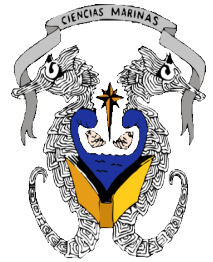




UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA



FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

CAMPUS ENSENADA

OCEANÓLOGO

“COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS ASOCIADOS A LOS BOSQUES DE *MACROCYSTIS PYRIFERA* ANTES Y DESPUÉS DEL EVENTO DE CALENTAMIENTO EXTREMO BLOB 2014-2016”

PRESENTA:

Rodrigo Castro Calderón

Ensenada, Baja California a 02 de abril de 2025.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
CAMPUS ENSENADA



“COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS ASOCIADOS A LOS BOSQUES DE
MACROCYSTIS PYRIFERA ANTES Y DESPUÉS DEL EVENTO DE
CALENTAMIENTO EXTREMO BLOB 2014-2016”

TESIS

PARA CUBRIR LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL TÍTULO DE
OCEANÓLOGO

PRESENTA:

Rodrigo Castro Calderón

342357

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:

Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma

DIRECTOR

Dr. Nur Arafah Dalmau

SINODAL

Dr. José Augusto Valencia Gasti

SINODAL

“Por la Realización Plena del Ser”

Resumen

Los bosques de sargazo son ecosistemas costeros caracterizados por la dominancia de macroalgas (e.j., *Macrocystis pyrifera*) que por su densidad y tasas de crecimiento forman sistemas altamente productivos y diversos. Su estructura y función son dependientes de las interacciones ecológicas que se establecen entre las especies, pero el clima del océano y los factores antropogénicos se convierten en sus principales mecanismos de variabilidad. Un aumento en la temperatura superficial del mar, puede causar un desequilibrio tanto en la densidad de los bosques como en las comunidades y poblaciones asociadas. Durante el periodo de 2014-2016, se presentó un periodo prolongado en el aumento anómalo de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Nororiental. Este evento de calentamiento, u Onda de Calor Marina (MHWs, por sus siglas en inglés), fue conocido generalmente como el "Blob". Por tal motivo, en este estudio se caracterizaron y compararon a dos comunidades de macroinvertebrados bentónicos asociados a estos bosques, en Bajamar y Eréndira, antes y después del evento "Blob" 2014-2016. También se realizó una caracterización temporal de la temperatura superficial del mar y se cuantificaron las anomalías positivas y negativas desde 2011 a 2021. Los resultados de las anomalías de temperatura indicaron que antes del Blob, los meses con anomalías negativas de temperatura fueron más frecuentes en la región. El calentamiento anómalo prolongado del Blob en la región fue detectado entre enero de 2014 a agosto de 2016, con diferencias en intensidad y frecuencia entre los sitios de muestreo. Con respecto a la caracterización de la comunidad de macroinvertebrados: En Bajamar, la estructura de la comunidad de invertebrados fue dinámica, mostrando ser distinta antes y después del Blob de 2014-2016 y las comunidades formaron por lo menos tres unidades discretas en los 6 años de muestreo. En Eréndira, la similitud de la comunidad de invertebrados cambió antes y después del Blob 2014-2016. La comunidad presentó mayor similitud después, los cuales fueron distintos entre sí. Las especies que caracterizaron a Bajamar antes del Blob fueron: *Balanophyllia elegans*, *Patiria miniata*, *Pisaster sp.*; después del Blob fueron: *Strongylocentrotus purpuratus*, *Mesocentrotus franciscanus* y *Patiria miniata*. Las especies que caracterizaron a Eréndira antes del Blob fueron: *Patiria miniata*, *Styela montereyensis*; después del Blob fueron: *Strongylocentrotus purpuratus*, *Patiria miniata*, *Arbacia stellata*. La similitud de las comunidades de invertebrados entre Bajamar y Eréndira cambió antes y después del Blob. Antes del Blob, las comunidades de Bajamar y Eréndira fueron diferentes; por el contrario, después del Blob, las comunidades de los dos sitios presentaron una mayor similitud. De acuerdo al análisis SIMPER, las especies que mayormente marcaron las similitudes entre ambos sitios fueron: *S. purpuratus*, *M. franciscanus*, *P. miniata*, *Pisaster sp.* y el caracol *Megastraea undosa*. En este trabajo se observó como la comunidad de invertebrados bentónicos asociada a

los bosques de *M. pyrifera* fue impactada por el Blob y modificada en respuesta a las condiciones oceanográficas locales. La intensidad y frecuencia de los eventos de escala estacional y no-estacional fue contrastante entre sitios. El aumento de anomalías en la SST es cada vez más constante y esto tiene un impacto en la composición de especies de la comunidad de macroinvertebrados asociados a los bosques de macroalgas, por lo que se propone un constante estudio a estos ecosistemas susceptibles a dichos cambios.

Palabras clave: *Macrocystis pyrifera*, Comunidad de macroinvertebrados, Blob 2014-2016, *Stroglyocentrotus purpuratus*.

Este trabajo está dedicado a mis padres.

A mi familia, amigos y a mi
comité de titulación.

Cada uno de los granos de esta piedra, cada fragmento mineral de esta montaña llena de oscuridad, forma por sí solo un mundo. El esfuerzo mismo para llegar a las cimas basta para llenar un corazón de hombre. Hay que imaginarse a Sísifo dichoso.

(Albert Camus, El mito de Sísifo, 1942)

Agradecimientos

Quiero comenzar por agradecer a mi comité de titulación: A la Dra. Gabriela Montaña, por aceptarme en su equipo de trabajo hace siete años y permitirme participar en los monitoreos a lo largo de la península de Baja California. Esto me ayudó a mi crecimiento personal y a aumentar mis ganas de seguir aprendiendo. Al Dr. Augusto Valencia, por aceptar ser parte del comité, enseñarme a trabajar con datos de temperatura y a tener una perspectiva moderna de la ciencia. Al Dr. Nur Arafeh Dalmau, por permitirme seguir participando en sus proyectos y por tenerme la confianza durante los muestreos submareales.

Al Profesor Roberto Calderón, instructor de buceo, salvamento acuático y natación, por enseñarme todo lo que sé sobre las artes del mar, además de brindarme la confianza para apoyarlo en sus clases.

Al Dr. Alfredo Salas, por aceptarme en las Prácticas Profesionales cuando, en pandemia, varios programas me rechazaron. Esto me ayudó a terminar de formar mi etapa de aprendizaje a nivel licenciatura trabajando en proyectos de Manifiestos de Impacto Ambiental.

A mi padre, quien fue mi primer profesor. Me enseñaste lo que es vivir siempre teniendo en cuenta los valores, ideales y la empatía para ayudar a los demás. También me enseñaste que después de la muerte sigue habiendo vida. A mi madre, quien me enseñó que no siempre es bueno ser necio en los ideales propios, que también es bueno escuchar las ideas y consejos de los demás. Aún hoy en día, me sigues enseñando lo que es seguir adelante aún en las adversidades.

A mis amigos, por alentarme a seguir adelante, por estarme ayudando durante la carrera, por escucharme, aconsejarme y acompañarme en días malos y días buenos.

A Mariano Villanueva, porque le prometí que lo iba a poner en agradecimientos.

A mi familia en general, hermano, abuelos, primos, tíos, sobrinas, cuñada, etc. Que han estado en mi vida desde un principio y en un futuro final.

A Dios por darme vida y espacio-tiempo para navegar, para aprender y para agradecer.

Contenido

1. Introducción	1
2. Hipótesis	6
3. Objetivos	7
4. Metodología	7
Área de estudio.....	7
Caracterización de la temperatura superficial del mar.....	8
Trabajo de campo.....	8
Análisis de video y datos.....	9
Estadística.....	9
5. Resultados	10
Datos de temperatura superficial del mar.....	10
Comparación de la similitud por sitio.....	12
Bajamar 2011-2021.....	12
Eréndira 2011-2021.....	15
Comparación de la similitud entre sitios.....	18
Riqueza de especies.....	23
6. Discusión	24
7. Conclusión	29
8. Referencias	30
9. Anexos	33

Introducción

Los bosques de sargazo en el Océano Pacífico Nororiental se encuentran desde Alaska (USA) hasta Bahía Magdalena, BCS (México). Son ecosistemas costeros caracterizados por la dominancia de macroalgas, como *Macrocystis pirifera*, que por su densidad y tasas de crecimiento forman sistemas altamente productivos y diversos. Su estructura tridimensional y las elevadas tasas de producción primaria, permiten que en ellos ocurran una gran diversidad de especies acompañantes como invertebrados, peces, aves e incluso algunos mamíferos marinos. Ocupan ambientes sumergidos durante las mareas, caracterizados por su zonación vertical como ambientes submareales, de fondos rocosos, que ocurren en aguas templadas y polares con una temperatura menor a $\sim 20^{\circ}\text{C}$ (Setchell et al., 1925). Son ecosistemas de suma importancia ecológica, ya que brindan servicios ecosistémicos como la pesca, alimento para diferentes especies, protección de costas como amortiguadores de oleaje, entre otros (Smale et al., 2013). Su estructura y función son dependientes de las interacciones ecológicas que se establecen entre las especies, pero el clima del océano y los factores antropogénicos se convierten en sus principales mecanismos de variabilidad.

Estos ecosistemas son sensibles a disturbios naturales o factores antropogénicos. Los forzantes naturales se atribuyen a variaciones en el clima que llegan a modificar la temperatura del océano o el oleaje (p. ej. cambios en la radiación solar, la actividad volcánica), pero también pueden ser atribuidos a procesos ecológicos (p. ej. el pastoreo, competencia). En contraste, los forzantes antrópicos que actúan en el sistema son asociados con las actividades humanas. Estos disturbios pueden ser la pesca, la destrucción de hábitat, entre otros (Harrold y Reed, 1985; Tegner y Dayton, 1991; Dayton, 1998; Foster et al. 2013). Diferenciar los forzantes de esa dinámica física en el sistema a menudo es complejo, y puede involucrar el manejo y procesamiento de modelos climáticos (Oliver et al. 2021). Sin embargo, otras aproximaciones se basan en el procesamiento de series de tiempo climáticas, que describen las señales en el clima del océano con diversos componentes de variabilidad. La variabilidad natural es atribuida a componentes cíclicos de escala estacional y no-estacional (interanual, decadal, multidecadal, entre otras), mientras los procesos antropogénicos que llegan a estar relacionados principalmente con cambios en el estado medio del sistema de forma no gradual, son relacionados con componentes de largo período en el clima del océano.

Los eventos de variabilidad como El Niño-ENSO (variabilidad en escala interanual) y las ondas de calor (de semanas a meses), han provocado impactos en la estructura de las comunidades biológicas a escala global (Smale et al., 2013, Smith

et al.). Varios estudios concuerdan que un aumento en la temperatura superficial del mar, puede causar un desequilibrio tanto en la densidad de los bosques como en las comunidades y poblaciones asociadas (Reed et al., 2016; Arafeh et al., 2019; Smale et al., 2017; Smale, 2020). Smale (2020), comenta que la temperatura influye en la mayoría de los procesos biológicos desde la escala celular hasta la de ecosistema. Las especies definen nichos térmicos y se adaptan a intervalos específicos de temperatura bajo los cuales, suceden procesos a nivel celular y fisiológicos; cuando la temperatura aumenta, puede inducir estrés o daño celular, o incluso para especies móviles, sus poblaciones se desplazan hacia su límite superior de distribución o a mayores profundidades, lo que cambia las características de la comunidad.

Durante el periodo de 2014-2016, se presentó un periodo prolongado en el aumento anómalo de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Nororiental. Este evento de calentamiento fue definido generalmente como el “Blob”. En su formación estuvieron asociadas cuatro Ondas de Calor Marinas (MHWs, por sus siglas en inglés), que son independientes en espacio y tiempo durante su formación (Sun et al. 2023). Las cuatro formaron un evento de calentamiento prolongado en duración e intensidad en el Pacífico Nororiental. Una MHW se define como anomalías de temperatura persistentes por más de 5 días, que se desvía significativamente de las condiciones típicas o climatológicas en una localidad (Hobday et al. 2016). Las anomalías se establecen en relación a un umbral estacional asociado con el procesamiento de series de tiempo de la temperatura. En su definición es relevante el marco temporal, pero también se ha sugerido reconocer su dinámica espacial para una mejor clasificación espacio-temporal de las MHWs (Sun et al. 2023). La evolución espacial del “Blob” en 2015 se asoció con un número alto de MHWs detectadas a lo largo de las costas del Pacífico Nororiental, y en particular en aguas al sur de California y Baja California donde ocurre la distribución sureña de los bosques de *M. pyrifera* (Arafeh et al., 2019. Beas et al., 2020. Cavanaugh et al., 2019). En estas regiones fueron registradas anomalías de hasta 5.9°C, donde normalmente se presentan de 2°C (Arafeh et al., 2019).

Los mecanismos de formación de la MHW son asociados con cambios en el balance de calor entre el océano y la atmósfera dentro de la capa de mezcla. Para un análisis más profundo, Sen Gupta y colaboradores (2020) describen y clasifican estas causas en tres categorías: i) Cambio en el transporte de calor por el océano, como la intensificación de las corrientes de frontera occidental, ii) Persistencia de sistemas sinópticos atmosféricos de gran escala, o iii) Procesos de retroalimentación entre aire-mar acoplados al ENSO (El Niño/Oscilación del Sur, o ENSO por sus siglas en inglés). El primer mecanismo está relacionado con la advección por el océano de masas de agua cálidas de origen subtropical de forma horizontal (p. ej. corrientes

de frontera occidental como La Corriente de Kuroshio o remolinos de mesoescala) hacia localidades extratropicales. En contraste, los sistemas sinópticos atmosféricos hacen referencia a los sistemas de altas y bajas presiones en la atmósfera, regulan principalmente el transporte de calor en regiones extratropicales. Estos sistemas pueden influir en la prolongación y evolución de las MHW. Un debilitamiento de la velocidad del viento superficial y menor nubosidad, llevan a que la superficie del océano reciba mayor radiación y su pérdida de calor hacia la atmósfera se reduzca. En particular, la persistencia de altas presiones atmosféricas fueron los principales conductores de un número prominente de MHWs en la fase inicial del Blob 2014 (Sen Gupta et. al., 2020). Finalmente, la tercera causa está relacionada con forzamientos remotos a través de teleconexiones asociadas al ENSO 2015 que modificó los patrones de transporte de calor en la atmósfera y el océano en regiones extratropicales, por el transporte de calor y humedad, cambios en los centros de presión, o incluso precondiciones existentes en el océano como anomalías de calor subsuperficial. Los tres mecanismos pueden ser regulados por variabilidad local o de cuenca, de forma simultánea o independiente (Oliver et al. 2021).

Independiente del mecanismo responsable de generar la MHW, las consecuencias del calentamiento extremo llevan a una reducción en la producción biológica de los bosques de macroalgas. Frente a un evento similar del “Blob” que sucedió en el sureste del Océano Índico en 2011, Smale y colaboradores (2017) reportaron los efectos de las MHWs en la comunidad de bosques de sargazo en la costa suroeste de Australia. Estos autores discuten que este evento ha tenido profundos efectos en la biota marina frente a la costa oeste de Australia en múltiples niveles tróficos y taxonómicos, lo que genera cambios abruptos en la estructura y funcionamiento del ecosistema. Con respecto al Norte del Océano Atlántico, Filbee-Dexter y colaboradores (2020), reportaron que la presencia de MHWs en las costas de Estados Unidos de América y Noruega, causó una alta mortalidad local de *Saccharina latissima* (alga). Datos históricos de ambas áreas de estudio indican una disminución de estas algas en más del 65% de cobertura en relación a los niveles históricos de dominancia (~80% cobertura entre 1970-2000), pero en las últimas dos décadas la pérdida en cobertura se ha acelerado, incluso se reportan extinciones locales. La alta mortalidad del sargazo registrada en el estudio, sucedió entre meses de verano y otoño, agosto y noviembre de 2018, posterior a la incidencia de las MHW durante primavera y verano. Las temperaturas arriba de los umbrales de tolerancia de la especie llevan a un estrés fisiológico o incluso daño celular acumulado; posterior a la incidencia de las MHW, el individuo agota sus reservas energéticas de nutrientes o tiene una capacidad metabólica reducida, que llevan a un crecimiento celular reducido, al igual que su respuesta fotosintética.

Las MHW extremas han sido más recurrentes en los recientes años, teniendo un aumento de MHWs del 50% en el último siglo (Oliver et al., 2018). Esto ha estado ligado a la pérdida de hábitat y al mayor cambio en la estructura de la comunidad, así como en el funcionamiento de los ecosistemas marinos. Las MHW pueden ocurrir a grandes escalas, de 100s a 1000s de kilómetros, y pueden resultar en una respuesta variable del ecosistema a nivel espacial. Tales cambios pueden surgir de las diferencias en las características físicas y químicas del océano o de procesos biológicos (Cavanaugh et al., 2019). La dinámica poblacional de los bosques de sargazo en aguas del Pacífico Nororiental fue analizada por Bell y colaboradores (2023), mediante registros históricos de 38 años (1984-2021) de imágenes de dosel satelital. Los autores indican que para los bosques de *M. pyrifera*, distribuidos desde aguas frente a la península de Baja California hasta el centro de California, se presentó una reducción regionalizada de su abundancia durante el “Blob”. Una relación negativa entre el área promedio anual del dosel y el límite latitudinal de distribución, siendo los bosques más al sur de su distribución (Baja California Sur) los más vulnerables y sensibles a una mayor pérdida de su dosel. La respuesta es atribuida al calentamiento extremo de la MHW, y en particular al límite superior de tolerancia fisiológica de la especie, que a temperaturas $>23^{\circ}\text{C}$ se relaciona con la pérdida del dosel o incluso la mortalidad (Cavanaugh et al. 2019). Al norte de su distribución, centro de California, *M. pyrifera* parece mostrar una mayor resiliencia durante el evento extremo de calentamiento, pero también post-recuperación comparado a Baja California Sur durante 2017-2021 (Bell et al. 2023).

