



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Comportamiento ecológico del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia según las variaciones ambientales presentadas durante la década 2004-2012

José Manuel Gutiérrez-Salcedo

Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR
Santa Marta D. T. C. H., Colombia

2019

Comportamiento ecológico del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia según las variaciones ambientales presentadas durante la década 2004-2012

José Manuel Gutiérrez-Salcedo

Tesis de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:
Doctorado en Ciencias – Biología

Director (a):

Dr. *rer. nat.* Néstor Hernando Campos Campos

Línea de Investigación:

Historia natural y Sistemática y taxonomía de invertebrados y vertebrados marinos

Grupo de Investigación:

Fauna marina de Colombia, biodiversidad y usos

Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR
Santa Marta D. T. C. H., Colombia

2019

Quiero dedicar este trabajo a mi familia.

*Literalmente sin ellos nunca hubiese podido
culminar.*

Los amo.

Agradecimientos

Agradezco a las diferentes entidades e investigadores que colaboraron y apoyaron en los diferentes procesos requeridos para formular, ejecutar y finalizar el presente trabajo doctoral. En particular hago hincapié en con:

(1) La Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe porque me permitió realizar el doctorado y me apoyó en diferentes etapas de creación, ejecución y finalización. Quiero destacar la colaboración de Ana Milena Cárdenas por todo el apoyo administrativo y de intermediación con la Universidad, a los profesores de la sede de Santa Marta Sven Zea y Arturo Acero por colaborarme a enfocarme y resolver inquietudes en aras de lograr el objetivo y a Néstor Campos, que aparte de ser mi director de tesis, me dio la completa libertad y sin restricciones para crear esta investigación, pero a su vez siempre me mantuvo enfocado para no salirme del camino planteado.

(2) El Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR porque me facilitó el laboratorio y todo el material de trabajo necesario para trabajar las muestras de zooplancton.

(3) El departamento de Biología de La Universidad del Valle porque me permitieron utilizar las muestras de zooplancton que tienen a su cargo y que hacen parte del proyecto ERFEN. Dentro de este departamento resalto al profesor Alán Giraldo porque me facilitó todo el proceso administrativo y confió en mi para poder trabajar las muestras por fuera de la Universidad, con lo que pude trabajar más fácil y rápidamente.

(4) El Museo de Historia Natural Marina de Colombia – MAKURIWA, que hace parte del Invemar porque me facilitó las instalaciones para poder salvaguardar las muestras adecuadamente mientras se realizó el trabajo, así como el uso de sus laboratorios para lograr realizar parte de los procesos de identificación de las muestras. Quiero resaltar la colaboración de todos mis compañeros del museo porque estuvieron atentos a cualquier requerimiento y en especial a la investigadora Adibe Cardenas que me enseñó todos los secretos taxonómicos de los poliquetos holoplanctónicos

para su correcta identificación, así como en la identificación de parte del material y verificación de mis identificaciones.

(5) La Organización de Investigación Científica e Industrial de la Mancomunidad de Australia – CSIRO porque me acogió en sus instalaciones para adelantar parte de mi trabajo. Resalto la colaboración del profesor Anthony Richardson porque me encaminó en la búsqueda de nuevas perspectivas para trabajar y fortalecer mi investigación, así como en el apoyo para el aprendizaje de nuevas técnicas y visión global de área de la ciencia en la que está enmarcado este trabajo. También quiero agradecer al investigador Julián Uribe-Palomino porque me apoyo técnicamente en todo momento durante la estancia, facilitándome herramientas y enseñándome las actividades similares que ellos realizan y que pudieran tener relación con mi proyecto de tesis. Adicionalmente estuvo pendiente del desarrollo del documento y me apoyó científicamente en la resolución de inquietudes que tuve durante el proceso.

(6) El grupo de Investigación Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad – XIUÂ del departamento de Biología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia en Tunja, Boyacá por recibirme en sus instalaciones y permitirme usar su laboratorio, en especial la ultramicrobalanza. Quiero resaltar al profesor Yimy Herrera-Martínez y a la estudiante Isabella González porque fueron los que me facilitaron el laboratorio y agilizaron los procesos administrativos para evitarme contratiempos. Adicionalmente estuvieron presentes durante el proceso dentro de los laboratorios, enseñándome el uso de los equipos y apoyándome con las necesidades técnicas que tuve durante la estancia.

(7) El programa de Biología de la Universidad de Cartagena por recibirme y permitir que el profesor Gabriel Navas-S. me orientara en la estructuración inicial del documento de tesis, así como en indicarme las diferentes posibilidades que tenía para poder escribir el documento.

(8) Por último menciono a COLCIENCIAS y al Consejo Profesional de Biología porque me otorgaron becas de estudio, lo que me permitió desarrollar diferentes actividades y procesos de la investigación.

Resumen

Comportamiento ecológico del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia según las variaciones ambientales presentadas durante la década 2004-2012.

La variabilidad climática ha ocasionado cambios notorios en el medio ambiente. Esto ha traído como consecuencia que los organismos tengan que adaptarse continuamente. En algunos casos, las adaptaciones han ocasionado cambios negativos en la estructura y dinámica de los ecosistemas. Por este motivo se han estudiado las diferentes adaptaciones y respuestas de los organismos. Se ha encontrado que cambian de tamaño corporal debido a las condiciones ambientales, principalmente por la temperatura. Sin embargo, los estudios se han enfocado en latitudes medias y altas, sobre la región costera, con condiciones de El Niño, enfocado en crustáceos y estudiando un solo nivel de organización ecológica a la vez. Por esta razón, se evaluó el comportamiento del zooplankton oceánico de la región tropical en tres niveles de organización ecológica durante un periodo dominado por el enfriamiento de las aguas.

Se estableció como área de estudio la región oceánica de la Cuenca del Pacífico de Colombia. Para establecer las condiciones ambientales, se utilizaron bases de datos de frecuencia mensual de las variables ambientales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila obtenidas a partir de imágenes satelitales. Las muestras de zooplankton fueron recolectadas anualmente durante el segundo semestre entre 2004 y 2012 en ocho estaciones. Adicionalmente, entre 2007 y 2009 se obtuvieron muestras en el primer semestre. Para hacer los análisis a nivel de especie, se identificaron y obtuvieron las biomásas de las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea. Con esta información se determinaron relaciones entre la biomasa de los copépodos y las variables ambientales (temperatura y concentración de clorofila). Además, se determinó cómo pudo influir la variabilidad climática a estas relaciones. Para hacer los análisis poblacionales se separaron, identificaron y cuantificaron las especies de los poliquetos holoplanctónicos. Los valores de densidad poblacional de cada especie fueron relacionados con la variabilidad climática y las condiciones ambientales. También se correlacionaron las densidades poblacionales con la temperatura, salinidad y concentración de clorofila. Por último, para realizar los análisis

comunitarios, se escaneó una porción de cada muestra para obtener y cuantificar el biovolumen de cada individuo. A partir de esta información se realizó un análisis de espectro de tamaño con los diferentes ensamblajes recolectados entre 2007 y 2010, correlacionándolos con la variabilidad climática y las variables ambientales.

A nivel de especie, seis de las siete especies de copépodos presentaron una relación directa con la temperatura y concentración de clorofila, aumentando sus tamaños con el incremento de los valores ambientales. Solo *Subeucalanus pileatus* presentó una relación negativa con la temperatura. Las relaciones más fuertes se presentaron entre el tamaño corporal y la concentración de clorofila. En ambos tipos de relaciones, la variabilidad climática moduló negativamente estas respuestas: El Niño cambió la relación tamaño-clorofila, mientras que La Niña cambió la relación tamaño-temperatura. A nivel poblacional, las densidades de los poliquetos holoplanctónicos no fueron afectadas por condiciones geográficas, pero sí por la variabilidad climática en el que *Lopadorrhynchus brevis* y *L. henseni* aumentaron las densidades poblacionales con la condición de El Niño. También se observó una relación directa entre la frecuencia de aparición y la amplitud de los rangos ambientales. Por otro lado, la temperatura fue la variable que más influyó directamente las densidades poblacionales. En cuanto al nivel de comunidad, la abundancia estuvo correlacionada con la variabilidad climática. Sin embargo, la estructura y dinámica trófica de los ensamblajes no fueron influenciadas negativamente por las condiciones ambientales y la variabilidad climática.

Estos resultados permitieron inferir que, en la región oceánica tropical los organismos están siendo afectados por las condiciones ambientales y la variabilidad climática en forma diferente a lo registrado en latitudes altas. Posiblemente se deba a la poca fluctuación de las variables espaciotemporales y a las adaptaciones de las especies estudiadas. También se pudo determinar que a medida que se sube en los niveles de organización ecológica, la influencia de la variabilidad climática es menor. Posiblemente se deba a las diferentes y contrastantes respuestas de las especies que, al sumarse en términos comunitarios, podrían estar neutralizándose. Por último, El Niño es la condición climática que afecta más la respuesta de los organismos debido a que genera los cambios ambientales más drásticos y cercanos al límite ecológico de la mayoría de las especies.

Palabras clave: variabilidad climática, cuenca del Pacífico de Colombia, zooplancton oceánico, Eucalanidae, poliquetos holoplanctónicos, espectro de tamaño.

Abstract

Ecological behavior of the oceanic mesozooplankton of the Pacific basin of Colombia according to the environmental variations presented during the decade 2004-2012.

The climate variability has caused notorious changes in the environment. This has resulted in organisms having to adapt continuously. In some cases, adaptations have caused negative changes in the structure and dynamics of ecosystems. For this reason, the different adaptations and responses of the organisms have been studied. It has been found that organisms change body size due to environmental conditions, mainly because of temperature. However, studies have focused on middle and high latitudes, on the coastal region, with El Niño conditions, using crustaceans as biological models and studying only one level of ecological organization at the same time. Therefore, behaviour of the oceanic zooplankton of the tropical region was evaluated in three levels of ecological organization during a period dominated by the cooling of the waters.

The oceanic region of the Pacific Basin of Colombia was chosen as the study area. To establish the environmental conditions, databases of monthly frequency of the environmental variables of temperature, salinity and chlorophyll concentration obtained from satellite images were used. The zooplankton samples were collected annually during the second semester of 2004 to 2012 in eight stations. Additionally, between 2007 and 2009, samples were obtained in the first semester. To make the analyses at the species level, the copepod species of the Eucalanoidea family were identified and their biomasses were obtained. With this information, correlations were determined between the copepod biomass and the environmental variables (temperature and chlorophyll concentration). In addition, it was determined how climate variability could influence these relations. To make the population analyses, the species of the holoplankton polychaetes were separated, identified and quantified. The population density values of each species were related to climate variability and environmental conditions. Population densities were also correlated with temperature, salinity and chlorophyll concentration. Finally, to carry out the community analyses, a

portion of each sample was scanned to obtain and quantify the biovolume of each individual. Based on this information, a size spectrum analysis was carried out with the different assemblages collected between 2007 and 2010, correlating them with climate variability and environmental variables.

At the species level, six of the seven species of copepods presented a direct relations with the temperature and concentration of chlorophyll, increase their sizes with the rise the environmental values up. Only *Subeucalanus pileatus* showed a negative relation with temperature. The strongest relation were between body size and chlorophyll concentration. In both types of relations, climatic variability negatively modulated these responses: El Niño changed the size-chlorophyll relation, while La Niña changed the size-temperature relation. At the population level, the densities of the holoplankton polychaetes were not affected by geographical conditions, but due to climate variability in which *Lopadorrhynchus brevis* and *L. henseni* increased population densities with the El Niño condition. A direct relation was also observed between the frequency of appearance and the amplitude of the environmental ranges. Furthermore the temperature was the variable most directly influenced population densities. Regarding the level of community, the abundance was correlated with the climate variability. However, the structure and trophic dynamics of the assemblages were not negatively influenced by environmental conditions and climate variability.

These results allowed us to infer that in the tropical ocean region, organisms are being affected by environmental conditions and climate variability in a different way than that registered in high latitudes. Possibly due to the low fluctuation of spatial variables and the adjustments of the species studied. It was also determined as the level of ecological organization increases, the influence of climate variability is less. Probably this is due to the different and contrasting responses of the species that, when added together in community terms, could be neutralizing. Finally, El Niño is the climate condition that most affects the response of organisms because it generates the most drastic environmental changes close to the ecological limit of most species.

Keywords: climate variability, Pacific Basin of Colombia, oceanic zooplankton, Eucalanidae, holoplankton polychaetes, size spectrum.

Contenido

	Pág.
Agradecimientos.....	VII
Resumen.....	IX
Abstract	XI
Lista de figuras.....	XV
Lista de tablas.....	XVIII
Lista de anexos	XXI
1. Introducción	1
2. Área de estudio	7
3. Métodos generales.....	11
3.1 Información previa.....	11
Cruceros y estaciones.....	11
Variables ambientales.....	12
Material biológico.....	13
3.2 Trabajo de laboratorio.....	14
Material biológico.....	14
3.3 Análisis de datos.....	17
Codificación y tabulación de los datos.....	17
4. Respuesta del cambio del tamaño corporal de las especies de la superfamilia Eucalanoidea ante la variabilidad climática en la región tropical	19
4.1 Introducción	19
4.2 Métodos	22
4.3 Resultados	25
4.4 Discusión.....	35
5. Patrones de distribución y densidad poblacional de poliquetos holoplanctónicos de la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2004 – 2012.....	43

5.1	Introducción	43
5.2	Métodos.....	46
5.3	Resultados	47
5.4	Discusión.....	57
6.	Espectro de tamaño de la comunidad del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2007 – 2010.....	63
6.1	Introducción	63
6.2	Métodos.....	66
6.3	Resultados	69
6.4	Discusión.....	77
7.	Conclusiones	89
8.	Bibliografía	93
9.	Anexos.....	111

Lista de figuras

	Pág.
Figura 2-1 Distribución espacial promedio de la temperatura superficial en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, <i>et al.</i> (2016).	9
Figura 2-2 Distribución espacial promedio de la salinidad superficial en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, <i>et al.</i> (2016).	9
Figura 2-3 Distribución espacial promedio de la precipitación en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, <i>et al.</i> (2016).	10
Figura 3-1 Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo. Delimitación de las regiones (números en romano) conformadas por Cabarcas-Mier (2017) en la cuenca del Pacífico Oriental Tropical según series de tiempo de la temperatura superficial.....	11
Figura 4-1 Caracterización general de la temperatura superficial del área de estudio. a. Promedio de temperatura mensual; b. Promedio de temperatura por estación de muestreo. El momento de muestreo está representado por los círculos rojos (mes de muestreo) y círculos naranjas (tres meses anteriores al muestreo). Barras: desviación estándar.....	26
Figura 4-2 Caracterización general de la concentración de clorofila superficial del área de estudio. a. Promedio de la concentración de clorofila mensual; b. Promedio de la concentración de clorofila por estación de muestreo. El momento de muestreo está representado por los círculos verdes oscuros (mes de muestreo) y círculos verdes claros (tres meses anteriores al muestreo). Barras: desviación estándar.....	27
Figura 4-3 Variabilidad climática presentada durante el periodo de estudio. a. Valores del Índice de Oscilación Sur - IOS anuales; b. Valores del IOS por momento de muestreo. Color azul: valores positivos (La Niña); Color rojo: valores negativos (El Niño); Línea punteada: límite superior de periodo neutral; Línea cortada: límite superior de una influencia leve; Línea continua: límite superior de una influencia moderada y límite inferior de una influencia fuerte.	27
Figura 4-4 Tamaños de las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea. a. Longitud total; b. biomasa seca.	28
Figura 4-5 Promedio e intervalo de confianza (95%) por especie del porcentaje de cambio de tamaño corporal por cada grado centígrado (rojo) y por cada cien microgramos por metro cúbico (verde). Líneas discontinuas equivalen al promedio general por cada variable ambiental. S.pil: <i>Subeucalanus pileatus</i> ; S.subc: <i>Subeucalanus subcrassus</i> ; S.subt: <i>Subeucalanus subtenuis</i> ;	

R.ros: *Rhincalanus rostrifrons*; **R.nas:** *Rhincalanus nasutus*; **P.att:** *Pareucalanus attenuatus*; **E.ine:** *Eucalanus inermis*..... ¡Error! Marcador no definido.

Figura 4-6 Proporción de momentos muestreados que afectaron la relación entre el tamaño corporal con las variables ambientales..... 33

Figura 5-1 Representación gráfica de los análisis multivariados no paramétricos a partir de los datos de las variables ambientales. **a.** Cluster y nMDS; **b.** Grupos conformados en un mapa geográfico..... 48

Figura 5-2 Representaciones gráficas de la temperatura por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjas de tonalidades rojas), La Niña (franjas de tonalidades azules) y neutrales (franjas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delineadas indican periodos de disminución de la variable..... 48

Figura 5-3 Representaciones gráficas de la salinidad por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjas de tonalidades rojas), La Niña (franjas de tonalidades azules) y neutrales (franjas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delineadas indican periodos de disminución de la variable..... 49

Figura 5-4 Representaciones gráficas de la concentración de clorofila por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjas de tonalidades rojas), La Niña (franjas de tonalidades azules) y neutrales (franjas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delineadas indican periodos de disminución de la variable..... 50

Figura 5-5 Proporciones (%) de los atributos biológicos de los poliquetos holoplanctónicos cuantificados durante el periodo 2004-2012. **a.** Frecuencia de aparición; **b.** Densidad poblacional. **A.p.:** *Alciopina parasítica*; **K.l.:** *Krohnia lepidota*; **P.a.:** *Plotohelmis alata*; **P.ca.:** *Plotohelmis capitata*; **R.g.:** *Rhynchonereella gracilis*; **R.m.:** *Rhynchonereella moebii*; **R.p.:** *Rhynchonereella petersii*; **L.b.:** *Lopadorrhynchus brevis*; **L.h.:** *Lopadorrhynchus henseni*; **L.k.:** *Lopadorrhynchus krohnii*; **M.g.:** *Maupasias gracilis*; **P.cu.:** *Pedinosoma curtum*; **P.l.:** *Pelagobia longicirrata*; **P.p.:** *Phalacrophorus pictus*..... 51

Figura 5-6 Promedio de densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos cuantificados durante el periodo 2004-2012..... 53

Figura 5-7 Representación gráfica de la densidad poblacional de dos especies de poliquetos holoplanctónicos con significancia estadística a partir de las pruebas de Kruskal-Wallis..... 55

Figura 5-8 Rangos de las variables ambientales en las que se recolectaron ejemplares de las especies de poliquetos holoplanctónicos en la cuenca del Pacífico de Colombia durante 2004-2012. **n:** número de estaciones; la equis (**x**) es el promedio de temperatura..... 55

Figura 5-9 Relación entre las variables ambientales y la densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos con significancia estadística a partir de las pruebas de correlación... 56

Figura 6-1 Representación gráfica en el tiempo de las diferentes variables ambientales y biológicas durante el periodo de estudio. Líneas verticales equivalen al mes de muestreo.	71
Figura 6-2 Promedios y desviaciones estándar de los atributos ecológicos obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño durante el periodo de estudio.	72
Figura 6-3 Distribución proporcional de la abundancia por clase de tamaños en cada una de las estaciones muestreadas durante el periodo 2007 – 2010. El orden de las gráficas corresponde a la ubicación espacial dentro del área de estudio.	72
Figura 6-4 Representación gráfica del espectro de tamaño de cada una de las estaciones muestreadas durante el periodo 2007 – 2010. El orden de las figuras corresponde a la ubicación espacial de las estaciones en el área de estudio. Prob(s≥S) : es la probabilidad que la talla (s) de un individuo tomada al azar sea más grande que el umbral de la talla (S).	74
Figura 6-5 Ejemplo de ensamblajes del mesozooplancton de la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia obtenidos entre 2007 y 2010. a. Sección de un ensamblaje con alta proporción de organismos grandes (E81-I-2008). b. Sección de un ensamblaje sin organismos de tamaños grandes (E075-II-2010). La escala equivale a 1 mm.	81

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 3-1 Fuentes de datos oceanográficos, climático y biológico utilizados para el presente estudio. TSM: temperatura superficial del mar; SSM: salinidad superficial del mar; CSM: concentración de clorofila superficial del mar; Ab. Fito: abundancia total de fitoplancton; IOS: Índice de Oscilación Sur. (): no tienen unidades.	12
Tabla 3-2 Ecuaciones para determinar la biomasa de las especies de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea. n: número de individuos; r_a²: coeficiente de correlación ajustado; N: prueba de normalidad; A: prueba de autocorrelación; H: prueba de homocedasticidad. Log: logaritmo base 10; BH: biomasa húmeda (mg); BS: biomasa seca (mg); LT: longitud total (mm); LP: longitud del prosoma (mm). * Valores p de las pruebas significativos (p > 0,05).	17
Tabla 4-1 Escala de influencia de la variabilidad climática a partir de los valores del Índice de Oscilación Sur – IOS.	23
Tabla 4-2 Valores promedio (X) y desviación estándar (D.E.) de la longitud total y biomasa seca de las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea.	29
Tabla 4-3 Promedio por especie y desviación estándar del porcentaje de cambio de tamaño (biomasa seca) por cada grado centígrado (temperatura) y por cada cien microgramos por metro cúbico (concentración de clorofila). n: número de estaciones en las que se encontraron las especies en cinco o más periodos muestreados.	30
Tabla 4-4 Correlación entre las variables ambientales y el tamaño corporal a partir de las regresiones lineales. n: número de estaciones en las que se encontraron las especies en cinco o más periodos muestreados, X: promedio del coeficiente de correlación, D.E.: desviación estándar, C.V.: coeficiente de variación. Todos los valores están expresados en términos de porcentaje (%).	31
Tabla 4-5 Porcentajes promedio de afectación en la influencia de la relación (r ²) entre el tamaño corporal y las variables ambientales, y el porcentaje de cambio del tamaño corporal (%ΔBs) por cada unidad de aumento de las variables ambientales.	33
Tabla 4-6 Tendencia del tamaño corporal según la media de la regresión lineal por variable ambiental y por especie en los momentos que influenciaron las relaciones. Valores negativos indican un menor tamaño a los esperado. Valores positivos indican un mayor tamaño a lo esperado. El número de símbolos por momento de muestreo indican el número de regresiones del que fueron obtenidas.	34
Tabla 5-1 Valores-p de la prueba de Kruskall-Wallis para determinar si existen diferencias de las densidades poblacionales de las especies de poliquetos holoplanctónicos entre sectores (norte,	

central y sur) y por la variabilidad climática (El Niño – No, La Niña – Na y Neutral – N). * valor-p < 0.05. ** valor-p < 0.017 para la prueba post-hoc de Dunn.	54
Tabla 5-2 Correlaciones entre la densidad poblacional y las variables ambientales. L: datos transformados con logaritmo en base diez para obtener la normalidad; D: densidad poblacional; T: temperatura; S: salinidad; C: concentración de clorofila; P: prueba de Pearson; S: prueba de Spearman; * p < 0.1; ** p < 0.05.	56
Tabla 6-1 Análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas y la prueba posterior de Tukey. A: abundancia del ensamblaje (ind/m ³); r²: coeficiente de correlación del espectro; P: pendiente del espectro de tamaño; Nt: nivel trófico de cada ensamblaje; D: diversidad de Shannon-Weiner; E: equitatividad de Pielou; C: clase de tamaño. * valor-p < 0.10; ** valor-p < 0.05.	75
Tabla 6-2 Correlación de Spearman de las variables ambientales y los atributos ecológicos obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño. T: temperatura (°C); S: salinidad (); C: concentración de clorofila (mg/m ³); D/D: índice diatomea/dinoflagelado; A: abundancia de cada ensamblaje (ind/m ³); r²: coeficiente de correlación del espectro de tamaño; P: pendiente del espectro de tamaño; Nt: nivel trófico de cada ensamblaje; D: diversidad de Shannon-Weiner; E: equitatividad de Pielou. * valor-p < 0.10; ** valor-p < 0.05.	76

Lista de anexos

	Pág.
Anexo A Listado de referencias bibliográficas indexadas referentes a la comunidad planctónica de la Cuenca del Pacífico de Colombia.....	111
Anexo B Información de colecta de las estaciones seleccionadas. El identificador de la muestra (ID.) Es la unión del número de la estación, el semestre del año muestreado y el año muestreado.....	117
Anexo C Información original de las muestras utilizadas para el presente estudio. ID: identificador de la muestra.....	121
Anexo D Grupos funcionales de las especies de la superfamilia Eucalanoidea encontradas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el 2004 y 2012.	125
Anexo E Distribución espacial y temporal de la longitud total y la biomasa seca de las especies de la superfamilia Eucalanoidea encontradas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el periodo 2004 y 2012.....	137
Anexo F Relación entre las variables ambientales temperatura y concentración de clorofila y el tamaño corporal medido en biomasa seca de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia entre 2004 y 2012.	141
Anexo G Valores de la relación entre las variables ambientales y el tamaño corporal de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el periodo 2004 y 2012.	155
Anexo H Análisis de la distancia de Cook a las regresiones que presentaron cinco o más momentos de muestreo. Valores en negrita: puntos que influyeron en las regresiones; *: significancia estadística (Prueba T) por debajo de 0.05; ** significancia estadística (Prueba T) por debajo de 0.1; I: influencia de la variable ambiental sobre la biomasa seca de los copépodos; %ΔBs: porcentaje de cambio de la biomasa seca por cada unidad de las variables ambientales (Temperatura: °C; Concentración de clorofila: 100 µg/m ³); S.C.: valores obtenidos sin eliminación de ningún punto influyente; C.C.: valores obtenidos con la eliminación de los puntos influyentes.....	159
Anexo I Densidad poblacional (ind/100 m ³) de los poliquetos holoplanctónicos encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática del al 2004 al 2012.....	163

Anexo J Clasificación por tamaño de clases para los ensamblajes de zooplancton. La distribución se realizó a partir del tamaño del organismo más pequeño. El ancho de cada clase corresponde al valor superior de la clase anterior multiplicado el logaritmo de dicho valor más 0.5 unidades. 165

Anexo K Atributos ecológicos obtenidos a partir del espectro de tamaño. La constante c y el coeficiente de correlación provienen de la regresión de la función de Pareto tipo I. La pendiente es la multiplicación de la constante c por -1 . La diversidad y la equitatividad están basadas en los índices de Shannon-Weiner y Pielou respectivamente. 167

1. Introducción

A partir de la industrialización y globalización se ha venido modificando aceleradamente el clima del planeta (Beaugrand *et al.* 2013, Christensen *et al.* 2013). Esto se ha reflejado en cambios de intensidad, así como en los tiempos de duración y periodos de aparición de los diferentes eventos y fenómenos climáticos (p.ej. El evento de El Niño-Oscilación del Sur - ENOS) (Fielder *et al.* 1991, Gómez *et al.* 2019). La consecuencia oceanográfica se ha estado evidenciando en aumentos de temperatura, disminución del pH superficial, cambios bruscos de salinidad y de los tiempos de ciclos de mareas, aumento del nivel del mar, entre otros aspectos (Schallenberg *et al.* 2003, Brucet-Balmaña *et al.* 2009, 2010, Gómez *et al.* 2019).

La consecuencia ecológica a esta variabilidad climática actual es una adaptación continua de los organismos (Poloczanska *et al.* 2016, Vargas *et al.* 2017). Esto ha condicionado un reacomodo de la estructura y dinámica de las diferentes poblaciones y comunidades biológicas (Brose *et al.* 2016, Bowler *et al.* 2017, Lindmark *et al.* 2018, Xu *et al.* 2019), impactando el estado de todos los ecosistemas marinos, que en ciertos casos ha sido negativo (Stachowicz *et al.* 2002, Poloczanska *et al.* 2016). Esta situación ha permitido considerar que algunas poblaciones y comunidades marinas actuales son completamente nuevas y diferentes a las que existieron siglos atrás, con propiedades y atributos ecológicos diferentes (Lurgi *et al.* 2012, Blois *et al.* 2013, Barceló *et al.* 2016).

Dentro de las principales adaptaciones de los organismos a la variabilidad climática se encuentran: (1) ampliación y desplazamiento de los rangos de distribución geográfica, principalmente de las especies tropicales de grandes tallas y con buena movilidad, lo que se ha denominado tropicalización; (2) modificación de los ciclos biológicos, principalmente en los tiempos ontogénicos o de reproducción; y (3) cambio en el tamaño corporal de los organismos para evitar pérdidas energéticas y optimizar los procesos biológicos según las condiciones climáticas presentes (Richardson 2008, Gardner *et al.* 2011, Garzke *et al.* 2015).

Cada especie presenta una respuesta e intensidad diferente de adaptación e inclusive, dentro de la misma especie pueden existir diferencias según la región geográfica y condiciones ambientales. A su vez, las propiedades de retroalimentación (nivel poblacional) y de resiliencia (nivel comunitario), al depender en gran medida de las condiciones ambientales y ecológicas del momento, ocasionan que las adaptaciones de los organismos puedan o no transmitirse a sus poblaciones y comunidades, variando las respuestas e intensidades finales en cada uno de los niveles de organización a la variabilidad climática (Daufresne *et al.* 2009, Ohlberger 2013). Por esta razón, es esencial conocer la mayor cantidad de respuestas en diferentes áreas geográficas, condiciones ambientales y número de especies para tener una mejor base de conocimiento que permita mejorar los modelos predictivos como los del cambio climático y así poder actuar de forma más idónea, generando mejores decisiones y soluciones.

De las tres adaptaciones de los organismos a la variabilidad climática descrita anteriormente, el presente trabajo se enfocó en el cambio de tamaño corporal y sus efectos a nivel de especie, poblacional (e.d. medido en la densidad poblacional) y comunitario (e.d. medido en la abundancia y espectro de tamaño). El tamaño corporal es un atributo ecológico muy importante porque se ha demostrado que controla el metabolismo de los organismos (Brown *et al.* 2004). Esto quiere decir que regula la demanda de los recursos presentes en el ambiente y restringen su uso para la supervivencia y salud de los organismos. Por esta razón casi todas las actividades biológicas (p.ej. producción de biomasa, natalidad y mortalidad, crecimiento ontogénico, reproducción, crecimiento y densidad poblacional, interacciones interespecíficas, diversidad de especies) pueden ser virtualmente predichas a partir de este atributo ecológico (Brown *et al.* 2004, 2007, Marquet *et al.* 2004, Savage *et al.* 2004). De allí la importancia de poder conocer cómo se adaptan los organismos en cuanto al tamaño corporal.

El cambio del tamaño corporal ha podido ser correlacionado en la mayoría de los casos a los cambios de temperatura del agua, por lo que ésta es considerada como la variable ambiental que más efecto tiene sobre los organismos marinos (Gardner *et al.* 2011, Forster *et al.* 2012, Horne *et al.* 2017). Otras variables que han sido correlacionados en un menor grado y en circunstancias locales al cambio del tamaño corporal son la salinidad (Horne *et al.* 2015), el oxígeno disuelto (Levin 2003, Horne *et al.* 2017), y la calidad y cantidad del alimento disponible (Huston & Wolverson 2011).

Éstas en la mayoría de los casos son dependientes de la temperatura (Hirst & Bunker 2003, Horne *et al.* 2016).

En términos generales la relación entre el tamaño corporal con la temperatura ha sido inversa (Horne *et al.* 2016, Lindmark *et al.* 2018, Parés-Escobar *et al.* 2018). Esto quiere decir que cuando se aumenta la temperatura del agua, el tamaño disminuye. Sin embargo, existen casos en el que la relación es directamente proporcional (equivalentes a menos del 10% de todos los trabajos descritos) (p.ej. Horne *et al.* 2015, 2016, Parés-Escobar *et al.* 2018). Todos los estudios han obtenido sus datos tanto en laboratorio como en campo, concentrándose la mayoría en las regiones costeras del hemisferio Norte perteneciente al rango latitudinal de la región templada. Muy pocos estudios se han realizado en la región polar; para el hemisferio Sur, los pocos estudios generados siguen el mismo patrón de ubicación geográfica (ver Horne *et al.* 2016, 2017).

La relación entre el tamaño corporal y, la densidad poblacional y abundancia de comunidades está condicionada por los procesos metabólicos de reproducción y crecimiento (Brown *et al.* 2004), cuando las especies son más pequeñas, tienden a reproducirse y crecer más rápidamente por la eficiencia energética, lo que conlleva a una población con mayor número de organismos. Esto a su vez estructura las comunidades; la organización natural es que se presentan muchos organismos pequeños, disminuyendo exponencialmente al aumentar el tamaño corporal (Vidondo *et al.* 1997). Cambios en el tamaño de las especies debido a la temperatura u otros factores ambientales y bióticos se podría reflejar en aumentos o disminuciones de las densidades poblacionales y a su vez en una reestructuración en la organización de tamaños de las comunidades (Ohlberger 2013).

Sin embargo, la provincia oceánica y la región tropical no han sido estudiadas de forma adecuada y específica para determinar si se presenta alguna respuesta en el cambio del tamaño con respecto a la variabilidad climática, como se ha demostrado en las otras regiones (p.ej. Horne *et al.* 2016). Por estas razones, además de las importancias descritas anteriormente, **con la presente investigación se pretende evaluar y determinar el comportamiento ecológico del zooplancton oceánico del Pacífico colombiano con respecto a la variabilidad climática presentada durante el periodo 2004 -2012** y así aportar información relevante para el entendimiento ecológico de la región.

La escogencia de la comunidad zooplanctónica tropical como modelo biológico se debió a que este grupo cumple funciones ecológicas muy importantes como ser el eslabón principal de la transferencia de energía desde los productores hasta los consumidores finales directos (p.ej. peces) e indirectos (p.ej. ser humano) (Marine Zooplankton Colloquium 1989, Perumal 2018, McQuatters-Gollop *et al.* 2019); así como contribuir con la regulación del calentamiento global al ser los mayores secuestradores de carbono (Franco-Herrera *et al.* 2006, Steinberg & Landry 2017). Adicionalmente es un grupo bioindicador (Racault *et al.* 2014, McQuatters-Gollop *et al.* 2017, 2019), debido a que son sensibles a las fluctuaciones ambientales, con rápida respuesta; presentan ciclos de vida cortos, la mayoría no sobrepasando los tres meses; y tienen reproducción continua durante todo el año.

Además, los organismos ectotérmicos representan el 99% de todos los organismos acuáticos (Atkinson 1994, Ohlberger 2013), y el zooplankton está compuesto en su totalidad por este grupo, siendo un excelente representante de la biodiversidad del planeta, teniendo en cuenta que dentro del grupo se han descrito más de 20 filos (Boltovskoy 1999) y como parte de su diversidad se encuentran representantes de la mayoría de los organismos bentónicos y pelágicos en estados larvales (Cowen & Sponaugle 2009, Wiebe *et al.* 2017).

Por otro lado, la elección del área de estudio estuvo supeditado a encontrar un área oceánica, con condiciones homogéneas y estables. En la cuenca del Pacífico de Colombia se tienen sectores que cumplen dichos criterios y que se ha demostrado que son sensibles a la variabilidad climática presentada principalmente por el evento climático El Niño-Oscilación del Sur – ENOS (Cabarcas-Mier 2017). Adicionalmente se cuenta con muestras de zooplankton obtenidas entre 2004 y 2012 como parte de las actividades del Programa para el Estudio Regional del Fenómeno El Niño en el Pacífico Sudeste – ERFEN.

Aunque se cuenta con el programa ERFEN, además de otros estudios locales, dirigidos principalmente por las universidades, desde la década de 1980 a la fecha no se han generado más de 50 documentos científicos indexados que trabajen la comunidad del plancton (Anexo A). La mitad de los estudios están basados en la comunidad, de los cuales la mayoría corresponden a fitoplancton o ictioplancton. La otra mitad de los estudios están realizados en grupos taxonómicos específicos del zooplankton (p.ej. hidromedusas, quetognatos, anfípodos, eufáusidos, entre otros), siendo su principal interés la taxonomía y distribución. Los trabajos realizados han sido temporalmente cortos,

siendo el periodo más común entre seis y doce meses y con la mayoría de las muestras antes de 2004, enfocándose en dos periodos: 1996-1998 y 2001-2004.

Para llevar a cabo el objetivo de la investigación, este documento ha sido organizado de la siguiente forma: (1) una primera sección en la que se encuentran descritos el área de estudio y los métodos de campo y laboratorio generales que conllevaron a la construcción de las bases de datos principales para contestar las diferentes preguntas; y (2) Una segunda sección en la que se encuentran reunido los tres capítulos que analizan las muestras y contestan las preguntas planteadas, así como las conclusiones del estudio.

El orden de los capítulos de la segunda sección se estableció según la organización jerárquica ecológica. El primero de ellos, titulado **“Respuesta del cambio del tamaño corporal de las especies de la superfamilia Eucalanoidea ante la variabilidad climática en la región tropical”**, evaluó cómo las variables ambientales y la variabilidad climática pueden modular el tamaño corporal de siete especies de copépodos. La importancia radicó en que las especies escogidas son las primeras oceánicas tropicales que se trabajan para demostrar dichas relaciones, adicionalmente son las primeras en tener tamaños superiores a los 2 mm de longitud total y tener en alguno de los casos migraciones diarias y ontogénicas.

El segundo capítulo se titula **“Patrones de distribución y densidad poblacional de poliquetos holoplanctónicos de la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2004 – 2012”**. En este capítulo se evaluó el patrón de distribución y de la densidad poblacional de 14 especies de poliquetos holoplanctónicos y la influencia de la variabilidad climática en dichos patrones. Se está aportando información nueva en la ecología de este grupo, ya que la mayoría de los estudios previos se han enfocado en taxonomía. Además, se presentan seis nuevos registros para Colombia y posiblemente uno para el Pacífico Oriental Tropical.

Por último, el tercer capítulo **“Espectro de tamaño de la comunidad del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2007 – 2010”**, describió por primera vez cómo la variabilidad climática y las variables ambientales influenciaron en la estructura y dinámica de las comunidades oceánicas tropicales de zooplankton. Este es el primer trabajo utilizando el espectro de tamaño como perspectiva ecológica en el Pacífico de Colombia.

2. Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada dentro de la cuenca del Océano Pacífico de Colombia - CPC. Basado en la zonificación de la cuenca realizada por Cabarcas-Mier (2017), corresponde a la Región I. Este polígono tiene una superficie aproximada de 49000 km² (14% de toda la cuenca). Se ubica después de la Isla Malpelo (meridiano 82° O) hasta el meridiano 85° O. A su vez, se restringe al sur con el límite de Colombia y Ecuador (meridiano 1,5° N) y al norte a nivel costero de la ciudad de Quibdó – Chocó (meridiano 5,5° N).

Según Málikov (2000) y Villegas-Bolaños (2003), la columna de agua del área de estudio es muy estable a través de todo el año y no tiene influencia directa de los factores ambientales costeros; sus características fisicoquímicas permiten clasificarla como un sector de masas de aguas netamente oceánicas. El patrón anual de temperatura y salinidad del agua, así como las lluvias, están modelados por la Piscina Cálida de Centro América - PCCA, la Zona de Convergencia Inter Tropical - ZCIT y por el Evento El Niño- Oscilación del Sur – ENOS (León-Aristizabal *et al.* 2000, Villegas-Bolaños 2003, Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016).

La temperatura superficial anual promedio es de 27 °C, presentándose un gradiente de aumento de ésta en dirección sur norte. Los meses entre agosto y febrero presentan las temperaturas más bajas (<27 °C), mientras que en los meses entre marzo y julio se presentan las temperaturas más altas (>27 °C) (Cabarcas-Mier 2017) (**Figura 2-1**).

La termoclina y zona activa de la columna de agua están directamente relacionadas con los cambios de la temperatura superficial. En los meses de mayores temperaturas (marzo - julio), la termoclina se presenta entre los 30 y 100 m de profundidad y la zona activa hasta los 500 m de profundidad. En los meses con los menores valores de temperatura superficial (agosto – febrero), tanto la termoclina como la capa activa se estrechan y se presentan más superficialmente, ubicándose entre los 20 y 50 m y hasta los 200 m de profundidad respectivamente. También se da

una mayor mezcla de las aguas, llegando a presentarse hasta los 200 m de profundidad (Málikov & Camacho-Guerrero 1998, Villegas-Bolaños 2003).

La salinidad superficial tiene un promedio anual de 32.7 (Málikov 2000, Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016). Entre junio y febrero se presenta un gradiente de aumento en dirección nororiente suroccidente, cambiando la dirección en sentido noroccidente suroriente entre marzo y mayo. Este gradiente alcanza a tener una diferencia de hasta una unidad entre los extremos del área de estudio (Málikov & Camacho-Guerrero 1998, Villegas-Bolaños 2003) (**Figura 2-2**).

En cuanto a las lluvias en la región, también se observa un gradiente en dirección sur norte: el sector más sur del área de estudio presenta lluvias moderadas (<200 mm/año) entre los meses de enero y abril; el resto del año es caracterizado por la ausencia total de estas. El sector más norte presenta lluvias moderadas todo el año, con picos que llegan a duplicar la intensidad entre los meses de abril y julio. El sector central es una mezcla de estos dos patrones, con lluvias moderadas durante todo el año, excepto entre los meses de agosto y octubre (Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016) (**Figura 2-3**).

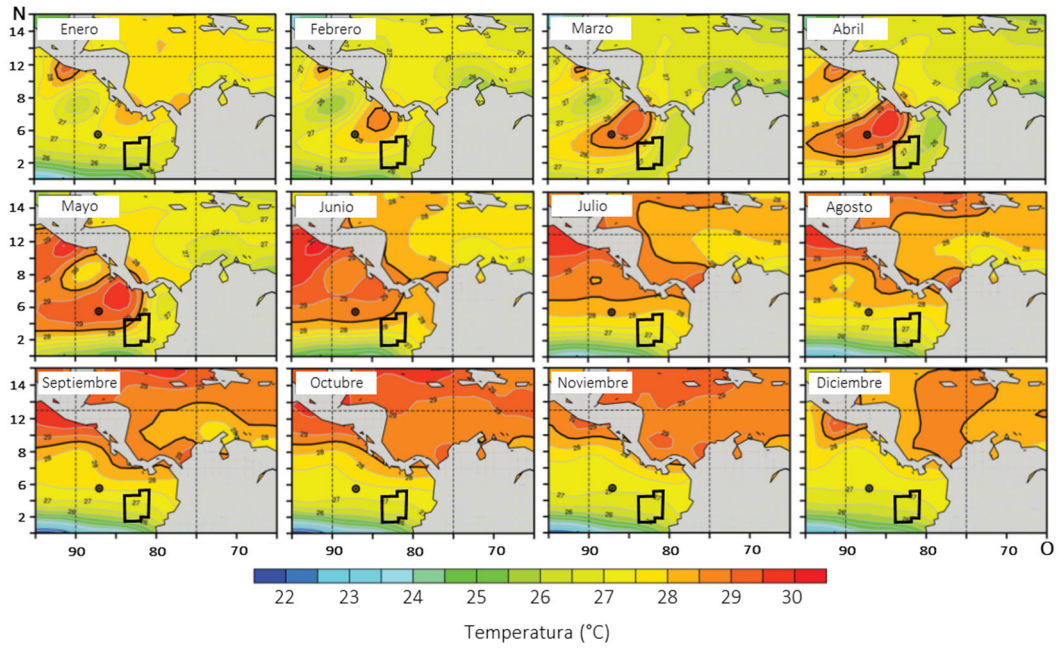


Figura 2-1 Distribución espacial promedio de la temperatura superficial en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, *et al.* (2016).

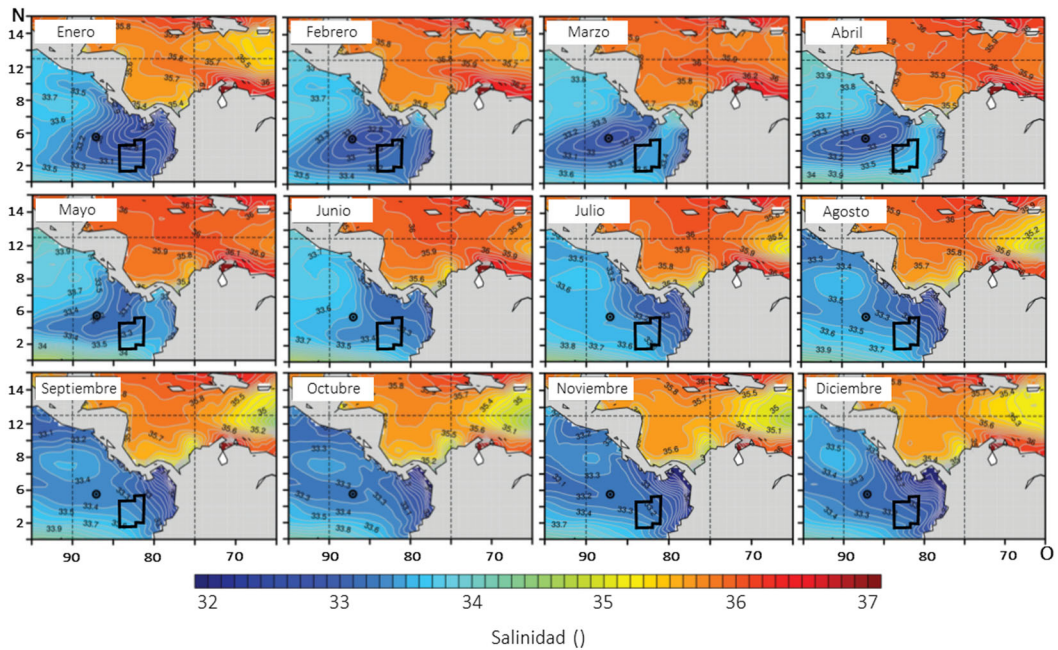


Figura 2-2 Distribución espacial promedio de la salinidad superficial en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, *et al.* (2016).

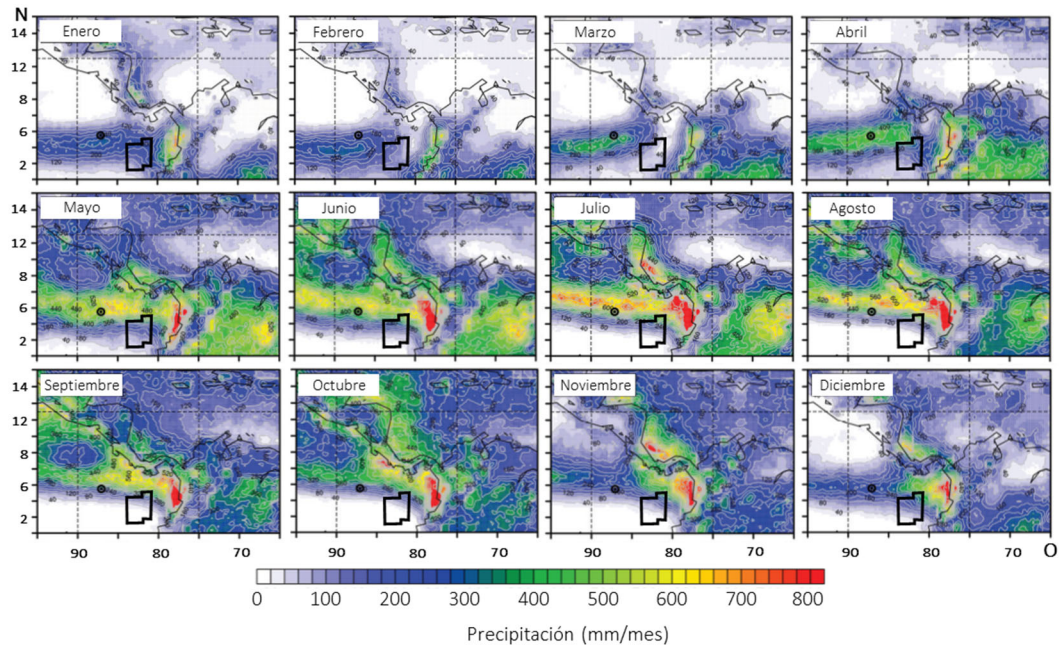


Figura 2-3 Distribución espacial promedio de la precipitación en los diferentes meses del año. Recuadro es el área de estudio (Región I). Modificado de Amador, Durán Quesada, *et al.* (2016).

3. Métodos generales

3.1 Información previa.

Cruceros y estaciones.

El material biológico empleado proviene del programa Estudio Regional del Fenómeno del Niño - ERFEN. Este programa fue creado en 1974 por la Comisión Permanente del Pacífico Sur - CPPS para comprender la variabilidad climática, principalmente la del ENOS en el Océano Pacífico Oriental Sur (CPPS 2019).

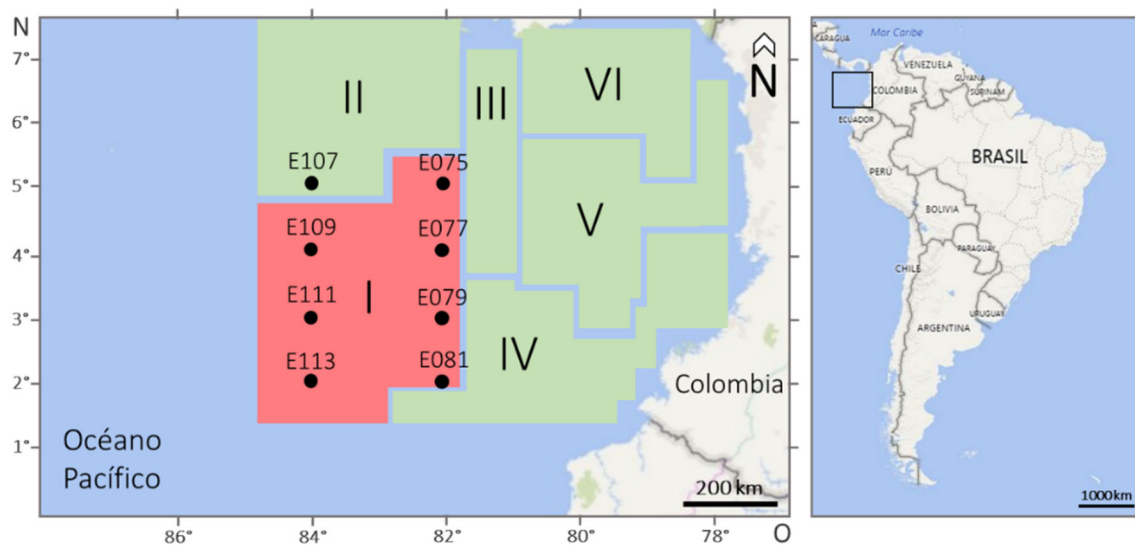


Figura 3-1 Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo. Delimitación de las regiones (números en romano) conformadas por Cabarcas-Mier (2017) en la cuenca del Pacífico Oriental Tropical según series de tiempo de la temperatura superficial.

El ERFEN cuenta con una grilla de 24 estaciones en la cuenca del Pacífico de Colombia para la recolección de las muestras biológicas desde 1994. Los cruceros oceanográficos se han realizado en plataformas científicas y oceanográficas de la Armada Nacional de Colombia durante diferentes momentos del año dependiendo de las condiciones climáticas, intentando al menos realizar uno por

semestre. La hora de trabajo en cada estación dependió del momento de arribo (ver Arteaga-Sogamoso & Perdomo-Trujillo 2016). El material biológico correspondiente a las muestras de zooplankton del 2004 al 2012 es custodiado y administrado por el departamento de Biología de la Universidad del Valle (Cali - Colombia).

Para el presente estudio se analizaron 85 muestras biológicas pertenecientes a las ocho estaciones que se ubican en la Región I descrita por Cabarcas-Mier (2017): E075, E077, E079, E081, E107, E109, E111 y E113 (**Figura 3-1**) (Anexo B).

Variables ambientales.

Con el fin de describir el área de estudio durante el periodo muestreado, para cada estación se obtuvieron valores mensuales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila superficial a partir de imágenes satelitales. Cada set de datos (e.d. serie de tiempo), presentó al menos 17 años de información siendo la fecha más reciente para todas diciembre de 2015 (**Tabla 3-1**).

Tabla 3-1 Fuentes de datos oceanográficos, climático y biológico utilizados para el presente estudio. **TSM:** temperatura superficial del mar; **SSM:** salinidad superficial del mar; **CSM:** concentración de clorofila superficial del mar; **Ab. Fito:** abundancia total de fitoplancton; **IOS:** Índice de Oscilación Sur. **():** no tienen unidades.

Variable	Tipo	Tiempo	Periodicidad	Unidad	Resolución espacial	Fuente	Disponibilidad
TSM	Oceanográfico	1981-2015	Mensual	°C	Puntos de muestreo	Avhrrsst y Modis	Cabarcas (2017) (Pedido personal)
SSM	Oceanográfico	1950-2015	Mensual	()	Puntos de muestreo	Hadley-EN4	COPEPODITE (https://www.st.nmfs.noaa.gov/copepodite/)
CSM	Oceanográfico	1998-2016	Mensual	mg/m ³	Puntos de muestreo	OCCCI-v3.1	COPEPODITE (https://www.st.nmfs.noaa.gov/copepodite/)
Ab. Fito	Biológico	2004-2012	Tiempos de muestreo	ind/L	Puntos de muestreo	ERFEN-INVEMAR	INVEMAR (Pedido personal)
IOS	Climático	1951-2016	Mensual	()	Puntos de muestreo	NOAA	NOAA (https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/indicators/soi/)

El set de datos de temperatura fue obtenido del proyecto de maestría en oceanografía física de la Escuela Naval de Cadetes Almirante Padilla de Cabarcas-Mier (2017). Detalles de la depuración de los datos, se encuentran consignados en dicho documento. El set de datos de salinidad y concentración de clorofila fueron descargados del portal del programa de la NOAA "The Coastal and

Oceanic Plankton Ecology, Production and Observation Database Interactive Time-series Explorer - COPEPODITE”, como parte de una serie de herramientas en línea para análisis de series de tiempo. Información de cómo se trataron los datos están descritos en el informe de O’Brien *et al.* (2017).

Para describir la variabilidad climática, se obtuvieron los valores del Índice de Oscilación Sur – IOS (**Tabla 3-1**). Este índice permite conocer indirectamente la presencia del evento ENOS a partir de las diferencias de presión atmosférica entre el Pacífico occidental con el central. Este set de datos fue descargado de la página web oficial de la NOAA (2019).

Para complementar la descripción del área de estudio realizada a partir de los datos de concentración de clorofila superficial, se utilizaron las abundancias encontradas del total de diatomeas y de dinoflagelados durante los días de muestreo (**Tabla 3-1**). El set de datos fue obtenido del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, quienes han sido los responsables de analizar el componente fitoplanctónico en el proyecto ERFEN. Información de los procedimientos para la obtención del material fitoplanctónico, su análisis de laboratorio y construcción de esta base de datos están descritos en Arteaga-Sogamoso (2012).

Material biológico.

Las muestras de zooplancton analizadas fueron obtenidas con arrastres mixtos. Se bajó y subió la red abierta siempre con la embarcación en movimiento. En la profundidad máxima se mantuvo la red durante al menos cinco minutos antes de subirla. Todo el procedimiento se realizó a una velocidad de 5.5 km/h. El sistema de recolecta fue siempre con un sistema Bongo con aros de 60 cm de diámetro. Las redes utilizadas fueron de tipo cónicas de 2 m de longitud cada una y con poros de malla de 250, 300 y 500 μm . Cada red portaba un recolector rígido al final. La combinación de las redes en el sistema Bongo siempre fue con una de las redes de poro de malla de 250 o 300 μm con la de 500 μm .

Para el presente estudio, las muestras analizadas del 2004 se obtuvieron con una red con poro de malla de 300 μm y una profundidad máxima de 200 m; en el 2006 se mantuvo la misma red, pero la profundidad fue hasta los 50 m; entre los años 2007 y 2012, el poro de malla de la red utilizada disminuyó a 250 μm . Sin embargo, la profundidad varió; entre 2007 y 2010 los arrastres fueron hasta los 200 m, mientras que para el 2011 y 2012 fueron hasta los 130 m.

El volumen filtrado se calculó a partir de la información obtenida del flujómetro mecánico General Oceanic, ubicado siempre en el centro del aro. Todas las muestras fueron fijadas y preservadas con una solución de formalina al 5% de concentración final, siguiendo las sugerencias básicas de manipulación y almacenamiento descritas por Boltovskoy (1999).

3.2 Trabajo de laboratorio.

Material biológico.

Se trabajó con el 25% de la muestra original. Esta muestra es administrada por la colección biológica de la Universidad del Valle. Para ello se fraccionó cada muestra dos veces con una caja Motoda (Motoda 1959). En algunos casos, se debió trabajar con una proporción menor debido al uso previo de las muestras para otros trabajos (Anexo C).

Para realizar los análisis a nivel de comunidad, a partir de cada submuestra se extrajo una alícuota de volumen conocido y que tuviera no más de 2000 individuos (Anexo C). Este procedimiento se realizó con una pipeta Stempel.

Los organismos obtenidos de las alícuotas fueron digitalizados con un escáner óptico para fotografía modelo Epson Perfection V850 Pro. Para ello, se lavaron con agua destilada y se mantuvieron por una hora en agua desionizada e isotónica con el fin de eliminar la formalina y evitar el cambio de volumen de los organismos. Por último, éstos fueron puestos en cajas de Petri cuadradas con la misma agua del procedimiento anterior, teniendo en cuenta que estuvieran cubiertos en su totalidad. Estas cajas se ubicaron en el panel del escáner y se procedió a reubicar los organismos que estuvieran sobrelapados. Al mismo tiempo se eliminó la materia orgánica que pudiera generar ruido en el procesamiento de las imágenes. Se realizaron escaneos tipo diapositivas de contraste positivo, manteniendo la calidad de cada imagen de 2400 dpi y con una profundidad de color de 24 bits con el fin de obtener el mejor contraste de los organismos (Bachiller & Fernandes 2011).

Inicialmente, cada imagen digitalizada se mejoró corrigiendo el contraste de los individuos, así como borrando el exceso de ruido del fondo. Luego se corrió la rutina de conteo de organismos

y obtención de medidas (e.d. área, largo y ancho de cada individuo) teniendo en cuenta las recomendaciones descritas en Gutiérrez-Salcedo (2011), utilizando el programa ImageJ.

