



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Oceanografía

**Las interacciones depredatorias y la variabilidad
ambiental como mecanismos de control de la abundancia y
diversidad de eufáusidos en el Sistema de Corrientes de
Humboldt**

**(The role of predatory interactions and environmental variability
as control mechanisms of euphausiid abundance and diversity in
the Humboldt Current System)**

Tesis para optar al grado de Doctora en Oceanografía

MACARENA PAZ DÍAZ ASTUDILLO
CONCEPCIÓN-CHILE
Julio de 2022

Profesor Guía: Ramiro Antonio Riquelme Bugueño
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción



© 2022 Macarena Paz Díaz Astudillo

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

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis de *Doctorado en Oceanografía* titulada “*Las interacciones depredatorias y la variabilidad ambiental como mecanismos de control de la abundancia y diversidad de eufáusidos en el Sistema de Corrientes de Humboldt*”, de la Srta. Macarena Paz Díaz Astudillo y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Ramiro Riquelme
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dr. Rubén Escribano
Profesor Co-guía
Universidad de Concepción

Dr. Gonzalo Saldías
Miembro Comité de Tesis
Universidad del Bío-Bío



Dr. Jaime Letelier
Miembro Comité de Tesis
Instituto de Fomento Pesquero

Dr. Jaime Gómez Gutiérrez
Evaluador Externo
Instituto Politécnico Nacional

Dra. Pamela Hidalgo
Director
Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción



A mi amiga Viviana, quien me enseñó que los sueños se cumplen.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer en primer lugar a mi compañero en este camino, Gerardo, por ser mi pilar, mi cable a tierra, mi consejero, mi pañuelo de lágrimas, y mi soporte en este camino. ¡A seguir persiguiendo sueños juntos por muchos años más! También a mi madre Patricia, mi padre Alvaro, y mis hermanas Pamela y Gabriela por su contención, apoyo y amor incondicional. Todos mis logros son también los logros de ellos.

Agradezco a mis compañeros de estudio y cervezas, Leissing, Carlos, y Reynier. Gracias por alegrar el camino del doctorado, sobre todo cuando se ponía cuesta arriba. Fueron los mejores compañeros de oficina, y son los mejores “partners”. Agradezco haberlos conocido en esta aventura.

A mis mentores, empezando por el Dr. Mauricio Landaeta por mostrarme el mundo de la ciencia colaborativa, y llenarme de sueños científicos. Al Dr. Ramiro Riquelme por ser mucho más que un tutor académico, y por guiarme en el camino a convertirme en una investigadora. Agradezco también al Dr. Gonzalo Saldías por la confianza puesta en mí y su apoyo continuo, y al Dr. Rubén Escribano y Dr. Jaime Letelier por su apoyo en el desarrollo de esta tesis y sus aportes siempre constructivos.

A la Dra. Pamela Hidalgo por sus enseñanzas de fortaleza más allá de lo académico, y por ser un ejemplo de mujer en la ciencia. Al colectivo FemenIMO, al laboratorio Plancton B de la Universidad de Concepción, a Daniel Toledo por su apoyo con el ZooScan. A Andrés Varas del Instituto de Fomento Pesquero por su apoyo logístico. A la Dra. Kim Bernard por aceptarme con cariño en su laboratorio en la Oregon State University. Al Krillab por acogerme estos años. Al Instituto Milenio de Oceanografía, al programa UCO 1866 de la Universidad de Concepción, y a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo por el financiamiento de esta tesis.

Finalmente agradezco a mis ángeles por cuidar siempre mi camino: Viviana, Alberto, Mercedes, Hernán y Lourdina, están siempre conmigo.

Curriculum Vitae

Macarena Paz Díaz Astudillo

Nacida el 16 de noviembre, 1991, en Viña del Mar, Chile

2010-2015: Título profesional de Biólogo Marino, Universidad de Valparaíso, Chile

2018-2022: Doctor (c) en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Principal: Oceanografía biológica

Secundaria: Acoplamiento físico-biológico

Otras: Ecología marina; ecología del zooplancton

PUBLICACIONES

Díaz-Astudillo, M., Castillo, M. I., Cáceres, M. A., Plaza, G., and Landaeta, M. F. 2017. Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. *Marine Biology Research*. 13:10, 1015-1026,. DOI: 10.1080/17451000.2017.1335872

Díaz-Astudillo, M., Cáceres, M. A., and Landaeta, M. F. 2017. Zooplankton structure and vertical migration: Using acoustics and biomass to compare stratified and mixed fjord systems. *Continental Shelf Research*, 148: 208–218. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2017.09.004>.

Castillo-Hidalgo, G., Plaza, G., **Díaz-Astudillo, M.**, and Landaeta, M. F. 2018. Seasonal variations in early life traits of *Sindoscopus australis* (Blennioidei: Dactyloscopidae): hatching patterns, larval growth and bilateral asymmetry of otoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98: 1477–1485.

Díaz-Astudillo, M., Landaeta, M. F., Durán, V. B., Castillo, M. I., Alvarado-Niño, M., and Alarcón, D. 2019. The influence of regional and local oceanography in early stages of marine

fishes from temperate rocky reefs. *Marine Biology*, 166. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3489-1>.

Landaeta, M. F., Bernal-Durán, V., Castillo, M. I., **Díaz-Astudillo, M.**, Fernández-General, B., and Núñez-Acuña, P. 2019. Nearshore environmental conditions influence larval growth and shape changes for a temperate rocky reef fish. *Hydrobiologia*, 839: 159–176.

Palacios-Fuentes, P., **Díaz-Astudillo, M.**, Reculé, M. A., Patricio Ojeda, F., and Landaeta, M. F. 2020. Presettlement schooling behaviour of a rocky fish in a shallow area. Is it related to local environmental conditions? *Scientia Marina*, 84: 243–252.

Díaz-Astudillo, M., Saldías, G. S., Letelier, J., and Riquelme-Bugueño, R. 2022. Spatial and interannual variability in the distribution of euphausiid life stages in the permanent upwelling system off northern Chile. *ICES Journal of Marine Science*, 79: 61–75.

Díaz-Astudillo, M., Riquelme-Bugueño, R., Bernard, K., Saldías, G., Rivera, R., and Letelier, J. 2022. Disentangling species-specific krill responses to local oceanography and predator's biomass: the case of the Humboldt krill and the Peruvian anchovy. En revisión en *Frontiers in Marine Science*.

BECAS Y PREMIOS

- Beca de Honor de la Universidad de Valparaíso al estudiante destacado de la cohorte, (obtenida sucesivamente desde 2010 a 2014).
- Beca UNESCO para asistencia al curso de entrenamiento “Agregación de datos oceanográficos para la ciencia usando la Base de Datos Mundial y las herramientas del Atlas Mundial del Océano” en Santa Marta, Colombia (2017).
- Beca de Doctorado Nacional de la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (2018-2022)
- Beca UCO de la Universidad de Concepción para Pasantía Doctoral (2021)

EXPERIENCIA DOCENTE

- 2022: Ayudante de Cátedra en la asignatura electiva de postgrado “Tramas tróficas” a cargo del Dr. Ramiro Riquelme, Universidad de Concepción.
- 2021: Relatora en el curso “Nuevos métodos y herramientas para el análisis integral de datos biológicos”, organizado por el Instituto Milenio de Oceanografía (Chile) e INVEMAR (Colombia) en el marco del proyecto BIOMACC.
- 2021: Ayudante de Cátedra en la asignatura complementaria de pregrado “Ecología y Biología del Krill” a cargo del Dr. Ramiro Riquelme, Universidad de Concepción.
- 2015: Colaboradora docente en la asignatura “Oceanografía Biológica” a cargo del Dr. Mauricio Landaeta, carrera de Biología Marina, Universidad de Valparaíso.
- 2014: Ayudante de Cátedra y Práctico de la asignatura “Plancton”, Carrera de Biología Marina, a cargo del Dr. Mauricio Landaeta, carrera de Biología Marina, Universidad de Valparaíso.
- 2013-2014: Ayudante de Cátedra y Práctico asignatura “Embriología e Histología” a cargo del Dr. Donald Brown, carrera de Biología Marina, Universidad de Valparaíso.
- 2011-2013: Ayudante de Cátedra y Práctico asignatura “Biología Celular” a cargo del Dr. Donald Brown, carrera de Biología Marina, Universidad de Valparaíso.

CRUCEROS OCEANOGRÁFICOS

- Participación en crucero “HALO” del Mammal Lab de la Oregon State University (noviembre 2021). Labores: manejo y funcionamiento de la ecosonda para el monitoreo hidroacústico de zooplancton marino.

ESTADÍAS DE INVESTIGACIÓN O ENTRENAMIENTO

- Curso “Introducción al uso y procesamiento de datos de CTD” (2022), dictado por el Centro de Instrumentación Oceanográfica, en colaboración con IMO y CEAZA.
- Pasantía Doctoral en la Oregon State University, en Corvallis, Oregon, E.E.U.U., desde octubre de 2021 a febrero de 2022. Investigadora patrocinante: Dra. Kim Bernard (“Krill Seekers Lab”) del College of Earth, Ocean and Atmospheric Sciences.
- “Nuevos métodos y herramientas para el análisis integral de datos biológicos” (2021), curso impartido por INVEMAR e IMO en el marco del proyecto de fortalecimiento de capacidades técnico-científicas entre Colombia y Chile, BIOMACC, iniciativa financiada por el Programa Iberoamericano para el Fortalecimiento de la Cooperación Sur-Sur
- “Agregación de datos oceanográficos para la ciencia usando la Base de Datos Mundial y las herramientas del Atlas Mundial del Océano” (2017), curso Ocean Teacher organizado por la Comisión Oceanográfica Intergubernamental (COI) de la UNESCO, con la participación de IODE, NOAA e INVEMAR.

PRESENTACIONES EN CONGRESOS

Presentaciones de resultados de la presente tesis:

- Febrero 2022: “Climate and local drivers of krill diversity in a permanent upwelling area of the Humboldt Upwelling System”. Presentación oral en Ocean Science Meeting 2022 (realizado online).
- Mayo 2021: “Efecto de la surgencia costera y las oscilaciones climáticas sobre la abundancia y distribución de los estadios de vida de los eufáusidos en un sistema de surgencia permanente”. Póster presentado en el XL Congreso de Ciencias del Mar (realizado online).
- Diciembre 2020: “Upwelling variability triggers krill community changes”. Póster presentado en el 5th World Conference on Marine Biodiversity (realizado online).

Índice de Contenidos

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	iv
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 El rol ecológico de los eufáusidos en el Sistema de Corrientes de Humboldt.....	1
1.2 Forzantes ambientales y climáticos de las comunidades de eufáusidos del SCH.....	2
1.3 Control trófico de las poblaciones de eufáusidos en el SCH.....	8
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
3. MATERIAL Y MÉTODOS	14
3.1 Área de estudio	14
3.2 Diseño de muestreo y adquisición de datos	15
3.3 Objetivo específico 1	19
3.4 Objetivo específico 2	21
3.5 Objetivo específico 3	25
4. RESULTADOS	28
4.1. Capítulo 1: “Variabilidad espacial e interanual en la distribución de los estadios de vida de los eufáusidos en el sistema de surgencia permanente del norte de Chile”.	28
4.2 Capítulo 2: Cambios interanuales, estacionales y espaciales en la estructura comunitaria de los eufáusidos, asociados a la variabilidad ambiental del SCH.....	44
4.2.1 Composición y diversidad de la comunidad de eufáusidos del norte de Chile ...	44
4.2.1 Determinantes ambientales de la estructura comunitaria de los eufáusidos.....	52
4.3 Capítulo 3: “Descifrando las respuestas especie-específicas del krill a la oceanografía local y la biomasa del depredador: el caso del krill de Humboldt y la anchoveta”.	59
5. DISCUSIÓN.....	97
5.1 Forzantes ambientales de las comunidades de eufáusidos del SCH.....	97
5.1.1 El efecto de la temperatura	97

5.1.2	El efecto del oxígeno y la hipoxia	98
5.1.3	El efecto del viento y el transporte de Ekman	101
5.1.4	El efecto de la salinidad.....	103
5.2	Forzante climáticos de las comunidades de eufáusidos del SCH	105
5.3	Control trófico de la abundancia de los eufáusidos del SCH.....	107
5.3.1	Control trófico bottom-up.....	107
5.3.2	Control trófico top-down	109
6.	CONCLUSIONES.....	112
7.	REFERENCIAS	113
8.	ANEXOS	127



Índice de Figuras

Figura 1.1. Centroides de la distribución vertical de distintas especies de eufáusidos (recuadro rojo) durante el día (círculo blanco) y la noche (círculo negro). Fuente: Escribano et al. 2009.	4
Figura 1.2. Modelo de ventana ambiental óptima considerando la intensidad de la surgencia como la variable control de la abundancia de eufáusidos. Fuente: Santora et al. 2011	5
Figura 1.3. Correlación entre el transporte de Ekman a 50 km de la costa y la abundancia promedio del krill (notar que valores altos de Ekman indicar menor transporte). Panel superior muestra cambios en la correlación de acuerdo con la latitud, y panel inferior la relación general. Fuente: Santora et al. 2011.	6
Figura 1.4. Correlación cruzada entre (A) dominancia de eufáusidos y biomasa de anchoveta, y (B) dominancia de zooplancton y biomasa de sardina. Valores sobre y bajo las líneas punteadas son significativos. Fuente: Ayón et al. 2011.	9
Figura 1.5. Relación entre la riqueza de especies y la temperatura, con la prevalencia de interacciones tipo "bottom-up" o "top-down". Fuente: Frank et al. 2007.	11
Figura 3.1. Mapa del área de estudio. Se indica en colores azules la batimetría del fondo, con la línea negra representando la isóbata de 200 m. Los puntos amarillos corresponden a las estaciones de muestreo con red de zooplancton y lances de CTD-O. Puntos rojos indican los datos acústicos de anchoveta (track de navegación continuo). En número arábigos se indican los grupos latitudinales. MP: Península de Mejillones.	15
Figura 3.2 Curva de rarefacción de Mao-Tau, donde la asíntota muestra que la máxima riqueza se alcanza con 117 muestras.	22
Figura 4.1. Valores promedio de riqueza de especie (A), diversidad de Shannon-Wiener (B) y equidad de Pielou (C) por periodo de muestreo y año.	46
Figura 4.2. Box-plots de diversidad de Shannon-Wiener (H') de acuerdo con distancia a la costa (A) y grupo latitudinal (B), y abundancia total de acuerdo con distancia a la costa (C), grupo latitudinal (D), año (E), estación de muestreo (F), y fase de ENSO (G). En paneles C-G eje vertical indica abundancia estandarizada en ind. 1000 m ⁻³ .	47
Figura 4.3. Abundancia promedio (ind. 1000 m ⁻³) de las especies que conformaron la comunidad de eufáusidos, por periodo de muestreo.	48

Figura 4.4. Porcentaje de contribución a la abundancia total de los 5 taxa dominantes, por periodo de muestreo.....	49
Figura 4.5. Distribución promedio de los 5 taxa dominantes. Las leyendas inferiores indican la escala de abundancia para cada taxón en ind. 1000 m ⁻³ . Se indican en colores las isóbatas de 200, 500, 1000 y 2000 m.	50
Figura 4.6. Valores promedio del índice MEI, índice PDO, salinidad (MeanSal) y temperatura (MeanTemp) de la columna de agua, temperatura satelital superficial (SST), concentración de clorofila-a superficial satelital (SSC), transporte de Ekman zonal (E _T), profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), y concentración de oxígeno disuelto (DO), durante el periodo de estudio (2010-2017). SST, SSC y E _T corresponden a los promedios del mes de estudio (abril o diciembre), mientras que MeanTemp, MeanSal, dOMZ y DO corresponden al promedio de las estaciones muestreadas. Línea horizontal punteada en el panel superior indica referencia a valor 0 de los índices climáticas. Letras superiores indican la fase ENSO de cada periodo, donde LN: La Niña, N:Neutral, y EN:El Niño.....	53
Figura 4.7. Promedio de temperatura (MeanTemp), salinidad (MeanSal), concentración de oxígeno disuelto (DO) y profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), durante el periodo de estudio, por cada nivel del factor DC (distancia a la costa desde 1 a 40 mn). Línea negra en cada panel indica muestra la serie de tiempo del promedio de cada variable por periodo de muestreo, de modo que coincide con línea del respectivo panel en la Fig. 4.6.....	54
Figura 4.8. Promedio de temperatura (MeanTemp), salinidad (MeanSal), oxígeno disuelto (DO) y profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), durante el periodo de estudio, por cada nivel del factor GL (GL 1 el más al norte, y GL 5 el más al sur). Línea negra en cada panel indica muestra la serie de tiempo del promedio de cada variable por periodo de muestreo, de modo que coincide con línea del respectivo panel en la figura 4.6.....	55
Figura 4.9. Diagramas TS mostrando en gradiente de colores la abundancia estandarizada transformada a log(X+1), por especie (A: <i>E. mucronata</i> , B: <i>E. eximia</i> , C: <i>E. tenera</i> , D: <i>S. affine</i> y E: <i>Nematoscelis</i> spp.). Se indican los valores referenciales de temperatura y salinidad del Agua Ecuatorial Subsuperficial (ESSW, 12,5 °C y 34,9) y el Agua Subtropical (STW, 20 °C y 35,2), según criterios reportados por Silva et al. (2009).....	56
Figura 4.10. Resultados del dbRDA mostrando el primer y segundo eje de variabilidad, e indicando en colores las categorías del factor distancia a la costa.	58

Figura 4.11. Resultados del dbRDA mostrando el segundo y tercer eje de variabilidad, e indicando en colores las categorías del factor año.	58
Figura 4.12. Map of the study area showing the bathymetry (color coded) and 200 m isobath as a black line. Yellow dots represent the zooplankton and CTD-O sampling stations. Red dots represent the anchovy acoustic sampling records. Samples were grouped in 5 latitudinal groups (numbers 1-5, defined in the text).	66
Figura 4.13. Monthly SST anomalies ($^{\circ}\text{C}$) of every April (representative of fall, upper panels) and December (representative of spring, lower panels). The vectors correspond to the mean Ekman transport vectors ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$).	72
Figura 4.14. Monthly mean satellite chlorophyll-a (mg m^{-3}) of every April (representative of fall, upper panels) and December (representative of spring, lower panels). The black dotted line indicates the 1 mg m^{-3} isoline, whereas the blue line indicates the 200 m isobath.	73
Figura 4.15. Heatmaps of CTD-O derived variables across sampling periods and as a function of distance from the coast (a-d) and latitudinal group (e-h). F: fall survey, S: spring survey...	74
Figura 4.16. Percentage of contribution of each euphausiid taxon to total abundance, for each sampling period.	75
Figura 4.17. Interannual, seasonal, longitudinal (distance from the coast) and latitudinal (latitudinal groups as defined in the Methods section) variability in mean abundances ($\text{ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$) and standard error, of the 4 most abundant taxa.	77
Figura 4.18. HGAM models, showing function smooths with 95% confidence bands of the selected covariates, in different models. a-d) Spatial model, e-h) dOMZ model, i-l) MeanTemp model, and m) effect of ET on <i>S. affine</i> abundances from final model. Only significant terms are shown.....	80
Figura 4.19. MeanTemp/dOMZ diagrams with observed abundances (ind. m^{-3}) superimposed.	81
Figura 4.20. Effect of anchovy on <i>E. mucronata</i> abundances (smooth function obtained from the HGAM final model) (A), Getis-Ord local G_i^* cluster analysis for anchovy (B), and <i>E. mucronata</i> (C), and mean abundance map of <i>E. mucronata</i> (D)..	83
Figura 8.1. Draftsman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando el año decada dato con colores	127

Figura 8.2. Drafstman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando la estación de cada dato con colores 128

Figura 8.3. Drafstman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando la distancia a la costa de cada dato con colores 128

Figura 8.4. Drafstman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando el grupo latitudinal de cada dato con colores 129

Figura 8.5. Distribución de la biomasa acústica de la anchoveta (NASC o SA, m2 nm-2) por periodo muestreo. Los puntos rojos indican la posición de las estaciones de muestreo biológico in situ en cada crucero..... 131



Índice de Tablas

Tabla 1. Número de muestras disponibles (n) por categoría de clasificación. Para el caso de ENSO y PDO se indica número de periodos en cada categoría de un total de 16 periodos de muestreo.....	17
Tabla 2. Resumen de los análisis realizados para el Objetivo específico 2. Se detallan los análisis realizados para evaluar el efecto de los factores o variables indicados sobre la variable respuesta seleccionada.....	24
Tabla 3. Contribución de cada especie al total de la abundancia observada (% del total), porcentaje de muestras con presencia de la especie (frecuencia de ocurrencia), y abundancia promedio y desviación estándar por especie para el total de los cruceros, y por estación del año (ind. 1000 m ⁻³). NN= individuo no identificado.....	45
Tabla 4. Resultados de PERMANOVA de 1 y 2 vías con los factores año, estación, distancia a la costa (DC) y grupo latitudinal (LG), realizados con la matriz de abundancia por especie transformada (log(x+1)).....	52
Tabla 5. Resultados de las pruebas marginales del análisis DistLM, indicando la importancia de cada variable en el modelo lineal.....	58
Tabla 6. Spearman correlations among the environmental variables selected as covariates for the HGAM models.....	71
Tabla 7. PERMANOVA results for the 4 krill taxa, considering season, year, distance from the coast (DC) and latitudinal group (LG) as potential structuring factors.....	79
Tabla 8. HGAMs results for different tested models. Asterisk over a term indicates the covariate was not significant for any taxa.....	80
Tabla 9. Valores promedio y desviación estándar (DE) de las variables ambientales, de acuerdo con los 4 factores considerados en este estudio (año, estación, distancia a la costa y grupo latitudinal).....	132

RESUMEN

Los eufáusidos (krill) son crustáceos mesozooplancónicos claves para la transferencia de energía y el funcionamiento de sistemas templados y fríos, como los sistemas de surgencia de borde oriental (EBUS). En el Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH), los eufáusidos son un componente esencial de las tramas tróficas, ya que depredan sobre el fito- y microzooplankton, y son presa de múltiples grupos de niveles tróficos superiores, incluyendo diversos peces de importancia comercial. Las comunidades de eufáusidos en EBUS son susceptibles a los cambios en las condiciones hidrográficas asociados a la dinámica local de la surgencia costera y las forzantes climáticas regionales. Además, se ha estipulado que la depredación puede ejercer control “top-down” sobre los eufáusidos, disminuyendo su abundancia y/o biomasa en escalas locales. El objetivo de esta tesis fue determinar el efecto de la surgencia costera, la Oscilación del Sur El Niño (ENSO), la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO), y la abundancia de la anchoveta *Engraulis ringens* (uno de los principales depredadores), sobre la abundancia de los estadios de vida y la estructura comunitaria de las comunidades de eufáusidos del norte de Chile.

Se analizaron 234 muestras nocturnas de mesozooplankton obtenidas en 16 cruceros científicos (8 en primavera austral, 8 en otoño austral) desde 2010-2017, en el norte de Chile. Se cuantificaron los estadios de vida (huevos+estadios naupliares, calyptopis, furcilia, y juveniles+adultos), y se cuantificaron e identificaron los adultos a nivel taxonómico más preciso posible. Se exploró la variabilidad interanual (2010-2017), estacional (primavera-otoño), climática (asociada a ENSO y PDO), transversal a la costa (1, 5, 10, 20 y 40 mn), y latitudinal, (grupos 1-5 desde norte a sur, definidos según características topográficas y batimétricas). Se perfiló la columna de agua con un CTD-O, y se obtuvieron datos satelitales de viento (y transporte de Ekman derivado de ellos), temperatura y clorofila-a.

En el Capítulo 1 se exploró la asociación entre las oscilaciones climáticas y la oceanografía local con las abundancias de los estadios de vida de los eufáusidos, durante la primavera austral de 2010-2017. Durante la fase positiva de ambas oscilaciones (periodo 2014-2016) se observó un aumento en la temperatura, salinidad, y oxígeno disuelto de la columna de agua, lo cual generó una disminución en las abundancias de todos los estadios de vida. Los gradientes hidrográficos derivados de la surgencia costera determinaron la distribución transversal a la costa. Los estadios tempranos (desde huevos hasta furcilia) presentaron mayores

abundancias en las estaciones más alejadas de la costa, sugiriendo que son transportados costa afuera a través de la capa de Ekman, proceso que ha sido previamente descrito en el Sistema de Corrientes de California (SCC). Los adultos y juveniles, en cambio, presentaron mayores abundancias cerca de la costa, puesto que su distribución vertical más profunda, junto a las migraciones verticales diarias, les permiten evitar la advección superficial. El Análisis Canónico de Correspondencia Parcial indicó que las variables que más influyeron en la distribución y abundancia de los estadios de vida fueron la concentración de oxígeno disuelto, la profundidad del fondo marino, y la temperatura de la columna de agua (MeanTemp).

En el Capítulo 2 se describió la variabilidad temporal y espacial en la estructura comunitaria asociada a la dinámica de la surgencia costera y las oscilaciones climáticas. Se identificaron un total de 17 especies. *Euphausia mucronata*, *E. eximia*, *E. tenera*, *S. affine*, y *Nematoscelis* spp. sumaron el 98% de la abundancia total. La diversidad de la comunidad aumentó significativamente con la distancia a la costa y la latitud. Los taxa analizados presentaron máximos de abundancia a 20 mn de la costa, excepto por *E. mucronata*, especie endémica y numéricamente dominante, cuyos máximos se encontraron a 5 mn. El principal cambio interanual en la comunidad se observó en el evento El Niño de 2015-2016, producto de la disminución en la abundancia de *E. mucronata* y *E. eximia*. *E. mucronata* fue la única especie que mostró mayores abundancias a menor temperatura y salinidad. Tanto la distancia a la costa, como la latitud, el año, y la estación de muestreo tuvieron un efecto significativo sobre la estructura comunitaria, cuyas fluctuaciones estuvieron moduladas principalmente por la profundidad del límite superior de la zona de mínimo oxígeno (dOMZ), y MeanTemp.

En el Capítulo 3 se exploró el efecto de las condiciones ambientales y de la densidad acústica de la anchoveta, uno de los principales depredadores de los eufáusidos en el SCH, sobre la abundancia de los eufáusidos, aplicando Modelos Aditivos Generalizados Jerárquicos (HGAM). Los resultados de los modelos coincidieron con los encontrados en el Capítulo 2, ya que mostraron que el principal predictor de la abundancia de todos los taxa fue dOMZ, seguido de MeanTemp. *E. mucronata* fue el único taxa que se relacionó negativamente con ambos predictores, evidenciando su asociación a condiciones de surgencia. La densidad hidroacústica de la anchoveta tuvo un efecto negativo y no lineal sobre la abundancia de *E. mucronata*, aunque de menor relevancia que los predictores ambientales. Se observó que ambas especies tienen patrones de distribución similar, con altas abundancias sobre la plataforma costera, sin embargo,

2 de los 3 principales núcleos de agregación de *E. mucronata* se encontraron desacoplados a los “hotspots” de anchoveta, sugiriendo un potencial efecto depredatorio local. Por otro lado, no se observó un efecto significativo de la concentración de clorofila-a sobre ningún taxa. La concentración de clorofila-a superficial se mantuvo en niveles altos durante todo el periodo de muestreo, incluso durante el evento El Niño de 2015-2016. Esto, sumado a los hábitos de alimentación principalmente omnívoros de los eufáusidos, sugieren que no existiría limitación por alimento en este sistema.

Los resultados proveen evidencia que respaldan las 3 hipótesis planteadas, demostrando que la abundancia de todos los estadios de vida, y la diversidad de los adultos está controlada en la escala espacial por la dinámica de la surgencia costera, y en la escala interanual por las oscilaciones climáticas que modifican las condiciones oceanográficas. Además, se comprueba que existe un efecto negativo de la anchoveta sobre *E. mucronata*. Si bien se requiere aumentar la disponibilidad y la resolución, espacial y temporal, de las bases de datos disponible sobre abundancia y distribución de eufáusidos para mejorar el ajuste de los modelos, los resultados sugieren que las interacciones tróficas son un factor adicional que debe incorporarse al estudiar las comunidades de zooplancton costero, las cuales responden a múltiples factores externos, actuando a diversas escalas temporales y espaciales.

ABSTRACT

Euphausiids (krill) are mesozooplankton crustaceans, and a key component in energy transfer of cold and temperate ecosystems, such as eastern boundary upwelling systems (EBUS). Euphausiids are an essential component of food webs, since they prey upon both phyto- and micro- and mesozooplankton, and are prey of many planktonic and nektonic predators, including several commercial fishes. Krill communities of EBUS are susceptible to hydrographic changes associated to coastal upwelling (local) and climate forcings (regional). Predation can control euphausiids by decreasing their abundances or biomass at local scale (“top-down” control). The goal of the present study was to infer the effect of coastal upwelling, the El Niño Southern Oscillation (ENSO), the Pacific Decadal Oscillation (PDO), and a predator abundance, on the abundances of krill life stages, and community structure off northern Chile.

A total of 234 night zooplankton samples were analyzed, from 16 cruises (8 in austral spring, 8 in austral fall, conducted from 2010-2017) off northern Chile. Life stages (eggs+naupliar stages, furcilia, calyptopis, and juveniles+adults) were counted, and adults were identified to the most precise taxonomic level possible. To explore different scales of variability, samples were classified per year (2010-2017), season (spring-fall), ENSO phase (positive, neutral, and negative), PDO phase (positive and negative), distance from the coast (1, 5, 10, 20 and 40 nm) and latitudinal group, the last category defined according to topographic and bathymetric features (1-5, from north to south). At each station CTD-O casts were conducted. Satellite winds (and derived Ekman transport), temperature, and chlorophyll-a were obtained.

In Chapter 1, I explored the associations among climate oscillations, local oceanography, and the abundances of euphausiid life stages, during austral spring of 2010-2017. During the positive phase of PDO and ENSO (2014-2016), an increase in temperature, salinity, and dissolved oxygen concentration was observed, which caused a decrease in the abundances of all life stages. We also found a cross-shore pattern in the distribution of life stages, which was associated to hydrographic gradients caused by coastal upwelling. Early stages (from eggs to furcilia) had higher abundances in the offshore stations, suggesting they are being advected offshore through the Ekman layer. Juveniles and adults had higher abundances near the coast, because their daily vertical migrations allow them to avoid surface offshore advection during the day. The Partial Canonical Correspondence Analysis showed that dissolved oxygen

concentration, sea floor depth, and temperature were the variables that influenced the distribution and abundance of life stages the most.

In Chapter 2 I described the temporal and spatial variation of the community structure, associated to coastal upwelling and climate oscillations. Seventeen species were identified, with *Euphausia mucronata*, *E. eximia*, *E. tenera*, *S. affine*, y *Nematoscelis* spp. accounting for ~98% of total abundance. The community diversity significantly increased with distance from the coast and latitude. All the analyzed taxa showed the highest abundances at 20 nm from the coast, except *E. mucronata*, which had highest abundances were found at 5 nm. The main interannual change in the community structure was observed during the El Niño event of 2015-2016, associated with the decrease of the abundances of *E. mucronata* and *E. eximia*. *E. mucronata* was the only species that showed higher abundances at lower temperature and salinity. The distance from the coast, latitude, year, and season had a significant effect on community structure, and the changes were mainly modulated by the depth of the upper layer of the oxygen minimum zone (dOMZ), and the temperature of the water column (MeanTemp).

In Chapter 3 we explored the effect of environmental conditions and the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) hydroacoustic density, one of the main predators of krill in the HCS, on euphausiids abundances, applying Hierarchical Generalized Additive Models (HGAM). The results agreed with the results of Chapter 2, showing dOMZ and MeanTemp as the main predictors of abundance, for all taxa. The numerically dominant and endemic *E. mucronata*, was the only species negatively related with both predictors, evidencing its association to upwelling conditions. Anchovy's hydroacoustic density had a negative and non-linear effect on *E. mucronata* abundances, although it was less relevant than the environmental predictors. Both species had similar distribution patterns, with higher abundances in the coastal area, but 2 of the 3 largest *E. mucronata* swarms were uncoupled to anchovy hotspots, suggesting a potential predatory local effect. There was no significant effect of surface Chl-a on any euphausiid taxa. Climatologies showed high levels of Chl-a during the entire study period, even during the El Niño event of 2015-2016. The omnivorous feeding habits of euphausiids, and the high food availability, suggest there is no food limitation and bottom-up control of euphausiid communities in the HCS.

We present evidence that support the 3 hypotheses. Life stages abundances and community structure responded at a local scale to upwelling dynamics, and, at the interannual

scale, to climate oscillations. We also found a negative association between *E. mucronata* and its predator, the Peruvian anchovy. Even though there is need to improve the availability and the temporal and spatial resolution of the krill databases to improve the model fitting, these results suggest trophic interactions are an additional factor that should be incorporate in future studies about zooplankton coastal communities.



1. INTRODUCCIÓN

1.1 El rol ecológico de los eufáusidos en el Sistema de Corrientes de Humboldt

Los eufáusidos, comúnmente conocidos como “krill,” son crustáceos del mesozooplankton y micronecton presentes en la mayoría de los ecosistemas marinos globales. En el SCH comprenden una fracción importante de la biomasa y abundancia total del zooplankton (Escribano et al. 2007, Ballón et al. 2011). Como gran parte de los crustáceos pelágicos, los eufáusidos tienen un ciclo de vida complejo, compuesto por múltiples estadios larvales que anteceden al individuo juvenil, el cual se convierte en adulto al alcanzar la madurez sexual (Martin y Gómez-Gutiérrez 2014). Los eufáusidos son un elemento clave en las tramas tróficas de sistemas templados y fríos, participando activamente en la transferencia de energía desde los productores primarios hacia niveles tróficos superiores, (Espinoza et al. 2017; Massing et al. 2022). Su gran tamaño en comparación con otros grupos del mesozooplankton, y su capacidad de formar agregaciones de grandes dimensiones y alta densidad hace que sean uno de los organismos más depredados en los sistemas de surgencia de borde oriental (EBUS) (Antezana et al. 2010; Miller et al. 2010). Los eufáusidos constituyen una presa importante de varios mamíferos marinos, aves y peces del SCH, incluyendo recursos económicamente importantes, como el jurel, la sardina, y la anchoveta, entre otros (Bertrand et al. 2004; Antezana 2010; Ayón et al. 2011). Las fluctuaciones en las abundancias de krill pueden afectar directamente los stocks de los recursos pesqueros, por lo que entender las fuentes de variabilidad espacial y temporal de las comunidades de eufáusidos es clave para mejorar el manejo ecosistémico y pesquero. Los eufáusidos también contribuyen a la bomba biológica de carbono, puesto que una fracción importante del flujo de carbono vertical está mediada por sus pellet fecales y migraciones verticales (Steinberg y Landry 2017).

En el Pacífico Sureste se han descrito 42 especies de eufáusidos, las cuales exhiben marcados patrones biogeográficos (Brinton et al. 1999). El patrón más evidente es el aumento en la diversidad y equidad de especies de sur a norte, y de este a oeste (Riquelme-Bugueño et al. 2012). La especie más abundante y dominante en el SCH es *Euphausia mucronata*, especie endémica que puede acumular hasta el 50% de la biomasa mesozooplanktonica de invierno (Escribano et al. 2009; Antezana 2010). En Chile central, las comunidades de eufáusidos covarían con la concentración de clorofila-a, el patrón de vientos, la temperatura y la distancia

a la costa, existiendo especies que se agregan en áreas costeras con mayor clorofila-a y vientos favorables para la surgencia (e.g. *E. mucronata*, *Nematoscelis megalops*), mientras que otras presentan mayor abundancia en aguas oceánicas, asociándose positivamente con la temperatura superficial del mar (SST) (e.g. *Thysanoessa gregaria*, *Stycheiron carinatum*) (Riquelme-Bugueño et al. 2012). Estos patrones biogeográficos responden a la distribución de las masas de agua, los patrones de circulación, y la dinámica de la surgencia costera (Riquelme-Bugueño et al. 2012). Sin embargo, a pesar de que el norte de Chile sustenta algunas de las pesquerías más productivas a nivel mundial (Montecino y Lange 2009), y de ser uno de los eslabones tróficos más importantes, se han realizado esfuerzos relativamente bajos para estudiar el efecto de los forzantes ambientales y biológicos sobre la dinámica de las comunidades de krill del SCH, en comparación con otros sistemas altamente productivos.

1.2 Forzantes ambientales y climáticos de las comunidades de eufáusidos del SCH

El SCH es un sistema de surgencia de borde oriental (EBUS por su sigla en inglés) impulsado por los vientos hacia el ecuador derivados del Anticiclón del Pacífico Sur (APS) (Schneider et al. 2017). Los vientos paralelos a la costa, sumados a la fuerza de Coriolis, forzan el transporte de agua costa afuera (por transporte de Ekman), la cual se reemplaza con agua subsuperficial fría y rica en nutrientes que asciende en el proceso llamado surgencia costera (Brink 1983). Esta dinámica genera altos niveles de productividad primaria en la zona costera (Daneri et al. 2000), lo que a su vez fomenta el desarrollo de comunidades planctónicas y pelágicas abundantes (Medellín-Mora et al. 2016). De esta forma se sustentan las grandes pesquerías del país, incluyendo la pesquería mono-específica más productiva a nivel mundial, la anchoveta *Engraulis ringens* (Montecino y Lange 2009; FAO 2020).

La posición del APS varía estacionalmente (posición sur durante el verano austral y más al norte durante el invierno), forzando una dinámica estacional en la surgencia costera (Schneider et al. 2017; Oyarzún y Brierley 2019). En Chile centro-sur la surgencia es altamente estacional, presentándose vientos favorables a la subsidencia en invierno, y a la surgencia en primavera-verano (Letelier et al. 2009). Esto genera fuertes gradientes transversales a la costa en temperatura, oxígeno disuelto y clorofila-a que modulan la estructura de las comunidades y la distribución de los enjambres de krill (Riquelme-Bugueño et al. 2012). Como se ha descrito

en otros sistemas de surgencia (Ambriz-Arreola et al. 2012; Lavaniegos y Ambriz-Arreola 2012), las asociaciones entre la abundancia específica y las condiciones ambientales de mesoescala indican que en el SCH existen ensamblajes de especies neríticas, de transición (entre la costa y las aguas oligotróficas) y oceánicas (Riquelme-Bugueño et al. 2012). En esta zona de surgencia estacional, la dinámica de los eufáusidos también es altamente estacional, con mayor contribución a la biomasa y producción secundaria en otoño e invierno (~60% de la biomasa total) (Medellín-Mora et al. 2020).

Por otro lado, en el norte de Chile (< 30°S) los vientos son favorables a la surgencia durante todo el año, aunque su intensidad varía estacionalmente (Correa-Ramírez et al. 2012), generando a su vez estacionalidad en la intensidad del transporte de Ekman, el cual se intensifica en el verano y se debilita en el invierno (Ruz et al. 2017). La surgencia, en promedio permanente durante todo el año, sumado al consumo biogeoquímico de oxígeno, genera la presencia de una zona mínima de oxígeno cuasi permanente (ZMO) que puede actuar como una barrera biológica para los organismos (Paulmier et al. 2006; Manríquez et al. 2009; Escribano et al. 2009). En el norte de Chile, la ZMO se mantiene durante todas las estaciones del año, siendo más somera en la costa, y profundizándose hacia el océano, extendiéndose por >100 km costa afuera, y alcanzando profundidades >400 (Pizarro-Koch et al. 2019). En esta zona la ZMO es particularmente extensa e intensa producto del transporte de Aqua Ecuatorial Subsuperficial (AESS) desde el norte a través de la Contracorriente de Perú-Chile (CPC) (Paulmier et al. 2006; Pizarro-Koch et al. 2019). La distribución vertical de los eufáusidos en los EBUS está estrechamente ligada a la concentración de oxígeno disuelto y a la profundidad de la ZMO (Werner y Buchholz 2013; Ambriz-Arreola et al. 2017). Los eufáusidos con hábitos migratorios pueden cruzar o incluso habitar la ZMO (e.g. *E. mucronata*), mientras que otros están restringidos a las aguas normóxicas superficiales (Escribano et al. 2009; Riquelme-Bugueño et al. 2020) (Fig. 1.1).

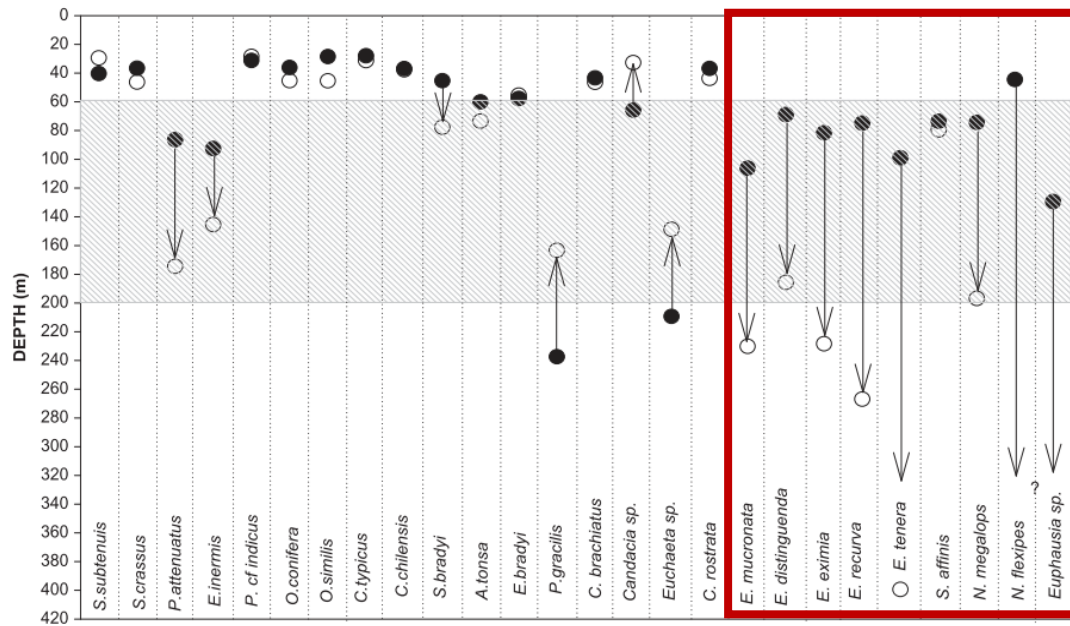


Figura 1.1: Centroides de la distribución vertical de distintas especies de eufáusidos (recuadro rojo) durante el día (círculo blanco) y la noche (círculo negro). Fuente: Escribano et al. 2009.

En la zona sur del SCH se ha descrito que los eufáusidos se concentran cerca de los centros de máxima surgencia para promover la alimentación, el crecimiento y la reproducción (Riquelme-Bugueño et al. 2012). Sin embargo, algunos estudios han demostrado que en el SCC, los eufáusidos se distribuyen desasociados a las áreas de máximo transporte Ekman, donde podrían ser advectados costa afuera (Dorman et al. 2015a, Santora et al. 2011). Los estadios de vida temprano son especialmente susceptibles a estos mecanismos de transporte físico, ya que, al ser partículas pasivas, las corrientes condicionan su distribución horizontal y vertical (Pineda y Reynolds 2018). Es por esto que en zonas altamente advectivas suele observarse una segregación en la distribución horizontal de los huevos y estadios larvales, y los adultos (Lu et al. 2003; Dorman et al. 2005). Además de estructurar las comunidades por los gradientes hidrográficos asociados a la surgencia, la intensidad y duración de la surgencia puede alterar los rasgos reproductivos de las especies, como el timing del desove, y las tasas de desarrollo larval, entre otros (Riquelme-Bugueño et al. 2016; Robertson y Bjorkstedt 2020). Esto sugiere la idea de una ventana ambiental óptima donde niveles débiles de surgencia son perjudiciales por la disminución en disponibilidad de alimento para el krill (principalmente fitoplancton), niveles altos también son perjudiciales por el transporte advectivo, y, por ende, niveles intermedios de

surgencia serían favorables para la formación de agregaciones eufáusidos (Dorman et al. 2015a) (Fig. 1.2).

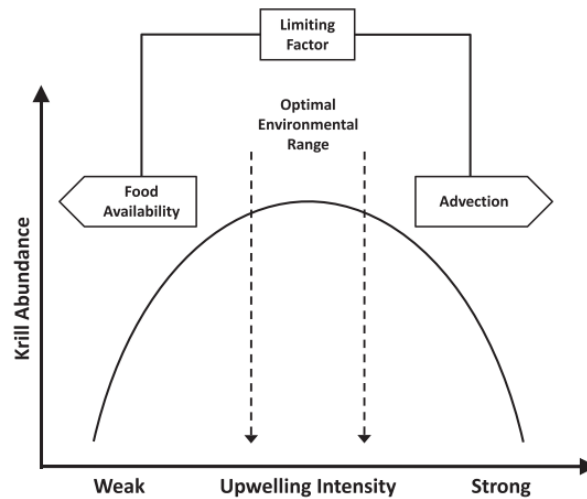


Figura 1.2: Modelo de ventana ambiental óptima considerando la intensidad de la surgencia como la variable control de la abundancia de eufáusidos. Fuente: Santora et al. 2011

La reciente intensificación de la surgencia costera, observada en anomalías negativas de la temperatura superficial en la zona norte del SCH (Seabra et al. 2019), producto de la intensificación (Sydeman et al. 2014) y la migración hacia el sur (Rykaczewski et al. 2015; Schneider et al. 2017) de los vientos favorables a la surgencia, podría afectar negativamente las comunidades de eufáusidos (y de zooplancton en general) debido a un potencial aumento en la advección costa afuera (Dorman et al. 2015a) (Fig. 1.3). En esta línea, se ha descrito una disminución en la productividad y la abundancia de fitoplancton durante la última década en Chile central, que se atribuyó a un aumento en la turbulencia y transporte costa afuera producto de la intensificación de la surgencia (Jacob et al. 2018). Actualmente no existen estudios sobre el efecto la surgencia permanente sobre la potencial advección de zooplancton en el norte de Chile, ni sobre la dinámica de las comunidades de krill en áreas de surgencia permanente del SCH, como el norte de Chile.

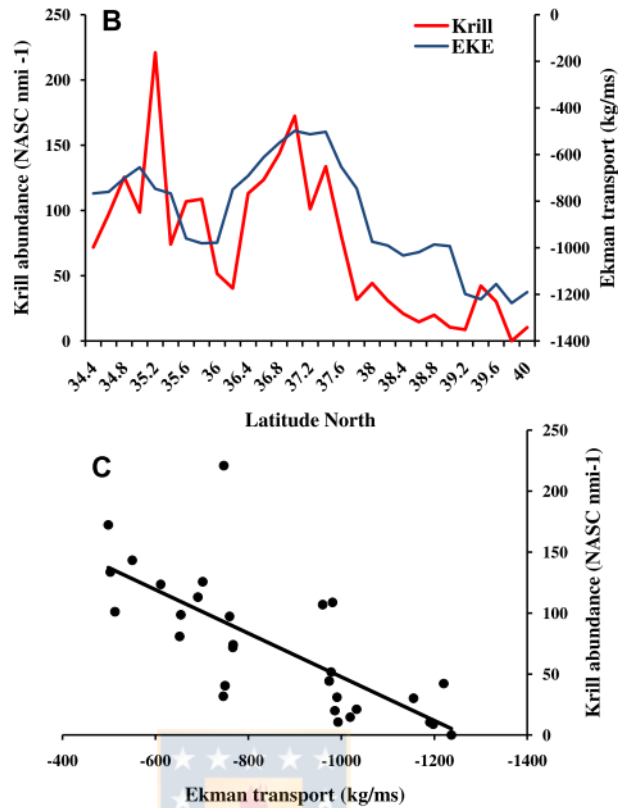


Figura 1.3: Correlación entre el transporte de Ekman a 50 km de la costa y la abundancia promedio del krill (notar que valores altos de Ekman indican menor transporte). Panel superior muestra cambios en la correlación de acuerdo con la latitud, y panel inferior la relación general. Tomada de Santora et al. 2011.

Además de la variabilidad de mesoescala, las fluctuaciones climáticas pueden afectar directamente a las poblaciones de krill modificando patrones de distribución o rasgos reproductivos, o indirectamente, modificando el ‘timing’ de los máximos estivales de fitoplancton y/o la calidad de su alimento, así como los niveles de productividad primaria (Di Lorenzo et al. 2013; Orlova et al. 2015). Por ejemplo, Orlova y colaboradores (2015) estudiaron casi seis décadas de cambios en la abundancia y distribución del krill en el Mar de Barents, y descubrieron que la oscilación del Atlántico Norte (NAO) es un buen predictor de la abundancia de eufáusidos a escala década, debido a los patrones de advección que cambian con las fases de la NAO.

Una de las oscilaciones climáticas más frecuentes en la cuenca del Pacífico es la Oscilación del Sur de El Niño (ENSO), la cual altera la productividad del SCH a escala

interanual (Escribano et al. 2004, Grados et al. 2018), siendo uno de los principales mecanismos estructurantes de las comunidades de zooplancton en el Océano Pacífico (Ambriz-Arreola et al. 2012, 2018; González et al. 2000). Durante El Niño (EN, fase positiva), los vientos favorables a la surgencia se debilitan, se observan anomalías positivas de temperatura, la termoclina se profundiza, menos nutrientes alcanzan la capa fótica (González et al. 2000), y la productividad primaria pasa a ser dominada por fitoplancton de tamaño pequeño (Escribano et al. 2004). Bajo estas condiciones, la biomasa de eufáusidos disminuye drásticamente, disminuyendo en ~40% su contribución al carbono total del zooplancton (González et al. 2000). Los estudios realizados en el SCC han encontrado que, en condiciones de EN o en fase positiva de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO), las anomalías positivas de temperatura desplazan a las especies de krill de su hábitat típico, dominando especies de agua subtropicales y tropicales, mientras que lo contrario ocurre en condiciones de La Niña (LN, fase negativa) (Brinton y Townsend 2003; Lavaniegos y Ambriz-Arreola 2012). Además, el aumento de la estratificación y la menor productividad primaria generada por EN producen una disminución en la abundancia y biomasa de las especies de zooplancton asociadas a agua fría, mientras que la diversidad de especies aumenta debido a la intrusión de conjuntos de especies oceánicas (Ambriz-Arreola et al. 2018). Lo contrario ocurre durante LN, cuando la intensificación de los vientos favorables a la surgencia genera anomalías de temperatura negativa y un aumento del transporte de Ekman (Rutllant et al. 2004), lo que puede conducir a un aumento en la productividad primaria, pero también a una mayor advección de los eufáusidos hacia el océano abierto.

Las oscilaciones climáticas también producen cambios en los rasgos reproductivos, por ejemplo, en el SCC se ha descrito que la abundancia de huevos de eufáusidos y la duración de la época de desove aumentan durante la fase negativa de la PDO (Feinberg y Peterson 2003). Hasta el momento, no se tiene conocimiento sobre el potencial efecto de las oscilaciones climáticas sobre la distribución y abundancia de los estadios de vida del krill en el SCH. La variabilidad interanual y climática en el nivel del mar, la SST y la productividad es mayor en el SCH que en el SCC (Chavez y Messié 2009). Además, la respuesta de la clorofila-a y la temperatura al forzamiento de los vientos varía con la latitud (Thomas et al. 2009; Grados et al. 2018), de modo que se pueden esperar distintas respuestas biológicas a la variabilidad de gran escala en este sistema, en comparación con lo que se ha descrito en el SCC.

