



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**RESPUESTAS DEL FITOPLANCTON A LOS
EFECTOS DEL CALENTAMIENTO GLOBAL
OBSERVADAS SOBRE EL OCÉANO PACÍFICO
SUDESTE**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

JOHN MAURICIO BELTRAN PEREZ

LA PAZ, B.C.S. JULIO DE 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 14 del mes de Junio del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"RESPUESTAS DEL FITOPLANCTON A LOS EFECTOS DEL CALENTAMIENTO GLOBAL
OBSERVADAS SOBRE EL OCÉANO PACÍFICO SUDESTE"

Presentada por el alumno:

BELTRAN
Apellido paterno

PEREZ
materno

JOHN MAURICIO
nombre(s)

Con registro:

B	1	7	0	6	5	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DRA. AIDA MARTÍNEZ LÓPEZ
Directora de Tesis

DR. ANDRÉS FRANCO HERRERA
2º. Director de Tesis

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

DRA. ROXANA DE SILVA DÁVILA

DRA. SYLVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ
ROSENBERG

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 17 del mes de Junio del año 2019

El (la) que suscribe BM. JOHN MAURICIO BELTRAN PEREZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B170656 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DRA. AÍDA MARTÍNEZ LÓPEZ Y DR. ANDRÉS FRANCO HERRERA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"RESPUESTAS DE FITOPLANCTON A LOS EFECTOS DEL CALENTAMIENTO GLOBAL

OBSERVADAS SOBRE EL OCÉANO PACÍFICO SUDESTE"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: maobel8211@gmail.com - diatomeas@yahoo.com -

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

BM. JOHN MAURICIO BELTRAN PEREZ

Nombre y firma del alumno

Este estudio se realizó gracias al apoyo económico recibido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología – CONACyT (CVU/Becario 863509/631784) y del Instituto Politécnico Nacional a través del programa de Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI) en los proyectos SIP 20170206, SIP 20180449 y SIP 20195551. También se agradece a la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano junto con la empresa Aquabiosfera S.A.S. y su proyecto *“Composición estructural de la comunidad planctónica asociada a masas de agua del gradiente latitudinal desde el Océano Pacífico Colombiano hasta la Península Antártica durante el verano austral 2016-2017”*, que sirvió como base para el diseño de la presente investigación.

*Dedicado a mi familia...
A mi madre Consuelo, mi hermana Gynna, mi sobrina Valentina, mi padre Oscar
A la abuela*

*Son mi motor, mi fuerza y mi apoyo.
Nunca terminare de agradecer todo lo que hacen por mí.
Este trabajo y todos mis logros se los dedico a ustedes.
Vamos por más!!*

AGRADECIMIENTOS

Quiero extender mi agradecimiento al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por aceptarme y acogerme dentro de su comunidad académica, así como su colaboración en todo lo necesario para lograr este postgrado.

Agradezco al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y su programa de Becas Nacionales, así como al Programa Institucional de Investigadores (PIFI) del IPN y su Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI), por los apoyos económicos brindados durante los dos años de Maestría.

Al personal administrativo del CICIMAR por su valiosa colaboración, en especial a Humberto Ceseña, Cesar Casas y Magdalena Mendoza quienes, con mucha paciencia, estuvieron siempre atentos y facilitaron todos los procesos.

Al Dr. Andrés Franco Herrera quien atentamente aceptó la invitación para participar como co-director de la tesis desde Colombia. Al comité tutorial conformado por la Dra. Roxana De Silva, Dra. Sylvia Patricia Jiménez, y al Dr. Jaime Gutiérrez Gómez. Gracias por sus aportes y sobre todo valorar este documento, confiando siempre en su éxito a pesar de las dificultades que parecía enfrentar en sus inicios. También agradezco a todos los profesores que con sus cátedras ampliaron enormemente mi perspectiva profesional.

Agradezco muy especialmente al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR) de Colombia y al Instituto del Mar de Perú (IMARPE) por el aporte de información que contribuyó en gran medida a los resultados obtenidos; también por acogerme durante las estancias de investigación en sus Institutos. Así mismo, agradecer al Dr. Oscar Schofield de la Universidad Rutgers (EE.UU.) y al grupo de trabajo del Palmer-LTER de la Antártida por el aporte desinteresado de las bases de datos que permitieron extender el horizonte de este trabajo.

Por supuesto debo agradecer a mis compañeros del laboratorio de fitoplancton Juan y Rocío por hacer tan amenos los días con charlas. Juan, mil y mil gracias porque me

ayudo a saborear y recordar cada comida, muchos paisajes, muchas anécdotas y entre los dos recreamos Colombia en ese cubo. Un gran amigo en mi paso por México.

A Jenny, porque me salvaste varias veces y me ayudaste a sobrepasar los momentos más complicados. Ya son varios años de amistad y espero que sean muchos más. A Nicole, Rafa, Lalo, Isra, Aldo, Cristal, Lady, Edwin, Jessi y tantas otras personas que me rodearon durante estos años. Gracias a todos.

A Gisela, porque me mostraste la esencia de México y le diste sentido a toda esta experiencia. Por brindarme todo tu apoyo, tu cariño y la confianza de acercarme a tu vida. A ti y a la minimorsa por hacerme descubrir lo que nunca pensé conocer. Las quiero!

Finalmente quiero expresar mi infinita gratitud a la persona responsable de mi realización como Maestro en Ciencias. A la Dra. Aída Martínez López porque sin tu impresionante talento, dedicación y profesionalismo, este trabajo no habría sido posible. Te agradezco porque confiaste en mí, porque no desististe y por el contrario me acompañaste decididamente en esta locura de tesis que estoy seguro, la mayoría hubiera evitado. Me has enseñado a trascender profesionalmente y espero que con tu ejemplo pueda alcanzar muchos otros logros en mi vida científica. Además, debo agradecerte porque renovaste mi pasión por el fitoplancton y me abriste los ojos para disfrutar estudiarlo. Eso es invaluable. Hoy y siempre, mi total admiración y profunda gratitud.

Gracias!

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	i
LISTA DE TABLAS.....	iv
ANEXOS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
GLOSARIO.....	viii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS	11
2.1. OBJETIVO GENERAL.....	11
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
3. HIPÓTESIS	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS	12
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	12
4.1.1. Oceanografía general del Pacífico Sudeste	13
4.1.2. Pacífico colombiano (COL).....	16
4.1.3. Pacífico peruano (PER).....	17
4.1.4. Oeste de la Península Antártica (ANT).....	17
4.2. RECOLECCIÓN DE INFORMACIÓN BIOLÓGICA y ambiental	18
4.2.1. Pacífico colombiano (COL).....	18
4.2.2. Pacífico peruano (PER)	19
4.2.3. Oeste de la Península Antártica (ANT).....	20
4.3. RECOLECCIÓN DE INFORMACIÓN AMBIENTAL.....	21
4.4. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN.....	22

5.	RESULTADOS	25
5.1.	Tendencia general y específica de la temperatura superficial del mar (TSM).....	25
5.2.	Tendencia de los atributos biológicos y correlación con la temperatura SUPERFICIAL DEL MAR	26
5.3.	Pacífico colombiano (COL).....	28
5.4.	Pacífico peruano (PER).....	34
5.5.	Oeste de la Península Antártica (ANT).....	38
6.	DISCUSION.....	42
7.	CONCLUSIONES	60
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62
9.	ANEXOS.....	79

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Posibles respuestas de una comunidad orientadas hacia la reducción de tamaño debido a incrementos de la temperatura. (a) comunidad de referencia con organismos pequeños y grandes que comparten un tamaño promedio representado por la línea punteada. El efecto del calentamiento podría: (b) cambiar en el tamaño promedio de todas las especies, (c) incrementar la abundancia del fitoplancton pequeño o (d) incrementar el número de especies pequeñas por la aparición de nuevas especies (línea roja punteada) o por desaparición de las especies grandes. Modificado de Adams *et al.* (2013). 6
- Figura 2. Sitios de observación seleccionados para esta investigación. Se especifican las coordenadas que dibujan el cuadrante de donde se obtuvo la información, así como su distancia desde la costa ubicándolos en el sector oceánico..... 13
- Figura 3. Principales masas de agua y corrientes entre 10° N y 20° S del Pacífico Sudeste (PSE). (a) diagrama T-S indicando las curvas características de las masas de agua y (b) su ubicación respecto a los sitios de observación en Colombia (COL) y Perú (PER). (c) flujos de corrientes predominantes en el PSE. AST: Agua Superficial Tropical; ASE: Agua Superficial Ecuatorial; ASC: Agua Superficial Central; ASSt: Agua Superficial Subtropical. CCE. Contracorriente Ecuatorial; SCH: Sistema de Corrientes de Humboldt. Diagrama T-S tomado y modificado de (Emery, 2003). 14
- Figura 4. Condiciones oceanográficas predominantes al Oeste de la Península Antártica (ANT). La línea punteada describe el flujo hacia el Este de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA). Las líneas solidas cortas describen el afloramiento de la masa de Agua Circumpolar Profunda (ACP) al acercarse a la costa. 16
- Figura 5. Tendencia general de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados) observada entre 1950 y 2016 en cada punto de observación sobre el Océano Pacífico Sudeste. Se señala el resultado de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (S). H_{0-s} : La tendencia de la TSM es estadísticamente significativa ($p < 0.05$). 25
- Figura 6. Tendencia la temperatura superficial del mar (TSM en grados centígrados, línea punteada) observada durante 1991-2015 en cada punto de observación sobre el Océano Pacífico Sudeste. Las flechas y línea punteada verde delimitan respectivamente la cobertura de la serie temporal biológica y la tendencia de la TSM para Colombia (2004-2011), Perú (1995-2015) y la Antártida (1994-2014). En cada una, se señala el resultado de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (S). H_{0-s} : la tendencia de la TSM es estadísticamente significativa ($p < 0.05$). 26
- Figura 7. Relación entre la abundancia de las dos fracciones de tamaño y la tendencia de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. En las figuras de barras se indica el número de datos (n) para la construcción de cada caja y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). 29

Figura 8. Biovolumen (micrómetros cúbicos) de diferentes especies fitoplanctónicas, observadas entre 2006 y 2011 en el Pacífico colombiano. Se indica el número de datos (*n*) para la construcción de cada caja y la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan años en los que no se obtuvo información. 30

Figura 9. Relación entre el número de taxones de fitoplancton pequeño y grande con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. En los tres gráficos se resalta la línea de tendencia. 31

Figura 10. Análisis de coordenadas principales (ACoP) para la (a) abundancia, (b) número de taxones y (c) el biovolumen del fitoplancton observado entre 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad la capa de mezcla. NO₃⁻: nitratos. PO₄⁻³: fosfatos. SiO₄: ácido silícico. Fe: hierro. 33

Figura 11. Relación entre la abundancia de las dos fracciones de tamaño y la tendencia de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 1993 y 2004 en el Pacífico peruano. En las figuras de barras se indica el número de datos (*n*) para la construcción de cada caja y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información. 34

Figura 12. Biovolumen (micrómetros cúbicos) de diferentes especies fitoplanctónicas, observadas entre el año 1991 y 2015 en el Pacífico peruano. Al interior de cada caja se indica el número de datos (*n*) para su construcción y la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información. 35

Figura 13. Relación entre el número de taxones de fitoplancton pequeño y grande con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observados entre el año 1989 y 2004 en el Pacífico peruano. En los tres gráficos se resalta la línea de tendencia y las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información. 36

Figura 14. Análisis de coordenadas principales (ACoP) para la (a) abundancia, (b) número de taxones y (c) el biovolumen del fitoplancton observado entre 1993 y 2004 en el Pacífico peruano. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad de la capa de mezcla. NO₃⁻: nitratos. PO₄⁻: fosfatos. SiO₄: ácido silícico. Fe: hierro. 38

Figura 15. Relación entre la concentración de pigmentos (microgramos por litro) característicos de distintos grupos fitoplanctónicos, con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observados entre el año 1994 y 2014 al Oeste de la Península Antártica. En el gráfico superior se indica el número de datos (*n*) para la construcción de cada caja (el mismo para todos los grupos) y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información. 39

Figura 16. Análisis de coordenadas principales (ACoP) basado en la concentración de pigmentos característicos de distintos grupos fitoplanctónicos, observadas entre 1994 y 2014 al oeste de la Península Antártica. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad de la capa de mezcla. PO_4 : fosfatos. NO_3^{-3} : nitratos. Fe: hierro. SiO_4 : ácido silícico. H-P-C: grupo Haptofitas - Prasinofitas - Criptofitas. 40

Figura 17. Anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados) entre 1993 y 2015, basadas en el promedio mensual desde 1980 - 2010 en la región El Niño 3.4. Se destacan con sombras rojas los eventos El Niño (+ 0.5 °C) y azules los eventos La Niña (-0.5 °C). Los rectángulos discontinuos rojos (azules) delimitan la fase cálida (fría) del IPO (Liu & Xie 2018). Tomado y modificado de McPhaden, 2018.... 45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Taxones más abundantes y frecuentes junto con los años representados (AR) a lo largo de la serie de tiempo, utilizados para el análisis de biovolumen. Junto a cada país se señala la extensión de la serie de tiempo obtenida. 20

Tabla 2. Resultados de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para cada atributo observado en el fitoplancton y su correlación con la temperatura superficial del mar (Spearman; r_s) en los tres puntos de observación. H_{0-S} : La tendencia del atributo es estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). H-P-C: Haptofitas-Prasinofitas-Crisofitas. Se resaltan en negro los casos en que pudo aceptarse la hipótesis dada su significancia estadística y en gris oscuro los casos en que solo se acepta parcialmente la hipótesis debido a que concuerdan la tendencia y la correlación, pero sin significancia. 27

Tabla 3. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observado en el Pacífico colombiano. H_{0-S} : La tendencia del atributo es estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos. 32

Tabla 4. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observados en el Pacífico peruano. H_{0-S} : La tendencia del atributo estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos. 37

Tabla 5. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observado en al oeste de la Península Antártica. H_{0-S} : La tendencia del atributo estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). H-P-C: Haptofitas-Prasinofitas-Crisofitas. Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos. 41

ANEXOS

Anexo 1. Figuras geométricas asociadas a las diferentes especies. Se observan las medidas tomadas en cada caso y su uso en la fórmula para calcular el biovolumen final. Se presentan esquemas de diferentes especies como ejemplos de su relación con la figura geométrica utilizada. Esquema de *Oxytoxum* sp. tomado de Schiller (1937b), otros tomados de Hasle *et al.* (1996).79

RESUMEN

La reducción en el tamaño del fitoplancton ha sido propuesta como una respuesta biológica al calentamiento global que limitaría la eficiencia de la bomba biológica de carbono y retroalimentaría el problema de regulación térmica del planeta. Estas respuestas biológicas requieren ser analizadas en amplios gradientes (e. g., latitudinales) debido a la heterogeneidad espacial del calentamiento. En ese sentido, la investigación estuvo orientada a determinar si el calentamiento global ha generado una reducción en el tamaño promedio del fitoplancton, observando esta posible respuesta en un gradiente latitudinal sobre el Océano Pacífico sudeste. En un contexto temporal histórico, se intentó reconocer un cambio interespecífico (incremento en la abundancia y número de taxones del fitoplancton pequeño) o intraespecífico (reducción en biovolumen de todas las especies). Para ello se analizaron las bases de datos históricas de composición y abundancia del microfitoplancton ($>20\ \mu\text{m}$) en el Pacífico colombiano (COL: 2004-2012) y peruano (PER: 1991-2015) y se estimaron cambios en el biovolumen de diferentes especies. También se realizó un análisis CHEMTAX con datos de pigmentos recopilados al oeste de la Península Antártica (ANT: 1993-2014), para establecer variaciones en la composición comunitaria a partir de grandes grupos taxonómicos. Finalmente, se estableció la variación de la temperatura superficial del mar (TSM) y otros factores ambientales que pudieran asociarse a los atributos biológicos. La tendencia de calentamiento fue evidente entre 1950 y 2016 en COL, PER y ANT, pero al considerar solo el periodo correspondiente con las series biológicas (1991-2015), la tendencia de TSM presentó pendientes negativas en COL y ANT. Esto se relacionó con un efecto pronunciado de la variabilidad interanual (ENSO) e interdecadal (IPO) en este segmento de la serie de datos. Adicionalmente, no fue posible demostrar una reducción en el tamaño promedio del fitoplancton en COL y PER debido al incremento en todos los atributos analizados, indistintamente de la fracción de tamaño considerada. Además, no se observó una relación de estos atributos con la TSM por lo que no es posible interpretarlos bajo una tendencia de calentamiento a gran escala. No obstante, la tendencia de la mayoría de nutrientes sugiere un efecto indirecto del calentamiento que podría haber favorecido un incremento en la disponibilidad de estos compuestos en superficie, influenciado la respuesta de la comunidad fitoplanctónica en un sentido opuesto al esperado. Mientras que en ANT se observó un incremento en la proporción de fitoplancton pequeño y una reducción en los organismos grandes, acorde con la hipótesis inicial que considera su relación con la tendencia de largo plazo de la TSM. Aunado a esto, la tendencia de las demás variables ambientales provee una explicación congruente con un entorno favorable para el incremento de los organismos pequeños. Aunque en todos los casos no fue posible establecer una reducción en el tamaño promedio del fitoplancton asociado significativamente al calentamiento global, se reconocieron efectos indirectos del calentamiento en la disponibilidad de nutrientes que permiten explicar el comportamiento de los atributos biológicos observados. La presente investigación constituye un análisis de amplia escala espacial y con la mejor resolución temporal posible para el Pacífico sureste, contribuyendo al debate científico sobre la disminución en tamaño del fitoplancton bajo las condiciones de calentamiento global.

ABSTRACT

Phytoplankton size reduction has been proposed as a biological response to global warming that could limit the efficiency of the biological pump and reinforce the quagmire of planetary thermic regulation. Furthermore, the spatial heterogeneity of warming requires that biological responses be studied across broad gradients (e. g., latitudinal). The objective of this research is to determine if increased temperatures have generated a mean-size reduction in phytoplankton through observations in oceanic waters along a latitudinal gradient in Southeast Pacific. In a temporal historical context, we want to observe is whether a temperature increase could generate an interspecific change (increase in abundance and number of small-size phytoplankton taxa) or an intraspecific change (biovolume reduction in all species). We have compiled a historical database of microphytoplankton ($> 20 \mu\text{m}$) composition and abundance, collected in the Colombian (COL: 2004-2012) and Peruvian (PER: 1962 - 2004) Pacific Ocean region and the changes in biovolume of different species were estimated. Furthermore, a CHEMTAX analysis was carried out using pigment data collected from the Western Antarctic Peninsula (ANT: 1993-2014). This allowed an assessment and identified of variations in community composition of major taxonomic groups. Finally, Sea Surface Temperature (SST) and other environmental variables pattern fluctuations were determined, so that they could be associated to phytoplankton trends. The 1950-2016 period of the physical data series evinced a warming trend in every region. However, when evaluating the time period corresponding to the biological data series (between 1991-2015) this SST trend was negative in COL and ANT. This could be attributed to a pronounced effect from the interannual (ENSO) and interdecadal (IPO) variability in SST encountered in this portion of the data series. In addition, a decrease in phytoplankton mean-size was not evident in COL and PER due to an increase in all attributes, irrespective of the size fraction. Furthermore, a relationship of these attributes to SST was not observed, limiting the interpretation over a large-scale warming trend. Notwithstanding, the trend for the majority of nutrients suggests an indirect warming effect that could favor an increase in surface nutrient availability, fomenting an unexpected contrary response from the phytoplankton community in COL and PER. Whereas that ANT experienced an increase in the small-size phytoplankton proportion and the reduction of large-size phytoplankton in accordance with the initial hypothesis that proposed this relationship to SST's long-term trend. This, coupled with other environmental variables trends, provides a consistent explanation for a favorable environment for an increase in small-size phytoplankton. However, it was not possible in all cases to establish a significant association linking a reduction in the phytoplankton mean-size to global warming. Nevertheless, we have recognized indirect effects of warming on nutrient availability that explained the behavior of biological attributes observed. This research is a wide-scale spatial analysis with the longest possible time-scale resolution, which contributes to the scientific discussion about the phytoplankton size decrease under global warming conditions.

GLOSARIO

ADP: “Antartic Dipolar” abreviación que describe el modo de variabilidad climática interanual dipolar antártica. Se caracteriza por presentar fases opuestas (anomalías de hielo marino y temperatura) al este y oeste de la Península Antártica, relacionadas con las oscilaciones de El Niño Oscilación del Sur en el sector tropical.

Biovolumen: es una característica intrínseca de los seres vivos que denota el volumen total celular (unicelulares) o corporal (pluricelulares). Su cálculo se basa en la similitud del individuo a una figura geométrica (e. g., cilindro, cono, esfera, etc.) y en las medidas morfométricas equivalentes. El biovolumen suele usarse para estimar la biomasa del fitoplancton y, en términos más simples, el tamaño de los individuos.

Bomba biológica de carbono (BBC): flujo de carbono que inicia con el paso de CO₂ desde la atmósfera hacia el océano, en donde es captado por fotosíntesis e incorporado en el material celular de los autótrofos. Posteriormente una fracción se integra a las redes tróficas y otra se sedimenta (pasiva o activamente) en los fondos marinos. Es un proceso fundamental para los procesos de regulación climática en el planeta, debido a que equilibra uno de los gases de efecto invernadero (CO₂) contenidos en la atmósfera.

Calentamiento global: término acuñado para la condición actual del planeta, que describe el incremento de temperatura asociado a la elevada concentración de gases invernadero observada desde la mitad del siglo XIX. Su origen puede relacionarse a la actividad antropogénica aunado a la fase cálida del ciclo natural que atraviesa actualmente la tierra.

Fitoplancton: comunidad de organismos fotoautótrofos que viven a la deriva en la columna de agua. Su capacidad fotosintética los hace participantes principales de la producción de carbono orgánico (biomasa) en el océano.

Fotoautótrofos: grupo de organismos cuyo modelo de nutrición se basa en obtener la energía del sol para sintetizar sus propios compuestos nutritivos y estructurales a partir de moléculas inorgánicas, utilizando la fotosíntesis.

ENSO: “*El Niño Southern Oscillation*” abreviación para referirse al principal modo de variabilidad climática interanual originado por la variación de los vientos alisios en el Pacífico Tropical Ecuatorial, que desestabiliza el gradiente de temperatura superficial del mar entre los bordes de Océano Pacífico. La oscilación se presenta entre los eventos El Niño con incrementos anormales de temperatura en el borde oriental (fase cálida) y eventos La Niña con una condición inversa (fase fría).

Gradientes ambientales: es un cambio progresivo de las características del ambiente que genera gran variedad de condiciones sobre las que los organismos pueden adaptarse y establecer su nicho o su hábitat.

HNLC: “*High nitrate - Low chlorophyll*” abreviación para referirse a sectores del océano en donde se presenta una alta concentración de nutrientes, pero con baja concentración de clorofila *a*.

Huella pigmentaria: Se refiere a la presencia de uno o varios pigmentos fotosintéticos en determinado grupo de organismos, que permite su reconocimiento como especies o grupos diferentes. Actualmente se utiliza ampliamente como herramienta para la clasificación taxonómica.

IPO: “*Interdecadal Pacific Oscillation*” abreviación para referirse al modo de variabilidad interdecadal del Pacífico, que abarca la cuenca completa entre los dos polos y del borde oceánico este al oeste. Su fase positiva (negativa) se asocia con el incremento (reducción) en el promedio de temperatura superficial a nivel global.

Estudios paleoclimáticos: de manera literal, hace referencia a los estudios sobre el “clima del pasado”. Se trata de reconstruir con la mayor precisión posible las características y la variabilidad climática del pasado.

Oligotrófico: concepto adjudicado a los ambientes cuyos recursos nutritivos, principalmente nitrógeno (entre 1 y 100 nM) y fosforo (entre 10 y 100nM), presentan concentraciones muy bajas entre 0-100m de profundidad. Usualmente se asigna esa característica a los sectores oceánicos debido que su baja producción primaria

depende principalmente del reciclamiento de nutrientes dentro de la zona eufótica y no de aportes alóctonos como en las zonas costeras.

Pigmentos fotosintéticos: Son moléculas reactivas a la luz, contenidas en la membrana externa tilacoidal de los cloroplastos de organismos fotoautótrofos. Su función principal es la de capturar y transformar esta energía lumínica en energía química para que pueda ser utilizada en el proceso fotosintético.

SAM: “Southern Annular Mode” abreviación que describe el modo de variabilidad climática predominante en el hemisferio sur, relacionado con los cambios en la magnitud y la posición de los centros de presión atmosférica entre $\sim 40^\circ$ y $\sim 65^\circ$ S, que determinan el movimiento latitudinal de la franja de vientos con dirección este que rodean al continente Antártico. En su fase positiva la franja se contrae hacia el sur y en la fase negativa se expande hacia el ecuador.

Surgencia: ascenso vertical de agua profunda generado por la acción del viento en conjunto con la rotación de la tierra. Este ascenso de agua enfría y fertiliza la superficie oceánica ya que introduce elementos nutritivos acumulados en el agua subsuperficial o en la plataforma continental.

Variabilidad interespecífica: cambios observados a nivel comunitario o ecosistémico.

Variabilidad intraespecífica: cambios observados a nivel de especie o en los niveles taxonómicos más bajos.

Variabilidad climática: se refiere a las desviaciones que experimenta el clima a partir del valor normal o promedio de una variable climatológica (e. g., temperatura, precipitación). Las desviaciones o anomalías se pueden establecer en diferentes escalas con rasgos particulares. Por ejemplo, las variaciones entre un año y otro (variabilidad interanual) presentan una mayor amplitud que las oscilaciones entre décadas (variabilidad interdecadal).

1. INTRODUCCIÓN

La comunidad fitoplanctónica es el sustento energético para la vida marina, debido a que su capacidad fotosintética le permite convertir energía solar en química (Falkowski & Woodhead, 2013). Durante este proceso, el fitoplancton capta el dióxido de carbono (CO_2) proveniente de la atmósfera y lo incorpora a su material celular en forma de carbono orgánico, haciéndolo disponible para los consumidores en los siguientes niveles de las redes tróficas (Reynolds, 2006). Además, parte del carbono ya asimilado puede ser sedimentado en células individuales, en aglomerados o como parte de productos y desechos de consumidores del fitoplancton (e. g., heces, huevos, mudas, cadáveres). Este proceso constituye el principal flujo de carbono desde la zona fótica hacia estratos profundos. En conjunto, estos flujos son conocidos como la bomba biológica de carbono (BBC), un proceso que controla la acumulación del CO_2 en la atmósfera, reduciendo el efecto invernadero y participando de esta manera en la regulación térmica del planeta (Longhurst & Harrison, 1989; Ducklow *et al.*, 2001).

A partir de estudios paleoclimáticos basados en el análisis de registros naturales de la litósfera y criósfera, se han establecido ciclos naturales de aproximadamente 100 ka entre periodos de enfriamiento (glaciares) y de calentamiento (interglaciares) como el que atraviesa el planeta actualmente (Imbrie *et al.*, 1993; Petit *et al.*, 1999). Estos análisis también indican que, durante los ciclos interglaciares, la temperatura global se ha incrementado proporcionalmente con la concentración de CO_2 en la atmósfera. Sin embargo, en la actualidad (siglo XX y XXI) este gas ha alcanzado concentraciones máximas sin precedentes en el registro climático instrumental del planeta, lo cual generaría incrementos proporcionales en la temperatura (Petit *et al.*, 1999), determinando la condición conocida como “calentamiento global”.

Bajo este panorama, es necesario evaluar las respuestas del fitoplancton al calentamiento global, sobre todo las respuestas asociadas a la capacidad de asimilación del carbono. Una respuesta negativa podría significar una limitada eficiencia de la BBC, lo que finalmente retroalimentaría el creciente problema de calentamiento en el planeta (Ducklow *et al.*, 2001; Hays *et al.*, 2005; Sommer *et al.*, 2017). Además, una menor asimilación de carbono transformaría las vías de

transferencia del compuesto hacia los niveles tróficos superiores (efecto “bottom up”), redundando en problemas sustanciales para los ecosistemas marinos como la disminución de biomasa en niveles tróficos superiores (Sommer *et al.*, 2002; Barange & Perry, 2009; Wohlers *et al.*, 2009; Sigman & Hain, 2012; Chust *et al.*, 2014; Sommer *et al.*, 2017). La eficiencia de la BBC depende en gran medida de la capacidad del fitoplancton para asimilar el CO₂ atmosférico. Dicha capacidad puede representarse en el tamaño del fitoplancton, debido a que una menor asimilación de carbono puede traducirse en reducciones de tamaño celular (Ducklow *et al.*, 2001; Litchman *et al.*, 2009; Marañón *et al.*, 2015).