Con las medidas obtenidas, se determinó el biovolumen de cada organismo. Para ello se utilizó la equivalencia geométrica de un elipsoide por ser la forma más parecida de la mayoría de los organismos que componen al zooplancton (Mustard & Anderson 2005). Finalmente, el biovolumen de cada organismo fue corregido con el fin de tener una mayor precisión de éste con la realidad siguiendo las recomendaciones de Saccà (2016) (E.1.). El biovolumen de cada organismo está expresado en milímetros cúbicos (mm³).

$$Biovolumen_{corregido} = \frac{3}{4} * \frac{(\text{Área} * \sqrt{\text{Ancho} * \text{Área}})}{(\pi * \text{Largo})} \quad (\text{E. 1.})$$

Con el fin de evitar la subvaloración en los conteos, de la base de datos conformada con el biovolumen de cada organismo, se eliminaron los organismos que presentaron un tamaño menor a la eficiencia de la red. Para ello se siguió la recomendación de Gallienne & Robins (2001), quienes determinaron que los organismos bien representados cuantitativamente son los que presentan un ancho 25% mayor al del poro de la red. Debido a que se obtuvo el biovolumen más no el ancho real de los individuos, se debió obtener un factor en las mismas dimensiones, por lo que se transformó dicho ancho en un volumen de un elipsoide que presenta una relación 1:1:3 (mismo utilizado para los procedimientos anteriores).

Finalizado todo el procedimiento para el análisis comunitario, con la submuestra restante se realizaron los análisis a nivel de especie y población. De cada submuestra se extrajeron todos los organismos pertenecientes a las familias de copépodos Eucalanidae, Subeucalanidae y Rhincalanidae y del grupo de poliquetos planctónicos que hacen parte de las familias Alciopidae, Lopadorrhynchidae e Iospilidae. Las especies de copépodos se identificaron usando las referencias bibliográficas de Fleminger (1973), Mauchline (1998) y Boxshall & Hasley (2004); mientras que para los poliquetos se usaron las de Dales (1957), Orensanz & Ramírez (1973), Støp-Bowitz (1992), Suárez-Morales *et al.* (2005) y de León-González *et al.* (2009). Todos los organismos identificados fueron contabilizados por muestra. En el caso de los copépodos solo se identificaron las hembras adultas; los poliquetos se identificaron todos los organismos sin distinción entre adultos y juveniles, así como

entre machos y hembras. Los nombres científicos fueron verificados en el Registro Mundial de Especies Marinas (WORMS - Word Register of Marine Species) (WoRMS Editorial Board 2019).

Los copépodos identificados fueron fotografiados con una cámara digital acoplada al ocular de un estereoscopio marca Leica S6E. Los organismos fueron montados individualmente en placas cóncavas con glicerol. Para obtener el factor de conversión que permitió realizar las mediciones longitudinales en milímetros de los organismos identificados (longitud total y longitud del cefalotórax), se fotografió una microreglilla en cada aumento utilizado, manteniendo las mismas características de las fotografías de los organismos (e.d. resolución de 9 MP, a color con profundidad de 24 bits y guardada en formato “jpeg”). A partir de estas imágenes se realizaron regresiones lineales con el método de mínimos cuadrados para cada aumento.

Por especie de copépodos, se escogieron 50 ejemplares o el total de los contabilizados si la abundancia fue menor. Estos fueron lavados con agua desionizada y puestos en papel absorbente dentro de un desecador durante al menos 20 minutos. Luego cada uno de ellos fue pesado con una ultramicrobalanza de la serie 3Y de marca Radwag con precisión de un microgramo, obteniéndose el peso húmedo en miligramos (mg).

Con la información de biomasa húmeda y longitud de los individuos medidos, por especie se realizaron regresiones lineales por el método de mínimos cuadrados. Para ello se convirtieron los valores de ambos atributos medidos con logaritmo con base diez. Se verificó la idoneidad de las relaciones revisando el coeficiente de correlación ajustado ($r_a^2 > 0,69$), la normalidad (prueba de Lilliefors), autocorrelación (prueba de Durbin-Watson) y homocedasticidad (prueba Studentizada de Breusch-Pagan) de los residuos (**Tabla 3-2**). Todas las regresiones lineales fueron realizadas en el programa estadístico RWizard (Guisande *et al.* 2014).

Debido al mal ajuste de todas las relaciones, se optó por utilizar la información obtenida por Cass (2011) en el Pacífico Oriental Tropical (Tabla 3-2). A partir de esta información se pudo obtener la biomasa seca de cada una de las especies identificadas. En el caso de las especies identificadas de la familia Subeucalanidae en el presente estudio que no identificó el autor, se utilizó la misma ecuación obtenida para la especie *Subeucalanus subtenuis*.

Tabla 3-2 Ecuaciones para determinar la biomasa de las especies de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea. **n**: número de individuos; **r_a²**: coeficiente de correlación ajustado; **N**: prueba de normalidad; **A**: prueba de autocorrelación; **H**: prueba de homocedasticidad. **Log**: logaritmo base 10; **BH**: biomasa húmeda (mg); **BS**: biomasa seca (mg); **LT**: longitud total (mm); **LP**: longitud del prosoma (mm). * Valores p de las pruebas significativos ($p > 0,05$).

Estudio	Especie	Ecuación	n	r _a ²	N	A	H
Presente	<i>Eucalanus inermis</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 2,0824 \times \text{Log}(\text{LP}) + 2,4136$	54	0.21	0.71*	0.65*	0.32*
Presente	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 1,0822 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,26$	54	0.10	0.29*	0.91*	0.10*
Presente	<i>Rhincalanus nasutus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = -0,4797 \times \text{Log}(\text{LP}) - 0,6354$	51	-0.01	0.003	0.63*	0.88*
Presente	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 0,2565 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,2052$	51	-0.01	0.23*	0.20*	0.90*
Presente	<i>Subeucalanus pileatus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 0,4744 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,5783$	75	-0.01	0.06*	0.24*	0.78*
Presente	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 2,4803 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,9564$	53	0.10	0.30*	0.15*	0.79*
Presente	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 0,04916 \times \text{Log}(\text{LP}) - 0,9261$	62	-0.02	0.73*	0.32*	0.22*

Estudio	Especie	Ecuación	Factor BS	Rango (mm)
Cass (2011)	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 3,155 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,6602$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1327$	2.23 – 3.28
Cass (2011)	<i>Rhincalanus nasutus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 3,2178 \times \text{Log}(\text{LT}) - 1,9708$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1409$	2.70 – 3.95
Cass (2011)	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 5,5694 \times \text{Log}(\text{LT}) - 3,3186$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1070$	3.20 – 3.85
Cass (2011)	<i>Eucalanus inermis</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 3,515 \times \text{Log}(\text{LP}) - 1,8065$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.0610$	3.30 – 6.04
Cass (2011)	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 2,8628 \times \text{Log}(\text{LT}) - 1,601$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1282$	2.67 – 3.22
Cass (2011)	<i>Subeucalanus pileatus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 2,8628 \times \text{Log}(\text{LT}) - 1,601$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1282$	2.67 – 3.22
Cass (2011)	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	$\text{Log}(\text{BH}) = 2,8628 \times \text{Log}(\text{LT}) - 1,601$	$\text{BS} = \text{BH} \times 0.1282$	2.67 – 3.22

3.3 Análisis de datos.

Codificación y tabulación de los datos.

Con la información obtenida tanto de las variables ambientales como del material biológico se construyeron cuatro bases de datos en hojas de cálculo: (1) variables ambientales donde cada atributo (e.d. temperatura, salinidad, clorofila- α , índice de Oscilación Sur – IOS, así como la abundancia de fitoplancton) se ubicó por columnas, ordenándose temporalmente mes a mes; (2) Tamaño longitudinal (mm) y biomasa seca (mg) de los copépodos ordenados por especie, estación y periodo de muestreo; (3) densidad poblacional de poliquetos (ind/100 m³) ordenados por especie, estación y periodo de muestreo; y (4) biovolumen por organismos de la comunidad zooplanctónica ordenado por estación y periodo de muestreo.

Estas bases de datos son las utilizadas en cada una de las secciones para describir el comportamiento ecológico del zooplancton oceánico del Pacífico colombiano con respecto a la variabilidad climática presentada entre 2004 y 2012. En cada sección se menciona qué base de datos

se utilizaron y se describen los métodos utilizados a partir de ellas con el fin de contestar las diferentes preguntas propuestas en la presente investigación.

Para confirmar el uso de toda la información biológica debido a que los muestreos se hicieron en diferentes momentos del día, se realizó un preanálisis contrastando los datos de densidad, abundancia y biomasa en cada uno de los niveles de organización (especie, población y comunidad) entre las muestras obtenidas en el día contra las obtenidas en la noche. Para esto se realizaron pruebas U de Mann-Whitney. Con excepción de las especies de poliquetos *Pedinosoma curtum*, *Maupasia gracilis* y *Phalacrophorus pictus*, los resultados finales determinaron que en ninguno de los casos existieron diferencias entre los momentos del día (Valores $p > 0.05$), por lo que no existe problema en combinar los datos biológicos de toda la serie de tiempo. Para *P. curtum* se debió a que solo fue capturada en muestreos nocturnos, mientras que las otras dos especies solo se contabilizó un ejemplar por cada una.

4. Respuesta del cambio del tamaño corporal de las especies de la superfamilia Eucalanoidea ante la variabilidad climática en la región tropical

4.1 Introducción

El tamaño corporal es uno de los atributos biológicos que se han catalogado de gran importancia para la comprensión de la dinámica ecológica de los ecosistemas marinos (Blanchard *et al.* 2017). Este atributo regula la mayoría de los procesos biológicos y ecológicos en los diferentes niveles de organización ecológica (Ohlberger 2013). A nivel de especie el tamaño corporal es uno de los factores que controla el metabolismo, por lo que cada aspecto como la respiración, reproducción, alimentación, movilidad, excreción, edad, entre otros, dependen directamente de este atributo (Brown *et al.* 2004).

El tamaño corporal es controlado a su vez principalmente por la temperatura ambiente (Horne *et al.* 2016). Se han evidenciado respuestas, en su mayoría inversas (>90% del total de especies estudiadas) en un gran grupo de organismos acuáticos y terrestres (Ohlberger 2013, Horne *et al.* 2017). Esto ha permitido considerar que los cambios de tamaño corporal son una adaptación de los organismos a la variabilidad ambiental, a tal punto que ha sido considerada como la tercera adaptación al cambio climático, después de ampliación de la distribución geográfica y los cambios fenológicos (Richardson 2008, Garzke *et al.* 2015). Esta adaptación es fenotípica, por lo que en cada cohorte se presentarán variaciones según los cambios de temperatura (Ohlberger 2013).

A nivel marino la mayoría de los estudios se han enfocado en el subphyllum Crustacea, principalmente en la subclase Copepoda (Horne *et al.* 2017). Este grupo ha servido de modelo debido a que presenta ventajas tales como: carencia en la regulación de la temperatura interna; tienen ciclos de vida cortos (e.d. de días a meses); al llegar al estado adulto dejan de crecer; y se reproducen continuamente, principalmente las especies tropicales (Boxshall & Hasley 2004).

Adicionalmente, otras de las razones de la elección de especies de la subclase Copepoda es que es el grupo más numeroso dentro de los invertebrados acuáticos, se encuentran en todas las regiones geográficas y en todo tipo de condiciones ambientales (Kiørboe 2011a); ecológicamente es el mayor secuestrador de carbono del planeta (Steinberg & Landry 2017); y trofodinámicamente es el principal eslabón en la red alimenticia al transformar la producción primaria en alimento asimilable para los eslabones superiores (Kiørboe 2011b).

Se han realizado numerosos estudios, sintetizados en Horne *et al.* (2017), en los que se correlaciona el cambio de tamaño corporal (biomasa seca) de los copépodos planctónicos marinos con la temperatura ambiente. Los estudios fueron realizados en regiones costeras de latitudes medias (25° - 65°) de ambos hemisferios. Estos no sobrepasaron los 200 m de profundidad y las duraciones no superaron un año. Las condiciones ambientales de las diferentes localidades tienen periodos muy marcados de cambios de temperatura, presentando al menos una diferencia de 10 °C durante el ciclo anual.

Como resultado de estos estudios, en los que se utilizaron 48 especies como modelos (siendo el 79% del orden Calanoida), se determinó que la tasa de cambio del tamaño corporal de los copépodos por cada grado centígrado de aumento estuvo entre -12% y 6%, con un promedio general de $-2.87 \pm 0.65\%$ y para las especies del orden Calanoida de $-3.66 \pm 0.70\%$. En términos generales las especies estudiadas son herbívoras del nanoplancton; presentan ciclos de vida menores a un mes; no superan los 2 mm de longitud total, en el que la mayoría ni siquiera llegan al milímetro; las migraciones son cortas, no sobrepasando la capa fótica; y no se les conoce migraciones ontogénicas (Razouls *et al.* 2005-2019).

Por otro lado, se ha evidenciado que la temperatura no es el único factor que puede controlar el cambio de tamaño corporal. Variables como calidad y cantidad del alimento disponible (Huston & Wolverton 2011, Horne *et al.* 2016), salinidad (Gutiérrez *et al.* 2011, 2018, Boomer *et al.* 2017), oxígeno disuelto (Atkinson 1995), pH (Garzke *et al.* 2016, Nagelkerken & Munday 2016, Vargas *et al.* 2017), procesos de depredación (Jochum *et al.* 2012, Ward *et al.* 2014), efectos estacionales (Atkinson 1995) o presiones externas (p.ej. La pesca) (Hidalgo *et al.* 2017), también pueden cambiar el tamaño corporal de las especies. Sin embargo, la mayoría de las variables mencionadas anteriormente dependen directamente de la temperatura, por lo que solo se han tenido en cuenta en escalas locales espaciotemporales, en las que la temperatura no varía

considerablemente (Huston & Wolverton 2011). Adicionalmente, como resultado de las correlaciones entre las variables y el tamaño corporal, lo evidenciado hasta el momento es que, para la temperatura la correlación es en promedio del 50%; mientras que, por ejemplo, para la calidad y cantidad del alimento ha tenido un promedio cercano al 20% (Horne *et al.* 2016).

La provincia oceánica de la región tropical (bajas latitudes), como el Pacífico Oriental Tropical - POT, presenta características de homogeneidad ambiental la mayoría del tiempo (León-Aristizabal *et al.* 2000, Villegas-Bolaños 2003, Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016): (1) temperaturas superficiales elevadas durante todo el año, con variaciones anuales que no superan los 5 °C; (2) bajas concentraciones de alimento, pero constantes durante todo el año; (3) niveles de oxígeno altos y constantes en la capa fótica; y (4) salinidades altas y homogéneas. Las variaciones que se presentan espacial y temporalmente son moduladas por procesos oceanográficos y meteorológicos que regulan el clima del planeta. En el caso del POT son la Piscina Cálida de Centro América - PCCA, la Zona de Convergencia Inter Tropical - ZCIT y el evento El Niño Oscilación Sur - ENOS.

Esto conlleva a que la comunidad zooplanctónica del trópico presente una dinámica diferente a lo encontrado en latitudes medias (Brucet-Balmaña 2004, Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006, Rakhesh *et al.* 2013): (1) con una estructura similar espacialmente y pocos cambios temporalmente; (2) dominancia de especies menores a 1 mm de longitud total que se alimentan principalmente del nanoplancton; (3) redes tróficas más largas dominado por un sistema de omnivoría; y (4) cohortes sobrelapadas continuamente; entre otros aspectos. En el caso del POT esta estructura presenta un componente adicional, una mayor proporción (e.d. riqueza y abundancia) de especies que superan los 2 mm de longitud total y que en su mayoría son omnívoras con tendencia a la herbivoría en comparación a otras regiones. Ejemplo de este componente son las especies de la superfamilia Eucalanoidea (Cass 2011, Jackson & Smith 2016).

La superfamilia Eucalanoidea tiene particularidades como migraciones diarias que sobrepasan la capa fótica o presentan migraciones ontogénicas, estrategias de alimentación activas y pasivas, composición del cuerpo con tendencia al tipo gelatinoso, entre otros aspectos (Cass 2011). Todas estas particularidades podrían hacer que este grupo presente una sensibilidad térmica diferente a lo ya reportado.

Por estos motivos en el presente estudio se evaluó la adaptación de las especies de la superfamilia Eucalanoidea respecto a la variabilidad climática presentada entre el 2004 y 2012. Para ello, se tienen como objetivos: (1) cuantificar la respuesta del tamaño corporal a la temperatura y a la calidad y cantidad de alimento, determinando cuál presenta una mayor influencia; (2) examinar si las diferentes estrategias de vida modulan la dependencia del tamaño a las variables ambientales; y (3) determinar si la variabilidad climática afecta la respuesta de las especies a la temperatura y calidad y cantidad de alimento.

4.2 Métodos

Se tuvieron en cuenta las bases de datos de (1) tamaño de las especies de copépodos y (2) variables ambientales obtenidas satelitalmente (ver métodos generales). De la primera base de datos, se usó la información de longitud total expresado en milímetros (mm) y de biomasa seca en miligramos (mg) de cada una de las especies de copépodos. Cabe recordar que fueron identificadas siete especies de la superfamilia Eucalanoidea y que correspondieron únicamente a hembras adultas. De la segunda base de datos, solo se tuvieron en cuenta los valores de temperatura (°C) y concentración de clorofila ($\mu\text{g}/\text{m}^3$) del mes de muestreo y de los tres meses anteriores al mes de muestreo; así como los valores del Índice de Oscilación Sur - IOS.

Inicialmente se hizo un análisis descriptivo de las variables ambientales, la variabilidad ambiental y la información biológica. En el caso de la variabilidad ambiental, se tuvo en cuenta si se presentó la condición de El Niño o La Niña durante el momento de muestro, por lo que los valores del IOS utilizados son los del mes de muestreo y los tres meses anteriores al muestreo. Como no existe ninguna escala oficialmente establecida, para el presente estudio se realizó una escala basada en los diferentes estudios climáticos (Cabarcas-Mier 2017) (Tabla 4-1).

Con el fin de cuantificar el cambio de tamaño debido a la temperatura y concentración de clorofila se realizaron regresiones lineales por el método de mínimos cuadrados para cada especie en cada una de las estaciones muestreadas. Para ello el tamaño corporal se consideró como la variable dependiente, mientras que las variables ambientales como las independientes.

Tabla 4-1 Escala de influencia de la variabilidad climática a partir de los valores del Índice de Oscilación Sur – IOS.

El Niño		La Niña	
Valores IOS	Influencia	Valores IOS	Influencia
0 – 0.25	Neutro	-0.25 – 0	Neutro
0.25 – 0.5	Débil	-0.5 – -0.25	Débil
0.5 – 1	Moderado	-1 – -0.5	Moderado
> 1	Fuerte	< -1	Fuerte

El tamaño de los organismos medido en biomasa seca (mg) fue transformado con logaritmo natural. Esto se debió a que las relaciones entre las variables ambientales y el tamaño son de carácter exponencial (Horne *et al.* 2016). Los valores de biomasa seca se promediaron por cada muestra para obtener un único valor de tamaño en cada momento. Esto se hizo debido a que cada población está compuesta por muchas cohortes, por la propia variabilidad de la expresión genética de cada especie, porque la cuantificación por muestra fue muy heterogénea (muestras con abundancias de un individuo y otras con decenas) y porque ya se espera que exista una correlación y se está buscando una información general de las especies.

En cuanto a las variables ambientales, debido a que los ciclos de vida de este grupo de copépodos se encuentran por encima de los 30 días (Hidalgo *et al.* 2005a, Shimode *et al.* 2012a) y a la evidencia de que las variables ambientales afectan durante el crecimiento de los organismos (Forster *et al.* 2011, Forster & Hirst 2012, Garzke *et al.* 2015), además de tener los datos de temperatura y concentración de clorofila como promedios mensuales, se decidió que para las especies del género *Subeucalanus* (organismos pequeños) los valores de las variables ambientales se obtuvieran de la siguiente forma: sí el muestreo se realizó en el último tercio del mes, se escogieron los valores de las variables ambientales del mes de muestreo; sí el muestreo se realizó durante el segundo tercio del mes, se promediaron los valores de las variables ambientales del mes de muestreo y del mes anterior; por último, sí el muestreo se realizó en el primer tercio del mes, los valores de las variables ambientales correspondieron a los obtenidos del mes anterior.

En el caso de las especies de los géneros *Rhincalanus*, *Pareucalanus* y *Eucalanus* (organismos más grandes), se utilizó el promedio de las variables ambientales del mes de muestreo y del mes anterior cuando los muestreos fueron realizados durante el segundo y tercer tercio del mes;

mientras que se utilizó el promedio de los dos meses previos al muestreo cuando el muestreo se realizó durante el primer tercio del mes.

Para poder hacer una regresión lineal se escogieron las estaciones en las que la especie apareció al menos cinco veces durante el periodo de estudio. De cada una de las regresiones obtenidas, se utilizó el coeficiente de correlación (r^2) para determinar el grado de influencia de las variables ambientales sobre el tamaño corporal; así como la pendiente (p) para obtener el porcentaje de cambio del tamaño corporal ($\% \Delta Bs$) por cada unidad de la variable ambiental (va) usando la siguiente ecuación (E.2.):

$$\% \Delta Bs_{va} = (exp^p - 1) * 100 \quad (E. 2)$$

En el caso de la variable temperatura, el porcentaje de cambio del tamaño corporal está dado por cada grado centígrado, mientras que con la concentración de clorofila es por cada $100 \mu\text{g}/\text{m}^3$. Valores negativos indican que existe una disminución del tamaño corporal al aumento de la variable ambiental.

Con el fin de examinar la influencia de las diferentes estrategias de vida sobre la respuesta del cambio de tamaño corporal a las variables ambientales, se agruparon las siete especies en tres grupos funcionales basados en diez rasgos ecológicos (Anexo D). A partir de esta clasificación se realizaron comparaciones con el método no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para ello se usaron como datos los porcentajes de influencias (r^2) y los porcentajes de cambio de tamaño debido a las variables ambientales.

Por último, para determinar la afectación de la variabilidad climática a la respuesta del tamaño corporal respecto a las variables ambientales, se examinó la influencia de cada momento muestreado en la relación entre la temperatura y concentración de clorofila con el tamaño corporal. Se consideró influyente si al eliminar el momento de muestreo mejoró la relación entre las variables. Para ello se realizó por especie en cada estación muestreada un análisis de la distancia de Cook (Cook 1977). Este análisis permite evidenciar datos potencialmente influyentes debido a su ubicación en el rango de datos. Se tuvieron en cuenta los valores que sobrepasaban los 0.25, priorizando los valores más altos, así como los valores inferiores a este límite, pero con significancia estadística. Este análisis se realizó con el paquete estadístico para Excel Real-Statistics v5.4 (Zaiontz 2018).

Se obtuvieron diferencias de los coeficientes de correlación y el porcentaje de cambio del tamaño corporal entre los datos de las regresiones lineales completas y las nuevas. Así mismo, se examinó la posición de los datos seleccionados con el análisis de la distancia de Cook para determinar el tipo de afectación, es decir, si los valores de tamaño corporal fueron más grandes o pequeños a lo esperado.

4.3 Resultados

La temperatura superficial durante el periodo de estudio estuvo entre los 23.5 y 32.2 °C, con un promedio de 27.0 ± 1.1 °C. Temporalmente se evidenció un comportamiento cíclico en el que se presentaron las mayores temperaturas en los primeros semestres del año, con excepción del 2006 y 2009 cuando el comportamiento fue más homogéneo durante todo el año con una leve tendencia a incrementar a finales de cada uno. En cuanto a los momentos de muestreo (e.d. mes de muestreo y tres meses anteriores al muestreo) cabe resaltar que para los primeros semestres de 2008 y 2009, así como para los segundos semestres de 2010, 2011 y 2012 la tasa de cambio de la temperatura fue mayor, llegando a tener una diferencia de 2 °C. De éstos solo el primer semestre de 2008 tuvo una tasa de incremento de temperatura; los demás tuvieron un comportamiento inverso. Los otros momentos, primer semestre de 2007 y segundo semestre de 2004, 2006, 2007, 2008 y 2009, estuvieron con tasas de cambio pequeñas en los que no se presentó una diferencia superior a 1 °C (Figura 4-1a)

Espacialmente se evidenció una tendencia de presentarse las temperaturas más altas en el sector norte, llegando a tener un rango de diferencia promedio de 1.64 °C con respecto a las estaciones del sector sur. Longitudinalmente, las estaciones más occidentales presentaron valores levemente más altos que las orientales, presentándose la mayor diferencia entre las estaciones más al norte (E107 y E075) con un promedio de 0.5 °C (Figura 4-1b).

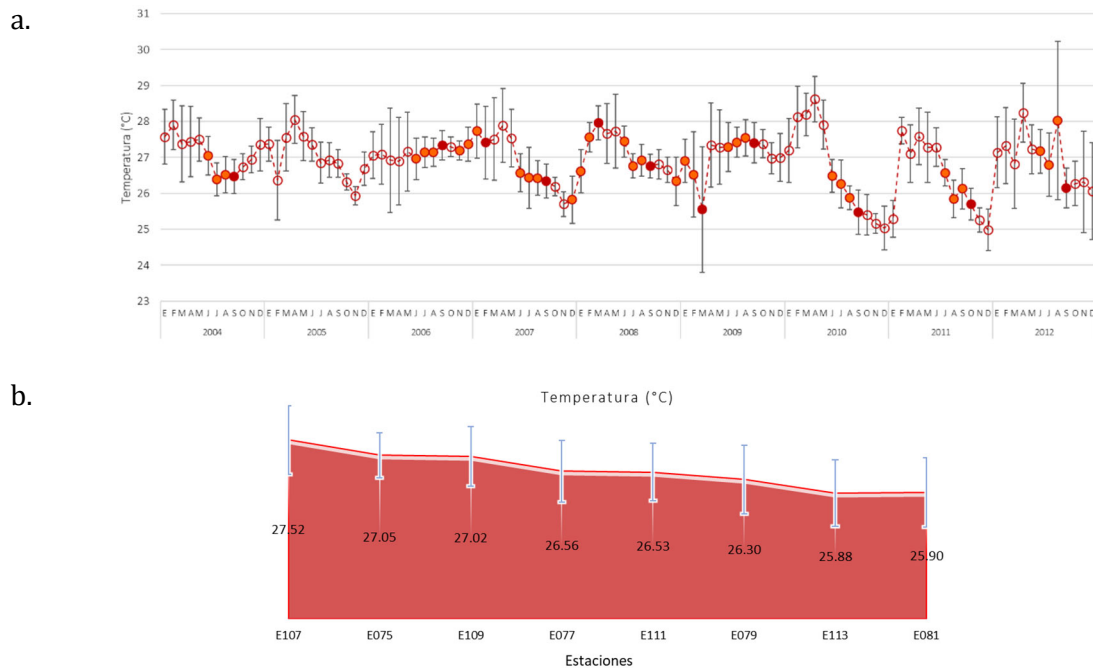


Figura 4-1 Caracterización general de la temperatura superficial del área de estudio. **a.** Promedio de temperatura mensual; **b.** Promedio de temperatura por estación de muestreo. El momento de muestreo está representado por los círculos rojos (mes de muestreo) y círculos naranjas (tres meses anteriores al muestreo). Barras: desviación estándar.

La concentración de clorofila presentó valores mínimos de $116.9 \mu\text{g}/\text{m}^3$ y máximos de $1056.2 \mu\text{g}/\text{m}^3$, promediando en todo el periodo de estudio $259.6 \pm 119.4 \mu\text{g}/\text{m}^3$. Temporalmente sigue un patrón similar a la temperatura, con los mayores valores durante el primer semestre del año, a excepción del 2010, cuando las concentraciones fueron similares durante todo el año. En cuanto a los momentos de muestreo los valores estuvieron cercanos a los $200 \mu\text{g}/\text{m}^3$, con excepción para el primer semestre de 2008 y 2009 y segundo semestre de 2011, cuando se presentaron valores entre los 300 y $500 \mu\text{g}/\text{m}^3$ aproximadamente (**Figura 4-2a**).

Espacialmente se presentó una distribución opuesta a lo descrito con la temperatura, los mayores valores promedio estuvieron en las estaciones más al sur del área de estudio. Mientras que longitudinalmente las estaciones más orientales presentaron los valores más altos, siendo más evidente en las estaciones más al norte (**Figura 4-2b**).

En cuanto a la presencia del ENOS, basados en los valores anuales se presentaron cinco años neutros (2004, 2005, 2006, 2009 y 2012) y cuatro años con presencia de La Niña con influencia débil (2007), moderada (2010) y fuerte (2008 y 2011) (**Figura 4-3a**). Sin embargo, al obtener los valores del

IOS para los momentos de muestreo, se observaron dos momentos con El Niño de influencia débil (2004-II y 2007-I) y uno moderado (2006-II); tres momentos neutrales (2007-II, 2009-II y 2012-II) y cinco momentos con La Niña, de los cuales dos tuvieron influencias moderadas (2008-II y 2011-II) y tres fuertes (2008-I, 2009-I y 2010-II) (Figura 4-3b).

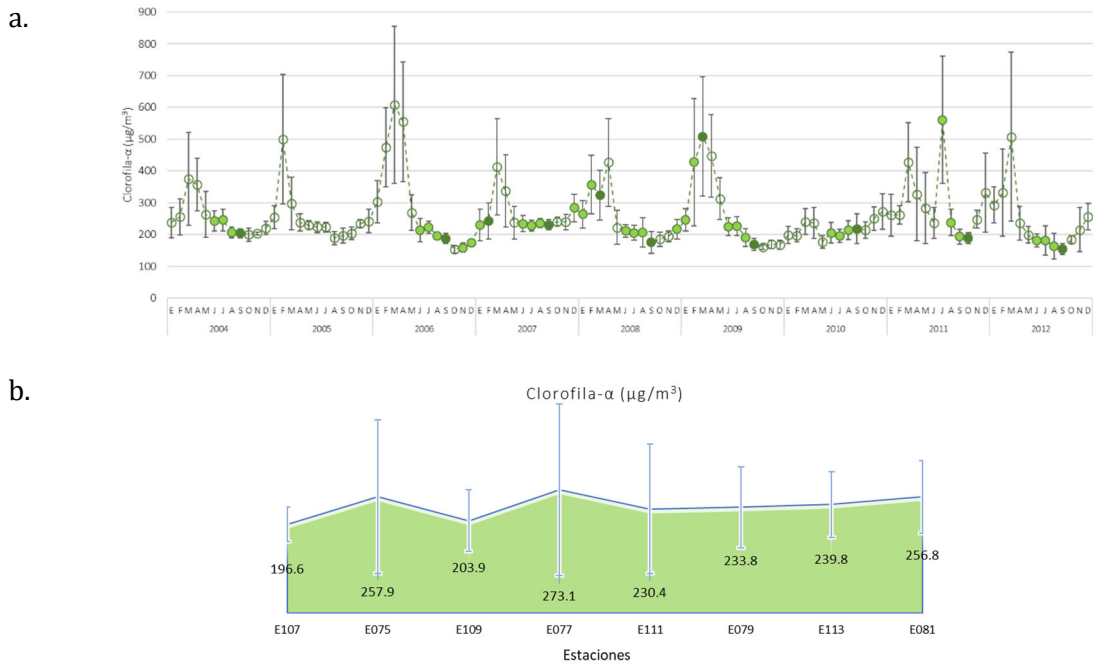


Figura 4-2 Caracterización general de la concentración de clorofila superficial del área de estudio. **a.** Promedio de la concentración de clorofila mensual; **b.** Promedio de la concentración de clorofila por estación de muestreo. El momento de muestreo está representado por los círculos verdes oscuros (mes de muestreo) y círculos verdes claros (tres meses anteriores al muestreo). Barras: desviación estándar.

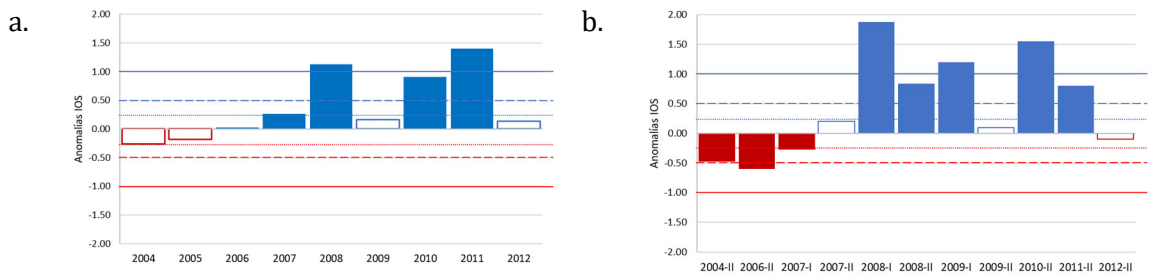
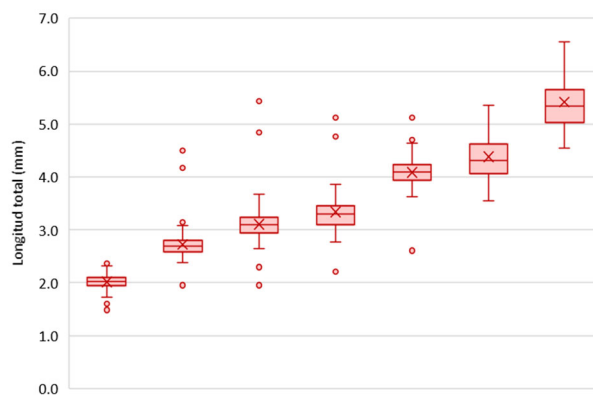


Figura 4-3 Variabilidad climática presentada durante el periodo de estudio. **a.** Valores del Índice de Oscilación Sur - IOS anuales; **b.** Valores del IOS por momento de muestreo. Color azul: valores positivos (La Niña); Color rojo: valores negativos (El Niño); Línea punteada: límite superior de periodo neutral; Línea cortada: límite superior de una influencia leve; Línea continua: límite superior de una influencia moderada y límite inferior de una influencia fuerte.

Las siete especies de la superfamilia Eucalanoidea identificadas en el presente estudio estuvieron entre los 1.48 y 6.56 mm de longitud total y 0.01 a 0.59 mg de biomasa seca (Anexo E). En orden desde las más pequeñas a las más grandes, las tres primeras especies pertenecen a la familia Subeucalanidae, las dos siguientes a Rhincalanidae y las dos más grandes a Eucalanidae (Figura 4-4 y Tabla 4-2).

La longitud total fue más estable por especie respecto a la biomasa seca, llegando a tener coeficientes de variación (C.V.) menores al 15%, mientras que la variación de la biomasa seca por especie presentó valores superiores al 15%, excepto *Subeucalanus pileatus* con el 11%. Cabe resaltar que las especies *Subeucalanus subtenuis* y *Rhincalanus rostrifrons* aunque se evidencia una diferencia en el promedio de su longitud total, el de la biomasa seca fue muy similar (Figura 4-4 y Tabla 4-2).

a.



b.

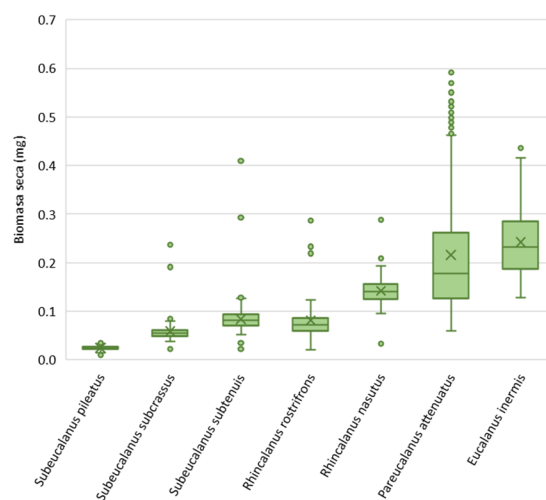


Figura 4-4 Tamaños de las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea. **a.** Longitud total; **b.** biomasa seca.

Tabla 4-2 Valores promedio (X) y desviación estándar (D.E.) de la longitud total y biomasa seca de las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea.

Familia	Sistemática Especies	Longitud total (mm)			Biomasa seca (mg)		
		X	D.E.	Rango	X	D.E.	Rango
Subeucalanidae	<i>Subeucalanus pileatus</i>	2.02	0.12	1.48 - 2.37	0.024	0.004	0.010 - 0.038
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	2.72	0.30	1.95 - 4.49	0.059	0.026	0.022 - 0.237
	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	3.10	0.23	1.95 - 5.44	0.083	0.020	0.022 - 0.409
Rhincalanidae	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	3.34	0.50	2.21 - 5.12	0.082	0.047	0.021 - 0.287
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	4.08	0.29	2.61 - 5.12	0.142	0.031	0.033 - 0.289
Eucalanidae	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	4.38	0.42	3.55 - 5.36	0.216	0.123	0.059 - 0.591
	<i>Eucalanus inermis</i>	5.42	0.47	4.55 - 6.56	0.242	0.068	0.128 - 0.436

En total se hicieron 112 regresiones lineales (Anexo F), de las cuales solo se utilizaron 68 (34 por cada variable ambiental). El porcentaje de cambio de tamaño corporal general de las siete especies de la superfamilia Eucalanoidea por cada grado centígrado de aumento estuvo entre -27.5 y 72.1 %, con un promedio de $4.7 \pm 18.8\%$, mientras que por cada cien microgramos de clorofila por metro cúbico estuvo entre -14.1 y 79.1% con un promedio de $17.7 \pm 22.4\%$ (Anexo G).

Sin tener en cuenta la información obtenida de *Eucalanus inermis*, la especie más grande del estudio, se reflejó una tendencia de aumento positivo del porcentaje del cambio del tamaño corporal debido a la temperatura desde las especies más pequeñas hacia las más grandes. *Subeucalanus pileatus*, *S. subcrassus* y *E. inermis* fueron las únicas especies con valores promedio negativos (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**; Tabla 4-3) y la concentración de clorofila superficial presentó en términos generales, como por especie, una mayor influencia en el cambio del tamaño corporal de las especies con respecto a la temperatura superficial del mar (Tabla 4-4). La primera variable ambiental presentó promedios de coeficientes de correlación por encima del 25% ($r^2 = 0.254$), mientras que la segunda no sobrepasó el 20% ($r^2 = 0.20$). La excepción fue *Eucalanus inermis*, en la que la mayor influencia fue aportada por la temperatura con más del 70% ($r^2 = 0.733$) del coeficiente de correlación en contra de la clorofila que solo presentó un valor del 0.045% ($r^2 = 0.00045$). En todos los casos la variabilidad fue alta siendo la más baja la de los valores de clorofila para la especie *Subeucalanus subtenuis* con un poco más del 35% de coeficiente de variación. No se observó ningún patrón espacial general de la influencia.

En cuanto al porcentaje de cambio de tamaño debido a la concentración de clorofila no se evidenció ninguna tendencia. Los valores en todas las especies, excepto *Eucalanus inermis*, fueron positivas. *Subeucalanus pileatus* y *Rhincalanus rostrifrons* fueron las especies que presentaron valores menores del 10%, mientras que las de *S. subcrassus*, *S. subtenuis* y *R. nasutus* estuvieron entre 10 y 20%. *Pareucalanus attenuatus* fue la que mayor porcentaje promedio de cambio presentó, con más del 30% (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.) y La concentración de clorofila superficial presentó en términos generales, como por especie, una mayor influencia en el cambio del tamaño corporal de las especies con respecto a la temperatura superficial del mar (Tabla 4-4). La primera variable ambiental presentó promedios de coeficientes de correlación por encima del 25% ($r^2 = 0.254$), mientras que la segunda no sobrepasó el 20% ($r^2 = 0.20$). La excepción fue *Eucalanus inermis*, en la que la mayor influencia fue aportada por la temperatura con más del 70% ($r^2 = 0.733$) del coeficiente de correlación en contra a la clorofila que solo presentó un valor del 0.045% ($r^2 = 0.00045$). En todos los casos la variabilidad fue alta siendo la más baja la de los valores de clorofila para la especie *Subeucalanus subtenuis* con un poco más del 35% de coeficiente de variación. No se observó ningún patrón espacial general de la influencia.

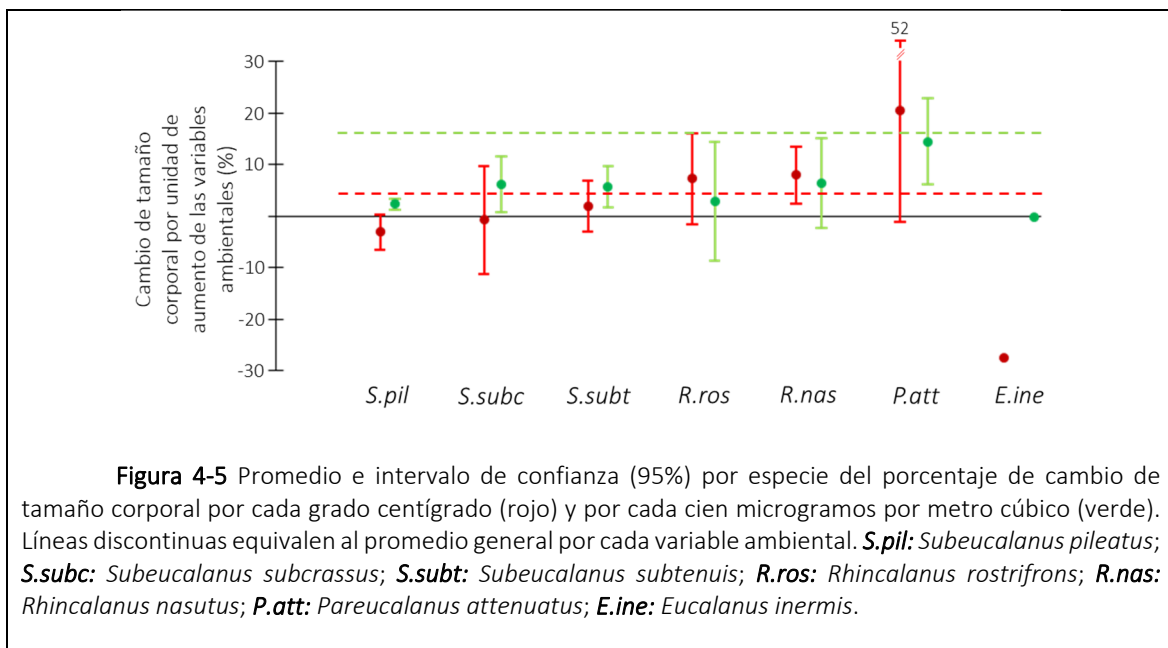


Tabla 4-3 Promedio por especie y desviación estándar del porcentaje de cambio de tamaño (biomasa seca) por cada grado centígrado (temperatura) y por cada cien microgramos por metro cúbico (concentración

de clorofila). **n**: número de estaciones en las que se encontraron las especies en cinco o más periodos muestreados.

Especie	n	Temperatura	Clorofila
<i>Subeucalanus pileatus</i>	8	-3.04 ± 4.8	5.75 ± 3.91
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	4	-0.74 ± 10.62	16.21 ± 14.96
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	8	1.95 ± 7.21	14.88 ± 15.80
<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	2	7.27 ± 6.34	7.30 ± 22.34
<i>Rhincalanus nasutus</i>	3	7.95 ± 4.91	16.63 ± 20.88
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	8	20.60 ± 31.52	38.44 ± 32.56
<i>Eucalanus inermis</i>	1	-27.50	-0.87

Tabla 4-4 Correlación entre las variables ambientales y el tamaño corporal a partir de las regresiones lineales. **n**: número de estaciones en las que se encontraron las especies en cinco o más periodos muestreados, **X**: promedio del coeficiente de correlación, **D.E.**: desviación estándar, **C.V.**: coeficiente de variación. Todos los valores están expresados en términos de porcentaje (%).

Especie	n	Temperatura			Clorofila		
		X	D.E.	C.V.	X	D.E.	C.V.
<i>Subeucalanus pileatus</i>	8	15.5	13.7	88.4	27.4	28.6	104.6
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	4	18.0	22.2	123.5	51.9	37.4	72.0
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	8	10.7	15.8	148.6	54.3	20.3	37.3
<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	2	14.7	7.6	52.0	38.5	47.8	124.0
<i>Rhincalanus nasutus</i>	3	12.7	11.3	89.2	25.4	13.2	51.9
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	8	20.0	22.0	109.9	35.7	27.8	77.8
<i>Eucalanus inermis</i>	1	73.3			0.05		
GENERAL		17.5	18.8	107.9	38.2	28.4	74.2

El grupo funcional 1 está compuesto por las especies del género *Subeucalanus*, se caracterizan por ser especies de gran movilidad, buena musculatura, tasa metabólica elevada y sin ningún tipo de migración. El grupo funcional 2 está compuesto por las especies del género *Rhincalanus*, se diferencian del primer grupo porque su movilidad es intermedia, poseen una tasa metabólica media y poseen migraciones verticales. Ambos grupos se asemejan en que sus representantes poseen cuerpos con gran musculatura. Por último, el grupo funcional 3 está compuesto por las especies *Pareucalanus attenuatus* y *Eucalanus inermis*. Este se diferencia del grupo anterior porque sus cuerpos presentan poca musculatura, un alto contenido de agua y su tasa metabólica es la más baja de los grupos (Anexo D).

Aunque se observan contrastes en los valores descriptivos entre los grupos funcionales, no se evidenció estadísticamente ninguna diferencia para la relación (% de cambio) e influencia (r^2) de

la temperatura (valores-p 0.09 y 0.62 respectivamente) ni de la concentración de clorofila (valores-p 0.34 y 0.53 respectivamente) ante el cambio de tamaño corporal.

A partir del análisis de Cook, se determinaron influencias de los momentos de los muestreos en un 89.7% de las regresiones lineales (61 de 68) (Anexo H). La mayoría de las regresiones que no presentaron influencias pertenecieron a las relaciones del tamaño con la concentración de clorofila y a la especie *Subeucalanus pileatus*. En términos generales, el promedio del cambio de la influencia (r^2) en la regresión fue de un aumento del $26.9 \pm 20.1\%$, siendo las regresiones del tamaño con la concentración de clorofila las que presentaron un mayor aumento con respecto a las de la temperatura (X: $28.1 \pm 17.6\%$ y $24.9 \pm 21.8\%$ respectivamente).

También se evidenció un aumento del $8.9 \pm 9.4\%$ del porcentaje de cambio del tamaño corporal. Los resultados con la concentración de clorofila tuvieron una mayor afectación respecto a los de la temperatura ($10.5 \pm 11.9\%$ y $7.4 \pm 6.5\%$ respectivamente) (Anexo H).

En términos generales, la mayoría de los momentos muestreados que afectaron las relaciones entre el tamaño corporal y las variables ambientales pertenecieron a periodos con influencia de La Niña (**Figura 4-6**), principalmente cuando se consideró con un impacto fuerte. Por otro lado, la afectación dada por El Niño se presentó principalmente cuando se consideró un impacto débil.

La relación del tamaño corporal con la variable ambiental temperatura estuvo más fuertemente influenciada en presencia de La Niña, mientras que la mayoría de las afectaciones de las relaciones del tamaño con la concentración de clorofila se observó durante la presencia de El Niño. En todos los casos, los periodos neutrales fueron similares, nunca sobrepasando el 20% de la proporción (**Figura 4-6**).

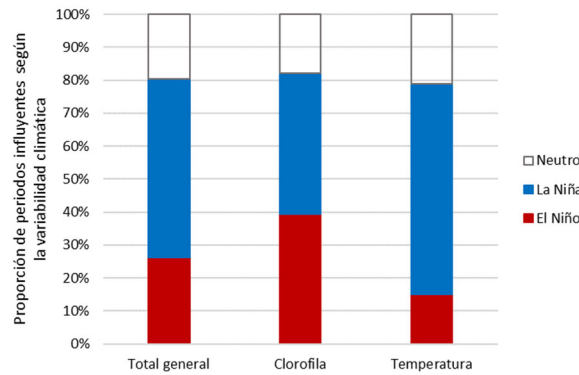


Figura 4-6 Proporción de momentos muestreados que afectaron la relación entre el tamaño corporal con las variables ambientales.

La influencia de El Niño con respecto a La Niña fue mayor en la diferencia de los coeficientes de correlación (r^2) y menor en los porcentajes de cambio del tamaño. En el caso de los periodos neutrales, se observó que el porcentaje de cambio del tamaño con respecto a la concentración de clorofila presentó un promedio negativo (Tabla 4-5).

A nivel de especies, no se evidenció ningún patrón y la variabilidad fue muy alta. *Subeucalanus pileatus* fue de las especies que menos aumentaron los promedios de afectación de la correlación entre el tamaño y las variables ambientales, mientras que *S. subcrassus* y *Rhincalanus rostrifrons* fueron las que presentaron un mayor aumento promedio. En cuanto al porcentaje de cambio del tamaño, las especies del género *Rhincalanus*, fueron las que aumentaron en mayor medida los valores (Tabla 4-5).

Tabla 4-5 Porcentajes promedio de afectación en la influencia de la relación (r^2) entre el tamaño corporal y las variables ambientales, y el porcentaje de cambio del tamaño corporal (% Δ Bs) por cada unidad de aumento de las variables ambientales.

VARIABLES	ESPECIE	EL NIÑO		LA NIÑA		NEUTRO		GENERAL POR ESPECIE	
		r^2 (%)	% Δ Bs (%)	r^2 (%)	% Δ Bs (%)	r^2 (%)	% Δ Bs (%)	r^2 (%)	% Δ Bs (%)
Concentración de clorofila	<i>Subeucalanus pileatus</i>			16.1 ± 9.3	0.3 ± 12.2	51.9	-3.5	25.0 ± 19.4	-0.7 ± 10.1
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>			44.4 ± 38.8	9.4 ± 4.6			44.4 ± 38.8	9.4 ± 4.6
	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	16.4 ± 8.3	1.5 ± 3.0	26.4 ± 13.1	10.4 ± 10.1	20.6	-4.5	20.7 ± 10.2	4.1 ± 8.0
	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	33.4 ± 12.5	12.2 ± 13.1					33.4 ± 12.5	12.2 ± 13.1
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	60.9	2.2	21.9 ± 12.5	39.7 ± 5.4			34.9 ± 24.2	27.2 ± 22.0
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	31.5 ± 5.0	16.4 ± 19.7	37.6	16.1	19.1 ± 1.9	0.03 ± 3.8	27.0 ± 8.3	9.3 ± 14.5
	<i>Eucalanus inermis</i>	57.1	18.1					57.1	18.1
	GENERAL	31.3 ± 16.9	9.1 ± 12.3	28.5 ± 21.5	13.0 ± 15.2	26.0 ± 14.6	-1.6 ± 3.5		
Temperatura	<i>Subeucalanus pileatus</i>	7.6	-0.1	20.2 ± 14.3	2.6 ± 2.4	2.1	0.5	15.8 ± 14.0	1.9 ± 2.3
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>			40.4 ± 30.7	6.7 ± 7.9			40.4 ± 30.7	6.7 ± 7.9

VARIABLES	ESPECIE	EL NIÑO		LA NIÑA		NEUTRO		GENERAL POR ESPECIE	
		r ² (%)	%ΔBs (%)	r ² (%)	%ΔBs (%)	r ² (%)	%ΔBs (%)	r ² (%)	%ΔBs (%)
	<i>Subeucalanus subtenius</i>	11.6	4.4	24.3 ± 13.8	4.8 ± 3.1	12.7 ± 13.6	4.5 ± 6.0	19.8 ± 13.2	4.7 ± 3.2
	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>			15.7	20.1	89.9	22.7	52.8 ± 52.5	21.4 ± 1.9
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	49.1 ± 37.1	-2.5 ± 7.2	19.0	4.0			39.1 ± 31.5	-0.4 ± 6.3
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>			11.1 ± 5.1	8.7 ± 7.4	31.5 ± 5.2	16.3 ± 5.0	18.8 ± 11.6	11.6 ± 7.4
	<i>Eucalanus inermis</i>	18.6	7.4					18.6	7.4
	GENERAL	27.2 ± 27.6	1.3 ± 5.7	22.6 ± 18.1	6.3 ± 6.2	30.3 ± 29.5	11.6 ± 9.1		
General	<i>Subeucalanus pileatus</i>	7.6	-0.1	18.7 ± 12.1	1.7 ± 6.9	27.0 ± 35.2	-1.5 ± 2.8	19.2 ± 15.9	1.0 ± 6.0
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>			42.1 ± 31.3	7.9 ± 6.4			42.1 ± 31.3	7.9 ± 6.4
	<i>Subeucalanus subtenius</i>	15.4 ± 7.5	2.1 ± 2.9	25.1 ± 12.6	6.9 ± 6.6	15.3 ± 1.6	1.5 ± 6.7	20.2 ± 11.4	4.4 ± 5.9
	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	33.4 ± 12.5	12.2 ± 13.1	15.7	20.1	89.9	22.7	43.1 ± 33.1	16.8 ± 9.3
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	53.0 ± 27.1	-1.0 ± 5.8	20.9 ± 9.0	27.8 ± 21.0			37.0 ± 25.2	13.4 ± 20.9
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	31.5 ± 5.0	16.4 ± 19.7	15.5 ± 11.7	9.9 ± 7.3	25.3 ± 7.7	8.2 ± 9.8	22.6 ± 10.7	10.5 ± 10.9
	<i>Eucalanus inermis</i>	37.9 ± 27.3	12.8 ± 7.5					37.9 ± 27.3	12.8 ± 7.5
	GENERAL	30.0 ± 19.9	6.7 ± 11.1	24.7 ± 19.3	8.7 ± 10.7	28.5 ± 23.6	6.1 ± 9.8		

Por último, los valores que influenciaron las regresiones lineales presentaron un patrón con la variabilidad climática. Las tendencias fueron invertidas entre las variables ambientales con excepción de los periodos neutrales (Tabla 4-6). Con la clorofila la tendencia fue de tener tamaños más pequeños en periodos de influencia de La Niña con impacto fuerte (2008-I, 2009-I y 2010-II) y en los periodos neutrales que seguían temporalmente después de La Niña (2009-II y 2012-II); mientras que en periodos con influencia de El Niño de impacto débil (2004-II y 2006-II), La Niña de impacto moderado (2008-II y 2011-II) y el neutral que sigue temporalmente a El Niño (2007-II), se presentaron valores más grandes del tamaño corporal a lo esperado (Tabla 4-6).

Con la temperatura, los periodos con influencias de El Niño (2004-II, 2006-II), así como los periodos con influencia moderada de La Niña (2008-II y 2011-II) y neutros (2007-I, 2009-II y 2012-II) presentaron tamaños más pequeños a los esperados. Solo en los periodos de influencia de La Niña de impacto fuerte, los tamaños fueron más grandes a lo esperado (Tabla 4-6).

Tabla 4-6 Tendencia del tamaño corporal según la media de la regresión lineal por variable ambiental y por especie en los momentos que influenciaron las relaciones. Valores negativos indican un menor tamaño a lo esperado. Valores positivos indican un mayor tamaño. El número de símbolos por momento de muestreo indican el número de regresiones del que fueron obtenidas.

VARIABLE	ESPECIE	MOMENTOS DE MUESTREO										
		2004-II	2006-II	2007-I	2007-II	2008-I	2008-II	2009-I	2009-II	2010-II	2011-II	2012-II
Concentración de clorofila	<i>Subeucalanus pileatus</i>					-		+		-		+
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>							--		-		
	<i>Subeucalanus subtenius</i>	++++					+		-	-	-	

VARIABLE	ESPECIE	MOMENTOS DE MUESTREO										
		2004-II	2006-II	2007-I	2007-II	2008-I	2008-II	2009-I	2009-II	2010-II	2011-II	2012-II
Temperatura	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>			++								
	<i>Rhincalanus nasutus</i>			+		--						
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	-- / +			+			-				--
	<i>Eucalanus inermis</i>			-								
	TENDENCIA	+		+	+	-	+	-	-	-	+	-
	<i>Subeucalanus pileatus</i>		-				--	+	-	+	-	
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>					++		++				
	<i>Subeucalanus subtenuis</i>			-		++		++	-	+		-
	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>									+		-
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	-		+				+				
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>							- / ++	-		- / +	--
	<i>Eucalanus inermis</i>			-								
	TENDENCIA	-	-	-		+	-	+	-	+	-	-

4.4 Discusión

Las especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea que habitan en las aguas oceánicas de la cuenca del Pacífico de Colombia presentaron diferentes respuestas de cambio de tamaño corporal debido al cambio de la temperatura superficial del mar, así como del alimento disponible, medido con la concentración de clorofila superficial. Se presentaron tanto respuestas de disminución de tamaño corporal como de aumento de éste por cada unidad de aumento de las variables ambientales evaluadas, siendo las respuestas más fuertes las obtenidas con la disponibilidad del alimento. Adicionalmente, no se evidenciaron diferencias entre los grupos funcionales y la variabilidad climática afectó negativamente las relaciones. La presencia de La Niña afectó mayormente la relación entre el tamaño corporal y la temperatura, mientras que El Niño fue con la disponibilidad del alimento. Todas las respuestas fueron diferentes entre especies y variables dentro de cada una de ellas.

La respuesta de cambio de tamaño corporal debido a la temperatura superficial presentó un promedio general positivo. Este resultado es diferente al promedio general descrito por Horne *et al.* (2016). Ellos realizaron la prueba a 48 especies de copépodos, obteniendo un promedio general de respuesta negativa. De las siete especies estudiadas en el presente trabajo, solo

Subeucalanus pileatus presentó un promedio similar con dicho estudio. *Subeucalanus subcrassus* y *Eucalanus inermis* fueron las otras especies con respuesta negativa. Sin embargo, la primera está muy cercana a la neutralidad, mientras que para la segunda su valor fue de -27%, obtenido de una única regresión. Las demás especies presentaron respuestas con porcentajes de cambio positivas, aumentando a medida que el tamaño corporal de la especie fue mayor.

En el estudio de Horne *et al.* (2016), la mayoría de las especies no sobrepasaron los 1.5 mm de longitud total promedio (Razouls *et al.* 2005-2019) y solo tres de los calanóideos tuvieron una respuesta positiva: *Acartia lilijeborgi*, *Sinocalanus tenellus* y *Calanus helgolandicus*. Las dos primeras, con tamaños promedio de 1.3 mm de longitud total en las hembras, presentaron valores de cambios cercanos a la neutralidad ($\approx 0\%$); mientras que la tercera especie presentó tamaños promedio de 2.70 mm de longitud total en las hembras y tuvo una respuesta cercana al 5% de cambio de tamaño corporal por cada grado centígrado de aumento. Las especies del presente estudio *Subeucalanus subtenuis*, *Rhincalanus rostrifrons* y *R. nasutus*, tuvieron dimensiones y respuestas similares a *C. helgolandicus*, principalmente las del género *Rhincalanus*.

Esta tendencia de dirección de las respuestas desde negativas hacia positivas relacionadas con el aumento del tamaño corporal nominal de la especie no coincide con lo encontrado por Horne *et al.* (2015), quienes encontraron que la dirección de la respuesta para artrópodos marinos es inversa, siendo más negativa en especies de tamaños mayores. El estudio se basó en diversos grupos de artrópodos utilizando especies planctónicas, pelágicas y bentónicas. Cabe anotar que las especies más grandes pertenecieron a los grupos pelágicos y bentónicos; las especies planctónicas usadas fueron las mismas de Horne *et al.* (2016). Los primeros dos grupos tienen estrategias de vida y alimentación diferentes a los planctónicos (Blanchard *et al.* 2009), por lo que las respuestas pueden no ser del todo comparables.