Los cambios en productividad de las macroalgas y su estructura tridimensional, llevan a una pérdida de alimento y hábitat para sus especies asociadas. Una explosión demográfica de herbívoros (p. ej. erizos) o la pérdida o alteración en el comportamiento de sus depredadores clave (p. ej. estrellas y nutrias), modifican las interacciones tróficas en los bosques durante y posterior al “Blob” (Kumagay et al., 2024, Roger-Bennett y Catton, 2019, McPherson et al., 2021). Incluso cambios en límite norte de distribución de ciertas especies invasoras desplazan a otras nativas. Freiwald y colaboradores (2016), estudiaron el límite de distribución del erizo negro (*Centrostephanus coronatus*) en California, en donde se documentó su presencia en 2016 en los arrecifes rocosos de los bosques de sargazo cerca de la Bahía de Monterey. Esta observación representa una extensión más norteña de su distribución, para una especie subtropical que se reportaba previamente desde las Islas Galápagos (Ecuador) hasta el norte de las Channel Island, California (EUA). Los autores comentan que, en el sur de California, esta especie no presentaba abundancias significativas en comparación con otras especies, pero su densidad ha incrementado en las últimos dos décadas (2009-2016).

Eventos de reclutamiento similar han ocurrido durante El Niño de 1997-1998, alrededor de las Channel Island, y durante El Niño de 2009-2010, en sitios del sur de México donde se registró un incremento del 70% en su población (Freiwald et al., 2016). Los eventos cálidos de El Niño, también se pueden considerar como una “MHW”, pero de escala interanual. Esta expansión del límite norte del erizo negro puede estar ligada al efecto conjunto de estos eventos episódicos de aumento anómalo de la temperatura del mar, los cuales se amplifican con el presente cambio climático y permiten la persistente de especies subtropicales a lo largo de la costa de California.

Reed y colaboradores (2016), estudiaron como los bosques de sargazo funcionan como indicadores del cambio climático a causa del calentamiento extremo. Observaron que la biomasa de *M. pyrifera* se caracteriza por grandes fluctuaciones estacionales e interanuales en el sur de California entre 1984 y 2015; sin embargo, a pesar de las anomalías positivas sin precedentes en la temperatura del océano durante 2014-2015, las anomalías negativas en la abundancia de *M. pyrifera* desde Santa Bárbara hasta San Diego, estuvieron dentro del rango observado durante 32 años. Sugieren que para poder determinar si una especie es útil como indicadora para conocer los efectos del calentamiento del océano es importante conocer su variabilidad a largo plazo.

Las aguas de Baja California forman parte de la Provincia Biogeográfica Subcaliforniana, sin embargo, las comunidades asociadas a los bosques de macroalgas pueden presentar diferencias asociadas con la calidad del hábitat para cada especie. Con el objetivo de comparar los patrones espaciales y temporales de la estructura de la comunidad de los bosques de *M. pyrifera* en un contexto fronterizo, Torres-Moye y colaboradores (2013), evaluaron cinco diferentes bosques de sargazo en una distancia geográfica de 195 km a lo largo de California (EUA) y Baja California (México). Ellos evaluaron la composición de la comunidad bentónica (algas e invertebrados bentónicos) en veranos de 2007, 2008 y 2010 (posterior a El Niño de 2009-2010). Encontraron que la composición de la comunidad varió significativamente entre los cinco bosques a pesar de compartir especies similares regionalmente, pero no encontraron diferencias consistentes entre años. Sus resultados fueron relacionados a diferencias en el hábitat (rugosidad del sustrato), y a mecanismos de transporte físicos que mantienen la conectividad o mezcla de individuos entre su población. En otro estudio, Ladah y colaboradores (1999), evaluaron la densidad y la estructura de la población en un bosque de *M. pyrifera* ubicado en Bahía Tortugas, Baja California, México, durante el periodo de El Niño de 1997-1998. Reportan que no se encontraron algas macroscópicas en el área de Bahía Tortugas desde octubre de 1997 hasta abril de 1998, lo que sugiere una ausencia local de la especie de al menos siete meses; además de una desaparición

regional a lo largo de la costa de Baja California. Este bosque fue el más vulnerable frente al evento del “Blob” (Cavanaugh et al. 2019), pero entre 2017-2021 también muestra un mayor porcentaje de recuperación (Bell et al. 2023). La resiliencia del ecosistema se sugiere estaría ligada a procesos locales de surgencias, denominados refugios climáticos, y una interdependencia a la conectividad regional. El bombeo de agua fría y rica en nutrientes amortiguaría las condiciones de calentamiento extremo y repondría las reservas de nitrato utilizadas como respuesta fisiológica de los individuos, permitiendo la recuperación de los bosques frente al suministro y sumidero de reclutas en la región.

En la recuperación de los bosques es importante enfatizar los controles ecosistémicos de arriba-abajo sobre la comunidad. Tegner y Dayton (1991), analizaron la abundancia de algas a la deriva, las tasas de reclutamiento de erizos y los cambios en la densidad de erizos en cinco sitios en el bosque de *M. pyrifera* de Point Loma (California), desde 1983 hasta 1987. Especulan que el efecto de la pesquería de erizo ha aumentado la estabilidad del bosque a largo plazo al permitir una recuperación más rápida de *M. pyrifera* después de una perturbación fuerte como fenómenos de El Niño. Harrold y Reed (1985), examinaron la densidad de *M. pyrifera*, la disponibilidad de algas a la deriva, el movimiento y la dieta de los erizos rojos (*Mesocentrotus franciscanus*), como factores que regulan la actividad de pastoreo, lo que a su vez determina la estructura de esta comunidad. El estudio se centra en el extremo oeste de la isla de San Nicolás (California), en donde la comunidad asociada a los bosques se presenta como un mosaico dinámico entre áreas desérticas, sin algas, dominadas por erizos y algas coralinas, alternadas con áreas dominadas por algas pardas. Finalmente, Micheli et al. (2024) reportan la abundancia promedio de la comunidad de invertebrados bentónicos y peces asociados a los bosques de macroalgas en Isla Natividad (en cercanías de Bahía Tortugas) entre veranos de 2006 a 2018, que incluye eventos extremos de calentamiento. Frente al “Blob”, *M. pyrifera* disminuyó seis veces su biomasa promedio registrada entre 2006-2014 (~300 estipes/60 m²), sin embargo, las bajas densidades (<1 individuo/60 m²) de herbívoros (p. ej. erizos) y el posible control por sus depredadores (p. ej. el pez vieja, langosta), han permitido la recuperación del bosque. En este estudio se muestran los diversos grados de vulnerabilidad que tiene la comunidad, y algunas estrategias adaptativas que aumentan la resiliencia social y ecológica. Con la diversificación de su pesquería y las acciones adaptativas de manejo de la comunidad pesquera, se busca mitigar los efectos detrimentales de la pesca y el ambiente sobre la producción de las especies objetivo. Estas estrategias ofrecen ventanas espacio-temporales que permiten la conservación y recuperación de las especies, pero también los recursos que permiten la subsistencia de los actores clave, la comunidad pesquera.

El objetivo de este trabajo es conocer la dinámica de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos asociados a los bosques de *M. pyrifera* antes y después de una onda de calor. Particularmente, se propone conocer cómo cambia la comunidad asociada a los bosques de macroalgas, ante el aumento de la temperatura superficial del mar y si el cambio es similar en dos sitios de Baja California separados por 93 kilómetros.

Hipótesis

El aumento de la temperatura superficial del mar y eventos como Ondas Cálidas Extremas afectan la comunidad de invertebrados en los bosques de macroalgas conocidos como Bajamar y Eréndira. Estos bosques ubicados en el límite medio de distribución geográfica de *M. pyrifera*, presentarían una sensibilidad intermedia a la pérdida de su dosel frente a las modificaciones de calor y nutrientes asociados a la capa de mezcla del océano. Con el incremento anómalo de la temperatura y una reducción en la disponibilidad de nutrientes por estos eventos de calentamiento regional o seculares de largo período, la disminución en la cobertura y productividad de los bosques provocarían cambios de abajo hacia arriba en la cadena trófica. Los macroinvertebrados bentónicos que hacen parte de la comunidad de los bosques, tendrían en adición al estrés fisiológico causado por el incremento anómalo de la temperatura una pérdida de los servicios que les ofrecen los bosques (p. ej. alimento y/o hábitat). Por lo tanto, esperamos cuantificar comunidades menos diversas y un cambio en la composición de especies dentro de la comunidad posterior al evento de calentamiento extremo del Blob 2014-2016.

Objetivos

Objetivo general

Conocer la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos asociados a los bosques de *M. pyrifera* en Bajamar y Eréndira, B. C., antes y después de un evento extremo de aumento de temperatura.

Objetivos específicos

- Caracterizar y comparar la temperatura superficial del mar en las dos zonas de estudio antes y después del Blob 2014-2015.
- Comparar la composición de especies de la comunidad antes y después del Blob 2014-2016 en las dos comunidades de estudio.
- Identificar la presencia de especies con una distribución más norteña debido al Blob 2014-2016.

Metodología

Área de estudio

Los dos sitios de estudio son Bajamar y Eréndira, ambos forman parte del municipio de Ensenada, B.C. Bajamar ($32^{\circ} 00' 50''$ N y $116^{\circ} 52' 34''$ W) se encuentra localizado a 30 km al norte de la ciudad de Ensenada, mientras que Eréndira ($31^{\circ} 16' 34''$ N y $116^{\circ} 22' 37''$ W) se localiza a 100 km al sur de la ciudad de Ensenada (Fig. 1). Los dos sitios se encuentran ubicados dentro de la región asociada al límite sur de la distribución de los bosques de sargazo (*M. pirifera*). Ambos sitios están influenciados por la dinámica del Sistema de la Corriente de California (SCC), un sistema acoplado por una corriente en dirección hacia el Ecuador y surgencias estacionales; la corriente geostrófica trae aguas frías y llenas de oxígeno a aguas de Baja California, mientras que las surgencias bombean aguas subsuperficiales ricas en nutrientes hacia la capa eufótica (Setchell y Gardner, 1925). El SCC se extiende alrededor de 3,000 km, desde Vancouver, Canadá, hasta Baja California Sur, México. Esta corriente posee diversas características de circulación que determina el estado físico en donde se desarrollan diversos ecosistemas (Saldívar, 2015).

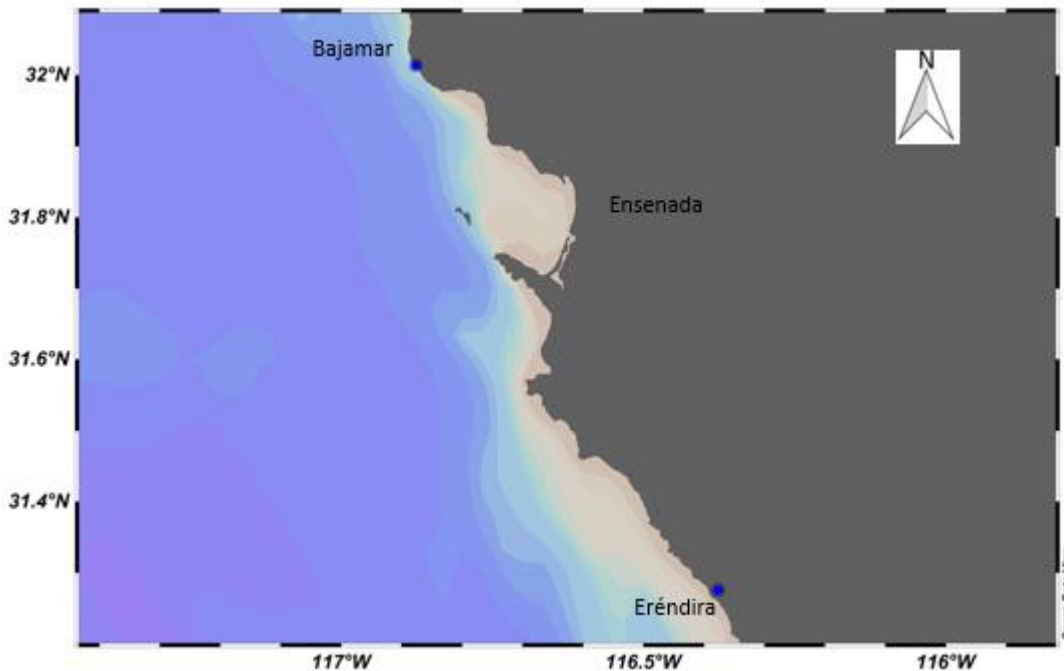


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio: Bajamar y Eréndira (Mapa realizado en Ocean Data View).

Caracterización de la temperatura superficial del mar

Para caracterizar la variación temporal de la temperatura, se obtuvieron las series de tiempo de la temperatura superficial del mar para cada sitio, a través de la página de Copernicus Marine Services. El producto es distribuido en una malla regular de

resolución de 1/4° y proporciona información global del océano a partir del análisis de datos de campo y sensores satelitales ("Multi Observation Global Ocean 3D Temperature Salinity Height Geostrophic Current and MLD. E.U. Copernicus Marine Service Information (CMEMS). Marine Data Store (MDS). DOI: 10.48670/moi-00052 (Recuperado el 3 de noviembre de 2023). Los datos utilizados fueron mensuales, desde 2011 hasta 2021. Después se procesaron y graficaron con la ayuda del programa R.

Trabajo de Campo

Para la obtención de datos, realizamos muestreos en las localidades de Bajamar y Eréndira durante dos períodos no consecutivos desde 2011 hasta 2021, en meses de verano-otoño (julio-octubre). Los muestreos consistieron en la recolección de datos submareales con la ayuda de buzos con equipo autónomo. Se realizaron tres transectos paralelos a la costa en la zona norte del manto y tres transectos en la zona sur (seis transectos por sitio-año), a una profundidad entre 10m y 18m. Para los años 2011-2013, los transectos fueron de 15 x 2 m cada uno, con un total de 30 m² por transecto, mientras que para 2019-2021, fueron de 20 x 2 m, con un total de 40 m². Se tomó video en cada transecto, a una distancia de 50-75 cm, para que el ancho del transecto fuera de 2 m. Para determinar esta distancia, se realizaron pruebas previas a diferentes distancias utilizando un tubo de PVC. Posteriormente, los videos fueron analizados en el laboratorio.

Análisis de los videos y datos

Para conocer la densidad de las especies de macroinvertebrados en las dos localidades, en cada video, se contó el número de individuos de cada especie por transectos. Para cada sitio (norte y sur), se calculó la densidad como el número total de individuos entre el área total muestreada (#ind./ m²). La comunidad de invertebrados fue comparada entre los dos periodos: 2011-2013 (Antes del Blob) y 2019-2021 (Después del Blob).

Estadística

Para caracterizar la estructura de la comunidad en los dos sitios se utilizó el índice de riqueza de especies y un análisis multivariado de conglomerados (CLUSTER) y de escalamiento multidimensional no-paramétrico (nMDS por sus siglas en inglés), basados en el índice de similitud de Bray-Curtis. Se utilizó el análisis SIMPER para identificar las especies que caracterizan cada sitio y cada año. Para probar si existían diferencias significativas entre sitios y años se utilizó una prueba de análisis de similitud de dos vías (ANOSIM, por sus siglas en inglés). Antes del análisis, los datos se transformaron con raíz cuadrada. Todo esto se realizó con el programa PRIMER-e (Clarke et al., 2014).

Resultados

Datos de temperatura superficial del mar

La temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés) en ambos sitios tuvo una variación anual similar, pero se observaron diferencias en amplitud (Fig. 2). El año de mayor variación de la serie fue el 2018, con intervalos de temperatura de 14.4-22.5°C para Bajamar, mientras en Eréndira se registró una menor variación (13.8-20.9°C), de 1°C de amplitud menor a la registrada en Bajamar. En el ciclo estacional, las temperaturas máximas para ambos sitios ocurren a finales de verano (septiembre), y fueron más cálidas en Bajamar. Las temperaturas mínimas ocurren con un desfase temporal entre los sitios; más frías y tardías (abril) en Eréndira que en Bajamar (febrero-marzo). El valor mínimo de la serie para Bajamar fue de 13.8°C en 2012 (máximo de 22.5°C en 2018), mientras en Eréndira se registró una temperatura mínima de 12.5°C en 2011 (máxima de 21.6°C en 2015, Fig. 2). Entre los años del Blob 2014-2016, se observó la ausencia de aguas frías (SST<15.3°C) en ambos sitios, comparados con los demás años. No fueron encontradas temperaturas mensuales >23°C en los sitios.

En las anomalías mensuales de temperatura, en relación a la línea base climatológica de 2011-2021, fueron detectados eventos prolongados de enfriamiento y calentamiento (Fig. 3 y 4). Antes del Blob, los meses con anomalías negativas de temperatura fueron más frecuentes en la región, pero ocurren diferencias en intensidad y frecuencia entre los sitios. Los meses de enfriamiento anómalo fueron más frecuentes e intensos en Eréndira, con excepción de octubre de 2011, cuando Bajamar registró anomalías de -2.1°C (Fig. 3). El calentamiento anómalo prolongado del Blob en la región fue detectado entre enero de 2014 a agosto de 2016. Los meses con anomalías positivas fueron dominantes en conteo a las negativas en ambos sitios. Eréndira fue el sitio de mayor frecuencia con 31 meses de calentamiento, comparado con 29 de Bajamar (Tabla I); sin embargo, en Bajamar se observaron los números más altos de anomalías positivas, con ocurrió el máximo de 2.6°C (Fig. 3). Desde agosto de 2016 hasta mayo de 2018, se observó un período de frecuentes anomalías frías. Posterior a este período, otro nuevo evento de calentamiento fue detectado con anomalías cálidas persistentes entre los junio de 2018 a julio 2019 (en Eréndira principalmente). Las anomalías para Eréndira fueron de 2°C, pero en Bajamar fueron superiores a registradas durante el Blob (3°C). La intensidad acumulada en el tiempo de estas anomalías mensuales positivas fue usada como criterio de diferenciación entre los dos eventos de calentamiento; las anomalías prolongadas y frecuentemente de mayor intensidad ocurrieron durante el Blob. Finalmente, otro evento con anomalías negativas persistentes fue detectado en la región (enfriamiento) desde verano de 2019, con excepción de algunos meses con anomalías cálidas en el invierno-primavera de 2019-2020.