Las investigaciones realizadas desde hace tres décadas acerca de la ecología del fitoplancton han buscado ponderar los atributos morfológicos y fisiológicos que le permiten a una especie determinada ocupar un nicho específico. Bajo esta premisa, diferentes autores (e. g., Margalef, 1978; Reynolds, 1984; Sommer, 1989), postularon que las variaciones de tamaño pueden explicar las diferentes estructuras comunitarias a lo largo de gradientes ambientales. Incluso Litchman *et al.* (2010), propusieron que el tamaño celular es el atributo clave para analizar las respuestas del fitoplancton a la variación ambiental. Todos concuerdan en que el amplio rango de tamaños expuesto por el fitoplancton bajo diferentes entornos, es una respuesta fisiológica a diversas presiones de selección como la variación en la temperatura, disponibilidad de luz, limitación de nutrientes, estabilidad de la columna de agua y el pastoreo, entre otros.

La relación específica entre el tamaño de los organismos y la variación de la temperatura, ha sido ampliamente debatida desde hace más de un siglo. Según Atkinson (1994) y Sommer *et al.* (2017), Carl Bergmann (1847) estableció que los organismos endotérmicos son más grandes en altas latitudes y por tanto el tamaño está inversamente relacionado con la temperatura. Posteriormente Ray (1960) comprobó que la mayoría de organismos ectotérmicos siguen un comportamiento acorde a la regla de Bergmann (Atkinson, 1994; Walters & Hassall, 2006). Desde entonces, diversas investigaciones han contribuido con evidencia a favor y en contra de una regla general para la relación tamaño-temperatura, sin alcanzar un consenso definitivo. Atkinson (1994, 1995) compiló una extensa variedad de trabajos de

laboratorio que evaluaron la relación tamaño-temperatura de varios organismos ectotérmicos, confirmando los postulados de Bergmann y Ray. Propuso que el tamaño del fitoplancton está influenciado por el incremento de temperatura mediante varios mecanismos que inducirían una madurez temprana alcanzando un menor tamaño corporal. Esta ha sido denominada “regla de la temperatura-tamaño” (TSR, por sus siglas en inglés). Entre las excepciones, el autor no encontró una explicación clara para el aumento de tamaño en la diatomea *Phaeodactylum tricornutum* al crecer en elevadas temperaturas, por lo que sugiere investigar la influencia de la temperatura en el tamaño de taxones específicos, procedentes de diferentes hábitats y con diferentes niveles tróficos. Angilletta & Dunham (2003) reportaron más excepciones a la regla, sugiriendo dos explicaciones alternativas: (i) que la relación inversa entre tamaño y temperatura están fuertemente relacionadas con la etapa de madurez de cada organismo o (ii) que las teorías generales deben ser evaluadas en organismos estrechamente relacionados (e. g., fisiológicamente, genéticamente, funcionalmente).

Daufresne *et al.* (2009) retomaron las reglas de Bergmann y Atkinson (cambios intraespecíficos), junto con un postulado de (“la regla de James”; James, 1970) en donde se sugiere que los individuos más pequeños de una especie generalmente viven en ambientes más cálidos, mientras que los grandes habitan en entornos más fríos (cambio interespecífico). Estas tres reglas permitieron analizar la relación tamaño-temperatura en diferentes escalas de organización del plancton, desde individuos hasta comunidades, realizando observaciones en mesocosmos (1–400 m³ de agua). En el caso específico del fitoplancton, Daufresne *et al.* (2009) encontraron que el tamaño corporal promedio de la comunidad se redujo debido al incremento en la abundancia y número de especies pequeñas. Los autores sugirieron que la reducción en el tamaño puede ser considerada la tercera respuesta ecológica universal al calentamiento global en sistemas acuáticos, después de la deriva estacional en los eventos del ciclo de vida (cambios fenológicos) y en la ampliación en la distribución de especies hacia altas latitudes y altitudes.

Aunque la relación tamaño-temperatura ha sido abordada para construir una generalidad en la mayoría de organismos, el caso específico del fitoplancton también

ha sido investigado ampliamente, generando resultados a favor y en contra de una relación inversa. En sus experimentos de laboratorio con diatomeas, Montagnes & Franklin, (2001) encontraron una reducción en el volumen celular (independiente del tamaño inicial), asociado con un incremento exponencial de la temperatura. Ellos discutieron la reducción de tamaño como una posible respuesta adaptativa para evadir la desventaja ecológica de la sedimentación o para ahorrar energía, sugiriendo realizar estudios más específicos para clarificar dichas alternativas. Los autores observaron una excepción en *Coscinodiscus* sp dado que su volumen creció proporcionalmente con la temperatura, lo cual fue explicado como una respuesta producida en el límite superior de la tolerancia a la temperatura, que les podría conferir ventajas competitivas a una parte de la población.

Más adelante, Atkinson *et al.* (2003) recopilaron, homogenizaron y analizaron reportes obtenidos en mesocosmos con comunidades naturales de protistas (autótrofos y heterótrofos) procedentes de ambientes salinos, estuarinos y dulceacuícolas. La investigación solo incluyó experimentos realizados en el rango térmico en donde habitan naturalmente las poblaciones o los genotipos (sin extremos de temperatura) evitando desviaciones en los resultados. Los autores reafirmaron la relación inversa tamaño-temperatura (TSR), estableciendo que el incremento de 1 °C representa una disminución en el volumen celular de aproximadamente 2.5 % a 15 °C, un argumento aplicable para calentamientos o enfriamientos locales de corta duración, en donde la reducción de tamaño es consecuencia de la plasticidad fenotípica del fitoplancton y no un cambio evolutivo ya que la disminución fue evidente en estudios monoclonales y dentro de una misma generación. Posteriormente, Sommer & Lengfellner (2008) realizaron experimentos bajo condiciones similares, observando una relación inversa entre la biomasa del fitoplancton y la temperatura, además de cambios en la composición de especies de la comunidad. Entre sus conclusiones, señalaron la influencia del calentamiento en la estratificación en cuerpos de agua profundos que podría tener consecuencias en la disponibilidad de nutrientes en la superficie.

Blackburn *et al.* (1999) planteó que las observaciones realizadas acerca de los postulados de Bergmann, pueden ocasionar confusiones si no se analizan en

diferentes niveles de organización. Según los autores, es necesario separar los efectos de un cambio de tamaño a nivel interespecífico (asociado explícitamente a los postulados de Bergmann o Atkinson) y a nivel intraespecífico (asociado a los postulados de James). Además, precisaron que esta regla ha sido subestimada en la mayoría de investigaciones sobre la relación tamaño-temperatura, generando confusión y haciendo menos probable la conformación de una regla general. Rürger & Sommer (2012) incorporaron estas ideas en experimentos con fitoplancton en mesocosmos y encontraron evidencia que contradice la reducción de tamaño intra e interespecífico. No obstante, no descartaron el efecto del pastoreo, ya que en su experimento utilizaron comunidades planctónicas naturales que incluían consumidores. Un incremento en la herbivoría por copépodos, liberaría al fitoplancton pequeño de la presión por pastoreo, favoreciendo su dominancia en la comunidad fitoplanctónica. Peter & Sommer (2012) volvieron a analizar las respuestas intra e interespecífica e incluyeron pruebas para establecer la influencia de la herbivoría, pero no encontraron evidencia que sustentara dicho efecto. Esta investigación confirmó una respuesta de reducción en tamaño a nivel intra e interespecífico con una magnitud muy superior a la reportada por Atkinson *et al.* (2003) (4 veces menos por cada incremento de 1° C).

Las ideas planteadas anteriormente sobre la relación tamaño-temperatura surgieron de los resultados obtenidos en mesocosmos (1-400 m³; Watts & Bigg, 2001). Sin embargo, se han reconocido las limitaciones metodológicas de estos experimentos para representar la realidad de los ecosistemas oceánicos (Watts & Bigg, 2001). Entre las limitaciones están la formación de películas algales en las paredes del contenedor, la difícil representación de los ciclos diarios de luz e incluso la baja representación de la variabilidad vertical de la luz (Sommer & Lengfellner, 2008). Además, aun cuando suelen representar una amplia diversidad genética de la variabilidad comunitaria del fitoplancton, no conservan procesos como la advección o la migración de nuevos genotipos y especies observados en las comunidades naturales. Peter & Sommer (2012) sugirieron que el efecto de esta variabilidad genética podría incrementar la magnitud de las respuestas analizadas debido a que se dejaría de lado la plasticidad fenotípica descrita para la TSR y se podría introducir el efecto del cambio evolutivo.

Debido a estas y otras consideraciones, se han dirigido esfuerzos para entender las relaciones tamaño-temperatura en comunidades fitoplanctónicas naturales.

Adams *et al.* (2013) buscó limitar las deficiencias de los mesocosmos al realizar experimentos en un conjunto de canales geotérmicos en la región de Hengill, Islandia (>350 m, sobre el nivel del mar) en donde se observan variaciones de temperatura de 20 °C en 2 km de distancia. Utilizando a las diatomeas como grupo de prueba, los autores plantearon tres posibles respuestas que podría exhibir una comunidad de referencia orientadas a la reducción de tamaño celular promedio debido al incremento en la temperatura (Figura 1a). Una de ellas puede ser de tipo intraespecífico (siguiendo la regla de James) en donde el tamaño de todas las especies tiende a disminuir (Figura 1b). Las otras dos alternativas de respuesta interespecífica (siguiendo la regla de Bergmann) sería un incremento en la abundancia de las especies más pequeñas por encima de las grandes (Figura 1c) o un cambio en la composición de la comunidad, incrementándose el número de especies del fitoplancton pequeño debido a invasiones o a desapariciones locales de las grandes (Figura 1d).

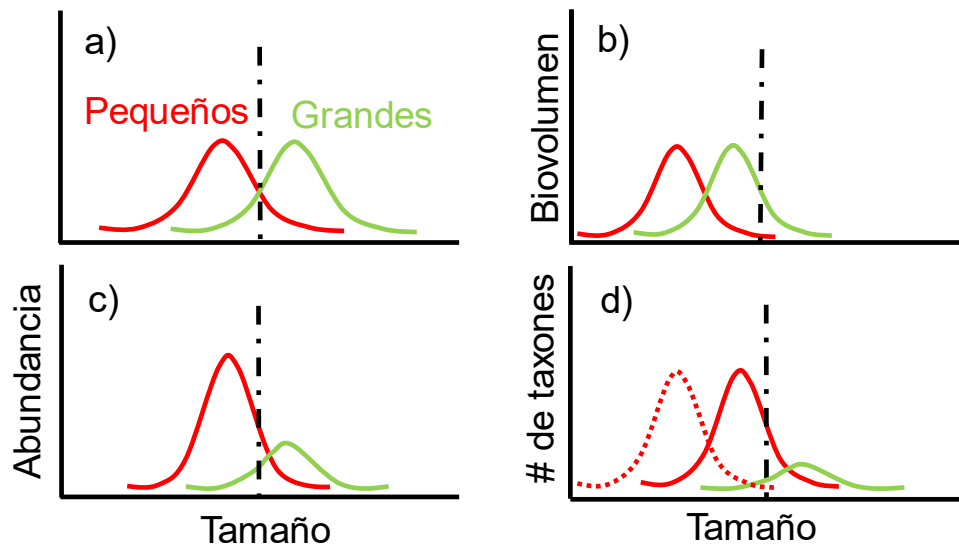


Figura 1. Posibles respuestas de una comunidad orientadas hacia la reducción de tamaño debido a incrementos de la temperatura. (a) comunidad de referencia con organismos pequeños y grandes que comparten un tamaño promedio representado por la línea punteada. El efecto del calentamiento podría: (b) cambiar en el tamaño promedio de todas las especies, (c) incrementar la abundancia del fitoplancton pequeño o (d) incrementar el número de especies pequeñas por la aparición de nuevas especies (línea roja punteada) o por desaparición de las especies grandes. Modificado de Adams *et al.* (2013).

El análisis de la relación tamaño-temperatura utilizando comunidades naturales ha tenido opiniones a favor y en contra. R ger & Sommer (2012) sugirieron que el efecto directo del calentamiento podr a ser anulado por los efectos indirectos de una compleja trama de interacciones tr ficas. Por el contrario, Adams *et al.* (2013) sealanaron que las respuestas de comunidades naturales podr an evidenciar los factores m s importantes que determinan los cambios comunitarios estructurales debidos al calentamiento. Adicionalmente, O'Gorman *et al.* (2012) resaltaron la importancia de extender las aplicaciones te ricas a investigaciones de gran escala espacial y temporal, para entender las consecuencias del calentamiento global. Esto debido a que el incremento de temperatura no ha sido uniforme en el oc ano existiendo diferencias en la tendencia de calentamiento entre las grandes cuencas e incluso dentro de regiones de una  nica cuenca (Levitus *et al.*, 2000; Barange & Perry, 2009; O'Brien *et al.*, 2017). Todo esto sugiere que un calentamiento espacialmente heterog neo generar  respuestas biol gicas igualmente heterog neas. Al respecto se ha sugerido que la reestructuraci n de tama os no tendr a mayores efectos en las zonas tropicales y subtropicales, conserv ndose la proporci n entre grandes y peque os. No obstante, el fitoplancton peque o de los sectores polares estar a extendiendo su h bitat, desplazando a las dem s fracciones de tama o, ocasionando serios problemas en la transferencia de carbono a niveles tr ficos superiores y en la eficiencia de la BBC (Ward, 2015).

Otros estudios abordaron la variaci n de tama os en comunidades fitoplanct nicas naturales y su relaci n con los incrementos de temperatura empleando informaci n obtenida en amplios gradientes espaciales y temporales. Por ejemplo, en el  rtico encontraron evidencias de reducci n en el tama o promedio de la comunidad debido a un incremento en la abundancia del picoplancton aut trofo (PPA; <2 μm) relacionado al calentamiento interanual que experimenta esta regi n (Li *et al.*, 2009). Un an lisis similar en el Atl ntico Norte entre 1994 y 2007, confirm  las observaciones de Li *et al.* (2009) y reconocieron tres patrones macroecol gicos: (i) un incremento en la abundancia del PPA (ii) una relaci n inversa entre el PPA y la temperatura y (iii) un aumento significativo en la proporci n de la biomasa del PPA relacionado con el incremento de temperatura (Mor n *et al.*, 2010). Estos patrones pueden ser el

resultado combinado entre la regla de Bergmann y otros postulados que sugieren un bajo requerimiento de recursos en el PPA (Morán *et al.*, 2010). Esto significaría que la reducción en el tamaño del fitoplancton no solo se debe a la influencia directa de la temperatura sino también a los efectos de la variación en la disponibilidad de recursos, principalmente nutrientes. Al respecto se ha sugerido que la prevalencia de diatomeas grandes en el mar es una respuesta evolutiva a los aportes de nitrógeno en pulsos y una amplia capa de mezcla, comúnmente observados en el océano. Si por el contrario, los aportes se producen de manera constante debido a una reducción en la capa de mezcla del océano, las diatomeas pequeñas aprovecharán su mayor relación superficie/volumen para obtener nutrientes de manera más eficiente que las grandes (Litchman *et al.*, 2009).

Marañón *et al.* (2012) intentaron separar los efectos de la disponibilidad de recursos y la influencia de la temperatura en la estructura de tamaños del fitoplancton. Para ello realizaron un meta-análisis de amplia cobertura espacial, integrando publicaciones que establecieran la proporción pigmentaria del pico (0,2 – 2 μm), nano (2 – 20 μm) y microfitoplancton (>20 μm). La evidencia aportada en esta revisión sugiere que efectivamente existe una disminución en el tamaño promedio de la comunidad, pero el efecto de la disponibilidad de nutrientes es mayor al producido por el incremento de la temperatura. En contraposición, López-Urrutia & Morán (2015) reanalizaron los mismos datos y encontraron deficiencias metodológicas en el análisis de Marañón *et al.* (2012), lo que no permitiría desestimar la influencia de la temperatura en la estructura de tamaños del fitoplancton. Estos autores resaltaron que los efectos indirectos del incremento en temperatura no pueden ser descartados, ya que llegaría a incrementar la actividad metabólica de los consumidores más grandes aumentando el pastoreo sobre el fitoplancton más grande. Además, puede afectar las tasas de captación de nutrientes e incluso modificar las demandas de nitrógeno y fósforo en los autótrofos. Todo esto favorecería a los organismos más pequeños debido a las ventajas competitivas ya descritas en la adquisición de recursos (Reuman *et al.*, 2014). La discusión de los anteriores autores permite inferir que existen evidencias teóricas y experimentales que respaldan el efecto directo o indirecto de la temperatura sobre la estructura de tamaños en la comunidad fitoplanctónica, independientemente de la

condición predominante de este factor o de la disponibilidad de nutrientes. Esto no solo ha sido tratado para la actualidad, también existen evidencias de reducción en el tamaño de las frústulas de diatomeas fósiles durante el cenozoico debido a que las variaciones climáticas influenciaron la disponibilidad de nutrientes dentro de la capa eufótica (Finkel *et al.*, 2005).

Diferentes aproximaciones han contribuido con el debate sobre la relación inversa tamaño-temperatura. Por ejemplo, se ha observado una reducción en el número de especies del género *Ceratium* en el mar Mediterráneo durante el último siglo (Tunin-Ley *et al.*, 2009). Dichos cambios fueron relacionados con el incremento de temperatura que ha sufrido la región, ya que desaparecieron las especies más grandes, consideradas las menos tolerantes al efecto del calentamiento. Mousing *et al.* (2017) encontraron una reducción en el tamaño de los quistes de dinoflagelados preservados en el registro sedimentario de 1270 a 1460 AC (un periodo secular predominantemente cálido). Dicha reducción estuvo igualmente representada por variaciones a nivel intra e interespecíficas. En sus recomendaciones, Mousing *et al.* (2017) sugieren que los patrones generales del cambio en la estructura de tamaño resultan más claros al analizarlos desde la perspectiva interespecífica (cambios a nivel comunitario).

Sommer *et al.* (2017) realizaron una síntesis actualizada de la relación tamaño-temperatura en el fitoplancton, incluyendo las observaciones obtenidas mediante experimentos controlados y no controlados, con poblaciones naturales y clonales. Los autores concluyeron que la tendencia de reducción en tamaño al incrementar la temperatura es un hecho, pero aclaran que el efecto único e independiente del calentamiento todavía es controversial. Ellos propusieron que solo el efecto combinado de la disponibilidad de nutrientes, del pastoreo y la temperatura, controlan la reducción actuando sobre los niveles intra e interespecíficos. Sin embargo, se considera que el cambio a nivel comunitario (interespecífico) es más pronunciado que el intraespecífico. Bajo el panorama del calentamiento global, los autores reafirman el pronóstico de alteración en la eficiencia de transferencia energética hacia los niveles tróficos

superiores, al igual que una sustancial ineficiencia de la BBC en gran parte de los océanos, excepto en las regiones polares.

Como se describió anteriormente, los recientes esfuerzos se han enfocado en el uso de series de tiempo biogeoquímicas, debido a que representan información invaluable para establecer y predecir los efectos del cambio climático de orden regional o global. Litchman *et al.* (2010) destacaron la importancia de construir bases de datos electrónicas de acceso abierto que incluyan varios atributos del fitoplancton para así generar, por ejemplo, predicciones de la reorganización comunitaria debidas a cambios en las condiciones ambientales. Sin embargo, la información contenida en las series de tiempo disponibles ha sido orientada predominantemente a sectores costeros mientras que en aguas oceánicas esta información es bastante limitada, dificultando su análisis (O'Brien *et al.*, 2017). El trabajo de Tunin-Ley *et al.* (2009) reflejó estas dificultades ya que las series de datos consultadas no lograban ser suficientemente robustas (e. g., solo presencia/ausencia y sin uniformidad metodológica), limitando análisis más contundentes. Hays *et al.* (2005) resumieron una serie de iniciativas globales orientadas a la formulación y consolidación de series de tiempo que permitirían predecir la dirección de los cambios provocados por el calentamiento. Esto facilitaría la comparación de las respuestas biológicas a nivel global, de cuencas o incluso a nivel latitudinal. Sin embargo, Hays *et al.* (2005) también puntualizan que son relativamente pocas las series de tiempo biológicas de ambientes marinos, lo cual resulta sorprendente dada la importancia de la biota oceánica.

La presente investigación aborda la relación tamaño-temperatura en poblaciones naturales del fitoplancton oceánico a lo largo de un gradiente latitudinal sobre la franja este del Océano Pacífico Sur (3° N – 64° S), buscando analizar las tres posibles respuestas de la comunidad >20 µm (microfitoplancton) a los efectos del calentamiento global acorde con el planteamiento de Adams *et al.* (2013). Siguiendo este criterio, se estableció 30 µm como la talla media de referencia para determinar la variación en el fitoplancton pequeño (<30 µm) y grande (>30 µm).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GENERAL

Establecer si el calentamiento global ha generado una reducción en el tamaño promedio del fitoplancton oceánico, analizando esta posible respuesta en tres sectores de un gradiente latitudinal (3° N – 64° S; Colombia, Perú y Antártida) del Pacífico sudeste, entre 1991 y 2015.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar si existe una tendencia de incremento en la abundancia del fitoplancton pequeño (< 30 µm) (cambio interespecífico) en tres sitios de observación en el gradiente latitudinal.
- Reconocer cambios en la composición de la comunidad de cada sector (cambio interespecífico), en donde el fitoplancton pequeño tiende a incrementar el número de taxones hacia años recientes.
- Establecer si existe una tendencia de reducción en el biovolumen (cambio intraespecífico) de las especies más representativas de la comunidad fitoplanctónica observada en cada sector del gradiente.
- Relacionar las tendencias de la comunidad biológica con los patrones de incremento en temperatura, o alternativamente, con otros factores de variación ambiental en los tres sitios de observación.

3. HIPÓTESIS

Basado en el análisis de la comunidad fitoplanctónica pequeña (<30 µm) y grande (>30 µm) observada en tres sectores de un gradiente latitudinal (3° N – 64° S; Colombia, Perú y Antártida) en el Océano Pacífico Sudeste entre 1994 y 2015, se plantearon las siguientes hipótesis:

- La abundancia y número de taxones o proporción de organismos con tallas pequeñas tenderá a incrementarse y los atributos del fitoplancton grande tenderán a reducirse. El biovolumen tenderá a reducirse, independientemente de la talla.
- Las respuestas en la abundancia y la composición del fitoplancton pequeño se relacionarán de manera directa con el incremento de la TSM asociado al actual

calentamiento global, mientras que los organismos grandes presentarán relaciones inversas. El biovolumen también se relacionará de manera inversa a la TSM.

- Las respuestas orientadas hacia la reducción de tamaño en el fitoplancton asociadas al incremento en la temperatura se producirán de diferente manera en los tres sitios observados en el gradiente latitudinal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Entre diciembre de 2016 y enero de 2017, el Programa Antártico Colombiano realizó la III Expedición “Almirante Padilla” de Colombia a la Antártica (Dimar, 2017). Entre las diferentes propuestas de investigación, la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano y la empresa Aquabiósfera S.A.S. desarrollaron el proyecto denominado “*Composición estructural de la comunidad planctónica asociada a masas de agua del gradiente latitudinal desde el Océano Pacífico Colombiano hasta la Península Antártica durante el verano austral 2016-2017*”. Este proyecto sirvió como base para delimitar espacialmente la presente investigación, en un amplio gradiente latitudinal (entre 4° N y 55° S) sobre la franja este del Océano Pacífico.

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

Se delimitaron tres cuadrantes en el Pacífico sudeste que sirvieron como sitios de observación ya que cuentan con información consistente de fitoplancton oceánico y además permitieron conformar una serie temporal biológica útil para los objetivos de la investigación (Figura 2). Además, estos sitios cuentan con información acorde a la serie temporal biológica de temperatura y profundidad de la capa de mezcla, ambas moduladas a partir de datos instrumentales *in situ* (CMEMS, 2019), así como concentraciones de nitratos, fosfatos, ácido silícico y hierro moduladas a partir de datos obtenidos bajo métodos analíticos estándar (Aumont *et al.*, 2015). En Colombia y Perú, la información fue obtenida para el segundo semestre; septiembre – noviembre (2004 – 2011) y septiembre – diciembre (1994 – 2004), respectivamente. En la Antártida, la información más consistente se obtuvo para enero (1994 – 2014).

4.1.1. Oceanografía general del Pacífico Sudeste

En el estrato superficial (0 - 500 m) se han descrito cuatro masas de agua principales (Figura 3a y b): Agua superficial tropical (AST) que tiene su origen en el Sistema de Circulación Pacífica Ecuatorial, Agua superficial Ecuatorial (ASE) que se extiende sobre la latitud cero, la masa de Agua superficial Central (ASC) que cubre gran parte del hemisferio sur y el agua Superficial Subtropical (ASSt) que se origina en el Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH) (Emery, 2003).

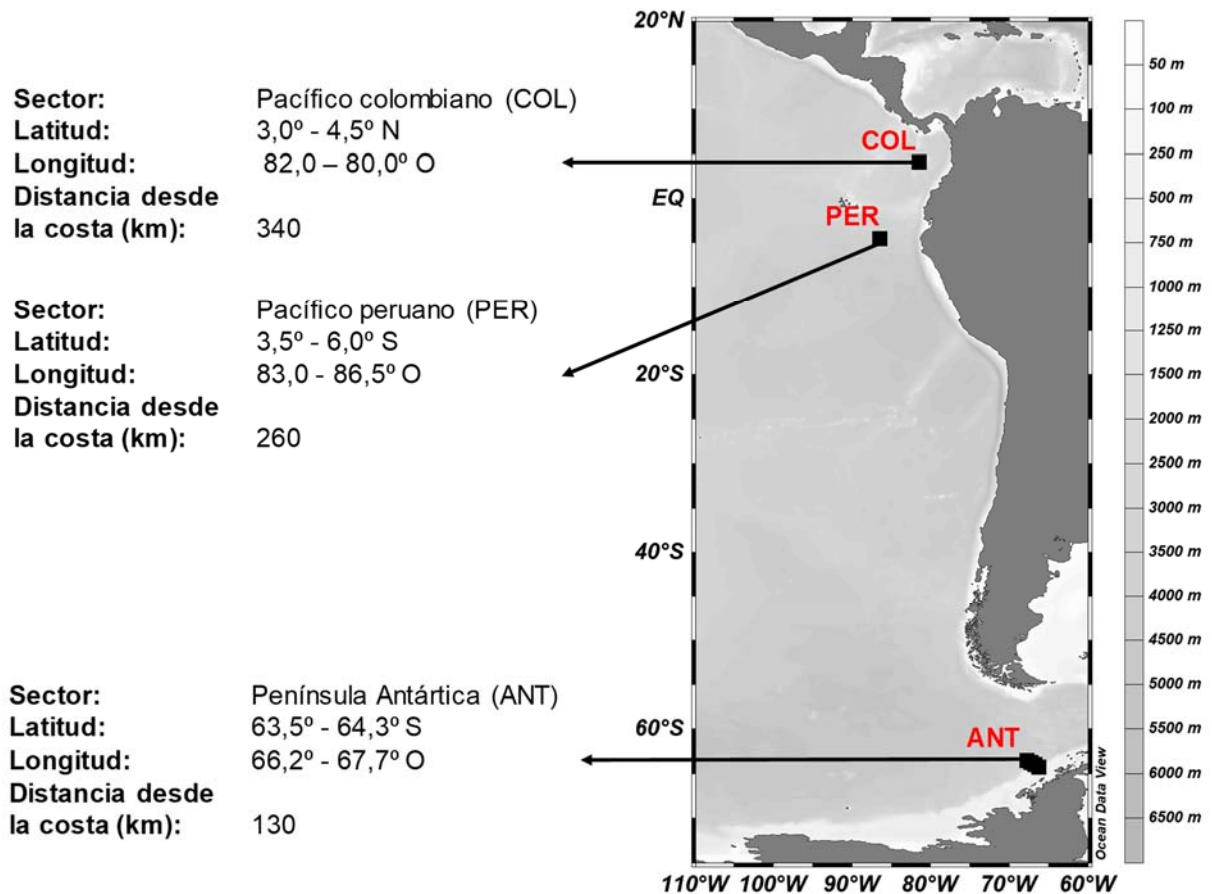


Figura 2. Sitios de observación seleccionados para esta investigación. Se especifican las coordenadas que dibujan el cuadrante de donde se obtuvo la información, así como su distancia desde la costa ubicándolos en el sector oceánico.