Los cambios comunitarios asociados a fluctuaciones climáticas se han usado como indicadores de cambio ambiental. En la costa oeste de Norteamérica, la aparición de algunas especies al norte de su distribución habitual se ha relacionado con los eventos de El Niño (Keister et al. 2005, Lavaniegos y Ambriz-Arreola 2012). Sin embargo, tales asociaciones aún no se han estudiado en el HCS y podrían proporcionar una herramienta útil para evaluar los impactos biológicos de los futuros eventos de ENSO. Los estudios disponibles sobre estructura comunitaria del krill en el SCH son en escalas temporales acotadas (máximo 2 años), por lo que se desconoce si las oscilaciones climáticas gatillan cambios en la distribución y diversidad de especies a escala interanual.

1.3 Control trófico de las poblaciones de eufáusidos en el SCH

Las interacciones tróficas son uno de los principales factores subyacentes a las fluctuaciones poblacionales (Perry et al. 2004). Cuando las condiciones físicas y/o la productividad primaria modulan la abundancia de los niveles tróficos superiores, el mecanismo de control se denomina "bottom-up", mientras que cuando los depredadores pueden controlar la abundancia de la presa, se identifica como control "top-down" (Moloney et al. 2010). Estas interacciones a menudo se evidencian como una correlación temporal o espacial (en fase o desfasadas) entre la biomasa o densidad de la presa y la del depredador. Por ejemplo, en el SCH se ha observado que la dominancia de eufáusidos está significativamente correlacionada con la biomasa de anchoveta y la correlación es máxima con un desfase de 1 año (Ayón et al. 2011, Fig. 1.4).

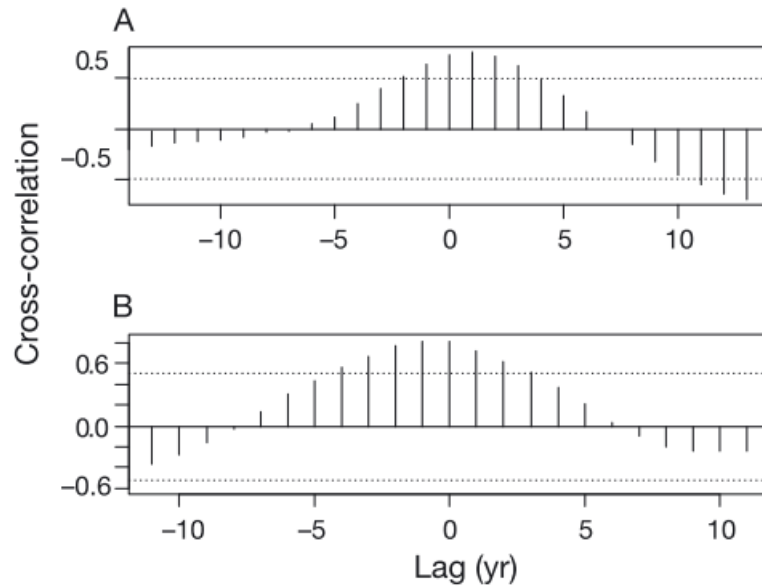


Figura 1.4: Correlación cruzada entre (A) dominancia de eufáusidos y biomasa de anchoveta, y (B) dominancia de zooplancton y biomasa de sardina. Valores sobre y bajo las líneas punteadas son significativos. Fuente: Ayón et al. 2011.

En el Océano Austral, donde la especie *Euphausia superba* (la más abundante y de mayor tamaño a nivel global, Atkinson et al. 2014) domina las comunidades zooplanctónicas, la concentración de clorofila-a (un proxy de la disponibilidad de alimento para los eufáusidos) raramente disminuye por debajo del umbral necesario para mantener niveles poblacionales normales de krill antártico, incluso durante períodos de densidad de krill excepcionalmente alta (Atkinson et al. 2014). En Chile central se ha postulado que la disponibilidad de alimento es lo suficientemente diversa y la productividad primaria lo suficientemente alta como para sustentar el crecimiento y las tasas de producción de biomasa de copépodos durante todo el año (Escribano et al. 2016), lo cual sugiere que las poblaciones de zooplancton crecerían sin limitación de alimento en esta área. De manera similar, un estudio sobre cambios en la comunidad zooplanctónica y su relación con forzantes ambientales en el que se analizaron 11 años de datos en una estación sobre la plataforma continental de Chile central, no encontró asociación entre la clorofila-a y la biomasa zooplanctónica (Medellín-Mora et al. 2020). Un meta-análisis sobre los principales forzantes de la abundancia de eufáusidos en el Océano Pacífico (Letessier et al. 2011) no encontró un efecto significativo de la productividad primaria sobre la abundancia del krill. Estos resultados sugieren que es poco probable que las

comunidades de eufáusidos del SCH presenten control trófico bottom-up (i.e., control asociado a la disponibilidad de alimento).

La evidencia de control trófico top-down es más robusta, existiendo varios estudios que proveen evidencia de cierto grado de control trófico de las poblaciones de eufáusidos del Pacífico Norte o del Océano Ártico, basados en la implementación de Modelos Aditivos Generalizados (GAM), los cuales permiten ajustar respuestas flexibles y no lineales (Wood 2017), como lo son las interacciones tróficas. Orlova y colaboradores (2015) analizaron el efecto de las oscilaciones climáticas y de dos peces depredadores, el bacalao y el capelín, sobre la biomasa de eufáusidos en el Mar de Barents. Encontraron que la abundancia de los depredadores en conjunto con la variabilidad climática explicaba entre un 30% y 60% de la variabilidad del krill, y que la relación era lineal con el capelín y cuadrática con el bacalao (es decir, relación parabólica donde niveles bajo y altos generan efectos nulos, y valores intermedios efectos significativos). Otro estudio en el Mar de Bering estimó que el consumo de krill por el abadejo (otro pez pelágico) variaba entre el 17% y el 29% de la producción de verano de eufáusidos. La biomasa de este pez y la temperatura fueron los principales predictores de la biomasa de eufáusidos sobre la plataforma continental (Hunt Jr. et al. 2016). Aunque las abundancias de peces y eufáusidos en el Océano Ártico suelen estar correlacionadas, el efecto depredatorio observado en los modelos implementados es bajo en comparación con la temperatura del agua, variable que suele ser el mejor predictor de la biomasa de eufáusidos (Ressler et al. 2014, Hunt Jr. et al 2016, Simonsen et al. 2016).

Las fluctuaciones en las poblaciones de zooplancton están controladas por un equilibrio entre el forzamiento bottom-up y el top-down, debido a que múltiples factores pueden modificar las interacciones tróficas en distintas escalas espaciales y temporales, como la latitud, los regímenes climáticos, y las condiciones ambientales locales, entre otros (Cury et al. 2000, Perry et al. 2004; Boyce et al. 2015; Hunt Jr. Et al. 2016). Una revisión sobre los patrones y predictores de las interacciones tróficas en sistemas marinos identificó que la temperatura es el principal factor que influye en el control trófico (Boyce et al. 2015), ya que controla múltiples parámetros asociados, como la biodiversidad de especies, la tasa de omnivoría, y la productividad primaria, entre otros. El patrón general sugiere que en los ecosistemas con baja temperatura y riqueza de especies las interacciones top-down tienden a prevalecer (Frank et al. 2007) (Fig. 1.5). Este podría ser el caso del SCH, considerando las correlaciones significativas entre eufáusidos y

anchoveta durante condiciones de surgencia (Ayón et al. 2011), y con el jurel principalmente durante la noche por su comportamiento de alimentación nocturna (Bertrand et al. 2004). El acoplamiento depredador-presa también puede fluctuar de acuerdo con las condiciones climáticas. Por ejemplo, Hunt Jr. y colaboradores (2014) observaron que durante periodos con anomalías cálidas la productividad primaria y el reclutamiento del krill disminuía, aumentando la depredación, mientras lo opuesto ocurría en periodos fríos o neutrales. Los peces pelágicos del SCH son fuertemente influenciados por las fases de ENSO. En condiciones El Niño, la biomasa de anchoveta disminuye abruptamente, y su distribución se limita a áreas de aguas frías cerca de la costa, aumentando por ende su densidad y modificando las interacciones biológicas (Alheit y Niquen 2004; Moron et al. 2019). En el SCC, los hábitos de alimentación de varios peces pelágicos planctívoros cambian de una dieta comúnmente dominada por copépodos y eufáusidos, a un mayor consumo de plancton gelatinoso en condiciones más cálidas (Brodeur et al. 2019). En la zona norte del SCH, la diversidad de la dieta del jurel, que generalmente está dominada por eufáusidos, disminuye significativamente durante un evento El Niño (Alegre et al. 2015).

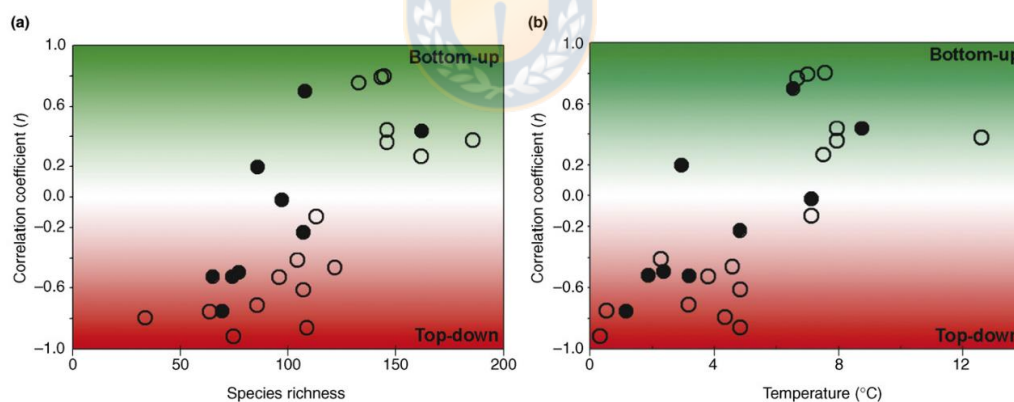


Figura 1.5: Relación entre la riqueza de especies y la temperatura, con la prevalencia de interacciones tipo "bottom-up" o "top-down". Fuente: Frank et al. 2007. Círculos negros indican datos de otros estudios citados por Frank et al. 2007, y círculos blancos datos del estudio propiamente tal.

Las correlaciones temporales o espaciales entre la abundancia de presas y depredadores no son suficientes para inferir el control trófico de uno sobre el otro (Atkinson et al. 2014). Para establecer relaciones causales, es necesario modelar el efecto del depredador sobre la presa, o viceversa, incorporando factores externos como la variabilidad ambiental, y rasgos tróficos,

como tasas de consumo y tasas de producción, entre otros parámetros (Atkinson et al. 2014, Hunt Jr. et al 2016). La implementación de modelos de regresión múltiple que incorporan como covariables la abundancia o biomasa del depredador, además de la variabilidad ambiental y espacial, ha sido una aproximación ampliamente usada, ya que permiten explorar el potencial efecto del depredador sobre la presa de manera estadísticamente robusta (Murase et al. 2009; Ressler et al. 2014; Orlova et al. 2015).

Considerando estos antecedentes, en esta tesis doctoral se exploró el efecto de la variabilidad oceanográfica local, las oscilaciones climáticas, y la interacciones depredador-presa sobre la diversidad y abundancia de eufáusidos en el SCH, evaluando los cambios en la comunidad a escala interanual, estacional, y espacial (latitudinal y longitudinal).



2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Se proponen las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: Las fluctuaciones en las condiciones de la columna de agua, derivadas de la dinámica local de la surgencia costera y las oscilaciones climáticas de alcance regional, modifican la distribución de los estadios de vida de los eufáusidos y su abundancia.

Hipótesis 2: La variabilidad ambiental modifica la estructura de las comunidades de eufáusidos, causando cambios interanuales, estacionales y espaciales en los índices de diversidad, en la abundancia específica y en los patrones de distribución de las especies.

Hipótesis 3: La interacción trófica entre la anchoveta (depredador) y los eufáusidos (presa), genera un efecto negativo sobre la abundancia de los eufáusidos a escala local, lo que se traduce en control trófico tipo top-down.

Los objetivos específicos de esta tesis son:

Objetivo específico 1: Evaluar el efecto de la variabilidad ambiental sobre los patrones de distribución y la abundancia de los estadios de vida de los eufáusidos del norte de Chile.

Objetivo específico 2: Determinar el efecto de la variabilidad ambiental sobre los cambios interanuales, estacionales y espaciales de la estructura comunitaria de los eufáusidos.

Objetivo específico 3: Determinar el efecto de la abundancia de 1 depredador, la anchoveta, sobre la abundancia de los eufáusidos, evaluando la variabilidad temporal y espacial de las interacciones.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El área de estudio comprende la zona costera del norte de Chile (20° - 25° S, 70° - 72° O, Fig. 6). El área se caracteriza por presentar una plataforma continental estrecha, con el quiebre de la plataforma (observado como la isóbata de los 200 m) ubicado entre 5 y 20 km de la costa, y sin presencia de cañones submarinos importantes. La costa presenta una orientación promedio en dirección norte-sur, y el atributo topográfico más prominente en el área es la Península de Mejillones (MP, Fig. 1), un centro de surgencia activo (Escribano et al. 2000). Esta área del SCH al norte de los 30° S presenta vientos favorables a la surgencia durante todo el año, aunque su magnitud varía estacionalmente siendo más intensos durante la primavera austral y más débil en el otoño austral (Correa-Ramirez et al. 2012). Esto se traduce en transporte de Ekman negativo durante todo el ciclo anual en su componente zonal (Bravo et al. 2016). La temperatura también presenta un patrón estacional con temperatura superficial promedio en la costa (<20 km desde la costa) de $\sim 16^{\circ}$ C durante el invierno y $\sim 20^{\circ}$ C en verano (Blanco et al. 2001) debido al aumento de la radiación en meses de verano. La surgencia de agua subsuperficial fría, hipóxica y rica en nutrientes fertiliza la capa fótica, promoviendo altos niveles de productividad primaria (~ 10 g C m^{-2} d^{-1} , Daneri et al. 2000). La interacción de las corrientes costeras con accidentes topográficas, principalmente con la MP, favorece la formación de filamentos y remolinos de mesoescala que exportan productividad primaria a la zona oceánica (Correa-Ramírez et al. 2007; Morales et al. 2007). La salinidad es controlada principalmente por la distribución de las masas de agua. La alta salinidad de las aguas al norte de los 23° S se atribuye al Agua Subtropical (AST), mientras que una mezcla de Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS) y Agua Subantártica (ASA) prevalece hacia el sur, reduciendo la salinidad (Silva et al. 2009).

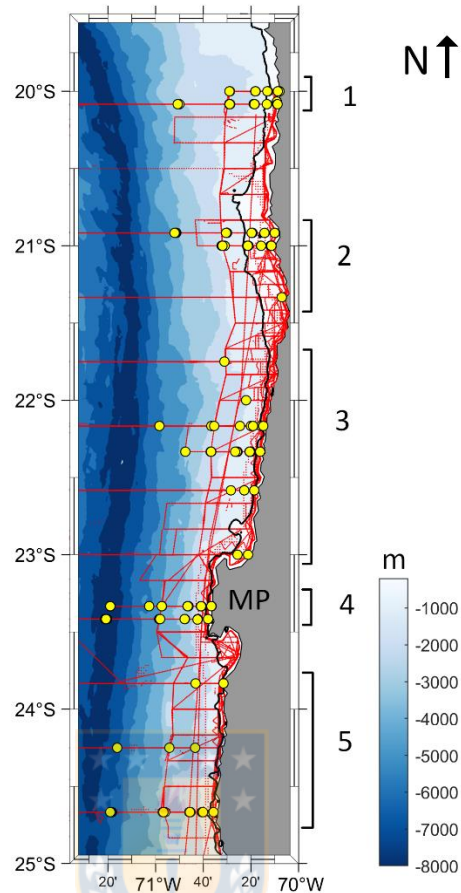


Figura 3.1. Mapa del área de estudio. Se indica en colores azules la batimetría del fondo, con la línea negra representando la isóbata de 200 m. Los puntos amarillos corresponden a las estaciones de muestreo con red de zooplancton y lances de CTD-O. Puntos rojos indican los datos hidroacústicos de anchoveta (track de navegación continuo). En número arábigos se indican los grupos latitudinales. MP: Península de Mejillones.

3.2 Diseño de muestreo y adquisición de datos

El Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) realiza cruceros de prospección pesquera periódicamente a lo largo de toda la costa de Chile. Para esta tesis se usaron datos provenientes de dos cruceros que se llevan a cabo anualmente a bordo del B/C Abate Molina en el norte del país: 1) el crucero de evaluación hidroacústica del jurel *Trachurus murphyi*, que se realiza durante el otoño austral (marzo-abril), y 2) el de evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta *Engraulis ringens*, que se realiza durante la primavera austral (noviembre-diciembre). Se usaron los datos de los cruceros realizados entre 2010 y 2017 (8 años). El track de navegación de los cruceros se compuso de transectas transversales a la costa, paralelas entre

sí, y separadas por 10 mn. En estas transectas se tomaron datos *in situ* biológicos y físicos en estaciones posicionadas a 1, 5, 10, 20 y 40 mn de la costa (la estación a 40 mn se incorporó sólo en los cruceros de otoño). Si bien el proyecto de tesis contemplaba el análisis de 317 muestras para esta tesis doctoral, el periodo de estudio inicial se redujo de 10 a 8 años, y varias de las muestras se encontraban en mal estado de preservación, por lo cual el número final de muestras contempladas en este estudio es de 234 (Tabla 1).

Las estaciones de muestreo se clasificaron de acuerdo con su distancia a la costa ('DC', 5 niveles, 1, 5, 10, 20 y 40 mn), grupo latitudinal ('GL', 5 grupos), estación (otoño y primavera), año (8 niveles, de 2010-2017), fase de ENSO (3 niveles), y fase de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO, 2 niveles). Estos factores se eligieron teniendo en consideración las múltiples fuentes de variabilidad que afectan al krill descritas previamente (Santora et al. 2011; Riquelme-Bugueño et al. 2012; Cimino et al. 2020, entre otros). Los grupos latitudinales se determinaron de acuerdo a características topográficas y batimétricas de la siguiente forma: Grupo 1, estaciones al norte de los 21° S, área con plataforma continental estrecha; Grupo 2, estaciones en 21 °S, plataforma continental con ~20 km de ancho aproximadamente; Grupo 3, en el área al norte de la MP, la cual presenta nuevamente una plataforma estrecha; Grupo 4, estaciones asociadas a la MP; y Grupo 5, estaciones al sur de la MP (Fig. 3.1).

Para la categorización de acuerdo con las oscilaciones climáticas, se obtuvo el índice de la PDO del Centro Nacional de Información Ambiental (NCEI) de la NOAA, que se basa en una regresión entre la SST reconstruida y el índice PDO de Mantua (<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/>). También se obtuvo el índice multivariado de ENSO (MEI), el cual se construye utilizando la presión a nivel del mar, la SST, los vientos zonales y meridionales superficiales, y la radiación de onda larga (<https://psl.noaa.gov/enso/mei/>). Con estos índices se categorizaron las muestras en fase negativa de ENSO cuando $MEI < -0,5$, ("La Niña", LN), fase positiva cuando $MEI > 0.5$ ("El Niño", EN), o fase neutral (N) (<https://psl.noaa.gov/enso/mei/>). Para la PDO se categorizó en fase positiva cuando $PDO > 0$, y en fase negativa cuando $PDO < 0$ (Mantua y Hare 2002).

Tabla 1. Número de muestras disponibles (n) por categoría de clasificación. Para el caso de ENSO y PDO se indica número de periodos en cada categoría de un total de 16 periodos de muestreo.

Factor	Categorías	n
Grupo Latitudinal	1	41
	2	47
	3	50
	4	45
	5	51
Distancia a la costa	1	55
	5	53
	10	57
	20	50
	40	20
Estación	Otoño	89
	Primavera	145
Año	2010	26
	2011	25
	2012	32
	2013	33
	2014	32
	2015	33
	2016	30
	2017	23
ENSO (periodos)	El Niño	3
	La Niña	5
	Neutral	8
PDO (periodos)	Positiva	7
	Negativa	9

En cada estación se realizaron muestreos nocturnos de zooplancton con una red Bongo estándar de doble aro, cada uno de 60 cm de diámetro y con apertura de malla de 300 μ m. La red se equipó con un flujómetro T.S.K. calibrado para estimar el volumen de agua filtrada. Los lances fueron oblicuos e integrados desde 100 m de profundidad hasta la superficie, y las muestras obtenidas se fijaron inmediatamente con formaldehído al 5% tamponado con borato de sodio. Adicionalmente se tomaron datos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y

fluorescencia (en 14 de los 16 cruceros) con un CTD SeaBird 911 con sensor de oxígeno y de fluorescencia, perfilando la columna de agua desde la superficie hasta los 500 m de profundidad, o hasta la profundidad máxima posible según la profundidad de la estación.

Se descargaron datos satelitales de resolución moderada de: 1) SST de MODIS-AQUA (0.025° x 0.025°) (<https://oceacolor.gsfc.nasa.gov/>), 2) clorofila-a (resolución de 4x4 km) del producto “Copernicus Global Ocean Colour” (<https://resources.marine.copernicus.eu/>), y 3) vientos obtenidos de los campos promedio del producto global combinado de CMEMS IFREMER CERSAT (0.25° x 0.25°) (<https://resources.marine.copernicus.eu/>). Con el viento satelital se obtuvo el estrés del viento meridional promedio de los 5 días previos a cada fecha de muestreo (VE, N m⁻²). Posteriormente se obtuvo, para cada estación de muestreo, un valor promedio de SST, de clorofila-a superficial satelital (SSC) y VE usando el píxel más cercano a la posición de la estación de muestreo.

Durante todo el track de navegación se registraron datos de densidad hidroacústica de peces pelágicos usando una ecosonda de multi-frecuencia SIMRAD EK 60 operando a 18, 38, 120 y 200 kHz, cuyos datos se discretizaron en intervalos de muestreo de 0,5 mn. En estaciones aleatorias se realizaron lances de pesca para validar la categorización hidroacústica. Las estimaciones de intensidad de blanco para cada especie de interés se realizaron cuando >80% de las capturas correspondieran a una sola especie, y se ajustaron a la estructura de talla y tamaño modal de los organismos. Luego se identificaron los cardúmenes de anchoveta mediante la visualización de los ecogramas, y se calculó el volumen medio de la energía retrodispersada (o ‘mean volumen backscattering strength’ (S_V, dB re⁻¹)). Posteriormente se determinó la densidad hidroacústica (S_A, o NASC, m² nm⁻²) de la anchoveta siguiendo la ecuación:

$$S_A = 4\pi(k)^2 \int_{z1}^{z2} S_V \Delta z$$

Donde k= factor de conversión de km a mn, z1/z2 = límite inferior/superior del estrato eco-integrado, S_V= volumen medio de la energía retrodispersada, Δz= profundidad del estrato. Los detalles específicos sobre el procesamiento de datos hidroacústicos y los métodos de pesca se pueden encontrar en Leiva et al. (2018).

3.3 Objetivo específico 1

En el laboratorio Plancton B de la Universidad de Concepción, se cuantificaron los huevos, estadios larvales (nauplii+metanauplii, calytopis, y furcilia), juveniles, y adultos de eufáusidos de las muestras de zooplancton utilizando un microscopio estereoscópico, y se estandarizó la abundancia de cada estadio en individuos 1000 m^{-3} (ind. 1000 m^{-3}). Los juveniles y los adultos se sumaron y se analizaron juntos, dado que su comportamiento y rol ecológico son similares (Riquelme-Bugueño et al. 2013, Dorman et al. 2015b). Considerando el corto periodo de desarrollo entre los huevos y los estadios naupliares (~2 días) de la especie más abundantes del SCH, *Euphausia mucronata* (Riquelme-Bugueño et al. 2017), y la escala de tiempo los procesos físicos de mesoescala a estudiar (e.g. surgencia), es plausible concluir que ambos estadios tienen respuestas similares a estos procesos. Por ende, los huevos y estadios naupliares también se agruparon y analizaron como un conjunto.

Para evaluar la distribución espacial de los estadios se construyeron mapas de distribución con la mediana de la abundancia estandarizada con el software Surfer 16. Se evaluó la autocorrelación espacial por separado para cada estadio de vida y año, utilizando la prueba de Moran I. La dependencia espacial fue estadísticamente significativa para los estadios de calytopis y furcilia en 2010 (Moran I=0,15, p=0,02 y Moran I=0,47, p<0,01, respectivamente), para furcilia en 2012 (Moran I= 0,13, p= 0,05), para huevos+nauplii en 2013 (Moran I = 0,2, p =0,03) y para furcilia y juveniles+adultos en 2016 (Moran I= 0,15, p=0,04 y Moran I= 0,16, p=0,02, respectivamente). Para corregir la autocorrelación espacial en los conjuntos de datos indicados, se aplicaron modelos de mínimos cuadrados generalizados con diferentes funciones de correlación (lineal, exponencial, gaussiana y esférica). La selección del mejor modelo se basó en el Criterio de Información de Akaike (AIC), y visualmente observando la distribución de los residuos y el semivariograma del modelo ajustado. Los valores ajustados del mejor modelo se utilizaron en los análisis consiguientes. Los análisis se realizaron con los paquetes para R ‘ape’ (Paradis y Schliep 2019) y ‘nlme’ (Pinheiro et al. 2021).

Se calcularon las climatologías de diciembre (2010 a 2017) de SST, VE, y SSC, para caracterizar su variabilidad espacial y temporal. Se obtuvieron los promedios mensuales de SST desde enero de 2010 a diciembre de 2017, y se calculó la anomalía mensual. Luego se graficaron

las series temporales de los promedios mensuales y anomalías de SST, la evolución del índice PDO y el índice MEI, y los promedios mensuales de SSC y de estrés del viento meridional para evaluar la variabilidad temporal de estas variables durante el periodo de estudio.

Para los análisis multivariados se construyó una matriz ambiental compuesta por 10 variables ambientales: la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, y clorofila-a derivada de CTD promedio de los primeros 100 m de la columna de agua (MeanTemp, MeanSal MeanDO y MeanCloa, respectivamente) y 20 m de la columna de agua (SurfTemp, SurfDO, SurfSal y SurfCloa, respectivamente), el estrés del viento meridional (VE) promedio de los 5 días previos a la fecha de muestreo (como proxy de la surgencia costera), y la profundidad máxima de la estación (Z). Luego se evaluó la colinealidad entre las variables ambientales calculando sus factores de inflación de varianza (VIF) y realizando correlaciones de Spearman entre ellas, eliminando aquellas que tuvieran correlación $\rho > 0.7$, y calculando nuevamente los VIF hasta que todas las variables cumplieron con tener $VIF < 7$. La matriz final se compuso de 6 variables, todas calculadas para cada estación de muestreo: MeanTemp, MeanSal, MeanDO, MeanCloa, VE y Z. El análisis de VIF se realizó con el paquete para R 'AlleleShift' (Kindt, 2021).

Para determinar el efecto de la latitud (GL), la distancia a la costa (DC), el año, la estación, y la fase de la PDO y de ENSO sobre las abundancias de los estadios de vida, se aplicó el Análisis Multivariado de Varianza Permutacional (PERMANOVA, 9999 permutaciones, con matriz de similitud de Bray-Curtis) usando las abundancias transformadas ($\log(\text{Abundancia} + 1)$), en el software Primer 7+ PERMANOVA. Para evaluar el efecto de los mismos factores sobre las variables ambientales se aplicó el análisis univariado no paramétrico de Kruskal-Wallis, en el software Past 4.02. Debido a que el índice PDO y MEI estaban altamente correlacionados ($\rho = 0,66$, $p < 0,001$), los PERMANOVAs se realizaron sólo con el factor PDO o con el factor ENSO en este y los siguientes capítulos. Para examinar las relaciones multivariadas entre las abundancias por estadio de vida y los gradientes ambientales, eliminando el efecto de la autocorrelación espacial, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica parcial (CCAp). Este método relaciona las variables respuesta (matriz biológica conteniendo la abundancia transformada de cada estadio de vida) con combinaciones lineales de las variables explicativas (matriz ambiental) ordenadas en un espacio euclidiano, sin asumir direccionalidad, lo que resulta en una representación de las relaciones unimodales en un espacio de pocas

dimensiones. El CCAp extrae el efecto de la latitud y la longitud, de modo que la dirección de los vectores en las proyecciones ortogonales finales indica la correlación entre las variables, extraído el efecto de la autocorrelación espacial. Se examinó la significancia del modelo del CCAp, sus ejes, y los efectos marginales de los términos, mediante pruebas de permutación de los residuos (bajo modelo reducido con 9999 permutaciones). Estos análisis se realizaron con el paquete para R ‘vegan’ (Oksanen et al. 2020).

Adicionalmente se calcularon correlaciones de Spearman (valor p corregido por Bonferroni) para establecer y cuantificar las relaciones entre las variables ambientales y las abundancias de los estadios vida, y así confirmar las asociaciones del CCAp. Todos los análisis mencionados y los resultados publicados de este capítulo se realizaron con la base de datos de los cruceros de primavera, debido a que el trabajo de laboratorio fue suspendido durante la pandemia, y al momento de diseñar y redactar el primer manuscrito sólo se contaba con los datos de primavera.

3.4 Objetivo específico 2

En el laboratorio, se identificó a nivel de especie todos los eufáusidos adultos recolectados en las muestras de zooplancton, siguiendo las claves taxonómicas de Baker et al. (1990) y Brinton et al. (1999), identificándose un total de 17 especies. Debido a dificultades con el género *Nematoscelis* (cerca del 50% de los individuos tenían apéndices rotos, los cuales se utilizan para la identificación a nivel de especie), en los análisis subsiguientes se analizaron todos los individuos del género en conjunto. Una vez identificadas todas las muestras, se calculó la curva de rarefacción con la función de Mao Tau y la riqueza observada, para determinar si el número de muestras era suficiente para describir la comunidad, en el software Past 4.02, alcanzándose la máxima riqueza teórica con un $n=117$ (Fig. 3.2). Luego se obtuvo la riqueza de especies (S), la equidad de Pielou (J'), y la diversidad de Shannon-Wiener (H') con el software Primer 7. Se analizaron las diferencias en los índices de diversidad y en la abundancia total de acuerdo con los factores DC, LG, año, estación, y fase de ENSO, con el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Dado que 5 taxa acumularon el 97.7% de la abundancia total, se analizaron sus patrones de distribución mediante la generación de mapas de abundancia promedio de los 5 taxa dominantes. También se analizó en detalle su contribución a la abundancia total a través del tiempo.

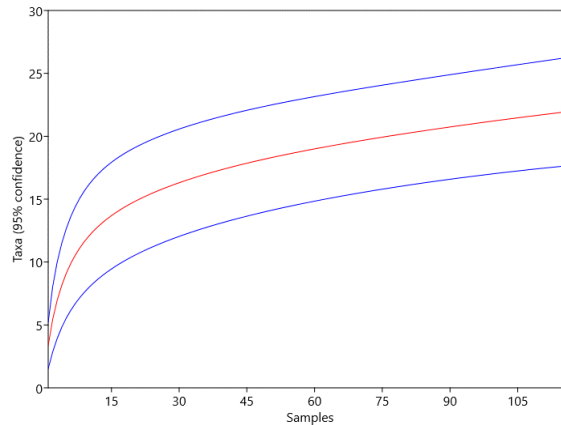


Figura 3.2 Curva de rarefacción de Mao-Tau, donde la asíntota muestra que la máxima riqueza se alcanza con 117 muestras.

Dado que los cruceros de otoño de 2010 y 2016 no contaban con clorofila-a derivada de CTD, para los análisis del Capítulo 2 y 3 (que involucraron los datos de primavera y los de otoño) se utilizó el promedio de SSC del píxel más cercano a cada estación de muestreo, para el día de muestreo, en lugar de la clorofila-a obtenida *in situ*. Adicionalmente, con los datos de CTD-O se obtuvo la profundidad del límite superior de la zona de mínimo oxígeno (dOMZ) de cada estación, entendida como la profundidad en la que la concentración de oxígeno disuelto es $<1,4 \text{ mL L}^{-1}$ (según límites de Connolly et al. 2010). Para evaluar la intensidad de la surgencia costera se calculó el transporte de Ekman promedio de los 5 días previos a cada muestreo usando los datos de viento satelital, y su componente zonal (E_T , transversal a la costa). El transporte de Ekman ($\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$) se calculó según la ecuación:

$$E_T = \frac{\tau_y}{\rho f}$$

Donde τ_y =estrés del viento en su componente meridional (N m^{-2}), ρ =densidad del agua (1025 kg m^{-3}) y f =parámetro de Coriolis (s^{-1}).

Para describir la variabilidad temporal de las condiciones oceanográficas y climáticas se generaron series de tiempo con los valores del índice MEI y PDO para cada periodo de muestreo, y los promedios de MeanTemp, SST, MeanSal, SSC, E_T , dOMZ y MeanDO, también para cada periodo. Las series de los datos ambientales obtenidos *in situ* (MeanTemp, MeanSal, dOMZ y

MeanDO) además se graficaron separadamente para observar la variabilidad espacial, graficando los promedios por DC y LG. Estas series se complementaron con diagramas Draftsman, los cuales permiten no sólo visualizar las correlaciones entre variables, sino también visualizar la variabilidad temporal y espacial. Estas gráficas se presentan en los Anexos. Dado que MeanDO estaba significativamente correlacionado con MeanTemp ($\rho=0,76$, $p<0,001$) y con dOMZ ($\rho=0,89$, $p<0,001$), no se incorporó en los análisis estadísticos, aunque sí se realizó la descripción de la variabilidad en la concentración de oxígeno disuelto. También se generaron diagramas TS (MeanTemp/MeanSal), a los que se les superpusieron las abundancias transformadas de los 5 taxa dominantes, para observar su preferencia por ciertas masa de aguas o condiciones de temperatura y salinidad.

Se evaluó el efecto de los índices MEI y PDO sobre las variables ambientales generando una serie de tiempo de promedios mensuales de las variables de frecuencia continua (satelitales). Luego, se realizaron correlaciones cruzadas entre los índices climáticos y los promedios mensuales de SSC, SST y E_T desde 2010 a 2017. Los resultados mostraron una correlación significativa y negativa entre la PDO y SSC con un desfase de 2-6 meses, entre la PDO y SST en un lag de 4-6 meses, entre la PDO y E_T en un lag de 3-5 meses, y entre el índice MEI y SSC en un lag de 4-7 meses. Con esta información, y para evaluar un potencial efecto desfasado de las variables ambientales sobre la comunidad de eufáusidos, se obtuvo la SST, SSC, y E_T promedio del 4to mes anterior a cada periodo de muestreo, y lo mismo para el índice MEI y PDO (denominadas SST_4m, SSC_4m y E_T _4m, MEI_4m y PDO_4m). Luego se realizaron correlaciones de Spearman (valor p corregido por Bonferroni) entre el promedio de abundancia total de la comunidad, el promedio de J' , y el promedio de H' de cada periodo de muestreo ($n=16$), y el valor promedio de SST, SSC, y E_T del mes de muestreo, el índice MEI y PDO para el mes de muestreo, y SST_4m, SSC_4m, E_T _4m, MEI_4m y PDO_4m, para evaluar si existe algún efecto desfasado de aquellas variables. Adicionalmente se realizaron correlaciones entre el promedio de los índices J' , H' y la abundancia total de cada muestra ($n=234$), y las variables MeanTemp, MeanSal, SSC, dOMZ y E_T . La riqueza de especies no se incluyó en los análisis estadísticos debido a su alta correlación con H' ($\rho=0,93$, $p<0,001$).

Para evaluar el efecto de la latitud (GL), la distancia a la costa (DC), el año, la estación, y la fase de ENSO, sobre la estructura comunitaria, se aplicaron PERMANOVAs de 1 y dos

vías (GLxDC para evaluar variabilidad espacial, y añoXestación para variabilidad temporal) sobre una matriz de abundancia estandarizada y transformada por especie, y Kruskal-Wallis univariados con los índices J' y H', y la abundancia total, separadamente. Posteriormente, se realizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) con cada factor, para determinar las especies que contribuyen mayormente a las diferencias. Finalmente, se realizó un modelo lineal basado en distancias (DistLM), usando matrices de similitud de Bray-Curtis, para determinar la importancia relativa de las variables explicativas (matriz ambiental previamente normalizada) sobre la estructura comunitaria, y determinar la significancia y la varianza explicada por cada una. El modelo se ajustó usando la rutina BEST y se seleccionó de acuerdo al valor del AIC y el R², de modo que el mejor modelo fue aquel con menor AIC y mayor R². Posteriormente se realizó un análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA) el cual permite evaluar y explorar visualmente las asociaciones obtenidas con el modelo DistLM (Legendre et al. 1999). Los análisis se realizaron con el software Primer 7 + PERMANOVA. El resumen de los análisis estadísticos realizados se presenta en la Tabla 2.

Tabla 2. Resumen de los análisis realizados para el Objetivo específico 2. Se detallan los análisis realizados para evaluar el efecto de los factores o variables indicados sobre la variable respuesta seleccionada.

Análisis	Efecto	Variable respuesta
PERMANOVAs	DC	Estructura comunitaria
	LG	
	DCxLG	
	Año	
	Estación	
	añoXestación	
	ENSO	
Kruskal-Walis	DC	J'
	LG	H'
	Año	Abundancia total
	Estación	
	ENSO	
Correlaciones cruzadas	ENSO	SSC
	PDO	SST
		ET
Correlaciones de Spearman (efecto desfasado)	SST, SST_4d	J' promedio por periodo
	SSC, SSC_4d	H' promedio por periodo

	ET, ET_4d MEI, MEI_4d PDO, PDO_4d	Abundancia promedio por periodo
Correlaciones de Spearman	MeanTemp	J'
	MeanSal	H'
	dOMZ	Abundancia total
	ET	
	SSC	
SIMPER	DC	Estructura comunitaria
	LG	
	Año	
	Estación	
	ENSO	
DistLM y dBRDA	MeanTemp	Estructura comunitaria
	MeanSal	
	dOMZ	
	ET	
	SSC	
	MEI	
	PDO	



3.5 Objetivo específico 3

En este capítulo se presenta la climatología de SST con vectores de transporte de Ekman, y de SSC para cada periodo de estudio, siguiendo la metodología definida en la sección 3.3. En las climatologías de SSC, se graficó el límite de concentración de clorofila-a de 1 mg m^{-3} para visualizar la extensión de la surgencia costera, basándonos en las observaciones de Letelier y colaboradores (2009), quienes describieron que el frente de surgencia suele coincidir con aquel límite. Se evaluó la variabilidad espacial y temporal de MeanTemp, MeanSal, MeanDO, y dOMZ calculando los promedios por LG, DC y por periodo de muestreo, y graficándolos con gráficas de calor (“heatmaps”).

Para explorar los mecanismos físicos y biológicos que controlan la abundancia de los eufáusidos se aplicaron modelos aditivos generalizados jerárquicos (HGAM). Como los modelos aditivos generalizados (GAM), los HGAM permiten la construcción de modelos flexibles que ajustan respuestas no lineales usando curvas suavizadas (“smooth curves”).

(Pedersen et al., 2019). Al ser "jerárquicos", los HGAM pueden modelar la variabilidad entre grupos cuando los datos se agrupan en categorías (e.g. especies o taxa). Por lo tanto, son una aproximación útil cuando se espera que la relación entre la variable respuesta y las variables explicativas varíe entre grupos (Pedersen et al., 2019).

Se modeló la respuesta del krill ($\log(\text{Abundancia} + 1)$) a 7 potenciales predictores que incorporan la variabilidad espacial (latitud y longitud), la variabilidad ambiental (MeanTemp, MeanSal, dOMZ y E_T), la densidad de depredadores ($\log(S_A + 1)$) y la concentración de clorofila-a (SSC) como proxy de la biomasa del fitoplancton y por ende, de la disponibilidad de alimento. La abundancias se transformaron para ajustar los residuos a una distribución gaussiana. Las potenciales variables predictoras se seleccionaron mediante análisis de los VIF y correlogramas, con la metodología explicada en la sección 3.3. La variable respuesta se clasificó (o "jerarquizó") según taxa para observar respuestas especie-específicas, incorporando los 4 taxa que acumularon >96% de la abundancia total: *E. mucronata*, *E. eximia*, *S. affine* y *Nematoscelis* spp. La especie *E. tenera* no fue incluida, ya que, a pesar de ser el 5to taxa dominante en la comunidad, su abundancia no superó el 2% del total, y además, su exclusión permitió reducir la cantidad de resultados. Luego de evaluar los resultados y ajustes del modelo, y teniendo en cuenta las distribuciones y roles ecológicos contrastantes de los taxa seleccionados (Riquelme-Bugueño et al. 2012; Massing et al. 2022), se decidió no incorporar una función global en el modelo. De esta forma las curvas de respuestas específicas no son penalizadas si se desvían de la función global del grupo. La estructura general del modelo es:

$$Y = g^{-1} (\beta_0 + f(x_1) + f(x_2) + \dots + f(x_i) + \zeta + \varepsilon)$$

Donde Y es la variable respuesta a ser modelada, g^{-1} es la función de enlace inversa, β_0 es el intercepto, $f(x_i)$ es la función de las covariables, ζ es el efecto aleatorio de los interceptos específicos de cada grupo, y ε es el error aleatorio. Para lidiar con la autocorrelación espacial, el término espacial se construyó como un proceso gaussiano donde la interacción entre la posición latitudinal y longitudinal de cada muestra es un modelo de correlación esférica con un rango máximo de 1 (Wood 2017). El término espacial se incluyó para modelar cualquier tendencia espacial que no esté relacionada con las otras variables predictoras (Ressler et al. 2014). Se probaron varias estructuras y diseños de modelo, y se eligió como el mejor ajustado aquel con el menor AIC, la devianza explicada más alta, y donde todos los términos fueran

estadísticamente significativos para al menos un taxón. Los parámetros de suavizado (“smoothing”) y los coeficientes del modelo se estimaron utilizando el método de máxima verisimilitud restringida (REML). Debido a que los datos de densidad hidroacústica de anchoveta no estaban disponibles para el crucero de otoño de 2010, 2011 y 2013, estos períodos no se incluyeron en los modelos, por lo tanto, el número de observaciones utilizadas para el modelo fue 189 (mediante el uso de 4 taxa, el pseudo-n es 756). Los modelos se construyeron en R (R Core Team 2021) utilizando el paquete ‘mgcv’ (Wood, 2017) y las gráficas con el paquete ‘gratia’ (Simpson 2022). Una vez identificadas las variables con mayor poder explicativo en el modelo final, se realizaron diagramas bi-plot entre las dos variables más relevantes, superponiendo la abundancia transformada de los taxa analizados, para así observar diferencias en la preferencia de hábitat de acuerdo a aquellas variables.

Se exploró la variabilidad espacial, temporal y estacional en la abundancia de los 4 taxa incluidos evaluando el efecto de DC, LG, el año, y la estación sobre $\log(\text{Abundancia}+1)$, mediante la aplicación de PERMANOVAs (basados en matriz de similitud de Bray-Curtis y 9999 permutaciones). También se testeó el efecto de la interacción entre DCxLG, y añoXestación (análisis de 2 vías).

Para explorar las agregaciones de anchoveta y de eufáusidos, y la correlación espacial entre ambos, se determinaron los ‘hotspots’ espaciales con el estadístico Getis-Ord (G_i^*). Este índice permite evaluar el grado de asociación espacial de un grupo de muestras, ya que identifica las agregaciones (“clusters”) espaciales estadísticamente significativas de una variable, en este caso, $\log(\text{Abundancia}+1)$ para los eufáusidos, y $\log(S_A+1)$ para la anchoveta (Getis y Ord, 1992). Valores positivos y significativos indican agregaciones espaciales de valores altos (“hotspots”), y lo opuesto con valores bajos (“coldspots”). La resolución del análisis fue de $\sim 100 \text{ km}^2$, área que se fraccionó en hexágonos de igual tamaño. El análisis de los hotspots se realizó en el software ARCGIS 10.5.

4. RESULTADOS

4.1. **Capítulo 1:** “Variabilidad espacial e interanual en la distribución de los estadios de vida de los eufáusidos en el sistema de surgencia permanente del norte de Chile”. Artículo científico publicado en la revista “ICES Journal of Marine Science” 79(1), 61-75. 2022. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab241>

Resumen

Los eufáusidos son crustáceos con ciclo de vida complejo que abarca varios estadios larvales con diferente capacidad natatoria y distribución vertical que los adultos, Los eufáusidos son un eslabón clave en el ecosistema pelágico del SCH, sin embargo, poco se conoce sobre la dinámica de los estadios vida, El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de la variabilidad climática y de la surgencia costera sobre la distribución y la abundancia de los estadios de vida del krill usando 8 años de muestreos físicos y biológicos durante primavera en el norte de Chile, área del SCH donde la surgencia es permanente todo el año.

En los primeros años del período de estudio (2010-2013), se observaron anomalías negativas de temperatura, índices climáticos (ENSO y PDO) negativos, y máximos estivales de clorofila-a sobre $1,3 \text{ mg m}^{-3}$ (promedio mensual). En 2014 se produjo una transición que genera, en el periodo 2014-2016, anomalías positivas de temperatura, índices climáticos positivos, y disminución en la concentración promedio de clorofila-a. En consecuencia, se observaron cambios interanuales en la abundancia de los estadios de vida, asociados principalmente con ENSO y PDO, con abundancias más bajas durante sus fases positivas. Los patrones de distribución observados y las asociaciones estadísticas con las variables ambientales muestran que el efecto de la surgencia varía ontogenéticamente. Los huevos, estadios naupliares, calyptopis y furcilia presentaron abundancias más altas en las estaciones más alejadas de la costa, lo que sugiere que son transportados costa afuera a través de la capa de Ekman. Los juveniles y adultos evitarían la advección a través de su distribución más profunda y las migraciones verticales, y aunque estuvieron presentes en toda el área de estudio, sus abundancias fueron mayores hacia el sur, asociado a salinidades más bajas.

Este es el primer estudio que evalúa el impacto de la variabilidad climática en los estadios de vida del krill en este sistema, encontrando un efecto directo de estas oscilaciones de baja frecuencia sobre los patrones de distribución y la abundancia de los eufáusidos del SCH.

Original Article

Spatial and interannual variability in the distribution of euphausiid life stages in the permanent upwelling system off northern Chile

Macarena Díaz-Astudillo ^{1,2,*}, Gonzalo S. Saldías ^{3,4,5}, Jaime Letelier⁶,
and Ramiro Riquelme-Bugueño ^{2,7}

¹Programa de Doctorado en Oceanografía, Universidad de Concepción, 4070386 Concepción, Chile

²Universidad de Concepción, Instituto Milenio de Oceanografía, Casilla 1313, 4070386 Concepción 3, Chile

³Instituto Milenio en Socio-Ecología Costera (SECOS), Av. Libertador Bernardo O'Higgins 340, 8331150, Santiago, Chile

⁴Departamento de Física, Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío, Avenida Collao N° 1202, 4051381, Casilla 5-C, Concepción, Chile

⁵Centro de Investigación Oceanográfica COPAS COASTAL, Universidad de Concepción, 4070386, Chile

⁶Instituto de Fomento Pesquero, Manuel Blanco Encalada 839, 2361827, Valparaíso, Chile

⁷Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, 4070386 Concepción, Chile

* Corresponding author: tel: +56 412204152; e-mail: macarenadiaz@udec.cl

Díaz-Astudillo, M., Saldías, G. S., Letelier, J., and Riquelme-Bugueño, R. Spatial and interannual variability in the distribution of euphausiid life stages in the permanent upwelling system off northern Chile. – ICES Journal of Marine Science, 79: 61–75.

Received 30 April 2021; revised 9 November 2021; accepted 10 November 2021; advance access publication 5 December 2021.

Euphausiids are crustaceans with a complex life cycle that play a significant role in the trophic pathways of the highly productive Humboldt Upwelling System. We studied the effect of upwelling and climate variability on the austral spring distribution and abundance of krill life stages using 8 years of physical and biological sampling off northern Chile. During the study period, conditions shifted from negative to positive temperature anomalies and climate indices. Consequently, large interannual variability associated with the El Niño Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation was observed in all life stages, with lower abundances during their positive phases. The distribution patterns and the statistical associations with environmental variables show that the effect of upwelling varies ontogenetically. Eggs, nauplii, calyptopis, and furcilia larvae had higher abundances offshore, suggesting they are transported offshore through the Ekman layer. Juveniles and adults avoid advection via their deeper distribution and vertical migrations, and although they were present in the entire study area, abundances were higher to the south associated with lower salinity. This is the first study evaluating the impacts of climate variability on krill life stages and finds a direct effect of these low-frequency oscillations on krill reproduction and abundance in the HUS.

Keywords: Ekman transport, El Niño Southern Oscillation, Humboldt Current krill, Pacific Decadal Oscillation.

Introduction

Euphausiids are one of the main mesozooplankton and micronekton groups of coastal communities. Although they are globally distributed, they are particularly important in terms of abundance and biomass in cold and temperate systems. In eastern boundary upwelling systems (EBUS), high primary productivity is promoted in response to the advection of cold and nutrient-rich subsurface

waters into the photic layer (Huyer, 1983). This process, known as coastal upwelling, enhances the growth of zooplankton communities (Peterson *et al.*, 1988; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2016), being the euphausiids one of the dominant groups. In the Humboldt Upwelling System (HUS), euphausiids are a keystone species because of their high contribution to the total zooplankton biomass (González *et al.*, 2000; Ballón *et al.*, 2011), their feeding on phytoplankton, microzooplankton, and particulate matter, and because

of their role as prey for larger organisms of different trophic levels, such as whales, birds, and many commercial fishes (Antezana, 2010). Therefore, fluctuations of krill abundances can affect ecosystem functioning by altering trophic pathways in coastal ecosystems (Sydeman *et al.*, 2006; Ruzicka *et al.*, 2012).

As many pelagic crustaceans, euphausiids have a multi-stage life cycle that includes an egg, several larval stages, a juvenile, and the reproductive adult. Life stages are susceptible not only to environmental variability (Roberston and Bjorkstedt, 2020), but also to physical transport mechanisms (e.g. coastal and oceanic currents) conditioning their horizontal and vertical distribution in the water column (Pineda and Reynolds, 2018). Understanding the drivers of euphausiids population dynamics and distribution is challenging because of biological attributes (e.g. vertical migration), and physical processes operating at different scales (i.e. regional upwelling and climate oscillations; Lu *et al.*, 2003; Dorman *et al.*, 2011) combine, and their effects may vary ontogenetically. Upwelling intensity and duration can physically structure krill populations (Santora *et al.*, 2011) and at the same time, they affect the growth and reproduction of some krill species, by altering reproductive traits such as spawning timing, and larval development rates, among others (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2016; Roberston and Bjorkstedt, 2020).