Sin embargo, asumiendo la tendencia general de respuesta en los artrópodos marinos, ¿por qué la mayoría de las especies de la superfamilia Eucalanoidea presentaron una respuesta diferente al patrón descrito? Considerando la teoría metabólica en ecología (Brown *et al.* 2004), un aumento de la temperatura ocasiona que el metabolismo incremente. Como consecuencia, el organismo debe gastar más energía para suplir las necesidades básicas, disminuyendo la eficiencia energética. Por este motivo, los organismos se han adaptado disminuyendo sus tamaños corporales y así lograr equilibrar de nuevo la eficiencia energética. Sin embargo, no es la única vía de adaptación, también

se puede lograr disminuyendo las tasas metabólicas a partir de diferentes estrategias de vida (Kjørboe 2008, Barton *et al.* 2013). Entre estas se encuentran: (1) disminución de musculatura, ahorrando energía que se usa en la creación de tejidos densos; (2) aumento de la proporción de agua en el cuerpo mejorando la relación de densidades entre ellos y el medio que los rodea, por lo que no gastan energía para mantenerse constantemente en una misma posición; (3) disminución de la movilidad para alimentarse, por lo que no gasta energía persiguiendo o buscando su alimento sino que espera a que llegue a su sitio; (4) cambios morfológicos de las estructuras para alimentarse para obtener mayor eficiencia de captura; (5) selectividad del alimento ingerido, buscando organismos con alto contenido calórico, para obtener más energía en una menor cantidad de tiempo y esfuerzo; (6) almacenamiento de energía extra, por ejemplo en forma de gotas de aceite disponibles para momentos de estarcación; (7) migraciones verticales diarias y ontogénicas buscando sitios con condiciones idóneas de temperatura y demás variables ambientales; y (8) eficiencia en el uso del oxígeno para evitar quemar energía extra.

Las especies estudiadas en el presente trabajo, a diferencia de la mayoría de las estudiadas previamente, utilizan cada una de las diferentes estrategias de vida mencionadas anteriormente (Anexo D). Lo interesante es que a medida que la especie es más grande, más utiliza cada una de las estrategias, por lo que las más pequeñas como *Subeucalanus subtenuis*, coincide más con la tendencia global. De las tres especies del estudio previo que también tuvieron respuestas positivas (Horne *et al.* 2016), al menos *Calanus helgolandicus* también utiliza algunas de las estrategias descritas, como por ejemplo que genera óvulos como reserva de energía y que utiliza en momentos de falta de alimento (Rey-Rassat *et al.* 2002).

Como se mencionó anteriormente, en el caso de *Eucalanus inermis*, aunque es una de las especies que más utiliza las diferentes estrategias de adaptación, presentó el mayor porcentaje de cambio de disminución del tamaño corporal con respecto a la temperatura. Lamentablemente solo se tiene una regresión para poder aseverar que esa es la tasa de cambio, y viendo la tendencia de variabilidad de las demás especies, cabe suponer que también presentaría variabilidad de respuesta.

Por otro lado, la respuesta de cambio de tamaño corporal debido al alimento disponible fue positiva y mayor a lo encontrado con la temperatura. La tendencia de la respuesta es como lo

esperado, en la que la alimentación es importante para que los organismos obtengan energía para su desarrollo (Hirst & Bunker 2003, Bunker & Hirst 2004, Horne *et al.* 2016).

Los valores de respuesta de cambio de tamaño corporal debido a la disponibilidad de alimento entre las especies estudiadas estuvieron muy similares y presentaron una menor variabilidad con respecto a lo encontrado con la temperatura. Como mencionan algunos estudios (Cass 2011, Cass *et al.* 2014, Cass & Daly 2015), estas especies se alimentan de casi el mismo tipo de organismos del fitoplancton, la variación depende en parte del sitio de alimentación y las estrategias de pastoreo. La menor variabilidad puede indicar que existe una respuesta más constante sin importar la geografía dentro del estudio, lo que podría permitir inferir que al menos para las especies de eucalanídeos oceánicos tropicales, la alimentación es un factor más importante de adaptación que la temperatura.

El promedio general de respuesta de cambio de tamaño corporal debido a la disponibilidad de alimento fue aproximadamente el doble a lo registrado en el estudio de Horne *et al.* (2016). Ellos trabajaron con 33 especies de copépodos y obtuvieron un valor promedio de tasa de cambio de tamaño corporal de $9.8 \pm 20.1\%$ por cada $100 \mu\text{g}/\text{m}^3$ de aumento. *Subeucalanus pileatus* y *Rhincalanus rostrifrons* fueron las especies que presentaron valores más similares a dicho estudio. Lamentablemente, en ese estudio no presentaron datos por especie, por lo que es complejo determinar si existe algún patrón debido a la especie. Sin embargo, la diferencia entre el presente estudio y el de Horne *et al.* (2016) puede deberse a que los copépodos eucalanóideos, por sus tamaños nominales, pueden y tienden a alimentarse principalmente de organismos autótrofos como las diatomeas, organismos fitoplanctónicos más grandes, mientras que las otras especies estudiadas previamente se alimentan principalmente de microplancton heterotrófico o autótrofo pequeño con poca concentración de clorofila (Razouls *et al.* 2005-2019, Brun *et al.* 2017), lo que permitiría inferir que la concentración de esta en el medio no sería el mejor indicador para las especies más pequeñas (Devreker *et al.* 2005, Boersma *et al.* 2016).

La influencia de las variables ambientales sobre la tasa de cambio fue dominada en todos los casos (e.d. por especie y general) por la concentración de clorofila. Los datos obtenidos fueron opuestos a lo descrito en el estudio de Horne *et al.* (2016). Ellos mencionan que la influencia por la concentración de clorofila no supera el 20%, mientras que, el promedio con la temperatura fue del 50%. Según estos autores, la concentración de clorofila depende también de la temperatura, ya que

dicha producción es una de las actividades de los organismos autótrofos regulados por el metabolismo (O'Connor *et al.* 2009).

Sin embargo, los resultados del presente estudio pueden deberse a varios aspectos. Por un lado, en el área de estudio la temperatura superficial es siempre alta y no presenta una variación temporal marcada como si sucede en las regiones templadas (Anderson-Teixeira *et al.* 2012). Esto condiciona que los organismos se encuentren siempre adaptados a estos valores de temperatura y mantengan el rango de temperatura como parte de sus condiciones normales (Garzke *et al.* 2015, Bowler *et al.* 2017). Por otro lado, en las regiones oceánicas tropicales la disposición de alimento es escasa comparativamente con las demás regiones, pero constante durante todo el año (Huston & Wolverton 2011). Esto ocasiona que los organismos se encuentran en constante estrés y aprovechen los picos que se generan en las épocas productivas (Chew & Chong 2016, Poloczanska *et al.* 2016). Adicionalmente hay que tener en cuenta que las especies evaluadas son organismos herbívoros que se alimentan principalmente de diatomeas y que presentan una serie de estrategias de vida, ya descritas, que ayudan a adaptarse a los cambios ambientales dados por la temperatura.

Los aspectos mencionados anteriormente han sido utilizados por Huston & Wolverton (2011) para describir una nueva teoría que permitiría explicar la adaptación de los cambios de tamaño que se presentan en la naturaleza sin tener en cuenta la temperatura como el factor principal. Ellos proponen que la disponibilidad del alimento en los momentos de crecimiento de los organismos es el factor que permite controlar los cambios de tamaño corporal. Han llamado a esta teoría como la productividad primaria neta ecológica y evolutiva o eNPP (por sus siglas en inglés).

La teoría eNPP ha permitido identificar las tendencias del cambio del tamaño corporal en condiciones ambientales y geográficas en las que las hipótesis como la regla de Bergmann o la relación tamaño temperatura, no lo han hecho. Por ejemplo, regiones con poca variación latitudinal, como es el caso del trópico, o en escalas temporales pequeñas o con mediciones espaciadas (Huston & Wolverton 2011). Ambas condiciones que se presentan en el presente estudio.

Las estrategias de vida de las especies de eucalanóideos, aunque parecía ser una de las explicaciones del por qué se obtuvieron resultados diferentes a los descritos en todas las especies de copépodos marinos, no permitieron evidenciar estadísticamente alguna diferenciación de respuesta de cambio de tamaño corporal y de influencia por parte de la temperatura y de la

disponibilidad de alimento entre los grupos funcionales conformados. Este resultado pudo deberse al factor de la localidad. Los resultados obtenidos por especie fueron variables y no se evidenció ningún patrón espacial. Esta situación permite inferir que existen otros factores que actúan al mismo tiempo y que en conjunto modulan las respuestas de las especies de diferente forma según la intensidad de dichos factores. Ejemplos de otros factores que no se tuvieron en cuenta para este análisis y que pudieron interferir en los resultados son la salinidad (Gutiérrez *et al.* 2011, 2018, Boomer *et al.* 2017), el oxígeno (Atkinson 1995), los giros oceánicos (Lavaniegos *et al.* 2015), interacciones bióticas (Jochum *et al.* 2012, Ward *et al.* 2014), y variabilidad climática (Pörtner & Gutt 2016, Molina-González *et al.* 2018), entre otros.

De dichos factores, se evaluó el influjo de la variabilidad climática en la respuesta del cambio del tamaño corporal y en la influencia de las variables ambientales sobre los organismos. Se encontró que la variabilidad climática tiene una injerencia negativa sobre las relaciones entre los organismos y las variables ambientales. Esta mostró que las tres condiciones ENOS lograron afectar los resultados, principalmente en los momentos con presencia de La Niña (2008-I, 2008-II, 2009-I, 2010-II y 2011-II). Cabe recordar que el periodo evaluado estuvo dominado por esta condición (45.5% de los periodos evaluados), por lo que era de esperar que la mayor cantidad de resultados se presentaran en dicha condición. Sin embargo, al observar los efectos por variables ambientales, las relaciones entre el tamaño corporal y la disponibilidad de alimento fueron mayormente afectadas durante los momentos con presencia de El Niño (2004-II, 2006-II y 2007-I).

La situación descrita en el párrafo anterior puede ser debida a que el fitoplancton se afecta fuertemente cuando las condiciones cambian al aumentar la temperatura y la estratificación de la columna de agua, al disminuir los recursos y profundizar las clinas, entre otros factores (condiciones de El Niño) (Griffiths *et al.* 2016, Sommer *et al.* 2017, Waga *et al.* 2017). Estas características hacen que se disminuya el número de especies y las abundancias del grupo de las diatomeas y aumenten los dinoflagelados y otros heterótrofos del nano- y microplancton (Castillo & Vizcaino 1992, Medina-Campos 1997, 1998). Si asumimos la información descrita para las especies de copépodos eucalanóideos, al ser selectiva con su alimentación, prefiriendo las diatomeas, esta situación las condicionarían a que se alimenten de otros organismos o utilicen sus reservas energéticas, por lo que las relaciones entre el tamaño corporal y la concentración de clorofila no serían tan efectivas.

Adicionalmente, la presencia de El Niño podría inducir a las especies a profundizar sus nichos para evitar gastos energéticos extras, así como evitar moverse innecesariamente. La suma de los efectos de forma de alimentación como de migraciones de nicho, podría traer como consecuencia final un aumento de los tamaños de los organismos por crecer en ambientes más fríos, sin necesidad de gastos energéticos por movilidad y alimentación activa, así como por usar las reservas energéticas guardadas. Este resultado se puede evidenciar en la tendencia que se muestra en la Tabla 4-6 entre el tamaño corporal y la concentración de clorofila.

Por otro lado, la presencia de La Niña trae consigo la disminución de la temperatura superficial, que exista una mayor mezcla de las aguas y disminuya la profundidad de las clinas (Wang & Fiedler 2006, Corredor-Acosta *et al.* 2011, Brugnoli *et al.* 2019). Además, en el área de estudio permite el aumento de las lluvias y la disminución de los vientos, así como de las velocidades de las corrientes y masas de agua (Amador, Rivera, *et al.* 2016). Esta situación permite una mayor disponibilidad de recursos para el fitoplancton, principalmente del grupo de las diatomeas (Castillo & Vizcaino 1992, Medina-Campos 1997, 1998). La consecuencia a esta condición es que permite que los copépodos eucalanóideos tengan una disponibilidad continua de alimento de las mejores características energéticas (Cass & Daly 2015), por lo que dejaría de ser una variable limitante para el crecimiento de los organismos.

Una buena disponibilidad de alimento en conjunto con bajas temperaturas, aunado a una disminución del gasto energético debido a la disminución de competencia por el recurso y a la evasión por depredación (Amarasekare 2002), haría que los organismos crecieran más lentamente debido a la disminución de las tasas metabólicas, pero el crecimiento final sería mayor. Estas condiciones han sido demostradas y evidenciadas en regiones templadas (Dai *et al.* 2016, 2017, Poloczanska *et al.* 2016, Eiane *et al.* 2018). En la región oceánica tropical no se había evidenciado este comportamiento. Sin embargo, con los resultados del presente estudio descritos anteriormente y los mostrados en la Tabla 4-6 entre el tamaño corporal y temperatura, se puede asumir que posiblemente también exista dicho patrón.

Las afectaciones en momentos con ninguna presencia del ENOS (e.d. periodos neutros), no fueron tantas. Sin embargo, las presentadas tuvieron una tendencia similar a la influencia del ENOS previo a estos momentos. Estos resultados eran lo esperado, ya que los efectos de la variabilidad

climática no se pierden inmediatamente, sino que se van disminuyendo gradualmente. Esto conlleva a pensar que cada periodo evaluado es la suma de la condición presente y de su pasado, por lo que difícilmente se podrán evidenciar resultados exactamente iguales entre periodos. Situación evidenciada en el presente trabajo con los resultados descritos.

Por último, la variabilidad climática afecta diferencialmente por especie. Parece ser que las especies que tienen ciclos ontogénicos largos están más fuertemente influenciadas por la variabilidad climática que las especies que poseen ciclos más cortos (e.d. *Subeucalanus subcrassus*, *Rhicalanus rostrifrons*, *R. nasutus* y *Eucalanus inermis* vs. *S. pileatus*, *S. subtenuis* y *Pareucalanus attenuatus*). Se ha reconocido que las especies del género *Rhincalanus*, así como del *Eucalanus*, presentan ciclos entre uno y dos años en los que los juveniles que nacen en la superficie van profundizándose mientras crecen y vuelven a la superficie en la pre-adulthood para finalizar su crecimiento de nuevo en la superficie y poder reproducirse (Hidalgo *et al.* 2005b, Shimode *et al.* 2012a, 2012b).

Este tipo de ciclos ontogénicos podría afectar negativamente a las especies debido a que al no estar acostumbradas a los cambios bruscos y continuos dados por la variabilidad climática en la superficie, entrarían en un shock y no alcanzarían a adaptarse a la situación del momento, ocasionando que la respuesta del cambio de tamaño corporal sea diferente a lo esperado y, por ende, las relaciones con las variables ambientales sean menores. Diferente sucedería con las especies que no tienen estos ciclos tan largos o que no migran verticalmente durante su ontogenia. Al estar mejor adaptados a las condiciones climáticas, tendrían mejores y más rápidas respuestas de adaptación en comparación. Sin embargo, por los resultados obtenidos, sus tiempos biológicos están siendo más largos que los ambientales, por lo que se evidencia que la variabilidad climática también logra afectar negativamente las respuestas de adaptación de los organismos.

En el caso de *Subeucalanus subcrassus*, no existen estudios que demuestren si presenta o no ciclos ontogénicos y al ser cercano a las otras dos especies, se tendería a pensar que no tiene. Sin embargo, por los datos de captura obtenidos (no se muestran), pareciera que si tiene una especie de ciclo ontogénico ya que no se presentó frecuentemente como sus especies hermanas.

5. Patrones de distribución y densidad poblacional de poliquetos holoplanctónicos de la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2004 – 2012

5.1 Introducción

El zooplancton marino está compuesto por un gran número de organismos que en conjunto ayudan a modular la vida del planeta (Steinberg & Landry 2017). Dentro de esta comunidad se encuentran los poliquetos holoplanctónicos, un grupo de organismos que provienen de sus congéneres bentónicos (Struck & Halanych 2010, Jiménez-Cueto *et al.* 2012) y que han evolucionado completando todo su ciclo de vida en la columna de agua (Jiménez-Cueto *et al.* 2012). Taxonómicamente están representados por nueve familias que agrupan un poco más de 100 especies distribuidas en todos los océanos (Boltovskoy 1999), principalmente en la provincia oceánica (Orensanz & Ramírez 1973, Márquez-Rojas *et al.* 2013) de las regiones subtropicales y tropicales (Bilbao *et al.* 2008, Márquez-Rojas *et al.* 2013).

Los poliquetos holoplanctónicos, aunque no son muy abundante ni diversos en los diferentes ensamblajes, si se encuentran frecuentemente (Márquez-Rojas *et al.* 2013, Guglielmo *et al.* 2014). Su importancia ecológica radica en que son trascendentales en la mineralización de la materia orgánica (Uttal & Buck 1996, Guglielmo *et al.* 2014) y porque al presentar un gran número de estrategias de alimentación, así como de presas (Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Jumars *et al.* 2015), ayudan a transferir energía a los eslabones superiores, principalmente a larvas de peces, aportándoles proteínas de excelente calidad con altos contenidos calóricos (Knox 1994, Guglielmo *et al.* 2011, Jumars *et al.* 2015). Adicionalmente, se ha evidenciado una relación directa entre la composición de las masas de agua y su presencia, por lo que son buenos bioindicadores (Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006, Jiménez-Cueto *et al.* 2012).

Pese a estas consideraciones, comparativamente con otros grupos zooplanctónicos como los eufausiáceos o quetognatos, se han realizado pocos estudios (Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Fernández-Álamo 2006, Guglielmo *et al.* 2014, Jumars *et al.* 2015). Estos están basados principalmente en campañas transoceánicas del siglo pasado (p. ej. Dales 1957, Støp-Bowitz 1992), con el objetivo de revisiones taxonómicas e inherentemente de su distribución geográfica (Buzhinskaja 2017). El océano Pacífico es el que ha permitido obtener la mayor información de este grupo (p.ej. Dales 1957, Fernández-Álamo 1983, 2004, Rozbaczylo *et al.* 2004, Fernández-Álamo & Färber-Lorda 2006), principalmente en el Pacífico Oriental Tropical – POT a partir del trabajo de Fernández-Álamo (1983), quien logró identificar 44 especies de cinco familias, siendo Alciopidae y Lopadorrhynchidae las más frecuentes y diversas.

En la cuenca del Pacífico de Colombia, que hace parte del POT, los estudios en poliquetos holoplanctónicos son mínimos. Aparte del trabajo de Fernández-Álamo (p.ej. Fernández-Álamo 1983, 2000, 2004), solo se ha producido un estudio en el que describieron 14 especies, encontrando una relación positiva de la abundancia con la concentración de clorofila y negativa con la temperatura y salinidad durante los años 1996 y 1997 (Carvajal-Pinilla *et al.* 2009). En total se han registrado 23 especies de poliquetos holoplanctónicos para el Pacífico de Colombia, extraídas en su totalidad de estaciones ubicadas en la provincia nerítica.

Por otro lado, se ha hecho imperativo realizar estudios ecológicos sobre diversos grupos biológicos para conocer las diferentes respuestas poblacionales a la variabilidad climática y así complementar y mejorar el entendimiento de la vida en el planeta, aportando nuevos conocimientos e insumos para las modelaciones predictivas que se están realizando principalmente con miras a comprender el cambio climático (Gajbhiye 2002, Turner 2004, Mair *et al.* 2014, McQuatters-Gollop *et al.* 2017).

Basados en la teoría metabólica en ecología (Brown *et al.* 2004), la temperatura y la estequiometría del ambiente, en conjunto con el tamaño de los organismos modulan las actividades biológicas de los organismos (Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Qu *et al.* 2015). Estos a su vez terminan afectando los diferentes atributos poblacionales que dependen de procesos metabólicos de los individuos (Ohlberger 2013). Se ha evidenciado que el aumento de la temperatura incrementa la tasa metabólica (Lindmark *et al.* 2018), lo que ocasiona que se presenten mayores tasas de reproducción (Forster *et al.* 2011, Vehmaa 2012), así como reducción del tamaño

corporal (Garzke *et al.* 2015, Malerba *et al.* 2018), ocasionando una mayor densidad poblacional con mayores proporciones de juveniles que adultos (Bhaud *et al.* 1995, Heptner 2000, Forster *et al.* 2011). Respuestas similares en aumentos de la densidad poblacional se han evidenciado con el aumento de la cantidad y calidad del alimento. Sin embargo, se han evidenciado también relaciones inversas tanto con la temperatura como con la cantidad y calidad del alimento (Guglielmo *et al.* 2014). Teniendo en cuenta que se presentan diferentes niveles de afectación por especies o grupos funcionales (Lurgi *et al.* 2012, Ohlberger 2013), la estructura y dinámica de los ecosistemas varía según las condiciones ambientales del momento y la región (Knappe & de Valpine 2011, Pearce-Higgins *et al.* 2015, Bowler *et al.* 2017), por lo que es necesario conocer la mayor cantidad de respuestas posibles.

En la región tropical del Pacífico Oriental uno de los moduladores principales de la variabilidad climática es el evento El Niño de Oscilación Sur – ENOS (Wang & Fiedler 2006, Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016, Amador, Rivera, *et al.* 2016). Este cambia las condiciones ambientales aumentando o disminuyendo las temperaturas del mar, así como estratificando o mezclando la columna de agua (Villegas-Bolaños 2003, Akbari *et al.* 2017), ocasionando respuestas de adaptación de las comunidades marinas (Rebstock 2002, Eiane *et al.* 2018, Gómez *et al.* 2019). En el caso de la cuenca del Pacífico de Colombia, como en términos generales, los estudios se han enfocado en el efecto y respuesta en momentos de calentamiento de las aguas (e.d. El Niño), encontrando en su mayoría disminución de la densidad de algunas poblaciones y comunidades neríticas o costeras, atribuido principalmente a la disminución de la calidad y cantidad del alimento (p.ej. Carvajal-Pinilla *et al.* 2009, Giraldo-López, Velasco, *et al.* 2014).

Con base en lo descrito anteriormente, el presente estudio pretendió describir los patrones de distribución y de densidad poblacional de poliquetos holoplanctónicos pertenecientes a las familias Alciopidae, Lopadorrhinchidae e Iospilidae de la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática del 2004 al 2012. Para ello se centró en (1) determinar la influencia ambiental tanto espacial como temporal en la distribución y densidad poblacional; y (2) establecer las relaciones de las variables ambientales con la densidad poblacional.

5.2 Métodos

Se tuvieron en cuenta las bases de datos de las (1) variables ambientales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila obtenidas satelitalmente, así como el índice de Oscilación Sur – IOS; y la de (2) densidad poblacional de poliquetos ordenados por especie, estación y periodo de muestreo. Este atributo está expresado en individuos por cada cien metros cúbicos (ind/100 m³).

Para establecer una sectorización espacial del área de estudio, se realizó un análisis jerárquico aglomerativo de similitud de promedio ponderado - CLUSTER y un escalamiento multidimensional no métrico – nMDS con los valores mensuales de las series de datos de las variables ambientales temperatura, salinidad y concentración de clorofila. Para ello, se debieron transformar los valores, estandarizando cada set de datos con el valor total de cada estación. Luego se construyó una matriz triangular de similitud con el algoritmo de la distancia Euclidiana. Cada grupo fue descrito mostrando los rangos de las variables ambientales y su variación en el tiempo entre el 2004 y 2012. Los análisis multivariados se realizaron con el programa estadístico Primer-e V.7 (Clarke & Gorley 2015).

Como complemento a la descripción ambiental, se analizaron los momentos de muestreo (tres meses anteriores al muestreo y el mes de muestreo) a partir de las anomalías de las variables ambientales y su relación con la variabilidad climática. Para ello se usó el análisis de la Transformada Z (Tz). Con cada variable, inicialmente se calcularon los promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (D.E.) por mes a partir de todo el set de datos. Luego se aplicó la ecuación de la Tz para cada dato mensual (x) del periodo 2004 – 2012 de la siguiente forma (E.3.):

$$Tz = \frac{(x - \bar{X})}{D.E.} \quad (E.3)$$

Los valores Tz obtenidos de los meses que componen cada momento muestreado fueron promediados. Valores positivos indican que las variables ambientales estuvieron por encima del promedio (e.d. normalidad); valores negativos tienen un significado inverso. Se asumió la variabilidad climática como los periodos de presencia de El Niño, La Niña o neutralidad descritos en los métodos del capítulo 1, pero sin diferenciación del grado de impacto.

Para describir los patrones de distribución y la densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos, se realizaron descripciones generales y por especie tanto espacial

como temporal de la frecuencia de aparición y densidad poblacional, teniendo en cuenta los sectores conformados ambientalmente y la variabilidad climática del periodo de estudio.

Para determinar la influencia ambiental tanto espacial como temporal sobre la densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis por especie debido a la falta de normalidad de los datos biológicos. Los factores espaciales equivalen a los sectores conformados en los análisis anteriores y los factores temporales a la presencia de El Niño, La Niña o la neutralidad (e.d. variabilidad climática). A las pruebas con significancia estadística se les realizaron la prueba de Dunn para determinar qué factor generó la diferencia. Estos procedimientos se realizaron únicamente con las especies que cumplieran los requisitos estadísticos mínimos.

Por último, para establecer las relaciones entre las variables ambientales y la distribución y las densidades poblacionales, se hicieron descripciones por especie de los rangos ambientales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila, así como un análisis estadístico de correlación entre dichas variables con la densidad poblacional. Esto último se hizo con la prueba paramétrica de Pearson o la no paramétrica de Spearman, dependiendo del cumplimiento de los supuestos. Tanto las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn como las de correlación de Spearman y Pearson, se realizaron con el paquete estadístico para Excel Real-Statistics v5.4 (Zaiontz 2018).

5.3 Resultados

A partir de la información oceanográfica, en el área de estudio se evidenció una sectorización espacial orientada latitudinalmente (Figura 5-1). El promedio de temperatura superficial en el sector norte fue de 27.5 ± 1.0 °C, en el central de 26.8 ± 0.9 °C y en el sur de 26.1 ± 0.8 °C. En los tres sectores se evidenció el mismo patrón desde una perspectiva temporal, con picos en los primeros semestres y valles en los segundos (Figura 5-2a). La variabilidad climática influyó diferencialmente por sector y temporalmente: el sector sur y La Niña presentaron las anomalías más grandes (Figura 5-2b); sin embargo, en ninguno de los momentos se superó la unidad.

Los promedios de salinidad superficial en los sectores norte, central y sur fueron de 32.4 ± 0.7 , 32.8 ± 0.7 y 33.3 ± 0.7 respectivamente, mostrando una dirección espacial de aumento inverso a la temperatura. Temporalmente los tres sectores presentaron un mismo patrón, sin embargo, éste

no evidenció continuidad en el tiempo (Figura 5-3a). Al igual que con la temperatura, la variabilidad climática influenció diferencialmente por sector y por tiempo. En este caso, en los momentos de El Niño, las anomalías estuvieron cercanas a la neutralidad; mientras que, en los momentos con La Niña se evidenció un aumento por encima de la media unidad de anomalía y en los momentos con neutralidad se invirtió este patrón (Figura 5-3b).

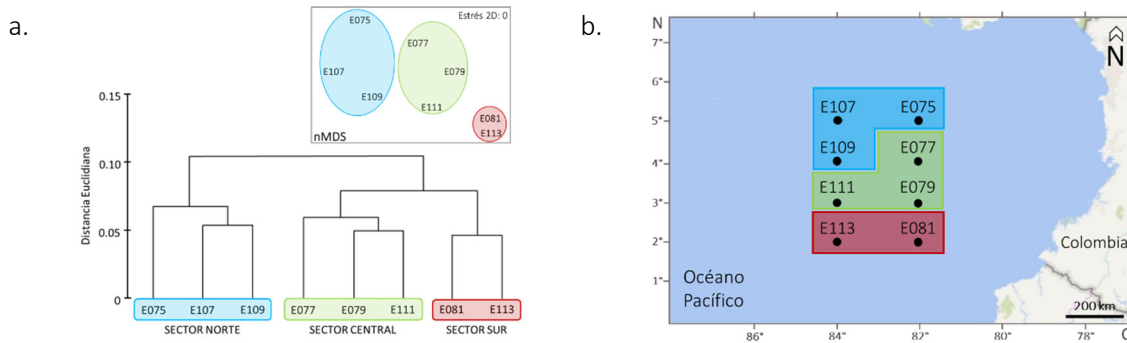


Figura 5-1 Representación gráfica de los análisis multivariados no paramétricos a partir de los datos de las variables ambientales. **a.** Cluster y nMDS; **b.** Grupos conformados en un mapa geográfico.

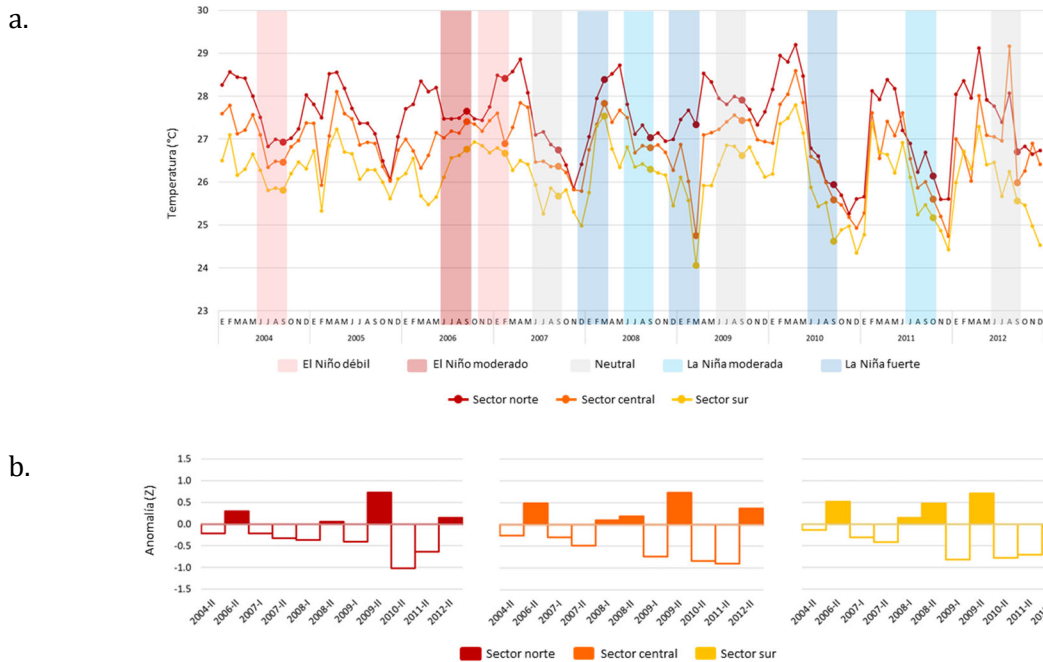


Figura 5-2 Representaciones gráficas de la temperatura por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjitas de tonalidades rojas), La Niña (franjitas de tonalidades azules) y neutrales (franjitas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delimitadas indican periodos de disminución de la variable.

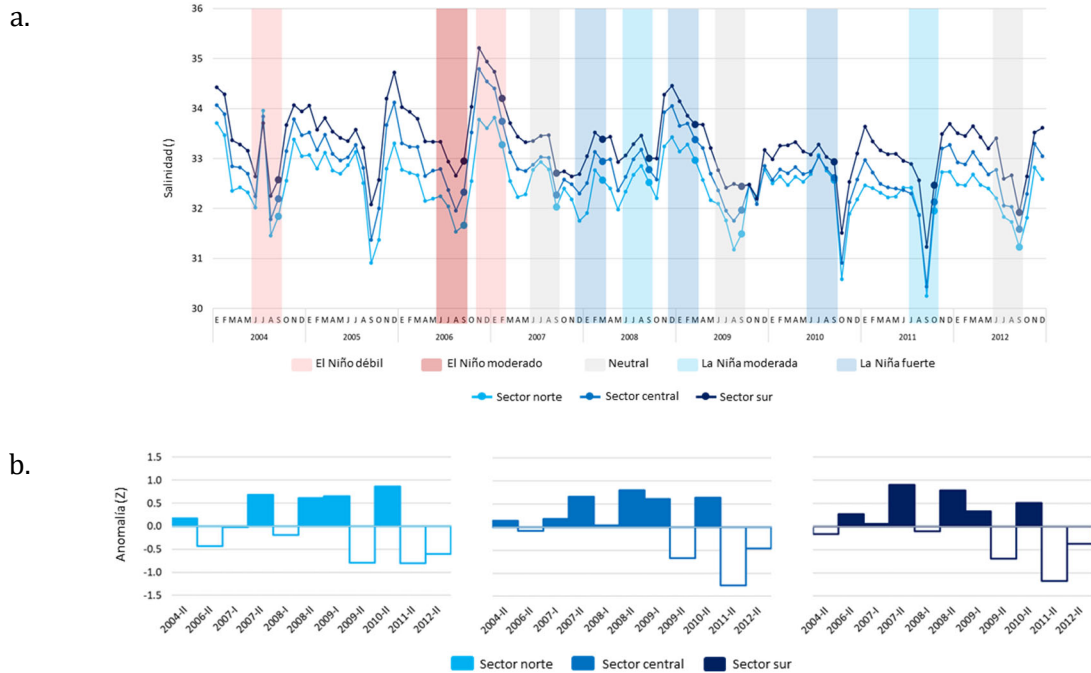


Figura 5-3 Representaciones gráficas de la salinidad por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjitas de tonalidades rojas), La Niña (franjitas de tonalidades azules) y neutrales (franjitas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delineadas indican periodos de disminución de la variable.

La concentración de clorofila superficial presentó promedios similares entre los sectores central y sur, y más bajos en el otro sector (norte: $228.4 \pm 84.4 \mu\text{g}/\text{m}^3$; central: $270.7 \pm 135.3 \mu\text{g}/\text{m}^3$; sur: $270.1 \pm 102.1 \mu\text{g}/\text{m}^3$). Los tres sectores mostraron un patrón temporal similar entre sí y a lo registrado con la temperatura. Sin embargo, se diferencian porque el sector central presentó los valores más extremos tanto en los valles como en los picos (Figura 5-4a). La variabilidad climática también influyó diferencialmente por sector y tiempo. El momento de muestreo de 2006-II con El Niño y el 2009-II con una neutralidad, presentaron las anomalías más negativas, mientras que en 2007-II con neutralidad y 2010-II y 2011-II con La Niña, presentaron las anomalías más positivas. En todos los casos superaron la media unidad de anomalía (Figura 5-4b).

Durante el periodo de estudio, se identificaron 14 especies de tres familias, de las cuales en lospilidae solo se encontró un individuo, *Phalacrophorus pictus* durante el segundo semestre de 2007 en el sector central; en las otras dos familias se presentó el otro 93% de las especies repartidas equitativamente, siete para Alciopidae y seis para Lopadorrhynchidae (Anexo I).

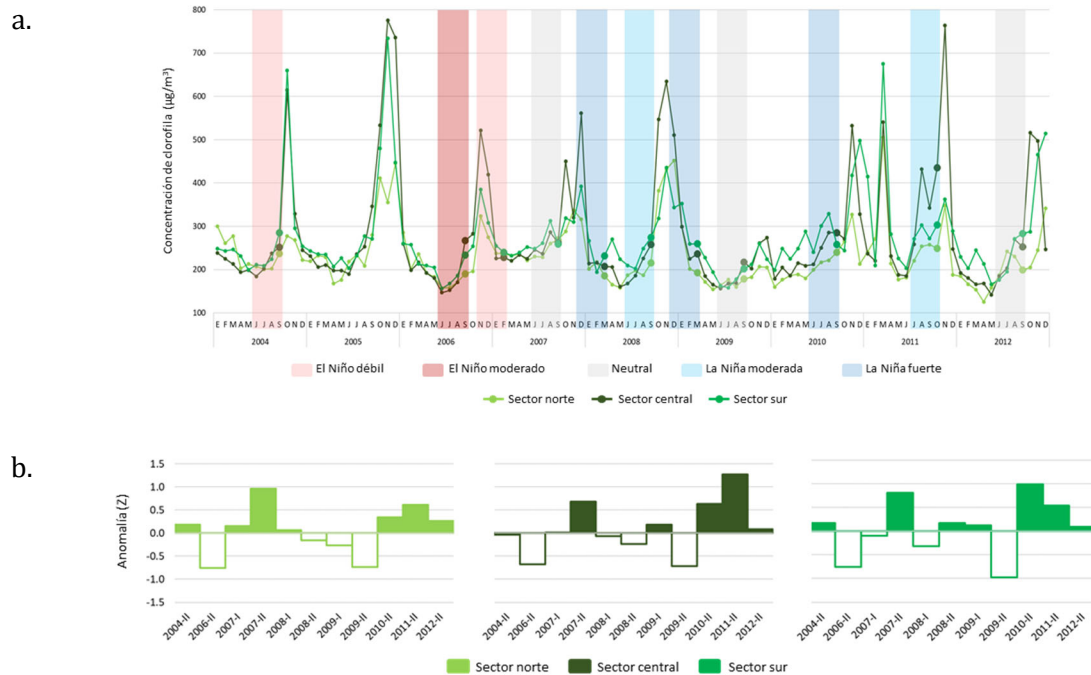


Figura 5-4 Representaciones gráficas de la concentración de clorofila por sector durante el periodo de estudio. **a.** Promedios mensuales entre 2004 y 2012. Periodos con influencia de El Niño (franjitas de tonalidades rojas), La Niña (franjitas de tonalidades azules) y neutrales (franjitas grises). **b.** Anomalías presentadas durante los momentos de muestreo. Con respecto a la media, barras coloreadas indican aumentos y barras delineadas indican periodos de disminución de la variable.

De las 85 muestras revisadas, en 12 no se encontraron poliquetos holoplanctónicos; la mayoría de estas pertenecieron a la estación E077 (E075-2006-II y 2007-II; E077-2004-II, 2007-I, 2010-II y 2011-II; E107-2009-II; E109-2004-II y 2010-II; E111-2006-II y 2008-I; E113-2010-II). La frecuencia de aparición de las especies fue bajo, ninguna sobrepasando el 50% de las muestras revisadas (Figura 5-5a); tan solo tres estuvieron entre el 30 y 45%, y sumado a otras tres especies más que superaron el 10%, representaron el 85% de la densidad poblacional total (Figura 5-5b). Estas especies fueron *Pelagobia longicirrata*, *Lopadorrhynchus henseni* y *Lopadorrhynchus brevis* de la familia Lopadorrhynchidae, y *Plotohelmis capitata*, *Rhynchonereella petersii* y *Rhynchonereella gracilis* de la familia Alciopidae.

La distribución y densidad poblacional por sector y periodo de muestreo fue diferente para todas las especies (Figura 5-6). Las especies de la familia Alciopidae estuvieron mejor repartidas en los tres sectores y aparecieron más periodos de muestreo. *Rhynchonereella moebii* y *Krohnia lepidota*, aparecieron en dos periodos de muestreo cada una en todo el estudio con promedios de densidad poblacional por debajo de 6 ind/100 m³. La primera especie apareció durante el año 2007

en los sectores norte y central, mientras que la segunda estuvo entre el segundo semestre de 2007 y el primero de 2008 en los sectores central y sur.

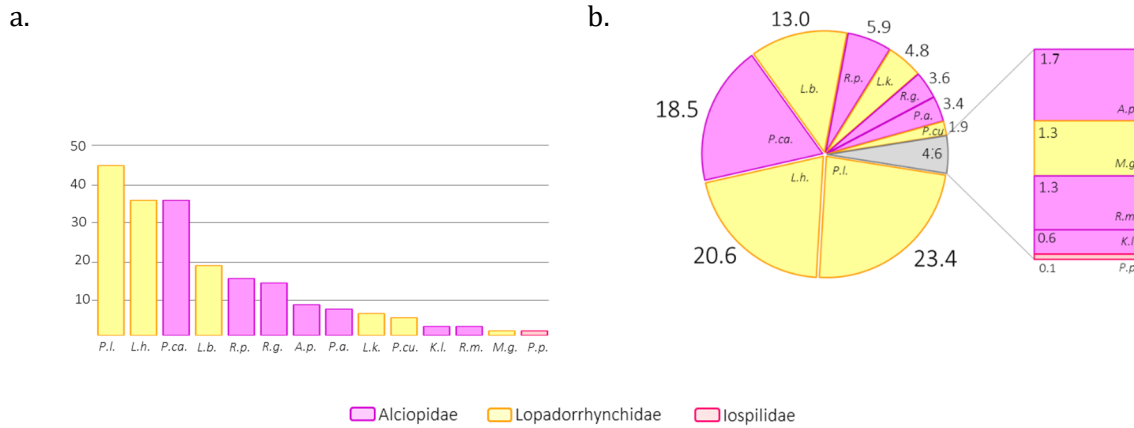


Figura 5-5 Proporciones (%) de los atributos biológicos de los poliquetos holoplanctónicos cuantificados durante el periodo 2004-2012. **a.** Frecuencia de aparición; **b.** Densidad poblacional. **A.p.:** *Alciopina parasitica*; **K.l.:** *Krohnia lepidota*; **P.a.:** *Plotohelms alata*; **P.ca.:** *Plotohelms capitata*; **R.g.:** *Rhynconereella gracilis*; **R.m.:** *Rhynconereella moebii*; **R.p.:** *Rhynconereella petersii*; **L.b.:** *Lopadorrhynchus brevis*; **L.h.:** *Lopadorrhynchus henseni*; **L.k.:** *Lopadorrhynchus krohnii*; **M.g.:** *Maupasias gracilis*; **P.cu.:** *Pedinosoma curtum*; **P.l.:** *Pelagobia longicirrata*; **P.p.:** *Phalacrophorus pictus*.

Las especies *Plotohelms alata* y *Alciopina parasitica* se recolectaron en cuatro y cinco periodos de muestreo respectivamente, siendo el 2008 el mejor representado espacialmente para la segunda especie. Las densidades poblacionales promedio fueron menores a 5 ind/100 m³. Ambas especies estuvieron presentes en los tres sectores, aunque para *A. parasitica* el sector norte fue el más predominante, representando más del 50% de aparición y abundancia. *Rhynconereella gracilis* se presentó en cinco periodos de muestreo y al igual que *A. parasitica*, el 2008 fue el mejor representado espacialmente, pero con densidades poblacionales promedio menores a 2 ind/100 m³; los demás años estuvieron con densidades promedio de 5 ind/100 m³. Esta especie se recolectó en los tres sectores, siendo el sector sur el que menos presencia tuvo (Figura 5-6).

Las especies *Rhynconereella petersii* y *Plotohelms capitata* fueron las que se presentaron en un mayor número de periodos de muestreo dentro de las especies de la familia Alciopidae, con ocho y diez veces respectivamente. Ambas especies, no se cuantificaron en el 2006 y para el caso de *R. petersii*, tampoco aparecieron en 2010 y 2012. Las densidades poblacionales promedio de *R. petersii* estuvieron en su mayoría por debajo de los 5 ind/100 m³, mientras que para *P. capitata* las densidades poblacionales promedio se situaron equitativamente por debajo y arriba de los 5

ind/100 m³. Al igual que *Alciopina parasítica*, se evidenció una disminución de la densidad poblacional durante el año 2008 para ambas especies. Tanto *R. petersii* como *P. capitata* se recolectaron en los tres sectores, siendo el central el de mayor frecuencia de aparición y el sur el de las mayores densidades poblacionales (Figura 5-6).

En cuanto a las especies de la familia Lopadorrhynchidae, *Maupasias gracilis* se recolectó solo durante el periodo de muestreo de 2004 con una densidad promedio por encima de los 5 ind/100 m³. *Pedisoma curtum* y *Lopadorrhynchus krohnii* se presentaron durante cuatro momentos de muestreos, el primero en la mitad y final del periodo de muestreo, mientras que el segundo estuvo repartido durante todo el periodo. La densidad poblacional promedio de *P. curtum* estuvo cercana a los 4 ind/100 m³, mientras que para *L. krohnii* comenzó por encima de los 10 ind/100 m³ y fue disminuyendo en el tiempo hasta un valor menor a los 5 ind/100 m³. *Pedisoma curtum* se recolectó en los tres sectores, mientras que *L. krohnii* solo se capturó en el norte (Figura 5-6).

La especie *Lopadorrhynchus brevis* se recolectó en seis periodos de muestreos. Presentó densidades poblacionales promedio variables en el tiempo, siendo las más altas al comienzo y finales del estudio (2004 y 2012), evidenciándose un patrón similar a algunas de las especies de la familia Alciopidae, con disminución de las densidades hacia la mitad del periodo. Esta especie estuvo presente en los tres sectores, siendo predominante en el sur en los primeros periodos de muestreo, y en el norte y central en los últimos periodos (Figura 5-6).

Las últimas dos especies de la familia Lopadorrhynchidae, *Lopadorrhynchus henseni* y *Pelagobia longicirrata* se presentaron en diez de los once periodos de muestreo, se diferenciaron en que *L. henseni* no se encontró en 2006 y *P. longicirrata* en 2004. Las densidades poblacionales de ambas especies variaron en el tiempo, mostrando un patrón de picos y valles. Ambas especies se hallaron en los tres sectores, sin embargo, para *L. henseni* las mayores abundancias estuvieron en el sector norte, mientras que para *P. longicirrata* lo fueron en el central y el sur (Figura 5-6).

No se determinaron diferencias estadísticas de la densidad poblacional entre sectores a partir de las tres especies más frecuentes de ambas familias. Sin embargo, si se presentaron diferencias significativas entre los periodos climáticos de El Niño con los demás al menos en dos de las especies de la familia Lopadorrhynchidae (Tabla 5-1 y Figura 5-7).

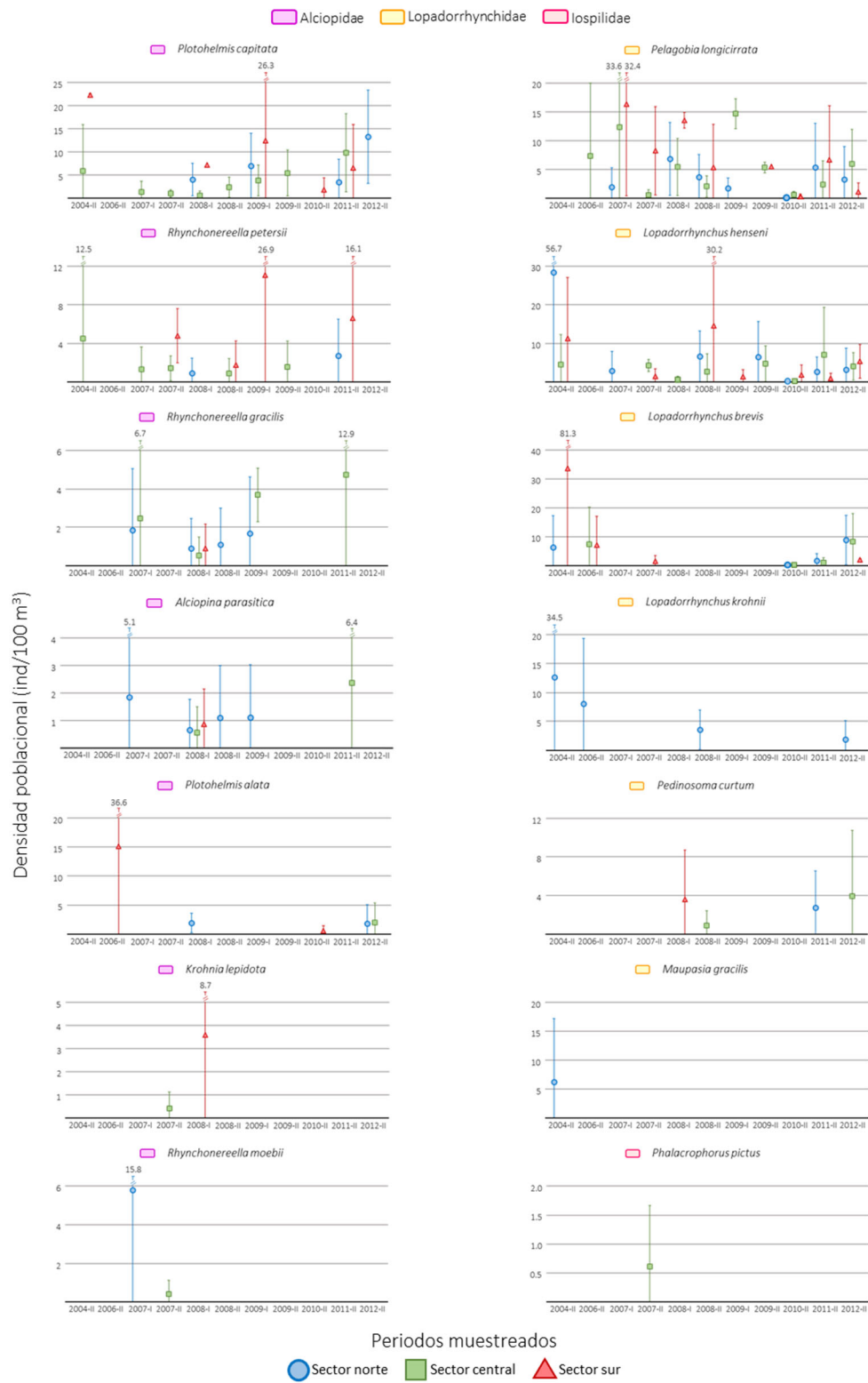


Figura 5-6 Promedio de densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos cuantificados durante el periodo 2004-2012.

La relación de las variables ambientales con respecto a la frecuencia de aparición de las especies presentó variedad de patrones (Figura 5-8). Las especies más frecuentes y con mayores densidades poblacionales (*Plotohelmis capitata* y *Pelagobia longicirrata*) se encontraron en todo el rango de temperatura, salinidad y concentración de clorofila. Las especies de frecuencia de aparición y densidad poblacional intermedias (*Rhynchonereella petersii*, *R. gracilis*, *Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis*) se restringen en el rango de al menos una de las variables. En el caso de las especies de la familia Alciopidae tienden a temperaturas más cálidas, y mayores salinidades y concentraciones de clorofila, mientras que las especies de la familia Lopadorrhynchidae tienden a temperaturas más frías y aguas menos salobres, pero con concentraciones de clorofilas altas. Las especies menos frecuentes y con densidades poblacionales bajas (*Alciopina parasitica*, *Plotohelmis alata*, *Lopadorrhynchus krohnii* y *Pedisoma curtum*) restringen aún más los rangos de las variables, con tendencias a aguas más cálidas y salinidades medias. Se diferenciaron en las concentraciones de clorofilas; las especies de la familia Lopadorrhynchidae tienden a aparecer con bajas concentraciones de esta variable. Por último, las especies raras (*Rhynchonereella moebii*, *Krohnia lepidota*, *Maupasias gracilis* y *Phalacrophorus pictus*) tendieron a aparecer con valores medios de cada una de las variables.

Tabla 5-1 Valores-p de la prueba de Kruskal-Wallis para determinar si existen diferencias de las densidades poblacionales de las especies de poliquetos holoplanctónicos entre sectores (norte, central y sur) y por la variabilidad climática (El Niño – No, La Niña – Na y Neutral – N). * valor-p < 0.05. ** valor-p < 0.017 para la prueba post-hoc de Dunn.

Especie	Sector	Variabilidad	Dunn
<i>Plotohelmis capitata</i>	0.17	0.25	
<i>Rhynchonereella petersii</i>	0.33	0.36	
<i>Rhynchonereella gracilis</i>	0.45	-	
<i>Pelagobia longicirrata</i>	0.63	0.13	
<i>Lopadorrhynchus henseni</i>	0.18	0.01 *	0.011** (No/N) - 0.003 ** (No/Na)
<i>Lopadorrhynchus brevis</i>	0.93	0.02 *	0.004 ** (No/Na)

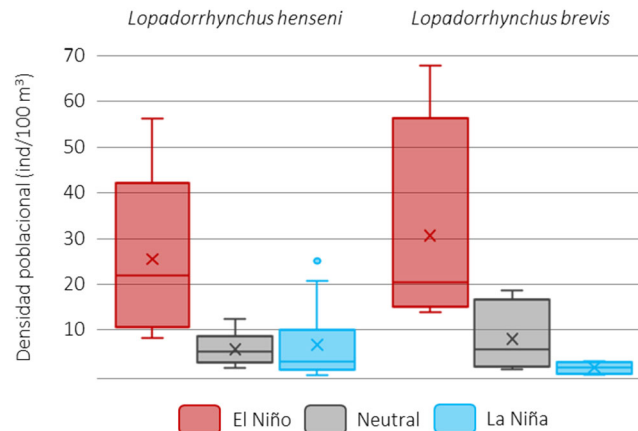


Figura 5-7 Representación gráfica de la densidad poblacional de dos especies de poliquetos holoplanctónicos con significancia estadística a partir de las pruebas de Kruskal-Wallis.

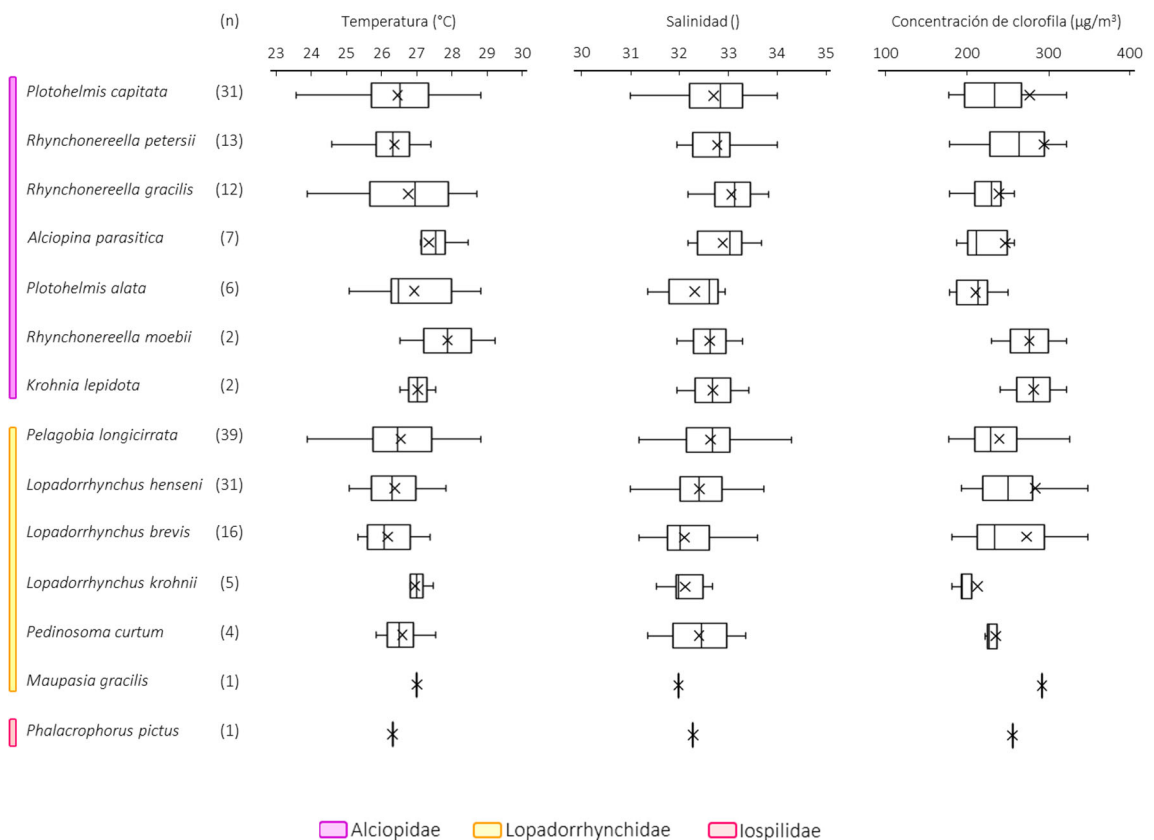


Figura 5-8 Rangos de las variables ambientales en las que se recolectaron ejemplares de las especies de poliquetos holoplanctónicos en la cuenca del Pacífico de Colombia durante 2004-2012. n: número de estaciones; la equis (x) es el promedio de temperatura.

Tabla 5-2 Correlaciones entre la densidad poblacional y las variables ambientales. **L:** datos transformados con logaritmo en base diez para obtener la normalidad; **D:** densidad poblacional; **T:** temperatura; **S:** salinidad; **C:** concentración de clorofila; **P:** prueba de Pearson; **S:** prueba de Spearman; * $p < 0.1$; ** $p < 0.05$.

ESPECIE	n	Datos	Temperatura	Salinidad	Clorofila
<i>Pelagobia longicirrata</i>	39	L(D); T; S; L(C)	(P) 0.14	(P) 0.30 *	(P) 0.07
<i>Lopadorrhynchus henseni</i>	31	L(D); T; S; C	(P) 0.32 *	(P) 0.01	(S) -0.01
<i>Lopadorrhynchus brevis</i>	16	L(D); T; S; C	(P) 0.60 **	(P) 0.12	(S) -0.04
<i>Lopadorrhynchus krohnii</i>	5	D; T; S; C	(S) 0.60	(S) -0.30	(S) 0.10
<i>Plotohelmis capitata</i>	31	L(D); T; S; C	(P) -0.14	(P) -0.24	(P) 0.24
<i>Rhynchonereella petersii</i>	13	L(D); T; S; C	(P) -0.58 *	(P) 0.20	(S) 0.12
<i>Rhynchonereella gracilis</i>	11	L(D); T; S; C	(P) -0.17	(P) -0.17	(P) 0.80 **
<i>Alciopina parasitica</i>	7	D; T; S; C	(S) -0.32	(S) -0.14	(S) 0.14
<i>Plotohelmis alata</i>	6	D; T; S; C	(S) 0.09	(S) -0.09	(S) 0.09

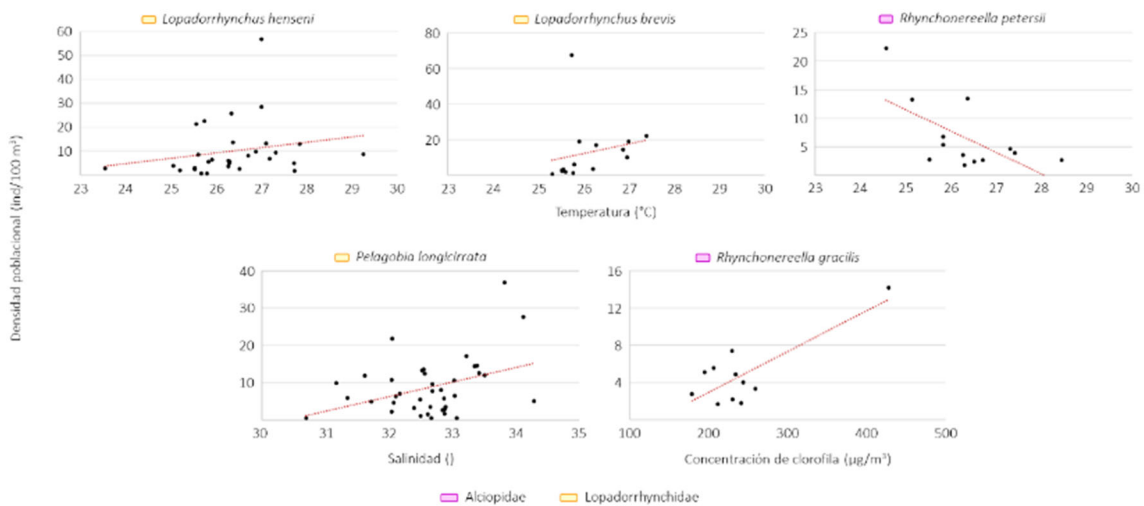


Figura 5-9 Relación entre las variables ambientales y la densidad poblacional de las especies de poliquetos holoplanctónicos con significancia estadística a partir de las pruebas de correlación.