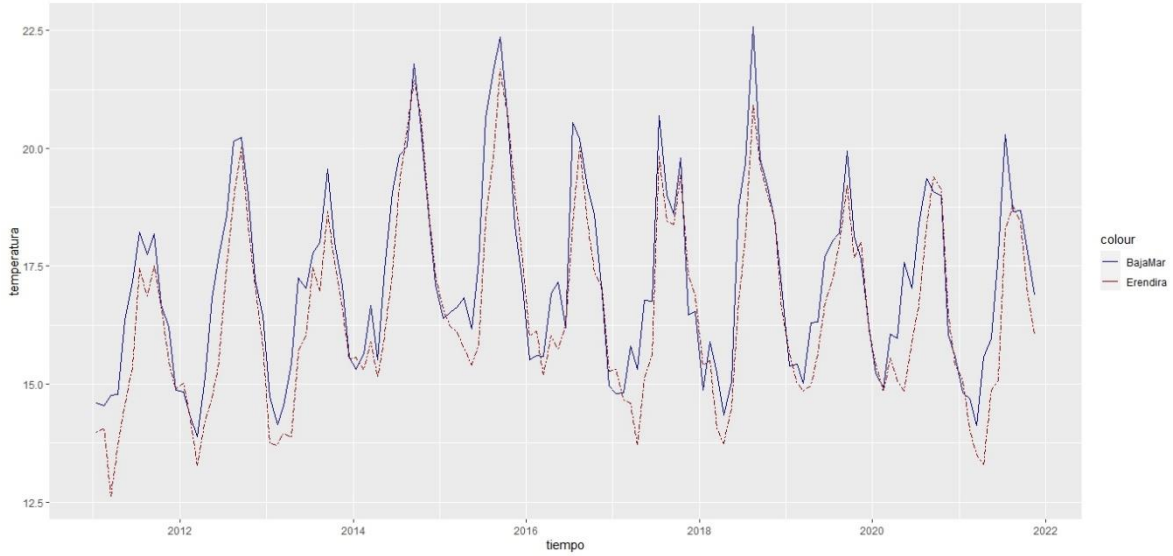


Figura 2. Temperatura superficial del mar (°C) de datos mensuales de 2011 a 2021 obtenidos para BajaMar (azul) y Eréndira (Rojo).

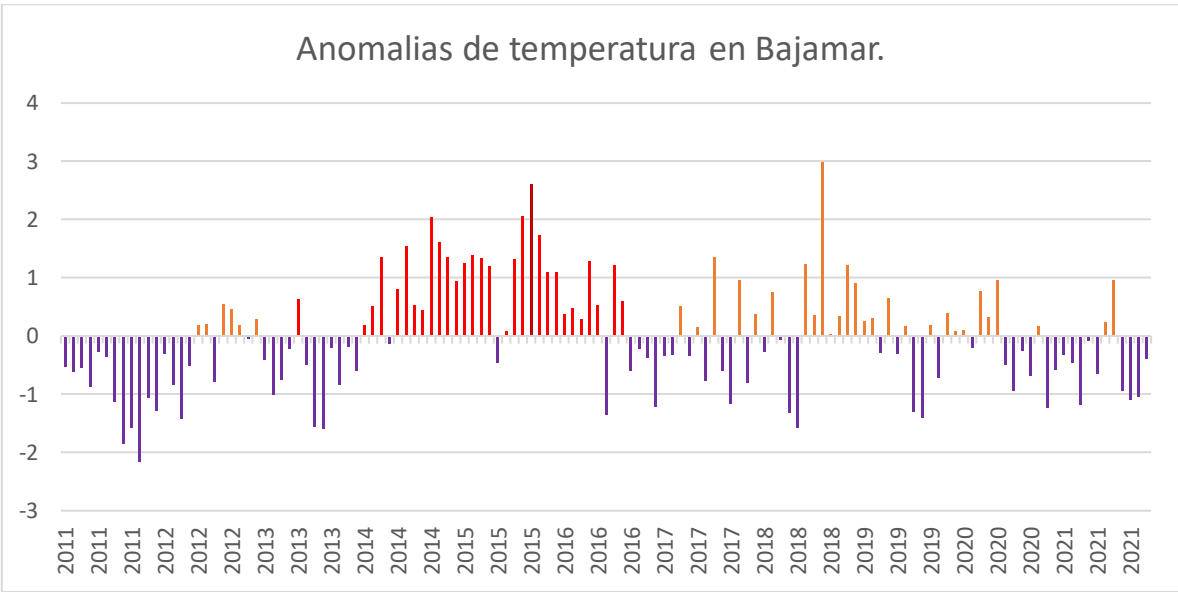


Figura 3. Anomalías de la temperatura superficial del mar (°C) mensual desde 2011 a 2021 en BajaMar. Las barras moradas son anomalías negativas, las barras rojas son anomalías positivas durante el Blob y las barras naranjas son anomalías positivas antes y después del Blob.

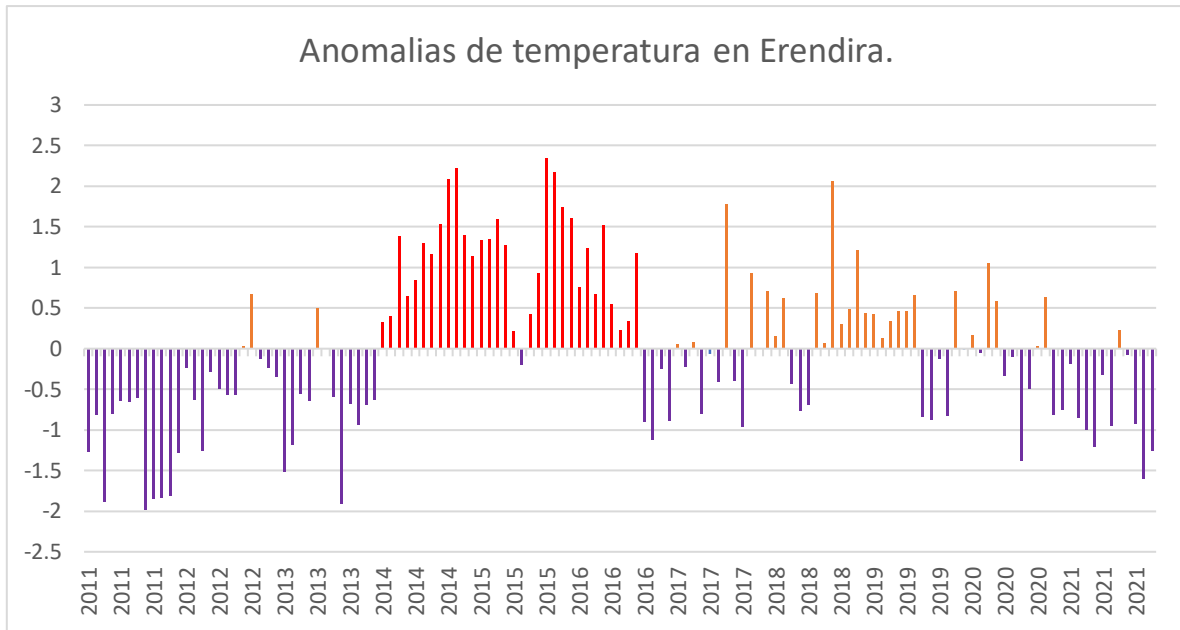


Figura 4. Anomalías de la temperatura superficial del mar (°C) mensual desde 2011 a 2021 en Eréndira. Las barras moradas son anomalías negativas, las barras rojas son anomalías positivas durante el Blob y las barras naranjas son anomalías positivas antes y después del Blob.

Tabla I. Conteo de los meses con anomalías de temperatura durante 2011-2021 en Bajamar y Eréndira, categorizados en función de la presencia del Blob 2014-2016.

Sitio	Anomalías positivas				Anomalías negativas			
	Antes	Durante	Después	2021	Antes	Durante	Después	2021
Bajamar	7	29	25	2	28	7	23	9
Eréndira	4	31	26	1	32	5	21	10

Comparación de la similitud por sitio

Bajamar 2011-2021

En Bajamar, la estructura de la comunidad de invertebrados fue dinámica, mostrando ser distinta antes y después del Blob de 2014-2016. Las comunidades formaron por lo menos tres unidades discretas en los 6 años de muestreo (Fig. 5). Los dos primeros años (2011-2012) mostraron una composición similar, ya que los

transectos se sobrelaparon entre sí. La comunidad de invertebrados del 2019 y 2020 también fue similar entre sí, pero un transecto de 2019 se sobrelapó con 2021. Finalmente, el 2013 no mostró traslape con otro año de la serie.

El análisis ANOSIM apoyó la discretización de la comunidad en los tres grupos visualizados en el nMDS. De los 6 años en conjunto, los años con mayor similitud de todos fueron 2019 con 2020 ($R=0.16$), seguidos de 2011 con 2012 ($R=0.23$). Por el contrario, los años de no similitud entre si fueron 2013 con 2020 ($R=1$) y 2013 con 2021 ($R=1$). Las comparaciones individuales de 2011 y 2012, con 2020 y con 2021 mostraron valores de R cercanos a 1, lo que sugiere que existen diferencias entre años. Lo mismo se observó al comparar 2011 y 2012 con respecto a 2019 ($R=0.84$ y 0.85 , respectivamente). Aunque las comparaciones de la comunidad de 2013 y 2021 con el resto de años fueron diferentes ($R>0.5$), las variaciones de la comunidad fueron menos diferentes al conjunto formado entre 2013 con 2011 y 2012 ($R=0.93$ y 0.83 , respectivamente), y 2021 con 2019 y 2020 ($R=0.54$ y 0.62 , respectivamente).

Las especies características de la comunidad de los años 2011, 2012 y 2013 fueron: el coral *Balanophyllia elegans*, las estrellas *Patiria miniata* y *Pisaster sp.* (Fig. 6, 7 y 8). Los datos del SIMPER mostraron un aumento en las densidades de *B. elegans*; las densidades en el transecto de 30 m² fueron de 2.48 en 2011, 3.20 en 2012 y se duplicaron en 2013 (6.79; Fig. 8b). La densidad de *P. miniata* aumentó ligeramente de 1.53 (2011), a 1.55 (2012), y fue de 2.01 en el 2013 (Fig. 7b). Por el contrario, la densidad de *Pisaster sp.* disminuyó considerablemente, de 0.30 en 2011, a 0.08 y 0.09 en 2012 y 2013, respectivamente (Fig. 8a; las abundancias promedio en el transecto fueron 9, 2 y 2 ind., respectivamente entre 2011, 2012 y 2013).

Las especies que caracterizaron a los años 2019, 2020 y 2021 fueron: el erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, el erizo rojo *M. franciscanus* y *P. miniata*. Los datos del SIMPER mostraron que la densidad de *S. purpuratus* disminuyó en los transectos de 40 m², siendo de 2.49 en 2019, 2.24 en 2020 y 0.95 en 2021 (Fig. 6b; las abundancias promedio fueron de 99, 89 y 38 ind., respectivamente). Con respecto a *M. franciscanus*, la densidad fue variable; en 2019 fue de 0.76 ind., en 2020 aumentó a 0.89 y en 2021 disminuyó a 0.36 (Fig. 7a; abundancias promedio de 30, 35 y 14 ind., respectivamente). Esta disminución en la densidad de erizos de 2021, fue la responsable de la separación de la comunidad en el nMDS de 2019-2020 con relación a 2021. La estrella *P. miniata* mostró valores similares de densidad en los tres años; en 2019 fue de 0.78, en 2020 fue de 0.71 y en 2021 fue de 0.81. A pesar de que las densidades de esta especie fueron menores que las registradas en los años 2011, 2012 y 2013, *P. miniata* se mantuvo en el sitio a través de los años (Fig. 7b).

El aumento de la densidad promedio de *S. purpuratus* y *M. franciscanus* fue la responsable del cambio en la comunidad entre 2011-2012 con respecto a 2013. Para *S. purpuratus* los promedios de 2011-2012 fueron de 0.21 y 0.11 respectivamente, mientras que para 2013 fue de 0.58 (Fig. 6b; abundancias

promedio de 6, 3 y 17 ind., respectivamente entre 2011, 2012 y 2013). Los promedios de *M. franciscanus* para 2011-2012 fueron de 0.20 y 0.15 respectivamente y para 2013 fue de 0.44 (Fig. 7a; abundancias promedio de 6, 4 y 13 ind., respectivamente).

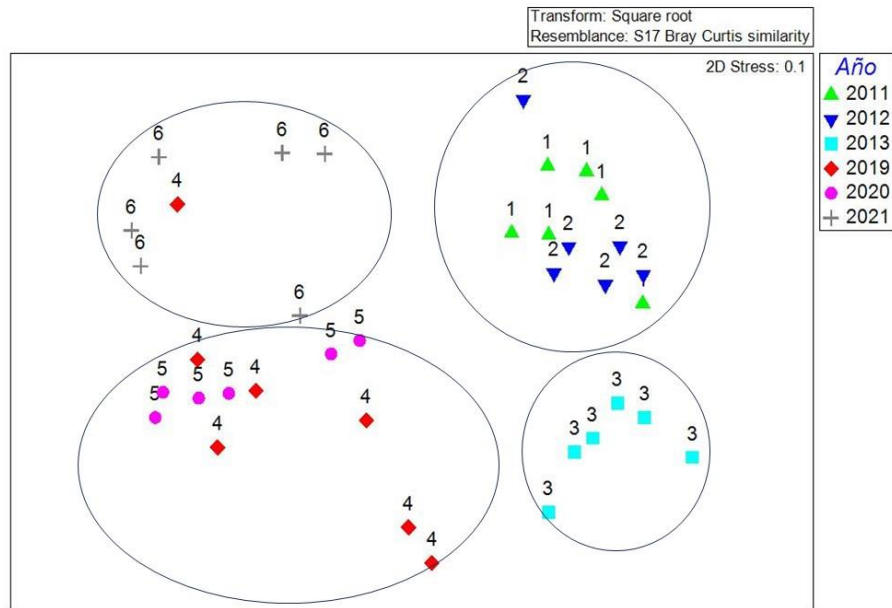


Figura 5. Diagrama de Escalamiento Multidimensional no-paramétrico (nMDS) en Bajamar para los 6 años de muestreo de invertebrados en el bosque de macroalgas (2011 a 2013 y 2019 a 2021). Cada símbolo y número corresponde a los seis transectos realizados por sitio en cada año de muestreo.

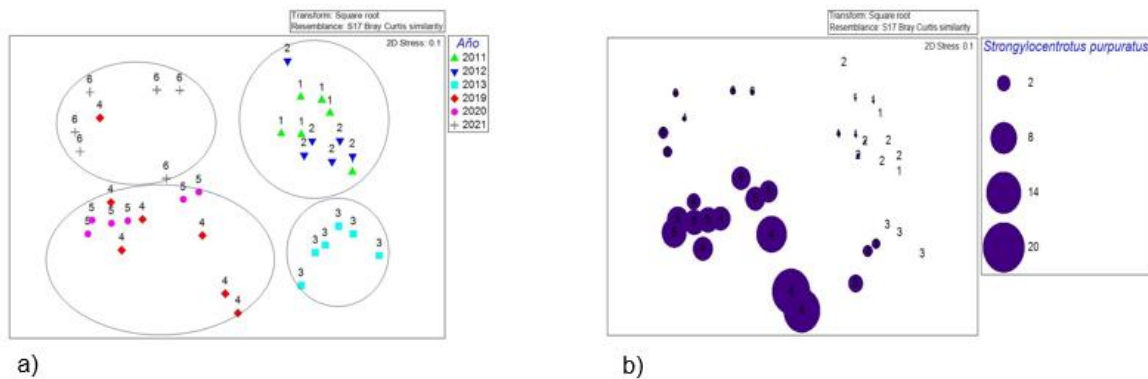


Figura 6. **a)** nMDS de la comunidad de invertebrados analizada en Bajamar, **b)** Densidades de *S. Purpuratus* registradas en los transectos de 30 m² durante 2011-2013, y de 40 m² entre 2019-2021.

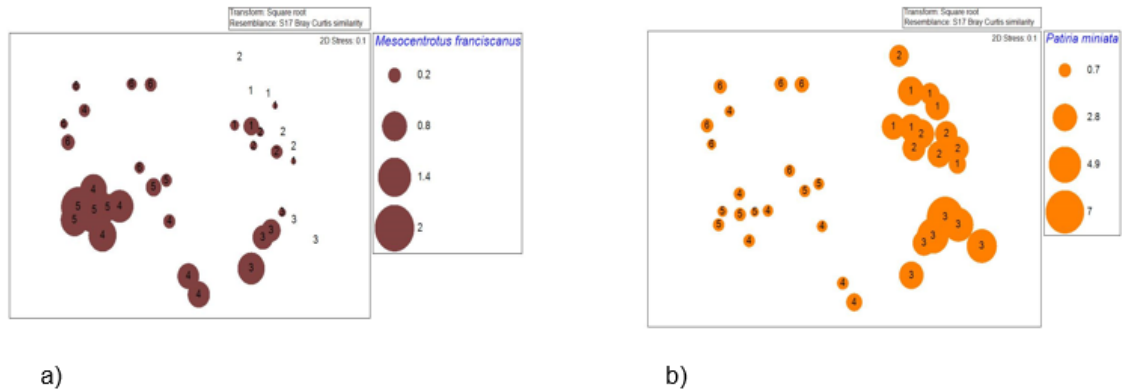


Figura 7. **a)** Densidades de *M. franciscanus*. **b)** Densidad de *P. miniata*.