In upwelling systems, euphausiids distributed in the upper layer benefit from primary productivity, enhancing growth and reproduction, but at the same time are exposed to be advected offshore (Santora *et al.*, 2011). Observations of krill size-dependent patchiness in the California Current System (CCS) have shown that distribution depends on both physical transport and aggregation behaviour (Décima *et al.*, 2010; Lindsey and Batchelder, 2011). Smaller stages occur in patches that reflect adult aggregations, and gradually dissipate over ontogeny (Décima *et al.*, 2010). Segregation between advected larval stages and adult euphausiids has been reported in several studies in areas of intense upwelling (Mackas *et al.*, 1997; Lu *et al.*, 2003; Dorman *et al.*, 2005), since adult organisms have better swimming competence and conduct deeper diel vertical migration, which allows them to avoid their offshore advection and to be retained near shore. Other mesoscale features, particularly in areas of complex hydrography, might also control krill distribution, with higher abundances found in fronts and in mesoscale cyclonic eddies (Färber-Lorda *et al.*, 2010; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2015).

Climate fluctuations can affect krill populations directly (e.g. modifying distribution patterns or reproductive traits) or indirectly (e.g. modifying the timing of phytoplankton blooms and/or euphausiids food quality) at larger temporal scales (Orlova *et al.*, 2015). In the Pacific basin, the El Niño Southern Oscillation (ENSO) is one of the most frequent low-frequency climate oscillations. In the HUS, and during its positive phase (El Niño), upwelling-favourable winds weaken, temperature anomalies are positive, the thermocline deepens, and less nutrient-rich waters reach the photic zone (Ulloa *et al.*, 2001; Escribano *et al.*, 2004). Under these conditions, euphausiids biomass significantly decreases, diminishing in ~40% their contribution to total zooplankton carbon (González *et al.*, 2000). The opposite occurs during the negative phase (La Niña), when upwelling-favourable winds intensify, leading to negative temperature anomalies and increased offshore Ekman transport (Rutllant *et al.*, 2004; Schneider *et al.*, 2017), which can promote krill growth and reproduction through boosted primary productivity, or could lead to higher advection of euphausiids life stages offshore. Reproduction traits can also be altered by environmental shifts associated with climate regimes. For example, in the CCS higher abundances of krill eggs have been found

in colder conditions associated with the negative phase of the Pacific Decadal Oscillation (PDO; Feinberg and Peterson, 2003). In general, the positive phases of both ENSO and PDO are associated with negative chlorophyll anomalies in upwelling systems. Nevertheless, interannual and climate variability in sea level, sea surface temperature (SST) and productivity in the HUS is higher than in the CCS (Chavez and Messié, 2009), and the response of chlorophyll-*a* and temperature to wind anomalies caused by climate fluctuations changes with latitude (Thomas *et al.*, 2009; Grados *et al.*, 2018). This could lead to different biological responses to large-scale variability with respect to what has been described in the CCS.

Most studies about krill larval stages comprise a short time scale (Vallet *et al.*, 2009; Lindsey and Batchelder, 2011), which helps understand the response of life stages to immediate environmental conditions. However, long temporal-scale studies are necessary to comprehend the forcings behind distributions patterns. In the HUS, mesoscale variability is dominated by coastal upwelling, however, the effect of upwelling on the ontogenetic distribution of krill has not been studied. Moreover, the influence of climate variability upon the distribution of krill in the HUS has not been addressed yet. Hence, the objectives of this study are (1) to describe temporal and spatial patterns in the distribution of krill life stages during austral summer in the HUS, specifically over the continental shelf off northern Chile, and (2) to determine the mesoscale and climate influences underlying those patterns.

Methods

Study area and sampling design

The study area comprises the coastal area off northern Chile (18°S–25°S 70°W–71.5°W, Figure 1). This area is characterized by a narrow continental shelf, with the shelf break located between 10 and 30 km from the coast. The coastline is oriented in the north–south direction, and the most prominent topographic attribute in the area is the Mejillones Peninsula (MP, Figure 1), which is a distinct upwelling point (Escribano *et al.*, 2000). There are no major submarine canyons. This area of the HUS presents upwelling-favourable winds that are practically constant year-long, although its magnitude varies seasonally with the position of the Pacific Gyre, being stronger during austral spring, and weaker in austral fall–winter (Blanco *et al.*, 2001; Correa-Ramirez *et al.*, 2012). Temperature also presents a seasonal pattern with coastal (<20 km from the shore) surface temperature of ~16°C during winter and ~20°C in summer (Blanco *et al.*, 2001) because of the increased summertime radiation. Upwelling is a dominant process in this area, forcing the rise of cold, hypoxic, and nutrient-rich subsurface water into the photic layer, promoting high levels of primary productivity (~10 g C m⁻² d⁻¹, Daneri *et al.*, 2000), that ultimately sustain productive pelagic fisheries (Montecino and Lange, 2009). The permanent upwelling-favourable alongshore wind stress off central–northern Chile promotes offshore Ekman transport throughout the annual cycle (Bravo *et al.*, 2016). The interaction of coastal currents with topographic features favours the formation of mesoscale eddies and upwelling filaments, enhancing the mesoscale activity in the region (Correa-Ramirez *et al.*, 2012). Surface salinity is mainly controlled by the distribution of water masses in northern Chile. The high salinity from the northernmost waters (up to ~23°S) is attributed to the Subtropical Water mass, whereas a mix of the Equatorial Subsurface Water and Subantarctic Water prevail farther south, reducing surface salinity (Silva *et al.*, 2009).

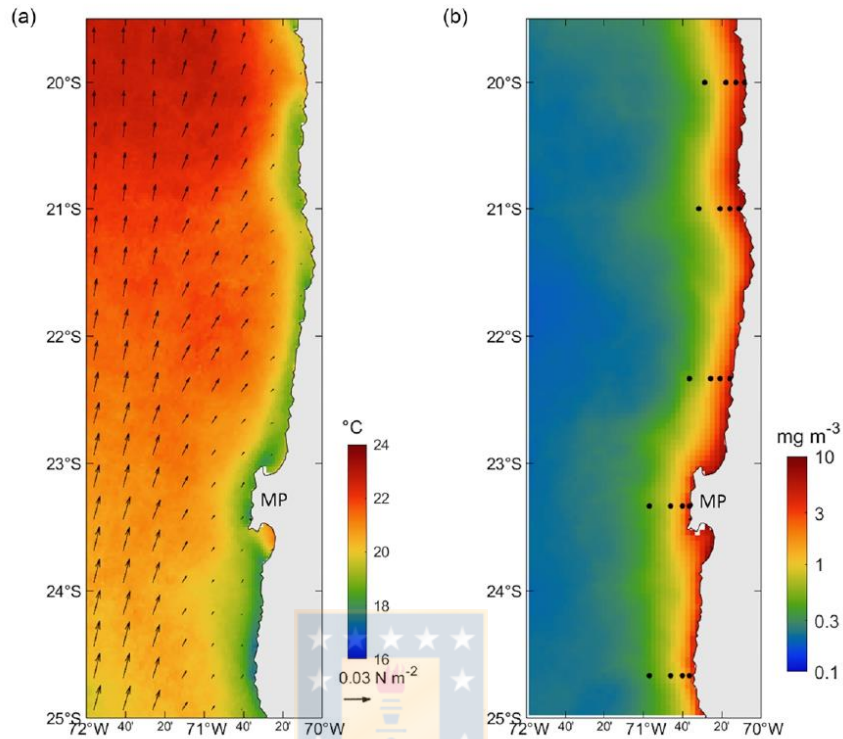


Figure 1. Mean environmental conditions in the study area of December 2010–2017, (a) SST climatology and wind stress vectors, and (b) surface chlorophyll-a climatology and the positions of the sampling stations.

Table 1. Classification of sampling stations according to five categorical factors: latitude, distance to the coast, year of sampling, and PDO, and ENSO phases.

Factor	Description	Levels	Categories
Latitude (LAT)	Latitudinal position of the sampling station (°S)	5	20, 21, 22.33, 23.33, and 24.67
Distance to the coast (DC)	Approximate distance to shore (nm) from the sampling station	4	1, 5, 10, and 20
Year	Year of sampling	8	2010 (<i>n</i> = 14), 2011 (<i>n</i> = 16), 2012 (<i>n</i> = 18), 2013 (<i>n</i> = 19), 2014 (<i>n</i> = 12), 2015 (<i>n</i> = 17), 2016 (<i>n</i> = 20), and 2017 (<i>n</i> = 12)
PDO	PDO phase of the month of sampling	2	Positive and negative
ENSO	ENSO phase of the month of sampling	3	Positive (El Niño), neutral, and negative (La Niña)

Oceanographic campaigns were conducted on each December (late austral spring) from 2010 to 2017 by the Chilean Instituto de Fomento Pesquero (IFOP, RECLAN cruises), and sampling was carried out along five zonal transects with four stations each, positioned at 1, 5, 10, and 20 nm from the coast (Figure 1). Because of modifications in the sampling design or technical issues, some stations were not sampled during some cruises. Therefore, the final number of stations (and samples) was 128 (Table 1).

Environmental characterization

Temperature, salinity, conductivity, dissolved oxygen (DO), and fluorescence-derived chlorophyll-a data were collected at each station using a SeaBird 911 CTD-O. Considering that the biological sampling was integrated in the upper 100 m of the water column, the mean temperature, salinity, chlorophyll-a, and DO of the upper 100 m were calculated, obtaining one mean value for each variable at each station. Vertical sections (300 m depth) of the first

20 nm from the coast were produced in order to visualize the thermal structure of the water column, and to compare it among latitude and contrasting years. Due to technical issues, CTD-derived chlorophyll-*a* data are not available for 2015. Bottom depth was recorded at each sampling station using a SIMRAD ER-60 (2011, 2012, 2013, and 2014) and EK-60 (2010, 2015, 2016, and 2017) echosounder.

Moderate resolution satellite images were downloaded in order to obtain daily indices for the date of each biological sample. Daily SST from MODIS-Aqua ($0.025^\circ \times 0.025^\circ$ resolution) (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>), chlorophyll-*a* (4×4 km resolution) from the merged Copernicus Global Ocean Colour products (<https://resources.marine.copernicus.eu/>), and winds obtained from the CMEMS IFREMER CERSAT multi-sensor blended wind field ($0.25^\circ \times 0.25^\circ$ resolution; <https://resources.marine.copernicus.eu/>) were analysed. Satellite winds were used to compute 5-day along-shore average wind stress prior to each sampling date (from now on “v-stress”), at each sampling position. Annual climatologies (2010–2017) of SST with alongshore wind stress, and satellite chlorophyll-*a* were computed to characterize the study area. Monthly data (2010–2017) of SST, SST anomaly, chlorophyll-*a*, and along-shore wind stress were calculated to evaluate their temporal variability.

The NOAA’s NCEI PDO index, which is based on a regression between reconstructed SSTs and the Mantua PDO index (<https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/>), and the Multivariate Enso Index (MEI), which is constructed using sea level pressure, SST, surface zonal and meridional winds, and longwave radiation (<https://psl.noaa.gov/enso/mei/>), were obtained to evaluate the effect of the PDO and ENSO phase, and the temporal fluctuations of both oscillations.

Biological data acquisition and analysis

At each station, night zooplankton samples were obtained from oblique tows from a depth of 100 m to the surface, using a double-framed 60 cm mouth diameter Bongo net with 300 μm mesh, equipped with a calibrated T.S.K. mechanical flowmeter. Samples were fixed onboard with 5% formaldehyde buffered with borax. Euphausiid eggs, larvae (naupliar, calyptopis, and furcilia stages), juveniles and adults were sorted and counted in the laboratory. Juveniles and adults were analysed together, given that their behaviour and ecological role is similar (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2013; Dorman *et al.*, 2015). Considering the short development time between eggs and naupliar stages (~ 2 d) of the most abundant species of the HUS, *Euphausia mucronata*, (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2017), and the time scale of the mesoscale physical processes considered for study (i.e. upwelling), it is plausible to conclude that these stages are subject to the same processes. Hence, krill eggs and naupliar stages were also pooled together for further analyses.

Samples were classified using five categorical factors: latitude, distance to shore, year of sampling, and PDO, and ENSO phase for the month of sampling (Table 1). These were selected taking in consideration the main sources of variation described for krill in previous studies (Santora *et al.*, 2011; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2012; Cimino *et al.*, 2020, among others).

After evaluation of several transformations, datasets did not comply with normality and homoscedasticity assumptions, so non-parametric analyses of $\log(X + 1)$ data were conducted, and the median was used to describe central tendency. Distribution maps for each life stage containing median standardized abundances (individuals 1000 m^{-3}) over time were produced to describe spatial

variability, using Surfer 16 software. Median abundances among years and climate phases were also plotted. Spatial autocorrelation was tested separately for each life stage and year dataset using the Moran/*I* test. Spatial dependence was statistically significant in 2010 for calyptopis and furcilia (Moran’s $I = 0.15$, $p = 0.02$ and Moran’s $I = 0.47$, $p < 0.01$, respectively), in 2012 for furcilia (Moran’s $I = 0.13$, $p = 0.05$), in 2013 for eggs/nauplii (Moran’s $I = 0.2$, $p = 0.03$), and in 2016 for furcilia and juveniles/adults (Moran’s $I = 0.15$, $p = 0.04$ and Moran’s $I = 0.16$, $p = 0.02$, respectively). To correct spatial autocorrelation in the indicated datasets, Generalized Least Squares (GLS) models with different correlation functions (linear, exponential, Gaussian, and spherical) were applied. The selection of the best model was based on the Akaike’s information criterion and visually by plotting the residuals and the semivariogram of the fitted model. Next, the fitted values of the best model were retrieved and used in consequent analysis. These analyses were performed with the “ape” (Paradis and Schliep, 2019) and “nlme” (Pinheiro *et al.*, 2021) R packages.

Non-parametric permutational analysis of variance (PERMANOVAs, 9999 permutations, Bray-Curtis similarity matrix) were performed to determine the effects of latitude, distance to the coast, year, PDO and ENSO phase, on life stages abundances, while univariate analysis of variance (Kruskal-Wallis) were performed to evaluate the effect of the same factors on environmental variables. The effect of ENSO on chlorophyll-*a* was not evaluated given that these data were not available for 2015, which was the only El Niño year. Also, because PDO and MEI index were highly correlated ($\rho = 0.66$, $p < 0.001$), PERMANOVAs were performed only with the PDO factor. To examine the multivariate relationships between the abundances per life stage and environmental gradients, removing the effect of spatial autocorrelation, we performed a Partial Canonical Correspondence Analysis (partial-CCA) on the original datasets. This method relates the response variables to linear combinations of the explanatory variables ordinated in a Euclidean space, without assuming directionality, and resulting in a low-dimensional representation of unimodal relationships. The partial-CCA extracts the effect of latitude and longitude, and the direction of the vectors in the final orthogonal projections indicate the correlation between variables. The environmental matrix was composed of 6 independent environmental variables: mean water temperature, salinity, CTD-derived chlorophyll-*a*, DO (all from the first 100 m), 5-day along-shore wind stress before the sampling date, and bottom depth, all of them calculated for each station. Collinearity among environmental variables was discarded by calculating their variance inflation factors, which were < 10 in each variable. The significance of the partial-CCA model, its axes, and the marginal effects of terms were examined using permutation tests of the residuals under the reduced model (9999 permutations). These analyses were performed with the “vegan” R package (Oksanen *et al.*, 2020). Spearman rank correlations were computed to establish relationships among environmental variables and life stages abundances and to confirm CCA associations.

Results

Spatio-temporal variability of environmental conditions

The climatological pattern of SST during December shows a marked latitudinal gradient with higher temperature north of 21°S and decreasing values to the south. This pattern is evidenced outside the coastal band of about 50 km, within which temperature is

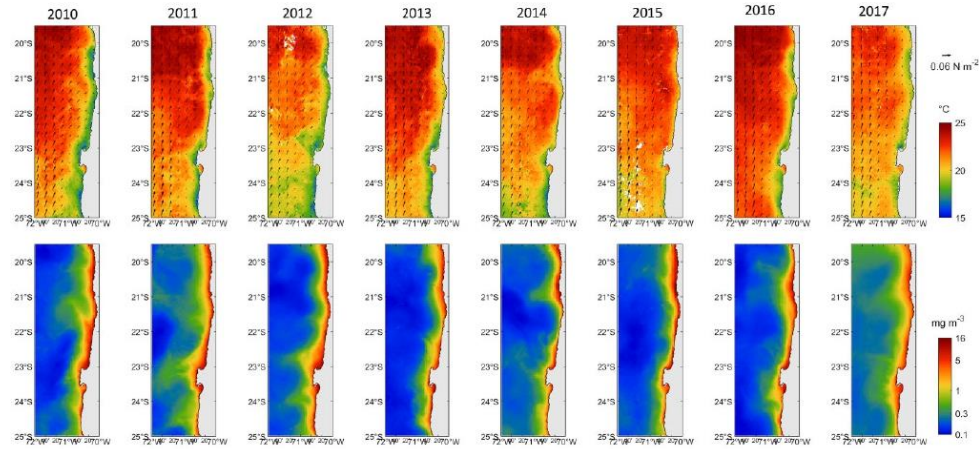


Figure 2. Mean environmental conditions in the study area of each December from 2010 to 2017, showing SST and wind stress vectors (upper panels), and surface chlorophyll-a (lower panels).

lower ($\sim 19.5^{\circ}\text{C}$ in the first 30 km), because of wind-induced coastal upwelling (Figure 1a). Farther offshore the SST reaches $\sim 21^{\circ}\text{C}$. This longitudinal gradient was also clear in the temperature data from CTD casts, with significantly colder water in the nearshore stations ($14.3 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$ at 1 nm), and warmer water in offshore stations ($17.1 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$ at 20 nm; $H = 63.17$, $p < 0.001$). At an interannual scale, SST variability was high, suggesting the effect of regional influences. Both climatological maps (Figure 2) and time series of SST (Figure 3a) showed a period dominated by negative temperature anomalies from 2010 to 2014, except for the positive anomaly of December 2013. Then, positive temperature anomalies predominated from 2015 to late 2017. When comparing SST climatologies, 2010 was the coldest year ($20 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$) and presented a wide coastal band with temperature $\sim 18^{\circ}\text{C}$. This band became narrower during 2011 and 2012, while outside the coastal area, temperature rose. In 2013 ($21.4 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$) temperature increased and reached values of $\sim 24^{\circ}\text{C}$ in the northern area. SST decreased again in 2014 with a temperature of $\sim 17^{\circ}\text{C}$ south of 24°S , and $\sim 16^{\circ}\text{C}$ in the coastal band. 2015 and 2016 showed positive anomalies, with an average temperature of $21.1 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ and $21.7 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$, respectively. In 2015, the warming reached the coastal area, while in 2016 the coastal band remained cold (Figure 2). Temperature decreased again in 2017 and anomalies were negative (Figures 2 and 3a). This temporal pattern corresponded well with the negative PDO and MEI values of 2010–2014 that shifted from negative to positive in 2015, with a strong El Niño event. SST during this cold period from 2010 to 2014 was $18.9 \pm 2.6^{\circ}\text{C}$, while the 2015–2016 period had a mean of $19.8 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$, matching the positive PDO and MEI indices during those years (Figure 3b). During late 2016, climate indices dropped to neutral and negative values, and monthly SST anomalies shifted to negative in the last months of 2017. Interannual differences ($H = 15.67$, $p = 0.03$), as well as differences between ENSO phases ($H = 13.28$, $p = 0.001$), were found when analysing the mean water temperature of the water column, with significantly

higher temperature during El Niño ($16.6 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$), than La Niña ($15.1 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$; Table 2).

The December climatology of wind stress vectors showed the predominance of southwest upwelling-favourable winds, with positive wind stress values along the entire study area (Figure 1a). Interannually, the lowest wind stress was found during December 2010, and the highest in December 2015 (0.014 ± 0.007 and $0.026 \pm 0.018 \text{ N m}^{-2}$, respectively; Figure 2), proving that the warming of 2015 was not caused by a weakening of local winds. When comparing along-shore wind stress calculated for each sampling station, in the cross-shore and meridional directions, the stress was significantly lower nearshore ($H = 29.09$, $p < 0.001$) and stronger on the southern region ($H = 22.1$, $p < 0.001$), suggesting a more intense upwelling south of 23°S (Figure 1a). This pattern agrees with the wider band of low temperature at those latitudes. Wind stress values were also lower during El Niño than during La Niña ($H = 6.9$, $p = 0.03$). Additionally, time series of along-shore wind stress of the coastal area ($\sim 40 \text{ km}$) showed the dominance of the seasonal cycle, with the lowest values in August (austral winter) ($0.01 \pm 0.011 \text{ N m}^{-2}$) and the highest in March (austral autumn; $0.017 \pm 0.008 \text{ N m}^{-2}$). Interannual fluctuations were also evident in both the monthly time series (Figure 3c) and in the meridional wind stress at the sampling stations ($H = 18$, $p = 0.01$; Table 2).

Satellite surface chlorophyll-a also showed a marked cross-shore gradient with mean values up to 10 mg m^{-3} in a nearshore band of $\sim 10 \text{ km}$ that gradually decreased to $< 1 \text{ mg m}^{-3}$ around the 20 nm and in the offshore area (Figure 1b). Interannual chlorophyll-a maps (for December) suggest high mesoscale activity observed as upwelling filaments that extend into the oceanic zone (Figure 2), which were more intense in colder years (2010, 2011, 2014, and 2017) and weaker in warmer years (2013, 2015, and 2016). Upwelling filaments mainly originated near the MP at 23°S , and at 21°S , where the coastline orientation changes. Chlorophyll-a from CTD casts was significantly higher in the station closer to the

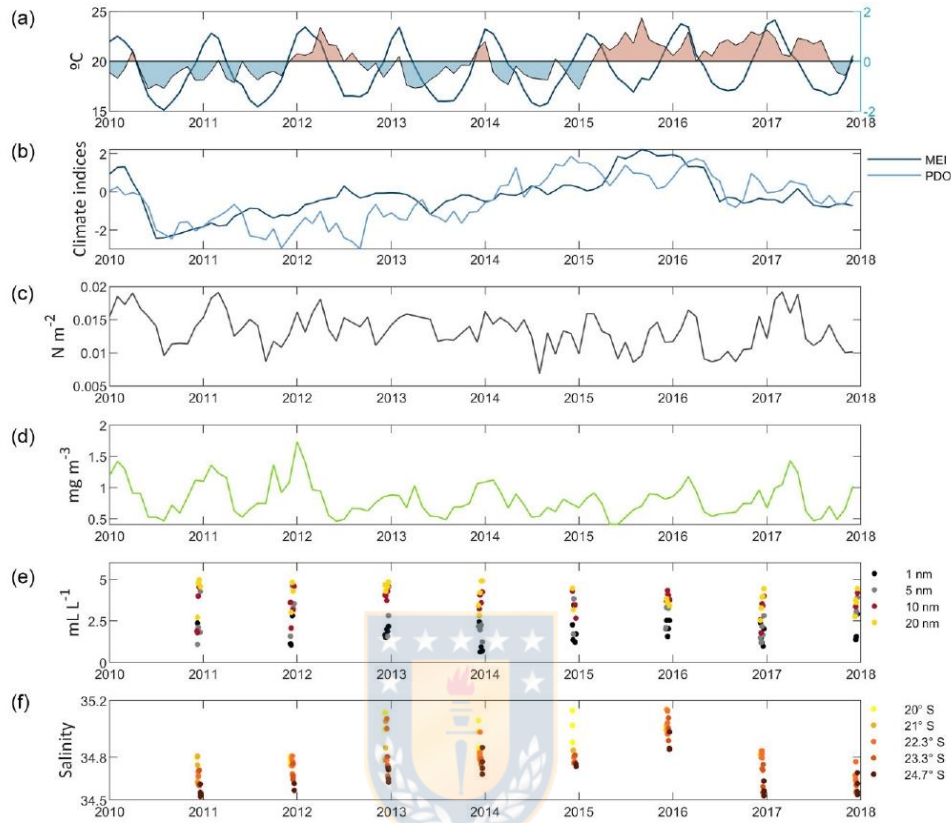


Figure 3. Time series of (a) mean SST and its anomaly, (b) MEI and PDO indices, (c) coastal along-shore wind stress, (d) mean surface chlorophyll-a, (e) mean DO concentration in the sampling stations group by distance to the coast, and (f) mean salinity in the sampling stations grouped by latitude.

coast ($3.8 \pm .25 \text{ mg m}^{-3}$ at 1 nm), as compared to outer stations ($0.6 \pm 0.6 \text{ mg m}^{-3}$ at 20 nm; $H = 44.25$, $p < 0.001$). Time series of monthly mean satellite chlorophyll-a showed a dominant seasonal cycle, with peaks during austral spring and summer months, and minimum in winter (Figure 3d). Interannual variability was evident in both satellite and CTD derived chlorophyll-a, with significantly higher chlorophyll-a concentration ($H = 44.25$, $p < 0.001$ for water column chlorophyll-a) in 2010–2014 than in 2015–2017 (Figure 3d). There was no evident effect of ENSO or PDO over chlorophyll-a concentrations (Table 2).

Coastal upwelling was also reflected in the DO concentrations of the water column, as the highest source of variance was found in the cross-shore gradient. At 1 nm from the coast, DO in the upper 100 m was $1.9 \pm 0.7 \text{ mg m}^{-3}$, increasing to $2.7 \pm 1 \text{ mg m}^{-3}$ at 5 nm, $3.6 \pm 0.8 \text{ mg m}^{-3}$ at 10 nm, and $4 \pm 0.7 \text{ mg m}^{-3}$ at 20 nm stations (Figure 3e), existing high and significant variability from coastal to offshore stations ($H = 62.47$, $p < 0.001$). DO showed a latitudinal gradient with lower oxygen concentration in the

northern stations ($2.7 \pm 1.1 \text{ mg m}^{-3}$ at 20° S vs. $3.4 \pm 1.2 \text{ mg m}^{-3}$ at 24.7° S; $H = 12.66$, $p = 0.01$). No significant differences among years were detected, although 2016 was the year with the lowest concentrations ($2.5 \pm 1.1 \text{ mg m}^{-3}$) and 2012 the year with the highest ($3.4 \pm 1.3 \text{ mg m}^{-3}$). No clear effect of climatic oscillations on DO levels was found (Table 2).

Salinity had high variability related to several factors. PDO and ENSO had significant effects on the salinity of the water column, with higher values during the warm phase of both oscillations ($H = 18.74$, $p < 0.001$ and $H = 57.25$, $p < 0.001$, respectively). Salinity also showed strong and significant interannual fluctuations ($H = 65.51$, $p < 0.001$), with values gradually ascending from 2010 to 2015 when it peaked during the El Niño event (35 ± 0.09). Salinity dropped again being minimum in 2017 (34.63 ± 0.07). Spatially, salinity showed a strong and significant latitudinal gradient ($H = 41.94$, $p < 0.001$; Table 2), decreasing from north to south, with a mean of 34.9 ± 0.12 at 20° S and 34.67 ± 0.12 at 24.7° S (Figure 3f).

Table 2. Kruskal–Wallis comparisons of environmental variables among the categorical factors.

Factor		Temp	Salinity	DO	Chl-a	V-stress
LAT	H (chi2):	7.37	41.94	12.66	8.94	22.1
	p	0.11	< 0.001	0.01	0.06	< 0.001
DC	H (chi2):	63.17	3.4	62.47	44.25	29.09
	p	< 0.001	0.33	< 0.001	< 0.001	< 0.001
YEAR	H (chi2):	15.67	65.51	8.18	27.28	18
	p	0.03	< 0.001	0.32	< 0.001	0.01
PDO	H (chi2):	3.34	18.74	3.14	1.08	0.65
	p	0.07	< 0.001	0.08	0.29	0.42
ENSO	H (chi2):	13.28	57.25	1.8	No test	6.9
	p	0.001	< 0.001	0.41		0.03

The cross-shelf temperature sections showed a warming of the first ~40 m of the water column due to solar radiation, reaching up to ~20°C in the first 10 m. Then, temperature strongly drops with the 14°C isotherm located between 20 and 50 m in 2010, and rising near the coast because of coastal upwelling (Figure 4). When comparing December 2010, a year with negative temperature anomalies, PDO index, and MEI index, with December 2015, a year with positive indices and a strong El Niño event (Figure 3), contrasting conditions were observed. In 2015, the upper warm layer got thicker, all isotherms deepened, and the temperature of the whole water column rose. The temperature increase was greater from 22.3° to the north, where the first 300 m increased by ~2°C (Figure 4a and f). The thermal structure also presented latitudinal variability mainly associated with bathymetry. At 20° and 21°S the continental shelf is wider and the upper layer of 20°C was narrower. At 21°S the shelf extends beyond the first 20 nm (Figures 4 and 5) and the 12°C isotherm disappears. At latitudes 22.3°, 23.3°, and 24.7°S the narrow continental shelf allows isotherms to rise near the coast, resulting in lower surface temperatures within the first 10 km from the coast.

Spatio-temporal variability in ontogenetic distribution and abundance

Euphausiids were present in all samples along the coast off northern Chile, during the 8 years of sampling. The ontogenetic composition of the nearshore euphausiid community was characterized by a high abundance of juveniles and adults (median of 3559 ind 10³ m⁻³), whereas eggs and nauplius were the group with the lowest abundances, with a median of 323 ind 10³ m⁻³. This group was also the one with the lowest representation, being present in 64.8% of the samples, whereas the following stages, calyptopis, furcilia, and juveniles/adults were present in 75, 88.3, and 99.2% of the samples, respectively.

Distance to the coast was the factor with the highest impact on the distribution of life stages, since all groups' abundances were significantly influenced by this factor (Table 3). The highest abundances of eggs and naupliar stages (>400 ind 10³ m⁻³) were found in the stations at 10 and 20 nm, and the lowest abundances at the 1 nm station (0 median ind 10³ m⁻³), evidencing a pattern of higher abundances at higher distances (Pseudo-F = 3.1, $p = 0.02$). The distributions of calyptopis and furcilia larvae were also significantly affected by the distance from the coast (Pseudo-F = 17.4, $p < 0.01$) and Pseudo-F = 5.9, $p < 0.01$, respectively),

presenting lower median abundances in the stations closest to the coast (0 and 303 ind 10³ m⁻³ at 1 nm station, respectively), compared to the outermost station (1081 and 2357 ind 10³ m⁻³ at 20 nm station, respectively). Juveniles/adults' abundances were significantly higher in the 5 nm stations (~4700 ind 10³ m⁻³), and decreased both inshore and offshore (~2000 ind 10³ m⁻³ at 1 nm and ~3400 ind 10³ m⁻³ at 20 nm; Pseudo-F = 3, $p = 0.02$). There were no latitudinal differences in any group, although calyptopis showed higher abundances in the northernmost stations (20° and 21°S), and furcilia and juveniles/adults presented higher abundances to the south (e.g. 1425 ind 10³ m⁻³ at 20°S and 5322 ind 10³ m⁻³ at 24.7°S in the case of juveniles/adults; Figure 5, Table 3).

The temporal variation of eggs and nauplii abundances showed large interannual differences (Pseudo-F = 3.6, $p < 0.01$) and abrupt fluctuations between consequent years, with median abundances >400 ind 10³ m⁻³ from 2010 to 2012, <100 ind 10³ m⁻³ from 2014 to 2016, and ~300 ind 10³ m⁻³ in 2017. Calyptopis abundances tended to decrease in time, and fluctuated between an annual median of 206 and 1382 ind 10³ m⁻³, with the highest abundance in 2011 and the lowest in 2014 and 2016, although no significant differences were found. Furcilia larvae showed significant interannual fluctuations (Pseudo-F = 2, $p = 0.04$), and fluctuated between a maximum of 2114 ind 10³ m⁻³ in 2010 and a minimum of 719 ind 10³ m⁻³ in 2015. Juveniles and adults also showed a tendency to decrease in time (Pseudo-F = 2.4, $p = 0.02$), with the highest median abundance in 2010 (7515 ind 10³ m⁻³), that progressively decreased to the minimum value in 2015 (1033 ind 10³ m⁻³), and increasing again in 2016 and 2017 (Figure 6, Table 3).

The effect of climate oscillations over ontogenetic distribution and abundance

Life stages of krill showed similar responses to climatic phases identified during the study period, with higher abundances in the negative (cold) phases. Eggs had higher median abundances during La Niña (462 ind 10³ m⁻³) and the neutral phase (379 ind 10³ m⁻³) of ENSO, while 0 median ind 10³ m⁻³ were found during El Niño. Significantly higher abundances (Pseudo-F = 12.9, $p < 0.01$) were also found during the negative phase of PDO (536 ind 10³ m⁻³ vs. 0 median ind 10³ m⁻³ during the positive PDO phase). Calyptopis and furcilia larvae also showed higher abundances during La Niña and the neutral phase of ENSO, than during El Niño, and in the negative phase of PDO than in the positive phase, although these differences were not statistically significant. Juveniles and adults were

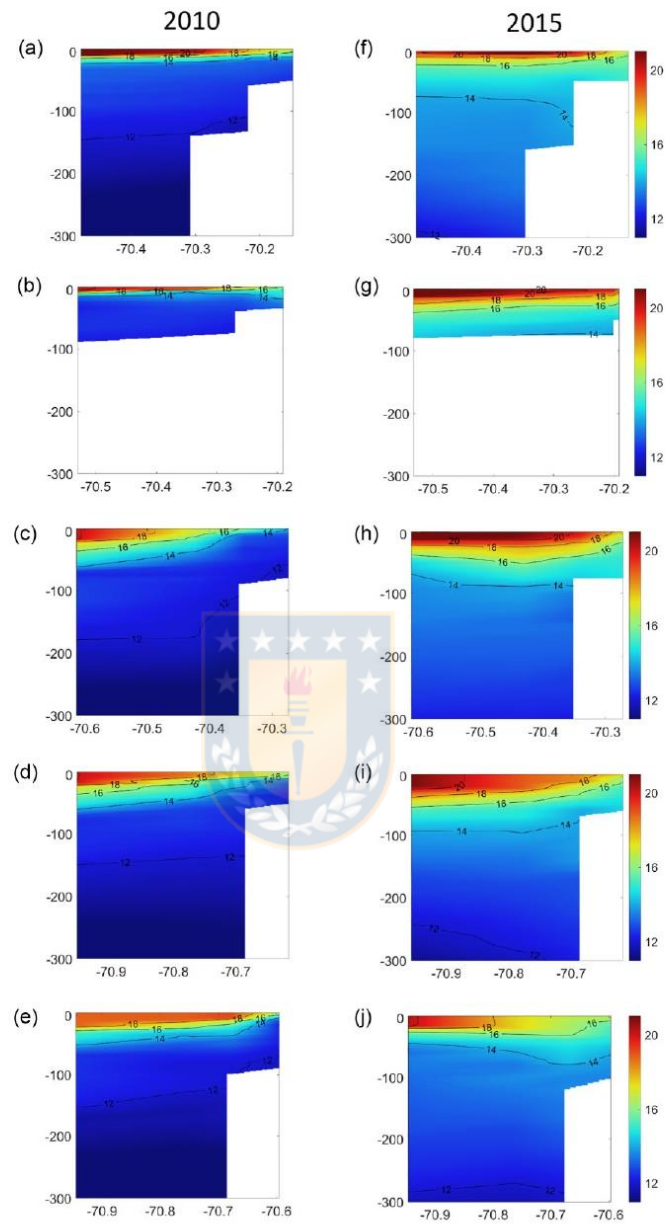


Figure 4. Cross-shore vertical sections of temperature ($^{\circ}\text{C}$) of the first 20 nm from the coast, at 20° , 21° , 22.3° , 23.3° , and 24.7°S , during 2010 (a, b, c, d, and e) and 2015 (f, g, h, j, and k).

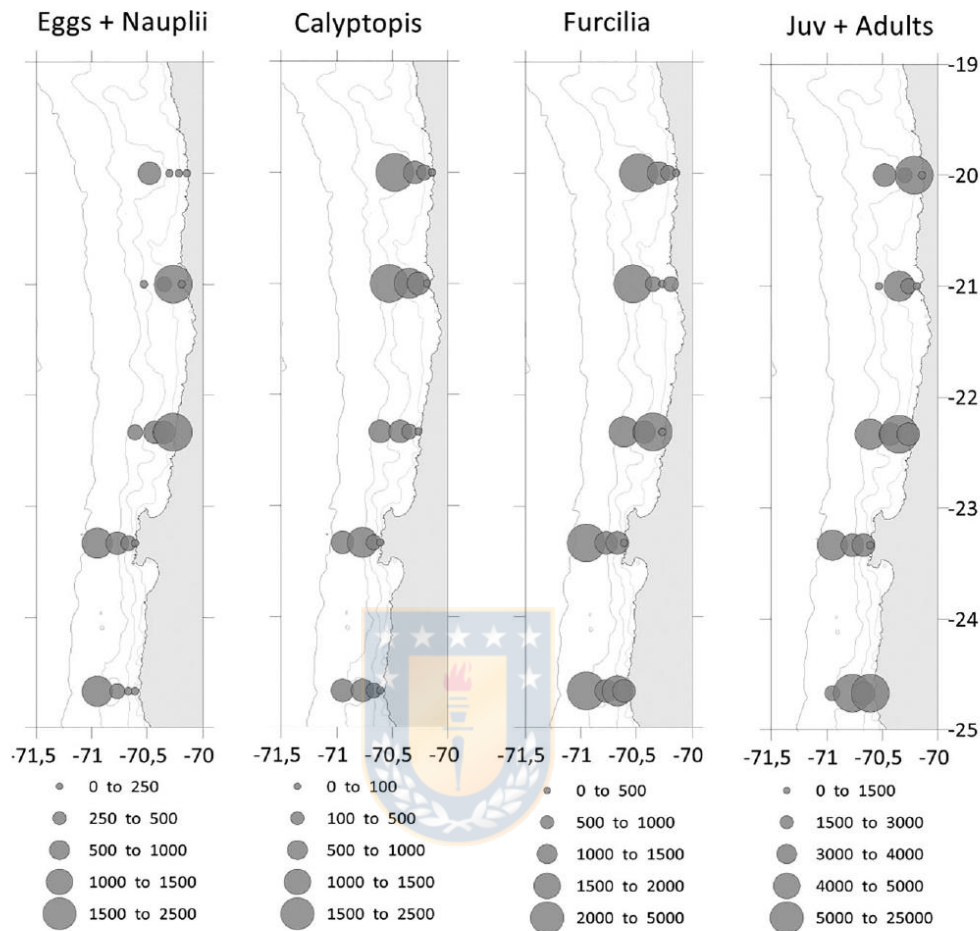


Figure 5. Distribution maps of median abundances (individuals 1000 m^{-3}) of euphausiids life stages during December of 2010–2017. Map shows 200, 1000, 2000, and 4000 m isobaths.

significantly more abundant during the negative phase ($3889\text{ ind }10^3\text{ m}^{-3}$) than during the warm phase ($1525\text{ ind }10^3\text{ m}^{-3}$) of the PDO (Pseudo-F = 5.4, $p = 0.02$). Regarding ENSO phases, juveniles and adults showed the same pattern as larvae and eggs, with lower abundances during El Niño than during La Niña (Figure 7, Table 3).

Environmental determinants of life stages fluctuations

In the partial-CCA model, the environmental variation significantly explained 22% of the total variance of the life stages abundances ($F = 4.21$, $p = 0.001$). Of this percentage, 81.5% was significantly represented in the first axis (Pseudo-F = 21.39, $p < 0.001$; Table 4), which mainly depicts the cross-shore variability in temperature and DO, as well as the depth of the water column, which

increases away from the coast. This axis was positively associated with the abundances of eggs/nauplii, calyptopis, and furcilia larvae, DO, temperature, chlorophyll-a, and depth, and negatively to salinity and alongshore wind stress. The opposite pattern was found for juveniles and adults. Of the environmental variables DO contributed significantly to the explained variance (Pseudo-F = 7.64, $p < 0.001$). The second axis (13.4% of the constrained variance) mainly associated the abundances of eggs and naupliar stage with chlorophyll-a, although the explained variance was not significant (Figure 8, Table 4).

Most of these associations were corroborated by Spearman correlations performed among environmental variables and abundances. Eggs and naupliar stages were positively related to DO ($\rho = 0.34$, $p < 0.001$). Furcilia and calyptopis stages were significantly and positively correlated to depth ($\rho = 0.4$,

Table 3. Summary of PERMANOVA results for the analysis of differences in the abundances among the categorical factors. Df: degrees of freedom, SS: sum of squares, and MC: Monte Carlo-simulated p .

	df	SS	Pseudo-F	p (MC)
<i>Eggs + Nauplii</i>				
PDO	1	21671.0	21.8	< 0.001
YEAR	7	24414.0	3.6	0.001
DC	3	8846.7	3.1	0.022
LAT	4	5429.2	1.4	0.211
DCxLAT	12	6806.6	0.6	0.880
Residual	101	96818.0		
<i>Calyptopsis</i>				
PDO	1	2146.5	2.0	0.148
YEAR	7	6386.8	1.2	0.299
DC	3	39858.0	17.4	< 0.001
LAT	4	2123.9	0.7	0.629
DCxLAT	12	8519.9	0.9	0.521
Residual	101	77128.0		
<i>Furcilia</i>				
PDO	1	566.2	1.4	0.232
YEAR	7	4439.5	2.0	0.041
DC	3	5684.5	5.9	< 0.001
LAT	4	1272.4	1.0	0.434
DCxLAT	12	6330.0	1.6	0.059
Residual	101	32584.0		
<i>Juv + Adults</i>				
PDO	1	1985.2	9.0	0.002
YEAR	7	3290.1	2.4	0.016
DC	3	1751.0	3.0	0.025
LAT	4	1463.3	1.9	0.103
DCxLAT	12	2702.0	1.2	0.300
Residual	101	19379.0		

$p < 0.01$ and $\rho = 0.37$, $p < 0.001$ respectively), water temperature ($\rho = 0.28$, $p < 0.01$ and $\rho = 0.42$, $p < 0.001$ respectively), DO ($\rho = 0.4$, $p < 0.001$ and $\rho = 0.53$, $p < 0.001$ respectively), and alongshore wind stress ($\rho = 0.33$, $p < 0.01$ and $\rho = 0.28$, $p < 0.01$ respectively). This means that at greater depth, temperature, oxygen concentrations, and wind stress, which are all characteristics of offshore waters, their abundances proved to be higher. Calyptopsis and furcilia larvae were also negatively correlated to the mean chlorophyll- a of the water column ($\rho = -0.32$, $p < 0.001$ and $\rho = -0.23$, $p < 0.01$), respectively), confirming their association with offshore waters. Furcilia larvae were negatively related to salinity ($\rho = -0.23$, $p < 0.01$). As for juveniles and adults, these were negatively related to salinity ($\rho = -0.31$, $p < 0.001$) and positively to along-shore wind stress ($\rho = 0.2$, $p < 0.05$).

Discussion

Coastal upwelling is the main feature controlling intra-annual and seasonal hydrographic variability in northern Chile, while regional climate oscillations exert considerable variability at an interannual scale (García-Reyes et al., 2015). The narrow continental shelf and the permanent upwelling-favourable winds maintain coastal upwelling within the first 30–50 km from shore, which results in sharp cross-shore gradients in oceanographic features. In addition, the distribution of water masses creates a latitudinal gradient with lower

temperature and salinity, and higher oxygen concentration to the south (Silva et al., 2009). Climate events, such as the El Niño event of 2015–2016, altered the hydrographic conditions and mesoscale activity off northern Chile. Krill life stages responded differently to upwelling and climate variability, indicating that both sources of variability can structure euphausiid populations over the continental shelf off northern Chile.

In the South Pacific, ENSO dominates low-frequency dynamics in upwelling (Di Lorenzo et al., 2013). During an El Niño event, the thermocline deepens, surface nutrient enrichment is reduced, zooplankton community structure is modified, and euphausiids biomass diminishes (González et al., 2000). Interannual and decadal fluctuations in krill populations associated to both ENSO and PDO cycles in the CCS have proved that species respond differently whether they are cold- or warm-water species (Brinton and Townsend, 2003). In this study, all stages had their minimum or near minimum abundances during December 2015, when a warm ENSO (El Niño event) and positive PDO phases occurred. Since most of the species inhabiting the nearshore area of the HUS are related to cold upwelling conditions (Riquelme-Bugueño et al., 2012), these observations were coherent with the well-known pattern of diminished cold-water species abundances during warm climate events, which could be attributed to reduced primary productivity and positive temperature anomalies (Brinton and Townsend, 2003; Lavaniegos and Ambriz-Arreola, 2012; Cimino et al., 2020).

The earlier stages, eggs, and nauplii, had high interannual variability associated with climate oscillations, since both PDO and ENSO indices affected their abundances. The highest records were observed from 2010 to 2013, a period dominated by negative temperature anomalies and negative climate indices. PDO and MEI indices shifted from negative to positive in mid-2014, and abundances of eggs and naupliar stages substantially dropped. A similar phenomenon was observed between 1996 and 2001 in the North Pacific (Feinberg and Peterson, 2003), where euphausiid egg density was significantly higher in cold years, after a PDO shift from warm to cold phase. Several hypotheses could explain these observations. First, temperature is directly related to embryo development rates (Ambriz-Arreola et al., 2015) so that at higher temperature eggs develop faster and hatch earlier, resulting in lower abundances. Second, an increase in water temperature indirectly affects egg densities by altering the common distribution of cold-water species, diminishing or displacing the reproductive adults (Brinton and Townsend, 2003; Feinberg and Peterson, 2003). Consequently, juveniles and adults also showed a decrease in their abundances. Unpublished species composition data (adults) show that the two most abundant species in the area during austral-spring are the cold-water endemic species *E. mucronata* (60% of the abundance), which is highly associated to chlorophyll- a and usually present in areas of high productivity (Riquelme-Bugueño et al., 2012), and the subtropical species *Euphausia eximia* (18% of the abundance), whose presence in the CCS is associated to positive temperature anomalies (Lavaniegos and Ambriz-Arreola, 2012) and in the HUS it dominates the krill community under warm conditions, as the spring of 2015 (Riquelme-Bugueño et al., 2020). Hence, the proposed mechanism would only apply to the cold-water fraction.

Lastly, positive temperature anomalies might have altered the timing of both phytoplankton blooms (Pinchuk et al., 2008) and krill reproduction, changing the spawning season to later than usual months. In general, chlorophyll- a peaked between December and January. Nonetheless, the peaks were delayed (between February and March) since 2015 (Figure 2d). Krill reproductive seasons

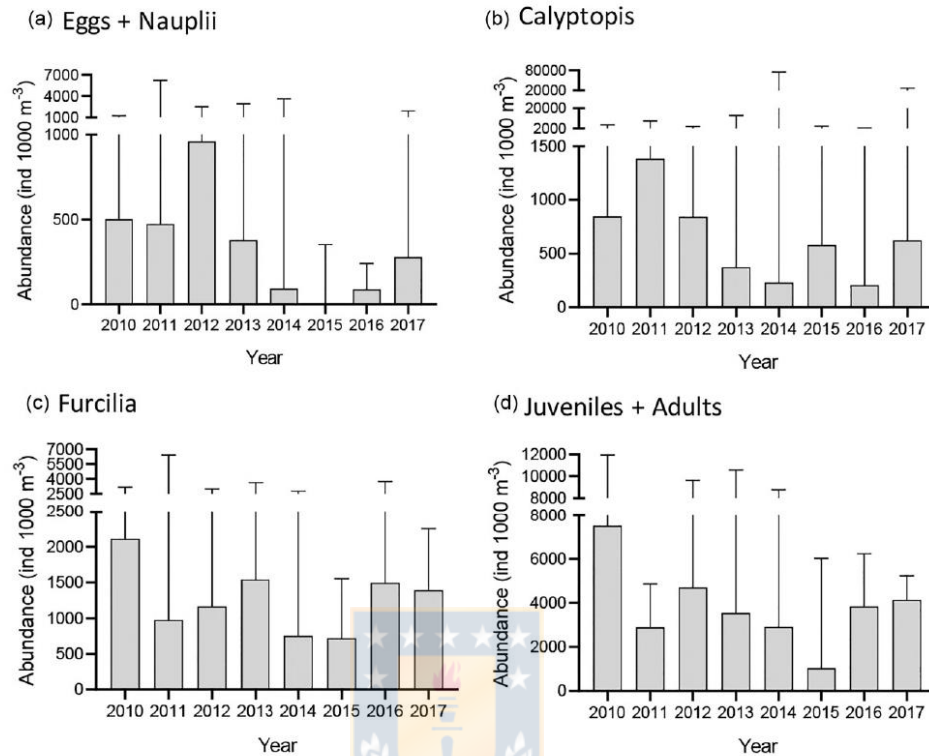


Figure 6. Annual median abundances (individuals 1000 m^{-3}) and interquartile range of (a) eggs and nauplii, (b) calyptopis, (c) furcilia, and (d) juveniles and adults.

have been temporarily linked to primary productivity (Feinberg and Peterson, 2003; Pinchuk *et al.*, 2008), and although there was no significant relationship between the abundance of eggs/nauplii and chlorophyll-*a*, the second axis of the partial-CCA showed an association. It is common that no empirical or statistical association between chlorophyll and krill eggs densities is found because of the patchiness of adults and the duration of spawning cycles (Feinberg and Peterson, 2003; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005). Eggs and nauplii also showed a positive and significant association with DO. Since eggs are passive particles, their respiration by diffusion depends directly on the oxygen concentration of the environment (Quetin and Ross, 1989). Thus, it is expected for adults to spawn in areas of greater oxygen concentration to assure survival.

Early developmental stages and larvae did not match the distribution of juveniles and adults, having higher abundances in off-shore stations, suggesting the contribution of external processes in the distribution of the earlier stages. Previous studies in the northern hemisphere have found cross-shore segregation in krill life stages, determined mostly by the habitat preference of the adult and advective transport (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005). Calyptopis and

furcilia larvae showed the most noticeable cross-shore variability in their abundances. Both calyptopis and furcilia are larval stages with limited swimming ability, meaning that their distribution is constrained to the surface Ekman layer. Instead, juveniles and adults can perform large vertical migrations (Barange, 1990; Escribano *et al.*, 2009). This exposes larval stages to being transported offshore by coastal upwelling, whereas the most advanced stages avoid advection by inhabiting deeper waters during the day (Dorman *et al.*, 2005; Décima *et al.*, 2010; Lindsey and Batchelder, 2011; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2020). Previous reports of cross-shore transport of early life stages in upwelling systems (Lu *et al.*, 2003; Dorman *et al.*, 2005) suggests that this is a common transport mechanism in highly advective systems. The wind-driven offshore transport was less evident for krill eggs and naupliar stages, probably because krill eggs are denser than seawater, allowing a fraction of them to avoid advection *via* their deeper distribution (Marschall, 1983; Ross and Quetin, 2000; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005). Then, calyptopis and furcilia larvae are the stages most susceptible to be advected, and were consequently correlated to the environmental conditions of outer stations, such as higher temperature, DO, alongshore wind stress and lower chlorophyll-*a*.

