

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**



Sucesión ecológica de bosques de macroalgas en un frente de tropicalización.

**T E S I S**

**PARA OBTENER EL GRADO DE:**  
**OCEANÓLOGO**

**PRESENTA:**

**JULIA LARA NAVARRETE**

**ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. SEPTIEMBRE DE 2023**



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA  
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS  
CAMPUS ENSENADA**



**"SUCESIÓN ECOLÓGICA DE BOSQUES DE MACROALGAS EN UN FRENTE DE  
TROPICALIZACIÓN"**

TESIS

PARA CUBRIR LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
**OCEANÓLOGO**  
PRESENTA:

**Julia Lara Navarrete  
357143**

A quien el Comité de Tesis autoriza el trabajo terminal, después de haber efectuado una revisión minuciosa del mismo y de acuerdo con el Art. 19 del R.G.E.P.E.P, las y los señores profesores emiten los siguientes votos aprobatorios mediante rubrica:

  
**Dr. Rodrigo Beas Luna  
DIRECTOR**

  
**Dr. Julio Jordá Solórzano  
SINODAL**

  
**Dra. Patricia Alvarado Graef  
SINODAL**

**"Por la Realización Plena del Ser"**

Resumen de la tesis de **Julia Lara Navarrete** presentada como requisito parcial para la obtención de la Licenciatura **Oceanología**. Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 2023. *Sucesión ecológica de bosques de macroalgas en un frente de tropicalización.*



Dr. Rodrigo Beas Luna  
DIRECTOR

Resumen aprobado:

### **RESUMEN**

En este trabajo se analizó la dinámica de una comunidad asociada a los bosques de *Macrocystis pyrifera* cerca del límite sur de su distribución en el hemisferio norte. Nos centramos en las secuelas de una disminución extrema de la biomasa durante los eventos de ola de calor marino de 2014-2016. Comparando dos lugares, analizamos la estructura y la dinámica de la comunidad durante la pérdida de macroalgas y los años posteriores. Comenzamos utilizando imágenes de satélite Landsat para estimar la biomasa histórica de macroalgas, correlacionando estos datos con los eventos de calor y frío de la última década. Posteriormente, realizamos un seguimiento submarino de la abundancia de algas, peces e invertebrados y de su estructura de tamaños desde 2016 hasta 2022. Empleando estadísticas multivariantes, profundizamos en la dinámica de la sucesión ecológica. Nuestros hallazgos indican una reducción significativa en la biomasa de *M. pyrifera* durante las olas de calor marinas que persistieron en Baja California de 2014 a 2016. Notablemente, estos bosques mostraron una rápida recuperación en los años subsecuentes, diferenciándolos de otros sitios no recuperados. En 2016, las diferencias más pronunciadas en la composición y abundancia de la comunidad se observaron entre sitios y años. En particular, seis especies de algas, tres de invertebrados y tres de peces contribuyeron a las variaciones en los patrones de abundancia. Estos resultados ponen de manifiesto la existencia de una sucesión ecológica en el sistema de bosques de macroalgas de Punta Eugenia. Este estudio ofrece pruebas convincentes de la necesidad de describir las trayectorias de los ecosistemas costeros tras fenómenos de calentamiento extremo, facilitando así el desarrollo de estrategias de conservación y gestión.

Palabras clave: ondas de calor marino, bosques de macroalgas, tropicalización

*A Pablo,  
por esa llamada que  
me cambió la vida.*

*A Paty,  
el límite de tazas de café que  
te debo en agradecimiento  
tiende al infinito*

## Agradecimientos

A mis papás, **Octavio** y **Alejandra**, porque me han apoyado en cada paso de la vida, y también en este proceso. Porque en ningún momento perdieron la fe ni en mi, ni en lo que podía lograr. No existen suficientes palabras en el diccionario para agradecerles correctamente. Pero aún así, gracias. Los amo.

A mis hermanos, **Patricio** y **Octavio**, por quererme como lo hacen y siempre tener algo para alegrar mis días. Gracias por creer ciegamente en esta loca que les tocó de hermana, los adoro.

A **Rodrigo** y **Julio**, por adoptar a esta chilanga con sueños locos y ayudarla a lograrlos. Gracias por darme esta oportunidad y por confiar en mi. También a **Alicia** y **Sarah**, por hacerme parte de su familia. Y a **Ariel**, por recordarme que siempre tengo que hacer tiempo para jugar.

A **Paty**, de nuevo, porque tus libros, tu sillón y tu amor me salvaron innumerables veces. Y también a **Charlie**, **Pau**, **Nut**, **Betsy** y **Lucía** por volverse mi familia, gracias por no dejarme deslizar a la locura (sola).

A **Nur**, por darle ese último empujón que necesitaba esta historia.

A todas y cada una de las personas que han conformado **MexCal** en los últimos seis años, porque de todos aprendí algo. Pero en especial a **Dani**, gracias por ser el que todo lo sabe y lo que no lo sabe lo inventa.

También a todos esos compañeros en la FCM que se volvieron amigos, no saben como aprecio todas y cada una de sus muestras de cariño (en forma de comida e idas a nadar). No lo habría logrado sin ustedes.

A mis Yayos, a mi familia y a todos mis amigos (en especial **Ale**, **Palito** y **Rob**) que aún sin saber bien que hace un oceanólogo, estuvieron al pendiente de esta tesis y buscaron cómo podían ayudarme. Los amo a todos y cada uno.

<b>Tabla de Contenido</b>	
<b>Resumen</b> .....	<b>3</b>
<b>Índice de Figuras</b> .....	<b>7</b>
<b>Índice de Tablas</b> .....	<b>7</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>9</b>
<b>Metodología</b> .....	<b>12</b>
<i>Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en Punta Eugenia</i> .....	<i>12</i>
<i>Ondas de Calor Marinas (MHWs) y pérdida de bosques de macroalgas</i> ...	<i>13</i>
<i>Sucesión Ecológica</i> .....	<i>14</i>
<i>Capacidad de la comunidad para recuperarse</i> .....	<i>15</i>
<i>Contribución a la respuesta de la comunidad</i> .....	<i>15</i>
<b>Resultados</b> .....	<b>15</b>
<i>Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en Punta Eugenia</i> . ....	<i>15</i>
<i>Ondas de Calor Marinas (MHWs) y pérdida de bosques de macroalgas</i> ..	<i>15</i>
<i>Sucesión Ecológica</i> .....	<i>16</i>
<i>Capacidad de la comunidad para recuperarse</i> .....	<i>19</i>
<i>Contribución a la respuesta de la comunidad</i> .....	<i>22</i>
<b>Discusión</b> .....	<b>23</b>
<b>Conclusión</b> .....	<b>26</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>27</b>
<b>Anexos</b> .....	<b>34</b>

## ***Índice de Figuras***

Figura 1. Sitio de estudio con la región en Baja California que representa el límite sur de distribución de *M. pyrifera* conocida como Punta Eugenia. Con los sitios de monitoreo (Piedra Blanca y Gavilanes), separados por 2.5km

Figura 2. Calendario de las campaña de monitoreo de 2016 a 2022.

Figura 3. Series de tiempo de biomasa de macroalgas a partir de imágenes satelitales de los dos sitios del estudio. Gavilanes en verde y Piedra Blanca en gris.

Figura 4. Series de tiempo de sucesión ecológica, durante y después de la pérdida de *M.pyrifera* en ambos sitios de estudio. Con *M. pyrifera* en verde, *Sargassum muticum* en amarillo, *Sargassum hornerii* en marrón, *Megastraea undosa* en rojo, la suma de todas las especies de erizos de mar encontradas en rosa, y *Paralabrax nebulifer* en azul, *Semicossyphus pulcher* en naranja. Con las barras de error son el error estándar.

Figura 5. nMDS de la estructura comunitaria en Gavilanes (círculo) y Piedra Blanca (triángulo) de 2016 a 2022. Las agrupaciones se realizaron con el método de enlace único del análisis jerárquico de conglomerados (Fig.6).

Figura 6. Análisis jerárquico de conglomerado de las comunidades en ambos en Piedra Blanca (PB) y Gavilanes (G) de 2016 a 2022.

Figura 7. Promedios de la distancia de Bray-Curtis en las tres comunidades (algas en verde, invertebrados en naranja y peces en azul) en ambos lugares de estudio (Gavilanes: círculo y Piedra Blanca: triángulo). Las barras de error son errores estándar.

## ***Índice de Tablas***

Tabla I. Análisis SIMPER

## ***Anexos***

### ***Anexo B: Metodología***

#### ***B1. Procesamiento de datos de ondas de calor marinas y biomasa***

##### ***Código***

#### ***B2. Recolección de datos de monitoreos***

##### ***Tabla B1. I. Lista de Especies***

### ***Anexo C: Resultados***

#### ***C1. Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en PE (1999-2022)***

#### ***C2. MHWs y MCSs en PE (1982-2022)***

#### ***C3. nMDS de cada comunidad (algas, invertebrados, peces) y clusters***

## ***Introducción***

El cambio climático está aumentando la frecuencia e intensidad de los fenómenos climáticos extremos (Cooley et al. 2022), como las olas de calor marinas (MHW), que son fenómenos discretos, prolongados y anormalmente cálidos (Hobday et al. 2016). Estos están afectando a los ecosistemas marinos y, por ende, a la prestación de servicios ecosistémicos en todo el mundo (Smale et al. 2019). En las últimas décadas, ha aumentado la investigación de MHW debido a sus efectos sobre los ecosistemas marinos (e.g., Oliver et al. 2018, Perkins et al. 2012, Smale & Wernberg 2013, Smale et al. 2019, Sydeman et al. 2013) y especialmente sobre las especies fundadoras (Merzouk & Johnson 2011, McPherson et al. 2021, Tait et al. 2021, Thomsen et al. 2019). Los organismos formadores de hábitats, como los corales y los bosques de algas, son la base de los ecosistemas más expuestos a los impactos de los MHW (Cooley et al. 2022). En años recientes, los MHW han provocado episodios de mortalidad masiva (Garrabou et al. 2009, 2022), cambios en la estructura de la comunidad (Arafeh-Dalmau et al. 2019, Wernberg et al. 2012, 2016), cambios en el régimen del ecosistema (Wernberg et al. 2016, Rogers-Bennet 2019, McPherson et al. 2021), contracciones del área de distribución (Wernberg et al. 2016) y extinciones locales (Thomsen et al. 2019). Además, se ha descubierto que son más vulnerables cuando las especies formadoras de hábitats están cerca de sus límites de distribución (Arafeh-Dalmau et al. 2019) pues se encuentran cerca del límite de tolerancia térmica (Wernberg et al. 2016). Entender cómo los ecosistemas marinos en su límite de distribución responden a los MHW puede proporcionar información valiosa para informar los esfuerzos de adaptación al clima (Arafeh-Dalmau et al. 2022). En particular, la mayoría de los estudios se han centrado en los impactos del cambio climático y en la recuperación de los sistemas costeros ante los MHW en sí.

Los bosques de algas son uno de los ecosistemas más dinámicos y productivos del mundo (Schiel & Foster 2015, Smale et al. 2019). Algunas especies de macroalgas como *Macrosystis pyrifera*, forman doseles flotantes que ayudan a reducir la producción de macroalgas en el sotobosque (Miller et al. 2011) y favorecen a los invertebrados sésiles (Arkema et al. 2009; Miller et al. 2015). Los bosques de macroalgas son muy dinámicos y pueden desaparecer temporalmente debido a fenómenos naturales como tormentas, MHW, herbivoría y

competencia (Byrnes *et al.* 2011, Schiel & Foster 2015). En los últimos años se han documentado descensos significativos en la abundancia de diferentes especies de macroalgas en respuesta al cambio climático (por ejemplo, Cavanaugh *et al.* 2019, Smale 2020, Wernberg *et al.* 2021). Los MHW están amenazando los bosques de macroalgas a nivel mundial (Araféh-Dalmau *et al.* 2020; Smale 2020) y su capacidad para proporcionar miles de millones de dólares en servicios ecosistémicos (Smith *et al.* 2022; Eger *et al.* 2023). Se necesitan series de tiempo a largo plazo para comprender la dinámica de los bosques de macroalgas, ya que no solo es importante observar el declive de estos ecosistemas, sino también su recuperación.