Las corrientes superficiales tienen dos patrones predominantes (Figura 3c), el primero se ubica entre los 4° y 11° N, determinado por el flujo hacia el Este de la Contracorriente Ecuatorial (CCE) hasta los 90° O, en donde se bifurca hacia el norte y el sur. El otro forzante está determinado por el SCH, en donde se origina la Corriente

Oceánica y Costera Peruana. Estas fluyen paralelo al continente desde el sur hasta los 5° N y posteriormente se desvían hacia el noroeste para adherirse a la Corriente Surecuatorial (Guillen, 1983).

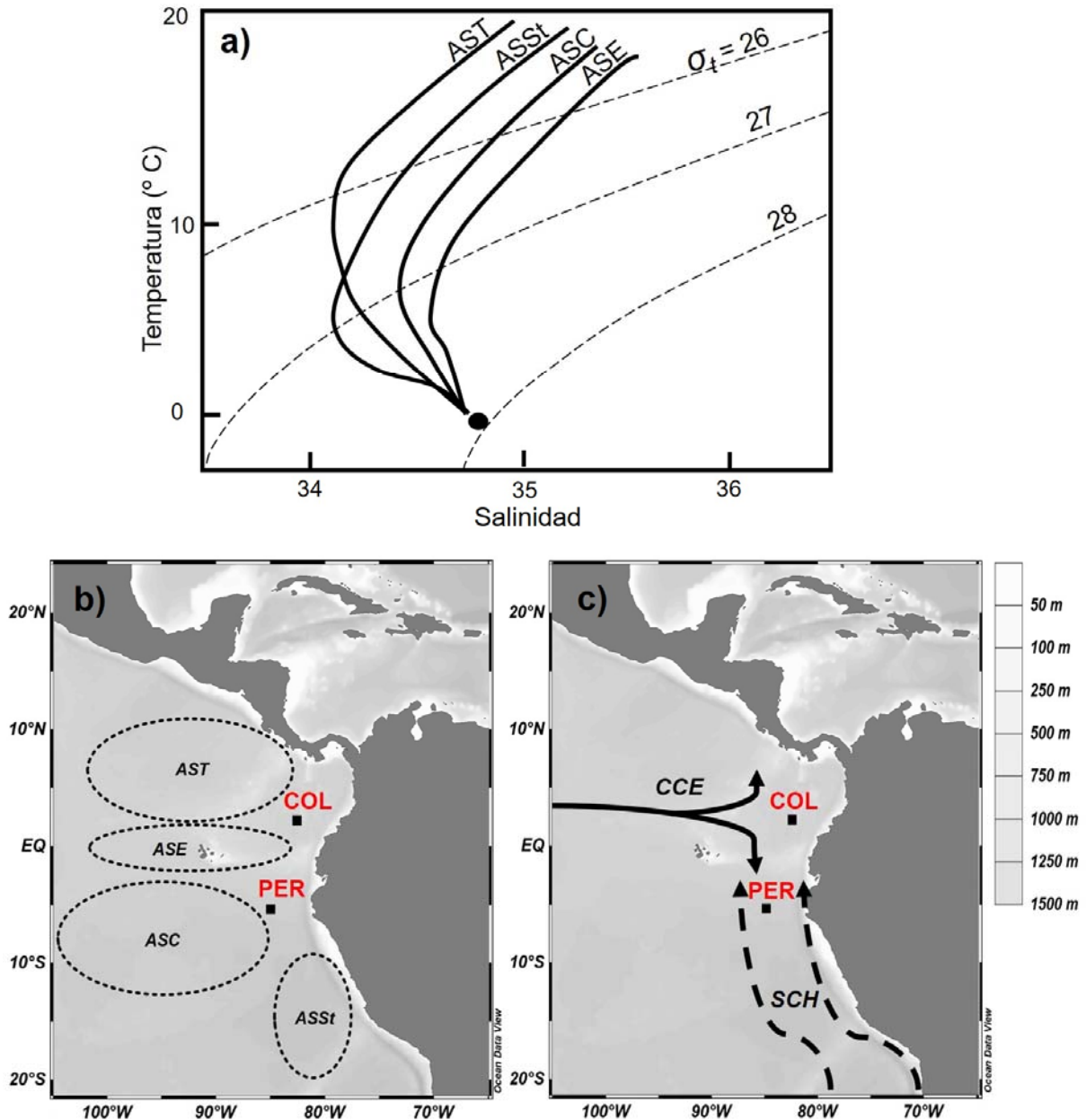


Figura 3. Principales masas de agua y corrientes entre 10° N y 20° S del Pacífico Sudeste (PSE). (a) diagrama T-S indicando las curvas características de las masas de agua y (b) su ubicación respecto a los sitios de observación en Colombia (COL) y Perú (PER). (c) flujos de corrientes predominantes en el PSE. AST: Agua Superficial Tropical; ASE: Agua Superficial Ecuatorial; ASC: Agua Superficial Central; ASSt: Agua Superficial Subtropical. CCE. Contracorriente Ecuatorial; SCH: Sistema de Corrientes de Humboldt. Diagrama T-S tomado y modificado de (Emery, 2003).

La capa de mezcla en la región tropical (10° N y 10° S) es somera en la mayor parte del año y junto con la termoclina son consideradas fuertes barreras para el intercambio de nutrientes hacia la superficie (Tsuchiya & Talley, 1996). A esto se suma la actividad biológica del fitoplancton, que reduce la concentración de nutrientes en superficie sin que lleguen a agotarse (Fiedler & Talley, 2006). No obstante, la capa de mezcla presenta hundimientos altamente focalizados promovidos por forzantes de mesoescala que permite la intrusión de nutrientes en la porción iluminada de la columna de agua (Tsuchiya & Talley, 1996; Fiedler & Talley, 2006).

La variabilidad climática de esta región está determinada por eventos interanuales (e. g., El Niño o La Niña) e interdecadales por la Oscilación interdecadal del Pacífico (IPO, por sus siglas en inglés) (Rodríguez-Rubio, 2013; Grados *et al.*, 2018). Estos dos modos de variación representan una fuerte influencia en los patrones de producción primaria y consecuentemente en los demás componentes ecosistémicos del área (Grados *et al.*, 2018).

En la Antártida, la porción oeste de la península está influenciada por las condiciones de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) que fluye en dirección Este por fuera de la isobata de 3000 m (Figura 4) (Rintoul *et al.*, 2001). Esta corriente es el puente de comunicación entre las tres grandes cuencas oceánicas del planeta (Pacífica, Atlántica e Índica) y la principal barrera entre el Océano Antártico y las aguas subtropicales (Orsi *et al.*, 1995). En la CCA se origina una masa de agua cálida (>1,5 °C) y salina (Agua Circumpolar Profunda - ACP) ubicada bajo los 150 m, cuyo afloramiento o hundimiento marca los ritmos de producción primaria en la región (LTER, 1996), e incluso determinan ciclos importantes para el sistema climático como la bomba biológica (Prézelin *et al.*, 2000). Durante el verano austral (enero), la ACP emerge a superficie generando la masa de Agua Circumpolar Profunda Superior (ACPS) trayendo consigo una elevada cantidad de nutrientes que favorece el crecimiento fitoplanctónico (LTER, 1996).

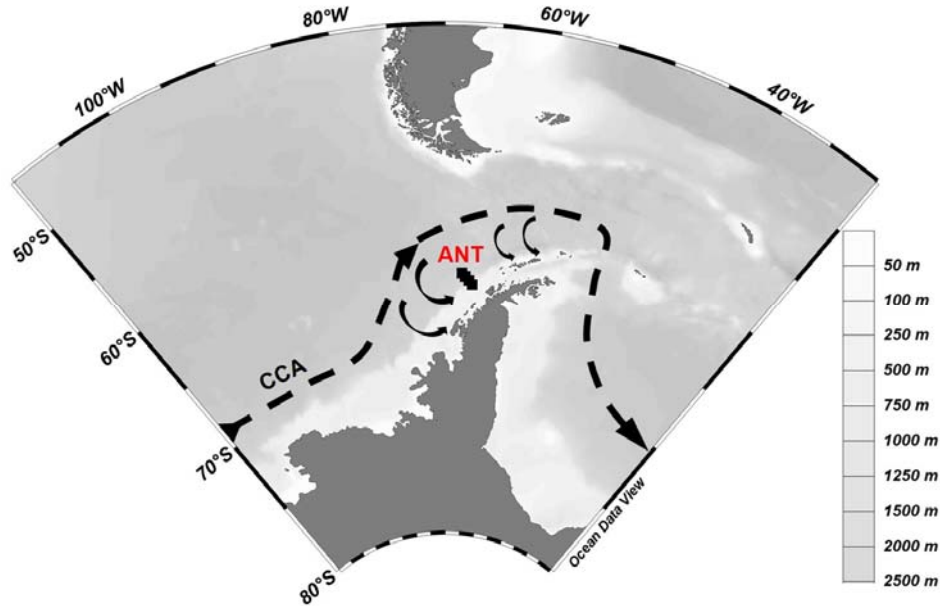


Figura 4. Condiciones oceanográficas predominantes al Oeste de la Península Antártica (ANT). La línea punteada describe el flujo hacia el Este de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA). Las líneas solidas cortas describen el afloramiento de la masa de Agua Circumpolar Profunda (ACP) al acercarse a la costa.

4.1.2. Pacífico colombiano (COL)

Este sitio de observación se encuentra sobre la denominada Cuenca Pacífica Colombiana, cerca del santuario de flora y fauna de Malpelo (Devis *et al.*, 2002; <https://whc.unesco.org/es/list/1216>). Allí existe una fuerte influencia de los vientos alisios provenientes del sudoeste, que desplazan la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) en sentido norte durante el segundo semestre del año, asociado con el debilitamiento del chorro de viento procedente de Panamá. Estos patrones generan una circulación de tipo anticiclónica (i.e., forma de domo en el nivel del mar), con el consecuente hundimiento de la termoclina y el incremento de temperatura en toda la cuenca (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2007). La estratificación de la columna de agua prevalece durante este segundo semestre del año, de forma similar a lo reportado para gran parte del Pacífico Oriental Tropical (Fiedler & Talley, 2006). Las condiciones generales no indican la formación de surgencias durante estos meses. Sin embargo, existen reportes de pequeños afloramientos cercanos al sitio de observación, los cuales podrían aportar nutrientes al nivel superficial y favorecer la producción fitoplanctónica (Devis *et al.*, 2002).

4.1.3. Pacífico peruano (PER)

Este punto se encuentra en la zona noroeste del mar peruano en donde confluyen aguas de origen ecuatorial (norte) y del SCH (sur), con predominancia de las condiciones del sur durante el segundo semestre del año (invierno y primavera). Este flujo está impulsado por la Corriente Oceánica del Perú que genera bajas temperaturas en el sitio con respecto al promedio anual (Guillen, 1983; Flores *et al.*, 2013), lo que podría incluso acercar el efecto de la fuerte surgencia propiciada en el sector costero del SCH. Durante el segundo semestre del año, la termoclina y la capa de mezcla son poco profundas con respecto a las áreas circundantes (Fiedler & Talley, 2006). Esto sugiere que la estratificación de la columna de agua es similar a la observada en COP y en el resto del Pacífico Oriental Tropical.

4.1.4. Oeste de la Península Antártica (ANT)

Este sitio de observación está ubicado en un sector oceánico, cerca de las islas Anvers, al oeste de la Península Antártica (LTER, 1996). Como se mencionó anteriormente, esta área es influenciada desde el norte por la ACP, una masa de agua cálida, salina y con elevada carga nutritiva que se mantiene aproximadamente bajo 150 m, bajo el límite inferior de la capa de mezcla (Prézelin *et al.*, 2000). Durante la primavera y el verano austral, la ACP emerge hasta superficie conformando la masa de Agua Circumpolar Profunda Superior (ACPS), con una temperatura relativamente más elevada que genera el retroceso de la cobertura de hielo establecida durante gran parte del año (Rintoul *et al.*, 2001). Ahora bien, ANT ha sido definida como una región con elevada cantidad de macronutrientes, pero baja concentración de clorofila (“High Nitrate - Low Chlorophyll zones”, HNLC), debido a la limitada concentración de micronutrientes como el hierro (Prézelin *et al.*, 2000; Ducklow *et al.*, 2007). Dichos afloramientos y el deshielo proveen al ambiente pelágico una alta concentración de macro y micronutrientes, favoreciendo la producción primaria y en general toda la trama trófica de la zona Antártica (Prézelin *et al.*, 2000).

4.2. RECOLECCIÓN DE INFORMACIÓN BIOLÓGICA Y AMBIENTAL

Se revisó una amplia variedad de material bibliográfico para ubicar los principales depósitos de información fitoplanctónica con series de tiempo consolidadas que contuvieran datos de abundancia, composición y en lo posible biovolumen de organismos fitoplanctónicos en diferentes sectores del gradiente. Sin embargo, esta búsqueda presentó dificultades debido a las restricciones en el acceso libre a los recursos electrónicos, a que la mayoría de investigaciones tienen una orientación costera (e. g., Perú) y, en algunos casos, a la imposibilidad de contactar a los organismos o instituciones de investigación que generan la información. Esto reafirma las limitaciones descritas previamente en la introducción. También se revisaron las series temporales más extensas de datos ambientales (temperatura, capa de mezcla y nutrientes). En ambos casos (datos biológicos y ambientales), la búsqueda conservó dos criterios: (i) que la información proviniera exclusivamente del sector oceánico para así restringir los análisis a áreas con baja influencia continental, una limitada dinámica y consecuentemente una menor cantidad de factores de variación que pudieran distorsionar los resultados y (ii) que se mantuviera una coincidencia entre meses o temporadas climáticas a lo largo de la serie temporal para cada sitio de observación. Inicialmente se planteó obtener información del mismo periodo del año para todos los sitios que se incluyeran en los análisis. No obstante, la recurrente dificultad en la construcción de las series de tiempo, no permitió unificar el segundo criterio. A partir de esta búsqueda se pudo acceder a la siguiente información.

4.2.1. Pacífico colombiano (COL)

El programa “Estudio Regional del Fenómeno del Niño – ERFEN” de la Comisión Permanente del Pacífico Sur – CPPS, ha realizado monitoreos en diferentes puntos del Pacífico Sudeste. En Colombia, el resguardo de la información está a cargo del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR, quienes brindaron acceso a los datos de abundancia y composición fitoplanctónica, recopilada dos veces por año entre 2004 y 2011 en 24 estaciones costeras y oceánicas. El muestreo consistió en toma de muestras con botella en 0 y 50 m. Del total de datos proporcionados (12500 aproximadamente), se seleccionaron los colectados en el sector oceánico entre

septiembre y noviembre, solo en el nivel superficial (0 m). Esto redujo la base a 635 datos útiles para los propósitos de la presente investigación.

4.2.2. Pacífico peruano (PER)

Los datos fueron obtenidos de diferentes proyectos realizados por el Instituto del Mar de Perú IMARPE, en donde recopilaron información sobre abundancia y composición fitoplanctónica desde 1969 (Boyer *et al.*, 2018) para posteriormente depositarla en la World Ocean Database - WOD (https://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOD/pr_wod.html). Los muestreos fueron realizados en diferentes meses del año, en profundidades entre 0 y 50 m. Dependiendo de los objetivos de cada proyecto, IMARPE realizó arrastres verticales (para composición) desde 50 m a superficie o muestreos puntuales en diferentes profundidades entre 0 y 50 m (para abundancia). Por esta razón la serie de tiempo de cada atributo no pudo construirse de manera continua. Del total de datos proporcionados (16.000 aproximadamente), se seleccionaron los obtenidos en un sector oceánico al norte del mar peruano, entre septiembre y diciembre de cada año, solo entre 0 y 10 m (superficie). Esto redujo la información a 540 datos para el análisis de abundancia y 768 para el de composición específica.

La información obtenida en COL y PER originalmente no incluyó biovolumen o algún parámetro morfométrico que permitiera calcular el tamaño de los organismos fitoplanctónicos. Sin embargo, las bases de datos han sido respaldadas con colecciones de materia biológica de referencia en INVEMAR e IMARPE. Estas colecciones se utilizaron para medir directamente los organismos fitoplanctónicos conservados, como se detalla a continuación. Primero se seleccionaron las muestras de referencia que concordaran con los criterios previamente descritos (ubicación y meses). Posteriormente, se utilizó la información de cada base de datos para seleccionar las especies o géneros más frecuentes y abundantes, buscando la mayor representatividad posible a lo largo de la serie de tiempo. En el análisis microscópico se seleccionaron los taxones mejor conservados en las colecciones de referencia (Tabla 1). En el caso de los organismos reportados como género en las bases de datos, se decidió separarlos en taxones pequeños (<30 μm^3) y grandes (>30 μm^3) según su reconocimiento durante el análisis microscópico. En Colombia, el material se

analizó en placas Uthermöl con capacidad de 2,5 mL y microscopio invertido marca *Leica DMI1* adaptado a una cámara integrada *MC120HD* y al software *Leica Application Suite v4.7* con la que se registró la biometría de los organismos seleccionados. En Perú, se utilizaron placas Sedgewick-Rafter (S-R), microscopio invertido *Nikon Eclipse Ti-U*, cámara *Nikon Fi1c* y software *Nikon Nis Element D*. En ambos casos se siguieron procedimientos estándar para la obtención de medidas (Hillebrand *et al.*, 1999; Sun & Liu, 2003; Vadrucci *et al.*, 2007). Los análisis consistieron en aproximar cada especie/taxon a una figura geométrica para medir los planos principales y así calcular su biovolumen (Anexo 1). Este procedimiento se realizó en un mínimo de 30 ejemplares de cada morfotipo salvo en algunos casos que no fue posible hacerlo por la poca abundancia del taxón de interés.

Tabla 1. Taxones más abundantes y frecuentes junto con los años representados (AR) a lo largo de la serie de tiempo, utilizados para el análisis de biovolumen. Junto a cada país se señala la extensión de la serie de tiempo obtenida.

Colombia (2004-2011)		Perú (1991 – 2015)	
Especie o Género	AR	Especie o Género	AR
<i>Nitzschia</i> sp 1 Hassall	8	<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström	5
<i>Nitzschia</i> sp 2 Hassall	8	<i>Planktoniella sol</i> (G.C.Wallich) Schütt	5
<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve	8	<i>Rhizosolenia bergonii</i> H.Peragallo	6
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 1 H. Peragallo en H. Peragallo & M. Peragallo	7	<i>Rhizosolenia styliformis</i> T.Brightwel	6
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 2 H. Peragallo en H. Peragallo & M. Peragallo	7	<i>Neocalyptrella robusta</i> (G.Norman ex Ralfs) Hernández-Becerril & Meave del Castillo	6
<i>Oxytoxum</i> sp Stein	6	<i>Tripos muelleri</i> Bory	6
<i>Scrippsiella</i> sp 1 Balech ex A.R.Loeblich III	6		
<i>Scrippsiella</i> sp 2 Balech ex A.R.Loeblich III	6		
<i>Gyrodinium</i> sp Kofoid & Swezy	6		

4.2.3. Oeste de la Península Antártica (ANT)

El proyecto Long Term Ecological Research-LTER ha realizado monitoreos permanentes al noroeste de la Península Antártica desde 1991. La información recopilada corresponde a concentración de pigmentos fotosintéticos, obtenidos mediante el método de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC, por sus siglas en inglés). Esta información es resguardada por la Universidad de Rutgers (EE.UU.),

institución que proporcionó la base de datos completa para esta investigación. Del total de datos (42000 aproximadamente) se seleccionaron los obtenidos en el sector oceánico descrito previamente, ya que contienen la mayor representatividad en la serie de tiempo. Además, se seleccionó la información obtenida en enero de cada año entre 0 y 10 m, reduciendo a 1483 los datos útiles para analizar la variación en composición de la comunidad fitoplanctónica, a partir de grandes grupos taxonómicos.

4.3. RECOLECCIÓN DE INFORMACIÓN AMBIENTAL

Para obtener información de las variables ambientales se revisaron los depósitos de acceso libre, que acreditaran la mejor calidad y resolución posibles. La serie temporal de la temperatura superficial del mar (TSM) tuvo una extensión de 67 años (1950 a 2016) y las demás variables incluyeron desde 1993 a 2016. La construcción de cada serie temporal se realizó con diferentes recursos.

La TSM del periodo 1950 - 1984 se extrajo del portal web de la NASA (<https://podaac.jpl.nasa.gov/>), depositada por Smith & Reynolds (1981). Esta es una reconstrucción mensual de la TSM a partir de datos instrumentales obtenidos con boyas, barcos, planeadores (gliders), entre otros. Como complemento para esta franja de tiempo, se utilizaron los datos de TSM proporcionados por la NOAA (Boyer *et al.*, 2018) depositados en la World Ocean Database - WOD (https://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOD/pr_wod.html). La información proviene de perfiles oceanográficos recopilados por diferentes instituciones alrededor del mundo, que son verificados y luego dispuestos en línea para propósitos de investigación.

Para el periodo 1985 a 2016, se utilizó la base de datos del programa “Copernicus Marine Environment Monitoring Service - CMEMS”, que compila información de origen satelital validada con datos *in situ*, utilizando diferentes modelos numéricos para finalmente generar series de tiempo (CMEMS, 2019; <http://marine.copernicus.eu>). Allí se utilizó la base de datos SST-GLO-SST-L4-REP-OBSERVATIONS-010-011, para extraer la TSM para los tres sitios desde 1985 a 1993 y la GLOBAL-REANALYSIS-PHY-001-030 para la obtener la TSM y la profundidad de la capa de mezcla (PCM) desde 1994 a 2016. La información de nitratos (NO_3^-), fosfatos (PO_4^{3-}), hierro total (Fe) y ácido silícico (SiO_4) se obtuvo de la base de datos

GLOBAL_REANALYSIS_BIO_001_029 del portal CMEMS (2019) para el periodo 1993 a 2016. Toda la información fue filtrada a los meses correspondientes para cada sitio de observación.

4.4. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Como se describió anteriormente, las bases de datos de COL y PER no contaban con información morfométrica que permitiera clasificar los taxones por tamaños. Para clasificar los organismos en tallas pequeñas (<30 μm) o grandes (>30 μm), se consultó la medida del plano morfométrico celular (e. g., largo, alto o ancho) más largo de cada taxón reportado en las bases de datos. Esta información fue consultada en literatura especializada (Schiller, 1937a; b; Balech, 1988; Hasle *et al.*, 1996; Olenina *et al.*, 2006; Al-Kalandari *et al.*, 2009). Si dicha medida era descrita por debajo de 30 μm se asignó al grupo de fitoplancton pequeño; en caso contrario (sobre 30 μm) se asignó al grupo de tallas grandes.

Para el caso de la Antártida, la matriz de pigmentos fotosintéticos obtenida mediante HPLC fue analizada con el método CHEMTAX. Este programa fue diseñado para estimar la contribución de cada clase fitoplanctónica a la concentración de pigmentos total de la comunidad a partir de la proporción entre clorofila a (Chl-*a*) y otros pigmentos fotosintéticos (Mackey *et al.*, 1996). CHEMTAX se basa en el reconocimiento y el uso de ciertos pigmentos como “huellas” o marcadores pigmentarios debido a que cada uno suele encontrarse en una o dos clases taxonómicas del fitoplancton (Wright *et al.*, 2010). Además, diferentes investigaciones han establecido estadísticamente una proporción marcador/Chl-*a* relativamente constante dentro de una comunidad específica, lo que faculta a CHEMTAX para estimar las proporciones con mayor fiabilidad. Sin embargo, esta proporción varía de acuerdo a la composición de especies, intensidad y calidad de luz, concentración de nutrientes, entre otros factores. Por tanto, CHEMTAX requiere la inclusión de una matriz de coeficientes para las proporciones, que haya sido creada previamente para la región de estudio en donde se pretenda utilizar. También requiere especificar las clases taxonómicas sobre las que se desea obtener la estimación. Para la presente investigación se utilizó la matriz de coeficientes generada por Wright *et al.* (2010) para el Océano Antártico, en donde

obtuvieron información para 7 clases fitoplanctónicas. Luego se incluyó la matriz construida para la Antártida, de donde se seleccionaron 12 pigmentos: clorofilas a, b, c3 y c1, peridina, 19'-butanoiloxifucoxantina, fucoxantina, prasinoxantina, 19'-hexanoilofucoxantina, zeaxantina, aloxantina y luteína. Toda la información se introdujo al algoritmo de CHEMTAX, obteniendo así la contribución de diatomeas y dinoflagelados como representantes de las tallas grandes y un grupo conformado por haptofitas, prasinofitas y criptofitas (H-P-C), como representación del fitoplancton pequeño. La concentración de pigmentos restante, a la que no pudo adjudicarse un tamaño específico, se asignó a la categoría “otros”.

Con la información de los atributos biológicos (abundancia, número de taxones y biovolumen), se obtuvo el promedio anual de organismos pequeños y grandes para construir gráficos de “cajas con bigotes”. En el caso del biovolumen se calculó el promedio anual para cada taxón medido buscando establecer la variación intraespecífica. Para la temperatura, se utilizaron solo los datos de los mismos meses en los que fue posible obtener información biológica. Esto buscando establecer la tendencia temporal de largo plazo (1950-2016) y evaluar la hipótesis del calentamiento global. Posteriormente, esta serie se acotó a un periodo más corto, acorde con la mayor representación biológica (1993 a 2016) para efectos de comparación entre los tres puntos de observación. Las salidas gráficas se generaron con el software SigmaPlot v14 (Systat Software, San José, CA).

Debido a las características de las series de tiempo biológicas (i. e., distribución no-normal, presencia de datos atípicos, años sin datos), se utilizó la prueba no paramétrica basada en rangos de Mann–Kendall (S) para identificar la tendencia estacional en las series de tiempo de cada atributo biológico y ambiental (>0 : tendencia positiva; 0 : sin tendencia; <0 : negativa) junto con su significancia estadística ($p < 0.05$). Esta prueba ha tenido buenos resultados al aplicarse en series temporales biológicas (Wasmund & Uhlig, 2003; Suikkanen *et al.*, 2007; Huo *et al.*, 2019) y ambientales (Yue *et al.*, 2002). Los atributos biológicos fueron correlacionados con las tendencias de las variables ambientales, utilizando la prueba de rangos de Spearman (r_s). La elección de esta prueba obedece a que permite obtener correlaciones entre variables ordinales

que no cambian de manera proporcional y simultánea. Este análisis aportó un valor de correlación (1: correlación positiva; 0: sin correlación; -1: negativa) y la significancia de dicha relación ($p < 0.05$). Las pruebas Mann-Kendall y Spearman se realizaron con el programa estadístico Past v3.23 (Hammer *et al.*, 2001).

Para observar los patrones multivariados en los tres puntos de observación, se utilizó el Análisis de Coordenadas Principales (ACoP; Clarke & Warwick, 2001). Para ello, se utilizó una matriz construida con la información de los atributos biológicos, clasificados por fracciones de tamaño (pequeños y grandes) y organizados por muestra/año. Primero se transformó la información con logaritmo ($x+1$), para atenuar el efecto de valores extremos y aproximarlos a una distribución normal (Legendre & Legendre, 1998). Luego se generó la matriz de distancias utilizando el índice de Bray-Curtis, para establecer diferencias entre estructuras comunitarias (Legendre & Legendre, 1998). Posteriormente se generaron gráficas del ACoP con la variación explicada en los dos primeros componentes y visualizando el acomodo espacial de las dos fracciones de tamaño. Adicionalmente, se construyó una matriz con la información ambiental de las mismas estaciones de las matrices biológicas. Esto permitió generar un ACoP adicional y sobreponerlo al biológico en forma de "biplot". Finalmente se obtuvo la representación de las variables ambientales en forma de vectores y su relación con las fracciones de tamaño. Esta rutina se realizó con el programa Primer v6 y Permanova+ (Anderson *et al.*, 2008).

5. RESULTADOS

5.1. TENDENCIA GENERAL Y ESPECÍFICA DE LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR (TSM)

A partir de la serie temporal de 66 años (1950 a 2016) se estimó una tendencia de incremento en la TSM de los tres puntos observados (Figura 5). Sin embargo, dichas tendencias no fueron estadísticamente significativas.