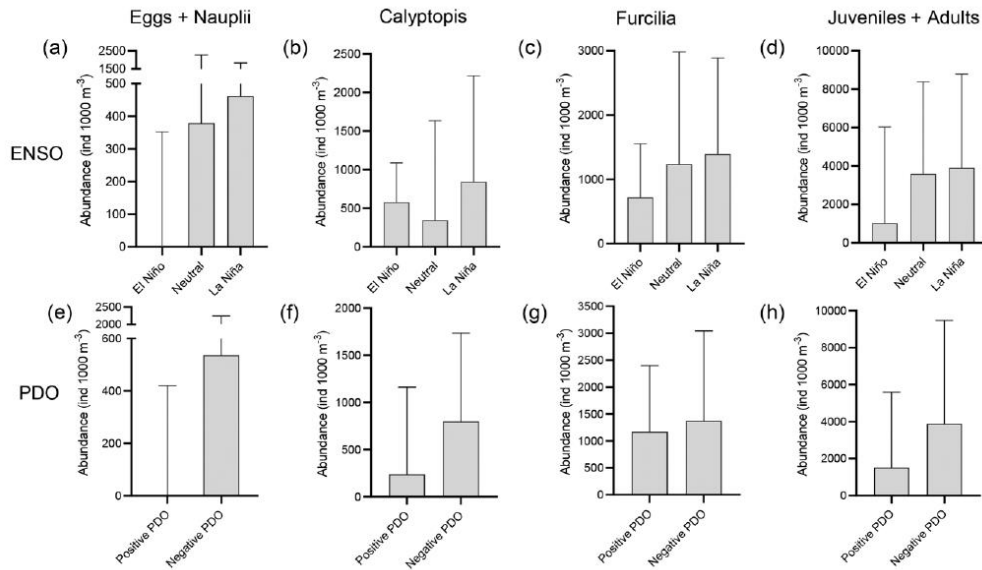


Figure 7. Median abundances (individuals 1000 m^{-3}) with interquartile range of eggs/nauplii, calyptopis, furcilia, and juveniles/adults among ENSO (a, b, c, and d) and PDO (e, f, g, and h) phases.

Several studies have shown that adult euphausiids of the HUS aggregate near upwelling centers to promote feeding and growth (Escribano *et al.*, 2000; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2012, 2015, 2016). The cross-shore distribution of juveniles/adults observed in this study, with higher abundances in the 5-nm stations, indicate that these stages tend to aggregate in the band of maximum upwelling, observed in the satellite composites as the nearshore area of low SST and high chlorophyll-a, and do not avoid this area of maximum advection as it has been described in the CCS (Santora *et al.*, 2011; Dorman *et al.*, 2015).

Juveniles and adults were affected by the PDO, with significantly higher abundances during its cold phase. The effect of climate oscillations on krill abundance is usually explained as an effect of temperature on distribution and reproduction (Feinberg and Peterson, 2003; Cimino *et al.*, 2020), however, in this study salinity was strongly related to the abundance of adults and juveniles, and both salinity and the abundances were influenced by the PDO. Salinity was also influenced by ENSO, which also had an effect on temperature. The northern HUS is strongly impacted by ENSO events and decadal oscillations that produce large temperature and salinity anomalies, and modify the distribution of water masses (Grados *et al.*, 2018). Juveniles and adults were more abundant to the south, where salinity and temperature were lower, suggesting their association to specific water masses. The most abundant species of the HUS, the endemic *E. mucronata*, has been related to the ESSW (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2016). Hence, it is highly plausible that the observed pattern mostly corresponds to this dominant krill species. When studying the distribution of *E. mucronata* in northern Chile, Escribano *et al.* (2000) also found higher abundances south of 23°S , although they did not find any direct relation to salinity.

Table 4. Summary of partial-CCA using six environmental variables, and the abundances of the life stages, showing the % of the constrained variance explained by each axis, their significance estimated with permutation tests, and the scores of the variables.

Axes	1	2	3
Eigenvalue	0.47	0.28	0.17
% of variance	82.48	13.43	4.09
Pseudo-F	21.39	3.48	0.99
p	< 0.001	0.42	1
Scores			
Eggs + nauplii	0.52	-0.33	-0.037
Calyptopis	0.40	0.09	0.204
Furcilia	0.39	0.20	-0.100
Juv + adults	-0.31	-0.01	-0.001
Temp	0.32	0.34	-0.38
Sal	-0.20	-0.34	-0.34
Oxy	0.70	0.27	-0.05
V_stress	-0.18	0.29	0.47
Depth	0.38	-0.07	-0.23
Chlo-a	0.11	-0.50	-0.15

Although this study provides previously unknown information about the distribution patterns of euphausiid life stages and their underlying mechanism in the HUS, some aspects of the study could be improved and should be considered for further studies. The reproductive strategy of euphausiids differ by species (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2005; Pinchuk *et al.*, 2008), and whereas most of the krill species of the HUS are broadcast spawners and release their eggs into the water column, others carry the eggs and spawn an advanced larvae (Brinton *et al.*, 2000). The aggregation behaviour is

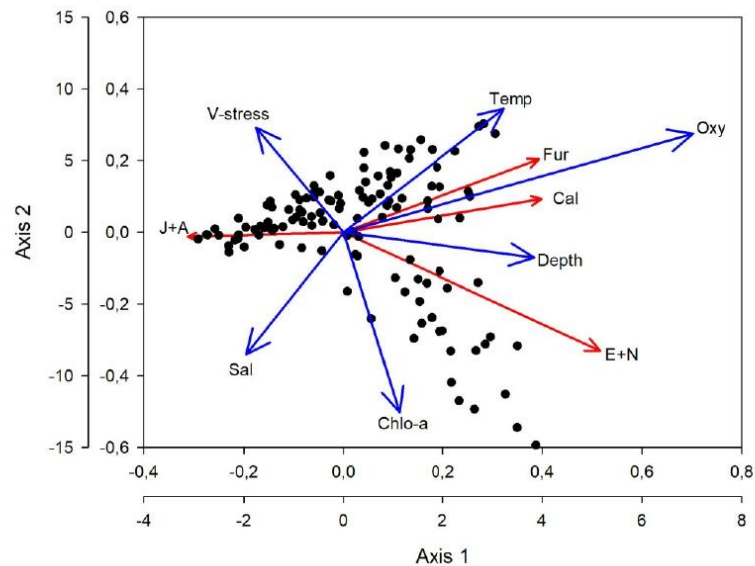


Figure 8. CCA ordination diagram, showing the relationships among environmental variables and krill life stages. Inner axes set for vectors, and outer axes for data points.

also species-specific, and even though the majority of euphausiid species form dense aggregations, others do not aggregate in such highly dense swarms. Furthermore, there is spatial variability related to habitat partitioning that incorporates variability intrinsic to the species (Cimino *et al.*, 2020). The study region is the habitat for both temperate and subtropical species (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2012, 2020), hence, the results presented here are a first approach to the group, and different patterns could appear if species composition is included. Nevertheless, this study is the first one to assess the temporal and spatial covariation of krill life stages in relation to climate oscillations and upwelling variability in the HUS, and provides a baseline regarding the distribution and transport of eggs, larvae, and adult krill. Considering the many trophic pathways in which the Humboldt Current krill is involved (Antezana, 2010), the potential ecosystem impacts linked to krill populations on predators of commercial interest (e.g. anchoveta, jack mackerel, and others) still needs to be assessed in future studies.

Funding

This work was funded by the Chilean National Agency for Research and Development (ANID) scholarship program Doctorado Nacional 2018–21180600 and by the UCO 1866 program of Universidad de Concepción (M.D.-A). This work was partially funded by and is a contribution to Project FONDECYT 1191343 granted to Dr Pamela Hidalgo, who provided the use of laboratory and materials to analyse samples. G. Saldías has been partially funded by the FONDECYT grant 1190805 and the Millennium Institute for Coastal Socio-ecology (SECOS). Additional support was provided by the Millennium Institute of Oceanography (Millennium Science Initiative Programs—ICN2019_015).

Data availability statement

The data sets used in this study are property of the Chilean Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) and are available from Dr Jaime Letelier on reasonable request.

A acknowledgements

The authors thank the Instituto de Fomento Pesquero for providing the biological samples and the CTD-O datasets used in this study, and especially to Andrés Varas for his logistical support. We appreciate the comments of two anonymous reviewers, which greatly improved the previous version of this manuscript.

References

- Ambríz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M., and Kozak, E. 2015. Reproductive biology, embryo and early larval morphology, and development rates of krill (*Euphausia lamelligera* and *Euphausia distinguenda*), endemic to the Eastern Tropical Pacific. *Sexuality and Early Development in Aquatic Organisms*, 1: 143–161.
- Antezana, T. 2010. *Euphausia mucronata*: a keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 57: 652–662.
- Ballón, M., Bertrand, A., Lebourges-Dhaussy, A., Gutiérrez, M., Ayón, P., Grados, D., and Gerlotto, F. 2011. Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. *Progress in Oceanography*, 91: 360–381.
- Barange, M. 1990. Vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela Upwelling System. *Journal of Plankton Research*, 12: 1223–1237.
- Blanco, J. L., Thomas, A. C., Carr, M.-E., and Strub, P. T. 2001. Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling

- region off northern Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106: 11451–11467.
- Bravo, L., Ramos, M., Astudillo, O., Dewitte, B., and Goubanova, K. 2016. Seasonal variability of the Ekman transport and pumping in the upwelling system off central-northern Chile (~30°S) based on a high-resolution atmospheric regional model (WRF). *Ocean Science*, 12: 1049–1065.
- Brinton, E., Ohman, M. D., Townsend, A. W., Knight, M. D., and Bridgeman, A. L. 2000. Euphausiids of the world ocean. *In* Series: World Biodiversity Database CD-ROM Series Window version 1.0. Expert Center for Taxonomic Identification, Amsterdam, Netherlands.
- Brinton, E., and Townsend, A. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 50: 2449–2472.
- Cimino, M. A., Santora, J. A., Schroeder, I., Sydeman, W. J., Jacox, M. G., Hazen, E. L., and Bograd, S. J. 2020. Essential krill species habitat resolved by seasonal upwelling and ocean circulation models within the large marine ecosystem of the California Current System. *Ecography*, 43:1–14.
- Chavez, F. P., and Messié, M. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83: 80–96. Elsevier Ltd.
- Correa-Ramirez, M. A., Hormazabal, S. E., and Morales, C. E. 2012. Spatial patterns of annual and interannual surface chlorophyll-a variability in the Peru-Chile Current System. *Progress in Oceanography*, 92–95: 8–17.
- Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., and Ulloa, O. 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series*, 197: 41–49.
- Décima, M., Ohman, M. D., and De Robertis, A. 2010. Body size dependence of euphausiid spatial patchiness. *Limnology and Oceanography*, 55: 777–788.
- Di Lorenzo, E., Combes, V., Keister, J. E., Strub, P. T., Thomas, A. C., Franks, P. J. S., Ohman, M. D. *et al.*. 2013. Synthesis of Pacific Ocean climate and ecosystem dynamics. *Oceanography*, 26: 68–81.
- Dorman, J. G., Bollens, S. M., and Slaughter, A. M. 2005. Population biology of euphausiids off northern California and effects of short time-scale wind events on *Euphausia pacifica*. *Marine Ecology Progress Series*, 288: 183–198.
- Dorman, J. G., Powell, T. M., Sydeman, W. J., and Bograd, S. J. 2011. Advection and starvation cause krill (*Euphausia pacifica*) decreases in 2005 northern California coastal populations: implications from a model study. *Geophysical Research Letters*, 38: 53617154.
- Dorman, J. G., Sydeman, W. J., García-Reyes, M., Zeno, R. A., and Santora, J. A. 2015. Modeling krill aggregations in the central-northern California Current. *Marine Ecology Progress Series*, 528: 87–99.
- Escribano, R., Marin, V., and Irribarren, C. 2000. Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Peninsula Mejillones, northern Chile: the influence of the oxygen minimum layer. *Scientia Marina*, 64: 69–77.
- Escribano, R., Daneri, G., Fariás, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., Lange, C. *et al.*. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean Coastal Upwelling System: a synthesis. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 51: 2389–2411.
- Escribano, R., Hidalgo, P., and Krautz, C. 2009. Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during march 2000. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 56: 1083–1094.
- Färber-Lorda, J., Traviña, A., and Cortés-Verdín, P. 2010. Summer distribution of euphausiids in the entrance of the Sea of Cortés in relation to hydrography. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 57: 631–641.
- Feinberg, L. R., and Peterson, W. 2003. Variability in duration and intensity of euphausiid spawning off central Oregon, 1996–2001. *Progress in Oceanography*, 57: 363–379.
- García-Reyes, M., Sydeman, W. J., Schoeman, D. S., Rykaczewski, R. R., Black, B. A., Smit, A. J., and Bograd, S. J. 2015. Under pressure: climate change, upwelling, and Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 2: 1–10.
- Grados, C., Chaigneau, A., Echevin, V., and Dominguez, N. 2018. Upper ocean hydrology of the Northern Humboldt Current System at seasonal, interannual and interdecadal scales. *Progress in Oceanography*, 165: 123–144. Elsevier.
- Gómez-Gutiérrez, J., Peterson, W. T., and Miller, C. B. 2005. Cross-shelf life-stage segregation and community structure of the euphausiids off central Oregon (1970–1972). *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 52: 289–315.
- González, H. E., Sobarzo, M., Figueroa, D., and Nöthig, E. M. 2000. Composition, biomass and potential grazing impact of the crustacean and pelagic tunicates in the Northern Humboldt Current Area off Chile: differences between El Niño and non-El Niño years. *Marine Ecology Progress Series*, 195: 201–220.
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current System. *Progress in Oceanography*, 12: 259–284.
- Lavaniegos, B. E., and Ambriz-Arreola, I. 2012. Interannual variability in krill off Baja California in the period 1997–2005. *Progress in Oceanography*, 97–100: 164–173.
- Lindsey, B. J., and Batchelder, H. P. 2011. Cross-shelf distribution of *Euphausia pacifica* in the Oregon coastal upwelling zone: field evaluation of a differential transport hypothesis. *Journal of Plankton Research*, 33: 1666–1678.
- Lu, B., Mackas, D. L., and Moore, D. F. 2003. Cross-shore separation of adult and juvenile euphausiids in a shelf-break alongshore current. *Progress in Oceanography*, 57: 381–404.
- Mackas, D. L., Kieser, R., Saunders, M., Yelland, D. R., Brown, R. M., and Moore, D. F. 1997. Aggregation of euphausiids and pacific hake (*Merluccius productus*) along the outer continental shelf off Vancouver Island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2080–2096.
- Marschall, H. 1983. Sinking speed, density and size of Euphausiid eggs. *Meeresforschung*, 30: 1–9.
- Montecino, V., and Lange, C. 2009. The Humboldt Current System: ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography*, 83: 65–79.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D., Minchin, P. R. *et al.* 2020. *vegan*: community ecology package. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>, Last accessed date: November 28, 2020.
- Orlova, E. L., Dolgov, A. V., Renaud, P. E., Greenacre, M., Halsband, C., and Ivshin, V. A. 2015. Climatic and ecological drivers of euphausiid community structure vary spatially in the Barents Sea: relationships from a long time series (1952–2009). *Frontiers in Marine Science*, 1: 1–13.
- Paradis, E., and Schliep, K. 2019. *ape* 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35: 526–528.
- Peterson, W. T., Arcos, D. F., McManus, G. B., Dam, H., Bellantoni, D., Johnson, T., and Tiselius, P. 1988. The nearshore zone during coastal upwelling: daily variability and coupling between primary and secondary production off central Chile. *Progress in Oceanography*, 20: 1–40.
- Pinchuk, A. I., Coyle, K. O., and Hopcroft, R. R. 2008. Climate-related variability in abundance and reproduction of Euphausiids in the Northern Gulf of Alaska in 1998–2003. *Progress in Oceanography*, 77: 203–216.
- Pineda, J., and Reynolds, N. 2018. Larval transport in the coastal zone: biological and physical processes. *Evolutionary Ecology of Marine Invertebrate Larvae*: 145–163.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., and Sarkar, D. R Core Team. 2021. *nlme*: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–152.
- Quetin, L. B., and Ross, R. M. 1989. Effects of oxygen, temperature and age on the metabolic rate of the embryos and early larval stages of the antarctic krill *Euphausia superba* dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125: 43–62.

- Riquelme-Bugueño, R., Núñez, S., Jorquera, E., Valenzuela, L., Escribano, R., and Hormazábal, S. 2012. The influence of upwelling variation on the spatially-structured Euphausiid community off central-southern Chile in 2007–2008. *Progress in Oceanography*, 92–95: 146–165.
- Riquelme-Bugueño, R., Escribano, R., and Gómez-Gutiérrez, J. 2013. Somatic and molt production in *Euphausia mucronata* off central-southern Chile: the influence of coastal upwelling variability. *Marine Ecology Progress Series*, 476: 39–57.
- Riquelme-Bugueño, R., Correa-Ramírez, M. A., Escribano, R., Núñez, S., and Hormazábal, S. 2015. Mesoscale variability in the habitat of the Humboldt Current krill, spring 2007. *Journal of Geophysical Research Oceans* 2813–2825.
- Riquelme-Bugueño, R., Silva-Aburto, J., Escribano, R., Peterson, W. T., and Schneider, W. 2016. Growth of the Humboldt Current krill in the upwelling zone off central Chile. *Journal of Marine Systems*, 163: 1–11.
- Riquelme-Bugueño, R., Gómez-Gutiérrez, J., Silva-Aburto, J., Escribano, R., and Schneider, W. 2017. Embryo and early larval stages of the Humboldt Current krill *Euphausia mucronata* (Crustacea: euphausiacea). *Invertebrate Biology*, 136: 260–270.
- Riquelme-Bugueño, R., Pérez-Santos, I., Alegria, N., Vargas, C. A., Urbina, M. A., and Escribano, R. 2020. Diel vertical migration into anoxic and high-pCO₂ waters: acoustic and net-based krill observations in the Humboldt Current. *Scientific Reports*, 10: 1–11.
- Robertson, R. R., and Bjorkstedt, E. P. 2020. Climate-driven variability in *Euphausia pacifica* size distributions off northern California. *Progress in Oceanography*, 188: 102412.
- Ross, R., and Quetin, L. 2000. Reproduction in Euphausiacea. In *Krill: Biology, Ecology and Fisheries*. Everson, I. (Ed.). Blackwell Science Ltd.
- Rutllant, J. A., Masotti, I., Calderón, J., and Vega, S. A. 2004. A comparison of spring coastal upwelling off central Chile at the extremes of the 1996–1997 ENSO cycle. *Continental Shelf Research*, 24: 773–787.
- Ruzicka, J. J., Brodeur, R. D., Emmett, R. L., Steele, J. H., Zamon, J. E., Morgan, C. A., Thomas, A. C. *et al.* 2012. Interannual variability in the northern California Current food web structure: changes in energy flow pathways and the role of forage fish, euphausiids, and jellyfish. *Progress in Oceanography*, 102: 19–41.
- Santora, J. A., Sydeman, W. J., Schroeder, I. D., Wells, B. K., and Field, J. C. 2011. Mesoscale structure and oceanographic determinants of krill hotspots in the California Current: implications for trophic transfer and conservation. *Progress in Oceanography*, 91: 397–409.
- Schneider, W., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., and Escribano, R. 2017. Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the south Pacific High. *Progress in Oceanography*, 151: 38–48.
- Silva, N., Rojas, N., and Fedele, A. 2009. Water masses in the Humboldt Current System: properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 56: 1004–1020.
- Sydeman, W. J., Bradley, R. W., Warzybok, P., Abraham, C. L., Jahncke, J., Hyrenbach, K. D., Kousky, V. *et al.* 2006. Planktivorous auklet *Ptychoramphus aleuticus* responses to ocean climate, 2005: unusual atmospheric blocking? *Geophysical Research Letters*, 33: 1–5.
- Thomas, A. C., Brickley, P., and Weatherbee, R. 2009. Interannual variability in chlorophyll concentrations in the Humboldt and California Current systems. *Progress in Oceanography*, 83: 386–392. Elsevier Ltd.
- Ulloa, O., Escribano, R., Hormazábal, S., Quiñones, R. A., Gonzalez, R., and Ramos, M. 2001. Evolution and biological effects of the 1997–98 el niño in the upwelling ecosystem off northern Chile. *Geophysical Research Letters*, 28: 1591–1594.
- Vallet, C., Koubbi, P., Sultan, E., Goffart, A., Swadling, K. M., and Wright, S. W. 2009. Distribution of euphausiid larvae along the coast of East Antarctica in the Dumont d'Urville Sea (139145E) during summer 2004. *Antarctic Science*, 21: 197–207.

Handling Editor: Rubao Ji



4.2 Capítulo 2: Cambios interanuales, estacionales y espaciales en la estructura comunitaria de los eufáusidos, asociados a la variabilidad ambiental del SCH.

4.2.1 Composición y diversidad de la comunidad de eufáusidos del norte de Chile

La comunidad de eufáusidos estuvo compuesta por un total de 17 especies de 5 géneros, siendo el más diverso el género *Euphausia* con 8 especies, seguido de *Nematoscelis* con 4, y *Stylocheiron* con 3 especies. La especie más abundante y frecuente fue *Euphausia mucronata*, la cual acumuló un 70% de la abundancia total y estuvo presente en un 78% de las muestras de zooplankton. Las siguientes especies más abundantes fueron *E. eximia* (13,3%), *Stylocheiron affine* (10,3%), *Nematoscelis sp.* (1,5%) y *E. tenera* (1,5%) (Tabla 3). Del total de especies, 16 de ellas presentaron mayores abundancias específicas promedio en primavera, y sólo *E. diomedae* tuvo mayor abundancia en otoño, estando completamente ausente en primavera. La identificación a nivel de especie del género *Nematoscelis* fue baja, debido a la falta o rotura del primer apéndice torácico (caracter clave para la identificación a nivel de especie), o por la discordancia entre los caracteres observados de varios individuos con las claves taxonómicas, de modo que sólo el 43% de los individuos se pudieron identificar a nivel de especie. Es por esto que se sumaron todos los individuos del género, el cual se analizó en conjunto. De esta forma, el taxa *Nematoscelis spp.* contribuye con el 2,7% de la abundancia total de eufáusidos recolectados.

Tabla 3. Contribución de cada especie al total de la abundancia observada (% del total), porcentaje de muestras con presencia de la especie (frecuencia de ocurrencia), y abundancia promedio y desviación estándar por especie para el total de los cruceros, y por estación del año (ind.. 1000 m⁻³). NN= individuo no identificado.

Especie	% del total	Frecuencia ocurrencia	Promedio total	Desv Est	Promedio Otoño	Desv Est	Promedio Primavera	Desv Est
<i>E. mucronata</i>	69,9	78,4	1212	2312	1136	2437	1274	2238
<i>E. eximia</i>	13,3	45,9	231	631	162	309	281	762
<i>E. similis</i>	0,1	1,7	1	15	0	0	2	19
<i>E. spinifera</i>	0,0	0,4	1	8	0	0	1	10
<i>E. tenera</i>	1,5	22,1	27	107	7	31	39	132
<i>E. mutica</i>	0,1	3,9	1	9	0	3	1	11
<i>E. gibboides</i>	0,0	1,7	0	2	0	2	0	3

<i>E. diomedae</i>	0,0	0,9	0	3	1	5	0	0
<i>Euphausia sp.</i>	0,1	6,1	1	8	1	3	1	10
<i>S. affine</i>	10,3	53,2	0	487	38	97	269	598
<i>S. carinatum</i>	0,2	4,3	44	44	1	5	6	56
<i>S. suhmi</i>	0,0	2,2	0	3	0	0	0	3
<i>Stylocheiron sp.</i>	0,8	29,9	14	43	4	11	21	53
<i>N. atlantica</i>	0,8	24,7	15	50	4	15	21	61
<i>N. tenella</i>	0,0	2,2	1	5	0	0	1	6
<i>N. megalops</i>	0,0	0,4	0	0	0	0	0	0
<i>N. gracilis</i>	0,3	13,0	4	16	2	9	6	19
<i>Nematoscelis sp.</i>	1,5	35,1	26	73	12	27	35	90
<i>Nematobrachion flexipes</i>	0,3	19,5	5	19	2	7	7	23
<i>Thysanoessa gregaria</i>	0,3	6,9	6	33	60	4	1376	41
N.N.	0,3	10	5	40	3	9	7	44

La máxima riqueza encontrada en una muestra fue de 11 especies y se encontró en 2 estaciones durante la primavera de 2017 y el otoño de 2017, respectivamente. La mayor riqueza promedio de especies se presentó en otoño de 2011, y la menor en otoño de 2013. Los mayores valores promedio de H' se observaron en primavera de 2013 y 2015, y el mínimo en otoño de 2014. En cuanto a J' , el promedio máximo observado se encontró en otoño de 2011, y el mínimo en otoño de 2014 (Fig. 4.1). Al evaluar la evolución temporal de los índices por estación de muestreo, se observó que en el periodo 2010-2012, tanto la riqueza como H' y J' tuvieron valores promedio más altos durante el otoño ($4,76 \pm 1$, $0,76 \pm 0,13$ y $0,56 \pm 0,02$, respectivamente) que la primavera ($3,66 \pm 0,22$, $0,54 \pm 0,03$ y $0,47 \pm 0,05$, respectivamente). Luego, desde 2013 a 2017 los índices presentaron valores más altos en primavera ($3,6 \pm 1,11$, $0,61 \pm 0,47$ y $0,6 \pm 0,41$, respectivamente), que en otoño ($2,68 \pm 0,5$, $0,37 \pm 0,1$ y $0,54 \pm 0,13$, respectivamente), situación que se volvió a revertir sólo en H' durante 2016 y 2017. Estas fluctuaciones temporales sugieren la ocurrencia de cambios estacionales en la diversidad de la comunidad a través de los años (Fig. 4.1).

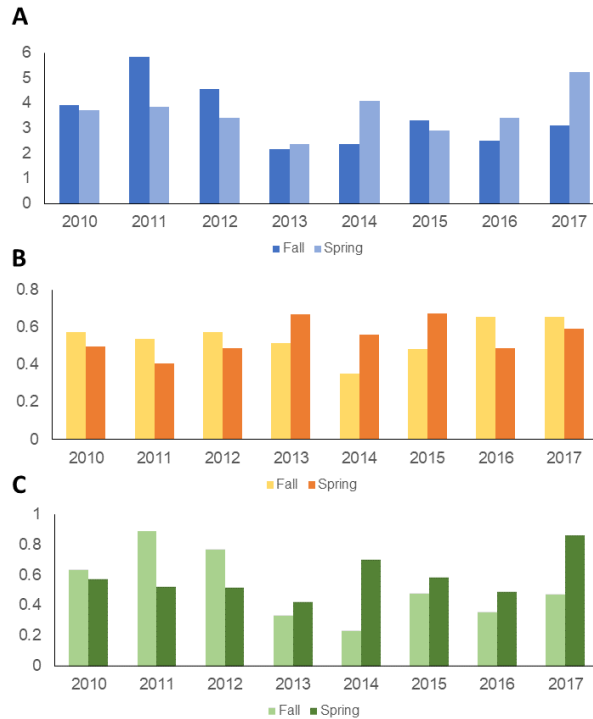


Figura 4.1 Valores promedio de riqueza de especie (A), diversidad de Shannon-Wiener (B) y equidad de Pielou (C) por periodo de muestreo y año.

No se encontraron diferencias significativas en H' , y J' entre años ni estación de muestreo. La interacción de ambos factores tampoco tuvo un efecto significativo en los índices. Tampoco se encontraron diferencias en los índices de acuerdo con las fases de ENSO. Tanto el factor DC como LG tuvieron un efecto significativo en H' , existiendo diferencias en este índice de acuerdo con la distancia a la costa ($H=106,4$, $p<0,001$) y la latitud ($H=11,5$, $p=0,02$). El índice J' no mostró diferencias significativas de acuerdo ninguno de los factores espaciales. Las principales diferencias en el índice H' se debieron a la diversidad significativamente menor en las estaciones a 1 mn ($0,05\pm 0,02$) en comparación con aquellas a 40 mn ($0,86\pm 0,1$), lo cual evidencia la alta variabilidad de H' en el eje costa-océano, con menor diversidad y riqueza en la costa, que aumentan hacia el océano (Fig. 4.2). Latitudinalmente, se observó un patrón de menor abundancia en los grupos latitudinales 1 y 2 en comparación con los grupos 3, 4 y 5, con las mayores diferencias entre el grupo latitudinal 2 ($0,41\pm 0,07$) y el grupo 5 ($0,65\pm 0,07$). La abundancia total de la comunidad mostró diferencias significativas de acuerdo con la distancia a la costa ($H=12,39$, $p<0,01$), la latitud ($H=10,66$, $p=0,03$), el año ($H=18,1$, $p=0,01$), la estación de muestreo ($H=10,35$, $p<0,01$), y la fase de ENSO ($H=10,56$, $p<0,01$), con mayores

abundancias en las estaciones a 5 mn, en el grupo latitudinal 4 (asociado al centro de surgencia de la Península de Mejillones), en los años 2010, 2014 y 2017, durante primavera, y en la fase La Niña y neutral (Fig. 4.2).

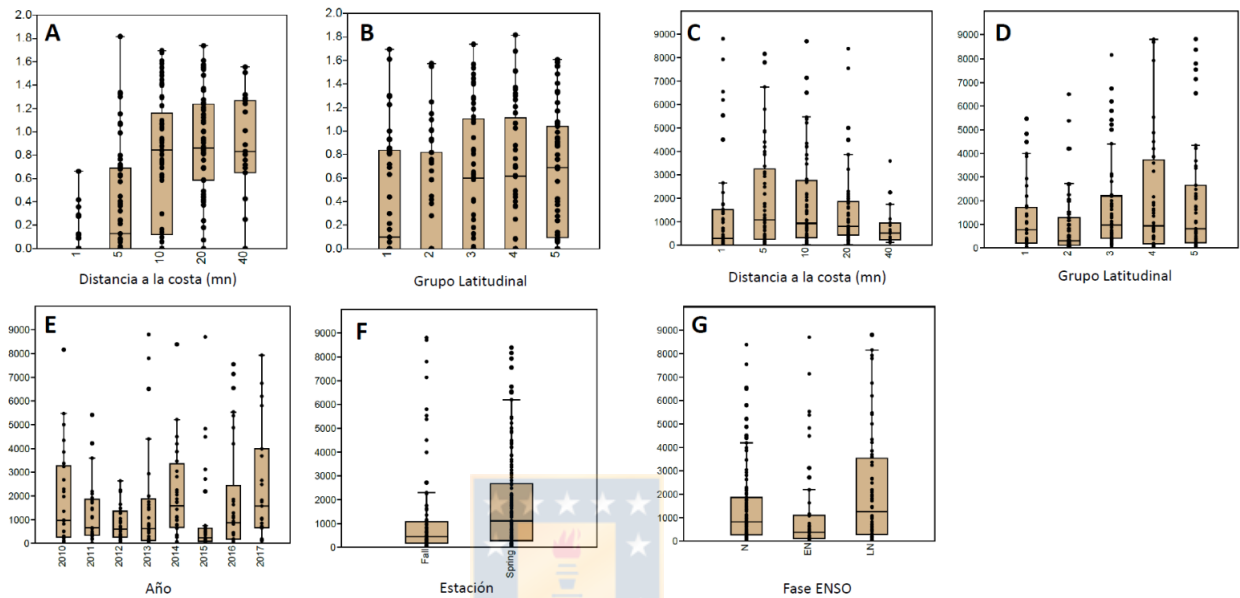


Figura 4.2. Box-plots de diversidad de Shannon-Wiener (H') de acuerdo con distancia a la costa (A) y grupo latitudinal (B), y abundancia total de acuerdo con distancia a la costa (C), grupo latitudinal (D), año (E), estación de muestreo (F), y fase de ENSO (G). En paneles C-G eje vertical indica abundancia estandarizada en ind.. 1000 m^{-3} .

La abundancia promedio por cada periodo de muestreo mostró grandes diferencias en la abundancia por especie y en la abundancia total de la comunidad a través del tiempo (Fig. 4.3), con máximos de abundancia total en la primavera de 2010 y 2014, y en primavera y otoño de 2017. Por otro lado, los mínimos se observaron en otoño de 2010, 2011, 2012 y primavera de 2015. Cinco taxa acumularon el 97.8% de la abundancia total: *E. mucronata*, *E. eximia*, *E. tenera*, *S. affine* y *Nematoscelis* spp. La abundancia máxima abundancia de *E. mucronata* se encontró en el otoño de 2017 (2362 ± 4226 ind. 1000 m^{-3}), y la mínima en otoño de 2012 (55 ± 140 ind. 1000 m^{-3}). Los máximos de *E. eximia* y de *E. tenera* se encontraron en la primavera de 2010 (514 ± 1397 ind. 1000 m^{-3}) y de 2012 (79 ± 232 ind. 1000 m^{-3}), respectivamente, y sus mínimos en otoño de 2014 (31 ± 83 ind. 1000 m^{-3} , y 0 ind. 1000 m^{-3} , respectivamente). *S. affine* presentó

sus mayores variaciones en periodos consecutivos, con un mínimo de 4 ± 9 ind. 1000 m^{-3} en otoño de 2014, y un máximo de 661 ± 1042 ind. 1000 m^{-3} en primavera de 2014. Finalmente, *Nematoscelis* spp. presentó máxima abundancia en primavera de 2014 (154 ± 258 ind. 1000 m^{-3}), y mínima en otoño de 2013 (4 ± 10 ind. 1000 m^{-3}).

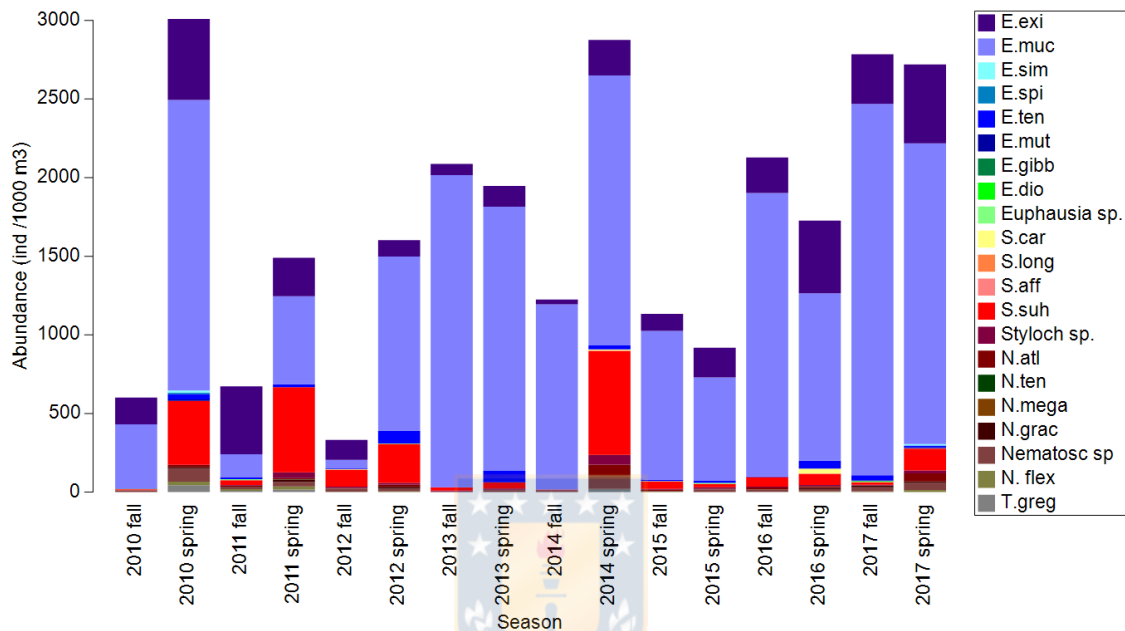


Figura 4.3. Abundancia promedio (ind. 1000 m^{-3}) de las especies que conformaron la comunidad de eufáusidos, por periodo de muestreo.

La contribución porcentual al total de la comunidad de los 5 taxa dominantes también mostró fluctuaciones importantes a través del tiempo. *E. mucronata* fue la especie con mayor contribución en casi todos los periodos de muestreo, salvo en otoño de 2011 y de 2012, donde la especie con mayor contribución fue *E. eximia*, con un 68% y 40% del total, respectivamente. La mayor contribución de *E. mucronata* a la comunidad se observó en otoño de 2014, acumulando un 96% de la abundancia total, y la menor en otoño de 2012, con un 17% de la abundancia. La mayor contribución de *S. affine* se observó en el periodo 2010-2013, con el máximo en primavera de 2011 (39%). Luego, en el periodo 2014-2017 la contribución disminuyó, con la excepción de un nuevo máximo en primavera de 2014. *E. tenera* y *Nematoscelis* spp. tuvieron contribuciones relativamente bajas durante todo el periodo de muestreo (Fig. 4.4).

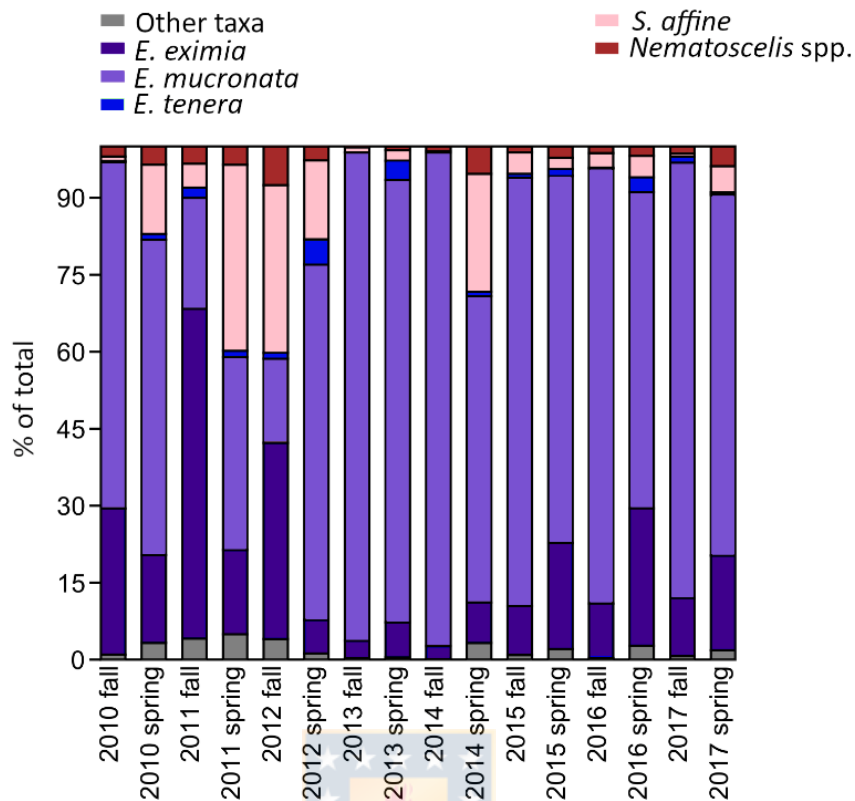


Figura 4.4. Porcentaje de contribución a la abundancia total de los 5 taxa dominantes, por periodo de muestreo.

Los taxa dominantes mostraron diferencias contrastantes en sus patrones de distribución. *E. mucronata* fue la única especie que mostró abundancias más altas cerca de la costa, con máximos en las estaciones a 1 y 5 mn (1697 ± 3033 y 1968 ± 2825 ind. 1000 m^{-3} , respectivamente), y el mínimo en las estaciones a 40 mn (363 ± 906 ind. 1000 m^{-3}). Tanto *E. eximia* como *E. tenera* mostraron el patrón opuesto, con las menor abundancia promedio en las estaciones a 1 mn (ambos con 0 ind. 1000 m^{-3}) y las mayores en las 20 mn (500 ± 964 ind. 1000 m^{-3} y 96 ± 209 ind. 1000 m^{-3} , respectivamente). Tanto *S. affine* como *Nematoscelis* spp. mostraron las mayores abundancias en las estaciones a 10 y 20 mn (317 ± 690 y 308 ± 602 ind. 1000 m^{-3} para *S. affine*, y 78 ± 125 y 89 ± 168 ind. 1000 m^{-3} para *Nematoscelis* spp.), y la menor a 1 mn de la costa (15 ± 88 y 3 ± 11 ind. 1000 m^{-3} respectivamente) (Fig. 4.5). En el gradiente latitudinal, *E. mucronata* presentó las mayores abundancias promedio en el GL 4 (1754 ± 3199 ind. 1000 m^{-3}), sector asociado a la Península de Mejillones, sugiriendo un efecto positivo de este centro de surgencia sobre su abundancia, mientras que el mínimo se presentó en el GL 1 (977 ± 1446 ind. 1000 m^{-3}).

E. eximia, *S. affine* y *Nematoscelis* spp. presentaron las menores abundancias promedio (73 ± 149 , 18 ± 35 , y 12 ± 38 ind. 1000 m^{-3} , respectivamente) en el GL 2 (grupo con la plataforma continental más ancha), sugiriendo que podría haber un efecto negativo del ancho de la plataforma sobre sus abundancias. En contraste, sus mayores abundancias se dieron en el GL 5 (400 ± 1053 , 441 ± 833 and 74 ± 163 ind. 1000 m^{-3} , respectivamente). *E. tenera* presentó sus mínimos de abundancia en el GL 5 (8 ± 40 ind. 1000 m^{-3}), y su máximo en el GL 3 (56 ± 154 ind. 1000 m^{-3}) (Fig. 4.5).

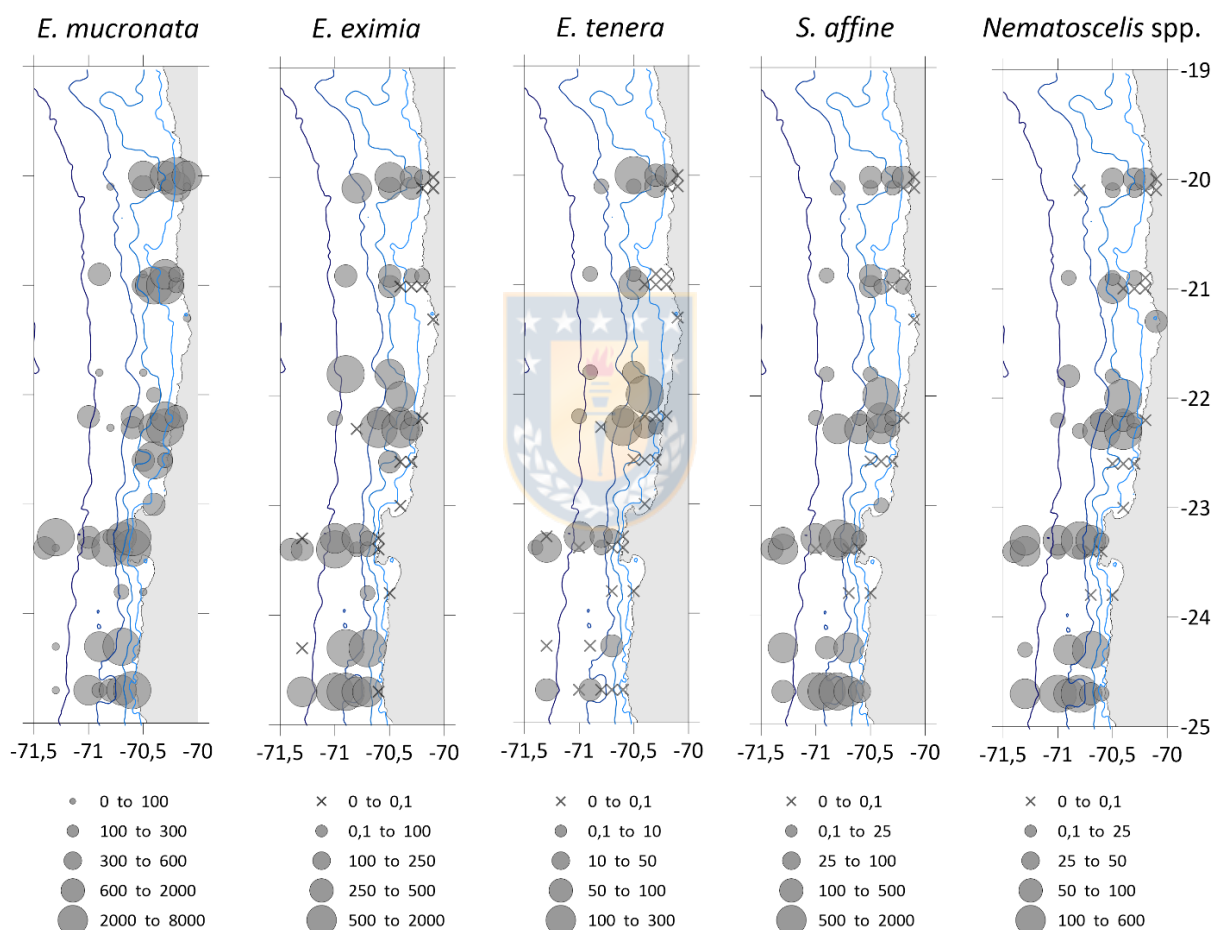


Figura 4.5. Distribución promedio de los 5 taxa dominantes (promediados todos los periodos de muestreo). Las leyendas inferiores indican la escala de abundancia estandarizada para cada taxón en ind. 1000 m^{-3} . Se indican en colores las isóbatas de 200, 500, 1000 y 2000 m.

No se encontró un efecto significativo de la fase de ENSO sobre la estructura comunitaria, pero sí un efecto del año y la estación de muestreo (Tabla 3). Los resultados del

análisis SIMPER indican que las diferencias interanuales más importantes se encontraron entre el año 2015 y 2016 (70% de disimilitud), principalmente por el aumento en la abundancia de *E. mucronata* en 2016, y entre 2015 y 2017 (69% de disimilitud), por el aumento de *E. mucronata* y *E. eximia* en 2017 en comparación con 2015. Los valores más altos de disimilitud involucraron consistentemente el año 2015, por ejemplo, los pares 2011-2015, 2012-2015 y 2013-2015 también mostraron altos porcentajes de disimilitud (68,5%, 68,1% y 68,4%, respectivamente). La disimilitud en la comunidad de eufáusidos entre otoño y primavera fue de un 64,1%, y se explicó por la mayor abundancia de *E. mucronata* y *S. suhmi* en primavera que en otoño.

La distancia a la costa, la latitud, y la interacción de los factores DCxLG también tuvieron un efecto significativo sobre la estructura comunitaria (Tabla 4). Las principales disimilitudes transversales a la costa se encontraron entre las estaciones a 1 mn con las estaciones a 40 mn (79,5% de disimilitud), y 1 mn con 20 mn (81% de disimilitud), debido a la abundancia significativamente mayor de *E. mucronata* en las estaciones a 1 mn, y la ausencia de *E. eximia* en aquellas estaciones. En cuanto a las diferencias latitudinales, la mayor disimilitud se encontró entre el grupo 1 (el más al norte) y el grupo 5 (el más al sur) (66.7% de disimilitud), y se debió a la menor presencia de *E. mucronata* en el GL 1, y a la mayor abundancia de *S. affine* en el GL 5. En todas las combinaciones, de todos los factores, la especie que contribuyó mayormente a las diferencias inter- e intra-grupales fue la especie numéricamente dominante, *E. mucronata*.

Tabla 4. Resultados de PERMANOVA de 1 y 2 vías con los factores año, estación, distancia a la costa (DC) y grupo latitudinal (LG), realizados con la matriz de abundancia por especie transformada ($\log(x+1)$).

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	p
Estación	1	1,40	5,27	<0,001
Año	7	0,50	1,86	0,002
Interacción	7	-0,88	-3,33	0,774
Residual	218	0,27		
Total	233			
DC	4	2,71	13,36	<0,001
LG	4	1,06	5,24	<0,001
Interacción	16	-0,06	-0,29	0,001
Residual	209	0,20		

Total	233			
ENSO	2	3097,3	1,54	0,149
Residual	231	2005		
Total	233			

4.2.1 Determinantes ambientales de la estructura comunitaria de los eufáusidos

El periodo de estudio se caracterizó por presentar una transición en los índices climáticos, iniciando con valores negativos de los índices MEI y PDO (2010-2013), que luego cambiaron a valores positivos (2014-2016), y finalmente a valores neutros (2017) (Fig. 4.6). La temperatura de los primeros 100 m de la columna de agua también mostró fluctuaciones temporales importantes. Si bien el máximo de temperatura se observó en otoño de 2011, este fue el periodo con menor número de muestras ($n=10$), la mayoría de las cuáles se posicionaron a 20 y 40 mn, de modo que el promedio de aquel periodo estaría influenciado por la distribución de las muestras de zooplancton. La tendencia observada en la serie de temperatura satelital promedio muestra que el máximo de temperatura se observó en otoño del 2012, único periodo de la serie 2010-2013 que presentó anomalías positivas de temperatura (ver Fig. 2 del Capítulo 1). El promedio de SST más bajo se observó en otoño de 2013, luego de lo cual la temperatura aumentó progresivamente hasta un nuevo máximo en primavera de 2016 (Fig. 4.6). La salinidad de los primeros 100 m de la columna de agua mostró un patrón similar al de los índices climáticos, mostrando un incremento progresivo desde el mínimo de primavera de 2010, hasta llegar al máximo en primavera de 2015 (durante el evento El Niño de aquel año), para luego disminuir a un nuevo mínimo en primavera de 2017. La clorofila-a superficial satelital presentó valores promedio de $\sim 1 \text{ mg m}^{-3}$ periodo 2010-2013, luego disminuyó a valores de $\sim 0,8 \text{ mg m}^{-3}$ en el periodo 2014-2016, para posteriormente alcanzar su máximo en otoño de 2017 (1.2 mg m^{-3}). El transporte de Ekman transversal a la costa tuvo un máximo en intensidad en primavera de 2010, y luego aumentó hasta alcanzar el mínimo en intensidad primavera de 2013, y posteriormente se mantuvo relativamente constante, hasta un nuevo mínimo en primavera de 2017. La concentración de oxígeno disuelto y la profundidad del límite superior de la ZMO, parámetros altamente correlacionados, disminuyeron desde $\sim 3,5 \text{ ml L}^{-1}$ y $\sim 50 \text{ m}$ en el periodo 2010-2013, a un mínimo de $1,9 \text{ ml L}^{-1}$ y 25 m en 2014, y luego aumentaron nuevamente hasta un máximo de $3,2 \text{ ml L}^{-1}$ y 55 m en primavera de 2017 (Fig. 4.6)

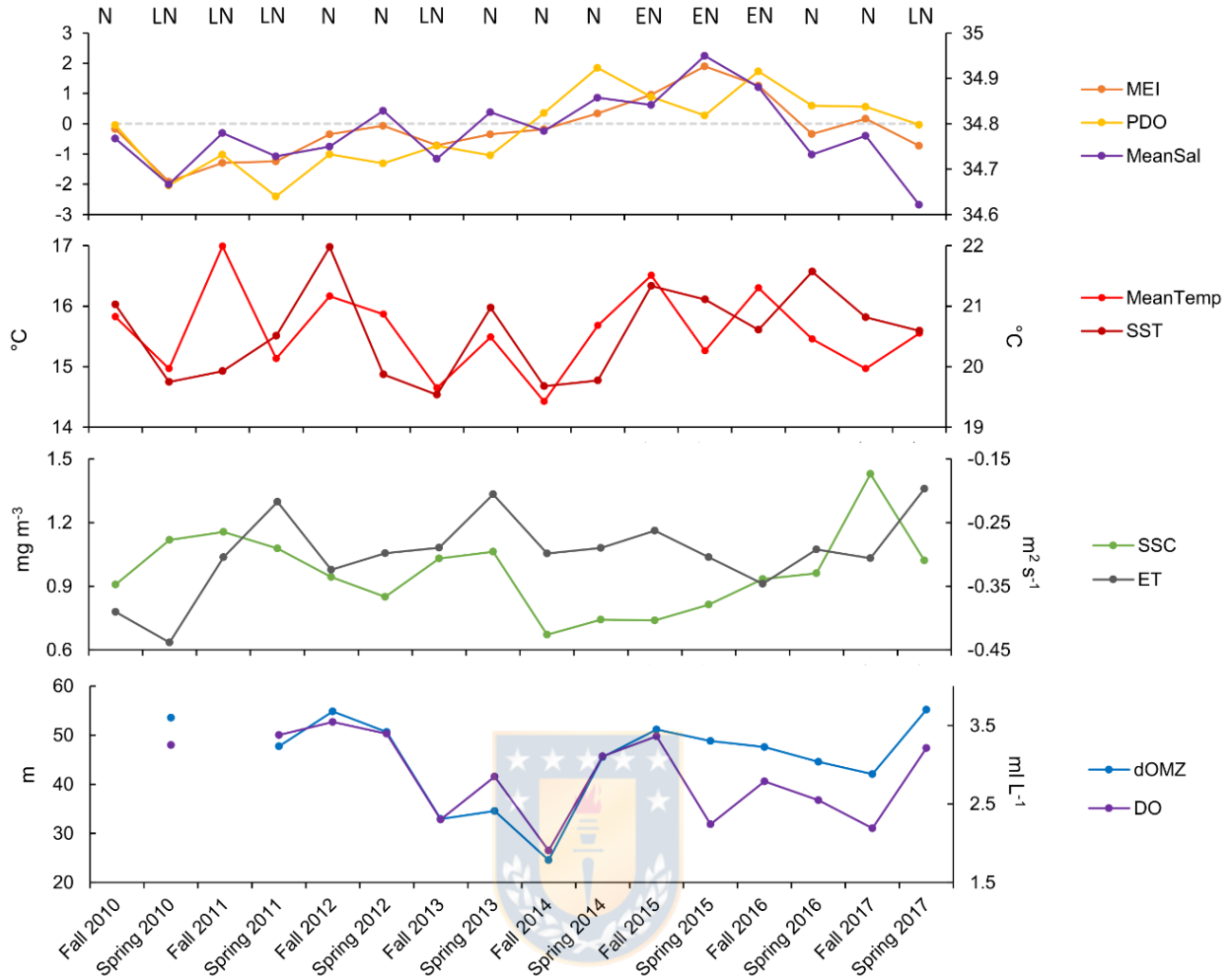


Figura 4.6. Valores promedio del índice MEI, índice PDO, salinidad (MeanSal) y temperatura (MeanTemp) de la columna de agua, temperatura satelital superficial (SST), concentración de clorofila-a superficial satelital (SSC), transporte de Ekman zonal (E_T), profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), y concentración de oxígeno disuelto (DO), durante el periodo de estudio (2010-2017). SST, SSC y E_T corresponden a los promedios del mes de estudio (abril o diciembre), mientras que MeanTemp, MeanSal, dOMZ y DO corresponden al promedio de las estaciones muestreadas. Línea horizontal punteada en el panel superior indica referencia a valor 0 de los índices climáticas. Letras superiores indican la fase ENSO de cada periodo, donde LN: La Niña, N:Neutral, y EN:El Niño.