En cuanto a las correlaciones entre densidad poblacional de las especies y las variables ambientales, se determinaron diferencias estadísticas positivas con la temperatura (*Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis*), salinidad (*Pelagobia longicirrata*) y concentración de clorofila (*Rhynchonereella gracilis*), y solo una diferencia estadística negativa con la temperatura (*Rhynchonereella petersii*) (Tabla 5-2; Figura 5-9).

5.4 Discusión

Las especies de poliquetos holoplanctónicos identificadas en la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia presentaron patrones de distribución y densidad poblacional diferentes entre sí. La ubicación geográfica no fue un factor modulador en los patrones de densidad poblacional; mientras que la variabilidad climática afectó únicamente a dos especies de la familia Lopadorrhynchidae, siendo los periodos con presencia de El Niño los que modificaron la densidad poblacional, aumentándolas. Así mismo, se evidenció que la frecuencia de aparición de las especies tuvo alguna relación con la amplitud de los rangos ambientales de ellas; mientras que los cambios de densidad poblacional de al menos cinco de las especies estuvieron correlacionados en su mayoría en dirección positiva con las variables ambientales, siendo la temperatura superficial del mar la más moduladora.

Los poliquetos holoplanctónicos han sido considerados como organismos frecuentes en los ensamblajes zooplanctónicos (Márquez-Rojas *et al.* 2013, Guglielmo *et al.* 2014). Sin embargo, en el presente estudio los resultados evidenciaron un patrón diferente. La especie más frecuente fue *Pelagobia longicirrata*, que no sobrepasó el 50% de aparición en las muestras revisadas. Sin embargo, estudios en todo el océano Pacífico han mostrado patrones similares de baja frecuencia de aparición (p.ej. Fernández-Álamo 1983, 1996, Jiménez-Cueto *et al.* 2012, Guglielmo *et al.* 2014). Varias pueden ser las razones para la baja frecuencia de aparición. Dentro de ellas se encuentran las técnicas inherentes al proceso de captura. El uso de mallas con poros grandes podría permitir el escape de los organismos más pequeños. También está el hecho que se muestreó una sección pequeña de toda la columna de agua. En los puntos de muestro se tenía profundidades superiores a los 2000 m, por lo que arrastres hasta los primeros 200 m puede no ser lo más representativo.

Razones biológicas y ecológicas también pueden jugar un papel importante en la baja frecuencia de aparición de las especies de poliquetos. Se han encontrado evidencias que las especies de mayores envergaduras tienen movilidad extraordinaria (Jiménez-Cueto & Suárez-Morales 2008), nadando rápidamente al sentir cambios del medio debido al traslado de las redes (Boltovskoy 1999). Así logran evitar ser capturados por las redes. También se puede mencionar que muchas de las especies son de cuerpos frágiles, evidenciado en la revisión de muestra por la alta cantidad de fragmentos encontrados. Esta adaptación posiblemente les permita poder escapar de sus depredadores, soltando una sección que luego regenerarían (e.d. esquizomería) (de León-González *et al.* 2009). Esta condición hace que las especies puedan quedar de tamaños lo suficientemente

pequeños como para pasar por la malla sin ser capturados. Por último, aunque se consideran especies en su mayoría epipelágicas (Fernández-Álamo 1983), han encontrado que muchas de las especies pueden migrar a profundidades mesopelágicas como parte de sus procesos ecológicos naturales (Guglielmo *et al.* 2014), evadiendo así arrastres superficiales.

Por otro lado, los poliquetos holoplanctónicos siempre se han encontrado en bajas densidades poblacionales, en comparación con otros grupos zooplanctónicos, en los diferentes estudios sin importar la ubicación geográfica (Lavaniegos & Ohman 2007, Guglielmo *et al.* 2011). Los resultados del presente estudio coincidieron con este patrón. De nuevo, la especie que presentó la mayor abundancia total fue *Pelagobia longicirrata*. Esta especie también ha sido reportada como una de las de mayor abundancia en otros estudios (p. ej. Fernández-Álamo 1996, Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Guglielmo *et al.* 2014). Aunque ha sido difícil comprender dicho patrón, ya que los poliquetos del bentos son los grupos dominantes, podría considerarse que la baja densidad se deba en parte a la competencia y mejores adaptaciones de los otros grupos zooplanctónicos, como los copépodos, que han sido los dominadores del zooplankton marino (Kjørboe 2011a). Adicionalmente, su presencia en la comunidad del plancton es más reciente que muchos de los grupos planctónicos (Rigby & Milsom 2000), por lo que debieron entrar a esta comunidad compitiendo por nichos ante especies adaptadas previamente.

En cuanto a la distribución de las especies dentro del área de estudio, y en el periodo estudiado, *Phalacrophorus pictus* (Iospilidae), *Rhynchonereella moebii*, *Kronhia lepidota*, *Plotohelminis alata* (Alciopidae), *Maupasias gracilis*, *Pedisoma curtum* y *Lopadorrhynchus krohnii* (Lopadorrhynchidae) se capturaron en muy pocas muestras, pudiéndose considerar como raras. Resultados que coinciden con estudios previos (Fernández-Álamo 1991, Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Buzhinskaja 2017). *Rhynchonereella moebii* ha tenido una mayor frecuencia de aparición en aguas del Pacífico de México (Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005), por lo que podría considerarse que su afinidad geográfica es más cercana al subtrópico con temperaturas de aguas más frías que las registradas en el trópico. Cabe destacar que *K. lepidota*, *R. moebii*, *L. krohnii*, y *P. curtum* son registros nuevos para el Pacífico de Colombia según el trabajo de Salazar-Vallejo y Londoño Mesa (2004). De estas cuatro especies *P. curtum* no ha sido registrada para el Pacífico Oriental Tropical (POT) según dichos autores y la información aportada por Buzhinskaja (2017), quien la considera como muy rara para el Pacífico. Sin embargo, en el trabajo de

Fernández-Alamo (1983) la identificó dentro del POT, aunque no se menciona en que parte fue registrada. Este trabajo se realizó con muestras de la década de 1960 y a la fecha no se ha encontrado la evidencia física del registro. Adicionalmente Salazar-Vallejo y Londoño Mesa (2004) considera a *R. moebii* y *L. krohnii* como de registro dudoso para POT por falta de evidencia, por lo que con este trabajo se aportaría evidencia física de la presencia de estas especies.

Alciopina parasitica, especie considerada de registro dudoso para el Pacífico Oriental Tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), posiblemente porque es una especie que se ha encontrado muy frecuente y abundante en aguas del Caribe (Jiménez-Cueto & Suárez-Morales 2008, Cárdenas-Oliva *et al.* 2010), así como en el Pacífico Norte (Treadwell 1942); pero poco frecuente en el subtrópico y trópico (Carvajal-Pinilla *et al.* 2009). Los resultados del presente estudio coinciden con dicha distribución, presentándose la especie principalmente entre los años 2008 y 2009 con densidades menores a 5 ind/ 100m³ y aportando evidencia física para corroborar los registros previos en el POT.

Las otras seis especies identificadas en el presente estudio, *Rhynchonereella gracilis*, *R. petersii*, *Plotohormis capitata* (Alciopidae), *Lopadorrhynchus brevis*, *L. henseni* y *Pelagobia longicirrata* (Lopadorrhynchidae), presentaron una distribución geográfica y temporal más amplia. En todos los casos fueron cuantificadas en los tres sectores. Estudios previos en el océano Pacífico han encontrado patrones similares de distribución y aparición, con mayor presencia y abundancia en dirección al trópico, considerando en la mayoría de los casos a *P. longicirrata* como las más común (p.ej. Fernández-Álamo 1991, Carvajal-Pinilla *et al.* 2009, Guglielmo *et al.* 2014). Este mismo patrón se ha encontrado en el océano Atlántico y mar Caribe (Jiménez-Cueto & Suárez-Morales 2008, Cárdenas-Oliva *et al.* 2010, Collazo *et al.* 2017). Por estas razones estas especies las han considerado cosmopolitas, habitando principalmente las regiones tropicales y subtropicales (Fernández-Álamo 1983).

Cabe resaltar que *Rhynchonereella gracilis*, *R. petersii* y *Lopadorrhynchus henseni*, son las otras tres especies que completan los siete registros nuevos para el Pacífico de Colombia. Además, se aporta a la verificación de especies que se ha considerado dudosas por falta de evidencias físicas en el POT (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) con la identificación de las especies *R. gracilis*, *Plotohormis capitata* y *Pelagobia longicirrata* de dudosa identificación.

La sectorización encontrada en el área de estudio con la información oceanográfica era de esperarse debido a que ésta se encuentra entre procesos oceanográficos contrastantes como la Piscina Caliente de Centroamérica y la surgencia del Perú; así como de procesos meteorológicos con movimiento latitudinal (p.ej. la zona de convergencia intertropical) y climatológicos (p. ej. El ENSO) (Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016, Amador, Rivera, *et al.* 2016). Aunque se pudieron apreciar diferencias en temperatura, salinidad y concentración de clorofila, las densidades poblacionales por sector de las especies más comunes de poliquetos holoplanctónicos no presentaron diferencias significativas. Esto posiblemente pudo ocurrir porque las especies presentan rangos ambientales amplios, confirmados por la presencia de cada una de ellas en regiones tropicales, templadas y polares (p.ej. Fernández-Álamo 1991, Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005, Bilbao *et al.* 2008, Guglielmo *et al.* 2014). Otra posible explicación es que en el área de estudio no se encontraron diferencias marcadas de los valores de las variables ambientales como para poder generar barreras de distribución (McManus & Woodson 2012, Bellier *et al.* 2014, Wood *et al.* 2016). La temperatura y salinidad entre los sectores extremos nunca superó la diferencia de dos unidades, así como las diferencias de concentración de clorofila no superaron los 200 $\mu\text{g}/\text{m}^3$.

Por otro lado, se evidenció que la variabilidad climática logró afectar la densidad poblacional de las especies *Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis*. En ambos casos, en los periodos con presencia de la condición de El Niño, las densidades poblacionales fueron mayores que en los periodos con las otras dos condiciones, principalmente cuando se presentó el de La Niña. Esto podría deberse a la combinación de varios hechos: (1) estas especies se les ha comprobado que su dieta las cataloga como omnívoras (Jumars *et al.* 2015), por lo que no deberían tener complicaciones de alimentarse durante los periodos cálidos, cuando la productividad primaria disminuye, aumentando la dinámica trófica modulada por los heterótrofos del pico-, nano- y microplancton (Castillo & Vizcaino 1992, Medina-Campos 1997, 1998). (2) La condición de El Niño incrementa las condiciones ambientales para que se presente una mayor dominancia por el plancton heterótrofo sobre los autótrofos en la base de las redes tróficas, por ejemplo, la estratificación de la columna de agua no permite el intercambio de los nutrientes requeridos por los autótrofos desde las capas profundas hacia la superficie. (3) La condición de El Niño en el periodo de estudio se pudo considerar moderado y débil en el área de estudio, ratificado porque las anomalías no superaron la unidad; diferente a los observado en los periodos con La Niña. Esta situación podría indicar que la afectación dada por El

Niño pudiera estar dentro de los márgenes de tolerancia y muy cercano al estado óptimo de las especies.

Aunque no hay evidencia en otros estudios de las tres suposiciones descritas en el párrafo anterior, se observó que para *Pelagobia longicirrata* en las aguas de Chile disminuyó la biomasa cuando se presentó la condición opuesta, La Niña (Bilbao *et al.* 2008). Sin embargo, también se presentó evidencia contraria para esta especie, al disminuir las abundancias en periodos con la condición de El Niño (Carvajal-Pinilla *et al.* 2009). Esto pudo deberse a que los ejemplares fueron obtenidos en la provincia nerítica del Pacífico de Colombia, donde existe mayor influencia de otros factores externos en el hábitat de los organismos (Uribe-Palomino *et al.* 2018) y la condición de El Niño de 1996-1997 tuvo un impacto fuerte (Cabarcas-Mier 2017). Esta combinación pudo sobrepasar los límites de tolerancia de la especie. Esta combinación de factores hace que encontrar efectos reales de la variabilidad climática sobre la dinámica de las poblaciones a partir de observaciones directas en campo sea muy complejo; aspecto que menciona Knape y de Valpine (2011) en su trabajo de los efectos del clima sobre los organismos.

Por último, independiente de la variabilidad climática, se observó que existen relaciones entre las variables ambientales de temperatura, salinidad y concentración de clorofila con cambios en la densidad poblacional de cinco especies de poliquetos holoplanctónicos. Para el caso de *Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis* se confirma lo descrito anteriormente. Son especies que aprovechan mejor las épocas cálidas. Por otro lado, *Rhynchonereella petersii* presentó una relación inversa, similar a lo registrado para el ensamblaje completo de poliquetos holoplanctónicos del Pacífico de Colombia (Carvajal-Pinilla *et al.* 2009) y para la especie *Pelagobia longicirrata* en aguas de Chile (Guglielmo *et al.* 2014). Puede que *R. petersii* ya se encuentre en sus límites de tolerancia hacia la temperatura, ocasionándole que su fisiología, requerimiento energético y metabolismo colapsen y, por ende, disminuyan las densidades poblacionales con el aumento de la temperatura (Bowler *et al.* 2017). Las tres especies presentaron rangos de temperaturas estrechos, siendo su óptimo entre los 26 y 27 °C.

Las demás especies no presentaron relación entre la densidad poblacional y la temperatura. Este patrón ha sido evidenciado también en las costas de México (Fernández-Álamo & Sanvicente-Anorve 2005). Ellos mencionan que los poliquetos están supeditados a los ciclos de las aguas de

surgencias, aumentando con el incremento de la productividad. En el presente estudio, al encontrarse en un sector netamente oceánico, y, como se mencionó anteriormente, sin cambios bruscos en las condiciones ambientales, simplemente mantienen sus densidades poblacionales reguladas constantemente.

Referente a las otras dos variables ambientales, se han encontrado relaciones negativas con la salinidad y la concentración de clorofila en otros estudios (Carvajal-Pinilla *et al.* 2009, Guglielmo *et al.* 2014). En el presente estudio, *Pelagobia longicirrata* tuvo una relación positiva con la salinidad, mientras que *Rhynchonereella gracilis* la tuvo con la concentración de clorofila. Para la primera de las especies podría deberse a que, a mayor salinidad más denso el medio que habita, facilitándole posiblemente la captura del alimento que está compuesto por nano-, pico- y microplancton (Kjørboe *et al.* 2009, Jiang & Kjørboe 2011), ya que a estos organismos más pequeños se les dificultaría su movilidad (Kjørboe 2008). Por su parte, la segunda especie, aunque es catalogada como una especie omnívora (Jumars *et al.* 2015), esta relación la podría ubicar con tendencias herbívoras en regiones tropicales oceánicas, debido a la fuerte correlación entre las variables evaluadas. Por este motivo, puede que las densidades poblacionales más altas hayan aparecido en los periodos con influencia de La Niña, principalmente de la del 2011-II, que fue cuando se presentaron las mayores concentraciones de clorofila durante el periodo de estudio.

6. Espectro de tamaño de la comunidad del mesozooplankton oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática 2007 – 2010

6.1 Introducción

El tamaño corporal es uno de los rasgos ecológicos más importante en la biología (De Roos *et al.* 2003, Malerba *et al.* 2018), porque impone restricciones físicas y químicas en el uso de la energía (Brown *et al.* 2004) y, por ende, logra afectar todos los rasgos ecológicos de historia de vida (p.ej. mortalidad, densidad poblacional, diversidad, etc.) en los diferentes niveles de organización ecológica (Ohlberger 2013).

Este rasgo ecológico influencia la organización de la estructura (Thompson *et al.* 2013, Acevedo-Trejos *et al.* 2015, Datta & Blanchard 2016) y funcionamiento de la dinámica trófica de las comunidades acuáticas (Zhou 2006, Basedow *et al.* 2010, Tarling *et al.* 2012), principalmente las que viven en la columna de agua (p.ej. plancton). En el primer aspecto se ha evidenciado que la abundancia está relacionada inversamente con el tamaño y se ha logrado modelar como una función exponencial (Sheldon *et al.* 1972, Zhou *et al.* 2010, Cuesta *et al.* 2018). Por lo cual, en cualquier comunidad con condiciones ambientales normales, los organismos más pequeños serán más abundantes y diversos que los de mayores tamaños (Rakhesh *et al.* 2013, Garzke *et al.* 2015, Kovalchuk 2015, Guiet *et al.* 2016). El segundo aspecto de las comunidades está relacionado directamente con la interacción entre el depredador y la presa (Brose *et al.* 2006, Blanchard *et al.* 2009, Francis *et al.* 2012). Esta relación está dada por la diferencia de tamaño; generalmente los depredadores son de tamaños más grandes que sus presas (Thiebaut & Dickie 1993, Kjørboe 2011b, Andersen *et al.* 2016).

El estudio del tamaño corporal en las comunidades ecológicas, denominado como espectro de tamaño, ha permitido aportar nueva información que corrobora, apoya y complementa los

estudios clásicos (e.d. perspectivas taxonómicas y de grupos funcionales) (Gómez-Canchong *et al.* 2013, Guet *et al.* 2016, Sprules & Barth 2016). Adicionalmente, metodológicamente es más sencillo de realizarlo (e.d. costo beneficio), está soportado sobre bases teóricas fuertes, tiene un buen desarrollo tecnológico y estadístico, es de fácil interpretación y permite sin problemas la repetibilidad y reproducibilidad (Vidondo *et al.* 1997, Petchey & Belgrano 2010, Zhou *et al.* 2010, Hu *et al.* 2014, Edwards *et al.* 2017).

Trabajos previos han demostrado que la relación entre el tamaño corporal y la abundancia, al transformarse logarítmicamente, es lineal (Sheldon *et al.* 1972, Quinones *et al.* 2003, Brucet-Balmaña *et al.* 2005). Se ha podido correlacionar aspectos ecológicos con la información tanto gráfica como estadística (e.d. parámetros de la ecuación lineal) de esta relación (Brucet-Balmaña 2004, Zhou 2006, Basedow *et al.* 2010, Quintana *et al.* 2016). La distribución de los puntos en el plano cartesiano debe ser continua y evidenciar una línea recta, cambios en ella permiten inferir cualidades de la comunidad. Por ejemplo, si se presentan espacios vacíos posiblemente se deba a una depredación selectiva natural o antrópica. Por otro lado, si la distribución de puntos presenta valles o picos, puede ser debido a la disminución o aumento respectivamente de la densidad poblacional de una o varias especies (Brucet-Balmaña 2004).

El intercepto obtenido de la ecuación lineal ha sido correlacionado con la abundancia de la comunidad, siendo directa y positiva (Brucet-Balmaña 2004, Stobberup *et al.* 2005, dos Santos *et al.* 2017); así como el coeficiente de correlación con la organización de la distribución de las abundancias según el tamaño corporal; entre más cercano a uno, más homogéneamente distribuido están (Brucet-Balmaña 2004, Brucet-Balmaña *et al.* 2006, Sourisseau & Carlotti 2006) y, por ende, mejor organizada la comunidad estructuralmente. Por último, la pendiente obtenida permite conocer el flujo de la energía en el sistema (Griffiths 1998, Stobberup *et al.* 2005, Zhou 2006). En regiones oceánicas estables, el valor tiende a estar cercano a -1 (Sheldon *et al.* 1972), aunque puede variar naturalmente entre -0.8 y -1.2 (Zhou & Huntley 1997, Zhou 2006). Cuando este valor es más negativo, puede indicar que el ambiente está enriquecido, permitiendo un mejor crecimiento de las especies de tamaños más pequeñas; cuando es menos negativo, puede permitir inferir entrada de depredadores y omnívoros a un sistema con pocos nutrientes (Zhou 2006, Basedow *et al.* 2010).

La variabilidad climática es un aspecto ambiental que constantemente está influenciando en las condiciones en las que habitan los organismos (Blois *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2015, Pörtner

& Gutt 2016). Por tal motivo, estos deben estar en constante adaptación para evitar la extinción (Pörtner & Gutt 2016, Malerba *et al.* 2018). Esta relación entre los cambios ambientales y la adaptación de las especies se logra reflejar en el estudio del espectro de tamaños, sobre todo cuando dicha variabilidad excede su duración e intensidad, ya que induce a condiciones adversas que no todos los organismos logran soportar y, por lo tanto, se genera un cambio en la estructura y dinámica de la comunidad (Hanken & Wake 1993, Lurgi *et al.* 2012, Blois *et al.* 2013).

El patrón climático de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es una oscilación de variables oceanográficas que comienza en el océano Pacífico ecuatorial y alcanza a afectar en casi todo el planeta (p.ej. Kang *et al.* 2015, Molina-González *et al.* 2018, Brugnoli *et al.* 2019). Presenta dos condiciones, El Niño cuando las aguas se calientan y La Niña cuando las aguas se enfrían. Aparte de estas dos condiciones se encuentra una tercera y se presentan cuando las aguas alcanzan temperaturas normales y es denominada como un periodo neutral (Tejada *et al.* 2002, Wang & Fiedler 2006). En el sector del océano Pacífico Oriental Tropical, el ENOS modifica el ambiente marino disminuyendo o aumentando las lluvias y los vientos, estratificando o mezclando las masas de agua, profundizando o no la termoclina, entre otros aspectos (Wang & Fiedler 2006, Amador, Durán-Quesada, *et al.* 2016, Amador, Rivera, *et al.* 2016).

Esta situación genera cambios constantes en el ambiente y puede ser perjudicial para los organismos cuando el ENOS se prolonga más tiempo, incrementa su intensidad o ambas situaciones (p.ej. Kang *et al.* 2015, Parés-Escobar *et al.* 2018). Durante las últimas décadas, se ha venido evidenciando en momentos de presencia de La Niña, aumentos de abundancias de todas las especies y disminución de la diversidad, aumento de la productividad primaria, predominancia de un sistema con herbivoría, entre otros aspectos (p.ej. Andrade *et al.* 2016, Kozak *et al.* 2018, Molina-González *et al.* 2018, Brugnoli *et al.* 2019). Mientras que en presencia de El Niño, las condiciones modifican la estructura comunitaria aumentando la abundancia y riqueza de especies pequeñas, promueve la expansión demográfica, así como la disminución de la productividad primaria, alarga las redes alimenticias y el sistema es dominado por la omnivoría, con aumento de especies carnívoras de grandes tamaños (p.ej. Corredor-Acosta *et al.* 2011, Thompson *et al.* 2015, Jiménez-Pérez 2016, Brugnoli *et al.* 2019).

La cuenca del Pacífico de Colombia no es ajena a esta situación y de los estudios realizados con la comunidad planctónica desde la década de 1980 se pueden inferir respuestas similares a las descritas anteriormente (p.ej. Ciales-Hernández & Fernández 2001, Murcia-Riaño & Giraldo-López 2007, Giraldo-López, Valencia, *et al.* 2014). Sin embargo, no se ha podido evidenciar con estas respuestas si la comunidad planctónica se ha afectado negativamente.

Todos los estudios de plancton de Colombia previos al presente trabajo se han realizado con las perspectivas clásicas. La mayoría de estos han tenido duraciones cortas (p.ej. Martínez-Aguilar *et al.* 2007, Valencia & Giraldo-López 2009, Sampson & Giraldo-López 2014), se han realizado en grupos particulares (p.ej. López-Peralta & Medellín-Mora 2010, López-Peralta & Mojica-López 2015a, Uribe-Palomino *et al.* 2018) o con atributos comunitarios generales (p.ej. Giraldo-López & Gutiérrez 2007, Martínez-Aguilar *et al.* 2007, Murcia-Riaño & Giraldo-López 2007). La mayoría de estudios se han enfocado en la taxonomía (p.ej. Valencia & Giraldo-López 2009, Baldrich-Chaparro & López-Peralta 2010) y realizados durante el periodo comprendido entre 1996 y 2004 (p.ej. López-Peralta *et al.* 2007, López-Peralta 2012, López-Peralta & Jaimes-Martínez 2014), cuando predominó la condición de El Niño, con presencia de La Niña en períodos cortos y poco intensos.

Por los motivos descritos anteriormente, el presente estudio tiene como objetivo evidenciar si la variabilidad climática presentada entre el 2007 y 2010, periodo con fuerte presencia de La Niña, afectó la estructura y dinámica de la comunidad mesozooplanctónica de la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia. Para ello, se quiso (1) describir el espectro de tamaño en diferentes condiciones ambientales, (2) determinar la influencia de la variabilidad climática en los diferentes parámetros del espectro de tamaño, y (3) correlacionar los valores de las variables obtenidas a partir del espectro de tamaño con las variables ambientales.

6.2 Métodos

Para el presente estudio se utilizaron las bases de datos de (1) variables ambientales en la que cada atributo (e.d. temperatura, salinidad, clorofila e índice de Oscilación Sur - IOS) se ubicó por columnas, ordenándose temporalmente mes a mes, así como los valores de abundancia total de fitoplancton y por grupo taxonómico (diatomeas y dinoflagelados) obtenidos por estación y periodos de muestreo y (2) biovolumen por organismos de la comunidad zooplanctónica ordenado por estación y periodo de muestreo.

A partir de la primera base de datos, se realizó una descripción ambiental cronológica del periodo de muestreo, mostrando patrones y aspectos de la variabilidad climática, las variables ambientales y la calidad del alimento. Para ello, entre julio de 2006 y diciembre de 2010 se describieron mensualmente el índice de Oscilación Sur (IOS) y los valores de temperatura, salinidad y concentración de clorofila superficial. Estos últimos fueron descritos como promedios del área de estudio a partir de los datos obtenidos de cada estación y contrastados con el valor promedio de las diferentes series de tiempos que fueron calculadas hasta el año 2005. Adicionalmente, como un indicador de la calidad del alimento, al menos para el día de muestreo, se obtuvo una relación entre la abundancia de las diatomeas y los dinoflagelados siguiendo el procedimiento descrito por Wasmund *et al.* (2017), cambiando la biomasa por la abundancia (E.4.).

$$I_{(D/D)} = \frac{Abundancia_{Diatomeas}}{(Abundancia_{Diatomeas} + Abundancia_{Dinoflagelados})} \quad (E.4.)$$

El resultado final obtenido tiene la misma interpretación. El rango del índice está entre 0 y 1, siendo 0.5 el valor en el que la proporción entre los dos grupos de microalgas es igual; superior a este valor, existe dominancia de las diatomeas y por debajo, la dominancia es de los dinoflagelados. Se asume que la calidad energética de las diatomeas es superior a la de los dinoflagelados (Wasmund *et al.* 2017).

Para describir la estructura de la comunidad, se obtuvieron las abundancias totales de cada ensamblaje muestreado. Se sumaron el número de individuos de cada muestra y se dividieron por la fracción de la muestra revisada y el volumen filtrado. Este atributo se expresó en individuos por metro cúbico (ind/m³). Adicionalmente se realizó una clasificación de tamaños siguiendo la distribución logarítmica (Log₂ + 0.25). Esto se hizo porque el comportamiento del tamaño y la abundancia está dado por una relación potencial en la que los tamaños más pequeños son más abundantes. En total se obtuvieron 21 clases de tamaño (Anexo J). Con el fin de normalizar las abundancias por clase, cada una de ellas fue dividida por su respectivo ancho. La abundancia y la clasificación de tamaño se graficaron por estación y periodo muestreados con el fin de evidenciar alguna tendencia de cambio de proporciones.

También se graficó el espectro de tamaño utilizando la información obtenida a partir del modelo de Pareto tipo I que está basado en la distribución acumulativa de las probabilidades

(Vidondo *et al.* 1997, Brucet-Balmaña 2004). Este modelo es equivalente al espectro de tamaño de biomasa/abundancia normalizada, pero sin los inconvenientes de la selección de la amplitud de las clases y de falta de datos en alguna de estas, entre otros aspectos (Brucet-Balmaña 2004). Está definida por la siguiente función (E.5):

$$prob(s \geq S) = K^c * s^{-c} \quad (E.5.)$$

Donde $prob(s \geq S)$ es la probabilidad que la talla (s) de un individuo tomada al azar sea más grande que el umbral de la talla (S). En otras palabras, $prob(s \geq S)$ es la fracción de los individuos mayores o iguales a cada una de las tallas obtenidas. Los parámetros K y c son constantes. Al transformar la probabilidad y el tamaño de los organismos con logaritmo (\log_{10}), se obtiene una relación lineal entre ellas con los mismos significados ecológicos que el método tradicional.

Para describir la dinámica de la comunidad zooplanctónica, se obtuvo para cada muestra, el valor de la pendiente de la relación entre la probabilidad y el tamaño de los organismos. Para ello se multiplicó el valor del parámetro c por -1 (Vidondo *et al.* 1997). Este parámetro se obtuvo a partir de una regresión no lineal de Marquart-Levenberg, utilizando el programa CurveExpert Professional v2.6.5 (versión de prueba) (Hyams 2018). De esta regresión también se tuvo en cuenta el coeficiente de correlación (r^2).

Para complementar la descripción de la estructura y dinámica de la comunidad zooplanctónica, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Weiner y de equitatividad de Pielou, así como el nivel trófico de la comunidad para cada uno de los ensamblajes. Los índices ecológicos se obtuvieron a partir del procedimiento descrito por Quintana *et al.* (2008). Ellos utilizaron las mismas funciones tradicionales, pero tomando la abundancia y el tamaño de los organismos como variables continuas y no discretas. El nivel trófico (Nt) se obtuvo a partir de la pendiente (p) de la relación entre la probabilidad y el tamaño de los organismos y de la eficiencia trófica (Et) del sistema (E.6.) (Zhou & Huntley 1997, Zhou 2006, Basedow *et al.* 2010):

$$Nt = \frac{(1 + Et)}{(p * Et)} \quad (E.6.)$$

La Et del sistema es la suma de las Et de cada especie, sin embargo, al no conocer las especies de cada ensamblaje, Zhou (2006) propone utilizar el valor de 0.7, equivalente al valor de Et de la mayoría de los copépodos. El Nt calculado no representa el valor real, pero sí un aproximado debido

a que cada ensamblaje en el océano Pacífico Oriental Tropical ha presentado valores superiores al 70% de abundancia de copépodos en la provincia oceánica (p.ej. Park 1995, Jiménez-Pérez 2016, Kozak *et al.* 2018).

La determinación de la influencia de la variabilidad climática en la estructura y dinámica de la comunidad zooplanctónica se realizó a partir de un análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas con cada una de las variables obtenidas a partir del análisis del espectro de tamaño (e.d. abundancia, clases de tamaño en proporciones, pendiente, nivel trófico, coeficiente de correlación, equitatividad y diversidad de tamaños). Para ello se utilizó cada estación como sujeto estadístico independiente y el periodo de muestreo como factor temporal; así mismo se asumió la existencia de esfericidad. Los vacíos de información debido a la falta de datos se suplieron con el promedio de los demás datos del periodo en los que se recolectaron. Si se encontró una diferencia entre los periodos, se realizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para determinar cuál de los periodos fue diferente.

Por último, para establecer las relaciones entre las variables ambientales (e.d. temperatura, salinidad, concentración de clorofila e índice diatomea/dinoflagelado) y los parámetros obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño (e.d. abundancia, pendiente, nivel trófico, coeficiente de correlación, equitatividad y diversidad de tamaños) se hicieron análisis de correlación con la prueba no paramétrica de Spearman debido a la falta de normalidad de la mayoría de las variables a relacionar. Las variables ambientales utilizadas correspondieron a los valores del mes de muestreo. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete estadístico para Excel Real-Statistics v5.4 (Zaiontz 2018).

6.3 Resultados

El periodo comprendido desde el segundo semestre de 2006 hasta el segundo semestre de 2010 presentó los tres tipos de condiciones climáticas del ENOS (Figura 6-1). En general en los momentos en los que existieron condiciones de El Niño (julio de 2006 a febrero de 2007 y noviembre de 2009 a marzo de 2010), el promedio de la temperatura superficial del mar se mantuvo por encima de lo esperado, mientras que la salinidad y concentración de clorofila presentaron valores inferiores a la media. Por otro lado, los periodos neutrales (marzo de 2007 a septiembre de 2007 y junio de 2009 a octubre de 2009) presentaron diferentes patrones entre sí, la temperatura superficial fue

menor a lo esperado para el primero de los periodos, mientras que fue superior para el segundo periodo. La salinidad aumentó su valor promedio respecto a la media general en ambos periodos, diferenciándose en la magnitud de diferencia, en el que para el primer periodo fue el doble respecto al segundo. Por último, las concentraciones de clorofila en estos periodos presentaron valores muy cercanos a la esperada con una ligera tendencia de aumentar en el primer periodo y de disminuir el segundo.

Durante el estudio la mayor parte del tiempo, la condición de La Niña fue la de mayor presencia (octubre de 2007 a mayo de 2009 y abril a diciembre de 2010) (Figura 6-1). El primero de los periodos con La Niña presentó hacia la mitad del tiempo una disminución de la intensidad, pudiéndose dividir este periodo en una primera fase corta e intensa y una segunda más larga y menos intensa. En ambos periodos, la temperatura superficial disminuyó su valor respecto a lo esperado, mientras que la salinidad y concentración de clorofila aumentaron. En los momentos en que disminuyeron las intensidades, las variables ambientales tendieron hacia valores similares a lo esperado.

En cuanto a la calidad del alimento disponible para los pastoreadores, durante todo el estudio se presentó una buena calidad, siempre por encima del 70% de diatomeas (Figura 6-1). Se diferenciaron a través del tiempo porque en los segundos semestres la calidad fue superior en promedio, superando el 90% de diatomeas, mientras que los primeros semestres estuvieron más cercanos al 80%. Durante El Niño del primer semestre de 2007 el promedio fue mayor y la variabilidad menor a los otros dos primeros semestres que presentaron la condición de La Niña. Por otro lado, la calidad fue mayor y menos variable en el área de estudio durante los segundos semestres que venían precedidos de condiciones de El Niño, sin importar que al momento de muestreo se presentara una condición neutral o con La Niña.

La abundancia de los ensamblajes estuvo entre los 4.56 y 218.16 ind/m³ (E079 del segundo semestre de 2010 y E111 del primer semestre de 2009 respectivamente), con un promedio general de 78.05 ± 49.09 ind/m³ (Anexo K). En cuanto al promedio por momento de muestreo, se presentaron picos y valles de forma continua, con los valores más altos y variables espacialmente durante el primer semestre con respecto al segundo del mismo año. Se evidenció un aumento de la abundancia continuamente los tres primeros años (2007-2009) y una caída abrupta y homogénea en toda el área de estudio para el segundo semestre de 2010 (Figura 6-2).

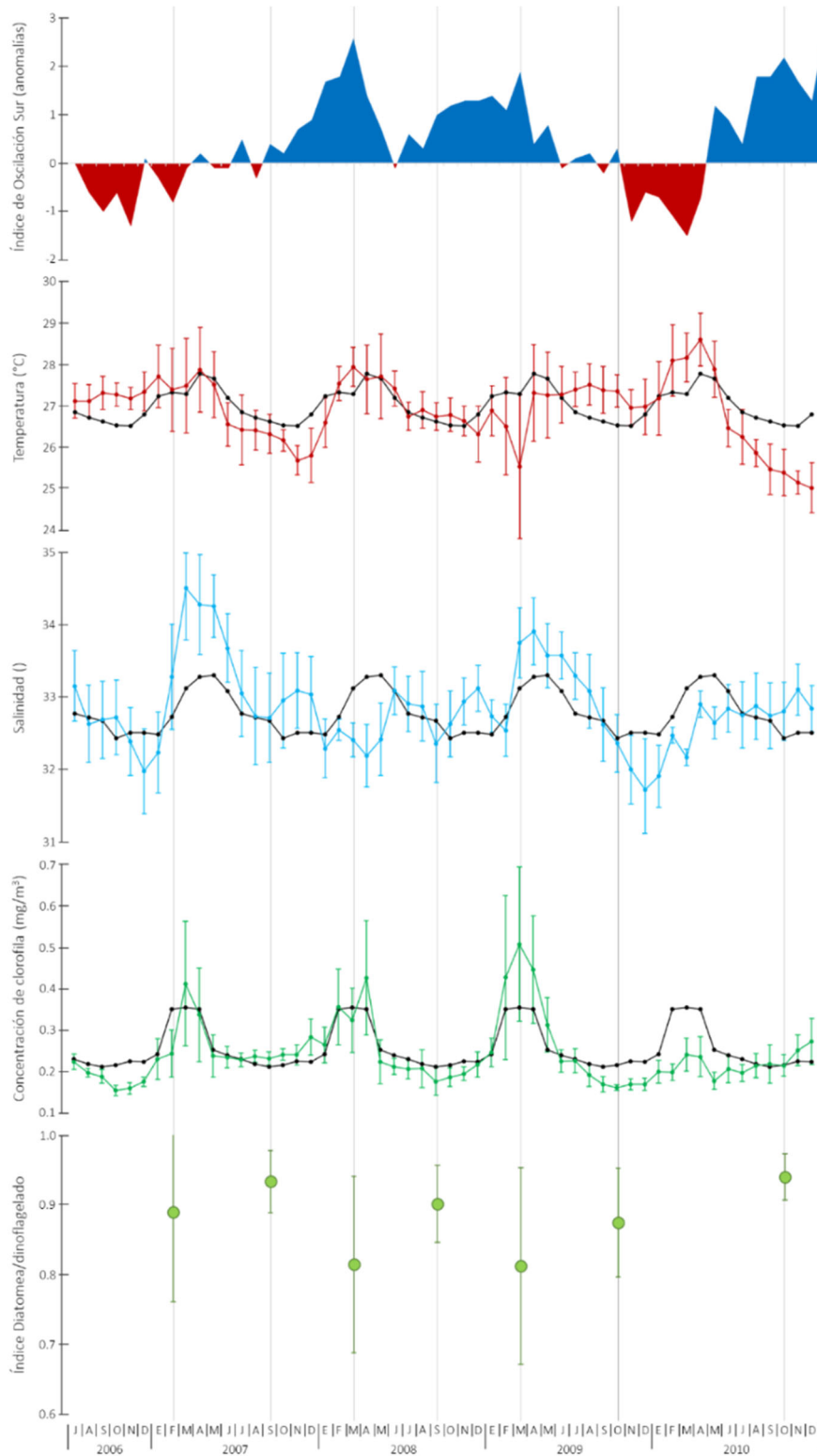


Figura 6-1 Representación gráfica en el tiempo de las diferentes variables ambientales y biológicas durante el periodo de estudio. Líneas verticales equivalen al mes de muestreo.

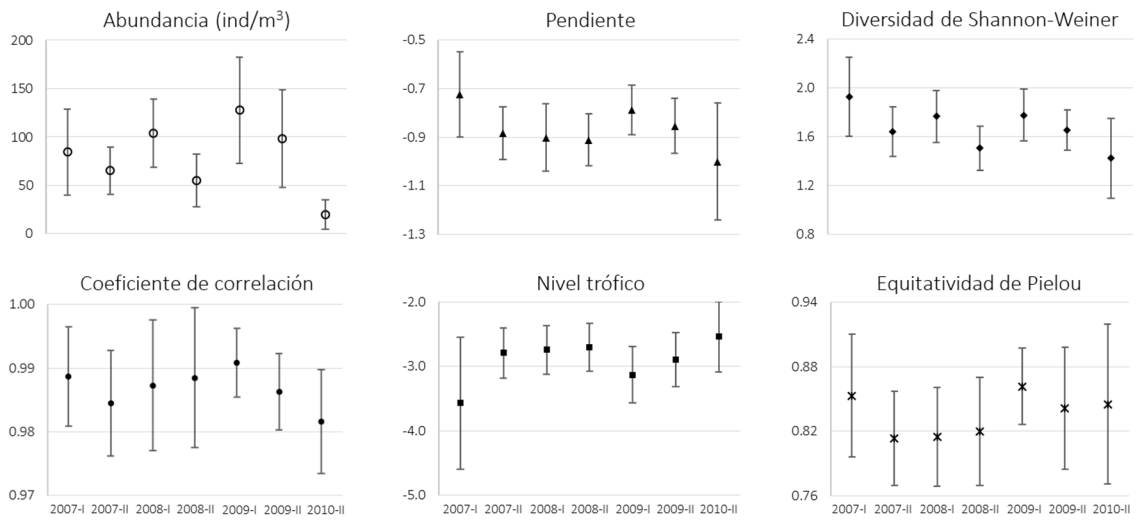


Figura 6-2 Promedios y desviaciones estándar de los atributos ecológicos obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño durante el periodo de estudio.



Figura 6-3 Distribución proporcional de la abundancia por clase de tamaños en cada una de las estaciones muestreadas durante el periodo 2007 – 2010. El orden de las gráficas corresponde a la ubicación espacial dentro del área de estudio.

La abundancia por ensamblaje zooplanctónico estuvo siempre distribuida acorde al tamaño de los organismos, con la mayoría de esta en los tamaños más pequeños (Figura 6-3). En general, el 85% de la abundancia estuvo representada por las primeras cuatro clases de tamaño (0.019 - 0.078 mm³), siendo la segunda clase (0.028 - 0.039 mm³) la de mayores proporciones con el 32.38 ± 1.74% del total, seguida por la tercera (0.040 - 0.055 mm³) y cuarta (0.056 - 0.078 mm³) clase con el 26.17 ± 1.63% y 17.08 ± 1.37% respectivamente. Las demás no sobrepasaron el 10% de representatividad.

En términos generales, no se logró evidenciar un patrón común en el cambio de la distribución a través del periodo estudiado y con relación a las condiciones del ENOS. Sin embargo, parece que durante el primer semestre de 2007 (El Niño), las tallas más grandes tienen una mejor representación respecto a los demás periodos (Figura 6-3).

En cuanto a la distribución observada en el análisis del espectro de tamaño, se comprobó que la mayoría de los ensamblajes presentaron distribuciones acordes a lo esperado, evidenciándose una linealidad dentro del plano cartesiano, con puntos más continuos en las tallas más pequeñas y esparcidos al final (Figura 6-4). Los momentos que más cambios presentaron fueron durante el primer semestre de 2007 y segundo de 2010. En el primero de los casos se observó una menor inclinación de la pendiente, siendo el más notorio en el de la estación E077; mientras que, para el segundo caso se observó una mayor inclinación, principalmente para las estaciones más al norte (p.ej. E075) y sinuosidades en las estaciones más al sur (p.ej. E081). Otro de los ensamblajes que cambió el patrón de distribución fue el de la estación E81 en el primer semestre de 2008, que presentó una distribución con sinuosidad positiva en las tallas más grandes.

Los índices obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño gráficamente evidencian tendencias relacionadas con la variabilidad climática del periodo estudiado (Figura 6-2). El coeficiente de correlación presentó un promedio de 0.99 ± 0.01, siendo el valor más bajo de 0.96 en la estación E079 del primer semestre de 2009 (Anexo K). Durante la condición de El Niño (2007-I) el promedio general del área de estudio del coeficiente estuvo cercano a 0.99, disminuyendo para el momento neutral y volviendo de nuevo a subir hasta la finalización del primer periodo con la condición de La Niña (2009-I), cuando vuelven a disminuir los valores sin poderse reponer para el segundo periodo de La Niña.



Figura 6-4 Representación gráfica del espectro de tamaño de cada una de las estaciones muestreadas durante el periodo 2007 – 2010. El orden de las figuras corresponde a la ubicación espacial de las estaciones en el área de estudio. **Prob($s \geq S$)**: es la probabilidad que la talla (s) de un individuo tomada al azar sea más grande que el umbral de la talla (S).

La pendiente del espectro de tamaño estuvo entre -0.45 (E079 del primer semestre de 2007) y -1.42 (E075 del segundo semestre de 2010) con un promedio general de -0.87 ± 0.16 (Anexo K). Temporalmente, durante la condición de El Niño (2007-I) se presentó el promedio del área de estudio más alto y con mayor variabilidad, disminuyendo continuamente hasta el segundo periodo con condición de La Niña (2008-II). Presentó un leve incremento durante el primer semestre de 2009 que fue cuando comenzó a desaparecer la condición de La Niña (Figura 6-2). El nivel trófico estuvo dentro del rango de -1.70 (E079 del primer semestre de 2007) y -5.37 (E075 del segundo semestre

de 2010), con un promedio general de -2.91 ± 0.62 (Anexo K). Presentó un patrón inverso al de la pendiente, con el promedio más negativo y la mayor variabilidad espacial en el primer semestre de 2007 y disminuyendo continuamente hacia el 2010 (Figura 6-2).

Tabla 6-1 Análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas y la prueba posterior de Tukey. **A:** abundancia del ensamblaje (ind/m³); **r²:** coeficiente de correlación del espectro; **P:** pendiente del espectro de tamaño; **Nt:** nivel trófico de cada ensamblaje; **D:** diversidad de Shannon-Weiner; **E:** equitatividad de Pielou; **C:** clase de tamaño. * valor-p < 0.10; ** valor-p < 0.05.

Atributo	Valor-p	Periodos con diferencias
A	0.000 **	2010-II vs. 2007-I**, 2008-I*, 2009-I**, 2009-II** // 2008-II vs. 2008-I*, 2009-I** // 2007-II vs. 2009-I**
r ²	0.411	
P	0.023 **	2010-II vs. 2007-I**, 2009-I*
Nt	0.018 **	2007-I vs. 2008-I*, 2008-II*, 2010-II**
D	0.004 **	2007-I vs. 2008-II**, 2010-II** // 2009-I vs. 2010-II*
E	0.207	
C1	0.872	
C2	0.651	
C3	0.076 *	2007-I vs. 2010-II**
C4	0.274	
C5	0.758	
C6	0.001 **	2007-I vs. 2007-II*, 2008-I**, 2008-II**, 2010-II** // 2008-II vs. 2009-II*
C7	0.011 **	2007-I vs. 2007-II** // 2007-II vs. 2009-I**
C8	0.267	
C9	0.056 *	2007-I vs. 2008-I*, 2008-II*
C10	0.680	
C11	0.510	
C12	0.020 **	2009-I vs. 2008-II*, 2010-II**
C13	0.414	
C14	0.009 **	2007-I vs. 2008-II**, 2009-II**, 2010-II**
C15	0.011 **	2007-I vs. 2007-II**, 2008-I**, 2008-II**, 2009-II**, 2010-II**
C16	0.370	
C17	0.032 **	2007-I vs. 2007-II*, 2008-I*, 2008-II*, 2009-I*, 2009-II*, 2010-II**
C18	0.535	
C19	0.875	
C20	0.367	
C21	0.438	

El índice ecológico de diversidad de Shannon-Weiner tuvo un promedio general de 1.67 ± 0.28 , siendo la estación E075 del segundo semestre de 2010 la que presentó el menor valor con 0.92, mientras que la estación E079 del primer semestre de 2010 fue la de mayor diversidad con 2.52 (Anexo K). Temporalmente se evidenció una disminución continua del promedio del área de

estudio, con picos en el primer semestre. Las mayores variaciones espaciales se presentaron en los periodos extremos (Figura 6-2). Por otro lado, el índice ecológico de equitatividad de Pielou siempre presentó valores cercanos a la máxima uniformidad con un promedio de 0.84 ± 0.05 . El ensamblaje menos equitativo fue el de la estación E081 del primer semestre de 2008 con un valor de 0.71, mientras que el de mayor equitatividad fue el de la E077 del segundo semestre de 2010 (Anexo K). Temporalmente presentó un patrón muy parecido al de la pendiente del espectro, con los promedios más altos durante los primeros semestres de 2007 (condición de El Niño) y 2009 (finalización del primer periodo con La Niña) (Figura 6-2).

Las pruebas estadísticas confirman los patrones encontrados de los atributos del espectro de tamaño con respecto a la variabilidad climática (Tabla 6-1). La abundancia fue diferente en el segundo semestre de 2010 con respecto a la mayoría de los demás periodos y entre los ensamblajes de los primeros y segundos semestres del mismo año. La pendiente fue diferente entre el segundo semestre de 2010 y los primeros semestres. El nivel trófico fue diferente entre los periodos con influencia de El Niño (2007-I) y los periodos con influencia de La Niña (2008-I, 2008-II y 2010-II). La diversidad fue diferente entre el periodo con influencia de El Niño (2007-I) y los dos periodos con mayor impacto de La Niña (2008-II y 2010-II). Igualmente se encontraron diferencias entre la finalización del periodo con la primera Niña (2009-I) y la segunda Niña (2010-II).

Tabla 6-2 Correlación de Spearman de las variables ambientales y los atributos ecológicos obtenidos a partir del análisis del espectro de tamaño. **T:** temperatura (°C); **S:** salinidad (); **C:** concentración de clorofila (mg/m^3); **D/D:** índice diatomea/dinoflagelado; **A:** abundancia de cada ensamblaje (ind/m^3); **r²:** coeficiente de correlación del espectro de tamaño; **P:** pendiente del espectro de tamaño; **Nt:** nivel trófico de cada ensamblaje; **D:** diversidad de Shannon-Weiner; **E:** equitatividad de Pielou. * valor-p < 0.10; ** valor-p < 0.05.

	T	S	C	D/D	A	r ²	P	Nt	D	E
T										
S	-0.58**									
C	-0.27**	0.54**								
D/D	-0.22	0.09	-0.14							
A	0.29**	0.18	0.31**	-0.24*						
r ²	0.20	-0.11	-0.07	-0.03	0.1					
P	0.02	0.38**	0.19	-0.06	0.24*	0.26*				
Nt	-0.02	-0.38**	-0.19	0.06	-0.24*	-0.26*	-1**			
D	0.23*	0.18	0.25*	-0.07	0.30**	0.34**	0.73**	-0.73**		
E	0.23	0.31**	0.03	-0.13	0.11	-0.24*	0.35**	-0.35**	0.17	

En cuanto a las proporciones de las clases de tamaño, la mayoría de las diferencias se dieron en las clases superiores a la clase 5 ($> 0.078 \text{ mm}^3$) diferenciando las proporciones entre el periodo con condición de el Niño (2007-I) de los demás periodos; así como en algunos casos diferencias entre periodos neutros (p.ej. 2009-II) con La Niña (p.ej. 2008-II) (Tabla 6-1).

Por último, se evidenciaron relaciones moderadas entre las variables ambientales y moderadas o fuertes entre los índices del espectro de tamaño (Tabla 6-2). En cuanto a las relaciones entre los índices del espectro de tamaño y las variables ambientales, a excepción del coeficiente de correlación, todas presentaron al menos una relación débil o moderada; la abundancia fue la que presentó más relaciones, seguido de la diversidad de Shannon-Weiner. La salinidad fue la variable ambiental con mayor número de relaciones.

6.4 Discusión

A nivel de mesoescala, el mesozooplankton que habita la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia es modulado continuamente por la variabilidad climática de la región, tanto por los periodos climáticos como por la influencia del ENOS, siendo la temperatura y concentración de clorofila superficiales del mar las variables ambientales que más se correlacionaron con los cambios estructurales de los ensamblajes, mientras que la salinidad influyó más en sus dinámicas tróficas. Los resultados observados permiten asumir que el mesozooplankton se adaptó adecuadamente a las fluctuaciones naturales del periodo de estudio, mostrando constancia, robustez y resiliencia. Esto respalda la conclusión que al menos para el periodo de estudio, la comunidad del mesozooplankton no fue afectada negativamente por la variabilidad climática y que el ecosistema oceánico de la región se encontraba estable.

La abundancia fue el atributo comunitario que más evidenció afectación durante el estudio relacionado con la variabilidad climática y las variables ambientales. Este atributo ha sido uno de los más usados en los análisis ecológicos de comunidades (Horne *et al.* 2016, Kozak *et al.* 2018, Brugnoli *et al.* 2019) y en términos generales ha sido asociado positivamente con la productividad del ecosistema (Thompson *et al.* 2015, Dai *et al.* 2016) y la temperatura ambiente (Dai *et al.* 2016, Molina-González *et al.* 2018). Durante el primer semestre de cada año, en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia se presentaron las concentraciones de clorofila y temperatura más altas del año, coincidiendo con las abundancias más altas entre los periodos estudiados dentro

del mismo año. Dentro de las razones que se han dado para que se observen estas tendencias están: (1) la disponibilidad constante y suficiente de alimento permite que los organismos se alimenten más fácilmente sin tanta competencia (Kjørboe 2008); y (2) el aumento de temperatura eleva las tasas metabólicas de los organismos (Brown *et al.* 2004). Esta última ocasiona que se eleven las tasas de reproducción, adicionando nuevas cohortes a las poblaciones (Ohlberger 2013) y como no hay competitividad por recurso, podrían aumentar las densidades poblacionales y por ende la abundancia de la comunidad (Brucet-Balmaña *et al.* 2006).

Se observó que existió una relación negativa entre la abundancia y la calidad del alimento medido con la proporción de diatomeas. Este indicador mostró que la calidad del alimento fue superior en los segundos semestres de cada año comparados con los primeros semestres del mismo año. Sin embargo, en todo el periodo de estudio se presentó una calidad de alimento buena ($D/D > 0.7$). Por un lado, la relación entre cantidad y calidad de alimento sugiere que la productividad del área de estudio debe estar dominada por organismos del nano- y picoplancton autótrofos (p.ej. dinoflagelados atecados, cianobacterias, cocolitofóridos), más que por el microfitoplancton (p.ej. diatomeas), ya que el aumento de la concentración de clorofila es inverso a la proporción de diatomeas. Esta condición ya ha sido evidenciada en diversos estudios en la región tropical (Sato, Kodama, *et al.* 2015, Poloczanska *et al.* 2016, Waga *et al.* 2017). Por otro lado, el aumento de la abundancia del zooplancton debió ser por especies de tamaños pequeños que se alimenten del pico- y nanoplancton, más que del microfitoplancton y que requieren de estos ambientes cálidos y estables para desarrollarse. En estudios con perspectiva taxonómica se han encontrado que las densidades poblacionales más grandes se presentan en las especies más pequeñas en regiones tropicales, como las de los géneros *Oncaea* y *Oithona* (copépodos) (Incze *et al.* 2001, López-Peralta & Mojica-López 2015a, 2015b).

La abundancia del mesozooplancton también fue afectada por el ENOS. Se determinaron dos aspectos relevantes. El primero de ellos es que la condición de La Niña incrementó la abundancia en ambas épocas climáticas. La diferencia radicó en que, para el primer semestre el aumento de la abundancia fue directo a la presencia de La Niña durante el periodo, mientras que para el segundo semestre el aumento de la abundancia estuvo supeditado a la presencia previa de La Niña, sin importar la condición del momento de muestreo. Como se ha mencionado anteriormente, la comunidad zooplanctónica del área de estudio se alimenta principalmente de pico- y nanoplancton

regularmente. Estos organismos reaccionan más rápidamente a los cambios ambientales que los de mayores tamaños, principalmente cuando dichos cambios no son bruscos (Griffiths *et al.* 2016, Sommer *et al.* 2017). Los resultados oceanográficos mostraron que condición de La Niña en la provincia oceánica tropical durante el periodo estudiado generó cambios óptimos para el desarrollo del pico- y nanoplancton. Situación que debió ser aprovechada inmediatamente por el mesozooplancton de menor tamaño, aumentando sus poblaciones y por ende la abundancia de la comunidad. Para el segundo semestre el aumento de las abundancias pudo deberse simplemente a que las condiciones no cambian de inmediato y a la sucesión natural trófica (Edwards & Richardson 2004, Thackeray 2012, Horne *et al.* 2016).

El segundo aspecto relevante del ENOS sobre la abundancia de la comunidad del zooplancton es que entre los periodos que presentaron condiciones ENOS contrastantes, se presentaron cambios significativos de los valores. Esta característica ha sido encontrada por otros autores (p.ej. Thompson *et al.* 2015). En el presente estudio se evidenció con la abundancia del segundo semestre de 2010. En este periodo fue la abundancia más baja de todas y estadísticamente diferente a las de los demás periodos estudiados. Aunque dicho periodo se presentó la condición de La Niña, pudo deberse a que se presentó un periodo previo de cinco meses con la condición de El Niño con impacto moderado en el momento de mayor productividad primaria, lo que debió ocasionar una disminución considerable de disponibilidad de alimento, además de cambios bruscos de las condiciones de la columna de agua. Esta condición pasó directamente a una condición de La Niña intensa de picos y valles. La Niña de 2010 ha sido considerada como una de las de mayor impacto (Thompson *et al.* 2015, Brugnoli *et al.* 2019). Este cambio tan drástico pudo terminar afectando la adaptabilidad de la comunidad. Lamentablemente no se tienen datos del primer semestre de 2010 para comprobarlo. Sin embargo, aunque no hay evidencia estadística, en el segundo semestre de 2008 también se presentó un cambio brusco de las condiciones ENOS y se observó también cambios notorios de la abundancia, lo que podría confirmar lo anterior.

Cabe resaltar que los valores obtenidos de abundancia del zooplancton en el presente estudio fueron menores a los reportados en la misma región en años previos (Giraldo-López & Gutiérrez 2007, Murcia-Riaño & Giraldo-López 2007), así como en otros sectores del Pacífico Oriental Tropical (p.ej. Auth *et al.* 2015, Kozak *et al.* 2018). Eliminando los moduladores naturales de este atributo, esta situación es normal y se debe a factores tanto de captura como de

procedimientos en laboratorio (Boltovskoy 1999). En el caso particular, comparando con los estudios previos en la misma región, para los arrastres, ellos realizaron los muestreos con redes con poros de mallas más grandes, superficial y horizontalmente, mientras que, en el presente trabajo los arrastres fueron mixtos hasta una profundidad de 200 m. Estos tipos de arrastres tienen objetivos diferentes, arrastres superficiales y horizontales buscan obtener volumen de muestra, mientras que arrastres mixtos se usan para estudiar la diversidad (Boltovskoy 1999, Lian *et al.* 2013, Wiebe *et al.* 2017). Adicionalmente en los procedimientos de laboratorio, en el presente estudio se eliminaron los organismos más pequeños debido a su subvaloración por la eficiencia de filtración de las redes, disminuyendo un 40% aproximadamente la abundancia capturada (datos no mostrados).