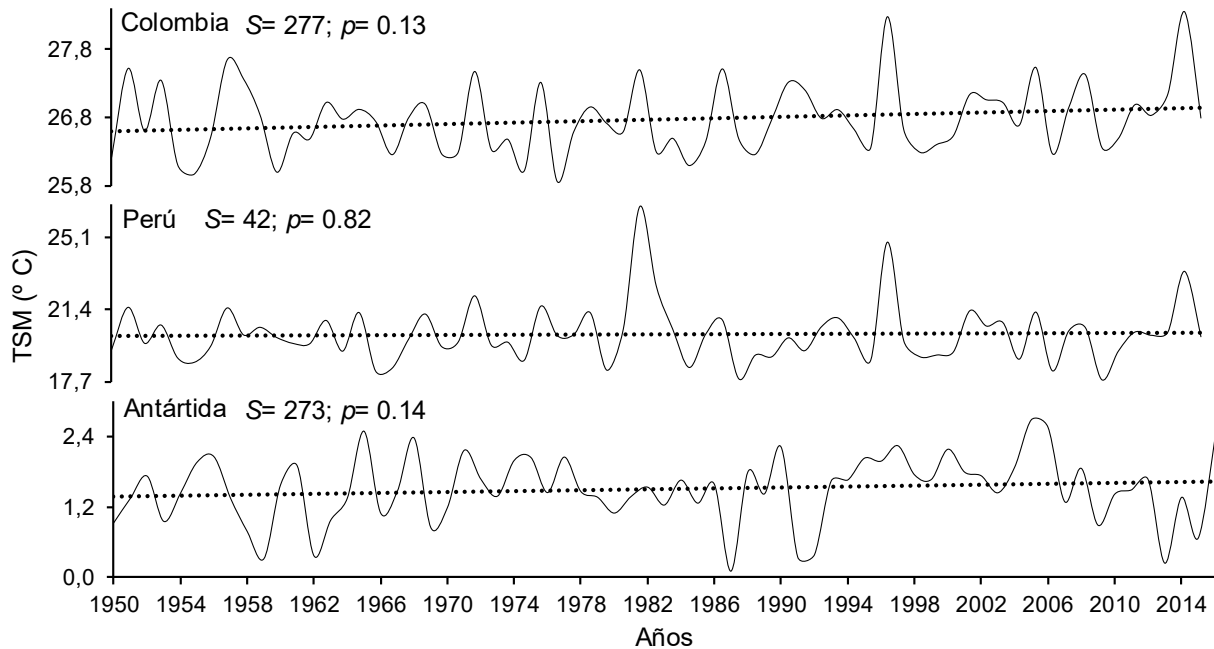


Figura 5. Tendencia general de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados) observada entre 1950 y 2016 en cada punto de observación sobre el Océano Pacífico Sudeste. Se señala el resultado de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (S). H_{0-s} : La tendencia de la TSM es estadísticamente significativa ($p < 0.05$).

La mayor amplitud alcanzada con las series temporales biológicas se observó en PER (1991-2015) (Figura 6). En este periodo se conservó la tendencia de calentamiento en COL y PER, mientras que en ANT la tendencia fue negativa. Las estimaciones sobre la ventana temporal estrictamente coincidente con cada base biológica, presentaron una tendencia de reducción en la TSM de COL (2004-2011) y de ANT (1994-2014) (Figura 6). Las correlaciones con los atributos biológicos se realizaron utilizando los datos de la TSM obtenidos en estos periodos.

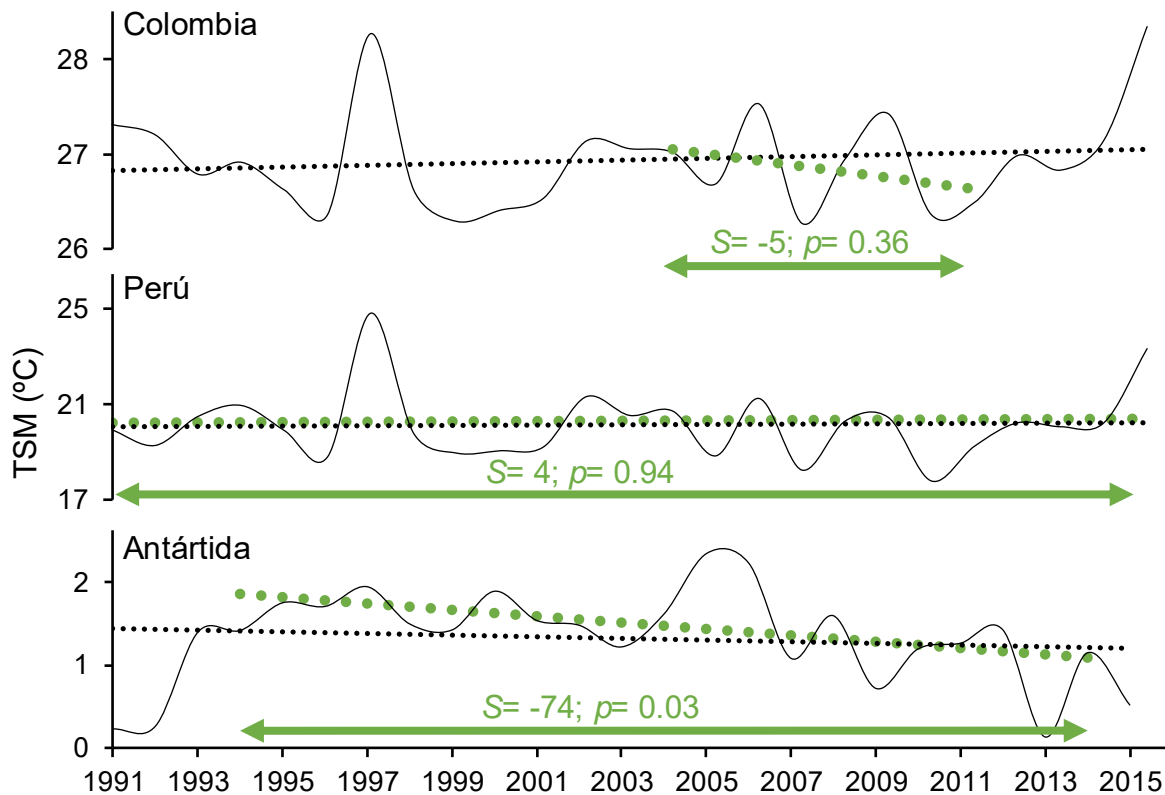


Figura 6. Tendencia la temperatura superficial del mar (TSM en grados centígrados, línea punteada) observada durante 1991-2015 en cada punto de observación sobre el Océano Pacífico Sudeste. Las flechas y línea punteada verde delimitan respectivamente la cobertura de la serie temporal biológica y la tendencia de la TSM para Colombia (2004-2011), Perú (1995-2015) y la Antártida (1994-2014). En cada una, se señala el resultado de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (S). H_{0-s} : la tendencia de la TSM es estadísticamente significativa ($p < 0.05$).

5.2. TENDENCIA DE LOS ATRIBUTOS BIOLÓGICOS Y CORRELACIÓN CON LA TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR

A modo general, no hubo concordancia total entre los resultados y las hipótesis iniciales debido a la falta de significancia estadística en las tendencias de los atributos y en su correlación con la temperatura (Tabla 2). Dentro de los resultados coincidentes con lo esperado, se destacó la tendencia positiva en la abundancia del fitoplancton pequeño en COL ($S = 18; p = 0.02$), así como la tendencia inversa de la proporción de dinoflagelados en ANT ($S = -85; p = 0.00$). Ambos casos fueron estadísticamente significativos y concuerdan con la hipótesis de reducción en el tamaño promedio de la comunidad.

Tabla 2. Resultados de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para cada atributo observado en el fitoplancton y su correlación con la temperatura superficial del mar (Spearman; r_s) en los tres puntos de observación. H_{0-S} : La tendencia del atributo es estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). H-P-C: Haptofitas-Prasinofitas-Crisofitas. Se resaltan en negro los casos en que pudo aceptarse la hipótesis dada su significancia estadística y en gris oscuro los casos en que solo se acepta parcialmente la hipótesis debido a que concuerdan la tendencia y la correlación, pero sin significancia.

	Punto de observación	Colombia				Perú				Antártida			
		Prueba	M-K	Spearman		M-K	Spearman		M-K	Spearman			
	Talla	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p
Abundancia	Pequeños (<30 μ m)	18	0.02	-0.34	0.08	-5	0.24	0.20	0.52	---	---	---	---
	Grandes (>30 μ m)	10	0.14	-0.59	0.00	9	0.07	-0.11	0.73	---	---	---	---
	Taxón	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p
Biovolumen	<i>Nitzschia bicapitata</i>	5	0.23	-0.75	0.01	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Oxytoxum</i> sp	2	0.37	-0.66	0.11	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Nitzschia</i> sp 1	-1	0.50	-0.38	0.28	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Nitzschia</i> sp 2	-1	0.50	0.31	0.39	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Scrippsiella</i> sp 1	-2	0.37	0.10	0.86	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 2	4	0.24	0.18	0.70	---	---	---	---	---	---	---	---
	<i>Proboscia alata</i>	---	---	---	---	4	0.24	-0.30	0.47	---	---	---	---
	<i>Planktoniella sol</i>	---	---	---	---	2	0.41	0.63	0.11	---	---	---	---
	<i>Rhizosolenia bergonii</i>	---	---	---	---	13	0.01	0.28	0.51	---	---	---	---
	<i>Neocalyptrella robusta</i>	---	---	---	---	5	0.24	-0.49	0.30	---	---	---	---
	<i>Rhizosolenia styliformis</i>	---	---	---	---	7	0.14	-0.02	0.99	---	---	---	---
	<i>Tripos muelleri</i>	---	---	---	---	-1	0.50	-0.17	0.60	---	---	---	---
	Talla	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p	S	p	r_s	p
Composición	# Taxones Pequeños (<30 μ m)	6	0.27	-0.52	0.01	0	0.55	-0.05	0.83	---	---	---	---
	# Taxones Grandes (>30 μ m)	4	0.36	-0.52	0.01	9	0.14	0.63	0.00	---	---	---	---
	Proporción de diatomeas	---	---	---	---	---	---	---	---	42	0.06	-0.37	0.00
	Proporción de dinoflagelados	---	---	---	---	---	---	---	---	-85	0.00	0.16	0.23
	Proporción de H-P-C	---	---	---	---	---	---	---	---	36	0.12	0.24	0.06
Proporción "otros grupos"	---	---	---	---	---	---	---	---	---	-28	0.22	0.39	0.00

El biovolumen de *Rhizosolenia bergonii* tuvo una tendencia de incremento significativa ($S= 13$; $p= 0.01$) en PER, contradiciendo la hipótesis de reducción en este atributo. Se observaron tendencias de reducción en el biovolumen de *Nitzschia* sp 1 ($S= -1$), *Nitzschia* sp 2 ($S= -1$) y *Scrippsiella* sp 1 ($S= -2$) en COL y la de *Tripos muelleri* ($S= -1$) en PER, así como la tendencia positiva en el número de taxones del fitoplancton pequeño en COL ($S= 6$) y la proporción del grupo H-P-C ($S= 36$) en ANT (Tabla 2). En estas especies, los resultados permiten aceptar parcialmente las hipótesis iniciales debido a que no presentaron significancia estadística.

Al analizar la relación entre la tendencia de la TSM observada entre 1993 y 2016 frente a los atributos del fitoplancton, se destacó la relación inversa y significativa con la abundancia del fitoplancton grande ($r_s= -0.59$, $p= 0.00$), con el número de taxones de fitoplancton pequeño ($r_s= -0.52$, $p= 0.01$) y grande ($r_s= -0.52$, $p= 0.01$) y con el biovolumen de *Nitzschia bicapitata* ($r_s= -0.75$, $p= 0.01$) (Tabla 2). Sin embargo, solo este último resultado fue acorde con la hipótesis. También es necesario resaltar la correlación positiva de la TSM con el número de taxones de fitoplancton grande en PER ($r_s= 0.63$, $p= 0.00$) y del grupo "Otros" en ANT ($r_s= 0.39$, $p= 0.00$) así como la relación inversa con la proporción de diatomeas también en ANT ($r_s= -0.37$, $p= 0.00$). Estas relaciones fueron estadísticamente significativas, pero contradicen su respectiva hipótesis. En términos generales, no se observaron evidencias que relacionen la reducción en el tamaño promedio del fitoplancton con los incrementos de temperatura, derivados del calentamiento global.

5.3. PACÍFICO COLOMBIANO (COL)

Como se planteó en la hipótesis inicial, la abundancia del fitoplancton pequeño se incrementó significativamente, aunque la correlación con la TSM no fue significativa (Figura 7). Sin embargo, hay que notar la fuerte variación interanual de la TSM, con una tendencia predominantemente fría en los años representados por la serie biológica. Por ejemplo, entre 2006 y 2011 se observaron variaciones considerables (>1 °C; Figura 7), con tres años fríos (2006-2007, 2009-2010 y 2011) que pudieron generar una tendencia de reducción en la TSM y consecuentemente influenciar la respuesta biológica.

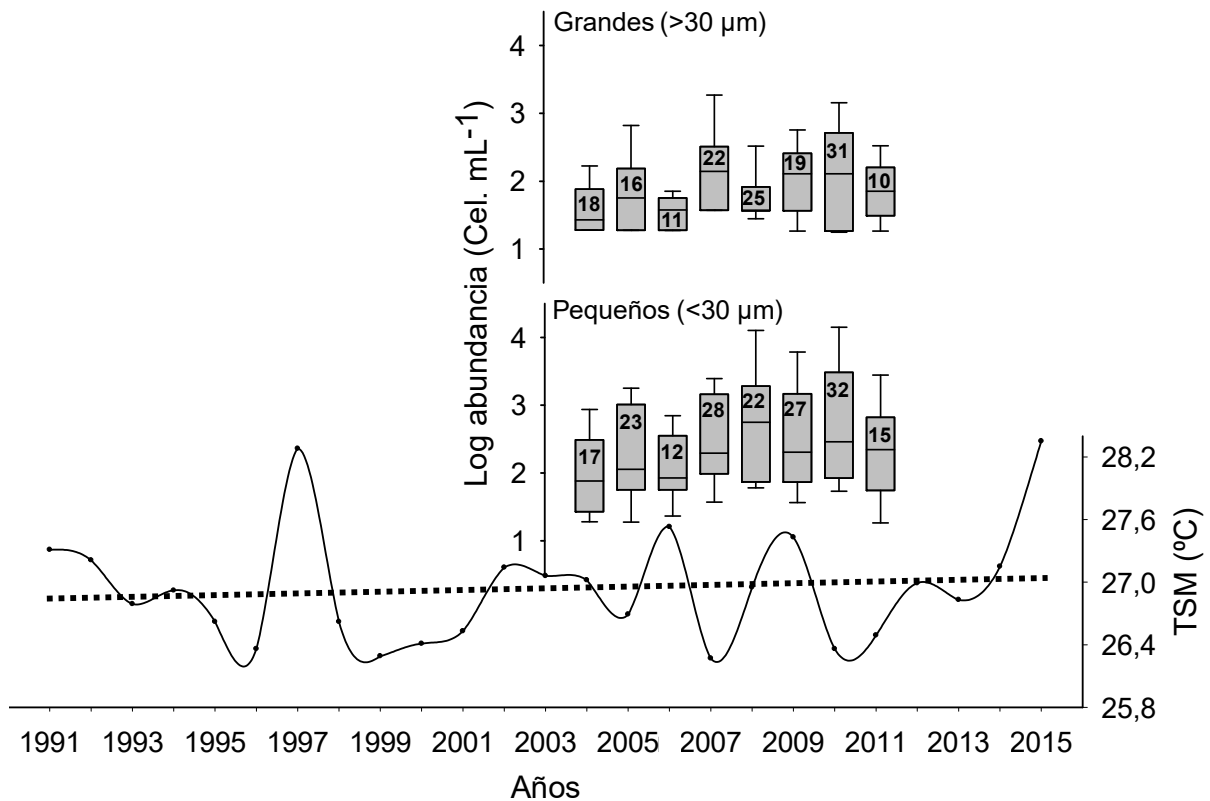


Figura 7. Relación entre la abundancia de las dos fracciones de tamaño y la tendencia de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. En las figuras de barras se indica el número de datos (n) para la construcción de cada caja y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes).

De los organismos utilizados para el análisis de biovolumen, se presentan los resultados de los taxones con mejor representación en número de individuos medidos a lo largo de la serie de tiempo, independientemente de la fracción de talla a la que correspondían (Figura 8). Solo tres de los nueve taxones seleccionados inicialmente presentaron una tendencia de reducción en el biovolumen, relacionándose inversamente con la TSM sin significancia estadística en ambos casos (e. g., *Nitzschia bicapitata*). Adicionalmente, se observó una alta variabilidad en los datos de cada año (barras de error), lo que pudo influir en las tendencias y en la significancia estadística. Esto también puede ser resultado del tamaño de muestra (n) que representa a cada año.

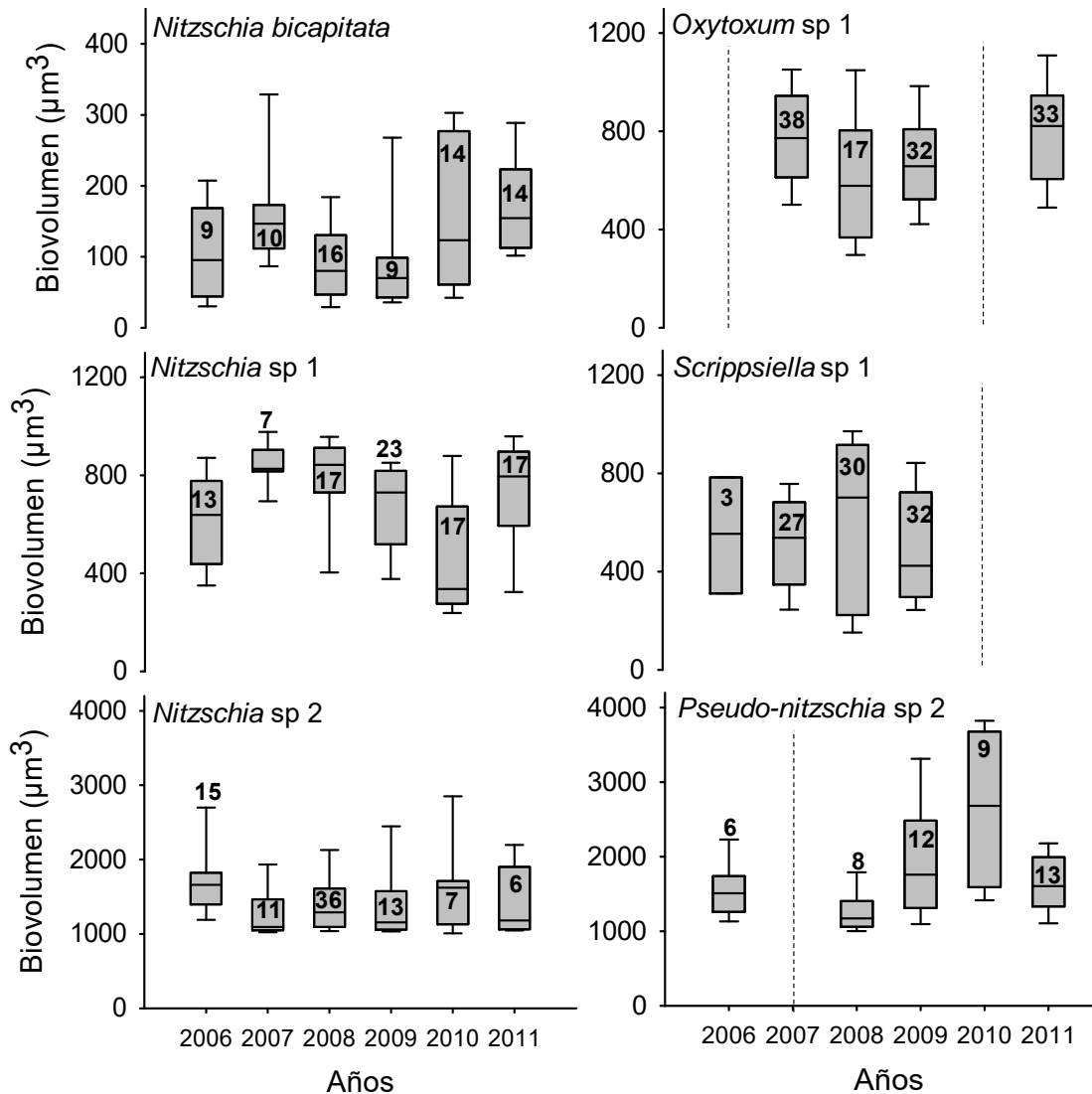


Figura 8. Biovolumen (micrómetros cúbicos) de diferentes especies fitoplanctónicas, observadas entre 2006 y 2011 en el Pacífico colombiano. Se indica el número de datos (n) para la construcción de cada caja y la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan años en los que no se obtuvo información.

Al igual que la abundancia, el número de taxones del fitoplancton pequeño presentó una tendencia de incremento no significativo (Figura 9), lo cual permite aceptar parcialmente la hipótesis. Además, se observó una correlación negativa significativa entre este atributo con la temperatura y una fuerte variación interanual del atributo biológico y la TSM. Adicionalmente, el incremento en número de taxones por parte del fitoplancton grande no concuerda con la hipótesis, por lo que solo puede ser aceptada parcialmente.

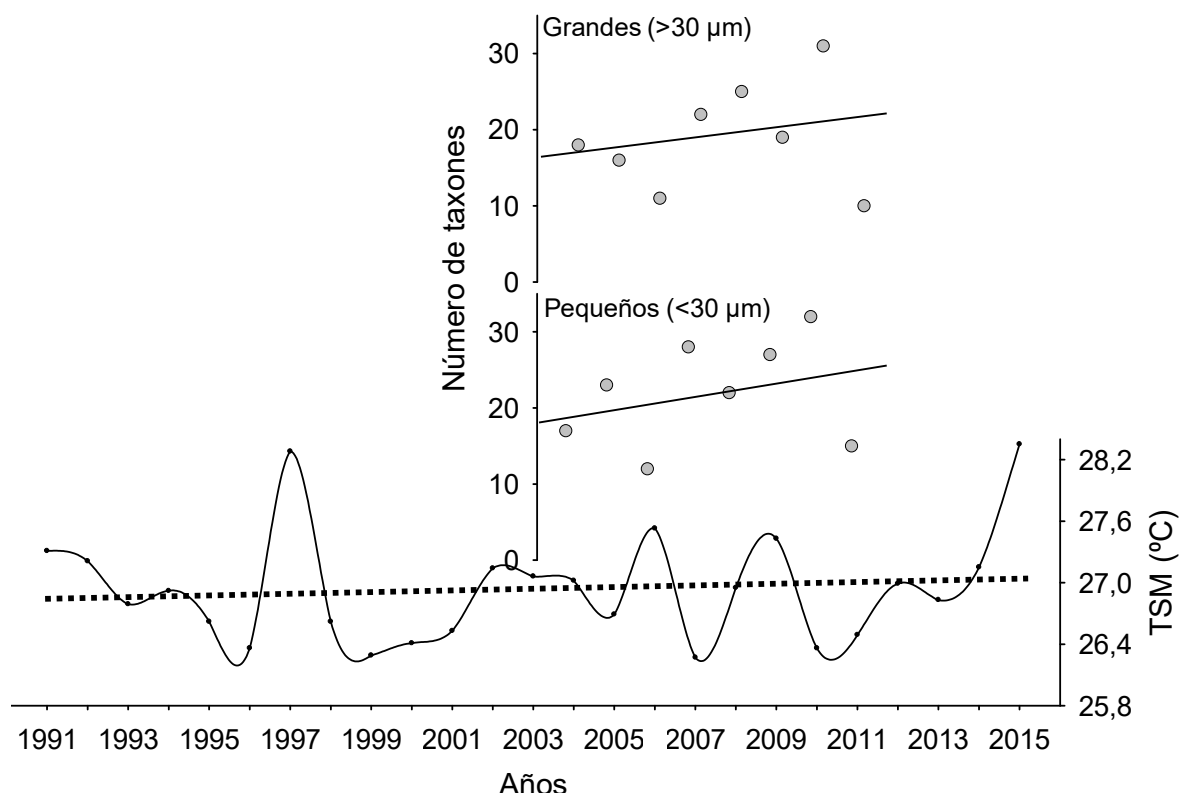


Figura 9. Relación entre el número de taxones de fitoplancton pequeño y grande con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. En los tres gráficos se resalta la línea de tendencia.

Como se describió anteriormente, no se observaron relaciones estadísticamente significativas de los atributos con la TSM en COL, que permitieran asociar las respuestas biológicas a los efectos directos del calentamiento. Como alternativa de explicación se analizó la tendencia de las demás variables y su relación con el fitoplancton (Tabla 3). La profundidad de capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) presentaron una tendencia de incremento a través de la serie temporal. Sin embargo, esta tendencia solo fue significativa para los fosfatos ($S= 86$, $p= 0.02$). El análisis de coordenadas principales (ACoP) destacó la relación directa entre la abundancia del fitoplancton pequeño con PO_4^{3-} ($r_s= 0.39$; $p= 0.04$) e inversa con Fe ($r_s= -0.47$; $p= 0.01$), ambos casos estadísticamente significativos (Figura 10a; Tabla 3). El fitoplancton grande presentó una relación directa significativa de su abundancia con NO_3^- ($r_s= 0.42$; $p= 0.03$), PO_4^{3-} ($r_s= 0.48$; $p= 0.01$) y SiO_4 ($r_s= 0.50$; $p= 0.01$), así como una relación inversa también significativa con la PCM ($r_s= -0.44$; $p= 0.02$).

Tabla 3. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observado en el Pacífico colombiano. H_{0-S} : La tendencia del atributo es estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos.

Prueba de Mann-Kendall		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe			
		S	4	70	86	40	27			
		p	0.94	0.09	0.02	0.33	0.52			
Abundancia		Talla		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe	
	Pequeños (<30 μm)	r_s	-0.22	0.28	0.39	0.16	-0.47			
		p	0.26	0.16	0.04	0.44	0.01			
	Grandes (>30 μm)	r_s	-0.44	0.42	0.48	0.50	-0.21			
		p	0.02	0.03	0.01	0.01	0.30			
Prueba de correlación de Spearman		Taxón		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe	
	<i>Nitzschia bicapitata</i>	r_s	-0.61	0.69	0.63	0.77	0.08			
		p	0.06	0.03	0.05	0.01	0.83			
	<i>Oxytoxum</i> sp	r_s	-0,33	0,66	0,57	0,66	0,47			
		p	0,46	0,11	0,24	0,11	0,38			
	<i>Nitzschia</i> sp 1	r_s	-0.12	0.56	0.66	0.45	-0.53			
		p	0.74	0.09	0.04	0.19	0.11			
	<i>Nitzschia</i> sp 2	r_s	0.48	-0.17	-0.40	-0.38	0.55			
		p	0.16	0.64	0.25	0.28	0.10			
	<i>Scrippsiella</i> sp 1	r_s	0.20	0.10	-0.10	-0.10	0.26			
		p	0.67	0.86	0.86	0.86	0.54			
	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 2	r_s	-0.87	-0.51	-0.43	0.07	0.22			
		p	0.02	0.25	0.34	0.89	0.67			
	Composición (# taxones)		Talla		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe
		Pequeños (<30 μm)	r_s	-0.45	0.36	0.43	0.40	-0.34		
		p	0.02	0.06	0.02	0.04	0.08			
	Grandes (>30 μm)	r_s	-0.18	0.45	0.47	0.45	-0.07			
		p	0.20	0.02	0.01	0.02	0.72			

El número de taxones del fitoplancton pequeño se relacionó inversamente con PCM ($r_s = -0,45$; $p = 0.02$) y directamente con PO_4^{3-} ($r_s = 0.43$; $p = 0.02$) y SiO_4 ($r_s = 0.40$; $p = 0.04$), siendo estadísticamente significativas las tres relaciones (Figura 10b; Tabla 3). Por su parte, el fitoplancton grande se relacionó directa y significativamente con NO_3^- ($r_s = 0.45$; $p = 0.02$), PO_4^{3-} ($r_s = 0.47$; $p = 0.01$) y SiO_4 ($r_s = 0.45$; $p = 0.02$).

