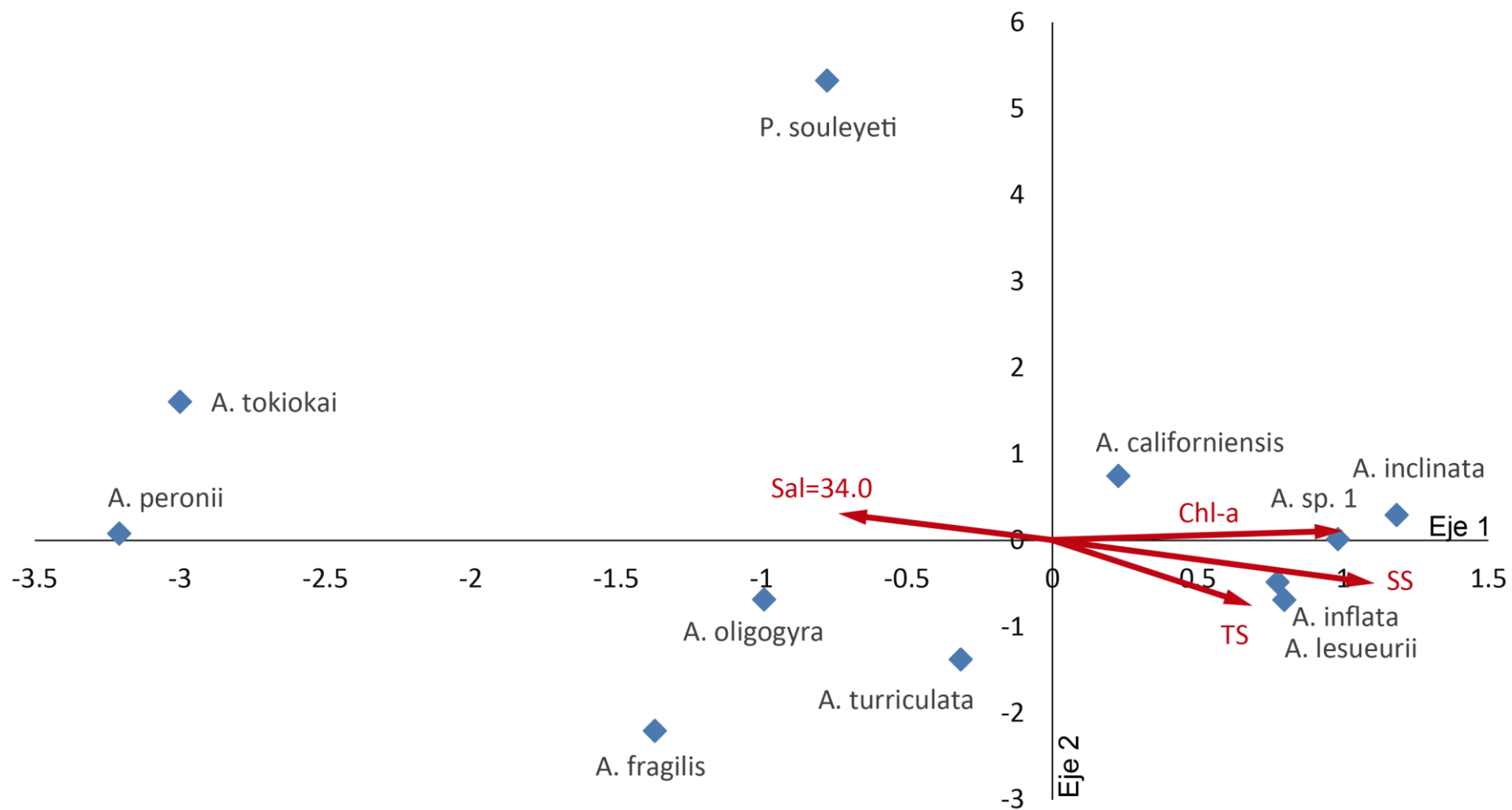


Figura 56. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para diciembre de 2014, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

Para enero de 2016, el ACC explicó el 27.2% de la varianza en los dos primeros ejes. En el eje 1 se correlacionaron negativamente las variables SS; VZ y Chl-a, así como el HSA, Sal=34.0 y la hipoxia. En el eje 2 se correlacionaron las TS y SS, mientras que el HSA y Sal=34.0 lo hicieron negativamente (Tabla 11). En cuanto al diagrama de dispersión de las estaciones, se observó la separación de dos grupos. Un grupo de estaciones de la zona sur oceánica en la porción negativa del eje 1 y positiva del eje 2, asociadas a mayores valores de TS y SS. El otro grupo corresponde a estaciones al norte, las cuales se separaron con respecto al eje 1 en costeras en la parte negativa del eje, asociadas a mayores valores de VZ y Chl-a y oceánicas en la parte positiva, donde la mayoría de las estaciones en este grupo también se asociaron mayor profundidad de HSA, Sal=34.0 e hipoxia (Fig. 57). En cuanto a las especies, *A. californiensis*, *A. lesueurii*, *A. inclinata* y *Atlanta* sp.1 se correlacionaron con mayores valores de TS y SS, las cuales fueron más abundantes hacia el sur y suroeste del área de estudio. El resto de las especies se encontraron asociadas a menores valores de TS y SS, así como mayor profundidad de HSA, Sal=34.0 e hipoxia, coincidiendo con la distribución oceánica de éstas (Fig. 58).

Tabla 11. Resultados del análisis de correspondencia canónica para enero de 2016. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.376	0.135	0.079
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	20	7.2	4.2
% explicado acumulado	20	27.2	31.4
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.874	0.799	0.584
Correlaciones			
TS	-0.156	0.653	0.432
SS	-0.529	0.502	0.393
VZ	-0.574	0.128	0.311
Chl-a	-0.572	0.171	0.041
PCM	0.468	0.206	-0.493
HSA	0.630	-0.561	0.045
Sal=34.0	0.642	-0.577	-0.110
Hipoxia	0.650	-0.367	-0.130

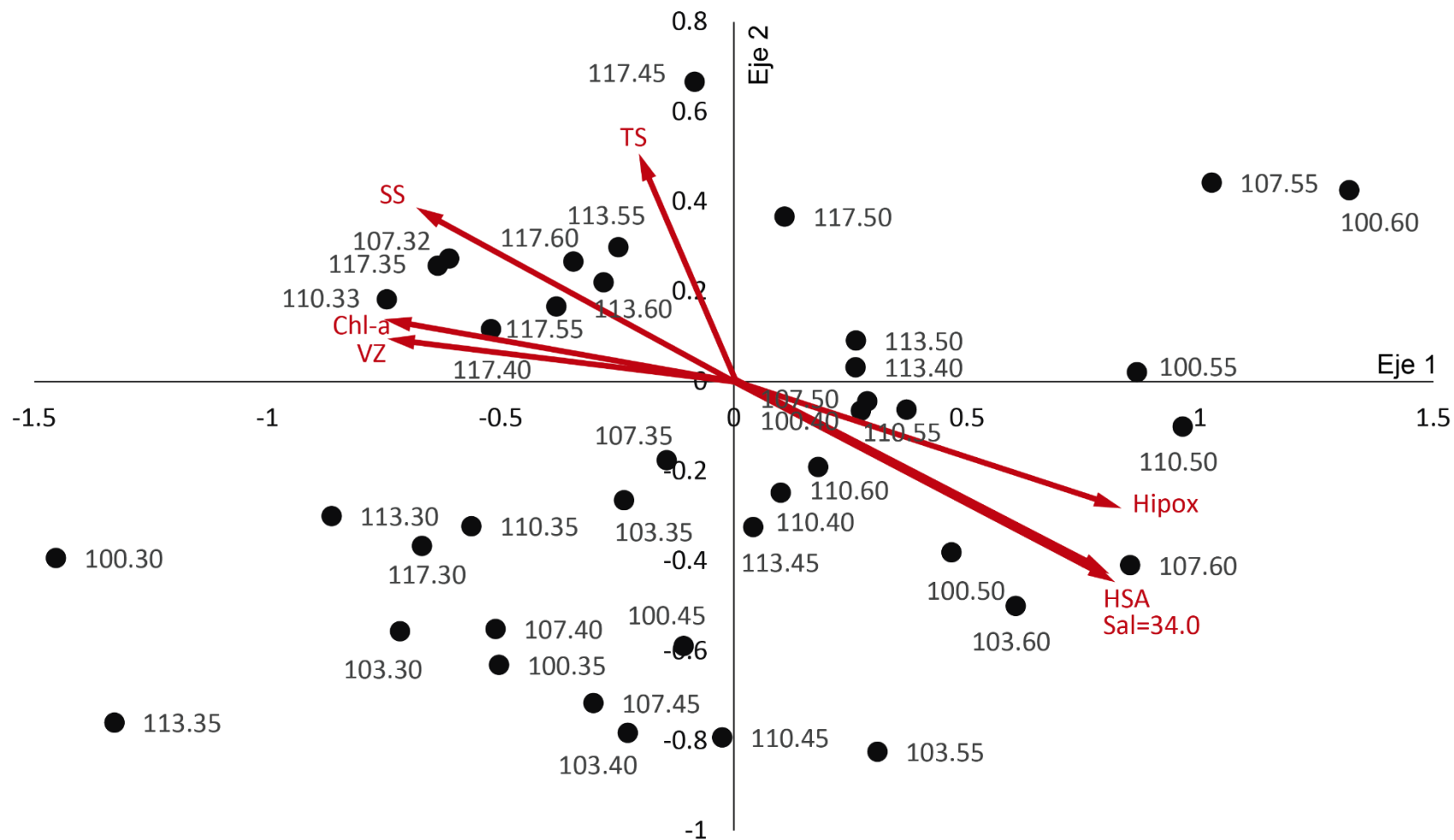


Figura 57. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2016, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

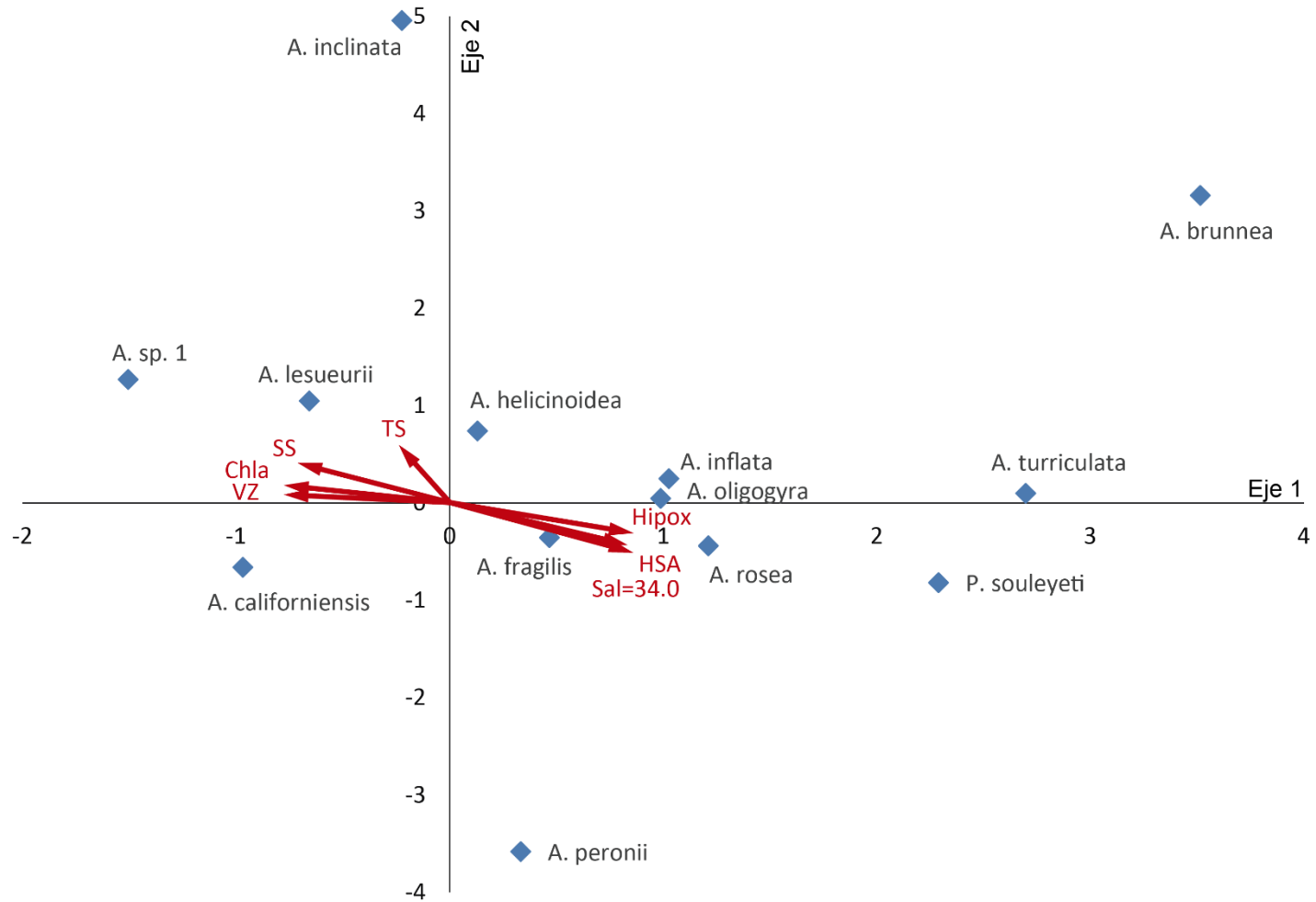


Figura 58. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para enero de 2016, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

En abril de 2016, el ACC explicó el 35% de la varianza en los primeros dos ejes. En el eje 1 se correlacionaron SS y VZ, así como PCM HSA, Sal=34.0 e hipoxia de manera negativa. En el eje 2 lo hizo únicamente la SS (Tabla 12). El diagrama de dispersión de las estaciones mostró un gradiente costa-océano. Las estaciones costeras se encontraron hacia la derecha del eje 1, asociadas a mayores valores de SS y VZ. Las estaciones oceánicas estuvieron a la izquierda del eje, asociadas a mayor profundidad de PCM, HSA, Sal=34.0 e hipoxia (Fig. 59). Con respecto a las especies, *A. oligogyra*, *A. peronii* y *A. fragilis* se asociaron a mayor profundidad de PCM, HSA, Sal=34.0 e hipoxia, correspondiendo a la distribución oceánica de las mismas. *A. californiensis* se asoció a mayores valores de VZ y SS (Fig. 60).

Tabla 12. Resultados del análisis de correspondencia canónica para abril de 2016. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.193	0.042	0.027
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	28.8	6.2	4
% explicado acumulado	28.8	35	39
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.760	0.570	0.359
Correlaciones			
TS	-0.055	0.350	-0.575
SS	0.664	0.556	-0.177
VZ	0.507	-0.239	0.289
Chl-a	0.484	0.094	0.339
PCM	-0.658	0.023	0.376
HSA	-0.913	0.194	-0.145
Sal=34.0	-0.894	0.031	0.098
Hipoxia	-0.769	-0.012	0.459

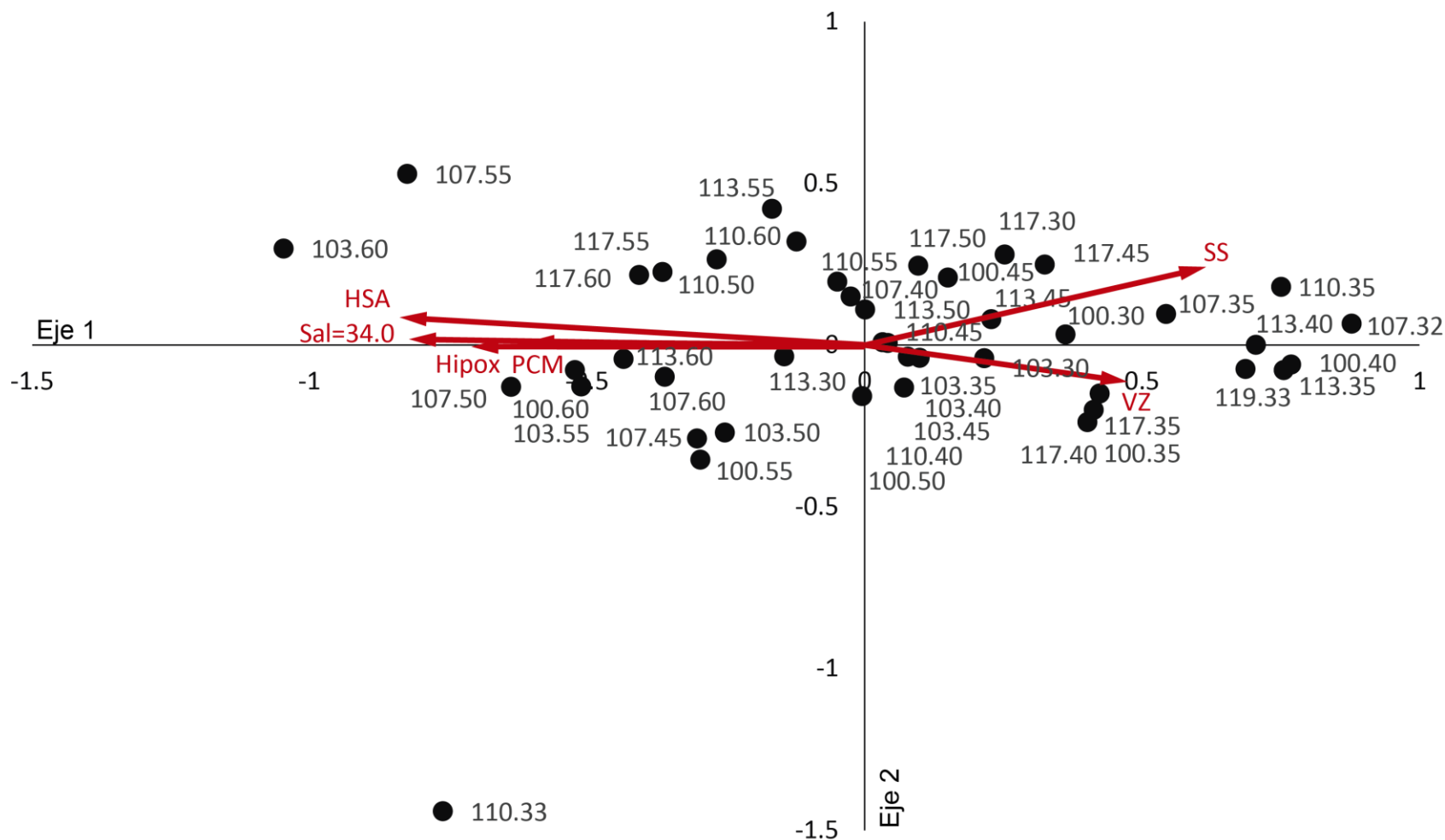


Figura 59. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para abril de 2016, mostrando las estaciones (círculos) y variables ambientales (vectores, 2x).

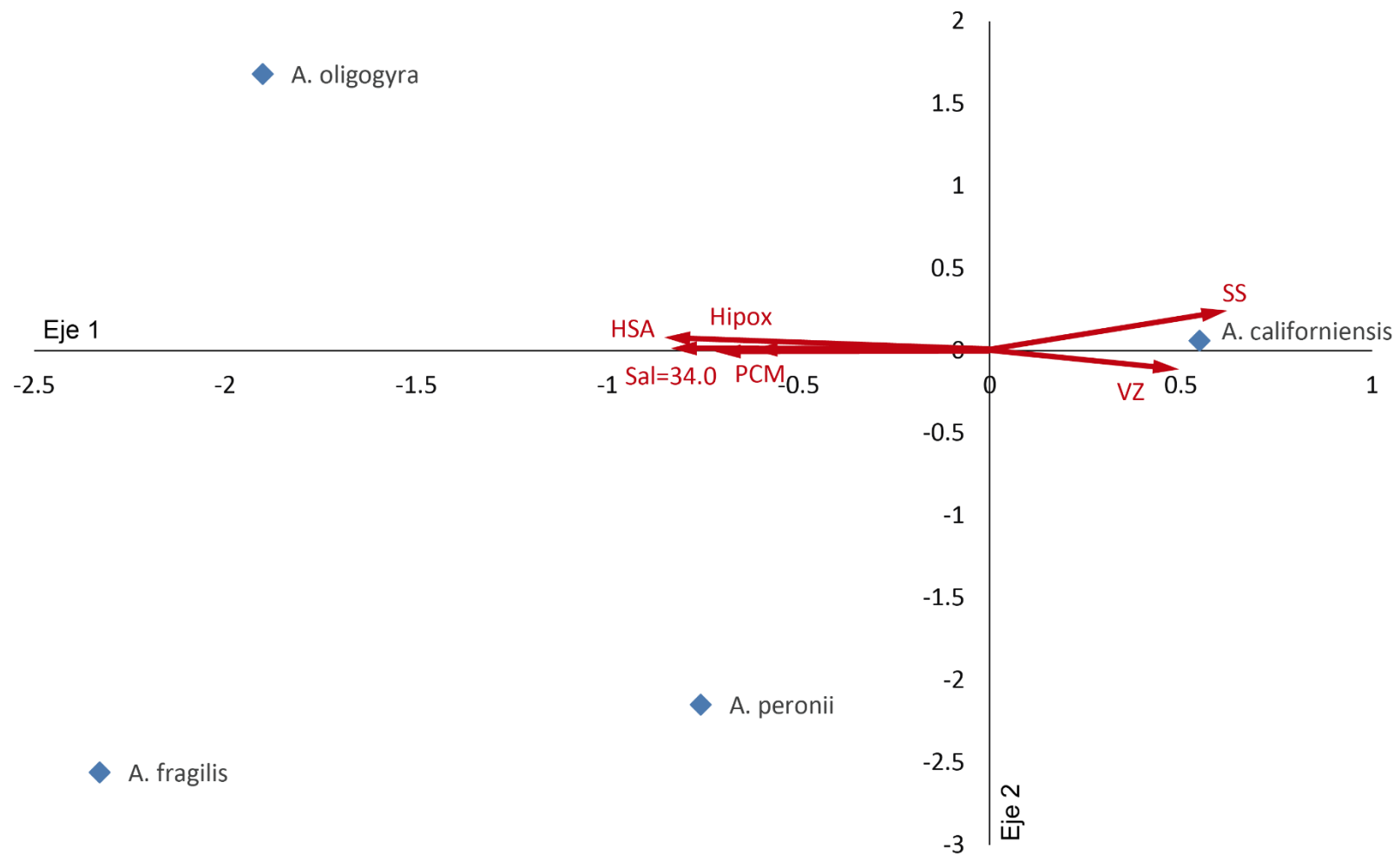


Figura 60. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para abril de 2016, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

Efecto intra e interanual

El ACC de todas las estaciones muestreadas en los 7 cruceros, utilizando los datos de las variables ambientales (excepto HSA y concentración de oxígeno disuelto), explicó el 15.7% de la varianza en los dos primeros ejes (Tabla 13). Las variables TS y SS se correlacionaron en el eje 1, mientras que en el eje 2, las variables que se correlacionaron fueron la PCM y Sal=34.0. En cuanto al diagrama de dispersión, se puede observar que la mayoría de las estaciones de los cruceros del 2012, 2013 y abril de 2016 estuvieron relacionadas con los menores valores de TS y SS, así como valores menores de PCM y profundidad de Sal=34.0. De modo contrario, los cruceros de diciembre de 2014 y enero de 2016 se relacionaron con mayores valores de TS y SS, así como valores mayores de PCM (Fig. 61). El PPMR indicó que existieron diferencias significativas en la composición de especies entre cada uno de los cruceros. Por lo tanto, todos los cruceros representaron grupos independientes ($A=0.06812046$, $p=0.0000$), coincidiendo con la heterogeneidad ambiental interanual observada.

Tabla 13. Resultados del análisis de correspondencia canónica para todos los cruceros. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.268	0.117	0.037
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	10.9	4.8	1.5
% explicado acumulado	10.9	15.7	17.2
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.817	0.573	0.468
Correlaciones			
TS	0.779	0.189	-0.488
SS	0.957	-0.244	-0.050
VZ	-0.144	-0.270	-0.012
Chla	-0.116	-0.443	0.099
PCM	0.404	0.507	0.750
Sal=34.0	-0.406	0.619	-0.257

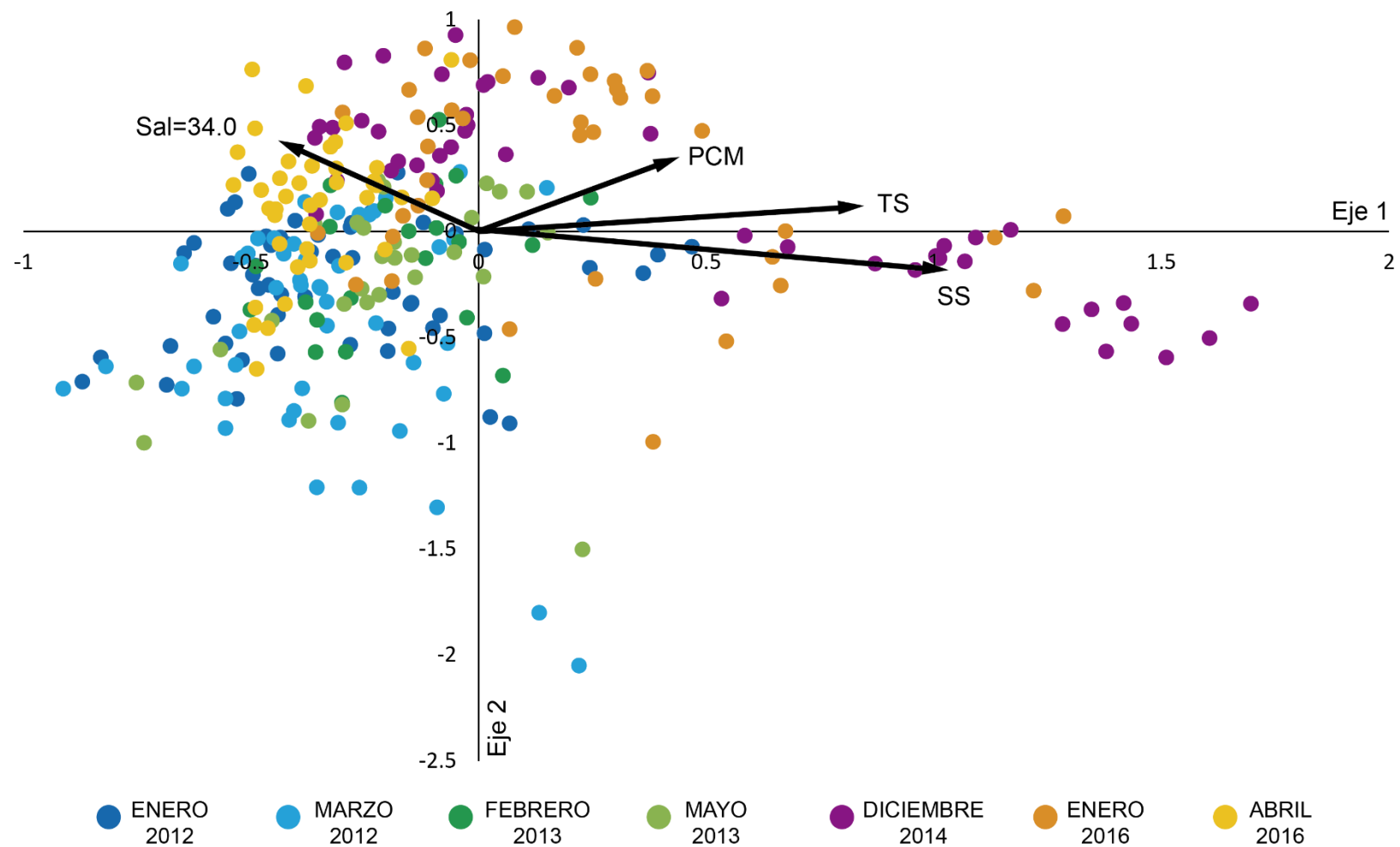


Figura 61. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para todas las estaciones muestreadas (círculos) para cada uno de los cruceros (colores) y variables ambientales (vectores, 2x).

En cuanto al efecto interanual, el PPRM mostró que existieron diferencias significativas ($A=0.02659425$, $p=0.00000017$) en la composición de especies entre los inviernos (enero 2012, febrero 2013, y enero de 2016) y las primaveras (marzo 2012, mayo 2015 y abril de 2016). Por ello, se realizaron ACC por separado para los inviernos y las primaveras.

El ACC de los inviernos mostró un 17.9% de la varianza explicada en los dos primeros ejes. En el eje1 las variables que se correlacionaron fueron principalmente variables físicas: la TS y SS y en menor medida la PCM. En el eje 2 se correlacionaron la Sal=34.0 y la hipoxia (Tabla 14). Con respecto a las estaciones de muestreo, los inviernos de 2021 y 2013 se asociaron a menor profundidad de hipoxia y PCM, y de mayor profundidad de Sal=34.00. El invierno de 2016, se asoció a mayores valores de TS, SS y PCM (Fig. 62). Las especies, *Atlanta* sp.1, *A. lesueurii*, *A. turriculata*, *A. helicinoidea* y *A. rosea* estuvieron asociadas a mayores valores de TS y SS. Además, las primeras dos especies también se asociaron a una menor profundidad de Sal=34.00. En cambio, *A. californiensis*, *A. peronii*, *A. brunnea* y *P. souleyeti* se asociaron a menores valores de TS y SS, así como mayor profundidad de Sal=34.00 (Fig. 63).