Al analizar las series de los datos ambientales obtenidos *in situ*, considerando los promedios por distancia a la costa, se observa que tanto la temperatura de la columna de agua, como el oxígeno disuelto y la dOMZ son menores en las estaciones más cercanas a la costa (1 mn), y aumentan a medida que aumenta la distancia (Fig. 4.7). Esto concuerda con el gradiente típico asociado a la surgencia costera donde cerca de la costa predomina agua fría, con bajas

concentraciones de oxígeno disuelto, y una ZMO más somera. Al observar los promedios a lo largo del gradiente latitudinal, sólo se observó un gradiente latitudinal en la salinidad, con mayores valores en el norte y disminuyendo hacia el sur (Fig. 4.8).

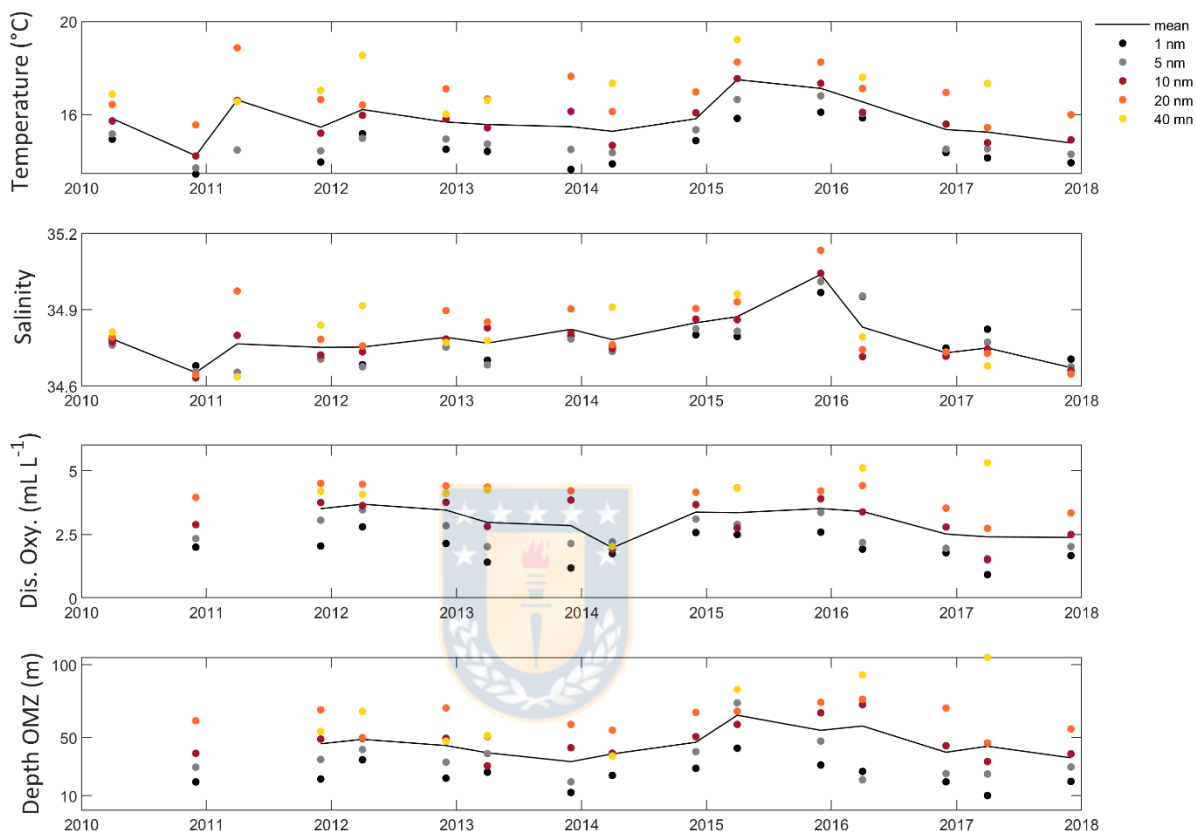


Figura 4.7. Promedio de temperatura (MeanTemp), salinidad (MeanSal), concentración de oxígeno disuelto (DO) y profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), durante el periodo de estudio, por cada nivel del factor DC (distancia a la costa desde 1 a 40 mn). Línea negra en cada panel indica muestra la serie de tiempo del promedio de cada variable por periodo de muestreo, de modo que coincide con línea del respectivo panel en la Fig. 4.6.



Figura 4.8. Promedio de temperatura (MeanTemp), salinidad (MeanSal), oxígeno disuelto (DO) y profundidad del límite superior de la ZMO (dOMZ), durante el periodo de estudio, por cada nivel del factor GL (GL 1 el más al norte, y GL 5 el más al sur). Línea negra en cada panel indica muestra la serie de tiempo del promedio de cada variable por periodo de muestreo, de modo que coincide con línea del respectivo panel en la figura 4.6.

Los diagramas TS evidencian el aporte y mezcla de las masas de agua AESS y AST en el área de estudio (esto para los primeros 100 m de la columna de agua), existiendo diferencias en la abundancias de los taxa de acuerdo con las condiciones de temperatura y salinidad. *E. mucronata* fue la única especie que presentó un patrón de mayor abundancia a menor temperatura y salinidad, específicamente cuando la temperatura fue $<15^{\circ}\text{C}$ y la salinidad $>34,9$ (Fig. 4.9). Los otros taxa presentaron en general el patrón opuesto. *E. eximia*, *S. affine* y *Nematoscellis* spp. presentaron un patrón similar, con mayores abundancias cuando la temperatura era $>15^{\circ}\text{C}$ y la salinidad $>37,8$, y aumentando el rango de a $>14^{\circ}\text{C}$ en salinidades

<37,7. El rango de temperatura en el que se encontraron las mayores abundancias de *E. tenera* fue entre los 17 y 18°C, y no mostró un patrón claramente asociado a la salinidad (Fig. 4.9).

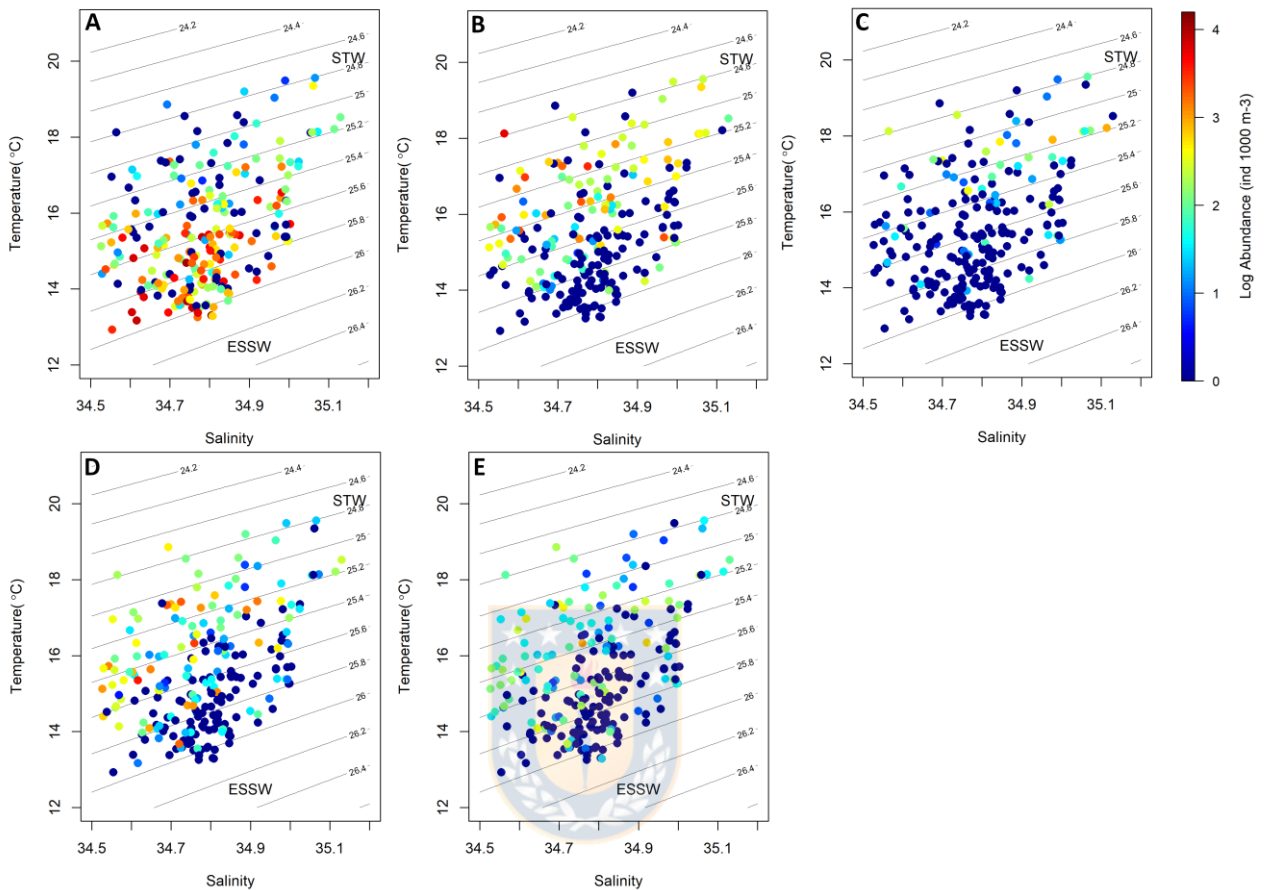


Figura 4.9. Diagramas TS mostrando en gradiente de colores la abundancia estandarizada transformada a $\log(X+1)$, por especie (A: *E. mucronata*, B: *E. eximia*, C: *E. tenera*, D: *S. affine* y E: *Nematoscelis* spp.). Se indican los valores referenciales de temperatura y salinidad del Agua Ecuatorial Subsuperficial (ESSW, 12,5 °C y 34,9) y el Agua Subtropical (STW, 20 °C y 35,2), según criterios reportados por Silva et al. (2009).

Las correlaciones realizadas con los valores H' , J' y abundancia total de cada muestra de zooplancton, mostraron una correlación positiva entre H' y MeanTemp ($\rho=0,49$, $p<0,001$) y dOMZ ($\rho=0,68$, $p<0,001$), y negativa con E_T ($\rho=-0,31$, $p<0,001$), y con SSC ($\rho=-0,56$, $p<0,001$). Estas asociaciones confirman el efecto significativo encontrado del factor DC sobre la diversidad, ya que condiciones de mayor temperatura, dOMZ más profunda, menor clorofila-a y menor transporte de Ekman, todas típicas de las estaciones más alejadas de la costa,

presentaron mayor diversidad. J' y la abundancia total no se correlacionaron con ninguna variable ambiental.

Las variables que explicaron mayormente los cambios comunitarios fueron dOMZ (26,7% de la varianza explicada) y MeanTemp (14,3% de la varianza explicada) (Tabla 5, Fig. 4.10). Si bien el índice MEI y el índice PDO no tuvieron un efecto significativo en las pruebas marginales, el modelo de combinaciones lineales seleccionado incluyó todas las variables ambientales, y explicó un 33% de la varianza total (AIC=1572, $R^2=0,33$). El dbRDA indicó que el primer eje de variabilidad explica un 28,2% de la varianza explicada por el modelo, mientras el segundo eje explicó un 2,3%. Las principales variables que explican la variabilidad del primer eje son dOMZ (correlacionado negativamente con el eje 1), la SSC (correlacionada positivamente), y E_T (correlacionado negativamente), en ese orden de importancia. En el segundo eje, las variables con mayor correlación con el eje de variabilidad fueron el índice MEI (positivamente), y E_T (negativamente), y el 3er eje se correlacionó positivamente con MeanTemp. La identificación visual de los distintos factores destaca que el eje 1 de variabilidad se relaciona principalmente con la distancia a la costa (Fig. 4.10), y el eje dos con la variabilidad interanual (Fig. 4.11).

Tabla 5. Resultados de las pruebas marginales del análisis DistLM, indicando la importancia de cada variable en el modelo lineal.

Variable	Pseudo-F	p	% varianza explicada
MEI	1,95	0,11	0,9
PDO	1,13	0,33	0,5
MeanTemp	35,70	0,001	14,3
MeanSal	4,13	0,003	1,9
E_T	14,20	0,001	6,2
SSC	19,68	0,001	8,4
dOMZ	77,97	0,001	26,7

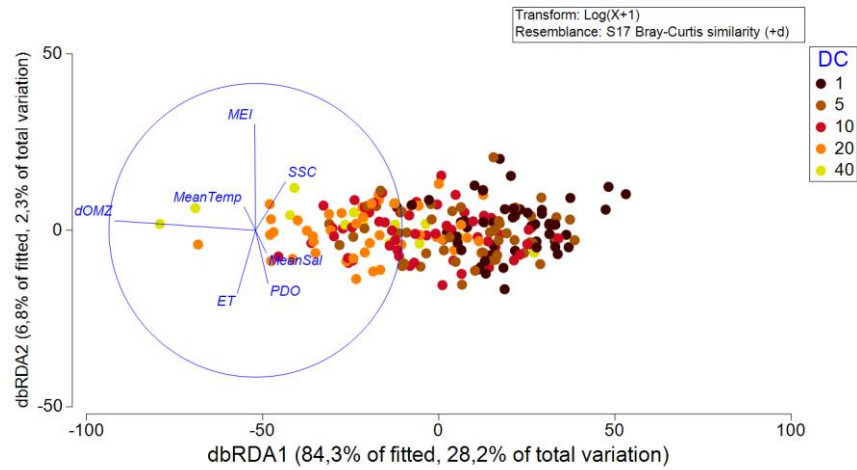


Figura 4.10. Resultados del dbRDA mostrando el primer y segundo eje de variabilidad, e indicando en colores las categorías del factor distancia a la costa.

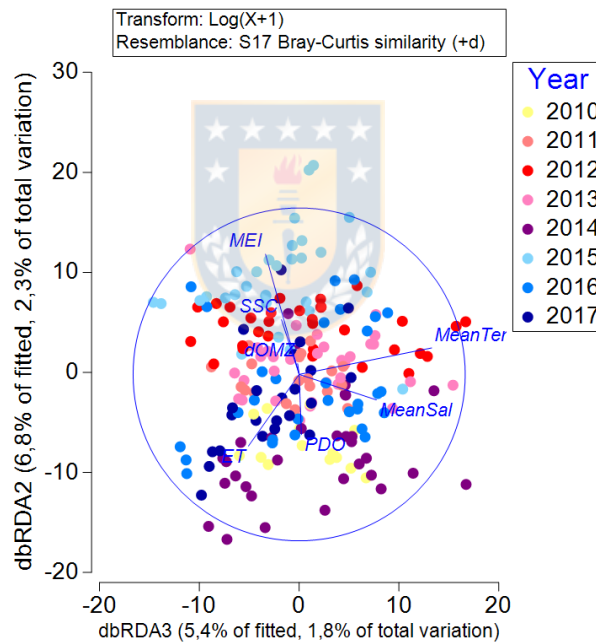


Figura 4.11. Resultados del dbRDA mostrando el segundo y tercer eje de variabilidad, e indicando en colores las categorías del factor año.

4.3 Capítulo 3: “Descifrando las respuestas especie-específicas del krill a la oceanografía local y la biomasa del depredador: el caso del krill de Humboldt y la anchoveta”. Manuscrito científico sometido a la revista “Frontiers in Marine Science” el 28/06/2022.



Disentangling species-specific krill responses to local oceanography and predator's biomass: the case of the Humboldt krill and the Peruvian anchovy

Macarena Díaz Astudillo^{1,2}, Ramiro Riquelme-Bugueño^{3,2*}, Kim S. Bernard⁴, Gonzalo S. Saldías^{5,6,7}, Reinaldo Rivera², Jaime Letelier⁸

¹University of Concepcion, Chile, ²Millennium Institute of Oceanography, University of Concepción, Chile, ³Departamento de Zoología, University of Concepcion, Chile, ⁴College of Earth, Ocean, and Atmospheric Sciences, Oregon State University, United States, ⁵Department of Physics, Faculty of Sciences, Universidad del Bío-Bío, Chile, ⁶Instituto Milenio de Socio-Ecología Costera (SECOS), Chile, ⁷Centro de Investigación Oceanográfica COPAS COASTAL, Universidad de Concepción, Chile, ⁸Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Chile

Submitted to Journal:
Frontiers in Marine Science

Specialty Section:
Marine Ecosystem Ecology

Article type:
Original Research Article

Manuscript ID:
979984

Received on:
28 Jun 2022

Resumen

En este capítulo se presentan resultados parciales del Capítulo 3, correspondientes al trabajo enviado a revisión sobre el efecto de la anchoveta sobre los eufáusidos evaluado a través de un modelo no paramétrico de regresión múltiple, y a la evaluación del acoplamiento espacial. Los eufáusidos son uno de los principales componentes de las comunidades pelágicas del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH). Su dinámica comunitaria ha sido bien estudiada en el centro-sur de Chile, donde la surgencia forzada por viento es fuertemente estacional, pero se conoce sobre la dinámica del norte de Chile, donde la surgencia es permanente, y se produce la pesquería más grande del mundo, la anchoveta *Engraulis ringens*. Se aplicaron modelos aditivos generalizados jerárquicos con un conjunto de predictores ambientales y biológicos para determinar los principales factores que influyen en la abundancia de eufáusidos, ajustando funciones especie-específicas. Se usó una serie temporal de 16 muestreos bi-anales para estudiar la variabilidad anual, estacional y espacial de los cuatro taxa de eufáusidos numéricamente dominantes: *Euphausia mucronata*, *E. eximia*, *Stylocheiron affine* y *Nematoscelis* spp. El patrón espacial de la especie numéricamente dominante, *E. mucronata*, demostró que es una especie asociada a condiciones de surgencia, con mayor abundancia dentro de los 5 mn de la costa. Los otros 3 taxa mostraron patrones espaciales opuestos, con abundancias más altas en áreas alejadas de la costa. Las principales covariables que explican la abundancia de krill fueron la profundidad del límite superior de la zona mínima de oxígeno (dOMZ) y la temperatura media de la columna de agua. *E. mucronata* se correlacionó negativamente con ambos factores y se observó el efecto contrario para los otros taxa. Si bien muchas especies de krill están metabólicamente adaptadas a las severas condiciones hipóxicas de este sistema, *E. mucronata* fue la única especie con mayores abundancias modeladas cuando la dOMZ era menos profunda. La concentración de clorofila-a se mantuvo alta durante todos los períodos de muestreo y no fue un predictor significativo para ningún taxón, lo que sugiere que el alimento no es una limitante para el krill en este sistema altamente productivo. La densidad acústica de la anchoveta tuvo un efecto no lineal negativo sobre la abundancia de *E. mucronata*, y se encontraron abundancias más altas de *E. mucronata* en áreas sin hotspots de anchoveta. Nuestros resultados indican que los eufáusidos en este sistema son susceptibles a los cambios de temperatura, concentración de oxígeno disuelto y condiciones de surgencia. Se espera que los eventos extremos como las ondas marinas de calor y eventos del ENSO aumenten

en frecuencia e intensidad, mientras que los escenarios de cambio climático muestran una posible intensificación de la surgencia costera en el SCH. Estas condiciones podrían conducir a desplazamientos y cambios en la distribución de las especies, y alteraciones en las interacciones tróficas, al modificar la distribución y densidad del depredador y sus presas.



Disentangling species-specific krill responses to local oceanography and predator's biomass: the case of the Humboldt krill and the Peruvian anchovy

Macarena Díaz-Astudillo¹, Ramiro Riquelme-Bugueño², Kim S. Bernard, Gonzalo S. Saldías, Reinaldo Rivera & Jaime Letelier

Keywords: euphausiids, upwelling, El Niño, Generalized Additive Models, trophic interactions, planktivorous fish.

Abstract

Euphausiids are one of the main components of the pelagic communities of the Humboldt Current System (HCS). Their community dynamics have been well studied in central-southern Chile where upwelling is strongly seasonal, but little is known about the permanent-upwelling area of the HCS, which yields the largest fishery in the world, the Peruvian anchovy. We applied hierarchical generalized additive models with a set of environmental and biological predictors to determine the main drivers of euphausiids abundance, adjusting species-specific functions. We used a time series of 16 bi-annual surveys to study annual, seasonal, and spatial scales of variability of the four numerically dominant taxa: *Euphausia mucronata*, *E. eximia*, *Stylocheiron affine*, and *Nematoscelis* spp. The spatial pattern of *E. mucronata* (the dominant species) proved it is an upwelling-associated species, with higher abundances within 10 km from the coast. The other 3 taxa showed opposite spatial patterns with higher abundances offshore. The main covariates explaining krill abundances were the depth of the upper limit of the oxygen minimum zone (dOMZ) and the mean temperature of the water column. *E. mucronata* was negatively correlated to both drivers, and the opposite effect was observed for the other taxa. Although many krill species are metabolically adapted to cope with the severe hypoxic conditions of this system, *E. mucronata* was the only species with higher modeled abundances when dOMZ was shallower. Chlorophyll-a remained high during all sampling periods, and it was not a significant predictor for any taxa, suggesting food is not a limitation for krill in this highly productive system. The hydroacoustic density of the Peruvian anchovy had a negative non-linear effect on the abundances of *E. mucronata*, and higher *E. mucronata* abundances were found in areas with no anchovy hotspots. Our results indicate that euphausiids in this system are

susceptible to changes in temperature, oxygen, and upwelling conditions. Extreme events (e.g. heatwaves and ENSO events) are expected to increase in frequency and intensity, while climate change scenarios show a potential intensification of upwelling. These conditions could lead to distribution displacements and alter trophic interactions by modifying the distribution and density of the predator.

Introduction

The Humboldt Current System (HCS) is the most productive eastern boundary upwelling system (EBUS) regarding fish productivity (Montecino and Lange, 2009). Here, coastal upwelling, driven by equatorward winds, sustains high levels of primary productivity that ultimately support abundant zooplankton and pelagic communities (Medellín-Mora et al., 2016; Espinoza et al., 2017). As in other cold and temperate ecosystems, euphausiids (also known as ‘krill’) are an essential link in the food webs of the HCS, transferring energy from phytoplankton and microzooplankton to higher trophic levels (Espinoza et al., 2017; Massing et al., 2022). Their large size in comparison to other mesozooplankton groups, and their ability to form large and dense swarms, make them one of the most diversely predated animals in upwelling systems (Pillar et al., 1992; Antezana 2010), being an critical prey item for many marine mammals, seabirds, and fishes of the HCS. The recruitment and standing stocks of some of the most important biological resources in the eastern South Pacific, such as the Peruvian anchovy, the most globally productive fishery (FAO, 2020)), the south pacific hake, and jack mackerel, rely on krill populations (Espinoza and Bertrand, 2008; Antezana 2010). Hence, understanding all sources of temporal and spatial variability influencing krill dynamics is critical to improve ecosystem and fisheries management.

Euphausiids communities of the HCS are strongly influenced by the hydrographic structure and advective processes associated with upwelling dynamics. The cross-shore distribution of krill life stages in northern Chile suggests that, during spring months, early stages are advected offshore through the Ekman layer (Díaz-Astudillo et al. 2022). Similar observations have been made in central Chile, where upwelling is highly seasonal, and smaller individuals are usually found farther offshore (Riquelme-Bugueño et al., 2012). The cross-shore gradients in temperature, dissolved oxygen, and chlorophyll-a modulate the community structure and distribution of the upwelling-associated, transition, and oceanic krill ensembles

off central Chile (Riquelme-Bugueño et al., 2012). In contrast, the upwelling is permanent year-round off northern Chile with the presence of a quasi-permanent oxygen minimum zone (OMZ) that can act as a biological barrier for organisms (Manríquez et al., 2009; Escribano et al., 2009). Highly migratory euphausiids can cross or even inhabit the OMZ, while others are restricted to oxygenated waters (Escribano et al., 2009; Riquelme-Bugueño et al., 2020). Despite being one of the most important trophic links, relatively low efforts have focused on the effect of other environmental and biological forcings (e.g., climate oscillations and predator abundance) on krill population dynamics in the HCS, in comparison to other highly productive systems.

In addition to mesoscale variability, basin-scale low-frequency physical processes, such as heat waves and climate events, also influence the distribution of species by altering the environmental conditions of the water column and circulation patterns, which causes changes in krill body length and biomass (Brinton and Townsend, 2003; Sydeman et al., 2013; Robertson et al., 2020; Killeen et al., 2021). In the California Current System (CCS), the onshore advection of warmer water masses during El Niño events causes changes in the distribution of tropical, subtropical, and subarctic euphausiid species, decreasing the overall contribution of krill to total zooplankton carbon biomass (Ambriz-Arreola et al., 2018). Warm events can also modify the phenology and intensity of primary productivity peaks (Thomas et al., 2009). Consequently, the abundance of cold-water species decreases, and reproductive processes are delayed and/or altered (Killeen et al., 2021; Díaz-Astudillo et al., 2022). In the HCS, climate events are known to affect net primary productivity and zooplankton communities by modifying species composition and increasing species diversity (Aronés et al., 2009; Thomas et al., 2009; Escribano et al., 2012). These changes in community traits, caused by environmental anomalies, escalate through the trophic web ultimately modifying ecological prey-predator interactions (Orlova et al., 2015).

Modeling the relationships between euphausiids and their predators has been a common approach to study the complex and non-linear effect of predation on krill populations, while incorporating environmental variability. In the Eastern Bering Sea, euphausiids are a main component of the ecosystem and a key prey for several trophic levels, including many commercial fishes, such as cod, capelin, and the walleye pollock (Hunt Jr. et al., 2016). Several studies have shown a moderate, though statistically significant, effect of the density of these fishes on krill abundance, suggesting the occurrence, to different degrees, of top-down control

of krill populations (Hunt Jr. et al., 2006, 2016; Simonsen et al., 2016). Similar observations have been made in the Barents Sea (Orlova et al., 2015), where the predation pressure of fish on zooplankton has been well studied (Frank et al., 2007). The extent and intensity of trophic interactions depend on local and remote environmental proxies (Orlova et al., 2015), and thus, they vary in space and time. Krill also dominates the zooplankton community in the CCS, being associated with the distribution of predators such as whales (Rockwood et al., 2020) and seabirds (Santora et al., 2014). Long-term temporal correlations between euphausiid dominance and anchovy biomass (Ayón et al., 2011), and small-scale spatial correlations with jack mackerel (Bertrand et al., 2004), hint that some extent of trophic control between euphausiids and pelagic fish might occur in the HCS. Although krill is one of the most abundant zooplankton groups in the HCS, regression models determining the effect of predation on krill abundance in this highly productive region have not been applied. The goal of this study is to identify the main environmental drivers of euphausiids abundance at interannual, seasonal and spatial scales, and to determine the effect of predator biomass (the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*, hereafter anchovy) on the abundance of euphausiids in the permanent-upwelling area off northern Chile.

Methods

2.1 Study area and sampling design

The study area comprised the region off northern Chile from 20°S to 25°S and 70°W to 72°W (Fig. 4.12). The area presents a generally narrow continental shelf, with no river discharges. Along-shore winds are dominant and sustain intense upwelling year-round, which produces a very shallow oxygen minimum zone (OMZ) and chlorophyll-a filaments that extend several kilometers offshore (for a more detailed description of the study area please refer to Díaz-Astudillo et al., 2022). The *in situ* data used in this study (i.e. euphausiid abundance, anchovy biomass and CTD-O (conductivity, temperature, depth and, oxygen) data) were collected during 16 research cruises, conducted every austral fall (8 in April each year) and austral spring (8 in December each year) from 2010 to 2017 onboard the R/V Abate Molina by the Instituto de Fomento Pesquero (IFOP).

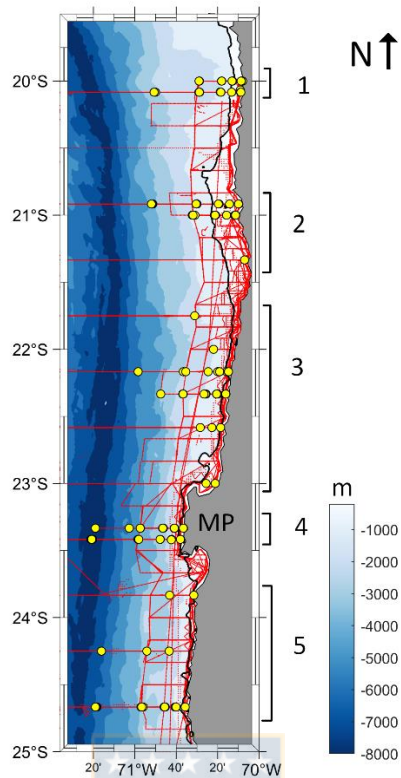


Figura 4.12. Map of the study area showing the bathymetry (color coded) and 200 m isobath as a black line. Yellow dots represent the zooplankton and CTD-O sampling stations. Red dots represent the anchovy hydroacoustic sampling records. Samples were grouped in 5 latitudinal groups (numbers 1-5, defined in the text).

On all cruises the navigation track of the ship was composed of parallel along-shore transects each separated by 10 nm, starting at 20°S and moving north to 25°S, in which *in situ* biological and physical sampling was conducted. The sampling stations were positioned at 1, 5, 10, 20, and 40 nm from the coast along each transect (the 40 nm station was available only during the fall cruises). by categorizing the stations into 5 latitudinal groups according to topographic and bathymetric features. Using this categorization, we incorporate the variability in the width of the continental shelf and the shape of the coastline, which can influence krill distribution and trophic interactions (Ayón et al., 2011; Santora et al., 2017). Group 1 includes the stations north of 21°S where the continental shelf is narrow; Group 2, the stations at ~21°S, where the continental shelf is wider; Group 3, the stations north of Mejillones Peninsula (MP), a major upwelling point at 23.3°S, with a narrow continental shelf; Group 4, the stations near MP; and Group 5, the stations south of MP (Fig. 4.12).

At each station, nighttime zooplankton sampling was performed with a 60 cm mouth-diameter double-framed Bongo net with 300 μm mesh. The Bongo net was equipped with a calibrated T.S.K. flowmeter to measure the volume of water filtered. The tows were oblique and integrated from 100 m to the surface, and samples were immediately fixed onboard with 5% borax-buffered formaldehyde. Temperature, salinity, and dissolved oxygen data were collected using a SeaBird 911 CTD-O. Sampling stations were classified according to their distance from the coast ('DC', 5 levels, 1, 5, 10, 20 and 40 nm), latitudinal group ('LG', 5 groups), season (fall and spring), and year (8 levels, from 2010-2017). A total of 240 samples were used in this study.

2.2 Environmental data

Daily satellite surface chlorophyll-a concentration (SSC, 4x4 km resolution) data were obtained from the merged Copernicus Global Ocean Colour products (<https://resources.marine.copernicus.eu/>). Daily satellite surface temperature (SST) (0.025°x0.025° resolution) data were obtained from MODIS-Aqua (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>), and daily satellite winds (0.25°x0.25° resolution) from CMEMS IFREMER CERSAT multi-sensor blended wind field (<https://resources.marine.copernicus.eu/>). Ekman transport vectors for each sampling period, and the zonal Ekman transport (E_T , $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) of the previous 5 days of each sampling date, were calculated using satellite winds. We then constructed climatologies (April and December) of SST, SSC, and Ekman transport to characterize the study area and the study period, and to obtain indices for each sampling date and position. We used 1 mg m^{-3} in the satellite chlorophyll-a composites as a limit to visualize upwelling extension, following the observations of Letelier et al. (2009), who found that the upwelling front usually coincided with the 1 mg m^{-3} boundary off central Chile. *In situ* CTD-O data were used to calculate the mean temperature (MeanTemp), salinity (MeanSal), and dissolved oxygen (MeanDO) of the first 100 m of the water column, and the depth of the upper limit of the OMZ ($<1.4 \text{ m L}^{-1}$, dOMZ). We calculated mean values for each station, and then the mean for every LG and DC group, for every cruise, to explore across- and along-shore spatial variability through years and seasons. Interannual, seasonal, latitudinal, and longitudinal (distance from the coast) comparisons were carried out using Kruskal Wallis tests.

2.3 Euphausiids data

In the laboratory, adult euphausiids were sorted, counted, identified to the lowest taxonomic level possible following Baker et al. (1990), and standardized to individuals per 1000 cubic meters (ind. 1000 m⁻³). Due to difficulties with the identification of the genus *Nematoscelis* (~50% of all individuals had missing or broken appendages), the genus species were pooled together. Because only 4 taxa accumulated 96% of the total abundance, only these were included in subsequent analyses: *Euphausia mucronata*, *E. eximia*, *Stylocheiron affine*, and *Nematoscelis spp.* To explore spatial and temporal differences in the community, non-metric permutational analysis of variance (PERMANOVAs with Bray-Curtis similarity matrix and 9999 permutations) was performed with log(X+1)-transformed abundances. The effects of year (2010-2017), season (fall and spring), DC, LG, and the interaction between year and season, and D and LG (two-way analysis), were tested.

Spatial hotspots were identified using the Getis-Ord statistic (G_i^* , Getis and Ord, 1992). This index, commonly used to identify and describe krill aggregations (Santora et al., 2017; Rockwood et al., 2020), identifies statistically significant spatial clusters of an entity (in this study log(Abundance+1)). The local sum for a feature and its neighborhood is proportionally compared with the sum of all features, to determine whether the local sum is significantly different from that randomly expected using the Z score statistic. Significant values of $Z > 0$ provide evidence for hotspots, while values of $Z < 0$ provide evidence for groups of features that have values lower than expected by chance (i.e. ‘coldspots’). The analysis resolution was ~100 km² considering equal-sized hexagons. Hotspot analyses were performed in the ARCGIS 10.5 software (ESRI, 2019).

2.4 Anchovy data

Engraulis ringens (the Peruvian anchovy or ‘anchoveta’) hydroacoustic density data, used as a proxy for anchovy biomass, were continuously recorded during the navigation track using a SIMRAD EK 60 multi-frequency echo sounder operating at 18, 38, 120 and 200 kHz. Hydroacoustic data were georeferenced with a GPS and discretized in 0.5 nm sampling intervals. Fishing catches were performed at several random stations to validate hydroacoustic categorizations. Anchovy target strength estimations were carried out when >80% of the catches corresponded to *E. ringens* and were adjusted to the observed size structure and modal sizes. Species identification was then made by visual examination of echograms and the species-

specific mean volume backscattering strength (S_V in dB). Hydroacoustic data were processed using Echoview software (Sonardata, Pty. Ltd.). Hydroacoustic density (S_A , $m^2 \text{ nm}^{-2}$) was determined by:

$$S_A = 4\pi(k)^2 \int_{z1}^{z2} S_V \Delta z$$

Where k = conversion factor from m to nm, $z1/z2$ = lower/upper limit of the echo-integrated stratum, S_V = mean volume backscattering strength (dB), Δz = stratum depth. Specific details about hydroacoustic data processing and fishing methods can be found in Leiva et al. (2018). This standard methodology has been previously used with anchovy data by Murase et al. (2009) and Gutiérrez et al. (2007). The G_i^* statistic was calculated with $\log(S_A + 1)$ and mapped to determine the existence of significant anchovy hotspots, following the methodology described for krill data.

2.5 Modeling euphausiid abundance in the HCS

To explore the physical and biological mechanisms controlling euphausiid abundance, we applied Hierarchical Generalized Additive Models (HGAMs). As a form of Generalized Additive Models (GAMs), HGAMs allow the construction of flexible models that fit non-linear responses using smooth curves (Pedersen et al., 2019). By being “hierarchical”, HGAMs can account for intergroup variability when data are grouped into categories (*e.g.* in this case species or taxa). Hence, they are suitable when the relationship between the response and explanatory variables is expected to vary across groups (Pedersen et al., 2019). We modeled the response of krill ($\log(\text{Abundance}+1)$) to 7 predictors that account for spatial variability (latitude and longitude), environmental variability (MeanTemp, MeanSal, dOMZ, SSC and E_T), and predator density ($\log(S_A + 1)$). Abundance variables were log-transformed to approach a normal distribution of the residuals. The hydrographic variables were selected to be incorporated in the analysis after evaluating multicollinearity by calculating variance inflation factors (VIF) and exploring correlograms using the ‘AlleleShift’ R package (Kindt, 2021). The original pool of variables was composed of *in situ* surface temperature, salinity and dissolved oxygen (first 20 m of the water column), MeanTemp, MeanSal, MeanDO, dOMZ, SST, SSC, and the zonal

(cross-shore) Ekman transport (E_T). The variables with $VIF < 7$ and Spearman correlation coefficient less than 0.7 were selected as predictor variables in the models (Table 6).

Table 6. Spearman correlations among the environmental variables selected as covariates for the HGAM models.

	MeanTemp		MeanSal		SSC		dOMZ	
	ρ	p-value	ρ	p-value	ρ	p-value	ρ	p-value
E_T	0.07	1.00	0.11	0.97	-0.07	1.00	0.03	1.00
MeanTemp			0.35	<0.001	-0.56	<0.001	0.66	<0.001
MeanSal					0.00	1.00	-0.12	0.95
SSC							-0.66	<0.001

The response variable was categorized according to taxa to observe specific responses of *E. mucronata*, *E. eximia*, *S. affine*, and *Nematoscelis* spp. After careful evaluation of the model outcomes and fittings and taking into consideration the contrasting distribution and ecological role of the selected taxa (Riquelme-Bugueño et al., 2012; Massing et al., 2022), we decided not to incorporate a global smoother in the model. By this, the specific response curves are not penalized if they deviated from the global smoother. The general model structure is:

$$Y = g^{-1} + (\beta_0 + fx1 + fx2 + \dots fxi + \zeta + \varepsilon)$$

Where Y is the response value to be modeled, g^{-1} is the inverse link function, β_0 is the intercept, $f(x_i)$ is the smooth function of the covariates, ζ is the random effect of the group-specific intercepts, and ε is the error term. To deal with spatial autocorrelation, the spatial term was constructed as a Gaussian process smooth where the interaction between the latitudinal and longitudinal position of each sample is a spherical correlation model with a maximum range of 1 (Wood, 2017). This term was included to incorporate any spatial trend that isn't related to the predictors (Ressler et al., 2014). Several model structures and designs were tested, and the model with the lowest Akaike Information Criterion (AIC), highest deviance explained, and with all terms being statistically significant for at least one taxon, was selected as the best one. Smoothing parameters and model coefficients were estimated using restricted maximum likelihood (REML). Because anchovy data were not available for the fall

cruise of 2010, 2011 and 2013, these periods were not included in the models, hence the number of observations used for the model was 189 (by using 4 taxa the pseudo-n is 756). HGAMs were constructed in R (R Core Team, 2021) using the ‘mgcv’ package (Wood, 2017) and plots with the ‘gratia’ package (Simpson, 2022).

Results

3.1 Temporal and spatial changes in environmental conditions

The region presented high environmental variability at interannual, seasonal, and spatial scales. The fall of 2015 was the warmer period ($21.96 \pm 0.3^\circ\text{C}$), followed by spring of 2016 ($21.74 \pm 0.25^\circ\text{C}$), both periods coinciding with the highest values of the Multivariate El Niño Index for the study period (see Díaz-Astudillo et al., 2022). In contrast, the coldest periods were the spring of 2010 ($20.02 \pm 0.26^\circ\text{C}$) and 2014 ($20.06 \pm 0.33^\circ\text{C}$). Large SST anomalies were found during fall of 2010, 2012 and 2015 ($+0.63^\circ\text{C}$, $+1.12^\circ\text{C}$ and $+1.11^\circ\text{C}$, respectively), and spring of 2010 and 2014 (-0.83°C and -0.69°C respectively) (Fig. 4.13). During fall of 2010 and spring of 2015, positive anomalies of $\sim 2^\circ\text{C}$ were observed in a coastal band of ~ 40 km, while positive anomalies affected the whole study area during fall of 2012 and spring of 2015. The offshore Ekman transport remained negative during the whole study period (Fig. 4.13). The fall of 2010 was characterized by the highest E_T values ($-0.6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$), followed by fall of 2016 ($-0.52 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$), while spring of 2011 and 2013 were the periods with the lowest values (-0.3 and $-0.28 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, respectively). In general, E_T was less intense near the coast ($-0.33 \pm 0.4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ at 1 nm) and increased in intensity offshore ($-0.44 \pm 0.43 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ at 40 nm), although differences were not significant ($H=5.77$, $p=0.22$). E_T was significantly lower (higher in intensity) during fall ($-0.44 \pm 0.03 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) than spring ($-0.38 \pm 0.02 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) ($H=51.79$, $p<0.001$).

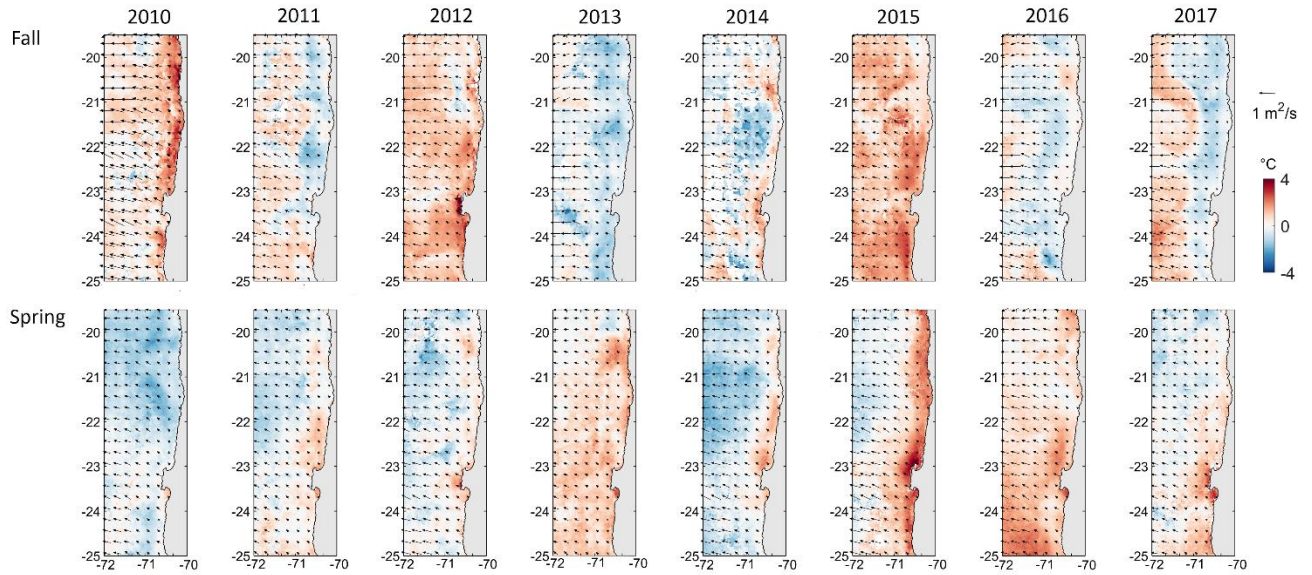


Figura 4.13. Monthly SST anomalies ($^{\circ}\text{C}$) of every April (representative of fall, upper panels) and December (representative of spring, lower panels). The vectors correspond to the mean Ekman transport vectors ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$).

The presence of a coastal band with satellite chlorophyll-a concentration of >1 and up to 16 mg m^{-3} during all the sampling periods (Fig. 4.14), in addition to the negative E_T , confirms the average pattern of permanent upwelling in this area. The offshore extension of chlorophyll-a filaments suggests high mesoscale activity. Mean SSC was higher near the coast ($5.87 \pm \text{mg m}^{-3}$ at the 1 nm stations) and decreased offshore ($0.43 \pm \text{mg m}^{-3}$ at the 40 nm stations), with significant differences in chlorophyll-a concentration among the stations at 1-5 nm, 10 nm, and 20-40 nm ($H=109.7$, $p<0.001$). The coastal band with values $>1 \text{ mg m}^{-3}$ was usually wider near 21°S , where the continental shelf gets wider, and north of the Mejillones Peninsula (latitudinal groups 2 and 3), exhibiting significant latitudinal differences in SSC ($H=15.9$, $p=0.003$). The upwelling band was also wider between 2010-2013 and 2017 than in 2014-2016. Fall of 2011 and 2017 were the periods with higher mean SSC (of 0.98 ± 0.91 and $1.25 \pm 0.59 \text{ mg m}^{-3}$ respectively), which agreed with negative temperature anomalies near the coast (Fig. 4.13). In contrast, fall of 2014 was the period with the lowest mean SSC ($0.5 \pm 0.91 \text{ mg m}^{-3}$). There were no seasonal differences in chlorophyll-a concentration ($H=0.83$, $p=0.42$).

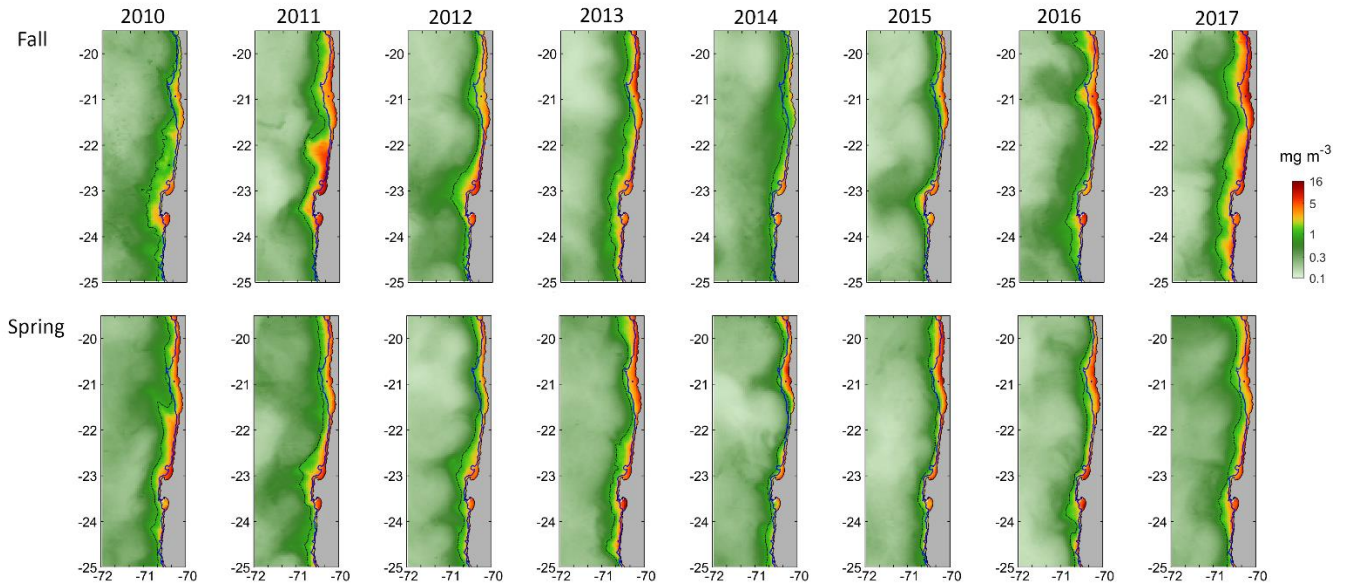


Figure 4.14. Monthly mean satellite chlorophyll-a (mg m^{-3}) of every April (representative of fall, upper panels) and December (representative of spring, lower panels). The black dotted line indicates the 1 mg m^{-3} isoline, whereas the blue line indicates the 200 m isobath.

The *in situ* environmental data confirmed the upwelling pattern observed with satellite chlorophyll-a and temperature data. MeanTemp, MeanDO, and dOMZ were significantly lower near the coast ($14.5 \pm 0.9 \text{ }^\circ\text{C}$, $1.9 \pm 0.8 \text{ ml L}^{-1}$ and $24 \pm 12 \text{ m}$ at 1 nm, respectively) than in offshore stations ($17.7 \pm 1.6 \text{ }^\circ\text{C}$, $4.09 \pm 1.17 \text{ ml L}^{-1}$ and $73 \pm 42 \text{ m}$ at 40 nm, respectively) ($H=102.4$, $p<0.001$, $H=88.1$, $p<0.001$, and $H=217$, $p<0.001$, respectively). MeanSal showed a tendency to decrease toward the coast, although cross-shore differences were not statistically significant ($H=5$, $p=0.29$). During the study period, an increase in MeanTemp and MeanSal during spring of 2014 to spring of 2016 was observed in all DC and LG groups. MeanDO increased in all DC groups during 2011-2012 and again in 2014-2016. Similarly, dOMZ showed an increase in the same periods that was more noticeable in 2014-2015, from 10-40 nm and in LG 3-5. In the latitudinal range, only MeanSal presented a distinctive pattern of higher salinity towards the north, with significantly higher salinity in LG 1 (34.91 ± 0.11) and 2, versus LG 5 (34.68 ± 0.12) ($H=65.6$, $p<0.001$) (Fig. 4.15).