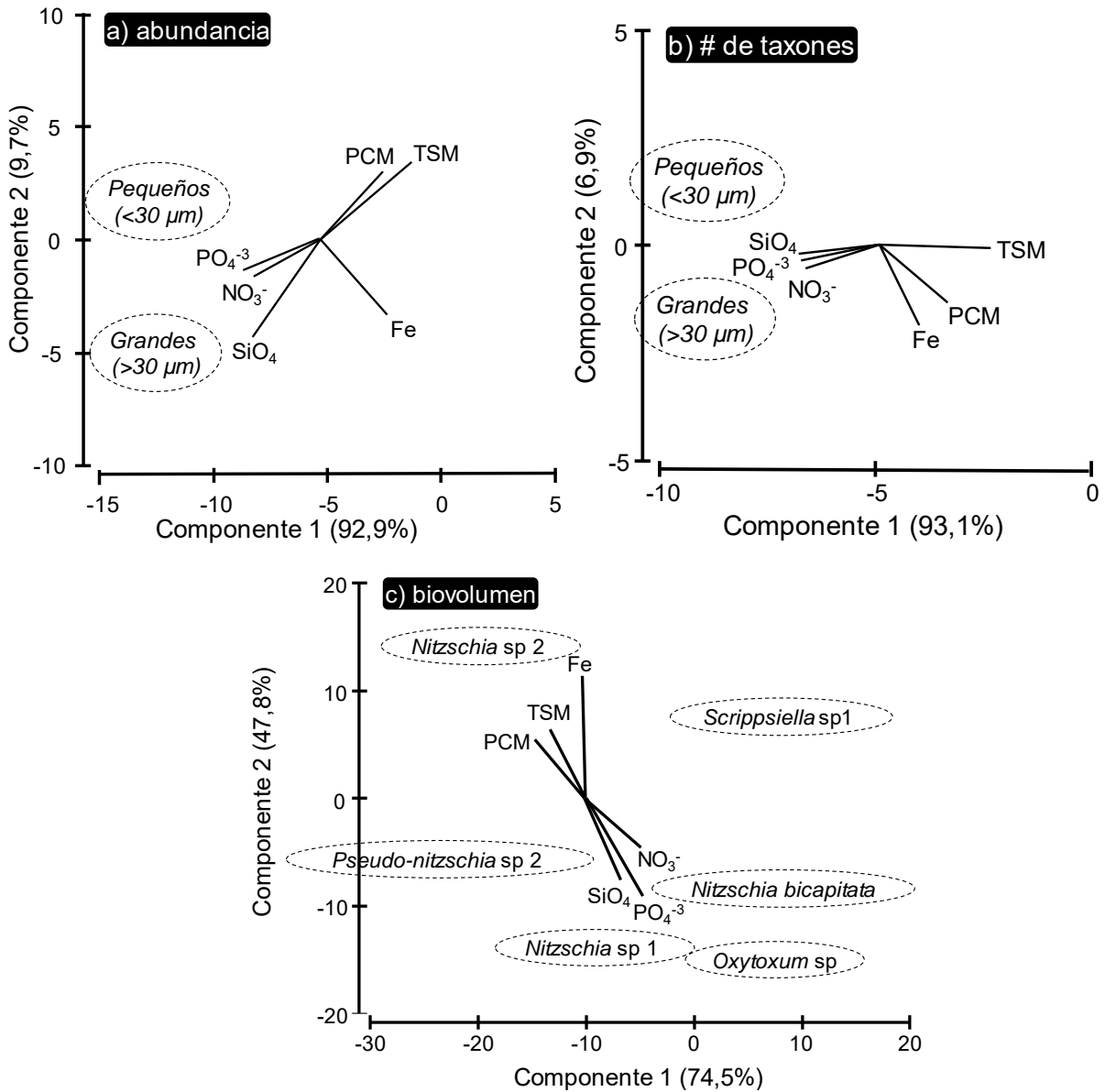


Figura 10. Análisis de coordenadas principales (ACoP) para la (a) abundancia, (b) número de taxones y (c) el biovolumen del fitoplancton observado entre 2004 y 2011 en el Pacífico colombiano. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad la capa de mezcla. NO_3^- : nitratos. PO_4^{3-} : fosfatos. SiO_4 : ácido silícico. Fe: hierro.

En cuanto al biovolumen, se observó una relación directa significativa de *Nitzschia bicapitata* con NO_3^- ($r_s = 0.69$; $p = 0.03$), PO_4^{3-} ($r_s = 0.63$; $p = 0.05$) y SiO_4 ($r_s = 0.77$; $p = 0.01$). *Pseudo-nitzschia* sp 2 se relacionó de forma inversa y significativa con PCM ($r_s = -0.87$; $p = 0.02$). Entre los taxones que presentaron tenencias de reducción en su biovolumen, solo *Nitzschia* sp 1 se relacionó directa y significativamente con PO_4^{3-} ($r_s = 0.66$; $p = 0.04$) (Figura 10c; Tabla 3).

5.4. PACÍFICO PERUANO (PER)

Los patrones de abundancia fitoplanctónica en PER y su correlación con la temperatura, no permite aceptar la hipótesis inicial (Figura 11; Tabla 2). Esto se debe a la tendencia de reducción en la abundancia de los organismos pequeños, al incremento en los grandes y a la falta de significancia estadística tanto en las tendencias como en las correlaciones con la temperatura.

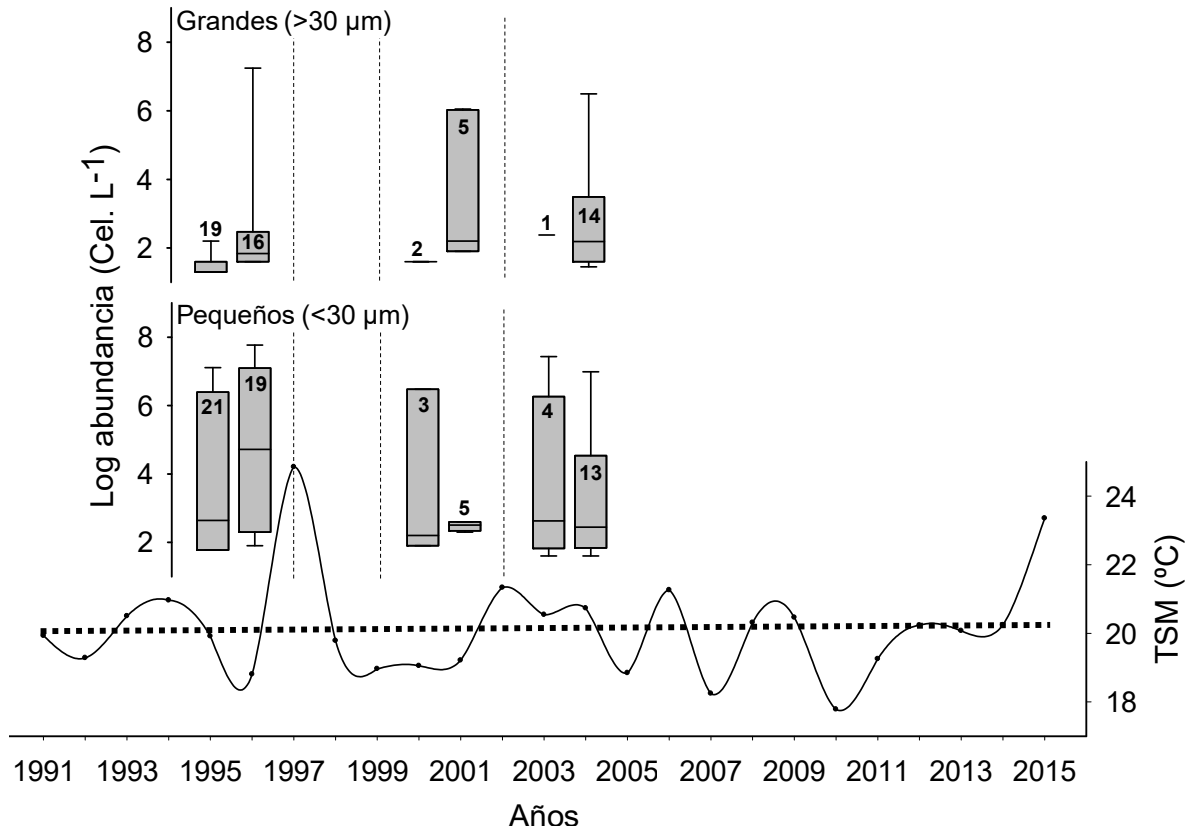


Figura 11. Relación entre la abundancia de las dos fracciones de tamaño y la tendencia de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observada entre el año 1993 y 2004 en el Pacífico peruano. En las figuras de barras se indica el número de datos (n) para la construcción de cada caja y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información.

El espaciamiento en la información y la limitada cantidad de observaciones por año podrían haber influenciado la significancia de las tendencias. (Figura 11). Adicionalmente, la variabilidad interanual de la TSM fue considerablemente más amplia que en COL (e. g., variabilidad mayor a 4 °C entre 1996 y 1998).

La tendencia de incremento en el biovolumen de la mayoría de taxones analizados contradice la hipótesis reducción en el tamaño (Figura 12; Tabla 2).

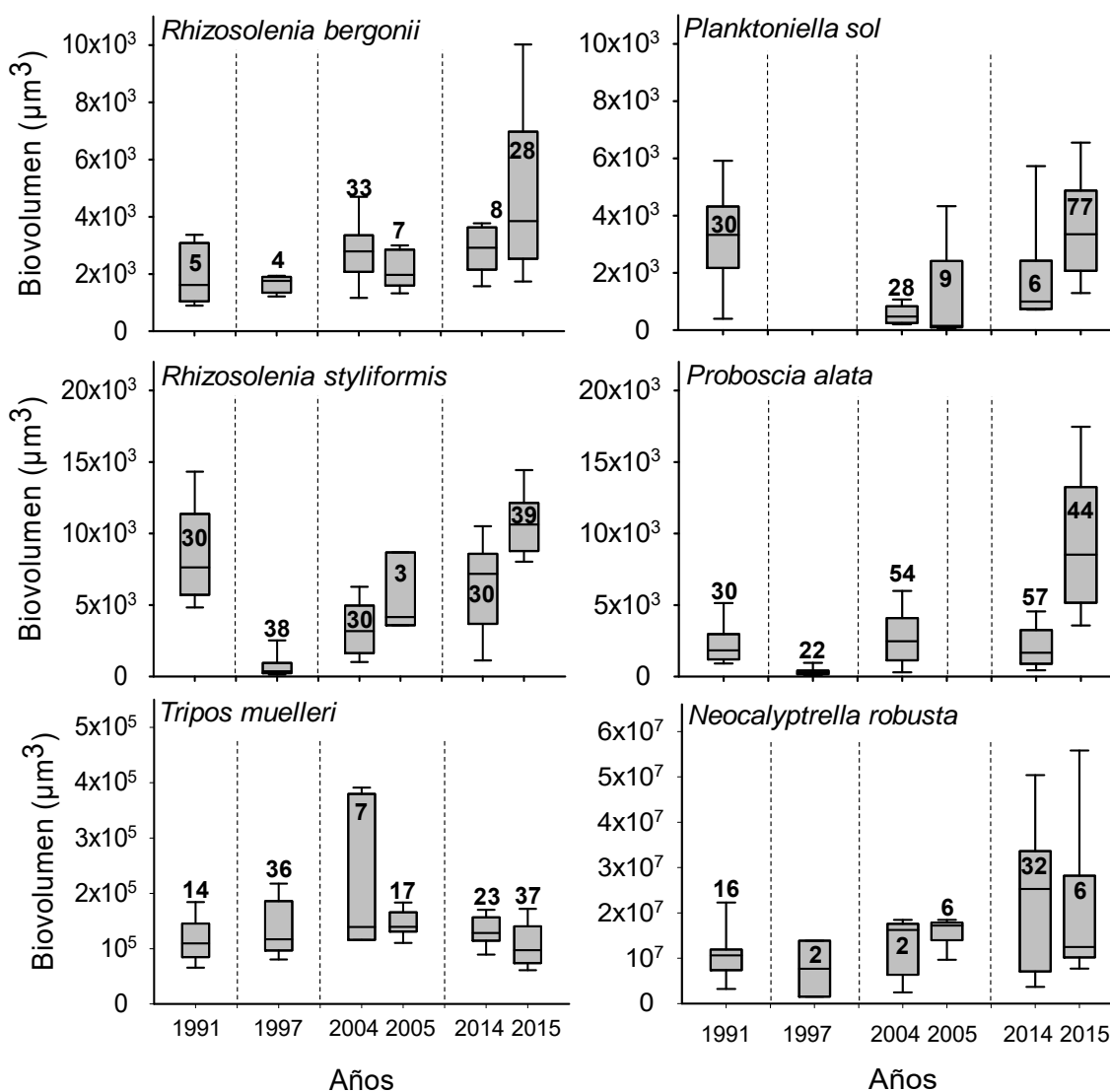


Figura 12. Biovolumen (micrómetros cúbicos) de diferentes especies fitoplanctónicas, observadas entre el año 1991 y 2015 en el Pacífico peruano. Al interior de cada caja se indica el número de datos (n) para su construcción y la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información.

La excepción representada en el dinoflagelado *Tripos muelleri* no fue estadísticamente significativa en su tendencia, ni en su relación positiva con la TSM. Sin embargo, la serie temporal del biovolumen estuvo compuesta por años de tres décadas diferentes que pudieron expresar una variabilidad a diferente escala temporal.

El aumento significativo en el número de taxones del fitoplancton grande en PER tampoco permite aceptar la hipótesis, ya que esto incrementaría el tamaño promedio de la comunidad (Figura 13). Además, este patrón se relacionó directa y significativamente con la tendencia negativa de la TSM (Figura 13; Tabla 2), lo que indica que una menor temperatura favorecería comunidades de mayor tamaño.

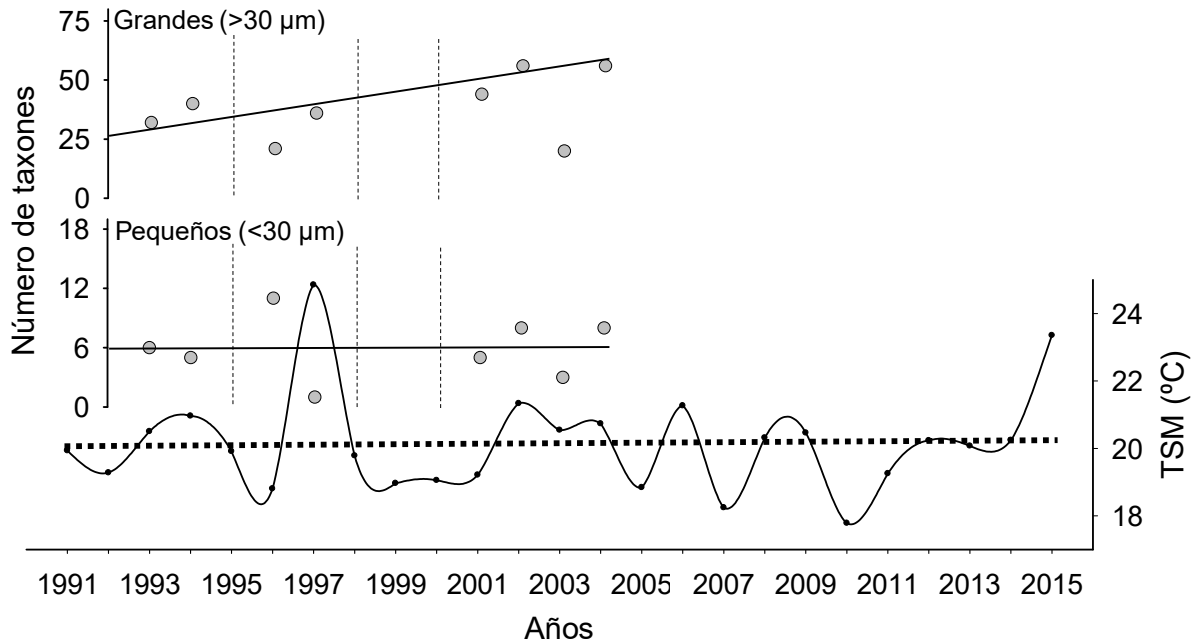


Figura 13. Relación entre el número de taxones de fitoplancton pequeño y grande con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observados entre el año 1989 y 2004 en el Pacífico peruano. En los tres gráficos se resalta la línea de tendencia y las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información.

En PER, todos los nutrientes mostraron una tendencia de incremento significativa (Tabla 4). Sin embargo, al contrastar estos patrones con la abundancia del fitoplancton grande y pequeño, no se observó ninguna correlación significativa (Figura 14a; Tabla 4). El incremento en número de taxones del fitoplancton grande se relacionó de manera directa y significativa con la concentración de PO_4^{-3} ($r_s= 0.52$, $p= 0.02$) y SiO_4 ($r_s= 0.57$, $p=0 0.01$). Al parecer los taxones grandes también fueron favorecidos por el incremento de estos nutrientes en el sector oceánico del Pacífico peruano (Figura 14b; Tabla 4).

Tabla 4. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO₃⁻), los fosfatos (PO₄⁻³), el ácido silícico (SiO₄) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observados en el Pacífico peruano. H_{0-S}: La tendencia del atributo estadísticamente significativa (p<0,05). H_{0-rs}: la relación entre el atributo y la variable es significativa (p<0.05). Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos.

		Est.	PCM	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁻³	SiO ₄	Fe	
Prueba de Mann-Kendall		S	64	102	90	86	100	
		p	0.12	0.01	0.03	0.03	0.01	
		Est.	PCM	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁻³	SiO ₄	Fe	
Abundancia	Talla	r _s	0.27	0.22	0.22	-0.36	0.08	
	Pequeños (<30 μm)	p	0.40	0.49	0.49	0.25	0.81	
		r _s	0.34	0.26	0.26	-0.12	0.18	
	Grandes (>30 μm)	p	0.27	0.42	0.42	0.72	0.57	
		r _s	0.67	0.21	-0.5	0.28	0.40	
	Prueba de correlación de Spearman	Taxón	p	0.08	0.63	0.17	0.50	0.34
r _s			0.58	0.38	0.08	0.36	0.74	
<i>Proboscia alata</i>		p	0.14	0.36	0.88	0.38	0.05	
		r _s	0.95	0.73	0.32	0.61	0.63	
<i>Planktoniella sol</i>		p	0.00	0.05	0.44	0.11	0.10	
		r _s	0.37	0.37	0.17	0.09	0.55	
<i>Rhizosolenia bergonii</i>		p	0.42	0.42	0.76	0.80	0.27	
		r _s	0.59	0.31	-0.26	0.38	0.67	
<i>Neocalyptrella robusta</i>		p	0.17	0.51	0.60	0.40	0.11	
		r _s	-0.53	-0.36	0.15	-0.29	-0.72	
<i>Rhizosolenia styliformis</i>		p	0.19	0.37	0.72	0.49	0.05	
		r _s	-0.13	-0.07	-0.13	-0.06	0.00	
Composición		Talla	p	0.58	0.76	0.58	0.81	0.98
			r _s	-0.13	0.39	0.52	0.57	-0.05
	Pequeños (<30 μm)	p	0.58	0.09	0.02	0.01	0.84	
		r _s	0.58	0.09	0.02	0.01	0.84	

En cuanto al biovolumen, se observó una relación directa y significativa de la diatomea *Rhizosolenia bergonii* con la PCM ($r_s = 0.95$, $p = 0.00$) y con los NO₃⁻ ($r_s = 0.73$, $p = 0.05$); *Planktoniella sol* se relacionó de igual manera con Fe ($r_s = 0.74$, $p = 0.05$). Por su parte, la tendencia de reducción en biovolumen de *Tripos muelleri* presentó una relación inversa y significativa con Fe ($r_s = -0.72$, $p = 0.05$), lo que sugiere un efecto diferencial de este nutriente con cada grupo fitoplanctónico; positivo con diatomeas y negativo con dinoflagelados (Figura 14c; Tabla 4).

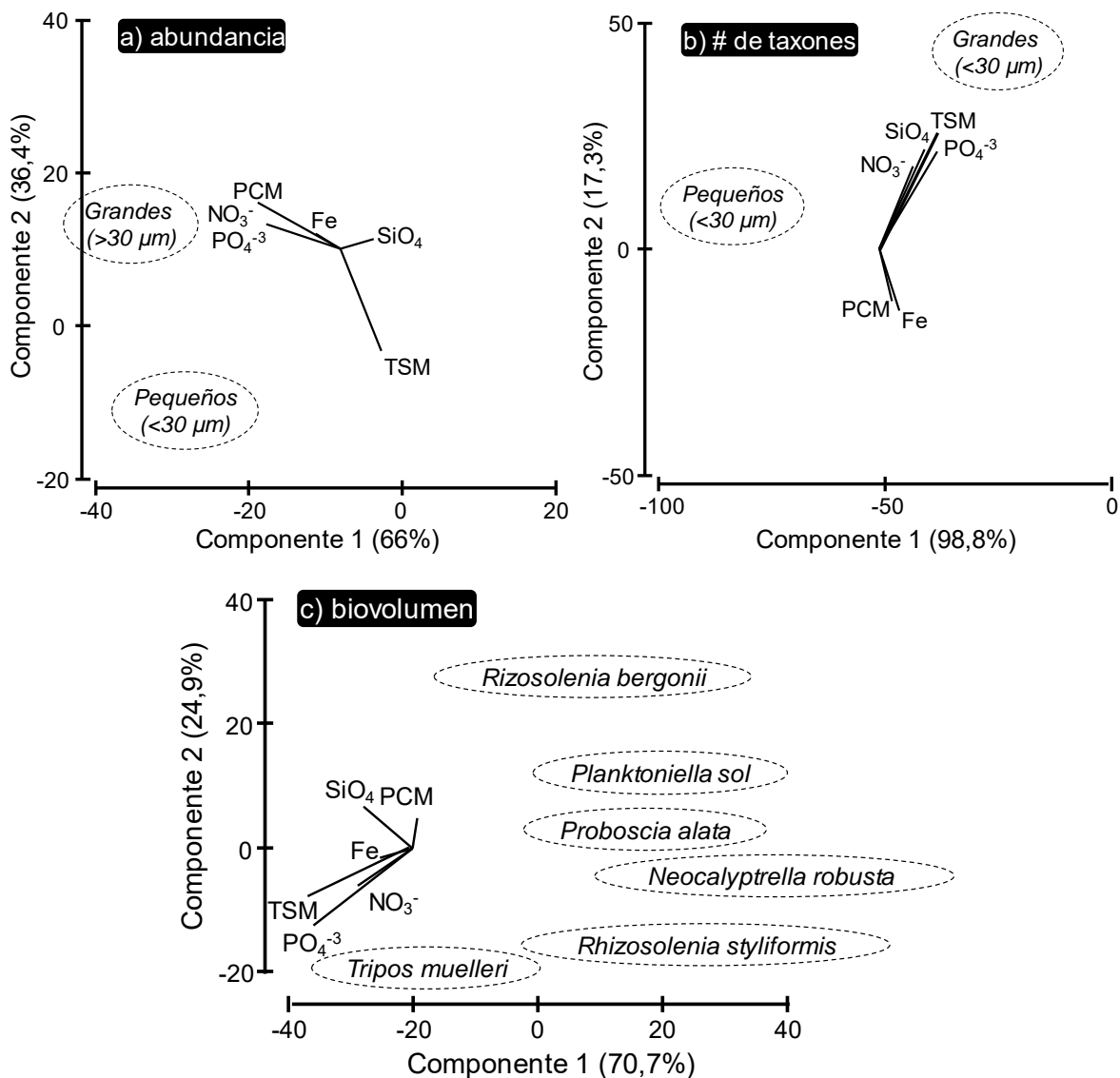


Figura 14. Análisis de coordenadas principales (ACoP) para la (a) abundancia, (b) número de taxones y (c) el biovolumen del fitoplancton observado entre 1993 y 2004 en el Pacífico peruano. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad de la capa de mezcla. NO₃⁻: nitratos. PO₄⁻³: fosfatos. SiO₄: ácido silícico. Fe: hierro.

5.5. OESTE DE LA PENÍNSULA ANTÁRTICA (ANT)

La tendencia de reducción significativa en la proporción de dinoflagelados junto con la tendencia de incremento en los más pequeños (H-P-C), representan evidencias para aceptar la hipótesis de reducción en el tamaño del fitoplancton (Figura 15; Tabla 2). Sin embargo, la correlación de los grandes con la TSM contradice la hipótesis orientada hacia una relación inversa. Estos resultados evidencian algunas coincidencias entre las hipótesis planteadas y lo observado, orientadas hacia la

reducción en el tamaño promedio de la comunidad, pero sin asociación directa con la TSM. El análisis de las variables ambientales presentó una pendiente positiva de la PCM y el SiO_4 , mientras que las concentraciones de NO_3^- , PO_4^{3-} y Fe tienden a disminuir. Sin embargo, ninguna de estas tendencias resultó estadísticamente significativa (Tabla 5).

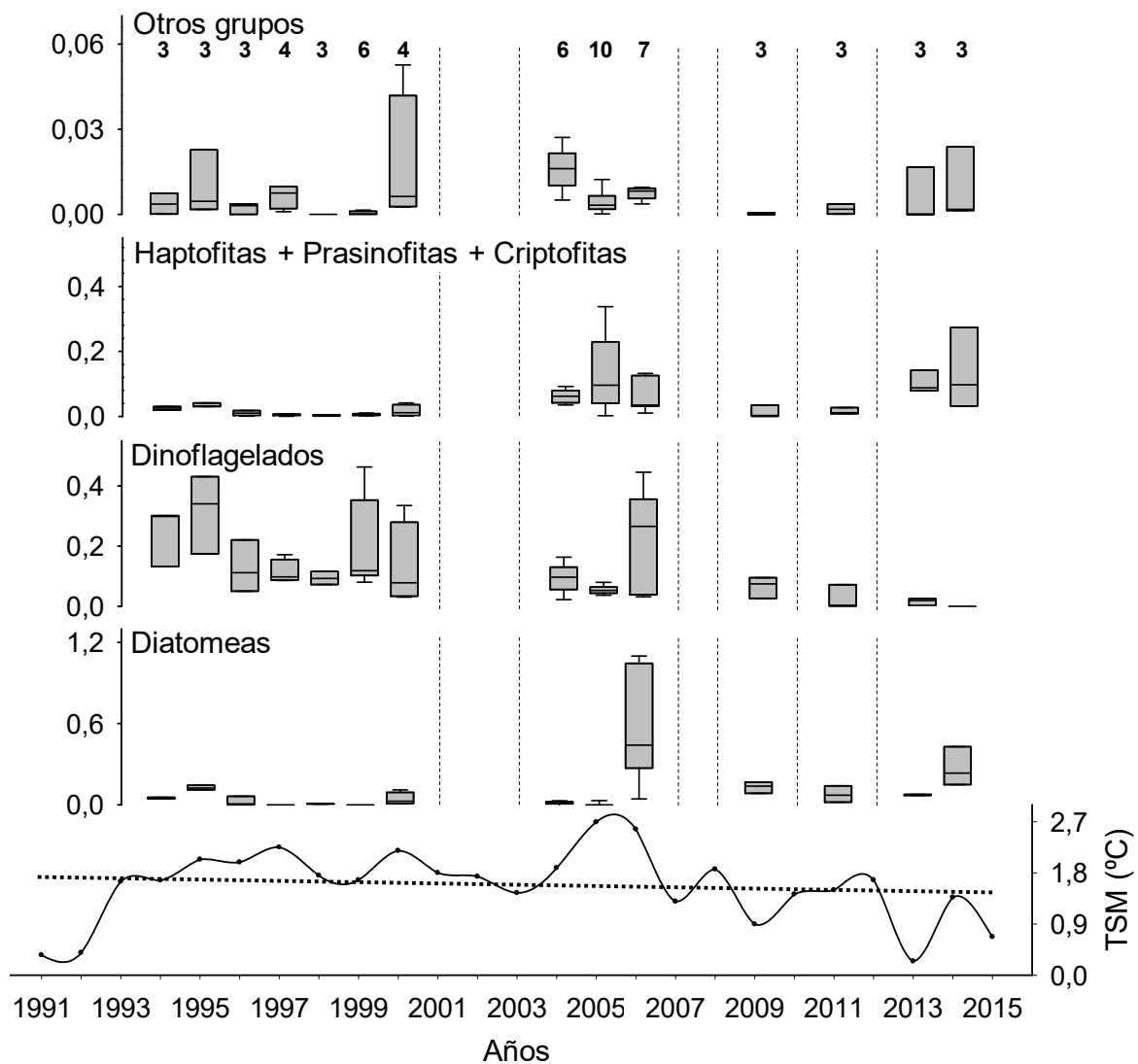


Figura 15. Relación entre la concentración de pigmentos (microgramos por litro) característicos de distintos grupos fitoplanctónicos, con la tendencia de temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados), observados entre el año 1994 y 2014 al Oeste de la Península Antártica. En el gráfico superior se indica el número de datos (n) para la construcción de cada caja (el mismo para todos los grupos) y se señala la línea de la mediana, así como el 1er y 3er cuartil de los datos (bigotes). Las líneas verticales punteadas señalan espacios de años en los que no se obtuvo información.