Tabla 14. Resultados del análisis de correspondencia canónica para los inviernos. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.212	0.151	0.04
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	10.5	7.5	2
% explicado acumulado	10.5	17.9	19.9
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.817	0.660	0.497
Correlaciones			
TS	-0.985	-0.038	-0.010
SS	-0.860	0.454	-0.061
VZ	0.119	0.137	-0.040
Chl-a	-0.011	0.385	-0.351
PCM	-0.550	-0.439	-0.189
HSA	-0.453	-0.491	0.637
Sal=34.0	0.376	-0.643	0.445
Hipoxia	-0.059	-0.579	0.529

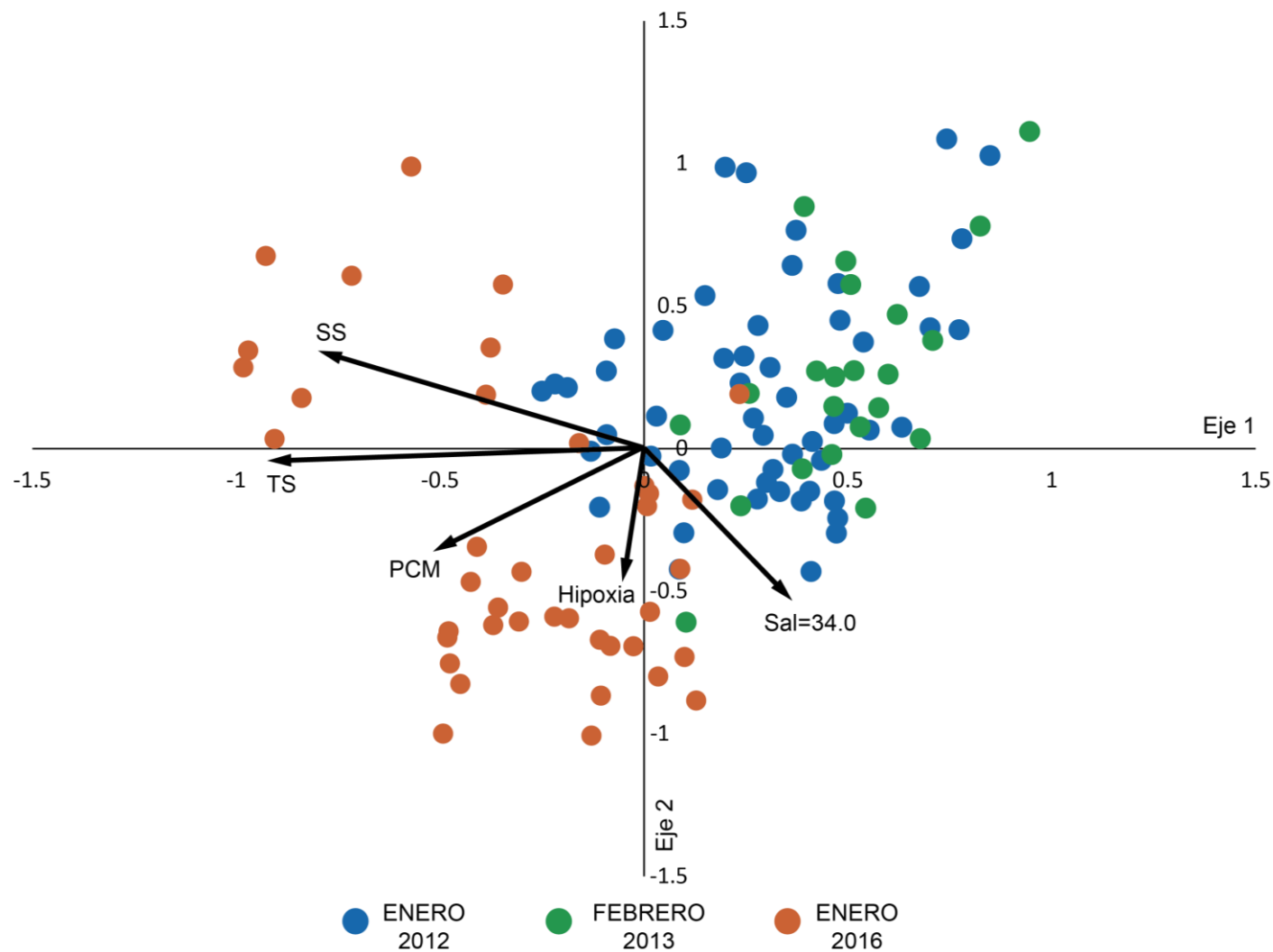


Figura 62. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para los inviernos, mostrando las estaciones muestreadas (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

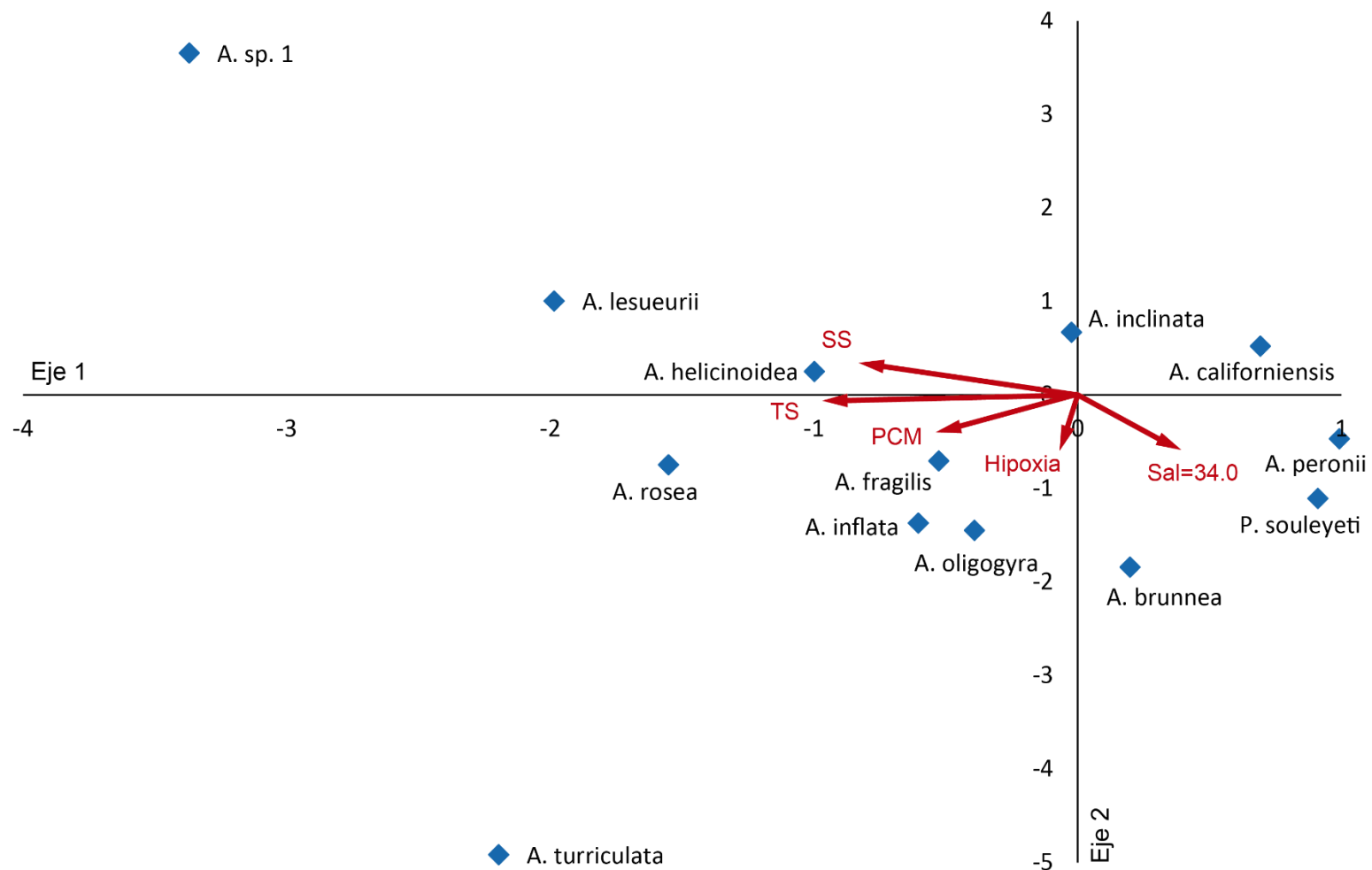


Figura 63. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para los inviernos, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

En cuanto a las primaveras, el ACC explicó el 15.2% de la varianza en los dos primeros ejes. En el eje 1 se correlacionaron las variables químicas: el HSA, Sal=34.0 y la hipoxia, mientras que en el eje 2 lo hizo la TS (Tabla 15). En el diagrama de dispersión de las estaciones muestreadas reveló dispersión principalmente en el eje 1 para los 3 cruceros, lo que implica la separación de condiciones costeras asociadas a menores profundidades del HSA, Sal=34.0 e hipoxia y condiciones oceánicas contrastantes (Fig. 64). En cuanto a las especies, se observó que, con excepción de *A. californiensis*, las especies presentes en primavera se asociaron a mayores profundidades del HSA, Sal=34.0 e hipoxia (Fig. 65).

Tabla 15. Resultados del análisis de correspondencia canónica para los inviernos. Los valores resaltados indican las variables con mayor correlación en cada eje.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.185	0.052	0.025
Varianza en los datos de especies			
% de varianza explicada	11.9	3.3	1.6
% explicado acumulado	11.9	15.2	16.8
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.733	0.492	0.286
Correlaciones			
TS	0.313	-0.762	-0.239
SS	-0.038	-0.338	-0.336
VZ	-0.294	0.042	0.023
Chl-a	-0.433	0.088	-0.424
PCM	0.478	-0.014	0.383
HSA	0.829	0.111	0.002
Sal=34.0	0.767	0.181	0.187
Hipoxia	0.661	0.254	-0.017



Figura 64. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para las primaveras, mostrando las estaciones muestreadas (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

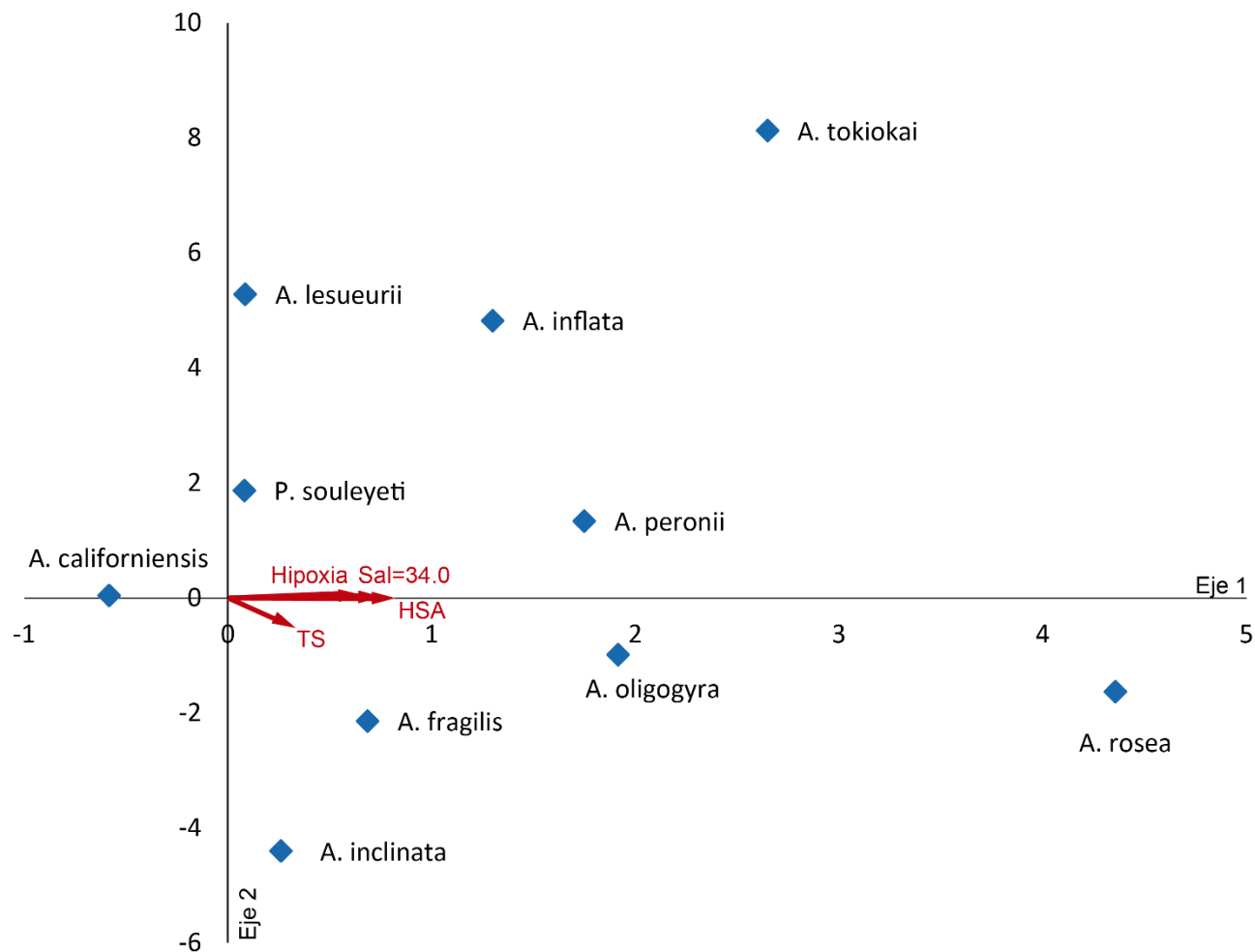


Figura 65. Diagrama de dispersión de los ejes 1 y 2 obtenidos en el ACC para las primaveras, mostrando las especies (símbolos) y variables ambientales (vectores, 2x).

Análisis de especies indicadoras

El AEI ($p= 0.00020$) mostró que la mayoría de las especies tuvieron valores de indicación (IV) menores a 25% y se observó que los cruceros de enero de 2021, febrero y mayo de 2013, diciembre de 2014 y enero de 2016 estuvieron relacionados al menos con una especie. Sin embargo, de las 14 especies observadas en este estudio, cuatro tuvieron IV estadísticamente significativos ($p < 0.05$). *Atlanta* sp.1 fue indicadora del crucero de diciembre de 2014 y *A. inflata*, *A. lesueurii* y *A. helicinoidea* fueron indicadoras del crucero de enero de 2016 (Tabla 16). Debido a que *A. californiensis* fue la especie con mayor abundancia y distribución, fue excluida del análisis.

En el AEI para las estaciones del año se observó que, de las 14 especies, cuatro tuvieron IV mayor al 10%, donde el mayor fue 22.9%. Además, nueve estuvieron relacionadas con la época de invierno y cuatro con primavera. De éstas, únicamente *A. inflata* y *A. lesueurii* tuvieron IV altos, fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$) y se relacionaron con invierno. Además, se observó que *A. peronii* y *A. oligogyra*, aunque tuvieron IV altos, relacionados con primavera e invierno, respectivamente, no tuvieron significancia estadística (Tabla 17). Al igual que el caso anterior, *A. californiensis* no se incluyó en el análisis.

Tabla 16. Análisis de especies indicadoras. Los renglones resaltados corresponden a las especies cuyo porcentaje de IV fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$). Enero de 2012 (1201), marzo de 2012 (1203), febrero de 2013 (1302), mayo de 2013 (1305), diciembre de 2014 (1412), enero de 2016 (1601), abril de 2016 (1604).

Especie	Grupo con mayor IV	IV (%) observado	IV (%) de grupos aleatorios		
			Media	Desv. std.	p
<i>A. brunnea</i>	1201	4	2.3	1.39	0.12
<i>P. souleyeti</i>	1201	3.3	3.6	1.65	0.4711
<i>A. fragilis</i>	1302	7.5	5.2	1.66	0.083
<i>A. inclinata</i>	1305	2.3	2.5	1.47	0.4613
<i>A. peronii</i>	1305	8.2	6.5	1.78	0.1526
<i>A. tokiokai</i>	1412	1.2	2.2	1.31	0.7487
<i>A. turriculata</i>	1412	4	2.5	1.47	0.1324
<i>A. sp. 1</i>	1412	9	2.7	1.5	0.0058
<i>A. helicinodea</i>	1601	7.7	2.6	1.48	0.0124
<i>A. inflata</i>	1601	18.4	5.3	1.68	0.0002
<i>A. lesueurii</i>	1601	16.5	5.2	1.72	0.0006
<i>A. oligogyra</i>	1601	9.1	8.4	1.73	0.2899
<i>A. rosea</i>	1601	3.9	2.6	1.48	0.1458

Tabla 17. Análisis de especies indicadoras por estaciones del año. Los renglones resaltados corresponden a las especies cuyo IV fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$).

Especie	Grupo con mayor IV	IV (%) observado	IV (%) de grupos aleatorios		
			Media	Desv. std.	p
<i>A. brunnea</i>	Invierno	2.4	1.5	0.62	0.1394
<i>A. helicinodea</i>	Invierno	4.3	2.2	0.81	0.04
<i>A. inclinata</i>	Invierno	2	2.2	0.8	0.5035
<i>A. inflata</i>	Invierno	21.4	9.1	1.57	0.0002
<i>A. lesueurii</i>	Invierno	22.9	8.7	1.54	0.0002
<i>A. oligogyra</i>	Invierno	20.7	18.5	1.95	0.1292
<i>A. rosea</i>	Invierno	3.1	2.2	0.8	0.18
<i>A. turriculata</i>	Invierno	3.7	1.9	0.73	0.067
<i>A. sp. 1</i>	Invierno	4.9	2.4	0.85	0.0248
<i>P. souleyeti</i>	Primavera	5.7	4.6	1.18	0.1472
<i>A. fragilis</i>	Primavera	7	8.9	1.5	1
<i>A. peronii</i>	Primavera	15.4	12.5	1.77	0.0712
<i>A. tokiokai</i>	Primavera	0.4	0.9	0.47	1

DISCUSIÓN

Caracterización ambiental

En la región norte de la COPBC se pudieron detectar en el ambiente los cambios estacionales característicos para los periodos de invierno y primavera (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015).

Se observó un flujo hacia el ecuador (CC) paralelo a la costa (Durazo, 2015), el cual se llegó a manifestar como meandros sinuosos (McClatchie, 2014; Kurczyn *et al.*, 2019) como resultado de la actividad de mesoescala (Lynn & Simpson, 1987; Checkley & Barth, 2009; Kurczyn *et al.*, 2012; Kurczyn *et al.*, 2019).

En los inviernos se observó en general mayores valores de la ANMM, un gradiente latitudinal tanto en la TS como en la SS, mientras que en las primaveras la ANMM fue negativa al disminuir el nivel del mar y el gradiente de la TS y SS fue costa-océano, con valores menores que los de invierno (Bograd & Lynn, 2001, 2003; Lynn *et al.*, 2003). En todos los casos, las menores temperaturas se encontraron en la costera entre Ensenada y Punta Baja, como respuesta a las surgencias costeras que se presentan todo el año (Bograd & Lynn, 2003; Durazo *et al.*, 2010).

La PCM mostró un gradiente océano-costa en todos los muestreos (Gómez-Ocampo *et al.*, 2017), al igual que el HSA y la distribución de la oxiplota correspondiente a condiciones de hipoxia, esto principalmente asociado a las surgencias costeras (Wootton *et al.*, 2008; Alin *et al.*, 2012). Aunado a ello, en invierno la capa de mezcla, el HSA y las condiciones de hipoxia se encontraron a mayor profundidad que en primavera (Grantham *et al.*, 2004; Bograd *et al.*, 2008; Feely *et al.*, 2008; Jerónimo & Gomez-Valdes, 2010; Peterson *et al.*, 2013).

Las condiciones de hipoxia y subsaturación con respecto a Ω_{arag} en el SCC son causadas por el transporte vertical de agua pobre en oxígeno hacia las zonas costeras sobre la plataforma continental mediante surgencias (Mancilla-Peraza *et al.*, 1993; Bograd *et al.*, 2004; Grantham *et al.*, 2004; Bograd *et al.*, 2008; Hauri *et al.*, 2009; Alin *et al.* 2012; Meinvielle & Johnson, 2013; Peterson *et al.*, 2013). Las surgencias durante las primaveras se evidenciaron por bajas temperaturas en la

costa, así como la presencia de la isohalina de 34.0 cercana a la superficie (Durazo, 2015). Aun así, la extensión de estos eventos de hipoxia y aguas subsaturadas respecto a Ω_{arag} varió entre los años.

La concentración de Chl-a llegó a valores máximos principalmente en la zona costera en primavera y en menor magnitud en invierno, generando así un gradiente costa-océano (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010b; De la Cruz-Orozco *et al.*, 2017). El zooplancton generalmente muestra la marcada variación estacional, donde la biomasa llega a ser menor en invierno y aunque su distribución se da en agregaciones, generalmente se asemeja a los patrones de distribución de la Chl-a (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010a; Lavaniegos *et al.*, 2010; McClatchie, 2014). Sin embargo, aunque el VZ mostró también un gradiente costa-océano, principalmente en primavera, no se observaron diferencias entre temporadas del mismo año.

Aunque en la escala estacional en el periodo de estudio se detectaron patrones consistentes con los cambios intra anuales descritos para la porción norte de la COPBC, se observaron patrones de flujo, actividad de mesoescala, ANMM y estructura de las características físicas y químicas que no fueron consistentes con la climatología establecida para el área (Durazo, 2015). Esto hace suponer que la variación ambiental estuvo relacionada principalmente con cambios en la escala interanual (Durazo *et al.*, 2017), los cuales se asocian principalmente con el ENSO (Checkley & Barth, 2009; Fiedler & Mantua, 2017).

La región norte de la COPBC se caracteriza por tener baja variabilidad en la capa superficial en todas las temporadas del año con presencia persistente de ASA (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo *et al.*, 2010; Durazo, 2015), lo cual se pudo identificar en los diagramas T-S para los cruceros de 2012, 2013 y primavera de 2016. En invierno de 2014 se observó gran dispersión de los datos en los diagramas T-S, evidenciando la presencia de aguas de origen subtropical, lo cual se observó también en la horizontal con la presencia de aguas cálidas y salinas en la porción sur/suroeste del área de estudio, así como en la vertical con respecto a la salinidad. Dichas condiciones también se observaron en menor medida en el invierno de 2016. Esto también se vio reflejado en el ACC para todos los cruceros, donde las

estaciones muestreadas en 2012, 2013 y primavera de 2016 mostraron un gradiente costa-océano relacionadas con mayor profundidad de la isohalina de 34.0, reflejando la dominancia de ASA en estos periodos. Los inviernos de 2014 y 2016 estuvieron asociados en mayor medida con altos valores de TS, SS y PCM, y se observó un gradiente latitudinal en las estaciones muestreadas.

A principios de 2012, en el Índice Oceánico El Niño (ONI) se observaron condiciones LN que perduraron hasta la primavera (NOAA, 2021). Estas condiciones se observaron en la COPBC como anomalías negativas en la TS y SS (Aceves-Medina *et al.*, 2019). Sin embargo, la distribución de estas propiedades en los primeros 200 m estuvieron cercanas a la media climatológica. Además, se observaron surgencias costeras de gran magnitud en la gran mayoría del SCC (Bjorkstedt *et al.*, 2012). Estas surgencias fueron evidentes en el área de estudio por el descenso de temperatura y la elevación de las picnoclinas hacia la costa (apéndice 2), causando el aumento en Chl-a observada en primavera de dicho año, la cual fue anómalamente positiva (Wells *et al.*, 2013). Además, se observó la presencia de condiciones de hipoxia y del HSA en aguas someras en toda el área de BSV y la región circundante a PE. Esta condición correspondió a una combinación entre el agua pobre en oxígeno y aragonita advectada a la superficie con la baja de oxígeno sobre la plataforma continental generada por la descomposición de materia orgánica causada por alta producción primaria, característica de años LN (Stramma *et al.*, 2008; Nam *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2013; Pozo-Buil & Di Lorenzo; 2017). Los altos valores de VZ se debieron a la dominancia de zooplancton gelatinoso, principalmente medusas (Bjorkstedt, *et al.*, 2012), las cuales generan densas poblaciones y afectan en gran medida al VZ (Lavaniegos *et al.*, 2010).

El año 2013 se caracterizó por ser un año neutro en cuanto al ENSO (NOAA, 2021). Sin embargo, en la COPBC se mantuvieron las anomalías negativas de TS y en primavera se observaron anomalías ligeramente positivas de SS principalmente en la zona oceánica al sur, y en ambos casos, las anomalías estuvieron cercanas a la media climatológica (Wells *et al.*, 2013; Durazo *et al.*, 2017;

Aceves-Medina *et al.*, 2019). En cuanto a las surgencias, éstas se mostraron dentro del promedio para la COPBC (Wells *et al.*, 2013; Leising *et al.*, 2014), observándose mayor incidencia en primavera, donde en las estaciones cercanas a la costa con menores valores de temperatura, también presentaron valores de hipoxia, y el HSA cercanos a la superficie, entre Ensenada y Punta Baja, coincidiendo a su vez con las zonas de mayor Chl-a, la cual se registró dentro de los promedios estacionales. El VZ se mantuvo con anomalías positivas dadas por la presencia de organismos gelatinosos, principalmente en BSV (Wells *et al.*, 2013).

En invierno de 2013-2014 se observó el inicio de la onda cálida marina en la región del Golfo de Alaska, la cual fue detectada en la COPBC en primavera del 2014 y afectó hasta otoño de ese mismo año generando anomalías positivas en TS ($\sim 2.5^{\circ}$ C) y SS (Leising *et al.*, 2014, 2015; Kintish, 2015; Peterson *et al.*, 2015a,b,2016; Zaba & Rudnick 2016; Durazo *et al.*, 2017). El incremento en temperaturas modificó temporal y espacialmente las surgencias, lo que redujo el flujo de nutrientes a la zona eufótica, conduciendo a patrones alterados de la producción de fitoplancton (Leising *et al.*, 2015; Cavole *et al.*, 2016; Zaba & Rudnick, 2016), observado en bajos valores de Ch-la y de VZ en el área de estudio (McClatchie *et al.*, 2016). Además, a partir otoño de 2014, comenzaron a observarse valores positivos del ONI, indicando un evento EN (NOAA, 2021). Las anomalías de salinidad observadas en invierno de 2014 fueron originadas por la advección de aguas de origen tropical y subtropical evidentes en el diagrama T-S y la presencia de la isohalina de 34.0 en superficie al sur del área de estudio, lo cual estuvo asociado a flujos costeros hacia el polo, que generalmente no se observan al norte de PE (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2015). Dicho flujo hacia el polo, así como el calentamiento anómalo se reflejaron también en ANMM elevadas, la cuales fueron mayores que las observadas en EN 1997-1998 (~ 10 cm), el cual también fue un evento de calentamiento de gran magnitud y reducción de la actividad de mesoescala, también observado en eventos EN (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2015; McClatchie *et al.* 2016; Durazo *et al.*, 2017).

Posterior a esta onda cálida marina, en primavera de 2015 los valores del ONI aumentaron considerablemente y duraron positivos hasta verano de 2016 (NOAA, 2021), dando paso a EN 2015-2016, el cual reforzó los efectos de la onda cálida, contribuyendo a que fuera un evento significativo de calentamiento extremo (McClatchie *et al.*, 2016; Jacox *et al.*, 2016). En invierno de 2016, las anomalías de TS y SS debido a la presencia de aguas tropicales y subtropicales al norte de PE aún fueron evidentes, pero en menor magnitud que las observadas en 2014-2015 (Wells *et al.*, 2016; Durazo *et al.*, 2017; Aceves-Medina *et al.*, 2020). En primavera de 2016 las anomalías de TS ($\sim 1^\circ \text{C}$) y sobre todo de SS dejaron de observarse y agua de baja salinidad dominó al norte de la COPBC con poca presencia de agua con salinidad mayor a 34.3 en los primeros 500 m (Cavole *et al.*, 2016; Durazo *et al.*, 2017; Wells *et al.*, 2017). También se observaron bajos valores de Chl-a y VZ, éste último relacionado principalmente a bajos valores de zooplancton gelatinoso que había sido abundante en años anteriores (Cavole *et al.*, 2016; McClatchie *et al.*, 2016). La baja producción estuvo ligada a pocos nutrientes, surgencias débiles como consecuencia de capa de mezcla más profunda, característica de anomalías cálidas (Jerónimo & Gomez-Valdes, 2010; Durazo, 2015; Durazo *et al.*, 2017; Wells *et al.*, 2017). En concordancia con lo observado en otros eventos EN (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2015), se observó el hundimiento de las isopícnas (McClatchie *et al.*, 2016) como consecuencia del hundimiento del núcleo de la CC (Durazo *et al.*, 2017). Esto conllevó a que aguas ricas en O_2 y con altos valores de pH acarreadas por la CC se encontraran a mayor profundidad y con ello deprimiendo el horizonte de hipoxia. A su vez, las anomalías cálidas disminuyen la solubilidad del CO_2 , por lo que se observaron valores bajos de carbono inorgánico disuelto en enero de 2016, favoreciendo a valores altos de Ω_{arag} y hundimiento del HSA (Simón-Otero *et al.*, 2016).

En respuesta a la variabilidad ambiental observada, la comunidad de Atlantidae en el norte de la COPBC mostró diferencias en la diversidad, distribución y abundancia observada tanto estacional como interanualmente.

Diversidad, distribución y abundancia de Atlantidae

La COPBC es reconocida por ser una zona de alta biodiversidad ya que en el área de PE se encuentra el límite de las provincias biogeográficas mexicana y sandieguina (Briggs & Bowen, 2012), y se da la convergencia de masas de agua subárticas, subtropicales, de transición y del Pacífico central (Lynn & Simpson, 1987; Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2009), donde se mezclan la fauna de la CC, el Pacífico tropical oriental y el Pacífico central (Sutton *et al.*, 2017).

En cuanto a los atlántidos, se ha reconocido que el Océano Pacífico es el que presenta la mayor riqueza de especies (Seapy & Skoglund, 2001). En este estudio en la porción norte de la COPBC, se registró la presencia de 13 especies nominales de Atlantidae, lo que representa el 54% de las especies conocidas a nivel mundial (Molluscabase, 2021), 60% de las especies que se han registrado en el Océano Pacífico y 68% de las especies registradas para el Pacífico Noreste (McGowan, 1967; Moreno-Alcántara *et al.*, 2017; Wall-Palmer *et al.*, 2018a; Moreno-Alcántara, 2019; Wall-Palmer *et al.*, 2019; Aceves-Medina *et al.*, 2020; Moreno-Alcántara *et al.*, 2020), corroborando que la COPBC es un área de alta diversidad de atlántidos (Aceves-Medina *et al.*, 2020).

La presencia de las especies *A. rosea* y *A. fragilis* en la zona de estudio representan nuevos registros para el Pacífico mexicano, ya que anteriormente únicamente habían sido registrados en el mar del este de China y Hawaii, respectivamente (Moreno-Alcántara *et al.*, 2020; Aceves-Medina *et al.*, 2020). Ambas especies son consideradas poco abundantes (Wall-Palmer *et al.*, 2018a), lo cual coincidió en este estudio. Sin embargo, *A. fragilis* se encontró en todos los cruceros, mientras que *A. rosea* se encontró principalmente en los inviernos, ambas con distribución preferentemente oceánica. Este hecho refuerza la hipótesis de su procedencia desde Pacífico central, resultado de la dinámica oceanográfica y el flujo de corrientes de finales de verano a invierno (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2015).

El registro de *A. brunnea*, *A. helicinoidea* y *A. tokiokai* representan ampliaciones de distribución hacia el norte, ya que anteriormente habían sido

registradas al sur de Cabo San Lucas, Baja California Sur (*A. brunnea*) y el Golfo de California (Angulo-Campillo *et al.*, 2011; Moreno-Alcántara *et al.*, 2020). Aunado a estas ampliaciones de rango de distribución, el registro de una potencial nueva especie refleja la falta de estudio que han tenido los atlántidos en el Océano Pacífico y la falta de entendimiento de los patrones biogeográficos de estos organismos (Wall-Palmer, 2016b, 2018a, 2019).

Referente a las especies nominales encontradas, a excepción de *A. californiensis* que es considerada con afinidad a aguas templadas (Seapy & Richter, 1993), el resto son consideradas con afinidad tropical/subtropical, aunque han sido registradas también en zonas templadas (McGowan, 1967; Wall-Palmer *et al.*, 2016a,b,c; Moreno-Alcántara *et al.*, 2017; Wall-Palmer *et al.*, 2018a; Moreno-Alcántara, 2019). Las especies encontradas en el área de estudio coincidieron con las especies que conformaron los grupos de distribución norteña (*A. californiensis*, *A. fragilis* y *A. rosea*) y de amplia distribución (*A. brunnea*, *A. helicinoidea*, *A. inflata*, *A. lesueurii*, *A. oligogyra*, *A. peronii*, *A. turriculata* y *P. souleyeti*) propuestos por Aceves-Medina (2020). Sin embargo, también se observaron las especies *A. inclinata* y *A. tokiokai* consideradas dentro del grupo de distribución sureña. *A. inclinata* fue una especie escasa tanto en invierno como en primavera, pero su distribución no se limitó a la zona sur o suroeste del área de estudio, llegando a presentarse también en el transecto más norteño. *A. tokiokai* se encontró en primavera e invierno y su distribución fue principalmente hacia el norte. Ambas especies presentan características de la concha similares, pudiendo llegar a confundirse, pero se ha probado que morfológicamente y genéticamente constituyen especies distintas (Moreno-Alcántara, 2015; Wall-Palmer *et al.*, 2018). En el SCC McGowan (1967) registró a *A. inclinata* hasta los 34°N, donde existe la posibilidad que se incluyeran ejemplares de *A. tokiokai*, ya que fue descrita tiempo después (van der Spoel & Troost, 1972). Debido a lo anterior, es probable que ambas especies tengan amplia distribución en la COPBC y no sólo se distribuyan al sur, como lo propuesto por Aceves-Medina (2020).

Con respecto a la distribución horizontal, se considera que los atlántidos son principalmente afines a aguas oceánicas (Lalli & Gilmer, 1989; Richter & Seapy, 1999). En este estudio se observó que en general, la mayor abundancia, así como la mayor riqueza, diversidad y equidad se encontraron hacia la zona oceánica. Este patrón de preferencia hacia aguas oceánicas reflejado en mayor abundancia de organismos también ha sido reportado en el Mar Este de China (Xu & Li, 2005; Xu, 2007), Hawaii, (Seapy, 2008), Golfo de California (Angulo-Campillo, 2009), Islas de Cabo Verde (Ossenbrügger, 2010) y Golfo de Tehuantepec (Moreno-Alcántara, 2012). No obstante, también se observó que nueve de las 13 especies y *Atlanta* sp.1 se distribuyeron en zonas costeras, lo cual puede estar dado en respuesta a las corrientes que se encuentran en el área y/o la disponibilidad de alimento (Newman, 1990; Van der Spoel, 1996; Xu & Li, 2005; Moreno-Alcántara, 2012; Aceves-Medina, 2020).