Los resultados obtenidos con las proporciones de abundancia por clases de tamaño y los gráficos del espectro de tamaño confirman lo descrito anteriormente, en el que se consideraba que la comunidad del mesozooplankton está dominada por organismos de tamaños pequeños y su distribución está acorde a lo descrito en estudios previos, sin importar en qué región habiten (Zhou *et al.* 2013, Sato, Matsuno, *et al.* 2015, Ke *et al.* 2018). Adicionalmente, con las proporciones de abundancia se evidenció que los aumentos de éstas se debieron tanto a los periodos climáticos (disponibilidad de alimento) como a la influencia de la condición ENOS La Niña (cambios ambientales). La estructura de tamaños se mantuvo similar en todos los ensamblajes sin importar el periodo o estación muestreada. Este aspecto permite inferir que la variabilidad climática en el ecosistema oceánico de la cuenca del Pacífico de Colombia no logra alterar la estructura de tamaños cuando se aumenta la productividad y no permite que un grupo de organismos en particular aventaje a los demás.

Sin embargo, en condiciones opuestas, como es el caso de la presencia de la condición ENOS El Niño (primer semestre de 2007), en el que se genera una mayor competencia por el escaso recurso y la movilidad es perjudicada por el aumento de la densidad y la estratificación de la columna de agua, se evidenció un aumento de las abundancias de los organismos de tamaños más grandes. Este patrón ha sido observado en diferentes ensamblajes dentro del Pacífico Oriental Tropical, así como en regiones subtropicales y templadas (Auth *et al.* 2015, Horne *et al.* 2016, Kozak *et al.* 2018). Dentro de las posibles razones se encuentra que la disminución de abundancia de organismos pequeños del mesozooplankton por falta de disponibilidad de alimento (Atkinson *et al.* 2012, Gómez *et al.* 2019), sumado a la dificultad de hundimiento de estos organismos por el aumento de densidad del agua

(Powell & Okubo 1994, Jiang & Kiørboe 2011) y al aumento del metabolismo de la mayoría de los organismos por el aumento de la temperatura (Brown *et al.* 2004), induzca a sus depredadores de tamaños más grandes a aumentar las migraciones a la capa superficial para poder obtener la energía que requieren. Este aspecto ha sido evidenciado en otros estudios dentro del Pacífico en los que se determinaron aumentos de especies carnívoras de tamaños grandes en los ensamblajes del zooplancton (Gibbons *et al.* 1992, Terazaki 1995, Kozak *et al.* 2018).

Al revisarse las imágenes escaneadas de cada muestra (información no incluida) en las que el gráfico del espectro de tamaño mostró variación, se encontró que en la mayoría de las estaciones del primer semestre de 2007, así como en la estación E81 del primer semestre del 2008, se presentó un mayor número de salpas y doliólidos y otras especies de tamaños grandes. Las salpas y doliólidos son organismos mixotróficos que se alimentan del microplancton por medio de filtración. Hay evidencia que aumentos de sus densidades poblacionales en regiones oceánicas están relacionadas con aumentos de la temperatura (Dai *et al.* 2016) (**Figura 6-5a**). De los otros organismos, se pueden identificar especies del grupo de los quetognatos, así como copépodos de la familia Euchetidae. En ambos casos se ha demostrado que son organismos que pertenecen al grupo de los carnívoros (Park 1995, Bohata & Koppelman 2013, Gasmi *et al.* 2014). Por el contrario, en la mayoría de los ensamblajes obtenidos en el segundo semestre de 2010, se observó la ausencia de estos organismos grandes y la dominancia de copépodos de la familia Oncaeidae y Clausocalanidae (**Figura 6-5b**).

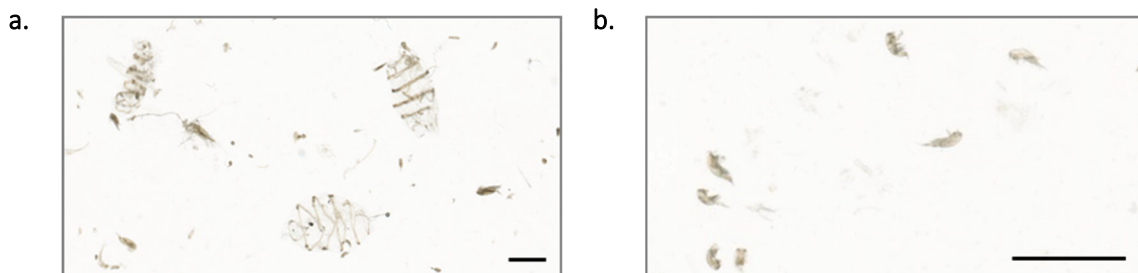


Figura 6-5 Ejemplo de ensamblajes del mesozooplancton de la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia obtenidos entre 2007 y 2010. **a.** Sección de un ensamblaje con alta proporción de organismos grandes (E81-I-2008). **b.** Sección de un ensamblaje sin organismos de tamaños grandes (E075-II-2010). La escala equivale a 1 mm.

En cuanto a la interpretación de los atributos obtenidos a partir del espectro de tamaño, se evidenció que la estructura y dinámica funcional trófica del mesozooplancton que habita la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia como un sistema maduro y estable de ambientes oligotróficos de baja productividad. Esta comunidad está dominada por organismos de tamaños pequeños que

tienen un régimen mixotrófico con tendencias a la herbivoría y que se alimentan de productores pertenecientes posiblemente del pico- y nanoplancton. Además, estos organismos no parecen estar dominados por un grupo (e.d. especies) en particular y que la diversidad presente coexiste uniformemente con una alta competencia por el recurso. Dentro de esta comunidad la eficiencia de transferencia de energía a niveles tróficos superiores es moderada y el sistema está controlado principalmente por fuerzas “Bottom-up”. La variabilidad climática medida con el ENOS logró incrementar las diferencias naturales dadas por las épocas climáticas.

Los coeficientes de correlación del espectro de tamaño siempre se mantuvieron cercanos a la unidad, evidenciando que la distribución de la abundancia dentro del rango de tamaño de cada ensamblaje coincidió con la distribución teórica esperada (Sheldon *et al.* 1972, Vidondo *et al.* 1997), en el que los organismos más pequeños son más abundantes y se presenta una disminución progresiva siguiendo una distribución potencial (Sheldon *et al.* 1972, Zhou *et al.* 2010, Cuesta *et al.* 2018). Estos resultados demuestran estabilidad en la estructura de la comunidad, como lo sostiene Ke *et al.* (2018). Temporalmente no se obtuvieron diferencias estadísticas, por lo que la variabilidad climática en el área de estudio no logró influir la distribución. Sin embargo, se pudo observar que los valores promedio más altos y menos variables espacialmente se presentaron durante los periodos más cálidos (2007-I y 2009-I), mientras que en los periodos con presencia de la condición ENOS La Niña, el coeficiente disminuyó y aumentó la variabilidad espacial. Esto permite inferir que en periodos cálidos en los que la condición ENOS El Niño predomina, los procesos locales (e.d. pequeña escala) pasan a ser secundarios en la estructuración de las comunidades del mesozooplankton; contrario a lo que sucedería cuando los periodos presentan condiciones ENOS La Niña. Posiblemente porque El Niño homogeniza y estratifica la columna de agua, y disminuye la intensidad de las condiciones meteorológicas, convirtiendo el área de estudio en un sector relativamente uniforme (Hernández-Deckers *et al.* 2008, Cabarcas-Mier 2017); mientras que La Niña produce lo contrario, por lo que procesos como la ZCIT, corrientes, giros oceánicos, entre otros, intensifican sus influencias (Tejada *et al.* 2002).

La mayoría de las pendientes del espectro de tamaño se presentaron por debajo (e.d. menos negativas) de -1. En promedio solo para el periodo 2010-II se logró obtener una pendiente mayor (e.d. más negativa). Siguiendo los estudios previos (p.ej. San Martín *et al.* 2006, Fukuda *et al.* 2012, Zhou *et al.* 2013, Sato, Matsuno, *et al.* 2015), quienes asumen que el cazador es siempre más grande

que su presa y que la relación de tamaños entre los dos siempre es igual, el área de estudio presenta una distribución de la biomasa a través del rango de tamaño de cada ensamblaje disperejo, en el que se encuentran biomazas más altas de lo esperado en clases de tamaños más grandes. Esta estructura ha sido relacionada con ambientes oligotróficos en los que existen grados altos de reciclamiento de la energía dentro del mismo sistema, pero poca eficiencia en la transferencia a niveles superiores, como son las larvas de peces. Solo en el último periodo de estudio, durante el cual se presentó la condición ENOS La Niña, tendría un comportamiento diferente y similar a las condiciones oceánicas normales, con la distribución de biomazas acorde a cada clase de tamaño y una moderada eficiencia de transferencia de energía.

Sin embargo, esta perspectiva es muy estricta y no tiene en cuenta la variabilidad natural del ambiente y de las comunidades. Siguiendo lo propuesto por Zhou (2006), los valores de la pendiente en un ambiente estable y con recursos constantes, aunque moderados en cantidad, como es lo cotidiano en la región oceánica en general, presenta una oscilación natural que se encuentra entre -0.8 y -1.2. Siguiendo esta propuesta, durante el periodo evaluado, la comunidad del mesozooplankton en el área de estudio presentó siempre valores dentro del rango natural, por lo que se podría asumir que la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia presenta todas las condiciones típicas descritas para las regiones oceánicas, sin importar la variabilidad climática presentada. Condiciones que ya han sido estudiadas y comprobadas en diversas perspectivas para el Pacífico de Colombia (p.ej. Sund & Renner 1959, Castillo & Vizcaino 1992, Málíkov 2000, Hernández-Deckers *et al.* 2008, Cabarcas-Mier 2017, Uribe-Palomino *et al.* 2018).

Ahora bien, los valores de las pendientes del espectro en su mayoría estuvieron por debajo (e.d. menos negativo) de -0.9 y al menos para los periodos 2007-I (condición ENOS El Niño) y 2009-I (segunda condición seguida ENOS La Niña), los promedios estuvieron más cercanos a -0.7 y fueron estadísticamente diferentes al periodo 2010-II (condición ENOS La Niña), que presentó valores más cercanos y, en algunos casos, superiores (más negativos) a -1. Siguiendo lo descrito por Blanchard *et al.* (2009), quienes plantean que algunos organismos de diferentes tamaños compiten por el mismo tipo de recurso en tamaño, como sucede en comunidades bentónicas, la comunidad del mesozooplankton también podría tener este mismo patrón, por lo que las pendientes tenderían a estar más cercanas al límite inferior del rango de oscilación propuesto por Zhou (2006). Este patrón se podría confirmar por el hecho que, como se mencionó anteriormente, los ensamblajes del primer

semestre de 2007 presentaron una mayor cantidad de salpas y doliólidos. Estos son organismos que, aunque son de tamaños muy superiores a la mayoría de los copépodos presentes, se alimentan principalmente de pico- y nanoplancton por medio de la filtración (Dai *et al.* 2016, Pakhomov *et al.* 2019), compitiendo con organismos de menor tamaño como los copépodos; mientras que, para el segundo semestre de 2010, la dominancia fue dada por copépodos pequeños de diversas estrategias de alimentación y ausencia de organismos de mayor tamaño como las salpas y doliólidos, por lo que el compartimiento del recurso sería menor. En el caso del primer semestre de 2009, se encontró una mayor cantidad de organismos grandes como eufáusidos, copépodos eucalánidos, poliquetos (información no analizada), entre otros que pudieron contribuir a que los valores de las pendientes fueran menores. Además, se conoce que estos organismos también son omnívoros con tendencias a la herbivoría (Flint *et al.* 1991, Jumars *et al.* 2015, Parés-Escobar *et al.* 2018), por lo que estarían compartiendo recurso con los organismos de menor tamaño.

Los niveles tróficos calculados en el presente estudio, al utilizarse el mismo valor de eficiencia trófica en todos los casos, presentaron una distribución temporal inversa a la pendiente del espectro de tamaño. Esto también fue confirmado por el valor obtenido con la correlación. Aunque este indicador no logra reflejar el valor real del sistema trófico, si se aproxima y permite analizar los cambios entre los diferentes periodos (Zhou 2006). Según los resultados, el mesozooplankton que habita la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia presenta un sistema trófico dominado por herbívoros en periodos con la condición ENOS La Niña ($Nt < 3$) y un sistema clásico, con mayor presencia de carnívoros y organismos de niveles tróficos superiores, cuando se presenta El Niño ($Nt < 3.5$). Esto confirmaría todo lo descrito anteriormente con los diferentes atributos analizados. También permite complementar lo obtenido con la pendiente para el primer semestre de 2009 que, aunque se encontraba con la presencia de la condición ENOS La Niña, el valor del nivel trófico se acercó más a un sistema clásico que a uno de herbivoría debido a la presencia de organismos omnívoros y carnívoros de mayores tamaños a lo esperado o respecto a los demás periodos que presentaron la misma condición climática.

Cabe mencionar que la pendiente y el nivel trófico presentaron relaciones inversas con la variable ambiental de la salinidad superficial del mar, en los que las pendientes fueron más inclinadas (valores más negativos) y los sistemas tróficos con mayor tendencia a herbivoría (valores menos negativos). Posiblemente se puedan relacionar con dos factores: (1) por un lado está una razón

netamente física. El aumento de la salinidad incrementa la densidad del agua y por ende disminuye el movimiento vertical del agua. Esto ocasiona que los organismos más pequeños no puedan moverse libremente y limitan sus migraciones verticales, haciendo que deban quedarse en la capa superior delimitada por la haloclina (McManus & Woodson 2012, Prairie *et al.* 2012). (2) Por otro lado está una razón biológica. Esta misma situación también genera que disminuya la radiación fotosintética activa más rápidamente con la profundidad, ocasionando que muchas de las especies autótrofas, sobre todo las de mayor tamaño, no puedan utilizar la radiación en los nichos ideales, por lo que solo las especies con menor requisito de recursos y de menor tamaño, pueden soportar permanecer en las capas más superficiales, lo que le confiere a la red trófica un dominio de organismos más pequeños que sustenta a los herbívoros más pequeños presentes (McManus & Woodson 2012, Solan & Whiteley 2016, Velasco *et al.* 2019).

La equitatividad y diversidad de tamaños permiten entender mejor la segregación de nichos en la comunidad con respecto a la repartición del alimento y la depredación (Brucet-Balmaña *et al.* 2006) y en conjunto con la pendiente del espectro, permite inferir cuál fuerza controla la dinámica trófica (Sato, Matsuno, *et al.* 2015, Ke *et al.* 2018). La equitatividad registrada siempre estuvo cercana al valor máximo (e.d. 1) presentando un comportamiento similar al coeficiente de correlación, con los valores más equitativos en los primeros semestres de 2007 y 2009. Esta situación confirma que la comunidad de mesozooplankton que habita la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia presenta una estructura de tamaños acorde a lo descrito en regiones oceánicas y que la variabilidad climática no ejerce la suficiente influencia para cambiarla. Esto último basado en los análisis de varianza.

La diversidad de tamaños presentó valores bajos según lo indicado por Ke *et al.* (2018). Ellos asocian estos valores con la presencia de muchas especies coexistiendo conjuntamente y compitiendo por el mismo recurso, lo que se encuentra normalmente en regiones oceánicas (Longhurst 1976, 1985, Longhurst & Harrison 1989). Cuando se aumentan los valores de la diversidad, es porque se presenta aumento en las densidades poblacionales de una o pocas especies. Estas poblaciones estructuralmente están conformadas por todas sus fases de desarrollo. Se caracterizan porque coexisten sin competencia directa debido al aumento de la cantidad de alimento disponible (Brucet-Balmaña *et al.* 2006, Ke *et al.* 2018). Este patrón fue observado en los

periodos de un mismo año en los que en los primeros semestres presentaron una mayor cantidad de concentración de clorofila y valores de diversidad de tamaños y abundancias más altos.

La variabilidad climática asociada al ENOS logró intensificar las diferencias de diversidad de tamaños, evidenciándose estadísticamente entre el primer semestre de 2007 (condición ENOS El Niño) y los segundos semestres de 2008 y 2010 (condición ENOS La Niña), así como el primer semestre de 2009 (periodo neutral) y el segundo de 2010. Posiblemente el efecto producido por El Niño en disminución de la concentración de la clorofila y aumento de la densidad del agua debido a los aumentos de la temperatura y salinidad superficial, produjeron que se aumentara la omnivoría de los organismos pequeños hacía organismos heterótrofos, ocasionando un aumento de nichos tróficos similares a lo que se pudiera encontrar con situaciones de aumento de fitoplancton (McPeck 1996, Brun *et al.* 2015, Henschke *et al.* 2015). Mientras que, el segundo semestre presentó condiciones más aptas para las diatomeas (ver indicia diatomea/dinoflagelado), permitiendo posiblemente el aumento poblacional de algunas especies (p.ej. copépodos Eucalanoideas) y disminuyendo la abundancia total debido a la disminución de nichos tróficos (Kozak *et al.* 2018, Medellín-Mora *et al.* 2018, Xu *et al.* 2019), así como de la ralentización del metabolismo a causa de la disminución de temperatura (Brown *et al.* 2004).

Por último, la trofodinámica de la comunidad del mesozooplankton que habita la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia está controlada principalmente por fuerzas “Bottom-up”. Solo en los periodos con condiciones cálidas como la del primer semestre de 2007 y posiblemente del segundo de 2009, este control se invierte, siendo “Top-down” la predominante. Esto se basa en que los momentos con presencia de la condición ENOS La Niña estuvo presente en la mayoría del tiempo evaluado. Como ya se ha mencionado en todo el análisis, esta condición proporciona beneficios a los organismos autótrofos para que puedan aumentar sus poblaciones. Consecuentemente la estructura y dinámica del mesozooplankton se adapta a ella, reflejado en las pendientes más inclinadas (e.d. más negativas) y las bajas diversidades de tamaños. Por otro lado, cuando se presentan momentos cálidos como la presencia de la condición ENOS El Niño o la desaparición abrupta de la condición ENOS La Niña, al no tener las condiciones ideales, el fitoplancton no puede crecer satisfactoriamente. Esto condiciona al mesozooplankton a cambiar sus hábitos y comenzar a alimentarse de una mayor variedad de organismos, incluyendo aun el fitoplancton. Esta adaptación hace que la productividad primaria sea controlada por el pastoreo y principalmente por

depredación, ocasionando que aumenten los organismos de tamaños más grandes. La consecuencia es que las pendientes del espectro de tamaño sean más planas (e.d. menos negativas) y aumente la diversidad de tamaños. Resultados similares han sido encontrado en otros estudios (Brucet-Balmaña *et al.* 2006, Ke *et al.* 2018).

7. Conclusiones

La región I de la cuenca del Pacífico de Colombia, que hace parte de la provincia oceánica, aunque en estudios previos ha sido catalogada como una zona estable y homogénea, presentó características ambientales que permite sectorizarla cuando se analiza en escalas iguales o inferiores a mesoescala. Esta sectorización está modulada principalmente por la Piscina Cálida de Centroamérica y la Zona de Convergencia Inter Tropical. Estas dos fuerzas generan que se presente una sectorización latitudinal, dominada por la temperatura del agua. Adicionalmente, comparando con regiones de latitudes medias o altas, los rangos de las variables ambientales en toda el área de estudio fueron estrechos y no se evidenció un cambio marcado espacialmente.

Al comparar temporalmente los sectores conformados, se presentaron comportamientos similares con las tres variables ambientales evaluadas (e.d. temperatura, salinidad y concentración de clorofila), con picos y valles marcados año tras año, permitiendo inferir que los primeros semestres fueron los más productivos. El ENOS logró desestabilizar las condiciones ambientales en cada periodo; la condición de La Niña tuvo más influencia en los cambios de la temperatura superficial, mientras que El Niño moduló más la concentración de clorofila. En ambos casos se presentaron disminuciones de los valores. Los periodos neutrales modularon las variables ambientales según la condición ENOS que los precedía. También se evidenció que El Niño logró homogenizar más espacialmente el área de estudio.

Estas condiciones ambientales hicieron que las respuestas y adaptaciones de los organismos, poblaciones y comunidades pertenecientes al zooplancton oceánico tropical fueran muy variables tanto espacial como temporalmente en cuanto a la relación del tamaño con respecto a las variables ambientales y a la variabilidad climática.

A nivel de especie, para la provincia oceánica tropical se observó que seis de las siete especies de copépodos de la superfamilia Eucalanoidea, pastoreadores de más de 2 mm de longitud

total, presentaron aumentos del tamaño corporal con el aumento de la temperatura. El cambio de tamaño corporal fue directamente proporcional al aumento de la talla de los organismos. Solo *Subeucalanus pileatus*, quien tiene una longitud máxima de 2 mm, presentó una relación inversa y similar a lo encontrado en estudios previos con otras especies de copépodos. Por otro lado, estas siete especies de copépodos presentaron aumento del tamaño corporal con el aumento de la concentración de la clorofila, como se ha observado anteriormente, sin un patrón visible de aumento debido a la talla de los organismos.

En cuanto a la influencia de la temperatura y la concentración de clorofila sobre el cambio de tamaño corporal en especies pastoreadoras, se observó que la segunda variable ambiental tiene una correlación más determinante, contradiciendo las tendencias descritas para regiones costeras de media y altas latitudes, en donde la temperatura es la variable más influyente en el cambio del tamaño corporal.

Las especies de copépodos eucalanoideos evaluados presentaron diferentes estrategias de vida que permitieron agruparlos en tres grupos, siendo los atributos biológicos cantidad de músculo, forma de alimentarse y gasto metabólico los que generaron la discriminación. Sin embargo, estos no son atributos que permitan evidenciar diferencias de respuestas o adaptación de cambio de tamaño corporal ante la variación ambiental.

Por otro lado, la variabilidad climática logró modular e influir negativamente las respuestas y las correlaciones entre el cambio del tamaño de los organismos evaluados y las variables ambientales. La condición de La Niña afectó mayormente las relaciones con la temperatura, mientras que El Niño afectó las relaciones con la concentración de clorofila. En el primer caso, durante los primeros semestres de cada año, los organismos crecieron más de lo esperado, mientras que en los segundos semestres se presentaron disminuciones de tamaños. En el segundo caso, durante los segundos semestres los organismos crecieron más de lo esperado.

A nivel poblacional se utilizó la densidad poblacional como un indicador indirecto del tamaño corporal en poliquetos holoplanctónicos oceánicos de la región tropical. Se observó que la mitad de las especies identificadas de las familias Alciopidae, Lopadorrhynchidae e Iospilidae tuvieron una baja frecuencia de captura, por lo que fueron consideradas como especies raras. De la otra mitad de

las especies no se evidenció ni gráfica ni estadísticamente alguna tendencia general de segregación espacial debido a las condiciones ambientales geográficas, encontrándose en toda el área de estudio. Adicionalmente, la variabilidad climática solo afectó las densidades poblacionales de las especies *Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis*, aumentando sus densidades poblacionales en los periodos con la presencia de la condición El Niño. Estas especies fueron consideradas como omnívoras, y comparativamente con las demás especies identificadas, son organismos de tallas pequeñas.

En cuanto a las relaciones de las densidades poblacionales de las catorce especies de poliquetos holoplanctónicos oceánicos con respecto a las variables ambientales temperatura, salinidad y concentración de clorofila, se pudo determinar una tendencia en la que las especies de mayores frecuencias de aparición tuvieron rangos ambientales más amplios en comparación con las especies de menores frecuencias, en comparación con las especies que evidenciaron limitaciones en los rangos ambientales en una o varias de las variables ambientales. Por otro lado, se presentaron correlaciones fuertes entre las densidades poblacionales con las variables ambientales en cinco especies: *Lopadorrhynchus henseni* y *L. brevis* se relacionaron positivamente con la temperatura, mientras que la relación de *Rhynchonereella petersii* con la temperatura fue negativa; *Rhynchonereella gracilis* y *Pelagobia longicirrata* tuvieron relaciones positivas con la concentración de clorofila y salinidad respectivamente.

A nivel comunitario, se determinó que la estructura y dinámica del zooplancton oceánico se adaptó continua y adecuadamente a las fluctuaciones ambientales de la región tropical durante el periodo 2007-2010, permitiendo considerar el ecosistema como un sistema típico de este tipo de regiones con un alto grado de constancia, robustez y resiliencia.

La interpretación de los atributos obtenidos a partir del espectro de tamaños permitió determinar la estructura y dinámica funcional trófica del mesozooplancton que habita la cuenca oceánica del Pacífico de Colombia como un sistema maduro y estable de ambientes oligotróficos de baja productividad. Esta comunidad está dominada por organismos de tamaños pequeños que tienen un régimen mixotrófico con tendencias a la herbivoría y que se alimentan de productores pertenecientes posiblemente del pico- y nanoplancton. Además, estos organismos no parecen estar

dominados por un grupo (e.d. especies) en particular y que la diversidad presente coexiste uniformemente con una alta competencia por el recurso. Dentro de esta comunidad la eficiencia de transferencia de energía a niveles tróficos superiores es moderada y el sistema está controlado principalmente por fuerzas “Bottom-up”. Por último, la variabilidad climática medida con el ENOS logró incrementar las diferencias naturales dadas por las épocas climáticas. Sin embargo, la comunidad respondió rápidamente, estabilizándose y manteniendo sus características.

Todos los aspectos mencionados anteriormente demuestran que las condiciones ambientales y la variabilidad climática en las regiones oceánicas tropicales también logran modular las respuestas de los organismos zooplanctónicos en los diferentes niveles de organización ecológica, aunque estos factores ambientales presenten variaciones menores en comparación con las regiones de otras latitudes. Adicionalmente, permitieron observar e inferir una posible tendencia de disminución del grado de influencia o impacto al aumentar la complejidad ecológica.

8. Bibliografía

- Acevedo-Trejos, E., G. Brandt, J. Bruggeman & A. Merico. 2015. Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean. *Scientific Reports* 5: 8918.
- Akbari, E., S. Alavipanah, M. Jeihouni, M. Hajeb, D. Haase & S. Alavipanah. 2017. A review of ocean/sea subsurface water temperature studies from remote sensing and non-remote sensing methods. *Water* 9: 936.
- Amador, J.A., A.M. Durán-Quesada, E.R. Rivera, G. Mora, F. Sáenz, B. Calderón & N. Mora. 2016. The easternmost tropical Pacific. Part II: Seasonal and intraseasonal modes of atmospheric variability. *Revista de Biología Tropical* 64: S23–S57.
- Amador, J.A., E.R. Rivera, A.M. Durán-Quesada, G. Mora, F. Sáenz, B. Calderón & N. Mora. 2016. The easternmost tropical Pacific. Part I: A climate review. *Revista de Biología Tropical* 64: S1–S22.
- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 2541–2550.
- Andersen, K.H., T. Berge, R.J. Gonçalves, M. Hartvig, J. Heuschele, S. Hylander, N.S. Jacobsen, C. Lindemann, E.A. Martens, A.B. Neuheimer, K. Olsson, A. Palacz, A.E.F. Prowe, J. Sainmont, S.J. Traving, A.W. Visser, N. Wadhwa & T. Kiørboe. 2016. Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales. *Annual Review of Marine Science* 8: 217–241.
- Anderson-Teixeira, K.J., F.A. Smith & S.K.M. Ernest. 2012. Climate Change, p. 280–292. *In* R.M. Sibly, J.H. Brown & A. Kodric-Brown (eds.). *Metabolic Ecology: A Scaling Approach*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Andrade, M.P., A. Magalhães, L.C.C. Pereira, M.J. Flores-Montes, E.C. Pardal, T.P. Andrade & R.M. Costa. 2016. Effects of a La Niña event on hydrological patterns and copepod community structure in a shallow tropical estuary (Taperaçu, Northern Brazil). *Journal of Marine Systems* 164: 128–143.
- Arteaga-Sogamoso, E. 2012. Distribución, abundancia y composición fitoplanctónica en el Pacífico colombiano durante el crucero oceanográfico Cuenca Pacífica Colombiana - ERFEN L (octubre-noviembre de 2011), Estudio Regional del Fenómeno de El Niño - ERFEN. Informe Técnico Final, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR, Santa Marta, Colombia.
- Arteaga-Sogamoso, E. & L.V. Perdomo-Trujillo. 2016. Distribución, frecuencia y abundancia del fitoplancton potencialmente toxígeno en la cuenca Pacífica colombiana. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR* 45: 135–148.

- Atkinson, A., P. Ward, B.P.V. Hunt, E.A. Pakhomov & G.W. Hosie. 2012. An overview of Southern Ocean zooplankton data: abundance, biomass, feeding, and functional relationships *CCAMLR Science*: 171–218.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size - a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1–58.
- Atkinson, D. 1995. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: Exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* 20: 61–74.
- Auth, T. y D., R.D. Brodeur & J.O. Peterson. 2015. Anomalous ichthyoplankton distributions and concentrations in the northern California Current during the 2010 El Niño and La Niña events. *Progress in Oceanography* 137: 103–120.
- Bachiller, E. & J.A. Fernandes. 2011. Zooplankton Image Analysis Manual: automated identification by means of scanner and digital camera as imaging devices. *Revista de Investigación Marina Tecnalia* 18: 16–37.
- Baldrich-Chaparro, A.M. & R.H. López-Peralta. 2010. Hidromedusas mesozooplancónicas del océano Pacífico colombiano. *Biota Colombiana* 11: 3–11.
- Barceló, C., L. Ciannelli, E.M. Olsen, T. Johannessen & H. Knutsen. 2016. Eight decades of sampling reveal a contemporary novel fish assemblage in coastal nursery habitats. *Global Change Biology* 22: 1155–1167.
- Barton, A.D., A.J. Pershing, E. Litchman, N.R. Record, K.F. Edwards, Z.V. Finkel, T. Kjørboe & B.A. Ward. 2013. The biogeography of marine plankton traits. *Ecology Letters* 16: 522–534.
- Basedow, S.L., K.S. Tande & M. Zhou. 2010. Biovolume spectrum theories applied: spatial patterns of trophic levels within a mesozooplankton community at the polar front. *Journal of Plankton Research* 32: 1105–1119.
- Beaugrand, G., D. Mackas & E. Goberville. 2013. Applying the concept of the ecological niche and a macroecological approach to understand how climate influences zooplankton: Advantages, assumptions, limitations and requirements. *Progress in Oceanography* 111: 75–90.
- Bellier, E., V. Grøtan, S. Engen, A.K. Schartau, I. Herfindal & A.G. Finstad. 2014. Distance decay of similarity, effects of environmental noise and ecological heterogeneity among species in the spatio-temporal dynamics of a dispersal-limited community. *Ecography* 37: 172–182.
- Bhaud, M., J.H. Cha, J.C. Duchêne & C. Nozais. 1995. Influence of temperature on the marine fauna: What can be expected from a climatic change. *Journal of Thermal Biology* 20: 91–104.
- Bilbao, M., S. Palma & N. Rozbaczylo. 2008. First records of pelagic polychaetes in southern Chile (Boca del Guafo - Elefantes Channel). *Latin American Journal of Aquatic Research* 36: 129–135.
- Blanchard, J.L., R.F. Heneghan, J.D. Everett, R. Trebilco & A.J. Richardson. 2017. From bacteria to whales: Using functional size spectra to model marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 32: 174–186.
- Blanchard, J.L., S. Jennings, R. Law, M.D. Castle, P. McCloghrie, M.-J. Rochet & E. Benoît. 2009. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? *Journal of Animal Ecology* 78: 270–280.
- Blois, J.L., P.L. Zarnetske, M.C. Fitzpatrick & S. Finnegan. 2013. Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science* 341: 499–504.
- Boersma, M., K.A. Mathew, B. Niehoff, K.L. Schoo, R.M. Franco-Santos & C.L. Meunier. 2016. Temperature driven changes in the diet preference of omnivorous copepods: no more meat when it's hot? *Ecology Letters* 19: 45–53.

- Bohata, K. & R. Koppelman. 2013. Chaetognatha of the Namibian Upwelling Region: Taxonomy, Distribution and Trophic Position. *PLoS ONE* 8: e53839.
- Boltovskoy, D. (Ed.). 1999. South Atlantic zooplankton. Backhuys, Leiden.
- Boomer, I., P. Frenzel & M. Feike. 2017. Salinity-driven size variability in *Cyprideis torosa* (Ostracoda, Crustacea). *Journal of Micropalaeontology* 36: 63–69.
- Bowler, D.E., P. Haase, C. Hof, I. Kröncke, L. Baert, W. Dekoninck, S. Domisch, F. Hendrickx, T. Hickler, H. Neumann, R.B. O’Hara, A.F. Sell, M. Sonnewald, S. Stoll, M. Türkay, R. van Klink, O. Schweiger, R. Vermeulen & K. Böhning-Gaese. 2017. Cross-taxa generalities in the relationship between population abundance and ambient temperatures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20170870.
- Boxshall, G.A. & S.H. Hasley. 2004. An introduction to copepod diversity. Ray Society, Andover, Reino Unido.
- Brose, U., J.L. Blanchard, A. Eklöf, N. Galiana, M. Hartvig, M.R. Hirt, G. Kalinkat, M.C. Nordström, E.J. O’Gorman, B.C. Rall, F.D. Schneider, E. Thébault & U. Jacob. 2016. Predicting the consequences of species loss using size-structured biodiversity approaches: Consequences of biodiversity loss. *Biological Reviews* 000–000.
- Brose, U., T. Jonsson, E.L. Berlow, P. Warren, C. Banasek-Richter, L.-F. Bersier, J.L. Blanchard, T. Brey, S.R. Carpenter, M.-F.C. Blandenier, L. Cushing, H.A. Dawah, T. Dell, F. Edwards, S. Harper-Smith, U. Jacob, M.E. Ledger, N.D. Martinez, J. Memmott, K. Mintenbeck, J.K. Pinnegar, B.C. Rall, T.S. Rayner, D.S. Reuman, L. Ruess, W. Ulrich, R.J. Williams, G. Woodward & J.E. Cohen. 2006. Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology* 87: 2411–2417.
- Brown, J.H., A.P. Allen & J.F. Gillooly. 2007. The metabolic theory of ecology and the role of body size in marine and freshwater ecosystems, p. 1–15. *In* A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli & R. Edmonds-Brown (eds.). Chapter 1. Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Brucet-Balmaña, S. 2004. Zooplankton structure and dynamics in Mediterranean marshes (Empordà Wetlands) a size-based approach. Universitat de Girona, Girona, España.
- Brucet-Balmaña, S., D. Boix, S. Gascón, J. Sala, X.D. Quintana, A. Badosa, M. Søndergaard, T.L. Lauridsen & E. Jeppesen. 2009. Species richness of crustacean zooplankton and trophic structure of brackish lagoons in contrasting climate zones: north temperate Denmark and Mediterranean Catalonia (Spain). *Ecography* 32: 692–702.
- Brucet-Balmaña, S., D. Boix, R. López-Flores, A. Badosa, R. Moreno-Amich & X.D. Quintana. 2005. Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 535–555.
- Brucet-Balmaña, S., D. Boix, R. López-Flores, A. Badosa & X.D. Quintana. 2006. Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 424–432.
- Brucet-Balmaña, S., D. Boix, X.D. Quintana, E. Jensen, L.W. Nathansen, C. Trochine, M. Meerhoff, S. Gascón & E. Jeppesen. 2010. Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: Implications for effects of climate change. *Limnology and Oceanography* 55: 1697–1711.

- Brugnoli, E., K. Sans, P. Muniz, N. Venturini, M. Gómez & F. García-Rodríguez. 2019. Mesozooplankton y variación ambiental durante el evento ENOS 2009-2010 en la costa norte del estuario del Río de La Plata. *CICIMAR Océánides* 34: 1–16.
- Brun, P., M.R. Payne & T. Kiørboe. 2017. A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data* 9: 99–113.
- Brun, P., M. Vogt, M.R. Payne, N. Gruber, C.J. O'Brien, E.T. Buitenhuis, C. Le Quéré, K. Leblanc & Y.-W. Luo. 2015. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa: Niches of open ocean phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 60: 1020–1038.
- Bunker, A.J. & A.G. Hirst. 2004. Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature and body weight. *Marine Ecology Progress Series* 279: 161–181.
- Buzhinskaja, G.N. 2017. Descriptions of *Pedinosoma curtum* Reibisch from North-West Pacific and a late larva of *Pedinosoma polaris* sp. nov. from the Arctic Basin (Polychaeta: Phyllodocida: Lopadorhynchidae). *Zoosystematica Rossica* 26: 3–10.
- Cabarcas-Mier, A.M. 2017. Anomalías de temperatura superficial del mar y su relación con eventos atmosféricos en la Cuenca Pacífica colombiana. Tesis para el grado en Maestría en Oceanografía, Escuela Naval de Cadetes Almirante Padilla, Cartagena, Colombia.
- Cárdenas-Oliva, A.V., O.F. Díaz & B. Márquez. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paria y Golfo de Paria, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 49: 53–63.
- Carvajal-Pinilla, L.A., C.F. Vergara-Castillo & R.H. López-Peralta. 2009. Chaetognatha, Thaliacea, Euphausiacea and Pelagic Polychaeta in the Colombian Pacific Ocean During Two Periods in 1996 (La Niña) and Two Periods in 1997 (El Niño). *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 5: 172–185.
- Cass, C.J. 2011. A comparative study of eucalanoid copepods residing in different oxygen environments in the Eastern Tropical North Pacific: An emphasis on physiology and biochemistry. Tesis para el grado en Doctor de Filosofía (Ph.D.), University of South Florida.
- Cass, C.J. & K.L. Daly. 2015. Ecological characteristics of eucalanoid copepods of the eastern tropical North Pacific Ocean: Adaptations for life within a low oxygen system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468: 118–129.
- Cass, C.J., K.L. Daly & S.G. Wakeham. 2014. Assessment of storage lipid accumulation patterns in eucalanoid copepods from the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 93: 117–130.
- Castillo, F. & Z. Vizcaino. 1992. Los indicadores biológicos del fitoplancton y su relación con el fenómeno de El Niño 1991-92 en el Pacífico colombiano. *Boletín Científico CIOH* 12: 13–22.
- Chew, L.L. & V.C. Chong. 2016. Response of marine copepods to a changing tropical environment: winners, losers and implications. *PeerJ* 4: e2052.
- Christensen, J.H., K. Krishna-Kumar, E. Aldrian, S.-I. An, I.F.A. Cavalcanti, M. de Castro, W. Dong, P. Goswami, A. Hall, J.K. Kanyanga, A. Kitoh, J. Kossin, N.-C. Lau, J. Renwick, D.B. Stephenson, S.-P. Xie & T. Zhou. 2013. Climate Phenomena and their Relevance for Future Regional Climate Change, p. 1217–1308. *In* T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley (eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y New York, USA.

- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2015. PRIMER v7: User manual/tutorial.
- Collazo, N., F. Hernández, F. Soldevilla, A. Vera, J. Núñez & E. Fraile-Nuez. 2017. Poliquetos planctónicos relacionados con enclaves de vulcanismo reciente en Canarias. *Vieraea: Folia Scientiarum Biologiarum Canariensium* 45: 89–118.
- Cook, R.D. 1977. Detection of Influential Observation in Linear Regression. *Technometrics* 19: 15–18.
- Corredor-Acosta, A., A. Acosta, P. Gaspar & B. Calmettes. 2011. Variation in the surface currents in the Panama Bight during El Niño and La Niña events from 1993 to 2007. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR* 40: 33–56.
- Cowen, R.K. & S. Sponaugle. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1: 443–466.
- CPPS. 2019. CPPS - Comisión Permanente del Pacífico Sur [WWW Document]. URL <http://cpps-int.org/index.php>
- Criales-Hernández, M.I. & C.E. Fernández. 2001. Distribución de la biomasa planctónica en la costa pacífica colombiana entre noviembre de 1997 y noviembre de 1998. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 25: 371–380.
- Cuesta, J.A., G.W. Delius & R. Law. 2018. Sheldon spectrum and the plankton paradox: two sides of the same coin - A trait-based plankton size-spectrum model. *Journal of Mathematical Biology* 76: 67–96.
- Dai, L., C. Li, G. Yang & X. Sun. 2016. Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012. *Journal of Marine Systems* 155: 73–83.
- Dai, L., Ch. Li, Z. Tao, G. Yang, X. Wang & M. Zhu. 2017. Zooplankton abundance, biovolume and size spectra down to 3000 m depth in the western tropical North Pacific during autumn 2014. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 121: 1–13.
- Dales, K.P. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 7: 99–168.
- Datta, S. & J.L. Blanchard. 2016. The effects of seasonal processes on size spectrum dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73: 598–610.
- Daufresne, M., K. Lengfellner & U. Sommer. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12788–12793.
- De Roos, A.M., L. Persson & E. McCauley. 2003. The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities: Dynamics of size-structured populations. *Ecology Letters* 6: 473–487.
- Devreker, D., S. Souissi & L. Seuront. 2005. Effects of chlorophyll concentration and temperature variation on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 318: 145–162.
- Edwards, A.M., J.P.W. Robinson, M.J. Plank, J.K. Baum & J.L. Blanchard. 2017. Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 57–67.
- Edwards, M. & A.J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881–883.

- Eiane, K., M. Espinasse & B. Espinasse. 2018. Environmental effects on zooplankton abundance on a sub-Arctic shelf off Northern Norway. *Aquatic Biology* 27: 75–86.
- Fernández-Álamo, M.A. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida - Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: sistemática y zoogeografía. Tesis para el grado en Doctor, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Fernández-Álamo, M.A. 1991. Holoplanktonic polychaetes from the Gulf of California: August-September 1977. *CalCOFI Report* 32: 97–104.
- Fernández-Álamo, M.A. 1996. Holoplanktonic polychaetes off the Southwestern Coast of Baja California, México, in March, 1997. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 67: 51–66.
- Fernández-Álamo, M.A. 2000. Tomopterids (Annelida: Polychaeta) from the eastern tropical Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science* 67: 45–53.
- Fernández-Álamo, M.A. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research* 26: 647–657.
- Fernández-Álamo, M.A. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition “El Golfo 6311-12” of Scripps Institution of Oceanography. *Scientia Marina* 70: 209–215.
- Fernández-Álamo, M.A. & J. Färber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 318–359.
- Fernández-Álamo, M.A. & L. Sanvicente-Anorve. 2005. Holoplanktonic polychaetes from the Gulf of Tehantepec, Mexico. *Cahiers de Biologie Marine* 46: 227–239.
- Fielder, P.C., V. Philbrick & F.P. Chávez. 1991. Oceanic upwelling and productivity in the Eastern Tropical Pacific. *Limnology and Oceanography* 36: 1834–1850.
- Fleminger, A. 1973. Pattern, number, variability, and taxonomic significance of integumental organs (sensilla and glandular pores) in the genus *Eucalanus* (Copepoda, Calanoida). *Fishery Bulletin* 71: 965–1010.
- Flint, M.V., A.V. Drits & A.F. Pasternak. 1991. Characteristic features of body composition and metabolism in some interzonal copepods. *Marine Biology* 111: 199–205.
- Forster, J. & A.G. Hirst. 2012. The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Functional Ecology* 26: 483–492.
- Forster, J., A.G. Hirst & D. Atkinson. 2011. How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing: Reproductive method and ontogenetic timing. *Functional Ecology* 25: 1024–1031.
- Forster, J., A.G. Hirst & D. Atkinson. 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 19310–19314.
- Francis, T.B., M.D. Scheuerell, R.D. Brodeur, P.S. Levin, J.J. Ruzicka, N. Tolimieri & W.T. Peterson. 2012. Climate shifts the interaction web of a marine plankton community. *Global Change Biology* 18: 2498–2508.
- Franco-Herrera, A., L. Castro & P. Tigreros. 2006. Plankton dynamics in the South-Central Caribbean Sea: Strong seasonal changes in a coastal Tropical System. *Caribbean Journal of Science* 42: 24–38.
- Fukuda, J., A. Yamaguchi, K. Matsuno & I. Imai. 2012. Interannual and latitudinal changes in zooplankton abundance, biomass and size composition along a central North Pacific transect

- during summer: analyses with an Optical Plankton Counter. *Plankton and Benthos Research* 7: 64–74.
- Gajbhiye, S.N. 2002. Zooplankton-Study methods, importance and significant observations. *Proceedings of the National Seminar on Creeks, Estuaries and Mangroves Pollution and Conservation* 21–27.
- Gallienne, C.P. & D.B. Robins. 2001. Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *J. Plankton Res.* 23: 1421–1432.
- Gardner, J.L., A. Peters, M.R. Kearney, L. Joseph & R. Heinsohn. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution* 26: 285–291.
- Garzke, J., T. Hansen, S.M.H. Ismar & U. Sommer. 2016. Combined effects of ocean warming and acidification on copepod abundance, body size and fatty acid content. *PLoS ONE* 11: e0155952.
- Garzke, J., S.M.H. Ismar & U. Sommer. 2015. Climate change affects low trophic level marine consumers: warming decreases copepod size and abundance. *Oecologia* 849–860.
- Gasmi, S., G. Nve, N. Pech, S. Tekaya, A. Gilles & Y. Perez. 2014. Evolutionary history of Chaetognatha inferred from molecular and morphological data: a case study for body plan simplification. *Frontiers in Zoology* 11: 1–25.
- Gibbons, M.J., V. Stuart & H.M. Verheye. 1992. Tropic ecology of carnivorous zooplankton in the Benguela. *South African Journal of Marine Science* 12: 421–437.
- Giraldo-López, A. & E. Gutiérrez. 2007. Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano (septiembre 2003). *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 35: 117–122.
- Giraldo-López, A., B. Valencia, J.D. Acevedo & M. Rivera. 2014. Fitoplancton y zooplancton en el área marina protegida de Isla Gorgona, Colombia, y su relación con variables oceanográficas en estaciones lluviosa y seca. *Revista Biología Tropical* 62: 117–132.
- Giraldo-López, A., E. Velasco & T.I. Martínez. 2014. Grazing Impact of Calanoid Copepods in the Colombian Pacific Ocean. *Revista de Ciencias, Universidad del Valle* 18: 11–25.
- Gómez, F.A., S.-K. Lee, F.J. Hernández, L.M. Chiaverano, F.E. Muller-Karger, Y. Liu & J.T. Lamkin. 2019. ENSO-induced co-variability of salinity, plankton biomass and coastal currents in the Northern Gulf of Mexico. *Scientific Reports* 9: 1–10.
- Gómez-Canchong, P., J.M. Blanco & R.A. Quiñones. 2013. On the use of biomass size spectra linear adjustments to design ecosystem indicators. *Scientia Marina* 77: 257–268.
- Griffiths, D. 1998. Sampling effort, regression method, and the shape and slope of size-abundance relations. *Journal of Animal Ecology* 67: 795–804.
- Griffiths, J.R., S. Hajdu, A.S. Downing, O. Hjerne, U. Larsson & M. Winder. 2016. Phytoplankton community interactions and environmental sensitivity in coastal and offshore habitats. *Oikos* 125: 1134–1143.
- Guglielmo, L., R. Minutoli, A. Bergamasco, A. Granata, G. Zagami & T. Antezana. 2011. Short-term changes in zooplankton community in Paso Ancho basin (Strait of Magellan): functional trophic structure and diel vertical migration. *Polar Biology* 34: 1301–1317.
- Guglielmo, R., M.C. Gambi, A. Granata, L. Guglielmo & R. Minutoli. 2014. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes within the Strait of Magellan (southern America) in austral summer. *Polar Biology* 37: 999–1015.
- Guiet, J., J.-C. Poggiale & O. Maury. 2016. Modelling the community size-spectrum: recent developments and new directions. *Ecological Modelling* 337: 4–14.

- Guisande, C., J. Heine, J. González-DaCosta & E. García-Roselló. 2014. RWizard Software [WWW Document]. URL <http://www.ipez.es/RWizard/>
- Gutiérrez, J.S., J.A. Masero, J.M. Abad-Gómez, A. Villegas & J.M. Sánchez-Guzmán. 2011. Understanding the energetic costs of living in saline environments: effects of salinity on basal metabolic rate, body mass and daily energy consumption of a long-distance migratory shorebird. *Journal of Experimental Biology* 214: 829–835.
- Gutiérrez, M.F., Ü.N. Tavşanoğlu, N. Vidal, J. Yu, F. Teixeira-de Mello, A.I. Çakiroglu, H. He, Z. Liu & E. Jeppesen. 2018. Salinity shapes zooplankton communities and functional diversity and has complex effects on size structure in lakes. *Hydrobiologia* 813: 237–255.
- Gutiérrez-Salcedo, J.M. 2011. Estructura vertical del zooplancton oceánico de mar Caribe colombiano. Tesis para el grado en Maestría en Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, Colombia.
- Hanken, J. & D.B. Wake. 1993. Miniaturization of body size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 501–519.
- Henschke, N., J.D. Everett, I.M. Suthers, J.A. Smith, B.P.V. Hunt, M.A. Doblin & M.D. Taylor. 2015. Zooplankton trophic niches respond to different water types of the western Tasman Sea: A stable isotope analysis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 104: 1–8.
- Heptner, M.V. 2000. New chamber for holding and sketching copepods and other small zoological specimens. *Hydrobiologia* 417: 121–124.
- Hernández-Deckers, D., N.L. Villegas-Bolaños & I. Málikov. 2008. Respuestas de las temperaturas superficial del mar y del aire de la cuenca del Pacífico colombiano producidas por El Niño Oscilación del Sur. *Ingeniería de Recursos Naturales y del Ambiente* 1: 56–64.
- Hidalgo, M., A. Quetglas, F. Ordines, L. Rueda, A. Punzón, M. Delgado, L. Gil de Sola, A. Esteban & E. Massutí. 2017. Size-spectra across geographical and bathymetric gradients reveal contrasting resilient mechanisms of recovery between Atlantic and Mediterranean fish communities. *Journal of Biogeography* 44: 1939–1951.
- Hidalgo, P., R. Escribano & C.E. Morales. 2005a. Annual life cycle of the copepod *Eucalanus inermis* at a coastal upwelling site off Mejillones (23°S), northern Chile. *Marine Biology* 146: 995–1003.
- Hidalgo, P., R. Escribano & C.E. Morales. 2005b. Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20–21 S). *Journal of Plankton Research* 27: 519–529.
- Hirst, A.G. & A.J. Bunker. 2003. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight. *Limnology and Oceanography* 48: 1988–2010.
- Horne, C.R., A.G. Hirst & D. Atkinson. 2015. Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters* 18: 327–335.
- Horne, C.R., A.G. Hirst & D. Atkinson. 2017. Seasonal body size reductions with warming covary with major body size gradients in arthropod species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20170238.
- Horne, C.R., A.G. Hirst, D. Atkinson, A. Neves & T. Kiørboe. 2016. A global synthesis of seasonal temperature–size responses in copepods. *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 988–999.

- Hu, Z., Y. Tan, X. Song, L. Zhou, X. Lian, L. Huang & Y. He. 2014. Influence of mesoscale eddies on primary production in the South China Sea during spring inter-monsoon period. *Acta Oceanologica Sinica* 33: 118–128.
- Huston, M.A. & S. Wolverton. 2011. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule, and related phenomena. *Ecological Monographs* 81: 349–405.
- Hyams, D.G. 2018. CurveExpert Professional documentation release v2.6.5.
- Incze, L.S., D. Hebert, N. Wolff, N. Oakey & D. Dye. 2001. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Marine Ecology Progress Series* 213: 229–240.
- Jackson, M.L. & S.L. Smith. 2016. Vertical distribution of Eucalanoid copepods within the Costa Rica Dome area of the Eastern Tropical Pacific. *Journal of Plankton Research* 38: 305–316.
- Jiang, H. & T. Kjørboe. 2011. The fluid dynamics of swimming by jumping in copepods. *Journal of The Royal Society Interface* 8: 1090–1103.
- Jiménez-Cueto, S. & E. Suárez-Morales. 2008. An account of *Alciopina*, *Torrea*, and *Rhynconereella* (Polychaeta: Alciopidae) of the western Caribbean Sea. *The Belgian Journal of Zoology* 138: 70–80.
- Jiménez-Cueto, S., E. Suárez-Morales & A. Morales-Ramírez. 2012. Algunos poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60: 207–222.
- Jiménez-Pérez, L.C. 2016. Copepod community structure in Bahía de las Banderas during the 2008–2009 La Niña and their transition to the 2009–2010 El Niño. *Revista Bio Ciencias* 4: 82–103.
- Jochum, M., F.D. Schneider, T.P. Crowe, U. Brose & E.J. O'Gorman. 2012. Climate-induced changes in bottom-up and top-down processes independently alter a marine ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367: 2962–2970.
- Jumars, P.A., K.M. Dorgan & S.M. Lindsay. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. *Annual Review of Marine Science* 7: 497–520.
- Kang, H.-K., C.-W. Shin & D. Jeon. 2015. Effect of El Niño/Na Niña on Mesozooplankton Biomass in the Northwestern Subtropical Pacific Warm Pool and the Northern East China Sea. *Ocean and Polar Research* 37: 189–200.
- Ke, Z., Y. Tan, L. Huang, J. Liu & H. Liu. 2018. Community structure and biovolume size spectra of mesozooplankton in the Pearl River estuary. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 21: 30–40.
- Kjørboe, T. 2008. A mechanistic approach to plankton ecology. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Kjørboe, T. 2011a. What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research* 33: 677–685.
- Kjørboe, T. 2011b. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews* 86: 311–339.
- Kjørboe, T., A. Andersen, V.J. Langlois, H.H. Jakobsen & T. Bohr. 2009. Mechanisms and feasibility of prey capture in ambush-feeding zooplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106: 12394–12399.
- Knap, J. & P. de Valpine. 2011. Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 985–992.
- Knox, G. 1994. *The biology of the Southern Ocean*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

- Kovalchuk, A. 2015. An individual mass of small aquatic organisms, p. 16–24. *In* V. Ivantsiv (ed.). Energy Budget of Small Hydrobionts to the Flow of Energy through Hydroecosystem. Publisher: Lira (Uzhhorod), Uzhhorod - Rusia.
- Kozak, E.R., A. Olivos-Ortiz, C. Franco-Gordo & G. Pelayo-Martínez. 2018. Seasonal variability of copepod community structure and abundance modified by the El Niño-La Niña transition (2010) in the tropical Pacific off central Mexico. *Revista de Biología Tropical* 66: 1449.
- Lavaniegos, B.E., O. Molina-González & M. Murcia-Riaño. 2015. Zooplankton functional groups from the California current and climate variability during 1997-2013. *CICIMAR Oceanides* 30: 45–62.
- Lavaniegos, B.E. & M.D. Ohman. 2007. Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Progress in Oceanography* 75: 42–69.
- León-Aristizabal, G.E., J.A. Zea-Mazo & J.A. Eslava-Ramírez. 2000. Circulación general del Trópico y la Zona de Confluencia Intertropical en Colombia. *Metereología Colombiana* 1: 31–38.
- de León-González, J.A., M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, L.F. Carreña-Parra, S.I. Salazar-Vallejo, V. Solís-Weiss & J.R. Bastida-Zavala (Eds.). 2009. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Dirección de Publicaciones, Universidad Autónoma de Nueva León, México.
- Levin, L.A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* 41: 1–45.
- Lian, X., Y. Tan, Y. -h. Liu, L. Huang, Q.-C. Chen & L. Zhou. 2013. Comparison of capture efficiency for zooplankton in the northern South China Sea, using two plankton mesh sizes. *Journal of Tropical Oceanography* 32: 33–39.
- Lindmark, M., M. Huss, J. Ohlberger & A. Gårdmark. 2018. Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming. *Ecology Letters* 21: 181–189.
- Longhurst, A.R. 1976. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Research* 23: 729–754.
- Longhurst, A.R. 1985. The structure and evolution of plankton communities. *Progress in Oceanography* 15: 1–35.
- Longhurst, A.R. & W.G. Harrison. 1989. The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* 22: 47–123.
- López-Peralta, R.H. 2012. Distribución y abundancia de copépodos pelágicos en el Pacífico colombiano. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 8: 108–131.
- López-Peralta, R.H. & J.C. Jaimes-Martínez. 2014. Aspectos de la distribución larval de Stomatopoda (Crustacea) en aguas superficiales del Pacífico colombiano. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 17: 227–236.
- López-Peralta, R.H., C.A. López-López & J. Uribe-Palomino. 2007. Quetognatos ¿indicadores de eventos climáticos anómalos en el océano Pacífico colombiano? *Boletín Científico CCCP* 14: 109–122.
- López-Peralta, R.H. & J. Medellín-Mora. 2010. Distribución de eufausiáceos (Crustacea: Malacostraca) en el océano Pacífico colombiano durante el periodo 02 a 27 de septiembre de 2005. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada* 6: 240–255.
- López-Peralta, R.H. & L.H. Mojica-López. 2015a. Distribución y abundancia de *Oncaea venusta* y *O. media* (Crustacea: Copepoda) en el Pacífico colombiano durante dos periodos en 2001. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 18: 197–206.