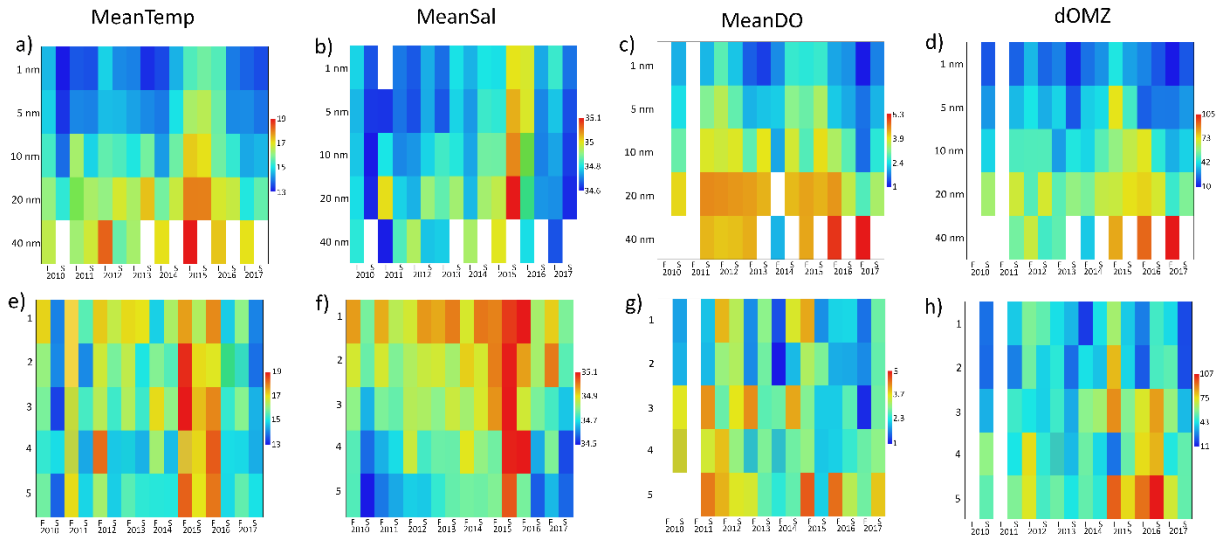


Figure 4.15. Heatmaps of CTD-O derived variables across sampling periods and as a function of distance from the coast (a-d) and latitudinal group (e-h). F: fall survey, S: spring survey.

3.2 Euphausiid abundance variability by taxa

Out of the 4 taxa that dominated the community, *E. mucronata* was the most abundant (1222 ± 2312 ind. 1000 m^{-3}) and accounted for 73% of the total abundance, followed by *E. eximia* (15%, 236 ± 631 ind. 1000 m^{-3}), *S. affine* (9%, 181 ± 487 ind. 1000 m^{-3}) and *Nematoscelis* spp. (3%, 46 ± 109 ind. 1000 m^{-3}). Taxa contributions to total abundance showed large fluctuations among sampling periods (Fig. 4.16). *E. mucronata* accounted for 17% (spring of 2012) to 96% (fall of 2014) of the total abundance, while the highest contribution of *E. eximia* (68%), *S. affine* (39%), and *Nematoscelis* spp. (8%) was observed during the fall of 2011, spring of 2011 and fall of 2012, respectively. The abundance of *E. mucronata* was negatively correlated to the abundance of *S. affine* ($\rho = -0.31$, $p < 0.001$) and *Nematoscelis* spp. ($\rho = -0.18$, $p = 0.03$), while *E. eximia* was positively related to the same taxa ($\rho = 0.33$, $p < 0.001$ and $\rho = 0.58$, $p < 0.001$, respectively).

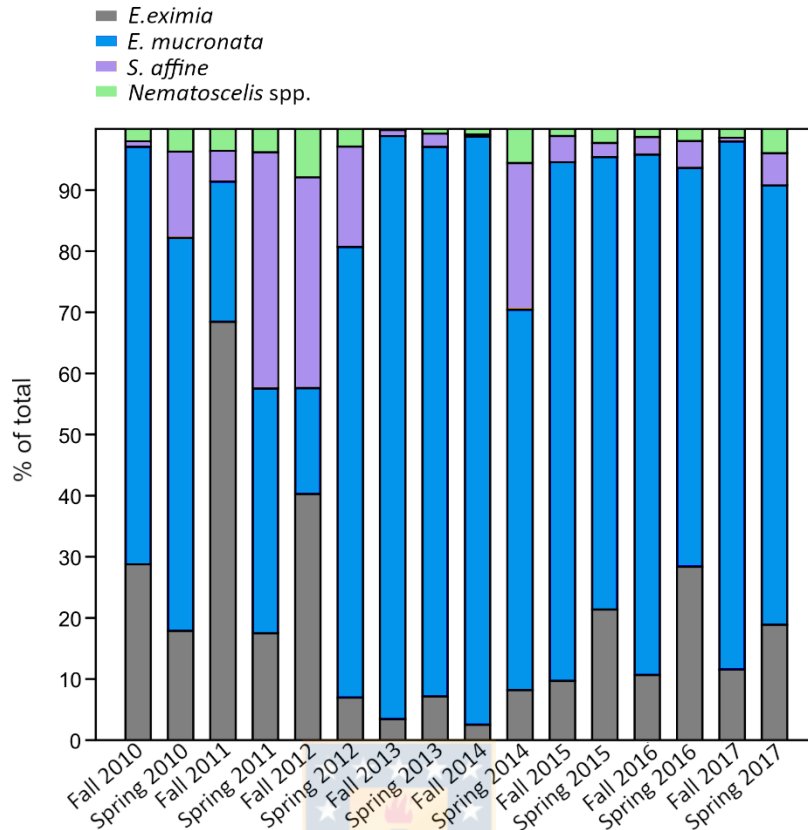


Figura 4.16. Percentage of contribution of each euphausiid taxon to total abundance, for each sampling period.

Significant interannual differences (Pseudo-F=1.59, $p=0.002$) were found in all taxa (Fig. 4.17, Table 7). The years with positive temperature anomalies, such as 2012 and 2015, had lower mean abundances than years with negative anomalies, such as 2014 and 2017. The highest differences were caused by the abundances in the contrasting consecutive years of 2014 and 2015. The mean abundances of *E. mucronata*, *S. affine*, and *Nematoscelis* spp decreased significantly by one order of magnitude in 2015 (771 ± 1841 , 31 ± 56 and 17 ± 40 ind. 1000 m^{-3} , respectively) compared to 2014 (1531 ± 2149 , 435 ± 741 and 105 ± 219 ind. 1000 m^{-3} , respectively). At a seasonal scale, spring abundances of *E. eximia*, *S. affine* and *Nematoscelis* spp. were higher than fall abundances in all taxa (Pseudo-F=4.39, $p < 0.001$), with the highest differences observed for *S. affine* (269 ± 598 and 38 ± 97 ind. 1000 m^{-3} , in spring and fall respectively). *E. mucronata* did not show a seasonal abundance pattern.

The cross-shore variability in krill abundance showed significant differences in relation to the distance from the coast ($H=6.89$, $p<0.001$), and contrasting patterns were found according to the taxa (Fig. 4.17). *E. mucronata*, being the only species that presented higher abundances nearshore, had the highest mean abundances at 1 and 5 nm from the coast (1697 ± 3033 and 1968 ± 2825 ind. 1000 m^{-3} respectively) and the lowest at 40 nm (363 ± 906 ind. 1000 m^{-3}). *E. eximia* exhibited the opposite pattern, with the lowest mean abundances at 1 nm (0 ind. 1000 m^{-3} respectively), and the highest at 20 and 40 nm from the coast (501 ± 964 and 250 ± 209 ind. 1000 m^{-3} respectively), evidencing their offshore habitat preferences. Both *S. affine* and *Nematoscelis* spp. showed the highest abundances at 10 and 20 nm (317 ± 690 and 308 ± 602 ind. 1000 m^{-3} respectively for *S. affine*, and 78 ± 125 and 89 ± 168 ind. 1000 m^{-3} for *Nematoscelis* spp.), and the lowest at 1 nm (15 ± 88 and 3 ± 11 ind. 1000 m^{-3} respectively), suggesting a tendency to inhabit the upwelling front.

Latitude also had a significant effect on the abundance of krill (Pseudo- $F=2.76$, $p<0.001$). The general pattern showed a decrease in the abundances to the north (Fig. 4.17). For *E. eximia*, *S. affine* and *Nematoscelis* spp., Group 2 (area with the widest continental shelf) was the one with lower abundances (73 ± 149 , 18 ± 35 , and 12 ± 38 ind. 1000 m^{-3} respectively), indicating there could be a negative effect of the width of the continental shelf on krill abundances. Their highest mean abundances were observed at latitudinal Group 5 (400 ± 1053 , 441 ± 833 and 74 ± 163 ind. 1000 m^{-3} respectively). *E. mucronata* had the lowest abundances at Group 1 (977 ± 1446 ind. 1000 m^{-3}) and the highest at Group 4, which corresponds to the Mejillones Peninsula upwelling center (1754 ± 3199 ind. 1000 m^{-3}). The interaction between DCxLG was also significant, and it was mainly driven by the high abundances of *E. mucronata* in the coastal stations in latitudinal groups 4 and 5.

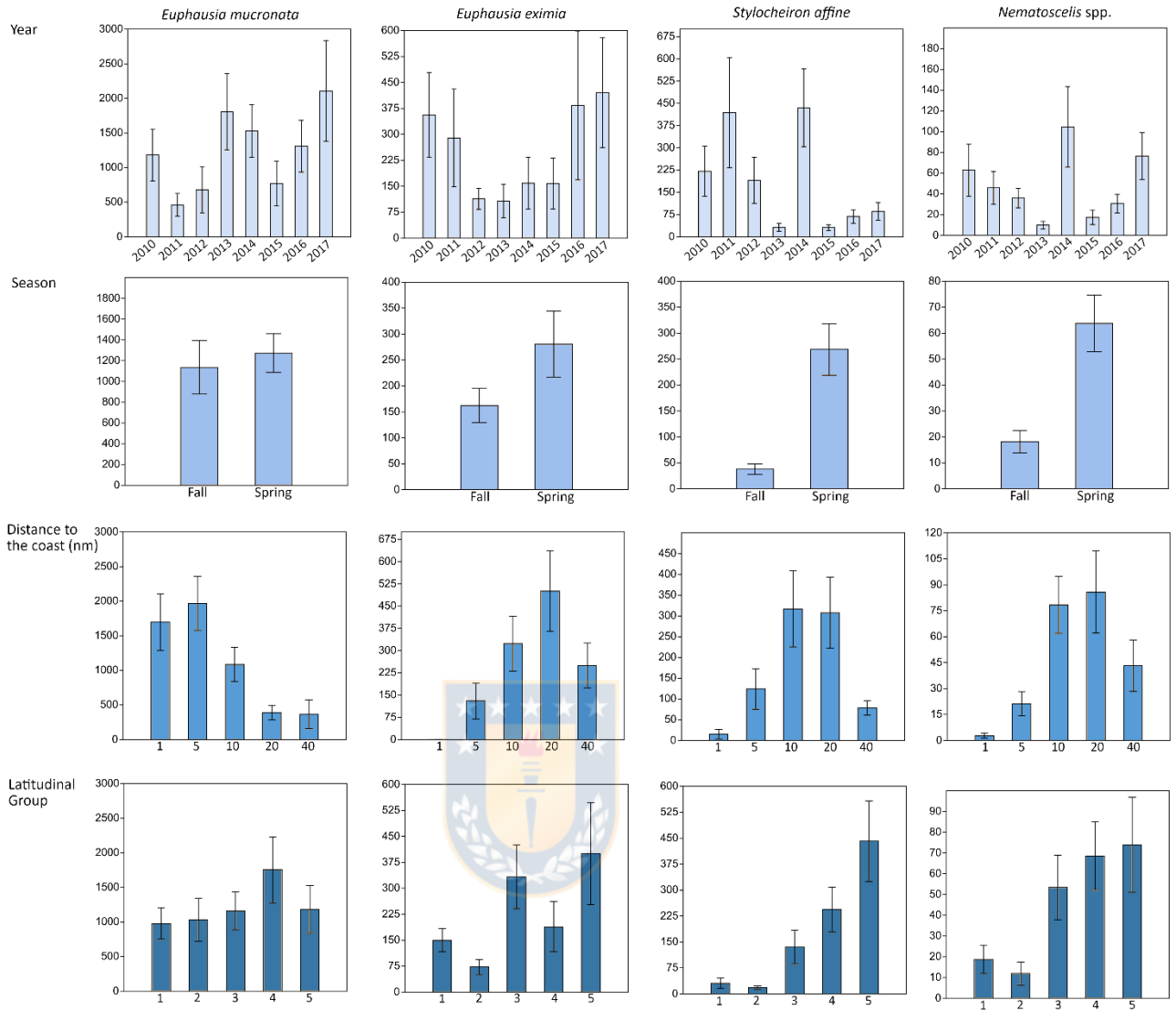


Figura 4.17. Interannual, seasonal, longitudinal (distance from the coast) and latitudinal (latitudinal groups as defined in the Methods section) variability in mean abundances (ind. 1000 m⁻³) and standard error, of the 4 most abundant taxa.

Table 7. PERMANOVA results for the 4 krill taxa, considering season, year, distance from the coast (DC) and latitudinal group (LG) as potential structuring factors.

Source	df	Mean square	F	p
Season	1	1.68	4.39	<0.001
Year	7	0.61	1.59	0.002
Interaction	7	1.12	-2.93	0.330
Residual	218	0.38		
Total	233			
DC	4	2.35	6.89	<0.001
LG	4	0.94	2.76	<0.001
Interaction	16	0.18	-0.52	0.001
Residual	209	0.34		
Total	233			

3.2 Model results: environmental drivers of euphausiid abundance

We ran several models with different combinations of the original 7 predictor variables derived from satellite, *in situ*, and survey data. The best model explained 55.3% of the deviance and included 5 covariates: the spatial term, the mean temperature of the upper 100 m of the water column, cross-shore Ekman transport, the depth of the upper limit of the OMZ, and anchovy hydroacoustic density (Table 8). The contribution of salinity and satellite chlorophyll-a to the overall explained variance was negligible in every combination, and not significant in the full model, so they were dropped in the construction of the final model. The spatial term (a smooth Gaussian process between longitude and latitude), MeanTemp, and dOMZ were the only terms that, when being the only smooth functions in the model, were significant for all taxa. The spatial term by itself explained 39.7% of the deviance, while the depth of the OMZ explained 42.4%, and temperature, 27.9% (in single-term models) (Table 8). Nonetheless, the best model included E_T and anchovy hydroacoustic density in addition to the spatial term, MeanTemp and dOMZ, because grouping by species revealed contrasting responses among the 4 taxa (Fig.

4.18). In this model all terms were significant for at least 1 taxon, and at the same time, AIC was the lowest.

Table 8. HGAMs results for different tested models. Asterisk over a term indicates the covariate was not significant for any taxa.

Model	Terms	Dev. Expl. (%)	AIC	Δ AIC
	Lat/Lon, Sal*, Temp, dOMZ, E _T ,			
Full model	SSC*, Anchovy	56	3316.65	7.25
Spatial	Lat/Lon	39.7	3474.53	165.13
dOMZ	dOMZ	42.4	3391.97	82.57
Temp	Temp	29.3	3350.00	40.60
	Lat/Lon, Temp, dOMZ, E_T,			
Final model	Anchovy	55.3	3309.40	0.00

The spatial model revealed contrasting modeled distribution patterns between *E. mucronata* and the other taxa. The modeled distribution of *E. mucronata* showed higher abundances near the coast, between 22° and 23°S, while *E. eximia* had higher abundances in the offshore zone, near ~22°S. Both *S. affine* and *Nematoscelis* spp. showed higher abundances in the offshore area south of 23°S (Fig. 4.18). In the dOMZ model, a strong, negative, and non-linear effect was observed for *E. mucronata*, in which the highest abundances are observed when dOMZ is ~ 25 m. A weak non-linear positive effect was observed with *E. eximia*, and a linear positive effect with *S. affine* and *Nematoscelis* spp. (Fig. 4.18). In the MeanTemp model, the temperature had a negative non-linear effect over the abundance of *E. mucronata*, with a peak near ~15°C. *E. eximia*, *S. affine* and *Nematoscelis* spp. showed a positive linear relationship with temperature. In the full model, the effect of the spatial covariate was significant for *E. eximia* and *S. affine*, the effect of MeanTemp was significant on *E. mucronata*, and the effect of dOMZ, on all taxa. In addition, there was a significant non-linear relationship between E_T and *S. affine* abundances, with lower values of E_T (i.e., more intense offshore transport) having a negative effect on the abundances. However, this result needs to be analyzed carefully, because the scarce amount of data with E_T<-0.5 (n=18) creates large confidence intervals.

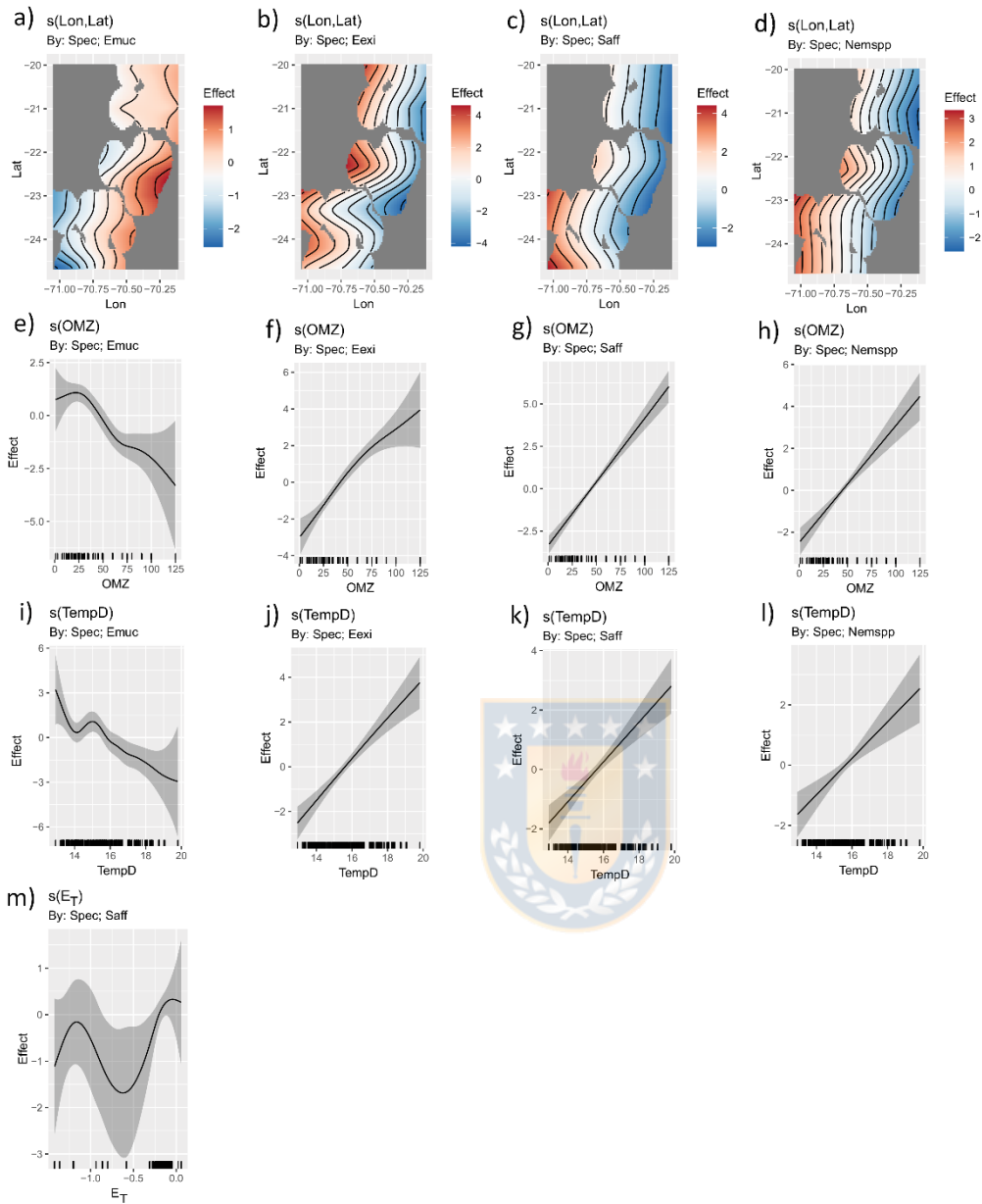


Figure 4.18. HGAM models, showing function smooths with 95% confidence bands of the selected covariates, in different models. a-d) Spatial model, e-h) dOMZ model, i-l) MeanTemp model, and m) effect of E_T on *S. affine* abundances from final model. Only significant terms are shown.

Because dOMZ and MeanTemp were the only environmental variables that were highly significant for all taxa in single-term models, their abundances were plotted against these

variables to observe patterns across these environmental gradients (Fig. 4.19). *E. eximia*, *S. affine*, and *Nematoscelis* spp. had a similar pattern of higher abundances when the depth of the OMZ was >50 m, and when temperature of the upper 100 m was >14° C. *E. mucronata* had the opposite pattern, presenting the highest abundances within 13° and 15°C, and within 0 and 60 m depth of the OMZ.

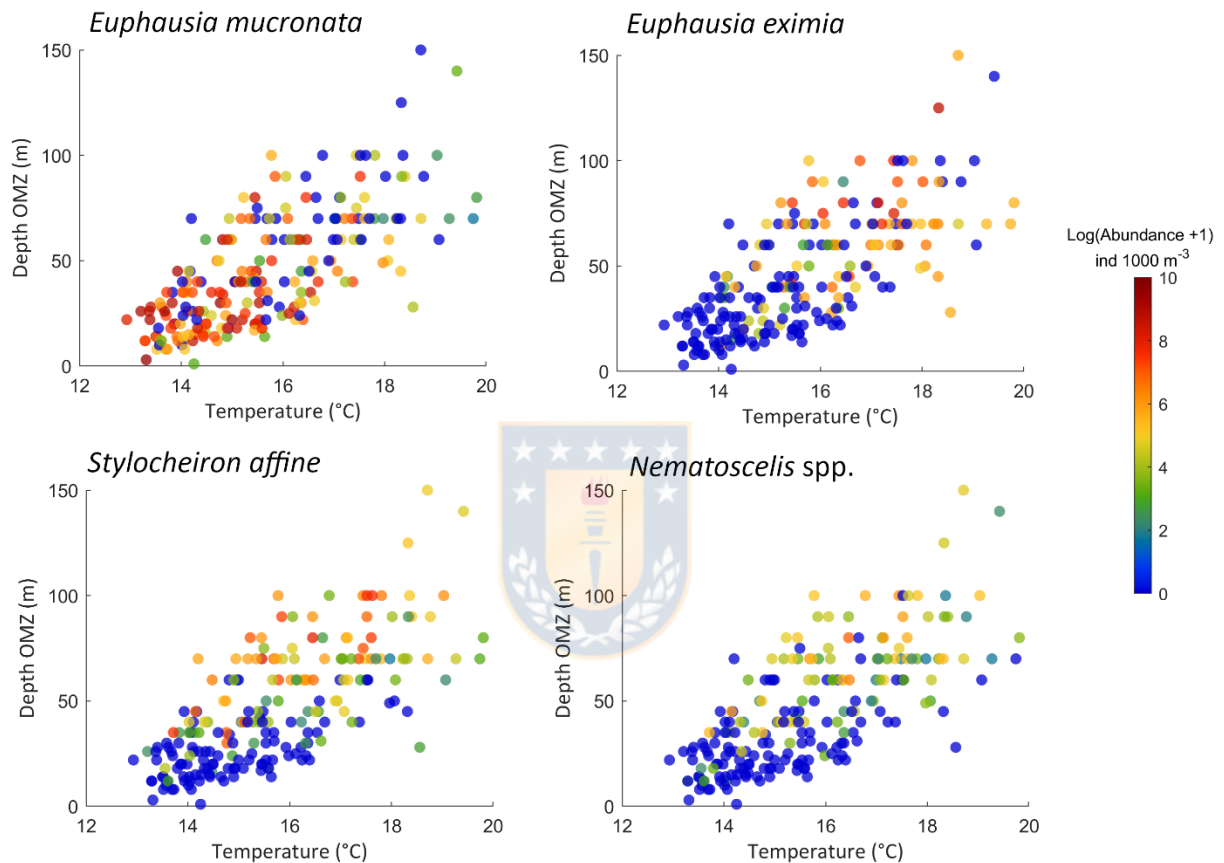


Figura 4.19. MeanTemp/dOMZ diagrams with observed abundances (ind. m⁻³) superimposed.

3.3 Model results: the effect of anchovy on euphausiid abundance

Even though the hydroacoustic density of *E. ringens*, included as a predatory term, had only a marginal effect in the final selected model, it was a significant predictor term for the endemic and numerically abundant species *E. mucronata* in every model that incorporated it. Anchovy hydroacoustic density had a positive nonlinear effect on this species abundance up to

a biomass of $\sim 30 \text{ m}^2 \text{ nm}^{-2}$. Biomasses above that threshold had a negative effect, observed as a decrease in the abundance of *E. mucronata* as the anchovy biomass reached $\sim 900 \text{ m}^2 \text{ nm}^{-2}$. Above that threshold, the effect became positive again (Fig. 4.20).

We tested potential distribution overlap between anchovy and *E. mucronata* by identifying spatial hotspots. Significant clusters of anchovy were found near the coast (Fig. 4.20). The aggregation of hotspots followed bathymetry, with more significant clusters where the continental shelf was wider. The G_i^* statistic calculated with log-transformed abundance data for the whole study period did not show significant aggregations of *E. mucronata*, probably due to the relatively low number of sampling points and resolution compared to the anchovy dataset. The mean distribution of *E. mucronata* showed its presence in the whole study area, with higher abundances in 3 areas. A cluster of high abundances was found $\sim 21^\circ\text{S}$, where the continental shelf is wider, a second cluster was found south of 22°S , and the third cluster was found in the continental shelf off the MP. The first cluster overlaps with significant anchovy hotspots, but the other two were found in areas with no anchovy hotspots.



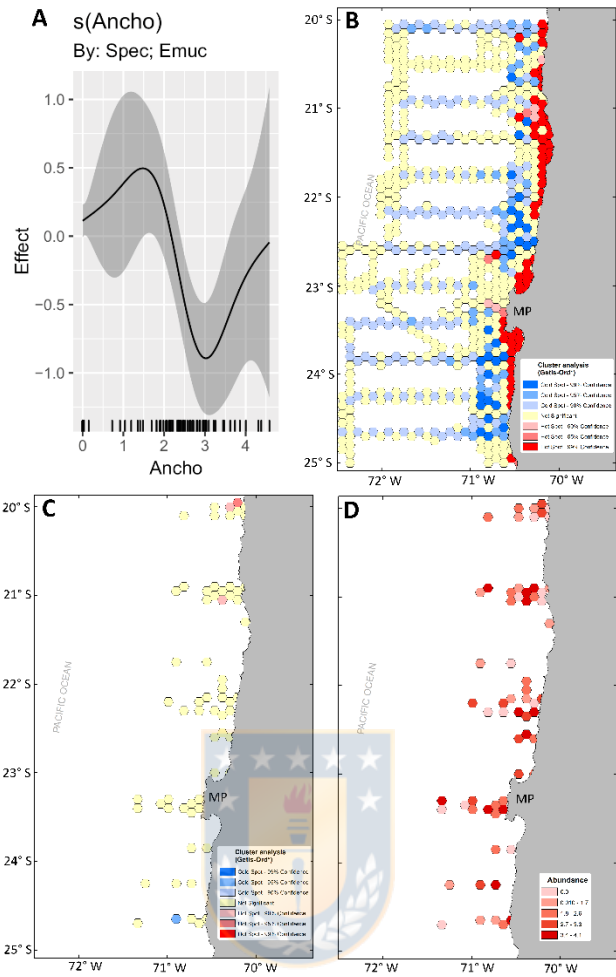


Figura 4.20. Effect of anchovy on *E. mucronata* abundances (smooth function obtained from the HGAM final model) (A), Getis-Ord local G_i^* cluster analysis for anchovy (B), and *E. mucronata* (C), and mean abundance map of *E. mucronata* (D).

Discussion

4.1 Impacts of thermal fluctuations, food availability, advection and oxygen concentration on krill abundances

Several modelling studies in cold and temperate systems have proved that temperature has a strong influence on euphausiid population dynamics (Dorman et al., 2015; Orlova et al., 2015; Hunt Jr. et al., 2016; Robertson and Bjorkstedt, 2020; Killeen et al., 2021; Phillips et al., 2022). Accordingly, our results provide evidence that temperature is one of the main drivers of krill abundance off northern Chile, and plays a significant role in modulating krill distribution.

The HCS is subject to climate perturbations that account for most of the interannual environmental variability (Thomas et al., 2009; Di Lorenzo et al., 2013). During the study period, both ENSO and PDO indices shifted from negative (2010-2013) to positive (2014-2016), and then to neutral values (2017), with consequent fluctuations in water temperature, along-shore wind stress, and satellite chlorophyll-a (Díaz-Astudillo et al., 2022). Thermal fluctuations associated with climate oscillations and/or heatwaves tend to modulate interannual changes in euphausiid assemblages of upwelling systems (Parés-Escobar et al., 2018; Lilly and Ohman, 2021; Phillips et al., 2022). For example, the 2014-2015 heatwave off the west coast of the US and Canada caused a decline in krill abundance (Phillips et al., 2022) and modified the size structure of *Euphausia pacifica* (Robertson and Bjorkstedt, 2020), a numerically important species in the CCS. We observed that the years with the highest variations in euphausiid abundances were also the years with the highest temperature anomalies. However, those years did not exhibit proportional changes in productivity. In particular, the abundance of the upwelling-associated species *E. mucronata* had significantly higher abundances during the years with the most negative temperature anomalies (late 2010, 2014, and 2017). These interannual abundance fluctuations were probably caused by distribution displacements driven by poleward water-mass advection and/or by coastal trapped waves linked to ENSO events (Lilly and Ohman, 2021). Although there is still conflicting evidence about the future of EBUS, research suggest that the temperature of the coastal areas of upwelling systems will decrease due to intensified winds and upwelling (Sydeman et al., 2014; García-Ramos et al., 2015; Seabra et al., 2019). Extreme El Niño (Cai et al., 2018) and La Niña (Cai et al., 2015) events are also expected to increase in frequency due to climate change. Heatwaves (spanning 30-100 days) also show an increase in intensity and duration in the last decades in the HCS (Pietri et al., 2021). It is plausible to expect shifts in species distribution associated to these extreme events. Warm events might be especially detrimental, since the keystone species *E. mucronata* would probably be displaced towards the south or restricted to coastal pools.

The model results showed that temperature is a better predictor of euphausiids abundance than primary productivity. An exhaustive analysis of the spatial patterns of the krill community variability in central-southern Chile found strong associations between coastal species and chlorophyll-a (Riquelme-Bugueño et al., 2012). Nonetheless, the study area of that study covered a larger longitudinal range, and hence a larger productivity range, in an area

influenced by seasonal upwelling. The survey area of the present study presents (on average) permanent upwelling conditions, as observed in the Ekman transport and SSC climatology. The SSC climatology confirmed a high productivity during both spring and fall, even during years with lower E_T or during positive ENSO and PDO phases (e.g., 2015). Although the coastal upwelling band was narrower in these periods, chlorophyll-a concentration remained high. Previous studies on zooplankton production have suggested that primary productivity off central Chile allows copepod communities to grow without food limitations (Escribano et al., 2016). At a basin scale, a study about the main drivers of the abundance of euphausiid species in the Pacific Ocean found that chlorophyll-a had a marginal effect in the explained variance of the tested models (Letessier et al., 2011), although the authors did not distinguish upwelling from equatorial or high seas dynamics. The lack of association between *E. mucronata* and chlorophyll-a, whose growth and abundance have been directly associated with primary productivity (Riquelme-Bugueño et al., 2012; Riquelme-Bugueño et al., 2013) hints that the species population dynamics off central Chile differs from northern Chile. A short-term study off northern Chile did not find any association between phytoplankton biomass and any euphausiid species, but it did find significant and species-specific relationships with dissolved oxygen and water density (Fernández et al., 2002). In general, our results suggest that chlorophyll-a concentration remains sufficiently high to support large euphausiid populations off northern Chile, and is not a controlling factor of krill species abundances, at least at the spatial and temporal scales covered in this study. However, to properly determine whether there is food limitation, it is necessary to incorporate food ingestion rates (Antezana 2010), growth rates (Riquelme-Bugueño et al., 2016), and biomass production (Riquelme-Bugueño et al., 2013) in future studies, to observe changes in these population parameters under different productivity scenarios.

The study of the mesoscale structure of krill hotspots in the highly advective CCS revealed that krill aggregations were inversely correlated to maximum upwelling points, suggesting that upwelling could act as an optimal window, where both high and low values of Ekman transport are detrimental for krill abundance and growth (Santora et al., 2011; Dorman et al., 2015; Riquelme-Bugueño et al., 2016). Our results showed a significant effect of Ekman transport on the abundance of *S. affine* only, an offshore epipelagic species (Gómez-Gutiérrez et al., 2005; Riquelme-Bugueño et al., 2012). Highly migratory euphausiid species might avoid

cross-shore transport by inhabiting deep and less advective layers during the day (Barange, 1990; Escribano et al., 2009). The non-migratory behavior of *S. affine*, its vertical distribution within the upper 100 m of the water column (Escribano et al., 2009), and the fact of being one of the smallest subtropical krill species of the HCS (8.5 mm of maximum adult length, Baker et al., 1990), could be favoring its offshore advection through the Ekman layer, as it has been observed with early non-migratory life stages (Lu et al., 2003; Dorman et al., 2005; Díaz-Astudillo et al., 2022). The expected intensification of upwelling, due to an intensification of alongshore winds (Sydeman et al., 2014), might be detrimental to small epipelagic species and early life stages because of increased offshore advection and transport to less productive waters (Santora et al., 2011; Dorman et al., 2015).

The permanent coastal upwelling off northern Chile generates a practically continuous upwards transport of hypoxic Equatorial Subsurface Water, which together with the biogeochemical consumption of oxygen, creates and maintains a quasi-permanent and shallow OMZ (Paulmier et al., 2006). Several pelagic coastal organisms show vertical habitat partitioning to cope with oxygen depletion (Sameoto et al., 1987; Castro et al., 2007; Hoving et al., 2020). In the case of euphausiids, some species inhabit the upper oxygenated layer, while others inhabit the OMZ or are regularly crossing it during their diurnal vertical migrations (Antezana 2009; Escribano et al., 2009, Riquelme-Bugueño et al., 2020). We observed significant and opposite responses of krill abundance to dOMZ. *E. mucronata* presented higher modeled abundances when the OMZ was shallower (and by association dissolved oxygen was lower), proving to be an upwelling associated species. The other 3 taxa had the opposite pattern, suggesting a habitat preference for more oxygenated waters. The known distribution of these species shows that *E. mucronata* and some *Nematoscelis* species normally inhabit the core of the OMZ during daytime, while *S. affine* occupies the surface oxygenated layer, and *E. eximia* regularly crosses the OMZ, but does not stay in the core (Antezana 2009, Escribano et al., 2009). Both *E. mucronata* and *E. eximia* are large and highly migratory species with metabolic adaptations to survive in hypoxic or even anoxic conditions (e.g., through antioxidant enzyme activity and metabolism suppression (Tremblay et al., 2010, 2020)). However, vertical distribution descriptions along with our model's results indicate that higher abundances of *E. eximia* should be expected at higher oxygen concentrations. The adaptation of *E. mucronata* to

low oxygen is probably the adaptive advantage explaining its large abundances in this ecosystem.

4.2 Prey-predator interactions

The study of temporal correlations between anchovy and euphausiids (Ayón et al., 2011) and anchovy and zooplankton (Ayón et al., 2008) in the HCS have suggested that mesozooplankton can directly affect anchovy populations by bottom-up trophic control. Here, without discarding that hypothesis, we show the opposite effect, with anchovy having a negative effect on krill abundance, adding predation as a potential ecological process controlling krill populations in the HCS at local scales. Trophic processes depend on many aspects. Top-down control prevails in ecosystems with low temperatures and species diversity (Frank et al., 2007), such as the continental shelf of eastern boundary upwelling systems. Top-down control influences populations at local, but not regional scales (Hunt Jr. and McKinell 2006; Atkinson et al., 2014). Orlova et al. (2015) fitted different regression models to specific areas of the Barents Sea, finding that predation pressure on krill abundance varied among areas with contrasting oceanographic conditions. They found a quadratic relationship with cod and a negative linear regression with capelin, which together with environmental variability explained between 30% and 64% of the total euphausiid abundance variance. Nonetheless, a significant effect of a covariate does not necessarily imply trophic control. Ressler et al. (2014) found a significant effect of walleye pollock on krill abundances in the Bering Sea, but the relationship was rather flat, and the explained power of the model containing the predator abundance did not improve much compared to a model without it. Hence, they discarded a top-down control as the main process controlling krill populations in the Bering Sea. The effect of anchovy on *E. mucronata* abundance was fitted as a complex non-linear curve showing a negative effect. Nonetheless, the wide confidence bands at the opposite ends of the covariate axis suggest that the positive effect at both low and high anchovy abundances should be analyzed with care. Model approaches are a useful tool to explore temporal and spatial relationships and functional responses between prey and predator. However, food consumption rates must be included to confirm feeding habits and properly evaluate the existence of trophic control (Abrams and Ginzburg, 2000).

It has been described that, while being an opportunistic omnivorous feeder, anchovy selects the largest available prey from the community (Espinoza and Bertrand, 2008). In the HCS, one of the largest species in the mesozooplankton community is *E. mucronata*, which can measure up to 30 mm (Díaz-Astudillo et al., unpublished data) and form highly dense swarms. *E. mucronata* is, therefore, the main prey item in the diet of anchovy, as it has been shown with stomach content (Espinoza and Bertrand, 2008) and trophic biomarkers (Massing et al., 2022) studies. Off Perú, Ayón et al. (2011) found that anchovy was mostly distributed near the coast, while the greatest abundances of euphausiids were found offshore, and claimed there could be a spatial mismatch between both taxa. In this study we describe how both anchovy and *E. mucronata* are mainly distributed near the coast, nonetheless, high *E. mucronata* abundances were commonly found in areas without anchovy hotspots, which agrees with the negative effect found in the model (higher anchovy abundances negatively affects *E. mucronata* abundances). The exception was found in areas where the continental shelf was wider. The interaction and overlap between both groups are complex, and they highlight the need to improve the resolution of the krill datasets for future analysis, for example, by using hydroacoustic biomass estimations.

Peruvian anchovy abundances fluctuate with temperature, chlorophyll-a, and oxygen changes, in a similar way to that of *E. mucronata*, presenting higher abundances towards the coast (Bertrand et al., 2011; Silva et al., 2016). Anchovy distribution is closely associated with hypoxic coastal waters, where they prey upon zooplankton that aggregates in the shallow normoxic layer (Bertrand et al., 2011). Recent studies have shown that under climate change IPCC scenarios, anchovy habitat suitability off northern and central Chile will be reduced because of an increase in SST and upwelling intensity, and a decrease in chlorophyll-a concentration (Silva et al., 2016; Silva et al., 2018). Summer months were the exception, since anchovy modeled habitat suitability showed an increase near the coast (<50 km from the coast) in that season (Silva et al., 2016). A potential increase in anchovy abundances near the coast could modify trophic interactions by increasing the predatory pressure on krill, favoring top-down trophic control at a local scale. Nonetheless, this would only apply to warmer periods. An intensification of upwelling and a decrease in SST, which is the potential future conditions for the HCS (García-Reyes et al., 2015; Seabra et al., 2019) could lead to either higher productivity or offshore advection, which could benefit or harm krill populations, respectively. Therefore,

future studies in the HCS, and in EBUS in general, should (1) test the effect of increased/decreased upwelling and higher/lower predator density on krill populations, 2) incorporate anchovy food consumption rates and stomach content to confirm top-down associations, and (3) model the influence of climate regimes and local oceanography on krill-anchovy associations, considering that both temperature and oxygen dynamics, especially the depth of the OMZ (Gilly et al., 2013) can modify trophic interactions.

Conflict of Interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Author Contributions

MDA: conceptualization and design of the study, data analysis, writing of original draft; KB: support with HGAM analyses, results discussion, revision, and editing of draft. RRIq: conceptualization, supervision, results discussion, revision, and editing of draft. GS: results discussion, revision, and edition of draft. RRIv: support with spatial analysis, writing, and edition of draft and final version. JL: provided the datasets, revision of draft.

Funding

This work was funded by the Chilean Agency for Research and Development (ANID) scholarship program (grant number 2018–21180600), by the UCO 1866 program of Universidad de Concepción (M.D-A). M. Díaz-Astudillo and R. Riquelme-Bugueño are supported by the ANID Millennium Science Initiative Program (Millennium Institute of Oceanography ICN12_019), project VRID 219.113.097-INV. G. Saldías is supported by FONDECYT grant N° 1220167, the Millennium Science Initiative Program Code ICN2019_015 (Coastal Social-Ecological Millennium Institute, SECOS), and by COPAS COASTAL ANID FB210021.

Acknowledgments

We want to thank José Córdova from Instituto de Fomento Pesquero for providing some of the anchovy datasets.

Data Availability Statement

The datasets used in this study are property of Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) and are available upon reasonable request from Dr. Jaime Letelier.

References

- Abrams, P. A., and Ginzburg, L. R. (2000). The nature of predation: Prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends Ecol. Evol.* 15, 337–341. doi:10.1016/S0169-5347(00)01908-X.
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M. del C., Plascencia-Palomera, V., Gasca, R., Kozak, E. R., et al. (2018). Seasonal succession of tropical community structure, abundance, and biomass of five zooplankton taxa in the central Mexican Pacific. *Cont. Shelf Res.* 168, 54–67. doi:10.1016/j.csr.2018.08.007.
- Antezana, T. (2009). Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 83, 228–236. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.039.
- Antezana, T. (2010). *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System. *Deep. Res. Part II* 57, 652–662. doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.014.
- Aronés, K., Ayón, P., Hirche, H. J., and Schwamborn, R. (2009). Hydrographic structure and zooplankton abundance and diversity off Paita, northern Peru (1994 to 2004) - ENSO effects, trends and changes. *J. Mar. Syst.* 78, 582–598. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.01.002.
- Atkinson, A., Hill, S. L., Barange, M., Pakhomov, E. A., Raubenheimer, D., Schmidt, K., et al. (2014). Sardine cycles, krill declines, and locust plagues: Revisiting “wasp-waist” food webs. *Trends Ecol. Evol.* 29, 309–316. doi:10.1016/j.tree.2014.03.011.
- Atkinson, A., Shreeve, R. S., Hirst, A. G., Rothery, P., Tarling, G. A., Pond, D. W., et al. (2006). Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): II. Predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage. *Limnol. Oceanogr.* 51, 973–987. doi:10.4319/lo.2006.51.2.0973.
- Ayón, P., Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., and Bertrand, S. (2008). Zooplankton and forage fish species off Peru: Large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. *Prog. Oceanogr.* 79, 208–214. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.023.

- Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P., and Bertrand, A. (2011). Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 422, 211–222. doi:10.3354/meps08918.
- Baker, A.C., Boden, B. P., and Brinton, E. (1990). A practical guide to the Euphausiids of the world. London: Natural History Museum Publications.
- Barange, M. (1990). Vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela upwelling system. *J. Plankton Res.* 12, 1223–1237. doi:10.1093/plankt/12.6.1223.
- Bertrand, A., Barbieri, M. A., Córdova, J., Hernández, C., Gómez, F., and Leiva, F. (2004). Diel vertical behaviour, predator-prey relationships, and occupation of space by jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off Chile. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 1105–1112. doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.010.
- Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltila, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., et al. (2011). Oxygen: A fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical pacific. *PLoS One* 6, 2–9. doi:10.1371/journal.pone.0029558.
- Brinton, E., and Townsend, A. (2003). Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep. Res. Part II* 50, 2449–2472. doi:10.1016/S0967-0645(03)00126-7.
- Cai, W., Wang, G., Dewitte, B., Wu, L., Santoso, A., Takahashi, K., et al. (2018). Increased variability of eastern Pacific El Niño under greenhouse warming. *Nature* 564, 201–206. doi:10.1038/s41586-018-0776-9.
- Cai, W., Wang, G., Santoso, A., Mcphaden, M. J., Wu, L., Jin, F. F., et al. (2015). Increased frequency of extreme La Niña events under greenhouse warming. *Nat. Clim. Chang.* 5, 132–137. doi:10.1038/nclimate2492.
- Castro, L. R., Troncoso, V. A., and Figueroa, D. R. (2007). Fine-scale vertical distribution of coastal and offshore copepods in the Golfo de Arauco, central Chile, during the upwelling season. *Prog. Oceanogr.* 75, 486–500. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.012.
- Di Lorenzo, E., Combes, V., Keister, J. E., Strub, P. T., Thomas, A. C., Franks, P. J. S., et al. (2013). Synthesis of pacific ocean climate and ecosystem dynamics. *Oceanography* 26, 68–81. doi:10.5670/oceanog.2013.76.
- Díaz-Astudillo, M., Saldías, G. S., Letelier, J., and Riquelme-Bugueño, R. (2022). Spatial and interannual variability in the distribution of euphausiid life stages in the permanent upwelling system off northern Chile. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 61–75. doi:10.1093/icesjms/fsab241.
- Dorman, J. G., Bollens, S. M., and Slaughter, A. M. (2005). Population biology of euphausiids off northern California and effects of short time-scale wind events on *Euphausia pacifica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 288, 183–198. doi:10.3354/meps288183.
- Dorman, J. G., Sydeman, W. J., García-Reyes, M., Zeno, R. A., and Santora, J. A. (2015). Modeling krill aggregations in the central-northern California Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 528, 87–99. doi:10.3354/meps11253.

Escribano, R., Bustos-Ríos, E., Hidalgo, P., and Morales, C. E. (2016). Non-limiting food conditions for growth and production of the copepod community in a highly productive upwelling zone. *Cont. Shelf Res.* 126, 1–14. doi:10.1016/j.csr.2016.07.018.

Escribano, R., Hidalgo, P., and Krautz, C. (2009). Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep. Res. Part II* 56, 1083–1094. doi:10.1016/j.dsr2.2008.09.009.

Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M., and Donoso, K. (2012). Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Prog. Oceanogr.* 97–100, 174–186. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.006

Espinoza, P., and Bertrand, A. (2008). Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog. Oceanogr.* 79, 215–227. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.022.

Espinoza, P., Lorrain, A., Ménard, F., Cherel, Y., Tremblay-Boyer, L., Argüelles, J., et al. (2017). Trophic structure in the northern Humboldt Current system: new perspectives from stable isotope analysis. *Mar. Biol.* 164, 1–15. doi:10.1007/s00227-017-3119-8.

ESRI: ArcGIS Version 10.5. (2019) Environmental Systems Research Institute (ESRI). Redlands, CA, USA.

FAO (2020) The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. doi.org/10.4060/ca9229en.

Fernández, D., Escribano, R., and Hidalgo, P. (2002). Distribución de eufáusidos en el sistema de surgencia frente a la Península de Mejillones (23°S) asociada a condiciones previas y durante El Niño 1997-98. *Investig. Mar.* 30, 25–43. doi:10.4067/s0717-71782002000100002.

Frank, K. T., Petrie, B., and Shackell, N. L. (2007). The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 22, 236–242. doi:10.1016/j.tree.2007.03.002.

García-Reyes, M., Sydeman, W. J., Schoeman, D. S., Rykaczewski, R. R., Black, B. A., Smit, A. J., et al. (2015). Under Pressure: Climate Change, Upwelling, and Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Front. Mar. Sci.* 2, 1–10. doi:10.3389/fmars.2015.00109.

Getis, A., and Ord, J. K. (1992). The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geogr. Anal.* 24, 189–206. doi:10.1111/j.1538-4632.1992.tb00261.x.

Gilly, W. F., Michael Beman, J., Litvin, S. Y., and Robison, B. H. (2013). Oceanographic and biological effects of shoaling of the oxygen minimum zone. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 5, 393–420. doi:10.1146/annurev-marine-120710-100849.

Gómez-Gutiérrez, J., Peterson, W. T., and Miller, C. B. (2005). Cross-shelf life-stage segregation and community structure of the euphausiids off central Oregon (1970-1972). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 52, 289–315. doi:10.1016/j.dsr2.2004.09.023.

Gutiérrez, M., Swartzman, G., Bertrand, A., and Bertrand, S. (2007). Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamics and aggregation patterns in the

Humboldt Current ecosystem, Per , from 1983-2003. *Fish. Oceanogr.* 16, 155–168. doi:10.1111/j.1365-2419.2006.00422.x.

Hoving, H. J. T., Neitzel, P., Hauss, H., Christiansen, S., Kiko, R., Robison, B. H., et al. (2020). In situ observations show vertical community structure of pelagic fauna in the eastern tropical North Atlantic off Cape Verde. *Sci. Rep.* 10, 1–14. doi:10.1038/s41598-020-78255-9.

Hunt Jr., G. L., and McKinnell, S. (2006). Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 68, 115–124. doi:10.1016/j.pocean.2006.02.008.

Hunt Jr., G. L., Ressler, P. H., Gibson, G. A., De Robertis, A., Aydin, K., Sigler, M. F., et al. (2016). Euphausiids in the eastern Bering Sea: A synthesis of recent studies of euphausiid production, consumption and population control. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 134, 204–222. doi:10.1016/j.dsr2.2015.10.007.

Killeen, H., Dorman, J., Sydeman, W., Dibble, C., and Morgan, S. (2022). Effects of a marine heatwave on adult body length of three numerically dominant krill species in the California Current Ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 761–774. doi:10.1093/icesjms/fsab215.

Kindt, R. (2021). *AlleleShift*: an R package to predict and visualize population-level changes in allele frequencies in response to climate change. *PeerJ* 9:e11534. doi.org/10.7717/peerj.11534.

Leiva, F., Pizarro, M., Bustamantes, A., Cifuentes, U., Grendi, C., Leiva, B., et al. (2018). Informe Final Convenio de Desempeño 2017: Evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta en la XV, I y II Regiones, año 2017. Subsecretaría de Economía y EMT/IFOP, 301 pp, Chile.

Letelier, J., Pizarro, O., and Nuñez, S. (2009). Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J. Geophys. Res. Ocean.* 114, 1–16. doi:10.1029/2008JC005171.

Letessier, T. B., Cox, M. J., and Brierley, A. S. (2011). Drivers of variability in Euphausiid species abundance throughout the Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* 33, 1342–1357. doi:10.1093/plankt/fbr033.

Lilly, L. E., and Ohman, M. D. (2021). Euphausiid spatial displacements and habitat shifts in the southern California Current System in response to El Niño variability. *Prog. Oceanogr.* 193, 102544. doi:10.1016/j.pocean.2021.102544.

Lu, B., Mackas, D. L., and Moore, D. F. (2003). Cross-shore separation of adult and juvenile euphausiids in a shelf-break alongshore current. *Prog. Oceanogr.* 57, 381–404. doi:10.1016/s0079-6611(03)00107-1.