En el análisis multivariado, se destacó la relación inversa y significativa de las diatomeas con NO_3^- ($r_s = -0.52$, $p = 0.00$), así como la relación directa del grupo H-P-C con PO_4^{3-} ($r_s = 0.29$, $p = 0.02$) y SiO_4 ($r_s = 0.47$, $p = 0.00$) (Figura 16; Tabla 5). La categoría “Otros” presentó una relación positiva y significativa con el SiO_4 ($r_s = 0.37$, $p = 0.00$), mientras que los dinoflagelados no tuvieron una relación estadísticamente significativa con ninguna las variables ambientales.

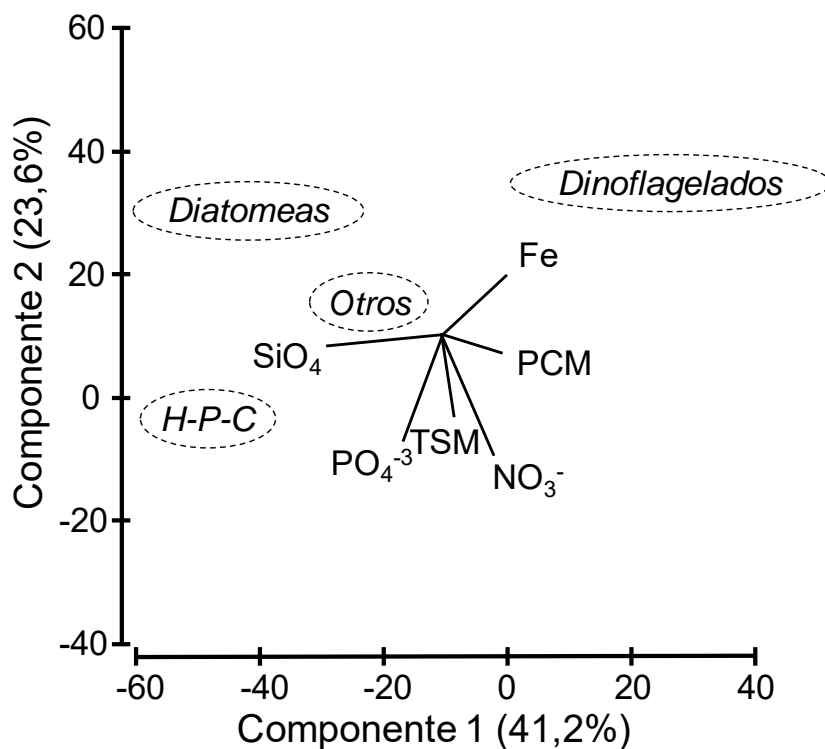


Figura 16. Análisis de coordenadas principales (ACoP) basado en la concentración de pigmentos característicos de distintos grupos fitoplanctónicos, observadas entre 1994 y 2014 al oeste de la Península Antártica. TSM: temperatura superficial del mar. PCM: profundidad de la capa de mezcla. PO_4^{3-} : fosfatos. NO_3^- : nitratos. Fe: hierro. SiO_4 : ácido silícico. H-P-C: grupo Haptofitas - Prasinofitas - Criptofitas.

Tabla 5. Resultados estadísticos (Est.) de la prueba de tendencias de Mann-Kendall (M-K; S) para la profundidad de la capa de mezcla (PCM), los nitratos (NO_3^-), los fosfatos (PO_4^{3-}), el ácido silícico (SiO_4) y el hierro (Fe) y su correlación (Spearman; r_s) con los atributos del fitoplancton observado en al oeste de la Península Antártica. H_{0-S} : La tendencia del atributo estadísticamente significativa ($p < 0,05$). H_{0-rs} : la relación entre el atributo y la variable es significativa ($p < 0,05$). H-P-C: Haptofitas-Prasinofitas-Crisofitas. Se resaltan en negro los casos que resultaron estadísticamente significativos.

		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe
Prueba de Mann-Kendall		S	20	-36	-8	76	-67
		p	0.64	0.39	0.86	0.06	0.09
		Est.	PCM	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_4	Fe
Prueba de correlación de Spearman		r_s	-0.22	-0.52	-0.22	0.19	-0.10
Abundancia	Diatomeas	p	0.09	0.00	0.08	0.14	0.45
	Dinoflagelados	r_s	0.01	-0.19	-0.22	-0.08	0.24
	H-P-C	p	0.92	0.14	0.08	0.56	0.06
		r_s	-0.10	0.03	0.29	0.47	-0.17
	Otros	p	0.47	0.84	0.02	0.00	0.20
		r_s	-0.09	-0.08	0.16	0.37	-0.2
		p	0.48	0.52	0.21	0.00	0.24

6. DISCUSION

La tendencia de incremento en la temperatura del planeta desde la mitad del siglo XIX ha sido descrita por varios autores, bajo distintos métodos de aproximación y en diferentes iniciativas tanto científicas como gubernamentales (Levitus *et al.*, 2000; Akasofu, 2013; IPCC, 2014; Wolff *et al.*, 2014). El calentamiento ha podido contrastarse con periodos similares en la historia del planeta, a través de reconstrucciones climáticas de amplio espectro temporal utilizando registros sedimentarios (Petit *et al.*, 1999). No obstante, la premisa de calentamiento depende de la construcción de la serie temporal, como fue evidente en los resultados de esta investigación. Por una parte, la consolidación de extensas series de tiempo resulta compleja debido a la gran variabilidad metodológica desde los inicios de la era instrumental hasta la actualidad (Hays *et al.*, 2005; Tunin-Ley *et al.*, 2009). En procura de solventar esto y obtener los resultados más robustos posibles para este estudio, se utilizaron datos modelados, validados y verificados bajo elevados estándares de calidad (CMEMS, 2019), que permiten realizar inferencias con un alto grado de certidumbre. Con la base de datos disponible, se estableció que entre 1950 y 2016 existe una tendencia de calentamiento en el sector oceánico del Pacífico colombiano (COL), peruano (PER) e incluso al oeste de la Península Antártica (ANT). Sin embargo, la ausencia de significancia estadística fue consistente en los tres puntos. Esto puede deberse a la amplitud de la ventana temporal, ya que esta puede determinar la pendiente de una tendencia lineal, limitando su consistencia a través de los años, afectando la significancia (Sefidmazgi *et al.*, 2014; Mudelsee, 2019).

Por otro lado, es importante considerar que no todas las temporadas del año son afectadas en la misma magnitud por la condición climática de larga escala como el calentamiento global (Levitus *et al.*, 2000; Polovina *et al.*, 2008). Es posible que los meses incluidos en las series temporales analizadas presentaran una menor sensibilidad a los incrementos de TSM, afectando igualmente la significancia de la tendencia. Esto resulta particularmente relevante en ANT debido a que esta región experimenta un calentamiento de menor proporción durante el verano austral (diciembre y enero) con respecto a las demás temporadas del año (King *et al.*, 2003;

Santer *et al.*, 2018), contrario a lo que ocurre en los sectores tropicales en donde las diferencias estacionales del calentamiento son mínimas (Randel *et al.*, 2017; Santer *et al.*, 2018).

Ahora bien, analizando la tendencia de la TSM sobre la máxima cobertura temporal alcanzada con las series biológicas (PER: 1991-2015), se conservó la pendiente de calentamiento en COL y PER, pero en ANT paso a ser negativa. No obstante, al considerar específicamente los años en donde pudo obtenerse información del fitoplancton, se conservó la tendencia negativa en ANT (1994-2014) mientras que la serie de tiempo más corta observada en COL (2004–2011), presentó una pendiente negativa. Esto limita la interpretación de los resultados obtenidos, pero al mismo tiempo demuestra cómo la amplitud de las series temporales influye en la dirección y en la significancia de la tendencia. Además, resalta que el efecto de la variación interanual y decadal reportada para el periodo estudiado (Polovina *et al.*, 2008) puede ser superior al observado en ventanas temporales más largas.

La variabilidad climática de escala interanual en el Pacífico Sudeste, se relaciona principalmente con los eventos conocidos como El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés), que se originan en el Pacífico Tropical Ecuatorial debido a la interacción océano-atmósfera (Figura 17). La variación en intensidad de los vientos alisios afecta los gradientes de TSM entre los bordes del Pacífico tropical (McPhaden *et al.*, 2006). Los eventos El Niño clásicos o canónicos se generan por oscilaciones entre fases anómalamente cálidas (El Niño) y frías (La Niña) en el borde oriental y son conocidos por intervenir en la variabilidad climática del planeta y consecuentemente en los procesos biológicos marinos como la producción primaria (Gierach *et al.*, 2012). En la escala decadal, la variabilidad climática está determinada, entre otros, por la Oscilación interdecadal del Pacífico (IPO, por sus siglas en inglés), un modo de variación comúnmente referido para toda la cuenca pacífica (Dong & Dai, 2015). Los mecanismos responsables de esta escala de variación en el Pacífico no son claros, pero investigaciones recientes indican que la oscilación entre las fases del IPO se relacionan con un cambio en los centros de presión atmosférica que promueven variaciones en el patrón general de vientos, pasando de predominar una circulación

en sentido longitudinal (fase cálida) a una circulación en sentido latitudinal (fase fría). El paso a la fase fría implica la intensificación de los vientos alisios debido al acercamiento de las celdas de Walker y Hadley (Liu, 2012; Oviatt *et al.*, 2015; Liu & Xie, 2018). Varios reportes describen que en el periodo actual, la tendencia de calentamiento global se ha interrumpido, atenuado o incluso invertido siguiendo un patrón interdecadal (Akasofu, 2013). Esto ha sido descrito como un “hiatus” o lapso de atenuación global de la temperatura superficial del mar entre 1998 y 2012 (Akasofu, 2013; Oviatt *et al.*, 2015), producido por un cambio de fase positiva a negativa en el patrón de variación natural representado por el IPO en el Pacífico y de negativa a positiva en la Oscilación del Atlántico Norte (Liu & Xie, 2018). Los dos modos de variación contribuyen al “hiatus” a través de una teleconexión que involucra toda la banda latitudinal tropical (Liu & Xie, 2018), influenciando la temperatura superficial del mar (O’Brien *et al.*, 2017).

El comportamiento decadal del ENSO es modulado por la condición decadal del IPO (Power *et al.*, 1999; Dong & Dai, 2015; Liu & Xie, 2018). En la ventana temporal analizada (Figura 17), esto se refleja en la mayor frecuencia de eventos El Niño previo a 1998 y posterior a 2012 (fases cálidas del IPO) junto con una mayor frecuencia de eventos La Niña entre 1998 y 2012 (fase fría del IPO). La relación ENSO-IPO suele ser más acentuada durante las etapas frías del IPO, aun cuando la variación interanual indica la presencia de eventos El Niño dentro de la fase decadal fría. Esto se debe a que los eventos El Niño de estos años (e. g., 2009-2010) presentan un efecto menor sobre el borde oriental del Pacífico ya que las anomalías de temperatura se han localizado hacia el Pacífico Ecuatorial central; estos son los llamados eventos El Niño del Pacífico Central o “Modoki” (Capotondi *et al.*, 2015; Racault *et al.*, 2017).

Las oscilaciones a escala interanual (El Niño en sus dos modos de variación, canónico y “Modoki”) e interdecadal, forman parte de la variabilidad climática ocurrida a finales del siglo XX y principios del XXI. En la presente investigación estas variaciones pudieron enmascarar tanto la tendencia del calentamiento a mayor escala como las respuestas que pudiera presentar el fitoplancton en una serie temporal biológica extensa. No obstante, las observaciones sobre las fracciones de tamaño de los

productores primarios, arrojaron algunas evidencias que podrían considerarse rasgos de los posibles cambios que sufriría una comunidad natural oceánica debido al incremento en la temperatura.

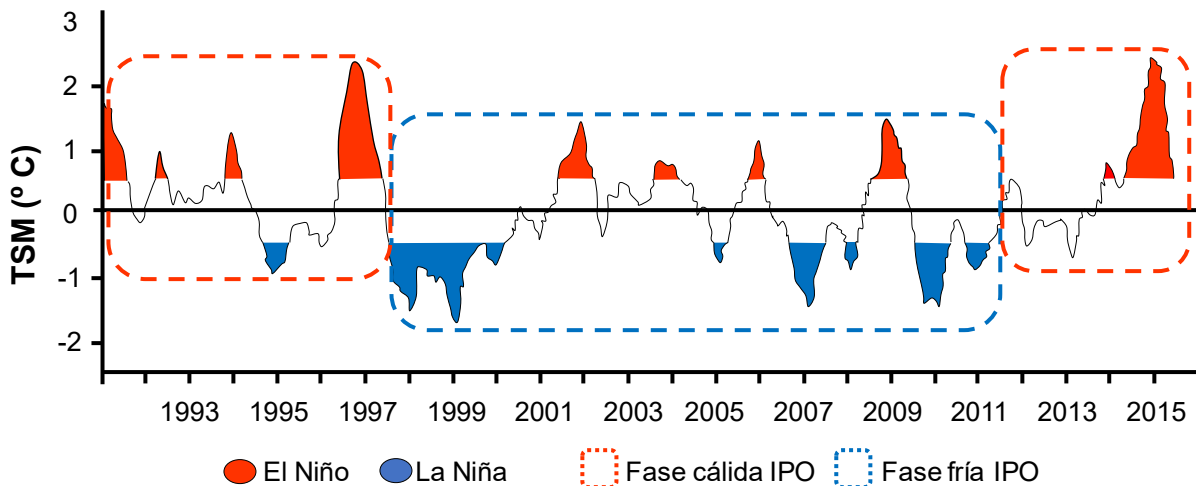


Figura 17. Anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM; grados centígrados) entre 1993 y 2015, basadas en el promedio mensual desde 1980 - 2010 en la región El Niño 3.4. Se destacan con sombras rojas los eventos El Niño (+ 0.5 °C) y azules los eventos La Niña (-0.5 °C). Los rectángulos discontinuos rojos (azules) delimitan la fase cálida (fría) del IPO (Liu & Xie 2018). Tomado y modificado de McPhaden, 2018.

En el análisis realizado, los atributos observados en el fitoplancton fueron contrastados con un planteamiento hipotético similar al generado por Adams *et al.* (2013), en donde se esperaría un incremento en la abundancia o en el número de taxones del fitoplancton pequeño y una reducción en los mismos atributos para los organismos grandes, o bien una disminución en el biovolumen de todos los organismos, independientemente de su tamaño inicial. Además, la TSM se relacionaría directamente con los atributos que se incrementan y de manera inversa con los que se reducen. En general, los tres puntos de observación presentaron evidencias a favor de las hipótesis, pero la concordancia entre los resultados y lo esperado no fue total.

En COL, se observaron tendencias de incremento en la abundancia y el número de taxones de fitoplancton pequeño, pero también en los más grandes. Además, algunos organismos presentaron tendencias de reducción en el biovolumen, pero otros incrementaron este atributo. Estas evidencias indican que las variaciones ambientales

estarían favoreciendo a toda la comunidad, indistintamente de la fracción de tamaño. Sin embargo, algunas de estas tendencias biológicas se relacionaron de manera inversa con la TSM y pocas lo hicieron de manera significativa. Esto puede asociarse con la atenuación en la tendencia general de calentamiento en escala interdecadal mencionada anteriormente y a la fuerte variabilidad interanual observada en la serie temporal corta en el Pacífico Colombiano (Hoyos *et al.*, 2013; Rodríguez-Rubio, 2013), la cual tendría mayor influencia sobre la comunidad fitoplanctónica que la impuesta por una tendencia de calentamiento a mayor escala en COL (Rodríguez-Rubio, 2013). A pesar de esto, la tendencia de reducción en la TSM durante el periodo 2004 – 2011 se relacionó inversa y significativamente con el incremento en abundancia y número de taxones del fitoplancton grande. Esto sugiere entonces que una tendencia positiva de la TSM como la observada en una serie temporal más amplia (e. g., 1950 – 2016), podría representar un efecto contrario en los organismos grandes, reduciendo el tamaño promedio de la comunidad. Sin embargo, se requieren series biológicas más extensas para confirmar esta aseveración.

El análisis de las demás variables ambientales en COL indica que las tendencias del fitoplancton podrían asociarse principalmente a otro tipo de influencia. En los mismos años en que la TSM disminuye, la capa de mezcla (PCM) tiende a profundizarse y los nutrientes a incrementarse. Estas condiciones sugieren que se estaría facilitando un mayor intercambio entre aguas superficiales y subsuperficiales, facilitando una mayor disponibilidad de nutrientes y una reducción en la temperatura en los primeros metros de la columna de agua (Behrenfeld *et al.*, 2006; Polovina *et al.*, 2008). La intensidad de los vientos alisios suele incrementarse notablemente durante eventos La Niña (McPhaden *et al.*, 2006; McPhaden, 2015), condición que llega a acentuarse debido a la ya descrita fase decadal fría del IPO (Power *et al.*, 1999; Dong & Dai, 2015), lo que genera una intensificación de los eventos de surgencia en el borde este del Océano Pacífico (Oviatt *et al.*, 2015). Este podría ser el motor de la mezcla vertical que se estaría produciendo en la columna de agua en COL, destacando una vez más la influencia de la variabilidad interanual y decadal de fondo en los patrones biológicos (Hoyos *et al.*, 2013; Rodríguez-Rubio, 2013) y enmascarando las tendencias ambientales de largo plazo. El incremento en abundancia de diatomeas y

dinoflagelados de mayor tamaño, asociado con las condiciones ambientales generadas durante eventos La Niña, han sido reportadas en COL (Rojas & Ortiz, 2007) de manera similar a las observaciones de la presente investigación.

A excepción del hierro, la tendencia de incremento en los nutrientes en COL tuvo una relación positiva y significativa con el incremento en abundancia y número de taxones del fitoplancton grande, lo que destaca la mayor disponibilidad de recursos para sostener una comunidad con un tamaño promedio más elevado. Es importante destacar que la tendencia significativa de incremento en los fosfatos podría relacionarse con el elevado volumen de descargas fluviales que pueden extenderse considerablemente a la zona oceánica durante el segundo semestre del año en el Pacífico colombiano (Devis *et al.*, 2002). Teniendo en cuenta que la principal fuente externa de fosfatos al ambiente oceánico es de origen terrestre (Delaney, 1998; Tyrrell, 1999), su disponibilidad en el sector oceánico podría estar facilitada por la extensión costa afuera de los aportes continentales. Además, esto podría ser favorecido por una tendencia de incremento en la pluviosidad observada entre 1950 y 2010 sobre el Pacífico tropical, asociada igualmente al calentamiento global (Skiris *et al.*, 2014). La tendencia de incremento de los fosfatos en el sector oceánico de COL, podría propiciar el mantenimiento de la comunidad fitoplanctónica en largos periodos de tiempo (Tyrrell, 1999), debido a que la adición de este nutriente facilita la adquisición de los demás (la llamada co-limitación bioquímica; Arrigo, 2005). Bajo un potencial incremento en la estratificación oceánica originada por el calentamiento global, estos aportes de nutrientes continentales e incluso los atmosféricos podrían jugar un papel fundamental en el desarrollo óptimo de las comunidades fitoplanctónicas. Es importante notar que la adición de nutrientes podría haberse presentado con una frecuencia intermedia (por pulsaciones) durante la corta ventana temporal analizada. No obstante, al mantenerse o acentuarse el calentamiento y sus consecuencias sobre la disponibilidad de nutrientes (e. g., reducción en la contribución desde el fondo, incremento de la pluviosidad y de aportes continentales), la frecuencia de los aportes pasaría a ser muy rápida o muy lenta, lo que incrementaría la proporción de especies pequeñas (Litchman *et al.*, 2009), reduciendo así el tamaño promedio de la comunidad. Sin

embargo, se requieren estudios con series de tiempo más largas que permitan apreciar con claridad estas posibles respuestas del fitoplancton.

La tendencia positiva del Fe se relacionó de manera inversa con el incremento en abundancia y número de taxones del fitoplancton pequeño y grande. Este es un resultado contradictorio teniendo en cuenta el demostrado efecto positivo de la adición de este micronutriente en el crecimiento del fitoplancton (Martin *et al.*, 1990; Geider & La Roche, 1994; Sunda & Huntsman, 1997), por lo que se esperaría que una mayor disponibilidad de Fe tuviera una relación positiva con estos atributos. La explicación puede estar asociada al ciclo bioquímico del Fe y a las fuentes de este micronutriente en el sitio de observación. El hierro total disuelto (Fed) es la forma más utilizada por el fitoplancton (Geider & La Roche, 1994; Tagliabue *et al.*, 2016). El FeD puede derivar en el medio oceánico a partir del transporte eólico de polvo atmosférico, la resuspensión de sedimentos en los márgenes continentales, emisiones hidrotermales del fondo oceánico, aportes por descargas continentales, icebergs y glaciares (Tagliabue *et al.*, 2016). Al ingresar al medio marino, la mayoría de FeD forma grandes complejos al adherirse a moléculas orgánicas o formas coloidales y el resto se precipita fácilmente o es removido en otras partículas (Parekh *et al.*, 2005; Shi *et al.*, 2010; Tagliabue *et al.*, 2016). De esta manera se reduce el Fe disponible para ser aprovechado directamente por el fitoplancton y se requiere de procesos fotoreactivos para que los complejos más grandes que no se han perdido se solubilicen (Geider & La Roche, 1994; Tagliabue *et al.*, 2016). Este ciclo complejo solo se produce con el Fe, por lo que al balancearlo frente a otros nutrientes (e. g., fosfatos; Parekh *et al.*, 2005) hace del Fe un elemento altamente limitante. Ya se ha descrito la presunta influencia de aportes continentales en el sitio de observación de COL relacionada con el incremento significativo de fosfatos. Esta también podría ser una fuente importante del Fe, pero las pérdidas de este micronutriente y el desbalance con el P descritas anteriormente se relacionarían de manera diferente con el fitoplancton (relación directa con P e inversa con Fe). Otra posible fuente de Fe en el sitio de observación, proviene del afloramiento de la Corriente Ecuatorial Subsuperficial (CESs) que contiene elevadas cantidades de Fe adquiridas en el borde occidental del Pacífico tropical (Mackey *et al.*, 2002; Qin *et al.*, 2016). Durante su transporte a través del Océano

Pacífico se producen pérdidas importantes (por precipitación o remoción) que limitan su efecto en la producción primaria del borde oriental. Sin embargo, se ha observado que durante fuertes eventos El Niño (e. g., 1997/1998), la concentración de Fe transportada por la CESs se incrementa considerablemente, limitando las pérdidas y generando un efecto de fertilización importante en el Pacífico Tropical Oriental en los años siguientes (durante eventos La Niña) (Qin *et al.*, 2016). Ahora bien, la cobertura de la serie temporal biológica en COL incluyó predominantemente fases frías de la variabilidad interanual e interdecadal, con una baja frecuencia de eventos El Niño y con una intensidad leve (o reducida teniendo en cuenta el desarrollo de El Niño “Modoki”) que en teoría no participaron de manera importante en la disponibilidad de Fe en el sitio de observación.

Otro aspecto importante a destacar, proviene de las excepciones a la regla general de reducción en el tamaño asociada al incremento de temperatura, observadas principalmente en diatomeas (Atkinson, 1994; Montagnes & Franklin, 2001; Angilletta & Dunham, 2003; Adams *et al.*, 2013; Sommer *et al.*, 2017). Teniendo en cuenta que la comunidad fitoplanctónica en COL está compuesta predominantemente por este grupo de organismos (Ramírez *et al.*, 2006; Rojas & Ortiz, 2007; Arteaga & Perdomo, 2016), la reducción de tamaño promedio a nivel intraespecífico no se produciría (incluso bajo la tendencia general de calentamiento). Este tipo de explicaciones requieren de investigaciones experimentales monoespecíficas con organismos obtenidos en el área, lo cual resulta difícil de realizar como ha sido evidente en la mayoría de publicaciones acerca de la relación tamaño-temperatura (Sommer *et al.*, 2017).

En general, los resultados obtenidos en COL no permiten establecer una relación directa entre el tamaño fitoplanctónico y la temperatura, pero sí una asociación con la disponibilidad de nutrientes. Esto ha sido destacado en algunas investigaciones en donde se sobrepone el efecto limitante de la concentración de elementos nutritivos a la influencia de los incrementos de temperatura (Marañón *et al.*, 2012, 2015). Sin embargo, no se descarta el efecto indirecto del calentamiento, debido a que este podría regular los aportes de nutrientes que finalmente influenciarían al fitoplancton

(Sommer *et al.*, 2017). Un ejemplo de ello es la posible asociación entre la disponibilidad de fosfatos desde descargas continentales y el incremento en la pluviosidad asociada al calentamiento global, como se describió anteriormente.

Los resultados observados en PER indican que la tendencia negativa en la abundancia y la ausencia de tendencia en el número de taxones del fitoplancton pequeño, así como la correlación de estos atributos con la TSM, contradicen las hipótesis planteadas inicialmente. No obstante, los atributos del fitoplancton grande permitieron establecer algunas diferencias asociadas a los patrones de variabilidad interanual e interdecadal del Pacífico sudeste. En un análisis detallado de estos resultados se observaron valores de abundancia y número de taxones más bajos previo al año 1998 (fases cálidas del IPO y mayor frecuencia de eventos El Niño) y un incremento en los dos atributos posterior al 2000 (fase fría del IPO y mayor frecuencia de La Niña) (Figura 17). Adicionalmente, el patrón de la mayoría de especies en las que se analizó el biovolumen indican valores más bajos los años incluidos en las décadas cálidas (previo a 1998 y posterior al 2014) y más elevados durante los años de la década fría (2004 y 2005). Esta influencia de las variaciones interanuales e interdecadales no permitieron establecer una asociación directa del fitoplancton con la tendencia de calentamiento global a gran escala. Sin embargo, los resultados constituyen evidencias en favor de la hipótesis de reducción en el tamaño promedio de la comunidad frente a incrementos de temperatura.

Todas las variables ambientales en PER presentaron una tendencia de incremento, siendo estadísticamente significativa en los nutrientes. Esto sugiere que la mezcla de la columna de agua facilitaría el ingreso de nutrientes en el estrato superficial, como lo indica la ampliación de la PCM. Esto pudo favorecer el número de taxones del fitoplancton grande, acentuado por la relación significativa con el incremento de los fosfatos y el ácido silícico. Además, los anteriores resultados sugieren que el área podría estar influenciada por extensiones de la surgencia costera, como ha sido descrito previamente para el norte del mar peruano (Huyer *et al.*, 1987; IMARPE, 2014). La serie temporal biológica en PER incluye datos que corresponden con la fase fría de los modos de variación climática predominantes (IPO y ENSO). Durante las

fases frías del IPO se intensifica la circulación en los grandes giros subtropicales del Océano Pacífico, lo que a su vez incrementa la magnitud de las surgencias en los sistemas de borde oriental como el de PER (Oviatt *et al.*, 2015). Esto podría generar la tendencia positiva en la concentración de nutrientes en superficie, extendiendo este efecto hasta los sectores oceánicos (IMARPE, 2014). En concordancia con estos resultados, se ha establecido una tendencia positiva en los eventos de surgencia de los últimos 50 años e incluso un incremento de descargas continentales promovidas por la creciente pluviosidad regional, observadas en el análisis del registro sedimentario en PER (Gutiérrez *et al.*, 2006). Como se describió en COL, con la tendencia positiva significativa de los fosfatos, podría relacionarse con los aportes continentales y consecuentemente, con el incremento en abundancia y número de taxones del fitoplancton grande observada en los resultados.

Desde una perspectiva general, la incidencia de las fases frías en escalas interanuales e interdecadales observadas durante el periodo 1991 - 2015 (serie biológica en PER) en los atributos interespecíficos del fitoplancton, favorecerían el desarrollo de los organismos grandes. Resulta factible que una potencial prevalencia de la tendencia de calentamiento a gran escala, invertiría el patrón biológico y se incrementaría la proporción de organismos de menor tamaño.