- López-Peralta, R.H. & L.H. Mojica-López. 2015b. Especies de *Oithona* (Crustacea: Copepoda) en el Pacífico Colombiano en el Segundo Periodo Lluvioso de 2001. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada* 11: 38–53.
- Lurgi, M., B.C. López & J.M. Montoya. 2012. Novel communities from climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367: 2913–2922.
- Mair, L., J.K. Hill, R. Fox, M. Botham, T. Brereton & C.D. Thomas. 2014. Abundance changes and habitat availability drive species' responses to climate change. *Nature Climate Change* 4: 127–131.
- Malerba, M.E., C.R. White & D.J. Marshall. 2018. Eco-energetic consequences of evolutionary shifts in body size. *Ecology Letters* 21: 54–62.
- Málikov, I. 2000. Determinación de zonas homogéneas del Pacífico colombiano. Informe Técnico Final, Centro Control Contaminación del Pacífico - CCCP, Tumaco, Colombia.
- Málikov, I. & G.A. Camacho-Guerrero. 1998. Método de aproximación para determinar cambios entreanuales aplicado a parámetros de temperatura y salinidad del Pacífico colombiano. *Boletín Científico CCCP* 7: 30–41.
- Marine Zooplankton Colloquium, ". 1989. Future marine zooplankton research-a perspective. *Marine Ecology Progress Series* 55: 197–206.
- Marquet, P.A., F.A. Labra & B.A. Maurer. 2004. Metabolic ecology: linking individuals to ecosystems. *Ecology* 85: 1794–1796.
- Márquez-Rojas, B., O. Díaz-Díaz & M.A. Balza. 2013. Holoplanctonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Pan-American Journal of Aquatic Science* 8: 160–165.
- Martínez-Aguilar, T.I., A. Giraldo-López & E. Rodríguez-Rubio. 2007. Zooplankton en la corriente de Colombia, Pacífico colombiano, durante marzo de 2006. *Boletín Científico CCCP* 14: 69–82.
- Mauchline, J. 1998. The biology of calanoid copepods, *Advances in marine biology*. Academic Press, San Diego.
- McManus, M.A. & C.B. Woodson. 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology* 215: 1008–1016.
- McPeck, M.A. 1996. Linking local species interactions to rates of speciation in communities. *Ecology* 77: 1355–1366.
- McQuatters-Gollop, A., A. Atkinson, A. Aubert, J. Bedford, M. Best, E. Bresnan, K. Cook, M. Devlin, R. Gowen, D.G. Johns, M. Machairopoulou, A. McKinney, A. Mellor, C. Ostle, C. Scherer & P. Tett. 2019. Plankton lifeforms as a biodiversity indicator for regional-scale assessment of pelagic habitats for policy. *Ecological Indicators* 101: 913–925.
- McQuatters-Gollop, A., D.G. Johns, E. Bresnan, J. Skinner, I. Rombouts, R. Stern, A. Aubert, M. Johansen, J. Bedford & A. Knights. 2017. From microscope to management: The critical value of plankton taxonomy to marine policy and biodiversity conservation. *Marine Policy* 83: 1–10.
- Medellín-Mora, J., R. Escribano, W. Schneider, M. Correa-Ramírez & N. Campos. 2018. Spatial variability of zooplankton community structure in Colombian Caribbean waters during two seasons. *Revista de Biología Tropical* 66: 688–708.
- Medina-Campos, L. 1997. Composición y comportamiento del fitoplancton en el área del Pacífico colombiano, años 1995-1997. *Boletín Científico CCCP* 6: 95–108.

- Medina-Campos, L. 1998. Cambios en la composición y abundancia de la comunidad microalgal del Pacífico colombiano en relación con el evento El Niño 97-98. *Boletín Científico CCCP* 7: 58–66.
- Molina-González, O., B.E. Lavaniegos, J. Gómez-Valdés & M. de la Cruz-Orozco. 2018. Holoplanktonic mollusks off Western Baja California during the weak El Niño 2006-07 and further transition to La Niña. *American Malacological Bulletin* 36: 79–95.
- Motoda, S. 1959. Devices of simple plankton apparatus. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 7: 73–94.
- Murcia-Riaño, M. & A. Giraldo-López. 2007. Condiciones oceanográficas y composición del mesozooplankton en la zona oceánica del Pacífico colombiano, durante septiembre–octubre 2004. *Boletín Científico CCCP* 14: 83–94.
- Mustard, A.T. & T.R. Anderson. 2005. Use of spherical and spheroidal models to calculate zooplankton biovolume from particle equivalent spherical diameter as measured by an optical plankton counter. *Limnology and Oceanography: Methods* 3: 183–189.
- Nagelkerken, I. & P.L. Munday. 2016. Animal behaviour shapes the ecological effects of ocean acidification and warming: moving from individual to community-level responses. *Global Change Biology* 22: 974–989.
- NOAA. 2019. Southern Oscillation Index (SOI) | Teleconnections | National Centers for Environmental Information (NCEI) [WWW Document]. URL <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/enso/indicators/soi/>
- O’Brien, T.D., L. Lorenzoni, K. Isensee & L. Valdés. 2017. What are Marine Ecological Time Series telling us about the ocean? A status report, IOC Technical Series. Technical Report No. 129, IOC-UNESCO.
- O’Connor, M.I., M.F. Piehler, D.M. Leech, A. Anton & J.F. Bruno. 2009. Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism. *PLoS Biology* 7: e1000178.
- Ohlberger, J. 2013. Climate warming and ectotherm body size - from individual physiology to community ecology. *Functional Ecology* 27: 991–1001.
- Orensanz, J. & F. Ramírez. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico sudoccidental. *Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata* 21: 1–122.
- Pakhomov, E.A., N. Henschke, B.P.V. Hunt, G. Stowasser & Y. Cherel. 2019. Utility of salps as a baseline proxy for food web studies. *Journal of Plankton Research* 41: 3–11.
- Parés-Escobar, F., B.E. Lavaniegos & I. Ambriz-Arreola. 2018. Interannual summer variability in oceanic euphausiid communities off the Baja California western coast during 1998–2008. *Progress in Oceanography* 160: 53–67.
- Park, T. 1995. Taxonomy and distribution of the marine calanoid copepod family Euchaetidae, *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California*. University of California Press, San Diego, La Jolla, California - USA.
- Pearce-Higgins, J.W., N. Ockendon, D.J. Baker, J. Carr, E.C. White, R.E.A. Almond, T. Amano, E. Bertram, R.B. Bradbury, C. Bradley, S.H.M. Butchart, N. Doswald, W. Foden, D.J.C. Gill, R.E. Green, W.J. Sutherland & E.V.J. Tanner. 2015. Geographical variation in species’ population responses to changes in temperature and precipitation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20151561.
- Perumal, S. 2018. *Basic and applied zooplankton biology*. Springer Berlin Heidelberg, New York, NY.
- Petchey, O.L. & A. Belgrano. 2010. Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status? *Biology Letters* rsbl20100240.

- Poloczanska, E.S., M.T. Burrows, C.J. Brown, J. García Molinos, B.S. Halpern, O. Hoegh-Guldberg, C.V. Kappel, P.J. Moore, A.J. Richardson, D.S. Schoeman & W.J. Sydeman. 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science* 3: 62.
- Pörtner, H.O. & J. Gutt. 2016. Impacts of Climate Variability and Change on (Marine) Animals: Physiological Underpinnings and Evolutionary Consequences. *Integrative and Comparative Biology* 56: 31–44.
- Powell, T.M. & A. Okubo. 1994. Turbulence, diffusion and patchiness in the sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 343: 11–18.
- Prairie, J.C., K.R. Sutherland, K.J. Nickols & A.M. Kaltenberg. 2012. Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review: Biophysical interactions in the plankton. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments* 2: 121–145.
- Qu, F., C. Nunnally & G.T. Rowe. 2015. Polychaete Annelid Biomass Size Spectra: The Effects of Hypoxia Stress. *Journal of Marine Biology* 2015: 1–9.
- Quinones, R.A., T. Platt & J. Rodríguez. 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* 57: 405–427.
- Quintana, X.D., S. Brucet-Balmaña, D. Boix, R. López-Flores, S. Gascón, A. Badosa, J. Sala, R. Moreno-Amich & J.J. Egozcue. 2008. A nonparametric method for the measurement of size diversity with emphasis on data standardization: Size-diversity measurement. *Limnology and Oceanography: Methods* 6: 75–86.
- Quintana, X.D., J.J. Egozcue, O. Martínez-Abella, R. López-Flores, S. Gascón, S. Brucet-Balmaña & D. Boix. 2016. Update: A non-parametric method for the measurement of size diversity, with emphasis on data standardization. The measurement of the size evenness: Size evenness measurement. *Limnology and Oceanography: Methods* 14: 408–413.
- Racault, M.-F., T. Platt, S. Sathyendranath, E. Airba, V. Martínez-Vicente & R. Brewin. 2014. Plankton indicators and ocean observing systems: support to the marine ecosystem state assessment. *Journal of Plankton Research* 36: 621–629.
- Rakshesh, M., A.V. Raman, T. Ganesh, P. Chandramohan & F. Dehairs. 2013. Small copepods structuring mesozooplankton community dynamics in a tropical estuary-coastal system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 126: 7–22.
- Razouls, C., F. Bovée, J. Kouwenberg & N. Desreumaux. 2005. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods [WWW Document]. URL <https://copepodes.obs-banyuls.fr/en/index.php>
- Rebstock, G.A. 2002. Climatic regime shifts and decadal-scale variability in calanoid copepod populations off southern California. *Global Change Biology* 8: 71–89.
- Rey-Rassat, C., X. Irigoien, R. Harris & F. Carlotti. 2002. Energetic cost of gonad development in *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series* 238: 301–306.
- Richardson, A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65: 279–295.
- Rigby, S. & C.V. Milsom. 2000. Origins, evolution, and diversification of zooplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 293–313.
- Rozbaczylo, N., R.A. Moreno, G. Guzmán & J. Jaque. 2004. Poliquetos pelágicos (Annelida, Polychaeta) del Pacífico suroriental frente a Chile e islas oceánicas. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 32: 11–22.

- Saccà, A. 2016. A simple yet accurate method for the estimation of the biovolume of planktonic microorganisms. *PLoS ONE* 11: e0151955.
- Salazar-Vallejo, S.I. & M.H. Londoño-Mesa. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75: 9–97.
- Sampson, L. & A. Giraldo-López. 2014. Annual abundance of salps and doliolids (Tunicata) around Gorgona Island (Colombian Pacific), and their importance as potential food for green sea turtles. *Revista de Biología Tropical* 62: 149–159.
- San Martin, E., R.P. Harris & X. Irigoien. 2006. Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53: 1560–1572.
- dos Santos, R.M., J.P. Hilbers & A.J. Hendriks. 2017. Evaluation of models capacity to predict size spectra parameters in ecosystems under stress. *Ecological Indicators* 79: 114–121.
- Sato, K., K. Matsuno, D. Arima, Y. Abe & A. Yamaguchi. 2015. Spatial and temporal changes in zooplankton abundance, biovolume, and size spectra in the neighboring waters of Japan: analyses using an optical plankton counter. *Zoological Studies* 54.
- Sato, M., T. Kodama, F. Hashihama & K. Furuya. 2015. The effects of diel cycles and temperature on size distributions of pico- and nanophytoplankton in the subtropical and tropical Pacific Ocean. *Plankton and Benthos Research* 10: 26–33.
- Savage, V.M., J.F. Gillooly, J.H. Brown, G.B. West & E.L. Charnov. 2004. Effects of Body Size and Temperature on Population Growth. *The American Naturalist* 163: 429–441.
- Schallenberg, M., C.J. Hall & C.W. Burns. 2003. Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Marine Ecology Progress Series* 251: 181–189.
- Sheldon, R.W., A. Prakash & W.H. Sutcliffe. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and oceanography* 17: 327–340.
- Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura & A. Tsuda. 2012a. Distribution and life history of the planktonic copepod, *Eucalanus californicus*, in the northwestern Pacific: Mechanisms for population maintenance within a high primary production area. *Progress in Oceanography* 96: 1–13.
- Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura & A. Tsuda. 2012b. Distribution and life history of two planktonic copepods, *Rhincalanus nasutus* and *Rhincalanus rostrifrons*, in the northwestern Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 65: 133–145.
- Solan, M. & N.M. Whiteley (Eds.). 2016. *Stressors in the marine environment: physiological and ecological responses; societal implications*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Sommer, U., E. Charalampous, S. Genitsaris & M. Moustaka-Gouni. 2017. Benefits, costs and taxonomic distribution of marine phytoplankton body size. *Journal of Plankton Research* 39: 494–508.
- Sourisseau, M. & F. Carlotti. 2006. Spatial distribution of zooplankton size spectra on the French continental shelf of the Bay of Biscay during spring 2000 and 2001. *Journal of Geophysical Research* 111.
- Sprules, W.G. & L.E. Barth. 2016. Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73: 477–495.

- Stachowicz, J.J., J.R. Terwin, R.B. Whitlatch & R.W. Osman. 2002. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 15497–15500.
- Steinberg, D.K. & M.R. Landry. 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science* 9: 413–444.
- Stobberup, K., C. Inejih, S. Traore, C. Monteiro, P. Amorim & K. Erzini. 2005. Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES Journal of Marine Science* 62: 424–429.
- Støp-Bowitz, C. 1992. Polychètes pélagiques des campagnes de “L’Ombago” dans les eaux équatoriales et tropicales ouest-africaines. Institut Francais de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Paris, Francia.
- Struck, T.H. & K.M. Halanych. 2010. Origins of holopelagic Typhloscolecidae and Lopadorhynchidae within Phyllodocidae (Phyllodocida, Annelida). *Zoologica Scripta* 39: 269–275.
- Suárez-Morales, E., S. Jiménez-Cueto & S.I. Salazar-Vallejo. 2005. Catálogo de los poliquetos pelágicos (Polychaeta) del Golfo de México y mar Caribe mexicano. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal, México.
- Sund, P.N. & J.A. Renner. 1959. The chaetognatha of the Eastropic Expedition, with notes as to their possible value as indicators of hydrographic conditions. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin* 3: 393–436.
- Tarling, G.A., G. Stowasser, P. Ward, A.J. Poulton, M. Zhou, H.J. Venables, R.A.R. McGill & E.J. Murphy. 2012. Seasonal trophic structure of the Scotia Sea pelagic ecosystem considered through biomass spectra and stable isotope analysis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 59–60: 222–236.
- Tejada, C., L. García, I. Málikov & N.L. Villegas-Bolaños. 2002. *Compilación Oceanográfica de la Cuenca Pacífica Colombiana, Serie Publicaciones Especiales*. DIMAR, San Andrés de Tumaco, Colombia.
- Terazaki, M. 1995. The role of carnivorous zooplankton, particularly chaetognaths in ocean flux, p. 319–330. *In* H. Sakai & Y. Nozaki (eds.). *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*. Terra Sci. Publ. Co., Tokio, Japón.
- Thackeray, S.J. 2012. Mismatch revisited: what is trophic mismatching from the perspective of the plankton? *Journal of Plankton Research* 34: 1001–1010.
- Thiebaut, M.L. & L.M. Dickie. 1993. Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems: a consequence of allometry in predator-prey interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1308–1317.
- Thompson, G.A., E.O. Dinofrio & V.A. Alder. 2013. Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters of the Southwestern Atlantic Ocean during summer. *Journal of Plankton Research* 35: 610–629.
- Thompson, P.A., P. Bonham, P. Thomson, W. Rochester, M.A. Doblin, A.M. Waite, A.J. Richardson & C.S. Rousseaux. 2015. Climate variability drives plankton community composition changes: the 2010–2011 El Niño to La Niña transition around Australia. *Journal of Plankton Research* 37: 966–984.
- Treadwell, A.L. 1942. Scientific results of Cruise VII of the Carnegie during 1928-1929 under command of Captain J. P. Ault. *Biology - IV: Biological results of the last cruise of the Carnegie*. Carnegie Institution.

- Turner, J.T. 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies* 43: 255–266.
- Uribe-Palomino, J., R. López, M.J. Gibbons, F. Gusmão & A.J. Richardson. 2018. Siphonophores from surface waters of the Colombian Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1–14.
- Uttal, L. & K.R. Buck. 1996. Dietary study of the midwater polychaete *Poeobius meseres* in Monterey Bay, California. *Marine Biology* 125: 333–343.
- Valencia, B. & A. Giraldo-López. 2009. Hipéridos (Crustacea: Amphipoda) en el sector norte del Pacífico oriental tropical colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37: 265–273.
- Vargas, C.A., N.A. Lagos, M.A. Lardies, C. Duarte, P.H. Manríquez, V.M. Aguilera, B. Broitman, S. Widdicombe & S. Dupont. 2017. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity. *Nature Ecology & Evolution* 1: 1–7.
- Vehmaa, A. 2012. Climate driven changes in temperature, pH and food quality -Effects on copepod reproduction. Tesis para el grado en Doctor, Universidad Académica de Abo, Finlandia.
- Velasco, J., C. Gutiérrez-Cánovas, M. Botella-Cruz, D. Sánchez-Fernández, P. Arribas, J.A. Carbonell, A. Millán & S. Pallarés. 2019. Effects of salinity changes on aquatic organisms in a multiple stressor context. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374: 20180011.
- Vidondo, B., Y.T. Prairie, J.M. Blanco & C.M. Duarte. 1997. Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnology and Oceanography* 42: 184–192.
- Villegas-Bolaños, N.L. 2003. Variación anual del contenido de calor de la capa activa del Pacífico colombiano. *Boletín Científico CCCP* 10: 33–46.
- Waga, H., T. Hirawake, A. Fujiwara, T. Kikuchi, Sh. Nishino, K. Suzuki, Sh. Takao & S.-I. Saitoh. 2017. Differences in rate and direction of shifts between phytoplankton size structure and sea surface temperature. *Remote Sensing* 9: 222.
- Wang, C. & P.C. Fiedler. 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 239–266.
- Ward, B.A., S. Dutkiewicz & M.J. Follows. 2014. Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top-down and bottom-up controls. *Journal of Plankton Research* 36: 31–47.
- Wasmund, N., J. Kownacka, J. Göbel, A. Jaanus, M. Johansen, I. Jurgensone, S. Lehtinen & M. Powilleit. 2017. The Diatom/Dinoflagellate Index as an indicator of ecosystem changes in the Baltic Sea 1. Principle and handling instruction. *Frontiers in Marine Science* 4: 1–13.
- Wiebe, P.H., A. Bucklin & M. Benfield. 2017. Sampling, preservation and counting of samples II: zooplankton, p. 105–135. *In* C. Castellani & M. Edwards (eds.). *Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy*. Oxford University Press, Londres - Inglaterra.
- Wood, S., I.B. Baums, C.B. Paris, A. Ridgwell, W.S. Kessler & E.J. Hendy. 2016. El Niño and coral larval dispersal across the eastern Pacific marine barrier. *Nature Communications* 7: 12571.
- WoRMS Editorial Board. 2019. WoRMS - World Register of Marine Species [WWW Document]. URL <http://www.marinespecies.org/>
- Xu, Q., C. Sukigara, J.I. Goes, H. do Rosario Gomes, Y. Zhu, S. Wang, A. Shen, E. de Raús Maúre, T. Matsuno, W. Yuji, S. Yoo & J. Ishizaka. 2019. Interannual changes in summer phytoplankton

- community composition in relation to water mass variability in the East China Sea. *Journal of Oceanography* 75: 61–79.
- Zaiontz, C. 2018. *Real Statistics Using Excel*. Estados Unidos.
- Zhou, L., Y. Tan, L. Huang & X. Lian. 2010. The advances in the aquatic particle/biomass size spectra study. *Acta Ecologica Sinica* 30: 3319–3333.
- Zhou, L., Y. Tan, L. Huang, X. Lian, D. Qiu & Z. Ke. 2013. Size-based analysis for the state and heterogeneity of pelagic ecosystems in the northern South China Sea. *Journal of Oceanography* 69: 379–393.
- Zhou, M. 2006. What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *Journal of Plankton Research* 28: 437–448.
- Zhou, M. & M.E. Huntley. 1997. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Marine Ecology Progress Series* 159: 61–73.

9. Anexos

Anexo A Listado de referencias bibliográficas indexadas referentes a la comunidad planctónica de la Cuenca del Pacífico de Colombia.

Referencia	Periodo estudiado	Grupo estudiado	Área	Objetivo	Financiación
Castillo & Vizcaino (1992)	1991-1992	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Épocas climáticas	ERFEN
Medina-Campos (1997)	1995-1997	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia y Tumaco	ENOS	ERFEN
Medina-Campos (1998)	1997-1998	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	ENOS	ERFEN
Rojas-Higuera & Ortiz (2007)	1996-2000	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Bioindicadores ENOS	ERFEN
Arteaga-Sogamoso <i>et al.</i> (2008)	2007	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución espacial	ERFEN
Arteaga-Sogamoso & Perdomo-Trujillo (2016)	2004-2011	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Especies toxígenas	ERFEN
Criales-Hernández & Fernández (2001)	1997-1998	Fitoplancton	Sector costero	Biomاسas	ERFEN
Ramírez <i>et al.</i> (2006)	2004	Fitoplancton	Costero y oceánico	Biomاسas	Universidad
Ramírez & Giraldo-López (2006)	2004	Fitoplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Taxonomía	ERFEN
Giraldo-López <i>et al.</i> (2014)	2010-2011	Fitoplancton / Zooplancton	Isla de Gorgona	Biomasa vs. variables ambientales	Universidad
Zambrano-Ortiz <i>et al.</i> (2014)	2012	Microplancton	Bahía Ancón de Sardinias	Épocas climáticas	Universidad
Jaimes-Martínez & López-Peralta (2008)	2007	Larva crustáceos (Filosoma)	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución	ERFEN
Jaimes-Martínez & López-Peralta (2014a)	2001-2007	Larva crustáceos (Filosoma)	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y ecología	ERFEN
López-Peralta & Jaimes-Martínez (2014)	2001-2004	Larva crustáceos (Estomatópodo)	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución vs. fases lunares	ERFEN
Escarria-Gómez <i>et al.</i> (2005)	2003	Ictioplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y taxonomía	ERFEN
Escarria-Gómez <i>et al.</i> (2007)	2005	Ictioplancton	Isla de Gorgona	Distribución vs. variables ambientales	Universidad
Martínez-Aguilar <i>et al.</i> (2007)	2006-2007	Ictioplancton	Sector costero	ENOS	ERFEN
Medina-Contreras <i>et al.</i> (2016)	2009-2010	Ictioplancton	Bahía Málaga	Taxonomía y distribución	Universidad
Calle-Bonilla <i>et al.</i> (2017)	2014-2015	Ictioplancton	Isla de Gorgona	Distribución	Universidad

Referencia	Periodo estudiado	Grupo estudiado	Área	Objetivo	Financiación
Murcia-Riaño & Giraldo-López (2007)	2004	Zooplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Biomasa vs. variables ambientales	ERFEN
Giraldo-López & Gutiérrez (2007)	2003	Zooplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución espacial	ERFEN
Martínez-Aguilar <i>et al.</i> (2007)	2006	Zooplancton	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución espacial vs. variables ambientales	ERFEN
Baldrich-Chaparro & López-Peralta (2010)	2001-2005	Hidromedusas	Cuenca Pacífico de Colombia	Taxonomía y distribución	ERFEN
Baldrich-Chaparro & López-Peralta (2013)	2001-2004	Hidromedusas	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución vs. variables ambientales	ERFEN
Uribe-Palomino <i>et al.</i> (2018)	2001-2004	Sifonóforos	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución vs. variables ambientales	ERFEN
Carvajal-Pinilla <i>et al.</i> (2009)	1996-1997	Quetognatos, taliáceos, eufáusidos y poliquetos	Cuenca Pacífico de Colombia	ENOS	ERFEN
Sampson & Giraldo-López (2014)	2005-2006	Salpas y doliólidos	Isla de Gorgona	Abundancias	Universidad
García-Díaz <i>et al.</i> (2008)	1998-2000	Quetognatos	Cuenca Pacífico de Colombia	Bioindicadores ENOS	ERFEN
López-Peralta <i>et al.</i> (2007)	2001-2003	Quetognatos	Cuenca Pacífico de Colombia	Abundancias vs. ENOS	ERFEN
Valencia & Giraldo-López (2009)	2008	Anfípodos	Sector norte	Taxonomía y distribución	Universidad
Valencia & Giraldo-López (2012)	2005-2006	Anfípodos	Isla de Gorgona	Épocas climáticas	Universidad
López-Peralta & Medellín-Mora (2010)	2005	Eufáusidos	Cuenca Pacífico de Colombia	Taxonomía y distribución	ERFEN
López-Peralta & Mojica-López (2015a)	2001	Copépodos (Oncaea)	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y relación nictimeral	ERFEN
López-Peralta & Mojica-López (2015b)	2001	Copépodos (Oithona)	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y relación nictimeral	ERFEN
López-Peralta & Mojica-López (2015c)	2002	Copépodos	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y niveles tróficos	ERFEN
López-Peralta (2012)	2001-2004	Copépodos	Cuenca Pacífico de Colombia	Distribución y relación nictimeral	ERFEN
Giraldo-López <i>et al.</i> (2014)	2006	Copépodos	Sector sur y central	Pastoreo de calanoideos	ERFEN
Jaimes-Martínez & López-Peralta (2014b)	2007	Copépodos	Cuenca Pacífico de Colombia	Relación nictimeral vs. biomasa	ERFEN
Gutiérrez <i>et al.</i> (2013)	2009	Copépodos	Bahía Málaga	Bioprospección	Universidad
Jerez-Guerrero <i>et al.</i> (2017)	2012-2013	Copépodos	Bahía Cupica	Distribución vs. variables ambientales	Universidad

BIBLIOGRAFÍA

- Arteaga-Sogamoso, E. & L.V. Perdomo-Trujillo. 2016. Distribución, frecuencia y abundancia del fitoplancton potencialmente toxígeno en la cuenca Pacífica colombiana. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR* 45: 135–148.
- Arteaga-Sogamoso, E., E. Rodríguez-Rubio & A.M. Galeano. 2008. Distribución, abundancia y composición del fitoplancton y condiciones ambientales en la cuenca Pacífica colombiana, durante enero - febrero de 2007. *Boletín Científico CCCP* 15: 105–122.
- Baldrich-Chaparro, A.M. & R.H. López-Peralta. 2010. Hidromedusas mesozooplancónicas del océano Pacífico colombiano. *Biota Colombiana* 11: 3–11.
- Baldrich-Chaparro, A.M. & R.H. López-Peralta. 2013. Hidromedusas del Pacífico colombiano: aspectos básicos de su dinámica ecológica. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada* 9: 108–131.
- Calle-Bonilla, I.C., A. Giraldo-López & A. Cuéllar-Chacón. 2017. Variación espacio temporal del ensamble de larvas de peces coralinos en isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Bulletin of Marine and Coastal Research* 46.
- Carvajal-Pinilla, L.A., C.F. Vergara-Castillo & R.H. López-Peralta. 2009. Chaetognatha, Thaliacea, Euphausiacea and Pelagic Polychaeta in the Colombian Pacific Ocean During Two Periods in 1996 (La Niña) and Two Periods in 1997 (El Niño). *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 5: 172–185.
- Castillo, F. & Z. Vizcaino. 1992. Los indicadores biológicos del fitoplancton y su relación con el fenómeno de El Niño 1991-92 en el Pacífico colombiano. *Boletín Científico CIOH* 12: 13–22.
- Criales-Hernández, M.I. & C.E. Fernández. 2001. Distribución de la biomasa planctónica en la costa pacífica colombiana entre noviembre de 1997 y noviembre de 1998. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 25: 371–380.
- Escarria-Gómez, E., B.S. Beltrán-León, A. Giraldo-López & F. Zapata. 2007. Ichthyoplankton in the Nacional Natural Park Isla Gorgona (Pacific Ocean of Colombia) during September 2005. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 35.
- Escarria-Gómez, E., B.S. Beltrán-León, A. Giraldo-López & J.R. Ortiz. 2005. Composición, distribución y abundancia del ictioplancton en la cuenca del océano Pacífico colombiano durante septiembre de 2003. *Boletín Científico CCCP* 12: 23–35.
- García-Díaz, X.F., L.M. de O. Gusmão & J. Herrera. 2008. Influencia de los eventos climáticos El Niño y La Niña en la comunidad de Chaetognatha de las aguas superficiales del océano Pacífico colombiano. *Revista Brasileira de Engenharia de Pesca* 3: 30–50.
- Giraldo-López, A. & E. Gutiérrez. 2007. Composición taxonómica del zooplancton superficial en el Pacífico colombiano (septiembre 2003). *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 35: 117–122.
- Giraldo-López, A., B. Valencia, J.D. Acevedo & M. Rivera. 2014. Fitoplancton y zooplancton en el área marina protegida de Isla Gorgona, Colombia, y su relación con variables oceanográficas en estaciones lluviosa y seca. *Revista Biología Tropical* 62: 117–132.
- Giraldo-López, A., E. Velasco & T.I. Martínez. 2014. Grazing Impact of Calanoid Copepods in the Colombian Pacific Ocean. *Revista de Ciencias, Universidad del Valle* 18: 11–25.
- Gutiérrez, C., G. Reinoso-Flórez & J. Eras. 2013. Composición taxonómica y de ácidos grasos del zooplancton superficial de la bahía Málaga (Pacífico colombiano). *Revista Tumbaga* 1: 75–96.
- Jaimes-Martínez, J.C. & R.H. López-Peralta. 2008. Larvas filosomas de la langosta espinosa *Panulirus gracilis* en el Océano Pacífico colombiano, septiembre de 2007. *Boletín Científico CCCP* 15: 33–45.
- Jaimes-Martínez, J.C. & R.H. López-Peralta. 2014a. Distribución y abundancia larvaria de *Panulirus gracilis* (Crustacea, Decapoda) en el Océano Pacífico Colombiano durante siete campañas oceanográficas realizadas en el periodo 2001-2007. *Hidrobiológica* 24: 231–243.
- Jaimes-Martínez, J.C. & R.H. López-Peralta. 2014b. Biomasa y abundancia de Copepoda (Crustacea) en aguas superficiales del océano Pacífico colombiano durante septiembre de 2007. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 31–41.

- Jerez-Guerrero, M., M.I. Ciales-Hernández & A. Giraldo-López. 2017. Copépodos epipelágicos en Bahía Cupica, Pacífico colombiano: composición de especies, distribución y variación temporal. *Revista de Biología Tropical* 65: 1046–1061.
- López-Peralta, R.H. 2012. Distribución y abundancia de copépodos pelágicos en el Pacífico colombiano. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 8: 108–131.
- López-Peralta, R.H. & J.C. Jaimes-Martínez. 2014. Aspectos de la distribución larval de Stomatopoda (Crustacea) en aguas superficiales del Pacífico colombiano. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 17: 227–236.
- López-Peralta, R.H., C.A. López-López & J. Uribe-Palomino. 2007. Quetognatos ¿indicadores de eventos climáticos anómalos en el océano Pacífico colombiano? *Boletín Científico CCCP* 14: 109–122.
- López-Peralta, R.H. & J. Medellín-Mora. 2010. Distribución de eufausiáceos (Crustacea: Malacostraca) en el océano Pacífico colombiano durante el periodo 02 a 27 de septiembre de 2005. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada* 6: 240–255.
- López-Peralta, R.H. & L.H. Mojica-López. 2015a. Distribución y abundancia de *Oncaea venusta* y *O. media* (Crustacea: Copepoda) en el Pacífico colombiano durante dos periodos en 2001. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 18: 197–206.
- López-Peralta, R.H. & L.H. Mojica-López. 2015b. Especies de *Oithona* (Crustacea: Copepoda) en el Pacífico Colombiano en el Segundo Periodo Lluvioso de 2001. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada* 11: 38–53.
- López-Peralta, R.H. & L.H. Mojica-López. 2015c. Influencia abiótica sobre algunos géneros de copépodos (Crustacea) epipelágicos en el Pacífico colombiano. Septiembre de 2002. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 11: 20–33.
- Martínez-Aguilar, T.I., A. Giraldo-López & E. Rodríguez-Rubio. 2007. Zooplankton en la corriente de Colombia, Pacífico colombiano, durante marzo de 2006. *Boletín Científico CCCP* 14: 69–82.
- Medina-Campos, L. 1997. Composición y comportamiento del fitoplancton en el área del Pacífico colombiano, años 1995-1997. *Boletín Científico CCCP* 6: 95–108.
- Medina-Campos, L. 1998. Cambios en la composición y abundancia de la comunidad microalgal del Pacífico colombiano en relación con el evento El Niño 97-98. *Boletín Científico CCCP* 7: 58–66.
- Medina-Contreras, D., J. Cantera, E. Escarria & L.M. Mejía-Ladino. 2016. Distribución y densidad de ictioplancton en el estuario de Bahía Málaga, Pacífico colombiano (septiembre de 2009 - febrero de 2010). *Bulletin of Marine and Coastal Research* 43.
- Murcia-Riaño, M. & A. Giraldo-López. 2007. Condiciones oceanográficas y composición del mesozooplankton en la zona oceánica del Pacífico colombiano, durante septiembre–octubre 2004. *Boletín Científico CCCP* 14: 83–94.
- Ramírez, D.G. & A. Giraldo-López. 2006. Estructura comunitaria del fitoplancton de la cuenca pacífica colombiana durante la campaña oceanográfica Pacífico XXXIX-Erfen XXXVII. *Boletín Científico CCCP* 13: 65–84.
- Ramírez, D.G., A. Giraldo-López & J. Tovar. 2006. Producción primaria, biomasa y composición taxonómica del fitoplancton costero y oceánico en el Pacífico colombiano (septiembre-octubre 2004). *Investigaciones marinas* 34.
- Rojas-Higuera, P.J. & J.R. Ortiz. 2007. Comportamiento del fitoplancton durante el evento ENOS en el Océano Pacífico colombiano. *Ingeniería de Recursos Naturales y del Ambiente* 5–15.
- Sampson, L. & A. Giraldo-López. 2014. Annual abundance of salps and doliolids (Tunicata) around Gorgona Island (Colombian Pacific), and their importance as potential food for green sea turtles. *Revista de Biología Tropical* 62: 149–159.
- Uribe-Palomino, J., R. López, M.J. Gibbons, F. Gusmão & A.J. Richardson. 2018. Siphonophores from surface waters of the Colombian Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1–14.
- Valencia, B. & A. Giraldo-López. 2009. Hipéridos (Crustacea: Amphipoda) en el sector norte del Pacífico oriental tropical colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37: 265–273.

-
- Valencia, B. & A. Giraldo-López. 2012. Structure of hyperiid amphipod assemblages on Isla Gorgona, eastern tropical Pacific off Colombia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92: 1489–1499.
- Zambrano-Ortiz, M.M., F.A. Castrillón-Valencia, R.F. Casanova-Rosero & L.A. Portilla-Angulo. 2014. Composición y abundancia estacional del microzooplancton superficial de la bahía Ancón de Sardinias, Pacífico colombiano. *Boletín Científico CIOH* 32: 179–196.

Anexo B Información de recolecta de las estaciones seleccionadas. El identificador de la muestra (ID.) Es la unión del número de la estación, el semestre del año muestreado y el año muestreado.

Estación	Tiempo de muestreo			Identificador de la estación	
	Año	Semestre	Fecha		
E075	2004	2	28/9/2004	05:30 a. m.	E075.2.4
	2006	2	No se tiene información.		E075.2.6
	2007	1	05/02/2007	10:28 a. m.	E075.1.7
	2007	2	15/9/2007	06:00 p. m.	E075.2.7
	2008	1	16/03/2008	02:53 a. m.	E075.1.8
	2008	2	15/9/2008	05:46 a. m.	E075.2.8
	2009	1	18/03/2009	04:55 p. m.	E075.1.9
	2009	2	2/10/2009	05:38 a. m.	E075.2.9
	2010	2	2/10/2010	12:00 p. m.	E075.2.10
	2011	2	1/11/2011	08:56 p. m.	E075.2.11
	2012	2	9/9/2012	07:38 p. m.	E075.2.12
	E077	2004	2	26/9/2004	10:00 p. m.
2006		2	19/9/2006	02:43 p. m.	E077.2.6
2007		1	06/02/2007	11:00 p. m.	E077.1.7
2007		2	14/9/2007	03:17 p. m.	E077.2.7
2008		1	17/03/2008	09:44 a. m.	E077.1.8
2008		2	16/9/2008	07:58 p. m.	E077.2.8
2009		1	17/03/2009	12:56 a. m.	E077.1.9
2009		2	30/9/2009	03:11 p. m.	E077.2.9
2010		2	30/9/2010	09:10 p. m.	E077.2.10
2011		2	1/11/2011	02:37 p. m.	E077.2.11
2012		2	10/9/2012	01:18 a. m.	E077.2.12
E079		2004	2	4/10/2004	10:30 p. m.
	2006	2	19/9/2006	07:42 a. m.	E079.2.6
	2007	1	14/02/2007	12:49 p. m.	E079.1.7
	2007	2	25/9/2007	05:22 p. m.	E079.2.7
	2008	1	25/03/2008	10:38 a. m.	E079.1.8
	2008	2	23/9/2008	06:32 p. m.	E079.2.8
	2009	1	06/03/2009	11:42 a. m.	E079.1.9
	2009	2	20/9/2009	10:26 p. m.	E079.2.9
	2010	2	21/9/2010	07:20 a. m.	E079.2.10
	2011	2	24/10/2011	05:10 a. m.	E079.2.11
	2012	2	11/9/2012	06:20 a. m.	E079.2.12
	E081	2004	2	7/10/2004	02:30 a. m.
2006		2	16/9/2006	05:46 p. m.	E081.2.6
2007		1	16/02/2007	08:50 p. m.	E081.1.7
2007		2	27/9/2007	09:47 a. m.	E081.2.7
2008		1	27/03/2008	01:40 a. m.	E081.1.8

Estación	Tiempo de muestreo			Identificador de la estación	
	Año	Semestre	Fecha		
	2008	2	25/9/2008	05:44 p. m.	E081.2.8
	2009	1	04/03/2009	04:30 a. m.	E081.1.9
	2009	2	18/9/2009	09:11 a. m.	E081.2.9
	2010	2	19/9/2010	06:26 a. m.	E081.2.10
	2011	2	21/10/2011	08:51 a. m.	E081.2.11
	2012	2	6/9/2012	07:20 a. m.	E081.2.12
	2004	2	9/10/2004	06:30 p. m.	E107.2.4
	2006	2		No se tienen muestras.	
	2007	1	06/02/2007	12:45 a. m.	E107.1.7
	2007	2		No se tienen muestras.	
	2008	1	16/03/2008	03:23 p. m.	E107.1.8
E107	2008	2	15/9/2008	10:15 p. m.	E107.2.8
	2009	1	18/03/2009	12:33 a. m.	E107.1.9
	2009	2	1/10/2009	02:11 p. m.	E107.2.9
	2010	2	1/10/2010	08:50 p. m.	E107.2.10
	2011	2	23/10/2011	07:00 a. m.	E107.2.11
	2012	2	9/9/2012	07:26 a. m.	E107.2.12
	2004	2	27/9/2004	11:30 a. m.	E109.2.4
	2006	2	17/9/2006	11:18 p. m.	E109.2.6
	2007	1	06/02/2007	08:29 a. m.	E109.1.7
	2007	2		No se tienen muestras.	
	2008	1	16/03/2008	09:12 p. m.	E109.1.8
E109	2008	2	16/9/2008	06:16 a. m.	E109.2.8
	2009	1	17/03/2009	04:05 p. m.	E109.1.9
	2009	2	1/10/2009	06:24 a. m.	E109.2.9
	2010	2	1/10/2010	01:41 p. m.	E109.2.10
	2011	2	23/10/2011	01:01 a. m.	E109.2.11
	2012	2	9/9/2012	12:40 a. m.	E109.2.12
	2004	2	6/10/2004	01:30 a. m.	E111.2.4
	2006	2	17/9/2006	03:30 p. m.	E111.2.6
	2007	1	15/02/2007	01:35 p. m.	E111.1.7
	2007	2	26/9/2007	07:36 a. m.	E111.2.7
	2008	1	25/03/2008	09:30 a. m.	E111.1.8
E111	2008	2	29/9/2008	09:44 a. m.	E111.2.8
	2009	1	05/03/2009	02:40 p. m.	E111.1.9
	2009	2	20/9/2009	06:43 a. m.	E111.2.9
	2010	2	20/9/2010	05:45 p. m.	E111.2.10
	2011	2	22/10/2011	07:19 p. m.	E111.2.11
	2012	2	8/9/2012	04:17 a. m.	E111.2.12
	2004	2	6/10/2004	08:35 a. m.	E113.2.4
E113	2006	2	17/9/2006	08:11 a. m.	E113.2.6

Estación	Tiempo de muestreo			Identificador de la estación	
	Año	Semestre	Fecha		
	2007	1	15/02/2007	09:25 a. m.	E113.1.7
	2007	2	26/09/2007	01:53 a. m.	E113.2.7
	2008	1	26/03/2008	04:25 a. m.	E113.1.8
	2008	2	24/9/2008	11:41 p. m.	E113.2.8
	2009	1	05/03/2009	05:00 a. m.	E113.1.9
	2009	2	19/9/2009	11:06 p. m.	E113.2.9
	2010	2	20/9/2010	07:15 a. m.	E113.2.10
	2011	2	22/10/2011	01:42 p. m.	E113.2.11
	2012	2	7/9/2012	09:18 p. m.	E113.2.12

Anexo C Información original de las muestras utilizadas para el presente estudio. ID: identificador de la muestra.

ID.	Proporción de la muestra (%)		Proporciones por análisis (%)		Volumen filtrado (m ³)
	Original	Submuestra	Comunidad	Especie y población	
E075.2.4	100.0	25.0	1.0	24.0	22.1
E075.2.6	100.0	25.0	1.6	23.4	*
E075.1.7	100.0	25.0	1.5	23.5	72.7
E075.2.7	100.0	25.0	1.2	23.8	169.3
E075.1.8	100.0	25.0	1.3	23.7	216.9
E075.2.8	100.0	25.0	1.7	23.3	130.2
E075.1.9	100.0	25.0	1.0	24.0	117.8
E075.2.9	100.0	25.0	1.7	23.3	66.4
E075.2.10	100.0	25.0	1.7	23.3	360.3
E075.2.11	100.0	25.0	1.1	23.9	10.0
E075.2.12	50.0	12.5	0.6	11.9	87.2
E077.2.4	100.0	25.0	1.2	23.8	17.9
E077.2.6	100.0	25.0	2.2	22.8	20.1
E077.1.7	100.0	25.0	1.1	23.9	115.7
E077.2.7	100.0	25.0	0.9	24.1	337.5
E077.1.8	100.0	25.0	1.2	23.8	130.8
E077.2.8	100.0	25.0	2.5	22.5	126.7
E077.1.9	100.0	25.0	0.8	24.2	192.5
E077.2.9	100.0	25.0	1.5	23.5	86.5
E077.2.10	100.0	25.0	2.4	22.6	105.0
E077.2.11	100.0	25.0	0.9	24.1	95.2
E077.2.12	100.0	25.0	1.0	24.0	70.7
E079.2.4	100.0	25.0	0.7	25.0	29.7
E079.2.6	100.0	25.0	7.5	25.0	18.1
E079.1.7	100.0	25.0	7.0	18.0	75.2
E079.2.7	100.0	25.0	1.4	25.0	220.2
E079.1.8	100.0	25.0	1.3	23.8	256.3
E079.2.8	100.0	25.0	6.4	25.0	150.6
E079.1.9	100.0	25.0	1.3	23.8	210.7
E079.2.9	100.0	25.0	5.3	25.0	86.4
E079.2.10	100.0	25.0	5.3	25.0	681.1
E079.2.11	100.0	25.0	1.4	25.0	56.5
E079.2.12	100.0	25.0	1.2	25.0	67.1
E081.2.4	100.0	25.0	0.8	25.0	18.1
E081.2.6	100.0	25.0	4.9	25.0	28.3
E081.1.7	100.0	25.0	1.7	23.3	46.8
E081.2.7	100.0	25.0	7.5	25.0	58.6
E081.1.8	100.0	25.0	1.9	23.1	59.7

ID.	Proporción de la muestra (%)		Proporciones por análisis (%)		Volumen filtrado (m ³)
	Original	Submuestra	Comunidad	Especie y población	
E081.2.8	100.0	25.0	6.0	25.0	93.8
E081.1.9	100.0	25.0	0.9	24.1	312.7
E081.2.9	100.0	25.0	7.5	25.0	0.6
E081.2.10	100.0	25.0	0.8	25.0	657.0
E081.2.11	100.0	25.0	0.8	25.0	212.7
E081.2.12	100.0	25.0	1.7	25.0	237.1
E107.2.4	100.0	25.0	1.1	23.9	14.7
E107.2.6			No existen muestras.		
E107.1.7	100.0	25.0	1.9	23.1	49.9
E107.2.7			No existen muestras.		
E107.1.8	100.0	25.0	1.3	23.7	135.2
E107.2.8	100.0	25.0	1.2	23.8	186.8
E107.1.9	100.0	25.0	0.7	24.3	243.2
E107.2.9	100.0	25.0	2.0	23.0	69.4
E107.2.10	100.0	25.0	1.3	23.7	700.9
E107.2.11	100.0	25.0	0.9	24.1	118.9
E107.2.12	100.0	25.0	0.9	24.1	84.1
E109.2.4	100.0	25.0	1.3	23.7	17.7
E109.2.6	100.0	25.0	2.3	22.7	27.5
E109.1.7	100.0	25.0	1.5	23.5	76.8
E109.2.7			No existen muestras.		
E109.1.8	100.0	25.0	1.3	23.7	155.4
E109.2.8	100.0	25.0	3.0	22.0	116.2
E109.1.9	100.0	25.0	1.5	23.5	127.5
E109.2.9	100.0	25.0	1.7	23.3	3.5
E109.2.10	100.0	25.0	1.5	23.5	361.7
E109.2.11	100.0	25.0	1.5	23.5	78.8
E109.2.12	100.0	25.0	1.1	23.9	74.8
E111.2.4	100.0	25.0	0.9	24.1	23.8
E111.2.6	100.0	25.0	1.2	23.8	30.7
E111.1.7	100.0	25.0	2.3	22.7	110.8
E111.2.7	100.0	25.0	0.9	24.1	256.0
E111.1.8	100.0	25.0	1.2	23.8	151.2
E111.2.8	100.0	25.0	1.9	23.1	99.0
E111.1.9	93.8	23.4	0.9	22.1	185.3
E111.2.9	100.0	25.0	2.6	22.4	70.4
E111.2.10	100.0	25.0	1.2	23.8	687.9
E111.2.11	100.0	25.0	0.9	24.1	137.1
E111.2.12	50.0	12.5	0.5	12.0	132.8
E113.2.4	100.0	25.0	1.0	24.0	18.6
E113.2.6	100.0	25.0	2.4	22.6	14.6

ID.	Proporción de la muestra (%)		Proporciones por análisis (%)		Volumen filtrado (m ³)
	Original	Submuestra	Comunidad	Especie y población	
E113.1.7	100.0	25.0	1.4	23.6	83.7
E113.2.7	100.0	25.0	1.6	23.4	151.8
E113.1.8	100.0	25.0	0.9	24.1	231.2
E113.2.8	100.0	25.0	1.5	23.5	119.7
E113.1.9	100.0	25.0	1.2	23.8	18.9
E113.2.9	100.0	25.0	1.3	23.7	77.1
E113.2.10	100.0	25.0	1.9	23.1	680.4
E113.2.11	100.0	25.0	1.3	23.7	31.8
E113.2.12	100.0	25.0	0.8	24.2	186.0

Anexo D Grupos funcionales de las especies de la superfamilia Eucalanoidea encontradas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el 2004 y 2012.

Introducción

Los organismos marinos reaccionan según las condiciones del medio ambiente con el fin de sobrevivir y perpetuar la especie (Deibel & Lowen 2012, Aitken & Whitlock 2013, Vargas *et al.* 2017). Se ha evidenciado que estas respuestas son similares en diferentes especies. Al revisar los diferentes rasgos ecológicos, biológicos y fisiológicos de las especies han podido agruparlos en lo que se denominan grupos funcionales (Peña 2003, Benedetti *et al.* 2016). Esto ha permitido mejorar el entendimiento de los sistemas (p.ej. Everett *et al.* 2017).

Las especies del grupo taxonómico de la superfamilia Eucalanoidea se encuentran bien distribuidas a nivel mundial, principalmente en el océano Pacífico. Son especies que están bien representadas en la estructura de los diferentes ensamblajes estudiados y se caracterizan por pertenecer a las categorías del mesozooplankton mediano y grande (Goetze & Ohman 2010, Jackson & Smith 2016, Kozak *et al.* 2018). Se han encontrado varias adaptaciones que los hacen, como por ejemplo, que son especies que pueden almacenar en sus cuerpos gotas de aceites esenciales para la obtención de energía cuando se encuentran en temporadas de poca oferta alimenticia. Esta adaptación se había considerado única para especies de regiones de latitudes altas. Sin embargo, varias de las especies de latitudes bajas también las presentan (Cass 2011, Cass & Daly 2015).

Estudios de la ecología de las diferentes especies (p.ej. Shimode *et al.* 2012a, 2012b, Henschke *et al.* 2015), han terminado ubicando a toda la superfamilia en un mismo grupo funcional como consumidores primarios de tamaños grandes. Sin embargo, se han encontrado rasgos ecológicos, biológicos y fisiológicos diferentes en varias de las especies de esta superfamilia (Benedetti *et al.* 2016, Brun *et al.* 2017), lo que sugiere que se pueden subdividir en grupos funcionales más específicos. Por tal motivo, el presente trabajo pretende revisar la bibliografía existente de las especies identificadas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia para determinar si se mantienen en un grupo funcional o se dividen en varios. Esto permitiría complementar el estudio de la relación entre las variables ambientales y el cambio del tamaño

corporal de las especies. Al encontrarse diferentes grupos se examinaría su importancia en dichas relaciones.

Métodos

Para este análisis se utilizó la base de datos de tamaño de las especies de copépodos (ver métodos generales) para complementar la información bibliográfica encontrada.

Inicialmente se realizó una descripción a partir de los rasgos ecológicos, biológicos y fisiológicos de las especies identificadas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia. Para ello se utilizaron los atributos ecológicos medidos, así como los rasgos ecológicos descritos en otros estudios basados principalmente en la recopilación que realizan por Razouls *et al.* (2005-2019). Estos rasgos fueron: tipo de hábitat pelágico, profundidad de mayor abundancia tanto en el día como en la noche, tipo de migración, régimen trófico, modo de alimentación, capa pelágica donde se alimenta, tipo de cuerpo, proporción de agua del cuerpo, cantidad de músculo y tasa metabólica. En el caso que no se tuviese información exacta por especie, se utilizó lo descrito para especies del mismo género estudiadas en la región Tropical.

Con las descripciones por especie, se determinaron los diferentes grupos funcionales ecológicos y las especies que las componían basados en los métodos propuestos por Benedetti *et al.* (2016). Para ello, primero se categorizó cada uno de los rasgos de la siguiente forma:

- Tamaño medio (longitud total) en cuatro categorías (Clase 1: 2,0-3,0 mm; Clase 2: 3,1-4,0 mm; Clase 3: 4,1-5,0 mm; y Clase 4: > 5,1 mm).
- Hábitat en cuatro categorías (epipelágico, mesopelágico, epibatipelágico, epimesopelágico).
- Tipo de migración en tres categorías (sin migración, migración diaria y migración ontogénica/diaria).
- Migración diaria en tres categorías (sin migración, diurna y nocturna).
- Régimen trófico en tres categorías (herbívora, omnívora y herbívora/omnívora).
- Zona de alimentación en dos categorías (cerca de la superficie y en la capa subsuperficial).
- Tipo de cuerpo en dos categorías (gelatinoso y condensado).
- Cantidad de músculo en tres categorías (poco, intermedio y mucho).
- Movilidad en cuatro categorías (pasivo, lento, intermedio y fuerte).
- Tasa metabólica en tres categorías (baja, intermedia y alta).

Con la tabla categorizada se procedió a realizar un análisis de correspondencia múltiple (ACM) para simplificar el número de variables (Benedetti *et al.* 2016). Se determinó el número de

ejes significativos siguiendo el criterio de Kaiser-Guttman (e.d. ejes con el valor más alto que la media total). A partir de las coordenadas de las especies obtenidas de cada uno de los ejes significativos, se calcularon las distancias euclidianas entre especies y se conformó una matriz de similitud. Finalmente se realizó un análisis jerárquico aglomerativo de similitud de promedio ponderado – CLUSTER. El ACM se realizó con el paquete del programa estadístico R, FactoMineR (Lê *et al.* 2008); el CLUSTER se realizó con el programa estadístico Primer-e V.7 (Clarke & Gorley 2015).

Los grupos funcionales conformados se describieron brevemente mencionando las características de las especies que los agruparon y a su vez las diferencias entre grupos.

Resultados

La base de datos está compuesta por 13231 datos que pertenecen a todos los individuos de copépodos de las familias Eucalanidae, Subeucalanidae y Rhincalanidae que fueron extraídos de las 85 muestras trabajadas. De estos, 11198 (84,6%) fueron juveniles en diferentes estados de desarrollo y machos adultos; mientras que 2033 (15,4%) fueron adultos hembras.

A partir de las referencias taxonómicas utilizadas y de la consulta realizada con expertos taxonómicos de estos grupos (com. pers. Janet Bradford, Ron Huys, Mark Oman), solo se pudieron identificar las hembras adultas. En total se identificaron siete especies, tres de la familia Subeucalanidae (*Subeucalanus pileatus*, *S. subcrassus* y *S. subtenuis*), dos de la familia Rhincalanidae (*Rhincalanus nasutus* y *R. rostrifrons*) y dos de la familia Eucalanidae (*Eucalanus inermis* y *Pareucalanus attenuatus*).

Solo tres de las especies sobrepasaron el 10% de representatividad y sumadas llegaron al 84,26% del total. De estas, *Subeucalanus subtenuis* fue la de mayor abundancia (835 individuos) (Figura 1). En cuanto a la frecuencia de aparición en términos temporales, todas las especies, excepto *Eucalanus inermis*, se presentaron en los once muestreos. Esta especie no se encontró en el segundo semestre de 2004, 2006, 2009 y 2012. Mientras que, en términos espaciales, todas las especies se presentaron en todas las estaciones muestreadas.

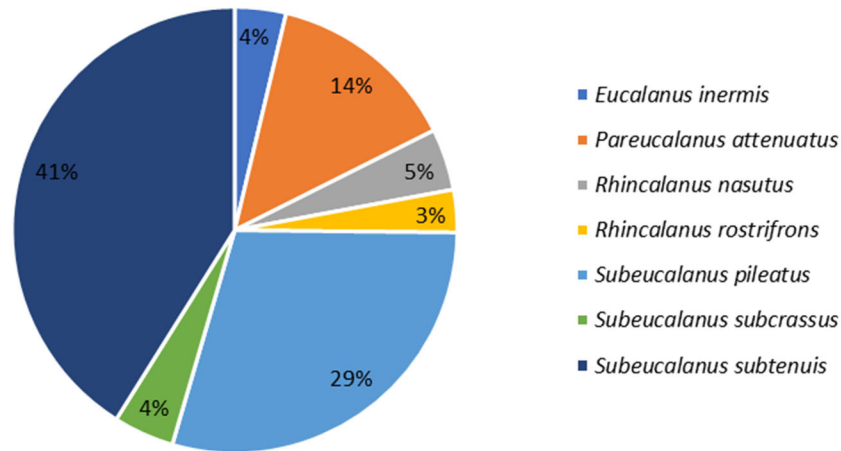


Figura 1. Representatividad de las especies identificadas de copépodos de las familias Eucalanidae, Subeucalanidae y Rhincalanidae durante el periodo de estudio.

Subeucalanus pileatus es una especie registrada en los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, con registros frecuentes (15) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Es una especie epipelágica (Waggett 2005) con su máxima abundancia en los primeros 20 m de profundidad (Cass 2011). No existen estudios que mencionen migraciones. En cuanto a sus rasgos ecológicos tróficos, es una especie herbívora (Cass 2011) que se alimenta filtrando agua proveniente de corrientes que produce con sus maxilípedos (Cass 2011, Kiørboe 2011) mientras se mueve vigorosamente (movilidad fuerte) (Waggett 2005, Cass 2011). En cuanto a sus rasgos fisiológicos, se considera una especie de cuerpo condensado (Kiørboe 2013) por presentar buena masa muscular (Waggett 2005, Cass 2011) aunque su porcentaje de agua es del 89% (Cass 2011), y que, en conjunto con su forma de alimentación, presenta una tasa metabólica alta (Waggett 2005, Cass 2011). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre los 1,48 y 2,37 mm de longitud total, con un promedio de $2,02 \pm 0,12$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,02 \pm 0,005$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 19,92%.

Subeucalanus subcrassus es una especie registrada en los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, con registros frecuentes (18) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Es una especie distribuida en los primeros 1000 m de profundidad (epimesopelágica) (Chen 1986), presentando sus mayores abundancias en los primeros 200 m de profundidad (Chen 1986, Brun *et al.* 2017). Se considera una especie que no presenta migración (Chen 1986). En cuanto a los rasgos

ecológicos tróficos, es una especie omnívora (López-Ibarra 2008) que se alimenta en la capa superficial de la columna de agua (Chen 1986), filtrándola al producir corrientes con sus maxilípedos (Kiørboe 2011, Brun *et al.* 2017); no se ha estudiado sobre la movilidad de la especie. En cuanto a los rasgos fisiológicos, es una especie considerada de cuerpo condensado (Kiørboe 2013); sin embargo, no hay información en cuanto a su musculatura, porcentaje de agua y tasa metabólica. En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre los 1,95 y 4,49 mm de longitud total, con un promedio de $2,72 \pm 0,30$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,06 \pm 0,03$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 44,32%.

Subeucalanus subtenuis es una especie registrada en los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, con registros frecuentes (16) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Presenta una misma distribución (Chen 1986) y zonas de mayor abundancia (Cass & Daly 2015) similares que *S. subcrassus*. Se considera que no presenta migración (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos ecológicos tróficos, es una especie omnívora con tendencias a la herbivoría (López-Ibarra 2008, Cass 2011, Cass & Daly 2015), que se alimenta en la capa superficial de la columna de agua (Williams 2013, Cass *et al.* 2014, Cass & Daly 2015), filtrando el agua que proviene de corrientes que ellos mismos producen (Kiørboe 2011, Brun *et al.* 2017) mientras nada vigorosamente (movilidad fuerte) (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos fisiológicos, es una especie de cuerpo condensado (Kiørboe 2013, Cass & Daly 2015) por presentar un porcentaje de agua del 86% y buena musculatura (Cass & Daly 2015), que, en conjunto con la forma de alimentarse, presenta una tasa metabólica alta (Cass & Daly 2015). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre 1,95 y 5,44 mm de longitud total, con un promedio de $3,10 \pm 0,23$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,08 \pm 0,02$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 25,53%.

Rhincalanus nasutus es una especie cosmopolita, con registros frecuentes (24) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Se encuentra distribuido en toda la columna de agua (Scotto di Carlo *et al.* 1984) con máxima abundancia en la zona mesopelágica (Chen 1986). Se caracteriza por presentar migraciones diarias y ontogénicas (Shimode *et al.* 2012b). La primera es inversa a *E. inermis* y *P. attenuatus*, subiendo de día para alimentarse; mientras que la segunda parece ser similar a lo encontrado en *E. inermis*, en que las fases juveniles se encuentran en la profundidad y suben cuando se convierten en adultos (Roe 1972, Lo & Hwang 2004). En cuanto a rasgos ecológicos tróficos, se considera una especie omnívora con tendencia a herbivoría

(Arashkevich 1969, Arcos & Fleminger 1986), alimentándose en la capa subsuperficial de la columna de agua (Cass & Daly 2015), filtrando agua mediante la producción de corrientes con la ayuda de los maxilípedos (Arcos & Fleminger 1986, Kiørboe 2011, Benedetti *et al.* 2016) mientras se encuentra en movimiento (movilidad media) (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos fisiológicos, se considera una especie de cuerpo condensado (Kiørboe 2013, Cass & Daly 2015) al presentar un porcentaje de agua del 87% y poca musculatura (Cass & Daly 2015), que, en conjunto a su forma de alimentarse, presenta una tasa metabólica media (Cass & Daly 2015). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre los 2,61 y 5,12 mm de longitud total, con un promedio de $4,08 \pm 0,29$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,14 \pm 0,03$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 21,90%.