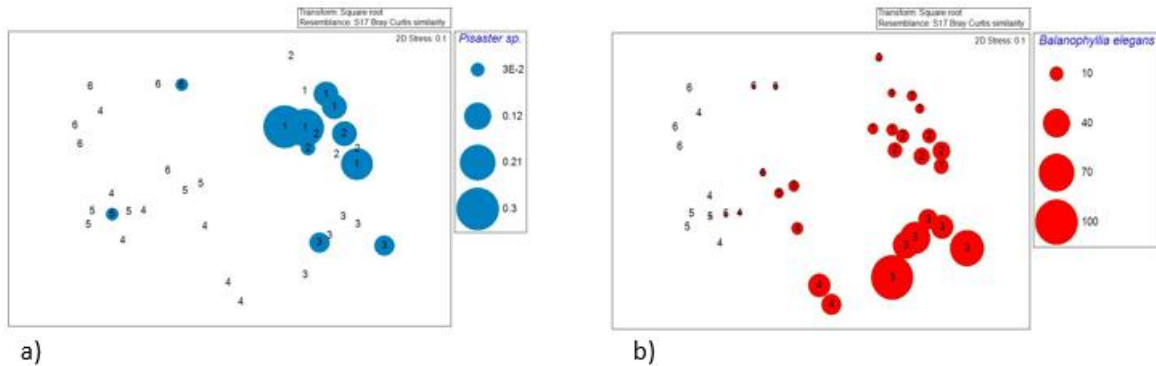


Figura 8. **a)** Densidad de *Pisaster* sp. Nota: Densidades de 0.3 ind. /m² en un transecto de 30 m² fueron iguales a abundancias absolutas de 9 ind.; **b)** Densidad de *B. elegans*.

Eréndira 2011-2021

La similitud de la comunidad de invertebrados en Eréndira cambió antes y después del Blob 2014-2016. La comunidad presentó mayor similitud en los últimos tres años (2019, 2020, 2021) en comparación con los primeros años (2011, 2012, 2013), los cuales fueron distintos entre sí (Fig. 9).

El análisis ANOSIM arrojó que los años con mayor similitud fueron 2020 con 2021 ($R=0.12$), 2019 con 2021 ($R=0.22$) y 2019 con 2020 ($R=0.20$). La comunidad de estos tres años fue similar entre sí, y forma una unidad discreta que fue diferente a los tres años antes del calentamiento extremo del Blob ($R>0.8$ en todas las comparaciones individuales). Los años de no similitud entre sí fueron 2012 con 2021 ($R=0.99$) y 2012 con 2020 ($R=0.98$). También fueron diferentes 2011 con 2019

($R=0.84$), 2020 ($R=0.92$) y 2021 ($R=0.89$), y las comparaciones de 2013 con 2019 ($R=0.91$), 2020 ($R=0.94$) y 2021 ($R=0.91$). Los valores de R cercanos a 1, significan que hay diferencias entre años. La no similitud encontrada entre 2012 con 2013 ($R=0.98$) y las diferencias encontradas en las comparaciones de 2011 con 2012 y 2013 ($R>0.5$), sugieren la separación y dinámica de la comunidad en los tres años.

Las especies que caracterizaron los años 2011, 2012 y 2013 fueron pocas, destacando especies como *P. miniata* y el tunicado *Styela montereyensis*. Los datos del SIMPER mostraron que la densidad de *P. miniata* en 2011 fue de 0.38, en 2012 de 0.37 y para 2013 fue de 1.23 (Fig. 12a; abundancias promedio en el transecto de 30 m² de 11, 11 y 36 respectivamente). Con respecto a *Styela montereyensis* la densidad en 2011 fue 0.68, disminuyó en 2012 (0.25) y aumentó en 2013 (2.29) (Fig. 12b; abundancias promedio de 20, 7 y 68 respectivamente).

Las especies que más caracterizaron a 2019, 2020 y 2021 fueron *S. purpuratus*, *P. miniata* y el erizo negro *Arbacia stellata*. Los datos del SIMPER mostraron que la densidad de *S. purpuratus* fue de 1.20 en 2019, 1.30 en 2020 y 1.48 en 2021 (Fig 10b). La densidad de *P. miniata* fue similar en 2019 (0.45), 2020 (0.43) y 2021 (0.51). La densidad de *A. stellata* fue de 0.64 (2019), de 0.88 (2020) y de 0.53 (2021) (Fig. 11b).

La variabilidad en la densidad del tunicado *S. montereyensis*, fue la principal responsable de la separación de la comunidad entre 2011, 2012 y 2013. Sin embargo, *S. purpuratus* y *M. franciscanus* también mostraron a 2012 como año de desviación en sus densidades. Los promedios de densidad para *S. purpuratus* en 2011 fueron de 0.06, en 2012 de 0.00 y de 0.26 en 2013 (Fig 10b). El aumento en densidad fue más evidente para *M. franciscanus*, ya que en 2011 y 2012 el promedio fue de 0.00 y en 2013 fue de 0.47 (Fig. 11a).

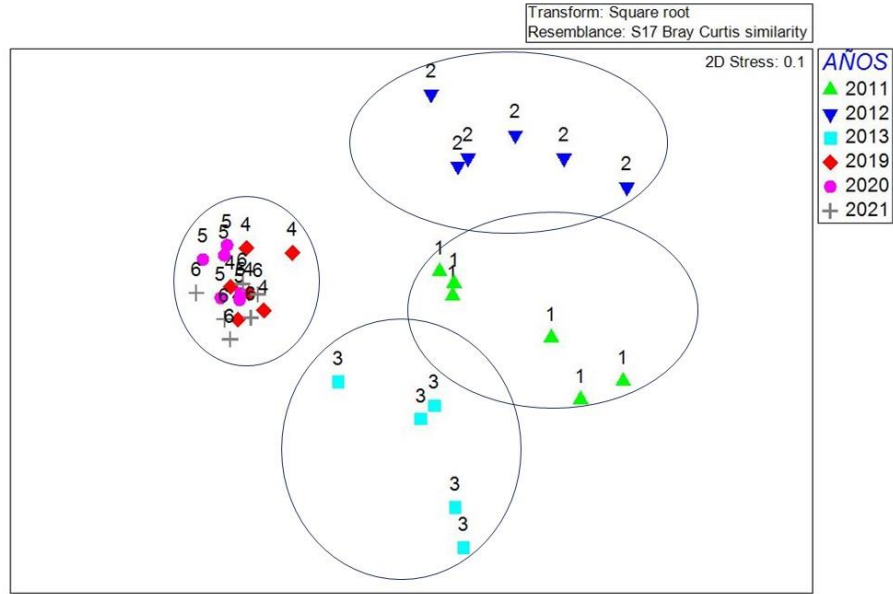


Figura 9. nMDS en Eréndira durante los 6 años de muestreo (2011 a 2013 y 2019 a 2021) de la comunidad de invertebrados bentónicos. Cada símbolo y número corresponde a los seis transectos realizados por sitio en cada año de muestreo.

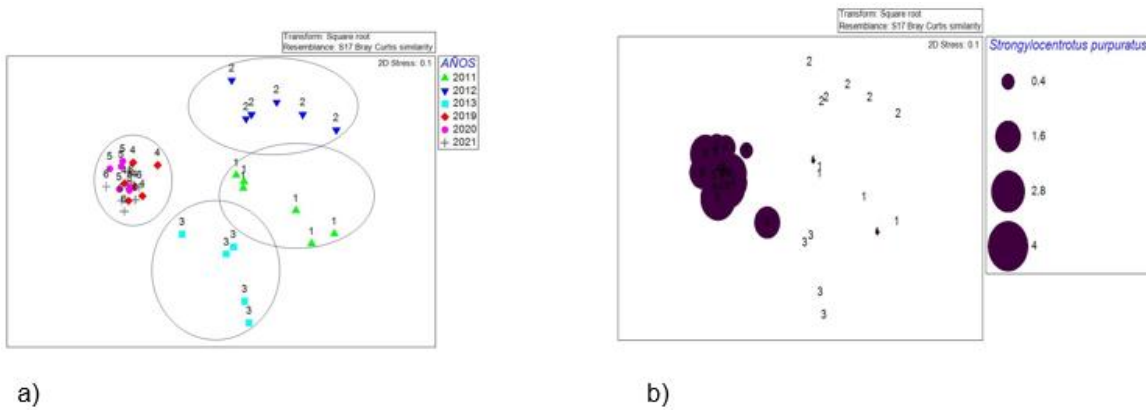


Figura 10. **a)** Análisis de similitud de la comunidad de invertebrados mediante nMDS en Eréndira. **b)** Densidad de *S. purpuratus*.

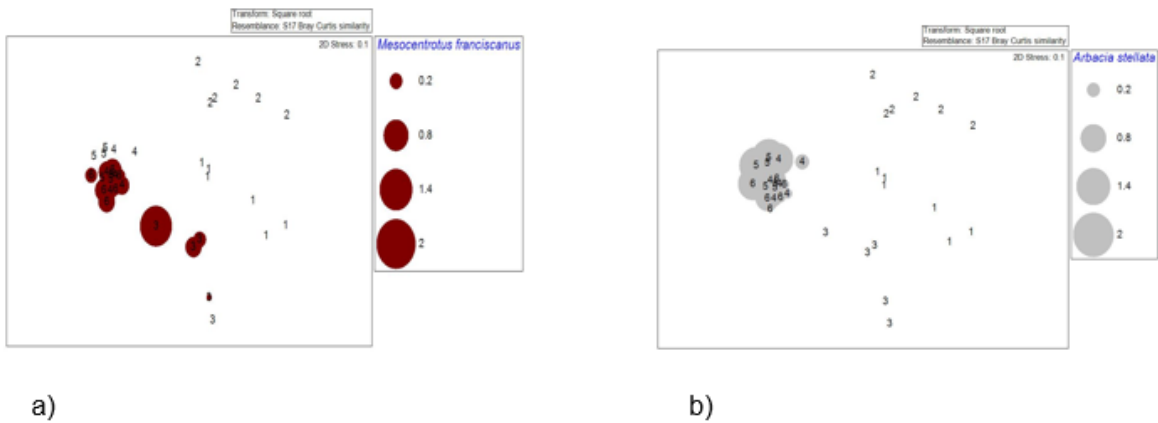


Figura 11. a) Densidad de *M. franciscanus*. b) Densidad del erizo negro *A. Stellata*.

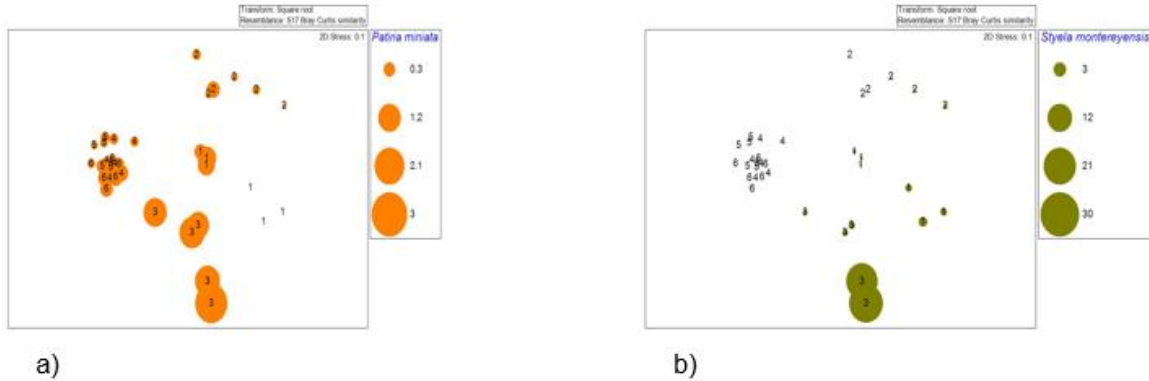


Figura 12. a) Densidad de *P. miniata*. b) Densidad del tunicado *Styela montereyensis*.

Comparación de similitud entre sitios

La similitud de las comunidades de invertebrados entre Bajamar y Eréndira cambió antes y después del Blob. Durante 2011, 2012, 2013 (antes del Blob), las comunidades de Bajamar y Eréndira fueron diferentes ($R=0.8$); por el contrario, después del Blob (2019-2021), las comunidades de los dos sitios presentaron una mayor similitud ($R=0.6$) (Fig. 13).

De acuerdo al análisis SIMPER, las especies que mayormente marcaron las similitudes entre ambos sitios fueron *S. purpuratus*, *M. franciscanus*, *P. miniata*, *Pisaster* sp. y el caracol *Megastraea undosa*.

Ambas especies de erizos (*S. purpuratus* y *M. franciscanus*) fueron muy poco abundantes antes del Blob (densidades < 1 ind./m²), en ambos sitios; sin embargo, después del Blob, la densidad de ambas especies aumentó considerablemente (Fig. 14b y 15a). En Bajamar, las densidades de *S. purpuratus* mostraron un mínimo de 0.11 ind. /m² (2012) y alcanzaron el máximo de 2.49 ind./m² (2019), pero disminuyeron nuevamente en 2021 (0.95 ind./ m²), mientras *M. franciscanus* aumentó desde 2013 a 2020 (de 0.15 a 0.89 ind./ m²), con densidades bajas al inicio y final del muestreo (0.2 y 0.44 ind./ m², respectivamente). En Eréndira, no se registró la presencia de *S. purpuratus* en 2012, ni tampoco *M. franciscanus* desde un año previo. *S. purpuratus* tuvo un incremento en su densidad desde 2013 a 2020, cuando se registró su máxima densidad (0.88 ind. /m²). Posteriormente, sus densidades decaen a 0.53 ind. /m², 9 veces mayores que al inicio de la serie. Por el contrario, *M. franciscanus* aumentó progresivamente a partir del 2013, llegando a densidades de 1.48 ind. /m² en 2021 (Fig. 17).

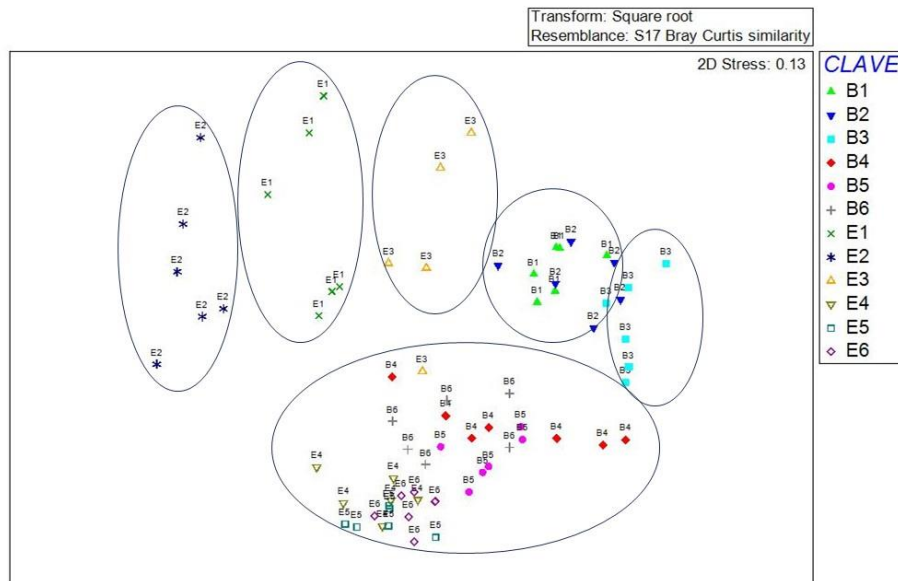
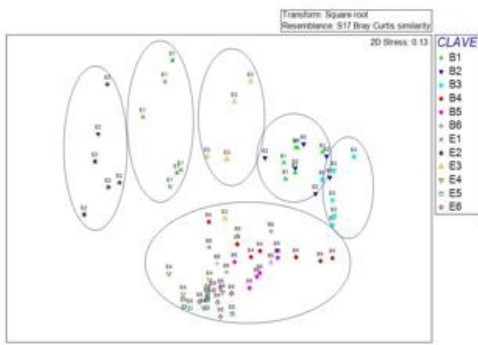
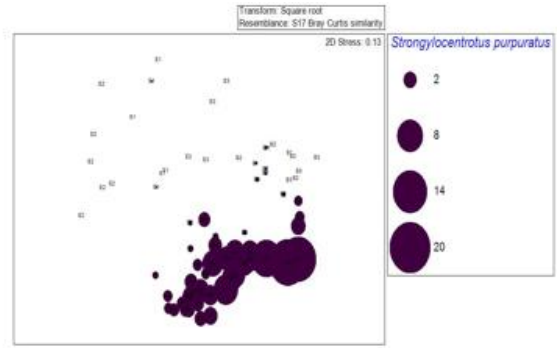


Figura 13. nMDS de Bajamar y Eréndira durante el período de 6 años de muestreo. Cada símbolo representa el año de muestreo de los 6 transectos realizados por sitio. En el código alfanumérico, las letras identifican al sitio (B=Bajamar y E=Eréndira), el número arábigo al año: en orden creciente el 1 es 2011 y 6 es 2021.