Durante el invierno de 2013, una serie de cambios oceanográficos en el Golfo de Alaska comenzaron a formar una gran anomalía de aguas cálidas conocida como "The Blob" (Bond *et al.* 2015), y a lo largo de 2014 la anomalía se extendió a lo largo del Sistema de Corrientes de California (CCS) hasta Baja California, México (Sanford *et al.* 2019). En 2015 el evento de El Niño (ENSO) más fuerte registrado, de acuerdo al Índice del Niño Oceánico (ONI) (Climate Prediction Center, 2023) se desarrolló en el Pacífico ecuatorial (Di Lorenzo & Mantua 2016). Este siguió a "The Blob" y extendió las anomalías positivas de la temperatura superficial del mar (SST) hasta mediados de 2016 (Sanford *et al.* 2019). Estos eventos de MHW multianuales se han asociado a disminuciones de productividad primaria y florecimientos de algas nocivas (Lonhart *et al.* 2019), además de cambios en toda la red trófica y desplazamientos del área de distribución de las especies en el Pacífico nororiental en los años siguientes (Cavole *et al.* 2016, Di Lorenzo & Mantua 2016, McCabe *et al.* 2016, Sanford *et al.* 2019, Lonhart *et al.* 2019). Los bosques de macroalgas se vieron fuertemente afectados en algunas regiones de la corriente de California por los MHW de 2014-2016. Por ejemplo, el norte de California perdió el 90% de los bosques de macroalgas (*Nereocystis luetkeana*) a lo largo de más de 300 km y la mayoría de estos bosques ahora están dominados por erizos de mar (McPherson *et al.* 2021, Rogers-Bennett *et al.* 2019). Cavanaugh *et al.* (2019) documentaron la magnitud del declive y la recuperación de los bosques de macroalgas, *Macrocystis pyrifera*, a lo largo del sur de California y la Península de Baja California. Se encontró que la resiliencia era espacialmente variable, lo cual indica que los procesos ambientales y bióticos a escala local desempeñan un papel importante en la

determinación de la recuperación de macroalgas de estos eventos extremos. Además, se informó de los impactos en toda la comunidad en tres islas en el norte de Baja California después de una disminución significativa en la cobertura del bosque de macroalgas (Arafah-Dalmau *et al.* 2019).

*M. pyrifera* es la especie de macroalga dominante en la corriente de California desde Punta Año Nuevo (Lat 37), California, hasta Punta Prieta (Lat 27) en Baja California Sur (Dayton 1985, Edwards 2005, Foster & Schiel 1986). Mientras que el límite norte de su área de distribución es relativamente estable, el límite sur ha variado cientos de kilómetros en las últimas décadas debido al aumento de las temperaturas y la escasez de nutrientes agravada por eventos climáticos (Arroyo-Loranca *et al.* 2015, Edwards 2019, Hernández-Carmona 1988). El ENSO de 1997-98 provocó una mortalidad del 80-90% de individuos de *M. pyrifera* desde Punta Conception hasta Bahía Tortugas (Edwards & Estes 2006, Ladah & Zertuche 1999). Las poblaciones de *M. pyrifera* se recuperaron a un ritmo diferente después de los eventos de MHW de 2014-2016 (Cavanaugh *et al.* 2019), además de que las comunidades ecológicas presentaron cambios en la composición de especies (Arafah-Dalmau *et al.* 2019, Beas-Luna *et al.* 2020). También, varias especies desplazaron su distribución hacia el norte, lo cual creó un cambio en la dinámica de las comunidades (Cavole *et al.* 2016, Lonhart *et al.* 2019).

El objetivo de este trabajo es evaluar la sucesión ecológica y la potencial recuperación de las comunidades de los bosques de macroalgas cerca del límite de distribución sur tras una pérdida extrema de macroalgas. Para entender la recuperación de los bosques de macroalgas, 1) estudiamos la dinámica histórica de dos bosques de macroalgas adyacentes cerca de su límite sur; 2) analizamos si los eventos de MHW tuvieron influencia en la pérdida de macroalgas; 3) describimos la sucesión ecológica de la comunidad durante y después de la pérdida de *M. pyrifera*; 4) evaluamos la capacidad de la comunidad para recuperarse después de la perturbación y 5) identificamos qué especies tienen mayor contribución a la respuesta. Este trabajo es relevante para describir las posibles vías de recuperación de los bosques de macroalgas y puede ayudar a informar sobre estrategias de adaptación para la resiliencia de estos complejos sistemas productivos.

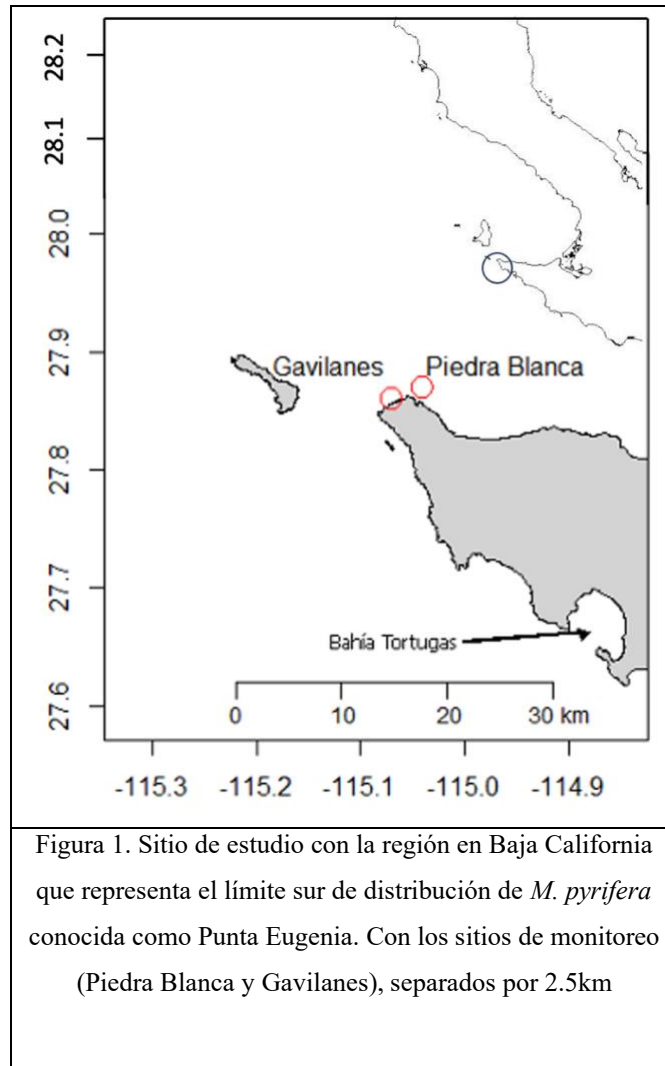
## ***Metodología***

### ***Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en Punta Eugenia***

#### *Imágenes satelitales de la dinámica de biomasa en bosques de macroalgas*

Para comprender la dinámica histórica de macroalgas en Punta Eugenia, Baja California Sur (27°50' 56.4 "N 115°04' 41.4 "O) se utilizaron dos parches de macroalgas conocidos como Gavilanes y Piedra Blanca. Se usaron un conjunto de datos generados por imágenes multiespectrales Landsat 5, 7 y 8. Estos sitios, que están separados por 2.5 km, se encuentran dentro de la Reserva de la Biosfera del Vizcaíno, un área remota en México reconocida por su importancia como zona de transición ecológica entre el sistema templado de la Corriente de California y la Corriente Ecuatorial del Norte (Cervantes-Duarte 1988, Durazo 2015, Espinosa-Carreón *et al.* 2004). Utilizamos estimaciones de la biomasa del dosel de macroalgas a una resolución de cuadrícula de 30 m desde 1984 (en curso ver 14. Environmental Data Initiative 2023) (Cavanaugh *et al.* 2011, Bell *et al.* 2020) para caracterizar la dinámica de macroalgas en nuestros dos sitios de estudio. A partir del centroide de nuestros dos sitios, Gavilanes y Piedra Blanca (Fig.1), creamos un polígono de 1km cuadrado y extrajimos todos los píxeles de la cuadrícula de 30m que detectaron biomasa de algas entre enero de 2000 y diciembre de 2022. Sólo utilizamos datos a partir de 2000 dado a que antes de 2000 hay muchos valores perdidos. Esto nos permitió tener una estimación detallada de la dinámica de nuestros dos sitios de estudio en los últimos 22 años.

Esta región se caracteriza por fuertes surgencias durante todo el año y giros oceanográficos (Venrick *et al* 2010, Kurczyn *et al.* 2012). Se trata de una zona muy productiva que sustenta numerosas pesquerías de importancia económica. Punta Eugenia es un campo pesquero gestionado por la "Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera la Purísima, S.C. de R.L.", una concesión pesquera que tiene derechos de uso territorial sobre la mayoría de los recursos pesqueros de la zona. Y ha declarado uno de nuestros sitios de estudio, Piedra Blanca, zona de veda. La cooperativa forma parte de FEDECOP y es reconocida por gestionar bien sus recursos (McCay *et al.* 2014).



### ***Ondas de Calor Marinas (MHWs) y pérdida de bosques de macroalgas***

Para comprender si las MHW influyen en la dinámica de las algas, integramos datos de SST para esta región. Obtuvimos estimaciones de SST obtenidas por satélite entre 1981 y 2022 utilizando el Análisis de la Temperatura Superficial del Mar GHRSSST Nivel 4 AVHRR Optimally Interpolated Global Blend (GDS versión 2, GDS versión 2.1 ) del NCEI (2022). Está disponible en el PODAAC del Laboratorio de Propulsión a Chorro de la NAS (Último acceso: 2022-11-10). Los datos diarios de SST están disponibles con una resolución espacial de 0.25° (Reynolds *et al.* 2007, Banzon *et al.* 2016). Utilizamos los datos de SST para identificar MHW según la definición de Hobday *et al.* (2016). Además, identificamos las olas de frío marino (MCS), definidas como eventos de "agua anómalamente fría" que caen por

debajo del umbral del percentil 10 de temperaturas durante más de 5 días consecutivos (Schlegel *et al.* 2017). Todos los análisis de MHW y MCS se calcularon utilizando el paquete "heatwaveR" en R (<https://robwschlegel.github.io/heatwaveR/>).

### ***Sucesión Ecológica***

Estudiamos la abundancia, el tamaño y el porcentaje de cobertura de diferentes especies de algas, invertebrados y peces (Anexo Tabla B1.I) en los dos sitios de estudio desde junio de 2016 hasta agosto de 2022. Utilizamos de dos a seis transectos de 30X2 m a profundidades de entre 5 m (poco profundos) y 20 m (profundos). Los monitoreos fueron realizados por buzos entrenados y estandarizados utilizando SCUBA siguiendo los métodos establecidos en Beas-Luna *et al.* (2020). Los datos se obtuvieron en 12 campañas de muestreo (Fig.2). Durante los dos primeros años (2016 y 2017) se realizaron tres campañas por año, ya que el bosque de macroalgas comenzó a recuperarse. En 2018 visitamos Punta Eugenia dos veces, y desde 2019 hasta el final de este estudio realizamos un seguimiento anual.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2016					X	X					X	
2017						X		X		X		
2018			X				X					
2019						X						
2020								X				
2021						X						
2022							X					

Figura 2. Calendario de las campaña de monitoreo de 2016 a 2022.

Los datos se normalizaron por la abundancia máxima de las especies encontradas en ambos sitios para lograr una distribución de probabilidad estandarizada dentro de la base de datos. Para describir la sucesión ecológica en ambos parches de macroalgas durante y después de la pérdida de *M. pyrifera* creamos series temporales de un subconjunto específico de especies: algas (*M. pyrifera*, *Sargassum muticum*, *Sargassum hornerii*), invertebrados (*Megastraea undosa* y la suma de todas las especies de erizos de mar) y peces (*Paralabrax*

*nebulifer*, *Semicossyphus pulcher*) utilizando el error estándar de la media de las campañas anuales para las barras de error.

### ***Capacidad de la comunidad para recuperarse***

Para evaluar la capacidad de recuperación de la comunidad utilizamos análisis de Escala Multidimensional no Métrica (nMDS). Para visualizar los patrones multivariados de la estructura comunitaria, construimos matrices de distancias Bray-Curtis. Para hallar las asociaciones de comunidades en ambos sitios a lo largo de los años, utilizamos el método de "enlace simple/completo" del análisis jerárquico de conglomerados. Para hallar diferencias estadísticas entre las comunidades durante las campañas anuales, utilizamos una prueba estadística no paramétrica de análisis de similitud (ANOSIM). Finalmente, para estimar la tasa de cambio entre grupos dentro de los parches de macroalgas, utilizamos las matrices de distancia de Bray-Curtis y promediamos la disimilitud entre las comunidades de peces, algas e invertebrados utilizando 2016 como comparación. Para todos estos análisis utilizamos el paquete R *vegan* (Oksanen *et al.* 2013).

### ***Contribución a la respuesta de la comunidad***

Para identificar qué especies contribuyen más a la respuesta utilizamos un procedimiento de desglose de porcentajes de similitud (SIMPER) (Clarke 1993). Con este análisis caracterizamos y, además, estimamos la distribución individual de cada especie. También estimamos la contribución acumulativa. Realizamos este análisis en ambos sitios durante toda la duración del estudio. Para este análisis utilizamos el paquete R *vegan* (Oksanen *et al.* 2013).