Variación intra anual (estacional) de Atlantidae

De acuerdo con la primera hipótesis planteada, en los inviernos se encontró un mayor número de especies (10-16 especies) que en las primaveras (4-8 especies). Además, se pudo observar que la especie más abundante (*A. californiensis*), fue más numerosa en las primaveras, de acuerdo con lo observado por Cummings & Seapy (2003) en la cuenca del Sur de California. Por otra parte, especies de afinidad tropical/subtropical como *A. lesueurii*, también presentaron variación en su abundancia relativa en respuesta a estos cambios ambientales, siendo más abundantes en invierno. Este cambio en la comunidad, donde hay mayor número de especies afines a aguas cálidas en invierno y predominancia de especies afines a aguas frías en primavera se ha observado en diversos grupos zooplanctónicos como eufáusidos (Brinton, 1962; Brinton & Townsend, 2003) y anfípodos (Lavaniegos & Hereu, 2009), donde la fauna tropical es advectada del suroeste hacia el SCC en invierno, correspondiendo con la dinámica de las corrientes (Brinton, 1962; Durazo & Baumgartner, 2002; Holt & Mantua, 2009; Durazo, 2015; Aceves-Medina *et al.*, 2020).

La distribución y abundancia de los atlántidos se vio afectada cuando el horizonte de saturación de Ω aragonita y condiciones de hipoxia, se observaron en profundidades menores a 200 m, principalmente en primavera, correspondiendo a la época donde las surgencias costeras tienen mayor intensidad (Bograd & Lynn, 2003; Durazo *et al.*, 2010).

En los inviernos, las variables físicas (TS, SS, PCM, profundidad del dominio de ASA) principalmente y la profundidad del horizonte de hipoxia fueron determinantes en la distribución de las especies de atlántidos. Las especies que se encontraron durante esta época del año (*A. lesueurii*, *A. sp. 1*, *A. turriculata*) estuvieron relacionadas con altos valores de TS, SS y PCM, especialmente *A. sp. 1* y *A. turriculata*, ya que encontraron únicamente cuando se observaron anomalías térmicas positivas (McClatchie *et al.*, 2016; Jacox *et al.*, 2018). *A. rosea*, *A. helicinoidea*, *A. inflata* y *A. turriculata*, además tuvieron preferencia hacia la zona oceánica, donde el horizonte de hipoxia se encontró más profundo. La relación con estas variables ambientales reafirma la afinidad tropical/subtropical de estas especies y evidencia la advección de especies desde el suroeste del área de estudio, en correspondencia al flujo observado en esta época (Durazo & Baumgartner, 2002; Durazo, 2015). El resto de las especies, se relacionaron con mayor profundidad del horizonte de hipoxia, PCM y de la isohalina de 34.0, confirmando su preferencia a aguas oceánicas, especialmente *A. californiensis*, *A. peronii* y *P. souleyeti* con preferencia a aguas más frías.

El AEI mostró que *A. lesueurii*, *A. helicinoidea*, *A. inflata* fueron indicadoras de condiciones de invierno. De estas, *A. lesueurii* y *A. inflata* obtuvieron los mayores porcentajes de valor de indicación (IV), sin embargo, ninguna obtuvo más de 25%. El valor de 25% indicaría que la especie se encuentra presente en al menos 50% de las estaciones y cuya abundancia relativa en ese grupo es de al menos 50% (Dufrêne & Legendre, 1997). Esta premisa no se cumplió en ninguno de los casos, pero *A. lesueurii* fue lo más cercano a ello, obteniendo un IV de 16.5% para invierno de 2016, como indicador del aumento en su abundancia en este crucero en comparación con los demás en donde estuvo presente, mientras que como indicador de los inviernos obtuvo 22.9% de IV, ya que se encontró en todos los cruceros correspondientes a esta temporada.

En cuanto a *A. inflata* y *A. helicinoidea*, obtuvieron 21.4 y 4.3% de IV para los inviernos, respectivamente. Para el invierno de 2016, cuando presentaron la mayor abundancia relativa en comparación, sus valores de IV fueron de 18.4 y 7.7%. En el caso de *A. inflata*, al igual que *A. lesueurii*, se presentó en todos los cruceros de invierno y en 2016 presentó su máxima abundancia. *A. helicinoidea* fue una especie escasa y estuvo ausente en invierno de 2014, por eso sus bajos valores de IV.

McGowan (1967) registró a *A. lesueurii* a lo largo de toda la COPBC y en todas las épocas del año como una especie abundante. Sin embargo, cuando se realizó ese estudio, *A. oligogyra* era considerada como sinónima de *A. lesueurii*, por lo que es probable que los registros incluyan una mezcla de ambas especies (Moreno-Alcántara, 2019). Aceves Medina *et al.* (2020) encontraron durante verano-otoño de 2015, que esta especie se distribuyó al sur de la COPBC, siendo más abundante en la zona costera y el Golfo de Ulloa y el límite norte de su distribución fue BSV, como reflejo del flujo anómalo hacia el polo observado, al igual que en el presente estudio. *A. lesueurii* ha sido registrada desde el Golfo de California hasta Perú (Moreno-Alcántara *et al.*, 2020). En el Golfo de California se encontró como una especie abundante, registrando la mayor abundancia hacia finales de primavera y verano. Además, fue indicadora de la región sur en la temporada fría y de transición y de la región norte en la temporada cálida (Angulo-Campillo, 2009). En el Golfo de Tehuantepec fue una de las especies de atlántidos más abundante y con distribución más amplia (Moreno-Alcántara, 2012).

A. inflata también fue registrada en el SCC por McGowan (1967) con distribución principalmente en la región oceánica y a lo largo de la COPBC, especialmente hacia al sur. La mayor abundancia de esta especie la encontró en abril de 1952, posterior a un EN (NOAA, 2021). En el Golfo de California se registró como escasa y únicamente hacia la porción sur (Angulo-Campillo, 2009). En el Golfo de Tehuantepec no fue registrada (Moreno-Alcántara, 2012). Aun así, se ha registrado en el Pacífico Americano hasta Colombia (Moreno-Alcántara *et al.*, 2017).

A. helicinoidea no había sido registrada previamente en el SCC, pero se ha registrado en el Pacífico americano hasta Perú (Moreno-Alcántara *et al.*, 2020). En el Golfo de California fue encontrada como escasa, pero presente en todas las épocas muestreadas, principalmente hacia la zona sur (Angulo-Campillo, 2009). En el Golfo de

Tehuantepec fue la especie más abundante y ampliamente distribuida (Moreno-Alcántara, 2012). En Hawaii también fue reconocida como una especie escasa (Seapy, 2008).

En cuanto a las primaveras, las variables químicas (HSA y horizonte de hipoxia), así como la profundidad de la isohalina de 34.0 fueron las que determinaron la distribución de los atlántidos. En este caso, se observó que los atlántidos se encontraron ausentes o con abundancia reducida en la zona costera en los tres cruceros de primavera, en respuesta a la presencia del HSA, condiciones de hipoxia y la isohalina de 34.0 en profundidades someras (< 100 m). La mayor abundancia y diversidad en esta época se encontró hacia la zona oceánica, donde las variables antes mencionadas se encontraron a mayor profundidad. La excepción fue *A. californiensis*, la cual no se correlacionó con dichas variables. Una posible explicación a esto es que esta especie tenga una distribución somera. El único registro de su distribución en la vertical es el de Bednaršek & Ohman (2015), quienes registraron a esta especie en los primeros 75 m de la columna de agua. Esto implicaría que dicha especie no se ve afectada por la elevación de condiciones adversas como las observadas en este estudio (a menos que las perturbaciones se observen cercanas a la superficie), y por lo cual también tiene una distribución amplia en el área de estudio. Adicionalmente, dado que es la especie más abundante en el SCC (Seapy & Richter, 1993; Cummings & Seapy, 2003), explicaría por qué Ohman *et al.* (2009) no observaron una tendencia de decremento a largo plazo en cuanto a la abundancia de organismos de *Atlanta* spp. en las primaveras entre 1951-2009, con relación a la elevación del HSA en las distintas regiones del SCC. El AEI mostró que *A. tokiokai*, *P. souleyeti*, *A. fragilis* y *A. peronii* fueron indicadoras de condiciones de primavera. Sin embargo, los valores de IV de las tres primeras fueron bajos (< 7), mientras que *A. peronii* fue de 15.4. Aun así, en ninguno de los casos estos valores fueron significativos ($p > 0.05$).

Con lo anterior se puede establecer que, en la porción norte de la COPBC, durante invierno se encuentran una mezcla de especies con preferencias a aguas frías como *A. peronii*, *A. californiensis* y *P. souleyeti*, asociadas a Agua Subártica, con especies de afinidad tropical/subtropical como *A. lesueurii*, *A. helicinoidea* y *A.*

inflata, las cuales son advectadas desde el suroeste del área de estudio en respuesta a la dinámica oceanográfica. En primavera se observará menor diversidad y la comunidad estará dominada por *A. californiensis*. Los organismos tendrán una distribución principalmente oceánica, encontrándose ausentes en zonas donde agua pobre en oxígeno y saturación de Ω aragonita se encuentre cercana a la superficie, como consecuencia de las surgencias costeras.

Variación interanual de Atlantidae

Se observaron cambios en la composición de especies de atlántidos durante el periodo de estudio. Sin embargo, aunque se esperaba que el mayor cambio se asociara a los cambios estacionales, la persistencia de aguas cálidas en la COPBC asociada a la onda cálida marina y EN, afectó a la comunidad de Atlantidae. Esto se vio reflejado en el máximo de especies registradas en el área de estudio en invierno de 2016, mientras que en primavera del mismo año se observó el mínimo. Además, durante el periodo cálido, se observaron alteraciones en la estructura de las asociaciones de especies con respecto a las observadas durante 2012-2013. Con ello se puede inferir que el cambio en la comunidad asociado a la variabilidad interanual en los cruceros durante las anomalías cálidas fue mayor que el observado estacionalmente.

Los cambios en el ambiente correspondientes a la temperatura, oxígeno y circulación pueden alterar la distribución de especies y las interacciones del ecosistema, conformando sistemas dinámicos distintos y reorganizando el ecosistema (Holsman *et al.*, 2018). En los inviernos de 2012 y 2013 se vio la abundancia de atlántidos se vio disminuida o estuvieron ausentes en áreas donde el HSA y condiciones de hipoxia se encontraron someras sobre la plataforma continental en el área de BSV. En invierno 2014, el flujo anómalo observado (Durazo *et al.*, 2017) explica la distribución de los atlántidos, donde se observaron dos áreas de alta abundancia, una hacia la zona norte oceánica y otra hacia la zona sur, BSV y la región costera, separadas por una región de ausencia de organismos. También sería la razón por la cual se observó la presencia de especies tropicales distribuidas hacia el sur, el aumento en la abundancia de *A. lesueurii*, así como la presencia de *Atlanta* sp.1, coincidiendo con la distribución observada para ambas especies en verano-otoño de 2015 por

Aceves-Medina *et al.* (2020). *Atlanta* sp.1 fue indicadora de los inviernos, aunque únicamente se encontró en los inviernos de 2014 y 2016, por lo que sus IV fueron de 4.9% para invierno y 9% para invierno de 2014. Sin embargo, estos organismos fueron de los más abundantes en BSV y el área circundante, coincidiendo con el área donde se observó la presencia de agua de origen subtropical, por lo que se puede considerar como indicadora de las anomalías cálidas observadas en la región norte de la COPBC durante periodo de estudio.

Alteraciones en la de distribución de organismos han sido observados anteriormente en otros eventos cálidos como EN 1997-1998, la onda cálida marina y EN 2015-2016. Por ejemplo, comunidades de organismos del zooplancton (copépodos, eufáusidos, ictioplancton, pterópodos, tunicados, langostillas) que son considerados con afinidades a aguas cálidas, fueron encontrados en regiones al Norte del SCC (Lavaniegos *et al.*, 2003; Leising *et al.*, 2015; McClatchie *et al.*, 2016; Thompson *et al.*, 2017; Lavaniegos *et al.*, 2019; Sanford *et al.*, 2019; Cimino *et al.*, 2021; Lilly & Ohman, 2021). En el área de estudio, los organismos que fueron transportados desde el sur en 2014 y 2016 tuvieron un límite de distribución hasta Punta Baja, coincidiendo con el límite norte del flujo anómalo (Durazo *et al.*, 2017). Este límite norte en PE para especies tropicales fue registrado para larvas de peces durante eventos EN (Funes-Rodríguez *et al.*, 2002; Peiro-Alcantar *et al.*, 2016; Aceves-Medina *et al.*, 2019). Además, se observó un mayor número de especies en invierno de 2016 que en 2014 como consecuencia de flujo anómalo, el cual transportó especies de origen tropical hacia el norte, lo cual también fue observado en la comunidad de eufáusidos en el norte de la COPBC (Lavaniegos *et al.*, 2019).

Con respecto a las asociaciones de especies, durante el periodo de estudio se pudo observar la presencia recurrente de tres grupos principales: 1) *A. californiensis* como especie dominante, 2) *A. oligogyra* + *A. peronii* y 3) *A. californiensis* + *A. lesueurii*. Coincidente con la descripción del estado del ecosistema descrito anteriormente, estas asociaciones se observaron principalmente en los cruceros de 2012, 2013 y primavera de 2016. Del mismo modo, en invierno de 2014 las asociaciones se modificaron y algunas de ellas persistieron en invierno de 2016, principalmente aquellas que involucraron especies

que se distribuyeron hacia el sur. Esto nos permite corroborar lo establecido anteriormente, que hubo un cambio en el ecosistema asociado a las anomalías térmicas positivas. Variaciones en las asociaciones de especies, especialmente cambios en la posición latitudinal de éstas, han sido observados en el área de estudio, principalmente en el ictioplancton, y eufáusidos, donde las asociaciones de afinidad tropical/subtropical se desplazan hacia el norte de PE en periodos correspondientes a EN. Además, tanto la composición específica de estas asociaciones como la abundancia de las especies se ve modificada (Jiménez-Rosenberg *et al.*, 2010; Peiro-Alcantar *et al.*, 2016; Aceves-Medina *et al.*, 2019; Lavaniegos *et al.*, 2019).

La asociación donde se observaron más los cambios en el ecosistema fue la conformada por *A. peronii* y *A. oligogyra*, la cual se encontró principalmente hacia la zona oceánica norte. Estas especies estuvieron dentro de las más abundantes y recurrentes por lo que podría considerarse una asociación indicadora de condiciones oceánicas. En invierno de 2014, ésta asociación se vio separada de un grupo donde únicamente se encontró *A. oligogyra* abundante y principalmente distribuida al suroeste. Durante invierno de 2016, dicha asociación no se detectó dado que *A. oligogyra* fue más abundante hacia el sur mientras que *A. peronii* fue poco abundante.

En el caso de *A. oligogyra* es interesante hacer notar que en 2014 la distribución de esta especie estuvo partida en dos áreas, una al norte con especies de distribución oceánica observadas en cruceros de fechas anteriores y otra al suroeste y al sur (BSV) coincidente con especies tropicales/subtropicales asociadas al transporte por EN. Este patrón también fue observado por Aceves-Medina *et al.* (2020) donde la consideraron como especie de distribución amplia ya que se encontró una discontinuidad en su distribución con áreas de alta abundancia en la zona oceánica al norte y la zona costera al sur. Para explicar esta distribución partida se plantearon dos hipótesis: 1) la presencia de esta especie al norte es dada por la advección de agua subtropical proveniente del Pacífico central hacia el SCC (al igual que otras especies de afinidad tropical/subtropical) o 2) que *A. oligogyra* se

distribuye en la zona oceánica a lo largo de la COPBC y la interrupción en la distribución fue causada por la presencia de remolinos de mesoescala y un flujo hacia el polo. Dado que la presencia de esta especie fue principalmente hacia la zona oceánica al norte en este estudio, es probable que los organismos observados hacia el sur en 2014, 2016 y los registrados por Aceves-Medina *et al.* (2020) correspondan a una población distinta o a una especie críptica. Esto último estaría soportado por la variación intraespecífica observada en *A. oligogyra* por Wall-Palmer *et al.* (2018) en donde detectaron tres clados genéticos distintos

CONCLUSIONES

En la región norte de la costa occidental de la Península de Baja California el gradiente general de las variables ambientales físicas (temperatura, salinidad, profundidad de la capa de mezcla, profundidad de la masa de agua subártica) y químicas (horizonte de saturación de Ω aragonita e hipoxia) es océano-costa tanto en invierno como en primavera, asociado a las surgencias costeras que se presentan todo el año. En invierno, además se puede observar un gradiente latitudinal con respecto a la temperatura y salinidad. Con la presencia de eventos interanuales anómalos como la onda cálida Marina 2013-2015 y El Niño 2015-2016, el gradiente se modifica siendo principalmente latitudinal asociado a la distribución de masas de agua.

La costa occidental de la Península de Baja California, debido a su carácter faunístico transicional, es una zona de alta diversidad de atlántidos ya que en la región norte se encontraron 13 especies, las cuales representan el 60% de las especies registradas en el Océano Pacífico, además de una potencial nueva especie.

La presencia de las especies *A. fragilis* y *A. rosea* en el área de estudio representaron nuevos registros para el Pacífico Americano, así como *A. brunnea*, *A. helicinoidea* y *A. tokiokai* representaron ampliaciones del rango de distribución de estas especies hacia el norte. Esto refleja la falta de estudios que han tenido los atlántidos en el Océano Pacífico, así como la falta de entendimiento de sus patrones biogeográficos.

La mayor riqueza, diversidad y equidad de atlántidos se encontró hacia la zona oceánica, corroborando la preferencia de estos organismos a aguas oceánicas. Sin embargo, algunas especies pueden encontrarse cercanas a la costa lo cual puede estar dado en respuesta a la dinámica oceanográfica y/o la disponibilidad de alimento.

Los inviernos presentaron mayor diversidad de especies (10-16 especies) que las primaveras (4-8 especies), en correspondencia a la variabilidad ambiental observada entre invierno y primavera en el Sistema de la Corriente de California.

Atlanta californiensis fue la especie más abundante y ampliamente distribuida en el área de estudio. Su abundancia relativa tendió a aumentar en las primaveras en respuesta a las condiciones ambientales estacionales, lo que reitera su afinidad a aguas templadas.

En la porción norte de la costa occidental de la Península de Baja California, durante invierno, las variables físicas y la profundidad del horizonte de hipoxia estuvieron correlacionadas en la distribución de las especies de atlántidos, donde se encontró una mezcla de especies con preferencias a aguas frías con especies de afinidad tropical/subtropical las cuales son advectadas desde el suroeste del área de estudio en respuesta a la dinámica oceanográfica. En primavera la distribución de los organismos fue principalmente oceánica y estuvo regida por las variables químicas y profundidad de la masa de agua subártica, debido al reforzamiento de las surgencias costeras en esta temporada, observándose menor diversidad y una comunidad dominada por *A. californiensis*.

La distribución y abundancia de los atlántidos se vio afectada cuando el horizonte de saturación de Ω aragonita y condiciones de hipoxia, se observaron en profundidades menores a 200 m. Su abundancia se vio reducida y se encontraron ausentes cuando estas condiciones se encontraron en superficie, por lo que son potenciales indicadores de acidificación y desoxigenación en el sur de la Corriente de California.

El mayor cambio a nivel específico en la comunidad de Atlantidae se observó a escala interanual asociado a los eventos de anomalías térmicas positivas asociadas a la onda cálida marina 2013-2015 y El Niño 2015-2016. Durante este periodo se detectó la presencia de especies de afinidad tropical-subtropical, debido a la influencia de agua transicional y un flujo anómalo hacia el polo. Este cambio interanual también afectó la abundancia y distribución de especies, así como a las asociaciones de especies, evidenciando una reestructuración del ecosistema.

A. lesueurii, *A. inflata* y *A. helicinoidea* son especies indicadoras de advección de agua subtropical desde el suroeste del área de estudio. La potencial nueva especie, *Atlanta* sp. 1, es indicadora de eventos anómalos como la onda cálida marina o El Niño en la región norte de la Península de Baja California.

Las diferencias en la estructura de la comunidad, así como la respuesta rápida a la presencia de agua subsaturada de Ω aragonita y condiciones de hipoxia, y su afinidad a masas de agua, muestran que los atlántidos son buenos indicadores de cambios ambientales estacionales e interanuales en el sur del Sistema de la Corriente de California.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina, G., S.P.A. Jiménez-Rosenberg, R.J. Saldierna-Martínez, R. Durazo, A.T. Hinojosa-Medina, M.E. Hernández-Rivas, E. González-Rodríguez, & G. Gaxiola-Castro. 2018. Distribution and abundance of the ichthyoplankton assemblages and its relationships with the geostrophic flow along the southern region of the California Current. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 46(1): 104–119.
- Aceves-Medina, G., S.P.A. Jiménez-Rosenberg & R. Durazo. 2019. Fish larvae as indicator species of interannual environmental variability in a subtropical transition area off the Baja California peninsula. *Deep-Sea Res. Pt. II*, 169–170: 104631. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.07.019>
- Aceves-Medina, G., M. Moreno-Alcántara, R. Durazo & D. Delgado-Hofmann. 2020. Distribution of Atlantidae species (Gastropoda: Pterotracheoidea) during an El Niño event in the Southern California Current System (summer–fall 2015). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 648: 153-168.
- Alin, S.R., R.A. Feely, A.G. Dickson, J.M. Hernández-Ayón, L.W. Juranek, M.D. Ohman, & R. Goericke. 2012. Robust empirical relationships for estimating the carbonate system in the southern California Current System and application to CalCOFI hydrographic cruise data (2005–2011). *J. Geophys. Res.*, 117(C5).
- Angulo-Campillo, O. 2009. *Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: Gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California*. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México, 258 p.
- Angulo-Campillo, O., G. Aceves-Medina & R. Avedaño-Ibarra. 2011. Holoplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. *Check List*, 7: 337-342.
- Bahri, T., M. Barange, & H. Moustahfid. 2018. Climate change and aquatic ecosystems. 1-18. En: Barange, M., T. Bahri, M.C.M. Beveridge, K.L.

- Cochrane, S. Funge-Smith & F. Poulain (Eds) *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 627. Rome, FAO. 628 pp.
- Bakker, J. D. 2008. Increasing the utility of Indicator Species Analysis. *J. Appl. Ecol.*, 45: 1829–1835. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01571.x>
- Barber, R.T. 2001. Upwelling Ecosystems. 3128-3135. En: Steele, J.H., Thorpe, S.A. & Turekian, K.K. (Eds.) *Encyclopedia of Ocean Science*. Academic Press. San Diego, E.U.A., 3399 p.
- Bednaršek, N., R.A. Feely, J.C.P. Reum, B. Peterson, J. Menkel, S.R. Alin & B. Hales. 2014. *Limacina helicina* shell dissolution as an indicator of declining habitat suitability due to ocean acidification in the California Current Ecosystem. *Proc. R. Soc.*, B 20140123.
- Bednaršek, N., C.J. Harvey, I.C. Kaplan, R.A. Feely & J. Možina. 2016. Pteropods on the edge: Cumulative effects of ocean acidification, warming, and deoxygenation. *Prog. Oceanogr.*, 145: 1–24.
- Bednaršek, N., T. Klinger, C.J. Harvey, S. Weisberg, R.M. McCabe, R.A. Feely, J. Newton & N. Tolimieri. 2017. New ocean, new needs: Application of pteropod shell dissolution as a biological indicator for marine resource management. *Ecolog. Indic.*, 76: 240–244.
- Bednaršek, N., & M.D. Ohman. 2015. Changes in pteropod distributions and shell dissolution across a frontal system in the California Current System. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 523: 93–103.
- Bednaršek, N., G.A. Tarling, D.C. Bakker, S. Fielding, A. Cohen, A. Kuzirian, D. McCorkle, B. Lézé, & R. Montagna. 2012. Description and quantification of pteropod shell dissolution: a sensitive bioindicator of ocean acidification. *Glob. Change Biol.*, 18 (7):2378–2388.

- Beers, J.R. 1976. Determination of zooplankton biomass. 35–74, En: Steedman, H.F. (Ed) *Zooplankton fixation and preservation. Monographs on Oceanographic Methodology No. 4*. The UNESCO Press, Paris, 350 p.
- Bjorkstedt, E., R. Goericke, S. McClatchie, E. Weber, W. Watson, N. Lo, B. Peterson, B. Emmett, R. Brodeur, J. Peterson, M. Litz, J. Gomez-Valdez, G. Gaxiola-Castro, B. Lavaniegos, F. Chavez, C.A. Collins, J. Field, K. Sakuma, P. Warzybok, R. Bradley, J. Jahncke, S. Bograd, F. Schwing, G.S. Campbell, J. Hildebrand, W. Sydeman, S.A. Thompson, J. Largier, C. Halle, S.Y. Kim, J. Abell. 2011. State of the California Current 2010–2011: Regional Variable Responses to a Strong (But Fleeting?) La Niña. *CalCOFI Rep.*, 52: 36-68.
- Bjorkstedt, E.P., R. Goericke, S. McClatchie, E.D. Weber, W. Watson, N. Lo, W.T. Peterson, R.D. Brodeur, T. Auth, J. Fisher, C. Morgan, J. Peterson, J. Largier, S.J. Bograd, R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, B. Lavaniegos, F.P. Chavez, C.A. Collins, B. Hannah, J. Field, K. Sakuma, W. Satterthwaite, M. O'Farrell, S. Hayes, J. Harding, W.J. Sydeman, S.A. Thompson, P. Warzybok, R. Bradley, J. Jahncke, R.T. Golightly, S.R. Schneider, R.M. Suryan, A.J. Gladics, C.A. Horton, S.Y. Kim, S.R. Melin, R.L. DeLong & J. Abell. 2012. State of the California Current 2011–2012: Ecosystems respond to local forcing as La Niña wavers and wanes. *CalCOFI Rep.*, 53: 41-76.
- Bograd, S.J. & R.J. Lynn. 2001. Physical-biological coupling in the California Current during the 1997-99 El Niño-La Niña cycle. *Geophys. Res. Lett.*, 28 (2): 275–278. <https://doi.org/10.1029/2000GL012047>
- Bograd, S.J. & R.J. Lynn. 2003. Long-term variability in the Southern California Current System. *Deep Sea Res.*, 50(14–16): 2355–2370. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00131-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00131-0)
- Bograd, S.J., T.K. Chereskin & D. Roemmich. 2004. Transport of mass, heat, salt, and nutrients in the southern California Current System: Annual cycle and interannual variability. *J. Geophys. Res. Oceans*. 106(C5): 9255–9275. <https://doi.org/10.1029/1999jc000165>

- Bograd, S. J., C.G. Castro, E. Di Lorenzo, D.M. Palacios, H. Bailey, W. Gilly, & F.P. Chavez. 2008. Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. *Geophys. Res. Lett.* 35: L12607. doi:10.1029/2008GL034185
- Bond, N. A., M. F. Cronin, H. Freeland, & N. Mantua. 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, 42(9): 3414-3420.
- Bouchet, P., J.P. Rocroi, B. Hausdorf, A. Kaim, Y. Kano, A. Nützel, P. Parkhaev, M. Schrödl & E.E. Strong. 2017. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families. *Malacologia*. 61(1–2):1–526.
- Briggs J.C. & B.W. Bowen. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *J. Biogeogr.* 39(1):12–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02613.x>
- Brinton, E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 8 (2): 51-269.
- Brinton, E. & A. Townsend. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep-Sea Res. Pt. II*, 50: (14–16), 2449–2472. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00126-7)
- Castro, R. & J.A. Martínez. 2010. Variabilidad espacial y temporal del campo de viento. 129- 147, En: Gaxiola-Castro G & R. Durazo (Eds.) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 501 pp.
- Cavole, L.M., A.M. Demko, R.E. Diner, A. Giddings, I. Koester, C.M.L.S. Pagniello, M.-L. Paulsen, A. Ramirez-Valdez, S.M. Schwenck, N.K. Yen, M.E. Zill, and P.J.S. Franks. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Oceanography*, 29(2): 273–285. <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>.

- Chavez, F.P. & M. Messié. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 83: 80–96.
- Checkley, D.M. & J.A. Barth. 2009. Patterns and processes in the California Current System. *Prog. Oceanogr.* 83: 49–64.
- Cimino, M.A., M.G. Jacox, S.J. Bograd, S. Brodie, G. Carroll, E.L. Hazen, B.E. Lavaniegos, M.M. Morales, E. Satterthwaite & R.R. Rykaczewski, 2021. Anomalous poleward advection facilitates episodic range expansions of pelagic red crabs in the eastern North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 66(8), 3176-3189.
- Clarke, K. & R. Gorley. 2006. *PRIMER v5 (& v6): User manual/tutorial*. PRIMER-E. Plymouth, UK. 91 pp.
- Cruz, M. 1996. Pterópodos Thecosomados y Heterópodos (Gasterópodos) como bioindicadores del Evento “El Niño” 1992, en la Estación Fija “La Libertad”, Ecuador. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 8 (1): 51- 66.
- Cruz, M. 1998. Gasterópodos Planctónicos (Pterópodos y Heterópodos) como bioindicadores de los eventos ‘El Niño’ 1992 y 1997-1998 en la estación fija ‘La Libertad’, Ecuador. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 9 (1): 129-144.
- Cummings, F.A. & R.R. Seapy. 2003. Seasonal abundances of euthecosomatous pteropods and heteropods from waters overlying San Pedro Basin, California. *Veliger*, 46: 305-313.
- Di Lorenzo, E., & Mantua, N. 2016. Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nature Climate Change*. 6(11): 1042-1047.
- Dufrêne, M. & P. Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Durazo, R. 2009. Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997-2008. *Progr. Oceanogr.*, 83, 361–368.

- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *J. Geophys. Res. Oceans*. 120: 1173–1196
- Durazo, R. & T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Prog. Oceanogr.*, 54: 7–31.
- Durazo R., A.M. Ramírez-Manguillar, L.E. Miranda & L.A. Soto-Mardones. 2010. Climatología de variables hidrográficas. 25-57, En: Gaxiola-Castro G & R. Durazo (Eds.) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 501 pp.
- Durazo R, G. Gaxiola-Castro, B. Lavaniegos, R. Castro-Valdez, J. Gomez-Valdés & A.S. Mascarenhas Jr. 2005. Oceanographic conditions west of the Baja California coast, 2002–2003: A weak El Niño and Subarctic water enhancement. *Cienc. Mar.* 31: 537–552.
- Durazo, R., R. Castro, L.E. Miranda, F. Delgadillo-Hinojosa & A. Mejía-Trejo. 2017. Anomalous hydrographic conditions off the northwestern coast of the Baja California peninsula during 2013-2016. *Cienc. Mar.*, 43(2): 81-92.
- Emery, W.J. 2001. Water Types and Water Masses. En: Steele, J.H., S.A. Thorpe, & K.K. Turekian, (Eds.) *Encyclopedia of Ocean Science*. Academic Press. San Diego, USA. 3399 p.
- Fabry, V.J., B.A. Seibel, R.A. Feely & J.C. Orr. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 414–432
- Fiedler, P.C. & N.J. Mantua. 2017. How are warm and cool years in the California Current related to ENSO?. *J. Geophys. Res: Oceans*, 122(7): 5936-5951.
- Feely, R.A., C.L. Sabine, K. Lee, F.J. Millero, M.F. Lamb, D. Greeley, J.L. Bullister, R.M. Key, T.H. Peng, A. Kozyr, T. Ono & C.S. Wong. 2002. In situ calcium carbonate dissolution in the Pacific Ocean, *Global Biogeochem. Cycles*, 16(4): 1144, doi:10.1029/2002GB001866

- Feely, R.A., C.L. Sabine, R.H. Byrne, F.J. Millero, A.G. Dickson, R. Wanninkhof, A. Murata, L.A. Miller & D. Greeley. 2012. Decadal changes in the aragonite and calcite saturation state of the Pacific Ocean. *Global Biogeochem. Cycles*, 26(3): 1–15.
- Feely, R.A., C.L. Sabine, J.M. Hernández-Ayón, D. Ianson, & B. Hales. 2008. Evidence for upwelling of corrosive “acidified” water onto the continental shelf. *Science*, 320(5882): 1490–1492.
- Funes-Rodríguez, R., C. Flores-Coto, A. Esquivel-Herrera, M.A. Fernández-Alamo & A. Gracia-Gásca. 2002. Larval fish community structure along the west coast of Baja California during and after the El Niño event (1983). *Bull. Mar. Sci.*, 70(1): 41-54.
- Furnestin, M.L. 1979. Planktonic mollusks as hydrological and ecological indicators. 175-194. En: Van der Spoel, S., A.C. Van Bruggen & J. Lever (Eds.). *Pathways in Malacology*. Bohn, Scheltema & Holkema, Países Bajos, 295 p.
- Garcia, H.E., R.A. Locarnini, T.P. Boyer, J.I. Antonov, A.V. Mishonov, O.K. Baranova, M.M. Zweng, J.R. Reagan & D.R. Johnson, 2013. *World Ocean Atlas 2013. Vol. 3: Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Oxygen Saturation*. NOAA Atlas NESDIS 75. Silver Spring, Maryland, 27 p. doi:10.7289/V5XG9P2W
- Gattuso, J.P. & L. Hansson. 2011. Ocean acidification. 1-20. En: Gattuso, J.P. & L. Hansson (Eds.), *Ocean acidification*. Oxford University Press. Nueva York, EUA, 326 p.
- Gaxiola-Castro, G. J. Cepeda-Morales, S. Nájera-Martínez, T.L. Espinosa-Carreón, M.E. De la Cruz-Orozco, R. Sosa-Avalos, E. Aguirre-Hernández & J.P. Cantú-Ontiveros. 2010a. Biomasa y producción del fitoplancton, 59-85. En: Gaxiola-Castro G & R. Durazo (Eds.) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 501 pp.