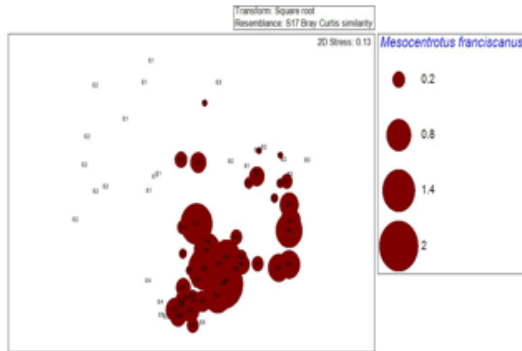


a)

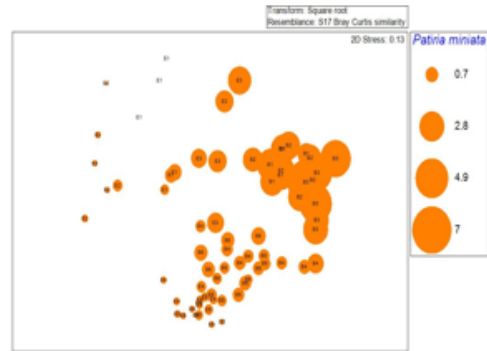


b)

Figura 14. **a)** Similitud de la comunidad de invertebrados. **b)** Densidad de *S. purpuratus*.

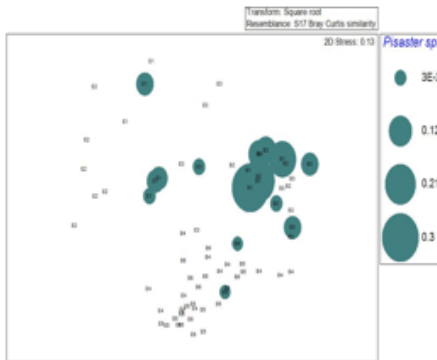


a)

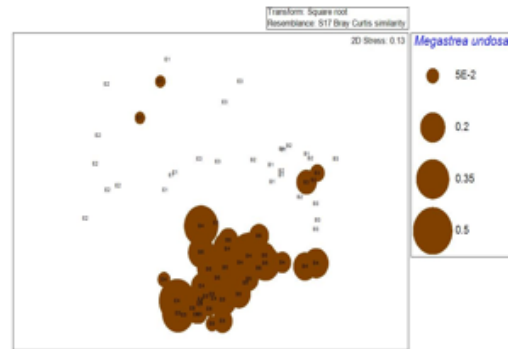


b)

Figura 15. **a)** Densidad de *M. franciscanus*. **b)** Densidad de *P. miniata*.

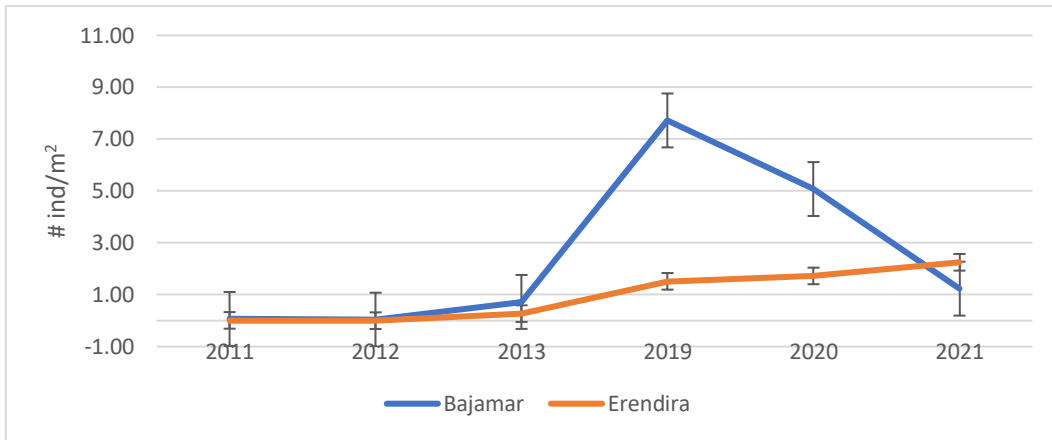


a)

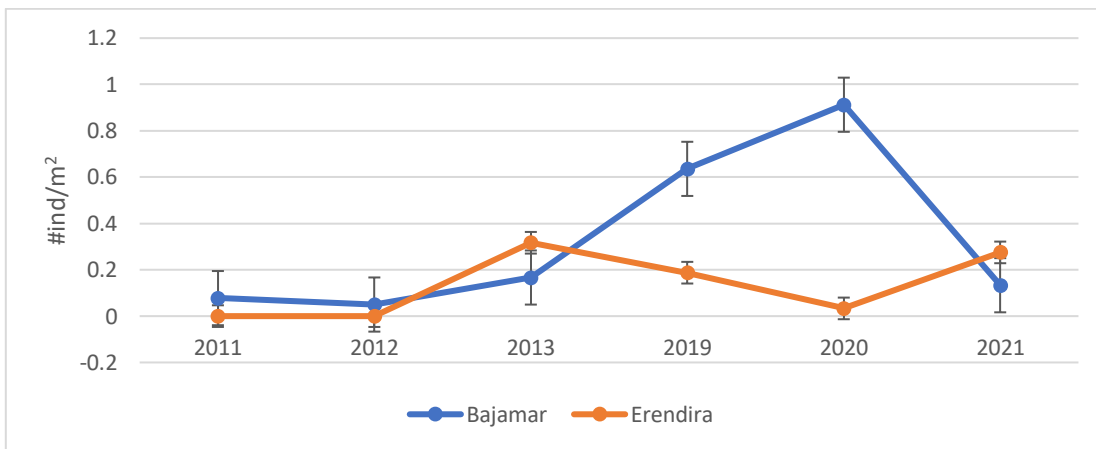


b)

Figura 16. **a)** Densidad de *Pisaster sp.* **b)** Densidad de *Megastrea undosa*.



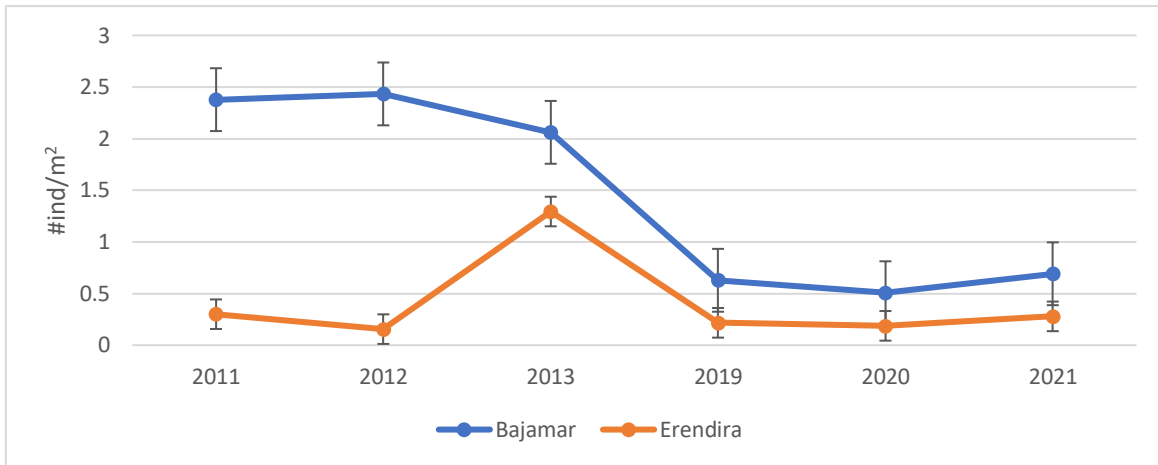
a)



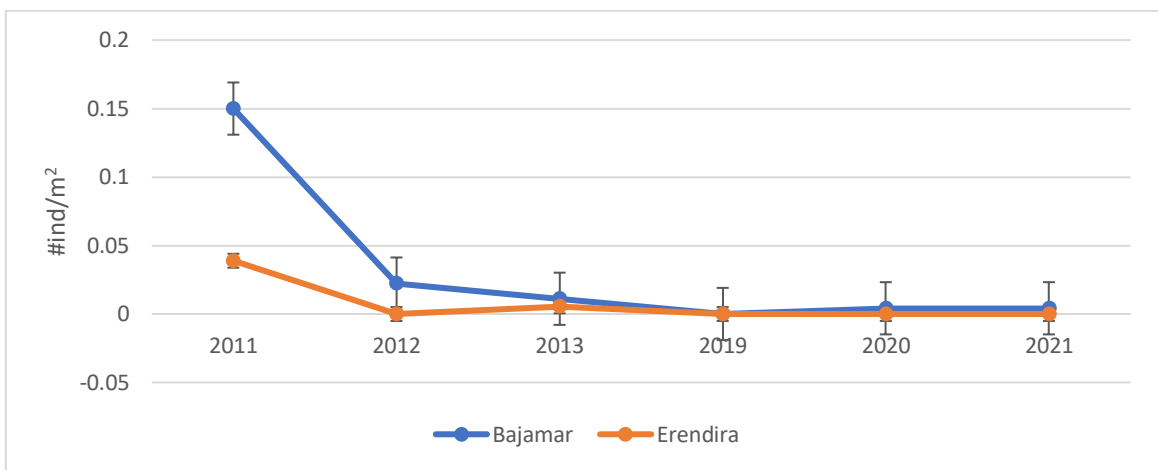
b)

Figura 17. Densidad (individuos /m²) de **a)** *S. purpuratus* y **b)** *M. franciscanus* en Bajamar (azul) y Eréndira (naranja).

La densidad de *P. miniata* fue mayor en Bajamar antes del Blob (> 2 ind. /m²) y menor en Eréndira (< 2 ind. /m²). Después del Blob la densidad disminuyó en ambos sitios y fue menor a 1 ind. /m² (Fig. 18a).



a)



b)

Figura 18. Densidad (individuos/ m²) de a) *P. miniata* y b) *Pisaster sp.* en Bajamar (azul) y Eréndira (naranja).

En 2011, la densidad de *Pisaster sp.* fue mayor en Bajamar (0.15 ind. /m²) comparado con Eréndira (0.04 ind. /m²). A partir del 2012, la densidad disminuyó en Bajamar (0.02 ind. /m²) y fue similar a la densidad de Eréndira. En esta especie, no se observó diferencia antes y después del Blob, ya que a partir del 2012 las densidades fueron menores a 0.02 ind. /m² en ambos sitios (Fig. 18b).

La densidad de *M. undosa* mostró un comportamiento similar en ambos sitios durante la serie de muestreo, con incrementos ligeramente diferentes en magnitud. Antes del Blob, las densidades fueron bajas (< 0.05 ind. /m²), sin embargo, en 2019 presentaron su máximo, alcanzaron los 0.26 (Bajamar) y 0.19 ind. / m² (Eréndira). La densidad posteriormente disminuyó en 2020 y 2021, pero no llegó a ser tan baja como en los años antes del Blob (Fig. 19).

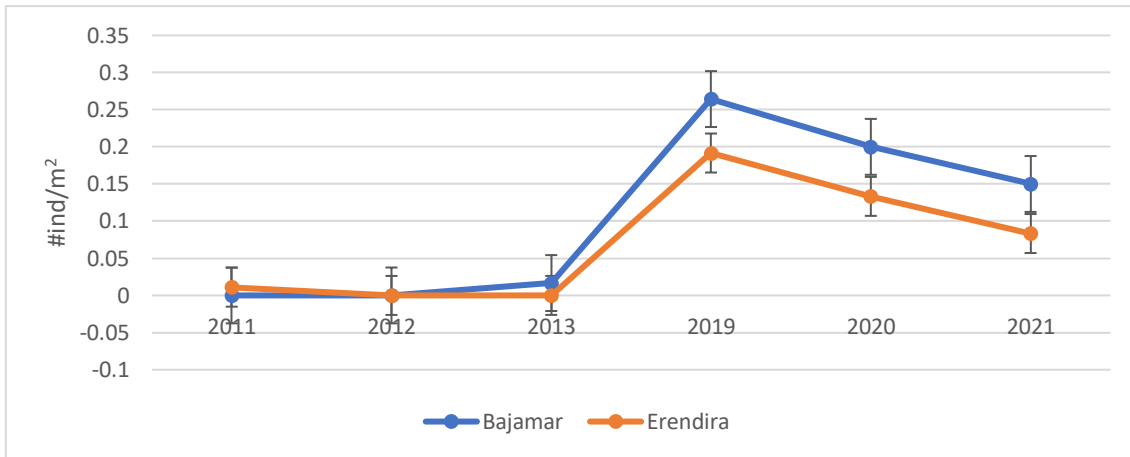


Figura 19. Densidad total (individuo/ m²) de *M. undosa* en Bajamar 2011-2021 (azul) y Eréndira 2011-2021 (naranja).

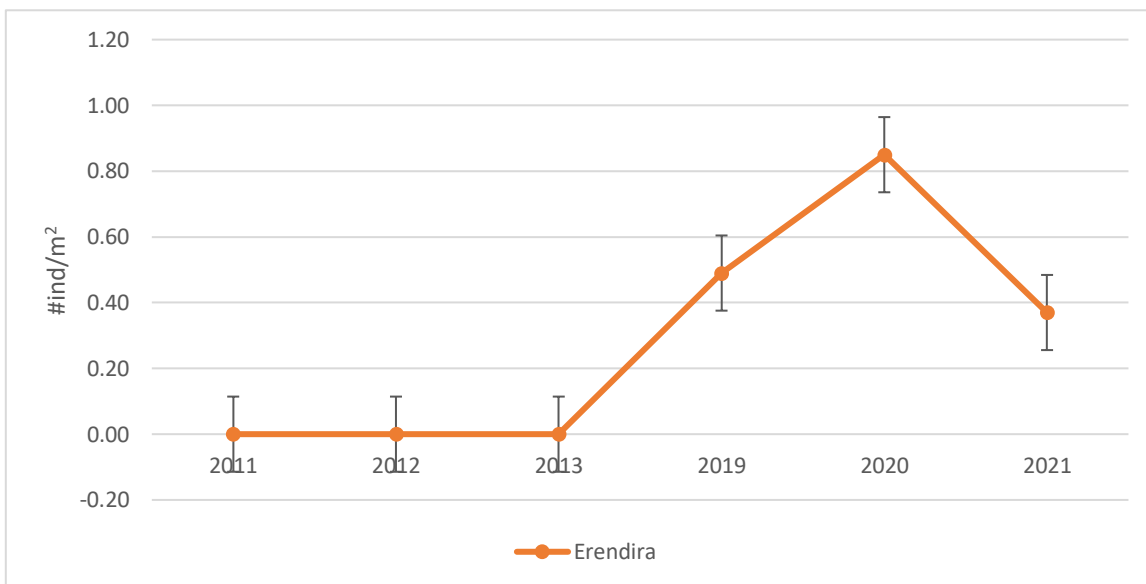


Figura 20. Densidad total (individuo/ m²) de *A. stellata* para Eréndira 2011-2021.

Riqueza de especies

La riqueza de especies en ambos sitios fue distinta antes y después del Blob 2014-2016. En Bajamar, antes del Blob la riqueza varió entre 19 y 21 especies y después del Blob descendió a 13 especies en 2021, mientras que, en Eréndira, esta variación fue más significativa, ya que en 2011 la riqueza fue de 14 especies, en 2012 disminuyó hasta 4 especies y en 2013 aumentó a 20 especies, después del Blob la riqueza disminuyó a 12 especies. De acuerdo con la figura 21, se observó que antes de Blob Bajamar y Eréndira tienen una riqueza distinta, mientras que después del Blob, ambos sitios tienen una riqueza similar.

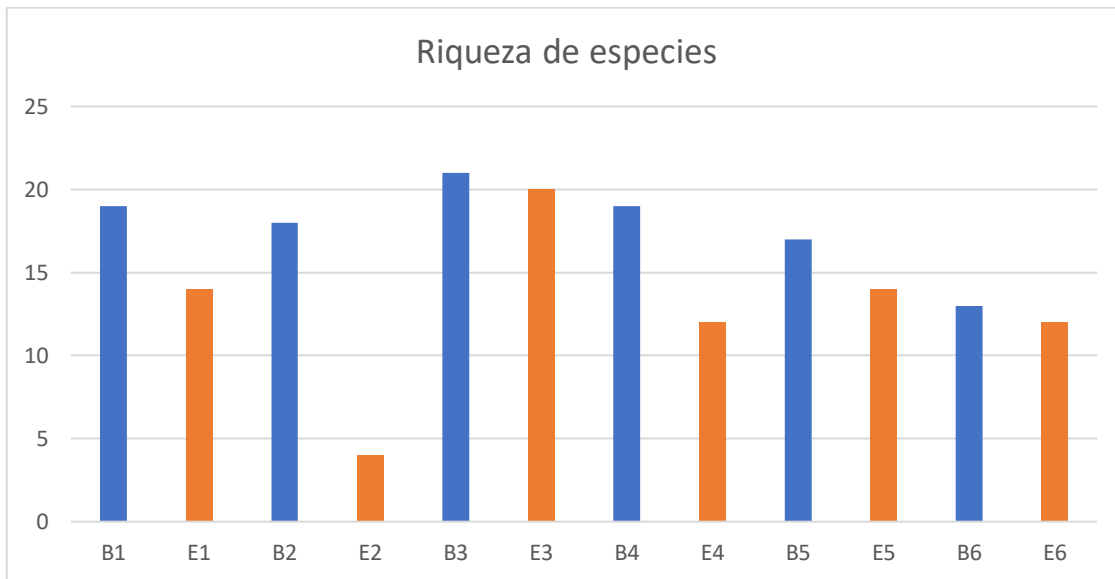


Figura 21. Riqueza de especies en Bajamar (Azul) y Eréndira (Naranja). En el código alfanumérico, las letras identifican al sitio (B=Bajamar y E=Eréndira), el número arábigo al año: en orden creciente el 1 es 2011 y 6 es 2021.