## ***Resultados***

### ***Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en Punta Eugenia***

Analizamos el dosel de macroalgas en dos sitios de la región de Punta Eugenia. Nuestros datos sugieren eventos de reducción de biomasa en múltiples años desde 2012 hasta 2022 (Fig. 3 a y b). El evento de reducción con el periodo más largo fue de 2014 a 2016. Curiosamente, ambos sitios parecen tener diferentes momentos y magnitudes del evento de

pérdida de biomasa a pesar de tener una relación lineal positiva (coeficiente de Pearson 0.492). El evento de reducción de biomasa continuo más largo duró desde 2012 hasta el 3er trimestre de 2017 en Piedra Blanca. En Gavilanes, el evento de reducción de biomasa más largo comenzó a finales de 2014 y para el 2º trimestre de 2016 había dosel de algas visible. Gavilanes mostró eventos más cortos pero repetitivos de reducción de biomasa a finales de 2012 - principios de 2013-, y luego de nuevo desde finales de 2018 hasta el verano de 2019. Ambos sitios tienen pulsos de dosel de macroalgas durante 2018, 2020 y 2022. Gavilanes tuvo la mayor biomasa registrada (6.512,74 g/m<sup>2</sup>) durante la primavera de 2020 mientras que Piedra Blanca promedió 2000 g/m<sup>2</sup> durante esos tres pulsos. Con estos valores de biomasa podemos inferir que ambos sitios se recuperaron de pérdidas extremas de biomasa en múltiples ocasiones lo que nos ayuda a describir la sucesión ecológica de especies asociadas a *M. pyrifera*.

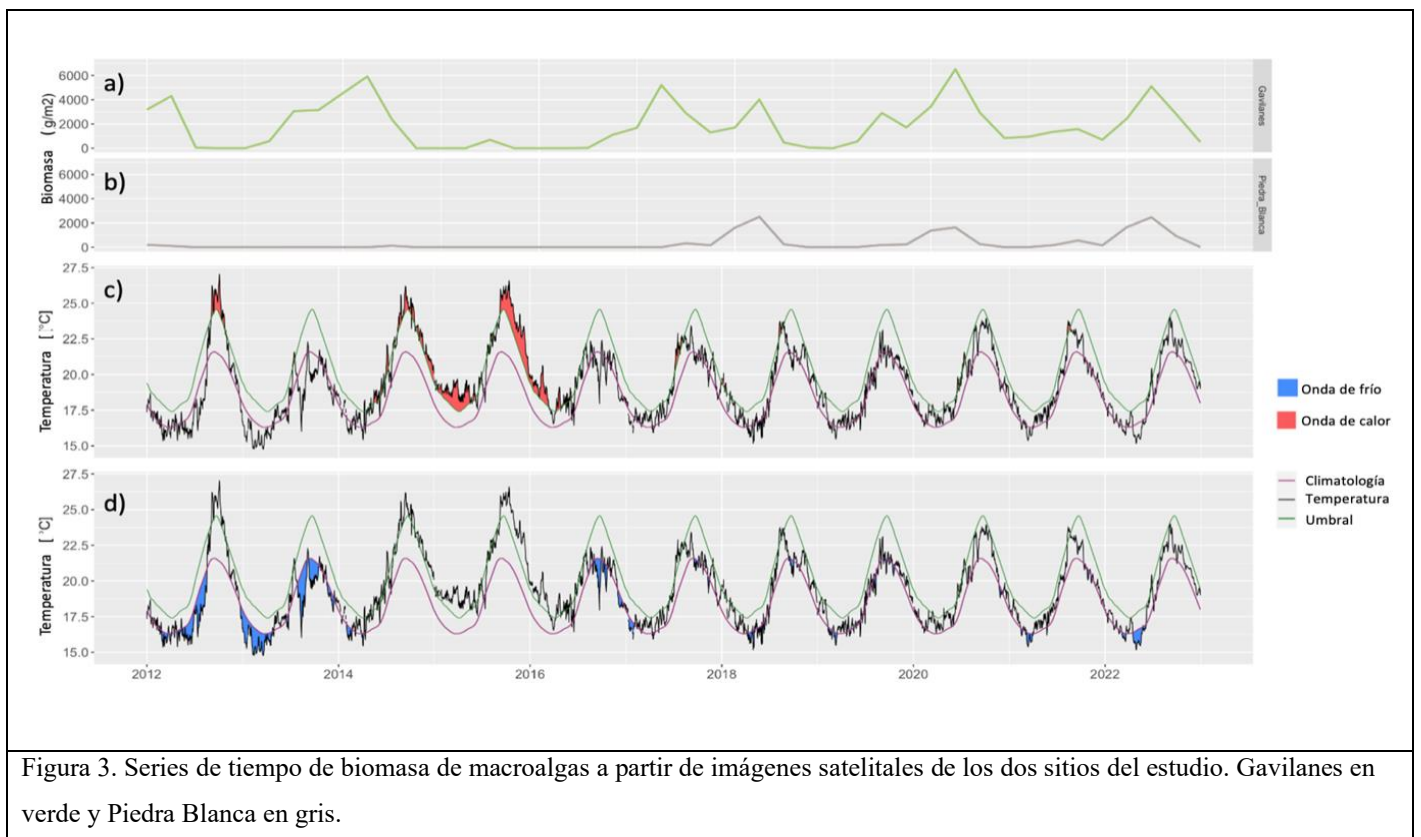


Figura 3. Series de tiempo de biomasa de macroalgas a partir de imágenes satelitales de los dos sitios del estudio. Gavilanes en verde y Piedra Blanca en gris.

### *Ondas de Calor Marinas (MHWs) y pérdida de bosques de macroalgas*

Estimamos la dinámica de la SST e identificamos MHWs y MCSs en la región de Punta Eugenia desde 1981 hasta 2022 (Fig. 3 c & d). No fuimos capaces de encontrar una relación estadística entre la SST y la dinámica de la biomasa de algas, sin embargo, como se muestra en la Figura 3, hay un cambio perceptible en la biomasa en respuesta a la SST. La biomasa parece responder a los cambios de la SST en la zona. Sin embargo, identificamos patrones interesantes con eventos cálidos y fríos. Por ejemplo, durante 2014 el evento de calentamiento conocido como 'the Blob' se hizo evidente en el área de Punta Eugenia con 9 MHWs (duró 181 días) con una intensidad acumulada de 483.6°C, con 5 eventos de MCS (50 días). Identificamos que en Piedra Blanca el evento de pérdida de macroalgas había comenzado en años anteriores. Pero en Gavilanes, el evento de pérdida de macroalgas más largo registrado comenzó en el 2<sup>do</sup> trimestre de 2014. 2015 tuvo el mayor número de días de MHW registrados en todos nuestros análisis (271 días) y la mayor intensidad acumulada (773.3°C) potenciada por el efecto ENSO. El evento MHW continuo más largo fue de septiembre a diciembre de 2015 (114 días; 422°C). Encontramos 4 eventos MCS que duraron en total 56 días. En este momento, ambos sitios tuvieron una pérdida extrema de biomasa (Fig. 3).

En 2016, se registraron 5 eventos de MHWs (107 días, 227.9°C) con el MHW continuo más largo de 70 días, de enero a marzo. En cuanto a las MCS, se registraron 5 eventos, siendo el evento continuo más largo el de agosto de 2016 hasta junio de 2017 (326 días). Hubo un aumento en la biomasa de macroalgas en ambos sitios después de este evento de frío. Desde 2017 hasta 2022 se registraron 8 eventos de MHW, sin que se registrara ningún evento de MHW durante 2019. El evento continuo más largo ocurrió en 2017 (32 días), el resto de los eventos con un promedio de 14 días. La media de eventos de MCS ocurridos por año en el píxel de Punta Eugenia desde 2017 hasta 2022 fue de 3.

### ***Sucesión Ecológica***

Analizamos la pérdida y recuperación de *M. pyrifera* en ambos sitios de estudio a través de las campañas de monitoreo (Fig. 4). La abundancia de las tres especies de macroalgas que dominan en la zona (*M. pyrifera*, *Sargassum muticum* y *Sargassum hornerii*) fluctuó en respuesta a la pérdida de *M. pyrifera* y su eventual recuperación. El proceso de sucesión

ecológica se puede ver claramente en Piedra Blanca con el cambio inverso de las abundancias una vez que *M. pyrifera* reapareció en el sitio en el verano de 2016. Nuestros datos muestran que la población de *M. pyrifera* se estabilizó a lo largo de las consiguientes campañas de seguimiento. En Gavilanes, con un cambio más gradual, *M. pyrifera* regresó al sitio mientras que la abundancia de *S. muticum* disminuyó exponencialmente. Las condiciones en ambos sitios durante 2018 y 2019 parecen haber sido favorables para *S. muticum* con el doble de abundancia durante ese tiempo. Luego, disminuyendo durante 2020 y 2021 cuando hubo un aumento de *S. hornerii* en ambos sitios. Los mismos pulsos de mayor abundancia, vistos con los datos de satélite (Fig.3), se pueden observar durante las campañas de verano de 2018 y 2020 en ambos sitios; con el aumento más prominente ocurriendo en Gavilanes en el verano de 2020 (2020-08-25).

Los consumidores primarios (*Megastraea undosa* y erizos de mar) en Gavilanes respondieron de forma diferente a la reaparición de *M. pyrifera*: la población de erizos de mar se mantuvo estable hasta el verano de 2020, multiplicándose por 2, al mismo tiempo que aparecía el pico de abundancia de *S. hornerii*. Mientras tanto, *M. undosa* reapareció en 2017 teniendo una abundancia estable hasta el verano de 2020; actuando de forma inversamente proporcional a los erizos de mar. En Piedra Blanca, ambos consumidores primarios analizados tuvieron una respuesta similar a la sucesión ecológica hasta la primavera de 2018, cuando la población de *M. undosa* cayó y se recuperó en la siguiente campaña. En contraste con la respuesta de los consumidores primarios, los consumidores secundarios elegidos para este análisis no parecen haber respondido a la pérdida y reaparición de *M. pyrifera* en ninguno de los dos sitios.

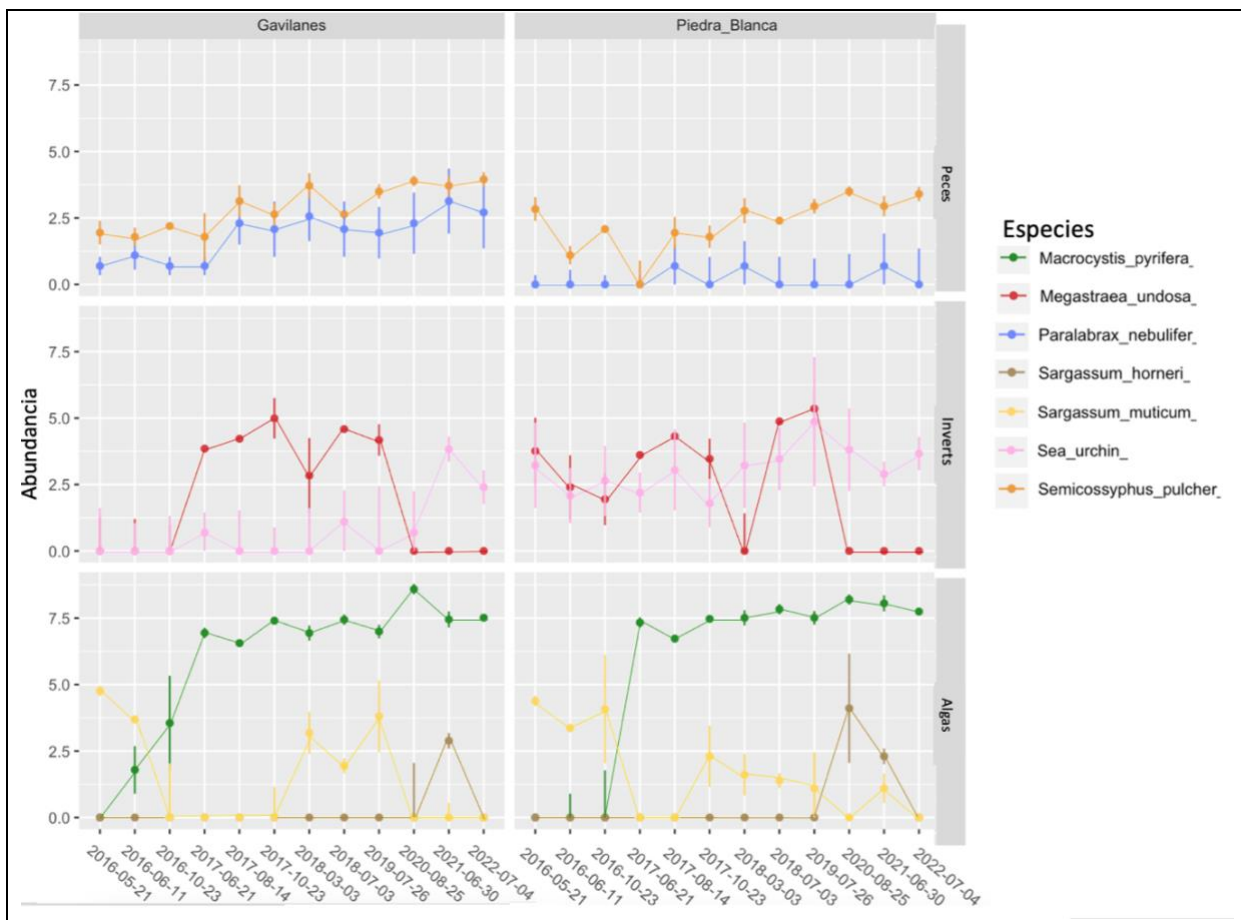


Figura 4. Series de tiempo de sucesión ecológica, durante y después de la pérdida de *M.pyrifera* en ambos sitios de estudio. Con *M. pyrifera* en verde, *Sargassum muticum* en amarillo, *Sargassum hornerii* en marrón, *Megastraea undosa* en rojo, la suma de todas las especies de erizos de mar encontradas en rosa, y *Paralabrax nebulifer* en azul, *Semicossyphus pulcher* en naranja. Con las barras de error son el error estándar.