- Gaxiola-Castro, G., B.E. Lavaniegos, A. Martínez, R. Castro & T.L. Espinosa-Carreón. 2010b. Pelagic Ecosystem Response to Climate Variability in the Pacific Ocean off Baja California. 163–182. En S. Simard (Ed.). *Climate Change and Variability*. IntechOpen. 486 pp. <https://doi.org/10.5772/9807>
- Gómez-Ocampo, E., R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, M.E. De la Cruz-Orozco & R. Sosa-Avalos. 2017. Effects of the interannual variability of water column stratification on phytoplankton production and biomass at the north zone off Baja California. *Cienc. Mar.* 40(2): 109–122. <https://doi.org/10.7773/cm.v43i2.2759>
- Grantham, B.A., F. Chan, K.J. Nielsen, D.S. Fox, J.A. Barth, A. Huyer, J. Lubchenco, B.A., Menge. 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature*. 429: 749–754.
- Gruber, N., C. Hauri, Z. Lachkar, D. Loher, T.L. Frölicher, & G.K. Plattner. 2012. Rapid progression of ocean acidification in the California Current System. *Science*, 337(6091): 220–223.
- Hauri, C., N. Gruber, G.K. Plattner, S. Alin, R. Feely, B. Hales & P. Wheeler. 2009. Ocean Acidification in the California Current System. *Oceanography*, 22(4): 60–71.
- Hauri, C., N. Gruber, M. Vogt, S.C. Doney, R.A. Feely, Z. Lachkar, A. Leinweber, A.M.P. McDonnell, M. Munnich & G.K. Plattner. 2013. Spatiotemporal variability and long-term trends of ocean acidification in the California Current System. *Biogeosciences*, 10: 193–216.
- Hernández-Rivas, M.E., S.P.A. Jiménez-Rosenberg, R. Funes-Rodríguez & R. Saldierna-Martínez. 2000. El centro de actividad biológica de la Bahía de Sebastián Vizcaíno, una primera aproximación. En: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.) *BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México. 367 pp.

- Hickey, B. M. 1979. The California current system-hypotheses and facts. *Prog. Oceanogr.*, 8(4): 191–279.
- Hickey, B.M. & Royer, T.C. 2001. California and Alaska Currents. En: Steele, J.H., S.A. Thorpe & K.K. Turekian (Eds.) *Encyclopedia of Ocean Science*. Academic Press. San Diego, USA. 3399 p.
- Hobday, A.J., E.C.J. Oliver, A. Sen Gupta, J.A. Benthuisen, M. Burrows, M.G. Donat, N.J. Holbrook, P.J. Moore, M.S. Thomsen, T. Wernberg & D.A. Smale. 2018. Categorizing and Naming Marine Heatwaves. *Oceanography*. 31(2), 162–173.
- Hoegh-Guldberg, O., R. Cai, E.S. Poloczanska, P.G. Brewer, S. Sundby, K. Hilmi, V. Fabry & S. Jung. 2014. The Ocean. 1655-1731. En: Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, & L.L. White (Eds.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects*. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA,
- Holsman, K., Hollowed, A., Ito, S., Bograd, S., Hazen, E., King, J., Mueter, F. & Perry, R.I. 2018. Climate change impacts, vulnerabilities and adaptations: North Pacific and Pacific Arctic marine fisheries. 113-138. En: Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M.C.M., Cochrane, K.L., Funge-Smith, S. & Poulain, F. (Eds) *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 627. Rome, FAO. 628 pp.
- Holt, C.A. & N. Mantua. 2009. Defining spring transition: regional indices for the California Current System. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 393: 285–299.
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California current system. *Progr. Oceanogr.* 12(3): 259–284.

- Jacox, M.G., Alexander, M.A., Mantua, N. J., Scott, J.D., Hervieux, G., Webb, R. S., & Werner, F.E. 2018. Forcing of Multiyear Extreme Ocean Temperatures that Impacted California Current Living Marine Resources in 2016. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 99(1): S27–S33.
- Jerónimo, G. & J. Gomez-Valdes. 2010. Mixed layer depth variability in the tropical boundary of the California Current, 1997–2007. *J. Geophys. Res.*, 115: C05014. doi:10.1029/2009JC005457.
- Jiménez-Rosenberg, S.P.A., R.J. Saldierna-Martínez, G. Aceves-Medina, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, M. Hernández-Rivas & R. Avendaño-Ibarra. 2010. Fish larvae off the northwestern coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Check list*, 6(2): 334-349.
- Juárez-Colunga, M.C., Hernández-Ayón, J.M., Durazo, R., Lara-Lara, R., Gaxiola-Castro, G., Siqueiros-Valencia, A. & Salmerón-García, O. 2010. Variación espacial y temporal del pH. 181-195. En: Gaxiola-Castro G & R. Durazo (Eds.) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 501 pp.
- Kintisch, E. 2015. “The Blob” invades Pacific, flummoxing climate experts. *Science*, 348(6230):17-18.
- Kleypas, J.A., R.A. Feely, V.J. Fabry, C. Langdon, C.L. Sabine, and L.L. Robbins, 2006. *Impacts of Ocean Acidification on Coral Reefs and Other Marine Calcifiers: A Guide for Future Research*, Report of a workshop held 18–20 April 2005, St. Petersburg, FL, sponsored by NSF, NOAA, and the U.S. Geological Survey, 88 pp.
- Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín, and A. Chaigneau. 2012. Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical- subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry, *J. Geophys. Res.*, 117: C10021. doi:10.1029/2012JC007970.

- Kurczyn, J. A., P. Pérez-Brunius, M. López, J. Candela, F. Delgadillo- Hinojosa & E. García-Mendoza. 2019. Water masses and ocean currents over the continental slope off northern Baja California. *J. Geophys. Res.: Oceans*, 124. <https://doi.org/10.1029/2018JC013962>
- Lalli, M.C. & R.W. Gilmer. 1989. *Pelagic Snails*. The Biology of Holoplanktonic Gastropod Molluscs. Stanford University Press, E.U.A., 259 p.
- Lalli, M.C. & T.R. Parsons. 1997. *Biological oceanography: an introduction*. Second Edition. Elsevier. Oxford, 314 p.
- Lavaniegos, B.E., & C.M. Hereu. 2009. Seasonal variation in hyperiid amphipod abundance and diversity and influence of mesoscale structures off Baja California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 394: 137-152.
- Lavaniegos, B.E., G. Gaxiola-Castro, L.C. Jiménez-Pérez, M. R. González-Esparza, T. Baumgartner & J. García-Cordova. 2003. 1997-98 El Niño effects on the pelagic ecosystem of the California current off Baja California, Mexico. *Geofis. Int.* 42(3): 483–494.
- Lavaniegos, B.E., I. Ambriz-Arreola, C.M. Hereu, L.C. Jiménez-Pérez, J.L. Cadena-Ramírez & P. García-García. 2010. Variabilidad estacional e interanual del zooplancton. 87-126, En: Gaxiola-Castro G & R. Durazo (Eds.) *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 501 pp.
- Lavaniegos, B.E., O. Molina-González & M. Murcia-Riaño. 2015. Zooplankton functional groups from the California Current and climate variability during 1997-2013. *CICIMAR Oceánides*, 30(1): 45–62.
- Lavaniegos, B.E., M. Jiménez-Herrera & I. Ambriz-Arreola. 2019. Unusually low euphausiid biomass during the warm years of 2014–2016 in the transition zone of the California Current. *Deep-Sea Res. Pt II.* 169–170, 104638. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.104638>

- Leising, A., I.D. Schroeder, S.J. Bograd, E. Bjorkstedt, J. Field, K. Sakuma, J. Abell, R.R. Robertson, J. Tyburczy, W. Peterson, R.D. Brodeur, C. Barcelo, T.D. Auth, E.A. Daly, G.S. Campbell, J.A. Hildebrand, R.M. Suryan, A.J. Gladics, C.A. Horton, M. Kahru, M. Manzano-Sarabia, S. McClatchie, E.D. Weber, W. Watson, J.A. Santora, W.J. Sydeman, S.R. Melin, R.L. DeLong, J. Largier, S.Y. Kim, F.P. Chavez, R.T. Golightly, S.R. Schneider, P. Warzybok, R. Bradley, J. Jahncke, J. Fisher & J. Peterson. 2014. State of the California Current 2013-14: El Niño Looming. *CalCOFI Rep.* 55., 51-87.
- Leising, A.W., I.D. Schroeder, S.J. Bograd, J. Abell, R. Durazo, G. GaxiolaCastro, E.P. Bjorkstedt, J. Field, K. Sakuma, R.R. Robertson, R. Goericke, W.T. Peterson, R.D. Brodeur, C. Barceló, T.D. Auth, E.A. Daly, R.M. Suryan, A. J. Gladics, J.M. Porquez, S. McCatchie, E.D. Weber, W. Watson, J.A. Santora, W.J. Sydeman, S.R. Melin, F.P. Chavez, R.T. Golightly, S.R., Schneider, J. Fisher, C. Morgan, R. Bradley, & P. Waryzbok. 2015. State of the California Current 2014–15: impacts of the warm-water “blob”. *CalCOFI Rep.*, 56, 31–68.
- Lilly, L.E., & M.D. Ohman. 2021. Euphausiid spatial displacements and habitat shifts in the southern California Current System in response to El Niño variability. *Progr.Oceanogr.*, 193: 102544.
- Lluch-Belda, D. 2000. Centros de actividad biológica en la costa occidental de Baja California. En: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (Eds.) *BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México. 367 p.
- Longhurst, A. 2007. *Ecological Geography of the Sea*. Second Ed. Elsevier. E.U.A., 542 p.
- Lynn R.J., & J.J. Simpson. 1987. The California Current system: the seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res*, 92: 12947–12966.

- Lynn, R.J., S.J. Bograd, T.K. Chereskin & A. Huyer. 2003. Seasonal renewal of the California Current: The spring transition off California. *J. Geophys. Res.*, 108(C8).
- Mancilla-Peraza, M., E. Palacios-Hernandez & G. Lopez-Castillo. 1993. Hydrographic variability in Bahia Vizcaino, Baja California, Mexico. *Cienc. Mar.*, 19(3): 265–284. <https://doi.org/10.7773/cm.v19i3.941>
- McClatchie, S. 2014. *Regional fisheries oceanography of the California current system. The Calcofi program*. Springer. 235 p.
- McClatchie, S., R. Goericke, A. Leising, T.D. Auth, E. Bjorkstedt, R.R. Robertson, R.D. Brodeur, X. Du, E.A. Daly, C.A. Morgan, F.C. Chavez, A.J. Debich, J. Hildebrand, J. Field, K. Sakuma, M.G. Jacox, M. Kahru, R. Kudela, C. Anderson, J. Largier, B.E. Lavaniegos, J. Gomez-Valdes, S.P.A. Jimenez-Rosenberg, R. McCabe, S.R. Melin, M.D. Ohman, L.M. Sala, B. Peterson, J. Fisher, I.D. Schroeder, S.J. Bograd, E. Hazen, S.R. Schneider, R.T. Golightly, R.M. Suryan, A.J. Gladics, S. Lored, J.M. Porquez, A.R. Thompson, E.D. Weber, W. Watson, V. Trainer, P. Warzybok, R. Bradley & J. Jahncke. 2016. State of the California Current 2015–16: comparisons with the 1997–98 El Niño, *CalCOFI Rep.*, 57:1-57.
- McCune, B. & J.B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McGowan, J.A. 1961. Thecosomata and Gymnosomata of California. *The Veliger*, 3(supplement): 103–130.
- McGowan, J. A. 1967. *Distributional atlas of pelagic mollusks in the California Current region. CalCofi Atlas No. 6*, State of California Marine Research Committee. La Jolla, 218 p.

- McLaughlin, K., N.P. Nezlin, S.B. Weisberg, A.G. Dickson, J.A.T Booth, C.L. Cash, A. Feit, J.R. Gully, M.D.A. Howard, S. Johnson, A. Latker, M.J. Mengel, G.L. Robertson, A. Steele & L. Terriquez. 2018. Seasonal patterns in aragonite saturation state on the southern California continental shelf. *Cont. Shelf Res.*, 167: 77–86.
- Meinvielle, M. & G.C. Johnson. 2013. Decadal water-property trends in the California Undercurrent, with implications for ocean acidification. *J. Geophys. Res. Oceans*. 118: 6687–6703. doi:10.1002/2013JC009299.
- Mekkes, L., W. Renema, N. Bednaršek, S.R. Alin, R.A. Feely, J. Huisman, P. Roessingh & K.T.C.A. Peijnenburg. 2021. Pteropods make thinner shells in the upwelling region of the California Current Ecosystem. *Sci. Rep.*, 11(1): 1731.
- Molina-González, O.M., B.E. Laveniegos, J.G. Valdés, & M.D. la C. Orozco. 2018. Holoplanktonic Mollusks off Western Baja California During the Weak El Niño 2006-07 and Further Transition to La Niña. *Am. Malacol. Bull.* 36(1): 79–95.
- MolluscaBase. 2021. *MolluscaBase. Atlantidae Rang, 1829*. World Register of Marine Species. Último acceso: 18 de febrero de 2021. En: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=22990>
- Moreno-Alcántara, M. 2012. *Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata Y Gymnosomata) del Golfo de Tehuantepec*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, 116 p.
- Moreno-Alcántara, M. 2015. *Revisión taxonómica de las especies de la familia Atlantidae (Gastropoda: Pterotracheoidea) en el Pacífico Mexicano utilizando análisis morfológicos y genéticos*. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México, 93 pp.
- Moreno-Alcántara, M. 2019. Atlantidae (Pterotracheoidea) of the northeast Pacific. *Zoosymposia*, 13: 139–146.

- Moreno-Alcántara M., G. Aceves-Medina, O. Angulo-Campillo & J.P. Murad-Serrano. 2014. Holoplanktonic molluscs (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata and Gymnosomata) from the southern Mexican Pacific. *J. Molluscan Stud.* 80(2): 131–138.
- Moreno-Alcántara, M., D. Delgado-Hofmann & G. Aceves-Medina. 2020. Diversity of Atlantidae mollusks (Gastropoda: Pterotracheoidea) from the southern region of the California current off Baja California peninsula, Mexico. *Mar. Biodivers.* 50(27): 1–9. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s12526-020-01059-7>
- Moreno-Alcántara M., A. Giraldo López & G. Aceves-Medina. 2017. Heterópodos (Gastropoda: Pterotracheoidea) identificados en un transecto costa-océano en el Pacífico colombiano. *Bull. Mar. Coast. Res.*, 46(2): 175–181.
- Mucci, A. 1983. The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures and 1 atmosphere total pressure. *Am. J. Sci.*, 238: 780–799.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). 2021. *Historical El Niño/La Niña episodes (1950-present)*. Fecha de consulta: 25-04-2021. https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php.
- Nam, S., H.-J. Kim & U. Send. 2011. Amplification of hypoxic and acidic events by La Niña conditions on the continental shelf off California. *Geophys. Res. Lett.*, 38: L22602. doi:10.1029/2011GL049549.
- Newman, L.J. 1990. *Holoplanktonic molluscs (Gastropoda; Thecosomata, Gymnosomata and Heteropoda) from the waters of Australia and Papua New Guinea: their taxonomy, distribution and biology*. PhD thesis, University of Queensland. 361 p.
- Ohman, M.D., B.E. Lavaniegos & A.W. Townsend. 2009. Multi-decadal variations in calcareous holozooplankton in the California Current system: thecosome pteropods, heteropods and foraminifera. *Geophys. Res. Lett.*, 36: L18608.

- Orr, J.C. 2011. Recent and future changes in ocean carbonate chemistry. 41-66. En: Gattuso, J.P. & L. Hansson (Eds.), *Ocean acidification*. Oxford University Press. Nueva York, EUA. 326 p.
- Orr, J.C., V.J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S.C. Doney, R.A. Feely & R.M. Key. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437(7059): 681-686.
- Ossenbrügger, H. 2010. *Distribution patterns of pelagic gastropods at the Cape Verde Islands*. Semester thesis, Helmholtz Centre for Ocean Research, Kiel. 27 pp.
- Peiro-Alcantar, M.T., R. Funes-Rodríguez, R. González-Armas, R. Durazo, & P. Del Monte-Luna. 2016. Spatiotemporal variability of demersal fish larvae assemblages in the southern region of the California Current. *Mar. Biol. Res.*, 12(5): 524-540.
- Pérez-Brunius, P., M. López, A. Parés-Sierra & J. Pineda. 2007. Comparison of upwelling indices off Baja California derived from three different wind data sources. *CalCOFI Rep.*, 48, 204–214.
- Peterson, W. T., Arcos, D. F., y G.B. McManus. 1988. The near- shore zone during coastal upwelling: daily variability and coupling between primary and secondary production off Central Chile. *Progr. Oceanogr.* 20: 1–40.
- Peterson, J.O., C.A. Morgan, W.T. Peterson & E. Di Lorenzo. 2013. Seasonal and interannual variation in the extent of hypoxia in the northern California Current from 1998-2012. *Limnol. Oceanogr.* 58(6): 2279–2292. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.6.2279>
- Peterson, W., M. Robert & N. Bond. 2015a. The warm blob - Conditions in the northeastern Pacific Ocean. *PICES Press*, 23(1): 36–38.
- Peterson, W., M. Robert & N. Bond. 2015b. The warm Blob continues to dominate the ecosystem of the northern California Current. *PICES Press*, 23(2): 44–46.

- Peterson, W., M. Robert & N. Bond. 2016. The Blob (Part Three): Going, going, gone?. *PICES Press*, 24(1): 46–48.
- Pitz K.J., J. Guo, S.B. Johnson, T.L. Campbell, H. Zhang, R.C. Vrijenhoek, F.P. Chavez & J. Geller. 2020. Zooplankton biogeographic boundaries in the California Current System as determined from metabarcoding. *PLoS ONE*. 15(6): e0235159. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235159>
- Pozo-Buil, M. & E. Di Lorenzo. 2017. Decadal dynamics and predictability of oxygen and subsurface tracers in the California Current System. *Geophys. Res. Lett.*, 44: 4204–4213. doi:10.1002/2017GL072931
- Ralph, P.M. 1957. A guide to the New Zealand Heteropod molluscs. *Tuatara*, 6(3):116- 120.
- Richter, G. & R.R. Seapy. 1999. Heteropoda, 621-647. En: Boltovskoy, D. (Ed.) *South Atlantic Zooplankton Vol. 1*. Backhuys Publishers, Países Bajos, 868 p.
- Ries, J.B., A.L. Cohen & D.C. McCorkle. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, 37(12): 1131-1134.
- Roden, G. I. 1971. Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific. *J. Geophys. Res.*, 76(15): 3462–3475.
- Russell, H.D. 1960. Heteropods and Pteropods as food of the fish genera, *Thunnus* and *Alepisaurus*. *Nautilus*, 74(2): 46- 56.
- Sánchez-Hidalgo y Anda, M. 1989. Gasterópodos holoplanctónicos de la costa occidental de Baja California Sur, en mayo y junio de 1984. *Inv. Mar. CICIMAR*, 4(1): 1-14.
- Sanford, E., J. L. Sones, M. García-Reyes, J.H. Goddard, & J.L. Largier. 2019. Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Sci. Rep.*, 9(1): 4216.
- Schiermeier, Q. 2015. Hunting the Godzilla El Nino. *Nature*. 526(7574): 490-491.

- Schlitzer, R. 2020. *Ocean Data View*. <https://odv.awi.de>
- Seapy, R.R. 1990. The pelagic family Atlantidae (Gastropoda: Heteropoda) from Hawaiian waters: A faunistic survey. *Malacologia*, 32(1): 107-130.
- Seapy, R.R. 2008. Offshore–inshore and vertical distributional patterns of heteropod mollusks off leeward Oahu, Hawaii. *Mar. Biol.*, 154(6): 985-995.
- Seapy, R.R. 2009. *Pterotracheoidea Rafinesque, 1814. Heteropoda Lamarck, 1812, heteropods, sea elephants*. Version 09 October 2009 (under construction). <http://tolweb.org/Pterotracheoidea/27801/2009.10.09> en The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> .Accesado el 07 de Mayo de 2019.
- Seapy, R.R. & G. Richter. 1993. *Atlanta californiensis*, a New Species of Atlantid Heteropod (Mollusca: Gastropoda) from the California Current. *Veliger*, 36(4): 389–398.
- Seapy R. & C. Skoglund. 2001. First records of Atlantid heteropod mollusks from the Golfo de California. *Festivus*. 33:33–44.
- Schiermeier, Q. 2015. Hunting the Godzilla El Niño. *Nature*. 526: 490-491.
- Simón-Otero, I., J.M. Hernández-Ayón, N. Oliva-Méndez, R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, T. Baumgartner, B. E. Lavaniegos & J. Gomez-Valdes. 2016. Distribución del horizonte de saturación de la aragonita empleando un modelo empírico durante condiciones de “El Niño” en las costas de Baja. 315-320. En: Paz, F. & R. Torres (Eds.), *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2016. Serie Síntesis Nacionales*. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Texcoco, Estado de México, México. 732 p.
- Smith, P.E. y L. Richardson. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larval surveys. *FAO Fish Tech Pap 175*. FAO, 107 pp.

- Stephens Jr, J.S., J. Steinbeck, J. Carroll & M. Love. 2016. Biogeography of the trawl-caught fishes of California and an examination of the Point Conception faunal break. *CalCOFI Report* 57: 89-108.
- Stramma, L., G.C. Johnson, J. Sprintall & V. Mohrholz. 2008. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320(5876): 655-658.
- Sutton, T.T., M.R. Clark, D.C. Dunn, P.N. Halpin, A.D. Rogers, J. Guinotte, S.J. Bogra, M.V. Angelg, J.A.A. Perezh, K. Wishneri, R.L. Haedrichj, D.J. Lindsayk, J.C. Drazenl, A. Vereshchakam, U. Piatkowskin, T. Moratoo, K. Błachowiak-Samołykp, B.H. Robisonq, K.M. Gjerder, A. Pierrot-Bults, P. Bernalt, G. Reygondeauu, & M. Heinov. 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep- Sea Res. I Oceanogr. Res. Pap.* 126: 85–102. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.05.006>
- Sverdrup, H.U., Johnson, M.W. & Fleming, R.H. 1942. *The Oceans: Their physics, chemistry, and general biology*. Prentice-Hall. New York, EUA. 1087 p.
- Thompson, A.R., I.D. Schroeder, S.J. Bograd, E.L. Hazen, M.G. Jacox, A. Leising, B.K. Wells, J. Largier, J. Fisher, E. Bjorkstedt, R.R. Robertson, F.P. Chavez, M. Kahru, R. Goericke, S. McClatchie, C.E. Peabody, T. Baumgartner, B.E. Lavaniegos, J. Gomez-Valdes, R.D. Brodeur, E.A. Daly, C.A. Morgan, T.D. Auth, B.J. Burke, J. Field, K. Sakuma, E.D. Weber, W. Watson, J. Coates, R. Schoenbaum, L. Rogers-Bennett, R.M. Suryan, J. Dolliver, S. Loreda, J. Zamon, S.R. Schneider, R.T. Golightly, P. Warzybok, J. Jahncke, J.A. Santora, S. A. Thompson, W. Sydeman & S.R. Melin. 2017. State of the California Current 2017–18: Still Not Quite Normal in the North and Getting Interesting in the South. *CalCOFI Rep.*, 57: 1-66.
- Torres, H.S. & J. Gomez-Valdes. 2015. Coastal circulation driven by short-period upwelling-favorable winds in the northern Baja California region. *Deep-Sea Res. Pt. I*, 98: 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.12.003>

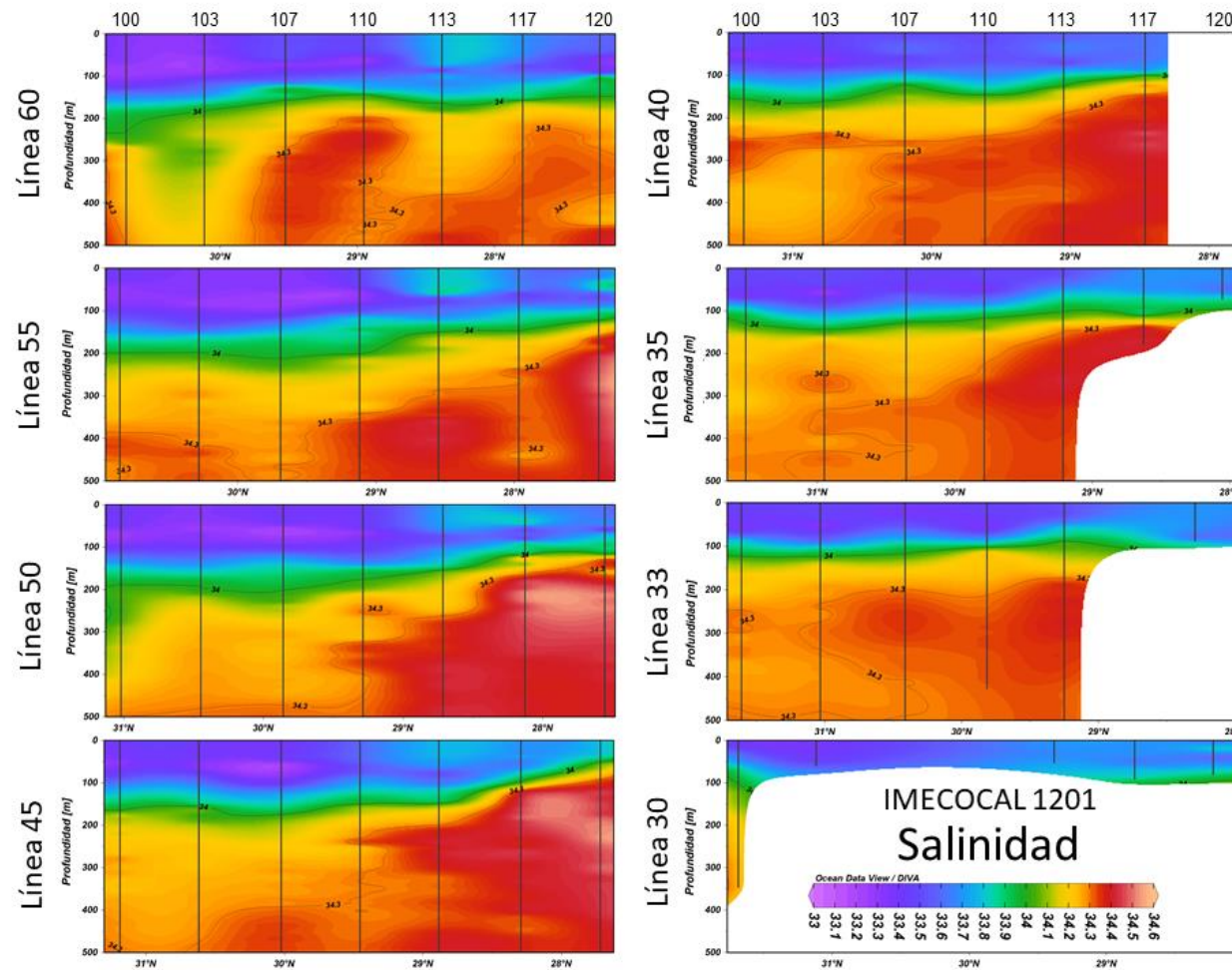
- Trenberth, K.E. 2001. El Niño Southern Oscillation (ENSO). En: Steele, J.H., S.A. Thorpe, & K.K. Turekian (Eds.) *Encyclopedia of Ocean Science*. Academic Press. San Diego, USA. 3399 p.
- Turi, G., M.A. Alexander, N.S. Lovenduski, A. Capotondi, J. Scott, C. Stock, J.P. Dunne, J. John & M.G. Jacox. 2018. Response of O₂ and pH to ENSO in the California Current System in a high-resolution global climate model. *Ocean Sci.* 14(1): 69–86. <https://doi.org/10.5194/os-14-69-2018>
- Turley, C. 2013. Ocean Acidification, 15-44. En: Noone, K.J., U.R. Sumaila & R.J. Diaz. *Valuing the Ocean: An Introduction. In Managing Ocean Environments in a Changing Climate: Sustainability and Economic Perspectives*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407668-6.00001-X>
- van der Spoel, S. 1996. Heteropoda, 407-457. En: Gasca, R. & E. Suárez (Eds.) *Introducción al Estudio del Zooplankton Marino*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT, México, 711 p.
- van der Spoel, S. & D.G. Troost. 1972. *Atlanta tokiokai*, a new heteropod (Gastropoda). *Basteria*, 36: 1-6
- Wall-Palmer, D. 2017. *Shelled Heteropod Identification Portal*. Último acceso: 18 de noviembre de 2019. <https://www.planktonic.org/>
- Wall-Palmer, D., A.K. BurrIDGE & K.T.C.A. Peijnenburg. 2016a. *Atlanta ariejansseni*, a new species of shelled heteropod from the Southern Subtropical Convergence Zone (Gastropoda, Pterotracheoidea). *ZooKeys*, 604: 13–30
- Wall-Palmer, D., A.K. BurrIDGE, K.T.C.A. Peijnenburg, A.W. Janssen, R. Kirby, M.B. Hart & C.W. Smart. 2016b. Evidence for the validity of *Protatlanta sculpta* (Gastropoda: Pterotracheoidea). *Contrib. Zool.*, 85: 423–435.
- Wall-Palmer D., C.W. Smart, R. Kirby, M.B. Hart, K.T.C.A. Peijnenburg & A.W. Janssen. 2016c. A review of the ecology, palaeontology and distribution of atlantid heteropods (Caenogastropoda: Pterotracheoidea: Atlantidae). *J. Molluscan Stud.*, 82: 221-234.

- Wall-Palmer D., A.K. Burridge, E. Goetze, F.R. Stokvis, A.W. Janssen, L. Mekkes, M. Moreno-Alcántara, N. Bednaršek, T. Schiøtte, M.V. Sørensen, C.W. Smart & K.T.C.A. Peijnenburg. 2018a. Biogeography and genetic diversity of the atlantid heteropods. *Prog Oceanogr.* 160: 1–25.
- Wall-Palmer, D., B. Metcalfe, M.J. Leng, H.J. Sloane, G. Ganssen, P.N. Vinayachandran, & C.W. Smart. 2018b. Vertical distribution and diurnal migration of atlantid heteropods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 587: 1–15.
- Wall-Palmer, D., M. Hegmann, E. Goetze & K.T.C.A. Peijnenburg. 2019. Resolving species boundaries in the *Atlanta brunnea* species group (Gastropoda, Pterotracheoidea). *ZooKeys*, 899: 59–84.
- Wells, B., I.D. Schroeder, J.A. Santora, E.L. Hazen, S.J. Bograd, E. Bjorkstedt, V.J. Loeb, S. McClatchie, E.D. Weber, W. Watson, A.R. Thompson, W. Peterson, R.D. Brodeur, J. Harding, J. Field, K. Sakuma, S. Hayes, N. Mantua, W.J. Sydeman, M. Losekoot, S.A. Thompson, J. Largier, S.Y. Kim, F.P. Chavez, C. Barcelo, P. Warzybok, R. Bradley, J. Jahncke, R. Goericke, G.S. Campbell, J.A. Hildebrand, S.R. Melin, R.L. DeLong, J. Gomez-Valdes, B. Lavaniegos, G. Gaxiola-Castro, R. T. Golightly, S.R. Schneider, N. Lo, R.M. Suryan, A.J. Gladics, C.A. Horton, J. Fisher, C. Morgan, J. Peterson, E.A. Daly, T.D. Auth, & J. Abell. 2013. State of the California Current 2012-13: No Such Thing as an “Average” Year. *CalCOFI Rep.* 54, 37-71.
- Wells, B., I.D. Schroeder, S.J. Bograd, E.L. Hazen, M.G. Jacox, A. Leising, N. Mantua, J.A. Santora, J. Fisher, W.T. Peterson, E. Bjorkstedt, R.R. Robertson, F.P. Chavez, R. Goericke, R. Kudela, C. Anderson, B.E. Lavaniegos, J. Gomez-Valdes, R.D. Brodeur, E.A. Daly, C.A. Morgan, T.D. Auth, J.C. Field, K. Sakuma, S. McClatchie, A.R. Thompson, E.D. Weber, W. Watson, R.M. Suryan, J. Parrish, J. Dolliver, S. Lored, J.M. Porquez, J.E. Zamon, S.R. Schneider, R.T. Golightly, P. Warzybok, R. Bradley, J. Jahncke, W. Sydeman, S.R. Melin, J.A. Hildebrand, A.J. Debich, & B. Thayre. 2017. State of the California Current 2016-2017: Still Anything but “Normal” in the North. *CalCOFI Rep.* 58. 1-55.