Discusión

En este trabajo se observó una comunidad de invertebrados bentónicos asociada a los bosques de *M. pyrifera* que fue modificada en respuesta a las condiciones oceanográficas locales. La intensidad y frecuencia de los eventos de escala estacional y no-estacional fue contrastante entre sitios, siendo las zonas de surgencia amortiguadores del calentamiento regional. En Eréndira, la amplitud de las variaciones estacionales fue de $\sim 1^{\circ}\text{C}$ menos comparado a Bajamar, con temperaturas mínimas más frías y más tardíos en el año. Este sitio sureño de surgencias responde de forma similar en frecuencia, pero no en intensidad a los eventos anómalos de flujo de calor en la capa de mezcla; Eréndira fue el sitio con mayor duración (conteo mensual) en las anomalías durante eventos de calentamiento y enfriamiento, con anomalías amplificadas en los períodos de enfriamiento (más frías), pero amortiguadas en los períodos de calentamiento. Estos eventos de calentamiento tienden a homogenizar la variabilidad de la comunidad de invertebrados, representada principalmente por la dinámica temporal de algunas especies de equinodermos. Con una comunidad contrastante entre sitios, antes del Blob, estaba representada por la ausencia o densidades bajas de erizos (morado, rojo y negro), pero que después de los eventos de calentamiento, aumentaron e incluso reaparecieron latitudinalmente (erizo negro en Eréndira). Algo similar ocurrió con las estrellas, *Pisaster* sp. mostró una tendencia opuesta a *P. miniata*. La primera decae antes del Blob, de un máximo registrado en 2011, pero la segunda alcanza

su máximo de 2013 para luego, mantener densidades similares después de la ocurrencia de las dos ondas cálidas marinas (MHWs). Estos invertebrados reflejan diferentes estados de la comunidad en respuesta a los disturbios climáticos, que cambian la composición hacia estados intermedios entre bosques de macroalgas y la dominancia exclusiva de herbívoros-equinodermos.

A partir del siglo pasado, se ha observado un aumento en los eventos de MHWs, siendo las últimas décadas en donde se puede ver una frecuencia mayor de estos eventos (Oliver et al., 2018). De igual forma, el aumento de temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés) tiene un efecto en la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a estos bosques (Reed et al., 2016; Arafeh et al., 2019; Smale et al., 2017; Smale, 2020). En la descomposición de las fuentes de variabilidad de las series de temperatura usadas en este trabajo se observó que la temperatura máxima registrada ocurrió en Bajamar y fue en 2018, no en 2014-2016. Una MHW que también se documenta de mayores anomalías de temperatura en la serie de 100 años en la Jolla, California (Thorne et al., 2024). Aunque estas MHWs (incluido el Blob) modificaron las condiciones de calor en la capa de mezcla, incluso suprimen la presencia de aguas frías de surgencia (SST<15°C), no alcanzaron la temperatura límite de tolerancia térmica de *M. pyrifera* (23°C, Cavanaugh et al. 2019).

Durante el Blob 2014-2016, el aumento en la SST y las anomalías positivas fueron observadas en zonas que van desde Alaska hasta Baja California Sur (Beas-Luna et al., 2020), lo cual coincide con los resultados de temperatura obtenidos en Bajamar y Eréndira. De igual manera, se observaron anomalías positivas durante 2014 a 2016 en islas de Baja California, mientras que en el año de 2013 se registraron anomalías negativas y temperaturas frías en la SST (Arafeh et al., 2019). Esto último coincide con lo reportado en este trabajo, ya que, en ambos sitios de estudio, se registraron temperaturas más frías y anomalías negativas antes de 2014, siendo Eréndira el sitio donde se encontraron las temperaturas más bajas. Esta amplificación de los eventos fríos en Eréndira se debe a su ubicación en un centro de surgencia. Los vientos regionales de surgencia costera durante marzo-julio regularían la respuesta a eventos no-estacionales, y serían un refugio para la adecuación de las especies frente a variaciones en el clima del océano, como se ha reportado en los bosques más sureños de *M. pyrifera* (Woodson et al., 2019).

Se ha observado una pérdida de *M. pyrifera* y un cambio en la estructura de macroinvertebrados asociados a este ecosistema (Behrens y Lafferty 2004; Cavanaugh et al., 2019). Tanto en Bajamar como en Eréndira, la estructura de la comunidad cambió antes y después del Blob 2014-2016. Antes del Blob, Bajamar estaba conformada principalmente por *B. elegans*, *P. miniata* y *Pisaster sp.*, mientras que, después del Blob, las especies dominantes fueron *S. purpuratus*, *M. franciscanus* y *P. miniata*, siendo esta última la que ha permanecido en el sitio a través del tiempo. En contraste, en Eréndira se observó que antes del Blob, las

especies dominantes fueron pocas, destacando a *P. miniata* y *S. montereyensis*; después del Blob, las especies dominantes fueron *S. purpuratus*, *P. miniata* y *A. stellata*. Al igual que en Bajamar, en Eréndira la especie que permaneció en el sitio durante los 6 años de muestreo fue *P. miniata*.

Las especies discriminantes de la comunidad nos sirven como indicadores de una respuesta dinámica de los bosques de macroalgas frente a la variabilidad no-estacional. Behrens y Lafferty (2004) reportan a *B. elegans*, *P. miniata* y *M. undosa* como indicadoras de un ecosistema en estado de transición dentro de un gradiente hacia la dominancia de bosques de macroalgas o hacia la dominancia de herbívoros-equinodermos. En la composición observada antes del Blob, los bosques presentaban comunidades de transición entre un evento de enfriamiento amplificado en 2011 (más en Eréndira) hacia condiciones de mayor estratificación, donde las aguas de surgencias costeras estacionales son una de las fuentes primarias de nitrato a los mantos de macroalgas (Temperaturas < 14.5°C, Figura 2; Leichter et al. 2023). Con la intensificación de los eventos de surgencia hay mayor disponibilidad de nutrientes, que promueven el aumento en la productividad primaria y alimento a los consumidores secundarios. Sin embargo, la intensidad de estos procesos estacionales también conlleva cambios en la química del CO₂ en el agua de mar y el pH, e incluso la disponibilidad de oxígeno disuelto para los organismos aeróbicos. Precisamente, Michelli et al. (2024), reportan en este período de enfriamiento condiciones químicas del agua que promovieron la disminución de especies comerciales sedentarias calcificadoras en bosques sureños del sargazo. En contraste, los ecosistemas mostraron ser más asociados a la dominancia de erizos después de las MHWs, con bosques homogéneos en composición de especies, pero con diferentes grados de dominancia. Erizos rojos dominan en Eréndira, en contraste a Bajamar donde domina el erizo morado. El desfase temporal entre estos dos estados puede ser promovido por el nuevo período de enfriamiento, donde la densidad del erizo morado decae en ambos sitios y podrían ser indicadores de un estado más hacia la recuperación del bosque. Aunque estos estados de la comunidad de los bosques de *M. pyrifera* pueden dar una idea de la dinámica temporal y espacial de cada sitio, la pesca modifica fuertemente la densidad de los depredadores o competidores dentro del bosque. Al introducir cambios drásticos en la comunidad, la posibilidad de identificar especies bioindicadoras del ecosistema se restringe. *P. miniata* podría ser indicadora de la transición hacia estados de dominio de equinodermos; en contraste, *M. undosa* sería indicadora hacia la recuperación del bosque, una observación que es soportada por la tendencia de esta especie (sin pesca) y su relación directa con la densidad de *M. pyrifera* en Isla Natividad (Michelli et al. 2024).

Al igual que lo observado por Torres-Moye et al. (2013), aunque la composición de especies en las comunidades asociadas a los bosques puede ser similar, cada comunidad reacciona de manera distinta a las condiciones ambientales, mostrando

cambios temporales diferentes entre localidades. En este trabajo Bajamar fue el sitio de mayor calentamiento durante los dos períodos de ondas de calor marinas.

En este estudio observamos que la respuesta de la comunidad de invertebrados ante el aumento de la temperatura, fue distinta en los dos sitios estudiados. Al igual que en Bajamar y Eréndira, las densidades de invertebrados en las islas de la Reserva de la Biosfera del Pacífico, disminuyeron significativamente después del Blob, pero a diferencia de Bajamar y Eréndira, en las islas el efecto del Blob fue mayor, ya que Arafah-Dalmau et al. (2109), observaron un mayor decremento de erizos rojos y morados, de estrellas de mar como *Henricia leviuscula*, *P. miniata* y la desaparición de *Pisaster* sp. Esto coincide con lo observado por Reed y colaboradores (2016), ya que en su trabajo registraron la SST, la biomasa de invertebrados y algas durante 15 años (2001-2015) observando una mayor temperatura y un mayor decremento de biomasa tanto de *Macrocystis* como de invertebrados durante 2014 y 2015, siendo las estrellas de mar los organismos que respondieron más dramáticamente a estos aumentos de temperatura.

Del mismo modo, el trabajo de Beas y colaboradores (2020) apoya la idea de cómo la pérdida de bosque de *M. pyrifera* a causa de eventos de calentamiento extremo afecta a la comunidad de macroinvertebrados, y cómo responde cada sitio de manera diferente. En sus resultados muestran que cada ecorregión tuvo una pérdida en la densidad del bosque, y correlacionaron esta pérdida con el aumento en la densidad de erizo morado (*S. purpuratus*). Sin embargo, el aumento en la densidad de erizo fue mayor en las ecorregiones del Norte de California (NorCa) y Baja California Sur (BCS), sitios con mayor pérdida de bosque; mientras que para el Centro y Sur de California la densidad de erizos fue menor, al igual que la pérdida de bosques.

Una consecuencia de la pérdida de bosque de *M. pyrifera*, es la competencia de la comunidad de invertebrados por el área y los recursos disponibles. Los erizos regularmente ocupan los espacios libres, formando lo que se le denomina desiertos de erizos o “sea urchin barrens” en inglés (Beas et al., 2020; Filbee y Scheibling, 2014; Rogers y Catton, 2019). En este estudio se observó este comportamiento en ambos sitios, en especial el del erizo morado, ya que se observó un aumento en la abundancia desde 2019, mayormente en Bajamar que en Eréndira, formando en estos dos sitios desiertos de erizos, los cuales acaparan el espacio disponible y no permiten el reclutamiento de nuevas esporas de macroalgas (Rogers y Catton, 2019). Otro factor que puede desencadenar este fenómeno es la pérdida de depredadores de esta especie y el poco valor comercial pesquero del erizo morado en comparación con el erizo rojo, el cual es una especie sobreexplotada (Palleiro et al., 2012). Estudios recientes en California muestran la misma relación y como la herbívora es un factor importante que controla la dinámica y recuperación de los bosques de macroalgas después de una ola de calor (Kumagai et al. 2024, McPherson et al. 2021).

Los efectos del calentamiento en la SST afectaron de una manera dramática a las estrellas de mar, en especial las del género *Pisaster sp.* del Norte del Pacífico, las cuales fungen como depredadores de ciertas especies de invertebrados y se encargan de mantener en equilibrio el ecosistema (Reed et al., 2016); también se ha observado una dramática disminución desde Alaska hasta México durante el 2014 (Arafteh et. al., 2019; Hewson et al., 2014). Este género de estrellas es muy susceptible al aumento de temperatura, por lo que con el mínimo aumento sufren estrés y son más susceptibles a sufrir enfermedades (Bates et al., 2009). Esto coincide con lo observado en este estudio, donde la abundancia de *Pisaster sp.* bajó considerablemente en ambos sitios después del Blob 2014-2016, siendo la comunidad de Bajamar donde se ve más evidente esta pérdida. *Pisaster sp.* es un depredador de erizos juveniles, y al desaparecer de la comunidad contribuye al aumento y reclutamiento de especies como *S. purpuratus* y *M. franciscanus*.

En el presente estudio también se observó en Eréndira, a partir de 2019, la presencia de una especie de erizo negro (*A. stellata*), poco común en comparación de otros erizos. Esta especie se distribuye a lo largo del Pacífico desde Perú hasta Baja California, México (Gianguzza, 2020; Díaz-Martínez, 2019; Díaz et al., 2017; Díaz-Martínez et al. 2019; Burcham y Caruso, 2015). Según los experimentos de laboratorio de Díaz y colaboradores (2017), esta especie de erizo tuvo un rango de preferencia a temperaturas altas desde los 16°C a los 22°C. Burcham y Caruso (2015), en su estudio en Orange County, California, mencionan que *A. stellata* no se está reproduciendo con éxito en el sur de California y que la presencia de adultos de esta especie puede deberse a reclutamientos pasados, durante años con altas temperaturas. Esto concuerda con el estudio de Engle y Richards (2001), en el cual reportan seis especies de invertebrados reclutadas durante El Niño 97/98, de los cuales se encuentran dos especies de erizo negro: *A. stellata* y *C. coronatus*.

El erizo negro (*C. coronatus*), no se reportó en ninguno de los dos sitios, aunque en otros estudios si se observó (Arafteh et. al., 2019; Beas-Luna et. al., 2020; Freiwald et. al., 2016). La expansión del límite norte del erizo negro puede estar ligado al aumento anómalo de la temperatura del mar, como el Blob 2014-2016. Un reclutamiento similar ocurrió durante un evento de calentamiento del agua asociado al fenómeno de El Niño del 97/98 alrededor de las Channel Island (Freiwald et al., 2016; Engle y Richards, 2001).

Otro factor que afecta a las comunidades y poblaciones de especies asociadas a los bosques es la sobreexplotación de los recursos. Los efectos de la pesquería en las comunidades asociadas a los bosques de sargazo, sufren cambios tanto espaciales como temporales. Un ejemplo claro fue la caza de nutrias marinas (*Enhydra lutris*), las cuales se distribuían desde Japón hasta la península de Baja California, en donde fueron cazadas hasta casi la extinción en los siglos XVIII y XIX, causando efectos significativos en las comunidades, ya que son depredadores de los erizos de mar (Tegner & Dayton, 2000). Al desaparecer las nutrias, los

depredadores importantes de erizos en Baja California son el pez vieja y la langosta; ambos recursos son explotados. En estos ecosistemas, tanto el erizo rojo como el morado, son consideradas especies clave, ya que pueden afectar la abundancia y la distribución del bosque de sargazo. En Norteamérica, el erizo rojo se empezó a explotar a principios de los años 70s, al igual que en Baja California, teniendo una captura máxima de 8,500 t de peso entero en 1986, disminuyendo a 2,000 t en 2007. La disminución de la densidad de erizo en todas las localidades muestreadas en este estudio es evidente y se debe, principalmente, a la sobrepesca y al bajo reclutamiento (Palleiro et al., 2012).

Conclusión

- Se caracterizó la temperatura superficial del mar y anomalías desde 2011 a 2021.
- Durante el Blob 2014-2016 se observaron un total de 29 anomalías positivas en Bajamar y 31 en Eréndira.
- Se caracterizó la comunidad de invertebrados en Bajamar y Eréndira en dos periodos: antes del Blob (2011-2013) y después del Blob (2019-2021)
- Las especies que caracterizaron Bajamar antes del Blob fueron *B. elegans*, *P. miniata* y *Pisaster sp.* Las especies que caracterizaron Bajamar después del Blob fueron: *S. purpuratus*, *M. franciscanus* y *P. miniata*.
- Las especies que caracterizaron Eréndira antes del Blob fueron: *P. miniata* y *S. montereyensis*. Las especies que caracterizaron Eréndira después del Blob fueron: *S. purpuratus*, *P. miniata* y *A. stellata*.
- La comunidad de invertebrados en ambos sitios fue distinta antes y después del Blob 2014-2016. La especie que permaneció en ambos sitios fue *Patiria miniata*.
- Después del Blob 2014-2016, las comunidades de invertebrados fueron similares entre sí, destacando el erizo morado *S. purpuratus*.
- La riqueza de especies antes del Blob es distinta entre Bajamar y Eréndira, después del Blob se observó una riqueza similar entre ambos sitios.
- El aumento de anomalías en la SST es cada vez más constante y esto tiene un impacto en la composición de especies de la comunidad de invertebrados asociados a los bosques de macroalgas.
- Al igual que el aumento de la SST, factores antropológicos como la pesca de especies comerciales también influye en la comunidad de invertebrados.
- Se propone un constante estudio a estos ecosistemas susceptibles a dichos cambios.

Referencias

- Arafeh-Dalmau, N. Montaña-Moctezuma, G. Martínez, J. Beas-Luna, R. Schoeman, D. y Torres-Moye, G. (2019) Extreme Marine Heatwaves Alter Kelp Forest Community Near Its Equatorward Distribution Limit. *Frontiers in Marine Science* 6: 499.
- Bates, A. Hilton, B. Harley, C. (2009) Effects of temperature, season and locality on wasting disease in the keystone predatory sea star *Pisaster ochraceus*. *Diseases of Aquatic Organisms* 86(3): 245-251.
- Beas-Luna, R. Micheli, F. Brock, C. Carr, M. Malone, D. Torre, J. Boch, J. Caselle, J. Edwards, M. Freiwald, J. Hamilton, S. Hernandez, A. Konar, B. Kroeker, K. 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.
- Burcham, D. Caruso, N. L. (2015) Abundance, size, and occurrence of *Arbacia stellata* in Orange County, California. *California Fish and Game* 101(3): 184-187.
- Cavanaugh, K. Reed, D. Bell, T. Castorani, M. y 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: 413.
- Clarke, K.R. Gorley, R.N. Somerfield, P.J. Warwick, R.M. (2014) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edition. PRIMER-E: Plymouth
- Dayton, P.K. Tegner, M.J. Edwards, P.B. y Riser, K.L. (1998). Sliding baselines, ghosts, and reduced expectations in kelp forest communities. *Ecological Applications* 8(2): 309-322.
- Díaz, F. Re, A.D. Galindo-Sanches, C.E. Carpizo-Ituarte, E. Perez-Carrasco, L. González, M. Licea, A. Sanchez, A. Rosas, C. (2017) Preferred temperature, critical thermal maximum, and metabolic response of the black sea urchin *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; Gmelin, 1791). *Journal of Shell Fish Research* 36(1): 219–225.
- Díaz-Martínez, J. A. (2019) Biología reproductiva, desarrollo larvario y efecto de la acidificación del océano en el éxito de la fertilización y desarrollo embrionario de *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; Gmelin, 1788) (Echinodermata: Echinoidea). Tesis de Doctorado. Universidad del Mar, Oaxaca.
- Díaz-Martínez, J.A. Carpizo-Ituarte, E. Benites-Villalobos, F. (2019) Reproductive patterns of the black starry sea urchin *Arbacia stellata* in Punta Banda, Baja California, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(6): 1379-1391.