Rhincalanus rostrifrons es una especie registrada en los océanos Pacífico e Índico, así como en el mar Caribe, con registros moderados (11) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Es una especie mesopelágica (Cass & Daly 2015) distribuida uniformemente entre los 100 y 600 m de profundidad (Chen 1986). Se caracteriza por presentar sólo una migración ontogénica como la de *R. nasutus* (Shimode *et al.* 2012b). En cuanto a los rasgos ecológicos tróficos, es una especie omnívora con tendencia a la herbivoría (Cass & Daly 2015), alimentándose en la capa subsuperficial de la columna de agua (Cass & Daly 2015), filtrando agua proveniente de corrientes producidas por los maxilípedos (Kiørboe 2011, Benedetti *et al.* 2016), mientras se encuentra en movimiento (movilidad media) (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos fisiológicos, es una especie de cuerpo condensado (Kiørboe 2013, Cass & Daly 2015) por presentar un porcentaje de agua del 87% y poca musculatura (Cass & Daly 2015), que en conjunto con la forma de alimentarse, presenta una tasa metabólica media (Cass & Daly 2015). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre 2,21 y 5,12 mm de longitud total, con un promedio de $3,34 \pm 0,50$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,08 \pm 0,05$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 57,43%.

Pareucalanus attenuatus es una especie registrada en los océanos Pacífico e Índico, con registros moderados (11) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). En una especie que se encuentra distribuida en las dos primeras zonas de la columna de agua (Epimesopelágica) (Boxshall & Hasley 2004, Cass & Daly 2015), presentando su mayor abundancia en los primeros 100 m de profundidad (Cass & Daly 2015). Se caracteriza por presentar solo migraciones diarias subiendo en las noches a la superficie para alimentarse (Chen 1986, Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos

ecológicos tróficos, es una especie omnívora con tendencias a herbivoría, alimentándose en la capa superficial de la columna de agua (Cass & Daly 2015) al filtrar agua proveniente de las corrientes creadas con sus maxilípedos (Arcos & Fleminger 1986, Kiørboe 2011, Benedetti *et al.* 2016) mientras se encuentra quieto (movilidad pasiva) (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos fisiológicos, se puede considerar gelatinosa (Kiørboe 2013, Cass & Daly 2015) al presentar un porcentaje de agua del 89% y poca musculatura (Cass & Daly 2015), que, en conjunto a su forma de alimentarse, presenta una tasa metabólica baja (Brun *et al.* 2017). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre 3,55 y 5,36 mm de longitud total, con un promedio de $4,38 \pm 0,42$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,22 \pm 0,12$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 56,82%.

Eucalanus inermis es una especie registrada únicamente en el océano Pacífico, con muy pocos registros (4) para el Pacífico Oriental Tropical (Razouls *et al.* 2005-2019). Se encuentra distribuida en toda la columna de agua, con tres zonas de mayor abundancia en los primeros 600 m de profundidad (Cass & Daly 2015). Se caracteriza por presentar migraciones diarias y ontogénicas (Brun *et al.* 2017). La primera de ellas las realiza principalmente de noche subiendo principalmente para alimentarse (Hidalgo *et al.* 2005, Brun *et al.* 2017). La segunda se caracteriza porque los estadios juveniles viven en las zonas más profundas subiendo a medida que se convierte en adulto (Brun *et al.* 2017). En cuanto a rasgos ecológicos tróficos, es considerada una especie omnívora con tendencia a herbivoría (López-Ibarra 2008, Cass & Daly 2015), alimentándose en la capa superficial de la columna de agua (Williams 2013, Cass *et al.* 2014, Cass & Daly 2015) al crear corrientes de agua con sus maxilípedos que le permiten filtrar su alimento (Kiørboe 2011, Brun *et al.* 2017), mientras está nadando (movilidad intermedia) (Cass & Daly 2015). En cuanto a los rasgos fisiológicos, es una especie que se puede considerar gelatinosa (Kiørboe 2013, Cass & Daly 2015) por presentar una composición de agua del 93% y una musculatura media (Cass & Daly 2015), que, en conjunto con su forma de alimentarse, presenta una tasa metabólica baja (Brun *et al.* 2017). En el presente estudio los individuos medidos estuvieron entre 4,55 y 6,56 mm de longitud total, con un promedio de $5,42 \pm 0,47$ mm. En términos de biomasa seca, el promedio fue de $0,24 \pm 0,07$ mg, presentando una variabilidad (C.V) del 28,2%.

El análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) permitió simplificar el número de variables en dos ejes que representaron el 58,50% (eje 1: 33,14%; eje 2: 23,59%). Dentro del primer eje, la movilidad, tipo de migración y tasa metabólica fueron los rasgos que mejor separaron las especies

(>0.9). Para el segundo eje, fueron los rasgos ecológicos de movilidad, tasa metabólica, migración diaria (Figura 2a).

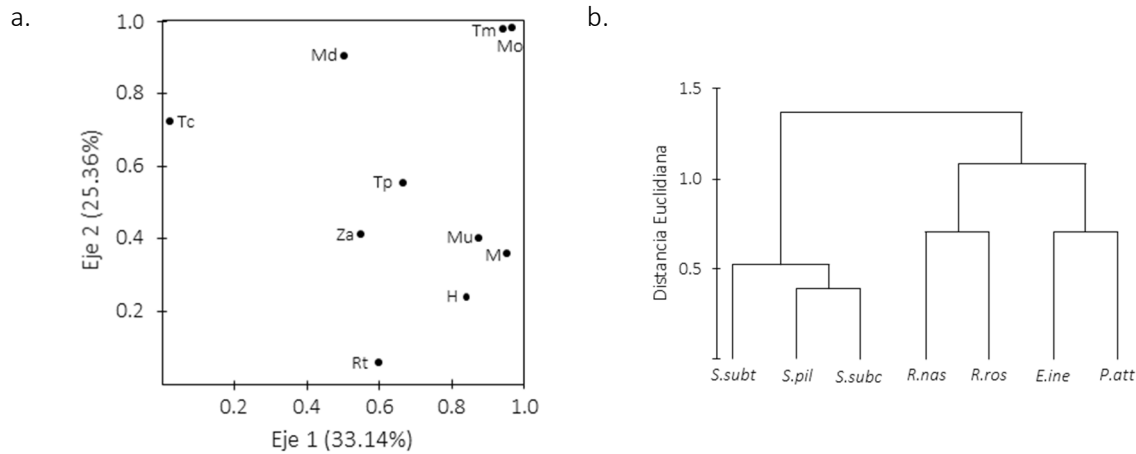


Figura 2 Análisis multivariados. **a.** Representación gráfica de los diferentes rasgos ecológicos en los dos primeros ejes del análisis de correspondencia múltiple. **b.** Dendrograma de las especies de copépodos a partir del análisis de correspondencia múltiple. **Tp:** tamaño promedio, **H:** hábitat, **M:** tipo de migración, **Md:** migración diaria, **Rt:** régimen trófico, **Za:** zona de alimentación, **Tc:** tipo de cuerpo, **Mu:** musculatura, **Mo:** movilidad, y **Tm:** tasa metabólica. **S.subt:** *Subeucalanus subtenuis*; **S.pil:** *Subeucalanus pileatus*; **S.subc:** *Subeucalanus subcrassus*; **R.nas:** *Rhincalanus nasutus*; **R.ros:** *Rhincalanus rostrifrons*; **E.ine:** *Eucalanus inermis*; **P.att:** *Pareucalanus attenuatus*.

Según el análisis jerárquico (CLUSTER), se pueden determinar tres grupos (Figura 2b). La separación de las especies tiene la misma distribución taxonómica. El primero grupo está compuesto por las tres especies de la familia Subeucalanidae; el segundo grupo por las dos especies de la familia Rhincalanidae; y el tercer grupo por las dos especies de la familia Eucalanidae.

Utilizando la información de los dos anteriores análisis, se considera que las especies de la superfamilia Eucalanoidea se pueden subdividir en tres grupos funcionales: El primero de ellos representados por *Subeucalanus pileatus*, *S. subcrassus* y *S. subtenuis* son especies de tamaño pequeño (2-4 mm de longitud total), que no presentan ningún tipo de migración, se alimentan en la superficie, tienen buena masa muscular, son nadadores activos y sus tasas metabólicas son altas. Dentro de este grupo existen algunas diferencias como que *S. pileatus* vive en la capa epipelágica, es de textura gelatinosa y herbívoro, *S. subcrassus* es omnívoro, y *S. subtenuis* es el más grande de los tres y tiene tendencias tanto omnívoras como herbívoras.

El segundo grupo funcional está compuesto por *Rhincalanus rostrifrons* y *R. nasutus*. Se caracterizan por ser especies de talla media (3-5 mm de longitud total), presentan ambos tipos de

migración, siendo la diaria diurna (e.d normal), se alimentan en la capa subsuperficial, presentan poco músculo, son nadadores esporádicos y sus tasas metabólicas son intermedias. Igual que el grupo anterior, existen diferencias entre las especies, por un lado *R. rostrifrons* es el más pequeño de los dos y vive en la zona mesopelágica, mientras que *R. nasutus* es el más grande y tiene una mayor distribución, viviendo desde la zona epipelágica hasta la batipelágica.

Por último, el tercer grupo está compuesto por *Pareucalanus attenuatus* y *Eucalanus inermis*. Se caracteriza porque son especies de tallas grandes (>5 mm de longitud total), su migración diaria es nocturna (e.d. inversa), se alimentan en la capa superficial al igual que el primer grupo, tienen poca musculatura al igual que los del segundo grupo, se consideran de cuerpos gelatinosos y su tasa metabólica es baja en comparación a los otros dos grupos. Entre las especies, *P. attenuatus* es la más pequeña del grupo, vive entre las zonas epi- y mesopelágicas, parece que no tiene migración ontogénica, y su forma de moverse es de nadador pasivo, mientras que *E. inermis*, es el más grande de todas las especies, tiene la misma distribución y migración ontogénica, aunque su movilidad es mayor que la especie *Rhincalanus nasutus*.

Bibliografía

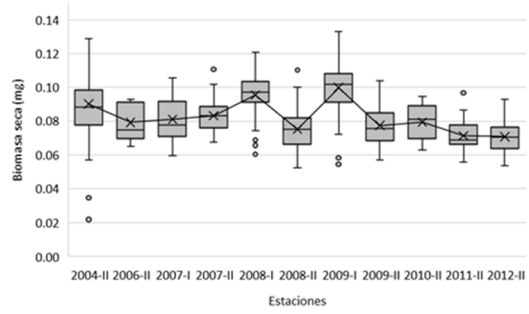
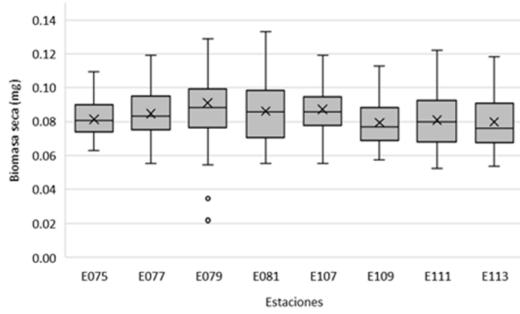
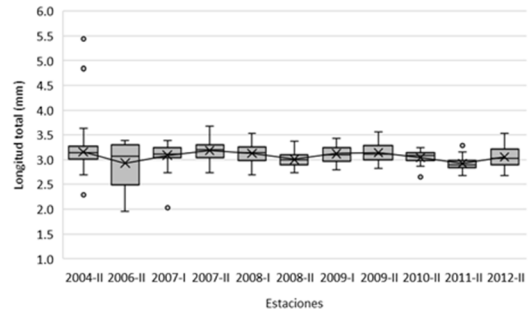
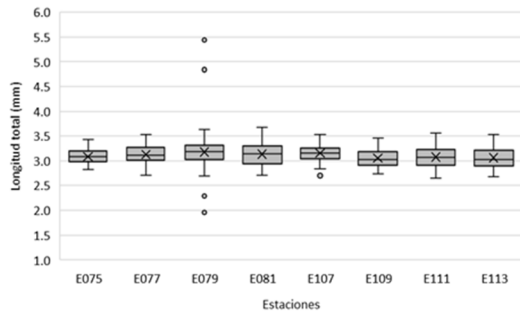
- Aitken, S.N. & M.C. Whitlock. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 367–388.
- Arashkevich, Y.G. 1969. The food and feeding of copepods in the northwestern Pacific. *Oceanology* 9: 695–709.
- Arcos, F. & A. Fleminger. 1986. Distribution of filter-feeding calanoid copepods in the eastern equatorial Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 27: 170–187.
- Benedetti, F., S. Gasparini & S.-D. Ayata. 2016. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 38: 159–166.
- Boxshall, G.A. & S.H. Hasley. 2004. An introduction to copepod diversity. Ray Society, Andover, Reino Unido.
- Brun, P., M.R. Payne & T. Kiørboe. 2017. A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data* 9: 99–113.
- Cass, C.J. 2011. A comparative study of eucalanoid copepods residing in different oxygen environments in the Eastern Tropical North Pacific: An emphasis on physiology and biochemistry. Tesis para el grado en Doctor de Filosofía (Ph.D.), University of South Florida.
- Cass, C.J. & K.L. Daly. 2015. Ecological characteristics of eucalanoid copepods of the eastern tropical North Pacific Ocean: Adaptations for life within a low oxygen system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468: 118–129.
- Cass, C.J., K.L. Daly & S.G. Wakeham. 2014. Assessment of storage lipid accumulation patterns in eucalanoid copepods from the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 93: 117–130.
- Chen, Y.-Q. 1986. The vertical distribution of some pelagic copepods in the Eastern Tropical Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 27: 205–227.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2015. PRIMER v7: User manual/tutorial.

- Deibel, D. & B. Lowen. 2012. A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 69: 358–369.
- Everett, J.D., M.E. Baird, P. Buchanan, C. Bulman, C. Davies, R. Downie, C. Griffiths, R. Heneghan, R.J. Kloser, L. Laiolo, A. Lara-Lopez, H. Lozano-Montes, R.J. Matear, F. McEnnulty, B. Robson, W. Rochester, J. Skerratt, J.A. Smith, J. Strzelecki, I.M. Suthers, K.M. Swadling, P. van Ruth & A.J. Richardson. 2017. Modeling What We Sample and Sampling What We Model: Challenges for Zooplankton Model Assessment. *Frontiers in Marine Science* 4:77: 1–19.
- Goetze, E. & M.D. Ohman. 2010. Integrated molecular and morphological biogeography of the calanoid copepod family Eucalanidae. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57: 2110–2129.
- Henschke, N., J.D. Everett, I.M. Suthers, J.A. Smith, B.P.V. Hunt, M.A. Doblin & M.D. Taylor. 2015. Zooplankton trophic niches respond to different water types of the western Tasman Sea: A stable isotope analysis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 104: 1–8.
- Hidalgo, P., R. Escribano & C.E. Morales. 2005. Ontogenetic vertical distribution and diel migration of the copepod *Eucalanus inermis* in the oxygen minimum zone off northern Chile (20–21 S). *Journal of Plankton Research* 27: 519–529.
- Jackson, M.L. & S.L. Smith. 2016. Vertical distribution of Eucalanoid copepods within the Costa Rica Dome area of the Eastern Tropical Pacific. *Journal of Plankton Research* 38: 305–316.
- Kjørboe, T. 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews* 86: 311–339.
- Kjørboe, T. 2013. Zooplankton body composition. *Limnology and Oceanography* 58: 1843–1850.
- Kozak, E.R., A. Olivos-Ortiz, C. Franco-Gordo & G. Pelayo-Martínez. 2018. Seasonal variability of copepod community structure and abundance modified by the El Niño-La Niña transition (2010) in the tropical Pacific off central Mexico. *Revista de Biología Tropical* 66: 1449.
- Lê, S., J. Josse & F. Husson. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25: 1–18.
- Lo, W.T. & J.S. Hwang. 2004. Copepod assemblages and diel vertical migration in the East China Sea, North of Taiwan. *Crustaceana* 77: 955–971.
- López-Ibarra, G.A. 2008. Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis para el grado en Doctor, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Peña, M.A. 2003. Plankton size classes, functional groups and ecosystem dynamics: an introduction. *Progress in Oceanography* 57: 239–242.
- Razouls, C., F. Bovée, J. Kouwenberg & N. Desreumaux. 2005. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods [WWW Document]. URL <https://copepodes.obs-banyuls.fr/en/index.php>
- Roe, H.S.J. 1972. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SONDA Cruise, 1965. II. Systematic account: families Calanidae up to and including the Aetideidae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 52: 315.
- Scotto di Carlo, B., A. Ianora, E. Fresi & J. Hure. 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000 m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *Journal of Plankton Research* 6: 1031–1056.
- Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura & A. Tsuda. 2012a. Distribution and life history of the planktonic copepod, *Eucalanus californicus*, in the northwestern Pacific: Mechanisms for population maintenance within a high primary production area. *Progress in Oceanography* 96: 1–13.
- Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura & A. Tsuda. 2012b. Distribution and life history of two planktonic copepods, *Rhincalanus nasutus* and *Rhincalanus rostrifrons*, in the northwestern Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 65: 133–145.
- Vargas, C.A., N.A. Lagos, M.A. Lardies, C. Duarte, P.H. Manríquez, V.M. Aguilera, B. Broitman, S. Widdicombe & S. Dupont. 2017. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity. *Nature Ecology & Evolution* 1: 1–7.
- Waggett, R.J. 2005. Ecological, Biomechanical and Neurological Correlates of Escape Behavior in Calanoid Copepods. Tesis para el grado en Doctor de Filosofía (Ph.D.), University of Texas, Austin, Estados Unidos.

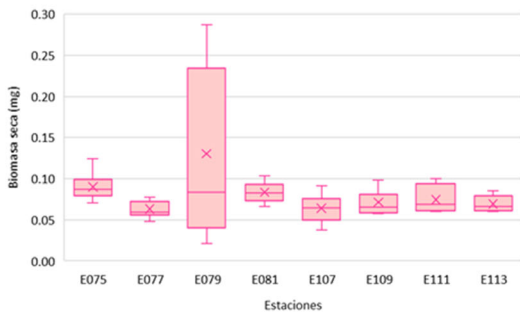
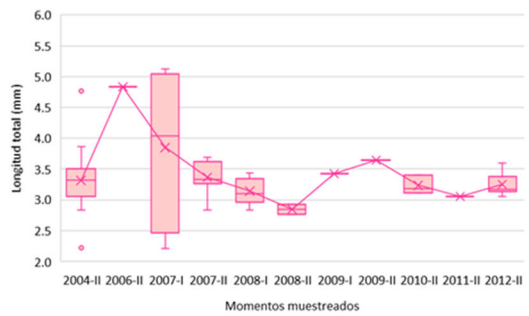
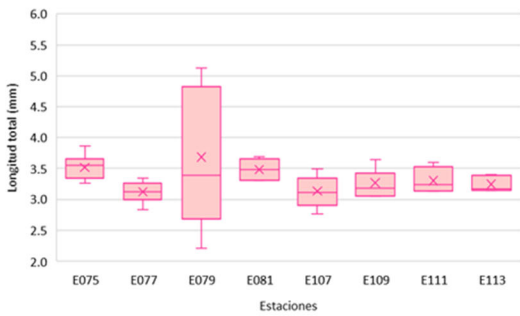
Williams, R. 2013. Trophic ecology of oxygen minimum zone zooplankton revealed by Carbon and Nitrogen stable isotopes. Tesis para el grado en Doctor de Filosofía (Ph.D.), University of Rhode Island, Estados Unidos.

Anexo E Distribución espacial y temporal de la longitud total y la biomasa seca de las especies de la superfamilia Eucalanoidea encontradas en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el periodo 2004 y 2012.

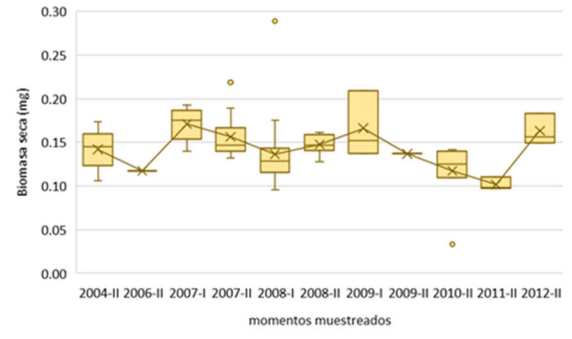
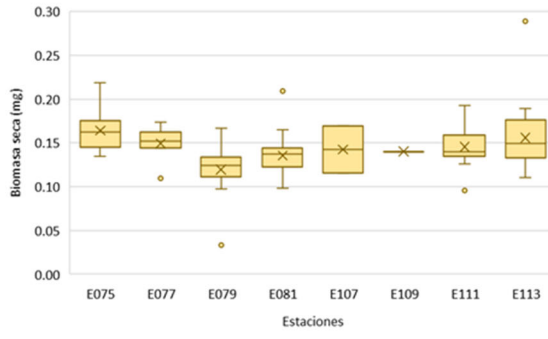
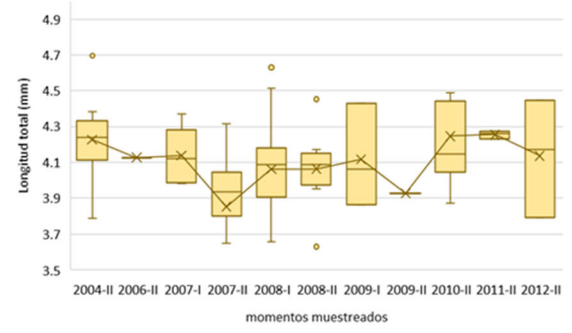
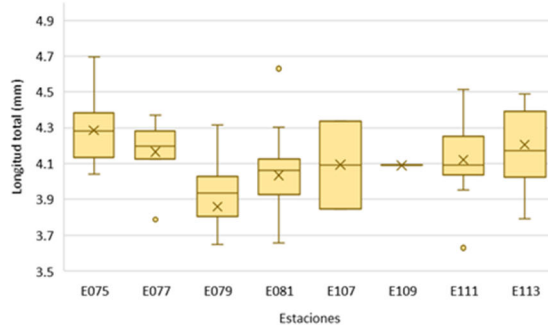
Subeucalanus subtenuis



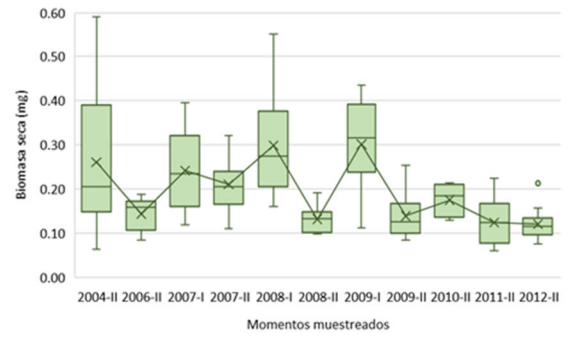
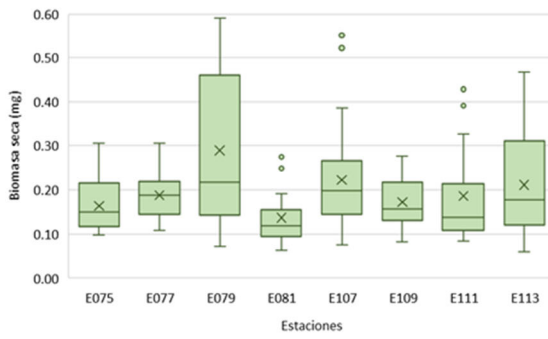
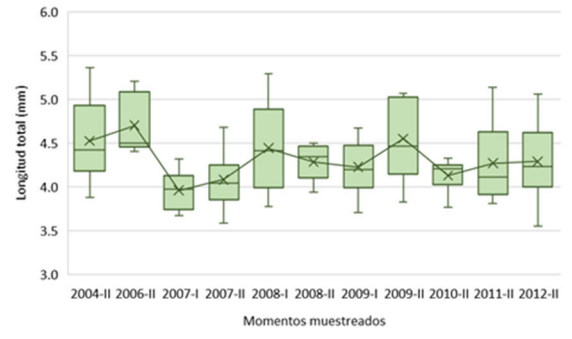
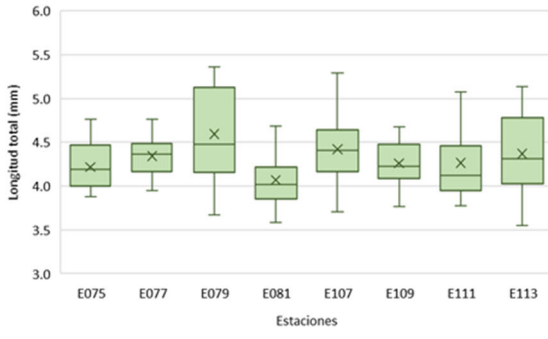
Rhincalanus rostrifrons



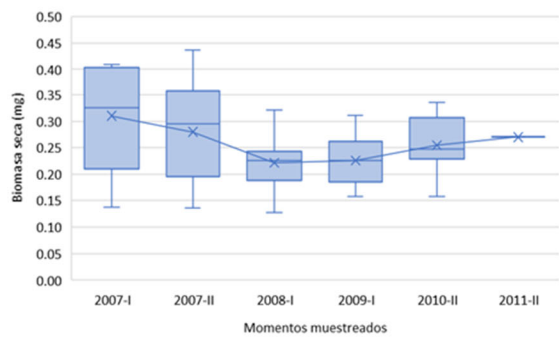
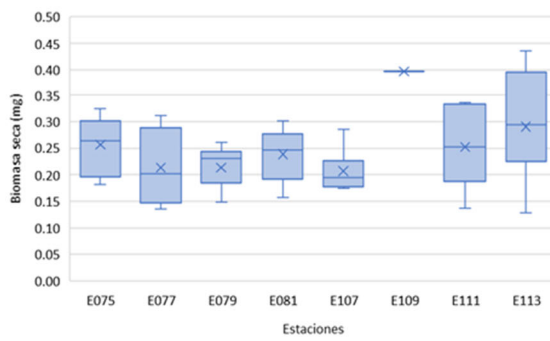
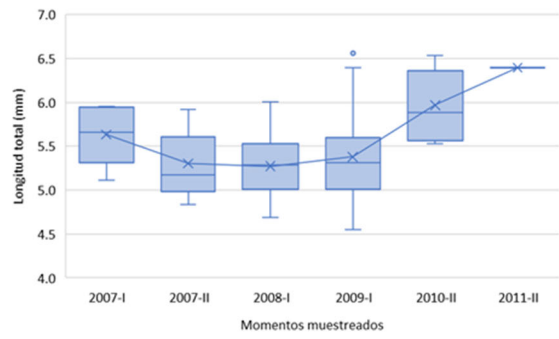
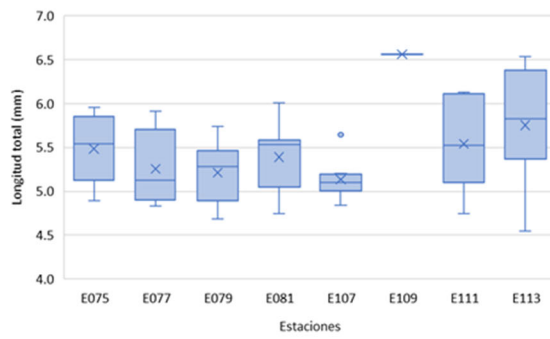
Rhincalanus nasutus



Pareucalanus attenuatus

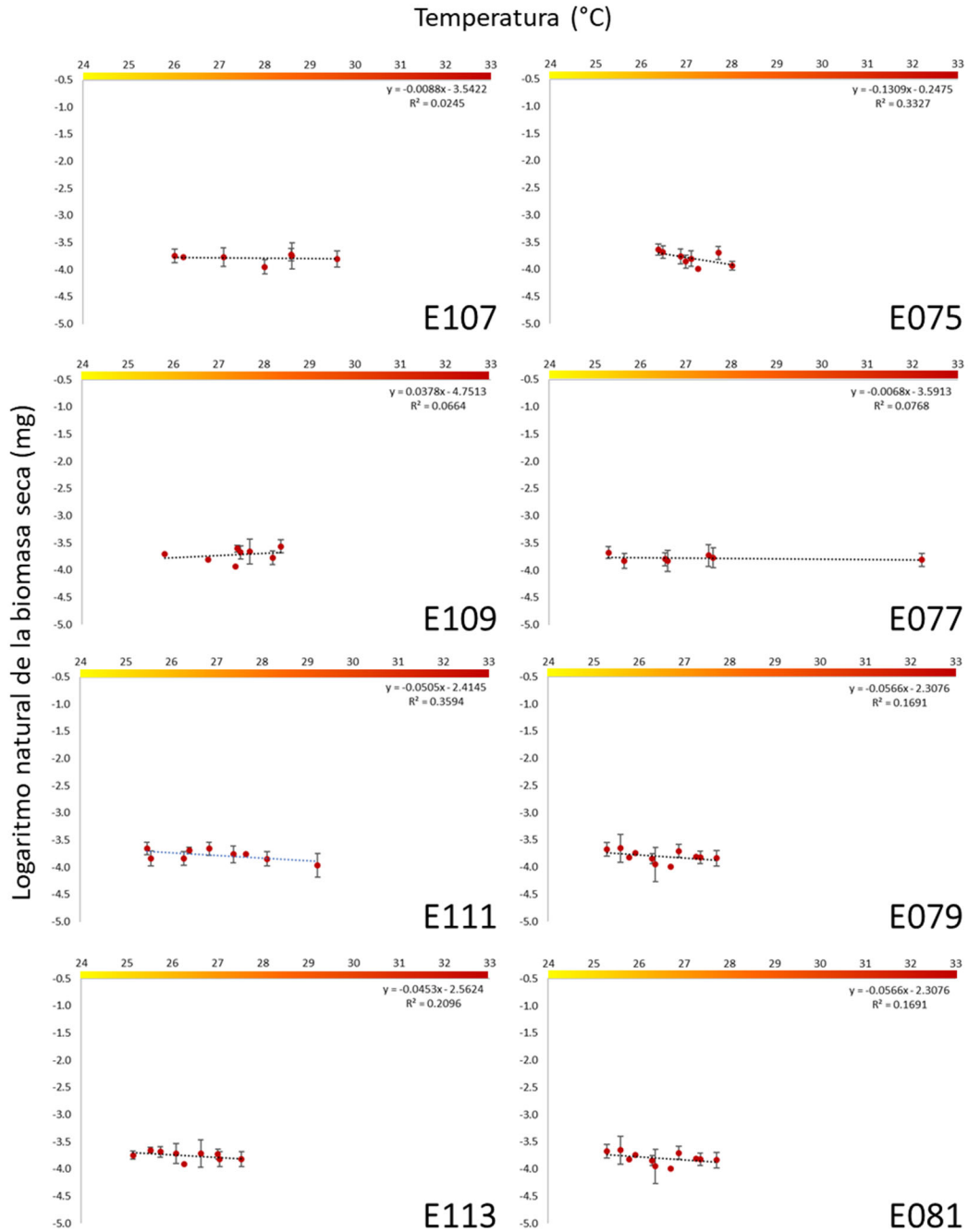


Eucalanus inermis



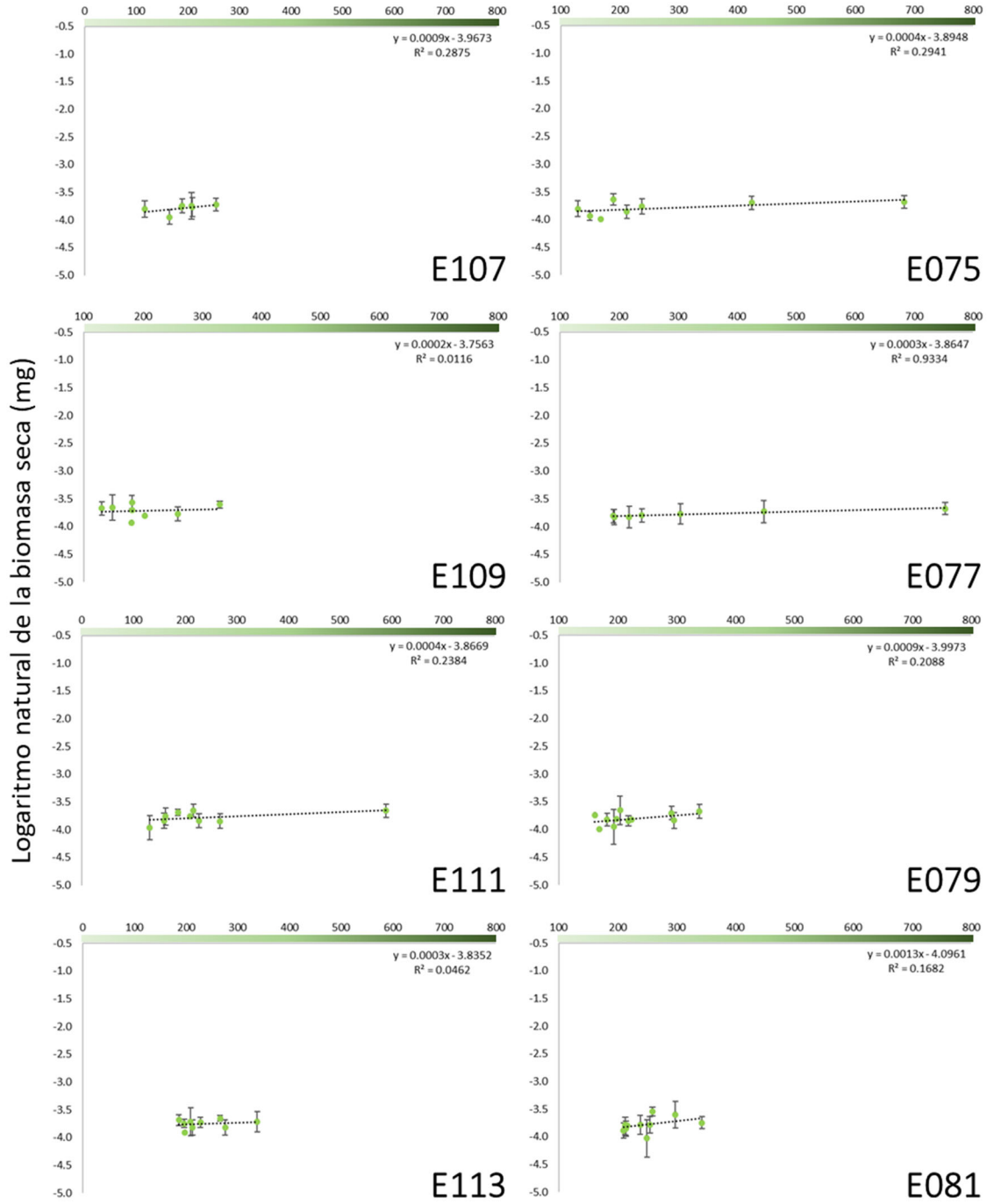
Anexo F Relación entre las variables ambientales temperatura y concentración de clorofila y el tamaño corporal medido en biomasa seca de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia entre 2004 y 2012.

Subeucalanus pileatus



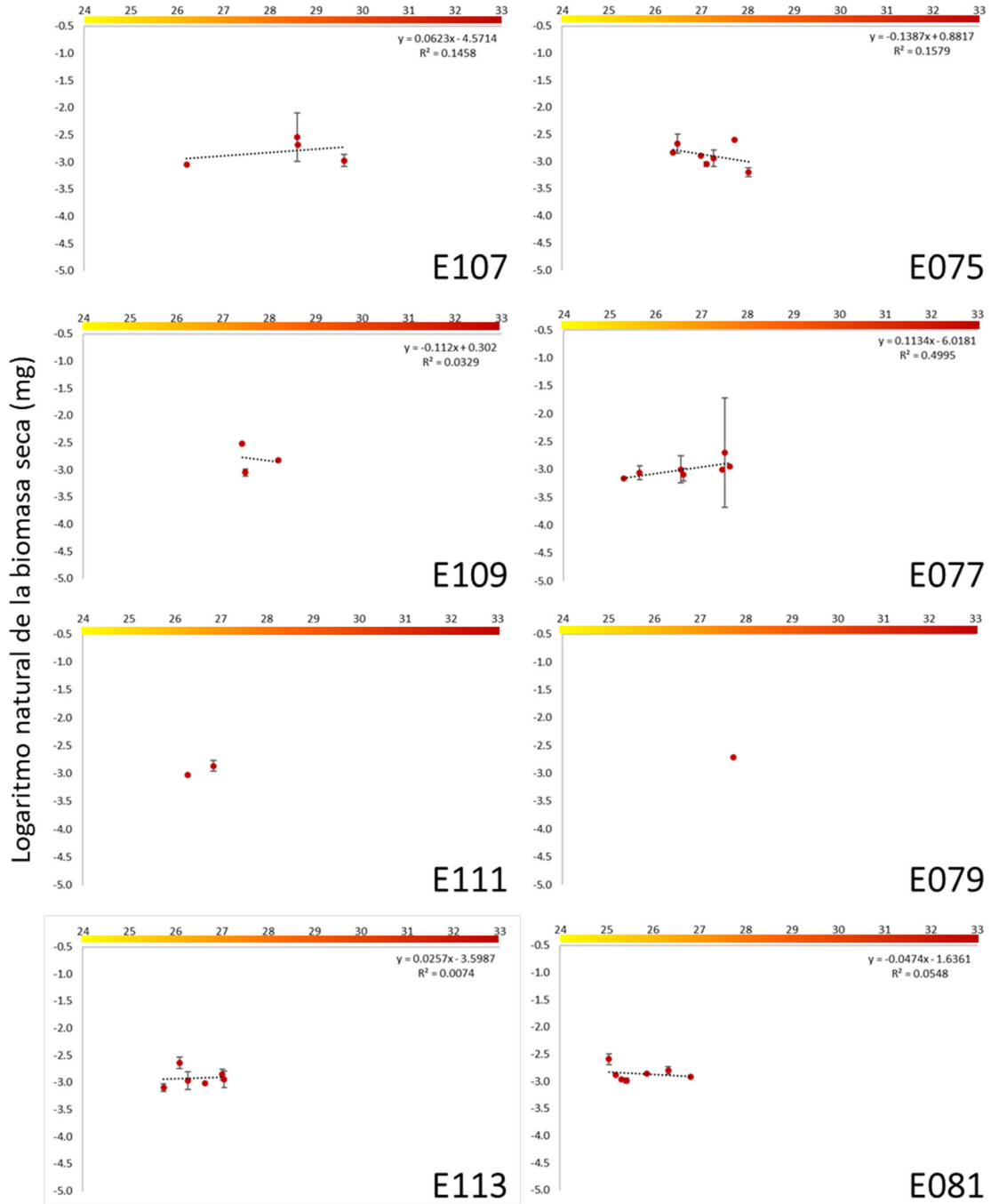
Subeucalanus pileatus

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



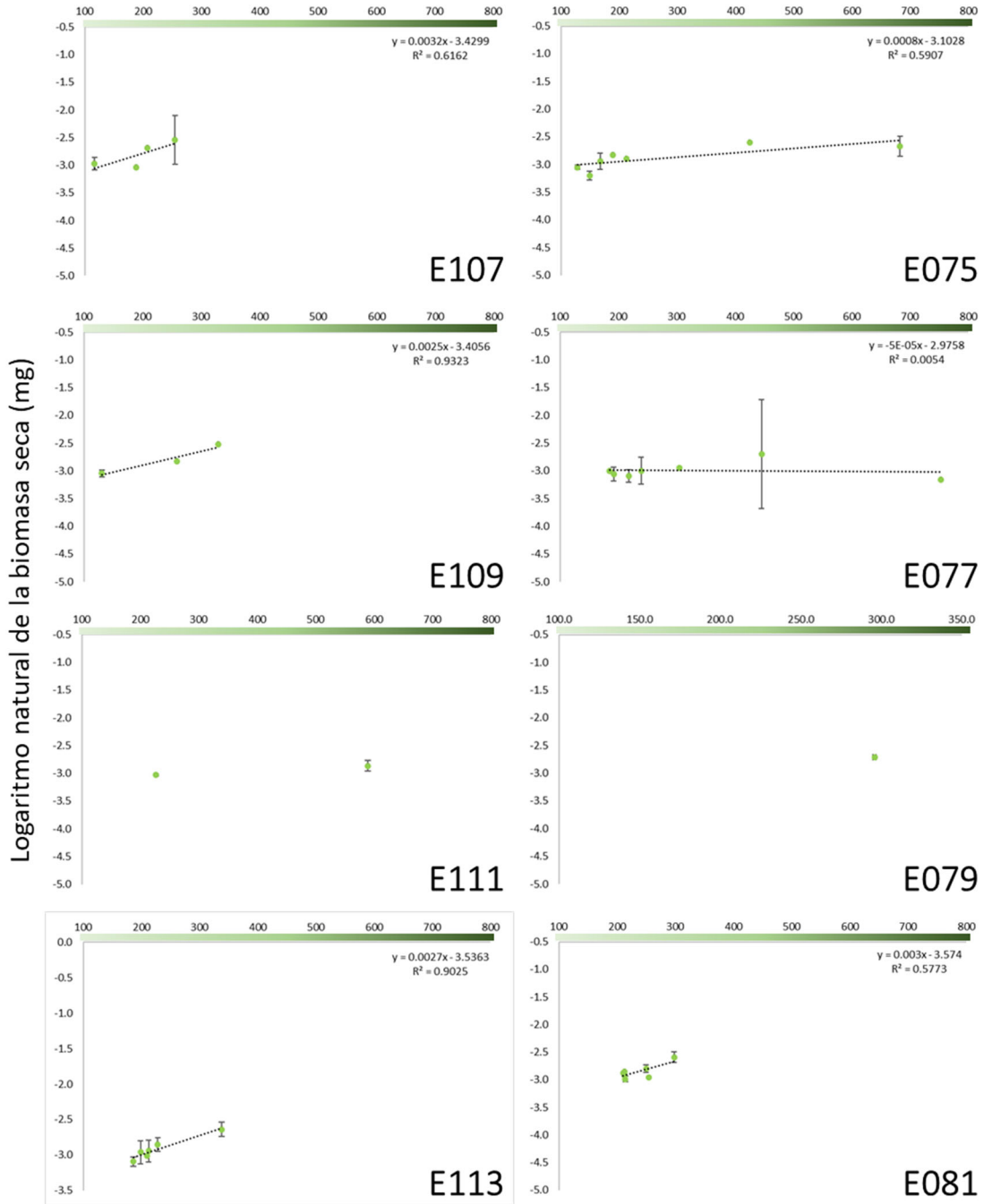
Subeucalanus subcrassus

Temperatura (°C)



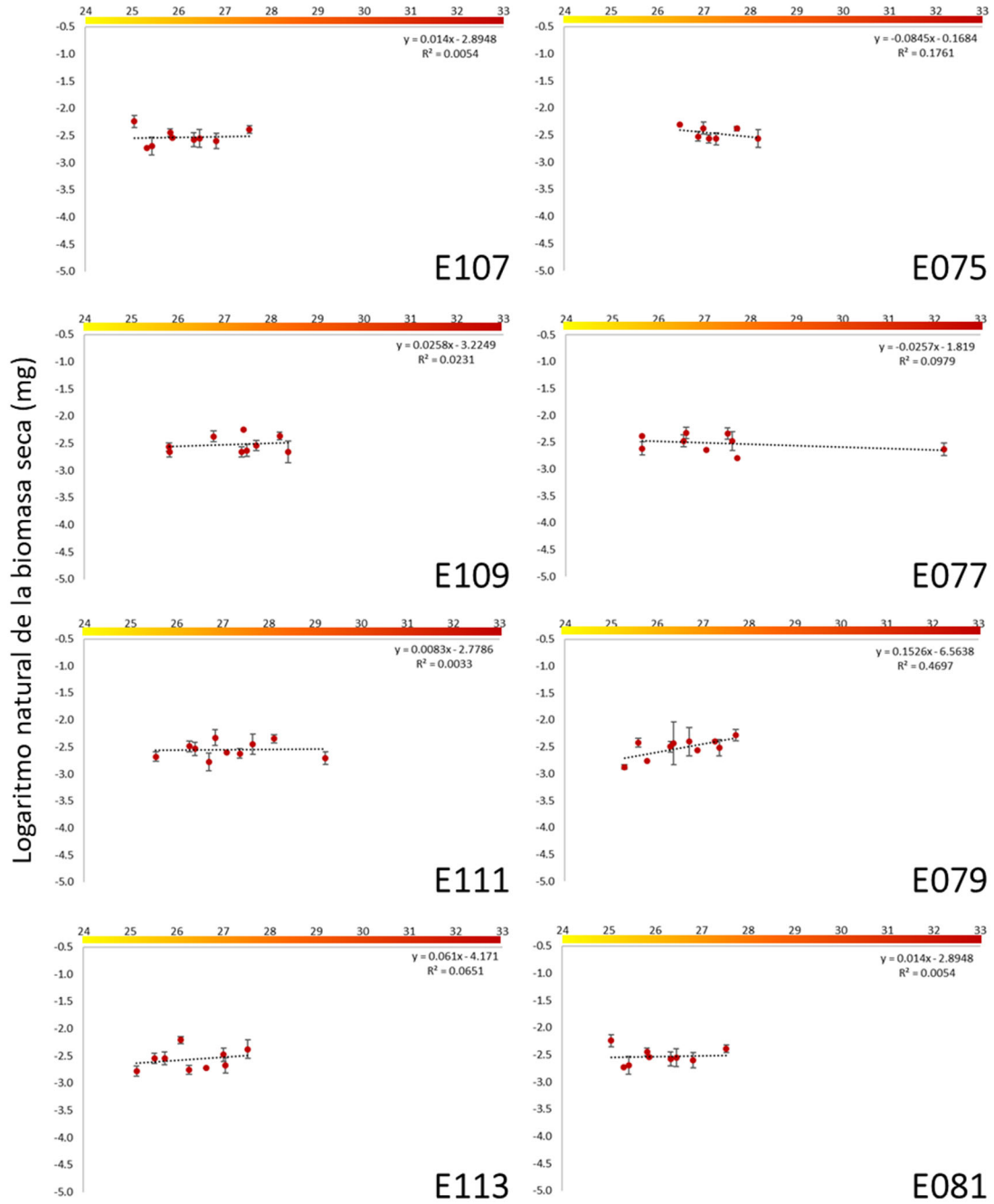
Subeucalanus subcrasus

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



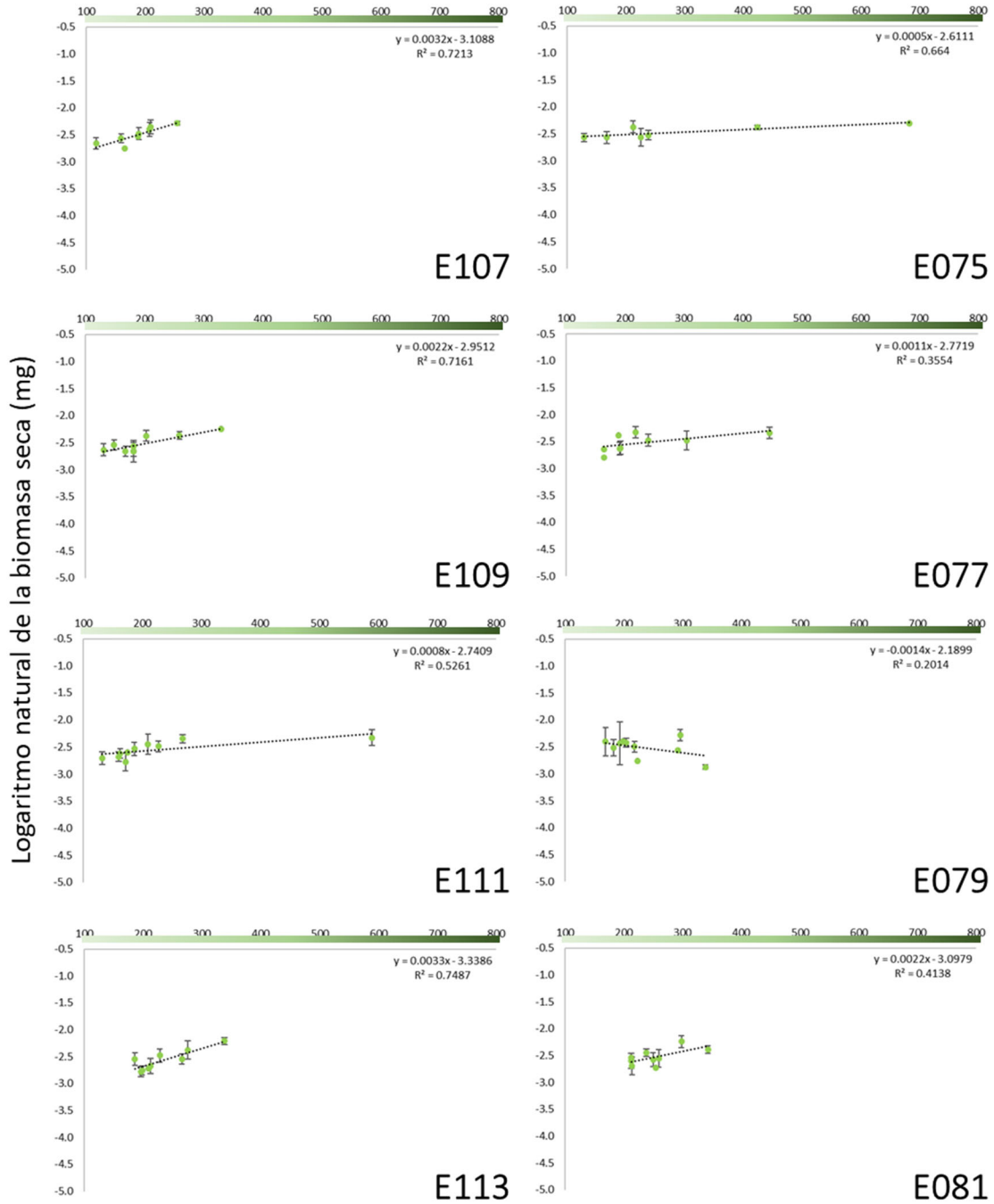
Subeucalanus subtenuis

Temperatura (°C)



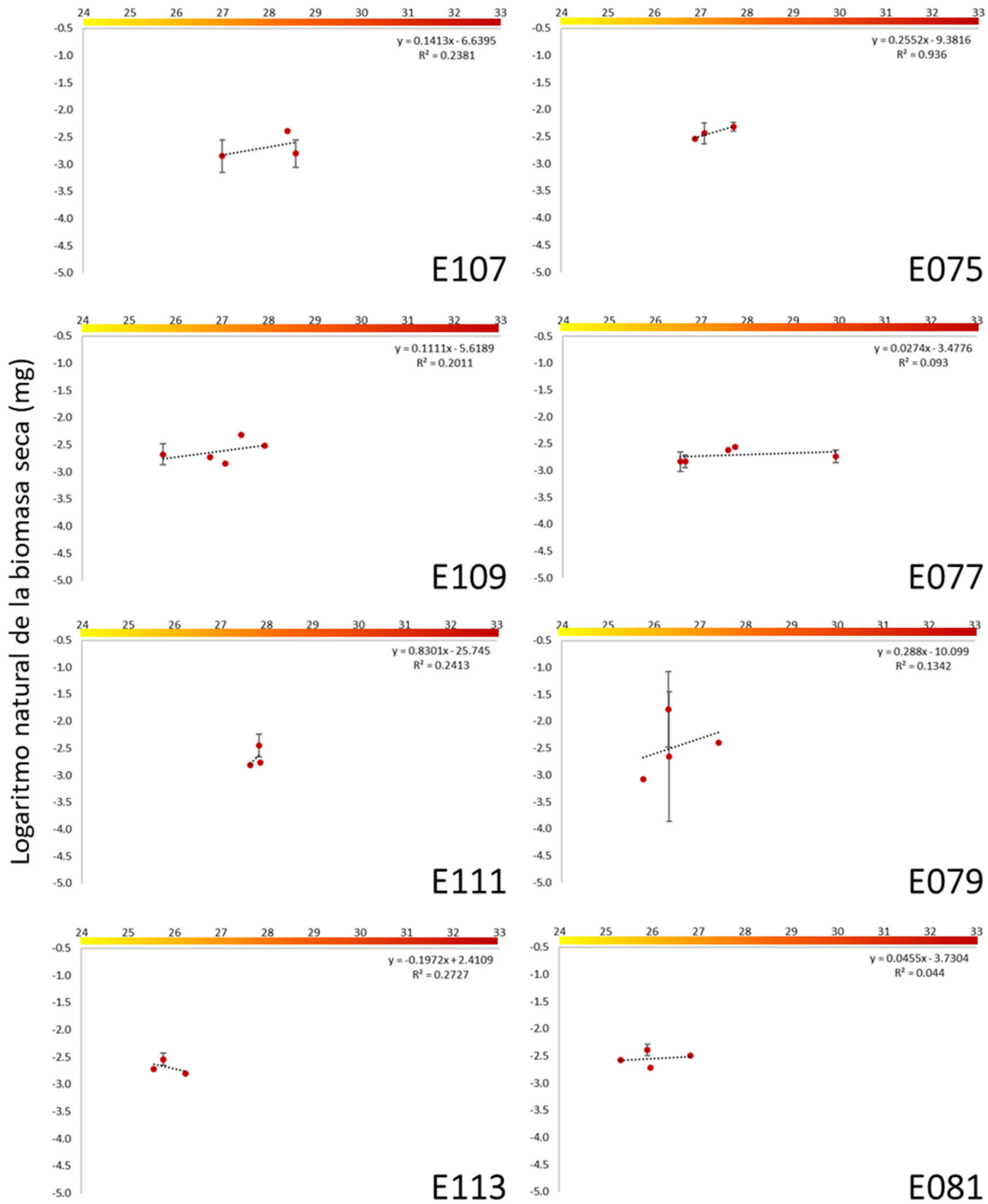
Subeucalanus subtenuis

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



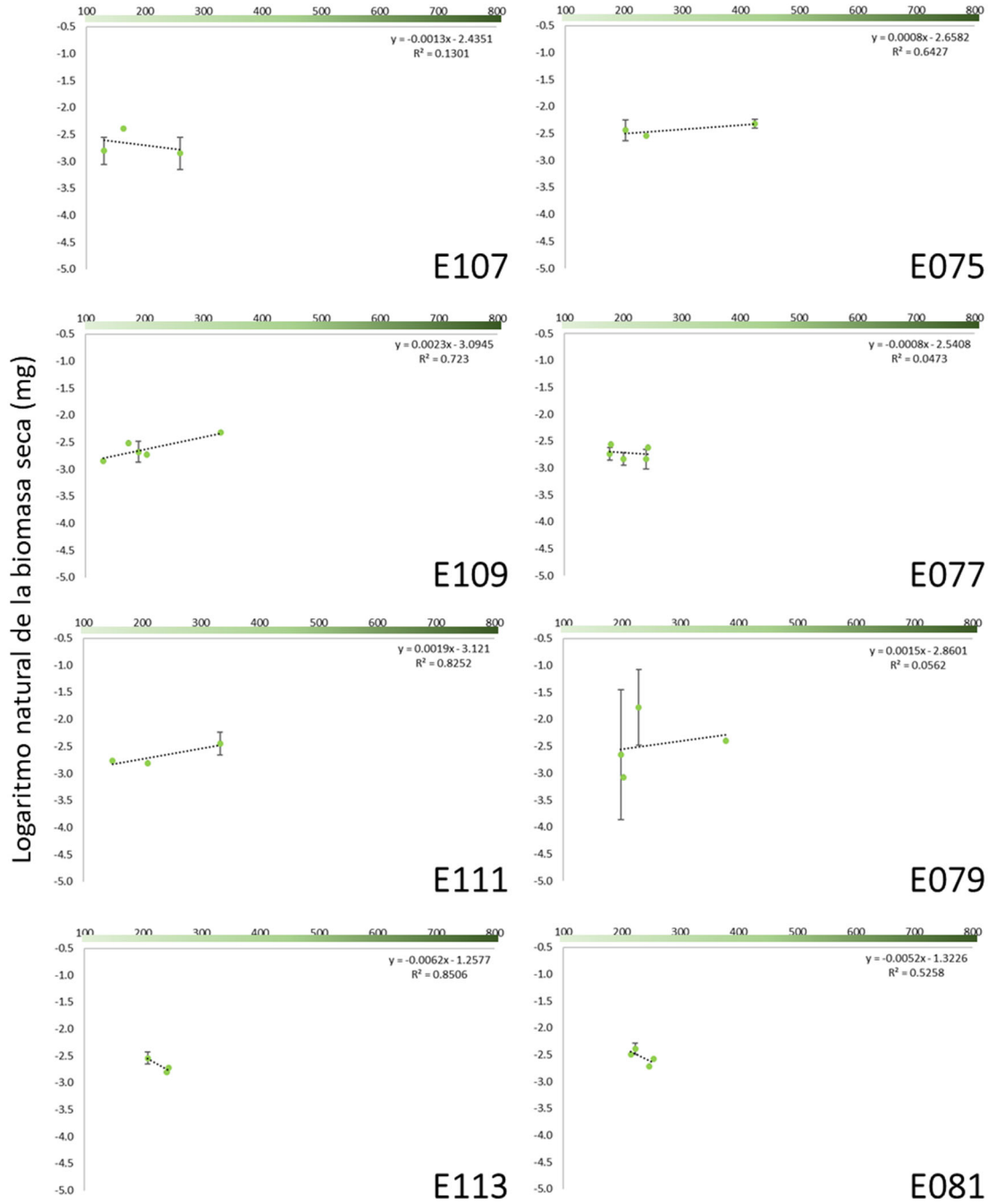
Rhincalanus rostrifrons

Temperatura (°C)