Un aspecto destacable en los resultados de PER, surge de la tendencia de incremento en biovolumen de *Rhizosolenia bergonii* y *Planktoniella sol*, dos diatomeas típicamente oceánicas, afines a aguas cálidas, que llegan a habitar las costas sudamericanas durante eventos El Niño (Avaria *et al.*, 1987). Esto coincide con el elevado biovolumen observado específicamente durante los años 1991 y 2015 (Figura 12) incluidos en la fase cálida, tanto en escala interanual como interdecadal (Figura 17). Durante estos periodos cálidos suelen acentuarse condiciones oligotróficas en la columna de agua, por lo que el biovolumen alcanzado por de *R. bergonii* y *P. sol* puede relacionarse con diferentes estrategias que les permiten crecer óptimamente en este tipo de ambientes (Gómez *et al.*, 2007). Una posible estrategia consiste en incrementar su volumen celular construyendo valvas delgadas (*R. bergonii*) o alas hialinas (*P. sol*), lo que les permite evadir el pastoreo de los herbívoros que habitan comúnmente estas zonas

(principalmente microzooplancton) (Gómez *et al.*, 2007). Estas estructuras tienen bajo (*R. bergonii*) o nulo (*P. sol*) contenido de silicio, lo cual resulta eficiente considerando que estos ambientes usualmente tienen una elevada relación $\text{NO}_3^-:\text{SiO}_4$ (Leynaert *et al.*, 2001; Gómez *et al.*, 2007). Adicionalmente, el acentuamiento de condiciones oligotróficas genera limitaciones de nutrientes en la superficie oceánica, recibiendo pulsos de aportes desde aguas subsuperficiales (Gómez *et al.*, 2007). Estas condiciones favorecen el fitoplancton con tamaño elevado como *R. bergonii* ya que tienen grandes vacuolas que les permiten almacenar nutrientes para sostener su metabolismo aún en condiciones de limitación (Villareal & Carpenter, 1989). Otras posibles estrategias para el mantenimiento de este tipo de organismos en ambientes con limitaciones de nutrientes son la sustitución de proteínas que utilizan el Fe en la cadena de transferencia de electrones durante la fotosíntesis (McKay *et al.*, 2000) o un cambio en la flotabilidad que les permite descender hasta la profundidad de la nutriclina para abastecerse de NO_3^- , transportarlo hasta superficie y utilizarlo para la producción primaria (Villareal *et al.*, 1993). Aunado a lo anterior, se observó el incremento en biovolumen de otras diatomeas del mismo tipo durante la presente investigación (i.e., *Rhizosolenia styliformis*, *Neocalliptrella robusta* y *Proboscia alata*), indicando que las poblaciones de fitoplancton de bajas latitudes presentan estrategias adaptativas que le permitirían responder a condiciones de oligotrofia, acentuadas por el calentamiento global. En este caso, las respuestas intraespecíficas de esta comunidad estarían orientadas hacia un incremento de tamaño bajo condiciones de calentamiento, contrario a las hipótesis inicialmente planteadas.

La tendencia de calentamiento observada entre 1950 y 2016 en ANT ha sido ampliamente descrita en la literatura (Ducklow *et al.*, 2007; Montes-hugo, 2009; Abram *et al.*, 2014; entre otros). Sin embargo, todos coinciden en que el verano austral no presenta el mismo ritmo de calentamiento que las demás temporadas del año. Adicionalmente, existe una fuerte asociación entre la variabilidad del ENSO y los modos de variabilidad Antártica dipolar (ADP; Liu *et al.*, 2002; Yuan, 2004) y el Anular del Sur (MAS; Fogt & Bromwich, 2006) que implican una coincidencia entre las fases cálidas o frías de latitudes bajas y altas. Esto podría relacionarse con la tendencia negativa de la TSM observada durante el periodo 1994 – 2014 en ANT, en tanto que

las fases frías del ENSO, acentuadas por la condición decadal del IPO, serían igualmente predominantes. Es necesario destacar que durante los eventos La Niña se han observado temporadas invernales más cortas y que esta condición tiene un impacto mayor que la condición inversa producida durante eventos El Niño (Ducklow *et al.*, 2007). Es decir, la desaparición temprana del hielo se estaría presentando con mayor frecuencia debido a la variabilidad interanual, situación agudizada por el calentamiento global (Gille, 2002; Clarke *et al.*, 2007; Ducklow *et al.*, 2007).

Ahora bien, en ANT se han descrito tres asociaciones fitoplanctónicas principales que difieren en su composición y que posiblemente representan tres etapas sucesionales en acuerdo con el inicio del deshielo (Garibotti *et al.*, 2005). Al iniciar al retroceso de la cobertura de hielo marino, la comunidad es dominada por diatomeas formadoras de proliferaciones y posteriormente la comunidad pasa a ser dominada por fitoflagelados (aquí reconocido como el grupo H-P-C). La tercera etapa es una mezcla entre diatomeas y fitoflagelados (con una mayor participación de las diatomeas en sectores oceánicos). Esta última etapa ha sido predominante en el sector oceánico en ANT (Prézelin *et al.*, 2000, 2004; Garibotti *et al.*, 2005) y su aparición ha estado relacionada con eventos de deshielo prematuro durante los años 1997 y 1999. Las dos primeras etapas fueron predominantes durante 1996, año en donde el deshielo ocurrió tardíamente (Garibotti *et al.*, 2005). Esto sugiere que el posicionamiento de la tercera etapa (mezcla entre diatomeas y fitoflagelados) podría ser más acentuado en el tiempo, debido a que la desaparición temprana del hielo tiende a ser más frecuente (Ducklow *et al.*, 2007). Todos estos procesos podrían estar reflejándose en los resultados de la presente investigación, debido a la tendencia de incremento en la proporción de diatomeas y del grupo H-P-C e incluso en la reducción significativa de otras poblaciones como los dinoflagelados. Teniendo en cuenta que el grupo de las diatomeas en ANT se compone principalmente por especies pequeñas (2-20 μm) del nanofitoplancton (Ferrario & Sar, 1992; Ishikawa *et al.*, 2002; Garibotti *et al.*, 2005; De La Iglesia & Trefault, 2012), los resultados constituyen evidencias en favor de la reducción de tamaño promedio de la comunidad asociada indirectamente a los efectos del calentamiento global. Adicionalmente, la concentración de clorofila a en este mismo sector (Chl-a observada *in situ* y con sensores satelitales) ha presentado una

reducción considerable (Montes-Hugo, 2009; Kavanaugh *et al.*, 2015) lo que refleja que las condiciones solo serían favorables para la fracción más pequeña del fitoplancton que aporta menos a la clorofila total (Kavanaugh *et al.*, 2015).

El análisis de las variables ambientales reafirma las anteriores observaciones. El ambiente oceánico en ANT se caracteriza por presentar una columna de agua fuertemente mezclada por el efecto del viento (mayor PCM), lo que propicia la surgencia del Agua Circumpolar Profunda Superior (ACPS) trayendo consigo elevadas cantidades de NO_3^- y Si(OH)_4 (Prézelin *et al.*, 2000, 2004) Sin embargo, estos mismos autores observaron una baja proporción $\text{Si(OH)}_4:\text{NO}_3^-$ en el sector oceánico relacionada con una intensa actividad de diatomeas y su consecuente predominio en la comunidad, por encima de los fitoflagelados (grupo H-P-C) y los dinoflagelados (segundo y tercer grupo en importancia, respectivamente). Según los resultados de la presente investigación, la PCM y la concentración de SiO_4 se estarían incrementado mientras que los NO_3^- , y el Fe se estarían reduciendo. Es decir, las condiciones descritas para el sector oceánico de ANT se estarían acentuando en el tiempo, favoreciendo principalmente a las diatomeas como se describió previamente. Adicionalmente, la tendencia negativa de los NO_3^- en superficie sugiere que la comunidad fitoplanctónica estaría sustentada por otras formas de nitrógeno, como las producidas por la remineralización de nutrientes en los primeros metros de la columna de agua (Bristow *et al.*, 2017). Uno de estos productos es el amonio (NH_4^+), una forma nitrogenada que suele ser preferentemente aprovechada por el fitoplancton debido al bajo costo energético de su asimilación (Dugdale & Goering, 1967; Glibert *et al.*, 1982). No obstante, los organismos pequeños altamente competitivos en la adquisición de recursos (Sunda & Huntsman, 1997) serían la fracción de fitoplancton más favorecida con esta fuente de nitrógeno. A pesar de que la presente investigación no contempló la concentración de NH_4^+ , este nutriente podría ser la fuente de nitrógeno que acentuaría una comunidad de talla pequeña en ANT.

Es necesario destacar la tendencia de reducción en el Fe observada en los presentes resultados, lo cual sería un rasgo acentuado de una característica ampliamente descrita en la literatura para esta región (Martin *et al.*, 1990; Hoffmann *et al.*, 2010). En

principio, se había especulado que los aportes del deshielo o incluso los provenientes de la surgencia de la ACPS podría proveer el Fe suficiente para mantener las primeras etapas de la sucesión fitoplanctónica (Garibotti *et al.*, 2005). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que el Fe suministrado al estrato superficial proviene principalmente de sedimentos locales someros que son resuspendidos desde diferentes sectores de la plataforma continental de ANT (Sherrell *et al.*, 2018). En ambos casos, se ha demostrado que existe un suministro importante de Fe que permite el crecimiento exponencial del fitoplancton, como el de las proliferaciones de las primeras etapas sucesionales. Sin embargo, este mismo crecimiento podría ocasionar el agotamiento del Fe en superficie observado en los resultados, limitando el crecimiento de autótrofos más grandes. El fitoplancton de tallas pequeñas sería el principal favorecido en un ambiente con concentraciones bajas de Fe, debido a que su elevada relación superficie/volumen les confiere ventajas competitivas frente a organismos más grandes (Sunda & Huntsman, 1997). Esto representa otra alterativa para el favorecimiento del fitoplancton pequeño, acorde con las hipótesis inicialmente planteadas.

Una amplia cantidad de investigaciones confirmaron la existencia de una relación inversa entre el tamaño de los organismos y la temperatura (Atkinson, 1994, 1995; Montagnes & Franklin, 2001; Atkinson *et al.*, 2003; Peter & Sommer, 2012). Incluso, algunos de ellos sugirieron que la reducción en el tamaño podía ser considerada como una de las respuestas ecológicas universales al calentamiento global (Daufresne *et al.*, 2009; Gardner *et al.*, 2011). Sin embargo, simultáneamente se generó una gran cantidad de evidencia que no permite aceptar dicha respuesta como una generalidad, debido a que la presión por pastoreo (Rüger & Sommer, 2012) y la disponibilidad de recursos como nutrientes (Litchman *et al.*, 2009; Morán *et al.*, 2010; Marañón *et al.*, 2012, 2015) o luz (Sommer & Lengfellner, 2008) pueden influenciar la estructura de tamaños en la comunidad fitoplanctónica. Además, todas estas investigaciones basaron sus conclusiones en experimentos de laboratorio y mesocosmos en donde las condiciones controladas no recreaban completamente la realidad de los ecosistemas oceánicos (Watts & Bigg, 2001), por lo que las generalidades pueden ser rebatidas a la luz de este criterio. El trabajo de Adams *et al.* (2013) expuso que aún las

observaciones en condiciones naturales no reflejan con claridad un efecto directo de la temperatura en el tamaño de las poblaciones fitoplanctónicas. Además de obtener resultados fuera de espacios confinados, Adams *et al.* (2013) implementó un aspecto poco desarrollado en la literatura (Blackburn *et al.*, 1999) como es la diferenciación tácita de los efectos producidos en diferentes niveles de organización. Los trabajos que abordaron esta perspectiva concluyeron que el principal efecto de la temperatura sobre el tamaño promedio del fitoplancton se da a nivel comunitario (Li *et al.*, 2009; Tunin-Ley *et al.*, 2009; Morán *et al.*, 2010; Peter & Sommer, 2012; Mousing *et al.*, 2017; Sommer *et al.*, 2017). Es decir, las respuestas han sido principalmente de tipo interespecífico y esto fue evidente en la presente investigación. El fitoplancton de COL y PER presentó indicios de que los mayores efectos estarían representados en la abundancia y la composición (número de taxones) de la comunidad. En estos sitios, no se observó un patrón claro de reducción del biovolumen en todas las especies (respuesta intraespecífica). Además, pese a que no se realizó una evaluación de la respuesta intraespecífica en ANT, este punto presentó una tendencia orientada hacia el establecimiento de comunidades de menor tamaño.

Otro aspecto destacable en la literatura establece que la temperatura podría influenciar indirectamente la reducción de tamaño del fitoplancton, debido a que los aspectos relacionados con el pastoreo y la disponibilidad de nutrientes antes mencionados son susceptibles a la influencia directa de la temperatura y posteriormente, esto tendría un efecto sobre el fitoplancton (Finkel *et al.*, 2005; Morán *et al.*, 2010; López-Urrutia & Morán, 2015; Sommer *et al.*, 2017). La presente investigación no abordó el efecto de la presión del pastoreo, pero sí evaluó la tendencia de los nutrientes durante los mismos periodos de las series temporales biológicas. Al parecer, la tendencia de incremento en la concentración superficial de estos compuestos obedece a condiciones acentuadas por el calentamiento global. La creciente pluviosidad (Skliris *et al.*, 2014) que incrementaría las descargas continentales y en consecuencia aumentaría la cantidad de nutrientes en el sector oceánico en COL, la extensión oceánica de unos eventos de surgencia más pronunciados en PER (IMARPE, 2014) o el cambio en la estacionalidad de la cobertura del hielo marino (Ducklow *et al.*, 2007), representan consecuencias indirectas del calentamiento global. Como se discutió

anteriormente, los efectos a larga escala no pudieron ser observados en la presente investigación. Sin embargo, una mayor frecuencia en los mecanismos aquí descritos podría desencadenar respuestas sustanciales en la estructura de tamaños del fitoplancton (Litchman *et al.*, 2009).

La variabilidad interanual (en sus diversas manifestaciones) e interdecadal tuvo una fuerte influencia en los resultados obtenidos. Las series temporales biológicas representaron fases cálidas - frías de la Oscilación Interdecadal del Pacífico (IPO; Liu, 2012; Dong & Dai, 2015) y dentro de cada fase decadal se observa una mayor frecuencia de eventos El Niño y La Niña (respectivamente). Toda esta variación se sobrepuso a la tendencia general de calentamiento, enmascarando las posibles respuestas del fitoplancton en una mayor escala. Resultados similares han sido obtenidos al relacionar los patrones de clorofila *a* con la variabilidad interdecadal a escala global (Martinez *et al.*, 2009). Sin embargo, las observaciones descritas para cada latitud analizada, particularmente dentro de la fase fría, sugieren que el fitoplancton grande estaría siendo favorecido por esta condición. Esto no permite descartar que una tendencia de calentamiento podría favorecer a los organismos más pequeños.

La cobertura temporal y el contenido de las series temporales biológicas fue diferente en los tres puntos de observación. Esto no permitió realizar correlaciones directas que permitieran establecer con mayor certidumbre los sectores del gradiente latitudinal en donde el fitoplancton pudiera ser más influenciado por la temperatura. No obstante, los patrones biológicos y los mecanismos ambientales indirectos descritos para cada sitio, sugieren un efecto más pronunciado en el sector polar del gradiente. La heterogeneidad espacial del calentamiento global (Levitus *et al.*, 2000; Barange & Perry, 2009; O'Brien *et al.*, 2017) hace más probable estas diferencias. Incluso el acentuado establecimiento de comunidades compuestas por fitoplancton pequeño observado en ANT, podría estar relacionado con la expansión del hábitat del picofitoplancton propuesta por Ward (2015) asociado al panorama de calentamiento en el océano. En bajas latitudes, el efecto directo de la temperatura sería menos pronunciado que el de la disponibilidad de nutrientes (Marañón *et al.*, 2012). Esto

también concuerda con los resultados observados en COL y PER, en tanto que los patrones biológicos estuvieron mejor asociados a la dinámica de los nutrientes que a la TSM.

La reducción en el tamaño promedio del fitoplancton observado en ANT, tendría serias implicaciones sobre la eficiencia de la bomba biológica de carbono (BBC) y en el flujo de este elemento a niveles tróficos superiores. Como se describió anteriormente, la extensión en el establecimiento de la tercera etapa sucesional (fitoplancton de menor tamaño promedio) surge por el acortamiento de la temporada de cobertura de hielo invernal (Garibotti *et al.*, 2005; Ducklow *et al.*, 2007). Esto restringe espacialmente el desarrollo de las fuertes proliferaciones en la primavera austral (primera etapa sucesional) compuestas principalmente de organismos grandes y pesados (e. g., diatomeas fuertemente silicificadas) (Ducklow *et al.*, 2001). En este sentido, la alteración de los procesos estacionales afectaría el desarrollo de las proliferaciones con organismos de gran tamaño, limitando el flujo de carbono hacia el fondo marino y finalmente afectando negativamente la eficiencia de la BBC. Teniendo en cuenta que el Océano Antártico es responsable de un 20% del secuestro de CO₂ a nivel global (Takahashi *et al.*, 2002) y que esta contribución se debe en gran medida a las proliferaciones primaverales (Ducklow *et al.*, 2006), las limitaciones en la eficiencia de la BBC en ANT tendrían finalmente un impacto en la acumulación de CO₂ atmosférico y consecuentemente en la retroalimentación del problema climático del planeta. Por otra parte, la reducción en el tamaño promedio del fitoplancton podría reducir la eficiencia del flujo de carbono en las redes tróficas marinas (Chust *et al.*, 2014; Sommer *et al.*, 2017). En una red trófica eficiente, el carbono contenido en una comunidad compuesta por fitoplancton grande sería aprovechada principalmente por copépodos y estos a su vez serían depredados por peces (3 niveles tróficos implicados). Sin embargo, al reducirse el tamaño promedio de la comunidad, los primeros consumidores serían nanoflagelados heterótrofos, seguido de organismos del microzooplancton, copépodos y finalmente peces (5 niveles tróficos implicados), lo que reduciría la eficiencia en la transferencia de carbono (Sommer & Stibor, 2002; Sommer *et al.*, 2002). Esta alteración en la configuración de las redes tróficas reduciría la exportación de carbono (limitación de la BBC) hacia los fondos marinos de dos

maneras: (i) el rápido crecimiento de zooplancton pequeño generaría un pastoreo acelerado que reduciría la formación de proliferaciones fitoplanctónicas responsables de una elevada transferencia de carbono hacia el fondo (Irigoien *et al.*, 2014) y (ii) los desechos fecales de los copépodos presentarían concentraciones limitadas de carbono reduciendo su participación en el flujo hacia el fondo (Sommer *et al.*, 2002). Como ya se ha descrito, estos procesos podrían eventualmente retroalimentar el calentamiento global en el planeta.

Finalmente, se ha mencionado que las series temporales del fitoplancton oceánico obtenidas para la presente investigación no contaron con la amplitud necesaria para observar claramente una posible reducción en el fitoplancton asociada al incremento de temperatura. También se ha discutido la compleja variedad de factores que pueden influenciar las respuestas biológicas frente a procesos de larga escala como el calentamiento global, resaltando la necesidad de investigar las comunidades naturales directamente en el ambiente oceánico. Sin embargo, el análisis de dichas respuestas solo podrá clarificarse mediante la construcción de bases de datos robustas y metodológicamente uniformes que permitan realizar inferencias importantes para la dinámica climática del planeta y posteriormente predecir la dirección de los cambios provocados por la variabilidad ambiental (Hays *et al.*, 2005; O'Brien *et al.*, 2017). Las dificultades aquí expuestas han sido recurrentes en las investigaciones relacionadas (Tunin-Ley *et al.*, 2009; Litchman *et al.*, 2010). No obstante, la presente investigación constituye una propuesta de estudio para el análisis de respuestas biológicas a gran escala ante el calentamiento global, en la que se refleja la necesidad de un trabajo interdisciplinario y mancomunado entre toda la comunidad científica.

7. CONCLUSIONES

La tendencia de calentamiento global en el sector oceánico del Pacífico colombiano (COL), peruano (PER) y al oeste de la Península Antártica (ANT) fue observada entre 1950 y 2016. El análisis de series temporales más cortas, como las relacionadas con las series biológicas de cada sector, reflejan el efecto estacional heterogéneo del calentamiento, así como una influencia predominante de la variabilidad interanual (ENSO) e interdecadal (IPO) sobre las tendencias de mayor escala temporal.

Los atributos inter e intraespecíficos observados en el fitoplancton oceánico de COL y PER entre 2004-2011 y 1991-2015 respectivamente, no permitieron establecer con claridad una tendencia de reducción en el tamaño promedio de la comunidad. Esto ilustra la necesidad de construir series de tiempo biológicas robustas que permitan comprender las respuestas de la comunidad fitoplanctónica al calentamiento global en el ambiente oceánico. Algunas respuestas intraespecíficas en PER destacan las estrategias adaptativas de las comunidades fitoplanctónicas oceánicas de bajas latitudes para contrarrestar el potencial efecto del calentamiento global.

Aunque no se observó una influencia directa de la TSM sobre los atributos del fitoplancton analizados, la tendencia en las demás variables ambientales (capa de mezcla y nutrientes) sugieren un efecto indirecto del calentamiento global a través de diferentes mecanismos (i. e., aumento en la pluviosidad, las descargas continentales y los aportes de nutrientes en COL, eventos de surgencia más pronunciados en los sistemas de borde oriental del Océano Pacífico y el cambio en la estacionalidad de la cobertura del hielo marino en ANT).

La reducción significativa en la proporción de fitoplancton grande (dinoflagelados) y el incremento de los pequeños (flagelados y diatomeas de menor tamaño) entre 1994 y 2014 en ANT, es consecuente con la hipótesis de reducción en el tamaño promedio del fitoplancton. Aunque el establecimiento de una comunidad compuesta por organismos pequeños no se relacionó con la tendencia negativa de la TSM, un cambio en la estacionalidad del deshielo acentuado por el calentamiento global podría estar asociado con los resultados obtenidos. La dinámica de los nutrientes en el sitio de

observación es acorde con estos procesos, facilitando el desarrollo de organismos pequeños de acuerdo con las características fisiológicas intrínsecas de este tipo de organismos. Es decir, las ventajas competitivas del fitoplancton pequeño en la adquisición de recursos puede ser el factor determinante para predominar en la comunidad fitoplanctónica de ANT.

COL y PER no mostraron una tendencia definida hacia la reducción en el tamaño, como si fue evidente en ANT. Debido a la elevada contribución de la Antártida a la regulación térmica del planeta a través de la bomba biológica de carbono, la reducción del tamaño promedio en el fitoplancton disminuiría la eficiencia de estos procesos y consecuentemente se produciría un efecto de retroalimentación al problema de regulación térmica en el planeta. Una consecuencia adicional sobre la configuración de las redes tróficas limitaría la eficiencia en el flujo de carbono hacia consumidores de nivel superior, lo que podría igualmente contribuir a un menor secuestro de carbono en los fondos marinos.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abram, N.J., R. Mulvaney, F. Vimeux, S.J. Phipps, J. Turner & M.H. England. 2014. Evolution of the Southern Annular Mode during the past millennium. *Nature Climate Change* 4: 564–569.
- Adams, G.L., D.E. Pichler, E.J. Cox, E.J. O’Gorman, A. Seeney, G. Woodward & D.C. Reuman. 2013. Diatoms can be an important exception to temperature-size rules at species and community levels of organization. *Global Change Biology* 19: 3540–3552.
- Akasofu, S.-I. 2013. On the Present Halting of Global Warming. *Climate* 1: 4–11.
- Al-Kalandari, M., F. Al-yamani & K. Al-rifaie. 2009. Marine phytoplankton atlas of Kuwait’s waters. Kuwait Institute for Scientific Research.
- Anderson, M.J., R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth, UK.
- Angilletta, J.M.J. & A.E. Dunham. 2003. The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist* 162: 332–342.
- Arrigo, K.R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437: 349–355.
- Arteaga, E. & L. Perdomo. 2016. Distribución, frecuencia y abundancia del fitoplacton potencialmente tóxico en la cuenca pacífica colombiana. *Boletín de Investigaciones Marinas Costeras - INVEMAR* 45: 135–148.
- Atkinson, D. 1995. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: Exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* 20: 61–74.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and Organism Size-A Law for Ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1–58.

- Atkinson, D., B.J. Ciotti & D.J.S. Montagnes. 2003. Protists decrease in size linearly with temperature: ca . 2.5% °C⁻¹. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 2605–2611.
- Aumont, O., C. Ethé, A. Tagliabue, L. Bopp & M. Gehlen. 2015. PISCES-v2: An ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geoscientific Model Development* 8: 2465–2513.
- Avaria, S., P. Muñoz & O.F. Geophysical. 1987. Effects of the 1982–1983 El Niño on the marine phytoplankton off northern Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 92: 14369–14382.
- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental. *Publicaciones Especiales Instituto Español Oceanografía* 1: 1–310.
- Barange, M. & R.I. Perry. 2009. Repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura. In D. Soto & T. Bahri [eds.], *Consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura: visión de conjunto del estado actual de los conocimientos científicos*, 7–118. FAO, Roma.
- Behrenfeld, M.J., R.T.O. Malley, D.A. Siegel, C.R. McClain, J.L. Sarmiento, G.C. Feldman, A.J. Milligan, P.G. Falkowski, R.M. Letelier & E.S. Boss. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* 444: 753–755.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3: 538–545.
- Blackburn, T.I.M.M., K.J. Gaston & N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions* 5: 165–174.
- Boyer, T.P., O.K. Baranova, Coleman, H.E. García, A. Grodsky, R.A. Locarnini, A.V. Mishonov, C.R. Paver, J.R. Reagan, D. Seidov, I.V. Smolyar, K.W. Weathers & M.M. Zweng. 2018. World Ocean Database. *Atlas NESDIS* 87.

- Bristow, L.A., W. Mohr, S. Ahmerkamp & M.M.M. Kuypers. 2017. Nutrients that limit growth in the ocean. *Current Biology* 27: R474–R478.
- Capotondi, A., A.T. Wittenberg, M. Newman, E. Di Lorenzo, J.Y. Yu, P. Braconnot, J. Cole, B. Dewitte, B. Giese, E. Guilyardi, F.F. Jin, K. Karnauskas, B. Kirtman, T. Lee, N. Schneider, Y. Xue & S.W. Yeh. 2015. Understanding ENSO diversity. *Bulletin of the American Meteorological Society* 96: 921–938.
- Chust, G., J.I. Allen, L. Bopp, C. Schrum, J. Holt, K. Tsiaras, M. Zavatarelli, M. Chifflet, H. Cannaby, I. Dadou, U. Daewel, S.L. Wakelin, E. Machu, D. Pushpadas, M. Butenschon, Y. Artioli, G. Petihakis, C. Smith, V. Garçon, K. Goubanova, B. Le Vu, B.A. Fach, B. Salihoglu, E. Clementi & X. Irigoien. 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20: 2124–2139.
- Clarke, A., E.J. Murphy, M.P. Meredith, J.C. King, L.S. Peck, D.K.A. Barnes & R.C. Smith. 2007. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 149–166.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities : An Approach to Statistical Analysis. Primer- E Ltd.
- CMEMS. 2019. Copernicus Marine Environment Monitoring service.
- Daufresne, M., K. Lengfellner & U. Sommer. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12788–12793.
- Delaney, M.L. 1998. Phosphorus accumulation in marine sediments and the oceanic phosphorus cycle. *Global Biogeochemical Cycles* 12: 563–572.
- Devis, A., I. García, I. Málíkov & N. Villegas. 2002. Compilación oceanográfica de la Cuenca Pacífica Colombiana.

- Dimar. 2017. Informe final de crucero oceanográfico. “Crucero Expedición de Colombia a la Antártida 2016 - 2017.” 66.
- Dong, B. & A. Dai. 2015. The influence of the Interdecadal Pacific Oscillation on Temperature and Precipitation over the Globe. *Climate Dynamics* 45: 2667–2681.
- Ducklow, H.W., K. Baker, D.G. Martinson, L.B. Quetin, R.M. Ross, R.C. Smith, S.E. Stammerjohn, M. Vernet & W. Fraser. 2007. Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 67–94.
- Ducklow, H.W., W. Fraser, D.M. Karl, L.B. Quetin, R.M. Ross, R.C. Smith, S.E. Stammerjohn, M. Vernet & R.M. Daniels. 2006. Water-column processes in the West Antarctic Peninsula and the Ross Sea: Interannual variations and foodweb structure. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53: 834–852.
- Ducklow, H.W., D.K. Steinberg & K.O. Buesseler. 2001. Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography* 14: 50–58.
- Dugdale, R.C. & J.J. Goering. 1967. Uptake of New and Regenerated Forms of Nitrogen in Primary Productivity¹. *Limnology and Oceanography* 12: 196–206.
- Emery, W.J. 2003. Water Types and Water Masses. *Elsevier Science*.1556–1567.
- Falkowski, P.G. & A.D. Woodhead. 2013. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Springer Science & Business Media.
- Ferrario, M.E. & E.A. Sar. 1992. RACER: phytoplankton populations in the Gerlache RACER: Phytoplankton populations. *Antartic Journal* 27: 158–159.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 143–180.