- Engle, J.M. Richards, D.V. (2001) New and unusual marine invertebrates discovered at the California Channel Islands during the 1997-1998 El Niño. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 100: 186-198.
- Filbee-Dexter, K. Scheibling, R. (2014) Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 495: 1-25.
- Filbee-Dexter, K. Wernberg, T. Grace, S. Thormar, J. Fredriksen, S. Narvaez, C. Feehan, C. y Norderhaug, K. (2020) Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Scientific Reports* 10: 13388.
- Freiwald, J. Wisniewski, C. Abbott, D. (2016) Northward range extension of the crowned sea urchin (*Centrostephanus coronatus*) to Monterey Bay, California. *California Fish and Game* 102(2): 37-40.
- Gianguzza, P. (2020) Arbacia. Lawrence, J. M. (ed.) *Sea urchin: Biology and Ecology. Developments in Aquaculture and Fisheries Science* (43). Cap. 24 pp. 419-429.
- Harold, C. Reed, D.C. (1985) Presentod Availability, Sea Urchin Grazing, and Kelp Forest Community Structure. *Ecology* 66(4): 1160-1169.
- Hewson, I. Button, J.B. Gudenkauf, B.M. Miner, B. Newton, A.L. Gaydos, J.K. et al. (2014). Densovirus associated with sea-star wasting disease and mass mortality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 17278–17283.
- Hobday, A. J. Alexander, L. V. Perkins, S. E. Smale, D. A. Straub, S. C. Oliver, E. C. J. Benthuyssen, J. A. Burrows, M. T. Donat, M. G. Feng, M. Holbrook, N. J. Moore, P. J. Scannell, H. A. Gupta, A. S. Wernberg, T. (2016) A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*. 141: 227-238.
- Kumagai, J. A., Goodman, M. C., Villaseñor-Derbez, J. C., Schoeman, D. S., Cavanuagh, K. C., Bell, T. W., ... & Arafeh-Dalmau, N. (2024). Marine Protected Areas That Preserve Trophic Cascades Promote Resilience of Kelp Forests to Marine Heatwaves. *Global Change Biology*, 30(12), e17620.
- Ladah, L. Zertuche, J. Hernandez, C. (1999) Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Phaeophyceae) recruitment near its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997-1998. *Journal of Phycology* 35: 1106 - 1112.
- Leichter, J. J. Ladah, L. Parnell, P. E. Stokes, M. D. Costa, M. T. Fumo, J. Dayton P. K. (2023) Persistence of southern California giant kelp beds and alongshore variation in nutrient exposure driven by seasonal upwelling and internal waves. *Frontier in Marine Science* 10:1007789.
- McPherson, M. L., Finger, D. J., 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), 298.

Micheli, F. Saenz-Arroyo, A. Aalto, E. Beas-Luna, R. Boch, C. A. Cardenas, J. C. De Leo, G. A. Diaz, E. Espinoza-Montes, A. Finkbeiner, E. Freiwald, J. Fulton, S. Hernández, A. Lejbowicz, A. Low, N. H. N. Martinez, R. McCay, B. Monismith, S. Precomade la Mora, M. Romero, A. Smith, A. Torre, J. Vazquez-Vera, L. Woodson C. B. (2024) Social-ecological vulnerability to environmental extremes and adaptation pathways in small-scale fisheries of the southern California Current. *Frontiers in Marine Science*. 11:1322108.

Oliver, E.C. Donat, M.G. Burrows, M.T. Moore, P.J. Smale, D.A. Alexander, L.V. et al. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature Communications* 9: 1324.

Oliver, E. C. Benthuyesen, J. A. Darmaraki, S. Donat, M. G. Hobday, A. L. Holbrook N. J. Schlegel, R. W. Gupta, A. L. (2021). Marine heatwaves. *Annual review of Marine Science*. 13: 313-342.

Palleiro-Nayar, J. Montaña-Moctezuma, M y Sosa-Nishizaki, O. (2012). Variación espacio-temporal de la densidad poblacional de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* (Echinodermata: Echinoidea: Strongylocentrotidae) en Baja California. *Hidrobiológica* 22 (1): 28-34.

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: 13757.

Roggers-Bennett, L. Catton, C. (2019) Marine heat wave and multiple stressors tip bull kelp forest to sea urchin barrens. *Scientific Reports* 9: 1-9

Saldivar, R. (2015). Periodos multianuales de calentamiento y enfriamiento en el Sistema de la Corriente de California. (Tesis de Doctorado) Instituto Politécnico Nacional.

Sánchez-Barredo, M. Sandoval-Gil, J. Zertuche-González, J. Ladah, L. Belando-Torrentes, M. Beas-Luna, R. Cabello-Pasini, A. (2020) Effects of Heat Waves and Light Deprivation on Giant Kelp Juveniles (*Macrosystis pirifera*, Laminariales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 56(4): 880-894.

Sen-Gupta, A. Thomsen, M. Benthuyesen, J. Hobday, A. Oliver, E. Alexander, L. Burrows, M. Donat, M. Feng, M. Holbrook, N. Perkins-Kirkpatrick, S. Moore, P. Rodrigues, R. Scannell, H. Taschetto, A. Ummenhofer, C. Wernberg, T. Smale, D.A. (2020) Drivers and impacts of the most extreme marine heatwaves events. *Scientific Reports* 10: 19359.

Setchell, W. Gardner, N. (1925) The marine algae of the pacific coast of North America. In Setchell, W. y Holman, R. (eds.) *University of California Publications in Botany*, vol 8, pt 3. UC press, Berkeley, pp. 627–8.

Smale, D.A. (2020) Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystem. *New Phytologist* 225(4): 1447-1454.

Smale, D.A. Burrows, M.T. Moore, P. O'Connor, N. Hawkins, S.J. (2013) Threats and know edge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: a northeast Atlantic perspective. *Ecology and Evolution* 3(11): 4016-4038.

Smale, D.A. Wernberg, T. Vanderklift, M.A. (2017) Regional-scale variability in the response of benthic macroinvertebrate assemblages to a marine heatwave. *Marine Ecology Progress Series* 568: 17-33.

Smith, K. E., Burrows, M. T., Hobday, A. J., King, N. G., Moore, P. J., Sen Gupta, A., ... & Smale, D. A. (2023). Biological impacts of marine heatwaves. *Annual review of marine science*, 15(1), 119-145.

Sun, D., Li, F., Jing, Z. (2023) Frequent marine heatwaves hidden below the surface of the global ocean. *Nature Geoscience* 16, 1099–1104.

Tegner, M.J. Dayton, P.K. (1991) Sea urchins, El Niños, and the long term stability of southern California kelp forest communities. *Marine Ecology Progress Series* 77: 49-63.

Torres-Moye, G. Edwards, M.S. Montaña-Moctezuma, C.G. (2013). Estructura de la comunidad bentónica en los bosques de macroalgas en la cuenca del Sur de California. *Ciencias Marinas* 39(3): 239-252.

Anexos

Bajamar

Tabla II. Densidad total por especie en Bajamar 2011.

Especies.	TOTAL
<i>Balanophyllia Elegans</i>	38.23
<i>Patiria miniata</i>	14.27
<i>Styela monterreyensis</i>	2.87
<i>Corynactis californica</i>	2.63
<i>Tethya aurantia</i>	2.53
<i>Paracyathus stearnsi</i>	1.00
<i>Pisaster giganteus</i>	0.90
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.47
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	0.40
<i>Anthopleura sola</i>	0.30
<i>Megathura crenulata</i>	0.13
<i>Urticina piscivora</i>	0.07
<i>Henricia leviuscula</i>	0.07
<i>Kelletia kellestii</i>	0.07

<i>Craniella arb</i>	0.03
<i>Parastichopus sp.</i>	0.03
<i>Pycnopodia helianthoides</i>	0.03
<i>Orthasterias koehleri</i>	0.03
<i>Muricea sp.</i>	0.03

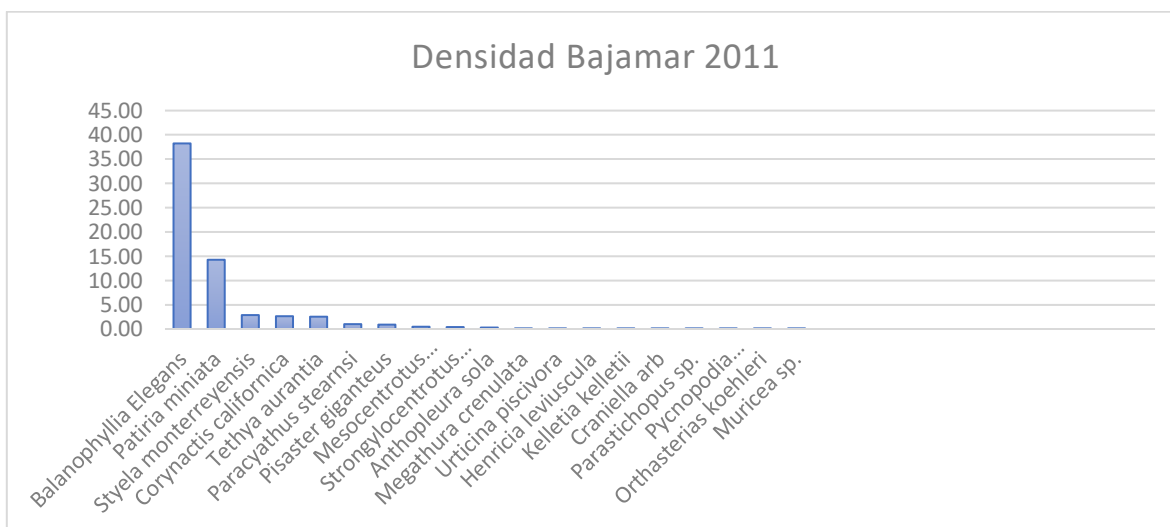


Figura 22. Densidad total por especie en Bajamar 2011.

Tabla III. Densidad total por especie en Bajamar 2012.

Especies	TOTAL
<i>Balanophyllia Elegans</i>	65.10
<i>Patiria miniata</i>	14.60
<i>Styela monerreyensis</i>	1.80
<i>Tethya aurantia</i>	1.33
<i>Anthopleura sola</i>	0.43
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.30
<i>Paracyathus stearnsi</i>	0.27
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	0.23
<i>Urticina piscivora</i>	0.23
<i>Henricia levisucula</i>	0.17
<i>Kelletia kelletii</i>	0.13
<i>Pisaster giganteus</i>	0.13
<i>Craniella arb</i>	0.10
<i>Muricea californica</i>	0.07
<i>Muricea fruticosa</i>	0.03
<i>Pycnopodia helianthoides</i>	0.03
<i>Orthasterias koehleri</i>	0.03

<i>Polyclinum planum</i>	0.03
--------------------------	------

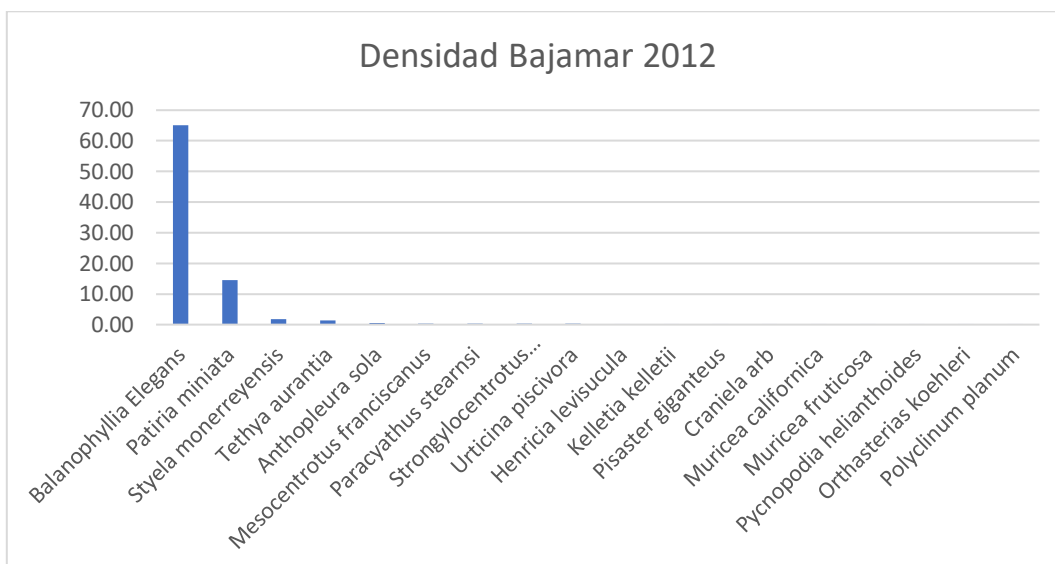


Figura 23. Densidad total por especie en Bajamar 2012.

Tabla IV. Densidad total por especie en Bajamar 2013.

Especies	TOTAL
<i>Balanophyllia Elegans</i>	148.00
<i>Patiria miniata</i>	12.37
<i>Corynactis californica</i>	6.20
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	2.17
<i>Anthopleura sola</i>	1.37
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	1.00
<i>Tethya aurantia</i>	0.83
<i>Styela monterreyensis</i>	0.80
<i>Urticina piscivora</i>	0.50
<i>Kelletia kelletii</i>	0.20
<i>Megastraea undosa</i>	0.10
<i>Megathura crenulata</i>	0.07
<i>Henricia leviuscula</i>	0.07
<i>Pisaster giganteus</i>	0.07
<i>Pycnopodia helianthoides</i>	0.07
<i>Muricea sp.</i>	0.03
<i>Parastichopus sp.</i>	0.03

<i>Pachycerianthus fimbriatus</i>	0.03
<i>Orthasterias koehleri</i>	0.03
<i>Dermasterias imbricata</i>	0.03
<i>Diaulula sandiegensis</i>	0.03

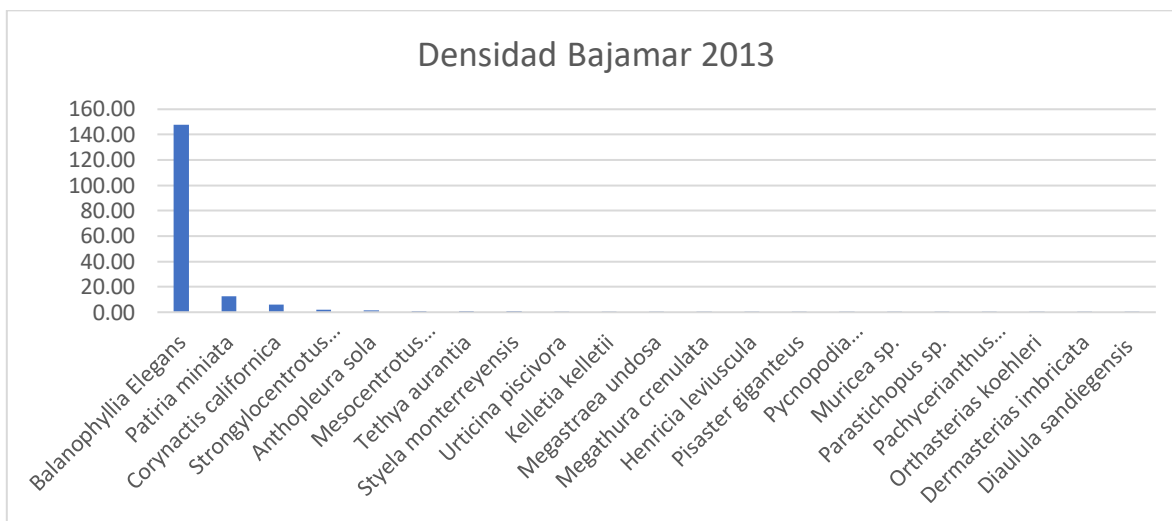


Figura 24. Densidad total por especie en Bajamar 2013.

Tabla V. Densidad total por especie en Bajamar 2019.

Especies	TOTAL
<i>Balanophyllia Elegans</i>	56.88
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	54.05
<i>Corynactis californica</i>	14.13
<i>Centrostephanus coronatus</i>	5.50
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	4.45
<i>Patiria miniata</i>	4.40
<i>Anthopleura sola</i>	2.40
<i>Megastrea undosa</i>	1.85
<i>Styela monterreyensis</i>	1.50
<i>Megathura crenulata</i>	1.08
<i>Tethya aurentia</i>	0.75
<i>Kelletia kelletii</i>	0.55
<i>Urticina piscivora</i>	0.20
<i>Henricia leviuscula</i>	0.18
<i>Muricea sp.</i>	0.10
<i>Cypraea spadicea</i>	0.08
<i>Panulirus interruptus</i>	0.05
<i>Craniela arb</i>	0.03

<i>Parastichopus sp.</i>	0.03
--------------------------	------

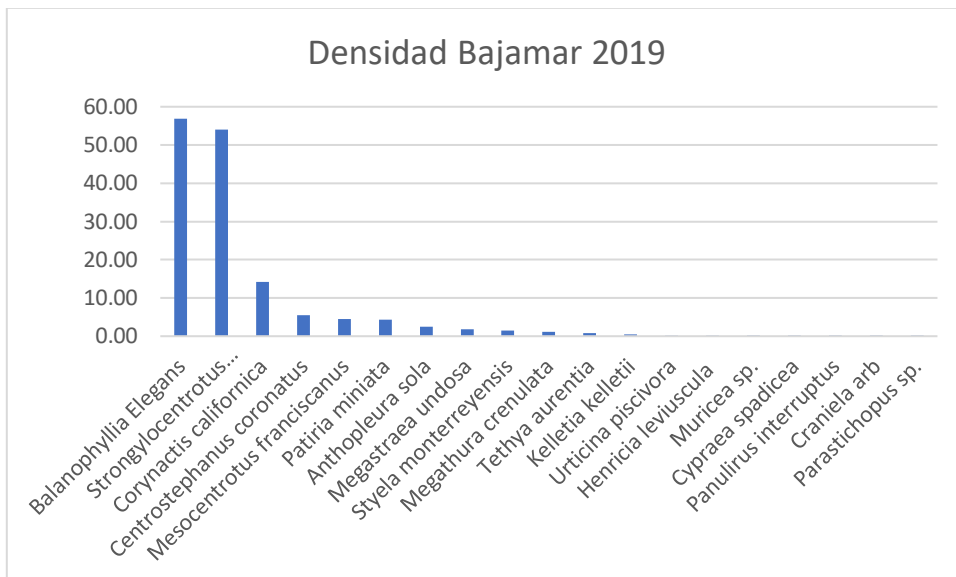


Figura 25. Densidad total por especie en Bajamar 2019.