### ***Capacidad de la comunidad para recuperarse***

Evaluamos la capacidad de la comunidad de cada sitio para recuperarse después de los eventos extremos de pérdida de biomasa de 2016. El gráfico nMDS (Fig. 5) muestra claras diferencias entre cada una de las estructuras comunitarias no solo a lo largo de los años sino también entre sitios. Tenemos una representación adecuada de las comunidades representadas (valor de estrés = 0.108) en la que podemos observar los órdenes de rango que se formaron a través de la sucesión ecológica generada tras los eventos de MHW de 2014-2016. La primera similitud estructural que diferencia a ambas comunidades (Gavilanes y Piedra

Blanca) en 2016 del resto de comunidades es la ausencia de *M. pyrifer*; y es la reaparición de esta macroalga en Gavilanes en junio de 2016 lo que también crea la distancia no métrica entre sitios en ese mismo año. Durante 2017 y 2018, es la similitud en las estructuras de ensamblaje dentro de las comunidades en cada sitio lo que hace que se encuentren tan cerca entre sí. El 3<sup>er</sup> agrupamiento de las comunidades, ambos sitios en 2019 y Piedra Blanca en 2021, se debe a sus similitudes en la abundancia de gasterópodos, erizos de mar y algas del sotobosque. Mientras que las comunidades en ambos sitios durante 2020 se encuentran en su propio cluster debido a sus similitudes en especies y abundancias. Las comunidades encontradas durante el verano de 2022 tenían estructuras de invertebrados similares a las de Gavilanes en 2021, así como algas del sotobosque.

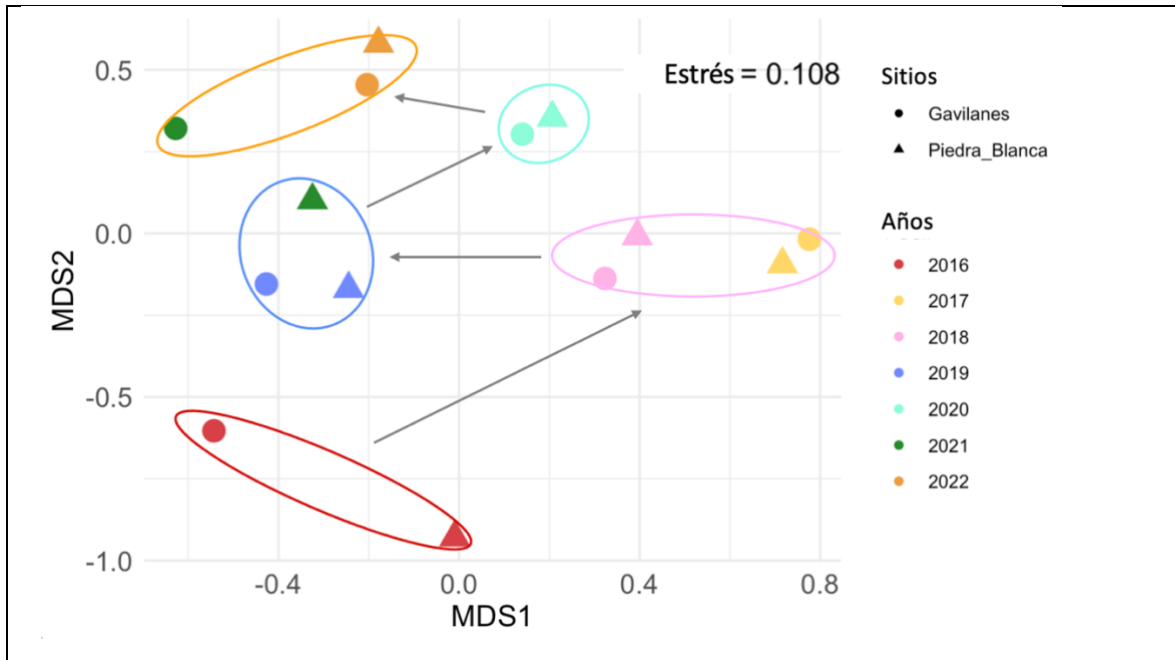
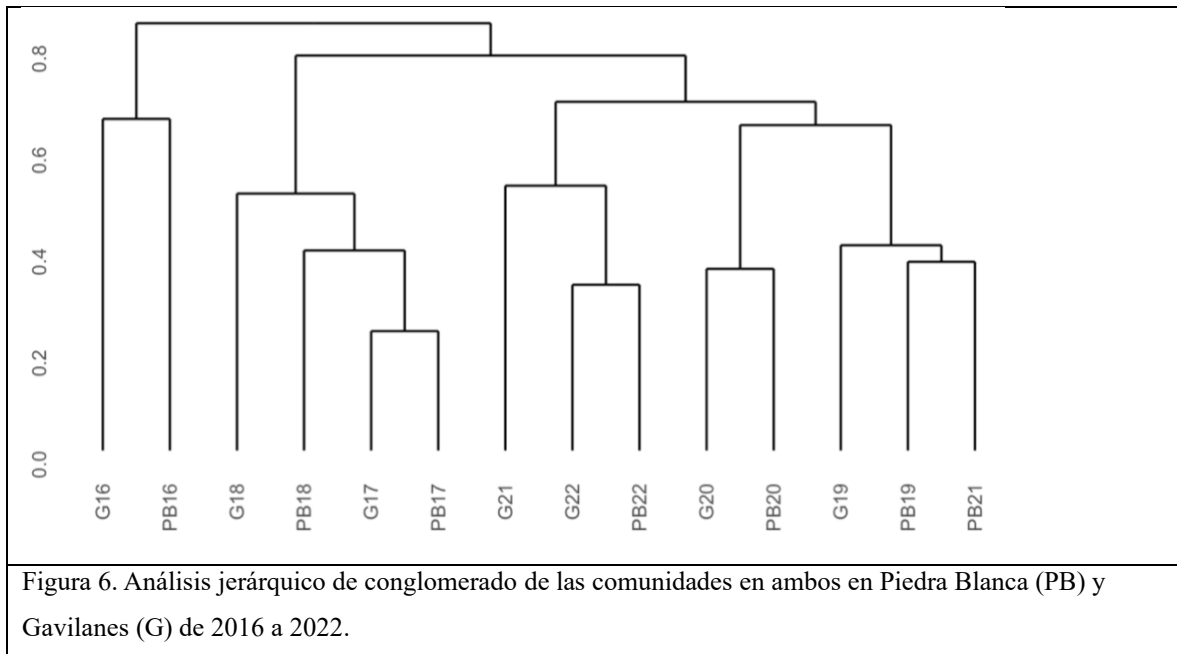


Figura 5. nMDS de la estructura comunitaria en Gavilanes (círculo) y Piedra Blanca (triángulo) de 2016 a 2022. Las agrupaciones se realizaron con el método de enlace único del análisis jerárquico de conglomerados (Fig.6).

A través del análisis jerárquico (Fig.6) fuimos capaces de validar los clusters vistos en el gráfico nMDS. Las comunidades de ambos sitios durante 2016 (G16, PB16) se encuentran en una rama separada de las comunidades de los años consecutivos, con la misma altura de separación. También podemos ver la agregación de las comunidades en 2017-2018 (G18, PB18, G17, PB17) en otra rama, donde ambas comunidades en 2017 tenían la misma altura.

En la última rama, que agrupa las comunidades de 2019 a 2022, observamos las distintas separaciones que ponen en lados opuestos de la rama a las comunidades de Piedra Blanca y Gavilanes de 2021. El ANOSIM muestra que la comparación realizada entre la abundancia y la composición de las comunidades mantiene una diferencia estadística significativa ( $R = 0.813$ , valor significativo = 0.001)



Por último, para evaluar la capacidad de recuperación de la comunidad, intentamos comprender en qué medida las comunidades de algas, invertebrados y peces de 2016 en cada sitio eran diferentes a todas las demás. Encontramos que hay una clara disimilitud entre las comunidades de ambos sitios en los tres grupos (Fig. 7). Las comunidades de algas en Piedra Blanca presentaron las mayores disimilitudes medias entre ellas (0.87). Las comunidades de invertebrados en Gavilanes (0.74) fueron más disímiles que las comunidades de algas (0.69). Y es la comunidad de peces en Gavilanes la que tiene una mayor similitud a lo largo de todos los años de este estudio.

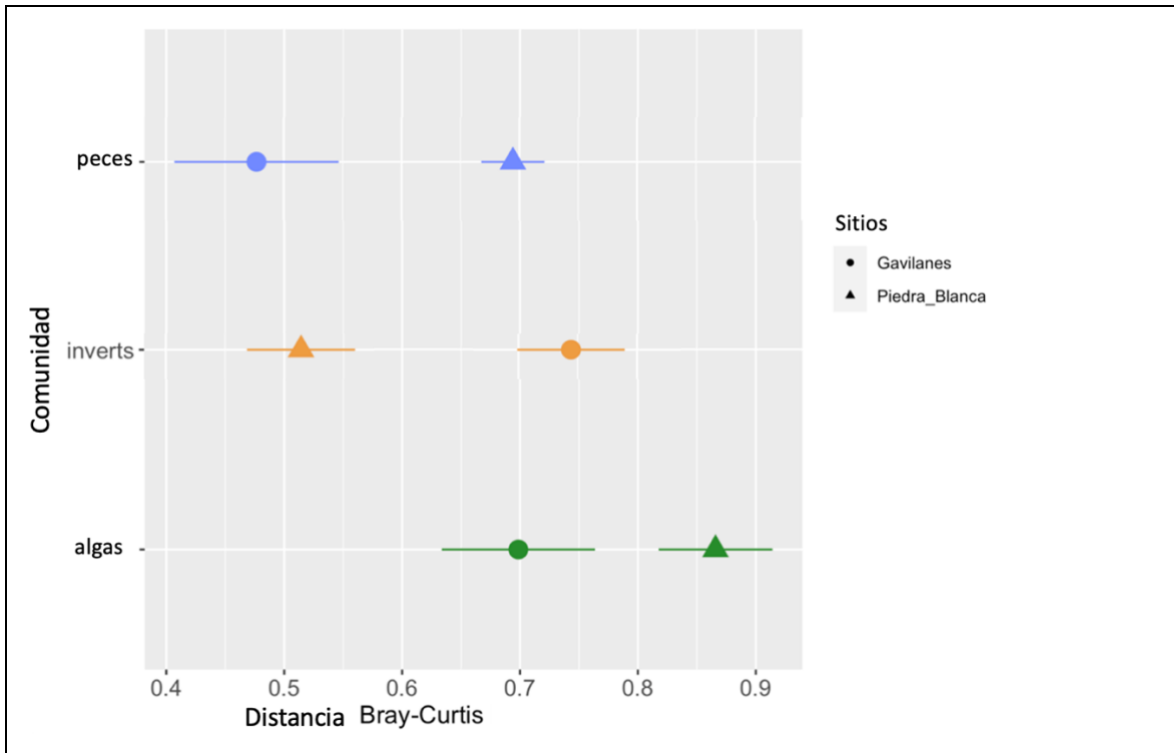


Figura 7. Promedios de la distancia de Bray-Curtis en las tres comunidades (algas en verde, invertebrados en naranja y peces en azul) en ambos lugares de estudio (Gavilanes: círculo y Piedra Blanca: triángulo). Las barras de error son errores estándar.