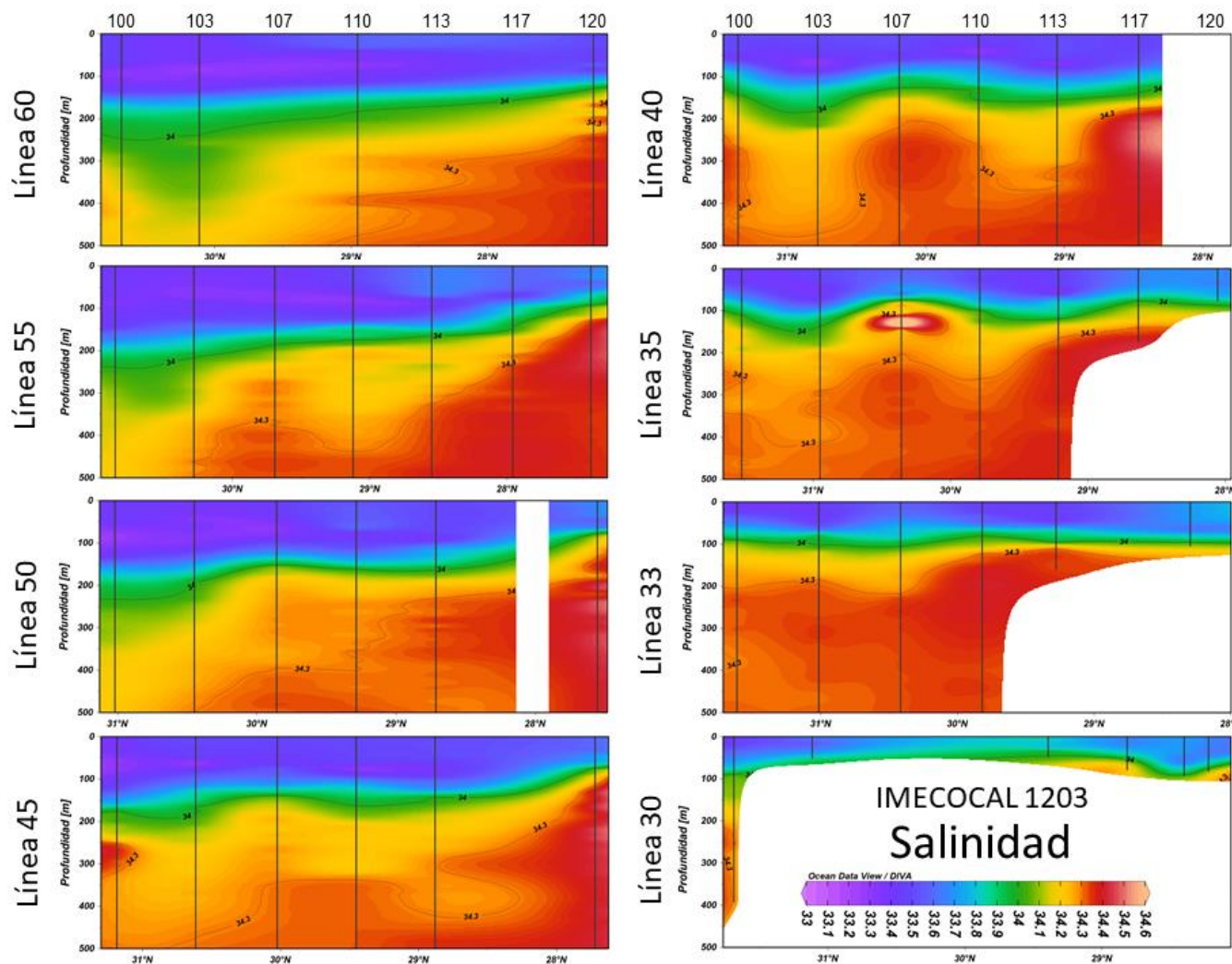
- Wootton, J.T., C.A. Pfister & J.D. Forester. 2008. Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year *dataset*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 105(48): 18848–18853. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810079105>
- Xu, Z.L. 2007. Areal and seasonal distribution of heteropods in the East China Sea. *Plankton Benthos Res.*, 2(3): 147–154.
- Xu, Z.L. & Li, C. 2005. Horizontal distribution and dominant species of heteropods in the East China Sea. *J. Plankton Res.*, 27: 373–382.
- Zaba K.D. & D.L. Rudnick. 2016. The 2014–2015 warming anomaly in the Southern California Current System observed by underwater gliders. *Geophys. Res. Lett.*, 43: 1241–1248.
- Zaytsev, O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante & A. Gallegos-García. 2003. Coastal Upwelling Activity on the Pacific Shelf of the Baja California Peninsula. *J. Oceanograph.*, 59, 489–502.
- Zeebe, R.E. & A. Ridgwell. 2011. Past changes in ocean carbonate chemistry. 21-40. En: Gattuso, J.P. & L. Hansson (Eds.), *Ocean acidification*. Oxford University Press. Nueva York, EUA. 326 p.

Anexo 1. Secciones verticales de transectos latitudinales de variables ambientales

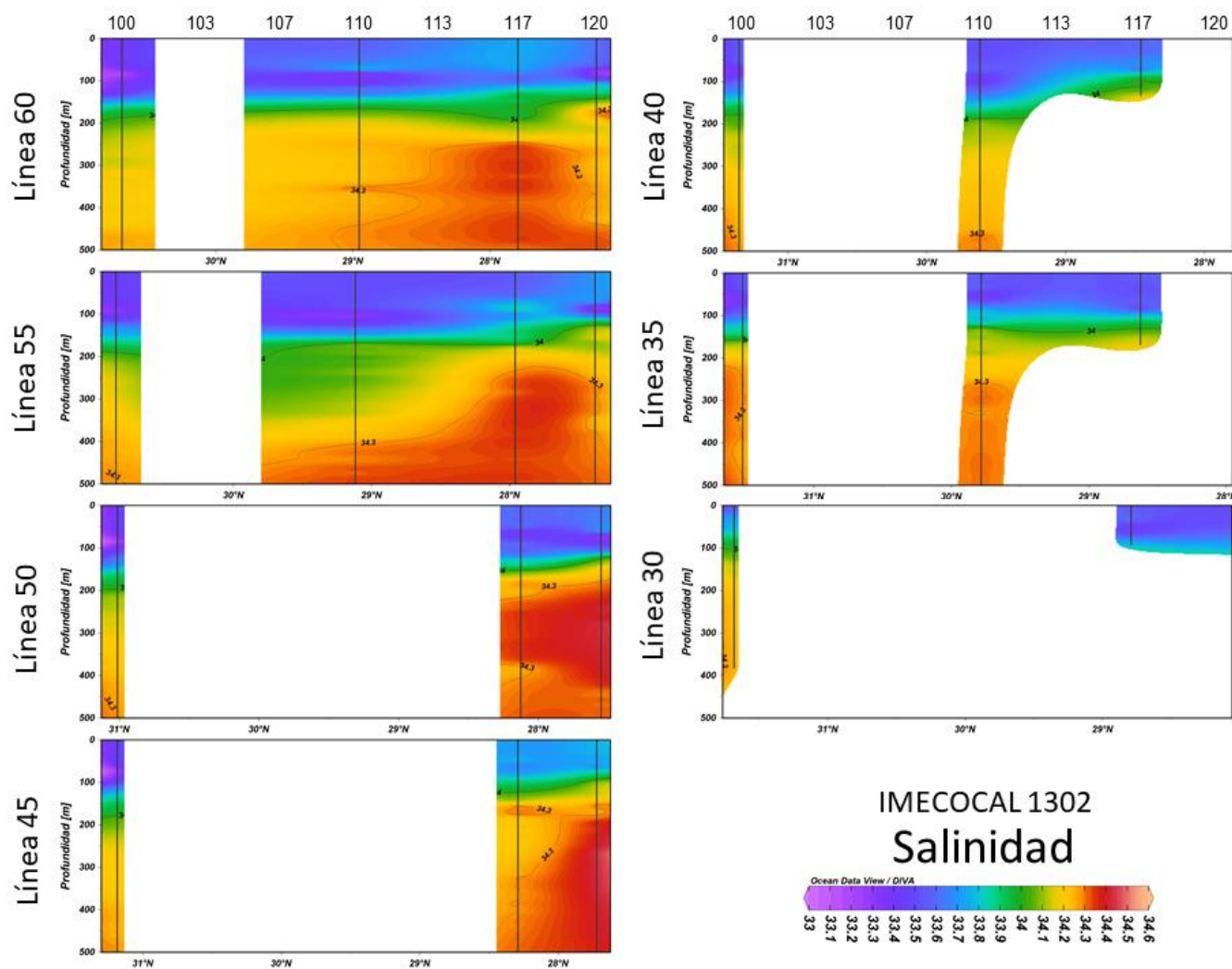
Salinidad



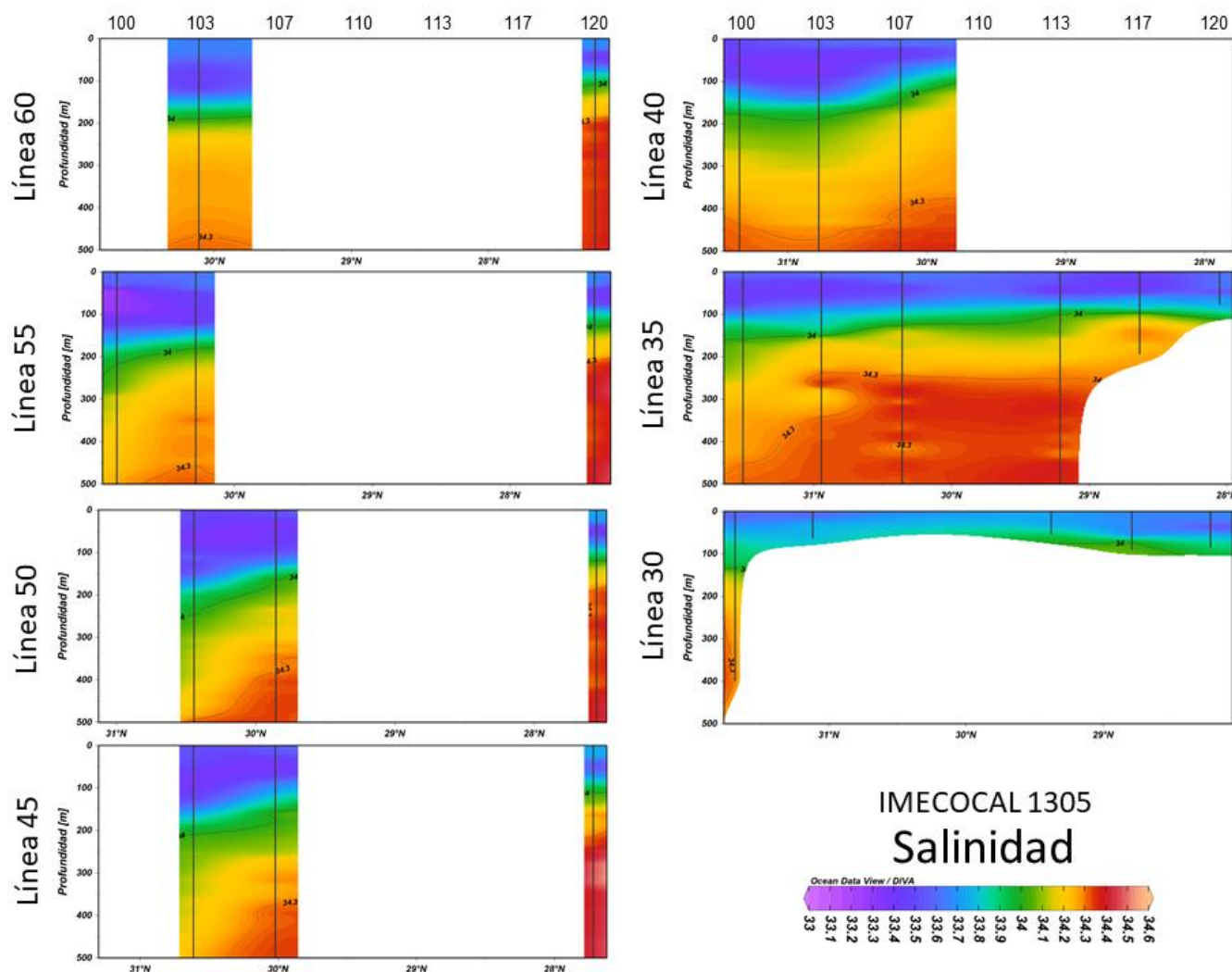
Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1201. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



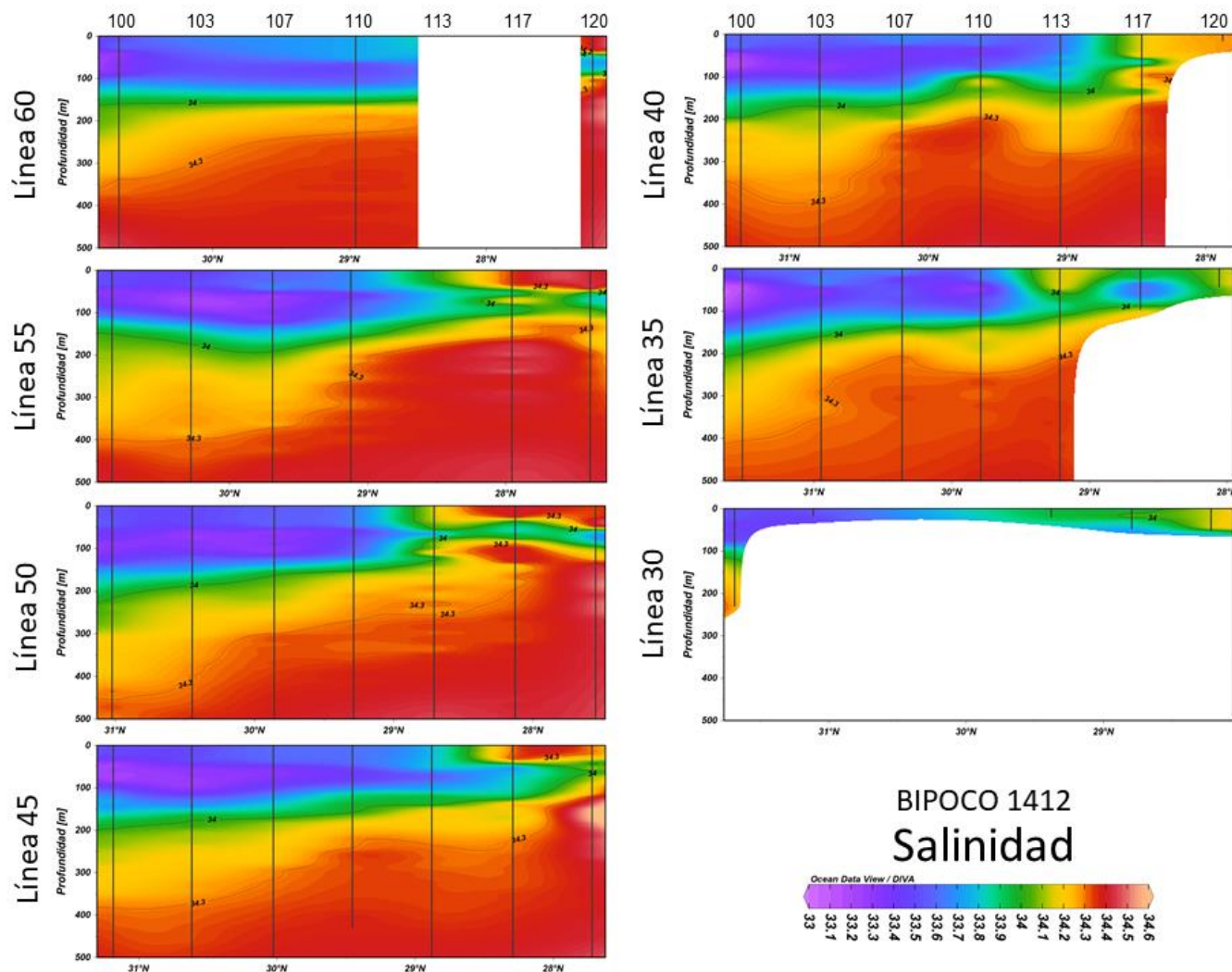
Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1203. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



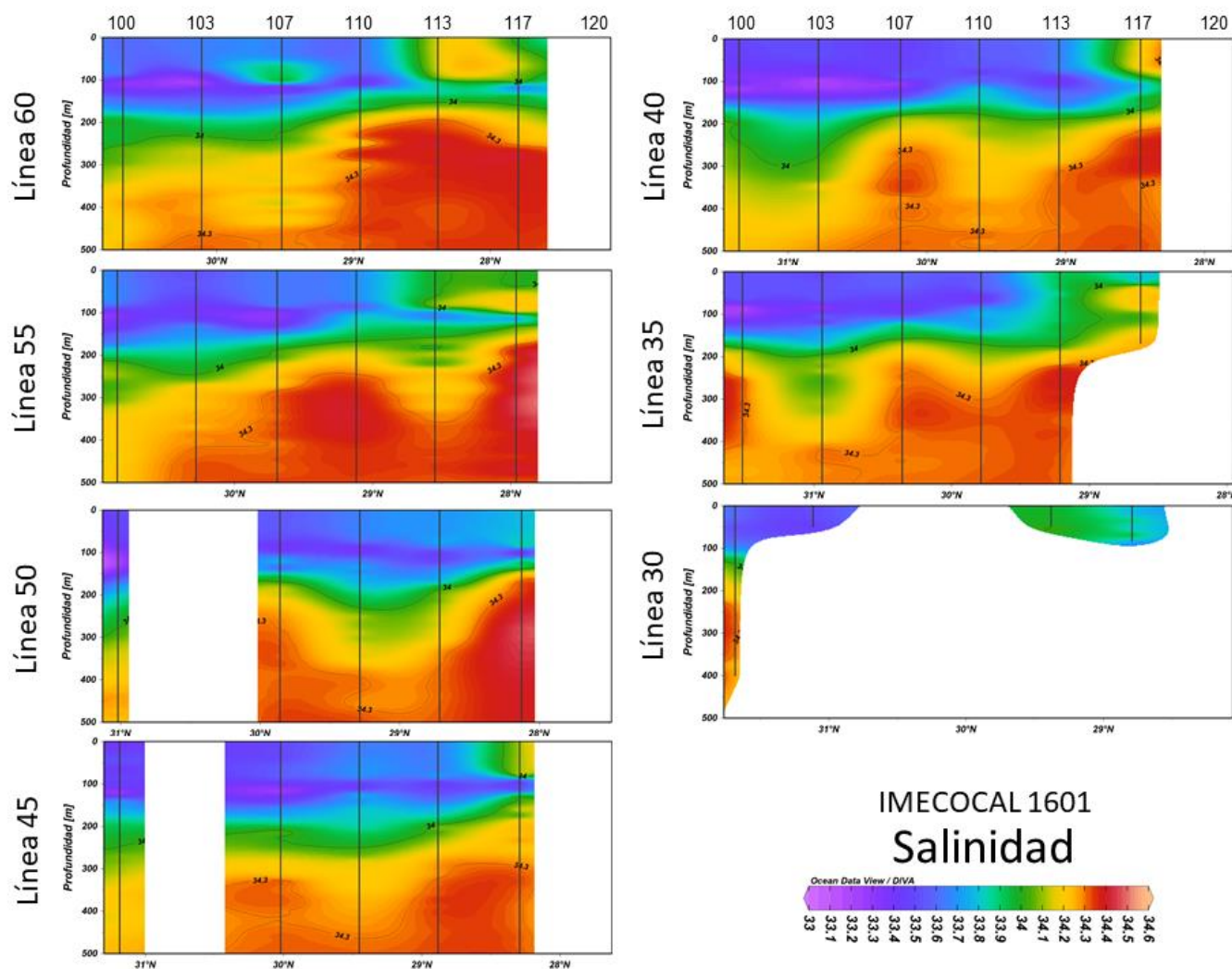
Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1302. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



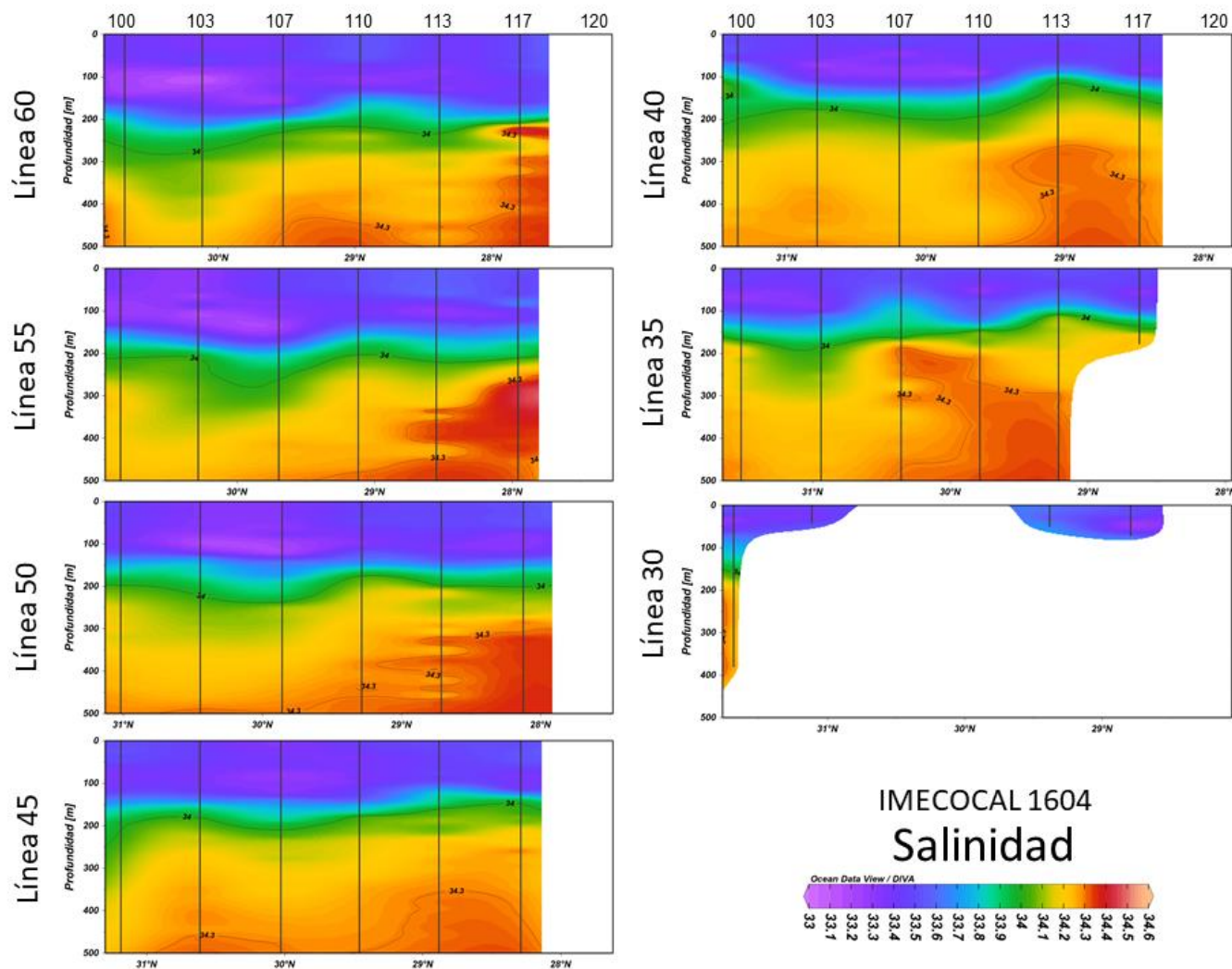
Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1305. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1412. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

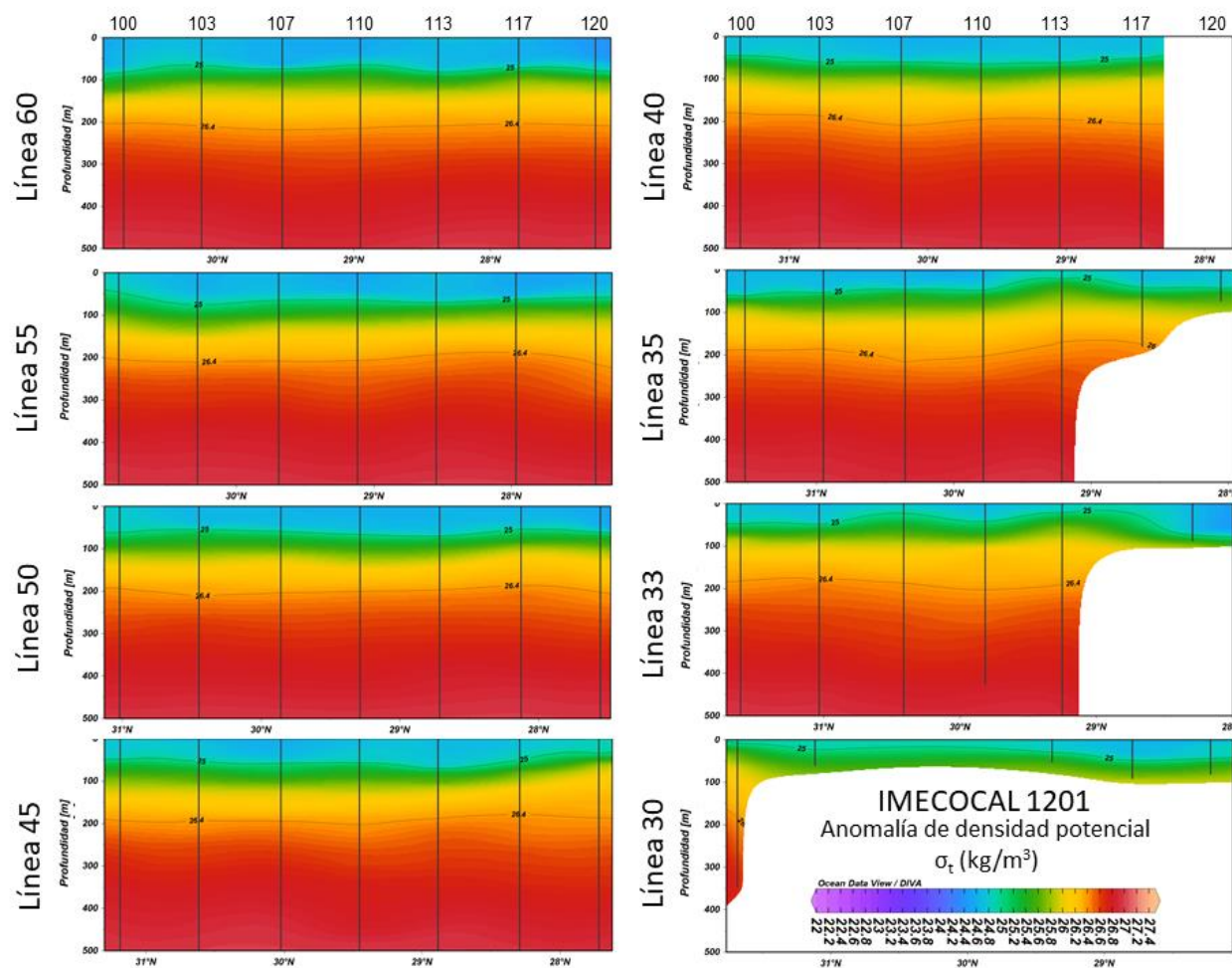


Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1601. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

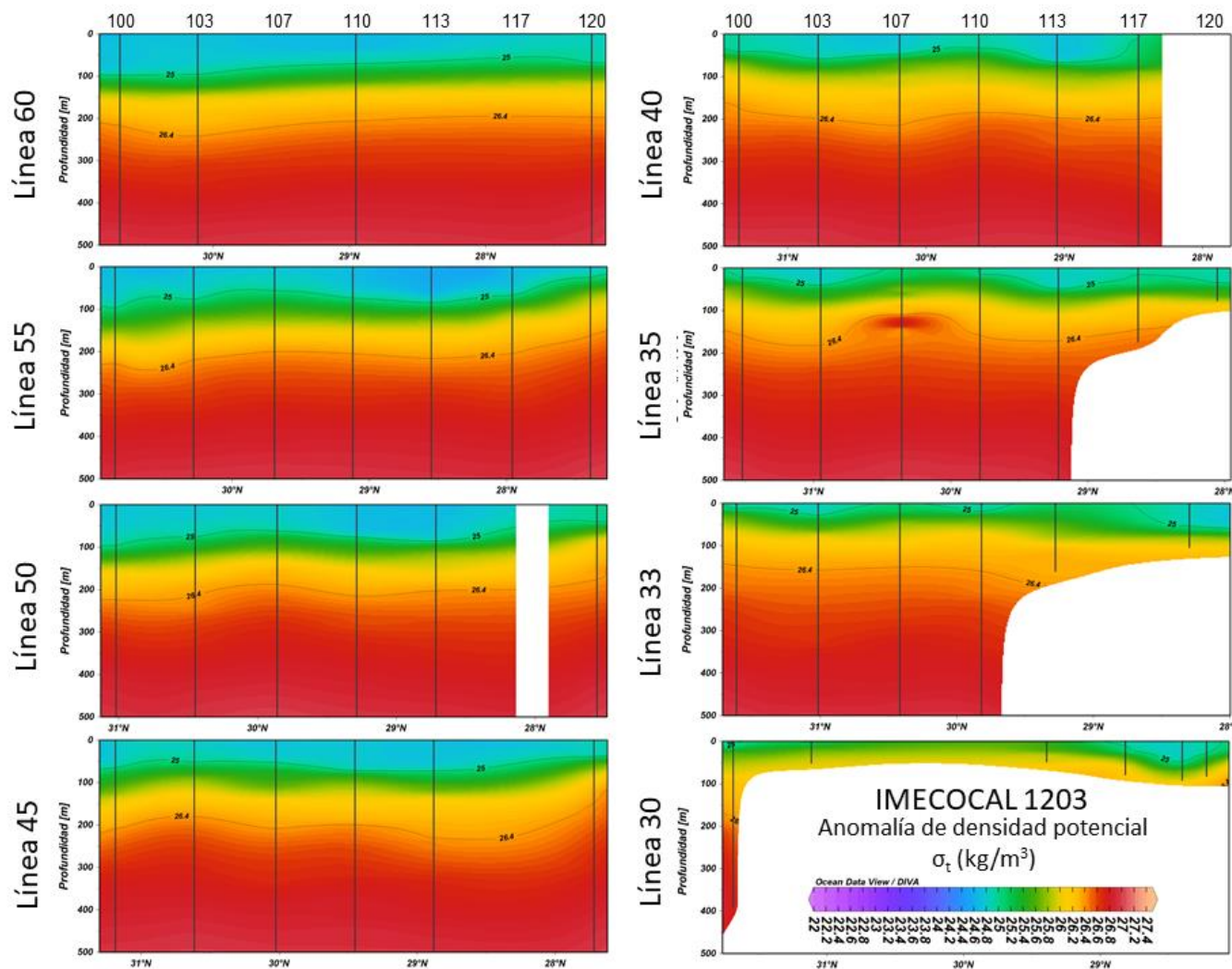


Secciones verticales de salinidad a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1604. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isohalinas de 34 y 34.3 para representar el máximo de salinidad del Agua Subártica y el mínimo de salinidad del Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