Tabla VI. Densidad total por especie en Bajamar 2020.

Especies	TOTAL
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	30.45
<i>Balanophyllia elegans</i>	12.33
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	5.48
<i>Patiria miniata</i>	3.05
<i>Megastrea undosa</i>	1.20
<i>Anthopleura sola</i>	0.78
<i>Tethya aurantia</i>	0.48
<i>Kelletia kelletii</i>	0.38
<i>Urticina piscivora</i>	0.30
<i>Centrostephanus coronatus</i>	0.25
<i>Styela monterreyensis</i>	0.25
<i>Megathura crenulata</i>	0.20
<i>Henricia leviuscula</i>	0.15
<i>Cypraea spadicea</i>	0.15
<i>Muricea sp.</i>	0.05
<i>Parastichopus sp.</i>	0.03
<i>Pisaster giganteus</i>	0.03

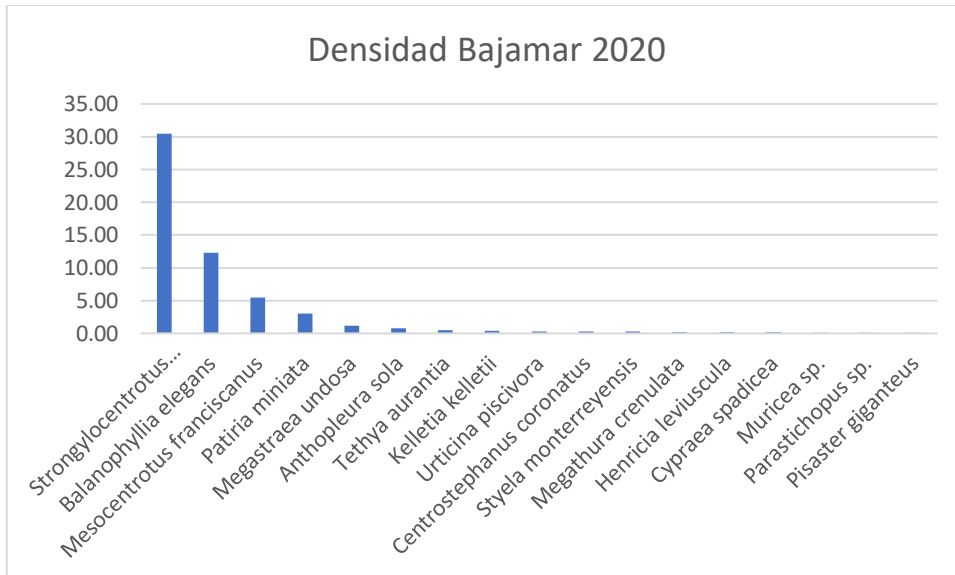


Figura 26. Densidad total por especie en Bajamar 2020.

Tabla VII. Densidad total por especie en Bajamar 2021.

Especies	TOTAL
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	7.10
<i>Balanophyllia elegans</i>	4.20
<i>Patiria miniata</i>	4.15
<i>Megastraea undosa</i>	0.90
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.80
<i>Anthopleura sola</i>	0.80
<i>Tethya aurantia</i>	0.23
<i>Megathura crenulata</i>	0.20
<i>Urticina piscivora</i>	0.18
<i>Cypraea spadicea</i>	0.08
<i>Henricia leviuscula</i>	0.03
<i>Kelletia kelletii</i>	0.03
<i>Pisaster giganteus</i>	0.03

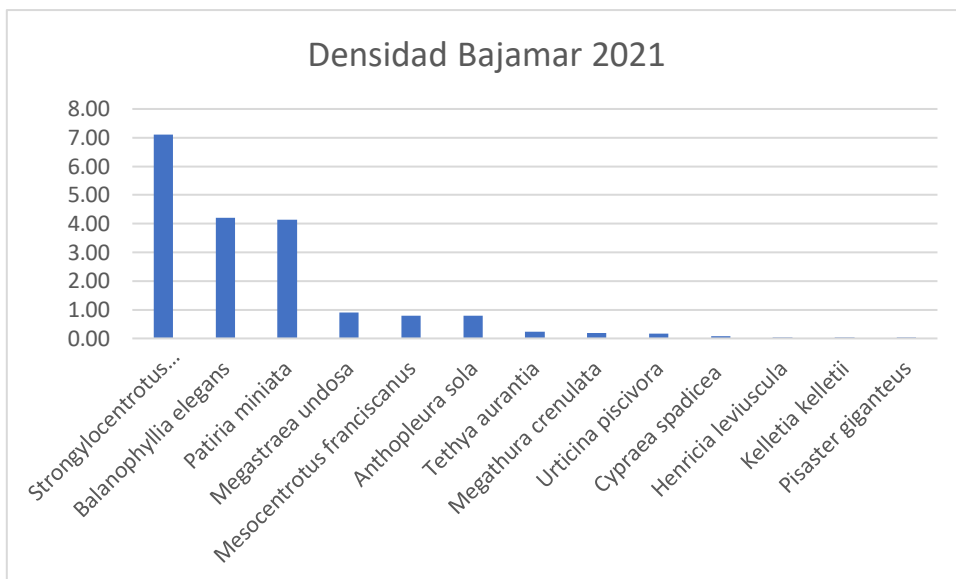


Figura 27. Densidad total por especie en Bajamar 2021.

Eréndira

Tabla VIII. Densidad total por especies en Eréndira 2011.

Especies	TOTAL
<i>Styela monterreyensis</i>	3.47
<i>Patiria miniata</i>	1.80
<i>Anthopleura sola</i>	1.10
<i>Kelletia kelletii</i>	0.27
<i>Pisaster giganteus</i>	0.23
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	0.07
<i>Megastrea undosa</i>	0.07
<i>Urticina piscivora</i>	0.07
<i>Megathura crenulata</i>	0.03
<i>Tetya aurantia</i>	0.03
<i>Caudina arenicola</i>	0.03
<i>Megabalanus californicus</i>	0.03
<i>Norrisia norrisi</i>	0.03
<i>Peltodoris nobilis</i>	0.03



Figura 28. Densidad total por especie en Eréndira 2011.

Tabla IX. Densidad total por especies en Eréndira 2021.

Especies	TOTAL
<i>Patiria miniata</i>	0.93
<i>Styela montereyensis</i>	0.50
<i>Kelletia kelletii</i>	0.47
<i>Anthopleura sola</i>	0.03



Figura 29. Densidad total por especie en Eréndira 2012.

Tabla X. Densidad total por especies en Eréndira 2013.

Especies	TOTAL
<i>Styela monterreyensis</i>	44.20
<i>Patiria miniata</i>	7.77
<i>Anthopleura sola</i>	5.03
<i>Kelletia kelletii</i>	3.03
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	1.90
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	1.63
<i>Cypraea spadicea</i>	0.37
<i>Balanophyllia elegans</i>	0.27
<i>Urticina piscivora</i>	0.20
<i>Pisaster giganteus</i>	0.20
<i>Pycnopodia helianthoides</i>	0.17

<i>Megabalanus californicus</i>	0.13
<i>Pisaster ochraceus</i>	0.10
Nudibranquio	0.07
<i>Megathura crenulata</i>	0.03
<i>Tethya aurantia</i>	0.03
<i>Pisaster brevespinus</i>	0.03
<i>Pachycerianthus fimbriatus</i>	0.03
<i>Nuttalia nuttallii</i>	0.03
<i>Peltodoris nobilis</i>	0.03

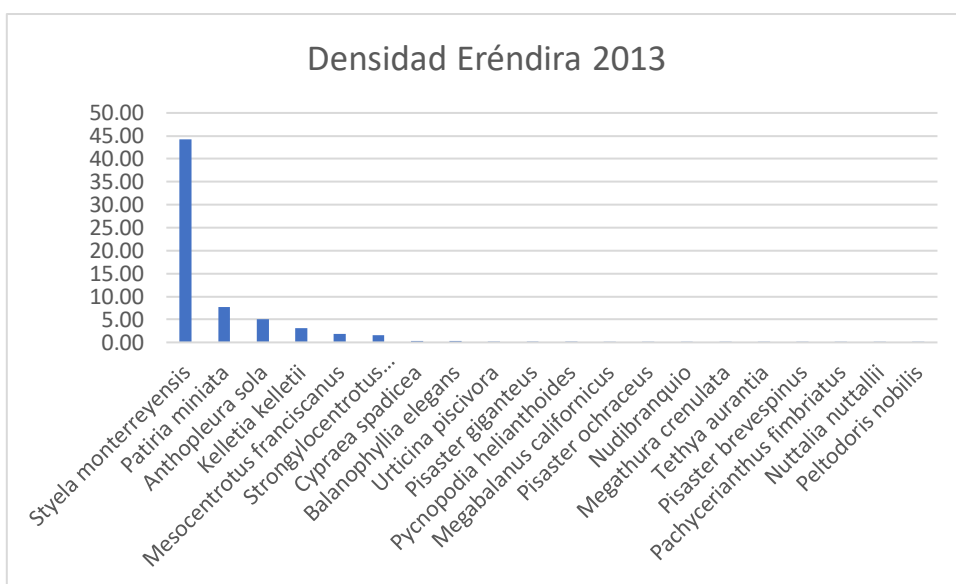


Figura 30. Densidad total por especie en Eréndira 2013.

Tabla XI. Densidad total por especies en Eréndira 2019.

Especies	TOTAL
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	9.10
<i>Arbacia stellata</i>	2.95
<i>Patiria miniata</i>	1.30
<i>Anthopleura sola</i>	1.23
<i>Megastraea undosa</i>	1.15
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	1.13
<i>Corynactis californica</i>	0.93
<i>Kelletia kelletii</i>	0.73
<i>Urticina piscivora</i>	0.35
<i>Megathura crenulata</i>	0.10
<i>Cypraea spadicea</i>	0.05
<i>Styela monterreyensis</i>	0.03

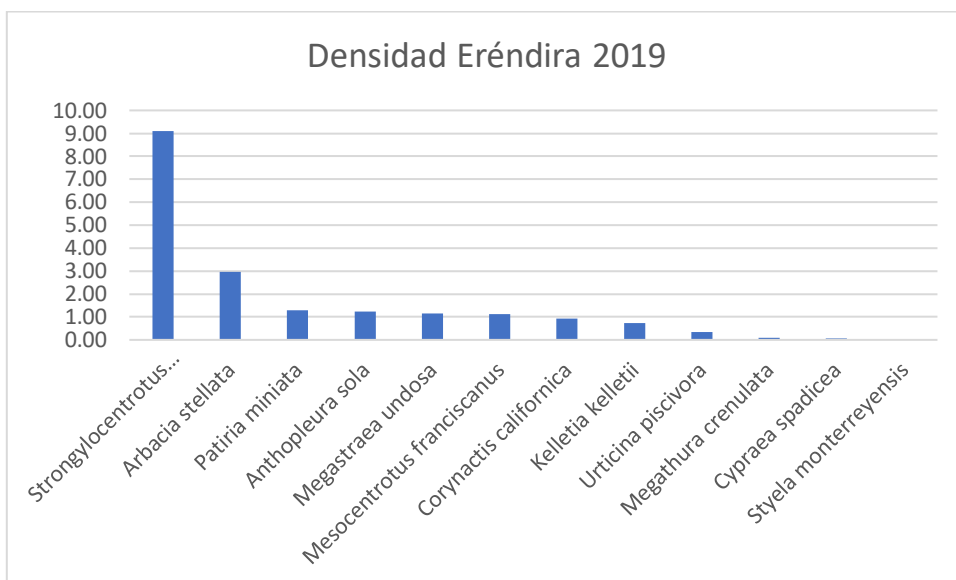


Figura 31. Densidad total por especie en Eréndira 2019.

Tabla XII. Densidad total por especies en Eréndira 2020.

Especies	TOTAL
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	10.35
<i>Arbacia stellata</i>	5.13
<i>Patiria miniata</i>	1.13
<i>Megastraea undosa</i>	0.80
<i>Balanophyllia elegans</i>	0.73
<i>Anthopleura sola</i>	0.58
<i>Kelletia kelletii</i>	0.28
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.20
<i>Megathura crenulata</i>	0.18
<i>Urticina piscivora</i>	0.08
<i>Lytechinus anamesus</i>	0.08
<i>Henricia leviuscula</i>	0.03

<i>Cypraea spadicea</i>	0.03
-------------------------	------

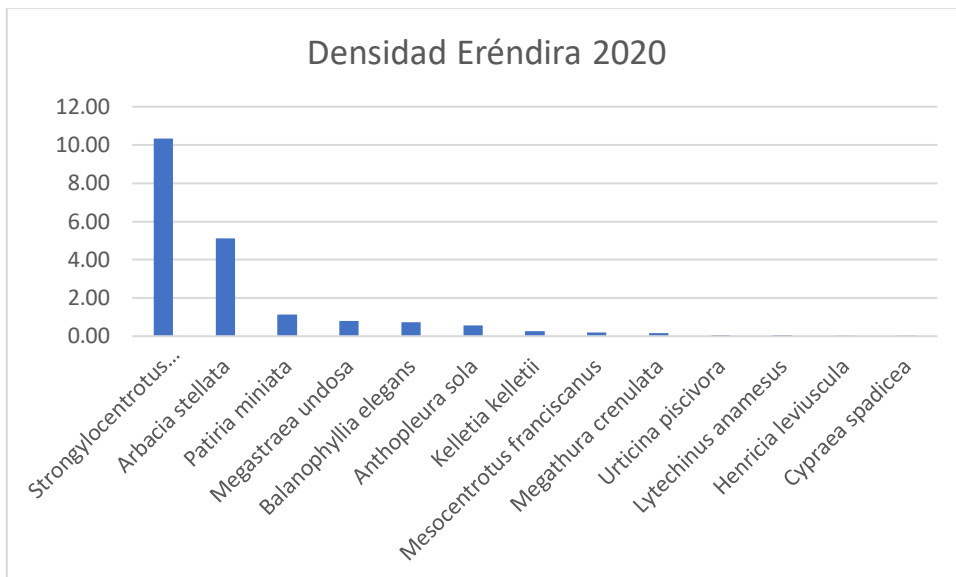


Figura 32. Densidad total por especie en Eréndira 2020.

Tabla XIII. Densidad total por especies en Eréndira 2021.

Especies	TOTAL
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	13.50
<i>Arbacia stellata</i>	2.25
<i>Patiria miniata</i>	1.68
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	1.65
<i>Anthopleura sola</i>	0.75
<i>Megastrea undosa</i>	0.50
<i>Balanophyllia elegans</i>	0.18
<i>Megathura crenulata</i>	0.15
<i>Urticina piscivora</i>	0.13
<i>Kelletia kelletii</i>	0.10
<i>Tethya aurantia</i>	0.05
<i>Henricia levisucula</i>	0.03

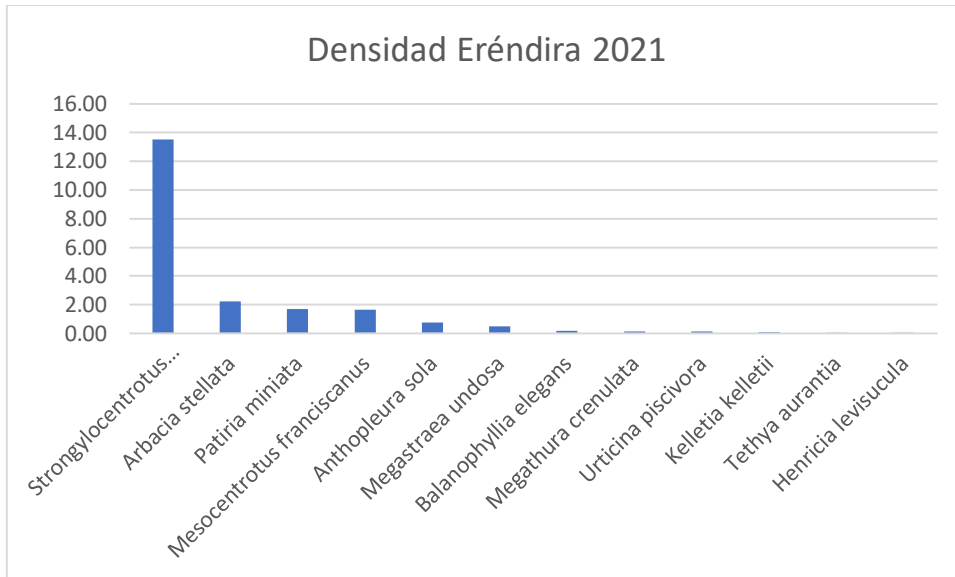


Figura 33. Densidad total por especie en Eréndira 2021.