Manríquez, K., Escribano, R., and Hidalgo, P. (2009). The influence of coastal upwelling on the mesozooplankton community structure in the coastal zone off Central/Southern Chile as assessed by automated image analysis. *J. Plankton Res.* 31, 1075–1088. doi:10.1093/plankt/fbp053.

- Massing, J. C., Schukat, A., Auel, H., Auch, D., Kittu, L., Pinedo, E. L., et al. (2022). Toward a Solution of the "Peruvian Puzzle": Pelagic Food-Web Structure and Trophic Interactions in the Northern Humboldt Current Upwelling System Off Peru. *Front. Mar. Sci.* 8. doi:10.3389/fmars.2021.759603.
- Medellín-Mora, J., Escribano, R., and Schneider, W. (2016). Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002-2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Prog. Oceanogr.* 142, 17–29. doi:10.1016/j.pocean.2016.01.005.
- Montecino, V., and Lange, C. (2009). The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Prog. Oceanogr.* 83, 65–79. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.041.
- Murase, H., Nagashima, H., Yonezaki, S., Matsukura, R., and Kitakado, T. (2009). Application of a generalized additive model (GAM) to reveal relationships between environmental factors and distributions of pelagic fish and krill: A case study in Sendai Bay, Japan. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 1417–1424. doi:10.1093/icesjms/fsp105.
- Orlova, E., Dolgov, A. V., Renaud, P. E., Greenacre, M., Halsband, C., and Ivshin, V. A. (2015). Climatic and ecological drivers of euphausiid community structure vary spatially in the Barents Sea: relationships from a long time series (1952-2009). *Front. Mar. Sci.* 1, 1–13. doi:10.3389/fmars.2014.00074.
- Parés-Escobar, F., Lavaniegos, B. E., and Ambriz-Arreola, I. (2018). Interannual summer variability in oceanic euphausiid communities off the Baja California western coast during 1998-2008. *Prog. Oceanogr.* 160, 53–67. doi:10.1016/j.pocean.2017.11.009.
- Pedersen, E. J., Miller, D. L., Simpson, G. L., and Ross, N. (2019). Hierarchical generalized additive models in ecology: An introduction with mgcv. *PeerJ* 2019. doi:10.7717/peerj.6876.
- Phillips, E. M., Chu, D., Gauthier, S., Parker-stetter, S. L., Shelton, A. O., and Thomas, R. E. (2022). Spatiotemporal variability of euphausiids in the California Current Ecosystem: insights from a recently developed time series. *ICES J. Mar. Sci.* doi:10.1093/icesjms/fsac055.
- Pietri, A., Colas, F., Mogollon, R., Tam, J., and Gutierrez, D. (2021). Marine heatwaves in the Humboldt current system: from 5-day localized warming to year-long El Niños. *Sci. Rep.* 11, 1–12. doi:10.1038/s41598-021-00340-4.
- Pillar, S. C., Stuart, V., Barange, M., and Gibbons, M. J. (1992). Community structure and trophic ecology of euphausiids in the Benguela ecosystem. *South African J. Mar. Sci.* 12, 393–409. doi:10.2989/02577619209504714.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ressler, P. H., De Robertis, A., and Kotwicki, S. (2014). The spatial distribution of euphausiids and walleye pollock in the eastern Bering Sea does not imply top-down control by predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 503, 111–122. doi:10.3354/meps10736.

- Riquelme-Bugueño, R., Escribano, R., and Gómez-Gutiérrez, J. (2013). Somatic and molt production in *Euphausia mucronata* off central-southern Chile: The influence of coastal upwelling variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 476, 39–57. doi:10.3354/meps10142.
- Riquelme-Bugueño, R., Núñez, S., Jorquera, E., Valenzuela, L., Escribano, R., and Hormazábal, S. (2012). The influence of upwelling variation on the spatially-structured euphausiid community off central-southern Chile in 2007-2008. *Prog. Oceanogr.* 92–95, 146–165. doi:10.1016/j.pocean.2011.07.003.
- Riquelme-Bugueño, R., Pérez-Santos, I., Alegría, N., Vargas, C. A., Urbina, M. A., and Escribano, R. (2020). Diel vertical migration into anoxic and high-pCO₂ waters: acoustic and net-based krill observations in the Humboldt Current. *Sci. Rep.* 10, 1–11. doi:10.1038/s41598-020-73702-z.
- Riquelme-Bugueño, R., Silva-Aburto, J., Escribano, R., Peterson, W. T., and Schneider, W. (2016). Growth of the Humboldt Current krill in the upwelling zone off central Chile. *J. Mar. Syst.* 163, 1–11. doi:10.1016/j.jmarsys.2016.06.001.
- Robertson, R. R., and Bjorkstedt, E. P. (2020). Climate-driven variability in *Euphausia pacifica* size distributions off northern California. *Prog. Oceanogr.* 188, 102412. doi:10.1016/j.pocean.2020.102412.
- Rockwood, R. C., Elliott, M. L., Saenz, B., Nur, N., and Jahncke, J. (2020). Modeling predator and prey hotspots: Management implications of baleen whale co-occurrence with krill in Central California. *PLoS One* 15, 1–30. doi:10.1371/journal.pone.0235603.
- Sameoto, D., Guglielmo, L., and Lewis, M. K. (1987). Day/night vertical distribution of euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 96, 235–245. doi:10.1007/BF00427023.
- Santora, J. A., Schroeder, I. D., Field, J. C., Wells, B. K., and Sydeman, W. J. (2014). Spatio-temporal dynamics of ocean conditions and forage taxa reveal regional structuring of seabird-prey relationships. *Ecol. Appl.* 24, 1730–1747. doi:10.1890/13-1605.1.
- Santora, J. A., Sydeman, W. J., Schroeder, I. D., Field, J. C., Miller, R. R., and Wells, B. K. (2017). Persistence of trophic hotspots and relation to human impacts within an upwelling marine ecosystem. *Ecol. Appl.* 27, 560–574. doi:10.1002/eap.1466.
- Santora, J. A., Sydeman, W. J., Schroeder, I. D., Wells, B. K., and Field, J. C. (2011). Mesoscale structure and oceanographic determinants of krill hotspots in the California Current: Implications for trophic transfer and conservation. *Prog. Oceanogr.* 91, 397–409. doi:10.1016/j.pocean.2011.04.002.
- Seabra, R., Varela, R., Santos, A. M., Gómez-Gesteira, M., Meneghesso, C., Wethey, D. S., et al. (2019). Reduced Nearshore Warming Associated With Eastern Boundary Upwelling Systems. *Front. Mar. Sci.* 6, 1–6. doi:10.3389/fmars.2019.00104.
- Silva, C., Andrade, I., Yáñez, E., Hormazabal, S., Barbieri, M. A., Aranís, A., et al. (2016). Predicting habitat suitability and geographic distribution of anchovy (*Engraulis ringens*) due to climate change in the coastal areas off Chile. *Prog. Oceanogr.* 146, 159–174. doi:10.1016/j.pocean.2016.06.006.

- Silva, C., Leiva, F., and Lastra, J. (2019). Predicting the current and future suitable habitat distributions of the anchovy (*Engraulis ringens*) using the Maxent model in the coastal areas off central-northern Chile. *Fish. Oceanogr.* 28, 171–182. doi:10.1111/fog.12400.
- Simonsen, K. A., Ressler, P. H., Rooper, C. N., and Zador, S. G. (2016). Spatio-temporal distribution of euphausiids: an important component to understanding ecosystem processes in the Gulf of Alaska and eastern Bering Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 73, 2020–2036.
- Simpson, G. (2022). gratia: Graceful ggplot-Based Graphics and Other Functions for GAMs Fitted using mgcv. R package version 0.7.2.0001
- Sydeman, W. J., Santora, J. A., Thompson, S. A., Marinovic, B., and Lorenzo, E. Di (2013). Increasing variance in North Pacific climate relates to unprecedented ecosystem variability off California. *Glob. Chang. Biol.* 19, 1662–1675. doi:10.1111/gcb.12165.
- Sydeman, W. J., Schoeman, D. S., Rykaczewski, R. R., Thompson, S. A., Black, B. A., Bograd, S. J., et al. (2014). Climate change and wind intensification in coastal upwelling ecosystems. *Science (80-.)*. 345, 77–80. doi:10.1126/science.1251635.
- Thomas, A. C., Brickley, P., and Weatherbee, R. (2009). Interannual variability in chlorophyll concentrations in the Humboldt and California Current Systems. *Prog. Oceanogr.* 83, 386–392. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.020.
- Tremblay, N., Go, J., Zenteno-savi, T., Robinson, C. J., and Sa, L. (2010). Role of oxidative stress in seasonal and daily vertical migration of three krill species in the Gulf of California. 55, 2570–2584. doi:10.4319/lo.2010.55.6.2570.
- Tremblay, N., Hünerlage, K., and Werner, T. (2020). Hypoxia Tolerance of 10 Euphausiid Species in Relation to Vertical Temperature and Oxygen Gradients. *Front. Physiol.* 11, 1–16. doi:10.3389/fphys.2020.00248.
- Wood, S. N. (2017) Generalized additive models: an introduction with R. Second Edition. Boca Raton: CRC Press

5.DISCUSIÓN

5.1 Forzantes ambientales de las comunidades de eufáusidos del SCH

5.1.1 El efecto de la temperatura

La temperatura fue una de las variables con mayor efecto en la distribución de los estadios de vida y en la estructura comunitaria. En el periodo y área de estudio, la temperatura de los primeros 100 m de la columna de agua mostró un marcado gradiente transversal a la costa producto de la intensa surgencia costera que gatilla el ascenso de AESS, la cual es fría, hipóxica y rica en nutrientes (Blanco et al. 2001; Silva et al 2009). La temperatura también presentó importantes fluctuaciones interanuales asociadas a los cambios en las fases de ENSO y PDO, de modo que la variabilidad de la temperatura influyó en la estructura de las comunidades de eufáusidos a escala espacial y temporal. La temperatura se correlacionó positivamente con la abundancia de los estadios tempranos (huevos+estadios naupliares, calyptopis, y furcilia), producto del patrón observado de mayores abundancias costa afuera. En la escala temporal, las fluctuaciones interanuales en la temperatura generaron cambios significativos en las abundancias de todos los estadios, con mayores abundancias en años con anomalías negativas de temperatura (e.g. 2010), y los mínimos en los años con anomalías positivas (e.g. 2015).

La temperatura está directamente relacionada con el crecimiento y las tasas de desarrollo de los eufáusidos y del zooplancton en general, (Hirst et al. 2003; Atkinson et al. 2006; Ambriz-Arreola et al. 2015; Riquelme-Bugueño et al. 2016), de modo que, a mayor temperatura, los huevos y estadios larvales experimentan tasas de desarrollo más rápidas, y, en el caso de los huevos, se puede adelantar la eclosión. El aumento en la temperatura también puede adelantar los ciclos reproductivos y modificar el timing y la duración del periodo de desove (Feinberg y Peterson 2003), de modo que la abundancia de huevos en un periodo particular (e.g. primavera), no seguiría el mismo patrón en un año con condiciones normales, versus un año con condiciones de temperatura anómalas. Sin embargo, para confirmar esta hipótesis es necesario contar con muestreos constantes durante todo el año, para describir los periodos reproductivos de las distintas especies en el área de estudio, y conocer la variabilidad intra-anual en la abundancia de los estadios tempranos.

Se ha comprobado en diversos ecosistemas que la temperatura es el principal factor modulador de la diversidad de eufáusidos (Letessier et al. 2009; Letessier et al. 2011). El patrón universal de biodiversidad en los océanos, comprobado en diversos grupos funcionales, muestra

que la diversidad de las comunidades aumenta con la temperatura (Tittensor et al. 2010). El mecanismo detrás de esta relación se debe a que a mayor energía cinética aumentan las tasas metabólicas, lo que promueve la diversificación de especies (Letessier et al. 2009; Tittensor et al. 2010). La diversidad de Shannon-Wiener aumentó desde la costa hacia el océano, en respuesta a los gradientes transversales a la costa en temperatura, dOMZ, E_T y clorofila-a. Los resultados coinciden con el patrón típico de diversidad de sistemas productivos en el cual la mayor riqueza de especies se encuentra en la zona oceánica, y disminuye hacia la costa (Letessier et al. 2009; Riquelme-Bugueño et al. 2012). En cuanto al índice J' , se ha descrito previamente en el SCH que la diversidad y equidad de las comunidades zooplanctónicas y de eufáusidos aumenta en aguas oceánicas, las cuáles son oligotróficas y más cálidas que la zona costera (Aronés et al. 2009; Riquelme-Bugueño et al. 2012), lo que se traduce en una correlación positiva entre la temperatura y el índice de equidad J' . En este estudio no se observó tal asociación, lo que puede deberse al rango de cobertura espacial cubierto en esta tesis, el cual no incluyó la zona oceánica, de modo que la comunidad estuvo siempre dominada por los mismos 5 taxa.

El modelo ajustado por especie mostró que *E. mucronata* fue el único taxa que se asoció negativamente con la temperatura, hallándose una relación no-lineal donde los máximos de abundancia se presentaron en el rango de 14-16°C, lo que sugiere que está altamente adaptada a las condiciones de surgencia de este sistema. Los otros taxa analizados presentaron una relación lineal y positiva con la temperatura, evidenciando la preferencia por condiciones más cálidas, y por ende, confirmando su distribución más oceánica.

5.1.2 El efecto del oxígeno y la hipoxia

El oxígeno, evaluado como concentración de oxígeno disuelto y profundidad de la ZMO, fueron las variables con mayor efecto sobre las comunidades de eufáusidos, según lo demostró el CCAp (variable con mayor puntaje en el primer eje de variabilidad), el DistLM (explicó 27% de la varianza del modelo), y el modelo HGAM (variable con mayor poder explicativo en los modelos de 1 variable). Al igual que la temperatura, el oxígeno disuelto y la ZMO mostraron importantes fluctuaciones interanuales y un marcado gradiente transversal a la costa. En el norte de Chile, la surgencia costera, en promedio permanente, genera el ascenso constante del AESS, la cual es advectada desde el norte a través de la contracorriente de Perú-Chile, lo cual sumado al consumo biogeoquímico de oxígeno, genera y mantiene una ZMO somera y permanente

durante todo el año en la zona costera, incluso alcanzando niveles anóxicos de oxígeno disuelto (Paulmier et al. 2006; Thamdrup et al. 2012; Pizarro-Koch et al. 2019, Riquelme-Bugueño et al. 2020a).

El oxígeno covarió positivamente con la abundancia de los huevos y los estadios naupliares. Estos son considerados estadios de vida pasivos, cuya distribución depende de la distribución de los adultos, de las corrientes, y de su boyantez (Décima et al. 2010). Dado que la respiración de los huevos de eufáusidos ocurre por difusión, el éxito del intercambio gaseoso depende de la concentración de oxígeno del ambiente (Quetin y Ross, 1989). Aunque la principal época reproductiva de los eufáusidos del SCH es en primavera (Riquelme-Bugueño et al. 2012), cuando la concentración de oxígeno disuelto disminuye por el aumento en la intensidad de la surgencia y la somerización de la ZMO (Paulmier et al. 2006), es probable que los adultos desoven en áreas o profundidades con mayor concentración de oxígeno para asegurar la supervivencia, explicando la relación positiva entre el oxígeno y los huevos+ estadios naupliares. Las larvas furcilia y calyptopis también se relacionaron positivamente con el oxígeno disuelto, probablemente como una consecuencia de su patrón de distribución, con abundancias significativamente mayores en las estaciones más oceánicas, donde la concentración de oxígeno es mayor. A diferencia de lo descrito por Escribano y colaboradores (2007) para la zona central de Chile, y por Mujica y colaboradores (2008) en un gradiente costa-océano de ~900 km, quienes reportaron una correlación negativa entre la abundancia de eufáusidos y la profundidad de la ZMO y el oxígeno disuelto, en este estudio no se encontró un efecto significativo del oxígeno sobre la abundancia de los adultos y juveniles (evaluado sólo para la estación de primavera), ni sobre la abundancia total de la comunidad. Sin embargo, cuando se observan los patrones especie-específico, sí se observaron asociaciones entre la dOMZ y la abundancia de las especies.

La profundidad de la capa superior de la ZMO fue el principal factor modulador de la estructura comunitaria, encontrándose respuestas contrastantes entre los taxa analizados a esta variable. *E. mucronata* fue la única especie que mostró mayores abundancias cuando la ZMO era más somera, y por ende la concentración de oxígeno más baja, confirmando su asociación a condiciones de surgencia intensa, lo cual coincide con lo descrito para esta especie en el SCH (Mujica et al. 2008; Antezana 2009; Escribano et al. 2009). La relación fue no-lineal, siendo el rango óptimo una profundidad de la ZMO entre los 15 y 30 m. Los otros 3 taxa modelados

mostraron el patrón opuesto, encontrándose una relación lineal y positiva con dOMZ, sugiriendo la preferencia por aguas más oxigenadas. Son estas respuestas opuestas las que probablemente enmascaran un efecto general del oxígeno sobre la abundancia de la comunidad en su totalidad.

Las especies que habitan ecosistemas deficientes en oxígeno suelen presentar partición de hábitat (i.e. distintos patrones de distribución horizontal y vertical) para lidiar con el agotamiento del oxígeno (Sameoto et al. 1987; Castro et al. 2007; Hoving et al. 2020). En el caso de los eufáusidos del SCH, las especies menos tolerantes a la hipoxia se distribuyen en la capa superficial oxigenada, mientras que aquellas adaptadas para las condiciones hipóxicas o anóxicas son capaces de habitar la ZMO, o al menos de cruzarla regularmente durante las migraciones verticales diurnas (Antezana 2009; Escribano et al. 2009; Riquelme-Bugueño et al. 2020a). La distribución conocida de las especies analizadas describe que *E. mucronata* y algunas especies del género *Nematoscelis* son capaces de habitar el núcleo de la ZMO durante el día, migrando a la superficie durante la noche. *S. affine* se distribuye en la capa superior oxigenada, manteniendo migraciones verticales de poca extensión para evitar las aguas hipóxicas, y *E. eximia* cruza regularmente la ZMO durante sus migraciones verticales, pero no permanece activamente en el núcleo de la ZMO (Antezana 2009; Escribano et al. 2009, Färber-Lorda et al. 2010). Tanto *E. mucronata* como *E. eximia* son eufáusidos de gran tamaño (hasta 30 mm según datos no publicados obtenidos en este trabajo de tesis), y con grandes capacidades natatorias que le confieren un rango de migración de entre 100-200 m (Escribano et al. 2009; Ambriz-Arreola et al. 2017; Riquelme-Bugueño et al. 2020a). Estas especies cuentan con adaptaciones metabólicas para sobrevivir en condiciones hipóxicas e incluso anóxicas, y lidiar con el estrés oxidativo derivado de los cambios abruptos en la concentración de oxígeno en periodos de tiempo cortos, como actividad enzimática antioxidante y supresión metabólica (Seibel et al. 2016; Tremblay et al. 2010, 2020). Los resultados del modelo, y las asociaciones estadísticas sugieren que, a diferencia de *E. mucronata*, las mayores abundancias de *E. eximia* se encontrarían cuando la ZMO es más profunda. Esto contrasta con un trabajo reciente de la zona norte de Chile que describió los patrones de migración de *E. eximia* en aguas hipóxicas y anóxicas de la ZMO con alta presión parcial de CO₂, y que demostró una alta tolerancia de *E. eximia* a estas condiciones extremas (Riquelme-Bugueño et al. 2020a). Estudios futuros deberán dedicar esfuerzos a seguir descifrando el hábitat y comportamiento de esta especie.

5.1.3 El efecto del viento y el transporte de Ekman

En el primer capítulo, se utilizó el estrés del viento meridional como un proxy de la intensidad de la surgencia, y los resultados mostraron un efecto negativo del estrés del viento sobre la abundancia de los estadios larvales (calyptopis y furcilia), sugiriendo un potencial efecto advectivo de la surgencia derivada de los vientos sobre la distribución y abundancia de estos estadios, al encontrarse mayormente distribuidos en las estaciones más alejadas de la costa. Estudios previos en el Pacífico norte han descrito que la distribución de los eufáusidos varía a lo largo del desarrollo ontogenético, debido tanto a la partición de hábitat de los adultos como al transporte advectivo (Gómez-Gutiérrez et al. 2005). El transporte advectivo mediante la capa de Ekman, producido por el gradiente de presión compensado mediante la surgencia costera, es un mecanismo común de transporte de partículas y microorganismos en sistemas altamente advectivos (Lu et al. 2003; Dorman et al. 2005). La susceptibilidad a la advección varía a lo largo del desarrollo de los eufáusidos producto de las diferencias ontogenéticas en la distribución vertical de los distintos estadios de vida, la cual se profundiza a medida que avanza el desarrollo (Gómez-Gutiérrez et al. 2004; Lindsey y Batchelder 2011) producto del desarrollo de apéndices que optimizan la capacidad natatoria. A diferencia de los estadios larvales, los juveniles y adultos tienen la capacidad de realizar migraciones verticales de cientos de metros de profundidad en un ciclo diario (Barange 1990; Escribano et al. 2009; Wiebe et al. 2018). Considerando que la profundidad de la surgencia en la zona norte del SCH varía entre 50 y 100 m (Messié et al. 2009; Grados et al. 2018), el comportamiento migratorio de juveniles y adultos les permitiría evitar el transporte costa afuera al habitar profundidades bajo la capa de Ekman durante el día (Dorman et al. 2005; Décima et al. 2010; Lindsey y Batchelder 2011). No se observó un efecto del estrés del viento sobre la distribución y la abundancia de los huevos y estadios naupliares, probablemente debido a que la densidad de los huevos de eufáusidos es mayor a la del agua de mar, lo que les permitiría evitar la advección por su distribución más profunda (Marschall 1983; Ross y Quetin 2000; Gómez-Gutiérrez et al. 2005).

En cuanto al efecto de E_T sobre la diversidad de las comunidades, la variable explicó significativamente un 6% de la varianza en la estructura comunitaria, y estuvo negativamente relacionada con la diversidad de Shannon-Wiener. Las climatologías de E_T , los diagramas de Draftman, y las series de tiempo muestran que el transporte de Ekman es relativamente más intenso durante primavera, y aumenta progresivamente con la latitud, de modo que E_T podría

estar explicando parte de la variabilidad estacional y latitudinal de la comunidad, y en específico, de *S. affine*, especie que también mostró marcadas diferencias en su abundancia, estacional y latitudinalmente. El transporte de Ekman fue un predictor significativo de la abundancia de esta especie, ejerciendo un efecto negativo sobre sus abundancias. El género *Stylocheiron* representa el género de menor tamaño dentro del grupo de los eufáusidos. *S. affine* alcanza una longitud máxima de 8,5 mm (Baker et al. 1990), y es considerada una especie no-migrante, manteniéndose en los primeros 100 m de la columna de agua durante todo el ciclo diario (Antezana 2009; Escribano et al. 2009; Wiebe et al. 2018). Producto de su tamaño y distribución, esta especie está sujeta al efecto de la advección a través de la capa de Ekman, de manera similar a lo descrito para los estadios de vida tempranos de los eufáusidos (Lu et al. 2003; Dorman et al. 2005, esta tesis).

Salvo por *S. affine*, las otras especies no mostraron disminuciones en sus abundancias asociadas al transporte de Ekman costa afuera. Las climatologías de la clorofila-a satelital mostraron principalmente 2 áreas de máxima surgencia, la primera centrada en los 21°S, asociada al aumento en el ancho de la plataforma continental, y la segunda centrada en la Península de Mejillones, un reconocido centro de surgencia en el norte de Chile (Daneri et al. 2000). A diferencia de diversos estudios que describen un desacoplamiento entre las agregaciones de eufáusidos y los centros de máxima surgencia del SCC (Santora et al. 2011; Dorman et al. 2015; Messié et al. 2022), en este estudio no se observó tal efecto, puesto que no se encontraron mínimos significativos en la abundancia asociados a aquellas áreas de máxima surgencia. Si bien el GL 2 en general presentó bajas abundancias de todas las especies, esto también se observó en el GL 1, y responde al patrón general observado de mayores abundancias hacia el sur, independiente de la dinámica de la surgencia. En el caso de *E. mucronata*, se observaron abundancias significativamente mayores en la Península de Mejillones, sugiriendo un efecto positivo de la surgencia en esta área sobre sus abundancias. Estos resultados coinciden con el patrón descrito para las comunidades de eufáusidos del centro de Chile, donde se ha observado que las agregaciones se asocian a los puntos de surgencia (Riquelme-Bugueño et al. 2012).

El cambio climático de origen antropogénico está forzando cambios en la dinámica oceánica y atmosférica a nivel global cuyos futuros impactos ecológicos son aún inciertos. En el SCH se espera una intensificación de la surgencia y disminución de la SST en la zona costera

producto de la migración hacia el polo de los centros de alta presión atmosférica, sin embargo, algunos modelos indican que en el norte de Chile los vientos favorables para la surgencia podrían debilitarse durante los meses de primavera y verano (Belmadani et al. 2013; García-Reyes et al. 2015; Rykaczewski et al 2015; Oyarzún & Brierley 2019; Seabra et al. 2019). Bajo estos escenarios, y considerando la hipótesis de la ventana óptima de la surgencia costera propuesta en sus inicios por Cury y Roy (1989), y aplicada para la abundancia de eufáusidos por Santora y colaboradores (2011), un potencial aumento en la surgencia podría ser favorable para las comunidades de eufáusidos si genera un aumento en la productividad primaria, o perjudicial si gatilla un aumento en la advección costa afuera de los estadios temprano y las especies de menor tamaño (Bakun et al. 2015). Por otro lado, un debilitamiento de la surgencia disminuiría la fertilización de la capa fótica con agua subsuperficial rica en nutrientes, probablemente disminuyendo los niveles de productividad primaria, gatillando cambios en la composición de los grupos funcionales de la trama trófica. Esto también generaría un aumento en la temperatura superficial y subsuperficial de la columna de agua, modificando la distribución de las especies costeras asociadas a condiciones de surgencia, como *E. mucronata*, cuya dominancia podría ser reemplazada por especies de condiciones cálidas y más oxigenadas, como *E. eximia*, la segunda especie numéricamente dominante en el norte de Chile.

5.1.4 El efecto de la salinidad

La salinidad estuvo débilmente asociada a los cambios en abundancia y diversidad de los eufáusidos. En el Capítulo 1 se encontró una asociación negativa de la salinidad con la abundancia de los juveniles y adultos de eufáusidos, con menores abundancias hacia el norte, donde la salinidad era mayor. Los resultados del Capítulo 2 indicaron que las mayores abundancias de *E. mucronata* se observaron en el GL 4 y 5, y que *E. mucronata* presenta mayores abundancias en salinidades <35. Esto sugiere que el patrón de distribución observado en juveniles y adultos correspondería mayormente a la distribución de *E. mucronata*, cuyo patrón de distribución latitudinal está fuertemente influenciado por la distribución de las masas de agua (Riquelme-Bugueño et al. 2016). Si bien el AESS domina la capa subsuperficial desde el norte de Chile hasta los 40° S aproximadamente, en el norte existe un considerable aporte de AST en la capa superficial, cuya contribución disminuye hacia el sur (Silva et al. 2009) lo que explicaría la disminución progresiva de la salinidad en esa dirección. La salinidad también fue

una de las variables seleccionadas en el modelo DistLM desarrollado para explicar los cambios comunitarios asociados a la variabilidad ambiental, sin embargo, de todas las variables significativas, fue la que explicó el menor porcentaje de varianza (2% versus, por ejemplo, un 27% de dOMZ y 14% de MeanTemp).

Finalmente, los resultados del Capítulo 3 mostraron que la salinidad no es un predictor significativo de la abundancia de los 4 taxa más abundantes del SCH, resultado similar al reportado por Lilly y Ohman (2021) en el SCC, quienes modelaron la abundancia de 8 especies bajo condiciones El Niño, La Niña y neutrales, y descartaron algún efecto de la salinidad. Existen pocos estudios en el SCH que hayan explorado el efecto de la salinidad en la comunidad de los eufáusidos. El trabajo de Mujica y colaboradores (2008) exploró los cambios comunitarios asociados al gradiente de temperatura, salinidad y oxígeno desde Chile continental hasta el archipiélago de Juan Fernández, y no encontraron una asociación entre la salinidad y las especies encontradas. Una revisión sobre los modelos cuantitativos de distribución de eufáusidos en el Pacífico Norte encontró que la salinidad fue un predictor significativo de la distribución de eufáusidos en ~30% de los modelos que incorporaban la variable (Evans et al. 2021). En esos casos, la variable correspondía a la salinidad superficial, la salinidad de mediagua (20-50 m), o la salinidad costera. En este trabajo, la salinidad superficial y MeanSal estuvieron altamente correlacionadas ($\rho=0,93$, $p<0,001$), por lo que es poco probable que los resultados obtenidos en esta tesis se deban al tipo de predictor utilizado.

La salinidad ha sido identificada como una variable importante en la estructuración de las comunidades de eufáusidos en el SCC (Gómez-Gutiérrez et al. 2005; Ambriz-Arreola et al. 2012, 2017), en la costa occidental del Pacífico Norte (Lowe et al. 2018) y en la cuenca del Pacífico en general (Letessier et al. 2009). Sin embargo, la mayoría de esos estudios consideraron un gradiente salino que varía entre 2 hasta 6 puntos de salinidad, producto principalmente de la presencia de ríos y la descarga de agua dulce, o de la presencia de masas de agua con características contrastantes. La variación en la salinidad observada en el norte de Chile fue baja (mínimo de 34.5 y máximo de 35.1), debido en parte a que el área carece de fuentes importantes de agua dulce que produzcan alteraciones importantes en la salinidad, de modo que es probable que, en áreas con mayores fluctuaciones, como Chile centro-sur, la salinidad juegue un papel más importante en las comunidades de eufáusidos.

5.2 Forzante climáticos de las comunidades de eufáusidos del SCH

La oscilación ENSO domina la dinámica de baja frecuencia en el Pacífico Sur (Di Lorenzo et al. 2013; Grados et al. 2015). Los eventos ENSO son causados por fluctuaciones en la temperatura del mar en los trópicos que generan anomalías en los vientos alisios y en los patrones de circulación atmosférica (Cai et al. 2020). Mediante teleconexiones extratropicales, en el SCH se genera, durante la fase cálida, una profundización de la termoclina con consecuente disminución en la fertilización de la capa fótica, lo cual modifica la estructura de la comunidad zooplanctónica, generando finalmente una disminución en la biomasa de los eufáusidos (González. et al. 2000).

Si bien en esta área de estudio no se observó un efecto de ENSO o PDO sobre la productividad primaria, sí se observaron alteraciones en la salinidad, temperatura, y oxígeno disuelto de la columna de agua, siendo el patrón general, un aumento en las 3 variables en las fases cálidas. Durante El Niño, se profundiza la termoclina, alterándose los flujos de calor en la capa superficial, aumenta el transporte hacia el sur del Agua Sub-Tropical, más cálida y salina, y se intensifica la Contracorriente de Perú-Chile y el paso de ondas atrapadas a la costa (Rutllant et al. 2004; Montes et al. 2011; Grados et al. 2018), lo que en definitiva altera las condiciones hidrográficas generando la variabilidad observada. Asociado a estos cambios, se observaron fluctuaciones significativas en la abundancia de los estadios de vida, con menores abundancias en las fases cálidas. En el Pacífico Norte, se ha evidenciado que años con anomalías negativas de temperatura, con índices negativos de la PDO, generan disminuciones importantes en la abundancia de huevos de eufáusidos (Feinberg y Peterson, 2003). Estos autores observaron además un cambio en la distribución de los huevos, con mayores abundancias costa afuera. En este estudio, la abundancia de huevos durante el año 2015 (año con fuerte evento El Niño) disminuyó drásticamente. Los cambios en la abundancia de los huevos pueden deberse no sólo a la disminución y desplazamiento de los adultos reproductivos (Brinton y Townsend 2003; Feinberg y Peterson 2003), sino también es probable que los huevos hayan estado distribuidos a mayor distancia de la costa, y que, por ende, no hayan sido detectados por el diseño del muestreo.

A pesar que los PERMANOVAs no encontraron diferencias significativas en la comunidad entre las fases de ENSO, sí hubo un efecto de estas fases sobre la abundancia total de la comunidad, y los resultados del DistLM y dbRDA mostraron que gran parte de la

variabilidad interanual de la comunidad estuvo asociada a la variabilidad de los índices climáticos. En sistemas de surgencia, las fases cálidas de la PDO y ENSO suelen gatillar la aparición y aumento en la abundancia de las especies de eufáusidos subtropicales y/o tropicales, mientras que las especies de aguas frías o templadas son desplazadas hacia el polo, o su distribución se comprime en la costa (Brinton y Townsend 2003; Lavaniegos y Ambriz-Arreola 2012; Peterson et al. 2017; Parés-Escobar et al. 2018; Lilly y Ohman 2021). Los eventos cálidos también suelen generar una disminución en la abundancia o biomasa total de algunas especies de eufáusidos (Brinton y Townsend 2003; Cimino et al. 2020). Por ejemplo, la abundancia de *E. pacifica*, especie numéricamente dominante en el SCC y asociada a aguas frías, puede colapsar hasta en un 90% durante eventos El Niño (Brinton y Townsend 2003). En este estudio no se observó una disminución excepcional en la abundancia de *E. mucronata* durante el evento el Niño de 2015-2016, pero sí se observó una disminución considerable en la abundancia total de la comunidad. En el área de estudio los cambios comunitarios estuvieron determinados no por cambios drásticos en la composición de especies, sino por cambios en la abundancia y proporción de las especies dominantes, lo cual sugiere que 1) las poblaciones de las especies presentes en el sistema son resilientes a los cambios en la columna de agua, o 2) los cambios ambientales observados no fueron lo suficientemente abruptos para gatillar cambios comunitarios importantes, o 3) el rango longitudinal estudiado no fue lo suficientemente amplio para observar cambios espaciales en la estructura de la comunidad.

Si bien esta tesis aporta información previamente desconocida respecto a la respuesta de la comunidad de eufáusidos a eventos cálidos de origen climático en el SCH, la presente tesis considera 3 eventos La Niña (sólo uno extendido temporalmente por 3 periodos de muestreo, desde primavera de 2010 a primavera de 2011), y sólo 1 evento el Niño (observado desde otoño de 2015 a otoño de 2016), de modo que es necesario ampliar la serie temporal para identificar patrones asociados a cambios en los regímenes climáticos. Además, la brecha de conocimiento sobre los mecanismos de control del krill en el SCH sigue siendo importante, por ejemplo, aún se desconoce el efecto que podrían tener eventos cálidos no derivados de oscilaciones climáticas, como las ondas de calor u otras perturbaciones ambientales, sobre las comunidades de eufáusidos del SCH (Lavaniegos et al. 2019; Lilly et al. 2021).

5.3 Control trófico de la abundancia de los eufáusidos del SCH

5.3.1 Control trófico bottom-up

A pesar que los objetivos de esta tesis no contemplaban la evaluación del control trófico tipo bottom-up, los resultados obtenidos permiten realizar algunas inferencias y conclusiones generales respecto a este ámbito. La clorofila-a, variable utilizada como proxy de la biomasa del fitoplancton, y, por ende, de la disponibilidad de alimento, estuvo negativamente correlacionada con la abundancia de los estadios larvales de calytopis y furcilia, cuyas más altas abundancias se encontraron en las estaciones más alejadas de la costa, donde la concentración de clorofila-a era menor. El fitoplancton constituye la principal fuente de alimento de los estadios larvales de los eufáusidos, los cuales requieren presas de tamaño pequeño para optimizar la filtración de las partículas (Pillar et al. 1992). En el SCH, la proporción de pico y nanoplancton aumenta a medida que aumenta la distancia a la costa (Iriarte et al. 2000; Montecino y Quiroz 2000), de modo que en las estaciones más oceánicas estaría dominando el fitoplancton de tamaño pequeño, el cual favorece la alimentación de los estadios temprano.

El efecto de la clorofila-a sobre la estructura de las comunidades fue débil y superado en importancia por la dinámica de la temperatura y el oxígeno del agua. En Chile centro-sur se han encontrado fuertes asociaciones entre las especies costeras de eufáusidos y la clorofila-a (Riquelme-Bugueño et al. 2012), no obstante, la dinámica de la surgencia costera en el norte de Chile difiere de la dinámica estacional de Chile central. En este estudio, la clorofila-a no fue un predictor significativo de la abundancia de ninguno de los 4 taxa analizados, sugiriendo que no es una variable que condicione la abundancia de los eufáusidos en el norte de Chile. Las climatologías del transporte de Ekman y de la clorofila-a satelital demostraron que la surgencia es, en promedio, permanente durante todo el año, incluso en aquellos periodos en que E_T disminuyó considerablemente (e.g. durante el evento El Niño de 2015). Es por esto que la variabilidad de la productividad primaria se observó mayormente como cambios en la extensión longitudinal de la banda de surgencia, más que como fluctuaciones abruptas en los niveles de productividad, los cuales se mantuvieron altos en todos los periodos de estudio. Se ha sugerido que los niveles de productividad primaria no limitan el crecimiento de las comunidades de copépodos del SCH (Escribano et al. 2016). Por otro lado, un estudio en el norte de Chile no

encontró ninguna asociación entre la biomasa del fitoplancton y la abundancia de distintas especies de eufáusidos (Fernández. et al. 2002).

Si bien estos resultados indican que la concentración de clorofila-a en el norte de Chile se mantiene en niveles lo suficientemente altos para sustentar a las comunidades de eufáusidos, lo cual ha sido sugerido previamente en otros sistemas de surgencia (Barange 1990), no se puede descartar que existe un efecto desfasado no evaluado en este trabajo, por la resolución temporal de los datos biológicos. En cuanto a la fenología de las floraciones estivales, los máximos de clorofila se observaron entre diciembre y febrero en el periodo 2010-2014, y entre marzo y abril en el periodo 2015-2017. Estos cambios fenológicos de los máximos de clorofila probablemente fueron gatillados por la dinámica de ENSO, la cual suele alterar el timing del inicio de los máximos de clorofila, la duración total de estos máximos, así como los niveles de productividad (Racault et al. 2017). Es probable que estos cambios desfasados en la productividad hayan gatillado el cambio en los índices de diversidad, los cuales en el periodo 2010-2012 fueron más altos en otoño, mientras que en el periodo 2013-2017 fueron más altos en primavera. Los cambios fenológicos pueden alterar la dinámica estacional del zooplancton al generar un “mismatch” temporal entre la presa y el depredador (Ji et al. 2010). No obstante, dada la frecuencia bi-anual de los muestreos usados en esta tesis, no es posible evaluar el efecto de los cambios fenológicos observados (retraso en los máximos de clorofila estacionales) sobre la comunidad de eufáusidos. Se necesitan datos sobre la comunidad de eufáusidos de mayor resolución temporal (al menos mensual) para evaluar un potencial efecto desfasado de la productividad primaria sobre la abundancia de los eufáusidos.

El microfitoplancton es un componente fundamental de la dieta de los eufáusidos, no obstante, múltiples estudios han concluido mediante el uso de marcadores tróficos que los eufáusidos tienen alimentación omnívora y hábitos oportunistas, presentando una dieta diversa compuesta de bacterias, nano- y microfitoplancton, microzooplancton, mesozooplankton y detrito (Wilson et al. 2010; Park et al. 2011; Sogawa et al. 2017; Riquelme-Bugueño et al. 2020b). Además, la composición de las presas y los hábitos alimenticios pueden variar ontogenéticamente, con algunas especies mostrando hábitos detritívoros durante su adultez, versus hábitos estrictamente omnívoros durante la etapa juvenil, y herbívoros en los estadios larvales (Pillar et al. 1992; Park et al. 2011).

Esto indica que los eufáusidos tienen una alta plasticidad para adecuarse a la disponibilidad de alimento, cuya composición y abundancia varía estacional e interanualmente en respuesta a la variabilidad de la surgencia costera (González et al. 2007; Anabalón et al. 2016; Medellín-Mora et al. 2016). Esto les otorga una ventaja respecto a otros grupos zooplanctónicos con dietas selectivas, y explicaría por qué la abundancia de las principales especies no responde a la variabilidad en la clorofila-a.

5.3.2 Control trófico top-down

Los eufáusidos son uno de los grupos con mayor presión depredatoria en sistemas de surgencia (Miller et al. 2010; Antezana 2010), por lo que son considerados un grupo clave en la transferencia de energía en estos ecosistemas. En el SCH los estudios existentes sobre interacciones tróficas entre eufáusidos y peces depredadores se basan en correlaciones temporales y espaciales con la anchoveta (Ayón et al. 2008, 2011), y con el jurel (Bertrand et al. 2004), los cuales sugieren que los eufáusidos podrían afectar las poblaciones de peces pelágicos por control trófico tipo bottom-up. Si bien no se descarta esa hipótesis (puesto que no fue evaluada), en esta tesis se demostró que la anchoveta tiene un efecto negativo y no lineal sobre la abundancia de la especie más abundante y dominante de este sistema, *E. mucronata*. La anchoveta es un depredador omnívoro y oportunista, aunque cuando la diversidad de presas es alta, selecciona visualmente a las presas de mayor tamaño (Espinoza y Bertrand 2008). En el SCH, *E. mucronata* es una de las especies del mesozooplankton de mayor longitud, pudiendo alcanzar una longitud máxima de hasta 3 cm y agregaciones de particularmente densas, con hasta 50 ind. m⁻³ (Antezana 2010) (en esta tesis la máxima densidad encontrada fue de 13 ind. m⁻³). Estos atributos explican la dominancia de los eufáusidos, y específicamente de esta especie, en la dieta de la anchoveta, lo cual ha sido comprobado mediante análisis de contenido estomacal (Espinoza y Bertrand 2008) y marcadores tróficos (Massing et al. 2022).

Ayón y colaboradores (2011) han descrito que, frente a las costas de Perú, existe un “mismatch” espacial entre la anchoveta, la cual se distribuye cerca de la costa, y los eufáusidos, cuyas mayores abundancias se encontraron costa afuera. El análisis de los hotspots espaciales realizado en este estudio evidenció que la anchoveta se agrega cerca de la costa, siguiendo la morfología de la plataforma continental, mientras que *E. mucronata* también presentó mayores abundancias cerca de la costa, con máximos en las 5 mn, existiendo un solapamiento en sus

distribuciones. Sin embargo, también se observó que 2 de los 3 principales clusters de máxima abundancia de *E. mucronata* se encontraron desacoplados a los hotspots de anchoveta, lo cual concuerda con los resultados del modelo que sugieren que altas abundancias de anchoveta generan un efecto negativo en *E. mucronata*. La única excepción a este patrón se observó en el grupo latitudinal 2 cerca de los 21°S, el cual se caracterizó por presentar una plataforma continental ancha, lo cual probablemente aumenta el área disponible para la formación de cardúmenes, y por ende disminuye la densidad del depredador y presa por unidad de área, disminuyendo la presión depredatoria. La interacción de ambos grupos es compleja, y probablemente, altamente dependiente del solapamiento espacial en sus distribuciones, lo que resalta la necesidad de contar con bases de datos de distribución de eufáusidos de mayor resolución espacial.

Las interacciones tróficas dependen de múltiples factores internos y externos a la biología del depredador y la presa. Se ha descrito que, en sistemas con baja temperatura y diversidad de especies, como las plataformas continentales de los EBUS, domina el control top-down (Frank et al. 2007). Otro patrón observado es que el control top-down actúa en escalas locales (Hunt Jr. y McKinell 2006; Atkinson et al. 2014), puesto que depende tanto de la naturaleza de las agregaciones de la presa y el depredador, como de las condiciones locales. Por ejemplo, Orlova y colaboradores (2015) ajustaron distintos modelos de regresión múltiple a distintas áreas del Mar de Barents, y encontraron que la presión depredatoria sobre la abundancia del krill variaba entre áreas con condiciones oceanográficas contrastantes, y también con cambios en el régimen climático. Resultados similares se han reportado en el Mar de Bering (Simonsen et al. 2016). Las abundancias de la anchoveta fluctúan de acuerdo con las condiciones de temperatura, clorofila-a y oxígeno disuelto, de manera similar a *E. mucronata*, ya que sus mayores abundancias suelen encontrarse cerca de la costa, asociadas a aguas hipóxicas (Bertrand et al. 2011; Silva et al. 2016). Estudios recientes han demostrado que, bajo los escenarios de cambio climático del IPCC, la idoneidad (“suitability”) del hábitat de la anchoveta en el norte de Chile se verá deteriorado por un incremento en las SST, en la intensidad de la surgencia costera, y una disminución en la concentración de clorofila-a (Silva et al. 2016; Silva et al. 2018). La excepción a ese patrón ocurriría en los meses de verano, puesto que el hábitat modelado de la anchoveta en esos meses mostró un aumento en la densidad en la costa (<50 km desde la costa) (Silva et al. 2016). Un potencial aumento en la densidad de la anchoveta en la

costa podría alterar las interacciones tróficas al aumentar la presión depredatoria sobre los eufáusidos, al menos a escalas locales.

Se debe tener en consideración que un efecto negativo y significativo del depredador sobre la presa no necesariamente implica que existe control top-down. Al estudiar las interacciones entre el krill y el abadejo de Alaska (pez de la familia de los bacalaos) en el Mar de Bering, Ressler y colaboradores (2014) encontraron un efecto significativo del pez sobre las abundancias de los eufáusidos, pero la forma de la interacción era plana (es decir, no generaba un efecto observable en las abundancias de los eufáusidos) y el poder explicativo del modelo no mejoraba de forma considerable cuando se incluía el término depredatorio, de modo que descartaron el control top-down como mecanismo de control de las poblaciones de eufáusidos. En general, los predictores ambientales y geográficos tienen mayor poder explicativo sobre las abundancias modeladas de los eufáusidos que la biomasa o abundancia del depredador (Ressler et al. 2014; Orlova et al. 2015; Simonsen et al. 2016), regla que también se cumplió en esta tesis. En este estudio, el efecto negativo de la anchoveta sobre la abundancia de *E. mucronata* se ajustó como una curva compleja y no lineal, cuyos intervalos de confianza a lo largo de la curva sugieren que el efecto positivo observado en bajas y altas abundancias de anchoveta debe ser analizado con cuidado, pues puede existir un efecto de la disponibilidad de datos en los intervalos extremos.

Los modelos de regresión múltiple han sido ampliamente usados para explorar las relaciones temporales y espaciales y las respuestas funcionales entre el krill y sus diversos depredadores, y este estudio se suma a la evidencia ya existente de control trófico de la biomasa de eufáusidos por partes de sus depredadores (Orlova et al. 2015; Hunt Jr. et al. 2016; Simonsen et al. 2016; Rockwood et al. 2020). Aun así, el modelo desarrollado en esta tesis es una aproximación inicial a la interacción entre los eufáusidos y la anchoveta, y para confirmar la interacción trófica es necesario incorporar información sobre tasas de consumos y hábitos alimenticios, que permitan confirmar el consumo de la presa por parte del depredador (Abrams y Ginzburg 2000). Por otro lado, las aproximaciones futuras requerirán más datos en una mayor resolución espacial (e.g. usando biomasa hidroacústica del krill) para obtener curvas con mejor ajuste, así como modificaciones al diseño del modelo, para, por ejemplo, incorporar en la variabilidad espacial y temporal en las interacciones.

6. CONCLUSIONES

- Los huevos+estadios naupliares, las larvas furcilia, y las larvas calyptopis presentaron mayores abundancias costa afuera, probablemente debido a su advección costa afuera a través de la capa de Ekman. Los juveniles y adultos estarían evitando la advección por su distribución vertical más profunda y las migraciones verticales diarias. En la escala interanual, se observó una disminución en la abundancia de todos los estadios de vida en las fase cálidas de ENSO y PSO. Esta evidencia repalda la hipótesis 1, dado que se comprueba que la surgencia costera y las oscilaciones climáticas modulan la abundancia y distribución de los estadios de vida.

- La principal fuente de variabilidad de la estructura comunitaria fue la variabilidad transversal a la costa (28,2% de la varianza total) asociada a los gradientes en temperatura, oxígeno disuelto, transporte de Ekman y clorofila-a, derivados de la dinámica de la surgencia costera. La diversidad aumentó significativamente en las estaciones más oceánicas. La segunda fuente de variabilidad de la estructura comunitaria fue la variabilidad interanual (2,3% de la varianza total), y estuvo influenciada principalmente por ENSO. También se valida la hipótesis 2, debido a que tanto la variabilidad longitudinal asociada a la surgencia, y la interanual asociada a ENSO, influyeron en la dinámica de las comunidades de eufáusidos.

- El modelo demostró que la profundidad de la ZMO y la temperatura son los principales predictores de la abundancia de todos los taxa analizados. *E. mucronata* se relacionó de forma negativa y no lineal con ambas variables, mientras que los otros taxa se relacionaron positiva y linealmente. La densidad hidroacústica de la anchoveta fue un predictor significativo de la abundancia de *E. mucronata*, aunque tuvo un menor poder explicativo que los predictores ambientales y espaciales. Además, se observó un desacoplamiento entre las máximas agregaciones de *E. mucronata* y los hotspots de anchoveta. La clorofila-a, en cambio, no fue un predictor significativo de ningún taxa. Los altos niveles de concentración de clorofila-a, sumado a los hábitos omnívoros del krill, sugieren que sus abundancias no estarían afectas al control trófico tipo bottom-up. Se respalda la hipótesis 3, dado que se observó que las principales especies de este sistema responden a forzantes ambientales locales, regionales y, en menor medida, a procesos tróficos.