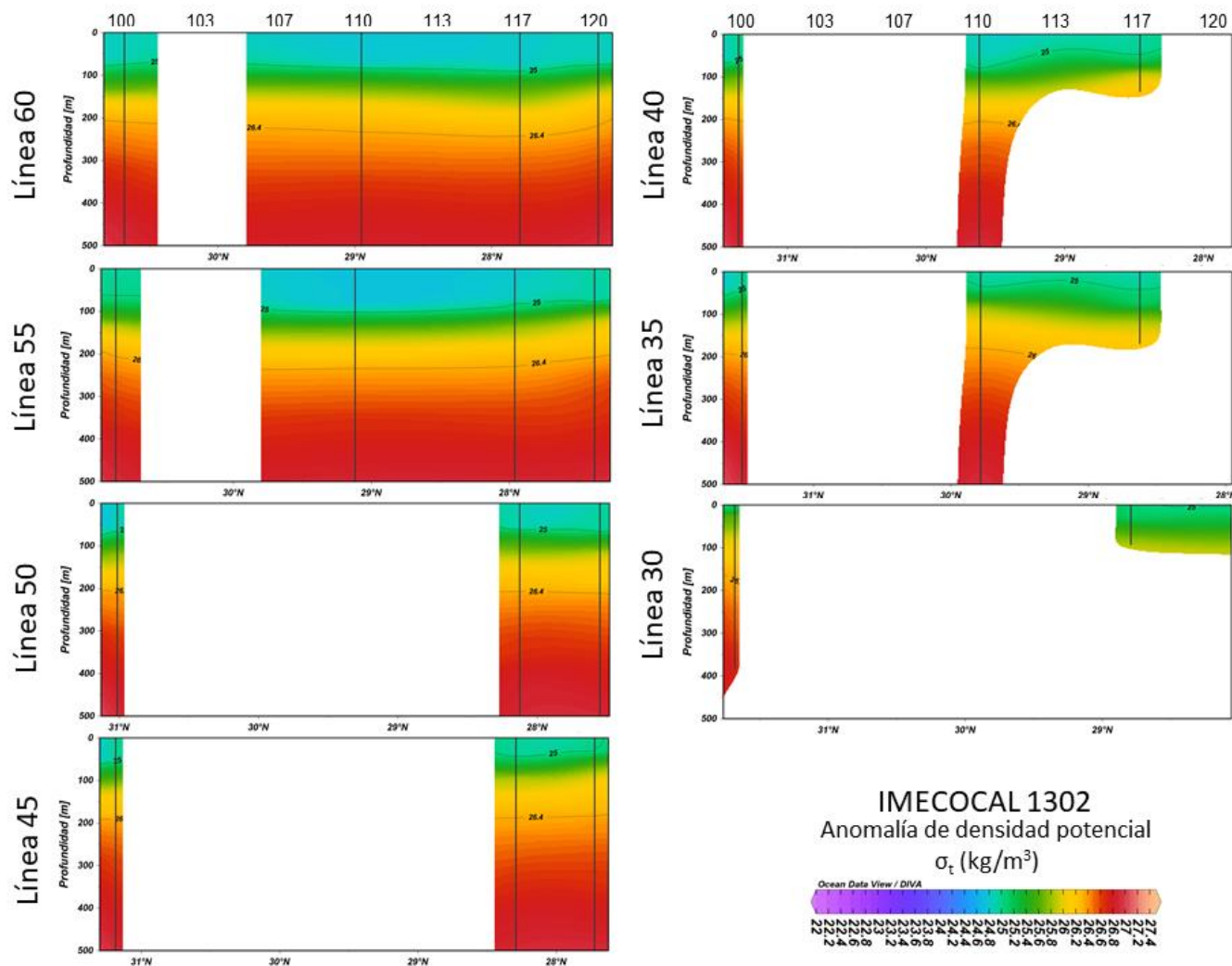
Anomalía de densidad potencial (σ_t)



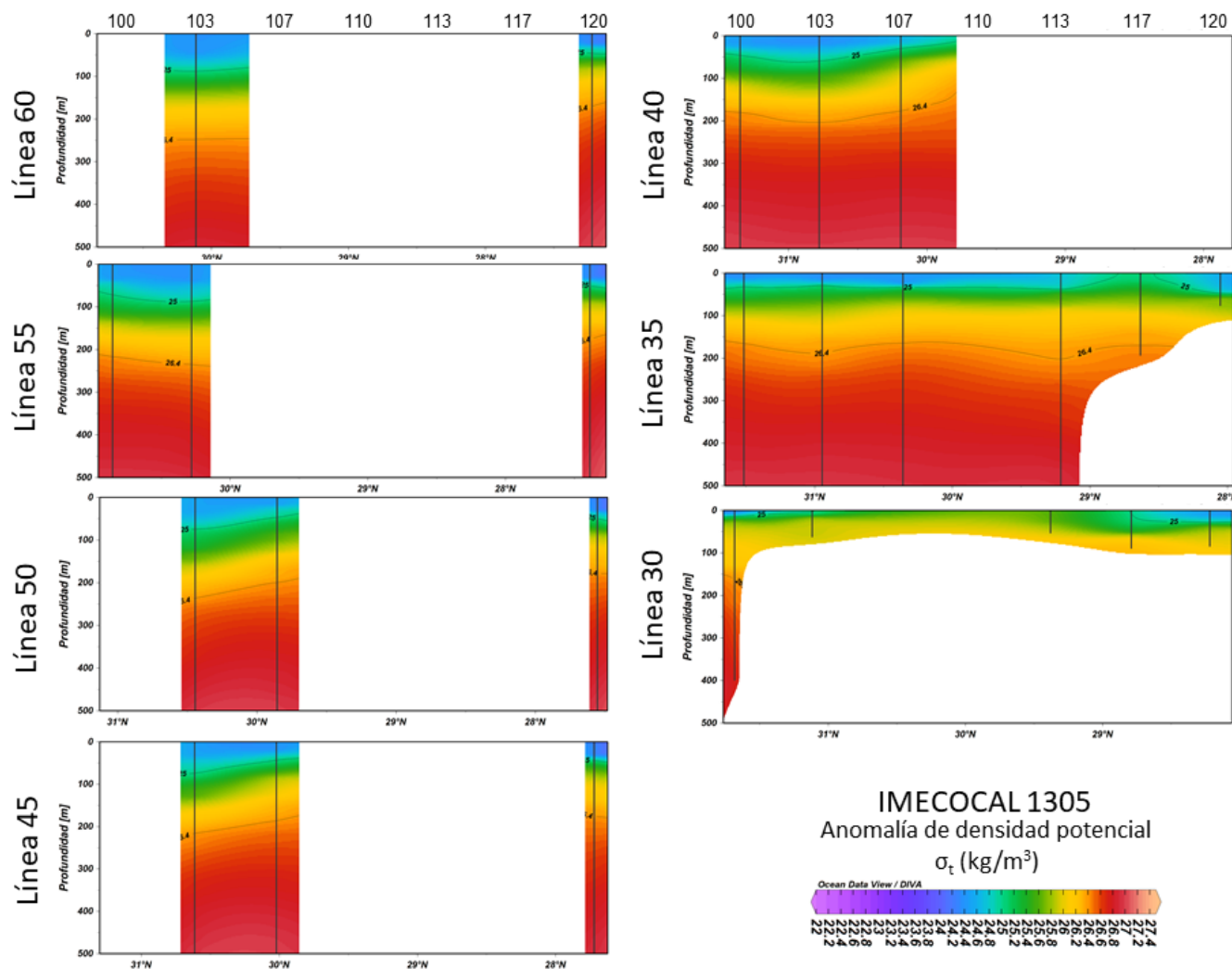
Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1201. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



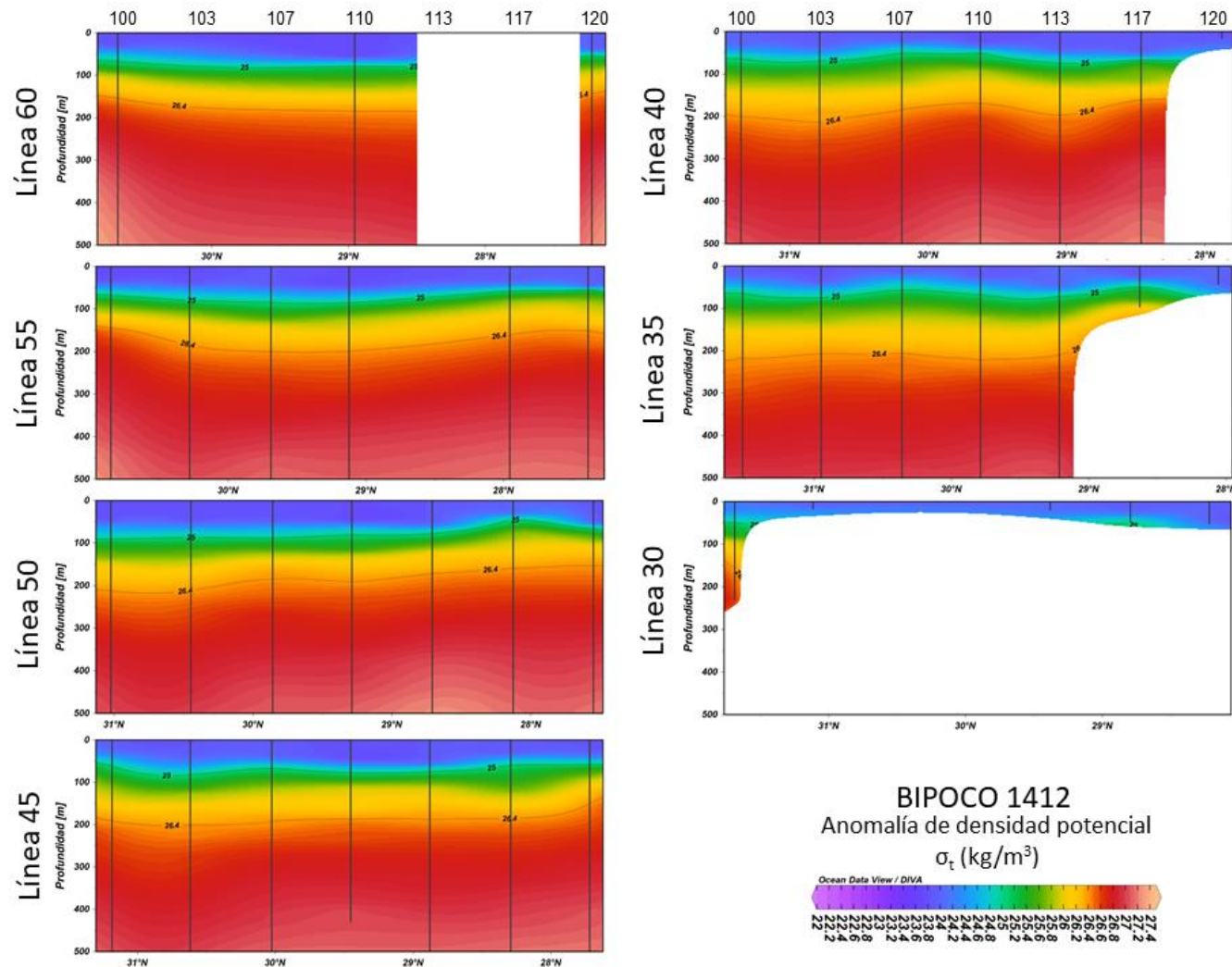
Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1203. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



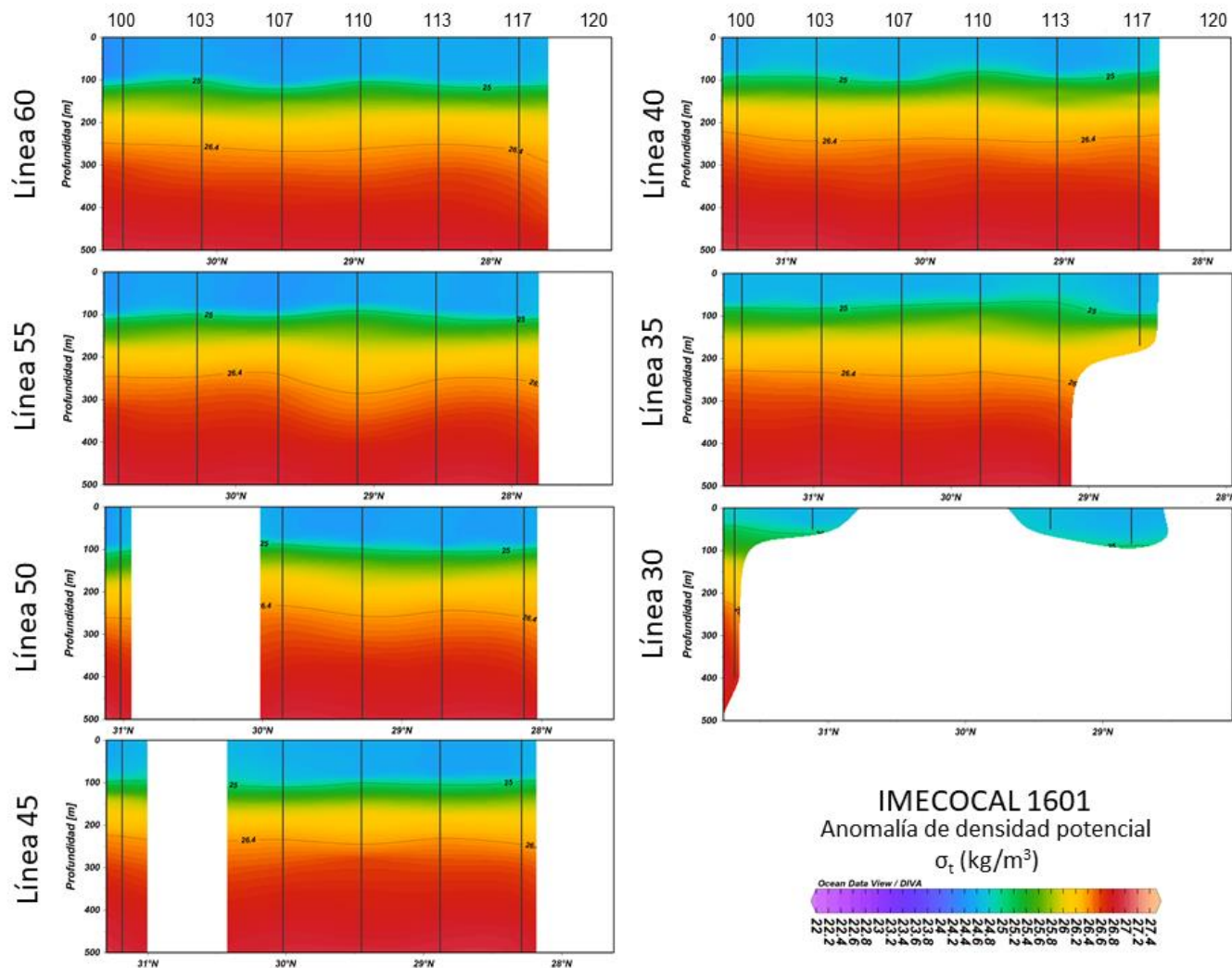
Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1302. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



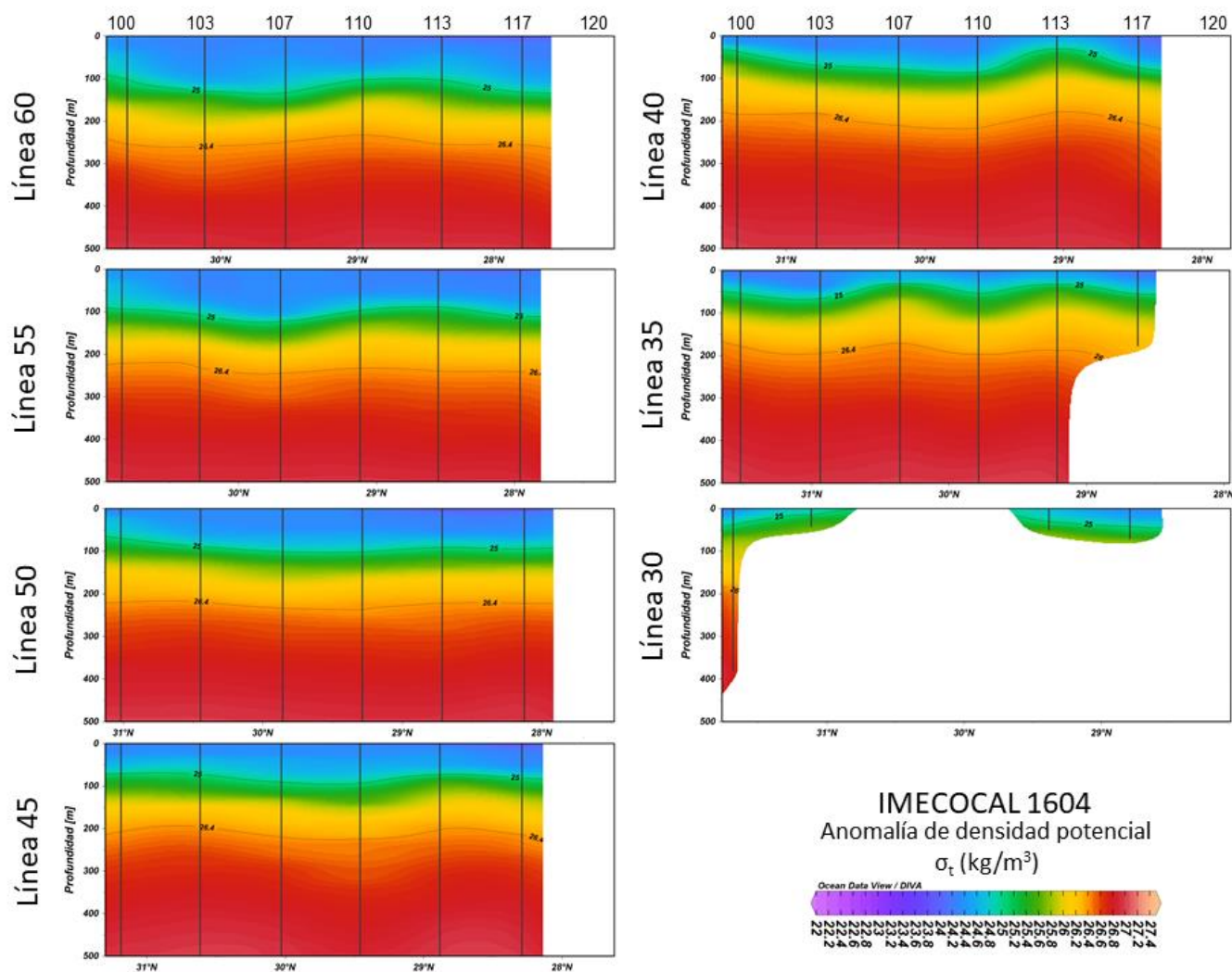
Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1305. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).



Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1412. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

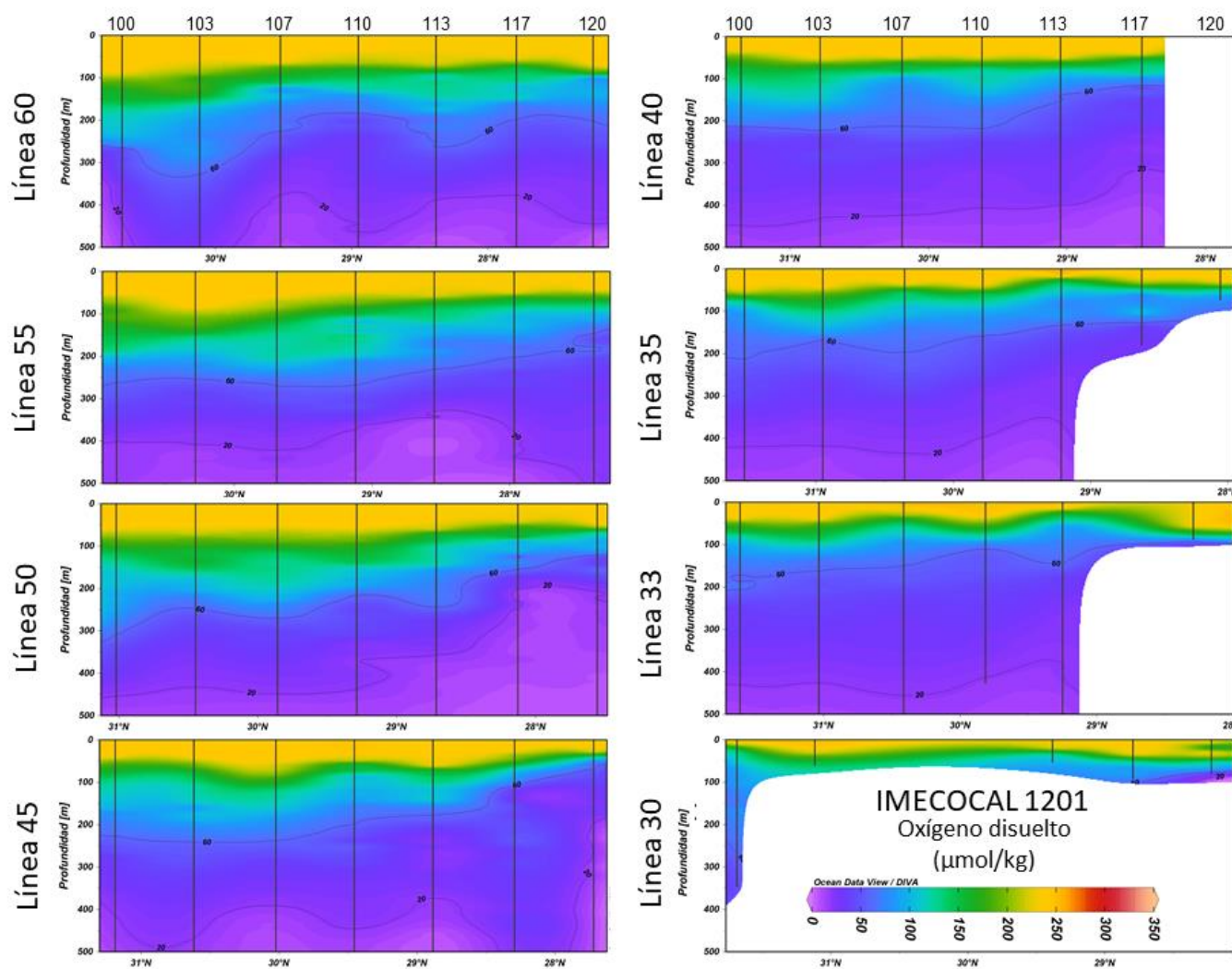


Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1601. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

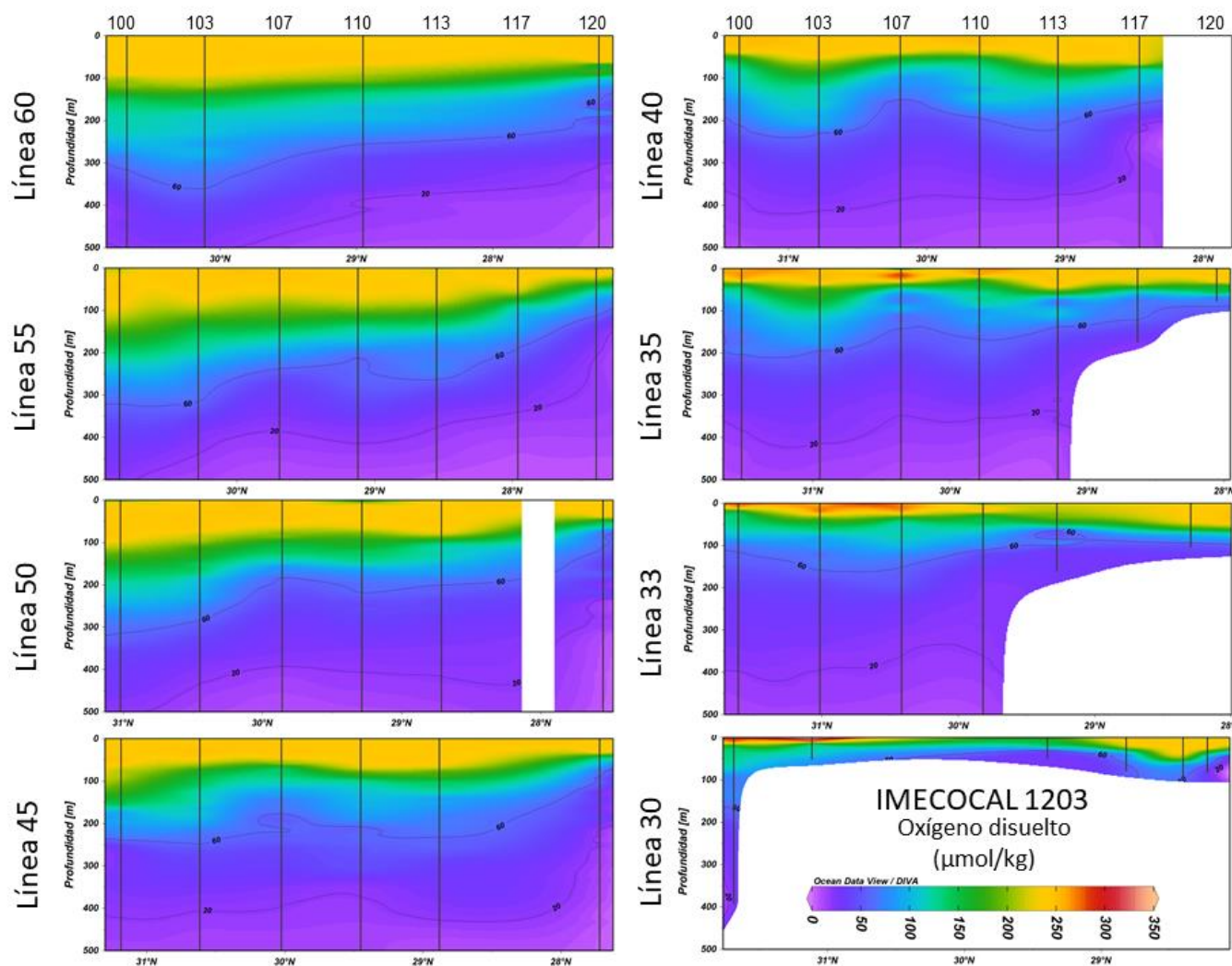


Secciones verticales de la anomalía de densidad potencial (σ_t ; kg/m^3) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1604. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopícnas de 25 y 26.4 para representar el Agua Subártica y el Agua Subsuperficial Ecuatorial, respectivamente (Durazo & Baumgartner, 2002).

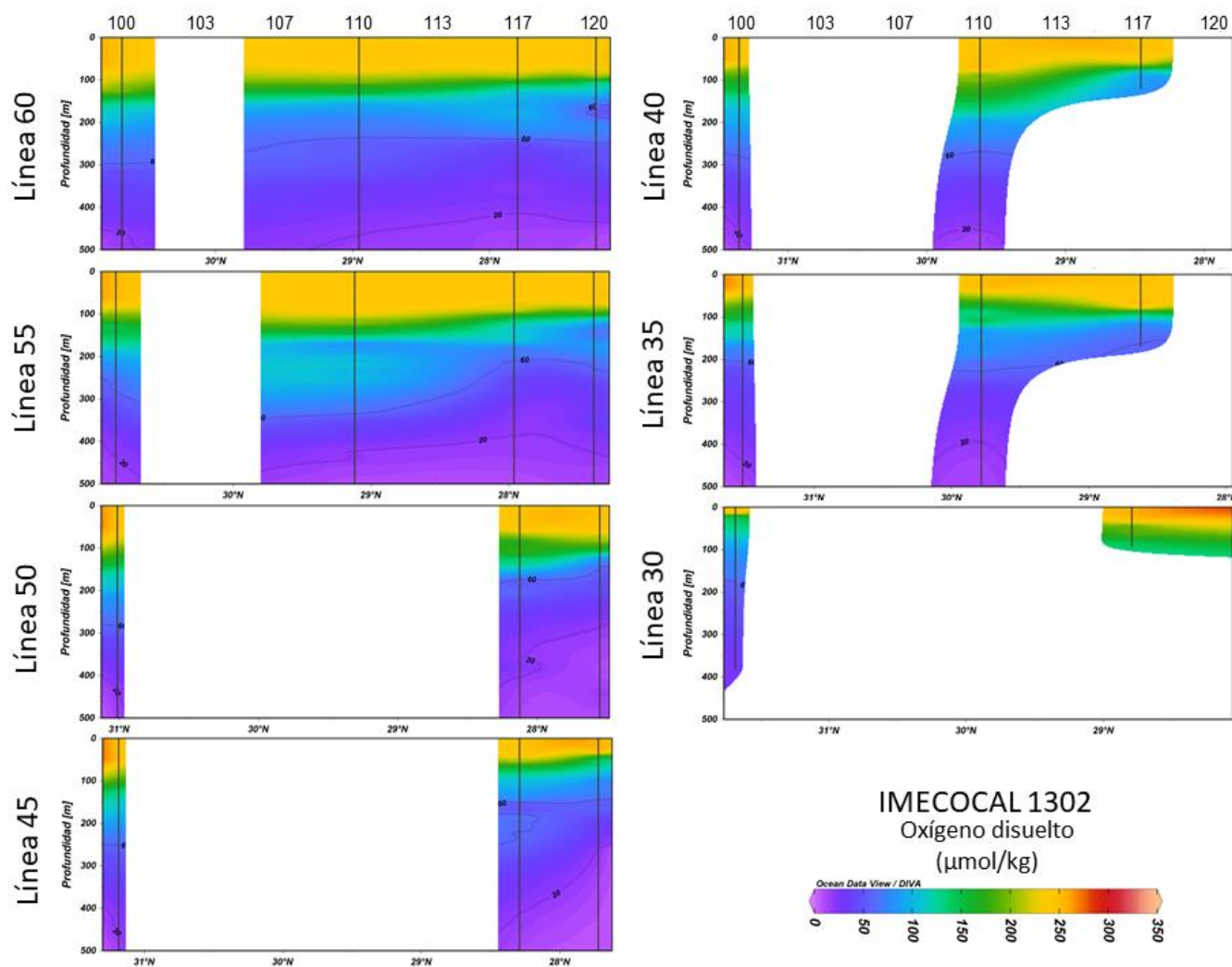
Oxígeno



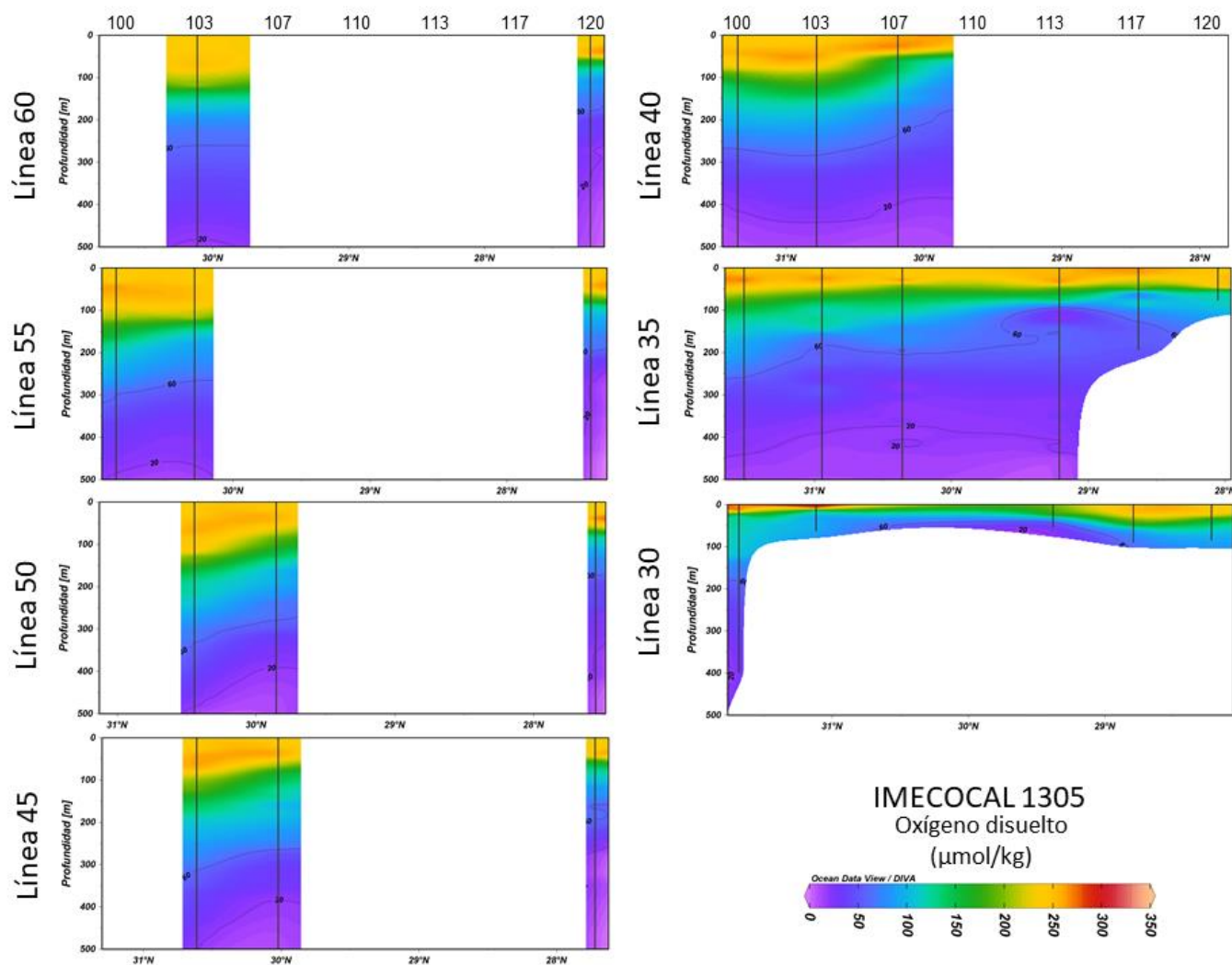
Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1201. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxipletas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.