### ***Contribución a la respuesta de la comunidad***

Se identificaron y clasificaron las especies que más contribuyeron a la respuesta de cada lugar a lo largo de las campañas de seguimiento (Tabla I). En Gavilanes, seis especies de algas, cinco de invertebrados y tres de peces representaron más del 70.9% de las contribuciones a la respuesta en este lugar. Mientras que en Piedra Blanca, siete especies de algas, dos de invertebrados y cinco de peces contribuyeron al 71.2% de la respuesta de la comunidad a lo largo de los años. En ambos sitios la especie con mayor contribución individual fue *M. pyrifera*, siendo las especies que le siguen la principal diferencia en la respuesta de cada parche de macroalgas. En Piedra Blanca la contribución de *Megastraea spp.* (0.06) es mayor que en Gavilanes (0.05), aun cuando en PB este invertebrado fue clasificada como la 3<sup>er</sup> especie con mayor contribución. Es interesante destacar que en Gavilanes, sólo *S. muticum* tuvo una contribución individual significativa a la respuesta del parche de macroalgas;

mientras que en Piedra Blanca, ambas especies de *Sargassum* encontradas durante el seguimiento tuvieron una contribución observable.

Tabla I. Análisis SIMPER

Site	Community type	Species	Individual contribution	Cumulative contribution
Piedra Blanca	Algae	<i>Macrocystis pyrifera</i>	0.3244317	0.3244317
	Fish	<i>Oxyjulis californica</i>	0.0887258	0.4131575
	Invert	<i>Megastraea spp</i>	0.0608912	0.4740487
	Fish	<i>Chromis punctipinnis</i>	0.0309434	0.5049921
	Algae	<i>Sargassum hornerii</i>	0.0278445	0.5328366
	Algae	<i>Laminaria spp</i>	0.0266875	0.5595241
	Algae	<i>Eisenia arborea</i>	0.0263922	0.5859163
	Fish	<i>Girella nigricans</i>	0.0217584	0.6076747
	Algae	<i>Cystoseira osmundacea</i>	0.0184663	0.6261410
	Fish	<i>Embiotoca jacksoni</i>	0.0180077	0.6441487
	Invert	<i>Panulirus interruptus</i>	0.0167733	0.6609220
	Algae	<i>Sargassum muticum</i>	0.0166249	0.6775469
	Fish	<i>Anisotremus davidsonii</i>	0.0161097	0.6936566
	Algae	<i>Dictyotales spp</i>	0.0157328	0.7093894
Gavilanes	Algae	<i>Macrocystis pyrifera</i>	0.2923440	0.2923440
	Invert	<i>Megastraea spp</i>	0.0529786	0.3453226
	Fish	<i>Anisotremus davidsonii</i>	0.0449134	0.3902360
	Invert	<i>Megathura crenulata</i>	0.0442496	0.4344856
	Algae	<i>Sargassum muticum</i>	0.0395363	0.4740219
	Invert	<i>Centrostephanus coronatus</i>	0.0375251	0.5115470
	Algae	<i>Eisenia arborea</i>	0.0367781	0.5483251
	Fish	<i>Oxyjulis californica</i>	0.0350687	0.5833938
	Algae	<i>Cystoseira osmundacea</i>	0.0283655	0.6117593
	Algae	<i>Dictyotales spp</i>	0.0234105	0.6351698
	Fish	<i>Chromis punctipinnis</i>	0.0232432	0.6584130
	Invert	<i>Panulirus interruptus</i>	0.0193043	0.6777173
	Invert	<i>Muricea fruticosa</i>	0.0178847	0.6956020
	Algae	<i>Laminaria spp</i>	0.0166801	0.7122821

### *Discusión*

Aunque encontramos cambios evidentes, las escalas espaciales y temporales utilizadas para analizar la influencia de las MHW sobre los bosques de macroalgas en el sitio de estudio no

nos permiten encontrar una correlación clara. Y sin embargo, sabemos que para impulsar los cambios de biomasa en los ecosistemas de bosques de macroalgas, los cambios en la temperatura covarían o interactúan con otros factores estructurantes como la disponibilidad de nutrientes, las corrientes oceánicas, los efectos de la capa límite y el movimiento de las olas (Edwards & Estes 2006, Gaylord *et al.* 2007, Hernández-Carmona *et al.* 2001, Smale 2019). Pero en este contexto de calentamiento, los cambios más drásticos en los ecosistemas se han asociado a las MHW (Beas-Luna *et al.* 2020, Hodgkinson *n et al.* 2014, Oliver *et al.* 2018). No es la extensión, duración o intensidad absolutas lo que determina lo anómalas o graves que son las MHW, sino la desviación relativa con respecto a la variación de temperatura normalmente experimentada en un lugar (Hobday *et al.* 2018, Wernberg 2021). En el caso de este estudio, los estresores globales están interactuando con factores locales para exacerbar y mejorar la respuesta de la comunidad de los bosques de macroalgas en Punta Eugenia al cambio global. Aún cuando nuestros hallazgos son similares a lo reportado por Cavanaugh *et al.* (2019) y Bell *et al.* (2023) en el área, nuestros datos no fueron capaces de proporcionar una correlación directa entre las MHW y los lechos de algas en el sitio de estudio. En la región de Punta Eugenia, la línea de costa y los meandros de las corrientes hacia el sur traen intensas surgencias costeras durante todo el año (Durazo 2015) que les proporcionan agua fría y nutrientes que interactúan con todas las demás condiciones oceanográficas. Esto ayuda a recuperar los bosques de algas en la zona después de eventos extremos de pérdida de biomasa.

En los ecosistemas marinos, los impactos climáticos directos sobre determinadas especies impulsan la respuesta de todo el sistema (Harley *et al.* 2006). En el límite sur de distribución de *M. pyrifera*, las algas invasoras (*S. muticum* y *S. hornerii*) parecen haber inhibido el reclutamiento de algas gigantes durante 2016 (Fig. 4). La falta de éxito en una invasión a largo plazo puede deberse a la interacción de las características del ciclo biológico y los requisitos de luz de estos invasores potenciales con *M. pyrifera* (Miller & Engle 2009). Pero aún así, el regreso de ambos invasores durante años posteriores demuestra que si las perturbaciones en los bosques de macroalgas dan lugar a condiciones que les permitan regresar, lo harán y eso podría resultar en la inhibición de *M. pyrifera*. Esta respuesta se ha registrado en otras partes de Baja California (Félix-Loaiza *et al.* 2022) y del mundo (Smale

2020, Smale & Wernberg 2013). El hecho de que ni los consumidores primarios ni los secundarios disminuyeran de manera significativa cuando regresó *M. pyrifera* puede deberse a que cualquiera de las especies de macroalgas en la zona mantienen la función del sistema, proporcionan una estructura física que sirve de alimento y hábitat a todas las especies analizadas (Bodkin 1988, Miller *et al.* 2018, Schiel & Foster 2015). Además, algunos grupos funcionales de invertebrados de los analizados, parecen tener rasgos específicos -almacenes de energía, metabolismo más bajo, estrategias de alimentación alternas- que les permiten sobrevivir a periodos de calentamiento con bajos suministros de alimento (Michaud *et al.* 2022). Así pues, la ausencia o presencia de cualquier tipo de alga gigante en la zona es uno de los factores determinantes de la composición de la comunidad; sin incluir los efectos antropogénicos no regulados. Como consecuencia de la dinámica de las condiciones oceanográficas en la zona de Punta Eugenia (Durazo 2015, Hernández-Carmona *et al.* 2001), las comunidades asociadas a los bosques de algas gigantes -invertebrados y peces- se han adaptado a dicha dinámica.

Estos resultados contribuyen al creciente número de observaciones sobre cambios estructurales y dinámicas comunitarias cuando interactúan factores globales y locales (por ejemplo, Cavole *et al.* 2016, Ling *et al.* 2015, Oliver *et al.* 2018, Smale *et al.* 2019, Beas-Luna *et al.* 2020). Las diferencias a escala fina entre Piedra Blanca y Gavilanes pueden ser a menudo ignoradas cuando se utilizan modelos que envuelven amplios rangos latitudinales. Pues estos llegan a pasar por alto algunas de las tendencias funcionalmente importantes encontradas en la pérdida de abundancia local de ingenieros ecosistémicos y la conectividad de los bosques de macroalgas a las características demográficas. Las dinámicas de la comunidad en los parches está impulsada por complejas interacciones relacionadas con los distintos efectos de diversas perturbaciones - grandes olas, bajos nutrientes, pastoreo, facilitación, entre otros - que aparentemente difieren en los 2.5 km que los separan. La elevada SST y la pérdida del dosel de macroalgas, entre otras variables, están trabajando sinérgicamente para afectar a múltiples niveles de la red trófica (Arafeh-Dalmau *et al.* 2019, Beas-Luna *et al.* 2020, Schiel & Foster 2015) que parecen interactuar dentro de cada parche para impulsar respuestas específicas de grupos -principalmente algas- que pueden explicar los pronunciados cambios observados a lo largo de los años. Parece haber mecanismos de retroalimentación reforzantes en ambos sitios que han proporcionado resiliencia a las

comunidades del bosque de algas (Cavanaugh *et al.* 2019); y aunque Reed *et al.* (2016) cuestionaron el estatus de *M. pyrifera* como especie centinela, este trabajo sugiere que en Punta Eugenia debería mantener dicho estatus reforzando también el estatus de Baja California como centinela del cambio climático (Arafeh-Dalmau *et al.* 2019, Hobday & Pecl 2014).

### ***Conclusión***

Como sabemos, el cambio climático está aumentando la frecuencia e intensidad de los fenómenos climáticos extremos. Por eso, entender cómo responden los ecosistemas marinos en su límite de distribución a las MHW puede aportar información valiosa para los esfuerzos de adaptación al clima. En este trabajo, documentamos la pérdida de biomasa de algas y su relación con la SST. Seguimos la sucesión de comunidades tras la pérdida de biomasa de algas e identificamos la contribución de las especies. A pesar de que esta zona de transición muestra una dinámica compleja que oculta patrones físicos y biológicos, documentamos interesantes vías potenciales de recuperación. Con este trabajo pudimos entender cómo se recuperan los bosques de algas tras una pérdida extrema de biomasa en su límite de distribución meridional. Necesitamos utilizar series temporales a largo plazo para comprender el dinamismo de los bosques de algas y ayudarnos a describir posibles vías de recuperación. Comprender la capacidad de recuperación del ecosistema local puede ayudar a informar la gestión de las estrategias de adaptación de estos complejos sistemas productivos.

## Referencias

- Arafeh-Dalmau N, Montaña-Moctezuma G, Martínez JA, Beas-Luna R, Schoeman DS, & Torres-Moye G. (2019). Extreme Marine Heatwaves Alter Kelp Forest Community Near Its Equatorward Distribution Limit. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00499>
- Arafeh-Dalmau, N., Munguia-Vega, A., Micheli, F., Vilalta-Navas, A., Carlos Villasenor-Derbez, J., Précoma-de la Mora, M., Schoeman, D. S., Cavanaugh, K. C., Sosa-Nishizaki, O., Burnham, T. L., Knight, J., Brock Woodson, C., Abas, M., Abadía-Cardoso, A., Aburto-Oropeza, O., Esgro, M. W., Espinosa-Andrade, N., Beas-Luna, R., Cardenas, N., ... Worden, S. (2022). Towards transboundary networks of climate-smart marine reserves in the Southern California Bight. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.01.04.475006>
- Arafeh-Dalmau, N., Schoeman, D. S., Montaña-Moctezuma, G., Micheli, F., Rogers-Bennett, L., Olguin-Jacobson, C., & Possingham, H. P. (2020). Marine heat waves threaten kelp forests. *Science*, 367(6478), 635-635. <https://doi.org/10.1126/science.aba5244>
- Arkema KK, Reed DC, & Schroeter SC. (2009). Direct and indirect effects of giant kelp determine benthic community structure and dynamics. *Ecology*, 90(11), 3126-3137. <https://doi.org/10.1890/08-1213.1>
- Arroyo-Loranca, R. G., Álvarez-Borrego, S., Ortiz-Figueroa, M., & Calderón-Aguilera, L. E. (2015). Spatial and temporal variation of satellite-derived phytoplankton biomass and production in the California Current System off Punta Eugenia, during 1997-2012. *Hidrobiológica*, 25(3), 321-334.
- Banzon, V., Smith, T. M., Chin, T. M., Liu, C., & Hankins, W. (2016). A long-term record of blended satellite and in situ sea-surface temperature for climate monitoring, modeling and environmental studies. *Earth System Science Data*, 8(1), 165-176.
- Beas-Luna R, Micheli F, Woodson CB, Carr M, Malone D, Torre J, Boch C, Caselle JE, Edwards M, Freiwald J, Hamilton SL, Hernandez A, Konar B, Kroecker KJ, Lorda J, Montaña-Moctezuma G, & Torres-Moye G. (2020). Geographic variation in responses of kelp forest communities of the California Current to recent climatic changes. *Global Change Biology*, 26(11), 6457-6473. <https://doi.org/10.1111/gcb.15273>
- Bell, T. W., Cavanaugh, K. C., Saccomanno, V. R., Cavanaugh, K. C., Houskeeper, H. F., Eddy, N., Schuetzenmeister, F., Rindlaub, N., & Gleason, M. (2023). Kelpwatch: A new visualization and analysis tool to explore kelp canopy dynamics reveals variable response to and recovery from marine heatwaves. *PLOS ONE*, 18(3), e0271477-e0271477. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271477>