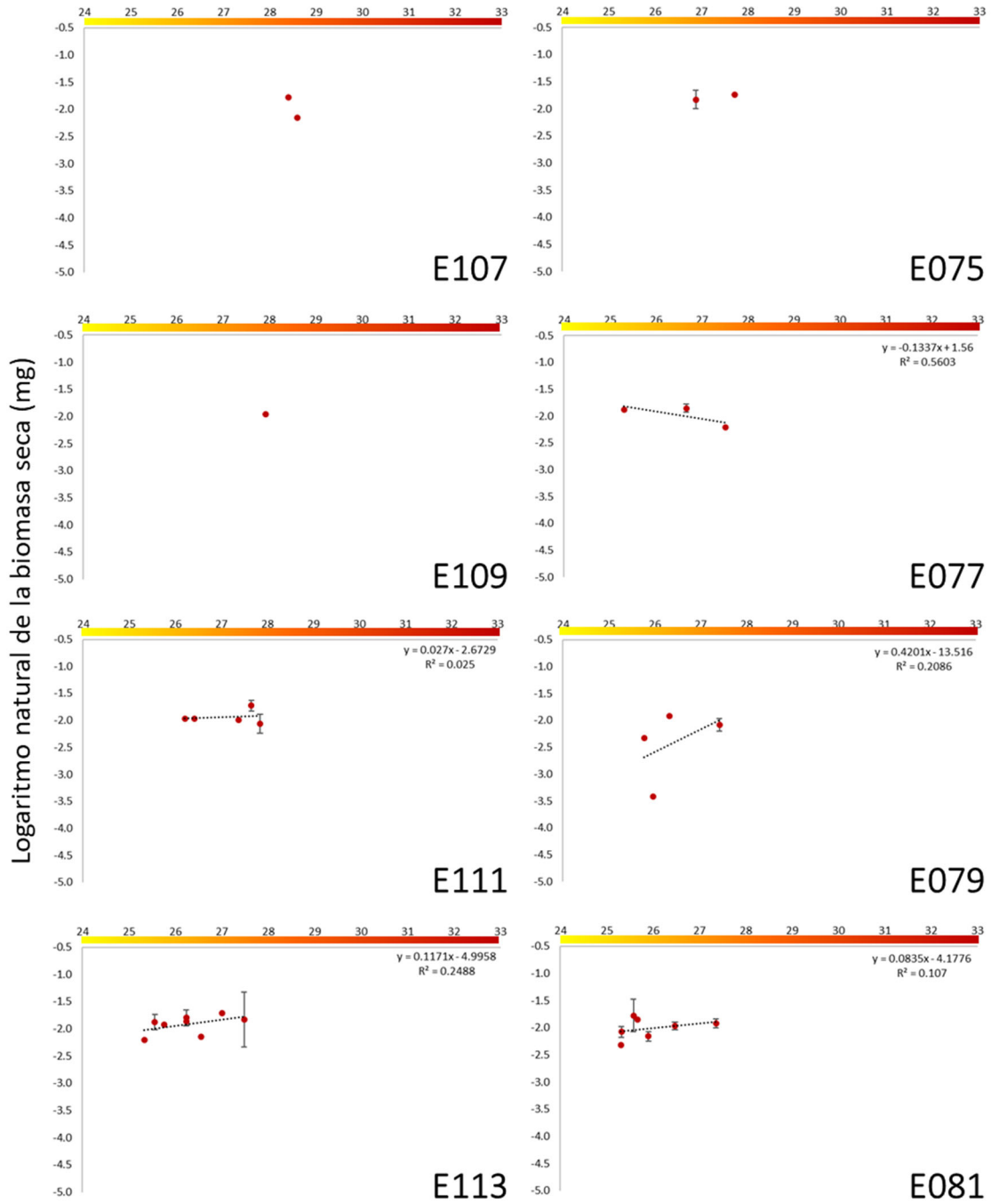
Rhincalanus rostrifrons

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



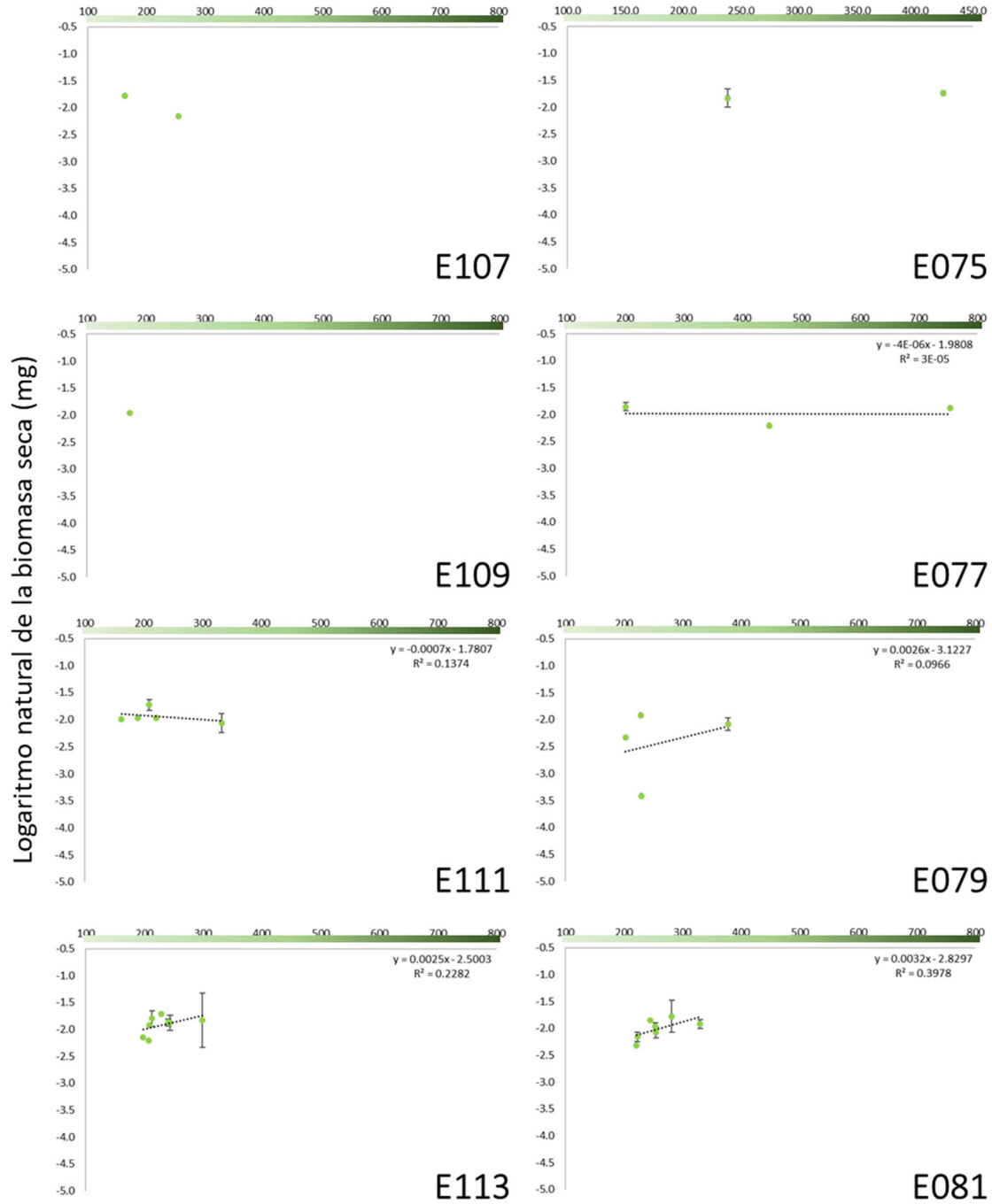
Rhincalanus nasutus

Temperatura (°C)



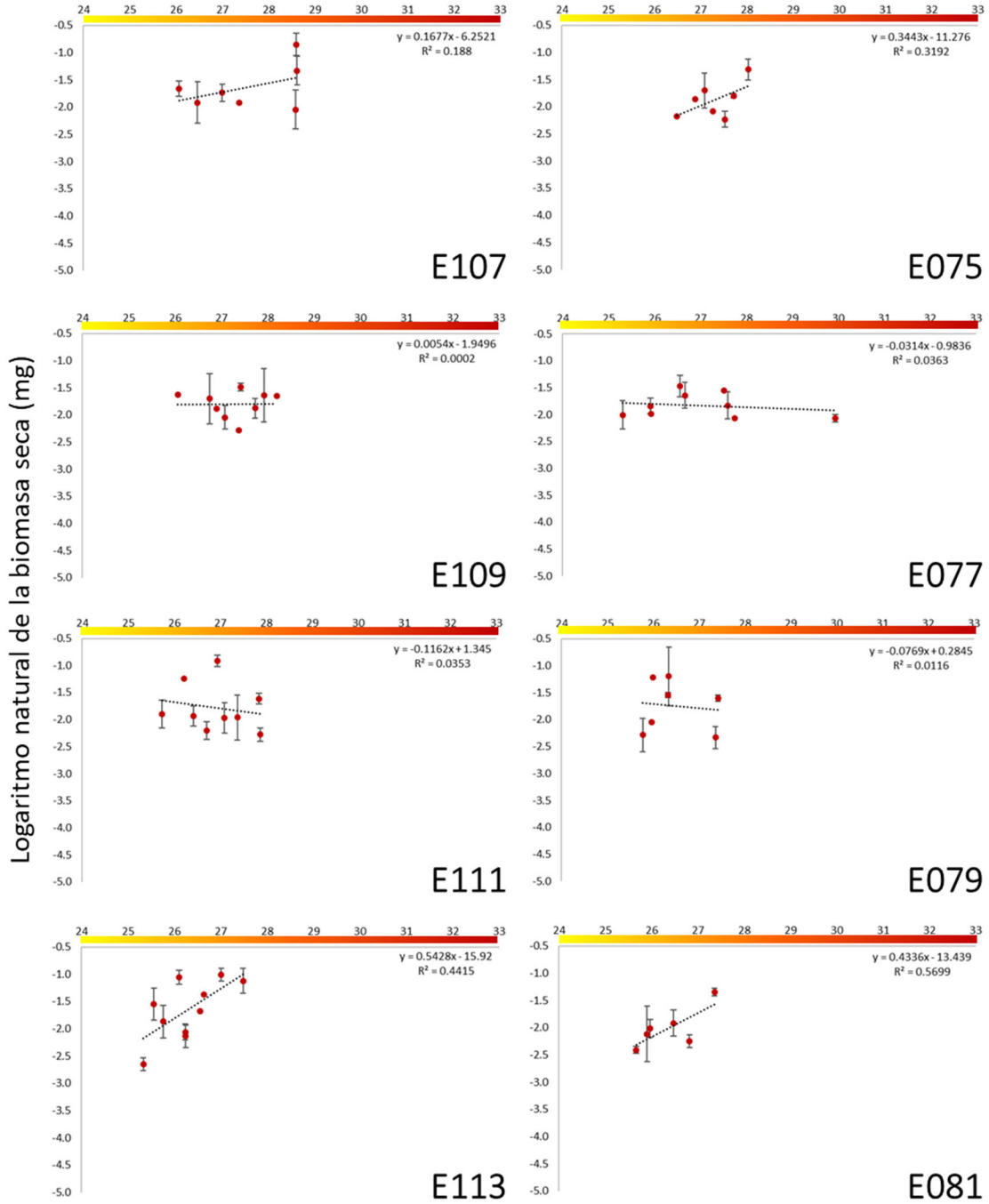
Rhincalanus nasutus

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



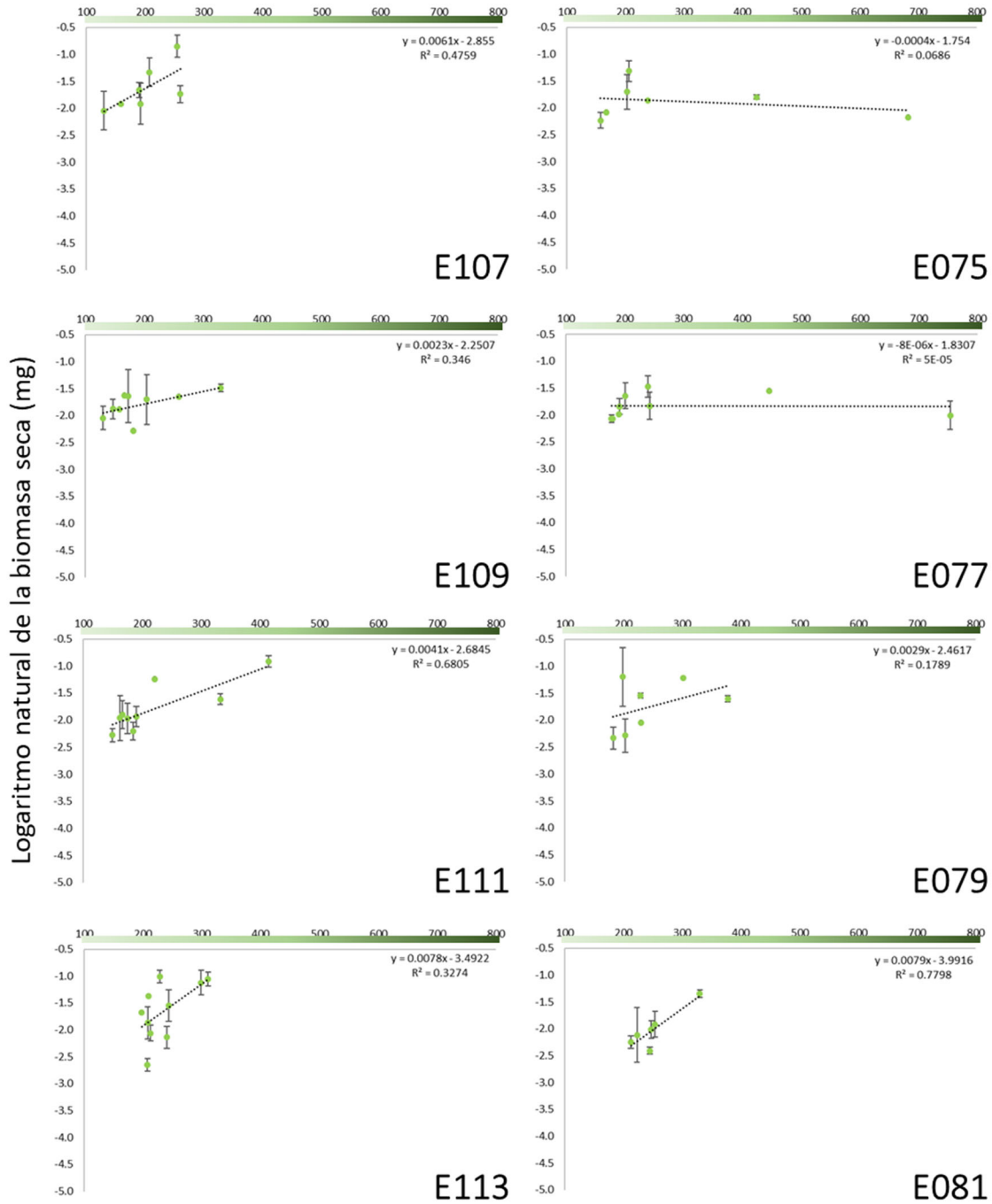
Pareucalanus attenuatus

Temperatura (°C)



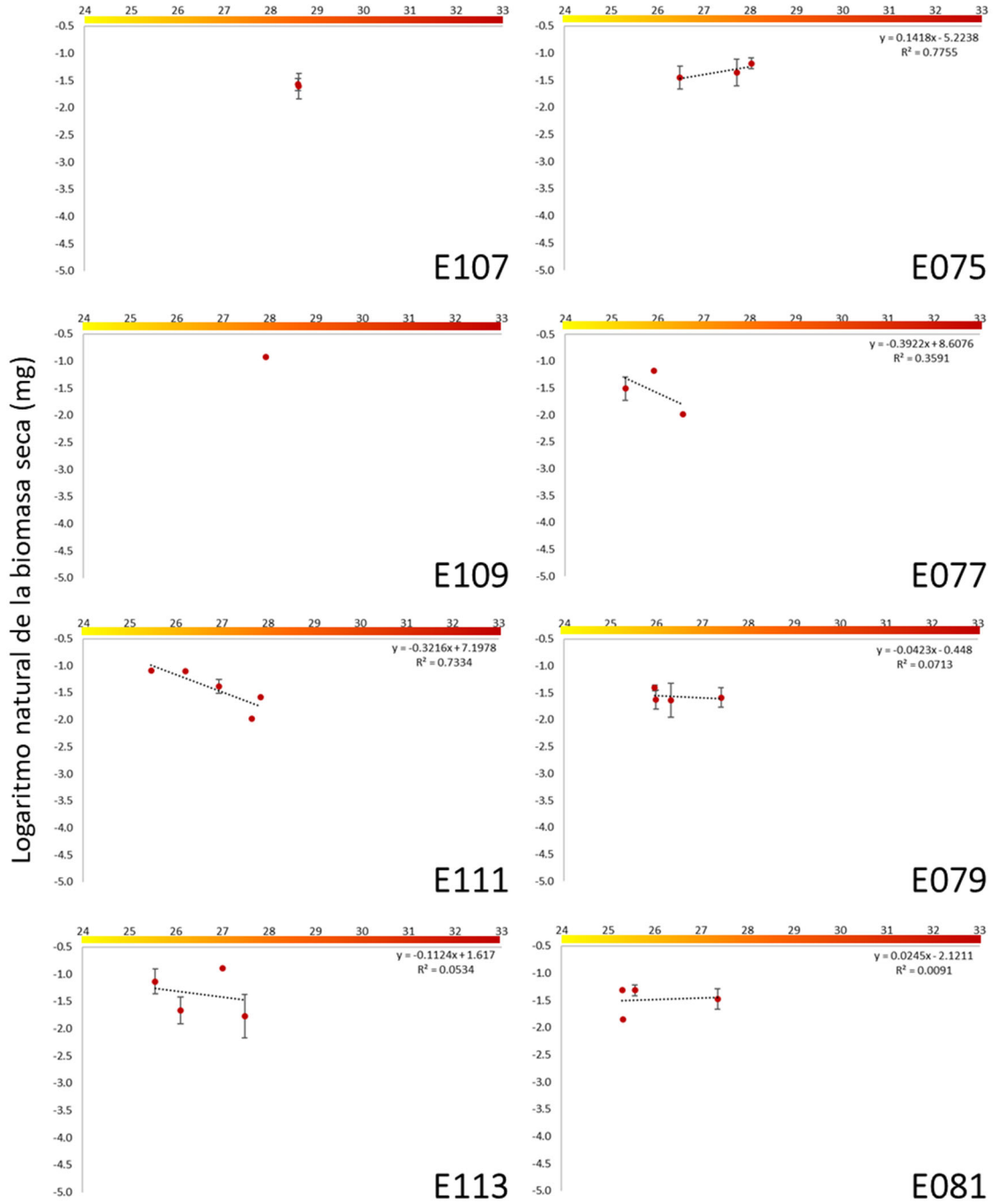
Pareucalanus attenuatus

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



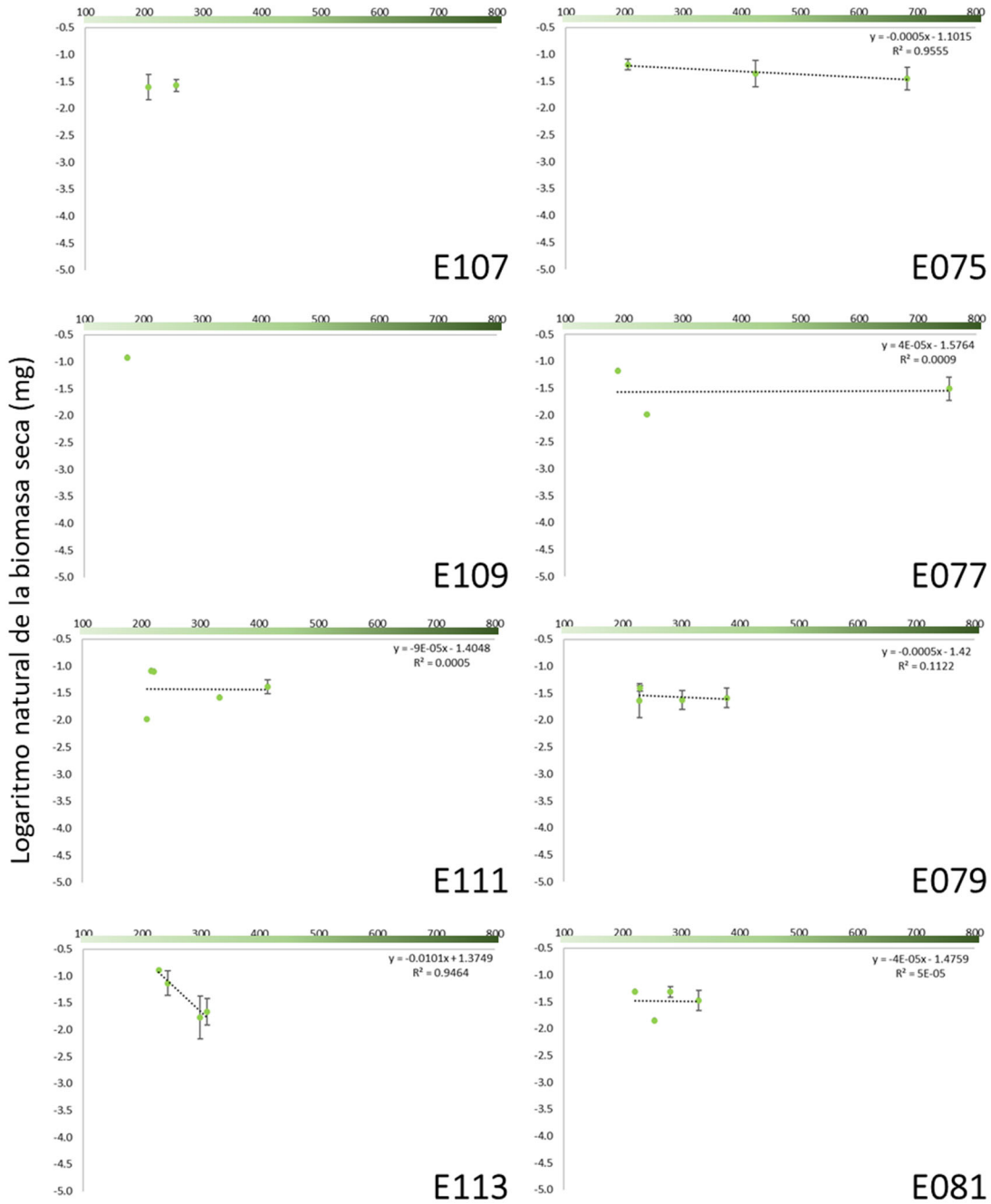
Eucalanus inermis

Temperatura (°C)



Eucalanus inermis

Concentración de clorofila- α ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)



Anexo G Valores de la relación entre las variables ambientales y el tamaño corporal de los copépodos de la superfamilia Eucalanoidea encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante el periodo 2004 y2012.

Tabla 1. Relación entre la concentración de clorofila y la biomasa seca. **N° p.:** número de periodos utilizados en la regresión lineal; **N:** número de organismos; **R. Chl.:** valores mínimos y máximos encontrados de concentración de clorofila dentro de la regresión lineal; **R. bs.:** valores mínimos y máximos encontrados de biomasa seca dentro de la regresión lineal; **p:** pendiente de la regresión lineal; **r²:** coeficiente de correlación de la regresión lineal; **I:** influencia de la concentración de clorofila sobre la biomasa seca; **%ΔBs:** porcentaje de cambio del tamaño corporal por cada 100 µg/m³ de clorofila.

Especie	Estación	N° p.	N	R.Chl. (µg/m ³)	R.bs. (mg)	p	r ²	I (%)	%ΔBs (%)
<i>Subeucalanus pileatus</i>	E075	8	45	128.8 - 682.8	0.016 - 0.031	0.0004	0.294	29.4%	3.64%
	E077	7	43	190.7 - 752.9	0.017 - 0.029	0.0003	0.933	93.3%	2.65%
	E079	11	68	161.5 - 339.0	0.012 - 0.036	0.0009	0.209	20.9%	8.51%
	E081	11	160	210.3 - 343.2	0.010 - 0.038	0.001	0.168	16.8%	12.62%
	E107	7	77	116.9 - 254.9	0.016 - 0.038	0.001	0.288	28.8%	9.50%
	E109	8	41	130.8 - 329.8	0.019 - 0.034	0.0002	0.012	1.2%	1.99%
	E111	9	76	132.0 - 589.2	0.013 - 0.032	0.0004	0.238	23.8%	3.69%
	E113	9	84	186.2 - 338.1	0.016 - 0.032	0.0003	0.046	4.6%	3.39%
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	E075	7	15	128.8 - 682.8	0.038 - 0.085	0.001	0.591	59.1%	7.85%
	E077	7	13	185.5 - 752.9	0.022 - 0.237	-0.0001	0.005	0.5%	-0.53%
	E081	7	11	210.3 - 298.0	0.049 - 0.080	0.003	0.577	57.7%	30.44%
	E107	4	10	116.9 - 254.9	0.047 - 0.191	0.00	0.616	61.6%	32.37%
	E109	3	10	130.8 - 329.8	0.041 - 0.080	0.003	0.932	93.2%	25.30%
	E113	6	16	186.2 - 338.1	0.043 - 0.077	0.003	0.903	90.3%	27.09%
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	E075	7	47	128.8 - 682.8	0.063 - 0.109	0.0005	0.664	66.4%	4.72%
	E077	9	124	164.3 - 445.5	0.055 - 0.119	0.001	0.355	35.5%	10.64%
	E079	10	118	169.0 - 339.0	0.022 - 0.409	-0.001	0.201	20.1%	-14.11%
	E081	9	64	212.7 - 343.2	0.056 - 0.133	0.002	0.414	41.4%	22.41%
	E107	8	58	116.9 - 254.9	0.055 - 0.119	0.003	0.721	72.1%	32.50%
	E109	9	99	130.8 - 329.8	0.058 - 0.113	0.002	0.716	71.6%	21.60%
	E111	10	122	132.0 - 589.2	0.052 - 0.122	0.001	0.526	52.6%	8.22%
	E113	9	203	186.2 - 338.1	0.054 - 0.118	0.003	0.749	74.9%	33.04%
<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	E075	3	9	202.9 - 424.2	0.070 - 0.124	0.001	0.643	64.3%	7.77%
	E077	5	12	177.5 - 242.3	0.048 - 0.077	-0.001	0.047	4.7%	-8.49%
	E079	4	10	198.7 - 377.5	0.021 - 0.287	0.002	0.056	5.6%	15.15%
	E081	4	6	215.7 - 254.9	0.066 - 0.103	-0.01	0.526	52.6%	-51.87%
	E107	3	10	130.1 - 259.9	0.037 - 0.091	-0.001	0.130	13.0%	-13.42%
	E109	5	7	130.3 - 329.8	0.057 - 0.098	0.002	0.723	72.3%	23.10%
	E111	3	4	149.6 - 332.4	0.060 - 0.100	0.002	0.825	82.5%	19.23%
	E113	3	5	208.1 - 243.8	0.060 - 0.085	-0.01	0.851	85.1%	-61.79%

Especie	Estación	N° p.	N	R.Chl. ($\mu\text{g}/\text{m}^3$)	R.bs. (mg)	p	r ²	I (%)	% Δ Bs (%)
<i>Rhincalanus nasutus</i>	E077	3	7	201.3 - 752.9	0.110 - 0.173	-0.000004	0.00003	0.003%	-0.04%
	E079	4	16	202.9 - 377.5	0.032 - 0.166	0.003	0.097	9.7%	26.42%
	E081	7	27	221.2 - 330.0	0.098 - 0.209	0.003	0.398	39.8%	31.74%
	E111	5	11	162.6 - 332.4	0.095 - 0.193	-0.001	0.137	13.7%	-7.20%
	E113	8	20	198.1 - 298.8	0.110 - 0.289	0.003	0.228	22.8%	25.35%
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	E075	7	12	157.7 - 682.8	0.097 - 0.306	-0.0004	0.069	6.9%	-4.33%
	E077	9	42	177.5 - 752.9	0.107 - 0.305	-0.00001	0.0001	0.005%	-0.08%
	E079	7	75	182.4 - 377.5	0.071 - 0.591	0.003	0.179	17.9%	29.03%
	E081	6	22	212.7 - 330.0	0.063 - 0.278	0.01	0.780	78.0%	79.12%
	E107	6	33	130.1 - 259.9	0.075 - 0.550	0.01	0.476	47.6%	61.34%
	E109	9	21	130.3 - 329.8	0.083 - 0.275	0.002	0.346	34.6%	23.15%
	E111	9	35	149.6 - 414.2	0.083 - 0.435	0.004	0.680	68.0%	40.82%
<i>Eucalanus inermis</i>	E113	10	44	198.1 - 310.7	0.059 - 0.468	0.01	0.327	32.7%	78.43%
	E075	3	12	206.2 - 682.8	0.181 - 0.325	-0.001	0.955	95.5%	-5.36%
	E077	3	8	189.9 - 752.9	0.136 - 0.311	0.00004	0.001	0.1%	0.38%
	E079	4	16	229.2 - 377.5	0.149 - 0.262	-0.0005	0.112	11.2%	-5.08%
	E081	4	12	221.2 - 330.0	0.157 - 0.301	-0.00004	0.00005	0.0047%	-0.38%
	E111	5	6	209.6 - 414.2	0.137 - 0.335	-0.00009	0.0005	0.05%	-0.87%
E113	4	13	228.2 - 310.7	0.128 - 0.436	-0.01	0.946	94.6%	-100.87%	

Tabla 2. Relación entre la temperatura superficial del mar y la biomasa seca. **N° p.**: número de periodos utilizados en la regresión lineal; **N**: número de organismos; **R.T.**: valores mínimos y máximos encontrados de temperatura dentro de la regresión lineal; **R.bs.**: valores mínimos y máximos encontrados de biomasa seca dentro de la regresión lineal; **p**: pendiente de la regresión lineal; **r²**: coeficiente de correlación de la regresión lineal; **I**: influencia de la temperatura sobre la biomasa seca; **% Δ Bs**: porcentaje de cambio del tamaño corporal por cada grado centígrado.

Especie	Estación	N° p.	N	R.T. (°C)	R.bs. (mg)	p	r ²	I (%)	% Δ Bs (%)
<i>Subeucalanus pileatus</i>	E075	8	45	26.4 - 28.0	0.016 - 0.031	-0.13	0.333	33.3%	-12.27%
	E077	7	43	25.3 - 32.2	0.017 - 0.029	-0.01	0.077	7.7%	-0.67%
	E079	11	68	25.3 - 27.7	0.012 - 0.036	-0.06	0.169	16.9%	-5.50%
	E081	11	160	25.1 - 27.5	0.010 - 0.038	0.005	0.001	0.1%	0.49%
	E107	7	77	26.0 - 29.6	0.016 - 0.038	-0.01	0.025	2.5%	-0.88%
	E109	8	41	25.8 - 28.4	0.019 - 0.034	0.04	0.066	6.6%	3.85%
	E111	9	76	25.5 - 29.2	0.013 - 0.032	-0.05	0.359	35.9%	-4.93%
	E113	9	84	25.1 - 27.5	0.016 - 0.032	-0.05	0.210	21.0%	-4.43%
<i>Subeucalanus subcrassus</i>	E075	7	15	26.4 - 28.0	0.038 - 0.085	-0.14	0.158	15.8%	-12.95%
	E077	7	13	25.3 - 27.6	0.022 - 0.237	0.11	0.500	50.0%	12.01%
	E081	7	11	25.0 - 26.8	0.049 - 0.080	-0.05	0.055	5.5%	-4.63%
	E107	4	10	26.2 - 29.6	0.047 - 0.191	0.06	0.146	14.6%	6.43%
	E109	3	10	27.4 - 28.2	0.041 - 0.080	-0.11	0.033	3.3%	-10.59%
	E113	6	16	25.7 - 27.0	0.043 - 0.077	0.03	0.007	0.7%	2.61%

Especie	Estación	N° p.	N	R.T. (°C)	R.bs. (mg)	p	r ²	I (%)	%ΔBs (%)
<i>Subeucalanus subtenuis</i>	E075	7	47	26.5 - 28.2	0.063 - 0.109	-0.08	0.176	17.6%	-8.11%
	E077	9	124	25.6 - 32.2	0.055 - 0.119	-0.03	0.098	9.8%	-2.54%
	E079	10	118	25.3 - 27.7	0.022 - 0.409	0.15	0.470	47.0%	16.48%
	E081	9	64	25.0 - 27.5	0.055 - 0.133	0.01	0.005	0.5%	1.41%
	E107	8	58	26.0 - 29.6	0.055 - 0.119	-0.01	0.012	1.2%	-1.35%
	E109	9	99	25.8 - 28.4	0.058 - 0.113	0.03	0.023	2.3%	2.61%
	E111	10	122	25.5 - 29.2	0.052 - 0.122	0.01	0.003	0.3%	0.83%
	E113	9	203	25.1 - 27.5	0.054 - 0.118	0.06	0.065	6.5%	6.29%
<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	E075	3	9	26.9 - 27.7	0.070 - 0.124	0.26	0.936	93.6%	29.07%
	E077	5	12	26.6 - 29.9	0.048 - 0.077	0.03	0.093	9.3%	2.78%
	E079	4	10	25.8 - 27.4	0.021 - 0.287	0.29	0.134	13.4%	33.37%
	E081	4	6	25.3 - 26.8	0.066 - 0.103	0.05	0.044	4.4%	4.66%
	E107	3	10	27.0 - 28.6	0.037 - 0.091	0.14	0.238	23.8%	15.18%
	E109	5	7	25.7 - 27.9	0.057 - 0.098	0.11	0.201	20.1%	11.75%
	E111	3	4	27.7 - 27.9	0.060 - 0.100	0.83	0.241	24.1%	129.36%
	E113	3	5	25.6 - 26.2	0.060 - 0.085	-0.20	0.273	27.3%	-17.90%
<i>Rhincalanus nasutus</i>	E077	3	7	25.3 - 27.5	0.110 - 0.173	-0.13	0.560	56.0%	-12.52%
	E079	4	16	25.8 - 27.4	0.033 - 0.166	0.42	0.209	20.9%	52.22%
	E081	7	27	25.3 - 27.4	0.098 - 0.209	0.08	0.107	10.7%	8.71%
	E111	5	11	26.2 - 27.9	0.095 - 0.193	0.0270	0.025	2.5%	2.74%
	E113	8	20	25.3 - 27.5	0.110 - 0.289	0.12	0.249	24.9%	12.43%
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	E075	7	12	26.5 - 28.0	0.097 - 0.306	0.34	0.319	31.9%	41.09%
	E077	9	42	25.3 - 29.9	0.108 - 0.305	-0.03	0.036	3.6%	-3.10%
	E079	7	75	25.8 - 27.4	0.071 - 0.591	-0.08	0.012	1.2%	-7.40%
	E081	6	22	25.7 - 27.4	0.063 - 0.278	0.43	0.570	57.0%	54.28%
	E107	6	33	26.1 - 28.6	0.075 - 0.550	0.17	0.188	18.8%	18.26%
	E109	9	21	26.1 - 28.2	0.083 - 0.275	0.01	0.0002	0.0%	0.55%
	E111	9	35	25.7 - 27.9	0.083 - 0.435	-0.12	0.035	3.5%	-10.97%
	E113	10	44	25.3 - 27.5	0.059 - 0.468	0.54	0.442	44.2%	72.08%
<i>Eucalanus inermis</i>	E075	3	12	26.5 - 28.0	0.181 - 0.325	0.14	0.776	77.6%	15.24%
	E077	3	8	25.3 - 26.6	0.136 - 0.311	-0.39	0.359	35.9%	-32.44%
	E079	4	16	26.0 - 27.4	0.149 - 0.262	-0.04	0.071	7.1%	-4.14%
	E081	4	12	25.3 - 27.4	0.157 - 0.301	0.02	0.009	0.9%	2.48%
	E111	5	6	25.5 - 27.9	0.137 - 0.335	-0.32	0.733	73.3%	-27.50%
	E113	4	13	25.6 - 27.5	0.128 - 0.436	-0.11	0.053	5.3%	-10.63%

Anexo H Análisis de la distancia de Cook a las regresiones que presentaron cinco o más momentos de muestreo. **Valores en negrita:** puntos que influyeron en las regresiones; *: significancia estadística (Prueba T) por debajo de 0.05; ** significancia estadística (Prueba T) por debajo de 0.1; I: influencia de la variable ambiental sobre la biomasa seca de los copépodos; **%ΔBs:** porcentaje de cambio de la biomasa seca por cada unidad de las variables ambientales (Temperatura: °C; Concentración de clorofila: 100 µg/m³); **S.C.:** valores obtenidos sin eliminación de ningún punto influyente; **C.C.:** valores obtenidos con la eliminación de los puntos influyentes.

Variable ambiental	Especie	Estación	Momentos de muestreo (Valores de la distancia de Cook)										I (%)		%ΔBs		
			2004-II	2006-II	2007-I	2007-II	2008-I	2008-II	2009-I	2009-II	2010-II	2011-II	2012-II	S.C.	C.C.	S.C.	C.C.
Clorofila	<i>Subeucalanus pileatus</i>	E075	0.01			0.02	0.03	0.24	0.76	0.09		0.29**	0.02	29.4	56.2	3.6	4.0
		E077	0.18		0.07	0.01	0.24			8.05*		0.15	0.02	93.3		2.7	
		E079	0.11	0.00	0.04	0.01	0.18	0.29	0.10	0.01	0.00	0.18**	0.24	20.9		8.5	
		E081	0.00	0.00	0.20**	0.00	1.00*	0.22	0.19	0.01	0.00	0.03	0.01	16.8	27.8	12.6	25.0
		E107	0.00				0.00		0.01	0.61*	0.04	0.01	1.37	28.8	80.6	9.5	6.0
		E109	0.04	0.27*	0.14		0.06		1.54	0.05	0.00		0.05	1.2	11.7	2.0	-10.0
		E111	0.12		0.01	0.02	0.05		0.62	0.02	0.14	0.01	0.32**	23.8		3.7	
		E113	0.21		0.01	0.14	0.14	0.37*	0.00	0.03		0.01	0.04	4.6		3.4	
	<i>Subeucalanus subcrassus</i>	E075	0.01				0.26	0.01	5.05**	0.37**		0.10	0.02	59.1	74.8	7.9	16.0
		E077	0.06	0.00	0.01	0.00	0.52*		11.62*			0.04		0.5	89.0	-0.5	14.0
		E081	0.10					0.00	3.12	0.00	0.44*	0.08	0.08	57.7	86.6	30.4	36.1
		E113	0.34		0.17			0.09	16.89	0.10			0.02	90.3		27.1	
	<i>Subeucalanus subtenis</i>	E075	0.45*		0.08	0.02	0.03	0.05	0.62				0.02	66.4	94.5	4.7	5.0
		E077	0.18**		0.01	0.01	0.81	0.02			0.30**	0.17	0.01	35.5	49.9	10.6	11.0
E079		0.00	0.02	0.01	0.00	0.77*	0.00	1.43*	0.03	0.15	0.01		20.1	59.9	-14.1	-24.0	
E081		0.07		0.01	0.07	0.57	0.01	0.50**	0.01	0.18**		0.06	41.4	54.9	22.4	23.0	
E107		0.08				0.00	0.01	0.02	0.50*	0.00	0.01	0.88	72.1	92.7	32.5	28.0	
E109		0.17**	0.10	0.10		0.02		0.03	0.15	0.00	0.06	0.05	71.6	80.3	21.6	21.0	
E111		0.02	0.00	0.07	0.02	0.17**	0.19**	32.71*	0.00		0.04	0.05	52.6	78.7	8.2	29.0	
E113		0.59*		0.08	0.08	0.04	0.06	0.05	0.06		0.10	0.01	74.9	89.1	33.0	39.1	
<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	E077	0.13		0.82	0.32					0.50		0.08	4.7	46.9	-8.5	-30.0	
	E109	0.12		0.44*				0.18		0.01		0.15	72.3	96.8	23.1	26.0	

Variable ambiental	Especie	Estación	Momentos de muestreo (Valores de la distancia de Cook)										I (%)		%ΔBs			
			2004-II	2006-II	2007-I	2007-II	2008-I	2008-II	2009-I	2009-II	2010-II	2011-II	2012-II	S.C.	C.C.	S.C.	C.C.	
Temperatura	<i>Rhincalanus nasutus</i>	E081	0.02				3.84**	0.01	0.16		0.01	0.47	0.18	39.8	70.5	31.7	75.3	
		E111	0.03		0.39*	0.01	4.43				0.27			13.7	74.6	-7.2	-5.0	
		E113	0.19	0.02	0.14	0.00	2.13	0.00				0.30	0.12	22.8	35.8	25.4	61.2	
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	E075	0.02		0.33**	0.00	0.03	0.11	1.60				0.29	6.9	25.3	-4.3	-8.0	
		E077	0.06		0.00	0.17	0.20		7.44**	0.11	0.04	0.00	0.10	0.0	37.6	-0.1	16.0	
		E079	0.38**			0.03	1.32		0.13	0.20	0.03	0.13		17.9	49.1	29.0	43.1	
		E081	0.10			0.00	1.90	0.02		0.05			0.41*	78.0	99.3	79.1	75.3	
		E107	1.26*				0.87**	0.00	0.06		0.00	0.05	0.00	47.6	84.1	61.3	98.5	
		E109	0.33*	0.01	0.08		0.00	0.00	0.00	0.00		0.11	0.04	34.6	61.3	23.2	21.0	
		E111	0.00	0.00		0.28*	0.33	0.09	0.28	0.01		0.02	0.08	68.0	85.7	40.8	41.1	
	E113	0.05	0.00	0.15	0.00	0.00	0.08	0.00	0.11		0.31**	0.02	32.7		78.4			
	<i>Eucalanus inermis</i>	E111			0.69*	0.17	0.03		0.12		0.20			0.0	57.2	-0.9	-19.0	
	Temperatura	<i>Subeucalanus pileatus</i>	E075	0.04			0.00	0.74*	0.23	0.03	0.03		0.15	0.00	33.3	70.0	-12.3	-18.2
			E077	0.09		0.00	0.02	0.07		0.54**			0.23	0.00	7.7		-0.7	
			E079	0.12	0.02	0.11	0.01	0.05	0.19**	0.13	0.02	0.04	0.17	0.01	16.9	19.5	-5.5	-4.8
E081			0.00	0.00	0.22**	0.00	0.03	0.20*	0.43	0.00	0.00	0.10	0.03	0.1	8.1	0.5	4.6	
E107			0.00				0.12		0.06	0.39*	0.07	0.00	0.00	2.5	4.5	-0.9	-0.4	
E109			0.05	0.25*	0.33		0.13		0.06	0.01	0.89		0.01	6.6	14.2	3.9	3.8	
E111			0.05		0.03	0.12	0.00		0.12	0.01	0.09	0.61**	0.78	35.9	62.7	-4.9	-7.0	
E113			0.04		0.09	0.16	0.01	0.30*	0.01	0.03		0.20	0.03	21.0	47.8	-4.4	-4.6	
<i>Subeucalanus subcrassus</i>		E075	0.00				0.91*	0.00	0.14	0.89		0.03	0.06	15.8	81.5	-13.0	-24.3	
		E077	0.06	0.17	0.10	0.00	0.85*		0.00			0.08		50.0	69.3	12.0	6.9	
		E081	0.00					0.10	0.91*	0.01	0.12	0.02	0.14	5.5	14.2	-4.6	4.1	
		E113	1.07		0.04			0.01	0.68*	0.05			0.03	0.7	68.5	2.6	14.3	
<i>Subeucalanus subtenuis</i>		E075	0.06		0.03	0.11	0.34	0.07	0.58				0.10	17.6	41.1	-8.1	-12.3	
		E077	0.10		0.01	0.00	0.09	0.05		0.20**	0.05	0.12	0.24	9.8	12.9	-2.5	-2.2	
		E079	0.04	0.00	0.05	0.01	0.06	0.02	0.66	0.16	0.14	0.62*		47.0	70.9	16.5	22.4	
	E081	0.00		0.00	0.02	0.69	0.01	1.21*	0.05	0.24		0.14	0.5	47.6	1.4	11.0		

Variable ambiental	Especie	Estación	Momentos de muestreo (Valores de la distancia de Cook)										I (%)		%ΔBs		
			2004-II	2006-II	2007-I	2007-II	2008-I	2008-II	2009-I	2009-II	2010-II	2011-II	2012-II	S.C.	C.C.	S.C.	C.C.
		E107	0.07				0.29	0.01	0.08	0.20	0.00	0.03	0.45	1.2	11.9	-1.3	-3.7
		E109	0.09	0.06	0.34		0.15		0.20**	0.00	0.00	0.19	0.04	2.3	13.9	2.6	7.0
		E111	0.00	0.01	0.03	0.03	0.24	0.14	0.14	0.01		0.22	1.62	0.3	22.6	0.8	9.6
		E113	0.01		0.01	0.03	0.18	0.06	0.29*	0.07		0.27	0.11	6.5	22.9	6.3	8.5
	<i>Rhincalanus rostrifrons</i>	E077	0.16		0.09	0.20					0.20		10.53*	9.3	99.3	2.8	25.5
		E109	0.03		0.00				0.35		1.12		0.21	20.1	35.8	11.8	31.8
	<i>Rhincalanus nasutus</i>	E081	0.05				0.10	0.00	0.25		0.00	0.44	0.10	10.7	29.7	8.7	12.7
		E111	0.00		0.76*	0.00	0.69			0.03				2.5	77.8	2.7	-4.9
		E113	0.25**	0.02	0.15	0.15	0.12	0.01				0.56	0.05	24.9	47.8	12.4	15.0
	<i>Pareucalanus attenuatus</i>	E075	0.09		1.03	0.06	0.01	0.05	0.00				0.30**	31.9	60.2	41.1	52.6
		E077	0.04		0.00	0.17	0.13		0.29	0.08	0.10	0.00	1.15	3.6	14.7	-3.1	-6.6
		E079	0.11			0.01	0.16		0.16	0.73	0.08	0.44		1.2	18.4	-7.4	-25.7
		E081	0.03			0.08	1.90	0.00		0.64*			0.08	57.0	94.5	54.3	75.8
		E107	0.00				0.69*	0.04	0.03		0.21	0.02	0.63**	18.8	47.6	18.3	34.2
		E109	0.24*	0.02	0.07		0.13	0.01	0.10	0.01		0.56	0.07	0.0	7.6	0.5	15.0
		E111	0.01	0.02		0.18	0.12	0.07	0.24*	0.01		0.21	0.25	3.5	8.4	-11.0	-11.6
		E113	0.01	0.00	0.07	0.28	0.06	0.07	0.18**	0.00		0.49	0.05	44.2	59.0	72.1	78.8
	<i>Eucalanus inermis</i>	E111			0.82*	0.10	0.49		0.02		0.58		73.3	91.9	-27.5	-20.1	

Anexo I Densidad poblacional (ind/100 m³) de los poliquetos holoplanctónicos encontrados en la provincia oceánica de la cuenca del Pacífico de Colombia durante la variabilidad climática del al 2004 al 2012.

FAMILIA	ESPECIE	PERIODO	SECTOR								
			NORTE			CENTRAL			SUR		
			E075	E107	E109	E077	E079	E111	E081	E113	
Alciopidae	<i>Alciopina parasitica</i>	2007-I			5.5						
		2008-I	1.9				1.6			1.8	
		2008-II	3.3								
		2009-I			3.3						
		2011-II					7.1				
	<i>Krohnia lepidota</i>	2007-II				1.2					
		2008-I								7.2	
	<i>Plotohormis alata</i>	2006-II								30.3	
		2008-I		3.1	2.7						
		2010-II							1.2		
		2012-II			5.6	5.9					
	<i>Plotohormis capitata</i>	2004-II							17.4	22.0	22.4
		2007-I							4.0		
		2007-II				1.2			1.6		
		2008-I	5.8	6.2			1.6		7.2	7.2	
		2008-II					2.7	4.4			
		2009-I	14.2		6.7	6.4		4.9	2.7	22.3	
		2009-II				9.8		6.3			
		2010-II								3.7	
		2011-II		7.0			14.2	15.1	13.2		
2012-II		9.6	24.7	5.6							
<i>Rhynchonereella gracilis</i>	2007-I			5.5		7.4					
	2008-I			2.7		1.6			1.8		
	2008-II	3.3									
	2009-I		5.1		2.1	4.0	4.9				
	2009-II										
<i>Rhynchonereella moebii</i>	2011-II					14.2					
	2007-I		17.4								
<i>Rhynchonereella petersii</i>	2007-II				1.2						
	2004-II					13.5					
	2007-I						4.0				
	2007-II				2.5	1.8		6.8	2.8		
	2008-I			2.7							
	2008-II					2.7			3.5		
	2009-I								22.3		
	2009-II					4.6					
2011-II			5.4					13.3			

FAMILIA	ESPECIE	PERIODO	SECTOR							
			NORTE			CENTRAL			SUR	
			E075	E107	E109	E077	E079	E111	E081	E113
Lopadorrhynchidae	<i>Lopadorrhynchus brevis</i>	2004-II	18.9							67.3
		2006-II					22.1		14.1	
		2007-II								2.8
		2009-II								
		2010-II	1.2						0.6	
		2011-II		3.5					3.0	
		2012-II		9.9	16.8		6.0	18.8	1.7	2.2
		2004-II	56.7	28.5			13.5			22.4
	2007-I		8.7							
	2007-II				2.5	5.5	4.9		2.8	
	2008-I					1.6				
	2008-II	13.2	6.7			8.0		25.6	3.5	
	2009-I							2.7		
	2009-II	13.0			4.9	9.3				
	2010-II		0.6			0.6		3.7		
	2011-II			5.4			21.2	1.9		
	2012-II	9.6			5.9		6.3	8.4	2.2	
	<i>Lopadorrhynchus krohnii</i>	2004-II	37.8							
		2006-II			16.0					
		2008-II		6.7	3.9					
		2012-II			5.6					
<i>Maupasias gracilis</i>	2004-II	18.9								
	2008-I							7.2		
<i>Pedinosoma curtum</i>	2008-II					2.7				
	2011-II			5.4						
	2012-II					11.8				
	2006-II					21.8				
<i>Pelagobia longicirrata</i>	2007-I	5.9				36.9		27.6	5.1	
	2007-II						1.6	13.7	2.8	
	2008-I		12.5	8.1	9.6	6.6		14.5	12.6	
	2008-II	3.3		7.8	3.5	2.7			10.6	
	2009-I	3.5	1.7		17.2	12.0	14.6			
	2009-II				4.9	4.6	6.3		5.5	
	2010-II		0.6			1.2	0.6	0.6		
	2011-II			10.8		7.1			13.3	
	2012-II		9.9		5.9	11.9			2.2	
	Iospilidae	<i>Phalacrophorus pictus</i>	2007-II				1.8			

Anexo J Clasificación por tamaño de clases para los ensamblajes de zooplancton. La distribución se realizó a partir del tamaño del organismo más pequeño. El ancho de cada clase corresponde al valor superior de la clase anterior multiplicado el logaritmo de dicho valor más 0.5 unidades.

Nombre	Valores transformados (Log_2)		Valores normales (mm^3)		
	Límite inferior	Límite superior	Límite inferior	Límite superior	Ancho de la clase (mm^3)
Clase 1	-5.686	-5.186	0.0194	0.027	0.008
Clase 2	-5.185	-4.686	0.028	0.039	0.010
Clase 3	-4.685	-4.186	0.040	0.055	0.015
Clase 4	-4.185	-3.686	0.056	0.078	0.022
Clase 5	-3.685	-3.186	0.079	0.110	0.031
Clase 6	-3.185	-2.686	0.111	0.155	0.045
Clase 7	-2.685	-2.186	0.156	0.220	0.063
Clase 8	-2.185	-1.686	0.221	0.311	0.090
Clase 9	-1.685	-1.186	0.312	0.439	0.128
Clase 10	-1.185	-0.686	0.440	0.622	0.181
Clase 11	-0.685	-0.186	0.623	0.879	0.256
Clase 12	-0.185	0.314	0.880	1.243	0.363
Clase 13	0.315	0.814	1.244	1.758	0.514
Clase 14	0.815	1.314	1.759	2.486	0.727
Clase 15	1.315	1.814	2.487	3.516	1.029
Clase 16	1.815	2.314	3.517	4.972	1.455
Clase 17	2.315	2.814	4.973	7.032	2.058
Clase 18	2.815	3.314	7.033	9.944	2.912
Clase 19	3.315	3.814	9.945	14.063	4.118
Clase 20	3.815	4.314	14.064	19.888	5.824
Clase 21	4.315	4.814	19.889	28.126	8.237

Anexo K Atributos ecológicos obtenidos a partir del espectro de tamaño. La constante c y el coeficiente de correlación provienen de la regresión de la función de Pareto tipo I. La pendiente es la multiplicación de la constante c por -1 . La diversidad y la equitatividad están basadas en los índices de Shannon-Weiner y Pielou respectivamente.

ID. de la estación	Estación	Periodo	Abundancia (ind/m ³)	Constante c	Coefficiente de correlación	Pendiente	Diversidad	Equitatividad	Nivel trófico
E075.1.7	E075	2007-I	105.61	0.83	0.99	-0.83	1.80	0.79	-2.92
E077.1.7	E077	2007-I	59.47	0.50	0.98	-0.50	2.24	0.94	-4.83
E079.1.7	E079	2007-I	39.11	0.45	1.00	-0.45	2.52	0.77	-5.37
E081.1.7	E081	2007-I	129.95	0.91	0.98	-0.91	1.51	0.85	-2.68
E107.1.7	E107	2007-I	75.21	0.83	0.99	-0.83	1.70	0.88	-2.94
E109.1.7	E109	2007-I	158.43	0.88	1.00	-0.88	1.75	0.82	-2.75
E111.1.7	E111	2007-I	31.06	0.75	0.99	-0.75	1.86	0.88	-3.22
E113.1.7	E113	2007-I	77.04	0.63	0.99	-0.63	2.06	0.90	-3.85
E075.2.7	E075	2007-II	57.07	0.93	0.99	-0.93	1.65	0.78	-2.60
E077.2.7	E077	2007-II	48.73	0.69	0.99	-0.69	1.95	0.88	-3.50
E079.2.7	E079	2007-II	62.24	0.93	0.99	-0.93	1.69	0.76	-2.61
E081.2.7	E081	2007-II	46.19	0.94	0.99	-0.94	1.52	0.81	-2.60
E111.2.7	E111	2007-II	112.87	0.81	0.98	-0.81	1.71	0.81	-2.98
E113.2.7	E113	2007-II	63.92	0.99	0.97	-0.99	1.34	0.84	-2.45
E075.1.8	E075	2008-I	52.74	0.83	0.99	-0.83	1.72	0.82	-2.91
E077.1.8	E077	2008-I	70.37	0.91	0.99	-0.91	1.65	0.82	-2.66
E079.1.8	E079	2008-I	75.54	1.18	0.96	-1.18	2.06	0.82	-2.05
E081.1.8	E081	2008-I	140.53	0.76	1.00	-0.76	2.09	0.71	-3.19
E107.1.8	E107	2008-I	149.80	0.97	0.99	-0.97	1.55	0.80	-2.50
E109.1.8	E109	2008-I	95.62	0.84	0.99	-0.84	1.71	0.83	-2.89
E111.1.8	E111	2008-I	125.71	0.94	0.99	-0.94	1.51	0.86	-2.57
E113.1.8	E113	2008-I	121.53	0.76	1.00	-0.76	1.82	0.86	-3.18
E075.2.8	E075	2008-II	64.23	0.95	0.99	-0.95	1.64	0.80	-2.56
E077.2.8	E077	2008-II	19.88	1.04	1.00	-1.04	1.61	0.81	-2.34
E079.2.8	E079	2008-II	31.56	0.69	1.00	-0.69	1.12	0.73	-3.52
E081.2.8	E081	2008-II	81.02	1.01	0.98	-1.01	1.36	0.84	-2.41
E107.2.8	E107	2008-II	52.02	0.93	0.99	-0.93	1.58	0.83	-2.61
E109.2.8	E109	2008-II	40.04	0.92	0.99	-0.92	1.65	0.82	-2.65
E111.2.8	E111	2008-II	103.17	0.86	0.97	-0.86	1.52	0.82	-2.83
E113.2.8	E113	2008-II	47.71	0.90	0.99	-0.90	1.56	0.91	-2.70
E075.1.9	E075	2009-I	162.25	0.91	0.99	-0.91	1.59	0.80	-2.68
E077.1.9	E077	2009-I	93.83	0.75	1.00	-0.75	1.95	0.84	-3.23
E079.1.9	E079	2009-I	130.99	0.83	0.99	-0.83	1.74	0.84	-2.92
E081.1.9	E081	2009-I	138.24	0.78	0.99	-0.78	1.68	0.91	-3.10
E107.1.9	E107	2009-I	103.72	0.62	1.00	-0.62	2.13	0.87	-3.90
E109.1.9	E109	2009-I	46.42	0.87	0.98	-0.87	1.55	0.88	-2.80
E111.1.9	E111	2009-I	218.16	0.67	0.99	-0.67	1.98	0.89	-3.63
E113.1.9	E113	2009-I		0.87	0.99	-0.87	1.61	0.87	-2.78
E075.2.9	E075	2009-II	109.68	0.82	0.99	-0.82	1.71	0.87	-2.95
E077.2.9	E077	2009-II	64.99	1.04	0.98	-1.04	1.38	0.77	-2.34
E079.2.9	E079	2009-II	81.35	0.92	0.99	-0.92	1.60	0.81	-2.63
E081.2.9	E081	2009-II		0.85	0.99	-0.85	1.70	0.80	-2.84
E107.2.9	E107	2009-II	56.86	0.87	0.99	-0.87	1.71	0.78	-2.80

ID. de la estación	Estación	Periodo	Abundancia (ind/m ³)	Constante c	Coefficiente de correlación	Pendiente	Diversidad	Equitatividad	Nivel trófico
E109.2.9	E109	2009-II		0.79	0.98	-0.79	1.71	0.87	-3.06
E111.2.9	E111	2009-II	81.94	0.89	0.98	-0.89	1.48	0.91	-2.73
E113.2.9	E113	2009-II	194.11	0.64	0.98	-0.64	1.92	0.91	-3.77
E075.2.10	E075	2010-II	12.35	1.42	0.97	-1.42	0.92	0.77	-1.70
E077.2.10	E077	2010-II	23.01	1.05	0.97	-1.05	1.10	0.98	-2.32
E079.2.10	E079	2010-II	4.56	0.89	0.98	-0.89	1.60	0.78	-2.73
E081.2.10	E081	2010-II	49.92	0.80	0.98	-0.80	1.68	0.81	-3.02
E107.2.10	E107	2010-II	34.25	0.92	0.99	-0.92	1.59	0.84	-2.63
E109.2.10	E109	2010-II	17.74	0.89	0.99	-0.89	1.61	0.86	-2.74
E111.2.10	E111	2010-II	12.50	0.73	0.99	-0.73	1.79	0.92	-3.32
E113.2.10	E113	2010-II	5.13	1.29	0.98	-1.29	1.09	0.80	-1.88