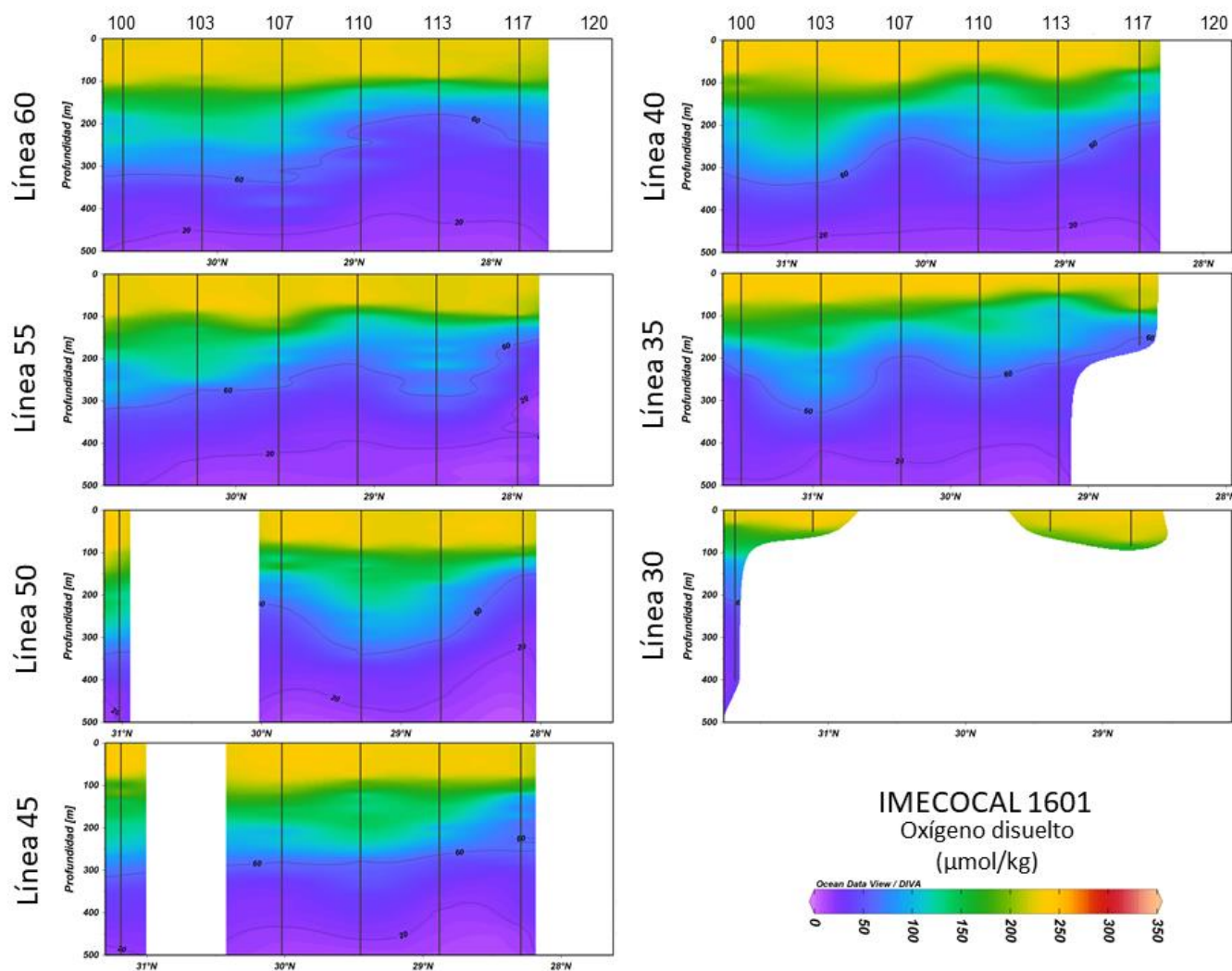
Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1203. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxiplotas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.



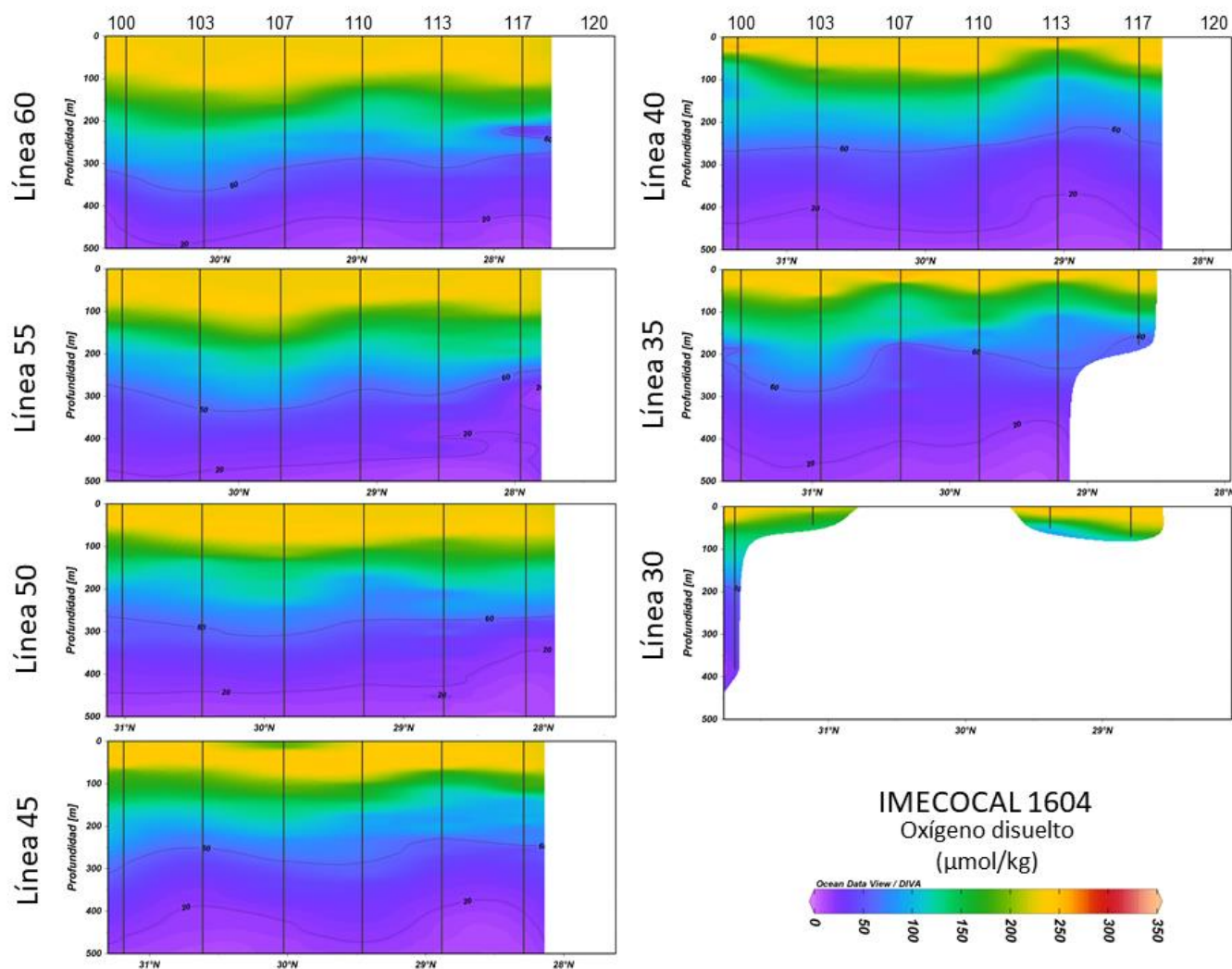
Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1302. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxiplotas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.



Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1305. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxiplotas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.

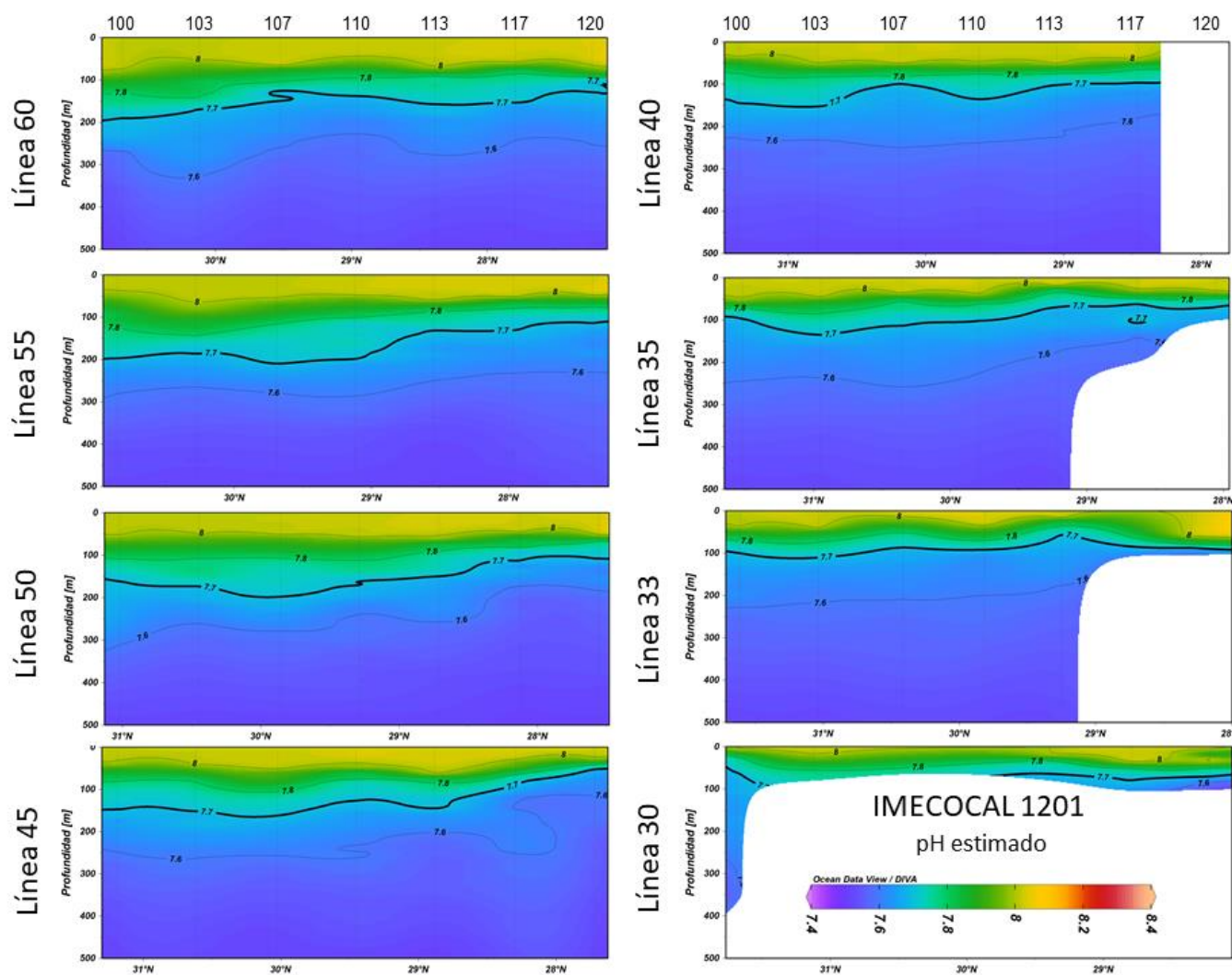


Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1601. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxipectas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.

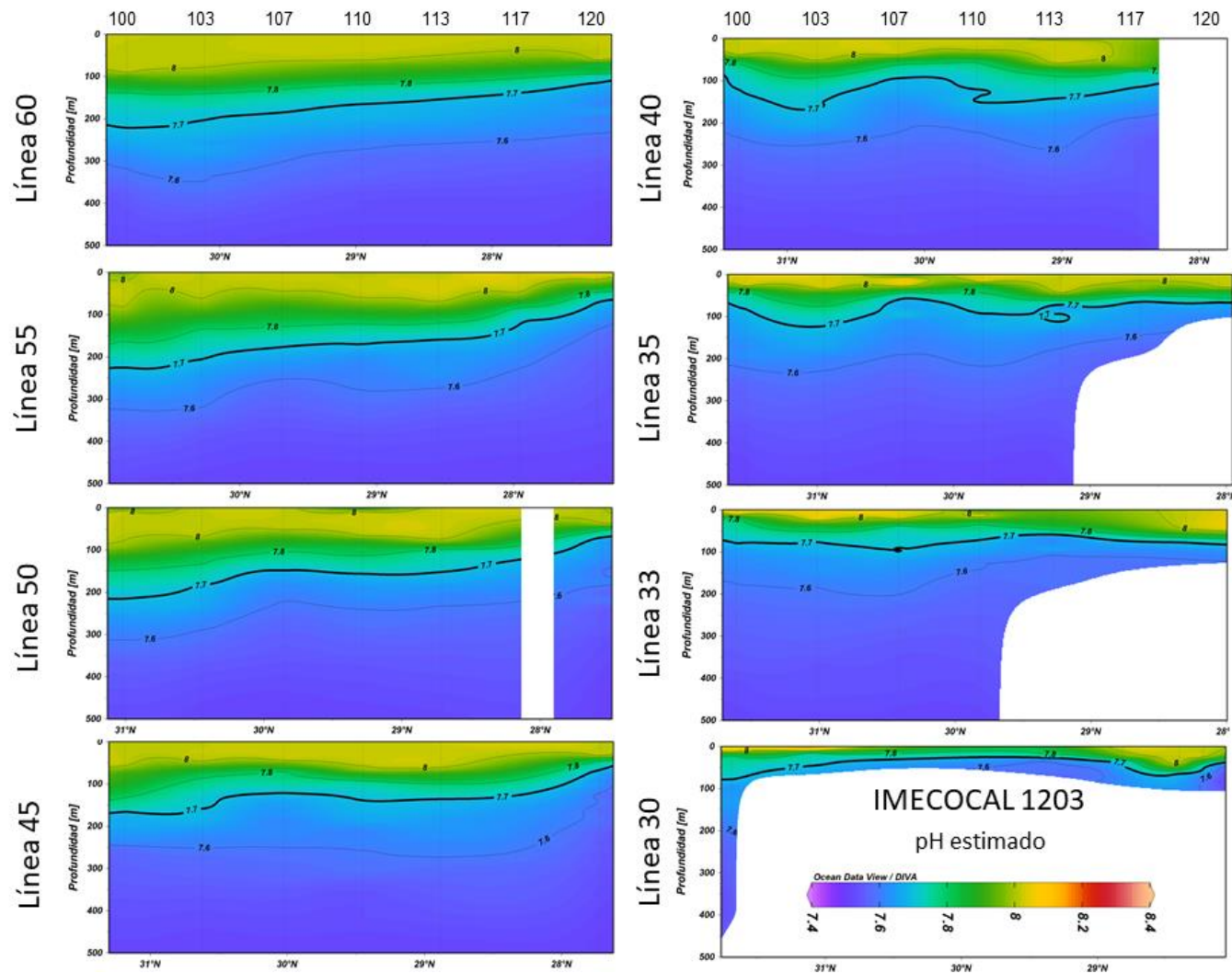


Secciones verticales de la concentración de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol/kg}$) a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1604. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las oxiplotas de 60 y 20 para representar el horizonte de hipoxia y suboxia, respectivamente.

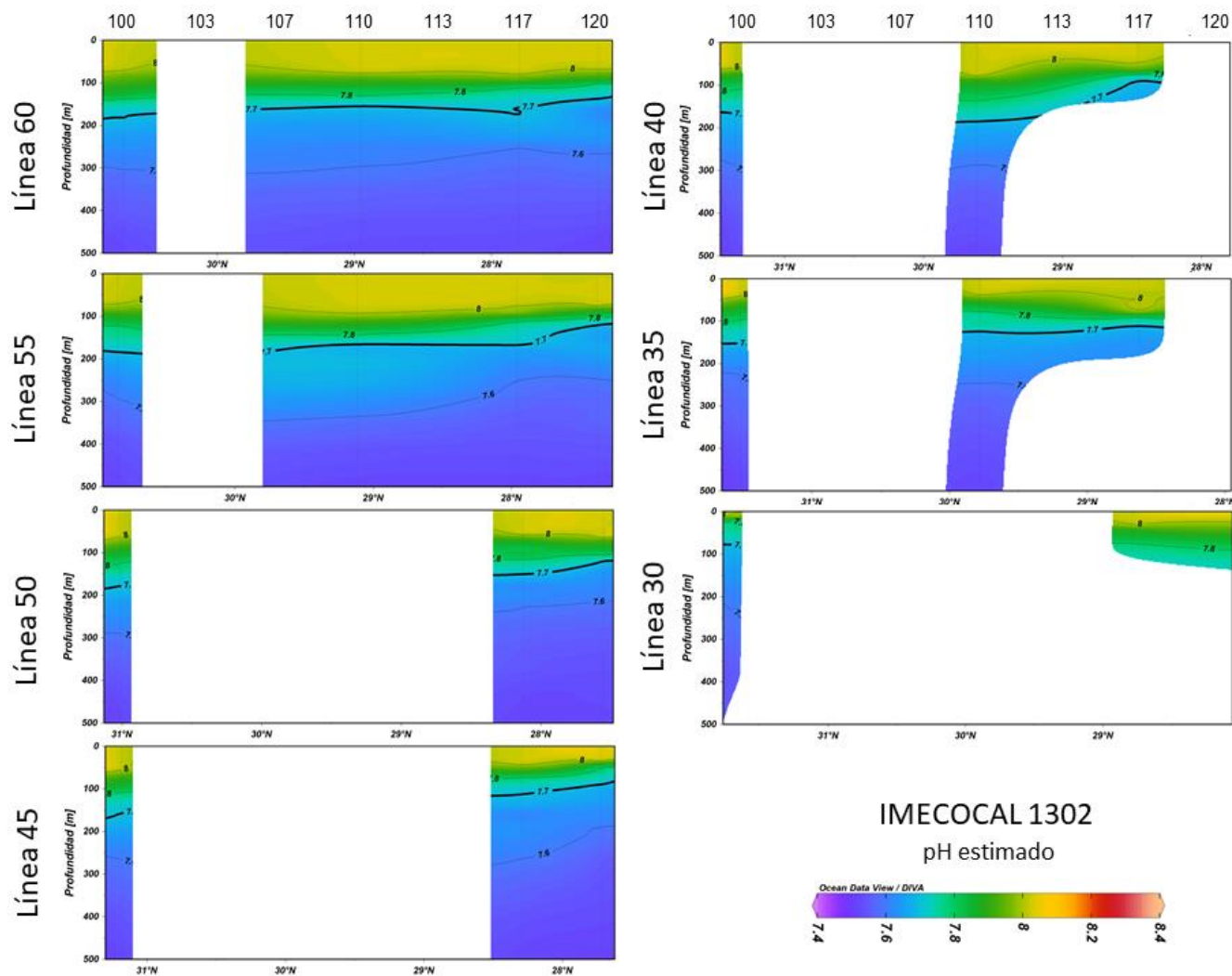
pH



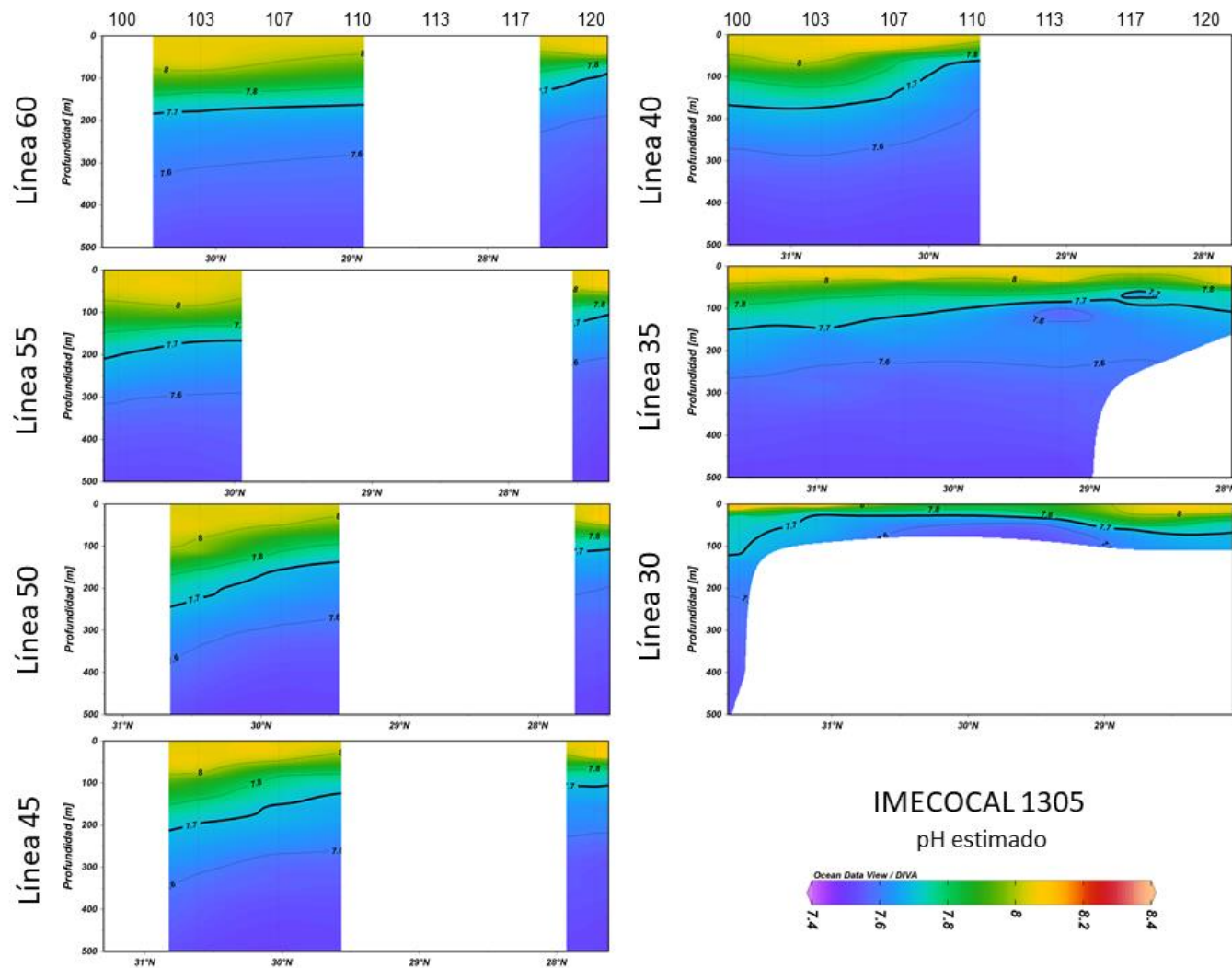
Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1201. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010).



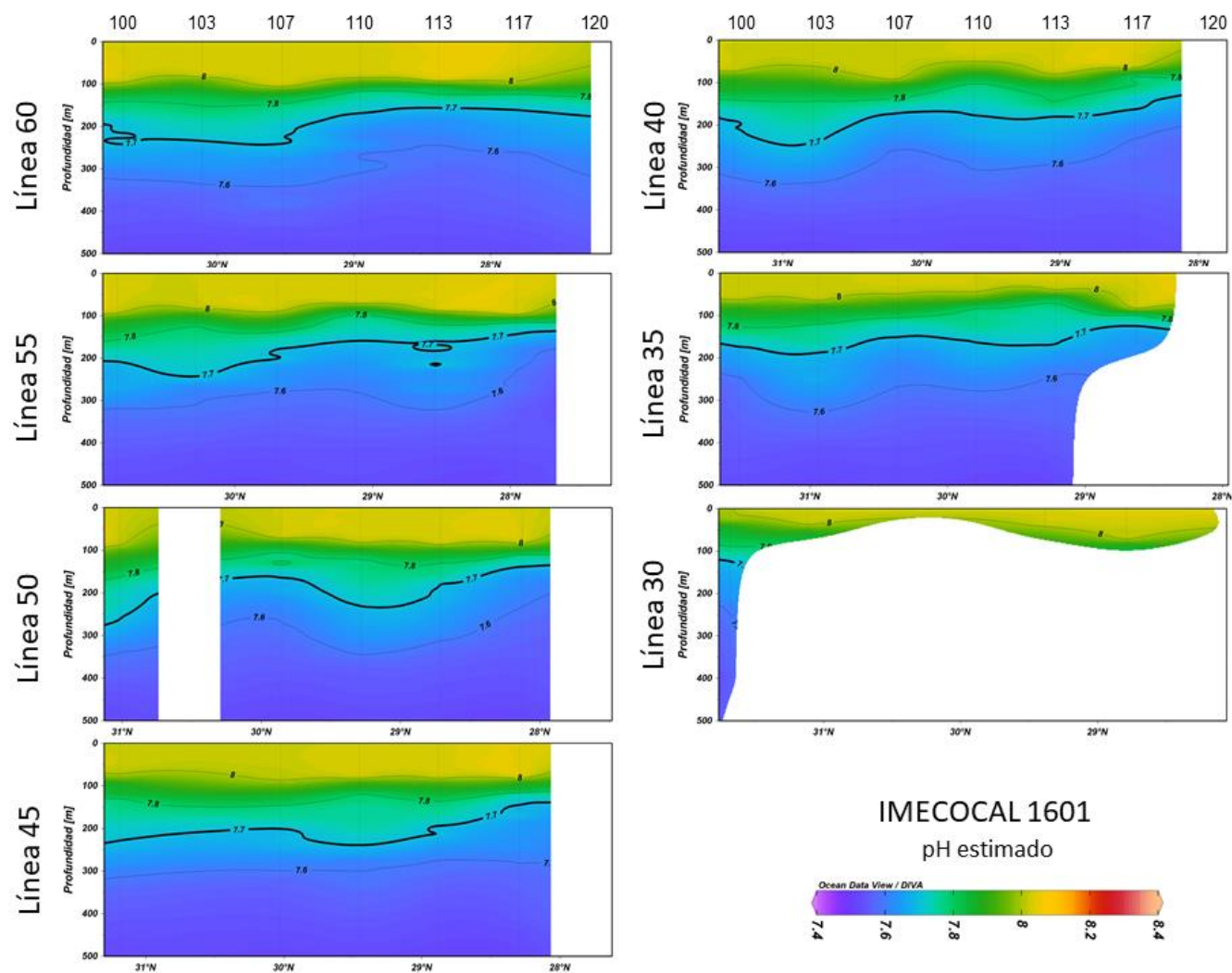
Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1203. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010).



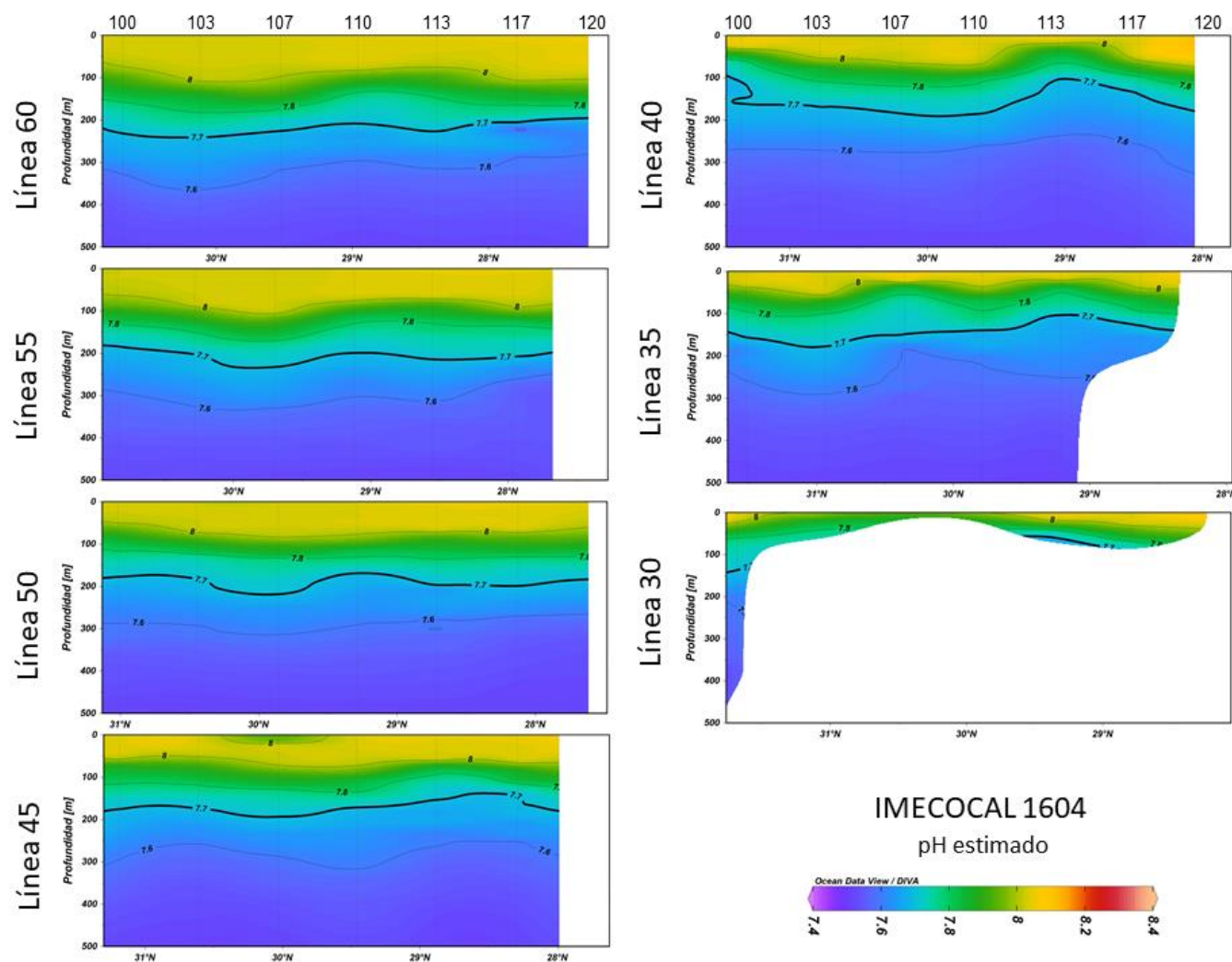
Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1302. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010).



Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1305. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010).