- Bodkin J. 1988 Effects of kelp forest removal on associated fish assemblages in central California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 117, 227 - 238. (doi:10.1016/0022-0981(88)90059-7)
- Bond NA, Cronin MF, Freeland H, & Mantua N. (2015). Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophysical Research Letters*, 42(9), 3414-3420. <https://doi.org/10.1002/2015GL063306>
- Byrnes, J. E., Reed, D. C., Cardinale, B. J., Cavanaugh, K. C., Holbrook, S. J., & Schmitt, R. J. (2011). Climate-driven increases in storm frequency simplify kelp forest food webs. *Global Change Biology*, 17(8), 2513-2524. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02409.x>
- Cavanaugh KC, Reed DC, Bell TW, Castorani MCN, & Beas-Luna R. (2019). Spatial Variability in the Resistance and Resilience of Giant Kelp in Southern and Baja California to a Multiyear Heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00413>
- Cavanaugh, K. C., Siegel, D. A., Reed, D. C., & Dennison, P. E. (2011). Environmental controls of giant-kelp biomass in the Santa Barbara Channel, California. *Marine Ecology Progress Series*, 429, 1-17. <https://doi.org/10.3354/meps09141>
- Cavole L, Demko A, Diner R, Giddings A, Koester I, Pagniello C, Paulsen ML, Ramirez-Valdez A, Schwenck S, Yen N, Zill M, & Franks P. (2016). Biological Impacts of the 2013–2015 Warm-Water Anomaly in the Northeast Pacific: Winners, Losers, and the Future. *Oceanography*, 29(2). <https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Cervantes-Duarte R. (1988). *Estructura hidrográfica y condiciones de surgencia frente a Punta Eugenia, Baja California Sur, México*. 91-91.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143.
- Climate Prediction Center. (2023). [https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_v5.php](https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php)
- Cooley, S., Schoeman, D., Bopp, L., Boyd, P., Donner, S., Ghebrehiwet, D. Y., Ito, S.-I., Kiessling, W., Martinetto, P., Ojea, E., Racault, M.-F., Rost, B., Skern, M., Pörtner, H.-O., Roberts, D. C., Tignor, M., Poloczanska, E. S., Mintenbeck, K., Alegría, A., ... Levin, L. (2022). Chapter 3. *Ocean and Coastal Ecosystems and Their Services* (pp. 379-550). Andrew Yool. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.005>
- Dayton P. (1985). Ecology of Kelp Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 215-245.

- Di Lorenzo, E., & Mantua, N. (2016). Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nature Climate Change*, 6(11), 1042-1047.
- Durazo, R. (2015). Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(2), 1173-1196.
- Edwards, M. S. & Estes, J. A. 2006. Catástrofe, recuperación y limitación del área de distribución en los bosques de algas del Pacífico Nororiental: una perspectiva a gran escala. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 320:79-87.
- Edwards, M. S., & Edwards, M. S. (2019). Comparing the impacts of four ENSO events on giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) in the northeast Pacific Ocean. *Algae*, 34(2), 141-151.
- Edwards, M. S., & Hernández-Carmona, G. (2005). Delayed recovery of giant kelp near its southern range limit in the North Pacific following El Niño. *Marine Biology*, 147(1), 273-279. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1548-7>
- Eger, A. M., Marzinelli, E. M., Beas-Luna, R., Blain, C. O., Blamey, L. K., Byrnes, J. E. K., ... Vergés, A. (2023). The value of ecosystem services in global marine kelp forests. *Nature Communications*, 14(1), 1894. doi: 10.1038/s41467-023-37385-0
- Espinosa-Carreón TL, Strub PT, Beier E, Ocampo-Torres F, & Gaxiola-Castro G. (2004). Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C3). <https://doi.org/10.1029/2003JC002105>
- Félix-Loaiza, A. C., Rodríguez-Bravo, L. M., Beas-Luna, R., Lorda, J., de La Cruz-González, E., & Malpica-Cruz, L. (2022). Marine heatwaves facilitate invasive algae takeover as foundational kelp. *Botanica Marina*, 65(5), 315-319.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J. G., Gambi, M. C., Kersting, D. K., Ledoux, J. B., Lejeune, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J. C., Serrano, E., Teixido, N., ... Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5), 1090-1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Medrano, A., Cerrano, C., Ponti, M., Schlegel, R., Bensoussan, N., Turicchia, E., Sini, M., Gerovasileiou, V., Teixido, N., Mirasole, A., Tamburello, L., Cebrian, E., Rilov, G., Ledoux, J. B., Souissi, J. B., Khamassi, F., Ghanem, R., ... Harmelin, J. G. (2022). Marine heatwaves drive recurrent mass

mortalities in the Mediterranean Sea. *Global Change Biology*, 28(19), 5708-5725.

<https://doi.org/10.1111/gcb.16301>

Gaylord B, Rosman JH, Reed DC, Koseff JR, Fram J, MacIntyre S, Arkema K, McDonald C, Brzezinski MA, Largier JL, Monismith SG, Raimondi PT, & Mardian B. (2007). Spatial patterns of flow and their modification within and around a giant kelp forest. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 1838-1852.

<https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.1838>

Harley CD, Randall Hughes A, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJ, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, & Williams SL. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228-241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Hernández Carmona, G. (1988). Evaluación, crecimiento y regeneración de mantos de *Macrocystis pyrifera* en la costa occidental de la Península de Baja California, México. (Tesis Doctoral, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).

Hernandez-Carmona, G., Robledo, D., & Serviere-Zaragoza, E. (2001). Effect of nutrient availability on *Macrocystis pyrifera* recruitment and survival near its southern limit off Baja California.

Hobday AJ, Alexander LV, Perkins SE, Smale DA, Straub SC, Oliver ECJ, Benthuyesen JA, Burrows MT, Donat MG, Feng M, Holbrook NJ, Moore PJ, Scannell HA, Sen Gupta A, & Wernberg T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227-238.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>

Hobday, A. J., Oliver, E. C. J., Gupta, A. S., Benthuyesen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2 Special Issue), 162-173. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.205>

Hobday, A. J., y Pecl, G. T. (2014). Identificación de puntos calientes marinos globales: centinelas del cambio y vanguardias para la acción de adaptación. *Rev. Fish Biol.* 24, 415-425. doi: 10.1007/s11160-013-9326-6

Hodgkinson, J. H., Hobday, A. J. & Pinkard, E. A. (2014). Adaptación climática en las industrias de extracción de recursos de Australia: ¿preparados o no? *Reg. Environ. Chang.* 14, 1663-1678

Kurczyn, J. A., Beier, E., Lavín, M. F., & Chaigneau, A. (2012). Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C10).

- Ladah LB, Zertuche-González JA, & Hernández-Carmona G. (1999). Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Phaeophyceae) recruitment near its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997-1998. *Journal of Phycology*, 1106-1112.
- Ling SD, Scheibling RE, Rassweiler A, Johnson CR, Shears N, Connell SD, Salomon AK, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Hernández JC, Clemente S, Blamey LK, Hereu B, Ballesteros E, Sala E, Garrabou J, Cebrian E, Zabala M, Fujita D, & Johnson LE. (2015). Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130269-20130269. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>
- Lonhart SI, Jeppesen R, Beas-Luna R, Crooks JA, & Lorda J. (2019). Shifts in the distribution and abundance of coastal marine species along the eastern Pacific Ocean during marine heatwaves from 2013 to 2018. *Marine Biodiversity Records*, 12(1), 13-13. <https://doi.org/10.1186/s41200-019-0171-8>
- McCabe, R. M., Hickey, B. M., Kudela, R. M., Lefebvre, K. A., Adams, N. G., Bill, B. D., ... & Trainer, V. L. (2016). An unprecedented coastwide toxic algal bloom linked to anomalous ocean conditions. *Geophysical Research Letters*, 43(19), 10-366.
- McCay, B. J., Micheli, F., Ponce-Díaz, G., Murray, G., Shester, G., Ramirez-Sanchez, S., & Weisman, W. (2014). Cooperatives, concessions, and co-management on the Pacific coast of Mexico. *Marine policy*, 44, 49-59.
- McPherson, M. L., Finger, D. J. I., Houskeeper, H. F., Bell, T. W., Carr, M. H., Rogers-Bennett, L., & Kudela, R. M. (2021). Large-scale shift in the structure of a kelp forest ecosystem co-occurs with an epizootic and marine heatwave. *Communications Biology*, 4(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01827-6>
- Merzouk, A., & Johnson, L. E. (2011). Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 90-98. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.020>
- Michaud, K. M., Reed, D. C., & Miller, R. J. (2022). The Blob marine heatwave transforms California kelp forest ecosystems. *Communications Biology*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-022-04107-z>
- Miller RJ, Lafferty KD, Lamy T, Kui L, Rassweiler A, & Reed DC. (2018). Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874), 20172571-20172571. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2571>

- Miller RJ, Page HM, & Reed DC. (2015). Trophic versus structural effects of a marine foundation species, giant kelp (*Macrocystis pyrifera*). *Oecologia*, 179(4), 1199-1209. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3441-0>
- Miller RJ, Reed DC, & Brzezinski MA. (2011). Partitioning of primary production among giant kelp (*Macrocystis pyrifera*), understory macroalgae, and phytoplankton on a temperate reef. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 119-132. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.1.0119>
- Miller, K. A., & Engle, J. M. (2009). The natural history of *Undaria pinnatifida* and *Sargassum filicinum* at the California Channel Islands: non-native seaweeds with different invasion styles. En Proceedings of the 7th California islands symposium. Institute for Wildlife Studies, Arcata, CA (pp. 131-140).
- Oksanen, J. (2013). Vegan: ecological diversity. *R project*, 368, 1-11.
- Oliver ECJ, Donat MG, Burrows MT, Moore PJ, Smale DA, Alexander LV, Benthuysen JA, Feng M, Sen Gupta A, Hobday AJ, Holbrook NJ, Perkins-Kirkpatrick SE, Scannell HA, Straub SC, & Wernberg T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature Communications*, 9(1), 1324-1324. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- Perkins, S. E., Alexander, L. V., & Nairn, J. R. (2012). Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophysical Research Letters*, 39(20). <https://doi.org/10.1029/2012GL053361>
- Reed, D., Washburn, L., Rassweiler, A., Miller, R., Bell, T., & Harrer, S. (2016). Extreme warming challenges sentinel status of kelp forests as indicators of climate change. *Nature Communications*, 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms13757>
- Reynolds, R. W., Smith, T. M., Liu, C., Chelton, D. B., Casey, K. S., & Schlax, M. G. (2007). Daily high-resolution-blended analyses for sea surface temperature. *Journal of climate*, 20(22), 5473-5496.
- Rogers-Bennett, L., & Catton, C. A. (2019). Marine heat wave and multiple stressors tip bull kelp forest to sea urchin barrens. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51114-y>
- Sanford, E., Sones, J. L., García-Reyes, M., Goddard, J. H., & Largier, J. L. (2019). Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Scientific reports*, 9(1), 4216.
- Schiel DR & Foster MS. (2015). *The biology and ecology of Giant Kelp Forests*. University of California Press.
- Schiel, D. R., & Foster, M. S. (1986). The structure of subtidal algal stands in temperate waters. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 24, 265-307.

- Schlegel, R. W., Oliver, E. C., Wernberg, T., & Smit, A. J. (2017). Nearshore and offshore co-occurrence of marine heatwaves and cold-spells. *Progress in Oceanography*, 151, 189-205.
- Smale DA, Wernberg T, Oliver ECJ, Thomsen M, Harvey BP, Straub SC, Burrows MT, Alexander LV, Benthuisen JA, Donat MG, Feng M, Hobday AJ, Holbrook NJ, Perkins-Kirkpatrick SE, Scannell HA, Sen Gupta A, Payne BL, & Moore PJ. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9(4), 306-312. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>
- Smale DA. (2020). Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytologist*, 225(4), 1447-1454. <https://doi.org/10.1111/nph.16107>
- Smale, D. A., & Wernberg, T. (2013). Extreme climatic event drives range contraction of a habitat-forming species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754). <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2829>
- Smith, K. E., Burrows, M. T., Hobday, A. J., King, N. G., Moore, P. J., Gupta, A. S., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2022). Biological Impacts of Marine Heatwaves. *Annual Reviews of Marine Science*, 15, 119-145. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032122>
- Sydeman, W. J., Santora, J. A., Thompson, S. A., Marinovic, B., & Lorenzo, E. D. (2013). Increasing variance in North Pacific climate relates to unprecedented ecosystem variability off California. *Global Change Biology*, 19(6), 1662-1675. <https://doi.org/10.1111/gcb.12165>
- Tait, L. W., Thorat, F., Pinkerton, M. H., Thomsen, M. S., & Schiel, D. R. (2021). Loss of Giant Kelp, *Macrocystis pyrifera*, Driven by Marine Heatwaves and Exacerbated by Poor Water Clarity in New Zealand. *Frontiers in Marine Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.721087>
- Thomsen, M. S., Mondardini, L., Alestra, T., Gerrity, S., Tait, L., South, P. M., Lilley, S. A., & Schiel, D. R. (2019). Local Extinction of bull kelp (*Durvillaea* spp.) due to a marine heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6(MAR). <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00084>
- Venrick, E. L. I. Z. A. B. E. T. H., Bograd, S. J., Checkley, D. A. V. I. D., Durazo, R. E. G. I. N. A. L. D. O., Gaxiola-Castro, G. I. L. B. E. R. T. O., Hunter, J. O. H. N., ... & Wheeler, P. A. (2003). The state of the California Current, 2002-2003: Tropical and subarctic influences vie for dominance. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 28-60.
- Wernberg, T. (2021). Marine heatwave drives collapse of kelp forests in Western Australia. In *Ecosystem collapse and climate change* (pp. 325-343). Cham: Springer International Publishing.

Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., De Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., ... & Wilson, S. (2016).

Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353(6295), 169-172.

Wernberg, T., Smale, D. A., & Thomsen, M. S. (2012). A decade of climate change experiments on marine

organisms: Procedures, patterns and problems. *Global Change Biology*, 18(5), 1491-1498.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02656.x>

## Apéndice

### *Apéndice B: Metodología*

#### *B1. Procesamiento de datos de ondas de calor marinas y biomasa*

```
#Paquetes
require(tidyr)
require(lubridate)
library(heatwaveR)
library(anytime)
library(tidyverse)
library(ggplot2)
library(ggdendro)
library(ggpubr)

#Cargar los datos
sst8122<-read.csv("SST8122.csv") #temperatura superficial diaria
Biomasa<-read.csv("Biomasa_update_2023.csv")

#MHWs analysis #####1982-2022 database
pix<-date_decimal(sst8122$time)
p <- data.frame(date=as.POSIXct(pix), value=NA)
px<-separate(p, date, c("Date", "Hour"), sep=" ", remove=TRUE)
use<-cbind(px, temp=sst8122$temp)
usa<-use[-2]
usable<-usa[-2]
usable<-usable%>% dplyr::rename(t="Date")
usable$t<-as.Date(usable$t)

res <- ts2clm(usable, climatologyPeriod = c("1982-01-01", "2022-12-20"))
res[1:10,]

#In the df: seas = climatology
#In the df: thresh = threshold
```

```

#to detect the MHWs events and its categories
hw<-detect_event(res)
hw$event
hw<- hw$event %>% tbl_df%>% print(n=60)
hullo<-category(hw)
write.table(hullo, "Mhw_events_PE.csv", sep="," , col.names=T, row.names=F)

#MCSs
hey<-detect_event(res, coldSpells=TRUE)
hey$event
hey<- hey$event %>% tbl_df%>% print(n=85)

write.table(heyyy, "Mcs_events_PE_2022.csv", sep="," , col.names=T, row.names=F)

#Graphingggggg #####
My_Theme = theme(axis.text.y = element_text(size=12),axis.text.x =
element_text(size=12), axis.title.x = element_text(size = 13), axis.title.y = element_text(size
= 13))

#El paquete de heatwaves tiene un comando para graficar el evento más fuerte
#MHWs
jj<- event_line(hw)
jj

#MCSs
plo<- event_line(hey)
plo

#Pero yo quiero graficar más años, así que hice mi propia gráfica
exp<-res[11179:15273,] #2012-2022

#MHWs
sup<-ggplot(exp,aes(x=t)) + geom_flame(aes(y = temp, y2 = thresh, fill = "Heatwave"),
show.legend = T)+ geom_line(aes(y = temp, colour = "Temperature"), size=0.35) +
  geom_line(aes(y = thresh, colour = "Threshold"), size = 0.35) + geom_line(aes(y = seas,
colour = "Climatology")) + scale_colour_manual(name = "",values = c("Temperature" =
"black", "Threshold" = "#268C2B", "Climatology" = "#A13D84")) + scale_fill_manual(name
= "", values = c("Heatwave" = "#FC5B5E"))+guides(colour = guide_legend(override.aes =
list(fill = NA))) +
  xlab("Date") + (expression(paste("Temperature [", degree, "C]")))+ My_Theme+
  theme(legend.position = "right", legend.text = element_text(size = 12))#+
  guides(fill="none")

```

```
sup <- sup + rremove("xlab")+theme(axis.ticks.x=element_blank(), axis.text.x =
element_blank())
```

```
#MCSs
```

```
yup<-ggplot(exp,aes(x=t)) + geom_flame(aes(y = seas, y2 = temp, fill = "Coldspell"),
show.legend = T)+ geom_line(aes(y = temp, colour = "Temperature"), size=0.35) +
geom_line(aes(y = thresh, colour = "Threshold"), size = 0.35)+geom_line(aes(y = seas,
colour = "Climatology")) + scale_colour_manual(name = "", values = c("Temperature" =
"black", "Threshold" = "#268C2B", "Climatology" = "#A13D84")) +scale_fill_manual(name =
"", values = c("Coldspell" = "#458CFF")) +guides(colour = guide_legend(override.aes =
list(fill = NA))) +
xlab("Date") +ylab(expression(paste("Temperature [", degree, "C]")))+ My_Theme+
theme(legend.position = "right", legend.text = element_text(size = 12))#+
guides(fill="none")
yup
```

```
ggarrange(sup + rremove("xlab"),yup,nrow=2)
```

```
# Ahora la Biomasa
```

```
Bio12<-read.csv("Biomasa_update_12_22.csv")
```

```
head(Bio12)
```

```
plot<-ggplot(Bio12, aes(x = Quarter, y = Biomasa)) + geom_line(aes(color = Sitio),size = 1)+
facet_grid(Sitio ~.)+ scale_x_continuous(breaks=seq(2012,2022.25,2))+ ylim(0,7000)+
scale_color_manual(values = c("#a5ca72", "#aea5a1"))+ My_Theme + ylab("Kelp Biomass
(g/m2)")
```

```
plot <- plot + rremove("xlab")+theme(axis.ticks.x=element_blank(), axis.text.x =
element_blank())
```

```
#Biomasa, MHWs y MCSs
```

```
# Load required libraries
```

```
library(patchwork)
```

```
# Combinar las gráficas con un mismo eje
```

```
combined_plot <- plot / sup / yup
```

```
print(combined_plot)
```

## ***B2. Recolección de datos de monitoreos***

***Tabla B1. I. Lista de Especies***

Genus_species	broad_taxonomic	primary_function	secondary_function	translates_to
<b>Acarnus_erithacus</b>	invertebrate	suspension_feeder		Acarnus_erithacus

<b>Alloclinus holderi</b>	fish	microinvertivore		Alloclinus_holderi
<b>Anisotremus davidsonii</b>	fish	macroinvertivore		Anisotremus_davidsonii
<b>Anthopleura spp</b>	invertebrate	suspension_feeder		Anthopleura_spp
<b>Aplysia californica</b>	invertebrate	herbivore		Aplysia_californica
<b>Apostichopus californicus</b>	invertebrate	detritivore		Apostichopus_californicus
<b>Apostichopus parvimensis</b>	invertebrate	detritivore		Apostichopus_parvimensis
<b>Balanophyllia elegans</b>	invertebrate	suspension_feeder		Balanophyllia_elegans
<b>Cancerspp</b>	invertebrate	macroinvertivore	scavenger	Cancer_spp
<b>Caudinaarenicola</b>	invertebrate	suspension_feeder		Caudina_arenicola
<b>Caulolatilus princeps</b>	fish	macroinvertivore		Caulolatilus_princeps
<b>Centrostephanus coronatus</b>	invertebrate	herbivore	detritivore	Centrostephanus_coronatus
<b>Ceratostomafoliatum</b>	invertebrate	macroinvertivore		Ceratostoma_foliatum
<b>Chaceia ovoidea</b>	invertebrate	suspension_feeder		Chaceia_ovoidea
<b>Chromis punctipinnis</b>	fish	planktivore		Chromis_punctipinnis
<b>Clavelina huntsmani</b>	invertebrate	suspension_feeder		Clavelina_huntsmani
<b>Cnemidocarpa finmarkiensis</b>	invertebrate	suspension_feeder		Cnemidocarpa_finmarkiensis
<b>Codium fragile</b>	algae	understory_green		Codium_fragile
<b>Colonial tunicate</b>	invertebrate	suspension_feeder		Colonial_tunicate
<b>Conus spp</b>	invertebrate	microinvertivore		Conus_spp
<b>Craniella spp</b>	invertebrate	suspension_feeder		Craniella_spp
<b>Crassadoma gigantea</b>	invertebrate	suspension_feeder		Crassadoma_gigantea
<b>Cucumariaspp</b>	invertebrate	suspension_feeder		Cucumaria_spp
<b>Cypraeaspp</b>	invertebrate	microinvertivore	scavenger	Cypraea_spadicea
<b>Cystoseiraosmundacea</b>	algae	subcanopy_kelp		Cystoseira_osmundacea
<b>Desmarestiaspp</b>	algae	understory_brown		Desmarestia_spp
<b>Diaporeciacalifornica</b>	invertebrate	suspension_feeder		Diaperoecia_californica
<b>Dictyotabinghamiae</b>	algae	understory_brown		Dictyota_spp
<b>Dictyotacoriacea</b>	algae	understory_brown		Dictyota_spp
<b>Dictyotaflabellata</b>	algae	understory_brown		Dictyota_spp
<b>Didemnum carnulentum</b>	invertebrate	suspension_feeder		Didemnum_carnulentum
<b>Echinometranvanbrunti</b>	invertebrate	detritivore	grazer	Echinometra_vanbrunti
<b>Egregiamenziesii</b>	algae	subcanopy_kelp		Egregia_menziesii

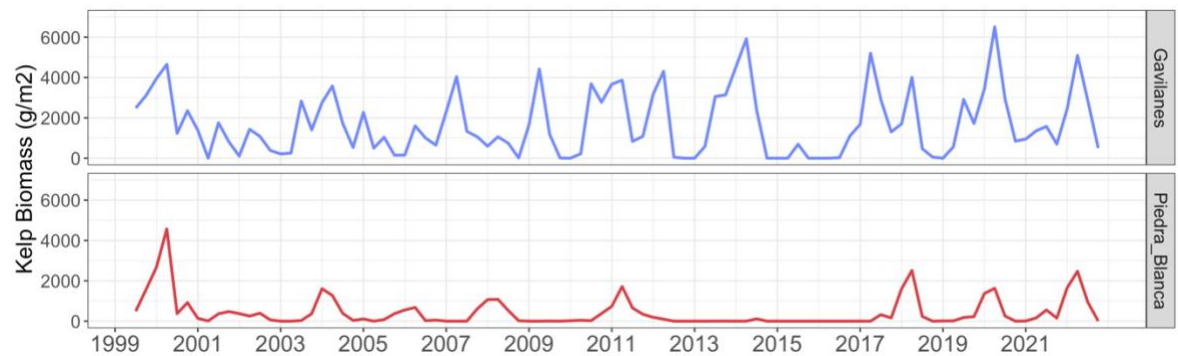
<b>Eiseniaarborea</b>	algae	subcanopy_kelp		Eisenia_arborea
<b>Embiotoca jacksoni</b>	fish	microinvertivore		Embiotoca_jacksoni
<b>Embiotoca lateralis</b>	fish	microinvertivore		Embiotoca_lateralis
<b>Eucidaristhouarsii</b>	invertebrate	detritivore	grazer	Eucidaris_thouarsii
<b>Flabellinaiodinea</b>	invertebrate	microinvertivore		Flabellina_iodinea
<b>Girella nigricans</b>	fish	herbivore		Girella_nigricans
<b>Gobiidaespp</b>	fish	microinvertivore		Gobiidae_spp
<b>Gymnothorax mordax</b>	fish	piscivore		Gymnothorax_mordax
<b>Halichoeresemicinctus</b>	fish	microinvertivore		Halichoeres_semicinctus
<b>Halichondria</b>	invertebrate	suspension_feeder		Halichondria_spp
<b>Haliotis_spp</b>	invertebrate	herbivore	detritivore	Haliotis_spp
<b>Henricia</b>	invertebrate	microinvertivore	seastar	Henricia_leviuscula
<b>Hermosillaazurea</b>	fish	herbivore		Hermosilla_azurea
<b>Heterodontusfrancisci</b>	fish	macroinvertivore		Heterodontus_francisci
<b>Heterostichusrostratus</b>	fish	macroinvertivore		Heterostichus_rostratus
<b>Hypsurus caryi</b>	fish	microinvertivore		Hypsurus_caryi
<b>Hypsypops rubicundus</b>	fish	microinvertivore		Hypsypops_rubicundus
<b>Kelletia kelletii</b>	invertebrate	macroinvertivore	scavenger	Kelletia_kelletii
<b>Laminaria</b>	algae	understory_kelp		Laminaria_spp
<b>Leptogorgiachilensis</b>	invertebrate	suspension_feeder		Leptogorgia_chilensis
<b>Leucandra losangelensis</b>	invertebrate	suspension_feeder		Leucandra_losangelensis
<b>Linckiacolombianus</b>	invertebrate	detritivore		Linckia_colombianus
<b>Loxorhynchusgrandis</b>	invertebrate	macroinvertivore	scavenger	Loxorhynchus_grandis
<b>Macrocystis pyrifera stipes</b>	algae	canopy_kelp		Macrocystis_pyrifera_stipes
<b>Medialuna californiensis</b>	fish	herbivore		Medialuna_californiensis
<b>Megastraea_spp</b>	invertebrate	herbivore		Megastraea_spp
<b>Megathura crenulata</b>	invertebrate	herbivore		Megathura_crenulata
<b>Mesocentrotus franciscanus</b>	invertebrate	urchins	detritivore	Mesocentrotus_franciscanus
<b>Muricea californica</b>	invertebrate	suspension_feeder		Muricea_californica
<b>Muriceafruticosa</b>	invertebrate	suspension_feeder		Muricea_fruticosa
<b>Myxicola infundibulum</b>	invertebrate	suspension_feeder		Myxicola_infundibulum
<b>Norrisia norrisi</b>	invertebrate	herbivore		Norrisia_norrisi