- Finkel, Z. V., M.E. Katz, J.D. Wright, O.M.E. Schofield & P.G. Falkowski. 2005. Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 8927–8932.
- Flores, R., M. Espino & G. Luque. 2013. Patrones de variabilidad ambiental en el mar peruano Environmental variability patterns in the Peruvian waters. *Revista Peruana Biología. Número Especial* 20: 21–28.
- Fogt, R.L. & D.H. Bromwich. 2006. Decadal variability of the ENSO teleconnection to the high-latitude South Pacific governed by coupling with the southern annular mode. *Journal of Climate* 19: 979–997.
- Gardner, J.L., A. Peters, M.R. Kearney, L. Joseph & R. Heinsohn. 2011. Declining body size : a third universal response to warming ? *Trends in Ecology and Evolution* 26: 285–291.
- Garibotti, I.A., M. Vernet & M.E. Ferrario. 2005. Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 52: 1823–1841.
- Geider, R.J. & J. La Roche. 1994. The role of iron in phytoplankton photosynthesis, and the potential for iron-limitation of primary productivity in the sea. *Photosynthesis Research* 39: 275–301.
- Gierach, M.M., T. Lee, D. Turk & M.J. McPhaden. 2012. Biological response to the 1997-98 and 2009-10 El Nio events in the equatorial Pacific Ocean. *Geophysical Research Letters* 39: 1–6.
- Gille, S. 2002. Warming of the Southern Ocean since the 1950s. *Science* 295: 3.
- Glibert, P.M., D.C. Biggs & M.J. J. 1982. Utilization of ammonium during austral summer in the Scotia Sea. *Deep-Sea Research* 29: 837–850.

- Gómez, F., H. Claustre, P. Raimbault & S. Souissi. 2007. Two high-nutrient low-chlorophyll phytoplankton assemblages: the tropical central Pacific and the offshore Perú-Chile Current. *Biogeosciences* 4: 1101–1113.
- Grados, C., A. Chaigneau, V. Echevin & N. Dominguez. 2018. Upper ocean hydrology of the Northern Humboldt Current System at seasonal, interannual and interdecadal scales. *Progress in Oceanography* 165: 123–144.
- Guillen, O. 1983. Estudios oceanicos y comparacion regional. Condiciones oceanográficas y sus fluctuaciones en el Pacifico sur oriental. *FAO Informe de Pesca* 291: 607–658.
- Gutiérrez, D., A. Sifeddine, J.L. Reyss, G. Vargas, F. Velazco, R. Salvattecí, V. Ferreira, L. Ortlieb, D. Field, T. Baumgartner, M. Boussafir, H. Boucher, J. Valdés, L. Marinovic, P. Soler & P. Tapia. 2006. Anoxic sediments off Central Peru record interannual to multidecadal changes of climate and upwelling ecosystem during the last two centuries. *Advances in Geosciences* 6: 119–125.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 271.
- Hasle, G.R., E.E. Syvertsen, K.A. Steidinger, K. Tangen & C.R. Tomas. 1996. Identifying marine diatoms and dinoflagellates. Elsevier.
- Hays, G.C., A.J. Richardson & C. Robinson. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 337–344.
- Hillebrand, H., C.-D. Dürlsen, D. Kirschtel, U. Pollinger & T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 424: 403–424.
- Hoffmann, L.J., I. Peeken, K. Lochte, P. Assmy & M. Veldhuis. 2010. Different reactions of Southern Ocean phytoplankton size classes to iron fertilization. *Limnology and Oceanography* 51: 1217–1229.

- Hoyos, N., J. Escobar, J.C. Restrepo, A.M. Arango & J.C. Ortiz. 2013. Impact of the 2010-2011 La Niña phenomenon in Colombia, South America: The human toll of an extreme weather event. *Applied Geography* 39: 16–25.
- Huo, S., H. Zhang, C. Ma, B. Xi, J. Zhang, Z. He, X. Li & F. Wu. 2019. Algae community response to climate change and nutrient loading recorded by sedimentary phytoplankton pigments in the Changtan Reservoir, China. *Journal of Hydrology* 571: 311–321.
- Huyer, A., R.L. Smith & T. Paluszkiwicz. 1987. Coastal upwelling off Peru during normal and El Niño times, 1981-1984. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 92: 14297–14307.
- IMARPE. 2014. Boletín Instituto del Mar de Perú. *Boletín Instituto del Mar de Perú* 29: 307.
- Imbrie, J., A. Berger, E.A. Boyle, S.C. Clemens, A. Duffy, W.R. Howard, G. Kukla, J. Kutzbach, D.G. Martinson, A. McIntyre, A.C. Mix, B. Molino, J.J. Morley, L.C. Peterson, N.G. Pisias, W.L. Prell, M.E. Raymo, N.J. Shackleton & J.R. Toggweiler. 1993. On the structure and origin of major glaciation cycles 2. The 100,000-year cycle. *Paleoceanography* 8: 699–735.
- IPCC. 2014. Cambio climático 2013, bases físicas. Resumen para responsables de políticas.
- Irigoién, X., T.A. Klevjer, A. Røstad, U. Martinez, G. Boyra, J.L. Acuña, A. Bode, F. Echevarria, J.I. Gonzalez-Gordillo, S. Hernandez-Leon, S. Agusti, D.L. Aksnes, C.M. Duarte & S. Kaartvedt. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature communications* 5: 3271.
- Ishikawa, A., S.W. Wright, R. van den Enden, A.T. Davidson & H.J. Marchant. 2002. Abundance, size structure and community composition of phytoplankton in the Southern Ocean in the austral summer 1999 / 2000. *Polar Bioscience* 15: 11–26.

- James, F.C. 1970. Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. *Ecology* 51: 365–390.
- Kavanaugh, M.T., F.N. Abdala, H. Ducklow, D. Glover, W. Fraser, D. Martinson, S. Stammerjohn, O. Schofield & S.C. Doney. 2015. Effect of continental shelf canyons on phytoplankton biomass and community composition along the western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 524: 11–26.
- King, J.C., J. Turner, G.J. Marshall, W.M. Connolley, T.A. Lachlan-Cope & T.A. Lachlan-Cope. 2003. Antarctic Peninsula climate variability and its causes as revealed by analysis of instrumental records. *Antarctic Peninsula climate variability: historical and paleoenvironmental perspectives* 79: 17–30.
- De La Iglesia, R. & N. Trefault. 2012. Marine photosynthetic eukaryotes in polar systems: Unveiling phytoplankton diversity and composition in Antarctic waters. *Revista Chilena de Historia Natural* 85: 435–443.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology.
- Levitus, S., J.I. Antonov, T.P. Boyer & C. Stephens. 2000. Warming of the world ocean. *Science* 287: 2225–2229.
- Leynaert, A., P. Tréguer, C. Lancelot & M. Rodier. 2001. Silicon limitation of biogenic silica production in the Equatorial Pacific. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48: 639–660.
- Li, W.K.W., F.A. McLaughlin, C. Lovejoy & E.C. Carmack. 2009. Smallest algae thrive as the arctic ocean freshens. *Science* 326: 539.
- Litchman, E., C.A. Klausmeier & K. Yoshiyama. 2009. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 2665–2670.

- Litchman, E., P. de Tezanos Pinto, C.A. Klausmeier, M.K. Thomas & K. Yoshiyama. 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia* 653: 15–28.
- Liu, J., X. Yuan, D. Rind & D.G. Martinson. 2002. Mechanism study of the ENSO and southern high latitude climate teleconnections. *Geophysical Research Letters* 29: 24-1-24–4.
- Liu, W. & S.-P. Xie. 2018. An ocean view of the global surface warming hiatus. *Oceanography* 31: 72–79.
- Liu, Z. 2012. Dynamics of interdecadal climate variability: A historical perspective. *Journal of Climate* 25: 1963–1995.
- Longhurst, A.R. & W.G. Harrison. 1989. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* 22: 47–123.
- López-Urrutia, Á. & X.A.G. Morán. 2015. Temperature affects the size-structure of phytoplankton communities in the ocean. *Limnology and Oceanography* 60: 733–738.
- LTER. 1996. The Western Antarctic Peninsula region: summary of environmental and ecological processes. *In* R. M. Ross, E. E. Hofmann & L. B. Quetin [eds.], *Foundations for Ecological research west of the Antarctic Peninsula*, 437–448. American Geophysical Union.
- Mackey, D.J., J.E. O’Sullivan & R.J. Watson. 2002. Iron in the western Pacific: A riverine or hydrothermal source for iron in the Equatorial Undercurrent? *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49: 877–893.
- Mackey, M.D., D.J. Mackey, H.W. Higgins & S.W. Wright. 1996. CHEMTAX—a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 144: 265–283.

- Marañón, E., P. Cermeño, M. Latasa & R.D. Tadonlécé. 2015. Resource supply alone explains the variability of marine phytoplankton size structure. *Limnology and Oceanography* 60: 1848–1854.
- Marañón, E., P. Cermeño, M. Latasa & R.D. Tadonlécé. 2012. Temperature, resources, and phytoplankton size structure in the ocean. *Limnology and Oceanography* 57: 1266–1278.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493–509.
- Martin, J.H., S.E. Fitzwater & R.M. Gordon. 1990. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochemical Cycles* 4: 5–12.
- Martinez, E., D. Antoine, F. D'Ortenzio & B. Gentili. 2009. Climate-driven basin-scale decadal oscillations of oceanic phytoplankton. *Science* 326: 1253–1256.
- McKay, R.M.L., T.A. Villareal & J. La Roche. 2000. Vertical migration by *Rhizosolenia* spp. (Bacillariophyceae): Implications for FE acquisition. *Journal of Phycology* 36: 669–674.
- McPhaden, M.J. 2015. Playing hide and seek with El Niño. *Nature Climate Change* 5: 791–795.
- McPhaden, M.J. 2018. Understanding and predicting El Niño and southern oscillation. In E. Chassignet, A. Pascual, J. Tintoré & J. Verron [eds.], *New Frontiers in Operational Oceanography*, 653–661. GODAE OceanView.
- McPhaden, M.J., S.E. Zebiak & M.H. Glantz. 2006. ENSO as an integrating concept in earth science. *Science* 314: 1740–1745.
- Montagnes, D.J.S. & D.J. Franklin. 2001. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: reconsidering some paradigms. *Limnology and Oceanography* 46: 2008–2018.

- Montes-Hugo, M. 2009. Recent changes in phytoplankton. *Science* 1470: 1470–1473.
- Morán, X.A.G., Á. López-Urrutia, A. Calvo-Díaz & W.K.W. Li. 2010. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 16: 1137–1144.
- Mousing, E.A., S. Ribeiro, C. Chisholm, A. Kuijpers, M. Moros & M. Ellegaard. 2017. Size differences of Arctic marine protists between two climate periods—using the paleoecological record to assess the importance of within-species trait variation. *Ecology and Evolution* 7: 3–13.
- Mudelsee, M. 2019. Trend analysis of climate time series: A review of methods. *Earth-Science Reviews* 190: 310–322.
- O'Brien, T.D., L. Lorenzoni, K. Isensee & L. Valdés (eds.) . 2017. What are marine ecological time Series telling us about the ocean? A status report.
- O'Gorman, E.J., D.E. Pichler, G. Adams, J.P. Benstead, H. Cohen, N. Craig, W.F. Cross, B.O.L. Demars, N. Friberg, G.M. Gíslason, R. Gudmundsdóttir, A. Hawczak, J.M. Hood, L.N. Hudson, L. Johansson, M.P. Johansson, J.R. Junker, A. Laurila, J.R. Manson, E. Mavromati, D. Nelson, J.S. Ólafsson, D.M. Perkins, O.L. Petchey, M. Plebani, D.C. Reuman, B.C. Rall, R. Stewart, M.S.A. Thompson & G. Woodward. 2012. Impacts of warming on the structure and functioning of aquatic communities.
- Olenina, I., S. Hajdu, L. Edler, A. Andersson, N. Wasmund, S. Busch, J. Göbel, S. Gromisz, S. Huseby, M. Huttunen, A. Jaanus, P. Kokkonen, I. Ledaine & E. Niemkiewicz. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic sea. *HELCOM Baltic Sea Environment* 106: 144.
- Orsi, A.H., T. Whitworth & W.D. Nowlin. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Research Part I* 42: 641–673.

- Oviatt, C., L. Smith, M. McManus & K. Hyde. 2015. Decadal patterns of westerly winds, temperatures, ocean gyre circulations and fish abundance: a review. *Climate* 3: 833–857.
- Parekh, P., M.J. Follows & E.A. Boyle. 2005. Decoupling of iron and phosphate in the global ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 19: 1–16.
- Peter, K.H. & U. Sommer. 2012. Phytoplankton cell size: intra- and interspecific effects of warming and grazing. *PLoS ONE* 7: .
- Petit, R.J., D. Raynaud, I. Basile, J. Chappellaz, C. Ritz, M. Delmotte, M. Legrand, C. Lorius & L. Pe. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429–413.
- Polovina, J.J., E.A. Howell & M. Abecassis. 2008. Ocean's least productive waters are expanding. *Geophysical Research Letters* 35: 2–6.
- Power, S., T. Casey, C. Folland, A. Colman & V. Mehta. 1999. Inter-decadal modulation of the impact of ENSO on Australia. *Climate Dynamics* 15: 319–324.
- Prézelin, B.B., E.E. Hofmann, C. Mengelt & J.M. Klinck. 2000. The linkage between Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) and phytoplankton assemblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf. *Journal of Marine Research* 58: 165–202.
- Prézelin, B.B., E.E. Hofmann, M. Moline & J.M. Klinck. 2004. Physical forcing of phytoplankton community structure and primary production in continental shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Journal of Marine Research* 62: 419–460.
- Qin, X., L. Menviel, A. Sen Gupta & E. van Sebille. 2016. Iron sources and pathways into the Pacific Equatorial Undercurrent. *Geophysical Research Letters* 43: 9843–9851.

- Racault, M.-F., S. Sathyendranath, R.J.W. Brewin, D.E. Raitsos, T. Jackson & T. Platt. 2017. Impact of El Niño variability on oceanic phytoplankton. *Frontiers in Marine Science* 4: 1–15.
- Ramírez, D.G., A. Giraldo & J. Tovar. 2006. Producción primaria , biomasa y composición taxonómica del fitoplancton costero y oceánico en el Pacífico colombiano (septiembre-octubre 2004). *Investigaciones marinas* 34: 211–216.
- Randel, W.J., L. Polvani, F. Wu, D.E. Kinnison, C.Z. Zou & C. Mears. 2017. Troposphere-stratosphere temperature trends derived from satellite data compared with ensemble simulations from WACCM. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 122: 9651–9667.
- Ray, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology* 106: 85–108.
- Reuman, D.C., R.D. Holt & G. Yvon-Durocher. 2014. A metabolic perspective on competition and body size reductions with warming. *Journal of Animal Ecology* 83: 59–69.
- Reynolds, C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press.
- Reynolds, C.S. 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press.
- Rintoul, S.R., C. Hughes & D. Olbers. 2001. The Antarctic Circumpolar Current System. *In* G. Siedler, J. Gould & J. Church [eds.], *Ocean Circulation and Climate*, 271–302.
- Rodríguez-Rubio, E. 2013. A multivariate climate index for the western coast of Colombia. *Advances in Geosciences* 33: 21–26.
- Rodríguez-Rubio, E., J. Ortíz-Gálviz & J. Rueda-Bayona. 2007. Aspectos oceanográficos. *In* DIMAR-CCCP & U. A. E. del S. de P. N. Naturales-Dirección [eds.], *Santuario de Fauna y Flora Malpelo: descubrimiento en marcha.*, 29–44.

- Rojas, P. & J. Ortiz. 2007. Comportamiento del fitoplancton durante el evento ENOS en el Océano Pacífico colombiano. *Ingeniería de Recursos Naturales y del Ambiente* 6: 5–15.
- Rüger, T. & U. Sommer. 2012. Warming does not always benefit the small - results from a plankton experiment. *Aquatic Botany* 97: 64–68.
- Santer, B.D., S. Po-Chedley, M.D. Zelinka, I. Cvijanovic, C. Bonfils, P.J. Durack, Q. Fu, J. Kiehl, C. Mears, J. Painter, G. Pallotta, S. Solomon, F.J. Wentz & C.-Z. Zou. 2018. Human influence on the seasonal cycle of tropospheric temperature. *Science* 361: 1–11.
- Schiller, J. 1937a. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung; Teil 1. Akademische Verlagsgesellschaft MBH Johnson Reprint Corporation.
- Schiller, J. 1937b. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung; Teil 2. Akademische Verlagsgesellschaft MBH Johnson Reprint Corporation.
- Sefidmazgi, G., M. Sayemuzzaman, A. Homaifar, M.K. Jha & S. Liess. 2014. Trend analysis using non-stationary time series clustering based on the finite element method. *Nonlinear Processes in Geophysics* 21: 605–615.
- Sherrell, R.M., A.L. Annett, J.N. Fitzsimmons, V.J. Rocanova & M.P. Meredith. 2018. A 'shallow bathtub ring' of local sedimentary iron input maintains the Palmer Deep biological hotspot on the West Antarctic Peninsula shelf. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 376: 1–18.
- Shi, D., Y. Xu, B.M. Hopkinson & F.M.M. Morel. 2010. Effects of ocean acidification on iron availability and requirements in marine phytoplankton. *Science* 327: 676–680.
- Sigman, D.M. & M.P. Hain. 2012. The Biological Productivity of the Ocean. *Nature Education* 3: 1–16.

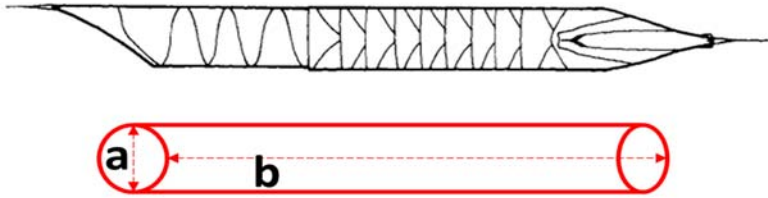
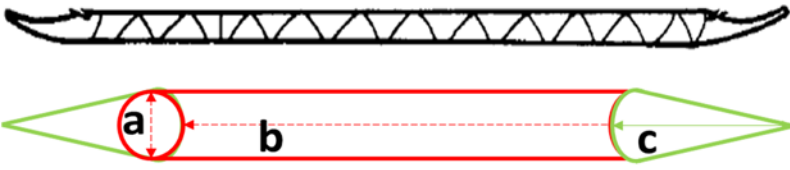
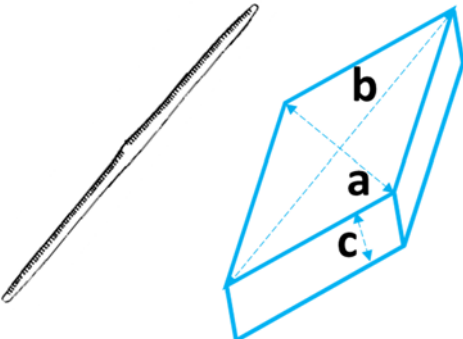
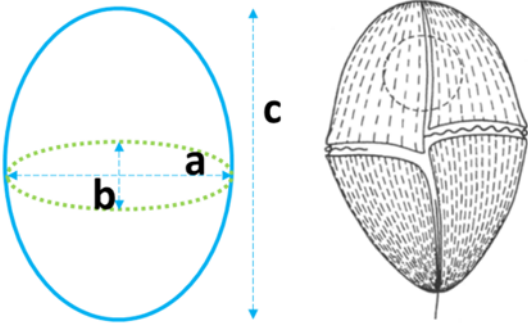
- Skirris, N., R. Marsh, S.A. Josey, S.A. Good, C. Liu & R.P. Allan. 2014. Salinity changes in the World Ocean since 1950 in relation to changing surface freshwater fluxes. *Climate Dynamics* 43: 709–736.
- Smith, T. & R. Reynolds. 1981. NOAA Smith and Reynolds extended reconstructed sea surface temperature (ERSST) level 4 monthly version 5 dataset in netCDF. CA. USA.
- Sommer, U. 1989. Plankton ecology: succession in plankton communities. Springer, Berlin.
- Sommer, U. & K. Lengfellner. 2008. Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biology* 14: 1199–1208.
- Sommer, U., K.H. Peter, S. Genitsaris & M. Moustaka-gouni. 2017. Do marine phytoplankton follow Bergmann ' s rule sensu lato ? *Biological Reviews* 92: 1011–1026.
- Sommer, U. & H. Stibor. 2002. Copepoda - Cladocera - Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecological Research* 17: 161–174.
- Sommer, U., H. Stibor, A. Katschek, F. Sommer & T. Hansen. 2002. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio of secondary production:primary production. *Hydrobiologia* 484: 11–20.
- Suikkanen, S., M. Laamanen & M. Huttunen. 2007. Long-term changes in summer phytoplankton communities of the open northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 580–592.
- Sun, J. & D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331–1346.

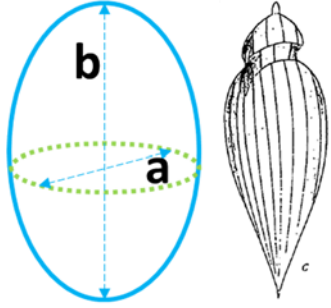
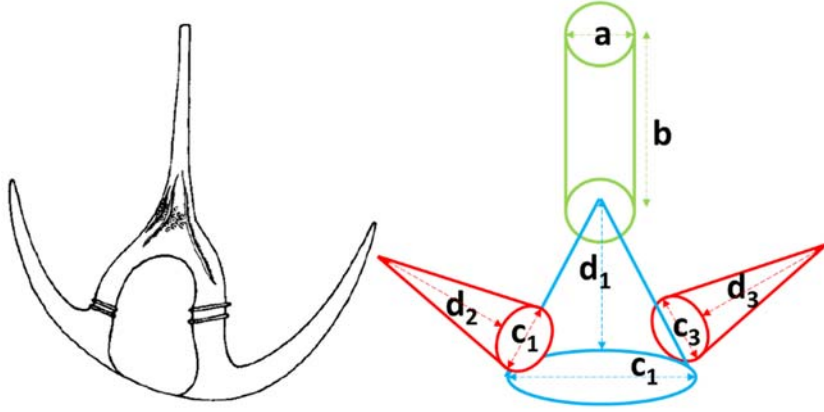
- Sunda, W.G. & S.A. Huntsman. 1997. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth. *Nature* 390: 389–392.
- Tagliabue, A., O. Aumont, R. DeAth, J.P. Dunne, S. Dutkiewicz, E. Galbraith, K. Misumi, J.K. Moore, A. Ridgwell, E. Sherman, C. Stock, M. Vichi, C. Völker & A. Yool. 2016. How well do global ocean biogeochemistry models simulate dissolved iron distributions? *Global Biogeochemical Cycles* 30: 149–174.
- Takahashi, T., S.C. Sutherland, C. Sweeney, A. Poisson, N. Metzl, B. Tilbrook, N.R. Bates, R.H. Wanninkhof, R.A. Feely, C.L. Sabine, J. Olafsson & Y. Nojiri. 2002. Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49: 1601–1622.
- Tsuchiya, M. & L.D. Talley. 1996. Water-property distributions along an eastern Pacific hydrographic section at 135W. *Journal of Marine Research* 54: 541–564.
- Tunin-Ley, A., F. Ibañez, J.P. Labat, A. Zingone & R. Lemée. 2009. Phytoplankton biodiversity and NW Mediterranean Sea warming: Changes in the dinoflagellate genus *Ceratium* in the 20th century. *Marine Ecology Progress Series* 375: 85–99.
- Tyrrell, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature* 400: 525–531.
- Vadrucci, M.R., M. Cabrini & A. Basset. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of mediterranean ecoregion. *Transitional Waters Bulletin* 1: 83–102.
- Villareal, T.A., M.A. Altabet & K. Culver-Rymsza. 1993. Nitrogen transport by vertically migrating diatom mats in the North Pacific Ocean. *Nature* 363: 709–712.
- Villareal, T.A. & E.J. Carpenter. 1989. Nitrogen fixation, suspension characteristics, and chemical composition of *Rhizosolenia* mats in the central North Pacific gyre. *Biological Oceanography* 6: 327–346.

- Walters, R. & M. Hassall. 2006. The temperature-size rule in ectotherms: may a general explanation exist after all? *The American Naturalist* 167: 510.
- Ward, B.A. 2015. Temperature-correlated changes in phytoplankton community structure are restricted to polar waters. *PLoS ONE* 10: 1–15.
- Wasmund, N. & S. Uhlig. 2003. Phytoplankton trends in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60: 177–186.
- Watts, M.C. & G.R. Bigg. 2001. Modelling and the monitoring of mesocosm experiments: Two case studies. *Journal of Plankton Research* 23: 1081–1093.
- Wohlers, J., A. Engel, E. Zollner, P. Breithaupt, K. Jurgens, H.G. Hoppe, U. Sommer & U. Riebesell. 2009. Changes in biogenic carbon flow in response to sea surface warming. *Pnas* 106: 7067–7072.
- Wolff, E., I. Fun, B. Hoskins, J. Mitchell, T. Palmer, B. Santer, J. Shepherd, K. Shine, S. Solomon, K. Trenberth, J. Walsh & D. Wuebbles. 2014. Climate Change Evidence & Causes.
- Wright, S.W., R.L. van den Enden, I. Pearce, A.T. Davidson, F.J. Scott & K.J. Westwood. 2010. Phytoplankton community structure and stocks in the Southern Ocean (30-80°E) determined by CHEMTAX analysis of HPLC pigment signatures. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57: 758–778.
- Yuan, X. 2004. ENSO-related impacts on Antarctic sea ice: A synthesis of phenomenon and mechanisms. *Antarctic Science* 16: 415–425.
- Yue, S., P. Pilon & G. Cavadias. 2002. Power of the Mann-Kendall and Spearman's rho tests for detecting monotonic trends in hydrological series. *Journal of Hydrology* 259: 254–271.

9. ANEXOS

Anexo 1. Figuras geométricas asociadas a las diferentes especies. Se observan las medidas tomadas en cada caso y su uso en la fórmula para calcular el biovolumen final. Se presentan esquemas de diferentes especies como ejemplos de su relación con la figura geométrica utilizada. Esquema de *Oxytoxum* sp. tomado de Schiller (1937b), otros tomados de Hasle et al. (1996).

	<p>Figura: cilindro</p> <p>Especies: <i>Rhizosolenia bergonii</i>, <i>R. stilyformis</i>, <i>Neocalyptrella robusta</i> y <i>Planktoniella sol</i></p> <hr/> <p>Formula $V = \frac{\pi}{4} \cdot a^2 \cdot b$</p>
	<p>Figura: cilindro + dos conos</p> <p>Especies: <i>Proboscia alata</i></p> <hr/> <p>Formula $V = \frac{\pi}{4} \cdot a^2 \cdot (b + \frac{c}{2})$</p>
	<p>Figura: paralelogramo</p> <p>Especies: <i>Nitzschia</i> sp, <i>N. bicapitata</i> y <i>Pseudo-nitzschia</i> sp</p> <hr/> <p>Formula $V = \frac{1}{2} \cdot a \cdot b \cdot c$</p>
	<p>Figura: elipsoide</p> <p>Especies: <i>Scrippsiella</i> sp y <i>Gymnodinium</i> sp</p> <hr/> <p>Formula: $V = \frac{\pi}{6} \cdot a \cdot b \cdot c$</p>

	<p>Figura: esferoide oblato Especies: <i>Oxytoxum</i> sp</p>
	<p>Figura: cilindro + 3 conos Especies: <i>Tripes muelleri</i></p> <p>Formula:</p> $V = \left(\frac{\pi}{4} \cdot a^2 \cdot b\right) + \left(\frac{\pi}{12} \cdot c_1^2 \cdot d_1\right) + \left(\frac{\pi}{12} \cdot c_2^2 \cdot d_2\right) + \left(\frac{\pi}{12} \cdot c_3^2 \cdot d_3\right)$