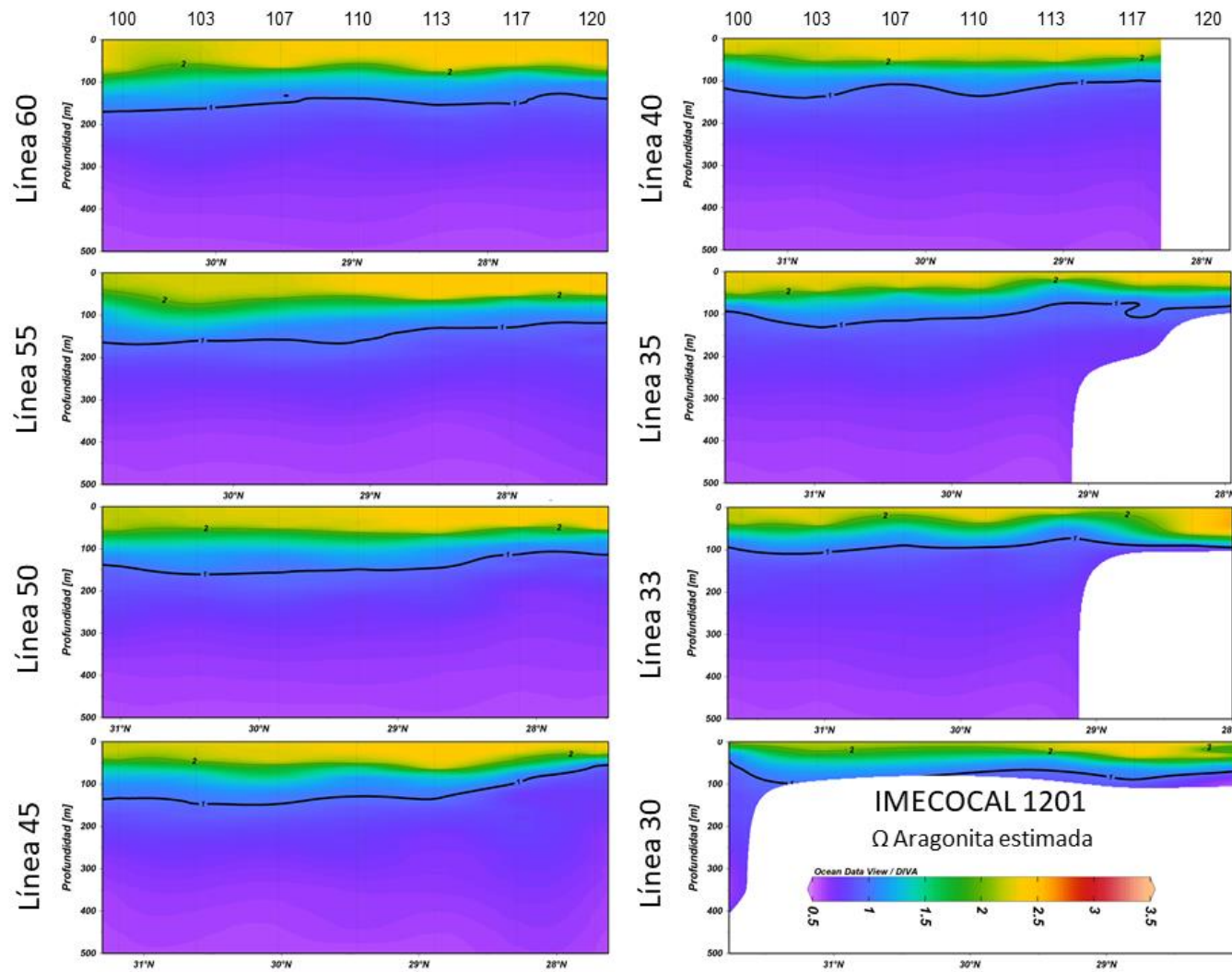


Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1601. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010).

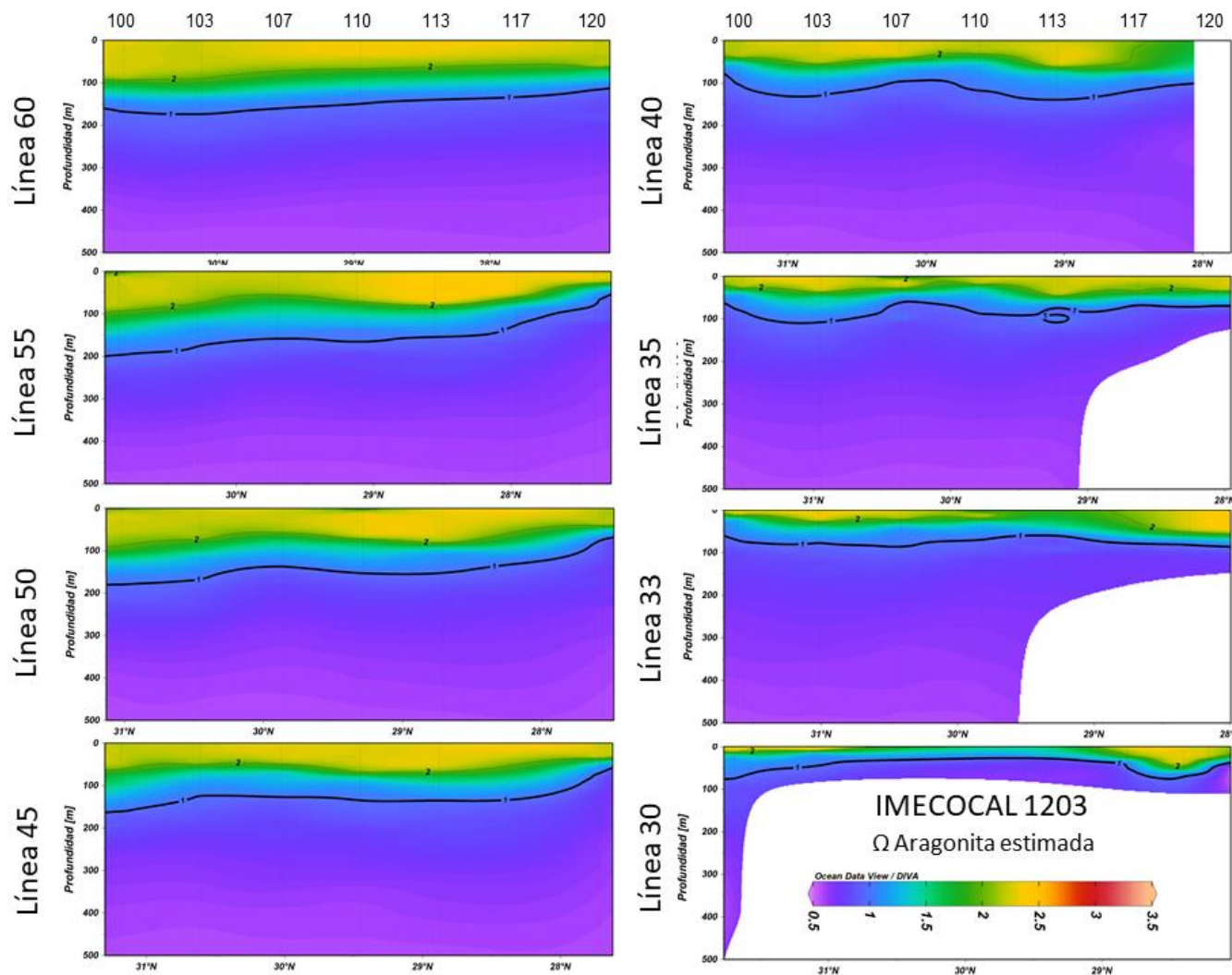


Secciones verticales de pH estimado a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1604. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de pH en intervalo de 0.2, la línea numerada resaltada de 7.7 representa el pH del Agua Subártica (Juárez-Colunga *et al.*, 2010)

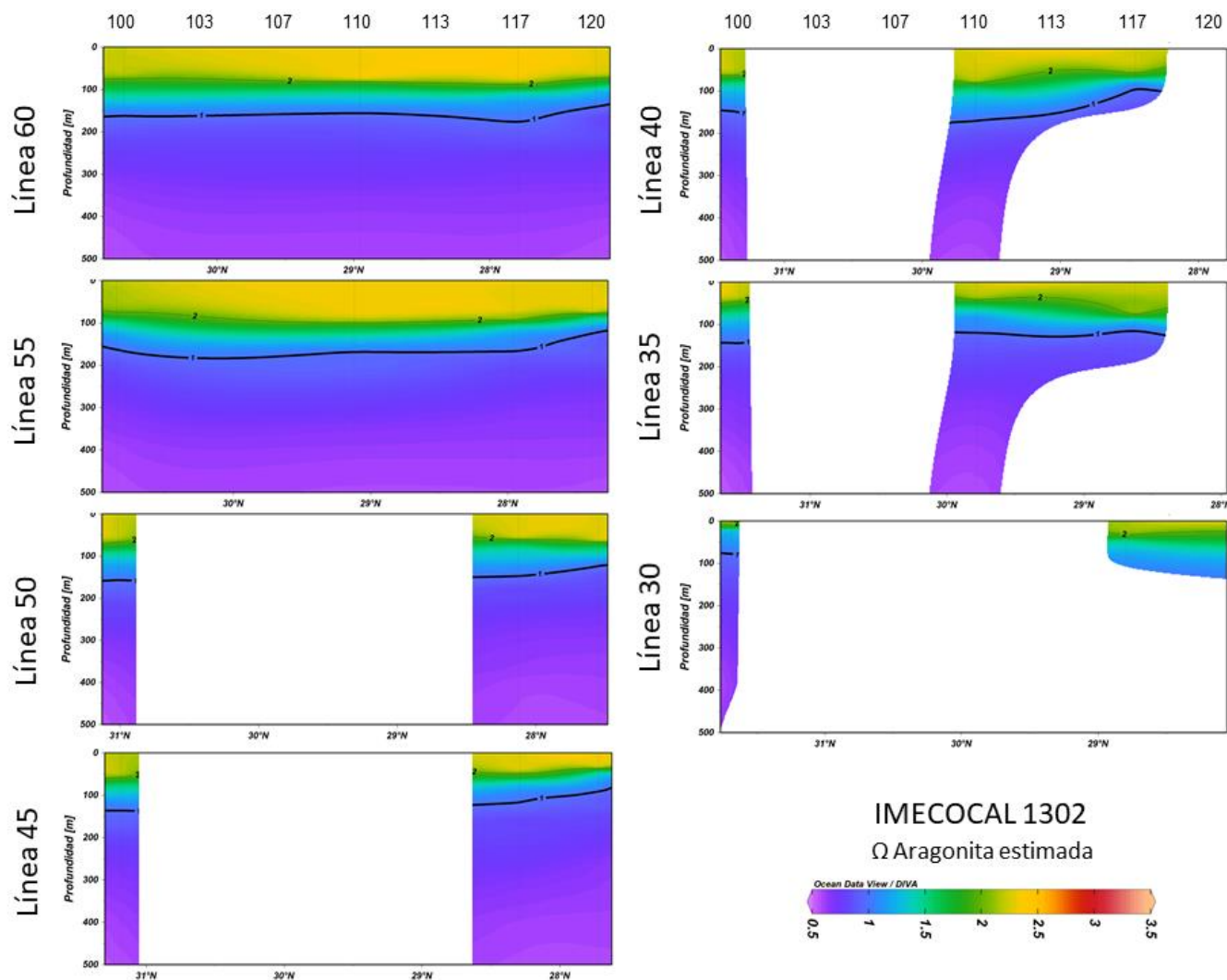
Saturación de aragonita (Ω_{arag})



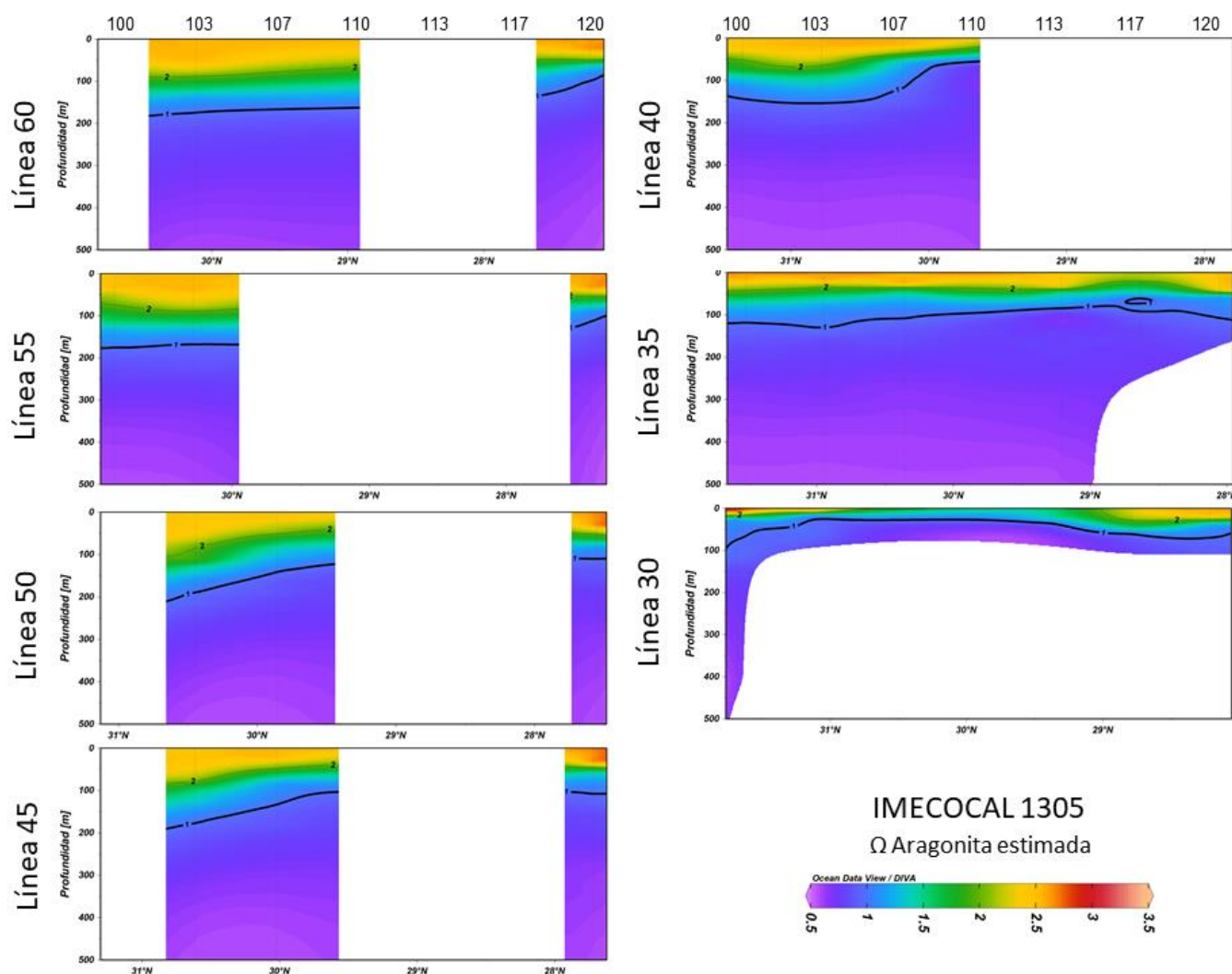
Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1201. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isoplethas de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.



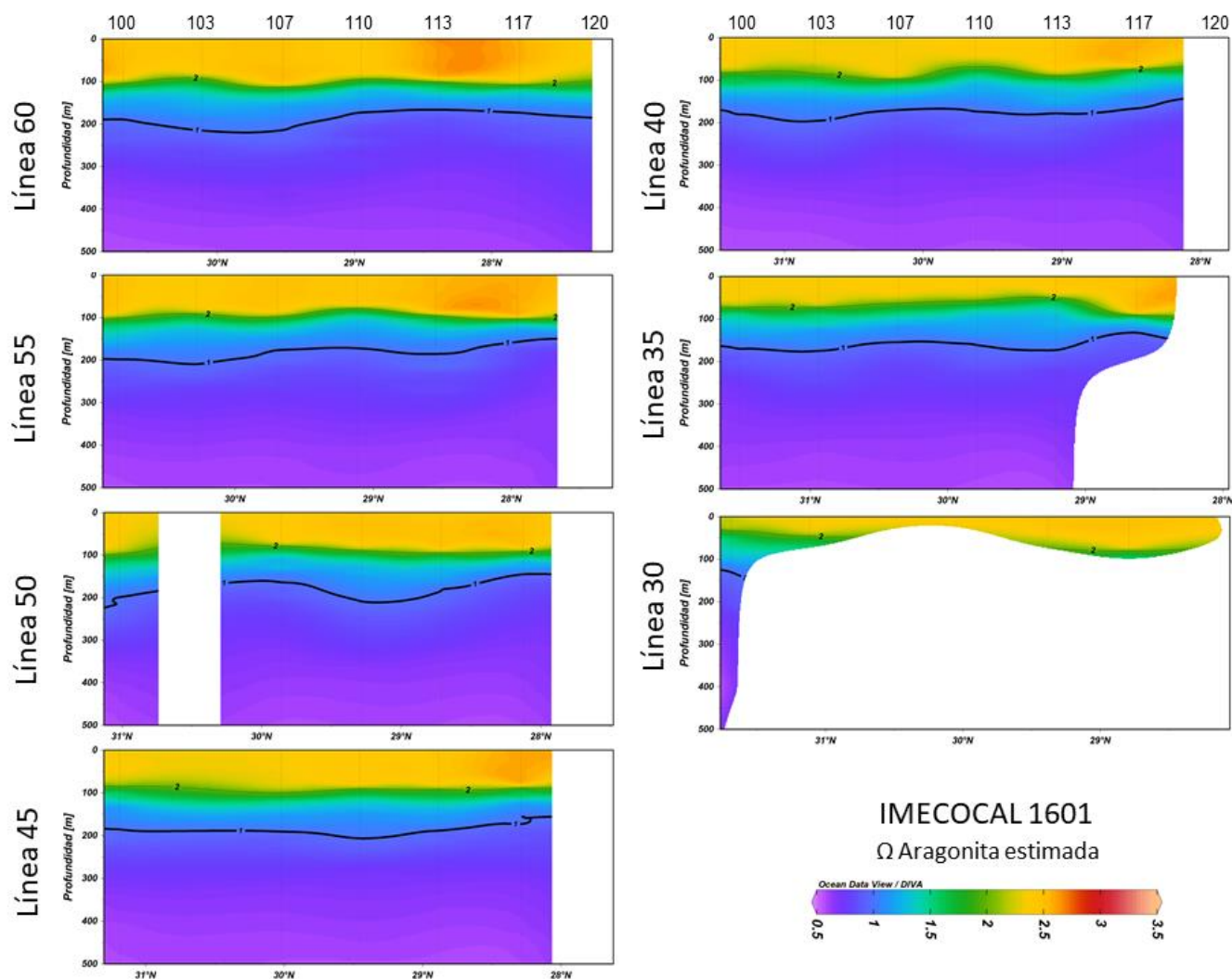
Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1203. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isoplethas de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.



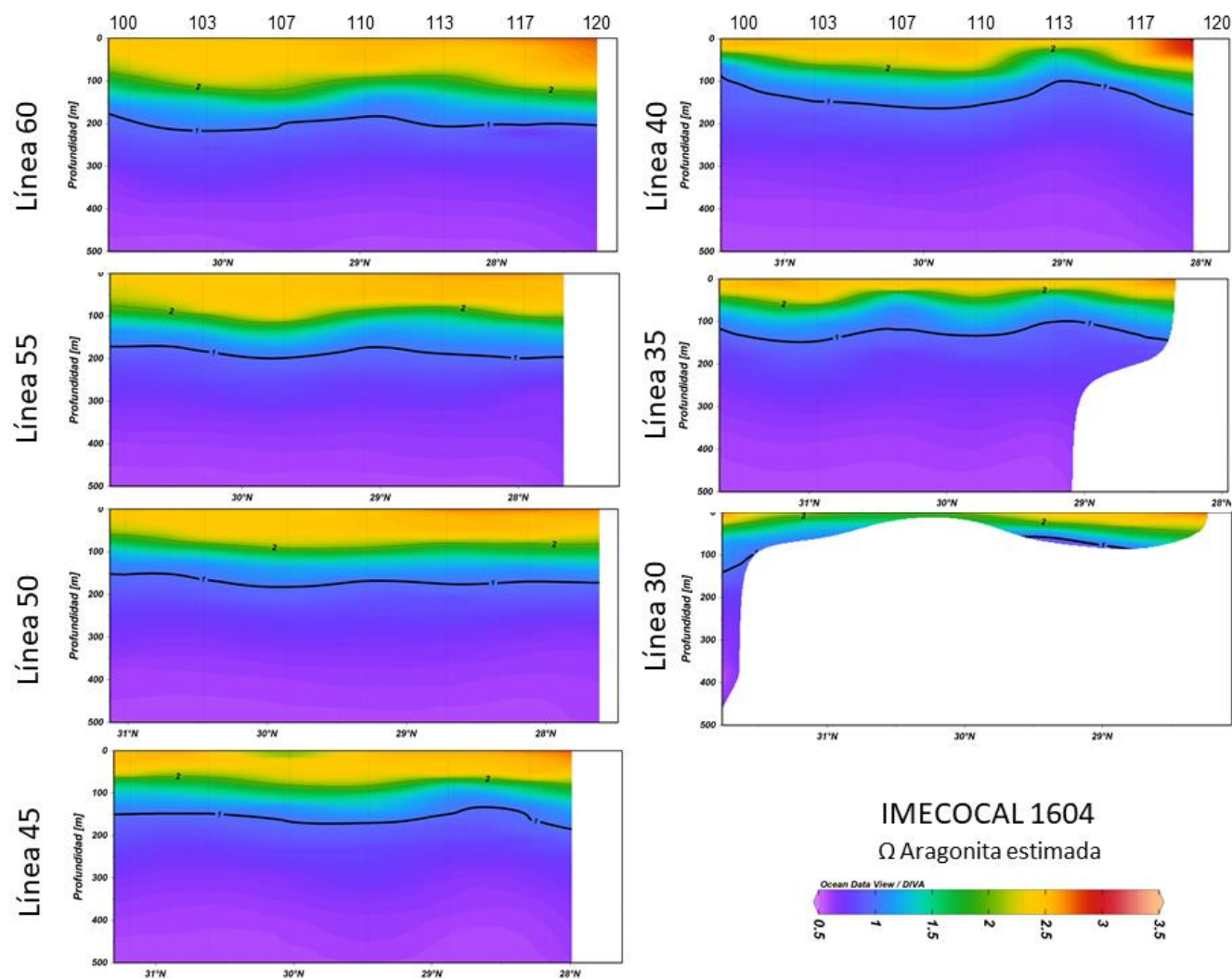
Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1302. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletras de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.



Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1305. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.



Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1601. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isopletas de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.



Secciones verticales de Ω_{arag} estimada a 500 m de profundidad por líneas latitudinales (estaciones) de muestreo en el crucero 1604. Los números en el eje superior indican el número de transecto de muestreo; las líneas verticales indican la estación de muestreo, así como la profundidad de lance de CTD. Las líneas numeradas representan las isoplethas de Ω_{arag} en intervalo de 1, la línea numerada resaltada de 1 representa el horizonte de saturación.

Anexo 2. Análisis de correlación de las variables por crucero.

Crucero 1201

	TS	SS	VZ	Chla	PCM	HSA	pH=7.75	Sal=34.3	Sal=34.0	s-t=25.0	s-t=26.4	Hipox	Subox
TS	1												
SS	0.6937	1											
VZ	0.1596	0.3673	1										
Chla	-0.3065	0.0023	0.0119	1									
PCM	0.4018	0.2005	-0.0702	-0.2422	1								
HSA	0.0929	-0.4500	-0.3684	-0.5129	0.2285	1							
pH=7.75	-0.0007	-0.5306	-0.3506	-0.4531	0.2080	0.9248	1						
Sal=34.3	-0.3480	-0.5893	-0.2340	-0.3331	0.0358	0.7557	0.7543	1					
Sal=34.0	-0.0992	-0.5473	-0.2172	-0.4776	0.1544	0.9427	0.8865	0.8003	1				
s-t=25.0	0.5954	0.0557	-0.1713	-0.5508	0.5220	0.7177	0.6754	0.4427	0.5726	1			
s-t=26.4	0.3452	-0.1441	-0.1479	-0.2790	0.2718	0.5246	0.5626	0.3553	0.4025	0.5638	1		
Hipox	-0.2676	-0.5703	-0.3480	-0.4151	0.1547	0.7777	0.7027	0.9146	0.8437	0.4293	0.3506	1	
Subox	-0.1523	-0.4125	-0.1955	-0.1493	0.0581	0.3034	0.3304	0.3727	0.3211	0.2699	0.1970	0.3525	1

Crucero 1203

	TS	SS	VZ	Chla	PCM	HSA	pH=7.75	Sal=34.3	Sal=34.0	s-t=25.0	s-t=26.4	Hipox	Subox
TS	1												
SS	0.5015	1											
VZ	-0.3337	-0.0891	1										
Chla	-0.4716	-0.0147	0.3083	1									
PCM	0.5871	0.4105	-0.0749	-0.2742	1								
HSA	0.3807	-0.4022	-0.5302	-0.5921	0.1463	1							
pH=7.75	0.3741	-0.4064	-0.4732	-0.5620	0.0942	0.9546	1						
Sal=34.3	0.1582	-0.4235	-0.5184	-0.3783	-0.1252	0.7855	0.7808	1					
Sal=34.0	0.2826	-0.4812	-0.4916	-0.5631	0.0240	0.9432	0.9292	0.8920	1				
s-t=25.0	0.6387	-0.1868	-0.4725	-0.6263	0.4082	0.8166	0.8227	0.6922	0.8033	1			
s-t=26.4	0.5120	-0.2922	-0.3749	-0.6616	0.2442	0.8877	0.8476	0.6772	0.8239	0.8179	1		
Hipox	0.2438	-0.4032	-0.6097	-0.4952	-0.0037	0.8918	0.8516	0.9139	0.9250	0.7126	0.7620	1	
Subox	0.0739	-0.2078	-0.3416	-0.2430	-0.0321	0.4186	0.4244	0.5376	0.5354	0.3616	0.3056	0.5378	1

Crucero 1302

	<i>TS</i>	<i>SS</i>	<i>VZ</i>	<i>Chla</i>	<i>PCM</i>	<i>HSA</i>	<i>pH=7.75</i>	<i>Sal=34.3</i>	<i>Sal=34.0</i>	<i>s-t=25.0</i>	<i>s-t=26.4</i>	<i>Hipox</i>	<i>Subox</i>
TS	1												
SS	0.4161	1											
VZ	0.7117	0.1716	1										
Chla	-0.3026	-0.3720	-0.0576	1									
PCM	-0.5587	0.0910	-0.6068	-0.0763	1								
HSA	0.1858	-0.5527	0.3283	0.1281	-0.4072	1							
pH=7.75	0.0156	-0.7547	0.2583	0.3673	-0.5099	0.8696	1						
Sal=34.3	-0.2451	-0.7736	0.0344	0.5506	-0.2952	0.5703	0.7749	1					
Sal=34.0	-0.2292	-0.8800	0.0615	0.3588	-0.3433	0.8040	0.9048	0.8153	1				
s-t=25.0	0.5579	-0.2467	0.7104	0.0633	-0.6380	0.7617	0.7084	0.3402	0.4881	1			
s-t=26.4	0.6339	-0.0283	0.7055	-0.1760	-0.5585	0.7250	0.5523	0.1197	0.2936	0.8854	1		
Hipox	-0.0739	-0.7044	0.1779	0.2671	-0.2795	0.7031	0.8180	0.9044	0.7820	0.5072	0.3723	1	
Subox	-0.1660	0.0025	-0.1696	0.2087	-0.1290	-0.4058	-0.1921	0.0746	-0.2024	-0.3011	-0.2829	-0.1680	1

Crucero 1305

	<i>TS</i>	<i>SS</i>	<i>VZ</i>	<i>Chla</i>	<i>PCM</i>	<i>HSA</i>	<i>pH=7.75</i>	<i>Sal=34.3</i>	<i>Sal=34.0</i>	<i>s-t=25.0</i>	<i>s-t=26.4</i>	<i>Hipox</i>	<i>Subox</i>
TS	1												
SS	0.8388	1											
VZ	0.0248	0.0341	1										
Chla	-0.0621	-0.0670	-0.2379	1									
PCM	-0.2907	-0.0018	-0.3282	0.1266	1								
HSA	-0.1954	-0.4414	0.5429	-0.0769	-0.6690	1							
pH=7.75	-0.2966	-0.5308	0.4938	-0.0395	-0.5664	0.9656	1						
Sal=34.3	-0.5114	-0.7022	0.2272	0.0021	-0.4397	0.8229	0.8842	1					
Sal=34.0	-0.2988	-0.5767	0.4031	-0.0426	-0.5779	0.9693	0.9633	0.8970	1				
s-t=25.0	0.0333	-0.0537	0.7325	0.0659	-0.5730	0.8001	0.7801	0.4894	0.6691	1			
s-t=26.4	-0.2145	-0.2895	0.6327	0.0203	-0.5309	0.8906	0.8702	0.6224	0.8051	0.9233	1		
Hipox	-0.1980	-0.5525	0.2800	-0.1637	-0.6744	0.8893	0.8783	0.8599	0.9256	0.5064	0.6315	1	
Subox	-0.4109	-0.6129	0.1235	0.1561	-0.2479	0.5091	0.5126	0.6462	0.5642	0.3010	0.3405	0.5031	1

Crucero 1412

	<i>TS</i>	<i>SS</i>	<i>VZ</i>	<i>Chla</i>	<i>PCM</i>	<i>Sal=34.3</i>	<i>Sal=34.0</i>	<i>s-t=25.0</i>	<i>s-t=26.4</i>
TS	1								
SS	0.9270	1							
VZ	0.2129	0.2851	1						
Chla	-0.0036	0.2249	0.1904	1					
PCM	0.1883	0.0845	-0.0177	-0.3165	1				
Sal=34.3	-0.8658	-0.9155	-0.1446	-0.4519	0.0056	1			
Sal=34.0	-0.7892	-0.8871	-0.2334	-0.4401	-0.0383	0.9097	1		
s-t=25.0	-0.2421	-0.4502	-0.0445	-0.3898	0.4807	0.5026	0.5236	1	
s-t=26.4	-0.5283	-0.5541	0.0309	-0.3244	0.1189	0.5647	0.5849	0.4805	1

Crucero 1601

	<i>TS</i>	<i>SS</i>	<i>VZ</i>	<i>Chla</i>	<i>PCM</i>	<i>HSA</i>	<i>pH=7.75</i>	<i>Sal=34.3</i>	<i>Sal=34.0</i>	<i>s-t=25.0</i>	<i>s-t=26.4</i>	<i>Hipox</i>	<i>Subox</i>
TS	1												
SS	0.9024	1											
VZ	0.4534	0.5911	1										
Chla	0.2798	0.5740	0.4274	1									
PCM	0.2607	0.0720	-0.1226	-0.3983	1								
HSA	-0.1814	-0.3697	-0.1312	-0.6425	0.1700	1							
pH=7.75	-0.3527	-0.5641	-0.2245	-0.7181	0.3178	0.7657	1						
Sal=34.3	-0.3587	-0.5232	-0.1473	-0.5948	0.0331	0.6878	0.7374	1					
Sal=34.0	-0.6805	-0.7920	-0.5294	-0.5770	0.0397	0.6003	0.6499	0.5846	1				
s-t=25.0	0.4430	0.1573	0.1773	-0.4924	0.6034	0.3921	0.4280	0.1944	-0.0967	1			
s-t=26.4	0.4046	0.2532	0.0271	-0.1629	0.1228	0.1881	-0.1454	-0.1102	-0.1432	0.4037	1		
Hipox	-0.3944	-0.5499	-0.2023	-0.5844	0.1109	0.7713	0.8260	0.8835	0.6036	0.1601	-0.0973	1	
Subox	0.0067	0.0919	-0.0166	0.0927	0.0615	-0.0117	-0.1112	-0.0097	0.1163	-0.1087	0.2085	0.0029	1

Crucero 1604

	<i>TS</i>	<i>SS</i>	<i>VZ</i>	<i>Chla</i>	<i>PCM</i>	<i>HSA</i>	<i>pH=7.75</i>	<i>Sal=34.3</i>	<i>Sal=34.0</i>	<i>s-t=25.0</i>	<i>s-t=26.4</i>	<i>Hipox</i>	<i>Subox</i>
TS	1												
SS	0.4344	1											
VZ	-0.1014	0.2860	1										
Chla	-0.4037	0.2245	0.2052	1									
PCM	-0.2883	-0.5889	-0.2247	-0.1695	1								
HSA	0.4141	-0.3129	-0.5783	-0.5432	0.3145	1							
pH=7.75	0.3277	-0.3865	-0.5640	-0.4975	0.3922	0.9579	1						
Sal=34.3	-0.1814	-0.5820	-0.0744	-0.4813	0.5565	0.3125	0.3681	1					
Sal=34.0	0.1723	-0.4485	-0.5881	-0.4834	0.4589	0.8992	0.8829	0.5043	1				
s-t=25.0	0.4051	-0.3468	-0.5507	-0.5714	0.3460	0.9595	0.9431	0.2745	0.8402	1			
s-t=26.4	0.3578	-0.2269	-0.4488	-0.4786	0.2326	0.9469	0.9044	0.2533	0.8357	0.9237	1		
Hipox	0.0213	-0.5270	-0.2175	-0.6074	0.5837	0.6581	0.7040	0.7918	0.7376	0.6271	0.6336	1	
Subox	-0.1505	0.0225	0.1322	-0.1595	-0.2739	-0.0835	-0.0420	0.2024	0.0373	-0.1353	-0.0015	0.1882	1