<b>Octopus</b> spp	invertebrate	macroinvertivore		Octopus_spp
<b>Other_starfish</b>	invertebrate	microinvertivore	seastar	Other_starfish
<b>Oxyjulis californica</b>	fish	planktivore		Oxyjulis_californica
<b>Oxylebius pictus</b>	fish	microinvertivore		Oxylebius_pictus
<b>Pachycerianthus fimbriatus</b>	invertebrate	suspension_feeder		Pachycerianthus_fimbratus
<b>Pacifigorgia_spp</b>	invertebrate	suspension_feeder		Pacifigorgia_spp
<b>Padina_spp</b>	algae	subcanopy_kelp		Padina_spp
<b>Panulirus interruptus</b>	invertebrate	macroinvertivore	scavenger	Panulirus_interruptus
<b>Paralabrax clathratus</b>	fish	piscivore		Paralabrax_clathratus
<b>Paralabraxnebulifer</b>	fish	macroinvertivore		Paralabrax_nebulifer
<b>Patiria miniata</b>	invertebrate	microinvertivore	seastar	Patiria_miniata
<b>Pisaster giganteus</b>	invertebrate	microinvertivore	seastar	Pisaster_giganteus
<b>Pomacanthuszonipectus</b>	fish	herbivore		Pomacanthus_zonipectus
<b>Primavelans insculpta</b>	invertebrate	suspension_feeder		Primavelans_insculpta
<b>Pterygohporacalifornica</b>	algae	subcanopy_kelp		Pterygohpora_californica
<b>Pugettia producta</b>	invertebrate	microinvertivore		Pugettia_producta
<b>Rhacochilus vacca</b>	fish	macroinvertivore		Rhacochilus_vacca
<b>Rhinobatos productus</b>	fish	endoparasitic		Rhinobatos_productus
<b>Salmacina tribranchiata</b>	invertebrate	suspension_feeder		Salmacina_tribranchiata
<b>Sargassum hornerii</b>	algae	understory_brown		Sargassum_horneri
<b>Sargassum muticum</b>	algae	understory_brown		Sargassum_muticum
<b>Scallop</b>	invertebrate	suspension_feeder		Scallop
<b>Scorpaenichthys marmoratus</b>	fish	piscivore		Scorpaenichthys_marmoratus
<b>Scorpaenamystes</b>	fish	piscivore		Scorpaena_mystes
<b>Sebastes auriculatus</b>	fish	microinvertivore	piscivore	Sebastes_auriculatus
<b>Semicossyphus pulcher</b>	fish	macroinvertivore		Semicossyphus_pulcher
<b>Spheciospongia confoederata</b>	invertebrate	suspension_feeder		Spheciospongiaconfoederata
<b>Sphoeroides_spp</b>	fish	microinvertivore		Sphoeroides_spp
<b>Stegastes rectifraenum</b>	fish	herbivore		Stegastes_rectifraenum
<b>Strongylocentrotus purpuratus</b>	invertebrate	urchins	detritivore	Strongylocentrotus_purpuratus

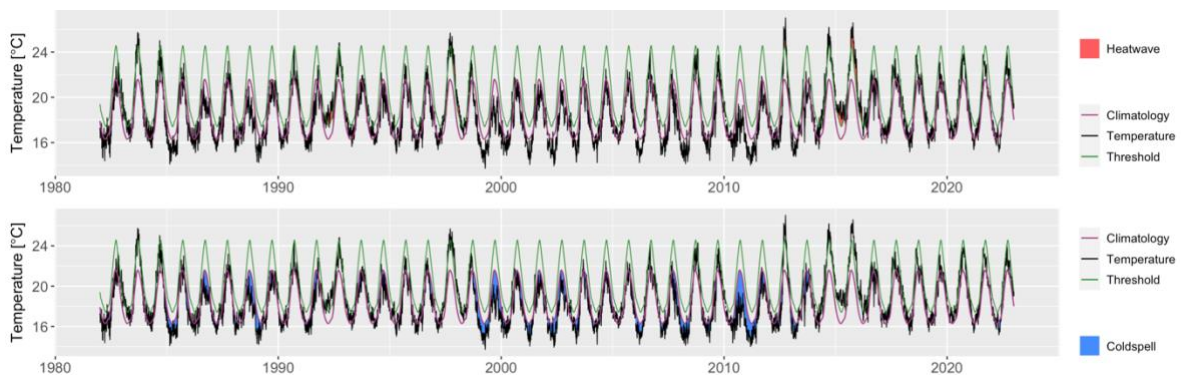
<b>Styella montereyensis</b>	invertebrate	detritivore	microinvertivore	Styella_montereyensis
<b>Tegulaspp</b>	invertebrate	herbivore		Tegula_spp
<b>Tethya aurantia</b>	invertebrate	suspension_feeder	planktivore	Tethya_aurantia
<b>Thelepus Crispus</b>	invertebrate	suspension_feeder		Thelepus_Crispus
<b>Ulvicola sanctaerosae</b>	fish	piscivore		Ulvicola_sanctaerosae
<b>Undariapinnatifida</b>	algae	understory_kelp		Undaria_pinnatifida
<b>Urobotishalleri</b>	fish	macroinvertivore	piscivore	Urobotis_halleri
<b>Urobotis concentricus</b>	fish	macroinvertivore	piscivore	Urobotis_concentricus
<b>Urticinapiscivora</b>	invertebrate	suspension_feeder		Urticina_piscivora
<b>Zapteryx exasperata</b>	fish	macroinvertivore		Zapteryx_exasperata
<b>Zonariafarlowii</b>	algae	understory_brown		Zonaria_farlowii

## Apéndice C: Resultados

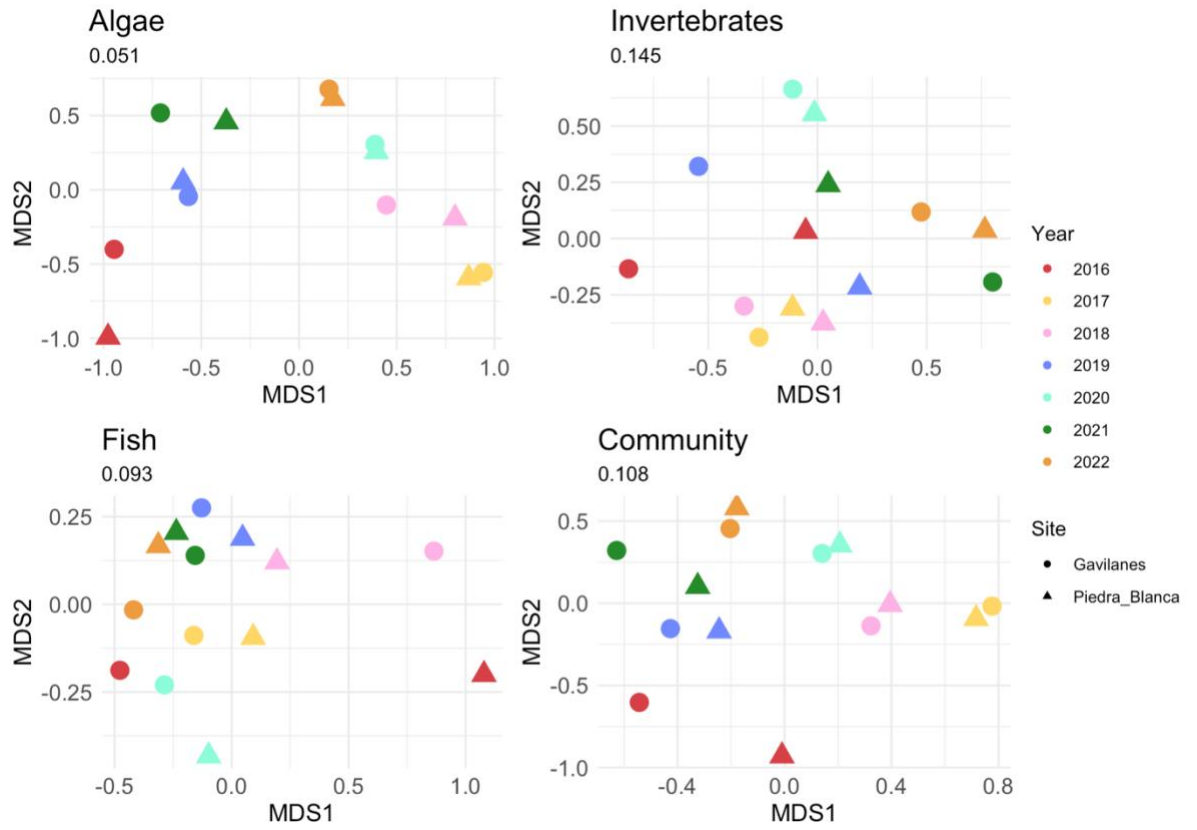
### C1. Dinámica histórica de los bosques de macroalgas en PE (1999-2022)



### C2. MHWs y MCSs en PE (1982-2022)

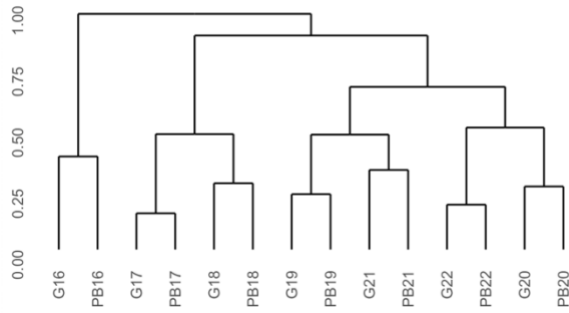


**C3. nMDS) y clusters de cada comunidad (algas, invert, peces)**



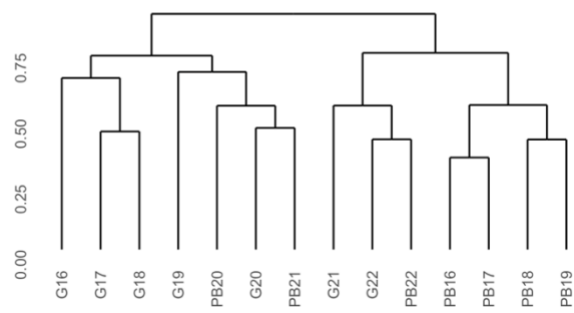
### Algae

ANOSIM: 0.9592 (significance: 0.001)



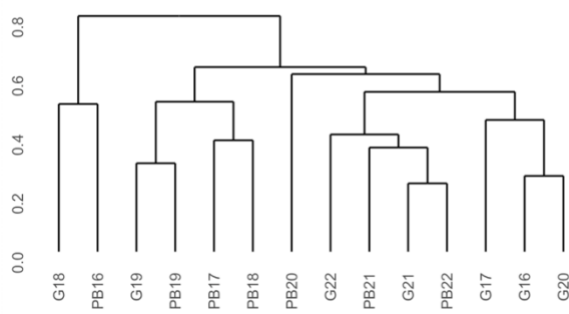
### Invert

ANOSIM: 0.537 (significance: 0.002)



### Fish

ANOSIM: 0.367 (significance: 0.024)



### Community

ANOSIM: 0.813 (significance: 0.001)