7. REFERENCIAS

- Abrams, P. A., and L. R. Ginzburg. 2000. The nature of predation: Prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends Ecol. Evol.* **15**: 337–341. doi:10.1016/S0169-5347(00)01908-X
- Alegre, A., A. Bertrand, M. Espino, and others. 2015. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Prog. Oceanogr.* **137**: 299–313. doi:10.1016/j.pocean.2015.07.010
- Alheit, J., and M. Niquen. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.* **60**: 201–222. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.006
- Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez, M. del C. Franco-Gordo, B. E. Lavaniegos, and E. Godínez-Domínguez. 2012. Influence of coastal upwelling-downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **451**: 119–136. doi:10.3354/meps09607
- Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez, M. del C. Franco-Gordo, and E. Kozak. 2015. Reproductive biology, embryo and early larval morphology, and development rates of krill (*Euphausia lamelligera* and *Euphausia distinguenda*), endemic to the Eastern Tropical Pacific. *Sex. Early Dev. Aquat. Org.* **1**: 143–161. doi:10.3354/sedao00014
- Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-gutiérrez, M. del C. Franco-Gordo, J. Palomares-garcía, L. Sánchez-velasco, C. J. Robinson, and B. A. Seibel. 2017. Vertical pelagic habitat of euphausiid species assemblages in the Gulf of California. *Deep. Res. Part I* **123**: 75–89. doi:10.1016/j.dsr.2017.03.008
- Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez, M. del C. Franco-Gordo, V. Plascencia-Palomera, R. Gasca, E. R. Kozak, and B. E. Lavaniegos. 2018. Seasonal succession of tropical community structure, abundance, and biomass of five zooplankton taxa in the central Mexican Pacific. *Cont. Shelf Res.* **168**: 54–67. doi:10.1016/j.csr.2018.08.007
- Anabalón, V., C. E. Morales, H. E. González, E. Menschel, W. Schneider, S. Hormazabal, L. Valencia, and R. Escribano. 2016. Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Prog. Oceanogr.* **149**: 174–188. doi:10.1016/j.pocean.2016.10.011
- Antezana, T. 2009. Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem. *Prog. Oceanogr.* **83**: 228–236. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.039
- Antezana, T. 2010. *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey of the Humboldt Current System. *Deep. Res. Part II* **57**: 652–662. doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.014

- Atkinson, A., R. S. Shreeve, A. G. Hirst, and others. 2006. Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): II. Predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage. *Limnol. Oceanogr.* **51**: 973–987. doi:10.4319/lo.2006.51.2.0973
- Atkinson, A., S. L. Hill, M. Barange, E. A. Pakhomov, D. Raubenheimer, K. Schmidt, S. J. Simpson, and C. Reiss. 2014. Sardine cycles, krill declines, and locust plagues: Revisiting “wasp-waist” food webs. *Trends Ecol. Evol.* **29**: 309–316. doi:10.1016/j.tree.2014.03.011
- Ayón, P., G. Swartzman, A. Bertrand, M. Gutiérrez, and S. Bertrand. 2008. Zooplankton and forage fish species off Peru: Large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. *Prog. Oceanogr.* **79**: 208–214. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.023
- Ayón, P., G. Swartzman, P. Espinoza, and A. Bertrand. 2011. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **422**: 211–222. doi:10.3354/meps08918
- Baker A. de C., B. P. Boden and E. Brinton. 1990 . Practical guide to the euphausiids of the world. Natural History Museum Publications, London, 96 pp.
- Bakun, A., B. A. Black, S. J. Bograd, M. García-Reyes, A. J. Miller, R. R. Rykaczewski, and W. J. Sydeman. 2015. Anticipated Effects of Climate Change on Coastal Upwelling Ecosystems. *Curr. Clim. Chang. Reports* **1**: 85–93. doi:10.1007/s40641-015-0008-4
- Ballón, M., A. Bertrand, A. Lebourges-Dhaussy, M. Gutiérrez, P. Ayón, D. Grados, and F. Gerlotto. 2011. Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. *Prog. Oceanogr.* **91**: 360–381. doi:10.1016/j.pocean.2011.03.001
- Barange, M. 1990. Vertical migration and habitat partitioning of six euphausiid species in the northern Benguela upwelling system. *J. Plankton Res.* **12**: 1223–1237. doi:10.1093/plankt/12.6.1223
- Belmadani, A., V. Echevin, F. Codron, K. Takahashi, and C. Junquas. 2013. What dynamics drive future wind scenarios for coastal upwelling off Peru and Chile? *Clim. Dyn.* **43**: 1893–1914. doi:10.1007/s00382-013-2015-2
- Bertrand, A., M. A. Barbieri, J. Córdova, C. Hernández, F. Gómez, and F. Leiva. 2004. Diel vertical behaviour, predator-prey relationships, and occupation of space by jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off Chile. *ICES J. Mar. Sci.* **61**: 1105–1112. doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.010
- Bertrand, A., A. Chaigneau, S. Peraltilla, J. Ledesma, M. Graco, F. Monetti, and F. P. Chavez. 2011. Oxygen: A fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical pacific. *PLoS One* **6**: 2–9. doi:10.1371/journal.pone.0029558

- Blanco, J. L., A. C. Thomas, M.-E. Carr, and P. T. Strub. 2001. Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. *J. Geophys. Res. Ocean.* **106**: 11451–11467. doi:10.1029/2000jc000540
- Boyce, D. G., K. T. Frank, B. Worm, and W. C. Leggett. 2015. Spatial patterns and predictors of trophic control in marine ecosystems. *Ecol. Lett.* **18**: 1001–1011. doi:10.1111/ele.12481
- Brink, K. H. 1983. The near-surface dynamics of coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.* **12**: 223–257. doi:10.1016/0079-6611(83)90009-5
- Brinton, E., M. D. Ohman, A. W. Townsend, M. D. Knight, and A. Bridgeman. 1999. Euphausiids of the world ocean. Expert Center for Taxonomic Identification Scripps Institution of Oceanography, Eds. Amsterdam.
- Brinton, E., and A. Townsend. 2003. Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current. *Deep. Res. Part II* **50**: 2449–2472. doi:10.1016/S0967-0645(03)00126-7
- Brodeur, R. D., M. Hunsicker, A. Hann, and T. Miller. 2019. Effects of warming ocean conditions on feeding ecology of small pelagic fishes in a coastal upwelling ecosystem: a shift to gelatinous food sources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **617–618**: 149–163. doi:10.3354/meps12497
- Cai, W., M. J. McPhaden, A. M. Grimm, and others. 2020. Climate impacts of the El Niño–Southern Oscillation on South America. *Nat. Rev. Earth Environ.* **1**: 215–231. doi:10.1038/s43017-020-0040-3
- Castro, L. R., V. A. Troncoso, and D. R. Figueroa. 2007. Fine-scale vertical distribution of coastal and offshore copepods in the Golfo de Arauco, central Chile, during the upwelling season. *Prog. Oceanogr.* **75**: 486–500. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.012
- Chavez, F. P., and M. Messié. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **83**: 80–96. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.032
- Cimino, M. A., J. A. Santora, I. Schroeder, W. J. Sydeman, M. G. Jacox, E. L. Hazen, and S. J. Bograd. 2020. Essential krill species habitat resolved by seasonal upwelling and ocean circulation models within the large marine ecosystem of the California Current System. 1–14. doi:10.1111/ecog.05204
- Connolly, T. P., B. M. Hickey, S. L. Geier, and W. P. Cochlan. 2010. Processes influencing seasonal hypoxia in the northern California current system. *J. Geophys. Res. Ocean.* **115**: 1–22. doi:10.1029/2009JC005283
- Correa-Ramirez, M. A., S. Hormazábal, and G. Yuras. 2007. Mesoscale eddies and high chlorophyll concentrations off central Chile (29°–39°S). *Geophys. Res. Lett.* **34**: L12604. doi:10.1029/2007GL029541

- Correa-Ramirez, M. A., S. E. Hormazabal, and C. E. Morales. 2012. Spatial patterns of annual and interannual surface chlorophyll-a variability in the Peru-Chile Current System. *Prog. Oceanogr.* **92–95**: 8–17. doi:10.1016/j.pocean.2011.07.008
- Cury, P., and C. Roy. 1989. Optimal Environmental Window and Pelagic fish Recruitment Success in Upwelling Areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 670–680.
- Cury, P., A. Bakun, R. J. M. Crawford, A. Jarre, R. A. Quiñones, L. J. Shannon, and H. M. Verheye. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 603–618. doi:10.1006/jmsc.2000.0712
- Daneri, G., V. Dellarossa, R. Quiñones, B. Jacob, P. Montero, and O. Ulloa. 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **197**: 41–49. doi:10.3354/meps197041
- Décima, M., M. D. Ohman, and A. De Robertis. 2010. Body size dependence of euphausiid spatial patchiness. *Limnol. Oceanogr.* **55**: 777–788. doi:10.4319/lo.2009.55.2.0777
- Di Lorenzo, E., V. Combes, J. E. Keister, and others. 2013. Synthesis of Pacific Ocean climate and ecosystem dynamics. *Oceanography* **26**: 68–81. doi:10.5670/oceanog.2013.76
- Dorman, J. G., S. M. Bollens, and A. M. Slaughter. 2005. Population biology of euphausiids off northern California and effects of short time-scale wind events on *Euphausia pacifica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **288**: 183–198. doi:10.3354/meps288183
- Dorman, J. G., W. J. Sydeman, M. García-Reyes, R. A. Zeno, and J. A. Santora. 2015a. Modeling krill aggregations in the central-northern California Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **528**: 87–99. doi:10.3354/meps11253
- Dorman, J. G., W. J. Sydeman, S. J. Bograd, and T. M. Powell. 2015b. An individual-based model of the krill *Euphausia pacifica* in the California Current. *Prog. Oceanogr.* **138**: 504–520. doi:10.1016/j.pocean.2015.02.006
- Escribano, R., V. Marin, and C. Iribarren. 2000. Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Peninsula Mejillones, northern Chile: The influence of the oxygen minimum layer. *Sci. Mar.* **64**: 69–77. doi:10.3989/scimar.2000.64n169
- Escribano, R., G. Daneri, L. Farías, and others. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997-1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: a synthesis. *Deep. Res. Part II* **51**: 2389–2411. doi:10.1016/j.dsr2.2004.08.011
- Escribano, R., P. Hidalgo, H. E. González, R. Giesecke, R. Riquelme-Bugueño, and K. Manríquez. 2007. Seasonal and inter-annual variation of mesozooplankton in the coastal upwelling zone off central-southern Chile. *Prog. Oceanogr.* **75**: 470–485. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.027

- Escribano, R., P. Hidalgo, and C. Krautz. 2009. Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep. Res. Part II* **56**: 1083–1094. doi:10.1016/j.dsr2.2008.09.009
- Escribano, R., E. Bustos-Ríos, P. Hidalgo, and C. E. Morales. 2016. Non-limiting food conditions for growth and production of the copepod community in a highly productive upwelling zone. *Cont. Shelf Res.* **126**: 1–14. doi:10.1016/j.csr.2016.07.018
- Espinoza, P., and A. Bertrand. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog. Oceanogr.* **79**: 215–227. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.022
- Espinoza, P., A. Lorrain, F. Ménard, and others. 2017. Trophic structure in the northern Humboldt Current system: new perspectives from stable isotope analysis. *Mar. Biol.* **164**: 1–15. doi:10.1007/s00227-017-3119-8
- Evans, R., S. Gauthier, and C. L. Robinson. 2021. Ecological considerations for species distribution modelling of euphausiids in the north east Pacific Ocean. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* doi:10.1139/cjfas-2020-0481
- FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. doi.org/10.4060/ca9229en
- Färber-Lorda, J., A. Trasviña, and P. Cortés-Verdín. 2010. Summer distribution of euphausiids in the entrance of the Sea of Cortés in relation to hydrography. *Deep. Res. Part II* **57**: 631–641. doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.012
- Feinberg, L. R., and W. Peterson. 2003. Variability in duration and intensity of euphausiid spawning off central Oregon, 1996–2001. *Prog. Oceanogr.* **57**: 363–379. doi:10.1016/s0079-6611(03)00106-x
- Fernández, D., R. Escribano, and P. Hidalgo. 2002. Distribución de eufáusidos en el sistema de surgencia frente a la Península de Mejillones (23°S) asociada a condiciones previas y durante El Niño 1997-98. *Investig. Mar.* **30**: 25–43. doi:10.4067/s0717-71782002000100002
- Frank, K. T., B. Petrie, and N. L. Shackell. 2007. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **22**: 236–242. doi:10.1016/j.tree.2007.03.002
- Getis, A., and J. K. Ord. 1992. The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geogr. Anal.* **24**: 189–206. doi:10.1111/j.1538-4632.1992.tb00261.x
- Gómez-Gutiérrez, J. 2004. Comparative Study of the Population Dynamics, Secondary Productivity, and Reproductive Ecology of the Euphausiids *Euphausia pacifica* and

Thysanoessa spinifera in the Oregon Upwelling Region. Tesis Doctoral, Oregon State University.

- Gómez-Gutiérrez, J., W. T. Peterson, and C. B. Miller. 2005. Cross-shelf life-stage segregation and community structure of the euphausiids off central Oregon (1970-1972). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **52**: 289–315. doi:10.1016/j.dsr2.2004.09.023
- González, H. E., E. Menschel, C. Aparicio, and C. Barría. 2007. Spatial and temporal variability of microplankton and detritus, and their export to the shelf sediments in the upwelling area off Concepción, Chile (~36°S), during 2002-2005. *Prog. Oceanogr.* **75**: 435–451. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.025
- González, H. E., M. Sobarzo, D. Figueroa, and E. M. Nöthig. 2000. Composition, biomass and potential grazing impact of the crustacean and pelagic tunicates in the northern Humboldt Current area off Chile: differences between El Niño and non-El Niño years. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **195**: 201–220.
- Grados, C., A. Chaigneau, V. Echevin, and N. Dominguez. 2018. Upper ocean hydrology of the Northern Humboldt Current System at seasonal, interannual and interdecadal scales. *Prog. Oceanogr.* **165**: 123–144. doi:10.1016/j.pocean.2018.05.005
- Hirst, A. G., J. C. Roff, and R. S. Lampitt. 2003. A Synthesis of Growth Rates in Marine Epipelagic Invertebrate Zooplankton. *Adv. Mar. Biol.* **44**: 1–142.
- Hoving, H. J. T., P. Neitzel, H. Hauss, S. Christiansen, R. Kiko, B. H. Robison, P. Silva, and A. Körtzinger. 2020. In situ observations show vertical community structure of pelagic fauna in the eastern tropical North Atlantic off Cape Verde. *Sci. Rep.* **10**: 1–14. doi:10.1038/s41598-020-78255-9
- Hunt Jr., G. L., and S. McKinnell. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **68**: 115–124. doi:10.1016/j.pocean.2006.02.008
- Hunt Jr., G. L., P. H. Ressler, G. A. Gibson, and others. 2016. Euphausiids in the eastern Bering Sea: A synthesis of recent studies of euphausiid production, consumption and population control. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **134**: 204–222. doi:10.1016/j.dsr2.2015.10.007
- Iriarte, J. L., G. Pizarro, V. A. Troncoso, and M. Sobarzo. 2000. Primary production and biomass of size-fractionated phytoplankton off Antofagasta, Chile (23-24°S) during pre-El Niño and El Niño 1997. *J. Mar. Syst.* **26**: 37–51. doi:10.1016/S0924-7963(00)00037-3
- Jacob, B., F. J. Tapia, R. A. Quiñones, and others. 2018. Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Prog. Oceanogr.* **168**: 196–209. doi:10.1016/j.pocean.2018.10.001

- Ji, R., M. Edwards, D. L. Mackas, J. A. Runge, and A. C. Thomas. 2010. Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *J. Plankton Res.* **32**: 1355–1368. doi:10.1093/plankt/fbq062
- Keister, J. E., T. B. Johnson, C. A. Morgan, and W. T. Peterson. 2005. Biological indicators of the timing and direction of warm-water advection during the 1997/1998 El Niño off the central Oregon coast, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **295**: 43–48. doi:10.3354/meps295043
- Kindt, R. 2021. AlleleShift: an R package to predict and visualize population-level changes in allele frequencies in response to climate change. *PeerJ* **9**:e11534. doi.org/10.7717/peerj.11534.
- Lavaniegos, B. E., and I. Ambriz-Arreola. 2012. Interannual variability in krill off Baja California in the period 1997–2005. *Prog. Oceanogr.* **97–100**: 164–173. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.008
- Lavaniegos, B. E., M. Jiménez-Herrera, and I. Ambriz-Arreola. 2019. Unusually low euphausiid biomass during the warm years of 2014–2016 in the transition zone of the California Current. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **169–170**: 104638. doi:10.1016/j.dsr2.2019.104638
- Legendre, P., and M. J. Andersson. 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* **69**: 1–24. doi:10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2
- Leiva, F., Pizarro, M., Bustamantes, A., Cifuentes, U., Grendi, C., Leiva, B., et al. 2018. Informe Final Convenio de Desempeño 2017: Evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta en la XV, I y II Regiones, año 2017. Subsecretaría de Economía y EMT/IFOP, 301 pp, Chile.
- Letelier, J., O. Pizarro, and S. Nuñez. 2009. Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *J. Geophys. Res. Ocean.* **114**: 1–16. doi:10.1029/2008JC005171
- Letessier, T. B., M. J. Cox, and A. S. Brierley. 2009. Drivers of euphausiid species abundance and numerical abundance in the Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* **156**: 2539–2553. doi:10.1007/s00227-009-1278-y
- Letessier, T. B., M. J. Cox, and A. S. Brierley. 2011. Drivers of variability in Euphausiid species abundance throughout the Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* **33**: 1342–1357. doi:10.1093/plankt/fbr033
- Lilly, L. E., and M. D. Ohman. 2021. Euphausiid spatial displacements and habitat shifts in the southern California Current System in response to El Niño variability. *Prog. Oceanogr.* **193**: 102544. doi:10.1016/j.pocean.2021.102544

- Lindsey, B. J., and H. P. Batchelder. 2011. Cross-shelf distribution of *Euphausia pacifica* in the Oregon coastal upwelling zone: Field evaluation of a differential transport hypothesis. *J. Plankton Res.* **33**: 1666–1678. doi:10.1093/plankt/fbr073
- Lowe, M. R., G. L. Lawson, and M. J. Fogarty. 2018. Drivers of euphausiid distribution and abundance in the Northeast U.S. Shelf Large Marine Ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* **75**: 1280–1295. doi:10.1093/icesjms/fsx247
- Lu, B., D. L. Mackas, and D. F. Moore. 2003. Cross-shore separation of adult and juvenile euphausiids in a shelf-break alongshore current. *Prog. Oceanogr.* **57**: 381–404. doi:10.1016/s0079-6611(03)00107-1
- Manríquez, K., R. Escribano, and P. Hidalgo. 2009. The influence of coastal upwelling on the mesozooplankton community structure in the coastal zone off Central/Southern Chile as assessed by automated image analysis. *J. Plankton Res.* **31**: 1075–1088. doi:10.1093/plankt/fbp053
- Mantua, N. J., and S. R. Hare. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. *J. Oceanogr.* **58**: 35–44. doi:10.1023/A:1015820616384
- Marschall, H. 1983. Sinking speed, density and size of Euphausiid eggs. *Meeresforschung*, **30**: 1–9.
- Martin, J. W., and J. Gómez-Gutiérrez. 2014. Euphausiacea. *In*: Martin, J.L., J. Olesen, and J. T. Høeg [eds.], *Atlas of Crustacean Larvae*. JHU Press.
- Massing, J. C., A. Schukat, H. Auel, D. Auch, L. Kittu, E. L. Pinedo Arteaga, J. Correa Acosta, and W. Hagen. 2022. Toward a Solution of the “Peruvian Puzzle”: Pelagic Food-Web Structure and Trophic Interactions in the Northern Humboldt Current Upwelling System Off Peru. *Front. Mar. Sci.* **8**. doi:10.3389/fmars.2021.759603
- Medellín-Mora, J., R. Escribano, and W. Schneider. 2016. Community response of zooplankton to oceanographic changes (2002-2012) in the central/southern upwelling system of Chile. *Prog. Oceanogr.* **142**: 17–29. doi:10.1016/j.pocean.2016.01.005
- Messié, M., J. Ledesma, D. D. Kolber, R. P. Michisaki, D. G. Foley, and F. P. Chavez. 2009. Potential new production estimates in four eastern boundary upwelling ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **83**: 151–158. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.018
- Messié, M., D. A. Sancho-Gallegos, J. Fiechter, J. a Santora, and F. P. Chavez. 2022. Satellite-Based Lagrangian Model Reveals How Upwelling and Oceanic Circulation Shape Krill Hotspots in the California Current System. *Front. Mar. Sci.* **9**: 1–19. doi:10.3389/fmars.2022.835813

- Miller, T. W., R. D. Brodeur, G. Rau, and K. Omori. 2010. Prey dominance shapes trophic structure of the northern California Current pelagic food web: Evidence from stable isotopes and diet analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **420**: 15–26. doi:10.3354/meps08876
- Moloney, C. L., A. Jarre, S. Kimura, D. L. Mackas, O. Maury, E. J. Murphy, W. T. Peterson, J. A. Runge and K. Tadokoro. 2010. Dynamics of marine ecosystems: ecological processes, p.179-218. *In*: Barange M., J. G. Field, R. P. Harris, E. E. Hofmann, R. I. Perry and F. Werner [eds.], *Marine Ecosystems and Global Change*. Oxford University Press, New York.
- Montecino, V., and D. Quiroz. 2000. Specific primary production and phytoplankton cell size structure in an upwelling area off the coast of Chile (30°S). *Aquat. Sci.* **62**: 364–380. doi:10.1007/PL00001341
- Montes, I., W. Schneider, F. Colas, B. Blanke, and V. Echevin. 2011. Subsurface connections in the eastern tropical Pacific during La Niña 1999-2001 and El Niño 2002-2003. *J. Geophys. Res. Ocean.* **116**: 1–18. doi:10.1029/2011JC007624
- Morales, C. E., H. E. González, S. E. Hormazabal, G. Yuras, J. Letelier, and L. R. Castro. 2007. The distribution of chlorophyll-a and dominant planktonic components in the coastal transition zone off Concepción, central Chile, during different oceanographic conditions. *Prog. Oceanogr.* **75**: 452–469. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.026
- Moron, G., P. Galloso, D. Gutierrez, and J. Torrejon-Magallanes. 2019. Temporal changes in mesoscale aggregations and spatial distribution scenarios of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **159**: 75–83.
- Mujica, A., and C. Pavez. 2008. Eufáusidos de la zona central de Chile, archipiélago de Juan Fernández e islas Desventuradas. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **36**: 283–300. doi:10.3856/vol36-issue
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, and others. 2020. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> doi:10.1016/j.dsr2.2018.11.009
- Orlova, E., A. V. Dolgov, P. E. Renaud, M. Greenacre, C. Halsband, and V. A. Ivshin. 2015. Climatic and ecological drivers of euphausiid community structure vary spatially in the Barents Sea: relationships from a long time series (1952-2009). *Front. Mar. Sci.* **1**: 1–13. doi:10.3389/fmars.2014.00074
- Oyarzún, D., and C. M. Brierley. 2019. The future of coastal upwelling in the Humboldt current from model projections. *Clim. Dyn.* **52**: 599–615. doi:10.1007/s00382-018-4158-7
- Paradis, E., and K. Schliep. 2019. “ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R.” *Bioinf.* **35**: 526–528.

- Parés-Escobar, F., B. E. Lavaniegos, and I. Ambriz-Arreola. 2018. Interannual summer variability in oceanic euphausiid communities off the Baja California western coast during 1998-2008. *Prog. Oceanogr.* **160**: 53–67. doi:10.1016/j.pocean.2017.11.009
- Park, J. I., C. K. Kang, and H. L. Suh. 2011. Ontogenetic diet shift in the euphausiid *Euphausia pacifica* quantified using stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **429**: 103–109. doi:10.3354/meps09091
- Paulmier, A., D. Ruiz-Pino, V. Garçon, and L. Farías. 2006. Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Chile. *Geophys. Res. Lett.* **33**: 2–7. doi:10.1029/2006GL026801
- Perry, I. R., H. P. Batchelder, D. L. Mackas, S. Chiba, E. Durbin, W. Greve, and H. M. Verheye. 2004. Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: issues and opportunities. *ICES J. Mar. Sci.* **61**: 445–456. doi:10.1016/j.icesjms.2004.03.022
- Peterson, W. T., J. L. Fisher, P. T. Strub, X. Du, C. Risien, J. Peterson, and C. T. Shaw. 2017. The pelagic ecosystem in the Northern California Current off Oregon during the 2014–2016 warm anomalies within the context of the past 20 years. *J. Geophys. Res. Ocean.* **122**: 1–22. doi:10.1002/2016JC012264.
- Pillar, S. C., V. Stuart, M. Barange, and M. J. Gibbons. 1992. Community structure and trophic ecology of euphausiids in the Benguela ecosystem. *South African J. Mar. Sci.* **12**: 393–409. doi:10.2989/02577619209504714
- Pineda, J., and N. Reyns. 2018. Larval transport in the coastal zone: Biological and physical processes, p. 145–163. *In*: Carrier, T. J., A. M. Reitzel and A. Heyland [eds.], *Evolutionary Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. Oxford University Press.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2021. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-152.
- Pizarro-Koch, M., O. Pizarro, B. Dewitte, I. Montes, M. Ramos, A. Paulmier, and V. Garçon. 2019. Seasonal Variability of the Southern Tip of the Oxygen Minimum Zone in the Eastern South Pacific (30°-38°S): A Modeling Study. *J. Geophys. Res. Ocean.* **124**: 8574–8604. doi:10.1029/2019JC015201
- Quetin, L. B., and R. M. Ross. 1989. Effects of oxygen, temperature and age on the metabolic rate of the embryos and early larval stages of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **125**: 43–62. doi:10.1016/0022-0981(89)90215-3
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Ressler, P. H., A. De Robertis, and S. Kotwicki. 2014. The spatial distribution of euphausiids and walleye pollock in the eastern Bering Sea does not imply top-down control by predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **503**: 111–122. doi:10.3354/meps10736
- Riquelme-Bugueño, R., S. Núñez, E. Jorquera, L. Valenzuela, R. Escribano, and S. Hormazábal. 2012. The influence of upwelling variation on the spatially-structured euphausiid community off central-southern Chile in 2007-2008. *Prog. Oceanogr.* **92–95**: 146–165. doi:10.1016/j.pocean.2011.07.003
- Riquelme-Bugueño, R., R. Escribano, and J. Gómez-Gutiérrez. 2013. Somatic and molt production in *Euphausia mucronata* off central-southern Chile: The influence of coastal upwelling variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **476**: 39–57. doi:10.3354/meps10142
- Riquelme-Bugueño, R., J. Silva-Aburto, R. Escribano, W. T. Peterson, and W. Schneider. 2016. Growth of the Humboldt Current krill in the upwelling zone off central Chile. *J. Mar. Syst.* **163**: 1–11. doi:10.1016/j.jmarsys.2016.06.001
- Riquelme-Bugueño, R., J. Gómez-Gutiérrez, J. Silva-Aburto, R. Escribano, and W. Schneider. 2017. Embryo and early larval stages of the Humboldt Current krill *Euphausia mucronata* (Crustacea: Euphausiacea). *Invertebr. Biol.* **136**: 260–270. doi:10.1111/ivb.12176
- Riquelme-Bugueño, R., I. Pérez-Santos, N. Alegría, C. A. Vargas, M. A. Urbina, and R. Escribano. 2020a. Diel vertical migration into anoxic and high-pCO₂ waters: acoustic and net-based krill observations in the Humboldt Current. *Sci. Rep.* **10**: 1–11. doi:10.1038/s41598-020-73702-z
- Riquelme-Bugueño, R., S. Pantoja-Gutiérrez, E. Jorquera, V. Anabalón, B. Srain, and W. Schneider. 2020b. Fatty acid composition in the endemic Humboldt Current krill, *Euphausia mucronata* (Crustacea, Euphausiacea) in relation to the phytoplankton community and oceanographic variability off Dichato coast in central Chile. *Prog. Oceanogr.* n: 102425. doi:10.1016/j.pocean.2020.102425
- Robertson, R. R., and E. P. Bjorkstedt. 2020. Climate-driven variability in *Euphausia pacifica* size distributions off northern California. *Prog. Oceanogr.* **188**: 102412. doi:10.1016/j.pocean.2020.102412
- Rockwood, R. C., M. L. Elliott, B. Saenz, N. Nur, and J. Jahncke. 2020. Modeling predator and prey hotspots: Management implications of baleen whale cooccurrence with krill in Central California. *PLoS One* **15**: 1–30. doi:10.1371/journal.pone.0235603
- Ross, R., and L. Quetin. 2000. Reproduction in Euphausiacea. *In*: Everson, I. [eds.], *Krill: Biology, Ecology and Fisheries*. Blackwell Science Ltd.
- Rutllant, J. A., I. Masotti, J. Calderón, and S. A. Vega. 2004. A comparison of spring coastal upwelling off central Chile at the extremes of the 1996-1997 ENSO cycle. *Cont. Shelf Res.* **24**: 773–787. doi:10.1016/j.csr.2004.02.005

- Ruz, P. M., P. Hidalgo, R. Riquelme-Bugueño, B. Franco-Cisterna, and M. Cornejo. 2017. Vertical distribution of copepod eggs in the oxygen minimum zone off Mejillones Bay (23°S) in the Humboldt current system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **571**: 83–96. doi:10.3354/meps12117
- Rykaczewski, R. R., J. P. Dunne, W. J. Sydeman, M. García-Reyes, B. A. Black, and S. J. Bograd. 2015. Poleward displacement of coastal upwelling-favorable winds in the ocean's eastern boundary currents through the 21st century. *Geophys. Res. Lett.* **42**: 6424–6431. doi:10.1002/2015GL064694
- Sameoto, D., L. Guglielmo, and M. K. Lewis. 1987. Day/night vertical distribution of euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* **96**: 235–245. doi:10.1007/BF00427023
- Santora, J. A., W. J. Sydeman, I. D. Schroeder, B. K. Wells, and J. C. Field. 2011. Mesoscale structure and oceanographic determinants of krill hotspots in the California Current: Implications for trophic transfer and conservation. *Prog. Oceanogr.* **91**: 397–409. doi:10.1016/j.pocean.2011.04.002
- Schneider, W., D. Donoso, J. Garcés-Vargas, and R. Escribano. 2017. Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Prog. Oceanogr.* **151**: 38–48. doi:10.1016/j.pocean.2016.11.004
- Seabra, R., R. Varela, A. M. Santos, M. Gómez-Gesteira, C. Meneghesso, D. S. Wetthey, and F. P. Lima. 2019. Reduced Nearshore Warming Associated With Eastern Boundary Upwelling Systems. *Front. Mar. Sci.* **6**: 1–6. doi:10.3389/fmars.2019.00104
- Seibel, B. A., J. L. Schneider, S. Kaartvedt, K. F. Wishner, and K. L. Daly. 2016. Hypoxia Tolerance and Metabolic Suppression in Oxygen Minimum Zone Euphausiids: Implications for Ocean Deoxygenation and Biogeochemical Cycles. *Integr. Comp. Biol.* **56**: 510–523. doi:10.1093/icb/icw091
- Silva, C., I. Andrade, E. Yáñez, S. Hormazabal, M. A. Barbieri, A. Aranis, and G. Böhm. 2016. Predicting habitat suitability and geographic distribution of anchovy (*Engraulis ringens*) due to climate change in the coastal areas off Chile. *Prog. Oceanogr.* **146**: 159–174. doi:10.1016/j.pocean.2016.06.006
- Silva, N., N. Rojas, and A. Fedele. 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **56**: 992–1008. doi:10.1016/j.dsr2.2008.11.001
- Silva, C., F. Leiva, and J. Lastra. 2019. Predicting the current and future suitable habitat distributions of the anchovy (*Engraulis ringens*) using the Maxent model in the coastal areas off central-northern Chile. *Fish. Oceanogr.* **28**: 171–182. doi:10.1111/fog.12400

- Simonsen, K. A., P. H. Ressler, C. N. Rooper, and S. G. Zador. 2016. Spatio-temporal distribution of euphausiids: an important component to understanding ecosystem processes in the Gulf of Alaska and eastern Bering Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **73**: 2020–2036.
- Simpson, G. 2022. *gratia*: Graceful ggplot-Based Graphics and Other Functions for GAMs Fitted using mgcv. R package version 0.7.2.0001
- Sogawa, S., H. Sugisaki, K. Tadokoro, T. Ono, E. Sato, S. Shimode, and T. Kikuchi. 2017. Feeding habits of six species of euphausiids (Decapoda: Euphausiacea) in the northwestern Pacific Ocean determined by carbon and nitrogen stable isotope ratios. *J. Crustac. Biol.* **37**: 29–36. doi:10.1093/jcbiol/ruw014
- Steinberg, D. K., and M. R. Landry. 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Ann. Rev. Mar. Sci.* **9**: 413–444. doi:10.1146/annurev-marine-010814-015924
- Thamdrup, B., T. Dalsgaard, and N. P. Revsbech. 2012. Widespread functional anoxia in the oxygen minimum zone of the Eastern South Pacific. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **65**: 36–45. doi:10.1016/j.dsr.2012.03.001
- Thomas, A. C., P. Brickley, and R. Weatherbee. 2009. Interannual variability in chlorophyll concentrations in the Humboldt and California Current Systems. *Prog. Oceanogr.* **83**: 386–392. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.020
- Tittensor, D. P., C. Mora, W. Jetz, H. K. Lotze, D. Ricard, E. Vanden Berghe, and B. Worm. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* **466**: 1098–1101. doi:10.1038/nature09329
- Tremblay, N., J. Gómez-Gutiérrez, T. Zenteno-Savín, C. J. Robinson, and L. Sánchez-Velasco. 2010. Role of oxidative stress in seasonal and daily vertical migration of three krill species in the Gulf of California. *Limnol. Oceanogr.* **55**: 2570–2584. doi:10.4319/lo.2010.55.6.2570
- Tremblay, N., K. Hünerlage, and T. Werner. 2020. Hypoxia tolerance of 10 euphausiid species in relation to vertical temperature and oxygen gradients. *Front. Physiol.* **11**: 1–16. doi:10.3389/fphys.2020.00248
- Werner, T., and F. Buchholz. 2013. Diel vertical migration behaviour in Euphausiids of the northern Benguela current: Seasonal adaptations to food availability and strong gradients of temperature and oxygen. *J. Plankton Res.* **35**: 792–812. doi:10.1093/plankt/fbt030
- Wiebe, P. H., A. Bucklin, S. Kaartvedt, A. Røstad, and L. Blanco-Bercial. 2018. Vertical distribution and migration of euphausiid species in the Red Sea. *J. Plankton Res.* **38**: 888–903. doi:10.1093/plankt/fbw038
- Wilson, S. E., D. K. Steinberg, F. L. E. Chu, and J. K. B. Bishop. 2010. Feeding ecology of mesopelagic zooplankton of the subtropical and subarctic North Pacific Ocean determined

with fatty acid biomarkers. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **57**: 1278–1294.
doi:10.1016/j.dsr.2010.07.005

Wood, S. N. 2017. *Generalized additive models: an introduction with R*. Second Edition. Boca Raton: CRC Press



8. ANEXOS

Draftsman plots

Los gráficos de Draftsman muestran una correlación entre MeanTemp y MeanSal ($\rho=0,35$, $p<0,001$), entre MeanTemp y dOMZ ($\rho=0,66$, $p<0,001$), entre MeanTemp y SSC ($\rho=-0,56$, $p<0,001$), entre SSC y dOMZ ($\rho=-0,66$, $p<0,001$), entre el índice PDO y MeanSal ($\rho=0,28$, $p<0,001$), y entre el índice MEI y el índice PDO ($\rho=0,68$, $p<0,001$). Al observar las gráficas de acuerdo con el factor interanual, se observa una marcada variabilidad en el índice PDO y el índice MEI (Fig. 8.1). La variabilidad estacional muestra diferencias entre primavera y otoño en E_T (Fig. 8.2). La variabilidad longitudinal (distancia a la costa) muestra marcadas diferencias en MeanTemp, SSC, E_T y dOMZ (Fig. 8.3). Finalmente, la variabilidad latitudinal mostró diferencias en E_T , MeanSal, y dOMZ (Fig. 8.4)

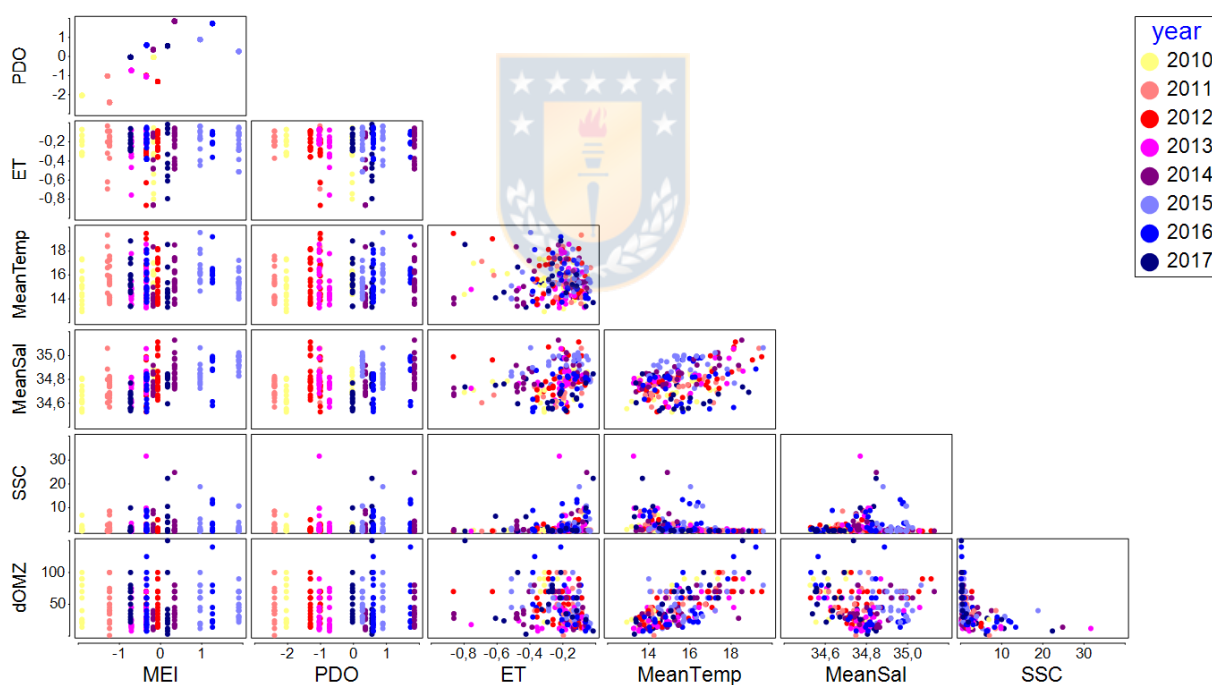


Figura 8.1. Draftsman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando el año de cada dato con colores

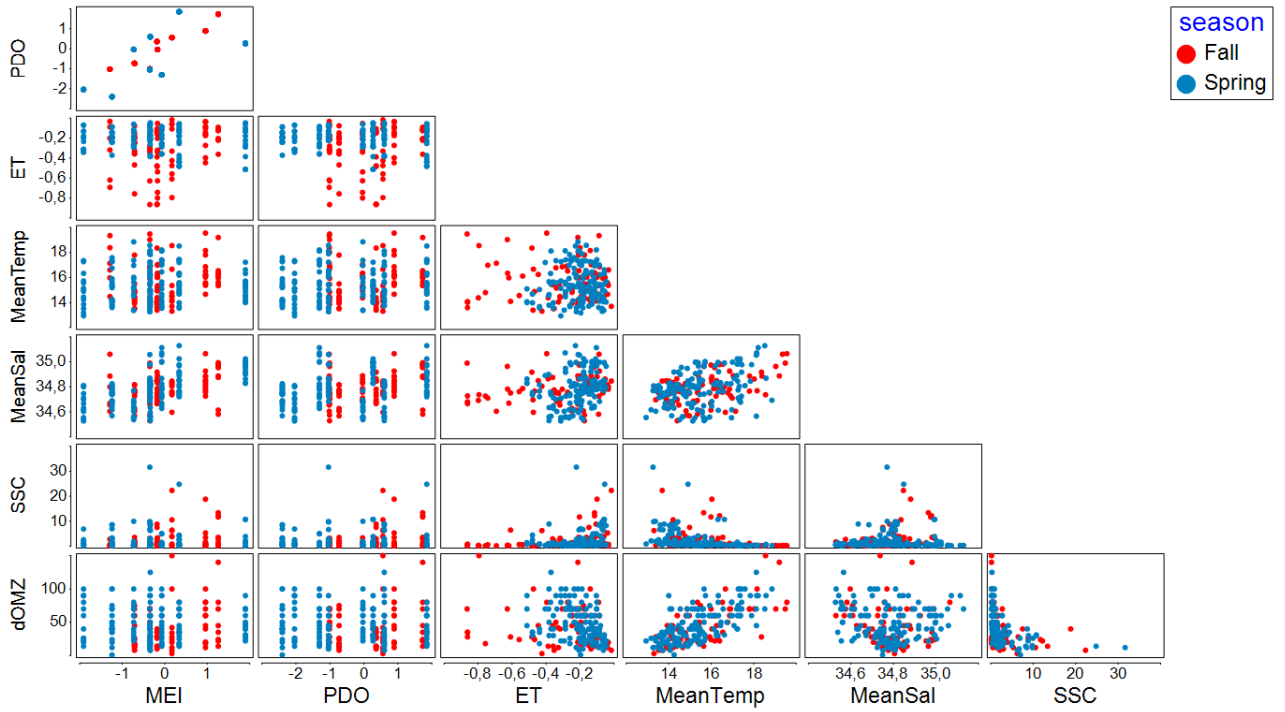


Figura 8.2. Draftsman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando la estación de cada dato con colores

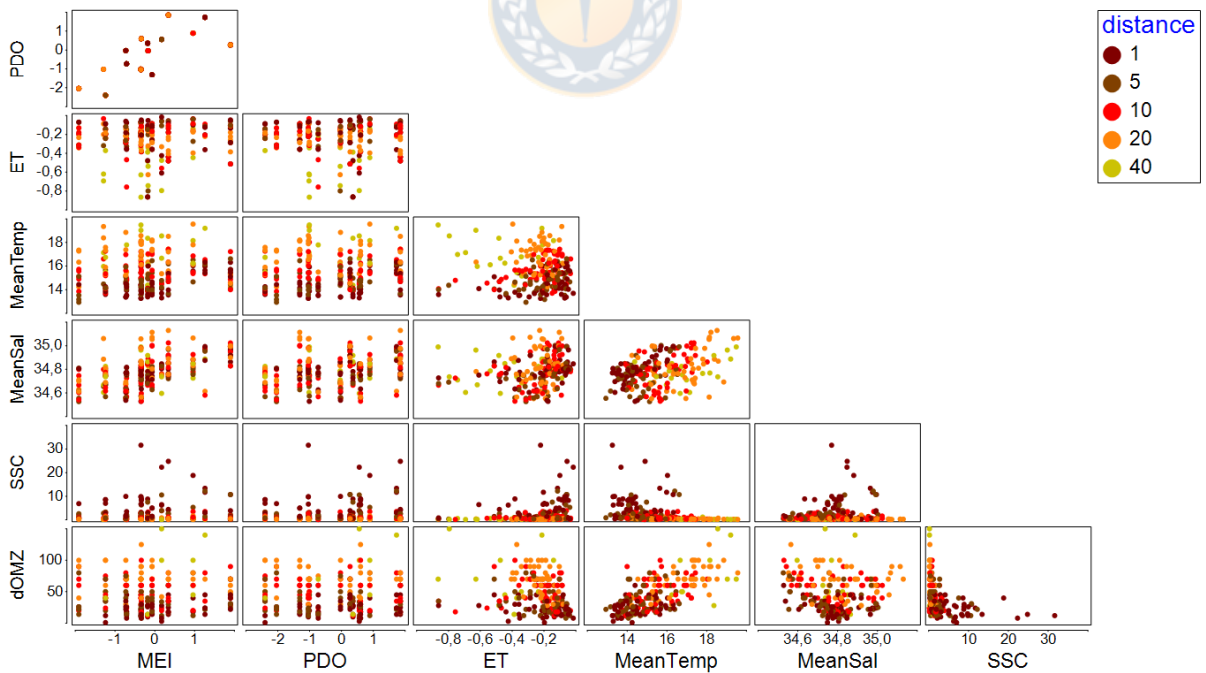


Figura 8.3. Draftsman plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando la distancia a la costa de cada dato con colores

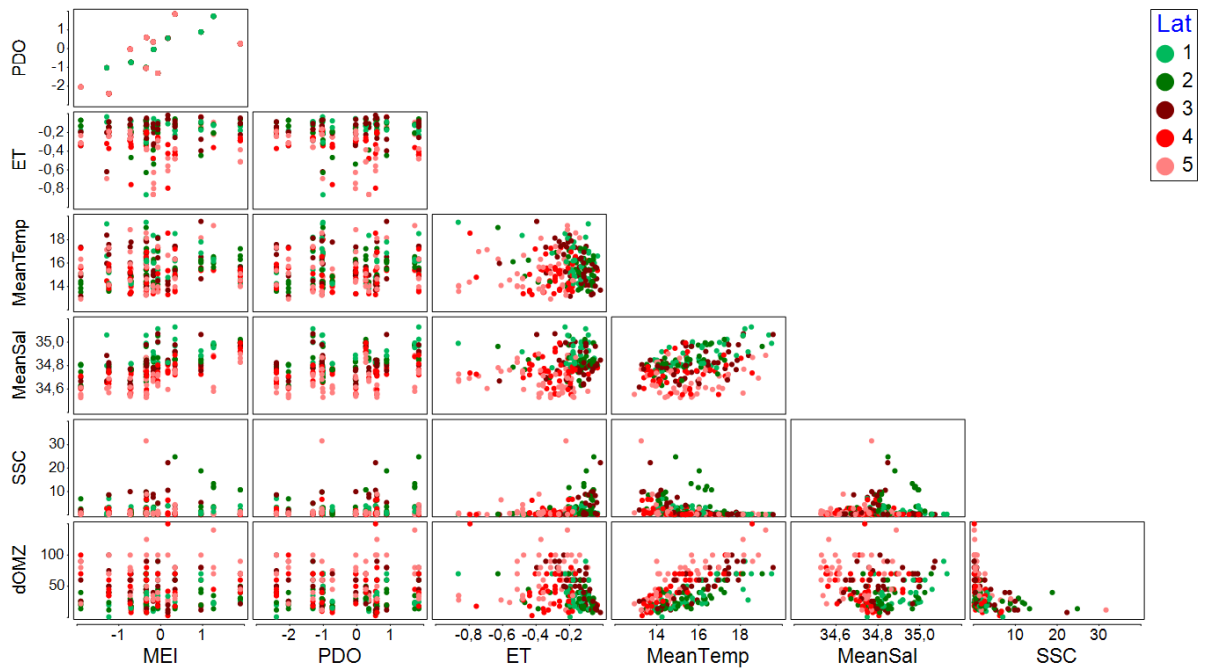


Figura 8.4. Draftsmen plot indicando la correlación entre las variables ambientales, indicando el grupo latitudinal de cada dato con colores



Condiciones ambientales promedio de acuerdo con los factores temporales y espaciales

Tabla 9. Valores promedio y desviación estándar (DE) de las variables ambientales, de acuerdo con los 4 factores considerados en este estudio (año, estación, distancia a la costa y grupo latitudinal).

	MeanTemp		MeanSal		E _T		SSC		dOMZ		DO	
	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE	Promedio	DE
<i>Año</i>												
2010	15,36	1,22	34,71	0,10	-0,44	0,47	1,20	1,39	57,00	28,81	3,59	1,22
2011	15,58	1,61	34,74	0,10	-0,25	0,15	1,94	2,51	54,52	21,66	3,66	0,94
2012	15,99	1,74	34,80	0,15	-0,16	0,04	1,27	1,27	43,67	25,52	3,04	1,18
2013	15,13	1,49	34,78	0,10	-0,14	0,12	2,84	5,69	35,22	23,30	2,46	1,36
2014	15,25	1,46	34,83	0,10	-0,24	0,23	2,31	4,59	42,94	21,94	2,84	1,11
2015	15,75	1,21	34,91	0,09	-0,14	0,10	2,23	3,96	50,76	28,31	2,63	1,02
2016	15,74	1,33	34,78	0,14	-0,44	0,40	3,47	4,03	46,00	34,88	2,56	1,21
2017	15,30	1,54	34,69	0,10	-0,64	0,57	3,15	5,22	43,80	31,70	2,83	1,34
<i>Estación</i>												
Otoño	15,8	1,71	34,80	0,12	-0,28	0,04	3,2	4,68	44,6	31,1	2,87	1,36
Primavera	15,72	1,53	34,80	0,16	-0,32	0,08	2,22	3,95	47	26	3,19	1,21
<i>DC</i>												
1	14,47	0,91	34,79	0,02	-0,33	0,4	6,46	6,64	24,0	12,2	1,89	0,79
5	14,93	1,04	34,76	0,02	-0,29	0,3	2,42	2,79	36,6	20,4	2,68	1,06
10	15,92	1,18	34,79	0,02	-0,24	0,29	1,08	0,94	50,6	22,0	3,49	1,07
20	17,24	1,91	34,82	0,03	-0,24	0,19	0,49	0,36	67,0	22,6	4,14	0,74
40	17,65	1,6	34,78	0,03	-0,44	0,43	0,40	0,30	73,1	42,0	4,09	1,17
<i>GL</i>												
1	16,16	1,52	34,91	0,11	-0,25	0,24	1,61	0,28	37,23	3,62	2,79	1,18
2	15,55	1,38	34,85	0,11	-0,27	0,88	4,52	0,31	31,59	2,64	2,60	1,02
3	16,01	1,66	34,83	0,13	-0,24	0,68	2,91	0,28	48,28	3,90	3,28	1,33
4	15,46	1,59	34,75	0,14	-0,27	0,26	1,28	0,35	48,63	4,40	3,20	1,32
5	15,58	1,66	34,68	0,12	-0,29	0,75	1,99	0,35	63,86	4,80	3,57	1,23

Mapas de distribución de la densidad acústica de la anchoveta por periodo muestreado

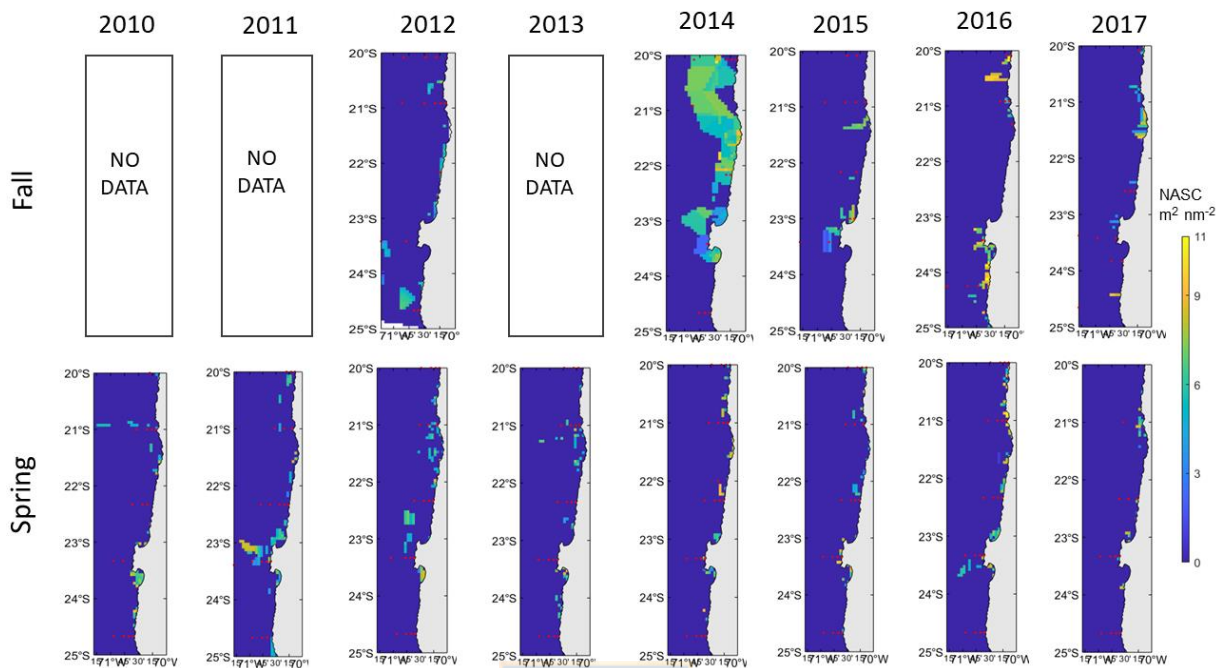


Figura 8.4. Distribución de la biomasa acústica de la anchoveta (NASC o S_A , $m^2 \text{ nm}^{-2}$) por periodo muestreo. Los puntos rojos indican la posición de las estaciones de muestreo biológico *in situ* en cada crucero.